

蓝莓研究进展

方仲相¹, 胡君艳¹, 江 波¹, 方 佳¹, 何勇清¹, 卢伟民², 郑炳松¹

(1. 浙江农林大学 亚热带森林培育省部共建国家重点实验室培育基地, 浙江 临安 311300; 2. 浙江农林大学 后勤集团, 浙江 临安 311300)

摘要: 蓝莓 *Vaccinium* spp. 是一种经济价值极高、发展潜力巨大的果树。综述了高丛蓝莓 *Vaccinium corymbosum*, 矮丛蓝莓 *Vaccinium chamaeumbuxus* 和兔眼蓝莓 *Vaccinium ashei* 等三大类主栽品种, 蓝莓形态特征以及生长、开花和结实习性等生物学特性。报道了近年来有关蓝莓抗性生理、光合生理、花色苷功能及特性等生理生化特性方面和蓝莓营养物质代谢相关基因以及蓝莓抗寒基因等分子生物学特性方面的最新研究进展。最后, 指出了蓝莓的土壤 pH 值适应范围为何如此狭窄的生理生化方面问题以及蓝莓同一枝条上的果实不同时期成熟的分子生物学方面问题将成为今后研究的重点, 展望了蓝莓研究的发展前景和趋势。参 54

关键词: 果树学; 蓝莓; 生物学特性; 生理生化; 分子生物学; 综述

中图分类号: S663.9 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2013)04-0599-08

Research progress on blueberry (*Vaccinium* spp.)

FANG Zhongxiang¹, HU Junyan¹, JIANG Bo¹, FANG Jia¹, HE Yongqing¹, LU Weimin², ZHENG Bingsong¹

(1. The Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. Logistic Services, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: blueberry (*Vaccinium* spp.) is a kind of fruit with high economic values and huge development potentials. The paper reviewed the biological characteristics including morphological features, growth, blossom and fruit bearing of three major varieties of blueberry, namely, *Vaccinium corymbosum*, *Vaccinium angustifolium* and *Vaccinium ashei*. This paper also reported the recent research progress on physiological and biochemical characteristics including stress resistance, photosynthesis and anthocyanins, and molecular biological characteristics including function genes related with nutrition and cold resistance. The paper indicated that the future research in this field would focus on the physiological and biochemical mechanism of the narrow pH range adaptation of *Vaccinium* spp. and the molecular biological mechanism of the different mature periods of fruit in the same branch of *Vaccinium* spp., and predicted the prospects and development trends on the *Vaccinium* spp. research. [Ch, 54 ref.]

Key words: fruit science; blueberry; biological characteristics; plant physiology and biochemistry; molecular biology; review

蓝莓 *Vaccinium* spp. 作为一种新兴果树, 是近年许多国家发展十分迅速的优良果树之一, 尤其是欧美国家^[1-2]。英国权威营养学家将蓝莓列为 15 种健康食品之首, 联合国粮农组织也将蓝莓列为人类五大健康食品(苹果 *Malus* spp., 杏 *Prunus* spp., 香蕉 *Musa* spp., 黑莓 *Rubus* spp., 蓝莓)之一。1906 年, 美国 Coville^[3]率先进行了蓝莓野生资源的选育工作。自 1937 年美国首次对筛选出的 15 个蓝莓品种进行商业性栽培至今, 其栽培历史不足百年。目前, 美国、加拿大、波兰、荷兰、挪威等国家在蓝莓的育种、栽

收稿日期: 2012-08-02; 修回日期: 2012-11-02

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31070604, 31270716); 浙江省自然科学基金杰出青年项目(LR13C160001)

作者简介: 方仲相, 从事森林培育研究。E-mail: 418944762@qq.com。通信作者: 郑炳松, 教授, 博士, 从事植物分子生理生化研究。E-mail: bszheng@zafu.edu.cn

培、加工及物流等方面已取得突出成就^[4-5]。中国吉林农业大学郝瑞教授于20世纪80年代初对中国长白山地区的野生笃斯蓝莓 *Vaccinium uliginosum* 资源进行系统调查工作为开端,至今不过30余年。1983年,吉林农业大学李亚东^[7]率先在中国开展了蓝莓引种栽培工作。继吉林农业大学之后,中国科学院南京植物所于1988年也开始了蓝莓栽培研究,并筛选出适合中国南方地区栽培的优良品种,如兔眼蓝莓 *Vaccinium ashei* 及南高丛蓝莓 *Vaccinium corymbosum* 品种^[8]。本文综述了蓝莓的生物学特性,以及近年来有关蓝莓生理生化特性和分子生物学特性方面的最新研究进展,以期能为蓝莓的相关科研工作以及栽培管理工作提供启示。

1 蓝莓生物学特性

1.1 蓝莓主要栽培种类

蓝莓为杜鹃花科 *Ericaceae* 越橘属 *Vaccinium* 植物,全世界约有400余种,分布于北半球的温带和亚热带。中国约有91个种28个变种,主要分布于东北和西南地区。目前,主栽品种有高丛蓝莓 *Vaccinium corymbosum*, 矮丛蓝莓 *Vaccinium chamaebuxus* 和兔眼蓝莓 *Vaccinium ashei* 等3个种类^[9-10]。高丛蓝莓主产于北美温带、亚热带,是目前全世界人工栽植面积最大的蓝莓种类,它又可分为北高丛蓝莓、南高丛蓝莓和半高丛蓝莓。北高丛蓝莓适宜栽植在低温休眠期稍长的北方;而南高丛蓝莓需要低温休眠的时间短,适合南方栽植;半高丛蓝莓是高丛蓝莓与矮丛蓝莓的杂交种,适宜栽植在休眠期较长、寒冷的北方。矮丛蓝莓主要分布于美国东北部和加拿大东部沿海地区,以野生资源为主,适宜栽植在北方寒冷地区^[11]。兔眼蓝莓原产北美洲亚热带地区,树势旺盛,抗逆性强,丰产,对土壤pH值的要求幅度较宽,休眠期与需水期均较短,适合中国南方地区栽培。蓝莓为喜光树种,且须栽植在排水性良好,并富含有机质的酸性土壤(pH 4.2~5.5)上^[12]。

1.2 蓝莓形态特征

蓝莓为丛生灌木,树体高度因种类不同存在着较大差异。高丛蓝莓通常为2.0~3.0 m,矮丛蓝莓为0.7~1.5 m,而兔眼蓝莓通常为2.0~5.0 m,最高甚至可达10.0 m。常绿或落叶,单叶互生,叶全缘或有锯齿。花冠常呈坛形或铃形。花瓣基部联合,外缘4裂或5裂,白色或粉红色。雄蕊为8~10个,嵌入花冠基部围绕花柱生长,较花柱短,由昆虫或风媒授粉,花序多为总状花序。多数品种果实成熟时呈蓝黑色,有的品种为红色,果实有球形、椭圆形、扁圆形或梨形等不同形状,平均单果质量为0.5~2.5 g,果肉细软,多浆汁,内含较多且细的种子。根系多而纤细,无根毛,分布浅^[13]。

1.3 蓝莓生长、开花和结实习性

蓝莓枝梢生长量大,在一个生长季内有2次生长高峰,第1次是在5月至6月,第2次是在7月中旬至8月中旬。兔眼蓝莓还可以有第3次生长高峰。幼苗定植后的第3年,新枝萌发力增强且生长旺盛,年生长量达1.0 m以上。当年生枝顶端多形成花芽,以向基的方式进行分化,每一枝条分化的花芽数量与品种及枝条粗度有关。高丛蓝莓一般每根枝条花芽数4~7个,兔眼蓝莓3~6个。蓝莓花芽分化时期因品种而异,矮丛蓝莓和高丛蓝莓一般在7月至8月开始花芽分化,兔眼蓝莓从6月中旬开始分化;10月份花芽形态分化基本完成。从形态上看,蓝莓花芽肥大,呈椭圆形或近球形。花芽以下为一些窄尖的营养芽和休眠芽。

蓝莓花期因气候和品种而异,中国南方3月上、中旬开花,而北方为4月至5月,花期一般为15~20 d,最长可达40 d。花着生在一个伸长的轴上,构成总状花序。开花的同时营养芽开始发育成营养枝,营养枝生长到一定程度便停止生长,顶端最后一个细尖的幼叶变黑形成黑尖,黑尖维持2周后脱落。2~4周后,位于黑尖下的营养芽长出新枝,并具有顶端优势,即实现枝条的转轴生长,这种转轴生长在南方1年有3~5次。夏季最后一次转轴生长时顶端紧挨黑尖的一个芽原始体逐渐增大发育成花芽,占据了顶端的位置。花芽在第2年春天开花并结果,结果后的短小枝秋后逐渐干枯、脱落,下部叶芽萌发新梢并形成花芽。

蓝莓多为异花授粉。高丛蓝莓自交可孕,但可孕程度因品种而异,且异花授粉可大大提高结实率;而兔眼蓝莓和矮丛蓝莓一般自交不孕。因此,在生产上须考虑多品种搭配建园,以提高产量。蓝莓的花受精后,子房迅速膨大,约持续1个月。之后,浆果停止生长并保持绿色,持续约1个月。然后浆果的

花托端变为紫红色, 而绿色部分呈透明状。当浆果进入变色期与着色期, 增大迅速, 果径可增长 50%。之后, 浆果还能再增长 20%, 且甜度和风味变得适中。同一果穗上的果实不同时成熟, 以顶部、中部的果实先熟, 成熟时间一般在 6~8 月。同一品种和同株树上的果实成熟期一般持续 30 d 左右。在贵州麻江和江苏南京, 兔眼蓝莓早熟品种 6 月中旬开始成熟, 晚熟品种 7 月上、中旬开始成熟^[14]。

2 蓝莓生理生化特性

2.1 蓝莓抗性生理

2.1.1 蓝莓抗旱性 干旱是制约农林业可持续发展的一个重要因素。干旱胁迫下, 蓝莓叶绿素遭到破坏, 光合速率下降, 从而导致生长受到抑制。李亚东等^[15]对半高丛蓝莓‘北空’‘Northsky’的水分胁迫研究发现, 在持续干旱条件下, ‘北空’的生理功能遭到破坏, 表现为叶片光合强度、叶绿素质量分数以及光量子通量密度降低; 气孔导度和蒸腾强度升高; 呼吸强度则表现为先升高后降低的趋势, 直至连续干旱 31 d 时, 植株才出现少量叶片焦枯的症状。因此, 半高丛蓝莓‘北空’具有较强的耐干旱能力。Freeman 等^[16]研究了兔眼蓝莓叶表面蜡质层的季节变化, 发现蓝莓抗旱机制与叶表面气孔周围的角质层形成有关。Erb 等^[17-18]采用盆栽试验法对多个蓝莓实生群体的抗旱性进行了评价, 结果表明: 南高丛蓝莓和兔眼蓝莓的抗旱性强于北高丛蓝莓。张德巧等^[19]通过对蓝莓叶片解剖结构的观测, 分析了叶片解剖结构指标与抗旱性的关系, 为蓝莓的抗旱性评估提供了科学依据, 更为蓝莓抗旱性品种的选育提供了便捷有效的方法。这些结果表明, 不同品种蓝莓具有不同的抗旱性, 这可能与遗传及栽培环境等因素均有关系。

2.1.2 蓝莓的抗寒性 研究显示: 不同品种蓝莓具有不同的抗寒性^[20-25]。Eck 等^[21]研究发现, 各种类蓝莓中, 抗寒能力以矮丛蓝莓最强, 半高丛蓝莓次之, 高丛蓝莓最差。吴林等^[20]的研究结果与其完全一致。吴林等^[22]还进一步利用蓝莓叶片栅栏组织与海绵组织的厚度比值和叶肉组织结构疏松度(SR)值对 18 个供试品种的抗寒性进行分级研究, 发现其与田间观察结果基本一致, 说明这 2 项指标与蓝莓抗寒性有着较密切的关系, 并且初步推断蓝莓叶片栅栏组织与海绵组织的厚度比值越大、SR 值越小的品种抗寒性越强。Arora 等^[23]研究发现, ‘蓝丰’‘Bluecrop’和‘维口’‘Weymouth’需冷量为 1 000 h, ‘奥扎克蓝’‘Ozarkblue’为 800 h, ‘梯芙蓝’‘Tifblue’和‘莱格西’‘Legacy’为 600 h, 而抗寒性比较结果正是‘蓝丰’和‘维口’>‘奥扎克蓝’>‘梯芙蓝’和‘莱格西’, 这说明蓝莓芽的抗寒性与需冷量大小之间存在正相关的关系。Rowland 等^[24]采用随机扩增多态性 DNA(RAPD)基因连锁图谱分析测定了 2 个蓝莓野生杂交种 (*Vaccinium darrowii* × *V. ellottii* 和 *V. darrowii* × *V. caesariense*) 的需冷量与抗寒性差异, 并通过分子标记连锁基因结合电导率测定得出了抗寒品种与不抗寒品种在 65, 60 和 14 kD 多肽蛋白存在明显差异。

2.1.3 土壤 pH 值对蓝莓的影响 蓝莓通常适宜栽植在 pH 4.2~5.2 的土壤环境下, 最适宜的 pH 4.5~4.8; 土壤 pH 值过高, 通常会影响蓝莓对铁、镁等元素的吸收, 从而引起失绿症; 另一方面, 土壤 pH 值过低(pH<3.2)又将导致叶片枯黄或枯萎; 不同品种 pH 值适宜范围也有所不同, 但无论品种如何, 在酸性土壤上均生长良好^[26-33]。周琳等^[34]研究发现, 在大兴安岭暗棕壤土上, 矮丛蓝莓“美登”最适宜的 pH 4.0~4.5, 与李亚东等^[33]的研究结果相同; 半高丛蓝莓‘北村’‘Northcountry’最适宜的 pH 4.5~5.0。土壤 pH 值在植物花色苷的积累方面起着相当重要的作用。王斌等^[35]研究发现, 当土壤为 pH 4.0~5.0 时, 蓝莓果实中花色苷的量最多, 特别当 pH 4.5 时蓝莓花色苷的积累更是达到了最大值, 此时的土壤酸碱环境不仅有利于花色苷的积累, 而且对蓝莓的生长也起到了明显的促进作用。其原因是在微酸性条件下, 花色苷所包含的酮类化合物中的羰基容易结合氢离子形成带正电荷的羟基, 从而有利于花色苷的合成^[36]。过低的土壤 pH 值容易破坏蓝莓根部, 使其脱水伤害植物; 过高的土壤 pH 值则会抑制蓝莓花色苷的积累。Spiere 等^[37]在研究土壤中添加硫和石灰对兔眼蓝莓的影响试验中发现, 当土壤 pH>5.2 时, 不仅造成蓝莓缺乏铁、镁离子, 从而导致失绿症状, 并且还会导致树体中钠、钙离子积累过量而阻碍生长结果。李亚东等^[33]曾对半高丛蓝莓‘北空’, 矮丛蓝莓‘美登’‘Blomidon’, 高丛蓝莓‘艾朗’‘Aron’等 3 个品种在不同 pH 值下进行栽培试验, 发现土壤 pH 值对这 3 个品种叶片中的铁、锰、钙等元素含量的影响明显。

2.2 蓝莓光合生理特性

据李亚东等^[48]测定, 蓝莓光合作用年变化呈双峰曲线。高丛和半高丛蓝莓第1次光合作用高峰出现在7月初, 矮丛蓝莓则出现在7月中旬; 第2次光合作用高峰均出现在8月下旬。高丛、半高丛和矮丛蓝莓春季展叶后光合强度较高, 9月中旬以后随着叶片变色老化而迅速下降。高丛蓝莓和半高丛蓝莓光饱和点和光补偿点高, 表现出喜光特性。而矮丛蓝莓光饱和点和光补偿点低, 表明对弱光的利用能力强, 对强光的利用能力弱。这一特点可为矮丛蓝莓的林间作提供生理依据。李亚东等^[39]还对不同类型蓝莓叶片光合作用温度特性进行了比较研究, 发现蓝莓春季光合作用的最适温度范围为15~28℃。光合速率在温度高于30℃或低于15℃时迅速下降, 呼吸强度随温度上升而增强, 超过30℃则减弱。刘兆玲等^[40]测定了兔眼蓝莓‘园蓝’‘Gardenblue’及高丛蓝莓‘夏普蓝’‘Sharpblue’‘奥尼尔’‘O’Neal’等3个品种的光响应曲线和叶绿素荧光参数。结果表明: 供试品种间各个荧光参数值均无显著性差异, 说明这3个品种的内在光系统的差异不大; ‘园蓝’的最大净光合速率($A_{\max}$)和表观量子效率(QE)最大, 表明它的光合能力和抗逆性均最强; 同时又具有较低的光饱和点(LSP)和较低的光补偿点(LCP), 表明它利用弱光的能力较强。‘奥尼尔’在同等条件下光合能力最弱, 抵抗不良环境的能力也最差。因此, “园蓝”适宜栽培的范围最广, “奥尼尔”对环境的要求最严格。

2.3 蓝莓花色苷功能及特性

蓝莓花色苷具有抗氧化、清除自由基、抗癌和改善视力等生物活性, 具有巨大的保健功能^[41]。李颖畅等^[42]研究发现, 蓝莓花色苷具有抗脂质体过氧化能力、还原能力以及清除羟基自由基、超氧阴离子自由基能力等。其抗脂质体过氧化能力强于抗坏血酸; 还原能力和清除超氧阴离子自由基能力则不如抗坏血酸; 低浓度时, 花色苷清除羟基自由基的能力和抗坏血酸接近, 高浓度时强于抗坏血酸。蓝莓花色苷抗脂质过氧化、清除羟基自由基和超氧阴离子自由基的半抑制浓度(IC₅₀)分别为165.97, 141.12和345.71 mg·L⁻¹。据刘红锦等^[43]测定, 花色苷与自由基清除率的相关系数分别为0.848 1和0.785 2, 与油脂氧化抑制率的相关系数分别为0.890 2和0.830 7, 具有较强相关性, 说明蓝莓花色苷具有较强的抗氧化活性。李颖畅等^[44]用不同的溶剂对蓝莓果中的花色苷进行了提取, 确定了体积分数60%乙醇为最好的提取溶剂, 这与刘红锦等^[43]的研究一致。花色苷很不稳定, 其结构对本身稳定性影响很大。一般来说, 2-苯基苯并吡喃阳离子结构中羟基数目增加则稳定性降低, 而甲基化程度提高则有利于提高其稳定性^[45]。孟宪军等^[46]对不同条件下蓝莓花色苷特征吸光值变化进行了研究, 结果表明: 蓝莓花色苷对酸碱度、温度、光照、氧化剂以及还原剂非常敏感, 对食品添加剂的稳定性较好, 高质量分数的葡萄糖、蔗糖、防腐剂对蓝莓花色苷有较明显的护色作用。金属离子中Na⁺, K⁺, Zn²⁺, Mg²⁺, Ca²⁺, Cu²⁺, Fe³⁺对该花色苷有不同程度的护色效果, 而Al³⁺对其稳定性有明显的破坏作用。然而, 李颖畅等^[47]的研究结果与其不尽相同。他们的研究发现, K⁺不能使花色苷的吸光度增加, 对花色苷的稳定性也无显著影响; Ca²⁺, Cu²⁺, Al³⁺具有增色作用, 但对花色苷的稳定性无显著影响; 高质量分数Na⁺, Zn²⁺, Mn²⁺具有增色作用, 而且能够增强花色苷的稳定性; Fe²⁺, Fe³⁺, Pb²⁺对花色苷具有破坏作用, 使花色苷的稳定性下降。

3 蓝莓分子生物学特性

3.1 蓝莓营养物质代谢相关基因

3.1.1 蓝莓单脱氢抗坏血酸还原酶基因 抗坏血酸是植物细胞中一种重要的抗氧化剂。抗坏血酸-谷胱甘肽活性氧清除系统在抗氧化胁迫反应中起着关键的作用。单脱氢抗坏血酸还原酶是抗坏血酸代谢循环中的关键酶, 它能够催化脱氢抗坏血酸还原为抗坏血酸。Harb等^[48]在蓝莓中分离得到的一个编码433个氨基酸的单脱氢抗坏血酸还原酶, 其序列与豌豆*Pisum sativum*和葡萄*Vitis Vinifera*等植物中的单脱氢抗坏血酸还原酶基因序列同源性较高。结构同源性分析表明: 该基因有保守的结构域: FAD或NAD(P)H的ADP结合区域和FAD的黄素结合区域。Northern杂交表明不同储藏条件下蓝莓果实的单脱氢抗坏血酸还原酶基因表达具有明显的差异, 这与蓝莓抗坏血酸含量的变化相一致。与刚采收的蓝莓鲜果相比较, 不同储藏条件下蓝莓果实的单脱氢抗坏血酸还原酶基因表达均有明显的下降, 表明蓝莓果实不耐储藏。Wang等^[49]测定了不同品种蓝莓果实中抗氧化酶活性和非酶保护剂的量, 结果表明: 不同品种蓝莓果实具有不同的抗氧化酶活性和非酶保护剂的含量, 其中兔眼蓝莓果实的单脱氢抗坏血酸还原酶活性最高,

其次是北高丛蓝莓。

3.1.2 蓝莓黄酮类物质代谢相关基因 蓝莓果实中含有较高的黄酮类物质。Zifkin 等^[50]对蓝莓生长发育过程中黄酮类物质的生物合成、基因定位和分子功能进行了研究。实时定量聚合酶链式反应(PCR)分析表明: 黄酮类物质的生物合成遵循一个受到严格调控的双向性模式, 而且基因表达谱与 3 个主要类型的黄酮类物质的含量相符。编码花青素还原酶与白花色素还原酶的基因主要在幼果和果实内的种子和中轴胎座表达。花青素聚合物平均包括 7.0 到 8.5 个亚基, 其含量在蓝莓发育过程中比较稳定。黄酮类物质的变化和花青素相类似, 其 B 环羟基化结构与黄酮-3'-羟基化酶的表达量有关。相比之下, 花青素主要在成熟后期积累, 这与黄酮-3-O-糖基转移酶和黄酮-3'5'-羟基化酶表达水平达到最高相一致。编码花青素合成转录调节子 R2R3-MYB 的 *VcMYBPA1* 基因在整个发育阶段都有表达, 对花青素的合成起到主要的调控作用^[51]。

3.2 蓝莓抗寒基因

为了了解蓝莓在寒冷环境下基因表达的变化, Dhanaraj 等利用‘蓝丰’品种在寒冷环境下和非寒冷环境下的花芽构建了 2 个 cDNA 文库, 从 2 个 cDNA 文库中分别鉴别出了 430 个和 483 个独立的转录本。在全部的转录本中, 只有 4.3% 是 2 个 cDNA 文库所共有的, 这说明在寒冷与非寒冷环境下蓝莓基因表达明显不同。通过对已知功能的同源基因进行分类, 主要分为细胞信号转导、细胞生长、衰老与死亡、细胞分化与植物成熟等。其中有 2 个基因衰老相关单加氧酶和脱水蛋白在寒冷条件下比在对照条件下表达高 10 倍, 表明它们都与冷积累有关。Northern 杂交表明, 脱水蛋白在寒冷处理之前的花芽中表达较低, 但是寒冷处理明显促进脱水蛋白高表达。另有光诱导蛋白、细胞周期蛋白和淀粉酶在寒冷条件下比在对照条件下表达高 4 倍, 表明它们也是寒冷响应基因^[52]。Dhanaraj 等^[53]还发现蓝莓在越冬的时候, 体内 65 kDa, 60 kDa 和 14 kDa 的脱水素会积累在花芽中, 并且这些脱水素的含量与抗寒性有关。他们根据蓝莓花芽内编码 14 kDa 脱水素的 RNA 反转录得到了 cDNA, 并对其进行了测序。此 cDNA 全长为 653 bp, 包括 55 bp 5'非翻译区(UTR), 303 bp 开放阅读框(ORF), 213 bp 3'UTR 和 82 bp poly A。他们发现 14 kDa 脱水素在寒冷胁迫下大量产生, 且耐寒品种的 14 kDa 脱水素基因表达量更高。赵鑫等^[54]将胚胎成熟基因(*LEA*)转入半高丛蓝莓‘北陆’‘Northland’中, 并对其抗寒性进行了研究。他们通过逆转录-聚合酶链式反应(RT-PCR)发现, 转入的 *LEA* 基因大部分都能正常表达。他们还发现, *LEA* 基因的过量表达能够提高蓝莓在低温条件下体内的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性, 并且降低体内的丙二醛(MDA)质量分数。

4 展望

中国对蓝莓的研究正飞速发展, 但起步较晚, 起始于 20 世纪 80 年代初。因此, 对于蓝莓各方面的研究还不够深入。蓝莓的土壤 pH 值适应范围为何如此狭窄的生理生化方面问题以及蓝莓同一枝条上的果实不同时期成熟的分子生物学方面问题都值得我们进一步地研究。蓝莓作为一种营养丰富, 具有巨大保健功能和极高经济价值的果树, 必将在人民生活水平不断提高的今天受到越来越多的关注。随着科学的不断发展和技术的不断革新, 蓝莓的研究必将逐步深入, 其潜在的功效将被不断得到开发和利用, 为人类的健康增添风采。

参考文献:

- [1] 丰震, 许景伟, 范广武, 等. 蓝莓引种可行性浅析[J]. 山东林业科技, 2001(2): 34 - 35.
FENG Zhen, FAN Jingwei, FAN Guangwu, et al. Analysis on possibility of blueberry introduction [J]. *J Shandong For Sci Technol*, 2001(2): 34 - 35.
- [2] 聂飞, 韦吉梅, 文光琴. 蓝莓的经济价值及其在我国产业化发展的前景探讨[J]. 贵州农业科学, 2007, 35(1): 117 - 119.
NIE Fei, WEI Jimie, WEN Guangqin. Discussion on economical values of *Vaccinium* spp. and its industrial development prospect in China [J]. *Guizhou Agric Sci*, 2007, 35(1): 117 - 119.
- [3] 顾姻. 蓝浆果与蔓越橘[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.

- [4] 方瑞征. 中国植物志: 第 57 卷第 3 分册[M]. 北京: 科学出版社, 1991: 75 – 164.
- [5] 苑兆和. 世界蓝莓生产历史与发展趋势[J]. 落叶果树, 2003, **35**(1): 49 – 52.
YUAN Zhaohe. Production history and development tendency of blueberry in the world [J]. *Deciduous Fruit*, 2003, **35**(1): 49 – 52.
- [6] 郝瑞. 长白山区笃斯越橘资源调查[J]. 园艺学报, 1979, **6**(2): 87 – 93.
HAO Rui. The survey of *Vaccinium uliginosum* resources on Changbai Mountain [J]. *Acta Hort Sin*, 1979, **6**(2): 87 – 93.
- [7] 王辉, 王鹏云, 王蜀, 等. 我国蓝莓的发展现状及前景[J]. 农业现代化研究, 2008, **29**(2): 250 – 253.
WANG Hui, WANG Pengyun, WANG Shu, *et al.* Development status and prospect of blueberry in China [J]. *Res Agric Mod*, 2008, **29**(2): 250 – 253.
- [8] 王传永, 吴文龙, 顾姻, 等. 兔眼蓝浆果在南京地区的生长和结实情况[J]. 植物资源与环境, 1998, **7**(3): 43 – 45.
WANG Chuanyong, WU Wenlong, GU Yin, *et al.* Growth and fruiting of rabbit-eye blueberry in Nanjing area [J]. *J Plant Resour Environ*, 1998, **7**(3): 43 – 45.
- [9] 吴文勇. 蓝莓的生物学特性及栽培技术[J]. 中国南方果树, 2008, **37**(2): 47 – 49.
WU Wenyong. The bio-characteristics of blueberry and its culture technology [J]. *South China Fruit*, 2008, **37**(2): 47 – 49.
- [10] 邵春英, 崔自亮, 杨艳丽. 蓝莓优良品种介绍[J]. 麦类文摘: 种业导刊, 2007(8): 36.
SHAO Chunying, CUI Ziliang, YANG Yanli. Introduction of blueberry superior varieties [J]. *Msilei Wenzhai: Seed Ind Rev*, 2007(8): 36.
- [11] KUEPPER G L, DIVER S. Blueberries: organic production [J]. *Hort Prod Guide*, 2004(6): 1 – 26.
- [12] 商晓芳. 蓝莓的生物学特性及栽培技术[J]. 现代农业科技, 2010(2): 135 – 137.
SHANG Xiaofang. The bio-characteristics of blueberry and its culture technology [J]. *Mod Agric Sci Technol*, 2010(2): 135 – 137.
- [13] 聂飞, 韦吉梅, 文光琴, 等. 蓝莓的生物学特性与栽培管理技术[J]. 中国果菜, 2007(3): 25 – 27.
NIE Fei, WEI Jimei, WEN Guangqin, *et al.* The bio-characteristics of blueberry and its culture management technology [J]. *China Fruit Veget*, 2007(3): 25 – 27.
- [14] 马艳萍. 蓝莓的生物学特性、栽培技术与营养保健功能[J]. 中国水土保持, 2006(2): 47 – 49.
MA Yanping. Biological characteristics, cultivation techniques and functions of nutrition and health care of blueberry [J]. *Soil Water Conserv China*, 2006(2): 47 – 49.
- [15] 李亚东, 吴林, 张志东, 等. 淹水、干旱条件下北空越橘生理反应的研究[J]. 果树科学, 1998, **15**(2): 137 – 140.
LI Yadong, WU Lin, ZHANG Zhidong, *et al.* Research on physiological reactions of ‘Northsky’ blueberry under flooding and water stress treatment [J]. *J Fruit Sci*, 1998, **15**(2): 137 – 140.
- [16] FREEMAN B, ALBRIGO L G, BIGGS R H. Cuticular waxes of developing leaves and fruits of blueberry, *Vaccinium ashei* ‘Bluegem’ [J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 1979, **104**(3): 398 – 403.
- [17] ERB W A, DRAPER A D, SWARTZ H J. Methods of screening blueberry seedling populations for drought resistance [J]. *HortScience*, 1988, **23**(2): 312 – 314.
- [18] ERB W A, DRAPER A D. Screening interspecific blueberry seedling populations for drought resistance [J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 1988, **113**(4): 599 – 604.
- [19] 张德巧, 徐增莱, 褚晓芳, 等. 蓝莓叶片与抗旱性相关的解剖结构指标研究[J]. 果树学报, 2008, **25**(6): 864 – 867.
ZHANG Deqiao, XU Zenglai, CHU Xiaofang, *et al.* Study on leaf anatomical structure indexes related to drought resistance of blueberry [J]. *J Fruit Sci*, 2008, **25**(6): 864 – 867.
- [20] 吴林, 李亚东, 张志东, 等. 高丛、半高丛和矮丛越橘越冬冻害研究[J]. 果树学报, 2004, **21**(4): 341 – 345.
WU Lin, LI Yadong, ZHANG Zhidong, *et al.* Studies on the winter injury of highbush, half-high highbush and lowbush blueberry [J]. *J Fruit Sci*, 2004, **21**(4): 341 – 345.
- [21] ECK P. *Blueberry Science* [M]. New Brunswick: Rutgers University Press, 1988: 43 – 50.

- [22] 吴林, 刘海广, 刘雅娟, 等. 越橘叶片组织结构及其与抗寒性的关系[J]. 吉林农业大学学报, 2005, **27**(1): 48 – 50, 54.
WU Lin, LIU Haiguang, LIU Yajuan, *et al.* Studies on leaf tissue structure and its relations to cold resistance of blueberry [J]. *J Jilin Agric Univ*, 2005, **27**(1): 48 – 50, 54.
- [23] ARORA R, ROWLAND L J, OGDEN E L, *et al.* Dehardening kinetics, bud development and dehydrin metabolism in blueberry cultivars during deacclimation at constant, warm temperatures [J]. *J Am Soc Hort Sci*, 2004, **129**(5): 667 – 674.
- [24] ROWLAND L J, OGDEN E L, ARORA R, *et al.* Use of blueberry to study genetic control of chilling requirement and cold hardiness in woody perennials [J]. *HortScience*, 1999, **34**(7): 1175 – 1191.
- [25] 张志东, 李亚东, 吴林, 等. 适宜高寒山区栽培的越橘优良品种: 美登[J]. 园艺学报, 1999, **26**(2): 135.
ZHANG Zhidong, LI Yadong, WU Lin, *et al.* 'Blomldon': a new blueberry cultivar for commercial development in cold mountain area [J]. *Acta Hort Sin*, 1999, **26**(2): 135.
- [26] CHILDERS N F, LYRENE P M. *Blueberries for Growers, Gardeners and Promoters* [M]. Florida: E.O. Painter Printing Company, 2006: 60 – 74.
- [27] JOHNSTON S. The cultivation of the highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*) [J]. *Michigan Agric Exp Sta Bull*, 1934: 252.
- [28] AUSTIN M E, GAINES T P, MOSS R E. Influence of soil pH on soil nutrients, leaf elements, and yield of young rabbit-eye blueberries [J]. *HortScience*, 1986, **21**(2): 443 – 445.
- [29] POWELL C L. The effect of the ericoid mycorrhizal fungus *Pezizilla ericae* (Read) on the growth and nutrition of seedlings of blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) [J]. *J Am Soc Hort Sci*, 1982, **107**(6): 1012 – 1015.
- [30] ECK P. *Blueberry Science* [M]. New Jersey: Rutgers University Press, 1988.
- [31] SPIERS J M. Influence of lime and sulfur soil additions on growth, yield and leaf nutrient content of rabbiteye blueberry [J]. *J Am Soc Hort Sci*, 1984, **109**(3): 559 – 562.
- [32] CUMNINGS G A. Influence of soil pH, and sawdust on rabbiteye blueberry survival, growth and yield [J]. *Am Soc Hort Sci*, 1981, **106**(6): 783 – 785.
- [33] 李亚东, 陈伟, 张志东, 等. 土壤 pH 值对越橘幼苗生长及元素吸收的影响[J]. 吉林农业大学学报, 1994, **16**(3): 51 – 54.
LI Yadong, CHEN Wei, ZHANG Zhidong, *et al.* Influence of soil pH on growth and leaf nutrient of blueberry [J]. *J Jilin Agric Univ*, 1994, **16**(3): 51 – 54.
- [34] 周琳, 徐海军, 李静, 等. 土壤 pH 值对蓝莓幼苗生长发育的影响[J]. 国土与自然资源研究, 2010(1): 91, 94.
ZHOU Lin, XU Haijun, LI Jing, *et al.* Influence of pH value in soil on blueberry seedling growth [J]. *Terr & Nat Resour Study*, 2010(1): 91, 94.
- [35] 王斌, 徐守霞, 赵志东. 土壤酸碱环境对蓝莓花色苷积累的影响研究[J]. 广东农业科学, 2010, **37**(1): 45 – 47.
WANG Bin, XU Shouxia, ZHAO Zhidong. Research of the influence of soil pH on anthocyanin accumulation of blueberry [J]. *Guangdong Agric Sci*, 2010, **37**(1): 45 – 47.
- [36] 徐璐, 郑建仙. 欧洲越橘花色苷的研究概况[J]. 中国食品添加剂, 2005(4): 43 – 46.
XU Lu, ZHENG Jianxian. Review on vaccinium myrtillus anthocyanins [J]. *China Food Add*, 2005(4): 43 – 46.
- [37] SPIERE R. Soil-applied sulfur effects elemental leaf content and growth of 'Tifblue' rabbiteye [J]. *J Am Soc Hort Sci*, 1992, **117**(2): 230 – 233.
- [38] 李亚东, 吴林, 张志东, 等. 高丛、半高丛、矮丛越橘和红豆越橘光合作用特性比较研究 [J]. 果树科学, 1998, **15**(1): 30 – 33.
LI Yadong, WU Lin, ZHANG Zhidong, *et al.* A comparison studies of photosynthetic characteristics of highbush, half-highbush, lowbush blueberry and lingonberry [J]. *J Fruit Sci*, 1998, **15**(1): 30 – 33.
- [39] 张治安, 李亚东, 徐辰, 等. 4 种不同类型蓝莓叶片光合作用温度特性的比较研究[J]. 吉林农业大学学报, 1999, **21**(4): 16 – 19.
ZHANG Zhian, LI Yadong, XU Chen, *et al.* Photosynthetic temperature characteristic in four different types of

- blueberry leaves [J]. *J Jilin Agric Univ*, 1999, **21**(4): 16 – 19.
- [40] 刘兆玲, 温国胜, 胡莉. 3个蓝莓品种光合特性的比较研究[J]. 中国南方果树, 2011, **40**(5): 59 – 61.
LIU Zhaolin, WEN Guosheng, HU Li. Comparative study of photosynthetic characteristics between three varieties of blueberry [J]. *South China Fruit*, 2011, **40**(5): 59 – 61.
- [41] 冷吉燕, 张婧, 邵明柏. 蓝莓花色苷的研究进展[J]. 中国老年学杂志, 2011, **31**(17): 3419 – 3423.
LENG Jiyan, ZHANG Jing, SHAO Mingbai. Recent advances of anthocyanins from blueberry[J]. *Chin J Gerontol*, 2011, **31**(17): 3419 – 3423.
- [42] 李颖畅, 孟宪军. 蓝莓花色苷抗氧化活性的研究[J]. 食品与发酵工业, 2007, **33**(9): 61 – 64.
LI Yingchang, MENG Xianjun. Studies on the antioxidant activity of anthocyanins from blueberry[J]. *Food Ferm Ind*, 2007, **33**(9): 61 – 64.
- [43] 刘红锦, 刘小莉, 周剑忠. 蓝莓中花色苷提取及其抗氧化活性研究[J]. 江苏农业学报, 2009, **25**(6): 1347 – 1350.
LIU Hongjin, LIU Xiaoli, ZHOU Jianzhong. The anthocyanins extracted and antioxidant activity of blueberry [J]. *Jiangsu J Agric Sci*, 2009, **25**(6): 1347 – 1350.
- [44] 颖畅, 孟宪军, 修英涛, 等. 蓝莓果中花色苷的提取工艺研究[J]. 食品科技, 2007, **32**(11): 73 – 76.
LI Yingchang, MENG Xianjun, XIU Yingtao, *et al.* Study on the processing of the extraction of anthocyanin from the fruit of blueberry [J]. *Food Sci Technol*, 2007, **32**(11): 73 – 76.
- [45] 孙建霞, 张燕, 胡小松, 等. 花色苷的结构稳定性与降解机制研究进展[J]. 中国农业科学, 2009, **42**(3): 996 – 1008.
SHUN Jianxia, ZHANG Yan, HU Xiaosong, *et al.* Structural atability and degradation mechanisms of anthocyanins [J]. *Sci Agric Sin*, 2009, **42**(3): 996 – 1008.
- [46] 孟宪军, 于娜, 李颖畅, 等. 蓝莓花色苷稳定性研究[J]. 北方园艺, 2008(8): 23 – 26.
MENG Xianjun, YU Na, LI Yingchang, *et al.* Studies on stability of anthocyanins from blueberry[J]. *Northern Hort*, 2008(8): 23 – 26.
- [47] 李颖畅, 齐凤元, 冯彦博. 金属离子对蓝莓花色苷的影响[J]. 食品与机械, 2009, **25**(4): 52 – 55.
LI Yingchang, QI Fengyuan, FENG Yanbo. Effects of metal ions on the blueberry anthocyanins [J]. *Food & Mach*, 2009, **25**(4): 52 – 55.
- [48] HARB J, KHRAIWESH B, STREIF J, *et al.* Characterization of blueberry monodehydroascorbate reductase gene and changes in levels of ascorbic acid and the antioxidative capacity of water soluble antioxidants upon storage of fruits under various conditions [J]. *Sci Hort*, 2010, **125**: 390 – 395.
- [49] WANG S Y, CHEN H, EHLENFELDT M K. Variation in antioxidant enzyme activities and nonenzyme components Amerong cultivars of rabbiteye blueberries (*Vaccinium ashei* Reade) and *V. ashei* derivatives [J]. *Food Chem*, 2011, **129**: 13 – 20.
- [50] ZIFKIN M, JIN A, OZGA J, *et al.* Gene expression and metabolite profiling of developing highbush blueberry fruit indicates transcriptional regulation of flavonoid metabolism and activation of abscisic acid metabolism [J]. *Plant Physiol*, 2012, **158**: 200 – 224.
- [51] AKAGI T, Ikegameri A, TSUJIMOTO T, *et al.* DkMyb4 is a Myb transcription factor involved in proanthocyanidin biosynthesis in persimmon fruit [J]. *Plant Physiol*, 2009, **151**: 2028 – 2045.
- [52] DHANARAJ A L, SLOVIN J P, ROWLAND L J. Analysis of gene expression associated with cold acclimation in blueberry floral buds using expressed sequence tags [J]. *Plant Sci*, 2004, **166**: 863 – 872.
- [53] DHANARAJ A L, SLOVIN J P, ROWLAND L J. Isolation of a cDNA clone and characterization of expression of the highly abundant, cold acclimation-associated 14 kDa dehydrin of blueberry[J]. *Plant Sci*, 2005, **168**: 949 – 957.
- [54] ZHAO Xin, ZHAN Liping, ZOU Xuezhong. Improvement of cold tolerance of the half-high bush ‘Northland’ blueberry by transformation with the *LEA* gene from *Tamarix androssowii* [J]. *Plant Growth Regul*, 2011, **63**(1): 13 – 22.