

# 藤稔葡萄主枝环剥对果实着色及相关基因表达的影响

郭磊<sup>1</sup>, 王涛<sup>2</sup>, 岳林旭<sup>3</sup>, 房经贵<sup>1,\*</sup>, 陈济林<sup>4</sup>, 宋长年<sup>1</sup>, 冷翔鹏<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>南京农业大学园艺学院, 南京 210095; <sup>2</sup>温岭市农业林业局, 浙江温岭 317500; <sup>3</sup>山东省轻工农副原料研究所, 山东高密 261500; <sup>4</sup>浙江省温岭市滨海葡萄专业合作社, 浙江温岭 317500)

**摘要:** 对藤稔葡萄主枝环剥促进其果实着色的效果以及对花青苷合成相关重要基因的表达等进行了分析。研究表明, 主枝环剥不仅可提高果肉中可溶性固形物的含量, 并且明显改善果实着色, 使外观颜色加深, 果皮花青苷含量增加, 果面光泽明亮度 ( $L^*$ 值) 和颜色组分  $b^*$ 值下降, 颜色组分  $a^*$ 值以及红色葡萄果实颜色指数 (CIRG 值) 增大。环剥处理还明显促进了 *UFGT*、*MYBA1* 和 *MYBA2* 的表达, *MYBA1* 和 *MYBA2* 于环剥处理后的第 2 周 (花后 63 d) 表达水平明显上调, 相对表达量达到最高值。*UFGT* 的表达水平与花青苷的积累趋势具有很好的一致性, 环剥处理使 *UFGT* 的相对表达高峰提前 1 周左右。

**关键词:** 葡萄; 环剥; 品质; 着色

**中图分类号:** S 663.1

**文献标识码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2012) 03-0409-08

## Influence of Main-branch-girdling on Berry Coloring and Expression of Some Related Genes in ‘Fujiminori’ Grapevine

GUO Lei<sup>1</sup>, WANG Tao<sup>2</sup>, YUE Lin-xu<sup>3</sup>, FANG Jing-gui<sup>1,\*</sup>, CHEN Ji-lin<sup>4</sup>, SONG Chang-nian<sup>1</sup>, and LENG Xiang-peng<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; <sup>2</sup>Wenling Bureau of Agriculture and Forestry, Wenling, Zhejiang 317500, China; <sup>3</sup>Institute of Light Industry Agro-raw Materials of Shandong, Gaomi, Shandong 261500, China; <sup>4</sup>Binghai Grape Cooperation of Wenling, Wenling, Zhejiang 317500, China)

**Abstract:** Trunks of grapevine ‘Fujiminori’ were girdled for investigation of the influence of girdling on berry coloration and the expression of three important genes which is related to anthocyanin synthesis. The results showed that trunk-girdling could improve the mass fraction of soluble solids in flesh, obviously improve berry coloration, increase the contents of anthocyanin. Girdling treatment could decrease  $L^*$  and  $b^*$  values much, and increase the  $a^*$  and CIRG value. In addition, trunk-girdling obviously regulated the expression of *UFGT*, *MYBA1* and *MYBA2*. The results demonstrated that the expression of *MYBA1* and *MYBA2* was induced after the first 2 weeks (63 days after flowering) of girdling and the relative expression reached the highest value. Interestingly, the expression of *UFGT* and the anthocyanin accumulation of fruit peel in a highly similar pattern, and the girdling treatment causes the *UFGT* gene expression a week in advance.

收稿日期: 2011-12-20; 修回日期: 2012-02-21

基金项目: 教育部新世纪优秀人才支持计划项目 (NCET-08-0796); 江苏省现代园艺科学优势学科建设工程专项

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: fanggg@njau.edu.cn)

**Key words:** grapevine; girdling; quality; coloration

在南方, 葡萄果实发育和成熟期间高温多雨, 光照相对不足, 昼夜温差较小, 时常出现果实着色不良的情况 (房经贵 等, 2009)。为改善促成栽培葡萄果实着色状况, 提高葡萄品质, 以往多从加强常规田间管理、调控环境条件、套袋和改变采收时间等方面进行尝试。作者经过多年观察发现, 葡萄环剥技术不仅可以用于控制枝梢生长, 促进成花和坐果, 而且在改善果实品质、促进果实着色方面也有明显的效果。在猕猴桃上也有报道, 环剥结果枝能显著增加果实花青苷含量 (刘仁道 等, 2009)。

本研究中以藤稔葡萄为试材, 在果实转色前对双膜棚内葡萄主枝进行环剥, 研究环剥后果实生长发育过程中果皮色泽变化和果皮色素的积累规律, 以及环剥处理对葡萄果皮花色素生物合成过程中关键酶基因 *UFGT* 和两个重要 *MYB* 转录因子的影响, 为了解环剥促进葡萄着色的机理以及更好地将环剥技术应用于葡萄高效栽培提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与处理

试验于 2011 年在浙江省温岭市滨海葡萄专业合作社的双膜覆盖连栋大棚内进行。果园管理水平较好, 试验树为长势一致的 3 年生‘藤稔’葡萄, 平棚架小 X 型, 每株留 12~14 穗果。

每个处理选定 9 株长势基本一致的植株, 采用统一的管理措施。每 3 株树为 1 个重复, 共 3 次重复。开花初期, 为使每个处理负载量相同而修剪多余花穗, 坐果后每穗果保留约 40 个果粒。

环剥处理于 2011 年 5 月 18 日 (花后 7 周) 葡萄转色前进行。每株树选取两个粗度和长势一致的主枝, 一个进行环剥, 环剥口宽度约为 5 mm, 深达木质部但不伤及木质部, 另一枝不处理作为对照 (黄旭明 等, 2003; 戴宏芬 等, 2010)。

### 1.2 取样方法

环剥 1 周后每隔 7 d 采样 1 次, 至果实成熟 (花后 13 周), 共采样 6 次。

以浆果内种子变成棕色且浆果的质量不再增加作为成熟期标准 (Liu et al., 2006)。

每次从不同处理的具有代表性的 3~4 个果穗的上、中、下, 3 个部位采摘大小均匀的果实, 每时期取 30 个果, 用冰盒带回实验室, 贮于 -70 °C 冰箱中备用。

### 1.3 果实质量、可溶性固形物和色泽测定

单果质量使用分析天平测定, 可溶性固形物用数字折射仪 (PR-101, Atago, 日本) 测定。

用 MiniScan XE PLUS 色差计 (Hunter Associates Laboratory Inc, USA) 测定每个果实的赤道 (中纬线) 处对称两面的色泽。其中  $L^*$  表示颜色的亮度, 取值范围为 [1, 100],  $L^*$  越大, 表示果面亮度越高, 反之越低。 $a^*$ 、 $b^*$  表示颜色组分, 取值范围为 [-60, 60]。

利用  $a^*$  和  $b^*$  值可以计算出色泽饱和度 (Chroma,  $C^*$ ) 和色调角 (hue angle,  $h^\circ$ )。  $C^* = [a^{*2} + b^{*2}]^{1/2}$ ,  $h^\circ = \arctangent b^*/a^*$ 。计算红色葡萄果实颜色指数 (Color Index of Red Grape, CIRG),  $CIRG = (180 - h^\circ) / (L^* + C^*)$ 。

采用红色葡萄果实颜色指数的方法来评价果实的外观色泽:  $CIRG < 2$  为黄绿,  $2 < CIRG < 4$  为粉红,  $4 < CIRG < 5$  为红色,  $5 < CIRG < 6$  为深红,  $CIRG > 6$  为蓝黑 (Fernandez-lopez et al., 1998)。因为 CIRG 与花青苷质量分数达到了 0.835 的线性相关性 (Carreno et al., 1996), 所以 CIRG 可以间

接反映出花青苷的质量分数及着色情况（卢彩玉 等，2009）。

花青苷的提取及测定都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 0.01%盐酸—甲醇溶液，置 4 ℃下避光浸提 24 h。之后在 4 ℃下，12 000 r·min<sup>-1</sup>离心 20 min。花青苷质量分数的测定采用 pH 示差检测法（Hulya，2007），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。

#### 1.4 果皮 RNA 的提取与 cDNA 合成及荧光定量 PCR 分析

藤稜葡萄果皮总 RNA 的提取采用 CTAB 法（张彦苹 等，2010），用 DNase I 酶（RNase free）消化和氯仿抽提，mRNA 的纯化采用 Promega 公司生产的 PloyATtract mRNA Isolation System IV 试剂盒进行。cDNA 合成以 mRNA 为模板，引物 P01 反转录合成 cDNA 第 1 条链，引物 P02 延伸加帽子，空气加热条件下 42 ℃保温 1 h，75 ℃保温 10 min，冰上冷却 2 min 后，-70 ℃保存备用（杨光等，2010）。

应用 Bio-Rad iCycler i Q 实时定量 PCR 仪，使用 SYBRGreen I（Toyobo）试剂，以葡萄不同发育时期的果皮 cDNA 为模板，根据葡萄已登录序列分别设计 *UFGT*、*MYBA1* 和 *MYBA2* 等 3 个基因的特异性引物，以葡萄看家基因 *UBI* 作为内参，应用特定的引物进行 PCR 扩增。内参和目的基因的引物序列见表 1。

扩增体系含 1 μL cDNA，上下游引物各 0.8 μL，10 μL 反应 MIX，7.4 μL ddH<sub>2</sub>O，总体系 20 μL。反应程序为 95 ℃变性 1 min，95 ℃变性 10 s，60 ℃退火 20 s，72 ℃延伸 30 s，40 个循环；反应结束后分析荧光值变化曲线以及融解曲线。

试验数据用 LinRegPCR（Ramakers et al.，2003）和 DPS 软件分析，采用 Excel 绘图。

表 1 引物用途及序列  
Table 1 Sequence of primers and use

用途 Use	编号 Code	基因登录号 Accession number	序列 Sequence (5'-3') Sequence
cDNA 合成 cDNA synthesis	P01		GCAGGACTGCAGCTGACTGACTACT30VN
	P02		GACCAGTGGTATCAACGCAGAGTACGCGGG
扩增 UBI UBI amplification	UBI-1		GCTCGCTGTTTTGCAGTTCTAC
	UBI-2		AACATAGGTGAGGCCGCACTT
UFGT 定量 RT-PCR	UFGT-F	AF000371	GGGATGGTAATGGCTGTGG
UFGT Quantitative RT-PCR	UFGT-R		ACATGGGTGGAGAGTGAGTT
VvMybA1 定量 RT-PCR	VvMybA1-F	AB097923	TAGTCACCACTTCAAAAAGG
VvMybA1 Quantitative RT-PCR	VvMybA1-R		GAATGTGTTTGGGGTTTATC
VvMybA2 定量 RT-PCR	VvMybA2-F	AB073103	GCTGAGCATGCTCAAATGGAT
VvMybA2 Quantitative RT-PCR	VvMybA2-R		TCCCACCATATGATGTACCC

## 2 结果与分析

### 2.1 环剥处理对果实生长发育与可溶性固形物含量的影响

环剥处理与对照植株的果实的生长都呈线性增长趋势（图 1）。环剥处理的果实单果质量与对照没有显著差异。果实可溶性固形物含量也总体呈上升趋势，其中，处理果实的可溶性固形物含量在环剥处理 2 周（花后 63 d）后至成熟期都高于对照。至果实成熟（花后 91 d），环剥处理与对照果实的可溶性固形物含量分别达到 14.76%和 13.23%，差异显著。可见，环剥处理能够增加葡萄果实可溶性固形物的含量。

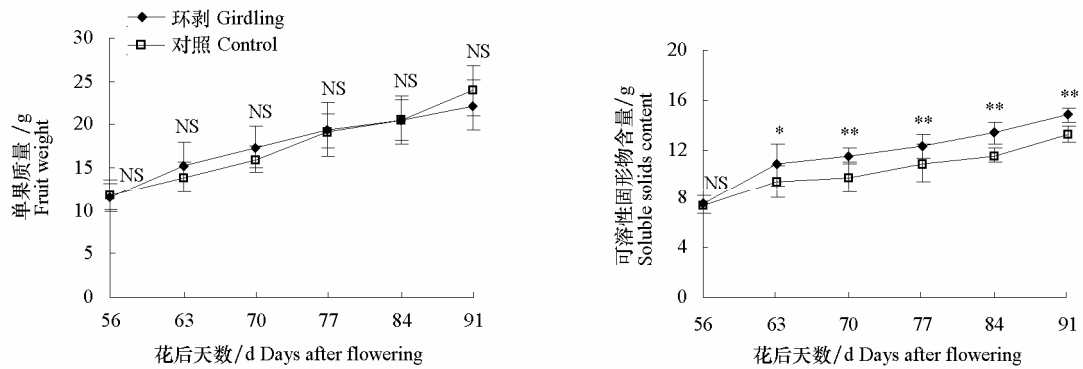


图 1 环剥处理对藤稔葡萄果实质量、可溶性固形物含量的影响

Fig. 1 Effects of girdling on the berry weight and soluble solids content of Fujiminori grape berries

## 2.2 环剥处理对果面色泽参数的影响

‘藤稔’葡萄果实在成熟的过程中，环剥处理组和对照组  $L^*$  值（图 2）都呈下降趋势，环剥处理的果实  $L^*$  值降幅较大。

随着葡萄果实颜色由绿色转为红色，对照组和处理组色差指标  $a^*$  值由负转正（图 2），并逐渐升高，而且环剥处理后的果实  $a^*$  值在前期增加的速度较对照组更为迅速（图 2）。环剥处理组  $b^*$  值（图 2）由 14.39 下降至 -0.68，对照组  $b^*$  值由 14.73 下降至 1.91，其变化也是环剥处理更为显著，而且到成熟后期环剥处理果实的果面颜色变为黑紫色，因此  $b^*$  值也相应变为负值。

环剥处理与对照的果实的 CIRG 值同样表现出环剥处理对着色具有明显的促进作用（图 2）。环剥后葡萄 CIRG 值增加较对照更为迅速。至果实成熟，环剥处理 CIRG 达到 11.43，而对照组 CIRG 只达到 6.49，差异显著。该结果与样品的视觉观察结果（图 3）一致。

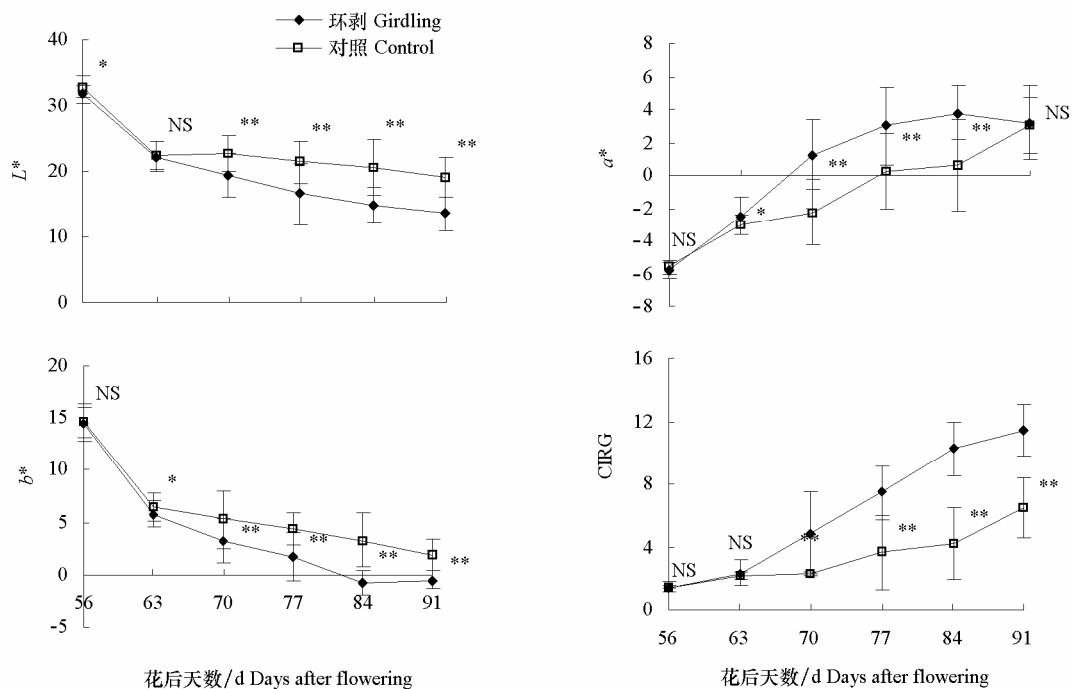


图 2 环剥处理对藤稔果面色泽参数的影响

Fig. 2 Effects of girdling on the skin color parameters of Fujiminori grape berries

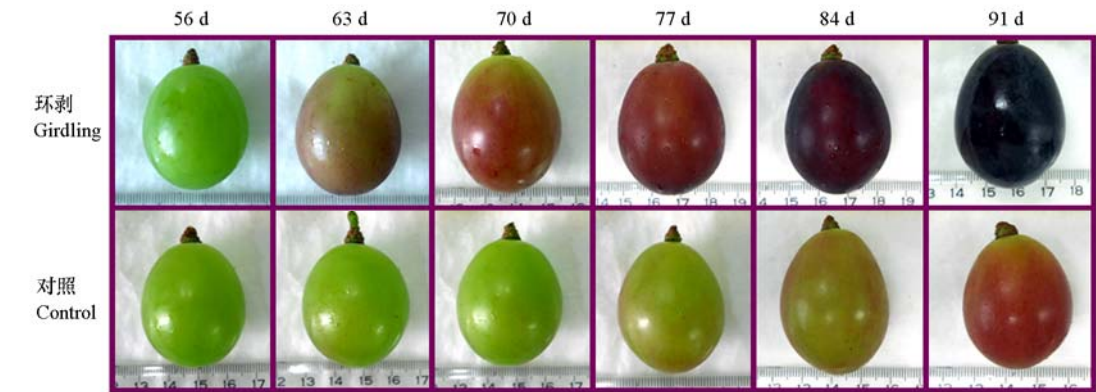


图 3 环剥处理对藤稔果面色泽的影响  
Fig. 3 Effects of girdling on the skin color of Fujiminori grape berries

2.3 环剥处理对果皮花色素苷积累的影响

‘藤稔’葡萄果皮中花青苷含量随果实发育呈明显的上升趋势（图 4），环剥处理果皮的花青苷含量在环剥处理后前期没有明显增加，从环剥后第 3 周（花后 70 d）开始含量迅速增加，并在之后均显著高于对照。至果实成熟时处理和对照花青苷含量分别达到 66.42 和 12.41 mg · g<sup>-1</sup> FW。环剥处理促进了果皮总花青苷的合成与积累。

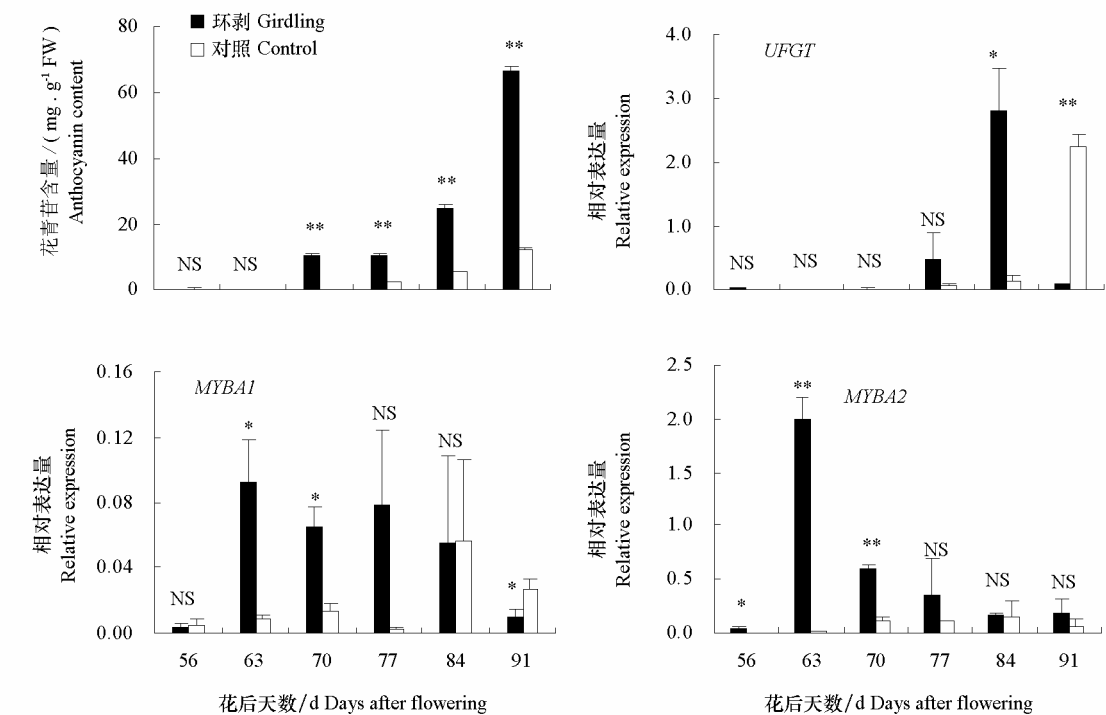


图 4 环剥处理对藤稔果皮花青苷含量及 *UFGT*、*MYBA1* 和 *MYBA2* 表达量的影响  
Fig. 4 Effects of girdling on anthocyanin content and the relative expression of *UFGT*, *MYBA1* and *MYBA2*

## 2.4 环剥处理对 *UFGT*、*MYBA1* 和 *MYBA2* 表达的影响

实时定量 RT-PCR 分析结果 (图 4) 表明, *MYBA1* 和 *MYBA2* 两个转录因子表达明显受环剥处理诱导, 环剥处理后的第 2 周 (花后 63 d), 处理组两个转录因子的表达水平明显整体上调, 并且相对表达量达到最高值, 从处理后第 3 周 (花后 70 d) 开始表达水平开始下降, 到最后一次采样时下降到最低水平。值得注意的是 *MYBA1* 的相对表达量与 *MYBA2* 相比总体表达水平较低, 可能是由于环剥处理对 *MYBA2* 的诱导效果更明显所致。

*UFGT* 的表达与花青苷的积累表现出良好的一致性。处理组果皮中 *UFGT* 从环剥后第 4 周 (花后 77d) 开始明显表达, 并且第 5 周 (花后 84 d) 时达到最大值, 显著高于对照, 之后下降, 而对照在花后 91 d 达到最高值。该结果显示, 环剥处理使 *UFGT* 的表达高峰提前 1 周左右。这是本研究中环剥处理后藤稔葡萄果皮色素提前合成与积累的原因。

## 3 讨论

环剥处理通过中断韧皮部运输途径, 使碳素营养向下运输中断, 光合产物集中供应环剥口上部 (陈锦永 等, 2005; 杨治元, 2007)。光合产物的积累可能增加了花青苷合成途径中关键酶的活性以及合成花青苷过程中的一些中间产物的含量。碳素营养可以促进花青苷的积累 (赵宗方 等, 1989; Mori & Sakurai, 1995)。葡萄可溶性固形物是决定果实食用品质的指标, 并且本研究中伴随着可溶性固形物含量的上升, 藤稔果实中花青苷不断积累; 而且可溶性固形物积累的时期与花青苷积累的时期相吻合。这表明可溶性固形物可能对于花青苷的合成与积累具有促进作用。本研究中环剥处理明显提高了藤稔葡萄果实中可溶性固形物的含量, 有效改善了葡萄果实风味, 并且造成葡萄果皮色素代谢发生变化并促进了果实的着色, 体现在果皮的  $L^*$  值、 $b^*$  值下降明显,  $a^*$  值,  $a^*/b^*$  值以及 CIRG 值均增大。环剥处理的果实, 各颜色指标的变化更迅速、更明显, 这与视觉观察结果一致。

葡萄类黄酮糖苷转移酶 (*UFGT*) 是葡萄花青苷合成的最后一个酶, 它催化花色苷与糖结合成糖苷, 使不稳定的花青素转化为稳定的花青苷, 并由无色转为有色 (Boss et al., 1996)。更多的研究表明, 果实中花青苷的积累与 *UFGT* 活性密切相关, 它是花青苷合成的关键酶 (Kobayashi et al., 2001, 2002; Ashraf et al., 2002)。因此, *UFGT* 基因可以视为葡萄花青苷合成代谢的一个标记基因。

植物花青素生物合成主要受两类基因控制, 一类是结构基因, 编码花青素生物合成的催化酶; 另一类是调节基因, 编码的转录因子可以调控结构基因的时空表达 (许志茹 等, 2008)。大量研究表明 *UFGT* 是决定果实能否着色的关键结构基因 (Boss et al., 1996; Kobayashi et al., 2001; Ashraf et al., 2002)。然而, *UFGT* 的表达受转录因子的调控, 其中 MYB 是植物花青素合成涉及的最为广泛的转录因子。已有报道指出葡萄 *MYBA1* 和 *MYBA2* 两个转录因子可以通过调节 *UFGT* 的表达影响欧亚种及欧美杂交种葡萄的果实着色 (Kobayashi et al., 2004; Walker et al., 2007; Azuma et al., 2011)。其中 *MYBA1* 在葡萄果皮中特异表达, 可以诱导葡萄皮花青素的生物合成 (Deluc et al., 2006; 慕茜 等, 2011)。花青素合成催化酶基因 *UFGT* 的启动子可以被 *MYBA2* 高效激活 (增高 600 倍) (Bogs et al., 2007)。然而, 关于环剥处理可以诱导基因表达的研究鲜有报道。

本研究中两个转录因子在环剥处理后高度相似的表达模式进一步表明, 环剥处理直接或间接促进了 *MYBA1* 和 *MYBA2* 的表达, 并且可能促使其对下游的 *UFGT* 产生了一定的调控作用。同时, 环剥处理后葡萄果皮 *UFGT* 的表达规律与环剥后果皮花青苷的积累规律也呈现了一定的相关性, 环剥

处理明显促进了果实 *UFGT* 表达高峰的提前。然而, 当 3 个基因表达明显下调后, 花青素仍在大量合成积累, 这可能是由于 3 个基因均位于花青素合成的上游, *UFGT* 大量表达后, 果皮产生花青素合成相关酶蛋白, 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青素合成, 同时, 大量合成的花青素也可能反馈抑制上游基因的表达, 导致花青素含量的峰值与 *UFGT* 表达水平最高时期不一致。

本研究中选择 3 个基因的表达情况, 从一定程度上有助于认识环剥处理对果实着色影响的机理。同时, 本研究结果也验证了环剥是提高葡萄品质、促进果实着色的一种重要技术。

## References

- Ashraf E I K, Christian C, Jean-Marc S, Michel M, Marie-Carmen M, Francoise N, Helene M, Christopher M F, Robyn van H, Jean-Paul R. 2002. Ethanol triggers grape gene expression leading to anthocyanin accumulation during berry ripening. *Plant Science*, 163: 449 – 454.
- Azuma A, Udo Y, Sato A, Mitani N, Kono A, Ban Y, Yakushiji H, Koshita Y, Kobayashi S. 2011. Haplotype composition at the color locus is a major genetic determinant of skin color variation in *Vitis labruscana* grapes. *Theor Appl Genet*, 122: 1427 – 1438.
- Bogs J, Jaffe F W, Takos A M, Walker A R, Robinson S P. 2007. The grapevine transcription factor VvMYBPA1 regulates proanthocyanidin synthesis during fruit development. *Plant Physiol*, 143 (3): 1347 – 1361.
- Boss P K, Davies C, Robinson S P. 1996. Analysis of the expression of anthocyanin pathway genes in developing *Vitis vinifera* L. cv Shiraz grape berries and the implications for pathway regulation. *Plant Physiol*, 111: 1059 – 1066.
- Carreno J, Martinez A, Almela L, Fernandez-Lopez J A. 1996. Measuring the color of table grapes. *Color Research and Application*, 21: 50 – 54.
- Chen Jin-yong, Fang Jin-bao, Gu Hong, Zhang Wei-yuan, Wei Shi-zhong. 2005. Influence of girdling and gibberellic acid application on the fruit characteristics of Red Globe grape cultivar. *Journal of Fruit Science*, 22 (6): 610 – 614. (in Chinese)
- 陈锦永, 方金豹, 顾红, 张威远, 魏世忠. 2005. 环剥和 GA 处理对红地球葡萄果实性状的影响. *果树学报*, 22 (6): 610 – 614.
- Dai Hong-fen, Qiu Yan-ping, Yuan Pei-yuan, Li Zhi-qiang, Wang Xiao-rong. 2010. Effects of trunk spiral girdling on photosynthesis and transpiration of young ‘Guiwei’ litchi during fruit development period. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (8): 1241 – 1246. (in Chinese)
- 戴宏芬, 邱燕萍, 袁沛元, 李志强, 王晓容. 2010. 螺旋环剥对幼龄 ‘桂味’ 荔枝果期光合和蒸腾作用的影响. *园艺学报*, 37 (8): 1241 – 1246.
- Deluc L, Barrieu F, Marchive C, Lauvergeat V, Decendit A, Richard T, Carde J, Morillon J, Hamdi S. 2006. Characterization of a grapevine R2R3-MYB transcription factor that regulates the phenylpropanoid pathway. *Plant Physiol*, 140 (2): 499 – 511.
- Fang Jing-gui, Wang Tao, Yang Guang. 2009. The production profile of greenhouse grape of the city of Wenling, Zhejiang Province. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 1: 39 – 43. (in Chinese)
- 房经贵, 王涛, 杨光. 2009. 浙江温岭市大棚葡萄生产简介. *中外葡萄与葡萄酒*, 1: 39 – 43.
- Fernandez-Lopez J A, Almela L, Munoz J A, Hidalgo V, Carreno J. 1998. Dependence between color and individual anthocyanin content in ripening grape. *Food Research International*, 31 (9): 667 – 672.
- Huang Xu-ming, Wang Hui-cong, Yuan Wei-qun. 2003. Effects of twig girdling at different stages on new shoot growth and carbon nutrient reservation. *Acta Horticulturae Sinica*, 30 (2): 192 – 194. (in Chinese)
- 黄旭明, 王惠聪, 袁炜群. 2003. 荔枝环剥时期对新梢生长及碳素储备的影响. *园艺学报*, 30 (2): 192 – 194.
- Hulya O H. 2007. Total antioxidant activities, phenolics, anthocyanins, polyphenoloxidase activities of selected red grape cultivars and their correlations. *Scientia Horticulturae*, 111: 235 – 241.
- Kobayashi S, Ishimaru M, Ding C K, Yakushiji H, Goto N. 2001. Comparison of UDP-glucose: flavonoid-3-O-glycosyltransferase (UFGT) gene sequences between grapes (*Vitis vinifera*) and their sports with red skin. *Plant Science*, 160: 543 – 550.
- Kobayashi S, Ishimaru M, Hiraoka K, Honda C. 2002. Myb-related genes of the Kyoho grape (*Vitis labruscana*) regulate anthocyanin biosynthesis. *Planta*, 215: 924 – 933.
- Kobayashi S, Goto-Yamamoto N, Hirochika H. 2004. Retrotransposon-induced mutations in grape skin color. *Science*, 304: 982.

- Liu H F, Wu B H, Fan P G, Li S H, Li L S. 2006. Sugar and acid concentrations in 98 grape cultivars analyzed by principal component analysis. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86: 1526 - 1536.
- Liu Ren-dao, Huang Ren-hua, Wu Shi-quan, Yu Zhong-shu, Li Xin-xian. 2009. Changes of anthocyanin content in Hongyang kiwifruits and effects of girdling and ABA on its accumulation. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (6): 793 - 798. (in Chinese)
- 刘仁道, 黄仁华, 吴世权, 余中树, 李新贤. 2009. ‘红阳’猕猴桃果实花青素含量变化及环剥和 ABA 对其形成的影响. *园艺学报*, 36 (6): 793 - 798.
- Lu Cai-yu, Huang Chun-hui, Zheng Xiao-yan, Jia Hui-juan, Lu Ru-guo, Teng Yuan-wen. 2009. Effects of root restriction on visual quality, pigments and inner quality of Jumeigui grape berries. *Journal of Fruit Science*, 26 (5): 719 - 724. (in Chinese)
- 卢彩玉, 黄春辉, 郑小艳, 贾惠娟, 卢如国, 滕元文. 2009. 根域限制对巨玫瑰葡萄果实外观、色素及内在品质的影响. *果树学报*, 26 (5): 719 - 724.
- Mori T, Sakurai M. 1995. Effects of riboflavin and increased sucrose on anthocyanin production in suspended strawberry cell cultures. *Plant Science*, 1995, 110: 147 - 153.
- Mu Qian, Zhao Mi-zhen, Fang Jing-gui, Sun Xin, Song Chang-nian, Wu Wei-min. 2011. Genotyping *VvmybA1* in 59 grapevine cultivars and characterization of the DNA fragment sequences. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (11): 2075 - 2084. (in Chinese)
- 慕茜, 赵密珍, 房经贵, 孙欣, 宋长年, 吴为民. 2011. 不同葡萄品种的 *VvmybA1* 基因型及其特征性 DNA 片段的序列分析. *园艺学报*, 38 (11): 2075 - 2084.
- Ramakers C, Ruijter J M, Lekane Deprza R H, Moorman A F M. 2003. Assumption-free analysis of quantitative real-time polymerase chain reaction (PCR) data. *Neuroscience Letters*, 339: 62 - 66.
- Walker A R, Lee E, Bogs J, McDavid D A J, Thomas M R, Robinson S P. 2007. White grapes arose through the mutation of two similar and adjacent regulatory genes. *The Plant Journal*, 49: 772 - 785.
- Xu Zhi-ru, Li Chun-lei, Cui Guo-xin, Sun Yan. 2008. MYB protein of anthocyanin biosynthesis in plant. *Plant Physiology Journal*, 44 (3): 597 - 604. (in Chinese)
- 许志茹, 李春雷, 崔国新, 孙燕. 2008. 植物花青素合成中的 MYB 蛋白. *植物生理学通讯*, 44 (3): 597 - 604.
- Yang Guang, Yue Lin-xu, Wang Chen, Tan Hong-hua, Cao Xue, Fang Jing-gui. 2010. Expression of nine important floral genes during flower differentiation and development of the summer buds of grapevine cv. Fujiminori. *Journal of Fruit Science*, 27 (6): 892 - 897. (in Chinese)
- 杨光, 岳林旭, 王晨, 谭洪花, 曹雪, 房经贵. 2010. 葡萄 9 个重要花发育相关基因在藤稔葡萄夏芽成花过程中的表达分析. *果树学报*, 27 (6): 892 - 897.
- Yang Zhi-yuan. 2007. The variety character and cultivation of Kyoho grapevine series. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
- 杨治元. 2007. 巨峰系葡萄品种特性与栽培. 北京: 中国农业出版社.
- Zhang Yan-ping, Wang Chen, Yu Hua-ping, Cai Bin-hua, Fang Jing-gui. 2010. Screening of methods for RNA extraction from different tissues of grape. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 19 (11): 135 - 140. (in Chinese)
- 张彦苹, 王晨, 于华平, 蔡斌华, 房经贵. 2010. 适于葡萄不同组织 RNA 提取方法的筛选. *西北农业学报*, 19 (11): 135 - 140.
- Zhao Zong-fang, Song Ting-hua, Gao Hong-sheng. 1989. Some rules of oenin in development of Jufeng grape fruits. *Journal of Jiangsu Agricultural College*, 10 (4): 17 - 21. (in Chinese)
- 赵宗方, 宋亭华, 高红胜. 1989. 巨峰葡萄色素发育的若干规律. *江苏农学院学报*, 10 (4): 17 - 21.
- Zhu Yun-na, Wang Zhong-hua, Zhang Zhi-ping, Wang Liang-ju. 2010. Regulation of anthocyanin accumulation in grapes *in vitro* by genistein and cGMP. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (4): 517 - 524. (in Chinese)
- 朱云娜, 王中华, 张治平, 汪良驹. 2010. 金雀异黄素和环鸟苷酸调控离体葡萄果实花青苷积累. *园艺学报*, 37 (4): 517 - 524.