

# 水杨酸对‘赤霞珠’葡萄总类黄酮、白藜芦醇含量及相关酶活性的影响

代红军 秦晨亮 丁玲

(宁夏大学 农学院/教育部葡萄与葡萄酒工程中心,银川 750021)

**摘要** 为研究水杨酸(SA)对‘赤霞珠’葡萄果皮中总类黄酮和白藜芦醇含量的影响。在花后 10 d,使用 25、50、100 mg/L 的水杨酸(SA)对‘赤霞珠’葡萄果穗进行喷施处理,以喷施清水为对照,在果实发育过程中测定葡萄果皮白藜芦醇和总类黄酮的含量,分析不同浓度的水杨酸(SA)处理对果皮中总类黄酮和白藜芦醇含量及相关酶活性的影响。在赤霞珠葡萄发育过程中,果皮中总类黄酮的含量在花后 35 d 最低,之后开始上升,直至成熟。白藜芦醇含量呈双峰型变化趋势,峰值分别出现在花后 35 和 80 d。且经不同浓度水杨酸处理后,总类黄酮和白藜芦醇含量均得到提高,其中分别以 25 和 50 mg/L 水杨酸处理效果最好。与总类黄酮和白藜芦醇合成密切相关的苯丙氨酸解氨酶(PAL)、肉桂酸 4-羟化酶(C4H)、4-香豆酸辅酶 A 连接酶(4CL)活性随果实发育呈双峰型变化。相关性分析表明,白藜芦醇合成积累的关键酶是 C4H、4CL。由此推断,外源水杨酸(SA)参与并调节了‘赤霞珠’葡萄果皮总类黄酮和白藜芦醇含量的积累及相关酶活性的变化。

**关键词** 葡萄;水杨酸;总类黄酮;白藜芦醇;酶

中图分类号 S 663.1

文章编号 1007-4333(2016)07-0037-06

文献标志码 A

## Effects of salicylic acid on the contents of total flavonoids and resveratrol and related enzyme activities in ‘Cabernet Sauvignon’

DAI Hong-jun, QIN Chen-liang, DING Ling

(College of Agriculture/Grape and Wine Engineering Research Center for Education Ministry,  
Ninxia University, Yinchuan 750021, China)

**Abstract** To investigate the influences of exogenous salicylic acid (SA) treatment on the contents of total flavonoids and resveratrol in *Vitis vinifera* cv. Cabernet Sauvignon grape berry, the grape clusters of Cabernet Sauvignon were sprayed with 0 (control), 25, 50, or 100 mg/L SA at 10 days after anthesis, respectively. The contents of total flavonoids and resveratrol in grape skins at different periods of fruit ripening were determined to analyze the effects of SA on total flavonoids, resveratrol accumulation and related enzyme activities. The total flavonoids content were minimum after flowering 35 days in grape skins, then increased dramatically to full maturity during fruit development. Resveratrol presented double peak during grape ripening, one at 35 days, another at 80 days after anthesis. SA treatment increased the total flavonoids and resveratrol in grape of Cabernet Sauvignon, 25 and 50 mg/L SA treatment was significantly different from the control. The activity of phenylalanine ammonia lyase (PAL), cinnamic acid 4-hydroxylase (C4H), 4-coumaric acid coenzyme A ligase (4CL) were closely related to synthesis of total flavonoids and resveratrol presented bimodal changes with the development of the fruit. The result showed that exogenous SA participated in regulating the accumulated content of total flavonoids, resveratrol and the activity of related enzymes of phenylpropanoid metabolism pathway.

**Keywords** grape; SA; total flavonoids; resveratrol; enzyme

收稿日期: 2015-09-22

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31260456)

第一作者: 代红军, 教授, 主要从事葡萄栽培生理研究, E-mail: dai\_hj@nxu.edu.cn

多酚类物质包括黄酮类物质和非黄酮类物质,其中总类黄酮和白藜芦醇是一类重要的次生代谢产物,存在于葡萄组织中,是葡萄酒中主要的保健成分<sup>[1-2]</sup>。因此,研究酿酒葡萄总类黄酮和白藜芦醇含量的累积合成,对于提高酿酒葡萄保健成分具有重要意义。大量研究表明,多酚物质的合成受温度、光照、水分等因素的影响<sup>[3-11]</sup>。温鹏飞等<sup>[12]</sup>研究表明,UV-C照射后,没有改变果实中黄烷醇类的积累规律,却诱导了其含量的增加。Wang等<sup>[6]</sup>研究表明,UV-C照射赤霞珠葡萄果实后,白藜芦醇含量增加。Zhang等<sup>[13]</sup>研究发现,UV-B、C可以促进莽草酸代谢,进一步导致葡萄果实中花色苷的积累。蒋宝等<sup>[14]</sup>研究表明,低海拔地区赤霞珠果实中酚类物质的含量优于高海拔地区。以上研究表明,葡萄果实中多酚物质在正常情况下含量低,通过外界诱导可以提高其含量。当植物遭受病虫害、机械伤害、低温、高温、紫外辐射等逆境胁迫时,白藜芦醇和总类黄酮等次生代谢物质合成通常急剧增加<sup>[15]</sup>。另外,白藜芦醇和总类黄酮等次生代谢产物合成也受到信号分子的调节<sup>[16]</sup>,水杨酸(SA)是植物体内普遍存在的一种小分子酚类物质,是重要的能够激活植物过敏反应和系统获得性抗性的内源信号分子<sup>[17]</sup>,可以提高多种植物的抗逆性<sup>[18]</sup>。但是水杨酸(SA)对诱导葡萄果皮内总类黄酮和白藜芦醇合成的作用鲜见报道。本试验以贺兰山东麓主栽品种‘赤霞珠’为试材,研究水杨酸(SA)对酿酒葡萄果实中总类黄酮和白藜芦醇含量的影响,以期水杨酸(SA)在酿酒葡萄总类黄酮和白藜芦醇合成累积与合理应用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

试验材料为2014年在宁夏大学葡萄与葡萄酒教育部工程中心玉泉营基地的5年生‘赤霞珠’葡萄,正常的水肥管理。冬天进行埋土防寒,采用倒“L”整形,株行距为0.5 m×3.0 m。单壁篱架栽培,每10~15 cm留1个结果枝,每个结果枝留1穗果。

### 1.2 处理

试验共设4个处理,即25、50和100 mg/L水杨酸(SA)和清水对照。每处理选取生长势基本一致的葡萄植株10棵,在每棵葡萄树上不同方位选择生长基本一致的10穗葡萄进行标记,试验设3次重复。

葡萄于5月30日进入始花期,6月10日开花结束。在花后10 d,选择无露水的晴天早晨,按照不同处理对标记的果穗进行均匀喷施,喷到滴水为止。

喷施前用98%的乙醇溶解水杨酸,并加入吐温-80作为展开剂,之后,用清水将水杨酸溶液稀释至设定的浓度,清水对照中也加入等量的乙醇和吐温-80,最终水杨酸溶液和清水对照中乙醇和吐温-80的体积分数均为0.1%。

处理于2014年7月2日进行采集混合样品,3次重复。以后约15 d采样1次,直至果实采收。每次采样时,均在标记的葡萄果穗上、中、下不同部位采集果粒,放入冰盒带回实验室,液氮冷冻,-80℃冰箱保存待用。试验时手工分离果皮,用于白藜芦醇及总类黄酮含量的测定。

### 1.3 测定方法

总类黄酮含量的测定:参考Peinado等<sup>[19]</sup>的方法,并略做改进。取50粒葡萄,去除其果肉和种子,用超纯水冲洗果皮,再用吸水纸将果皮上的水吸干,称取3 g葡萄果皮,在液氮条件下将果皮研磨成粉状,加入30 mL 1 mol/L的酸化甲醇溶液(HCl、MOH和H<sub>2</sub>O的体积比为1:80:19),在25℃下,超声波提取30 min,然后置于低温离心机中12 000 r/min离心15 min,收集上清液,向残渣中继续加入30 mL酸化甲醇溶液,再按照上述过程提取,重复3次,合并所有上清液共计90 mL,贮藏于-20℃条件下备用。总类黄酮的测定以芦丁为标样,采用亚硝酸钠-硝酸铝比色法测定。

白藜芦醇的测定:参照李景明<sup>[20]</sup>的方法,并加以改进。葡萄果实在95℃水中热烫30 s后取皮1 g,置于研钵中,加3 mL甲醇和少量石英砂研磨成匀浆,用3 mL甲醇转移至刻度试管中,超声提取30 min,然后12 000 r/min离心20 min。将上清液取出,40℃下进行旋转蒸发,干燥物用1 mL甲醇溶解。HPLC待测。所有操作均在避光条件下进行。

PAL活性的测定参考何慕涵等<sup>[21]</sup>的方法,以1 h内D<sub>290 nm</sub>变化0.01定义为1个酶活性单位。C4H活性的测定参考陈建业<sup>[22]</sup>的方法,以1 h内D<sub>340 nm</sub>变化0.01定义为1个酶活性单位。4CL活性的测定参考林烽<sup>[23]</sup>的方法,以1 h内D<sub>333 nm</sub>变化0.01定义为1个酶活性单位。以上酶活性测定温度均保持在24℃以下进行。

## 2 结果分析

### 2.1 水杨酸对‘赤霞珠’总类黄酮和白藜芦醇含量的影响

试验结果表明,在‘赤霞珠’葡萄生长发育过程中,果皮中总类黄酮的含量开始呈下降趋势,至花后

35 d 下降至最低,之后开始上升,直至成熟。经不同浓度水杨酸处理‘赤霞珠’果实后,均可提高果皮

中总类黄酮含量,其中以 50 mg/L SA 处理效果最好(表 1)。

表 1 不同浓度水杨酸处理对‘赤霞珠’果皮总类黄酮含量的影响

Table 1 Effect of SA treatment on the content of total flavinoids in grapes of ‘Cabernet Sauvignon’ mg/g

处理 Treatment	花后时间/d Days after flowering					
	20	35	50	65	80	95
25 mg/L SA	223.77±0.90 c	82.53±0.81 c	130.54±0.88 b	134.93±1.05 c	195.32±1.09 b	267.07±0.60 c
50 mg/L SA	245.56±0.71 b	100.75±0.95 a	155.73±0.98 a	180.4±1.74 a	199.73±1.08 a	311.87±0.61 a
100 mg/L SA	295.56±0.71 a	94.04±0.70 b	155.34±0.81 a	166.71±1.53 b	199.67±1.56 a	299.64±0.68 b
CK	168.69±0.68 d	60.69±0.75 d	104.62±0.92 c	103.42±1.16 d	174.93±1.05 c	224.11±0.61 d

注:表中数据为 3 次重复的平均值,同列不同小写字母表示不同品种的差异显著(P=0.05),下同。

Note:The data are the means of three replicates. Values followed by lower case letter mean significant different on different cultivar at P=0.05. The same as below.

在‘赤霞珠’生育过程中,白藜芦醇含量出现 2 个高峰,分别在花后 35 和 80 d。在花后 50~65 d,白藜芦醇的含量处于缓慢增长。‘赤霞珠’葡

萄经不同浓度水杨酸处理后,果皮中白藜芦醇含量明显提高,其中 25 mg/L SA 处理效果最好(表 2)。

表 2 不同浓度水杨酸处理对‘赤霞珠’果皮白藜芦醇含量的影响

Table 2 Effect of SA treatment on the content of resveratrol in grapes of ‘Cabernet Sauvignon’ μg/g

处理 Treatment	花后时间/d Days after flowering					
	20	35	50	65	80	95
25 mg/L SA	7.41±0.50 a	9.65±0.57 a	5.42±0.56 a	8.32±0.57 a	13.81±0.53 a	12.38±0.68 a
50 mg/L SA	6.39±0.37 ab	9.06±1.05 ab	5.1±0.13 a	6.14±0.51 b	13.31±0.57 a	11.99±1.05 ab
100 mg/L SA	6.19±0.67 ab	8.99±0.50 ab	5.03±0.40 a	5.68±0.77 bc	10.59±0.61 b	10.5±0.74 b
CK	4.73±1.63 b	7.77±0.66 b	4.09±0.37 b	4.83±0.52 c	9.33±0.57 c	7.83±0.94 c

2.2 水杨酸对‘赤霞珠’PAL、C4H、4CL 活性的影响

‘赤霞珠’葡萄果皮中的 PAL 活性在生长发育过程中呈双峰型变化,在花后 35 和 80 d 达到峰值。花后 50~65 d PAL 活性变化缓慢(表 3)。

‘赤霞珠’葡萄果皮中 C4H、4CL 活性变化和 PAL 活性相似,呈双峰型变化。经不同浓度水杨酸(SA)处理‘赤霞珠’果实后,PAL、C4H、4CL 活性以 50 mg/L 水杨酸(SA)处理效果最好(表 4 和表 5)。

表 3 不同浓度水杨酸处理对‘赤霞珠’果皮 PAL 活性的影响

Table 3 Effect of SA treatment on the activity of PAL in grape of ‘Cabernet Sauvignon’ U/(mg·h)

处理 Treatment	花后时间/d Days after flowering					
	20	35	50	65	80	95
25 mg/L SA	2.91±0.28 b	12.3±0.28 b	5.42±0.07 b	7.06±0.17 a	13.6±0.53 b	6.97±0.06 b
50 mg/L SA	3.32±0.24 a	14.32±0.37 a	6.3±0.06 a	7.41±0.39 a	15.15±0.15 a	7.73±0.23 a
100 mg/L SA	2.86±0.05 b	12.53±0.20 b	3.93±0.12 c	7.3±0.31 a	11.2±0.26 c	6.29±0.26 c
CK	2.03±0.14 c	12.42±0.10 b	3.79±0.20 c	6.02±0.16 b	11.17±0.29 c	4.94±0.10 d

表4 不同浓度水杨酸处理对‘赤霞珠’果皮 C4H 活性的影响

Table 4 Effect of SA treatment on the activity of C4H in grape of ‘Cabernet Sauvignon’ U/(mg·h)

处理 Treatment	花后时间/d Days after flowering					
	20	35	50	65	80	95
25 mg/L SA	1.56±0.05 a	3.71±0.40 b	1.28±0.07 a	1.06±0.20 a	5.27±0.25 b	3.29±0.26 b
50 mg/L SA	1.57±0.06 a	4.33±0.33 a	1.33±0.16 a	1.32±0.22 a	6.65±0.57 a	4.04±0.06 a
100 mg/L SA	1.17±0.14 b	3.65±0.01 b	1.18±0.03 a	1.28±0.25 a	5.18±0.28 b	3.31±0.27 b
CK	1.01±0.16 b	3.62±0.15 b	1.15±0.13 a	1.11±0.36 a	3.64±0.55 c	3.26±0.25 b

表5 不同浓度水杨酸处理对‘赤霞珠’果皮 4CL 活性的影响

Table 5 Effect of SA treatment on the activity of 4CL in grape of ‘Cabernet Sauvignon’ U/(mg·h)

处理 Treatment	花后时间/d Days after flowering					
	20	35	50	65	80	95
25 mg/L SA	6.22±0.03 b	6.67±0.26 a	4.75±0.44 b	6.08±0.17 b	13.32±0.28 b	14.26±0.25 b
50 mg/L SA	7.28±0.35 a	6.84±0.23 a	8.88±0.21 a	8.33±0.33 a	15.29±0.26 a	15.96±0.37 a
100 mg/L SA	7.54±0.04 a	6.46±0.18 a	4.86±0.24 b	5.97±0.16 b	14.65±0.56 a	11.86±0.25 c
CK	4.72±0.25 c	5.20±0.10 b	5.05±0.09 b	5.39±0.38 c	13.19±0.27 b	10.12±0.16 d

### 2.3 总类黄酮和白藜芦醇与其相关酶的关系

总类黄酮和白藜芦醇与其相关酶活性的多种线性回归分析结果表明,总类黄酮和白藜芦醇含量的积累过程呈正相关,两者在合成的过程中可能存在

着相互促进的作用。总类黄酮和 PAL 之间呈负相关。C4H 和 4CL 活性与白藜芦醇含量之间均达到极显著正相关,表明 C4H 和 4CL 活性变化与白藜芦醇含量的变化有较高的相关性(表 6)。

表6 ‘赤霞珠’果实发育过程中总类黄酮和白藜芦醇含量与其相关酶之间的相关性

Table 6 Correlation among total flavonoids, resveratrol contents with related enzyme activities during ‘Cabernet Sauvignon’ growth and development

	TF	RES	PAL	C4H	4CL
TF	1.00	0.33	-0.46	0.07	0.60
RES		1.00	0.68	0.95**	0.89**
PAL			1.00	0.84*	0.39
C4H				1.00	0.77*
4CL					1.00

## 3 讨论

### 3.1 ‘赤霞珠’葡萄发育过程中果皮总类黄酮和白藜芦醇含量及相关酶活性的变化

葡萄中的总类黄酮和白藜芦醇分别是查尔酮合酶途径和二苯乙烯合酶途径的产物。李杨昕等<sup>[24]</sup>

在对玫瑰香葡萄研究中发现,果皮中总类黄酮含量在幼果期较高,而膨大期较低,成熟期较高。本研究发现,‘赤霞珠’果皮总类黄酮含量在果实幼果期和成熟期含量较大,花后 35 d 最低。这与李杨昕等<sup>[24]</sup>的研究结果相一致。

Bais 等<sup>[25]</sup>研究表明,在花后 1~5 周,白藜芦醇

含量呈上升趋势,在花后 10~16 周,则呈下降趋势。余兴<sup>[26]</sup>研究表明,在葡萄生长发育过程中,蛇龙珠果实白藜芦醇的变化趋势呈双峰型。本研究发现,‘赤霞珠’果皮中白藜芦醇的变化趋势呈双峰型,这与余兴<sup>[26]</sup>的研究结果相一致,说明不同红色酿酒品种白藜芦醇的变化大致相同。

PAL、C4H、4CL 是苯丙氨酸代谢途径中 3 个关键酶。陈建业<sup>[22]</sup>研究发现,在赤霞珠葡萄果实发育过程中,PAL 活性有 2 个高峰,一个在花后 30 d,一个在花后 70 d;C4H 也呈现 2 个高峰,分别在花后 30 和 80 d。4CL 活性变化趋势和 C4H 相似,也呈现 2 个高峰,一个在花后 30 d,一个在花后 80 d。本研究发现,在葡萄果实发育过程中,果皮 PAL、C4H、4CL 活性均有 2 个高峰,一个在花后 35 d,一个在花后 80 d。在果实第一生长周期,果皮 PAL、C4H、4CL 活性在花后 20 d 较低,在花后 35 d 迅速升高后开始下降。在果实缓慢生长期(转色期),活性基本保持不变。在果实第二生长周期,其活性迅速上升,到花后 80 d 达到高峰后又逐渐下降,这与陈建业<sup>[22]</sup>研究结果相一致。在‘赤霞珠’葡萄发育过程中,对果皮中总类黄酮和白藜芦醇含量积累与其相关酶活性进行相关性分析,由此得出,白藜芦醇和 C4H、4CL 之间表现出较高的相关性( $r=0.95$ ,  $P<0.01$ ;  $r=0.89$ ,  $P<0.01$ ),说明白藜芦醇积累过程中与 C4H 和 4CL 有较大的关联。

### 3.2 水杨酸(SA)处理对‘赤霞珠’葡萄发育过程中总类黄酮和白藜芦醇含量的影响

本试验结果表明,经不同浓度 SA 处理赤霞珠果实后,均可提高其果皮中白藜芦醇和总类黄酮的含量。SA 处理诱导‘赤霞珠’白藜芦醇和总类黄酮含量的最适浓度是 50 mg/L。

## 4 结论

不同浓度的水杨酸(SA)处理可以提高‘赤霞珠’葡萄果皮中总类黄酮和白藜芦醇的含量,与之相关的 PAL、C4H、4CL 活性也得到相应提高。另外,白藜芦醇含量与 C4H、4CL 活性有较高的相关性。由此推断,可能是水杨酸(SA)诱导其相关酶活性,进一步引起了 Res 和总类黄酮含量的提高。

## 参 考 文 献

[1] Schroeter H, Heiss C, Spencer J P E, Spencer J P, Keen C L,

- Lupton J R, Schmitz H H. Recommending flavanols and procyanidins for cardiovascular health: Current knowledge and future needs[J]. *Molecular Aspects of Medicine*, 2010, 31(6): 546-557
- [2] Serafini M, Bugianesi R, Maiani G, Valtuena S, De Santis S, Crozier A. Plasma antioxidants from chocolate[J]. *Nature*, 2003, 424(6952): 1013-1013
- [3] Crifò T, Puglisi I, Petrone G, Recupero G R, Lo Piero A R. Expression analysis in response to low temperature stress in blood oranges: Implication of the flavonoid biosynthetic pathway[J]. *Gene*, 2011, 476(1): 1-9
- [4] Wen P F, Chen J Y, Wan S B, Kong W F, Zhang P, Wang W, Huang W D. Salicylic acid activates phenylalanine ammonia-lyase in grape berry in response to high temperature stress[J]. *Plant Growth Regulation*, 2008, 55(1): 1-10
- [5] Koyama K, Ikeda H, Poudel P R, Goto-Yamamoto N. Light quality affects flavonoid biosynthesis in young berries of Cabernet Sauvignon grape[J]. *Phytochemistry*, 2012, 78: 54-64
- [6] Wang Y S, Gao L P, Shan Y, Liu Y, Tian Y, Xia T. Influence of shade on flavonoid biosynthesis in tea (*Camellia sinensis* L O Kuntze)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 141: 7-16
- [7] Wang W, Tang K, Yang H R, Wen P F, Zhang P, Wang H L, Huang W D. Distribution of resveratrol and stilbene synthase in young grape plants (*Vitis vinifera* L cv Cabernet Sauvignon) and the effect of UV-C on its accumulation[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(2): 142-152
- [8] Sparvoli F, Martin C, Scienza A, Gavazzi G, Tonelli C. Cloning and molecular analysis of structural genes involved in flavonoid and stilbene biosynthesis in grape (*Vitis vinifera* L)[J]. *Plant Molecular Biology*, 1994, 24(5): 743-755
- [9] Quiroga A M, Deis L, Cavagnaro J B, Bottini R, Silva M F. Water stress and abscisic acid exogenous supply produce differential enhancements in the concentration of selected phenolic compounds in Cabernet Sauvignon[J]. *Journal of Berry Research*, 2012, 2(1): 33-44
- [10] Ollé D, Guiraud J L, Souquet J M, Terrier N, Ageorges A, Cheyrier V, Verries C. Effect of pre- and post- veraison water deficit on proanthocyanidin and anthocyanin accumulation during Shiraz berry development[J]. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 2011, 17(1): 90-100
- [11] Acevedo-Opazo C, Ortega-Farias S, Fuentes S. 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[J]. *Agricultural Water Management*, 2010, 97(7): 956-964
- [12] 温鹏飞, 邢延富, 牛铁泉, 高美英, 牛兴艳. UV-C 对葡萄果实发育过程中黄烷醇类多酚积累及隐色花色素还原酶表达的影响[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(21): 4428-4436
- Weng P F, Xing Y F, Niu T Q, Gao M Y, Niu X Y. Accumulation of flavanols, expression of leucoanthocyanidin

- reductase induced by UV-C irradiation during grape berry development[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(21): 4428-4436 (in Chinese)
- [13] Zhang Z Z, Li X X, Chu Y N, Zhang M X, Wen Y Q, Duan C Q, Pan Q H. Three types of ultraviolet irradiation differentially promote expression of shikimate pathway genes and production of anthocyanins in grape berries[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 57:74-83
- [14] 蒋宝, 张振文, 张小转, 童平. 海拔对黄土高原地区赤霞珠果实酚类物质含量及抗氧化活性的影响[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版, 2011, 39(6):197-202
- Jiang B, Zhang Z W, Zhang X P, Tong P. Influence of altitudes on phenolic compounds content and antioxidant activities of Cabernet Sauvignon berries in Loess Plateau region[J]. *Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition*, 2011, 39(6):197-202 (in Chinese)
- [15] Sgarbi E, Fornasiero R B, Lins A P, Bonatti P M. Phenol metabolism is differentially affected by ozone in two cell lines from grape (*Vitis vinifera* L.) leaf[J]. *Plant Science*, 2003, 165(5):951-957
- [16] Zhao J, Davis L C, Verpoorte R. Elicitor signal transduction leading to production of plant secondary metabolites[J]. *Biotechnology Advances*, 2005, 23(4):283-333
- [17] 刘悦萍, 宫飞, 赵晓萌. 水杨酸介导的信号转导途径与植物抗逆性[J]. 中国农学通报, 2005, 21(7):227-229
- Liu Y P, Gong F, Zhao X M. Salicylic acid-mediated signal transduction pathway associated with stress resistance of plants[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(7):227-229 (in Chinese)
- [18] 郝敬虹, 易肠, 尚庆茂, 董春娟, 张志刚. 水杨酸处理对干旱胁迫下黄瓜幼苗氮素同化及其关键酶活性的影响[J]. 园艺学报, 2012, 39(1):81-90
- Hao J H, Yi Y, Shang Q M, Dong C J, Zhang Z G. Effect of exogenous salicylic acid on nitrogen assimilation of cucumber seedling under drought stress[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2012, 39(1):81-90 (in Chinese)
- [19] Peinado J, Lopez de Lerma N, Moreno J, Peinado R A. Antioxidant activity of different phenolics fractions isolated in must from Pedro Ximenez grapes at different stages of the off-vine drying process[J]. *Food Chemistry*, 2009, 114(3):1050-1055
- [20] 李景明. 葡萄采后白藜芦醇的诱导与酿造工艺对葡萄酒中白藜芦醇的影响[D]. 北京: 中国农业大学, 2003
- Li J M. Inducement of resveratrol in postharvest grape and effect of enological practices on resveratrol in wine[D]. Beijing: China Agricultural University, 2003 (in Chinese)
- [21] 何慕涵, 苏文华, 张光飞, 代久凤, 罗芳芳. 不同地区短葶飞蓬总黄酮含量与 PAL 和 4CL 酶活性的比较[J]. 中国农学通报, 2012, 28(25):179-183
- He M H, Su W H, Zhang G F, Dai J F, Luo F F. The comparison between the total flavonoid content and the activities of PAL and 4CL in *Erigeron breviscapus* from different areas[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(25):179-183 (in Chinese)
- [22] 陈建业. 葡萄酒中酚酸及葡萄果实苯丙烷类代谢途径研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2005
- Chen J Y. Study on the phenolic acids in wines and phenylpropanoid metabolism in grape berries[D]. Beijing: China Agricultural University, 2005 (in Chinese)
- [23] 林烽. 橄榄叶总黄酮代谢和提取工艺优化及其抗氧化作用[D]. 福州: 福建农林大学, 2008
- Lin F. Studies on Metabolism, Extraction technology and antioxidation of total flavonoids in Chinese white olive leaves[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2008 (in Chinese)
- [24] 李杨昕, 张元湖, 田淑芬. 玫瑰香葡萄生长期酚类物质含量及抗氧化活性的变化[J]. 园艺学报, 2007, 34(5):1093-1097
- Li Y X, Zhang Y H, Tian S F. Dynamic changes of polyphenols and their relationship with antioxidant capacity in the Muscat Hamburg grapevine[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34(5):1093-1097 (in Chinese)
- [25] Bais A J, Murphy P J, Dry I B. The molecular regulation of stilbene phytoalexin biosynthesis in *Vitis vinifera* during grape berry development[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27(5):425-433
- [26] 余兴. 葡萄生育期及采后紫外处理后白藜芦醇及其糖苷的变化研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2005
- Yu X. Studies on the changes of resveratrol and piceid during the growth and post-harvest UV treatment of grape[D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2005 (in Chinese)

责任编辑: 王燕华