

# 转色期苯丙噻二唑处理对‘霞多丽’葡萄果实氨基酸构成及其降解代谢的影响

关茹文<sup>1</sup>, 陈春霞<sup>1</sup>, 张煜<sup>1</sup>, 韩雨岐<sup>1</sup>, 王建峰<sup>1</sup>, 王斐斐<sup>1</sup>, 王慧珺<sup>2</sup>, 王波<sup>2</sup>, 蒋玉梅<sup>1,\*</sup>  
(1.甘肃农业大学食品科学与工程学院, 甘肃 兰州 730070; 2.兰州海关技术中心, 甘肃 兰州 730030)

**摘要:**为探究苯丙噻二唑(benzothiadiazole, BTH)处理对葡萄生长过程中果实氨基酸积累及其降解代谢的影响,以‘霞多丽’葡萄为实验植株,果实转色期喷施50 mg/L BTH,花后60 d开始每10 d采集1次样品直至果实成熟(花后110 d),使用高效液相色谱法、氨基酸自动分析仪、固相微萃取联合气相色谱-质谱联用仪分别分析果实的葡萄糖、果糖、蔗糖、有机酸和氨基酸含量,以及氨基酸降解代谢相关酶活性和相应香气产物。结果表明:谷氨酸、精氨酸和脯氨酸是‘霞多丽’葡萄果实的主要氨基酸,BTH处理可促进果实氨基酸积累,抑制果实葡萄糖、果糖和蔗糖生成,提高成熟果实的酒石酸和柠檬酸含量,降低苹果酸含量;同时,BTH处理抑制了果实游离态支链脂肪族香气化合物的生成,增强了成熟葡萄的氨基酸转移酶(aminotransferase, AT)、醇酰基转移酶(alcohol acyltransferase, AAT)和丙酮酸脱羧酶活力,改变了氨基酸总量与乙醇脱氢酶活力的相关性,AT和AAT活力与单糖和有机酸含量的相关性,进而影响了氨基酸代谢香气物质的生成。研究结果可为BTH调控葡萄品质的应用提供理论指导及实践依据。

**关键词:**苯并噻二唑; ‘霞多丽’葡萄; 氨基酸; 降解代谢酶活; 香气

## Effect of Benzothiadiazole Treatment during Veraison on Amino Acid Composition, Degradation and Metabolism in ‘Chardonnay’ Grape

GUAN Ruwen<sup>1</sup>, CHEN Chunxia<sup>1</sup>, ZHANG Yu<sup>1</sup>, HAN Yuqi<sup>1</sup>, WANG Jianfeng<sup>1</sup>, WANG Feifei<sup>1</sup>, WANG Huijun<sup>2</sup>, WANG Bo<sup>2</sup>, JIANG Yumei<sup>1,\*</sup>  
(1. College of Food Science and Engineering, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China;  
2. Lanzhou Customs Technology Center, Lanzhou 730030, China)

**Abstract:** In order to explore the effect of benzothiadiazole (BTH) treatment on amino acid accumulation, degradation and metabolism during the growth of grape fruits, ‘Chardonnay’ grape berries at veraison were sprayed with BTH at 50 mg/L and plucked once every 10 d from the next day (60 d after flowering) until maturity (110 d after flowering). The contents of glucose, fructose, sucrose, organic acids and amino acids, as well as enzyme activities related to amino acid degradation and metabolism and the resulting aroma products were analyzed by high performance liquid chromatography (HPLC), an automatic amino acid analyzer and solid phase microextraction combined with gas chromatography-mass spectrometry (SPME-GC-MS). The results showed that glutamic acid, arginine and proline were the major amino acids in ‘Chardonnay’ grape. BTH treatment promoted the accumulation of amino acids, inhibited the production of glucose, fructose and sucrose, increased the contents of tartaric acid and citric acid, and reduced the content of malic acid in mature grapes. Moreover, BTH treatment inhibited the production of free branched aliphatic aroma compounds, and enhanced the activities of aminotransferase (AT), alcohol acyltransferase (AAT), and pyruvate decarboxylase (PDC). Meanwhile, it changed the correlation between total amino acids and alcohol dehydrogenase (ADH) activity, and the correlation between AT and AAT activity and monosaccharides and organic acids content, which in turn affected the production of aroma substances

收稿日期: 2023-11-28

基金项目: 国家自然科学基金地区科学基金项目(32060514)

第一作者简介: 关茹文(1999—)(ORCID: 0009-0002-6331-4771),女,硕士研究生,研究方向为葡萄香气物质代谢及调控。

E-mail: gsaugrw@163.com

\*通信作者简介: 蒋玉梅(1973—)(ORCID: 0000-0002-3427-729X),女,教授,博士,研究方向为果蔬加工、挥发性风味分析及葡萄酒。E-mail: jym316@126.com

from amino acid metabolism. These results provide theoretical guidance and a practical basis for the application of BTH in controlling grape quality.

**Keywords:** benzothiazole; ‘Chardonnay’ grapes; amino acids; enzyme activities related to degradation and metabolism; aroma  
DOI:10.7506/spkx1002-6630-20231128-233

中图分类号: S663.1

文献标志码: A

文章编号: 1002-6630 (2025) 01-0018-10

引文格式:

关茹文, 陈春霞, 张煜, 等. 转色期苯丙噻二唑处理对‘霞多丽’葡萄果实氨基酸构成及其降解代谢的影响[J]. 食品科学, 2025, 46(1): 18-27. DOI:10.7506/spkx1002-6630-20231128-233. <http://www.spkx.net.cn>

GUAN Ruwen, CHEN Chunxia, ZHANG Yu, et al. Effect of benzothiadiazole treatment during veraison on amino acid composition, degradation and metabolism in ‘Chardonnay’ grape[J]. Food Science, 2025, 46(1): 18-27. (in Chinese with English abstract) DOI:10.7506/spkx1002-6630-20231128-233. <http://www.spkx.net.cn>

氨基酸是葡萄果实生长发育过程中的主要初级代谢产物和果香型香气的重要代谢前体<sup>[1]</sup>, 直接影响葡萄酒的营养和感官品质。葡萄酒酿造中, 氨基酸是酵母生长必需的氮源<sup>[2]</sup>, 芳香族氨基酸、支链氨基酸和甲硫氨酸会通过埃里希途径转化为异戊醇、异丁醇、苯乙醇等香气化合物<sup>[3]</sup>。糖是葡萄浆果生长发育的基础能源物质, 不仅决定果实的甜度和风味, 也是葡萄酒发酵的基质和重要呈味物质, 同时影响有机酸、氨基酸和香气产物等的代谢<sup>[4]</sup>。葡萄果实的有机酸包括大量的酒石酸、较多的苹果酸, 以及少量的柠檬酸、乳酸和琥珀酸等<sup>[5]</sup>, 其含量与组成是影响葡萄果实和葡萄酒风味及品质的重要因素, 决定葡萄酒的风味轮廓, 影响葡萄酒的感官特性<sup>[6]</sup>。

香气是反映葡萄果实品质的重要指标, 其中, 芳香族和支链酯类香气化合物主要来源于氨基酸的降解代谢。芳香族化合物由苯丙氨酸经莽草酸途径生成; 支链脂肪族香气化合物主要由脂肪族氨基酸通过氨基酸转移酶(aminotransferase, AT)的转氨作用形成支链酮酸, 支链酮酸在丙酮酸脱羧酶(pyruvate decarboxylase, PDC)作用下生成醛, 进而在乙醇脱氢酶(alcohol dehydrogenase, ADH)的作用下生成醇, 同时支链酮酸可与辅酶A生成酰基辅酶A, 然后在醇酰基转移酶(alcohol acyltransferase, AAT)作用下生成支链酯<sup>[7-9]</sup>, 其中AAT是果实中酯类合成末端的关键酶<sup>[10]</sup>; ADH催化直链醛生成相应的醇<sup>[11]</sup>。

苯丙噻二唑(benzothiadiazole, BTH)是一种人工合成的植物信号分子水杨酸(salicylic acid, SA)的功能类似物, 能够诱导植物系统获得抗性<sup>[12]</sup>, 如信号分子SA提高植物防卫基因表达, 调控抗病信号传递<sup>[13]</sup>, 进而影响植物初级和次级代谢产物积累<sup>[14]</sup>, 且环境友好<sup>[15]</sup>。研究显示, 采前BTH处理会影响葡萄浆果的次生代谢和葡萄酒品质<sup>[16]</sup>, 促进‘美乐’<sup>[17]</sup>、‘莫纳斯特雷尔’<sup>[18]</sup>葡萄及葡萄酒中酚类物质积累, 提升其色泽品质; 增加‘莫纳斯特雷尔’和‘吉格洛派洛’葡萄酒中酯类、萜烯类和降异戊二烯类香气物质含量<sup>[19-21]</sup>, 改变葡萄酒的芳香特征。同时, 采后BTH处理可通过降低甜瓜果实氨基

酸总含量, 抑制相关酶活力, 改变酯类香气物质和氨基酸代谢因子间的相关性, 从而影响以氨基酸为前体的酯类香气物质代谢<sup>[22]</sup>。关于葡萄采前喷施BTH对白色酿酒葡萄果实氨基酸积累及其降解代谢影响的研究目前鲜有报道。

本研究以‘霞多丽’葡萄为实验对象, 在转色期(花后59 d)喷施50 mg/L BTH, 探究果实成熟过程中BTH处理对‘霞多丽’葡萄果实中葡萄糖、果糖、蔗糖、有机酸、氨基酸、芳香族和支链脂肪族香气化合物含量及相关酶活性的影响, 初步确定BTH对氨基酸降解代谢及其香气产物的影响机理, 以期应用BTH调控葡萄品质提供一定的理论依据和数据参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与试剂

‘霞多丽’葡萄果实采于2010年定植于甘肃农业大学葡萄产业技术研发中心的葡萄品种园(103°41′E、36°5′N; 海拔1 530 m), 嫁接苗、砧木5BB、南北行向、单干单臂架形、株行距0.6 m×2.0 m、每行20株, 规范化管理。2022年年平均温度为12℃、年降水量为363 mm(来自中国气象数据共享服务系统<http://cdc.cma.gov.cn/home>)。

BTH(分析纯) 上海易恩化学技术有限公司; 吐温-80(分析纯) 烟台双双化工有限公司; 磷酸(色谱纯) 四川瑞进特科技有限公司; 乙腈、甲醇(均为色谱纯) 赛默飞世尔科技(中国)有限公司; 葡萄糖、果糖、蔗糖标准品(均为色谱纯) 上海源叶生物科技有限公司; 酒石酸、柠檬酸、苹果酸、琥珀酸标准品(均为色谱纯) 合肥博美生物技术有限公司; 2-辛醇 美国Sigma Aldrich公司; 糖苷酶AR2000 美国Creative Enzymes公司; AT、PDC、AAT、ADH检测试剂盒 江苏科晶生物科技有限公司。

## 1.2 仪器与设备

UltiMate 3000系列高效液相色谱 (high performance liquid chromatography, HPLC) 仪、265079气相色谱-质谱联用 (gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS) 仪、DB-WAX 色谱柱 (60 m×2.5 mm, 0.25 μm) 美国Thermo Scientific公司; S-433D全自动氨基酸分析仪 塞卡姆 (北京) 科学仪器有限公司; Cleanert PEP-SPE固相萃取柱 (150 mg/6 mL) 天津博纳艾杰尔科技有限公司; DVB/CAR/PDMS固相微萃取头 (50/30 μm) 美国Surpelco公司。

## 1.3 方法

### 1.3.1 田间处理

参照文献[8,23]的方法, 当葡萄果实转色率达到50%时 (花后59 d), 处理组植株叶面喷施50 mg/L BTH溶液 (溶于0.1% (V/V) 吐温-80溶液), 对照组植株叶面喷施0.1% (V/V) 吐温-80溶液。对照组和处理组均设置3个重复。

### 1.3.2 样品采集

处理第2天 (花后60 d) 开始采样, 每隔10 d采样1次, 至果实成熟 (花后110 d) 结束。采样排除边缘葡萄藤, 兼顾阴、阳面和葡萄叶幕内, 随机选取20穗葡萄, 从果穗上、中、下、内、外各部位采集果粒300粒, 去除果梗, 混匀, 放入锡纸袋中, 液氮速冻, 于-80℃保存待测。

### 1.3.3 葡萄果实中糖的提取与检测

葡萄去籽, 液氮研磨成粉, 取1.00 g样品粉末置于15 mL离心管中, 加入5 mL体积分数80%乙醇于35℃超声20 min、离心 (12 000 r/min) 15 min, 取上清液; 收集残渣加入2 mL 80%乙醇重复提取2次, 合并上清液, 用体积分数80%乙醇定容至10 mL。取5 mL上清液于60℃旋转蒸发至干, 加1 mL超纯水和1 mL乙腈复溶, 过0.22 μm滤膜, HPLC检测。参照李彦彪等<sup>[24]</sup>的方法, 采用Shodex Asahipak NH<sub>2</sub>P-50 4E色谱柱 (4.6 mm×150 mm, 2.5 μm), 进样量10 μL, 流动相为75%乙腈和25%超纯水, 流速1 mL/min, 检测波长254 nm, 柱温35℃, 示差检测器, 分析时间15 min。

外标定量标准曲线为: 果糖:  $y=1.5493x+0.0781$  ( $R^2=0.9999$ ); 葡萄糖:  $y=1.5469x+0.0833$  ( $R^2=0.9999$ ); 蔗糖:  $y=1.6189x+0.0475$  ( $R^2=1.0000$ )。

### 1.3.4 葡萄果实中有机酸的提取与检测

参照成冰等<sup>[25]</sup>的方法, 稍加修改。葡萄去籽, 液氮研磨成粉, 取1.50 g样品粉末于10 mL离心管中, 加入7.5 mL超纯水, 40℃超声20 min, 离心 (4℃、10 000 r/min) 10 min, 取3 mL上清液于10 mL离心管, 加入等体积0.02 mol/L磷酸氢二钾溶液, 混匀、离心 (4℃、10 000 r/min) 后取上清液, 过0.45 μm滤膜, HPLC检

测。采用Waters Xbridge C<sub>18</sub>色谱柱 (4.6 mm×250 mm, 5 μm), 进样量10 μL, 流动相: 甲醇和0.02 mol/L磷酸氢二钾溶液 (体积比5:95), 0.2% (V/V) 磷酸调节pH值至2.6, 流速0.70 mL/min, 柱温30℃, 检测波长210 nm。

外标定量标准曲线为: 酒石酸:  $y=19.3320x+1.1823$  ( $R^2=0.9990$ ); 苹果酸:  $y=11.0760x+1.0468$  ( $R^2=0.9993$ ); 柠檬酸:  $y=13.5820x+0.6214$  ( $R^2=0.9998$ ); 琥珀酸:  $y=6.9657x+1.9623$  ( $R^2=0.9992$ )。

### 1.3.5 葡萄果实中氨基酸含量的检测

前处理参照GB/T 5009.124—2016《食品安全国家标准 食品中氨基酸的测定》, 稍加改动。葡萄去籽破碎、研磨匀浆后, 取果浆2.000 g于15 mL离心管, 加入20 mL盐酸 (2 mol/L), 80℃水浴10~12 h, 取1 mL样品于15 mL试管, 40~50℃下减压干燥, 加入1 mL、pH 2.2柠檬酸钠缓冲液复溶, 过0.22 μm滤膜, 使用全自动氨基酸分析仪进行定性及定量分析。

### 1.3.6 葡萄果实中香气成分的测定

游离态和结合态香气样品制备、组分富集及GC-MS分析参照陈春霞等<sup>[8]</sup>的方法。

### 1.3.7 酶活的测定

参照王博等<sup>[22]</sup>的方法, 使用酶联免疫试剂盒测定AT、PDC、AAT和ADH活性。

## 1.4 数据处理

实验数据采用Microsoft 2019软件统计, SPSS Statistics 25.0软件进行显著性和相关性分析, Origin 2022软件绘图, 差异显著性水平设置为 $P<0.05$ 。所有实验设置3组平行, 结果以平均值±标准差表示。

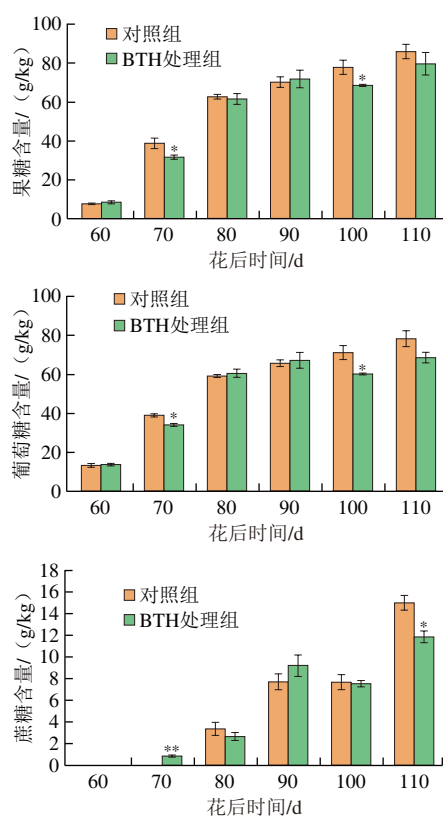
## 2 结果与分析

### 2.1 BTH处理对葡萄果实中糖含量的影响

由图1可知, 葡萄果实中的糖分主要是葡萄糖和果糖, 花后110 d对照组和处理组葡萄中果糖含量分别为85.96、79.51 g/kg, 葡萄糖含量分别为78.02、68.39 g/kg, 果糖/葡萄糖分别为1.10和1.16。成熟过程中 (花后60~110 d), 对照组样品果糖、葡萄糖、蔗糖分别增加78.26、64.76、11.63 g/kg, 处理组样品分别增加71.09、54.67、10.98 g/kg。葡萄果实中的糖通过叶片光合作用合成, 以蔗糖形式进行转运, 逆浓度梯度运输进入韧皮部, 再经筛管通过共质体和质外体借助膜上糖转运蛋白进行跨膜运输, 通过蔗糖转化酶 (invertase, INV)、蔗糖合成酶 (sucrose synthetase, SS)、蔗糖磷酸合成酶 (sucrose phosphate synthase, SPS) 转化分解, 以果糖和葡萄糖为主要形式运输至果实<sup>[26]</sup>。花后60、90 d时, BTH处理后的葡萄果实中果糖含量高于对照组, 而花后70、100 d时, 对照组果糖含量显著高于处理组 ( $P<0.05$ ); 实验组葡萄糖含量在花后60、80、90 d时高于对照组,



而花后70、100 d时,对照组葡萄糖含量显著高于处理组 ( $P<0.05$ );蔗糖在2组花后60 d均未检出,处理组蔗糖含量在花后70、90 d高于对照组,且花后70 d差异极显著 ( $P<0.01$ ),花后110 d时对照组含量显著高于处理组 ( $P<0.05$ )。果实成熟后期,BTH降低了葡萄样品的总糖积累,与对照组相比,花后100 d,经BTH处理的葡萄样品中果糖、葡萄糖和蔗糖的含量分别减少11.85%、15.45%和1.95%,花后110 d时,经BTH处理的葡萄样品中三者分别减少7.50%、12.34%和21.05%。



与对照组相比,\*.差异显著 ( $P<0.05$ );

\*\*.差异极显著 ( $P<0.01$ )。图2~4同。

图1 BTH处理对‘霞多丽’葡萄生长过程中果实糖组分的影响

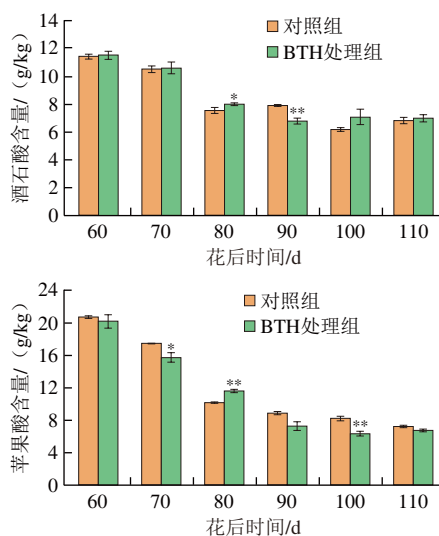
Fig. 1 Effect of BTH treatment on saccharide components during the growth of ‘Chardonnay’ grape

BTH处理抑制了成熟葡萄果实中果糖、葡萄糖和蔗糖的积累。BTH对葡萄果实中蔗糖含量的调控可能主要通过通过对蔗糖合成类酶的影响实现。有研究<sup>[16]</sup>显示, BTH处理可以促进SS和SPS的合成,从而引发葡萄糖水解速率增加,葡萄糖含量下降、果糖积累。SS能催化蔗糖与二磷酸尿苷反应形成果糖与二磷酸尿苷葡萄糖,且此反应为可逆反应,葡萄果实中,SS-合成方向活性大于SS-分解方向<sup>[27]</sup>。果实中催化己糖磷酸化的酶为己糖激酶,其中主要包括己糖激酶(hexokinase, HxK)、果糖激酶(fructokinase, FRK)和葡萄糖激酶(glucokinase, GLK)<sup>[28]</sup>。BTH可通过提高磷酸葡萄糖转氨酶的活性

促进葡萄糖代谢,导致葡萄糖含量降低和酚类含量增加<sup>[29]</sup>。实验中, BTH处理抑制了葡萄糖、果糖和蔗糖积累,推测BTH处理可能是通过激活‘霞多丽’葡萄HxK、GLK、FRK、INV和SS促进了果糖、葡萄糖和蔗糖降解代谢,减少了葡萄糖、果糖和蔗糖积累,这与BTH处理会加强果实呼吸作用结果一致<sup>[30]</sup>。同时,相较于先前研究<sup>[8]</sup>,本研究发现BTH处理对嫁接苗和自根苗葡萄的糖代谢和积累影响不同。可见BTH对葡萄果实糖含量的影响同时受到己糖代谢、砧木、气候等多种因素的影响。

## 2.2 BTH处理对葡萄果实中有机酸含量的影响

由图2可知,酒石酸和苹果酸是‘霞多丽’葡萄果实中的主要有机酸,其次为柠檬酸。随着花后时间的延长,酒石酸与苹果酸含量呈下降趋势,花后110 d,对照组和处理组酒石酸含量分别为6.83、6.97 g/kg,较花后60 d分别降低40.04%和39.44%;对照组和处理组花后110 d苹果酸含量分别为7.20、6.74 g/kg,较花后60 d分别降低65.32%和66.63%。对照组和处理组花后110 d柠檬酸含量分别为1.12、1.42 g/kg,差异极显著 ( $P<0.01$ ),较花后60 d时分别增加0.31、0.62 g/kg。转色开始后,葡萄果实中酒石酸和苹果酸含量随着葡萄果实发育成熟急剧下降。酒石酸含量的下降可能主要来自浆果膨大的稀释作用,而苹果酸含量的下降则可能是呼吸作用消耗和浆果膨大稀释的双重作用结果<sup>[31]</sup>。花后90 d, BTH处理葡萄果实中酒石酸含量为6.79 g/kg,极显著低于对照组 ( $P<0.01$ );其他阶段BTH处理果实中酒石酸含量均高于对照组,花后80 d差异显著 ( $P<0.05$ )。花后80 d,经BTH处理的葡萄果实中苹果酸含量极显著高于对照组 ( $P<0.01$ ),其他时间则低于对照组,且花后70 d差异显著 ( $P<0.05$ )、花后100 d差异极显著 ( $P<0.01$ )。随花后时间延长,对照组葡萄果实中柠檬酸含量呈先上升后下降的趋势,而BTH处理组中柠檬酸含量整体呈上升趋势,花后110 d BTH处理组果实中柠檬酸含量极显著高于对照组 ( $P<0.01$ )。



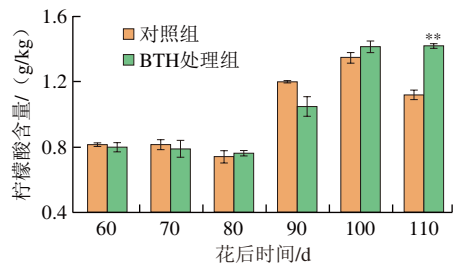


图2 BTH处理对‘霞多丽’葡萄生长过程中果实有机酸组分的影响  
Fig. 2 Effects of BTH treatment on organic acid components during the growth of ‘Chardonnay’ grape

BTH处理增加了成熟葡萄的酒石酸和柠檬酸含量，降低苹果酸含量。三羧酸循环（tricarboxylic acid cycle, TCA）是植物苹果酸、柠檬酸、草酰乙酸（oxaloacetic acid, OAA）等有机酸合成的重要途径<sup>[5]</sup>。葡萄的苹果酸由糖酵解的终产物丙酮酸进入TCA转化而来<sup>[32]</sup>，柠檬酸的合成起源于磷酸烯醇式丙酮酸，经磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶（phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC）和苹果酸脱氢酶（malic dehydrogenase, MDH）催化获得OAA和苹果酸，OAA和苹果酸经TCA生成柠檬酸<sup>[33]</sup>。Shangguan Linfei等<sup>[34]</sup>在葡萄中鉴定出2个PEPC编码基因和2个MDH编码基因，表明PEPC可调节控制浆果发育过程中苹果酸的合成与代谢<sup>[35]</sup>。MDH在线粒体中催化苹果酸发生氧化反应，促进OAA生成，同时也可以将OAA转化成苹果酸完成TCA。MDH在葡萄成熟过程中表达，推测BTH处理果实苹果酸含量的降低可能与其基因表达的减少有关。果实有机酸代谢还受顺乌头酸（aconitate, ACO）的影响<sup>[36]</sup>，线粒体ACO活性若被BTH抑制，则会

阻碍柠檬酸转化为ACO，从而使果实成熟末期的柠檬酸得到积累。

酒石酸是‘霞多丽’葡萄果实中含量较高的有机酸，以抗坏血酸为桥梁，由2-酮-L-古洛糖酸还原酶、L-艾杜糖酸脱氢酶（L-idonate dehydrogenase, L-IDH）、转酮醇酶及酒石酸半醛脱氢酶催化完成<sup>[5]</sup>。其中，L-艾杜糖酸氧化为5-酮-D-葡萄糖酸是该途径中的限速步骤，L-IDH是该步骤的限速酶<sup>[37]</sup>，L-IDH调控酒石酸的生物合成<sup>[38]</sup>。BTH处理葡萄果实中酒石酸含量增加可能是BTH促进L-IDH基因（L-VvIdnDH）表达的结果。

有机酸含量的变化同时受到糖酵解、糖异生、光合作和呼吸作用等的影响<sup>[39]</sup>，因此BTH对葡萄有机酸代谢机理的影响有待进一步探究。

2.3 BTH处理对葡萄果实中氨基酸含量的影响

‘霞多丽’葡萄果实中共检测出17种游离氨基酸（表1）。BTH处理的成熟果实样品（花后110 d）中氨基酸总量（484.85±15.31）mg/100 g高于对照组（437.51±17.90）mg/100 g）。其中，谷氨酸、精氨酸和脯氨酸是‘霞多丽’葡萄的主要氨基酸，花后110 d，三者总量分别占对照组和处理组总氨基酸的58.17%和61.14%；其次是丙氨酸、甘氨酸和丝氨酸，而半胱氨酸、甲硫氨酸、异亮氨酸含量较少。BTH处理增加了葡萄成熟过程中果实氨基酸总量。根据陈华伟等<sup>[40]</sup>的报道，实验检出的丝氨酸、苏氨酸、天冬氨酸、组氨酸、苯丙氨酸、酪氨酸、甲硫氨酸、缬氨酸、异亮氨酸和亮氨酸是异丁醇、丙醇、异戊醇等酯类香气组分和高级醇的代谢前体。

表1 BTH处理对葡萄果实中氨基酸含量的影响  
Table 1 Effect of BTH treatment on amino acid contents in ‘Chardonnay’ grape

氨基酸	花后60 d		花后70 d		花后80 d		花后90 d		花后100 d		花后110 d	
	对照组	BTH处理组	对照组	BTH处理组	对照组	BTH处理组	对照组	BTH处理组	对照组	BTH处理组	对照组	BTH处理组
天冬氨酸	37.43±1.23	38.39±2.02	30.38±1.04	33.34±1.25	50.38±2.25	55.53±2.10**	31.46±3.55	35.76±0.45	29.35±3.50	36.50±2.03	33.53±1.39	29.07±1.32
苏氨酸	5.01±0.29	7.07±0.26*	7.78±0.85	8.93±0.78*	14.21±0.75	12.89±0.11	14.18±1.61	14.29±0.69	14.50±1.22	18.56±0.84*	14.04±0.84	14.15±0.35
丝氨酸	9.49±0.77	14.23±0.72*	17.41±2.15	21.81±0.95	29.33±0.60	31.54±0.32	26.83±1.80	23.69±2.25	22.68±1.48	27.63±1.22	20.81±2.00	26.64±0.38
谷氨酸	62.99±3.87	81.65±2.91**	79.03±8.18	112.01±5.84*	95.32±7.63	107.73±10.20	78.40±7.46	84.48±2.07	92.85±13.66	76.69±6.81	63.93±3.81	92.73±4.82*
甘氨酸	21.45±0.84	28.12±2.78	21.25±1.75	36.85±2.84*	44.54±3.05	55.04±1.98	33.42±1.28	38.38±1.10	26.45±1.59	31.89±0.55*	27.78±1.89	28.87±0.94
丙氨酸	13.43±0.23	18.95±0.90*	22.16±2.14	27.98±0.52	44.52±2.13	43.61±0.82	40.61±4.21	45.52±1.38	33.77±2.85	48.07±1.51**	24.45±1.46	27.65±0.97
半胱氨酸	1.21±0.18	1.58±0.09	1.03±0.04	1.74±0.14*	2.44±0.05	3.60±0.34*	1.78±0.25	1.89±0.06	1.21±0.25	1.48±0.31	0.85±0.04	1.11±0.14
缬氨酸	3.81±0.31	4.50±0.28	4.33±0.08	5.54±0.29*	7.12±0.11	7.32±0.58	7.07±0.72	7.16±0.63	6.85±0.47	8.73±0.21*	7.20±0.43	7.67±0.18
甲硫氨酸	1.93±0.29	1.66±0.24	0.69±0.04	1.88±0.82*	1.38±0.11	1.04±0.02*	0.41±0.07	0.95±0.07**	0.86±0.04	0.97±0.06	0.51±0.07	0.59±0.05
异亮氨酸	3.12±0.20	3.53±0.14	3.49±0.26	5.69±0.32*	4.74±0.09	5.43±0.26*	4.42±0.37	4.49±0.41	3.97±0.15	4.70±0.09*	4.28±0.33	4.42±0.38
亮氨酸	11.82±0.97	13.15±0.70	10.27±1.59	17.61±0.59*	13.23±2.72	18.55±1.07*	14.36±0.97	12.56±1.71	11.25±0.88	13.93±0.38	12.54±1.53	11.77±1.25
酪氨酸	7.83±0.69	8.68±0.35	7.59±0.42	9.49±0.03*	8.27±1.79	9.55±1.35	10.72±0.08	7.89±1.10	6.86±0.25	8.52±0.64	6.44±0.56	6.31±0.40
苯丙氨酸	10.84±0.76	12.36±0.67	10.99±0.45	17.68±0.91**	16.27±0.69	15.29±2.10	12.49±2.33	11.45±1.61	9.53±0.92	12.69±0.44	10.73±1.46	10.40±0.74
组氨酸	9.39±0.61	9.79±0.66	8.80±0.48	11.50±0.35**	8.74±1.98	11.20±2.58*	10.63±1.40	12.02±1.93	11.23±1.04	14.50±0.87	11.75±0.61	11.72±1.57
赖氨酸	8.08±0.94	8.61±0.51	8.39±0.26	11.56±0.10**	9.79±2.12	10.43±1.94	10.14±1.74	9.84±0.62	8.12±0.27	10.18±0.28*	8.12±0.54	8.26±0.94
精氨酸	38.16±0.45	46.45±0.32**	58.80±3.98	67.83±2.29	77.50±8.51	59.96±6.75**	82.94±8.72	77.19±3.12	93.90±7.51	107.83±4.05*	85.38±5.23	78.04±6.79
脯氨酸	9.23±0.73	10.86±0.55*	11.80±1.59	18.09±1.01*	34.97±2.00	31.33±1.16	47.12±4.77	60.54±2.24*	79.04±6.22	129.69±7.36**	105.17±7.69	125.46±7.43
氨基酸总量	255.22±10.90	309.56±11.76**	304.19±17.92	409.53±8.89**	427.78±23.04	480.04±25.22*	426.98±36.81	448.10±11.66	452.43±37.56	552.56±18.32*	437.51±17.90	484.85±15.31

注：与对照组相比，\*表示差异显著（P<0.05）；\*\*表示差异极显著（P<0.01）。

BTH处理组和对照组果实的天冬氨酸、丝氨酸、甘氨酸、半胱氨酸含量在整个成熟过程呈先上升后下降的趋势,花后80 d达到峰值。对照组葡萄果实的丙氨酸、缬氨酸、异亮氨酸、苯丙氨酸含量也在花后80 d时达到峰值,含量分别为 $(44.52 \pm 2.13)$ 、 $(7.12 \pm 0.11)$ 、 $(4.74 \pm 0.09)$ 、 $(16.27 \pm 0.69)$  mg/100 g。处理组葡萄果实的谷氨酸、甲硫氨酸、异亮氨酸、苯丙氨酸和赖氨酸含量则在花后70 d达到峰值,分别为 $(112.01 \pm 5.84)$ 、 $(1.88 \pm 0.82)$ 、 $(5.69 \pm 0.32)$ 、 $(17.68 \pm 0.91)$ 、 $(11.56 \pm 0.10)$  mg/100 g。花后80 d处理组果实的天冬氨酸含量极显著高于对照组( $P < 0.01$ );对照组果实苏氨酸含量在70~80 d时上升幅度大于BTH处理组,花后100 d达到峰值,花后60、70、100 d, BTH处理组果实的苏氨酸含量显著高于对照组( $P < 0.05$ )。处理组果实的组氨酸含量在花后100 d到达峰值,花后70 d极显著高于对照组( $P < 0.01$ ), 80 d显著高于对照组( $P < 0.05$ )。精氨酸和脯氨酸含量在葡萄成熟过程中上升幅度较大,精氨酸含量呈先上升后下降的趋势,对照组脯氨酸含量呈逐渐上升的趋势,花后100 d处理组果实到达峰值,分别为 $(107.83 \pm 4.05)$ 、 $(129.69 \pm 7.36)$  mg/100 g,花后60 d对照组果实精氨酸含量极显著低于处理组( $P < 0.01$ ),而花后80 d时极显著高于处理组( $P < 0.01$ ),花后100 d时显著高于对照组( $P < 0.05$ )。处理组果实脯氨酸含量在花后60、70、90 d显著高于对照组( $P < 0.05$ ),花后100 d极显著高于对照组( $P < 0.01$ )。

成冰等<sup>[41]</sup>分析14种酿酒白葡萄的氨基酸,结果表明,不同品种的白色酿酒葡萄氨基酸含量差异较大,谷氨酸、精氨酸和脯氨酸是白色酿酒葡萄的主要氨基酸,其中脯氨酸含量最高,与本研究结果一致。‘赤霞珠’葡萄果实中精氨酸在转色期快速积累,采收前有小幅度降低;脯氨酸转色后大量积累,达到峰值后,采收期前小幅度下降<sup>[42]</sup>,与本研究结果基本一致。前期研究<sup>[23]</sup>分析发现,采前BTH处理会降低‘蛇龙珠’葡萄的氨基酸含量,本研究结果显示,BTH处理会增加‘霞多丽’葡萄的氨基酸总量,影响氨基酸释放高峰,这可能是由于BTH会影响氨基酸的合成前体 $\alpha$ -酮戊二酸、OAA、3-磷酸甘油酸、丙酮酸、磷酸烯醇式丙酮酸等的代谢<sup>[43]</sup>,从而影响产物积累。综上可知,葡萄品种会影响BTH对葡萄果实氨基酸组成和含量的调控。

#### 2.4 BTH处理对葡萄果实中氨基酸代谢类香气的影响

芳香族、支链脂肪族香气化合物主要来自氨基酸代谢<sup>[44]</sup>。‘霞多丽’葡萄果实中共定性、定量测得游离态和结合态芳香族香气化合物14、12种。由图3可知,花后60~110 d,对照组和处理组葡萄果实的游离态芳香族香气化合物含量分别增加69.93、2.71  $\mu\text{g/kg}$ ,结

合态芳香族香气化合物含量分别降低33.32、34.95  $\mu\text{g/kg}$ 。对照组果实游离态芳香族化合物含量在花后110 d最高 $(154.91 \pm 13.30)$   $\mu\text{g/kg}$ ;处理组果实中游离态芳香族化合物含量在花后80 d达到峰值 $(162.27 \pm 11.07)$   $\mu\text{g/kg}$ ,70 d时处理组含量显著高于对照组( $P < 0.05$ ),90 d时极显著高于对照组( $P < 0.01$ ),花后100 d时处理组含量则极显著低于对照组( $P < 0.01$ )。对照组和处理组果实结合态芳香族化合物含量均在花后60 d时最高,分别为 $(48.55 \pm 2.75)$ 、 $(50.68 \pm 2.71)$   $\mu\text{g/kg}$ ,处理组果实花后70、100 d时显著高于对照组( $P < 0.05$ )。

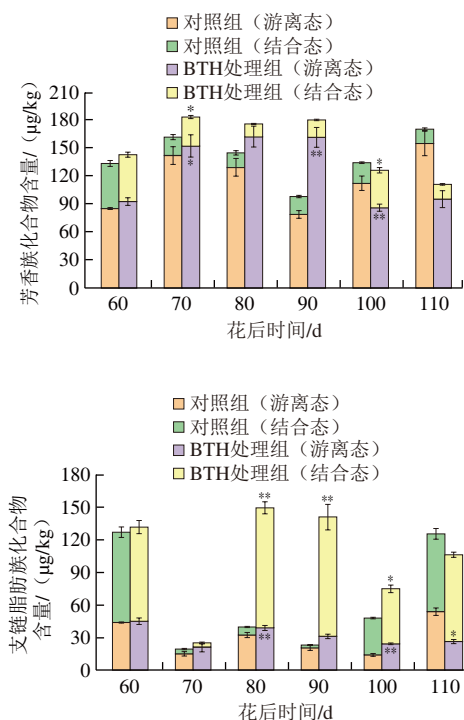


图3 BTH处理对‘霞多丽’葡萄果实氨基酸来源香气物质的影响

Fig. 3 Effect of BTH treatment on aroma substances of amino acid origin in ‘Chardonnay’ grape

葡萄果实中检出的游离和结合态支链脂肪族化合物分别为9、35种。花后60~110 d,对照组葡萄果实的游离态支链脂肪族香气化合物含量增加9.98  $\mu\text{g/kg}$ ,而处理组降低18.71  $\mu\text{g/kg}$ ;结合态支链脂肪族香气化合物含量则分别降低11.42、7.04  $\mu\text{g/kg}$ 。对照组果实的游离态支链脂肪族化合物含量在花后110 d达到峰值 $(53.77 \pm 3.56)$   $\mu\text{g/kg}$ ,而处理组果实则在花后60 d时达到峰值 $(45.26 \pm 2.79)$   $\mu\text{g/kg}$ ,花后110 d时处理组游离态支链脂肪族化合物含量显著低于对照组( $P < 0.05$ ),花后80、100 d时极显著高于对照组( $P < 0.01$ )。对照组和处理组果实结合态支链脂肪族化合物含量分别在花后60、80 d时达到最高



值, 为  $(83.12 \pm 4.72)$ 、 $(110.44 \pm 5.64)$   $\mu\text{g/kg}$ , 花后80、90 d处理组果实结合态支链脂肪族化合物含量极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ ), 100 d时显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。

实验中BTH处理抑制了游离态支链脂肪族香气化合物的生成, 该结论与陈春霞等<sup>[8]</sup>的结果不同, 推测可能是自根苗和嫁接苗的差异。支链脂肪族香气化合物主要由脂肪族氨基酸在植物体内转化形成, 芳香族香气物质的合成前体主要为苯丙氨酸, 苯丙氨酸通过莽草酸途径合成挥发性酚类<sup>[45]</sup>, 在氨基酸脱羧酶作用下形成苯乙胺, 经单胺氧化酶和还原酶作用最终形成醇类香气<sup>[46]</sup>。氨基酸脱羧酶由基因*VvAADC*调控, 所以本研究中对照组与处理组的香气差异可能是BTH影响该代谢路径中*VvAADC*基因表达结果导致的。

## 2.5 BTH处理对葡萄果实中酶活的影响

BTH处理对‘霞多丽’果实中AT、ADH、AAT、PDC的活力都有一定影响。由图4A可知, 对照组果实的AT活力随果实成熟呈单峰型变化, 花后80 d活力最高, 为  $(0.61 \pm 0.02)$  U/g, 花后90 d明显降低, 是花后80 d活力的57.07%。处理组果实的AT活力在葡萄成熟期间花后90、110 d时极显著高于对照组 ( $P < 0.01$ )。

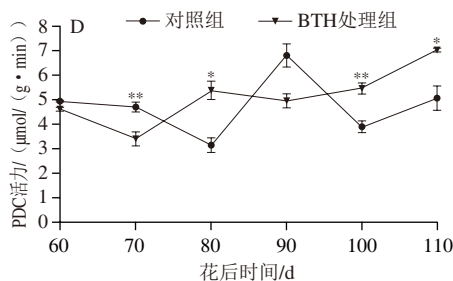
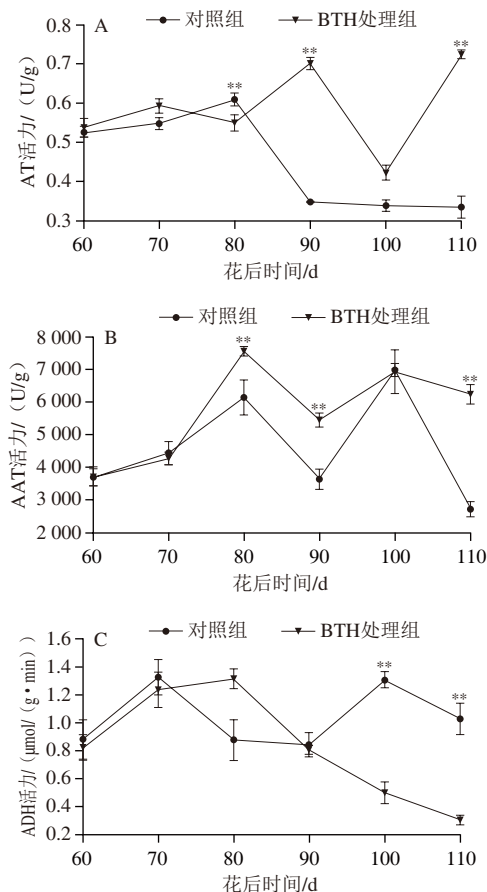


图4 BTH处理对‘霞多丽’葡萄AT (A)、AAT (B)、ADH (C)、PDC (D) 活力的影响

Fig. 4 Effect of BTH treatment on AT (A), AAT (B), ADH (C), and PDC (D) activities in ‘Chardonnay’ grape

由图4B可知, 对照组和处理组葡萄果实的AAT活力在葡萄成熟过程中呈双峰型变化, 且BTH处理组果实的AAT活力高于对照组, 花后80、90、110 d差异极显著 ( $P < 0.01$ ), 花后80 d处理组果实AAT活力为  $(7\,559.00 \pm 136.72)$  U/g, 相比对照组增加18.73%; 花后100 d对照组AAT活力最高 ( $(6\,990.00 \pm 186.67)$  U/g), 花后110 d迅速降低, 活力为  $(2\,702.00 \pm 223.82)$  U/g。

由图4C可知, 对照组果实的ADH活力在葡萄成熟过程中呈双峰型变化, 转色期 (花后60~90 d) 与成熟期 (花后90~110 d) 的变化趋势相同, 在花后100、110 d对照组ADH活力均极显著高于处理组 ( $P < 0.01$ )。BTH处理组果实ADH活力在整个生长周期中呈单峰型趋势, 在80 d最高 ( $(1.31 \pm 0.07)$   $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{min})$ ), 是对照组果实的1.51倍, 进入成熟期后呈下降趋势。

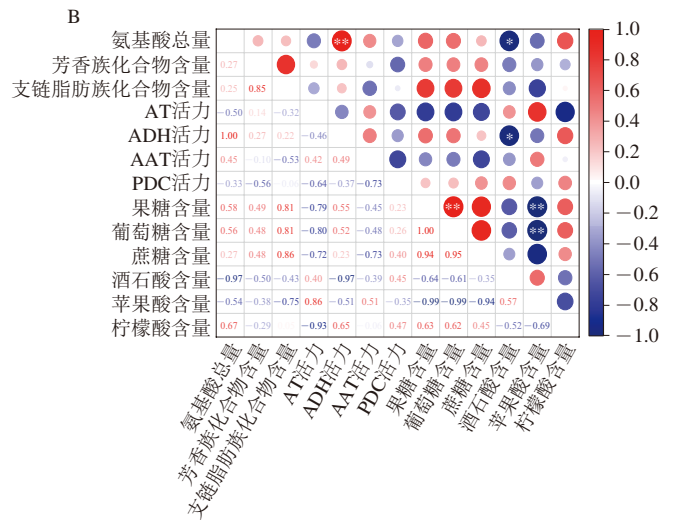
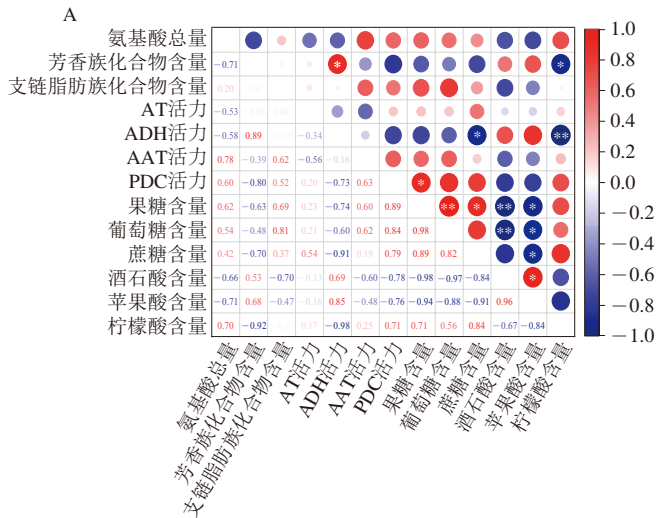
由图4D可知, 对照组果实的PDC活力在转色期呈下降趋势, 花后90 d最高 ( $(6.81 \pm 0.46)$   $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{min})$ ), 成熟期呈先下降后上升的趋势。BTH处理组果实的PDC活力整体呈上升趋势, 110 d时 ( $(7.04 \pm 0.07)$   $\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{min})$ ) 显著高于对照组 ( $P < 0.05$ )。

ADH、AAT和PDC是植物氨基酸香气代谢途径中的关键酶<sup>[47]</sup>。醇类香气主要通过ADH还原相应的醛类生成, 并为下游的AAT提供前体, 生成酯<sup>[48]</sup>。本研究中, BTH处理葡萄果实的ADH活力先上升后下降, 有研究<sup>[49]</sup>表明, 成熟前期果实ADH活性较高, 这有利于醛转化为醇, 为酯类物质合成提供前体。AAT是酯类香气化合物生物合成的关键酶之一, 成熟期草莓果实的AAT活性在果实的成熟过程中呈逐渐增加的趋势, 相对应酯类化合物的相对含量也逐渐增高<sup>[50]</sup>。本研究中, 对照组和处理组葡萄果实的AAT活力均呈双峰型变化, BTH处理组样品的AAT活力在转色后期 (花后80~90 d) 高于对照组。

研究<sup>[51]</sup>表明,水杨酸对*MdAAT2*的调控是通过诱导内源乙烯合成和激活乙烯信号通路为介质实现的。水杨酸可显著抑制乙烯代谢基因(*ACO1*和*ACS2*)的表达水平,影响1-氨基环丙烯-1-羧酸向乙烯的转化,降低呼吸速率<sup>[52]</sup>。因此推测BTH可能会通过影响葡萄细胞呼吸速率和乙烯合成酶的活性抑制乙烯合成,进而影响葡萄果实生长过程中AAT酶活变化<sup>[53]</sup>,改变氨基酸代谢香气的积累。

## 2.6 BTH处理葡萄果实中单糖、有机酸、氨基酸含量、酶活与香气的相关性分析

为进一步探讨BTH处理对‘霞多丽’果实氨基酸及其代谢的影响,分析葡萄果实中糖、有机酸、游离氨基酸总量、芳香族和支链脂肪族化合物及其相关酶活的相关性(图5)。对照组果实的氨基酸总量与AAT活力、PDC活力、支链脂肪族化合物及果糖、葡萄糖、蔗糖和柠檬酸含量呈正相关,与芳香族化合物含量、AT活力、ADH活力、酒石酸含量和苹果酸含量呈负相关;AT活力与果糖、葡萄糖、蔗糖、柠檬酸含量和PDC活力呈正相关。此外,对照组ADH活力和柠檬酸含量呈极显著负相关( $P<0.01$ ),而PDC活力和果糖含量呈显著正相关( $P<0.05$ ),果糖和葡萄糖含量呈极显著正相关( $P<0.01$ )。BTH处理组果实的氨基酸总量和苹果酸含量、AT、PDC活力呈负相关,与ADH活力呈极显著正相关( $P<0.01$ ),与酒石酸含量呈显著负相关( $P<0.05$ );支链脂肪族化合物含量和AAT活力呈负相关;AT活力与果糖、葡萄糖、蔗糖、柠檬酸含量和PDC活力呈负相关,与酒石酸、苹果酸含量呈正相关;AAT活力与PDC活力、果糖、葡萄糖、蔗糖含量呈负相关。



A. 对照组; B. BTH处理组。\*, 显著相关 ( $P<0.05$ ), \*\*, 极显著相关 ( $P<0.01$ )。

图5 BTH处理葡萄果实中单糖、有机酸、氨基酸含量、酶活与香气的相关性分析

Fig. 5 Correlation analysis of monosaccharides, organic acids, amino acids and enzyme activities and aroma components in grape fruits with BTH treatment

综上,BTH处理改变了‘霞多丽’葡萄果实氨基酸总量与ADH活力的相关性,AT和AAT活力与单糖和有机酸含量的相关性。研究<sup>[54]</sup>表明,ADH活力的降低可以解释番茄冷藏期间己醇、反-2-己烯醛和反-3-己烯醇的减少,ADH1存在于番茄种子和幼苗中,ADH2在番茄果实成熟过程中积累。果实成熟涉及乙烯依赖性,乙烯信号转导途径可能参与控制*VvADH2*在葡萄果实和细胞悬浮液中的表达<sup>[55]</sup>。此外,ADH活性与植物对环境刺激和栽培方法的反应有关,BTH处理组果实ADH活力变化可能由ADH的组织特异性和反-2-己烯醛的相互作用造成<sup>[55]</sup>,进而影响处理组果实各因子之间的相关性。由此推测,BTH会通过影响氨基酸香气物质代谢过程中前体物质与关键酶间的相关性影响果实氨基酸衍生香气物质的释放。

## 3 结论

‘霞多丽’葡萄转色期喷施50 mg/L BTH处理抑制了成熟葡萄果实中果糖、葡萄糖和蔗糖的积累,增加了成熟葡萄中的酒石酸和柠檬酸含量,降低了苹果酸含量。谷氨酸、精氨酸和脯氨酸是‘霞多丽’葡萄的主要氨基酸,各阶段BTH处理组果实氨基酸总量均高于对照组。‘霞多丽’葡萄的结合态支链脂肪族化合物含量高于游离态,结合态芳香族化合物含量低于游离态,表明BTH处理抑制了游离态支链脂肪族香气化合物的生成;同时,BTH处理提高了‘霞多丽’成熟葡萄的AT、AAT、PDC活力,改变了氨基酸总量与ADH活力的相关性,以



及葡萄成熟过程中果实各组分含量之间及其与AT和AAT活力的相关性,进而影响了葡萄果实的氨基酸积累及其降解代谢。

#### 参考文献:

- [1] KEUTGEN J A, PAWELZIK E. Contribution of amino acids to strawberry fruit quality and their relevance as stress indicators under NaCl salinity[J]. Food Chemistry, 2008, 111(3): 642-647. DOI:10.1016/j.foodchem.2008.04.032.
- [2] ARRIETA P M, PRATS-MOYA S M. Free amino acids and biogenic amines in Alicante Monastrell wines[J]. Food Chemistry, 2012, 135: 1511-1519. DOI:10.1016/j.foodchem.2012.06.008.
- [3] HAZELWOOD L A, DARAN J M, VAN MARIS A J, et al. The Ehrlich pathway for fusel alcohol production: a century of research on *Saccharomyces cerevisiae* metabolism[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(8): 2259-2266. DOI:10.1128/AEM.02625-07.
- [4] AGASSE A, VIGNAULT C, KAPPEL C, et al. Sugar transport & sugar sensing in grape[M]//ROUBELAKIS-ANGELAKIS A K. Grapevine molecular physiology and biotechnology. Springer, 2009: 105-136. DOI:10.1007/978-90-481-2305-65.
- [5] 朱磊, 陈芸华, 胡禧熙, 等. 葡萄有机酸的研究进展[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2022(6): 88-95. DOI:10.13414/j.cnki.zwpp.2022.06.015.
- [6] 林哲. 酿酒葡萄赤霞珠果实苹果酸生物合成关键基因的克隆及功能鉴定[D]. 银川: 宁夏大学, 2019: 10-15. DOI:10.27257/d.cnki.gnxhc.2019.000771.
- [7] 程焕, 陈健乐, 周晓舟, 等. 水果香气物质分析及合成途径研究进展[J]. 中国食品学报, 2016, 16(1): 211-218. DOI:10.16429/j.1009-7848.2016.01.029.
- [8] 陈春霞, 张祯, 孔祥锦, 等. 转色期BTH诱抗改变霞多丽葡萄果实理化品质和香气构成[J]. 农业工程学报, 2023, 39(3): 237-247.
- [9] 隋静, 姜远茂, 彭福田, 等. 草莓果实发育过程中芳香物质含量和醇酰基转移酶活性的变化[J]. 园艺学报, 2007(6): 1411-1417. DOI:10.16420/j.issn.0513-353x.2007.06.011.
- [10] 任雪岩, 刘光财, 李国鹏, 等. 乙烯利和1-MCP对菠萝蜜果实中AheAAT和AheERF表达的影响[J]. 中国农业科学, 2019, 52(21): 3890-3902.
- [11] 陈昊. CmADHs在甜瓜香气物质合成中的作用及CmADH4和CmADH12的功能验证[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017: 5-12.
- [12] LI X, BI Y, WANG J J, et al. BTH treatment caused physiological, biochemical and proteomic changes of muskmelon (*Cucumis melo* L.) fruit during ripening[J]. Journal of Proteomics, 2015, 120: 179-193. DOI:10.1016/j.jprot.2015.03.006.
- [13] 郑家瑞, 李云洲. 植物诱导抗性研究进展[J]. 山地农业生物学报, 2022, 41(2): 51-58. DOI:10.15958/j.cnki.sdnyswxb.2022.02.008.
- [14] JIANG Y M, FAISAL-EUDES S, LI J X, et al. Pre-harvest benzothiadiazole spraying promotes the cumulation of phenolic compounds in grapes[J]. Foods, 2022, 11(21): 3345. DOI:10.3390/foods11213345.
- [15] 刘新华, 潘永贵, 祖鹤. BTH诱导果蔬抗病性机理研究进展[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(34): 15053-15054; 15062. DOI:10.13989/j.cnki.0517-6611.2008.34.055.
- [16] WANG K T, LIAO Y X, CAO S F, et al. Effects of benzothiadiazole on disease resistance and soluble sugar accumulation in grape berries and its possible cellular mechanisms involved[J]. Postharvest Biology and Technology, 2015, 102: 51-60. DOI:10.1016/j.postharvbio.2015.02.011.
- [17] YOLANDA R, INMACULADA R, ROCIO G, et al. Improving grape phenolic content and wine chromatic characteristics through the use of two different elicitors: methyl jasmonate versus benzothiadiazole[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2012, 60(5): 1283-1290. DOI:10.1021/jf204028d.
- [18] RUIZ-GARCIA Y, ROMERO-CASCALES I, BAUTISTA-ORTIN A B, et al. Increasing bioactive phenolic compounds in grapes: response of six Monastrell grape clones to benzothiadiazole and methyl jasmonate treatments[J]. American Journal of Enology and Viticulture, 2013, 64: 459-465. DOI:10.5344/ajev.2013.13038.
- [19] GOMEZ-PLAZA E, MESTRE-ORTUNO L, RUIZ-GARCIA Y, et al. Effect of benzothiadiazole and methyl jasmonate on the volatile compound composition of *Vitis vinifera* L. Monastrell grapes and wines[J]. American Journal of Enology and Viticulture, 2012, 63(3): 394-401. DOI:10.5344/ajev.2012.12011.
- [20] VITALINI S, RUGGIERO A, RAPPARINI F, et al. The application of chitosan and benzothiadiazole in vineyard (*Vitis vinifera* L. cv Gropello Gentile) changes the aromatic profile and sensory attributes of wine[J]. Food Chemistry, 2014, 162: 192-205. DOI:10.1016/j.foodchem.2014.04.040.
- [21] MILIORDOS D E, TSIKNIA M, KONTOUDAKIS N, et al. Impact of application of abscisic acid, benzothiadiazole and chitosan on berry quality characteristics and plant associated microbial communities of *Vitis vinifera* L. var. Mouhtaro Plants[J]. Sustainability, 2021, 13: 5802. DOI:10.3390/SU13115802.
- [22] 王博, 李霁昕, 李经纬, 等. 采后苯并噻重氮处理对‘玉金香’甜瓜氨基酸代谢酯类香气物质及其代谢机理的影响[J]. 食品科学, 2018, 39(17): 212-220. DOI:10.7506/spkx1002-6630-201817035.
- [23] SALIFU R, JIANG Y M, BA L, et al. Influence of benzothiadiazole on the amino acids and aroma compositions of ‘Cabernet Gernischt’ grapes (*Vitis vinifera* L.)[J]. Horticulturae, 2022, 8(9): 812. DOI:10.3390/horticulturae8090812.
- [24] 李彦彪, 马维峰, 贾进, 等. 河西走廊不同产地‘赤霞珠’酿酒葡萄果实品质评价[J]. 西北植物学报, 2021, 41(5): 817-827.
- [25] 成冰, 张京芳, 徐洪宇, 等. 不同品种酿酒葡萄有机酸含量分析[J]. 食品科学, 2013, 34(12): 223-228.
- [26] 贺琰, 孙艳丽, 赵芳芳, 等. 外源油菜素内酯处理对‘美乐’葡萄果实糖代谢的影响[J]. 园艺学报, 2022, 49(1): 117-128. DOI:10.16420/j.issn.0513-353x.2020-0834.
- [27] 李梦鸽, 邓群仙, 吕秀兰, 等. ‘美人指’葡萄果实糖积累和蔗糖代谢相关酶活性的研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(8): 185-190. DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2016.08.027.
- [28] 吴昌琦, 贾璐婷, 樊进补, 等. 园艺作物果实糖酸转化研究进展[J]. 中国果菜, 2020, 40(11): 39-47. DOI:10.19590/j.cnki.1008-1038.2020.11.007.
- [29] ROLLAND F, BAENA-GONZALEZ E, SHEEN J, et al. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms[J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57: 675-709. DOI:10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441.
- [30] 秦巧平, 张上隆, 徐昌杰. 己糖激酶与植物生长发育[J]. 植物生理学通讯, 2003(1): 1-8. DOI:10.13592/j.cnki.ppj.2003.01.001.
- [31] LAURENT D, JÉRÔME G, MATTHEW W, et al. Transcriptomic and metabolite analyses of Cabernet Sauvignon grape berry development[J]. BMC Genomics, 2007, 8(1): 429. DOI:10.1186/1471-2164-8-429.
- [32] 张瑞. 转色前叶果比处理对‘赤霞珠’和‘北玫’葡萄有机酸积累和果实品质的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2017: 2-7.
- [33] ZHANG X X, WEI X X, MOAAZ M A, et al. Changes in the content of organic acids and expression analysis of citric acid accumulation-related genes during fruit development of yellow (*Passiflora edulis* f. flavicarpa) and purple (*Passiflora edulis* f. edulis) passion fruits[J].

- International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(11): 5765. DOI:10.3390/IJMS22115765.
- [34] SHANGGUAN L F, SUN X, ZHANG C Q, et al. Genome identification and analysis of genes encoding the key enzymes involved in organic acid biosynthesis pathway in apple, grape, and sweet orange[J]. Scientia Horticulturae, 2015, 185: 22-28. DOI:10.1016/j.scienta.2015.01.012.
- [35] PARASKEVI D, LAURENCE S, PHILIPPE R, et al. Phosphoenolpyruvate carboxylase during grape berry development: protein level, enzyme activity and regulation[J]. Functional Plant Biology, 2000, 27(3): 221-229. DOI:10.1071/pp99141.
- [36] 问亚琴, 张艳芳, 潘秋红. 葡萄果实有机酸的研究进展[J]. 海南大学学报(自然科学版), 2009, 27(3): 302-307. DOI:10.15886/j.cnki.hdxzbkb.2009.03.016.
- [37] SETH D, COOK DOUGLAS R, FORD CHRISTOPHER M, et al. L-Tartaric acid synthesis from vitamin C in higher plants[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(14): 5608-5613. DOI:10.1073/pnas.0510864103.
- [38] 刘蕊, 高茜, 段长青, 等. 避雨栽培对酿酒葡萄有机酸的影响[J]. 热带生物学报, 2013, 4(3): 251-256. DOI:10.15886/j.cnki.rdsxb.2013.03.013.
- [39] SILVA W B, NASCIMENTO V L, MEDERIOS D B, et al. Modifications in organic acid profiles during fruit development and ripening: correlation or causation?[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 91689. DOI:10.3389/fpls.2018.01689.
- [40] 陈华伟, 乐小凤, 张振文. 长相思葡萄生长发育过程中理化指标及氨基酸含量分析[J]. 中国酿造, 2021, 40(4): 33-37. DOI:10.11882/j.issn.0254-5071.2021.04.007.
- [41] 成冰, 张京芳, 王月晖, 等. 酿酒白葡萄氨基酸组成特征分析[J]. 食品科学, 2013, 34(20): 174-177. DOI:10.7506/spkx1002-6630-201320036.
- [42] BELL S, HENSCHKE A P. Implications of nitrogen nutrition for grapes, fermentation and wine[J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 2005, 11(3): 242-295. DOI:10.1111/j.1755-0238.2005.tb00028.x.
- [43] 王镜岩, 朱圣庚, 徐长法. 生物化学教程[M]. 北京: 高等教育出版社, 2008: 6.
- [44] 把灵珍, 王波, 雷春妮, 等. “中国苦水玫瑰”氨基酸含量及其代谢香气组分与种植区域的相关性[J]. 食品科学, 2023, 44(8): 277-283. DOI:10.7506/spkx1002-6630-20220402-024.
- [45] 李小溪. 葡萄果实莽草酸途径和类黄酮代谢协同调节机制的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2016: 1-17.
- [46] 魏玲玲, 王武, 陶建敏. 葡萄香气物质研究进展[J]. 中国南方果树, 2018, 47(3): 159-165. DOI:10.13938/j.issn.1007-1431.20170425.
- [47] 纪淑娟, 沈映满, 张丽萍, 等. 1-甲基环丙烯处理(1-MCP)对南果梨酯类物质、氨基酸及相关代谢酶的影响[J]. 食品科学, 2012, 33(18): 286-289.
- [48] WENDAKOON S K, UEDA Y, IMAHORI Y, et al. Inhibition of acetate ester biosynthesis in banana (*Musa sapientum* L.) fruit pulp under anaerobic conditions[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2004, 52(6): 1615-1620. DOI:10.1021/jf0303868.
- [49] 齐红岩, 关小川, 李岩, 等. 嫁接对薄皮甜瓜果皮和果肉中主要酯类、游离氨基酸及酯类合成相关酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2010, 43(9): 1895-1903. DOI:10.3864/j.issn.0578-1752.2010.09.016.
- [50] 温思为, 张黄伟, 岳超, 等. 10 种蔷薇科果树*AA7*基因家族鉴定、特性与表达分析[J]. 果树学报, 2021, 38(7): 1029-1043. DOI:10.13925/j.cnki.gsx.20200523.
- [51] KUMAR N, TOKAS J, RAGHAVENDRA M, et al. Impact of exogenous salicylic acid treatment on the cell wall metabolism and ripening process in postharvest tomato fruit stored at ambient temperature[J]. International Journal of Food Science and Technology, 2020, 56(6): 2961-2972. DOI:10.1111/ijfs.14936.
- [52] DEFILIPPI G B, KADER A A, DANDEKAR M A. Apple aroma: alcohol acyltransferase, a rate limiting step for ester biosynthesis, is regulated by ethylene[J]. Plant Science, 2004, 168(5): 1199-1210. DOI:10.1016/j.plantsci.2004.12.018.
- [53] WANG J F, HAN Y Q, CHEN C X, et al. Influence of benzothiadiazole on the accumulation and metabolism of C6 compounds in Cabernet Gernischt grapes (*Vitis vinifera* L.)[J]. Foods, 2023, 12(19): 3710. DOI:10.3390/foods12193710.
- [54] LEÓN-SÁNCHEZ D D F, PELAYO-ZALDÍVAR C, RIVERA-CABRERA F, et al. Effect of refrigerated storage on aroma and alcohol dehydrogenase activity in tomato fruit[J]. Postharvest Biology and Technology, 2009, 54(2): 93-100. DOI:10.1016/j.postharvbio.2009.07.003.
- [55] TESNIERE C, PRADAL M, KEREAMY A E, et al. Involvement of ethylene signalling in a non-climacteric fruit: new elements regarding the regulation of ADH expression in grapevine[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(406): 2235-2240. DOI:10.1093/jxb/erh244.