

# 缓解葡萄非生物胁迫的物质研究进展

李玉斌, 郝燕, 朱燕芳, 常强, 任家玄

(甘肃省农业科学院林果花卉研究所, 甘肃 兰州 730070)

**摘要:** 葡萄的生长发育易受非生物胁迫的影响。为探究一些物质在抵御葡萄非生物胁迫中的作用, 总结了生物刺激素、植物生长调节剂、内源性保护物质、外源调节物质和抗氧化物质等在提高葡萄非生物胁迫耐受性中的机制, 重点讨论了以上物质在促进葡萄根系生长、激素平衡和抗氧化系统方面的潜力, 强调了信号传导、抗氧化酶和非酶抗氧化剂通过清除 ROS, 提高了葡萄对非生物胁迫耐受性的机制。

**关键词:** 葡萄; 非生物胁迫; ROS; 抗氧化物质

**中图分类号:** S663.1

**文献标志码:** A

**文章编号:** 2097-2172(2024)11-0988-06

**doi:** 10.3969/j.issn.2097-2172.2024.11.002

## Research Progress of Substances for Alleviating Abiotic Stress in Grapes

LI Yubin, HAO Yan, ZHU Yanfang, CHANG Qiang, REN Jiakuan

(Institute of Fruit and Floriculture Research, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

**Abstract:** The growth and development of grapes are susceptible to abiotic stress. To summarize the role of some substances in resisting grape abiotic stress, this review mainly discusses the mechanism of biological stimulants, plant growth regulators, endogenous and exogenous protective substances, antioxidant substances, etc., in improving grape abiotic stress tolerance. It focuses on the potential of the aforementioned substances in promoting grape root growth, hormone balance, and the antioxidant system, emphasizing the mechanisms by which signaling pathways, antioxidant enzymes, and non-enzymatic antioxidants enhance grape tolerance to abiotic stress by scavenging ROS.

**Key words:** Grape; Abiotic stress; ROS; Antioxidant substance

葡萄(*Vitis vinifera* L.)作为一种具有重要经济价值的果树, 因其丰富的营养成分和卓越的风味在鲜食和葡萄酒酿造中发挥着至关重要的作用。然而, 葡萄的生长和品质经常会受到非生物胁迫的影响, 如干旱、盐碱以及极端温度等, 严重制约着葡萄的生长发育及产量<sup>[1]</sup>。因此, 探究能够有效提升葡萄应对非生物胁迫的各种物质对葡萄的生产具有重要意义。

目前, 已经发现多种物质在应对葡萄非生物胁迫的耐受性方面具有显著的潜力, 主要包括生物刺激素、植物生长调节剂、内源性保护物质、外源调节物质以及抗氧化物质。生物刺激素, 如褐藻提取物、蛋白水解物、腐殖酸与黄腐酸、木霉、丛枝菌根菌以及硅等, 能有效提升葡萄的品

质, 并增强其对非生物胁迫的耐受性<sup>[2]</sup>。植物生长调节剂脱落酸(Abscissic Acid, ABA)和赤霉素(Gibberellins, GA<sub>3</sub>)在调控葡萄的生长发育以及提高其对非生物胁迫的适应性方面起着至关重要的作用。同时, 内源性保护物质, 包括热休克蛋白(Heat Shock Proteins, HSPs)和脯氨酸(Proline, Pro), 在植物对非生物胁迫的耐受性中扮演着核心角色。此外, 外源褪黑素(Melatonin, MT)在特定胁迫条件下对葡萄具有保护作用, 而外源调节物质, 如γ-氨基丁酸(GABA)、水杨酸(SA)和油菜素内酯(BR)等在减轻盐胁迫对葡萄生长抑制方面具有积极效果<sup>[3]</sup>。通常, 植物通过合成一系列抗氧化化合物来增强其对环境胁迫的耐受性, 是植物适应性进化中的关键机制之一<sup>[4]</sup>。葡萄通过合成抗氧

收稿日期: 2024-06-26; 修订日期: 2024-09-21

基金项目: 甘肃省农业科学院科研条件建设及成果转化项目(2021GAAS47); 甘肃省科技计划项目(21JR7RA729)。

作者简介: 李玉斌(1991—), 男, 甘肃民勤人, 助理研究员, 硕士, 主要从事葡萄栽培与育种研究工作。Email: 286149289@qq.com。

通信作者: 郝燕(1973—), 女, 陕西绥德人, 研究员, 硕士, 主要从事葡萄栽培与育种研究工作。Email: 371413071@qq.com。

化酶系统和非酶性抗氧化剂来增强其对环境胁迫的耐受性, 有助于保护葡萄免受氧化损伤。抗氧化物质的积累还与葡萄果实的成熟过程密切相关, 影响着果实的品质和葡萄酒的风味。以往对葡萄适应非生物胁迫的物质研究较多, 但目前缺乏系统性的总结类综述。因此, 我们总结了一些物质在缓解葡萄非生物胁迫中的作用机制及其应用效果, 旨在为葡萄栽培提供科学的管理策略, 以增强葡萄对环境胁迫的适应性, 并推动葡萄产业的可持续发展。

## 1 生物刺激素

生物刺激素为一系列的天然物质, 能有效地提升植物应对非生物胁迫的能力。在应对干旱、高盐以及极端温度等不利环境条件时, 生物刺激素有助于维持葡萄的正常生长和优化果实品质。同时, 生物刺激素在调节植物激素水平、增强抗氧化防御系统、改善根系架构以及促进养分吸收等方面具有多重作用, 从而在非生物胁迫条件下为葡萄提供了一种有效的保护措施。

### 1.1 褐藻提取物

液体海藻提取物是从海藻生物中采用不同的制造技术生产的。海藻根据颜色分为三类, 红藻、褐藻和绿藻, 使用最广泛的是褐藻, 富含生物活性酚类元素<sup>[5]</sup>。褐藻提取物通过调节一些相关转运体的转录, 改变养分的吸收和同化, 抑制胁迫诱导的反应, 从而影响植物内源激素平衡<sup>[6]</sup>。因此, 褐藻提取物能够显著提升葡萄对非生物胁迫的耐受性, 主要归因于两方面的协同作用, 一是调节内部激素水平, 优化其对生长调节和胁迫响应的机制; 二是增强抗氧化防御系统, 减少因胁迫产生的过量活性氧(Reactive oxygen species, ROS)对细胞造成的损伤。研究显示, 在干旱胁迫和缺水条件下, 叶面施用褐藻提取物能够有效促进葡萄叶片水势和气孔动力学恢复<sup>[7]</sup>。同时, 褐藻提取物通过促进葡萄根系的生长发育进而增强了葡萄的抗旱性。

### 1.2 蛋白水解物

蛋白水解物是多肽、寡肽和氨基酸的混合物, 因其丰富的氨基酸和肽类化合物在促进植物生长和增强非生物胁迫的耐受性方面发挥着至关重要的作用。Parrado 等<sup>[8]</sup>发现, 羽扇豆中的有机物质

和高钙发酵乳能够增加苯丙素途径合成的次级代谢产物的能力, 进而提高了葡萄在逆境条件下的抗性。同时, 蛋白水解物可以调节参与营养物质运输基因的表达, 以及 ROS 的信号传导和代谢, 从而增强葡萄对水分亏缺的耐受性<sup>[9]</sup>。

蛋白水解物通过直接提供葡萄生长所必需的氨基酸和肽类, 不仅加速了葡萄的生长发育, 而且显著提升了其对盐度胁迫的抵抗力。此外, 蛋白水解物通过促进土壤团粒结构的形成, 增加了土壤的孔隙率, 从而提高了土壤的持水能力和通气性, 对葡萄根系的扩展和更深入生长具有显著的促进作用<sup>[9]</sup>。

### 1.3 腐植酸和黄腐酸

腐殖质根据其溶解度分为腐植酸和黄腐酸<sup>[10]</sup>。腐植酸和黄腐酸作为土壤有机质的关键组成部分, 有助于调节土壤 pH、增加土壤阳离子交换量以及提高土壤中营养物质的生物可利用性<sup>[11]</sup>。腐植酸和黄腐酸能激发葡萄的抗氧化防御系统, 减少胁迫条件下产生的氧化损伤, 保护葡萄免受非生物胁迫的负面影响。研究发现, 黄腐酸在逆境条件下会积累更多的酚类化合物, 并能提高肉桂酸-4-羟化酶(C<sub>4</sub>H)、氨解酶(PAL)和 4-香豆酸-辅酶 a 连接酶(4CL)的活性以及与苯丙类生物合成相关基因 4CL、STS、PAL、C<sub>4</sub>H、ROMT 和 CHS 的上调表达, 进而降低非生物胁迫对葡萄的影响<sup>[12]</sup>。

### 1.4 木霉

木霉可以通过与植物根系建立互惠共生关系, 显著促进植物的生长和发育。首先木霉通过促进葡萄生长和重新诱导根和芽基因的表达, 从而改善养分和水分的获取条件, 有效地抵御干旱和高盐环境胁迫<sup>[13]</sup>。同时, 木霉会分泌生长素类物质, 诱导植株产生系统性抗性, 增强了葡萄对逆境的适应能力。此外, 木霉还能改善土壤结构, 促进有益微生物群落的多样性, 从而为葡萄根系创造了一个更加适宜的生长环境。

### 1.5 丛枝菌根真菌

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是一组重要的土壤微生物, 可以与葡萄根系建立共生关系。AMF 显著提高葡萄对土壤中磷和氮元素的获取, 直接促进了葡萄植株的生长和果实的发育。同时, 葡萄园-活菌群和植物-微生物相互作用会影响土壤的生物质量, 改变葡萄对

变化环境的适应,进而影响葡萄酒的品质及对非生物胁迫的抗性<sup>[14]</sup>。研究表明,在接种 AMF 后,葡萄植株叶片中挥发性有机化合物香叶醇、(E)-2-己烯醛、3-己烯醛、苯甲醛和水杨酸甲酯等的含量增加,提高了防御病原菌攻击或水分胁迫的能力<sup>[15]</sup>。同时,AMF 通过改善根系结构、增加根系表面积以及促进根系对水分的吸收,帮助葡萄植株在非生物胁迫条件下维持正常的生长代谢<sup>[16]</sup>。

### 1.6 硅

硅的施用能够显著增强葡萄植株的结构完整性,增强了细胞壁的机械强度和稳定性,从而提高了其对各种非生物胁迫的耐受性<sup>[17]</sup>。研究发现,与受干旱影响的葡萄植株相比,严重干旱条件下的壳聚糖+硅处理(硅 125 mg/L,壳聚糖 250 mg/L 和硅 125 mg/L+壳聚糖 250 mg/L)对细胞超微结构有改善作用<sup>[18]</sup>。此外,硅能够提高过氧化物酶的活性,有效地清除 ROS,降低冻害对葡萄叶片和土壤环境的影响。

## 2 植物生长调节剂

植物生长调节剂通过调控葡萄内部的生理反应,优化葡萄对环境变化的响应机制,从而增强其适应性。在非生物胁迫条件下,植物生长调节剂通过调节激素水平,如脱落酸(ABA)和赤霉素(GA<sub>3</sub>),影响气孔的开启和关闭,进而调节水分的蒸腾损失,增强葡萄对水分胁迫的耐受性,为葡萄提供更坚实的生长基础。

### 2.1 脱落酸(ABA)

ABA 是一种普遍存在的激素,在各种非生物胁迫中发挥作用。在葡萄气孔导度很低的情况下,叶片 ABA 含量显著增加,表明气孔关闭受到不同干旱强度的不同调节<sup>[19]</sup>。Degu 等<sup>[20]</sup>发现,当梅洛葡萄缺水时,气孔关闭可能由水力信号触发,而 ABA 有助于维持细胞的膨压,防止气孔过早打开。Kempa 等<sup>[21]</sup>研究显示,干旱胁迫下大量积累的 ABA 可以抵消盐诱导的光合作用下调,促进淀粉降解,进而协调碳水化合物的代谢。Wang 等<sup>[22]</sup>发现,在冷胁迫下,外源 ABA 施用 2 h 后降低了葡萄叶片的气孔导度;施用 14 d 后,葡萄表现出休眠深度增加,芽含水量减少的现象。此外,外源 ABA 通过诱导棉子糖家族低聚糖和半乳糖醇的积累提高了葡萄对冷胁迫的耐受性。

### 2.2 赤霉素(GA<sub>3</sub>)

GA<sub>3</sub>能够加速细胞的伸长,促进细胞的分裂,还会抑制果实成熟、侧芽休眠和衰老。在葡萄中,GA<sub>3</sub>不仅促进了葡萄的生长发育,还提高了其对低温胁迫的耐受性。已有研究显示,GA<sub>3</sub>通过促进细胞伸长,增强细胞壁的可塑性,帮助葡萄在低温条件下维持正常的生长速率和生理功能,进而增强了葡萄对寒冷环境的适应能力<sup>[23]</sup>。同时,GA<sub>3</sub>通过调节抗氧化系统的活性,维持光合作用和呼吸作用的正常进行,增强了葡萄对低温引起的氧化胁迫的抵抗力<sup>[24]</sup>。

## 3 内源性保护物质

内源性保护物质通过多种机制协同作用,增强了葡萄对不利环境条件的适应性和抵抗力。在葡萄中内源性保护物质主要包括脯氨酸(Pro)和外源褪黑素(MT),其通过稳定细胞结构、调节渗透压和清除活性氧(ROS)等方式,共同构成了葡萄的胁迫防御网络。

### 3.1 脯氨酸(Pro)

Pro 是一种关键的渗透调节物质,其主要作用是保持细胞内外渗透压的平衡,从而提升了植物的抗逆能力。同时,Pro 在清除自由基、降低细胞内酸性以及作为金属离子的螯合剂等方面也发挥着重要功能。研究表明,葡萄在遭受逆境胁迫时体内会大量积累 Pro,通过降低葡萄植株细胞的水势,显著增强了植株的吸水和保水能力<sup>[25]</sup>。Pro 能够有效地清除植株体内过量的 ROS 对葡萄的损伤。Pro 作为渗透调节物质,能够有效缓解水分胁迫带来的负面影响,维持葡萄植株细胞的膨压和正常生理活动。在盐胁迫条件下,Pro 通过增强抗氧化活性,充当渗透调节剂和 ROS 清除剂,稳定生物分子的结构,进而增强葡萄的耐盐性<sup>[26]</sup>。

### 3.2 外源褪黑素(MT)

MT 又称松果体素,是一种色氨酸的吲哚类衍生物,具有很强的抗氧化作用。通常,MT 可以缓解重金属、高盐、高温等逆境条件对植物的损害,赋予植物抵抗不良环境的能力<sup>[27]</sup>。研究表明,MT 通过提高 ROS 清除酶系统的活性以及抗氧化物质的含量来清除干旱胁迫引起的氧化损伤,从而增强葡萄植株的抗旱性<sup>[28]</sup>。研究表明,150 μM 外源 MT 通过调节抗氧化系统、光合系统和激素调节系



统来缓解晚霜冻胁迫对赤霞珠葡萄幼苗叶片的伤害<sup>[29]</sup>。Yang 等<sup>[30]</sup>发现, 施用外源 MT 缓解了盐碱胁迫导致的葡萄幼苗叶片叶绿素降解, 促进了可溶性糖和 Pro 含量的积累。此外, 外源 MT 增加了抗氧化酶的活性, 从而清除了盐和碱胁迫产生的 ROS, 延缓了叶片衰老, 增强了葡萄幼苗对盐和碱胁迫的耐受性。

#### 4 外源调节物质

外源调节物质如  $\gamma$ -氨基丁酸( $\gamma$ -aminobutyric acid, GABA)、水杨酸(Salicylic acid, SA)和油菜素内酯(Brassinosteroid, BR)等, 能够有效地减轻盐胁迫对葡萄生长发育的抑制作用。GABA 和 SA 在响应植物胁迫中起到信号分子的作用。BR 通过调节细胞伸长和分裂, 进而维持葡萄在盐胁迫下的生长发育。

##### 4.1 $\gamma$ -氨基丁酸(GABA)

GABA 是一种在植物体内发现的自由态四碳非蛋白氨基酸。当植物遭受低温胁迫时, GABA 的含量显著增加, 以适应不利的环境条件。在盐胁迫条件下, GABA 的合成增加, 其通过调节葡萄体内的碳氮平衡来缓解盐胁迫带来的压力<sup>[31]</sup>。低分子渗透调节物质如 GABA 等氨基酸、多元醇、有机酸产量的增加, 以及与细胞内稳态、ROS 的清除、结构蛋白稳定保护、渗透调节剂和转运蛋白等有关基因的表达上调, 减缓因缺水对葡萄造成的伤害<sup>[32]</sup>。

##### 4.2 水杨酸(SA)

低温冷害在葡萄成熟期前会导致叶片黄化和果实糖酸比下降, 进而降低葡萄的品质。王丽等<sup>[33]</sup>研究显示, 在抗寒锻炼期间对红地球葡萄幼苗叶面喷施 1.0 mmol/L 的外源 SA, 能显著提升其根系和茎部超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)的活性, 降低了细胞膜透性及丙二醛(MDA)含量, 进而增强其耐寒性。张永福等<sup>[34]</sup>研究发现, 在铝和干旱的双重胁迫下, 50  $\mu$ mol/L SA 处理能够调节葡萄根系的 ROS 代谢、抗氧化酶活性以及非酶促抗氧化系统, 提高了葡萄的耐旱能力。研究发现, 氯化镉处理下, SA 能显著降低葡萄根系的过氧化物生成, 防止根系活力及质膜上的  $H^+$ -AT-Pase 和  $Ca^{2+}$ -ATPase 活性的下降, 缓解了镉胁迫对葡萄生长造成的抑制现象<sup>[35]</sup>。总之, SA 在葡萄对

低温、干旱、盐和重金属等多种逆境胁迫的响应过程中都发挥了一定的调控作用。

##### 4.3 油菜素内酯(BR)

BR 是一类多羟基化合物, 其通过增强抗氧化酶活性, 减少脂质过氧化和叶绿素降解, 提高细胞持水力, 减轻植物对低温的损伤<sup>[36]</sup>。研究发现, BR 处理显著降低了盐胁迫对 Thompson 无籽葡萄幼苗叶片结构的负面影响, 同时, 2 mg/L BR 是增强 Thompson 无籽葡萄耐盐性的最佳浓度<sup>[37]</sup>。此外, Li 等<sup>[38]</sup>研究发现, 2, 4-表油菜素内酯(2, 4-Epibrassinolide, EBR)能有效缓解镉胁迫引起的氧化损伤, 增强了抗坏血酸-谷胱甘肽循环(AsA-GSH 循环)中的抗氧化酶活性, 进而改善葡萄幼苗的生长和光合作用。

#### 5 抗氧化物质

在干旱、高盐和低温条件下, 一系列酶促和非酶促抗氧化系统, 如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPx)和抗坏血酸(Ascorbic Acid, AA)等协同作用, 形成了葡萄细胞的防御屏障。抗氧化物质还能稳定细胞膜结构, 保护光合作用的关键组分, 从而维持葡萄在胁迫条件下的能量转换和代谢过程。

##### 5.1 抗氧化酶

SOD、CAT 和 GPx 的协同作用, 不仅有效地清除了葡萄细胞中的 ROS, 而且维持了细胞内环境的稳态, 保护了葡萄细胞免受氧化应激的损害<sup>[39]</sup>。在葡萄的抗氧化防御体系中, SOD 通过催化  $O_2^-$  的歧化反应, 将其转化为  $O_2$  和  $H_2O_2$ , 有效地降低了超氧自由基对葡萄细胞的潜在危害。随后, CAT 和 GPx 进一步地参与到 ROS 的清除过程中。CAT 通过将  $H_2O_2$  分解为  $H_2O$  和  $O_2$ , 进一步降低了细胞内的 ROS 水平<sup>[40]</sup>。而 GPx 则利用谷胱甘肽(Glutathione, GSH)作为电子供体, 中和  $H_2O_2$  以及其他脂溶性过氧化物, 为葡萄细胞提供了额外的保护层。

##### 5.2 非酶抗氧化物质

非酶抗氧化物质主要包括 AA 和类胡萝卜素。AA 能够有效地中和水相中的 ROS, 如  $O_2^-$  和  $H_2O_2$ , 参与多个酶促反应, 保护葡萄免受氧化伤害, 还对葡萄果实的色泽和风味有着积极的影响<sup>[41]</sup>。GSH 是一种多功能的硫醇化合物, 其通过巯基

(-SH) 基团与 ROS 反应, 有效地保护了葡萄细胞内的蛋白质和核酸免受氧化修饰<sup>[42]</sup>。类胡萝卜素能够淬灭单线态氧和捕获自由基, 减少光合作用过程中产生的 ROS, 从而保护葡萄免受光氧化胁迫。

## 6 结束语

葡萄的生长发育和品质易受非生物胁迫的影响。综合分析生物刺激素、植物生长调节剂、内源性保护物质以及抗氧化物质在提高葡萄对胁迫耐受性中的作用和效果, 这些物质通过调节植物生理和代谢, 增强了葡萄对干旱、高盐和极端温度的适应性和抵抗力。而对以上研究的局限性在于对这些物质在不同葡萄品种和胁迫条件下的作用机制研究较少。未来的研究需要深入挖掘这些物质的作用机制, 并结合遗传和分子生物学技术培育抵御非生物胁迫的葡萄新品种, 为葡萄的生产栽培和高产优质提供一定的理论基础。

## 参考文献:

- [1] 郝燕, 朱燕芳, 常强. 甘肃省鲜食葡萄产业发展路径探讨[J]. 寒旱农业科学, 2024, 3(4): 295-299.
- [2] CATALDO E, FUCILE M, MATTHI G B. Biostimulants in viticulture: a sustainable approach against biotic and abiotic stresses[J]. Plants, 2022, 11(2): 162.
- [3] LUAN L, ZHANG Z, XI Z, et al. Brassinosteroids regulate anthocyanin biosynthesis in the ripening of grape berries[J]. South African Journal of Enology and Viticulture, 2016, 34(2): 196-203.
- [4] 贾秀苹, 王莹, 卯旭辉, 等. 盐碱胁迫对植物的影响及抗性机制研究进展[J]. 寒旱农业科学, 2024, 3(7): 593-599.
- [5] BAJPAI S, SHUKLA P S, ASIYEDU S K, et al. A biostimulant preparation of brown seaweed *ascophyllum nodosum* suppresses powdery mildew of strawberry[J]. The Plant Pathology Journal, 2019, 35(5): 406-416.
- [6] SAEGER J D, PRAET S V, VEREECKE D, et al. Toward the molecular understanding of the action mechanism of *Ascophyllum nodosum* extracts on plants[J]. Journal of Applied Phycology, 2019, 32(1): 573-597.
- [7] MANCUSO S, BRIAND X, MUGNAI S, et al. Marine bioactive substances (IPA extract) improve foliar ion uptake and water stress tolerance in potted "*Vitis vinifera*" plants[J]. Advances in Horticultural Science, 2006, 20(2): 156-161.
- [8] PARRADO J, ESCUDERO-GILETE M L, FRIAZA V, et al. Enzymatic vegetable extract with bio-active components: Influence of fertiliser on the colour and anthocyanins of red grapes[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2007, 87(12): 2310-2318.
- [9] MEGGIO F, TREVISAN S, MANOLI A, et al. Systematic investigation of the effects of a novel protein hydrolysate on the growth, physiological parameters, fruit development and yield of grapevine (*Vitis vinifera* L., cv sauvignon blanc) under water stress conditions[J]. Agronomy, 2020, 10(11): 1785.
- [10] DERRIEN M, LEE Y K, PARK J E, et al. Spectroscopic and molecular characterization of humic substances(HS) from soils and sediments in a watershed: comparative study of HS chemical fractions and the origins[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2017, 24(20): 16933-16945.
- [11] ISLAM M A, MORTON D W, JOHNSON B B, et al. Adsorption of humic and fulvic acids onto a range of adsorbents in aqueous systems, and their effect on the adsorption of other species: A review[J]. Separation and Purification Technology, 2020, 247: 116949.
- [12] XU D, DENG Y, XI P, et al. Fulvic acid-induced disease resistance to *Botrytis cinerea* in table grapes may be mediated by regulating phenylpropanoid metabolism[J]. Food Chemistry, 2019, 286: 226-233.
- [13] LÓPEZ-BUCIO J, PELAGIO-FLORES R, HERRERA-ESTRELLA A. Trichoderma as biostimulant: exploiting the multilevel properties of a plant beneficial fungus[J]. Scientia Horticulturae, 2015, 196: 109-123.
- [14] TORRES N, YU R, KURTURAL S K. Inoculation with mycorrhizal fungi and irrigation management shape the bacterial and fungal communities and networks in vineyard soils[J]. Microorganisms, 2021, 9(6): 1273.
- [15] MASSA N, BONA E, NOVELLO G, et al. AMF communities associated to *Vitis vinifera* in an Italian vineyard subjected to integrated pest management at two different phenological stages[J]. Scientific Reports, 2020, 10: 9197.
- [16] LANDI L, FOGLIA R, MUROLO S, et al. The mycorrhizal status in vineyards affected by esca[J]. Journal of Fungi, 2021, 7(10): 869.
- [17] BAKHAT H F, BIBI N, ZIA Z, et al. Silicon mitigates biotic stresses in crop plants: A review[J]. Crop Protection, 2018, 104: 21-34.
- [18] FAROUK S, EL-METWALLY I M. Synergistic respons-

- es of drip-irrigated wheat crop to chitosan and/or silicon under different irrigation regimes[J]. *Agricultural Water Management*, 2019, 226: 105807.
- [19] TOMBESI S, NARDINI A, FRIONI T, et al. Stomatal closure is induced by hydraulic signals and maintained by ABA in drought-stressed grapevine[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 12449.
- [20] DEGU A, HOCHBERG U, WONG D, et al. Swift metabolite changes and leaf shedding are milestones in the acclimation process of grapevine under prolonged water stress[J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19: 1–17.
- [21] KEMPA S, KRASENSKY J, SANTO S D, et al. A central role of abscisic acid in stress-regulated carbohydrate metabolism[J]. *PLoS One*, 2008, 3(12): e3935.
- [22] WANG H, BLAKESLEE J J, JONES M L, et al. Exogenous abscisic acid enhances physiological, metabolic, and transcriptional cold acclimation responses in greenhouse-grown grapevines[J]. *Plant Science*, 2020, 293: 110437.
- [23] 何红红. 葡萄赤霉素氧化酶基因 *GA2ox*、*GA3ox* 和 *GA20ox* 家族的鉴定与 *GA2ox7* 的耐盐性功能分析[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2021.
- [24] 韦霞霞, 李玉梅, 李彦彪, 等. 葡萄抗寒性与韧皮部糖分及内源激素积累的相关性[J]. *西北农业学报*, 2021, 30(3): 386–394.
- [25] KISELEVA G K, ILINA I A, SOKOLOVA V V, et al. The role of proline in stress-protective responses of grape (*Vitis L.*) to low temperatures[J]. *Plodovodstvo i Vinogradarstvo Ūga Rossii*, 2023, 6(84): 108–120.
- [26] 陈涛. 干旱胁迫下不同浓度水杨酸对酿酒葡萄光合能力及抗旱水平的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2017.
- [27] 马成, 裴子琦, 白雪, 等. 植物褪黑素功能及其作用机制的研究进展[J]. *寒旱农业科学*, 2023, 2(10): 883–888.
- [28] NIU X, DEQING C, LIANG D. Effects of exogenous melatonin and abscisic acid on osmotic adjustment substances of ‘Summer Black’ grape under drought stress[J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2019, 295(2): 012012.
- [29] 李俊铎. 褪黑素缓解‘赤霞珠’萌芽期低温胁迫的分子机制[D]. 银川: 宁夏大学, 2023.
- [30] YANG Z, YANG X, WEI S, et al. Exogenous melatonin delays leaves senescence and enhances saline and alkaline stress tolerance in grape seedlings[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2024, 19(1): 2334511.
- [31] ZHAO M, LI J, SHI X, et al. Effects of exogenous plant regulators on growth and development of ‘Kyoho’ grape under salt alkali stress[J]. *Frontiers in Plant Sciences*, 2023, 14: 1274684.
- [32] ZHAN Z, ZHANG Y, GENG K, et al. Effects of vine water status on malate metabolism and  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) pathway-related amino acids in marselan (*Vitis vinifera L.*)[J]. *Grape Berries Foods*, 2023, 12(23): 4191.
- [33] 王丽, 王燕凌, 廖康. 外源水杨酸处理对全球红葡萄植株抗寒性的影响[J]. *新疆农业大学学报*, 2005, 28(2): 51–54.
- [34] 张永福, 牛燕芬, 彭声静, 等. 铝、旱双重胁迫下葡萄根系对水杨酸的生理响应[J]. *湖北农业科学*, 2015, 54(2): 364–369.
- [35] 邵小杰, 杨洪强, 冉昆, 等. 水杨酸对镉胁迫下葡萄根系质膜 ATPase 和自由基的影响[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(7): 1441–1447.
- [36] 郭学良. 外源喷施油菜素内酯对‘美乐’葡萄抗寒性的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2022.
- [37] EL-BANNA M F, AL-HUQAIL A A, FAROUK S, et al. Morpho-physiological and anatomical alterations of salt-affected thompson seedless grapevine (*Vitis vinifera L.*) to brassinolide spraying[J]. *Horticulturae*, 2022, 8(7): 568.
- [38] LI B, FU Y, LI X, et al. Brassinosteroids alleviate cadmium phytotoxicity by minimizing oxidative stress in grape seedlings: Toward regulating the ascorbate-glutathione cycle[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 299: 111002.
- [39] 吴久赞, 刘国宏, 徐桂香, 等. 葡萄耐热性研究进展[J/OL]. *分子植物育种*, 1–20(2023-03-07)[2024-10-21]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230306.1552.002.html>.
- [40] 陈丽靓. 不同葡萄砧木对 NaCl 胁迫的生理响应及抗盐砧木的筛选[D]. 石河子: 石河子大学, 2022.
- [41] WU P, LI B, LIU Y, et al. Multiple physiological and biochemical functions of ascorbic acid in plant growth, development, and abiotic stress response[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(3): 1832.
- [42] XU J, ZHENG A Q, XING X, et al. Transgenic *Arabidopsis* plants expressing grape glutathione s-transferase gene (*VvGSTF13*) show enhanced tolerance to abiotic stress[J]. *Biochemistry (Moscow)*, 2018, 83(6): 755–765.