果 树 学 报 2019,36(6):738-747
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20180497

不同砧木对‘赤霞珠’葡萄果实白藜芦醇含量及其相关酶活性的影响

何 旺[1],孙军利[1],赵宝龙[2*],章智钧[1],刘连玲[1],潘立忠[2],常心怡[1]

([1]特色果蔬栽培生理与种质资源利用兵团重点实验室,新疆石河子 832003;
[2]新疆生产建设兵团绿洲生态农业重点实验室,新疆石河子 832003)

摘 要:【目的】研究不同砧木的‘赤霞珠’葡萄果实中白藜芦醇(resveratrol,Res)含量及相关酶活性,为北疆地区筛选Res含量较高的赤霞珠砧穗组合提供理论依据。**【方法】**采用‘赤霞珠’(Cabernet Sauvignon,CS)自根苗(CK)为对照,以‘3309C’‘1103P’‘140R’‘SO4’‘5C’5种抗性砧木嫁接‘赤霞珠’为处理组合。对‘赤霞珠’葡萄转色期至成熟期果皮和种子中Res含量及相关酶活性进行动态测定,相关酶包括苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia lyase,PAL)、肉桂酸-4-羟化酶(cinnamic acid 4-hydroxylase,C4H)、4- 香豆酸- 辅酶A连接酶(4-coumarate CoA ligase,4CL)、丙二酰辅酶A(Malonly-CoA,COA)和4-香豆酰辅酶A(4-coumaroyl-CoA ,4CA)。**【结果】**砧木对砧穗葡萄果实中Res含量及其相关酶活性会产生一定影响,在各砧穗组合中,CS/140R、CS/SO4、CS/5C 果皮与种子中Res含量与对照相比均显著增加,其中CS/140R组合在种子与果皮中Res含量均最高;而CS/1103P和CS/3309C 组合与对照相比则无显著性差异;各砧木均不同程度地提高赤霞珠葡萄果实内PAL、C4H、4CL、COA、4CA活性,其中‘140R’可显著提高各个酶活性,并在种子与果皮中其活性均显著高于其他砧穗组合;对5种酶活性与Res含量相关性分析后发现,这5种酶活性与Res含量均呈正显著相关水平,其中COA、4CA活性与Res含量相关系数最大。**【结论】**与自根苗相比,抗性砧木可以提高‘赤霞珠’葡萄种子与果皮内Res含量及其合成相关酶活性 ,CS/140R组合对提高‘赤霞珠’葡萄种子和果皮中Res含量和PAL、C4H、4CL、COA、4CA活性明显优于其他处理。

关键词:‘赤霞珠’葡萄;抗性砧木;白藜芦醇;酶活性;果皮和种子

中图分类号:S663.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2019)06-0738-10

Effects of rootstocks on the content of resveratrol and relative enzyme activities in ‘Cabernet Sauvignon’ grape

HE Wang[1],SUN Junli[1],ZHAO Baolong[2*],ZHANG Zhijun[1],LIU Lianling[1],PAN Lizhong[2], CHANG Xinyi[1]

([1]Xinjiang Production and Construction Corps Key Laboratory of Special Fruits and Vegetables Cultivation Physiology and Germplasm Resources Utilization, Shihezi 832003, Xinjiang, China; [2]The Key Laboratory of Oasis Ecoagriculture, Xinjiang Production and Construction Corps, Shihezi 832003, Xinjiang, China)

Abstract:【Objective**】**Xinjiang is the largest wine production region in western China. Cabernet Sauvignon (CS), as a wine-making variety, has continued to expand in Xinjiang. However, due to the adverse ecological environment in Xinjiang, it often suffers from salinity, drought, high and low temperatures and other adverse factors that reduce the quality of the berry. Resveratrol (Res) is a kind of non-flavonoid polyphenol compound with astragalus structure, which has been found in 72 species including grape, giant knotweed, peanut, mulberry and so on. It has physiological functions such as anti-oxidation, cardiovascular protection, anti-cancer and anti-aging. This study analyzed the changes in resvera-

收稿日期:2018-12-13 接受日期:2019-03-17

基金项目:国家自然科学基金(31560542)

作者简介:何旺,在读硕士研究生,主要从事果树栽培生理及育种研究。Tel:18599235012,E-mail:822659246@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel:18009935729,E-mail:1504201794@qq.com

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

trol and related enzyme activities in Cabernet Sauvignon grape grafted on different rootstocks during berry development and their relationships in order to select scion-rootstock combinations with high resveratrol content for northern Xinjiang.【Methods】Five resistant rootstocks (3309C, 1103P, 140R, SO4 and 5C) were all from Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences. The scion was Cabernet Sauvignon 169 (CS). The rootstock-scion combinations included CS/3309C, CS/1103 P, CS/140 R, CS/SO4 and CS/5C. The self-rooted Cabernet Sauvignon plants were regarded as the control. The experimental rootstock combinations were planted in the experimental field by hardwood grafting in 2015, and samples were taken at four stages at interval of 15 days (8-10, 8-25, 9-10, 9-25) from color-break stage (August 10) until the fruit was fully ripe (September 25) in 2018. Five clusters of fruit were randomly selected for each treatment, and the skin and seeds were accurately separated after mixing evenly. 0.3 g of each sample was weighed and repeated 5 times. The samples were stored in a freezer at - 80 C after quick freezing with liquid nitrogen. The Res content and the activities of phenylalanine ammonia lyase (PAL), cinnamic acid 4-hydroxylase (C4H), 4-coumarate CoA ligase (4CL), Malonly-CoA (COA) and 4-coumaroyl-CoA (4CA) in skins and seeds of Cabernet Sauvignon grapes were determined. The Res content and the activities of PAL, C4H, 4CL, COA and 4CA in the skins and seeds were analyzed. The pattern of change was observed in each period, and the correlations between Res content and related enzyme activities were analyzed.【Results】The results of this study indicated that the rootstock had an effect on the Res content and its related enzyme activities. The contents of Res in CS/140R, CS/SO4 and CS/5C skins and seed were higher compared with CK. Among them, the CS/140R combination had the highest Res content, while the CS/1103P and CS/3309C combinations had no significant difference compared with CK. Rootstocks could significantly increase the activities of Res synthesis-related enzymes. Compared with CK, 140R significantly increased the activities of all the enzymes, which were significantly higher than the other rootstock combinations. Compared with the control, SO4 significantly increased the activities of PAL, 4CA and COA in the skins and seeds; 3309C significantly increased the activities of PAL and 4CL in seeds; 1103P significantly increased the activities of PAL, C4H and PAL in the skin. The activities of PAL, C4H and 4CL in the seeds and skins of 5C rootstock were lower, and only 4CA and COA activities were higher, but the content of Res in the skins was higher, which may be related to the influence of 4CA and COA on Res synthesis. The correlation analysis between the activities of PAL, C4H, 4CL, COA and 4CA and Res content showed that there was a significant correlation between the activities of these five enzymes and Res content in seeds and skins, and the correlation coefficients between the activities of COA and 4CA and Res content were the largest.【Conclusion】It is concluded that compared with self-rooted seedlings, the resistant rootstocks could increase Res contents in CS grape seeds and skins and the activities of key enzymes involved in its synthesis. The combination of CS/140R significantly improved the Res content and COA and 4CA activities in the seeds and skins of Cabernet Sauvignon grape.

Key words: ‘Cabernet Sauvignon’ grape; Resistant rootstock; Resveratrol; Enzymatic activity; Skin and seed

随着西部大开发及“一带一路”建设，我国葡萄酒基地向西发展，新疆地区是西部最大的葡萄酒生产基地，葡萄原酒年产约20万t，占全国原酒生产总量的50%左右[1]。‘赤霞珠’作为世界性的优良酿酒葡萄品种，在新疆地区发展规模也持续扩大，但由于新疆地区生态环境恶劣，经常遭受盐碱、干旱、高低温等逆境胁迫，使葡萄果实品质下降，而利用抗性砧木嫁接优良品种是生产上常用缓解葡萄逆境胁迫的方式。嫁接技术的广泛利用，砧木对接穗的适应性和抗逆性的研究也越来越多。赵宝龙等[2]对不同砧木

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

上嫁接的‘弗雷无核’和‘赤霞珠’枝条的抗寒性进行研究，‘1103’‘101-14’可以提高接穗品种‘赤霞珠’葡萄枝条的抗寒性；张付春等[3]比较‘5BB’‘SO4’‘101-14’等砧木对‘赤霞珠9’叶片光合作用的影响，表明3种砧木品种均不同程度地提高接穗‘赤霞珠9’的光能利用指数，有利于接穗‘赤霞珠9’的光合作用。李超等[4]在新疆鄯善地区研究4种砧木对‘赤霞珠’葡萄树体生长、果实发育、着色效果的影响，结果表明供试砧木均可提高‘赤霞珠’葡萄生长势、果实质量以及净光合速率。以上研究都集中在砧木对接穗品种的抗性、生长发育等方面，而砧木对接穗品种白藜芦醇（Res）等次生代谢物含量的影响未见系统报道。翟晨等[5]利用8种抗性砧木与‘赤霞珠’组合，研究不同组合叶片中Res含量及其相关代谢酶活性，结果发现抗性砧木能显著提高葡萄叶片Res含量以及C4H、4CL活性。但关于砧木对接穗品种的果实中Res及其相关酶活性影响的研究尚未见相关报道。

鉴于葡萄果实内Res含量对酒质及葡萄酒功能性的重要影响，因此笔者以5种抗性砧木嫁接的‘赤霞珠’葡萄和‘赤霞珠’自根苗（CK）为研究对象，对‘赤霞珠’葡萄转色期至成熟期果皮和种子中Res含量及其合成过程中关键酶PAL、C4H、4CL、COA、4CA活性进行测定，比较不同砧穗组合对葡萄Res含量的影响及Res含量与酶活性间的相关性，以期为筛选高Res含量的砧穗组合提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 试验地点与材料

本试验地点位于新疆石河子大学农学院试验站，抗性砧木包括‘3309C’‘1103P’‘140R’‘SO4’‘5C’，均来源于中国农业科学院郑州果树研究所，接穗为‘赤霞珠’优系169。组成的砧穗组合包括：CS/3309C、CS/1103P、CS/140R、CS/SO4、CS/5C，以‘赤霞珠’自根苗（CK）为对照，试验的砧穗组合于2014年利用硬枝嫁接定植在试验田。

1.2 试验设计和相关指标测定

1.2.1 实验设计 2017年4月25日在每个砧穗组合中选取5株长势相近葡萄植株作为试验材料，田间土肥水和病虫害防治管理常规。试验于果实转色期（8月10日）开始采样，直至果实完全成熟（9月25日），每次采样间隔15日，共取样4次（记为08-10，08-25，09-10，09-25）。每次各处理随机采取5穗果实，混合均匀后将果皮与种子准确分离，每个指标称取0.3 g样品，5次重复，液氮速冻之后及时于−80 ℃冰箱保存。

1.2.2 相关代谢酶活性测定 苯丙氨酸解氨酶（PAL）、肉桂酸-4-羟化酶（C4H）参照金丽萍等[6]的方法；4-香豆-辅酶A连接酶（4CL）测定参照Knoblocs等[7]的方法略作改动，液氮研磨材料0.3 g，加入5 mL提取液（50 mmol·L^{-1} pH 8.9 Tris-HCl，含15 mmol·L^{-1} β-疏基乙醇，5 mmol·L^{-1} EDTA，5 mmol·L^{-1} 维生素C，10 mmol·L^{-1} Leupeptin，1 mmol·L^{-1} PMSF，0.15%: *m*/*V* PVP，10%甘油），混匀后超声波破碎2 min，在4 ℃以12 000 r·min^{-1}离心20 min，取上清液即粗酶液。反应液体积为3 mL，其中含酶液0.5 mL，2.5 mL反应液（含5 mmol·L^{-1} P-香豆酸，50 mmol·L^{-1} ATP，18 mmol·L^{-1} CoA-SH，15 mmol·L^{-1} $MgSO_4 \cdot 7H_2O$），40 ℃下反应10 min后，在333 nm处测定OD值，参比为不加酶提取液，OD值每1 h变化；丙二酰辅酶A（COA）和4-香豆酸辅酶A（4CA）的活性采用酶联免疫法测定；Res含量采用岛津LC-2010AHT型高效液相色谱仪测定，Res对照品（Sigma公司）；乙腈（色谱纯），购自默克化工技术（上海）有限公司；甲醇（色谱纯），氯仿（色谱纯）购自国药集团化学试剂有限公司；具体参照翟晨等[5]的方法。

1.3 数据分析

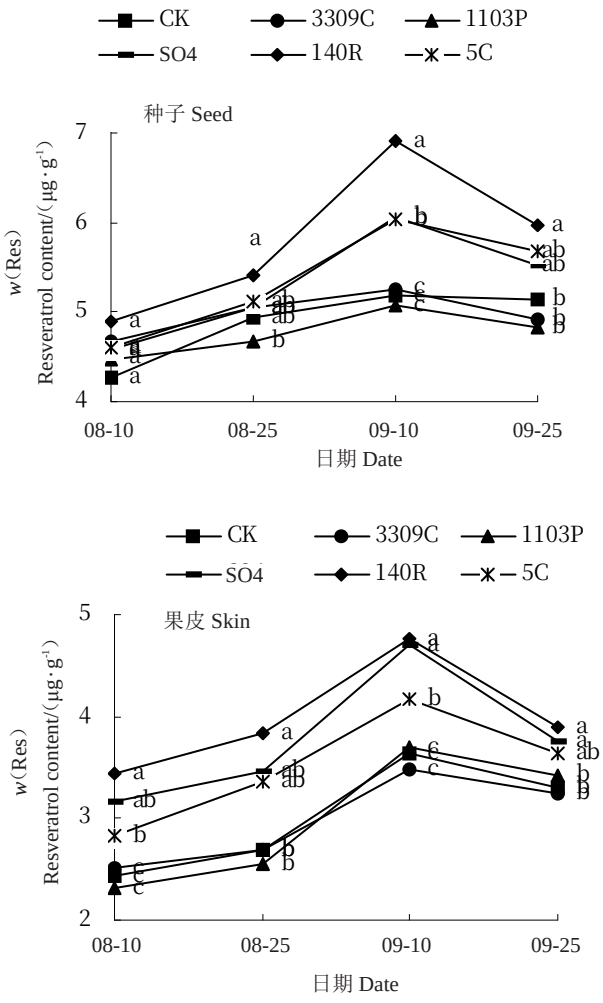
本试验数据采用Excel 2010和SPSS 19.0数据进行统计分析。采用Origin 2018和Rstudio软件制作图表。将各指标实验数据取5次重复，各时期处理分别做方差分析，并将各砧穗组合成熟期（9-10与9-25）Res含量及相关酶活性方差分析后做显著性比较和相关性分析。

2 结果与分析

2.1 不同砧穗组合‘赤霞珠’葡萄果皮和种子中Res含量分析

通过HPLC测定各砧木Res含量分析（图1）得出：种子中Res含量显著高于同时期的果皮，种子各时期平均高出果皮76.54%。Res含量在种子和果皮成熟过程中变化规律一致，均由转色初期（8月10日）至成熟初期（9月10日）其含量显著增加，在成熟后期（9月25日）含量显著下降，其中转色后期（8月

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net



不同字母表示 $p \leq 0.05$ 水平下差异显著。下同。

Different letters indicate the significant difference at $p \leq 0.05$ level. The same below.

图 1　不同砧穗不同时期葡萄种子与果皮中 Res 含量

Fig. 1 Res content in grape seeds and skins of different rootstocks in different periods

25日）至成熟初期为Res迅速合成期。对各砧木各时期果实中，Res含量分析发现，Res含量在种子中各砧木组合间在转色期并无显著性差异，在成熟前期至成熟后期，各砧木间开始出现显著性差异，在果皮中则在各时期均有显著性差异。各砧穗组合种子成熟期（9月10日至9月25日），Res含量高低依次为CS/140R > CS/SO4 > CS/5C >对照> CS/3309C > CS/1103P，CS/140R、CS/SO4 、CS/5C 组合Res含量显著高于CK ，其含量最高分别可达到6.92、6.06、6.04 μg·g^{-1}，而CS/3309C与CS/1103P含量与对照比则无显著性差异；各砧穗组合果皮成熟期，Res含量高低依次为CS/140R > CS/SO4 > CS/5C > CS/1103P > 对照 > CS/3309C，其中CS/140R、CS/SO4、CS/5C组合Res含量显著高于对照，其含量最高分别可达到4.27、4.21、3.67 μg·g^{-1}，而CS/1103P 、CS/3309C 与对照相比各个时期均无显著性差异。在各砧穗组合中 ，CS/140R组合成熟期在果皮中Res均含量为3.84 μg·g^{-1}，在种子中Res均含量为6.44 μg·g^{-1}，均高于其他组合，成为提高Res含量最高的砧穗组合。

2.2　不同砧穗组合‘赤霞珠’葡萄果皮中相关酶活性分析

PAL、C4H、4CL、COA、4CA均为苯丙氨酸代谢中催化苯丙氨酸的重要酶，也是合成Res过程中重要的代谢酶。本试验测定不同砧穗组合中‘赤霞珠’葡萄果实不同时期酶活性，分析其与Res合成相关性。由图2可知，PAL、C4H、4CL在赤霞珠果实中均随着果实成熟其活性逐渐增加，在成熟后期（9-25）酶活性达到最大值。其中在PAL、C4H活性在转色初期（8-10）至成熟初期（9-10）增长最快，到成熟后期则增长缓慢或略有下降，4CL则在果皮中一直呈增长趋势，未有增长缓慢或下降趋势。PAL在葡萄成熟期果皮中活性高低依次为CS/140R>CS/1103P>CS/3309C>CS/SO4>CS/5C> 对照，其中CS/140R、CS/1103P组合中PAL活性均显著高于对照，其中CS/140R中PAL活性均最高，各时期平均活性达58.52 U·g^{-1}·h^{-1}，而CS/5C、CS/3309C和CS/SO4与对照相比无显著性差异；C4H在成熟期果皮中活性高低依次为CS/SO4 > CS/140R > CS/3309C>CS/1103P>对照>CS/5C，CS/SO4组合酶活性最高，达80.62 U·g^{-1}·h^{-1}；CS/5C组合活性最低，为51.60 U·g^{-1}·h^{-1}；各砧穗中CS/SO4、CS/140R组合酶活性显著高于对照，分别较对照高出29.30%、22.74%；CS/3309C较对照无显著差异，CS/1103P、CS/5C组合C4H活性则显著低于对照；4CL在成熟果皮中活性高低依次为CS/140R>CS/SO4>CS/3309C>CS/5C>CS/1103P>对照，其中只有CS/140R中活性显著高于对照，成熟期平均活性为56.82 U·g^{-1}·h^{-1}，较对照高出25.84%，其他砧穗组合则与对照均无显著性差异。由此可知，‘1103P’砧木嫁接‘赤霞珠’可显著提高‘赤霞珠’果实果皮中PAL活性，‘SO4’可显著提高C4H活性，而‘140R’可显著提高‘赤霞珠’果实果皮中PAL、C4H、4CL活性。

从COA和4CA活性分析中可知（图2），COA和

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

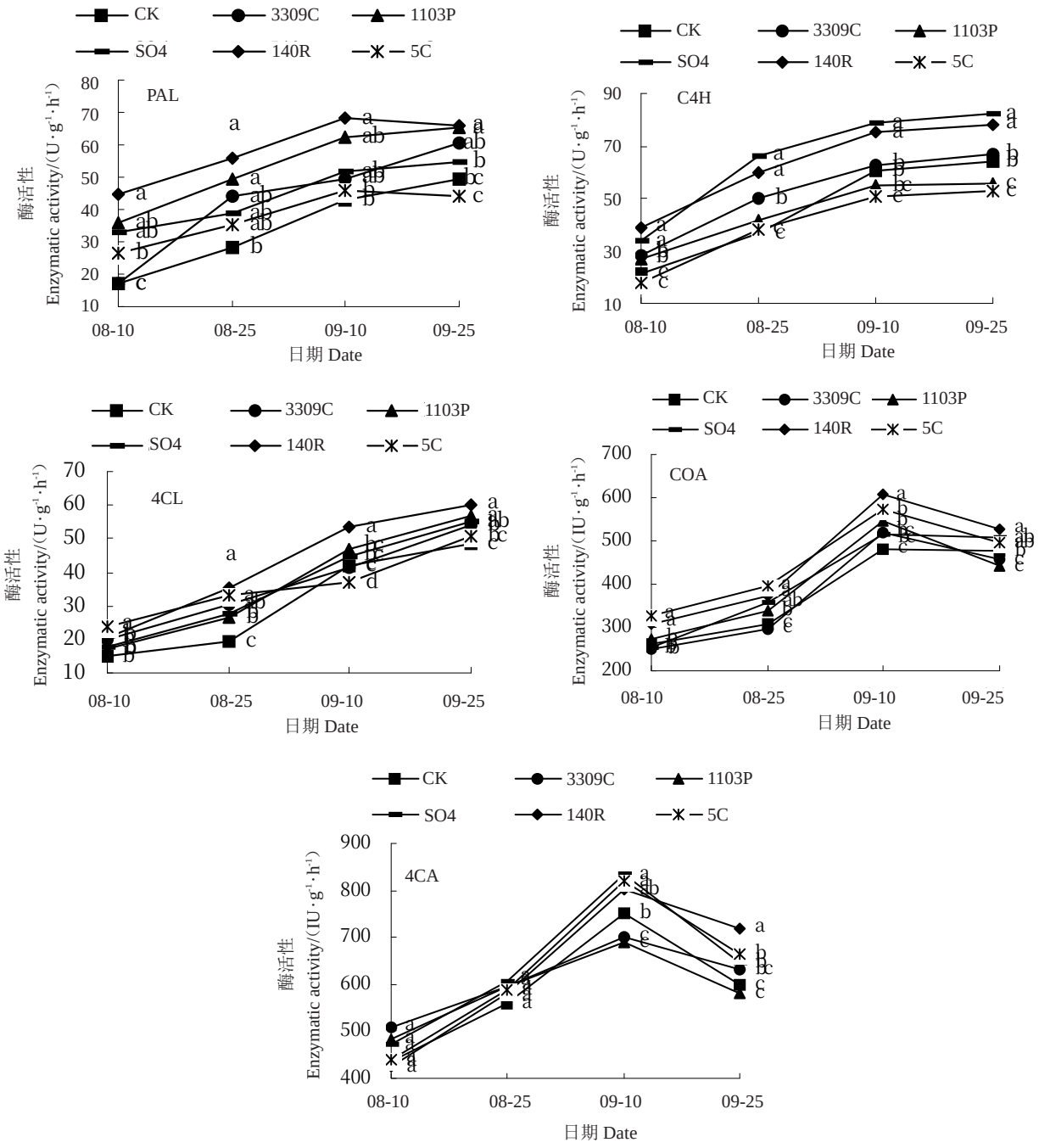


图 2 不同砧穗组合‘赤霞珠’葡萄果皮不同时期 PAL、C4H、4CL、COA、4CA 活性分析

Fig. 2 Activities of PAL，C4H，4CL，COA and 4CA in skins of ‘Cabernet Sauvignon’ grape grafted on different rootstocks at different stages

4CA 在‘赤霞珠’葡萄果皮中变化规律相同，均为转色初期至成熟初期，其活性逐渐升高，在成熟初期达到最高值，之后在成熟后期显著下降，与果皮中 Res 含量变化规律相同。在各时期果皮中活性分析中发现，4CA 在转色期各砧穗间活性并无显著差异，在成熟期酶活性则有显著差异，在各砧穗成熟期果皮中 4CA 活性高低依次为 CS/140R>CS/SO4>CS/5C>对照 CS/3309C>CS/1103P，各砧穗中 CS/5C、CS/140R、CS/SO4 酶活性显著高于对照，其中 CS/140R 活性最高，平均活性达 760.82 IU·g^{-1}·h^{-1}，较对照高出 12.84%，CS/3309C、CS/1103P 活性略低于对照但无显著差异；COA 在成熟果皮中活性高低依次为 CS/140R > CS/5C> CS/SO4> CS/1103P> CS/3309C> 对照，各砧木组合果皮中酶活性均高于对照，其中仅有

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

CS/140R和CS/5C中活性显著高于对照，分别较对照高出18.14%和11.46%；由此可知‘140R’‘5C’砧木可显著提高‘赤霞珠’葡萄果皮中4CA、COA活性。

2.3　不同砧穗组合‘赤霞珠’葡萄种子中相关酶活性分析

通过‘赤霞珠’葡萄果实种子中不同时期的酶活性分析如图3。分析可知各个酶活性均呈先升高后下降趋势。PAL、C4H、4CL、4CA在种子中从转色初期（8月10日）至成熟初期（9月10日）活性增长较快，在成熟初期活性达到最大值，在成熟后期活性增长缓慢或有下降趋势；其中PAL在成熟后期活性增长缓慢，C4H在成熟后期活性有下降趋势，而4CL和4CA在成熟后期活性显著下降。COA则从转色初

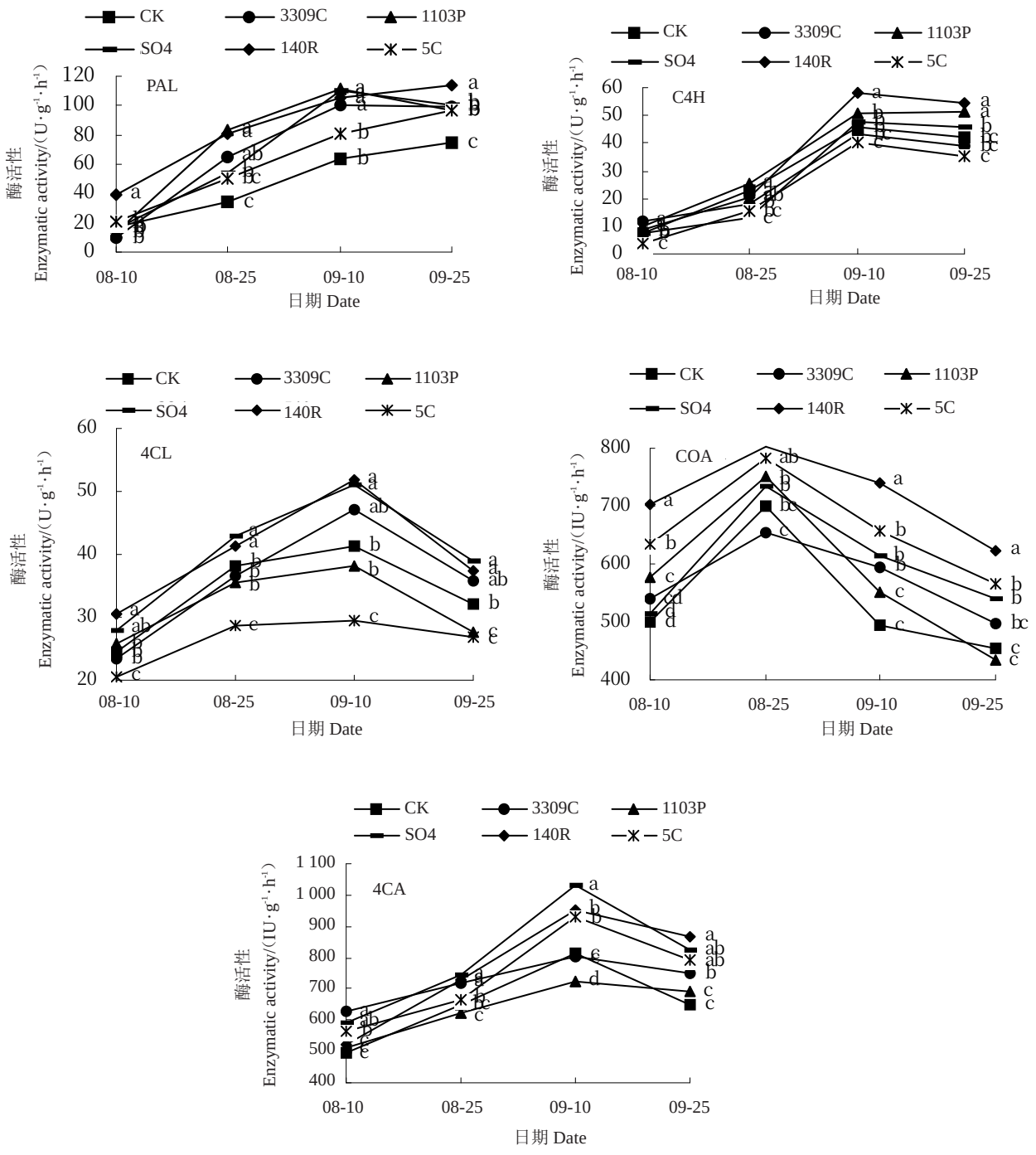


图3　不同砧穗组合‘赤霞珠’葡萄种子不同时期PAL、C4H、4CL、COA、4CA活性分析

Fig. 3 Activities of PAL，C4H，4CL，COA and 4CA in seeds of ‘Cabernet Sauvignon’ grape grafted on different rootstocks at different stages

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

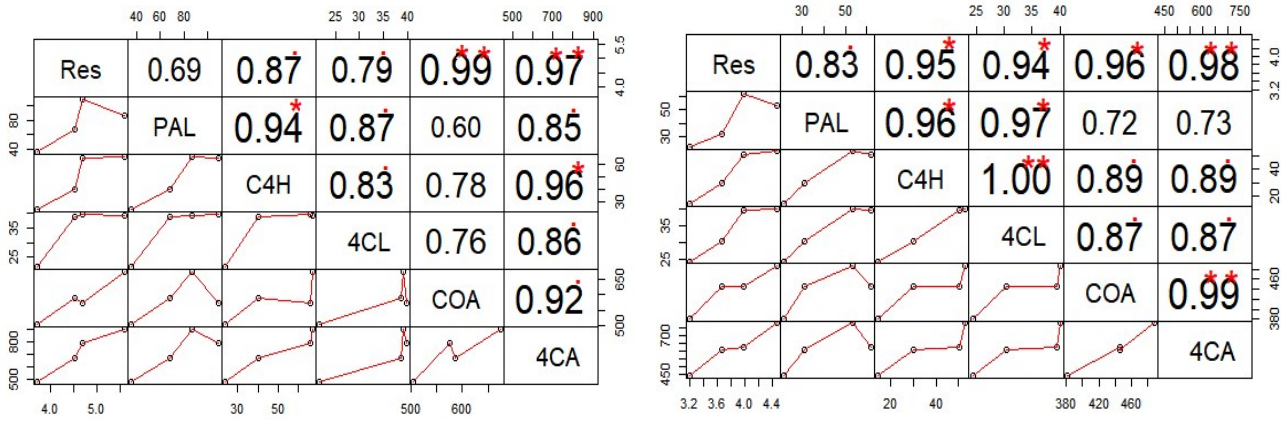
期至转色后期(8月25日)迅速增长,从转色后期至成熟后期(9月10日)则逐渐下降,在成熟后期酶活性甚至低于转色初期。

从不同砧穗组合种子成熟期酶活性中分析可知,PAL在各砧穗组合中活性依次为:CS/140R>CS/SO4>CS/1103P>CS/3309C>CS/5C>对照,各砧穗组合酶活性显著高于对照,其中CS/140R中活性最高,达109.67 U·g^{-1}·h^{-1},较对照中活性高出58.12%;C4H在各砧穗组合中活性依次为:CS/140R> CS/1103P> CS/SO4 > 对照> CS/3309C >CS/5C,其中CS/140R、CS/1103P组合酶活性显著高于对照,分别为56.26 U·g^{-1}·h^{-1}、46.63 U·g^{-1}·h^{-1},较对照高出28.39%、16.52%;而CS/5C酶活性最低,为37.66 U·g^{-1}·h^{-1},则显著低于对照;4CL在各砧穗组合中活性依次为:CS/SO4>CS/140R>CS/3309C>对照 >CS/1103P >CS/5C,其中CS/140R、CS/3309C、CS/SO4组合活性显著高于对照,以CS/140R中活性最高,平均活性为44.98 U·g^{-1}·h^{-1},而CS/5C组合的4CL活性最低仅为28.13 U·g^{-1}·h^{-1},显著低于对照;COA在各砧穗组合中活性依次为:CS/140R > CS/5C >CS/SO4 >CS/3309C >CS/1103P >对照,各砧穗组合果皮中酶活性均高于对照,其中CS/140R与CS/5C、CS/SO4中活性显著高于对照,分别较对照高出44.01%、29.16%、22.04%,其他砧穗则与对照无显著差异;4CA在各砧穗组合中活性依次为:CS/SO4 >CS/140R >CS/5C >CS/3309C >对照 >CS/1103P,在种子中各时期4CA活性均有显著性差异,其中在成熟期CS/SO4、CS/140R、CS/5C中4CA活性显著高于对照,分别为927.74 IU·g^{-1}·h^{-1}、907.17 IU·g^{-1}·h^{-1}、862.65 IU·g^{-1}·h^{-1},较对照高出27.08%、24.26%、18.17%,而在CS/3309C、CS/1103P中与对照无显著性差异。

综合各砧穗种子中酶活性分析可得,各砧木较‘赤霞珠’自根苗均可不同程度的提高种子中酶活性,其中CS/140R砧穗组合表现最优,种子中PAL、C4H、4CL、4CA、COA活性均较高。

2.4 不同砧穗‘赤霞珠’葡萄中Res与相关酶相关性分析

图4为果皮与种子中Res、PAL、C4H、4CL、COA、4CA相关性分析图。将‘赤霞珠’各砧穗组合种子与果皮成熟期中相关酶活性与Res含量做相关性分析,结果发现在果皮与种子中Res含量与PAL、C4H、4CL、COA、4CA均呈正相关性,在种子中相关系数大小为4CA >COA >C4H >4CL >PAL,在果皮中相关系数大小为COA >4CA >C4H >4CL > PAL。在种子中,Res含量与各个酶均呈显著相关水平,其中与PAL、C4H、4CL、COA活性呈极显著相关水平;在果皮中Res含量与C4H、4CL、COA、4CA有显著性相关,其中与COA、4CA呈极显著相关水平;同时发现种子中各个酶活性之间均为正相关性,在种子中有13组相互间达到显著相关水平,其中有3组达到极显著相关水平;相比之下果皮中只有11组相互间达到显著相关水平,其中有2组达到极显著相关



果皮 Skin 种子 Seed

“.”、“*”、“**” 分别表示在0.1、0.05、0.01水平(双侧)上显著相关。

“.”,“*”,“**” Significant correlation was found at 0.1, 0.05 and 0.01 levels (bilateral).

图4 种子和果皮中Res含量与相关酶活性相关性分析

Fig. 4 Res content in seeds and skins and its correlation with activityies of synthetase related enzymes

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

水平。

3 讨　论

3.1 不同砧木对‘赤霞珠’葡萄果实中Res及相关酶活性的影响

大量研究证明，抗性砧木能显著提高葡萄的抗逆性[8-10]，砧木对葡萄品质及其代谢产物的影响也受砧木和接穗品种相互影响，这些影响在物质运输、成花机制、信号转导以及细胞识别机制等基础理论有重要研究[11-12]；Gokbayrak等[13]对12个美国葡萄砧木的同工酶活性和总蛋白脯氨酸研究发现，不同品种砧木对接穗的影响可通过砧木组合的酶活性变化和总蛋白含量预测砧穗互作的影响。Res是一种广泛存在于葡萄属植物中的多酚类物质[14]，对人体具有心血管保护、抗氧化、抗病毒等生物学作用[15]，Res在合成过程中含量不断地变化与植物抵御逆境的生理活动有关，并在此过程中与PAL、C4H、4CL等酶活性变化有关[16]。本试验结果表明砧木对砧穗葡萄果实中Res含量及其相关酶活性会产生一定影响，在各砧穗组合中，CS/140R、CS/SO4、CS/5C果皮与种子中Res含量与对照相比均显著增加，其中CS/140R组合在种子与果皮中Res含量均最高；而CS/1103P和CS/3309C组合与对照相比则无显著性差异；在砧木对成熟期果实Res合成相关酶活性影响中，砧木均能显著相关酶活性。与对照相比，‘140R’可显著提高各个酶活性，并在种子与果皮中其活性均显著高于其他砧穗组合；‘SO4’可显著提高果皮与种子中PAL、4CA、COA活性；‘3309C’可显著提高种子中PAL、4CL活性；1103P可显著提高种子PAL、C4H活性及果皮中PAL活性；‘5C’砧木组合种子与果皮中PAL、C4H、4CL活性均较低，只有4CA、COA活性较高，但其种子与果皮中Res含量较高，这可能与4CA、COA活性对Res合成影响更大有关。

3.2 ‘赤霞珠’葡萄果实中Res含量与相关酶活性变化分析

Res在葡萄中合成由苯丙氨酸经PAL、C4H、4CL催化生成COA和4CA，1分子4CA和3分子的COA在白藜芦醇合酶（RS）的催化下生成[17-19]。Mohidul等[20]认为葡萄中Res合成期较短，且与栽培环境有关；Geana等[21]证明Res含量的变化最快的时期为果实成熟期，并在这个时期Res含量迅速下降，这与果实成熟后期生态环境以及果实中其他生理代谢有关，其详细代谢机制尚未明确。目前研究发现Res的含量在葡萄不同品种、不同器官之间存在显著差异[22]。前人研究证明葡萄果实中Res主要存在于果皮和种子中，就Res含量而言果实中种子＞果皮＞果肉，其中葡萄种子白藜芦醇苷的含量远大于皮和果肉[23-24]。本试验也表明在种子中Res含量均显著高于同时期果皮中；通过对各个时期中Res含量变化分析得出，Res含量从转色期至成熟期先上升后下降，在成熟初期达到最高值，从成熟初期至成熟后期逐渐下降。

张燕等[25]对‘赤霞珠’果实生长发育过程中Res的变化及相关酶活性研究后认为，PAL、C4H、4CL、RS 4个酶协同调控Res合成，Res含量伴随相关酶活性升高，也迅速累积；Xi等[26]的研究表明，UV-C辐射诱导葡萄叶中Res含量增加时，PAL、C4H、4CL和STS基因表达量也随之增加。本试验在对Res相关酶活性分析中发现，Res相关酶活性在果皮与种子中变化规律不完全一致，其中C4H、4CL、COA活性在果皮与种子成熟过程中，在果皮中酶活性高峰期总晚于种子。研究认为这与果实成熟期Res含量与花青素苷的消长有关[27]，果皮中花青素苷含量较高，而C4H、4CL等其他物质为Res与花青素苷合成前体物质，故果皮中因需合成花青素苷，导致其C4H、4CL、COA活性高峰期晚于种子中；另一方面由于种子与果皮所在外界环境（阳光、空气、温度以及病菌等）差异，会导致果皮中与种子中酶活性变化产生差异。

4 结　论

使用‘140R’‘SO4’‘5C’做为‘赤霞珠’葡萄砧木，可显著提高葡萄种子与果皮中Res含量，并且PAL、C4H、4CL、COA、4CA活性均与Res含量有显著性正相关，其中COA、4CA活性与Res含量相关系数最大；在5种砧穗组合中CS/140R组合能显著提高Res含量及其相关合成酶活性。

参考文献 References：

[1] 武运，田歌，陈新军，王犁烨，薛洁，卢丕超 . 新疆葡萄酒产业发展趋势新视角探析[J]. 中国酿造，2018，37（10）：195-199.
WU Yun，TIAN Ge，CHEN Xinjun，WANG Liye，XUE Jie，LU Pichao. A new perspective on the development trend of Xinjiang wine industry [J]. China Brewing，2018，37 (10): 195-199.

[2] 赵宝龙，李歆玥，张连杰 . 不同砧木的赤霞珠和弗蕾无核葡萄

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

枝条抗寒性差异研究[J]. 中外葡萄与葡萄酒，2014(4)：6-11.
ZHAO Baolong，LI Xinyue，ZHANG Lianjie. Study on the cold resistance of cabernet sauvignon and frey seedless grape branches with different rootstocks[J]. Sino- Overseas Grapevine & Wine，2014(4): 6-11.

[3] 张付春，宋晓辉，钟海霞，周晓明，韩守安，张雯，潘明启 . 砧木对赤霞珠 9 葡萄叶片质量和光合光效的影响研究[J]. 新疆农业科学，2017，54(7)：1223-1231.
ZAHNG Fuchun，SONG Xiaohui，ZHONG Haixia,ZHOU Xiaoming，HAN Shouan，ZHANG Wen，PAN Mingqi. Study on the effects of Rootstocks on leaf quality and photosynthetic efficiency of Cabernet Sauvignon 9 grape [J]. Xinjiang Agricultural Science，2017，54 (7): 1223-1231.

[4] 李超，白世践，耿新丽，陈光，赵荣华，蔡军社 . 不同砧木对‘赤霞珠’葡萄生长发 育的影响[J]. 果树学报，2016，33(10)：1241-1250.
LI Chao，BAI Shijian，GENG Xinli，CHEN Guang，ZHAO Ronghua，CAI Junshe. Effects of different rootstocks on the growth and development of ‘Cabernet Pearl’ grapes[J]. Journal of Fruit Science，2016，33(10): 1241-1250.

[5] 翟晨，赵宝龙，孙军利，郁松林，张二震，李格，董新平，章智钧 . 抗性砧木对赤霞珠葡萄叶片白藜芦醇合成过程及含量的影响[J]. 西北植物学报，2017，37(9)：1773-1780.
ZHAI Chen，ZHAO Baolong，SUN Junli，YU Songlin，ZHANG Erzhen，LI Ge，DONG Xinping，ZHANG Zhijun. Effects of resistant rootstocks on the synthesis and content of resveratrol in Cabernet Sauvignon grape leaves[J]. Northwest Botanical Journal，2017，37(9): 1773-1780.

[6] 金丽萍，崔世茂，杜金伟，金彩霞，吴玉峰，其日格 . 干旱胁迫对不同生态条件下蒙古扁桃叶片 PAL 和 C4H 活性的影响[J]. 华北农学报，2009，24(5)：118-122.
JIN Liping，CUI Shimao，DU Jinwei，JIN Caixia，WU Yufeng，QI Rige. Effects of drought stress on PAL and C4H activities in leaves of Mongolian Almond Trees under different ecological conditions[J]. Acta Agriculturae Boreali- Sinica，2009，24(5): 118-122.

[7] KNOBLOCS K H，HAHLBROCS K. Isoenzymes of p-coumarate:COA ligase from cell suspension cultures of Glycine max [J]. European Journal of Biochemistry，2010，52(2): 311-320.

[8] 李艳，付艳东，马艳春，杜远鹏，翟衡 . 淹水对不同葡萄砧木生长及光合特性的影响[J]. 中国农业科学，2013，46(5)：995-1004.
LI Yan，FU Yandong，MA Yanchun，DU Yuanpeng，ZHAI Heng. Effects of flooding on the growth and photosynthetic characteristics of different grape rootstocks[J]. Scientia Agricultura Sinica，2013，46 (5): 995-1004.

[9] 何旺，赵宝龙，孙军利，章智钧 . 砧木对葡萄生长及相关酶活性影响研究现状[J]. 中外葡萄葡萄酒，2018(3)：64-67.
HE Wang，ZHAO Baolong，SUN Junli，ZAHNG Zhijun. Research status of rootstock on grape growth and related enzyme activities[J]. Sino-Overseas Grapevine & Wine，2018(3): 64-67.

[10] 高登涛，白茹，鲁晓燕，魏志峰，郭景南 . 引入石河子地区的 5 个葡萄砧木抗寒性比较[J]. 果树学报，2015，32(2)：232-237.
GAO Dengtao，BAI Ru，LU Xiaoyan，WEI Zhifeng，GUO Jingnan. Comparison of cold resistance of five grape rootstocks introduced in Shihezi Area[J]. Journal of Fruit Science，2015，32 (2): 232-237.

[11] 钟海霞，张付春，周晓明，潘明启，张雯，谢辉，韩守安，艾尔买克•才卡斯木，伍新宇 . 不同砧木对无核葡萄果实糖分积累的影响[J]. 新疆农业科学，2018，55(6)：1002-1010.
ZHONG Haixia，ZHANG Fuchun，ZHOU Xiaoming，PAN Mingqi，ZHANG Wen，XIE Hui，HAN Shouan，Ermaike Caicasmu，WU Xinyu. Effects of Different Rootstocks on sugar accumulation in seedless fruits[J]. Xinjiang Agricultural Science，2018，55 (6): 1002-1010.

[12] 何文，潘鹤立，潘腾飞，汤浩茹，王小蓉，潘东明 . 果树砧穗互作研究进展[J]. 园艺学报，2017，44(9)：1645-1657.
HE Wen，PAN Heli，PAN Tengfei，TANG Haoru，WANG Xiaorong，PAN Dongming. Advances in rootstock-scion interaction of fruit Trees [J]. Acta Horticulturae Sinica，2017，44 (9): 1645-1657.

[13] GOKBAYRAK Z，SOYLEMZOGLU G. Determination of grafting compatibility of grapevine with electrophoretic methods[J]. Scientia Horticulture，2007，113(4): 343-352.

[14] 郭景南，刘崇怀，潘兴，王季拴 . 葡萄属植物白藜芦醇研究进展[J]. 果树学报，2002，19(3)：199-204.
GUO Jingnan，LIU Chonghuai，PAN Xing，WANG Jishuan. Advances in research on resveratrol from *Vitis*[J]. Journal of Fruit Science，2002，19(3): 199-204

[15] 李佳军，韩金良，田玉顺 . 白藜芦醇及其衍生物药理作用的研究现状[J]. 药学研究，2017，36(3)：161-163.
LI Jiajun，HAN Jinliang，TIAN Yushun. Research status of pharmacological effects of resveratrol and its derivatives [J]. Journal of Pharmaceutical Research，2017，36 (3): 161-163.

[16] WANG L，LING M，XI H，DUAN W，WANG J F，LI S H. Individual and combined effects of $CaCl_2$ and UV－C on the biosynthesis of resveratrols in grape leaves and berry skins[J]. Journal of Agricultural & Food Chemistry，2013，61(29): 7135-7141.

[17] 李海山，谭鑫，袁军伟 . 葡萄中白藜芦醇合成的影响因素(英文)[J]. Agricultural Science & Technology，2017，18(1)：134-136.
LI Haishan，TAN Xin，YUAN Junwei. Influencing factors of resveratrol synthesis in grapes [J]. Agricultural Science & Technology，2017，18(1): 134-136.

[18] 宋洋波，刘延琳，刘树文，吴嘉慧，惠竹梅. 白藜芦醇及其生物工程表达系统的研究进展[J]. 食品科学，2011，32(13)：374-378.
SONG Yangbo，LIU Yanlin，LIU Shuwen，WU Jiahui，HUI Zhumei. Research progress of resveratrol and its bioengineered expression system[J]. Food Science，2011，32 (13): 374-378.

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

[19] 党尉，尉亚辉，曹炜 . 白藜芦醇合酶的研究进展[J]. 植物学通报，2003(2)：152-159.
DANG Wei，YU Yahui，CAO Wei. Research progress of resveratrol synthase[J]. Bulletin of Botany，2003(2): 152-159.

[20] MOHIDUL H ，HANHONG B . An overview of stress-induced resveratrol synthesis in grapes: perspectives for resveratrol-enriched grape products[J]. Molecules，2017，22(2): 294.

[21] GEANA E I，DINCA O R，IONETE R E. Monitoring trans-resveratrol in grape berry skins during ripening and in corresponding wines by HPLC[J]. Food Technology and Biotechnology，2015，53(1): 73.

[22] PARK H J, KO J M, ANN. Contents of transresveratrol in Korean grape cultivars, including‘Kyoho’[J]. Journal of Plant Biology, 2009, 52(4): 319-324.

[23] WANG L，XU M，LIU C. Resveratrols in grape berry skins and leaves in *Vitis* germplasm[J]. Plos One，2013，8(4): e61642.

[24] KLANčNIK A，ŠIKIć POGAčAR，M，TROšT K. Anti‐campylobacter activity of resveratrol and an extract from waste Pinot noir grape skins and seeds，and resistance of Camp.jejuni planktonic and biofilm cells，mediated via the CmeABC efflux pump [J]. Journal of Applied Microbiology，2017，122(1): 65-77.

[25] 张燕，何芳芳，代红军 . 酿酒葡萄浆果生长发育过程中白藜芦醇合成代谢研究[J]. 农业科学研究，2017，38(1)：14-21.
ZHANG Yan，HE Fangfang，DAI Hongjun. Study on resveratrol synthesis and metabolism in the growth and development of wine grape berry[J]. Journal of Agricultural Sciences，2017，38 (1): 14-21.

[26] XI H F，MA L，WANG L N. Differential response of the biosynthesis ofresveratrols and flavonoids to UV-C irradiation ingrape leaves[J]. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science，2015(3): 1-10.

[27] 李晓东，何卿，郑先波，董建国，范培格 . 葡萄白藜芦醇研究进展[J]. 园艺学报，2011，38(1)：171-184.
LI Xiaodong，HE Qing，ZHENG Xianbo，DONG Jianguo，FAN Peige. Research progress of resveratrol from grapes [J]. Acta Horticulturae Sinica，2011，38 (1): 171-184.

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net