DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20200267

贵州野生葡萄水力结构特征鉴定及季节变化规律

赵书阳,陈 静,贺 超,陆胜波,张文娥*,潘学军*

(贵州大学农学院•贵州省果树工程技术研究中心,贵阳 550025)

摘 要:【目的】鉴定喀斯特生境下野生葡萄资源的水力结构特征及季节变化规律。【方法】以原产贵州的葡萄属野生种 7种22个基因型为试材,采用隶属函数法、主成分分析法评价其水力结构特征。【结果】综合鉴定结果为:种群间毛葡萄 水力结构特征最佳,刺葡萄、美丽葡萄、葛藟葡萄良好,腺枝葡萄、网脉葡萄中等,华东葡萄最差;基因型中'花溪-9''茂 兰-5''茂兰-11''习水-4''紫秋''茂兰-11'表现优秀。除叶比导率(LSC)外的水力结构特征表现为7月最高,5月次之, 9月最低的季节变化规律。叶比导率(LSC)表现为5月最高,7月次之,9月最高的季节变化规律;月均温、月降水量对 水力结构特征影响较大,导水率(Kh)、茎比导率(Ks)、叶片水势(LWP)、胡伯尔值(Hv)间相关性较强,其余特征值间 均达极显著相关水平。【结论】贵州生境下野生葡萄的水力结构特征存在差异且具有明显季节变化规律,毛葡萄'花溪-9'可作为喀斯地区抗旱葡萄资源。

关键词:野生葡萄;水力结构特征;季节变化;水分运输 中图分类号:S663.1 文献标志码:A 文章编号:1009-9980(2020)12-1865-13

Identification and seasonal variation of water metabolism with wild grapes (*Vitis*) in Guizhou province

ZHAO Shuyang, CHEN Jing, HE Chao, LU Shengbo, ZHANG Wen'e*, PAN Xuejun*

(College of Agriculture, Guizhou University/Guizhou Engineering Research Center for Fruit Crops, Guiyang 550025, Guizhou, China) Abstract: [Objective] In order to identify the water metabolism characteristics and seasonal variation pattern of wild Vitis resources in Karst environment, the present experiment was undertaken. Besides, the results was expected to promote the development and utilization of new Vitis varieties with drought resistance as well as the revealment of plant drought resistance mechanism in Karst area. [Methods] In this study, 7 kinds of wild Vitis resources including 22 genotypes from Guizhou province were selected as the testing materials. Additional 2 kinds of Vitis, V. vinifera L. 'Red Globe' and V. vinifera L. XV. labrusca L.'Crystal', were cultivars widely planted in Guizhou province, which were selected as the contrast (CK). The field identification method was adopted to measure the water metabolism characteristics of sample materials in mid-May, mid-July and mid-September in 2019. The middle cane and leaf of the plant were taken as the testing objects, and they were then washed by the improved "washing method" (the washing liquid was oxalic acid solution). After that, the comprehensive statistical method, membership function method, variance analysis method, principal component analysis and pearson coefficient method were adopted to evaluate the water metabolism characteristics of wild Vitis resources. The SPSS 21.0 and Excel were used to calculate statistically the specific data. [Results] The results of specific conductivity of cane (KS), leaf-specific hydraulic conductivity (LSC), leaf water potential (LWP), water conductivity (KH) and huber value (Hv) of wild Vitis resources in Guizhou province indicated that, the Vitis quinquangularis Rehd. showed the best performance, the V. flexuosa Thunb., V. davidii Foëx. and V. bellula (Rehd.) W. T. Wang, ranked second, next were the V. adenoclada Hand-Mazz, and V. wilsonae Veitch, and the V. pseudoreticulata W. T. Wang. was the worst among the 7 kinds of wild Vitis grapes

收稿日期:2020-07-07 接受日期:2020-10-15

基金项目:国家自然科学基金(31560546);贵州省高层次创新型人才培养项目(黔科合人才[2016]4038号)

作者简介:赵书阳,男,在读硕士研究生,主要从事果树种质资源与遗传育种研究。Tel:0851-88305095,E-mail:soulpotato@163.com *通信作者 Author for correspondence. Tel:0851-88305095,E-mail:pxjun2050@aliyun.com;E-mail:wezhang@gzu.edu.cn

but superior to the foreign population. Compared to the 22 genotypes, the water metabolism characteristics of Vitis guinguangularis Rehd. 'HX-9' was excellent, V. bellula (Rehd.) W. T. Wang. 'ML-5'. 'ML-11', V. flexuosa Thunb 'XS-4', V. davidii Foëx. 'ZO' and V. adenoclada Hand-Mazz. 'ML-11' performed well, Vitis quinquangularis Rehd. 'GL-1', 'XOK-1' and V. wilsonae Veitch 'DP-1' performed poorly, and the remaining testing materials performed generally. The leaves of Vitis quinquangularis Rehd. had a stable and efficient water use mechanism, and 'HX-9' could be used as the germplasm resources for further research and utilization. The difference in water metabolism characteristics among various populations was due to the genetic specificity, and the reason for difference among populations was associated with the different habitats on genotype of vegetative organs. The water metabolism indexes of various wild Vitis groups tended to be different in their water metabolic mechanism. The Vitis quinquangularis Rehd. was KS and LSC; the V. davidii Foëx., V. bellula (Rehd.) W. T. Wang and V. flexuosa Thunb. were Hv and LSC; the V. adenoclada Hand-Mazz. was KH and LWP; the V. wilsonae Veitch was Hv and KH; and the V. pseudoreticulata W. T. Wang was LSC and LWP. The seasonal variation of LWP, KH, KS, Hv and other parameters of wild grapes showed that they were the highest in July (summer), then next was in the May (alternative spring or summer), and the lowest was in September (autumn). The seasonal variation of LSC and water metabolism parameters of V. pseudoreticulata W. T. Wang showed they were the highest in May (alternative spring or summer), the middle in July (summer), and the lowest was in September (autumn). The correlation analysis showed that the characteristic values of the water metabolism of wild grapes were closely related to the environmental factors. The monthly average temperature, monthly precipitation and KH, KS, LWP, Hv were significantly or very significantly and positively correlated. The monthly average relative humidity and Hv were very significantly positively correlative. Among the characteristics correlation of water metabolism, the LSC was little affected by environmental factors and had little correlation with cane parameters, and the KH, KS, LWP and Hv had a stronger correlation. KS and LWP had significantly negative correlation, and the rest had significant correlation among characteristic values. [Conclusion] There were some differences in the water metabolism characteristics of population of wild Vitis resources in Karst environment in Guizhou province, and the Vitis quinquangularis Rehd. showed the best performance. The water metaboloism characteristics of wild Vitis varied with different seasons. In the season with high temperature and abundant rainfall, the ability of water metabolism was higher and showed the best in July (summer). The monthly precipitation and average temperature were the direct factors that caused the change of water metabolism characteristics of wild Vitis grapes. Because 'HX-9' (Vitis quinquangularis Rehd.) had the excellent capacity of using water in leaf and water transport mechanism cane, it can be used as one of the drought resistant Vitis resources to develop and utilize.

Key words: Wild Vitis; Water metabolism; Seasonal change; Water transport

水力结构特征(hydraulic architecture)是植物适 应不同的水分供应以及生存竞争所形成的不同形 态结构和水分运输策略,植物个体在其生长发育期 间可以通过改变水力结构控制水分的分配与利 用^[1-2],是一种保护型生存策略,在保证植物体内长 距离的水分运输等方面起着重要作用,甚至能限制 植物的生长高度^[3]。通常情况下,植物的水力结构 采用导水率(hydraulic conductivity,Kh)、茎比导率 (sapwood-specific hydraulic conductivity,Ks)、叶比 导率(Leaf-specific hydraulic conductivity,LSC)和胡 伯尔值(Haber value,Hv)来表征^[4],这4个指标分别 从不同角度反映植物茎段与叶片植株水分运输、利 用的情况,是衡量植物水分利用策略的直观体现。 水分转运能力与利用策略是了解植物耐旱性的基 本方式,所以通过水力结构特征来评价植物抗旱 性。水力结构除受物种遗传特性决定外,在不同种 子植物中,裸子植物的根茎组织比被子植物水力参 数高;不同生活型中,常绿物种比落叶物种水力参 数季节变幅小等^[5-6]。另外植物会改变形态构建来 适应土壤水分、环境温度与大气湿度等生境状况, 也会影响水力结构特征^[7]。近年来亚热带等地区森 林植物有关水力结构与枝叶性状关系等研究引起 诸多关注^[8-9],这些研究为揭示特殊生境条件下植物 水力性状做出探索性贡献,而在果树种质资源领域 却鲜有这方面的研究报道。

贵州属于典型喀斯特地貌,具有基岩多孔、水 土流失严重、岩石裸露、土壤稀少、地表和地下径流 快的特点,时常发生间歇性干旱^[10]。据调查贵州野 生葡萄有11个种3个变种,这些具有良好抗逆性的 野生葡萄同样具有维持生态环境的作用^[11-12]。课题 组前期对野生葡萄资源抗旱性进行鉴定,并对野生 葡萄气孔调控、水孔通道蛋白对水分变化的应答等 水分转运机制进行探索^[13-15],但这些资源的水分转 运机制研究还有诸多不明,例如这些资源水力结构 能力如何,茎-叶水分传导是何种方式、不同野生资 源种群间水力结构差异的原因等。为充分了解喀 斯特地区不同生境下野生葡萄资源的水力结构特 征,笔者以原产于贵州的野生葡萄7个种22个单 株为试材,对野生葡萄水力结构特征及季节变化规 律进行研究,为揭示喀斯特生境葡萄的水分运输规 律,推进葡萄抗旱新品种的开发利用及喀斯特地区 植物抗旱机制方面的研究提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 材料

以贵州各地收集到 8 个毛葡萄(Vitis quinquangularis Rehd.)单株、4 个刺葡萄(V. davidii Foëx.)单 株,腺枝葡萄(V. adenoclada Hand-Mazz.)、网脉葡萄 (V. wilsonae Veitch)、美丽葡萄[V. bellula(Rehd.)W. T. Wang.]、葛藟葡萄(V. flexuosa Thunb.)、华东葡萄 (V. pseudoreticulata W. T. Wang)各 2 个单株,共 7 种 22 个单株为试材,以欧洲葡萄红地球(V. vinifera 'Red Globe'),欧美杂交种葡萄水晶(V. vinifera×V. labrusca 'Crystal')为对照进行大田试验。将上述 种群按顺序编号①~⑨,具体信息见表 1。所有材 料均种植在贵州大学葡萄种质资源圃(106°68′E,

	Table 1 Trimary place and conspical environment of new cest materials										
试验材料 Test material		原生地 Native place	经纬度 Latitude and longitude	平均海拔 Average altitude/m	无霜期 Frost free period/d	年均温 Annual average temperature/℃	年日照时数 Sunlight/h	年降水量 Annual pre- cipitation/mm			
1	花溪-9 HX-9	贵阳市花溪区 Huaxi, Guiyang	106°39′E,26°26′N	1 119	246	14.9	1 256	1 178			
	花溪-4 HX-4	贵阳市花溪区 Huaxi, Guiyang	106°39′E,26°26′N	1 119	246	14.9	1 256	1 178			
	农院-11 NY-11	贵阳市花溪区 Huaxi, Guiyang	106°39′E,26°26′N	1 119	246	14.9	1 256	1 178			
	关岭-1 GL-1	安顺市关岭县 Guanling, Anshun	105°62′E,25°94′N	1 237	306	16.2	1 024	1 205			
	花江-1 HJ-1	安顺市关岭县 Guanling, Anshun	105°58'E,25°90'N	1 143	288	17.0	1 031	1 200			
	东坡-10 DP-10	贵阳市花溪区 Huaxi, Guiyang	106°68′E,26°42′N	1 203	246	14.9	1 256	1 178			
	小七孔-1 XQK-1	黔南州荔波县 Libo, Qiannan	107°53′E,25°24′N	425	326	18.3	1 269	1 357			
	鼎罐城-1 DGC-1	黔南州福泉市 Fuquan, Qiannan	106°14′E,27°02′N	1 020	256	14.0	1 178	1 220			
2	农院-1 NY-1	贵阳市花溪区 Huaxi, Guiyang	106°39′E,26°26′N	1 119	246	14.9	1 256	1 178			
	西山-40 XS-40	贵阳市花溪区 Huaxi, Guiyang	106°66′E,26°42′N	1 106	246	14.9	1 256	1 178			
	紫秋 ZQ	铜仁市万山区 Wanshan, Tongren	109°11′E,27°31′N	756	293	13.7	1 263	1 378			
	高坡-1 GPi-1	花溪区高坡乡 Gaopo, Huaxi	106°27′E,26°11′N	1 500	253	14.1	1 286	1 203			
3	茂兰-11 ML-11	黔南州荔波县 Libo, Qiannan	107°53′E,25°24′N	527	323	15.3	1 273	1 752			
	锦屏-1 JP-1	黔东南州锦屏县 Jinping, Qiandongnan	109°18′E,26°70′N	512	318	16.4	1 086	1 367			
4	东坡-1 DP-1	贵阳市花溪区 Huaxi, Guiyang	106°68′E,26°42′N	1 203	246	14.9	1 256	1 178			
	西山-29 XS-29	贵阳市花溪区 Huaxi, Guiyang	106°66′E,26°42′N	1 106	246	14.9	1 256	1 178			
5	茂兰-5 ML-5	黔南州荔波县 Libo, Qiannan	107°53′E,25°15′N	527	323	15.3	1 273	1 752			
	茂兰-17 ML-17	黔南州荔波县 Libo, Qiannan	107°53′E,25°24′N	527	323	15.3	1 273	1 752			
6	习水-4 XS-4	遵义市习水县 Xishui, Zunyi	106°17′E,28°35′N	1213	268	13.1	1 053	1 109			
	小七孔-3 XQK-3	黔南州荔波县 Libo, Qiannan	107°53′E,25°24′N	425	326	18.3	1 269	1 357			
7	农科院-1 NKY-1	花溪金农社区 Jinnong community, Huaxi	106°67′E,26°50′N	1 113	246	14.9	1 256	1 178			
	农科院-2 NKY-2	花溪金农社区 Jinnong community, Huaxi	106°67′E,26°50′N	1 113	246	14.9	1 256	1 178			
8	红地球 Red Globe	引种至花溪 Introduction to Huaxi	106°68′E,26°40′N	1 128	246	14.9	1 256	1 178			
9	水晶 Crystal	引种至花溪 Introduction to Huaxi	106°68′E,26°40′N	1 128	246	14.9	1 256	1 178			

	表1	试验材料原生地及生态环境
Table 1	Primary place a	and ecological environment of field test materials

26°40′N,)。树龄 12 a(年)以上,该地平均海拔 1128 m,年日照 1 256 h,年均温 14.9 ℃,无霜期平 均 246 d,年降水量 1 178.3 mm。水力结构参数测 定试验在贵州大学贵州省果树工程技术研究中心 进行。

1.2 环境因子统计

月平均气温从中国气象网统计查询获得,月均 相对湿度、月降水量数据由贵州省贵阳市花溪区气 象站提供,结果如表2所示。

表 2 贵阳市花溪区 2019 年环境因子试验月统计值

 Table 2
 The environmental factors statistic vaues in test month of Huaxi, Guiyang

		• •	
月份 Month	月均温 Monthly average temperature/℃	平均相对湿度 Average relative humidity/%	月降水量 Monthly precipi- tation/mm
5	19.6	80.2	94.4
6	22.3	81.1	314.4
7	27.4	83.2	155.3
8	24.7	74.4	82.1
9	18.2	73.8	70.7

1.3 试验设计

于 2019 年 5 月中旬(春夏交替)、7 月中旬(夏季)、9 月中旬(秋季)对 9 个种共 24 个基因型 12 a 生大田种植葡萄当年生新梢茎段与叶片水力结构特征进行研究,在 7:00—7:30 对试材中部形态相似的健康功能叶片破坏性取样(保留茎段 3~5 cm)3 份材料后,放入冰盒迅速带回实验室,水势与水力结构特征测定各取 3 份材料,每份材料使用 1 次。

1.4 方法

参照李菲¹⁶的方法测定导水率(Kh)、茎比导率 (Ks)、叶比导率(LSC)和胡伯尔值(Hv),其参数意 义及计算方法如下:

导水率(Kh)代表单位时间、单位压力梯度下草 酸溶液的通过量,导水率越大,则证明茎中相应含 有更多的导水组织,导水能力较强。其计算公式 为:Kh=F/ΔP(F:通过离体茎段的草酸流量;ΔP:单 位压力梯度)。

茎比导率(Ks)代表茎段的水分利用效率,其计 算公式为:Ks=Kh/AW。

叶比导率(LSC)代表单位叶片的水分利用效率,其计算公式为:LSC=Kh/LW。

胡伯尔值(Hv)代表输水组织的发达程度,即茎段与叶片的输水效率,其计算公式为:边材横截面

积(对于1a生枝条为茎段横截面积)除以茎段末端的叶面积,Hv=AW/LW。

导水率利用改良的冲洗法测定,输液袋装满草 酸溶液挂起产生压力差,软管内径为2mm,茎段连 接方向与植物导管运输水分方向一致,茎段两端均 接软管,连接时在水中进行,防止空气进入茎段,产 生"空穴现象",软管一端接茎段,为防止水分蒸发, 另一端接装上棉花的小号自封袋。叶片水势(Leaf water potential,LWP)采用 WPC-4 水势仪进行测定。

1.5 数据处理

数据处理及其生成表格采用 Microsoft Excel 软件,采用 IBM SPSS 21 进行方差、主成分分析及相关性计算。利用隶属函数对不同种群、基因型野生葡萄的各项水力结构特征参数进行定量转化,计算每个种群、基因型各参数的水力结构特征隶属平均值,用平均值作为野生葡萄水力结构特征能力的鉴定指标,平均值越大,水力结构特征越好。与植物水力结构特征呈正相关的参数采用隶属函数,R(X_{ij})=(X_{ij}-X_jmin)/(X_jmax-X_jmin);与植物水力结构特征 呈负相关的参数采用反隶属函数,R(X_{ij})=1-(X_{ij}-X_jmin)/(X_jmax-X_jmin); i种类 j参数的水力结构特征隶属函数值,X_{ij}表示 i 种类 j 参数的测定值,X_jmax</sub>和 X_jmin表示所有品种中某一参数的最大值和最小值。

2 结果与分析

2.1 贵州野生葡萄资源的水力结构特征鉴定及综 合评价

2.1.1 不同种群野生葡萄的水力结构特征 对贵州 葡萄属 7 个野生种水力结构特征研究结果(表 3)表 明,毛葡萄、刺葡萄、腺枝葡萄、美丽葡萄、葛藟葡萄 的 Kh 和 Ks 均高于欧美杂种葡萄,其 Kh 与 Ks 能 力分别为 7.78~9.5 (10³ g·m·MPa⁻¹·s⁻¹)、126.9~ 168.88 (10⁴ m·MPa⁻¹·s⁻¹),其中仅有葛藟葡萄 Kh、Ks 显著高于 CK。网脉葡萄 Kh 低于 CK 仅有 6.00× 10³ g·m·MPa⁻¹·s⁻¹,Ks 介于 CK 之间为 87.97×10⁴ m·MPa⁻¹·s⁻¹;华东葡萄 Ks 低于 CK 为 75.17×10⁴ m·MPa⁻¹·s⁻¹,Kh 介于 CK 之间为 6.43×10³ g·m·Mpa⁻¹·s⁻¹。 叶片水力参数 LSC 中,除刺葡萄不显著低于 CK 之外,其余种群都显著高于 CK,为 9.62~24.42(10⁴ m·MPa⁻¹·s⁻¹)。腺枝葡萄、美丽葡萄、葛藟葡萄的 LWP 显著高于 CK,毛葡萄、刺葡萄低于 CK 但差异不显

赵书阳,等:贵州野生葡萄水力结构特征鉴定及季节变化规律

表 3 不同种群间野生葡萄的水力结构特征差异

Table 3	The different species hydraulic architecture of wild Vitis							
种	导水率	茎比导率	叶比导率	叶片水势	胡伯尔值			
Species	$Kh/(\times 10^3 \text{ g} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1})$	$Ks/(\times 10^4 \text{ m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1})$	$LSC/\!(\times 10^4m\cdot MPa^{1}\cdot s^{1})$	LWP/MPa	Hv			
毛葡萄 Vitis quinquangularis Rehd.	7.78 abc	126.90 b	9.62 e	-1.22 d	0.12 cd			
刺葡萄 V. davidii Foëx.	8.90 ab	146.41 ab	8.00 f	-1.22 d	0.11 cd			
腺枝葡萄 V. adenoclada Hand-Mazz.	7.90 abc	116.30 bc	11.25 cd	-0.96 b	0.13 bc			
网脉葡萄 V. wilsonae Veitch.	6.00 d	87.97 cd	12.70 bc	-1.45 e	0.11 cd			
美丽葡萄 V. bellula (Rehd.) W. T. Wang	8.28 ab	133.89 b	24.42 a	-0.89 a	0.33 a			
葛藟葡萄 V. flexuosa Thunb.	9.52 a	168.88 a	9.87 de	-0.93 ab	0.17 b			
华东葡萄 V. pseudoreticulata W. T. Wang	6.43 cd	75.17 d	13.36 b	-1.44 e	0.11 cd			
欧洲葡萄 V. vinifera L.	6.39 cd	85.54 cd	8.04 f	-1.17 d	0.07 e			
欧美杂种 V. vinifera L.×V. labrusca L.	7.36 bcd	116.18 bc	8.14 f	-1.08 c	0.09 de			

注:表中数据为平均值,测定结果的多重比较采用新复极差测验。不同小写字母表示在 p < 0.05 显著差异。下同。

Note: The data is average value according to Duncan's multiple range tests. Different small letters represent significant differences at p < 0.05. The same below.

著,网脉葡萄、华东葡萄显著低于 CK。

综上发现,野生葡萄水力结构有差异,相较于 CK 有高有低,7 个种野生葡萄 Hv 均显著高于 CK, 说明原生种群野生葡萄的水分转运效率更高效。但 由于上述结果为种群中各基因型总体表征,只有进 行基因型比较才能鉴定出优秀野生葡萄资源。 2.1.2 毛葡萄种内不同基因型的水力结构特征 根据潘学军等¹¹¹报道,贵州野生葡萄资源中毛葡萄分布范围最广、发现数量最多。对毛葡萄种群内 8 个基因型研究结果(表 4)表明,毛葡萄种群内各基因型LSC 差异不显著,为 8.68~10.25(10⁴m·MPa⁻¹·s⁻¹);同为衡量叶片水分状况的 LWP 各基因型差异显著,范

	表 4	毛葡萄种群内不同基因型的水力结构特征
Table 4	The different genot	ype hydraulic architecture in specie of <i>Vitis quinquangularis</i> Rehd.

基因型 Genotype	导水率 Kh/(×10³ g·m·MPa ⁻¹ ·s ⁻¹)	茎比导率 Ks/(×10 ⁴ m·MPa ⁻¹ ·s ⁻¹)	叶比导率 LSC/(×10 ⁴ m·MPa ⁻¹ ·s ⁻¹)	叶片水势 LWP/MPa	胡伯尔值 Hv
花溪-9 HX-9	14.45±0.76 a	239.16±19.53 a	10.10±0.33 ab	-0.56±0.03 a	0.22±0.02 a
鼎罐城-1 DGC-1	10.71±0.79 b	138.02±14.22 b	8.68±0.21 ab	-1.81±0.05 d	0.12±0.01 b
农院-11 NY-11	10.35±0.87 b	123.68±14.82 bc	9.41±1.90 abc	-0.98±0.04 b	0.12±0.02 b
东坡-10 DP-10	6.45±0.67 c	129.79±11.19 b	8.98±0.40 abc	-1.02±0.04 b	0.12±0.02 b
小七孔-1 XQK-1	6.28±0.69 c	117.75±6.19 bc	9.36±0.92 abc	-1.94±0.05 e	0.11±0.01 b
花溪-4 HX-4	5.91±0.79 c	104.42±12.00 c	10.31±0.41 a	-1.48±0.11 c	0.11±0.02 b
花江-1 HJ-1	5.87±0.79 c	116.92±12.54 bc	10.25±0.44 ab	-1.39±0.08 c	0.11±0.02 b
关岭-1 GL-1	2.19±0.57 d	45.44±11.75 d	9.89±0.46 abc	-0.61±0.04 a	0.04±0.02 c

围为-0.56~-1.94 MPa。

毛葡萄种群内各基因型茎段水力结构参数表现 差异较大。Kh显著表现为优、良、中、差4个水平, 该参数为2.19~14.45(10³g·m·MPa⁻¹·s⁻¹),其中以'花 溪-9'Kh表现优秀,'农院-11''鼎罐城-1'Kh表现良 好;Ks也呈现水平差异,其中'花溪-9'最佳达到 239.16×10⁴m·MPa⁻¹·s⁻¹,'关岭-1'能力最低,仅为 45.44×10⁴m·MPa⁻¹·s⁻¹,剩余试材Ks差异不显著。

综上,毛葡萄各基因型间 Kh、Ks、LWP 差异显著,LSC 差异不显著,故毛葡萄各基因型 Hv 为0.11~0.12。唯有'花溪-9'因为其茎段高效运水与利

用能力展现出极高的 Hv 能力(0.22); '关岭-1'因为 其茎段水分能力不佳造成其 Hv 仅有 0.04。通过结 果可推测,稳定、高效的叶片水分利用机制是野生 毛葡萄资源的种群优势,在此基础上, '花溪-9'茎段 高效用水机制使其拥有极佳的水力结构特征。

2.1.3 刺葡萄种内不同基因型的水力结构特征 如 表 5 所示, 刺葡萄种内各基因型茎段水力结构中, 除'紫秋'Kh达到 12.47×10³g·m·MPa⁻¹·s⁻¹, 剩余试材 差异不显著, 其能力为 7.19~8.46(10³g·m·MPa⁻¹·s⁻¹); '紫秋''高坡-1'的 Ks 数值相当, 分别为 185.52、 181.11, 显著高于'西山-40'与'农院-1'的 126.68、 第37卷

表 5 刺匍匐种群内不同基因型的水刀结构特征									
Table 5 The different genotype hydraulic architecture in specie of V.davidii Foëx.									
基因型	导水率	茎比导率	叶比导率	叶片水势	胡伯尔值				
Genotype	$Kh/(\times 10^3 \text{ g} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1})$	$Ks/(\times 10^4 \text{ m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1})$	$LSC/(\times 10^4 \mathrm{m}\cdot\mathrm{MPa^{-1}\cdot s^{-1}})$	LWP/MPa	Hv				
紫秋 ZQ	12.47±0.83 a	185.52±13.97 a	8.61±0.23 ab	-0.71±0.04 a	0.15±0.01 a				
高坡-1 GP-1	7.47±0.80 b	181.11±10.76 a	6.30±0.21 c	-1.33±0.03 b	0.11±0.02 b				
西山-40 XS-40	8.46±0.78 b	126.68±14.12 b	8.24±0.26 b	-1.60±0.03 c	0.10±0.02 bc				
农院-1 NY-1	7.19±0.76 b	97.33±10.52 c	8.87±0.23 a	-1.24±0.10 b	0.09±0.01 c				

97.33(10⁴ m·MPa⁻¹·s⁻¹)。相较于茎段,该种群各基 因型叶片的水力参数复杂,'紫秋'LSC、LWP 都表 现优秀,'农院-1'在 LWP 为-1.24 MPa 的情况下, LSC 表现为该种群最高,达到了 8.87×10⁴ m·MPa⁻¹·s⁻¹;'西山-40'的 LSC 优于'高坡-1',但前 者的 LWP 为-1.60 MPa,显著低于后者的-1.33 MPa,故刺葡萄种群内各基因型 Hv 虽有差异,但整 体在 0.09~0.11 范围内,'紫秋'因为其优秀的茎叶 水力结构能力,Hv 达到 0.15。

2.1.4 野生葡萄水力结构特征综合评价 (1)不同 野生葡萄资源水力结构特征的隶属函数分析。将 供试葡萄 24 个基因型的水力结构特征进行隶属函数综合评价,结果如表 6 所示。其综合评价值(CEV)为 0.216~0.751,供试野生葡萄水力结构特征能力位次居上(X>0.5)、表现优秀的有 6 个基因型,其中仅有毛葡萄'花溪-9'达到 0.751,表现极佳;剩余野生葡萄中,共有 13 个基因型位次居中(0.25<X<0.5)表现一般,CEV 为 0.257~0.426;网脉葡萄'东坡-1'、毛葡萄'关岭-1'、'小七孔-1'位次居后(X<0.25)表现不佳,CEV 分别为 0.235、0.232、0.216。

通过基因型的综合评价发现,与种间评价不同 的是,没有出现某个种群个体领先的局面,表现优

	表 6	野生葡萄水力结构特征各指标隶属函数值
Table 6	The wild V	itis genotypes membership value of hydraulic architecture

	廿日副	隶属函数值 Membership value					(4) 人 44、五 (人	水力结构特征排序
गम Species	奉囚型 Genotype	导水率 Kh	茎比导率 Ks	叶比导率 LSC	叶片水势 LWP	胡伯尔值 Hv	——综合性评价 CEV	Ranking of hydraulic architecture
1	花溪-9 HX-9	1.000	1.000	0.199	1.000	0.546	0.751	1
5	茂兰-5 ML-5	0.476	0.504	1.000	0.618	1.000	0.720	2
5	茂兰-17 ML-17	0.519	0.418	0.889	0.590	0.750	0.633	3
6	习水-4 XS-4	0.772	0.684	0.185	0.913	0.413	0.593	4
2	紫秋 ZQ	0.838	0.715	0.121	0.908	0.337	0.584	5
3	茂兰-11 ML-11	0.557	0.474	0.319	0.903	0.396	0.530	6
1	农院-11 NY-11	0.665	0.409	0.104	0.699	0.255	0.426	7
6	小七孔-3 XQK-3	0.419	0.597	0.189	0.539	0.364	0.422	8
1	东坡-10 DP-10	0.347	0.440	0.141	0.665	0.225	0.364	9
2	高坡-1 GP-1	0.431	0.704	0.000	0.427	0.221	0.357	10
4	西山-29 XS-29	0.352	0.197	0.424	0.519	0.239	0.346	11
9	水晶 Crystal	0.421	0.370	0.097	0.621	0.144	0.331	12
1	鼎罐城-1 DGC-1	0.693	0.482	0.125	0.095	0.243	0.328	13
3	锦屏-1 JP-1	0.374	0.268	0.200	0.536	0.162	0.308	14
1	花江-1 HJ-1	0.300	0.374	0.207	0.396	0.221	0.300	15
\overline{O}	农科院-2 NKY-2	0.367	0.184	0.372	0.349	0.228	0.300	15
2	农院-1 NY-1	0.407	0.274	0.135	0.513	0.154	0.296	17
2	西山-40 XS-40	0.511	0.424	0.102	0.223	0.191	0.290	18
$\overline{7}$	农科院-1 NKY-1	0.324	0.149	0.364	0.383	0.211	0.286	19
1	花溪-4 HX-4	0.303	0.311	0.210	0.345	0.219	0.278	20
8	红地球 Red Globe	0.342	0.213	0.091	0.558	0.081	0.257	21
4	东坡-1 DP-1	0.268	0.254	0.247	0.218	0.189	0.235	22
1	关岭-1 GL-1	0.000	0.007	0.188	0.964	0.000	0.232	23
1	小七孔-1 XQK-1	0.334	0.379	0.162	0.000	0.206	0.216	24

秀的 6 个基因型来自 5 个种群。这说明对不同基因型进行隶属函数评价的结果更加公正、准确。

2)野生葡萄水力结构特征主要贡献因子。由 于水力结构特征各指标单位不同,且数值上差异较 大,现通过主成分分析对不同种群野生葡萄水力结 构主成分指标分析与鉴定。腺枝葡萄 Z2 成分特征 值未达 1.000 标准但其贡献率达到 96.462%,故列 入统计,结果如表 7 所示。根据贡献率判定,各种 群水力结构指标主要因子:毛葡萄为 Ks 与 LSC;刺 葡萄、美丽葡萄、葛藟葡萄为 Hv 与 LSC;腺枝葡萄 为 Kh 与 LWP;网脉葡萄为 Hv 与 Kh;华东葡萄为 LSC 与 LWP。

种 Species	主成分 PC	导水率 Kh	茎比导率 Ks	叶比导率 LSC	叶片水势 LWP	胡伯尔值 Hv	特征值 Eigenvalues	累计贡献率 Cumulative contribution/%
1	z1	0.330	0.339	-0.026	-0.760	0.338	2.904	58.079
	z2	-0.173	0.033	0.689	0.554	0.065	1.225	82.575
2	z1	0.290	0.246	0.015	0.268	0.301	3.213	64.270
	z2	0.188	-0.397	0.646	0.189	-0.056	1.544	95.141
3	z1	0.490	0.252	0.240	0.092	0.253	3.918	78.368
	z2	-0.119	-0.086	-0.030	1.031	-0.145	0.905	96.462
4	z1	0.018	0.259	0.267	0.285	0.302	2.579	51.579
	z2	0.659	0.344	-0.264	-0.194	0.082	1.850	88.585
5	z1	0.174	0.352	0.043	0.313	0.366	3.210	64.207
	z2	0.467	-0.192	0.526	-0.087	-0.025	1.501	94.220
6	z1	0.449	0.908	0.111	0.806	0.943	2.579	51.579
	z2	0.865	-0.356	0.974	-0.161	-0.046	1.850	88.585
\bigcirc	z1	0.215	0.260	0.262	0.176	0.259	3.563	71.251
	z2	0.488	-0.307	-0.250	0.625	-0.270	1.165	94.548
合计	z1	0.303	0.304	0.179	0.243	0.332	2.592	51.832
Total	z2	-0.355	-0.351	0.580	0.014	0.304	1.507	81.968

表 7 野生葡萄水力结构指标贡献率分析 Table 7 The hydraulic architecture cumulative contribution analysis of wild *Vitis*

从结果来看毛葡萄种群的水力结构能力表现 优秀,因其2个主贡献因子都代表水分利用效率; 刺葡萄、美丽葡萄、葛藟葡萄表现良好,整体水分能 转运能力与叶片水分利用率占比较高;腺枝葡萄、 网脉葡萄表现一般,其水分能力主要是Kh决定,利 用效率不高;华东葡萄最差,其主贡献因子都为叶 片参数,证明其茎段能力不强。野生葡萄总体主成 分主要贡献因子为LSC与Hv,其中通过LSC能解 释 81.968%野生葡萄的水力结构特征,说明在原生 于喀斯特地区的野生葡萄资源中,叶片高效水分利 用能力才是资源优秀(毛葡萄、美丽葡萄)的关键。

2.2 贵州野生葡萄资源水力结构特征的季节变化 规律

2.2.1 不同种群野生葡萄水力结构特征季节变化规律如图1所示,在对野生葡萄种群水力结构特征季节变化的研究中,除华东葡萄外,剩余野生种群的茎段水力结构特征呈现为夏季(7月)水力结构特征表现最高、春夏交替(5月)居中、秋季(9月)最低的季节变化规律,且7月相较于5月、9月差异显

著,5月与9月差异不显著。结合表3可以看出,水 力结构特征会随生态环境因子改变而变化。即5— 7月时气温上升、雨量充沛的环境为野生葡萄提供 适宜的生长条件,在此期间野生葡萄的茎段水力参 数大幅度增长,Kh与Ks分别增长了14%、11.2%; 当进入9月季节转秋、气温下降,野生葡萄开始进 入落叶期,叶片生理能力减弱导致向茎段索水需求 减小,且此期间植株根压减小,二者共同作用导致 野生葡萄茎段运水能力下降,相较于7月时Kh与 Ks分别下降了19.8%、20.3%。

LSC 季节变化规律为:5 月最高、7 月居中、9 月 最低,各季节间降幅较小(美丽葡萄除外,其降幅 13%),仅为 7%。各种群 LWP 虽呈现与茎段水力结 构季节变化相同的趋势,但变幅较小,仅在 0.16 MPa 左右。

在表示茎-叶水分转运能力的参数 Hv 中,各种 群虽有变幅不同的季节变化规律,但都高于 CK。 2.2.2 种群内不同基因型野生葡萄水力结构特征季 节变化规律 如图 2 所示,毛葡萄、刺葡萄种群内各







1~8 为毛葡萄花溪-9、花溪-4、农院-11、关岭-1、花江-1、东坡-10、小七孔-1、鼎罐城-1;9~12 为刺葡萄农院-1、西山-40、紫秋、高坡-1。
 1-8 are *Vitis quinquangularis* Rehd. HX-9, HX-4, NY-11, GL-1, HJ-1, DP-10, XQK-1, DGC-1;9-12 are *V. davidii* Foëx. NY-1, XS-40, ZQ, GP-1.
 图 2 不同基因型野生葡萄水力结构特征的季节性变化

Fig. 2 Different genotypes hydraulic architecture in season change of wild Vitis

基因型水力结构的季节变化与图1趋势相同。刺 葡萄各基因型所有指标与毛葡萄的 Kh、Ks、LWP、 Hv 都表现出7月最高、5月居中、9月最低的季节变 化规律。毛葡萄种群中'花溪-9'的 Ks 季节变化规 律表现为7月最高、9月居中、5月最低,这说明该 基因型在雨量减少、气温降低的季节内依然保持高 效的茎段水分利用机制。毛葡萄'东坡-10''小七 孔-1'LSC 都在7月最高,但'东坡-10'LSC 能力5 月相较于7月差异不显著、'小七孔-1'差异显著; '农院-11'LSC季节变化符合整体规律,但7月相较 于5月降幅为28%,远高于该种群这一时期平均降 幅值(3%)。

2.3 野生葡萄水力结构特征与环境因子及指标间 **Pearson**分析

如表8所示,不同环境因子与各水力参数相关 性不同,其中月均温、月降水量分别与 Kh、Ks、Hv 关系呈极显著正相关,相关性范围分别为0.715~ 0.824、0.758~0.918。平均相对湿度只与 Hv 呈极显 著正相关,与剩余参数呈不显著正相关。而 LSC 与 月均温呈不显著负相关,与平均相对湿度、月降水

量呈不显著正相关。所以环境因子对野生葡萄的 水力结构特征参数影响程度顺位为:月降水量、月 均温、平均相对湿度,且前二者对水力参数的影响 远远高于后者。环境因子对野生葡萄 LSC 影响极 小且相关系数趋近于 0,这说明野生葡萄叶片 LSC 基本不受环境因子变化影响。各水力结构特征参 数之间也存在一定相关性,同为茎段参数的 Kh、Ks 与同为叶片参数的 LSC、LWP 两两之间相关程度最 大,相关系数分别为0.833、0.755;作为衡量植物植 物生长投入量的参数 Hv 与各个参数相关程度都 高,相关系数为0.406~0.684,证明任何水力参数的 提高都有利于野生葡萄生长发育:Kh 作为基础参 数, 与 Ks、Hv、LWP 相关性极高, 系数为 0.684~ 0.833:Ks 与叶片水力参数 LSC、LWP 呈负相关则证 明叶片水分摄入会减小茎段的水分利用。

综上所述,Kh、Ks、LWP 受月降水量、月均温影 响较大:Hv变幅受各环境影响:各野生葡萄LSC 受 环境因子影响极小。各水力结构参数间 Kh 对 Ks、 LWP 影响较大:LSC 与茎段参数相关性较小:各参 数都与 Hv 存在极高相关性。

0.676**

0.755**

1

 0.406^{*}

1

Table 8	Correlation values (Pearson values) of environmental factor with hydraulic architecture and between parameters								
	月均温 Monthly average temperature	平均相对湿度 Average relative humidity	月降水量 Monthly precipitation	导水率 Kh	茎比导率 Ks	叶比导率 LSC	胡伯尔值 Hv	叶片水势 LWP	
导水率 Kh	0.824**	0.202	0.918**	1					
茎比导率 Ks	0.715**	0.235	0.758**	0.833**	1				
叶比导率	-0.054	0.074	0.051	-0.091	-0.202	1			

0.684**

0.755**

0.615**

-0.455*

表 8 野生葡萄水力结构参数与环境因子及各水力参数间的相关性(Pearson 系数)

注:*和**分别表示在 p < 0.05 和 p < 0.01 差异显著, n=216。

0.780**

0.072

0.853**

0.518*

Note: * and ** represent significant difference at p < 0.05 and p < 0.01, respectively. n=216.

0.785**

0.879**

3 讨 论

LSC 胡伯尔值

Ηv

LWP

叶片水势

不同种群、基因型野生葡萄的水力结构差异原 3.1 치

植物在对环境长期适应中,通过调节木质部结 构来适应外界环境条件变化,从而达到水分运输过 程中有效性与安全性的协调统一印。本研究对野生 葡萄种群的水力结构特征研究发现,这些种群的水 分利用效率都高于外来种群,多样化的水分适应机 制可能对维持其水力安全起关键作用[18-20],将这些 野生葡萄种群分为3类:(1)水分摄入提高:网脉葡 萄、葛藟葡萄在适宜其生长发育的时期内大量吸 水,进行形态积累使其增加更多源。(2)水分高效利 用:不同种群葡萄水分利用高低各异,其中毛葡萄、 刺葡萄表现优秀。毛葡萄'关岭-1'的茎段参数不佳 的情况下,叶片参数 LSC、LWP 却很高,这反映植物

调节自身水分动态平衡的过程,刘晓燕等四也认为 这一过程是植物为适应环境水分的变化而形成的 保护其正常生长发育一种生态策略。(3)形态结构 突出:美丽葡萄、腺枝葡萄、华东葡萄的水力结构特 征表现具有差异,它们各自凭借独特的形态结构产 生不同水分运输机制。David^[22]认为植物体内水分 运输差异是形态结构的表征。美丽葡萄较小叶面 积表现出优秀的水力参数;腺枝葡萄植株细被腺毛 以减少水分散失或者增加对小降雨量与冷凝水的 利用[23],华东葡萄茎段极早的木质化可能有助于其 器官功能性稳定。Barotto^[24]通过对同一生境下桉属 木本赤尾桉(E. camaldulensis)与多枝桉(E. viminalis)水力结构特征研究发现,同属的植物为适应生境 环境条件,会调整叶片中各功能组织生长的侧重 性,且茎段组织功能组织结构很难被生境同化,这 也佐证了本研究认为种群间水力结构特征的差异 原因为遗传特异性的观点。

营养器官受环境影响较大,植物的分类主要依 据生殖器官,同一种群的植物营养器官可能受生境 影响产生功能差异[25]。本研究中毛葡萄种群中不 同生境下的基因型'关岭-1'叶片水分利用能力与 '花溪-9'差异不大,二者茎段能力却差异明显,同 一生境下的基因型'花溪-9'与'花溪-4'的茎段参 数也存在着较大差异。任菲宏等师在对贵州野生 葡萄抗旱性的鉴定中,发现毛葡萄'花溪-9'与'花 溪-4'的抗旱性差异明显,与本研究毛葡萄不同基 因型水力结构特征差异结果相一致。通过对刺葡 萄种群内各基因型的水力结构特征研究,发现该种 群并未出现类似于毛葡萄种群内各基因型 LSC 都 稳定高效的趋势。刺葡萄种群在参数 LSC、LWP、 Ks 中值最低的基因型分别为'高坡-1''西山-40' '农院-1', 而这3个基因型的 Kh 并无显著差异, 所以笔者猜测该种群不同基因型的野生葡萄在进 行水分转运时,器官间应存在平衡机制,当一方表 现不佳的情况下,会提高另一方,保证其体内进行 水分转运和生理活动用水,但因为试验进程与研究 思路的原因,现无法对这些问题进行深入研究。综 合对种内不同基因型野生葡萄的水力结构特征研 究,笔者推测其差异的原因是营养器官功能性差 异,需通过功能结构观察(如导管结构、叶片组织 等),结合原生地气候等地理信息,才能深入探究差 异原因。

3.2 野生葡萄不同季节的水力结构特征

环境因子作用于植物的各种生理功能,其中水 分是限制植物生长的主要因子之一[26]。水分对植物 生理过程、外部形态构建、生长发育状况以及区域 内植物适应性起决定性的作用。本文研究结果发 现,野生葡萄的叶片水力能力存在季节性变化,但 其变化的原因更偏向为叶片自身的功能性改变,受 环境因子影响较小。温度高低与空气湿度直接影 响叶片生理功能响应机制,本研究中发现野生葡萄 的水力结构特征在气温低、雨量匮乏的季节表征 低:温度高、雨量充沛的季节里明显升高。本研究 通过 Pearson 分析,发现温度、月降水量对除 LSC 外的水力参数影响极大,这与李吉跃等四在刺槐 (Robinia pseudoacacia L.)、王丁^[10]在喀斯特地区常 绿阔叶树种与落叶阔叶树种水分生理的研究中得 到的结果类似四。一个周期内环境因子改变会影响 植物机制,适宜的气候条件能促使野生葡萄的生理 机能加强,不适的环境因子也会降低其机制的活跃 性[28]。Song 等[29]在中国东北温带森林落叶树种水力 结构特征的研究也认为气温下降、降雨减少会导致 茎段出现木质化,叶片出现老化、凋落等生理现象, 这些环境因子的改变会造成水力结构特征的下降。 通过其他物种上环境因子对水力结构特征的影响, 笔者可以认为原生于贵州的野生葡萄资源在典型喀 斯特生境下已经形成了不同的水分转运方式,相比 于外来种群更加适应本地区气候。但本研究只针对 野生葡萄茎叶的水力结构特征,并未进行植株整体 水力结构与环境因子的响应机制研究,这也可作为 植物水力结构特征季节变化规律今后的研究方向。

3.3 野生葡萄不同水力结构特征指标间的关系

本研究结果表明,野生葡萄水力结构特征虽存 在差异,但存在一定的协同变化趋势。结合各参数 意义与 Pearson 分析发现,表示茎段运水能力的 Kh 与代表茎段输水效率的 Ks、叶片贮水能力的 LWP 呈正相关关系,这说明 Kh 能力上升会提高 Ks、 LWP;代表叶片水分能力的 LSC 与 LWP 呈正相关 关系,但结果中 LWP 没有随 LSC 升高而升高的趋 势。因此,笔者认为可以将茎段、叶片视为植株体 内水分运输的通道和容器,Kh 与 Ks 分别代表通道 内的流量与有效输水面积,LWP 代表该容器的容 积,LSC 为控制 2 个器官间水分转运流量与效率的 端口;上述任意组件变化,都会引起衡量水分转运

报

效率的 Hv 变化,而 Pearson 分析也表明 Hv 与所有参数都呈正相关关系。

本试验取样茎段长度基本一致,野生葡萄所表 现出 Kh 差异的原因是管径大小与导管密度,即 Kh 与 Ks 关系最密切。Zhu 等^[30]通过对西双版纳地区 23个代表性木本种类研究发现,管径较大的试材输 水阻力小、耗能小、水分传输效率高,管径较小的试 材则反之。同理在不同种群的野生葡萄中,因为形 态结构差异造成器官中功能结构占比不同,导致水 力参数出现差异。当该结构占比不能满足植物的 生理需求,野生葡萄变化分生出新目功能性更强的 器官以提高生理能力,甚至通过进化来适应环境。 如毛葡萄叶片背部密生茸毛以减小叶片水分蒸发 的高效用水机制,美丽葡萄通过密而多的小叶片减 小茎段运水过程的损耗等。所以对特殊植物进行 深入的形态器官、功能结构静态与动态连续观察, 再结合植物系统发育学,可进一步了解植株形态与 进化、生境间是否存在协同关系³¹¹,从而更全面地认 知植物的水分生理系统。

4 结 论

贵州生境下野生葡萄资源种群间水力结构特 征存在差异,以毛葡萄综合表现最佳;水力结构特 征具有明显季节变化规律,其中7月(夏季)最强; 月降水量、月均温对水力结构特征的影响较大;'花 溪-9'具有高效的叶片水分利用与茎段水分转运能 力,可作为喀斯地区抗旱葡萄资源。

参考文献 References:

[1] 李吉跃,翟洪波.木本植物水力结构与抗旱性[J].应用生态学报,2000,11(2):301-305.

LI Jiyue, ZHAI Hongbo. Hydraulic architecture and drought resistance of woody plants[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2000, 11(2): 301-305.

- [2] ZHANG Z D, HUANG M B, YANG Y N, ZHAO X F. Evaluating drought- induced mortality risk for *Robinia pseudoacacia* plantations along the precipitation gradient on the Chinese Loess Plateau[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2020, 284:107897.
- [3] MCCULLOH K A, JOHNSON D M, JOSHUA P, BRANDON M N, MEINZER F C, BARBARA L. A comparison of hydraulic architecture in three similarly sized woody species differing in their maximum potential height[J]. Tree Physiology, 2015, 35 (7): 723-731.

- [4] EWERS F W, ZIMMERMANN M H. The hydraulic architecture of balsam fir (*Abies balsamea*) [J]. Physiologia Plantarum, 1984, 60(4): 1399-3054.
- [5] ZIMMERMANN M H. Hydraunic architecture of some diffuseporous trees[J]. Canadian Journal of Botany, 1978, 56(18): 2286-2295.
- [6] DRAKE P L, PRICE C A, POOT P, VENEKLAAS E J. Isometric partitioning of hydraulic conductance between leaves and stems: Balancing safety and efficiency in different growth forms and habitats[J]. Plant, Cell & Environment, 2015, 38: 1628-1636.
- [7] CARVAJAL M, COOKE D T, CLARKSON D T. Responses of wheat plants to nutrient deprivation may involve the regulation of water-channel function[J]. Planta, 1996, 199(3): 372-381.
- [8] HOEBER S, LEUSCHNER C, KÖHLER L, DAGOBERTO A A, BERNHARD S. The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate[J]. Forest Ecology and Management, 2014, 330: 126-136.
- [9] ZHU S D, CHEN Y J, CAO K F, YE Q. Interspecific variation in branch and leaf traits among three *Syzygium* tree species from different successional tropical forests[J]. Functional Plant Biology, 2015, 42(4): 423-432.
- [10] 王丁.喀斯特地区六种苗木水分生理与抗旱性研究[D].南京: 南京林业大学,2009.
 WANG Ding. A study on the relationship between water physiological characteristic and drought resistance of 6 tree species seedlings in Karst area[D]. Nanjing: Nanjing Forestry Universi-
- ty, 2009.
 [11] 潘学军,李德燕,张文娥.贵州葡萄属野生种植物资源调查分析[J].果树学报,2010,27(6): 898-901.
 PAN Xuejun, LI Deyan, ZHANG Wen'e. Investigation and anal-

ysis of wild *Vitis* resources in Guizhou province[J]. Journal of Fruit Science, 2010, 27(6): 898-901.

- [12] 潘学军,张文娥,杨秀永.贵州喀斯特山区野生葡萄实生苗抗 旱机制研究[J].西北植物学报,2010,30(5):955-961.
 PAN Xuejun, ZHANG Wen'e, YANG Xiuyong. Drought resistance mechanism off our kinds of wild *Vitis* seedlings in Karst regions of Guizhou province[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(5): 955-961.
- [13] 颜培玲,潘学军,张文娥.野生毛葡萄水通道蛋白基因 VhPIP1
 的克隆及其在干旱胁迫下的表达分析[J].园艺学报,2015,42
 (2): 221-232.

YAN Peiling, PAN Xuejun, ZHANG Wen'e. Cloning of aquaporion gene *VhPIP1* in *Vitis heyneana* and its expression under drought stress[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2015, 42(2): 221-232.

[14] 仲伟敏,潘学军,刘伟,周金忠.野生毛葡萄'花溪-4'试管苗对 PEG 胁迫的形态及生理响应[J].西北农林科技大学学报(自然

科学版),2012,40(6):181-188.

ZHONG Weimin, PAN Xuejun, LIU Wei, ZHOU Jinzhong. Response of wild *Vitis quinquangularis* 'Huaxi-4' tube seedlings to PEG stress in morphology and physiology[J]. Journal of Northwest A & F University (Nature Science Edition), 2012, 40 (6): 181-188.

[15] 任菲宏,仲伟敏,张文娥,胡景铭,潘学军.喀斯特山区野生葡萄幼苗的抗旱性评价[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2019,47(1):98-106.

REN Feihong, ZHONG Weimin, ZHANG Wen' e, HU Jingming, PAN Xuejun. Drought resistance evaluation of wild *Vitis* seedlings in Karst region[J]. Journal of Northwest A & F University (Nature Science Edition), 2019, 47(1): 98-106.

[16] 李菲.野生毛葡萄液泡膜水通道蛋白基因的克隆与功能验证
[D].贵阳:贵州大学,2017.
LI Fei. Cloning and functional identification of *TIPs gene* from

Vitis quinquangularis [D]. Guiyang: Guizhou University, 2017.

- [17] MASHA V S, POORTER L, SCHNITZE S A, LARS M, EN-GELBRECHT B. The hydraulic efficiency-safety trade-off differs between lianas and trees[J]. Ecology, 2019, 100(5): 1-14.
- [18] 谭凤森. 桂西南北热带喀斯特季雨林木本植物的水力学特征研究[D]. 南宁:广西大学,2019.
 TAN Fengsen. Hydraulic characteristics of woody plants in a

northern tropical seasonal rain forest in Guangxi's southwest Karst landscaope[D]. Nanning: Guangxi University, 2019.

- [19] 刘存海.子午岭林区 3 种典型树木的水力结构特性比较[J]. 西北植物学报,2014,34(4): 835-842.
 LIU Cunhai. Architecture of three typical woody plants in Ziwuling Forest zone on the loess plateau [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(4): 835-842.
- [20] 关心怡. 栎属植物水力学特征与分布范围气候条件的关联性研究[D]. 南宁:广西大学,2018.
 GUAN Xinyi. Study on the characteristics relationship of hydraulic in ten quercus species with different distribution ranges and climates [D]. Nanning: Guangxi University, 2018.
- [21] 刘晓燕.树木水力结构模型与耐旱机制研究[D].北京:北京林 业大学,2003.

LIU Xiaoyan. Studies on the models of hydraulic architecture and mechanism of drought tolerance in trees species[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2003.

[22] DAVID Y T, APGAUA, DEBORAH M A, YOKO F I, MAURIZIO M, JON L, WILLIAM F L, SUSAN G L. Rainforest trees respond to drought by modifying their hydraulic architecture[J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(24): 12497-12491.

- [23] 龚容,高琼.叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展[J].植物生态学报,2015,39(3): 300-308.
 GONG Rong, GAO Qiong Research progress in the effects of leaf hydraulic characteristics on plant physiological functions[J].
 Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(3): 300-308.
- [24] BAROTTO A J, FERNANDEZ M E, GYENG J, MEYRA A, MEIER A M, MONTEOLIVA S. First insights into the functional role of vasicentric tracheids and parenchyma in eucalyptus species with solitary vessels: Do they contribute to xylem efficiency or safety?[J]. Tree Physiology, 2016, 36(12): 1485-1497.
- [25] 殷笑寒,郝广友.长白山阔叶树种木质部环孔和散孔结构特 征的分化导致其水力学性状的显著差异[J].应用生态学报, 2018,29(2): 352-360.

YIN Xiaohan, HAO Guangyou. Divergence between ring- and diffuse-porous wood types in broadleaf trees of Changbai Mountains results in substantial differences in hydraulic traits[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(2): 352-360.

- [26] 王忠.植物生理学[M].北京:中国农业出版社,2010:453-455.
 WANG Zhong. Phytophysiology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2010: 453-455.
- [27] 金鹰,王传宽.九种不同材性的温带树种叶水力性状及其权 衡关系[J].植物生态学报,2016,40(7):702-710.
 JIN Ying, WANG Chuankuan. Leaf hydraulic traits and their trade-offs for nine Chinese temperate tree species with different wood properties[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40 (7): 702-710.
- [28] 秦宇特.东北东部山区主要树种水力结构特征[D].哈尔滨:东 北林业大学,2018.

QIN Yute. The hydraulic architecture characteristics for the major tree species in the eastern mountain region of northeast China [D]. Harbin: Noutheast Forestry University, 2018.

- [29] SONG J, YANG D, NIU C Y, ZHANG W W, WANG M, HAO G Y. Correlationg between leaf size and hydraulic architecture in five compound-leaved tree species of a temperate forest in NE China [J]. Forest Ecology and Management, 2018, 418(1): 63-72.
- [30] ZHU S D, CHEN Y J, FU P L, CAO K F. Different hydraulic traits of woody plants from tropical forests with contrasting soil water availability[J]. Tree Physiology, 2017, 11: 1-9.
- [31] GABRIELA Q, GORKA E, RICARDO A, FRANÇOIS C, JUAN R L. Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to the regulation of radial root water transport in maize plants under water deficit[J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 167: 103821.