

采前套彩透袋对‘新红星’苹果花青苷合成的影响

路贵龙, 张 凯, 南吉卓玛, 李艳锋*

(西藏自治区农牧科学院蔬菜研究所, 拉萨 850032)

摘要:以‘新红星’苹果为试材, 采用白、紫、黄三种透气膜果袋处理果实, 以探究不同颜色果袋引起的光质差异对苹果花青苷合成的影响。结果表明, 果实套彩透袋后, 其表皮L*值、b*值逐渐降低, a*值逐渐升高, 色泽迅速转红; 在处理14 d时, 以紫透袋果实着色最为深红、L*值最低、a*值最高、b*值最低, 其花青苷含量高低为紫透袋>黄透袋>白透袋; PAL、DFR、UFGT的活性以紫透袋果实较高, 但其CHI的活性却表现相对较低; 基因表达分析表明, *MdMYB1*、*MdUFGT*、*MdUVR8*后期的相对表达量均以紫透袋果实最高; 相关性分析显示, *MdMYB1*与紫透袋处理、*MdDFR*与白透袋处理的果实花青苷含量呈显著正相关。综上表明, 套紫透袋能够促进红色苹果花青苷的合成, 其效果优于黄透袋和白透袋。

关键词:苹果; 花青苷; 套袋; 光质; 酶活性; 基因表达

中图分类号: S661.1

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2024)02-0059-07

Effect of Colorful Transparent Fruit Bagging on Anthocyanin Synthesis in ‘Starkrimson Delicious’ Apple before Harvest

LU Guilong, ZHANG Kai, Nanjizhuoma, LI Yanfeng*

(Institute of Vegetables, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa 850032, China)

Abstract: In this study, apple fruit of ‘Starkrimson Delicious’ was treated with white, purple and yellow transparent bags. This research aimed to explore the effect of light quality difference caused by different color transparent fruit bags on the anthocyanin synthesis mechanism of apple. The results showed that, after color transparent bag treatment, the L* and b* values of the apple skin gradually decreased, the a* value gradually increased, and the color of apple skin turned red quickly. When bagging treated for 14 d, the color was the darkest red, L* value was lowest, a* value was highest, and b* value was lowest of apple fruit in purple bags, at the same time, the anthocyanin content from high to low was purple bags, yellow bags and white bags, successively. The activities of PAL, DFR and UFGT enzyme were higher in purple bag fruits, while the activity of CHI enzyme was relatively low. Analysis of gene expression showed that, the high expression level of *MdMYB1*, *MdUFGT*, *MdUVR8* all appeared on purple bag fruits in later period. Correlation between *MdDFR* expression level and the anthocyanin content of apple fruit treated with white bags was significantly related, and the same correlation between *MdMYB1* expression level and anthocyanin content of fruit in purple bags as *MdDFR* gene. In conclusion, purple transparent bag can promote the synthesis of red apple anthocyanin, and its effect is better than yellow transparent bag and white transparent bag.

Key words: Apple; Anthocyanin; Bagging; Light quality; Enzymatic activity; Gene expression

苹果 (*Malus pumila* Mill.) 是世界四大水果之冠, 中国为全球第一大苹果生产国和消费国^[1]。花青苷是红色苹果色泽形成的主要物质, 其含量的高低直接决定果皮着色程度, 也往往是影响消费者选择的重要因素。苹果花青苷的生物合成属

于类黄酮代谢途径, 其合成过程与苯丙氨酸裂解酶 (phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、查尔酮异构酶 (chalcone isomerase, CHI)、二氢黄酮醇还原酶 (dihydroflavonol 4-reductase, DFR) 和类黄酮糖苷转移酶 (UDP glucose: flavonoid 3-O-glucosyl transferase, UFGT) 等密切相关^[2-4]。Velasco 等^[5] 研究显示, 在苹果基因组中有 1 246 个基因涉及色素、抗氧化、挥发性、芳香化合物和山梨醇代谢途径, 已证实光受体基因 *MdCRY1* 和 *MdUVR8*、调控基因 *MdMYB1* 和 *MdHY5*, 结构基因 *MdDFR* 和

收稿日期: 2021-03-09

基金项目: 西藏自治区自然科学基金项目 (XZ2019ZRG-99)

作者简介: 路贵龙 (1988-), 男, 助理研究员, 硕士, 从事果实采后生理与分子生物学研究。

通讯作者: 李艳锋, 男, 副研究员, E-mail: lyf125566@163.com

MdUFGT 等多个基因参与了花青苷的合成调控,其作用机理十分复杂^[6-7]。苹果花青苷的合成与积累除受自身遗传特性影响外,还受光照、套袋、温度、土壤肥力等多种外因影响,其中尤以光照作用最为显著^[8-10]。

光质是光的重要组成部分,不同光质对果实着色也会产生极大差异。Arakawa 等^[11]和宋哲等^[12]用不同波长光线照射经过套袋处理的离体苹果研究结果显示,紫外光和蓝光可刺激果实 PAL 活性增加,促进花青苷的积累,但红外线照射几乎没有效果,在可见光下着色一般;Doris 等^[13]研究发现,黄光对苹果、番茄、红柿子的色素合成也有一定促进作用。很多研究表明,套袋对果实色泽的形成也有重要影响。Bai 等^[14]研究显示,绿皮苹果‘陆奥’在自然光下生长果皮保持绿色,套袋处理后见光可变为红色或粉红色;套袋‘苹果梨’解袋后果皮明显着色,且花色苷含量高于对照^[15];张修德等^[16]在‘金冠’苹果套袋试验研究发现,透光率较高的蓝色纸袋和红色纸袋有利于果皮叶绿素的积累,其果面黄色、绿色饱和度增强;马策等^[17]研究表明,不同颜色纸袋对‘云红梨2号’果皮花青苷组分没有影响,但明显改变了花青苷含量,表现为白袋>黄袋>红袋>蓝袋>紫袋>橙袋>绿袋。但当前研究大多集中在不同颜色或类型果袋对果实色泽、花青苷含量等的影响方面,而关于不同光质对苹果着色作用机理的研究却鲜有报道。彩色透气膜果袋(彩透袋)兼有光质和果袋两种属性,具有光质选择性、透光性好、价格便宜、使用方便等优点,近年来在果业生产中已有大量应用。基于此,本研究选择以拉萨‘新红星’苹果(*Malus domestica* Borkh cv. Starkrimson)为试材,采用较为常用的白、紫、黄三种透气膜果袋处理果实,旨在探究不同颜色透袋引起的光质差异对苹果花青苷合成的影响,以期为西藏红色苹果适用果袋的选择及果实品质改良提供科学参考。

1 材料与方 法

1.1 试验材料与处理

试验于2019年在西藏自治区农牧科学院国家示范园区果树基地(29°38′10.97″ N、91°2′6.46″ E)进行,供试品种为‘新红星’苹果,为11年生盛果期果树。试验采用完全随机设计,以单株作为一个试验小区,设3次重复。于2019年9月12日(花后130 d)黄昏时去除高遮光果袋(为3层果袋,外油花纸、中黑单光纸、内无纺布),立即套白、紫、

黄透气膜果袋(其透光率分别为90.22%、74.29%、87.70%),并摘去果实周围挡光叶片,每个处理100个果实。分别于0、1、2、4、7、14 d时在树冠各方位均匀采摘取样,每处理选取大小均匀、无机械损伤和着色相对一致的10个果实测定各指标,并将果皮均匀削下,用液氮冷冻后置于-80℃超低温冰箱中备用,直至果实采收,共处理6次。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 色差测定

采用彩谱CS-210色差仪测定,每个果实沿赤道部位均匀测4次,所用光源为LED光源,以L*、a*、b*的平均值作为测试结果。其中,L*值表示亮度,绝对值越大表示亮度越高;a*值表示红绿色度,a*值为正代表红色、为负代表绿色;b*值表示黄蓝色度,b*值为正代表黄色、为负代表蓝色,绝对值越大表示颜色越深。

1.2.2 花青苷含量测定

参考Wolfe等^[18]的方法并适当改进。准确称取1 g在液氮条件下研磨成粉的样品,加入5 mL 0.05% HCl/甲醇溶液中于4℃避光处理12 h,4℃12 000 r/min离心5 min;在沉淀中加入5 mL萃取液,在相同条件下继续处理6 h,合并后摇匀各取1 mL上清液,分别加入4 mL氯化钾缓冲液和柠檬酸缓冲液,摇匀,室温静置20 min,测定520 nm和700 nm处吸光值。计算公式如下:

$$A = (A_{520} - A_{700})_{\text{pH}1.0} - (A_{520} - A_{700})_{\text{pH}4.5}$$

$$\text{花青苷含量 (mg/g)} = (A \times \text{MW} \times \text{DF}) / (\varepsilon \times l)$$

A为样液吸光度,MW为花青苷分子量(MW=449.2),DF为单位稀释因子(DF=50), $\varepsilon=26\ 900$,为矢车菊素-3-葡萄糖苷的摩尔吸光系数,l为比色皿的光路直径。

1.2.3 酶活性测定

PAL、CHI和DFR测定参考Liu等^[4]的方法,UFGT测定参考Lister等^[19]的方法,分别于290 nm、381 nm、550 nm和400 nm波长条件下测定吸光值,以每分钟变化0.01为一个标准酶活性单位。

1.2.4 基因实时定量分析

果皮RNA提取参照TianGen RNA Plant Reagent (TianGen)试剂盒进行。取2 μL RNA使用Revert Aid™ First Strand cDNA Synthesis (Fermentas)试剂盒进行反转录。使用Maxima SYBR Green qPCR Master Mix (2X) (Fermentas)试剂盒对花青苷合成相关基因进行定量分析。内参基因为*MdUBQ*,所有引物使用Primer Premier 6.0进行设计,引物序列信息见表1,由生工生物工程(上海)

表1 苹果花青苷合成相关基因定量PCR引物序列

基因名称	基因ID	正向引物(5'-3')	反向引物(5'-3')
<i>MdUBQ</i>	CN938023	CTCCGTGGTGGTTTTAAGT	GGAGGCAGAAACAGTACCAT
<i>MdCRY1</i>	XM_008392868	TGATTGCTCCCTGAAAAGTC	GAGTGGCACCAGTGGAAAC
<i>MdMYB1</i>	AB744000	TGTGAGAAAAGGTGCCTGGAC	GCCTGCTTTGTATGAAACTTGG
<i>MdHY5</i>	AB710143	CAGAATGAGAATCAGATGCTTAGAC	CCGCATTTCACCACCA
<i>MdUVR8</i>	XM_008395963	GGGGTGATTTGGGAGATTAGGTC	CAAACAATGACTATCCCCGCAAG
<i>MdDFR</i>	AF117268	AAGGACCCCGAGAATGAAGTG	GCTCCTCCACATTACAGTTCC
<i>MdUFGT</i>	AF117267	GCAAGCCGCAGGAGACATA	TGACCCAAGGCACTCCCAAC

股份有限公司合成。在 real-time PCR 仪器 (Roche 480, 瑞士) 上操作, 20 μ L 反应体系: SYBR Mix (2X) 10 μ L, 上下游引物各 0.8 μ L, ddH₂O 7.4 μ L, cDNA 模板 1 μ L。反应条件: 95 $^{\circ}$ C 预变性 10 min, 95 $^{\circ}$ C 变性 15 s, 60 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s, 共 45 个循环; 融解曲线, 95 $^{\circ}$ C 5 s, 65 $^{\circ}$ C 1 min, 95 $^{\circ}$ C 5 s, 40 $^{\circ}$ C 冷却 10 s。每次 PCR 设阴性对照, 每个样品重复 3 次, 采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算。

1.3 数据处理

试验数据采用 Excel 2010 统计, IBM SPSS Statistics 22.0 进行方差、相关性和显著性分析, 利用 Origin 9.0 软件绘图。每组试验均重复 3 次, 数

据以“平均值 \pm 标准差”表示。

2 结果与分析

2.1 采前套彩透袋对‘新红星’苹果着色的影响

由图 1 可以看出, 初时‘新红星’苹果果实外观呈洁白色, 在套袋 2 d 时, 黄透袋果实果皮已呈明显的浅红色, 且着色较为均匀, 而白透袋、紫透袋果实着色较为弥散; 随着时间的延长, 果皮颜色均越来越红, 在处理 14 d 时尤以紫透袋果实着色最为深红, 黄透袋次之。不同处理果实的色差统计分析结果见表 2。苹果套彩透袋后 L* 值均呈先略微增加而后降低的趋势, 后期紫透袋处理果



图1 采前套彩透袋对‘新红星’苹果着色的影响

表2 采前套彩透袋对‘新红星’苹果色差的影响

色差	处理方式	处理时间/d					
		0	1	2	4	7	14
L*	白透袋	69.95 \pm 3.7a	74.74 \pm 1.6a	70.92 \pm 2.3a	61.69 \pm 4.83a	59.28 \pm 3.1a	47.50 \pm 1.7a
	紫透袋	69.95 \pm 3.7a	74.93 \pm 4.7a	72.32 \pm 3.0a	59.80 \pm 5.52a	47.36 \pm 3.7b	44.89 \pm 2.6b
	黄透袋	69.95 \pm 3.7a	75.91 \pm 1.8a	66.13 \pm 2.8b	60.71 \pm 3.78a	50.04 \pm 3.7b	46.51 \pm 3.9a
a*	白透袋	-7.96 \pm 2.57a	-7.43 \pm 2.48b	-0.48 \pm 4.79b	15.27 \pm 5.25bc	17.14 \pm 6.5b	27.65 \pm 3.3c

续表 2

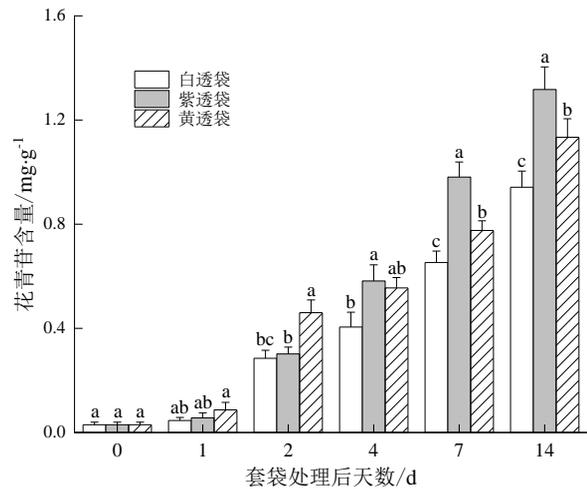
色差	处理方式	处理时间/d					
		0	1	2	4	7	14
b*	紫透袋	-7.96±2.57a	-4.38±2.08a	-2.46±4.64b	23.44±4.31a	31.08±5.7a	36.45±1.1a
	黄透袋	-7.96±2.57a	-4.86±2.25a	6.92±3.67a	18.71±3.89b	29.41±2.0a	32.95±1.6b
	白透袋	24.25±1.3a	24.07±2.9a	20.86±2.4a	13.60±1.93a	10.73±3.4a	8.72±1.35a
	紫透袋	24.25±1.3a	20.76±2.7b	20.32±2.0a	9.41±2.25b	7.58±1.91b	5.89±1.12b
	黄透袋	24.25±1.3a	21.86±2.2b	15.87±4.6b	10.43±2.75b	6.85±1.39b	6.34±0.79b

注: 同列同一指标小写字母不同表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

实下降较快, 表明其果皮颜色迅速加深变暗; 各处理的 a^* 值均呈升高趋势, 后期差异逐渐明显, 表现为紫透袋 > 黄透袋 > 白透袋, 与果实着色一致; 各处理的 b^* 值均呈逐渐降低的趋势, 但都大于 0, 表明其黄色度逐渐减弱, 后期白透袋果实明显高于其他处理。

2.2 采前套彩透袋对‘新红星’苹果花青苷含量的影响

由图 2 可以看出, 在 0 d 时, 各处理的花青苷含量几乎为 0, 表明套遮光袋抑制了苹果花青苷的形成和积累。在进行套彩透袋处理后, 苹果果皮的花青苷含量均呈逐渐升高的趋势。其中, 黄透袋果实果皮的花青苷含量在前 2 d 高于其他处理, 但 4 d 后套紫透袋果实的花青苷含量迅速增加, 后期明显高于黄透袋和白透袋处理的果实。在套袋 14 d 时, 白、紫、黄透袋处理的果皮花青苷含量分别达 0.942 mg/g、1.317 mg/g、1.134 mg/g, 不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。



注: 小写字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$), 下同

图 2 采前套彩透袋对‘新红星’苹果花青苷含量的影响

2.3 采前套彩透袋对‘新红星’苹果花青苷合成相关酶活性的影响

由图 3 可以看出, 在进行彩透袋处理后, PAL、

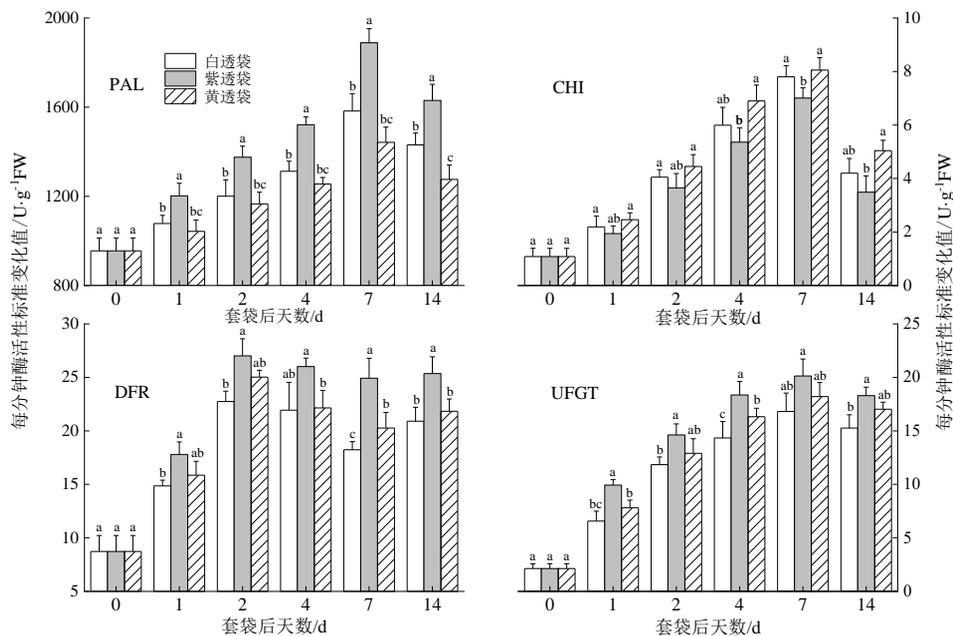


图 3 采前套彩透袋对‘新红星’苹果花青苷合成相关酶活性的影响

CHI活性开始缓慢升高,在处理7 d时酶活性达到最高,而后逐渐降低;其中PAL活性表现为紫透袋>白透袋>黄透袋,处理14 d时差异显著($P<0.05$);CHI活性则表现为黄透袋>白透袋>紫透袋,在处理14 d时黄透袋与紫透袋处理之间差异显著。DFR、UFGT在处理活性快速提升,后期略微降低或保持在较高水平;其中DFR在处理2 d时活性达到最高,UFGT在处理7 d时达峰值,且均表现为紫透袋>黄透袋>白透袋,但黄透袋与白透袋处理之间差异不显著。

2.4 采前套彩透袋对‘新红星’苹果花青苷合成相关基因相对表达量的影响

由图4可以看出,在0 d时本研究中6个相关基因的表达量均处于较低水平,表明由于缺少光

信号的诱导其表达受到明显抑制。不同彩透袋处理的6个基因表达趋势基本一致,但表达量和峰值时期却存在较大差异。*MdHY5*在套袋后表达量快速升高,白透袋处理在1 d时达到峰值,紫透袋与黄透袋处理在2 d时达峰值,而后快速下降;*MdCRY1*前期表达量迅速增加,在2 d时达到最大值,表现为黄透袋>白透袋>紫透袋,随后各处理表达量迅速降低并保持在极低水平;*MdDFR*表现为2个小峰值,4 d时以黄透袋表达量较高,14 d时白透袋处理较高;*MdMYB1*也呈现2个小高峰,1 d时以白透袋表达量较高,14 d时紫透袋处理较高;*MdUFGT*和*MdUVR8*这2个基因整体表现为前期表达量较低,但后期均以紫透袋处理的相对表达量最高。

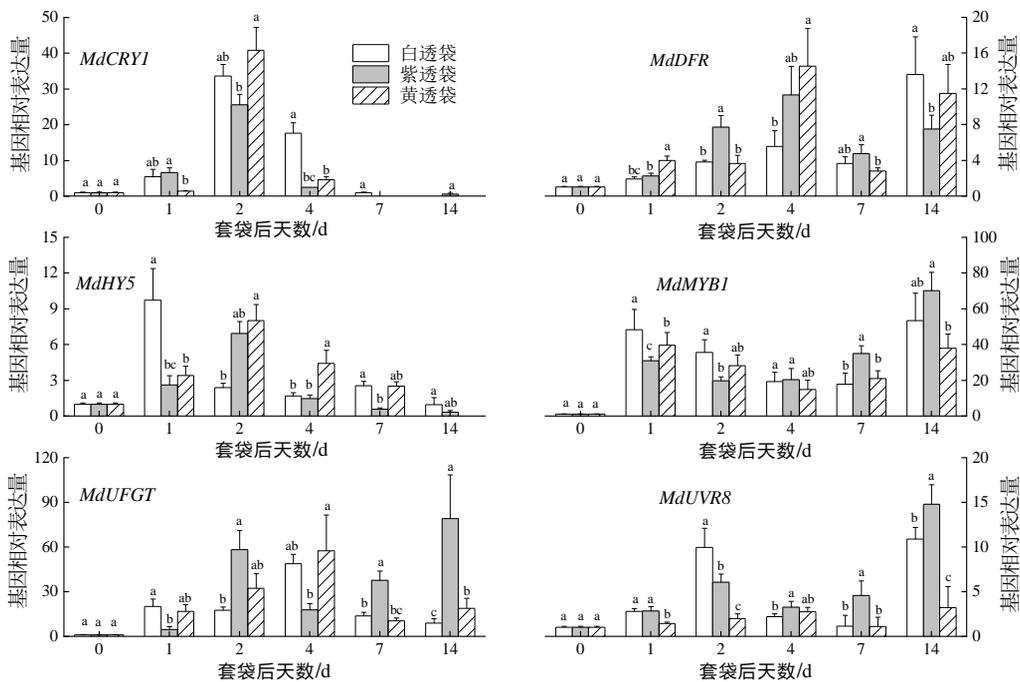


图4 采前套彩透袋对‘新红星’苹果花青苷合成相关基因相对表达量的影响

2.5 不同处理花青苷含量与其相应指标间相关性分析

由表3可知,以不同处理花青苷含量为参考,研究其他指标与其相关性发现: a^* 、PAL、CHI、DFR、UFGT、*MdDFR*、*MdMYB1*、*MdUVR8*与不同处理花青苷含量呈正相关, L^* 、 b^* 、*MdCRY1*、*MdHY5*与不同处理花青苷含量呈负相关,其中 L^* 、 a^* 、 b^* 与不同处理呈极显著相关($P<0.01$),PAL、UFGT的相关性达到显著水平($P<0.05$),而*MdUFGT*与不同处理花青苷含量的相关性差异较大。此外,*MdDFR*与白透袋处理、*MdMYB1*与紫透袋处理的花青苷含量均呈显著正相关($P<0.05$)。

3 结论与讨论

‘新红星’苹果在拉萨地区受日照时间长、紫外线强、昼夜温差大、气候干燥等环境条件影响,其果实色泽浓红,花青苷含量高,但同时果皮变厚,果肉致密,导致口感不佳^[20-21]。本课题组的前期研究表明,与未套袋果实相比,采前套袋(遮光)处理果实硬度明显降低、单果重显著增加,但外观品质却明显降低^[20]。大量研究表明,光质调控是果实着色调控的有效手段^[12-14],并可与套袋技术结合运用^[15-17],为进一步改善果实外观品质提供了有效途径。故本研究采用遮光袋处理‘新

表3 不同处理花青苷含量与其相应指标间相关性分析

名称	花青苷含量		
	白	紫	黄
L*	-0.954**	-0.963**	-0.952**
a*	0.966**	0.959**	0.968**
b*	-0.957**	-0.937**	-0.949**
PAL	0.874*	0.852*	0.821*
CHI	0.644	0.630	0.712
DFR	0.595	0.631	0.671
UFGT	0.845*	0.801*	0.872*
<i>MdCRY1</i>	-0.228	-0.369	-0.082
<i>MdDFR</i>	0.870*	0.478	0.556
<i>MdHY5</i>	-0.471	-0.452	-0.236
<i>MdMYB1</i>	0.368	0.827*	0.384
<i>MdUFGT</i>	-0.006	0.757	0.201
<i>MdUVR8</i>	0.482	0.798	0.674

注：“***”表示在0.01水平上显著相关，“**”表示在0.05水平上显著相关

红星’苹果,并选择于上色迅速的成熟期改套彩透袋,以利于在自然环境条件下进行不同光质调控果实着色机理研究。本研究表明,三种果袋透光率大小表现为白透袋>黄透袋>紫透袋,但果实着色上却表现为紫透袋处理最为深红、黄透袋次之、白透袋最差,其与果袋的透光率大小不一致,推测这可能与在光强大于一定程度时,花青苷的合成速度更偏向于光质诱导有关^[22];但不同彩透袋处理的花青苷含量均与L*、a*、b*呈极显著相关($P<0.01$)。本研究显示,不同处理间花青苷的积累过程存在明显差异,其中黄透袋处理果实在处理第2天时即表现明显红晕,且着色均匀,这可能与黄光有利于类黄酮和酚类等前体物质形成,进而促进了花青苷的合成有关^[4,23];而紫透袋处理果实在处理第4天才开始迅速上色,这可能与紫光可诱导促进花青苷合成有关^[12]。

光质是影响苹果着色的重要环境因子,通过控制类黄酮代谢途径相关酶的活性,介调花青苷的合成与积累。本研究表明,紫透袋处理可以促进果实PAL、DFR、UFGT活性快速升高,但其CHI的活性却表现相对较低。其PAL的上升速度明显高于白透袋和黄透袋,这与宋哲等^[12]研究结果一致。在本试验中DFR和UFGT活性表现为紫透袋>黄透袋>白透袋,与马策等^[17]的研究结果不一致,这可能与本研究所用果袋类型及果树种类不同有关。研究表明,非红色苹果品种澳洲青萍和金冠解袋后果皮花青苷累积与PAL、CHI、DFR相关性不显著,而与UFGT显著相关^[4];但红色苹果品种粉红

佳人花青苷的积累与CHI和UFGT显著相关。研究发现,云红梨2号果皮中花青苷含量与DFR和UFGT活性呈显著正相关,而与PAL相关性不显著^[17]。本试验结果则显示,‘新红星’苹果中PAL、UFGT活性与花青苷含量变化呈显著相关,且与不同光质均有较好的响应。综合前人和本研究表明,UFGT可能是决定果实花青苷合成的关键酶。令人意外的是,尽管黄透袋处理果实中CHI活性明显高于紫透袋处理,但其花青苷含量却表现相反,推测CHI可能还参与了其他生理代谢过程,具体原因有待深入研究。

植物花青苷的生物合成过程受光信号作用调控,不同波长的光通过植物体内对应光受体感知,进而诱导生理代谢相关基因的表达^[24]。HY5和COP1是光受体下游信号元件,广泛参与光形态建成。在黑暗条件下,COP1泛素化降解HY5蛋白,抑制花青苷的合成;光照条件下,HY5可以激活花青苷合成途径相关基因的表达^[25]。Bai等^[14]研究发现,非红苹果品种‘陆奥’套袋处理后的“红化”与*MdMYB1*的表观遗传调控有关。本研究表明,‘新红星’苹果受光质信号诱导后,*MdHY5*和*MdMYB1*迅速表达,且明显快于其他4个基因,表明其可能为控制花青苷合成的关键启动因子,并可以调控*MdUFGT*和*MdDFR*等结构基因的表达,这与前人研究结果一致^[14,26-27]。很多研究表明,*MdCRY1*和*MdUVR8*为光受体基因,能够直接参与花青苷的合成和介导相关结构基因的表达^[6-7,28],本试验中该基因表达趋势与之一致。本研究还发现,不同颜色透袋引起了花青苷合成相关基因的表达差异,前期白透袋处理的表达量较高,而后期紫透袋处理较高,这可能是由于不同光质对苹果花青苷合成基因表达的诱导能力不同。其中,白光对*MdHY5*表达有明显诱导,*MdDFR*则表现为对黄光和白光较为响应,*MdCRY1*对黄光较敏感,而*MdMYB1*、*MdUFGT*和*MdUVR8*对紫光响应明显。同时,相关性分析显示,*MdDFR*与白透袋处理、*MdMYB1*与紫透袋处理的果实花青苷含量变化呈显著正相关,表明其可能是该光质控制的关键基因,但其调控机理有待进一步研究。

参考文献:

- [1] Li M, Guo J, He J, et al. Possible impact of climate change on apple yield in Northwest China[J]. Theoretical and Applied Climatology, 2020, 139(3): 191-203.

- [2] Silva S, Costa E M, Calhau C, et al. Anthocyanin extraction from plant tissues: A review[J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2017, 57(14): 3072–3083.
- [3] Dar J A, Wani A A, Ahmed M, et al. Peel colour in apple (*Malus × domestica* Borkh.): An economic quality parameter in fruit market[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 244(6): 50–60.
- [4] Liu Y L, Che F, Wang L X, et al. Fruit coloration and anthocyanin biosynthesis after bag removal in non-red and red apples (*Malus × domestica* Borkh.)[J]. *Molecules*, 2013, 18(2): 1549–1563.
- [5] Velasco R, Zharkikh A, Affourtit J, et al. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.)[J]. *Nature Genetics*, 2010, 42(10): 833–839.
- [6] 丁文展. *MdUVR8*、*MdCRY1* 和 *MdHY5* 基因在苹果花青苷合成中的作用[D]. 青岛: 青岛农业大学, 2015.
- [7] Li Y Y, Mao K, Zhao C, et al. Molecular cloning of cryptochrome 1 from apple and its functional characterization in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 67: 169–177.
- [8] Zahedzadeh F, Kakavand F, Mahna N. Effects of carbohydrate, light, nitrogen and magnesium on in vitro production of anthocyanin in apple[J]. *International Journal of Biosciences*, 2015, 6(5): 250–260.
- [9] Honda C, Iwanami H, Naramoto K, et al. Thinning and bagging treatments and the growing region influence anthocyanin accumulation in red-fleshed apple fruit[J]. *Horticulture Journal*, 2017, 86(3): 291–299.
- [10] 白金月, 曲柏宏, 杜昱彤, 等. 光处理对套袋苹果梨果实着色相关调节基因的影响[J]. *东北农业科学*, 2021, 46(6): 70–73, 82.
- [11] Arakawa O, Kikuya S, Pungpom P, et al. Accumulation of anthocyanin in apples in response to blue light at 450 nm: recommendations for producing quality fruit color under global warming[J]. *European Journal of Horticultural Science*, 2016, 81(6): 297–302.
- [12] 宋 哲, 李天忠, 徐贵轩, 等. 光质对‘红富士’苹果果实着色的影响[J]. *生态学报*, 2009, 29(5): 2304–2311.
- [13] Doris K, Janez H, Blaz C, et al. Influence of yellow light-emitting diodes at 590 nm on storage of apple, tomato and bell pepper fruit[J]. *Food Technology and Biotechnology*, 2016, 54(1): 228–235.
- [14] Bai S L, Tuan P A, Saito T, et al. Epigenetic regulation of *MdMYB1* is associated with paper bagging-induced red pigmentation of apples[J]. *Planta*, 2016, 244(3): 573–586.
- [15] 王甜元, 曲柏宏, 孟义淳, 等. 套袋苹果梨解袋后果皮花色苷组分及含量的变化[J]. *东北农业科学*, 2020, 45(11): 35–38.
- [16] 张修德, 宋成秀, 厉恩茂, 等. 不同颜色果袋对‘金冠’果皮叶绿素含量及品质的影响[J]. *新疆农业科学*, 2016, 53(10): 1801–1809.
- [17] 马 策, 肖长城, 胡红菊, 等. 不同颜色果袋对‘云红梨2号’果皮色泽形成的影响[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(3): 813–818.
- [18] Wolfe K L, Liu R H. Apple peels as a value-added food ingredient[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2003, 51(6): 1676–1683.
- [19] Lister C E, Lancaster J E, Walker J R L. Developmental changes in enzymes of flavonoid biosynthesis in the skins of red and green apple cultivars[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1996, 71(3): 313–320.
- [20] 路贵龙, 代安国, 土旦吉热, 等. 采前套袋及气调袋贮藏对拉萨‘新红星’苹果品质的影响[J]. *西北农业学报*, 2018, 27(6): 839–845.
- [21] 王 朔, 路贵龙, 曾秀丽, 等. 套袋对西藏拉萨不同品种苹果果实品质的影响[J]. *中国农学通报*, 2017, 33(28): 81–85.
- [22] Chen W F, Zhang M G, Zhang G J, et al. Differential regulation of anthocyanin synthesis in apple peel under different sunlight intensities[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(23): 6060.
- [23] 赵 森, 林 毅, 蔡永萍, 等. 不同光质对草莓果实成熟过程中色素类物质含量的影响[J]. *浙江农业学报*, 2008, 20(1): 64–66.
- [24] Chen M, Chory J, Fankhauser C. Light signal transduction in higher plants[J]. *Annual Review of Genetics*, 2004, 38(1): 87–117.
- [25] Lau O S, Deng X W. The photomorphogenic repressors COP1 and DET1: 20 years later[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(10): 584–593.
- [26] An J P, Qu F J, Yao J F, et al. The bZIP transcription factor *MdHY5* regulates anthocyanin accumulation and nitrate assimilation in apple[J]. *Horticulture Research*, 2017, 4: 17023.
- [27] Liu W J, Wang Y C, Sun J J, et al. *MdMYB1* employed by *MdHY5* increases anthocyanin accumulation via repression of *MdMYB16/308* in apple[J]. *Plant Science*, 2019, 283: 32–40.
- [28] Zhao C, Mao K, You C X, et al. Molecular cloning and functional analysis of a UV-B photoreceptor gene, *MdUVR8* (UV Resistance Locus 8), from apple[J]. *Plant Science*, 2016, 247: 115–126.

(责任编辑:王 昱)