•综述•

长江流域野生猕猴桃遗传资源的潜在价值、现状分析与保护策略

王玉国^{1,2*} 杨洁^{1,2} 陈家宽^{1,2}

1 (生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200438)

2 (复旦大学生命科学学院生态与进化生物学系, 上海 200438)

摘要: 长江流域是猕猴桃属(*Actinidia*)植物起源和演化的关键分布区, 富集了全世界重要的猕猴桃属野生物种资源和中华-美味猕猴桃物种复合体(*Actinidia chinensis*–*A. deliciosa* species complex)的种群遗传资源。作为水果作物, 猕猴桃在100多年前从长江流域经上海到新西兰, 通过栽培、驯化, 逐渐发展成新兴果树产业。目前, 猕猴桃植物的研究已在二倍体“红阳”中华猕猴桃(*Actinidia chinensis* cv. Hongyang)的基因组测序、种间关系的重测序分析和基础的分子系统发育、种群遗传结构等方面取得长足进步, 但基于最新研究成果的基本资源评价还相当匮乏, 对猕猴桃野生资源的保护与可持续利用亟待加强。本文回顾了栽培猕猴桃的驯化简史与猕猴桃属植物系统分类的研究进展, 通过与其他流域的比较, 对长江流域野生猕猴桃资源的潜在价值和现状进行分析, 阐述了该流域猕猴桃属植物的分布特点和受威胁的状况, 并针对目前存在的问题提出建立长效的保护机制、加强遗传资源的基础科研调查和系统评价, 以及健全种质资源保存规范和促进可持续利用等相应保护的策略。

关键词: 猕猴桃; 遗传资源; 潜在价值; 现状分析; 保护策略

Potential value, status analysis, and protection strategy of wild kiwifruit genetic resources in the Yangtze River Basin

Yuguo Wang^{1,2*}, Jie Yang^{1,2}, Jiakuan Chen^{1,2}

1 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438

2 Department of Ecology and Evolutionary Biology, School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438

Abstract: The Yangtze River Basin is key distribution area involved in the origin and evolution of kiwifruit as it possesses more important resources of wild kiwifruit species and populations of *Actinidia chinensis*–*A. deliciosa* species complex in the world. The seeds of kiwifruit were brought from Yichang, Hubei to Shanghai along the Yangtze River and reached New Zealand more than 100 years ago. Through cultivation and domestication, the initial seedlings gradually developed as a new fruit crop industry. In recent decades, great progress has been made on kiwifruit studies in China including genomic sequencing for diploid *Actinidia chinensis* cv. Hongyang, resequencing for interspecific relationships among the *Actinidia* species, molecular phylogeny and infrageneric classification of the genus *Actinidia*, and population genetic structure of certain species. However, more results are still needed to understand the origin, domestication and speciation of the kiwifruit species. Resource assessment on the base of the latest research is still lacking. It is of great importance to strengthen the protection and sustainable utilization of wild kiwifruit resources. Here we review the domestication history of cultivated kiwifruit, advances of systematics and classification in *Actinidia*, analyze the potential value and the present situation of wild kiwifruit resources in the Yangtze River Basin, and summarize distribution characteristics and threats to the endangered species of *Actinidia* in the basin. Finally, corresponding protection strategies for the existing problems are suggested, including the establishment of long-term protection mechanisms, the enhancement of basic scientific research and systematic evaluation of

收稿日期: 2017-12-25; 接受日期: 2018-03-08

基金项目: 国家自然科学基金(30970199, 31370248)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangyg@fudan.edu.cn

genetic resources, and the improvement of conservation standards of the germplasm resources for the sustainable utilization of wild kiwifruit resources.

Key words: kiwifruit; genetic resources; potential value; status analysis; protection strategy

“一个基因影响一个国家的兴衰;一个物种决定一个国家的经济命脉”。猕猴桃的栽培驯化历史能更好地体现后者的重要性。长江流域作为野生猕猴桃属(*Actinidia*)植物的主要分布区,具有丰富的遗传资源。对它们的潜在价值、现状进行评估与分析,可为其合理的保护与利用提供科学依据。

1 奇异果的环球旅行:栽培猕猴桃驯化简史

我国对于猕猴桃的早期文献记录可以追溯到《诗经》的“苳楚”、《山海经》的“羊桃”。考古资料显示,西汉时期人们即可利用猕猴桃来酿酒。唐代岑参的诗句“中庭井阑上,一架猕猴桃”应是1,200年前明确的栽培记录。而唐代以来历代编撰的《本草》中多有猕猴桃的记述。虽然我国很早就已经认识到猕猴桃的食用与药用价值,但直到近代都没有形成规模化产业(崔致学,1993)。19世纪末,大批欧美探险家来中国采集猕猴桃标本和种质资源,其中威尔逊(Ernest H. Wilson)就曾多次采集到猕猴桃,并拍摄过实物照片。猕猴桃的种子被多批次地运到美国和欧洲去栽培繁殖,但有的因缺乏雄株而无法产生果实,有的虽可繁育但由于战争导致公司倒闭,因此无疾而终。现代猕猴桃产业的肇始,来自1904年旅居中国湖北宜昌的新西兰女教师Mary Isabel Fraser经长江到上海带到新西兰的一些种子,这些种子很可能直接或间接来自威尔逊,再经Thomas Allison交给他的兄弟——园艺学家Alexander Allison,最终培育出果实,经过几十年的发展,逐渐形成风靡全球的产业(Ferguson, 2004),并以新西兰的国鸟kiwi来命名这一“新兴”水果——kiwifruit(中译名“奇异果”)。

猕猴桃作为栽培驯化时间只有百余年的果树作物,其主要的来源是中华-美味猕猴桃物种复合体(*Actinidia chinensis*-*A. deliciosa* species complex)。美味猕猴桃(*A. deliciosa*)是Liang和Ferguson(1984)从中华猕猴桃(*A. chinensis*)的变种硬毛猕猴桃*A. chinensis* var. *hispida*提升而成的新种。两者在形态特征、染色体倍性、地理分布等方面存在明显差异,

它们与台湾产的刺毛猕猴桃(*A. setosa*)为近缘关系。*Flora of China* 将三者均归并在中华猕猴桃之下,为3个变种(Li JQ et al, 2007)。虽然很多野生猕猴桃物种都可以食用,但考虑到产量、风味、储存等方面的综合因素,目前只有中华猕猴桃、美味猕猴桃、毛花猕猴桃(*A. eriantha*)、软枣猕猴桃(*A. arguta*)等少数物种用于栽培目的。就栽培驯化而言,我国从1978年起在全国范围组织的猕猴桃科学研究协作,先后对不同地区野生中华猕猴桃、美味猕猴桃、软枣猕猴桃、毛花猕猴桃进行了优良单株选育,经嫁接栽培、系统观察、区域试验以及大面积栽培,选育了超过1,400余个单株,为培育优良品种奠定了基础。仅《中国猕猴桃》(崔致学,1993)一书就记录了美味猕猴桃雌性品种16个,配套授粉雄株3个;中华猕猴桃雌性品种44个,配套授粉雄株8个;代表株系包括:美味猕猴桃68个、中华猕猴桃109个、软枣猕猴桃13个、毛花猕猴桃12个。此外,各科研单位还进行人工有性杂交试验,成功培育了大量的种间杂交材料。新品种培育也不断获得成功,取得重要经济效益。

2 猕猴桃属植物种间杂交、基因渐渗与混乱的分类

猕猴桃属隶属于猕猴桃科,与藤山柳属(*Clematoclelea*)、水东哥属(*Saurauia*)近缘(Dunn, 1911; 汤彦承和向秋云, 1989)。不同学者认定的种数有所不同(如梁畴芬, 1984; 崔致学, 1993; 黄宏文等, 2000; 李瑞高等, 2003)。该属是典型的东亚分布类群,其分布南北跨度大,从俄罗斯的西伯利亚地区、韩国、日本经中国达中南半岛、泰国、马来西亚和印度尼西亚,即从50° N到赤道附近的广大地区均有该属植物的分布,但绝大多数集中在秦岭以南、横断山脉以东的地区(梁畴芬, 1984)。中国不仅是猕猴桃属的现代分布中心,而且还是该属植物的起源中心,包括全部原始的种类(王玉国, 2003)。只有尼泊尔猕猴桃(*A. strigosa*)和白背叶猕猴桃(*A. hypoleuca*)这两个种为境外分布的特有种(黄宏文, 2009)。

2.1 属下分类系统与物种数量

自Lindley 1836年建立猕猴桃属以来,该属一直是分类学和系统学的疑难类群。Gilg (1893)根据花是单生还是花序将猕猴桃属植物分为单花群(monanthae)和多花群(pleianthae)两组。Dunn (1911)首次对该属进行了系统的分类学研究,依据子房的性状、毛被的程度和果实上皮孔的有无,将猕猴桃属植物分为4组,即被毛组(Sect. *Vestitae*)、斑果组(Sect. *Maculatae*)、瓶形果组(Sect. *Ampulliferae*)和净果组(Sect. *Leiocarpae*)。随着对猕猴桃属植物研究的深入,该属的种类不断增多,出现了命名混乱,如同种异名和同名异种的情况。Li (1952)修订了Dunn (1911)的分类系统,认为Dunn忽略了叶片毛被的结构,并据此将猕猴桃属植物修订为4个新组,将被毛组分为星毛组(Sect. *Stellate*)和糙毛组(Sect. *Strigosae*);保留了斑果组;将瓶形果组归并入净果组。梁畴芬(1982, 1984)研究该属分类和编写《中国植物志》时,沿用了Li (1952)的猕猴桃属分类系统,但认为应充分考虑茎髓部结构和叶背毛形态,因而分别将净果组分为片髓系(Series *Lamellatae*)和实髓系(Series *Solidae*),星毛组分为完全星毛系(Series *Perfectae*)和不完全星毛系(Series *Imperfectae*),构成了猕猴桃属4组4系的分类体系。崔致学(1993)、黄宏文等(2000)均曾沿用梁畴芬(1984)的分类体系,但这个体系并没有获得后来的分子系统发育研究支持。

关于属下分类系统的合理性,何子灿等(2000)根据叶表皮毛的分支分析认可了2个单系,即净果组和(斑果组 + 糙毛组 + 星毛组)。李建强等(2000)的分支分析结果也支持在猕猴桃属建立两大类群,即净果群和斑果群,并认为应该给予亚属一级分类地位,其中净果亚属[Subgenus *Leiocarpae* (Dunn) J. Q. Li, stat. nov.]仅包括净果组,而斑果亚属[Subgenus *Maculatae* (Dunn) J. Q. Li, stat. nov.]则包括了斑果组、糙毛组、星毛组的全部种类。但他们在选择性状时将海拔分布也列在其中,似不可取。Li等(2002)利用ITS和matK基因对23种猕猴桃属植物的27个样品进行了系统发育研究,得出了除净果组为并系外,其余3个组均为复系的结论,这一点和同工酶的证据(Testolin & Ferguson, 1997)比较相似。但是两个基因树在基部类群和若干分支上并不一致。综合40种猕猴桃属植物和外类群trnL-trnF

及来自其他基因的分子系统发育数据,经典的4组4系的系统中没有任何一个组或系是单系的。王玉国(2003)认为对于猕猴桃属的属下分类,不划分亚属、组、系是最为简捷的选择。由于净果组为并系,而所有其他组的种类可以认为是一个单系。从进化的角度考虑,后者来源于前者的原始种类。因此,如果按照性状进化的特点,采用进化学派的观点(承认并系为自然的类群),并借鉴被子植物系统发育小组分类体系(Angiosperm Phylogeny Group, 1998)和Judd等(2002)的方案,将猕猴桃属划分为两类:一类是净果类(*Leiocarpaes*),即原经典分类的净果组,不包括山梨猕猴桃(*A. rufa*);另一类是斑果类(*Maculataes*),包括山梨猕猴桃、原经典分类的斑果组、糙毛组和星毛组。后者可以进一步划分为:(1)基出斑果群(Basal *Maculataes*),含中越猕猴桃(*A. indochinensis*)、小叶猕猴桃(*A. lanceolata*)和金花猕猴桃(*A. chrysantha*)等;(2)中华-长叶猕猴桃分支(The *A. chinensis*-*A. hemsleyana* clade),含中华猕猴桃、长叶猕猴桃(*A. hemsleyana*)、山梨猕猴桃等;(3)阔叶-毛花猕猴桃分支(The *A. eriantha*-*A. latifolia* clade),含阔叶猕猴桃(*A. latifolia*)、毛花猕猴桃、桂林猕猴桃(*A. guilinensis*)等;(4)美丽-华南猕猴桃分支(The *A. melliiana*-*A. glaucophylla* clade,含美丽猕猴桃(*A. melliiana*)、华南猕猴桃(*A. glaucophylla*)、柱果猕猴桃(*A. cylindrica*)等。这些物种构成了猕猴桃属物种的基本框架。

关于猕猴桃属植物的物种数,历来都有争议。Dunn (1911)认可24种。Li (1952)修订该属时认为有36种14变种1变型和1个杂交种。梁畴芬(1984)编写《中国植物志》猕猴桃属时,记录该属植物54种,中国有51种35变种6变型。随后陆续有学者发表新种或新分类群(如梁畴芬, 1988; 施胜德等, 1994; 孙华美和黄仁煌, 1994; 蒋华曾, 1995)。至2000年,该属已被确认的分类群有66种118个种下分类单位(变种和变型)(黄宏文等, 2000)。Cui等(2002)出版的《中国猕猴桃》英文版的种类数量与此一致。事实上,这一数字主要是依据崔致学(1993)的《中国猕猴桃》和后续发表的新种或分类群所确定的。李瑞高等(2002, 2003)随后又发表了9个新种和3个变种,至此,猕猴桃属植物的物种数达到75种,代表了该属植物被认可物种数量的上限。但这些物种包括了一些已经被其他学者合并的种或变种,如阿里山猕猴桃

桃(*A. arisanensis*)、台湾猕猴桃(*A. formosana*)，已被归并入硬齿猕猴桃(*A. callosa*)(Li, 1976)。还有，无论是从标本形态看，还是从文献记录看，日本特有的白背叶猕猴桃均在软枣猕猴桃的变异范围之内，应作为该种的变种处理(Satake et al, 1989)。同工酶的结果也支持白背叶猕猴桃与软枣猕猴桃近缘。因此，猕猴桃属植物的实际数目应远低于75种。在*Flora of China*的最新分类修订中，猕猴桃属植物被认为有55种，其中，52种在中国有分布，44种为中国特有(Li JQ et al, 2007)。但因猕猴桃属植物种间自然杂交的普遍存在，这一修订在种类数量的认定上存在明显的问题。

2.2 种间杂交与物种界限

猕猴桃属植物的分类主要依据少数一些形态性状，而它们本身易受环境影响，加之频繁的种间杂交和基因渐渗，且染色体倍性复杂，致使一些物种很难确定系统位置，因而物种界限非常模糊。

叶绿体DNA和线粒体DNA研究表明猕猴桃属植物是严格的叶绿体父系遗传，而线粒体为母系遗传(Cipriani et al, 1995; Testolin & Cipriani, 1997; Chat et al, 1999)。这一点与一般的被子植物不同，但却和裸子植物松科的情况非常相似。叶绿体DNA分析表明该属植物的进化可能是网状进化(Cipriani et al, 1998)。Li等(2002)根据ITS和*matK*基因推断有一些物种可能来源于种间杂交或基因渐渗，因此有必要选择另外的基因对进化树进行检验，确定各类群之间的系统关系。Chat等(2004)利用更多来自叶绿体的基因和DNA片段，如*matK*、*psbC-trnS*、*rbcL*和*trnL-trnF*，和来自线粒体的*nad1-2/3*、*nad4-1/2*基因分别构建系统发育树。结果发现叶绿体基因树和线粒体基因树之间存在不一致性，证明了猕猴桃属中存在网状进化现象。Li ZZ等(2007)通过核基因分子标记AFLP和质体DNA序列的研究也支持在猕猴桃属的进化过程中存在种间杂交与渐渗事件。Liu等(2017)采用重测序方法的结果同样支持种间杂交的普遍发生。

对于种间自然杂交，在野外种群的系统发育分析中已经获得来自不同亲本组合的大量证据(刘亚令等, 2006, 2008)。我们曾开展猕猴桃属植物自然种间杂交的亲本鉴定，并在野外发现一批同倍体杂交带，多个单拷贝核基因的序列分析显示，这些材料是研究杂交物种形成的好材料(王玉国, 2017)。但是，

在猕猴桃属植物的最新系统修订中，对这些显而易见的种间杂交现象并没有给予任何考虑(Li XW et al, 2006, 2007; Li JQ et al, 2007)。他们的分类有大量的物种合并，但在处理涉及杂交起源和存在基因渐渗的物种时，却出现明显的不一致，以*Flora of China*的新分类体系为例，就出现了有的种名被取消，有的被鉴定为亲本物种或另一物种的变种，而有的作为独立的种保留的现象。因此，虽然该分类体系对不少猕猴桃属植物物种进行的归并是可取的，但整体上，它并不是接近真实系统发育关系的“自然分类”。因而，尚需开展更多的系统发育研究，特别是来自大量单拷贝核基因序列的分析。

3 长江流域猕猴桃植物遗传资源的潜在价值、现状与保护

在长江流域的众多作物遗传资源中，猕猴桃属是典型的木质藤本、雌雄异株植物，而且种间频繁发生杂交渐渗，物种关系非常复杂。作为中华-美味猕猴桃复合体的主要原产地，长江流域是猕猴桃产业真正的故乡，更是大多数猕猴桃属植物起源和演化的关键分布区。

3.1 长江流域猕猴桃植物分布特点与遗传资源评价

从流域的角度考虑，长江流域山地无疑是猕猴桃属植物的主要来源地。该流域特有成分高；物种丰富度大；涵盖系统发育所有关键分支和中华-美味猕猴桃物种复合体的主要资源。

因大多数猕猴桃属植物适于温暖湿润的气候，即亚热带或暖温带湿润和半湿润气候。而长江流域恰好处于24–35° N之间，大部分区域与猕猴桃适宜年平均气温11.3–16.9℃相符。年降水量平均在1,067 mm，对于大多喜半阴湿环境的猕猴桃植物来说，能很好地满足其生长发育过程对水分和湿度的需求。相比较而言，有猕猴桃分布的三大流域(长江流域、珠江流域和黄河流域)中，以长江流域的物种数、特有种最多，其次是珠江流域，黄河流域物种最少且几乎没有特有种。长江流域各省区的物种数量统计见表1。这些物种基本涵盖猕猴桃属植物系统发育的各主要关键分支，其中，云南、四川、湖南、湖北、江西等省对猕猴桃属野生种质资源的保存贡献最大。就经济价值较大的中华-美味猕猴桃物种复合体而言，长江流域山地富集了该复合体的主要遗传单倍型，是研究这类猕猴桃起源最为关键

表1 长江流域主要省区猕猴桃属植物的分布。种名采用Li JQ等(2007)的分类处理, 受威胁等级采用覃海宁等(2017)的划分。
Table 1 Distribution of the species of *Actinidia* in main provinces of the Yangtze River Basin. Species names follows Li JQ et al (2007). The categories of threatened species of Qin et al (2017) are adopted.

	云南 Yunnan	四川 Sichuan	重庆 Chongqing	贵州 Guizhou	湖南 Hunan	江西 Jiangxi	湖北 Hubei	安徽 Anhui	浙江 Zhejiang	甘肃 Gansu	陕西 Shaanxi	西藏 Tibet	濒危等级 Category
软枣猕猴桃 <i>A. arguta</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		
黑蕊猕猴桃 <i>A. melanandra</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		
狗枣猕猴桃 <i>A. kolomikta</i>	+	+	+		+		+					+	
四萼猕猴桃 <i>A. tetramera</i>	+	+	+				+			+	+		
对萼猕猴桃 <i>A. valvata</i>					+	+	+	+	+				
葛枣猕猴桃 <i>A. polygama</i>		+	+				+			+	+		
大籽猕猴桃 <i>A. macrosperma</i>						+	+	+	+				
伞花猕猴桃 <i>A. umbelloides</i>	+												极危 CR
红茎猕猴桃 <i>A. rubricaulis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	
硬齿猕猴桃 <i>A. callosa</i>	+	+	+	+	+	+	+			+	+		
显脉猕猴桃 <i>A. venosa</i>	+	+	+		+							+	
粉叶猕猴桃 <i>A. glaucocallosa</i>	+												易危 VU
全毛猕猴桃 <i>A. holotricha</i>	+												
昭通猕猴桃 <i>A. rubus</i>	+	+	+										
葡萄叶猕猴桃 <i>A. vitifolia</i>	+												易危 VU
红毛猕猴桃 <i>A. rufotricha</i>	+												濒危 EN
黄毛猕猴桃 <i>A. fulvicoma</i>	+			+	+	+							糙毛猕猴桃变种 <i>A. fulvicoma</i> var. <i>hirsute</i> , 易危 VU
毛花猕猴桃 <i>A. eriantha</i>	+				+	+			+				
中华猕猴桃 <i>A. chinensis</i> (含美味猕猴桃 <i>A. deliciosa</i>)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
贡山猕猴桃 <i>A. pilosula</i>	+												易危 VU
大花猕猴桃 <i>A. grandiflora</i>	+	+											易危 VU
倒卵叶猕猴桃 <i>A. obovata</i>	+												濒危 EN
花楸猕猴桃 <i>A. sorbifolia</i>	+				+								易危 VU
城口猕猴桃 <i>A. chengkouensis</i>			+				+						濒危 EN

表1 (续) Table 1 (continued)

	云南 Yunnan	四川 Sichuan	重庆 Chongqing	贵州 Guizhou	湖南 Hunan	江西 Jiangxi	湖北 Hubei	安徽 Anhui	浙江 Zhejiang	甘肃 Gansu	陕西 Shaanxi	西藏 Tibet	濒危等级 Category
榆叶猕猴桃 <i>A. ulmifolia</i>		+	+										濒危 EN
阔叶猕猴桃 <i>A. latifolia</i>			+		+	+	+		+				长绒猕猴桃变种 <i>A. latifolia</i> var. <i>mollis</i> 易危 VU
星毛猕猴桃 <i>A. stellato-pilosa</i>			+										极危 CR
毛蕊猕猴桃 <i>A. trichogyna</i>			+			+	+						易危 VU
金花猕猴桃 <i>A. chrysantha</i>					+	+							
安息香猕猴桃 <i>A. styracifolia</i>					+	+	+						易危 VU
小叶猕猴桃 <i>A. lanceolata</i>					+	+		+	+				易危 VU
两广猕猴桃 <i>A. liangguangensis</i>					+								
条叶猕猴桃 <i>A. fortunatii</i>					+								
美丽猕猴桃 <i>A. melliana</i>					+	+							
肉叶猕猴桃 <i>A. carnosifolia</i>					+								
滑叶猕猴桃 <i>A. laevissima</i>				+			+						易危 VU
清风藤猕猴桃 <i>A. sabiifolia</i>					+	+							易危 VU
长叶猕猴桃 <i>A. hemsleyana</i>						+		+	+				易危 VU
浙江猕猴桃 <i>A. zhejiangensis</i>						+			+				极危 CR
湖北猕猴桃 <i>A. hubeiensis</i>							+						极危 CR

CR, Critically Endangered; EN, Endangered; VU, Vulnerable

的地区,也是栽培猕猴桃品种和株系及种间杂交亲本材料最为重要的来源地。猕猴桃属植物染色体基数 $n=29$,其倍性复杂。很多物种兼有不同倍性,如软枣猕猴桃中有二倍体、四倍体、六倍体;紫果猕猴桃(*A. arguta* var. *purpurea*)则有四倍体和八倍体;此外,该属植物中还发现有非整倍体的现象(黄宏文, 2009)。以中华-美味猕猴桃物种复合体为例,美味猕猴桃为六倍体,近期研究发现它也有四倍体,分布于 110° E以西的山地;而中华猕猴桃则有二倍体和四倍体之分,分布于 110° E以西的区域。在中华-美味猕猴桃物种复合体的分布区中,还发现有三倍体、五倍体或非整倍体个体(刘亚令等, 2008; 黄宏文, 2009),这些复杂的倍性变异是探讨中华-

美味猕猴桃物种复合体的起源必须了解的细胞学基础,但目前针对确切倍性的种群样本开展的分子研究还比较缺乏。在猕猴桃产业发展的贡献中,先前培育的品种和品系逐渐发展为15%的中华猕猴桃品种,85%的美味猕猴桃品种,而且绝大多数都来自于长江流域,适合本区域栽培。也有长江流域以外的栽培品种,如二倍体中华猕猴桃“红阳”品种,其果实解剖结构具有太阳般放射状鲜红色图案,因其独特性状、极佳口味、稳定遗传性和品质优良等特点,引种栽培到长江流域的四川苍溪等地,随后扩种到贵州、云南、广西、浙江、湖北等省区,甚至成为地方的支柱产业。

尽管猕猴桃属植物的海拔分布范围在100-

3,500 m, 但绝大多数的种类在500–2,000 m之间。由于人类活动, 其自然分布的低海拔点已很少见, 很多物种的分布呈现出陆地岛屿的特征, 比较适合探讨其生物地理起源与扩散途径, 分布于四川的狗枣猕猴桃甚至可以与中国东北–远东地区的同种植物形成特殊的间断分布格局。虽然不同猕猴桃属植物有不同的海拔梯度范围, 但很多物种会在同一个区域有重叠分布, 因而在野外易于发生种间杂交和基因渐渗。

长江流域山地不仅猕猴桃属植物物种丰富, 特有种繁多, 而且一些物种仅有极少的个体曾在野外发现, 处于濒危的状态。具体而言, 长江流域属于极危物种的就有大花猕猴桃(*A. grandiflora*)、湖北猕猴桃(*A. hubeiensis*)、浙江猕猴桃(*A. zhejiangensis*)、星毛猕猴桃(*A. stellato-pilosa*)等, 它们的分布区域小于100 km², 严重分割或只有极少地点(不超过10个)有分布, 持续衰退; 濒危物种包括城口猕猴桃(*A. chengkouensis*)、倒卵叶猕猴桃(*A. obovata*)、榆叶猕猴桃(*A. ulmifolia*)、红毛猕猴桃(*A. rufotricha*)等, 大多种群个体数小于250, 在较短时间可能极度濒临绝灭甚至绝灭; 易危物种包括糙毛猕猴桃(*A. fulvica* var. *hirsuta*)、粉叶猕猴桃(*A. glauco-callosa*)、长叶猕猴桃、滑叶猕猴桃(*A. laevissima*)、小叶猕猴桃、长绒猕猴桃(*A. latifolia* var. *mollis*)、贡山猕猴桃(*A. pilosula*)、清风藤猕猴桃(*A. sabiifolia*)、花楸猕猴桃(*A. sorbifolia*)、安息香猕猴桃(*A. styracifolia*)、毛蕊猕猴桃(*A. trichogyna*)、伞花猕猴桃(*A. umbelloides*)、葡萄叶猕猴桃(*A. vitifolia*)等众多类群, 它们的种群成熟个体数不超过1,000, 各种群面积小于20 km²或不超过5个种群, 估计10年或三代内种群降低比例会超过30%。

在遗传资源研究方面, 不同学者从不同方面对猕猴桃属植物进行了广泛的研究, 如: 一般形态学和营养成分(崔致学, 1993)、染色体数目及倍性(如熊治庭和黄仁煌, 1988; McNeilage & Considine, 1989; Ferguson et al, 1997; Yan et al, 1997)、性别遗传(Fraser et al, 1997, 2009; Harvey et al, 1997; Scaglione et al, 2015)、种间杂交(安和祥等, 1995; 李瑞高等, 2000; 王圣梅等, 2000)等; 各种分子标记方法用于物种界限和分类方面的研究。以往的研究开展了同工酶(Huang et al, 1996; Testolin & Ferguson, 1997)、RAPD(Chat & Dumoulin, 1997; Huang et al,

2002)、AFLP(Li ZZ et al, 2007)、RFLP(Cipriani et al, 1998)、SSR(Korkovelos et al, 2008)等不同的DNA分子标记和基因序列分析(Li et al, 2002; Chat et al, 2004; Li ZZ et al, 2007)等方面的研究, 对猕猴桃属下分类单位的划分及某些种的界定、系统发育等方面提出了不同的意见。作为重要的遗传资源, 二倍体中华猕猴桃栽培品种“红阳”的基因组测序(Huang et al, 2013), 为研究同倍体重组、种间渐渗杂交提供参考基因组数据, 可以用大量的单拷贝基因的连锁关系研究种间杂交带的物种形成的遗传基础。猕猴桃属植物的基因组学数据(Huang et al, 2013; Liu et al, 2017), 连同先前的表达序列标签库(EST)数据(Fraser et al, 2004, 2009; Crowhurst et al, 2008)和正在进行的大量转录组数据, 为猕猴桃属植物的种群遗传、自然杂交与物种形成、分子辅助育种等研究提供了基础的基因组学参考。虽然猕猴桃植物的研究已在基因组测序、探讨种间关系的分子系统发育、种群遗传结构等方面取得长足进步, 但基于最新研究成果的基本资源评价还相当匮乏, 对猕猴桃野生资源的保护与可持续利用亟待加强。

3.2 长江流域内外野生猕猴桃资源现状与保护策略

长江流域的猕猴桃资源丰富, 蓄藏量大, 有潜在的遗传价值。但近年的野外调查显示, 整个猕猴桃属植物野生种群, 无论是长江流域内部山地还是外部山地的现状都不容乐观, 很多物种处于濒危状态。事实上有些物种发表后, 除了标本, 就几乎再没有采到活体材料。由于有些物种来源于杂交与渐渗, 原生境的破坏导致难以保存和重新获得, 已有的种群也由于经济开发和经济作物的扩种而不断缩小。按照以往的标本记录, 很多物种在原产地都无法采集到, 一些重要的遗传资源甚至未来得及研究就已消亡。野生猕猴桃常分布于森林边缘或沟谷两岸, 但由于经济发展, 很多地区交通道路改善, 原来人迹罕至的山区的树木遭到更多的人为因素破坏, 而使得大量原先记录的猕猴桃产地已难觅踪影。我们在湖南南部野外调研时, 曾遇到整座山的树木全被拔掉种植经济植物厚朴(*Magnolia officinalis*)的情况; 能够种植栽培猕猴桃的地区, 野生猕猴桃均不同程度地面临种群缩小和破坏的问题。野生猕猴桃种群数量和很多种群内个体数量均大幅度削减。如今经济发展与脱贫的现实需求, 给野生猕猴桃植物的生存带来无形的压力, 然而对这类极

小种群植物遗传资源的抢救性保护还没有得到足够的重视。一些原有种质资源的保存园,因缺少专项经费支持,导致多年积累的极难获得的、不易重现的遗传资源丧失,甚为可惜。很多有潜力的基础种间杂交育种实践得不到规模化开展。

1987年国家环境保护局和中国科学院植物研究所编著的《中国珍稀濒危保护植物名录》(第一册)收录了388种植物,其中并没有猕猴桃属植物;与此相对应的《中国植物红皮书》(傅立国,1991)也没有收录。同样,在国家重点保护野生植物名录(第一批)中也未收录猕猴桃属植物,直到第二批名录公布,才把几乎全部的猕猴桃属植物都列为二级保护植物。汪松和解焱(2004)主编的《中国物种红色名录》中的植物部分,收录了这些物种,并给出其IUCN濒危等级;由环境保护部和中国科学院(2013)联合编制的《中国生物多样性红色名录(高等植物卷)》(http://www.mep.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm),基本沿袭上述处理,但名称采用了*Flora of China*所确定的物种范围。在该名录中,受威胁物种被划分为极危(CR)、濒危(EN)和易危(VU)等类别,猕猴桃属56种中有41种受到威胁(长江流域有不少于20种,详见表1),仅有9种属于无危(LC),其余的近危(NT)物种正遭受着不同因素的威胁。虽然这些近危物种所受威胁的程度还未达到极危、濒危和易危三个等级的标准,但如果它们继续遭受外界的负面影响,在不久的将来极有可能成为受威胁物种。因此在进行该属植物的保护策略的制定时也应予以高度关注。最近发表的《中国被子植物濒危等级评估》结果显示,受威胁的被子植物中,猕猴桃科植物受威胁的种的比例高达63.2%,其受威胁程度仅次于排名第一的木兰科(覃海宁等,2017)。在这种受威胁程度如此高的情况下,猕猴桃属植物野生资源的保护行动已迫在眉睫,亟待全方位的实施。

鉴于目前猕猴桃属植物的生存现状和研究基础,在制订合理的保护策略时应注意以下几个方面:

(1)建立长效的保护机制。重要遗传资源是可持续发展的物质基础,建立长效的保护机制的目标是协调经济发展与资源合理利用,避免短视效应。由于公众甚至地方保护部门缺乏保护意识,应加大科学普及宣传,提高对猕猴桃属植物及其他遗传资源保护的整体认识,防止再次出现如野生大豆那样资

源大量流失到国外,高产基因标记国际专利反向侵害我国农作物生产经济利益,给国家造成战略安全隐患。特别要避免因保护不力而造成的小种群遗传资源流失。保护机制的确立应为加强遗传资源原产地的本底调查、加大基础科研投入、加快重要技术研发和相应知识产权保护提供保障。

(2)加强遗传资源的基础科研调查和系统评价。建立健全的DNA barcoding数据库,便于新鲜样品(特别是种间杂交样品)的快速物种鉴定。开展猕猴桃属分类学疑难类群物种复合体研究,调查隐存种的存在与系统发育分布式样,澄清近缘类群的物种关系。采用系统发育基因组学与种群遗传学方法,对栽培猕猴桃所在的关键类群——中华-美味猕猴桃物种复合体开展谱系地理研究,揭示其起源、扩散和现代分布格局的历史成因。针对猕猴桃属植物种间杂交频繁的特点,全面调研该属植物全基因组复制(whole genome duplication, WGD)和古多倍化的关系,对不同类型的杂交带进行来自染色体倍性、适合度性状和分子遗传的本底调查。基于杂交带种群的亲本基因型分型分析,明确其杂交来源和是否脱离F1代,是否涉及罕见物种与广布物种的杂交,从而加强杂交物种形成机制和进化过程的基础研究。

加强重要物种复合体和极小种群的本底调查和保护遗传学的抢救性挖掘研究(马永鹏和孙卫邦,2015;孙卫邦和韩春艳,2015)。通过定点观察和动态监测和实验分析,确定珍稀濒危物种种群和生境的变化规律,保护其原生境的安全、实施就地保护与人工管护下的近地保护,待条件成熟后开展回归自然与种群重建,以切实保护猕猴桃属植物中的特殊遗传资源。

(3)健全种质资源保存规范、促进可持续利用。目前猕猴桃属的引种栽培,很多还是延续先前的栽培技术,未考虑该属植物容易发生杂交与渐渗的特点,未来的引种栽培在加强该属植物物种种群材料的广泛收集基础上,还要健全种质资源的保存规范,对于活体植物的保存,特别要注意种植规范,避免受到近缘类群的基因“污染”(Huang & Liu, 2014)。要加强基础种间杂交育种工作,关注其他资源植物相关研究的最新进展,结合基因组学和表型组学研究,定向寻找优质、高产性状连锁基因区,用于加快筛选、培育猕猴桃新品种进程的可持续利用实践之中。

参考文献

- An HX, Cai DR, Mu XJ, Zheng B, Shen QG (1995) New germplasm of interspecific hybridization in *Actinidia*. *Acta Horticulturae Sinica*, 22, 133–137. (in Chinese with English abstract) [安和祥, 蔡达荣, 母锡金, 郑波, 沈全光 (1995) 猕猴桃种间杂交的新种质. *园艺学报*, 22, 133–137.]
- Angiosperm Phylogeny Group (1998) An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85, 531–553.
- Chat J, Chalak L, Petit JR (1999) Strict paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in intraspecific crosses of kiwifruit. *Theoretical and Applied Genetics*, 99, 314–322.
- Chat J, Dumoulin PY (1997) Flow cytometry and RAPD markers applied to parentage analysis within *Actinidia* genus. *Acta Horticulturae*, 444, 109–111.
- Chat J, Jauregui B, Petit RJ, Nadot S (2004) Reticulate evolution in kiwifruit (*Actinidia*, Actinidiaceae) identified by comparing their maternal and paternal phylogenies. *American Journal of Botany*, 91, 736–747.
- Cipriani G, Testolin R, Morgante M (1995) Paternal inheritance of plastids in interspecific hybrids of the genus *Actinidia* revealed by PCR-amplification of chloroplast DNA fragments. *Molecular and General Genetics*, 247, 693–697.
- Cipriani G, Testolin R, Gardner R (1998) Restriction-site variation of PCR-amplified chloroplast DNA regions and its implication for the evolution and taxonomy of *Actinidia*. *Theoretical and Applied Genetics*, 96, 389–396.
- Crowhurst RN, Gleave AP, MacRae EA, Ampomah-Dwamena C, Atkinson RG, Beuning LL, Bulley SM, Chagne D, Marsh KB, Matich AJ, Montefiori M, Newcomb RD, Schaffer RJ, Usadel B, Allan AC, Boldingh HL, Bowen JH, Davy MW, Eckloff R, Ferguson AR, Fraser LG, Gera E, Hellens RP, Janssen BJ, Klages K, Lo KR, MacDiarmid RM, Nain B, McNeilage MA, Rassam M, Richardson AC, Rikkerink EH, Ross GS, Schröder R, Snowden KC, Souleyre EJ, Templeton MD, Walton EF, Wang D, Wang MY, Wang YY, Wood M, Wu R, Yauk YK, Laing WA (2008) Analysis of expressed sequence tags from *Actinidia*: Applications of a cross species EST database for gene discovery in the areas of flavor, health, color and ripening. *BMC Genomics*, 9, 351.
- Cui ZX (1993) *Actinidia* in China. Shandong Science & Technology Press, Ji'nan. (in Chinese) [崔致学 (1993) 中国猕猴桃. 山东科学技术出版社, 济南.]
- Cui ZX, Huang HW, Xiao XG (2002) *Actinidia* in China. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing.
- Dunn ST (1911) A revision of the genus *Actinidia* Lindl. *Journal of Linnean Society of London, Botany*, 39, 391–410.
- Ferguson AR (2004) 1904—The year that kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) came to New Zealand. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 32, 3–27.
- Ferguson AR, O'Brien IEW, Yan GJ (1997) Ploidy in *Actinidia*. *Acta Horticulturae*, 444, 67–71.
- Fraser LG, Harvey CF, Gill GP (1997) Molecular investigations into dioecy in *Actinidia chinensis*. *Acta Horticulturae*, 444, 79–83.
- Fraser LG, Harvey CF, Crowhurst RN, de Silva HN (2004) EST-derived microsatellites from *Actinidia* species and their potential for mapping. *Theoretical and Applied Genetics*, 108, 1010–1016.
- Fraser LG, Tsang GK, Datson PM, De Silva HN, Harvey CF, Gill GP, Crowhurst RN, McNeilage MA (2009) A gene-rich linkage map in the dioecious species *Actinidia chinensis* (kiwifruit) reveals putative X/Y sex-determining chromosomes. *BMC Genomics*, 10, 102.
- Fu LK (1991) China Plant Red Data Book: Rare and Endangered Plants. Science Press, Beijing. (in Chinese) [傅立国 (1991) 中国植物红皮书: 稀有濒危植物. 科学出版社, 北京.]
- Gilg E (1893) Dilleniaceae. In: *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (eds Engler A, Prantl K), pp. 100–128. Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Harvey CF, Fraser LG, Gill GP (1997) Sex determination in *Actinidia*. 1. Sex-linked markers and progeny sex ratio in diploid *A. chinensis*. *Sex Plant Report*, 10, 149–154.
- He ZC, Zhong Y, Liu HT, Tang XH, Ye L, Huang DS, Xu LM (2000) Quantitative taxonomic analyses of *Actinidia* (Actinidiaceae) in China based on micromorphological characters of foliar trichomes. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 38, 121–136. (in Chinese with English abstract) [何子灿, 钟扬, 刘洪涛, 唐先华, 叶力, 黄德世, 徐立铭 (2000) 中国猕猴桃属植物叶表皮毛微形态特征及数量分类分析. *植物分类学报*, 38, 121–136.]
- Huang HW (2009) History of 100 years of domestication and improvement of kiwifruit and gene discovery from genetic introgressed populations in the wild. *Chinese Bulletin of Botany*, 44, 127–142. (in Chinese with English abstract) [黄宏文 (2009) 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. *植物学报*, 44, 127–142.]
- Huang HW, Dane F, Wang ZR, Jiang ZW, Huang RH, Wang SM (1996) Isozyme inheritance and variation in *Actinidia*. *Heredity*, 78, 328–336.
- Huang HW, Gong JJ, Wang SM, He ZC, Zhang ZH, Li JQ, Jiang ZW (2000) Genetic diversity in genus *Actinidia*. In: *Advances in Actinidia Research* (ed. Huang HW), pp. 65–79. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [黄宏文, 龚俊杰, 王圣梅, 何子灿, 张忠惠, 李建强, 姜正旺 (2000) 猕猴桃属植物的遗传多样性. 见: 猕猴桃研究进展 (黄宏文主编), 65–79页. 科学出版社, 北京.]
- Huang HW, Li ZZ, Li JJ, Kubisiak LT, Layne DR (2002) Phylogenetic relationships in *Actinidia* as revealed by RAPD analysis. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 127, 759–766.

- Huang HW, Liu YF (2014) Natural hybridization, introgression breeding, and cultivar improvement in the genus *Actinidia*. *Tree Genetics & Genomes*, 10, 1113–1122.
- Huang SX, Ding J, Deng DJ, Tang W, Sun HH, Liu DY, Zhang L, Niu XL, Zhang X, Meng M, Yu JD, Liu J, Han Y, Shi W, Zhang DF, Cao SQ, Wei ZJ, Cui YL, Xia YH, Zeng HP, Bao K, Lin L, Min Y, Zhang H, Miao M, Tang XF, Zhu YY, Sui Y, Li GW, Sun HJ, Yue JY, Sun JQ, Liu FF, Zhou LQ, Lei L, Zheng XQ, Liu M, Huang L, Song J, Xu CH, Li JW, Ye KY, Zhong SL, Lu BR, He GH, Xiao FM, Wang HL, Zheng HK, Fei ZJ, Liu YS (2013) Draft genome of the kiwifruit *Actinidia chinensis*. *Nature Communications*, 4, 2640.
- Jiang HZ (1995) Two new species of *Actinidia* from Yunnan. *Journal of Southwest Agriculture University*, 17, 93–96. (in Chinese with English abstract) [蒋华曾 (1995) 云南猕猴桃两新种. *西南农业大学学报*, 17, 93–96.]
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ (2002) *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*, 2nd edn. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA.
- Korkovelos AE, Mavromatis AG, Huang WG, Hagidimitriou M, Giakoundis A, Goulas CK (2008) Effectiveness of SSR molecular markers in evaluating the phylogenetic relationships among eight *Actinidia* species. *Scientia Horticulturae*, 116, 305–310.
- Li HL (1952) A taxonomic review of the genus *Actinidia*. *Journal of Arnold Arboretum*, 33, 1–61.
- Li HL (1976) Actinidiaceae. In: *Flora of Taiwan* (ed. Huang TC), Vol. 2, pp. 585–591. Tah Jinn Printing Company, Ltd., Taipei.
- Li JQ, Cai Q, Huang HW (2000) On the phylogeny of the genus *Actinidia* Lindley. In: *Advances in Actinidia Research* (ed. Huang HW), pp. 80–86. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [李建强, 蔡清, 黄宏文 (2000) 猕猴桃属的系统发育. 见: 猕猴桃研究进展 (黄宏文主编), 80–86页. 科学出版社, 北京.]
- Li JQ, Huang HW, Sang T (2002) Molecular phylogeny and infrageneric classification of *Actinidia* (Actinidiaceae). *Systematic Botany*, 27, 408–415.
- Li JQ, Li XW, Soejarto DD (2007) Actinidiaceae. In: *Flora of China*, Vol. 12 (Hippocastanaceae through Theaceae) (eds Wu ZY, Raven PH, Hong DY), pp. 334–360. Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Li XW, Li JQ, Soejarto DD (2006) New combinations in Actinidiaceae from China. *Novon*, 16, 362–363.
- Li XW, Li JQ, Soejarto DD (2007) New synonyms in Actinidiaceae from China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 45, 633–660.
- Li RG, Li JW, Wang XG, Mo L, Liang MY (2003) Nine new species of *Actinidia* Lindl. *Guihaia*, 23, 193–202. (in Chinese with English abstract) [李瑞高, 李洁维, 王新桂, 莫凌, 梁木源 (2003) 猕猴桃属植物九个新种. *广西植物*, 23, 193–202.]
- Li RG, Li JW, Wang XG, Mo L, Liang MY (2002) Three new varieties of *Actinidia* Lindl. from Guangxi. *Guihaia*, 22, 385–387. (in Chinese with English abstract) [李瑞高, 李洁维, 王新桂, 莫凌, 梁木源 (2002) 广西猕猴桃三个新变种. *广西植物*, 22, 385–387.]
- Li RG, Liang MY, Li JW (2000) The collection and conservation of germplasm of genus *Actinidia*. In: *Advances in Actinidia Research* (ed. Huang HW), pp. 87–89. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [李瑞高, 梁木源, 李洁维 (2000) 猕猴桃属植物种质收集保护. 见: 猕猴桃研究进展 (黄宏文主编), 87–89页. 科学出版社, 北京.]
- Li ZZ, Kang M, Huang HW, Testolin R, Jiang ZW, Li JQ, Wang Y, Cipriani G (2007) Phylogenetic relationships in *Actinidia* as revealed by nuclear DNA genetic markers and cytoplasmic DNA sequence analysis. *Acta Horticulturae*, 753, 45–58.
- Liang CF (1982) New taxa of the genus *Actinidia* Lindl. *Guihaia*, 2, 1–6. (in Chinese with English abstract) [梁畴芬 (1982) 猕猴桃属新的分类群. *广西植物*, 2, 1–6.]
- Liang CF (1984) Actinidiaceae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 49(2) (ed. Fang KM), pp. 195–269. Science Press, Beijing. (in Chinese) [梁畴芬 (1984) 猕猴桃科. 见: 中国植物志, 49卷第2册 (方克明主编), 195–269页. 科学出版社, 北京.]
- Liang CF, Ferguson AR (1984) Emendation of Latin name of *Actinidia chinensis* Planch. var. *hispida* C. F. Liang. *Guihaia*, 4, 181–182.
- Liang CF (1988) New species *Actinidia guilinensis*. *Guihaia*, 8, 129–131. (in Chinese with English abstract) [梁畴芬 (1988) 新种桂林猕猴桃. *广西植物*, 8, 129–131.]
- 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 PM, Hilario E, Huang H (2017) Rapid radiations of both kiwifruit hybrid lineages and their parents shed light on a two-layer mode of species diversification. *New Phytologist*, 215, 877–890.
- Liu YL, Li ZZ, Jiang ZW, Liu YF, Huang HW (2008) The genetic structure and hybridization introgression in natural populations of two closely related *Actinidia* species *A. chinensis* and *A. deliciosa* (Actinidiaceae). *Journal of Plant Ecology* (Chinese version), 32, 704–718. (in Chinese with English abstract) [刘亚令, 李作洲, 姜正旺, 刘义飞, 黄宏文 (2008) 中华猕猴桃和美味猕猴桃自然居群遗传结构及其种间杂交渐渗. *植物生态学报*, 32, 704–718.]
- Liu YL, Li ZZ, Zhang PF, Jiang ZW, Huang HW (2006) Spatial genetic structure in natural populations of two closely related *Actinidia* species (Actinidiaceae) as revealed by SSR analysis. *Biodiversity Science*, 14, 421–434. (in Chinese with English abstract) [刘亚令, 李作洲, 张鹏飞, 姜正旺, 黄宏文 (2006) 猕猴桃自然居群SSR遗传变异的空间自相关分析. *生物多样性*, 14, 421–434.]

- Ma YP, Sun WB (2015) Rescuing conservation of plant species with extremely small populations (PSESP): Opportunities and challenges. *Biodiversity Science*, 23, 430–432. (in Chinese) [马永鹏, 孙卫邦 (2015) 极小种群野生植物抢救性保护面临的机遇与挑战. *生物多样性*, 23, 430–432.]
- McNeillage MA, Considine JA (1989) Chromosome studies in some *Actinidia* taxa and implications for breeding. *New Zealand Journal of Botany*, 27, 71–81.
- Qin HN, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, Liu QX, Cao W, Li JQ, Chen SL, Jin XH, Gao TG, Chen WL, Ma HY, Geng YY, Jin XF, Chang CY, Jiang H, Cai L, Zang CX, Wu JY, Ye JF, Lai YJ, Liu B, Lin QW, Xue NX (2017) Evaluating the endangerment status of China's angiosperms through the red list assessment. *Biodiversity Science*, 25, 745–757. (in Chinese with English abstract) [覃海宁, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林素文, 薛纳新 (2017) 中国被子植物濒危等级的评估. *生物多样性*, 25, 745–757.]
- Satake Y, Hara H, Watari S, Tominari T (1989) *Wild Flowers of Japan: Woody Plants*, pp. 135–137. Heibonsha, Tokyo.
- Scaglione D, Fornasiero A, Pinto C, Cattonaro F, Spadotto A, Infante R, Meneses C, Messina R, Lain O, Cipriani G, Testolin R (2015) A RAD-based linkage map of kiwifruit (*Actinidia chinensis* Pl.) as a tool to improve the genome assembly and to scan the genomic region of the gender determinant for the marker-assisted breeding. *Tree Genetics and Genomes*, 11, 115.
- Shi SD, Wang QB, Zhang ZS (1994) New taxa of genus *Actinidia* from Guizhou. *Acta Botanica Yunnanica*, 16, 345–347. (in Chinese with English abstract) [施胜德, 王庆斌, 张宗师 (1994) 贵州猕猴桃属新分类群. *云南植物研究*, 16, 345–347.]
- Sun HM, Huang RH (1994) *Actinidia hubeiensis*—A new species of *Actinidia*. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 12, 321–323. (in Chinese with English abstract) [孙华美, 黄仁煌 (1994) 猕猴桃属一新种——湖北猕猴桃. *武汉植物学研究*, 12, 321–323.]
- Sun WB, Han CY (2015) Researches and conservation for plant species with extremely small populations (PSESP). *Biodiversity Science*, 23, 426–429. (in Chinese) [孙卫邦, 韩春艳 (2015) 论极小种群野生植物的研究及科学保护. *生物多样性*, 23, 426–429.]
- Tang YC, Xiang QY (1989) A reclassification of the genus *Clematoclethra* (Actinidiaceae) and further note on the methodology of plant taxonomy. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 27, 81–95. (in Chinese with English abstract) [汤彦承, 向秋云 (1989) 重订藤山柳属的分类——续谈植物分类学工作方法. *植物分类学报*, 27, 81–95.]
- Testolin R, Cipriani G (1997) Paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in intraspecific crosses of kiwifruit. *Theoretical and Applied Genetics*, 94, 897–903.
- Testolin R, Ferguson AR (1997) Isozyme polymorphism in the genus *Actinidia* and the origin of the kiwifruit genome. *Systematic Botany*, 22, 685–700.
- Wang S, Xie Y (2004) *China Species Red List, Vol. 1. Higher Education Press, Beijing*. (in Chinese) [汪松, 解焱 (2004) 中国物种红色名录第一卷. 高等教育出版社, 北京.]
- Wang SM, Huang HW, Zhang ZH, Jiang ZW, Zhang SR, Huang HQ (2000) Studies on *Actinidia* breeding by species hybridization between *A. chinensis* and *A. eriantha* and their hybrids' progenies. In: *Advances in Actinidia Research* (ed. Huang HW), pp. 123–127. Science Press, Beijing. (in Chinese with English abstract) [王圣梅, 黄宏文, 张忠惠, 姜正旺, 张素茹, 黄汉全 (2000) “中华”与“毛花”猕猴桃的种间杂交及其杂种后代的研究. 见: 猕猴桃研究进展 (黄宏文主编), 123–127页. 科学出版社, 北京.]
- Wang YG (2003) *Molecular Phylogeny and Biogeography of Symplocos* (Symplocaceae) and *Actinidia* (Actinidiaceae). PhD dissertation, Zhongshan (Sun Yat-sen) University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [王玉国 (2003) 山矾科和猕猴桃科的分子系统发育与生物地理学研究. 博士学位论文, 中山大学, 广州.]
- Wang YG (2017) Natural hybridization and speciation. *Biodiversity Science*, 25, 565–576. (in Chinese with English abstract) [王玉国 (2017) 自然杂交与物种形成. *生物多样性*, 25, 565–576.]
- Xiong ZT, Huang RH (1988) Chromosome numbers of 10 species and 3 varieties in *Actinidia* Lindl. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 26, 245–247. (in Chinese with English abstract) [熊治庭, 黄仁煌 (1988) 猕猴桃属十种三变种的染色体数目. *植物分类学报*, 26, 245–247.]
- Yan GJ, Yao J, Ferguson AR, McNeillage MA, Seal AG, Murray BG (1997) New reports of chromosome numbers in *Actinidia* (Actinidiaceae). *New Zealand Journal of Botany*, 35, 181–186.

(责任编辑: 郭亚龙 责任编辑: 闫文杰)