

中国草莓属植物种质资源的研究、开发与利用进展*

苏代发¹, 童江云², 杨俊誉¹, 陈杉艳², 罗志伟², 沈雪梅², 赖泳红¹, Arslan Jamil¹, 魏世杰², 崔晓龙¹
(1. 云南大学 生命科学学院, 云南 昆明 650091; 2. 昆明市农业科学研究院, 云南 昆明 650034)

摘要: 在对草莓属(*Fragaria* spp.) 的全球分布、分类地位及栽培种凤梨草莓(*Fragaria* × *Ananassa* Duch. ex Lam.) 的演化历史进行简要论述的基础上, 对国内关于草莓属种质资源的研究、开发与利用进展进行了较详细的综述。对草莓种质资源的研究包括: 中国草莓属种质资源的收集及对野生资源地理分布的调查, 运用分子标记对草莓的亲缘关系进行鉴定, 对部分种质进行核型分析(五叶草莓、森林草莓、纤细草莓、黄毛草莓、绿色草莓、东北草莓和西南草莓)及基因组大小估计(五叶草莓(红果、白果两种类型)、黄毛草莓、西南草莓、东北草莓、森林草莓和绿色草莓), 对草莓种质的功能基因进行挖掘, 草莓种质的生理生化(光合特性、活性成分及非生物胁迫)及遗传转化研究。关于草莓种质资源的开发与利用, 包括新品种的选育及引种与驯化, 育种方式有实生育种、杂交育种、诱变育种和生物技术育种, 而最主要的育种方式是杂交育种。同时与国外的同类研究进行了比较分析, 提出了在草莓属种质资源的研究、开发与利用过程中存在的问题并作出了相应的展望。

关键词: 草莓属; 草莓; 种质资源; 分布; 开发与利用

中图分类号: S 326 **文献标志码:** A **文章编号:** 0258-7971(2018)06-1261-16

草莓(strawberries)属于蔷薇科(Rosaceae)草莓属(*Fragaria* spp.), 在园艺学属于浆果类果树, 其果肉鲜美, 含有特殊的浓郁芳香, 具有较高的营养价值, 是一种重要的经济作物^[1]。草莓属地理分布广泛, 在欧亚大陆、北美、南美和东亚都有分布^[2-3]; 而东亚是草莓遗传多样性的中心^[4], 故而东亚地区最有可能是原始草莓的起源地^[4-5]。

德国学者 Staudt 在 1962—2009 年调查了欧洲、美洲和亚洲的野生草莓种类, 并结合来自世界各地的草莓属植物标本进行了比较研究, 对草莓分类中存在的同种异名进行了整理, 使草莓种类的划分及其系统发生趋于规范, 并认为全世界草莓属植物有 24 个种, 包括 13 个二倍体种、5 个四倍体种、1 个六倍体种、3 个八倍体种及 2 个八倍体杂种^[6]; Hummer 和 Hancock 等于 2009、2011 年在 Staudt 的基础上对草莓属植物的种类进行了两次修订, 认为草莓属约有 24 个种, 另外增加了一个五倍体种, 即

布氏草莓(*F. ×bringhurstii* Staudt), 并首次发现自然十倍体草莓种^[7]。目前, 全世界公认的草莓属约有 24 个种, 由 12 个二倍体种($2n = 2x = 14$), 即布哈拉草莓(*F. bucharica* Lozinsk)、中国草莓(*F. chinensis* Lozinsk)、裂萼草莓(*F. daltoniana* J. Gay)、日本草莓(*F. nipponica* Makino)、饭沼草莓(*F. iinumae* Makino)、东北草莓(*F. mandschurica* Staudt)、黄毛草莓(*F. nilgerrensis* Schlecht.)、西藏草莓(*F. nubicola* Lindl.)、五叶草莓(*F. pentaphylla* Lozinsk)、森林草莓(*F. vesca* L.)、绿色草莓(*F. viridis* Duch.)和两季草莓(*F. ×bifera* Duch.); 5 个四倍体种($2n = 4x = 28$), 即伞房草莓(*F. corymbosa* Lozinsk)、纤细草莓(*F. gracilis* A. Los.)、西南草莓(*F. moupinensis* (Franch) Card.)、东方草莓(*F. orientalis* Lozinsk)和高原草莓(*F. tibetica* Staudt & Dickoré); 1 个五倍体种($2n = 5x = 35$), 即布氏草莓(*F. ×bringhurstii* Staudt); 1 个六倍体种($2n = 6x =$

* 收稿日期: 2018-09-20

基金项目: 国家自然科学基金(31660089); 昆明市农业科学研究院博士后工作扶持站经费。

作者简介: 苏代发(1994-), 男, 云南人, 硕士生, 研究方向为野生生物种质资源。E-mail: 2559561107@qq.com.

通信作者: 魏世杰(1966-), 男, 重庆人, 高级园艺师, 主要从事农业产业化研究。E-mail: shijie.wei@aliyun.com.

崔晓龙(1965-), 男, 河南人, 研究员, 博士生导师, 主要从事微生物生态学与系统学研究。E-mail: xlcui@ynu.edu.cn.

42), 即麝香草莓(*F. moschata* Duch.); 3 个八倍体种($2n = 8x = 56$), 即智利草莓(*F. chiloensis* (L.) Miller)、弗州草莓(*F. virginiana* Miller) 和凤梨草莓(*F. × ananassa* Duch. ex Lamarck); 2 个十倍体种($2n = 10x = 70$), 即择捉草莓(*F. iturupensis* Staudt) 和瀑布草莓(*F. cascadiensis* Hummer) 组成^[1,7-8]。

法国是世界上最早栽培草莓的国家, 14 世纪时就有栽培记录, 但当时栽培的是森林草莓(*F. vesca* L.)、绿色草莓(*F. viridis* Duch.)、麝香草莓(*F. moschata* Duch.) 等原产于欧洲的野生种, 其果小且品质不佳。1714 年, Freier 从南美洲将智利草莓(*F. chiloensis* (L.) Miller) 引入法国, 发现智利草莓与最先引入的弗州草莓(*F. virginiana* Miller) 混栽能很好地结实, 因而发展了这种间栽的栽培制度, 并很快得到推广^[9]。1750 年, 在欧洲产生了智利草莓与弗州草莓的自然杂交种凤梨草莓(*F. × ananassa* Duch. ex Lamarck), 因其果形风味均与凤梨相似而得名, 别名大果草莓(*F. grandiflora* Ehrh), 这是近代草莓栽培品种的祖先^[9]。凤梨草莓出现后, 草莓开始被广泛栽培, 经过人们在生产中不断选育, 逐渐形成了现在大量栽培的品种。据统计, 全世界现有草莓栽培品种多达 2 000 多个, 并且新品种仍在不断涌现, 除了凤梨草莓在全世界得到普遍栽培利用外, 其它绝大多数草莓种均为野生或半野生状态^[9]。为此, 我们在紧密结合前期开展西南地区(尤其是云南省)草莓属野生植物种质资源及其微生物资源的研究、保护、开发与利用相关工作的基础上, 对我国草莓种质资源的研究、开发与利用的现状进行综述。

1 中国草莓属植物种质资源概况

1.1 栽培品种资源 我国目前栽培的草莓品种主

要包括国内自行培育的品种及从国外引进的品种, 并且其中的一些优良新品种在生产上推广较快, 已成为我国的主栽品种。

1.1.1 国外草莓品种资源 我国引进的国外草莓品种资源主要有欧美品种和日本品种。日本品种早熟性强, 果实色泽艳丽, 果质较软, 甜度大, 酸度低, 可溶性固形物含量高, 风味浓郁, 口味香甜, 气味芬芳, 口感好, 品质优, 但耐贮运性一般, 不耐高温及抗病性弱, 易感染炭疽病和白粉病, 果实个头和丰产性能一般, 适合鲜食。我国草莓种植户大多选择日本红颜、章姬等为主要栽培品种^[10](表 1), 它们的色、香、味、形、产量都居各品种之前列, 深受消费者青睐。

欧美草莓品种果实大, 果型正, 颜色鲜艳, 着色均匀, 硬度很高, 耐贮运, 口感偏酸, 余味甜, 虽风味不及日本品种, 但丰产性能强, 货架期长, 综合抗病性强, 繁殖率高, 适合加工和速冻^[10]。我国引进的主要欧美品种有甜查理、达赛莱克特等(表 1)。

1.1.2 国内自主育成的品种 我国的草莓育种始于 20 世纪 50 年代, 大体可分为 3 个阶段。第 1 阶段为起步阶段(50 年代), 以江苏省农业科学院(原华东农业科学研究所)和沈阳农业大学(原沈阳农学院)领头开展的实生选种阶段, 育出的品种有紫金、五月香等; 第 2 阶段为平稳发展阶段(80 年代末—20 世纪末), 由原来的 2 家育种单位扩展到 8 家单位, 育种方式也从实生选种转变为杂交育种为主^[14], 育出的品种有长虹 1 号、明旭等; 第 3 阶段为飞速发展阶段(21 世纪初至今), 育种单位扩大到 20 余家, 以科研院所、大专院校为主独立开展育种工作, 并逐步呈现与企业联合育种的形式, 选育出一大批优良新品种^[15], 从 1953 年开始, 我国育成了约有 119 个草莓品种^[15-17]。

表 1 引入国内的主要国外草莓品种资源

Tab.1 The major foreign strawberry varieties introduced into China

品种来源	主要品种	参考文献
欧美	甜查理(Sweet Charlie), 达赛莱克特(Darselect), 全明星(All star), 哈尼(Honey), 森加森加拉(Senga Sengana), 卡姆罗莎(Camarosa), 爱尔桑塔(Elsanta), 新明星(New Star), 全明星(All Star), 戈雷拉(Gorella)	[10-12]
日本	红颜(Benihoppe), 章姬(Akihime), 幸香(Sachinoka), 桃熏(Tokun), 佐贺清香(Sagahonoka), 栃乙女(Tochiotome), 丰香(Toyonoka), 宝交早生(Hokowase), 久能早生(Kunouwase), 鬼怒甘(Kinuama)	[10, 13]

1.2 野生种质资源 我国是世界上野生草莓种质资源最丰富的国家,约有 14 种,主要分布在东北、西北和西南地区,其中天山山脉、长白山山脉、大兴安岭、小兴安岭、秦岭山脉、青藏高原、云贵高原是天然的野生草莓基因库,蕴藏着资源丰富的野生草莓,存在较多的种、变种和类型,其中许多为珍贵、珍稀的种质资源^[8,16,18].本文在朱薇等^[18]描述的 11 种野生资源(包括 7 个二倍体种,即森林草莓(*F. vesca* L.)、黄毛草莓(*F. nilgerrensis* Schlecht.)、绿色草莓(*F. viridis* Duch.)、五叶草莓(*F. pentaphylla* Lozinsk.)、西藏草莓(*F. nubicola* Lindl.)、裂萼草莓(*F. daltoniana* J.Gay)和东北草莓(*F. mand-schurica* Staudt);4 个四倍体种,即纤细草莓(*F. gracilis* A.Los.)、东方草莓(*F. orientalis* Lozinsk.)、西南草莓(*F. moupinensis* (Franch) Card.)和伞房草莓(*F. corymbosa* Lozinsk.))的基础上,对一个二倍体种中国草莓(*F. chinensis* Lozinsk.)、一个四倍体种高原草莓(*F. tibetica* Staudt & Dickoré)和一个五倍体种布氏草莓(*F. ×bringhurstii* Staudt)进行了概述(表 2).

关于纤细草莓的分类研究变化较大,国内学者在 2015 年之前,一直将其归为二倍体种,而 2015 年以后则将其归为四倍体种^[1].美国的自然五倍体草莓 *F. × bringhurstii* Staudt 是不可育的,而雷家军在调查从中国吉林、黑龙江等地发现自然五倍体草莓时,观察到有不育、部分可育及可育类型^[19-20].可以肯定的是,美洲来源的 *F. × bringhurstii* Staudt 与中国的自然五倍体草莓的起源是不同的.生静

雅^[21]对自然五倍体野生草莓的起源也进行了相关推测:森林草莓或东北草莓的正常配子与东方草莓未减数配子结合;东方草莓或森林草莓与麝香草莓的自然杂交;东方草莓与麝香草莓的自然杂交. Zhao 等^[22]于 2009 年研究表明中国自然五倍体种最有可能是由东北草莓正常配子与四倍体种东方草莓未减数配子结合而来.

2 中国草莓属植物种质资源的研究

2.1 种质资源库的建立及资源的收集 从 1981 年开始,我国建立国家果树草莓种质资源圃,分别设在北京(北京市农林科学院林业果树研究所院内)和江苏南京(江苏农科院园艺研究所院内),标志着我国草莓的引种、资源保存等方面步入了一个新阶段.

沈阳农业大学从 20 世纪 80 年代开始资源收集方面的工作,是世界上收集保存野生草莓资源最多的单位之一.截止 2010 年累计收集保存国内外野生草莓资源 285 份,其中包括原产中国的野生草莓 14 个种、3 个变种、220 份资源^[1,8,23],尤其对我国分布的野生草莓资源进行了长期的考察收集,为我国野生草莓的分类利用研究奠定了基础.此外,北京市农林科学院林果研究所、江苏省农业科学院园艺研究所等单位也开展了这方面的工作,并收集了一些野生草莓资源.一些省级科研单位和大专院校也开始相应的工作,如河北省农科院石家庄果树研究所保存 200 余份,上海市农业科学院林木果树研究所保存种质 163 份.我国一些地方研究机构或

表 2 中国新增野生草莓的种类、分布及其特性概况
Tab.2 The distribution and characteristics of newly added wild *Fragaria* species in China

序号	种类名称	染色体倍性	分布状况	主要特征	参考文献
1	中国草莓 (<i>F. chinensis</i> Lozinsk.)	$2n=2x=14$	西藏、青海、甘肃、陕西、四川、湖北、河南	植株纤细;羽状三小叶;果实球形或圆柱形,个小,浅红色至红色,味酸,不具香味	[1,8]
2	高原草莓 (<i>F. tibetica</i> Staudt & Dickoré)	$2n=4x=28$	西藏、四川	植株较矮;羽状五小叶或三出复叶;果橙红至浅红色;肉浅红色,无香味;种子黄绿色;抗寒性强	[1,8]
3	布氏草莓 (<i>F. × bringhurstii</i> Staudt)	$2n=5x=35$	吉林、黑龙江	自然五倍体种,其植物学性状介于两亲本之间;中国长白山布氏草莓植株像东方草莓,但植株更大、雌性完全不育,花粉有活力、可育	[1,8,19]

企业、个人也保存了一些草莓种质资源,如辽宁省东港市草莓研究所、河北省保定市草莓研究所、吉林省蛟河市草莓研究所都保存了100份以上的草莓资源。目前全国共收集保存野生草莓、地方品种、引进品种、国内各研究所新育成的品种(系)等种质资源1000余份^[9,14]。云南大学与昆明市农业科学研究院自2016年以来,开展了野生草莓种质资源及其微生物组的工作,从云南不同气候与地理区域生境中引种78份,建立起包括18个栽培品种的种质资源圃。

国外对草莓野生资源的调查、收集、研究与利用开始的比较早,美国、加拿大及欧洲采用盆栽种植保存、离体低温保存、种子低温保存等方式均已保存草莓资源上千份,收集了多个国家(地区)的不同类型草莓属植物^[14]。仅日本农林水产省就保存有草莓品种资源多达400份(包括150份国内品种和250份国外品种)以及100多份野生资源,其中收集有白果草莓、红花草莓等珍贵资源^[9]。

2.2 栽培品种资源研究 美国、日本、波兰、阿根廷等国家草莓科研起步早,种质资源丰富,已育成了适合本国的草莓配套品种,且做到了定期更新换代。我国对草莓栽培品种研究起步较日本、欧美晚。关于品种资源的研究主要集中于种质的保藏、用分子标记鉴定草莓的亲缘关系及草莓的生理指标的测定。

余桂红等^[24]以骏河等22份草莓资源为材料,研究了22份资源在常低温保存下不同时间段存活率,结果表明供试草莓品种的耐低温能力与品种来源之间无规律可寻。花秀凤等^[23]对来自不同国家的34个草莓品种用ISSR(inter-simple sequence repeat, ISSR)分子标记进行了遗传多样性分析,建立遗传树状图,揭示不同品种之间的亲缘关系,并鉴定出法兰地与甜查理实为同一品种。

曹贵寿等^[24]以丰香等16个栽培品种为材料,研究了山西晋中地区草莓不同品种酚类物质含量及其抗氧化能力,发现在16个栽培品种中,枊乙女的总酚、单宁酚、花青素、原花色素含量均为最高;综合比较3个抗氧化性指标后,枊乙女的抗氧化能力较强。张庆华等^[27]以晶瑶等5个栽培品种为对象,研究了干旱胁迫对5个栽培品种苗期产生的影响,发现在干旱胁迫下5种草莓的相对含水量呈下降趋势,相对电导率、丙二醛(MDA)含量、抗氧化酶活性(超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢

酶)及3种渗透调节物质(脯氨酸、可溶性蛋白质、可溶性糖)含量均呈上升趋势。

Durner^[28]以栽培种甜查理为材料,研究了光周期和温度对甜查理的影响,发现同没有光周期和温度控制的草莓相比,进行光周期和温度控制的草莓产量更高(41%~152%),且光周期和温度控制能显著提高春季草莓总果实产量,但对冬季草莓生产没有影响。Sønsteby等^[29]以栽培品种Sonata为材料,研究了光周期和温度对草莓生长的影响,发现在24℃、20h长日照下有最大的相对生长速率;草莓在10h短日照、12和18℃下生长31d后所有的植株都开花,而在24℃温度下只有80%的植物开花;而在20h长日照、3个温度梯度下,没有植物开花。Zahedi等^[30]以栽培种Paros为材料,研究了远红光、温度和植物年龄对草莓形态变化和开花诱导的影响,发现草莓植株暴露在7月份的高温下不会开花;8、9月份以32d为周期循环的735nm远红光照射,则能诱导株龄超过12周的草莓开花。Kim等^[31]以来自韩国和日本的14个草莓品种为材料,研究了14个草莓品种的活性化合物的差异,发现草莓果实中活性物质的含量在品种和种植年限间存在显著差异,且不同品种在活性化合物含量高低上各不相同。Galli等^[32]以栽培种卡姆罗莎为材料,研究了盐胁迫对草莓果实品质的影响,结果表明轻度盐胁迫(40、80 mmol·L⁻¹ NaCl)对草莓果实产率没有影响;同没有胁迫比,低水平的轻度盐胁迫能促进草莓的营养生长,提高光合效率,增强酚氧化酶和多酚氧化酶的活性,促进果实中蔗糖和花青素的积累;与没有胁迫比,高水平的轻度盐胁迫能加速草莓根的生长,提高苯丙氨酸解氨酶的活性,促进草莓果实中总酚的积累和抗氧化活性的增强;轻度盐胁迫能提高草莓果实的品质。Lee等^[33]以夏草莓Albion和Goha为材料,研究了不同养分浓度这两个草莓品种生长及产量的影响,发现养分浓度电导率为0.5 dS·m⁻¹和1.0 dS·m⁻¹时能显著提高两个品种草莓的株高和茎干重,故而养分浓度电导率为1.0 dS·m⁻¹时最能促进两个草莓品种的产量。Kokalis-Burelle^[34]以栽培种草莓甜查理和卡姆罗莎为材料,研究了植物促生根际细菌对佛罗里达州草莓生长和产量的影响,发现与裸根移栽相比,混有植物促生根际细菌的卡姆罗莎草莓产量在整体上更高,混有植物促生根际细菌的草莓能提早两周上市。Meszka等^[35]以栽培种哈尼为材料,研究了土

壤消毒对草莓植株生长发育及产量的影响,发现土壤消毒能减少土传病害的发生,且土壤消毒能显著增产. Conti 等^[6]以卡姆罗莎为材料,从2008—2011年研究了有机耕作与常规耕作方式对意大利南部草莓产量和品质的影响,发现常规耕作时单株草莓产量最高,而有机耕作能增加草莓的果重;同常规耕作所得草莓相比,有机草莓中的葡萄糖、蔗糖、维生素C(Vc)和 β -胡萝卜素含量较高,且硝酸盐含量较低. Abrol 等^[7]以草莓品种Chandler为材料,研究了昆虫授粉对草莓产量和果实品质的影响,发现昆虫授粉能减少畸形果的产生(畸形果发生率为11.20%,对照畸形果发生率为17.44%),且果实的品质和大小均要优于对照.

2.3 野生种质资源研究 虽然我国是世界上野生草莓种质资源最丰富的国家,但我国在草莓野生种质资源研究方面起步较晚,且对野生草莓的研究大多集中于地理分布的调查与种质保存、用分子标记鉴定草莓的亲缘关系、核型分析及基因组测定、功能基因的研究和生理生化等方面的研究.

2.3.1 野生草莓地理分布的调查与种质保存 代汉萍等^[8]对长白山的野生草莓资源进行了调查研究,发现长白山分布有二倍体种东北草莓、四倍体种东方草莓和伞房草莓. 雷家军等^[9]于2008年对国内分布的四倍体野生草莓种质资源进行了调查,发现国内有3种四倍体草莓,即东方草莓、西南草莓和伞房草莓. 德庆措姆等^[10]对西藏全区的野生草莓种质资源进行了调查,发现西藏全区共有5种7型野生草莓,分别为西藏草莓、西南草莓、白果和红果五叶草莓、裂萼草莓和纤细草莓. 李洪雯等^[9]于2012年对四川及周边地区野生草莓的种类及分布进行了调查,发现在调查区域内分布有黄毛草莓、五叶草莓(红果、白果两种类型)、西南草莓和纤细草莓4种.

余桂红等^[11]以黄毛草莓等10种野生草莓为实验材料,研究了草莓野生资源的离体培养,并建立了10种野生草莓的离体培养体系. 王燕等^[12]则是用黄毛草莓匍匐茎茎尖为材料进行初始离体培养获得无菌苗,并以此为试材筛选出适宜黄毛草莓增殖快繁和离体生根的培养基,初步建立了黄毛草莓茎尖培养、组培苗快繁技术. 朱文涛等^[13]研究了玻璃化种质保藏法对五叶草莓产生的影响,发现玻璃化法超低温保存技术可以有效的保存五叶草莓种质资源,超低保存前后的五叶草莓基因组DNA没有

发生多态性变化,但DNA甲基化水平有所降低.

2.3.2 系统发育与亲缘关系分析 雷家军等^[1]对从吉林、黑龙江、内蒙古收集到的二倍体野生草莓进行了植物分类学及RAPD(random amplified polymorphic DNA, RAPD)鉴定,首次将其命名为东北草莓. 韩柏明等^[14]对江苏省农业科学院国家果树种质南京草莓圃中的83份资源进行了SSR(simple sequence repeats, SSR)标记分析,发现八倍体种智利草莓、弗州草莓和栽培种凤梨草莓亲缘关系很近,而八倍体种与其他低倍性野生种亲缘关系较远. Meng 等^[15]用简单重复序列(SSR)对西藏墨脱野生西藏草莓进行了种群结构和遗传多样性分析,发现在种群水平上,草莓种群间的变异高于种群内的变异,其研究结果为野生草莓的保护、开发与利用提供理论依据,并为进一步开展野生草莓的起源、适应与进化以及系统学研究提供理论依据. 徐苏婷^[16]用SSR分子标记分析了红色、白色两种果色五叶草莓种群的遗传多样性,发现红果五叶草莓的种群遗传多样性高于白果种群. Qiao 等^[3]于2016年以黄毛草莓等7种野生草莓为材料,用Illumina HiSeq 2500测序平台对7种草莓的转录组进行了测序,通过比较转录组研究了草莓的起源与进化,发现东亚地区是草莓属的起源地,这与国外学者Njuguna 等的研究结果相一致.

Potter 等^[17]以43份草莓属植物(属于14个种)和1份*Potentilla fruticosa*植物(作为外群)为材料,从非编码的核区(ITS区)和叶绿体DNA(*trnL-trnF*间隔区)序列推断草莓属物种间的系统发育关系,发现森林草莓和西藏草莓是与八倍体种草莓最密切相关的二倍体种. Lin 等^[18]以绿色草莓、森林草莓、西藏草莓和麝香草莓为材料,通过长PCR异源双链的S1分析检测草莓属叶绿体插入缺失多态性,为草莓属植物细胞器中基因组系统发育研究奠定基础. Rousseau-Gueutin 等^[19]以20个野生草莓种(包括11个二倍体种、5个四倍体种、1个六倍体种和3个八倍体种)和委陵菜属3个种(*P. andicola*、*P. megalantha*和*P. nepalensis*,作为外群)为材料,用2个核基因*GBSSI-2*和*DHAR*对草莓属多倍体进化历史进行追溯,结果表明二倍体种可以分为X、Y和Z3个分支,Z分支只有饭沼草莓(存在于日本西部),X分支由起源于东亚和中亚的6个种(裂萼草莓、黄毛草莓、日本草莓、西藏草莓、五叶草莓和*F. yezoensis*)组成,Y分支由有森林草莓、西

南草莓和绿色草莓组成,而布哈拉草莓的分支尚不明确;四倍体种分为 Y 和 X 2 个分支,Y 分支由分布于欧亚大陆的东方草莓组成,X 分支由分布于东亚和南亚的西南草莓、伞房草莓、高原草莓和纤细草莓组成;六倍体草莓的母系供体为绿色草莓;3 个八倍体种起源于森林草莓、东北草莓和饭沼草莓基因组杂交.Njuguna 等^[4]以草莓属 24 个种和委陵菜属 1 个种为材料,基于叶绿体全基因组测序,对草莓属植物的系统发育、繁殖方式和起源时间进行深入了解,发现草莓属起源于 1.52~4.44 百万年前,而八倍体种起源于 0.19~0.86 百万年前;繁殖方式有配子体自交不亲和、自交亲和及两性。

2.3.3 核型分析及基因组测定 时翠平等^[23]于 2011 年对五叶草莓、森林草莓、纤细草莓、黄毛草莓等 4 种野生草莓进行了核型分析.陈丙义等^[23,49]以五叶草莓等 6 种野生草莓为实验材料,用常规压片的方法分析了黄毛草莓、五叶草莓、绿色草莓、东北草莓、森林草莓和西南草莓 6 种野生草莓的核型,并于 2015 年用流式细胞仪估算了五叶草莓(红果、白果两种类型)、黄毛草莓、西南草莓、东北草莓、森林草莓和绿色草莓 6 种 7 型野生草莓的基因组。

Shulaev 等^[50]于 2010 年用 454 等测序技术对森林草莓 Hawaii4(*F. vesca* ssp. *vesca* accession Hawaii 4)进行了测序,发现它的基因组有 240 Mb. Hirakawa 等^[51]于 2014 年以日本草莓等 5 种草莓为材料,用 454 等测序技术分别对其基因组进行了测序,发现日本草莓的基因组为 206.4 Mb,饭沼草莓的基因组为 199.6 Mb,西藏草莓的基因组为 203.7 Mb,东方草莓的基因组为 214.2 Mb,而凤梨草莓的基因组为 697.8 Mb. Darwish 等^[52]于 2015 年用转录组测序技术(RNA-seq)对森林草莓的基因组进行了重新注释。

2.3.4 功能基因的研究 董静等^[53]从红颜和白果型森林草莓果实中克隆得到了酯类合成关键酶基因 *SAATB2* 和 *VAATW2*,并分析了 *SAATB2* 和 *VAATW2* 基因在红颜和森林草莓不同发育阶段中的表达情况,研究发现 *SAATB2* 和 *VAATW2* 的表达存在组织特异性,*SAATB2* 仅在红颜不同发育时期的果实中表达,而 *VAATW2* 除了在森林草莓果实中表达,还在叶片中表达。

谢为发等^[54]于 2013 年研究了编码 FMOs 酶类(类黄素单加氧酶,flavin-monooxygenase)的基因 *FvYUC1* 和 *FvYUC2* 在森林草莓和久香生长发育过

程中的功能,研究发现森林草莓和久香中存在高度保守的 *YUC* 同源基因,但在这两种倍性草莓组织中的表达有很大差异.林莹等^[55]于 2017 年研究了森林草莓中组蛋白去乙酰化酶基因(*HDAC*)在不同组织和发育阶段中的表达情况,研究发现森林草莓中包含 12 个 *HDAC* 基因,各个 *HDAC* 基因在发育阶段和不同组织中特异性表达,并可能参与了森林草莓的生长发育和对热胁迫的响应.赵晨晨等^[56]从森林草莓中克隆得到了独角金内酯合成过程中的关键基因 *D27*,并研究了 *D27* 基因在不同处理下的表达情况,发现 *D27* 基因的表达受到磷水平调控,同时也受到菌根的调控.唐月明等^[57]从草莓基因组数据库中分析了森林草莓碱性亮氨酸拉链(basic leucine zipper, bZIP)转录因子家族,发现森林草莓中至少存在 52 个 *bZIP* 基因家族成员,不均地分布在 7 条染色体上,且 *bZIP* 基因家族结构高度保守,并参与花器官发育过程。

张豫超^[58]研究了森林草莓黄果表型的形成机制,研究发现转录因子 *FvMYB10* 的错义突变可能是森林草莓产生黄果表型的关键,且 *FvMYB10* 可能是通过对花青苷合成基因的影响而进一步影响森林草莓的果色表型.张煜晗等^[59]从提取到的五叶草莓总 DNA 中,用反向 PCR 方法克隆了草莓多酚氧化酶基因 *FpPPO1* 和 *FpPPO2*,并成功构建出了转基因载体。

2.3.5 生理生化的研究

(1) 光合特性的研究 张伟等^[60]于 2006 年研究了脱毒裂萼草莓的光合特性,发现脱毒裂萼草莓叶绿素含量与病叶相比提高了 21.58%.董谦等^[61]以东方草莓等 10 种野生植物为实验材料,研究了 10 种植物的光合特性,结果表明东方草莓及秃疮花的光合速率日变化为单峰曲线,即无“午休”现象,而其他 8 种植物存在“午休”现象.马久蓉等^[62]研究了东北草莓与红颜的光合特性,比较发现东北草莓与红颜草莓叶片的净光合速率日变化呈双峰曲线,具有“午休”现象;红颜草莓对强光有更高的适应能力,更具有阳生植物的特点;而东北草莓对 CO_2 的利用效率相对较低,对低温环境有更好的适应性.徐苏婷等^[63]对二倍体黄毛草莓种子进行秋水仙素诱变后得到四倍体黄毛草莓,并测定了二倍体与四倍体黄毛草莓叶片的光合作用日变化、光响应及相对叶绿素含量等参数,发现四倍体黄毛草莓对光的适应性和光合作用能力强于

二倍体黄毛草莓, 四倍体黄毛草莓对水分需求更多, 更适宜高湿栽培环境。钱玲等^[64]于2014–2015年研究了植物免疫蛋白对草莓光合特性及果实品质、产量的影响, 发现植物免疫蛋白能有效的促进供试草莓章姬的生长, 在提高产量的同时也能改善草莓品质。国外学者 Serge 等^[65]于2005年研究了温度和光周期对栽培种、智利草莓和弗州草莓的影响。

(2) 活性成分的研究 董静等^[66]以4份森林草莓资源为材料, 观察了植株和果实的主要性状测定了果实中可溶性糖、可溶性固形物、可滴定酸和挥发性香气成分, 并比较分析了不同森林草莓资源的主要性状。Sun 等^[67]用超高效液相色谱–串联高分辨质谱(UHPLC–HRMSⁿ)技术对黄果森林草莓和红果森林草莓果实中酚类化合物进行了研究, 发现同普通八倍体草莓相比, 紫杉醇–3–O–阿拉伯糖苷是两种类型森林草莓的独有成分, 而芍药苷–3–O–丙二酰葡萄糖苷是红果森林草莓的独有成分。杨春涛等^[68]参照2010版《中国药典》, 以东方草莓中的特征性成分(+)-儿茶素为对照, 用薄层色谱法对东方草莓药材进行检测, 从而建立了东方草莓药材的薄层色谱鉴别方法。李蓉等^[69]用质谱法(mass spectrometry, MS)、核磁共振法(nuclear magnetic resonance, NMR)、反相高效液相色谱(reversed-phase high-performance liquid chromatography, RP–HPLC)等波谱技术对东方草莓的化学成分进行了研究, 并对东方草莓和蛇莓中(+)-儿茶素含量进行了测定, 发现蛇莓中儿茶素含量高于东方草莓, 而不同来源的东方草莓, 其儿茶素含量各有不同。叶文斌等^[70–71]于2015年以东方草莓为原料, 探究了东方草莓果酒酿造过程中的影响因素, 并对果酒酿造工艺进行了优化, 确定了果酒发酵的最佳参数; 同时用顶空固相微萃取结合气相色谱–质谱联用技术(HS–SPME–GC–MS)对所得的果酒中的挥发性香味进行了成分分析。

Thomas–Valdés 等^[72]研究了智利本土白草莓经体外消化后多酚的组成和生物活性的变化, 研究发现: 同没有消化的多酚提取物相比, 经消化后酚含量的减少超过总酚的50%, 但仍具有抗氧化活性。Mikulic–Petkovsek 等^[73]用高效液相色谱–质谱联用的方法鉴定和定量分析了28种野生和栽培莓果中黄酮醇苷的含量, 发现野生草莓和黑莓中总黄酮醇含量是其他栽培种的3–5倍。Veberic 等^[74]于2015年用高效液相色谱–二极管阵列联用质谱

(HPLC–DAD–MS)方法鉴定并定量了24种野生草莓和栽培种草莓中的花青素苷, 发现野生草莓和栽培种草莓在花青素苷的组成之间没有差异, 但它们的含量是不同的。Dias 等^[75]用高效液相色谱–二极管阵列光谱检测/电喷雾离子化质谱(HPLC–DAD/ESI–MS)联用技术对商品草莓和森林草莓根部甲醇提取物和水提取物中酚类成分和抗氧化性能进行了比较, 发现商品草莓和森林草莓都有黄烷–3–醇(TF3O), 而儿茶素衍生物(主要是原花青素)为两种草莓中的主要化合物; 商品草莓根部有鞣花酸糖苷, 而野生草莓根部有黄酮醇(TF)和二氢黄酮醇(TdhF, 紫杉叶素衍生物); 森林草莓根部抗氧化的潜力高于商品草莓。

(3) 草莓非生物胁迫的研究 郭思佳等^[76]为了探究东方草莓对干旱胁迫的适应性, 以东方草莓为实验材料, 研究了干旱胁迫下东方草莓形态学指标变化, 发现东方草莓对干旱胁迫具有较强的耐受力。郭琳琳等^[77]以五叶草莓、黄毛草莓为实验材料, 研究了40℃高温对2种草莓的影响, 发现黄毛草莓的耐热性要高于五叶草莓, 40℃高温处理对黄毛草莓的有害效应要低于五叶草莓。

Na 等^[78]以二倍体森林草莓 UC–01 和 Hawaii、白果黄毛草莓和八倍体栽培种章姬为材料, 用叶绿素荧光研究了草莓在非生物胁迫下耐受情况, 发现八倍体草莓对胁迫的耐受强于二倍体草莓; 白果黄毛草莓拥有一个光抑制系统, 使其能够以比章姬更敏感的方式对胁迫作出反应。Garriga 等^[79]于2015年研究了盐胁迫对商品草莓(*F. × ananassa* Duch. ex Lamarck)和智利草莓基因型的影响, 发现同商品草莓相比, 智利草莓能耐受高浓度的盐, 且盐胁迫对智利草莓的形态和生理都没有影响; 盐胁迫对果重、大小、硬度和总可溶性固形物没有影响, 但能导致可滴定酸的增加。

(4) 其他方面的研究 李巧兰等^[80]于2006–2012年系统地研究了五叶草莓提取物对病变小鼠产生的影响, 发现五叶草莓提取物具有抗炎镇痛、增强免疫力和抗肿瘤的功效。国外学者 Mudnic 等^[81]于2009年研究了野生森林草莓叶片水提取物对心血管的影响, 研究发现野生森林草莓叶片水提取物是一种直接的內皮依赖性血管扩张剂, 由NO和环氧合酶产物介导其作用, 且其效力与山楂水提取物相似。明晓等^[82]以黄毛草莓为材料, 研究了黄毛草莓的开花生物学, 发现黄毛草莓的花粉在开花

盛期活力最大,其它时期花粉活力较低或没有活力;柱头在开花初期和盛花中期时可授粉性最高,在末花期仍具有一定的可授性。

生静雅^[2]对自然五倍体野生草莓的品质进行了评估,发现自然五倍体野生草莓的苹果酸和草酸含量高于东北草莓和东方草莓;五倍体草莓 Vc 含量与东方草莓无显著性差异,但东北草莓的 Vc 含量显著高于自然五倍体。金亮等^[3]以森林草莓和 10 个栽培品种为实验材料,研究了 11 个草莓种的抗氧化物质含量和抗氧化能力,发现森林草莓抗氧化物质含量和抗氧化能力要远高于受试的栽培草莓。李桂香等^[20]于 2017 年依据国家食品标准对云南野生黄毛草莓鲜果中氨基酸、矿物质元素、总糖、总酸等成分进行了较全面的检测,并对其营养价值进行了评价,结果表明黄毛草莓鲜果含有丰富营养成分,不仅富含糖、酸、蛋白质等,还富含 17 种氨基酸和 9 种人体需要的矿物质元素。

冯颖等^[8]以东方草莓、通生 1 号和四季草莓新品种为材料,研究了正常日照和短日照处理下,对 3 种草莓花芽分化的影响,结果表明短日照处理能促进东方草莓和通生 1 号的花芽分化,而对四季草莓新品种没有影响。张运春^[3]于 2017 年研究了不同光照下东方草莓克隆构型、种群特征以及点分布格局,研究发现东方草莓的克隆构型随光照发生相应的变化;不同光照下东方草莓分株均以随机分布为主,但不同尺度下草莓分株有所差异。国外学者 Ruan 等^[6]以栽培种草莓 Albion 和 San Andreas 为材料,研究了日中性草莓品种对韩国高原地区草莓产量的影响,发现 San Andreas 的产量显著高于 Albion 且草莓的产量与营养生长密切相关。Jenniferr 等^[5]以智利草莓、弗州草莓和栽培种草莓为实验材料,研究了土壤类型和管理对氨基酸周转产生的影响,发现细质土壤中氨基酸的周转时间要显著快于粗质土壤,智利草莓和弗州草莓对甘氨酸的吸收要优于栽培种草莓。

2.3.6 遗传转化的研究 王静等^[33]于 2011 年从森林草莓中分离得到了精氨酸脱羧酶基因 (*FvADC*),并对其序列特征、表达模式和进化关系进行了研究,研究发现精氨酸脱羧酶(*ADC*)在不同逆境中表达情况不同,*FvADC* 基因可作为草莓转基因的逆境候选基因。周鹤莹等^[39]于 2015 年用森林草莓 Hawaii 4 离体叶片建立了高效稳定的遗传转化系统。Cui 等^[40]以森林草莓黑龙江 3 号为试

材,建立了由农杆菌介导的草莓叶片基因瞬时表达体系,该体系可用于研究草莓叶片中抗病蛋白的活性。董静等^[53]从森林草莓果实中克隆得到了醇酰基转移酶基因(*FvAATW2*),用过量表达的方式,在烟草和卡姆罗莎中开展了野生森林草莓 *FvAATW2* 的功能研究,结果表明外源 *FvAATW2* 在草莓中能够正常表达并影响果实酯类合成,从而使果实香气变浓。

国外一些实验室从 20 世纪 80 年代末就开始开展了草莓的转基因研究,并取得了相应成就。Ne-hra 等^[6]首次建立了草莓叶片优质高频再生体系,并于 1999 年利用叶盘转化法成功获得了农杆菌介导的草莓转基因植株。Husaini^[62]对草莓繁殖苗农杆菌介导的转化过程进行了深入研究,发现筛选条件和培养时间等对转化率有较大影响。Pantazis 等^[63]用农杆菌介导的 *Ac/Ds* 转座子构建草莓突变群体,并对转化植株进行了筛选鉴定。Carvalho 等^[64]于 2016 年用农杆菌浸润草莓果实的方法,建立了基因验证的瞬时表达体系,该体系可验证越来越多与果实生长发育、生理活动及代谢有关的基因。

3 草莓种质资源的开发与利用

3.1 新品种的选育 我国的草莓育种工作始于上世纪 50 年代中期,到目前为止育成的品种约有 119 个,育种手段包括实生育种、杂交育种等常规育种,诱变育种和生物技术育种等新兴育种技术。

3.1.1 实生育种 1948 年中央农业实验所在国内最早进行草莓实生选种工作,1953 年选出紫晶、金红玛、五月香等 3 个品种;而沈阳农学院从 1958 年开始开展草莓实生选种工作,先后选出绿色种子、大四季、沈农 102、明晶、明磊等品种^[15-16]。

3.1.2 杂交育种 全世界大部分的草莓栽培品种都是通过常规杂交方法选育出来的,如全球栽培品种凤梨草莓;日本品种春香、丰香、丽红、宝交早生、女峰、章姬、红颜等;欧美品种戈雷拉、艾尔塔桑、达赛莱克特、全明星等。国内最早开始草莓品种间杂交育种工作的是沈阳农学院。在经过不懈的努力后,我国科学工作者成功选育出了适合我国本土的优良栽培品种,如由江苏省农业科学院果树研究所培育出的硕丰、硕蜜等;由河北省农林科学院石家庄果树研究所培育的石莓 1 号、石莓 2 号等;由沈阳农业大学园艺系培育出的红玫瑰、粉公主等;由

北京市林业果树科学院研究院选育出的京香系列^[93]; 由各级农科院培育出的越心、越丽、蜀香等^[15-17]。

3.1.3 诱变育种 诱变育种可以分为物理诱变和化学诱变, 是实生育种、杂交育种、种间杂交育种的补充。其中, 辐射诱变是创造新的种质资源的有效手段之一。辐射可以诱发基因突变, 打破基因连锁, 促进基因重组, 克服远缘杂交的不亲和性, 实现基因的转移。郑永平等^[10]利用 γ 射线照射草莓茎尖进行草莓抗病性的研究, 结果表明经 γ 射线照射后, 组培草莓苗对皱缩病、叶斑病有抗性。汉由之等^[83]以野生黄毛草莓为实验材料, 用 $^{60}\text{Co}\gamma$ 射线辐照黄毛草莓种子进行诱变育种, 研究了不同辐照剂量对种子发芽和幼苗生长情况的影响, 结果表明 $^{60}\text{Co}\gamma$ 射线辐照会不同程度地影响黄毛草莓种子的萌发和幼苗生长, 种子辐射后草莓的发芽率和成活率均受到抑制, 且与辐射剂量呈显著负相关。冯颖等^[83]于2014年以东方草莓和安娜草莓为材料, 用含高浓度 Ca^{2+} 的PEG、高pH值方法进行原生质体融合, 并对融合后的杂种细胞进行了愈伤组织和不定芽的诱导, 揭示了草莓体细胞融合的可行性。“太空2008”是卡姆罗莎的种子经宇宙射线诱变, 经播种、出苗、开花、结果后发现的一个优系单株同柄乙女杂交而选育来的第一个太空草莓新品种^[94]。

利用化学诱变剂秋水仙素对草莓组织进行处理, 可以得到染色体加倍的株系, 从而克服种间杂种的不育性, 加速野生草莓资源的研究利用。雷家军等^[10]利用低倍性野生草莓资源、种间杂种的种子和茎尖建立了使染色体加倍的方法和体系, 在提高种质资源创新和野生草莓的倍性及克服种间杂种不育性方面取得了进展。刘玲等^[23]以黄毛草莓的离体芽尖、试管苗叶为材料, 探究了不同激素配比对叶片离体再生的影响以及不同浓度秋水仙素和处理时间对染色体的加倍效果, 发现同二倍体草莓相比, 四倍体黄毛草莓的叶片更大更厚, 颜色更深, 叶形指数减小, 气孔变大, 叶绿素含量升高, 整体植株生长势较强。陈露茜等^[97]以二倍体黄毛草莓种子为材料, 经秋水仙素诱导后得到四倍体植株, 比较研究了二倍体、四倍体黄毛草莓的叶片数量等叶片形态特征, 发现染色体成功加倍的四倍体黄毛草莓的叶片形态与二倍体黄毛草莓显著不同, 具体表现为叶片变宽变厚、叶色变深、中心小叶变

得发达、叶柄长度伸长。

3.1.4 生物技术育种 生物技术应用于作物育种, 可以解决传统育种的一些特殊困难, 扩大育种的基因来源, 提高鉴定和选择的可靠性, 加快育种进程, 加速繁殖, 提高育种效率。张志宏等^[54]以草莓品种吐德拉试管苗叶片为试材, 建立了农杆菌介导的遗传转化体系, 获得了转基因植株。张庆雨^[98]成功构建了RNA干扰载体并得到了6株双链RNA干扰转基因草莓植株, 经反转录PCR(reverse transcription-PCR, RT-PCR)验证后, 结果表明转基因草莓*BAG6*基因的表达量都有所下调。宋春丽等^[99]用RNA干扰技术研究了与草莓成熟相关的基因*FaEtr2*, 成功构建出了RNA干扰*FaEtr2*植株。张蕾等^[100]通过使*Fa4CL*基因沉默, 成功验证了*Fa4CL*基因与花色苷的合成有密切关系。江雷雨^[101]通过DNA重组技术成功构建出了可以用于植物的CRISPR/Cas9载体, 以栽培种草莓红颜的PDS基因为靶标, 对构建的载体进行了验证; 也分别构建了可以作用于草莓镶脉病毒ORF IV序列和同时作用于ORF IV、ORF VI序列的红颜草莓转基因植株体系。

Muñoz等^[102]应用RNAi技术对草莓类黄酮生物合成途径中编码草莓过敏原蛋白的基因*Fra*进行了研究。Schwab等^[103]在前人研究的基础上, 通过RNAi研究和过表达转基因研究等多种方法, 进一步对草莓若干个基因的功能进行了解析。Ishikawa等^[104]利用RNAi技术使*FaMYB1*基因沉默, 成功证实了该基因是草莓果实中花青素合成的关键基因。

3.2 野生种质资源的引种、驯化与育种 张九东等^[20]于2014年对野生黄毛草莓进行了驯化实验, 发现同栽培种相比, 驯化栽培的野生黄毛草莓, 果实白色、带有甜味, 比普通栽培草莓座果率较高, 但果实含糖量和果实大小不及栽培种。

我们在资源调查过程中发现, 高海拔地区的草莓种质与低海拔地区的草莓种质在形态、抗逆性等方面存在差异; 不同气候区域内草莓种质的分布及植株形态也有所差异。在今后的工作中可将具有优良植物学性状的种质进行引种、扩繁, 运用栽培品种的管理模式进行生产, 可通过杂交等方式将优良种质的植物学性状引入到栽培种资源中, 在充分利用现有资源的基础上, 拓宽对草莓种质的开发。

4 问题与展望

近年来,我国关于草莓种质资源的相关研究工作成果显著,但与国外草莓研究相比仍有差距。差距包括各地的相关科研单位、企业与个人的育种工作多以引种和杂交为主,具备草莓育种经验和能力的单位相对较少,与欧美、日本等大型草莓育种研发单位与企业相比缺乏优势;各地各自为阵,缺乏统筹性,且各地培育新品种多数只适于当地栽培,无法全国推广;我国在草莓转基因技术相关的普及力度与研究力度均不及欧美和日本等国家;国内外学者均对五叶草莓中的提取物进行研究,但均未涉及相关提取物对人体健康的研究,及探讨其它野生种和栽培种中是否含有类似化合物?化合物含量是多少?与国外相比,我国在农艺性状、果实经济性状等方面的研究报道相对较少;同时关于栽培品种和野生草莓的研究相对独立,不能有效的利用我国野生草莓种质资源。

综上所述,我国关于草莓种质资源的研究工作需要充分利用国内外各种优良资源和技术手段,加强国际、国内交流合作。对草莓种质资源进行系统收集、保藏和深层次鉴定;开发有效便捷的分子标记进行亲缘关系、品种起源、演化过程的研究;构建与草莓农艺性状、果实经济性状等相关的分子标记图,为选育优质、高产、早熟、大果、抗病草莓品种的研究工作提供理论依据。同时,在传统育种的基础上结合诱变育种、生物技术育种等新兴技术,针对性地利用野生草莓种质资源进行草莓遗传改造,以加速草莓新品种的选育进程。

参考文献:

- [1] 雷家军,薛莉,代汉萍,等.世界草莓属(*Fragaria*)植物的种类与分布[J].草莓研究进展(IV),2015:364-375.
LEI J J, XUE L, DAI H P, et al. Study on taxonomy of the strawberry Genus *Fragaria* in the world [C]. Research Progress of Strawberry(IV), 2015: 364-375.
- [2] JOHNSON A L, GOVINDARAJULU R, ASHMAN T. Bioclimatic evaluation of geographical range in *Fragaria* (Rosaceae): consequences of variation in breeding system, ploidy and species age [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2015, 176(1): 99-114.
- [3] LISTON A, CRONN R, ASHMAN T L. *Fragaria*: A genus with deep historical roots and ripe for evolutionary and ecological insights [J]. American Journal of Botany, 2014, 101(10): 1686-1699.
- [4] NJUGUNA W, LISTON A, CRONN R, et al. Insights into phylogeny, sex function and age of *Fragaria* based on whole chloroplast genome sequencing [J]. Molecular Phylogenetics & Evolution, 2013, 66(1): 17-29.
- [5] QIAO Q, XUE L, WANG Q, et al. Comparative transcriptomics of strawberries (*Fragaria* spp) provides insights into evolutionary patterns [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7(1): 1839-1849.
- [6] STAUDT G, LÓPEZMEDINA J. Strawberry biogeography, genetics and systematics [C]. International Strawberry Symposium, Huelva, Spain(VI), 2009: 71-83.
- [7] HUMMER K E, BASSIL N, NJUGUNA W. Chapter 2 *Fragaria* [J]. U.S. Department of Agriculture: Agricultural Research Service, Lincoln, Nebraska, 2011: 17-44.
- [8] 侯丽媛,董艳辉,聂园军,等.世界草莓属种质资源种类与分布综述[J].山西农业科学,2018,46(1):145-149.
HOU L Y, DONG Y H, NIE Y J, et al. Species and distribution of germplasm resources of world *Fragaria* [J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2018, 46(1): 145-149.
- [9] 邹盼红.草莓种质资源研究进展[J].中国园艺文摘,2016,32(5):29-31.
ZOU P H. Advances in germplasm resources of strawberry [J]. Chinese Horticulture Abstracts, 2016, 32(5): 29-31.
- [10] 侯丽媛,张春芬,聂园军,等.草莓品种及其选育方法研究进展[J].山西农业科学,2017(12):2038-2043.
HOU L Y, ZHANG C F, NIE Y J, et al. Research progress of strawberry varieties and their breeding methods [J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2017(12): 2038-2043.
- [11] 张运涛,王桂霞,董静,等.33个欧美草莓品种果实挥发性物质的分析[J].果树学报,2011,28(3):438-442.
ZHANG Y T, WANG G X, DONG J, et al. Analysis of volatile compounds in 33 euramerican strawberry cultivars [J]. Journal of Fruit Science, 2011, 28(3): 438-442.
- [12] 陈洁,刘田田,徐雪平,等.草莓品种资源和遗传育种研究进展[J].福建农业,2014(9):31-33.
CHEN J, LIU T T, XU X P, et al. Research progress of strawberry germplasm resources and genetic breeding [J]. Fujian Agriculture, 2014(9): 31-33.
- [13] 曲丽,张明涛,邹华锋,等.新品种白色草莓“桃熏”试验初报[J].西北园艺(综合),2017(3):47-48.
QU L, ZHANG M T, ZOU H F, et al. A preliminary report

- on the test of white strawberry varieties—Tokun [J]. Northwest Horticulture(General), 2017(3): 47-48.
- [4] 邓明琴,雷家军.中国果树志·草莓卷 [M]. 中国林业出版社,2005: 104-116.
- DENG M Q, LEI J J. Chinese fruit tree records, strawberry rolls [M]. China Forestry Publishing House, 2005: 104-116.
- [5] 常琳琳,董静,钟传飞,等.中国育成草莓品种的系谱分析 [J]. 果树学报, 2018(2): 158-167.
- CHANG L L, DONG J, ZHONG C F, et al. Pedigree analysis of strawberry cultivars released in China [J]. Journal of Fruit Science, 2018(2): 158-167.
- [6] 王桂霞,张运涛,董静,等.中国草莓育种的回顾和展望 [J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(2): 272-276.
- WANG G X, ZHANG Y T, DONG J, et al. Retrospection and prospect of strawberry breeding in China [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2008, 9(2): 272-276.
- [7] 万春雁,糜林,李金凤,等.我国草莓新品种选育进展及育种实践 [J]. 江西农业学报, 2010, 22(11): 37-39.
- WAN C Y, MI L, LI J F, et al. Progress in new cultivar breeding of strawberry in China and breeding practice [J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2010, 22(11): 37-39.
- [8] 朱薇,杨明华.中国野生草莓资源研究及利用进展 [J]. 中国南方果树, 2012, 41(4): 50-52.
- ZHU W, YANG M Z. Research progress and utilization of wild strawberry resources in China [J]. South China Fruits, 2012, 41(4): 50-52.
- [9] LEI J J, LI Y H, DU G D, et al. A natural pentaploid strawberry genotype from Changbai Mountains in Northeast China [J]. Hortscience A Publication of the American Society for Horticultural Science, 2005, 40(5): 1194-1195.
- [10] 代汉萍,雷家军,邓明琴.长白山野生草莓资源的调查与分类研究 [J]. 园艺学报, 2007, 34(1): 63-66.
- DAI H P, LEI J J, DENG M Q. Investigation and studies on classification of wild *Fragaria* spp distributed in changbai mountains [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2007, 34(1): 63-66.
- [11] 生静雅.自然五倍体野生草莓的起源及品质性状评价研究 [D]. 扬州: 扬州大学, 2009.
- SHENG J Y. The Study on the origin and quality evaluation of natural pentaploid strawberries [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2009.
- [12] ZHAO M Z, LEI J J, WU W M, et al. Geographical distribution and morphological diversity of wild strawberry germplasm resource in China [J]. Acta Horticulturae, 2009, 842: 593-596.
- [13] 刘玲.四倍体野生草莓的诱导与四倍体黄毛草莓的低温胁迫效应 [D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- LIU L. Induction of tetraploid wild strawberry and effect of low temperature stress on tetraploid *Fragaria nilgerrensis* Schlecht [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2016.
- [14] 余桂红,吴伟民,赵密珍,等.草莓种质资源常低温保存试验 [J]. 中国南方果树, 2003, 32(1): 54-54.
- YU G H, WU W M, ZHAO M Z, et al. Experiments on the conservation of strawberry germplasm resources at low temperature [J]. South China Fruits, 2003, 32(1): 54-54.
- [15] 花秀凤,钟凤林,林义章,等.草莓种质资源遗传多样性 ISSR 分析 [J]. 福建农业学报, 2013, 28(3): 232-236.
- HUA X F, ZHONG F L, LIN Y Z, et al. Genetic diversity analysis of strawberry accession with ISSR [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2013, 28(3): 232-236.
- [16] 曹贵寿,张倩茹,尹蓉,等.不同草莓品种酚类物质含量及抗氧化能力研究 [J]. 农学学报, 2018, 8(2): 35-41.
- CAO G S, ZHANG Q R, YIN R, et al. Content of phenolic compounds and antioxidant capacity of different strawberry varieties [J]. Journal of Agriculture, 2018, 8(2): 35-41.
- [17] 张庆华,向发云,曾祥国,等.干旱胁迫下不同品种草莓生理响应及抗旱性评价 [J]. 北方园艺, 2018(2): 30-37.
- ZHANG Q H, XIANG F Y, ZENG X G, et al. Physiological response of different strawberry cultivars under drought stress and evaluation of drought resistance [J]. Northern Horticulture, 2018(2): 30-37.
- [18] DURNER E F. Photoperiod and temperature conditioning of 'Sweet Charlie' strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) plugs enhances off-season production [J]. Scientia Horticulturae, 2016, 201: 184-189.
- [19] SØNSTEBY A, SOLHAUG K A, HEIDE O M. Functional growth analysis of 'Sonata' strawberry plants grown under controlled temperature and daylength conditions [J]. Scientia Horticulturae, 2016, 211: 26-33.
- [20] ZAHEDI S M, SARIKHANI H. Effect of far-red light, temperature and plant age on morphological changes and induction of flowering of a 'June-bearing' strawberry [J]. Horticulture Environment & Biotechnology, 2016, 57(4): 340-347.

- [31] KIM S K, KIM D S, KIM D Y, et al. Variation of bioactive compounds content of 14 oriental strawberry cultivars [J]. Food Chemistry, 2015, 184: 196–202.
- [32] GALLI V, MESSIAS R D S, PERIN E C, et al. Mild salt stress improves strawberry fruit quality [J]. LWT—Food Science and Technology, 2016, 73: 693–699.
- [33] LEE Y H, YOON C S, PARK N I, et al. Influence of various nutrient concentrations on the growth and yield of summer strawberry cultivars cultivated in a hydroponic system [J]. Horticulture Environment & Biotechnology, 2015, 56(4): 421–426.
- [34] KOKALIS-BURELLE N. Effects of transplant type, plant growth-promoting rhizobacteria and soil treatment on growth and yield of strawberry in Florida [J]. Plant & Soil, 2003, 256(2): 273–280.
- [35] MESZKA B, MALUSÁ E. Effects of soil disinfection on health status, growth and yield of strawberry stock plants [J]. Crop Protection, 2014, 63(5): 113–119.
- [36] CONTI S, VILLARI G, FAUGNO S, et al. Effects of organic vs. conventional farming system on yield and quality of strawberry grown as an annual or biennial crop in southern Italy [J]. Scientia Horticulturae, 2014, 180: 63–71.
- [37] ABROL D P, GORKA A K, ANSARI M J, et al. Impact of insect pollinators on yield and fruit quality of strawberry [J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2017. DOI: 10.1016/j.sjbs.2017.08.003.
- [38] 德庆措姆, 格桑, 薛莉, 等. 西藏野生草莓资源的地理分布初报 [J]. 中国果树, 2012(4): 22–24.
DE Q C M, GE S, XUE L, et al. Preliminary report on geographical distribution of wild strawberry resources in tibet [J]. China Fruit, 2012(4): 22–24.
- [39] 李洪雯, 刘建军, 何健, 等. 四川及其周边地区野生草莓资源调查、收集与评价 [J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(6): 946–951.
LI H W, LIU J J, HE J, et al. Investigation, collection and evaluation on wild strawberry resources in sichuan and neighboring regions [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2012, 13(6): 946–951.
- [40] 余桂红, 马鸿翔, 吴伟民, 等. 草莓属野生种质资源的离体培养 [J]. 湖北农学院学报, 2002, 22(4): 316–318.
YU G H, MA H X, WU W M, et al. The *in vitro* culture of wild germplasm resources of strawberries [J]. Journal of Hubei Agricultural College, 2002, 22(4): 316–318.
- [41] 王燕, 陈丙义, 章镇, 等. 黄毛草莓组织培养与快繁技术研究 [J]. 西南农业学报, 2012, 25(1): 252–256.
WANG Y, CHEN B Y, ZHANG Z, et al. Study on tissue culture and rapid propagation technique of *Fragaria nilgerrensis* [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2012, 25(1): 252–256.
- [42] 朱文涛. 五叶草莓和带病毒凤梨草莓的超低温保存及其遗传稳定性分析 [D]. 开封: 河南大学, 2013.
ZHU W T. Cryopreservation of *F. pentaphylla* and virus-infected *F. ananassa* and genetic stability analysis [D]. Kaifeng: Henan University, 2013.
- [43] 韩柏明, 赵密珍, 王静, 等. 草莓属种质资源亲缘关系的 SSR 标记分析 [J]. 园艺学报, 2012, 39(12): 2 352–2 360.
HAN B M, ZHAO M Z, WANG J, et al. Phylogenetic relationships among *Fragaria* germplasm by SSR markers [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2012, 39(12): 2 352–2 360.
- [44] MENG F J, LIU L, PENG M, et al. Genetic diversity and population structure analysis in wild strawberry (*Fragaria nubicola* L.) from Motuo in Tibet Plateau based on simple sequence repeats (SSRs) [J]. Biochemical Systematics & Ecology, 2015, 63(2): 113–118.
- [45] 徐苏婷. 不同果色五叶草莓遗传结构的形成及机制 [D]. 上海: 上海师范大学, 2017.
XU S T. Formation and mechanism of genetic structure of *F. pentaphylla* with different fruit color [D]. Shanghai: Shanghai Normal University, 2017.
- [46] POTTER D, LUBY J J, HARRISON R E. Phylogenetic relationships among species of *Fragaria* (Rosaceae) inferred from non-coding nuclear and chloroplast DNA sequences [J]. Systematic Botany, 2000, 25(2): 337–348.
- [47] LIN J, DAVIS T M. S1 analysis of long PCR heteroduplexes: detection of chloroplast indel polymorphisms in *Fragaria* [J]. Theoretical & Applied Genetics, 2000, 101(3): 415–420.
- [48] ROUSSEAU-GUEUTIN M, GASTON A, AÏNOUCHE A, et al. Tracking the evolutionary history of polyploidy in *Fragaria* L (strawberry): new insights from phylogenetic analyses of low-copy nuclear genes [J]. Molecular Phylogenetics & Evolution, 2009, 51(3): 515–530.
- [49] 陈丙义, 李金凤, 霍恒志, 等. 6 种野生草莓基因组大小估算 [J]. 果树学报, 2015(1): 51–56.
CHEN B Y, LI J F, HUO H Z, et al. Estimation of genome size in six wild strawberry species [J]. Journal of Fruit Science, 2015(1): 51–56.

- [50] SHULAEV V, SARGENT D J, CROWHURST R N, et al. The genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*) [J]. Nature Genetics, 2011, 43(2): 109-116.
- [51] HIRAKAWA H, SHIRASAWA K, KOSUGI S, et al. Dissection of the octoploid strawberry genome by deep sequencing of the genomes of fragaria species [J]. DNA Research: An International Journal for Rapid Publication of Reports on Genes and Genomes, 2014, 21(2): 169-181.
- [52] DARWISH O, SHAHAN R, LIU Z, et al. Re-annotation of the woodland strawberry (*Fragaria vesca*) genome [J]. BMC Genomics, 2015, 16(1): 29-38.
- [53] 董静, 张运涛, 王桂霞, 等. 草莓果实酯类合成关键酶基因 *SAATB2* 和 *VAATW2* 表达特性分析 [J]. 西北农业学报, 2014, 23(12): 149-153.
DONG J, ZHANG Y T, WANG G X, et al. Expression pattern analysis of strawberry *SAATB2* and *VAATW2* Genes [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2014, 23(12): 149-153.
- [54] 谢为发, 刘洪, 张玲, 等. 生长素合成相关基因 *YUC1* 和 *YUC2* 在两种倍性草莓中的比较 [J]. 果树学报, 2013, 30(3): 390-396.
XIE W F, LIU H, ZHANG L, et al. Study on two auxin-biosynthesis related genes *YUC1* and *YUC2* in octoploid and diploid strawberry [J]. Journal of Fruit Science, 2013, 30(3): 390-396.
- [55] 林莹, 韩玉辉, 熊思嘉, 等. 森林草莓组蛋白去乙酰化酶基因的鉴定和分析 [J]. 南京农业大学学报, 2017, 40(2): 225-233.
LIN Y, HAN Y H, XIONG S J, et al. Identification and analysis of histone deacetylase in *Fragaria vesca* [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2017, 40(2): 225-233.
- [56] 赵晨晨, 范雅丽, 秦岭, 等. 森林草莓独脚金内酯合成关键基因 *D27* 的克隆与表达分析 [J]. 园艺学报, 2016, 43(5): 975-982.
ZHAO C C, FAN Y L, QIN L, et al. The cloning and expression analysis of *D27* gene of strigolactone biosynthesis pathway in *Fragaria vesca* [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(5): 975-982.
- [57] 唐月明, 胡明阳, 陈思好, 等. 森林草莓 bZIP 转录因子全基因组鉴定及在花药中的表达分析 [J]. 分子植物育种, 2018, 16(9): 2 802-2 810.
TANG Y M, HU Y Y, CHEN S Z, et al. Whole genome identification of bZIP transcription factor in *Fragaria vesca* and analysis of its expression in anther [J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(9): 2 802-2 810.
- [58] 张豫超. 森林草莓黄果表型形成机制研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017.
ZHANG Y C. The mechanism research of yellow fruit pigmentation in *Fragaria vesca* [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2017.
- [59] 张煜晗, 张希, 董莉, 等. 草莓多酚氧化酶基因全长的克隆及表达载体构建 [J]. 北京农学院学报, 2018, 33(2): 7-14.
ZHANG Y H, ZHANG X, DONG L, et al. Cloning of strawberry polyphenol oxidase genes and construction of their expression vectors [J]. Journal of Beijing University of Agriculture, 2018, 33(2): 7-14.
- [60] 张伟, 杨桂芳. 脱毒裂萼草莓的光合特性研究 [J]. 江西农业大学学报, 2005, 24(5): 139-142.
ZHANG W, YANG G F. A study on photosynthesis of virus-free *Fragaria daltoniana* [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2005, 24(5): 139-142.
- [61] 董谦, 李连龙, 刘悦梅, 等. 十种野生地被植物的光合特性研究 [J]. 北方园艺, 2016(9): 93-97.
DONG Q, LI L L, LIU Y M, et al. Photosynthetic characteristics of ten species of wild ground cover plants [J]. Northern Horticulture, 2016(9): 93-97.
- [62] 马久蓉, 高松, 闫明, 等. 野生东北草莓与栽培草莓光合特性的比较 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46(5): 132-134.
MA J R, GAO S, YAN M, et al. Comparative study on photosynthetic characteristics between wild *Fragaria mandshurica* and cultivated strawberry [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(5): 132-134.
- [63] 徐苏婷, 陈露茜, 李钧敏. 二倍体与四倍体黄毛草莓的光合特性 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46(5): 110-112.
XU S T, CHEN L Q, LI J M. Study on photosynthetic characteristics of diploid and tetraploid *Fragaria nil gerrensis* [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(5): 110-112.
- [64] 钱玲, 童江云, 任建青, 等. 植物免疫蛋白对草莓光合特性及果实品质、产量的影响 [J]. 云南农业大学学报: 自然科学版, 2018, 33(1): 163-167.
QIAN L, TONG J Y, REN J Q, et al. Effects of plant Immune protein on the photosynthetic characteristics, fruit quality and yield of strawberry [J]. Journal of Yunnan Agricultural University: Natural Sciences Edition, 2018, 33(1): 163-167.
- [65] SERÇE S, HANCOCK J F. The temperature and photoperiod regulation of flowering and runnering in the strawberries, *Fragaria chiloensis*, *F. virginiana* and *F. ×*

- ananassa* [J]. *Scientia Horticulturae*, 2005, 103(2): 167-177.
- [66] 董静,张运涛,王桂霞,等.日光温室条件下4份森林草莓(*Fragaria vesca* L)种质资源主要植株、果实性状比较[J].*草莓研究进展(IV)*, 2015: 243-248.
DONG J, ZHANG Y T, WANG G X, et al. Comparison of main plant and fruit characters of four *Fragaria vesca* L in greenhouse [C]. *Research Progress in Strawberry (IV)*, 2015: 243-248.
- [67] SUN J H, LIU X J, YANG T B, et al. Profiling polyphenols of two diploid strawberry (*Fragaria vesca*) inbred lines using UHPLC-MSⁿ [J]. *Food Chemistry*, 2014, 146(1): 289-298.
- [68] 杨春涛,刘海青,李蓉,等.薄层色谱法鉴别东方草莓药材中儿茶素[J].*云南民族大学学报:自然科学版*, 2014, 23(2): 79-81.
YANG C T, LIU H Q, LI R, et al. Identification of catechin in *Fragaria orientalis* Lozinsk. by thin layer chromatography (TLC) [J]. *Journal of Yunnan Minzu University: Natural Sciences Edition*, 2014, 23(2): 79-81.
- [69] 李蓉,杨春涛,田凯,等.东方草莓的化学成分研究[J].*云南民族大学学报:自然科学版*, 2014, 23(5): 313-316.
LI R, YANG C T, TIAN K, et al. Study on the chemical constituents of *Fragaria orientalis* Lozinsk [J]. *Journal of Yunnan Minzu University: Natural Sciences Edition*, 2014, 23(5): 313-316.
- [70] 叶文斌,樊亮,宫峥嵘,等.东方草莓酒酿造工艺及香味成分分析[J].*酿酒科技*, 2015(12): 50-54.
YE W B, FAN L, GONG Z R, et al. Production techniques of oriental strawberry wine & analysis of its volatile flavoring components [J]. *Liquor-Making Science & Technology*, 2015(12): 50-54.
- [71] 叶文斌,樊亮,卓平清,等.东方草莓果酒酿造工艺优化与影响因素研究[J].*酿酒科技*, 2015(11): 26-29.
YE W B, FAN L, ZHUO P Q, et al. Optimization of the production techniques of oriental strawberry wine and study on its influencing factors [J]. *Liquor-Making Science & Technology*, 2015(11): 26-29.
- [72] THOMAS-VALDÉS S, THEODULOZ C, JIMÉNEZ-ASPEE F, et al. Changes in polyphenol composition and bioactivity of the native Chilean white strawberry (*Fragaria chiloensis* spp *chiloensis* *F chiloensis*) after *in vitro* gastrointestinal digestion [J]. *Food Research International*, 2018, 105: 10-18.
- [73] MIKULIC-PETKOVSEK M, SLATNAR A, STAMPAR F, et al. HPLC-MSⁿ identification and quantification of flavonol glycosides in 28 wild and cultivated berry species [J]. *Food Chemistry*, 2012, 135(4): 2138-2146.
- [74] VEBERIC R, SLATNAR A, BIZJAK J, et al. Anthocyanin composition of different wild and cultivated berry species [J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2015, 60(1): 509-517.
- [75] DIAS M I, BARROS L, OLIVEIRA M B P P, et al. Phenolic profile and antioxidant properties of commercial and wild *Fragaria vesca* L roots: A comparison between hydromethanolic and aqueous extracts [J]. *Industrial Crops & Products*, 2015, 63: 125-132.
- [76] 郭思佳,朱玉菲,刘冬云.干旱胁迫对东方草莓形态及生理指标的影响[J].*北方园艺*, 2015(13): 40-43.
GUO S J, ZHU Y F, LIU D Y. Effect of drought stress on morphological and physiological characteristics of *Fragaria orientalis* [J]. *Northern Horticulture*, 2015(13): 40-43.
- [77] 郭玲玲,李钧敏,闫明.黄毛草莓和五叶草莓的耐热性及其对高温的响应[J].*江苏农业科学*, 2018, 46(9): 127-131.
GUO L L, LI J M, YAN M. Thermotolerance of *Fragaria nilgerrensis* and *F pentaphylla* and its response to high temperature [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2018, 46(9): 127-131.
- [78] NA Y W, JEONG H J, LEE S Y, et al. Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool for abiotic stress tolerance in wild and cultivated strawberry species [J]. *Horticulture Environment & Biotechnology*, 2014, 55(4): 280-286.
- [79] GARRIGA M, MUÑOZ C A, CALIGARI P D S, et al. Effect of salt stress on genotypes of commercial (*Fragaria* × *ananassa*) and Chilean strawberry (*F chiloensis*) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 195: 37-47.
- [80] 李巧兰,吴楠,李志刚,等.五叶草莓不同提取物抗S180瘤株有效部位的筛选[J].*中华中医药学刊*, 2012, 30(8): 1746-1748.
LI Q L, WU N, LI Z G, et al. Screening effective Fraction of *Fragaria pentaphylla* different extracts for anti-S180 [J]. *Chinese Archives of Traditional Chinese Medicine*, 2012, 30(8): 1746-1748.
- [81] MUDNIC I, MODUN D, BRIZIC I, et al. Cardiovascular effects *in vitro* of aqueous extract of wild strawberry (*Fragaria vesca* L) leaves [J]. *Phytomedicine*, 2009, 16(5): 462-469.
- [82] 明晓,吴璇,汉由之,等.黄毛草莓花粉活力及柱头可授性测定[J].*黑龙江农业科学*, 2012(5): 80-82.
MING X, WU X, HAN Y Z, et al. Pollen Viability and

- stigma receptivity of *Fragaria nilgerrensis* [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2012(5): 80-82.
- 【83】 金亮,阮松林,忻雅,等.森林草莓与栽培草莓体外抗氧化能力比较 [J].核农学报,2015,29(1): 79-86.
JIN L, RUAN S L, XIN Y, et al. Comparison on antioxidant capacity *in vitro* of *Fragaria vesca* and Strawberry Cultivars [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2015, 29(1): 79-86.
- 【84】 冯颖,谢林,朱俊义,等.短日照处理对长白山地区寒地草莓花芽分化的影响 [J].北方园艺,2015(22): 7-11.
FENG Y, XIE L, ZHU J Y, et al. Effect of short sunlight treatment on cold region strawberry flower buds differentiation in changbai mountain srea [J]. Northern Horticulture, 2015(22): 7-11.
- 【85】 张运春.不同光照下东方草莓分株种群特征和分布格局 [J].西华师范大学学报: 自然科学版,2017,38(3): 234-240.
ZHANG Y C. The ramet population characteristics and spatial pattern of *Fragaria orientalis* lozinsk. under different light intensity [J]. Journal of China West Normal University: Natural Sciences Edition, 2017, 38(3): 234-240.
- 【86】 RUAN J, YEOUNG Y R, LARSON K D. Influence of cultivar, planting date and planting material on yield of day-neutral strawberry cultivars in highland areas of Korea [J]. Horticulture Environment & Biotechnology, 2011, 52(6): 567-575.
- 【87】 JENNIFERR R, JEFFREYL S, LYNNE C B, et al. Soil-based cycling and differential uptake of amino acids by three species of strawberry(*Fragaria* spp) plants [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2008, 40(10): 2 547-2 552.
- 【88】 王静,赵密珍,王壮伟,等.森林草莓精氨酸脱羧酶基因的电子克隆与序列分析 [J].江苏农业学报,2011, 27(3): 628-633.
WANG J, ZHAO M Z, WANG Z W, et al. In silico cloning and sequencing of an arginine decarboxylase gene from *Fragaria vesca* [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2011, 27(3): 628-633.
- 【89】 周鹤莹,张玮,张卿,等.森林草莓“Hawaii4”高效遗传转化系统的建立 [J].北京农学院学报,2015,30(1): 10-14.
ZHOU H Y, ZHANG W, ZHANG Q, et al. Establishment of high-efficiency transformation of the woodland strawberry(*Fragaria vesca*, Hawaii 4) [J]. Journal of Beijing University of Agriculture, 2015, 30(1): 10-14.
- 【90】 CUI M Y, WEI W, GAO K, et al. A rapid and efficient Agrobacterium-mediated transient gene expression system for strawberry leaves and the study of disease resistance proteins [J]. Plant Cell Tissue & Organ Culture, 2017, 131(2): 233-246.
- 【91】 NEHRA N S, STUSHNOFF C, KARTHA K K. Direct shoot regeneration from strawberry leaf disks [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1989, 114(6): 1 014-1 018.
- 【92】 HUSAINI A M. Pre- and post-agroinfection strategies for efficient leaf disk transformation and regeneration of transgenic strawberry plants [J]. Plant Cell Reports, 2010, 29(1): 97-110.
- 【93】 PANTAZIS C J, FISK S, MILLS K, et al. Development of an efficient transformation method by Agrobacterium tumefaciens and high throughput spray assay to identify transgenic plants for woodland strawberry (*Fragaria vesca*) using NPTII selection [J]. Plant Cell Reports, 2013, 32(3): 329-337.
- 【94】 CARVALHO R F, CARVALHO S D, O' GRADY K, et al. Agroinfiltration of strawberry fruit-A powerful transient expression system for gene validation [J]. Current Plant Biology, 2016, 6: 19-37.
- 【95】 陈杉艳,罗志伟,万红,等.4个北京草莓品种在昆明宜良露地栽培比较试验 [C].草莓研究进展(IV), 2015: 283-242.
CHEN S Y, LUO Z W, WAN H, et al. Introduction experiment of four Beijing strawberry varieties cultivated in open field in Kunming Yiliang County [C]. Research progress of strawberry(IV), 2015: 283-242.
- 【96】 段一皋.北京“太空 2008 草莓”新品种选育及研制报告 [J].农业科技通讯,2013(6): 280-281.
DUAN Y G. Report on breeding and development of Beijing 'Space 2008 Strawberry' new varieties [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2013(6): 280-281.
- 【97】 陈露茜,李宁宁,邓哈彦,等.染色体加倍对黄毛草莓叶片形态的影响 [J].江苏农业科学,2017,45(16): 123-125.
CHEN L Q, LI N N, DENG H Y, et al. Effect of chromosome doubling on leaf morphology of *Fragaria nilgerrensis* [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2017, 45(16): 123-125.
- 【98】 张庆雨.草莓 *BAG6* 基因在植物炭疽病抗性中的作用研究 [D].杨凌: 西北农林科技大学,2014.
Zhang Q Y. Studies on the role of strawberry *BAG6* gene in resistance to *C. gloeosporioides* infection [D]. Yan-

- gling: Northwest A & F University, 2014.
- [99] 宋春丽, 马俊莲, 唐霞, 等. RNA 干扰技术抑制草莓 *FaEtr2* 基因表达的研究 [J]. 华北农学报, 2014, 29 (1): 28-30.
- SONG C L, MA J L, TANG X, et al. Inhibition of strawberry *FaEtr2* gene expression by RNA interfering [J]. Journal of North China Agriculture, 2014, 29 (1): 28-30.
- [100] 张蕾, 林晓, 罗赞, 等. RNAi 沉默 *Fa4CL* 基因对草莓果实花色苷代谢的影响 [J]. 果树学报, 2015, 32 (3): 434-439.
- ZHANG L, LIN X, LUO Y, et al. Influences of RNAi-induced *Fa4CL* silencing on anthocyanin metabolism in strawberry fruit [J]. Journal of Fruit Science, 2015, 32 (3): 434-439.
- [101] 江雷雨. 利用 CRISPR/Cas9 技术构建草莓抗镶脉病毒植株体系的研究 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2016.
- JIANG L Y. Utilization of the CRISPR/Cas9 to build plant virus resistant system of the *strawberry vein banding virus* [D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2016.
- [102] MUÑOZ C, HOFFMANN T, ESCOBAR N M, et al. The strawberry fruit *Fra* a allergen functions in flavonoid biosynthesis [J]. Molecular Plant, 2010, 3 (1): 113-124.
- [103] SCHWAB W, HOFFMANN T, KALINOWSKI G, et al. Functional genomics in strawberry fruit through RNAi-mediated silencing [J]. Genes, Genomes and Genomics, 2011 (5): 91-101.
- [104] ISHIKAWA Y K, MIYAWAKI K, TAKAHASHI A, et al. RNAi-mediated silencing and overexpression of the *FaMYB1* gene and its effect on anthocyanin accumulation in strawberry fruit [J]. Biologia Plantarum, 2015, 59 (4): 677-685.

Advances in research, exploitation and utilization of *Fragaria* spp. germplasm resources in China

SU Dai-fa¹, TONG Jiang-yun², YANG Jun-yu¹, CHEN Shan-yan², LUO Zhi-wei²,
SHEN Xue-mei², LAI Yong-hong¹, Arslan Jamil¹, WEI Shi-jie², CUI Xiao-long¹
(1. School of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, China;
2. Kunming Academy of Agricultural Science, Kunming 650034, China)

Abstract: Based on the overview of the global distribution and taxonomic status of *Fragaria* and the evolution history about cultivated strawberries *Fragaria* × *ananassa* Duch. ex Lamarck, a detailed review on the advances in research, exploitation and utilization of *Fragaria* spp. germplasm resources in China was made. The research to strawberries germplasm resources includes investigation on the geographical distribution of wild resources and collection of *Fragaria* spp. germplasm resources, identification on the genetic relationships by molecular markers, karyotype analysis (*F. pentaphylla* Lozinsk, *F. vesca* L., *F. gracilis* A. Los, *F. nilgerrensis* Schlecht, *F. viridis* Duch., *F. mandschurica* Staudt and *F. moupinensis* (Franch) Card.) and estimation of genomic sizes (*F. pentaphylla* Lozinsk (red and white two types), *F. nilgerrensis* Schlecht., *F. moupinensis* (Franch) Card., *F. mandschurica* Staudt, *F. vesca* L. and *F. viridis* Duch.) of some species, mining functional genes and studying the genetic transformation, physiology and biochemistry (photosynthetic characteristics, active components and abiotic stress) about strawberries germplasm resources. The exploitation and utilization of *Fragaria* spp. germplasm resources include breeding new cultivars, introduction and domestication of wild resources. Breeding methods such as seedling breeding, hybridization breeding, mutation breeding and biotechnological breeding have been applied, and the most important one is hybridization breeding. Meanwhile, researches by foreign scholars were compared, the existing problems were then put forward.

Key words: *Fragaria* spp.; strawberries; germplasm resources; distribution; exploitation and utilization