植物营养与肥料学报 2013,19(6):1464-1470
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer doi: 10.11674/zwyf.2013.0622

叶面喷施脱落酸对桃果实着色及相关基因表达的影响

郭 磊,蔡志翔,张斌斌,许建兰,宋宏峰,马瑞娟*
(江苏省农业科学院园艺研究所,南京 210014)

摘要: 以"美香"桃为试材,于果实着色前用25 mg/L 的脱落酸(ABA)溶液喷施叶片,研究了 ABA 处理促进桃果皮着色的效果以及对果皮花色素苷合成相关基因表达的影响。结果表明,ABA 处理对果实单果重、可溶性固形物含量和固酸比影响不显著,但明显改善果实着色,果皮花色素苷含量增加了39.48%,果面光泽明亮度(L^*值)和色调角(h^*值)分别下降了6.86%和18.64%,红绿色差指标(a^*值)增大了134.19%。ABA 处理显著促进了查尔酮合成酶基因(*CHS*)的上调表达以及类黄酮葡萄糖苷转移酶基因(*UFGT*)、二氢黄酮醇4-还原酶基因(*DFR*)、花色素合成酶基因(*LDOX*)的提前表达。据此推测,ABA 可能参与了桃果实花色素苷合成的调控,对花色素苷合成具有促进作用。

关键词: 桃;脱落酸(ABA);着色;基因表达
中图分类号: S 662.1.601 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-505X(2013)06-1464-07

Effect of foliar application of ABA on fruit coloration and expression of some related genes in peach

GUO Lei, CAI Zhi-xiang, ZHANG Bin-bin, XU Jian-lan, SONG Hong-feng, MA Rui-juan*
(*Institute of Horticulture, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China*)

Abstract: To investigate of influence of ABA on coloration and expression of genes related to anthocyanin synthesis, a 25 mg/L of ABA solution was sprayed on peach before the peach coloring(cultivar, Meixiang). The results show that the foliar application of ABA(25 mg/L) has no significant effects on the fruit weight, mass fraction of soluble solids and total soluble sugar(TSS) - acid ratio in flesh, while can improve coloration and the content of anthocyanin by 39.48%. The ABA treatment decreases L^* and h^* values much, and increases a^* value. In addition, the ABA treatment up-regulates *CHS* expression and significantly accelerates *UFGT*, *DFR* and *LDOX* expression. These results indicate that ABA might be involved in the regulation of anthocyanin accumulation in peach and the improvement of the level of anthocyanin accumulation in peach.

Key words: peach; ABA; coloration; gene expression

随着市场对果实品质要求的提高,果皮色泽逐渐成为果实外观品质的重要指标之一,同时也成为衡量果品商品价值的重要因素。如何提高果品外观品质,尤其是改善红色果实着色一直是国内外果树工作者普遍关心的问题。对桃、甜樱桃和葡萄等主要水果的研究表明[1-3],外源脱落酸(ABA)处理可以提高果实的成熟度,促进果实软化和后熟衰老进程,而且在改善果实品质、促进果实着色方面也有明显的效果。在前期的研究中,我们已基本在生理水平上明确了 ABA 提高果实品质,促进果实着色的原因,并且获得了外源 ABA 的最佳使用浓度和时期[4-5]。然而,ABA 处理是如何调控桃果皮花色素苷生物合成途径主要基因转录水平的?国内现有的研究报道甚少。本研究以桃品种"美香"为试材,研

收稿日期: 2013-01-24 **接受日期:** 2013-07-24
基金项目: 江苏省农业科技自主创新项目(CX(11)1009);现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-31)资助。
作者简介: 郭磊(1984—),男,山西太原人,硕士,主要从事果树栽培生理方面的研究。E-mail: guolei_92@163.com
* 通信作者 E-mail: rjmajaas@aliyun.com.cn

究了 ABA 处理对果实着色相关生理指标和基因表达的影响，以期为探讨 ABA 调控桃果皮花色素苷积累的机理提供理论依据，为生产应用提供参考。

1　材料与方法

1.1　试材与试验设计

试验于 2012 年进行，试材取自江苏省农业科学院国家果树种质南京桃资源圃保存的 8 年生“美香”，树形为自然开心形，株行距为 3 m × 5 m，树体生长健壮，按常规栽培措施管理。试验共选 6 棵树，2 棵树为 1 个重复，共 3 次重复。每棵树选长势相近的 2 个主枝，分别作为处理（ABA）和对照（CK），处理和对照分别选 6 个主枝。落花后 5 周左右疏果，留果量基本一致，随后套白色单层纸袋直至果实成熟。

试验处理于 7 月 16 日果实转色前进行，所用 ABA 溶液浓度为 25 mg/L。处理时叶面喷施 ABA 溶液至滴水，以喷施清水作为对照。

1.2　取样方法

处理当天取样，之后每隔 5 d 取样一次，至果实成熟，共取样 7 次。每次取样随机从不同处理的主枝上采摘果实 12 个，最后一次取 30 个果实。每次样品带回实验室，测定单果重、颜色指数、可溶性固形物含量、可滴定酸含量，然后用削皮器刮下果皮，立即置于液氮中，保存在 -70℃，用于花色素苷含量的测定和 RNA 的提取。

1.3　测定项目与方法

单果质量用分析天平测定；可溶性固形物含量用数字折射仪（PR - 101，Atago，日本）测定；可滴定酸含量采用 0.1 mol/L NaOH 标准溶液滴定法测定。

果面色泽用 HunterLab Color Quest XE 色差计（Hunter Associates Laboratory Inc，USA）测定，共测 4 个点（腹部、背部、两个侧面）的色泽，其中 L^* 表示颜色的亮度，取值范围为[1，100]，a^*、b^* 表示颜色组分，取值范围为[-60，60]，a^* 值为红绿色差指标（正值代表红色程度，正值越大，红色越深；负值代表绿色程度，负值越小，绿色越深）；b^* 值为黄蓝色差指标（正值代表黄色程度，正值越大，黄色越深；负值代表蓝色程度，负值越小，蓝色越深）。利用 a^* 和 b^* 值可以计算出色调角（hue angle，$h°$），$h° = \text{arctangent}\ b^*/a^*$，（$h°$ 为综合颜色指标，从 0 至 180 依次为紫红、红、橙、黄、黄绿、绿、蓝绿色，其中 $h = 0$ 紫红色；$h = 90$，黄色；$h = 180$，蓝绿色）。

花色素苷的提取及测定：整个过程在避光和低温条件下进行，果皮加液氮研磨后，称取 1 g，加入 5 mL 预冷的 1% 盐酸 - 甲醇溶液，置 4 ℃下避光浸提 24 h。之后在 4℃下，12000 r/min 离心 20 min。花色素苷质量分数的测定采用 pH 示差检测法[6]，1 mL 的上清液分别加入 2 mL pH 值为 1.0 和 4.5 的缓冲液，混匀静置 10 min 后，测定 520 nm 和 700 nm 下的吸光值。

果皮 RNA 的提取与 cDNA 合成：果皮总 RNA 的提取采用 CTAB 法[7]，利用 Eppendorf BioPhotometer plus 核酸蛋白测定仪（Eppendorf，德国）进行初步定量后，DNase I 处理和 cDNA 第一链合成的所有操作均依照 TaKaRa 公司的 PrimeScript RT reagent Kit with gDNA Eraser 试剂盒说明书进行。

荧光定量 PCR 分析：根据桃已登录序列分别设计 *UFGT*、*DFR*、*F3H*、*LDOX* 和 *CHS* 5 个基因的特异性引物序列，同时以桃看家基因 TEF2 为内标基因，内标和目的基因的引物序列委托 Invitrogen 公司合成，见表 1。应用 ABI 7500 实时定量 PCR 仪（Applied Biosystems，USA），使用 SYBRGreen（TaKaRa，日本）试剂，以桃不同发育时期的果皮 cDNA 为模板进行 qRT - PCR 检测，扩增体系含 2 μL cDNA，上下游引物各 0.8 μL，10 μL 反应 MIX，6 μL ddH_2O 以及 0.4 μL ROX Reference Dye II，总体系 20 μL。反应程序为 95℃预变性 30 s，95℃变性 5 s，60℃退火 34 s，40 个循环。表达量用相对表达量 $2^{-\Delta CT}$ 来表示。试验设 3 次重复。

1.4　数据处理

本试验采用完全随机区组设计，试验数据采用 DPS3.01 软件进行分析，采用 Excel 软件作图。

2　结果与分析

2.1　ABA 对果实单果重、可溶性固形物含量和固酸比的影响

ABA 处理与对照（CK）果实单果重都呈“S”型增长趋势（图 1）。ABA 处理后果实单果重与对照总体没有显著差异。可溶性固形物含量呈现先上升，至果实成熟后期又下降的趋势，处理与对照总体无显著性差异。ABA 处理使果实固酸比于处理 15 d 和 25 d 分别达到 76.02 和 67.30，显著高于对照的 64.22 和 58.76，然而，由于果实成熟后期恰逢大雨影响，固酸比与可溶性固形物表现出相同的下降趋势，至果实成熟时显著性差异消失。

表1 实时荧光定量 PCR 引物序列

Table 1 Primer sequences of real-time quantitative PCR

基因 Gene	登录号 Accession number	上游引物 Forward primer(5′-3′)	下游引物 Reverse primer(5′-3′)
PpUFGT	HM543573.1	CGTCAAACTACTCGCACGAC	GTGAAGTGCAGCTCGGCTAT
PpDFR	HM543571.1	TGAGAAACATGAGGCTGACG	TAACAGCCAACCGGAAAAAC
PpF3H	HM543570.1	GGAGCAACAATTGCAGGACT	CATCCACTGGCTAAGCACAT
PpLDOX	EU292219	GACTGAGCCGCCAATCTTCC	TCAACAAAGCAGGTAGACAGTAGC
PpCHS	JN391444.1	ATCTCCGTGAAGTTGGGCTTACATTT	GTGTGCAATCCAGAATAGTGAGTTCCA
TEF2		GGTGTGACGATGAAGAGTGATG	TGAAGGAGAGGGAAGGTGAAAG

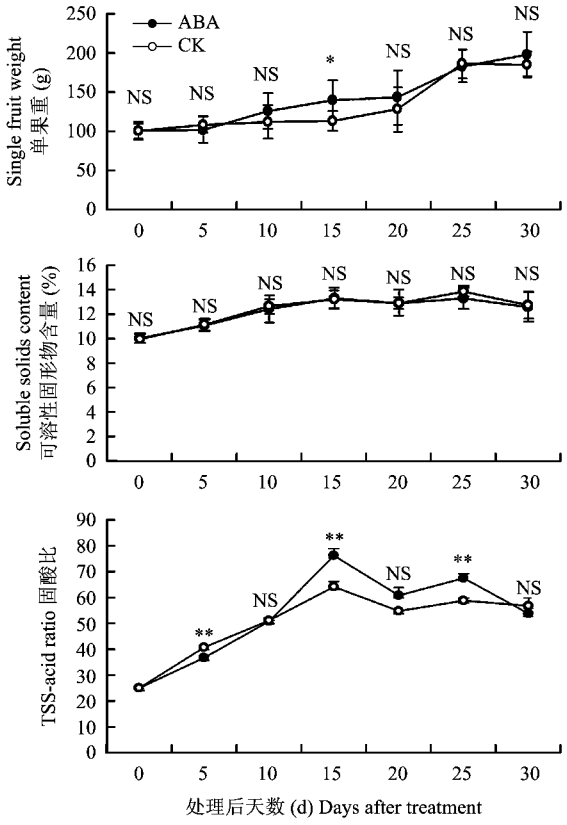

图1 ABA 处理对桃单果重、可溶性固形物含量和固酸比的影响

Fig.1 Effects of ABA on the single fruit weight, soluble solids content and TSS-acid ratio of peach fruit

[注(Note): * 代表处理间差异达 0.05 显著水平 Means significantly different at the 0.05 level; ** 代表处理间差异达 0.01 显著水平 Means significantly different at the 0.01 level; NS 代表处理间差异不显著 Means no obvious difference.]

2.2 ABA 处理对果面色泽参数的影响

由图2可知,"美香"在果实发育成熟的过程中,处理和对照 L^* 值总体都呈缓慢下降趋势,至果实成熟,对照果实 L^* 值下降至68.53,处理下降至63.83,比对照低了6.86%,差异显著;随着果皮颜色由绿色转为红色,处理和对照色泽指标 a^* 值由负转正,并逐渐升高,且以处理果实的 a^* 值增加速度更为迅速(图2),至果实成熟,处理果实的 a^* 值达到15.55,为对照的2.34倍,差异显著;处理与对照 b^* 值总体呈下降变化,ABA 处理变化略大于对照,但未达到显著性差异(图2);h^* 值同样表现出了 ABA 处理对着色的促进作用,随着果面颜色加深,处理 h^* 值下降较对照更为迅速,至果实成熟,对照 h^* 值下降至77.19,处理下降至62.80,比对照低了18.64%,差异显著。同时,果面色泽参数的变化与样品视觉观察的变化表现出较好的一致性(图2、图3)。

2.3 ABA 处理对果皮花色素苷积累的影响

图4显示,"美香"果皮中花色素苷含量随果实发育呈明显的上升趋势,ABA 处理后果皮花色素苷含量在前期没有明显增加,处理后10 d 处理果皮花色素苷含量开始迅速增加,并在之后均显著高于对照。至果实成熟时 ABA 处理和对照果皮花色素苷含量分别达到3.25和2.33 mg/g,FW,花色素苷含量增加了39.48%,差异显著。因此,ABA 处理促进了果皮总花青苷的合成与积累。

2.4 ABA 处理对果皮花色素苷合成相关基因表达的影响

ABA 处理影响果皮花色素苷合成基因转录水平(图4),对照和处理随果实进入着色期,花色素苷合成相关基因上调表达,至果实成熟下调表达。ABA 处理对 *F3H* 的表达诱导效果不显著,显著促进了 *CHS* 中后期的转录水平,在 ABA 处理下 *CHS* 的转录水平在果实着色后期显著提高并维持远高于对照的水平。同时,ABA 处理诱导了 *UFGT*、*DFR* 和 *LDOX* 3个基因表达时期的前移,处理后3个基因的

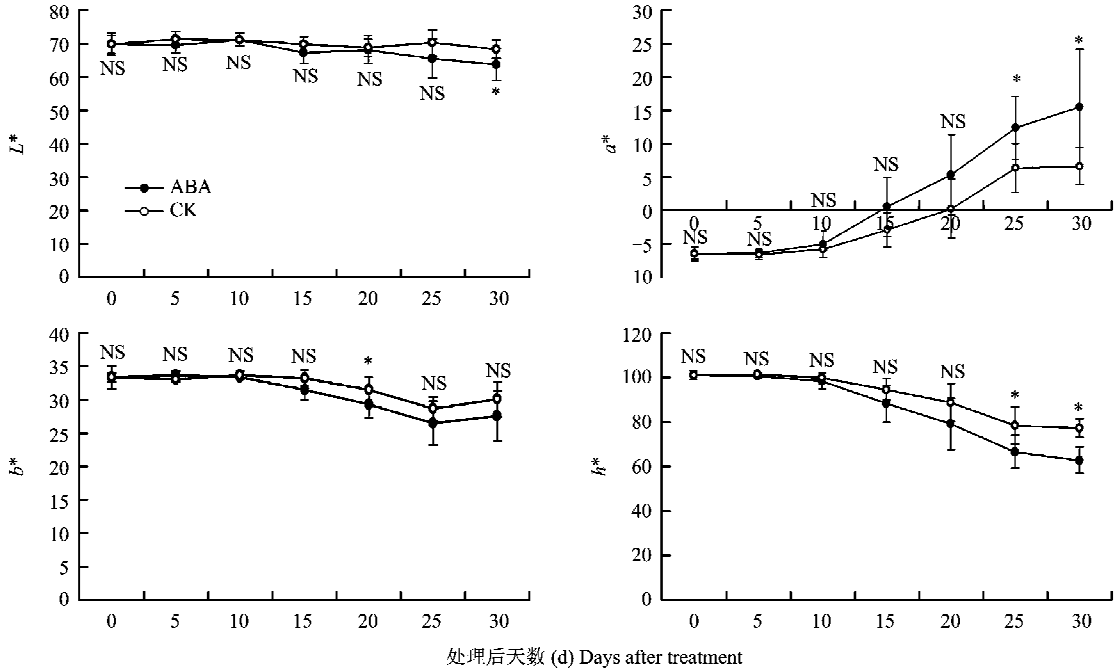

图 2　ABA 处理对桃果面色泽参数的影响

Fig. 2　Effects of ABA on the skin color parameters of peach fruit

[注(Note)：* 代表处理间差异达 0.05 显著水平 Means significantly different at $P<0.05$ level；** 代表处理间差异达 0.01 显著水平 Means significantly different at $P<0.01$ level；NS 代表处理间差异不显著 Means no obvious difference.]

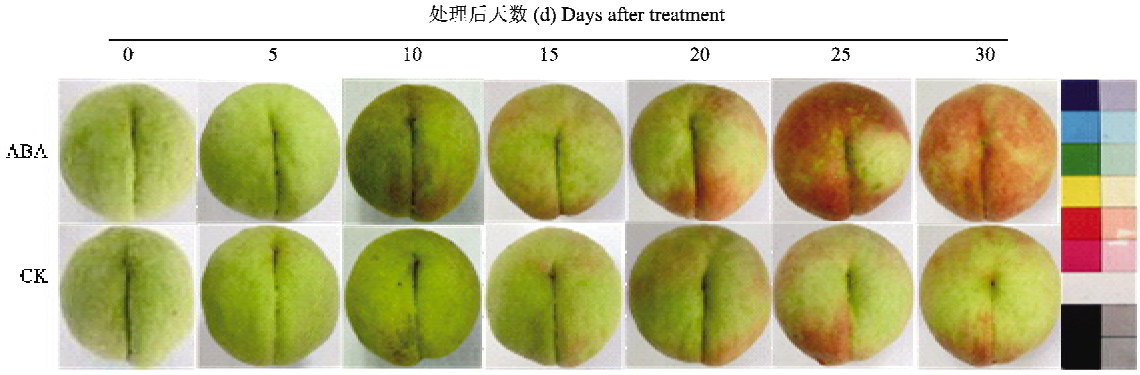

图 3　ABA 处理对桃果面色泽的影响

Fig. 3　Effects of ABA on the skin color of peach fruit

表达水平迅速上调且相对表达量在处理后 10 d 达到最高值，分别上调为对照的 10.25、24.74 和 26.90 倍，之后表达水平下降；对照在处理后 15 d 时 3 个基因的相对表达量达到最高值，比处理晚了 5 d 左右。ABA 处理在促进花色素苷合成的同时也促进了相关基因的转录水平和表达时期的前移。同时，*UFGT*、*DFR*、*LDOX* 和 *CHS* 4 个基因的表达与花色素苷的积累也表现出良好的一致性，推测这是本研究中 ABA 处理后“美香”果皮色素提前合成与积累的原因。

3　讨论

果实的成熟和品质的形成在很大程度上受植物内源激素的调控[8]。植物内源激素的变化，又调节着果实中各种物质的合成、运输，进而调节果实成熟和着色的进程。大量研究表明，外源物质处理后势必要打破内源激素在树体内的平衡，进而影响到一些次生物质在树体内的合成与代谢[1, 9-10]。然而，近年来有关外源物质影响桃果实成熟和着色的研究，大多集中在生理水平[2, 11-13]，能够拓展到分子生物学水平的研究少有报道。生产实践表明，外源

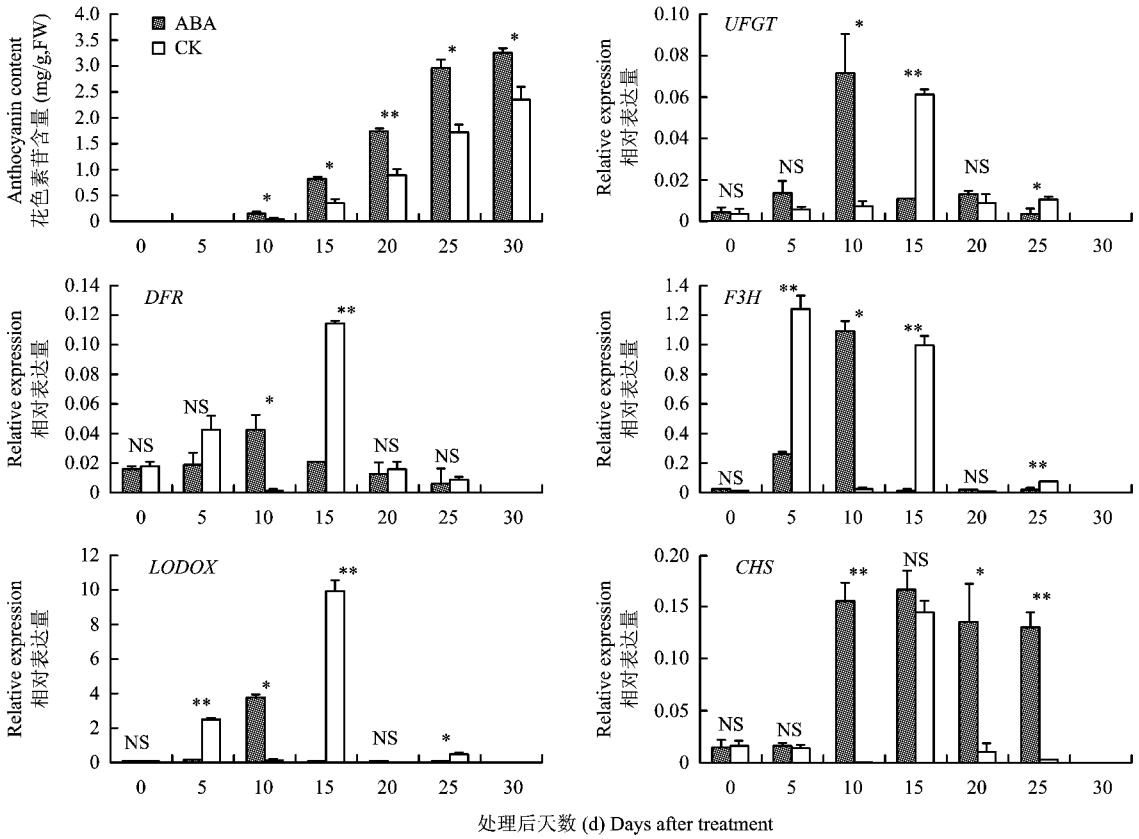

图4 ABA处理对桃果皮花青苷含量及花色苷合成结构基因表达的影响

Fig. 4 Effects of ABA on anthocyanin content and the relative expression of anthocyanin structural genes

[注(Note): * 代表处理间差异达0.05显著水平 Means significantly different at the 0.05 level; ** 代表处理间差异达0.01显著水平 Means significantly different at the 0.01 level; NS 代表处理间差异不显著 Means no obvious difference.]

ABA处理确实有促进桃果实综合品质的效应[4],并且在此基础上对外源ABA的使用浓度和时期进行了探讨和筛选[5],大量的前期研究为本次试验提供了理论基础。

一般情况下,花色素苷含量随着糖含量增加而增加[14]。本研究中,ABA处理促进了花色素苷的合成与积累,但是对可溶性固形物的积累却未有显著影响,同时,花色素苷含量与可溶性固形物含量也未表现出很好的相关性。该结果与成钰厚等[15]人的研究结果类似,这可能是由于糖对花色素苷合成的作用,并不单纯通过糖酵解途径,更多的可能是通过信号机制来促进花色素苷合成,同时,含糖量对花色素苷的影响还受到了其他因素的制约[14, 16]。大量研究表明,外源ABA可影响叶片中蔗糖代谢相关酶的活性[17],同时,对植物光合作用、光合产物的运输积累以及对氮、磷、钾等的吸收利用能力有重要影响[18-20]。本研究中,喷施ABA可能同样导致了叶片光合产物积累的变化,进而影响了花色素苷合成途径中关键酶活性以及一些中间产物的含量,最终影响了"美香"果皮花色素苷的积累速率和含量。本研究结果与Ban等[21]的结果相似,这再次显示了ABA可能在桃果实着色过程中起到了一定的调控作用。

目前,果树植物花色素苷合成研究进展迅速,苹果、葡萄中花色素苷合成途径已经比较明确[16, 22],相关基因的调控机制研究也有很大进展[23-24]。然而,有关桃果实着色过程中相关基因的表达前人研究相对较少。Tsuda等[25]曾指出*CHS*基因和*DFR*基因是红肉桃中调节花青素合成的关键基因。本研究中,ABA处理促进了*CHS*中后期的转录水平,并诱导了*DFR*表达时期的前移,这表明*CHS*和*DFR*在白肉桃果皮花色素苷合成过程中可能同样起到了一定作用。同时,随着果实着色的加深,ABA处理后果皮*UFGT*、*DFR*和*LDOX*的表达规律与果皮花青苷的积累规律呈现了一定的相关性,ABA处理明显促进了3个基因表达高峰的提前。*CHS*、*UFGT*、

DFR 和 *LDOX* 表达的结果共同说明了果皮花色素苷的合成可能受到了多个基因的协同调控[26]。然而，*F3H* 的转录水平和花色素苷合成没有表现显著的相关性，这与 Ageorges 等[27]在葡萄上研究的结果相似，这可能是因为 *F3H* 和果皮的花色素苷合成没有紧密关系，而与果实其他部位花色苷的合成有关[27-28]。

值得注意的是，至果实成熟后期所有基因都下调表达，然而，花色素苷仍在大量合成积累，该结果与郭磊等[29]的研究结果相似，可能是由于花色素苷合成相关基因位于花色素合成的上游，当基因大量表达后，果皮产生花色素合成相关酶蛋白，此时即便上游基因不再大量表达，已有酶的活性也能维持花色素合成，同时，大量合成的花色素苷也可能反馈抑制上游基因的表达，导致花色素含量的峰值与基因表达高峰时期不一致。

4　结论

桃果实转色前叶面喷施 25 mg/L 的 ABA，能有效促进果皮花色素苷的合成，同时促进了相关基因的上调和提前表达。这在一定程度上有助于理解 ABA 促进桃果皮着色更深层次的原因，同时，为更好地认识桃果实着色的分子机理提供一定的理论参考。

参 考 文 献：

[1] 任杰，冷平. ABA 和乙烯与甜樱桃果实成熟的关系[J]. 园艺学报，2010，37(2)：199-206.
Ren J, Leng P. Role of abscisic acid and ethylene in fruit maturation of sweet cherry[J]. Acta Hort. Sin., 2010, 37(2): 199-206.

[2] 曹永庆，冷平，潘烜，等. 脱落酸在桃果实成熟过程中的作用[J]. 园艺学报，2009，36(7)：1037-1042.
Cao Y Q, Leng P, Pan X *et al*. Role of abscisic acid in fruit ripening of peach[J]. Acta Hort. Sin., 2009, 36(7): 1037-1042.

[3] 霍珊珊，惠竹梅，马立娜，栾丽英. 植物生长调节剂对赤霞珠葡萄果实品质的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2012，40(1)：183-189.
Huo S S, Xi Z M, Ma L N, Luan L Y. Effect of plant growth regulator on the quality of Cabernet sauvignon grape[J]. J. Northwest A & F Univ. (Nat. Sci. Ed.)., 2012, 40(1): 183-189.

[4] 许建兰，马瑞娟，张斌斌，等. 喷施外源物质对霞晖 6 号桃果实品质的影响[J]. 江苏农业学报，2011，27(5)：1078-1082.
Xu J L, Ma R J, Zhang B B *et al*. Influence of exogenous substances on fruit quality of peach variety Xiahui 6[J]. Jiangsu J. Agric. Sci., 2011, 27(5): 1078-1082.

[5] 许建兰，马瑞娟，张斌斌，倪林箭. 叶面喷施不同浓度 ABA 对美香桃果实品质的影响[J]. 西南农业学报，2012，25(3)：1027-1030.
Xu J L, Ma R J, Zhang B B, Ni L J. Effects of different concentration of ABA on fruit quality of peach cultivar 'Meixiang'[J]. Southwest China J. Agric. Sci., 2012, 25(3): 1027-1030.

[6] Dussi M C, Sugar D, Wrolstad R E. Characterizing and quantifying anthocyanin in red pears and the effect of light quality on fruit color[J]. J. Am. Soc. Hort. Sci., 1995, 120(5): 785-789.

[7] 陈长宝，朱树华，周杰. 改良 CTAB 法提取成熟肥城桃果实的总 RNA[J]. 山东农业科学，2009，(5)：102-104.
Chen C B, Zhu S H, Zhou J. Improved CTAB method for total RNA extraction of mature Feicheng peach fruit[J]. Shandong Agric. Sci., 2009, (5): 102-104.

[8] 朱明月，沈文涛，周鹏. 果实成熟软化机理研究进展[J]. 分子植物育种，2005，3(3)：421-426.
Zhu M Y, Shen W T, Zhou P. Research advances on mechanism of fruit ripening and softening[J]. Mol. Plant Breed.., 2005, 3(3): 421-426.

[9] 王贵元，夏仁学. 红肉脐橙果肉中番茄红素和 β-胡萝卜素含量的变化及外源 ABA 和 GA_3 对其的影响[J]. 园艺学报，2005，32(2)：207-211.
Wang G Y, Xia R X. Lycopene and beta-carotene content in flesh of Cara orange and effects of exogenous ABA and GA_3 on their content changes[J]. Acta Hort. Sin., 2005, 2005, 32(2): 207-211.

[10] 陈昆松，李方，张上隆，Gavin S R. ABA 和 IAA 对猕猴桃果实成熟进程的调控[J]. 园艺学报，1999，26(2)：81-86.
Chen K S, Li F, Zhang S L, Gavin S R. Role of abscisic acid and indole-3-acetic acid in kiwifruit ripening[J]. Acta Hort. Sin., 1999, 26(2): 81-86.

[11] Ohmiya A. Effects of auxin on growth and ripening of mesocarp discs of peach fruit[J]. Sci. Hort., 2000, 84(3): 309-319.

[12] 朱云娜，王中华，张凤颂，等. 金雀异黄素促进桃果实着色的效应[J]. 园艺学报，2007，34(3)：569-574.
Zhu Y N, Wang Z H, Zhang F S *et al*. Effect of genistein on promotion of fruit coloration in peaches[J]. Acta Hort. Sin, 2007, 34(3): 569-574.

[13] 王志霞，刘国杰，梁艳萍，等. 桃果实迅速膨大期生长调节剂及摘心处理对果实品质影响[J]. 中国农业大学学报，2011，16(3)：76-80.
Wang Z X, Liu G J, Liang Y P *et al*. Effects of plant growth regulators and topping on peach quality during fruit expansion period[J]. J. China Agric. Univ., 2011, 16(3): 76-80.

[14] 姜卫兵，徐莉莉，翁忙玲，韩健. 环境因子及外源化学物质对植物花色素苷的影响[J]. 生态环境学报，2009，18(4)：1546-1552.
Jiang W B, Xu L L, Weng M L, Han J. Effects of environmental factors and exogenous chemicals on anthocyanins in plants: A

review[J]. Ecol. Environ. Sci., 2009, 18(4): 1546-1552.

[15] 成钰厚, 刘国杰, 孟昭清. 苹果成熟期间果皮花青素含量与果实品质的关系[J]. 果树科学, 1999, 16(2): 98-103.
Cheng Y H, Liu G J, Meng Z Q. Relationship between anthocyanidin content in fruit peel and fruit quality during maturation in apples[J]. J. Fruit Sci., 1999, 16(2): 98-103.

[16] 张学英, 张上隆, 骆军, 等. 果实花色素苷合成研究进展[J]. 果树学报, 2004, 21(5): 456-460.
Zhang X Y, Zhang S L, Luo J *et al*. Advances in research on fruit anthoyanin synthesis[J]. J. Fruit Sci., 2004, 21(5): 456-460.

[17] 魏小春, 李格, 郑群. 脱落酸与赤霉素对瓜尔豆蔗糖代谢酶类的影响[J]. 作物杂志, 2012, (3): 44-48.
Wei X C, Li G, Zheng Q. Effects of abscisic acid and gibberellin on sugar metabolization enzymes of guar[J]. Crops, 2012, (3): 44-48.

[18] Chen G, Shi Q, Lips S H. Comparison of growth of flacca and wild-type tomato grown under conditions diminishing their differences in stomatal control[J]. Plant Sci., 2003, 164, 753-757.

[19] 李雪梅, 张利红, 何兴元, 等. 脱落酸对 UV-C 胁迫下小麦幼苗光合特性及抗氧化酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2006, 17(5): 822-826.
Li X M, Zhang L H, He X Y *et al*. Effects of abscisic acid on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of wheat seedlings exposed to UV-C[J]. Chin. J. App. Ecol., 2006, 17(5): 822-826.

[20] 任旭琴, 缪旻珉. 低温下喷施 ABA 对辣椒光合特性和 NPK 的影响[J]. 湖北农业科学, 2008, 47(12): 1461-1463.
Ren X Q, Miao M M. Effect of ABA on photosynthesis characteristics and N P K in capsicum annum under chilling stress[J]. Hubei Agric. Sci., 2008, 47(12): 1461-1463.

[21] Ban T, Shiozaki S, Ogata T *et al*. Effects of abscisic acid and shading treatment on the levels of anthocyanin and resvratrol in skin of Kyoho gape berry[J]. Acta Hort., 2000, 51(4): 83-89.

[22] Boss P K, Davies C, Robinson S P. Analysis of the expression of anthocyanin pathway genes in developing *Vitis vinifera* L. cv Shiraz grape berries and the implications for pathway regulation [J]. Plant Physiol., 1996, 111: 1059-1066.

[23] Kondo S, Hiraoka K, Kobayashi S *et al*. Changes in the expression of anthocyanin biosynthetic genes during apple development[J]. J. Am. Soc. Hort. Sci., 2002, 127(6): 971-976.

[24] El-Kereamy A, Chervin C, Roustan J P *et al*. Exogenous ethylene stimulates the long-term expression of genes related to anthocyanin biosynthesis in grape berries[J]. Physiol. Plant., 2003, 119: 175-182.

[25] Tsuda T, Yamaguchi M, Honda C, Moriguchi T. Expression of anthocyanin biosythesis genes in the skin of peach and nectarine fruit[J]. J. Am. Soc. Hort. Sci., 2004, 129(6): 857-862.

[26] 许志茹, 李春雷, 崔国新, 孙燕. 植物花青素合成中的 MYB 蛋白[J]. 植物生理学通讯, 2008, 44(3): 597-604.
Xu Z R, Li C L, Cui G X, Sun Y. MYB protein of anthocyanin biosynthesisin in plant[J]. Plant Physiol. J., 2008, 44(3): 597-604.

[27] Ageorges A, Fernandez L, Vialet S *et al*. Four specific isogenes of the anthocyanin metabolic pathway are systematically co-expressed with the red colour of grape berrie[J]. Plant Sci., 2006, 170: 372-383.

[28] 刘闯萍, 王军. 葡萄花色苷的生物合成[J]. 植物生理学通讯, 44(2): 363-377.
Liu C P, Wang J. Anthocyanin biosynthesis in grapevine[J]. Plant Phys. Comm., 2008, 44(2): 363-377.

[29] 郭磊, 王涛, 岳林旭, 等. 藤稔葡萄主枝环剥对果实着色及相关基因表达的影响[J]. 园艺学报, 2012, 39(3): 409-416.
Guo L, Wang T, Yue L X *et al*. Influence of main-branch-girdling on berry coloring and expression of some related genes in 'Fujiminori' grapevine[J]. Acta Hort. Sin., 2012, 39(3): 409-416.