

仁果类果树资源育种研究进展 II： 苹果种质资源、品质发育及遗传育种研究进展

王楠¹, 张静¹, 于蕾¹, 邹琦¹, 郭章文¹, 毛作霖¹,
王意程¹, 姜生辉¹, 房鸿成¹, 许海峰¹, 苏梦雨¹, 张宗营¹, 冯守千¹,
陈晓流¹, 王志刚², 姜召涛³, 东明学⁴, 徐月华⁵, 李建明⁶, 毛志泉¹, 陈学森¹

(¹ 山东农业大学园艺科学与工程学院 / 作物生物学国家重点实验室, 泰安 271018;

² 山东省果茶技术推广站, 济南 250013; ³ 烟台市果茶工作站, 山东烟台 264001; ⁴ 沂源县农业局,
山东沂源 256100; ⁵ 蓬莱市果树工作站, 山东蓬莱 265600; ⁶ 甘肃省静宁果树果品研究所, 静宁 743400)

摘要: 苹果是世界性果品, 也是我国落叶果树的第一大树种。本文对栽培苹果起源演化、新疆野苹果遗传多样性评价挖掘与核心种质构建、苹果果实着色、大小、营养和质地品质的性状遗传与发育机理、白肉、红肉与功能型苹果等特色多样化品种培育以及配套高效生产技术研发等方面取得的诸多重要进展进行了综述; 针对功能型苹果育种的复杂性及果树科技成果转化慢的共性问题, 提出并实施了理论与技术创新并重、良种良法配套的品质形成、品质育种、优质品种和品质维持“四品一线”及着力解决科技成果转化最后一公里问题的自主推广、多家许可、独家转让、集成示范、网络媒体、技术培训及科普文章“七位一体”的系统创新成果研发和推广体系, 显著提高了研究的效率与效益; 针对目前的研究现状, 今后应在如下两个研究领域下功夫: (1) 进一步有效利用现代分子生物学技术, 从转录、翻译及修饰等多个层面进一步探讨品质性状发育机理, 为苹果品质育种提供理论支撑; (2) 进一步加强优质耐贮藏白肉苹果及不同熟期的高类黄酮苹果新品种培育, 以满足市场的多样化需求, 助力乡村振兴。

关键词: 苹果; 起源演化; 新疆野苹果; 遗传多样性与核心种质; 品质性状遗传与发育机理; 特色多样化品种培育

Progress on the Resource Breeding of Kernel Fruits II : Progress on the Germplasm Resources, Quality Development and Genetic Breeding of Apple in China

WANG Nan¹, ZHANG Jing¹, YU Lei¹, ZOU Qi¹, GUO Zhang-wen¹, MAO Zuo-lin¹, WANG Yi-cheng¹,
JIANG Sheng-hui¹, FANG Hong-cheng¹, XU Hai-feng¹, SU Meng-yu¹, ZHANG Zong-ying¹,
FENG Shou-qian¹, CHEN Xiao-liu¹, WANG Zhi-gang², JIANG Zhao-tao³, DONG Ming-xue⁴,
XU Yue-hua⁵, LI Jian-ming⁶, MAO Zhi-quan¹, CHEN Xue-sen¹

(¹ College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018; ² Shandong Fruit-Tea Technology Promotion Station, Ji'nan 250013; ³ Fruit and Tea Workstation of Yantai, Yantai Shandong 264001; ⁴ Agricultural Bureau of Yiyuan, Yiyuan Shandong 256100; ⁵ Fruit Tree Work Station of Penglai, Penglai Shandong 265600; ⁶ Fruit Tree Research Institute of Jingning, Jingning Gansu 743400)

Abstract: Apple is a globally-popular fruit and the apple tree serves as the largest deciduous fruit tree species in China. This review article summarizes the recent important achievements in apple, comprising of the origin and

收稿日期: 2019-03-21 修回日期: 2019-04-08 网络出版日期: 2019-04-11

URL: <http://www.doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20190321001>

第一作者研究方向为果树种质资源与遗传育种, E-mail: wangnan@sdau.edu.cn

通信作者: 陈学森, 研究方向为果树种质资源与遗传育种, E-mail: chanyetixi@163.com

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(31730080); 国家重点研发计划项目(2016YFC0501505)

Foundation project: Key Projects of the National Natural Science Foundation of China(31730080), The National Key Research Project(2016YFC0501505)

evolution of cultivated apple, the genetic diversity and core germplasm of *Malus sieversii* in Xinjiang, the genetic and developmental mechanism of quality-related traits, the breeding of characteristic and diversified varieties such as white-fleshed, red-fleshed and functional apples as well as the research and development of efficient production technology. In view of the complexity in functional apple breeding and the long-process in achieving the economical value, a system 'Four-Quality' is proposed, which refers Quality formation, Quality breeding, Quality varieties and Quality maintenance. Furthermore, a "Seven-in-one" system for research, development and promotion of scientific and technological achievements is suggested, which includes independent promotion, multiple licenses, exclusive transfer, integrated demonstration, network media, technical training and popular articles. Based on the current status on research, two subjects are suggested as the following: (1) deciphering the development mechanism of quality traits from transcription, translation and modification, by deployment of the modern molecular biology technologies, with the aim of theoretical supports in breeding for high-quality; (2) strengthening the breeding for high-quality, storage-resistant, late-maturing white meat apples and new varieties with high-flavonoid at different ripening stages, in order to meet the diversified needs in market and increase the farmers' incomes.

Key words: apple; origin and evolution; *Malus sieversii*; genetic diversity and core germplasm; genetic and developmental mechanism; breeding of characteristic and diversified varieties

“医食同源,吃营养,吃健康”已成为人们的共识^[1-3]。苹果是世界性果品,不仅其生态适应性强、耐贮性好及供应周期长,尤其是苹果果实中含有较高比例的、人体容易吸收的游离多酚(类黄酮),在抗氧化、预防心脑血管疾病及抗肿瘤等方面均具有较好的作用,营养价值高,“An apple a day keeps the doctor away”,世界上相当多的国家都将其列为主要消费果品而大力推荐^[4-5]。

苹果是我国落叶果树的第一大树种,据2016年统计数据显示,我国苹果栽培面积和产量分别达到246.69万hm²和4388.23万t,居世界首位,是世界上最大的苹果资源、生产和消费国^[6]。针对我国苹果产业春旱秋涝、干旱少雨、品种单一、加工滞后、劳动力成本高及良种良法不配套等共性问题,在国家苹果产业体系等科研项目经费的稳定支持下,在苹果起源演化、种质资源评价挖掘、性状遗传发育机理、特色多样化品种培育以及配套高效生产技术研发等方面取得了诸多重要进展^[7-11]。现结合课题组的有关研究综述如下,旨在进一步推动我国苹果科学研究和苹果产业的高效发展,助力乡村振兴。

1 苹果种质资源

1.1 苹果起源演化

了解苹果的起源演化对于苹果种质资源的保护利用意义重大。在早期的研究结果中,有关栽培苹果的起源争议颇多。中亚地区的野生苹果、新疆地区的塞威士苹果(*Malus sieversii*)、欧洲森林苹果

(*M. sylvestris*)、东方苹果(*M. orientalis* Uglitz)均被认为可能是栽培苹果的祖先^[12-17]。直到苹果全基因组测序完成, Velasco等^[18]首次证实了塞威士苹果(*M. sieversii*)是栽培苹果的祖先,而并不是森林苹果(*M. sylvestris*)。苹果基因组重测序结果则进一步将塞威士苹果(*M. sieversii*)细分为哈萨克斯坦和中国新疆的塞威士苹果。研究发现,新疆的塞威士苹果(*M. sieversii*)是更原始的,具有较高的同源性,而哈萨克斯坦的塞威士苹果(*M. sieversii*)的遗传杂合度较高^[8, 19]。

1.2 新疆野苹果的群体遗传结构与遗传多样性

研究建立包括原生境保护、异地建圃保存、离体器官建库保存及利用保存等多层次的种质资源保护保存技术体系,对野生果树种质资源的科学保护与持续高效利用具有重要意义。其中的利用保存是在对资源全面评价研究的基础上,主要通过资源亲本利用的方式,将野生资源有价值的种质(基因)转移到栽培品种中,并培育出能产业应用的新品种,从而达到种质保存的目的。因此,利用保存既是资源保存的有效方式,更是加速资源利用的重要途径^[20-22]。

1.2.1 群体遗传结构 群体遗传结构的研究是种质资源原生境保护的基础。利用分子系统学的原理和SSR标记技术,对中国新疆伊犁地区的巩留县莫合镇库尔德宁、新源县交吾托海、霍城县大西沟和塔城地区的裕民县巴尔鲁克山新疆野苹果4个种下居群的群体遗传结构进行了研究,结果发现,4个居群

是相对独立的群体,但同时存在部分基因交流;多态性位点百分比、基因多样度和香农信息指数等参数均以巩留县居群最高,裕民县居群最低,表明巩留县居群遗传多样性最丰富;进一步利用SRAP标记进行的相关研究,结论完全一致。因此,在制订新疆野苹果原生境保护计划时,应优先考虑巩留群体^[23-24]。

1.2.2 核心种质构建 异地建圃保存是种质资源保护的重要途径之一。新疆野苹果资源的遗传多样性虽然遭到严重破坏,但仍有近2万亩、40万株的野苹果,异地建圃保存难度甚大,而核心种质是以少量资源代表大量资源的遗传多样性^[25]。因此,研究建立新疆野苹果资源核心种质构建的技术体系具有重要意义。

张春雨等^[26]以109个新疆野苹果实生株系的128个SSR位点为材料进行的研究结果表明,采用位点优先法,根据SM、Jaccard、Nei和Li遗传距离进行多次聚类,是较适宜的构建新疆野苹果核心种质的方法。刘遵春等^[27]研究发现,以20%的取样比例,结合优先取样法,采用欧氏距离和最短距离法进行逐步聚类,是利用表型数据构建新疆野苹果核心种质的最佳方法。进一步以新疆野苹果60份初级核心种质为试材,采用不同遗传距离构建新疆野苹果核心种质,利用数量性状参数均值差异百分率(MD)等8个指标评价不同方法构建核心种质的优劣,研究结果表明:利用混合遗传距离(Dmix)构建的核心种质整合了两类不同数据,优于单独使用农艺性状表型值数据或分子标记数据构建的核心种质;利用15个农艺性状检测表明,所构建的42份新疆野苹果核心种质保留了300份原始种质93%以上的农艺性状,很好地代表了原始种质的遗传多样性^[27-28]。

1.2.3 表型遗传多样性 表型遗传多样性评价是亲本选择及利用保存的基础。张钊^[29]根据果实形态将新疆野苹果分为42种类型。林培钧等^[30]对伊犁地区的新疆野苹果林进行了普遍考察,并结合多年定点观测,发现新疆野苹果果实形状及成熟期等变异广泛,并将新疆野苹果分为84个类型。研究发现,新疆野苹果的果实形状、大小、颜色和果柄长度等形态性状的变异系数均在10%以上,表现出较丰富的遗传多样性,其中巩留县居群单果质量的变异幅度最大,形状有扁圆形、近圆形、圆形和圆锥形等,果皮颜色有绿、黄、橘黄、粉红、红和深红等,具有栽培苹果的典型特征^[31]。

化学组成不仅是植物产品品质优劣与潜在价值的基本信息,而且是资源分类的重要参考。研究结果表明,新疆野苹果果实的Ca、Mg、Fe、Cu、Mn、Zn等矿质元素、果糖、葡萄糖和蔗糖等糖组分、原花青素、没食子酸、绿原酸、对羟基苯甲酸、儿茶素、表儿茶素、香草醛、阿魏酸、苯甲酸、根皮苷、槲皮素、肉桂酸、根皮素等多酚物质组分以及酯类、醇类、酮类、醛类、酸类、苯衍生物、杂环类、萜类、烃类、缩醛类和内酯类挥发性化合物组分含量的变异系数均在20%以上,表现出丰富的遗传多样性。进一步与苹果栽培品种比较发现,新疆野苹果钙平均含量是栽培苹果品种的3.1倍,糖积累属于果糖/蔗糖积累型,而栽培苹果属于果糖/葡萄糖积累型;从新疆野苹果30个实生株系中检测到的177种挥发性化合物中,有90种成分为新疆野苹果特有成分,1-丁醇及大马酮等7种成分为香气值大于1的特征香气成分。因此,新疆野苹果作为栽培苹果遗传改良的珍贵资源,进行利用保存的潜力很大^[32-36]。

研究发现,根据新疆野苹果与栽培苹果共有挥发性化合物种类数计算相似系数,其大小与苹果品种(类型)的演化历史相吻合;新疆野苹果与栽培苹果品种化合物种类数在5以上、含量在0.04 mg/L的化合物均属于酯类、醇类、醛类和酮类,说明新疆野苹果与栽培苹果的主要挥发性化合物组分基本一致,上述研究结果“新疆野苹果是栽培苹果的祖先种”的结论提供了化学分类证据;但有48种成分为栽培苹果特有的挥发性化合物成分,在新疆野苹果检测不到。因此,栽培苹果是杂种起源^[34]。

2 苹果果实品质性状遗传及发育机理

2.1 苹果果实性状遗传变异特点

明确果实性状的遗传变异特点是果树育种的基础。由于果树作物多数自交不亲和、杂合程度高及童期长等特征,设计专门的试验开展遗传研究比较困难。因此,根据育种记录总结性状的遗传变异趋势或倾向是果树作物性状遗传研究的重要特点^[37]。

苹果杂种后代遗传变异的研究报道相对较少。王宇霖等^[38]研究结果表明,童期的长短主要受亲本的制约,杂种后代的果实一般均小于亲中值,而色泽的遗传表现为红对黄为显性;李宝江等^[39]研究结果表明,苹果含酸量由一对不完全显性的主效基因和多基因两种遗传系统共同控制;研究发现,与1、2年生的大田作物相比,苹果等果树作物遗传变异有以下3个共同特点:(1)营养系品种间杂种一代

(F_1) 都发生复杂的多样性分离,而且变异幅度胜于大田作物的 F_2 ;(2) 苹果等果树营养系品种都是非加性效应比重很大的基因型;(3) 营养系品种杂交,由于非加性效应解体,导致果实大小等单向选择的经济性状普遍退化,即杂种平均值都显著低于亲中值^[40];陈学森等^[2]以新疆红肉苹果与寒富等苹果品种 6 个杂交组合的杂种后代分离群体为试材进行的研究结果表明,新疆红肉苹果与苹果品种杂种实生苗童期短,结果年龄早, F_1 群体有红肉-绵肉、红肉-脆肉、白肉-绵肉和白肉-脆肉 4 种类型,果皮与果肉总酚含量等功能成分遗传能力强。因此,从 F_1 群体中能够选育出抗氧化能力强、类黄酮含量高的功能型红肉脆肉优良株系^[2,41]。

2.2 苹果果实品质性状发育机理

2.2.1 果皮着色

苹果果皮颜色在很大程度上决定了其市场价值。苹果果皮的着色主要由花青苷决定,而花青苷的合成受一个由 MYB、bHLH、WD 蛋白组成的三元复合体 (MBW) 的调控^[42],其中 MYB 转录因子是主效基因。目前, *MdMYB1*、*MdMYBA*、*MdMYB10*、*MdMYB3*、*MdMYB9*、*MdMYB11*、*MdMYB110a* 均被报道能够正调控苹果花青苷的合成^[7,43-47]。此外,也有一些 MYB 转录因子能够负调控苹果中花青苷的合成,如 *MdMYB16*、*MdMYB17*、*MdMYB111*^[48-49]。除了 MYB 转录因子,bHLH 转录因子家族的 *MdbHLH3* 和 *MdbHLH33* 也被报道参与了苹果果实着色^[49-50]。而 WD40 蛋白在 MBW 复合体中大多起着增强稳定性的功能,其自身并没有催化活性^[51-52]。除此之外,光照、温度等环境条件以及生长素、茉莉酸、乙烯等外源激素也均被报道调控苹果花青苷的合成及果实着色^[7,19,43,50,53]。

2.2.2 果实大小

果实大小是苹果的另一个重要的经济性状。苹果果实的大小取决于其生长发育过程中的细胞增殖和细胞膨大。在苹果生长发育早期,果实增大主要是细胞增殖导致的,而发育后期的果实增大则主要由细胞膨大引起。Liebhard 等^[54]利用包含 804 个分子标记的遗传连锁图谱进行 QTL (quantitative trait loci) 分析,发现了与果实大小相关的 QTL。之后,Devoghalare 等^[55]发现了两个与果实大小紧密相关的 QTL,分别是染色体 15 上的 QTL *fw1* 和染色体 8 上的 QTL *fw2*,并将生长素相关基因在苹果基因组序列中的位置与果实大小的 QTLs 进行比较,发现了一个与果实大小相关的生长素响应因子 ARF106,该基因在细胞分裂和细胞膨大阶段表达。Yao 等^[56]发现 miR172p 能够通

过靶向调控 AP2 转录因子的表达,进而调控苹果果实大小。最近,苹果基因组重测序及 GWAS 分析鉴定了一个果实大小的主效 QTL *gwa_w1*,并发现 miR172g 和 miR172h 及其靶基因对苹果驯化过程中发生的果实增大起到了重要作用,提出了苹果果实大小进化的二步模型。第 1 步是塞威士种的形成过程 (Speciation),第 2 步是塞威士苹果与森林苹果杂交驯化的过程 (Domestication)^[8]。

2.2.3 类黄酮

类黄酮由于具有清除自由基、抗氧化、抗衰老等作用而被广泛推崇。在众多含有类黄酮的食品中,苹果由于含有较高比例的人体容易吸收的游离多酚或类黄酮,而对人类健康具有重要作用^[57-59]。类黄酮的合成途径在植物中是高度保守的。在苹果中,以二氢黄酮醇为底物,黄酮醇、黄烷醇和花青苷通过不同的途径合成。但是,与花青苷相比,苹果中其他黄酮类物质的代谢机理研究的较晚且较少。研究表明,MYB、bHLH、WD40 蛋白、锌指蛋白及 WRKY 家族等转录因子均能调控类黄酮合成^[60-64]。*MdMYB9* 和 *MdMYB11* 能够促进苹果叶片及果皮中原花青素的合成^[7,65]。Wang 等^[9]克隆了 MYB12 和 MYB22 两个 R2R3-MYB 转录因子,其中 MYB12 能够与 bHLH3 和 bHLH33 互作调控原花青素的合成,而 MYB22 能直接结合 FLS 启动子进而激活黄酮醇合成通路。An 等^[66]研究发现,*MdMYB23* 能响应冷胁迫被诱导,而且也能与原花青素关键调节酶基因 *ANR* 的启动子结合并激活其表达以促进原花青素积累。Wang 等^[67]认为参与合成原花青素的 MYB 转录因子可分为 TT2 和 PA1 型,并发现苹果中的 *MdMYBPA1* 能够响应低温,参与类黄酮合成途径中由原花青素到花青苷的转变。除了 MYB 转录因子,*bZIP*、*WRKY*、*ARF*、*ERF* 等家族转录因子也均有报道参与苹果类黄酮合成^[19,53,68-69]。

2.2.4 糖

苹果果实的糖代谢对其风味品质形成及其他营养成分的代谢具有重要的影响^[70]。苹果果实中的糖主要有淀粉、蔗糖、果糖、葡萄糖和山梨醇等,其中葡萄糖和果糖几乎都存在于液泡中^[71]。苹果果实中在幼果期很少积累淀粉,在膨大期不断积累淀粉,在接近成熟期时,淀粉的含量又显著下降,而果糖和蔗糖的含量显著增加^[72]。研究表明,糖从韧皮部卸载到果实一般通过质外体和共质体两种途径^[73-74]。苹果中,共质体途径和质外体途径都存在,而且糖在其果肉细胞的质膜和液泡膜的运输是需要能量的^[75]。Fan 等^[76]发现了苹果中定位于质膜上的蔗糖转运子 *MdSUT1* 和山梨醇转运子 *MdSOT6*,

并发现这两种转运子能与细胞色素 MdcYB5 结合,提高转运子的亲和力。进一步研究发现, MdsUT1 可能是 ABA 信号通路中参与光同化转运调控的一个组分,揭示了植物激素与蔗糖信号通路的交叉作用^[77]。许海峰等^[78]克隆并鉴定了苹果蔗糖转运蛋白 MdsUT4,发现在苹果愈伤组织中过表达 MdsUT4,能降低蔗糖含量。Ma 等^[10]克隆并鉴定了苹果糖转运蛋白 MdsUT2.1 和 MdsUT2.2,其中 MdsUT2.2 在 Ser381 位点发生磷酸化以响应干旱并能促进糖的积累。除了蔗糖转运蛋白 SUT 外,葡萄糖转运蛋白 MdVGT1 和果糖转运蛋白 MdsWEET17 也相继被克隆鉴定^[79-80]。

2.2.5 质地 苹果果肉硬度、脆度等因素构成的质地品质不仅影响果实的鲜食口感,而且是决定贮运品质的关键因子。苹果果肉细胞壁中果胶和半纤维素的降解以及细胞壁组分的变化是引起果实质地变化的重要因素^[81]。嘎啦苹果的三细胞结合处果胶含量低,细胞间粘连性弱,果实成熟过程中易发生细胞间分离而不是细胞破裂,因此果实更易软化变绵^[82]。金冠苹果软化过程中,果胶甲酯酶(PME)活性明显增加,而且乙烯和低温诱导了 PME 转录水平的升高^[83]。在嘎啦苹果中反义抑制多聚半乳糖醛酸酶(PG1)的表达,能够导致细胞壁中可溶性果胶含量更高,初生细胞壁中的细胞粘连性强,不易发生细胞间分离,因此,成熟采收时果实硬度明显高于对照^[84]。在拟南芥中超表达 PG1 基因加速了果皮细胞壁的降解,细胞间的结合力减弱引发果皮缝合处的细胞分离,导致果荚提早开裂,而反义表达的转基因拟南芥则抑制了果荚的正常开裂^[85]。也有研究表明,嘎啦苹果贮藏过程中 β -半乳糖苷酶活性和基因表达水平明显升高,果实硬度下降,1-MCP 和低温能显著抑制果实软化过程,而富士苹果贮藏过程中果实硬度和 β -半乳糖苷酶活性变化不明显,表明 β -半乳糖苷酶与果实软化和果实耐贮性密切相关^[86]。

外源乙烯处理能加速苹果成熟软化进程,而此过程能被乙烯反应抑制剂 1-MCP 所抑制^[87]。ACC 合成酶和氧化酶是乙烯生物合成的限速酶。Sunako 等^[88]从金冠苹果中分离到两个 ACC 合成酶基因: MdACS1-1 和 MdACS1-2。MdACS1-2 因其启动子区反转录转座子 SINE 的存在导致 MdACS1-2 的转录活性大大降低。进一步的研究表明, MdACS1 的基因型与果实内源乙烯生成量呈线性相关, MdACS1-2/2 纯合型品种在贮藏期间乙烯生成量较低,而 MdACS1-1/2 杂合型以及 MdACS1-1/1

纯合型品种的乙烯生成量则较高,而且基因分离符合孟德尔遗传规律^[89]。乔纳金苹果及其脆肉芽变果实发育后期的果实硬度和脆度差异显著,其差异可能是 ACS、ACO、PG、 β -Gal、 β -xyl、 α -L-Af 和 XET 等多种基因协同作用的结果^[90]。Zhang 等^[91]以呼吸跃变前后的泰山早霞苹果果实为试材,成功构建了抑制性差减杂交正向和反向文库,并从文库中分离得到 648 个与果实成熟软化相关的差异表达基因。基因型鉴定发现泰山早霞苹果 ACS1 基因型为 ACS1-1/1 纯合子,而富士和金帅分别为 ACS1-2/2 纯合子和 ACS1-1/2 杂合子。泰山早霞苹果的 ACS1-1/1 纯合基因型及 ACS1、ACO1 的高转录活性可能是其果实发育后期乙烯释放高峰期出现的主要原因^[92]。

3 特色多样化苹果新品种培育

3.1 芽变选种

芽变选种是优中选优,通过芽变选种,对现有苹果品种着色、成熟期及株型等个别品质和农艺性状进行了有效改良,推动了苹果品种结构的优化调整与升级换代。因此,进一步探讨芽变形成机理对苹果品种品质改良及产业发展具有重要意义^[37]。

现有苹果品种中,约有 30% 来自芽变选种,全世界苹果总产量中大约有 1/2 源于芽变品种,而其中绝大多数又是红色或短枝浓红型芽变^[93]。国光苹果因其酸甜适口风味浓、类黄酮等功能成分含量高等特点,倍受消费者的青睐与欢迎,曾是苹果生产的主栽品种,但因果个小、着色差而影响其进一步发展。从国光苹果选育出的红色芽变新品种山农红果个大、着色好,将为满足消费市场的多样化需求发挥重要作用^[94]。进一步研究发现, MdMYB1 表达量的升高导致花青苷合成结构基因表达水平协同上调,进而提高了花青苷的积累, MdMYB1 启动子区甲基化水平的差异可能是其表达上升的主要原因^[95-96]。

根据苹果芽变重演性特点,提出了红富士苹果“持续多代芽变选种”的宏观思路,并将相关品种划分为 5 代:第 1 代是日本以国光和元帅为亲本杂交育成的富士苹果品种;第 2 代是日本从富士选育出的着色系富士(红富士)苹果品种;第 3 代是烟台果树站从长富 2 等品种中选育出的烟富 1~6 号系列红色芽变品种;第 4 代是从烟富 3 中选育出着色性能更好的烟富 8~10 及元富红等;第 5 代则是近几年从长富 2 等选育出的龙富、烟富 7 及成纪 1 号等短枝、红色双芽变优质短枝型苹果新品种;其中烟富 10 属大果型,果肉乳黄色,风味品质优良,已

在我国苹果主产区大面积推广应用,而元富红外观品质最佳,发展潜力巨大^[97]。

研究表明,短枝浓红型苹果芽变新品种龙富花后 80 d 的枝条赤霉素含量及节间长度为 110 ng/g·FW 和 2.0 cm,分别是亲本对照长富 2 的 44.2% 和 76.9%,因而表现早果性强的突出特点。进一步研究发现,两试材赤霉素合成途径中关键酶基因 GA20-氧化酶和贝壳杉烯氧化酶基因 cDNA 序列相同,无碱基突变、插入或缺失现象。其相对表达量的变化趋势与赤霉素含量的变化趋势相似。结果表明,GA20-氧化酶和贝壳杉烯氧化酶基因在两试材中的表达量差异,是造成其赤霉素含量变化的原因,其调控机理有待进一步研究^[98-103];Jiang 等^[104]以长富 2、烟富 3 及烟富 8 等苹果芽变品种为试材,明确了苹果红色芽变属于表观遗传,通过 DNA 甲基化组和转录组联合分析,发现苹果红色芽变是花青苷调控基因的去甲基化过程,并能够协同结构基因的甲基化共同调控花青苷的合成,揭示了苹果红色芽变的甲基化修饰机理。以相关分子研究数据为基础,以烟富 10 和元富红等为实施例,申报了“持续多代芽变选种及其与杂交育种联合对苹果红色性状持续改良的方法”发明专利(专利号 ZL201710092300.0)。

3.2 杂交育种

3.2.1 白肉苹果 新中国成立以后,我国开展了较为系统的苹果育种研究,经过 50 余年的努力,截至 2001 年,先后选育出 267 个苹果品种,其中杂交育种 181 个、芽变选种 50 个、实生选种 31 个、辐射诱变育种 5 个^[105]。

针对我国苹果生产上中晚熟和晚熟品种种植比例过大、品种单一、缺乏优质早、中熟品种的问题,加大了优质早、中熟品种选育力度,2001-2008 年培育的新品种有 45 个,其中早、中熟品种 16 个,占培育品种的 35.6%;晚熟品种 29 个,占 64.4%^[106];在国家苹果产业体系等科研项目经费支持下,近几年又先后选育出综合性状优良的早熟品种华硕、华瑞、鲁丽、中晚熟品种萃光、秦蜜、华萃及晚熟品种瑞阳、瑞雪、岳萃、岳冠等新品种^[6]。

3.2.2 红肉苹果 在世界苹果产业中,大部分的商业化苹果品种都是白肉或黄肉苹果,它们之间杂交选育的后代难以在性状和表型上取得重大突破。因此,红肉苹果育种越来越受到苹果育种工作者关注^[19]。Hansen 最早将 *M. pumila* var. *niedzwetzkyana* 与栽培品种杂交,培育出‘Almata’等一系列红肉苹果

品种,不仅果肉深红色,而且果皮、花和幼叶也是深红色,后来被称为红肉 I 型^[107-108]。Albert Etter 以‘Surprise’为亲本培育出‘Pink Pearl’等红肉评估品种,但只有外皮层有粉红色的果肉,在叶、茎或其他营养组织中都不显红色,被称为红肉 II 型^[109-110]。20 世纪末,英国、日本、德国、新西兰、瑞士等国家相继开展了红肉苹果的相关育种工作,并培育了‘JPP35’、‘Weirouge’、‘Baya Marisa’、‘Redlove’等红肉苹果品种^[19, 109, 111-112]。

3.2.3 高类黄酮(功能型)苹果

3.2.3.1 功能型苹果及理论与技术创新并重、良种良法配套的必要性 利用保存不仅是资源保存的有效方式,更是加速资源利用的重要途径。针对新疆野苹果资源遗传多样性正遭到严重破坏的严重问题,山东农业大学 2006 年以新疆野苹果中的红肉变型(*M. sieversii* f. *niedzwetzkyana*)为父本,以红富士、嘎啦等栽培品种为母本,率先构建了新疆红肉苹果的杂种分离群体^[41]。王燕等^[113]研究发现,其 F₁ 中一株果肉全红株系紫红 1 号的果肉花色苷、总酚及类黄酮含量显著高于白肉苹果品种,表明紫红 1 号是进行红肉苹果育种的珍贵种质。Wang 等^[9]进一步研究发现,紫红 1 号的基因型是 R6R6,不仅其果实花青苷、黄酮醇和黄烷醇含量分别是红脆 1 号的 1.2 倍、2.8 倍和 1.4 倍,而且从其杂种后代分离群体中能够选育出基因型为 R6R1、但果肉全红的高类黄酮苹果新品系。因此,明确了紫红 1 号是高类黄酮优异种质,申报了“高类黄酮优异种质‘CSR6R6-777’在功能型苹果育种中的应用”的发明专利(ZL201611138572.1),提出了功能型(高类黄酮)苹果的概念及其育种思路^[2,9]。

果树遗传育种周期长、难度大,而功能型苹果是指“在果实中富含类黄酮、可鲜食或加工的保健型苹果”,其中鲜食高黄酮类的功能型苹果,应满足下列 3 个条件:(1)具有较高的功能成分含量,类黄酮含量应是‘红富士’苹果品种的 2 倍以上;(2)具有较好的鲜食品质,包括果实硬度、脆度及可溶性固形物含量等;(3)具有较好的外观和储运品质^[2]。刘静轩等^[114]研究发现,功能型苹果优株红心 7 号果实钙含量 24.5 μg/g,是对照品种嘎啦的 1.9 倍;据农业农村部果品及苗木质量监督检验测试中心(烟台)的检测,功能型苹果新品种美红和满红果实维生素 C 含量分别为 35.6 mg/kg 和 48.9 mg/kg,分别是对照品种嘎啦(7.4 mg/kg)的 4.9 倍和 6.6 倍^[115-116]。因此,功能型苹果育种是多个品质性状(基因)的有效集

成与平衡,例如,风味品质与贮藏品质及保健品质与鲜食品质的平衡问题等,育种难度更大、周期更长。为全面提升育种的效率和效益,必须坚持理论与技术创新并重、良种良法配套的科研思路,及时地以性状基本稳定的后代株系为试材,探讨品质性状差异的分子机理,以理论数据为基础申报发明专利技术;利用发明专利技术培育新品种,研究新品种栽培技术和加工工艺,实现良种良法配套,以加速新品种的推广应用,充分发挥新品种的基因效益^[78,114,117]。

3.2.3.2 “四品一线、七位一体”系统创新成果 围绕新疆野苹果资源的科学保护与持续利用,以“提质增效和节本增效”为核心,初步凝练形成了理论与技术创新并重、良种良法配套的“四品一线”系统创新成果及其“七位一体”的技术成果转化体系。先后发表论文 126 篇,授权专利 44 项,其中国际发明专利 1 项、国家发明专利 33 项、育成并审定新品种 14 个、获植物新品种权 7 项;有力推动了我国苹果产业技术进步^[11,118]。

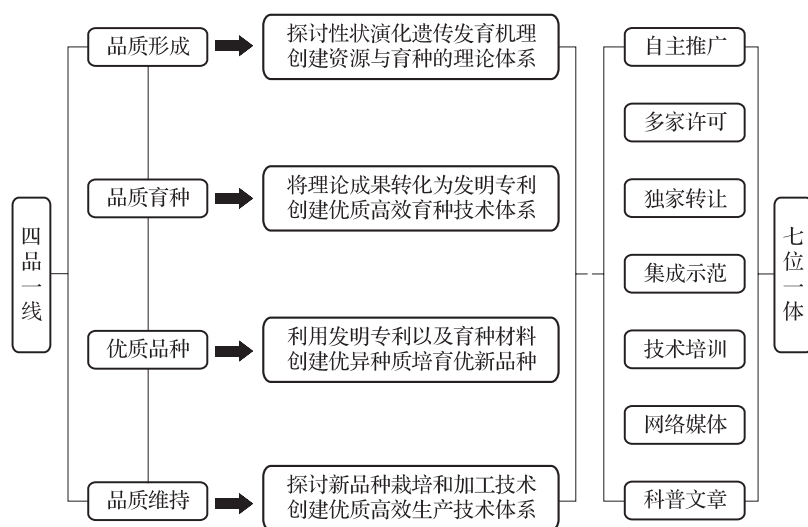


图 1 苹果“四品一线”和“七位一体”系统创新成果

Fig.1 “Four quality” and “Seven-in-one” innovation achievements of apple and pear

4 结束语

针对目前的研究现状,今后应在如下两个研究领域下功夫:(1)进一步有效利用现代分子生物学技术,从转录、翻译及修饰等多个层面进一步探讨品质性状发育机理,为苹果品质育种提供理论支撑;(2)进一步加强优质耐贮藏晚熟白肉苹果及不同熟期的高类黄酮苹果新品种培育,以满足市场的多样化需求,推动我国苹果科学研究和苹果产业的高效发展,助力乡村振兴。

参考文献

- [1] 苏宁,万向元,翟虎渠,万建民. 功能型水稻研究现状和发展趋向. 中国农业科学, 2007, 40(3): 433-439
Su N, Wan X Y, Zhai H Q, Wan J M. Progress and prospect of functional rice researches. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(3): 433-439
- [2] 陈学森,张晶,刘大亮,冀晓昊,张宗营,张芮,毛志泉,张艳敏,王立霞,李敏. 新疆红肉苹果杂种一代的遗传变异及功能型苹果优株评价. 中国农业科学, 2014, 47(11): 2193-2204
Chen X S, Zhang J, Liu D L, Ji X H, Zhang Z Y, Zhang R, Mao Z Q, Zhang Y M, Wang L X, Li M. Genetic variation of F₁

population between *Malus sieversii* f. *niedzweckiyana* and apple varieties and evaluation on fruit characters of functional apple excellent strains. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(11): 2193-2204

- [3] 刘静轩,曲常志,许海峰,苏梦雨,房鸿成,王楠,姜生辉,王意程,张宗营,陈学森. 新疆红肉苹果杂交二代 2 个功能型株系果实风味品质的评价. 果树学报, 2017, 34(8): 988-995
Liu J X, Qu C Z, Xu H F, Su M Y, Fang H C, Wang N, Jiang S H, Wang Y C, Zhang Z Y, Chen X S. Evaluation on fruit flavor quality in two second-generation hybrid apple lines. Journal of Fruit Science, 2017, 34(8): 988-995
- [4] Boyer J, Liu R H. Apple phytochemicals and their health benefits. Nutrition Journal, 2004, 3: 1-15
- [5] 陈学森,韩明玉,苏桂林,刘凤之,过国南,姜远茂,毛志泉,彭福田,束怀瑞. 当今世界苹果产业发展趋势及我国苹果高效发展意见. 果树学报, 2010, 27(4): 598-604
Chen X S, Han M Y, Su G L, Liu F Z, Guo G N, Jiang Y M, Mao Z Q, Peng F T, Shu H R. Discussion on today's world apple industry trends and the suggestions on sustainable and efficient development of apple industry in China. Journal of Fruit Science, 2010, 27(4): 598-604
- [6] 丛佩华,张彩霞,韩晓蕾,田义,张利义,李武兴. 我国苹果育种研究现状及展望. 中国果树, 2018(6): 1-5
Cong P H, Zhang C X, Han X L, Tian Y, Zhang L Y, Li W X. Current research situation and prospect of apple breeding in

- China. *China Fruits*, 2018(6): 1-5
- [7] An X H, Tian Y, Chen K Q, Liu X J, Liu D D, Xie X B, Cheng C G, Cong P H, Hao Y J. MdMYB9 and MdMYB11 are involved in the regulation of the JA-induced biosynthesis of anthocyanin and proanthocyanidin in apples. *Plant and Cell Physiology*, 2015, 56: 650-662
- [8] Duan N B, Bai Y, Sun H H, Wang N, Ma Y M, Li M J, Wang X, Jiao C, Legall N, Mao L Y, Wan S B, Wang K, He T M, Feng S Q, Zhang Z Z, Mao Z Q, Shen X, Chen X L, Jiang Y M, Wu S J, Yin C M, Ge S F, Yang L, Jiang S H, Xu H F, Liu J X, Wang D Y, Qu C Z, Wang Y C, Zuo W F, Xiang L, Liu C, Zhang D Y, Gao Y, Xu Y M, Xu K N, Chao T, Fazio G, Shu H R, Zhong G Y, Cheng L L, Fei Z J, Chen X S. Genome re-sequencing reveals the history of apple and supports a two-stage model for fruit enlargement. *Nature Communications*, 2017, 8: 249
- [9] Wang N, Xu H F, Jiang S H, Zhang Z Y, Liu J X, Qiu H R, Qu C Z, Wang Y C, Wu S J, Chen X S. MYB12 and MYB22 play essential roles in proanthocyanidin and flavonol synthesis in red-fleshed apple (*Malus sieversii* f. *niedzwetzkyana*). *The Plant Journal*, 2017, 90(2): 276-292
- [10] Ma Q J, Sun M H, Lu J, Kang H, You C X, Hao Y J. An apple sucrose transporter MdSUT2. 2 is a phosphorylation target for protein kinase MdCIPK22 in response to drought. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(3): 625-637
- [11] 陈学森, 王志刚. 苹果和梨新品种优质高效育种和生产技术研究与应用 -- 推动水果产业新旧动能转换, 助力乡村振兴. 落叶果树, 2018, 50(4): 1-4
- Chen X S, Wang Z G. Research and application of high quality and high efficiency breeding and production technology for apple and pear new varieties. *Deciduous Fruits*, 2018, 50(4): 1-4
- [12] Forsline P L, Dickson E E, Djangaliev A D. Collection of wild *Malus*, *Vitis* and other fruit species genetic resources in Kazakstan and neighboring republics. *Horticulture Science*, 1994, 29: 433
- [13] Forsline P L. Adding diversity to the national apple germplasm collection: collecting wild apples in Kazakstan. *New York Fruit Quarterly*, 1995, 3: 3-6
- [14] Janick J, Moore J N. Fruit breeding. Volume I. Tree and tropical fruits. New York: Wiley, 1996: 1-77
- [15] Zhou Z Q, Li Y N. The RAPD evidence for the phylogenetic relationship of the closely related species of cultivated apple. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2000, 47: 353-357
- [16] Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. New York: The MacMillan Company, 1986
- [17] Korban S S, Skirvin R M. Nomenclature of the cultivated apple. *Horticulture Science*, 1984, 19: 177-180
- [18] Velasco R, Zharkikh A, Affourtit J, Dhingra A, Cestaro A, Kalyanaraman A. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Nature Genetics*, 2010, 42: 833
- [19] Wang Y C, Wang N, Xu H F, Jiang S H, Fang H C, Su M Y, Zhang Z Y, Zhang T L, Chen X S. Auxin regulates anthocyanin biosynthesis through the Aux/IAA-ARF signaling pathway in apple. *Horticulture Research*, 2018, 5(1): 59
- [20] 吴传金, 陈学森, 曾继吾, 易干军, 刘崇琪, 张大海. 新疆野苹果 (*Malus sieversii*) 超低温保存及其植株再生. 植物遗传资源学报, 2008, 9(2): 243-247
- Wu C J, Chen X S, Zeng J W, Yi G J, Liu C Q, Zhang D H. Cryopreservation of in vitro shoot tips of *Malus sieversii* by vitrification and its regeneration. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2008, 9(2): 243-247
- [21] 张艳敏, 冯涛, 张春雨, 何天明, 张小燕, 吴传金, 刘遵春, 王艳玲, 束怀瑞, 陈学森. 新疆野苹果研究进展. 园艺学报, 2009, 36(3): 447-452
- Zhang Y M, Feng T, Zhang C Y, He T M, Zhang X Y, Wu C J, Liu Z C, Wang Y L, Shu H R, Chen X S. Advances in research of the *Malus sieversii* (Lebed.) Roem. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, 36(3): 447-452
- [22] 王立霞, 冀晓昊, 安萌萌, 张宗营, 王艳廷, 王传增, 吴玉森, 吴树敬, 陈学森. 几个功能型苹果优株果实风味品质的评价. 果树学报, 2014, 31(5): 753-759
- Wang L X, Ji X H, An M M, Zhang Z Y, Wang Y T, Wang C Z, Wu Y S, Wu S J, Chen X S. Evaluation on apple fruit flavor quality of several functional superior apple strains. *Journal of Fruit Science*, 2014, 31(5): 753-759
- [23] Zhang C Y, Chen X S, He T M, Liu X L, Feng T, Yuan Z H. Genetic structure of *Malus sieversii* population from Xinjiang, China, revealed by SSR markers. *Journal of Genetics and Genomics*, 2007, 34(10): 947-955
- [24] 张春雨, 陈学森, 林群, 苑兆和, 张红, 张小燕, 刘崇琪, 吴传金. 新疆野苹果群体遗传结构和遗传多样性的 SRAP 分析. 园艺学报, 2009, 36(1): 7-14
- Zhang C Y, Chen X S, Lin Q, Yuan Z H, Zhang H, Zhang X Y, Liu C Q, Wu C J. SRAP markers for population genetic structure and genetic diversity in *Malus sieversii* from Xinjiang, China. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, 36(1): 7-14
- [25] Frankel O H, Brown A H D. Plant genetic resources today: a critical appraisal//Holden J H W, Williams J T. Crop genetic resources: conservation and evaluation. London: George Allen and Unwin, 1984: 249-257
- [26] 张春雨, 陈学森, 张艳敏, 苑兆和, 刘遵春, 王延龄, 林群. 采用分子标记构建新疆野苹果核心种质的方法. 中国农业科学, 2009, 42(2): 597-604
- Zhang C Y, Chen X S, Zhang Y M, Yuan Z H, Liu Z C, Wang Y L, Lin Q. A Method for constructing core collection of *Malus sieversii* using molecular markers. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(2): 597-604
- [27] 刘遵春, 张春雨, 张艳敏, 张小燕, 吴传金, 王海波, 石俊, 陈学森. 利用数量性状构建新疆野苹果核心种质的方法. 中国农业科学, 2010, 43(2): 358-370
- Liu Z C, Zhang C Y, Zhang Y M, Zhang X Y, Wu C J, Wang H B, Shi J, Chen X S. Study on method of constructing core collection of *Malus sieversii* based on quantitative traits. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(2): 358-370
- [28] 刘遵春, 刘大亮, 崔美, 李敏, 焦其庆, 高利平, 陈学森. 整合农艺性状和分子标记数据构建新疆野苹果核心种质. 园艺学报, 2012, 39(6): 1045-1054
- Liu Z C, Liu D L, Cui M, Li M, Jiao Q Q, Gao L P, Chen X S. Combining agronomic traits and molecular marker data for constructing *Malus sieversii* core collection. *Acta Horticulturae Sinica*, 2012, 39(6): 1045-1054
- [29] 张钊. 新疆苹果. 乌鲁木齐: 新疆人民出版社, 1982: 315-325
- Zhang Z. Xinjiang apple. Urumchi: The Peoples Publishing House of Xinjiang, 1982: 315-325
- [30] 林培钧, 崔乃然. 天山野果林资源——伊犁野果林综合研究. 北京: 中国林业出版社: 2000: 6-140
- Lin P J, Cui N R. Tianshan wild fruit forest resources in

- Tianshan Mountains—Comprehensive research on Yili wild fruit forests in Xinjiang. Beijing: China Forestry Press, 2000: 6-140
- [31] 冯涛, 张红, 陈学森, 张艳敏, 何天明, 冯建荣, 许正. 新疆野苹果果实形态与矿质元素含量多样性以及特异性状单株. 植物遗传资源学报, 2006, 7(3): 270-276
Feng T, Zhang H, Chen X S, Zhang Y M, He T M, Feng J R, Xu Z. Genetic diversity of fruit morphological traits and content of mineral element in *Malus sieversii* (Ldb.) Roem. and its elite seedlings. Journal of Plant Genetic Resources, 2006, 7(3): 270-276
- [32] 冯涛, 陈学森, 张艳敏, 何天明, 张春雨, 王立平, 刘杨岷. 新疆野苹果与栽培苹果香气成分的比较. 园艺学报, 2006, 33(6): 1295-1298
Feng T, Chen X S, Zhang Y M, He T M, Zhang C Y, Wang L P, Liu Y M. Comparison study of volatile components in *Malus sieversii* and in *Malus domestica*. Acta Horticulturae Sinica, 2006, 33(6): 1295-1298
- [33] 冯涛, 陈学森, 张艳敏, 张春雨, 张小燕, 吴传金. 新疆野苹果叶片抗氧化能力及多酚组分的研究. 中国农业科学, 2008, 41(8): 2386-2391
Feng T, Chen X S, Zhang Y M, Zhang C Y, Zhang X Y, Wu C J. Antioxidation and phenolic constituents in Xinjiang wild apple [*Malus sieversii* (Lebed.) Roem.] leaf. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(8): 2386-2391
- [34] Chen X S, Feng T, Zhang Y M, He T M, Feng J R, Zhang C Y. Genetic diversity of volatile components in Xinjiang wild apple (*Malus sieversii*). Journal of Genetic and Genomics, 2007, 4(2): 171-179
- [35] 张小燕, 陈学森, 彭勇, 刘遵春, 石俊, 王海波. 新疆野苹果多酚类物质组分的遗传多样性. 园艺学报, 2008, 35(9): 1351-1356
Zhang X Y, Chen X S, Peng Y, Liu Z C, Shi J, Wang H B. Genetic diversity of phenolic compounds in *Malus sieversii*. Acta Horticulturae Sinica, 2008, 35(9): 1351-1356
- [36] 张小燕, 陈学森, 彭勇, 王海波, 石俊, 张红. 新疆野苹果矿质元素与糖酸组分的遗传多样性. 园艺学报, 2008, 35(2): 277-280
Zhang X Y, Chen X S, Peng Y, Wang H B, Shi J, Zhang H. Genetic diversity of mineral elements, sugar and acid components in *Malus sieversii* (Ldb.) Roem. Acta Horticulturae Sinica, 2008, 35(2): 277-280
- [37] 陈学森, 郭文武, 徐娟, 丛佩华, 王力荣, 刘崇怀, 李秀根, 吴树敬, 姚玉新, 陈晓流. 主要果树果实品质遗传改良与提升实践. 中国农业科学, 2015, 48(17): 3524-3540
Chen X S, Guo W W, Xu J, Cong P H, Wang L R, Liu C H, Li X G, Wu S J, Yao Y X, Chen X L. Genetic improvement and promotion of fruit quality of main fruit trees. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(17): 3524-3540
- [38] 王宇霖, 张顺妮, 过国南, 阎淑芝, 郭兆年. 苹果杂种后代亲本性状遗传倾向的研究. 果树科学, 1989, 6(1): 1-12
Wang Y L, Zhang S N, Guo G N, Yan S Z, Guo Z N. Studies on the trend of inheritance of commercial characters of parents in apple crossed progenies. Journal of Fruit Science, 1989, 6(1): 1-12
- [39] 李宝江, 景士西, 丁玉英, 张景娥. 苹果糖酸遗传和选择研究. 遗传学报, 1994, 21(2): 147-154
Li B J, Jing S X, Ding Y Y, Zhang J E. The research of apple sugerand acid genetic and choice. Acta Genetica Sinica, 1994, 21(2): 147-154
- [40] 景士西, 吴录平, 李宝江. 果树遗传变异的特点初探. 遗传, 1995, 17(1): 40-44
Jing S X, Wu L P, Li B J. Preliminary study on genetic characteristics of fruit plant. Hereditas, 1995, 17(1): 40-44
- [41] 刘遵春, 苗卫东, 刘大亮, 陈学森. 新疆野苹果分离群体的构建和评价. 果树学报, 2012, 29(5): 722-728
Liu Z C, Miao W D, Liu D L, Chen X S. Construction and evaluation of the segregation population in *Malus sieversii*. Journal of Fruit Science, 2012, 29(5): 722-728
- [42] Gonzalez A, Zhao M, Leavitt J M, Lloyd A M. Regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway by the TTG1/bHLH/Myb transcriptional complex in Arabidopsis seedlings. The Plant Journal, 2008, 53: 814-827
- [43] Takos A M, Jaffe F W, Jacob S R, Bogs J, Robinson S P, Walker A R. Light-induced expression of a MYB gene regulates anthocyanin biosynthesis in red apples. Plant Physiology, 2006, 142: 1216-1232
- [44] Ban Y, Honda C, Hatsuyama Y, Igarashi M, Bessho H, Moriguchi T. Isolation and functional analysis of a MYB transcription factor gene that is a key regulator for the development of red coloration in apple skin. Plant Cell Physiology, 2007, 48: 958-970
- [45] Espley R V, Hellens R P, Putterill J, Stevenson D E, Kuttymamma S, Allan A C. Red coloration in apple fruit is due to the activity of the MYB transcription factor, MdMYB10. The Plant Journal, 2007, 49: 414-427
- [46] Vimolmangkang S, Han Y, Wei G, Korban S S. An apple myb transcription factor, MdMYB3, is involved in regulation of anthocyanin biosynthesis and flower development. BMC Plant Biology, 2013(1): 176
- [47] Chagné D, Lin-Wang K, Espley R V, Volz R K, How N M, Rouse S, Brendolise C, Carlisle C M, Kumar S, Silva N D, Micheletti D, McGhie T, Crowhurst R N, Storey R D, Velasco R, Hellens R P, Gardiner S E, Allan A C. An ancient duplication of apple MYB transcription factors is responsible for novel red fruit-flesh phenotypes. Plant Physiology, 2013, 161: 225
- [48] Kui L W, Micheletti D, Palmer J, Volz R, Lozano L, Espley R, Hellens R P, Chagné D, Rowan D D, Troglio M, Iglesias I, Allan A C. High temperature reduces apple fruit color via modulation of the anthocyanin regulatory complex. Plant, Cell and Environment, 2011, 34(7): 1176-1190
- [49] Xu H F, Wang N, Liu J X, Qu C Z, Wang Y C, Jiang S H, Lu N L, Wang D Y, Zhang Z Y, Chen X S. The molecular mechanism underlying anthocyanin metabolism in apple using the MdMYB16 and MdbHLH33 genes. Plant Molecular Biology, 2017, 94: 149-165
- [50] Xie X B, Li S, Zhang R F, Zhao J, Chen Y C, Zhao Q, Yao Y X, You C X, Zhang X S, Hao Y J. The bHLH transcription factor MdbHLH3 promotes anthocyanin accumulation and fruit coloration in response to low temperature in apples. Plant, Cell and Environment, 2012, 35: 1884-1897
- [51] Baudry A, Heim M A, Dubreucq B, Caboche M, Weissshaar B, Lepiniec L. TT2, TT8, and TTG1 synergistically specify the expression of BANYULS and proanthocyanidin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. The Plant Journal, 2004, 39(3): 366-380

- [52] Hichri I, Barrieu F, Bogs J, Kappel C, Delrot S, Lauvergeat V. Recent advances in the transcriptional regulation of the flavonoid biosynthetic pathway. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62 (8): 2465-2483
- [53] Zhang J, Xu H F, Wang N, Jiang S H, Fang H C, Zhang Z Y, Yang G X, Wang Y C, Su M Y, Xu L, Chen X S. The ethylene response factor MdERF1B regulates anthocyanin and proanthocyanidin biosynthesis in apple. *Plant Molecular Biology*, 2018, 98 (3): 205-218
- [54] Liebhart R, Kellerhals M, Pfammatter W, Jertmini M, Gessler C. Mapping quantitative physiological traits in apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Plant Molecular Biology*, 2003, 52 (3): 511-526
- [55] Devoghalaere F, Doucen T, Guitton B, Keeling J, Payne W, Ling T J, Ross J J, Hallett I C, Gunaseelan K, Dayatilake G A, Diak R, Breen K C, Tustin D S, Costes E, Chagné D, Schaffer R J, David K M. A genomics approach to understanding the role of auxin in apple (*Malus × domestica*) fruit size control. *BMC Plant Biology*, 2012, 12: 7
- [56] Yao J L, Xu J, Cornille A, Tomes S, Karunairetnam S, Luo Z W, Bassett H, Whitworth C, Rees-George J, Ranatunga C, Snirc A, Crowhurst R, de Silva N, Warren B, Deng C, Kumar S, Chagné D, Bus V G M, Volz R K, Rikkerink E H A, Gardiner S E, Giraud T, MacDiarmid R, Gleave A P. A micro RNA allele that emerged prior to apple domestication may underlie fruit size evolution. *The Plant Journal*, 2015, 84 (2): 417-427
- [57] Jeanelle B, Liu R H. Apple phytochemicals and their health benefits. *Nutrition Journal*, 2004, 3 (1): 5
- [58] Veeriah S, Kautenburger T, Habermann N, Sauer J, Dietrich H, Will F, Pool-Zobel B L. Apple flavonoids inhibit growth of HT29 human colon cancer cells and modulate expression of genes involved in the biotransformation of xenobiotics. *Molecular Carcinogenesis*, 2006, 45: 164-174
- [59] Eberhardt M V, Lee C Y, Liu R H. Antioxidant activity of fresh apples. *Nature*, 2000, 405 (6789): 903-904
- [60] Walker A R, Davison P A, Bolognesi-Winfield A C, James C M, Srinivasan N, Blundell T L, Esch J J, Marks M D, Gray J C. The TRANSPARENT TESTA GLABRA1 locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in Arabidopsis, encodes a WD40 repeat protein. *Plant Cell*, 1999, 11: 1337-1350
- [61] Borevitz J O, Xia Y, Blount J, Dixon R A, Lamb C. Activation tagging identifies a conserved MYB regulator of phenylpropanoid biosynthesis. *Plant Cell*, 2002, 12: 2383-2394
- [62] Spelt C, Quattrocchio F, Mol J N M, Koes R. Anthocyanin1 of petunia encodes a basic helix-loop-helix protein that directly activates transcription of structural anthocyanin genes. *Plant Cell*, 2000, 12: 1619-1632
- [63] Sagasser M, Lu G H, Hahlbrock K, Weisshaar B. A thaliana TRANSPARENT TESTA 1 is involved in seed coat development and defines the WIP subfamily of plant zinc finger proteins. *Genes & Development*, 2002, 16 (1): 138-149
- [64] Johnson C S, Kolevski B, Smyth D R. TRANSPARENT TESTA GLABRA2, a trichome and seed coat development gene of Arabidopsis, encodes a WRKY transcription factor. *Plant Cell*, 2002, 14 (6): 1359-1375
- [65] Gesell A, Yoshida K, Tran L T, Constabel C P. Characterization of an apple tt2-type r2r3 myb transcription factor functionally similar to the poplar proanthocyanidin regulator PtMYB134. *Planta*, 2014, 240 (3): 497-511
- [66] An J P, Li R, Qu F J, You C X, Wang X F, Hao Y J. R2R3-MYB transcription factor Md MYB 23 is involved in the cold tolerance and proanthocyanidin accumulation in apple. *The Plant Journal*, 2018, 96 (3): 562-577
- [67] Wang N, Qu C Z, Jiang S H, Chen Z J, Xu H F, Fang H C, Su M Y, Zhang J, Wang Y C, Liu W J, Zhang Z Y, Liu N, Chen X S. The proanthocyanidin - specific transcription factor MdMYBPA1 initiates anthocyanin synthesis under low - temperature conditions in red - fleshed apples. *The Plant Journal*, 2018, 96 (1): 39-55
- [68] An J P, Qu F J, Yao J F, Wang X N, You C X, Wang X F, Hao Y J. The bZIP transcription factor MdHY5 regulates anthocyanin accumulation and nitrate assimilation in apple. *Horticulture Research*, 2017, 4: 17023
- [69] Wang N, Liu W J, Zhang T L, Jiang S H, Xu H F, Wang Y C, Zhang Z Y, Wang C Z, Chen X S. Transcriptomic analysis of red-fleshed apples reveals the novel role of MdWRKY11 in flavonoid and anthocyanin biosynthesis. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2018, 66 (27): 7076-7086
- [70] Berüter J, Feusi M E S, Rüedi P. Sorbitol and sucrose partitioning in the growing apple fruit. *Journal of Plant Physiology*, 1997, 151: 269-276
- [71] Ymaki S. Isolation of vacuoles from immature apple fruit flesh and copartmentation of sugars, organic acids, phenolic compounds and amino acids. *Plant and Cell Physiology*, 1984, 25 (1): 151-166
- [72] 丁平海, 王中英. 新红星苹果叶片和果实中碳水化合物的动态变化. *河北林果研究*, 1997, 12 (1): 48-52
Ding P H, Wang Z Y. A dynamic study of carbohydrates in the leaf and fruit of starkrimson. *Hebei Journal of Forestry and Orchard Research*, 1997, 12 (1): 48-52
- [73] Oparka K J. What is phloem unloading? *Plant Physiology*, 1990, 94: 393-396
- [74] Davis C, Robinson S P. Sugar accumulation in grape berries. *Plant Physiology*, 1996, 111: 275-283
- [75] 吕英民, 张大鹏, 严海燕. 糖在苹果果实中卸载机制的研究. *园艺学报*, 1999, 26 (3): 3-8
Lv Y M, Zhang D P, Yan H Y. Study on the unloading mechanism of sugar in apple fruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 1999, 26 (3): 3-8
- [76] Fan R C, Peng C C, Xu Y H, Wang X F, Li Y, Shang Y, Du S Y, Zhao R, Zhang X Y, Zhang L Y, Zhang D P. Apple sucrose transporter SUT1 and sorbitol transporter SOT6 interact with cytochrome b5 to regulate their affinity for substrate sugars. *Plant Physiology*, 2009, 150 (4): 1880-1901
- [77] Peng C C, Xu Y H, Xi R C, Zhao X L. Expression, subcellular localization and phytohormone stimulation of a functional sucrose transporter (mdsut1) in apple fruit. *Scientia Horticulturae*, 2011, 128 (3): 206-212
- [78] 许海峰, 曲常志, 刘静轩, 王意程, 王得云, 左卫芳, 姜生辉, 王楠, 张宗营, 陈学森. 苹果液泡膜蔗糖转运蛋白基因 *MdSUT4* 的表达分析与功能鉴定. *园艺学报*, 2017, 44 (7): 1235-1243
Xu H F, Qu C Z, Liu J X, Wang Y C, Wang D Y, Zuo W F, Jiang S H, Wang N, Zhang Z Y, Chen X S. Expression analysis and functional identification of a vacuolar sucrose transporter gene *MdSUT4* in apple. *Acta Horticulturae Sinica*, 2017, 44 (7):

- 1235-1243
- [79] 许海峰, 刘静轩, 王意程, 左卫芳, 曲常志, 王得云, 张静, 姜生辉, 王楠, 陈学森. 苹果液泡膜葡萄糖转运蛋白基因 *MdVGT1* 的克隆与表达分析. 中国农业科学, 2016, 49(23): 4584-4592
Xu H F, Liu J X, Wang Y C, Zuo W F, Qu C Z, Wang D Y, Zhang J, Jiang S H, Wang N, Chen X S. Isolation and expression analysis of a vacuolar glucose transporter gene *MdVGT1* in apple. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(23): 4584-4592
- [80] 杨官显, 许海峰, 张静, 王楠, 房鸿成, 邹琦, 王意程, 姜生辉, 陈学森. 苹果糖转运蛋白基因 *MdSWEET17* 的功能鉴定. 植物生理学报, 2018, 54(11): 1737-1745
Yang G X, Xu H F, Zhang J, Wang N, Fang H C, Zou Q, Wang Y C, Jiang S H, Chen X S. Functional identification of a sugar transporter gene *MdSWEET17* in apple. *Plant Physiology Journal*, 2018, 54(11): 1737-1745
- [81] Ortiz A, Graell J, Lara I. Cell wall-modifying enzymes and firmness loss in ripening 'Golden Reinders' apples: A comparison between calcium dips and ULO storage. *Food Chemistry*, 2001, 128(4): 1072-1079
- [82] Ng J K, Schroder R, Sutherland P W, Hallett I C, Hall M I, Prakash R, Smith B G, Melton L D, Johnston J W. Cell wall structures leading to cultivar differences in softening rates develop early during apple (*Malus domestica*) fruit growth. *BMC Plant Biology*, 2013, 13(1): 183
- [83] Wei J, Ma F, Shi S, Qi X, Zhu X, Yuan J. Changes and postharvest regulation of activity and gene expression of enzymes related to cell wall degradation in ripening apple fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 2010, 56(2): 147-154
- [84] Atkinson R G, Sutherland P W, Johnston S L, Gunaseelan K, Hallett I C, Mitra D, Brummell D A, Schroder R, Johnston J W, Schaffer R J. Down-regulation of POLYGALACTURONASE1 alters firmness, tensile strength and water loss in apple (*Malus domestica*) fruit. *BMC Plant Biology*, 2012, 12(1): 129
- [85] Li M, Zhang Y M, Zhang Z Y, Ji X H, Zhang R, Liu D L, Gao L P, Zhang J, Wang B, Wu Y S, Wu S J, Chen X L, Feng S Q, Chen X S. Hypersensitive ethylene signaling and ZMdPG1 expression lead to fruit softening and dehiscence. *PLoS One*, 2013, 8(3): e58745
- [86] Wei J M, Qi X D, Jia Y R, Li H S, Ma F W, Gao H S. Changes of beta-galactosidase and alpha-L-arabinofuranosidase activity and gene expression in relation to fruit storability of apple. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 2012, 10(3-4): 157-161
- [87] Tacken E, Ireland H, Gunaseelan K, Karunairetnam S, Wang D, Schultz K, Bowen J, Atkinson R G, Johnston J W, Putterill J, Hellens R P, Schaffer R J. The role of ethylene and cold temperature in the regulation of the apple POLYGALACTURONASE1 gene and fruit softening. *Plant Physiology*, 2010, 153(1): 294-305
- [88] Sunako T, Sakuraba W, Senda M, Akada S, Ishikawa R, Niizeki M, Harada T. An allele of the ripening-specific 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase gene (*ACS1*) in apple fruit with a long storage life. *Plant Physiology*, 1999, 119(4): 1297-1304
- [89] Oraguzie N C, Iwanami H, Soejima J, Harada T, Hall A. Inheritance of the *Md-ACS1* gene and its relationship to fruit softening in apple (*Malus domestica* Borkh.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108(8): 1526-1533
- [90] 陈学森, 宋君, 高利平, 冀晓昊, 张宗营, 毛志泉, 张艳敏, 刘大亮, 张芮, 李敏. '乔纳金' 苹果及其脆肉芽变果实质地发育机理. 中国农业科学, 2014, 47(4): 727-735
Chen X S, Song J, Gao L P, Ji X H, Zhang Z Y, Mao Z Q, Zhang Y M, Liu D L, Zhang R, Li M. Developing mechanism of fruits texture in 'Jonagold' apple and its crisp flesh sport. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(4): 727-735
- [91] Zhang Z Y, Jiang S H, Wang N, Li M, Ji X H, Sun S S, Liu J X, Wang D Y, Xu H F, Qi S M, Wu S J, Fei Z J, Feng S Q, Chen X S. Identification of differentially expressed genes associated with apple fruit ripening and softening by suppression subtractive hybridization. *PLoS One*, 2015, 10(12): e146061
- [92] Zhang Z Y, Wang N, Jiang S H, Xu H F, Wang Y C, Wang C Z, Li M, Liu J X, Qu C Z, Liu W, Wu S J, Chen X L, Chen X S. Analysis of the xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase gene family during apple fruit ripening and softening. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2017, 65(2): 429-434
- [93] 伊凯, 闰忠业, 刘志, 王冬梅, 杨峰, 张景娥. 苹果芽变选种鉴定及应用研究. 果树学报, 2006, 23(5): 745-749
Yi K, Yan Z Y, Liu Z, Wang D M, Yang F, Zhang J E. Review on identification and utilization of apple sport selection. *Journal of Fruit Science*, 2006, 23(5): 745-749
- [94] 冀晓昊, 毛志泉, 张艳敏, 吴树敬, 陈晓流, 陈为一, 陈学森. 晚熟苹果新品种 '山农红'. 园艺学报, 2014, 41(7): 1503-1504
Ji X H, Mao Z Q, Zhang Y M, Wu S J, Chen X L, Chen W Y, Chen X S. A new late ripening apple cultivar 'Shannonghong'. *Acta Horticulturae Sinica*, 2014, 41(7): 1503-1504
- [95] 刘晓静, 冯宝春, 冯守千, 王海波, 石俊, 王娜, 陈为一, 陈学森. '国光' 苹果及其红色芽变花青苷合成与相关酶活性的研究. 园艺学报, 2009, 36(9): 1249-1254
Liu X J, Feng B C, Feng S Q, Wang H B, Shi J, Wang N, Chen W Y, Chen X S. Studies on anthocyanin biosynthesis and activities of related enzymes of 'Ralls' and its bud mutation. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, 36(9): 1249-1254
- [96] Xu Y, Feng S, Jiao Q, Liu C, Zhang W, Chen W, Chen X. Comparison of *MdMYB1* sequences and expression of anthocyanin biosynthetic and regulatory genes between *Malus domestica* Borkh. Cultivar 'Ralls' and its blushed sport. *Euphytica*, 2012, 185(2): 157-170
- [97] 陈学森, 毛志泉, 姜远茂, 王楠, 张宗营, 王志刚, 于国合, 邹养军, 姜召涛, 王恩琪, 东明学, 徐月华, 马均, 李建明, 隋秀奇. 中国苹果产业节本增效关键技术 II: 现代宽行高干省力高效栽培模式创建技术. 中国果树, 2017(2): 1-4
Chen X S, Mao Z Q, Jiang Y M, Wang N, Zhang Z Y, Wang Z G, Yu G H, Zou Y J, Jiang Z T, Wang E Q, Dong M X, Xu Y H, Ma J, Li J M, Sui X Q. The high efficient cultivation technology of wide row and high trunk. *China Fruits*, 2017(2): 1-4
- [98] 宋杨, 张艳敏, 刘金, 王传增, 刘美艳, 冯守千, 陈学森. GA 含量与其合成酶基因在 '长富 2 号' 苹果及其短枝型芽变品种之间的比较分析. 中国农业科学, 2012, 45(13): 2668-2675
Song Y, Zhang Y M, Liu J, Wang C Z, Liu M Y, Feng S Q, Chen X S. Comparison of gibberellin acid content and the genes related to GA biosynthesis between 'Changfu 2' apple (*Malus domestica* Borkh.) and its spur sport. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(13): 2668-2675

- [99] 宋杨,张艳敏,王传增,刘美艳,刘金,王延玲,陈学森. 苹果光敏色素作用因子基因 PIF 的克隆和分析. 园艺学报, 2012, 39(4): 743-748
Song Y, Zhang Y M, Wang C Z, Liu M Y, Liu J, Wang Y L, Chen X S. Clone and expression analyzing of phytochrome-interacting factor gene PIF of spur type apple. Acta Horticulturae Sinica, 2012, 39(4): 743-748
- [100] 宋杨,张艳敏,刘美艳,王传增,刘金,冯守千,王延玲,陈学森. 短枝型苹果 MdRGL 基因的克隆及原核表达分析. 中国农业科学, 2012, 45(7): 1347-1354
Song Y, Zhang Y M, Liu M Y, Wang C Z, Liu J, Feng S Q, Wang Y L, Chen X S. Cloning and prokaryotic expression of MdRGL gene from spur-type apple (*Malus domestica* Borkh.). Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(7): 1347-1354
- [101] 宋杨,吴树敬,张艳敏,陈学森. 短枝型苹果 SSH 文库构建及相关基因表达分析. 中国农业科学, 2013, 46(20): 4301-4309
Song Y, Wu S J, Zhang Y M, Chen X S. Construction of the suppression subtractive hybridization library and analysis of related genes of spur-type apple (*Malus domestica* Borkh.). Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(20): 4301-4309
- [102] 宋杨,张艳敏,吴树敬,冯守千,王传增,陈学森. 短枝型苹果 MdGID1a 基因的克隆、表达及启动子序列分析. 园艺学报, 2013, 40(11): 2237-2244
Song Y, Zhang Y M, Wu S J, Feng S Q, Wang C Z, Chen X S. Cloning, expression analysis of MdGID1a gene and promoter from spur-type apple. Acta Horticulturae Sinica, 2013, 40(11): 2237-2244
- [103] 陈学森,王恩琪,毛志泉,张艳敏,吴树敬. 短枝型苹果新品种‘龙富’. 园艺学报, 2013, 40(9): 1851-1852
Chen X S, Wang E Q, Mao Z Q, Zhang Y M, Wu S J. A new spur-type apple cultivar ‘Longfu’. Acta Horticulturae Sinica, 2013, 40(9): 1851-1852
- [104] Jiang S H, Sun Q G, Chen M, Wang N, Xu H F, Fang H C, Wang Y C, Zhang Z Y, Chen X S. Methylation and transcriptome analyses of apple fruit somatic mutations reveal the difference of red phenotype. BMC Genomics, 2019, DOI: 10.1186/s12864-019-5499-2
- [105] 过国南,阎振立,张顺妮. 我国建国以来苹果品种选育研究的回顾及今后育种的发展方向. 果树学报, 2003, 20(2): 127-134
Guo G N, Yan Z L, Zhang S N. Review and outlook of apple Breeding in China. Journal of Fruit Science, 2003, 20(2): 127-134
- [106] 过国南,阎振立,张恒涛,张顺妮,刘珍珍. 我国早、中熟苹果品种的生产现状、选育进展及发展展望. 果树学报, 2009, 26(6): 871-877
Guo G N, Yan Z L, Zhang H T, Zhang S N, Liu Z Z. Current situation of production of early and mid season apple cultivars in China and progress in breeding for early and mid season apple cultivars. Journal of Fruit Science, 2009, 26(6): 871-877
- [107] Volz R K, Oraguzie N C, Whitworth C J, How N, Chagné D, Carlisle C M, Gardiner S E, Rikkerink E H A, Lawrence T. Breeding for red flesh colour in apple: progress and challenges. Acta Horticulturae, 2009, 814: 337-342
- [108] Deacon N. The diversity of red fleshed apples. [2019-03-21] <http://www.suttonelms.org.uk/apple104.html>
- [109] Sekido K, Hayashi Y, Yamada K, Shiratake K, Matsumoto S. Efficient breeding system for red-fleshed apple based on linkage with S3-RNase allele in ‘Pink Pearl’. Infection & Immunity, 2010, 45(4): 534-537
- [110] Fishman R. Albert Etter and the Pink-Fleshed Daughters of Surprise. [2019-03-21] http://www.appleluscious.com/albert_etter_article/albert_etter_article_page_1.html
- [111] Brooks R M, Olmo H P. Register of fruit and nut varieties. Berkeley: University of California Press, 1997: 707
- [112] Sadilova E, Stintzing F C, Carle R. Chemical quality parameters and anthocyanin pattern of red-fleshed Weirouge apples. Journal of Applied Botany & Food Quality Angewandte Botanik, 2006, 80: 82-87
- [113] 王燕,陈学森,刘大亮,王传增,宋杨,陈晓流,张艳敏. ‘紫红1号’红肉苹果果肉抗氧化性及花色苷分析. 园艺学报, 2012, 39(10): 1991-1998
Wang Y, Chen X S, Liu D L, Wang C Z, Song Y, Chen X L, Zhang Y M. Antioxidant activity and anthocyanins analysis of pulp in ‘Zihong 1’ red-flesh apple. Acta Horticulturae Sinica, 2012, 39(10): 1991-1998
- [114] 刘静轩,许海峰,王得云,张宗营,王意程,左卫芳,王楠,姜生辉,毛志泉,陈学森. 两个耐贮性不同的红肉苹果株系果实硬度与香气成分及相关酶活性与基因表达差异分析. 园艺学报, 2017, 44(2): 330-342
Liu J X, Xu H F, Wang D Y, Zhang Z Y, Wang Y C, Zuo W F, Wang N, Jiang S H, Mao Z Q, Chen X S. Changes of firmness, aroma, cell wall-modifying enzyme activities and analysis of related-gene expression in 2 red flesh apple strains during fruit storage. Acta Horticulturae Sinica, 2017, 44(2): 330-342
- [115] 王楠,刘文军,王意程,许海峰,房鸿成,杨官显,吴树敬,张宗营,陈学森. 高类黄酮苹果新品种‘美红’. 园艺学报, 2018, 45(S2): 2705-2706
Wang N, Liu W J, Wang Y C, Xu H F, Fang H C, Yang G X, Wu S J, Zhang Z Y, Chen X S. A new high-flavonoid apple cultivar ‘Meihong’. Acta Horticulturae Sinica, 2018, 45(S2): 2705-2706
- [116] 王楠,岳璇璇,许海峰,张静,苏梦雨,杨官显,刘文军,张宗营,陈学森. 加工型高类黄酮苹果新品种‘满红’. 园艺学报, 2018, 45(S2): 2703-2704
Wang N, Yue X X, Xu H F, Zhang J, Su M Y, Yang G X, Liu W J, Zhang Z Y, Chen X S. A new high-flavonoid apple cultivar ‘Manhong’. Acta Horticulturae Sinica, 2018, 45(S2): 2703-2704
- [117] 许海峰,王楠,姜生辉,王意程,刘静轩,曲常志,王得云,左卫芳,张晶,冀晓昊,张宗营,毛志泉,陈学森. 新疆红肉苹果杂种一代4个株系类黄酮含量比较及其合成相关基因表达分析. 中国农业科学, 2016, 49(16): 3174-3187
Xu H F, Wang N, Jiang S H, Wang Y C, Liu J X, Qu C Z, Wang D Y, Zuo W F, Zhang J, Ji X H, Zhang Z Y, Mao Z Q, Chen X S. Content and analysis of biosynthesis-related genes in flavonoid among four strains of *Malus sieversii* f. *niedzwetzkyana* F₁ population. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(16): 3174-3187
- [118] 陈学森,王志刚. 创建水果产业振兴齐鲁样板. 落叶果树, 2018, 50(6): 5-7
Chen X S, Wang Z G. Creating the fruit industry for revitalizing the model of Qilu. Deciduous Fruits, 2018, 50(6): 5-7