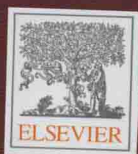


THE SCIENCE OF GRAPEVINES:  
ANATOMY AND PHYSIOLOGY



# 葡萄学：解剖学与生理学

[美] Markus Keller 著  
王军 段长青 何非 朱宝庆 译



 科学出版社

# 葡萄学：解剖学与生理学

〔美〕Markus Keller 著

王 军 段长青 何 非 朱宝庆 译

科 学 出 版 社

北 京

图字：01-2015-4014 号

## 内 容 简 介

本书首先简要回顾了葡萄的植物学分类、解剖学和生长周期，然后论述了葡萄生长和发育的基本概念、水分关系、光合作用、呼吸作用、矿质营养的吸收和利用、碳分区。这些概念有助于读者更好地理解葡萄和环境之间的相互作用，包括叶幕发育动态、产量形成、果实成分以及与其他生物体的相互作用。虽然本书以葡萄整个植株的生理学为重点，而不是细胞的新陈代谢，但也讨论了细胞和器官水平上的基本功能，目的是为理解整个植株的功能奠定基础。

本书内容覆盖面广，对葡萄栽培与酿酒专业的学生、研究者和专业技术人员来说，是一本理想的教科书和参考书。

This edition of *The Science of Grapevines* by Markus Keller is published by arrangement with ELSEVIER INC, a Delaware corporation having its principal place of business at 360 Park Avenue South, New York, NY 10010, USA.

本书英文版 *The Science of Grapevines*, 作者 Markus Keller, 由 ELSEVIER INC 出版社出版, 地址 360 Park Avenue South, New York, NY 10010, USA.

### 图书在版编目(CIP)数据

葡萄学：解剖学与生理学/（美）凯勒（Keller, M.）著，王军等译. —北京：科学出版社，2016.1

书名原文：The science of grapevines: anatomy and physiology

ISBN 978-7-03-046715-7

I. ①葡… II. ①凯… ②王… III. ①葡萄-植物解剖学 ②葡萄-植物生理学 IV. ①S663.101

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2015）第 303874 号

责任编辑：贾超 高微 / 责任校对：杜子昂

责任印制：赵博 / 封面设计：东方人华

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码：100717

http://www.sciencep.com

北京通州皇家印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2016年1月第一版 开本：720×1000 1/16

2016年1月第一次印刷 印张：25 1/2

字数：450 000

定价：98.00 元

（如有印装质量问题，我社负责调换）

## 译者序

解剖学与生理学是葡萄栽培学的基础。葡萄树体生理功能的实现依赖其各种器官的解剖结构。长期以来，植物解剖学和生理学的发展主要依赖对一年生植物的研究，即便是多年生植物，更多关注的是其生物量的变化。而葡萄是以生产果实为目的的多年生植物，其解剖学和生理学与一年生植物和多年生树木相比，有其特殊性。因此，在“葡萄学”的教学和科研工作中，迫切需要有关葡萄解剖学与生理学方面的参考书。译者初读此书时，恰逢国家葡萄产业技术体系（CARS）刚刚启动，深感此书的内容对我国葡萄产业的技术研发具有很好的促进作用。为此，与科学出版社交换意见后，由科学出版社引进版权，我们组织相关领域的教科工作者翻译。

本书内容丰富，涵盖了葡萄的起源、演化、分类、解剖、物候、水分生理、光合作用、果实发育、同化物分配、逆境和胁迫生理学，集科学研究与生产实践于一体，是一本理论与实践紧密结合的参考书，对葡萄与葡萄酒学科的教学、科研具有很好的促进作用。

本书由中国农业大学食品科学与营养工程学院的王军、段长青、何非和北京林业大学生物科学与技术学院食品科学与工程系的朱宝庆翻译，王军对全部译文进行统稿。

感谢国家葡萄产业技术体系（CARS-30）为本书的出版提供部分资金支持，感谢科学出版社编辑为本书加工插图。

由于译者水平有限，虽尽量参阅书中所引用的文献，但译文中难免还有翻译不准确甚至不妥之处，恳请读者批评指正。

译者

2015年7月

## 作者简介

Markus Keller 现为圣米歇尔酒庄 (Chateau Ste. Michelle) 从华盛顿州立大学灌溉农业研究与推广中心聘请的特聘教授。1989 年获农学 (植物科学) 硕士学位, 1995 年在苏黎世联邦理工学院获自然科学博士学位, 他曾经在三个国家进行过葡萄栽培和葡萄生理方面的教学和研究工作。他的研究工作始于瑞士联邦果树生长、葡萄栽培和园艺学研究工作站 (Swiss Federal Research Station for Fruit- Growing, Viticulture and Horticulture, Agro-scope Changins-Wädenswil, Switzerland), 然后在美国康奈尔大学 (Cornell University in Geneva, New York, USA), 后又从康奈尔大学到澳大利亚查尔斯特大学 (Charles Sturt University in Wagga, Australia)。在前往华盛顿州之前, Keller 博士已经是许多科研论文、技术报告和行业论文的作者, 除了经常在学术会议和行业会议上作报告外, 他还在葡萄园和家族葡萄酒企业进行了广泛的实践活动, 曾获瑞士联邦农业奖 (Swiss Agro-Prize), 以表彰他对瑞士农业产业的创新性贡献。他目前的研究重点为环境因素和田间栽培管理对酿酒和制汁葡萄生理学和生产的影响。

# 前 言

葡萄是最早被驯化的果树树种之一，目前已成为世界性具有重要经济意义的果树作物。据联合国粮食及农业组织（FAO，UN）2009年统计，2007年葡萄种植面积近730万 $\text{hm}^2$ ，产量超过6700万t，这就使得葡萄成为栽植面积居第25位、产量居第16位的食用作物。超过70%的果实加工为葡萄酒，27%果实作为鲜果消费，2%的果实加工为葡萄干，不足1%的果实加工为葡萄汁和白兰地。

本书介绍了葡萄的树体结构、器官和组织及其功能、相互作用，以及对环境条件的响应。本书的内容主要集中于论述整株葡萄的物理和生理功能，而不是单个细胞的代谢和分子生物学。尽管如此，本书为了构建了解整株植物功能的平台，还是从细胞、组织和器官水平上评述了某些基本生理过程。本书的内容还包括有助于我们进一步理解葡萄树体功能的少部分生理学知识及其与葡萄生产的联系。虽然书中的内容必定要包括很多术语和解释，我尽量避免陷于生物化学和分子生物学的术语中，但大部分生理过程（水分借助于葡萄树体液压系统移动和通过气孔蒸发可能是个例外）还是要涉及生物化学，因为这些生理过程是由酶驱动，或至少在酶的参与下更容易进行，而酶又是在基因提供的信息上构建的。因此，我理所当然将此理解为一个发育过程或化学成分的变化一定包含着酶活性的变化，而酶活性的变化包含着一个或多个基因活动的变化。但这并不像过去所认为的：“一个基因决定一个酶”，也不是“一个酶决定一个化学反应”，仅仅意味着所有的酶学过程都具有其基因或遗传学基础。

许多生物化学和生物物理过程适用于许多甚至所有植物，大概没有哪一个过程唯葡萄所特有，如果葡萄进行这个过程，就有可能被阐明，因为它们具有共同的祖先。因此，在某些或许多其他物种上可以采用同样的方法去解决尚未解决的问题。例如，具有光合作用和呼吸作用的微生物中的某些种类能够利用能量并进化为植物，而这种特性在被发现前已存在了很长时间。所以说，虽然本书的内容是有关葡萄的，而且是有关欧亚种葡萄（*Vitis vinifera*）中的酿酒葡萄，但我借用了有关其他种植物的大量研究结果，有栽培种植物和野生种植物、多年生植物和一年生植物、木本植物和草本植物，还有“草中皇后”拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）。我甚至冒昧地借用微生物领域的研究成果，如用来生产葡萄酒、啤酒和面包的酿酒酵母（*Saccharomyces cerevisiae*），以使我们能够思考葡萄研究面临的问题。

编写本书的目的在于其应用的广泛性。本书内容涵盖了热带地区葡萄栽培生理学，自始至终关注温带地区葡萄生长北缘冰葡萄酒的生产；从低海拔葡萄园到高海拔葡萄园，充分考虑到冷凉海洋性气候下的潮湿条件，地中海式气候下潮湿的冬季和干燥的夏季，以及山脉连绵偶有降雨以干旱环境为特征的大陆性气候。但是，这种性质的一本书注定是不完备的，所以本书内容仅包括了已发表文献信息的精选。没有一个人能够读懂已经出版或正要出版的书籍的每一个细节，即使像葡萄解剖学与生理学这种大家认为相对较窄的研究领域也是如此。尽可能多地回顾相关文献的工作量非常巨大，这就常常迫使我主要依靠可用的综述性文章来编辑本书。因此，我要对朋友和同事们表示歉意，因为在书中未引用你们的工作，或引用不完全。科学和科学家只能希望无限接近真相，这个道理和“人无完人 (*errare humanum est*)”这一简单的谚语一样，对这些问题我要负全责，而且我将衷心感谢任何可能有助于本书质量提高的反馈意见，以帮助我们深入理解这一世界上最重要和适应性最强的果树作物。最后，借用与 Columella 同一时代、《农学和葡萄栽培学教科书》 (*Agriculture and viticulture textbooks*) 的罗马作者 Seneca the Younger 的话作为结束语：“人无完人，固执是魔鬼 (*errare humanum est, sed in perseverare diabolicum*)。”

## 致 谢

我要向为此书的编写提供帮助的人们表示深深的谢意，没有他们的帮助和支持不可能完成此书的写作。此书许多精美的插图由 Adrienne Mills 绘制，而 Lynn Mills 帮助收集数据并协助绘制那些难以绘制的插图。我还要感谢 Gregory Gasic 对全书的审阅并提供了富有洞察力的见解。非常感谢 Elsevier 公司的 Nancy Maragioglio 和 Carrie Bolger 的帮助和鼓励，他们为此书质量的改进提出了许多有益的建议，总是对我数不尽的问题给予快速解答。特别感谢我的夫人 Sandra Wran 女士，是她扫描了我的全部幻灯片，并从始至终在许多方面给此书的编写提供帮助。



# 目 录

译者序	
作者简介	
前言	
致谢	
第 1 章 植物学和解剖学	1
1.1 植物学分类和地理分布	1
1.2 品种、无性系和砧木	8
1.3 形态学和解剖学	19
第 2 章 物候学和生长周期	48
2.1 季节和昼长	48
2.2 营养生长周期	49
2.3 生殖生长周期	67
第 3 章 水分关系和养分吸收	82
3.1 渗透作用、水势和细胞膨大	82
3.2 蒸腾作用和气孔活动	86
3.3 水分和养分的吸收与运输	89
第 4 章 光合作用和呼吸作用	103
4.1 光吸收和能量捕获	103
4.2 碳的吸收和同化	107
4.3 光呼吸	112
4.4 呼吸作用	114
4.5 从细胞到植物体	117
第 5 章 同化物的分区	119
5.1 光合产物的转运和分配	119
5.2 叶幕和环境的相互作用	134
5.3 氮同化及其与碳代谢的相互作用	152
第 6 章 发育生理学	162
6.1 产量的形成	162
6.2 果实成分和质量	170
6.3 果实成分变化的原因	203

---

第7章 逆境和胁迫生理学 .....	222
7.1 胁迫响应 .....	222
7.2 水分：过多和过少 .....	226
7.3 养分：缺乏和过多 .....	238
7.4 温度：过低和过高 .....	270
7.5 与其他生物体的共存：防御和伤害 .....	286
参考文献 .....	308
索引 .....	392

# 第 1 章 植物学和解剖学

## 1.1 植物学分类和地理分布

生物学分类的基本单位是种。根据“生物学种的概念”，种被定义为个体的集合，也就是说种是一个群体或群体集合，其中的个体在自然条件下可以自由相互杂交，但不能与其他群体的个体杂交 (Mayr, 2001; Soltis and Soltis, 2009)。换句话说，这样的群体在繁殖上是独立的，尽管一个有性群体的每一个个体在遗传上是独一无二的，但每一个种是一个封闭的由生物体组装而成的基因库，这些生物体通常不会与其他种发生基因交换，它们所携带的基因使个体从属于一个种，即使经过许多世代也能保持自己的种性。但是，地球上的所有生命形态是相互联系的，从根本上来说，起源于共同的祖先，共享相同的遗传密码，通过每一个有机体 DNA 三联体密码的不同组合，合成不同的氨基酸，进而组装成蛋白质。因为所有的生命形态是相互联系的，因此可以根据遗传相似程度、表型和行为将生物体分类。在分类等级系统中，近缘种归于一个属，近缘属归为一个科，同源科归为一个目，相关的目归为一个纲，相似的纲归为植物门或动物门，相关的门归为一个界，最终生物界不是形成一个帝国，而是一个域 (domain)。“进化种概念”承认这种群体间祖先-后代的联系，而群体间可以沿着不同的进化路径进化而占有不同的生态位，但也可能通过一定时间的异种杂交而延续 (Soltis and Soltis, 2009)。

与许多植物一样，葡萄属 (*Vitis*) 内种的定义并不是非常明确，主要是由于野生葡萄群体内和群体间非常大的形态学变异 (Currel et al., 1983; Hardie, 2000; Mullins et al., 1992)，这就意味着所有葡萄属内的种为近缘种，来自同一个进化历史相对较短的祖先；进化仍在进行，一直有新的变异体被发现 (参见 2.3 节)。许多葡萄种实际上是半分化种，也就是说，部分异种杂交群体和在自然条件下形成杂种的群体，实际上在植物上是很常见的，可能是新种进化的重要途径 (Soltis and Soltis, 2009)。尽管某些杂种的天然栖息地重叠，但葡萄属植物的不同基因库通常相距较远，所以仍然认为这些种群是不同的。葡萄是分类系统的局限性的一个好范例，这就说明葡萄的变异是连续的，而不是一套离散的、性别上不相容的个体。早在 1822 年，William Herbert 牧师就认为，“植物学种仅是变种的更高和更永久的等级”；1925 年，地质学家 Leopold von Buch 假设，“变种缓慢地演化为永久的种，而种再也没有能力交互” (Darwin, 2004)。Charles Darwin 随后的表述更为清晰，“无论在什么地方，如果那里有许多密切近似的而区别分明的物种发生，

那么同一群的可疑类型和变种也会同样在那里发生”，而且“种和变种之间没有本质上的差异”，“变种是形成过程中的种”（Darwin, 2004）。的确，现代遗传学证据表明，葡萄属内的不同种是由同一个祖先在相对近期进化而来，因而这些种还没有时间发育为像通常的生物学种特征的完全生殖隔离。所以，葡萄属的种被定义为：借助于形态学性状，如叶片、花和浆果的解剖学，能够很容易区分的葡萄群体，而且在地理学、生态学或物候学上相互隔离的群体，把这样的种称为生态种（Hardie, 2000; Levadoux, 1956; Mullins et al., 1992）。以下将从层级的顶部域到基部的种简要概述葡萄的植物学分类。

**真核生物域** 构成地球上生物多样性的所有生物一般分为三个大的生命域：细菌、古生菌和真核生物。真核生物包括地球上所有的有性繁殖“高等”生物体，其细胞相对较大（10~100 $\mu\text{m}$ ），内含真正的细胞核和细胞器，如线粒体和质体，核内含有 DNA 的染色体被包裹在一个核膜中（Mayr, 2001）。真核生物是由非生物因素（如板块构造和冰川作用）引起的氧注入空气中后进化而来的（Lane, 2002）。生命体的绝大部分和地球上生物量的大部分是微小的（1~10 $\mu\text{m}$ ）单细胞原核生物，其细胞壁由肽聚糖组成，被归于其他两个域中。然而，光合细胞器（叶绿体，来自蓝藻细菌）和真核细胞的“发电厂”（线粒体，来自变形菌门）均来源于（共生）细菌。超过 10 亿年前，（共生）细菌感染其他单细胞生物（或细菌被单细胞生物吞下）。虽然有超过 95% 的原始基因随后丢失，并且一直在丢失或转移到其寄主的细胞核，这些细胞器仍然保留了其 DNA（即基因）中的某些部分（Timmis et al., 2004）。某些细菌会引起葡萄病害，如土壤农杆菌（*Agrobacterium vitis*）引起冠瘿病，苛养木杆菌（*Xylella fastidiosa*）引起皮尔斯病（参见 7.5 节）。

**植物界** 真核生物至少由四个界组成，界数的变化随着对生物体间关系的更进一步了解而变化。动物界由多细胞动物组成，这些动物具有两套染色体。除了节肢动物（昆虫类、蜘蛛类及其他）外，细胞没有细胞壁；而节肢动物的细胞壁含有几丁质。植物界具有单倍-双倍生命周期，细胞壁由纤维素组成，属植物学研究范畴。真菌界包括单倍体的蕈类、霉菌及其他真菌，其细胞壁由葡聚糖和几丁质组成，属真菌学研究范畴。原生物界为除了单细胞细菌外的所有其他“高等”生物，包括单细胞真菌、植物（绿藻）、动物（原生动）、大型多细胞海藻。植物种大约为 500 000 个，主要根据生殖特性分为 12 个门。葡萄所属的维管植物或高等植物，因其水分通道而组成了维管植物亚界。真菌中的一组酵母菌 [特别是酿酒酵母（*Saccharomyces cerevisiae*）] 通过发酵可将葡萄果实转化为葡萄酒，其他真菌可引起葡萄病害（参见 7.5 节），如灰霉菌（*Botrytis cinerea*）引起灰霉病（gray rot），白粉菌（*Erysiphe necator* 或 *Uncinula necator*）引起白粉病（powdery mildew）。某些动物也能成为葡萄的重要害虫，特别是某些昆虫 [如葡萄根瘤蚜（*phylloxera*, *Daktulosphaira vitifoliae*）]、螨类和线虫类。

**被子植物门 (木兰门)** 被子植物门, 或按新术语木兰门, 为显花植物, 包含大约 270 000 个种, 被认为是由共同的祖先进化而来, 时间大约在 1 亿 6 千万年前侏罗纪晚期, 组成了绝大部分进化成功的一批植物。被子植物具有最复杂的生殖系统: 种子在子房中发育, 而子房本身则“嵌入”花中。花受精后, 花的其他部分脱落, 而子房则发育为果实, 如葡萄的浆果。的确, 果实的产生定义了被子植物, 以与裸子植物区分开来, 并被归于种子植物门或种子植物。

**双子叶植物纲 (木兰纲)** 这个纲很大, 而且多种多样, 其成员常被称为双子叶植物。绝大多数植物 (约 200 000 个种), 包括大部分树木、灌木、藤本和花卉, 大部分果树、蔬菜、豆类, 都归于此。如同双子叶植物纲中的所有成员一样, 葡萄的生命周期开始于在种子中预先形成的两个子叶。

**鼠李目** 葡萄属于鼠李目, 该目的名字来源于鼠李属 (*Rhamnus*)。鼠李目包括 3 个科: 鼠李科 [*Rhamnaceae*, 如枣 (*Ziziphus jujuba*)]、火筒树科 (*Leeaceae*) 和葡萄科 (*Vitaceae*)。火筒树科植物比鼠李科植物与葡萄更相近, 为灌木或乔木, 花聚合为花序, 浆果黑色, 种子类似于葡萄种子。一些分类学家现在将葡萄科 (Jansen et al., 2006) 和火筒树科从鼠李目中分出, 并将其归于葡萄目 (*Vitales*)。

**葡萄科** 该科的部分成员统称葡萄。葡萄科包括约 1000 个种, 分属于 17 个属, 主要为灌木或木质藤本, 借助于其叶片对面的卷须攀缘, 故名为葡萄科。虽然该科的大部分种生于热带或亚热带地区, 但来自温带地区的一个种已成为世界范围内的主要果树作物, 大约在 90 个国家有种植, 以生产葡萄酒、葡萄汁, 或作为鲜食葡萄或制干葡萄。葡萄科植物的根一般为纤维状, 分支发达, 长度可达几米。除了实生苗的童期外, 叶片互生, 单叶或复叶。果实一般为肉质浆果, 含种子 1~4 粒。所有的栽培葡萄或属圆叶葡萄属 (*Muscadinia*,  $2n=40$ ), 或属葡萄属 (*Vitis*,  $2n=38$ )。过去曾将葡萄属分为圆叶葡萄亚属或真葡萄亚属 (*Euvitis*), 现在已被分类学家摒弃 (Mullins et al., 1992)。因为染色体数量的不同, 这两个属之间的杂交很少能产生可育的杂种, 两个属植物关键的形态学特征如下:

- (1) 单叶。
- (2) 卷须单一或分叉。
- (3) 一般为单性花, 如果是单性花, 或为雄花植株, 或为雌能花植株。
- (4) 合生在一起的花瓣从基部分开, 形成“帽状体”(calyptra) 或花帽。
- (5) 果实为柔软的浆果。

**圆叶葡萄属** 该属成员叶片通常光滑, 卷须单一, 树皮不开裂, 节无横隔膜, 木质较硬 (Currle et al., 1983; Mullins et al., 1992)。因为该属植物硬枝扦插不生根, 虽然绿枝扦插能生根, 但一般通过压条法繁殖。圆叶葡萄属植物的“故乡”从美国东南部一直延伸到墨西哥。该属仅包括 3 个种, 这 3 个种非常相似, 可能都不值得作为独立的种 (Currle et al., 1983; Mullins et al., 1992; Olien, 1990)。

(1) 圆叶葡萄 (*Muscadinia rotundifolia*, 原名 *Vitis rotundifolia*): 雌雄异株植物, 已育成的完全花和雌能花品种, 如 ‘Noble’、‘Carlos’ 或 ‘Magnolia’, 作为 “麝香葡萄” (muscadine) 被人们所熟悉, 可鲜食、制作果冻或酿酒。圆叶葡萄原产于美国东南部, 果实的麝香味和厚果皮可能并不吸引消费者。这个种因与原产于北美的葡萄病虫害共同进化, 而对其具有抗性 or 耐性, 包括真菌中的白粉病和黑腐病 (black rot)、黏菌中的霜霉病 (downy mildew)、引起皮尔斯病 (Pierce’s disease) 的细菌、葡萄根瘤蚜和剑线虫 (*Xiphinema index*, 传播葡萄扇叶病毒), 但对冬季低温和石灰诱导的叶片萎黄 (chlorosis) 敏感 (Alleweldt and Possingham, 1988)。虽然与葡萄属内各种的花期不遇、嫁接不亲和, 但与沙地葡萄 (*V. rupestris*) 杂交得到了可育杂种, 使其可用作目前的葡萄育种计划中 (砧木育种)。

(2) 孟松葡萄或鸟葡萄 (*Muscadinia munsoniana*): 原产于佛罗里达和巴哈马群岛, 风味和果皮特征优于圆叶葡萄, 尚未驯化栽培。

(3) 墨西哥葡萄 (*Muscadinia popenoe*): 原产于墨西哥南部, 对其了解相当少。

**葡萄属** 葡萄属植物主要分布于北半球的温带和亚热带气候区 (Mullins et al., 1992; Wan et al., 2008a)。该属的所有成员均为多年生藤本或灌木, 新梢上着生卷须, 包括 60~70 个种 (加上 30 个化石种和 15 个可疑种), 主要分布于亚洲 (约 40 个种) 和美洲 (约 20 个种) (Alleweldt and Possingham, 1988; Wan et al., 2008b, c)。欧亚种葡萄 (*V. vinifera* L.) 占了目前栽培的葡萄品种的绝大多数。该属植物叶片具毛, 有五条主脉, 卷须分叉, 成熟枝条的树皮开裂, 节有横隔膜, 次生木质部柔软。都能形成不定根, 因而可以通过扦插繁殖, 但只有欧亚种葡萄、河岸葡萄 (*V. riparia*) 和沙地葡萄 (*V. rupestris*) 的休眠枝条更易生根。虽然葡萄属中所有种的祖先可能为完全花 (McGovern, 2003), 但现存的野生种葡萄为雌雄异株, 在不同个体植株上包含不完全雄花或雌花, 而欧亚种葡萄的栽培品种具有完全花, 或在少数情况下为雌能花 (Negrul, 1936; Pratt, 1971; 图 1.1)。该属成员在生境和形态上变化非常大, 然而, 属内各个种之间容易杂交, 并产生可育的种间杂种, 这就说明它们最近起源于共同的祖先。此外, 所有的种都能相互嫁接。该属一般分为两个主要种群: 美洲种群和欧亚种群, 两个种群优势种在其有益的农艺性状方面差异很大 (表 1.1), 使其成为引人注目的育种材料 (Alleweldt and Possingham, 1988; This et al., 2006)。遗憾的是, 迄今所进行许多尝试和无数的杂交还没有真正实现育种者的期望, 也就是将两个种群天然遗传变异中的有利性状结合在一起, 而排除了它们的不利性状。原因可能在于控制抗病的基因与控制果实中不良成分合成的基因连锁在一起。的确如此, 由于果实感官品质差 (导致酒质差), 欧美杂种在欧洲葡萄酒生产国常被禁止。迄今唯一明确的是将易感葡萄根瘤蚜的欧洲酿酒葡萄品种嫁接到砧木上, 而砧木通常是具有耐性的美洲种群

葡萄杂种（参见 1.2 节）。

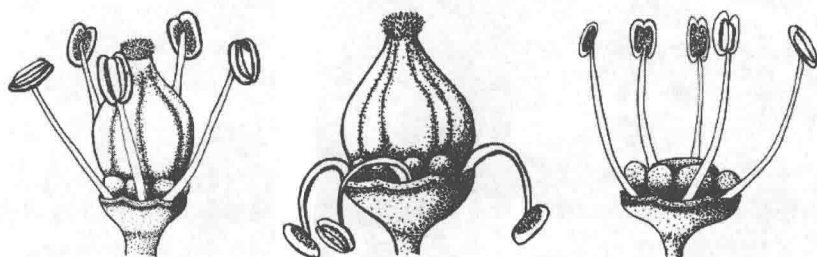


图 1.1 葡萄属植物花的类型：完全花（左）、雌能花（中）和雄花（右）（A. Mills 绘制）

表 1.1 美洲种群和欧亚种群葡萄主要的栽培性状

性状	欧亚种群	美洲种群
丰产性	好	差或有差异
果实品质	优	差
用途	产品多种多样	产品种类少
繁殖能力	强	有差异
耐石灰性	强	差异非常大
耐葡萄根瘤蚜	差	强或有差异
抗病性	弱	强或有差异

**美洲种群** 取决于分类学者，北美种群包含 8~34 个种，其中几个已成为重要的酿酒或制汁葡萄。因其对北美的葡萄病虫害抗性不同，该种群的成员也被用作砧木（参见 1.2 节）或杂交育种亲本（Alleweldt and Possingham, 1988; This et al., 2006）。杂交亲本一般书写为母本×父本（即母本名称在前）。该种群的种比欧亚种群的新梢较细，节间较长，节不突出；芽体较小，叶片具非常浅的裂刻，一般无毛。所有原产于北美的葡萄种都为雌雄异株，多数生于靠近永久水源地（如河流、小溪，或泉水）（Morano and Walker, 1995; 图 1.2）。下面列举部分重要的种：

(1) 美洲葡萄 (*V. labrusca* L.): 生长势强的攀缘植物。原产于从美国东部的佐治亚州到加拿大东南部，印第安纳州是其原产地的西缘。该种与其他种葡萄的区别在于，美洲葡萄的卷须一般是连续着生的（每个节上均有卷须）。该种的一些品种，如‘康可’（Concord）和‘尼亚加拉’（Niagara），已在美国商业化栽培，以生产果汁、果酱、果冻和葡萄酒。然而，这些品种的归属仍存在争论：‘康可’（完全花）可能是美洲葡萄和欧亚种葡萄的天然杂种，因而归于 *Vitis* × *labruscana* L.

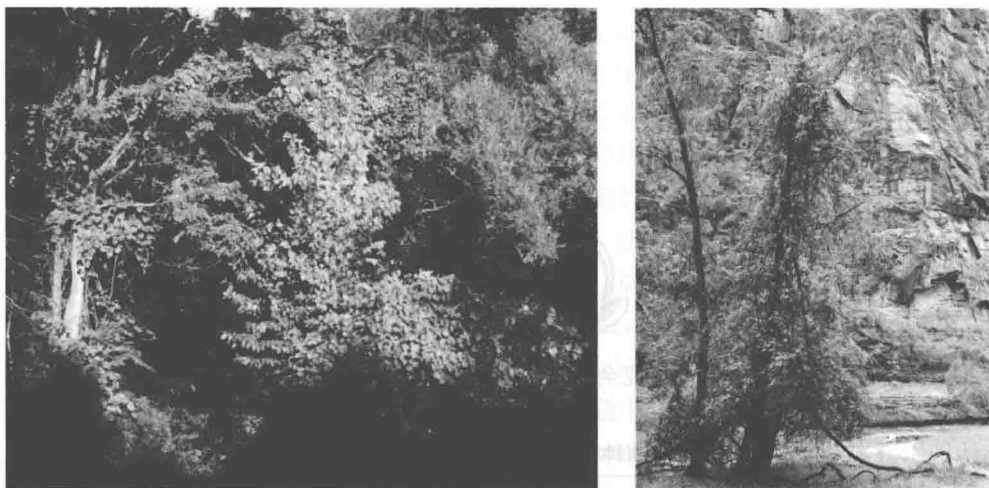


图 1.2 在纽约州北部一片森林中生长的河岸葡萄 (bank grape, *V. riparia*) (左), 犹他州锡安国家公园中攀附到河畔树木上生长的峡谷葡萄 (canyon grape, *V. arizonica*) (右) 和雄花植株。图中显示了野生葡萄树体很大和右下角蔓延的树干 (M. Keller 拍摄)

(Mitani et al., 2009; Mullins et al., 1992)。该种葡萄独特的“狐臭味”(foxy flavor) (由邻氨基苯甲酸甲酯引起) 在美国非常受欢迎, 但对欧洲人来说来说是怪味。该种耐寒、抗白粉病和冠瘿病, 但对葡萄根瘤蚜、霜霉病、黑腐病和皮尔斯病敏感, 不耐石灰质土壤 (喜酸性土壤)。美洲葡萄的杂种在 19 世纪初期出口到欧洲, 这些植株中的一部分带有白粉病、霜霉病、黑腐病和葡萄根瘤蚜, 加速了野生葡萄大部分种群的灭绝, 给欧洲葡萄酒工业带来了毁灭性的破坏。

(2) 夏葡萄 (*V. aestivalis*): 生长势强的攀缘植物。原产于北美东部, 生于干燥的山地森林和峭壁。非常耐寒 (大约 $-30^{\circ}\text{C}$ ), 耐旱, 且耐多雨和潮湿的夏季, 抗白粉病、霜霉病和皮尔斯病。该种植物扦插繁殖非常难, 其果实可制作葡萄果冻, ‘Norton’ 和 ‘Cynthiana’ 是美国南部和中西部商业化栽培的酿酒品种 (Tarara and Hellman, 1991), 两者可能是同一个品种的两个名字, 可能是夏葡萄和美洲葡萄或欧亚种葡萄的杂种。

(3) 河岸葡萄 (*V. riparia*): 广泛分布于北美, 从加拿大到得克萨斯州, 从大西洋到洛基山脉。该种攀缘到树木上或以灌木形式沿河岸生长, 喜深厚的冲积土, 但在石灰性土壤上表现不良 (即喜酸性土壤), 因根系分布浅, 故不耐旱 (这个性状也遗传给以其为亲本与其他种葡萄杂交育成的砧木)。萌芽和成熟在美洲种群中最早, 枝条成熟也早, 故非常抗寒 (大约 $-36^{\circ}\text{C}$ ), 耐葡萄根瘤蚜, 抗真菌性病害, 但易感皮尔斯病。

(4) 沙地葡萄 (*V. rupestris*): 原产于美国西南部, 从得克萨斯州到田纳西州, 该种目前几近灭绝, 生于溪流的岩床上, 生长势强, 为灌木状, 很少攀缘。根分



布深以固定植株，但在薄土上并不太耐旱，耐石灰性存在变异。耐葡萄根瘤蚜，抗白粉病和霜霉病，但易感炭疽病（anthracnose）。

(5) 冬葡萄 (*V. berlandieri*): 原产于得克萨斯州中部和墨西哥东部，攀附于山脊之间深厚石灰质土壤的树木上生长，是美洲种群葡萄中有限的几个具有很好耐石灰性土壤的种之一。深的根系使其相对耐旱，但对积水非常敏感。冬葡萄萌芽和开花比其他种葡萄晚许多，是美洲种群中成熟最迟的，故枝条成熟也最晚。对葡萄根瘤蚜有些耐性，抗真菌病害和皮尔斯病，但繁殖和嫁接非常难 (Mullins et al., 1992)。

(6) 白亮葡萄 (*V. candicans*): 生长势非常强的攀缘植物，原产于美国南部和墨西哥北部，耐旱，较耐葡萄根瘤蚜，抗白粉病、霜霉病和皮尔斯病，但繁殖非常困难。

其他南方种，如山平氏葡萄 (*V. champinii*) 和郎吉氏葡萄 (*V. longii*)，可能是白亮葡萄、沙地葡萄和其他本地葡萄的天然杂种，它们高抗线虫。

**欧亚种群** 这个种群大约有 40 个已知种，大部分限于东亚。中国种多样性特别丰富，生长于干燥的西南部、北部和喜马拉雅山麓的南部，东北部非常寒冷，东南部炎热而潮湿。虽然某些种抗真菌病害，可能也耐高湿环境 (Li et al., 2008; Wan et al., 2007, 2008a)，但对这些种的了解很少，可能还有数个附加种尚未被描述。大部分欧亚种群葡萄不抗北美葡萄病害，但有一个葡萄种在全世界葡萄和葡萄酒工业领域处于支配地位。

(1) 欧亚种葡萄 (*V. vinifera*): 原产于西亚和欧洲北纬 30°~50°，但在冰河时期，临时被限制在黑海和里海之间南高加索的潮湿而草木丛生的到荒芜的火山山脉，以及地中海地区 (Hardie, 2000; Mullins et al., 1992; Zohary and Hopf, 2001)。因其为目前最主要的栽培葡萄，故欧亚种葡萄是欧亚种群中最著名的一个种。因栽培的葡萄为完全花，很少为生理学上的雌株，一般将其归于欧亚种葡萄栽培亚种 (*V. vinifera* ssp. *sativa* 或 *V. vinifera* ssp. *vinifera*)。然而，亚种（或地理小种）的概念作为分类学上可被识别的种下群体，在生物学上并无实质意义。按照许多分类学家观点，欧亚种葡萄栽培类型仅是欧亚种葡萄森林亚种的驯化类型。根据这个观点，两者之间的差异是驯化进程的结果 (This et al., 2006)，换言之，它们是人类选择而不是自然选择的结果。该种非常耐石灰质土壤，甚至强于冬葡萄，耐旱。

(2) 森林葡萄 [*Vitis sylvestris* (或 *silvestris*)]: 原产于从中亚到地中海的广大地区。该种葡萄在亚洲和欧洲有完全花野生植株（现在也称 *Lambrusca* 葡萄），主要生长于潮湿林地的河岸冲积土和山坡冲积土上。分类学家在将森林葡萄作为种或欧亚种葡萄森林亚种 (*V. vinifera* ssp. *silvestris*) 方面存在争论，因为除了它们的花，两者看起来非常相似，杂交容易 (Mullins et al., 1992)。森林葡萄在欧洲