

曹曼君, 刘德江, 翟雨婷, 等. 软枣猕猴桃抗逆性研究进展与展望[J]. 江苏农业科学, 2025, 53(16): 26–32.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.16.004

软枣猕猴桃抗逆性研究进展与展望

曹曼君^{1,2}, 刘德江^{1,2}, 翟雨婷^{1,2}, 杨俊^{1,2}, 赵博^{1,2}, 李丽丽^{1,2}, 杨学文^{1,2}

(1. 佳木斯大学生物与农业学院, 黑龙江佳木斯 154007; 2. 中-乌农林技术开发与应用国际合作联合实验室, 黑龙江佳木斯 154007)

摘要:软枣猕猴桃是一种具有极高营养价值的水果,其口感软滑、气味清甜,含有多种微量元素和营养物质,近几年逐渐成为水果界的“新宠儿”。同时,软枣猕猴桃还具有极高的经济价值,对我国东北三省的气候适应度很高,因此成为东北三省众多经济作物中收益较高的品种之一。然而,近年来高温、暴雨等极端天气频发,恶劣气候条件会诱发病菌繁殖,加重病害孳生风险,导致果农养护成本增加,进而降低果农的种植收益和种植意愿,最终将影响整个软枣猕猴桃产业的未来发展。面对这一情形,植物自身的抗逆性将会发挥重要作用,通过提高植物面对环境胁迫时自身的适应性和抵抗力,改善其抗逆性,降低不良气候因素导致的病害率,以达到科学助农的目的。因此,本文通过梳理总结国内外学者对软枣猕猴桃抗寒性、抗旱性、抗盐碱性及抗病性方面的最新研究进展,结合猕猴桃方面的抗性研究,进一步挖掘这4种抗性方向下软枣猕猴桃潜在的研究思路,并对软枣猕猴桃抗性研究进行展望,旨在响应“三农政策”的号召,促使操作简便、价格低廉的生物技术落地,研究结果可为软枣猕猴桃的抗性研究提供参考。

关键词:软枣猕猴桃;抗寒;抗旱;抗盐碱;抗病害

中图分类号:S663.401 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)16-0026-07

猕猴桃属(*Actinidia* Lindl.)包含54个种、21个变种,共75个分类单元^[1]。我国是世界猕猴桃的起源中心,这一论证早在2008年新西兰举办的国际猕猴桃大会上就得到了来自19个国家的200多位与会专家的一致认可^[2]。软枣猕猴桃(*Actinidia arguta*)是东三省仅有的3种猕猴桃属植物资源之一,且由于其较高的营养价值^[3-5]、药用价值^[6-11]以及强适应性广受关注。

在强适应性方面,众多学者已在软枣猕猴桃抗寒、抗旱、抗盐和抗病等领域开展了不同层次的探讨。例如,张昭等关于自然越冬期3个软枣猕猴桃品种含水量的研究表明,魁绿的抗寒性优于96-6和丰绿^[12];张伟等指出,在软枣猕猴桃栽培过程中采用矮化大棚设施栽培,能够提高树体抗旱性^[13];王舒钥引种魁绿,探究其在不同浓度盐水灌溉条件下的生理响应,结果表明该品种在60 mmol/L盐水浓度具有一定的耐盐性^[14];温欣等对软枣猕猴桃溃疡病

的抗性进行评价,最终筛选出雌性品种苹绿和雄性品种绿王、61-1等近乎对溃疡病免疫(无发病现象)的品种^[15];刘广平等用人工模拟的淹水环境对不同品种的软枣猕猴桃幼株进行淹水处理,结果表明其根系在受淹后72 h内可抵抗涝害^[16]。

尽管软枣猕猴桃在抗性方面的研究已经取得了一定的成果,但受环境变化和气候变化的影响,仍面临着更多的挑战。因此,为更好地应对这些挑战,需要进一步深入研究软枣猕猴桃的抗性机制。近年来,已有部分学者对软枣猕猴桃抗寒性等抗性机制进行报道,但仍有很多可供挖掘的创新点需要进一步拓展和深入探索。基于此,本文通过梳理国内外目前关于软枣猕猴桃在抗寒性、抗旱性、抗盐碱性及抗病性方面的现有研究进展,旨在为相关研究者筛选抗性品种、提高品种本身抗性,明晰抗性生理和分子机制,最终为改善种植技术、提高产量以及增加收益提供理论参考。

1 软枣猕猴桃抗性研究进展

在针对软枣猕猴桃的抗性研究中,由于抗寒性是软枣猕猴桃生存与分布的关键要素,长期受到科学家的关注与探索,该领域的资料相对丰富且深入。因此,本节将文献细分为生理方向与分子方向的研究进行综述。相比之下,其他抗性(抗病、抗旱

收稿日期:2024-09-16

基金项目:黑龙江省教育厅基本科研业务费基础研究项目(编号:2023-KYYWF-0574);佳木斯大学人才类(自然类)青年创新人才培养计划(编号:JMSUQP2023016);黑龙江省教育厅基本科研业务费基础研究优秀创新团队项目(编号:22KYYWF0655)。

作者简介:曹曼君(1997—),女,黑龙江海伦人,硕士,助教,主要从事寒地植物资源保护与利用研究。E-mail:ylcmj1997@163.com。

和抗盐碱)由于资料有限且研究有待深入,本文未作类似区分。

1.1 软枣猕猴桃抗寒性

软枣猕猴桃在我国分布广泛,其中以东北三省的野生种质资源分布尤为丰富。低温是植物正常生长发育面临的重要胁迫因子之一,学术界普遍以 0℃ 为临界点,将 0℃ 以上的低温胁迫称为冷胁迫,0℃ 以下的低温胁迫称为冻胁迫^[17]。鉴于软枣猕猴桃的耐寒性相对较弱,抗寒性研究对其在北方地区的种植推广与商业化至关重要。目前,学者们已从不同角度对其抗寒能力的强弱进行了研究和探讨。

在雌雄株差异及生理生化指标方面的研究中,由于软枣猕猴桃是雌雄异株植物,为了测定其雌株和雄株间的抗寒差异,金君等以 LD133、龙城 2 号、LD126 和魁绿 4 个品种杂交后代的雌雄株 1 年生枝条为研究材料,对其形态解剖结构进行了观察和测量,并测定了可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸含量等生理指标。结果表明,雄株的各项指标表现均优于雌株,说明雄株的抗寒性在同等条件下优于雌株^[18],此项研究结果为探究软枣猕猴桃雌雄株间的内在机制提供了科学依据。林苗苗测定了软枣猕猴桃越冬期抗寒生理指标,发现可溶性糖(SS)、可溶性蛋白(SP)、脯氨酸(Pro)、超氧化物歧化酶(SOD)含量随气温的降低在魁绿雄株中累积最高,表明其抗寒性最强^[19]。曹健冉通过对 46 份软枣猕猴桃样本越冬过程中低温半致死温度(LT₅₀)及生理指标的测定,发现抗寒性与种质资源分布区域有关,来自吉林、辽宁的种质资源抗寒性强于河南,且低温驯化可提高其抗寒性^[20]。此外,曹健冉等测定了佳绿和香绿 2 个品种在越冬过程中各月份的抗寒生理指标,发现其枝条抗寒性在越冬过程中随着低温驯化的加深而增强,且佳绿枝条的渗透调节物质含量升高速度比香绿快,进而表明佳绿的抗寒性更优^[21]。王天鹤等通过调查魁绿、丰绿、96-6 这 3 个软枣猕猴桃品种在自然越冬期间的生理生化指标发现,随着冬春温度的先降后升,1 年生枝条内的组织含水量也呈先降后升趋势,束缚水/自由水比值、渗透调节物质含量及保护酶活性的变化则呈先升后降趋势^[22],这与张昭等关于自然越冬期 3 个品种含水量的研究结果一致,随着温度降低,植物出于自身保护作用不断降低含水量来提高细胞液浓度,降低冰点,而束缚水/自由水比值变化表现出针对低温的应激反应^[12]。袁月等的研究发现,在自然

越冬期间的软枣猕猴桃枝条丙二醛(MDA)含量呈先升后降趋势,在温度最低的 1 月份达到最高,赤霉素(GA₃)和生长素(IAA)含量呈先降后升趋势,而脱落酸(ABA)含量则呈先升后降趋势,且在温度最低的月份分别达到最低值或最高值,这说明温度的变化对内源激素含量造成较大影响^[23]。张昭的研究结果^[12]与之一致。张俊康等对野生软枣猕猴桃 1 年生扦插苗叶面喷施不同浓度的外源褪黑素(MT),探究其对 4℃ 下的低温伤害缓解效应,发现 0.1 μmol/L MT 处理条件下软枣猕猴桃叶片的叶绿素含量和渗透调节物质含量最高,MDA 含量积累最少,抗氧化酶活性最强,表明适宜浓度的 MT 能够缓解低温胁迫对软枣猕猴桃的伤害,进而提高抗寒性^[24]。

在抗寒分子研究领域,孙世航以不同抗寒性的软枣猕猴桃为试材,进行转录组和代谢组分析,鉴定出响应低温胁迫的关键代谢通路、基因和代谢物,并对候选基因进行转基因功能验证,提出由 AaCBF-AaBAM 和 AaMYB-AaMYC-AaLAR 这 2 条调控途径介导的软枣猕猴桃抗寒性分子模型,明晰其抗寒性分子机制^[25]。刘硕等为探究软枣猕猴桃对冻胁迫的响应功能,成功克隆并获得软枣猕猴桃 AaMYB16 基因;根据在农杆菌介导的洋葱表皮细胞和烟草表皮细胞的亚细胞定位结果,确定 AaMYB16 蛋白定位于细胞核上,且可减弱植物抗冻性^[26]。马乐利用转录组测序技术筛选出软枣猕猴桃抗寒关键基因 AaMYB117,发现该基因蛋白位于细胞核和细胞质中,并将其基因转化至叶片和拟南芥上进行相关的功能验证,结果表明,过表达 AaMYB117 基因通过抑制 CBF 和 COR 基因的表达,减弱软枣猕猴桃叶片和拟南芥植株的抗冻性^[27]。林苗苗构建 4 个软枣猕猴桃抗寒遗传群体,挖掘出抗寒相关功能的变异基因,并在杂交 F₁ 代群体的抗寒性遗传规律基础上,通过 BSR-Seq 筛选出抗寒关键基因^[19]。

1.2 软枣猕猴桃抗旱性

近年来,由于全球气候变化和水资源紧张等问题日益严重,导致许多地区软枣猕猴桃受到不同程度的干旱胁迫和光胁迫,影响其生长发育和产量。可见,软枣猕猴桃抗旱性研究依然对产业发展至关重要。但目前为止,国内外关于软枣猕猴桃植株抗旱性研究尚鲜有报道。

在干旱胁迫方面,有学者指出,采用矮化大棚设施栽培可提高软枣猕猴桃树体的抗旱性。其原因可能是树体矮化使树皮增厚,进而提高碳水化合物

物含量,最终增强树体抗旱能力^[13]。

在光胁迫方面,周守航以龙城 2 号、魁绿、红心猕猴桃、康甜 4 个品种的 2 年生嫁接枝条为研究对象,测定林下和露地 2 种生境条件下栽培的龙城 2 号软枣猕猴桃夏季光响应曲线及光合速率日变化,分析各环境、生理因子对软枣猕猴桃净光合速率(P_n)的影响。结果表明,林下栽培软枣猕猴桃的最大净光合速率(P_{nmax})、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)均低于露地栽培软枣猕猴桃;同时,露地栽培软枣猕猴桃一天中各时刻的净光合速率均高于林下栽培,这表明林下和露地生境下软枣猕猴桃的“光合午休”现象分别由非气孔因素及气孔因素引起^[28]。

1.3 软枣猕猴桃抗盐碱性

多年来,由于部分地区过度开荒和不合理滴灌等一系列不科学的农事操作,导致自然生态环境逐渐恶化,各地土壤出现程度不同的盐碱化,导致土壤功能退化、养分失衡,同时使植物出现养分吸收活力下降、生理代谢紊乱等现象,阻碍植株的正常生长发育^[29]。目前,关于软枣猕猴桃对盐碱适应性的研究相对较少。王舒钥对魁绿进行引种试验,探究其在不同浓度盐水灌溉条件下的生理响应,结果表明当复合盐浓度达到 60 mmol/L 且胁迫处理 14 d 时,魁绿叶片的叶绿素 b 含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性,以及叶片中可溶性蛋白和丙二醛含量均出现显著性升高,说明魁绿在该地区虽具有一定耐盐性,但当复合盐浓度超过 60 mmol/L 时,会对其生长发育产生伤害^[14]。刘丹等用不同浓度的 NaCl 胁迫处理软枣猕猴桃幼苗,探究盐胁迫对幼苗生长发育和酶活性指标的影响,结果表明,随着 NaCl 浓度的升高,幼苗的株高、根长等形态指标下降,过氧化氢酶活性、丙二醛含量也降低,而过氧化物酶、超氧化物歧化酶活性升高^[30]。

1.4 软枣猕猴桃抗病性

目前,与软枣猕猴桃有关的病害大致可分为侵染性病害与非侵染性病害两大类。侵染性病害由生物因子引起,如菌物(包括卵菌和真菌)、病毒、原核生物等,这些生物因子可通过空气、水、昆虫等方式传播,对软枣猕猴桃造成直接或间接的危害^[31]。其中,被称为猕猴桃“癌症”的溃疡病是一种由丁香假单胞菌引起的细菌性病害。猕猴桃溃疡病是对猕猴桃产业危害最为严重且目前尚无优质办法解决的病害之一,发生后严重影响产量,尽管前人常用药剂喷施、无毒苗木建园等方法在一定程度上减

少该病害的发生,但筛选和培育抗病性强的品种无疑是最有效的手段。温欣等利用强致病力菌株——丁香假单胞菌猕猴桃致病变种,对 51 份软枣猕猴桃种质资源的半木质化离体枝条和叶片进行人工接种培养,并对其抗溃疡病的抗病性进行评价,最终筛选出雌性品种苹绿和雄性品种绿王、61-1 等近乎对于溃疡病免疫(无发病现象)的软枣猕猴桃品种,相较而言,桓优 1 号品种的溃疡病发病最为严重^[15]。郑泽洋等调查了辽宁省部分地区软枣猕猴桃溃疡病的发生情况,梳理发病规律并总结经验,借鉴前人的防治方法提出以下防治建议:一是选用见丰魁绿和 TL20013 等抗病性较强的品种;二是从源头上杜绝病害发生,即选用无病种子、枝条等繁殖材料;三是加强后期养护管理;四是采用传统的药剂防治方法,农药、抗生素、化学杀菌剂等效果均比较好^[32]。

而非侵染性病害是由非生物因子引起的,如营养失衡、水分不足、温度过高或过低、光照过强或过弱等,这些因素同样会对软枣猕猴桃的生长和发育造成不良影响。其中以日灼病较为典型,日灼病是由高温、强光诱发的一种常见病害,每年都会给软枣猕猴桃的实际生产带来较大的损失。孙阳等针对近年来频发的软枣猕猴桃日灼病分析了主要成因,并根据实际情况提出建设性的防治建议,具体包括保护性微喷、蒸发制冷微喷、覆盖遮阳网、果实套袋以及增加土壤有机质等方法^[33]。同时,软枣猕猴桃的耐涝能力也较弱。近年来北方降雨量偏大,许多软枣猕猴桃在持续暴雨且园内排水不良的情况下受淹后出现溃疡病频发、树势减弱甚至死树现象,对当地种植户经济收入造成了较大的损失。为探究软枣猕猴桃对淹水胁迫的响应,刘广平等人工模拟淹水环境,对不同品种的软枣猕猴桃幼株进行淹水处理,通过植株形态观察及 SPAD 值、相对电导率、MDA 含量和 ROS 活性的测定,结果表明,软枣猕猴桃根系受淹后 72 h 内排水尚可挽救树体,超过 4 d 则 SPAD 值会急剧下降,7 d 后会对软枣猕猴桃产生不可逆伤害^[16]。因此,种植软枣猕猴桃时,应掌握主要病害的发生规律及防治原则,采取针对性防治措施,使病害发生风险降低^[34]。

2 软枣猕猴桃抗性潜在研究方向挖掘

鉴于当前针对软枣猕猴桃的抗性研究尚处于初级阶段,存在一定的知识缺口,本文从猕猴桃及

其他相关木本植物的深入研究中汲取灵感,挖掘并探索能够有效应用于软枣猕猴桃的抗性提升策略与方法,为该品种的可持续种植与抗逆性增强提供有力支持。

2.1 抗寒性研究方向挖掘

2.1.1 低温驯化提高植物抗寒性 有研究表明,许多在温带和极地气候下进化的植物,一旦感知到光照水平下降或低温信号,就会启动信号级联反应,最终导致大量转录组重新编程以及生化、生理和代谢变化。这种所谓的“冷驯化”过程赋予植物耐寒性或抗冻性,最终能维持体内平衡,减少与低温有关的损害^[35]。曹健冉等以 2 个软枣猕猴桃品种为试材,进行低温驯化处理后,通过测定其 1 年生枝条的各项指标发现,随着低温驯化程度的加深,枝条中可溶性糖、可溶性蛋白等渗透调节物质的含量逐渐增加,枝条抗寒性也显著增强^[21]。

2.1.2 分子标记辅助育种提高品种抗性 传统育种方法常常依赖选择具有有利性状的植物表型,耗时几代才能发展稳定的品系并消除不良性状^[36],而分子育种方法目前已经被广泛应用于经济作物育种及开发优良品种中,具有速度快、品质优的特点。此前,张琼等收集了 72 份猕猴桃种质资源,并利用分子标记辅助手段培育了 4 个猕猴桃优质抗性品种^[37]。在其他木本植物的研究上,苏芹等鉴定了不同茶树资源的耐寒性,获得了分子变异数据,通过基因型与茶树耐寒表型关联分析,获得了与茶树耐寒表型显著关联的 SNP 位点,进而开发了该位点的 CAPS 分子标记,最后利用分子标记筛选出耐寒茶树新品种^[38]。秦浩翔对中国野生山葡萄的 2 种基因进行抗逆功能的相关研究,为该品种的抗寒分子研究奠定了理论基础^[39]。

2.2 抗旱性研究方向挖掘

2.2.1 表型和显微结构鉴别抗旱品种 全球气候变化导致干旱频率增加^[40],也严重制约着软枣猕猴桃的产量和品质,高温和干旱胁迫通过改变植物的形态、生理生化来影响植物的生长发育^[41]。其中,叶片是植物对温度和光照变化反应最明显的营养器官,能够适应干旱的植物,叶片通常厚而小^[42],同时具备栅栏组织发达、海绵组织排列紧密、角质层较厚、气孔下陷等明显的抗旱特征^[43]。胡光明等通过图像分析与石蜡切片相结合的方法,并借助扫描电镜技术对 12 个猕猴桃品种的表型、气孔及表皮毛等微观形态进行观察记录,并由这些特征及分析结

果鉴别其抗旱性强弱^[44],该方法对筛选抗旱性强的品种、现有品种改良和选择具有一定借鉴意义。

2.2.2 砧木嫁接增强抗旱性 众多研究表明,植物通过嫁接砧木可以提高抗旱性,目前已在桑树^[45]、葡萄^[46]、山核桃^[47]等植物上得到了证实。在猕猴桃的砧木嫁接抗旱性研究中,谢翠娟以野生对萼猕猴桃中抗性较强的优秀株系眉县一号为砧木,将 4 个品种的猕猴桃接穗进行试管苗微体嫁接,人工设定等体积不同浓度处理的聚乙二醇(PEG)对其进行模拟抗旱胁迫^[48]。结果表明,中度胁迫(15% PEG)下,叶片黄化,根系变脆弱;重度胁迫(30% PEG)下,叶片黄化且稀疏,根系更为细弱,生长严重受阻。4 种嫁接组合的接穗茎长随着胁迫程度加剧而下降,其中农大郁香组合降幅最小,可溶性总糖含量、可溶性总蛋白含量、SOD 活性、POD 活性等也较其他 3 个组合更高,表明该组合最具抗旱能力。鲍文武采用同种嫁接方法,对其嫁接后的亲和性、营养生长情况等评价,发现不同砧穗组合间有较大差异,6 个组合亲和性较好,其中接穗农大郁香嫁接到 MX-1 砧木上成活率最高,可达 98.9%^[49]。嫁接砧木技术为提高软枣猕猴桃的抗旱性提供了新的思路。

2.3 抗盐性研究方向挖掘

2.3.1 诱变处理提高抗性 周立名通过 EMS 诱变处理技术定向处理海沃德与红阳猕猴桃叶片,成功建立猕猴桃耐盐突变体诱变筛选技术体系,且发现诱变处理后的植株耐盐性明显提高,SOD、POD 等酶的活性及 MDA 含量均高于未诱变植株,最终表现出较强的耐盐性^[50]。董民会利用生物碱秋水仙碱处理不同猕猴桃品种的愈伤组织,诱导加倍再筛选出多倍体植株,对驯化移栽的组培苗进行生理指标测定,结果表明,0.1% 秋水仙碱浸泡 4 h 后的诱导效率最佳,且四倍体植株抗性高于二倍体植株^[51]。

2.3.2 建立耐盐性评价体系 洪蔚金对 30 个猕猴桃种质的组培苗进行重酸盐胁迫耐受性评价,采用沙培浇灌营养液的方式实施重酸盐胁迫,并结合方差分析和相关性分析,从表型、生物量和生理特性参数中筛选出 9 个关键性评价指标,最终筛选获得 4 个高耐受性品种,均为野生株系^[52]。穆璐雪等以人工海水模拟处理 2 个猕猴桃品种的种子,测定不同浓度下的种子萌发情况,发现徐香的耐盐性更强,在人工海水比例为 40% 的条件下仍有萌发可能^[53]。

2.4 抗病性研究方向挖掘

2.4.1 果实抗病性生物防治 目前,实际生产上应

用广泛且传统有效的防治方法主要包括农业防治和化学药剂防治,但化学药剂在消灭病原菌的同时,不仅易使病原菌产生抗药性,还会对生态环境造成破坏。因此,生物防治方法的探讨将成为今后研究的热点,该方法在猕猴桃上的应用已有大量报道。潘慧等对猕猴桃果实生物防治相关研究进行综合梳理,结合前人研究指出,天然产物中的植物提取物及壳聚糖、吡啶-3-乙酸等其他天然物质,拮抗微生物中的生防酵母、生防细菌、生防木霉及生防-物理/化学对猕猴桃灰霉病、青霉病、软腐病的病原菌具有较强抑制作用^[54]。杨帅以内源生长素及合成生长素诱导猕猴桃果实,结果表明 50 $\mu\text{g/mL}$ 2,4-D 诱导 12~48 h 后,果实病斑面积显著减少,防御酶活性增加,能够诱导果实对灰霉菌产生抗性,且抗性效果最好^[55]。赵贵丽等综述了噬菌体在植物上尤其是在猕猴桃中的抗溃疡病研究进展,并探讨了目前的研究应用过程中存在的问题以及应对措施^[56]。褪黑素是一种在植物中生物合成的生物吲哚胺,对植物具有有益作用,在植物生理过程中发挥重要作用。它作为一种生长调节剂(兼具生物刺激剂和植物生长调节剂作用),可提高植物对生物和非生物胁迫[如干旱、内涝、高温、盐碱胁迫以及土壤中的化学污染物(如重金属、农药等)和紫外线辐射]的耐受性^[57]。彭俊森等的研究表明,500 $\mu\text{mol/L}$ 褪黑素能显著抑制 *B. dothidea* 菌丝生长以及果实软腐病病斑直径扩大^[58]。何紫梅的研究表明,外源喷施 2% 春雷霉素对抗溃疡病的效果最好,其抗病机制是通过影响 *Psa* 细胞内的物质能量代谢,进而抑制呼吸作用,最终导致 *Psa* 细胞死亡^[59]。

2.4.2 筛选抗病品种 Wang 等以广西植物研究所猕猴桃种质资源库保存的 62 个中华猕猴桃品种的 1 年生休眠枝条为材料,采用穿孔接种法接种溃疡病病菌,通过测定过氧化物酶、多酚氧化酶(PPO)、过氧化氢酶、苯丙氨酸解氨酶(PAL)和超氧化物歧化酶等防御相关酶的活性评价其抗病性,结果发现部分红肉和黄肉品种对细菌性溃疡病具有较强耐受性^[60]。此外,也有学者从野生猕猴桃品种中挖掘抗病品种。例如,贺占雪等首先对 11 个野生品种进行病情指数鉴定,进而分析其种源枝叶组织结构与溃疡病抗病性的关系,通过测定叶片气孔与枝条皮孔的密度、长度指标,发现这些指标与病情指数呈显著或极显著正相关,最终筛选出 4 个抗病品种和 4 个耐病品种^[61]。辛海军首先筛选出抗溃疡病雄株

雄 22,随后将其与猕猴桃进行种内杂交,采用定量接种试验分析各材料间的抗性差异,最后通过分子标记法鉴定出高抗杂交株系中的 44 个雄株^[62]。李黎等也从 82 份野生种质资源中筛选出 5 份高抗种质^[63]。

2.4.3 基因诱导病害防治 李哲馨等对采后猕猴桃进行 *AcTPR2* 基因诱导,通过对比猕猴桃果实在灰霉菌侵染前后的木质素含量及其合成途径关键酶基因的表达量发现,基因诱导后其抵御灰霉病的能力增强,木质素含量显著上升,表明木质素的积累在抵御病菌侵染过程中参与了抗病反应^[64]。杨帅成功克隆猕猴桃 *miR160* 前体基因,构建 *AcMIR160d* 的沉默表达载体,进一步测定并分析猕猴桃的表型和生理指标,结果表明,沉默 *miR160d* 会增强猕猴桃对灰霉菌的敏感性,沉默表达 *Ac-miR160d* 可通过影响活性氧代谢、渗透调节物质,调控猕猴桃对灰霉病的抵抗能力^[55]。王卓雅为探究Ⅲ型分泌系统(T3SS)中 *hrpR* 与 *hrpS* 基因在丁香假单胞猕猴桃致病变种(*Psa*)中的功能,成功克隆这 2 个基因,并构建目的基因缺失突变型菌株与野生型菌株进行对比,结果发现,基因缺失型菌株对寄主猕猴桃的致病能力减弱^[65],该研究为从基因控制层面防治溃疡病提供了新思路。曲东等克隆抗性猕猴桃 *AcWRKY70* 基因,并明确了其在抗溃疡病菌胁迫中的表达模式^[66]。王悦星以 *Psa* 侵染 3 个猕猴桃品种后对其进行 *miRNA* 测序,利用差异表达分析筛选出 169 个与抗溃疡病相关的差异表达 *miRNA*^[67]。

3 展望

软枣猕猴桃作为具有较高营养价值、药用价值、经济价值的新兴水果,近年来深受消费者喜爱,也受到育种家的广泛关注,具有广阔的发展前景,其抗性的强弱对于新品种选育意义重大^[68-69]。因此,如何提高抗性已成为研究者关注的焦点,具体可从以下几方面探索:一是建立抗性智慧监测机制。通过深入研究软枣猕猴桃根系发育的分子机制,挖掘激活侧根发育的基因,当不良条件下主根受到胁迫,可通过侧根分枝使植物主体延续生长。二是拓展软枣猕猴桃分子水平相关研究。目前,软枣猕猴桃的抗性研究仅在抗寒性领域覆盖广泛,部分学者已深挖分子层面;但在抗旱性、抗盐碱性及抗病性方面仍有待探索,尤其是明晰软枣猕猴桃抗病分子机制,对新品种选育和应用具有重要的实践意义。三是构建覆盖作物与软枣猕猴桃的共生体

系。田间覆盖作物是指在主栽作物生长期和(或)收获后,在时间和空间维度上填充土壤裸露间隙的作物^[70]。已有学者在猕猴桃园内种植不同种类的覆盖作物,结果表明,白三叶、黑麦草、红三叶、早熟禾组合的种植,不仅改变了土壤环境因子,而且提高了土壤微生物对碳源的利用能力^[71],还构建了猕猴桃生长的理想土壤结构,创造了健康的土壤环境^[72],进而降低了病虫害发生率。尽管覆盖作物目前尚未在软枣猕猴桃种植中应用,但猕猴桃方面的研究为同科的软枣猕猴桃提供了可行的种植参考,展现出潜在的应用前景。四是拓展价格低廉、易于操作的抗性提升手段。近年来,极端天气频发,高温、暴雨等不利因素使得病害更易发生。对于养护资金缺乏的果农而言,灾害发生后的损失往往最为严重。因此,在软枣猕猴桃种植、采摘、贮藏、运输全过程中,挖掘易于操作且价格低廉的抗性调控技术,推动技术落地并应用于实际生产,仍是学者们的重要探索方向。

参考文献:

- [1] 黄宏文. 中国猕猴桃种质资源[M]. 北京:中国林业出版社, 2013:8.
- [2] Yue J Y, Liu J, Ban R J, et al. Kiwifruit information resource(KIR): a comparative platform for kiwifruit genomics[J]. Database, 2015(113):1-8.
- [3] 宣 丽. 软枣猕猴桃多糖的结构初探及抗氧化活性、免疫活性的研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2013:18.
- [4] Leontowicz H, Leontowicz M, Latocha P, et al. Bioactivity and nutritional properties of hardy kiwi fruit *Actinidia arguta* in comparison with *Actinidia deliciosa* 'Hayward' and *Actinidia eriantha* 'Bidan' [J]. Food Chemistry, 2016, 196:281-291.
- [5] 徐 阳, 常 婧, 姜 冬, 等. 低温贮藏对软枣猕猴桃主要风味品质指标的影响[J]. 林业科技通讯, 2024(1):90-93.
- [6] Leontowicz M, Leontowicz H, Jesion I, et al. *Actinidia arguta* supplementation protects aorta and liver in rats with induced hypercholesterolemia[J]. Nutrition Research, 2016, 36(11):1231-1242.
- [7] Latocha P. The nutritional and health benefits of kiwiberry(*Actinidia arguta*): a review[J]. Plant Foods for Human Nutrition, 2017, 72(4):325-334.
- [8] Tan C H, Wang Z G, Feng X L, et al. Identification of bioactive compounds in leaves and fruits of *Actinidia arguta* accessions from northeastern China and assessment of their antioxidant activity with a radical-scavenging effect[J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2021, 35(1):593-607.
- [9] 郭乐乐, 李丽丽, 付 秀, 等. 软枣猕猴桃叶片中绿原酸提取工艺优化及抗氧化[J/OL]. 分子植物育种, 2023:1-9(2023-02-02) [2024-08-15]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230202.1019.002.html>.
- [10] 杜 月. 软枣猕猴桃花粉多糖的提取纯化、结构表征及抗糖尿病活性研究[D]. 长春:吉林农业大学, 2022.
- [11] 刘扬扬. 软枣猕猴桃中生物碱的提取纯化及生物活性研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2016:5.
- [12] 张 昭. 软枣猕猴桃抗寒性研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2019:20-38.
- [13] 张 伟. 软枣猕猴桃矮化大棚设施栽培技术探讨[J]. 防护林科技, 2017(1):111-112.
- [14] 王舒翎. 光照及盐水灌溉对软枣猕猴桃叶片生理功能的影响[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学, 2022.
- [15] 温 欣, 秦红艳, 艾 军, 等. 软枣猕猴桃种质资源溃疡病抗性鉴定方法的建立与评价[J]. 植物保护, 2021, 47(2):193-199.
- [16] 刘广平, 孙 阳, 徐开源, 等. 软枣猕猴桃幼株对淹水胁迫的适应性[J]. 林业科技通讯, 2023(11):119-122.
- [17] 杨艳梅, 赵喜娟, 聂语琪, 等. 草本拟南芥和木本毛果杨在冷胁迫下的研究进展[J]. 分子植物育种, 2020, 18(17):5755-5764.
- [18] 金 君. 软枣猕猴桃雌雄株在低温胁迫下的响应及抗寒性差异[D]. 长春:长春师范大学, 2023:47-51.
- [19] 林苗苗. 基于基因组重测序和 BSR-Seq 分析的猕猴桃抗寒机制研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2020.
- [20] 曹健冉. 软枣猕猴桃种质资源抗寒性评价及其抗寒生理机制研究[D]. 北京:中国农业科学院, 2019:32-34.
- [21] 曹健冉, 赵 滢, 艾 军. 软枣猕猴桃枝条越冬抗寒性比较及其生理差异分析[J]. 吉林农业大学学报, 2023, 45(5):558-563.
- [22] 王天鹤, 代志国, 张丙秀, 等. 越冬期软枣猕猴桃田间冻害调查及抗寒生理[J]. 北方园艺, 2021(19):15-21.
- [23] 袁 月, 代志国, 张丙秀, 等. 自然越冬期软枣猕猴桃枝条组织结构及内源激素的变化特征[J]. 西北植物学报, 2020, 40(2):279-286.
- [24] 张俊康, 马 丽, 吴姝青, 等. 外源褪黑素对软枣猕猴桃低温伤害的缓解效应[J]. 植物生理学报, 2020, 56(5):1081-1087.
- [25] 孙世航. 软枣猕猴桃抗寒机理探究及两个低温响应基因功能鉴定[D]. 武汉:华中农业大学, 2022.
- [26] 刘 硕. 软枣猕猴桃 AaMYB16 转录因子响应冻胁迫的功能解析[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2022.
- [27] 马 乐. 低温胁迫下软枣猕猴桃 AaMYB117 基因的功能研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2023:50.
- [28] 周守航. 设施环境下 4 种软枣猕猴桃生长与生理特性研究[D]. 阿拉尔:塔里木大学, 2023:19-30.
- [29] 白世践, 户金鸽, 郑 明, 等. 5 个葡萄砧木品种对混合盐碱胁迫的生理响应分析[J]. 经济林研究, 2022, 40(2):112-124.
- [30] 刘 丹, 陈 鑫, 李然红, 等. NaCl 胁迫对软枣猕猴桃幼苗生长发育的影响[J]. 北方园艺, 2017(7):31-35.
- [31] 谢联辉. 普通植物病理学[M]. 2 版. 北京:科学出版社, 2013:14-20.
- [32] 郑泽洋, 陈喜忠, 孙 阳, 等. 辽宁地区软枣猕猴桃细菌性溃疡病调查及防治措施[J]. 辽宁林业科技, 2023(6):38-41.
- [33] 孙 阳, 卢立媛, 尤文忠, 等. 软枣猕猴桃日灼病的发生与防治技术[J]. 中国果树, 2020(5):120-121.

- [34]李璐. 软枣猕猴桃主要病害的发生与防治[J]. 农业工程技术, 2022, 42(35): 34–35.
- [35]Juurakko C L, diCenzo G C, Walker V K. Cold acclimation and prospects for cold – resilient crops [J]. Plant Stress, 2021, 2:100028.
- [36]Sinha D, Maurya A K, Abdi G, et al. Integrated genomic selection for accelerating breeding programs of climate – smart cereals[J]. Genes, 2023, 14(7):1484.
- [37]张琼, 钟彩虹, 姚小洪, 等. 猕猴桃资源收集鉴定及挖掘重要性状分子标记辅助育种[D]. 湖北: 中国科学院武汉植物园, 2017.
- [38]苏芹, 邵陈禹, 黄梦迪, 等. 耐寒茶树新品种 CAPS 分子标记辅助育种技术体系构建[J/OL]. 分子植物育种, 2024: 1–14 (2024–06–02) [2024–08–15]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20240531.1609.016.html>.
- [39]秦浩翔. 中国野生山葡萄 *VaCPI7* 和 *VaSAP15* 基因的抗逆功能研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.
- [40]Lee H S, Calvin K, Dasgupta D, et al. Climate change 2023: Synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [R]. Geneva, Switzerland, IPCC, 2023: 35–115.
- [41]Ru C, Hu X T, Chen D Y, et al. Heat and drought priming induce tolerance to subsequent heat and drought stress by regulating leaf photosynthesis, root morphology, and antioxidant defense in maize seedlings [J]. Environmental and Experimental Botany, 2022, 202:105010.
- [42]Thomas F M, Preusser S, Backes B, et al. Leaf traits of Central – European beech (*Fagus sylvatica*) and oaks (*Quercus petraea/robur*): effects of severe drought and long – term dynamics [J]. Forest Ecology and Management, 2024, 559:121823.
- [43]闵小莹, 熊康宁, 申小云, 等. 喀斯特石漠化地区植物对干旱胁迫的适应性研究进展[J]. 世界林业研究, 2020, 33(3): 7–12.
- [44]胡光明, 肖涛, 彭家清, 等. 基于叶片形态及显微特征评价 12 个猕猴桃栽培品种的抗旱性[J]. 果树学报, 2024, 41(5): 911–928.
- [45]Hui T, Bao L J, Shi X, et al. Grafting seedling rootstock strengthens tolerance to drought stress in polyploid mulberry (*Morus alba* L.) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2024, 208:108441.
- [46]Bonarota M S, Touts H S, Bristow S T, et al. Drought response and recovery mechanisms of grapevine rootstocks grafted to a common *Vitis vinifera* scion[J]. Plant Stress, 2024, 11:100346.
- [47]Sharma A, Wang J F, Xu D B, et al. Melatonin regulates the functional components of photosynthesis, antioxidant system, gene expression, and metabolic pathways to induce drought resistance in grafted *Carya cathayensis* plants [J]. Science of the Total Environment, 2020, 713:136675.
- [48]谢翠娟. ‘眉县一号’猕猴桃砧木对不同品种抗旱性的影响及与 MYB 家族表达的关系分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023: 52.
- [49]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.
- [50]周立名. EMS 定向诱导猕猴桃耐盐突变体筛选[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2009: 34–35.
- [51]董民会. 秋水仙碱诱导三个猕猴桃品种多倍体产生及非生物胁迫初探[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2023: 14–34.
- [52]洪蔚金. 不同猕猴桃种质对重碳酸盐胁迫的耐受性评价[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023: 49.
- [53]穆璐雪, 刘永立. 猕猴桃耐盐碱性耐涝性研究[J]. 安徽农业科学, 2020, 48(1): 52–54, 79.
- [54]潘慧, 龙超安, 钱国良, 等. 猕猴桃采后真菌病害生物防治研究进展[J]. 微生物学杂志, 2024, 44(1): 100–106.
- [55]杨帅. 猕猴桃 miR160 前体基因克隆及其在灰霉病抗性中的作用[D]. 重庆: 重庆三峡学院, 2023.
- [56]赵贵丽, 柏松, 李向阳, 等. 噬菌体生物防治猕猴桃细菌性溃疡病研究进展[J]. 农药, 2022, 61(11): 781–788, 794.
- [57]Sharma P, Thakur N, Mann N A, et al. Melatonin as plant growth regulator in sustainable agriculture [J]. Scientia Horticulturae, 2024, 323:112421.
- [58]彭俊森, 罗登灿, 万璇, 等. 褪黑素抑制‘贵长’猕猴桃软腐病的生理生化机制[J]. 植物生理学报, 2022, 58(12): 2401–2410.
- [59]何紫梅. 春雷霉素对猕猴桃溃疡病的抑菌机理研究[D]. 绵阳: 西南科技大学, 2023.
- [60]Wang F M, Gao J Y, Li J W, et al. *In vitro* evaluation of *Actinidia chinensis* cultivars for their resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae* [J]. Scientia Horticulturae, 2023, 313:111896.
- [61]贺占雪, 李欣, 朱太富, 等. 野生猕猴桃枝叶组织结构与抗溃疡病的关系分析[J]. 中国植保导刊, 2023, 43(10): 9–14.
- [62]辛海军. 中华猕猴桃‘黄金果’×‘雄22’杂交苗溃疡病抗性评价[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023: 11–22.
- [63]李黎, 潘慧, 李文艺, 等. 中国野生猕猴桃资源的溃疡病抗性种质筛选[J]. 植物科学学报, 2022, 40(6): 801–809.
- [64]李哲馨, 任云, 李强, 等. *AcTPR2* 基因诱导猕猴桃采后对灰霉病的抗性与木质素含量的关系[J]. 农业生物技术学报, 2023, 31(10): 2048–2057.
- [65]王卓雅. 转录因子 HrpR/HrpS 参与猕猴桃溃疡病菌致病性的作用机制研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2023: 49.
- [66]曲东, 燕飞, 刘欣瑞, 等. 猕猴桃 *AcWRKY70* 基因序列克隆及其对溃疡病原菌和激素处理表达模式分析[J]. 华北农学报, 2022, 37(5): 166–173.
- [67]王悦星. 中华猕猴桃抗溃疡病相关 microRNA 筛选[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2022.
- [68]刘青, 贾东峰, 黄春辉, 等. 软枣猕猴桃 (*Actinidia arguta*) 种质资源研究进展[J]. 北方园艺, 2020(22): 132–137.
- [69]陶双勇, 王澎, 逢宏扬, 等. 不同种源软枣猕猴桃果实表型性状及品质综合评价[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(22): 168–173.
- [70]刘晓冰, 宋春雨, Herbert S J, 等. 覆盖作物的生态效应[J]. 应用生态学报, 2002, 13(3): 365–368.
- [71]李青梅, 张玲玲, 刘红梅, 等. 覆盖作物多样性对猕猴桃园土壤微生物群落功能的影响[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(2): 351–359.
- [72]韩茹梦, 游浩宇, 廖慧苹, 等. 四川省猕猴桃园健康土壤培育与调控途径[J]. 河北农业科学, 2022, 26(5): 58–65.