

梁贝贝,高柱,陈璐,等. 猕猴桃砧穗互作机制研究进展[J]. 江苏农业科学,2025,53(2):1-7.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.02.001

猕猴桃砧穗互作机制研究进展

梁贝贝^{1,2},高柱^{1,2},陈璐¹,朱玉麟^{1,2},王小玲^{1,2},卢玉鹏^{1,2},林孟飞^{1,2},毛积鹏^{1,2},公旭晨^{1,2}

(1. 江西省科学院生物资源研究所/特色果树茶叶种植与高值利用江西省重点实验室,江西南昌 330096;

2. 江西省猕猴桃工程研究中心,江西南昌 330096)

摘要:猕猴桃是世界上具有很高经济产值的果树之一。我国猕猴桃种植面积和产量虽均居世界首位,但果实品质差、产量低、抗逆性差及嫁接亲和性不强等问题已成为猕猴桃生产的主要制约因素。嫁接是一项具有很高经济价值和研究价值的无性繁殖技术,已成为良种化生产的重要环节,被广泛应用于果树苗木扩繁、新品种选育、品种抗逆改良等方面,开展猕猴桃砧穗互作机制研究,对于砧穗组合的科学选择、实现猕猴桃优质高产具有重要意义。本文总结了多年来猕猴桃砧穗互作对接穗生长势、果实产量和品质、接穗抗性(抗旱、抗涝、抗溃疡病)的影响以及砧穗嫁接的亲合性、砧穗间信号转导机制等方面的相关研究成果;并指出目前猕猴桃砧穗互作研究中存在和亟待解决的问题,从栽培技术、抗逆分子机制、砧穗间信号转导过程、遗传物质交流等方面展望了未来猕猴桃砧穗互作方面的研究重点,以期为后续深入研究猕猴桃砧穗互作机制提供借鉴,也可为生产中猕猴桃嫁接繁殖砧穗的合理选择提供参考。

关键词:猕猴桃;砧穗互作;生理机制;亲和性;信号转导

中图分类号:S663.404 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)02-0001-06

猕猴桃属于猕猴桃科猕猴桃属,为浆果类多年生落叶藤本植物。我国是猕猴桃的起源中心,种质资源丰富,且具有多种形态变异,划分为 54 个种和 21 个变种,共计 75 个分类单元,且仅有尼泊尔猕猴桃和日本白背叶猕猴桃在我国没有分布^[1]。猕猴桃风味独特鲜美,富含多种矿物营养、膳食纤维、维生素 E 和维生素 C 等营养物质,具有抗突变、清肠健胃等功效,被赋予“人间仙果”“维生素 C 之王”的美誉^[2]。随着猕猴桃产业迅速发展,我国猕猴桃栽培面积和产量分别占世界总量的 53% 和 38%,均位于世界第一^[3]。但由于栽培管理粗放,部分猕猴桃产区仍面临着严峻挑战^[4]。

嫁接技术为生产上广泛应用的无性繁殖方式之一^[5]。优良的嫁接体植株结合了砧木和接穗各自优势而具有显著增益的效果,如提高产量、改良果实品质、增强生物和非生物胁迫抗性等,采用嫁

接繁殖已成为良种化生产和实现优质高效栽培的重要环节^[6-7]。目前,在我国猕猴桃生产中,仍存在因砧穗组合搭配不合理造成的组间不亲和、生长发育不良、品质低、抗逆性差及结果晚等问题,严重限制猕猴桃产业发展^[8-9]。开展猕猴桃砧穗互作机制的研究,并选取适宜的砧穗组合进行因地制宜的栽培,对于深化猕猴桃理论知识、科学选择砧穗组合和解决生产中实际问题有重要意义。本文对多年来猕猴桃砧穗互作相关研究进行了系统阐述,旨在为后期猕猴桃砧穗选择利用提供参考。

1 砧穗互作对园艺性状的影响

1.1 对生长势的影响

砧木对接穗生长发育影响的研究一直备受关注^[10]。目前,生产上常用砧木对接穗进行矮化栽培,使用砧木减少树体生长量,如苹果砧木通过嫁接后引起接穗中激素间含量失衡,最终导致接穗品种植株矮小,部分柑橘砧木嫁接影响接穗的树势和冠幅^[11-12]。崔丽红等在野生猕猴桃资源中培育出优良品系 S9801,发现该优良砧木嫁接后树势中庸且便于控制树形,适用于南方地区栽培^[13]。也有研究表明,猕猴桃砧木在进行不同方式嫁接后,新梢的生长量均受到影响,进而影响干物质的积累^[14]。刘杨等对不同砧木嫁接红阳猕猴桃的测定结果表

收稿日期:2024-01-09

基金项目:江西省级科研院基础研究与人才类项目(编号:2022YRCS003,2022YRCC001);江西省科学院科技计划(编号:2020-YZD-02)。

作者简介:梁贝贝(1990—),女,河北邯郸人,博士,助理研究员,主要从事果树逆境生理及分子机制研究。E-mail:liang2133533@163.com。

通信作者:高柱,博士,研究员,主要从事园艺植物抗逆生物学研究。E-mail:jxauzg2008@126.com。

明,不同砧木对接穗植株生长均有一定影响,以对萼猕猴桃为嫁接体的新梢和主蔓直径最粗,显著高于红阳猕猴桃/美味猕猴桃和红阳猕猴桃/中华猕猴桃^[15]。Nitta 等通过嫁接山梨猕猴桃、葛枣猕猴桃和自根生长的海沃德猕猴桃测量的结果表明,不同嫁接体的生长情况均受到较大影响^[16]。与以上研究结果不同,某些砧木反而会增强接穗营养生长,陈玉明等将对萼猕猴桃和美味猕猴桃砧木嫁接东红、红阳、湘吉红 3 种猕猴桃品种,发现相比美味猕猴桃,对萼猕猴桃砧木对接穗均有促进节间和叶片生长等作用^[17]。此外,接穗对砧木根系形成也存在影响,如柑橘、葡萄、大豆等植物的根系生长和砧木发育均受到接穗的影响^[18-20]。蒋桂华等以中华猕猴桃和大籽猕猴桃为砧木嫁接布鲁诺猕猴桃品种,通过对地上部接穗生长和地下部砧木根系发育情况观察发现,大籽猕猴桃根系发育情况显著优于中华猕猴桃砧木,布鲁诺/大籽猕猴桃的生长势强于布鲁诺/中华猕猴桃^[21]。

1.2 对果实品质和产量的影响

砧木对果实品质和产量的影响一直是研究重点。相关研究表明,苹果砧木对果实糖、酸、维生素、矿质元素、酚类物质等营养含量产生了较大的影响^[22]。葡萄砧木减弱树势的同时,也降低了单株产量,但果品质量明显提高^[23]。猕猴桃砧木对接穗品种果实内的营养含量有较大影响,且不同砧穗组合的果实营养元素不同^[24]。高敏霞等以毛花猕猴桃、美味猕猴桃和中华猕猴桃为砧木嫁接米良一号的测定结果表明,美味猕猴桃砧木可促进米良一号果实可溶性固性物含量的增加^[25]。李大卫等的研究也得出同样结论,试验以团叶、梅叶大籽和对萼猕猴桃为砧木嫁接四倍体黄肉猕猴桃金梅,对不同砧穗组合产量和品质进行评测,结果表明,梅叶大籽和对萼猕猴桃砧木对金梅的果实产量和品质均有显著提高^[26]。李洁维等通过对 10 种猕猴桃砧木嫁接实美连续 3 年的产量测定,发现实美/桂海 4 号砧穗组合的果实内含物丰富,品质优良,并且产量也显著高于其他 9 种砧穗组合^[27]。Atkinson 等以 9 种美味猕猴桃布鲁诺株系为砧木嫁接海沃德,通过多变量分析方法进行评价,发现嫁接在布鲁诺株系 4 的雄性砧木的植株在 3 年内产量显著提高^[28]。

2 砧穗互作对抗性的影响

2.1 抗旱性

猕猴桃根系含水量高且分布浅,地上部分叶面

积大和输导组织发达导致其蒸腾强烈,因此,猕猴桃属于不耐旱型果树^[29]。然而,随着猕猴桃栽培面积的增加,我国多地产区常遭到季节性干旱,严重威胁果园建设的质量,阻碍了猕猴桃产业的发展。嫁接能够提高接穗抗旱能力已在苹果、柑橘等多种果树中证实,地下部砧木通过改变地上部接穗的气孔大小、水势、生长发育等来增强植株对干旱的抗性^[30-32]。因此,选育耐旱性的猕猴桃砧木一直备受重视。

近年来,我国生产上广泛应用的猕猴桃砧木为中华猕猴桃和美味猕猴桃,但 2 种砧木均对干旱胁迫较为敏感^[33]。与中华猕猴桃和美味猕猴桃相比,对萼猕猴桃的根系发达,对土壤适应能力强且有较强的抗旱性,已作为砧木开始大量采用^[9]。猕猴桃在生长发育过程中易受干旱胁迫影响,且植株自身的生理生化机制发生改变以适应干旱,如果在果实膨大期出现干旱胁迫,则影响果实品质及产量。李学宏等研究表明,猕猴桃在果实膨大早期出现干旱胁迫,果实中碳水化合物和可溶性固形物含量减少,果实膨大受阻,最终导致产量和品质下降^[34]。陈健男通过评价 4 种猕猴桃砧木的抗旱性,发现包括电导率、丙二醛、失水率、叶绿素、叶面积等 18 个抗旱能力相关指标发生改变,并利用隶属函数方法对 4 种砧木的抗旱能力进行了综合排名,由强到弱依次为葛枣 > 金猕 > 徐香 > 脐红,结果表明,可以将葛枣作为砧木进行嫁接来增强抗旱性^[35]。竺元琦对 4 种中华猕猴桃和美味猕猴桃进行干旱和高温抗性的研究,结果表明,其膜透性均发生变化,中华猕猴桃耐高温干旱能力强于美味猕猴桃^[36]。

2.2 抗涝性

涝害对旱生植物生长具有显著抑制作用,给农作物带来巨大经济损失。樱桃涝害的研究发现,耐涝砧木能够降低活性氧(ROS)含量,提高抗涝性^[37]。桃树嫁接苗盆栽模拟涝害发现,淹水导致桃树根系及叶片光合性能严重受损^[38]。猕猴桃属植物根系为浅根系肉质根,对水分敏感,极不耐涝,随着淹水胁迫时间的延长,猕猴桃根尖腐烂、变褐,最后倒伏死亡^[39]。我国猕猴桃多数产区常遭受到季节性涝害,加之部分产区土壤黏重,使得涝害极易发生。如果能筛选出抗涝性强的砧木,对保证猕猴桃经济年限意义重大^[40]。

以对萼猕猴桃作砧木进行多品种嫁接试验发现,对萼猕猴桃具有抗涝、抗土壤瘠薄且生长势好等特点^[41]。郭兴利等的研究结果进一步证实了对

萼猕猴桃的抗涝能力,对萼猕猴桃砧木与优良猕猴桃品种嫁接后,嫁接体具有很强抗涝能力,并保持了优良性状^[42]。Bai 等将不耐涝接穗品种中猕 2 号分别嫁接到对萼砧木、海沃德上,发现对萼为砧木的砧穗组合表现出更高的光合效率及更稳定的渗透调节能力,表明对萼砧木能提高嫁接体的抗涝能力^[43]。张琛等对美味猕猴桃、中华猕猴桃和毛花猕猴桃的耐涝性进行研究,结果表明,美味猕猴桃布鲁诺抗涝性强于毛花猕猴桃华特和中华猕猴桃红阳^[44]。王在明等的研究进一步证明,毛花猕猴桃的耐涝性强于中华猕猴桃^[45]。在淹水胁迫时,一些光合机制、渗透调节物质、膜透性及抗氧化机制等的变化与抗涝性密切相关。分析美味猕猴桃和对萼猕猴桃砧木嫁接中华猕猴桃红阳的淹水胁迫处理发现,红阳/对萼猕猴桃膜透性呈先升高后平稳趋势,且 MDA 含量和 SOD 活性呈先上升后降低的趋势结果,表明红阳/对萼猕猴桃耐淹性强于红阳/美味猕猴桃^[17]。白丹凤等以耐涝资源对萼猕猴桃 KR2 为砧木,以美味猕猴桃品种中猕 2 号为接穗进行嫁接,研究发现,低氧胁迫下耐涝砧木能维持中猕 2 号生长和光合能力,从而增强其耐涝性^[39]。

2.3 抗溃疡病

溃疡病是一类果树上常见病害。柑橘溃疡病对大多数商品化柑橘品种产生严重威胁,不仅影响柑橘的正常生长,也影响着柑橘产量和品质^[46]。葡萄产区每年因溃疡病造成的损失可达 20% 左右,严重地区损失达 50% 以上^[47]。溃疡病已成为南方部分地区果树生产的重大障碍^[48]。猕猴桃细菌性溃疡病被称为猕猴桃病害中的癌症,是由丁香假单胞杆菌猕猴桃致病变种引起的细菌性病害,具有传播快、难根治、易复发且毁灭性强等特点,是一类常见的病害^[49]。

贺占雪等以抗溃疡病强的猕猴桃为砧木,以猕猴桃主栽品种为接穗,通过田间抗性监测发现,抗性强的砧木能有效提高接穗抗溃疡病能力,且嫁接体对溃疡病抗性与生理指标、病情指标存在线性关系^[50]。金吉林等以 10 份野生猕猴桃为材料,选择高抗材料为砧木,初步判定四萼猕猴桃和葛枣猕猴桃可作为较好的抗溃疡病砧木材料加以选育利用^[51]。为利用溃疡病高抗砧木增强生产上嫁接体的抗病能力,许多学者进行了相关研究。石志军等研究发现徐香猕猴桃抗溃疡性高于布鲁诺猕猴桃,邵卫平等也得到一致的结论^[52-53]。对抗溃疡病砧

木筛选及机制的研究结果表明,中华猕猴桃对溃疡病属易感或中抗品种,其中红阳、金艳、脐红、金阳、金霞、Hort16A、金桃、东红、楚红等属高感品种^[51-52,54-56];华优、愧蜜、米良一号、翠玉、翠香、秦美、晨光等属中抗品种^[52,54-55,57];徐香、金魁和华特(毛花类)为高抗品种^[52,55,57]。但易盼盼等研究表明,徐香为中抗品种,金魁为高抗品种^[55,58]。因此,推测可能不同区域独特的生态环境及不同的评价指标,导致鉴定结果不同。国外学者也重视猕猴桃溃疡病的研究,霍俊伟等对种质圃内 24 个不同种类 3 500 份猕猴桃材料进行抗溃疡病品种筛选,筛选出了软枣、葛枣、黑蕊、大籽、紫果等溃疡病高抗猕猴桃种质^[8]。

3 嫁接体的亲和性及分子机制研究

3.1 嫁接亲和性

砧木和接穗间的亲和性是果树得以丰产的基础,选择亲和性良好的砧穗组合是嫁接成活的关键。我国嫁接技术最早应用于柑橘生产,砧穗间亲和性影响到柑橘砧穗间的营养物质运输,进而影响柑橘生长势、产量和品质^[59]。分析山核桃属间嫁接亲和性发现,亲和性好的砧穗组合萌芽率高^[60]。研究发现,荔枝嫁接后,嫁接亲和性强的砧穗组合能够促进愈伤组织形成和生长发育并提高抗逆性^[61]。

一般而言,砧木和接穗亲缘关系越近,亲和力就越强,嫁接成活率就越高。Li 等的研究证实了这一点,该试验将 62 个猕猴桃栽培品种嫁接到中华猕猴桃砧木上,通过表型和组织学观察,发现猕猴桃同源砧穗组合表现出较好亲和性,而异源砧穗组合亲和性差^[62]。为研究不同猕猴桃砧穗组合的嫁接亲和性,薛莲以葛枣猕猴桃为砧木,以海沃德、米良 1 号、金魁、和 13-4 为接穗进行嫁接亲和性测定,发现金魁/葛枣猕猴桃的亲和力显著高于其他 3 个砧穗组合,表现在接穗品种嫁接后成活率、保存率和生长量的差异^[63]。叶开玉等以中华猕猴桃桂海 4 号为砧木嫁接 7 种优良猕猴桃接穗,结果表明,红阳/桂海 4 号成活率和保存率最高^[64]。抗旱砧木秦美、MX-1 猕猴桃嫁接农大郁香、农大金猕、海沃德、脐红接穗,通过组织学观察,发现不同砧木嫁接同一种接穗的砧穗组合中农大郁香/MX-1、脐红/MX-1 的亲性和性优于农大郁香/秦美、脐红/秦美,同一砧木嫁接不同接穗的砧穗组合中海沃德/MX-1 的亲性和性最低,此外,该研究证实了砧穗间愈伤组

组织和形成层细胞形成的早晚与亲和力紧密相关^[65]。王莉等以中华猕猴桃和美味猕猴桃实生苗为砧木,以中华猕猴桃武植 2 号、通山 5 号和美味猕猴桃金魁为接穗进行嫁接,发现成活率可达 100%,表现出高度的亲和性^[66]。庞程等进行不同分类群砧木嫁接试验,接穗采用其不同分类的优株,结果表明,中华猕猴桃桂海 4 号嫁接中华猕猴桃砧木的成活率最高,效果最好^[67]。

3.2 砧穗间信号转导机制研究

3.2.1 砧穗间信号交流 砧穗嫁接体中,砧穗间营养物质运输及植物激素转导均受到相关基因调控,通过韧皮部长距离运输物质和 RNA 在信号转导方面作用成为研究热点^[68-69]。葡萄、柑橘等果树韧皮部的转录组分析结果表明,韧皮部内具有调控植物营养代谢、信号转导、胁迫反应的非编码 RNA 和 mRNA^[70-71]。在苹果上的进一步研究发现,嫁接后长距离运输 RNA 分子 *GAImRNA*,通过长距离运输引起叶片表型和接穗性状的变化^[72]。Duan 等发现梨树的砧穗组合中 *Pbwox1* 通过韧皮部远距离运输调控树形生长发育和树势平衡^[73]。

长距离传导信号物质对嫁接植株抗性也会产生影响^[74]。为了解猕猴桃对果实熟腐病的抗病机制,分别对低抗和高抗的猕猴桃砧穗组合进行转录组比较分析,发现主要涉及钙调节、细胞壁修饰、抗性蛋白、COBRA 蛋白等潜在的防御基因,鉴定出转录因子和发病机制相关蛋白的 DEG 在高抗品种中的诱导水平高于低抗品种,揭示了 2 种抗性不同的猕猴桃品种感染果实熟腐病的内在原因^[75]。ERF - VIIs 通过膜相关蛋白 ACBP1/2 定位于膜上,在低氧环境下,ERF - VIIs 的 N 末端受阻,ERF - VIIs 从膜上长距离运输至细胞核,触发其下游响应缺氧基因的表达。在猕猴桃嫁接体中,分离出的 ERF - VIIs 成员有 *AdRAP2.3* 和 *AvERF73/78*,在抗涝方面发挥重要作用^[76]。刘娇在东红猕猴桃中分离出 2 个 ERF - VIIs 基因 *AcERF74* 和 *AcERF75*,发现在淹水处理后 2 个基因均显著上调,并直接作用于 *AcADH1* 启动子的表达响应涝害胁迫,推测 *AcERF74* 和 *AcERF75* 也可能在砧穗间起到调控作用^[77]。然而,2 个基因在砧穗间的调控机制如何,尚不清楚。

3.2.2 砧穗间遗传物质交换 由于砧木和接穗遗传背景具有差异性,嫁接后砧穗间遗传物质是否交换或基因互作的研究将有助于理解砧穗互作机制。

最早证明砧穗间有遗传物质交流的物种是拟南芥,通过 GFP 标记的拟南芥进行嫁接,发现 sRNA 在嫁接口两端均发生移动,并发生表观遗传修饰^[78]。此后,在西瓜、番茄的嫁接试验中也进一步得到验证^[79-80]。植物嫁接后不仅呈现砧木和接穗所具有的性状,且常呈现出中间性状,甚至产生新性状。江毅为探究嫁接南瓜有性后代的遗传机制,通过农艺性状调查,发现嫁接南瓜 G1 代与接穗性状相比出现了变异性状,而嫁接南瓜 G2 代遗传了嫁接南瓜 G1 代的变异性状,这一结果证明了嫁接有遗传物质的交换,并可以后代遗传^[81]。猕猴桃砧穗间可能也存在遗传物质交流现象,如 5 种猕猴桃砧木与海沃德接穗均可能因存在遗传物质交换,使得萌芽和开花特性发生改变^[82]。利用农杆菌介导法将 *ipt* 基因转入猕猴桃,发现组织培养条件下的转基因苗不易生根,而将 *ipt* 转基因苗嫁接常规猕猴桃,发现仅有 5% 嫁接苗成活,且所有砧穗组合在 3 个月后发现叶片变小、节间缩短、腋芽数量增加等情况,表明转基因嫁接苗引起猕猴桃表型改变^[83]。鲍文武发现,猕猴桃嫁接有利于接穗生长和根系生长,推测砧穗间可能有遗传物质交换^[65]。

4 展望

基于前述研究进展分析,可初步了解科学的选择砧穗组合能够达到砧穗间相互增效的作用。但受诸多因素影响,生产上仍会遇到砧穗组合亲和性不强、品质差、产量低及抗性差等问题,与产业发展对优良砧穗的需求尚存在很大差距。因此,根据区域化要求,筛选或培育出优良砧穗组合,并制定和革新与优良砧穗选育相配套的栽培技术,是支撑猕猴桃产业发展的重点。

目前,关于猕猴桃嫁接体响应逆境胁迫的研究多集中于形态和生理生化方面,而所有这些都与抗逆相关的形态和生理指标的变化最终由相关基因的表达来调控。因此,未来应结合分子生物学层面对抗逆机制进行研究,挖掘出猕猴桃砧穗组合响应逆境胁迫的重要代谢产物和关键基因,加强响应逆境胁迫关键基因的分离与鉴定,同时加强转基因工程的研究,并分析其调控信号转导过程。将猕猴桃砧穗抗性机制研究与育种创新紧密结合,对猕猴桃抗逆性研究和生产具有重要意义。

嫁接亲和性不仅受解剖结构和愈合生理生化的影响,也受到砧穗间遗传物质水平转移、基因、激

素及酶类物质等诸多内因控制。目前关于亲和性研究多集中在嫁接体的成活率、形态学及解剖学等方面,未来需要进一步对猕猴桃砧穗愈合部的内源激素调控方式、信号转导过程及分子水平等方面进行研究。此外,可以结合砧穗间遗传物质交流情况进行亲和性鉴定研究。

参考文献:

- [1] 黄宏文. 猕猴桃属 分类 资源 驯化 栽培[J]. 园艺学报, 2013, 40(2): 388.
- [2] 黄宏文, 龚俊杰, 王圣梅, 等. 猕猴桃属 (*Actinidia*) 植物的遗传多样性[J]. 生物多样性, 2000, 8(1): 1-12.
- [3] 邵卫平. 猕猴桃抗性砧木培育与遗传转化参数初探[D]. 杭州: 浙江大学, 2015: 1-2.
- [4] 陈环, 马幸幸, 贾德翠, 等. 猕猴桃砧木研究进展[J]. 北方园艺, 2022(5): 125-133.
- [5] 高兴泉. 核桃砧木的类型与繁育技术综述[J]. 北方果树, 2019(5): 1-4.
- [6] 王关林, 方宏筠. 甜樱桃矮化砧木新品种 Gisela 的研究进展[J]. 园艺与种苗, 2014, 34(4): 52-59.
- [7] 李小红, 周凯, 谢周, 等. 不同葡萄砧木对矢富罗莎葡萄嫁接苗光合作用的影响[J]. 果树学报, 2009, 26(1): 90-93.
- [8] 霍俊伟, 李著花, 秦栋. 黑穗醋栗营养成分和保健功能及产业发展前景[J]. 东北农业大学学报, 2011, 42(2): 139-144.
- [9] 陈锦永, 方金豹, 齐秀娟, 等. 猕猴桃砧木研究进展[J]. 果树学报, 2015, 32(5): 959-968.
- [10] 李文强. 渭北地区不同苹果砧穗组合树体生长、果实品质及产量评价[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018: 2-3.
- [11] Tworokski T, Fazio G. Hormone and growth interactions of scions and size - controlling rootstocks of young apple trees [J]. Plant Growth Regulation, 2016, 78(1): 105-119.
- [12] Zhu S P, Huang T J, Yu X, et al. The effects of rootstocks on performances of three late - ripening navel orange varieties [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2020, 19(7): 1802-1812.
- [13] 崔丽红, 陈继富, 黄蔚. 猕猴桃砧木优良品系“S9801”的选育初报[J]. 农业科技通讯, 2018(12): 303-305.
- [14] 刘玉平. 不同嫁接方法对软枣猕猴桃成活及生长的影响[J]. 防护林科技, 2017(10): 51, 72.
- [15] 刘扬, 谢善鹏, 卢鑫, 等. 不同砧木对红阳猕猴桃生长及果实品质的影响[J]. 落叶果树, 2020, 52(6): 11-14.
- [16] Nitta H, Ogasawara S. Characteristics of ‘Hayward’ kiwifruit vines grown on their own roots or grafted onto *Actinidia polygama* or *Actinidia rufa* [J]. Acta Horticulturae, 1999, 498(3): 319-324.
- [17] 陈玉明, 史梦琪, 张琮, 等. 耐淹砧木对猕猴桃枝叶生长及淹水胁迫的生理影响[J]. 湖北农业科学, 2018, 57(8): 77-80, 95.
- [18] 刘晓纳. 柑橘砧木耐旱性评价及其与根系形态的相关性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2017: 37-40.
- [19] Tandonnet J P, Cookson S J, Vivin P, et al. Scion genotype controls biomass allocation and root development in grafted grapevine [J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 2009, 16(2): 290-300.
- [20] Du Y L, Zhao Q, Li S Y, et al. Shoot/root interactions affect soybean photosynthetic traits and yield formation: a case study of grafting with record - yield cultivars [J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 445.
- [21] 蒋桂华, 谢鸣, 陈学选, 等. 砧木对猕猴桃生长结果的影响[J]. 浙江农业学报, 1998, 60(3): 50-51.
- [22] 杜学梅, 杨廷楨, 高敬东, 等. 苹果砧木对嫁接品种影响的研究进展[J]. 西北农业学报, 2020, 29(4): 487-495.
- [23] Mattii G B, Storchi P. Ecophysiological and productive behaviour of Sangiovese grapevine as affected by rootstock at high planting density [J]. Atti VI Giornate Scientifiche Soi, 2002, 11(5): 231-232.
- [24] Thorp T G, Boyd L M, Barnett A M, et al. Effect of inter - specific rootstocks on inorganic nutrient concentrations and fruit quality of ‘Hort16A’ kiwifruit (*Actinidia chinensis* Planch. var. *chinensis*) [J]. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2007, 82(6): 829-838.
- [25] 高敏霞, 路喻丹, 刘晓驰, 等. 不同类型砧木对米良 1 号猕猴桃果实品质的影响[J]. 东南园艺, 2022, 10(3): 168-172.
- [26] 李大卫, 刘小莉, 韩飞, 等. 猕猴桃新型砧木对金梅猕猴桃果实品质的影响[J]. 果树学报, 2023, 40(10): 2160-2169.
- [27] 李洁维, 王新桂, 莫凌, 等. 美味猕猴桃优良株系“实美”的砧木选择研究[J]. 广西植物, 2004, 24(1): 43-48.
- [28] Atkinson C J, Else M A, Taylor L, et al. Root and stem hydraulic conductivity as determinants of growth potential in grafted trees of apple (*Malus pumila* Mill.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(385): 1221-1229.
- [29] Wu R M, Wang T C, Warren B A W, et al. Kiwifruit SVP2 controls developmental and drought - stress pathways [J]. Plant Molecular Biology, 2018, 96(3): 233-244.
- [30] 尹鹏龙, 田国杰, 王祖光, 等. 6 种苹果砧穗组合抗旱性评价[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(4): 133-138.
- [31] 刘晓纳, 徐媛媛, 朱世平, 等. 不同柑橘砧木的耐旱性评价[J]. 果树学报, 2016, 33(10): 1230-1240.
- [32] Martínez - Carrasco R, Sánchez - Rodríguez J, Pérez P. Changes in chlorophyll fluorescence during the course of photoperiod and in response to drought in *Casuarina equisetifolia* Forst. and Forst. [J]. Photosynthetica, 2002, 40(3): 363-368.
- [33] 宋雅林, 林苗苗, 钟云鹏, 等. 猕猴桃品种(系)溃疡病抗性鉴定及不同评价指标的相关性分析[J]. 果树学报, 2020, 37(6): 900-908.
- [34] 李学宏, 潘晓红, 李夏. 高温干旱对猕猴桃生长发育的影响及应对措施[J]. 西北园艺, 2017(3): 24-26.
- [35] 陈健男. 猕猴桃果实香气成分及其抗旱性、砧木耐涝性评价[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018: 22-31.
- [36] 竺元琦. 猕猴桃高温干旱抗性研究[J]. 湖北林业科技, 1999, 28(4): 14-15.
- [37] Sivritepe N, Erturk U, Yerlikaya C, et al. Response of the cherry rootstock to water stress induced *in vitro* [J]. Biologia Plantarum, 2008, 52(3): 573-576.

- [38] 王玉玲,周晨浩,肖金平,等. 3个桃品种对淹水胁迫的生理响应及耐涝性评价[J]. 福建农业学报,2022,37(1):49-58.
- [39] 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,2019:3-4.
- [40] 米银法,霍玉娟,崔瑞红. 低氧胁迫下锰对猕猴桃抗氧化系统的影响[J]. 科技导报,2015,33(22):83-88.
- [41] 段眉会,陈春晓. 水杨桃作猕猴桃砧木行不行? [J]. 果树实用技术与信息,2019(4):13-14.
- [42] 郭兴利,魏远新,张振营,等. 猕猴桃新型砧木水杨桃及其在河南西峡的应用实践[J]. 西北园艺,2022(3):58-61.
- [43] Bai D F, Li Z, Gu S C, et al. Effects of kiwifruit rootstocks with opposite tolerance on physiological responses of grafting combinations under waterlogging stress[J]. Plants,2022,11(16):2098.
- [44] 张琛. 三个类型猕猴桃品种实生苗对淹水胁迫的生理反应及其耐涝性比较[D]. 金华:浙江师范大学,2013:19-29.
- [45] 王在明,张琼英,刘小明. 中华和毛花猕猴桃抗性观察[J]. 果树科学,1996,13(1):29-30.
- [46] Ebrahimi Z, Rezaei R, Masoumi - Asl A, et al. Variation in the aggressiveness of *Xanthomonas citri* subsp. *citri* pathotypes A and A* on three *Citrus* species, and epiphytic growth on some *Citrus* weeds[J]. Crop and Pasture Science,2020,71(3):260.
- [47] Li X, Yan J, Kong F, et al. *Botryosphaeria dothidea* causing canker of grapevine newly reported in China[J]. Plant Pathology,2010,59(6):1170.
- [48] Úrbez - Torres J R, Gubler W D. Pathogenicity of Botryosphaeriaceae species isolated from grapevine cankers in California [J]. Plant Disease,2009,93(6):584-592.
- [49] 鄢明峰,李诚,王园秀,等. 奉新县猕猴桃溃疡病原菌鉴定[J]. 江西农业大学学报,2019,41(2):243-248.
- [50] 贺占雪,朱太富,李欣,等. 不同砧穗组合对猕猴桃溃疡病的抗性差异及机制分析[J]. 河南农业科学,2023,52(1):95-107.
- [51] 金吉林,罗会,柏自琴,等. 10份野生猕猴桃属植物抗溃疡病检测与砧木筛选[J]. 现代园艺,2022,45(23):85-87.
- [52] 石志军,张慧琴,肖金平,等. 不同猕猴桃品种对溃疡病抗性的评价[J]. 浙江农业学报,2014,26(3):752-759.
- [53] 邵卫平,刘永立. 猕猴桃实生苗抗性鉴定与砧木筛选[J]. 安徽农业科学,2015,43(35):214,245.
- [54] 刘娟. 猕猴桃溃疡病抗性材料评价及其亲缘关系的 ISSR 聚类分析[D]. 雅安:四川农业大学,2015:16-19.
- [55] 易盼盼,樊红科,雷玉山,等. 猕猴桃抗溃疡病基因连锁 SSR 分子标记初步研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2015,43(4):91-98.
- [56] 张慧琴,毛雪琴,肖金平,等. 猕猴桃溃疡病原菌分子鉴定与抗性材料初选[J]. 核农学报,2014,28(7):1181-1187.
- [57] 李森,檀根甲,李瑶,等. 不同抗性猕猴桃品种感染溃疡病前后几种保护酶活性变化[J]. 激光生物学报,2009,18(3):370-378.
- [58] 李聪. 猕猴桃枝叶组织结构及内含物与溃疡病的相关性研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2016:9-15.
- [59] 阮玉河. 越南柑橘砧木抗旱性及与其主要品种嫁接亲和性初步研究[D]. 南宁:广西大学,2017:10-11.
- [60] 唐艺荃,王红红,胡渊渊,等. 山核桃属种间嫁接亲和性分析[J]. 果树学报,2017,34(5):584-593.
- [61] 陶旭. 荔枝嫁接亲和性及机理的初步研究[D]. 广州:华南农业大学,2020:43-45.
- [62] Li D W, Han F, Liu X L, et al. Localized graft incompatibility in kiwifruit: analysis of homografts and heterografts with different rootstock & scion combinations[J]. Scientia Horticulturae,2021,283:110080.
- [63] 薛莲. 葛枣猕猴桃(*Actinidia polygama*)耐涝性分析及嫁接亲和性鉴定[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2018:23-25.
- [64] 叶开玉,蒋桥生,龚弘娟,等. 猕猴桃嫁接繁殖与砧木选择试验[J]. 江苏农业科学,2014,42(1):138-139.
- [65] 鲍文武. 猕猴桃抗旱砧木微嫁接亲和性研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2020:20-27.
- [66] 王莉,王圣梅,黄宏文. 猕猴桃属种间嫁接亲和性试验研究及抗根结线虫砧木的初步筛选[J]. 武汉植物学研究,2001,19(1):47-51.
- [67] 庞程,李瑞高,梁木源,等. 猕猴桃嫁接试验[J]. 广西植物,1989,9(1):77-81.
- [68] Spiegelman Z, Golan G, Wolf S. Don't kill the messenger: long - distance trafficking of mRNA molecules [J]. Plant Science,2013,213:1-8.
- [69] Notaguchi M, Okamoto S. Dynamics of long - distance signaling via plant vascular tissues [J]. Frontiers in Plant Science,2015,6:161.
- [70] Cookson S J, Ollat N. Grafting with rootstocks induces extensive transcriptional re - programming in the shoot apical meristem of grapevine [J]. BMC Plant Biology,2013,13:147.
- [71] Tzarfati R, Ben - Dor S, Sela I, et al. Graft - induced changes in microRNA expression patterns in *Citrus* leaf petioles [J]. The Open Plant Science Journal,2013,7(1):17-23.
- [72] Xu H Y, Zhang W N, Li M F, et al. Gibberellic acid insensitive mRNA transport in both directions between stock and scion in *Malus* [J]. Tree Genetics & Genomes,2010,6(6):1013-1019.
- [73] Duan X W, Zhang W N, Huang J, et al. PbWoxT1 mRNA from pear (*Pyrus betulaefolia*) undergoes long - distance transport assisted by a polypyrimidine tract binding protein [J]. New Phytologist,2016,210(2):511-524.
- [74] Agüero C B, Uratsu S L, Greve C, et al. Evaluation of tolerance to Pierce's disease and *Botrytis* in transgenic plants of *Vitis vinifera* L. expressing the pear *PGIP* gene [J]. Molecular Plant Pathology,2005,6(1):43-51.
- [75] Wang Y X, Xiong G H, He Z, et al. Transcriptome analysis of *Actinidia chinensis* in response to *Botryosphaeria dothidea* infection [J]. PLoS One,2020,15(1):e0227303.
- [76] Pan D L, Wang G, Wang T, et al. *AdRAP2.3*, a novel ethylene response factor VIII from *Actinidia deliciosa*, enhances waterlogging resistance in transgenic tobacco through improving expression levels of *PDC* and *ADH* genes [J]. International Journal of Molecular Sciences,2019,20(5):1189.
- [77] 刘娇. *AcERF74* 和 *AcERF75* 调控猕猴桃耐涝性研究[D]. 杭州:浙江大学,2022:22-34.

唐思源,刘欣,姚友礼. 水稻内参基因的研究进展[J]. 江苏农业科学,2025,53(2):7-13.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.02.002

水稻内参基因的研究进展

唐思源,刘欣,姚友礼

(扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室培育点/农业部长江中下游作物生理生态与栽培重点开放实验室/
粮食作物现代产业技术协同创新中心,江苏扬州 225009)

摘要:实时荧光定量 PCR (RT-qPCR) 技术可为目的基因表达水平提供较为准确可靠的检测结果,但量化目的基因表达水平时需要使用内参基因来计算,因此,内参基因的选择合理与否会影响目的基因试验结果的准确性。理想的内参基因应该在所研究生物体内的大多数细胞中具有一致的较高丰度的转录表达,且表达水平不受外界因素的影响。实际上这些内参基因可能受物种、品种、发育阶段、器官以及处理条件等因素的影响而表达水平发生显著改变,从而影响定量计算结果。随着转录组测序技术的大量应用和数据积累,候选内参基因的选择也不再局限于传统的经验内参基因,利用公共数据库进行候选内参基因的筛选逐渐成为一种可能,因此,开展水稻内参基因筛选的相关研究具有重要的实践应用价值。本文综述总结了内参基因的来源和后续的筛选与验证方法,以及近几年来水稻内参基因由传统的管家基因向高通量测序数据中筛选出的适应水稻不同处理和组织的合适内参基因的转变,并对未来水稻内参基因的研究方向进行了展望,旨在为提高水稻基因表达研究的准确性提供有价值的参考。

关键词:内参基因;RT-qPCR;水稻;基因表达

中图分类号:S511.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)02-0007-07

水稻是我国最主要的粮食作物之一,同时也是用于遗传和分子功能研究的模式单子叶植物。随着水稻基因组被完整测序和分子生物学的发展,水稻的重要功能基因不断地被鉴定、克隆和解析。对目的基因的表达模式进行分析是了解目的基因特点、功能和挖掘利用其潜能的最基础研究内容之一,因此基因表达分析是分子研究中的重要基础手

段。由于基因表达在根本上是受转录水平调控的,因此研究往往需要量化目的基因的转录水平,即其 mRNA 的表达水平^[1-2]。检测目的基因表达水平的常用技术包括 Northern 印迹、原位杂交、实时荧光定量 PCR (RT-qPCR)、微阵列和转录组测序。其中,RT-qPCR 由于其特异性强、灵敏度高、重复性好和分析便捷与准确等优势,更频繁地用于量化目的基因的 mRNA 水平。在对 RT-qPCR 产物的定量分析过程中,其定量通常通过循环数与选择的稳定表达的内参基因的相对值来计算。因此,除非选择了真正稳定表达的内参基因作为参考,否则特定样本中目的基因的表达水平往往被高估或低估。例如测量目的基因 *PIF3H* 在芍药花的不同发育时期(花蕾期、初花期、盛花期、衰败期)的表达模式

收稿日期:2023-12-21

基金项目:江苏现代农业重点研发计划(编号:BE2022335);扬州现代农业项目(编号:YZ2022043)。

作者简介:唐思源(2001—),男,江苏盐城人,硕士研究生,研究方向为水稻生长发育的分子机理。E-mail:1295612145@qq.com。

通信作者:姚友礼,教授,主要从事水稻生长发育对环境响应的分子机理研究。E-mail:yaoyl@yzu.edu.cn。

[78] Molnar A, Melnyk C W, Bassett A, et al. Small silencing RNAs in plants are mobile and direct epigenetic modification in recipient cells[J]. *Science*, 2010, 328(5980): 872-875.

[79] Liu M J, Wu S H, Wu J F, et al. Translational landscape of photomorphogenic *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(10): 3699-3710.

[80] Wang H, Zhou P, Zhu W Y, et al. *De novo* comparative transcriptome analysis of genes differentially expressed in the scion of homografted and heterografted tomato seedlings[J]. *Scientific*

Reports, 2019, 9(1): 20240.

[81] 江毅. 南瓜砧木对嫁接南瓜自交后代性状遗传变异的影响[D]. 新乡:河南科技学院, 2019: 22-27.

[82] Wang Z Y, Patterson K J, Gould K S, et al. Rootstock effects on budburst and flowering in kiwifruit[J]. *Scientia Horticulturae*, 1994, 57(3): 187-199.

[83] Honda C, Kusaba S, Nishijima T, et al. Transformation of kiwifruit using the *ipt* gene alters tree architecture[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2011, 107(1): 45-53.