

# 无花果果实发育过程中 ABA 和乙烯含量与果实成熟的关系

李春丽<sup>1,3</sup> 沈元月<sup>2\*</sup>

(1. 新疆农业大学 林学与园艺学院, 乌鲁木齐 830052;

2. 北京农学院 植物科学技术学院/农业应用新技术北京市重点实验室, 北京 102206;

3. 北京生命科学研究所, 北京 102206)

**摘要** 为研究无花果果实发育过程中 ABA 和乙烯含量与果实成熟的关系,以玛斯义陶芬(Masui dauphine)无花果果实为试材,对果实发育过程中呼吸速率和乙烯释放量及可溶性糖、淀粉和 ABA 含量进行了研究。结果表明:无花果果实发育分 3 个时期,第 1 个快速生长期(时期 I)、缓慢生长期(时期 II)和第 2 个快速生长期(时期 III),在缓慢生长期和第 2 个快速生长期之间为果实发育的转折期“始熟期”。始熟期后果实淀粉分解,大量积累葡萄糖和果糖,果实快速进入成熟期。无花果果实发育过程中 ABA 含量整体呈下降趋势,乙烯释放量随着果实发育逐渐增加,在始熟期和呼吸速率同步出现一个高峰。结果表明无花果果实是呼吸跃变型果实,乙烯诱导果实发生一系列生理生化变化,促使无花果果实成熟。

**关键词** 无花果;果实成熟;ABA;乙烯

中图分类号 S 663.3

文章编号 1007-4333(2016)11-0051-06

文献标志码 A

## Relationship between ABA and ethylene content and fruit ripening during fig fruit development

LI Chun-li<sup>1</sup>, SHEN Yuan-yue<sup>2\*</sup>

(1. College of Forest Science and Horticulture, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 83002, China;

2. Beijing Key Laboratory of New Technology in Agricultural Application/College of Plant Science and Technology, Beijing University of Agriculture, Beijing 102206, China;

3. National Institute of Biological Science, Beijing 102206, China)

**Abstract** To study the relationship between ABA and ethylene content and fruit ripening during the development of fig fruit, fig (*Ficus carica* L.) cultivar ‘Masui Dauphine’ was used in this study. The changes of respiratory rate, soluble sugar content, starch content, ABA level and ethylene production level were examined. The results showed that: The development of fig fruit was comprised of three phases, phase I (the first rapid growth stage), phase II (the lag phase of growth), and phase III (the second rapid growth stage). The transition from phase II to phase III was the onset of ripening. After the onset of ripening, starch content of fig fruit was decreased, but a large amount of glucose and fructose were accumulated, and the fruit matured quickly. There was an decrease in ABA content during ripening of fig fruits. But there was an increase in ethylene production during fig fruits ripening, and during the onset of ripening a respiratory climacteric rise was concomitant with a sudden burst of endogenous ethylene production. These results suggested that fig fruit is a typical climacteric fruit. Ethylene initiated a chain of metabolic and physiological events which lead to fig fruit ripening.

**Keywords** *Ficus carica*; fruit ripening; ABA; ethylene

收稿日期: 2016-02-03

基金项目: 国家自然科学基金项目(31471837); 北京市属高等学校创新团队建设与教师职业发展计划项目(IDHT20140509)

第一作者: 李春丽, 博士研究生, E-mail: lili315xiao@126.com

通讯作者: 沈元月, 教授, 主要从事果实发育调控及其分子机制研究, E-mail: sfmn@tom.com

无花果(*Ficus carica* L.)属于桑科(Moraceae)、亚热带落叶果树,是人类驯化最早的经济作物<sup>[1-2]</sup>,在我国新疆和山东沿海地区广泛栽培。近年来无花果引入北京并设施栽培取得成功。无花果在设施栽培模式下抗病虫害、抗旱并且果品高产优质,具有重要经济价值和生态价值。

关于无花果的成熟类型前人报道为呼吸跃变型果实,在果实始熟期有呼吸峰和乙烯释放峰值出现,成熟过程受乙烯的调控<sup>[3]</sup>,但是使用外源乙烯和乙烯作用抑制剂 1-MCP(1-methylcyclopropane)处理无花果果实,处理效果却和一般的呼吸跃变型果实不同。首先,无花果果实在采前不同发育时期和采后使用外源乙烯处理效果差别很大。无花果果实发育分 3 个时期,第 1 个快速生长期,缓慢生长期和第 2 个快速生长期<sup>[3]</sup>。第 1 个时期果实以细胞分裂为主,此时外源乙烯处理果实能抑制其膨大,在果实缓慢生长期早期外施乙烯能促进果实膨大,在缓慢生长期中后期,和第 2 个快速生长期外施乙烯处理果实,不仅能促进果实膨大,还能促进果实成熟<sup>[3-4]</sup>。并且不同于香蕉<sup>[5]</sup>、番茄<sup>[6]</sup>等呼吸跃变型果实无花果果实采后乙烯处理难以诱导果实软化成熟<sup>[7]</sup>。其次,乙烯作用抑制剂 1-MCP(1-methylcyclopropane)处理大多数跃变型果实后乙烯生成速率会降低,但是无花果果实采前和采后 1-MCP 处理均能引起乙烯生成速率的增加<sup>[8]</sup>,即无花果不存在乙烯的负反馈调节机制。无花果采后 1-MCP 处理不能显著延迟果实成熟,但采前 1-MCP 处理能显著增加果实耐储性<sup>[8-10]</sup>。表明乙烯调控无花果果实成熟的机制可能不同于传统的呼吸跃变型果实。

无花果的成熟过程也和其他呼吸跃变型果实不同。无花果果实进入始熟期后果实大小和成熟度同时快速增加,而番茄、苹果、香蕉等呼吸跃变型果实在始熟期果实大小就达到了最终成熟大小,始熟期后只是果实成熟度增加<sup>[11]</sup>,并且在果实成熟前采摘,无花果果实无论存放多久都无法达到自然成熟时的果实大小、色泽、风味及硬度,即无花果果实后熟现象不明显,而番茄等呼吸跃变型果实可以在绿熟期采摘,采摘后果实可以继续发育上色成熟<sup>[12-13]</sup>。另外,无花果果实成熟后迅速衰老,非常不耐储运<sup>[11]</sup>。这些因素极大地限制了无花果在北京的发展。

关于呼吸跃变型果实成熟的调控,前人研究认为乙烯起主要作用,例如番茄<sup>[14-15]</sup>、苹果<sup>[16]</sup>的成熟

过程乙烯起主要促进作用。但也有研究表明 ABA 对呼吸跃变型果实的成熟也起一定作用,如抑制 ABA 积累会抑制番茄果实成熟<sup>[17-18]</sup>。虽然无花果被认为是呼吸跃变型果实,但其成熟及衰老过程、乙烯调控机制都和传统的呼吸跃变型果实有所区别,并且无花果果实 ABA 含量及其在果实发育中的作用还未见报道。此外果实成熟过程中淀粉和可溶性糖是重要的积累物质,是果实品质的重要指标,而且还为植物自身代谢提供动力,是果实发育的物质基础,还作为信号物质调控果实发育成熟。为此,本研究以玛斯义陶芬(Masui Dauphine)无花果为试材,对果实发育过程中的呼吸速率变化、ABA 含量和乙烯释放量及可溶性糖和淀粉含量进行测定和分析,以期在无花果果实成熟及衰老调控提供理论支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 试材及取样

供试材料来自于北京农学院试验田大棚内种植的玛斯义陶芬(Masui Dauphine)无花果果树,树龄 3 年,树体健壮。试验于 2014 年 6—8 月无花果秋果期进行。果实花芽分化结束后,即花托内出现小花开始,直到果实成熟,每周取样 2 次,记录果实纵横径,绘制果实生长发育曲线。根据其生长发育曲线,分别选取花芽分化结束后 15(小绿果)、30(大绿果)、65(始红果)、70(片红果)、85 d(全红果)各时期 6 个果进行一次分析,重复 3 次。

### 1.2 呼吸速率及可溶性糖、淀粉和 ABA 含量测定

呼吸速率参照郑永华<sup>[19]</sup>的方法用红外线 CO<sub>2</sub> 分析仪进行测定。可溶性糖含量参照李春丽等<sup>[20]</sup>的方法用高效液相色谱法测定。淀粉含量用高氯酸水解蒽酮比色法测定<sup>[21]</sup>。脱落酸含量采用酶联免疫法测定,具体过程参照李春丽等<sup>[22]</sup>的方法进行。试验每个时期取 6 个果,每个果用打孔器取果实中部 1 g,混合研磨测定,重复 3 次。

### 1.3 乙烯释放量测定

乙烯含量采用气相色谱法测定,采集样品称重后放于集气瓶内,记录采集时间,室温放置 2 h 后抽取 1 mL 气体用 HITACHI163 气相色谱仪测定,载气为氮气,流速为 1 mL/min,进样口温度 50 °C,柱温 50 °C,安捷伦 HP-PLOT Q 30 m×0.53 mm×0.4 μm 气相色谱柱, FID 检测器,检测温度 200 °C,保留时间 1.1 min,外标法定量,标样购自 SIGMA 公司。试验重复 3 次。

## 2 结果与分析

### 2.1 无花果果实生长发育曲线及呼吸速率变化

无花果果实生长发育接近 3 个月,呈双 S 生长曲线(图 1),明显分为 5 个时期和 3 个阶段。5 个时

期包括小绿期(15 d)、大绿期(30 d)、始红期(65 d)、表面褪绿,顶端露红)、片红果(70 d)、全红果(85 d,成熟期);3 个阶段包括第 1 个快速生长期,缓慢生长期,及第 2 个快速生长期。在缓慢生长期和第 2 个快速生长期之间为始熟期(图 1)。

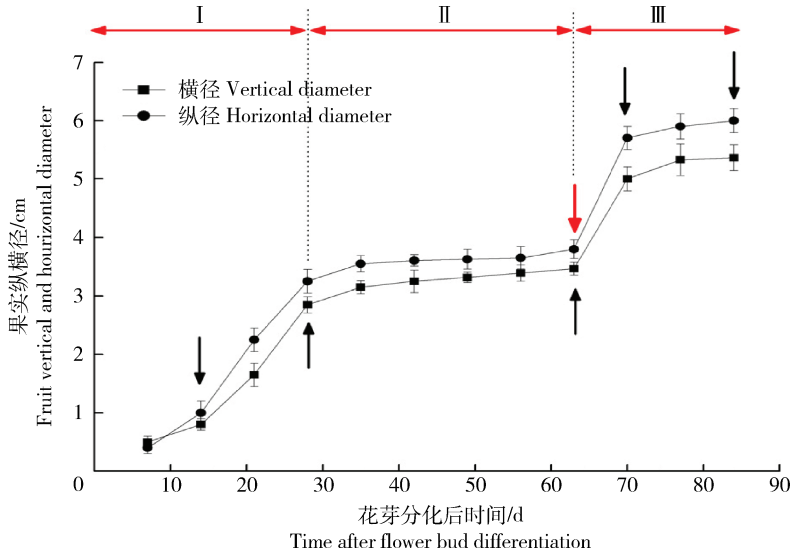


图 1 无花果果实生长发育曲线

Fig. 1 The growth curve of fig fruit

在无花果果实成熟过程中,呼吸速率整体呈下降趋势(图 2)。果实发育的第 1 个快速生长期,即由小绿果膨大为绿果的过程中,呼吸速率缓慢下降。在无花果果实第 2 个发育时期即缓慢生长期,由大绿果发育为始红果的过程中,无花果果实的呼

吸速率出现了急速的下降,始红果时期的呼吸速率仅是大绿果时期的 1/4。随后无花果果实发育的第 3 个时期即第 2 个快速生长期,随着果实上色、膨大,无花果果实在片红时的呼吸速率出现了一个上升的呼吸峰,到果实完熟的全红时期,呼吸速率又一

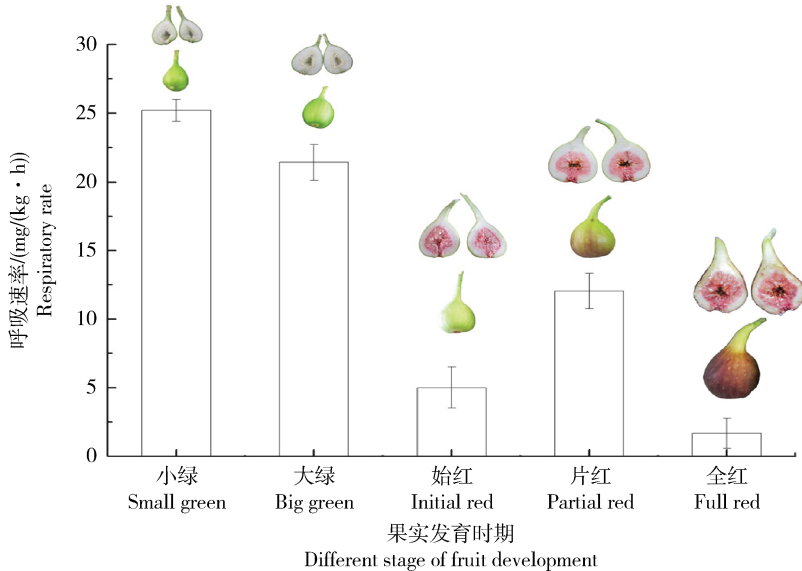


图 2 无花果果实发育过程中呼吸速率变化

Fig. 2 Changes in respiratory rate during fig fruit development

次出现下降,达到最低点。

## 2.2 无花果果实可溶性糖和淀粉含量变化

随着无花果果实成熟,果实的可溶性糖和淀粉含量均发生一系列变化。通过对无花果果实发育过程可溶性糖和淀粉的测定,发现无花果果实可溶性糖含量以葡萄糖和果糖为主,蔗糖含量相对较低

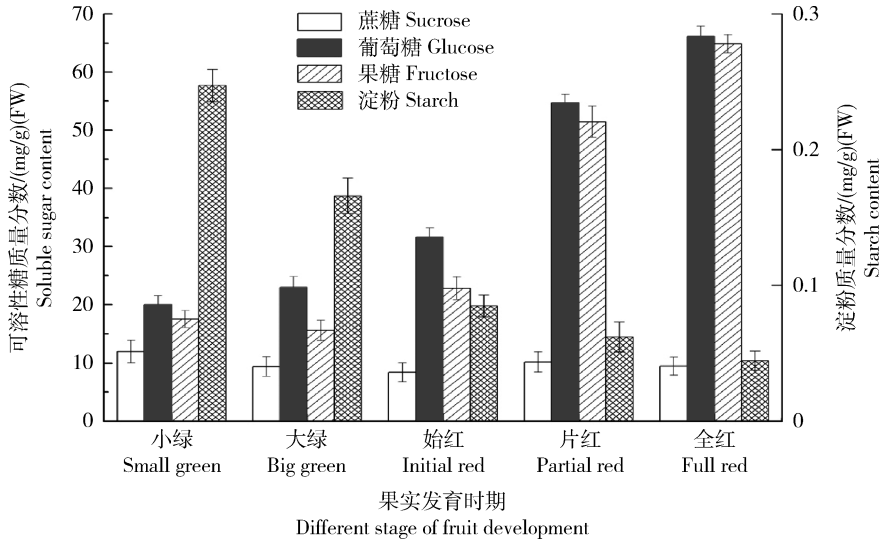


图3 无花果果实可溶性糖和淀粉质量分数变化

Fig. 3 changes in soluble sugars and starch during fig fruit development

## 2.3 无花果果实 ABA 和乙烯含量变化

随着无花果果实成熟果实内 ABA 和乙烯含量出现了一系列变化(图 4)。在第 1 个快速增长期,无花果果实 ABA 含量缓慢增加,随后的缓慢生长期,ABA 含量快速下降,到第 2 个快速增长期,从始红果到片红果时期 ABA 含量再次略微增加,片红

果到全红果时期 ABA 含量第二次急速下降,达到最低点。在无花果果实的整个发育过程中 ABA 含量变化呈阶梯下降的 M 形。无花果果实乙烯含量在小绿果时期最低,随着果实发育乙烯含量逐渐升高,在第一个快速增长期,即小绿果到大绿果的发育过程中乙烯含量增加不明显,第 2 个发育时期缓慢

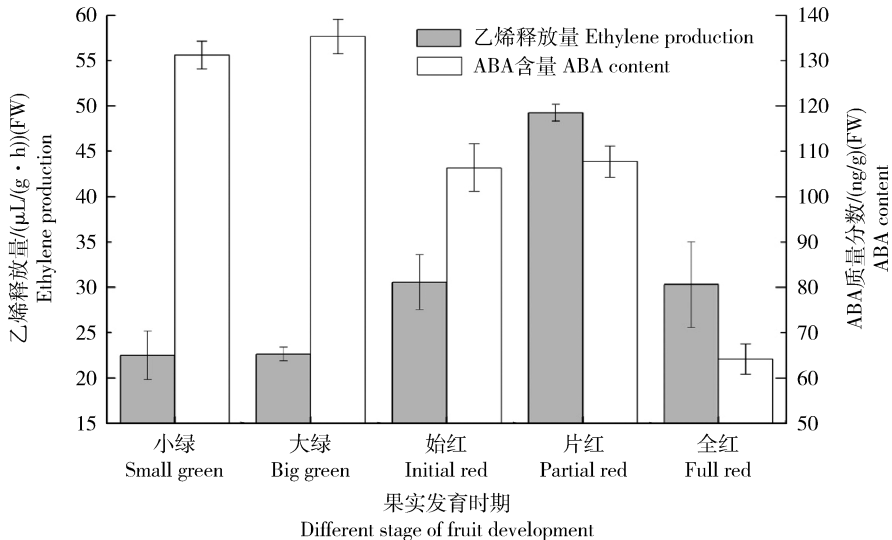


图4 无花果果实发育过程中 ABA 含量和乙烯释放量变化

Fig. 4 Changes in ABA level and ethylene production during fig fruit development

增长期,即从大绿果到始红果时期乙烯含量开始快速增加,第 3 个时期即第 2 次快速增长期,从始红果到片红果时期无花果果实乙烯含量出现了急速的增加,到片红果时期达到顶峰,然后片红果到完全成熟的全红果的发育过程中乙烯含量快速回落到峰值前水平。

### 3 讨 论

根据果实成熟过程中有无乙烯释放峰及呼吸速率峰的出现,将果实分为呼吸跃变型果实和非呼吸跃变型果实两类<sup>[23-24]</sup>。无花果果实成熟过程中始熟期前呼吸速率快速降低,始熟期后出现了一个呼吸峰,果实全红时呼吸速率又下降到最低点(图 2)。伴随着呼吸峰的出现,果实迅速膨大、上色、淀粉含量减少、可溶性糖快速积累达到完全成熟(图 3)。与此同时,乙烯含量在进入始熟期后也出现了快速升高,和呼吸峰同步出现了一个乙烯释放的高峰(图 4),这一系列现象表明无花果果实的成熟类型为呼吸跃变型果实。这一变化规律和番茄、苹果、猕猴桃等呼吸跃变型果实成熟过程中呼吸速率及乙烯释放规律相一致<sup>[15-16,25]</sup>。

对于呼吸跃变型果实的成熟过程,公认乙烯起主要调控作用,如番茄<sup>[14-15]</sup>、苹果<sup>[16]</sup>的成熟过程乙烯起主要促进作用。但有大量研究表明 ABA 对呼吸跃变型果实的成熟也起一定的作用,积累一定量的 ABA 能诱发乙烯生成,并且乙烯释放量不因为 ABA 含量的增减而变化<sup>[26-27]</sup>。在猕猴桃果实采后初期出现 ABA 峰比乙烯释放峰早的多<sup>[28]</sup>。外施 ABA 能促进乙烯合成关键基因 ACS 和 ACO 表达,从而使甜瓜果实软化成熟<sup>[29]</sup>。在番茄和桃果实成熟过程中 ABA 峰值也在乙烯释放峰值之前出现<sup>[17-18,30-31]</sup>。抑制 ABA 合成关键基因 NCED 在番茄中表达,能引起番茄果实硬度增加,贮存期延长<sup>[17,30]</sup>。

在无花果果实发育过程中 ABA 含量整体呈现下降趋势(图 4),前人研究表明 ABA 含量下降会引起合成 ABA 的上游物质番茄红素、胡萝卜素的消耗减少,从而促进果实着色,此外 ABA 含量下降还可能增加乙烯合成相关基因 ACS 和 ACO 的表达,从而促进乙烯释放<sup>[17]</sup>。无花果果实发育过程中 ABA 出现 2 个平台期,一个在乙烯释放峰值之前,另一个和乙烯释放峰值同步出现。无花果果实第 1 个 ABA 平台期很可能也起上调乙烯合成的作用,

即无花果果实发育过程中 ABA 是位于乙烯上游的调控因子,诱导乙烯合成间接对果实成熟起促进作用。第 2 个 ABA 平台期的出现表明 ABA 可能直接参与了始熟期后无花果果实的快速成熟。

无花果果实进入始熟期后,果实迅速成熟,以葡萄糖和果糖为主的可溶性糖快速积累,而蔗糖积累很少(图 1),这一特征和非呼吸跃变型果实葡萄相一致<sup>[32]</sup>。片红果之前葡萄糖和果糖的积累和乙烯释放量同步增加,但片红果到全红果时期,乙烯释放量下降,而葡萄糖和果糖含量继续升高,说明果实完熟的过程不依赖乙烯含量的继续升高。

总之,随着 ABA 进入第 2 个平台期,呼吸速率、糖含量及乙烯释量快速上升,果实随后进入快速膨大和着色期,即进入成熟期。这些研究结果为无花果果实成熟及衰老调控提供了支撑。

### 参 考 文 献

- [1] Kislev M E, Hartmann A, Bar Yosef O. Early domesticated fig in the Jordan Valley[J]. *Science*, 2006, 312: 1372-1374
- [2] Stover E, Aradhya M, Ferguson L, Crisosto C H. The fig: Overview of an ancient fruit[J]. *Hortscience*, 2007, 42: 1083-1087
- [3] Marei N, Crane J C. Growth and respiratory response of fig (*Ficus carica* L cv 'Mission') fruits to ethylene[J]. *Plant Physiology*, 1971, 48: 249-254
- [4] Marei N, Romani R. Ethylene-stimulated synthesis of ribosomes, ribonucleic acid, and protein in developing fig fruits[J]. *Plant Physiology*, 1971, 48(6): 806-808
- [5] Marriott J, Palmer J K. Bananas: Physiology and biochemistry of storage and ripening for optimum quality[J]. *Critical Reviews in Food Science & Nutrition*, 1980, 13(1): 41-88
- [6] 徐爱东. 乙烯利催熟对番茄果实营养品质影响的研究进展[J]. *北方园艺*, 2011, 10: 181-184
- [7] Xu A D. Review on affection of tomato fruit nutritional quality from ethylene[J]. *Northern Horticulture*, 2011, 10: 181-184 (in Chinese)
- [7] Blankenship S M, Dole J M. 1-Methylcyclopropene: A review[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2003, 28(1): 1-25
- [8] Sozzi G O, Abraján-Villasenor M A, Trincherro G D, Fraschina A A. Postharvest response of 'Brown Turkey' figs (*Ficus carica* L) to the inhibition of ethylene perception[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2005, 85(14): 2503-2508
- [9] Owino W O, Manabe Y, Mathooko F M, Kubo Y, Inaba A. Regulatory mechanisms of ethylene biosynthesis in response to various stimuli during maturation and ripening in fig fruit (*Ficus carica* L) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2006, 44(5): 335-342

- [10] Freiman Z E, Rodov V, Yablovitz Z, Horev B, Flaishman M A. Preharvest application of 1-methylcyclopropene inhibits ripening and improves keeping quality of 'Brown Turkey' figs (*Ficus carica* L.) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 138: 266-272
- [11] Flaishman M A, Rodov V, Stover E. The fig: botany, horticulture, and breeding [J]. *Horticultural Reviews*, 2008, 34: 113-196
- [12] Yokotani N, Nakano R, Imanishi S, Nagata M, Inaba A, Kubo Y. Ripening-associated ethylene biosynthesis in tomato fruit is autocatalytically and developmentally regulated [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(12): 3433-3442
- [13] Van de Poel B, Bulens I, Oppermann Y, Hertog M L, Nicolai B M, Sauter M, Geeraerd A H. S-adenosyl-L-methionine usage during climacteric ripening of tomato in relation to ethylene and polyamine biosynthesis and transmethylation capacity [J]. *Physiologia Plantarum*, 2013, 148(2): 176-188
- [14] Karlova R, Rosin F M, Busscher-Lange J, Parapunova V, Do P T, Fernie A R, Fraser P D, Baxter C, Angenent G C, de Maagd R A. Transcriptome and metabolite profiling show that APETALA2a is a major regulator of tomato fruit ripening [J]. *Plant Cell*, 2011, 23: 923-941
- [15] Lee J M, Joung J G, McQuinn R, Chung M Y, Fei Z J, Tieman D, Klee H, Giovannoni J. Combined transcriptome, genetic diversity and metabolite profiling in tomato fruit reveals that the ethylene response factor SIERF6 plays an important role in ripening and carotenoid accumulation [J]. *Plant Journal*, 2012, 70: 191-204
- [16] Johnston J W, Gunaseelan K, Pidakala P, Wang M, Schaffer R J. Co-ordination of early and late ripening events in apples is regulated through differential sensitivities to ethylene [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 2689-2699
- [17] Sun L, Yuan B, Zhang M, Wang L, Cui M, Wang Q, Leng P. Fruit-specific RNAi-mediated suppression of SINCED1 increases both lycopene and  $\beta$ -carotene contents in tomato fruit [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63: 3097-3108
- [18] Zhang M, Yuan B, Leng P. The role of ABA in triggering ethylene biosynthesis and ripening of tomato fruit [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60: 1579-1588
- [19] 郑永华. 高氧处理对蓝莓和草莓果实采后呼吸速率和乙烯释放速率的影响 [J]. *园艺学报*, 2005, 32(5): 866-868  
Zheng Y H. Effects of High Oxygen on Respiratory Rate and Ethylene Production in Harvested Blueberries and Strawberries [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, 32(5): 866-868 (in Chinese)
- [20] 李春丽, 柴叶茂, 王志忠, 董清华, 秦岭, 沈元月. 草莓果实发育过程中糖、pH 值及 ABA 水平变化趋势 [J]. *果树学报*, 2011(28): 72-76  
Li C L, Chai Y M, Wang Z Z, Dong Q H, Qin L, Shen Y Y. Changing trends of sugar, pH and ABA during strawberry fruit development [J]. *Journal of Fruit Science*, 2011(28): 72-76 (in Chinese)
- [21] Rose R, Rose C L, Omi S K, Forry K R, Durall D M, Bigg W L. Starch determination by perchloric acid vs enzymes; evaluating the accuracy and precision of six colorimetric methods [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1991, 39(1): 2-11
- [22] 李春丽, 冯永庆, 沈元月. 气-质联用和酶联免疫检测草莓花托中 ABA 含量 [J]. *北京农学院学报*, 2010(25): 6-8  
Li C L, Feng Y Q, Shen Y Y. Analysis of ABA content in strawberry receptacle by GC-MS and ELISA [J]. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 2010(25): 6-8 (in Chinese)
- [23] Baile J B. Growth, maturation and senescence in fruits [J]. *Science*, 1964, 146: 880-888
- [24] McMurchie E J, McGlasson W B, Eaks I L. Treatment of fruit with propylene gives information about the biogenesis of ethylene [J]. *Nature*, 1972, 237: 235-236
- [25] Yin X R, Chen K S, Allan A C, Wu R M, Zhang B, Lallu N, Ferguson I B. Ethylene-induced modulation of genes associated with the ethylene signalling pathway in ripening kiwifruit [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59: 2097-2108
- [26] Bastias A, López-Climent M, Valcárcel M, Rosello S, Gómez-Cadenas A, Casaretto J A. Modulation of organic acids and sugar content in tomato fruits by an abscisic acid - regulated transcription factor [J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, 141(3): 215-226
- [27] 丁长奎. 果实成熟过程中的激素调控 [J]. *植物生理学通讯*, 1990(5): 5-9  
Ding C K. Phytohormonal control of fruit ripening [J]. *Plant Physiology Communications*, 1990(5): 5-9 (in Chinese)
- [28] 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 Horticulturae Sinica*, 1999, 26(2): 81-86 (in Chinese)
- [29] Sun Y, Chen P, Duan C, et al. Transcriptional regulation of genes encoding key enzymes of abscisic acid metabolism during melon (*Cucumis melo* L.) fruit development and ripening [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2013, 32(2): 233-244
- [30] Sun L, Sun Y, Zhang M, Wang L, Ren J, Cui M, Wang Y, Ji K, Li P, Li Q, Chen P, Dai S, Duan C, Wu Y, Leng P. Suppression of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, which encodes a key enzyme in abscisic acid biosynthesis, alters fruit texture in transgenic tomato [J]. *Plant Physiology*, 2012b, 158: 283-298
- [31] Nitsch L, Kohlen W, Oplaat C, Charnikhova T, Cristescu S, Michieli P, Wolters-Arts M, Bouwmeester H, Mariani C, Vriezen W H, Rieu I. ABA-deficiency results in reduced plant and fruit size in tomato [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169: 878-883
- [32] 李春丽, 董清华, 冯永庆, 沈元月. 葡萄果实始熟期前后糖和 pH 值及 ABA 变化 [J]. *北京农学院学报*, 2010, 25(2): 14-17  
Li C L, Dong Q H, Feng Y Q, Shen Y Y. Changes of sugar, pH and ABA around the onset of grape berry ripening [J]. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 2010, 25(2): 14-17 (in Chinese)