

新中国果树科学研究70年——猕猴桃

方金豹¹, 钟彩虹²

(¹中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009; ²中国科学院武汉植物园, 武汉 430074)

摘要:中国是猕猴桃属植物的起源中心, 猕猴桃属54个种中有52个种为中国特有分布或中心分布。笔者回顾了新中国成立70年来中国猕猴桃产业发展的历程及科研成就; 综述了猕猴桃种质资源分布、发掘和生物技术、功能基因组学研究进展; 介绍不同时期我国选育的主要猕猴桃品种; 简述了猕猴桃栽培管理技术发展, 展望了猕猴桃产业及科研发展的方向。

关键词:猕猴桃; 新中国; 70年; 科学研究; 回顾; 展望

中图分类号: S663.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 1009-9980(2019)10-1352-08

Fruit scientific research in New China in the past 70 years: Kiwifruit

FANG Jinbao¹, ZHONG Caihong²

(¹Zhengzhou Fruit Research Institute, CAAS, Zhengzhou 450009, Henan, China; ²Wuhan Botanical Garden, CAS, Wuhan 430074, Hubei, China)

Abstract: China is the origin center of the genus *Actinidia* and 52 of 54 species are naturally distributed. This paper reviews the industry development history and scientific achievements in kiwifruit in China during the past 70 years, including natural distribution, germplasm exploration, biotechnology and functional genomics. In addition, the main kiwifruit varieties and cultivation management in different periods are briefly introduced. Finally, the future prospects of kiwifruit industry and scientific research are discussed.

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

猕猴桃 (*Actinidia* Lindl.) 是20世纪野生果树人工驯化栽培最有成就的四大果树之一(猕猴桃、蓝莓、鳄梨、澳洲坚果)。猕猴桃隶属猕猴桃科 (*Actinidiaceae*) 猕猴桃属 (*Actinidia* Lindl.), 该属植物自然分布区南北跨度大, 从热带赤道0°到温带北纬50°左右, 纵跨泛北极植物区和古热带植物区。猕猴桃属现有54个种, 21个变种, 共约75个分类群^[1]。中国是猕猴桃属植物的原产地, 具有得天独厚的自然资源, 现有的54个种中, 有52个为我国特有种或中心分布, 仅有尼泊尔猕猴桃 (*A. strigosa*) 和白背叶猕猴桃 (*A. hypoleuca*) 在周边国家特有分布^[2-3]。自新中国成立以来, 我国科研人员对猕猴桃分类系统、地理分布和生态环境进行了详细研究, 并发掘和选育了一系列优良品种和品系。我国作为全球最大的猕猴桃自然资源和栽培生产的双重大国, 在猕猴桃的

科学研究、技术研发、产业升级等方面举足轻重。

1 猕猴桃产业发展历程

中国是猕猴桃属植物的原产地, 我国考古学家发现距今2 600万 a(年)~2 000万 a 中新世早期的猕猴桃叶片化石, 这可能是最早的关于猕猴桃的发现^[4]。2000年前《诗经》中提及的“苙楚”指的就是猕猴桃, 此后历朝历代的史书中都能够见到关于猕猴桃的记载, 描述其植物学性状、食用和药用等价值。李时珍在其所著《本草纲目》中指出, 猕猴桃“其形如梨, 其色如桃, 而猕猴喜食, 固有诸名, ……”。

猕猴桃在我国分布很广, 从台湾到西藏, 从黑龙江到广东的大部分省、区都有分布。我国野生猕猴桃产量十分可观, 据上世纪80年代末的调查估算, 当时全国野生中华猕猴桃和美味猕猴桃的蕴藏量每

收稿日期: 2019-09-18 接受日期: 2019-10-06

基金项目: 中国农业科学院科技创新工程专项(CAAS-ASTIP-2018-ZFRD); 河南省现代农业产业技术体系(S2014-11)

作者简介: 方金豹, 男, 研究员, 主要从事猕猴桃种质资源研究。Tel: 0371-65330995, E-mail: fangjinbao@caas.cn

年约15万吨,软枣猕猴桃1.85万吨,毛花猕猴桃1500吨,仅河南省野生猕猴桃年产量在万吨以上^[4]。猕猴桃在我国利用历时久远,早在1200 a前的唐代诗文中就有野生猕猴桃引种在庭院中的景象记载,在唐代名医陈藏器所著《本草拾遗》中有治疗“调中下气,主骨节风,瘫痪不遂,常年白发……”等药物应用的描述。

1955年,中国科学院南京植物园开始引种栽培猕猴桃。1957年发表的《猕猴桃》一文是我国近代已知资料中第一篇猕猴桃专题文献^[5]。1957年北京植物园开始引种美味猕猴桃,4 a后开始引种黄肉中华猕猴桃。根据第一届全国猕猴桃科研座谈会资料汇编介绍,至1978年,河南省西峡县陈阳公社利用移植山上根蘖苗和幼苗的方法进行猕猴桃种植,面积达到13.3 hm²。此期,利用育成品种进行人工商业化栽培的果园总面积约为1 hm²,品种是从新西兰引进的‘海沃德’。

我国猕猴桃系统研究和商业化人工栽培的历史并不长,1978年由农业部、中国农业科学院郑州果树研究所组织召开第一次全国猕猴桃科研协作会以来,开始全国范围的猕猴桃野生资源普查、发掘、种质鉴定及育种和栽培研究工作。其中1978年—1995年,基本查清我国的猕猴桃资源,并筛选了一批野生优异资源;1978—1990年是猕猴桃产业发展的起步阶段,种植面积从几乎为无发展到4000 hm²。1990—1997年为快速发展阶段,我国种植面积发展至40000 hm²(年均增加4200 hm²)。1998—2007年,猕猴桃产业进入缓慢增长阶段,十年间由1997年的40000 hm²发展到2007年的60000 hm²^[6]。2008—2017年,我国猕猴桃产业的又进入高速发展阶段,2017年猕猴桃结果种植面积达25万hm²,超过世界其他所有猕猴桃生产国种植面积总和。不论是种植规模、种植水平、发展模式,还是品种结构、果实品质及销售方式均发生了质的变化。如今,中国不仅是猕猴桃属植物自然资源分布中心,其产业发展已经在全球猕猴桃产业中占据不容忽视的地位,在未来产业发展、国际贸易、科学研究等方面将发挥重要作用。

2 种质资源研究

2.1 种质资源分布

我国是绝大多数猕猴桃属(*Actinidia* Lindl.)种

质资源的发源地,按该属植物最新分类方法有54个种和21个变种,共约75个分类群,其中我国分布就有52个种^[1]。猕猴桃属植物自然分布区的地形复杂,不同海拔和同一海拔的不同小气候条件决定了猕猴桃分类单元(种/变种)的丰富度。我国猕猴桃的自然生境和物种的地域分布从南到北可分为东北地区(辽宁、吉林和黑龙江)、华北地区(河北、山东、山西、北京、天津)、华中地区(湖北、四川东部、重庆、湖南西部、河南南部和西南部、甘肃南部、安徽、陕西南部)、华东和东南地区(江苏、浙江、江西、福建和台湾)、西南地区(云南、贵州、四川西部和南部)、华南地区(广东、广西和湖南南部)六个区域^[7-8]。云南的物种分布最为丰富,有45个种分布,其中特有种10个,其次为广西32个种,特有种7个,湖南、贵州、广东、江西、四川等也有20个以上的种分布。纬度和海拔共同决定了猕猴桃属植物的分布范围^[9-10],因此也构成了猕猴桃属植物广阔的自然重叠分布区包含了不同物种种内、种间自然杂交带的存在,物种间复杂的基因流动态形成了网状进化的格局^[11-12]。从形态学、孢粉学、细胞学、生化分析和分子生物学系统进行猕猴桃属植物亲缘关系研究,探索了猕猴桃属物种起源与进化、系统分类,并为猕猴桃育种提供科学依据^[13-14]。

2.2 生物技术及基因组学研究

猕猴桃营养价值高,富含维生素C,其果实维生素C含量是其他水果的数倍甚至几十倍。一般中华猕猴桃(*A. chinensis* Planch. var. *chinensis*)果实维生素C含量为50~400 mg·100 g⁻¹,在所有猕猴桃属植物中,毛花猕猴桃果实维生素C含量极高,为300~1500 mg·g⁻¹^[15]。《植物新品种特异性、一致性和稳定性测试指南猕猴桃属》中,将猕猴桃外层果肉颜色和内层果肉颜色分别划分为10种^[16]。果实颜色作为果实品质的重要性状,特别是红色果肉相关性状的遗传机制、红色性状基因的功能研究已有较深入的研究^[17-19]。猕猴桃品种抗性(抗盐碱、抗寒性、抗热性、抗病性等)研究一直是热点话题,种质资源的性状精准鉴定是育种以及种植的前提^[20-22]。新西兰溃疡病爆发后,对猕猴桃抗Psa资源的筛选以及抗Psa机制的研究不断深入^[23-25]。此外,关于猕猴桃砧木的抗逆性和筛选、培育猕猴桃优良砧木的研究,促进了猕猴桃产业健康发展^[26-28]。2013年由中国科学院完成的中华猕猴桃‘红阳’基因组发布,是世界首个猕

猴桃基因组。2019年毛花猕猴桃‘华特’基因组测序完成,从基因组水平上证实猕猴桃基因组倍增历史事件,揭示猕猴桃富含维生素C、类胡萝卜素、花青素、类黄酮等营养成分的基因组学机制^[29-30]。猕猴桃基因组测序完成为猕猴桃优异性状研究、关键基因挖掘奠定了基础。猕猴桃功能基因研究主要集中在果实成熟软化、花青素代谢、抗坏血酸合成、果实大小、抗逆性等方面,利用基因工程、转基因以及基因编辑技术进行基因功能的研究^[31-34]。随着组学技术的发展,应用转录组、代谢组以及蛋白质组学技术挖掘猕猴桃果实颜色、抗性、品质、抗溃疡病等相关功能基因^[18, 35-36]。

猕猴桃属植物具有雌雄异株及丰富的倍性变异特征,通过细胞学观察发现猕猴桃存在二倍体、四倍体、六倍体、七倍体和八倍体^[37-39],猕猴桃倍性多样直接影响杂交育种效率^[12],对目标性状开发出的连锁标记进行辅助选择可以有效的提高育种的效率及准确性。Zhang等^[40]利用母本中华猕猴桃‘桂海4号’和父本山梨猕猴桃的杂交后代,开发了性别筛选标记。通过SSR、SNP、AFLP以及InDel分子标记技术进行种质资源鉴定^[41-44]、重要性状分型^[45-46]、子代真实性筛选^[47]、亲缘关系分析^[48-49]等。组织培养和遗传转化技术研究进展良好^[50-53],中华猕猴桃、美味猕猴桃及软枣猕猴桃均能够进行离体培养并增殖扩繁,这也为猕猴桃转基因、基因编辑提供了基础。

3 品种选育研究

我国猕猴桃品种选育也经历了几个阶段,不断创新。从最早的野生资源普查直接选优和实生选种到种内种间杂交育种、化学诱变,直至现在的分子标记辅助、转基因和基因编辑定向育种技术。品种选育已经由传统方式转变为定向育种,选育具有高产、优质和抗逆、抗病性品种,我国猕猴桃的育种效率和育种目标不断提升和进步。

我国早期猕猴桃栽培品种主要是新西兰的‘海沃德’和‘布鲁诺’。20世纪八九十年代,通过野生资源普查先后选育出‘武植3号’‘魁蜜’‘金丰’‘金农1号’‘早鲜’‘怡香’‘庐山香’‘金阳1号’‘金桃’等一批黄肉中华猕猴桃品种以及‘秦美’‘金魁’‘米良一号’‘贵长’等美味猕猴桃品种(*A. chinensis* Planch. var. *deliciosa*)^[4],特别是中熟耐贮黄肉品种‘金桃’于21世纪初实现了国际授权开发,成功实现

了中华猕猴桃由野生到大规模商业栽培的驯化过程,同时改变了全球猕猴桃产业依赖单一新西兰品种‘海沃德’的局面。1997年‘红阳’猕猴桃审定命名,并以此品种通过芽变选种、实生选育、杂交育种筛选出‘晚红’‘东红’‘红什一号’等一系列红心猕猴桃品种,红肉猕猴桃发展势头强劲^[54-55]。2006年推出的毛花猕猴桃和中华猕猴桃种间杂交新品种‘金艳’,逐步成为黄肉猕猴桃主栽品种。美味猕猴桃品种‘徐香’和‘翠香’等风味品种优良的美味猕猴桃获得了大规模发展,促进了猕猴桃品种结构调整^[56]。大果型美味猕猴桃品种‘中猕2号’的选育更加丰富了绿肉猕猴桃品种格局。软枣猕猴桃(*A. arguta*)作为新兴猕猴桃栽培种发展势头良好,选育了全红型的‘天源红’‘红宝石星’‘红贝’,以及绿肉的‘魁绿’‘丰绿’‘长江一号’‘猕枣1号’等一系列品种^[57-59]。毛花猕猴桃(*A. eriantha*)品种‘华特’具有易剥皮和高维生素C的特点^[60-61],更加丰富了猕猴桃栽培品种的类型。

我国猕猴桃品种选育在中华猕猴桃和美味猕猴桃的基础上增加了软枣猕猴桃和毛花猕猴桃,丰富了商业化栽培品种格局^[2],在果实颜色上逐渐形成了猕猴桃市场的绿肉、黄肉、红肉以及即食型软枣猕猴桃的多样化格局。据统计,1978—2013年我国审定或鉴定美味猕猴桃22个、新品系26个,中华猕猴桃品种37个,新品系38个,软枣猕猴桃品种16个,毛花猕猴桃品种1个,另有观赏品种3个^[6]。自2000年以来,国内各育种单位更加注重品种权的保护,自2004起,累计76个新品种获得植物新品种权。与此同时,猕猴桃的销售除了品种外开始注重品牌化运营,出现了“佳沃”“齐峰”“阳光味道”“悠然”和“中科金果”等众多企业品牌,还有“西峡猕猴桃”“水城猕猴桃”“蒲江猕猴桃”“苍溪猕猴桃”“都江堰猕猴桃”等系列区域品牌。猕猴桃遗传资源及其新品种选育的成就将引领国际猕猴桃科研及产业进程,对世界猕猴桃产业的可持续发展具有极其重要的意义。

4 栽培管理技术研究

猕猴桃属植物为多年生藤本植物,喜温暖湿润、阳光充足、排水良好的环境,适宜在偏酸性土壤中生长,不耐旱、不耐涝,抗寒性较差。我国猕猴桃商业化栽培历史30余年,在借鉴新西兰等国家猕猴桃产业相关技术的基础上,根据栽培品种特性和我国产区土壤、气候环境开展了猕猴桃优质高产栽培技术

研究^[62-63]。20世纪80年代末至90年代中期,以丰产、稳产为主要目标,我国主产区均研发了一系列栽培技术,如深翻改土、通气暗沟、间作绿肥、篱架、T形架及三角简易架栽培方式^[2]。进入20世纪末,随着我国猕猴桃产量大幅增加,国外优质猕猴桃进口量逐年增加,市场竞争日益激烈,对传统的猕猴桃栽培技术进行革新,例如篱架、简易架改为大棚架和T形架;多主干树形改为单主干树形^[64];自然授粉为主改为自然授粉、人工授粉和机械授粉相结合^[65];提早采收改为适时采收等。

5 展 望

5.1 猕猴桃科学研究与产业发展紧密结合

新西兰等猕猴桃科技和产业发达国家,近年来在猕猴桃科学领域取得了瞩目成就,例如,日本科学家近年来阐明了猕猴桃性别发育机制并联合新西兰科学家开发出雌雄同株的猕猴桃新种质,新西兰科学家通过基因编辑实现猕猴桃一年开花结果。我国猕猴桃的科研能力虽然取得了长足进步,但与新西兰等国家的相比及与其他果树的相关研究相比,猕猴桃科学研究的深度及广度有待进一步拓宽,特别是猕猴桃的分子生物学技术、功能基因解析、发育生理及采后技术研究水平有待提升。我国野生猕猴桃种质资源丰富,但核心农艺性状的关键基因发掘及调控机制阐述仍然薄弱,基于基因编辑等新型技术手段探索关键性状并创制优异种质的研究尚处于起步阶段,分子标记辅助育种还未进入实际应用。尤为值得关注的是,我国科研主要关注点仍集中在新型种质创新和新品种选育,对提升产量和品质相关的果树发育生理、栽培技术和病虫害研究仍未得到足够重视,不同地理、气候和环境因素导致的果实品质差异等重大应用基础问题也未系统研究,产业极为关切的猕猴桃采后性状如耐贮性、货架期和采后病害等机制探索仍较为浅薄,产业相关的物联网技术及人工智能刚刚开始涉足。在未来的猕猴桃科研中,基于优异的猕猴桃资源,中国猕猴桃科研应该避免零散、肤浅和重复的工作,应该倾向于不同领域的统筹联合、对重大关键性和共性的重大科学和产业关键问题开展协同攻关,为中国猕猴桃产业和科研的崛起提供强有力的支撑。

5.2 发展潜力依然巨大,类型将更为丰富

猕猴桃具有促消化、降低胆固醇、降血脂、增强

免疫力、防癌抗癌的功效,素有水果之王、维生素C之王的美誉。尽管我国猕猴桃产业发展迅速,相对于苹果、柑橘等大宗水果,猕猴桃目前的面积、产量依然很小,发展潜力巨大。随着中国经济的发展和居民消费水平的提高,对猕猴桃果品的要求量也将不断增加。我国猕猴桃进口量2016年大约12万t,每年还在大幅增加,而出口只有0.4万t,中国已然是世界最大的猕猴桃果品消费市场。

目前市场供应的猕猴桃主要为绿肉的美味猕猴桃和黄肉及红心的中华猕猴桃,即食型的软枣猕猴桃和易剥皮的高维生素C毛花猕猴桃已经开始规模化栽培,发展迅速。软枣猕猴桃因其大小适口、树上完成后熟过程、可采期长、耐溃疡病能力强等特点,适合城市郊区观光果园发展。冷链物流业的发展有利于克服软枣猕猴桃不耐贮运的缺点,促进软枣类型猕猴桃产业的发展。毛花猕猴桃果实维生素C含量一般是中华、美味猕猴桃的6倍左右,果实具有易剥皮便于食用的特点。毛花猕猴桃目前可被商业化栽培利用的品种不多,并且果实口感偏酸,但随着新品种的推出,这一类型的开发利用会得到加强。

绿肉的美味猕猴桃是目前和今后较长时期内的主要栽培类型,但目前的主栽品种需要调整。‘海沃德’口感偏酸、‘徐香’果形偏小、‘秦美’品质不佳等缺点若不克服,果园的经济效益难以保障。美味猕猴桃一般抗性较强、产量高、耐贮性好,若品质得到提高,果园经营的风险则会降低。如能选择到可溶性固形物含量18%以上、可滴定酸含量1.3%以下、单果重达到100g左右的果实,仍可适度发展。

黄肉类型的中华猕猴桃品种果皮光滑无毛、含酸量低、口感偏甜,较受国内市场的青睐,今后的栽培面积还会进一步增加。目前生产中利用的四倍体类型的品种在贮藏性、风味品质等方面还存在欠缺,生产中需要推出新的高抗病性主导品种。

红心类型的中华猕猴桃品种如‘红阳’,由于其优异的食用品质,近年来得到了快速发展,但这类品种大多对溃疡病敏感,‘红阳’等二倍体的红心类型品种,大多在抗病性、生长势、抗热性、耐贮性等方面存在欠缺,在有设施条件下,通过避雨、遮阴等措施可在一定程度上弥补这类品种本身的缺陷。

自然界中存在有全红型、橙色等类型的猕猴桃,由于品质不佳难以直接利用。利用猕猴桃种间生殖

隔离不严格,通过远缘杂交选育彩色猕猴桃进行开发利用,丰富猕猴桃类型以满足的市场多样化需求。

5.3 选用抗性砧木,提高苗木质量

苗木是产业化的基础,苗木的同质化、标准化、无毒化十分重要。中华猕猴桃和美味猕猴桃实生苗的根系抗涝、抗旱、抗盐碱及耐瘠薄能力较差,嫁接的品种往往长势偏弱。猕猴桃属中不同种对环境的适应性存在差异,而部分种间嫁接亲和性较好,选用抗性砧木,改变目前主要利用野生美味猕猴桃种子或残次果种子作为砧木的局面。同时,建立优质苗木繁育技术体系,生产优质壮苗和容器苗,切断溃疡病和根腐病等通过苗木传播的途径,取代目前裸根小苗和实生苗,提高建园成功率,提早结果。

5.4 加强产业战略研究,适应市场变化

猕猴桃是一种新兴果树,发展速度很快,近 10 多年来年产量均以 20% 的幅度增加。然而作为一种小众果树,关于发展的适度规模、区域布局、品种结构、目标市场和发展趋势的研究没有引起足够重视。在市场方面,大多数中国消费者对其特点知之甚少,我国关于猕猴桃消费趋势和消费市场培育方面的研究基本空缺。现今培育的品种很少进行消费者喜好度测试,品种性状受育种者个人偏好的影响大。新的品种在进入商业化应用前,应综合考虑消费群体、经销商、种植者的需求,做到消费者满意、经销商愿意经营销售、种植者容易生产出来。因此,有必要进行国际与国内猕猴桃市场与贸易的研究,分析猕猴桃消费需求和猕猴桃产业发展趋势,跟踪知名品牌变化;建立猕猴桃物联网专业平台,实行猕猴桃栽培管理技术、猕猴桃园病虫害预测及综合控制技术的网上咨询,构建猕猴桃现代生产技术、产品和信息交流平台,并建立技术推广队伍。

参考文献 References:

- [1] LI J Q, L X W, SOEJARTO D D. Actinidiaceae[M]. Beijing: Science Press, 2007.
- [2] 黄宏文. 猕猴桃属分类资源驯化栽培[M]. 北京: 科学出版社, 2013.
HUANG Hongwen. Classification, resources, domestication and cultivation of *Actinidia*[M]. Beijing: Science Press, 2013.
- [3] 黄宏文. 中国猕猴桃种质资源[M]. 北京: 中国林业出版社, 2013.
HUANG Hongwen. *Actinidia* germplasm resources in China [M]. Beijing: China Forestry Press, 2013.
- [4] 崔志学. 中国猕猴桃[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1993.
CUI Zhixue. Actinidia in China[J]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1993.
- [5] 王景祥. 猕猴桃[J]. 生物学通报, 1957(5): 27-30.
WANG Jingxiang. *Actinidia*[J]. Bulletin of Biology, 1957(5): 27-30.
- [6] 钟彩虹, 黄宏文. 中国猕猴桃科研与产业四十年[M]. 北京: 中国科学技术大学出版社, 2018.
ZHONG Caihong, HUANG Hongwen. Forty years of scientific research and industry of kiwifruit in China[M]. Beijing: University of Science and Technology of China Press, 2018.
- [7] 梁畴芬. 论猕猴桃属植物的分布[J]. 广西植物, 1983(4): 229-248.
LIANG Choufen. On the distribution of *Actinidias*[J]. Guihaia, 1983(4): 229-248.
- [8] 李作洲. 猕猴桃属植物的分子系统学研究[D]. 武汉: 中国科学院研究生院(武汉植物园), 2006.
LI Zuozhou. Molecular phylogeny of the genus *Actinidia* based on nuclear DNA genetic markers and cytoplasm DNA sequence analysis[D]. Wuhan: Chinese Academy of Sciences (Wuhan Botanic Garden), 2006.
- [9] 邓德山. 猕猴桃属植物狗枣子 [*Actinidia kolomikta* (Maxim. & Rupr.) Maxim.] 的生态地理分布及其植物地理学意义[J]. 植物研究, 2002, 22(2): 163-167.
DENG Deshan. The eco-geographic distribution of [*Actinidia kolomikta* (Maxim. & Rupr.) Maxim.] and its phytogeographic significances[J]. Bulletin of Botanical Research, 2002, 22(2): 163-167.
- [10] 崔志学, 黄学森. 猕猴桃研究报告集[M]. 郑州: 中国农业科学院郑州果树研究所, 1982.
CUI Zhixue, HUANG Xuesen. Research on *Actinidia*[M]. Zhengzhou: Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, 1982.
- [11] 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.
- [12] 李志, 方金豹, 齐秀娟, 林苗苗, 陈锦永, 顾红. 不同倍性雄株对软枣猕猴桃坐果及果实性状的影响[J]. 果树学报, 2016, 33(6): 658-663.
LI Zhi, FANG Jinbao, QI Xiujuan, LIN Miaomiao, CHEN Jinyong, GU Hong. Effects of male plants with different ploidy on the fruit set and fruit characteristics in *Actinidia arguta* kiwifruit [J]. Journal of Fruit Science, 2016, 33(6): 658-663.
- [13] 赵洋, 穆雪, 李春艳, 汪卫星. 猕猴桃属 (*Actinidia* Lindl.) 植物亲缘关系研究进展[J]. 果树学报, 2019, 36(9): 1214-1228.
ZHAO Yang, MU Xue, LI Chunyan, WANG Weixing. Research advances on the genetic relationships of kiwifruit (*Actinidia* Lindl.) [J]. Journal of Fruit Science, 2019, 36(9): 1214-1228.

- [14] LIU Y, LI D, ZHANG Q, SONG C, ZHONG C, ZHANG X, WANG Y, YAO X, WANG Z, ZENG S, WANG Y, GUO Y, WANG S, LI X, LI L, LIU C, MCCANN HC, HE W, NIU Y, CHEN M, DU L, GONG J, DATSON P M, HILARIO E, HUANG H. Rapid radiations of both kiwifruit hybrid lineages and their parents shed light on a two-layer mode of species diversification[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(2): 877-890.
- [15] 郎彬彬, 朱博, 谢敏, 张文标, Seyrek U A, 黄春辉, 徐小彪. 野生毛花猕猴桃种质资源主要数量性状变异分析及评价指标探讨[J]. *果树学报*, 2016, 33(1): 8-15.
LANG Binbin, ZHU Bo, XIE Min, ZHANG Wenbiao, Seyrek U A, HUANG Chunhui, XU Xiaobiao. Variation and probability grading of the main quantitative characteristics of wild *Actinidia eriantha* germplasm resources[J]. *Journal of Fruit Science*, 2016, 33(1): 8-15.
- [16] 中华人民共和国农业部. 植物新品种特异性、一致性和稳定性测试指南 猕猴桃属: NY/T 2351-2013[S]. 北京: 中国标准出版社, 2013.
Chinese Ministry of Agriculture. Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability—*Actinidia*: NY/T 2351-2013[S]. Beijing: China Standards Press, 2013.
- [17] 刘颖, 赵长竹, 吴丰魁, 陈锦永, 刘杰超, 顾红, 杨晓红, 方金豹. 红肉猕猴桃花色苷组成及浸提研究[J]. *果树学报*, 2012, 29(3): 493-497.
LIU Ying, ZHAO Changzhu, WU Fengkui, CHEN Jinyong, LIU Jiechao, GU Hong, YANG Xiaohong, FANG Jinbao. Identification and extraction of anthocyanins in red-fleshed kiwifruit[J]. *Journal of Fruit Science*, 2012, 29(3): 493-497.
- [18] LI Y, FANG J, QI X, LIN M, ZHONG Y, SUN L. A key structural gene, AaLDOX, is involved in anthocyanin biosynthesis in all red-fleshed kiwifruit (*Actinidia arguta*) based on transcriptome analysis[J]. *Gene*, 2018, 648: 31-41.
- [19] LI Y, FANG J, QI X, LIN M, ZHONG Y, SUN L, CUI W. Combined analysis of the fruit metabolome and transcriptome reveals candidate genes involved in flavonoid biosynthesis in *Actinidia arguta*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(5): 1471.
- [20] 孙世航. 猕猴桃抗寒性评价体系的建立与应用[D]. 北京: 中国农业科学院, 2018.
SUN Shihang. Establishment and application of evaluation method of freezing tolerance in *Actinidia*[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018.
- [21] 张文标. ‘赣猕6号’毛花猕猴桃的耐热性研究[D]. 南昌: 江西农业大学, 2017.
ZHANG Wenbiao. Studies on heat resistance in ‘Ganmi 6’ kiwifruit (*Actinidia eriantha* Benth.)[D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2017.
- [22] 万琳琛, 肖尊安, 王英典, 张崇浩, 陈星. 猕猴桃属种间体细胞杂种试管苗的抗寒性[J]. *果树学报*, 2001, 18(3): 148-151.
WAN Linchen, XIAO Zun'an, WANG Yingdian, ZHANG Chonghao, CHEN Xing. Study on the cold hardiness of the interspecific somatic hybrids between *Actinidia chinensis* Planch. and *A. kolomikta* Maxim.[J]. *Journal of Fruit Science*, 2001, 18(3): 148-151.
- [23] SONG Y, SUN L, LIN M, CHEN J, QI X, HU C, FANG J. Comparative transcriptome analysis of resistant and susceptible kiwifruits in response to *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* during early infection[J]. *PLoS One*, 2019, 14(2): e0211913.
- [24] WANG F, LI J, YE K, LIU P, GONG H, JIANG Q, QI B, MO Q. An *in vitro* *Actinidia* bioassay to evaluate the resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*[J]. *The Plant Pathology Journal*, 2019, 35(4): 372.
- [25] WANG T, WANG G, JIA Z H, PAN D L, ZHANG J Y, GUO Z R. Transcriptome analysis of kiwifruit in response to *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* infection[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(2): 373.
- [26] 白丹凤. 猕猴桃耐涝种质资源筛选及生理机制研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
BAI Danfeng. Screening of waterlogging tolerant germplasm resources and physiological mechanisms in *Actinidia*[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural sciences, 2019.
- [27] 穆雪莹. 猕猴桃耐盐砧木的筛选[D]. 杭州: 浙江大学, 2019.
MU Rongxue. Screening for salt tolerance stock of kiwifruit[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2019.
- [28] 陈锦永, 方金豹, 齐秀娟, 顾红, 林苗苗, 张威远, 魏翠果. 猕猴桃砧木研究进展[J]. *果树学报*, 2015, 32(5): 959-968.
CHEN Jinyong, FANG Jinbao, QI Xiujian, GU Hong, LIN Miaomiao, ZHANG Weiyuan, WEI Cuiguo. Research progress on rootstock of kiwifruit[J]. *Journal of Fruit Science*, 2015, 32(5): 959-968.
- [29] HUANG S, DING J, DENG D, TANG W, SUN H, LIU D, ZHANG L, NIU X, ZHANG X, MENG M, YU J, LIU J, HAN Y, SHI W, ZHANG D, CAO S, WEI Z, CUI Y, XIA Y, ZENG H, BAO K, LIN L, MIN Y, ZHANG H, MIAO M, TANG X, ZHU Y, SUI Y, LI G, SUN H, YUE J, SUN J, LIU F, ZHOU L, LEI L, ZHENG X, LIU M, HUANG L, SONG J, XU C, LI J, YE K, ZHONG S, LU B R, HE G, XIAO F, WANG HL, ZHENG H, FEI Z, LIU Y. Draft genome of the kiwifruit *Actinidia chinensis*[J]. *Nature Communications*, 2013, 4: 2640.
- [30] TANG W, SUN X, YUE J, TANG X, JIAO C, YANG Y, NIU X, MIAO M, ZHANG D, HUANG S, SHI W, LI M, FANG C, FEI Z, LIU Y. Chromosome-scale genome assembly of kiwifruit *Actinidia eriantha* with single-molecule sequencing and chromatin interaction mapping[J]. *GigaScience*, 2019, 8(4): 27.
- [31] 李创. 猕猴桃表皮毛发育基因的筛选及其在沃沃猕猴桃中的基因编辑研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
LI Chuang. Screening the genes regulating trichome development in *Actinidia* and their genome editing in ‘Hayward’ kiwifruit[D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2019.

- [32] 徐小彪,张秋明. 基因工程与猕猴桃种质改良[J]. 果树学报, 2003,20(4): 300-304.
XU Xiaobiao, ZHANG Qiuming. Genetic engineering and germplasm improvement in kiwifruit[J]. Journal of Fruit Science, 2003,20(4): 300-304.
- [33] ZHANG A D, WANG W Q, TONG Y, LI M J, GRIERSON D, FERGUSON I, CHEN K S, YIN X R. Transcriptome analysis identifies a zinc finger protein regulating starch degradation in kiwifruit[J]. Plant Physiology, 2018, 178(2): 850-863.
- [34] WANG Z, WANG S, LI D, ZHANG Q, LI L, ZHONG C, LIU Y, HUANG H. Optimized paired-sgRNA/Cas9 cloning and expression cassette triggers high-efficiency multiplex genome editing in kiwifruit[J]. Plant Biotechnology Journal, 2018, 16(8): 1424-1433.
- [35] LUO J, GUO L, HUANG Y, WANG C, QIAO C, PANG R, LI J, PANG T, WANG R, XIE H, FANG J. Transcriptome analysis reveals the effect of pre-harvest CPPU treatment on the volatile compounds emitted by kiwifruit stored at room temperature[J]. Food Research International, 2017, 102: 666-673.
- [36] LIN M, FANG J, QI X, LI Y, CHEN J, SUN L, ZHONG Y. iTRAQ-based quantitative proteomic analysis reveals alterations in the metabolism of *Actinidia arguta*[J]. Scientific Reports, 2017,7(1): 5670.
- [37] 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.
- [38] 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(7): 45-58.
ZHU Daoxu. Significance of ploidy identification of Chinese gooseberry[J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 1982(7): 45-58.
- [39] 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.
- [40] ZHANG Q, LIU C, LIU Y, VANBUREN R, YAO X, ZHONG C, HUANG H. High-density interspecific genetic maps of kiwifruit and the identification of sex-specific markers[J]. DNA Research, 2015,22(5): 367-375.
- [41] 徐小彪,廖娇,黄春辉,辜青青,曲雪艳,刘善军,陈金印. 基于 EST-SSR 标记分析猕猴桃种质遗传关系[J]. 果树学报, 2012, 29(2): 212-216.
XU Xiaobiao, LIAO Jiao, HUANG Chunhui, GU Qingqing, QU Xueyan, LIU Shanjun, CHEN Jinyin. Genetic relationships from kiwifruit germplasms based on EST-SSR markers[J]. Journal of Fruit Science, 2012,29(2): 212-216.
- [42] 宁允叶,熊庆娥,曾伟光,曾光荣. 红阳猕猴桃全红芽变系的 RAPD 分析[J]. 园艺学报, 2003,30(5): 511-513.
NING Yunye, XIONG Qing'e, ZENG Weiguang, ZENG Guangrong. Studies on red flesh sport from 'Red Sun' kiwifruit using RAPD marker[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2003, 30(5): 511-513.
- [43] 周锦,刘义飞,黄宏文. 基于 EST 数据库进行 SNP 分子标记开发的研究进展及在猕猴桃属植物中的应用研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2011,19(2): 184-194.
ZHOU Jin, LIU Yifei, HUANG Hongwen. Progress on development of EST derived SNP markers and its application in *Actinidia chinensis* species complex[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2011,19(2): 184-194.
- [44] HUANG W G, CIPRIANI G, MORGANTE M, TESTOLIN R. Microsatellite DNA in *Actinidia chinensis*: isolation, characterization, and homology in related species[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998,97(8): 1269-1278.
- [45] 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.
- [46] 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.
- [47] 孙世航,林苗苗,齐秀娟,孙雷明,钟云鹏,方金豹. 应用 InDel 标记进行软枣猕猴桃杂交子代真实性鉴定[J]. 果树学报, 2018,35(1): 32-37.
SUN Shihang, LIN Miaomiao, QI Xiujian, SUN Leiming, ZHONG Yunpeng, FANG Jinbao. Application of InDel markers on progeny identification in *Actinidia arguta*[J]. Journal of Fruit Science, 2018,35(1): 32-37.
- [48] 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.
- [49] 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, 2003,23(3): 328-333.
LI Jianzi, LI Siguang, LUO Yuping, CHEN Shaofeng. PCR-RFLP analysis on chloroplast DNA of *Actinidia*[J]. Bulletin of Botanical Research, 2003,23(3): 328-333.
- [50] 朱道圩,秦永华,鄧玉宝,易明林,陈占宽,胡湛. 软枣猕猴桃原生质体培养与细胞团再生的初步研究[J]. 河南农业大学学报, 2001,35(3): 221-224.

- ZHU Daoxu, QIN Yonghua, ZHI Yubao, YI Minglin, CHEN Zhankuan, HU Zhan. Protoplast culture and cell colony regeneration of *Actinidia arguta*[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2001, 35(3): 221-224.
- [51] 田宏现, 苑平, 王曼玲, 刘艺, 李菁, 夏新界, 谭晓风. 米良一号猕猴桃遗传转化体系的建立[J]. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(8): 81-85.
- TIAN Hongxian, YUAN Ping, WANG Manling, LIU Yi, LI Jing, XIA Xinjie, TAN Xiaofeng. Establishment of transformation system of kiwifruit Miliang-1[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2012, 32(8): 81-85.
- [52] 张远记, 钱迎倩. 软枣猕猴桃试管苗叶片和茎段的愈伤组织诱导及植株再生[J]. 西北植物学报, 1996, 16(2): 137-141.
- ZHANG Yuanji, QIAN Yingqian. Callus induction and regeneration from leaves and stem segments of *in vitro* shoots of *Actinidia arguta*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1996, 16(2): 137-141.
- [53] 李昌禹, 杨义明, 赵淑兰, 卢淑波, 赵宏辉. 软枣猕猴桃杂种胚挽救及快繁体系的建立[J]. 特产研究, 2007, 29(2): 32-33.
- LI Changyu, YANG Yiming, ZHAO Shulan, LU Shubo, ZHAO Honghui. Hybrid embryo rescue and rapid propagation system construction of *Actinidia arguta*[J]. Special Wild Economic Animal and Plant Research, 2007, 29(2): 32-33.
- [54] 李明章, 邱利娜, 王丽华, 郑晓琴, 廖明安. 红阳猕猴桃杂交 F₁ 代表实主要经济性状遗传倾向分析[J]. 果树学报, 2011, 28(1): 51-54.
- LI Mingzhang, QIU Lina, WANG Lihua, ZHENG Xiaoqin, LIAO Ming'an. Inheritance trend of main characters in F₁ progenies of Hongyang kiwifruit variety[J]. Journal of Fruit Science, 2011, 28(1): 51-54.
- [55] 王丽华, 郑晓琴, 庄启国, 董官勇, 丁建, 李明章. 红肉猕猴桃新品种‘红什1号’[J]. 园艺学报, 2016, 43(1): 193-194.
- WANG Lihua, ZHENG Xiaoqin, ZHUANG Qiguo, DONG Guanyong, DING Jian, LI Mingzhang. A new red-fleshed kiwifruit cultivar ‘Hongshi 1’[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(1): 193-194.
- [56] 蔚玉红. ‘徐香’猕猴桃生长发育与肥水吸收规律研究[D]. 上海: 上海交通大学, 2010.
- WEI Yuhong. Study on tree growth, fruit development, nutrition and water absorption in kiwifruit cv. Xuxiang[D]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University, 2010.
- [57] 齐秀娟, 韩礼星, 李明, 赵改荣, 李玉红, 方金豹. 全红型猕猴桃新品种‘红宝石星’[J]. 园艺学报, 2011, 38(3): 601-602.
- QI Xiujian, HAN Lixing, LI Ming, ZHAO Gairong, LI Yuhong, FANG Jinbao. A new all-red kiwifruit cultivar ‘Rubystar’ [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2011, 38(3): 601-602.
- [58] 赵淑兰, 袁福贵, 马月申, 赵井才, 杨金茹. 软枣猕猴桃新品种——魁绿[J]. 园艺学报, 1994, 21(2): 207-208.
- ZHAO Shulan, YUAN Fugui, MA Yueshen, ZHAO Jingcai, YANG Jinru. Kuilv—a new cultivar of *Actinidia arguta* Planch. [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1994, 21(2): 207-208.
- [59] 赵淑兰. 软枣猕猴桃新品种——“丰绿”[J]. 特产研究, 1996(3): 51.
- ZHAO Shulan. Fenglv—a new cultivar of *Actinidia arguta* Planch. [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1996(3): 51.
- [60] 谢鸣, 吴延军, 蒋桂华, 张庆朝, 张慧琴, 彭尚进, 刘康猛. 大果毛花猕猴桃新品种‘华特’[J]. 园艺学报, 2008, 35(10): 1555-1561.
- XIE Ming, WU Yanjun, JIANG Guihua, ZHANG Qingchao, ZHANG Huiqin, PENG Shangjin, LIU Kangmeng. A new big fruit *Actinidia eriantha* Benth. cultivar ‘White’ [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2008, 35(10): 1555-1561.
- [61] 徐小彪, 黄春辉, 曲雪艳, 陈明, 钟敏, 郎彬彬, 陈楚佳, 谢敏, 张文标. 毛花猕猴桃新品种‘赣猕6号’[J]. 园艺学报, 2015, 42(12): 2539-2540.
- XU Xiaobiao, HUANG Chunhui, QU Xueyan, CHEN Ming, ZHONG Min, LANG Binbin, CHEN Chujia, XIE Min, ZHANG Wenbiao. A new easy peeling *Actinidia eriantha* cultivar ‘Ganmi 6’ [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2015, 42(12): 2539-2540.
- [62] 谢鸣, 张慧琴. 猕猴桃高效优质省力化栽培技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2018.
- XIE Ming, ZHANG Huiqin. Efficient and high-quality labor-saving cultivation technology of kiwifruit[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2018.
- [63] 艾军. 软枣猕猴桃栽培与加工技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2014.
- AI Jun. Cultivation and processing technology of *Actinidia arguta*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2014.
- [64] 齐秀娟. 猕猴桃高产栽培整形与修剪图解[M]. 北京: 化学工业出版社, 2017.
- QI Xiujian. Graphic illustration of shaping and pruning for high yield of kiwifruit[M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2017.
- [65] 刘丽, 张洋, 方金豹. 不同机械授粉方式对猕猴桃坐果率和果实品质的影响[J]. 河南农业科学, 2017, 46(7): 97-100.
- LIU Li, ZHANG Yang, FANG Jinbao. Effects of different mechanical pollination ways on fruit setting rate and quality of kiwifruit[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2017, 46(7): 97-100.