

葡萄果实生长与水势及其分量和细胞壁展延性之间的关系^①

张大鹏^② 邓文生 贾文锁

(植物科技学院)

摘要 在充分供水、维持葡萄果实整个生长期黎明时最高水势基本稳定的情况下,果实第一次快速生长期细胞溶质势下降、压力势上升,细胞壁弹性柔量和可塑性展延性均升高至整个发育期的最高峰;此期果实细胞失水时水势下降缓慢,而且在初始质壁分离点前,水势下降主要归因于压力势的下降,表现出渗透调节能力较小的特点。果实缓慢生长期,细胞溶质势与压力势变化较小;而细胞壁弹性柔量比第一快速生长期大为降低,可塑性展延性降至整个发育期的最低点;此期果实失水时细胞水势、溶质势和压力势的变化特点与第一快速生长期差异不大。在果实第二快速生长期,细胞溶质势的下降和压力势的上升幅度均达到整个发育期的最大值,细胞壁弹性继续缓慢下降,而可塑性展延性上升至第二个高峰;此期果实失水时水势剧降,而细胞压力势下降相对缓慢,表现出渗透调节能力较大的特点。水分胁迫在抑制果实生长时诱导了果实渗透调节和细胞壁刚性的升高,第一快速生长期水分胁迫所诱导的细胞壁刚性升高的幅度较大。讨论了果实不同发育期细胞水势分量和细胞壁展延性与果实生长之间的关系以及不同时期果实生长对水分胁迫敏感性变化的机制。

关键词 葡萄; 果实生长; 溶质势; 压力势; 细胞壁展延性

中图分类号 S663.1; Q945.45

Relationships Between Fruit Growth, Cell Water Potential and Its Components and Cell Wall Extensibility in Grapevine

Zhang Dapeng Deng Wensheng Jia Wensuo

(College of Plant Science and Technology)

Abstract The experiment conducted under full water supply ensuring a relative constant fruit water potential at dawn during the growing season, showed that, during the first phase of rapid growth of fruit, the solute potential of fruit cell decreased while the pressure potential increased, and both the elastic and plastic extensibilities of fruit cell wall reached their maximums of the whole growing season. Fruit water potential decrease slowly when the fruit lost water, and this decrease of water potential was mainly due to the

收稿日期: 1997-02-24

①国家自然科学基金资助项目 39470504

②张大鹏,北京海淀区圆明园西路2号中国农业大学(西校区),100094

decrease of pressure potential before incipient plasmolysis, which indicated a smaller capacity of osmoregulation of fruit during this period. During the lag phase of fruit growth, there was little change in the solute potential and pressure potential of fruit cell, but the elastic extensibility of fruit cell wall was greatly decreased in comparison with the first phase of rapid growth, and the plastic extensibility of fruit cell wall reached the minimum of the whole growing season. The characteristics of the changes in fruit cell water potential, solute potential and pressure potential when fruit lost water during this period were similar to those of the first phase of rapid growth. During the second phase of rapid growth, both the decrease of fruit cell solute potential and the increase of pressure potential were the most remarkable of the whole growing season, and the elastic extensibility of fruit cell wall continued to decrease slowly while the plastic extensibility reached the second maximum. The decrease of fruit water potential was very rapid but the decrease of pressure potential of fruit cell was relatively slow when fruit lost water at this time, which indicated a great capacity of osmoregulation of fruit during this period. It was therefore considered that the continual increase of the fruit cell pressure potential during the fruit development could be the power to the fruit growth and a close coordination of the extensibility of fruit cell wall and the fruit cell pressure potential could regulate the growth rate of fruit. The first rapid growth of fruit could be related to the continual increase of the fruit cell pressure potential and that of the elastic and plastic extensibilities of fruit cell wall. The lag phase of growth was probably caused by a relative rigid, the least plastic fruit cell wall and the smaller fruit cell pressure potential during this period. The second rapid growth of fruit was considered to be powered by the intense increase of the fruit cell pressure potential and to be ensured by a recurrence of the plastic extensibility increase of fruit cell wall. Water stress inhibiting fruit growth induced the osmoregulation in fruit and an increase of the cell wall rigidity of fruit, this increase of the cell wall rigidity being the most remarkable for the first phase of rapid growth. The mechanism of the changes in the sensibility of fruit growth to water stress during the different fruit developmental phases was discussed.

Key words grapevine; fruit growth; solute potential; pressure potential; extensibility of cell wall

葡萄作为世界上栽培面积最大的一种果树,其果实生长发育规律及其与水分供求状况关系已经有大量的研究^[1~5],但是,其果实生长的机理问题仍然研究甚少^[1~3]。与李属植物核果类果树的果实相似,葡萄果实生长呈现典型的双S曲线形,两次迅速生长之间有一个缓慢生长期^[2]。第一次迅速生长期、第二次迅速生长期和缓慢生长期果实细胞水分生理状态有何不同,是涉及到果实生长的基本问题,但目前仍不清楚。根据植物组织细胞生长与水分关系的理论,细胞的生长与细胞压力势(即膨压或膨压势)和细胞壁展延性紧密相关^[6,7]。那么,不同发育期葡萄果实生长与其细胞水势及其分量(溶质势和压力势)和细胞壁展延性之间的关系如何?本文报道我们近年来的研究结果。

1 材料和方法

1.1 植物材料

采用盆栽蛇龙珠葡萄(*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Erniechet)作为实验材料,另外也用田间生长的黑奥林和巨峰葡萄(*V. vinifera* × *V. labrusca*, cvs. Black olympia, Kyoho)进行了实验。时间为1992年、1994年和1995年。品种间和年份间的实验结果基本一致。本文报道1995年盆栽蛇龙珠葡萄的实验结果。

1.2 处理方法

葡萄果实生长双S型曲线特征的描述见前文^[8](图1)。据此生长特点,设4个处理:①整个生长发育期充分灌水,黎明时叶片最高水势为-0.2 MPa以上;②果实发育第I期水分胁迫;③果实发育第II期水分胁迫;④果实发育第III期水分胁迫。所有水分胁迫处理为中度胁迫,即保持黎明前叶片最高水势在-0.7 MPa左右^[3]。单株小区,5次重复。

1.3 测量与计算方法

1.3.1 果实生长的测定方法同前文^[4]

1.3.2 果实水分参数和细胞壁弹性模量的测算 对待测果穗样品在坐果后马上进行疏果粒修整,每穗留3~5个果粒。在黎明前采取果穗,一部分立即测定最高水势;另一部分在水中将穗梗切断后,用湿润的塑料袋带回实验室,在4℃下充分保湿,用做“P-V”曲线测定。采用Tyree和Hammel的压力室法测定果实“P-V”曲线^[9],根据P-V曲线计算出果实不同水分含量下所对应的水势、溶质势和压力势。Smart曾用压力室法测定葡萄果实水势^[10];我们在用压力室法测定果实水势之前,在预实验中用热电偶湿度计对压力室测定法的准确性进行了检验,结果表明,在细心操作的情况下,误差值可以控制在5%左右,作为比较研究是完全可以接受的。我们已经用此方法成功地研究了葡萄叶片与果实之间水分运动的机制^[5]。这些均说明了本实验用压力室法测定葡萄果实水势及其分量的可靠性。

根据果实细胞压力势与相应的体积的变化可以求出细胞壁体积弹性模量(bulk elastic modulus)。参照Wilson等的方法^[11],本实验计算果实细胞壁体积弹性模量(ϵ)的公式为: $\epsilon = (\psi_{po} - \psi_{pm}) / (V_o - V_m)$,其中, ψ_{po} 为充分吸胀时的压力势; ψ_{pm} 为初始质壁分离点(膨压失去点)的压力势,故 $\psi_{pm} = 0$; V_o 为充分吸胀时的细胞体积; V_m 为初始质壁分离点的细胞体积。所以上式又可简化为: $\epsilon = \psi_{po} / (V_o - V_m)$,所采用单位是:MPa·mm⁻³。

1.3.3 果实细胞壁可塑性展延性的估测 植物细胞壁瞬时弹性和可塑性展延性多用Instron技术来测量^[12],但是由于这种技术需要对组织进行牵拉,所以不适于葡萄果肉组织的测定。经过预实验,我们采用了Cleland^[13]、Stuart和Jones^[14]以及Thomas等^[15]所用方法的基本思路,即用测量生长速率值和相应的压力势变化值来进行估算。所用公式为: $m = \Delta G / \Delta \psi_p$,其中 m 为细胞壁可塑性展延性(单位是mm³MPa⁻¹), ΔG 为单位时间内组织或细胞体积增量; $\Delta \psi_p$ 为相应的细胞压力势增量。具体做法是,在充分供水条件下,于果实不同生长发育时期,测定一天中果实的最高压力势和最低压力势,并测量相应的体积生长速率,求出 $\Delta \psi_p$ 和 ΔG 值。在本文所列结果中,由于 ΔG 都是以天为单位计算的,所以在比较研究中省去了时间的单位。

2 实验结果

2.1 水分充足时,不同发育期果实水势和水势分量及其之间关系的变化

图 1 显示蛇龙珠葡萄果实体积生长分为比较明显的三个阶段。在这三个阶段中,果实黎明前最高水势始终保持在 -0.2 MPa 左右(图 1)。然而在这个基本不变的最高水势下,果实溶质势却经历了由高到低的幅度较大的变化:溶质势到第 I 期末下降了约 0.2 MPa(从 -0.7 MPa 降到 -0.9 MPa 左右),在第 II 期变化不大,在第 III 期迅速下降;第 III 期末溶质势由第 I 期初的 -0.7 MPa 左右下降到 -1.5 MPa 以下,总降低量为 0.8 MPa 左右(图 1)。最大压力势经历了幅度相同但方向相反的变化:第 I 期末稍有上升(从 0.5 MPa 左右上升到 0.7 MPa 左右),第 II 期变化不大,第 III 期上升很快:由第 I 期初的 0.5 MPa 左右上升到 1.3 MPa 左右,总上升量约为 0.8 MPa,与溶质势的下降相一致(图 1)。

处于不同发育时期的果实在失水时细胞水势及其分量的变化也是不同的。图 2 列出了三个不同发育时期较典型的果实相对含水量与水势、溶质势和压力势的相关变化曲线。在第 I 期,随着果实失水,水势下降速度较平缓;而且,在初始质壁分离点之前,水势的下降主要归因于压力势的下降,溶质势随失水下降缓慢;与第 II 期,特别是第 III 期相比,到达初始质壁分离点时细胞失水较多;初始质壁分离点以后,随着细胞继续失水,水势下降仍然十分平缓(图 2)。第 II 期与第 I 期相比差异不大(图 2)。第 III 期果实失水时,水势下降速度很快;水势的下降伴随着压力势和溶质势的共同快速下降,到达初始质壁分离点时细胞失水较少;初始质壁分离点以后,随着继续失水,水势(溶质势)下降速度有加快的趋势(图 2);这些特点与第 I 期和第 II 期形成鲜明对比(图 2)。

图 3 更明确地显示了不同发育期果实水势与压力势的相关变化:随着水势的下降,第 I 期和第 II 期果实细胞压力势急剧下降,很快达到初始质壁分离点(压力势为零);第 I 期和第 II 期果实的 $\psi_w - \psi_p$ 相关直线差异很小(图 3)。相比之下,第 III 期果实细胞水势的下降伴随的压力势下降十分缓慢(图 3)。 $\psi_w - \psi_p$ 相关直线相对于图 3 中 ψ_w 轴的斜率($\Delta\psi_p / \Delta\psi_w$)可以定量地描述植物组织细胞渗透调节能力的大小:斜率值越小,渗透调节能力越大^[16];由图 3 计算得到第 I, II, III 期的斜率值分别为 $0.9, 0.8$ 和 0.5 。

2.2 水分充足时,不同发育期果实细胞壁展延性的变化

细胞壁体积弹性模量(ϵ)与细胞壁的刚性成正比例, ϵ 越大,刚性越大;而弹性柔量(ϵ^{-1} : elastic compliance)与细胞壁的弹性展延性成正比。图 1 列出了不同发育期果实细胞壁弹性柔量的变化:在第 I 期,果实细胞壁弹性柔量上升到一个高峰,进入第 II 期后迅速下降,尔后至第 III 期呈持续下降的状态;第 I 期 ϵ^{-1} 的峰值比第 III 期的 ϵ^{-1} 均值高出 2 倍以上。果实细胞壁可塑性展延性(m)在第 I 期上升至一个高峰,进入第 II 期后迅速下降至低谷;在第 III 期前半段又上升至第二个高峰,但峰值比第 I 期小;第 III 期后半段 m 值下降(图 1)。

2.3 果实不同发育期水分胁迫的效应

2.3.1 对果实体积生长的影响 第 I 期水分胁迫对果实体积生长的影响最大:果粒终体积不到对照的 $1/3$;而第 II 期水分胁迫对果实体积生长影响不显著;第 III 期水分胁迫虽对果实体积生长产生显著影响,但幅度较小(图 4,统计结果未列出)。

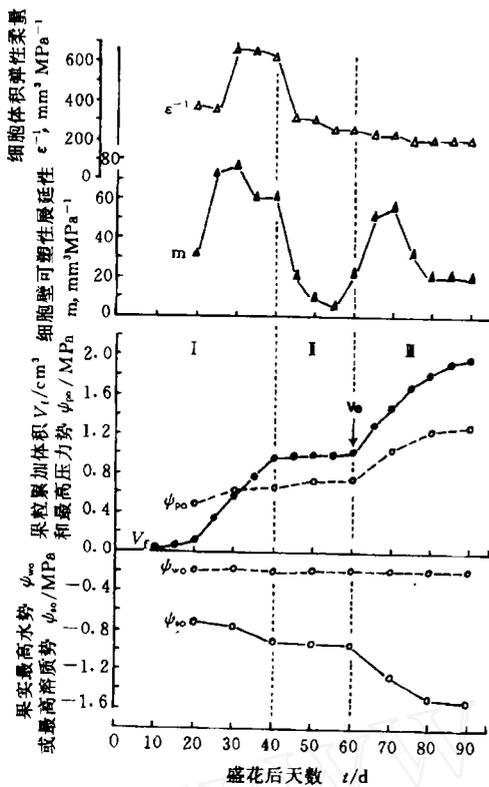


图1 葡萄果实生长发育过程中水势及其分量和细胞壁展延性的变化

图中 V_e 表示果实始熟期; I, II, III 分别依次表示果实发育第 I, II, III 期。

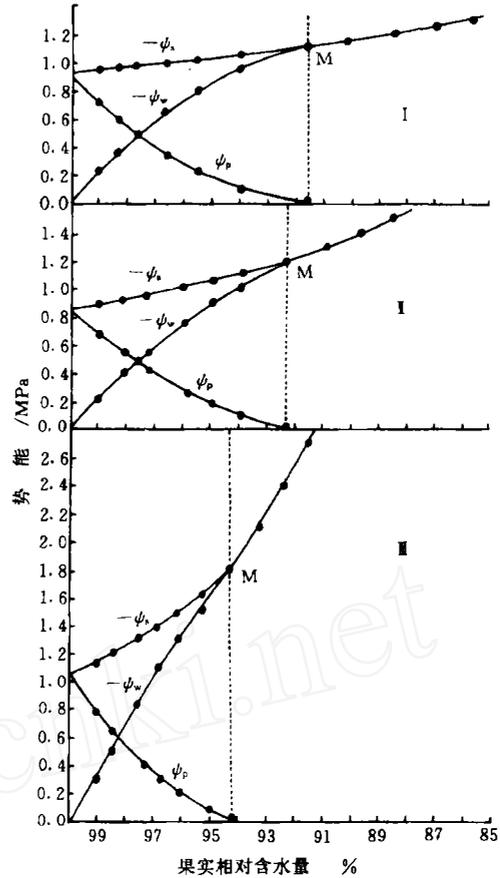


图2 葡萄果实三个不同发育时期中细胞水势($-\psi_w$)、溶质势($-\psi_s$)和压力势(ψ_p)与细胞相对含水量的关系

图中 I, II, III 分别表示果实发育第 I, II, III 期; M 指细胞初始质壁分离点

2.3.2 对果实细胞压力势和溶质势的影响 与充分供水的果实相比,第 I 期、第 II 期和第 III 期的水分胁迫均提高了果实细胞压力势,并大幅度地降低了果实细胞的溶质势;三个时期水分胁迫诱导的果实压力势的升高和溶质势的降低幅度差异不大:压力势上升的幅度均在 0.1~0.2 MPa 左右,溶质势下降幅度均在 0.6 MPa 左右(图 4)。

2.3.3 对果实细胞壁体积弹性模量的影响 第 I 期、第 II 期或第 III 期水分胁迫均比充分供水提高了果实细胞壁体积弹性模量,但第 I 期提高的幅度比第 II 期和第 III 期要大(图 4)。

3 讨论

葡萄果实发育过程中出现的“快-慢-快”的季节生长节律是一个在果实生理研究领域引起很大兴趣的现象。这个生长节律调控的水分和生物物理机制是什么? Matthews 等^[17]曾报

道了供水充足条件下 Cardinal 品种葡萄 (*Vitis vinifera*) 果实发育过程中水势、溶质势和压力势以及外果皮组织展延性的变化,指出在整个发育过程中压力势基本稳定不变,而水势和溶质势在第 III 期下降剧烈;外果皮弹性展延性维持稳定,而可塑性展延性在第 III 期有一个高峰。在 Matthews 等的上述研究报告中,列举的黎明前葡萄果实最高水势在第 I 期已达 $-0.4 \sim -0.6$ MPa,在第 III 期直线下降至 -2.5 MPa 之下。但根据我们的实验,在水分供应充足的条件下,葡萄果实虽在白天失水,但在夜晚可以获取水分,从而在夜间与叶片的水势基本达到平衡^[5]。根据我们用几个品种在田间和盆栽条件下的实验(结果未发表),如果没有水分胁迫,在整个生长季果实的黎明前最高水势可以维持在一个相对稳定的水平上,成熟期果实黎明前最高水势不会低于 -0.2 MPa 左右。这就使 Matthews 等的报告中所列数据的可靠性出现了疑问。但无论如何,葡萄果实发育过程中特殊的生长节律与水势及其分量和细胞壁展延性之间的关系是十分令人感兴趣的问题,本实验初步阐明了这些关系。

3.1 发育过程中果实细胞压力势的升高可能是体积生长的驱动力

植物细胞的生长是由于压力势作用于细胞壁导致细胞产生不可逆扩张的结果^[6,7,18]。在许多植物上的研究表明,压力势与生长之间表现线性关系^[18]。本实验结果表明,果实细胞压力势的变化与果实体积生长动态具有明显的相关性:虽然第一快速生长期(第 I 期)果实细胞压力势的升高幅度并不大,但却比缓慢生长期(第 II 期)细胞压力势的升高程度大;第二快速生长期(第 III 期)伴随着细胞压力势的大幅度升高(图 1)。

如果说细胞压力势在果实生长发育过程中的升高可能驱动了果实体积生长的话,那么溶质势的下降(图 1)则是维持这种驱动力的源泉。植物为了维持组织细胞的吸水能力,必须保持适当的低水势,在面临脱水时尤其如此。我们实验室的工作表明,供水充足时,在晴天的白昼,果实水势高于叶片,因此一部分水分流向叶片;而傍晚果实水势则低于叶片,优先从根系得到水分补充;在水分胁迫下果实水势低于叶片,因而从叶片中夺取水分^[5]。这些结果均说明低水势对于果实水分竞争的必要性。而为了在低水势下维持一定的压力势,必须降低溶质势。所以发育过程中果实细胞压力势的持续上升必须由相应的溶质势下降来维持。因此,果实中溶质(主要是可溶性糖)的积累不仅是维持生长的物质代谢的源泉,也是维持细胞生长驱动力的压力势的源泉。在发育过程中,由于细胞内溶质的不断积累,尤其是第 III 期溶质的突发性猛增^[2,8],使果实在生长进程中维持细胞压力势的能力愈来愈强,这可称作季节性的渗透调节;但由于这是果实由内在节律所调控的主动的生长发育现象,故又不同于环境胁迫所缓慢诱导的季节性渗透调节^[19]。第 III 期的渗透调节能力可以增加至第 I 期或第 II 期的将近 2 倍(图 3),说明果实发育中季节性渗透调节的有效性。

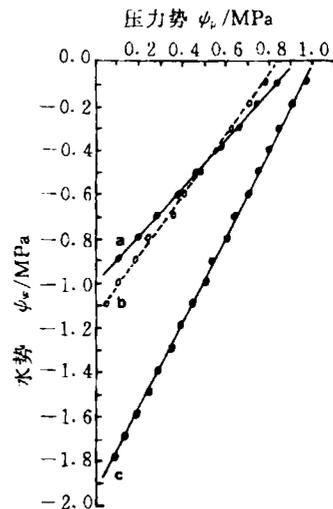


图 3 葡萄果实三个不同发育时期中细胞水势(ψ_w)和压力势(ψ_p)的相关变化图

图中 a, b, c 分别表示果实发育第 I 期、第 II 期和第 III 期的 $\psi_w - \psi_p$ 相关直线

3.2 发育过程中细胞壁展延性变化与压力势的配合可能调节着生长速率

Lockhart(1965)^[6]首先提出压力势驱动细胞生长的生物物理模型:

$$G = \varphi(\psi_p - \psi_y)$$

式中, G 为生长速率; φ 为描述细胞壁展延性的参数; ψ_p 、 ψ_y 分别为压力势和细胞停止生长时的压力势, 后者又称为临界点压力势。

从这个模型可以看出, 细胞的生长不但与压力势有关, 而且与细胞壁展延性和临界点压力势有关。由于临界点压力势在一定程度上受到细胞壁展延性的调控^[18], 所以实际上细胞压力势和细胞壁展延性与生长的关系最为密切。虽然后来有人对 Lockhart 模型做过补充修正, 对于多细胞的组织考虑了水分传输因素^[18], 但主要是针对水分胁迫下生长和水分关系的修正^[18]。在水分供应充足的条件下, 葡萄果实组织的水分运输是很有效的^[5]。所以 Lockhart 模型至少适于本实验水分充足条件下的结果分析。

综合本实验在果实发育过程中细胞压力势和细胞壁展延性之间的相关规律, 可以看出, 对于第 I 期的果实来说, 虽然细胞压力势较低, 然而细胞壁的弹性展延性(弹性柔量)和可塑性展延性都是整个发育过程中最高的(图 1)。在本实验中虽然用压力室法测得的弹性柔量中包含了可塑性展延性的成分, 在一定程度上反映了细胞壁的总展延性, 但弹性柔量还是主要反映了细胞壁的可屈服性^[20]。所以可以认为第 I 期果实的细胞壁是容易松弛扩张的, 而且在扩张后, 具有较强的生化修饰^[7, 18]能力, 从而形成较大程度的可塑性或不可逆扩张, 实现速率较高的生长过程, 这与果实发育第 I 期旺盛的生理生化活动^[2, 8]是一致的。由于第 I 期果实细胞壁所具有的高度的弹性和可塑性, φ 较大, ψ_y 较小, 在较低的压力势(ψ_p) (图 1) 下便可以驱动细胞的快速生长。在果实发育第 II 期, 虽然细胞压力势比第 I 期稍有提高, 然而细胞壁的弹性和可塑性展延性大大下降(图 1), 细胞壁刚性增强, 不易松弛扩张, 而且即使在压力势作用下有所扩张, 可能也难以实

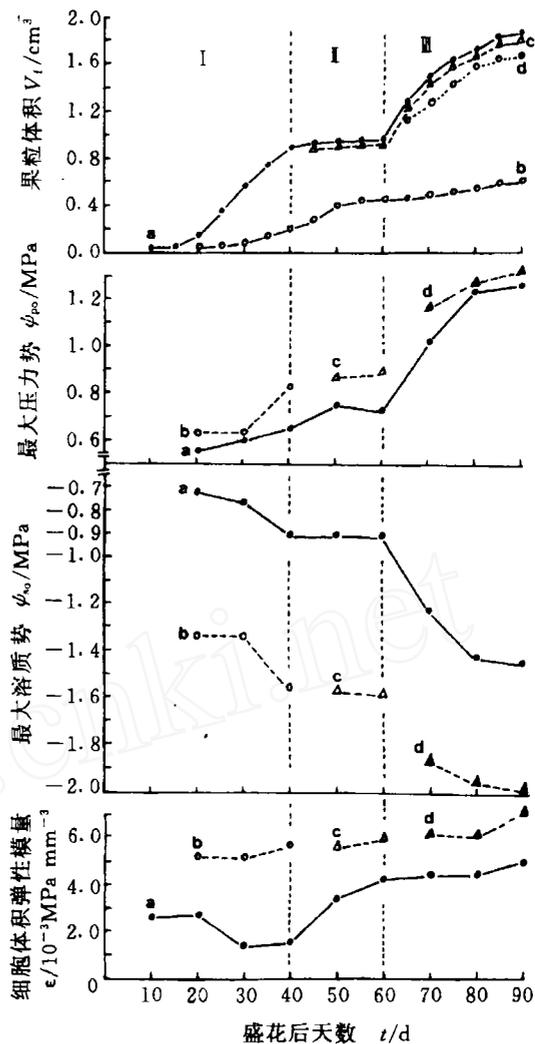


图 4 不同发育期水分胁迫对果实体积生长、细胞溶质势、压力势和细胞壁弹性模量的影响

图中 I, II, III 分别指果实发育第 I, II, III 期; a, b, c, d 分别指水分充足、第 I 期干旱、II 期干旱和 III 期干旱处理

现可塑性展延或生长过程。所以,细胞较低的压力势、细胞壁较强的刚性和较小的可塑性展延能力,可能构成了葡萄果实第Ⅱ期缓慢生长的生物物理机制。在果实发育第Ⅲ期,虽然细胞壁弹性柔量继续下降或刚性继续增强,然而大幅度上升的细胞压力势可能充分提供了克服细胞壁刚性而实现细胞扩张的足够的动力,并且在较大的细胞壁可塑性展延能力(图1)下,使这种扩张重新经过生化修饰^[7]而“刚化”,从而实现生长。所以细胞压力势(ψ_p)的大幅度提高和可塑性展延性的重新增强可能构成了第二次快速生长(第Ⅲ期)之启动和持续的生物物理机制。这和在甘蔗上得出的研究结论^[21]相似,而与 Matthews 等(1987)^[17]的结论是不同的。然而应该指出的是,果实细胞超微结构的观察表明,第Ⅲ期果肉细胞壁电子透明度增大,呈现出分解的迹象^[22]。此期细胞壁超微结构与其物理性能之间的关系如何?果实发育不同时期细胞壁生化成分变化对其物理性能有何修饰作用? 这些问题有待深入研究。

3.3 不同发育期果实生长对水分胁迫的敏感性

果实发育第Ⅰ期的水分胁迫对生长的影响最大,第Ⅱ期其次,第Ⅲ期最小(图4),这与我们以前的实验结果^[4]是一致的。果实第Ⅰ期的生长虽然也伴随坐果后短时间的细胞分裂,但主要归因于细胞的膨大^[1,2]。第Ⅰ期果实细胞膨大生长对水分胁迫最敏感的原因是什么?从本实验结果来看,第Ⅰ期的果实细胞壁弹性好,细胞溶质势较高(图1),在失水时水势下降较缓慢(图2),而且初始质壁分离点前水势的下降主要归因于压力势的下降(图2,3),所以第Ⅰ期果实不但保水能力差,而且较轻程度的失水也可能在较大程度上影响到生长。在长时间水分胁迫下,虽然诱导了相当程度的渗透调节,从而使压力势得以维持(图4),然而细胞壁弹性模量却比第Ⅱ和第Ⅲ期升高的幅度都大;细胞壁变硬,难以扩张,这可能是第Ⅰ期水分胁迫对果实生长影响最大的重要原因之一。

第Ⅲ期果实与第Ⅰ期果实形成鲜明对比:第Ⅲ期果实细胞壁刚性大,细胞溶质势很低(图1),失水时细胞水势剧烈下降(图2),所以保水能力很强,维持压力势的能力也强(图2,图3)。在水分胁迫诱导下,细胞壁刚性有所增强,本来很低的溶质势再度降低,从而在很高的水平上维持了细胞压力势(图4)。较高的压力势可能是克服刚性壁、在水分胁迫下维持第Ⅲ期生长的重要原因。

至于果实发育第Ⅱ期为什么对水分胁迫的敏感性较低,从本实验中水分关系和生物物理的角度尚难以做出合理的解释,有待进一步深入研究。实际上,应该明确的是,果实细胞水分关系和细胞壁物理性能对细胞膨大生长的调控是细胞之复杂生长过程中的一个环节,应该从细胞生物学、生物化学乃至分子生物学的角度进行相关的系统研究,才能进一步深入揭示果实细胞生长调控的机制。

参 考 文 献

- 1 Coombe B G. The development of flesh fruits. *Ann Rev Plant Physiol*, 1976, 27: 507~528
- 2 Coombe B G. Research on development and ripening of the grape berry. *Am J Enol Vitic*, 1992, 43(1): 101~110
- 3 Nagarajah S. Physiological responses of grapevine to water stress. *Acta Hort*, 1989, 240: 249~256
- 4 张大鹏, 罗国光. 不同时期水分胁迫对葡萄果实生长发育的影响. *园艺学报*, 1992, 19(4): 296~300

- 5 张大鹏, 罗国光. 葡萄成熟期果实水分出入运动的研究. 植物学报, 1993, 35(1): 1~11
- 6 Lockhart J A. Analysis of irreversible plant cell elongation. J Theor Biol, 1965, 8: 264~275
- 7 Taiz L. Plant cell expansion: Regulation of cell wall mechanical properties. Ann Rev Plant Physiol, 1984, 35: 585~657
- 8 张大鹏, 许雪峰, 张子莲, 贾文锁. 葡萄果实始熟机理的研究. 园艺学报, 1997, 24(1): 1~7
- 9 Tyree M T, Hammel H T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. J Exp Bot, 1972, 23: 267~282
- 10 Smart R E. Water relations of grapevine. In: Kozlowski T T ed. Water Deficits and Plant Growth. Vol. VI. New York: Academic Press, 1983, 138~196
- 11 Wilson J R, Fisher M J, Schelze ED, et al. Comparison between pressure-volume and dew point-hygrometry techniques for determining the water relations characteristics of grass and legume leaves. Oecologia, 1979, 41: 77~88
- 12 Cleland R E. The Instron technique as a measure of immediate-past wall extensibility. Planta, 1984, 160: 514~520
- 13 Cleland R E. Effect of osmotic concentration on auxin action and on irreversible and reversible expansion of the *Avena coleoptile*. Physiol Plant, 1959, 12: 809~825
- 14 Stuart D A, Jones P L. Roles of extensibility and turgor in GA-and dark-stimulated growth. Plant Physiol, 1977, 59: 61~68
- 15 Thomas J, Ross C W, Chastain C J, et al. Cytokinin-induced wall extensibility in excised cotyledons of radish and cucumber. Plant Physiol, 1981, 68: 107~110
- 16 Turner N C, Begg J E, Tonner M L. Osmotic adjustment of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomata close. Aust J Plant Physiol, 1978, 5: 597~608
- 17 Mattbews M A, Cheng G, Weinbaum S A. Changes in water potential and dermal extensibility during grape berry development. J Amer Soc Hort Sci, 1987, 112(2): 314~319
- 18 Cosgrove D J. Biophysiological control of plant cell growth. Ann Rev Plant Physiol, 1986, 37: 377~405
- 19 Tyree M T, Cheung Y N S, Macgregorr M E, et al. The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue-water relation of *Acer populus*, *Tsuga* and *Picea*. Can J Bot, 1978, 56: 635~647
- 20 Tyree M T, Jarvis P G. Water in tissues and cells. In: lang O L, et al eds. Encyclopedia of Plant Physiology. New York: Springer-Verlage, 1982, 35~77
- 21 Moore P H, Cosgrove D J. Developmental changes in cell and tissue water relations parameters in storage parenchyma of sugar cane. Plant Physiol, 1991, 96(3): 794~801
- 22 张大鹏, 李珉, 王毅. 葡萄果实发育过程中果肉细胞超微结构的观察. 植物学报, 1997, 39(5): 389~396