

# 水分胁迫对马瑟兰葡萄果实品质及花色苷合成代谢的影响

薛晓斌<sup>1</sup>, 李栋梅<sup>1</sup>, 张艳霞<sup>2</sup>, 王振平<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>宁夏大学农学院, 银川 750021; <sup>2</sup>宁夏大学生命科学学院, 银川 750021)

**摘要:**【目的】探讨贺兰山东麓促进葡萄品质及花色苷形成的适宜水分胁迫阈值, 为节水灌溉提供依据。【方法】以马瑟兰葡萄为试材, 在花后 20 d, 开始进行无胁迫(对照)、轻度(T1)和中度(T2)水分胁迫处理, 测定了葡萄果实纵横径、百粒质量、可滴定酸含量、可溶性固形物含量, 采用 pH 示差法测定总花色苷含量, 采用高效液相色谱法(HPLC, High performance liquid chromatography)测定果实糖酸、单体花色苷含量, 采用实时荧光定量 PCR 法(qRT-PCR, Quantitative real-time PCR)检测花色苷代谢途径相关基因的表达量。【结果】随水分胁迫程度的增加, 果实纵横径、百粒质量和可滴定酸(TA, Titratable acidity)含量均下降, 可溶性固形物(TSS, Total soluble solid)含量提高, 在花后 120 d 时, 与对照相比, T1 和 T2 的葡萄糖含量分别提高 16.36% 和 15.36%、果糖含量分别提高 7.10% 和 8.19%、总花色苷含量提高 18.57% 和 21.05%, 总酚和单宁含量分别提高 20.00% 和 30.30%、14.58% 和 6.87%, T1 和 T2 的酒石酸和苹果酸含量分别降低 17.35% 和 6.91%、45.08% 和 48.16%; 葡萄果皮中共检测出 17 种单体花色苷, 在成熟期二甲花翠素 3-O-葡萄糖苷含量最高, 与对照相比, T1 和 T2 分别提高 52.85% 和 43.11%; 在花后 110 d 和 120 d 时, T1 和 T2 处理均可提高 *VvPAL* 的基因表达量, T2 处理下 *VvF3'5'H*、*VvUFGT* 的基因表达量在各时期均有所上升, 在花后 60 d 至 90 d 时, T2 处理可提高 *Vv-LAR* 的基因表达量。【结论】葡萄在坐果期至成熟期采用中度水分胁迫处理可提高单糖、花色苷、总酚和单宁含量, 降低有机酸含量, 研究结果为贺兰山东麓马瑟兰葡萄栽培和高效节水提供理论参考。

**关键词:** 马瑟兰葡萄; 水分胁迫; 单体花色苷; 花色苷代谢; 果实品质

中图分类号: S663.1

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2023)05-0919-13

## Effects of water stress on berry quality and anthocyanin metabolism in Marselan grape

XUE Xiaobin<sup>1</sup>, LI Dongmei<sup>1</sup>, ZHANG Yanxia<sup>2</sup>, WANG Zhenping<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>School of Agricultural, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China; <sup>2</sup>School of Life Science, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China)

**Abstract:** 【Objective】The present experiment was undertaken to explore the appropriate water stress threshold for promoting grape quality and anthocyanin formation at the eastern foot of Helan Mountain, and also to provide a basis for water-saving irrigation. 【Methods】The Marselan (*Vitis vinifera* L.) was used as the experimental material. In 20 days after anthesis (20 DAA), the berries were treated with no water stress (Control), mild water stress (T1) and moderate water stress (T2). The vertical and horizontal diameter, 100 grains weight, titratable acid and total soluble solid content of grape berries were determined. The contents of total anthocyanins were determined by pH differential method, the grape skin was ground into power in the liquid nitrogen and approximately 0.1 g powder was added into 1 mL methanol-1% formic acid. The solution was digested for 10 min in the dark at constant temperature shaker. The mixture was then centrifuged for 5 min at 8000×g and 4 °C and the supernatant was collected for further analysis. The extraction procedure was repeated for three times and the collected superna-

收稿日期: 2022-10-12 接受日期: 2022-11-22

基金项目: 财政部和农业农村部: 国家现代农业产业技术体系(CARS-29-zp-3)

作者简介: 薛晓斌, 男, 在读硕士研究生, 研究方向为葡萄逆境生理与分子生物学。Tel: 18135995009, E-mail: 18135995009@163.com

\*通信作者 Author for correspondence. Tel: 13895677292, E-mail: dr.wangzhp@163.com

tants were pooled and evaporated at 37 °C in an evaporator. The residual material was re-suspended in 1.5 mL of methanol solution. The relative anthocyanin content was measured at 530 nm and 657 nm with an ultraviolet spectrophotometer. Individual anthocyanins were measured with a HPLC. The contents of individual sugar and organic acid were determined by HPLC according to a previously described method with minor modifications. The juice was centrifuged at 12 000×g for 10 min, and the supernatant was extracted and filtered through a 0.22 μm filter and used for subsequent analysis. The separating column was Hypersil GOLD™ Amino (250 mm×4.6 mm, 5 μm) and C18 (250 mm×4.6 mm, 5 μm) column. Acetonitrile-water mixture (75:25) and methanol-KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> mixture (3:97) were used as the mobile phase at flow rate of 0.5 mL·min<sup>-1</sup> and 0.8 mL·min<sup>-1</sup>. The column temperature of 25 °C and injection volume of 10 μL were adopted. The analysis was carried out with three technical replicates and the corresponding sugar and acid contents were calculated using a standard curve. Quantitative real-time PCR (qRT-PCR) was used to detect the expression levels related to anthocyanin metabolism, total RNA was used as template for reverse transcription according to the PrimeScript™ RT Reagent Kit with gDNA Eraser Reverse Transcription Kit instruction. *VvActin* was selected as the internal reference, and primers of *VvPAL*, *VvF3'5'H*, *VvLAR* and *VvUFGT* genes were designed with Primer 5. 【Results】 With the increase of water stress degree, berry vertical and horizontal diameter, 100 grains weight and total acid content gradually decreased, but total soluble solids content showed the opposite pattern. In each treatment, the contents of glucose, fructose and total anthocyanins in berries gradually increased, and their contents under mild water stress (T1) and moderate water stress (T2) were significantly higher than those of control. At 120 DAA, compared with the control, the glucose content increased by 16.36% and 15.36%, the fructose content increased by 7.10% and 8.19%, and the total anthocyanin content increased by 18.57% and 21.05% under T1 and T2 conditions, respectively. However, the contents of total phenols, tannins, tartaric acid and malic acid in berries showed opposite trend. At 120 DAA, compared with control, the contents of total phenols and tannins increased by 20.00% and 30.30%, 14.58% and 6.87% under T1 and T2 conditions. The contents of tartaric acid decreased by 17.35% and 6.91%, and the contents of malic acid decreased by 45.08% and 48.16% under T1 and T2 conditions. A total of 17 types of anthocyanins were detected in grape skins, and the content of dimethyl anthocyanin 3-*O*-glucoside was the highest in the mature stage. Compared with the control, which increased by 52.85% and 43.11% under T1 and T2 conditions at 110 DAA and 120 DAA, T1 and T2 treatments can increase the expression level of *VvPAL*, and T2 treatment can increase the expression profile of *VvF3'5'H* and *VvUFGT* in each period. At 60 DAA to 90 DAA, T2 treatment can increase the expression level of *VvLAR*. 【Conclusion】 The moderate water stress treatment could increase the contents of monosaccharides, anthocyanins, total phenols and tannins, reduce the contents of organic acids from berry set to maturity. Mild water stress significantly increased the contents of dimethyl anthocyanin-3-*O*-glucoside and dimethyl anthocyanin-3-*O*-cafeoylated glucoside. Moderate water stress treatment before the veraison stage could significantly increase the expression levels of *VvF3'5'H* and *VvUFGT*, and promote the biosynthesis of anthocyanins, which provided theoretical reference for the cultivation and efficient water saving management of Marselan grapevine in the eastern foot of Helan Mountain.

**Key words:** Marselan grape; Water stress; Individual anthocyanin; Metabolism of anthocyanin; Fruit quality

葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 为葡萄科葡萄属木质藤本植物, 是世界范围内重要的经济类果树之一, 在

我国栽培历史悠久, 因其营养丰富, 受到消费者的广泛喜爱<sup>①</sup>。类黄酮是葡萄中最丰富的次生代谢

物,在植株生长发育、果实色泽和品质等方面起着重要作用<sup>[2]</sup>。葡萄中的类黄酮主要包括花色苷、黄酮醇和黄烷醇3类,主要以糖基结合态的形式存在于葡萄各组织中<sup>[3]</sup>。花色苷是一种天然植物色素,主要存在有色品种的果皮中,对葡萄和葡萄酒的颜色起决定性作用,但染色品种烟73的果肉中也含有花色苷<sup>[4]</sup>。

近年来,随着气温逐年升高,干旱一直是困扰农业生产的主要问题,我国葡萄种植面积和产量持续增长,西北地区面临的干旱问题也日益突出<sup>[5]</sup>。水分是影响葡萄长势和品质的重要因素,水分胁迫能诱导植物产生各种生理生化反应,过度水分胁迫会导致植株生长停止,光合受到抑制,呼吸和代谢紊乱,功能和蛋白变性等<sup>[6]</sup>,而适度的水分胁迫则对酿酒葡萄的糖酸、单宁、花色苷等果实品质有一定促进作用。因此,在我国西北地区葡萄节水栽培已成为主要栽培模式。

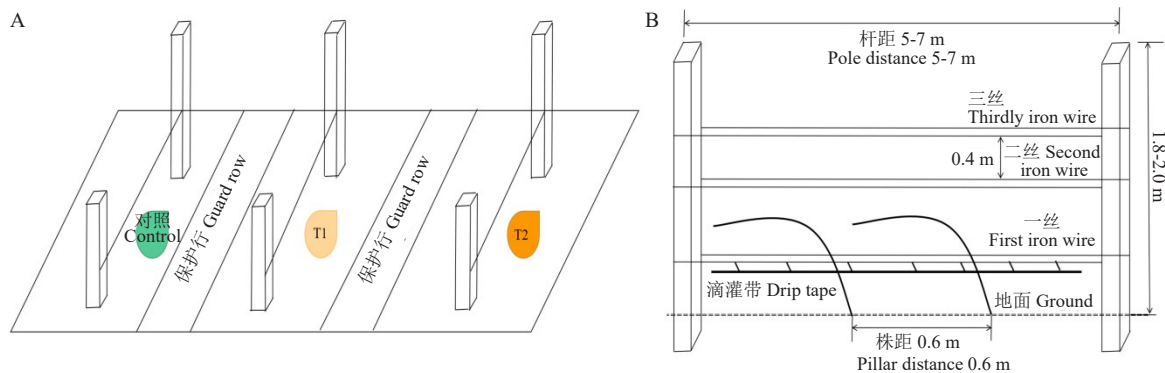
植物黎明前的叶片水势可以直观地反映植株的水分亏损状况,是监测植株体内水分含量的传统指标之一<sup>[7]</sup>。马瑟兰葡萄属于喜水植物,在葡萄栽培

的水分管理中,适宜的灌溉时间和灌溉量对葡萄生长十分重要<sup>[8]</sup>,同时本课题组之前研究表明,黎明前叶片水势在中度范围内可显著提升酿酒葡萄果实品质<sup>[9-10]</sup>,适度水分胁迫不仅可以保证酿酒葡萄正常生长,而且可以达到节水和提质增效的效果,为西北地区马瑟兰葡萄的栽培管理和节水灌溉体系奠定实践基础<sup>[11-12]</sup>。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

本试验于2020年5—10月在宁夏玉泉营农场国家葡萄产业技术体系水分生理与节水栽培岗位(CARS-29-zp-3)试验点进行(38.28°N,106.24°E)。本试验选用3年生马瑟兰(*Vitis Vinifera* L. 'Marselan')葡萄为材料,东西行定向植,“厂”字形,株行距为1.5 m × 3 m,冬季埋土防寒,灌溉方式为滴灌,除灌水量不同外,其他管理指标均一致,试验设3个生物学重复,各重复10株葡萄树,水分胁迫处理模型如图1所示,不同处理之间用保护行间隔,绿色表示无水分胁迫,黄色代表水分胁迫,颜色越深水分胁迫



A. 主视图;B. 侧视图。

A in the figure is front view;B is side view.

图1 试验设计模型

Fig. 1 The model of test design

胁迫程度越大。

### 1.2 试验设计

从葡萄萌芽期至盛花期(5月20日)对所有葡萄树进行正常灌溉处理,于6月10日即花后20 d(20 days after anthesis, 20 DAA)开始水分胁迫处理。根据黎明前叶片水势( $\Psi_b$ )变化趋势分别设置无水分胁迫(对照,  $0 \text{ MPa} \geq \Psi_b \geq -0.2 \text{ MPa}$ )、轻度水分胁迫(T1,  $-0.2 \text{ MPa} > \Psi_b \geq -0.4 \text{ MPa}$ )、中度水分胁迫(T2,  $-0.4 \text{ MPa} > \Psi_b \geq -0.6 \text{ MPa}$ )。试验采用滴灌管

带两头安装控水阀门,控制滴灌管流速为  $0.6 \text{ L} \cdot \text{h}^{-1}$ ,每10 d监测1次  $\Psi_b$  值,根据测定  $\Psi_b$  值及试验期间葡萄园降雨量和气温(表1),确定各处理是否灌水和所需灌水量(表2)。试验分别于40 DAA(膨大期)、60 DAA(转色期)、70 DAA、90 DAA、110 DAA、120 DAA(成熟采收期,10月31日)进行采样,选取植株阴阳面的果穗,随机选取果穗上、中、下、内侧和外侧各部位果粒共100粒,液氮速冻后置于  $-80 \text{ }^\circ\text{C}$  冰箱保存。

表 1 试验期间气温和降雨量

Table 1 Temperature and monthly rainfall during the experiment

月份 Months	平均气温 Average temperature/°C	最高气温 Maximum temperature/°C	最低气温 Minimum temperature/°C	降雨量 Rainfall/mm
6	30.3	36	24	12.2
7	31.4	37	27	30.5
8	28.4	35	16	48.8
9	24.4	30	18	24.4
总降雨量 Total rainfall/mm				115.9

表 2 不同处理灌水量

Table 2 Irrigation quantity of different treatment groups

(L·plant<sup>-1</sup>)

月份 Months	对照 Control	T1	T2
6	22.80	14.78	11.98
7	9.83	3.06	-
8	3.85	-	-
9	9.12	4.03	3.74
总计 Total	45.60	21.87	15.72

注：“-”表示没有灌水。

Note: “-” means no irrigation.

### 1.3 试验方法

1.3.1 黎明前叶片水势测定 黎明前(05:30—06:00)迅速摘取葡萄枝条中部节位的健康叶片,置于塑封袋中,带回实验室,用刀片在叶柄末端切出斜面,迅速装入 3005 型植物水分压力室(美国 Soil Moisture Equipment 公司)中,使叶柄末端切口从压力室密封圈中部的小孔露出,拧紧钢塞,关闭控制阀,缓慢转动加压阀,当叶柄末端出现小水珠时,立即关闭加压阀,此时读数表盘示数,即为叶片水势的绝对值,记录数值,每个处理 9 次重复。

1.3.2 果实生长及基本品质指标测定 果实纵横径用游标卡尺测定,试验处理开始后每 10 d 进行 1 次;随机选取 100 粒果实,百粒质量用分析电子天平称质量;可溶性固形物(TSS)含量用 WYT-32 型手持糖量折光仪测定;可滴定酸含量采用 NaOH 滴定法测定。

1.3.3 果实单糖、有机酸的提取与测定 葡萄果实用液氮研磨至粉末状态,去除果梗和种子,准确称取粉末 0.2 g 于 2 mL 离心管中,加入 1.8 mL 超纯水,超声波提取 25 min, 12 000 r·min<sup>-1</sup> 离心 10 min,取上清液于新的离心管中,之后用 0.22 μm 的水相滤膜过滤至进样瓶,每个样品设置 3 个重复,利用 UltiMate 3000 型高效液相色谱仪测定(ThermoFisher 科技公司)。

单糖测定色谱条件:示差检测器,色谱柱:Hyper-sil GOLD™ Amino 色谱柱(250 mm × 4.6 mm, 5 μm);流动相为乙腈:水(V/V)=75:25;检测波长:245 nm;流速 0.5 mL·min<sup>-1</sup>;柱温:30 °C;进样量 10 μL。

有机酸测定色谱条件:紫外检测器,色谱柱:C18 色谱柱(250 mm × 4.6 mm, 5 μm);流动相为甲醇:KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>(V/V)=3:97,磷酸调节 pH 至 2.8;检测波长:215 nm;流速 0.8 mL·min<sup>-1</sup>;柱温:35 °C;进样量 10 μL。

1.3.4 果实总酚、单宁含量的测定 葡萄果实用液氮研磨至粉末状态,去除果梗和种子,备用。

总酚含量:采用福林酚法<sup>[13]</sup>测定,准确称取粉末 1.0 g,加入 20 mL 70%的乙醇研磨浸提,90 °C 水浴 15 min, 4000 × g 离心 15 min,收集提取液并用 70%乙醇定容至 100 mL,然后吸取 1 mL 稀释液,依次加 60 mL 蒸馏水、5 mL 福林酚、15 mL 20%碳酸钠,用蒸馏水定容至 100 mL。20 °C 避光显色 2 h,在 765 nm 下测定吸光值。

单宁含量:采用福林丹尼斯法<sup>[13]</sup>测定,准确称取粉末 1.0 g,加 20 mL 20%乙醇研磨浸提,70 °C 水浴 30 min, 4000 × g 离心 15 min,残渣用 20%乙醇溶液洗涤,重复浸提 2 次,取上清液用蒸馏水定容至 100 mL 容量瓶中。吸取 1 mL 提取液,依次加 70 mL 蒸馏水、5 mL 福林丹尼斯、10 mL 饱和碳酸钠,用蒸馏水

定容至 100 mL, 20 °C 避光显色 30 min, 在 760 nm 下测定吸光值。

1.3.5 总花色苷和单体花色苷含量的测定 样品提取方法参照李栋梅等<sup>[14]</sup>的方法有所改动。挑选大小均匀、无病虫害的果实, 冷冻状态下剥皮, 液氮研磨成粉末, 去除种子和果梗; 称取果皮粉末 0.1 g 于 2 mL 离心管中, 每个处理 3 次重复; 加入 1 mL 的 1% 甲酸甲醇溶液; 恒温摇床 20 °C 避光浸提 10 min; 8000 × g、4 °C 离心 5 min; 收集上清液于 10 mL 离心管中, 重复浸提 3 次, 合并上清, 20 °C 旋转蒸发去除甲酸和甲醇, 并用 1.5 mL 甲醇洗涤溶液于 2 mL 离心管中, 放入 4 °C 避光保存, 该提取液用于测定总花色苷和单体花色苷含量。

总花色苷含量: 采用 pH 示差法等<sup>[15]</sup>测定。

单体花色苷色谱条件: 紫外检测器, Infinity Poroshell 120 SB-C18 色谱柱 (150 mm × 4.6 mm,

2.7 μm), 流动相 A 为甲酸: 乙腈: 水 (V/V/V)=7.5: 30: 240; 流动相 B 为甲酸: 乙腈: 水 (V/V/V)=7.5: 150: 120; 流速 1.0 mL · min<sup>-1</sup>, 柱温: 35 °C, 检测波长: 520 nm, 进样量: 30 μL, 样品测定前用 0.22 μm 有机膜过滤, 定量分析以二甲花翠素-3-O-葡萄糖苷为标准品, 采用外标法进行定量分析, 根据花色苷保留时间、最大吸收波长和本实验花色苷质谱数据对花色苷进行定性分析。

1.3.6 总 RNA 的提取和实时荧光定量 PCR 总 RNA 提取用 RNAPrep Pure 多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒流程进行操作; 以总 RNA 为模板, 参照 PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser 反转录试剂盒说明书进行反转录; 选取 *VvActin* 为内参基因, *VvPAL*、*VvF3'5'H*、*VvLAR*、*VvUFGT* 基因的引物用 Primer 5.0 设计, 引物由生工生物工程 (上海) 公司合成 (表 3)。RT-qPCR 反应体系为

表 3 实时荧光定量 PCR 引物序列

Table 3 Primer sequences for real-time quantitative PCR

基因名称 Gene name	引物序列 (5'-3') Sequence of primer	上游引物 Forward	下游引物 Reverse
<i>VvPAL</i>	TTAAATGGCTGGGATCGAG		CCTGCATCACTTCAGCAAAA
<i>VvF3'5'H</i>	AAGCGTGCTCACGAAGAAAT		TTCCCAGACATCAGGGTCTC
<i>VvLAR</i>	CTACGGTGATGGCTCTGTCA		GCAGCGGCTAGTAGGTCATC
<i>VvUFGT</i>	TGCAGGGCCTAACTACTCT		GCAGTCGCCTTAGGTAGCAC
<i>VvActin</i>	CTTGATCCCTCAGCACCTT		TCCTGTGGACAATGGATGGA

20 μL: cDNA (200 ng · μL<sup>-1</sup>) 1 μL, 上游引物和下游引物各 0.4 μL, 2 × Perfectstar 10 μL, ddH<sub>2</sub>O 8.2 μL; RT-qPCR 扩增程序为 94 °C 2 min、94 °C 10 s、60 °C 30 s, 2~3 步循环 40 次。每个模板设 3 次生物学重复, 取其平均值, 目的基因的相对表达量用 2<sup>-ΔΔC<sub>t</sub></sup> 计算<sup>[16]</sup>。

#### 1.4 数据处理及分析

采用 Microsoft office excel 2019 和 Origin8.0 进行数据记录和作图, 用 DPS V9.01 进行统计分析, LSD 多重检验样本间的差异显著性 ( $p < 0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 水分胁迫下葡萄植株黎明前的叶片水势

黎明前植株叶片水势是表征植株体内含水量和水分亏缺状况的最佳指标, 如图 2 所示, 各处理在 20 DAA 水势基本控制在 -0.15 MPa 左右, 30 DAA 后对照、T1 和 T2 的水势分别控制在 -0.17、-0.36、-0.51 MPa, 根

据玉泉营试验基地 2020 年日降雨量和每日气温变化及时调整灌水时间及灌水量, 在 40 DAA 至 120 DAA 期间各处理  $\Psi$  值稳定于变化范围之内, 说明试验处理符合设计要求。

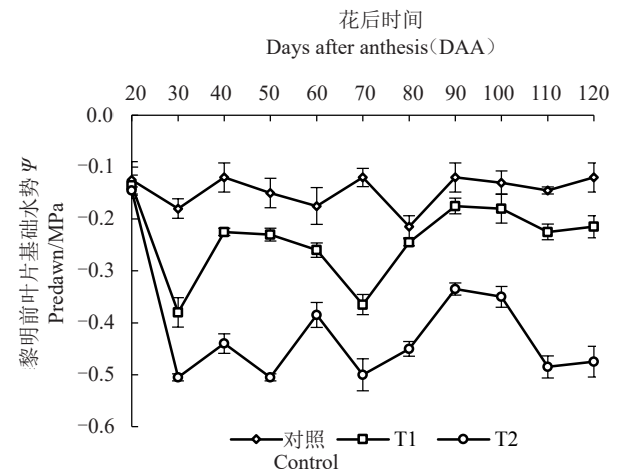


图 2 葡萄植株黎明前叶片水势

Fig. 2 Leaf water potential values of grapevine before dawn

## 2.2 水分胁迫处理对马瑟兰葡萄果实生长和基本品质指标的影响

不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄果实生长和基本品质指标的影响如图3所示。图3-A表示葡萄生长过程中的表型变化。随着果实生育期的推进,T1和T2处理后果实的纵横径显著低于对照,各处理果实在70 DAA至80 DAA快速增大,在110 DAA至120 DAA期间纵横径几乎不变,趋于稳定(图3-B、图3-C);T1和T2处理后,果实百粒质量显著低于对照,在120 DAA时,与对照相比,T1和T2分别降低12.58%和17.49%(图3-D);T1和T2的可滴定酸含量显著低于对照,在120 DAA时,与对照相比,T1和T2分别降低9.81%和15.96%(图3-E);T1和T2的可溶性固形物含量显著高于对照,在120 DAA时,与对照相比,T1和T2分别高于4.22%和6.13%(图3-F)。说明随水分胁迫程度的增加,果实纵横径、百粒质量和TA含量均下降,TSS含量提高。

## 2.3 水分胁迫处理对马瑟兰葡萄果实葡萄糖和果糖含量的影响

不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄果实单糖含量的影响如图4所示。采用HPLC法检测不同处理条件下果实糖含量,其中以葡萄糖和果糖含量为主,蔗糖为辅。随着果实生育期的推进,葡萄糖和果糖含量均呈上升趋势,且从60 DAA至70 DAA增速最大,在不同时期,T1和T2处理下葡萄糖和果糖含量均显著高于对照。在120 DAA时,各处理果糖含量最大值分别为97.16、104.59、105.83  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,与对照相比,T1和T2果糖含量分别提高7.10%和8.19%(图4-A)。T2在110 DAA葡萄糖含量最大为93.61  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,而对照和T1在120 DAA时,葡萄糖含量最大值为79.23、94.73  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,与对照相比,T1和T2葡萄糖含量分别提高16.36%和15.36%(图4-B)。表明T1和T2处理均可提高马瑟兰葡萄果实单糖含量。

## 2.4 水分胁迫处理对马瑟兰葡萄有机酸含量的影响

不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄果实有机酸含量的影响如图5所示。采用HPLC法对不同处理的果实有机酸含量进行测定,随着果实生育期的变化,有机酸含量均处于下降趋势,以酒石酸和苹果酸含量为主,柠檬酸含量几乎检测不出。对于酒石酸含量而言,T1和T2在60 DAA至70 DAA降速最大,在

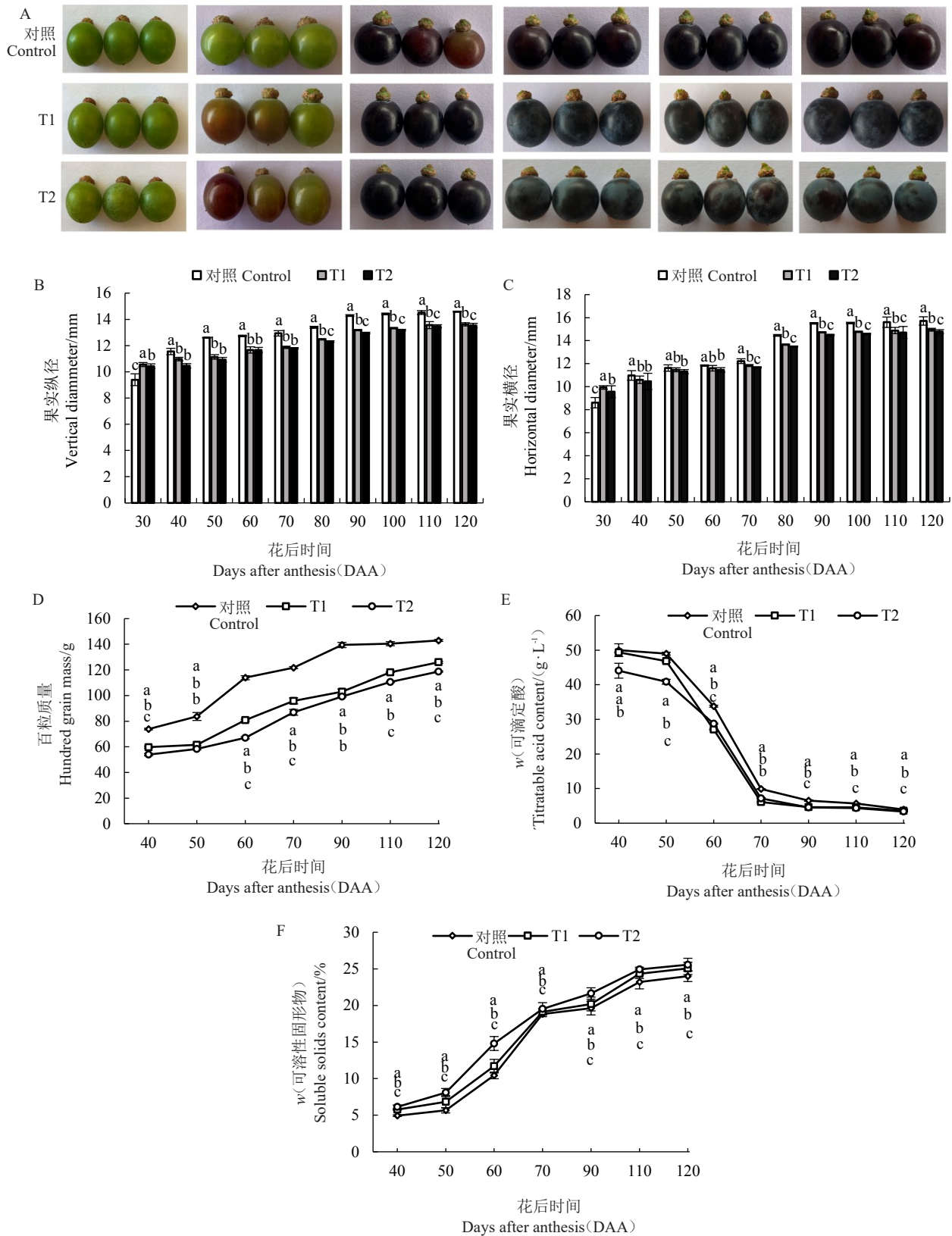
60 DAA后各时期T1和T2均显著低于对照,在120 DAA时,各处理酒石酸含量达到最低11.29、9.62、10.56  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,与对照相比,T1和T2分别降低17.35%和6.91%(图5-A)。对于苹果酸含量而言,对照在70 DAA至90 DAA降速最大,T1和T2在60 DAA至70 DAA降速最大,在60 DAA后各时期T1和T2均显著低于对照,在120 DAA时,各处理分别达到最低8.47、5.95、4.52  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,与对照相比,T1和T2分别降低45.08%和48.16%(图5-B)。说明T1和T2均可降低葡萄有机酸含量。

## 2.5 水分胁迫处理对马瑟兰葡萄总酚和单宁含量的影响

不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄果实单宁和总酚含量的影响如图6所示。随果实的成熟,单宁和总酚含量逐渐降低,在120 DAA时,各处理的总酚含量为T2>T1>对照,相比于对照,T1和T2处理下总酚含量提高了20.00%和30.30%(图6-A);各处理的单宁含量为T1>T2>对照,相比于对照,T1和T2处理下单宁含量显著提高了14.58%和6.87%(图6-B),表明T1和T2处理均可促进马瑟兰葡萄总酚含量的积累,同时减缓单宁的分解,使成熟期单宁含量积累增加。

## 2.6 水分胁迫处理对马瑟兰葡萄果皮花色苷含量的影响

不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄果皮花色苷含量的影响如图7所示,图7-A表示果皮花色苷提取液颜色的变化,图7-B表示不同处理下马瑟兰葡萄总花色苷含量的变化,随着葡萄果实成熟,总花色苷含量呈上升趋势。于40 DAA时,3种处理条件下均未检测到花色苷,而在60 DAA,即果实转色期,3种处理条件下均可检测到花色苷,且T1和T2处理条件下总花色苷含量显著高于对照,在120 DAA(成熟采收期)时,与对照相比,T1和T2处理条件下分别提高了18.57%和21.05%。图7-C表示不同处理下马瑟兰葡萄单体花色苷含量的变化,葡萄果皮中共检测出17种单体花色苷,其中包括5种基本花色苷,5种乙酰化花色苷,5种香豆酰化花色苷,2种咖啡酰化花色苷。在120 DAA时,单体花色苷含量最高的是二甲花翠素-3-O-葡萄糖苷,与对照相比,T1和T2分别显著提高52.85%和43.11%,其次是二甲花翠素-3-O-反式香豆酰化葡萄糖苷,与对照相比,T1和T2分别显著提高



A. 3种处理下葡萄果实不同生长发育过程的表型图; B. 果实纵径; C. 果实横径; D. 百粒质量; E. 可滴定酸含量; F. 可溶性固形物含量。  
 A. The process of grape berry development under three treatments; B. Vertical diameter of grape berry; C. Horizontal diameter of grape berry; D. Hundred grain mass; E. Titratable acid content; F. Soluble solids content.

图3 不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄生长及基本品质的影响  
 Fig. 3 Effects of water stress on Grape growth and basic quality in Marselan

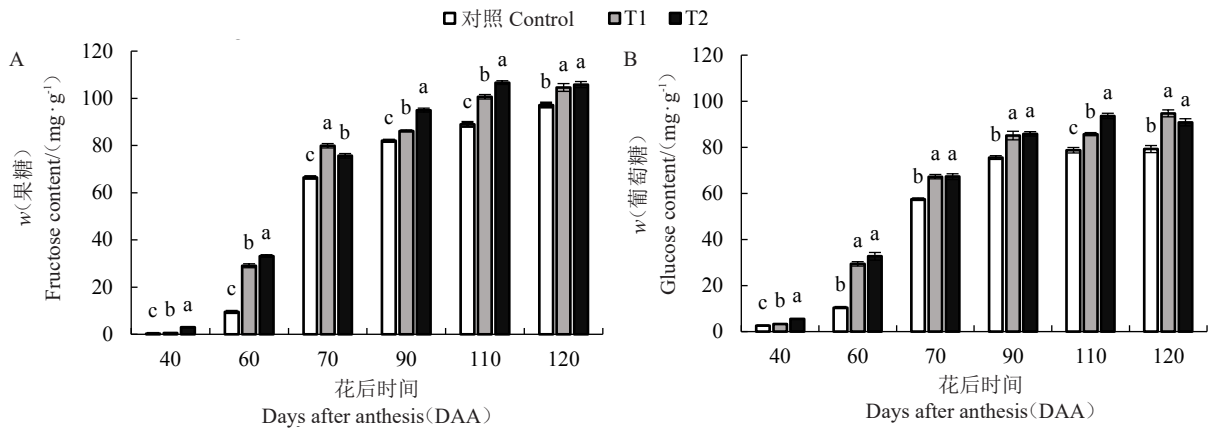


图 4 不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄单糖含量的影响

Fig. 4 Effects of water stress on the individual sugar content in Marselan

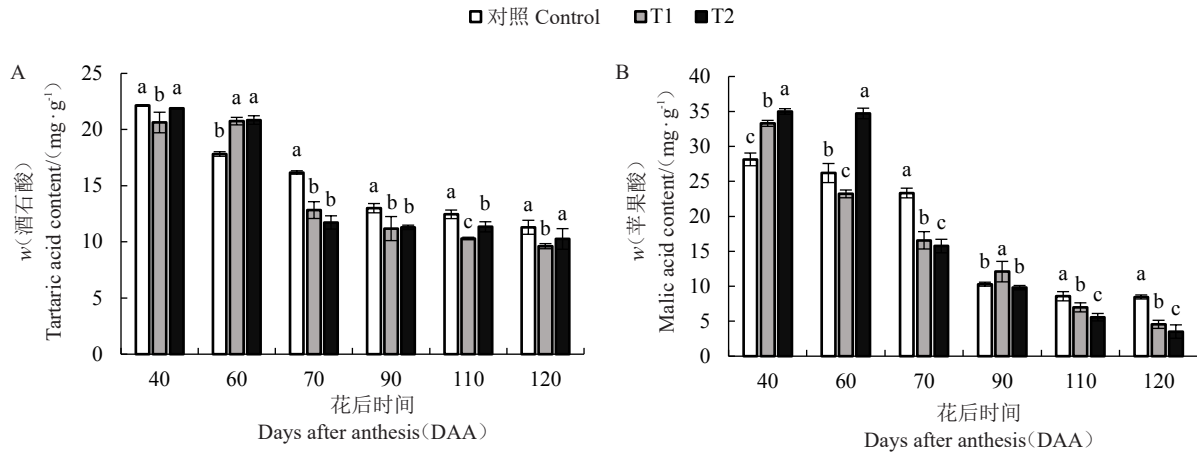


图 5 不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄有机酸含量的影响

Fig. 5 Effects of water stress on the organic acid content in Matheran

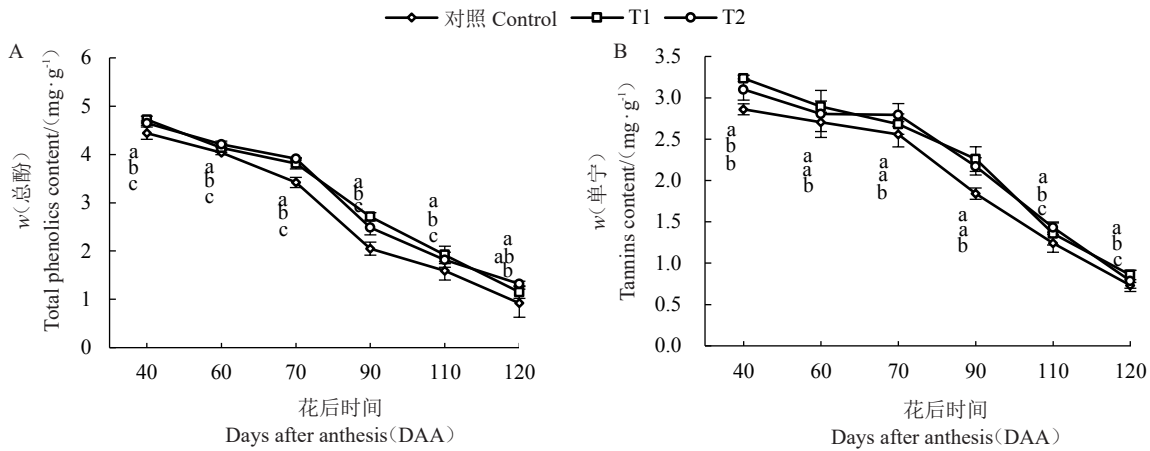


图 6 不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄果实总酚和单宁含量的影响

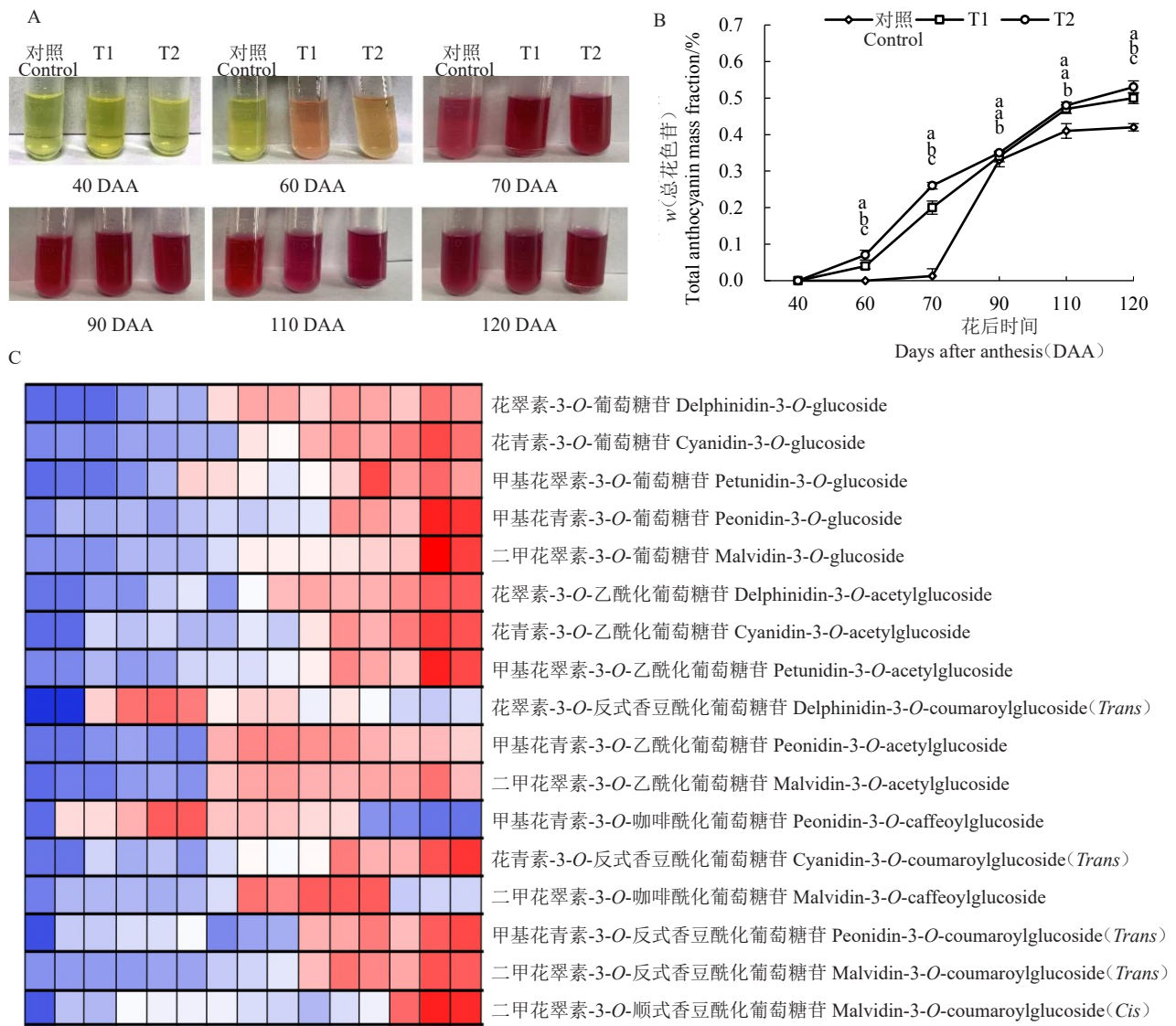
Fig. 6 Effects of different water stress treatments on tannins and total phenols in Marselan

26.98%和 25.08%，甲基花青素-3-O-咖啡酰化葡萄糖苷含量最低，表明 T1 和 T2 均能增加果皮总花色苷含量，促进二甲花翠素-3-O-葡萄糖苷等单体花色苷的积累，增强果实颜色。

### 2.7 水分胁迫处理对类黄酮代谢相关基因表达的影响

*VvPAL* 是类黄酮代谢途径中上游的关键基因，由图 8 可知，在果实发育后期，T1 和 T2 处理条件下





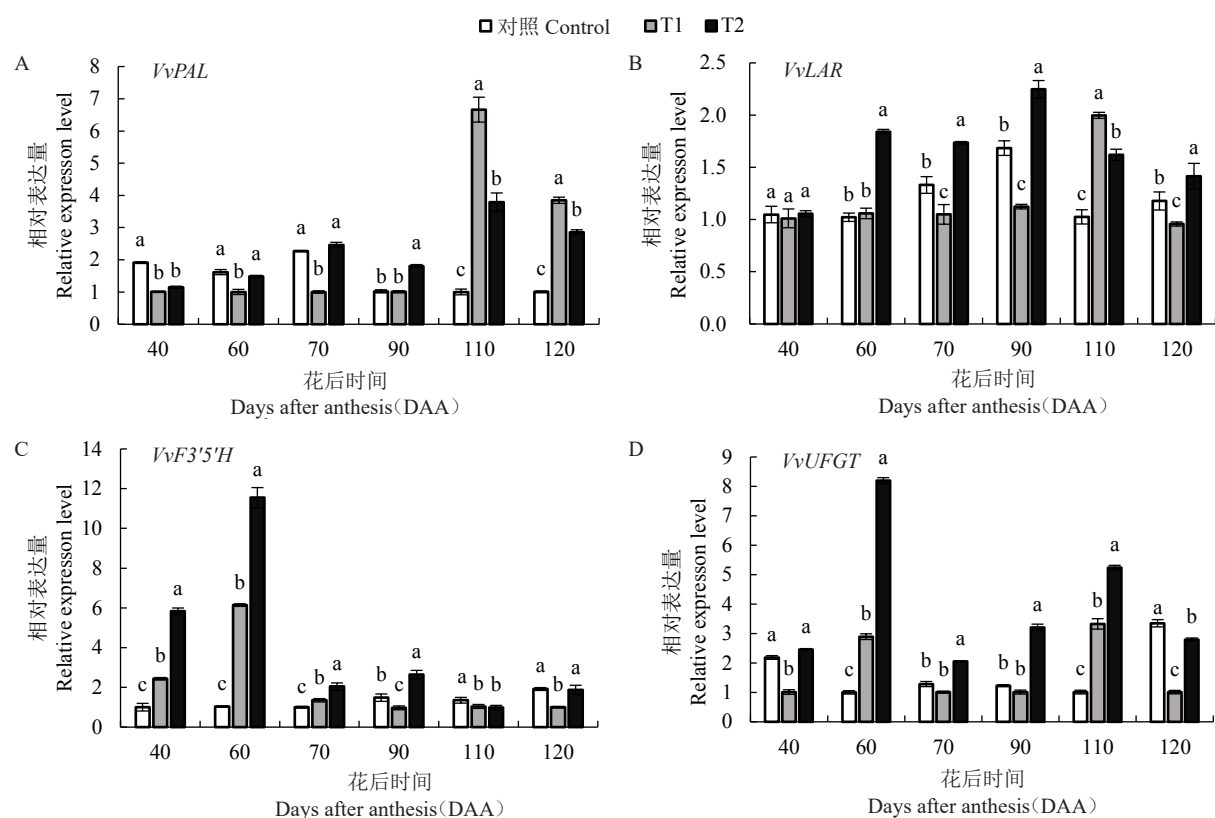
A. 果皮花色苷提取液颜色图;B. 总花色苷含量变化;C. 不同处理下马瑟兰葡萄果皮单体花色苷含量变化热图,数据用 Z-score 进行标准化。  
A. Color diagram of anthocyanin; B. The change of total anthocyanin content; C. The heatmap of the variation of anthocyanin content in Marselan grape under different treatments, the data were standardized by Z-score.

图 7 不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄花色苷含量的影响  
Fig. 7 Effects of water stress on anthocyanin content in Marselan

*VvPAL* 的表达量显著高于对照,其中在 110 DAA 时,与对照相比,T1 和 T2 表达量分别提高了 6.65 倍和 3.78 倍,在 120 DAA 时,T1 和 T2 表达量分别提高了 3.82 倍和 2.83 倍(图 8-A)。*VvLAR* 是原花青素合成途径中的关键基因,其中在 60 DAA 至 90 DAA 期间,T2 处理条件下 *VvLAR* 显著高于对照和 T1,与对照相比,T2 的表达量分别提高了 1.90 倍、1.38 倍、1.37 倍,在果实发育前期和后期,对照的表达量与 T2 无差异(图 8-B)。

*VvF3'5'H* 和 *VvUFGT* 是花色苷合成途径中的关

键基因。对于 *VvF3'5'H* 而言,在 60 DAA 时,与对照相比,T1 和 T2 表达量分别提高了 5.93 倍和 11.15 倍,其他时期(除 120 DAA),T2 处理下显著高于对照和 T1(图 8-C);对于 *VvUFGT* 而言,在 60 DAA 至 120 DAA,T2 均显著高于对照和 T1,在 60 DAA 时,与对照相比,T1 和 T2 表达量分别提高了 2.89 倍和 8.19 倍,在 120 DAA 时,与对照相比,T1 和 T2 表达量分别提高了 3.29 倍和 5.19 倍,此外在 40 DAA 和 120 DAA 时,对照显著高于 T1 且与 T2 无极显著差异(图 8-D)。



A. 苯丙氨酸解氨酶; B. 原花青素还原酶; C. 类黄酮-3'5'-羟化酶; D. 类黄酮葡萄糖基转移酶。

A. Phenylalanine ammonia-lyase; B. Proanthocyanin reductase; C. Flavonoid-3'5'-hydroxylase; D. Flavonoid glucosyltransferase.

图 8 不同水分胁迫处理对马瑟兰葡萄花色苷合成途径相关基因表达的影响

Fig. 8 Effects of water stress on expression of anthocyanin metabolism-related genes in Marselan

### 3 讨 论

#### 3.1 水分胁迫对葡萄单糖和有机酸含量的影响

葡萄果实含糖量的高低主要受果实成熟过程中糖分积累的影响,适度的水分亏缺可抑制果实鲜质量增长而提升果实含糖量,改善果实品质<sup>[16-17]</sup>。高彦婷等<sup>[18]</sup>的研究结果表明,轻度水分胁迫条件下葡萄糖和果糖含量最高,这与本研究结果不一致,可能原因是在温室进行水分胁迫处理和大田试验有误差。杨昌钰等<sup>[19]</sup>的研究结果表明,水分胁迫会抑制果树光合作用,减少碳水化合物的消耗,提高蔗糖转化酶、蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶的活性,增强蔗糖的代谢能力,利于果实糖分的代谢转化,促进糖分积累,这与本试验研究结果基本一致。李红燕<sup>[20]</sup>的研究表明,随着灌溉调亏程度的加强,葡萄的还原糖含量呈增加趋势,适当的水分胁迫能促进葡萄浆果糖分含量的增加,严重亏缺则会抑制,这与本研究结果一致。

果实有机酸含量与果实的风味密切相关<sup>[21]</sup>。有

机酸的代谢过程极为复杂,其含量的高低主要受果实内在特性、外在环境和栽培措施等因素的影响<sup>[22-23]</sup>。龚成宇等<sup>[24]</sup>对黄果柑果实酸代谢的研究结果表明,轻度干旱胁迫可通过提升细胞质顺-乌头酸酶(ACO)和异柠檬酸脱氢酶(NAD-IDH)的活性来增强果实中有机酸的降解,这与本试验有机酸变化的趋势一致。李航等<sup>[25]</sup>对樱桃果实研究结果表明,果实在成熟过程中苹果酸含量最高,且呈现先升高后降低的变化趋势。本试验结果表明,葡萄果实在成熟前期以苹果酸为主,在成熟后期苹果酸含量明显低于酒石酸含量,可能原因是果实在受水分胁迫处理后可增强苹果酸酶(NADP-ME)的活性,催化苹果酸向丙酮酸转化,或可抑制苹果酸脱氢酶(NAD-MDH)和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)的活性,进而抑制磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)向苹果酸转化,此猜测仍有待进一步研究证明。邓浩亮等<sup>[26]</sup>的研究结果表明,在美乐葡萄果实膨大期进行亏水处理,亏水处理后的果实含酸量高于对照,而在葡萄果实着色期进行中度亏水处理,可以降低有机酸含量。研

究结果也表明 T2 处理下酒石酸和苹果酸含量在 40 DAA 至 60 DAA 变化不明显且高于对照,转色之后才出现明显的下降趋势,两者有机酸含量变化趋势基本一致,但不同品种之间可能存在差异。研究表明,酒石酸在葡萄果实成熟过程中具有较好的代谢稳定性,而苹果酸含量极易受环境胁迫影响而下降,研究表明,水分胁迫处理之后,在果实成熟期 T2 酒石酸含量高于 T1,但 T2 苹果酸含量低于 T1。曹慧玲等<sup>[27]</sup>的研究表明,抗坏血酸(Asc)作为酒石酸合成的前提物质,多集中于果实和叶片,其生物合成与光合作用中碳的流向改变有关,目前 Asc 主要由 L-半乳糖途径和 D-半乳糖醛酸途径合成,但抗坏血酸合成酒石酸途径中部分相关的酶及基因还未证实,水分胁迫处理如何影响酒石酸代谢进而影响葡萄果实酒石酸含量变化还需大量研究,因此研究结果显示 T2 处理后酒石酸含量低于对照但未达显著水平,还需进一步研究。

### 3.2 水分胁迫对葡萄花色苷含量及其代谢途径的影响

葡萄果皮花色苷含量直接决定葡萄着色度,使葡萄果实呈现出红色、蓝色和紫色,果实花色苷的合成主要从转色期开始,在整个成熟过程中逐渐积累,种植技术、栽培环境等都会影响花色苷的含量和单体花色苷的比例<sup>[28]</sup>。王新<sup>[29]</sup>和 Poulsen 等<sup>[30]</sup>的试验表明,对赤霞珠葡萄转色后进行持续干旱(转色后对植物不灌水处理),随果实的成熟可显著增加果皮花色苷的含量,同时在果皮花色苷单体中二甲花翠素类及其衍生物所占比例最高,本试验结果与之基本一致,但是其他花色苷单体占比可能存在葡萄品种之间的差异变化。在葡萄果皮中,花色苷以 3-O-葡萄糖苷的形式在液泡中积累,花色苷糖基可在 A 环的 6 位发生酰基化修饰,增加花色苷的稳定性。Castellarin 等<sup>[31]</sup>的试验表明,对葡萄品种进行干旱处理后,非乙酰化花色苷单体含量高于乙酰化花色苷单体含量,本研究结果与之一致,同时笔者在本研究中发现水分胁迫处理下,酰基化单体花色苷中含量高低依次是乙酰化花色苷>香豆酰化花色苷>咖啡酰化花色苷。赵裴等<sup>[32]</sup>试验表明,“干化”处理后马瑟兰葡萄果皮中共检测出 19 种花色苷,从 B 环结构形式来看,二甲花翠素类葡萄糖苷占比最高,甲基花青素类占比最低,从 3'和 5'位 C 的取代形式来看,基本花色苷的占比最大,这与本试验结果一致。

花色苷是决定葡萄和葡萄酒质量的重要因素之一,植物花青素生物合成需要一系列的结构基因和转录因子协同作用<sup>[33]</sup>。Robinson 等<sup>[34]</sup>的研究表明,在转基因葡萄中,随着 *VvF3'5'H* 的表达量降低,果皮的花青素、单宁及酚类物质含量都显著降低且葡萄酒的颜色变浅。Martinez-Lüscher 等<sup>[35]</sup>的结果表明,在水分亏缺条件下,*VvF3'5'H*、*VvUGFT2* 个关键类黄酮生物合成基因的上调会引起果皮花色苷含量的升高,这与本研究结果一致。Wang 等<sup>[36]</sup>的试验结果表明,在干旱胁迫处理下,*VvMYBF1* 过表达可上调类黄酮生物合成中 *VvPAL* 的表达量,这与本试验 *VvPAL* 的前期表达结果不一致,可能原因是水分胁迫处理下存在某些转录因子调节其生物合成,还需进一步研究。

## 4 结 论

轻度和中度水分胁迫处理下酿酒葡萄在转色期后可明显提升果糖和葡萄糖含量,降低酒石酸和苹果酸含量,增加成熟期总酚、单宁含量,进而提升果实品质。

轻度水分胁迫显著增加二甲花翠素-3-O-葡萄糖苷和二甲花翠素-3-O-反式香豆酰化葡萄糖苷含量,降低甲基花青素-3-O-咖啡酰化葡萄糖苷、二甲花翠素-3-O-咖啡酰化葡萄糖苷和花翠素-3-O-反式香豆酰化葡萄糖苷含量。

中度水分胁迫处理,可明显提高果实转色期 *VvF3'5'H* 和 *VvUGFT* 的表达量,进而促进后期果皮花色苷的合成。

### 参考文献 References:

- [1] YANG B H, HE S, LIU Y, LIU B C, JU Y L, KANG D Z, SUN X Y, FANG Y L. Transcriptomics integrated with metabolomics reveals the effect of regulated deficit irrigation on anthocyanin biosynthesis in cabernet sauvignon grape berries[J]. Food Chemistry, 2020, 314: 126-170.
- [2] 卢素文,郑暄昂,王佳洋,房经贵. 葡萄类黄酮代谢研究进展[J]. 园艺学报, 2021, 48(12): 2506-2524.  
LU Suwen, ZHENG Xuan'ang, WANG Jiayang, FANG Jinggui. Research progress on the metabolism of flavonoids in grape[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2021, 48(12): 2506-2524.
- [3] GOUOT J C, SMITH J P, HOLZAPFEL B P, WALKER A R, BARRIL C. Grape berry flavonoids: A review of their biochemical responses to high and extreme high temperatures[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(2): 397-423.
- [4] GUAN L, LI J H, FAN P G, CHEN S, FANG J B, LI S H, WU B

- H. Anthocyanin accumulation in various organs of a teinturier cultivar (*Vitis vinifera* L.) during the growing season[J]. American Journal of Enology and Viticulture, 2012, 63(2): 177-184.
- [5] LIANG Z C, OWENS C L, ZHONG G Y, CHENG L L. Polyphenolic profiles detected in the ripe berries of *Vitis vinifera* germplasm[J]. Food Chemistry, 2011, 129(3): 940-950.
- [6] 胡宏远, 李双岑, 马丹阳, 王振平. 水分胁迫对赤霞珠葡萄果实品质的影响研究[J]. 节水灌溉, 2016(12): 36-41.  
HU Hongyuan, LI Shuangcen, MA Danyang, WANG Zhenping. Effect of water stress on grape fruit quality of Cabernet Sauvignon[J]. Water Saving Irrigation, 2016(12): 36-41.
- [7] 房玉林, 惠竹梅, 陈洁, 何建林, 张振文. 水分胁迫对葡萄光合特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(2): 135-138.  
FANG Yulin, HUI Zhumei, CHEN Jie, HE Jianlin, ZHANG Zhenwen. Effects of water stress on photosynthetic characteristics of grapevine[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2006, 24(2): 135-138.
- [8] 段长青, 刘崇怀, 刘凤之, 王忠跃, 刘延琳, 徐丽明. 新中国果树科学研究 70 年: 葡萄[J]. 果树学报, 2019, 36(10): 1292-1301.  
DUAN Changqing, LIU Chonghuai, LIU Fengzhi, WANG Zhongyue, LIU Yanlin, XU Liming. Fruit scientific research in new China in the past 70 years: Grape[J]. Journal of Fruit Science, 2019, 36(10): 1292-1301.
- [9] JU Y L, YANG B H, HE S, TU T Y, MIN Z, FANG Y L, SUN X Y. Anthocyanin accumulation and biosynthesis are modulated by regulated deficit irrigation in Cabernet Sauvignon (*Vitis Vinifera* L.) grapes and wines[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 135: 469-479.
- [10] PINASSEAU L, VALLVERDÚ-QUERALT A, VERBAERE A, ROQUES M, MEUDEC E, LE C L, PÉROS J P, AGEORGES A, SOMMERER N, BOULET J C, TERRIER N, CHEYNIER V. Cultivar diversity of grape skin polyphenol composition and changes in response to drought investigated by LC-MS based metabolomics[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1826.
- [11] 张钥, 王呈阳, 周嘉玲, 李有梅, 谢兆森, 冷锋. 不同水分调亏处理对葡萄果皮酚类物质的影响[J]. 果树学报, 2021, 38(8): 1296-1307.  
ZHANG Yue, WANG Chengyang, ZHOU Jialing, LI Youmei, XIE Zhaosen, LENG Feng. Effects of different regulated deficit irrigation treatments on phenols in grape berries[J]. Journal of Fruit Science, 2021, 38(8): 1296-1307.
- [12] 李雅善, 赵现华, 王华, 李华. 葡萄调亏灌溉技术的研究现状与展望[J]. 干旱地区农业研究, 2013, 31(1): 236-241.  
LI Yashan, ZHAO Xianhua, WANG Hua, LI Hua. Research advance and prospect of regulated deficit irrigation on grapevines[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2013, 31(1): 236-241.
- [13] WILSON M F. Comparison of tannin levels in developing fruit buds of two orchard pear varieties using two techniques, Folin Denis and protein precipitation assays[J]. Journal of Chemical Ecology, 1984, 10(3): 493-498.
- [14] 李栋梅, 王振平, 李相怡, 孙思捷, 刘博洋, 李嘉佳, 王磊, 王世平. 根域限制对玫瑰香葡萄果实糖酸及酚类物质和内源激素的影响[J]. 果树学报, 2022, 39(3): 376-387.  
LI Dongmei, WANG Zhenping, LI Xiangyi, SUN Sijie, LIU Boyang, LI Jiajia, WANG Lei, WANG Shiping. Effect of root restriction on the quality and endogenous hormone of grape berry (*Vitis vinifera* L. 'Muscat Hamburg') [J]. Journal of Fruit Science, 2022, 39(3): 376-387.
- [15] 吕丹桂, 谢岳, 徐伟荣, 王振平. 水分胁迫对赤霞珠葡萄果实花色苷生物合成的影响[J]. 西北农业学报, 2019, 28(8): 1274-1281.  
LÜ Dangui, XIE Yue, XU Weirong, WANG Zhenping. Effects of water stress on anthocyanin biosynthesis in Cabernet Sauvignon grapes[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2019, 28(8): 1274-1281.
- [16] 席奔, 柳巧禛, 吕丹桂, 徐伟荣, 王振平, 代红军. 水分胁迫对葡萄果实白藜芦醇合成相关基因表达的影响[J]. 核农学报, 2019, 33(8): 1490-1500.  
XI Ben, LIU Qiaozhen, LÜ Dangui, XU Weirong, WANG Zhenping, DAI Hongjun. Effects of water stress on expression of genes related to resveratrol biosynthesis in grape berries[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2019, 33(8): 1490-1500.
- [17] HUBBARD N L, PHARR D M, HUBER S C. Sucrose phosphate synthase and other sucrose metabolizing enzymes in fruits of various species[J]. Physiologia Plantarum, 1991, 82(2): 191-196.
- [18] 高彦婷, 张芮, 李红霞, 魏鹏程. 水分胁迫对葡萄糖分及其蔗糖代谢酶活性的影响[J]. 干旱区研究, 2021, 38(6): 1713-1721.  
GAO Yanting, ZHANG Rui, LI Hongxia, WEI Pengcheng. Effect of water stress on sugar accumulation and sucrose metabolism enzyme activities of greenhouse grape fruit[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(6): 1713-1721.
- [19] 杨昌钰, 张芮, 蔺宝军, 王腾飞, 王春宏. 水分胁迫对鲜食葡萄果实品质影响的研究进展[J]. 农业工程, 2020, 10(1): 86-91.  
YANG Changyu, ZHANG Rui, LIN Baojun, WANG Tengfei, WANG Chunhong. Research progress on the effect of water stress on fruit quality of table grapes[J]. Agricultural Engineering, 2020, 10(1): 86-91.
- [20] 李红燕. 不同补光措施、调亏灌溉及有机肥对酿酒葡萄生长及品质的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.  
LI Hongyan. Effects of different light supplement measures, regulated irrigation and organic fertilizer on the growth and quality of wine grapes[D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2016.
- [21] CHEN M, XIE X L, LIN Q, CHEN J Y, GRIERSON D, YIN X R, SUN C D, CHEN K S. Differential expression of organic acid degradation-related genes during fruit development of navel oranges (*Citrus sinensis*) in two habitats[J]. Plant Molecular Bi-

- ology Reporter, 2013, 31: 1131-1140.
- [22] 张规富, 卢晓鹏, 谢深喜. 不同时期水分胁迫对椪柑果实柠檬酸代谢相关基因表达的影响[J]. 果树学报, 2015, 32(4): 525-535.
- ZHANG Guifu, LU Xiaopeng, XIE Shenxi. Influence of water stress in different development stage on the citric acid metabolism-related genes expression in the Ponkan fruits[J]. Journal of Fruit Science, 2015, 32(4): 525-535.
- [23] WANG Q J, QI W W, WANG Y, SUN F, QIAN X Y, LUO X J, YANG J S. Isolation and identification of an AP2/ERF factor that binds an allelic cis-element of rice gene LRK6[J]. Genetics Research, 2011, 93(5): 319-332.
- [24] 龚成宇, 王毅, 宋海岩, 杨科, 陶海青, 刘俊宏, 龚荣高. 干旱胁迫对黄果柑果实品质及糖酸代谢酶活性的影响[J]. 西南农业学报, 2021, 34(2): 272-278.
- GONG Chengyu, WANG Yi, SONG Haiyan, YANG Ke, TAO Haiqing, LIU Junhong, GONG Ronggao. Effects of drought stress on fruit quality and enzyme activity of glycolic acid metabolism in Huangguogan fruit[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2021, 34(2): 272-278.
- [25] 李航, 陶海青, 陈益香, 龚成宇, 杨科, 龚荣高. 2种中国樱桃果实有机酸积累及代谢相关酶活性的研究[J]. 西北农业学报, 2019, 28(12): 2019-2026.
- LI Hang, TAO Haiqing, CHEN Yixiang, GONG Chengyu, YANG Ke, GONG Ronggao. Evaluation of organic acid accumulation and metabolism related enzymes activities in two Chinese cherry fruits[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2019, 28(12): 2019-2026.
- [26] 邓浩亮, 孔维萍, 张恒嘉, 李福强. 不同生育期调亏灌溉对酿酒葡萄耗水及果实品质的影响[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(9): 1196-1205.
- DENG Haoliang, KONG Weiping, ZHANG Hengjia, LI Fuqiang. Effect of regulated deficit irrigation at different growth stages on water consumption and fruit quality of wine grape[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(9): 1196-1205.
- [27] 曹慧玲, 舒河霖, 邵建辉, 张海明, 马春花. 葡萄果实酒石酸生物合成研究进展[J]. 中国果树, 2021(4): 8-13.
- CAO Huiling, SHU Helin, SHAO Jianhui, ZHANG Haiming, MA Chunhua. Research progress on biosynthesis of tartaric acid in grape berries[J]. China Fruits, 2021(4): 8-13.
- [28] 赵权, 刘广娜, 孔令瑶. 干旱胁迫对山葡萄花色苷合成及相关品质的影响[J]. 北方园艺, 2012(24): 44-46.
- ZHAO Quan, LIU Guangna, KONG Lingyao. Effect of drought stress on the anthocyanins synthesis and related quality of *Vitis amurensis*[J]. Northern Horticulture, 2012(24): 44-46.
- [29] 王新. 转色后持续干旱对赤霞珠葡萄植株生理及果实类黄酮化合物的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2021.
- WANG Xin. Effects of continuous drought stress on plant physiology characteristics and flavonoids of Cabernet Sauvignon grape[D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2021.
- [30] POULSEN M, JORGENSEN J O L, JESSEN N, RICHELSEN B, PEDERSEN S B. Resveratrol in metabolic health: An overview of the current evidence and perspectives[J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 2013, 1290(1): 74-82.
- [31] CASTELLARIN S D, MATTHEWS M A, DI GASPERO G, GAMBETTA G A. Water deficits accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries[J]. Planta, 2007, 227(1): 101-112.
- [32] 赵裴, 成甜甜, 王开贤, 韩富亮. 干化处理对‘马瑟兰’葡萄有机酸、花色苷和单宁组分的影响[J]. 食品与发酵工业, 2021, 47(18): 194-200.
- ZHAO Pei, CHENG Tiantian, WANG Kaixian, HAN Fuliang. Effects of postharvest dehydration on the organic acids, anthocyanins and tannin fractions of ‘Marselan’ grapes[J]. Food and Fermentation Industries, 2021, 47(18): 194-200.
- [33] 赖呈纯, 潘红, 黄贤贵, 范丽华, 赖钟雄, 段长青, 刘文慧. 刺葡萄愈伤组织 UFGT 基因克隆及表达分析[J]. 核农学报, 2019, 33(9): 1677-1685.
- LAI Chengchun, PAN Hong, HUANG Xiangui, FAN Lihua, LAI Zhongxiong, DUAN Changqing, LIU Wenhui. Cloning and expression analysis of UFGT gene in callus of grapevine SPP[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2019, 33(9): 1677-1685.
- [34] ROBINSON S P, PEZHMANNMEHR M, SPERIS J, MCDAVID D A J, HOOPER L C, RINALDO A R, BOGE J, EBADI A, WALKER A R. Grape and wine flavonoid composition in transgenic grapevines with altered expression of flavonoid hydroxylase genes[J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 2019, 25(3): 293-306.
- [35] MARTÍNEZ-LÜSCHER J, SÁNCHEZ-DÍAZ M, DELROT S, AGUIRREOLEA J, PASCUAL I, GOMÉS E. Ultraviolet-B radiation and water deficit interact to alter flavonol and anthocyanin profiles in grapevine berries through transcriptomic regulation[J]. Plant and Cell Physiology, 2014, 55(11): 1925-1936.
- [36] WANG J Z, WANG F B, JIN C, TONG Y, WANG T. A R2R3-MYB transcription factor VvMYBF<sub>1</sub> from grapevine (*Vitis vinifera* L.) regulates flavonoids accumulation and abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2020, 95(2): 147-161.