

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

陈祖民¹, 校诺娅¹, 张艳霞², 史晓敏¹, 郭帅奇¹, 高 虎¹, 王振平^{1,*}

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

摘 要: 以 10 年生‘玫瑰香’葡萄为试材, 对其进行不同程度的水分胁迫处理。利用气相色谱-质谱联用技术(GC-MS)测定果实香气组分, 采用荧光定量PCR法检测香叶基二磷酸合成酶基因(*VvGPPS*)、芳樟醇/橙花醇合成酶基因(*VvRiLinNer*)、萜类合成酶基因(*VvTPS*)和类胡萝卜素裂解双加氧酶基因(*VvCCD1*)在果实中的表达水平。结果表明, 重度胁迫可显著降低‘玫瑰香’果实百粒质量和可溶性固形物含量, 轻度胁迫与对照差异不显著; 水分胁迫对采收期果实可滴定酸含量和总酚含量影响较小。本研究中对对照、轻度胁迫和重度胁迫分别检测出 41、43 和 33 种挥发性化合物, 其中醛类化合物是最主要的挥发性物质, 萜烯类次之, 酚类和酯类物质含量较低。轻度胁迫可显著提高‘玫瑰香’葡萄果实挥发性化合物总量, 分别较对照和重度胁迫高 34.74%和 36.92%, 其中酯类、醛类和酚类物质含量均为最高, 而醇类物质含量最低。重度胁迫酸类和醇类物质含量显著高于其他两个处理。具有玫瑰花香味的萜烯类物质的含量随着水分胁迫程度的加剧而增加。水分胁迫上调了果实中 *VvTPS* 的表达量, 但不利于 *VvRiLinNer* 和 *VvCCD1* 基因的表达。轻度胁迫果实中 *VvGPPS* 表达量显著高于对照, 但重度胁迫降低了该基因在果实中的表达量。综上, 适度水分胁迫可显著提高‘玫瑰香’葡萄挥发性化合物的含量, 有利于葡萄果实品质的提升。

关键词: 葡萄; 水分胁迫; 叶片水势; 挥发性化合物; 基因表达

中图分类号: S 663.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2021) 05-0883-14

Effects of Water Stress on the Volatile Compounds and Related Biosynthetic Genes Expression in ‘Muscat Hamburg’ Grape Berries

CHEN Zumin¹, XIAO Nuoya¹, ZHANG Yanxia², SHI Xiaomin¹, GUO Shuaiqi¹, GAO Hu¹, and WANG Zhenping^{1,*}

(¹School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; ²School of Life Sciences, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: In order to explore the effects of water stress on volatile compounds of grape berries, the 10-year-old table grape variety ‘Muscat Hamburg’ under three different water states were used as materials. Gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) was employed to analyze volatile composition, the expression of relevant genes of the berries at different development stages were

收稿日期: 2020-11-20; **修回日期:** 2021-02-25

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS29-ZP-03); 地区科学基金项目 (31660551)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: wangzhp@163.com)

determined by qRT-PCR. The results showed that water stress could reduce 100-berry weight and the content of soluble solids, there was no significant difference on titratable acid and total phenol of berries at harvest stage. In this study, 41, 43 and 33 volatile compounds were detected in control, light water stress and severe water stress, respectively, in which aldehydes were the main volatile compounds, terpenes were the second, the contents of phenols and esters were at a low level. The total content of volatile compounds in light water stress was 34.74% and 36.92% higher than that in control and severe water stress at ripening stage, respectively. The content of esters, aldehydes and phenols in light water stress was the highest, while the content of alcohols was the lowest. The content of acids and alcohols of severe water stress were significantly higher than that of the other two treatments. The content of terpenes with rose scent increased with the aggravation of water stress. Water stress upregulated the expression of *VvTPS* of berries, but was not conducive to the expression of *VvRiLinNer* and *VvCCDI*. The expression of *VvGPPS* in light water stress was significantly higher than that in control, but the severe water stress decreased the expression of this gene of berries. In a word, moderate water stress can improve berries quality by increasing the content of volatile compounds of ‘Muscat Hamburg’ grape.

Keywords: grape; water stress; water potential of leaf; volatile compounds; gene expression

世界上大多数的葡萄园位于半干旱和干旱地区 (Chaves et al., 2007)。研究表明, 一定程度的水分胁迫可以有效地限制葡萄枝叶徒长 (Yuan et al., 2009), 提高果实品质 (Santesteban et al., 2011; Liu et al., 2018; 席奔 等, 2019; 杨昌钰 等, 2020), 高效利用水资源是提高葡萄产业经济效益的关键技术之一 (Fraga et al., 2013)。香气是葡萄重要品质性状之一, 其种类、含量及感官阈值决定了葡萄品种香气的典型性 (陶永胜 等, 2016), 适度的水分亏缺可提高葡萄的香气, 但对不同挥发性化合物生物合成的影响不同 (Leeuwen & Darriet, 2016)。Brillante 等 (2018) 的研究表明, 水分胁迫有助于增加葡萄果实中萜烯、大马酮的含量, 同时可减少葡萄酒中具有生青味的甲氧基吡嗪含量。此外, 水分胁迫还会增加 C_{13} -降异戊二烯类化合物和糖基化挥发性化合物的生成, 且其量的增加与果实大小无关 (Bindon et al., 2007)。萜烯合成酶 (TPS) 可将不同底物转化成单萜、倍半萜或二萜化合物, 是萜烯化合物合成路径的最终酶, TPS 基因家族中 NM_001281134.1 (GenBank 登录号) 表达量随着果实成熟呈上升表达趋势 (问亚琴, 2015)。以葡萄为材料的研究发现, 香叶基二磷酸合成酶基因 (*VvGPPS*, GenBank 登录号: AY351862.1) 是单萜合成代谢途径中期的关键基因 (Sun et al., 2015; 王继源 等, 2016), ‘玫瑰香’葡萄的关键香气化合物芳樟醇和橙花醇通过赤藓糖磷酸 (MEP) 途径合成, *VvRiLinNer* (GenBank 登录号: JQ062931.1) 是其合成酶基因 (Luan & Wüst, 2002; Zhu et al., 2014)。降异戊二烯化合物及其衍生物是一类重要的果实挥发性化合物, 由类胡萝卜素通过类胡萝卜素裂解双加氧酶 (CCDs) 氧化降解产生, 其中 *VvCCDI* (GenBank 登录号: NM_001280915.1) 被认为是果实发育后期降异戊二烯化合物生物合成的关键基因 (Cooper et al., 2009; D’onofrio et al., 2018; Zhang et al., 2019)。

‘玫瑰香’葡萄为欧亚种中晚熟品种, 具有浓郁的玫瑰花香, 深受消费者喜爱, 可作为鲜食、制汁和酿酒兼用品种, 在中国各地区广泛种植 (周晓芳 等, 2014; 岳圆 等, 2018)。本试验中探究不同程度的水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实发育过程中香气化合物的影响, 以期揭示水分影响香气化合物的机理, 为‘玫瑰香’葡萄栽培中的水分管理提供理论依据。

1 材料与方

1.1 试验设计

试验在宁夏农垦集团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试验基地 (38.28°N, 106.24°E) 进行, 供试材料为 2009 年定植的‘玫瑰香’葡萄, 东西行向, 株行距 3 m × 0.6 m, 采用倾斜独龙蔓整形。各处理分别选取长势一致且无病虫害的葡萄, 每 10 株为 1 个重复, 每个处理共 3 个重复, 除水分处理不同外, 其他田间管理均保持一致。

参照胡宏远和王振平 (2017) 的处理方法, 通过控制植物黎明前叶片水势 (Ψ_b) 使植株达到不同水分状态。由于试验地土壤为风沙土, 水分蒸腾量较大, Ψ_b 无法达到 0 ~ -0.2 MPa, 因此参照标准有所改动 (表 1)。通过滴灌时间控制灌水量, 滴灌口流速: 0.6 L · h⁻¹, 于花后 54 d 开始对‘玫瑰香’葡萄植株进行水分胁迫处理, 即进行 1 次差额灌水: 对照浇灌时长 12 h, 轻度胁迫浇灌时长 4 h, 重度胁迫浇灌时长 0 h。每 3 d 测量 1 次 Ψ_b , 通过控制灌水量使植株维持在目标范围内。从试验处理开始每 10 d 采样 1 次, 每次取样兼顾阴、阳两面及上中下不同部位, 每个处理随机采取 100 粒 ($n = 3$), 立即用液氮速冻, 置于 -80 °C 冰箱中保存待测定。

表 1 不同处理叶片水势参考标准
Table 1 Reference standard of leaf water potential of different treatments

处理 Treatment	黎明前叶片水势 (Ψ_b) /MPa Predawn leaf water potential
对照 Control	- 0.20 ~ - 0.40
轻度胁迫 Light water stress	- 0.40 ~ - 0.60
重度胁迫 Severe water stress	≤ - 0.60

1.2 果实品质的测定

采用分析天平称重法测葡萄果实百粒质量; 采用酸碱中和滴定法 (酚酞指示剂) 测定可滴定酸 (TA) 含量; 可溶性固形物 (TSS) 含量采用便携式数字折光仪测定。

1.3 果实挥发性化合物测定

游离挥发性化合物的提取和测定参照王志群等 (2011) 的方法, 根据自身气相色谱-质谱联用仪 (GC-MS, 安捷伦 7890B-5977B, USA) 略有改动。

游离态香气的提取: 在离心管加入破碎成粉末的果实样品 15 g, 加入 1 g 交联聚乙烯基吡咯烷酮(PVPP)和 0.5 g D-葡萄糖酸内酯。将离心管置于 4 °C 冰箱浸提 120 min。然后 4 °C, 10 000 r · min⁻¹ 离心 15 min, 得到澄清葡萄汁。取葡萄汁 5 mL 于 15 mL 顶空瓶中, 加入 1 g 氯化钠, 5 μL 内标物 2-辛醇和磁力转子后迅速拧紧瓶盖, 将萃取头插入样品顶空瓶, 置于磁力搅拌器于 60 °C 吸附 30 min。吸附后将萃取头取出插入气相色谱进样口, 于 200 °C 解析 5 min。

气相色谱分离条件: 色谱柱: HP-INNO-Wax 毛细管柱 (长 30 m, 内径 0.25 mm, 液膜厚度 0.25 μm), 载气 He (99.99%), 流速 1.10 mL; 进样口温度: 200 °C, 解析 5 min; 升温程序: 35 °C 保持 3 min, 以 4 °C · min⁻¹ 的升温速度升至 120 °C, 保持 2 min, 以 10 °C · min⁻¹ 的升温速度升至 230 °C。质谱检测条件: GC-MS 传输线温度 250 °C, EI 离子源温度为 170 °C, 电子能量为 70 eV, 光电倍增管电压为 350 V, 质量扫描范围为 m/z 30 ~ 350 amu。

定性分析与定量分析：利用 NIST08 和 RTLPEST3 两个谱库检索及资料进行定性分析。采用内标法相对定量，以 2-辛醇作为内标来确定相对含量，计算公式为：香气组分的相对含量（ $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ ）= 内标质量（ μg ） \times 样品峰面积/内标峰面积/样品体积（L）。

1.4 总 RNA 提取及荧光定量 PCR

用无锡百泰克植物 RNA 提取试剂盒（离心柱型）提取葡萄果实（含种子）RNA。利用 *TranScript* 试剂盒反转录合成 cDNA。以 *Actin* 为内参基因进行荧光定量 PCR，在 GeneBank 中，查找 *VvGPPS*、*VvRiLinNer*、*VvTPS* 和 *VvCCDI* 的特异性序列，由上海生工进行引物设计和合成。引物序列如表 2 所示。采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法进行相对定量分析。

表 2 实时荧光定量 PCR 引物序列
Table 2 Primer sequences for real-time quantitative PCR

基因名称	基因登录号	引物序列（5′-3′）
Gene name	Accession number	Sequence of primer
<i>VvGPPS</i>	AY351862.1	F: AACTGCGGAAGTTTCAATGTTGGC; R: ATGGCGGATGTCAGACAATGAACC
<i>VvRiLinNer</i>	JQ062931.1	F: AGTTGGAGAGGATACGCTGGAAGG; R: CTCACCGTGAGTGCTGGCTTTC
<i>VvTPS</i>	NM_001281134.1	F: GTCGGGTCAAGTCTTAGCAAGCC; R: GTTACCTCGTCTCGGGAGTGTAG
<i>VvCCDI</i>	NM_001280915.1	F: TGGCACTTTCGGAGGCTGATAAAC; R: GGGTCAACCTTTGGATGAGCAGTG
<i>VvActin</i>	EC969944	F: CTTGCATCCCTCAGCACCTT; R: TCCTGTGGACAATGGATGGA

1.5 数据处理

试验数据采用 Microsoft office excel 2010 和 SPSS Statistics 23.0 进行绘图分析，利用 Tukey 法进行 ANOVO 分析。

2 结果与分析

2.1 不同水分条件下‘玫瑰香’葡萄叶片黎明前水势值（Ψb）

对照、轻度胁迫和重度胁迫叶片黎明前水势值分别维持在 -0.21 ~ -0.37 MPa、-0.28 ~ -0.50 MPa 和 -0.31 ~ -0.63 MPa。试验期间各处理葡萄的叶片黎明前水势值始终保持明显差异（图 1）。

尽管重度胁迫在花后 87 d 才达到目标范围，但试验期间该处理始终未进行灌水，花后 78 和 85 d，由于降雨导致各处理水势值有所上升。

2.2 水分胁迫对‘玫瑰香’果实品质的影响

随着果实的发育，可溶性固形物（TSS）含量呈上升趋势（图 2，A）。花后 65 d，轻度胁迫的 TSS 含量显著高于对照和重度胁迫，而花后 75 d 中轻度和重度胁迫的 TSS 含量又显著低于对照。花后 95 d，轻度胁迫与对照无差异，重度胁迫较对照低 2.90%，且差异显著。由图 2，B 可知，果实中可滴定酸（TA）含量随着发育而减少，花后 55 ~ 75 d，对照的 TA 含量大多显著低于水分胁迫处理，

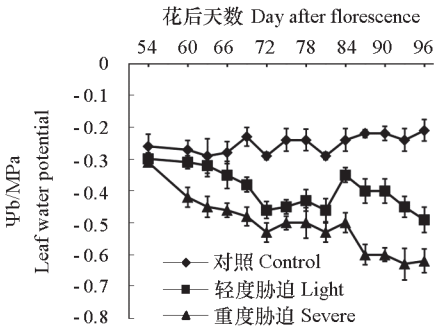


图 1 各处理葡萄植株黎明前叶片水势值
花后 78 和 85 d 有自然降水。
Fig. 1 Predawn leaf water potential values of different treatments
There was natural precipitation at 78 and 85 d after anthesis.

花后 95 d, 3 个处理无差异。由图 2, C 可知, 果实百粒质量呈增加趋势, 花后 55 ~ 65 d, 轻度胁迫百粒质量显著高于对照, 花后 75 ~ 85 d, 对照百粒质量增加速率最快, 显著高于水分胁迫处理, 花后 95 d, 重度胁迫百粒质量显著低于对照, 轻度胁迫与对照无差异, 说明水分胁迫会降低葡萄果实的百粒质量。由图 2, D 可知, 随着果实的成熟, 总酚含量逐渐下降, 对照与水分胁迫处理下的总酚含量差异不显著。上述结果表明, 轻度水分胁迫对成熟期果实 TSS、TA、百粒质量和总酚含量无显著影响, 而重度胁迫使 TSS 含量和百粒质量降低。

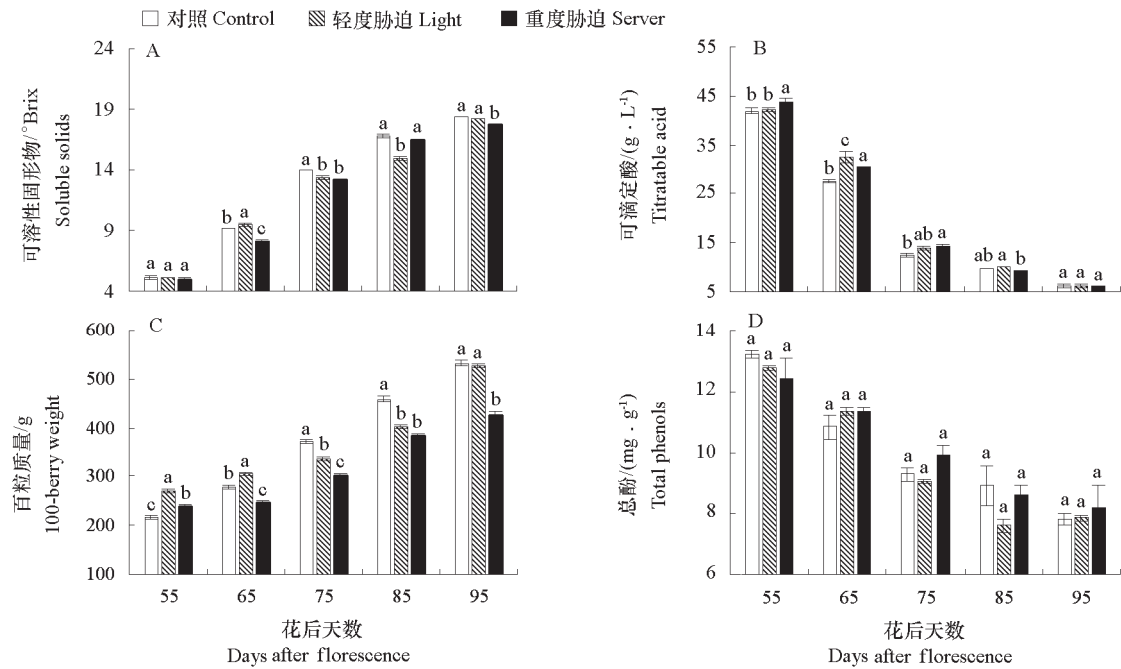


图 2 水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实品质的影响

不同小写字母表示处理间差异达到 0.05 显著水平, 下同。

Fig. 2 Effect of berry quality of ‘Muscat Hamburg’ grape under different water stresses

Different letters mean significant different at 0.05 level. The same below.

2.3 水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实挥发性化合物的影响

2.3.1 成熟期挥发性化合物

如表 3 所示, 对照、轻度胁迫和重度胁迫分别检测出挥发性化合物 41、43 和 33 种, 其中, 轻度胁迫和重度胁迫酸类、醇类和萜烯类化合物种类数量均少于对照, 而醛类物质比对照多。轻度胁迫可显著提高果实挥发性物质总量, 分别较对照和重度胁迫提高了 34.74%和 36.92%, 重度胁迫和对照无差异; 轻度胁迫醛类和酚类物质含量显著高于其他两种处理, 而醇类物质含量显著低于其他两种处理; 重度胁迫处理降低了萜烯类物质的种类数量, 但其相对含量较对照高 24.35% (表 4)。

2.3.2 发育过程中主要醛类和酯类物质

如表 5 所示, 醛类物质是‘玫瑰香’葡萄果实发育过程中相对含量最高的一类挥发性化合物。

表 3 水分胁迫下成熟期‘玫瑰香’葡萄果实挥发性物质的种类数量									
Table 3 Number of species of water stress on volatile compounds of ‘Muscat Hamburg’ grape at mature stage									
处理 Treatment	酸类 Acid	酯类 Ester	酮类 Ketone	醛类 Aldehyde	醇类 Alcohol	萜烯类 Terpene	酚类 Phenolic	其他类 Others	总计 Total
对照 Control	8	1	8	5	7	9	1	2	41
轻度胁迫 Light	7	2	8	7	3	8	1	7	43
重度胁迫 Severe	5	1	6	7	4	3	1	6	33

表 4 水分胁迫下成熟期‘玫瑰香’葡萄果实挥发性物质含量比较					
Table 4 Effect of water stress on volatile compounds content of ‘Muscat Hamburg’ grape at mature stage $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$					
处理 Treatment	酸类 Acid	酯类 Ester	酮类 Ketone	醛类 Aldehyde	醇类 Alcohol
对照 Control	24.58 ± 4.39 b	3.76 ± 2.13 b	48.53 ± 11.09 a	595.41 ± 69.00 b	123.39 ± 19.82 b
轻度胁迫 Light	21.28 ± 9.10 b	5.94 ± 3.63 a	46.70 ± 17.36 a	1 054.23 ± 215.11 a	8.74 ± 1.04 c
重度胁迫 Severe	67.14 ± 16.98 a	3.16 ± 1.93 b	24.12 ± 10.60 b	446.73 ± 45.51 c	133.06 ± 30.63 a
处理 Treatment	萜烯类 Terpene	酚类 Phenolic	其他类 Others	总计 Total	
对照 Control	400.48 ± 43.46 c	3.18 ± 1.59 b	13.78 ± 2.84 b	1 213.11 ± 146.02 b	
轻度胁迫 Light	442.33 ± 43.07 b	10.63 ± 4.60 a	44.75 ± 7.93 a	1 634.60 ± 277.05 a	
重度胁迫 Severe	497.98 ± 79.71 a	2.59 ± 0.92 b	19.07 ± 7.72 b	1 193.85 ± 187.22 b	

表 5 水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实发育过程中主要醛类和酯类物质含量的影响							
Table 5 Effects of water stress on the main aldehydes and esters content of ‘Muscat Hamburg’ grape during maturity $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$							
种类 Species	化合物 Compound	处理 Treatment	不同时期相对含量 Relative content				
醛类 Aldehyde	2-己烯醛 2-Hexenal	对照 Control	55 d 132.84 ± 11.52 a	65 d 137.72 ± 11.98 b	75 d 464.06 ± 63.16 a	85 d 596.72 ± 91.84 a	95 d 509.48 ± 45.00 b
		轻度胁迫 Light	132.34 ± 18.47 a	144.01 ± 27.15 b	448.62 ± 38.87 a	580.46 ± 85.53 a	896.03 ± 135.38 a
		重度胁迫 Severe	111.00 ± 9.80 b	210.02 ± 18.26 a	429.79 ± 37.86 a	335.69 ± 29.11 b	262.26 ± 62.31 c
	2,4-己二烯醛 (E,E)-2,4-Hexadienal	对照 Control	22.49 ± 9.17 a	21.40 ± 2.76 a	14.29 ± 2.43 a	—	—
		轻度胁迫 Light	22.93 ± 2.94 a	19.01 ± 6.03 a	19.58 ± 3.65 a	—	38.73 ± 8.96 a
		重度胁迫 Severe	14.01 ± 1.9 a	24.95 ± 4.34 a	13.17 ± 3.25 a	—	38.76 ± 4.13 a
	苯甲醛 Benzaldehyde	对照 Control	2.35 ± 1.56 a	2.04 ± 0.66 a	3.40 ± 2.06 a	4.61 ± 1.36 a	9.00 ± 2.84 b
		轻度胁迫 Light	1.80 ± 0.50 a	2.61 ± 1.82 a	—	4.16 ± 0.86 a	11.91 ± 4.09 b
		重度胁迫 Severe	3.02 ± 1.01 a	2.62 ± 1.23 a	2.54 ± 0.49 a	—	27.47 ± 12.65 a
	反式-2-己烯醛 (E)-2-Hexenal	对照 Control	—	41.93 ± 4.53 a	11.10 ± 2.38 a	12.92 ± 3.63 a	24.51 ± 2.35 b
		轻度胁迫 Light	3.03 ± 0.83	3.84 ± 1.85 b	11.49 ± 8.51 a	12.21 ± 4.45 a	—
		重度胁迫 Severe	—	5.89 ± 1.70 b	10.12 ± 5.75 a	—	43.44 ± 10.07 a
酯类 Ester	2-甲基苯甲醛 2-methyl-Benzaldehyde	对照 Control	12.91 ± 2.19 b	20.98 ± 8.63 a	15.78 ± 4.50 b	—	34.59 ± 10.50 a
		轻度胁迫 Light	18.99 ± 5.85 ab	21.08 ± 4.01 a	22.51 ± 4.77 a	35.87 ± 6.66 a	—
		重度胁迫 Severe	20.34 ± 1.99 a	—	22.90 ± 4.51 a	24.50 ± 3.73 a	49.33 ± 8.86 a
	丁二酸二乙酯 Butanedioic acid, diethyl ester	对照 Control	57.59 ± 12.28 a	6.36 ± 2.44 a	16.87 ± 2.74 a	—	—
		轻度胁迫 Light	23.62 ± 2.87 b	3.09 ± 0.31 b	7.69 ± 1.77 b	1.71 ± 0.29 a	—
		重度胁迫 Severe	10.24 ± 2.00 c	2.68 ± 1.48b	3.14 ± 1.63 c	0.85 ± 0.10 b	—
	癸酸乙酯 Decanoic acid, ethyl ester	对照 Control	5.59 ± 0.61 a	5.70 ± 0.66 a	7.84 ± 2.26 a	6.48 ± 1.04 a	—
		轻度胁迫 Light	5.07 ± 1.31 a	4.34 ± 0.46 a	7.63 ± 1.80 a	5.89 ± 1.58 a	—
		重度胁迫 Severe	5.11 ± 0.45 a	4.43 ± 1.41 a	6.12 ± 3.97 a	3.79 ± 0.79 a	—
	水杨酸甲酯 Methyl salicylate	对照 Control	5.47 ± 1.69 a	4.18 ± 0.42 a	3.53 ± 2.67 a	4.68 ± 1.75 a	3.76 ± 0.70 a
		轻度胁迫 Light	4.71 ± 1.55 a	3.62 ± 0.69 a	4.19 ± 0.55 a	4.91 ± 1.37 a	4.80 ± 1.45 a
		重度胁迫 Severe	4.09 ± 3.98 a	4.16 ± 1.09 a	3.69 ± 1.80 a	3.07 ± 2.93 a	3.16 ± 0.45 a
	邻苯二甲酸二异丁酯 1,2-Benzene-dicarboxylic acid, bis(2-methylpropyl) ester	对照 Control	—	0.64 ± 0.25 a	0.93 ± 0.08 a	1.88 ± 1.08 a	—
		轻度胁迫 Light	—	0.71 ± 0.19 a	1.06 ± 0.74 a	1.65 ± 0.69 a	—
		重度胁迫 Severe	0.72 ± 0.50	0.88 ± 0.12 a	1.11 ± 0.10 a	0.97 ± 0.82 a	—

注：数据由平均值 ± 标准差（n = 3）表示，不同小写字母表示差异达到 0.05 显著水平。下同。

Note: The data are represented by the mean±standard deviation (n = 3) . Different letters mean significant different at 0.05 level. The same below.

本试验中共检测出 10 种醛类物质, 主要的醛类挥发性物质相对含量随着果实的发育而增加, 其中具有绿叶清香和果香的 2-己烯醛在 5 个时期均可被检出, 同时是醛类化合物中含量最高的物质。花后 95 d, 与对照相比, 轻度胁迫果实中 2-己烯醛相对含量增加了 75.87%, 重度胁迫处理下降了 48.52%, 表明适度水分胁迫处理有利于葡萄果实中 2-己烯醛的积累。

酯类物质相对含量较低, 其含量在果实发育过程中逐渐减少。本试验中共检测出 13 种酯类物质, 其中丁二酸二乙酯、癸酸乙酯、水杨酸甲酯和邻苯二甲酸二异丁酯是玫瑰香葡萄果实发育过程中主要的酯类挥发性物质。花后 55 d, 丁二酸二乙酯的含量最高, 而水分胁迫会显著降低该化合物的含量。花后 95 d, 仅检测到具有芳香气味的水杨酸甲酯。

2.3.3 发育过程中主要醇类和萜烯类挥发物质

如表 6 所示, 醇类和萜烯类物质种类丰富, 其中苯乙醇是果实成熟前期主要的醇类物质, 其含量随着果实的发育而减少, 且水分胁迫会降低苯乙醇的含量。

表 6 水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实发育过程中主要醇类和萜烯类挥发物质含量的影响
Table 6 Effects of water stress on the main alcohols and terpenes content of ‘Muscat Hamburg’ Grape during maturity $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$

种类 Species	化合物 Compound	处理 Treatment	不同时期相对含量 Relative content				
			55 d	65 d	75 d	85 d	95 d
醇类 Alcohols	苯乙醇 Phenylethyl alcohol	对照 Control	79.37 ± 15.36 a	23.01 ± 5.64 a	38.79 ± 6.82 a	14.56 ± 4.32 a	—
		轻度胁迫 Light	40.76 ± 9.85 b	13.01 ± 1.29 b	28.22 ± 6.92 a	12.13 ± 4.32 ab	—
		重度胁迫 Severe	24.52 ± 3.79 c	11.62 ± 1.66 b	16.06 ± 3.32 a	7.06 ± 1.10b	—
	2-乙基己醇 2-ethyl-1-hexanol	对照 Control	0.89 ± 0.40 a	—	1.57 ± 1.63 a	1.21 ± 0.20 a	2.69 ± 1.50 b
		轻度胁迫 Light	0.50 ± 0.37 a	0.46 ± 0.08 b	1.49 ± 1.08 a	1.20 ± 0.20 a	6.36 ± 2.41b
		重度胁迫 Severe	0.70 ± 0.38 a	0.56 ± 0.11 a	0.57 ± 0.35 a	0.66 ± 0.41 a	21.09 ± 2.48 a
	3,7-二甲基-1,5,7-辛三烯-3-醇 3,7-dimethyl-2,6-Octadien-1-ol	对照 Control	—	—	21.45 ± 5.14 ab	55.14 ± 9.8 a	109.61 ± 28.09 a
		轻度胁迫 Light	—	—	24.90 ± 3.92 a	57.72 ± 7.39 a	—
		重度胁迫 Severe	—	1.32 ± 0.27	15.79 ± 2.21 b	26.95 ± 4.65 b	71.45 ± 30.13 a
	四氢吡喃-2-甲醇 Tetrahydro-2H-pyran-2-methanol	对照 Control	38.92 ± 8.81 a	14.10 ± 3.32 b	—	—	—
		轻度胁迫 Light	28.81 ± 6.63 ab	16.55 ± 5.48 ab	—	1.89 ± 0.80	—
		重度胁迫 Severe	21.21 ± 10.35 a	25.45 ± 4.31 a	7.06 ± 1.72	—	14.56 ± 3.61
	苯甲醇 Benzyl alcohol	对照 Control	—	1.37 ± 1.37 a	—	—	1.48 ± 0.91 a
		轻度胁迫 Light	—	1.27 ± 0.16 a	—	—	2.38 ± 0.55 a
		重度胁迫 Severe	—	—	—	—	—
萜烯类 Terpenes	正己醇 1-Hexanol	对照 Control	—	—	0.50 ± 0.15	—	2.45 ± 1.06
		轻度胁迫 Light	0.83 ± 0.54	0.75 ± 0.50	—	1.05 ± 0.22	—
		重度胁迫 Severe	—	—	—	—	—
	芳樟醇 Linalool	对照 Control	15.82 ± 3.85 b	8.15 ± 0.93 a	53.53 ± 11.13 a	148.18 ± 16.04 a	238.72 ± 56.20 b
		轻度胁迫 Light	25.09 ± 5.98 a	10.80 ± 1.35 a	49.94 ± 6.93 a	135.16 ± 17.00 a	337.79 ± 43.27 ab
		重度胁迫 Severe	17.16 ± 4.44 b	10.70 ± 3.93 a	38.97 ± 6.42 b	94.50 ± 13.31b	434.69 ± 56.31 a
	α -萜品醇 α -Terpineol	对照 Control	11.51 ± 1.77 a	8.38 ± 1.30 a	16.90 ± 2.65 a	50.93 ± 18.19 a	86.34 ± 7.65 a
		轻度胁迫 Light	15.06 ± 5.21 a	9.70 ± 2.29 a	18.71 ± 3.15 a	45.70 ± 19.82 a	54.49 ± 12.51 b
		重度胁迫 Severe	15.69 ± 1.98 a	9.20 ± 1.73 a	15.69 ± 3.82 a	30.95 ± 13.92 a	57.69 ± 6.33 b
	香叶醇 Geraniol	对照 Control	—	—	5.71 ± 0.98 a	11.91 ± 2.19 a	6.95 ± 2.71 a
		轻度胁迫 Light	6.75 ± 2.27 a	4.09 ± 1.45	5.58 ± 0.78 a	12.26 ± 3.19 a	6.84 ± 1.47 a
		重度胁迫 Severe	5.85 ± 2.04 a	—	6.56 ± 1.28 a	8.98 ± 1.11 a	—
	顺式氧化芳樟醇 cis-Linaloloxide	对照 Control	—	—	1.08 ± 0.97	2.27 ± 1.03 a	2.15 ± 0.21 b
		轻度胁迫 Light	—	—	—	1.99 ± 0.84 a	2.24 ± 1.08 b
		重度胁迫 Severe	—	—	—	—	5.60 ± 1.45 a
	月桂烯 β -Myrcene	对照 Control	—	—	—	2.38 ± 0.63 a	22.68 ± 2.05 a
		轻度胁迫 Light	1.02 ± 0.09 a	—	4.69 ± 0.76	4.10 ± 0.71 a	11.51 ± 1.91 b
		重度胁迫 Severe	0.94 ± 0.27 a	—	—	2.89 ± 1.55 a	—
	右旋柠檬烯 D-Limonene	对照 Control	—	—	—	3.04 ± 2.40 a	28.77 ± 4.06 a
		轻度胁迫 Light	1.57 ± 0.41	—	—	—	17.10 ± 2.74 b
		重度胁迫 Severe	—	—	—	1.99 ± 0.90 a	—

芳樟醇和 α -萜品醇是含量最高的两种萜烯类物质,二者均呈现出玫瑰芳香、花香和甜香等愉悦的气味,在5个取样时期均可被检出,其含量随着果实的发育而增加。在花后95 d,轻度胁迫和重度胁迫芳樟醇含量较对照分别增加了41.50%和82.09%,说明水分胁迫可提高果实芳樟醇的含量,且在一定范围内随着胁迫程度的增加而提高。而轻度胁迫和重度胁迫处理的 α -萜品醇相对含量均低于对照,表明水分胁迫处理会抑制 α -萜品醇的积累。

2.3.4 发育过程中主要酯类和酸类挥发物质

共检测出20种酸类物质和13种酮类物质。如表7所示,酸类物质在果实发育过程中相对含量较低,乙酸是果实成熟期酸类含量最高的酸类物质,具有刺激性气味,其含量随着果实发育而呈上

表7 水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实发育过程中主要酸类和酮类挥发物质含量的影响

Table 7 Effects of water stress on the main acids and ketones content of 'Muscat Hamburg' grape during maturity			$\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$				
种类 Species	化合物名 Compound name	处理 Treatment	不同时期相对含量 Relative content				
			55 d	65 d	75 d	85 d	95 d
酸类 Acids	乙酸 Acetic acid	对照 Control	2.80 ± 2.07 a	1.77 ± 1.17 a	2.81 ± 1.10 a	3.05 ± 1.12 a	11.75 ± 1.66 b
		轻度胁迫 Light	2.38 ± 0.37 a	1.69 ± 0.78 a	3.05 ± 2.05 a	3.45 ± 1.46 a	10.28 ± 0.89 b
		重度胁迫 Severe	2.03 ± 0.35 a	1.88 ± 0.22 a	2.58 ± 1.51 a	1.85 ± 1.29 a	26.76 ± 3.83 a
	甲酸 Formic acid	对照 Control	0.47 ± 0.40 a	—	—	—	2.02 ± 1.56 a
		轻度胁迫 Light	0.54 ± 0.33 a	—	—	—	1.48 ± 0.68 a
		重度胁迫 Severe	0.46 ± 0.15 a	—	—	—	1.93 ± 1.37 a
	香叶酸 Geranic acid	对照 Control	1.84 ± 0.19 b	2.70 ± 0.25 a	2.91 ± 0.95 a	4.35 ± 0.81 a	1.12 ± 0.88 a
		轻度胁迫 Light	3.76 ± 1.33 a	2.90 ± 0.37 a	3.22 ± 1.36 a	4.39 ± 1.65 a	1.43 ± 0.25 a
		重度胁迫 Severe	—	2.51 ± 0.49 a	3.13 ± 1.63 a	3.12 ± 1.15 a	—
	癸酸 <i>n</i> -Decanoic acid	对照 Control	5.56 ± 1.63 a	4.23 ± 0.41 a	4.61 ± 1.58 a	3.66 ± 1.77 a	—
		轻度胁迫 Light	4.54 ± 0.61 a	2.75 ± 0.90 a	4.34 ± 1.61 a	2.99 ± 0.69 a	—
		重度胁迫 Severe	3.76 ± 0.88 a	3.19 ± 1.83 a	3.51 ± 1.42 a	2.02 ± 0.18 a	—
	壬酸 Nonanoic acid	对照 Control	0.83 ± 0.21 b	1.41 ± 0.51 a	1.24 ± 0.20 a	2.03 ± 1.40 a	0.56 ± 0.42
		轻度胁迫 Light	1.14 ± 0.10 ab	1.31 ± 0.51 a	1.51 ± 0.19 a	2.06 ± 0.56 a	—
		重度胁迫 Severe	1.47 ± 0.34 a	1.45 ± 0.60 a	1.59 ± 1.04 a	1.29 ± 0.30 a	—
	辛酸 Octanoic acid	对照 Control	21.55 ± 4.76 a	4.55 ± 0.58 a	8.02 ± 4.02 a	2.23 ± 0.50 a	—
		轻度胁迫 Light	10.47 ± 8.95 b	2.34 ± 0.42 b	4.62 ± 0.91 a	1.79 ± 1.88 a	—
		重度胁迫 Severe	5.74 ± 1.48 b	1.87 ± 0.76 b	2.65 ± 0.97 a	0.94 ± 0.79 a	—
	己酸 Hexanoic acid	对照 Control	—	—	—	—	—
		轻度胁迫 Light	—	—	2.11 ± 0.24	—	5.93 ± 3.21 a
		重度胁迫 Severe	—	—	—	—	9.57 ± 6.44 a
	苯甲酸 Benzoic acid	对照 Control	—	—	—	—	8.07 ± 3.17 a
		轻度胁迫 Light	—	—	—	—	—
		重度胁迫 Severe	—	—	—	—	23.51 ± 16.36 a
酮类 Ketones	异辛酸 2-ethyl-Hexanoic acid	对照 Control	—	—	—	—	1.06 ± 0.34 b
		轻度胁迫 Light	—	—	—	—	2.16 ± 0.50 b
		重度胁迫 Severe	—	—	—	—	5.37 ± 2.41 a
	大马酮 Damascone	对照 Control	8.90 ± 5.34 a	19.85 ± 7.82 a	21.49 ± 7.29 a	33.92 ± 14.39 a	32.46 ± 18.95 a
		轻度胁迫 Light	11.22 ± 4.91 a	31.30 ± 9.65 a	31.30 ± 9.65 a	33.29 ± 5.15 a	26.62 ± 5.76 a
		重度胁迫 Severe	14.56 ± 3.60 a	24.16 ± 7.76 a	33.29 ± 4.89 a	19.38 ± 7.26 a	13.69 ± 2.65 a
	2-吡咯烷酮 2-Pyrrolidinone	对照 Control	1.39 ± 0.19 a	0.94 ± 0.62 a	1.32 ± 0.33 a	1.03 ± 0.45 a	1.11 ± 0.90 b
		轻度胁迫 Light	1.26 ± 0.19 a	1.29 ± 0.27 a	1.29 ± 0.19 a	1.04 ± 0.47 a	2.02 ± 1.61 b
		重度胁迫 Severe	1.14 ± 0.14 a	0.57 ± 0.08 a	0.70 ± 0.17 b	0.71 ± 0.19 a	4.79 ± 0.83 a
	1-乙酰-2-吡咯烷酮 N-Acetylpyrrolidinone	对照 Control	2.50 ± 1.35 a	2.06 ± 1.04 a	2.60 ± 0.23 a	3.04 ± 1.71 a	5.14 ± 0.54 a
		轻度胁迫 Light	2.46 ± 1.70 a	3.00 ± 1.74 a	3.00 ± 0.94 a	2.97 ± 0.82 a	7.11 ± 1.20 a
		重度胁迫 Severe	2.50 ± 0.24 a	2.00 ± 1.68 a	1.92 ± 0.77 a	1.80 ± 0.29 a	—
	仲辛酮 2-Octanone	对照 Control	—	—	—	—	2.54 ± 0.86 a
		轻度胁迫 Light	1.87 ± 0.71 a	—	—	—	3.86 ± 0.98 a
		重度胁迫 Severe	1.51 ± 0.13 a	1.59 ± 0.15	—	1.23 ± 0.41	—
	4-甲基苯戊酮 1-(4-methylphenyl)-1-Pentanone	对照 Control	—	—	0.77 ± 0.33 a	1.75 ± 0.25 a	2.01 ± 0.37 a
		轻度胁迫 Light	—	1.23 ± 0.18	1.23 ± 0.42 a	1.48 ± 0.41 a	2.12 ± 1.55 a
		重度胁迫 Severe	—	—	0.73 ± 0.17 a	0.67 ± 0.22 b	—

升趋势。花后 95 d, 重度胁迫乙酸含量显著高于对照, 是对照的 2.28 倍, 轻度胁迫和对照无差异, 表明过重的水分胁迫会加强乙酸带来的香气缺陷。水分胁迫提高了具有奶酪气味的己酸和温和气味的异辛酸的含量。酮类物质中, 大马酮具有玫瑰花香, 是‘玫瑰香’葡萄主要的酮类物质。大马酮相对含量变化趋势表现为先上升后下降。花后 95 d, 轻度胁迫和重度胁迫大马酮含量分别降低了 17.99%和 57.83%, 说明水分胁迫不利于大马酮的积累。

2.3.5 发育过程中主要酚类和其他类挥发性物质

‘玫瑰香’葡萄果实发育过程中酚类和其他挥发性化合物种类较为复杂, 且含量低(表 8)。酚类化合物中, 2,4 - 二叔丁基苯酚含量较高。其他类化合物中, 戊酸酐和对苯二甲醚含量较高。

表 8 水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实主要酚类和其他类挥发性物质含量的影响							
Table 8 Effects of water stress on the main phenols and others content of ‘Muscat Hamburg’ grape during maturity $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$							
种类	化合物名称	处理	不同时期相对含量 Relative content				
Species	Compound name	Treatment	55 d	65 d	75 d	85 d	95 d
酚类 Phenols	2,4 - 二叔丁基苯酚	对照 Control	—	3.02 ± 1.43 a	—	3.32 ± 1.81	—
	2,4-Di-tert-butylphenol	轻度胁迫 Light	2.53 ± 1.06	2.56 ± 0.23 a	3.03 ± 0.49	—	—
		重度胁迫 Severe	—	—	—	—	—
	3,5 - 二叔丁基苯酚	对照 Control	—	—	—	—	—
	3,5-Di-tert-butylphenol	轻度胁迫 Light	—	—	—	—	—
		重度胁迫 Severe	2.82 ± 0.83	3.15 ± 0.59	3.55 ± 1.82	—	—
	2 - (1, 1 - 二甲基乙基)	对照 Control	—	—	—	—	3.18 ± 0.62
	- 6 - (1 - 甲基乙基)苯	轻度胁迫 Light	—	—	—	—	—
	酚	重度胁迫 Severe	—	—	—	—	—
	2-(1,1-Dimethylethyl)-6						
	-(1-methylethyl)phenol						
	4,6 - 二叔丁基间苯二	对照 Control	—	—	—	—	—
	酚	轻度胁迫 Light	—	—	—	—	9.16 ± 2.55
	4,6-di-tert-Butylresorcin	重度胁迫 Severe	—	—	—	—	—
	ol						
其他 Others	3,5 - 二乙基 - 苯酚	对照 Control	—	—	—	—	—
	3,5-diethyl-Phenol	轻度胁迫 Light	—	—	—	—	1.47 ± 0.97
		重度胁迫 Severe	—	—	—	—	—
	2,1,3 - 苯并噻二唑	对照 Control	1.14 ± 0.13 a	2.08 ± 0.22 a	1.48 ± 0.21 a	3.35 ± 1.53 a	—
	2,1,3-Benzothiadiazole	轻度胁迫 Light	1.62 ± 0.93 a	1.89 ± 0.28 a	—	3.87 ± 0.72 a	5.47 ± 1.18
		重度胁迫 Severe	1.69 ± 0.21 a	2.34 ± 0.68 a	2.17 ± 0.38 a	2.55 ± 0.30 a	—
	戊酸酐	对照 Control	4.67 ± 2.02 a	1.95 ± 0.33 a	—	1.96 ± 0.17	—
	Valeric anhydride	轻度胁迫 Light	4.19 ± 1.46 a	2.21 ± 0.90 a	2.06 ± 0.64 a	—	—
		重度胁迫 Severe	2.71 ± 0.93 a	3.11 ± 0.49 a	0.73 ± 0.32 b	—	—
	对苯二甲醚	对照 Control	—	2.39 ± 0.72 a	2.35 ± 0.38 a	4.81 ± 0.73 a	4.25 ± 0.44 a
	1,4-dimethoxy-Benzene	轻度胁迫 Light	2.26 ± 1.34	2.35 ± 1.37 a	3.05 ± 0.71 a	5.18 ± 1.44 a	—
		重度胁迫 Severe	—	2.89 ± 0.31 a	3.14 ± 1.43 a	3.35 ± 1.08 a	3.97 ± 1.24 a
	丙基 - 环丙烷	对照 Control	—	—	—	0.73 ± 0.44 a	—
	Propyl-Cyclopropane	轻度胁迫 Light	—	—	0.81 ± 0.37 a	—	4.04 ± 1.32 a
		重度胁迫 Severe	0.52 ± 0.06	—	0.61 ± 0.29 a	0.50 ± 0.11 a	5.49 ± 1.14 a
	丁醛肟	对照 Control	—	—	1.46 ± 0.15 b	2.08 ± 0.76 a	—
	Oxime butanal	轻度胁迫 Light	—	—	1.51 ± 0.18 b	2.38 ± 0.62 a	—
		重度胁迫 Severe	—	—	1.64 ± 0.14 a	1.20 ± 0.37 a	3.59 ± 0.88

2.4 水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄香气物质合成相关基因表达的影响

‘玫瑰香’葡萄果实在发育过程中 *VvGPPS* 表达量呈上升趋势(图 3)。在花后 75 ~ 95 d, 轻度胁迫的 *VvGPPS* 表达量均为最高, 其中花后 75 d 时轻度胁迫分别是对照和重度胁迫的 1.9 倍和 1.4 倍, 且与对照差异显著, 而花后 85 ~ 95 d 中重度胁迫表达量均为最低。说明适度水分胁迫有利于果实 *VvGPPS* 的表达, 而过重的水分胁迫则会抑制该基因的表达。

在果实发育过程中,各处理的 *VvRiLinNer* 的表达量总体呈下降趋势。其中,在花后 55 d,轻度胁迫和重度胁迫的 *VvRiLinNer* 的表达量均显著高于对照,而转色(花后 65 d)后对照的表达量大多高于轻度胁迫和重度胁迫。表明水分胁迫不利于成熟期果实 *VvRiLinNer* 的表达。

VvTPS 表达量在花后 55~95 d 表现为先下降后上升的趋势。花后 55 d,轻度胁迫的 *VvTPS* 表达量最高,而重度胁迫显著低于对照;花后 75~85 d,对照处于较低水平,轻度胁迫和重度胁迫显著高于对照。表明水分胁迫有利于成熟期果实 *VvTPS* 的表达。

类胡萝卜素裂解双加氧酶基因(*VvCCD1*)是类胡萝卜素降解为降异戊二烯类物质的关键基因。在花后 55~95 d, *VvCCD1* 表达量表现为先上升后下降的趋势;仅在花后 95 d 观察到轻度胁迫的 *VvCCD1* 表达量显著低于对照,其他时期无显著差异;而重度胁迫在花后 55、65 和 95 d 显著低于对照。表明水分胁迫不利于 *VvCCD1* 的表达。

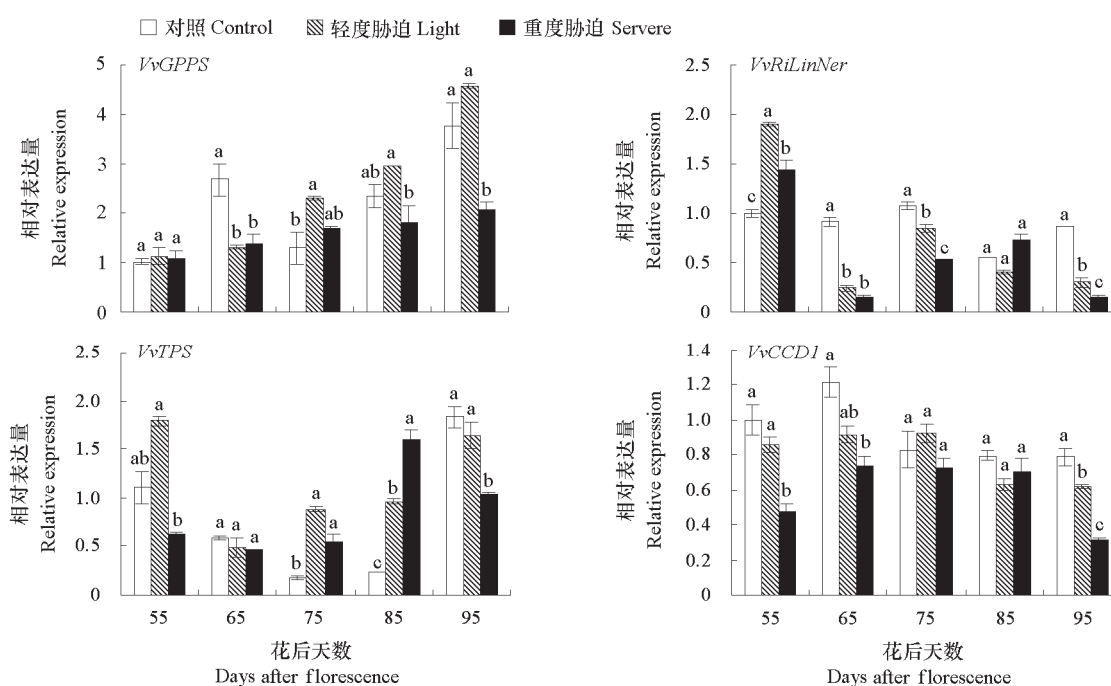


图3 水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实香气物质合成相关基因表达的影响

Fig. 3 Effect of water stress on volatile compounds biosynthetic related genes expression in 'Muscat Hamburg' grape berries

3 讨论

水分是影响葡萄果实品质的重要因素之一,适度水分胁迫有利于提高水分利用率,抑制植株营养生长,促进葡萄果实品质形成(Acevedo-Opazo et al., 2010)。Pastenes等(2014)研究发现,轻度水分胁迫会加速葡萄转色期时的糖积累速率,但不影响采收期果实的糖含量,而重度水分胁迫会降低糖转运蛋白的丰度,从而抑制果实中糖积累。严重的水分胁迫还会降低葡萄叶片的光合能力,从而导致葡萄果实中含糖量降低(姜玉穗等, 2018)。Edwards和Clingleffer(2013)研究表明水分胁迫可促进葡萄果实中可滴定酸的降解,而本研究中发现,短期水分胁迫下可滴定酸浓度显著高于对照,这可能是水分胁迫抑制果实体积增长引起的,采收期可滴定酸含量无差异表明,水分胁迫

加速了可滴定酸的降解。水分胁迫降低了葡萄果实的百粒质量, 这与王生海等(2019)的研究结果一致。Bonghi 等(2012)通过对水分胁迫下‘Raboso Piave’葡萄酚类化合物组分及基因表达量进行分析, 结果表明, 水分胁迫可有效提高葡萄果实黄酮醇和白藜芦醇等酚类物质的含量, 而 Niculcea 等(2014)等观察到水分胁迫下‘Graciano’葡萄酚类物质含量与对照相比无明显差异, 表明不同葡萄品种对水分胁迫敏感性不同。本研究中水分胁迫对‘玫瑰香’葡萄果实酚类物质影响不显著。

果实中不同类型香气化合物对水分胁迫的敏感程度不同, 其中酚类和酸类化合物最敏感, 水分胁迫对两类化合物含量的影响范围分别为 18.55%~234.28%和 13.43%~173.15%; 萜烯类化合物最不敏感, 水分胁迫最大仅影响 24.35%。酮类和萜类化合物的种类随着水分胁迫程度的增大而减少, 但不同的是萜烯类化合物含量呈增加趋势。本研究中轻度胁迫的香气总量显著高于其他两个处理, 结合果实基本品质指标来看, 水分胁迫下香气总量的提升并非是通过加速果实成熟实现的。萜类化合物是呈现玫瑰花香气味的主要物质。葡萄果实成熟过程中大多数萜类物质含量呈上升趋势(Wang et al., 2019), 其中芳樟醇是‘玫瑰香’葡萄果实成熟过程中重要呈味物质(Fenoll et al., 2009)。本研究表明芳樟醇和 α -萜品醇是‘玫瑰香’葡萄果实发育过程中含量最高的两种萜类化合物。芳樟醇含量随着水分胁迫程度的增加而增加, 表明水分胁迫能提高‘玫瑰香’葡萄果实芳樟醇的含量。大马酮是‘玫瑰香’果实中含量最高的酮类物质, 与对照相比, 两种水分胁迫‘玫瑰香’果实中大马酮含量分别降低了 17.99%和 57.81%, 说明水分胁迫并不利于大马酮在果实中的积累。牛早柱等(2019)研究表明醛类和萜类化合物是玫瑰香型葡萄果实中的主要挥发性化合物, 其中 2-己烯醛是含量最高, 本研究结果与之一致, 且随葡萄果实发育含量呈上升趋势。与对照相比, 轻度胁迫使果实中 2-己烯醛相对含量提高了 75.87%, 重度胁迫则下降了 48.52%。表明适度的水分胁迫有利于 2-己烯醛在葡萄果实中的积累。

VvGPPS 是单萜合成代谢途径中期的关键基因。本研究中‘玫瑰香’葡萄果实中 *VvGPPS* 表达量随成熟呈持续上升趋势, 这与 Wen 等(2015)的研究结果一致, 其中轻度胁迫上调了 *VvGPPS* 的表达, 而重度胁迫下调了 *VvGPPS* 的表达, 表明适度水分胁迫可促进‘玫瑰香’果实中 *VvGPPS* 的表达, 重度水分胁迫则不利于 *VvGPPS* 的表达。*VvRiLinNer* 是单萜合成代谢途径下游的关键基因。本研究中‘玫瑰香’果实在转色后 *VvRiLinNer* 的表达量呈先上升后下降的趋势, 这与王慧玲等(2019)研究结果一致。Zhu 等(2014)研究认为其调控因子较为复杂; 在本研究中, 葡萄果实转色后, 水分胁迫下调了该基因在果实中的表达量, 表明水分胁迫不利于 *VvRiLinNer* 在成熟期果实中的表达。植物中萜类化合物种类繁多是因为其合成酶的多样性, *VvTPS* 家族中存在几十种成员(Degenhardt et al., 2009)。问亚琴(2015)的研究表明, ‘小白玫瑰’葡萄果实 TPS-a 亚家族基因中仅 NM_001281134.1 (基因登录号) 表达量随着果实成熟呈上升表达趋势, 本研究表明 *VvTPS* 表达量呈现为先下降后上升的趋势, 尽管水分胁迫下的 *VvTPS* 表达量在采收期下调, 但在第二快速生长期, 其表达量显著高于对照, 因此水分胁迫可促进成熟过程中果实中该基因的表达。*VvCCDI* 是类胡萝卜素降解为降异戊二烯类物质的关键酶基因, Mathieu 等(2005)研究发现在果实转色前到转色后一周, *VvCCDI* 表达量呈上升趋势, 之后略有下降, 本研究结果与之一致。本研究中花后 75~85 d 时水分胁迫 *VvCCDI* 表达量与对照无差异, 其余各时期均为对照的表达量最高, 说明水分胁迫不利于葡萄果实中 *VvCCDI* 的表达。

4 结论

综上,与对照相比,适度水分胁迫可有效提高‘玫瑰香’葡萄果实挥发性化合物的种类和含量,有利于果实品质的提升。黎明前叶片水势控制在 $-0.4 \sim -0.6$ MPa可显著上调果实 *VvGPPS* 的表达;水分胁迫处理有利于 *VvTPS* 在果实中的表达,但不利于 *VvRiLinNer* 和 *VvCCD1* 的表达。

References

- Acevedo-opazo C, Ortega-farias S, Fuentes S. 2010. Effects of grapevine (*Vitis vinifera* L.) water status on water consumption, vegetative growth and grape quality: an irrigation scheduling application to achieve regulated deficit irrigation. *Agricultural Water Management*, 97 (7): 956 – 964.
- Bindon K A, Dry P R, Loveys B R. 2007. Influence of plant water status on the production of C_{13} – norisoprenoid precursors in *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon grape berries. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55 (11): 4493 – 4500.
- Bonghi C, Rizzini F M, Gambuti A, Moio L, Chkaiban L, Tonutti P. 2012. Phenol compound metabolism and gene expression in the skin of wine grape (*Vitis vinifera* L.) berries subjected to partial postharvest dehydration. *Postharvest Biology and Technology*, 67: 102 – 109.
- Brillante L, Martínez-lüscher J, Kurtural S K. 2018. Applied water and mechanical canopy management affect berry and wine phenolic and aroma composition of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Syrah) in Central California. *Scientia Horticulturae*, 227: 261 – 271.
- Chaves M M, Santos T P, Souza C R, Ortuño M F, Rodrigues M L, Lopes C M, Maroco J P, Pereira J S. 2007. Deficit irrigation in grapevine improves water-use efficiency while controlling vigour and production quality. *Annals of Applied Biology*, 150 (2): 237 – 252.
- Cooper C M, Davies N W, Menary R C. 2009. Changes in some carotenoids and apocarotenoids during flower development in *Boronia megastigma* (Nees). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 57 (4): 1513 – 1520.
- Degenhardt J, Köllner T G, Gershenzon J. 2009. Monoterpene and sesquiterpene synthases and the origin of terpene skeletal diversity in plants. *Phytochemistry*, 70 (15 – 16): 1621 – 1637.
- D'onofrio C, Matarese F, Cuzzola A. 2018. Effect of methyl jasmonate on the aroma of Sangiovese grapes and wines. *Food Chemistry*, 242: 352 – 361.
- Edwards E J, Clingeleffer P R. 2013. Interseasonal effects of regulated deficit irrigation on growth, yield, water use, berry composition and wine attributes of Cabernet Sauvignon grapevines. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 19 (2): 261 – 276.
- Fenoll J, Manso A, Hellin P, Ruiz L, Flores P. 2009. Changes in the aromatic composition of the *Vitis vinifera* grape Muscat Hamburg during ripening. *Food Chemistry*, 114 (2): 420 – 428.
- Fraga H, Malheiro A C, Moutinho P J, Santos J A. 2013. Future scenarios for viticultural zoning in Europe: ensemble projections and uncertainties. *Springer Berlin Heidelberg*, 57 (6): 909 – 925.
- Hu Hong-yuan, Wang Zhen-ping. 2017. Effects of drought stress on leaf water content and chlorophyll fluorescence parameters of Cabernet Sauvignon. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 31 (4): 124 – 130. (in Chinese)
- 胡宏远, 王振平. 2017. 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. *干旱区资源与环境*, 31 (4): 124 – 130.
- Leeuwen C, Darriet P. 2016. The impact of climate change on viticulture and wine quality. *Journal of Wine Economics*, 11 (1): 150 – 167.
- Liu G T, Chai F M, Wang Y, Jiang J Z, Duan W, Wang Y T, Wang F F, Li S H, Wang L J. 2018. Genome-wide identification and classification of HSF family in grape, and their transcriptional analysis under heat acclimation and heat stress. *Horticultural Plant Journal*, 4 (4): 133 – 143.
- Lou Yu-sui, Wang Shi-ping, Miao Yu-bin, Lü Zhong-wei, Wang Peng, Xu Guang-min. 2018. Effect of different irrigation thresholds on tree growth and fruit quality in ‘Kyoho’ grape. *Journal of Fruit Science*, 35 (1): 46 – 55. (in Chinese)
- 娄玉穗, 王世平, 苗玉彬, 吕中伟, 王 鹏, 许广敏. 2018. 不同灌溉阈值对‘巨峰’葡萄树体生长与果实品质的影响. *果树学报*, 35 (1): 46 – 55.
- Luan F, Wüst M. 2002. Differential incorporation of 1-deoxy-D-xylulose into (3S)-linalool and geraniol in grape berry exocarp and mesocarp. *Phytochemistry*, 60 (5): 451 – 459.

- Mathieu S, Terrier N, Procureur J, Bigey F, Günata Z. 2005. A carotenoid cleavage dioxygenase from *Vitis vinifera* L.: functional characterization and expression during grape berry development in relation to C₁₃ - norisoprenoid accumulation. *Journal of Experimental Botany*, 56 (420): 2721 - 2731.
- Niculcea M, López J, Sánchez-díaz M and Carmen A M. 2014. Involvement of berry hormonal content in the response to pre-and post-veraison water deficit in different grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 20: 281 - 291.
- Niu Zao-zhu, Chen Zhan, Zhao Yan-zhuo, Niu Shuai-ke, Wei Jian-guo, Yang Li-li. 2019. Analysis of aromatic components from the berries of fifteen grape varieties by GC - MS. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 34 (S1): 85 - 91.
- 牛早柱, 陈 展, 赵艳卓, 牛帅科, 魏建国, 杨丽丽. 2019. 15 个不同葡萄品种果实香气成分的 GC - MS 分析. *华北农学报*, 34 (S1): 85 - 91.
- Pastenes C, Villalobos L, Rios N, Reyesa F, Turgeonb R, Franck N. 2014. Carbon partitioning to berries in water stressed grapevines; the role of active transport in leaves and fruits. *Environmental & Experimental Botany*, 107: 154 - 166.
- Santesteban L G, Miranda C, Royo J B. 2011. Regulated deficit irrigation effects on growth, yield, grape quality and individual anthocyanin composition in *Vitis vinifera* L. cv. ‘Tempranillo’. *Agricultural Water Management*, 98 (7): 1171 - 1179.
- Sun L, Zhu B Q, Sun X R, Xu X Q, Zhang G J, Yan A L, Xu H Y. 2015. Monoterpene accumulation and its biosynthesis: gene transcript profiles of two grape cultivars during berry development. *Acta Horticulturae*, 1082: 37 - 42.
- Tao Yong-sheng, Liu Ji-bin, Lan Yuan-yuan, Chen Chao-qi, Li Ai-hua. 2016. Instrumental and sensory aroma analysis of noble-rot wine from artificial botrytized grapes. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 47 (2): 270 - 279, 315. (in Chinese)
- 陶永胜, 刘吉彬, 兰圆圆, 陈超奇, 李爱华. 2016. 人工贵腐葡萄酒香气的仪器分析与感官评价. *农业机械学报*, 47 (2): 270 - 279, 315.
- Wang Hui-ling, Wang Xiao-yue, Yan Ai-ling, Sun Lei, Zhang Guo-jun, Ren Jian-cheng, Xu Hai-ying. 2019. The accumulation of monoterpenes and the expression of its biosynthesis related genes in ‘Aishen Meigui’ grape berries cultivated in different trellis systems during ripening stage. *Scientia Agricultura Sinica*, 52 (7): 1136 - 1149. (in Chinese)
- 王慧玲, 王晓玥, 闫爱玲, 孙 磊, 张国军, 任建成, 徐海英. 2019. 不同架式‘爱神玫瑰’葡萄果实成熟期间单萜积累及相关基因的表达. *中国农业科学*, 52 (7): 1136 - 1149.
- Wang J F, Abbey T, Kozak B, Madilao L L, Tindjau R, Nin D J, Castellarin S D. 2019. Evolution over the growing season of volatile organic compounds in Viognier (*Vitis vinifera* L.) grapes under three irrigation regimes. *Food Research International*, <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2019.108512>.
- Wang Ji-yuan, Feng Jiao, Hou Xu-dong, Tao Jian-min. 2016. Effects of CPPU on aroma components and biosynthetic genes expression in ‘Shine Muscat’ grapes. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 39 (6): 915 - 923. (in Chinese)
- 王继源, 冯 娇, 侯旭东, 陶建敏. 2016. CPPU 对‘阳光玫瑰’葡萄品质及香气合成相关基因表达的影响. *南京农业大学学报*, 39 (6): 915 - 923.
- Wang Sheng-hai, Yang Wei-wei, Rong Xin-min, Chang Fei-yan, Zhu Jing-jing, Zhang Xiao-yun, Liu Huai-feng. 2019. Effects of training system and water stress on the photosynthetic characteristics of Zixiang Seedless grape leaves based on photosynthetic models. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 37 (4): 452 - 459. (in Chinese)
- 王生海, 杨伟伟, 容新民, 常飞燕, 朱敬敬, 张晓云, 刘怀锋. 2019. 整形和水分胁迫对紫香无核葡萄叶片光合特性的影响. *石河子大学学报 (自然科学版)*, 37 (4): 452 - 459.
- Wang Zhi-qun, Duan Chang-qing, Zhu Bao-qing, Wu Yu-wen, Tu Cui, Pan Qiu-hong. 2011. Relationship between (-) - α -terpineol accumulation and *Vter* expression in grape berries. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (11): 2187 - 2192.
- 王志群, 段长青, 朱保庆, 吴玉文, 涂 崔, 潘秋红. 2011. 葡萄果实中 (-) - α - 萜品醇的积累与其合成酶基因 *Vter* 表达的关系. *园艺学报*, 38 (11): 2187 - 2192.
- Wen Y Q, Zhong G Y, Gao Y, Lan Y B, Duan C Q, Pan Q H. 2015. Using the combined analysis of transcripts and metabolites to propose key genes for differential terpene accumulation across two regions. *BMC Plant Biology*, <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0631-1>.
- Wen Ya-qin. 2015. Accumulation of free and glycosidically-bound terpenes and its transcriptional regulation in wine grapes [Ph. D. Dissertation]. Beijing: China Agricultural University. (in Chinese)

- 问亚琴. 2015. 酿酒葡萄果实游离态和糖苷结合态萜烯的积累及其转录调控[博士学位论文]. 北京: 中国农业大学.
- Xi Ben, Liu Qiao-zhen, Lü Dan-gui, Xu Wei-rong, Wang Zhen-ping, Dai Hong-jun. 2019. Effects of water stress on expression of genes related to resveratrol biosynthesis in grape berries. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 33 (8): 1490 – 1500. (in Chinese)
- 席 奔, 柳巧祺, 吕丹桂, 徐伟荣, 王振平, 代红军. 2019. 水分胁迫对葡萄果实白藜芦醇合成相关基因表达的影响. *核农学报*, 33 (8): 1490 – 1500.
- Yang Chang-yu, Zhang Rui, Lin Bao-jun, Wang Teng-fei, Wang Chun-hong. 2020. Review of effects of water stress on fruit quality of table grapes. *Agricultural Engineering*, 10 (1): 86 – 91. (in Chinese)
- 杨昌钰, 张 芮, 蔺宝军, 王腾飞, 王春宏. 2020. 水分胁迫对鲜食葡萄果实品质影响的研究进展. *农业工程*, 10 (1): 86 – 91.
- Yuan J H, Dai Z W, Zhao J Y, Li S H. 2009. Distribution of newly fixed ^{14}C -photoassimilate under deficit irrigation and half-root stress in peach trees. *Plant Science*, 177 (6): 691 – 697.
- Yue Yuan, Liu Jing, Zhang Cun-zhi. 2018. Optimization of extraction conditions of volatile compounds from Muscat by HS-SPME-GC-MS. *China Brewing*, 37 (10): 171 – 176. (in Chinese)
- 岳 圆, 刘 晶, 张存智. 2018. HS-SPME-GC-MS 分析玫瑰香葡萄中挥发性物质的萃取条件优化. *中国酿造*, 37 (10): 171 – 176.
- Zhang Q Y, Feng C, Li W H, Qu Z H, Zeng M, Xi W P. 2019. Transcriptional regulatory networks controlling taste and aroma quality of apricot (*Prunus armeniaca* L.) fruit during ripening. *BioMed Central*, <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5424-8>.
- Zhou Xiao-fang, Zhang Fu-qing, Liu Jian-fu, Zhang Jun, Lü Wen, Yu Ran. 2014. Progress in research of cultivation technique of the Muscat Hamburg grape in China. *Tianjin Agricultural Sciences*, 20 (6): 97 – 102. (in Chinese)
- 周晓芳, 张福庆, 刘建福, 张 军, 吕 文, 俞 然. 2014. 我国玫瑰香葡萄品种栽培技术研究进展. *天津农业科学*, 20 (6): 97 – 102.
- Zhu B Q, Cai J, Wang Z Q, Xu X Q, Duan C Q, Pan Q H. 2014. Identification of a plastid-localized bifunctional nerolidol/linalool synthase in relation to linalool biosynthesis in young grape berries. *International Journal of Molecular Sciences*, 15 (12): 21992 – 22010.