

# 近30年世界蓝莓新品种资源及育种趋势分析

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

(<sup>1</sup>大连大学生命健康学院, 辽宁大连 116622; <sup>2</sup>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, 目前已经在全球范围内广泛种植。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。这些问题部分是因为过度近亲交配导致遗传基础狭窄和近交衰退, 限制了蓝莓优质鲜果的生产和种植范围的扩大。因此各国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, 育种周期长, 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。本文旨在介绍部分开展蓝莓育种的国家和地区及其品种研发历程, 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, 旨在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 in Recent 30 Years

GONG Xutong<sup>1</sup>, DU Qianhui<sup>1</sup>, LIU Guiting<sup>1</sup>, LU Yani<sup>1</sup>, LI Yutong<sup>1</sup>, SONG Qingqiu<sup>1</sup>, LYU Zixi<sup>1</sup>, WANG Nan<sup>1</sup>,  
ZHANG Wenji<sup>1</sup>, WANG Hexin<sup>1,2</sup>, ZHAO Lina<sup>2</sup>, LIU Guoling<sup>2</sup>, XU Guohui<sup>1,2</sup>

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

**Abstract:** Blueberries are renowned worldwide for their unique nutritional and health benefits. However, as cultivation periods extend, blueberry varieties in different countries and regions are facing challenges such as stress susceptibility, poor adaptability, and mismatched chilling requirements. These issues partly stem from excessive inbreeding, leading to limited 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 based on their local climates 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 involved in blueberry breeding and their varietal development processes, while summarizing and analyzing the breeding trends of six major types of blueberries. It also 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.

**Key words:** *Vaccinium* L.; blueberry; breeding; varieties

收稿日期: 2024-05-24 网络出版日期: 2024-09-02

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240524005>

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

通信作者: 徐国辉, 研究方向为蓝莓遗传育种, 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(2023JJ12SN035); 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 (2023JJ12SN035); Dalian University Interdisciplinary Integration Project (DLUXK-2023-YB-004)

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<sup>[1]</sup>,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<sup>[2]</sup>。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。目前在不同国家和地区推广的蓝莓品种存在抗逆性不足、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<sup>[3]</sup>,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<sup>[4]</sup>,至今全球已有近120年的蓝莓育种历史。目前在蓝莓果实大小、口感、产量、需冷量以及成熟期等方面已进行了改良<sup>[5]</sup>,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分析并提出相应的对策,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改良育种,成功育出矮丛、高丛和兔眼蓝莓,这些是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,根据不同地区的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<sup>[6-7]</sup>。

据美国农业部统计,1991年至2022年公布了429个蓝莓新品种,其中包括南高丛蓝莓174个<sup>[8]</sup>、北高丛蓝莓88个<sup>[9]</sup>、兔眼蓝莓43个<sup>[10]</sup>、半高丛蓝莓8个<sup>[11]</sup>、矮丛蓝莓4个<sup>[12]</sup>、观赏蓝莓22个<sup>[13]</sup>,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<sup>[14]</sup>(其中10个是与美国共同培

育的),中国41个<sup>[15]</sup>,新西兰28个<sup>[16]</sup>,日本10个<sup>[17]</sup>,罗马尼亚9个<sup>[18]</sup>,加拿大6个<sup>[19]</sup>,西班牙6个<sup>[20]</sup>,拉脱维亚2个<sup>[21]</sup>,荷兰1个<sup>[22]</sup>。

### 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,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是北美蓝莓生产的主要地区<sup>[23]</sup>。

**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,至1937年选育出15个北高丛蓝莓品种并进行商业化栽培<sup>[24]</sup>。1945年,育种学家Draper利用野生种越桔与栽培种蓝莓杂交,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<sup>[25-27]</sup>。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接近导致优质基因丢失,影响了蓝莓市场。尽管种植环境和技术的提升能在一定程度上有所缓解该问题,但相关成本较高<sup>[28]</sup>,因此,美国开始进行其他类型蓝莓新品种的选育。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高丛蓝莓品种北陆(Northland)<sup>[4]</sup>。但半高丛蓝莓种植区域和商业潜力有限,因此至今仅发布了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<sup>[27]</sup>;这些新品种具有低冷量需求、短休眠期和高抗逆性的特点,推动了蓝莓产业向美国南部地区的发展<sup>[29-30]</sup>。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<sup>[31]</sup>。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<sup>[17]</sup>。

1991年至2022年,美国农业部公布了280个美国蓝莓新品种(表1, <https://www.uspto.gov/trademarks/search>)。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 29 个, 约占 10.0% ; 观赏蓝莓 19 个, 约占 6.8% ; 未知类型蓝莓 53 个, 约占 19.3% ; 矮丛蓝莓 1 个。在近 30 年期间, 主要参与美国蓝莓新品种培育的机构有佛罗里达大学、美国农业部、乔治亚大学等。其中佛罗里达大学培育了 33 个新品种, 占比 11.8% ; 美国农业部培育了 28 个, 占比 10.0% ; 乔治亚大学培育了 22 个, 占比 7.9% ; 福尔克里克农场和苗圃以及美国贝利蓝莓有限公司各培育 18 个, 各占比 6.4% ; 德里斯科尔草莓公司培育了 15 个, 占比 5.4% ; 北卡罗来纳州立大学培育了 13 个, 占比 4.6% ; 秋溪农场和洛厄尔苗圃培育了 12 个, 占比 4.3% ; 佛罗里达大学和大西洋蓝莓以及澳大利亚和佛罗里达基金会种子生产商各培育了 11 个, 各占比 3.9% ; 德里斯科尔公司培育了 9 个, 占比 3.2% ; 佛罗里达基金会种子生产商培育了 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、美国贝利蓝莓有限公司、秋溪农场和洛厄尔苗圃、密歇根州立大学、俄勒冈州蓝莓农场和苗圃, 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、乔治亚大学、德里斯科尔草莓公司、福尔克里克农场和苗圃、美国贝利蓝莓有限公司、澳大利亚和佛罗里达基金会种子生产商、美国农业部-农业研究站、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 年美国农业部培育的基拉韦厄 (Kilauea) 与晨鸟 (Earlibirdblue)、2020 年乔治亚大学发布的 TO-1319 (Southern Bluebelle) 适合花园和景观种植。半高丛蓝莓由瑞典大学发布 2 个, 明尼苏达大学发布 4 个, 其中新品种 Pink Popcorn, 果实为粉色且耐寒<sup>[18]</sup>; 威斯康星州亚当斯县发布的 Friendship 具有高产特性。兔眼蓝莓种子多、口感差, 市场需求量少, 因此培育量逐年减少, 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, 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体的青睐, 培育公司主要有秋溪农场和洛厄尔苗圃、美国农业部-农业研究站、康拉德派尔公司、澳大利亚和佛罗里达基金会种子生产商, 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 年美国农业部公布的美国蓝莓新品种概况

Table 1 Overview of new blueberry varieties published by the USDA from 1991 to 2022 in the United States

培育公司/基地 Cultivate company/base	品种总数 Total number of varieties	占比(%) Percentage	品种类型 Variety type	数量 Number	品种特征 Breed characteristics
佛罗里达大学 University of Florida	33	11.8	南高丛	25	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 150~200 h; 适合机器采收
			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 - Agricultural Research Service	28	10.0	北高丛	1	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; 具有观赏价值; 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
			观赏	3	果深红色, 幼叶红色, 花淡粉色; 可鲜食; 适合盆栽观赏
			未知	9	早熟; 果硬; 果小, 极蓝, 味道好; 非常高产, 适合机器采收; 2006 年 G-435 Pink Champagne 深粉红色果实
乔治亚大学 University of Georgia	22	7.9	南高丛	18	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

表1(续)

培育公司/基地 Cultivate company/base	品种总数 Total number of varieties	占比(%) Percentage	品种类型 Variety type	数量 Number	品种特征 Breed characteristics
福尔克里克农场和苗圃 Fall Creek Farm and Nursery	18	6.4	北高丛	7	早熟至晚熟;中高需冷量;鲜食;适合机械或手工采收
			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	18	6.4	北高丛	7	中晚熟至晚熟;果极大,品质优,风味好,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	15	5.4	北高丛	1	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	13	4.6	南高丛	4	早中熟至中晚熟;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	12	4.3	北高丛	5	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;叶片会随季节发生变化;美化园林
佛罗里达大学和大西洋蓝莓 University of Florida and Atlantic Blueberries	11	3.9	未知	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	11	3.9	南高丛	9	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	9	3.2	北高丛	1	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	7	2.5	南高丛	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	6	2.1	南高丛	6	早熟至中熟;果小~大;色好;硬;有香气;丰产;鲜食;低需冷量400 h
马里兰州贝尔茨维尔 Beltsville, Maryland	5	1.8	兔眼	2	中熟至晚熟;果中~大;硬;高产
			未知	3	

表 1 ( 续 )

培育公司/基地 Cultivate company/base	品种总数 Total number of varieties	占比(%) Percentage	品种类型 Variety type	数量 Number	品种特征 Breed characteristics
明尼苏达大学 University of Minnesota	5	1.8	未知	1	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、佛罗里达盖恩斯维尔 University of Florida, Florida Gainesville	5	1.8	南高丛	4	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 New Jersey Agricultural Experiment Station	4	1.4	未知	4	中晚熟;果中;硬;甜;风味极好
佛罗里达盖恩斯维尔 Florida Gainesville	4	1.4	南高丛	1	果小到中等;浅蓝色;极硬;鲜食;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	4	1.4	北高丛	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	4	1.4	南高丛	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 the USDA	4	1.4	南高丛	2	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 University of Georgia and the USDA	3	1.1	南高丛	1	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	3	1.1	观赏	3	果小;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	3	1.1	北高丛	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	2	0.7	南高丛	1	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	2	0.7	南高丛	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	2	0.7	南高丛	1	早熟;色泽好;味道香
			兔眼	1	果大;生长旺盛
瑞典大学 The University of Sweden	2	0.7	半高丛	2	耐寒;果小;硬;风味好
密歇根州大章克申 Michigan State Grand Junction	2	0.7	未知	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 New Jersey Weymouth	2	0.7	未知	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 University and USDA	1	0.4	南高丛	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 New Jersey and North Carolina State University	1	0.4	南高丛	1	早熟;产量等于或优于奥尼尔

表1(续)

培育公司/基地 Cultivate company/base	品种总数 Total number of varieties	占比(%) Percentage	品种类型 Variety type	数量 Number	品种特征 Breed characteristics
哈特曼苗圃 Hartmann's Nursery	1	0.4	南高丛	1	低需冷量
园艺作物研究小组 Horticultural Crops Research Unit	1	0.4	观赏	1	果中小而紧凑;叶有光泽且深绿
佛罗里达州米卡诺皮 Micanopy, Florida	1	0.4	观赏	1	叶形奇特
佛罗里达州中央 Central Florida	1	0.4	观赏	1	花粉色;叶芽粉色
佛罗里达州韦伯 Weber Genetics, Florida	1	0.4	南高丛	1	果大;低需冷量;丰产
佛罗里达州霍桑 Hawthorne, Florida	1	0.4	观赏	1	叶片光滑紧凑
埃玛布里格斯苗圃 Briggs Nursery, Elma	1	0.4	观赏	1	北高丛;幼叶紫色
北卡罗来纳州怀特莱尔 North Carolina State White Lake	1	0.4	南高丛	1	早中熟;果硬;风味佳
北卡罗来纳州塞普斯溪 North Carolina State Cypress Creek	1	0.4	未知	1	中熟;果极大
苏明达州贝克 Becker Minnesota	1	0.4	未知	1	耐寒;高产
美国农业部小型水果研究站 USDA Small Fruit Research Station	1	0.4	南高丛	1	生长旺盛;高产
威斯康星州亚当斯县 Adams County Wisconsin	1	0.4	半高丛	1	高产
新罕布什尔州 New Hampshire	1	0.4	未知	1	耐寒
法兰克福缅因州 Frankfort, Maine	1	0.4	矮丛	1	高产
阿肯色州大学 University of Arkansas	1	0.4	北高丛	1	早中熟;有独特的味道;适合家庭花园种植
美国农业部、新泽西州查特斯沃思 庄园 USDA, Chatsworth, New Jersey	1	0.4	北高丛	1	中熟;果实覆盆子色;可烹饪和鲜食
新泽西州查茨沃斯 Chatsworth, New Jersey	1	0.4	未知	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	1	0.4	南高丛	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 Georgia	1	0.4	兔眼	1	早熟,果中;硬;味佳;机械采收

USDA: United States Department of Agriculture; The same as below

**1.1.2 加拿大育种阶段性成果** 加拿大2002-2022年期间培育蓝莓品种共6个(表2, <https://www.uspto.gov/trademarks/search>), 培育公司为肯

特维尔研究中心、加拿大农业和农业食品部、西杜桑斯苗圃, 主要育种目标为大果、高需冷量以及丰产。

表2 2002-2022年美国农业部公布的加拿大蓝莓新品种概况

Table 2 A review of new varieties of blueberries published by the USDA in Canada from 2002 to 2022

培育公司/基地 Cultivate company/base	发布年份 Release year	品种 Variety	品种类型 Variety type	品种特征 Breed characteristics
肯特维尔研究中心 Kentville Research Centre	2002	Cumberland	矮丛	高产;风味极佳
加拿大农业和农业食品部 Agriculture and Agri-Food Canada	2006	Novablu	矮丛	果大;生长旺盛
西杜桑斯苗圃 Sidhu Sons Nursery	2018	Vacsid1 (ScarletOvation)	观赏	狭叶蓝莓 ( <i>V. angustifolium</i> ); 果大、硬、浅蓝色、风味好; 机械收割
	2022	Vacsid15	南高丛	常绿越桔, 鲜红色嫩叶
	2022	Vacsid22	南高丛	早中熟; 中到大果; 需冷量高; 丰产
				早熟; 果大; 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, <https://www.uspto.gov/trademarks/search>)。2022年,西班牙的纳瓦拉植物股份有限公司发布了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 h。罗马尼亚在2012年由罗马尼亚皮特什蒂水果研究所发布了9个北高丛蓝莓新品种,该国家为典型的温带

大陆性气候类型,培育重点性状主要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2个兔眼蓝莓品种,育种机构为拉脱维亚国家植物园,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1个观赏性北高丛蓝莓品种弗拉明戈(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年美国农业部公布的欧洲国家蓝莓新品种概况

Table 3 Overview of new blueberry varieties published by the USDA from 2012 to 2022 in European countries

国家 Country	培育公司/基地 Cultivate company/base	发布年份 Release year	品种类型 Variety type	品种数量 Variety number	品种特征 Breed characteristics
西班牙 Spain	纳瓦拉植物股份有限公司	2022	南高丛	6	极早熟至早熟,极丰产,低需冷量<200 h
罗马尼亚 Romania	罗马尼亚皮特什蒂水果研究所	2012	北高丛	9	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 Latvia	拉脱维亚国家植物园	2014	兔眼	2	中熟;果大;高产;耐寒;抗炭疽病和火疫病
荷兰 Netherlands	M.S. Hoogenraad, Ederveen	2022	观赏	1	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)

西太平洋地区(亚太)的蓝莓育种国家主要包括中国、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10 hm<sup>2</sup>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8 hm<sup>2</sup>的兔眼蓝莓基地,标志着中国蓝莓产业化的初步发展<sup>[32]</sup>。2006年中国蓝莓产业蓬勃发展,截至2020年底,中国蓝莓栽培面积达6.64万hm<sup>2</sup>,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4000 hm<sup>2</sup><sup>[33]</sup>。

据中国林草植物新品种保护网(<http://cnpvp.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,中国在美国农业部公布41个蓝莓新品种(表4, <http://www.uspto.gov/trademarks/search>),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%<sup>[24]</sup>。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,单独以及与大连大学联合培育发布的蓝莓品种共29个,占中国所有发布品种的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,均以果实中且硬、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<sup>[28]</sup>。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;而育种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(Bestmiddon),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。这些新品种果实中,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<sup>[22]</sup>、成熟期一致<sup>[28]</sup>、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<sup>[34-35]</sup>。

2010年起,日本开始引进国外的优良蓝莓品种,并开展蓝莓育种工作,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、长野县中川村果树苗圃、日本良山株式

会社各培育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。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,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,成熟期早熟至早中熟,果实大并具有硬度硬、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、汉密尔顿研究中心,培育的类型主要有北高丛、南高丛和兔眼。在2014年(包括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<sup>[36]</sup>。2010-2022年,新西兰培育了5个南高丛蓝莓和6个北高丛蓝莓。南高丛蓝莓培育性状为早中熟,果实大到极大,丰产且需冷量>1000 h;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年美国农业部公布的亚太国家蓝莓新品种概况

Table 4 Overview of new blueberry varieties published by the USDA from 1997 to 2022 in Asia-Pacific countries

国家 Country	品种总数 Total number of varieties	培育公司/基地/个人 Cultivate company/base/ person	品种数量 Variety number	发布年份 Release year	品种类型 Variety type	品种特征 Breed characteristics
中国 China	41	大连森茂现代农业 有限公司	14	2018、2020、2022	北高丛	早熟至中晚熟;鲜食
			1	2022	南高丛	早熟;果中;机械采收;鲜食
			1	2022	半高丛	早熟;果中、硬;可串采; 鲜食
		1	2022	观赏	早熟;极小果且圆,黄色和 红色;观赏性盆栽景观	
		8	大连大学、大连森茂现 代农业有限公司	2018、2020、2022	北高丛	早熟至中晚熟;丰产;鲜食
		4		2022	南高丛	早熟;鲜食;适合机械采收

表4(续)

国家 Country	品种总数 Total number of varieties	培育公司/基地/个人 Cultivate company/base/ person	品种数量 Variety number	发布年份 Release year	品种类型 Variety type	品种特征 Breed characteristics
中国 China		吉林农业大学	4	2022	北高丛	风味佳;鲜食
		日照禾沃农业发展公司	3	2022	北高丛	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	2	2020	北高丛	早熟至中熟;鲜食
		江苏省及中国科学院	2	2018	南高丛	早中熟
日本 Japan	10	安徽省南岭县	1	2018	北高丛	耐寒
		群馬园艺实验站	3	2010	北高丛	果大,品质优良;鲜食
		长野县中川村公司 果树苗圃	3	2014	北高丛	早熟或晚熟
		日本良山株式会社	3	2020	北高丛	适宜鲜果和果品加工市场
澳大利亚 Australia	46	东京大都会	1	2014	兔眼	极晚熟;果大
		V.D.A. Mazzardis	28	2016、2018、2020、 2022	未知高丛	极早熟至早熟,中熟;大~ 极大果;适合西澳大利亚
		蓝山果园	14	2016、2018、2020、 2022	南高丛	早熟至早中熟;果大;硬;较 低需冷量;常绿
		Mountain Blue High Chill	1 3	2022 2022	北高丛 未知	晚熟;果硬;风味好 极早熟~中熟;中~大果; 硬;风味好
新西兰 New Zealand	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	2	2012	北高丛	早中熟;果大;硬;高产
			2	2012	南高丛	早熟至早中熟
			8	2012	兔眼	早中熟至中熟;每年花2~3 次观赏
			3	1997	未知	果极大;颜色和风味好
		新西兰植物和食品研究 所、德国浆果公司	2	2014	北高丛	中熟至晚熟;花园
			1	2014	南高丛	早中熟
		汉密尔顿研究中心的 植物和食品研究	1	2010	北高丛	适合家庭花园
			1	2010	未知	果小;观赏;多花
			1	2010	兔眼	晚熟;果大
		新西兰植物和食品 研究所	1	2022	北高丛	中晚熟;果大;高产; 需冷量>1000 h
			2	2022	南高丛	中熟;极大果;高产; 需冷量>1000 h
	1	2014	兔眼	中熟;出众品质		
	1	2018	未知	果大;扁圆形;甜而脆		
	2	2002	兔眼	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<sup>[37]</sup>。

据中国林草植物新品种保护网(<http://cnpvp.flashfox.tech/>)统计,截至 2024 年 5 月 17 日,有中国、美国、西班牙、澳大利亚、日本机构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(图 1)。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,申请到授权的时间一般在 1~5 年。

截至 2024 年 5 月 17 日前,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。申请新品种的数量和授权新品种的数量最多的机构均为大连森茂现代农业有限公司,申请新品种数量达到 78 个,授权 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权有 15 个,授权 19 项。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 2024 年 5 月 17 日,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)。

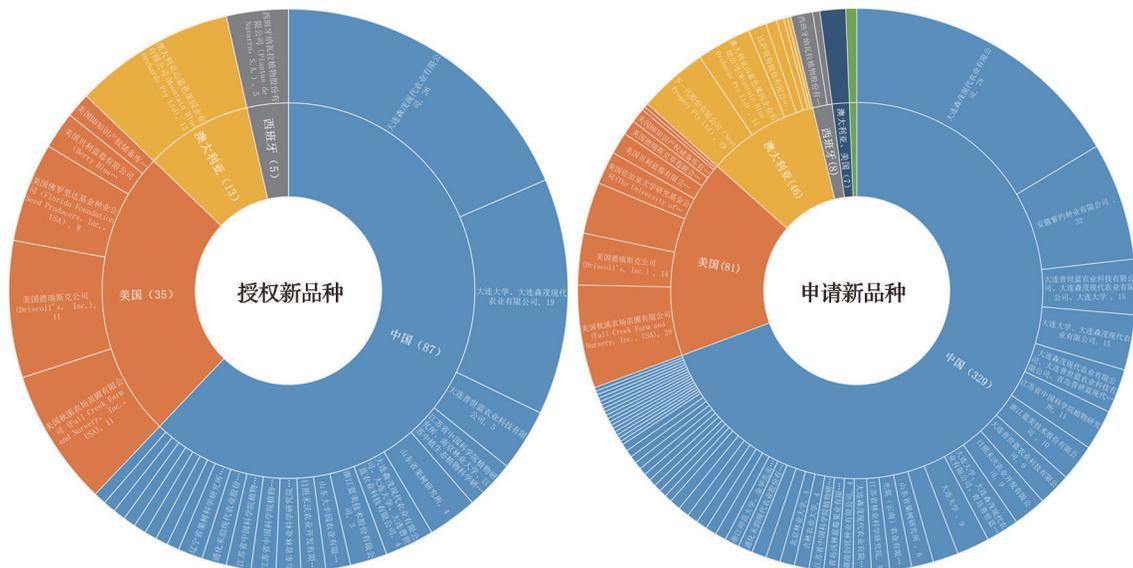


图 1 中国林草植物新品种保护网公布的蓝莓新品种

Fig. 1 New blueberry variety announced by The China Forestry and Grassland Plant New Varieties Protection Network

美国在中国申请的蓝莓新品种权数量居于第二,美国秋溪农场苗圃有限公司共申请新品种 28 个,其中 11 个获得新品种授权;其次为德瑞斯克公司,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,共申请新品种 14 个,其中 8 个获得新品种授权。澳大利亚蓝山果园企业有限公司培育申请新品种 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申请新品种 2 个,2021 年普卢努斯皮尔斯卡有限公司和比萨贸易有限公司联合申请新品种 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 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。

### 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<sup>[38]</sup>。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6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<sup>[39]</sup>。

#### 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)<sup>[40]</sup>。在1937-1959年间,后人利用Coville留下的68000棵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<sup>[41]</sup>。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(*Vaccinium corymbosum* L.)和狭叶越桔(*V. angustifolium*)的遗传背景<sup>[42]</sup>。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<sup>[43-47]</sup>。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,育种家们需要不断通过杂交和回交来改善其性状。

目前,北高丛蓝莓是全球栽培最广泛的蓝莓类型之一<sup>[48]</sup>,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)。

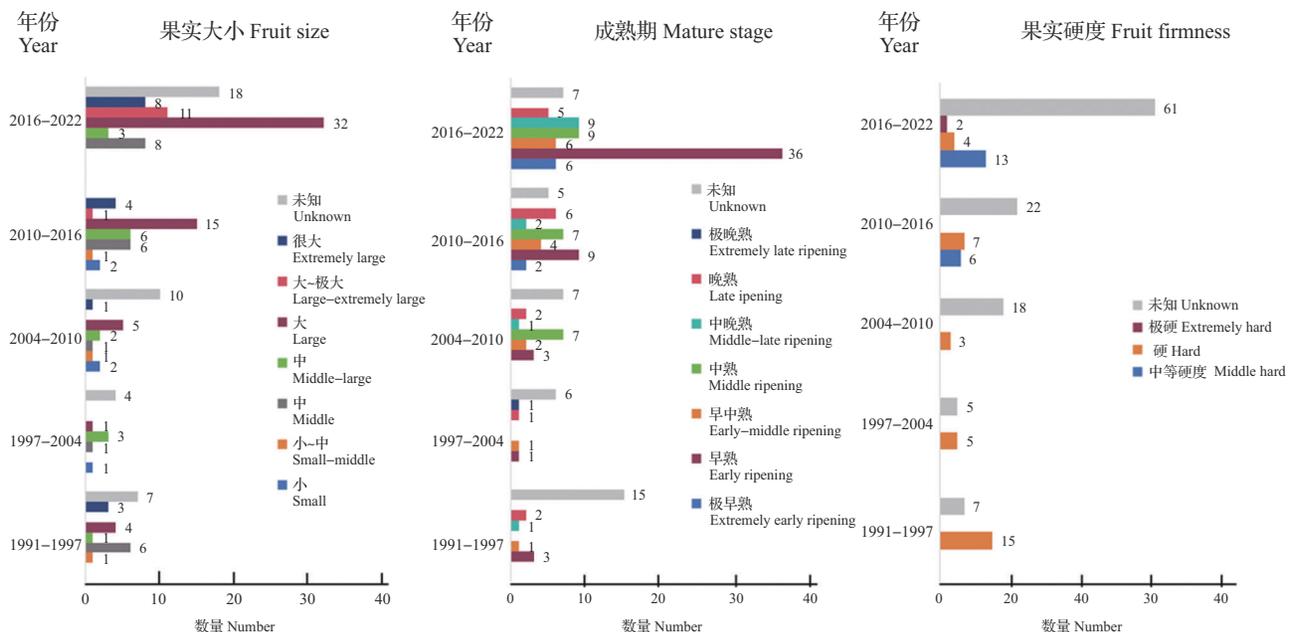


图2 北高丛蓝莓性状趋势

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)<sup>[26]</sup>、佛罗达蓝(Flordablue)等<sup>[49]</sup>。南高丛蓝莓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。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。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<sup>[50-51]</sup>。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在南高丛蓝莓新品种,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<sup>[52-53]</sup>。

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研究所等单位。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,果实大小为中大。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早中熟、早熟,果实大小主要为中~大,果实硬度达到极硬(图3)。

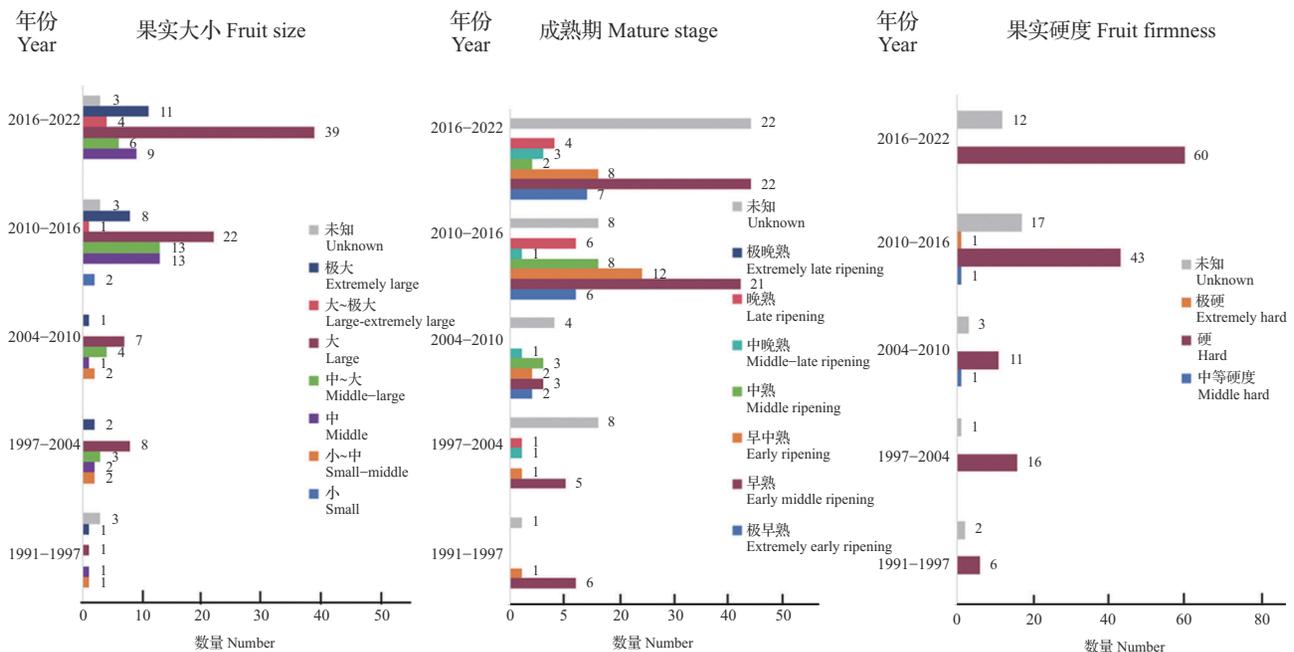


图3 南高丛蓝莓性状趋势

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 m,但栽培时通常将其高度控制在2~4 m。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,融入了9.37%的康斯越桔基

因,提高兔眼蓝莓晚开花的特性、抗寒性和果实口感,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<sup>[54]</sup>。

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、食品研究所和新西兰植物与食品研究公司。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。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的特性很难改善,从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)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<sup>[34]</sup>。

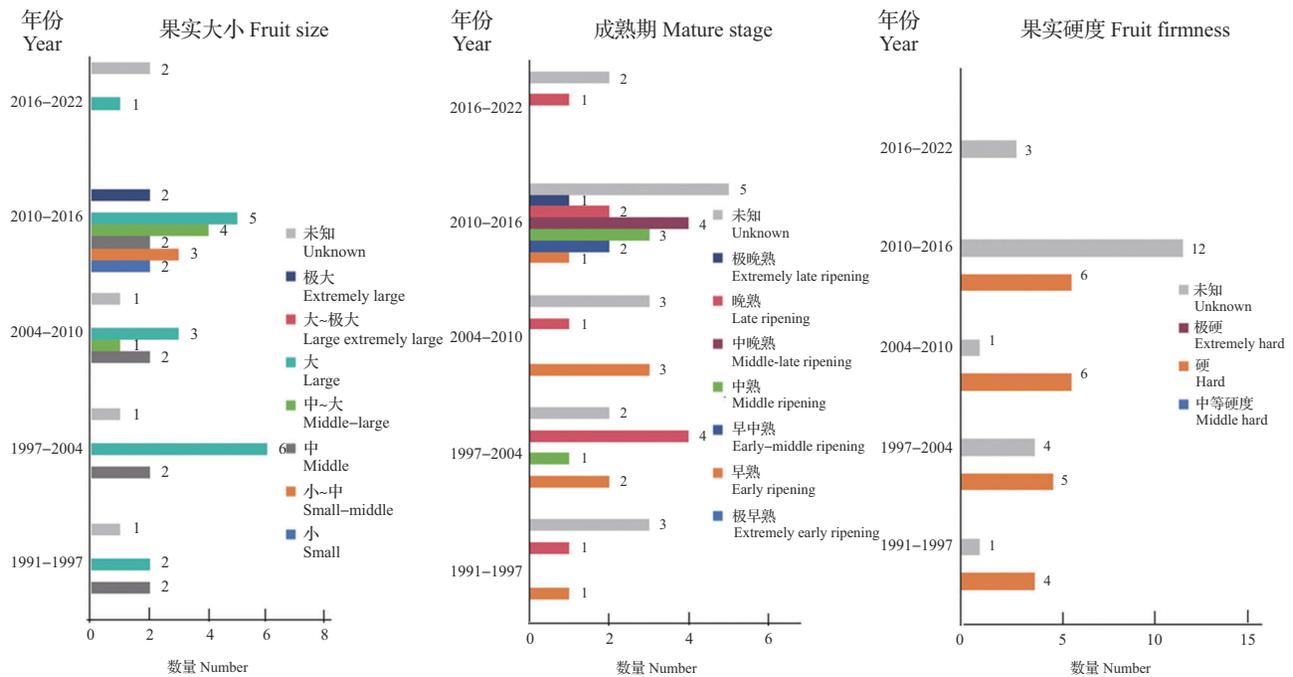


图4 兔眼蓝莓性状趋势

Fig. 4 Rabbit eye 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<sup>[55]</sup>。它的树高通常在50~100 cm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<sup>[56]</sup>。Childs则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(Ornablu)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<sup>[4]</sup>,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1个半高丛蓝莓品种粉色爆米花(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1个半高丛蓝莓品种胜美(Bestmidon),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30~50 cm,具有较强的抗旱和抗寒能力,可在-40℃的严寒地区生长<sup>[37]</sup>。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。矮丛蓝莓主要的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(*V.constablaei*)的基因<sup>[57]</sup>。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(NorthSedgewich)和密西根矮丛1号(Michigan Lowbush#1)<sup>[58]</sup>。1975年至2006年,加拿大农业部肯特维尔研究中心相继培育出了适应当地种植的矮丛蓝莓品种坤蓝(Cumberland)<sup>[59-60]</sup>、芬蒂(Fundy)<sup>[61-62]</sup>和诺威蓝(Novablue)等<sup>[63-64]</sup>。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,蓝莓产业的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Vacsid1(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(0.2 g),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。2014-2024年以来,观赏类蓝莓品种的选择数量不断增加,表明蓝莓新品种的培育方向逐渐多元化。这一趋势充分挖掘了蓝莓的潜在价值,拓宽了蓝莓产业和商

业应用领域,培育出具有观赏、生态和经济价值的新型蓝莓品种。

## 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易成功,Pritt等<sup>[65]</sup>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<sup>[66]</sup>。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(*Myrtilus*)、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、蔓越桔和红豆等小浆果品种<sup>[67]</sup>。截至2024年5月17日,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的主要基因源。南高丛蓝莓品种的遗传背景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的平均遗传贡献力比例较大。南高丛蓝莓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狭叶越桔基因。育种学家利用杂交育种手段,将野生越桔资源基因融入蓝莓,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,世界各国可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,通常需要7~8年挖掘优良种质,大约15年才能推出新品种<sup>[68]</sup>。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育种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可大大缩短育种时间,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96个新品种发布。因此,开展常规杂交育种的同时结合现代生物技术,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** 随着同工酶概念的提出,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。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,具有高精度、短周期、高多态性和较高稳定性等特点,使其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随机扩增多态性DNA (RAPD, random amplified polymorphic DNA)<sup>[69-72]</sup>、相关序列扩增多态性 (SRAP, sequence related amplified polymorphism)<sup>[73-76]</sup>、简单重复序区间扩增多态性 (ISSR, inter-simple sequence repeat)<sup>[77-79]</sup>。后期科学家发现,植物中的简单重复序列 (SSR, simple sequence repeat) 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。SSR标记被

广泛用于构建植物物种遗传图谱,并且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,而单核苷酸多态性 (SNP, single-nucleotide polymorphism) 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。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了巨大的进展,因此通常更有效<sup>[80]</sup>。

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。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 (MAS, molecular marker assisted breeding)。分子标记辅助育种可以提高育种效率,缩短育种周期并且在遗传多样性、品种鉴定等方面有较好的效果。

**4.2.2 全基因组选择育种** 随着测序技术的高度发展,全基因组选择 (GS, genomic selection) 作为一种新型的育种方法,因其在预测低遗传力及难以表征的复杂性状方面的卓越表现而被广泛应用,该方法有效整合了基因组技术与传统育种实践,显著提升了育种效率和准确性。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。与分子标记辅助育种相比,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,还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完成测序,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<sup>[81]</sup>,2023年 Zeng 等<sup>[82]</sup>利用云南越桔 (*V. duclouxii*) 首次报道的越桔属植物 T2T 基因组,进一步完善了蓝莓基因组,为未来的蓝莓遗传改良奠定基础。

尽管测序技术为全基因组选择带来了诸多优势,但高质量的测序结果需要更高的测序深度,这增加了测序成本。而且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,基因组选择育种将逐步替代传统育种方法。这也意味着基因组选择育种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** 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,以及转基因技术应用等方面取得了显著进展。目前,除了深入挖掘和解析控制蓝莓各种性状的分子机制外,研究者们还在探索蓝莓的遗传转化体系,致力于寻找能够诱导蓝莓外植体再生的最佳激素浓度配比,以为后续的基因功能研究和育种工作提供技术支持。在基因编辑方面,已有学者成功利用CRISPR/Cas9系统敲除了蓝莓的CENTRORADIALIS基因,并在两个四倍体蓝莓品种中,分别使用CAMV35S和UBQ启动子驱动4个gRNAs,显示出极低的脱靶效应风险<sup>[83]</sup>。综上所述,基因工程是推动蓝莓高精度育种进程的重要工具,能够促进蓝莓产业的发展。

## 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的。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,因蓝莓具有改善视力、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,蓝莓果实消费群体逐步扩大。为了满足消费者的需求,育种学家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蓝莓新品种。截至2024年5月17日,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,而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。观赏性蓝莓主要用于家庭景观美化和道路绿化。

### 5.2 未来的育种手段

蓝莓优良品种的选育和推广至关重要,而要培育优良的蓝莓新品种,则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。应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,解析其调控性状的分子机制,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发布。

### 5.3 我国野生越桔属资源的开发利用

我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<sup>[84]</sup>。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。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,在我国大量栽培,从而占领鲜果市场形成垄断。我国应总结经验教训,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. Blueberry science. Rutgers: Rutgers University Press, 1988
- [2] 郑炳松,张启香,程龙军. 蓝莓栽培实用技术. 浙江:浙江大学出版社,2013  
Zheng B S, Zhang Q X, Cheng L J. Practical techniques for blueberry cultivation. Zhejiang: Zhejiang University Press, 2013
- [3] Lobos G A, Hancock J F. 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. Berlin: Springer, 2011
- [5] Hancock J F. Temperate fruit crop breeding: Germplasm to genomics. New York: Springer Science and 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(1):39-42  
Li Y D, Jiang H T, Zhang Z D, Wu L. The prospect of industrialization development of blueberries in China. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2001(1):39-42
- [7] 何科佳,曾斌,张力,潘美山. 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 K J, Zeng B, Zhang L, Pan M L. Advances in utilization of blueberry germplasm resources in China. *Hunan Agricultural Sciences*, 2013(23): 14-17
- [8] Cummins J N. Register of new fruit and nut cultivars list 35. *HortScience*, 1991, 26(8):962-963
- [9] Okie W R. Register of new fruit and nut cultivars list 38. *HortScience*, 1997, 32(5):787
- [10] Okie W R. Register of new fruit and nut cultivars list 39. *HortScience*, 1999, 34(5):184-185
- [11] Okie W R. Register of new fruit and nut cultivars list 41. *HortScience*, 2002, 37(5):252-253
- [12] Okie W R. Register of new fruit and nut cultivars list 42. *HortScience*, 2004, 39(6): 1509-1510
- [13] Clark J R, Finn C E. Register of new fruit and nut cultivars list 43. *HortScience*, 2006, 41(5):1106-1107
- [14] Finn C E, Clark J R. Register of new fruit and nut cultivars list 44. *HortScience*, 2008, 43(5): 1324-1325
- [15] Clark J R, Finn C E. Register of new fruit and nut cultivars list 45. *HortScience*, 2010, 45(5):721-723
- [16] Finn C E, Clark J R. Register of new fruit and nut cultivars list 46. *HortScience*, 2012, 47(5):540-542
- [17] Gasic K, Preece J E. Register of new fruit and nut cultivars list 47. *HortScience*, 2014, 49(4):401-403
- [18] Gasic K, Preece J E, Karp D. Register of new fruit and nut cultivars list 48. *HortScience*, 2016, 51(6):625-628
- [19] Gasic K, Preece J E, Karp D. Register of new fruit and nut cultivars list 49. *HortScience*, 2018, 53(6):755-758
- [20] Gasic K, Preece J E, 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 G H, Zhang M J, Lei L, An Q, Zhao L N, Liu G L, Wang H X. 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(4):421-432  
Li Y D, Pei J B, Sun H Y. Status and prospect of global blueberry industry. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2018, 40(4):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 H L, Zhang H Q, Xiao J P, Xie M. Survey of blueberry breeding. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2010, (3):474-481
- [25] Hancock J F. Highbush blueberry breeders. *HortScience*, 2006, 41(1):20-21
- [26] Shaap R H, Darrow G M. 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(2):4-7  
Liu Q Z, Zhu D Z, Wang J W, Chen M X, Xin L. The development status of the world blueberry industry—North America chapter. *Deciduous Fruits*, 2019, 51(2):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(7): 1173-1189.  
Xu G H, Lei L, An Q, Luo L Q, Wang H X. Analysis of the utilization and development trends of American *Vaccinium* resources in blueberry breeding. *Journal of Fruit Science*, 2021, 38(7):1173-1189
- [29] Lyrene P M. 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. *HortScience*, 2012, 47(8):1139-1144
- [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(1):1-10
- Li Y D, Tang X D, Yuan F, Zhang H. Current situation, problems, and development trends of small berry production in China. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2011, 42(1):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(1):1-8
- Li Y D, Pei J B, Chen L, Sun H Y. China blueberry industry report 2020. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2021, 43(1):1-8
- [34] 闫东玲,张明军,王贺新,徐国辉,赵丽娜,刘国玲,娄鑫,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 D L, Zhang M J, Wang H X, Xu G H, Zhao L N, Liu G L, Lou X, Jiang C H. 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(5):207-213,218
- Xu G H, Huang Z Y, Li Y F, Du Q H, Wang L, Hou Y L, Wang H X. Analysis of the characteristics and breeding trends of global blueberry new varieties in 2020. *South China Fruits*, 2022, 51(5):207-213,218
- [36] Lyrene P M. Breeding southern highbush and rabbit eye blueberries. *Acta Horticulturae*, 2004, 715:29-36
- [37] 李亚东,裴嘉博,陈丽.2020中国蓝莓产业年度报告.吉林农业大学学报,2021,43(1):1-8
- Li Y D, Pei J B, Chen L. China blueberry industry annual report 2020. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2021, 43(1):1-8
- [38] 韩鹏祥,张蓓,冯叙桥,黄晓杰,李萌萌,杨方威.蓝莓的营养保健功能及其开发利用.食品工业科技,2015,36(6):370-375,379
- Han P X, Zhang B, Feng X Q, Huang X J, Li M M, Yang F W. Nutritional and health functions of blueberry and its development and utilization. *Science and Technology of Food Industry*, 2015, 36(6):370-375,379
- [39] Ibrevis P A, Bassil N V, Ballington J R, Hancock J F. Impact of wide hybridization on highbush blueberry breeding. *Horticultural Science*, 2008, 133(3):427-437
- [40] Coville F V. Improving the wild blueberry. *USDA Yearbook of Agriculture*, 1937, 66:559-574
- [41] Buckley B. Occurrence of resistance to stem blight in blueberry. Raleigh: North Carolina State University, 1990
- [42] 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
- [43] Aalders L E, Hall I V, Ismail A, Hepler P R. Augusta lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1975, 55(4):1079-1079
- [44] Aalders L E, Hall I V, Jackson L P. Brunswick lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1977, 57(1):301-301
- [45] Hall I V, Aalders L E, Jackson L P. Chignecto lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1977, 57(4):1217-1218
- [46] Hall I V, Aalders L E. Blomidon lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1982, 62(2):519-521
- [47] Jamieson A R. 'Novablue', a seed-propagated lowbush blueberry family. *HortScience*, 2008, 43(6):1902-1903
- [48] 孙海悦,李亚东.世界蓝莓育种概述.东北农业大学学报,2014,45(9):116-122
- Sun H Y, Li Y D. Overview of world blueberry breeding. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2014, 45(9):116-122
- [49] Pritts M P, Hancock J F, Strik B C. Highbush blueberry production Guide. North Carolina: NRAES-55, 1992
- [50] Trehane J. Blueberries, cranberries, and other *vacciniums*. Timber: Timber Press, 2004
- [51] Retamales J B, Hancock J F. Blueberries. Oxford: CABI, 2018
- [52] 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
- [53] 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
- [54] Lyrene P M. Breeding rabbit eye blueberries. *Plant Breeding Reviews*, 2011(5):307-357
- [55] Finn C E, Luby J J, Wildung D K. Half-high blueberry cultivars. *Fruit Varieties Journal*, 1990, 44(2):63-68
- [56] Hancock J, Lyrene P, Finn C, Vorsa N, Lobos G. Temperate fruit crop breeding: Germplasm to genomics. *Blueberries and Cranberries*, 2008
- [57] Buckley B. Occurrence of resistance to stem blight in blueberry. Raleigh: North Carolina State University, 1990:1-15
- [58] 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
- [59] Aalders L E, Hall I V, Ismail A, Hepler P R. Augusta lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1975, 55(4):1079-1079
- [60] Aalders L E, Hall I V, Jackson L P. Brunswick lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1977, 57(1):301-301
- [61] Hall I V, Aalders L E, Jackson L P. Chignecto lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1977, 57(4):1217-1218
- [62] Hall I V, Aalders L E. Blomidon lowbush blueberry. *Canadian Journal of Plant Science*, 1982, 62(2):519-521
- [63] Jamieson A R. 'Novablue', a seed-propagated lowbush blueberry family. *HortScience*, 2008, 43(6):1902-1903

- [64] Hall I V, Jamieson A R, Brydon A D. Cumberland and Fundy lowbush blueberries. *Canadian Journal of Plant Science*, 1988, 68(2): 553-555
- [65] Pritts M P, Hancock J F, Strik B. Highbush blueberry production guide. North Carolina: NRAES-55, 1992
- [66] Trehane J. Blueberries, cranberries, and other *vacciniums*. Timber: Timber Press, 2004
- [67] Retamales J B, Hancock J F. Blueberries (Crop production science in horticulture). Oxford: CABI, 2018
- [68] 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
- [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 B, Hong Z, Liu Y J, Pan Z M. 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 L J, Guo Z D, Fang W X, Xia X Y. Genetic diversity analysis and cultivar identification of blueberry 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(1): 85-87  
Li H X, Chen H L, Wang L, Xu L. SRAP analysis of genetic diversity in blueberry germplasm resources. *Journal of Suzhou University*, 2015, 30(1): 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 D J. 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. 合肥: 安徽农业大学, 2015  
Li Y H. Fuzzy comprehensive evaluation of fruit in blueberry cultivars and ISSR for blueberry varieties. Hefei: Anhui Agricultural University, 2015
- [78] 湛月. 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 Y. Study on biological characteristics and ISSR marker of *Vaccinium Linn. Mutants*. Chongqing: Southwest University, 2017
- [79] 郑姗, 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 S, Zhang L J, Xie L X, Zhang X Y, Li T. DNA fingerprinting by ISSR markers for 17 blueberries. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2014, 29(12): 1198-1201
- [80] 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 X. A study of SNP genotyping technique using gold nanoparticles and non-labeled DNA probe. Hengyang: University of South China, 2011
- [81] 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
- [82] Zeng T, He Z J, He J F, Lv wei, Huang S X, Li J W, Zhu L Y, Wan S, Zhou W F, Yang Z S, Zhang Y T, Luo C, He J W, Wang C Y, Wang L S. The telomere-to-telomere gap-free reference genome of wild blueberry (*Vaccinium dulcoulxii*) provides its high soluble sugar and anthocyanin accumulation. *Horticulture Research*, 2023, 10(11): uhad209
- [83] Song G, Chen Q. Overexpression of the MADS-box gene K-domain increases the yield potential of blueberry. *Plant Science*, 2018, 276: 22-31
- [84] 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 Y S. Resource diversity of wild ling on berry in China and its latest research trends. *Northern horticulture*, 2016(4): 191-197