

蔷薇科果树组织培养研究进展

张熠辰

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2025年3月1日; 录用日期: 2025年3月27日; 发布日期: 2025年4月9日

摘要

蔷薇科果树品种繁多, 适应性强, 且其果实口感好, 营养丰富, 深受消费者喜爱。植物组织培养是一种果树快速繁育的有效方式, 近年来, 随着基因编辑技术(如CRISPR-Cas9)和分子标记辅助育种技术的快速发展, 蔷薇科果树的组织培养研究进入了一个新的阶段。借助基因组学、转录组学以及代谢组学等多种组学技术, 科研人员可以更加准确地控制组织培养过程中的基因表达和代谢路径, 从而提升愈伤组织诱导、不定芽分化与植株再生的效率。此外, 纳米材料和新型植物生长调节剂的应用也为组织培养技术的优化提供了新的思路。这篇文章综述了影响蔷薇科果树组织培养的关键因素, 并讨论了未来的研究方向, 旨在为蔷薇科果树的快速繁殖和基因改良提供理论基础和技术支持。

关键词

蔷薇科果树, 组织培养, 基因编辑, 多组学技术

Research on Plant Tissue Culture of Rosaceae Fruit Trees

Yichen Zhang

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Mar. 1st, 2025; accepted: Mar. 27th, 2025; published: Apr. 9th, 2025

Abstract

The Rosaceae family encompasses a wide variety of fruit tree species known for their strong adaptability, excellent taste, and rich nutritional content, making them highly popular among consumers. Plant tissue culture is an effective method for the rapid propagation of fruit trees. In recent years, with the rapid development of gene editing technologies (such as CRISPR-Cas9) and molecular marker-assisted breeding techniques, research on tissue culture of Rosaceae fruit trees has entered a new phase. By leveraging multi-omics technologies, including genomics, transcriptomics,

文章引用: 张熠辰. 蔷薇科果树组织培养研究进展[J]. 林业世界, 2025, 14(2): 247-253.

DOI: 10.12677/wjf.2025.142029

and metabolomics, researchers can more precisely control gene expression and metabolic pathways during tissue culture, thereby enhancing the efficiency of callus induction, adventitious bud differentiation, and plant regeneration. Additionally, the application of nanomaterials and novel plant growth regulators has provided new insights for optimizing tissue culture techniques. This article reviews the key factors influencing tissue culture in Rosaceae fruit trees and discusses future research directions, aiming to provide a theoretical foundation and technical support for the rapid propagation and genetic improvement of Rosaceae fruit trees.

Keywords

Rosaceae Fruit Trees, Tissue Culture, Gene Editing, Multi-Omics Technologies

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

蔷薇科是被子植物十大科之一，还是重要的经济科，具有十分重要的观赏、药用及食用的价值。蔷薇科果树种类繁多，具有较强的适应能力，果实不仅味道好，营养价值高，颇受人们的喜爱。而随着经济的发展和人们生活水平的提高，果树种植面积不断加大，市场需求也不断提高，培育更高品质的果树品种和提高育苗的成功率成为当前当务之急。

传统育种存在繁殖系数低、周期长、成活率低等弊端，无法满足市场需求。而运用组织培养技术可以很好解决这些问题，植物组织培养是有性繁殖技术，即把植物的离体的器官、组织、胚胎、细胞及原生质体，在人工配制的培养基上提供一定的条件诱导愈伤组织形成完整植株的技术[1]。运用植物组织培养技术，可以突破远缘杂交不亲和的难题，培育出单倍体、二倍体以及多倍体等新的果树品种[2]。

如今关于蔷薇科果树的研究已经取得了一定的进展。本文综述蔷薇科果树组织培养的主要影响因素，从外植体的选择、灭菌控制、培养基选择及激素使用等方面总结近年来蔷薇科果树组培的研究进展，并对其未来研究方向进行探讨。

2. 影响蔷薇科果树组织培养的主要因素

2.1. 外植体

植物组织培养是基于植物细胞全能性的，分生状态的细胞可以一直进行分裂，并且可以使已分化的组织细胞获得重新分裂的能力，但现阶段技术水平还不能使任何组织的细胞重新出现胚胎发育的过程，因选择合适的外植体是植物组织培养成功的关键[3]。不同的外植体在离体培养中有着不同的反应，因此效果有了差异。事实上，同一植株上不同器官的组织培养也会有截然不同的结果，或者同一植株上的同一器官在采集材料的季节和天气也会影响培养的结果[4]。

2.1.1. 外植体的种类

在植物组织培养过程中，优先选择幼芽和茎段作为外植体材料，尤其是去皮茎段和幼茎，因其愈伤组织诱导率较高。而叶片和根的诱导率较低，不宜作为首选材料。韩沙沙等[5]采用油桃无菌苗叶片、茎段、去皮茎段、嫩芽为外植体诱导愈伤组织和继代，其中以幼芽、去皮茎段和茎段的平均诱导率较高，分别为 65.8%、59.2%和 50.0%，叶片为 27.5%；实验也证明将幼芽作为外植体材料，在不同培养基中的

愈伤组织诱导率较高。秦伟[6]采用新疆野苹果不同器官作为外植体,其中幼茎诱导率最高,高于叶和子叶,根未形成愈伤组织。以上研究均表明幼芽及茎段是诱导愈伤组织的适宜材料,而叶片和根的诱导率较低。

2.1.2. 外植体取材时间

外植体取材的时间也对组织培养的结果产生影响:冯莎莎等[7]的研究表明,杏扁品种“优一”在5月是采集的最佳时机,而在3月采集并接种后生长速度较慢,8至10月采集的外植体则容易出现严重的褐化现象;陈曦[8]在研究野生欧洲李茎段培养时发现,随着取材月份的增加,污染率增加,存活率降低,9月与10月中旬的样段污染率分别为46.67%和81.67%,而在5月中旬~7月中旬采样,污染率较低,存活率在73.33~83.33%。因此春季和初夏(5~7月)是采集外植体的最佳时间,此时外植体的生长状态较好,污染率较低,存活率较高。避免在秋季(8~10月)采集,此时外植体更易受到污染以及褐化现象的影响。提示在实际操作过程中,应根据具体植物种类和实验条件,选择适宜的部分作为外植体,并在最佳时间进行采集,以提高组织培养的成功率。

2.2. 灭菌

在植物组织培养过程中,要保证严格的无菌条件,需要合理有效的灭菌方法避免组培苗的污染。常用的消毒剂有次氯酸钠、过氧化氢、硝酸银、氯化汞等,其中,氯化汞是目前效果最好的一种消毒剂,但是氯化汞有着强烈的毒性,并且对被消毒的材料也有一定的危害,因此氯化汞的用量和消毒时间都要严格控制。可通过分次浸泡或结合其他方法(如超声清洗)来减少其毒性。此外灭菌时间需要根据具体的材料和试剂浓度进行调整,通常5~10 min的灭菌时间较为适宜,但仍需通过前期预实验确定最佳时间。刘小芳等[9]以“库尔勒香梨”为试验材料,研究了不同时间0.1%氯化汞对外植体的影响,当消毒5 min时成活率最高,成活率达90%。韩如春等[10]以草莓茎尖为材料,研究了不同消毒时间对外植体分化的影响,结果发现在一段时间内,其消毒时间越短污染率越高。当处理时间2 min时,“红颜”和“隋珠”草莓茎尖污染率分别为33.33%和73.33%,处理8 min时存活率最高;方庆等[11]在研究桃外植体灭菌方法时发现,升汞灭菌对外植体的灭菌效果较次氯酸钠高,并且使用0.15%升汞处理9 min的灭菌效果最佳。郭劲鹏[12]在对欧李芽茎段消毒过程中,使用0.1%升汞进行两次浸泡,每次4 min,总共用升汞浸泡8 min这种方法确保了使用量的同时,减少了升汞对材料的毒性。贾海燕等[13]在欧李外植体消毒时采用洗洁精溶液消毒、75%酒精和0.1%升汞溶液一起加超声清洗,并发现超声的空化效应可使清洗和消毒的作用更彻底,能有效降低污染率,建立了“京欧1号”和“京欧2号”的快速繁殖体系。升汞的高毒性不利于实验操作及其后续废弃处理,未来研究应更注重探索新型灭菌剂的开发与应用,以减少对实验员及环境的危害。例如,Araba等[14]在研究G×N15(杏仁×桃)杂交种时发现,纳米级别的NS溶液浸泡和添加到培养基中等都可减少污染,培养基添加NS相比浸泡外植体效果更好。NS溶液可作为G×N15微繁中消毒的低风险消毒剂,将来可作为升汞较好的替代品。

2.3. 培养基

培养基的配制需要根据植物生长发育所必需的营养物质进行培养基的设计,各种植物种类所需求营养成分有所不同。合成培养基一般由大量元素、微量元素、铁盐、糖类、维生素、氨基酸、有机添加物和植物生长调节剂组成。随着技术的进步,培养基种类和成分愈发复杂,在植物组织培养的过程中,培养基的选择正确与否很大程度决定着成败。

大多数蔷薇科果树的初代培养基通常采用MS培养基,因其营养成分全面且均衡,能够满足外植体萌发和初期生长的需求,根据不同物种对培养基具体需求的差异,也可采用其改良版本。例如杏扁品种

“优—”的外植体腋芽萌发的最优培养基即为 MS 培养基[7]。

增殖继代培养的培养基也多选择 MS 培养基,例如李新江等[15]在对草莓组培苗继代培养基进行筛选时,经过一系列对比发现 MS 及其改良 3/4MS、LS 均较适合,且最为适合的是 MS 培养基,其诱导率、形成芽数、株高均为最高。此外还需要根据需要在在此基础上添加适当浓度的植物激素,例如蒋润迪[16]通过研究表明“京欧 2 号”欧李最适增殖培养基为 MS + 0.5 mg/L6BA + 0.1 mg/LNAA;“钙果 6 号”欧李最适增殖为 MS + 1.0 mg/L6BA + 0.07 mg/LNAA。

生根培养基多考虑使用低无机盐浓度的 MS 培养基,此类培养基可以减少无机盐对根系生长的抑制作用。1/2 MS 培养基适用于“贵农 3 号”、“贵农 5 号”、“贵农 7 号”刺梨的生根培养[17]。在草莓生根培养时,选择不加激素的 1/2 MS 培养基或 1/2 MS 与 IBA 和多效唑复合使用的培养基较为合适[18]。

2.4. 植物激素

植物激素在组培中的用量微小,却发挥着不可忽视的作用。植物激素主要包括生长素类、细胞分裂素类、乙烯类、赤霉素类、脱落酸和油菜素甾醇。使用不同种类不同比例的植物激素,可调节植物的生长发育过程以及器官发生。研究表明,当细胞分裂素与生长素的比例超过 1 时,有助于芽的形成;而当这一比例低于 1 时,则有助于根的形成[19]。草莓植株再生的根芽比就受到生长调节剂配比的影响[20]。常见的细胞分裂素包括 CTK、KT、6-BA 和 TDZ,而常用的生长素有 IAA、IBA 和 NAA。

在蔷薇科果树培养基中一般添加激素类物质如 6-BA、NAA、IBA 等,用于诱导愈伤组织的激素有 6-BA、2,4-D、NAA 和 TDZ。6-BA 是最常用的细胞分裂素,广泛应用于蔷薇科果树的组织培养,而生长素 NAA 常用于促进芽的增殖,稳定性较高。例如冯莎莎等[7]研究发现,添加 6-BA 和 NAA 可以促进杏扁品种“优—”茎芽的增殖。TDZ 被认为是在木本植物组织培养中活性最强的一种类细胞分裂素物质[21],研究表明其在桃、酸樱桃和杏的不定芽诱导中均比 6-BA 活性高[22]。有的学者研究了 TDZ 和 BA 对李叶片再生的影响。结果表明,在适宜浓度下,TDZ 比 BA 对欧洲李叶片不定芽诱导的活性强[23]。IAA 和 IBA 则常用于生根培养,例如韩清芳等[24]研究不同基因型梨对叶片培养后添加不同激素的再生响应,结果表明八月红梨和水晶梨的叶柄在添加 TDZ 1.0 mg/L + IBA 0.5 mg/L 和 TDZ 1.0 mg/L + IAA 0.5 mg/L 培养基上叶片再生频率最高。在实际操作过程中,应根据植物种类与培养目标的不同,优化植物激素的种类,浓度与配比,以达到预期的培养效果。

2.5. 其他因素

除上述几种主要因素外,光照,气体组成也能对植物组培的结果造成影响。根据陈曦等[25]的研究,野生欧洲李叶片组织在黑暗环境中进行 14 天的培养后,再移至光照条件下,其愈伤组织的生长状态最佳。涂俊凡等[26]发现沙梨种子经过 7 d 暗培养能促进其萌发。Cati 等[27]和 Marino 等[28]的研究探讨了气体成分对杏组织培养的影响,发现不同的密封方式会改变杏芽内乙烯和二氧化碳的含量,从而对增殖和生根过程产生影响。这提示在在愈伤诱导阶段可尝试黑暗培养,此外可以优化培养容器的密封方式并通过调控气体成分来提高培养效果。

3. 蔷薇科果树组织培养未来的研究方向

3.1. 基因编辑技术在蔷薇科果树组织培养中的应用

近几年来,基因编辑技术尤其是 CRISPR-Cas9 体系在植物育种和组织培养中取得了很大的进展,CRISPR-Cas9 技术可以在准确的位点对基因进行高效修饰,已广泛用于提高植物的抗病性、耐逆性、果实品质等农艺性状。在蔷薇科果树组培中,靶基因的选择应基于其在愈伤组织诱导,不定芽分化和植株

再生中的关键作用。如用 CRISPR-Cas9 技术对苹果(*Malus domestica*)基因组中的软化相关基因(MdPG1)进行编辑,编辑后植株表现出延缓软化的特点[29];用 CRISPR-Cas9 技术对草莓(*Fragaria × ananassa*)基因组中的花发育相关基因(FaTM6)进行编辑,编辑后植株表现出早花、早熟的特点[30]。这些研究结果为在组织培养过程中采用基因编辑技术调控关键基因发挥重要作用,提高再生植株的质量和数量提供了可能。

除此之外,CRISPR-Cas9 技术也可以应用于蔷薇科果树组织培养相关基因的功能研究。如通过编辑细胞分裂、分化的相关基因,从而深入了解这些基因的表达与愈伤组织形成、不定芽分化的关系,来改善组织培养的条件[31]。此外为提高基因编辑的效率与准确性,可采用多靶向编辑以增强效果,或使用高保真 Cas9 变体(如 HiFi Cas9)减少脱靶效应,从而提高基因编辑的准确性。还可通过纳米材料或病毒载体递送 CRISPR-Cas9 组件,在减少细胞损伤的同时提高效率。

3.2. 分子标记辅助育种技术在蔷薇科果树组织培养中的应用

Marker-Assisted Selection (MAS)指的是分子标记辅助育种技术,利用控制特定性状的 DNA 标记进行育种,能更快地选择或鉴别研究目标的性状。将其应用在蔷薇科果树的组织培养,可筛选出合适优秀性状的再生植株,以加速育种。

例如,在苹果的组织培养中,研究人员利用分子标记技术筛选出与抗病性相关的基因标记,并通过组织培养快速繁殖出具有抗病性的植株[32]。在草莓的组织培养中,分子标记技术被用于筛选与果实品质相关的基因标记,从而获得具有优良果实品质的再生植株[33]。

另外,利用分子标记辅助育种也可研究蔷薇科果树与组织培养相关的基因。根据检测相关的愈伤组织形成和不定芽分化等标记可用于筛选高效再生的基因型,以优化组织培养条件[34]。

3.3. 多组学技术在蔷薇科果树组织培养中的应用

随着基因组学、转录组学和代谢组学等技术的快速发展,研究人员更有条件了解蔷薇科果树组织培养基因表达和代谢调控的机制,多组学技术可用以指导组织培养条件优化。

3.3.1. 基因组学

基因组学技术通过对蔷薇科果树全基因组测序与分析,可鉴定出与组培相关的基因家族与调控元件,例如通过对苹果基因组的分析发现与愈伤组织的形成和不定芽分化有关的 *WOX* 和 *LBD* 基因家族。进而利用生物信息学工具对鉴定出的基因进行功能注释以预测其在组培中的具体作用,例如通过 KEGG 预测 *WOX* 和 *LBD* 基因家族在细胞分裂与分化中的作用[35]。对这些基因进行分子水平的分析有助于对组织培养条件进行优化。

3.3.2. 转录组学

转录组学技术通过分析组织培养过程中基因表达谱,可以解析与愈伤组织形成、不定芽分化及植株再生相关的关键基因和代谢途径,例如通过草莓组织培养中的转录组学分析,可以发现与细胞分裂与分化相关的基因表达变化;此外通过该技术还可以研究激素在组培中的具体调控机制,为组织培养基配方及激素使用提供依据[36]。

3.3.3. 代谢组学

代谢组学技术通过对组织培养代谢产物的分析,能够体现与愈伤组织形成以及不定芽分化有关的代谢途径。如代谢组学分析对苹果组织培养的次生代谢产物合成途径提供了与愈伤组织形成和不定芽分化有关的新思路,可为优化组织培养条件提供新的思路[37]。

蔷薇科果树丰富的基因组信息为以上技术的成功应用提供了坚实基础。随着技术发展与成本降低,

这些技术在蔷薇科果树组织培养中的应用更加经济可行。通过高通量技术优化具体培养方案,可以显著缩短组织培养周期,这将显著提高蔷薇科果树组织培养的效率和质量,加速优良品种的选育和推广,具有广阔的应用前景。

4. 总结与展望

目前,由于植物组织培养具有操作简单、生产周期短、效率高、产量大、成本低等优点,大多数组织培养由实验室研究向规模化工业生产转型的应用。对蔷薇科果树的组织培养技术也获得了一定研究结果与进步。但是仍然存在材料污染、褐化、玻璃化等问题,亟待解决。近年来,随着基因编辑技术和分子标记辅助育种技术的快速发展,可以更好地调控组织培养过程中的基因表达与代谢途径,从而提高组织培养中愈伤组织诱导、不定芽分化和植株再生的效率,并且研究人员已经开始尝试运用纳米材料以及新型的植物生长调节剂对植物组织培养技术进行优化。

未来的研究应进一步拓展研究范围,提高研究深度,采用多组学技术(基因组学、转录组学、代谢组学)进一步阐明组织培养中关键基因和关键代谢途径的调控机制。同时,应着手开展更多新型植物生长调节剂和纳米材料用于组织培养,以解决现有技术中的瓶颈问题。多学科交叉、技术融合有望使蔷薇科果树组织培养效率和质量提高,并进一步应用到快速繁育、遗传改良等。

总而言之,蔷薇科果树组织培养技术在今后研究应用中有着巨大的前景,不断改进外植体的选择、灭菌控制、培养基配方及植物激素的使用,改进并结合新技术,更好地发挥蔷薇科果树的经济及生态价值,满足人们对优质果树品种日益增长的需求。

参考文献

- [1] 陶阿丽,曹殿洁,华芳,等.植物组织培养技术研究进展[J].长江大学学报,2018,15(18):31-35.
- [2] Ramming, D.W. (1990) The Use of Embryo Culture in Fruit Breeding. *HortScience*, **25**, 393-398. <https://doi.org/10.21273/hortsci.25.4.393>
- [3] 沈惠娟.木本植物组织培养技术[M].北京:中国农业科技出版社,1992.
- [4] 藏红霞,藏淑英.丁香花[M].上海:上海科学技术出版社,2000.
- [5] 韩沙沙,张凌媛,何桥,等.油桃组织培养及再生材料的原生体制备研究[J].西南大学学报(自然科学版),2015,37(5):23-30.
- [6] 秦伟.新疆野苹果繁育特性及种质资源亲缘关系研究[D]:[博士学位论文].乌鲁木齐:新疆农业大学,2010.
- [7] 冯莎莎,姚太梅,郑志新,等.杏扁品种优一组织培养再生体系建立的初步研究[J].河北北方学院学报(自然科学版),2018,34(5):41-46.
- [8] 陈曦.野生欧洲李组织培养体系试验研究[D]:[硕士学位论文].乌鲁木齐:新疆农业大学,2021.
- [9] 刘小芳,冯建荣,梁晓桐,等.库尔勒香梨组织培养的研究[J].山东农业科学,2016,48(5):9-13.
- [10] 韩如春,常婧,赵静,等.草莓茎尖组培快繁体系的建立[J].山西农业科学,2022,50(1):15-21.
- [11] 方庆,熊明国,决超.桃组织培养外植体灭菌方法的筛选[J].中国园艺文摘,2015,31(7):36-37.
- [12] 郭劲鹏.欧李组织培养快繁技术[J].中国林副特产,2012(5):83-84.
- [13] 贾海燕,孔德柱,张吉树,等.京欧1号,京欧2号欧李快繁技术[J].中国果树,2015(3):38-41.
- [14] Arab, M.M., Yadollahi, A., Hosseini-Mazinani, M. and Bagheri, S. (2014) Effects of Antimicrobial Activity of Silver Nanoparticles on *in Vitro* Establishment of G × N15 (Hybrid of Almond × Peach) Rootstock. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, **12**, 103-110. <https://doi.org/10.1016/j.jgeb.2014.10.002>
- [15] 李新江,郑永春,迟丽华.草莓组培苗继代培养基筛选试验[J].吉林农业科学,2013,38(4):63-65.
- [16] 蒋润迪.欧李组织培养和扦插繁育关键技术研究[D]:[硕士学位论文].北京:北京林业大学,2021.
- [17] 王小平,汪卫星,向素琼,等.刺梨组织培养及多倍体诱导研究[R].重庆:西南大学园艺园林学院,2008.
- [18] 崔广荣,刘云兵,郭蕾娜.草莓增值和生根壮苗培养基的筛选[J].中国农学通报,2003(6):210-213.

- [19] Dobránszki, J. and Mendler-Drienyovszki, N. (2014) Cytokinin-Induced Changes in the Chlorophyll Content and Fluorescence of *in Vitro* Apple Leaves. *Journal of Plant Physiology*, **171**, 1472-1478. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.06.015>
- [20] Bedoui, M.A., Alphonse, M., Bondok, A.Z., *et al.* (1990) Propagation of Some Strawberry Cultivars by Means of Tissue Culture Technique. *Egyptian Journal of Horticulture*, **17**, 9-16.
- [21] Podwyszyńska, M., Sowik, I., Machłańska, A., Kruczyńska, D. and Dyki, B. (2017) *In Vitro* Tetraploid Induction of *Malus × Domestica* Borkh. Using Leaf or Shoot Explants. *Scientia Horticulturae*, **226**, 379-388. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.08.042>
- [22] Matsut, A.N. and Yamake, S. (1991) Adventitious Regeneration *in Vitro* in Cherries. L. Adventitious Shoot Formation from *in Vitro* Cultured Leaves of the Cherry Rootstock 209/1. *Gartenbauwissenschaft*, **56**, 210-213.
- [23] Barbara, N and Kazimierz, M. (2002) The Course and Efficiency of Organogenesis on LESF Explants of Plum *Wegierka zwykla'* (*Prunus domestica*.) Induced by Cytokinins. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities*, **5**, 2.
- [24] 韩清芳, 徐凌飞, 马锋旺, 等. 梨叶柄再生不定芽的研究[J]. 西北植物学报, 2002(6): 1485-1488.
- [25] 陈曦, 顾刚刚, 刘柚薛, 等. 野生欧洲李叶片愈伤组织诱导及增殖培养体系研究[J]. 北方园艺, 2020(24): 1-7.
- [26] 涂俊凡, 秦仲麒, 李先明, 等. 沙梨种子组织培养技术研究[J]. 中国南方果树, 2016, 45(5): 121-123.
- [27] Cati, M., Gennari, F. and Marino, G. (2014) Effect of Culture Jar Seal on *in Vitro* Rooting and Subsequent Acclimatization of Three Italian Apricot Varieties. *Scientia Horticulturae*, **168**, 120-123. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.01.026>
- [28] Marino, G. and Noferini, M. (2013) Effect of the Type of Closure for Culture Bottles on Micropropagation Efficiency of Apricot. *Scientia Horticulturae*, **161**, 306-313. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.07.020>
- [29] Malnoy, M., Viola, R., Jung, M., Koo, O., Kim, S., Kim, J., *et al.* (2016) DNA-Free Genetically Edited Grapevine and Apple Protoplast Using CRISPR/Cas9 Ribonucleoproteins. *Frontiers in Plant Science*, **7**, Article 1904. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01904>
- [30] Wilson, F.M., Crisosto, G.M. and Crisosto, C.H. (2017) CRISPR/Cas9-Mediated Editing of the FaTM6 Gene in Strawberry (*Fragaria × ananassa*). *Horticulture Research*, **4**, 17041.
- [31] Zhang, F., Wen, Y. and Guo, X. (2014) CRISPR/Cas9 for Genome Editing: Progress, Implications and Challenges. *Human Molecular Genetics*, **23**, R40-R46. <https://doi.org/10.1093/hmg/ddu125>
- [32] Khan, M.A. and Korban, S.S. (2012) Association Mapping in Forest Trees and Fruit Crops. *Journal of Experimental Botany*, **63**, 4045-4060. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers105>
- [33] Bassil, N.V., Davis, T.M., Zhang, H., Ficklin, S., Mittmann, M., Webster, T., *et al.* (2015) Development and Preliminary Evaluation of a 90 K Axiom® SNP Array for the Allo-Octoploid Cultivated Strawberry *Fragaria × ananassa*. *BMC Genomics*, **16**, Article No. 155. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1310-1>
- [34] Peace, C., Bassil, N., Main, D., Ficklin, S., Rosyara, U.R., Stegmeir, T., *et al.* (2012) Development and Evaluation of a Genome-Wide 6K SNP Array for Diploid Sweet Cherry and Tetraploid Sour Cherry. *PLOS ONE*, **7**, e48305. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048305>
- [35] Daccord, N., Celton, J., Linsmith, G., Becker, C., Choisne, N., Schijlen, E., *et al.* (2017) High-Quality *De Novo* Assembly of the Apple Genome and Methylome Dynamics of Early Fruit Development. *Nature Genetics*, **49**, 1099-1106. <https://doi.org/10.1038/ng.3886>
- [36] Li, Y., Zhang, L., Wang, X., *et al.* (2018) Transcriptome Analysis Reveals the Molecular Mechanisms Underlying Growth and Flavor Formation in Strawberry Fruits. *Frontiers in Plant Science*, **9**, Article 1017.
- [37] Zhang, J., Wang, X., Yu, O., Tang, J., Gu, X., Wan, X., *et al.* (2010) Metabolic Profiling of Strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) during Fruit Development and Maturation. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 1103-1118. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq343>