

不同光质对避雨栽培阳光玫瑰葡萄光合特性及果实品质的影响¹

马玉姣¹, 李秀杰¹, 虞光辉¹, 黄海蓉², 王荣³, 陈广霞¹, 吴玉森¹, 吴新颖¹, 张志昌⁴, 李勃^{1*}

(¹山东省葡萄研究院, 济南 250100; ²山东省沂水县沂城街道办事处, 山东沂水 276400; ³天津农学院园艺园林学院, 天津 300392; ⁴山东志昌农业科技发展股份有限公司, 山东莒县 276599)

摘要: 【目的】探讨不同补光处理对避雨栽培阳光玫瑰葡萄 (*Vitis labrusca* × *Vitis vinifera* ‘Shine Muscat’) 光合特性及果实品质的影响, 为避雨栽培中葡萄的补光应用提供一定的理论依据。【方法】以山东省泰安金牛山基地避雨栽培 5 年生阳光玫瑰葡萄为试验材料, 设置不同光源 (红光、白光、红蓝光 2:1、遮光) 进行补光处理, 补光期从萌芽期至果实成熟期, 设不补光对照处理。记录新梢生长指标, 利用便携式光合测定仪测定光合数据, 用 Handy-PEA 快速荧光测定仪检测叶绿素荧光参数, 并测量果实大小、总酸 (TA)、总可溶性固形物 (TSS)。在芽成熟后, 通过 qRT-PCR 分析 8 个成花基因的表达, 于第二年统计花芽萌发率。【结果】补光处理提高了阳光玫瑰葡萄叶片面积和新梢长度, PSII 最大光化学效率 (Fv/Fm)、性能指数 (PI abs) 及净光合速率 (Pn) 和气孔导度 (Gs) 等光合相关参数得到增强, 红蓝光 2:1 处理效果较佳。同时, 补光处理促进了果实纵径、横径、单果重的增加, 果实糖度得到了提升。补光处理还提前了花芽分化, 增加了花芽的数量, 且影响了 *VvGI*、*VvSOC1* 等光周期相关基因的表达。【结论】补光处理能够明显增强阳光玫瑰葡萄的光合作用, 改善果实大小及品质, 且对第二年萌芽情况有显著改善, 其中红蓝光 2:1 处理最适宜。

关键词: 阳光玫瑰葡萄; 补光; 光合特性; 果实品质; 花芽分化

中图分类号: S663.1 文献标志码: A 文章编号: 1009-9980(2025)05-0001-08

The effect of different supplementary light qualities on the photosynthetic characteristics and fruit quality of ‘Shine Muscat’ grape grown under shelter from raing

MA Yujiao¹, LI Xiujie¹, YU Guanghui¹, HUANG Hairong², WANG Rong³, CHEN Guangxia¹, WU Yusen¹, WU Xinying¹, ZHANG Zhichang⁴, LI Bo^{1*}

(¹Shandong Academy of Grape, Jinan 250100, China; ²Yicheng Subdistrict Office, Yishui 276400, China; ³College of Horticulture and Landscape Architecture, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300392, China; ⁴Shandong Zhichang Agricultural Science and Technology Development Co., Ltd., Juxian 276599, China)

收稿日期: 2024-12-26 接受日期: 2025-02-10

基金项目: 2022 年山东省重点研发计划 (乡村振兴科技创新提振行动计划) (2022TZXD0011); 财政部和农业农村部: 国家现代葡萄产业技术体系专项 (CARS-29-16); 山东省果品产业技术体系实验站 (SDAIT-06-21); 山东省农科院农业科技创新工程人才类 (CXGC2024F16)

作者简介: 马玉姣, 女, 博士, 主要从事果树高效栽培和分子生物学研究。Tel: 13864029902, E-mail: Yujiaoma91@163.com

*通信作者 Author for correspondence. E-mail: sdtalibo@163.com

Abstract: **【Objective】** Light serves as a pivotal environmental regulator in plant morphogenesis and physiological adaptation. In grape facility cultivation, particularly under rain-shelter systems, insufficient light frequently constrains photosynthetic efficiency and reproductive development. To address this limitation, spectral-modulated supplementary lighting emerges as a promising agronomic intervention. This study investigates the impacts of varied light qualities spectra on the ecophysiological responses of 'Shine Muscat' (*Vitis labrusca* × *Vitis vinifera*), with emphasis on foliar morpho-anatomical adaptations, stem elongation dynamics, photosynthetic performance indices, fruit biochemical profiles, and flower bud differentiation. The findings aim to establish a theoretical basis and practical guidance for optimizing supplementary lighting strategies in facility cultivation. **【Methods】** Five-year-old rain-sheltered 'Shine Muscat' grape were used in this study. Four treatments were applied: red light (RL), white light (WL), a Redblue light 2:1 (RBL 2:1), and CK (no-light control). LED lamps (36 W, 640 nm) were installed 30 cm above the canopy and operated 12 hours daily (8:00-20:00) from April 11th to September 7th, 2023. Each treatment consisted of 10 vines with three replicates, separated by shading films. Leaf area, basal stem diameter, and internode length were measured on 20 randomly selected shoots per treatment after two months of treatment. Leaf area was calculated using the formula: $\text{area} = \text{long axis} \times \text{short axis} \times \pi/4$. For chlorophyll fluorescence parameters, leaves were dark-adapted for 20 minutes, then subjected to 1-second fluorescence induction using $3000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ light. JIP-test analysis was used to calculate variable fluorescence (V_t) and its difference (ΔV_t), along with other fluorescence parameters. During the fruit expansion stage, photosynthetic parameters were recorded on sunny days between 8:00 and 18:00 using a CIRAS-3 portable photosynthesis system. Measurements of P_n (net photosynthetic rate), G_s (stomatal conductance), C_i (intercellular CO_2 concentration), and T_r (transpiration rate) were taken at six time points (8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00, 18:00). For fruit analysis, 20 clusters were sampled for each treatment, and one berry from the top, middle, and bottom of each cluster was measured for longitudinal and transverse diameters using a vernier caliper. Total soluble solids (TSS) and titratable acidity (TA) were determined using a refractometer, with TA analyzed after 50-fold dilution. Upon completion of the supplemental lighting treatment, dormant buds at physiological maturity were sampled for molecular analysis. qRT-PCR analysis was conducted using SYBR Green chemistry, with *VvActin1* (GenBank accession: XM_010655094.2) serving as the internal reference gene for normalization.

Gene-specific primers were designed using Primer Premier 5.0 software, with amplification efficiency validated through standard curve analysis. Relative gene expression levels were calculated using the $2^{-(\Delta\Delta Ct)}$ method. For phenological assessment, the flowering rate was quantified as the ratio of inflorescence-bearing buds to total observed buds during the subsequent spring phenological phase. Bud sampling followed a randomized complete block design, with three biological replicates per treatment. **【Results】** The results demonstrated that supplemental lighting, particularly the RBL 2:1 and RL treatments, significantly promoted leaf growth and expansion in grapes. The 2:1 treatment also markedly increased internode length in nodes 4-7 of new shoots. Both the RBL 2:1 and WL treatments showed significantly higher maximum photochemical efficiency of PSII (Fv/Fm) and maximum fluorescence (Fm) compared to other treatments. The PI abs under supplemental lighting treatments was significantly higher than the CK and shading treatment (ST). The 2:1 treatment exhibited significantly greater Po, TRO/CSm and ABS/CSm per unit leaf area compared to the control and other groups, whereas energy absorption per reaction center (ABS/RC) showed the opposite trend. In terms of photosynthetic characteristics, the daily variation of Ci, Gs and Tr was optimal in the RLB 2:1 group, followed by the WL group, both significantly higher than CK and ST. The RLB 2:1 group exhibited the fastest fruit growth rate, with single fruit weight significantly higher than other groups, and all the light treatments improved fruit shape. At maturity, the TSS content of fruits in the RBL 2:1 and WL groups reached the highest levels at 19.67% and 19.63%, respectively, while TA content showed no significant differences among treatments. Additionally, supplemental lighting positively influenced bud differentiation in the following year. The RBL 2:1 treatment notably advanced budburst timing and increased budburst rates. Moreover, key genes involved in the photoperiod pathway, such as *VvGI* and *VvSOC1*, were significantly upregulated in the RBL 2:1 and WL groups. **【Conclusion】** In summary, supplementary lighting increased the shoot growth rate, leaf area, PI abs value, and Fv/Fm value of 'Shine Muscat' grape, enhancing light use efficiency. Simultaneously, the fruit quality, flower bud differentiation capacity, and the expression levels of light-responsive genes were also improved. This provides a solid theoretical foundation for the application of supplementary lighting technology under rain-shelter cultivation conditions.

Key words: Shine Muscat, Supplementary lighting, Photosynthetic characteristics, Fruit quality, Flower bud differentiation

葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 作为世界范围内广泛种植的水果之一, 具有极大的经济效益^[1-2]。随着气候变化和环境条件对葡萄生产的影响逐渐加剧, 设施栽培技术应运而生。我国作为鲜食葡萄主产国, 设施栽培技术通过避雨棚、日光温室等结构, 显著降低霜霉病等病害发生率并延长货架期^[3,4]。然而, 覆盖材料对光谱的选择性吸收导致设施内光环境异化 (如蓝紫光衰减>40%), 引发光合效率下降、花芽分化抑制及次生代谢紊乱等连锁反应^[5], 成为制约设施葡萄优质生产的核心瓶颈。

光环境调控是突破设施栽培光限制的关键途径。研究表明, 光质直接关系到植株生长、光合效率、果实品质及产量^[6]。光照不足时, 会导致树体瘦弱、叶片黄化、花芽分化不良、落花落果, 甚至引发病害, 从而导致品质下降^[7,8]。近年来, 随着设施园艺快速发展, LED 补光技术可通过光谱定制精准调控果树生理响应, 成为提高光能利用效率、促进植物生长和提升产量的有效手段, 在果树生产中广泛应用^[9,10]。光质对植物的光合作用、形态建成及花芽分化等起着关键的作用^[11], 红光 (600~700 nm) 能促进植物茎和叶片的伸长、叶片数的增加、叶面积增大及叶片厚度的增加^[12,13], 蓝光 (400~500 nm) 则能显著改善果实的品质, 如提高草莓果实糖度和花青素含量等^[14,15]。然而, 光质互作效应存在显著品种依赖性, 且关于补光对花芽分化分子机制的调控路径尚不明晰。

阳光玫瑰 (*Vitis labrusca* × *Vitis vinifera* ‘Shine Muscat’) 作为高附加值鲜食葡萄品种, 其设施栽培中普遍存在新梢徒长、坐果率波动及香气物质积累不足等问题。且该品种对光照条件较为敏感, 光照不足或光质不合理会导致植株生长受限, 光合能力下降, 进而影响果实品质和产量。且不同光质对葡萄的生长发育影响存在差异, 如何合理选择和应用补光措施以优化阳光玫瑰葡萄的生长和果实品质, 仍需进一步研究和探讨。本研究旨在通过不同补光处理, 探讨光质对阳光玫瑰葡萄叶片、茎干、光合特性、果实品质及花芽分化等方面的影响, 为葡萄避雨栽培栽培中补光措施的优化提供一定的理论依据与实践指导。

1 材料和方法

1.1 材料

试验于山东省泰安市金牛山基地 (116°99'E, 36°13'N) 进行, 供试材料为 5 年生避雨栽培的阳光玫瑰葡萄, 采用“T”形水平棚架栽培, 主干高度 1.2 m, 株行距为 3 m×2 m, 南北走向, 除补光处理外, 其余管理条件一致。试验采用红光 (RL), 白光 (WL), 红光: 蓝光=2: 1 (RBL 2: 1) LED 灯对其补光, 遮阳网进行遮光处理 (ST), 设施不额外补光为对照 (CK), 试验所用 LED 补光灯功率均为 36 W, 白光为全光谱, 波长 350~750 nm, 红光波长 640 nm, 从树体上方 30 cm 安装灯管进行补光处理, 各处理间以遮光膜相隔。每组处理 10 株葡萄, 每组设 3 次重复。阳光玫瑰葡萄补光从芽萌发 (2023-4-11) 开始, 至第一批果实成熟 (2023-9-7) 结束, 每日补光 12 h (8: 00—20: 00)。

1.2 方法

1.2.1 生长指标测定

处理两个月后,进行叶片大小、茎基部粗度和节间长度等指标的测定,随机取样,每个处理采集 20 个枝条。叶面积计算采用几何近似法,计算公式:叶面积=长轴×短轴× $\pi/4$ 。

1.2.2 叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP) 及荧光参数测定

在 8 月下旬,使用 Handy-PEA 快速荧光测定仪对各处理的阳光玫瑰葡萄叶片进行叶绿素荧光诱导动力学曲线及相关参数的测定。选择粗度相同的枝条上第 3 片叶进行测定,每个处理测定 10 片叶片,每个样本重复测定 5 次。测定前,将叶片在黑暗环境中静置 20 min,之后用 3000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 的饱和光进行 1 s 的荧光诱导。采用 JIP-test 方法对 OJIP 荧光诱导曲线进行分析,并对相关荧光数据进行标准化处理,可变荧光 (Vt)、相对可变荧光 (V) 和相对可变荧光的差值 (ΔVt) 计算参考李冠宇等^[16],同时,利用 P-test 对 OJP 曲线进行分析,获得其他相关的荧光参数。

1.2.3 叶片光合参数测定

于果实膨大后期,选择晴朗无风的天气 8 点至 18 点之间,选取阳光玫瑰葡萄枝条中部的成熟叶片,使用便携式光合测定仪(汉莎, CIRAS-3)进行光合参数测定。流速设定为 500 $\mu\text{mol}/\text{s}$,设置 6 个时间度梯度(分别为 8:00、10:00、12:00、14:00、16:00、18:00),分别测定了各处理叶片的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (T_r)。

1.2.4 果实大小和品质测定

随机选取 20 个果穗,分别从果穗上部、中部和下部随机选取 1 个果粒,用游标卡尺测量果粒的最大纵径、横径。使用数显式糖酸测定仪 (ATAGO PAL-BXIACID2) 测定葡萄果实中的总可溶性固形物 (TSS) 和总酸 (TA) 含量。将样品果实榨汁后,取适量果汁滴入数显式糖酸测定仪中,读取仪器显示的可溶性固形物含量 (%),稀释 50 倍后测定有机酸含量 (%)。每个处理样品重复测定 3 次,取平均值。

1.2.5 成花相关基因的表达分析和第二年花芽数量统计

在第二年春季新梢萌发时,观察并统计花芽数量。成花率定义为每个处理中冬芽萌发出花序的总数占萌发芽的数量的比率。在花序主轴分化完成后,选取葡萄第五节的成熟花芽,立即置于液氮中,并带回实验室备用。RNA 提取使用南京诺唯赞生物科技有限公司的 RNA 提取试剂盒进行,利用 Nanodrop 2000 检测 RNA 浓度和纯度,琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 的完整性。反转录后进行 qRT-PCR 实验。通过 Genebank 和 Phytozome 网站查询葡萄候选基因序列,并使用 Primer 5.0 软件设计特异性引物(表 1)。选择 *VvActin1* Gank 参考序列: XP_008654957.1) 作为内参基因,采用 $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$ 法计算基因的相对表达量。qRT-PCR 使用南京诺唯赞生物科技有限公司的 ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix 试剂盒,反应体系为: one step RT-qPCR Master Mix 10 μL , 上、下游引物 (10 μM) 各 0.4 μL , cDNA (200 $\text{ng}/\mu\text{L}$) 0.6 μL , 加水补充至 20 μL 。反应程序为: 预变性 95 $^{\circ}\text{C}$ 30 s; 循环反应 95 $^{\circ}\text{C}$ 10 s, 60 $^{\circ}\text{C}$ 30 s, 共 40 次循环。所有样品进行 3 次重复。

1.3 数据分析

采用 Excel 2010 软件对数据进行整理，数据为平均值±标准差，利用 SPSS 25.0 进行方差分析（One-way ANOVA）， $p < 0.05$ 为差异显著，Graphpad Prism 8.0 进行可视化作图。

表 1 实时荧光定量 PCR 引物序列

Table 1 Primer sequences for the quantification of transcripts by real-time PCR

| 基因 | 基因 ID | 引物序列 Primer sequence (5'-3') | |
|-----------------|--------------------|------------------------------|---------------------------|
| Gene | Gene ID | 正向引物 Forward primer | 反向引物 Reverse primer |
| <i>VvAP2</i> | VIT_207s0031g00220 | TAGGGCTGCTATCAAGTTCCGG | GTCGGCGAAGGACATGCACAAACTC |
| <i>VvCO</i> | VIT_214s0083g00640 | TGTTCCGGTGGGGAGGTGGATGA | CTTGTGCGGAACGCTGTAAT |
| <i>VvGI</i> | VIT_218s0157g00020 | TCTCAAGGACCGTTACTACA | CATAACACCGCCGCACCAAC |
| <i>VvLFY</i> | VIT_217s0000g00150 | GCCCTACTAAGGTGACGAAC | GCATTGGAAGCCTCCTCATC |
| <i>VvSOC1</i> | VIT_202s0025g04650 | AAAGAGGAGGAGTGGGCTAT | GTCAACAGTTTCTCCCTCCA |
| <i>VvAPI</i> | VIT_201s0011g00100 | CAGAGGTTGCTTTGATTGTC | GTGCCTTTGGCTTCTTTGTA |
| <i>VvFUL</i> | VIT_214s0083g01030 | ACAAAGGAACCTGAGGCACT | TTTTGCTGCTCCCATTGTGC |
| <i>VvFLC</i> | NM_001281128.1 | TGTTGCCGTCCTCGTATTCT | CACAAGGTCAGTCACGCTCA |
| <i>VvActin1</i> | XP_008654957.1 | TCCTTGCCTTGCATCTAT | CACCAATCACTCTCTGCTACAA |

2 结果与分析

2.1 不同处理对叶面积、茎粗和节间长度的影响

由图 1 可以看出，处理 60 d 后，补光处理促进了叶片各项生长指标，而遮光处理明显降低了叶片的发育。红蓝光 2: 1 和红光处理的叶片长度显著增加 ($p < 0.05$)，分别达到 21.11 cm 和 20.05 cm；遮光处理的叶片长度显著减少 ($p < 0.05$)，仅为 18.40 cm。叶片宽度方面，CK 和红光处理显著增加 ($p < 0.05$)，分别为 30.25 cm 和 27.20 cm；遮光处理的叶片宽度最小，仅为 22.10 cm。在叶面积方面，CK 处理的叶面积最大，为 474.50 cm²；其次是红蓝光 2: 1 和红光处理，分别为 405.02 cm²和 450.39 cm²；遮光处理的叶面积最小，仅为 323.54 cm²。总体来看红蓝光 2: 1 和红光补光处理，显著促进了葡萄叶片的生长和叶面积的增大 ($p < 0.05$)；相反，遮光处理抑制了叶片发育，导致叶面积明显减小。

葡萄新稍粗度和长度是衡量其生长状况的重要指标^[17]。如图 1 所示，补光处理和 CK 处理的茎基部粗度显著高于遮光处理 ($p < 0.05$)。此外，新稍长度统计结果显示，与 CK 处理相比，红蓝光 2: 1、白光和红光处理的新稍长度分别增加了 12.48%、6.24%和 3.73%，而遮光处理降低了 13.11%。对茎 1~8 节的节间长度进行统计发现，1~3 节的节间长度在各处理之间无显著差异；而在第 4~7 节，红蓝光 2: 1、白光和 CK 处理的节间长度显著长于红光和遮光处理 ($p < 0.05$)；第 8 节的节间长度以红蓝光 2: 1 和 CK 处理的最长，白光和红光处理次之，遮光处理的节间长度最短。说明合理的补光措施能有效改善葡萄叶片和新稍的生

长。

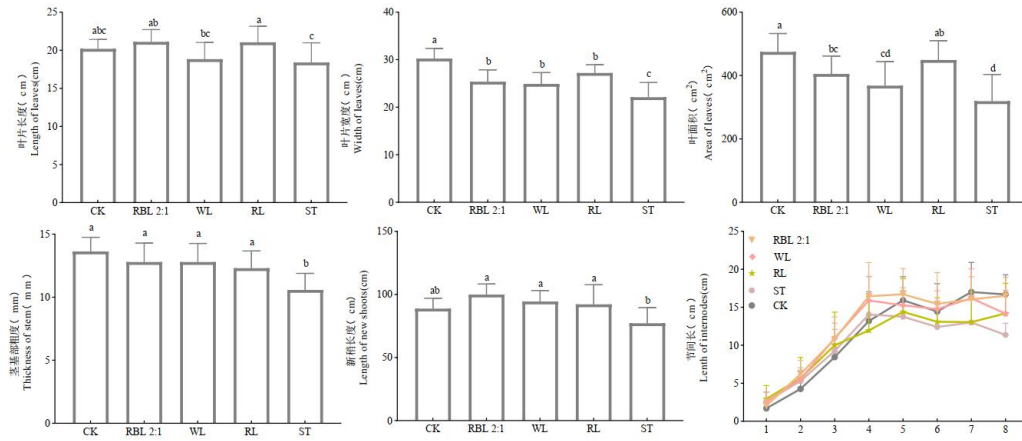


图 1 不同处理对叶面积、茎粗和节间长度的影响

Fig. 1 The effects of different treatments on area of leaves, thickness of stem, and length of internodes

注：不同小写字母表示在 $p < 0.05$ 水平显著差异

Note: Different lowercase letters indicate significant differences at the $p < 0.05$ level

2.2 不同处理对叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP) 的影响

PSII 最大光化学量子产量 (Fv/Fm) 是反映 PSII 活性中心光能转化效率的重要参数^[16], 将各处理阳光玫瑰葡萄叶绿素荧光参数进行标准化, 并绘制 OJIP 曲线, 发现各处理荧光强度均在短时间内达到峰值 (P 点), 随后趋于平缓 (图 2A)。对荧光值归一化后的 OJIP 曲线显示, 各处理均在 2 ms 和 30 ms 处产生了两个拐点, 即 J 点和 I 点, 趋势无显著变化 (图 2B)。

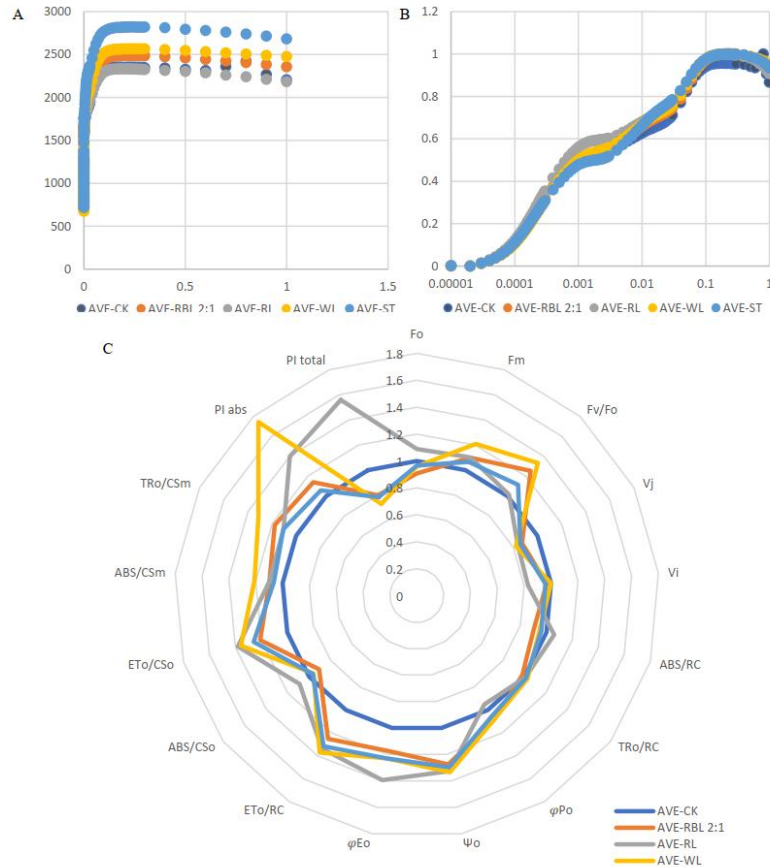


图 2 不同处理对叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP) 的影响

Fig. 2 The effect of different treatments on the rapid chlorophyll fluorescence induction kinetics curve (OJIP) of leaves

遮光处理和 CK 处理的 F_m 及叶片 PSII 最大光化学效率 (F_v/F_m) 显著降低 ($p < 0.05$), 红蓝光 2: 1 和白光处理显著高于其他处理 ($p < 0.05$), 补光处理的性能指数 (PI abs) 显著高于 CK 和遮光处理 ($p < 0.05$) (表 2), 最大光化学效率 (P_o) 红蓝光 2: 1 处理高于 CK 处理, 白光和红蓝光 2: 1 处理的单位叶面积捕获的光能 (TRo/CSm) 和单位叶面积吸收的光能 (ABS/CSm) 显著高于 CK 和其他处理 ($p < 0.05$), 而单位反应中心吸收的能量 (ABS/RC) 则相反 (图 2C)。

表 2 不同处理对阳光玫瑰葡萄 F_o 、 F_m 、 F_v 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 及 PI abs 的影响

Table 2 The effects of different treatments on F_o , F_m , F_v , F_v/F_o , F_v/F_m , and PI abs of 'Shine Muscat' grape

| 处理 Treatment | F_o | F_m | F_v | F_v/F_o | F_v/F_m | PI abs |
|-----------------|----------------|-----------------|-------------------|---------------|---------------|---------------|
| 对照 | 698.333±37.018 | 3068.667±71.122 | 2370.333±106.327 | 3.406±0.327 | 0.702±0.065 b | 0.852±0.111 b |
| CK | a | a | ab | ab | | |
| 红蓝光 2: 1 | 693.667±55.609 | 2527±135.072 b | 1833.333±84.500 b | 2.502±0.123 c | 0.755±0.010 a | 1.283±0.075 a |
| RBL 2:1 | ab | | | | | |
| 红光 | 658±16.093 b | 2197±366.504 bc | 1539±351.574 c | 2.332±0.475 c | 0.6856±0.017 | 1.254±0.130 a |

| | | | | | | |
|----|----------------|------------------|------------------|---------------|---------------|----------------|
| RL | | | | | c | |
| 白光 | 571.667±36.088 | 2557±206.369 b | 1858±368.664 b | 3.090±0.292 b | 0.760±0.011 a | 1.217±0.366 ab |
| WL | c | | | | | |
| 遮光 | 689±18.037 a | 1931.500±306.785 | 2576.125±290.168 | 3.708±0.339 a | 0.734±0.005 | 0.9547±0.134 |
| ST | | c | a | | ab | ab |

注：不同小写字母表示同列数据在 $p<0.05$ 水平显著差异

Note: Different lowercase letters indicate significant differences in the same column data at the $p<0.05$ level

2.3 不同处理对叶片光合特性的影响

由图 3 可以看出，各处理的净光合速率日变化均呈现“升—降—再升—再降”的双峰趋势。其中，红蓝光 2:1 处理在各时间点的净光合速率始终最高。各处理第一个高峰均出现在 10:00，随后 CK、红光、白光和遮光处理的第二个高峰出现在 14:00，而红蓝光 2:1 处理的第二个高峰延迟至 16:00，随后迅速下降。

在胞间 CO_2 浓度方面，CK 和白光处理出现“升—降—再升”的变化趋势，而所有补光处理的胞间 CO_2 浓度在 12:00 至 14:00 之间显著降低 ($p<0.05$)，遮光处理的胞间 CO_2 浓度则在 16:00 后显著上升 ($p<0.05$)。红蓝光 2:1 处理在 8:00 至 12:00 胞间 CO_2 浓度显著低于 CK 和其他处理 ($p<0.05$)，表明该时间段内红蓝光 2:1 处理的光合效率较高。16:00 至 18:00，各处理的胞间 CO_2 浓度明显上升，其中 CK 处理在 18:00 时的浓度最高，红光处理次之，白光和红蓝光 2:1 处理相对较低。

气孔导度 (G_s) 是影响光合碳同化速率的重要因素。本研究中补光处理的气孔导度均呈现先升后降的趋势，红蓝光 2:1 处理在各时间点的的气孔导度显著高于白光和红光处理 ($p<0.05$)；而 CK 和遮光处理的气孔导度则分别在 10:00 和 14:00 达到高峰。

蒸腾速率的日变化趋势与气孔导度一致，补光处理同样呈现“先升后降”的趋势，CK 和遮光处理的高峰时间分别为 10:00 和 14:00。综上所述，从光合特性来看，红蓝光 2:1 处理表现最佳，白光处理次之，均显著高于 CK 和遮光处理 ($p<0.05$)。

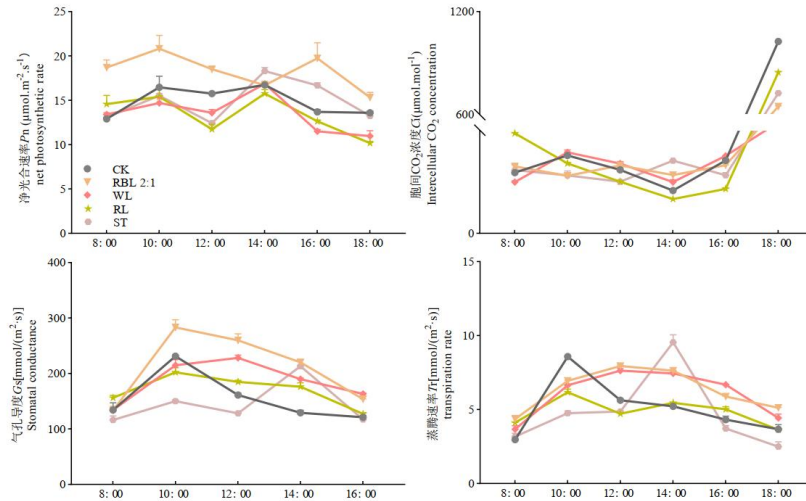


图 3 不同处理对叶片光合特性的影响

Fig. 3 The influence of different treatments on the photosynthetic characteristics of leaves

2.4 不同处理对果实生长的影响

由图 4 可以看出，在果实生长过程中，红蓝光 2: 1 处理的果实生长速度最快，表现为成熟期（9 月 3 日）果实纵径、横径及单果重均为最大，特别是单果重，显著高于其他处理 ($p < 0.05$)。其次为白光、CK 和遮光处理，这 3 个处理的果实鲜重无显著差异。红光处理显著抑制果实的生长 ($p < 0.05$)，主要原因是红光处理抑制果实纵径的伸长。果形指数的统计结果显示，各处理对果实发育期的果形指数影响较大，而对果实成熟期的影响相对较小。果实成熟期果形指数在 1.29~1.42 之间，果实呈椭圆形或长椭圆形^[18]，各补光处理的果形指数均高于遮光处理，这表明补光处理对果实形状具有一定的改善效果。

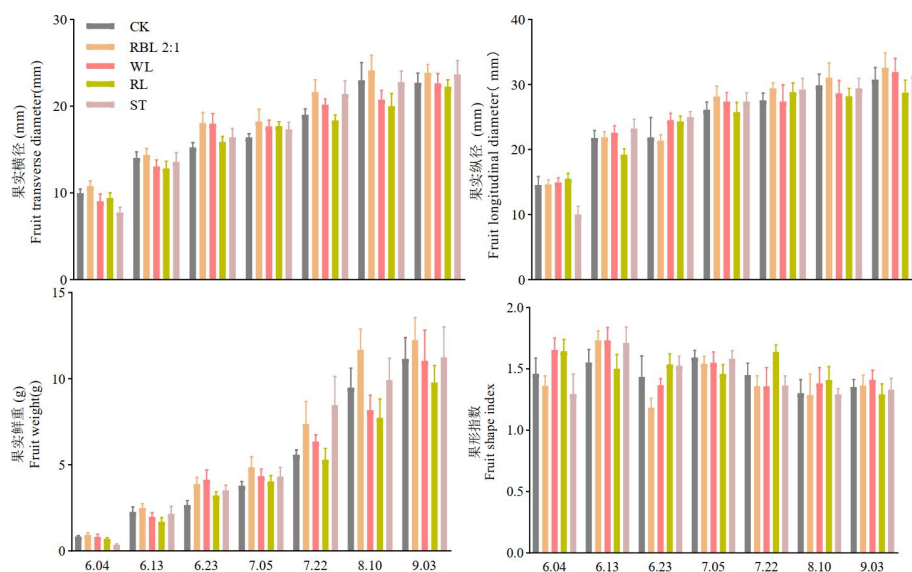


图 4 不同处理对果实生长的影响

Fig. 4 The effect of different treatments on fruit growth

2.5 不同处理对果实品质的影响

由图 5 可以看出，随着果实的发育，不同处理下，阳光玫瑰葡萄果实的总可溶性固形物（TSS）逐渐增加。特别是在果实生长后期（8月10日~9月3日），红蓝光 2:1 和白光处理的 TSS 含量显著高于其他处理（ $p < 0.05$ ），在成熟期达到了最高水平，分别为 19.67% 和 19.63%。红光处理的 TSS 含量在整个生长期内略低于其他处理，为 16.90。表明红光处理在一定程度上抑制了 TSS 的积累。随着果实的成熟，各处理的 TA 显著下降（ $p < 0.05$ ）。到果实成熟期，CK、红蓝光 2:1 和白光处理的 TA 含量无显著差异，均为 0.60，而红光和遮光处理的 TA 含量显著高于其他处理（ $p < 0.05$ ），分别为 0.86 和 0.76。各处理的固酸比也随着果实成熟显著增加（ $p < 0.05$ ），红蓝光 2:1 和白光处理在果实成熟期的固酸比显著高于其他处理（ $p < 0.05$ ），尤其是在 9 月 3 日，达到了最高值，表明这两个处理改善了果实的甜酸平衡。

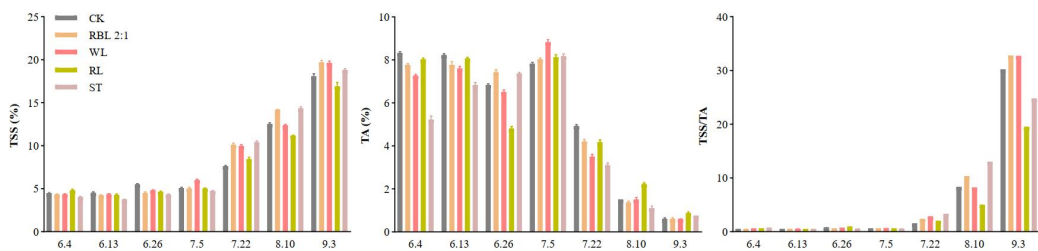


图 5 不同处理对果实品质的影响

Fig. 5 The impact of different treatments on fruit quality

2.6 不同处理对葡萄第二年花芽分化的影响

光质对花芽分化具有显著影响。由图 6 可以看出，第二年花芽的萌发时间及萌发数量上存在显著差异（ $p < 0.05$ ）。补光处理（红蓝光 2:1、红光和白光）花芽萌发明显较早，而 CK 和遮光处理萌发较晚。第一节位的花芽萌发率分别为红蓝光 2:1（100%）=白光（100%）>CK（96%）>红光（88%）>遮光（72%）；在第二节位，花芽萌发率分别为红光（100%）>红蓝光 2:1（96%）>白光（92%）=CK（92%）>遮光（76%）。综合来看，补光处理的花芽萌发率显著高于 CK 和遮光处理，说明补光不仅可以提早花芽萌发时间，还能提高花芽萌发率。



图 6 不同处理对冬芽萌发 (A) 及第一、二节位花芽率 (B) 的影响

Fig. 6 The effects of different treatments on winter bud germination (A) and flower bud rates at the first and second nodes (B)

2.7 不同处理对葡萄成花基因的影响

本研究参考王海波等^[19]的研究,在花序主轴分化完成后,对不同处理条件下花芽中 9 个成花相关基因的表达水平进行了分析(图 7)。结果显示, *VvGI* 基因和 *VvSOC1* 基因在白光和红蓝光 2:1 处理显著高于 CK、红光和遮光处理 ($p < 0.05$); *VvLFY* 基因和 *VvFLC* 基因的表达模式相近,表达量排序依次为 CK > RL > RBL 2:1 > ST > WL; *VvFUL* 基因与 *VvAPI* 基因表达模式相近,除红光处理的表达量高于 CK 处理,其余处理的表达模式与 *VvLFY* 基因和 *VvFLC* 基因相似; *VvCO* 基因在各处理之间表达差异不大,白光处理和红光处理略高于 CK 处理,而红蓝光 2:1 和遮光处理的表达则低于 CK 处理。而 *VvSOC1* 基因与 *VvFLC* 基因的表达模式完全相反,说明这两个基因在该阶段的花芽分化过程中可能具有相反的功能。此外,本研究在此阶段未检测到成花关键基因 *VvFT* 的表达。

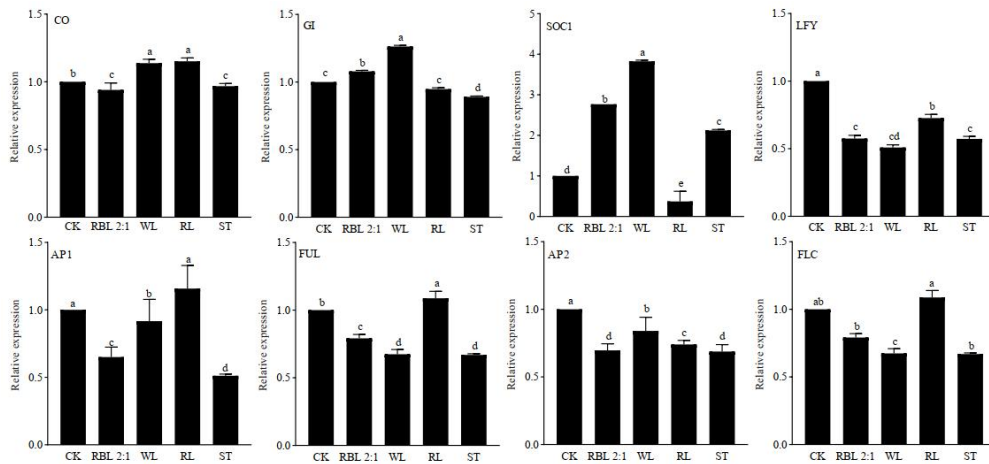


图 7 不同处理对葡萄成花基因的影响

Fig. 7 The effect of different treatments on grape flowering genes

3 讨论

补光是解决葡萄避雨栽培光照不足的有效方法。研究表明,红光能够有效促进植物株高、叶片数、叶面积以及叶片厚度等生长指标的增加^[20]。本研究发现,红光和红蓝光 2:1 补光处理显著提高了叶片的长度、宽度和面积 ($p < 0.05$),这与王琦等^[21]研究中红蓝比 7:3 的补光处理显著提高株高和叶面积的结果相一致。同时,本研究还发现红蓝光 2:1 处理和白光处理显著增加了新梢第 4~8 节节间的长度,表明合理的光质组合不仅对叶片生长有促进作用,也对新梢的发育具有积极影响,尤其是红蓝光的比例可能是一个重要的调控因素。

遮光显著影响葡萄纵横径和单果重^[29]。黄秋凤等^[30]对巨峰葡萄进行夜间补光,发现其对果粒质量、纵径、横径及果实可溶性固形物含量均有所提升。本研究发现所有补光处理均

显著提高了葡萄的可溶性糖含量 ($p<0.05$)，导致 TSS/TA 比显著增加 ($p<0.05$)。前人在桃中研究发现，蓝光可显著提高果实重量、可溶性糖等指标^[22]，在火龙果中，红蓝光 (4:1) 可显著提高单株产量^[23]，在南高丛越橘上研究发现，红蓝光 (3:1) 能够显著提高果实可溶性糖和可溶性固形物含量^[24]，在巨峰葡萄中也观察到了类似的结果，红光和蓝光处理显著提高了葡萄果实中的糖浓度^[25]，本研究中，RBL 2:1 处理表现出了显著的糖积累和 TSS/TA 比率 ($p<0.05$)，此外，RBL 2:1 处理表现出较高的糖积累水平和 TSS/TA 比率，表明该光质组合在促进葡萄可溶性糖积累方面具有最优效果，这与时晓芳^[26]等发现红光显著促进果实的可溶性固形物和糖分的积累，蓝光则可降低可滴定酸含量相符。此现象可能与红蓝光组合处理对葡萄光合作用效率的提升密切相关，尤其是红蓝光组合能够较大限度地提高叶片的光能利用效率，从而促进了糖分的积累。

叶片是植物光合作用的主要器官。刘文海等^[27]通过采取不同遮阴方式研究桃树的耐弱光性，发现随着光照度的降低，叶片的光补偿点、光饱和点、CO₂ 补偿点、CO₂ 饱和点以及羧化效率均下降，光呼吸速率也逐渐降低。王欣欣等^[28]研究中补充红光提高巨峰葡萄叶片的净光合速率，并促进新梢和叶片的生长。本研究发现，RBL 2:1 处理对叶片光合特性和叶绿素荧光参数有显著的促进作用。值得注意的是，PI abs 值较 CK 提升 50.59%，表明该光质比通过促进 QA 向 QB 电子传递^[16]，增强光能向化学能转化效率。这与樱桃红蓝光比例 6:1 的补光处理显著提高樱桃叶片光合速率的结果相一致^[8]，进一步支持了红蓝光组合能够提升植物光合作用效率的观点。这些结果表明，相较于单一补光处理，红蓝光组合在促进光合作用和增强光能利用方面表现出明显优势。

此外，本研究还发现补光处理对第二年冬芽的花芽分化具有积极影响。生理层面，红蓝光 2:1 处理显著提前了花芽的萌发时间，并提高了花芽萌发率。分子层面，多个光周期相关基因（如 *VvGI* 和 *VvSOC1*）的表达有显著变化。这与刘鑫^[31]等在红地球葡萄中的研究相符。表明适宜的光质不仅有助于当年果实的生长，还能对翌年的花芽分化产生正向影响，为提高下一年的产量打下基础。因此，补光处理对葡萄的生长发育具有长远的正向影响，合理的补光能够有效提升长期产量和质量。

4 结论

补光增加了阳光玫瑰葡萄新梢生长速率、叶片面积、叶片 PI abs 值、Fv/Fm 值，提高了光利用效率，同时提高了果实品质、花芽分化能力及光响应基因的表达水平。这为补光技术在避雨栽培条件下的应用提供了较好的理论基础。

参考文献 References:

- [1] 祁栋灵, 周庆阳, 刘三军, 李靖. 利用叶形结构数值分析葡萄种质亲缘关系的研究[J]. 中国南方果树, 2005, 34(3): 64-66.
- [2] QI Dongling, ZHOU Qingyang, LIU Sanjun, LI Jing. The phylogenetic relationship analysis of grape germplasm using leaf shape structure numerical[J]. South China Fruits, 2005, 34(3): 64-66.
- [3] 刘柯含, 张芮, 高彦婷, 张红娟, 温健, 薛莲, 李青青. 中国葡萄产业现状分析及其发展对策[J]. 中国果树, 2024, (7): 132-138.

- LIU Kehan, ZHANG Rui, GAO Yanting, ZHANG Hongjuan, WEN Jian, XUE Lian, LI Qingqing. Present situation analysis and development countermeasures of grape industry in China[J]. *China Fruits*, 2024, (7): 132-138.
- [3]ZHANG J, LI W, ZHANG P, ZHANG X, WANG J, WANG L, CHEN K, FANG Y, ZHANG K. Effect of supplementary light with different wavelengths on anthocyanin composition, sugar accumulation and volatile compound profiles of grapes[J]. *Foods*, 2023, 12(22): 4165.
- [4]YIN Y, LI M, JIA N, SUN Y, HAN B, LIU C, LIU S, ZHAO S, GUO Z. Effects of trellis system and berry thinning intensity on vine performance and quality composition of two table grape cultivars under protected cultivation in northern China[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 299:111045.
- [5]王世平, 李勃. 中国设施葡萄发展概况[J]. *落叶果树*, 2019, 51(1): 1-5.
- WANG Shiping, LI Bo. Development of protected grape cultivation in China[J]. *Deciduous Fruits*, 2019, 51(1): 1-5.
- [6]邢阿宝, 崔海峰, 俞晓平, 张雅芬, 叶子弘. 光质及光周期对植物生长发育的影响[J]. *北方园艺*, 2018(3): 163-172.
- XING Abao, CUI Haifeng, YU Xiaoping, ZHANG Yafen, YE Zihong. Effects of different lights qualities and photoperiods on plant growth and development[J]. *Northern Horticulture*, 2018(3): 163-172.
- [7]郑晓翠, 王海波, 王宝亮, 王孝娣, 魏长存, 刘万春, 何锦兴, 刘凤之. 补光对设施葡萄果实品质及叶片质量的影响[J]. *中国果树*, 2013, (2): 31-33.
- ZHENG Xiaocui, WANG Haibo, WANG Baoliang, WANG Xiaodi, WEI Changcun, LIU Wanchun, HE Jinxing, LIU Fengzhi. Effects of supplementary light on fruit quality and leaf quality of facility-grown grapes[J]. *China Fruits*, 2013, (2): 31-33.
- [8]李都岳, 陈翔, 华爱君, 李永丽, 吴延军. 设施栽培不同光质补光对两个中国樱桃品种生长发育及品质的影响[J]. *中国南方果树*, 2024, 53(3):251-255.
- LI Duyue, CHEN Xiang, HUA Aijun, LI Yongli, WU Yanjun. Effects of different quality supplementary light on growth and quality of two varieties of Chinese cherry in protected cultivation[J]. *South China Fruits*, 2024, 53(3): 251-255.
- [9]齐志国. LED 补光对设施葡萄植株生长及果实品质的影响[D]. 沈阳农业大学, 2023.
- QI Zhiguo. Effects of LED supplementary light on plant growth and fruit quality of facility grape[D]. *Shenyang Agricultural University*, 2023.
- [10]朱静娴. 人工补光对植物生长发育的影响[J]. *作物研究*, 2012, 26(1): 74-78.
- ZHU Jingxian. Influence of artificial supplement of light on plant growth and development[J]. *Crop Research*, 2012, 26(1): 74-78.
- [11]杨其长, 张成波. 植物工厂概论[M]. 2005.
- YANG Qichang, ZHANG Chengbo. An introduction to plant factory[M]. 2005.
- [12]JAIME K, COSGROVE DJ. Photoinhibition of stem elongation by blue and red light[J]. *Plant Physiology*, 1991, 95(4): 1049-1056.
- [13]KIM SJ, HAHN EJ, HEO JW, PAEK KY. Effects of LEDs on net photosynthetic rate, growth and leaf stomata of chrysanthemum plantlets *in vitro*[J]. *Scientia Horticulturae*, 2004, 101(1-2): 143-151.
- [14]XU F, CAO S, SHI L, CHEN W, SU X, YANG Z. Blue light irradiation affects anthocyanin content and enzyme activities involved in postharvest strawberry Fruit[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2014, 62(20):4778-4783

- [15]ZHANG YT, JIANG LY, LI YL, CHEN Q, YE YT, ZHANG Y, LUO Y, SUN B, WANG XR, TANG HR. Effect of red and blue light on anthocyanin accumulation and differential gene expression in strawberry (*Fragaria × ananassa*)[J]. *Molecules*, 2018, 23(4): 820.
- [16]李冠宇, 马闯, 田淑芬, 王超霞, 王荣. 硅酸钠对碱性盐胁迫下阳光玫瑰叶片光系统II(PSII)的影响[J]. *果树学报*, 2024, 41(7): 1359-1367.
- LI Guanyu, MA Chuang, TIAN Shufen, WANG Chaoxia, WANG Rong. Effect of Na₂SiO₃ on leaf photosystem II(PSII) under alkaline salt stress in Shine Muscat grape[J]. *Journal of Fruit Science*, 2024, 41(7): 1359-1367.
- [17]李双海. 福建省高海拔山区葡萄优质高效栽培技术研究[D]. 福建农林大学, 2022.
- LI Shuanghai. Research on high-quality and high-efficiency cultivation techniques of grapes in high-altitude mountainous areas of Fujian Province[D]. Fujian Agriculture and Forestry University, 2022.
- [18]刘崇怀. 葡萄种质资源描述规范和数据标准[M]. 中国农业出版社, 2006.
- LIU Chonghuai. Standardization and data standards for grape germplasm resource description[M]. China Agriculture Press, 2006.
- [19]王海波, 王孝娣, 赵君全, 史祥宾, 王宝亮, 郑晓翠, 刘凤之. 设施促早栽培下耐弱光能力不同的葡萄品种冬芽的花芽分化[J]. *园艺学报*, 2016, 43(4): 633-642.
- WANG Haibo, WANG Xiaodi, ZHAO Junquan, SHI Xiangbin, WANG Baoliang, ZHENG Xiaocui, LIU Fengzhi. Studies on the flower bud differentiation of grape cultivars with different tolerant ability of low light in greenhouse[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2016, 43(4): 633-642.
- [20]FAN XX, XU ZG, LIU XY, TANG CM, WANG LW, HAN XL. Effects of light intensity on the growth and leaf development of young tomato plants grown under a combination of red and blue light[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 153: 50-55.
- [21]王琦, 谭占明, 程云霞, 杨帆, 邱宇杰, 付予笑, 唐瑾, 杨桂臻, 马全会. 不同比例红蓝光夜间补光对番茄生长生理的影响[J]. *山东农业科学*, 2024, 56(9): 58-66.
- WANG Qi, TAN Zhanming, CHENG Yunxia, YANG Fan, QIU Yuie, FU Yuxiao, TANG Jin, YANG Guizhen, MA Quanhui. Effects of supplementing red and blue light at different ratios at night on growth and physiology of tomato[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2024, 56(9): 58-66.
- [22]郑晓翠, 刘凤之, 王海波, 王孝娣. 不同光质补光对设施内桃果实品质及叶片质量的影响[J]. *西北植物学报*, 2024, 43(6): 979-987.
- ZHENG Xiaocui, LIU Fengzhi, WANG Haibo, WANG Xiaodi. Effects of different supplemental light on fruit and leaf quality of peach in the facility[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 43(6): 979-987.
- [23]尤小婷, 陈士伟, 李栋宇, 张曼其, 姚雷业, 张正贺, 刘伟清, 徐杨玉. 不同光质 LED 补光对火龙果植株生长发育的影响[J]. *热带农业科学*, 2021, 41(4): 7-10.
- YOU Xiaoting, CHEN Shiwei, LI Dongyu, ZHANG Mangi, YAO Leiye, ZHANG Zhenghe, LIU Weiqing, XU Yangyu. Effects of LEDs with different spectra on the growth and development of Pitaya[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2021, 41(4): 7-10.
- [24]王佳淇, 何莹钰, 韦晓桐, 李永强, 杨莉, 陈文荣, 廖芳蕾, 郭卫东. LED 补光组合对大棚越橘生长发育的影响[J]. *园艺学报*, 2020, 47(6): 1183-1193.
- WANG Jiaqi, HE Yingyu, WEI Xiaotong, LI Yonggiang, YANG Li, CHEN Wenrong, LIAO Fanglei, GUO Weidong. Effects of LED supplemental light on the growth and development of blueberry in greenhouse[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2020, 47(6): 1183-1193.
- [25]KOYAMA K, IKEDA H, POUDEL PR, NAMI GY. Light quality affects flavonoid biosynthesis in young

- berries of Cabernet Sauvignon grape[J]. *Phytochemistry*, 2012, 78: 54-64.
- [26]时晓芳, 林玲, 黄秋秘, 白先进, 白扬, 黄桂媛, 韩佳宇, 李洪艳, 曹雄军, 郭荣荣. 阳光玫瑰葡萄冬果品质及糖代谢响应光质机理[J]. *南方农业学报*, 2024, 55(8): 2286-2294.
- SHI Xiaofang, LIN Ling, HUANG Qiuni, BAI Xianjin, BAI Yang, HUANG Guiyuan, HAN Jiayu, LI Hongyan, CAO Xiongjun, GUO Rongrong. Response mechanism of Shine Muscat grape winter berries quality and sugar metabolism to light quality[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2024, 55(8): 2286-2294.
- [27]刘文海, 高东升, 束怀瑞. 不同光强处理对设施桃树光合及荧光特性的影响[J]. *中国农业科学*, 2006, (10): 2069-2075.
- LIU Wenhai, GAO Dongsheng, SHU Huairui. Effects of different photon flux density on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of peach trees in protected culture[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, (10): 2069-2075.
- [28]王欣欣, 赵文东, 郭修武, 满丽婷, 高圣华, 赵海亮. 不同光质对延迟栽培‘巨峰’葡萄新梢生长及生理特性的影响[J]. *北方果树*, 2009, (3): 3-5.
- WANG Xinxin, ZHAO Wendong, GUO Xiuyu, MAN Liting, GAO Shenghua, ZHAO Hailiang. Effects of supplemental lighting with different light quality on the shoot growth and physiology of ‘Kyoho’ grape growing in greenhouse for delay[J]. *Northern Fruits*, 2009, (3): 3-5.
- [29]马宗桓, 姜雪峰, 毛娟, 卢世雄, 何红红, 陈佰鸿. 不同光照强度对‘马瑟兰’葡萄果实发育及着色的影响[J]. *中外葡萄与葡萄酒*, 2019, (5): 47-50.
- MA Zonghuan, JIANG Xuefeng, MAO Juan, LU Shixiong, HE Honghong, CHEN Baihong. Effects of different light intensity on berries development and coloration of ‘Marselan’ grapevine[J]. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 2019, (5): 47-50.
- [30]黄秋凤, 陈国品, 谢蜀豫, 曹慕明, 陈立, 李敏, 覃锦声, 李玮, 余欢, 阙名锦. 夜间补光对巨峰葡萄春果叶片营养及果实品质的影响[J]. *南方农业学报*, 2019, 50(4): 781-787.
- HUANG Qiufeng, CHEN Guopin, XIE Shuyu, CAO Muming, CHEN Li, LI Min, QIN Jinsheng, LI Wei, YU Huan, QUE Mingjin. Effects of supplementary illumination at night on leaf nutrition and fruit quality for spring fruit of Kyoho grape[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2019, 50(4): 781-787.
- [31]刘鑫, 张亚红, 袁苗, 刘帅, 葛静, 周娟. 红蓝光对设施‘红地球’葡萄花芽分化的影响[J]. *西南农业学报*, 2023, 36(3): 637-646.
- LIU Xin, ZHANG Yahong, YUAN Miao, LIU Shuai, GE Jing, ZHOU Juan. Effect of red and blue light on flower bud differentiation of ‘Red Globe’ grape in protected culture[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 36(3): 637-646.