



植物遗传资源学报
Journal of Plant Genetic Resources
ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目: 世界蓝莓新品种资源及育种趋势分析
作者: 公旭彤, 杜乾慧, 刘桂婷, 卢雅妮, 李雨彤, 宋清秋, 吕梓茜, 王楠, 张文基, 王贺新, 赵丽娜, 刘国玲, 徐国辉
DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20240524005
收稿日期: 2024-05-24
网络首发日期: 2024-09-02
引用格式: 公旭彤, 杜乾慧, 刘桂婷, 卢雅妮, 李雨彤, 宋清秋, 吕梓茜, 王楠, 张文基, 王贺新, 赵丽娜, 刘国玲, 徐国辉. 世界蓝莓新品种资源及育种趋势分析[J/OL]. 植物遗传资源学报. <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240524005>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

世界蓝莓新品种资源及育种趋势分析

公旭彤¹, 杜乾慧¹, 刘桂婷¹, 卢雅妮¹, 李雨彤¹, 宋清秋¹, 吕梓茜¹, 王楠¹, 张文基¹, 王贺新^{1,2}, 赵丽娜², 刘国玲², 徐国辉^{1,2}

(¹大连大学生命健康学院, 辽宁大连 116622; ²大连森茂现代农业有限公司, 辽宁大连 116112)

摘要: 蓝莓因其独特的营养和保健价值而享誉国内外, 目前蓝莓已经在全球范围内广泛种植, 包括北美、南美、欧洲、北非和地中海等多个主要产区。然而, 随着种植时间的延长, 蓝莓品种在不同国家和地区出现抗逆能力不足、适应性差以及需冷量不匹配等问题。这些问题部分源于过度近亲交配, 导致遗传基础狭窄和近交衰退等现象, 限制了蓝莓优质鲜果的生产和种植范围的扩大。因此各国家根据本土的气候环境以及市场需求, 开展了一定规模的杂交育种工作。但目前蓝莓育种仍然局限于传统的杂交育种方法, 这些方法周期长, 耗费大量人力和物力, 并且缺乏现代生物技术育种手段的应用。本文旨在介绍全球范围内开展蓝莓育种的国家及其品种研发历程, 同时总结并分析了六大类型蓝莓的选育趋势, 并对目前世界蓝莓育种的现代生物技术手段和未来育种目标进行了阐述, 希望这些内容能为我国蓝莓育种工作提供理论依据。

关键词: 越桔属; 蓝莓; 育种; 品种

Analysis of New Blueberry Varieties and Breeding Trends in the World

GONG Xutong¹, DU Qianhui¹, LIU Guiting¹, LU Yanni¹, LI Yutong¹, SONG Qingqiu¹, LÜ Zixi¹, WANG Nan¹, ZHANG Wenji¹, WANG Hexin^{1,2},

ZHAO Lina², LIU Guoling², XU Guohui^{1,2}

(¹College of Life and Health, Dalian University, Dalian 116622; ²Dalian Senmao Modern Agriculture Co., Ltd., Dalian 116112)

Abstract: Blueberries are renowned worldwide for their unique nutritional and health benefits. Currently, blueberries are extensively cultivated globally, including in major regions such as North America, South America, Europe, North Africa and the Mediterranean. However, as cultivation time extends, blueberry varieties in different countries and regions are facing challenges such as insufficient stress resistance, poor adaptability, and mismatched chilling requirements. These issues partly stem from excessive inbreeding, leading to narrow genetic diversity and inbreeding depression, which restrict the production of high-quality fresh blueberries and the expansion of cultivation areas. Consequently, countries have initiated hybrid breeding programs of a certain scale based on their local climate and market demands. Nevertheless, current blueberry breeding methods remain confined to traditional hybridization techniques, which are time-consuming, resource-intensive, and lack the application of modern biotechnological breeding approaches. This article aims to introduce the countries and their varietal development processes involved in global blueberry breeding, while summarizing and analyzing the breeding trends of six major types of blueberries. Furthermore, it discusses the modern biotechnological approaches applied in current global blueberry breeding and outlines future breeding goals. It is hoped that these insights will provide a theoretical basis for blueberry breeding efforts in our country.

Keywords: *Vaccinium* L.; Blueberry; Breeding; Varieties

蓝莓 (Blueberry), 属于杜鹃花科 (Ericaceae) 越桔亚科 (Vaccinioideae) 越桔属 (*Vaccinium* L.) 植物, 是一种多年生的落叶或常绿灌木。蓝莓原产于北美^[1], 具有多种抗氧化物质, 能够清除人体过剩氧自由基、防止人体衰老, 还具有改善视力、增强自身免疫力、抗癌、增强记忆力等功能, 其保健价值被人们所认可^[2]。经过近百年的发展, 蓝莓已成为世界性小浆果, 其鲜果及深加工产品热销全球, 种植面积在世界各国逐年增长且分布广泛。现在推广的蓝莓品种在不同国家和地区存在抗逆性不足、适应性差、需冷量不足等问题, 导致蓝莓产量难以满足庞大的消费市场需求, 也不利于蓝莓种植范围的扩大^[3]。因此蓝莓新品种选育工作迫在眉睫。20 世纪初, 北美开始利用野生越桔属资源培育新的蓝莓品种^[4], 至今全球已有近 120 年的蓝莓育种历史。目前, 在果实大小、口感、

收稿日期: 2024-05-24

第一作者研究方向为蓝莓遗传育种方向研究, E-mail: 1372475676@qq.com

通信作者: 徐国辉, 研究方向为蓝莓遗传育种研究, E-mail: xugh520@163.com

基金项目: 辽宁省“揭榜挂帅”科技计划重点项目 (2022020655-JH1/109); 大连市科技创新基金项目 (2023J12SN035); 大连大学学科交叉融合项目

(DLUXK-2023-YB-004)

Foundation projects: Liaoning Province "unveiling the leader" key project of science and technology plan (2022020655-JH1/109); Dalian Science and Technology Innovation Fund Project (2023J12SN035); Dalian University Interdisciplinary Integration Project (DLUXK-2023-YB-004)

产量、需冷量以及成熟期等方面已进行了改良^[5]，越来越多优异的新蓝莓品种问世。为了研发适应产业现状的蓝莓新品种，优化蓝莓的种质资源，亟需了解全球范围内的蓝莓种质资源。

本文将对目前世界各国蓝莓品种的研发历程、研究现状、不同类型蓝莓品种的育种方向及趋势进行阐述，同时对现代生物技术在蓝莓育种应用中存在的问题进行阐述并提出相应的对策，旨在为利用现代生物技术培育具有我国自主知识产权的新蓝莓品种提供一些建议。

1 美国农业部（USDA-ARS）公布的世界蓝莓品种资源

20 世纪初，北美开始蓝莓育种工作。美国最早利用野生越桔种质资源进行蓝莓育种改良，成功育出矮丛、高丛和兔眼蓝莓，形成了目前世界蓝莓的主要栽培类型。后期育种家利用不同种的越桔进行远缘杂交以改善广泛近交导致的遗传狭窄现象，培育出半高丛蓝莓品种。蓝莓产业在其他国家逐渐兴起，此后 30 多个国家开展了蓝莓的栽培和育种工作，根据不同地区气候特征和优质野生资源培育具有本土特色的蓝莓新品种^[6,7]。

据美国农业部统计，1991 年至 2022 年公布了 429 个蓝莓新品种，其中南高丛蓝莓 174 个、北高丛蓝莓 88 个、兔眼蓝莓 43 个、半高丛蓝莓 8 个、矮丛蓝莓 4 个、观赏蓝莓 22 个、以及 90 个未知类型的蓝莓新品种。美国培育了 280 个蓝莓新品种，澳大利亚 56 个（其中 10 个是与美国共同培育的），中国 41 个，新西兰 28 个，日本 10 个，罗马尼亚 9 个，加拿大 6 个，西班牙 6 个，拉脱维亚 2 个，荷兰 1 个^[8-22]。

1.1 北美：美国、加拿大

在北美，蓝莓种植已覆盖美国的 38 个州、加拿大的 2 个省以及墨西哥中部地区。这表明北美已成为全球蓝莓种植的重要中心，其产量占全球的 65%。其中，用于加工的蓝莓更是占全球加工蓝莓的 75%，鲜果销售量也达到了全球总量的 40%。加拿大的大不列颠哥伦比亚省（BC）是北美蓝莓生产的主要地区^[23]。

1.1.1 美国育种阶段性成果 1906 年，美国佛罗里达州育种学家 Coville 首先开始对野生蓝莓品种进行收集、栽培与选种^[24]，至 1937 年选育出 15 个北高丛蓝莓品种并进行商业化栽培。1945 年，育种学家 Draper 通过野生种越桔与栽培种蓝莓进行杂交，至 1961 年成功培育并推出公爵（Duke）、纳尔逊（Nelson）、莱格西（Legacy）等北高丛品种^[25-27]。20 世纪早期，美国蓝莓育种主要围绕北高丛蓝莓新品种进行选育。20 世纪中期，由于北高丛蓝莓的遗传背景较为狭窄，蓝莓品种亲缘关系越来越近导致优质基因丢失，影响了市场，种植环境和技术的提升只能在一定程度上缓解且成本较高^[28]，因此，美国开始进行其他类型的选育。1967 年，Johnston 利用狭叶越桔与北高丛蓝莓先锋进行杂交育种，成功培育出适合北方寒冷地区种植的半高丛蓝莓品种北陆（Northland）^[4]。由于半高丛蓝莓种植区域和商业潜力有限，至今仅发布了 7 个半高丛蓝莓。20 世纪 50~80 年代，美国农业部的 Darrow、Draper 以及佛罗里达大学的 Sharp 等研究人员合作开展了南高丛蓝莓的育种工作。他们成功地将南部温暖地区生长的常绿越桔、兔眼越桔、康斯越桔和小穗越桔等物种的基因引入北高丛蓝莓的遗传背景中，培育出适合南部地区种植的新品种。这些新品种具有低冷量需求、短休眠期和高抗逆性的特点，推动了蓝莓产业向南部地区的发展^[26,29,30]。20 世纪 40 年代，美国农业部的 Darrow 与 Woodard、Morrow 合作开展了兔眼蓝莓的育种项目，通过育种工作改善了兔眼蓝莓果实的口感^[31]。2014 年，由于个别兔眼蓝莓品种的花、果、叶片拥有特殊颜色，育种学家逐渐重视其观赏价值^[17]。

1991 年至 2022 年，美国农业部（USDA-ARS）公布了 280 个美国蓝莓新品种（表 1）。其中，北高丛蓝莓 31

个，约占新品种总数的 11.0%；南高丛蓝莓 140 个，约占 50.0%；半高丛蓝莓 7 个，约占 2.5%；兔眼蓝莓 28 个，约占 10.0%；观赏蓝莓 19 个，约占 6.8%；未知类型蓝莓 54 个，约占 19.3%；以及矮丛蓝莓 1 个。在近 30 年中，主要参与美国蓝莓新品种培育的机构有佛罗里达大学（Univ. of Florida），培育了 33 个新品种，占比 11.8%；美国农业部-农业研究站（USDA-ARS）培育了 28 个，占比 10.0%；乔治亚大学（Univ. of Georgia）培育了 22 个，占比 7.9%；福尔克里克农场和苗圃（Fall Creek Farm and Nursery）以及美国贝利蓝莓有限公司（Berry Blue LLC.USA）各培育 18 个，占比 6.4%；德里斯科尔草莓公司（Driscoll Strawberry Associates）培育了 15 个，占比 5.4%；北卡罗来纳州立大学（North Carolina State University）培育了 13 个，占比 4.6%；秋溪农场和洛厄尔苗圃（Fall Creek Farm Nursery）培育了 12 个，占比 4.3%；佛罗里达大学和大西洋蓝莓（Univ. of Florida and Atlantic Blue Blueberry SL）以及澳大利亚和佛罗里达基金会种子生产商（Australia and Florida Foundation Seed Producers）各培育了 11 个，占比 4.3%；德里斯科尔公司（Driscoll's）培育了 9 个，占比 3.2%；佛罗里达基金会种子生产商（Florida Foundation Seed Producers）培育了 7 个，占比 2.5%。

1991 至 2022 年美国北高丛蓝莓新品种的研发公司主要有福尔克里克农场和苗圃（Fall Creek Farm and Nursery）、美国贝利蓝莓有限公司（Berry Blue LLC.USA）、秋溪农场和洛厄尔苗圃（Fall Creek Farm Nursery）、密歇根州立大学（Michigan State University）、俄勒冈州蓝莓农场和苗圃（Oregon Blueberry Farms and Nursery），育种目标为早熟至晚熟，高需冷量，果实品质优良耐储存并且丰产，其中提高耐寒性是北高丛蓝莓品种培育的重点。美国南高丛蓝莓品种的研发公司主要有佛罗里达大学（Univ.of Florida）、乔治亚大学（Univ.of Georgia）、德里斯科尔草莓公司（Driscoll Strawberry Associates）、福尔克里克农场和苗圃（Fall Creek Farm and Nursery）和美国贝利蓝莓有限公司（Berry Blue LLC.USA）、佛罗里达基金会种子生产商（Florida Foundation Seed Producers）、美国农业部-农业研究站（USDA-ARS）、德里斯科尔公司。南高丛蓝莓品种的培育目标主要为极早熟至早熟、晚熟，果品优良且丰产，较低或极低需冷量，培育后期育种学家们逐渐重视果实香气和观赏价值，如 2012 年 USDA-ARS 培育的基拉韦厄（Kilauea）与晨鸟（Earlibirdblue）^[21]、2020 年乔治亚大学发布的 TO-1319（Southern Bluebelle）^[20]适合花园和景观种植。半高丛蓝莓由瑞典大学（The Swedish Univ）发布 3 个，明尼苏达大学（University of Minnesota）发布 4 个，其中新品种 Pink Popcom，果实为粉色且耐寒^[18]，威斯康星州亚当斯县（Adams County, Wis）发布的 Friendship 具有高产特性。兔眼蓝莓由于种子多、口感差，市场需求量少从而导致培育量逐年减少，培育公司主要有美国农业部-农业研究站、北卡罗来纳州立大学、乔治亚大学、佛罗里达大学、乔治亚州农业实验站、秋溪农场和洛厄尔苗圃（Fall Creek Farm Nursery），培育目标主要为极大果和观赏性新品种。观赏性蓝莓一直受到消费群众的青睐，培育公司主要有秋溪农场和洛厄尔苗圃（Fall Creek Farm Nursery）、美国农业部-农业研究站和康拉德派尔公司（Conrad-Pyle Company）、澳大利亚和佛罗里达基金会种子生产商培育，育种目标性状以常绿，独特花色、叶色、果实颜色及形状为主。

表 1 1991-2022 年美国农业部（USDA-ARS）公布的美国蓝莓新品种概况
Table 1 Overview of New Blueberry Varieties Released by the USDA-ARS from 1991 to 2022 in the United States

培育公司/基地	品种类型	数量	占比(%), 总份数	品种特征
佛罗里达大学（Univ.of Florida）	南高丛	25	11.8%, 33	极早熟至中熟；树势直立且长势旺盛；果大，硬，有香味；低需冷量 150-200h；机器采收
	兔眼	2		早熟；果大；浅蓝色；硬；甜（2006 年 Florida Rose 亮粉色果实）
	未知	6		早熟；果大；深蓝色；硬；生长旺盛；低需冷量
美国农业部-农业研究站（USDA-ARS）	北高丛	1	10%, 28	中晚熟；适于机械采收
	南高丛	8		早熟；果品优良多产；生长旺盛；观赏；鲜食；
	兔眼	7		早熟至中晚熟；果极大，浅蓝色；风味好；品质优良；具有观赏价值；加工
	观赏	3		果深红色，幼叶红色，花淡粉色；可鲜食；适用于盆栽观赏

	未知	9		早熟; 果硬; 果小, 极蓝, 味道好, 非常高产, 机器采收 (2006年 G-435 (Pink Champagne) 果深粉红色)
乔治亚大学 (Univ. of Georgia)	南高丛	18	7.9%, 22	极早熟至早熟; 果大, 香味浓郁, 果实品质优良; 低需冷量; 耐热; 鲜食
	兔眼	3		果大, 果色好; 丰产; 具有观赏价值, 适于家庭种植
	观赏	1		矮丛蓝莓, 树体矮小紧凑
福尔克里克农场和苗圃 (Fall Creek Farm and Nursery)	北高丛	7	6.4%, 18	早熟至晚熟; 中高需冷量; 鲜食; 适合机械或人工采收
	南高丛	10		极早熟至早熟; 果大; 低需冷量; 鲜食; 耐储存; 常绿
	观赏	1		低需冷量; 非常适合苗圃; 景观; 家庭花园使用
美国贝利蓝莓有限公司 (Berry Blue LLC, USA)	北高丛	7	6.4%, 18	中晚熟至晚熟; 果极大, 品质优, 风味好, 果硬; 低需冷量; 丰产; 鲜食
	南高丛	10		早熟; 果大; 低需冷量; 丰产; 外观品质和风味优良; 鲜食; 耐储存耐寒; 适用于机械采收
	未知	1		高品质, 零需冷量, 秘鲁热带地区筛选
德里斯科尔草莓公司 (Driscoll Strawberry Associates)	北高丛	1	5.4%, 15	晚熟; 鲜食
	南高丛	14		早熟至晚熟; 果大, 硬, 甜; 丰产; 极低需冷量; 收获季节很长; 耐贮藏; 鲜食
北卡罗来纳州立大学 (North Carolina State University)	南高丛	4	4.6%, 13	早中熟-中晚熟; 果小到中; 鲜食; 适合手工或机械收获;
	未知	4		果大; 硬; 果浅蓝色至黑蓝色; 风味优良; 耐储存; 机械采收
	兔眼	5		中晚熟; 果大; 香; 五倍体 (2n=5x=60) 品种, 每个浆果平均不到 1 个充分发展的种子; 果实芳香; 丰产; 适应性强; 鲜食; 适于手工或机械采收
秋溪农场和洛厄尔苗圃 (Fall Creek Farm & Nursery)	北高丛	5	4.3%, 12	早中熟至中熟; 耐高寒; 丰产; 适合鲜食或加工, 庭院种植
	南高丛	2		早中熟至中熟; 果大; 鲜食
	兔眼	1		晚熟; 果实风味极好
	观赏	4		耐寒; 叶片会随季节的变化而变化; 美化园林
佛罗里达大学和大西洋蓝莓 (Univ. of Florida and Atlantic Blue Blueberry SL)	未知	11	3.9%, 11	早熟至晚熟; 果大; 甜; 芳香; 常绿; 机械采收
澳大利亚和佛罗里达基金会种子生产商 (Australia and Florida Foundation Seed Producers)	南高丛	9	3.9%, 11	晚熟; 果品优良; 低需冷量; 鲜食; 家庭花园
	观赏	2		早中熟至晚熟; 果大; 常绿; 鲜食; 可用于家庭花园
德里斯科尔公司 (Driscoll's)	北高丛	1	3.2%, 9	中晚熟; 果实品质优; 高需冷量
	南高丛	4		低需冷量; 常绿; 适合于低纬度地区种植
	未知	4		早熟至中熟; 果大, 甜; 丰产; 中等需冷量; 耐储存
佛罗里达基金会种子生产商 (Florida Foundation Seed Producers)	南高丛	7	2.5%, 7	早中熟; 株型小; 果极硬; 极低需冷量; 常绿; 鲜食
北卡罗来纳州海恩城堡 (North Carolina State Castle Hayne)	南高丛	6	2.1%, 6	早熟至中熟; 果小-大; 色好; 硬; 有香气; 丰产; 鲜食; 低需冷量 400h
马里兰州贝尔茨维尔 (Beltsville, Md)	兔眼	2	1.8%, 5	中熟至晚熟; 果中-大; 硬; 高产
	未知	3		
明尼苏达大学 (University of Minnesota)	未知	1	1.8%, 5	早熟; 果中; 亮蓝色; 果蒂痕极小; 风味极好
	半高丛	4		早中熟至中晚熟; 果大; 硬; 甜; 果粉红色; 自花授粉; 耐寒
佛罗里达大学、盖恩斯维尔 (University of Florida, Gainesville)	南高丛	4	1.8%, 5	果大; 硬; 深蓝色; 果蒂痕好; 风味佳; 低需冷量;
	兔眼	1		中熟; 果大; 浅蓝色; 果品优良; 风味极佳
美国农业部和新泽西农业实验站 (USDA and the New Jersey Agricultural Experiment Station)	未知	4	1.4%, 4	中晚熟; 果中; 硬; 甜; 风味极好
佛罗里达盖恩斯维尔 (Florida Gainesville)	南高丛	1	1.4%, 4	果: 小到中等; 浅蓝色; 极硬; 鲜食; 加工; 机械采收
	兔眼	2		果大; 浅蓝色; 硬; 风味好; 机械采收
	未知	1		晚熟, 果浅蓝色; 硬; 风味好; 机械采收
密歇根州立大学 (Michigan State University)	北高丛	4	1.4%, 4	中熟至中晚熟; 丰产; 耐储存; 耐寒; 鲜食
佛罗里达农业实验站 (Florida Agricultural Experiment Station)	南高丛	4	1.4%, 4	早熟; 果大; 高产; 浅蓝色果色极佳; 低需冷量
乔治亚州农业实验站、美国农业部 (University of Georgia Agricultural Experiment Station and USDA-ARS)	南高丛	2	1.4%, 4	早熟-早中熟
	兔眼	2		六倍体; 观赏; 鲜食
乔治亚大学和美国农业部 (Univ. of Georgia and A. D. Draper, USDA)	南高丛	1	1.1%, 3	中熟; 家庭景观
	兔眼	2		晚熟; 果大; 硬; 风味好
康拉德派尔公司 (Conrad-Pyle Company)	观赏	3	1.1%, 3	小果; 黑色; 个别有特殊味道; 适合吊篮式栽培
俄勒冈州蓝莓农场和苗圃 (Oregon Blueberry Farms and Nursery)	北高丛	3	1.1%, 3	中熟; 果极硬; 丰产; 鲜食或加工
阿肯色大学农业学部 (University of Arkansas Division of Agriculture)	南高丛	1	0.7%, 2	果实甜香; 浅蓝色带白色蜡花; 耐储存
	未知	1		果大; 亮蓝色; 硬; 风味好
密西西比波普勒维尔 (Mississippi Poplarville)	南高丛	2	0.7%, 2	早熟; 果实: 色泽、硬度、疤痕、风味好; 低需冷量
北卡罗来纳州 (North Carolina State)	南高丛	1	0.7%, 2	早熟; 色泽好; 味道香
	兔眼	1		果大; 生长旺盛
瑞典大学 (The Swedish Univ.)	半高丛	2	0.7%, 2	耐寒; 果小; 硬; 风味好
密歇根州大章克申 (Michigan State Grand Junction)	未知	2	0.7%, 2	晚熟至极晚熟; 果中-大; 硬; 粉蓝色; 风味佳; 耐储存, 耐寒
新泽西州韦茅斯 (NJ Weymouth)	未知	2	0.7%, 2	早熟至晚熟; 果中; 硬; 色好; 果浅蓝色; 耐运输
北卡罗来纳州立大学和美国农业部 (North Carolina State Univ. and USDA)	南高丛	1	0.4%, 1	晚熟; 自结果实; 果大; 硬; 味好
新泽西州和北卡罗来纳州立大学 (NJ and North Carolina State University)	南高丛	1	0.4%, 1	早熟; 产量等于或优于奥尼尔
哈特曼苗圃 (Hartmann's Nursery)	南高丛	1	0.4%, 1	低需冷量

园艺作物研究小组 (Horticultural Crops Research Unit)	观赏	1	0.4%, 1	果实中小而紧凑; 叶有光泽且深绿
佛罗里达州米卡诺皮 (Micanopy)	观赏	1	0.4%, 1	叶形奇特
佛罗里达州中央 (Central FL)	观赏	1	0.4%, 1	花; 叶芽粉色
佛罗里达州韦伯 (Weber Genetics)	南高丛	1	0.4%, 1	大果; 低需冷量; 丰产
佛罗里达州霍桑 (Hawthorne)	观赏	1	0.4%, 1	叶片光滑紧凑
埃玛布里斯格苗圃 (Briggs Nursery, Elma)	观赏	1	0.4%, 1	北高丛; 幼叶紫色
北卡罗来纳州怀特莱尔 (North Carolina State White Lake)	南高丛	1	0.4%, 1	早中熟; 果硬; 风味佳
北卡罗来纳州塞普斯溪 (North Carolina State Cypress Creek)	未知	1	0.4%, 1	中熟; 果极大
苏明达州贝克 (Becker Minnesota)	未知	1	0.4%, 1	耐寒; 高产
美国农业部小型水果研究站 (USDA Small Fruit Research Station)	南高丛	1	0.4%, 1	生长旺盛; 高产
威斯康星州亚当斯县 (Adams County, Wis)	半高丛	1	0.4%, 1	高产
新罕布什州 (New Hampshire)	未知	1	0.4%, 1	耐寒
法兰克福因州 (Frankfort, Maine)	矮丛	1	0.4%, 1	高产
阿肯色州大学 (University of Arkansas)	北高丛	1	0.4%, 1	早中熟; 有独特的味道; 适合家庭花园种植
美国农业部、新泽西州查特斯沃斯庄园 (USDA-ARS, Chatsworth, NJ)	北高丛	1	0.4%, 1	中熟; 果实覆盆子色; 可烹饪和鲜食
新泽西州查茨沃斯 (Chatsworth, NJ)	未知	1	0.4%, 1	果小; 硬
乔治亚大学、农业与环境科学学院、农业实验站 (University of Georgia, College of Agricultural and Environmental Sciences and Agricultural Experiment Station)	南高丛	1	0.4%, 1	早熟; 果极硬, 风味佳; 发育期短
乔治亚州蒂夫顿的沿海平原实验站 (Coastal Plain Experiment Station in Tifton Ga)	兔眼	1	0.4%, 1	早熟, 果中; 硬; 味佳; 机械采收

1.1.2 加拿大育种阶段性成果 加拿大 1991-2022 年培育蓝莓品种共 6 个 (表 2), 培育公司为肯特维尔研究中心 (Kentville Research Centre)、加拿大农业和农业食品部 (Agriculture and Agri-Food Canada)、西杜桑斯苗圃 (Sidhu Sons Nursery), 主要育种目标为大果、高需冷量以及丰产。

表 2 2002-2022 年美国农业部 (USDA-ARS) 公布的加拿大蓝莓新品种概况

Table 2 Overview of New Blueberry Varieties Released by the USDA-ARS from 2002 to 2022 in Canada

培育公司/基地/人	品种 (年份)	品种类型	品种特征
肯特维尔研究中心 (Kentville Research Centre)	Cumberland (2002)	矮丛	高产; 风味极佳
	Fundy (2002)	矮丛	大果; 生长旺盛
加拿大农业和农业食品部 (Agriculture and Agri-Food Canada)	Novablue (2006)	矮丛	狭叶蓝莓 (<i>V. angustifolium</i>); 果大、硬、浅蓝色、风味好; 机械收割
西杜桑斯苗圃 (Sidhu Sons Nursery)	Vacsid1 (Scarlet Ovation) (2018)	观赏	常绿越桔, 鲜红色嫩叶
	Vacsid15 (2022)	南高丛	早中熟; 中到大果; 需冷量高; 丰产
	Vacsid22 (2022)	南高丛	早熟; 大果; 需冷量高; 丰产

1.2 欧洲：西班牙、罗马尼亚、拉脱维亚、荷兰

欧洲地区主要育种国家有西班牙、罗马尼亚、拉脱维亚和荷兰 (表 3)。2022 年, 西班牙的纳瓦拉植物股份有限公司 (Plantas de Navarra, S.A.) 发布了 6 个南高丛蓝莓新品种, 其育种目标主要是适应当地地中海气候, 特征包括极早熟至早熟、极丰产, 对冷量的需求低于 200 小时。罗马尼亚在 2012 年由罗马尼亚皮特什蒂水果研究所 (Research Institute for Fruit Growing Pitesti, Romania by P. Mladin) 发布了 9 个北高丛蓝莓新品种, 该国家气候类型为典型的温带大陆性, 主要培育重点性状包括果实品质以及成熟期、产量、风味和适应性。拉脱维亚于 2014 年发布了两个兔眼蓝莓品种, 育种机构为拉脱维亚国家植物园 (National Botanic Garden Salaspils), 特征为中熟、果

大、高产、耐寒，抗炭疽病和火疫病。2022 年，荷兰埃德芬的 M.S.Hoogenraad 发布了一个观赏性北高丛蓝莓品种 Hoogi045（弗拉明戈 Flamingo），其特点为果实较小，具有鲜粉红色、橙红色和绿色的嫩叶。

表 3 2012-2022 年美国农业部（USDA-ARS）公布的欧洲国家蓝莓新品种概况

Table 3 Overview of New Blueberry Varieties Released by the USDA-ARS from 2012 to 2022 in European countries

国家	培育公司/基地/人	品种类型	品种数量	品种特征
西班牙（6）	纳瓦拉植物股份有限公司（Plantas de Navarra,S.A.）	南高丛	6（2022）	极早熟至早熟，极丰产，低需冷量<200h
罗马尼亚（9）	罗马尼亚皮特什蒂水果研究所（Research Institute for Fruit Growing Piesti, Romania by P.Mladin）	北高丛	9（2012）	早熟至晚熟；迪丽莎（Delicia）风味佳香气宜人；萨菲尔（Safir）适应性强
拉脱维亚（2）	拉脱维亚国家植物园（National Botanic Garden, Salaspils）	兔眼	2（2014）	中熟；果大；高产；耐寒；抗炭疽病和火疫病
荷兰（1）	M.S. Hoogenraad, Edeveen	观赏	1（2022）	北高丛；果小；嫩叶鲜粉红色，橙红色和绿色

1.3 西太平洋地区（亚太）：中国、日本、澳大利亚、新西兰

中国蓝莓产业起源于 2000 年，吉林农业大学小浆果研究所与青岛杰诚食品公司合作在山东省胶南建立了一处 10hm² 的北高丛蓝莓基地。2001 年江苏省中国科学院植物研究所协助贵州省麻江建立了一处 8hm² 的兔眼蓝莓基地，标志着中国蓝莓产业化的初步发展^[32]。2006 年中国蓝莓产业迎来蓬勃发展，截至 2020 年底，中国蓝莓栽培面积达 6.64 万 hm²，总产量 34.72 万 t，鲜果产量 23.47 万 t。中国有 7 个省份栽培面积超过 4000hm²^[33]。

据中国林草植物新品种保护网（<http://cnvpv.flashfox.tech/>）统计，2013 年起，中国开始蓝莓新品种权的发布，陆续发布了兴安 1 号（2013 年）、蓝夏（2015 年）、早丰和晚丰（2016 年）、超越 1 号（2017 年）。2018 年至 2022 年，中国在美国农业部（USDA-ARS）公布 41 个蓝莓新品种（表 4）。2022 年发布多达 25 个蓝莓新品种，占当年蓝莓新品种发布的 26%^[24]。中国蓝莓育种贡献最大的公司是大连森茂现代农业有限公司，该公司与大连大学联合培育发布的蓝莓品种共 29 个，占中国发布所有品种的 70.7%。

中国培育的蓝莓品种有北高丛 32 个、南高丛 7 个、观赏和半高丛各 1 个，育种目标在果品方面较为一致，均以果实大且硬、果蒂痕好、风味佳，可鲜食为主。北方地区主要开发早熟和晚熟、抗寒性强的蓝莓，南部地区培育中早熟、适应能力强且抗高温的蓝莓品种^[28]。北高丛蓝莓育种机构有大连森茂现代农业有限公司、大连大学、吉林农业大学、日照禾沃农业发展公司、大连普世蓝农业科技有限公司。北高丛蓝莓培育的性状一是成熟期，早熟、中熟和晚熟均有相应品种的培育，二是适合鲜食市场，育种学家们更重视果实的风味、耐储存且适合机械采收。南高丛蓝莓新品种育种公司主要有大连大学和大连森茂现代农业有限公司联合培育、江苏省中国科学院植物研究所，育种目标主要为适应性、早熟、低需冷量。2022 年，发布的观赏性蓝莓新品种猎艳（Flame）和半高丛蓝莓新品种胜美（Bestmaddon），预示着我国蓝莓新品种选育方向逐渐多元化。随着国际蓝莓市场的不断发展壮大，各种性状优良的蓝莓新品种层出不穷。为了满足国际市场的需求，我国对培育的蓝莓新品种提出了更为严格的要求，要求其品质更加优良。这些新品种果实极大，果穗紧密，果粉厚，口感佳，硬度大，成熟期一致，耐储存并且适宜串状采摘。同时，育种专家充分利用我国丰富的野生越桔属资源，根据其果型小、成熟期一致、高糖低酸、富含花青素且丰产等特点，成功培育出适宜机械采摘和加工的新蓝莓品种。这也是如今我国蓝莓育种的趋势之一^{—[22,28,34,35]}。

2010 年起，日本开始引进国外的优良蓝莓品种，并展开了蓝莓育种工作，至今共培育出 10 个蓝莓新品种（表 4）。其中 9 个均为北高丛蓝莓，由群马园艺实验站（Gunma Horticultural Experiment Station）、长野县中川村果树苗圃（Fruit Tree Nurseries, Komacihen Co.）、日本良山株式会社（Nippon Ryokusan Co. Japan）各培育 3 个。其育

种目标主要为早熟或晚熟、果实大、品质优、适合鲜食或加工。此外，还有 1 个兔眼蓝莓是由东京大都会的 NerimaWard（Nerima Ward Tokyo Metropolis）培育，其主要性状为果实大且成熟期极晚。

2016 年澳大利亚开始蓝莓育种工作，培育出 46 个高丛蓝莓品种（表 4）。澳大利亚西部的主要育种人是 V.D.A.Mazzardis，澳大利亚东部的主要育种公司是位于新南威尔士的蓝山果园（Mountain Blue Orchard）。澳大利亚西部培育未知高丛 28 个，其特征均为极早熟至早熟，果实大到极大，明确适合西澳大利亚种植。新南威尔士州地处温带，属亚热带季风性湿润气候，蓝山果园培育的新品种都为常绿的南高丛类型，成熟期早中熟和晚熟，果实大到极大并具有硬度硬、味道香、口感脆的特点，植株需冷量均较低。

新西兰在 20 世纪 90 年代开始进行蓝莓新品种的引进栽培与育种，共培育 28 个蓝莓新品种（表 4）。育种公司主要有新西兰园艺和食品研究所和新西兰汉密尔顿研究中心。主要培育的类型有北高丛、南高丛和兔眼。在 2014 年以前，新西兰的育种目标一直集中于兔眼蓝莓，共培育 12 个品种，培育目标由晚熟演变为早中熟，果品优良且耐储存，丰产。但由于兔眼蓝莓果实种子多、口感不佳等问题，逐渐不受消费者欢迎，因此目标转向于庭院观赏，培育出观赏品种如德米尔（Demure）和玛瑙（Onyx）。随着各国蓝莓产业的发展，兔眼蓝莓的市场需求逐渐减少。包括美国在内的其他国家的兔眼蓝莓育种数量也相应减少^[36]。2014-2018 年，新西兰培育了南高丛蓝莓和北高丛蓝莓各 6 个。南高丛蓝莓培性性状为早中熟，果实大到极大，丰产且需冷量>1000h；北高丛蓝莓培育性状为中晚熟，果实大，丰产，需冷量高，适用于花园种植。

表 4 1997-2022 年美国农业部（USDA-ARS）公布的亚太国家蓝莓新品种概况

Table 4 Overview of New Blueberry Varieties Released by the USDA-ARS from 1997 to 2022 in Asia-Pacific countries

国家	培育公司/基地/人	品种类型	品种数量（发表年份）	品种特征
中国 (41)	大连森茂现代农业有限公司	北高丛	14（2018、2020、2022）	早熟至中晚熟；鲜食
		南高丛	1（2022）	早熟；果中；机械采收；鲜食
		半高丛	1（2022）	早熟；果中、硬；可串采；鲜食
		观赏	1（2022）	早熟；极小果且圆，黄色和红色；观赏性盆栽景观
	大连大学、大连森茂现代农业有限公司	北高丛	8（2018、2020、2022）	早熟至中晚熟；丰产；鲜食
		南高丛	4（2022）	早熟；鲜食；适合机械采收
	吉林农业大学	北高丛	4（2022）	风味佳；鲜食
	日照禾沃农业发展公司	北高丛	3（2022）	风味好；鲜食；耐储存；适合机械采收
	大连普世蓝农业科技有限公司	北高丛	2（2020）	早熟至中熟；鲜食
	江苏省及中国科学院 安徽省南岭县	南高丛	2（2018）	早中熟
日本 (10)	群马园艺实验站（Gunma Horticultural Experiment Station） 长野县中川村（Komachi）公司果树苗圃（Fruit Tree Nurseries, Komachi Co.）	北高丛	3（2010）	大果，品质优良；鲜食
		北高丛	3（2014）	早熟或晚熟
	日本良山株式会社（Nippon Ryokusan Co Japan）	北高丛	3（2020）	适宜鲜果和果品加工市场
	东京大都会（Nerima Ward, Tokyo Metropolis）	兔眼	1（2014）	极晚熟；大果
澳大利 亚 (46)	V.D.A. Mazzardis	未知高丛	28（2016、2018、2020、2022）	极早熟至早熟，中熟；大-极大果；适合西澳 大利亚
	蓝山果园（Mountain Blue Orchard）	南高丛	14（2016、2018、2020、2022）	早熟至早中熟；果大；硬；较低需冷量；常 绿
		北高丛	1（2022）	晚熟；果硬；风味好
	Mountain Blue High Chill	未知	3（2022）	极早熟-中熟；中-大果；硬；风味好
		北高丛	2（2012）	早中熟；果大；硬；高产
新西兰 (28)	新西兰植物与食品研究有限公司、新西兰汉密尔顿研 究中心联合培育	南高丛	2（2012）	早熟至早中熟
		兔眼	8（2012）	早中熟至中熟；每年花 2-3 次观赏
		未知	3（1997）	果极大；颜色和风味好
		北高丛	2（2014）	中熟至晚熟；花园
	新西兰植物和食品研究所、德国浆果公司（Wilhelm Dierking）	南高丛	1（2014）	早中熟
		北高丛	1（2010）	适合家庭花园
	汉密尔顿研究中心的植物和食品研究（Plant & Food Research at the Ruakura Research Centre）	未知	1（2010）	果小；观赏；多花
		兔眼	1（2010）	晚熟；大果
	新西兰植物和食品研究所（The New Zealand Institute for Plant and Food Research）	北高丛	1（2022）	中晚熟；大果；高产；需冷量>1000h
		南高丛	2（2022）	中熟；极大果；高产；需冷量>1000h
	新西兰园艺和食品研究所（Horticulture and Food Research Institute of New Zealand）	兔眼	1（2014）	中熟；出众品质
		未知	1（2018）	果大；扁圆形；甜而脆
		兔眼	2（2002）	晚熟；高产；耐储存

2 国外品种在中国授权情况

截至 2024 年 5 月 17 日，已有超过 25 家跨国企业在中国投资并进行蓝莓生产与销售。这些企业以鲜食市场为目标，运用从本土带来的自主蓝莓栽培模式与技术进行规模化种植，并在我国申请蓝莓品种专利，形成垄断性蓝莓产业链。随着金融资本和国内工商资本介入，跨国企业在中国蓝莓市场占比迅速增长。外企拥有专利品种和主导鲜食市场的双重垄断地位，促使中国开始着手培育具有自主知识产权的蓝莓新品种，以增强国内蓝莓市场的竞争力。

据中国林草植物新品种保护网 (<http://cnpvp.flashfox.tech/>) 统计，截至到 2024 年 5 月 17 日，有中国、美国、西班牙、澳大利亚、日本在我国申请新品种权和授权，申请新品种达 474 项，授权新品种达 140 项。其中，中国申请新品种数量达到 329 个，占有申请新品种数量的 69%，已有 87 个获得新品种授权，占有授权新品种的 62%。美国申请的蓝莓品种共有 81 个，占有申请新品种数量的 17%，其中 35 个获得了新品种授权，占有授权新品种的 25%。澳大利亚申请的蓝莓品种共有 11 个，占有申请新品种数量的 2.3%，其中 13 个获得了新品种授权，占有授权新品种的 9.3%。西班牙申请的蓝莓品种共有 6 个，占有申请新品种数量的 1.3%，其中 5 个获得了新品种授权，占有授权新品种的 3.6%。日本申请的蓝莓品种有 3 个，占有申请新品种数量的 0.6%，目前还未获得新品种授权。申请的蓝莓新品种需要经过栽培并观察性状稳定性，才能获得新品种授权，申请和授权时间一般在 1~5 年。

截至目前，中国申请蓝莓新品种权的机构共 58 家，已经拥有新品种授权的机构有 22 家。申请新品种数量和授权新品种的数量最高的机构是大连森茂现代农业有限公司，其申请新品种数量达到 78 个，授权已有 26 项。其次是大连大学与大连森茂现代农业有限公司联合培育申请的新品种有 15 个，授权已有 19 项。中国申请新品种企业排名第三的是大连大学和大连普世蓝农业科技有限公司，各有 9 个品种，其中大连普世蓝农业科技有限公司目前拥有新品种授权 5 项。截至目前，中国其他蓝莓育种机构申请的新品种和授权的新品种均有 1~4 项（图 1）。

美国在中国申请蓝莓新品种权数量居于第二，美国秋溪农场苗圃有限公司（Fall Creek Farm and Nursery, Inc. USA），共申请新品种 28 个，其中 11 个获得新品种授权；其次为德瑞斯克公司（Driscoll's Inc.），共申请新品种 14 个，其中 11 个获得新品种授权；第三是佛罗里达基金种业公司（Florida Foundation Seed Producers Inc. USA），共申请新品种 14 个，其中 8 个获得新品种授权。澳大利亚山蓝色果园企业有限公司（Mountain Blue Orchards Pty Ltd.）培育申请新品种 15 个，其中 13 个获得新品种授权；下一代股份有限公司（Next Progeny Pty Ltd.）申请新品种 19 个，目前尚未获得新品种授权；2019 年比萨贸易有限公司（Bisa Trading Pty Ltd.）申请新品种 2 个，2021 年普卢努斯皮尔斯卡有限公司（Prunus Persica Pty Ltd.）和比萨贸易有限公司（Bisa Trading Pty Ltd.）联合申请新品种 3 个，尚未获得新品种授权。西班牙纳瓦拉植物股份有限公司（Plantas de Navarra, S.A.）2019 年申请新品种 6 个，目前已经有 5 个品种获得了新品种授权。日本绿产株式会社 2017 年申请新品种 3 个，目前尚未获得新品种授权。

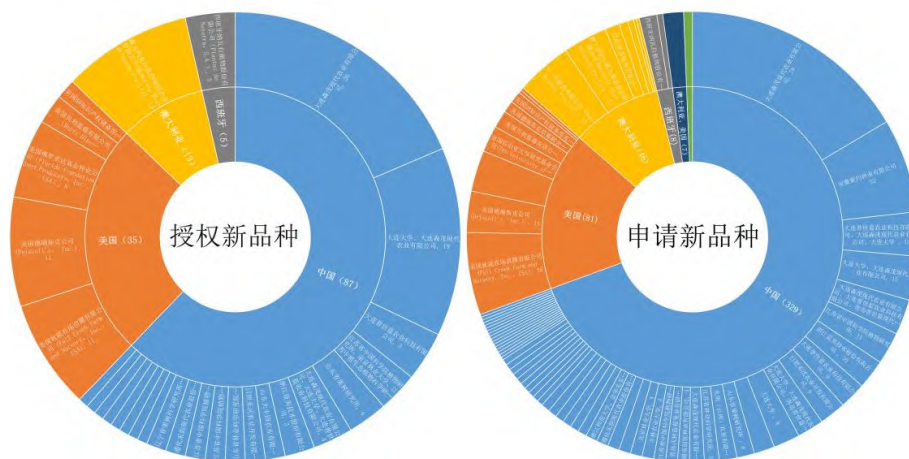


图 1 中国林草植物新品种保护网公布蓝莓新品种

Fig. 1 New blueberry varieties by the National Forestry and Grassland Administration

3 世界蓝莓品种育种趋势

蓝莓因其独特的营养保健价值，近 100 年迅速兴起，目前全世界蓝莓的种植面积已经在小浆果中跃居第 1 位^[24]。蓝莓在 20 世纪初从北美传播到世界各地。20 世纪 30 年代末到 80 年代初，各个国家的育种学家进行培育和筛选能够适应本土种植且果实品质、抗逆性优良的蓝莓新品种，品种发布数量逐年递增，世界蓝莓产业蓬勃兴起。在 20 世纪 80 年代，中国引进了来自美国的优良蓝莓品种进行栽培，种植面积稳步增加，中国的蓝莓产业发展前景十分广阔。最初蓝莓的育种目标专注于培育果实品质优良、口感好、风味浓郁、果色良好、果形饱满的食用蓝莓品种。随着蓝莓种植业的发展，针对六大蓝莓类型（北高丛蓝莓、南高丛蓝莓、半高丛蓝莓、矮丛蓝莓、兔眼蓝莓和观赏性蓝莓）的育种目标也各不相同。

3.1 北高丛蓝莓

北高丛蓝莓是最早开始培育的蓝莓品种，创始品种是 Coville 在 1908 年从野生越桔中选育出第一个高丛蓝莓品种布鲁克斯（Brooks）。在 1937-1959 年间，后人利用 Coville 留下的 68000 杂种实生苗选育出了多个品种。1937 年，美国农业部的 Darrow 与著名分类学家 Camp 进行了大规模的蓝莓种间杂交试验，为培育优良品种奠定了基础^[37]。北高丛蓝莓的生长高度可达 2 米或更高，树势呈直立或半直立，拥有四倍体野生伞房花越桔（*V.corymbosum*）和狭叶越桔（*V.angustifolium*）的遗传背景^[38]。为了降低北高丛蓝莓需冷量，缩短休眠期，提高植株耐旱、耐热等适应性，融入了南部温暖地区生长的常绿越桔（*V.darrowii*）、兔眼越桔（*V.ashei*）、康斯越桔（*V.constablaei*）和小穗越桔（*V.tenellum*）的基因，但占比很低^[39-43]。北高丛蓝莓是蓝莓育种的主要类型，但由于其遗传背景较为复杂且狭窄，育种家们不断通过杂交和回交以求改善其性状。

目前，北高丛蓝莓是全球栽培最广泛的蓝莓类型之一^[44]，多个国家进行育种工作，包括北美的美国，亚太地区的中国、日本、澳大利亚和新西兰，以及欧洲的罗马尼亚等。主要的育种机构包括美国的美国农业部、密歇根州的贝利蓝莓公司、俄勒冈州的秋溪农场和洛厄尔苗圃、加州的德瑞斯克公司，中国的大连森茂现代农业有限公司、大连普世蓝农业科技有限公司和吉林农业大学，以及新西兰的园艺和食品研究所等。1991-2010 年北高丛蓝莓育种趋势主要表现在成熟期早熟到中熟，果实大且硬，2012-2022 年北高丛蓝莓栽培数量增加，育种的目标主要集中在成熟期早熟、果实极大且极硬、果实丰产、适合鲜食、机械采收和手工采收等方面（图 2）。

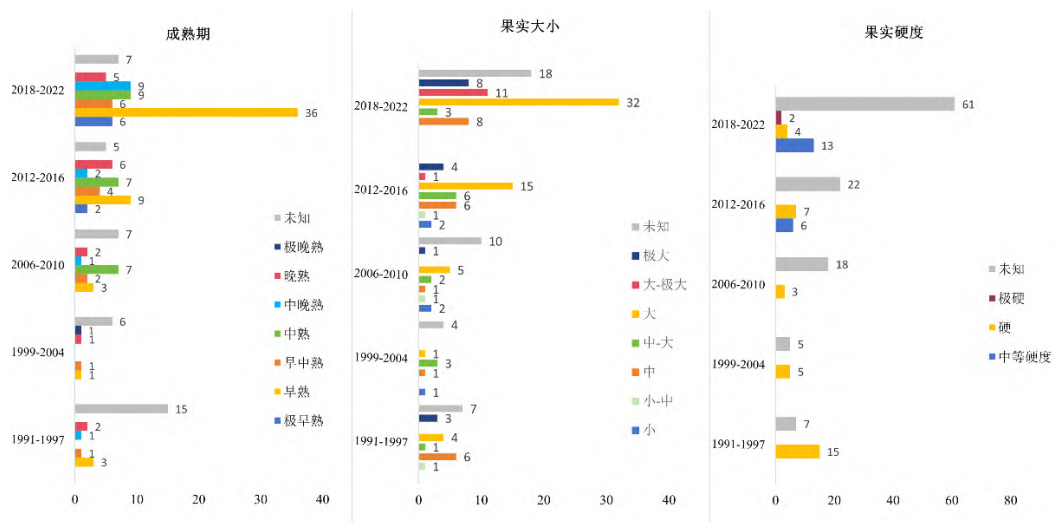


图 2 北高丛蓝莓性状趋势图

Fig. 2 Trend chart of blueberry traits in northern highbush

3.2 南高丛蓝莓

南高丛蓝莓的培育始于 20 世纪 80 年代，是由北高丛蓝莓与野生越桔人工培育出的一个全新的品系。为了适应美国东南部低纬度地区的温暖湿润环境，Sharp 和 Darrow 利用来自美国佐治亚南部、佛罗里达、田纳西、墨西哥湾沿岸的常绿越桔共同培育出第一批南高丛蓝莓品种 夏普蓝 (Sharpblue)、佛罗达蓝 (Flordablue) 等^[26,45]。早期育种目标是获得树势强的早熟品种，提高抗病性，并具有更晚的花期，以预防美国东南部的晚春花簇冻害。由于常绿越桔基因的影响，许多南高丛蓝莓品种可以常绿并能在暖冬气候地区避免冬季和早春的休眠，从而延长收获季节^[46,47]。目前培育出的南高丛蓝莓品种几乎都含有常绿越桔的基因。后来，育种家们将常绿越桔与美国东南部的兔眼越桔和小穗越桔等野生越桔结合，培育出适应亚热带地区种植的南高丛蓝莓新品种，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^[29,36,48,49]。

南高丛蓝莓育种工作已经在美国、澳大利亚、西班牙、新西兰和中国等国家开展。育种公司主要有美国的美国农业部、佛罗里达大学、佛罗里达基金会种子生产公司、乔治亚大学、贝利蓝莓公司、密歇根州立大学、德里斯科尔草莓公司以及福尔克里克农场和苗圃，西班牙的纳瓦拉植物股份有限公司，澳大利亚的蓝山果园，新西兰的新西兰园艺和食品研究所以及中国的大连森茂现代农业有限公司、江苏省中国科学院植物演技所等单位。目前南高丛蓝莓育种是世界蓝莓育种的一大热点，1991-2010 年培育的趋势主要为早熟品种，果实大小为大果。随着南高丛蓝莓品种育种数量的增多，2012-2022 年南高丛蓝莓成熟期为中晚熟、晚熟。果实大小主要为大-极大，果实硬度硬且极硬（图 3）。

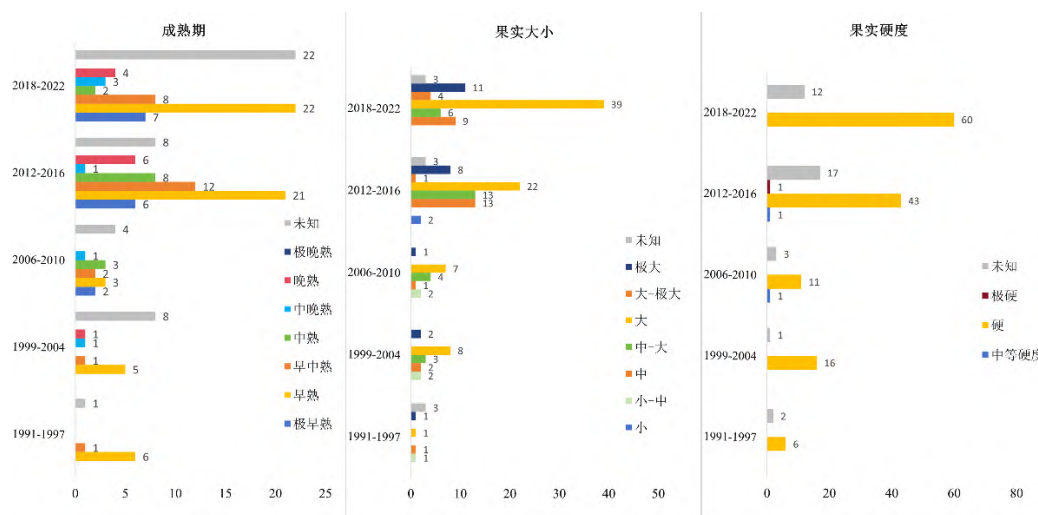


图 3 南高丛蓝莓性状趋势图

Fig. 3 Trend chart of blueberry traits in Southern Highbush

3.3 兔眼蓝莓

兔眼蓝莓为六倍体，原生树体高大，在野生状态下可生长至 10 米，但栽培时通常将其高度控制在 2~4 米。兔眼蓝莓耐湿热，抗寒力差，对土壤要求不严格，其种子大且多，具有粗砂的口感。目前开发的兔眼蓝莓品种近 90% 都源于早年野生兔眼越桔。1940 年，美国农业部的 Darrow、佐治亚农业试验站的 Woodard 以及北卡罗来纳的 Morrow 进行了兔眼蓝莓的杂交育种研究^[46]，融入了 9.37% 的康斯越桔基因，提高兔眼蓝莓晚开花、抗寒和果实口感，先后培育出优良兔眼蓝莓品种顶峰 (Climax)、梯芙蓝 (Tifblue) 等。兔眼蓝莓的早期育种目标是延长成熟期，提高果实大小和质量，降低果实因下雨而开裂的敏感性，提高抗病和耐贮性^[31]。兔眼蓝莓最初由美国进行培育，20 世纪 80 年代由新西兰育种学家开始选育，于 2012 年公布了兔眼蓝莓新品种，后期欧洲的拉脱维亚和亚太地区的日本在 2014 年各发布 1 个。

兔眼蓝莓主要的育种公司有美国的美国农业部和乔治亚大学，新西兰的新西兰园艺和食品研究所和新西兰植物与食品研究公司。1991-2010 年兔眼蓝莓育种性状成熟期主要集中在晚熟，果实大小为中果和大果，2012-2022 年兔眼蓝莓成熟期逐渐变为中熟和中晚熟，果实大小由大果变为极大果，果实硬度硬 (图 4)。开发兔眼蓝莓新品种在 2012 年成为众多蓝莓育种者重要的育种目标，育种数量仅次于北高丛和南高丛蓝莓，主要目标依然是延长成熟期，抢占鲜果市场的空档期，满足消费者多样化需求。2016 年，由于兔眼蓝莓果实较小且种子多而大导致口感较差，这些特性很难改善而造成市场需求量逐渐减少，育种数量急剧减少。但 2016 年北卡罗莱纳州立大学培育的五倍体 ($2n=5x=60$) 无籽蓝莓新品种海恩兔 (Heintooga) 具有中晚熟，果实丰硕芳香，每个浆果具有平均不到 1 个完整的种子，该品种的发布对于兔眼蓝莓新品种的选育工作具有重要意义^[34]。

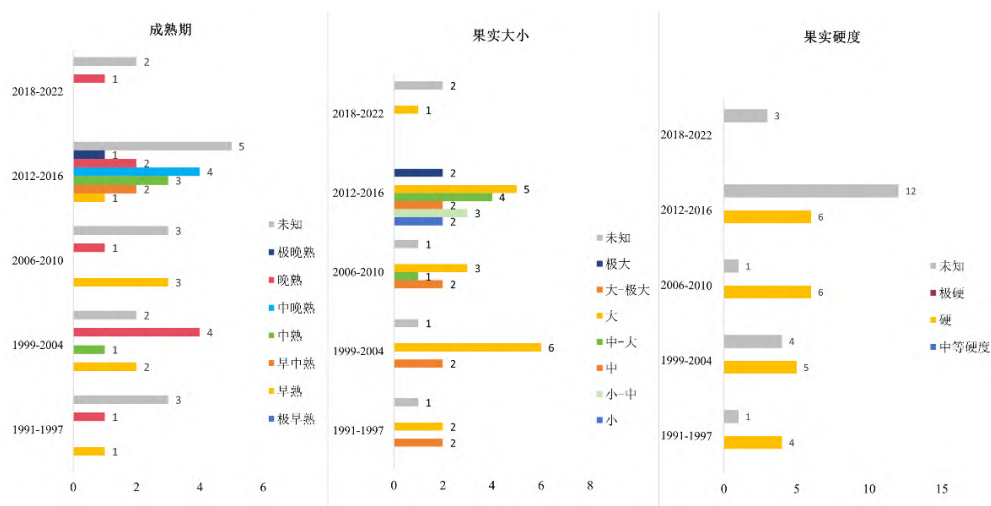


图 4 兔眼蓝莓性状趋势图

Fig. 4 Rabbiteye blueberry trait trend chart

3.4 半高丛蓝莓

半高丛蓝莓是高丛蓝莓与矮丛蓝莓杂交或回交后的产物^[50]。它的树高通常在 50~100cm 之间，果实大小适中，抗寒能力强，-35℃的环境下仍能存活。20 世纪 50 年代到 60 年代，密歇根州立大学的 Johnson 通过高丛蓝莓与狭叶越桔 (*V.angustifolium*) 进行杂交来改善高丛蓝莓的抗寒性，培育出著名的半高丛蓝莓品种“北陆 (Northland)”。1990 年，明尼苏达大学的 Hancock 培育出北蓝 (Northblue)、北空 (Northsky) 等半高丛蓝莓品种^[51]。Childs 则通过将耐旱矮丛蓝莓和高原矮越桔 (*V.pallidum*) 的四倍体中间类型与和谐 (Concord) 杂交获得 奥纳蓝 (Omablue) 品种。与北高丛蓝莓相比，半高丛蓝莓的抗寒性更强，冬季积雪能够覆盖植株，其花芽可免受冻害。虽然半高丛蓝莓的果实大小和品质不如高丛蓝莓，但比矮丛蓝莓更大，产量也更高^[4]，但在蓝莓鲜果市场上并不占优势。半高丛蓝莓的育种目标变化较小，主要是通过杂交选育果实大、品质好、树体相对较矮、能够适应北方寒冷地区栽培的品种。由于半高丛蓝莓的商业价值中等，种植区域较少，因此近年来有关其新品种开发的报道非常少，2016 年，美国的明尼苏达大学发布了一个半高丛蓝莓品种 MNPink1 (粉色爆米花 Pink Popcorn)，该品种早中熟，果实呈粉红色，自花授粉且耐寒；2022 年，中国的大连森茂现代农业有限公司发布了一个半高丛蓝莓品种胜美 (Bestmaddon)，该品种早熟，果实大小适中，较硬且可串采，适合鲜食市场。

3.5 矮丛蓝莓

矮丛蓝莓与一般蓝莓品种不同，矮丛蓝莓植株高度为 30~50cm，具有较强的抗旱和抗寒能力，可在-40℃的严寒地区生长^[44]。相较于其他蓝莓类型，矮丛蓝莓富含更多抗氧化物质，因此广泛应用于生产加工方面。矮丛蓝莓主要育种国家是美国和加拿大，主要从狭叶越桔中筛选出优良的野生杂交种。少量矮丛蓝莓品种通过种间杂交获得北方越桔 (*V.boreale*)、绒叶越桔 (*V.myrtilloides*)、伞房花越桔 (*V. corymbosum*) 和康斯越桔的基因^[52]。1909 年，美国农业部的 Coville 在新罕布什尔州的野生狭叶越桔中选育出了第一个矮丛蓝莓品种罗素 (Russell)，并通过各州农业试验站的联合育种发布了北塞奇威克 (NorthSedgewick) 和密西根矮丛 1 号 (Michigan Lowbush#1)^[53]。1975 年至 2006 年，加拿大农业部肯特维尔研究中心 (Kentville, NS) 相继培育出了适应当地种植的矮丛蓝莓品种坤蓝 (Cumberland)、芬蒂 (Fundy) 和诺威蓝 (Novablue) 等^[54-59]。矮丛蓝莓品种主要表现为成熟期早、树势强、果实较大且硬，风味优良，适合机械收割。矮丛蓝莓大多为美国和加拿大本土野生种，人工种植产量较低，

经济效益较差，因此其品种选育工作相对滞后，且育种国家较少。近年来，未有新的矮丛蓝莓品种发布。

3.6 观赏性蓝莓

随着各类型蓝莓新品种的增加，蓝莓产业鲜食市场和加工市场逐渐饱和，消费者对蓝莓的需求也在不断变化。2012 年美国率先开始研发观赏类型的蓝莓新品种，每两年推出 3~7 个新品种。2012 年由美国农业部推出用作观赏的两个南高丛蓝莓新品种基拉韦厄（Kilauea）和红扣（Red Button），以及一个兔眼蓝莓 T-885 夏夕（Summer Sunset）。2018 年，其他国家开始陆续进行选育。加拿大的西杜桑斯苗圃（Sidhu Sons Nursery）在 2018 年推出了 Vaccid1 (Scarlet Ovation)，这是一种常绿越桔，具有鲜红色嫩叶。2022 年，中国大连森茂现代农业有限公司培育出一个新品种猎艳（Flame），成熟期早，果极小（0.2g），通常为黄色或红色，可做观赏性盆栽景观。同年，荷兰推出了弗拉明戈（Flamingo），果小，嫩叶颜色丰富，有鲜粉红色，橙红色和绿色。观赏类蓝莓的包括南高丛蓝莓、北高丛蓝莓和兔眼蓝莓，其主要培育方向为多样化果实颜色、季节变化的嫩叶或老叶颜色、常绿特性以及适用于庭院盆栽和园林绿化。这些观赏蓝莓植株通常矮小紧凑，果实小，果皮颜色多样，果蒂痕小而干，果实口感好，质地较佳，耐旱、耐寒，对冷量需求较低^[22,28]。近十年来，观赏类蓝莓品种的选育数量不断增加，这表明蓝莓新品种的培育方向逐渐多元化，充分挖掘了蓝莓的潜在价值，拓宽了蓝莓产业和商用领域，培育出了具有观赏、生态及经济价值的蓝莓新品种。

4 世界蓝莓育种存在问题及对策

4.1 蓝莓种质资源

在早期，蓝莓的主要育种手段包括种间杂交育种、野生选种、实生选种和倍性育种。由于越桔属染色体倍数相同的种之间杂交成功，Pritt 等^[60]提出筛选并利用野生种的特殊优良性状，通过杂交将其基因导入到栽培品种中，从而改善栽培种的相应性状。全世界越桔属（Vaccinium）约有 450 个种，从北极圈到亚热带大陆和岛屿都有野生越桔分布^[61]。据统计，美国拥有 150 余种野生越桔属植物资源，目前已开发利用的越桔有 31 种，分属 8 个组，其中蓝浆果组（Cyanococcus）、红莓苔子组（Oxycoccus）、黑果越桔组（Myrtillus）、越桔组（Vitisidaea）和湿生越桔组（Vaccinium）的资源利用程度最高。在此基础上相继开发出蓝莓（blueberry）、蔓越桔（cranberry）和红豆（lingonberry）等小浆果品种^[62]。截至目前，北高丛蓝莓品种的遗传背景主要包含伞房花越桔、狭叶越桔、常绿越桔、兔眼越桔、康斯越桔和小穗越桔。其中，伞房花越桔和狭叶越桔是北高丛蓝莓主要基因源。南高丛蓝莓主要包含伞房花越桔、常绿越桔、兔眼越桔、狭叶越桔、康斯越桔、伊利越桔和小穗越桔等。其中，伞房花越桔和常绿越桔平均遗传贡献力比例较大。部分品种还含有二倍体伞房花越桔、绒叶越桔、佛罗里达常绿越桔、厚叶越桔等其他越桔基因。半高丛蓝莓品种主要含有狭叶越桔和伞房花越桔基因。部分品种还含有高原矮越桔、佛罗里达常绿越桔等其他越桔基因。兔眼蓝莓主要含有兔眼越桔和康斯越桔基因。矮丛蓝莓仅限于狭叶越桔，只有少量矮丛蓝莓品种通过种间杂交获得。育种学家利用杂交育种手段，将野生越桔资源基因融入，从而选育出大量的蓝莓品种。

目前利用极少数的野生越桔资源已培育出超过 400 个蓝莓品种。要进一步推动蓝莓产业的发展，世界各国需要借鉴美国在野生越桔属植物资源开发利用方面的经验，积极进行野生越桔属资源的收集和评价研究，重视不同种、属、组之间的杂交，加强对育种中间材料的储备。同时，需要开发并选育能够在各种种植环境中生长、具有

出色适应性和抗病性、果实品质优异且具有极高商业价值的新蓝莓品种。这将为丰富蓝莓品种资源打下坚实基础，推动全球蓝莓产业蓬勃发展。

4.2 蓝莓育种技术

目前，蓝莓育种仍然采用传统的杂交育种方式，但通常需要 7~8 年时间来挖掘优良种质，大约 15 年才能推出新品种^[63]。育种学家发现，由于大量的引种杂交，许多蓝莓品种在外部形态上难以准确鉴别，也无法确定品种间的亲缘关系，导致蓝莓生产中出现了同名异物或同物异名的现象。由于各个国家植物检疫和品种知识产权保护的限制，引进品种也渐渐出现了退化的趋势。因此，加强对现有蓝莓品种的遗传解析至关重要。随着现代分子生物学技术的进步，分子标记辅助育种技术的应用解决了蓝莓育种中的难题，这标志着蓝莓育种已经从传统的育种方法迈入了分子育种时代。基因组信息的分子设计育种以及转基因技术能大大缩短育种时间，节省人力和物力，并加速育种的进程。近年来，蓝莓新品种的发布数量节节攀升，在 2022 年有多达 96 个新品种问世。因此，开展常规杂交育种的同时结合现代生物技术开展的分子育种，能够进一步完善蓝莓育种体系，推动蓝莓产业的发展。

4.2.1 分子标记辅助育种 (MAS, molecular marker assisted breeding) 随着同工酶的概念的提出，科学家们广泛应用同工酶标记的多态性技术来鉴定高等植物的系统进化关系和进行遗传连锁分析。从 20 世纪 80 年代至 21 世纪初，很多学者采用同工酶标记技术研究二倍体蓝莓、四倍体蓝莓、六倍体蓝莓等原生越桔种的遗传方式和变异水平^[64-68]。虽然同工酶标记被广泛应用于研究果树的亲缘关系，但受限于酶多态位点数量，该标记在研究蓝莓等果树种间关系时存在明显限制。

20 世纪 80 年代，兴起了以 DNA 为基础的分子标记技术。其具有高精度、短周期、高多态性和较高稳定性，成为当前研究果树亲缘关系和遗传进化的常用方法。DNA 分子标记技术可以弥补和克服形态学鉴定以及同工酶、蛋白电泳鉴定中的许多缺陷和难题，在短暂的几十年内，该技术得到了迅速发展，目前已经出现了几十种分子标记技术。在蓝莓中前期应用较多的分子标记有 RAPD (Random amplified polymorphic DNA, 随机扩增多态性)^[69-72]、SRAP (Sequence Related Amplified Polymorphism, 相关序列扩增多态性)^[73-76]、ISSR (inter-simple sequence repeat, 简单重复序列区间扩增多态性)^[77-79]等。后期科学家发现，植物中的简单重复序列 SSR (simple sequence repeat, 简单重复序列) 标记在品种识别中能检测到的多态性位点多于其他分子标记方法。微卫星标记被广泛用于构建植物物种的遗传图谱。例如，Boches 等^[80,81]人利用越桔 EST 和基因组文库开发了 20 个 EST-SSR 和 8 个基因组 SSRs，成功分析了 69 种 *V. corymbosum* L. 的遗传多样性，包括 13 个野生品种和 56 个栽培种 (1 个半高灌品种、18 个南高灌和 37 个北高灌)；徐国辉^[82]等人利用 EST-SSR 分子标记对 8 份自然杂交蓝莓优良品系进行研究，并利用两对引物建立了供试品种的 DNA 指纹图谱；高雄梅等^[83]从 40 对 EST-SSR 引物中筛选多态性良好的引物组合，分析蓝莓的品种同时，构建了 30 个北高丛蓝莓栽培品种的指纹图谱；郭照东等^[84]人利用 SSR 分子标记研究 22 个栽培品种的遗传性相关背景，利用两对核心引物建立了 22 个越桔栽培品种的指纹图谱，并能够完全鉴别这些栽培品种。这些研究为蓝莓种质资源的评估和认定提出了科学依据^[85]。标记类型是根据正在研究的样本基因组选择的，SSR 分子标记能够帮助育种学家在复杂的同源四倍体蓝莓种群筛选更好的种质资源，但 SNP (Single-Nucleotide Polymorphism, 单核苷酸多态性) 用于识别遗传组中单一核苷酸突变，目前用来检测 DNA 序列的多态性^[86]，SNP 作为先进的第三代分子标记技术，增加了通量能力、丰度和基因组中的普遍性，在 bin 图谱的开发中发挥着重要作用，并且在芯片分型和精细定位方面取得巨大的进展，因此通常更有效^[87-89]。

随着分子标记技术的不断发展，育种学家能够利用这些图谱和分离群体来确定控制目标性状的基因和数量性

状位点 QTLs。通过已开发的分子标记，蓝莓种群的遗传连锁图谱得以构建，并结合转录组学、代谢组学和蛋白组学，挖掘与果实高品质、花青素含量、花芽分化、植株耐热性、需冷量及耐寒性相关的连锁基因^[24]。该方法结合多组学与分子标记的优势，通过检测目标基因的存在，实现选择目标性状的目的，这一过程被称为分子标记辅助育种（molecular marker assisted breeding, MAS）。MAS 具有快速、准确、且不受环境条件干扰的优点，可作为鉴别亲本亲缘关系、转移数量性状与隐性性状、选择杂种后代、预测杂种优势以及鉴定品种纯度等育种环节的有效辅助手段。

4.2.2 全基因组选择育种（Genomic selection, GS）随着测序技术的高度发展，全基因组选择（Genomic selection, GS）作为一种新型的育种方法应运而生，特别是在对低遗传力和难以表征的复杂性状的预测中展现出优良的效果，它有效地将基因组技术应用于实际育种中。常规育种方法结合性状记录值及基于系谱的个体亲缘关系计算，能缩短世代间隔并提高育种值（Genomic Estimated Breeding Value, GEBV）的估计准确性，从而为加快遗传进展奠定基础。随后，利用高通量测序技术，分析覆盖全基因组的高密度遗传标记，进行排序与选择，这一过程被称为全基因组标记辅助选择。与 MAS 相比，全基因组选择模型不仅整合了全基因组范围内的标记，且能够更全面地解释表型变异。其主要优势包括缩短育种周期、实现对待选群体的低世代选留、提高育种值估计的准确性、降低育种成本以及减少对表型鉴定的依赖。此外，能够预测亲本杂交后代并选择最佳的杂交优势组合。目前，蓝莓的高覆盖度基因组已被测序：美国农业部农业研究局在 2007 年发布了首个蓝莓基因组数据库 BBGD^[90]；2019 年 Colle 等人发表北高丛蓝莓（*V.corymbosum*）Draper 基因组^[91]；2022 年崔富强等人发表了常绿越桔（*V.darrowii*）基因组^[92]；2023 年曾拓等人利用云南越桔（*V.duculouxii*）首次报道的越桔属植物 T2T 基因组，蓝莓基因组的完善为未来的蓝莓遗传改良奠定基础^[93]。

尽管测序技术为全基因组选择 GS 带来了诸多优势，但高质量的测序结果需要更高的测序深度，这无疑增加了测序成本。此外，产生的大量测序数据使得主流分析软件在处理速度上显得较为缓慢，操作过程复杂且繁琐，对计算资源的需求也较高。因此，如何快速有效地存储、处理和分析这些数据成为了测序技术在全基因组育种中应用的重要挑战。此外，测序只能检测参考基因组中已知的序列和基因信息，对于未知的基因序列和基因还不能进一步深入研究。随着测序方法和芯片技术的不断成熟，未来个体分型费用将不断降低，分型准确性不断提高，GS 将逐步替代传统育种方法。然而，这也意味着 GS 需要克服测序成本高、数据处理困难等挑战。因此，未来需要不断提高测序技术的效率和准确性，以便更好地应用于全基因组育种。

4.2.3 基因工程技术 目前基因工程主要基于分子遗传学理论，利用现代分子生物学和微生物学方法，通过 DNA 重组技术的设计和构建，实现基因重组、克隆和表达，进而转变生物体遗传特性，培育新品种，生产新产品。基因工程促进了基因结构和功能的研究。在大规模培养基因工程菌，分离纯化外源基因表达产物，以及应用转基因技术方面取得了显著进展。除了挖掘与解析控制蓝莓各种性状的分子机制外，目前正在研究蓝莓的遗传转化体系，探讨能够诱导蓝莓外植体再生的最佳激素浓度配比，为后续蓝莓基因功能的研究和育种工作提供技术支撑^[94-98]。根癌农杆菌介导的遗传转化是一种快速改良植物品种的育种方法，有效缩短了育种时间，提高了育种效率。Song 及其团队选用了 4 种高丛蓝莓品种 Aurora、Brigitta、Bluecrop、Legacy 进行研究，利用农杆菌 EHA105 成功实现基因转化，获得转基因植株^[99]。随后，在蓝莓品种 Aurora 中表达 VcSOC1K 基因，增强了植株对碱性土壤的适应能力，使花期提前，促进了植株花芽的形成。Song 及其团队将耐受 750~3 000 mg/L 的草铵膦除草剂 npt II 和 bar 基因标记引入蓝莓以提高抗性^[100]。高效的蓝莓遗传转化体系正在逐步完善，已获得抗除草剂、耐冻害、早熟、增产以及基因敲除的转基因蓝莓植株。同时在基因编辑方面，利用 CRISPR/Cas9 系统成功敲除了蓝莓的

CENTRORADIALIS 基因。在两个四倍体蓝莓品种中，分别使用 CAMV35S 和 UBQ 启动子驱动的 4 个 gRNAs，脱靶效应风险极低^[101,102]。上述研究表明，基因工程是促进蓝莓高精度育种进程的有力工具，推动了蓝莓产业发展。

5 展望

5.1 蓝莓产业发展方向

蓝莓已成为世界范围内广受欢迎的小型浆果，其发展速度和范围前所未有。蓝莓鲜果市场规模日益扩大，在短短几十年内已实现全球化生产和全年供应。近年来，蓝莓在国际市场上的需求量持续增长，人们对蓝莓具有改善视力、增强自身免疫力、抗癌、增强记忆力、抗氧化和清除人体过剩氧自由基等保健功能表现出浓厚兴趣，蓝莓果实消费群体进一步扩大。为了满足消费者的需求，育种学家们需要充分利用当前已有的蓝莓种质资源，培育更适应当前蓝莓产业发展需求的新蓝莓品种。截至目前，蓝莓鲜果市场主要需求为北高丛蓝莓、南高丛蓝莓和观赏性蓝莓。南高丛蓝莓和北高丛蓝莓的培育方向均面向蓝莓鲜果市场，这些蓝莓品种通常具有早熟、果实极大、极硬、良好风味、适应性强、耐储存等特点，观赏蓝莓通常具有颜色鲜艳的花、叶和果实。其中南高丛蓝莓需要适应温暖气候，主要是较低或极低需冷量的蓝莓新品种，而北高丛蓝莓需要适应寒冷地区的环境，主要培育耐寒、抗逆性强的蓝莓新品种。观赏性蓝莓备受青睐，主要用于家庭景观美化和道路绿化。

5.2 未来的育种手段

为满足大众需求，蓝莓优良品种的选育和推广至关重要。要培育优秀的蓝莓新品种，需要利用更加先进的育种手段。蓝莓分子育种已成为蓝莓育种领域的新趋势。重视蓝莓育种基础理论研究，在常规杂交育种的过程中加强分子生物学技术在蓝莓育种方面的应用。利用分子标记和高精度基因组测序等手段，结合转录组学、代谢组学和蛋白组学等方法筛选出控制优异性状的关键候选基因，解析其控制该性状的分子机制，并利用基因工程手段克服栽培品种与野生越桔之间的远缘杂交的生殖障碍，完善蓝莓基因编辑与遗传转化体系，精准控制关键候选基因。通过分子设计育种，在目标性状上取得新的突破，缩短蓝莓育种周期，提高蓝莓育种的效率，创造新的种质和育种材料，拓展蓝莓栽培的遗传基础，加速蓝莓育种在我国的进程，未来将会有更多优质的新蓝莓品种问世。

5.3 我国野生越桔属资源的开发利用

中国野生越桔资源非常丰富，已知有 91 种，包括 24 个变种和 2 个亚种^[103]。然而由于蓝莓资源的开发相对较晚，目前对利用野生资源开展蓝莓品种选育方面的研究较为有限。相关研究主要集中在蓝莓加工产品、活性物质提取和保健品的研发^[104-107]。许多外国企业发布的蓝莓新品种在我国申请了新品种保护的知识产权，从而在我国大量栽培，占领鲜果市场形成垄断。我国多年来总结经验教训，全面分析全球蓝莓育种趋势，对野生蓝莓资源进行收集、评价与深度挖掘，选择具有优良目标性状的品种，设计杂交组合，并利用分子生物学手段培育更加适应我国土壤与气候环境的蓝莓新品种。目前我国蓝莓育种工作的目标主要是提高北部地区蓝莓品种的抗寒能力，可利用的野生资源包括笃斯越桔、红豆越桔、朝鲜越桔和黑果越桔等。南部地区注重培育适应强且耐高温的品种，可利用的野生资源包括云南越桔、腺齿越桔、乌饭树等。同时利用分子生物学技术挖掘野生越桔的优质功能基因，解析目标性状形成的分子机制，并利用基因工程技术，如基因克隆、基因编辑、基因敲除、转基因等手段，创造

新的蓝莓种质资源, 拓宽蓝莓的遗传背景, 加快我国培育蓝莓优良品种的步伐。

参考文献

- [1] Eck P. Rutgers: Rutgers University Press. Blueberry science, 1988.
- [2] 郑炳松, 张启香. 蓝莓栽培实用技术. 浙江: 浙江大学出版社, 2013, 04: 1-3
Zheng Bingsong, Zhang Qixiang. Practical techniques for blueberry cultivation. Zhejiang: Zhejiang University Press, 2013, 04: 1-3
- [3] Lobos GA, Hancock JF. Breeding blueberries for a changing global environment: a review. *Frontiers in plant science*, 2015, 6: 782.
- [4] Kole C. Wild crop relatives: genomic and breeding resources, 2011
- [5] Hancock JF. Temperate fruit crop breeding: germplasm to genomics. Springer Science & Business Media, 2008
- [6] 李亚东, 姜惠铁, 张志东, 吴林. 中国蓝莓产业化发展的前景. 沈阳农业大学学报: 社会科学版, 2001, (01): 39-42.
Li Yadong, Jiang Huitie, Zhang Zhidong, Wu Lin. The prospect of industrialization development of blueberries in China. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2001, (01): 39-42
- [7] 何科佳, 曾斌, 张力. 我国蓝莓种质资源利用研究进展. 湖南农业科学, 2013, (23): 14-17.
He Kejia, Zeng Bin, Zhang Li, Pan Meishan. Advances in Utilization of Blueberry Germplasm Resources in China. *Hunan Agricultural Sciences*, 2013, (23): 14-17
- [8] Cummins JN. Register of new fruit and nut cultivars list 35. *HortScience*, 1991, 26(8): 962-963.
- [9] Okie WR. Register of new fruit and nut cultivars list 38. *HortScience*, 1997, 32(5): 787.
- [10] Okie WR. Register of new fruit and nut cultivars list 39. *HortScience*, 1999, 34(5): 184-185.
- [11] Okie WR. Register of new fruit and nut cultivars list 41. *HortScience*, 2002, 37(5): 252-253.
- [12] Okie WR. Register of new fruit and nut cultivars list 42. *HortScience*, 2004, 39(6): 1509-1510.
- [13] Clark JR, Finn CE. Register of new fruit and nut cultivars list 43. *HortScience*, 2006, 41(5): 1106-1107.
- [14] Finn CE, Clark JR. Register of new fruit and nut cultivars list 44. *HortScience*, 2008, 43(5): 1324-1325.
- [15] Clark JR, Finn CE. Register of new fruit and nut cultivars list 45. *HortScience*, 2010, 45(5): 721-723.
- [16] Finn CE, Clark JR. Register of new fruit and nut cultivars list 46. *HortScience*, 2012, 47(5): 540-542.
- [17] Gasic K, Preece JE. Register of new fruit and nut cultivars list 47. *HortScience*, 2014, 49(4): 401-403.
- [18] Gasic K, Preece JE, Karp D. Register of new fruit and nut cultivars list 48. *HortScience*, 2016, 51(6): 625-628.
- [19] Gasic K, Preece JE, Karp D. Register of new fruit and nut cultivars list 49. *HortScience*, 2018, 53(6): 755-758.
- [20] Gasic K, Preece JE, Karp D. Register of new fruit and nut cultivars list 50. *HortScience*, 2020, 55(7): 1164-1201.
- [21] Karp D, Gasic K. Register of New Fruit and Nut Cultivars List 51. *HortScience*, 2022, 57(9): 1174-1233.
- [22] 徐国辉, 张明军, 雷蕾, 安琪, 赵丽娜, 刘国玲, 王贺新. 2018年美国公布的全球蓝莓新品种及其育种趋势分析. 分子植物育种, 2021, 19(11): 3810-3817.
Xu Guohui, Zhang Mingjun, Lei Lei, An Qi, Zhao Lina, Liu Guoling, Wang Hexin. Analysis of Global Blueberry New Varieties and Breeding Trends Published by the United States in 2018. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(11): 3810-3817
- [23] 李亚东, 裴嘉博, 孙海悦. 全球蓝莓产业发展现状及展望. 吉林农业大学学报, 2018, 40(04): 421-432.
Li Yadong, Pei Jiabo, Sun Haiyue. 2018. Status and prospect of global blueberry industry. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2018, 40(04): 421-432.
- [24] 王慧亮, 张慧琴, 肖金平, 谢鸣. 蓝莓育种研究概况. 浙江农业科学, 2010, (3): 474-481.
Wang Huiliang, Zhang Huiqin, Xiao Jinping, Xie Ming. Survey of blueberry breeding. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2010, (3): 474-481
- [25] Coville FV. Improving the wild blueberry. *USDA Yearbook of Agriculture*, 1937, 66: 559-574.
- [26] Shaap RH, Darrow GM. Breeding blueberries for the Florida climate. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, 1959, 72: 308-311.
- [27] 刘庆忠, 朱东姿, 王甲威, 陈明学, 辛力. 世界蓝莓产业发展现状——北美篇. 落叶果树, 2019, 51(02): 4-7.
Liu Qingzhong, Zhu Dongzi, Wang Jiawei, Chen Mingxue, Xin Li. The Development Status of the World Blueberry Industry - North America Chapter. *Deciduous Fruits*, 2019, 51(02): 4-7
- [28] 徐国辉, 雷蕾, 安琪, 罗霖琦, 王贺新. 美国越橘属资源在蓝莓育种中的利用及发展趋势分析. 果树学报, 2021, 38(07): 1173-1189.
Xu Guohui, Lei Lei, An Qi, Luo Lingqi, Wang Hexin. Analysis of the Utilization and Development Trends of American *Vaccinium* Resources in Blueberry Breeding. *Journal of Fruit Science*, 2021, 38(07): 1173-1189
- [29] Lyrene PM. Value of various taxa in breeding tetraploid blueberries in Florida. *Euphytica*, 1997, 94: 15-22.
- [30] Draper A, Hancock J. Florida 4B: native blueberry with exceptional breeding value. *Journal of the American Pomological Society*, 2003, 57(4): 138.
- [31] Ehlenfeldt M K, Rowland L J. Utilizing *V. constablaei* and *V. ashei* in germplasm and cultivar development, 2014
- [32] 李亚东, 唐雪东, 袁菲, 张会. 我国小浆果生产现状、问题和发展趋势. 东北农业大学学报, 2011, 42(01): 1-10.
Li Yadong, Tang Xuedong, Yuan Fei, Zhang Hui. Current Situation, Problems, and Development Trends of Small Berry Production in China. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2011, 42(01): 1-10
- [33] 李亚东, 裴嘉博, 陈丽, 孙海悦. 2020中国蓝莓产业年度报告. 吉林农业大学学报, 2021, 43(01): 1-8.
Li Yadong, Pei Jiabo, Chen Li, Sun Haiyue. 2020. China Blueberry Industry Annual Report. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2021, 43(01): 1-8
- [34] 闫东玲, 张明军, 王贺新, 徐国辉, 赵丽娜, 刘国玲, 姜鑫, 姜长辉. USDA-ARS 2016年公布的蓝莓新品种及其育种趋势分析. 分子植物育种, 2019, 17(10): 3424-3431.
Yan Dongling, Zhang Mingjun, Wang Hexin, Xu Guohui, Zhao Lina, Liu Guoling, Lou Xin, Jiang Changhui. Analysis of New Blueberry Varieties and Breeding Trends Published by USDA-ARS in 2016. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(10): 3424-3431
- [35] 徐国辉, 黄子莹, 李逸斐, 杜乾慧, 王丽, 侯义龙, 王贺新. 2020年全球蓝莓新品种特征及其育种趋势分析. 中国南方果树, 2022, 51(05): 207-213+218.
Xu Guohui, Huang Ziyi, Li Yifei, Du Qianhui, Wang Li, Hou Yilong, Wang Hexin. Analysis of the Characteristics and Breeding Trends of Global Blueberry New Varieties in 2020. *South China Fruits*, 2022, 51(05): 207-213+218
- [36] Lyrene PM. Breeding southern highbush and rabbiteye blueberries. VIII International Symposium on *Vaccinium* Culture, 2004, 715: 29-36.
- [37] Hancock JF. Highbush blueberry breeders. *HortScience*, 2006, 41(1): 20-21.
- [38] Moore JN, Janick J. Advances in fruit breeding, 1975
- [39] Butkus V, Pliszka K. The highbush blueberry—a new cultivated species. V International Symposium on *Vaccinium* Culture 346, 1993, 81-86.

- [40] Ehlenfeldt M K. The genetic composition and tetrasomic inbreeding coefficients of highbush blueberry cultivars. *HortScience*, 1994,29(11): 1342-1345.
- [41] Rowland L.J, Mehra S, Dhanaraj A.L, EL Ogden, JP Slovin, MK Ehlenfeldt. Development of EST-PCR markers for DNA fingerprinting and genetic relationship studies in blueberry (*Vaccinium*, section *Cyanococcus*). *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2003,128(5): 682-690.
- [42] Rowland L.J, Ogden E.L, Ehlenfeldt M K, B Vinyard .Cold hardiness, deacclimation kinetics, and bud development among 12 diverse blueberry genotypes under field conditions. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2005,130(4): 508-514.
- [43] Boches P, Bassil N V, Rowland L. Genetic diversity in the highbush blueberry evaluated with microsatellite markers. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2006,131(5): 674-686.
- [44] 孙海悦, 李亚东. 世界蓝莓育种概述. *东北农业大学学报*, 2014,45(09): 116-122.
Sun Haiyue, Li Yadong. Overview of World Blueberry Breeding. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2014, 45(09): 116-122
- [45] Lyrene P.M. An allele for anthocyanin-deficient foliage, buds, and fruit in *Vaccinium elliotii*. *Journal of Heredity*, 1988,79(1): 80-82.
- [46] Damell R.L, Williamson J.G Feasibility of blueberry production in warm climates. VI International Symposium on *Vaccinium* Culture 446,1996, 251-256.
- [47] Lyrene P.M. Breeding southern highbush blueberries. *Plant Breeding Reviews*, 2008,30:353-414.
- [48] Lyrene P.M. Breeding southern highbush blueberries in Florida. VII International Symposium on *Vaccinium* Culture 574,2000,149-152.
- [49] Lyrene P.M. 'Emerald' southern highbush blueberry. *HortScience*, 2008,43(5): 1606-1607.
- [50] Finn C.E, Luby J.J, Wildung D.K. Half-high blueberry cultivars. *Fruit Varieties Journal*, 1990,44(2): 63-68.
- [51] Hancock J, Lyrene P, Finn C, Vorsan N, Lobos G "Blueberries and cranberries," in *Temperate Fruit Crop Breeding: Germplasm to Genomics*, ed,2008
- [52] Buckley B. Occurrence of resistance to stem blight in blueberry. Raleigh: North Carolina State University, 1990,1-15.
- [53] Ballington J.R, Ballinger W.E, Mainland C.M, Swallow W.H, Maness E.P. Ripening period of *Vaccinium* species in southeastern North Carolina. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1984,109(3): 392-396.
- [54] Aalders L.E, Hall I.V, Ismail A, Hepler P.R. Augusta lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1975,55(4): 1079-1079.
- [55] Aalders L.E, Hall I.V, Jackson L.P. Brunswick lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1977,57(1): 301-301.
- [56] Hall I.V, Aalders L.E, Jackson L.P. Chignecto lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1977,57(4): 1217-1218.
- [57] Hall I.V, Aalders L.E. Blomidon lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1982,62(2): 519-521.
- [58] Jamieson A.R. 'Novablue', a seed-propagated lowbush blueberry family. *HortScience*, 2008,43(6): 1902-1903.
- [59] Hall I.V, Jamieson A.R, Brydon A.D. Cumberland and Fundy lowbush blueberries. *Canadian Journal of Plant Science*, 1988,68(2): 553-555.
- [60] Pritts M.P, Hancock J.F, Strik B.C. Highbush blueberry production Guide (NRAES-55), 1992
- [61] Treharne J. Blueberries, cranberries, and other *vacciniums*. Timber: Timber Press, 2004
- [62] Retamales J.B, Hancock J.F. Blueberries. Cabi, 2018
- [63] Nishiyama S, Fujikawa M, Yamane H, Shirasawa K, Babiker E, Tao R. Genomic insight into the developmental history of southern highbush blueberry populations. *Heredity*, 2021,126(1): 194-205.
- [64] Hill N.M, Vander Kloet S.P. Zymotypes in *Vaccinium* section *Cyanococcus* and related groups. *Proceedings of the Nova Scotian Institute of Science*, 1983,33:115—121.
- [65] Vorsan N, Rowland L.J. Estimation of 2n Megagametophyte Heterozygosity in a Diploid Blueberry (*Vaccinium darrowi* Camp) Clone Using RAPDs. *Journal of Heredity*, 1997,88(5): 423-426.
- [66] Krebs S.L, Hancock J.F. Tetrasomic inheritance of isoenzyme markers in the highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* L. *Heredity*, 1989,63(1): 11-18.
- [67] Bruederle L.P, Vorsan N, Ballington J.R. Population genetic structure in diploid blueberry *Vaccinium* section *Cyanococcus* (Ericaceae). *American journal of botany*, 1991,78(2): 230-237.
- [68] Hokanson K, Hancock J. Levels of allozymic diversity in diploid and tetraploid *Vaccinium* sect. *Cyanococcus* (blueberries). *Canadian journal of plant science*, 1998,78(2): 327-332.
- [69] Levi A, Rowland L.J, Hartung J.S. Production of reliable randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) markers from DNA of woody plants. *HortScience*, 1993,28(12): 1188-1190.
- [70] Levi A, Rowland L.J. Identifying blueberry cultivars and evaluating their genetic relationships using randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) and simple sequence repeat (SSR)-anchored primers. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1997,122(1): 74-78.
- [71] Rowland L.J, Levi A. RAPD-based genetic linkage map of blueberry derived from a cross between diploid species (*Vaccinium darrowi* and *V. elliotii*). *Theoretical and Applied Genetics*, 1994,87: 863-868.
- [72] Qu L, 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*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1997,122(1): 69-73.
- [73] 傅冰, 洪震, 刘跃钧, 潘芝梅. 蓝莓 SRAP-PCR 反应体系的建立和优化及其遗传多样性分析. *北方园艺*, 2013,(17):95-99.
Fu Bing, Hong Zhen, Liu Yuejun, Pan Zhimei. Establishment and optimization of blueberry SRAP-PCR reaction system and genetic diversity analysis. *Northern Horticulture*, 2013,(17):95-99.
- [74] 张鲁杰, 郭照东, 房文秀, 夏秀英. 蓝莓品种的 SRAP 遗传多样性分析及品种鉴别. *分子植物育种*, 2015,13(12):2794-2802.
Zhang Lujie, Guo Zhaodong, Fang Wenxiu, Xia Xiuying. Genetic Diversity Analysis and Cultivar Identification of Blueberry (*Vaccinium* spp.) using SRAP Marker. *Molecular Plant Breeding*, 2015,13(12):2794-2802.
- [75] 李红侠, 陈红玲, 王林, 许磊. 蓝莓种质资源遗传多样性的 SRAP 分析. *宿州学院学报*, 2015,30(01):85-87.
Li Hongxia, Chen Hongling, Wang Lin, Xu Lei. SRAP analysis of genetic diversity in blueberry germplasm resources. *Journal of Suzhou University*, 2015,30(01):85-87.
- [76] 尹德洁. 蓝莓野生资源和 SRAP 遗传多样性研究. 北京: 北京林业大学. 2012
Yin Dejie. The Research of Germplasm Resources of Wild Blueberry and Genetic Diversity of *Vaccinium* ssp by SRAP Analysis. Beijing: Beijing Forestry University. 2012.
- [77] 李昱环. 蓝莓品种果实品质 Fuzzy 综合评判及 ISSR 分子标记鉴定研究. 安徽: 安徽农业大学. 2015.
Li Yuhuan. Fuzzy Comprehensive Evaluation of Fruit in Blueberry Cultivars and ISSR for Blueberry Varieties. Anhui: Anhui Agricultural University. 2015.
- [78] 谌月. 越橘变异株生物学特性及 ISSR 分子标记研究. 重庆: 西南大学. 2017.
Chen Yue. Study on Biological Characteristics and ISSR Marker of *Vaccinium* Linn. Mutants. Chong Qing: Southwest University. 2017.
- [79] 郑娟, 张立杰, 谢丽雪, 张小艳, 李韬. 蓝莓品种 ISSR 指纹图谱构建的初步研究. *福建农业学报*, 2014,29(12):1198-1201.
Zheng Shan, Zhang Lijie, Xie Xueli, Zhang Xiaoyan, Li Tao. DNA Fingerprinting by ISSR Markers for 17 Blueberries. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2014,29(12):1198-1201.
- [80] Boches P.S, Bassil N.V, Rowland L.J. Microsatellite markers for *Vaccinium* from EST and genomic libraries. *Molecular Ecology Notes*, 2005,5(3): 657-660.
- [81] Boches P, Rowland L.J, Hummer K.E, Bassil N.V. Genetic diversity and uniqueness in *Vaccinium corymbosum* and hybrid genotypes. *Plant and Animal Genome XIV Conf*, San Diego, CA, USA, P. 133. 2006.

- [82]徐国辉, 高雄梅, 赵丽娜, 王贺新, 侯义龙, 闫东玲, 吕杰凯, 冯宁, 刘国玲, 肖玮. 蓝莓优良杂交品系父本鉴定及 DNA 指纹图谱构建. 分子植物育种, 2018,16(05):1580-1589.
- Xu Guohui, Gao Xiongmei, Zhao Lina, Wang Hexin, Hou Yilong, Yan Dongling, Lv Jiekai, Feng Ning, Liu Guoling, Xiao Wei. Male Parent Identification of Blueberry Excellent Hybridization Strains and Construction of DNA Fingerprint. Molecular Plant Breeding, 2018,16(05):1580-1589.
- [83]高雄梅, 徐国辉, 王贺新, 侯义龙. 基于 EST-SSR 标记的蓝莓品种指纹图谱构建及遗传多样性. 贵州农业科学, 2016,44(04):110-115.
- Gao Xiongmei, Xu Guohui, Wang Hexin, Hou Yilong. Fingerprinting construction and genetic relationship analysis of blueberry based on EST-SSR markers. Guizhou Agricultural Sciences, 2016,44(04):110-115.
- [84]郭照东, 夏秀英, 安利佳, 吕敏, 李波, 房文秀, 高弘扬. 基于 SSR 标记的越橘亲缘关系分析及品种鉴定. 植物遗传资源学报, 2015,16(5):1020-1026
- Guo Zhaocong, Xia Xiuying, An Lijia, Lv Min, Li Bo, Fang Wenxiu, Gao Hongyang. Genetic Relationship Analysis and Cultivar Identification of Blueberry Based on SSR Markers. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(5):1020-1026.
- [85]郭照东. 基于 SSR 标记技术的越橘亲缘关系分析及品种鉴定. 大连: 大连理工大学. 2014
- Guo Zhaocong. Genetic relationship analysis and cultivar identification of blueberry based on SSR markers. Dalian: Dalian University of Technology, 2014
- [86]孟轩. 基于纳米金颗粒和无标记核酸探针的 SNP 检测技术研究. 衡阳: 南华大学. 2011
- Meng Xuan. A study of SNP genotyping technique using gold nanoparticles and non-labeled DNA probe. Heng Yang: University of South China, 2011
- [87]陈秋玲, 高建明, 罗峰, 魏进招, 裴忠有, 孙守钧. 分子标记技术在禾本科作物基因定位上的研究进展. 中国农学通报, 2010,26(9):42-48
- Chen Qiuling, Gao Jianming, Luo Feng, Wei Jinzhao, Pei Zhongyou, Sun Shoujun. Research and Development of Molecular Marker Technologies for Gene Mapping of Gramineous Crops. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(9):42-48
- [88]唐立群, 肖层林, 王伟平. SNP 分子标记的研究及其应用进展. 中国农学通报, 2012,28(12):154-158
- Tang Liqun, Xiao Cenglin, Wang Weiping. Research and Application Progress of SNP Markers. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012,28(12):154-158
- [89]Young E. Fruit Quality Evaluation of a Mapping Population and Single Nucleotide Polymorphic (SNP) Marker Discovery in Blueberry (*Vaccinium*) Species. 2019.
- [90]Alkharouf N W, Dhanaraj A L, Naik D, Overall C, Matthews B F, Rowland L J. BBGD: an online database for blueberry genomic data. BMC Plant Biology, 2007,7(1): 1-7
- [91]Colle M, Leisner C P, Wai C M, O Shujun, Kevin A Bird, Jie Wang, Jennifer H W, Y A E, Alger Elizabeth I, Haibao Tang, Zhiyong Xiong, Pete Callow, Gil Ben Zvi, Avital Brodt, Kobi Baruch, Thomas Swale, Lily Shiue, Guoqing Song, Kevin L Childs, Anthony Schillmiller, Nicholi Vorsa, C Robin Buell, Robert Van Buren, Ning Jiang, Patrick P Eder. Haplotype-phased genome and evolution of phytonutrient pathways of tetraploid blueberry. 2019. GigaScience, 8(3): giz012.
- [92]Cui F, Ye X, Li X, Yang, Y, Hu Z, Overmyer K, Salojärvi J. Chromosome-level genome assembly of the diploid blueberry *Vaccinium darwinii* provides insights into its subtropical adaptation and cuticle synthesis. Plant communications, 2022,3(4): 100307.
- [93]Tuo Zeng, Zhijiao He, Jiefang He, Wei Lv, Shixiang Huang, Jiawen Li, Liyong Zhu, Shuang Wan, Wanfei Zhou, Zhengsong Yang, Yatao Zhang, Chong Luo, Jiawei He, Caiyun Wang, Liangsheng Wang. The telomere-to-telomere gap-free reference genome of wild blueberry (*Vaccinium dulcoulxii*) provides its high soluble sugar and anthocyanin accumulation. Horticulture Research, Volume 10, Issue 11, uhad209. 2023.
- [94]覃雪晶. 几个蓝莓品种离体叶片再生及遗传转化体系的优化. 北京: 北京林业大学. 2020
- Qin Xuejing. Optimization of leaves regeneration and genetic transformation system of several blueberry vari. Beijing: Beijing Forestry University. 2020
- [95]胡选萍, 秦公伟, 曹小勇. 蓝莓组织培养技术的研究进展. 分子植物育种, 2018,16(3):960-965.
- Hu Xuanping, Qin Gongwei, Cao Xiaoyong. Research Progress on Tissue Culture Technology of Blueberry. Molecular Plant Breeding, 2018,16(3):960-965
- [96]Cappelletti R, Sabbadini S, Mezzetti B. The use of TDZ for the efficient in vitro regeneration and organogenesis of strawberry and blueberry cultivars. Scientia horticulturae, 2016,207: 117-124.
- [97]Kudryashova O A, Volotovich A A, Vasilevskaya T I, Varavina N P, Rupasova Z A, Khripach V A. Effects of 24-epibrassinolide on in vitro micropropagation of highbush blueberry. Russian Journal of Plant Physiology, 2012,59: 586-593.
- [98]毕海涛. 越橘叶片离体再生与 BADH 基因遗传转化的研究. 长春: 吉林农业大学. 2007
- Bi Haitao. Studies on Regeneration in vitro and BADH Gene Transformation of blueberry. Chang Chun: Jilin Agricultural University. 2007
- [99]Song G Q, Sink K C. Agrobacterium tumefaciens-mediated transformation of blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.). Plant Cell Reports, 2004, 23: 475-484
- [100]Song G, Chen Q. Overexpression of the MADS-box gene K-domain increases the yield potential of blueberry. Plant Science, 2018, 276: 22-31
- [101]殷文晶, 陈振振, 黄佳慧, 叶涵斐, 芦涛, 路梅, 饶玉春. 基于 CRISPR-Cas9 基因编辑技术在作物中的应用. 生物工程学报, 2023, 39(02):399-424
- Yin Wenjing, Chen Zhengai, Huang Jiahui, Ye Hanfei, Lu Tao, Lu Mei, Rao Yuchun. Application of CRISPR-Cas9 gene editing technology in crop breeding. Chinese Journal of Biotechnology, 2023,39(02):399-424
- [102]何玉坤, 欧阳嫣惟, 张秀梅, 林文秋, 潘晓璐, 张红娜. CRISPR/Cas9 基因编辑技术在果树作物中的应用研究进展. 果树学报, 2022, 39(05):870-881
- He Yukun, Ouyang Yanwei, Zhang Xiumei, Lin Wenqiu, Pan Xiaolu, Zhang Hongna. Application of CRISPR/Cas9 gene editing technology in fruit trees. Journal of Fruit Science, 2022, 39(05):870-881
- [103]於虹, 贺善安, 顾娟. 我国和世界蓝浆果的发展前景. 植物资源与环境学报, 2001,(02):52-55
- Yu Hong, He Shan'an, Gu Yin. The challenge of blueberry development in China and in the world. Journal of Plant Resources and Environment, 2001,(02):52-55
- [104]王云生. 我国野生越橘资源多样性及其最新研究动态. 北方园艺, 2016,(4):191-197
- Wang Yunsheng. Diversity of wild *Vaccinium* resources in China and its latest research dynamics. Northern Horticulture, 2016(4):191-197
- [105]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 Himalayas. Food Chemistry, 2017, 219: 490-495.
- [106]周丽萍, 何丹妮, 李梦莎, 王化, 朱良玉. 笃斯越橘活性物质功能研究进展. 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*. Territory Natural Resources Study, 2019(6):77-79
- [107]Zhou Peng, Zhao Qing, Huang Jing, Zhang Min. Optimization of ultrasonic-assisted extraction process of total flavonoids from leaves of *Vaccinium bracteatum* Thunb. Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology, 2020,47(3):1-6