

引用格式:

陈洪强, 夏惠, 王进, 邓群仙, 梁东, 吕秀兰, 唐礼平. 葡萄果皮类黄酮含量的变化及其相关基因表达[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2020, 46(2): 165–170.

CHEN H Q, XIA H, WANG J, DENG Q X, LIANG D, LYU X L, TANG L P. Change of flavonoid content and relevant genes expression in grape peel during berries development[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2020, 46(2): 165–170.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



葡萄果皮类黄酮含量的变化及其相关基因表达

陈洪强¹, 夏惠¹, 王进¹, 邓群仙¹, 梁东¹, 吕秀兰^{1*}, 唐礼平²

(1.四川农业大学园艺学院, 四川 成都 611130; 2.广安市前锋区农业农村局, 四川 广安 638019)

摘 要: 检测‘夏黑’葡萄果实生长发育过程中果皮内 4 种类黄酮化合物(黄酮醇、黄烷醇、原花色素和花色素苷)及总类黄酮的含量, 分析相关基因的表达模式。结果表明: ‘夏黑’葡萄果皮黄酮醇含量在花后 21~31 d 达峰值, 为 0.185~0.195 mg/g, 花后 52 d 降至最低, 为 0.009 mg/g, 随后再次缓慢升高直至果实成熟; 黄烷醇和原花色素含量的变化相似, 均是花后 21~42 d 迅速增加至峰值, 分别达到 3.238 mg/g 和 8.604 mg/g, 之后随果实成熟逐渐下降, 至花后 80 d 时降至最低值; 花色素苷含量则至花后 42 d 后才能检测到, 并随果实生长开始增加, 直至成熟时达到峰值 9.664 mg/g; 类黄酮含量花后 21~31 d 逐步下降, 但花后 42 d 时迅速升高达到峰值, 为 18.723 mg/g, 然后随果实生长含量逐渐降低; 黄酮醇合酶基因(*FLS*)在转色前表达水平低, 之后显著上升, 临近成熟时再次下降, 与黄酮醇含量变化不一致; 无色花色素双加氧酶基因(*LDOX*)和 UDP-葡萄糖-类黄酮-3-O-糖苷转移酶基因(*UFGT*)的表达水平从转色期前开始升高, 直到果实成熟达到最高值, 与花色素含量变化一致; 无色花色素还原酶基因(*LAR*)和花色素还原酶基因(*ANR*)的表达水平随果实成熟逐渐降低, 与黄烷醇和原花色素的含量变化趋势一致。

关 键 词: 葡萄; 果皮; 类黄酮; 基因表达; 果实发育

中图分类号: S663.101 文献标志码: A 文章编号: 1007-1032(2020)02-0165-06

Change of flavonoid content and relevant genes expression in grape peel during berries development

CHEN Hongqiang¹, XIA Hui¹, WANG Jin¹, DENG Qunxian¹, LIANG Dong¹, LYU Xiulan^{1*}, TANG Liping²

(1.College of Horticulture, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 611130, China; 2.Agricultural Bureau of Qiangfeng District, Guang'an, Sichuan 638019, China)

Abstract: Contents of four main kinds of flavonoids (flavonols, flavanols, proanthocyanidins and anthocyanins) and total flavonoids were detected in ‘Summer Black’ grape peel during the berries development. Expression patterns of genes involved in the flavonoids biosynthesis were also tested correspondingly. The highest flavonols content was detected in 21 days after full bloom (DAFB) and 31 DAFB (0.195 mg/g and 0.185 mg/g, respectively), then decreased markedly with berries growth and reached the lowest level (0.009 mg/g) in 52 DAFB. This was followed by a continuous rise until berries mature. Flavanols and proanthocyanidins have similar change patterns. Both of their content increase rapidly from 21 to 42 DAFB, reaching the highest level which were 3.238 mg/g and 8.604 mg/g respectively, then followed by a clear decline until the lowest level in 80 DAFB. Anthocyanins content was detected till 42 DAFB, then increased rapidly with berries development and reached the highest level (9.664 mg/g) at mature. Flavonoids content descended from 21 to 31 DAFB, then increased rapidly and reach highest level (18.723 mg/g) in 42 DAFB, followed a decline until berries mature.

收稿日期: 2019-01-25

修回日期: 2019-12-27

基金项目: 四川省重点研发项目(2018NZ0147); 四川省科学技术厅应用基础项目(2017JY0169); 四川省科技基础条件平台项目(18PTDJ0140)

作者简介: 陈洪强(1982—), 男, 四川彭州人, 博士研究生, 主要从事葡萄栽培学研究, 756141959@qq.com; *通信作者, 吕秀兰, 教授, 主要从事果树栽培学研究, xlvjj@163.com

The relative expression level of flavonol synthase (*FLS*) was lower before veraison, then increased obviously and decreased again near maturity, which was not consistent with the changes of flavonols contents. Relative expression level of leucoanthocyanidin dioxygenase (*LDOX*) and UDP-glucose: flavonoid-3-O-glucosyltransferase (*UFGT*) increased gradually from veraison and reached the highest in maturity and were consistent with the content changes of anthocyanins. Relative expression level of leucoanthocyanidin reductase (*LAR*) and anthocyanidin reductase (*ANR*) decline continuously during the development of berries, which were consistent with the contents changes of flavanols and proanthocyanidins.

Keywords: grape; peel; flavonoid; gene expression; berry development

植物中的类黄酮化合物依据结构上的差异和生物合成的先后被分为查尔酮类、黄烷酮类、黄酮类、黄酮醇类、花色苷类、黄烷醇类和原花色苷类等7大类。类黄酮具有很强的抗氧化功能,可提高植物的抗逆性^[1],影响果蔬及其加工品的色泽和风味^[2],还具有抗菌、消炎和抑制癌细胞等功效^[3-4]。类黄酮类物质来自苯丙氨酸代谢途径。苯丙氨酸在苯丙氨酸解氨酶(PAL)等催化下形成4-香豆酰辅酶A,再经查尔酮合成酶(CHS)和查尔酮异构酶(CHI)的作用进入类黄酮代谢途径^[5]。

葡萄中的类黄酮化合物主要包括花色苷类、黄酮醇类和黄烷醇类,主要存在于果皮中^[6]。花色苷类主要存在于红(紫、紫黑、蓝)色葡萄果皮中,以花青素和花翠素的糖基化、甲基化和酰基化形式存在,一般不含天竺葵素及其衍生物。不同品种间花色苷含量及种类差异极大^[7],花色苷的积累从果实转熟期开始直至成熟。目前已获得葡萄果皮中花色苷生物合成途径中关键酶黄烷酮醇-4-还原酶(DFR)、无色花色苷双加氧酶(LDOX)、UDP-葡萄糖-类黄酮-3-O-糖苷转移酶(UFGT)和O-甲基转移酶(OOMT)等的基因序列^[8]。葡萄黄酮醇中常见的苷元主要是山柰酚、槲皮素和杨梅素等,它们的配糖体主要是以葡萄糖、半乳糖、鼠李糖等组成的单糖、二糖或多糖,均为3-O-配糖体,且以3-O-葡萄糖基、3-O-半乳糖基和3-O-葡萄糖醛酸基为主。黄酮醇生物合成途径中相关基因*FLS*、*F3H*、*F3'H*和*F3'5'H*等已被克隆、鉴定,并进行了部分功能验证^[9]。黄烷醇类物质是葡萄果实中重要的酚类物质之一,聚合的黄烷醇又被称为原花色苷,目前已获得与黄烷醇合成相关的无色花色苷还原酶(LAR)和花色苷还原酶(ANR)及其基因序列^[10]。

贵州和四川近年来已成为葡萄主产区^[11]。这些地区在葡萄生长过程中面临高温、多雨、寡日照等

不利生态条件,因而以避雨栽培模式为主。为探索四川地区避雨栽培条件下葡萄类黄酮物质生物合成规律,笔者以西南产区主栽的‘夏黑’葡萄为试材,测定了其果实发育过程中果皮的4种类黄酮组分含量,并分析了这些类黄酮物质合成相关基因的表达,以期丰富葡萄类黄酮在不同栽培条件下的代谢机理研究。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料为四川省崇州市桤泉镇四川农业大学科研基地4年生‘夏黑’葡萄(*Vitis vinifera* L. cv. Summer Black)。

1.2 方法

葡萄单干四主蔓水平棚架避雨栽培,株行距为1.5 m × 3.0 m。从葡萄谢花20 d后开始,至果实成熟(花后80 d)结束,每隔10 d(±2 d)取葡萄果实,分离果皮,用液氮速冻后保存于-80℃冰箱中,用于测定果皮中各类黄酮组分含量,分析相关基因表达。

1.2.1 葡萄果皮类黄酮物质的提取及组分的测定

参照文献[12]的方法,提取葡萄果皮类黄酮物质。100 mL提取液中甲醇、甲酸、无水乙醇体积比为70:2:28。称取果皮0.3 g,加2 mL提取液,研磨后离心,再加3 mL提取液冲洗研钵后并入离心管。超声浸提后10 000 g离心10 min,上清液用0.45 μm的滤膜过滤后用于类黄酮物质含量的测定。

1) 总黄酮醇含量的测定。参照文献[13]的方法,略有修改。提取液、氯化铝和乙酸钠混合后孵育2.5 h,440 nm下测定吸光值。结果以槲皮素等价值表示。

2) 总黄烷醇和总原花色苷含量的测定。参照文献[14]的方法,略有改动。提取液与p-DMACA溶

液混匀后在 640 nm 下测定总黄酮醇含量，结果以儿茶素等价值表示。提取液中加入香草醛-甲醇溶液和 H₂SO₄-甲醇溶液，混匀后避光孵育，于 500 nm 测定总原花色素含量。

3) 总花色素和总类黄酮含量的测定。参照文献 [15] 的方法，略有改动。总花色素含量用 pH 示差法测量，结果以矢车菊-3-葡萄糖苷等价值表示。总类黄酮含量以芦丁等价值表示。

1.2.2 葡萄果皮 RNA 提取与基因表达分析

葡萄果皮总 RNA 的提取参照 RNeasy Plant

Mini Kit 试剂盒(Qiagen)使用说明书进行。采用 DNase I 降解 RNA 中存留的 DNA。用 Nanodrop ND-2000 spectrophotometer(Thermo)进行定量。利用 PrimeScript RT Reagent Kit with gDNA Eraser (Perfect Real Time)试剂盒(Takara)进行反转录，各基因引物如表 1 所示。反转录结束后按照 SYBR Premix Ex TaqTM(Tli RNaseH Plus)试剂盒(Takara)在荧光定量 PCR 仪上进行 Real-time RT-PCR 扩增。扩增结束后数据分析采用 2^{-ΔΔC_t} 法，重复 3 次。以 *EF1α* 和 *GAPDH* 为参照基因。

表 1 本研究所用引物

Table 1 Primers used in this study		
基因	引物序列(5'—3')	基因登录号
<i>PAL1</i>	CTCAAAGTGGTGGACAGGGAGTATA AGGTGCTGACATTCTTCTCATTTTC	VIT_08s0040g01710
<i>CHS2</i>	GTTCTGTTTGGATTGGACCAG GTGAGTCGATTGTGTAGCAAGG	AB066275
<i>CHS3</i>	TCGGCTGAGGAAGGGCTGAA GGCAAGTAAAGTGGAAACAG	AB066274
<i>CHI1</i>	CAGGCAACTCCATTCTTTTC TTCTCTATCACTGCATTCCC	X75963
<i>CHI2</i>	TCCAGATCAAGTTCACAGCA GAAATAAGAGCCTCAAAGAA	TC51784
<i>F3H1</i>	GCAGACTGTCCATAGCAACATTCC CACTGCCITTCTCTCCCTCTCTTATC	GU585858.1
<i>F3'H</i>	CAACAAGAGCTGGACGCAGT AGCCGTTGATCTCACAGCTC	DQ298196.1
<i>F3'5'H</i>	AAACCGCTCAGACCAAAACC ACTAAGCCACAGGAACTAA	AB213606
<i>FLS</i>	AAACCACCTACTTACAGAGC ACCTAACCCAGTGACAGAC	AB092591
<i>DFR</i>	GGCCAAATCAAACCTACCAGA GAAACCTGTAGATGGCAGGA	X75964
<i>LDOX</i>	AGGGAAGGGAAAACAAGTAG ACTCTTTGGGGATTGACTGG	X75966
<i>ANR</i>	CAATACCAGTGTTCCTGAGC AAACTGAACCCCTCTTTCAC	CAD91911
<i>LAR1</i>	CAGGAGGCTATGGAGAAGATA ACGCTTCTCTGTACATGTTG	AJ865336
<i>LAR2</i>	TCTCGACATAAATGATGATGTG TGCAGTTTCTTTGATTGAGTTC	AJ865334
<i>UFGT</i>	GGGATGGTAATGGCTGTGG ACATGGGTGGAGAGTGAGTT	AF000372
<i>OMT</i>	CATTGCCGATGGGAAAGAAGAAGG CGTAAGCGATTATGCCTCCAATC	GU237132.1
<i>EF1α</i>	CAAGAGAAACCATCCCTAGCTG TCAATCTGTCTAGGAAAGGAAG	AF176496
<i>GAPDH</i>	TTCTCGTTGAGGGCTATTCCA CCACAGACTTCATCGGTGACA	GU585870

2 结果与分析

2.1 葡萄果皮中类黄酮物质含量的变化

葡萄果实发育过程中果皮类黄酮物质含量测定结果列于表 2。花后 21 d 时，葡萄果皮中的总黄酮醇含量最高，随后含量下降，至花后 52 d 下降至最低，花后 52~69 d 的含量基本保持不变，花后 69~80 d 再次升高。总黄酮醇含量和总原花色素含

量的变化趋势相似，均从花后 21 d 开始增加，直至花后 42 d 时达到最大值，随着果实进入转色期(花后 40~50 d)含量下降，之后含量变化不大。

果实进入转色期之前，几乎检测不到总花色素含量，从花后 42 d 起，含量逐渐增加，花后 60~80 d 是快速增长期，在果实完全成熟时达到最高值，是花后 42 d 时的 15 倍。花后 21~31 d，总类黄酮含量逐渐下降，随后又升高，之后随着果实进入转色

成熟期逐步下降,花后 69~80 d 又有 1 次小幅升高, 低于果实发育早期时的含量。

表 2 葡萄果皮类黄酮物质的含量

Table 2 The content of flavonoids in grape peel					
花后天数/d	总黄酮醇	总黄烷醇	总原花色素	总花色素	总类黄酮
21	0.195±0.014	2.308±0.231	4.074±0.293	—	14.989±0.658
31	0.185±0.007	2.530±0.335	7.161±0.596	—	10.783±0.814
42	0.100±0.007	3.238±0.113	8.604±0.766	—	18.723±0.309
52	0.009±0.008	1.852±0.110	4.290±0.257	0.638±0.082	8.165±0.648
60	0.031±0.003	1.834±0.055	3.213±0.132	1.328±0.038	5.892±0.700
69	0.023±0.002	1.331±0.152	3.536±0.296	5.406±0.245	5.127±0.380
80	0.080±0.005	1.285±0.025	2.583±0.398	9.664±0.164	6.792±0.627

2.2 类黄酮物质生物合成相关基因的表达

采用实时荧光定量 RT-PCR 分析葡萄果皮中类黄酮生物合成相关基因的表达,结果如图 1 所示。*PAL1* 在果实生长初期表达水平快速上升,至花后 31 d 达到最高值,随后表达水平快速下降,但在成熟时再次升高;果实生长初期 *PAL2* 表达水平较低,后随果实成熟逐渐升高。进入转色期前, *CHS2* 表达水平一直下降,后随果实成熟逐渐升高; *CHS3* 和 *CHI2* 表达随果实生长至花后 60 d 时达到最高水平,随后降低; *CHI1* 的表达水平随果实成熟逐渐升高; *F3H* 随果实成熟表达逐渐下降; *F3'H* 在幼果期表达水平迅速上升,而后下降,随成熟再次上升; *F3'5'H*、*LDOX*、*UFGT*、*OMT* 和 *FLS* 的表达水平均是果实生长中后期高于前期; *DFR* 的表达水平在花后 31 d 左右达到最高,随后迅速下降,但又随果实成熟逐渐升高; *LAR1*、*LAR2* 和 *ANR* 的表达相似,均是在果实生长早、中期较高,后随果实成熟下降。

3 讨论

DOWNEY 等^[16]测定了‘Shiraz’和‘Chardonnay’葡萄果实生长过程中黄酮醇含量的变化,发现坐果初期和果实成熟期是黄酮醇主要的积累时期,转色期黄酮醇含量非常低。FANG 等^[17]也发现‘Cabernet Sauvignon’葡萄的幼果期和成熟期是总黄酮醇和单体黄酮醇的主要积累时期。本研究结果也发现了同样的趋势,而且还发现黄酮醇生物合成的关键基因 *FLS* 的表达与黄酮醇含量的变化趋势一致。这可能是因为葡萄果实发育的早期由于碳水化合物含量比较低,限制了花色苷的生物合成,因此,花色苷和黄酮醇生物合成的共同底物二氢黄酮醇更

多地流向了黄酮醇生物合成方向^[16-17]。

BOGS 等^[10]的研究发现,从‘Shiraz’葡萄开花起,原花色素就开始积累,随后持续增加直至果实转熟期。FUJITA 等^[18]和 CADOT 等^[19]的研究也发现,葡萄果实中黄烷-3-醇类物质的积累主要是在葡萄进入转色期前,而后伴随着葡萄果实的成熟呈现下降趋势。本研究中,发现黄烷醇和原花色素含量均在花后 21~42 d 时增加,后随果实进入转色期含量显著下降,进入成熟期后含量基本不再变化或略有下降。虽然黄烷醇和原花色素含量在果实生长过程中的变化趋势略有不同,但总体上可以看到,幼果期黄烷醇和原花色素含量显著高于成熟期。这可能是因为幼果期花色苷类化合物基本不合成,无色花色素和花色素单体在 *LAR* 和 *ANR* 的催化下更多地转变为黄烷醇或者原花色素,但进入转色成熟期后,无色花色素和花色素单体便主要用于花色苷的生物合成了。本研究中 *LAR2* 和 *ANR* 的表达趋势与 BOGS 等^[10]在‘Shiraz’葡萄果皮中的研究结果较为一致,但 *LAR1* 表达趋势差异较大,这可能与葡萄品种和栽培环境有关。

从本研究的结果来看,幼果期(花后 21~42 d)和果实成熟后期(花后 69~80 d)是类黄酮类化合物主要的积累时期,这与以往研究^[17,20]的发现是一致的。幼果期是葡萄果实生长的第 1 个快速期,这一时期果实细胞大量分裂和膨大,并伴随着强烈的呼吸作用和新陈代谢,导致包括类黄酮化合物在内的各种代谢产物迅速积累。成熟期是葡萄果实快速生长的另一时期,碳水化合物和各种营养物质大量积累,可能使类黄酮类化合物再次积累,但由于细胞含水量较高,因而积累量反不如幼果期。另外,类黄酮类化合物与植物的抗逆性密切相关。相比于

转色期和成熟初期充足的水分条件，葡萄果实发育期时雨水较少，而成熟后期一般都会人为控水以促成熟，从而使葡萄受到一定程度的干旱胁迫，因此，葡萄果实也可能会合成更多的类黄酮化合物。

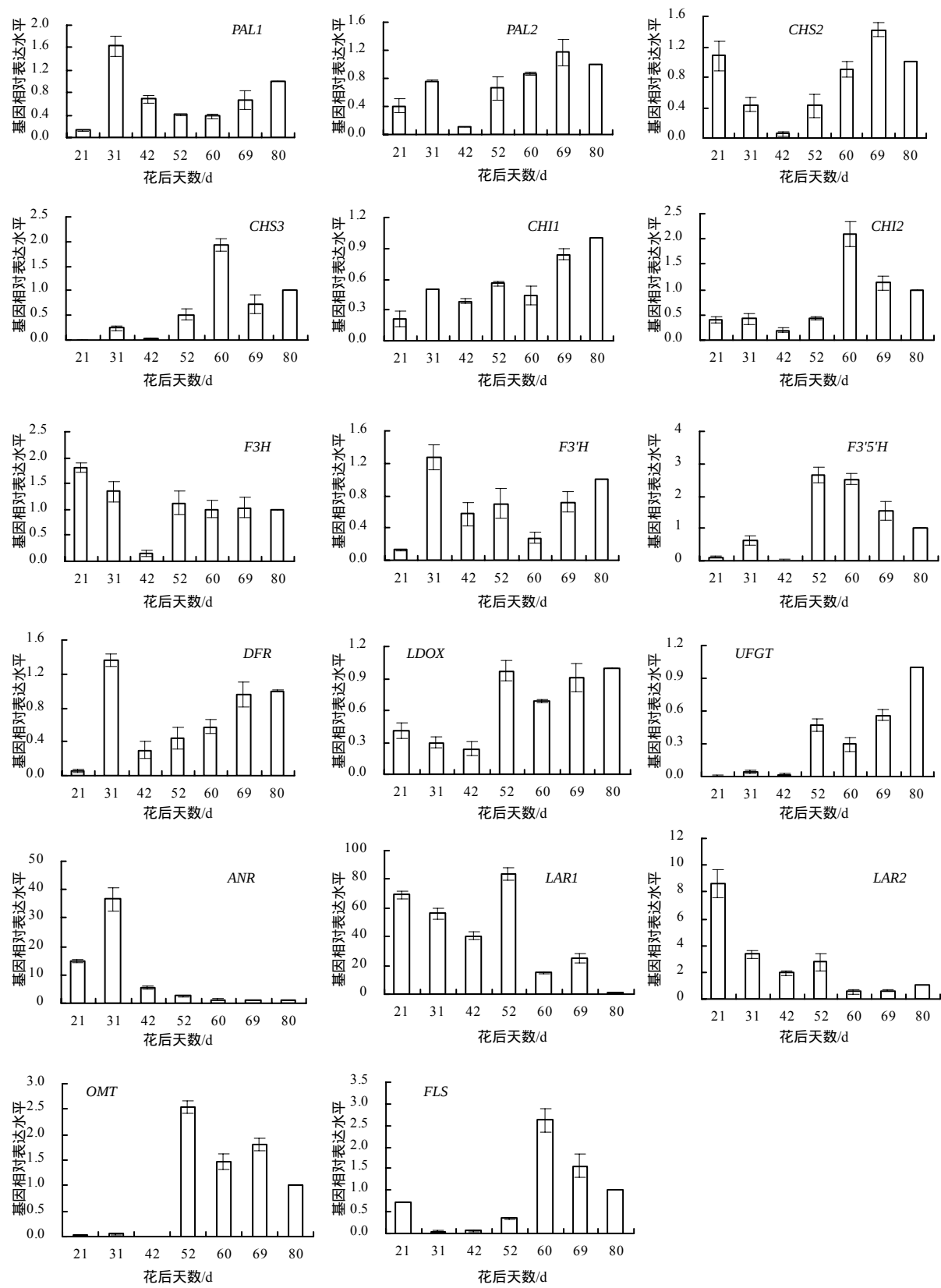


图 1 葡萄果皮类黄酮生物合成基因的相对表达水平

Fig.1 Relative expression level of genes involved in flavonoid biosynthesis in developing grape berries

参考文献:

- [1] SUN Y J, QIAO L P, SHEN Y, et al. Phytochemical profile and antioxidant activity of physiological drop of citrus fruits[J]. Journal of Food Science, 2013, 78 (1): 37–42.
- [2] KOES R, VERWEIJ W, QUATTROCCHIO F. Flavonoids: a colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways [J]. Trends in Plant Science, 2005, 10(5): 236–242.
- [3] GEORGIEV V, ANANGA A, TSOLOVA V. Recent advances and uses of grape flavonoids as nutraceuticals [J]. Nutrients, 2014, 6(1): 391–415.
- [4] 涂勋良, 阳姝婷, 吴忠旺, 等. HPLC 法同时测定柠檬果实中11种黄酮含量[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2016, 42(5): 543–548.
- TU X L, YANG S T, WU Z W, et al. Simultaneous determination of eleven flavonoids in different lemon (Citrus limon) varieties by HPLC[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2016, 42(5): 543–548.
- [5] PETRUSSA E, BRAIDOT E, ZANCANI M, et al. Plant flavonoids—biosynthesis, transport and involvement in stress responses[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2013, 14: 14950–14973.
- [6] BAYDAR N G, ÖZKAN G, SAĞDIÇ O. Total phenolic contents and antibacterial activities of grape(*Vitis vinifera* L.) extracts [J]. Food Control, 2004, 15 (5): 335–339.
- [7] CASTELLARIN S D, GAMBETTA G A, WADA H, et al. Fruit ripening in *Vitis vinifera*: spatiotemporal relationships among turgor, sugar accumulation, and anthocyanin biosynthesis[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62 (12): 4345–4354.
- [8] DOWNEY M O, HARVEY J S, ROBINSON S P. Synthesis of flavonols and expression of flavonol synthase genes in the developing grape berries of Shiraz and Chardonnay (*Vitis vinifera* L.) [J]. Australian Journal of Grape & Wine Research, 2003, 9(2): 110–121.
- [9] 方芳, 王凤忠. 葡萄果实黄酮醇生物合成影响因素研究进展[J]. 核农学报, 2016, 30(9): 1798–1804.
- FANG F, WANG F Z. Research progress on factors affecting the biosynthesis of flavonols in grape fruit[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2016, 30(9): 1798–1804.
- [10] BOGS J, DOWNEY M O, HARVEY J S, et al. Proanthocyanidin synthesis and expression of genes encoding leucoanthocyanidin reductase and anthocyanidin reductase in developing grape berries and grapevine leaves [J]. Plant Physiology, 2005, 139(2): 652–663.
- [11] 刘凤之. 中国葡萄栽培现状与发展趋势[J]. 落叶果树, 2017, 49(1): 1–4.
- LIU F Z. Cultivation status and development trend of grape in China [J]. Deciduous Fruits, 2017, 49(1): 1–4.
- [12] ZHANG K M, YU H J, SHI K, et al. Photoprotective roles of anthocyanins in *Begonia semperflorens* [J]. Plant Science, 2010, 179(3): 202–208.
- [13] MILIAUSKAS G, VENSKUTONIS P R, VAN BEEK T A. Screening of radical scavenging activity of some medicinal and aromatic plant extracts[J]. Food Chemistry, 2004, 85(2): 231–237.
- [14] FANG Y L, MENG J F, ZHANG A, et al. Influence of shriveling on berry composition and antioxidant activity of Cabernet Sauvignon grapes from Shanxi vineyards [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2011, 91(4): 749–757.
- [15] WANG X Q, LI C Y, LIANG D, et al. Phenolic compounds and antioxidant activity in red-fleshed apples [J]. Journal of Functional Foods, 2015, 18: 1086–1094.
- [16] DOWNEY M O, HARVEY J S, ROBINSON S P. Synthesis of flavonols and expression of flavonol synthase genes in the developing grape berries of Shiraz and Chardonnay (*Vitis vinifera* L.) [J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 2003, 9(2): 110–121.
- [17] FANG F, TANG K, HUANG W D. Changes of flavonol synthase and flavonol contents during grape berry development[J]. European Food Research and Technology, 2013, 237: 529–540.
- [18] FUJITA A, SOMA N, YAMAMOTO N G, et al. Anthocyanidin reductase gene expression and accumulation of flavan-3-ols in grape berry[J]. American Journal of Enology and Viticulture, 2005, 56(4): 336–342.
- [19] CADOT Y, CASTELLÓ M M, CHEVALIER M. Flavan-3-ol compositional changes in grape berries (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Franc) before veraison using two complementary analytical approaches, HPLC reversed phase and histochemistry [J]. Analytica Chimica Acta, 2006, 563(1/2): 65–75.
- [20] CHEN J Y, WEN P F, KONG W F, et al. Changes and subcellular localizations of the enzymes involved in phenylpropanoid metabolism during grape berry development[J]. Journal of Plant Physiology, 2006, 163(2): 115–127.

责任编辑: 罗慧敏

英文编辑: 罗 维