

水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄果实挥发性化合物及相关基因表达的影响

侯晨阳,张艳霞,薛晓斌,王振平,李栋梅

(宁夏大学葡萄酒与园艺学院,宁夏 银川 750021)

摘要:为了研究水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄果实挥发性化合物的影响,试验以3年生‘赤霞珠’葡萄为试材,设对照(CK)、轻度胁迫(T1)、中度胁迫(T2)和重度胁迫(T3)4个处理,利用气相色谱-质谱联用技术(GC-MS)测定果实挥发性化合物组分,采用荧光定量PCR法(qRT-PCR)检测类胡萝卜素裂解双加氧酶基因(*VvCCDI*)、E-(β)-丁香烯合成酶(*VvEcar*)和植物脂氢过氧化物裂解酶基因(*VvHPLA*)、芳樟醇合成酶基因(*Vvlis*)在葡萄果实中的表达水平。结果表明:在花后110 d,与CK相比,T1和T2处理下果实百粒重分别显著降低7.32%和20.97%,T3处理下果实百粒重显著降低31.80%;T1和T2处理果实可溶性固形物(TSS)相比于CK分别增加10.33%和5.68%,差异不显著,但在T3处理下,果实TSS显著降低15.74%;果实有机酸含量在T1和T2处理下分别降低11.66% ($P>0.05$)和25.56% ($P<0.05$),T3处理显著增加18.61%;各处理下总酚含量显著高于CK;与CK相比,T2处理果实花色苷含量显著提高9.35%,T1处理和T3处理与CK间差异不显著;水分胁迫处理下T1、T2、T3处理单宁含量分别是CK的2.3倍、1.3倍和2.8倍,T3处理显著高于CK。对于‘赤霞珠’葡萄挥发性风味物质的合成,共筛选出42种主要挥发性物质,醛类物质是含量最多的一类挥发性物质,其中2-己醛在果实整个发育期含量最高,在花后110 d时T1和T2处理比对照分别降低了24.61%和71.95%,T3处理下2-己醛含量是CK处理的2倍。T1、T2处理会降低果实醛类、酮类、酯类以及烃类物质含量,但会促进醇类物质合成。水分胁迫处理下T1处理*VvCCDI*、*VvEcar*、*VvHPLA*、*Vvlis*基因表达量显著提升,T3处理则抑制其表达。

关键词:赤霞珠;水分胁迫;挥发性化合物;基因表达;果实品质

中图分类号:S663.1;Q945.78 **文献标志码:**A

Effects of water stress on the expression of volatile compounds and related genes in ‘Cabernet Sauvignon’ grape berries

HOU Chenyang, ZHANG Yanxia, XUE Xiaobin, WANG Zhenping, LI Dongmei

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

Abstract: In order to study the effects of water stress on volatile compounds in Cabernet Sauvignon grape berries, the experiment was conducted with 3-year-old Cabernet Sauvignon grapes as test material. The four treatments included control (CK), mild stress (T1), moderate stress (T2) and severe stress (T3). The volatile compound fractions of the fruits were determined by gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS). The carotenoid cleavage dioxygenase gene (*VvCCDI*), E-(β)-butene synthase (*VvEcar*) and phytolipids hydrogen peroxidase gene (*VvHPLA*), and linalool synthase gene (*Vvlis*) expression levels in grape berries were examined by qRT-PCR. The results showed that at 110 d after anthesis, compared with CK, fruit 100-grain weight was significantly reduced by 7.32% and 20.97% under T1 and T2 treatments, respectively, and by 31.80% under T3 treatment. Fruit soluble solids (TSS) increased by 10.33% and 5.68% under T1 and T2 treatments ($P>0.05$), respectively, compared with CK, but significantly decreased by 15.74% under T3 treatment. Fruit organic acid content decreased by 11.66% ($P>0.05$) and 25.56% ($P<0.05$) under T1 and T2 treatments, respectively, and significantly increased by 18.61% under T3 treatment. Total phenol content was significantly higher under the treatments compared

收稿日期:2023-06-14

修回日期:2023-12-05

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:侯晨阳(1999-),女,河南新乡人,硕士研究生,研究方向为葡萄逆境生理与分子生物学。E-mail: 1643351587@qq.com

通信作者:王振平(1965-),男,陕西榆林人,研究员,主要从事葡萄逆境生理与分子生物学研究。E-mail: dr.wangzhp@163.com

李栋梅(1991-),女,陕西宝鸡人,副教授,主要从事葡萄逆境生理与分子生物学研究。E-mail: ldm2022068@nxu.edu.cn

with CK, fruit anthocyanin content increased significantly by 9.35% under T2 treatment compared with CK, and the differences were not significant between T1, T3 treatment and CK. Tannin content under water stress treatments of T1, T2 and T3 was 2.3 times, 1.3 times, and 2.8 times higher than that of CK, respectively, and the differences were significant in T3 treatment. For the synthesis of volatile flavor substances in Cabernet Sauvignon grapes, a total of 42 main volatile substances were screened. T1 and T2 treatments reduced the content of aldehydes, ketones, esters, and hydrocarbons in the fruits, but promoted the synthesis of alcohols. Aldehydes were the most abundant volatile substances, among which 2-hexanal had the highest content during the whole fruit development period, which was reduced by 24.61% and 71.95% in T1 and T2 treatments compared with the control at 110 d after anthesis. The content of 2-hexanal in T3 treatments was two times higher than that of CK treatments. The expression of *VvCCD1*, *VvEcar*, *VvHPLA*, and *Vvlis* genes was significantly elevated in T1 treatment and suppressed in T3 treatment under water stress.

Keywords: Cabernet Sauvignon; water stress; volatile compounds; genes expression; fruit quality

葡萄(*Vitis vinifera* L.)作为世界上最重要的经济作物之一,在世界广泛种植,我国是葡萄原产地之一,经济产量与面积已居于世界第一^[1-3]。葡萄香气是影响葡萄酒质量与消费者喜好的重要因素之一,它代表产品的显著特征,复杂且平衡的风味有助于提高市场竞争力^[4-6]。酿酒葡萄果实中的挥发性香气物质主要是一些次级代谢产物,这些物质大部分以游离态或与非挥发性前体结合的形式存在于葡萄果皮中,它们是植物与外界沟通的信号,可以帮助植物抵抗病虫害、传播种子以繁衍生息^[7]。葡萄酒中的挥发性化合物均来源于酿酒葡萄,经酵母发酵陈酿演化形成^[8]。葡萄果实香气的优劣影响葡萄酒的质量,葡萄果实香气受品种、成熟度、栽培技术措施和微气候影响^[9-11]。水分管理对葡萄果实品质形成影响较大,在适度水分胁迫处理下葡萄果实中糖、总酚、单宁含量升高,酸含量降低,进而提升果实品质^[12]。

我国酿酒葡萄栽培区域主要在西北干旱与半干旱区,水资源相对较为短缺,这不仅严重影响葡萄生长发育,还会降低葡萄产量及品质^[13]。水分胁迫会导致植物体内许多生理生化过程发生改变。水分胁迫条件下,许多生理生化指标的变化不利于作物吸收和利用养分,尤其是根系形态、生理生化指标及水分利用效率等都有不同程度的降低,严重时甚至会导致作物死亡^[14]。研究表明,在轻度水分胁迫下,葡萄果实香气潜力会增强;而严重缺水会使葡萄生长发育产生生理障碍,导致葡萄果实小、产量低,葡萄的香气潜力也会受到限制^[15-16]。在转色前对‘维欧尼’葡萄进行缺水处理,葡萄果实中的 α -松油醇和芳樟醇浓度升高^[17];在对‘琼瑶浆’葡萄水分胁迫处理后,葡萄果实中测得了更高浓度的

糖基化挥发性化合物^[18]。

宁夏贺兰山东麓属于中温带干旱性气候,昼夜温差较大、年降雨量较低、日照充足;但该地水资源相对短缺、蒸发量较大,是影响酿酒葡萄栽培的主要问题之一。为寻求有利于果实品质提升的节水栽培就显得尤为重要。本试验以3年生‘赤霞珠’为试验材料,研究不同水分胁迫处理对‘赤霞珠’葡萄果实风味物质的影响,以筛选出最适宜水分管理条件,在节水灌溉的同时提高葡萄果实品质,并探讨各生育期土壤不同水分胁迫的香气响应机理,为科学水分管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验在宁夏贺兰山东麓玉泉营农场,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)试验基地玻璃温室中进行,以3年生‘赤霞珠’为试验材料,株距50 cm,每株留5个结果新梢,采用杯状整形方式,选取长势一致且无病虫害的葡萄,设对照(CK)、轻度胁迫(T1)、中度胁迫(T2)和重度胁迫(T3)4个胁迫梯度(表1)。采用全自动滴灌管装置(蒂凡妮尔JSSB-0328,广东佛山),用时控仪(DELIXI,KG316T)进行控制,于每天8:00开始统一浇灌霍格兰营养液(图1)。

试验于花后60 d(Days after anthesis, 60 DAA)葡萄进入转色期开始处理,以每天的灌水量来控制植株黎明前的基础水势值(Ψ_b),以实现不同程度水分胁迫(表1)。转色后每隔10 d(70 DAA、80 DAA、90 DAA、100 DAA、110 DAA)进行一次采样,取样时间为9:00。每个处理随机选取300粒葡萄,重复3次,立即液氮速冻,放入-80℃冰箱备用。

表 1 不同程度水分胁迫基础水势参考值

Table 1 Reference values of basic water potential under different degrees of water stress

处理 Treatment	基础水势(ψ_b) Base water potential	灌水时间/($\text{min} \cdot \text{d}^{-1}$) Irrigation time	灌水量/($\text{L} \cdot \text{d}^{-1}$) Irrigation volume	胁迫总灌水量/($\text{L} \cdot \text{株}^{-1}$) Total irrigation water under stress
CK	$-0.2 \text{ MPa} \geq \psi_b \geq 0$	10	30.1	250.83
T1	$-0.4 \text{ MPa} \geq \psi_b > -0.2 \text{ MPa}$	6	18.6	154.98
T2	$-0.6 \text{ MPa} \geq \psi_b > -0.4 \text{ MPa}$	3	9.3	77.50
T3	$-0.6 \text{ MPa} > \psi_b$	1	3.1	25.83

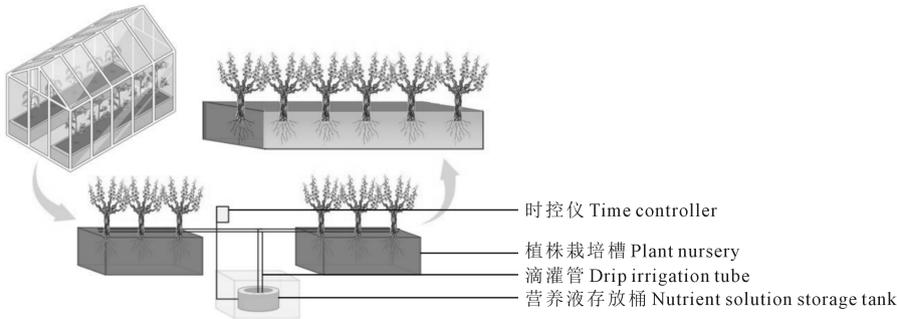


图 1 试验设计示意图

Fig.1 Experimental design diagram

1.2 果实品质测定

采用万分之一电子天平(奥豪斯仪器(常州)有限公司,AX224ZH)测定果实百粒重;可溶性固形物采用 WYT-32 型折光仪(上海仪电物光);总酸采用氢氧化钠滴定法测定;总酚采用福林酚法测定^[12];花色苷采用 pH 示差法测定^[12];单宁测定采用福林丹尼斯法^[12]。

1.3 挥发性风味物质测定

游离挥发性化合物的提取和测定参照王志群等^[19]方法,略有改动。采用气相色谱—质谱联用仪(GC-MS,岛津 GCMS-TQ804003030706,日本)进行定性定量分析。将液氮速冻后剔除种子的样品研磨成粉末状,在离心管中加入粉末状葡萄样品 20 g,加入 0.5 g D-葡萄糖酸内酯、1 g 交联聚乙烯基吡咯烷酮(PVPP),4℃ 浸提 240 min,4℃ 9 000 rpm 离心 10 min,取上清液。于 15 ml 样品瓶中加入 5 ml 上清液,加入 1 g NaCl、5 μL $1 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ (稀释 4 000 倍)的内标 2-辛醇和小型磁转子,置于磁力搅拌器 60℃ 下吸附 30 min,250℃ 热解析 5 min。

升温程序:48℃ 保持 4 min,4℃ $\cdot \text{min}^{-1}$ 升至 120℃,保持 2 min,10℃ $\cdot \text{min}^{-1}$ 升至 230℃,保持 8 min。电离方式(EI)离子源温度为 230℃,电子能量为 70 eV,电压为 350 V,质量扫描范围为 30 ~ 350 u。

定性分析:采用质谱总离子扫描谱图,对采集

的总离子图流用 NIST08 和 RTLPEST3 标准谱库比对。

定量分析:挥发性风味物质的含量($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$) = [各物质峰面积/内标峰面积 \times 内标质量(μg)] / 样品量(kg)。

1.4 RNA 基因提取及荧光定量 PCR

RNA 提取采用天根试剂盒提取 RNA,利用 TaKaRa 试剂盒反转录 cDNA。以 *VvActin* 为内参基因进行 qPCR。采用 Primer5.0 软件设计 *VvCCDI*、*VvEcar*、*VvHPLA*、*VvIis* 的特异性引物(表 2)。采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ ^[15] 法进行相对定量分析。

1.5 数据分析

使用 Excel 2020 进行数据处理,DPS 7.05 软件进行数据分析,用 Origin 2021 作图。

表 2 引物序列

Table 2 Primer sequences

基因 Gene	引物序列/5'-3' Sequence of primer/5'-3'	登录号 Accession number
<i>VvCCDI</i>	Forward GCTGAGAAGCTGATAGTGAAG	NM_001280915.1
	Reverse TGGAGAGGCTGTGAAGAATCGTGC	
<i>VvEcar</i>	Forward CGCCACAAAGTACTCTTCAAATC	JF808010
	Reverse AATAATGCCTGGCCTCTAGC	
<i>VvHPLA</i>	Forward CGGTGGCTTTACCATTCTCT	FJ861082.1
	Reverse TCTTACCGCAACACCGAGTTACA	
<i>VvIis</i>	Forward CTGTCACTTCTCTGTCTTCTC	AM428580.2
	Reverse TTACACGCAACCAACAAGCAGC	
<i>VvActin</i>	Forward TCCTTGCCTTGCCTCATCTAT	AF369524.1
	Reverse CACCAATCACTCTCTGCTACAA	

2 结果与分析

2.1 不同水分条件下‘赤霞珠’葡萄叶片黎明前水势值(Ψ_b)

试验期间各处理黎明前叶片水势值如图 2 所示。试验期间每 5 d 测量 1 次 Ψ_b , 测定时间为当天上午太阳升起之前。各处理在 60 DAA 开始处理, CK、T1、T2 在 70 DAA 达到预期胁迫范围, T3 处理在 80 DAA 达到预期胁迫范围。在 90 DAA 和 105 DAA 时, 水势值有所上升是由降雨导致。

2.2 水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄果实品质的影响

随花后天数的延长, ‘赤霞珠’葡萄百粒重逐渐增大, 80 DAA 之后 CK 处理葡萄百粒重均显著高于其他处理(图 3A), 在 110 DAA, T1、T2 和 T3 处理下果实百粒重分别降低 7.32%、20.97% 和 31.80%。可溶性固形物(TSS)含量随果实发育呈升高趋势(图 3B),

在 110 DAA 时, 与 CK 相比, T1 和 T2 处理果实 TSS 分别提高了 10.33% 和 5.68%, T3 处理下 TSS 显著降低 15.74%。果实有机酸含量随果实发育总体呈逐渐降低的趋势(图 3C), 在 110 DAA, 与 CK 相比, T1 和 T2 处理果实有机酸含量分别降低 11.66% ($P > 0.05$) 和 25.56% ($P < 0.05$), T3 处理显著增加 18.61%。

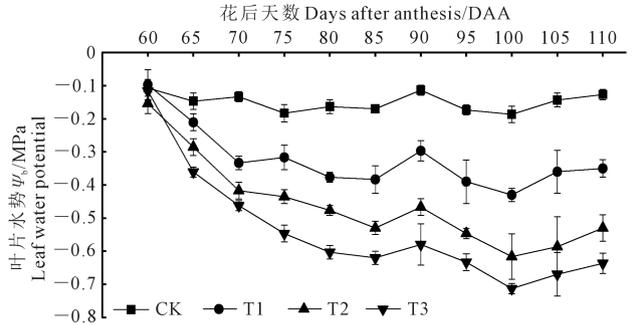
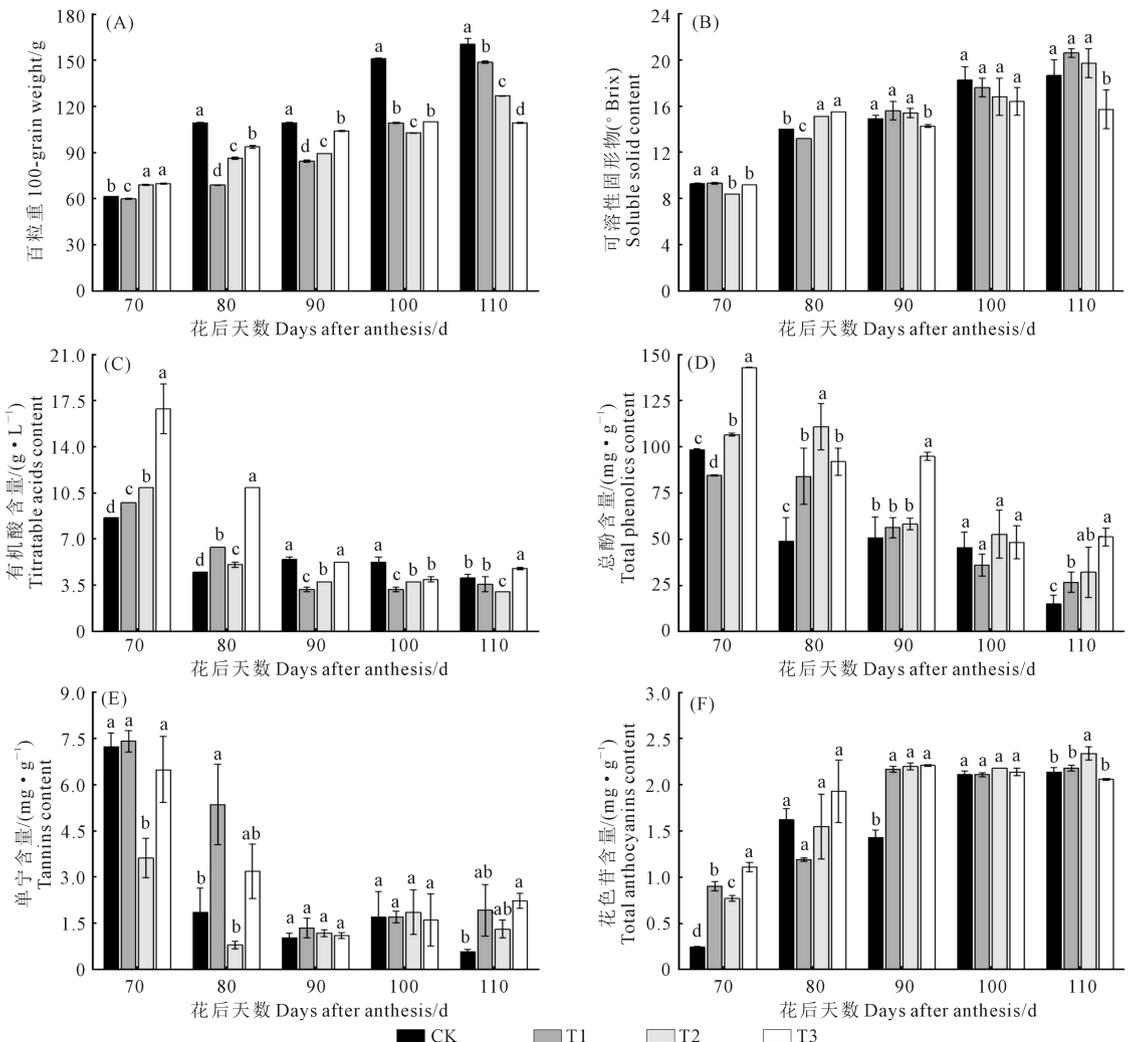


图 2 各处理下葡萄植株黎明前叶片水势值
Fig.2 Predawn leaf water potential values of different treatments



注:不同小写字母表示同时期不同处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments in the same period ($P < 0.05$). The same below.

图 3 水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄果实品质的影响

Fig.3 Effects of water stress on fruit quality of ‘Cabernet Sauvignon’ grape

总酚含量随果实发育而逐渐降低(图 3D),各处理于 110 DAA 呈现 T3>T2>T1>CK 的趋势,各处理下总酚含量显著高于 CK。花色苷含量随果实发育呈现先逐渐升高后趋于稳定的趋势(图 3F),110 DAA 时 T2 含量较 CK 显著增加 9.35%,T1 和 T3 处理下无显著变化。单宁含量随果实发育呈逐渐降低的趋势(图 3E),110 DAA 时,水分胁迫下 T1、T2 处理与 CK 相比无显著差异,T3 处理下单宁含量显著高于 CK。上述结果表明,在 T1 和 T2 水分胁迫处理下可溶性固形物、花色苷的积累增多,有机酸的分解加快,T3 水分胁迫处理则会降低可溶性固形物含量,增加有机酸、单宁含量的积累,进而导致葡萄品质受损。

2.3 水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄游离态挥发性化合物的影响

本试验采用 GC-MS 的方法对挥发性物质进行分离、检测,得到数百种化合物,最终筛选出 42 种主要挥发性物质进行分析。

2.3.1 水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄醛类物质的影响

醛类物质是‘赤霞珠’葡萄果实中最主要的一类

化合物,也是含量最多的一类挥发性化合物。试验中共检测到 8 种醛类物质,有 3 种是 5 个时期共有的物质:2-己醛、E,E-2,4-己二烯醛、3-甲基丁醛(表 3)。在 110 DAA 时,T1 和 T2 处理的 E,E-2,4-己二烯醛含量较 CK 显著降低了 26.08%,T3 处理则显著增加了 73.91%;T1 和 T2 处理的 3-甲基丁醛含量于 110 DAA 较 CK 分别显著降低了 64.91%和 37.63%,T3 处理显著增加了 23.85%;2-己醛的含量在整个发育期最高,在 110 DAA 时 T1 和 T2 处理较 CK 分别显著降低了 24.61%和 71.95%,T3 处理下 2-己醛含量是 CK 处理的 2 倍($P<0.05$)。可见,适度水分胁迫促进 2-己醛、E,E-2,4-己二烯醛、3-甲基丁醛等不愉快香气的产生,从而影响葡萄品质。4-羟基-3-甲基正丁醛在花后 70 d 出现,3-甲氧基丙醛在成熟期出现,水分胁迫处理下促进了 2-丙烯醛的合成,大部分的醛类物质都随着果实的成熟而减少,从总体上看,随着果实的成熟过程醛类物质的总含量呈下降趋势,水分胁迫会降低果实醛类物质含量。

表 3 水分胁迫下‘赤霞珠’葡萄果实发育过程中主要醛类物质含量/($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)

Table 3 Effects of water stress on the content of major aldehydes during fruit development in ‘Cabernet Sauvignon’ grape

物质 Compound	处理 Treatment	不同时期相对含量 Relative content				
		70 DAA	80 DAA	90 DAA	100 DAA	110 DAA
4-羟基-3-甲基正丁醛 4-hydroxy-3-methylbutanal	CK	536.01±20.91a	—	—	—	—
	T1	439.74±5.24b	—	—	—	—
	T2	328.64±19.45c	—	—	—	—
	T3	442.12±0.83b	—	—	—	—
3-甲氧基丙醛 3-methoxy-propanal	CK	—	—	—	—	0.42±0.01b
	T1	—	—	—	—	1.21±0.01a
	T2	—	—	—	0.15±0.02b	0.15±0.01c
	T3	—	—	11.00±0.04	0.33±0.06a	0.45±0.01b
2-丙烯醛 2-propenal	CK	—	—	—	—	—
	T1	—	—	0.21±0.01b	0.30±0.04	0.73±0.05a
	T2	—	0.47±0.01a	—	—	0.61±0.01b
E,E-2,4-己二烯醛 E,E-2,4-hexadienal	T3	—	0.28±0.02b	0.77±0.02a	—	—
	CK	2.00±0.05a	0.96±0.05b	0.68±0.08b	0.48±0.08b	0.23±0.03b
	T1	1.13±0.05c	1.57±0.06a	0.61±0.06b	0.42±0.06b	0.17±0.06c
3-甲基丁醛 3-methylbutanal	T2	1.43±0.06b	0.91±0.05b	0.50±0.03b	0.49±0.02b	0.17±0.01c
	T3	2.25±0.04a	0.60±0.08c	0.99±0.02a	0.85±0.04a	0.40±0.05a
	CK	213.07±4.36c	106.46±0.51d	197.16±5.04a	164.05±3.83b	32.74±1.99b
2-己醛 2-hexanal	T1	389.09±6.57a	167.89±6.27c	127.69±1.25b	73.86±3.38c	13.49±2.13d
	T2	323.33±11.52b	280.79±12.08a	92.26±1.28c	43.59±1.13d	20.42±1.18c
	T3	327.78±9.28b	223.82±12.13b	203.28±11.03a	188.26±6.889a	40.55±0.51a
2,6-二甲基-5-庚醛 2,6-dimethyl-5-heptenal	CK	740.05±6.25a	1097.82±53.28a	709.86±6.12b	164.05±1.14b	90.93±6.04b
	T1	671.39±5.54b	1183.80±14.86a	503.73±24.32c	157.11±12.90c	68.55±1.20c
	T2	531.86±6.08c	890.20±7.05b	365.55±4.30d	142.06±11.30c	25.51±1.15d
苯甲醛 Benzenecarbal	T3	212.36±29.37d	861.54±35.51b	839.00±2.18a	180.41±4.23a	184.48±4.52a
	CK	0.52±0.04a	0.96±0.02b	0.17±0.01b	—	—
	T1	0.13±0.04b	—	—	1.74±0.044a	—
苯甲醛 Benzenecarbal	T2	—	1.35±0.01a	0.30±0.01a	0.59±0.05b	0.50±0.03
	T3	—	—	0.29±0.02a	—	—
	CK	1.77±0.04b	0.95±0.04a	—	0.14±0.03c	—
苯甲醛 Benzenecarbal	T1	—	—	3.89±0.05a	—	0.32±0.05a
	T2	0.09±0.04c	1.16±0.17a	0.20±0.01c	0.25±0.05b	0.14±0.03b
	T3	2.85±1.10a	0.38±0.10b	0.65±0.01b	0.41±0.12a	—

注:—表示该时期未检测到。不同小写字母表示同时期不同处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note:— indicates that the content of the substance was not detected during this period. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments in the same period ($P<0.05$). The same below.

2.3.2 水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄醇类物质的影响

试验共检出 13 种醇类物质,其中 5 个时期不同处理间共有的物质有 5 种:正己醇、2-己烯醇、1-庚醇、2-戊醇、2-己醇(表 4)。在 110 DAA, T1 和 T2 处理与 CK 相比,正己醇含量分别增加了 19.48% ($P < 0.05$) 和 5.97% ($P > 0.05$); T2 处理的 2-己烯醇含量比 CK 显著增加了 74.53%, 1-庚醇含量比 CK 显著增加了 29.76%; T1 处理的 2-戊醇含量是对照的

3 倍, T2 处理下较 CK 显著增加了 74.78%。在‘赤霞珠’葡萄果实成熟过程中,大部分醇类物质含量都随着果实的成熟呈上升趋势,水分胁迫会增加果实醇类物质含量。

2.3.3 水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄酯类物质的影响 如表 5 所示,试验共检测出 6 种酯类物质,在果实转色期果实酯类物质的种类较为丰富,在果实成熟过程中酯类物质含量逐渐降低。110 DAA 时,除

表 4 水分胁迫下‘赤霞珠’葡萄果实发育过程中主要醇类物质含量/($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)

Table 4 Effects of water stress on the content of major alcohols during fruit development in ‘Cabernet Sauvignon’ grape

物质 Compound	处理 Treatment	不同时期相对含量 Relative content				
		70 DAA	80 DAA	90 DAA	100 DAA	110 DAA
正己醇 1-hexanol	CK	21.74±3.61b	52.98±3.07b	29.39±3.62d	118.39±6.59b	142.43±4.73b
	T1	47.81±1.72a	100.65±4.83a	120.90±5.78a	135.77±2.85a	170.18±1.48a
	T2	13.91±1.88c	108.87±4.11a	99.45±4.79b	126.71±8.86a	150.95±6.01b
	T3	27.37±4.50b	10.15±2.29c	55.06±5.15c	81.47±4.25c	139.54±10.32b
2-己烯醇 2-hexenol	CK	93.56±10.63c	118.11±5.94d	69.01±2.86c	181.34±8.41b	12.25±2.80c
	T1	45.39±1.03d	152.64±4.26c	116.59±10.68b	115.35±2.57d	7.45±0.54d
	T2	153.41±4.85b	240.44±4.06b	303.76±6.07a	156.79±7.85c	21.38±3.87b
1-庚醇 1-heptanol	T3	187.04±2.73a	382.90±8.99a	303.72±20.13a	231.19±8.62a	40.59±5.65a
	CK	0.34±0.06a	0.43±0.01a	0.98±0.01a	0.73±0.02c	2.52±0.26b
	T1	0.07±0.01b	0.12±0.01b	1.26±0.03a	1.86±0.01a	2.49±0.04b
	T2	0.13±0.01b	0.59±0.05a	0.42±0.03b	1.07±0.08b	3.27±0.14a
2,3-丁二醇 2,3-butandiol	T3	0.31±0.04a	0.10±0.02b	0.25±0.04c	0.28±0.01d	2.27±0.24b
	CK	0.19±0.01c	—	14.53±1.82a	0.55±0.01a	—
	T1	0.74±0.01b	0.44±0.01a	0.40±0.04c	—	—
	T2	0.28±0.01c	0.09±0.01b	0.07±0.01d	—	0.35±0.03
2-戊醇 2-pentanol	T3	1.54±0.03a	0.10±0.03b	4.71±0.28b	0.07±0.02b	—
	CK	0.15±0.05b	0.73±0.05b	0.12±0.04c	0.54±0.03b	1.15±0.02c
	T1	0.16±0.02b	0.34±0.04c	0.82±0.04a	1.54±1.38a	4.31±0.12a
	T2	0.17±0.01b	1.09±0.05a	0.51±0.02b	0.77±0.01b	2.01±0.06b
2-己醇 2-hexanol	T3	0.39±0.01a	0.21±0.13c	0.17±0.01c	0.61±0.01b	1.49±0.01c
	CK	0.19±0.01d	1.65±0.02a	0.27±0.04a	0.33±0.04b	0.37±0.04c
	T1	0.95±0.09b	0.63±0.02b	0.13±0.02b	0.37±0.01b	3.75±0.15a
	T2	3.62±0.18a	0.09±0.01c	0.11±0.01b	5.62±0.04a	0.17±0.06c
叔丁基甲醇 Tert-butylcarbinol	T3	0.53±0.03c	0.21±0.04c	0.26±0.02a	0.29±0.04b	2.92±0.12b
	CK	0.19±0.01c	—	0.36±0.02b	0.39±0.05b	0.93±0.06a
	T1	1.49±0.01a	3.46±0.08b	0.07±0.01c	—	0.49±0.03b
	T2	1.37±0.03a	13.52±0.17a	0.32±0.01b	—	0.50±0.02b
2-庚醇 2-heptanol	T3	0.60±0.01b	—	1.56±0.02a	0.63±0.05a	0.17±0.01c
	CK	—	2.19±0.37a	4.15±0.05a	4.63±0.43a	0.13±0.02c
	T1	0.22±0.01c	1.98±0.01a	0.09±0.01c	0.49±0.03b	3.17±0.21a
	T2	3.24±0.14a	—	0.15±0.01c	—	0.56±0.03b
4-甲基-4-戊烯-2-醇 4-methyl-4-penten-2-ol	T3	0.87±0.09b	0.29±0.01b	2.58±0.09b	—	0.49±0.03b
	CK	0.18±0.01c	—	0.12±0.01b	1.04±0.04a	0.32±0.02a
	T1	0.37±0.02b	0.69±0.10a	0.19±0.04b	0.33±0.01b	0.07±0.02c
	T2	0.24±0.02b	0.46±0.06b	0.25±0.03b	—	—
3,3-二甲基-1-丁醇 3,3-dimethyl-1-butanol	T3	0.86±0.09a	0.15±0.01c	0.40±0.01a	0.10±0.01c	0.23±0.01b
	CK	0.12±0.01c	—	0.37±0.03a	—	0.64±0.15b
	T1	0.47±0.05b	—	0.27±0.04b	—	0.86±0.08b
	T2	0.78±0.05a	—	0.38±0.04a	—	1.66±0.11a
4-己烯-1-醇 4-hexen-1-ol	T3	0.17±0.01c	0.69±0.10	—	0.29±0.02	1.59±0.05a
	CK	0.16±0.01a	—	0.26±0.04c	0.09±0.01b	0.66±0.13b
	T1	—	0.41±0.01b	0.18±0.01d	—	1.51±0.03a
	T2	—	0.78±0.05a	1.52±1.35a	—	1.52±0.02a
3-甲基戊醇 3-methyl-1-pentanol	T3	0.02±0.00b	—	0.55±0.02b	0.16±0.01a	0.71±0.09b
	CK	0.13±0.00c	0.23±0.01b	0.71±0.09b	0.81±0.05a	—
	T1	0.06±0.01c	0.08±0.01c	0.32±0.02c	—	—
	T2	0.35±0.01a	1.55±0.02a	4.07±0.25a	—	—
4-甲基-1-戊醇 4-methyl-1-pentanol	T3	0.27±0.05b	—	0.20±0.02d	0.57±0.06b	—
	CK	0.32±0.02b	—	1.64±0.07b	2.14±0.16b	—
	T1	0.18±0.01c	0.62±0.17a	0.12±0.01c	0.37±0.04c	5.17±0.51a
	T2	0.43±0.04a	0.29±0.04b	9.11±0.01a	14.82±0.51a	—
	T3	—	0.14±0.01c	—	0.21±0.01c	0.54±0.03b

叔丁基丙烯酸酯和甲酸异丁酯外其他各种酯类物质已检测不到。在 110 DAA, T1、T2 和 T3 处理下葡萄果实中甲酸异丁酯含量分别显著降低 13.95%、51.16% 和 69.77%。叔丁基丙烯酸酯仅在 CK 处理下可检测到,水分胁迫处理下检测不到其含量。在‘赤霞珠’葡萄成熟过程中,大部分的酯类物质都呈下降趋势,水分胁迫会抑制酯类物质合成。

2.3.4 水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄酮类物质的影

响 如表 6 所示,本试验共检测出 5 种酮类物质,不同时期共有的一种酮类物质是大马烯酮,大马烯酮属于 C13 类化合物,具有玫瑰芳香味,随果实发育,各处理大马烯酮含量呈逐渐降低趋势。110 DAA, T1 处理和 T2 处理大马烯酮含量分别降低了 14.75% 和 38.09%,说明水分胁迫会抑制大马烯酮的积累。整体而言,酮类物质到了 110 DAA,总含量降低至低水平,水分胁迫会抑制果实中酮类物质积累。

表 5 水分胁迫下‘赤霞珠’葡萄果实发育过程中主要酯类物质含量/($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)

Table 5 Effects of water stress on the content of major esters during fruit development in ‘Cabernet Sauvignon’ grape

物质 Compound	处理 Treatment	不同时期相对含量 Relative content				
		70 DAA	80 DAA	90 DAA	100 DAA	110 DAA
甲酸己酯 Formic acid, hexyl ester	CK	4.15±1.09a	1.25±0.46a	0.25±0.05a	—	—
	T1	4.06±0.27a	0.40±0.20b	0.23±0.06a	—	—
	T2	3.22±0.21b	0.33±0.12b	0.21±0.04a	0.18±0.01	—
	T3	2.04±0.35c	0.26±0.07b	0.18±0.04a	—	—
叔丁基丙烯酸酯 Tert-Butyl acrylate	CK	1.19±0.52a	0.44±0.06a	—	—	0.17±0.06
	T1	1.08±0.52a	0.42±0.06a	—	0.24±0.11b	—
	T2	0.66±0.06b	0.36±0.01a	—	—	—
	T3	—	0.31±0.15a	0.25±0.02	0.44±0.07a	—
烯丙基丙酸酯 Allyl propionate	CK	0.84±0.02a	0.36±0.01a	0.27±0.05a	0.17±0.06a	—
	T1	0.60±0.10b	—	0.25±0.02a	—	—
	T2	0.52±0.03b	0.34±0.02a	—	—	—
	T3	0.42±0.06c	0.30±0.07a	—	0.15±0.01a	—
甲酸异丁酯 Formic acid, butyl ester	CK	—	—	—	—	0.43±0.02a
	T1	—	—	—	—	0.37±0.02b
	T2	—	—	—	—	0.21±0.01c
	T3	—	—	—	—	0.13±0.07c
2-丁烯酸己烯基酯 Vinyl 2-butenate	CK	1.10±0.01a	—	0.22±0.03a	0.18±0.05a	—
	T1	—	0.39±0.04a	—	0.06±0.01b	—
	T2	0.88±0.01b	0.29±0.07b	0.21±0.03a	—	—
	T3	0.54±0.06c	0.22±0.04b	—	—	—
3-甲氧基丙酸-3-己烯酯 Ethyl (Z)-hex-3-enyl carbonate	CK	—	—	—	0.56±0.08a	—
	T1	—	—	—	0.24±0.02b	—
	T2	—	—	2.83±0.52a	—	—
	T3	0.94±0.16	—	0.78±0.09b	—	—

表 6 水分胁迫下‘赤霞珠’葡萄果实发育过程中主要酮类物质含量/($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)

Table 6 Effects of water stress on the content of major ketone during fruit development in ‘Cabernet Sauvignon’ grape

物质 Compound	处理 Treatment	不同时期相对含量 Relative content				
		70 DAA	80 DAA	90 DAA	100 DAA	110 DAA
3,6-二甲基-1,	CK	—	3.09±0.93a	0.58±0.07a	—	0.25±0.12a
4-二氧六环-2,5-二酮	T1	1.34±0.02b	2.17±0.34b	0.56±0.10a	—	0.16±0.01b
3,6-dimethyl- 1,	T2	1.48±0.11b	0.33±0.02c	0.57±0.05a	0.17±0.01	—
4-dioxane-2,5-dione	T3	2.68±0.30a	0.24±0.09c	—	—	0.36±0.02a
大马烯酮 Damarenone	CK	12.20±0.31c	10.92±0.04c	8.97±0.01b	9.66±0.10b	6.17±0.01a
	T1	14.99±0.01a	12.51±0.20a	9.87±0.13a	10.73±0.07a	5.26±0.08b
	T2	13.70±0.13b	12.44±0.19a	10.13±0.36a	8.05±0.03b	3.82±0.09c
	T3	13.24±0.02b	11.11±0.03b	8.93±0.03b	5.56±0.04c	3.12±0.03c
4-甲基-6-庚烯-3-酮 4-methyl-6-hepten-3-one	CK	1.20±0.11a	0.93±0.02a	—	0.11±0.05b	—
	T1	0.63±0.07b	—	—	0.32±0.03a	—
	T2	0.37±0.03c	0.46±0.09b	—	—	0.33±0.02
	T3	0.15±0.01d	0.17±0.01c	—	—	—
3-甲基-2-环戊烯酮 3-methyl-2-cyclopentenone	CK	—	5.30±0.05a	2.43±0.18a	—	—
	T1	—	—	—	—	—
	T2	—	5.64±0.17a	2.24±0.28a	—	0.86±0.06
	T3	—	—	1.68±0.08b	—	—
环己二酮 Tetrahydroquinone	CK	—	—	—	1.20±0.01b	—
	T1	8.80±0.28a	6.69±0.07	6.37±0.34a	2.18±0.01a	—
	T2	8.39±0.23a	—	3.47±0.32b	—	—
	T3	—	—	0.25±0.02c	—	—

2.3.5 水分胁迫对赤霞珠萜烯类物质的影响 如表7所示,试验共检测出10种烃类物质,包括6种萜烯类物质,4种烷烃类物质,其中,在各处理葡萄果实中,柠檬烯在5个时期内均可检测到,至110 DAA时,与CK相比,T2处理下果实中柠檬烯含量显著增加了51.22%,T1和T3处理分别下降了6.50% ($P>0.05$)和29.27% ($P<0.05$)。3,3,5-三甲基-1-己烯、2,6-二甲基-1,5-庚二烯、环戊烯在70 DAA~90 DAA时出现,随着生育期的推移,含量逐渐下降,在110 DAA时已检测不到。

2.4 水分胁迫对赤霞珠葡萄挥发性风味物质相关合成基因的影响

VvCCDI(图4A)是类胡萝卜素裂解双加氧酶基因,是果实发育后期降异戊二烯化合物生物合成的关键基因。*VvCCDI*表达量在果实发育过程中总体呈

先上升后下降的趋势。与CK相比,在90 DAA时,T1、T2和T3处理下基因表达量分别显著提高了9.09倍、3.39倍和4.55倍;在110 DAA时,T1、T2基因表达量分别显著提高了3.56倍和1.64倍,T3与CK间无显著差异。可见,T1处理有助于*VvCCDI*基因表达。

VvEcar(图4B)是编码萜类化合物合成代谢途径中关键酶(E)- β -石竹烯合酶的基因。*VvEcar*表达量在果实发育过程中呈先上升后下降的趋势。在80 DAA时变化最大,与CK相比,T1、T2和T3处理下基因表达量分别提高了43.77倍、15.78倍和7.68倍 ($P<0.05$);在90 DAA时,与CK相比,T1和T2基因表达量分别提高11.57倍和3.74倍 ($P<0.05$),T3处理显著低于CK;在80DAA~90DAA时,与CK相比,T1和T2处理有利于*VvEcar*表达,在90 DAA和110 DAA时,T3处理则抑制其表达。

表7 水分胁迫下‘赤霞珠’葡萄果实发育过程中主要烃类物质含量/($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)

Table 7 Effects of water stress on the content of major hydrocarbons during fruit development in ‘Cabernet Sauvignon’ grape

物质 Compound	处理 Treatment	不同时期相对含量 Relative content				
		70 DAA	80 DAA	90 DAA	100 DAA	110 DAA
柠檬烯 Limonene	CK	5.01±0.18a	—	2.23±0.08b	3.17±0.16a	2.46±0.19b
	T1	3.46±0.08b	5.16±0.05a	1.16±0.01c	3.95±0.57a	2.30±0.18b
	T2	3.49±0.05b	5.20±0.20a	2.89±0.10b	1.67±0.33b	3.72±0.49a
	T3	2.68±0.11c	3.43±0.08b	4.54±0.24a	3.49±0.43a	1.74±0.24c
环辛四烯 Cyclooctatetraene	CK	—	0.67±0.10c	13.41±0.63a	—	—
	T1	—	22.36±1.27a	2.74±0.37b	19.01±0.99	24.90±0.77a
	T2	12.31±0.04a	15.50±0.08b	—	—	—
	T3	4.04±1.58b	—	—	—	11.57±0.42b
3,3,5-三甲基-1-己烯 3,3,5-trimethyl-1-hexene	CK	3.50±0.04b	1.06±0.41c	0.35±0.08a	—	—
	T1	1.51±0.26c	0.95±0.04b	0.40±0.11a	—	—
	T2	0.36±0.15d	1.04±0.22c	—	—	—
	T3	5.71±0.36a	1.91±0.75a	—	—	—
2-庚烯 2-heptene	CK	—	—	0.79±0.23	—	0.93±0.08b
	T1	—	15.08±0.18a	—	—	3.36±0.13a
	T2	—	2.52±0.32b	—	—	—
	T3	—	—	—	—	0.37±0.19c
2,6-二甲基-1,5-庚二烯 2,6-dimethyl-1,5-heptadiene	CK	0.16±0.03c	0.16±0.07b	0.13±0.02c	—	—
	T1	1.70±0.13a	0.55±0.15a	0.52±0.06a	—	—
	T2	0.47±0.17b	0.17±0.09b	0.25±0.09b	—	—
	T3	0.14±0.01c	0.25±0.12b	—	—	—
环戊烯 Cyclopentene	CK	—	2.89±0.10a	—	—	—
	T1	—	0.56±0.24b	0.43±0.06a	—	—
	T2	—	—	0.18±0.04b	—	—
	T3	—	0.67±0.63b	0.34±0.11a	—	—
叔丁基环己烷 Tert-butylcyclohexane	CK	—	5.43±0.38b	—	0.67±0.09b	0.21±0.07
	T1	0.13±0.02a	19.83±2.15a	—	—	—
	T2	—	—	—	7.92±1.11a	—
	T3	0.09±0.06a	—	—	—	—
己基甲醚 1-methoxyhexane	CK	—	—	0.65±0.11a	0.07±0.01c	2.77±0.39a
	T1	2.70±0.64a	1.28±0.52a	0.50±0.072a	1.35±0.07a	0.72±0.31b
	T2	—	0.46±0.07b	—	—	0.64±0.13b
	T3	2.60±0.21a	0.14±0.03b	0.25±0.05b	0.30±0.18b	0.67±0.06b
异戊基甲醚 Isopentyl methyl ether	CK	—	—	—	0.22±0.04a	—
	T1	—	—	—	0.48±0.25a	0.24±0.06
	T2	0.11±0.02b	1.19±0.35a	—	—	—
	T3	1.15±0.16a	0.16±0.03b	1.20±0.17	—	—
环己烷 Cyclohexane	CK	4.21±0.57a	—	—	—	—
	T1	6.87±1.99a	—	—	—	—
	T2	7.51±1.77a	—	—	0.72±0.40	—
T3	—	4.05±0.36	—	—	—	

HPL 是植物不饱和脂肪酸氧化途径中的关键酶之一。*VvHPLA* (图 4C) 表达量在果实发育过程中呈先下降后上升的趋势。在 100 DAA 时变化最大, 与 CK 相比, T1、T2 和 T3 处理下基因表达量分别显著提高 1.37 倍、2.61 倍和 1.77 倍。在成熟期, T2 处理有利于 *VvHPLA* 表达, T1 和 T3 处理则抑制其表达。可见, T2 处理效果最佳, 促进 *VvHPLA* 基因

表达。

Vvlis 是芳樟醇合成酶基因。水分胁迫有利于 *Vvlis* 基因表达 (图 4D)。在 90 DAA 时, T1 处理变化最大, 达到峰值, 与 CK 相比增加了 2.60 倍 ($P < 0.05$)。在 110 DAA 时, 与 CK 相比, T1、T2 处理下其基因表达显著增加。可见, 水分胁迫下, T1、T2 处理能显著促进 *Vvlis* 基因表达。

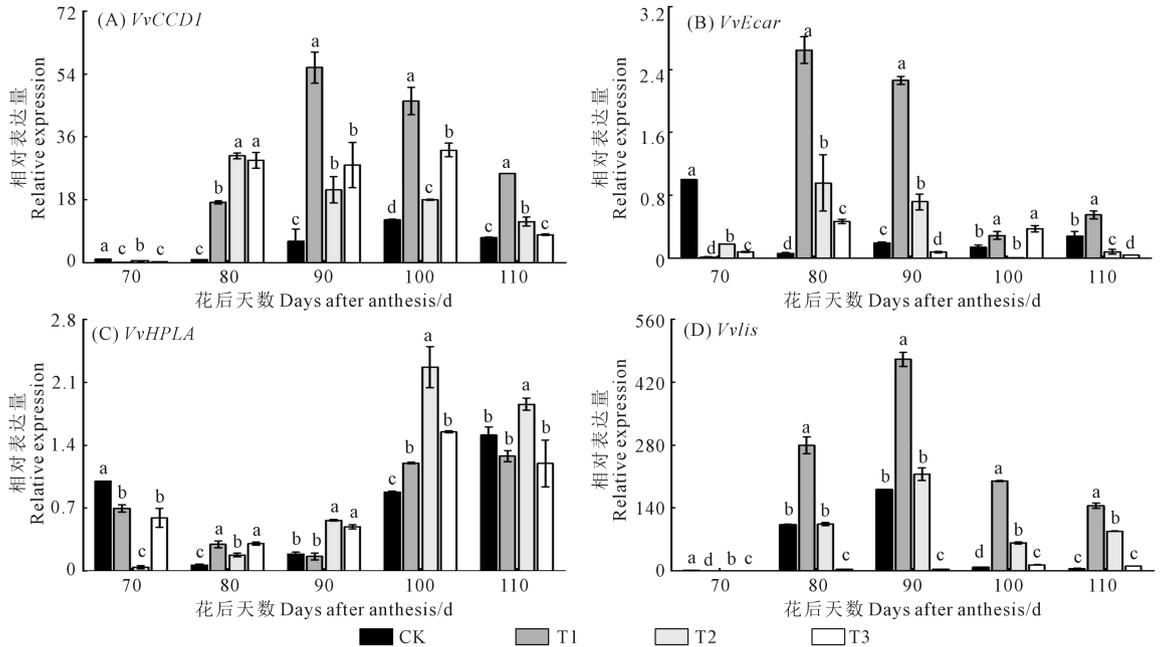


图 4 水分胁迫对‘赤霞珠’葡萄果实香气物质合成相关基因表达的影响

Fig.4 Effects of water stress on the expression of genes related to the synthesis of aroma substances in ‘Cabernet Sauvignon’ grape

3 讨论

在葡萄成熟过程中, 果实中的糖、酸和多酚类物质等含量对葡萄风味起着重要作用, 其中糖酸是决定浆果品质的重要指标^[20-21]。已有研究表明, 水分胁迫处理下果实含糖量提高, 可滴定酸分解加快^[22]。本研究结果显示, 适度水分胁迫下果实中糖类物质积累增多, 有机酸含量积累逐渐减少, 重度水分胁迫下, 糖类物质积累与有机酸降解程度均受到抑制。前人研究表明, 适度水分胁迫可增加果实花色苷含量积累, 重度处理下花色苷合成受到抑制^[23], 这与本研究结果一致。单宁是葡萄果实中最主要的酚类物质, 葡萄植株水分亏缺影响果实中多酚类物质的合成和积累^[24]。本研究结果表明, 适度水分胁迫使单宁含量增加, 重度处理抑制单宁分解。

香气是评价葡萄果实品质好坏的一个重要指标^[25]。Palai 等^[26]研究调亏灌溉对‘桑娇维塞’和‘美乐’葡萄香气成分的影响时发现水分亏缺提高

了浆果挥发性化合物的浓度。殷梦婷等^[27]对水分胁迫处理下‘马瑟兰’葡萄果实香气物质变化研究发现适度的水分胁迫对葡萄的挥发性物质有影响, 并对各种香气物质有不同的影响。醛类物质会使‘赤霞珠’葡萄产生不愉快的香气, 本研究结果表明, 在 T1 和 T2 处理下, 醛的含量均有所下降, 而在 T3 处理下, 醛的含量均有所增加。张克坤等^[28]对不同灌水量下的‘阳光玫瑰’葡萄香气组分研究发现, 轻度水分胁迫处理下促进果实中醇类物质合成。陈祖民等^[29]对水分胁迫下‘玫瑰香’果实挥发性化合物的影响研究发现, 水分胁迫会抑制果实酯类物质合成。本研究结果显示, 在轻度和中度水分胁迫处理下, 成熟期果实醇类物质含量上升。随着胁迫程度的不断加深, 酯类物质的积累逐渐降低, 重度水分胁迫下, 又会促进酯类物质合成。酮类物质在不同时期总含量呈逐渐下降趋势, 大马烯酮是‘赤霞珠’葡萄果实中每个时期都能检测到的酮类物质, 大马烯酮是葡萄与葡萄酒的关键气味物质之

一,在各处理下大马烯酮的相对表达量随果实发育呈逐渐降低趋势,这说明在水分胁迫处理下并不利于大马烯酮的积累。纵观本研究结果,果实挥发性物质总含量随葡萄果实的成熟呈下降趋势,与前人研究结果相符。

VvCCDI 是类胡萝卜素裂解双加氧酶的同源基因^[30]。本试验研究表明,*VvCCDI* 表达呈先上升后下降的趋势,T1 处理可显著提升 *VvCCDI* 基因的表达。*VvEcar* 是编码萜类化合物合成代谢途径中关键酶(E)- β -石竹烯合酶基因,前人研究结果显示在葡萄果实发育中 *VvEcar* 基因表达呈现先增强后减弱,在成熟期时该基因表达又有明显增强的趋势^[31]。本研究得出 *VvEcar* 基因表达呈先上升后下降的趋势,基因表达量在 80 DAA 达到最高。HPL 是植物不饱和脂肪酸氧化途径中的关键酶之一,研究表明水分亏缺会影响‘赤霞珠’和‘霞多丽’葡萄中的 *HPL* 基因的表达^[32]。在本研究中 *VvHPLA* 基因表达量呈先下降后上升的趋势,其中 T2 处理效果最佳,说明 T2 处理下可以促进 *VvHPLA* 基因积累。LIS 可以催化形成芳樟醇,芳樟醇是植物香气的重要成分^[33]。本试验研究结果表明,葡萄中的芳樟醇合成酶基因 *Vvlis* 呈先上升后下降趋势,水分胁迫能显著促进 *Vvlis* 基因表达。

4 结 论

与对照相比,水分胁迫下 T1、T2 处理可以提升葡萄果实品质,而 T3 处理则不利于果实品质形成。T1、T2 处理可有效提高‘赤霞珠’葡萄果实部分挥发性化合物的种类和含量。在 T1、T2 处理下,葡萄果实中醛类物质积累降低,醇类物质积累增多。水分胁迫条件下 T1 处理能显著促进 *VvCCDI*、*VvEcar*、*VvHPLA*、*Vvlis* 基因表达,但 T3 处理抑制其表达。

参 考 文 献:

[1] 朱绍坤,孙凌俊,高圣华,等.间作对连作葡萄生长及根际环境的影响[J].中外葡萄与葡萄酒,2023,(2):10-15.
ZHU S K, SUN L J, GAO S H, et al. Effects of intercropping on growth and rhizosphere environment of replanted grapevines[J]. Sino-Overseas Grapevine & Wine, 2023,(2):10-15.

[2] 窦宗信,李宽莹,庞勇,等.北方设施葡萄发展现状与对策探析[J].南方农机,2023,54(8):17-19,32.
DOU Z X, LI K Y, PANG Y, et al. Present situation and development countermeasures of protected grape in North China[J]. South Agricultural Machinery, 2023, 54(8):17-19,32.

[3] 胡宏远,李双岑,马丹阳,等.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):36-41,45.

HU H Y, LI S C, MA D Y, et al. Effects of water stress on qualities of *Cabernet sauvignon* [J]. Water Saving Irrigation, 2016, (12): 36-41, 45.

[4] 段卫朋.行内生草、覆布对‘赤霞珠’果实及其葡萄酒香气品质的影响[D].兰州:甘肃农业大学,2018.
DUAN W P. Effects of grass and film cover on aroma quality of ‘*Cabernet sauvignon*’ grape and wine [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018.

[5] 胡花丽,王贵禧,李艳菊.桃果实风味物质的研究进展[J].农业工程学报,2007,23(4):280-287.
HU H L, WANG G X, LI Y J. Advances in the study on peach flavor compounds[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2007, 23(4): 280-287.

[6] 刘丽媛,刘延琳,李华.葡萄酒香气化学研究进展[J].食品科学,2011,32(5):310-316.
LIU L Y, LIU Y L, LI H. Research progress of wine aroma[J]. Food Science, 2011, 32(5): 310-316.

[7] 李磊.调亏灌溉对酿酒葡萄综合特性及葡萄酒质量的影响[D].银川:宁夏大学,2017.
LI L. Effects of regulated deficit irrigation on wine grape comprehensive characteristic and wine quality[D]. Yinchuan: Ningxia University, 2017.

[8] AHUMADA K, MARTÍNEZ-GIL A, MORENO-SIMUNOVIC Y, et al. Aroma release in wine using co-immobilized enzyme aggregates [J]. Molecules, 2016, 21(11): 1485.

[9] LUKIC I, LOTTI C, VRHOVSEK U. Evolution of free and bound volatile aroma compounds and phenols during fermentation of Muscat blanc grape juice with and without skins[J]. Food Chemistry, 2017, 232: 25-35.

[10] CALLEJÓN R M, MARGULIES B, HIRSON G D, et al. Dynamic changes in volatile compounds during fermentation of cabernet sauvignon grapes with and without skins [J]. American Journal of Enology and Viticulture, 2012,63(3):301-312.

[11] ZHAO T, WU J Y, MENG J F, et al. Harvesting at the right time: maturity and its effects on the aromatic characteristics of cabernet sauvignon wine[J]. Molecules, 2019, 24(15): 2777.

[12] 薛晓斌,李栋梅,张艳霞,等.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(5):919-931.
XUE X B, LI D M, ZHANG Y X, et al. Effects of water stress on berry quality and anthocyanin metabolism in Marselan grape [J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(5): 919-931.

[13] 胡宏远,王振平.干旱胁迫对赤霞珠葡萄叶片水分及叶绿素荧光参数的影响[J].干旱区资源与环境,2017,31(4):124-130.
HU H Y, WANG Z P. Effects of drought stress on leaf water content and chlorophyll fluorescence parameters of cabernet sauvignon [J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2017, 31(4): 124-130.

[14] 毛妮妮,苏西娅,任俊鹏,等.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 N N, SU X Y, REN J P, et al. Impacts of water deficit regulation on morphology and photosynthetic characteristics of “summer black” grape leaves [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2022, 50(16): 133-138.

- [15] 席奔, 柳巧祺, 吕丹桂, 等. 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 B, LIU Q Z, LV D G, et al. 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.
- [16] FRAGASSO M G, ANTONACCI D, PATI S, et al. Influence of training system on volatile and sensory profiles of primitivo grapes and wines[J]. American Journal of Enology and Viticulture, 2012, 63(4): 477-486.
- [17] DES GACHONS C P, LEEUWEN C V, TOMINAGA T, et al. 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, 2005, 85(1): 73-85.
- [18] WANG J F, ABBEY T, KOZAK B, et al. Evolution over the growing season of volatile organic compounds in Viognier (*Vitis vinifera* L.) grapes under three irrigation regimes[J]. Food Research International, 2019, 125: 108512.
- [19] 王志群, 段长青, 朱保庆, 等. 葡萄果实中(-)- α -萜品醇的积累与其合成酶基因 *Vvter* 表达的关系[J]. 园艺学报, 2011, 38(11): 2187-2192.
WANG Z Q, DUAN C Q, ZHU B Q, et al. Relationship between(-)- α -terpineol accumulation and *Vvter* expression in grape berries[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2011, 38(11): 2187-2192.
- [20] 杨昌钰, 张芮, 蔺宝军, 等. 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 C Y, ZHANG R, LIN B J, et al. Review of effects of water stress on fruit quality of table grapes[J]. Agricultural Engineering, 2020, 10(1): 86-91.
- [21] 张艳霞, 吕丹桂, 耿康奇, 等. 水分胁迫对赤霞珠葡萄果实品质和甲氧基吡嗪含量的影响[J]. 果树学报, 2022, 39(6): 1017-1028.
ZHANG Y X, LV D G, GENG K Q, et al. Effects of water stress on grape quality and content of methoxypyrazines in cabernet sauvignon [J]. Journal of Fruit Science, 2022, 39(6): 1017-1028.
- [22] 何岸谿. 水分调亏对设施延后栽培葡萄生长、产量及品质的影响研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
HE A R. Effects of delayed grape cultivation on growth production and quality under water deficit[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2016.
- [23] 吕丹桂, 谢岳, 徐伟荣, 等. 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.
LV D G, XIE Y, XU W R, et al. Effect of water stress on anthocyanin biosynthesis of grape berries[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2019, 28(8): 1274-1281.
- [24] 校诺娅. 水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实挥发性化合物及相关基因表达的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2020.
JIAO N Y. Effect of water stress on volatile compounds and expression of related genes fruiting branches in muscat hamburg grape [D]. Yinchuan: Ningxia University, 2020.
- [25] 谭伟, 唐晓萍, 董志刚, 等. 4个无核鲜食葡萄品种及其亲本果实香气成分分析[J]. 果树学报, 2015, 32(3): 440-447.
TAN W, TANG X P, DONG Z G, et al. Analysis on fruit aromatic compounds of four seedless grape and their parents [J]. Journal of Fruit Science, 2015, 32(3): 440-447.
- [26] PALAI G, CARUSO G, GUCCI R, et al. Deficit irrigation differently affects aroma composition in berries of *Vitis vinifera* L. (cvs Sangiovese and Merlot) grafted on two rootstocks [J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 2022, 28(4): 590-606.
- [27] 殷梦婷, 代红军, 贺琰, 等. 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(8): 1592-1605.
YIN M T, DAI H J, HE Y, et al. Effects of water stress on the synthesis of volatile compounds in Marselan grape berries [J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(8): 1592-1605.
- [28] 张克坤, 陈可钦, 李婉平, 等. 灌水量对限根栽培“阳光玫瑰”葡萄果实发育与香气物质积累的影响[J]. 中国农业科学, 2023, 56(1): 129-143.
ZHANG K K, CHEN K Q, LI W P, et al. Effects of irrigation amount on berry development and aroma components accumulation of shine Muscat grape in root-restricted cultivation [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2023, 56(1): 129-143.
- [29] 陈祖民, 校诺娅, 张艳霞, 等. 水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实挥发性化合物及相关基因表达的影响[J]. 园艺学报, 2021, 48(5): 883-896.
CHEN Z M, JIAO N Y, ZHANG Y X, et al. Effects of water stress on the volatile compounds and related biosynthetic genes expression in ‘Muscat Hamburg’ grape berries [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2021, 48(5): 883-896.
- [30] 田小卫. 枸杞类胡萝卜素裂解关键酶基因(*LcCCD1*, *LcCCD4* 和 *LcNCED1*)的克隆及表达研究[D]. 天津: 天津大学, 2016.
TIAN X W. Cloning and expression of key genes encoding carotenoids cleavage dioxygenase (*LcCCD1*, *LcCCD4* and *LcNCED1*) in *Lycium chinense* [D]. Tianjin: Tianjin University, 2016.
- [31] GENG K Q, LI D M, ZHANG J, et al. Evolution of volatile aroma compounds and amino acids in cabernet gernerisch grape berries (*Vitis vinifera* L.); comparison of different training systems for mechanical soil burial [J]. Foods, 2022, 11(11): 1568.
- [32] 高金珊. 赤霞珠脂氢过氧化物裂解酶基因、相关酶活性及挥发性物质的变化[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
GAO J S. Evolution of expression of hydroperoxide lyase gene, enzyme activity and volatile compounds of cabernet sauvignon (*Vitis vinifera* L.) [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2013.
- [33] 樊荣辉, 黄敏玲, 钟淮钦, 等. 小苍兰芳樟醇合酶基因的克隆及表达分析[J]. 中国细胞生物学学报, 2016, 38(10): 1185-1190.
FAN R H, HUANG M L, ZHONG H Q, et al. Cloning and expression of linalool synthase gene in freesia [J]. Chinese Journal of Cell Biology, 2016, 38(10): 1185-1190.