

水分胁迫对北红葡萄果实品质及有机酸合成基因表达的影响

王佳悦¹, 李光宗¹, 李娟¹, 单守明^{1*}, 李翔^{2*}

(宁夏大学葡萄酒与园艺学院, 宁夏大学林业与草业学院, 宁夏银川 750021)

摘要: 【目的】探究水分胁迫对北红葡萄果实品质及有机酸合成相关基因表达量的影响。【方法】以9年生北红葡萄为试材, 在花后18 d, 开始进行无胁迫(对照CK)、水涝胁迫(T1)和干旱胁迫(T2)水分胁迫处理, 测定葡萄百粒重、总酚、单宁和有机酸等生理指标。采用实时荧光定量聚合酶链式反应(qRT-PCR, Quantitative real-time PCR)技术, 检测与有机酸生物合成途径相关的基因表达水平。【结果】与对照相比, 在花后85 d~105 d时, 在T2处理下可提高可溶性固形物和花色苷含量, 降低可滴定酸和有机酸含量。同时, T1处理可提高IDH、PEPC和MDH的基因表达量, T1处理下PEPC基因表达量在各生长阶段均有所上升, 在花后25 d~45 d时, T2处理抑制了IDH和CS基因表达量。【结论】适度的水分胁迫可以提高果实品质和有机酸含量, 为贺兰山东麓北红葡萄栽培管理和水分高效利用提供理论依据。

关键词: 酿酒葡萄; 水分胁迫; 葡萄品质; 有机酸; 基因表达

中图分类号: S663.1 文献标志码: A 文章编号: 1009-9980(2025)02-0001-08

Effect of water stress on fruit quality and organic acid synthesis gene expression of Beihong grape

Wang Jiayue¹, Li Guangzong¹, Li Juan¹, Shan shouming^{1*}, Li Xiang^{2*}

(School of Wine and Horticulture, Ningxia University, School of Forestry and Grassland Industry, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: 【Objective】Water stress refers to the phenomenon in which the normal physiological function of plants is disrupted due to inadequate or excessive soil water. This condition is mainly categorized as waterlogging stress and drought stress. In response to the imperative for developing water-saving agriculture, effective control of soil water content has been employed to impact plant growth, fruit quality, fruit physiological indicators, and fruit gene expression. Beihong grape is a novel variety characterized by cold resistance and disease resistance that was initially selected in 1965. It is well-suited for cultivation in northern regions and exhibits strong cold resistance. The aim of this study was to examine the effects of water stress on grape fruit quality and elucidate the pattern of organic acid accumulation in grapes under different soil water content conditions. 【Methods】The nine-year-old Eurasian grape Beihong was chosen as the experimental material. T1 (soil relative water content 65%~80%, waterlogging stress), T2 (soil relative water content 40%~55%, drought stress), and CK (soil relative water content 55%~65%, control) were established on the 18th day after flowering. The basic quality (100 grain weight, soluble

收稿日期: 2024-08-16

接受日期: 2024-12-09

基金项目: 宁夏回族自治区重点研发计划项目(2022BBF03019); 宁夏自然科学基金项目(2020AAC03093)

作者简介: 王佳悦, 硕士研究生, 研究方向为葡萄抗逆栽培与分子生物学。E-mail: ndhwjy@126.com

*通信作者 Author for correspondence. 单守明, 教授, 研究方向为葡萄抗逆栽培与分子生物学。E-mail:

fxssm@163.com; 李翔, 副教授, 研究方向为林木遗传改良、林木重要性状的遗传调控和生物信息学。E-mail:

lixiangphd@nxu.edu.cn

solids, titrable acids, total phenols, tannins, anthocyanins) and accumulation of organic acids in grape fruits were measured. Real-time fluorescence quantitative PCR was utilized to detect the expression of genes related to organic acid synthesis. **【Results】** Under water stress treatment, 100 grain mass of grapes decreased with the decrease of soil water content. On the whole, T2 treatment resulted in a significant decrease in 100 grain mass of grapes, while T1 treatment increased 100 grain mass of grapes. The soluble solids content increased gradually with grape ripening, and T2 treatment was significantly higher than other treatments, while T1 treatment was not conducive to the accumulation of soluble solids. Under T1 treatment, the titrable acid content of grapes was lower from the fruit expansion stage to the early stage of fruit color transformation, and T1 treatment resulted in fruit volume increase and acid concentration dilution. However, from the later stage of fruit color transformation to the mature stage, the titrable acid content in T1 was significantly higher than that under other treatments, and drought stress was significantly lower than that under other treatments, indicating that moderate water stress could reduce the acid content of grapes and accelerate berry ripening. Thereby improving fruit quality. The contents of total phenol and tannin in fruits showed a similar trend. At the initial stage of treatment, the contents of total phenol and tannin were higher under drought stress, but decreased with the progress of treatment. This indicates that short-term drought stress is beneficial to the accumulation of total phenol and tannin in fruits, while long-term drought stress is not. Anthocyanins in grapes showed a trend of single-peak increase. At 105 days after flowering, the content of anthocyanins in T2 was the highest, while the content of anthocyanins in T1 treatment was always significantly lower than that in CK and T1 treatments. Anthocyanins are compounds formed by the interaction of anthocyanins and glyco-groups, and water stress promoted the accumulation of sugars, thus affecting the accumulation of anthocyanins. The contents of malic acid and citric acid increased first and then decreased, and malic acid and citric acid reached their highest values on 45 days after flowering. The effects of water stress on malic acid and citric acid were similar to those of tartaric acid. With the increase of treatment time, the content of malic acid and citric acid decreased significantly under drought stress, and water stress promoted the accumulation of malic acid and citric acid before the color transformation stage. Different degrees of water stress could regulate the malic acid anion channel and the activity of malic acid moving protein on the membrane, thus affecting the transport of malic acid. Water stress affected genes related to organic acid synthesis in grape. The expression levels of VvIDH and VvPEPC were higher at 45 to 65 days after flowering, while the contents of tartaric acid, malic acid and citric acid were higher at this stage, which was closely related to the accumulation of organic acids in the early stage of color transformation. The expression levels of VvCS and VvMDH in grapes were higher from 85 to 105 days after flowering. Overall, T1 treatment could induce the expression of genes related to organic acid synthesis, while T2 treatment inhibited the expression of genes related to organic acid synthesis at the later stage of treatment. **【Conclusion】** Soil water stress affected fruit quality and organic acid content. Drought stress treatment with 40% to 55% soil water content after color transformation significantly reduced 100 grain weight and titrable acid content, and drought stress treatment with 40% to 55% soil water content at fruit maturity significantly reduced organic acid content. Drought stress can improve the fruit quality of Beihong grape to some extent, and affect the expression of genes related to organic acid accumulation and synthesis.

Key words: wine grape; water stress; Grape quality; Organic acid; Gene expression

宁夏贺兰山东麓葡萄种植区依靠得天独厚的地理环境,成为世界酿酒葡萄最佳产区之一^[1],但其地处于我国西北干旱半干旱区,全年干旱少雨,水分成为限制宁夏地区葡萄产业发展的重要因素^[2]。水分不仅是维持葡萄正常生长的基础,还直接关系到葡萄果实的产量和品质^[3]。土壤相对含水量过高时,土壤通透性变差,影响根系的正常呼吸,甚至导致根系受损、死亡^[4]。同时,过多的水分会使葡萄果实迅速膨胀,稀释果实中的芳香物质和糖分,降低果

实的品质。土壤相对含水量较低时,会使葡萄果实数量减少,品质下降^[5-6],果实中糖分和酸度受到影响。随着葡萄种植面积的扩大,对水分的需求量也逐渐增加,由于不合理灌溉方式,造成农业用水紧张的局面,寻找合理的节水灌溉方式,对区域节水农业的发展具有重要意义^[7]。

葡萄果实内有机酸含量变化直接关系到葡萄的酸甜平衡、风味层次以及整体感官体验,塑造了葡萄的独特口感与风味轮廓^[8]。通常情况下,酒石酸在葡萄有机酸中占比最大,其次是苹果酸,柠檬酸占比较少^[9]。其中酒石酸又名葡萄糖酸,分子式为 $C_4H_6O_6$,含量相对稳定,不参与其他代谢途径^[7]。酒石酸对葡萄酒酸味起决定性作用,在葡萄酒中含量可达 $5\sim 10g\cdot L^{-1}$,是同等浓度下柠檬酸的 1.2~1.3 倍^[10],当葡萄酒中酒石酸含量过高时,遇到低温会产生结晶。苹果酸的分子式为 $C_4H_6O_5$,稳定性相对较差,在植物体内可被高效代谢,在果实着色前期含量达到最高,后随果实着色成熟而逐渐降低,与酒石酸一致,均呈先上升后下降的趋势^[11]。柠檬酸分子式为 $C_6H_8O_7$,仅占总酸的 0.02%~0.03%^[12],常见于葡萄果实的各个发育阶段,具有可口的酸味。

水分在植物生长发育中发挥重要作用,近年来,对于水分胁迫下酿酒葡萄果实品质和有机酸变化的相关研究较少,为了更系统全面的明确水分胁迫与葡萄果实品质的联系,本实验以 9 年生北红葡萄为研究对象,着重探究水分胁迫条件下酿酒葡萄果实品质特性及有机酸累积模式,深化对酿酒葡萄品质提升机制的理论认知,以期对实际生产中优化栽培管理措施、促进高品质酿酒葡萄的培育提供坚实的科学依据与实践指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验在宁夏银川市平吉堡酿酒葡萄示范园 ($38^{\circ}24'N, 106^{\circ}01'E$) 进行。试验材料为 9 年生北红葡萄,南北行向定植,株行距 $1.0\text{ m}\times 3.0\text{ m}$,“厂”式架形。园内水肥管理一致,采用 2 管 1 行控制模式的渗灌方式,计划润湿深度为 50 cm,以每日土壤含水率的平均值作为当日观测值。土壤含水量采用 PR2 土壤水分剖面仪进行监测,以田间正常管理下 40 cm 处土壤的相对含水率为对照,在葡萄全生育期内设置 T1 (水涝胁迫) 和 T2 (干旱胁迫) 两个土壤含水量处理水平,每个处理 30 株,每 10 株为一个生物学重复。于花后 18 d 开始处理,分别于花后 25、45、65、85、105 d 共 5 个时期进行采样,用液氮速冻后存放于 $-80^{\circ}C$ 冰箱保存。

1.2 试验试剂与仪器

(1) 试剂:无水乙醇、福林酚、福林丹尼斯、蒽酮、无水碳酸钠等,均购自银川伟博鑫生物科技有限公司。

(2) 仪器:万分之一天秤(上海越平科学仪器有限公司)、手持测糖仪(湖北正金仪器设备有限公司)、恒温水浴锅(上海一恒科技有限公司)、紫外分光光度计(美国安捷伦公司)、冷冻离心机(美国 Sigma 公司)、高效液相色谱仪(日本岛津)等。

1.3 试验方法

试验从葡萄坐果期到成熟期分别以不同土壤含水量进行处理，以田间正常水肥管理下 40 cm 处土壤含水量为对照（CK），在葡萄果实全生长期内设置 T1（水涝胁迫）和 T2（干旱胁迫）两个土壤含水量处理（表 1）。

表 1 试验设计
Table 1 Experiment design

| 处理 Treatment | 土壤相对含水量 Soil relative water content | 胁迫处理后 After water stress treatment |
|-----------------|--|---------------------------------------|
| CK | 55%~65% | 调整 |
| T1 | 65%~80% | 调整 |
| T2 | 40%~55% | 调整 |

1.4 指标测定

1.4.1 生理指标测定

采用万分之一电子天平测定百粒重；手持测糖折光仪测定可溶性固形物；氢氧化钠滴定法测定可滴定酸含量；福林酚法测定总酚含量^[13]；福林-丹宁斯法测定单宁含量^[14]；pH 示差法测定总花色苷含量^[15]。

1.4.2 有机酸含量测定

提取：将移除过种子与果蒂的果实样品迅速浸入液氮中进行深度冷冻，研磨至粉末状，精确量取 0.2 g 粉末置于离心管中，加入 1.8 ml 的超纯水进行稀释，超声 25 min 后 12000 rpm·min⁻¹ 离心 10 min。将所得上清液过 0.22 μm 的滤膜后，用 HPLC 分析检测。

HPLC 检测：使用紫外检测器测定，C18 色谱柱（250 mm×4.6 mm，5 μm），流动相：V 甲醇：V 0.01 mol·L⁻¹ KH₂PO₄=3:97，pH=2.5，流速：0.8 mL·min⁻¹，柱温：35℃，检测波长为 210 nm，进样量：10 μL。

1.4.3 有机酸代谢相关基因表达量的测定

北红葡萄果实中总 RNA 的提取参照 TIANGEN RNA 提取试剂盒产品说明书进行，每个样品 3 个生物学重复，使用 NanoDrop 2000 测定 RNA 的提取质量，并结合琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 的完整性，以确保后续分析的需要。使用 Takara 反转录试剂盒将所提取的 RNA 反转录为 cDNA。选取 VvEF 作为内参基因，运用 Primer 5.0 设计引物，引物序列如表 1-3 所示。qRT-PCR 反应程序为：预变性 95℃ 10 min，变性 95℃ 15 s，退火 58℃ 30 s，40 个循环，延伸 72℃ 32 s。通过 2^{-ΔΔCT} 算法计算基因相对表达量。

表 2 qRT-PCR 基因引物序列

Table 2 Primer sequences for qRT-PCR

| 基因名称 Gene name | 正向引物序列 Forward primer sequence (5'-3') | 反向引物序列 Reverse primer sequence (5'-3') | 登录号 Accession number |
|-------------------|---|---|-------------------------|
| VVIDH | CGCTCAGTGTCGGCATCCATG | AGCACGAGCAGCCAGCATTG | NM_001280954.1 |
| VVPEPC | GGCGACCCATACTTGAAACAGAGAC | ATCCGCTTCAGTGTGTATGCTTGG | XM_002280533.4 |

| | | | |
|-------------|---------------------------|---------------------------|----------------|
| <i>VMDH</i> | GCCTTACCCGACTTGACCATAACAG | AGGTGGAGACAGTTGCATGATTGAC | XM_010663028.2 |
| <i>VVCS</i> | TGTGGTGGACGAGTGTGGAGAG | ATGCCCAAACCCAGGAACAACC | XM_002271415.3 |
| <i>VVEF</i> | CAAGAGAAACCATCCCTAGCTG | TCAATCTGTCTAGGAAAGGAAG | AF176496 |

1.5 数据处理及分析

采用 Excel 2021 整理数据，SPSS 26.0 进行数据处理分析，使用 Origin 2021 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对 BH 葡萄果实百粒重的影响

如图 1 所示，BH 果实百粒重在不同生长时期均呈上升趋势。从整体来看，水分胁迫并未改变 BH 果实的整体生长趋势，至花后 25 d 时，各处理间差异较小，经过 T1 处理过的果实百粒重略低于 CK 与 T2，至花后 45 d~105 d 时，经过 T2 处理过的百粒重明显低于 CK 与 T1，至花后 65~105 d 时，经过 T1 处理过的百粒重高于 CK 与 T2，至花后 105 d 时，CK、T1 与 T2 的葡萄百粒重分别为 169.45、170.28 和 165.02 g。由此可见，随着干旱胁迫时间的增加，葡萄果实生长受阻，百粒重随之下降，而水涝处理却与之相反，其在一定程度上增加了葡萄的百粒质量。

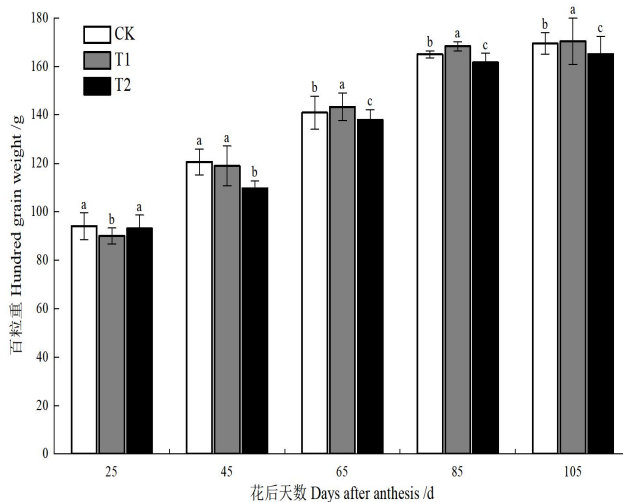


图 1 水分胁迫对 BH 葡萄果实百粒重的影响

Figure 1 Effects of water stress on the 100 grain weight of BH grape berries

2.2 水分胁迫对 BH 葡萄果实中可溶性固形物含量的影响

如图 2 所示，BH 葡萄果实中的可溶性固形物含量在不同生长时期均呈上升趋势。从整体来看，水分胁迫并未改变 BH 果实的整体生长趋势，花后 25~65 d 时，溶性固形物含量的增速较为平缓，呈现出一种稳定的增长态势，各处理间差异较小，花后 65~85 d 时，可溶性固形物含量急剧增长，呈现出显著的上升趋势，不同时期，T2 处理条件下的可溶性固形物含量相较于 CK 及 T1 处理均呈现出显著的上升趋势，且差异明显。反观 T1 处理，其可溶性固形物含量则明显低于对照 CK，直至植株进入花后 105 d 的生长阶段，上述趋势依然较为显著。T2 处理分别较 CK 与 T1 高 3.31% 和 4.99%。由此可知，干旱胁迫对于 BH 葡萄可溶性固形物增加具有积极作用，而水涝处理始终对可溶性固形物增长具有负面作用。

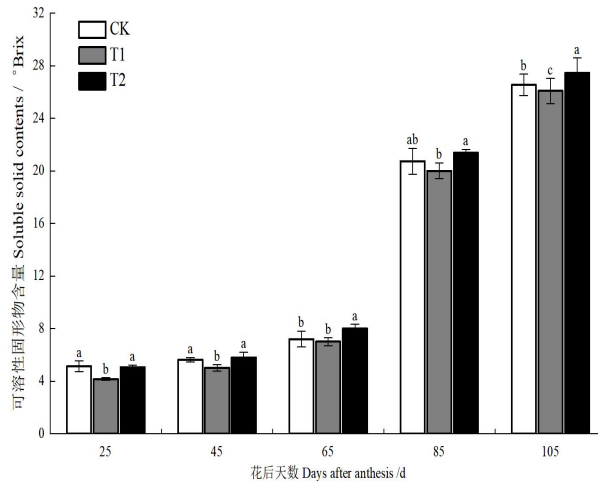


图 2 水分胁迫对 BH 葡萄果实中可溶性固形物含量的影响

Fig 2 Effects of water stress on soluble solid contents of BH grape berries

2.3 水分胁迫对 BH 葡萄果实中可滴定酸含量的影响

如图 3 所示, BH 果实中可滴定酸含量在不同生长时期均呈下降趋势。从整体来看, 水分胁迫并未改变 BH 果实的整体生长趋势, 花后 25~65 d, T1 与 T2 处理均显著低于 CK, 其中 T2 处理滴定酸含量始终较低; 花后 65~85 d, 可滴定酸含量下降幅度最大; 在花后 85~105 d, 可滴定酸含量下降幅度较小, T1 处理均显著高于 CK 和 T2。由此可见, 随着处理时间的增加, 在葡萄生长后期, 水涝处理会在一定程度上造成葡萄果实中滴定酸含量上升。

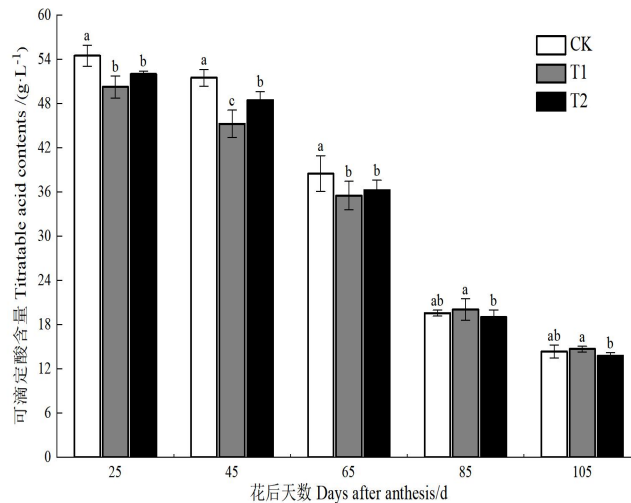


图 3 水分胁迫对 BH 葡萄果实中可滴定酸含量的影响

Fig 3 Effects of water stress on the titratable acid contents of BH grape berries

2.4 水分胁迫对 BH 葡萄果实中总酚含量的影响

如图 4 所示, BH 果实中总酚含量在不同生长时期均呈先上升后下降趋势。从整体来看, 水分胁迫并未改变 BH 果实的整体生长趋势, 花后 65 d 总酚含量达到其峰值, 随后呈现逐步下降的趋势。转色后, CK 处理的总酚含量维持在较高水平, T1 处理下总酚含量则显著低于 CK 及 T2 处理。至花后 105 d 时, 总酚含量表现为 CK>T2>T1, CK 的总酚含量为 8.21 mg·g⁻¹,

分别为 T2 和 T1 的 1.03 和 1.13 倍。由此可知，随着水分胁迫时间的增加，干旱胁迫和水涝处理均会导致葡萄果实中总酚含量下降。

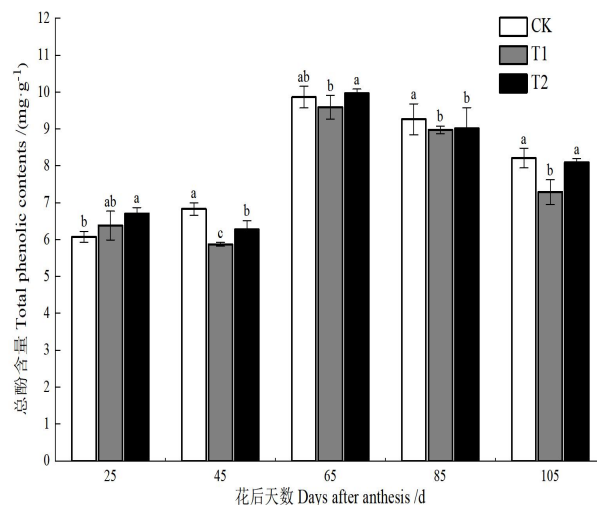


图 4 水分胁迫对 BH 葡萄果实中总酚含量的影响

Fig 4 Effects of water stress on the total phenolic contents of BH grape berries

2.5 水分胁迫对 BH 葡萄果实中单宁含量的影响

如图 5 所示，BH 果实中单宁含量在不同生长时期均呈先上升后下降趋势。从整体来看，水分胁迫并未改变 BH 果实的整体生长趋势，其单宁含量变化趋势与总酚含量变化趋势较为相似，同样于花后 65 d 时达到最大值。在花后 65 d~105 d，CK 的单宁含量持续显著高于 T1 和 T2，T1 处理单宁含量始终最低，至花后 105 d 时，CK 的单宁含量为 4.39 mg·g⁻¹，分别较 T2 和 T1 高 8.20%和 14.12%。由此可见，单宁含量的变化趋势与总酚含量变化较为相似，随着水分胁迫处理时间的增加，干旱胁迫和水涝处理均会导致葡萄单宁含量降低。

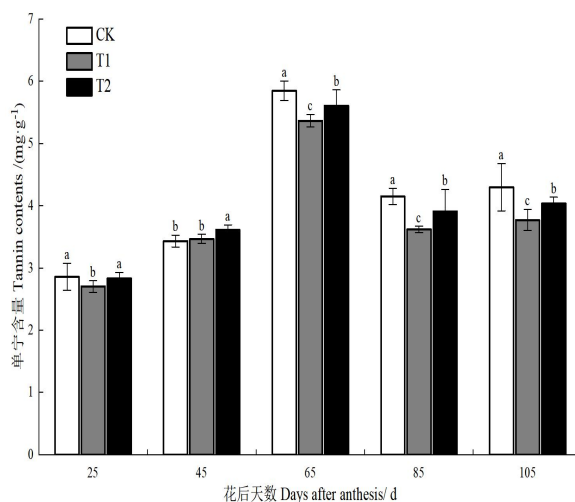


图 5 水分胁迫对 BH 葡萄果实中单宁含量的影响

Fig 5 Effects of water stress on tannin contents of BH grape berries

2.6 水分胁迫对 BH 葡萄果实中花色苷含量的影响

如图 6 所示, BH 果实中单宁含量在不同生长时期均呈上升趋势。从整体来看, 水分胁迫并未改变 BH 果实的整体生长趋势图, 花色苷于花后 65 d 转色初期开始积累, 其含量不断上升。各处理中, T1 处理所呈现的花色苷含量显著低于其他各组, 相比之下, CK 与 T2 处理间的差异则较小, 至花后 105 d, T2、CK 及 T1 处理的花色苷含量分别达到了 2.48、2.40 和 2.11mg·g⁻¹。由此可见, 水涝处理不利于葡萄果实中花色苷的积累, 而适当的干旱胁迫利于其积累。

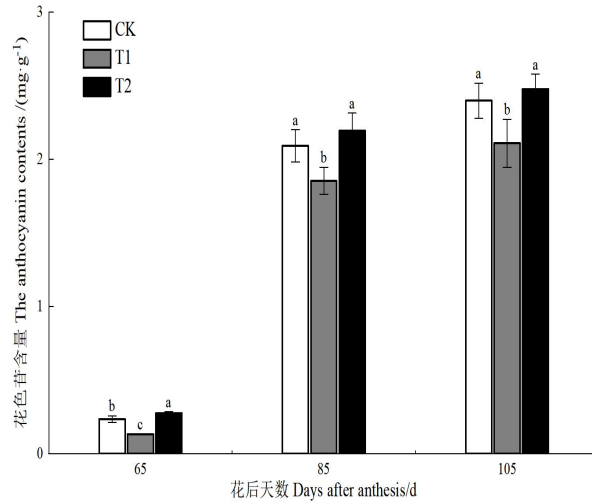


图 6 水分胁迫对 BH 葡萄果实中花色苷含量的影响

Fig 6 Effects of water stress on the total anthocyanin contents of BH grape berries

2.7 水分胁迫对 BH 葡萄果实中有机酸含量的影响

如表 3 所示, 在 BH 葡萄果实的不同处理条件下, 酒石酸、苹果酸及柠檬酸的含量均呈现出一个先增后减的动态变化模式。从整体来看, 水分胁迫并未改变 BH 果实的整体生长趋势, 花后 85~105 d, T2 处理显著低于 T1 和 CK, 于花后 105 d 其含量达到最低值, T1、CK 和 T2 处理含量分别为 3.38、3.27 和 2.93 g·L⁻¹。各处理苹果酸变化趋势与酒石酸相似, 花后 25~65 d, 其含量高于酒石酸, 而转色后迅速下降, 花后 45~65 d, T1 处理显著低于 CK 和 T2, 花后 85~105 d, T1 处理均高于 CK 和 T2, 至花后 105 d, CK 处理含量为 1.56 g·L⁻¹, 分别较 T1 和 T2 高 0.6%和 10.90%。在不同处理条件下, 柠檬酸的含量均维持在较低水平, 其含量在花后 45 d 达到最高值, 随后呈现下降趋势, 在花后 65~105 d, T2 处理均低于 T1 和 CK。

表 3 水分胁迫下 BH 葡萄有机酸含量

Table 3 Organic acid content of BH grapes under water stress

| 品种 Varieties | 花后天数/ (d) Days after anthesis | 处理 Treatment | 酒石酸/ (g·L ⁻¹) Tartaric acid | 苹果酸/ (g·L ⁻¹) Malic acid | 柠檬酸/ (g·L ⁻¹) Citric acid |
|-----------------|----------------------------------|-----------------|--|---|--|
| | | CK | 10.80±0.15 c | 9.48±0.91 c | 0.38±0.10 a |
| | 25 | T1 | 11.87±0.53 a | 10.72±0.14 b | 0.22±0.01 b |
| | | T2 | 11.34±0.26 b | 13.42±0.36 a | 0.25±0.01 b |

| | | | | | |
|-----|----|-------------|--------------|--------------|-------------|
| | | CK | 11.24±0.10 b | 17.55±0.75 a | 1.00±0.04 a |
| | 45 | T1 | 13.13±0.07 a | 11.20±0.36 c | 0.75±0.03 b |
| | | T2 | 11.07±0.19 c | 17.09±0.26 b | 0.96±0.05 a |
| BH | 65 | CK | 8.97±0.05 c | 12.91±0.05 b | 0.73±0.01 a |
| | | T1 | 9.89±0.15 a | 12.56±0.38 c | 0.75±0.03 a |
| | | T2 | 9.04±0.06 b | 14.54±0.32 a | 0.71±0.03 b |
| | 85 | CK | 5.53±0.05 a | 3.44±0.04 c | 0.52±0.01 a |
| | | T1 | 5.10±0.10 b | 4.96±0.13 a | 0.60±0.10 a |
| | | T2 | 4.72±0.06 c | 4.22±0.05 b | 0.38±0.01 b |
| 105 | CK | 3.27±0.14 b | 1.56±0.01 a | 0.29±0.01 b | |
| | T1 | 3.38±0.02 a | 1.55±0.09 a | 0.35±0.03 a | |
| | | T2 | 2.93±0.07 c | 1.39±0.03 b | 0.28±0.01 b |

2.8 水分胁迫对 BH 葡萄果实中有机酸合成相关基因表达量的影响

图 7 所示为 BH 葡萄果实中有机酸合成相关基因表达量。各处理对 *VvIDH* 表达水平存在影响，花后 25 d，T1 和 T2 处理显著高于 CK，在花后 45~105 d，T2 处理抑制了 *VvIDH* 的表达，其表达量均低于 T1 和 T2，花后 45 d，T1 处理分别是 CK 和 T2 的 1.05 和 2.39 倍。*VvPEPC* 呈先上升后下降的表达趋势，花后 25~45 d，T1 处理促进其表达，而在花后 65~105 d，T1 和 T2 处理均显著低于 CK。整体上看 *VvCS* 与 *VvMDH* 表达趋势相近，花后 25 d，T1 和 T2 处理促进 *VvCS* 与 *VvMDH* 表达，而在花后 45 d 表现为抑制，花后 85~105 d，*VvCS* 中 T1 处理显著高于 CK 和 T2，分别较 CK 高 17.69% 和 7.5%，而 *VvMDH* 花后 105 d，T1 和 T2 处理均显著低于 CK。

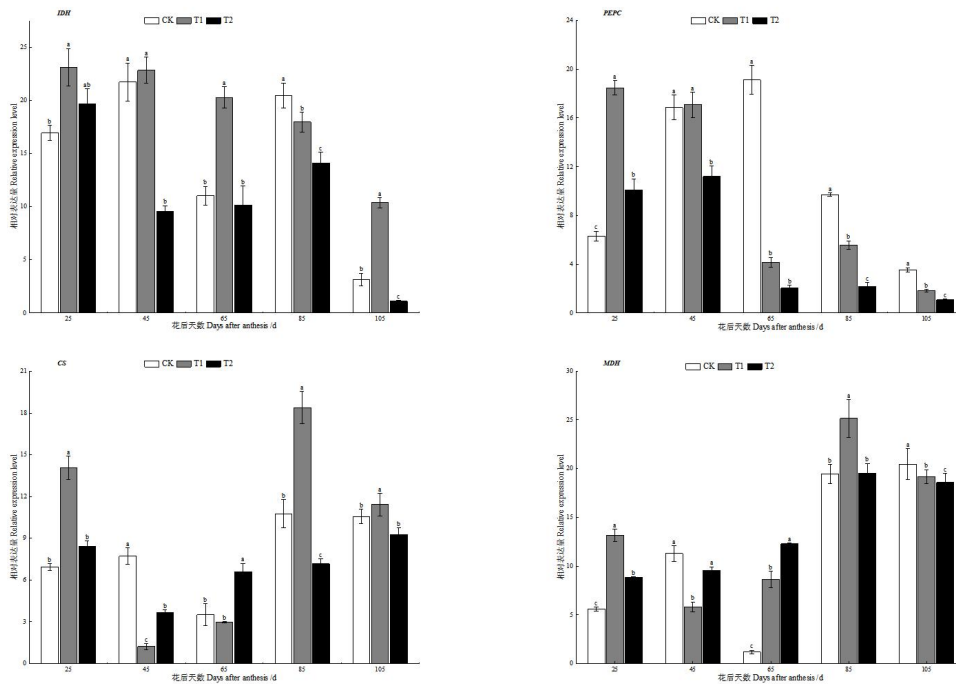
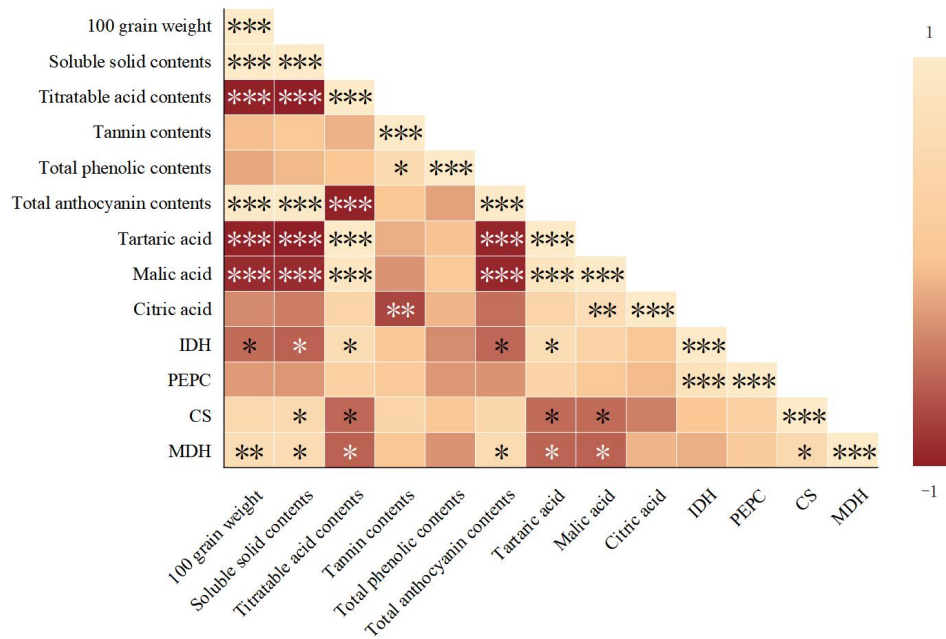


图 7 水分胁迫对 BH 葡萄有机酸合成相关基因表达量的影响

Fig 7 Effects of water stress on the expression of organic acid synthesis-related genes in BH grape

图 8 所示为 BH 葡萄果实品质指标与有机酸合成基因的相关性分析。结果表明 *VvIDH* 表达与果实百粒重、可溶性固形物含量、花色苷含量之间存在显著负相关关系 ($p<0.05$)，且与可滴定酸含量和酒石酸含量呈正相关关系 ($p<0.05$)；*VvCS* 表达与可滴定酸含量、酒石酸、苹果酸之间存在显著负相关关系 ($p<0.05$)；*VvMDH* 表达与果实百粒重之间存在极显著正相关关系 ($p<0.01$)，与可滴定酸含量、酒石酸、苹果酸之间存在显著负相关关系 ($p<0.05$)。不同性状间的相关性分析，可为实际生产加工提供参考。



*, **和***分别表示在 $p<0.05$, $p<0.01$ 和 $p<0.001$ 水平下显著相关*, ** and *** indicate significant correlations at the levels of $p<0.05$, $p<0.01$ and $p<0.001$, respectively

图 8 果实品质指标与有机酸合成基因的相关性分析

Fig. 8 Correlation analysis between fruit quality indexes and organic acid synthesis genes

3 讨论

果实的外观品质包含果实大小及百粒重等直观特征，而内在品质则涉及可溶性固形物含量、可滴定酸含量、总酚类物质、单宁成分以及花色苷含量等关键指标，这些共同构成了果实品质的全面评价体系^[6]。水分在葡萄生长发育的各个阶段都发挥着重要作用，会直接影响到葡萄果实品质和有机酸含量的积累^[17-18]，适当的水分胁迫有利于提高葡萄果实产量，提升葡萄酒的质量，从而带动整个葡萄园经济效益。Ylj 等^[19]研究表明，在遭遇水分胁迫的条件下，葡萄果实的百粒重会出现明显的减轻趋势，但能在一定程度上提升可溶性固形物含量，本试验结果表明，随着土壤含水量的逐步减少，BH 葡萄的百粒重呈现下降趋势，可溶性固形物含量却相应地在一定范围内有所提升，这与前人试验结果相似。转色期干旱胁迫对成熟期果实品质的影响最大，水分缺失会抑制果实细胞的快速分裂和增殖，抑制光合作用，降低水分转化率，从而导致果实品质下降^[20]。酚类化合物以其固有的抗氧化性能著称，这一特

性显著地丰富了葡萄及葡萄酒的感官体验与品质特性, 诸如风味、色泽及结构等方面, 均受到一定因素的影响^[21], 胡宏远等^[22]人的研究表明, 短期的干旱胁迫有利于果实中总酚和单宁的积累, 而长期的干旱胁迫不利于其积累, 本实验结果表明, BH 葡萄果实中总酚与单宁含量在处理初始阶段, 干旱胁迫中总酚和单宁含量较高, 随着处理的进行, 干旱胁迫下总酚和单宁含量均有所下降, 与前人实验结果一致。葡萄花色苷是一类天然的植物色素, 属于黄酮类化合物, 广泛存在于葡萄的果皮中, 对葡萄的颜色、营养价值及健康功效起着重要作用。本研究中 BH 葡萄中花色苷表现出递增的趋势, 在花后 85 d 天, 各处理下的花色苷含量都出现骤然递增现象, 在花后 105 d, 花色苷含量依旧小幅增长, 各时期中 T2 处理中的花色苷含量均高于 CK 与 T1 处理, 而 T1 处理中的花色苷含量始终显著低于 CK 与 T1 处理, 这与李倩^[23]的研究结果相似, 花色苷是花色素与糖基作用形成的化合物, 因此水分胁迫促进糖的积累是花色苷积累的主要原因之一^[24]。

在葡萄生长发育过程中, 有机酸是构成葡萄风味的重要组成部分, 对葡萄的口感和品质有着重要影响。酒石酸是葡萄中最为主要的有机酸之一, 约占有机酸总含量的 90%, 对葡萄的酸味贡献较大。酒石酸含量高的品种吃起来会更偏酸。苹果酸是葡萄中重要的有机酸之一, 与酒石酸共同构成了葡萄的主要酸味来源。柠檬酸虽然含量相对较少, 但仍是葡萄有机酸的重要组成部分^[25]。本实验中 BH 葡萄样本中检测出的主要有机酸种类为酒石酸与苹果酸, 两者含量相对较高, 而相较之下, 柠檬酸的占比较小, 这与前人研究结果一致。DES GACHONS 等^[26]人研究发现, 对欧洲葡萄进行水分胁迫处理, 会导致果实酸度下降。张艳霞等^[27]人的研究表明, 葡萄酒石酸含量在整个生育期内呈现先上升后下降的趋势, 水分胁迫在一定程度上使酒石酸含量降低。本研究中, 前期水分胁迫促进了酒石酸的积累, 作为一种应激反应, 但酒石酸含量随处理时间的延长而降低, 植物逐渐适应当下的胁迫环境, 从而使得酒石酸含量降低, 与前人的研究结果相似。酒石酸分为两个阶段合成, 前期阶段由抗坏血酸合成, 后期阶段是从抗坏血酸到合成酒石酸的过程, 而 L-艾杜糖酸脱氢酶 (*IDH*) 是后期阶段合成酒石酸的关键限速酶^[28]。本研究中, BH 葡萄中 *VvIDH* 和 *VvPEPC* 在花后 45 d~65d 各处理表达量较高, *VvCS* 和 *VvMDH* 在花后 85 d~105 d 表达量较高。整体来看 T1 处理能够诱导有机酸合成相关基因的表达, 而在处理后期, T2 处理均抑制有机酸合成相关基因的表达。

4 结论

与对照和水涝胁迫相比, 干旱胁迫可降低葡萄果实百粒重和可滴定酸含量, 促进可溶性固形物和花色苷积累; 有机酸在果实发育前期含量高于对照, 成熟期有机酸含量及相关基因表达量显著低于对照。因此, 适度的干旱胁迫更有利提升北红果实的整体品质。

参考文献 References:

- [1] 杨洋, 张磊, 陈豫英, 郭晓雷, 李红英. 贺兰山东麓酿酒葡萄种植区晚霜冻低温持续时间规律分析[J]. 甘肃农业大学学报, 2019, 54 (06): 149-154.
YANG Yang, ZHANG Lei, CHEN Yuying, GUO Xiaolei, LI Hongying. Analysis of late frost low temperature duration in wine grape growing area at the eastern foot of Helan Mountain[J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2019, 54 (06): 149-154.
- [2] 杨海云, 艾雪莹, Batool Maria, 刘芳, 蒯婕, 王晶, 汪波, 周广生. 油菜响应水分胁迫的生理机制及栽培调控措施研究进展[J]. 华中农业大学学报, 2021, 40 (02): 6-16.
YANG Haiyun, AI Xueying, Batool Maria, LIU Fang, KUAI Jie, WANG Jing, WANG Bo, ZHOU Guangsheng. Research progress on physiological mechanism and cultivation control measures of rapeseed in response to water stress[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2021, 40 (02): 6-16.
- [3] 谢小龙. 水分胁迫对文冠果幼苗的影响及应对措施[J]. 林业科技情报, 2024, 56 (02): 113-115.
XIE Xiaolong. Effects of water stress on the seedlings of *Corydalis sinensis* and corresponding measures[J]. Forestry Science and Technology Information, 2024, 56 (02): 113-115.
- [4] 毛妮妮, 苏西娅, 任俊鹏, 张奎峰, 刘照亭. 水分调亏对“夏黑”葡萄叶片形态及光合特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50 (16): 133-138.
MAO Nini, SU Xiya, REN Junpeng, ZHANG Kuifeng, LIU Zhaoting. Effects of water regulation deficit on leaf morphology and photosynthetic characteristics of "Xiahei" grape[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2022, 50 (16): 133-138.
- [5] 张振文, 李华, 宋长冰. 节水灌溉对葡萄及葡萄酒质量的影响[J]. 园艺学报, 2002 (06): 515-518.
ZHANG Zhenwen, LI Hua, SONG Changbing. Effects of water-saving irrigation on grape and wine quality[J]. Chinese Journal of Horticulture, 2002 (06): 515-518.
- [6] 殷梦婷, 代红军, 贺琰, 汪月宁, 郭学良, 刘妍, 王振平. 水分胁迫对马瑟兰葡萄果实挥发性物质合成的影响[J]. 果树学报, 2023, 40 (08): 1592-1605.
YIN Mengting, DAI Hongjun, HE Yan, WANG Yuening, GUO Xueliang, LIU Yan, WANG Zhenping. Effect of Water Stress on the Synthesis of Volatile Compounds in Muscat Grapes Fruits[J]. Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2023, 40 (08): 1592-1605.
- [7] 张海峰, 庞桂斌, 付玉荣, 刘洪玲, 苏雪伟, 张立志, 王昕, 徐征和. 不同生育期水分胁迫对葡萄叶绿素荧光参数指标和产量的影响[J]. 节水灌溉, 2024 (07): 1-7.
ZHANG Haifeng, PANG Guibin, FU Yurong, LIU Hongling, SU Xuewei, ZHANG Lizhi, WANG Xin, XU Zhenghe. Effects of water stress at different growth stages on chlorophyll fluorescence parameters and yield of grape[J]. Water saving Irrigation, 2024 (07): 1-7.
- [8] 朱磊, 陈芸华, 胡禧熙, 李新月, 战川, 吕珊珊. 葡萄有机酸的研究进展[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2022 (06): 88-95.

ZHU Lei, CHEN Yunhua, HU Xixi, LI Xinyue, ZHAN Chuan, LU Shanshan. Research progress of organic acids in grape[J]. Chinese and Foreign Grape & Wine, 2022 (06) : 88-95.

[9] 任言, 刘婉君, 李美璇, 乔月莲, 王莉, 师校欣, 杜国强. 鲜食葡萄果实发育过程中有机酸积累差异研究[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2024 (03) : 67-74.

REN Yan, LIU Wanjun, LI Meixuan, QIAO Yuelian, WANG Li, SHI Xiaoxin, DU Guoqiang. Study on difference of organic acid accumulation in table grapes during fruit development[J]. Chinese and Foreign Grape & Wine, 2024 (03) : 67-74.

[10] COELHO E M, DA SILVA PADILHA C V, MISKINIS G A, DE SA A G, PEREIRA G E, DE AZEVEDO L C, DOS SANTOS LIMA M. Simultaneous analysis of sugars and organic acids in wine and grape juices by HPLC: Method validation and characterization of products from northeast Brazil[J]. Journal of Food Composition and Analysis, 2018, 66: 160-7.

[11] WALKER R P, FAMIANI F. Organic acids in fruits: metabolism, functions and contents[J]. Horticultural reviews, 2018, 45: 371-430.

[12] 莫燕霞, 殷居易, 顾晓俊, 陈梅珍, 何卫敏, 吴维儿. 葡萄酒有机酸研究现状及应用展望[J]. 食品工业科技, 2015, 36 (06) : 380-384.

MO Yanxia, YIN Juyi, GU Xiaojun, CHEN Meizhen, HE Weimin, WU Weier. Research status and application prospect of organic acids in wine[J]. Science and Technology of Food Industry, 2015, 36 (06) : 380-384.

[13] 李静, 聂继云, 王孝娣, 李海飞, 徐国峰, 毋永龙, 孟昭军. Folin-Ciocalteus法测定葡萄和葡萄酒中的总多酚[J]. 中国南方果树, 2007 (06) : 86-87.

LI Jing, NIE Jiyun, WANG Xiaodi, LI Haifei, XU Guofeng, WU Yonglong, MENG Zhaojun. Determination of total polyphenols in grape and wine by Folin-Ciocalteus method[J]. Southern China Fruit Trees, 2007 (06) : 86-87.

[14] 张小月, 戚金生, 刘晓燕, 蔡军社, 吕玥昕, 李学文. 不同单株负载量对赤霞珠葡萄果实生长及品质指标的影响[J]. 中国酿造, 2021, 40 (10) : 70-75.

ZHANG Xiaoyue, Qi Jinsheng, LIU Xiaoyan, CAI Junshe, LV Yuexin, LI Xuewen. Effects of different single plant load on grape growth and quality indexes of Cabernet Sauvignon[J]. China Brewing, 2021, 40 (10) : 70-75.

[15] 翦祎, 韩舜愈, 张波, 祝霞, 王婧, 崔日宝. 单一pH法、pH示差法和差减法快速测定干红葡萄酒中总花色苷含量的比较[J]. 食品工业科技, 2012, 33 (23) : 323-325.

JIAN Yi, HAN Shunyu, ZHANG Bo, ZHU Xia, WANG Jing, CUI Ribao. Comparison of rapid determination of total anthocyanins in dry red wine by single pH method, pH differential method and differential subtraction method[J]. Science and Technology of Food Industry, 2012, 33 (23) : 323-325.

[16] 薛晓斌, 李栋梅, 张艳霞, 王振平. 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[J]. 果树学报, 2023, 40 (05) : 919-931.

XUE Xiaobin, LI Dongmei, ZHANG Yanxia, WANG Zhenping. Effect of water stress on the quality of Muscat grapes fruit and the synthesis and metabolism of anthocyanin[J]. Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2023, 40 (05) : 919-931.

- [17] 张一单, 王建国, 黄晓龙, 宋于洋.不同管理措施对土壤水分状况及酿酒葡萄品质的影响[J]. 西北农业学报, 2021, 30 (07) : 1037-1045.
ZHANG Yidan, WANG Jianguo, HUANG Xiaolong, SONG Yuyang.Effects of different management measures on soil water status and wine grape quality[J].Journal of Northwest Agricultural Sciences, 2021, 30 (07) : 1037-1045.
- [18] 伍国红, 骆强伟, 苏来曼·艾则孜, 廖康.不同灌水量对无核白葡萄生长发育和产量的影响[J].新疆农业科学, 2013, 50 (05) : 889-893.
WU Guohong, LUO Qiangwei, SULAIMANMAN Aizezi, LIAO Kang.Effects of different irrigation amounts on growth, development and yield of seedless white grape[J].Xinjiang Agricultural Sciences, 2013, 50 (05) : 889-893.
- [19] 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.
- [20] 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 effects of water stress on fruit quality of table grapes[J].Journal of Agricultural Engineering, 2020, 10 (1) : 86-91.
- [21] 郭鋈鋈, 武东波, 肖庆红, 蒙静, 李绍华, 范培格.‘北红’和‘北玫’在宁夏地区生长发育及抗逆性的表现初报[J].河北林业科技, 2015 (04) : 57-58+64.
GUO Yunyun, WU Dongbo, XIAO Qinghong, MENG Jing, LI Shaohua, FAN Peige.A Preliminary report on the growth and stress resistance of 'Northern Red' and 'Northern Rose' in Ningxia[J].Hebei Forestry Science and Technology, 2015 (04) : 57-58+64.
- [22] 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.Effects of water stress on grape quality of Cabernet Sauvignon[J].Water Saving Irrigation, 2016 (12) : 36-41.
- [23] 李倩.成熟期土壤含水量对‘北红’和‘北玫’葡萄果实酚类物质积累的影响[D].宁夏大学, 2019.
LI Qian.Effect of soil water content on accumulation of phenolic substances in 'Beihong' and 'Beimei' grape fruits at maturity stage[D].Ningxia University, 2019.
- [24] CASTELLARIN S D, PFEIFFER A, SIVILOTTI P, DEGAN M, PETERLUNGER E, Di GASPERO G.Transcriptional regulation of anthocyanin biosynthesis in ripening fruits of grapevine under seasonal water deficit[J].Plant Cell and Environment, 2007, 30 (11) : 1381-1399.
- [25] 赵悦, 韩宁, 孙玉霞, 孙庆扬, 韩爱芹, 赵新节.不同产地酿酒葡萄“赤霞珠”果实中有机酸差异性研究[J].食品工业科技, 2016, 37 (01) : 297-301.
ZHAO Yue, HAN Ning, SUN Yuxia, SUN Qingyang, HAN Aiqin, ZHAO Xinjie.Study on differences of organic acids in grape "Cabernet Sauvignon" from different regions[J].Science and Technology of Food Industry, 2016, 37 (01) : 297-301.

[26] DES GACHONS C P, LEEUWEN C V, TOMINAGA T, SOYER J P, GAUDILLE RE J P, DUBOURDIEU D. Influence of water and nitrogen deficit on fruit ripening and aroma potential of *Vitis vinifera* L cv Sauvignon blanc in field conditions[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2010, 85 (1) : 73-85.

[27] 张艳霞. 水分胁迫对赤霞珠果实有机酸和甲氧基吡嗪含量的影响[D]. 宁夏大学, 2019.
ZHANG Yanxia. Effects of water Stress on contents of organic acids and methoxypyrazine in Cabernet Sauvignon fruits[D]. Ningxia University, 2019.

[28] 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 (04) : 8-13.

CAO Huiling, SHU Helin, SHAO Jianhui, ZHANG Haiming, MA Chunhua. Research progress of tartaric acid biosynthesis in grape fruits[J]. *China Fruits*, 2021 (04) : 8-13.