

ABA、GA₃ 和 NAA 对蓝莓生长发育和花青苷积累的影响

孙莹, 侯智霞, 苏淑钗, 袁继鑫

(北京林业大学 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要:为了探讨植物激素对蓝莓果实生长发育及花青苷的影响,以蓝丰为试材,分析了在白果期进行脱落酸(ABA, 600 mg/L)、赤霉素(GA₃, 30 mg/L)、 α -萘乙酸(NAA, 200 mg/L)、清水(CK)处理后,果实生长发育和花青苷代谢相关物质的变化情况.结果表明:在蓝莓果实开始转色到成熟的过程中,花青苷的含量与果糖和葡萄糖的含量呈极显著的正相关关系,与类黄酮的含量呈显著的负相关关系.与CK相比,ABA能促进果实软化,显著提高果实花青苷、果糖、葡萄糖的含量,成熟时分别达3.01、13.22和35.51 mg/g;NAA抑制总酚、类黄酮含量的积累,显著降低单果质量;GA₃能显著提高果实单果质量和可溶性固形物的含量.NAA和GA₃能减少花青苷的积累,但是效果不显著,成熟时花青苷质量分数均为2.29 mg/g.

关键词:蓝莓; 花青苷; 果实发育; 激素
中图分类号:S663.2 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-411X(2013)01-0006-06

Effects of ABA, GA₃ and NAA on Fruit Development and Anthocyanin Accumulation in Blueberry

SUN Ying, HOU Zhixia, SU Shuchai, YUAN Jixin

(The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract:The influences of ABA (600 mg/L), GA₃ (30 mg/L) and NAA (200 mg/L) treatments on the fruit growth and the contents of anthocyanins, phenolics, sugars and flavonoids in blueberry, *Vaccinium* cv. Bluecrop, were studied. The results showed that during the period from veraison to full maturity, there were marked positive correlations between the contents of anthocyanins and hexoses and a negative correlation between contents of anthocyanins and flavonoids. Compared with the control, ABA treatment promoted fruit softening and significantly increased the contents of anthocyanins (3.01 mg/g), fructose (13.22 mg/g) and glucose (35.51 mg/g) in fruit; NAA treatment significantly reduced the fruit weight and suppressed the accumulation of total phenols and flavonoids; GA₃ treatment significantly increased fruit mass and the content of soluble solids. Both NAA and GA₃ treatment reduced the accumulation of anthocyanins, but the effect was not significant, and the final content was 2.29 mg/g.

Key words:blueberry; anthocyanin; fruit growth; hormones

蓝莓又名蓝浆果、越橘,是杜鹃花科 Ericaceae 越橘属 *Vaccinium* spp. 蓝浆果亚属 *Cyanococcus* 多年生灌木,是一种重要的小浆果类果树,其果实酸甜适口,营养丰富,因此被誉为“浆果之王”^[1]. 果实中所

含的花青苷对改善视力、延缓记忆衰退、降低心脑血管和癌症的发病率、抗氧化等有一定作用,被国际粮农组织列为人类五大健康食品之一^[2]。蓝莓的抗氧化性能与其内含的酚类物质有关,花青苷作为植物多酚物质中类黄酮化合物的重要一类,不仅决定果实的色泽,也是蓝莓果实抗氧化活性的主要来源。果实中花青苷的形成是一个复杂的过程,需要在糖酵解途径的基础上,经由莽草酸、苯基丙酸路径和类黄酮途径合成^[3],受温度、光、糖类、植物激素等多种因素综合调控。在拟南芥的研究中发现,生长在含糖培养基上的拟南芥高水平积累花青素^[4],蔗糖能作为一个信号分子特异地激活拟南芥花青素合成途径的相关基因表达,而葡萄糖和果糖没这种功能^[5]。植物激素通常和糖相互作用,形成一个复杂的调控网络来调控植物的整个生长和发育过程,研究发现赤霉素(GA₃)、乙烯抑制拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 糖诱导的花青素合成相关基因的表达,而茉莉酸甲酯(JA)和脱落酸(ABA)可以和糖相互作用共同增强这些基因的表达^[6-7]。目前,植物激素对果实花青苷积累的影响已有了一定的研究:ABA显著促进果实花青苷的积累已在葡萄、甜樱桃、苹果、桃中得以证实^[8-11]。 α -萘乙酸(NAA)能抑制葡萄果皮中花青苷的积累^[12],通过降低GA₃含量和提高果实ABA含量,可明显促进苹果花青苷含量的增加,原因是GA₃能明显抑制果实中叶绿素降解,而叶绿素的存在可以抑制花色苷的合成^[13]。蓝莓作为新兴果品,其花青苷的代谢和环境因素的影响机制并不清楚。本试验旨在通过分析各处理果实生长发育状况和花青苷代谢相关物质的变化,初步揭示内源激素的作用机制,以期改进生产措施提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2011年6月初至7月底,以山东省青岛市胶南地区的5年生‘蓝丰’品种为试材,选取发育正常,生长状况基本一致的植株。在果实进入白果期(6月18日)时进行生长调节剂处理,处理试剂质量浓度分别为:ABA 600 mg/L、GA₃ 30 mg/L、NAA 200 mg/L,以清水为对照(CK),用喷雾器喷布果穗直至果面全部湿润,10株为一个小区,重复3次。

参考 Zifkin 等^[14]的方法并结合本试验材料的具体变化情况,根据果实着色程度(图1)将试材分为6个时期取样(S1,未着色;S2,着色面积<10%;S3,着色面积10%~50%;S4,着色面积50%~90%;S5,着色面积100%,果实紫红色;S6,完全变为深紫色并变软。S1~S3为着色前期,S3、S4为着色中期,S4、S5为着色后期,S5、S6为成熟期)。取样时每个植株的东、

南、西、北4个方位各取1粒果实。取样时间集中在上午09:00—11:00,取样后立即放入液氮罐,带回实验室于-80℃冰箱保存备用。



图1 蓝莓果实的发育时期

Fig. 1 Developmental stages of blueberry fruit

1.2 研究方法

1.2.1 单果质量的测定 随机取20粒果实,百分之一天平测定单果质量;游标卡尺测纵、横径,取平均值。

1.2.2 可溶性固形物的测定 随机取10粒果实,手持折光仪测定可溶性固形物的含量,取平均值。

1.2.3 硬度的测定 随机取10粒果实,水果硬度计测定果实中部着色部位硬度,取平均值。

1.2.4 花青苷的提取和测定 提取和检测参照周芳等^[15]的方法。反相高效液相色谱法(RP-HPLC)系统为Agilent1100,检测器为G1314A可变波长检测器,色谱柱为Zorbax SB C-18 250 mm×4.6 mm,柱温20℃,流动相A为 $\varphi=5\%$ 甲酸水溶液;流动相B为 $\varphi=100\%$ 乙腈。流速1 mL/min。以矢车菊-3-*o*-葡萄糖苷为标准品,花青苷总量以矢车菊-3-*o*-葡萄糖苷的质量分数来表示,单位为mg/g。

1.2.5 糖的提取和测定 将保存于-80℃的蓝莓果实取出,液氮保护下研磨成粉,准确称取1 g,用流动相稀释10倍,超声破碎5 min,每3 s 1个间隔。静置提取3 h后,以12 000 r/min离心10 min,取上清,以0.22 μ m的滤膜过滤后进行HPLC测定。检测方法参照Kelebek等^[16]的HPLC法进行。检测器为Waters2414示差检测器,色谱柱为Bio-Rad Aminex HPX87H氢柱,填料为阳离子交换树脂,柱温25℃,流动相为0.005 mol/L的H₂SO₄溶液,流速为0.4 mL/min,根据保留时间来测定蔗糖、果糖和葡萄糖,峰面积定量,单位为mg/g。

1.2.6 总酚和类黄酮的提取和测定 所取样品在液氮保护下研磨成粉,总酚的提取和检测参照Pastrana-Bonilla等^[13]的方法,没食子酸为标准品建立标准曲线,紫外分光光度计检测 $D_{765\text{ nm}}$ 。总酚质量分数的单位为mg/g。

类黄酮的提取和检测参照Wolfe等^[17]的方法,以儿茶素为标准品建立标准曲线,紫外分光光度计检测 $D_{510\text{ nm}}$ 。总类黄酮质量分数的单位为mg/g。

1.3 数据处理

作图使用Excel2010,数据分析使用Spss18.0;显著性分析使用单因素方差分析LSD法进行多重比较,相关性分析使用Pearson系数法进行。

2 结果与分析

2.1 激素处理对果实生长发育的影响

由表 1 可以看出,GA₃ 处理能显著增加果实单果质量、果实横径和可溶性固形物的含量,增幅分别为 10.73%、3.58% 和 6.85%,NAA 显著降低单果质量,减少 13.66%。

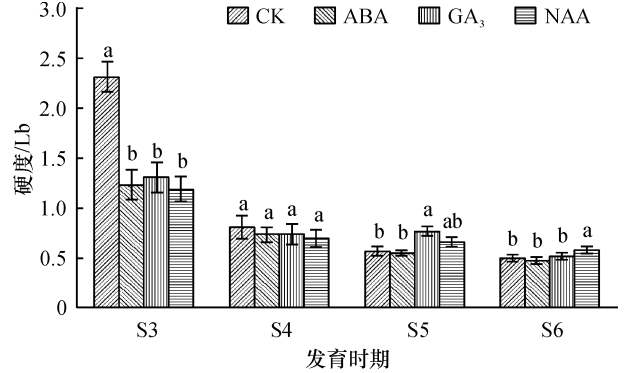
在果实发育过程中硬度也在不断降低(图 2),S3 期开始软化,S3~S4 期果实迅速变软,此后硬度下降缓慢。在 S3 期,经 3 种生长调节剂处理后的果实硬度明显降低;而在 S4~S6 期,果实硬度差异并不大。这说明激素处理导致软化过程提早发生,均促进果实软化。

表 1 不同激素处理对果实生长发育的影响¹⁾

Tab. 1 The impact of different hormone treatments on fruit development

处理	<i>m</i> _{单果} /g	纵径/mm	横径/mm	<i>w</i> (可溶性固形物)/%
CK	2.33b	11.90a	17.30a	10.95a
ABA	2.33b	11.90a	17.22a	11.30a
GA ₃	2.58c	11.61a	17.92b	11.70b
NAA	2.05a	11.93a	16.80a	11.20a

1) 表中数据均为平均值,同列数据后凡具有一个相同小写字母者,表示 0.05 水平差异不显著(单因素方差分析 LSD 法进行多重比较)。



同一发育时期,柱子上方凡具有一个相同小写字母者,表示 0.05 水平差异不显著(单因素方差分析 LSD 法进行多重比较)。

图 2 激素处理的不同时期果实硬度

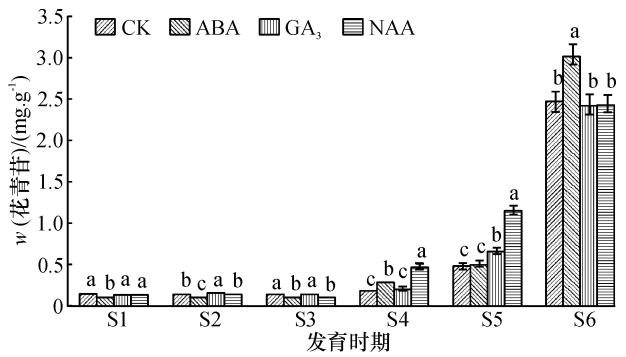
Fig. 2 Fruit firmness of different hormone treatments in different periods

2.2 激素处理对果实花青苷含量的影响

由图 3 可以看出,果实成熟过程中不同处理的花青苷的含量呈不断上升的趋势。在果实着色前期(S1~S3)花青苷的含量几乎为 0,仅增加了 8.07%;从着色中期(S3~S4)逐渐开始积累花青苷,增长速率为 30.90%,同时果实开始变软。从着色后期到成熟期(S4~S6)花青苷的含量迅速升高,增加了 13.56 倍。至成熟时,花青苷质量分数达到 2.46 mg/g。

经生长调节剂处理的果实花青苷含量差别很

大,主要体现在 S3~S6 期。在 S6 期,ABA 处理的果实花青苷的质量分数最高,达到 3.01 mg/g,比 CK 的花青素含量提高 22.29%,Spss 方差分析结果表明,不同处理的果实花青苷含量在 0.01 水平上有极显著差异($F = 17.960^{**}$);GA₃ 和 NAA 处理的果实花青苷含量相近,约 2.42 mg/g,并未显著降低花青苷的含量。而在 S4 和 S5 期,NAA 处理的果实花青苷含量明显高于其他处理,这说明 NAA 可以提高花青苷积累速率但并不能提高最终积累量。



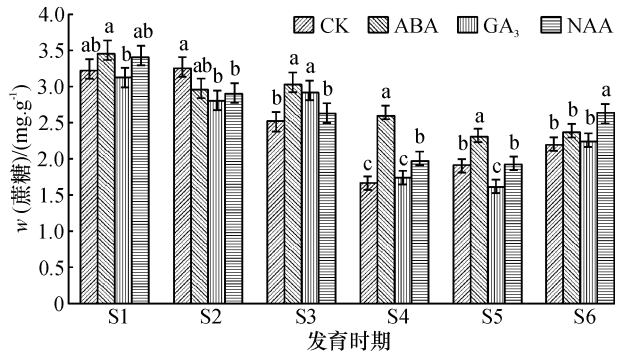
同一发育时期,柱子上方凡具有一个相同小写字母者,表示 0.05 水平差异不显著(单因素方差分析 LSD 法进行多重比较)。

图 3 激素处理的不同时期的花青苷含量

Fig. 3 Anthocyanin contents of different hormone treatments in different periods

2.3 激素处理对果实糖含量的影响

不同处理的果实蔗糖含量测定结果见图 4。在果实成熟过程中蔗糖不断分解,含量总体呈现下降的趋势,S2 期蔗糖质量分数最高为 3.24 mg/g,至 S4 期达到最小值,降低了 93.72%,以后略有积累,至 S6 期增加到 2.19 mg/g。外施生长调节剂之后,GA₃ 和 ABA 延缓了蔗糖的分解,S3 期开始下降,到 S5 期最低,分别减少了 79.92% 和 31.57%,NAA 处理的果实蔗糖含量一直处于下降的状态,至最低点 S5 期减少了 75.24%。

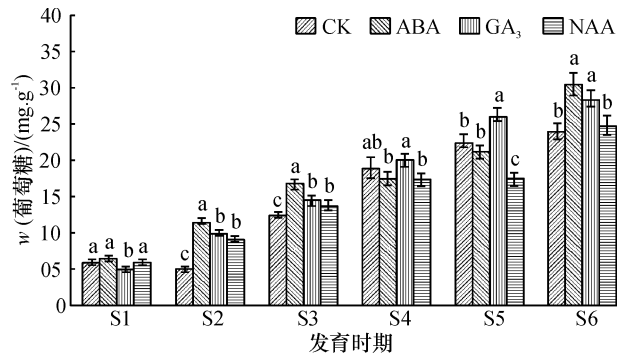


同一发育时期,柱子上方凡具有一个相同小写字母者,表示 0.05 水平差异不显著(单因素方差分析 LSD 法进行多重比较)。

图 4 激素处理的不同时期蔗糖含量

Fig. 4 Sucrose content of different hormone treatments in different periods

由图5可知,葡萄糖随果实的成熟不断积累,在S2~S4期积累迅速,增加了2.73倍.成熟时达到27.81 mg/g.生长调节剂处理对葡萄糖含量影响显著,都使葡萄糖的快速积累期提前,在S2期ABA、GA₃和NAA处理的果实葡萄糖含量分别比CK增加1.28、0.97和0.8倍.在S6期Spss方差分析结果表明,不同处理的果实葡萄糖含量在0.01水平上有极显著差异($F=15.289^{**}$),ABA、GA₃和NAA处理的果实葡萄糖含量分别比CK增加27.68%、17.83%和4.00%.

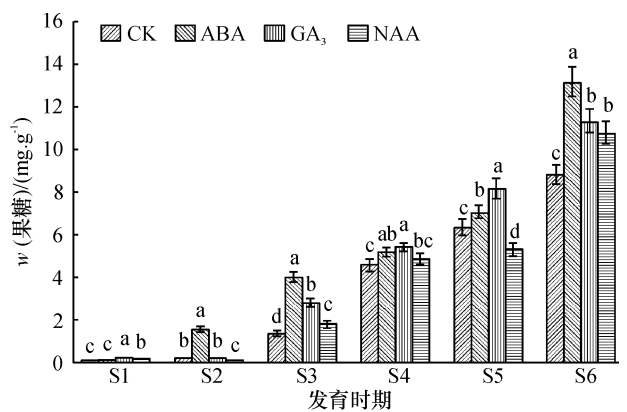


同一发育时期,柱子上方凡具有一个相同小写字母者,表示0.05水平差异不显著(单因素方差分析LSD法进行多重比较).

图5 激素处理的不同时期葡萄糖含量

Fig.5 Glucose contents of different hormone treatments in different periods

随果实生长果糖含量的变化见图6,其变化趋势类似于葡萄糖,也是在S2期开始积累,但S2~S4期积累相对较缓,S4~S6期积累迅速,分别增加17.95和0.92倍,成熟时果糖质量分数达到8.83 mg/g. ABA处理后使果糖提前进入迅速积累期,在S2期比CK增加5.3倍.在S3期,经ABA、GA₃和NAA处理的



同一发育时期,柱子上方凡具有一个相同小写字母者,表示0.05水平差异不显著(单因素方差分析LSD法进行多重比较).

图6 激素处理不同时期果糖含量

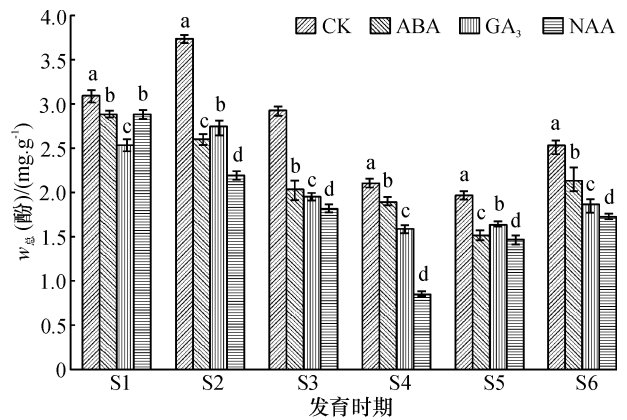
Fig.6 Fructose contents of different hormone treatments in different periods

果实果糖含量分别比CK多1.90、1.00和0.31倍.S4期差别不大.S4~S5期,NAA处理的果实果糖含量与葡萄糖呈现同样的趋势,积累缓慢,仅增加9.8%.Spss方差分析结果表明,在S6期不同处理的果实果糖含量在0.01水平上有极显著差异($F=31.665^{**}$),ABA、GA₃和NAA都能促进果实中果糖积累,分别比CK增加22.89%、28.07%和21.94%.

2.4 激素处理对果实总酚和类黄酮含量的影响

由图7和图8可见,随着果实的成熟,CK中总酚和类黄酮的含量在S2期达到最高,质量分数分别为3.73和3.66 mg/g,此后下降,S5期最低,分别为1.96和1.14 mg/g.经生长调节剂处理后果实的总酚和类黄酮含量在整个生长发育过程中都低于CK,NAA处理过的果实2种物质的含量都处于较低的水平.

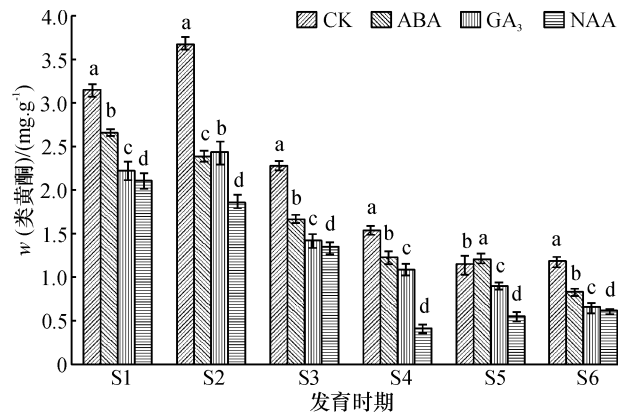
在着色前期(S1~S3),GA₃处理的果实2种物质变化趋势与CK一致,ABA和NAA处理的果实总酚和类黄酮含量则一直处于下降趋势,总酚含量分别下降40.92%和57.31%,类黄酮分别下降60.39%和55.76%.在着色中期和后期(S3~S5),GA₃和ABA处理的果实2种物质含量继续下降,而NAA处理的总酚和类黄酮含量都在S3~S4迅速降低,在S4期最低,此时分别比CK减少144%和252%,Spss方差分析表明,此时期总酚($F=15794.167^{**}$)和类黄酮($F=7218.904^{**}$)含量各处理间在0.01水平有极显著差异.在成熟期(S5~S6),总酚含量都略有升高,GA₃和ABA处理的类黄酮含量则分别下降36.24%和44.89%.Spss方差分析表明,在S6期各处理间总酚($F=68550.878^{**}$)和类黄酮($F=34416.953^{**}$)含量两两比较在0.01水平有极显著差异.



同一发育时期,柱子上方凡具有一个相同小写字母者,表示0.05水平差异不显著(单因素方差分析LSD法进行多重比较).

图7 激素处理的不同时期总酚含量

Fig.7 Total phenolic contents of different hormone treatments in different periods



同一发育时期,柱子上方凡具有一个相同小写字母者,表示 0.05 水平差异不显著(单因素方差分析 LSD 法进行多重比较)。

图 8 激素处理的不同时期类黄酮含量

Fig. 8 Total flavonoid contents of different hormone treatments in different periods

2.5 花青苷与糖、类黄酮、总酚含量变化之间的关系

Spss 相关性分析结果(表 2)表明,在蓝莓果实整个转熟期(S1~S6)和花青苷大量积累期(S4~S6)花青苷含量与葡萄糖($r=0.634^{**}$)和果糖($r=0.792^{**}$)的含量都呈极显著正相关关系,蔗糖在蓝莓果实整个转熟期与花青苷含量呈负相关关系,而在花青苷大量积累期与花青苷含量呈正相关关系,但都不显著.花青苷由花青素与糖苷结合而成,蓝莓果实中的糖以己糖为主,且己糖在 S2 期就开始迅速积累,蔗糖在此时也开始大量分解,早于花青苷迅速合成的 S4 期,说明蔗糖的分解和己糖的积累为花青苷的合成提供了充足的前体物质.但在花青苷开始大量积累时,蔗糖也少量积累,这可能与蔗糖特异性诱导花青苷合成有关^[5],但 3 种糖共同作用调节花青苷合成的调节机制还不清楚.

表 2 蓝莓(CK)花青苷含量变化与葡萄糖、果糖、蔗糖、总酚、类黄酮变化的相关性¹⁾

Tab. 2 Correlations between the contents of anthocyanins and those of sugars, total phenolics and flavonoids in blueberry

分析项目	相关系数				
	葡萄糖	果糖	蔗糖	总酚	类黄酮
花青苷(S1~S6)	0.634 ^{**}	0.792 ^{**}	-0.319	-0.233	-0.534 [*]
花青苷(S4~S6)	0.760 [*]	0.946 ^{**}	0.381	0.887 ^{**}	-0.490

1) *表示达 0.05 显著水平,**表示达 0.01 极显著水平(Pearson 系数法相关性分析)。

在蓝莓果实整个转熟期类黄酮含量与花青苷含量呈显著负相关关系($r=-0.534^{*}$),总酚含量与花青苷也呈负相关关系,但不显著;在花青苷大量积累期,总酚含量与花青苷含量极显著正相关($r=0.887^{**}$),类黄酮含量与花青苷负相关,但不显著.类黄酮途径的代谢非常复杂,还包括一个黄酮醇代

谢分支,与花青苷有相同的底物二氢黄酮醇,在类黄酮合酶(FLS)的催化下合成黄酮醇,减少花青苷的合成^[18-19].因此,在 S2~S4 期,总酚和类黄酮合成下降,底物用于合成花青苷,到 S5 期,总酚和类黄酮含量略有升高的原因可能是果实即将成熟,其中一部分前体物质合成总酚和类黄酮.

3 讨论与结论

在蓝莓白果期喷施 ABA 能促进花青苷、果糖和葡萄糖的积累,促进果实软化,有很好的催熟效果.这与其他果树上的研究结果一致.ABA 作为果实成熟启动激素的论断已被证实^[20].陈尚武等^[21]认为 ABA 可能是苹果果实成熟过程中位于乙烯上游的内源调控因子,且直接或间接地调控果实成熟过程中胞壁降解酶类的表达.在本研究中,外施 ABA 后,不论果实的蔗糖还是葡萄糖和果糖含量都处于较高的水平,Solfanelli 等^[5]研究表明蔗糖对类黄酮和花青苷的生物合成有明显正向调控作用,而已糖正是花青素糖苷化所必须的物质,因此,ABA 能促进花青苷的积累.另外,外施 ABA 后还降低了果实中总酚和类黄酮的含量,使底物向合成花青苷方向进行.这与 ABA 促进花青苷生物合成途径相关基因的表达有关^[22-24].

NAA 的作用效果与浓度有关,在相同条件下,外施 NAA 则延缓果实变软,降低单果质量,这与相同浓度在葡萄上的作用结果一致^[25].但在荔枝中的研究表明,40 mg/L 的 NAA 处理增大了果实质量,这与 NAA 具有增强果实调运同化物的能力有关^[26].在本研究中,NAA 降低了花青苷含量,但效果并不显著.NAA 处理的果实葡萄糖、果糖、总酚和类黄酮的含量一直处于较低水平,因此 NAA 可能对整条类黄酮通路具有抑制作用.在葡萄上的研究表明,外施 NAA 抑制了类黄酮途径相关基因的表达^[8].

在本试验中,外施 GA₃ 显著增加了单果质量,原因可能是外施赤霉素能增加生长素的含量,并吸引光合产物向处理部位运转,从而起到促进生长增大果粒的作用^[27-28].Martinez 等^[29]通过对草莓的研究认为 GA₃ 能抑制果实中叶绿素酶和过氧化物酶的活性,从而延迟果实着色.而在矮牵牛花冠中,GA₃ 则通过诱导 CHS、CHI、DFR、ANS 和 GT 基因的表达促进了花青苷的合成^[30].Loreti 等^[6]对拟南芥的研究表明,GA₃ 抑制蔗糖诱导的花青苷合成.在本试验中 GA₃ 处理的果实花青苷含量下降,但不显著.

蓝莓花青苷的合成积累主要是在果实着色后期.在蓝莓果实开始转色到成熟的过程中,花青苷的含量与果糖和葡萄糖的含量呈极显著的正相关,与类黄酮的含量呈显著的负相关.

在白果期外施 ABA 能显著促进果实花青苷、果

糖、葡萄糖的积累,促进果实软化;GA₃能显著提高果实单果质量和可溶性固形物的含量;NAA抑制总酚、类黄酮含量的积累。NAA和GA₃能减少花青苷的积累。但是果实中花青苷的形成过程非常复杂,激素与糖、激素与激素之间协调作用的机制,以及对类黄酮途径中基因表达的影响尚未完全清楚,需进一步研究。

参考文献:

- [1] 胡雅馨,李京,惠伯棣. 蓝莓果实中主要营养及花青素苷成分的研究[J]. 食品科学, 2006, 27(10): 600-603.
- [2] 王姗姗,孙爱东,李淑燕. 蓝莓的保健功能及其开发应用[J]. 中国食物与营养, 2010(6): 17-20.
- [3] RUPINDER S, SMITA R, UPENDRA N D. Phenylpropanoid metabolism in ripening fruits[J]. Compr Rev Food Sci F, 2010, 9(4): 398-416.
- [4] OHTO M A, ONAI K, FURUKAWA Y, et al. Effects of sugar on vegetative development and floral transition in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2001, 127(1): 252-261.
- [5] SOLFANELLI C, POGGI A, LORETI E, et al. Sucrose-specific induction of the anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2006, 140(2): 637-646.
- [6] LORETI E, POVERO G, NOVI G, et al. Gibberellins, jasmonate and abscisic acid modulate the sucrose-induced expression of anthocyanin biosynthetic genes in *Arabidopsis* [J]. New Phytol, 2008, 179(4): 1004-1016.
- [7] JEONG S W, DAS P K, JEOUNG S C, et al. Ethylene suppression of sugar-induced anthocyanin pigmentation in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2010, 154(3): 1514-1531.
- [8] JEONG S T, GOTO-YAMAMOTO N, KOBAYASHIC S, et al. Effects of plant hormones and shading on the accumulation of anthocyanins and the expression of anthocyanin biosynthetic genes in grape berry skins [J]. Plant Sci, 2004, 167(22): 247-252.
- [9] 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.
- [10] 李明,郝建军,于洋,等. 脱落酸(ABA)对苹果果实着色相关物质变化的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2005, 36(2): 189-193.
- [11] OHMIYA A. Effects of auxin on growth and ripening of mesocarp discs of peach fruit [J]. Sci Hortic, 2000, 84(3): 309-319.
- [12] 周莉,杨成君,王军. 套袋和植物内源激素对京优葡萄果实发育及成熟的影响[J]. 北方园艺, 2009(1): 30-33.
- [13] PASTRANA-BONILLA E, AKOH C C, SELLAPPAN S, et al. Phenolic content and antioxidant capacity of muscadine grapes [J]. J Agric Food Chem, 2003, 51(18): 5497-5503.
- [14] ZIFKIN M, JIN A, OZGA J A, et al. Gene expression and metabolite profiling of developing highbush blueberry fruit indicates transcriptional regulation of flavonoid metabolism and activation of abscisic acid metabolism [J]. Plant Physiol, 2012, 158(1): 200-224.
- [15] 周芳,赵宏飞,杨洋,等. 高丛蓝莓品种花青素含量与抗氧化能力比较[J]. 西南林业大学学报, 2011, 5(31): 53-57.
- [16] KELEBEK H, SELLI S, CANBAS A, et al. HPLC determination of organic acids, sugars, phenolic compositions and antioxidant capacity of orange juice and orange wine made from a Turkish cv. Kozan [J]. Microchem J, 2009, 91(2): 187-192.
- [17] WOLFE K, WU Xianzhong, LIU Ruihai. Antioxidant activity of apple peels [J]. J Agric Food Chem, 2003, 51(3): 609-614.
- [18] JAAKOLA L, MÄÄTTÄ K, PIRTILÄ A M, et al. Expression of genes involved in anthocyanin biosynthesis in relation to anthocyanin, proanthocyanidin, and flavonol levels during bilberry fruit development [J]. Plant Physiol, 2002, 130(2): 729-739.
- [19] XIE Deyu, SHARMA S B, PAIVA N L, et al. Role of anthocyanidin reductase, encoded by *BANYULS* in plant flavonoid biosynthesis [J]. Science, 2003, 299(5605): 396-399.
- [20] 张大鹏,许雪峰,张子连,等. 葡萄果实始熟机理的研究[J]. 园艺学报, 1997, 24(1): 1-7.
- [21] 陈尚武,张大鹏. ABA和Fluridone对苹果果实成熟的影响[J]. 植物生理学报, 2000, 26(2): 123-129.
- [22] 于淼,刘海峰,王军. ABA对葡萄花色苷合成相关基因表达的影响[J]. 果树学报, 2012, 29(1): 29-35.
- [23] GOTO-YAMAMOTO N, KOSHITAY, KOBAYASHIC S, et al. Effects of temperature on anthocyanin biosynthesis in grape berry skins [J]. Am Soc Enol Viticult. 2006, 57(1): 54-59.
- [24] 赵权,高静. NAA和6-BA对山葡萄果实着色及相关品质的影响[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(30): 18443-18445.
- [25] 周莉,王军. NAA和ABA处理对‘京优’葡萄花色苷生物合成相关基因表达的影响[J]. 中国农业大学学报, 2011, 16(4): 30-37.
- [26] 李建国,黄旭明,黄辉白. NAA增大荔枝果实及原因分析[J]. 华南农业大学学报, 2004, 25(2): 10-12.
- [27] 陈锦永,方金豹,顾红,等. 环剥和GA处理对红地球葡萄果实性状的影响[J]. 果树学报, 2005, 22(6): 610-614.
- [28] 胡仕碧,赵强. 巨峰葡萄开花前至落花期¹⁴C-光合产物的运转分配及与落花落果的关系[J]. 河北农业大学学报, 1997, 20(4): 55-60.
- [29] MARTINEZ G A, CHAVES A R, AÑÓN M C. Effect of exogenous application of gibberellic acid on color change and phenylalanine ammonia-lyase, chlorophyllase, and peroxidase activities during ripening of strawberry fruit [J]. J Plant Growth Regul, 1996, 15(3): 139-146.
- [30] 胡可,韩科厅,戴思兰. 环境因子调控植物花青素苷合成及呈色的机理[J]. 植物学报, 2010, 45(3): 307-317.