

# 蓝浆果栽培产业化中的种质创新研究

张德巧, 於虹<sup>①</sup>

[江苏省·中国科学院植物研究所(南京中山植物园), 江苏 南京 210014]

**摘要:** 在查阅大量文献资料的基础上,对蓝浆果(*Vaccinium* spp.)从野生到栽培、由家庭式栽培发展为产业化栽培过程中种质的选择、适应与创新的研究成果进行了归纳和综述。简要概述了越桔属(*Vaccinium* L.)植物的种质资源状况,重点阐述了蓝浆果重要品种的特性及育种目标的发展变化,归纳总结了蓝浆果的育种方法及所取得的成就,展望了中国蓝浆果育种的发展前景,并对蓝浆果育种研究提出了一些建议。认为在蓝浆果品种改良及育种工作中,生态适应性、抗病虫性及大果型优质品种是今后育种研究的重点。

**关键词:** 蓝浆果; 越桔属; 种质资源; 育种

**中图分类号:** S663.9; S603 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-0978(2007)03-0064-09

**Progress on germplasm innovation in blueberry industrial cultivation** ZHANG De-qiao, YU Hong<sup>①</sup> (Institute of Botany, Jiangsu Province and the Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2007, 16(3): 64-72

**Abstract:** Based on consulting a large number of literatures, achievements of researches on germplasm selection, adaptation and innovation in course of blueberry (*Vaccinium* spp.) culture are summarized. The germplasm resources of genus *Vaccinium* L. are outlined. The main characters of important blueberry varieties and progresses of breeding aims are illustrated comprehensively. Advantages of different breeding methods of blueberry are reviewed. Prospects and suggestions on blueberry breeding in China are discussed. It is considered that ecological adaptability, disease and insect resistances, and breeding for large fruit and high quality varieties are the main goals in researches of blueberry breeding and variety improvement in the future.

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

蓝浆果(*Vaccinium* spp.)又名蓝莓,为杜鹃花科(Ericaceae)越桔亚科(Vaccinioideae)越桔属(*Vaccinium* L.)植物。广义上的蓝浆果是对越桔属植物的总称,而真正意义上的蓝浆果是指越桔属蓝浆果组(Sect. *Cyanococcus*)内的所有种<sup>[1]</sup>。早在现代文明发展之前,人类就有食用野生蓝浆果的习惯。19世纪中期,美国的一些私人爱好者将蓝浆果野外群体中果大、味甜的单株引至庭院进行栽种;20世纪初,育种学家开始进行蓝浆果原始种的杂交育种工作;20世纪30年代,在美国农业部的主导下,美国许多州立农业试验站、大学研究机构和私人公司都开展了蓝浆果的良种选育研究<sup>[2]</sup>。在品种选育基础上,20世纪60年代开始进行蓝浆果商业化栽培。在过去的约100年中,蓝浆果由野生变为栽培,由家庭式栽培发展成产业化栽培,并进一步推动了蓝浆果加工业的发展,其种质利用与创新也经历了选择与适应的过程。近年来,一些国家在引种的基

础上也开始了育种工作,但目前蓝浆果育种方向主要集中在蓝浆果种质资源的收集及评价、果实品质和栽培性状的改良、育种策略及技术的创新与完善等方面。

## 1 种质资源概况

全世界约有越桔属植物450种,主要分布在热带及亚热带山地的常绿阔叶林及山地灌丛中,也广布于欧洲、亚洲和美洲的温带针叶林或高山沼泽、湿地、草原直至北极冻原<sup>[3]</sup>。目前,越桔属植物的分

收稿日期: 2007-03-08

基金项目: 国家科学技术部成果转化推广资助项目(04efn215300275)、国家农业部“948”资助项目(2006-G25)和南京市科学技术局资助项目(061b210078)

作者简介: 张德巧(1982-),男,江苏兴化人,硕士研究生,主要从事蓝浆果育种方面的研究。

<sup>①</sup> 通讯作者 E-mail: njyuhong@vip.sina.com

类普遍采用1969年Stevens提出的将该属划分为30个组的分类系统<sup>[4]</sup>。越桔属蓝浆果组是园艺学上最重要的一个组,也是真正意义上的蓝浆果,其中,矮丛蓝浆果、高丛蓝浆果和兔眼蓝浆果3大栽培类型均属于蓝浆果组。Vander Kloet<sup>[5]</sup>认为,蓝浆果组包括9个种,分别为 *Vaccinium boreale* Hall. et Aalders、*V. darrowi* Camp、*V. angustifolium* Ait.、*V. corymbosum* L.、*V. pallidum* Ait.、*V. hirsutum* Buckley、*V. tenellum* Ait.、*V. myrsinites* Lam. 和 *V. myrtilloides* Michx., 前8个种仅分布于北美东部。

在中国,已知的越桔属植物有91种、24亚种和变种,分属15个组。其中发现已有或可能有经济利用潜力的有南烛组(Sect. *Bracteata*)、湿生越桔组(Sect. *Uliginosa*)、蔓越桔组(Sect. *Oxycoccus*)、黑果越桔组(Sect. *Vaccinium*)和越桔组(Sect. *Vitisidaea*)的某些种类<sup>[6]</sup>。越桔组和南烛组植物集中分布于西南诸省,蔓越桔组和湿生越桔组植物主要分布于吉林省和内蒙古自治区。已经利用的种类有乌饭树(*V. bracteatum* Thunb.)、笃斯越桔(*V. uliginosum* L.)、越桔(*V. vitis-idaea* L.)和蔓越桔(*V. macrocarpon* Ait.),其中,乌饭树仅在11个省区有零星分布,而后3种则局限于东北地区,蕴藏量较大,且笃斯越桔和越桔的利用较多<sup>[3]</sup>。

## 2 重要品种的特性

### 2.1 果实品质

蓝浆果的果实品质指标主要包括3个方面。1)生化指标:包括可溶性固形物含量、酸度、糖酸比和香味等;2)外观:包括果实大小、形状和蜡质层等;3)物理性状:包括坚实度、蒂痕、贮藏性、种子数量和大小等。由于果实用途不同,因此,对蓝浆果各品种的品质要求并不完全一致。鲜食用品种的外观要求较高,如果实较大、果色浅、蒂痕小而干、风味甜香浓郁、质地细嫩、果皮薄而软;而加工用品种则对果色和风味等要求较高。

目前,品种‘蓝丰’(‘Bluecrop’)、‘伊利’(‘Elliott’)和‘公爵’(‘Duke’)是在美国种植面积最大的3个北方高丛蓝浆果品种。‘蓝丰’单果重1.7 g,可溶性固形物含量11.4%,酸度0.74%,抗压强度123 g·mm<sup>-1</sup>;‘公爵’单果重1.8 g,可溶性

固形物含量10.2%,酸度0.44%,抗压强度148 g·mm<sup>-1</sup><sup>[6,7]</sup>。2000年,由美国农业部与新泽西农业试验站联合推出的北方高丛蓝浆果优良品种‘卡拉精华’(‘Cara’s Choice’)的单果重1.5 g,可溶性固形物含量高达13.3%,酸度0.73%,抗压强度159 g·mm<sup>-1</sup>,口感好,果实颜色较浅,适合鲜食<sup>[7]</sup>。

在美国种植的兔眼蓝浆果品种中,‘梯芙蓝’(‘Tifblue’)、‘灿烂’(‘Brightwell’)和‘顶峰’(‘Climax’)是3个主要栽培品种。‘梯芙蓝’单果重1.16 g,可溶性固形物含量8.64%,酸度0.98%,抗压强度90.2 g·mm<sup>-1</sup>;‘顶峰’单果重1.70 g,可溶性固形物含量11.60%,酸度0.45%,抗压强度162.0 g·mm<sup>-1</sup><sup>[6]</sup>。2005年,在美国佐治亚推出的兔眼蓝浆果大果型品种‘弗农’(‘Vernon’)的单果重达1.87 g,且其抗压强度、果实颜色和蒂痕均优于品种‘顶峰’<sup>[8]</sup>。

蓝浆果果实的种子数量和大小对鲜食口感有一定的影响,无籽、少籽或小籽品种更受消费者喜爱。异花授粉时,高丛蓝浆果和兔眼蓝浆果的成熟果实中约有60粒饱满种子,矮丛蓝浆果的成熟果实中约有20粒饱满种子<sup>[6]</sup>。在新西兰的蓝浆果育种计划中,曾将选育半无籽和小籽蓝浆果品种作为主要育种目标之一<sup>[9]</sup>。Ehlenfeldt等研究发现<sup>[10]</sup>,兔眼蓝浆果品种‘巨丰’(‘Delite’)与‘梯芙蓝’杂交获得的选择系‘T-286’的果实种子很少;异花授粉时,‘巨丰’、‘梯芙蓝’和‘T-286’成熟果实的饱满种子数分别为85、60和38粒。

果实贮藏性是蓝浆果良种选育的一个重要方面。影响果实贮藏性的因素主要有蒂痕、酸度、可溶性固形物含量及品种差异等。Cline认为<sup>[11]</sup>,蒂痕小而干的蓝浆果品种的果实抗感染能力强、耐贮性好。Ballinger等研究发现<sup>[12]</sup>,果实固酸比低(或含酸量高)的蓝浆果品种在冷藏时,高水平的酸可以抑制真菌感染,贮藏性好。在北方高丛蓝浆果品种中,‘公爵’的耐贮性较强,并能将这一特点遗传给后代<sup>[6]</sup>。

### 2.2 果实色素成分与抗氧化力

蓝浆果的果实中含有大量酚类化合物,其中,类黄酮酚是有利于人类健康的酚类化合物。蓝浆果中的类黄酮酚主要包括花色素苷、原花色素和黄酮醇3类,均具有抗氧化活性,因此,提高果实的抗氧化力也是蓝浆果的育种目标之一<sup>[13]</sup>。抗氧化力主要

通过氧自由基吸收容量、花色素苷含量和总酚含量3项指标来衡量。Clark等<sup>[14]</sup>评价了24个蓝浆果品种或选择系的果实抗氧化力,发现品种‘奥萨蓝’(‘Ozarkblue’)的抗氧化力最强,氧自由基吸收容量 $42.0 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 、花色素苷含量 $2.5944 \text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,总酚含量 $3.7465 \text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

同一品种不同年份果实的氧自由基吸收容量、总酚含量和花色素苷含量并不稳定。Lee等发现<sup>[15]</sup>,原产于北美太平洋西北沿岸的*V. ovalifolium* Smith和*V. membranaceum* Dougl. 2个种的一些优良基因型果实的花色素苷含量和总酚含量比现有的蓝浆果品种高,表明这2个种可用于高抗氧化力品种的育种研究。Connor等对蓝浆果20个杂交组合的亲本和杂交后代果实的氧自由基吸收容量、总酚含量和花色素苷含量3项指标进行了回归和方差分析<sup>[16]</sup>,发现其中7个杂交组合部分后代果实的抗氧化力超过了亲本,表明通过杂交育种增强蓝浆果果实的抗氧化力是可行的。

### 2.3 花期和果实成熟期

20世纪80年代,在美国北卡罗来纳州的蓝浆果育种项目中就已经把选育早熟和晚熟品种作为育种的主要目标<sup>[17]</sup>。2000年,美国密西西比州推出的南方高丛蓝浆果品种‘比洛克西’(‘Biloxi’, ‘Sharpeblue’ × ‘US 329’) 在密西西比州南部的始熟期为5月中旬,比同地区兔眼蓝浆果早熟品种的始熟期提前3周<sup>[18]</sup>。在所有北方高丛蓝浆果品种中,‘伊利’(‘Elliott’, ‘Burlington’ × ‘US1’)的采收期最晚,在美国新泽西州的采收期为7月25日,比晚熟品种‘娟赛’(‘Jersey’)还要迟2~3周<sup>[19]</sup>。在中国南方的蓝浆果推广种植过程中,早晚熟性状是值得注意的问题之一。由于中国南方初夏多雨,因此,特早熟和特晚熟品种是避开多雨高湿气候影响的优良品种。

由于兔眼蓝浆果在休眠期对低温的需求较少,因此在美国东南部地区常受到倒春寒的冻伤,选育晚花早实品种是该地区兔眼蓝浆果育种的主要目标之一<sup>[20]</sup>。2002年,在美国佐治亚州推出的兔眼蓝浆果品种‘阿拉帕哈’(‘Alapaha’)的成熟期与‘顶峰’相同,但花期却至少推迟1周,盛花期(50%开花)在3月18日<sup>[21]</sup>。同样,2005年在美国佐治亚州推出的兔眼蓝浆果品种‘弗农’的成熟期与‘顶峰’一样早,但花期至少晚10 d<sup>[8]</sup>。

### 2.4 授粉习性

由于蓝浆果自花授粉不结实或结实性很差,因此,必须通过异花授粉提高产量和果实品质,但在规模种植的蓝浆果园中,品种均比较单一且不同品种间的距离较远,不利于异花授粉,若能培育出自花授粉结实率高或能孤雌生殖的品种,则能在没有适宜授粉品种或条件时也能正常结实。Hokanson在研究越桔属植物的属内自交衰退机制时发现<sup>[22]</sup>,蓝浆果的自交可孕性与遗传组成、倍性水平和远缘杂交程度有关。Ehlenfeldt在研究自花授粉和异花授粉对一些高丛蓝浆果品种的产量和果实大小的影响时发现<sup>[23]</sup>,自花授粉对品种‘茹贝尔’(‘Rubel’)的果实大小没有影响,却使品种‘蓝丰’(‘Bluecrop’)的产量提高。

蓝浆果为虫媒花,小花呈钟状,花冠大小和形状直接影响其授粉。Lyrene指出<sup>[24]</sup>,*V. ashei* Reade的花冠较长,花冠开口小,不适宜多种蜜蜂传粉;而*V. constablaei* Gray的花冠较短,花冠开口大,适宜多种蜜蜂传粉;两者杂交后的F1代继承了后者的花冠特征,表明*V. constablaei*可以用于培育花冠短而开口大的兔眼蓝浆果品种。

### 2.5 丰产性

1981年,美国佐治亚州推出的兔眼蓝浆果品种‘灿烂’是丰产性较好的品种,平均单株产量达5.9 kg,比标准品种‘梯芙蓝’的平均单株产量(4.6 kg)高28.3%<sup>[25]</sup>。Lyrene分析了兔眼蓝浆果结果枝上花芽数的变异度<sup>[25]</sup>,发现不同选择系之间差异显著;花芽数目与健全叶片数呈正相关,一些早熟选择系的丰产性较差,可能与结果枝的花芽数目不足有关。Ehlenfeldt认为<sup>[19]</sup>,每个花序平均花数越多的品种越丰产。Carter等<sup>[26]</sup>评价了南方高丛蓝浆果的丰产性,其中品种‘奥萨蓝’和‘传统’(‘Legacy’)的丰产性最好,年平均产量分别为 $12309$ 和 $10328 \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ ;而对照组兔眼蓝浆果品种‘杰兔’(‘Premier’)的年平均产量仅为 $5456 \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。

树形直立、株高适中、果穗松散及成熟期一致等特性均有利于机械采收或人工采收。Noffsinger等<sup>[27]</sup>在连续14年内评价了21个兔眼蓝浆果品种和6个南方高丛蓝浆果品种或选择系的株形,发现‘夏普蓝’(‘Sharpblue’)、‘顶峰’、‘佛罗达蓝’(‘Flordablue’)和‘杰兔’4个品种及‘MS75’和‘MS81’2个选择系的株高和冠幅指标符合要求,既

不需要修剪又适宜于人工或机械采收。

## 2.6 生态适应性

扩大对土壤条件的适应性、降低对休眠期的低温需求和提高抗寒性是蓝浆果生态适应性育种的3个主要目标。北方高丛蓝浆果适宜的土壤 pH 值为 pH 4.0 ~ pH 5.2, 休眠期的低温(7.2 °C 以下)需求时间为 650 ~ 800 h, 可忍耐的最低温度为 -35 °C; 兔眼蓝浆果适宜的土壤 pH 值为 pH 4.5 ~ pH 6.0, 休眠期的低温需求为 350 ~ 600 h, 花芽可忍耐的最低温度为 -15 °C; 矮丛蓝浆果适宜的土壤 pH 值为 pH 2.8 ~ pH 6.6, 可忍耐的最低温度为 -40 °C<sup>[6]</sup>。

Finn 等研究发现<sup>[28]</sup>, 矮丛蓝浆果对高 pH 值土壤的适应性较强, 且能将这种适应性不同程度地遗传给后代, 因此, 通过杂交方法增加品种中矮丛蓝浆果的遗传成分以增强品种对高 pH 值土壤的适应性是可行的。高丛蓝浆果对低温的需求量较多, 通过育种降低其对休眠期低温的需求, 可促使将鲜果品质较高的高丛蓝浆果品种推广到南方。在一些冬季比较寒冷的地区, 培育抗寒性强的品种是育种的主要目标。选择春天植株脱休眠晚或慢的基因型作为育种材料是选育耐春霜型蓝浆果品种的有效方法。Rowland 等的研究表明<sup>[29]</sup>, 植株脱休眠越晚, 耐春霜能力越强; *V. constablaei* 脱休眠最晚, 是培育抗寒性强和耐春霜型品种的极好育种材料。Ehlenfeldt 等<sup>[30]</sup>评价了 25 个兔眼蓝浆果品种的抗寒性, 其中抗寒性最强的是品种‘珍珠河’(‘Pearl River’), 其枝条花芽的半致死温度为 -24.9 °C, 明显低于标准品种‘顶峰’的枝条花芽半致死温度(-19.6 °C)。

## 2.7 抗病性

蓝浆果是一些真菌、细菌和病毒的宿主, 可导致多种蓝浆果病害的发生, 给生产带来很大麻烦。蓝浆果主要病害有十多种, 目前, 对僵果病、茎枯病和枝条溃疡病、红色环斑病毒病(BBRRSV)和蜜环病毒病(BBSSV)等主要病害的研究较多。

Stretch 等评价了高丛蓝浆果对僵果病的抗性<sup>[31]</sup>, 发现不同品种间的抗性差异显著, 且有些品种对僵果病的抗性稳定。Lehman 等研究了蓝浆果僵果病真菌的生活史与蓝浆果物候期的相关性, 认为一些蓝浆果品种对僵果病的抗性可能是对僵果病真菌的趋避性<sup>[32]</sup>。僵果病真菌感染蓝浆果分为 2 个阶段, 第 1 阶段感染幼叶和花, 第 2 阶段是伴随着花粉感染子房, 导致僵果病的发生。Polashock 等发

现<sup>[33]</sup>, 南方常绿种 *V. darrowi* 对僵果病菌的第 2 阶段感染期具有抗性, 用该种和现有的高丛蓝浆果品种进行杂交, 杂交后代均呈现出不同程度的僵果病抗性, 但僵果病的抗性是否由多基因控制并未得到证实。

Ehlenfeldt 等发现<sup>[34]</sup>, 炭疽病菌主要感染蓝浆果的营养组织, 并认为培育出叶片抗炭疽病的品种可降低蓝浆果田间炭疽病的发病率。在北美的大多数蓝浆果种植区内, 由炭疽病菌引起的果实腐烂病已非常严重。Polashock 等<sup>[35]</sup>评价了高丛蓝浆果品种对炭疽病菌引发的果实腐烂病的抗性, 其中品种‘伊利’的抗性最强, 在青果上接种炭疽病菌后果实腐烂率仅 12.5%。

Stretch 等研究发现<sup>[36]</sup>, 不同高丛蓝浆果品种对枝条溃疡病抗性差异显著, 一些品种对僵果病和枝条溃疡病都有抗性且抗性稳定。Baker 等<sup>[37]</sup>评价了北方高丛蓝浆果品种对枝条溃疡病的抗性, 其中品种‘伊利’和‘蓝塔’(‘Bluetta’)的抗性最强。Polashock 认为<sup>[38]</sup>, 蓝浆果对茎枯病和枝条溃疡病的抗性并没有相关性, 两者的抗性机制可能有所不同。Ehlenfeldt 等认为<sup>[39]</sup>, 蓝浆果对红色环斑病毒病的抗性可能受多个基因的控制。Acquaah 等<sup>[40]</sup>评价了南方高丛蓝浆果和兔眼蓝浆果品种对蜜环病毒病的抗性, 发现高丛蓝浆果品种‘佐治亚宝石’(‘Georgia Gem’)和‘密斯黛’(‘Misty’)的蜜环病毒病感染率很低, 而兔眼蓝浆果品种‘灿烂’则对蜜环病毒病具有完全抗性。

## 3 育种技术

19 世纪中期到 20 世纪 40 年代, 蓝浆果的育种方法主要是选择育种, 即从野外或实生苗中选育优良品种或选择系。从 20 世纪初至今, 蓝浆果的育种方法则主要是杂交育种。基因工程育种是较新的育种方法之一, 目前在蓝浆果育种上的应用较少。

### 3.1 选择育种

选择育种是蓝浆果育种中应用最早也是最简单直接的育种方法, 一些早期选育出的品种至今仍为主要栽培品种。

兔眼蓝浆果的选择育种最早见于 1887 年, 至 1941 年为止, 已选出‘Ruby’、‘Hagood’、‘Scott’、‘Anne’、‘Nell’、‘Jean’、‘Locke’、‘Henry’和

‘Sapp’等近10个品种和40多个选择系<sup>[2,6]</sup>。现在,几乎所有的兔眼蓝浆果品种都起源于1940年选出的6个野生选择系,分别为‘埃塞尔’(‘Ethel’)、‘迈尔斯’(‘Myers’)、‘凯拉’(‘Clara’)、‘巨黑’(‘Black Giant’)、‘W-4’和‘W-8’<sup>[41]</sup>。近年来,在美国北卡罗来纳山区发现的六倍体种 *V. constablaei* 很有可能出现在未来的六倍体兔眼蓝浆果品种的谱系中<sup>[42]</sup>。

高丛蓝浆果选择育种起始于19世纪中期,Coville于1908年从野生的高丛蓝浆果和狭叶蓝浆果中选出了‘布鲁克斯’(‘Brooks’)和‘拉塞尔’(‘Russell’)2个品种<sup>[2,6]</sup>。由Coville在20世纪初选出的‘布鲁克斯’、‘拉塞尔’、‘茹贝尔’(‘Rubel’)、‘松尼’(‘Sooy’)、‘卡伯特’(‘Cabot’)、‘凯瑟琳’(‘Katharine’)和‘先驱’(‘Pioneer’)等品种构成了高丛蓝浆果品种的种质资源基础<sup>[6,43]</sup>。

20世纪40年代至20世纪50年代,美国和加拿大的一些科研工作者以果大、色蓝、风味好、丰产、自交可育、易繁殖及植株高而直立为选育目标,选择出优良的野生型矮丛蓝浆果品种,如‘血石’(‘Bloodstone’)和‘早甜’(‘Early Sweet’)<sup>[44]</sup>。Draper等从野外选育出2个观赏型南方矮丛蓝浆果品种‘约翰蓝’(‘Johnblue’)和‘久蓝’(‘Everblue’),即‘Fla. 4A’和‘Fla. 4B’,它们也是培育耐旱且对低温需求少的优良品种的育种材料<sup>[45]</sup>。

### 3.2 杂交育种

3.2.1 常规杂交育种 杂交育种是蓝浆果育种的主要手段,目前推出的蓝浆果新品种大多是通过杂交方法培育而成的。高丛蓝浆果的杂交育种工作起始于1909年,到1975年为止,已成功杂交育成‘Jersey’、‘Weymouth’、‘Atlantic’、‘Burlington’、‘Berkeley’、‘Coville’、‘Wolcott’、‘Bluecrop’、‘Earlyblue’、‘Blueray’、‘Bluechip’、‘Darrow’、‘Bluetta’、‘Northland’、‘Elizabeth’及‘Elliott’等45个高丛蓝浆果品种。兔眼蓝浆果杂交育种工作起步较晚,1940年进行第1次杂交育种,从杂交后代中选出‘Callaway’、‘Coastal’、‘Tifblue’、‘Homebell’、‘Gardenblue’、‘Menditoo’和‘Woodard’等品种,到20世纪末已成功培育出近百个兔眼蓝浆果杂交品种<sup>[2,6,46-48]</sup>。在美国佛罗里达州开展的蓝浆果育种

项目中,用原产于佛罗里达半岛地区的1个野生二倍体高丛蓝浆果无性系花粉对高丛蓝浆果品种进行授粉,获得一批杂交后代,再用这些杂交后代与高丛蓝浆果品种进行回交并获得回交群体,在这个群体中选择出许多早花早熟的优良单株<sup>[49]</sup>。20世纪90年代,美国北卡罗来纳大学的研究者曾计划用 *V. angustifolium* 和 *V. elliotii* Chapm. 2个种为材料杂交选育抗枝条溃疡病品种,用 *V. amoenum*、*V. ashei* 和 *V. elliotii* 3个种作为杂交亲本,将抗尖鼻叶甲基因导入高丛蓝浆果品种中<sup>[50]</sup>。

Scheerens等认为<sup>[51]</sup>,多种源杂交可培育出适应矿质土壤的品种。Brooks等<sup>[52]</sup>用 *V. arboreum* Marsh与 *V. darrowi* 杂交获得的F1代与南方高丛蓝浆果品种进行多次回交,以获得耐旱型南方高丛蓝浆果品种。Ehlfeldt等认为<sup>[53]</sup>,用 *V. constablaei* 与 *V. ashei* 杂交可培育出北方兔眼蓝浆果,从而将兔眼蓝浆果推广到美国北部。20世纪末推出的半高丛型蓝浆果是由 *V. pallidum* 与栽培种 *V. corymbosum* 杂交而成的,其子代继承了亲本的抗寒性,能在雪被下度过严冬<sup>[54]</sup>。蓝浆果是温带水果,目前,一些育种学家正尝试通过轮回选择育种方法培育出对低温需求极少的适合在亚热带地区生长的新品种<sup>[55]</sup>。20世纪70年代,美国农业部就开始选育对低温需求少的高丛蓝浆果品种,到20世纪80年代中期推出了‘海岸’(‘Gulf Coast’)、‘奥尼尔’(‘O’Neal’)和‘佐治亚宝石’等一些在休眠期对低温需求较少的南方高丛蓝浆果品种,其中品种‘海岸’对低温的需求仅200 h<sup>[56]</sup>。Lyrene等<sup>[57]</sup>建议选用当地的一些野生蓝浆果作为杂交亲本之一,这样既可加快育种速度又可选育出更适宜当地生长的优良品种。

3.2.2 远缘杂交育种 3大类型蓝浆果的遗传基础都比较狭窄,种内反复杂交常导致近交衰退现象,因此,在蓝浆果育种中远缘杂交的运用越来越多,包括蓝浆果组内种间杂交和蓝浆果组与其他组间的杂交<sup>[6,42]</sup>。染色体倍性观察可指导蓝浆果育种专家选择远缘杂交需要的亲本材料。有研究表明,蓝浆果组内等倍体的种间杂交很容易成功,即使亲本在形态学及生态学等方面差异很大,也能得到生长势强且育性至少中等的杂交后代。相比之下,倍性不同的种间杂交则比较困难<sup>[42]</sup>。

Munoz<sup>[58]</sup>研究了蓝浆果组内四倍体种和二倍体

种杂交失败的原因,发现四倍体的高丛蓝浆果品种和二倍体的 *V. elliotii* 杂交时,受精前后存在发育障碍,可通过不减数配子(2n)或用秋水仙素诱发染色体加倍的配子,从而克服染色体倍性水平的杂交障碍。Qu 等认为<sup>[59]</sup>,越桔属种类 *V. darrowi* 能高频率产生不减数配子,与基因控制的减数分裂异常有关。Vorsa 等<sup>[60]</sup>和 Lyrene 等<sup>[61]</sup>对一些非整倍体蓝浆果无性系不减数配子形成的细胞学进行了研究,将其原因归纳为第一次减数分裂阻滞(FDR)和第二次减数分裂阻滞(SDR)2种。实际上,能产生不减数配子的蓝浆果种类并不多,但有些种类产生不减数配子的频率却很高。二倍体种类 *V. darrowi* 能高频率产生不减数配子,其优良基因型‘Florida 4B’易与四倍体高丛蓝浆果品种杂交成功,目前大部分南方高丛蓝浆果品种都含有‘Florida 4B’的遗传成分<sup>[62]</sup>。

### 3.3 诱变育种

物理诱变和化学诱变是2种常见的诱变育种方法。Dweikat 等<sup>[63]</sup>用秋水仙素诱变出由四倍体种类 *V. corymbosum* 与二倍体种类 *V. elliotii* 杂交产生的三倍体无性系‘FL81-19’的组培苗,并获得了六倍体无性系‘Hex-DT’。在杂交实验中发现,无性系‘Hex-DT’易与兔眼蓝浆果品种杂交成功,表明借助六倍体无性系‘Hex-DT’的介导,*V. ashei*、*V. corymbosum* 和 *V. elliotii* 3个倍性不同的种类间能相互渗透基因。Dweikat 等<sup>[64]</sup>用秋水仙素诱变 *V. elliotii* 的组培苗,获得了同源四倍体无性系‘Fla. 519’。研究结果表明,*V. elliotii* 的染色体加倍后,与四倍体品种杂交的成功率较原来有很大提高。

### 3.4 基因工程育种

目前,一些育种学家正在评估通过转基因培育抗虫和耐除草剂蓝浆果的可行性。1995年,第1例抗虫转基因越桔属植物进行了田间实验<sup>[65]</sup>。为了培育抗真菌或细菌的蓝浆果品种,研究者们正尝试将一些可抑制细菌或真菌的多肽基因转入现有的高丛蓝浆果品种中<sup>[66]</sup>。美国农业部的一些蓝浆果育种学家正在筛选与蓝浆果僵果病和果实炭疽腐烂病连锁的特异性分子标记,以加快蓝浆果的抗病育种进程。最近的研究发现,蓝浆果枯萎病病毒外壳蛋白的1个单基因的表达可抑制蓝浆果枯萎病,但用于蓝浆果的相关转基因技术还未完全建成<sup>[67]</sup>。在

分子标记辅助育种中,常根据已公开的抗性基因的碱基序列,特别是一些保守序列,设计引物以检测其他植物是否具有同样的抗性基因,该方法已成功用于蓝浆果炭疽病和僵果病的抗性育种研究<sup>[68]</sup>。Dhanaraj 等<sup>[69]</sup>研究了蓝浆果抗寒性的遗传和分子机制,利用花芽冷驯化法获得了cDNA文库,并正在开发与抗寒性相连锁的特异性分子标记,用于抗寒性蓝浆果转基因育种或分子标记辅助育种。

## 4 问题与展望

20世纪80年代以来,我国在蓝浆果引种驯化领域已取得了一些成就。到2005年为止,江苏省·中国科学院植物研究所引进的兔眼蓝浆果和南方高丛蓝浆果的栽培品种已达30个以上;吉林农业大学引进的北方高丛蓝浆果和矮丛蓝浆果栽培品种共60余个。在吉林、江苏和贵州等地都已筛选出一批各自的适栽品种,栽培后的产量和果实品质基本达到国际优良水平,显示了蓝浆果在中国的巨大发展前景<sup>[70,71]</sup>。在中国,推广蓝浆果常常遇到生态适应性问题,因此需要培育出适宜在中国不同地区栽培的蓝浆果品种。中国的越桔属野生资源丰富,仅特有种就有49个<sup>[3]</sup>。虽然中国的越桔属植物资源丰富,但可直接利用的种类却很少,特别是蓝浆果组内的种类在中国均没有分布。鉴于当前世界蓝浆果种质创新已专注于品种间复杂杂交的趋势,我国学者更应注意发掘和利用本国特有的种质资源。由此可见,在中国开展蓝浆果育种工作有很大潜力,但道路还很漫长。

在今后的蓝浆果育种工作中,仍需要在以下几个方面做进一步的努力:1) 继续开展蓝浆果的引种驯化工作,加大对国外现有品种和一些野生蓝浆果资源的引进力度,特别是一些优良的育种材料;2) 加快中国越桔属植物资源收集与开发的步伐,充分评价野生资源的育种潜力,筛选出一批可作为蓝浆果育种材料的野生选择系;3) 合理开展蓝浆果杂交育种工作,利用本土的一些优良野生种与现有的蓝浆果品种进行杂交,选育出更加适合在中国不同地区生长的品种,并逐步开展航天育种和基因工程育种研究。

优质丰产是蓝浆果育种的总目标。中国幅员辽阔,纬度跨度较大,不同地区的生态条件差异很大,

因此蓝浆果育种中首先要解决生态适应性问题。其次,蓝浆果是小果型浆果,而在鲜果市场上消费者一般喜爱大的果实,而且,对生产者来说,大果采收也方便经济,因而,培育出优质的大果品种是改良育种的重要目标。第三,在吉林、江苏和贵州等地试栽的蓝浆果品种一般都能满足丰产的要求,但病虫害严重的地区或年份产量往往很低,因此,增强抗病虫性是蓝浆果丰产的关键。综上所述,生态适应性、抗病虫性及选育大果型优质品种是今后中国蓝浆果育种研究的重点。

致谢:本文承江苏省·中国科学院植物研究所顾姻教授审阅指导,特表谢意!

#### 参考文献:

- [1] Ballington J R. Collection, utilization and preservation of genetic resources in *Vaccinium* [J]. HortScience, 2001, 36(2): 213 - 220.
- [2] Hancock J F. Highbush blueberry breeders [J]. HortScience, 2006, 41(1): 20 - 21.
- [3] 方瑞征. 中国越桔属的研究[J]. 云南植物研究, 1986, 8(3): 239 - 258.
- [4] Stevens P F. Taxonomic studies in the Ericaceae [D]. Edinburgh: University of Edinburgh, 1969.
- [5] Vander Kloet S P. The Genus *Vaccinium* in North America [M]. Ottawa: Research Branch, The Agriculture Canada Press, 1988. 57 - 58.
- [6] 顾 姻, 贺善安. 蓝浆果和蔓越桔 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2001. 15 - 16, 115 - 142.
- [7] Ehlenfeldt M K, Allan W S, Vorsa N. 'Cara's Choice' blueberry [J]. HortScience, 2005, 40(5): 1556 - 1557.
- [8] Nesmith D S, Draper A D, Spiers J M. 'Vernon' rabbiteye blueberry [J]. HortScience, 2005, 40(7): 2200 - 2201.
- [9] Muggleston S. Outstanding new blueberry cultivars developed by hortresearch [J]. Orchardist of New Zealand, 1994, 67(5): 40 - 42.
- [10] Ehlenfeldt M K, Hall M R. Metrical analysis of a putative source for semi-seedlessness in rabbiteye blueberry, *Vaccinium ashei* Reade [J]. HortScience, 1996, 31(2): 272 - 274.
- [11] Cline W O. Postharvest infection of highbush blueberries following contact with infested surfaces [J]. HortScience, 1996, 31(6): 981 - 983.
- [12] Ballinger W E, Maness E P, McClure W F. Relationship of stage of ripeness and holding temperature to decay development of blueberries [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1978, 103(2): 130 - 134.
- [13] 孙 视, 於 虹, 赵友谊, 等. 兔眼蓝浆果花青素 HPLC 分析 [J]. 植物资源与环境学报, 2001, 10(4): 59 - 60.
- [14] Clark J R, Howard L, Talcott S. Variation in phytochemical composition of blueberry cultivars and breeding selections [J]. Acta Horticulturae, 2002, 574: 203 - 207.
- [15] Lee J, Finn C, Wrolstad R. Anthocyanin pigment and total phenolic content of three *Vaccinium* species native to the Pacific Northwest of North America [J]. HortScience, 2004, 39(5): 959 - 964.
- [16] Connor A M, Luby J J, Tong C S. Variation and heritability estimates for antioxidant activity, total phenolic content, and anthocyanin content in blueberry progenies [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2002, 127(1): 82 - 88.
- [17] Ballington J R, Ballinger W E, Mainland C M, et al. Ripening period of *Vaccinium* species in southeastern North Carolina (Blueberry, breeding for both early- and late-ripening *Vaccinium* genotypes) [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1984, 109(3): 392 - 396.
- [18] Spiers J M, Stringer S J, Draper A D, et al. 'Biloxi' southern highbush blueberry [J]. Acta Horticulturae, 2002, 574: 153 - 155.
- [19] Ehlenfeldt M K. 'Elliott' highbush blueberry [J]. Journal of American Pomological Society, 2003, 57(1): 2 - 6.
- [20] Marshall D A, Spiera J M, Smith B J. Spring freeze damage to rabbiteye blueberry buds and berries [J]. Acta Horticulturae, 2006, 715: 101 - 104.
- [21] Nesmith D S, Draper A D, Spiers J M. 'Alapaha' rabbiteye blueberry [J]. HortScience, 2002, 37(4): 714 - 715.
- [22] Hokanson K, Hancock J. Early-acting inbreeding depression in three species of *Vaccinium* (Ericaceae) [J]. Sexual Plant Reproduction, 2000, 13(3): 145 - 150.
- [23] Ehlenfeldt M K. Self- and cross-fertility in recently released highbush blueberry cultivars [J]. HortScience, 2001, 36(1): 33.
- [24] Lyrene P M. Variation within and among blueberry taxa in flower size and shape [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1994, 119(5): 1039 - 1042.
- [25] Lyrene P M. 'Brightwell' rabbiteye blueberry [J]. Journal of American Pomological Society, 2002, 56(2): 66 - 68.
- [26] Carter P M, Clark J R, Striegler R K. Evaluation of southern highbush blueberry cultivars for production in Southwestern Arkansas [J]. HortTechnology, 2002, 12(2): 271 - 274.
- [27] Noffsinger S L, Stringer S J, Spiers J M. Growth and spread of blueberry cultivars in a 14 year-old collection [J]. Acta Horticulturae, 2002, 574: 165 - 169.
- [28] Finn C E, Luby J J, Rosen C J, et al. Evaluation *in vitro* of blueberry germplasm for higher pH tolerance [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1991, 116(2): 312 - 316.
- [29] Rowland L J, Ogden E L, Ehlenfeldt M K, et al. Cold hardiness, deacclimation kinetics, and bud development among 12 diverse blueberry genotypes under field conditions [J]. Journal of

- the American Society for Horticultural Science, 2005, 130(4): 508-514.
- [30] Ehlenfeldt M K, Ogden E J, Rowland L J, *et al.* Evaluation of midwinter cold hardiness among 25 rabbiteye blueberry cultivars [J]. *HortScience*, 2006, 41(3): 579-581.
- [31] Stretch A W, Ehlenfeldt M K. Resistance to the fruit infection phase of mummy berry disease in highbush blueberry cultivars [J]. *HortScience*, 2000, 35(7): 1271-1273.
- [32] Lehman J S, Oudemans P V. Phenology of the mummy berry fungus and the blueberry host: implications for resistance breeding[J]. *Acta Horticulturae*, 1997, 446: 287-292.
- [33] Polashock J J, Vorsa N. Segregating blueberry populations for mummy berry fruit rot resistance[R]. Atlantic, NJ: New Jersey Annual Vegetable Meeting, 2006.
- [34] Ehlenfeldt M K, Polashock J J, Stretch A W, *et al.* Leaf disk infection by *Colletotrichum acutatum* and its relation to fruit rot in diverse blueberry germplasm[J]. *Plant Disease*, 2006, 41(1): 270-271.
- [35] Polashock J J, Ehlenfeldt M K, Stretch A W, *et al.* Anthracnose fruit rot resistance in blueberry cultivars [J]. *Plant Disease*, 2005, 89(1): 33-38.
- [36] Stretch A W, Ehlenfeldt M K, Brewster V. Mummy berry disease blight resistance in highbush blueberry cultivars [J]. *HortScience*, 1995, 30(3): 589-591.
- [37] Baker J B, Hancock J F, Ramsdell D C. Screening highbush blueberry cultivars for resistance to phomopsis canker [J]. *HortScience*, 1995, 30(3): 586-588.
- [38] Polashock J J. Screening for resistance to botryosphaeria stem blight and phomopsis twig blight in blueberry [J]. *Acta Horticulturae*, 2006, 715: 493-496.
- [39] Ehlenfeldt M K, Stretch A W, Draper A D. Sources of genetic resistance to red ringspot virus in a breeding blueberry population [J]. *HortScience*, 1993, 28(3): 207-208.
- [40] Acquah T, Ramsdell D C, Hancock J F. Resistance to blueberry shoestring virus in southern highbush and rabbiteye cultivars[J]. *HortScience*, 1995, 30(7): 1459-1460.
- [41] Aruna M, Ozias A P, Austin M E. Genetic relatedness among rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei*) cultivars determined by DNA amplification using single primers of arbitrary sequence[J]. *Genome*, 1993, 36: 971-977.
- [42] Lyrene P M, Ballington J R. Wide hybridization in *Vaccinium* [J]. *HortScience*, 1986, 21(1): 52-57.
- [43] Coville F V. Improving the wild blueberry[A]. United States Department of Agriculture. USDA Yearbook of Agriculture[C]. New Brunswick: Rutgers University Press, 1937. 559-574.
- [44] Galletta G J, Ballington J R. Blueberries, cranberries and lingonberries[A]. Janick J, Moore J N. Fruit Breeding (Vol. II): Vine and Small Fruit Crops[M]. New York: Prentice Hall Press, 1996. 1-70.
- [45] Draper A D. In search of the perfect blueberry variety[J]. *J Small Fruit and Viticulture*, 1995, 3(1): 17-20.
- [46] Krewer G, NeSmith D S. The Georgia blueberry industry: it's history, present state, and potential for development in the next decade[J]. *Acta Horticulturae*, 2002, 574: 101-106.
- [47] Lyrene P M. Breeding southern highbush and rabbiteye blueberries[J]. *Acta Horticulturae*, 2006, 715: 29-36.
- [48] Hancock J. Northern highbush blueberry breeding[J]. *Acta Horticulturae*, 2006, 715: 37-40.
- [49] Lyrene P M. Value of various taxa in breeding tetraploid blueberries in Florida[J]. *Euphytica*, 1997, 94: 15-22.
- [50] Ballington J R, Rooks S D, Cline W, *et al.* The North Carolina State University blueberry breeding program toward *V. × coulleianum*[J]. *Acta Horticulturae*, 1997, 446: 243-247.
- [51] Scheerens J C, Erb W A, Goulart B L, *et al.* Blueberry hybrids with complex genetic backgrounds evaluated on mineral soils: stature, growth rate, yield potential and adaptability to mineral soil conditions as influenced by parental species [J]. *Fruit Varieties Journal*, 1999, 53(2): 73-90.
- [52] Brooks S J, Lyrene P M. Derivatives of *Vaccinium arboreum* × *Vaccinium* section *Cyanococcus* II. fertility and fertility parameters [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1998, 123(6): 997-1003.
- [53] Ehlenfeldt M K, Rowland L J. Cold-hardiness of *Vaccinium ashei* and *V. constablaei* germplasm and the potential for northern-adapted rabbiteye cultivars[J]. *Acta Horticulturae*, 2006, 715: 77-80.
- [54] Finn C E, Luby J J, Wildung D K. Half-high blueberry cultivars [J]. *Fruit Varieties Journal*, 1990, 44(2): 63-68.
- [55] Lyrene P M. Breeding low-chill blueberries and peaches for subtropical areas [J]. *HortScience*, 2005, 40(7): 1947-1949.
- [56] Ehlenfeldt M K, Draper A D, Clark J R. Performance of southern highbush blueberry cultivars released by the U. S. department of agriculture and cooperating state agricultural experiment stations[J]. *HortTechnology*, 1995, 5(2): 127-130.
- [57] Lyrene P M. Development of highbush blueberry cultivars adapted to Florida [J]. *Journal of American Pomological Society*, 2002, 56(2): 79-85.
- [58] Munoz C E. Interspecific cross-incompatibility between *Vaccinium corymbosum* L. and *V. elliotii* Chapm.: causes and attempts to overcome the hybridization barriers [D]. Gainesville: University of Florida, 1984.
- [59] Qu L, Vorsa N. Desynapsis and spindle abnormalities leading to 2n pollen formation in *Vaccinium darrowi* [J]. *Genome*, 1999, 42: 35-40.
- [60] Vorsa N, Ortiz R. Cytology of 2n pollen formation in a blueberry aneuploid[J]. *J Heredity*, 1992, 83(5): 346-349.
- [61] Lyrene P M, Sherman W B. Mitotic instability and 2n gamete production in *Vaccinium corymbosum* × *V. elliotii* hybrids[J].

- Journal of the American Society for Horticultural Science, 1983, 108(4): 339 - 342.
- [62] Draper A, Hancock J. Florida 4B: native blueberry with exceptional breeding value [J]. Journal of American Pomological Society, 2003, 57(4): 138 - 141.
- [63] Dweikat I M, Lyrene P M. Production and evaluation of a synthetic hexaploid in blueberry [J]. Theor Appl Genet, 1989, 77: 799 - 804.
- [64] Dweikat I M, Lyrene P M. Induced tetraploidy in a *Vaccinium elliotii* clone facilitates crossing with cultivated highbush blueberry [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1991, 116(6): 1063 - 1066.
- [65] Serres R A, Zeldin E L, McCown B H. Applying biotechnological approaches to *Vaccinium* improvement: a review [J]. Acta Horticulturae, 1997, 446: 221 - 226.
- [66] Hammerschlag F A. *In vitro* inhibitory activity of antimicrobial peptides cecropin,  $\alpha$ -thionin DB4 and  $\gamma$ -thionin RsAFP1 against several pathogens of strawberry and highbush blueberry [J]. HortScience, 2004, 39(5): 1053 - 1055.
- [67] Kole C. Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants-fruits and Nuts [M]. Germany: Springer Berlin Heidelberg Press, 2007. 217 - 227.
- [68] Polashock J J. Identification of candidate resistance genes from highbush blueberry using degenerate primers [J]. American Phytopathology Society, 2003, 93(6): 72.
- [69] Dhanaraj A L, Slovin J P, Rowland L J. Analysis of gene expression associated with cold acclimation in blueberry floral buds using expressed sequence tags [J]. Plant Science, 2004, 166: 863 - 872.
- [70] Yu H, Wang C Y, Gu Y, *et al.* The present status of blueberry growing in China [J]. 植物资源与环境学报, 2005, 14(2): 42 - 48.
- [71] 於虹, 贺善安, 顾嫻, 等. 我国和世界蓝浆果的发展前景 [J]. 植物资源与环境学报, 2001, 10(2): 52 - 55.

## 2008年《林产化学与工业》征订启事

《林产化学与工业》(双月刊)由中国林业科学研究院林产化学工业研究所、中国林学会林产化学化工分会主办,为全国林产化工行业的学术类期刊。报道范围是可再生的木质、非木质森林资源化学与加工利用以及生物质能源、化学品及其材料。主要为木材化学和制浆造纸,松香、松节油化学和利用,生物质原料热解及活性炭,植物纤维原料水解及其产物,植物多酚化学和利用,林产香料、油脂、药物和生物活性物质、树木寄生产物以及其他森林天然产物的化学和加工利用;现代生物技术及其在林产化学工业中的应用;林产化学工业的环境保护、资源保护和可持续发展、经济和企业管理的发展战略、规划等。本刊自1981年创刊以来即先后被国内外十多种大型刊库收录。

本刊自2007年起改为双月刊,逢双月月末出版,大16

开,定价:15.00元,全年90.00元。国际标准连续出版物号:ISSN 0253-2417,国内统一连续出版物号:CN 32-1149/S。国内外公开发行,国内邮发代号:28-59;国外发行代号:Q5941(国外总发行:中国国际图书贸易总公司,北京399信箱)。也可直接汇款至本刊编辑部订阅。地址:江苏省南京市锁金五村16号林产化工研究所内,邮编:210042。银行信汇:工商银行南京板仓分理处,中国林业科学研究院林产化学工业研究所,4301012509001028549。

电话:(025)85482493,85482490。

传真:(025)85482493。

E-mail:lchx@chinajournal.net.cn。

网址:http://lchx.chinajournal.net.cn。