

草莓育种新动态及发展趋势

赵密珍, 王静, 袁华招, 王庆莲, 关玲

(江苏省农业科学院果树研究所 / 江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室, 南京 210014)

摘要: 草莓作为重要的浆果类作物之一, 其栽培面积和产量一直居于世界小浆果生产的首位, 业已成为我国效益最好的农业产业。栽培草莓选育始于 19 世纪初的英国, 我国草莓育种起步较晚始于 20 世纪 50 年代, 本文按照时间节点介绍了国内外草莓育种历程及代表性草莓品种。八倍体栽培草莓基因组中亚基因组间存在高度同源性, 到目前为止未组装出较为完整的参考基因组; 二倍体森林草莓基因组经过多次修订具有较高的完整性和精密性。随着测序技术的发展, 大量的草莓品质和抗性相关的分子标记被开发, 这些标记也被应用于草莓育种项目中, 大大提高了育种效率。我国草莓育种存在亲本遗传背景狭窄、育种方法单一等问题, 针对这些问题提出了我国草莓育种未来方向和发展趋势。

关键词: 草莓; 育种; 品种; 分子技术

Situation and Perspectives of Strawberry Breeding

ZHAO Mi-zhen, WANG Jing, YUAN Hua-zhao, WANG Qing-lian, GUAN Ling

(Institute of Pomology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Jiangsu Key Laboratory of Horticultural Crops Genetic Improvement, Nanjing 210014)

Abstract: Strawberry is one of the most important berry crops worldwide, and is always ranking first in cultivation area and yield harvest among the small berries. Nowadays the strawberry planting has become one of profiling agricultural industries in China. The breeding of cultivated strawberries began in England in the early 19th century, while it began in the 1950s in China. According to the timeline, the breeding history and representative varieties of strawberry at home and abroad were described in this paper. So far a relatively complete reference genome has not been assembled, due to the high degree of homology between subgenomes in the octoploid strawberry genome. The diploid strawberry (*Fragaria vesca*) genome has high integrity and precision after revision. With the development of sequencing technology, a large number of molecular markers related to strawberry quality and resistance have been developed. These markers have also been used in strawberry breeding program and greatly improved the breeding efficiency. There are some problems in strawberry breeding in China, such as narrow parental genetic background and single breeding method. In view of these problems, the future direction and development trend of strawberry breeding in China were reviewed.

Key words: strawberry; breeding; varieties; molecular technology

1 我国草莓生产现状

草莓是多年生草本植物, 属于蔷薇科草莓属 (*Fragaria* L.), 约有 25 个种, 包含不同的染色体倍

性 (2x、4x、6x、8x), 除八倍体凤梨草莓 (*Fragaria × ananassa* Duch. ex Rozier) 被广泛栽培外, 其余均处于野生状态。

草莓是重要的浆果果树, 素有“水果皇后”之美

收稿日期: 2018-11-02 修回日期: 2018-12-20 网络出版日期: 2018-12-26

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20181225.1032.001.html>

第一作者研究方向为果树学, E-mail: njzhaomz@163.com

基金项目: 江苏省农业重大新品种创制项目 (PZCZ201721); 江苏现代农业产业技术体系建设项目 (JATS[2018]256)

Foundation project: The Project for Agricultural Significant New Varieties Breeding of Jiangsu Province (PZCZ201721), Jiangsu Modern Agricultural Industry Technology System Project (JATS[2018]256)

誉。因其种植周期短、见效快、经济效益高、适应性强,被广泛种植,其栽培面积和产量在世界小浆果生产中一直居于首位。目前中国是世界草莓第一生产国,种植面积和产量均居世界第一。据FAO统计,2016年我国草莓栽培面积和产量分别为14.15万 hm^2 和380.19万t,占世界种植面积和产量的35.21%和41.70%。我国各地也均有草莓种植,其中山东、辽宁、安徽和江苏的种植面积最大,其草莓产量约占全国草莓总产量的60%。我国区域广,气候类型丰富,除少部分露地栽培外,以设施栽培为主,形式多样,如塑料大棚、小型拱棚、日光温室、玻璃温室等。

2 草莓育种概况

2.1 我国草莓育种概况

我国的草莓育种始于20世纪50年代^[1],至目前共有112个品种育成^[2-3]。起初以江苏省农业科学院(原中央农业实验所)和沈阳农业大学(原沈阳农学院)为首开展实生选种,选出了一些品种,如:紫晶、沈农101等,这些草莓品种多为遗传背景不详的露地栽培品种,果实品质较差,果实小、风味淡,在生产中种植面积小,种植时间短,很快即被淘汰;20世纪80年代初至世纪末,随着草莓栽培面积的扩大,生产中急需大果优质品种,国内相关科研院所加入草莓品种选育行列,育种单位扩展到8家,育种方式以杂交育种为主,育成的代表性品种有硕丰、硕露、明晶、石莓1号、星都1号等,因在果实大小、风味、硬度等方面有所改进,在草莓露地栽培中得到了应用;至2017年,育种单位有30余家,以科研院所和大专院校为主、企业参与的形式,利用丰香、明宝、红颊、春香、章姬等日本品种和卡麦罗莎、甜查理、达赛莱克特等欧美品种培育出了一批适合设施栽培的草莓新品种,其中宁玉、宁丰、黔莓2号、京藏香、越心、艳丽等品种因综合性状优良在我国草莓设施生产中得到了不同程度的应用。

我国草莓育种与美国、日本等发达国家相比,虽然起步晚,但近年来,品种选育成效显著,在2012-2017年期间,共育成草莓品种有54个(占我国历年育成品种总数的48.2%)。从草莓开花结果习性看,短日性品种占94.4%,仅3个是日中性品种(占5.6%);从用途方面看,以鲜食品种为主,有47个(占87.0%),红花兼鲜食的品种有4个(占7.4%),加工兼鲜食的品种有2个(占3.7%),加工

专用品种有1个(占1.9%)。分析我国草莓品种培育方法,发现上述54个品种中,常规杂交方法选育出的品种数量为49个(占90.7%),实生选种的数量为3个(占5.6%),诱变育种选育的数量为2个(占3.7%)。由此可见,随着草莓产业的发展壮大,我国自主选育的草莓品种数量和种类也迅速增加,但新品种选育的方法仍以常规杂交选育为主,主要培育适合保护地促成栽培的短日型鲜食品种。

2.2 国外草莓育种概况

国外草莓育种,始于19世纪初的英国,通过人工杂交育成了Keens Imperial、Keens Seedlings和Downton等,这几个草莓品种主宰了欧洲市场近半个世纪^[4]。随后,美国、法国、德国、荷兰和日本等国相继开展草莓杂交选育工作,育成的品种如Victoria、Sharpless、Aroma、Marshall等在抗寒性、果实风味和大小等方面有所突破,在生产上得到了推广^[5]。

进入20世纪,草莓育种得到进一步发展,德国专家Rudlof von Sengbush博士领导的课题组,选来自美国的品种Markee为母本与当地品种Sieger杂交选育出Senga Sengana品种,该品种迅速成为欧洲中部和东部等国家的主栽品种^[6]。英国东茂林试验站,自1988年以来,共释放草莓新品种36个,其中新品种Malling Centenary已开始辐射英国及整个欧洲的草莓生产^[7]。美国加利福尼亚大学戴维斯分校植物科学系草莓育种项目组成立于20世纪20年代末,20世纪中叶开始育成了具有划时代意义的专利品种30余个,其中包括对世界草莓产业的发展起到巨大推动作用的Camarosa,以及一系列具有突破性的日中性品种,如Albion、Monterey、San Andreas等^[8-9]。美国的另一个知名的草莓育种单位佛罗里达大学,主要致力于冬季草莓生产品种的选育及草莓的有机生产,育出的主要品种有Sweet Charlie、Strawberry Festival、Florida Radiance、Winterstar TM FL05-107和Sensation TM Brand Florida127等^[10]。日本国家研究机构、县研究中心及农民育种家等自明治时期就已纷纷开展草莓育种工作,至今已有30余家草莓育种单位^[11]。福羽逸人博士于1900年从法国品种General Changy实生苗中选育出了日本的第一个草莓品种福羽,之后以该品种为亲本,陆续育成了如明石、崛田-Wonder、宝交早生、春香、丽红、丰香、女峰、章姬、栃木少女、幸香、红颜等划时代的著名品

种,为推动日本乃至亚洲不同时期的草莓生产作出了巨大贡献,迄今已育成有 200 余个草莓品种,其中宝交早生、丰香、章姬和红颊等在亚洲许多国家仍广泛应用^[12-13]。由于草莓易行匍匐茎无性繁殖,一方面有利于新品种推广,另一方面也助长了病虫害的交叉感染,为此,种子繁殖型品种的开发被得到重视,Karan 释放于 1997 年,为世界第一个商业化的种子繁殖品种^[14]; Chiba F-1 go 释放于 2008 年,为日本第一个商业化的种子繁殖品种^[15-16],日本还育成 Yotsuboshi^[17] 品种,种子繁殖型品种使得草莓生产中的病毒及其他病原菌的去除成为可能。当今世界草莓育种主要以常规杂交为主要手段,以抗病虫、耐涝、耐热和冷胁迫、花序连续抽生性强、果大丰产、高品质和适宜机械化采收为育种目标,培育高产、抗病和优质的草莓品种。

3 育种基础研究进展

3.1 草莓基因组测序研究进展

3.1.1 森林草莓基因组测序 森林草莓 (*Fragaria vesca* L.) 具有较小的个体、较短的生命周期、四季习性和高效的转基因体系等特性,使其成为蔷薇科植物进行遗传学研究的模式生物^[18]。森林草莓基因组相对较小(240 Mb),被认为是八倍体栽培草莓 (*Fragaria × ananassa* Duch. ex Rozier) 的祖先种之一。2010 年,由来自全球 38 个研究机构组成的国际小组利用第二代测序技术解析二倍体森林草莓 (Hawaii-4) 的基因组序列(版本 V1.0)^[19]。版本 V1.0 包含由 16487 个 contigs 组成的 3263 个 scaffolds,以及利用从头预测方法预测的基因蛋白编码序列。随后,研究人员利用来自 25 个不同组织的 50 个转录组数据对版本 V1.0 预测的基因蛋白编码序列进行注释校正更新出了版本 V1.1^[20]。在此基础上,利用二倍体北美森林草莓 (*F.vesca* subsp. *bracteata* (A.Heller) Staudt) 的密集连锁图组装出森林草莓参考基因组 (V2.0)^[21]。由于二代测序技术的缺陷,森林草莓基因组 (V2.0) 仍然不完整,基因组中大量的重复序列无法解决,存在 6.99% 的缺失以及组装错误,包括兆碱基大小的区域缺失。

随着测序技术的更新,加利福尼亚大学的 Patrick P.Edger 等利用第三代测序技术(单分子即时测序)再对森林草莓 Hawaii-4 进行测序,得到了较为完整的森林草莓基因组图谱 (V4.0)^[22]。第三代测序技术具有读长长的特点,SMRT 测序平

台在基因组测序中能获得显著增长的 Contigs,明显减少基因组拼接和注释的难度。版本 V4.0 获得的 contig N50 长度达到了 7.9 Mb,较 V1.0 版本长度提高了 300 倍,而且超过 99.8% contigs 通过 Bionano Genomics 公司 2 组光学图谱被锚定到森林草莓 7 条染色体上,其中包括之前版本缺失的超过 24.96 Mb 的序列。基因组图谱的精密度和准确度显著地影响着遗传作图、基因甲基化和基因表达等后续的生物学研究,新的草莓基因组图谱给研究人员提供了更准确、详细的序列和位置信息,方便研究人员对感兴趣的生物学问题进行更深入的研究。

3.1.2 八倍体栽培草莓基因组测序 八倍体栽培草莓 (*Fragaria × ananassa* Duch. ex Rozier) 由两种八倍体野生草莓弗吉利亚草莓 (*F.virginiana* Mill.) 和智利草莓 (*F.chiloensis* (L.) Mill.) 自然杂交而来^[4]。基于 rDNA 和叶绿体 DNA 多序列分析结果,发现森林草莓、西藏草莓和东方草莓可能是八倍体草莓的祖先种,目前草莓属二倍体种到八倍体种基因组进化历程仍然存在着争议^[23]。八倍体栽培草莓基因组中亚基因组间存在高度同源性,同时也存在大量的杂合位点。八倍体栽培草莓基因组的复杂性,大大增加了基因组组装的难度。2014 年,日本 Kazusa DNA 研究所尝试通过整合栽培草莓四套染色体组中同源区域和杂合区域来构建虚拟参考基因组序列的方法来破译栽培草莓基因组^[24]。研究人员通过第二代测序技术对栽培种凤梨草莓和 4 种野生草莓(饭沼草莓、日本草莓、西藏草莓和东方草莓)进行全基因组测序和组装,栽培草莓获得了 698 Mb 的基因组组装数据,4 个野生草莓分别获得了超过 200 Mb 的基因组序列。随后,对栽培草莓基因组序列进行整合处理,获得了长度为 173.2 Mb、N50 长度为 5137 bp 的虚拟参考基因组序列 (FANhybrid_r1.2)。研究人员将栽培草莓和 4 个野生草莓基因组锚定到参考基因上,结合已公布的森林草莓基因组来构建栽培草莓的基因组结构。该研究为多倍体植物基因组测序提供了方法参考,为获取更加完整、准确的栽培草莓基因组序列提供了基础,同时有助于深入研究栽培草莓基因功能和草莓品质遗传改良。由于采用的第二代测序技术产生较短的测序片段增加了组装难度以及异源八倍体本身基因组的复杂度,现今公布的八倍体栽培草莓基因组组装完整度和准确度明显低于二倍体森林草莓基因组。

3.2 草莓分子育种

由于高通量基因分型和基因组测序技术的发展,以及草莓育种家和分子生物学家共同的努力,基因组信息在异源八倍体栽培草莓中的应用在过去5年中迅速增长。全基因组和亚基因组特异性标记已可用于主要位点DNA检测,基因组选择方法用来预测草莓复杂数量性状。全基因组预测已经不需要表型信息,在亲本选择效率方面远大于传统方法。

3.2.1 主要性状位点的挖掘 草莓中第1张连锁图是用RAPD标记构建的森林草莓连锁图,产生7个连锁群、445 cM总距离^[25]。一张SSR连锁图是由森林草莓和西藏草莓用68个标记作出的,总距离448 cM^[26],之后两倍体的图又被加上了基因特异性和其他类型标记^[27]。

第1张栽培草莓八倍体图有30个连锁群(LGs)的母本图谱和28个连锁群(LGs)的父本图谱,平均长度1550 cM^[28]。2009年,Sargent等^[29]又用两个栽培品种Redgauntlet和Hapil的杂交后代开发了一个遗传图,这张图扫描了3116 cM,共囊括了315个标记,其中218个SSRs,11个基因特异性标记,86个AFLPs和RAPD标记;后来又增加了部分SSRs标记^[30]。2014年,van Dijk等^[31]基于二倍体森林草莓与八倍体栽培草莓的差异,对此图做了进一步改进。

3.2.2 基因芯片的开发与应用 随着二倍体森林草莓基因组测序完成^[19],高通量基因组扫描成为可能。Bassil等^[32]在RosBREED项目支持下与Affymetrix芯片公司合作,开发IStrow90 Axiom[®]单核苷酸多态性(SNP)芯片,亚基因组特异的SNP标记被放置于90k的芯片上,但测试每个样本昂贵,限制了它的应用。为了降低价格,一个Axiom[®] IStrow 35芯片得以开发^[33],国际各成员(美国佛罗里达大学、荷兰瓦赫宁根大学、英国东茂林研究所、美国新罕布什尔大学、西班牙农渔研究和培训中心IFAPA、法国农科院INRA、西班牙农业基因组学研究)提供了多态性和作图SNP生成最终设计的38506个SNP探针。

目标区域杂交捕获测序、简化基因组测序(GBS)及基因芯片使人们更易理解栽培草莓异源八倍体基因组。Tennessen等^[21]利用连锁图锚定多倍体亚基因组的系统发生方法(POLiMAPS)及目标区域杂交捕获测序检测栽培八倍体草莓、智利草莓和弗州草莓,结果表明,4个亚基因组组成分别

是:森林草莓(提供细胞质供体)、饭沼草莓、两个未知的祖先(与饭沼草莓相近);同时改进了森林草莓(Fvb)的基因组。利用IStrow 90 SNP芯片,Sargent等^[27]提出了亚基因组组成为AA、bb、X-X、X-X,其中X-X代表同源性与双价配对没有调用亚基因组完整性。利用IStrow 90芯片和简化基因组测序,Mahoney等^[34]开发了一个二倍体饭沼草莓的高密度连锁图。

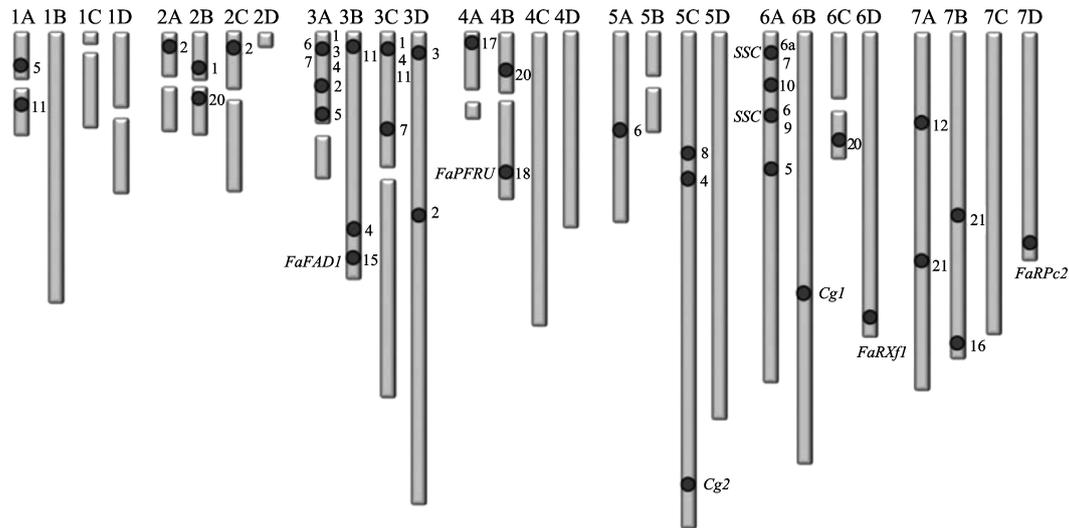
芯片的使用使基于SNP的连锁作图变得容易,可直接应用到育种。在佛罗里达草莓育种项目中,用3个不同的作图群体构建了3个遗传图,其中一个为Holiday × Korona(H × K)的75个群体构建的^[31]。H × K SNP图,产生3814个高密度SNP,用于分析抗病性和其他性状的QTLs^[35-36],另外两个作图群体为FL_08-10 × FL_12.115-10(N=165)和Treasure × Winter Dawn(N=91),14322 SNP和13502 SNP分别被包含在这两个群体里,其中FL_08-10 × FL_12.115-10遗传群体已被用于抗病性的QTL分析^[37]。Lerceteau-Köhler等^[38]首次在八倍体凤梨草莓中构建遗传图谱,发现几个参与草莓质量的性状,大部分QTL能解释10%和17%的表型变异和性状之间的关系。Castro等^[39]也分析了草莓品质QTL,确认了Lerceteau-Köhler等^[38]的结论。可溶性固形物(SSC)含量QTL位于LG IIIa、Va和VIa;位于LG VIa上的SSC QTL与EMFv006 SSR标记很近^[38]。Castro等^[39]检测3个SSC QTL位于LGVI-S-3同源组I(HG-VI)、LGII-D-5和LG-V-D-1。与van Dijk等^[40]开发的遗传图比较,位于LG VIA的SSC QTL可能是共同的。除此之外,控制可滴定酸(TA)和SSC/TA比例的QTL在LG VI-D-4(HG-VI),靠近BFACT010 SSR标记处^[39]。图1综述了现有发现的QTLs^[41]。

Chambers等^[42]和Sánchez-Sevilla等^[43]应用基于候选基因和基于遗传图谱两种方法确定产生 γ -癸内酯生产相关的区域。Sánchez-Sevilla等^[43]发现在作图群体232 × 1392连锁图上,一个控制 γ -癸内酯生产的位点在LG III-2的底部,另一方面Chambers等^[42]用Elyana × Mara de Bois F₁后代,确定了候选基因FaFAD1在不产生 γ -癸内酯的材料中没有转录,也确定了在产生和不产生 γ -癸内酯的材料中的分离。

3.2.3 分子标记辅助育种 近20年DNA标记发展很快,序列特性的标记系统如SSR和SNP近5年来在草莓育种中应用较多。第1个草莓SSR标

记在二倍体森林草莓和绿色草莓中被开发^[30, 48-49]。二倍体的标记能够较容易地应用到八倍体中^[44, 50]。近 4500 个 SSR 标记包括 EST-SSR 被开发, 用于构建作图群体^[51-52]。同时在草莓中也开发了 SNP 标记, 但这些标记在不同草莓种或不同种质中转化率

很低。SSR 和 SNP 被广泛应用于草莓育种项目的标记辅助选择(表 1)中^[44, 53]。一个快速的草莓 DNA 提取方法和高通量基因分型平台被开发^[54]来支持标记辅助选择。同时, 高分辨熔解(HRM)分析也被成功地应用于草莓育种^[10, 54]中(表 1)。



作图群体为 FL_08-10 × FL_12.115-10, 各 QTL 位置从多个研究中综述得出。1: 果实直径; 2: 果实长度; 3: FD/FL; 4: 硬度; 5: 花青素^[38]; 6: 可溶性固形物含量 (SSC)^[38-39]; 7: UF_SSC-6a, 葡萄糖; 8: 果糖; 9: 蔗糖^[38]; 10: 抗氧化剂含量^[39]; 11: pH^[38]; 12: 酚^[39]; 13: 疫霉根腐病抗性 (FaRXPc2)^[33]; 14: 角斑病抗性 (FaRXf1)^[34]; 15: 草莓香气 FaFAD1^[42, 43]; 16: 甲氧基咪喃 (FaOMT); 17: 脂氧化酶 LOX (Lipoxygenase)^[44]; 18: 连续开花 (FaPFRU)^[45-46]; 19: 炭疽病抗性 (Cg1 和 Cg2)^[34, 37]; 20: 果重^[47]

The mapping population is FL_08-10 × FL_12.115-10, the QTLs from multiple studies. 1: Fruit Diameter, 2: Fruit Length, 3: FD/FL, 4: Firmness, 5: Anthocyanin^[38], 6: Soluble Solid Content^[38-39], 7: 6a-UF_SSC 7-Glucose^[38], 8: Fructose, 9: Sucrose^[38], 10: Antioxidant Content^[39], 11: pH^[38], 12: Phenolics^[39], 13: Resistance to Phytophthora crown rot (FaRXPc2)^[33], 14: Resistance to Angular leaf spot (FaRXf1)^[34], 15: Aroma (FaFAD1)^[42-43], 16: Mesifurane (FaOMT), 17: Lipoxygenase (LOX)^[44], 18: Remontancy (FaPFRU)^[45-46], 19: Resistance to Colletotrichum crown rot (Cg1 and Cg2)^[34, 37], 20: Fruit weight^[47]

图 1 草莓中已定位的 QTL 位点

Fig.1 Overview of QTLs detected in the octoploid cultivated strawberry

表 1 应用于栽培八倍体草莓辅助选择育种的标记

Table 1 DNA tests in cultivated octoploid strawberry breeding

性状 Trait	位点 Locus	DNA 检测 DNA test	检测状态 Test status	参考文献 References
γ- 癸内酯 γ-decalactone	FaFAD1	基于琼脂糖胶 SSR, HRM	确认, 已应用	[42, 43]
甲氧基咪喃 Mesifurane	FaOMT	基于琼脂糖胶	确认, 已应用	[44]
连续开花 Remontancy	FaPFRU	SSR	确认, 已应用	[45, 46]
炭疽病抗性 Resistance to Colletotrichum crown rot	Rca2	SCAR	确认, 已应用	[55]
抗疫恶疫霉 Resistance to Phytophthora crown rot	FaRXPc2	HRM, KASP	确认, 已应用	[36]
抗疫霉菌 Resistance to <i>Phytophthora fragariae</i>	Rpf1	SSR	确认, 已应用	[56]
抗角斑病菌 Resistance to Angular leaf spot	FaRXf1	HRM	确认, 已应用	[34]
可溶性固形物 Soluble solids content	LG 6A	SSR	正在确认	[57]

3.2.4 基因组选择 基因组选择(GS)是 Meuwissen 等^[58]提出,增加全基因组标记量用于预测基因组育种值(GBV)的方法。

佛罗里达大学(UF)建立草莓的GS方法并确定其在草莓育种中的潜在价值^[59],通过多基因性状的基因组选择,育种周期可缩短至3年。草莓的GS选择,需要建立两个群体,一个是参考群体、一个是候选群体。参考群体为前一年选择出来的优良单株,对其进行基因型分析和重要性状(如早期的市场产量、总市场产量、平均单果重、可溶性固形物含量等)表型的测定,研究构建GS模型。第1年杂交的单株,在幼苗期通过标记辅助选择育种先淘汰一批,将剩下的单株第2年定植生长,每周对感兴趣的性状进行目视评估,筛选出优良单株(为候选群体),同时检测其基因型,运行Gs模型对候选群体进行筛选,选出最佳单株,作为第3年的亲本或品系。

4 我国草莓育种存在问题与发展趋势

4.1 问题

4.1.1 亲本遗传背景狭窄,育种目标难以突破 截至目前,我国各地草莓主栽品种仍以国外品种为主,如欧美品种甜查理、达赛莱克特、全明星,日本品种红颊、章姬等。欧美品种果实硬度高、耐储运、抗病性强,但是酸味重、甜度不够、口感较差。日本品种风味浓、有香气,但是抗病性差、不耐储运。我国选育的优良品种,在抗病性方面优于日本品种,但风味品质稍差于日本品种。由于种植习惯与销售途径等因素的制约,仅在当地或某些区域有较大规模的种植。此外,所选用的育种亲本遗传背景狭窄,育种目标难以突破,至今尚未育成大面积推广的主栽品种。

4.1.2 育种方法较为单一,育种基础研究薄弱 常规杂交育种是我国草莓品种选育的主要途径,迄今为止我国育成的绝大部分品种来自于常规杂交育种,少数品种来源于芽变或诱变等。从近几年国外草莓育种基础研究情况来看,我国在此方面落后很多,为加快育种进程,国外已经开始将基因芯片技术应用到草莓新品种实践中。

4.2 趋势

4.2.1 以优质、抗病、耐贮运为主,同时兼顾品种多样性发展 我国草莓以鲜食为主,大果、色艳、高糖酸含量以及富含香味等品质相关性状今后仍然是育

种者关注的首要目标。此外,草莓耐贮运性、抗病性也是草莓育种者需要关注的目标。

为满足市场周年供应以及多样化的需求,需加强选育能在高温和长日照下开花结实良好的日中性品种,以及白果和红花等特异品种的选育。

栽培草莓属于杂合的八倍体,种子繁殖后代变异极大,目前草莓生产上多通过匍匐茎进行无性繁殖。通常草莓种苗在3~4月份进行定植,通过抽生匍匐茎实现草莓苗繁育,而草莓鲜果生产结束于5~6月份,种苗繁育与鲜果生产出现重叠,易交叉感染病原菌,施药控制病菌爆发,费时、费工且不环保。草莓种子具有易获得且萌发率高的优点,开发出种子繁育型品种可以克服匍匐茎繁殖的诸多缺陷,将是今后草莓育种的另一个方向。

4.2.2 充分利用野生草莓资源,拓宽育种资源的遗传背景 草莓属于蔷薇科草莓属,目前全球已知约有25个种,我国自然分布13个种,除凤梨草莓(*Fragaria × ananassa* Duch. ex Rozier)作为经济栽培外,其余均处于野生状态。英国人Ellis通过开红花的委陵菜和开白花的草莓进行属间杂交培育出了第1个红花草莓品种^[60]。日本人通过白果的二倍体黄毛草莓和红果栽培草莓进行种间杂交、染色体加倍培育出了淡粉色果实的品种桃熏草莓。野生草莓资源具有丰富的遗传多样性,充分开发利用这些野生资源,可为育种提供丰富的遗传资源。

4.2.3 加强分子育种技术的研究,提高育种效率 目前草莓育种主要以常规杂交方法为主,根据遗传规律配置杂交组合,杂交后代通过表型鉴定筛选,具有一定的盲目性。分子标记辅助育种可以利用分子标记与决定目标性状基因紧密连锁的特点,通过检测分子标记,实现目标性状检测的目的,具有快速、准确、不受环境条件干扰的优点。我国草莓分子育种技术的研究比较滞后,今后要加强且深入地研究,并建立经济有效的育种体制,为草莓育种效率的提高提供支撑。

参考文献

- [1] 王桂霞,张运涛,董静,张利喜.中国草莓育种的回顾和展望.植物遗传资源学报,2008,9(2):272-276
Wang G X, Zhang Y T, Dong J, Zhang L X. Retrospection and prospect of strawberry breeding in China. Journal of Plant Genetic Resources, 2008, 9(2): 272-276
- [2] 齐永志,贾薇,苏媛,刘雪静,王宁,马燕会,甄文超.草莓新品种‘连达’.园艺学报,2017,44(7):1419-1420
Qi Y Z, Jia W, Su Y, Liu X J, Wang N, Ma Y H, Zhen W C. A

- new strawberry cultivar 'Lianda'. *Acta Horticulturae Sinica*, 2017, 44 (7): 1419-1420
- [3] 常琳琳,董静,钟传飞,孙健,孙瑞,石琨,王桂霞,张运涛. 中国育成草莓品种的系谱分析. *果树学报*, 2018, 35 (2): 158-167
- Chang L L, Dong J, Zhong C F, Sun J, Sun R, Shi K, Wang G X, Zhang Y T. Pedigree analysis of strawberry cultivars released in China. *Journal of Fruit Science*, 2018, 35 (2): 158-167
- [4] Darrow G. *The Strawberry. History, Breeding and Physiology*. New York: Holt, Rinehart and Winston, 1966
- [5] Rubinstein J. *Fragaria × ananassa*: past, present and future production of the modern strawberry. (2015-11-17) [2018-10-15]. <http://hdl.handle.net/11299/175838>
- [6] Schreier P. Quantitative composition of volatile constituents in cultivated strawberries, *Fragaria ananassa* cv. Senga Sengana, Senga Litessa and Senga Gourmella. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1980, 31 (5): 487-494
- [7] Whitehouse A B, Simpson D W, Johnson A W, Mcleary K J, Passey A J, Troop S W. 'Malling Centenary', a short-day strawberry cultivar from NIAB-EMR. *Acta Horticulturae*, 2017, 1156: 185-188
- [8] Hancock J F, Edger P P, Callow P W, Thomas H, Finn C E. Generating a unique germplasm base for the breeding of day-neutral strawberry cultivars. *HortScience*, 2018, 53 (7): 1069-1071
- [9] Simpson D. The economic importance of strawberry crops. the genomes of rosaceous berries and their wild relatives. *Springer Cham*, 2018: 1-7
- [10] Whitaker V M, Lee S, Osorio L F, Verma S, Roach J A, Mangandi J. Advances in strawberry breeding at the University of Florida. *Acta Horticulturae*, 2017, 1156: 1-6
- [11] Nagano S, Shirasawa K, Maeda F, Watanabe M. Challenge to genomic selection in strawberry at four breeding stations in Japan. *Acta Horticulturae*, 2017, 1203: 1-8
- [12] 赵密珍. 日本四季草莓育种与夏秋草莓生产概况. *中国果树*, 2006 (2): 61-62
- Zhao M Z. General situation of strawberry breeding and summer and autumn production in Japan. *China Fruits*, 2006 (2): 61-62
- [13] Takuya W, Koichiro O, Soichiro N, Sachiko I, Hideyuki S, Miyuki M. Development and characterization of a strawberry MAGIC population derived from crosses with six strawberry cultivars. *Breeding Science*, 2017, 67 (4): 370-381
- [14] Bentvelsen G C M, Bouw E, Zanten J E V V. Breeding strawberries (*Fragaria × ananassa* Duch.) from seed. *Acta Horticulturae*, 1997, 439: 149-154
- [15] Maruo T, Ito Y, Ishikawa M, Kamisoyama D, Ohmameuda M, Ogura Y. About the practical use of the seed propagation type strawberry (*F. × ananassa* Duch.) cultivation system (using june-bearing cultivar). *Hort Research*, 2007, 61 (1): 1-10
- [16] Morishita M. status of strawberry breeding and cultivation in Japan. *Journal of the Medical Library Association*, 2014, 94 (2): 145-51
- [17] Mori T, Kohori J, Kitamura H, Inokuchi T, Kato I, Sone K. Development of F₁-hybrid strawberry of seed propagation type named 'yotsuboshi' by collaborative breeding among institutes. *Hort Research*, 2015, 14 (4): 409-418
- [18] Kang C, Darwish O, Geretz A, Shahan R, Alkharouf N, Liu Z. Genome-scale transcriptomic insights into early-stage fruit development in woodland strawberry *Fragaria vesca*. *Plant Cell*, 2013, 25 (6): 1960-1978
- [19] Shulaev V, Sargent D J, Crowhurst R N, Mockler T C, Folkerts O, Delcher A L, Jaiswal P, Mockaitis K, Liston A, Mane S P, Burns P, Davis T M, Slovin J P, Bassil N, Hellens R P, Evans C, Harkins T, Kodira C, Desany B, Crasta O R, Jensen R V, Allan A C, Michael T P, Setubal J C, Celton J M, Rees D J G, Williams K P, Holt S H, Rojas J J R, Chatterjee M, Liu B, Silva H, Meisel L, Adato A, Filichkin S A, Troggio M, Viola R, Ashman T L, Wang H, Dharmawardhana P, Elser J, Raja R, Priest H D, Bryant D W, Fox S E, Givan S A, Wilhelm L J, Naithani S, Christoffels A, Salama D Y, Carter J, Girona E L, Zdepski A, Wang W Q, Kerstetter R A, Schwab W, Korban S S, Davik J, Monfort A, Denoyes-Rothan B, Arus P, Mittler R, Flinn B, Aharoni A, Bennetzen J L, Salzberg S L, Dickerman A W, Velasco R, Borodovsky M, Veilleux R E, Folta K M. The genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*). *Nature Genetics*, 2010, 43: 109-116
- [20] Darwish O, Shahan R, Liu Z, Slovin J P, Alkharouf N W. Re-annotation of the woodland strawberry (*Fragaria vesca*) genome. *BMC Genomics*, 2015, 16: 29-38
- [21] Tennesen J A, Govindarajulu R, Ashman T L, Liston A. Evolutionary origins and dynamics of octoploid strawberry subgenomes revealed by dense targeted capture linkage maps. *Genome Biology and Evolution*, 2014, 6 (12): 3295-313
- [22] Edger P P, VanBuren R, Colle M, Poorten T J, Wai C M, Niederhuth C E, Alger E I, Ou S, Acharya C B, Wang J, Callow P, McKain M R, Shi J, Collier C, Xiong Z, Mower J P, Slovin J P, Hytönen T, Jiang N, Childs K L, Knapp S J. Single-molecule sequencing and optical mapping yields an improved genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*) with chromosome-scale contiguity. *GigaScience*, 2018, 7 (2): 1-7
- [23] Davis T M, Denoyes-Rothan B, Lerceteau-Köhler E. *Strawberry//Kole C. Fruits and Nuts. Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007: 189-207
- [24] Hirakawa H, Shirasawa K, Kosugi S, Tashiro K, Nakayama S, Yamada M, Kohara M, Watanabe A, Kishida Y, Fujishiro T, Tsuruoka H, Minami C, Sasamoto S, Kato M, Nanri K, Komaki A, Yanagi T, Guoxin Q, Maeda F, Ishikawa M, Kuhara S, Sato S, Tabata S, Isobe S N. Dissection of the octoploid strawberry genome by deep sequencing of the genomes of *Fragaria* species. *DNA Research*, 2014, 21 (2): 169-181
- [25] Davis T M, Yu H A. linkage map of the diploid strawberry, *Fragaria vesca*. *Journal of Heredity*, 1997, 88 (3): 215-221
- [26] Sargent D J, Davis T M, Tobutt K R, Wilkinson M J, Battey N H, Simpson D W. A genetic linkage map of microsatellite, gene-specific and morphological markers in diploid *Fragaria*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109 (7): 1385-1391
- [27] Sargent D J, Yang Y, Šurbanovski N, Bianco L, Buti M, Velasco R, Giongo L, Davis T M. HaploSNP affinities and linkage map positions illuminate subgenome composition in the octoploid, cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*). *Plant Science*, 2016, 242: 140-150

- [28] Lerceteau-Köhler E, Guerin G, Laigret F, Denoyes-Rothan B.Characterization of mixed disomic and polysomic inheritance in the octoploid strawberry (*Fragaria × ananassa*) using AFLP mapping.Theoretical and Applied Genetics, 2003, 107(4): 619-628
- [29] Sargent D J, Fernandéz-Fernandéz F, Ruiz-Roja J J, Sutherland B G, Passey A, Whitehouse A B.A genetic linkage map of the cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*) and its comparison to the diploid *Fragaria* reference map.Molecular Breeding, 2009, 24(3): 293-303
- [30] Sargent D, Kuchta P, Girona E, Zhang H, Davis T, Celton J M, Marchese A, Korbin M, Folta K M, Shulaev V, Simpson W.Simple sequence repeat marker development and mapping targeted to previously unmapped regions of the strawberry genome sequence.Plant Genome, 2011, 4(3): 165-177
- [31] van Dijk T, Pagliarani G, Pikunova A, Noordijk Y, Yilmaz-Temel H, Meulenbroek B, Visser R G, van de Weg E.Genomic rearrangements and signatures of breeding in the allo-octoploid strawberry as revealed through an allele dose based SSR linkage map.BMC Plant Biology, 2014, 14(1): 55
- [32] Bassil N V, Davis T M, Zhang H, Ficklin S, Mittmann M, Webster T, Mahoney L, Wood D, Alperin E S, Rosyara U R, Koehorst-vanc Putten H, Monfort A, Sargent D J, Amaya I, Denoyes B, Bianco L, van Dijk T, Pirani A, Iezzoni A, Main D, Peace C, Yang Y, Whitaker V, Verma S, Bellon L, Brew F, Herrera R, van de Weg E.Development and preliminary evaluation of a 90K Axiom[®] SNP array for the allo-octoploid cultivated strawberry *Fragaria × ananassa*.BMC Genomics, 2015, 16(1): 155
- [33] Verma S, Bassil N, van de Weg E, Harrison R J, Monfort A, Hidalgo J M, Amaya I, Denoyes B, Mahoney L L, Davis T M, Fan Z, Knapp S, Whitaker V M.Development and evaluation of the Axiom[®] IStraw35 384HT array for the allo-octoploid cultivated strawberry *Fragaria ananassa*.Acta Horticulturae, 2017, 1156: 75-82
- [34] Ma honey L L, Sargent D J, Abebe-Akele F, Wood D J, Ward J A, Bassil N V, Hancock J F, Folta K M, Davis T M.A high-density linkage map of the ancestral diploid strawberry, *Fragaria iinumae*, constructed with single nucleotide polymorphism markers from the IStraw 90 array and genotyping by sequencing.Plant Genome, 2016, 9(2): 1-14
- [35] Roach J A, Verma S, Peres N A, Jamieson A R, van De Weg W E, Bink M C A M, Bassil N V, Lee S, Whitaker V M.FaRXf1: a locus conferring resistance to angular leaf spot caused by *Xanthomonas fragariae* in octoploid strawberry.Theoretical and Applied Genetics, 2016, 129(6): 1191-1201
- [36] Mangandi J, Verma S, Osorio L, Peres N A, Van de Weg E, Whitaker V M.Pedigree-based analysis in a multiparental population of octoploid strawberry reveals QTL alleles conferring resistance to *Phytophthora cactorum*.G3 Genesgenetics, 2017, 7(6): 1707-1719
- [37] Anciro A, Mangandi J, Verma S, Whitaker V, Lee S.Identification of quantitative trait loci and molecular markers for resistance to Colletotrichum crown rot in strawberry. Phytopathology, 2016, 106(S2): 6
- [38] Lerceteau-Köhler E, Moing A, Guérin G, Renaud C, Petit A, Rothan C, Denoyes B.Genetic dissection of fruit quality traits in the octoploid cultivated strawberry highlights the role of homoeo-QTL in their control.Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(6): 1059-1077
- [39] Castro P, Lewers K S.Identification of quantitative trait loci (QTL) for fruit-quality traits and number of weeks of flowering in the cultivated strawberry.Molecular Breeding, 2016, 36(10): 138
- [40] van Dijk T, Pagliarani G, Pikunova A, Noordijk Y, Yilmaz-Temel H, Meulenbroek B, Visser R G, Van de Weg E.Genomic rearrangements and signatures of breeding in the allo-octoploid strawberry as revealed through an allele dose based SSR linkage map.BMC Plant Biology, 2014, 14(1): 55
- [41] Verma S, Osorio L F, Lee S, Bassil N V, Whitaker V M.Genome-assisted breeding in the octoploid strawberry// Hytönen T, Graham J, Harrison R.The Genomes of Rosaceous Berries and Their Wild Relatives.https://doi.org/10.1007/978-3-319-76020-9_12
- [42] Chambers A H, Pillet J, Plotto A, Bai J, Whitaker V M, Folta K M.Identification of a strawberry flavor gene candidate using an integrated genetic-genomic analytical chemistry approach. BMC Genomics, 2014, 15(1): 217
- [43] Sánchez-Sevilla J F, Cruz-Rus E, Valpuesta V, Botella M A, Amaya I.Deciphering gamma-decalactone biosynthesis in strawberry fruit using a combination of genetic mapping, RNA-Seq and eQTL analyses.BMC Genomics, 2014, 15(1): 218
- [44] Zorrilla-Fontanesi Y, Cabeza A, Domínguez P, Medina J J, Valpuesta V, Denoyes-Rothan B, Sánchez-Sevilla J F, Amaya I.Quantitative trait loci and underlying candidate genes controlling agronomical and fruit quality traits in octoploid strawberry (*Fragaria × ananassa*).Theoretical and Applied Genetics, 2012, 123(5): 755-778
- [45] Gaston A, Perrotte J, Lerceteau-Köhler E, Rousseau-Gueutin M, Petit A, Hernould M, Rothan C, Denoyes B.PFRU, a single dominant locus regulates the balance between sexual and asexual plant reproduction in cultivated strawberry.Journal of Experimental Botany, 2013, 64(7): 1837-1848
- [46] Perrotte J, Gaston A, Potier A, Petit A, Rothan C, Denoyes B.Narrowing down the single homoeologous FaPFRU locus controlling flowering in octoploid strawberry using a selective mapping strategy.Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(11): 2176-2189
- [47] Verma S, Roach J, Mangandi J, Lee S, Salinas N, Bassil N, Bink M, van de Weg E, Peace C, Iezzoni A, Whitaker V.DNA-informed strawberry breeding in RosBREED//San Diego, CA, USA: Plant and animal genome XXIV conference. [2016-08-13] https://pag.confex.com/pag/xxiv/webprogram/Paper18784.html
- [48] Sargent D J, Hadonou A M, Simpson D W.Development and characterization of polymorphic microsatellite markers from *Fragaria viridis*, a wild diploid strawberry.Molecular Ecology Resources, 2003, 3(4): 550-552
- [49] James C M, Wilson F, Hadonou A M, Tobutt K R.Isolation and characterization of polymorphic microsatellites in diploid strawberry (*Fragaria vesca* L.) for mapping, diversity studies and clone identification.Molecular Ecology Notes, 2003, 3(2): 171-173

- [50] Davis T M, DiMeglio L M, Yang R, Styan S M N, Lewers K S. Assessment of SSR marker transfer from the cultivated strawberry to diploid strawberry species: functionality, linkage group assignment, and use in diversity analysis. *The Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2006, 131 (4): 506-512
- [51] Sargent D J, Passey T, Surbanovski N, Lopez Girona E, Kuchta P, Davik J, Harrison R, Passey A, Whitehouse A B, Simpson D W. A microsatellite linkage map for the cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*) suggests extensive regions of homozygosity in the genome that may have resulted from breeding and selection. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124 (7): 1229-1240
- [52] Isobe S N, Hirakawa H, Sato S, Maeda F, Ishikawa M, Mori T, Yamamoto Y, Shirasawa K, Kimura M, Fukami M, Hashizume F, Tsuji T, Sasamoto S, Kato M, Nanri K, Tsuruoka H, Minami C, Takahashi C, Wada T, Ono A, Kawashima K, Nakazaki N, Kishida Y, Kohara M, Nakayama S, Yamada M, Fujishiro T, Watanabe A, Tabata S. Construction of an integrated high density simple sequence repeat linkage map in cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*) and its applicability. *DNA Research*, 2013, 20 (1): 79-92
- [53] Sánchez-Sevilla J F, Horvath A, Botella M A, Gaston A, Folta K, Kilian A, Denoyes B, Amaya I. Diversity arrays technology (DArT) marker platforms for diversity analysis and linkage mapping in a complex crop, the octoploid cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*). *PLoS One*, 2015, 10 (12): e0144960
- [54] Noh Y H, Lee S, Whitaker V M, Cearley K R, Cha J S. A high-throughput marker-assisted selection system combining rapid DNA extraction and high-resolution melting and simple sequence repeat analysis: strawberry as a model for fruit crops. *Journal of Berry Research*, 2017, 7 (1): 23-31
- [55] Lerceteau-Köhler E, Guérin G, Denoyes-Rothan B. Identification of SCAR markers linked to Rca2 anthracnose resistance gene and their assessment in strawberry germplasm. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111 (5): 862-870
- [56] Mathey M M. Phenotyping diverse strawberry (*Fragaria* spp.) germplasm for aid in marker-assisted breeding, and marker-trait association for red stele (*Phytophthora fragariae*) resistance marker Rpf1. Oregon: Oregon State University, USA, 2013
- [57] Salinas N. Validation of molecular markers associated with perpetual flowering (PF) and soluble solids content (SSC) in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch. ex Rozier). Oregon: Oregon State University, USA, 2015
- [58] Meuwissen T H E, Hayes B J, Goddard M E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 2001, 157 (4): 1819-1829
- [59] Gezan S, Osorio L F, Verma S, Whitaker V M. An experimental validation of genomic selection in octoploid strawberry. *Horticulture Research*, 2017, 4: 16070
- [60] Asker S. Some viewpoints on *Fragaria × Potentilla* intergeneric hybridization. *Hereditas*, 1971, 67 (2): 181-190