

# 新中国果树科学研究70年——草莓

张运涛<sup>1</sup>, 雷家军<sup>2</sup>, 赵密珍<sup>3</sup>, 张艳璇<sup>4</sup>, 王桂霞<sup>1</sup>, 钟传飞<sup>1</sup>, 常琳琳<sup>1</sup>,  
宁志怨<sup>5</sup>, 孙 瑞<sup>1</sup>, 王宝刚<sup>1</sup>, 李 睿<sup>1</sup>, 董 静<sup>1</sup>, 孙 健<sup>1</sup>, 高用顺<sup>1</sup>, 张 燕<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>北京市林业果树科学研究院, 北京 100093; <sup>2</sup>沈阳农业大学园艺学院, 沈阳 110161; <sup>3</sup>江苏省农业科学院果树研究所, 南京 210014; <sup>4</sup>福建省农业科学院植物保护研究所, 福州 350013; <sup>5</sup>安徽省农业科学院园艺研究所, 合肥 230031)

**摘 要:** 新中国成立以来, 我国草莓的科学研究取得了巨大成就。据不完全统计, 2018年中国草莓面积达173 333 hm<sup>2</sup>, 总产量500万t, 其中冷凉地区四季草莓面积达5 000 hm<sup>2</sup>。共选育品种112个。在野生资源评价, 冷凉地区育苗, 穴盘苗生产, 夜冷育苗, 绿色防控技术, 贮藏和加工研究方面发展迅速。草莓香气和色泽等品质形成机制和基因组学及抗性分子标记的研究为培育多样化的品种奠定了基础。草莓的观光采摘成为我国现代化都市农业的一大亮点, 草莓产业在乡村振兴、精准扶贫、‘一带一路’中将发挥越来越重要的作用。

**关键词:** 草莓; 新中国; 70年; 科学研究; 回顾; 展望

中图分类号: S668.4

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2019)10-1441-12

## Fruit scientific research in New China in the past 70 years: Strawberry

ZHANG Yuntao<sup>1</sup>, LEI Jiajun<sup>2</sup>, ZHAO Mizhen<sup>3</sup>, ZHANG Yanxuan<sup>4</sup>, WANG Guixia<sup>1</sup>, ZHONG Chuanfei<sup>1</sup>,  
CHANG Linlin<sup>1</sup>, NING Zhiyuan<sup>5</sup>, SUN Rui<sup>1</sup>, WANG Baogang<sup>1</sup>, LI Rui<sup>1</sup>, DONG Jing<sup>1</sup>, SUN Jian<sup>1</sup>, GAO  
Yongshun<sup>1</sup>, ZHANG Yan<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Beijing Academy of Forestry and Pomology Sciences, Beijing 100093, China; <sup>2</sup>College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, Liaoning, China; <sup>3</sup>Institute of Pomology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, Jiangsu, China; <sup>4</sup>Institute of Plant Protection, Fujian Academy of Agricultural Science, Fuzhou 350013, Fujian, China; <sup>5</sup>Horticulture Research Institute, Anhui Academy of Agricultural Science, Hefei 230031, Anhui, China)

**Abstract:** Since 1949, great achievements have been made in strawberry research in China. According to incomplete statistics, the total area of strawberries in China reached around 173 333 hm<sup>2</sup> in 2018, and the total yields exceeded 5 million tons. It is remarkable that the area of everbearing strawberries in cool regions reached 5 000 hm<sup>2</sup>, while 112 cultivars were released. It has developed rapidly in the research areas of the collecting, evaluation and utilization of wild germplasm, cold-region nursery production, tray plants production, night cold technology in nursery, organic pest and disease control, storage and processing. The understanding of regulatory mechanisms of strawberry aroma and color formation, genomics study and resistance molecular markers have laid a foundation for breeding various cultivars. The strawberry tourism, known as pick-your-own fruit has become a highlight of the modern urban agriculture in China. Strawberry industry has played an important role in precision poverty alleviation, and in the further, it will play a more and more important role in rural revitalization and in the development of the ‘Belt and Road’.

**Key words:** Strawberry; New China; 70 years; Scientific research; Review; Prospect

收稿日期: 2019-08-11 接受日期: 2019-09-10

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFE0112400); 北京市粮经作物产业创新团队(BAIC09-2019); 北京市农林科学院财政资源专项(KJCX20170111)

作者简介: 张运涛, 男, 研究员, 研究方向为草莓资源育种、栽培生理和生物技术。Tel: 010-82598882, E-mail: zhytao1963@126.com

我国关于草莓的最早文献记载是1915年由俄侨民从莫斯科引入5 000株‘胜利’品种在黑龙江亮子坡栽培。随后各地通过教堂、大使馆等渠道少量引入。新中国成立前我国草莓仅在少数大城市市郊零星栽培,没有形成商品化栽培。1978年,全国草莓栽培总面积不足300 hm<sup>2</sup>,总产量不足2 000 t<sup>[1]</sup>。据中国园艺学会草莓分会统计,2018年中国草莓总面积173 333 hm<sup>2</sup>,总产量500万t,在所有农作物中,

草莓的增幅位居前茅。目前全国各地均有草莓种植,山东、辽宁、安徽和江苏各省面积均超2万hm<sup>2</sup>(图1)。我国已成为世界第一草莓生产大国和第一消费大国,占世界总产量的50%以上。2012年2月18—22日“第七届世界草莓大会”在北京的成功举办,促进了我国草莓科技和产业的快速发展<sup>[2]</sup>。70年来我国在草莓资源鉴定、遗传育种、生物技术、栽培生理、病虫害防治、贮藏加工等方面取得令人瞩目的

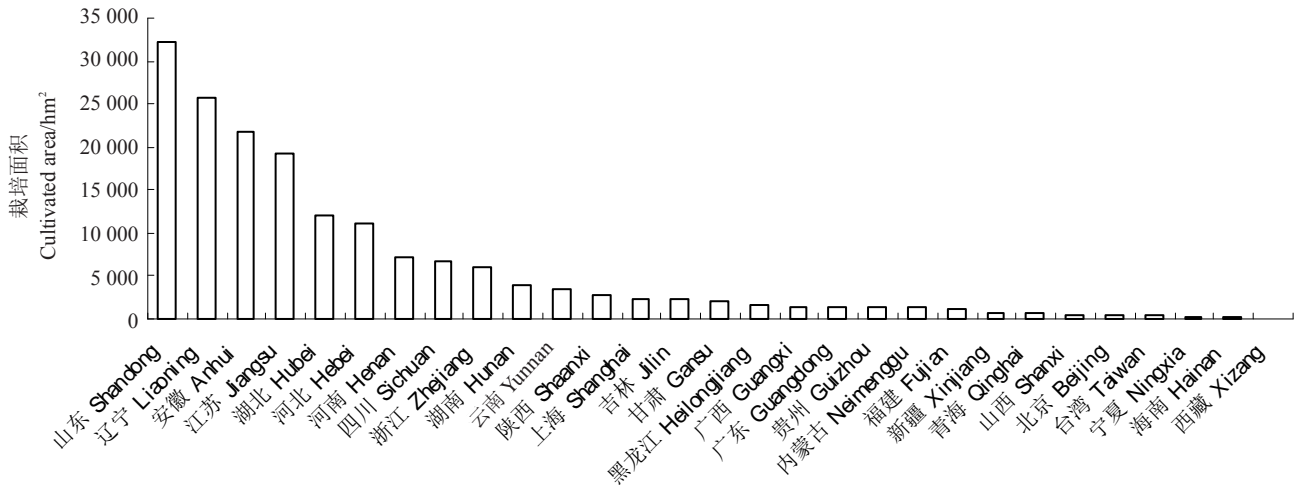


图1 2018—2019年全国各省市草莓栽培面积

Fig. 1 Strawberry cultivated area in each province and municipality of China from 2018 to 2019

成就。

## 1 资源鉴定和评价

我国是草莓野生资源最丰富的国家,全世界24个野生种中,中国分布有14个<sup>[3]</sup>。晁无疾等<sup>[4]</sup>对秦巴山区野生草莓进行调查,发现甘肃的文县和陕西的宁强分布最多,主要有五叶草莓、黄毛草莓、纤细草莓和伞房草莓。葛会波等<sup>[5]</sup>对草莓属植物的染色体数目进行了观察,从细胞水平对所收集的草莓资源进行了分类鉴定,发现所收集的‘黑龙江1号’草莓属于五倍体草莓( $2n=5x=35$ )。雷家军等<sup>[6]</sup>调查发现了一些国内未记载的野生草莓种,如东北地区分布的东北草莓(*F. mandshurica* Staudt)、新疆地区的绿色草莓(*F. viridis* Duch.)<sup>[7]</sup>、西藏地区的高原草莓(*F. tibetica* Staudt et Dickoré)<sup>[8]</sup>等,清楚了我国分布有14个种,包括9个二倍体种和5个四倍体种<sup>[9]</sup>。自2015年以来,中国园艺学会草莓分会每年组织了1~2次的全国野生草莓资源的专项考察<sup>[9]</sup>,已对四川、西藏、云南、贵州、甘肃等地进行了较系统考察,对弄清我国草莓属植物资源状况及挖掘利用具有重要意

义。

## 2 遗传育种

我国的草莓育种始于20世纪50年代,大体可分为三个阶段。第一阶段为起步阶段(50年代),以实生选种为主;第二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,育种方式以杂交育种为主<sup>[1]</sup>;第三阶段为飞速发展阶段(21世纪初—2018年),育种单位扩大到20余家,并选育出一大批优良新品种。

1953—2018年我国共育出草莓品种112个,其中有104个草莓品种通过省(市)审定<sup>[10]</sup>。育成的品种中,常规杂交方法选育出的品种数量为98个;实生选种、诱变育种和芽变选种选出的品种数量分别为11、1、2个。日本‘红颜’是衍生品种数最多、遗传贡献值最大的品种。另外,根据2018年全国草莓栽培面积的调查,生产面积排名第一位的品种也是‘红颜’(图2)。<sup>1</sup>‘红颜’是1999年引入,其突出特点是早熟、品质优、含糖量高、香味浓郁。利用‘红颜’品种作为亲本,一共衍生出19个品种,其中18次作为直

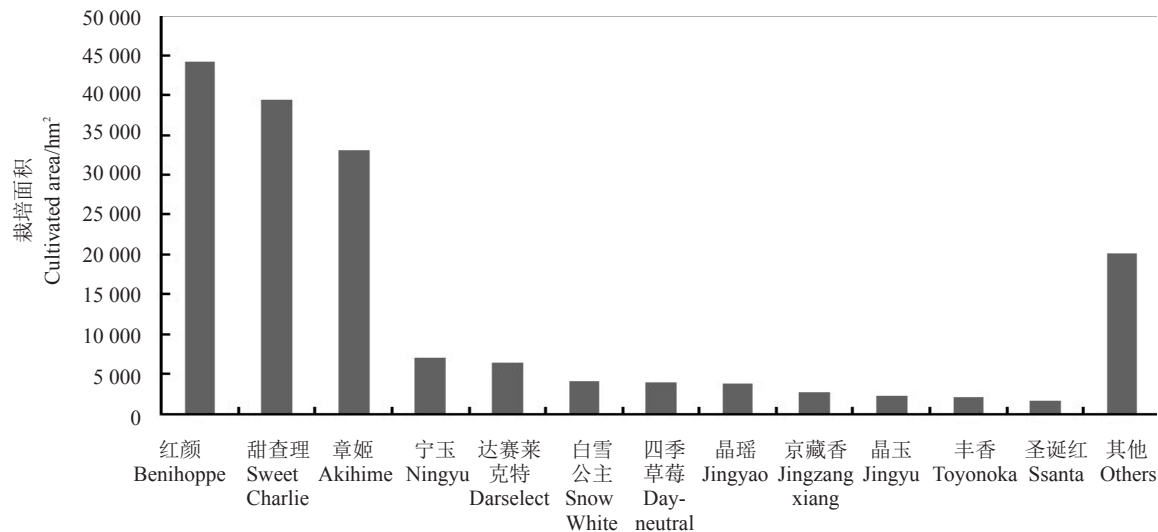


图2 2018—2019年全国各品种栽培面积

Fig. 2 Cultivated area of each strawberry variety in China from 2018 to 2019

接亲本进行利用,1次是其自交系作为亲本进行利用。美国品种‘甜查理’是第二大主栽品种,其突出特点是早熟、酸甜适中、硬度大。利用‘甜查理’作为亲本,一共衍生出15个品种,‘红颜’与‘甜查理’做亲本共育成3个品种<sup>[10]</sup>。

20世纪80年代我国的草莓品种以‘宝交早生’和‘全明星’等为主,90年代促成栽培以‘丰香’‘吐德拉’和‘鬼怒甘’为主,露地和半促成栽培仍以‘全明星’和‘宝交早生’为主。2000年后,‘丰香’‘卡姆罗莎’‘达赛莱克特’和‘章姬’生产面积不断扩大。进入2010年后,我国草莓品种组成发生了巨大变化,‘红颜’‘甜查理’和‘章姬’成为主栽品种,国产品种‘宁玉’‘白雪公主’‘晶玉’‘京藏香’和‘晶瑶’等已进入十大主栽品种行列(图2)。

草莓野生种倍性丰富,包含2x、4x、5x、6x、8x和10x,而大果栽培草莓通常是8x。种间杂交是改良现在栽培草莓品质、抗性及种质创新的重要手段<sup>[11-12]</sup>,但低倍性野生草莓与栽培草莓杂交时后代的育性通常不育或较差。马鸿翔等<sup>[13]</sup>利用二倍体黄毛草莓和东北草莓与八倍体栽培草莓杂交,通过胚抢救得到了一些种间杂种。雷家军等<sup>[14]</sup>利用森林草莓(2x)和黄毛草莓(2x)与栽培草莓(8x)杂交得到五倍体杂种,然后再与栽培草莓回交得到了6x、7x和9x杂交后代,其后代的育性差或不育。但其后用草莓栽培品种‘汤姬’(2n=8x=56)与中国原产的五倍体野生草莓‘黑龙江7号’(2n=5x=35)杂交,得到1株十二倍体种间杂种YH15-10(2n=12x=84)<sup>[15]</sup>,用之与栽培草莓品种‘宝交早生’和‘哈尼’进行回交时,得到了果实香

甜、品质优、果形正常的单株,但其果较小、最大果质量为10.4 g,有待于进一步杂交利用。史芳芳等<sup>[16]</sup>用八倍体栽培品种‘宁玉’与二倍体绿色草莓杂交,获得了一些种间杂种。为了提高草莓种间杂种的育性或进一步对其利用,往往需要进行多次回交或进行染色体加倍才能提高其育性。目前,日本学者Noguchi等<sup>[17]</sup>利用中国原产的黄毛草莓(2x)与栽培草莓(8x)杂交及染色体加倍等技术,选育出了具浓郁桃香味的十倍体草莓品种‘桃熏’,已在日本和中国栽培。

### 3 生物技术

#### 3.1 组织培养

通过草莓茎尖培养,结合热处理、病毒检测等手段,是目前草莓脱毒的主要途径。因此,研究者在茎尖培养的品种、外植体选择、组培影响因素、条件优化等方面,开展了大量的科研工作<sup>[18-19]</sup>。研究表明在经过高温处理后,选取0.2~0.5 mm的茎尖进行组培,可以显著提高脱毒效率,MS培养基中添加0.5 mg·L<sup>-1</sup>的6-BA和0.1 mg·L<sup>-1</sup>的NAA最适宜增殖,一定时间的暗培养能抑制褐化和提高萌发率<sup>[20-21]</sup>。

在种质创制方面,花药、子房和小孢子培养能够获得单倍体植株,对草莓倍性育种具有重要意义。对花药培养的预处理方式、外植体以及培养基配方进行研究,结果表明4℃低温处理72 h为最佳预处理方式,最好选择第1、2花序的单核靠边期花粉为外植体,适当浓度的6-BA与IAA、NAA、2,4-D配合使用时,可以诱导高质量的花药愈伤组织<sup>[22]</sup>。王文和等<sup>[23]</sup>通过草莓品种‘春旭’的未受精子房培养,获

得了染色体数为 $2n=4x=28$ 的单倍体胚囊植株。王萌<sup>[24]</sup>首次探索了草莓游离小孢子培养体系,以野生草莓东北草莓和绿色草莓为试材,获得了单倍体植株。原生质体培养和融合能够克服远缘杂交障碍,也是创制新种质的途径之一。在草莓离体再生和遗传转化体系建立方面国内外学者作了大量研究。周鹤莹等<sup>[25]</sup>研究表明,49 d叶龄的叶片在含有 $3.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  6-BA,  $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  IBA的MS培养基上暗培养3 d时叶片的再生频率最高,再生频率可达到88%。

### 3.2 分子标记

草莓中,分子标记技术主要应用于品种鉴定、遗传多样性分析、基因定位和辅助育种。国内草莓分子标记研究起步较晚,加之其倍性高、遗传背景复杂,基因定位研究报道较少,主要集中在品种鉴定和遗传分析等方面<sup>[26]</sup>。

利用分子标记进行草莓品种鉴定,有利于追溯品种亲缘关系,实施品种保护,保障产业发展。我国在品种鉴定方面开展了大量的研究工作,近几年随着测序以及检测技术的发展,通量以及效率显著提高。张运涛等<sup>[27]</sup>利用 AFLP 技术对国家草莓资源圃内保存的 107 个草莓品种进行鉴定,表明 AFLP 指纹图谱分析能很好地鉴别草莓品种,并解释遗传关系。利用分子标记对 26 个南方主栽品种进行鉴定,绘制了亲缘关系树,为解决南方草莓市场品种混乱问题提供了技术支撑<sup>[28]</sup>。黄志城等<sup>[29]</sup>利用 20 对 SSR 引物,对 96 份品种进行了鉴定分析,相关研究结果可以为新品种申请和授权提供依据。另一方面,分子标记也应用于草莓属种质资源的鉴定,利用 20 对 SSR 引物对草莓属 83 份资源进行检测,初步分析了种质资源之间的亲缘关系,对草莓的起源及类型有了进一步的认识<sup>[30]</sup>。

在基因定位方面,虽然国内起步较晚,但也开展了部分工作。利用‘达赛莱克特’×‘甜查理’群体,获得了与灰霉病抗性和白粉病抗性相连锁的 SSR 标记<sup>[31-32]</sup>。利用‘宝交早生’×‘甜查理’群体,获得了与炭疽病抗性相关的 QTL 位点,定位在 LG3, LG5 和 LG6 上<sup>[33]</sup>。Ding 等<sup>[31]</sup>利用 RNA 测序开发了 14 264 个 SSR 标记,获得了与草莓红花相关的分子标记 *UgRFsr57622*、*UgRFsr94149*、*UgRFsr40142* 和 *UgRFsr54608*。

### 3.3 基因功能研究

2010 年以来,草莓功能基因研究取得良好的进

展,主要可分三大板块:1)单基因克隆;2)基因家族研究;3)深入的基因功能研究。单基因克隆方面,利用 RACE、RT-PCR、同源克隆等方法,获取了许多草莓生理生化过程相关的重要基因。包括:与果实成熟和乙烯信号相关的基因 *FaEtr23*<sup>[32]</sup>、*FaErs1*<sup>[33]</sup>、*FaPP2CX1*<sup>[34]</sup>;与开花特性相关基因 *FaCO*<sup>[35]</sup>;与花青素代谢途径相关基因 *FaAN3*<sup>[36]</sup>和 *FaUFGT*<sup>[37]</sup>;转录因子 *FnNAC7*<sup>[38]</sup>、*FaBBX15*<sup>[39]</sup>等。随着森林草莓基因组序列公布,分析整个基因家族的序列信息及潜在功能成为研究热点。结果表明,森林草莓中至少存在 21 个 B-box 基因家族成员,14 个基因家族成员以 5 种表达模式参与雄蕊器官发育进程;*MRLKs* 基因家族共有 33 个成员,与草莓果实的发育、成熟相关<sup>[40]</sup>;生长素响应因子 *ARFs* 基因家族包含 12 个成员,在果实成熟过程中表达趋势一致,均能响应生长素处理<sup>[41]</sup>。

近年来,以森林草莓为转基因试材,在基因功能深入研究方面取得了显著进展,发表了许多高水平研究论文,提升了国际影响力。在果实成熟方面,鉴定出 *FveCYP707A4a* 通过调节 ABA 的积累调控草莓果实的成熟<sup>[42]</sup>;蔗糖可作为信号促进 ABA 的积累,加速果实成熟,其中 *FaSUT1* 发挥着重要作用<sup>[43]</sup>; *FaSnRK2.6* 负调控草莓果实成熟,沉默 *FaSnRK2.6* 可加速草莓成熟<sup>[44]</sup>。在草莓器官发育方面,利用森林草莓深裂刻突变体,发现过表达 *Fvemir164a* 能够解除叶片的裂刻性状,同时证明 miR164-CUC2 模块参与草莓的叶片与花瓣发生<sup>[45]</sup>;鉴定出 *FveRGAI* 与草莓的匍匐茎发生相关<sup>[46]</sup>。果实品质方面,发现 *GST* 基因的提前终止造成叶柄花青素减少,并能够通过调节 *FvMYB10* 影响果实色素<sup>[47]</sup>。

### 3.4 组学研究

二倍体森林草莓的全基因组序列发表于 2011 年,以自交系‘Hawaii 4’为试材,基因组大小约 240 Mb,注释基因 34 809 个<sup>[48]</sup>。2019 年,最新发表了八倍体栽培草莓的基因组序列,以‘卡姆罗莎’为试材,基因组全长 813 Mb,注释基因 108 087 个<sup>[49]</sup>。这两项工作的发表,为草莓组学研究奠定了坚实的基础。

目前,在森林草莓基因组注释和扩展方面开展了延续工作。利用草莓花、果实不同组织 35 个样本的 RNA 测序数据,鉴定出 5 884 个 lncRNAs<sup>[50]</sup>;利用 SMRT 测序进行全基因组可变剪接分析,发现

66.43%的外显子基因存在可变剪接,产生不同的基因,调节基因的表达<sup>[51]</sup>。2018年,Li等<sup>[52]</sup>通过PacBio三代测序、RNA测序和小RNA测序对森林草莓进行了重新注释,增加了18 641个基因的5'和3'UTRs,新鉴定和修订基因13 168个,发现7 370个基因具有可替代亚型,同时注释了1 938个lncRNAs和171个miRNAs。2019年,又对森林草莓V4版本进行了升级注释<sup>[53]</sup>。

转录组测序广泛应用于功能基因挖掘,已经成为分子生物学研究必不可少的手段之一。Zhang等<sup>[54]</sup>通过转录组测序获得了森林草莓红果、白果类型之间的差异表达基因,主要为花青素通路基因和转录因子。Wang等<sup>[55]</sup>通过转录组测序,获得了与果实形状相关的差异表达基因,主要为赤霉素代谢通路基因。综上,转录组测序相关研究结果将为后续功能基因发掘和验证提供强有力的支撑。

### 3.5 香气品质研究

董静等<sup>[56]</sup>将森林草莓中的*FvAATW2*转入栽培品种‘卡姆罗莎’中,使得转基因植株的乙酸辛酯、己酸乙酯、己酸辛酯、辛酸乙酯等成分的比例和含量大幅增加,转基因果实香气变浓。另外,萜类物质和内酯类在草莓香气中也发挥着重要作用。萜类物质合成基因已经分离得到<sup>[57-58]</sup>,并且在香气物质遗传的初步研究中发现橙花叔醇呈1:1的比例分离,可能是受一对基因控制的质量性状<sup>[59]</sup>。 $\gamma$ -癸内酯对草莓桃香味的形成起着决定性作用<sup>[60]</sup>。草莓呈现出不同的风味,正是这些重要香气成分共同作用的结果。

## 4 育苗和栽培

覃兰英<sup>[61]</sup>在国内首次研发了草莓茎尖培养繁殖方法,并建立了热处理、分生组织培养和花药培养的脱毒技术体系。应市场的需求,国内多家科研机构相继建立了草莓脱毒技术体系,病毒检测技术由传统的指示植物嫁接和电镜观察法发展为分子快速检测法为主<sup>[62]</sup>,并应用于生产,辐射带动了产业发展,然而,大多数脱毒体系仍以组培继代为主,缺乏热脱毒、病毒检测和开花结果测试等环节,由于激素过量导致苗木变异问题频频发生,损失巨大。

随着2012年第七届世界草莓大会在北京成功召开,国外先进的育苗技术和理念传入我国,专业化育苗企业越来越多,苗木质量得到了提升,育苗方式由单一的露地育苗向露地和基质育苗的多元化发

展,人们开始尝试和改良扦插育苗、引插育苗、穴盘育苗、基质槽育苗、I钵育苗、立体育苗和南繁北育等各种新型的基质育苗方式。专业化育苗的发展加速了我国异地育苗的进程,随着东部草莓老产区重茬问题的日益严重、气候变暖和物流运输业的快速发展,专业苗圃开始向夏季冷凉地区转移<sup>[63]</sup>,不但苗木质量好,而且花芽分化早。云贵川和东北等地的苗圃已经形成一定规模,西北和华北等高原地区也聚集了一批育苗企业。但高原育苗尚处于初期阶段,仍面临着很多挑战,如南方高原夏季湿度大,存在病害风险,北方高原春夏气温过低导致其生长较慢。另外,高原夏季气温冷凉,虽然有利于炭疽病的控制,但增加了白粉病的防控压力。随着专业化和高原化苗圃的发展,育苗环境得到了改善,优质种苗供不应求成为限制产业升级的首要问题,亟需建立以草莓脱毒-检测-繁育为核心的三级育苗体系。

通过假植断根实现控氮,控制营养生长、促进花芽分化<sup>[64]</sup>。浙江省建德市应用的育苗后期的控旺技术,也达到了抑制营养生长,促进花芽分化的效果。近年来,我国大面积推广应用的基质育苗技术,使得控氮更容易。万春雁<sup>[65]</sup>发现适度干旱也可以促进花芽分化和提高早期产量。相比控肥水处理,温度和光照处理,效果更直接,但成本也更高,如抑制栽培和短日夜冷处理<sup>[66]</sup>。低温短日照处理技术可促进花芽分化,但一直未获得大面积应用。近年来,该技术首先在辽宁东港市被应用。

西部高原草莓种植业的兴起,使我国草莓鲜果供应期进一步延长,短日品种的鲜果供应期已达9个月以上,局部地区具备周年生产的潜力。如青海互助县,在促成栽培条件下1次定植,收获2年的模式,通过定期摘除老叶,使其萌发新叶,第2年几乎实现了短日草莓周年生产,且产量高于第1年。随着草莓产业发展,设施结构设计、材料和自动化水平得到了更新换代,北方新一代日光温室是全钢架组装式日光温室,性价比最高,后墙是钢架结构内填充保温材料,不需砖和土。全钢架结构的日光温室空间大、采光好,虽然蓄热不如传统日光温室,但保温性能良好,非常适合草莓这种喜冷凉的作物。南方草莓大棚向连栋大棚的方向发展,其抗风雪、机械化操作、环境控制等方面优势显著。远程环境监测、自动卷膜开关风口、肥水一体化、滴灌、补光系统、微生物改良土壤、捕食螨生物防控等技术已经成为新一

代设施的常规配置。同时种植者也开始尝试立体栽培、基质控温、臭氧消毒、UV-B紫外杀菌、施肥机等新技术。为了提质增效,科学家们还在研发草莓采摘机器人、转光膜、纳米碳等<sup>[67]</sup>。陈一飞等<sup>[68]</sup>研发了一种适合日光温室的电动式草莓立体栽培智能控制系统,实现了草莓采光随动控制和草莓根部加温控制。

## 5 贮藏和加工技术

我国草莓贮藏保鲜技术研究始于上世纪90年代。综合近30年研究进展,主要包括以下几个方面:一是低温贮藏。低温贮藏是目前草莓保鲜的基本方法,研究表明草莓果实冰点在 $-0.5\sim-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,适宜贮藏温度为 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,相对湿度为90%~95%,在此条件下可贮藏7 d<sup>[69]</sup>;二是基于低温条件的气调贮藏,其中又包括自发气调(MA)和控制气调(CA)。草莓属于耐高二氧化碳型水果,高浓度的 $\text{CO}_2$ (10%~15%)处理可以保持品质,延长贮藏期<sup>[70]</sup>。高浓度 $\text{CO}_2$ 结合MAP处理除了显著提高草莓果实硬度外,还可以抑制微生物生长,延缓颜色加深<sup>[71]</sup>。相比于高 $\text{CO}_2$ 包装,采用高浓度 $\text{O}_2$ 气调包装也可以保持草莓香气物质、感官品质、延长货架期<sup>[72]</sup>。采用臭氧处理可对单一气调保鲜起到增效作用<sup>[73]</sup>。MAP包装常用的膜材包括PE、LDPE、PVC复合膜以及不同材料的复合膜等。MAP包装将是未来草莓保鲜技术研发的重点。可食性涂膜处理可以抑制呼吸、控制失水、减缓病害,从而延长贮藏期。常用的涂膜材料有壳聚糖、淀粉、魔芋葡甘聚糖、大豆蛋白、大豆多糖、酯类材料保鲜效果有限<sup>[74]</sup>,基膜材料通过复合一些功能成分——维生素C、精油、提取物、纳米材料等会增强保鲜效果<sup>[75]</sup>。

我国草莓速冻加工的工艺研究始于上世纪90年代,徐家莉1997年报道了速冻草莓的加工工艺,之后很多学者开展了对速冻草莓品种/成熟度、处理方式、冻藏过程营养品质变化及解冻方法进行了大量研究,逐步地完善了草莓的速冻加工工艺。草莓汁饮料加工主要分为草莓原汁(清汁、浊汁)、发酵饮料、带果肉汁、汽水和乳酸草莓汁饮料等<sup>[76]</sup>。草莓干/粉加工是近年休闲食品产业发展的新星,也可以作为固体饮料的中间原。草莓干/粉加工通常采用真空冷冻干燥、喷雾干燥、微波干燥、喷动床干燥、低温真空干燥等技术,不同的干燥方式对草莓粉多酚

等营养品质保持效果不同,其中以真空冷冻干燥效果最佳<sup>[77-78]</sup>。传统草莓酱以高糖型为主,然而低糖型草莓酱更符合现代健康理念,开发保健功能复合型草莓果酱成为了研发的趋势。在果酱工艺方面,仍需要在增稠剂的选择和替代方面加大研究力度,改善果酱的流变特性和质构特性<sup>[79]</sup>。草莓酒和草莓醋属于草莓典型的发酵制品,然而其商品化市场还未形成。从上世纪90年代就有人研究草莓酒生产技术。除消费习惯与市场推广因素外,草莓酒口感较酸,酒体寡淡的品质缺陷是阻碍其商品化的主要障碍,后续的研究需要集中在如何降低草莓酒酸度、改善品质方面。过去几年草莓醋的研究主要集中在发酵工艺和菌种处理技术方面,今后还需加大对草莓醋营养保健功能的开发研究。

我国草莓罐头研究始于上世纪80年代。草莓罐头加工后的褪色和瘫软是质量控制最大问题,采用黑穗醋栗果汁稀释液作为罐头抽空液和填充液可显著改善罐头颜色、保持果形。采用抽空结合 $\text{CaCl}_2$ 是解决硬化和出品率的传统方法,通过采用二次抽空结合海藻酸钠和 $\text{CaCl}_2$ 处理可以较好解决瘫软问题<sup>[80]</sup>。热杀菌一般是罐头加工的常规工艺,近期也有研究采用微波杀菌可提高草莓罐头的杀菌效率<sup>[81]</sup>。杀菌工艺的改进及营养成分的保持可能是未来草莓罐头加工急需发展的方向。

草莓叶片中富含强抗氧化剂维生素C和抗癌物质鞣花酸,草莓叶片通过加工成为保健叶茶后,维生素C损失较少,仍高达 $125\text{ mg}\cdot 100\text{ g}^{-1}$ ,高于鲜果中的含量;鞣花酸含量可高达 $242\text{ mg}\cdot 100\text{ g}^{-1}$ ,远高于草莓鲜果和其他保健叶茶<sup>[82]</sup>,因此,草莓叶茶可能比鲜果在抗癌保健中的作用更突出。此外,草莓萼片中维生素C和鞣花酸的含量也极显著高于果实,萼片中鞣花酸含量比果实中含量高10~63倍。由此看来,草莓加工品的原料完全可以从果实拓展到叶片和萼片。

## 6 病虫害防治

### 6.1 虫害

近年来,随着草莓栽培面积的增加,病虫害已成为草莓生产中突出的问题,已经严重影响我国草莓产业的发展,其中叶螨、蚜虫、蓟马和斜纹夜蛾危害较为严重。危害草莓的害螨有红蜘蛛(二斑叶螨、朱砂叶螨、神泽氏叶螨等)、跗线螨。利用有益螨类控

制有害螨类是当今国际上控制害螨的最佳途径。目前我国生物防治上常用的捕食螨:胡瓜钝绥螨、巴氏钝绥螨、加州钝绥螨、智利小植绥螨、斯氏钝绥螨(按我国目前市场销售额排列)<sup>[83-84]</sup>。1998年张艳璇等<sup>[84]</sup>通过引智项目率先在我国研发成功捕食螨工厂化生产技术,解决困扰我国50年之久捕食螨工厂化生产工艺流程-包装长途运输-大田使用与环境相互协调难题。

## 6.2 病害

目前对草莓产量和品质影响最大的病害有炭疽病、白粉病、灰霉病、根腐病、红叶病等。炭疽病的发生近年来有上升的趋势,尤其是在草莓连作田,给培育壮苗带来了严重的障碍。曾蓉等分别采用 *C. gloeosporioides* 和 *C. acutatum* 对50个不同来源的草莓品种进行抗病性鉴定研究,结果表明部分品种只抗一种病菌,而且研究还显示同一品种的不同部位对炭疽病菌的抗性反应也不一致<sup>[85]</sup>。降雨是病害发生和流行必不可少的条件。草莓幼苗期,降雨量较大可使发病组织有足够的湿度从而利于病菌的产孢、传播、侵染。干燥晴朗的天气则不利于病害的发生蔓延。生物农药一直是近年来研究的热点,其中包括枯草芽孢杆菌可湿性粉剂、蛇床子素乳油、EM菌剂和AMF菌剂等,均能防治草莓炭疽病。目前常用药剂有:炭特灵、吡唑醚菌酯、代森锰锌、咪鲜胺和凯润等。在田间,广谱性杀菌剂苯醚甲环唑和苯甲丙环唑等亦有应用。研究表明育苗期施用多效唑可以减轻炭疽病对草莓的影响,同时利用大棚避雨和遮阳技术,可有效地控制炭疽病的发生促进草莓苗的生长<sup>[86]</sup>。

环境适宜时白粉病病菌借助气流或雨水扩散蔓延,以分生孢子或子囊孢子从寄主表皮直接侵入。经潜育后表现病斑,在受害部位产生新的分生孢子,重复侵染,加重危害。张志宏等利用创建的草莓白粉病的离体叶盘鉴定方法对目前我国主栽的草莓品种做了抗白粉病的离体鉴定,发现了一些高抗草莓白粉病的品种,同时发现日本品种对白粉病的敏感性明显高于欧美品种<sup>[87]</sup>。利用链霉菌杭州变种(*Streptomyces ahys-groscopius* var. *hangzhouensis*)产生的抗生素“多抗灵”开展了草莓白粉病防控试验,结果显示100倍多抗灵水剂对白粉病的防效较好,防效可达到82.6%,明显高于传统三唑类等化学药剂,且药效稳定并没有药害现象<sup>[88]</sup>。

近年来在‘甜查理’草莓产区中红叶病是新出现的病害,严重时造成整行或整棚草莓苗死亡,并呈现逐年加重的趋势,给农户造成了极大的损失。宁志怨等<sup>[89]</sup>对‘甜查理’草莓上的红叶病进行研究,结果表明发病植株症状表现为叶片下部由外缘向内缘变灰色,叶片上面呈现红色斑点状,严重时整个叶片枯死,而根茎结合部剖面未见有明显的变色,最终导致整个植株枯萎死亡。在对草莓红叶病的病原菌进行了分离、纯化、形态观察以及分子生物学鉴定后,结果显示该病原菌在平板上呈放射状,菌丝的颜色逐渐从白色变为黑色,菌丝体具有分枝和隔膜。分生孢子是梭形,并且由5个细胞组成。使用PCR法扩增该病原菌的ITS和18S rDNA的序列并进行DNA测序。根据测序的结果,对病原菌的ITS和18S rDNA序列进行同源性比对和系统进化树分析。结果证明引起红叶病的病原菌为 *Pestalotiopsis clavispora*。从而为草莓红叶病的病害防控提供科学依据。

我国草莓产区发现草莓病毒病主要包括:草莓皱缩病毒(*Strawberry Crinkle Virus*, SCrV)、草莓斑驳病毒(*Strawberry Mottle Virus*, SMoV)、草莓镶脉病毒(*Strawberry Vein Banding Virus*, SVBV)、草莓轻型黄边伴随病毒(*Strawberry Mild Yellow Edge-associated Virus*, SMYEaV)、草莓轻型黄边病毒(*Strawberry Mild Yellow Edge Virus*, SMYEV)和草莓潜隐环斑病毒(*Strawberry Latent Ringspot Virus*, SLRSV)等6种病毒。目前生产上的草莓种苗由于多年的自繁自育,大部分种苗都带有一种、两种或两种以上的病毒。病毒主要在草莓植株上越冬,通过蚜虫和线虫等传毒。病毒病的防治主要通过培育无病毒苗木、选育抗病毒品种和防控传毒媒介减少病毒的危害。

## 7 结束语

大果凤梨草莓是舶来品,我国草莓科学研究落后于美国、日本等国家,且科研滞后于我国草莓产业发展。虽然中国已成为草莓大国,但还不是草莓强国。今后应进一步加强我国野生草莓资源的普查、评价和功能基因的挖掘利用,借助基因编辑技术通过种间杂交培育高糖、高维生素C、高抗多抗的新种质。早熟、味浓、不同色泽、不同风味和四季草莓及种子繁殖型品种的选育仍是今后努力的方向,通过

品种区域化试验实现适地栽培。尽快完善草莓脱毒苗“三级”育苗体系,推行育苗企业认证制度,加大冷凉地区专业化育苗力度;通过选用抗病品种和配合绿色防控技术,保障果品安全生产。尽快实现品种国产化、苗木无毒化、果品安全化、销售品牌化、供应周年化和生产机械化,这是每个中国草莓人的梦想!这也是中国由草莓大国向草莓强国迈进的必由之路!

### 参考文献 References:

- [1] 邓明琴,雷家军,中国果树志. 草莓卷[M]. 北京:中国林业出版社,2005:104-116.  
DENG Mingqin, LEI Jiajun. Flora of China (*Fragaria*) [M]. Beijing: China Forestry Press, 2005: 104-116.
- [2] ZHANG Y T, MASS J. Acta horticulturae[C]. Proceedings of the Seventh International Strawberry Symposium, 2014.
- [3] LEI J J, XUE L, GUO R X, DAI H P. The *Fragaria* species native to China and their geographical distribution[J]. Acta Horticulturae, 2017, 1156: 37-46.
- [4] 晁无疾,钟新. 秦巴山区野生草莓资源及其研究利用[J]. 作物品种资源, 1988(3): 15-18.  
CHAO Wuji, ZHONG Xin. Wild strawberry resources and their utilization[J]. Zuowu Pingzhong Ziyun, 1988(3): 15-18.
- [5] 葛会波,雷家军,郭振怀. 草莓属植物染色体观察及种间杂交研究初报[J]. 河北农业大学学报, 1997, 20(3): 56-60.  
GE Huibo, LEI Jiajun, GUO Zhenhui. A preliminary report on chromosome number and interspecific hybridization in *Fragaria* [J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 1997, 20(3): 56-60.
- [6] 雷家军,望月龍也,邓明琴,草莓属二倍体种东北草莓(*Fragaria mandshurica* Staudt)研究[J]. 果树学报, 2001, 18(6): 337-340.  
LEI Jiajun, MOCHIZUKI T, DENG Mingqin. Studies on the diploid strawberry species *Fragaria mandshurica* Staudt[J]. Journal of Fruit Science, 2001, 18(6): 337-340.
- [7] 雷家军,邓明琴,吴禄平,望月龍也,野口裕司,曾根一純. 新疆天山野生草莓与绿色草莓(*Fragaria viridis* Duch.)同一性的鉴定[J]. 园艺学报, 2001, 28(2): 119-122.  
LEI Jiajun, DENG Mingqin, WU Luping, MOCHIZUKI T, NOGUCHI Y, SONE K. *Fragaria viridis* Duch. distributed in China was certified by classificatory observation and RAPD analysis [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2001, 28(2): 119-122.
- [8] LEI J J, XUE L, DAI H P, DENG M Q. The taxonomy of Chinese *Fragaria* species[J]. Acta Horticulturae, 2014, 1049(1): 289-294.
- [9] 张运涛,雷家军,王桂霞. 草莓研究进展(V) [M]. 北京:中国农业出版社, 2017: 88-95.  
ZHANG Yuntao, LEI Jiajun, WANG Guixia. Advances in Chinese strawberry research (V) [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2017: 88-95.
- [10] 常琳琳,董静,钟传飞,孙健,孙瑞,石磊,王桂霞,张运涛. 中国育成草莓品种的系谱分析[J]. 果树学报, 2018, 35(2): 158-167.  
CHANG Linlin, DONG Jing, ZHONG Chuanfei, SUN Jian, SUN Rui, SHI Kun, WANG Guixia, ZHANG Yuntao. Pedigree analysis of strawberry cultivars released in China [J]. Journal of Fruit Science, 2018, 35(2): 158-167.
- [11] 雷家军,代汉萍,邓明琴,吴禄平,胡文玉. 草莓种间杂交的研究[J]. 园艺学报, 2002, 29(6): 519-523.  
LEI Jiajun, DAI Hanping, DENG Mingqin, WU Luping, HU Wenyu. Study on the interspecific hybridization in the genus *Fragaria* [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2002, 29(6): 519-523.
- [12] LUO G J, XUE L, GUO R X, DING Y, XU W J, LEI J J. Creating interspecific hybrids with improved cold resistance in *Fragaria* [J]. Scientia Horticulturae, 2018, 234: 1-9.
- [13] 马鸿翔,陈佩度,余桂红. 黄毛草莓,东北草莓与凤梨草莓种间杂交种的胚拯救[J]. 江苏农业学报, 2003, 19(1): 37-40.  
MA Hongxiang, CHEN Peidu, YU Guihong. Embryo rescue of hybrid between *Fragaria nilgerrensis*, *F. mandshurica* and *F. ananassa* [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2003, 19(1): 37-40.
- [14] 雷家军,谭昌华,代汉萍,庞兰. 草莓五倍体种间杂种的获得及回交研究[J]. 吉林农业大学学报, 2010, 32(3): 284-288.  
LEI Jiajun, TAN Changhua, DAI Hanping, PANG Lan. Study on obtaining pentaploid interspecific hybrids and its backcross in strawberry [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2010, 32(3): 284-288.
- [15] 雷家军,薛莉,代汉萍,草莓十二倍体种间杂种的获得及其回交研究[J]. 中国农业科学, 2012, 45(22): 4651-4659.  
LEI Jiajun, XUE Li, DAI Hanping. Obtaining dodecaploid interspecific hybrid in strawberry and its backcross [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(22): 4651-4659.
- [16] 史芳芳,汪泉,赵密珍,王静,关玲,凤梨草莓与绿色草莓种间杂种一代的形态学观察及 SSR 分析[J]. 果树学报, 2017, 34(2): 175-185.  
SHI Fangfang, WANG Quan, ZHAO Mizhen, WANG Jing, GUAN Ling. Identification of interspecific hybrids derived from *Fragaria* × *ananassa* × *F. viridis* by morphological features and SSR markers [J]. Journal of Fruit Science, 2017, 34(2): 175-185.
- [17] NOGUCHI Y, MORISHITA M, MURO T, KOJIMA A, SAKATA Y, YAMADA T, SUGIYAMA K. Tokun: a new aromatic decaploid interspecific hybrid strawberry [J]. Bulletin of the National Institute of Vegetable and tea Science, 2011, 10: 59-67.
- [18] 徐启红,任平国,张胜,侯凯. 草莓茎尖培养快繁技术研究[J]. 北方园艺, 2008(1): 183-185.  
XU Qihong, REN Pingguo, ZHANG Sheng, HOU Kai. Rapid propagation technique research of meristem culture for strawberry [J]. Northern Horticulture, 2008(1): 183-185.
- [19] 顾地周,朱俊义,冯颖,姜云天,谢艳君,张丽娜,巴春影. 草



- 试管内诱导匍匐茎和高温处理结合茎尖培养脱毒技术研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2010, 38(11): 89-94.
- GU Dizhou, ZHU Junyi, FENG Ying, JIANG Yuntian, XIE Yanjun, ZHANG Lina, BA Chunying. Technology for stolon seedling in vitro of strawberry and virus eradication by combining the high temperature treatment with shoot tip culture[J]. Journal of Northwest A & F University(Natural Science Edition), 2010, 38(11): 89-94.
- [20] 李金凤, 糜林, 张计育, 王萌, 王翡, 李国平. 草莓茎尖离体快繁体系研究[J]. 江西农业学报, 2009, 21(6): 46-47.
- LI Jinfeng, MI Lin, ZHANG Jiyu, WANG Meng, WANG Fei, LI Guoping. Study on rapid propagation system of isolated stem apex of strawberry[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2009, 21(6): 46-47.
- [21] 肖君泽, 黄益鸿, 姜放军, 邓沛怡, 阎珂. 章姬草莓花药组织培养脱毒快速繁殖技术的研究[J]. 江西农业学报, 2011, 23(10): 49-50.
- XIAO Junze, HUANG Yihong, JIANG Fangjun, DENG Peiyi, YAN Ke. Study on virus-free rapid propagation of Zhangji strawberry by anther tissue culture[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2011, 23(10): 49-50.
- [22] 赵永钦, 吴新新, 郑尧, 路河, 郭仰东. 草莓‘甜查理’和‘章姬’花药培养及单倍体植株的获得[J]. 中国农业大学学报, 2012, 17(5): 39-45.
- ZHAO Yongqin, WU Xinxin, ZHENG He, LU He, GUO Yangdong. Regenerating haploid callus and plantlets from anther culture of strawberry ‘Sweet Charlie’ and ‘Akihime’ [J]. Journal of China Agricultural University, 2012, 17(5): 39-45.
- [23] 王文和, 吴禄平, 赵玉萍, 王超. 草莓未受精子房离体雌核发育的研究[J]. 园艺学报, 2011, 38(8): 1455-1461.
- WANG Wenhe, WU Luping, ZHAO Yuping, WANG Chao. Studies on gynogenesis by means of culture invitro of unfertilized ovary of strawberry[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2011, 38(8): 1455-1461.
- [24] 王萌. 草莓小孢子培养与离体诱导染色体加倍研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- WANG Meng. Microspore culture and chromosome doubling of strawberry *in vitro* culture[D]. Nanjing: Agricultural University, 2011.
- [25] 周鹤莹, 张玮, 张卿, 曹庆芹, 沈元月, 秦岭, 邢宇. 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 Heying, ZHANG Wei, ZHANG Qing, CAO Qingqin, SHEN Yuanyue, QIN Ling, XING Yu. 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.
- [26] 孙瑞, 王桂霞, 常琳琳, 孙健, 董静, 钟传飞, 石琨, 张运涛. 草莓分子标记技术发展与应用[J]. 农业生物技术学报, 2018, 26(9): 1588-1600.
- SUN Rui, WANG Guixia, CHANG Linlin, SUN Jian, DONG Jing, ZHONG Chuanfei, SHI Kun, ZHANG Yuntao. Development and application of molecular marker technique in strawberry (*Fragaria × ananassa*) [J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2018, 26(9): 1588-1600.
- [27] 张运涛, 冯志广, 李天忠, 董静, 王桂霞, 张开春, 韩振海. 草莓品种亲缘关系的 AFLP 分子标记分析[J]. 园艺学报, 2006, 33(6): 1199-1202.
- ZHANG Yuntao, FENG Zhiguang, LI Tianzhong, DONG Jing, WANG Guixia, ZHANG Kaichun, HAN Zhenhai. Genetic relationships of strawberry cultivars by AFLP analysis[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2006, 33(6): 1199-1202.
- [28] 忻雅, 阮松林, 马华升, 王淑珍, 方献平, 肖文斐, 吴根良. 基于 SSR 和 SCAR 标记的草莓主栽品种指纹图谱构建及亲缘关系分析[J]. 江西农业大学学报, 2013, 35(2): 307-312.
- XIN Ya, RUAN Songlin, MA Huasheng, WANG Shuzhen, FANG Xianping, XIAO Wenfei, WU Genliang. Establishment of DNA fingerprinting and analysis of genetic relationship among main strawberry (*Fragaria ananassa*) cultivars in Southern China[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2013, 35(2): 307-312.
- [29] 黄志城, 石敬韡, 庞夫花, 王显生, 赵密珍, 陈海荣. 基于 SSR 标记的草莓品种 DNA 指纹图谱的构建及应用[J]. 分子植物育种, 2017, 15(8): 3097-3116.
- HUANG Zhicheng, SHI Jingwei, PANG Fuhua, WANG Xiansheng, ZHAO Mizhen, CHEN Hairong. Construction and application of DNA fingerprinting of strawberry (*Fragaria ananassa* Duch.) varieties based on SSR markers[J]. Molecular Plant Breeding, 2017, 15(8): 3097-3116.
- [30] 韩柏明, 赵密珍, 王静, 于红梅. 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): 2352-2360.
- HAN Boming, ZHAO Mizhen, WANG Jing, YU Hongmei. Phylogenetic relationships among *Fragaria* germplasm by SSR markers[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2012, 39(12): 2352-2360.
- [31] 曹娴, 高清华, 聂京涛, 王云莉, 何欢乐, 蔡润, 潘俊松. 草莓灰霉病抗性遗传分析和分子标记初定位[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2011, 29(4): 75-78.
- CAO Xian, GAO Qinghua, NIE Jingtao, WANG Yunli, HE Huanle, CAI Run, PAN Junsong. Genetic analysis and molecular marker mapping of gray mold resistance gene in strawberry [J]. Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science), 2011, 29(4): 75-78.
- [32] 刘建成, 段可, 张庆雨, 叶正文, 高清华. 草莓抗白粉病遗传图谱及其 SSR 标记初分析[J]. 江西农业学报, 2012, 24(11): 49-52.
- LIU Jiancheng, DUAN Ke, ZHANG Qingyu, YE Zhengwen, GAO Qinghua. Genetic mapping and preliminary analysis of SSR marker for powdery mildew resistance in strawberry[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2012, 24(11): 49-52.

- [33] 李静,高志红,段可,刘建成,叶正文,高清华. 草莓抗炭疽病遗传图谱及其 QTL 初分析[J]. 核农学报,2012,26(2):250-256.  
LI Jing, GAO Zhihong, DUAN Ke, LIU Jiancheng, YE Zhengwen, GAO Qinghua. Genetic mapping and preliminary analysis of quantitative trait loci for anthracnose resistance in strawberry [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2012, 26(2): 250-256.
- [34] DING Y, XUE L, GUO R, LUO G, SONG Y, LEI J. *De Novo* assembled transcriptome analysis and identification of genic SSR markers in red-flowered strawberry[J]. Biochemical Genetics, 2019, doi: 10.1007/s10528-019-09912-6.
- [35] 宋春丽,马俊莲,唐霞,张子德,刘永巨. 千代田草莓乙烯受体 *Etr2* 基因克隆及序列分析[J]. 华北农学报,2008,23(6):46-49.  
SONG Chunli, MA Junlian, TANG Xia, ZHANG Zide, LIU Yongju. Cloning and sequence analysis of a DNA encoding ethylene receptor *Etr2* from Chiyoda strawberry[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2008, 23(6): 46-49.
- [36] 赵志琴,安丽君,李芳,李天红. 草莓 CO 基因克隆与表达分析[J]. 中国农业大学学报,2010,15(1):19-24.  
ZHAO Zhiqin, AN Lijun, LI Fang, LI Tianhong. Cloning and expression analysis of CONSTANS gene in strawberry[J]. Journal of China Agricultural University, 2010, 15(1): 19-24.
- [37] 李小龙,胡港,杨静,叶云天,刘勇强,汤浩茹. 草莓 *FaAN3* 基因克隆、蛋白纯化及亚细胞定位[J]. 分子植物育种,2018,16(20):6583-6590.  
LI Xiaolong, HU Gang, YANG Jing, YE Yuntian, LIU Yongqiang, TANG Haoru. Cloning, protein purification and subcellular localization of *FaAN3* gene from *Fragaria × ananassa* Duch. [J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(20): 6583-6590.
- [38] 陈琼娥. 草莓果实 cDNA-AFLP 技术体系构建及 UFGT 基因克隆[D]. 福州:福建农林大学,2012.  
CHEN Qiong'e. Establishment of cDNA-AFLP system and cloning of UFGT gene for strawberry fruit[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2012.
- [39] 何淑敏,姚立萍,张童,胡玉慈,陈清西,文志丰. 野生黄毛草莓 NAC 转录因子基因 *FnNAC7* 克隆与表达分析[J]. 分子植物育种, 2019, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20190521.1721.011.html>.  
HE Shumin, YAO Liping, ZHANG Tong, HU Yuci, CHEN Qingxi, WEN Zhifeng. Cloning and expressing analysis of a NAC transcription gene *FnNAC7* from wild *Fragaria nilgerrensis* Schidl.[J]. Molecular Plant Breeding, 2019, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20190521.1721.011.html>.
- [40] 叶云天,娄可飞,王熙然,刘勇强,陈清,汤浩茹. 森林草莓 B-box 基因家族全基因组序列鉴定与表达分析[J]. 分子植物育种,2016,14(4):827-834.  
YE Yuntian, LOU Kefei, WANG Xiran, LIU Yongqiang, CHEN Qing, TANG Haoru. Genome-wide identification and expression investigation of the B-box gene family in *Fragaria vesca*[J]. Molecular Plant Breeding, 2016, 14(4): 827-834.
- [41] ZHANG Q, JIA M, XING Y, QIN L, LI B, JIA W. Genome-wide identification and expression analysis of MRLK family genes associated with strawberry (*Fragaria vesca*) fruit ripening and abiotic stress responses[J]. PLoS One, 2016, 11(9): e163647.
- [42] WANG S, SHI F, DONG X, LI Y, ZHANG Z, LI H. Genome-wide identification and expression analysis of auxin response factor (ARF) gene family in strawberry (*Fragaria vesca*) [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2019, 18(7): 1587-1603.
- [43] LIAO X, LI M, LIU B, YAN M, YU X, ZI H, LIU R, YAMAMURO C. Interlinked regulatory loops of ABA catabolism and biosynthesis coordinate fruit growth and ripening in woodland strawberry[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2018, 115(49): E11542-E11550.
- [44] JIA H, WANG Y, SUN M, LI B, HAN Y, ZHAO Y, LI X, DING N, LI C, JI W, JIA W. Sucrose functions as a signal involved in the regulation of strawberry fruit development and ripening[J]. New Phytologist, 2013, 198(2): 453-465.
- [45] HAN Y, DANG R, LI J, JIANG J, ZHANG N, JIA M, WEI L, LI Z, LI B, JIA W. SUCROSE NONFERMENTING1-RELATED PROTEIN KINASE2.6, an ortholog of OPEN STOMATA1, Is a negative regulator of strawberry fruit development and ripening[J]. Plant Physiology, 2015, 167(3): 915-930.
- [46] ZHENG G, WEI W, LI Y, KAN L, WANG F, ZHANG X, LI F, LIU Z, KANG C. Conserved and novel roles of miR164-CUC2 regulatory module in specifying leaf and floral organ morphology in strawberry[J]. New Phytologist, 2019, doi: 10.1111/nph.15982.
- [47] LI W, ZHANG J, SUN H, WANG S, CHEN K, LIU Y, LI H, MA Y, ZHANG Z. FveRGA1, encoding a DELLA protein, negatively regulates runner production in *Fragaria vesca*[J]. Planta, 2018, 247(4): 941-951.
- [48] LUO H, DAI C, LI Y, FENG J, LIU Z, KANG C. Reduced Anthocyanins in Petioles codes for a GST anthocyanin transporter that is essential for the foliage and fruit coloration in strawberry [J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(10): 2595-2608.
- [49] SHULAEV V, SARGENT D J, CROWHURST R N, …… FOLTA K M. The genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*) [J]. Nature Genetics, 2011, 43(2): 109-116.
- [50] EDGER P P, POORTEN T J, VANBUREN R, …… KNAPP S J. Origin and evolution of the octoploid strawberry genome[J]. Nature Genetics, 2019, 51(3): 541-547.
- [51] KANG C, LIU Z. Global identification and analysis of long non-coding RNAs in diploid strawberry *Fragaria vesca* during flower and fruit development[J]. BMC Genomics, 2015, 16: 815.
- [52] LI Y, DAI C, HU C, LIU Z, KANG C. Global identification of alternative splicing via comparative analysis of SMRT- and Illumina-based RNA-seq in strawberry[J]. The Plant Journal, 2017, 90(1): 164-176.
- [53] LI Y, PI M, GAO Q, LIU Z, KANG C. Updated annotation of the wild strawberry *Fragaria vesca* V4 genome[J]. Horticulture Research, 2019, 6: 61.

- [54] ZHANG Y, LI W, DOU Y, ZHANG J, JIANG G, MIAO L, HAN G, LIU Y, LI H, ZHANG Z. Transcript quantification by RNA-Seq reveals differentially expressed genes in the red and yellow fruits of *Fragaria vesca*[J]. PLoS One, 2015, 10(12): e144356.
- [55] WANG S, LI W, LIU Y, LI H, MA Y, ZHANG Z. Comparative transcriptome analysis of shortened fruit mutant in woodland strawberry (*Fragaria vesca*) using RNA-Seq[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2017, 16(4): 828-844.
- [56] 董静, 王桂霞, 钟传飞, 常琳琳, 孙健, 张宏力, 孙瑞, 石琨, 隗永青, 张运涛. 森林草莓醇酰基转移酶基因 *FvAATW2* 功能研究[J]. 园艺学报, 2018, 45(1): 41-50.
- DONG Jing, WANG Guixia, ZHONG Chuanfei, CHANG Linlin, SUN Jian, ZHANG Hongli, SUN Rui, SHI Kun, WEI Yongqing, ZHANG Yuntao. Studying function of alcohol acyl-transferase gene *FvAATW2* of *Fragaria vesca* by over-expressing in tobacco and cultivated strawberry[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2018, 45(1): 41-50.
- [57] CHANG L L, ZHANG Y T, WANG G X, DONG J, ZHONG C F, LI T H. The effects of exogenous methyl jasmonate on *FaNES1* gene expression and the biosynthesis of volatile terpenes in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) fruit[J]. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 2013, 88(4): 393-398.
- [58] WANG G X, CHANG L L, ZHANG L X, DONG J, ZHONG C F, WANG L N, ZHANG Y T. Preliminary study on the inheritance of volatile organic compounds in 40 F<sub>1</sub> hybrid strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) progeny from a 'Camarosa' (♀) × 'Benihoppe' (♂) cross[J]. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 2014, 89(3): 307-311.
- [59] 王娟, 孙瑞, 王桂霞, 常琳琳, 孙健, 钟传飞, 董静, 张运涛, Detlef Ulrich. 8个草莓品种(系)果实特征香气成分比较分析[J]. 果树学报, 2018, 35(8): 967-976.
- WANG Juan, SUN Rui, WANG Guixia, CHANG Linlin, SUN Jian, ZHONG Chuanfei, DONG Jing, ZHANG Yuntao, ULRICH D. A comparative analysis on fruit characteristic aroma compounds in eight strawberry varieties (strains)[J]. Journal of Fruit Science, 2018, 35(8): 967-976.
- [60] MITCHAM E J, GORDON MITCHELL F. Strawberries and canberries. In: KADER A A (Editor), Postharvest technology of Horticultural crops (Third Edition) [M]. California: University of California, Agriculture and Natural Resources, 2002.
- [61] 覃兰英, 邓世秀, 李青, 杨满昌, 陈巽祯, 付仓生, 李振兰. 培育草莓脱毒苗方法的研究[J]. 园艺学报, 1988, 5(3): 175-179.
- QIN Lanying, DENG Shixiu, LI Qing, YANG Manchang, CHEN Xunzhen, FU Cangsheng, LI Zhenlan. Study on the method of cultivating virus-free strawberry seedlings[J]. Journal of Horticulture, 1988, 5(3): 175-179.
- [62] CHANG L, ZHANG Z, YANG H, LI H, DAI H. Detection of strawberry RNA and DNA viruses by RT-PCR using total nucleic acid as a template[J]. Journal of Phytopathology, 2007, 155, 431-436.
- [63] 刘关所, 沈阳, 罗红, 万红, 杨少明, 李慧兰, 杨丽, 陶磅. 云南草莓高山育苗技术[J]. 园艺与种苗, 2019, 39(2): 33-34.
- LIU Guansuo, SHEN Yang, LUO Hong, WAN Hong, YANG Shaoming, LI Huilan, YANG Li, TAO Pang. Yunnan strawberry alpine seedling raising technology[J]. Horticulture & Seed, 2019, 39(2): 33-34.
- [64] 周岩清, 刘国杰. 苗期断根及营养钵育苗对草莓苗质量的影响[J]. 中国果树, 2005(5): 25-26.
- ZHOU Yanqing, LIU Guojie. Effects of root cutting at seedling stage and seedling raising in nutrient bowl on the quality of strawberry seedlings[J]. China Fruit Tree, 2005(5): 25-26.
- [65] 万春雁, 糜林, 李金凤, 霍恒志, 陈丙义, 陈雪平. 苗期不同水分处理对草莓花芽分化及果实早熟化的影响[J]. 果树学报, 2016, 33(12): 1523-1531.
- WAN Chunyan, MI Lin, LI Jinfeng, HUO Hengzhi, CHEN Bingyi, CHEN Xueping. Effect of different water treatments at seedling stage on flower bud differentiation and prematurity of strawberry[J]. Journal of Fruit Science, 2016, 33(12): 1523-1531.
- [66] 森下昌三(著), 张运涛, 李新贤, 雷家军(译). 草莓的基本原理—生态与栽培技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2016: 19-25.
- SENXIA Changsan, ZHANG Yuntao, LI Xinxian, LEI Jiajun. Basic principle of strawberry: ecology and cultivation techniques [M]. Beijing: China Agricultural Publishing House, 2016: 19-25.
- [67] 王国栋, 肖元松, 彭福田, 张亚飞, 郜怀峰, 孙希武, 贺月. 纳米碳对草莓氮素吸收利用及植株生长的影响[J]. 水土保持学报, 2018, 32(5): 335-351.
- WANG Guodong, XIAO Yuansong, PENG Futian, ZHANG Ya-wei, GAO Huafeng, SUN Xiwu, HE Yue. Effects of nano-carbon on nitrogen uptake and utilization and plant growth of strawberry [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2018, 32(5): 335-351.
- [68] 陈一飞, 路河, 刘柏成, 齐凯, 杜尚丰. 日光温室草莓立体栽培智能控制系统[J]. 农业工程学报, 2013, 29: 184-189.
- CHEN Yifei, LU He, LIU Baicheng, QI Kai, DU Shangfeng. Intelligent control system for strawberry space planting in solar greenhouse[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE), 2013, 29: 184-189.
- [69] ZHANG M, XIAO G N, SAIOKHE V M. Preservation of strawberries by modified atmosphere packages with other treatment [J]. Packaging Technology and Science, 2006, 19: 183-191.
- [70] 王宝刚, 李文生, 冯晓元, 石磊, 杨媛, 杨军军. 高二氧化碳环境对草莓有机酸及贮藏品质的影响[J]. 北方园艺, 2011(5): 12-16.
- WANG Baogang, LI Wensheng, FENG Xiaoyuan, SHI Lei, YANG Yuan, YANG Junjun. Effects of high carbon dioxide environment on organic acids and storage quality of strawberries [J]. Northern Horticulture, 2011(5): 12-16.
- [71] WA B G, FENG X Y, LI W S, YANG J J, YANG Y, SHI L. Ef-

- fect of a MA box Combined with high carbon dioxide on preservation qualities of strawberry[J]. *Acta Horticulturae*, 2014, 1049:743-748.
- [72] 李宁,赵蕊,王越. MAP 结合低温贮藏对草莓保鲜效果的影响[J]. 保鲜与加工, 2016, 16(1):12-15.  
LI Ning, ZHAO Rui, WANG Yue. The effect of MAP combined with low temperature storage on strawberry preservation[J]. *Preservation and Processing*, 2016, 16(1):12-15.
- [73] LU H Y, WANG K D, WANG L, LI D, YAN J W, BAN Z J, LUO Z S. Effect of superatmospheric oxygen exposure on strawberry (*Fragaria × ananassa* Fuch.) volatiles, sensory and chemical attributes[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2018, 142:60-71.
- [74] WANG Z W, LI Y C, ZHENG Z X, MENG F B, GUO X Q, LIU D Y, YU H. Effects of Konjac Glucomannan/Chitosan Compound coating on postharvest storage quality of strawberries[J]. *Food Science and Technology*, 2019, 44(3):46-50.
- [75] DONG F, WANG X L. Effects of carboxymethyl cellulose incorporated with garlic essentialoil composite coatings for improving quality of strawberries[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2017, 104:821-826.
- [76] 刘雪梅,孟宪军,李斌. 不同解冻方法对速冻草莓品质的影响[J]. 食品科学, 2014, 35(22):276-281.  
LIU Xuemei, MENG Xianjun, LI Bin. Effects of different thawing methods on the quality of frozen strawberries[J]. *Food Science*, 2014, 35(22):276-281.
- [77] 王伟,何俊萍,王明空,赵丽娟,刘静. 真空冷冻干燥草莓粉工艺研究[J]. 中国食品学报, 2007, 7(6):113-117.  
WANG Wei, HE Junping, WANG Mingkong, ZHAO Lijuan, LIU Jing. Research on vacuum freeze-dried strawberry powder[J]. *Chinese Journal of Food Science*, 2007, 7(6):113-117.
- [78] HUANG L L, ZHANG M, YAN W Q, MUJUMDAR A S, SUN D F. Effect of coating on post-drying of freeze-dried strawberry pieces[J]. *Journal of Food Engineering*, 2009, 92:107-111.
- [79] 朱丽娅,郗海燕,陈杭君,房祥军. 温度对冷冻干燥草莓果粉贮藏品质的影响[J]. 浙江农业学报, 2014, 26(6):1622-1628.  
ZHU Liya, GAO Haiyan, CHEN Hangjun, FANG Xiangjun. Effect of temperature on the storage quality of freeze-dried grass mildew powder[J]. *Zhejiang Agricultural Journal*, 2014, 26(6):1622-1628.
- [80] 卢怡,苏有勇. 多菌混合发酵制草莓醋的研究[J]. 酿造与发酵, 2010, 27(4):25-27.  
LU Yi, SU Youyong. Study on the cultivation of strawberry vinegar by multi-bacterial fermentation[J]. *Brewing and Fermentation*, 2010, 27(4):25-27.
- [81] 毕延娣,王纪华,田晓琴,李强,付海龙,刘珊珊. 微波杀菌对草莓罐头的杀菌效果研究[J]. 食品安全质量检测学报, 2018, 9(17):4577-4580.  
BI Yandi, WANG Jihua, TIAN Xiaoqin, LI Qiang, FU Hailong, LIU Shanshan. Study on sterilization effect of microwave sterilization on canned strawberries[J]. *Journal of Food Safety and Quality Testing*, 2018, 9(17):4577-4580.
- [82] 王丽娜,庄严,王宝刚,张运涛,王桂霞,常琳琳. 草莓叶茶加工工艺的研究[J]. 食品工业, 2015, 36(6):188-192.  
WANG Lina, ZHUANG Yan, WANG Baogang, ZHANG Yuntao, WANG Guixia, CHANG Linlin. Study on processing technology of strawberry leaves' tea[J]. *The Food Industry*, 2015, 36(6):188-192.
- [83] 徐学农,吕佳乐,王恩东. 捕食螨在中国的研究与应用[J]. 中国植保导刊, 2013, 33(10):20-30.  
XU Xuele, LÜ Jiale, WANG Endong. Research and application of predatory cockroaches in China[J]. *China Plant Protection Guide*, 2013, 33(10):20-30.
- [84] 张艳璇,季洁,温度对加州新小绥螨以截新叶螨为猎物的发育及繁殖的影响[J]. 环境昆虫学报, 2012, 34(2):190-195.  
ZHANG Yanxuan, JI Jie. The effect of temperature on the development and reproduction of new cockroaches in California with new leaves as prey[J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2012, 34(2):190-195.
- [85] 曾蓉,张繁琴,高清华,陆金萍,戴富明. 草莓抗炭疽病的新种质资源筛选[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2011, 29(4):28-31.  
ZENG Rong, ZHANG Fanqin, GAO Qinghua, LU Jinping, DAI Fuming. Assessment of new strawberry germplasm on the resistance anthracnose caused *Colletotrichum gloeosporoides* colletotrichum acutum[J]. *Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science)*, 2011, 29(4):28-31.
- [86] 吉沐祥,杨敬辉,吴祥,朱成刚,肖婷,姚克兵,庄义庆. 草莓炭疽病的生物防治[J]. 江苏农业学报, 2012, 28(6):1498-1500.  
JI Muxiang, YANG Jinghui, WU Xiang, ZHU Chenggang, XIAO Ting, YAO Kebing, ZHUANG Yiqing. Biocontrol of strawberry anthracnose caused by *Colletotrichum fragariae*[J]. *Agricultural Science & Technology*, 2012, 28(6):1498-1500.
- [87] 张志宏,刘艳,高秀岩,杜国栋,代红艳. 草莓抗白粉病的离体鉴定及农药的筛选[J]. 园艺学报, 2004, 21(4):505-507.  
ZHANG Zhihong, LIU Yan, GAO Xiuyan, DU Guodong, DAI Hongyan. Leaf Disc Assay for identification of resistance of strawberry to powdery mildew and screening of fungicides [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2004, 21(4):505-507.
- [88] 叶琪明,黄顺敏. 多抗灵防治草莓白粉病的田间试验[J]. 中国生物防治, 2001(2):97.  
YE Qiming, HUANG Shunmin. Field trial of doxorubicin in control of strawberry powdery mildew[J]. *Biological Control in China*, 2001(2):97.
- [89] 宁志怨,伊兴凯,兰伟,黄锡桂,张殿兴,董玲,钱小强. 安徽省甜查理草莓红叶病病原菌的分离与鉴定[J]. 分子植物育种, 2019, 15(17):5051-5056.  
NING Zhiyuan, YI Xing kai, LAN Wei, HUANG Xigui, ZHANG Dianxing, DONG Ling, QIAN Xiaoqiang. Isolation and identification of the pathogen of red leaf disease in 'Sweet Charlie' strawberry in Anhui Province[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 15(17):5051-5056.