

# 美国越橘属资源在蓝莓育种中的利用及发展趋势分析

徐国辉<sup>1,3</sup>, 雷蕾<sup>2a</sup>, 安琪<sup>2</sup>, 罗霖琦<sup>2</sup>, 王贺新<sup>1,3\*</sup>

(<sup>1</sup>大连大学现代农业研究院, 辽宁大连 116622; <sup>2</sup>大连大学生命科学与技术学院, 辽宁大连 116622;

<sup>3</sup>大连森茂现代农业有限公司, 辽宁大连 116112)

**摘要:** 蓝莓作为功能性小浆果的核心种类, 因其果实口味独特、营养丰富、保健价值高, 深受市场欢迎, 现已形成全球规模的产业集群。蓝莓品种开发源于美国, 追溯其历史均与美国越橘属植物资源的开发利用有关。美国野生越橘属资源有150余种, 现利用其部分资源开发的蓝莓新品种有400多个。由于蓝莓育种过程中人为定向选择的因素较大, 致使选育的品种遗传基础逐渐狭窄, 抵抗生物或非生物胁迫的能力也逐渐下降。而野生越橘属植物资源种类繁多, 在长期生存竞争和自然选择条件下积累了大量优质性状基因, 是进行蓝莓品种改良的重要亲本材料。介绍了美国越橘属植物资源的种类、分布和生物学特征, 阐述了利用美国主要野生越橘属植物资源培育蓝莓品种的过程, 最后结合蓝莓育种目标, 分析了美国野生越橘属资源的开发利用趋势, 并对未来蓝莓品种改良方向进行了展望, 以期为我国野生越橘属植物资源的开发与利用提供理论依据。

**关键词:** 越橘属; 美国野生资源; 蓝莓育种; 育种改良

中图分类号: S663.2

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2021)07-1173-17

## Utilization and development trend analysis of *Vaccinium* of America in blueberry breeding

XU Guohui<sup>1,3</sup>, LEI Lei<sup>2a</sup>, AN Qi<sup>2</sup>, LUO Linqi<sup>2</sup>, WANG Hexin<sup>1,3\*</sup>

(<sup>1</sup>Institute of Modern Agricultural Research, Dalian University, Dalian 116622, Liaoning, China; <sup>2</sup>Life Science and Technology College, Dalian University, Dalian 116622, Liaoning, China; <sup>3</sup>Dalian Senmao Modern Agriculture Co., Ltd, Dalian 116112, Liaoning, China)

**Abstract:** As the core type of functional small berries, blueberries are well received by the market due to their unique taste, rich nutrition, and high health values. Now it has formed a global industrial cluster. The development of blueberry cultivars is originated from the United States, and its breeding process is related to the development and utilization of the *Vaccinium* resources in America. At present, there are about 150 species of *Vaccinium* in America, and more than 400 new blueberry cultivars have been developed from the resources. However, due to the large factors of artificial directional selection in the process of blueberry breeding, the genetic basis of the selected cultivars was gradually narrowed, and the ability to resist biotic or abiotic stress was gradually reduced. The wild *Vaccinium* have a wide variety of resources, and they have accumulated a large number of high-quality trait genes under the conditions of long-term survival competition and natural selection. They are important breeding materials for the improvement of blueberry cultivars. This paper introduced the classification, distribution, and biological characteristics of *Vaccinium* resources in America, and the strategy and procedures for breeding new blueberry cultivars using *Vaccinium* resources in America. Based on the analysis of the genetic back-

收稿日期: 2021-01-26

接受日期: 2021-04-06

基金项目: “十三五”国家重点研发计划项目(2016YFC0500304-06); 大连市科技创新基金项目(2020JJ27FZ119); 大连市科技创新基金项目(2019J13SN120)

作者简介: 徐国辉, 女, 博士, 主要从事蓝莓遗传育种研究。Tel: 15998686252, E-mail: xugh520@163.com; a为共同第一作者。雷蕾, 女, 在读硕士研究生, 主要从事蓝莓育种研究。Tel: 18742044826, E-mail: leilei911527@163.com

\*通信作者 Author for correspondence. Tel: 15904115138, E-mail: whxin@sina.com

ground of the currently developed blueberry cultivars, it was found that *V. corymbosum*, *V. angustifolium*, *V. darrowii* and *V. ashei* were the main gene sources of blueberry cultivars. The development and utilization of *V. constablaei*, *V. elliottii*, *V. myrtilloides*, *V. pallidum* and *V. tenellum* further provided excellent trait genes for the innovation of blueberry cultivars. Among them, the genetic background of the northern highbush blueberry cultivars mainly included the genes from *V. corymbosum*, *V. angustifolium*, *V. darrowii*, *V. ashei*, *V. constablaei* and *V. tenellum*. *V. corymbosum* and *V. angustifolium* constituted the main gene source of northern highbush blueberries, while *V. ashei*, *V. darrowii*, *V. constablaei* and *V. tenellum* constituted the secondary gene pool. The genetic background of southern highbush blueberry cultivars was more complicated, mainly including *V. corymbosum*, *V. darrowii*, *V. ashei*, *V. angustifolium*, *V. constablaei*, *V. tenellum* and *V. elliottii*. The average genetic contribution of *V. corymbosum* and *V. darrowii* was relatively large, followed by *V. ashei* and *V. angustifolium*, *V. constablaei*, *V. tenellum* and *V. elliottii*. Some cultivars also contained other *Vaccinium* genes such as diploid *V. corymbosum*, *V. myrtilloides* and *V. myrsinites*. The half highbush blueberry cultivars mainly contained *V. angustifolium* and *V. corymbosum* genes, and some cultivars also contained *V. pallidum* and *V. myrsinites*. Rabbiteye blueberry mainly contained *V. ashei* and *V. constablaei* genes. The improvement of most lowbush blueberry cultivars was limited to the excellent wild hybrids selected from *V. angustifolium* population. Only a few lowbush blueberry cultivars contained *V. boreale*, *V. myrtilloides*, *V. corymbosum* and *V. constablaei*. Finally, this paper analyzed the development and utilization trend of wild *Vaccinium* resources in American based on the current blueberry breeding goals. In summary: 1) Southern highbush blueberry cultivars had the largest number of developments, accounting for more than 50% of the total number of blueberry cultivars that had been announced. Cultivating high-quality southern highbush blueberry cultivars is one of the current hot spots in blueberry breeding. The genes of *V. darrowii*, *V. ashei*, *V. elliottii* and *V. tenellum* grown in the south of United States, with the low chilling requirement characteristics, are being incorporated into highbush blueberries to breed new blueberry varieties with early-ripening, large fruit, good flavor, strong adaptability, with low or very low chilling requirement. 2) *V. angustifolium*, *V. constablaei* with cold-tolerance, and *V. darrowii*, *V. ashei* with strong cold-resistance are being used to broaden the genetic base of the northern highbush blueberry, and breed new blueberry cultivars with early-ripening, large fruit, good firmness, and cold resistance. 3) In recent years, the number of rabbiteye blueberry cultivars had been declining, mainly due to their large seeds and poor taste. The recent research suggested that 25% *V. constablaei*, 25% southern hexaploid *V. corymbosum*, and 50% *V. ashei* should be important combinations of the rabbiteye blueberries in the future, which would be helpful for broadening the genetic basis of rabbiteye blueberries and breed new blueberry cultivars with late flowering, early ripening and good fruit quality. 4) Due to the limited planting area and commercial value of half highbush blueberries and lowbush blueberries, the number of new blueberry cultivars currently selected from them was the least, and breeding research and development were blocked. Therefore, collection and evaluation of wild *Vaccinium* resources, and exploration of the potential excellent traits of wild *Vaccinium* is of great significance for the development of high-quality new blueberry cultivars with strong stress resistance and wide adaptability. This paper would provide an important reference for the development and utilization of wild *Vaccinium* germplasm resources in China.

**Key words:** *Vaccinium*; Wild resources of America; Blueberry breeding; Breeding improvement

越橘属 (*Vaccinium* L.) 植物分类为杜鹃花科 (Ericaceae) 越橘亚科 (Vaccinioideae), 该属植物大多数为多年生灌木, 果实呈蓝黑色或深红色浆果, 基本都可食用, 因其富含多种花青素、维生素和矿物质等, 深受广大消费者喜爱<sup>[1]</sup>。全世界越橘属植物资源约 450 种, 分布于亚洲热带山区、中美洲和南美洲等地区, 其中在喜马拉雅山脉、新几内亚和南美洲安第斯山脉等地区分布较密集<sup>[2]</sup>。据统计, 美国野生越橘属植物资源约有 150 余种, 目前已开发利用的越橘有 31 种, 分属 8 个组, 其中蓝浆果组 (Cyanococcus)、红莓苔子组 (Oxycoccus)、黑果越橘组 (Myrtillus)、越橘组 (Vitis-idea) 和湿生越橘组 (Vaccinium) 的资源利用程度最高, 在此基础上相继开发出蓝莓 (blueberry)、蔓越橘 (cranberry) 和红豆 (lingonberry) 等小浆果品种<sup>[3]</sup>。

蓝莓育种工作始于 20 世纪初。美国农业部 Coville 博士从野生伞房花越橘 (*V. corymbosum*) 和狭叶越橘 (*V. angustifolium*) 的优株中选育出第一批蓝莓品种, 在美国新泽西州进行栽培试验, 开创了世界蓝莓育种工作的先河<sup>[4]</sup>。在此后的蓝莓育种过程中, 伞房花越橘、狭叶越橘、常绿越橘 (*V. darrowii*) 和兔眼越橘 (*V. ashei*) 等越橘属资源陆续得以开发和利用, 成为现有蓝莓品种的主要基因来源。同时, 康斯越橘 (*V. constablaei*)、伊利越橘 (*V. elliottii*)、绒叶越橘 (*V. myrtilloides*)、高原矮越橘 (*V. pallidum*) 和小穗越橘 (*V. tenellum*) 等的开发利用也进一步为蓝莓品种创新提供了优良性状基因<sup>[5]</sup>。据相关文献统计, 1991—2018 年之间, 美国农业部共公布 292 个蓝莓新品种, 其中南高丛蓝莓 145 个, 北高丛蓝莓 80 个, 兔眼蓝莓 42 个, 半高丛蓝莓 10 个、矮丛蓝莓 6 个、观赏类蓝莓 8 个和五倍体蓝莓 1 个<sup>[6-17]</sup>。然而, 一个品种的形成就意味着群体中的大量基因被淘汰, 选育品种之间的亲缘关系也越来越近, 遗传基础趋于狭窄, 潜在优质抗性基因逐渐丢失, 植株抗性不断减弱, 易遭受生物或非生物因素胁迫, 表现出营养缺乏、生长迟缓和产量下降等问题, 从而限制了产业的发展<sup>[18-19]</sup>。这些问题虽然通过对栽培环境和技术的改良能在一定程度上得到缓解, 但该过程同时会带来较高的经济成本, 且不能从根本上来提高植株抗逆性。相比之下, 野生越橘属植物资源种类繁多, 遗传多样性丰富, 在长期生存竞争和自然选择条件下积累了大量优质基因, 是蓝莓品种改良的重要育种

材料。因此, 开展野生越橘属植物资源的收集、评价工作, 挖掘野生越橘潜在优良性状, 对于开发抗逆性强、适应性广的高品质蓝莓新品种具有重要意义。笔者通过归纳分析美国越橘属资源及其在蓝莓育种中利用的研究进展, 以期为我国野生越橘属种质资源的开发和利用提供重要参考。

## 1 美国越橘属植物资源种类、分布和生物学特征

美国野生越橘属植物资源种类较多、分布广, 染色体有二倍体 ( $2n = 2x = 24$ )、四倍体 ( $2n = 4x = 48$ ) 和六倍体 ( $2n = 6x = 72$ ) 共 3 种倍型。但由于复杂的染色体基数 ( $x = 12$ )、重叠的染色体形态、广泛的基因交叉互渗以及普遍缺乏染色体分化等, 使得蓝浆果组越橘的分类并未十分明确<sup>[20]</sup>。Camp<sup>[21]</sup>首次对蓝浆果组越橘资源进行了分类, 将该组资源划分为 9 个二倍体、12 个四倍体和 3 个六倍体。而 Vander<sup>[22]</sup>将该组越橘缩减分类为 6 个二倍体、5 个四倍体和 1 个六倍体, 并把康斯越橘、伊利越橘、兔眼越橘和厚叶越橘 (*V. fuscatum*) 都归为伞房花越橘。Bruederle 等<sup>[23]</sup>通过同素酶和 SSR 标记等手段证明了伊利越橘与伞房花越橘并不是同种类的越橘。目前, 已开发利用的美国野生越橘属植物资源有 31 种, 根据 Weakley<sup>[24]</sup>分类法将其分属 8 个组, 主要分布从加拿大东北部寒冷地区到佛罗里达州等地区。笔者对美国主要越橘属植物资源的种类、分布和生物学特征进行了总结, 具体见表 1。

## 2 美国越橘属植物资源在蓝莓育种中的开发利用

### 2.1 北高丛蓝莓遗传背景及其开发现状

通过对蓝莓品种谱系相关文献整理和统计<sup>[6-18, 25-29]</sup>, 发现北高丛蓝莓品种的遗传背景主要包含伞房花越橘、狭叶越橘、常绿越橘、兔眼越橘、康斯越橘和小穗越橘 6 种基因, 其中伞房花越橘和狭叶越橘构成了北高丛蓝莓主要基因源, 平均遗传贡献力分别占 85.94% 和 7.57%。常绿越橘、兔眼越橘、康斯越橘和小穗越橘构成了次生基因库, 遗传贡献力分别是 2.81%、2.16%、1.50% 和 0.02% (图 1)。例如, 泽西 (Jersey)、伯克利 (Berkeley) 和布里吉塔 (Brigitta) 等品种的遗传背景中只含伞房花越橘基因。蓝丰 (Bluecrop)、爱国者 (Patriot)、公爵 (Duke)、日出

表 1 美国主要越橘属植物种类、分布和生物学特征

Table 1 The species, location, and biological characteristics of main *Vaccinium* in America

组别 Section	种类 Species	染色体数 Ploidy	分布 Location	生物学特征 Biological characteristics
乔木越橘组 Batodendron	乔木越橘 <i>V. arboreum</i> Marsh.	2x	美国东南部地区 Southeastern United States	耐旱、耐热、适应矿质土壤 Drought-tolerant, heat-resistant, adapt to mineral soil
蓝浆果组 Cyanococcus	狭叶越橘 <i>V. angustifolium</i> Ait.	4x	加拿大、美国东北部地区、圣皮埃尔和密克隆群岛 Canada, Northeastern United States, Saint Pierre and Miquelon	生长地区海拔1300~1500 m; 耐寒、耐旱、适应性强; 果实直径8~12 mm、果实呈亮蓝色、果实风味中等、果实质地硬、果蒂痕小而干、早熟 Growing area is 1300-1500 m above sea level; cold-tolerant, drought-tolerant, strong adaptability; fruit diameter 8-12 mm, bright blue, fruit flavor medium, fruit firmness, small and dry scar, early ripening
	兔眼越橘/ 帚枝越橘 <i>V. ashei</i> Reade. syn. <i>V. virgatum</i> Aiton.	6x	美国东南部地区 Southeastern United States	耐旱、耐热、耐高pH、需冷量低、适应矿质土壤; 果实呈黑色、果穗疏松、直径8~18 mm、果蒂痕小而干、果实口感平淡、酸度低、可机械收割、晚熟 Drought-tolerant, heat-resistant, high pH-tolerant, low chilling requirement, adapt to mineral soil; black, loose fruit clusters, diameter 8-18 mm, small and dry scar, the fruit tastes flat, low acidity, can be harvested by machinery, late ripening
	北方越橘 <i>V. boreale</i> Hall & Aald.	2x	加拿大、美国东北部地区 Canada, Northeastern United States	生长地区海拔2000 m; 耐寒; 果实直径5~7 mm、呈浅蓝色、风味好、早熟 Growing area is 2000 m above sea level; cold-tolerant; fruit diameter 5-7 mm, light blue, good flavor, early ripening
	康斯越橘 <i>V. constablaei</i> Gray.	6x	美国东南部山区 Mountainous southeastern United States	生长于高海拔山区; 耐寒、需冷量高、适应矿质土壤; 果实较小、呈浅蓝色、果实品质佳 Growing in high-altitude mountainous areas; cold tolerance, high chilling requirement, adapt to mineral soil; small fruit size, light blue, good fruit quality,
	伞房花越橘 <i>V. corymbosum</i> L.	2x, 6x	美国南部山区 Mountainous southern United States	需冷量低; 果实呈浅蓝色、果蒂痕小而干、早熟 Low chilling requirement; light blue, small and dry scar, early ripening
		4x	加拿大、美国北部地区 Canada, Northern United States	耐寒、耐热; 果实直径5~10 mm、果实呈浅蓝色、果穗疏松、果蒂痕小而干、果实硬、风味佳、可机械收割、早熟 Cold-tolerant, heat-resistant; fruit diameter 5-10 mm, light blue, loose fruit clusters, small and dry scar, fruit firmness, good flavor, can be harvested mechanically, early ripening
	常绿越橘 <i>V. darrowii</i> Camp.	2x	美国东南部地区 Southeastern United States	唯一的二倍体常绿灌木; 需冷量低、耐旱、耐热、适应性强、开花晚; 果实直径4~6 mm、果实颜色呈浅蓝色、风味中等、果实硬、晚熟 The only diploid evergreen shrub; low chilling requirement, drought tolerance, heat resistance, strong adaptability, late blooming; fruit diameter 4-6 mm, light blue, medium flavor, fruit firmness, late ripening
	伊利越橘 <i>V. elliotii</i> Chapm.	2x	美国东南部地区 Southeastern United States	耐旱、耐热、需冷量低; 果实小、呈蓝色、果蒂痕小而干、风味好、早熟 Drought-tolerant, heat-resistant, low chilling requirement; small fruit size, blue, small and dry scar, good flavor, early ripening
	厚叶越橘 <i>V. fuscatum</i> Ait.	2x	美国东南部地区 Southeastern United States	需冷量低; 花青素含量高 Low chilling requirement; high anthocyanin content
	毛果越橘 <i>V. hirsutum</i> Buckley.	4x	美国东南部地区 Southeastern United States	生长地区海拔600~1500 m; 果实直径6~10 mm、果实呈黑色、风味中等 Growing area is 600-1500 m above sea level; fruit diameter 6-10 mm, black, medium flavor
	佛罗里达常绿越橘 <i>V. myrsinites</i> L.	4x	美国东南部地区 Southeastern United States	唯一的四倍体常绿灌木; 需冷量低、耐旱、耐热、适应性好、晚开花; 果实直径为5~7 mm、果实颜色呈黑色、风味中等、果实硬、果蒂痕小而干 The only tetraploid evergreen shrub; low chilling requirement, drought tolerance, heat resistance, good adaptability, late flowering; fruit diameter 5-7 mm, fruit color black, medium flavor, fruit firmness, small and dry scar

表1 (续)  
Table 1 continued

组别 Section	种类 Species	染色体数 Ploidy	分布 Location	生物学特征 Biological characteristics
	绒叶越橘 <i>V. myrtilloides</i> Michx.	2x	加拿大、美国东北部地区 Canada, Northeastern United States	生长地区海拔1200 m;耐寒;果实直径为4~7 mm、浅蓝色、风味中等、早熟 Growing area is 1200 m above sea level; cold-resistant; fruit diameter 4-7 mm, light blue, medium flavor, early ripening
	高原矮越橘 <i>V. pallidum</i> Ait.	2x, 4x	加拿大、美国东部地区 Canada, Eastern United States	生长地区海拔1200 m;耐寒、耐旱、耐热、需冷量高、适应矿质土壤;果实直径5~8 mm、果实呈浅蓝色、风味中等、果蒂痕小而干、可溶性固形物含量高、酸度低、早熟 Growing area is 1200 m above sea level; cold-tolerant, drought-tolerant, heat-resistant, high cold demand, adapt to mineral soil; fruit diameter 5-8 mm, light blue, medium flavor, small and dry scar, high soluble solid content, low acidity, early ripening
	高丛越橘 <i>V. simulatum</i> Small.	4x	美国东南部地区 Southeastern United States	耐寒、需冷量高、适应矿质土壤 Cold tolerance, high chilling requirement, adapt to mineral soil
	小穗越橘 <i>V. tenellum</i> Ait.	2x	美国东南部地区 Southeastern United States	耐旱、耐热、适应矿质土壤;果实直径5~8 mm、果实颜色呈黑色、风味中等、果实硬、可机械收割、晚熟 Drought-tolerant, heat-resistant, adaptable to mineral soil; fruit diameter 5-8 mm, black, medium flavor, fruit firmness, can be harvested mechanically, late ripening
红莓苔子组 Oxycoccus	南山蔓越橘 <i>V. erythrocarpum</i> Michx.	2x	美国东南部地区 Southeastern United States	高需冷量;果实为红色或深紫色、果实酸味浓郁、晚熟 High chilling requirement; fruit red or dark purple, sour flavor, late ripe
	大果蔓越橘 <i>V. macrocarpum</i> Ait.	2x	加拿大、美国东北部地区、圣皮埃尔和密克隆群岛 Canada, Northeastern United States, Saint Pierre and Miquelon	高需冷量,可达1200 h;树高10~15 cm;果实直径9~14 mm、花青素含量高 High chilling requirement, up to 1200 h; tree height 10-15 cm; fruit diameter 9-14 mm, high anthocyanin content
	小果蔓越橘 [ <i>V. microcarpum</i> (Turcz. Ex Rupr.) Schmalh.]	2x	阿拉斯加州、格陵兰岛、加拿大、美国北部地区、圣皮埃尔和密克隆群岛 Alaska, Greenland, Canada, Northern United States, St. Pierre and Miquelon	树高5~10 cm;果实球形,直径约6 mm、花青素含量高 Tree height 5-10 cm; fruit spherical, about 6 mm in diameter, high anthocyanin content
	欧洲蔓越橘 <i>V. oxycoccus</i> L.	2x, 4x, 5x, 6x	阿拉斯加州、格陵兰岛、加拿大、美国北部地区、圣皮埃尔和密克隆群岛 Alaska, Greenland, Canada, Northern United States, St. Pierre and Miquelon	耐寒;树高10~15 cm;果实球形,直径约10 mm、花青素含量高 Cold-tolerant; tree height 10-15 cm; fruit spherical, diameter about 10 mm, high anthocyanin content
越橘组 Vitis-Idaea	红豆越橘 <i>V. vitis-idaea</i> L.	2x	阿拉斯加州、格陵兰岛、加拿大、美国北部地区、圣皮埃尔和密克隆群岛 Alaska, Greenland, Canada, Northern United States, St. Pierre and Miquelon	生长地区海拔近3000 m;常绿灌木、观赏性;果实直径6~10 mm、呈鲜红色、口味较酸 Growing area is nearly 3000m above sea level; evergreen shrubs, ornamental; fruit diameter 6-10 mm, bright red, sour taste
黑果越橘组 Myrtilus	矮越橘 <i>V. cespitosum</i> Michx.	2x	加拿大、美国东北部地区 Canada, Northeastern United States	生长地区海拔2000~3000 m;耐寒、晚开花;果实直径为3~7 mm、果实呈蓝色、风味好、早熟 Growing area is 2000-3000 m above sea level; cold-tolerant, late flowering; fruit diameter 3-7 mm, blue, good flavor, early ripening
	叶栅越橘 <i>V. deliciosum</i> Piper.	4x	加拿大、美国西部地区 Canada, Western United States	生长地区海拔1400~3000 m;耐寒、耐春季霜冻性;果实直径5~6 mm、呈浅蓝色、风味佳 Growing area is 1400-3000 m above sea level; cold-tolerant, spring frost-resistant; fruit diameter 5-6 mm, light blue, good flavor
	膜质越橘 <i>V. membranaceum</i> Dougl. Ex Hook.	4x	美国西部地区 Western United States	生长地区海拔900~2000 m;耐寒、耐旱、适应矿质土壤;果实直径6~20 mm、呈紫色或红蓝色、风味较好、花青素含量高 Growing area is 900-2000 m above sea level; cold-tolerant, drought-tolerant, adaptable to mineral soil; fruit diameter 6-20 mm, purple or red-blue, good flavor, high anthocyanin content
	欧洲越橘 <i>V. myrtilus</i> L.	2x	加拿大、美国西部地区、格陵兰岛 Canada, Western United States, Greenland	生长地区海拔1800~3000 m;耐寒、耐春季霜冻性、适应矿质土壤;果实直径为5~10 mm、黑色果实、味道偏酸 Growing area is 1800-3000 m above sea level; cold tolerance, spring frost resistance, adapt to mineral soil; fruit diameter 5-10 mm, black fruit, slightly acid taste

表 1 (续)  
Table 1 continued

组别 Section	种类 Species	染色体数 Ploidy	分布 Location	生物学特征 Biological characteristics
	卵叶越橘 <i>V. ovalifolium</i> Sm.	4x	阿拉斯加州、加拿大、美国北部地区 Alaska, Canada, Northern United States	生长地区海拔 1000 m; 果实直径 8~12 mm、呈浅蓝色、风味中等、果实硬、果蒂痕小而干、花青素含量高 Growing area is 1000 m above sea level; fruit diameter 8-12 mm, light blue, medium flavor, firmness, small and dry picking scar, and high anthocyanin content
	红果越橘 <i>V. parvifolium</i> Sm.	2x	阿拉斯加州、加拿大、美国西部地区 Alaska, Canada, Western United States	生长于低中等海拔地区; 耐旱; 果实直径 7~9 mm、呈粉红色到深红色、风味中等 Growing in low to medium altitude areas; drought tolerant; fruit diameter 7-9 mm, pink to dark red, medium flavor
	高山越橘 <i>V. scoparium</i> Leiberg. Ex Coville.	2x	加拿大、美国西部地区 Canada, Western United States	生长地区海拔 1500~3000 m; 耐旱; 果实直径 2~5 mm、呈粉红色到深红色、风味中等 Growing area is 1500-3000 m above sea level; drought-tolerant; fruit diameter 2-5 mm, pink to dark red, moderate flavor
鹿越橘组 Polycodium	鹿越橘 <i>V. stamineum</i> L.	2x	加拿大、美国东部地区 Canada, Eastern United States	耐旱、耐热、适应矿质土壤; 果实直径 10 mm、颜色呈绿色或黄色、可溶性固形物含量高、口味偏酸、果实硬、晚熟 Drought-tolerant, heat-resistant, adaptable to mineral soil; fruit diameter 10 mm, green or yellow, high soluble solid content, sour taste, fruit firmness, late ripening
海岸越橘组 Pyxothamnus	哥斯达黎加越橘 <i>V. consanguineum</i> Klotzch.	2x	美国中部、墨西哥南部 Central U.S., Southern Mexico	耐春季霜冻性; 果穗疏松 Spring frost resistance; loose fruit clusters
	海岸越橘 <i>V. ovatum</i> Pursh.	2x	加拿大、美国西部地区 Canada, Western United States	生长于海拔 1000 m 以下地区; 植株耐旱、适应矿质土壤、观赏性; 果实直径 4~7 mm、果实不同成熟阶段颜色呈蓝绿色或亮黑色、果实晚熟 Grow in areas below 1000 m above sea level; drought-tolerant, adapts to mineral soil, ornamental; fruit diameter is 4-7 mm, blue-green or bright black at different stages of maturity, late ripening
湿生越橘组 Vaccinium	笃斯越橘 <i>V. uliginosum</i> L.	2x, 4x, 6x	阿拉斯加州、格陵兰岛、加拿大、美国北部地区、圣皮埃尔和密克隆群岛 Alaska, Greenland, Canada, Northern United States, St. Pierre and Miquelon	分布于纬度 60°~70° N 高海拔地区; 植株耐寒、耐春季霜冻; 果实直径 6~15 mm、颜色呈深蓝色、风味较好 Distributed in high altitude areas at latitudes of 60°-70° N; cold-resistant, spring frost-resistant; fruit diameter 6-15 mm, dark blue, good flavor

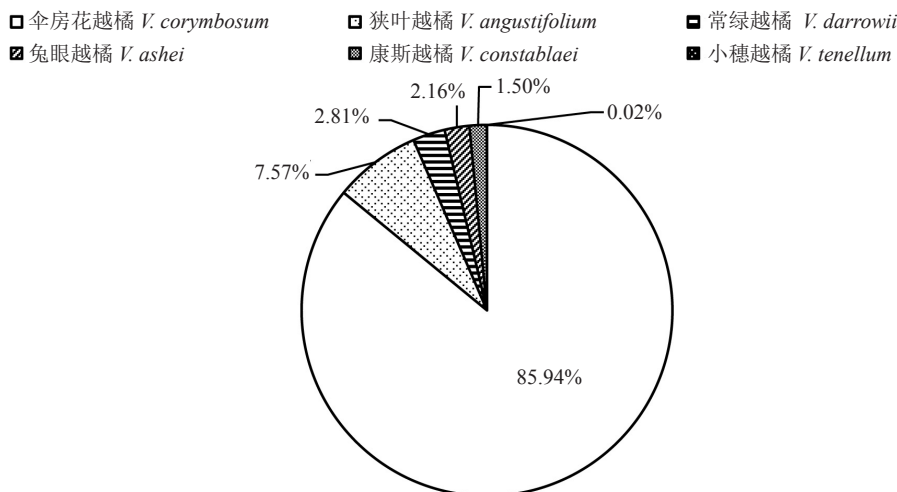


图 1 美国越橘属植物资源在北高丛蓝莓品种中的平均遗传贡献力分布

Fig. 1 Distribution of the average genetic contribution of American *Vaccinium* resources in northern highbush blueberry cultivars

(Sunrise)等品种含有伞房花越橘和狭叶越橘2种基因。莱格西(Legacy)含有伞房花越橘、狭叶越橘和常绿越橘3种基因。塞拉(Sierra)和卡拉(Cara's Choice)均含有伞房花越橘、常绿越橘、兔眼越橘、康斯越橘和狭叶越橘基因<sup>[30]</sup>。德雷珀(Draper)、顶层(Top Shelf)、卡里普索(Calypso)、ZF08-070含有伞房花越橘、常绿越橘、兔眼越橘、狭叶越橘、小穗越橘等其他越橘基因<sup>[31-34]</sup>。

北高丛蓝莓是最早开发的蓝莓类型,其育种工作始于20世纪初,Coville等从伞房花越橘和狭叶越橘种群中筛选出布鲁克斯(Brooks)、罗素(Russell)等9个优良单株作为品种,利用这些品种相互杂交,于20世纪20年代选育出第一批人工杂交的高丛蓝莓品种先锋(Pioneer)、卡伯特(Cabot)和凯瑟琳(Katharine)<sup>[35]</sup>。笔者根据相关文献记载<sup>[6-18,25-29]</sup>,归纳出了北高丛蓝莓的育种进程(图2)。在育种最初阶段(20世纪20年代—40年代),Coville充分利用伞房花越橘基因,开发出许多伞房花越橘的纯衍生品种,仅少部分品种含有狭叶越橘基因。为了提高蓝莓抗寒性,扩大其在北方的种植面积,20世纪50年代起,Darrow等育种研究者加强了对北部寒冷地区生长的狭叶越橘的利用。狭叶越橘与高丛蓝莓杂交,其后代植株矮小,冬季在雪覆盖下可避免植株花芽冻害。20世纪80年代起,Draper等育种研究者将南部温暖地区生长的常绿越橘、兔眼越橘、康斯越橘和小穗越橘等基因融入到北高丛蓝莓遗传背景中,以降低北高丛蓝莓需冷量,缩短休眠期,提高植株耐旱、耐热及适应性等能力,从而扩大蓝莓在南部地区的种植面积。

## 2.2 南高丛蓝莓遗传背景及其开发现状

南高丛蓝莓类品种的遗传背景较为复杂,笔者对现有文献<sup>[6-18,25-29]</sup>整理分析后发现,南高丛蓝莓主要包含伞房花越橘、常绿越橘、兔眼越橘、狭叶越橘、康斯越橘、伊利越橘和小穗越橘7种越橘基因,其中伞房花越橘和常绿越橘平均遗传贡献力比例较大,分别是66.60%和17.49%。其次是兔眼越橘和狭叶越橘,分别占5.41%和4.24%,康斯越橘、伊利越橘和小穗越橘分别占0.88%、0.74%、0.22%,部分品种还含有二倍体伞房花越橘、绒叶越橘、佛罗里达常绿越橘等其他越橘基因,遗传贡献力占4.42%(图3)。例如,诺曼(Norman)含伞房花越橘、常绿越橘和狭叶越橘3种越橘基因<sup>[36]</sup>。奥尼尔(O'Neal)遗传背景中

伞房花越橘占83.2%、常绿越橘占2.5%、兔眼越橘占3.8%、狭叶越橘占10.5%。比洛克西(Biloxi)遗传背景中二倍体伞房花越橘占6.3%、四倍体伞房花越橘占41.8%、常绿越橘占32.5%、兔眼越橘占11.3%、狭叶越橘占1.8%、其他越橘占6.3%<sup>[37]</sup>。绿宝石(Emerald)、薄雾(Misty)、明星(Star)等南高丛品种含有伞房花越橘、狭叶越橘、常绿越橘、兔眼越橘以及小穗越橘基因。卡特里特(Carteret)和追雪(Snowchaser)含有伞房花越橘和伊利越橘基因,且卡特里特是唯一不含常绿越橘基因的南高丛蓝莓品种。美国贝瑞蓝公司(Berry Blue)公布的蓝莓品种BB07-210FL-18含伞房花越橘、兔眼越橘、常绿越橘、小穗越橘以及厚叶越橘基因<sup>[38]</sup>。

南高丛蓝莓品种是美国南北方越橘属植物资源基因重组的产物。20世纪50年代,美国农业部的Darrow与佛罗里达大学的Sharp等育种研究者共同开展了南高丛蓝莓育种工作<sup>[39]</sup>。Sharp首次将南部生长的常绿越橘、兔眼越橘和小穗越橘基因融入到高丛蓝莓基因中,以培育出适应亚热带地区种植并具有低需冷量、耐热、耐旱、矿质土壤适应性好和抗病性强等特点的蓝莓新品种<sup>[40]</sup>。在1976—1977年,Sharp等选育出第一批南高丛蓝莓品种佛罗达蓝(Flordablue)、夏普蓝(Sharpblue)和艾文蓝(Avonblue)。另外,在南高丛蓝莓育种过程中,Draper利用从常绿越橘种群中筛选出的佛罗里达4B(Fla.4B)与北高丛蓝莓品种蓝丰杂交,获得了US 74、US 75、US 237、US 337和US 340等多个南高丛蓝莓的重要育种材料。其中,US 75是许多南高丛蓝莓品种低需冷量的主要基因来源<sup>[41]</sup>。

## 2.3 半高丛蓝莓遗传背景及其开发现状

半高丛蓝莓品种主要含有狭叶越橘和伞房花越橘基因,部分品种还含有高原矮越橘、佛罗里达常绿越橘等其他越橘基因。例如,奥纳蓝(Ornablue)含有伞房花越橘和高原矮越橘基因。为了培育适宜北方寒冷地区种植的蓝莓品种,20世纪50—60年代,Johnston利用狭叶越橘与北高丛蓝莓品种先锋杂交,获得杂交种19-H与伯克利杂交,于1967年开发出第一个半高丛蓝莓品种北陆(Northland)<sup>[42]</sup>。20世纪80—90年代,明尼苏达大学的Luby利用狭叶越橘与伞房花越橘杂交,相继选育出北蓝(Northblue)、北空(Northsky)、北村(Northcountry)、圣云(St. Cloud)、北极星(Polaris)和齐佩瓦(Chippewa)

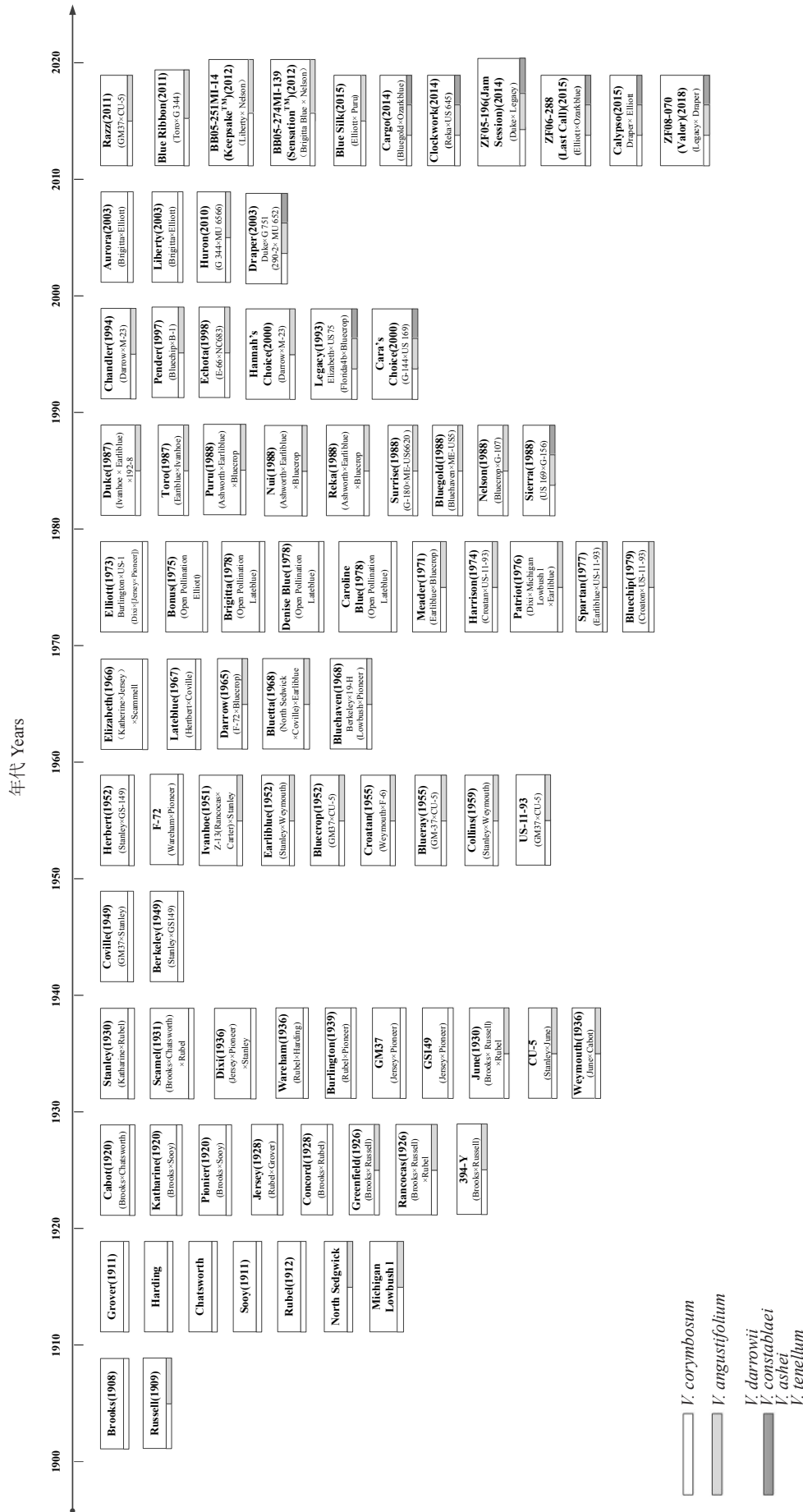


图 2 北高丛蓝莓育种进程及其遗传背景分析  
Fig. 2 The breeding process and analysis of genetic background of northern highbush blueberry



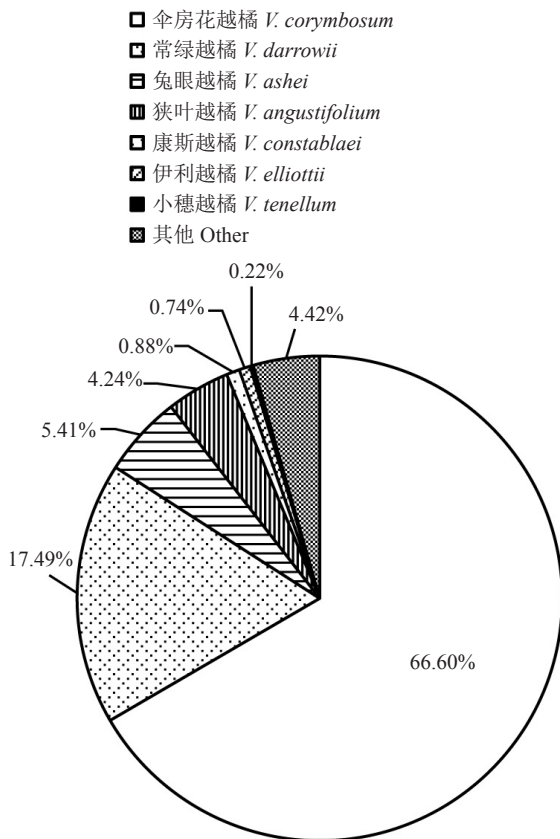


图3 美国越橘属植物资源在南高丛蓝莓品种中的平均遗传贡献力分布

Fig. 3 Distribution of the average genetic contribution of American *Vaccinium* resources in southern highbush blueberry cultivars

等半高丛蓝莓品种<sup>[43]</sup>。相比北高丛蓝莓,半高丛蓝莓具有更好的抗寒性,其植株矮小,冬季在积雪的覆盖下植株花芽可避免冻害而正常越冬。与矮丛蓝莓相比,半高丛蓝莓果实更大、产量更高<sup>[20]</sup>。但是,半高丛蓝莓的种植区域和商业价值有限,因此近年来有关其新品种开发的报道非常少。

#### 2.4 兔眼蓝莓遗传背景及其开发现状

兔眼蓝莓主要含有兔眼越橘和康斯越橘基因,平均遗传贡献力分别为90.63%和9.37%。目前开发的兔眼蓝莓品种近90%都源于早年从兔眼越橘野生种群中筛选出的迈尔斯(Myers)、克拉拉(Clara)、埃塞尔(Ethel)和黑巨人(Black Giant)等品种的基因。例如,兔眼蓝莓品种雪花(Snowflake)含75%兔眼越橘基因和25%康斯越橘基因<sup>[44]</sup>,小巨人(Little Giant)含50%兔眼越橘基因和50%康斯越橘基因。20世纪40年代,美国农业部的Darrow与Woodard、

Morrow联合开展了兔眼蓝莓的育种工作,先后培育出梯芙蓝(Tifblue)、顶峰(Climax)、粉蓝(Powderblue)、杰兔(Premier)和波尼塔(Bonita)等优良的兔眼蓝莓品种<sup>[45]</sup>。虽然利用兔眼越橘选育的兔眼蓝莓植株活力强,具有较好的耐旱性和适应性,但在果实口感、成熟期等方面还需改善。为此,育种研究者利用康斯越橘与兔眼越橘杂交,将康斯越橘的晚开花、抗寒与兔眼越橘植株高活力、耐热、耐旱等性状结合起来,同时还改善了兔眼越橘因种子大、数量多而产生的粗砂口感等性状缺陷<sup>[46]</sup>。

#### 2.5 矮丛蓝莓遗传背景及其开发现状

到目前为止,大多数矮丛蓝莓品种改良仅限于从狭叶越橘种群中筛选出的优良野生杂交种,只有少量矮丛蓝莓品种通过种间杂交获得,含有北方越橘(*V. boreale*)、绒叶越橘(*V. myrtilloides*)、伞房花越橘和康斯越橘等其他越橘基因<sup>[5]</sup>。矮丛蓝莓多为美国本土野生种或其衍生种,人工种植产量低,经济效益较差,因此其品种选育工作相对滞后,被广泛利用的越橘属资源也较少。1975—2006年,加拿大农业部肯特维尔研究中心(Kentville, NS)利用缅因州到加拿大沿海各省份的野生狭叶越橘,先后筛选出适应当地种植的矮丛蓝莓品种奥古斯塔(Augusta)、美登(Blomidon)、斯卫克(Brunswick)、芝妮(Chignecto)、坤蓝(Cumberland)、芬蒂(Fundy)和诺威蓝(Novablue)等。近年来,几乎未见矮丛蓝莓新品种开发方面的文献报道。

### 3 美国越橘属植物资源在蓝莓育种中的发展趋势分析

#### 3.1 抗寒性育种及其趋势分析

我国北方地区是蓝莓种植的主要产区之一,但由于冬季和早春的低温影响,北方露地栽培的蓝莓花芽易遭受冻害,严重影响产量<sup>[47]</sup>。为此,北方地区多采用埋土、喷施药剂、冷棚等方式进行越冬防寒处理,以保证蓝莓正常越冬<sup>[48]</sup>。但是,这种方式不仅增加了生产工作量和成本,而且在防寒过程中极易造成枝条损伤,导致翌年减产<sup>[49]</sup>。因此,培育出适合北方地区种植的抗寒蓝莓品种是目前育种的目标之一。研究发现,美国越橘属资源中狭叶越橘、康斯越橘、北方越橘和绒叶越橘等携带抗寒基因,是提高蓝莓抗寒性的优良育种材料<sup>[43,50]</sup>(表2)。其中,利用狭叶越橘和伞房花越橘基因培育出的北高丛蓝莓品种

表 2 不同育种目标及其相关越橘属植物类群划分

Table 2 The different breeding objectives and the classification of related groups of *Vaccinium*

育种目标 Breeding objectives		越橘属植物种类 Species
抗性 Resistance	耐旱性 Drought tolerance	<i>V. darrowii</i> , <i>V. tenellum</i> , <i>V. ashei</i> , <i>V. myrsinites</i> , <i>V. pallidum</i> , <i>V. membranaceum</i> , <i>V. stamineum</i> , <i>V. arboreum</i> , <i>V. elliottii</i> , <i>V. ovatum</i>
	耐高温性 High temperature resistance	<i>V. darrowii</i> , <i>V. tenellum</i> , <i>V. myrsinites</i> , <i>V. pallidum</i> , <i>V. ashei</i> , <i>V. elliottii</i> , <i>V. stamineum</i> , <i>V. arboreum</i> , <i>Southern V. corymbosum</i> (2x, 4x)
	抗寒性 Cold hardiness	<i>V. constablaei</i> , <i>V. simulatum</i> , <i>V. pallidum</i> , <i>V. boreale</i> , <i>V. myrtilloides</i> , <i>V. angustifolium</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>V. deliciosum</i> , <i>V. cespitosum</i>
	低需冷量 Low chilling requirement	<i>V. darrowii</i> , <i>V. myrsinites</i> , <i>V. elliottii</i> , <i>V. ashei</i> , <i>V. tenellum</i> , <i>V. corymbosum</i> (2x)
	高需冷量 High chilling requirement	<i>V. constablaei</i> , <i>V. simulatum</i> , <i>V. pallidum</i> , <i>V. erythrocarpum</i>
	耐晚霜能力 Blossom frost tolerance	<i>V. boreale</i> , <i>V. myrtilloides</i> , <i>V. deliciosum</i> , <i>V. consanguineum</i>
	矿质土壤适应性 Adaptation to mineral soils	<i>V. ashei</i> , <i>V. constablaei</i> , <i>V. simulatum</i> , <i>V. elliottii</i> , <i>V. angustifolium</i> , <i>V. myrtilloides</i> , <i>V. pallidum</i> , <i>V. darrowii</i> , <i>V. tenellum</i> , <i>V. stamineum</i> , <i>V. myrtilus</i> , <i>V. membranaceum</i> , <i>V. ovatum</i> , <i>V. arboreum</i> , <i>V. corymbosum</i>
	成熟期 Maturity	早熟 Early ripening
晚熟 Late ripening		<i>V. ashei</i> , <i>V. darrowii</i> , <i>V. tenellum</i> , <i>V. stamineum</i> , <i>V. ovatum</i>
果实品质 Fruit quality	可溶性固形物含量高 High soluble solids	<i>V. angustifolium</i> , <i>V. pallidum</i> , <i>V. stamineum</i> , <i>V. corymbosum</i>
	可滴定酸含量低 Low acidity	<i>V. ashei</i> , <i>V. darrowii</i> , <i>V. myrsinites</i> , <i>V. pallidum</i> , <i>V. corymbosum</i>
	大果 Large fruit size	<i>V. stamineum</i> , <i>V. membranaceum</i> , <i>V. ovalifolium</i> , <i>V. corymbosum</i> , <i>V. ashei</i>
	果实硬 fruit firmness	<i>V. darrowii</i> , <i>V. tenellum</i> , <i>V. myrsinites</i> , <i>V. stamineum</i> , <i>V. ashei</i>
	果蒂痕小 small picking scar	<i>V. ashei</i> , <i>V. angustifolium</i> , <i>V. pallidum</i> , <i>V. myrtilloides</i> , <i>V. darrowii</i> , <i>V. myrsinites</i> , <i>V. elliottii</i>
花青素含量高 High anthocyanin content	<i>V. angustifolium</i> , <i>V. membranaceum</i> , <i>V. ovalifolium</i>	

蓝丰是目前公认的抗寒品种, 相较其他蓝莓品种, 其抗寒性强, 可耐-32℃低温。Ehlenfeldt等<sup>[51]</sup>研究发现康斯越橘是提高兔眼蓝莓抗寒性的重要育种材料, 当兔眼越橘与康斯越橘杂交时, 抗寒性与康斯越橘基因的比例呈正相关。另外, 高海拔地区生长的笃斯越橘、高丛越橘、叶栅越橘(*V. deliciosum*)和矮越橘(*V. cespitosum*)也具有较强的抗寒性, 是提高蓝莓抗寒性的潜在育种资源<sup>[43]</sup>。芬兰蓝莓育种研究者已成功地将笃斯越橘应用于蓝莓抗寒性状改良中, 选育出含有笃斯越橘和伞房花越橘基因的抗寒蓝莓品种艾朗(Aron)<sup>[52]</sup>。

目前蓝莓抗寒性研究多集中在利用分子标记和基因工程等技术来加快抗寒蓝莓品种的开发进程。Rowland等<sup>[53]</sup>利用伞房花越橘与常绿越橘杂交的分离群体[(F14b × W85-20) × (NJ8813-15 × W85-23)]构建了基于RAPD标记的遗传连锁图谱, 并鉴定出1个与抗寒性相关的QTL位点。Dhanaraj等<sup>[54]</sup>从冷驯化和非冷驯化的蓝莓品种蓝丰花芽RNA构建的cDNA文库中, 获得了约2500个5'末端EST序列, 构建了第一个蓝莓基因微阵列。Rowland等<sup>[55]</sup>利用微阵列技术比较了蓝丰(抗寒性强)和梯芙蓝(抗寒性弱)的基因转录组, 结果发现蓝丰中含有一些梯芙蓝中没有的与冷诱导高度相关的转录因子。Wal-

worth等<sup>[56]</sup>将从蓝丰(抗寒性强)中分离的CBF编码基因(*BB-CBF*)导入莱格西(抗寒性弱)遗传背景中, 结果显示*BB-CBF*的组成型表达使得莱格西的叶片和花芽体外抗寒性提高了3.5℃, 表明了过量表达内源CBF基因有增加植株抗寒性的潜力。Die等<sup>[57]</sup>采用以蓝丰为材料开发的第一个蓝莓454转录组文库深入研究了蓝莓基因表达的整体变化, 更好地阐释了与冷驯化第一、第二阶段基因表达相关的信号转导途径, 从而为最终实现蓝莓抗寒性定向育种提供理论基础。因此, 选择高海拔地区生长的耐寒性较强的越橘属植物资源作为提高蓝莓抗寒性的育种材料, 并利用其与栽培品种杂交, 使其优质基因渗入栽培品种中, 同时利用转录组学、蛋白质组学等高通量测序技术手段挖掘野生资源的抗寒基因, 开发与抗寒性状紧密连锁的分子标记、将抗寒基因在染色体上进行精细定位以及开展遗传转化工作等, 是今后蓝莓抗寒性育种的主要趋势。

### 3.2 低需冷量育种及其趋势分析

需冷量是植株自然休眠过程中有效低温的累积量化指标。需冷量不足, 植株不能正常解除休眠, 生长发育会受到阻碍, 即使进行升温等方式处理, 也不能使植株正常开花结果<sup>[58]</sup>。在蓝莓选育过程中, 育种研究者发现与兔眼蓝莓相比, 高丛蓝莓成熟期早,

且果实品质口感较好,若能适应美国南部低纬度地区气候,蓝莓将能提前上市,经济效益较高。然而,利用伞房花越橘选育的北高丛蓝莓品种需冷量普遍较高(800~1200 h),在南部温暖地区栽培往往因需冷量不足,植株不能正常开花结果,一定程度上限制了蓝莓种植面积的扩大。因此,降低高丛蓝莓需冷量是蓝莓育种的主要研究目标。研究发现,美国南部生长的常绿越橘具有低需冷量特性,与高丛蓝莓杂交的后代需冷量为250~600 h,极大地降低了高丛蓝莓的需冷量,缩短了蓝莓休眠期<sup>[41]</sup>。近年来育种研究者利用常绿越橘开发了许多低需冷量或极低需冷量蓝莓品种,其中南高丛蓝莓品种追雪(Snow-chaser)为极低需冷量品种,需冷量仅为100~200 h,休眠期非常短,较其他早熟品种如奥尼尔(O'Neal)、明星(Star)提前上市20 d,具有极高的市场价值<sup>[59]</sup>。美国卓莓公司(Driscoll's)利用含常绿越橘基因的优秀品系MS122相继开发出DrisBlueSix、DrisBlueSeven、DrisBlueEight、DrisBlueFifteen等极低需冷量的大果蓝莓品种,并于2020年开发出无需明显需冷量即可生产出大量优质果实的极早熟常绿蓝莓新品种DrisBlueNineteen<sup>[60-64]</sup>。此外,兔眼越橘、伊利越橘、小穗越橘、二倍体伞房花越橘以及佛罗里达常绿越橘等也是培育低需冷量蓝莓品种的重要育种材料(表2)<sup>[65]</sup>。

为了加快蓝莓育种进程,近年来育种研究者利用分子标记、基因工程等手段,以鉴定野生越橘属资源中与需冷量相关的基因。Rowland等<sup>[66]</sup>利用38株二倍体蓝莓分离群体[(常绿越橘×伊利越橘)×常绿越橘]、70个RAPD分子标记构建了首张与蓝莓需冷量性状相关的遗传连锁图谱。Qu<sup>[67]</sup>利用US75(二倍体常绿越橘与四倍体伞房花越橘蓝丰的杂交后代)与北高丛蓝莓品种蓝塔(Bluetta)的杂交分离群体、140个RAPD分子标记构建了US75的遗传连锁图谱,该图谱对于研究低温需冷量具有重要的价值。Rowland等<sup>[68]</sup>利用F<sub>1</sub>#10(Fla4B(常绿越橘)×W85-20(伞房花越橘))和W85-23(伞房花越橘)的杂交分离群体、SSR、EST-PCR、SNP等265个标记构建了遗传连锁图谱,最终鉴定出1个与抗寒性状相关的QTL以及2个与需冷量性状相关的QTL。因此,充分利用常绿越橘等南部生长的越橘属植物,挖掘极低需冷量或零需冷量的基因,开发早熟或极早熟的蓝莓品种,是未来南高丛蓝莓育种的重要方向。

### 3.3 抗旱性育种及其趋势分析

多数蓝莓品种因根系浅且细,导水系统相对低效,对土壤水分要求较为苛刻,易受到干旱胁迫的影响,不利于在南方等蒸腾量较大的地区种植及推广<sup>[69]</sup>。因此,培育出适合南部地区种植的抗旱蓝莓品种是蓝莓育种的目标之一。研究发现,相比高丛蓝莓,鹿越橘(*V. stamineum*)、乔木越橘(*V. arboreum*)和高丛越橘(*V. simulatum*)的根系深且粗大,具有较好的耐旱性和矿质土壤适应性,是开发抗旱品种的重要育种材料<sup>[2]</sup>。但鹿越橘与蓝浆果组越橘杂交产生的后代活力较弱,利用效益较低。而乔木越橘、高丛越橘可通过常绿越橘为中间桥梁将抗旱基因渗入到四倍体南高丛蓝莓遗传背景中<sup>[70-71]</sup>。另外,伊利越橘、常绿越橘和兔眼越橘的抗旱性较强,且其抗性基因可遗传,是开发抗旱蓝莓品种的重要育种材料(表2)<sup>[43]</sup>。育种研究者利用常绿越橘和兔眼越橘基因选育的南高丛蓝莓夏普蓝是南方地区的主栽品种,其植株长势及抗旱性等均表现的较为突出<sup>[72]</sup>。

目前,蓝莓抗旱性研究主要集中在野生越橘属植物资源抗旱能力的评价和抗旱基因的挖掘方面,从而促进抗旱蓝莓品种的选育。陈文荣等<sup>[72]</sup>以夏普蓝为材料,采用实时荧光定量PCR分析了*VcLon1*基因在不同组织及干旱条件下的表达模式。研究发现,在干旱胁迫下,*VcLon1*的高表达可应对干旱胁迫导致的高水平氧化伤害,进而提高了植株抗旱能力。Zhang等<sup>[73]</sup>利用从北高丛蓝莓品种蓝丰的叶片中分离出*VcMYB4a*转录因子,在*CaMV35S*启动子控制下使其在蓝莓愈伤组织中过表达,结果表明*VcMYB4a*的过表达增强了对盐和干旱胁迫的敏感性,是蓝莓对干旱、盐和温度胁迫适应性反应的负调节因子。因此,在对蓝莓抗旱性研究基础上加强对乔木越橘、高丛越橘等抗旱性强的野生资源的基因表达调控机制进行研究,并利用多倍体诱导等手段,将其抗旱性状导入蓝莓栽培品种中,是未来蓝莓抗旱育种的主要趋势。

### 3.4 抗高温能力育种及其趋势分析

近年来,蓝莓种植范围逐渐扩大到具有高温气候特征的亚热带地区。但高温胁迫对蓝莓果实品质和贮藏时间产生许多负面影响,尤其在果实成熟过程中,温度高于32℃会导致果实变小、变软以及果粉消失<sup>[74]</sup>。高温已成为限制南部地区高丛蓝莓生长和生产的最大障碍。因此,了解不同基因型野生越

橘属植物资源的耐热性以及耐热机制对培育适合亚热带地区种植的蓝莓品种至关重要。Lyrene<sup>[75]</sup>研究发现,常绿越橘有较好的抗高温能力,南高丛蓝莓因含有常绿越橘基因而获得了较高的光合耐热性。而利用常绿越橘基因开发的南高丛蓝莓品种蓝雨(Bluerain)耐热性强,在较热的地区种植不产生热害<sup>[76]</sup>。此外,南部野生的小穗越橘、佛罗里达常绿越橘(*V. myrsinites*)、高原矮越橘(*V. pallidum*)、伊利越橘、鹿越橘、乔木越橘、南部二倍体和四倍体伞房花越橘也是改良蓝莓耐热特性的育种材料(表2)<sup>[43]</sup>。

蓝莓能否成功地适应高温环境,取决于不同温度变化下叶片CO<sub>2</sub>同化速率、蒸腾速率及水分利用率<sup>[2]</sup>。研究发现,在高温条件下,含常绿越橘基因的Fla.4B具有较好的耐热性,其CO<sub>2</sub>同化速率比北高丛蓝莓品种蓝丰高30%<sup>[65]</sup>。Chen等<sup>[74]</sup>将4个高丛蓝莓品种在不同温度(25、30、35、40和45℃)下暴露6h,结果发现含常绿越橘基因的夏普蓝耐热性最强,能在40~45℃的高温下保持较低水平的活性氧、膜脂过氧化以及完整的叶绿体超微结构。而仅含伞房花越橘基因的蓝莓品种布里吉塔耐热性较差,叶绿体结构明显受损,植株死亡率最高。Hao等<sup>[77]</sup>通过对6个蓝莓品种在高温胁迫下的比较研究,发现含常绿越橘基因的海岸(Gulfcoast)、奥尼尔等具有较高的蒸腾速率,可通过调节气孔密度、大小、形状来提高植株散热效率,进而表现出较好的抗高温能力。因此,常绿越橘等南方越橘资源是改善蓝莓栽培品种抗高温能力的重要育种材料,利用其与栽培种蓝莓杂交,将其优良性状逐步导入其中,或者通过现代分子生物学手段开发与抗性性状紧密连锁的分子标记,为早期筛选提供科学依据。

### 3.5 果实成熟期育种及其趋势分析

目前,蓝莓育种多注重培育极早熟或极晚熟蓝莓品种,一方面可以延长蓝莓采收时间,达到长时间供应市场的目的,另一方面可以避免集中成熟时采摘劳动力的不足等问题。研究发现,狭叶越橘、绒叶越橘和高原矮越橘均是开发早熟蓝莓品种的重要育种材料。而常绿越橘、兔眼越橘、小穗越橘和鹿越橘成熟期较晚,是选育晚熟品种的育种材料(表2)<sup>[43]</sup>。育种研究者利用狭叶越橘和伞房花越橘基因开发的北高丛蓝莓维口、早蓝(Earliblue)、蓝塔和雄鸡(Chanticleer)等均为极早熟种,果实于每年6月上旬成熟,可抢占市场先机,提高果农收益。而含兔眼越

橘基因的梯芙蓝等属于极晚熟品种,果实于每年8月中下旬成熟,可填补全球市场无果的空窗期<sup>[78]</sup>。此外,Jaakola等<sup>[79]</sup>利用欧洲越橘(*V. myrtillus*)构建了与果实成熟相关的EST文库,用于描述与果实发育和成熟有关的基因。Nguyen等<sup>[80]</sup>以欧洲越橘未成熟的绿色果实和成熟的紫色果实为材料,利用RNA-seq数据集鉴定出与越橘果实成熟相关的候选TFs,并利用qRT-PCR对其在果实发育过程中的表达开展了进一步的研究。因此,积极开展越橘属植物资源成熟期的评价工作,挖掘其与果实发育和成熟期相关的基因,探讨果实发育途径,利用常规杂交育种与分子标记辅助育种等多种方式,培育极早熟或极晚熟品种是未来蓝莓成熟期育种的主要趋势。

### 3.6 果实品质育种及其趋势分析

蓝莓果实品质育种主要集中在果实风味、大小、硬度、果蒂痕大小以及花青素含量等方面<sup>[2]</sup>。风味丧失会严重影响果实的食用品质,降低人们对果实的喜好程度,影响其经济价值<sup>[81]</sup>。果实风味的筛选主要基于育种家对甜味、酸味、香味等的主观评价以及糖酸比的测定<sup>[82]</sup>。研究发现,狭叶越橘、高原矮越橘和鹿越橘可溶性固形物含量最高,兔眼越橘、常绿越橘、佛罗里达常绿越橘和高原矮越橘的可滴定酸含量最低,伞房花越橘糖酸比最低<sup>[2]</sup>。北高丛蓝莓品种卡拉含伞房花越橘、常绿越橘、兔眼越橘、康斯越橘和狭叶越橘等基因,果实具有综合芬芳的浓郁风味,类似玫瑰香味,果实可溶性固形物含量较高,高出公爵和蓝丰平均值30%<sup>[30]</sup>。南高丛蓝莓品种法新(Farthing)、新汉诺(New Hanover)含伞房花越橘、常绿越橘、狭叶越橘和兔眼越橘等基因,果实香甜,风味好,已成为目前美国主栽的蓝莓品种<sup>[83-84]</sup>。此外,欧洲越橘组叶栅越橘、矮越橘和欧洲越橘果实口味独特,风味极好,也是今后改善蓝浆果组越橘果实风味潜在的育种资源。

果实大小是蓝莓外观品质评价中非常重要的性状,也是市场对优质果分级的重要指标之一,直接影响商品价值和经济效益<sup>[20]</sup>。野生越橘属植物果实一般不大,多数属于小型浆果,但研究发现,伞房花越橘、兔眼越橘果实较大,将其基因导入蓝莓栽培品种遗传背景中,可培育出抗性强的的大果蓝莓<sup>[43]</sup>。Saussarde等<sup>[85]</sup>对比了100个蓝莓品种,发现含伞房花越橘基因的北高丛蓝莓品种钱德勒(Chandler)果实最大,最大单果质量可达9g。此外,鹿越橘是原产于

佛罗里达越橘中唯一的大果粒越橘,未来可挖掘其大果基因,用于蓝莓果实大小性状的改良。

果实质地是决定蓝莓经济效益的关键性状,随着蓝莓种植面积的扩大,质地软的果实不利于机械收获、贮藏以及采后运输。因此,选育果实质地硬的蓝莓品种是目前蓝莓育种的目标之一。研究发现,常绿越橘、小穗越橘、佛罗里达常绿越橘和鹿越橘的硬度最大,狭叶越橘和绒叶越橘果实硬度较小<sup>[2]</sup>。Ehlenfeldt等<sup>[86]</sup>通过对多个高丛蓝莓品种的果实硬度进行评价后发现,果实硬度大的品种遗传背景含有高比例的常绿越橘和兔眼越橘基因,果实较软的品种遗传背景中狭叶越橘比例较大。因此,在栽培品种果实硬度改良过程中,充分利用含有常绿越橘、兔眼越橘基因等硬度大的越橘属植物资源,将其与栽培品种蓝莓杂交,提高栽培品种的遗传多样性,打破遗传瓶颈,筛选出具有耐贮藏特性的蓝莓新品种是未来育种的主要趋势。

果蒂痕是病菌进入果实的通道,大而湿的果蒂痕容易导致果实采后腐烂,水分流失,果实皱缩;小而干的果蒂痕有利于延长蓝莓贮藏时间,维持蓝莓果实品质。因此,培育出具有小而干果蒂痕特征的蓝莓品种也是重要的蓝莓育种目标。研究发现,蓝浆果组的常绿越橘、佛罗里达常绿越橘、伊利越橘和兔眼越橘的果蒂痕具有小而干的特性,是改善高丛蓝莓果蒂痕的优良育种材料<sup>[5]</sup>。此外,相对于高丛蓝莓品种,狭叶越橘、高原矮越橘和绒叶越橘等多种矮丛越橘果蒂痕极小,也是今后改善蓝莓果蒂痕的潜在资源<sup>[43]</sup>。

花青素在心血管、糖调节、神经以及视力保护等方面具有一定的药用和保健价值,蓝莓因富含多种花青素而深受消费者的喜爱<sup>[87]</sup>。因此,提高蓝莓花青素含量是促进蓝莓品种商业化推广和选择育种材料的重要目标。研究发现,野生越橘和矮丛蓝莓的花青素、总酚类含量和抗氧化能力普遍较高,是改良高丛蓝莓花青素含量的优良育种资源<sup>[88]</sup>。李慧等<sup>[89]</sup>通过对46个蓝莓栽培品种的果皮花青苷含量分析发现,含狭叶越橘基因的半高丛蓝莓品种黑珍珠(Black pearl)总花青苷含量最高。2019年,Colle等<sup>[90]</sup>通过对71个蓝莓栽培品种和13个野生越橘成熟果实的总抗氧化物质分析发现,含狭叶越橘等5种越橘基因的蓝莓品种德雷珀的抗氧化物质含量最高,较其他品种高出19倍。该研究以德雷珀为试验

材料完成了第一个染色体规模的四倍体高丛蓝莓基因组组装,并利用全基因组分析方法,预测了花青素生物合成的调控途径,确定了参与花青素生物合成的候选基因。此外,欧洲越橘组的膜质越橘(*V. membranaceum*)和卵叶越橘(*V. ovalifolium*)的花青素含量也较高,是未来提高花青素含量的重要育种材料<sup>[91]</sup>。

## 4 展 望

笔者结合蓝莓育种目标,分析了美国野生越橘属植物资源的育种趋势。第一,南高丛蓝莓品种开发数量最多,约占已公布蓝莓品种总数的50%以上,是目前蓝莓育种的热点之一。将美国南部低需冷量的常绿越橘、兔眼越橘、伊利越橘和小穗越橘基因融入到高丛蓝莓中,以培育出早熟、大果、风味好、适应性强的较低或极低需冷量的蓝莓新品种是南高丛蓝莓育种的主要方向。第二,利用北方耐寒性强的狭叶越橘、康斯越橘和南部抗逆性强的常绿越橘、兔眼越橘来拓宽北高丛蓝莓遗传基础,培育出早熟、大果、果实质地硬、耐贮、抗寒的蓝莓新品种是北高丛蓝莓育种的趋势之一。虽然常绿越橘耐寒性有限,但融入其少量基因有利于改善北高丛蓝莓的果实颜色、硬度、风味以及提高植株抗旱性。第三,近年来兔眼蓝莓品种选育的数量在不断减少,主要由于其种子多、口感差,市场需求量较少。因此,25%康斯越橘、25%南部六倍体伞房花越橘和50%兔眼越橘基因是未来兔眼蓝莓育种的重要组合和育种方向,有利于拓宽兔眼蓝莓的遗传基础,培育出开花晚、成熟期早且具有较好的果实品质的蓝莓新品种。第四,半高丛蓝莓和矮丛蓝莓选育的蓝莓新品种数量最少,主要是因为其种植区域和商业价值所限,阻碍了其育种研发进程。

美国野生越橘属植物资源有150余种,利用其极少部分资源已培育出400多个蓝莓品种。而相比美国,我国野生越橘属资源也极为丰富,共有91种、24变种和2亚种<sup>[92]</sup>,但目前开发利用程度非常低,相关研究也较多集中在果汁、果酒等加工产品以及活性物质提取等方面<sup>[93-96]</sup>,而在利用野生资源开展蓝莓品种选育方面的研究极少。据相关报道,目前只有紫水晶<sup>[97]</sup>和兴安一号<sup>[98]</sup>是利用我国大兴安岭野生笃斯越橘资源选育出来的蓝莓品种。近年来,国外蓝莓新品种如雨后天春笋般涌现,但绝大多数都具有知

识产权保护。因此,在全面分析全球蓝莓育种趋势的基础上,借鉴美国野生越橘属植物资源的开发利用经验,积极开展我国野生越橘属资源收集、评价等方面的研究,并利用这些资源不断开发出适宜我国不同区域种植且具有自主知识产权的蓝莓新品种,显得十分必要。目前,我国蓝莓育种目标主要是北部地区以开发抗寒性强的蓝莓品种为主,南部地区以培育适应强、抗高温的蓝莓品种为重点。因此,针对北方寒冷干旱的气候特点,利用笃斯越橘、红豆越橘、朝鲜越橘和黑果越橘等越橘属资源来提高北方栽培品种的抗寒能力是未来育种的主要方向。而对于南方高温、矿质土壤地区,可利用云南越橘、腺齿越橘、乌饭树等适应性强、早熟的越橘属资源,将其与南高丛蓝莓品种杂交,以此拓宽栽培品种的遗传基础,培育出适合南方种植的蓝莓新品种。另外,针对蓝莓市场的多样化,培育出果穗密、成熟期一致、果粉厚、硬度大、口感佳的适宜蓝莓穗(串)状采收模式的新品种将是未来育种的重要方向。同样,培育出适宜机械采收加工类的品种也将是今后我国蓝莓育种的趋势之一,可利用我国野生越橘属资源培育出具有果型小、成熟期一致、高糖低酸、花青素含量高且丰产等特征的蓝莓新品种。同时,在常规杂交育种中,加强分子生物学技术在蓝莓育种方面的应用,挖掘野生越橘潜在功能基因,分析优质基因的合成表达途径,并利用基因工程手段克服栽培品种与野生越橘之间远缘杂交的生殖障碍,创造新的种质以及桥梁材料,拓宽栽培蓝莓遗传基础,将有利于加速我国蓝莓的育种进程。

#### 参考文献 References:

- [1] 顾姻,王传永,吴文龙,於虹,贺善安. 美国蓝浆果的引种[J]. 植物资源与环境, 1998, 7(4):33-37.  
GU Yin, WANG Chuanyong, WU Wenlong, YU Hong, HE Shan'an. Introduction of American blueberries[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 1998, 7(4):33-37.
- [2] HANCOCK J F. Temperate fruit crop breeding[M]//HANCOCK J F, LYRENE P, FINN C E, VORSA N, LOBOS G A. Blueberries and cranberries. Dordrecht: Springer Netherlands, 2008: 115-149.
- [3] RETAMALES J B, HANCOCK J F. Blueberries[M]. London: CABI, 2018.
- [4] 王慧亮,张慧琴,肖金平,谢鸣. 蓝莓育种研究概况[J]. 浙江农业科学, 2010(3):474-481.  
WANG Huiliang, ZHANG Huiqin, XIAO Jinping, XIE Ming. Survey of blueberry breeding[J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2010(3):474-481.
- [5] BALLINGTON J R. Collection, utilization, and preservation of genetic resources in *Vaccinium*[J]. HortScience, 2001, 36(2): 213-220.
- [6] CUMMINS J N. Register of new fruit and nut cultivars list 35 [J]. HortScience, 1991, 26(8):962-963.
- [7] OKIE W R. Register of new fruit and nut cultivars list 38[J]. HortScience, 1997, 32(5): 787.
- [8] OKIE W R. Register of new fruit and nut cultivars list 39[J]. HortScience, 1999, 34(5):184-185.
- [9] OKIE W R. Register of new fruit and nut cultivars list 41[J]. HortScience, 2002, 37(5):252-253.
- [10] OKIE W R. Register of new fruit and nut cultivars list 42[J]. HortScience, 2004, 39(6):1509-1510.
- [11] CLARK J R, FINN C E. Register of new fruit and nut cultivars list 43[J]. HortScience, 2006, 41(5):1106-1107.
- [12] FINN C E, CLARK J R. Register of new fruit and nut cultivars list 44[J]. HortScience, 2008, 43(5):1324-1325.
- [13] CLARK J R, FINN C E. Register of new fruit and nut cultivars list 45[J]. HortScience, 2010, 45(5):721-723.
- [14] FINN C E, CLARK J R. Register of new fruit and nut cultivars list 46[J]. HortScience, 2012, 47(5):540-542.
- [15] GASIC K, PREECE J E. Register of new fruit and nut cultivars list 47[J]. HortScience, 2014, 49(4):401-403.
- [16] GASIC K, PREECE J E, KARP D. Register of new fruit and nut cultivars list 48[J]. HortScience, 2016, 51(6):625-628.
- [17] GASIC K, PREECE J E, KARP D. Register of new fruit and nut cultivars list 49[J]. HortScience, 2018, 53(6):755-758.
- [18] BREVIS P A, BASSIL N V, BALLINGTON J R, HANCOCK J F. Impact of wide hybridization on highbush blueberry breeding [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2008, 133(3):427-437.
- [19] 乌凤章. 北高丛蓝莓品种耐较高土壤 pH 值胁迫能力综合评价和指标筛选[J]. 果树学报, 2020, 37(11): 1711-1722.  
WU Fengzhang. Comprehensive valuation and indicators of the tolerance to higher soil pH stress of 11 northern highbush blueberry varieties[J]. Journal of Fruit Science, 2020, 37(11): 1711-1722.
- [20] KOLE C. Wild crop relatives genomic and breeding resources [M]//SONG G Q, HANCOCK J F. *Vaccinium*. Heidelberg: Springer, 2011:197-221.
- [21] CAMP W H. The North American blueberries with notes on other groups of *Vaccinium*[J]. Brittonia, 1945, 5(3):203-275.
- [22] VANDER K S P. The genus *Vaccinium* in North America[M]. Ottawa: Agriculture Canada, 1988.
- [23] BRUEDERLE L P, VORSA N. Genetic differentiation of diploid blueberry, *Vaccinium* sect. *Cyanococcus* (Ericaceae)[J]. Systematic Botany, 1994, 19(3):337-349.
- [24] WEAKLEY A S. Flora of the Carolinas, Virginia, Georgia, and

- surrounding areas[M]. Virginia: University of North Carolina Herbarium (NCU), North Carolina Botanical Garden, University of North Carolina At Chapel Hill, 2007.
- [25] BUTKUS V, PLISZKA K. The highbush blueberry a new cultivated species[J]. *Acta Horticulturae*, 1993, 346: 81-86.
- [26] EHLENFELDT M K. The genetic composition and tetrasomic inbreeding coefficients of highbush blueberry cultivars[J]. *HortScience*, 1994, 29(11): 1342-1345.
- [27] ROWLAND L J, MEHRA S, DHANARAJ A L, OGDEN E L, SLOVIN J P, EHLENFELDT M K. Development of EST-PCR markers for DNA fingerprinting and genetic relationship studies in blueberry (*Vaccinium*, section *Cyanococcus*)[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2003, 128(5): 682-690.
- [28] ROWLAND L J, OGDEN E L, EHLENFELDT M K, VINYARD B. Cold hardiness, deacclimation kinetics, and bud development among 12 diverse blueberry genotypes under field conditions[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2005, 130(4): 508-514.
- [29] BOCHES P, BASSIL N V, ROWLAND L J. Genetic diversity in the highbush blueberry evaluated with microsatellite markers [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2006, 131(5): 674-686.
- [30] EHLENFELDT M K, STRETCH A W, VORSA N, DRAPER A D. "Cara's Choice" blueberry[J]. *HortScience*, 2005, 40(5): 1556-1557.
- [31] HANCOCK J F. Blueberry plant denominated 'Draper': U.S. Patent Application 10/350,344[P]. 2004[2021-01-26].
- [32] HANCOCK J F. Blueberry named 'Calypso': U.S. Patent Application 13/998,453[P]. 2015[2021-01-26].
- [33] BRAZELTION D M, WAGNER A L. Blueberry named 'Top Shelf': U.S. Patent Application 13/385,903[P]. 2014[2021-01-26].
- [34] BRAZELTION D M, WAGNER A L, BOCHES P S, BERMUDO A A A. Blueberry named 'ZF08-070': U.S. Patent Application 15/330,668[P]. 2018[2021-01-26].
- [35] COVILLE F V. Improving the wild blueberry[J]. *USDA Yearbook of Agriculture*, 1937, 66: 559-574.
- [36] CLARK J R, MOORE J N, DRAPER A. Blueberry named 'Norman': U.S. Patent Application 14/757,151[P]. 2017[2021-01-26].
- [37] SPIERS J M, STRINGER S J, DRAPER A D, GUPTON C L. 'Biloxi' southern highbush blueberry[J]. *Acta Horticulturae*, 2002, 574: 153-155.
- [38] WHEELER E J, HANCOCK J F. Blueberry named 'BB07-210FL-18': U.S. Patent Application 13/651,214[P]. 2014[2021-01-26].
- [39] SHARP R H, DARROW G M. Breeding blueberries for the Florida climate[J]. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, 1959, 72: 308-311.
- [40] LYRENE P M. Value of various taxa in breeding tetraploid blueberries in Florida[J]. *Euphytica*, 1997, 94(1): 15-22.
- [41] DRAPER A D, HANCOCK J F. Florida 4B: native blueberry with exceptional breeding value[J]. *Journal American Pomological Society*, 2003, 57(4): 138-141.
- [42] SONG G Q, HANCOCK J F. *Vaccinium*[M]. Wild crop relatives: Genomic and breeding resources, 2011: 197-221.
- [43] LUBY J J, BALLINGTON J R, DRAPER A D, PLISZKA K, AUSTIN M E. Blueberries and cranberries (*Vaccinium*)[J]. *Genetic Resources of Temperate Fruit and Nut Crops*, 1991, 290: 393-458.
- [44] LYRENE P M. Rabbiteye Blueberry Cultivar 'Snowflake': U.S. Patent Application 07/639,624[P]. 1993[2021-01-26].
- [45] LYRENE P M. Breeding rabbiteye blueberries[M]. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc. 1987.
- [46] EHLENFELDT M K, ROWLAND L J. Utilizing *V. constablaei* and *V. ashei* in germplasm and cultivar development[J]. *Blueberry Research Extension North American Workers Conference Proceedings*. 2014. DOI: 10.7282/T35140W5.
- [47] 黄国辉,姚平,赵凤军,鞠方成,王东来. 越橘越冬伤害机理的初步研究[J]. *东北农业大学学报*, 2012, 43(10): 45-49.
- HUANG Guohui, YAO Ping, ZHAO Fengjun, JU Fangcheng, WANG Donglai. Study on the chilling injury mechanism of blueberry[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2012, 43(10): 45-49.
- [48] 李瑶,王雷,王东凯,吴琼,曹涤非,黄国庆. 蓝莓安全越冬研究进展[J]. *黑龙江科学*, 2013(9): 55-57.
- LI Yao, WANG Lei, WANG Dongkai, WU Qiong, CAO Difei, HUANG Guoqing. Research progress on safe hibernation of blueberry[J]. *Heilongjiang Science*, 2013(9): 55-57.
- [49] 勾天兵,韩姣,杨瑞芹,吴林,姚旭东. 蓝莓冻害研究进展[J]. *吉林农业科学*, 2015, 40(6): 101-103.
- GOU Tianbing, HAN Jiao, YANG Ruiqin, WU Lin, YAO Xudong. Progress of studies on freezing injury of blueberry[J]. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 2015, 40(6): 101-103.
- [50] EHLENFELDT M K, ROWLAND L J. Cold-hardiness of *V. ashei* and *V. constablaei* germplasm and the potential for northern-adapted rabbiteye cultivars[J]. *Acta Horticulturae*, 2006, 715: 77-80.
- [51] EHLENFELDT M K, ROWLAND L J, OGDEN E L, VINYARD B T. Floral bud cold hardiness of *Vaccinium ashei*, *V. constablaei*, and hybrid derivatives and the potential for producing northern-adapted rabbiteye cultivars[J]. *HortScience*, 2007, 42(5): 1131-1134.
- [52] HIIRSALMI H M, LEHMUSHOVI A. A finnish highbush blueberry variety 'Aron' [J]. *Annales Agriculturae Fenniae*, 1982, 21: 151-154.
- [53] ROWLAND L J, MEHRA S, ARORA R. Identification of molecular markers associated with cold tolerance in blueberry[J]. *Acta Horticulturae*, 2003, 625: 59-69.

- [54] DHANARAJ A L, ALKHAROUF N W, BEARD H S, CHOUKHA I B, MATTHEWS B F, WEI H, ARORA R, ROWLAND L J. Major differences observed in transcript profiles of blueberry during cold acclimation under field and cold room conditions [J]. *Planta*, 2007, 225(4): 735-751.
- [55] ROWLAND L J, DHANARAJ A L. Study of cold tolerance in blueberry using EST libraries, cDNA microarrays, and subtractive hybridization[J]. *HortScience*, 2008, 43(7): 1975-1981.
- [56] WALWORTH A E, ROWLAND L J, POLASHOCK J J, HANCOCK J F, SONG G Q. Overexpression of a blueberry-derived *CBF* gene enhances cold tolerance in a southern highbush blueberry cultivar[J]. *Molecular Breeding*, 2012, 30(3): 1313-1323.
- [57] DIE J V, ROWLAND L J. Elucidating cold acclimation pathway in blueberry by transcriptome profiling[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 106: 87-98.
- [58] 杨玉春, 魏鑫, 孙斌, 张舵, 王兴东, 刘有春, 魏永祥, 田颖, 刘成. 蓝莓不同品种低温需冷量研究分析[J]. *农业科技通讯*, 2020(1): 178-181.
- YANG Yuchun, WEI Xin, SUN Bin, ZHANG Duo, WANG Xingdong, LIU Youchun, WEI Yongxiang, TIAN Ying, LIU Cheng. Research and analysis on low chilling requirement of different blueberry cultivars[J]. *Agricultural Technology Newsletter*, 2020 (1): 178-181.
- [59] LYRENE P M. Blueberry named 'Snowchaser': U.S. Patent Application 11/288,766[P]. 2008[2021-01-26].
- [60] CASTER B K, IZZO J K, DRAPER A. Blueberry named 'DrisBlueSix': U.S. Patent Application 13/507,977[P]. 2014[2021-01-26].
- [61] CASTER B K, IZZO J K, DRAPER A. Blueberry named 'DrisBlueSeven': U.S. Patent Application 13/507,925[P]. 2014 [2021-01-26].
- [62] CASTER B K, IZZO J K, DRAPER A. Blueberry named 'DrisBlueEight': U.S. Patent Application 13/507,989[P]. 2014[2021-01-26].
- [63] CASTER B K, DRAPER A, IZZO J K. Blueberry named 'DrisBlueFifteen': U.S. Patent Application 14/999,884[P]. 2018 [2021-01-26].
- [64] MOWREY B D, KIBBE E, BAPTISTA M C, GARCIA A, IZZO J K, CASTER B K. Blueberry named 'DrisBlueNineteen': U.S. Patent Application 16/350,226[P]. 2020[2021-01-26].
- [65] LOBOS G A, HANCOCK J F. Breeding blueberries for a changing global environment: a review[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 782.
- [66] ROWLAND L J, LEVI A. RAPD-based genetic linkage map of blueberry derived from a cross between diploid species (*V. darrowi* and *V. elliotii*) [J]. *Theoretical & Applied Genetics*, 1994, 87(7): 863-868.
- [67] QU L P, HANCOCK J F. Randomly amplified polymorphic DNA-(RAPD-) based genetic linkage map of blueberry derived from an interspecific cross between diploid *Vaccinium darrowi* and tetraploid *V. corymbosum*[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1997, 122(1): 69-73.
- [68] ROWLAND L J, OGDEN E L, BASSIL N, BUCK E J, MCCALLUM S, GRAHAM J, BROWN A, WIEDOW C, CAMPBELL A M, HAYNES K G, VINYARD B T. Construction of a genetic linkage map of an interspecific diploid blueberry population and identification of QTL for chilling requirement and cold hardiness[J]. *Molecular Breeding*, 2014, 34(4): 2033-2048.
- [69] 曾玮玮. 蓝莓对干旱胁迫的生理响应研究[D]. 金华: 浙江师范大学, 2012.
- ZENG Weiwei. Physiological responses of blueberry to drought [D]. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2012.
- [70] BROOKS S J, LYRENE P M. Level of self-and cross-fertility of derivatives of *Vaccinium arboreum* × *Vaccinium* section *Cyanococcus* hybrids[J]. *HortScience*, 1998, 33(6): 1066-1068.
- [71] OLMSTEAD J W, ARMENTA H P R, LYRENE P M. Using sparkleberry as a genetic source for machine harvest traits for southern highbush blueberry[J]. *Hort Technology*, 2013, 23(4): 419-424.
- [72] 陈文荣, 潘霞, 邵俊怡, 廖芳蕾, 杨莉, 胡盈盈, 余颖, 郭卫东. 蓝莓 *VcLon1* 基因的克隆、表达及抗旱性分析[J]. *林业科学*, 2018, 54(6): 73-84.
- CHEN Wenrong, PAN Xia, SHAO Junyi, LIAO Fanglei, YANG Li, HU Yingying, YU Ying, GUO Weidong. Cloning, expression and analysis of drought resistance of *VcLon1* gene from blueberry[J]. *Scientia Sylvae Sinicae*, 2018, 54(6): 73-84.
- [73] ZHANG C Y, LIU H C, ZHANG X S, GUO Q X, BIAN S M, WANG J Y, ZHAI L L. *VcMYB4a*, an *R2R3-MYB* transcription factor from *Vaccinium corymbosum*, negatively regulates salt, drought, and temperature stress[J]. *Gene*, 2020, 757: 144935.
- [74] CHEN W, CEN W, CHEN L, DI L, LIY, GUO W. Differential sensitivity of four highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) cultivars to heat stress[J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2012, 44(3): 853-860.
- [75] LYRENE P M. Development of highbush blueberry cultivars adapted to Florida[J]. *Journal of the American Pomological Society*, 2002, 56(2): 79.
- [76] 李根柱, 王贺新, 骆国华. 广东河源地区蓝莓优良品种引进及栽培研究初报[J]. *中国南方果树*, 2013, 42(4): 94-96.
- LI Genzhu, WANG Hexin, LUO Guohua. Preliminary report on the introduction and cultivation of blueberry varieties in Heyuan area of Guangdong province[J]. *South China Fruit*, 2013, 42(4): 94-96.
- [77] HAO L, GUO L, LI R, CHENG Y, HUANG L, ZHOU H, XU M, LI F, ZHANG X, ZHENG Y. Responses of photosynthesis to high temperature stress associated with changes in leaf structure and biochemistry of blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 246: 251-264.
- [78] 徐国辉, 王贺新, 高雄梅. 近十年美国蓝莓新品种资源及其特征[J]. *中国南方果树*, 2015, 44(4): 138-144.



- XU Guohui, WANG Hexin, GAO Xiongmei. Resources and characteristics of new blueberry varieties in the United States in the past ten years[J]. South China Fruits, 2015, 44(4): 138-144.
- [79] JAAKOLA L, SUOKAS M, HÄGGMAN H, HOHTOLA A, RIIHINEN K, SEYMOUR G B. Molecular aspects of bilberry (*V. myrtillus*) fruit ripening[J]. Acta Horticulturae, 2009, 810: 895-900.
- [80] NGUYEN N, SUOKAS M, KARPPINEN K, VUOSKU J, JAAKOLA L, HÄGGMAN H. Recognition of candidate transcription factors related to bilberry fruit ripening by de novo transcriptome and qRT-PCR analyses[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 1-12.
- [81] GILBERT J L, OLMSTEAD J W, COLQUHOUN T A, LEVIN L A, CLARK D G, MOSKOWITZ R. Consumer-assisted selection of blueberry fruit quality traits[J]. HortScience, 2014, 49(7): 864-873.
- [82] SAFTNER R, POLASHOCK J, EHLENFELDT M, VINYARD B. Instrumental and sensory quality characteristics of blueberry fruit from twelve cultivars[J]. Postharvest Biology and Technology, 2008, 49(1): 19-26.
- [83] LYRENE P M. Blueberry named 'Farthing': U.S. Patent Application 11/906,298[P]. 2008[2021-01-26].
- [84] BALLINGTON J R, ROOKS S D. Blueberry named 'New Hannover': U.S. Patent Application 11/292,375[P]. 2009[2021-01-26].
- [85] SAUSSERDE R, ĀBOLINŠ M, LIEPNIECE M, ŠTERNE D. Evaluation of commercially important traits of blueberry cultivars[J]. Zinātniski Praktiskās Konference, 2012, 23/24: 187-192.
- [86] EHLENFELDT M K, MARTIN R B. A survey of fruit firmness in highbush blueberry and species-introgressed blueberry cultivars[J]. HortScience, 2002, 37(2): 386-389.
- [87] KALT W, MCDONALD J E, DONNER H. Anthocyanins, phenolics, and antioxidant capacity of processed lowbush blueberry products[J]. Journal of Food Science, 2000, 65(3): 390-393.
- [88] LEE J, FINN C E, WROLSTAD R E. Anthocyanin pigment and total phenolic content of three *Vaccinium* species native to the Pacific Northwest of North America[J]. HortScience, 2004, 39(5): 959-964.
- [89] 李慧. 蓝莓果皮类黄酮构成特点及品种间差异比较[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2011.
- LI Hui. Identification of flavonoids in the fruit skin and their composition difference among blueberry cultivars[D]. Beijing: Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, 2011.
- [90] COLLE M, LEISNER C P, WAIC M, OU S, BIRD K A, WANG J, WISECAVERJ H, YOCCA A E, ALGERE I, TANG H, XIONG Z, CALLOW P, BEN-ZVI G, BRODT A, BARUCH K, SWALE T, SHIUE L, SONG G, CHILDS K L, SCHILMILLER A, VORSA N, BUELL C R, VANBUREN R, JIANG N, EDGER P P. Haplotype-phased genome and evolution of phytonutrient pathways of tetraploid blueberry[J]. GigaScience, 2019, 8(3): 1-15.
- [91] LEE J, WROLSTAD R E. Extraction of anthocyanins and polyphenolics from blueberry processing waste[J]. Journal of Food Science, 2004, 69(7): 564-573.
- [92] 中国科学院中国植物志委员会. 中国植物志. 第57卷[M]. 北京: 科学出版社, 1994.
- Chinese Flora Commission of the Chinese Academy of Sciences. Flora of China. Volume 57[M]. Beijing: Science Press, 1994.
- [93] 王云生. 我国野生越橘资源多样性及其最新研究动态[J]. 北方园艺, 2016(4): 191-197.
- WANG Yunsheng. Diversity of wild *Vaccinium* resources in China and its latest research dynamics[J]. Northern Horticulture, 2016(4): 191-197.
- [94] FENG C Y, WANG W W, YE J F, LI S S, WANG L S. Polyphenol profile and antioxidant activity of the fruit and leaf of *Vaccinium glaucoalbum* from the tibetan himalayayas[J]. Food Chemistry, 2017, 219: 490-495.
- [95] 周丽萍, 何丹烧, 李梦莎, 王化, 朱良玉. 笃斯越橘活性物质功能研究进展[J]. 国土与自然资源研究, 2019(6): 77-79.
- ZHOU Liping, HE Danrao, LI Mengsha, WANG Hua, ZHU Liangyu. Research progress on the function of active substances in *Vaccinium uliginosum*[J]. Territory & Natural Resources Study, 2019(6): 77-79.
- [96] 周鹏, 赵青, 黄婧, 张敏. 响应面法优化乌饭树叶总黄酮超声提取工艺的研究[J]. 江苏林业科技, 2020, 47(3): 1-6.
- ZHOU Peng, ZHAO Qing, HUANG Jing, ZHANG Min. Optimization of ultrasonic-assisted extraction process of total flavonoids from leaves of *Vaccinium bracteatum* Thunb[J]. Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology, 2020, 47(3): 1-6.
- [97] 翁海龙, 王福德, 王鑫, 田新华, 王峰, 石德山. 笃斯越橘优良品种“紫水晶”的选育与栽培技术[J]. 林业科技, 2015, 40(4): 6-8.
- WENG Hailong, WANG Fude, WANG Xin, TIAN Xinhua, WANG Feng, SHI Deshan. The breeding and cultivation techniques of good cultivars "Amethyst" of *Vaccinium uliginosum* [J]. Forestry Science and Technology, 2015, 40(4): 6-8.
- [98] 连俊文, 邹芳钰, 聂森, 张秋良, 赵敏, 邹德瑶, 刘立辉, 孙宏翔, 孙磊, 白楷姝, 徐永进. 内蒙古大兴安岭兴安一号蓝莓选育[Z]. 内蒙古馥春洲野生资源科技开发有限责任公司, 2013.
- LIAN Junwen, ZOU Fangyu, NIE Sen, ZHANG Qiuliang, ZHAO Min, ZOU Deyao, LIU Lihui, SUN Hongxiang, SUN Lei, BAI Kaishu, XU Yongjin. Breeding of Blueberry 'Xing-an No. 1', Inner Mongolia, China[Z]. Inner Mongolia Fuchunzhou Wild Resources Technology Development Co., Ltd, 2013.