

猕猴桃属(*Actinidia* Lindl.)植物亲缘关系研究进展

赵 洋, 穆 雪, 李春艳, 汪卫星*

(西南大学园艺园林学院, 重庆北碚 400716)

摘 要: 猕猴桃为全世界范围内非常重要且大规模商业化栽培最为成功的果树种类之一, 在世界果树产业中具有举足轻重的地位, 其中越来越多猕猴桃新品种的选育及应用则是推动猕猴桃产业不断进步与发展的主要动力, 因此种质资源研究一直以来均是果树研究尤其是育种方面最为重要的基础, 主要包括种质资源调查、收集、评价、分析与利用等, 而有关亲缘关系的研究已经成为果树种质资源研究和利用的核心内容, 可为进一步探讨物种起源与进化、系统分类、种质资源保护和利用以及果树育种提供科学依据。笔者立足猕猴桃育种需求与未来发展方向, 综合概述了国内外有关猕猴桃属植物的起源与分布, 并从形态学、孢粉学、细胞学、生化分析和分子生物学等方面介绍了当前猕猴桃属植物亲缘关系的研究进展, 同时对存在的问题及其研究前景进行了讨论和展望。

关键词: 猕猴桃; 种质资源; 亲缘关系

中图分类号: S663.4

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2019)09-1214-15

Research advances on the genetic relationships of kiwifruit (*Actinidia* Lindl.)

ZHAO Yang, MU Xue, LI Chunyan, WANG Weixing*

(College of Horticultural and Landscape Architecture, Southwest University, Beibei 400716, Chongqing, China)

Abstract: Kiwifruit is an important fruit tree resource, and is one of the most successful fruit tree species for large-scale commercial cultivation worldwide. The natural distribution of kiwifruit is very extensive, but most of its taxa are mainly concentrated in the area south of the Qinling Mountains and east of the Hengduan Mountains. Chinese kiwifruit is not only a variety, but also different ecological habits. Chinese kiwifruit is rich in germplasm resources, contains a large number of wild resources, and has high genetic diversity, which can provide rich genetic basis and material conditions for the breeding of high-quality cultivars. Germplasm resources research has always been the most important foundation for fruit tree research, especially for breeding. The research on genetic relationship has become the core content of the research and utilization of fruit tree germplasm resources, which can provide a scientific basis for further exploration of species origin and evolution, systematic classification, germplasm conservation and utilization, and fruit tree breeding. Domestic and foreign scholars have studied the genetic relationship of kiwifruit germplasm resources from morphology, palynology, cytology, biochemical analysis to DNA molecular markers, from macroscopic level to microscopic level. The micromorphological characteristics, body size, cell structure and density of the leaf epidermal hair of the kiwifruit were high polymorphism, which can be used as evidence for species identification. At present, the classification system of kiwifruit plants is mainly based on the type and degree of the indumentum of the fruit and leaves, the spots on the surface of the fruit and the morphology of the medulla of branches, and also giving consideration to the geographical distribution and other factors, as well as the combination of

收稿日期: 2019-03-14

接受日期: 2019-06-14

基金项目: 重庆市基础科学与前沿技术研究项目(cstc2017jcyjAX0355); 中央高校基本科研业务费专项(XDJK2018B038)

作者简介: 赵洋, 男, 在读硕士研究生, 主要从事果树种质资源与遗传育种研究。Tel: 15320212636, E-mail: 308469208@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel: 13883716907, E-mail: 350518857@qq.com

quantitative classification and computer processing methods. Liang C. F. divided the Chinese kiwifruit germplasms into four sections: Sect. *Maculatae*, Sect. *Leiocarpae*, Sect. *Stellatae* and Sect. *Strigosae*. The Sect. *Leiocarpae* can be divided into the Ser. *Lamellatae* and the Ser. *Solidae*, and the Sect. *Stellatae* can be divided into the Ser. *Imperfectae* and the Ser. *Perfectae*, which constitutes the current taxonomic system of four groups and four systems of *Actinidia*. However, the morphological characteristics of plants are susceptible to environmental conditions, and there are many subjective factors, which may lead to the divergence of taxonomic opinions. The morphological characteristics of kiwi pollen are controlled by genotypes, which are highly genetic conservation and are not affected by external conditions and carry a large amount of information. Related researchers used scanning electron microscopy to observe the pollen morphology of different species of kiwifruit. They found that the outer wall of the kiwi pollen has a large difference and has a significant polymorphism. They believe that the pollen grains of the genus have 3-colporate or 3-like colporate, which can be used as an important basis for packet classification. Kiwifruit has a wide range of chromosomal ploidy variations. Under natural conditions, diploid, tetraploid, hexaploid, octaploid and even dodecaploid occur, and the distribution pattern is reticulate the intraspecific and interspecific, as well as the sympatric distribution of multi species to various degrees. These make interspecific hybridization and gene introgression frequent, resulting in a series of rich genetic variations. Therefore, in-depth study on the interspecific and intraspecific genetic relationship of kiwifruit plants provides an important basis for breeding new varieties. The karyotype analysis of different ploidy revealed that the chromosome base of kiwifruit was 29, but there is still no clear conclusion about its chromosome origin. The research on the isozyme level shows that the kiwifruit has high genetic diversity at the level of cultivars and species, and there is a high degree of genetic heterozygosity and multiple alleles heterozygosity at its isozyme sites. At the DNA level, researchers used various methods of DNA molecular markers to detect different kiwi germplasm resources. The results showed that kiwifruit species or cultivars had rich genetic diversity, and there were high genetic diversity among different geographical regions. The genetic distance between kiwifruit cultivars was related to geographical distribution. In addition, studies on microsatellite showed that most kiwifruits showed higher heterozygosity, and polyploid kiwifruit had more genetic diversity. In addition to studying nuclear DNA, chloroplast DNA (cpDNA) and mitochondrial DNA (mtDNA) have also received attention in kiwifruit research. The results show that the cpDNA of kiwifruit plants has strict paternal inheritance, and mtDNA has strict maternal inheritance. This rare genetic model complicates the genetic relationship between kiwifruit plants to a certain extent. In general, the research on the genetic relationship of kiwifruit has made great progress, especially the continuous improvement and mutual compensation of various molecular markers in recent years, making the research and analysis of genetic relationship more accurate and reliable. However, there are still many problems to be solved in the study of the genetic relationship of kiwifruit germplasm resources. In the future research, with the continuous innovation of research methods and the deepening of research content, the research on kiwifruit germplasm resources, especially the genetic relationship research, will surely achieve more results. It is of great scientific significance and application value for the rational utilization of abundant kiwifruit germplasm resources in China, especially the exploitation and utilization of a large number of excellent wild or semi-wild resources, and the breeding and industrial development of new kiwifruit varieties.

Key words: Kiwifruit; Germplasm resources; Genetic relationship

猕猴桃(Kiwifruit)隶属猕猴桃科(Actinidiaceae)猕猴桃属(*Actinidia* Lindl.),为雌雄异株多年生落叶藤本植物^[1]。自20世纪初,猕猴桃野生资源经过人工驯化栽培,至今已有100多年的历史^[2]。猕猴桃是一种重要的果树资源,自然分布非常广泛,南起赤道(0°),北至寒温带(北纬50°),纵跨泛北极和古热带植物区,但该属植物的大部分分类群主要集中在我国的秦岭以南及横断山以东的地区^[3-4]。中国是猕猴桃属植物的原生中心及分布中心,拥有极为丰富的种质资源^[5]。猕猴桃属植物分类学经历了4次修订,根据Li等^[6]最新修订,猕猴桃属植物共有54个种和21个变种,共约75个分类群,其中原产我国的猕猴桃属植物有52个种,另2个种分布在周边国家:尼泊尔的尼泊尔猕猴桃(*A. strigosa* Hook.f & Thoms)和日本的白背叶猕猴桃(*A. hypoleuca* Nakai)^[2]。目前,中华猕猴桃和美味猕猴桃是主要的商业化栽培品种,软枣猕猴桃和毛花猕猴桃也有少量人工栽培,其余均处于野生或半野生状态^[7]。我国丰富的猕猴桃种质资源为猕猴桃育种改良和生物技术研究提供了物质基础^[5,8]。因此,对猕猴桃种质资源的亲缘关系进行研究,将为探讨猕猴桃的起源、进化、分类、育种和资源保护与利用提供科学依据。笔者研究团队对猕猴桃细菌性病害(主要包括溃疡病、花腐病、叶枯病与根癌病)的发生、侵染、抗性机制和育种等方面的研究进展进行了综述,指出猕猴桃抗病育种存在的问题,并对猕猴桃抗病育种的相关研究进行概述,展望了猕猴桃抗病育种的前景,这也体现了猕猴桃种质资源与亲缘关系研究的重要作用^[9]。关于猕猴桃种质资源亲缘关系的研究,国内外学者从不同的层次、不同的方面、不同的角度作了大量的工作并取得了众多成果,主要集中在形态学、孢粉学、同工酶和分子生物学等方面。本文综合国内外文献报道,从多个方面详细阐述了猕猴桃属植物亲缘关系相关研究进展,并提出存在的问题以及对进一步研究与种质创新做出展望。

1 猕猴桃属植物的起源与分布

猕猴桃属植物在我国有着悠久的历史,文字记载已超过2000年,在中国古代的许多古典著作中如《诗经》《尔雅》《山海经》《本草拾遗》《本草纲目》等都有对猕猴桃的诸多记载和描述^[10]。1977年,中国科学院南京地质古生物研究所郭双兴^[4]在广西壮族自

治区田东县考察时发现几块叶片化石,后来经植物分类学家梁畴芬对其鉴定与分析,认为该化石为猕猴桃叶片化石,证明了猕猴桃是一种古老植物,起源于侏罗纪之后第三纪中新世之前。在古代中国,猕猴桃并不作为商品栽培,而多用于其它用途进行栽培,如引种作庭院绿化树种等^[11]。猕猴桃作为商品进行大规模引种开始于最近100年,1904年,新西兰人从中国湖北宜昌引种美味猕猴桃,随后25年成功地培育出世界上最具商业价值的猕猴桃品种‘海沃德’(Hayward),于70年代开始进行大规模商业化栽培,并逐步成为世界各地竞先发展的新兴果树产业^[12]。

猕猴桃属植物的自然分布范围广泛,从赤道(0°)至西伯利亚东部(50°N)均有分布,纵跨泛北极和古热带植物区,该属的绝大多数分类群原产我国,仅有少数的种分布于朝鲜、日本、俄罗斯、锡金、不丹、印度、越南等国家^[3-4]。根据古植物学证据,有学者认为猕猴桃属曾有较广泛的分布,如在欧洲发现一些猕猴桃化石材料,但也有学者不支持这种观点,他们认为那些化石材料为水东哥属,而并不是猕猴桃属^[13-16]。猕猴桃属植物在我国的地理分布的特点是越往南分类群越多越复杂,但邻近的岛屿及亚洲热带地区分类群较少,越往北分类群越少^[3]。猕猴桃在我国的分布主要集中在秦岭以南、横断山脉以东、珠江以北的中国大陆地区,所处纬度为北纬25°到30°之间^[11]。我国猕猴桃主要分布在江西、安徽、湖北、河南、云南、广西等省份,其中云南和广西等省份的分类群和特有分类群最多,而宁夏、青海、新疆和内蒙古等省份因气候寒冷干旱,没有猕猴桃分布,在种类多而分布密集的省份猕猴桃属植物多生长在土壤肥沃疏松的灌木或杂林里,并攀缘在乔木、灌木上,说明该属植物的生境与森林植被有密切的关系^[3,17-18]。

我国是猕猴桃属植物的原生中心,拥有极为丰富的种质资源。根据Li等^[6]最新修订,猕猴桃属植物共有54个种和21个变种,共约75个分类群,其中原产我国的猕猴桃属植物有52个种,另2个种分布在周边国家:尼泊尔的尼泊尔猕猴桃(*A. strigosa* Hook.f & Thoms)和日本的白背叶猕猴桃(*A. hypoleuca* Nakai)^[2]。而原产日本的山梨猕猴桃(*A. rufa* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq.)在我国的台湾也发现有自然分布^[19]。大部分猕猴桃分类群为我国特

有,少数分类群与邻国共有^[3],该属被认为是我国的半特有属。

2 猕猴桃种质资源亲缘关系的研究现状

2.1 猕猴桃种质资源亲缘关系的形态学研究

植物形态学研究就是对植物的枝干、叶、花、果实、种子等外部形态以及显微和解剖结构进行研究。它是一种传统直观的研究方法,对植物的亲缘关系、起源、进化、分类以及品种鉴定等方面的研究具有重要的作用,也是历来科研工作者所常用的研究方法^[20-21]。

猕猴桃的分类与猕猴桃种质资源的起源、进化、亲缘关系等方面是密切相关的。目前,猕猴桃属植物的分类系统以果实和叶表被绒毛的类型、程度以及果实表面的斑点等形态特征为主要依据,并兼顾地理分布等因素,以及结合数量分类和计算机处理等方法^[22-23]。李惠林以猕猴桃属植物表皮毛的宏观形态学特征为主要依据将其分为了4组:斑果组、净果组、糙毛组和星毛组。后来,梁畴芬根据枝条髓部的形态和叶片背面毛背特征将此分类系统进行重新修订,将星毛组分为完全星毛系和不完全星毛系,将净果组分为片髓系和实髓系,就构成了猕猴桃属属下四组四系现行分类体系,并研究认为猕猴桃属净果组是该属最原始的类群^[3,24]。为探讨猕猴桃属的分类系统中存在的组间界限模糊、近缘种之间区分难的问题,李建强等^[25]运用分支分类的方法对猕猴桃属进行了系统发育的分析,认为净果组可以划分为单一类群,建议将猕猴桃属分为斑果群和净果群两大类群,并给予这两大类群亚属一级的分类地位,其中斑果组、糙毛组和星毛组全部分类群归为斑果亚属,净果亚属仅包括净果组。高丽杨等^[26]、龚俊杰^[27]支持净果组为单系类群,并且该组处于较原始的位置,但对于其他三组的分类不予支持,认为其划分不自然,有明显的人为成分。

高致明^[28]对河南猕猴桃属14种及变种进行了叶解剖学观察,研究表明毛可以作为分组的依据以及种的区分性状,如对萼猕猴桃、葛枣猕猴桃都为具单列非腺毛的种,可以区分前者基细胞为圆桶形、后者为长圆柱形;毛基部细胞形状、列数、细胞排列方式相近的种亲缘关系也较近,例如河南猕猴桃和软枣猕猴桃具有较近的亲缘关系,并且两者毛基部细

胞形状、列数也基本相同。陈晓玲等^[23]对11种猕猴桃果实与叶片的性状进行观察,并对其进行形态性状聚类分析。结果表明供试的11种猕猴桃属植物果实和叶片的特征存在着高度的多态性;形态性状聚类将11个种分成9个大类,聚类结果与现行的分类存在一定的差异;猕猴桃野生种与栽培品种之间存在较大差异,各自归成一类;毛花猕猴桃与黄毛猕猴桃亲缘关系较接近,支持了陈晓玲^[29]原来认为的这两种猕猴桃可能起源于同一个祖先种的观点;中华猕猴桃与美味猕猴桃品种间互有交叉,亲缘关系比较密切,这与郑轶琦等^[30]、贾兵等^[31]的观点一致。汤佳乐等^[32]对70份野生毛花猕猴桃果实表型性状、SSR遗传多样性及亲缘关系进行分析,发现毛花猕猴桃在野生状态下其果实表型性状和DNA分子水平平均存在丰富的遗传多样性,并通过聚类分析将供试的野生毛花猕猴桃种质资源划分为3个组:果实圆柱形组、果实椭圆形组以及果实圆形和椭圆形混合组,这与通过SSR分析所得的结果基本一致。钟敏等^[33]对江西省68份野生毛花猕猴桃雄性种质花器表型性状变异进行分析,表明其雄花花器在表型性状存在明显的变异和较高的遗传多样性,表型性状平均变异系数为29.19%,又通过表型聚类分析,可将该68份种质资源分为两大类群。其中造成表型性状差异的主要因素为花粉量、单花雄蕊数、花粉活力、花瓣颜色、花丝颜色、花梗长度等。何子灿等^[34]通过对猕猴桃35个分类群代表植株新鲜叶表皮毛的微形态特征及数量性状的研究,将该属植物的叶表皮毛微形态特征归纳为6个类型。应用Wagner法和UPGMA聚类法对中国猕猴桃属植物进行了分支分析和表征分析。分支分析结果表明:净果组为单系类群,斑果组、糙毛组和星毛组均不构成单系类群,这支持梁畴芬^[24,35]分类系统中关于净果组的划分,但不支持其他3个组。表征分析反映了猕猴桃属分类群间的表征亲缘关系,特别是反映了中华猕猴桃与美味猕猴桃具有较近的亲缘关系,而与硬齿猕猴桃两个变种间的亲缘关系较远。杨清平^[36]为了分析猕猴桃各种群间的亲缘关系以及各性状间的关系和对进化的作用,采用数量分类方法对12个猕猴桃种群(变种)的19个性状进行了聚类方法,Q型聚类结果表明:当D=7.27时,将12种猕猴桃聚类为2类,中华猕猴桃为一类,其它聚为一类;当D=3.75时聚为10类,其中绵毛猕猴桃、糙毛猕猴桃和

两广猕猴桃聚为一类,其他各自成类,而绵毛猕猴桃和糙毛猕猴桃分别是黄毛猕猴桃的变种,其亲缘关系较近。聚类结果基本上与植物学传统分类的结果一致。R型聚类结果表明:在 $D=4.16$ 时,将果实聚为7组。岁立云等^[5]对54份猕猴桃资源进行果实性状变异分析和AFLP遗传多样性及遗传关系分析,结果表明,红肉猕猴桃种质资源在果实性状和DNA分子水平上都存在丰富的变异和较高的遗传多样性水平,通过聚类分析和主坐标分析将54份资源划分为4个组,软枣猕猴桃红肉类型单独聚为一类;中华猕猴桃和美味猕猴桃红肉类型亲缘关系较近并且有按地理来源优先聚类的趋势,说明不同地理来源的资源之间存在一定的遗传分化;对红肉猕猴桃资源进行果实性状和AFLP遗传变异相关性分析,结果发现表型数据和AFLP数据之间存在极显著的相关性。

猕猴桃植物的形态性状和所含活性成分受自身遗传特性和环境的共同作用。植物的形态学特征易受环境条件的影响,在不同生境条件下的营养和生殖性状都会出现差异,因此形态学研究的结果具有很大的误差,同时存在较多的主观因素,分类上易产生分类意见的分歧,因此,仅依靠形态学研究对猕猴桃属植物进行亲缘关系分析无法下定论,所以需要结合其他研究技术对猕猴桃种质资源进行综合分析。

2.2 猕猴桃种质资源亲缘关系的孢粉学研究

孢粉学是形态学的一个分支科学,其主要研究植物孢子和花粉(简称孢粉)的形态、分类及其在各个领域中应用^[8,37]。植物花粉的形态特征受基因型所控制,遗传保守性极强,不受外界条件的影响,并带有大量的信息,在探讨植物起源、演化及亲缘关系上具有重要的价值。花粉的形态特征包括花粉的大小、形状、对称性和极性以及萌发器官的特征等,但主要反映在花粉表面纹饰和花粉壁结构两个方面^[38-40]。早在1989年李洁维等^[41]利用光学显微镜对猕猴桃属23个分类群的花粉形态进行了观察,但由于光学显微镜具有局限性,所以只对其形态特征进行了初步的描述,而并未对花粉的表面纹饰进行详细的表述。后来,相关研究人员应用扫描电子显微镜又陆续对不同种猕猴桃的花粉形态进行观察,发现猕猴桃花粉外壁纹饰具有较大的差异。

康宁等^[42]利用扫描电镜和光学显微镜对猕猴桃

属6种和3变种植物的花粉形态进行了观察和分析,并建立了相应的猕猴桃分种花粉检索表,研究认为该属花粉粒具三孔沟或三拟孔沟,外壁纹饰差异较大,可作为属下分组分类的重要依据。根据花粉外壁纹饰,可将其概括为4种类型:(1)皱块状表面具细条纹;(2)不规则的瘤状纹饰;(3)小沟状或小穿孔状;(4)较规则的瘤状纹饰类型。这一结果也基本上支持张芝玉^[43]认为的猕猴桃属花粉以三拟孔沟为主的观点。同时,康宁等^[42]还认为猕猴桃属的花粉形态的演化趋势为形状是从长球形到近长球形、大小是从大到小、外壁纹饰是从规则瘤状→皱块状→小沟状或穿孔,但观察的种类有限,所以猕猴桃属花粉形态的主要演化趋势还需要进一步研究。祝晨蓀等^[44]对猕猴桃属7种、4变种和1变型植物的花粉形态进行了研究,认为其外壁纹饰可概括为:(1)无规则的皱块纹饰;(2)有规则的颗粒纹饰;(3)细小脑纹状纹饰;(4)粗大皱波状纹饰。同时依据上述4个类型进行分种鉴定,与梁畴芬^[24,35]分类系统中本属属下分组分类结果相一致,为猕猴桃属分类提供了进一步的证据。姜正旺等^[45]应用扫描电镜分别对猕猴桃属植物21种、6变种和4个不同种间杂交 F_1 代植株的花粉形态进行了观察和形态上的描述,经过研究认为猕猴桃属的花粉形状主要以长球形至近球形为主,变异较小,与张芝玉^[43]的报道基本一致,但多数迁地保护物种的花粉粒以三孔沟为主,与张芝玉^[43]的以三拟孔沟为主观点不同,原因可能是花粉样本采集地的环境不一样,以及野外的广泛杂交造成的;发现花粉大小与果实大小存在一定的相关性;花粉粒大小和外壁纹饰的种间差异较大,在斑果组中,硬齿猕猴桃两变种毛叶硬齿猕猴桃、异色猕猴桃花粉外壁纹饰区别较大;中华猕猴桃和美味猕猴桃的花粉粒很类似,只在花粉粒大小和外壁穿孔上有小区别;阔叶猕猴桃和漓江猕猴桃在宏观形态上的差别并不大(叶和花序特征相似),但花粉外壁纹饰差别较大;净果组的梅叶猕猴桃、大籽猕猴桃、黑蕊猕猴桃和葛枣猕猴桃花粉外壁纹饰比较近似,特别是梅叶猕猴桃和大籽猕猴桃在宏观形态上几乎没有差别,但在外壁穿孔上具有细微差异。宁允叶等^[46]对‘红阳’猕猴桃及其变种的花粉进行电镜扫描研究,结果显示‘红阳’猕猴桃与其芽变单株‘86-3’在花粉形态上存在显著差异。王柏青^[47]利用扫描电子显微镜对葛枣猕猴桃、软枣猕猴桃、狗枣猕猴桃3种

东北猕猴桃属植物的花粉形态进行观察,通过对3种花粉的形态特征对比可以得出:花粉粒大小、两端形状及沟内是否具有沟膜种间差别较大,可以作为分种的依据。并认为东北猕猴桃属三种植物之间的亲缘关系较近。钟敏等^[48]对23个野生毛花猕猴桃雄株的花粉粒的形态特征进行观察分析,结果显示毛花猕猴桃雄株花粉都以单粒形式存在,花粉粒外观呈长球形,偶有近超长球形;极面观呈三裂圆形,具3萌发沟,可见1~2条赤道面,等间距分布。聚类分析结果显示,在遗传相似性系数3.41处,可以把23个毛花猕猴桃雄株分为二类,其中大部分基因型聚为一类,因此多数雄株亲缘关系较近。花粉外壁纹饰的演化趋势为:由波纹状向疣状和脑纹状演化。齐秀娟等^[49]利用扫描电镜对3个猕猴桃栽培种的30个品系的花粉粒进行形态观察。结果显示花粉粒外观为长球形或超长球形,极面观均为三裂圆形,可看到3条内陷萌发沟,这些结果与康宁等^[42]、姜正旺等^[45]、钟敏等^[48]的观察结果基本是一致的;表面纹饰存在波纹状、疣状、颗粒状3种类型,其中美味猕猴桃和中华猕猴桃均为波纹状或疣状,软枣猕猴桃3种纹饰均存在。这点支持了中华猕猴桃和美味猕猴桃为遗传近缘种的观点,两个种之间具有极高的遗传相似性。

猕猴桃的花粉的形态特征带有大量的信息,在探讨猕猴桃起源、演化及亲缘关系上具有重要的价值。猕猴桃孢粉学的发展比较快,应用也很广泛,但起步较晚,研究时间也较短,对于猕猴桃的分类一直存在一些问题或者争议。在应用孢粉学方法对猕猴桃进行种质鉴定分类时,要注意猕猴桃植物花粉形态不仅在种间具有较大的差异,而且在相同种内的某些性状方面也存在较大差异,在研究方法、样品处理等方面也存在着一些局限性,因此必须结合形态学、生物化学、细胞学、分子生物学等其他指标进行综合考察。

2.3 猕猴桃种质资源亲缘关系的细胞学研究

细胞学研究的主要内容包括染色体数目观察、核型分析、减数分裂的行为分析、带型分析等。不同的物种之间都有其独特的遗传信息,其染色体的数量和结构特征都具有一定的差异,植物属间、种间,甚至种内,其染色体也常有不同程度的分化^[21]。在今天的基因组时代,当人们完成基因组测序后,最终还要回到染色体上进行基因定位和作图^[50]。染色体

是把细胞与分子联系起来的重要桥梁,因此,利用细胞学方法对了解植物亲缘关系、杂交育种以及植物分类等研究具有较好的指导意义。

朱道圩^[51]在观察中华猕猴桃原变种减数分裂过程中,发现它的染色体数目是 $2n=58$,与国外报道有明显区别;后来,又通过实验观察发现中华猕猴桃软毛变种的体细胞染色体数是58,而硬毛变种的染色体数大约116,推测硬毛变种是软毛变种的四倍体^[52]。邓秀新等^[53]报道了我国4个种的猕猴桃染色体数目,其中阔叶猕猴桃为二倍体($2n=2x=58$);软枣猕猴桃为四倍体($2n=4x=116$);毛花猕猴桃和中华猕猴桃软毛变种均为二倍体,这与前人的观察结果相同。熊治廷等^[54]报道了中华猕猴桃10个株系的染色体数目均为 $2n=4x=116$,为四倍体。Kataoka等^[55]对日本各州县的127份资源的染色体倍性、叶片及果实性状进行了调查,发现软枣猕猴桃多为二倍体、四倍体和六倍体,少数为七倍体和八倍体。曾华等^[56]通过研究发现,中华猕猴桃存在二倍体和四倍体,美味猕猴桃存在四倍体、五倍体和六倍体;猕猴桃倍性分布与地理位置有一定关系。Atkinson等^[57]发现六倍体猕猴桃为异源多倍体,并起源于二倍体种。张芝玉^[58]从已报道的各种染色体数目讨论了本属的基数问题,认为 $x=29$ 应该是其基数或其基数之一。姚家龙等^[59]对猕猴桃属植物中的5个种和变种进行了染色体数目观察,发现葛枣猕猴桃、四萼猕猴桃、异色猕猴桃和红茎猕猴桃为二倍体($2n=2x=58$);大籽猕猴桃为四倍体($2n=4x=116$),进一步证实“29”是猕猴桃属植物染色体的一个基数。何子灿等^[60]报道了猕猴桃属6种1变种体细胞染色体数目,表明湖北猕猴桃、浙江猕猴桃、黄毛猕猴桃为二倍体, $2n=2x=58$;大花猕猴桃为四倍体, $2n=4x=116$;绿果猕猴桃(美味猕猴桃1个变种)为四倍体,染色体数目 $2n=4x=116$,并再次证实 $x=29$ 应是本属染色体数目的基数。王发明等^[61]对猕猴桃属十个种的染色体倍性鉴定,结果表明这10个种类猕猴桃的染色体倍性均为二倍体($2n=2x=58$)。Mertten等^[62]对中华猕猴桃($2x, 4x$)与美味猕猴桃($6x$)减数分裂过程中染色体配对特征进行了分析,探讨了同源与异源多倍体在染色体配对偏向性或随机性及其在物种遗传与进化方面的意义。

关于猕猴桃属植物染色体基数的研究,目前认为其染色体基数为29,但有学者通过微卫星研究发

现在猕猴桃中有许多位点可以扩增出两个不同位点,显示猕猴桃染色体可能发生了复制^[63-64]。早期的研究认为猕猴桃的29条染色体可能是来源于基数为14或15的祖先种,并且认为至少发生一次非整倍体化,再发生二倍体化从而形成29条染色体^[65],Shi等^[66]对猕猴桃属及所在的杜鹃目的近缘科属的EST序列(表达序列标签)进行拼接,同时对其进行分子进化和基因组学的分析,认为在猕猴桃属植物中至少发生两次古多倍化事件,猕猴桃属的古多倍化现象,同含有较多染色体的被子植物相似^[67]。因此对于猕猴桃属植物的染色体起源仍然有待于利用遗传学手段进一步研究与证实。

染色体研究具有实验条件相对简单,得出结果快等优点。目前,猕猴桃属植物细胞学研究主要集中在染色体数目检测与多倍体减数分裂过程中染色体联会等研究,而关于猕猴桃属植物染色体核型分析、带型分析等的研究较少。染色体核型分析、带型分析可以为细胞遗传分类、物种间亲缘关系以及染色体数目和结构变异的研究提供重要依据。所以在探讨猕猴桃近缘种或品种亲缘关系的研究中,要加强对这些方面的研究。

2.4 猕猴桃种质资源亲缘关系的生化分析

同工酶是指具有异同的分子结构,但可催化相同或相似底物发生反应的一类酶蛋白分子,它是由基因编码的,不受环境条件影响,并能直接反映物种的遗传特性。物种在进化过程中,受基因重组和突变的影响,不同生物的不同基因组会反映在同工酶谱上,构成同工酶谱的种属专一性^[68]。同工酶作为遗传标记在研究植物进化分类、品种鉴定、雌雄株鉴别、亲缘关系及遗传多样性等方面得到了广泛应用^[69]。几乎所有果树种类的树种都有涉及同工酶研究^[70]。而且同工酶技术具有易操作、成本低以及准确性高等特点^[71]。但目前,应用同工酶技术在猕猴桃种质资源亲缘关系研究中的相关报道还较少。

吴少华等^[72]以中华猕猴桃、美味猕猴桃、粗籽猕猴桃为试材,对其主要器官中的超氧化物歧化酶(SOD)进行分析,发现不同种之间叶片、果肉的SOD酶谱有明显差异,SOD酶谱可作为亲缘关系的鉴定依据;中华猕猴桃和美味猕猴桃具有相近的亲缘关系,器官间SOD酶谱也相近,并且形态结构也较相近,可能来自于同一个起源原始种,而粗籽猕猴桃与前二者明显不一样,酶谱差异较大,亲缘关系较

远。Testolin等^[73]利用淀粉凝胶电泳技术对猕猴桃属20种近500株植物中8个酶系统内的15个同工酶位点进行遗传多样性研究,共检测到82个同工酶等位基因,表明了猕猴桃种间或种内存在高度的同工酶遗传多样性。其中,美味猕猴桃($2n=6x$)和中华猕猴桃($2n=2x$)共享40个等位基因中34个,并且被认为亲缘关系较密切。丁士林等^[74]用聚丙烯酰胺凝胶电泳方法对美味猕猴桃与中华猕猴桃叶片的过氧化物同工酶进行测定,根据分析的酶谱特征结果,发现它们具有共同的酶带,也说明了美味猕猴桃与中华猕猴桃亲缘关系较近,这一结果与吴少华等通过SOD分析的结果基本一致。陈万秋等^[75]采用不连续聚丙烯酰胺凝胶垂直平板电泳技术,对中华猕猴桃10个品种的酯酶同工酶和过氧化物酶同工酶进行了分析,结果表明中华猕猴桃种内具有较高水平的遗传多样性,多态位点比率 $P>75\%$;对品种的遗传一致度进行地不加权平均聚类分析,在 $I=0.7947$ 处10个品种全部聚为一类,显示了中华猕猴桃种内品种间亲缘关系较近。姚小洪等^[76]用聚丙烯酰胺凝胶电泳技术对江西猕猴桃属32种或变种中POD同工酶酶系统进行检测,认为江西猕猴桃种或变种之间相似系数的差异很大,因此说明其基因交流和分化途径非常复杂。利用模糊聚类分析将江西猕猴桃属植物分为4类,这与传统的分类方式并不一致,除净果组构成单系类群外,其余种或变种相互混杂,革叶猕猴桃单独聚一类,而与其他种的亲缘关系较远;清风藤猕猴桃、长叶猕猴桃与星毛组的成员聚在一起;阔叶猕猴桃和江西猕猴桃与斑果组的几个种聚在一起;糙毛组的两个种未能聚在一起;从中可以发现江西猕猴桃属植物按POD同工酶的分类与形态学分类存在差异。因此利用POD同工酶来研究猕猴桃属植物的种间亲缘关系和进行初步分类具有一定的价值。黄艳芳等^[77]采用聚丙烯酰胺梯度凝胶垂直平板电泳技术对猕猴桃17个品种的酯酶同工酶和过氧化物酶同工酶进行分析,结果发现‘金魁’和‘朝霞三号’酯酶同工酶酶带十分相似,而‘通山五号’‘帮增一号’‘武植二号’和‘武植三号’酯酶同工酶酶带也十分相似,初步认为它们亲缘关系较近;‘武植雄株’与‘朝霞三号’过氧化物酶同工酶酶带十分相似,初步认为它们亲缘关系较近。陈晓玲等^[78]测定了猕猴桃6个品种的雌雄株过氧化物酶及酯酶同工酶的酶谱,发现同一个品种雌雄株之间虽有共同酶带,但其

酶带数目、宽窄、深浅不相同,说明雌雄株之间既有亲缘关系又有遗传差异。

虽然在猕猴桃种质资源的研究中同工酶发挥了很大的作用,但是它还存在着局限性。同工酶易受组织器官发育阶段的影响,而且同一种类或品种的不同器官同工酶酶谱表现也存在差异。因此,植物的遗传组成特征不能被完全反映。猕猴桃属植物在遗传上具有复杂性,若只根据酶谱来分辨种或变种、变型的界限存在很大难度,所以分类依据仅能作为参考。同工酶还存在可供分析的酶种有限和信息量不足的问题。此外,生理和人为等因素也会对凝胶上的酶谱造成影响。因此,利用同工酶对猕猴桃种质资源进行研究时,要加深纵向和横向的研究,考虑到同工酶的表达与植物组织器官发育阶段特异性密切相关,以及结合形态学、细胞学等研究技术进行综合分析。

2.5 DNA分子标记

DNA分子标记(DNA molecular markers)指可遗传并可检测的DNA序列,以个体间遗传物质核苷酸序列变异为基础,直接反映了DNA水平的遗传变异和遗传多态性^[79]。最近十几年来,DNA分子标记技术得到了飞速发展,根据所采用的分子生物学技术可分为:基于Southern杂交的DNA分子标记(RFLP等),基于PCR技术的DNA分子标记(RAPD、AFLP、SSR、ISSR等),基于测序和DNA芯片技术的分子标记技术(SNP等)。此外,还有近些年发展起来的以DNA序列为检测对象的DNA条形码(DNA barcoding)技术^[21,80]。猕猴桃研究中应用比较多的分子标记主要有:RAPD, AFLP, SRAP, RFLP, SSR和ISSR等。目前DNA分子标记技术多用于猕猴桃的系谱分析、性别和品种(系)鉴定,并且在染色体起源分析、遗传多样性以及细胞器DNA遗传性研究等方面应用也较广泛^[79,81]。猕猴桃在我国分布范围较广,种类较多,利用分子标记对猕猴桃进行亲缘关系研究具有重要意义。

赵成日^[82]利用RAPD分子标记技术对长白山地区24个野生软枣猕猴桃种质资源进行检测,结果显示24个野生软枣猕猴桃种质资源之间遗传距离为0.02~0.58,并具有同一地理区域聚类趋势,且不同地理区域间存在较高的遗传多样性。这一结果与邹游等^[83]研究得出的猕猴桃品种间遗传距离与地理分布有一定关系的结果相一致。王丹丹等^[84]通过建立

适合软枣猕猴桃的EST-SSR反应体系对25份软枣猕猴桃进行遗传关系分析,在遗传相似系数0.69处,25份种质资源分为2支,基本上是红肉和绿肉软枣猕猴桃各分1支。王丹丹等^[85]又采用对叶片直接进行PCR扩增的方法,构建了现有软枣猕猴桃种质的DNA指纹数字图谱和EST-SSR指纹模式图谱数据库,对来自不同的国家的42个软枣猕猴桃品种进行分子鉴别、亲缘关系和遗传多样性分析。利用21对引物扩增共检测到132个等位位点,包括122个多态性位点;聚类分析表明在遗传距离0.64处42个品种被分为一类,在遗传距离0.64处可将所有品种分为4类,这4类群基本上是以品种性状和国别进行的类别划分。张安世等^[86-88]分别应用SCoT、ISSR和SRAP标记技术对中华猕猴桃、美味猕猴桃、软枣猕猴桃和毛花猕猴桃进行遗传多样性和亲缘关系分析,结果表明供试的猕猴桃品种都具有较丰富的遗传多样性,测得的样本间GS值基本一致在0.529 7~0.965 0,供试品种(系)间存在较大的遗传差异,聚类结果显示美味猕猴桃和中华猕猴桃并未完全各自聚类,出现了少数品种(系)的互插现象,验证了前人的观点:美味猕猴桃作为中华猕猴桃变种,它们之间具有极近的亲缘关系,但关于中华猕猴桃和美味猕猴桃是不是一个种还存在一定争论^[11,27,30,89-92];毛花猕猴桃的部分品种(系)未聚为一类;软枣猕猴桃品种(系)均聚为一类。聚类结果与猕猴桃传统分类基本一致。张慧等^[93]运用AFLP技术分析了33份猕猴桃种质资源的遗传多样性和亲缘关系,结果显示,23对AFLP引物共扩增出683条带,其中多态性条带622条。UPGMA聚类谱系图分析显示,33份种质资源之间的相似系数在0.51~0.95之间,遗传差异性显著。在相似系数0.70的水平上可以将33份种质分为3个类群,I类为中华猕猴桃和美味猕猴桃,II类为阔叶猕猴桃,III类为对萼猕猴桃。阔叶猕猴桃与中华猕猴桃和美味猕猴桃的相似系数较小,亲缘关系较远,而对萼猕猴桃与前两者的相似系数最小,亲缘关系最远,与徐小彪^[94]的研究结果相似。刘娟等^[95]利用ISSR分子标记对雄性猕猴桃16个材料进行亲缘关系分析,发现同属于星毛组的中华、美味、阔叶以及毛花与净果组的魁绿、四萼亲缘关系较远。中华猕猴桃种内各品种亲缘关系较近,而美味猕猴桃种内各品种也表现出较近的亲缘关系。井赵斌等^[96]利用优化的SRAP体系对32份猕猴桃品种资

源进行遗传多样性和亲缘关系分析,结果表明14条引物共扩增出275个多态性位点,多态性百分率为100%;在遗传相似系数0.73水平处,供试材料可区分为4组,聚类结果表明中华猕猴桃与美味猕猴桃有着非常近的亲缘关系,与前人研究结果一致;毛花猕猴桃与中华猕猴桃之间的亲缘关系较远,而关于毛花猕猴桃与中华猕猴桃的关系存在争议^[91];黑蕊猕猴桃与美味猕猴桃之间亲缘关系可能较近。秦小波和高继海^[97]采用优化的AFLP体系,对西南地区的10种猕猴桃50个样本进行遗传多样性分析,结果表明种内和种间的聚类关系明显,在相似系数0.56的水平上,猕猴桃按照组系关系分为3大类,即星毛组(*sect. Stellatae*)猕猴桃聚为一大类,斑果组(*sect. Maculatae*)和净果组(*sect. Leiocarpae*)的聚类关系有交叉,表现在狗枣猕猴桃的AK-1与毛被猕猴桃的AVR-4聚类关系接近,而净果组的四萼猕猴桃(AT-1和AT-2)与其他种的遗传距离最远,这与张田等^[98]的研究结果相一致。同属净果组的紫果猕猴桃(AA-4)与狗枣猕猴桃(AK)有着的较近的亲缘关系。

此外,研究者还对猕猴桃的cpDNA和mtDNA进行分析。对于绝大多数被子植物类群而言,叶绿体和线粒体均为母系遗传。然而经研究表明猕猴桃属植物的cpDNA具有严格的父系遗传,mtDNA具有严格的母系遗传^[99-101]。这种罕见的遗传方式在一定程度上使猕猴桃属植物间亲缘关系变得更为复杂。由于cpDNA和mtDNA是细胞质遗传,所以进化速率较快。因此对cpDNA和mtDNA进行分析,可以从不同角度便捷准确地获取一些遗传信息,从而对猕猴桃种质资源进化和亲缘关系展开研究。王国等^[102]测定了猕猴桃属46种共70个样品的cpDNA trnL-F和mtDNA nad1BC intron II的序列。分析结果显示,净果组为并系,位于该属基础位置,但葛枣猕猴桃在该组中处于相对进化的位置,不支持将其作为该属最原始种类的观点,其它3个组共同构成一个单系,每个组均为复系,不支持经典分类对组系的划分。绿果猕猴桃应为中华猕猴桃与美味猕猴桃的天然杂交种,这与李瑞高等^[103]推测的结果相同,然而李健仔等^[104]绿对绿果猕猴桃cpDNA进行PCR-RFLP分析,排除中华和美味为其亲本的可能性,认为绿果应为中华或美味的一个变种。日本特有种山梨猕猴桃与长叶猕猴桃及中华猕猴桃复合体位于同一分支,支持同工酶分析和形态分析的结果,

即应将此种排除于净果组之外。原星毛组的一些种类应分别与中华猕猴桃、美味猕猴桃、毛花猕猴桃等种类合并。高丽杨等^[20]基于对cpDNA trnT-trnL和trnL-trnF序列的分析表明,繁花猕猴桃和长叶猕猴桃遗传关系较近,且与浙江猕猴桃有一定关系。金花猕猴桃、柱果猕猴桃和革叶猕猴桃同为斑果组且聚为一类,可能三者拥有共同的起源。异色猕猴桃和京梨猕猴桃作为硬齿猕猴桃的变种并未与硬齿猕猴桃聚为一类而是单独聚为一类说明二者变异较为明显。‘红阳’猕猴桃作为中华猕猴桃的变种与软枣猕猴桃聚为一类,可能有共同的父系祖先或软枣猕猴桃为‘红阳’猕猴桃的父系亲本。阔叶猕猴桃和毛花猕猴桃共祖效应较低,根据前人研究二者早期可能有共系父祖。张田等^[98]采用8对cpSSR引物对猕猴桃属(*Actinidia*)7个物种进行分析,发现中华/美味猕猴桃复合体近缘种间存在明显的共祖多态性和杂交渐渗现象,近缘种植株分布的交错程度以及是否存在亚居群结构对杂交渐渗存在着重要影响。亲缘关系较远的物种间杂交渐渗事件稀少,但存在个别同塑事件。

在猕猴桃属植物分类和亲缘关系研究中,DNA分子标记与以上几种分析方法相比具有显著的优越性,如稳定性好、分辨率高、多态性强和效率高等。但在应用层面上,目前各种分子标记技术之间也各有缺陷,如费用高,稳定性和自动化程度还不够高,有些标记具有群体局限性^[79]。到目前为止,虽然国内外学者采用不同的分子标记技术对猕猴桃属植物进行了大量的研究,但多用于猕猴桃种质资源的遗传多样性和种质鉴定,在种质资源亲缘关系分析及起源进化研究方面尚显薄弱。而且有许多新型分子标记技术还未应用于猕猴桃种质的标记研究;因此,在今后的研究中要加强对猕猴桃种质亲缘关系的研究力度,并开发更多的分子标记技术。

3 问题与展望

综上所述,中国是猕猴桃属植物的原生中心及分布中心,拥有极为丰富的种质资源。研究人员通过对猕猴桃叶片化石进行鉴定与分析,证明了猕猴桃是一种古老植物,起源于侏罗纪之后第三纪中新世之前。据我国文字记载已有2 000余年的历史,并且在我国分布非常广泛,除了宁夏、青海、新疆和内蒙古外,中国各地均有分布。国内外学者分别从形

态学、孢粉学、细胞学、生化分析到DNA分子标记对猕猴桃种质资源亲缘关系进行的研究,由宏观形态水平到微观分子水平逐层深入,这些研究方法各有优劣,总体看来,猕猴桃属植物亲缘关系的研究取得了很大的进展,特别是近几年来各种分子标记的不断改进和互相弥补,使得对亲缘关系的研究和分析更加准确、可靠。但是目前猕猴桃种质资源亲缘关系的研究仍存在很多亟待解决的问题:(1)猕猴桃的分类还是以形态指标主要依据,分类结果存在很多争议;(2)各学者对猕猴桃种质资源亲缘关系的研究仍存在分歧,种间和种内亲缘关系需进行深入研究;(3)猕猴桃属植物染色体倍性变异广泛,染色体基数起源仍需要进一步证实。(4)猕猴桃种质资源研究大都仅限于中华猕猴桃与美味猕猴桃这两个主要栽培品种,许多广泛分布的野生猕猴桃资源仍然有待于通过利用多种手段进一步研究;(5)猕猴桃属存在复杂的杂交物种形成与网状进化格局,系统发育关系一直未有定论;(6)目前已采用多种方法对猕猴桃种质资源亲缘关系进行研究,但仍存在较大分歧,因此,需要进一步深入探讨。

综合分析国内外利用各类方法与手段开展猕猴桃种质资源研究进展,多角度、多方法、多层次相结合具有重要的优势,尤其是DNA分子标记技术的飞速发展及其在植物种质资源研究中的应用,取得了更多重要的成果,与其他遗传标记方法相比,DNA分子标记具有显著的优越性。在今后猕猴桃种质资源研究中,在进一步利用DNA分子标记的优势基础上,从以下多个方面开展猕猴桃属植物亲缘关系研究将具有非常广阔的前景:第一,加强开发更多的功能性分子标记应用于猕猴桃种植资源亲缘关系重建等方面的研究;第二,加强猕猴桃野生种和半野生种资源的收集与分子评价,从中充分地挖掘和利用其宝贵的遗传信息;第三,构建高密度分子遗传图谱,寻找与重要目标性状紧密连锁的分子标记;第四,建立种、品种/系、突变体或杂种的标准DNA指纹图谱以保护品种和提高种苗纯度;第五,应促进传统研究方法与分子标记方法相结合以提高研究效率。

随着研究方法的不断创新及研究内容的不断深入,猕猴桃属植物种质资源研究尤其是亲缘关系研究必将取得更多的成果,对于我国丰富的猕猴桃种质资源的合理利用尤其是大量优异野生或半野生资源的开发利用以及猕猴桃新品种选育与产业发展等

具有非常重要的科学意义与应用价值。

参考文献 References:

- [1] VARKONYIGASIC E, LOUGH R H, MOSS S M, WU R, HEL-LENS R P. Kiwifruit floral gene APETALA2 is alternatively spliced, and accumulates in aberrant indeterminate flowers, in the absence of miR172[J]. *Plant Molecular Biology*, 2012, 78(4-5): 417-429.
- [2] 黄宏文. 猕猴桃驯化改良百年启示及天然居群遗传渐渗的基因发掘[J]. *植物学报*, 2009, 44(2): 127-142.
HUANG Hongwen. History of 100 years of domestication and improvement of kiwifruit and gene discovery from genetic introgressed populations in the wild [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2009, 44 (2): 127-142.
- [3] 梁畴芬. 论猕猴桃属植物的分布[J]. *广西植物*, 1983, 3(4): 3-22.
LIANG Choufen. On the distribution of *Actinidias* [J]. *Guihaia*, 1983, 3(4): 3-22.
- [4] 崔致学. 中国猕猴桃[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1993: 12-54.
CUI Zhixue. *Chinese Actinidia*[M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1993: 12-54.
- [5] 岁立云, 刘义飞, 黄宏文. 红肉猕猴桃种质资源果实性状及 AFLP 遗传多样性分析[J]. *园艺学报*, 2013, 40(5): 859-868.
SUI Liyun, LIU Yifei, HUANG Hongwen. Genetic diversity of red-fleshed kiwifruit germplasm based on fruit traits and AFLP markers [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013, 40(5): 859-868.
- [6] LI J, LI X, SOEJARTO D. Actinidiaceae [J]. *Flora of China*, 2007, 12: 334-360.
- [7] 黄宏文. 中国猕猴桃种质资源[M]. 北京: 中国林业出版社, 2013: 5-21.
HUANG Hongwen. Chinese kiwifruit germplasm resources [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2013: 5-21.
- [8] 王富荣, 赵剑波, 佟兆国, 章镇. 桃种质资源亲缘关系的研究进展[J]. *植物遗传资源学报*, 2006, 7(1): 118-122.
WANG Furong, ZHAO Jianbo, TONG Zhaoguo, ZHANG Zhen. Research advances on the genetic relationship of peach germplasm resources [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2006, 7 (1): 118-122.
- [9] 张弛, 梁国鲁, 侯志鹏, 李晓林, 何桥, 向素琼, 汪卫星, 郭启高. 猕猴桃细菌性病害的发生及抗性研究进展[J]. *南方农业*, 2011, 5(2): 33-36.
ZHANG Chi, LIANG Guolu, HOU Zhipeng, LI Xiaolin, HE Qiao, XIANG Suqiong, WANG Weixing, GUO Qigao. Advances on the research of bacterial disease and resistance in kiwifruit [J]. *South China Agriculture*, 2011, 5(2): 33-36.
- [10] 徐小彪, 张秋明. 中国猕猴桃种质资源的研究与利用[J]. *植物学通报*, 2003(6): 648-655.
XU Xiaobiao, ZHANG Qiuming. Researches and utilizations of germplasm resource of kiwifruit in China [J]. *Bulletin of Bota-*

- ny, 2003(6):648-655.
- [11] 徐宏化. 奇异水果猕猴桃:起源,栽培和应用[J]. 分子植物育种, 2017, 15:1-6.
XU Honghua. The wondrous kiwifruit: origin, cultivation and utilization [J]. Molecular Plant Breeding, 2017, 15:1-6.
- [12] 黄宏文. 猕猴桃研究进展[M]. 北京:科学出版社, 2005:13-68.
HUANG Hongwen. Research progress on kiwifruit [M]. Beijing: Science Press, 2005:13-68.
- [13] CHANDLER M E J. The Upper Eocene Flora of Hants [J]. Monograph of the Palaeontographical Society, 1926, 78:33-52.
- [14] VALEN R B L V. Animals and plants of the cenozoic era. Some aspects of the faunal and floral history of the last Sixty million years by Ronald Pearson [J]. The Quarterly Review of Biology, 1966, 41(4):416.
- [15] HUNTER G E. Revision of Mexican and central American saurauia (*Dilleniaceae*) [J]. Annals of the Missouri Botanical Garden, 1966, 53(1):47-89.
- [16] SOEJARTO D D. Revision of south American saurauia (*Actinidiaceae*) [J]. Fieldiana. Botany N.S., 1980, 2: 1-141.
- [17] 赵运林, 刘享平. 湖南猕猴桃属植物地理分布及其区系特点研究[J]. 广西植物, 1996(1):9-16.
ZHAO Yunlin, LIU Hengping. Study on the geographical distribution and floristic characteristics of the genus *Actinidis* Lindl. from Hunan [J]. Guihaia, 1996(1):9-16.
- [18] 陈义挺, 王卫, 陈婷, 胡薇, 陈小明, 黄新忠. 猕猴桃分子生物学研究进展[J]. 亚热带农业研究, 2012, 8(2):131-137.
CHEN Yiting, WANG Wei, CHEN Ting, HU Wei, CHEN Xiaoming, HUANG Xinzong. Research advance of *Actinidia chinensis* molecular biology [J]. Subtropical Agriculture Research, 2012, 8(2):131-137.
- [19] LU F Y, PENG R J. Actinidiaceae. Flora of Taiwan [M]. 2nd ed. Taipei: Modern Relations Press, 2003: 656-661.
- [20] 曲泽洲, 孙云蔚. 果树种类论[M]. 北京:农业出版社, 1990:24-79.
QU Zezhou, SUN Yunwei. Theory of fruit species [M]. Beijing: Agricultural Publishing House, 1990:24-79.
- [21] 朱利利. 印楝属植物亲缘关系分析[D]. 北京:中国林业科学研究院, 2016.
ZHU Lili. Analysis of genetic relationship among *Azadirachta* [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2016.
- [22] HUANG H, LI J, LANG P, WANG S. Systematic relationships in *Actinidia* as revealed by cluster analysis of digitized morphological descriptors [J]. Acta Horticulturae, 1999, 498 (498):71-78.
- [23] 陈晓玲, 梁红, 谢振文, 刘胜洪. 11 种猕猴桃果实和叶片性状的聚类分析[J]. 安徽农业科学, 2008, 36 (35):15408-15410.
CHEN Xiaoling, LIANG Hong, XIE Zhenwen, LIU Shenghong. Cluster analysis of fruit and leaf characters from 11 species of *Actinidia* [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2008, 36 (35): 15408- 15410.
- [24] 梁畴芬. 中国猕猴桃属分类志要[J]. 广西植物, 1980(1):30-45.
LIANG Choufen. Chinese kiwifruit classification [J]. Guihaia, 1980(1):30-45.
- [25] 徐小彪, 张秋明. 中国猕猴桃种质资源的研究与利用[J]. 植物学通报, 2003, 20(6):648-655.
XU Xiaobiao, ZHANG Qiuming. Researches and utilizations of germplasm resource of kiwifruit in China [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2003, 20(6):648-655.
- [26] 高丽杨, 夏惠, 谢玥, 沈妍秋, 王秀, 梁东. 基于 cpDNA 序列的猕猴桃种质资源多态性分析[J]. 分子植物育种, 2017, 15(9): 3751-3758.
GAO Liyang, XIA Hui, XIE Yue, SHEN Yanqiu, WANG Xiu, LIANG Dong. Molecular polymorphic analyses for the germplasm of *Actinidia* based on cpDNA [J]. Molecular Plant Breeding, 2017, 15(9): 3751-3758.
- [27] 龚俊杰. 猕猴桃属植物 AFLP 分析及其系统发育关系的研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2003.
GONG Junjie. Phylogenetic relationships among taxa of the genus *Actinidia* based on AFLP marks [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2003.
- [28] 高致明. 河南猕猴桃属叶的解剖学研究[J]. 广西植物, 1988(2): 153-164.
GAO Zhiming. Anatomical studies of the main vegetative organs in the *Actinidia* of Henan [J]. Guihaia, 1988(2):153-164.
- [29] 陈晓玲. 广东和平猕猴桃遗传多样性研究[D]. 长沙:湖南农业大学, 2004.
CHEN Xiaoling. Genetic diversity of *Actinidia* in Heping County Of Guangdong Province [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2004.
- [30] 郑轶琦, 李作洲, 黄宏文. 猕猴桃品种 SSR 分析的初步研究[J]. 武汉植物学研究, 2003(5):444-448.
ZHENG Yiqi, LI Zuo Zhou, HUANG Hongwen. Preliminary study on SSR analysis in kiwifruit cultivars [J]. Plant Science Journal, 2003(5):444-448.
- [31] 贾兵, 朱立武, 余兴, 陆丽娟, 王艳芳. 猕猴桃种质资源 RAPD 分析[J]. 安徽农业大学学报, 2005(3):381-384.
JIA Bing, ZHU Liwu, YU Xing, LU Lijuan, WANG Yanfang. RAPD analysis on germplasm resources in genera *Actinidia* [J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2005(3):381-384.
- [32] 汤佳乐, 黄春辉, 吴寒, 郎彬彬, 曲雪艳, 徐小彪. 野生毛花猕猴桃果实表型性状及 SSR 遗传多样性分析[J]. 园艺学报, 2014, 41(6): 1198-1206.
TANG Jiale, HUANG Chunhui, WU Han, LANG Binbin, QU Xueyan, XU Xiaobiao. Genetic diversity of wild *Actinidia eriantha* germplasm based on fruit traits and SSR markers [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2014, 41(6):1198-1206.
- [33] 钟敏, 廖光联, 李章云, 邹梁峰, 黄清, 陈璐, 黄春辉, 陶俊杰, 朱博, 徐小彪. 野生毛花猕猴桃雄花花器性状及 SSR 遗传多样性研究[J]. 果树学报, 2018, 35(6): 658-667.

- ZHONG Min, LIAO Guanglian, LI Zhangyun, ZOU Liangfeng, HUANG Qing, CHEN Lu, HUANG Chunhui, TAO Junjie, ZHU Bo, XU Xiaobiao. Genetic diversity of wild male kiwifruit (*Actinidia eriantha* Benth) germplasm based on SSR and morphological markers[J]. Journal of Fruit Science, 2018, 35(6): 658-667.
- [34] 何子灿, 钟扬, 刘洪涛, 唐先华, 叶力, 黄德世, 徐立铭. 中国猕猴桃属植物叶表皮毛微形态特征及数量分类分析[J]. 植物分类学报, 2000(2):121-136+201-203.
- HE Zican, ZHONG Yang, LIU Hongtao, TANG Xianhua, YE Li, HUANG Deshi, XU Liming. Quantitative taxonomic analyses of *Actinidia* (Actinidiaceae) in China based on micromorphological characters of foliar trichomes [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2000(2):121-136+201-203.
- [35] 梁畴芬. 猕猴桃科·中国植物志[M]. 北京:科学出版社, 1984, 49(2):195-301.
- LIANG Choufen. Actinidiaceae·Flora of China[M]. Beijing: Science Press, 1984, 49(2):195-301.
- [36] 杨清平. 猕猴桃种类数量分类研究[J]. 南方园艺, 2002(2): 6-7.
- YANG Qingping. Classification research on number of kiwi species [J]. Southern Horticulture, 2002 (2): 6-7.
- [37] 武晓晓, 唐艳, 邓崇岭. 柑桔孢粉学研究进展[J]. 中国南方果树, 2017, 46(5): 148-153.
- WU Xiaoxiao, TANG Yan, DENG Chongling. Advances in research on citrus palynology [J]. South China Fruits, 2017, 46(5): 148-153.
- [38] BHARADWAJ D C. Handbook of palynology [J]. Marine Geology, 1971, 10.
- [39] 汪祖华, 周建涛. 桃种质的亲缘演化关系研究:花粉形态分析[J]. 园艺学报, 1990(3):161-168.
- WANG Zuhua, ZHOU Jiantao. POLLEN MORPHOLOGY OF PEACH GERMPLASM[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1990(3): 161-168.
- [40] 王开发, 王宪曾. 孢粉学概论[M]. 北京:北京大学出版社, 1983:11-45.
- WANG Kaifa, WANG Xianzeng. Palynology conspectus [M]. Beijing: Peking University Press, 1983: 11-45.
- [41] 李洁维, 李瑞高, 梁木源, 庞程. 猕猴桃属花粉形态研究简报[J]. 广西植物, 1989(4): 335-339.
- LI Jiewei, LI Ruigao, LIANG Muyuan, PANG Cheng. Studies on the pollen morphology of the *Actinidia* [J]. Guihaia, 1989(04): 335-339.
- [42] 康宁, 王圣梅, 黄仁煌, 武显维. 猕猴桃属 9 种植物的花粉形态研究[J]. 武汉植物学研究, 1993, 11(2):111-116.
- KANG Ning, WANG Shengmei, HUANG Renhuang, WU Xianwei. Studies on the pollen morphology of nine species of genus *Actinidia*[J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 1993, 11(2): 111-116.
- [43] 张芝玉. 猕猴桃科的花粉形态及其系统位置的探讨[J]. 中国科学院大学学报, 1987, 25(1): 9-23.
- ZHANG Zhiyu. A study on the pollen morphology of Actinidiaceae and its systematic position [J]. Journal of University of Chinese Academy of Sciences, 1987, 25(1):9-23.
- [44] 祝晨蓀, 徐国钧, 徐珞珊, 李萍. 猕猴桃属 12 种植物花粉形态研究[J]. 中国药科大学学报, 1995(3): 139-143.
- ZHU Chenchen, XU Guojun, XU Luoshan, LI Ping. Studies on the pollen morphology of twelve species of *Actinidia* [J]. Journal of China Pharmaceutical University, 1995(3):139-143.
- [45] 姜正旺, 王圣梅, 张忠慧, 黄宏文. 猕猴桃属花粉形态及其系统学意义[J]. 植物分类学报, 2004(3):245-260.
- JIANG Zhengwang, WANG Shengmei, ZHANG Zhonghui, HUANG Hongwen. Pollen morphology of *Actinidia* and its systematic significance [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2004(3): 245-260.
- [46] 宁允叶, 熊庆娥, 曾伟光. ‘红阳’猕猴桃全红型芽变(86-3)的果实品质及花粉形态研究[J]. 园艺学报, 2005(3):486-488.
- NING Yunye, XIONG Qing'e, ZENG Weiguang. Studies on fruit quality and pollen morphology of red Flesh sport from ‘Red Sun’ kiwifruit [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2005(3):486-488.
- [47] 王柏青. 东北猕猴桃属花粉形态的初步研究[J]. 吉林工程技术师范学院学报, 2008, 24(11): 92-94.
- WANG Baiqing. A tentative study on the morphological character of the pollen of *Actinidia* in the Northeast area [J]. Journal of Jilin Teachers Institute of Engineering and Technology, 2008, 24 (11):92-94.
- [48] 钟敏, 谢敏, 张文标, 陶俊杰, 黄春辉, 朱博, 徐小彪. 野生毛花猕猴桃雄株居群花粉形态观察[J]. 果树学报, 2016, 33(10): 1251-1258.
- ZHONG Min, XIE Min, ZHANG Wenbiao, TAO Junjie, HUANG Chunhui, ZHU Bo, XU Xiaobiao. Observation on the pollen morphology of male geotypes in wild *Actinidia eriantha* population [J]. Journal of Fruit Science, 2016, 33(10):1251-1258.
- [49] 齐秀娟, 王然, 兰彦平, 陈锦永, 顾红, 方金豹. 3 个猕猴桃栽培种花粉形态扫描电镜观察[J]. 果树学报, 2017, 34(11): 1365-1373.
- QI Xiujian, WANG Ran, LAN Yanping, CHEN Jinyong, GU Hong, FANG Jinbao. Morphologic study of pollens of three cultivated *Actinidia* species by scanning electron microscopy [J]. Journal of Fruit Science, 2017, 34(11):1365-1373.
- [50] 熊怀阳, 赵丽娟, 李立家. 植物细胞遗传图及其应用[J]. 遗传, 2005(4): 659-664.
- XIONG Huaiyang, ZHAO Lijuan, LI Lijia. Cytogenetic maps and their applications in plants [J]. Hereditas, 2005(4):659-664.
- [51] 朱道圩. 中华猕猴桃倍性鉴定的意义[J]. 农业科技通讯, 1982 (7):20.
- ZHU Daoxu. Significance of ploidy identification of Chinese gooseberry [J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 1982(7):20.
- [52] 朱道圩. 河南省中华猕猴桃种质资源细胞分裂和染色体数目

- 的研究[J]. 河南农学院学报, 1982(01):45-58.
- ZHU Daoxu. Study on cell division and chromosome number of germplasm resources of Chinese kiwifruit in Henan Province [J]. Journal of Henan Agricultural University, 1982(1):45-58.
- [53] 邓秀新, 孙华美. 猕猴桃染色体数目观察[J]. 园艺学报, 1986 (2): 80-146.
- DENG Xiuxin, SUN Huamei. Studies on the chromosome numbers of *Actinidia* [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1986(2):80-146.
- [54] 熊治廷, 黄仁煌, 武显维. 中华猕猴桃若干株系的染色体数目 [J]. 武汉植物学研究, 1998(4):302-304+392.
- XIONG Zhiting, HUANG Renhuang, WU Xianwei. Chromosome numbers of several strains of *Actinidia chinensis* [J]. Plant Science Journal, 1998 (4):302-304+392.
- [55] KATAOKA I, MIZUGAMI T, JINGOOK K, BEPPU K, FUKUDA T, SUGAHARA S, TANAKA K, SATOH H, TOZAWA K. Ploidy variation of hardy kiwifruit (*Actinidia arguta*) resources and geographic distribution in Japan [J]. Scientia Horticulturae, 2010, 124(3): 409-414.
- [56] 曾华, 李大卫, 黄宏文. 中华猕猴桃和美味猕猴桃的倍性变异及地理分布研究[J]. 武汉植物学研究, 2009, 27(3): 312-317.
- ZENG Hua, LI Dawei, HUANG Hongwen. Distribution pattern of ploidy variation of *Actinidia chinensis* and *A. deliciosa* [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2009, 27(3):312-317.
- [57] ATKINSON R G, CIPRIANI G, WHITTAKER D J, GARDNER R C. The allopolyploid origin of kiwifruit, *Actinidia deliciosa*, (Actinidiaceae) [J]. Plant Systematics & Evolution, 1997, 205(1-2):111-124.
- [58] 张芝玉. 中华猕猴桃两变种染色体数目的观察[J]. 中国科学院大学学报, 1983, 21(2): 161-163.
- ZHANG Zhiyu. A report on the chromosome numbers of 2 varieties of *Actinidia chinensis* planch. [J]. Journal of University of Chinese Academy of Sciences, 1983, 21(2):161-163.
- [59] 姚家龙, 崔致学. 猕猴桃属植物染色体数目研究[J]. 果树科学, 1988(1): 24-25.
- YAO Jialong, CUI Zhixue. Study on the chromosome number of *Actinidia* [J]. Journal of Fruit Science, 1988(1):24-25.
- [60] 何子灿, 王圣梅, 黄宏文, 黄汉全. 6 种 1 变种猕猴桃植物染色体数目的研究[J]. 武汉植物学研究, 1998 (4): 299-301.
- HE Zican, WANG Shengmei, HUANG Hongwen, HUANG Hanquan. Study on chromosome numbers of 6 species and 1 variety in *Actinidia* Lindl [J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 1998(4):299-301.
- [61] 王发明, 李洁维, 胡亚康, 莫权辉, 蒋桥生, 龚弘娟, 叶开玉, 刘平平. 猕猴桃属十个种的染色体倍性鉴定[J]. 广西植物, 2018, 38(2): 220-224.
- WANG Faming, LI Jiewei, HU Yakang, MO Quanhui, JIANG Qiaosheng, GONG Hongjuan, YE Kaiyu, LIU Pingping. Chromosome ploidy of ten species in genus *Actinidia* [J]. Guihaia, 2018, 38(2):220-224.
- [62] MERTTEN D, TSANG G K, MANAKO K I, MCNEILAGE M A, DATSON P M. Meiotic chromosome pairing in *Actinidia chinensis* var. *deliciosa* [J]. Genetica, 2012, 140(10/12): 455-462.
- [63] HUANG W G, CIPRIANI G, MORGANTE M, TESTOLIN R. Microsatellite DNA in *Actinidia chinensis*: isolation, characterisation, and homology in related species [J]. Theoretical & Applied Genetics, 1998, 97(8): 1269-1278.
- [64] TESTOLIN R, HUANG W G, CIPRIANI G. Towards a linkage map in kiwifruit (*Actinidia chinensis* Planch.) based on microsatellites and saturated with AFLP markers [J]. Acta Horticulturae, 1999(498): 79-84.
- [65] MCNEILAGE M A, CONSIDINE J A. Chromosome studies in some *Actinidia taxa* and implications for breeding [J]. New Zealand Journal of Botany, 1989, 27(1): 71-81.
- [66] SHI T, HUANG H W, BARKER M S. Ancient genome duplications during the evolution of kiwifruit (*Actinidia*) and related Ericales [J]. Annals of Botany, 2010, 106(3):497-504.
- [67] STEBBINS G L. Chromosomal evolution in higher plants [M]. London: Edward Arnold (Publishers) Ltd, 1971: 85-104.
- [68] 王中仁. 植物等位酶分析[M]. 北京: 科学出版社, 1996:14-78.
- Wang Zhongren. Plant allozyme analysis [M]. Beijing: Science Press, 1996:14-78.
- [69] WEEDEN N F. Genetics of plant isozymes [J]. Isozymes in Plant Biology, 1989: 46-72.
- [70] CHEN G, CHEN Z, FENG X. Investigation on the conception of isozyme [J]. Journal of Yanan University, 2003, 22.
- [71] 杨志娟, 朱根发, 张显. 兰科植物系统学及亲缘关系研究进展 [J]. 西北植物学报, 2005, 25(9):1900-1905.
- YANG Zhijuan, ZHU Genfa, ZHANG Xian. Research advances of orchidaceae plants in phylogeny and genetic relation [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(9):1900-1905.
- [72] 吴少华, 史锋, 沈德绪. 超氧化物歧化酶在猕猴桃植物中的分布 [J]. 果树科学, 1996, 13(3):181-182.
- WU Shaohua, SHI Feng, SHEN Dexu. Distribution of superoxide dismutase in kiwifruit plants [J]. Journal of Fruit Science, 1996, 13(3):181-182.
- [73] TESTOLIN R, FERGUSON A R. Isozyme polymorphism in the genus *Actinidia* and the origin of the kiwifruit genome [J]. Systematic Botany, 1997, 22(4):685-700.
- [74] 丁士林, 朱秀珍, 洪泽. 猕猴桃过氧化物同工酶研究[J]. 安徽农业大学学报, 1997, 24(4): 75-77.
- DING Shiliu, ZHU Xiuzhen, Hong Ze. Studies on peroxidase isoenzyme of Yangtao, *Actinidia chinensis* [J]. Journal of Anhui Agricultural University, 1997, 24(4): 75-77.
- [75] 陈万秋, 叶新太, 李思光, 薛喜文. 猕猴桃酯酶同工酶和过氧化物酶同工酶分析及遗传多样性研究[J]. 南昌大学学报(理科版), 2001, 25(3): 269-272.
- CHEN Wanqiu, YE Xintai, LI Siguang, XUE Xiwen. Analysis of EST and POX isozyme and genetic diversity of *Actinidia chinensis* Planch. [J]. Journal of Nanchang University(Natural Science), 2001, 25(3):269-272.

- [76] 姚小洪. 江西猕猴桃属植物的分布、果实性状评价及其 POD 同工酶研究[D]. 南昌:江西农业大学, 2003.
YAO Xiaohong. Distribution of kiwifruit plants in Jiangxi, evaluation of fruit traits and their POD isozymes. [D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2003.
- [77] 黄艳芳, 杨曼倩, 梁红, 潘伟明. 猕猴桃酯酶同工酶和过氧化物同工酶分析[J]. 农业与技术, 2003, 23(05): 56-61.
HUANG Yanfang, YANG Manqian, LIANG Hong, PAN Weiming. Analysis of esterase and peroxidase isozyme of kiwifruit varieties [J]. Agriculture & Technology, 2003, 23(5): 56-61.
- [78] 陈晓玲, 梁红, 朱东华. 猕猴桃不同性别过氧化物酶及酯酶同工酶分析[J]. 农业与技术, 2004(1): 40-43.
CHEN Xiaoling, LIANG Hong, ZHU Donghua. Analysis of EST and POX isozyme in the sex of *Actinidia* [J]. Agriculture & Technology, 2004(1): 40-43.
- [79] 董晓莉, 汤浩茹, 甘玲, 李明章. DNA 分子标记在猕猴桃上的应用[J]. 果树学报, 2005, 22(6): 86-90.
DONG Xiaoli, TANG Haoru, GAN Lin, LI Mingzhang. Advances in research on application of DNA molecular markers in *Actinidia* [J]. Journal of Fruit Science, 2005, 22(6): 86-90.
- [80] 裴欣, 张青林, 郭大勇, 刘继红, 罗正荣. 柿属植物 DNA 分子标记研究进展[J]. 果树学报, 2014, 31(3): 486-496.
PEI Xian, ZHANG Qinglin, GUO Dayong, LIU Jihong, LUO Zhengrong. Development of DNA molecular marker in *Diospyros* (Ebenaceae) [J]. Journal of Fruit Science, 2014, 31(3): 486-496.
- [81] 叶婵娟. 广东猕猴桃种质资源遗传多样性研究及其核心种质构建[D]. 广州: 仲恺农业工程学院, 2016.
YE Chanjuan. Studies on genetic diversity and constructing core collection of *Actinidia* germplasm in Guangdong [D]. Guangzhou: Zhongkai University of Agriculture and Engineering, 2016.
- [82] 赵成日. 长白山地区野生软枣猕猴桃遗传多样性研究[J]. 北方园艺, 2018(8): 53-58.
ZHAO Chengri. Genetic diversity of wild *Actinidia arguta* resources in Changbai Mountain Area [J]. Northern Horticulture, 2018 (8): 53-58.
- [83] 邹游, 黄敏, 侯若彤, 吴成, 杨志荣. ISSR 标记技术在猕猴桃遗传研究中的运用[J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2008, 33(01): 111-115.
ZOU You, HUANG Min, HOU Ruotong, WU Cheng, YANG Zhirong. Analysis on inter-simple sequence repeats in 14 *Actinidia* varieties [J]. Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition), 2008, 33(1): 111-115.
- [84] 王丹丹, 牟元珍, 杨东霞. 软枣猕猴桃 EST-PCR 体系建立及品种遗传关系[J]. 辽东学院学报(自然科学版), 2016, 23(3): 177-182.
WANG Dandan, MU Yuanzhen, YANG Dongxia. EST-PCR system construction and breed genetic relationship of *Actinidia arguta* [J]. Journal of Eastern Liaoning University (Natural Science), 2016, 23(3): 177-182.
- [85] 王丹丹, 张彦文. 软枣猕猴桃栽培品种 DNA 指纹图谱的构建及遗传多样性分析[J]. 东北师大学报(自然科学版), 2017, 49(3): 104-111.
WANG Dandan, ZHANG Yanwen. Establishment of DNA fingerprinting and analysis of genetic diversity among *Actinidia arguta* cultivars [J]. Journal of Northeast Normal University (Natural science), 2017, 49(3): 104-111.
- [86] 张安世, 张中海, 齐秀娟, 刘莹, 骆扬. 猕猴桃 SCoT 遗传多样性分析及指纹图谱的构建[J]. 植物研究, 2017, 37(2): 259-265.
ZHANG Anshi, ZHANG Zhonghai, QI Xiujuan, LIU Ying, LUO Yang. Genetic diversity and fingerprints with SCoT Markers in *Actinidia* [J]. Bulletin of Botanical Research, 2017, 37(2): 259-265.
- [87] 张安世, 韩臣鹏, 齐秀娟, 张中海. 基于 ISSR 标记的猕猴桃品种遗传多样性分析及指纹图谱构建[J]. 植物资源与环境学报, 2017, 26(3): 19-26.
ZHANG Anshi, HAN Chenpeng, QI Xiujuan, ZHANG Zhonghai. Genetic diversity analysis and fingerprinting construction of cultivars of *Actinidia* spp. based on ISSR marker [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2017, 26(3): 19-26.
- [88] 张安世, 司清亮, 齐秀娟, 张中海. 猕猴桃种质资源的 SRAP 遗传多样性分析及指纹图谱构建[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(1): 138-144.
ZHANG Anshi, SI Qingliang, QI Xiujuan, ZHANG Zhonghai. Genetic diversity and fingerprints of *Actinidia* germplasm resource based on SRAP markers [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2018, 34(1): 138-144.
- [89] KOKUDO K, BEPPU K, KATAOKA I, FUKUDA T, MABUCHI S, SUEZAWA K. Phylogenetic classification of introduced and indigenous *Actinidia* in Japan and identification of interspecific hybrids using RAPD analysis[J]. Acta Horticulturae, 2003, 610(610): 351-356.
- [90] HUANG H W, FERGUSON A R. *Actinidia* in China: Natural diversity, phylogeographical evolution, interspecific gene flow and kiwifruit cultivar improvement [J]. Acta Horticulturae, 2007, 753(753): 31-40.
- [91] 黄宏文. 猕猴桃属: 分类、资源、驯化、栽培[M]. 北京: 科学出版社, 2013: 14-38.
HUANG Hongwen. *Actinidia* Lindl: classification, resources, domestication, cultivation [M]. Beijing: Science Press, 2013: 14-38.
- [92] 沈国正, 刘辉, 李白沙, 张琛, 黄康康, 郝笃尧, 裴嘉博, 张青, 袁劼人. 红阳猕猴桃与杭州地区部分野生猕猴桃种质的 SSR 分析[J]. 浙江农业科学, 2017, 58(11): 1906-1909.
SHEN Guozheng, LIU Hui, LI Baisha, ZHANG Chen, HUANG Kangkang, ZHANG Qing, SSR analysis of Hongyang kiwifruit and some wild kiwifruit germplasm in Hangzhou Area [J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2017, 58(11): 1906-1909.
- [93] 张慧, 张世鑫, 吴绍华, 田维敏, 彭小列, 刘世彪. 猕猴桃属 33 份种质资源的 AFLP 遗传多样性分析[J]. 生物学杂志, 2018,

- 35(2): 29-33.
ZHANG Hui, ZHANG Shixin, WU Shaohua, TIAN Weimin, PENG Xiaolie, LIU Shibiao. Genetic diversity of 33 kiwifruit germplasms based on AFLP markers [J]. Journal of Biology, 2018, 35(2):29-33.
- [94] 徐小彪. 猕猴桃属植物的遗传多样性及种质超低温保存研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2004.
XU Xiaobiao. Studies on genetic diversity and germplasm cryopreservation of genus *Actinidia* [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2004.
- [95] 刘娟, 廖明安, 谢玥, 周良强, 李明章. 猕猴桃属 16 个雄性材料遗传多样性的 ISSR 分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(3): 618-623.
LIU Juan, LIAO Mingan, XIE Yue, ZHOU Liangqiang, LI Mingzhang. Genetic Diversity of 16 Male *Actinidia* cultivars based on ISSR [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(3): 618-623.
- [96] 井赵斌, 徐明, 雷玉山. 猕猴桃 SRAP-PCR 体系的建立及品种资源亲缘关系研究 [J]. 园艺学报, 2016, 43(2): 337-346.
JING Zhaobin, XU Ming, LEI Yushan. Construction and application of SRAP-PCR system to analyze genetic relationship of *Actinidia* [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(2): 337-346.
- [97] 秦小波, 高继海. 利用 AFLP 分析西南特色猕猴桃的遗传多样性 [J]. 热带亚热带植物学报, 2013, 21(4): 315-322.
QIN Xiaobo, GAO Jihai. Studies on genetic diversity for specialty kiwifruits from Southwestern Regions of China using AFLP System [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2013, 21(4): 315-322.
- [98] 张田, 李作洲, 刘亚令, 姜正旺, 黄宏文. 猕猴桃属植物的 cpSSR 遗传多样性及其同域分布物种的杂交渐渗与同塑 [J]. 生物多样性, 2007(1): 1-22.
ZHANG Tian, LI Zuozhou, LIU Yaling, JIANG Zhengwang, HUANG Hongwen. Genetic diversity, gene introgression and homoplasy in sympatric populations of the genus *Actinidia* as revealed by chloroplast microsatellite markers [J]. Biodiversity Science, 2007(1): 1-22.
- [99] CIPRIANI G, TESTOLIN R, MORGANTE M. Paternal inheritance of plastids in interspecific hybrids of the genus *Actinidia*, revealed by PCR-amplification of chloroplast DNA fragments [J]. Molecular & General Genetics Mgg, 1995, 247(6): 693-697.
- [100] TESTOLIN R, CIPRIANI G. Paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in the genus *Actinidia* [J]. Theoretical & Applied Genetics, 1997, 94(6-7): 897-903.
- [101] CHAT J, CHALAK L, PETIT R J. Strict paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in intraspecific crosses of kiwifruit [J]. Theoretical & Applied Genetics, 1999, 99(2): 314-322.
- [102] 王玉国. 猕猴桃属的系统发育与进化: 基于 cpDNA trnL-F 和 mtDNA nadlBC intron II 的序列分析 [C]// 中国植物学会. 第七届全国系统与进化植物学青年学术研讨会论文摘要集. 北京: 科学出版社, 2002.
WANG Yuguo. Phylogeny and evolution of *Actinidia* Lindl: sequence analysis based on cpDNA trnL-F and mtDNA nadlBC intronII [C]// Chinese Botanical Society. Summary of the 7th National Symposium on Systematic and Evolutionary Botany Youth Symposium. Beijing: Science Press, 2002.
- [103] 李瑞高, 梁木源, 李洁维, 毛世忠. 猕猴桃属植物生物学特征特性观测 [J]. 广西植物, 1996, 16(3): 265-272.
LI Ruigao, LIANG Muyun, LI Jiewei, MAO Shizhong. Studies on the biological characteristic of genus *Actinidia* [J]. Guihaia, 1996, 16(3): 265-272.
- [104] 李健仔, 李思光, 罗玉萍, 陈少凤. 猕猴桃属植物叶绿体基因 PCR-RFLP 分析 [J]. 植物研究, 2003(3): 328-333.
LI Jianzi, LI Siguang, LUO Yuping, CHEN Shaofeng. PCR-RFLP analysis on chloroplast DNA of *Actinidia* [J]. Bulletin of Botanical Research, 2003(3): 328-333.