

DOI: [10.12101/j.issn.1004-390X\(n\).201711069](https://doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X(n).201711069)

嫁接植株砧穗间遗传信息交流及变异机制*

张光海, 祁利潘, 聂绪恒, 郭华春**
(云南农业大学 薯类作物研究所, 云南 昆明 650201)

摘要: 嫁接已被广泛应用于作物生产, 通过嫁接可以保持良种特性, 矮化植株, 提高产量和品质等。砧木可以提高接穗的生长活力和对病害的抗性。嫁接引起植物遗传信息交流是一种客观存在的现象, 砧穗间遗传物质水平转移、RNA 长距离运输、表观遗传调控、砧穗与环境互作等已被广泛研究。本文综述了嫁接引起遗传信息交流及诱导变异的分子机理研究进展, 为更好的应用嫁接提供方法指导, 同时也为揭示植物细胞间的互作机制提供理论基础。

关键词: 嫁接; 遗传物质交流; 信号传递; 表观遗传调控; 砧穗—环境互作

中图分类号: S 604.3 文献标识码: A 文章编号: 1004-390X (2018) 05-0947-11

Genetic Information Exchange and Variation Mechanism of Grafted Plants

ZHANG Guanghai, QI Lipan, NIE Xuheng, GUO Huachun

(Tuber and Root Crops Research Institute of Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: Grafting has been widely used in crop production for keeping varieties features, dwarfing plants and improving the yield and quality. Rootstock can improve the vigor of scion and increase the ability of resistance to pathogens. Genetic material exchanged by plant grafting is an objective phenomenon in nature. Horizontal gene transfer (HGT) between scion and rootstock, RNA long-distance transportation, epigenetic regulation and rootstock-scion-environment interaction has been widely studied. We reviewed the research progress in genetic information exchange and molecular mechanism of induced variation by grafting. This paper will provide better guidance for the application of grafting but also provide a theoretical basis for revealing the mechanism of interaction between plant cells.

Keywords: graft; genetic material exchange; long-distance signaling; epigenetic regulation; rootstock-scion-environment interaction

植物受物理因素等损伤后, 自身会进行创伤愈合, 在植物进行伤口修复过程中, 植物激素促使细胞再生, 同时植物激素相关转录因子进一步调控细胞分化、细胞周期激活和维管束组织重建

等细胞进程^[1-2]。嫁接就是利用植物受伤后会进行伤口自我修复原理, 把接穗(scion)的枝或芽嫁接到砧木(stock/rootstock)的茎或根上, 使砧穗的两个创面的形成层相吻合, 通过细胞分裂增生, 形

收稿日期: 2017-11-28

修回日期: 2018-05-03

网络出版时间: 2018-10-12

*基金项目: 国家马铃薯产业技术体系(CARS-09-P15); 云岭学者人才培养项目(A30086652)。

作者简介: 张光海(1991—), 男, 云南保山人, 博士研究生, 主要从事马铃薯遗传及茄科作物异源嫁接工作。

E-mail: zghzxf@126.com

**通信作者 Corresponding author: 郭华春(1963—), 男, 云南永胜人, 博士, 教授, 主要从事马铃薯育种和栽培工作。

E-mail: ynghc@126.com

网络出版地址: [http://dx.doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X\(n\).201711069](http://dx.doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X(n).201711069)

成有功能的维管组织进而长成新植株的方法。嫁接用“+”表示，即砧木+接穗，也可以用“/”表示，即接穗/砧木^[3-4]。嫁接分为 3 种类型：自根嫁接 (autograft)，接穗和砧木来自同一植株；同源嫁接 (homograft)，接穗和砧木来自同一物种的不同植株；异源嫁接 (heterograft)，接穗和砧木来自两个不同物种^[5]。

在现代农业中，嫁接作为一种古老的技术在果树、观赏植物、蔬菜、花卉等植物的繁殖、栽培和育种上产生了很大的经济效益^[6-7]。同样嫁接在保持良种特性、改变植物的开花结果习性、矮化植株、延长接穗植株寿命、改良果实的品质、提高生物胁迫 (病原物、虫害) 和非生物胁迫 (重金属、干旱、冷害、热害等) 抗性等方面也起着重要作用^[8]。

嫁接可以提高果蔬的品质，包括果实外观 (大小、形状、颜色)、风味 (糖、酸、芳香物质、酚类等)、有益化合物 (矿物质、维生素、胡萝卜素)^[9]。嫁接影响接穗果实品质的研究在茄子/茄子^[10-11]、番茄/枸杞^[12]均有相应的报道。嫁接是防治危害茄科和葫芦科植物的土壤病原微生物和害虫的一种综合防治措施。在蔬菜生产中，嫁接在提高茄科作物，如茄子^[13]、番茄^[14]、辣椒^[15]，和葫芦科作物，如西瓜^[16]、甜瓜^[17]、黄瓜^[18]对生物胁迫适应能力方面已被广泛应用。嫁接同样可以提高植物对非生物胁迫的适应能力，研究表明：嫁接栽培能让植株适应重金属含量较高的土壤环境，其主要原因是砧木可以限制重金属离子向接穗运输；另一种原因就是根系解毒作用^[19]。嫁接也能增强涝害、干旱、热害等环境胁迫的适应性^[4]。

传统观念认为，嫁接是一种无性繁殖方式，不会引起嫁接当代及后代的遗传物质改变。但很多研究表明植物之间的嫁接可以引起性状改变，

且可以稳定遗传^[20-21]。目前关于嫁接引起遗传变异的机理主要有以下 4 个方面的解释：第一，嫁接可以诱导砧穗间遗传物质交流，即以 一种基因水平转移的方式进行^[22-26]；第二，砧穗间 RNA 长距离单向或双向运输至相应的靶点，执行调控植物的生长发育功能^[27-30]；第三，表观遗传修饰，即 siRNA 调控 DNA 甲基化，即嫁接后砧穗间发生了 siRNA 的转移，引起受体基因组的超甲基化或去甲基化的发生^[31-33]；第四，由于“砧木—接穗—环境”三者间的相互作用，导致嫁接植株的表型变异^[34]。本文将从嫁接引起遗传交流及诱导变异的可能机理进行综述。

1 嫁接引起遗传信息交流

前人研究表明：核酸是细胞自生性 (cell-autonomous) 的，即存在于合成的细胞里，不能转运至相邻细胞，但越来越多的研究表明：核酸也能转运到合成以外的地方，调控植物的生长发育^[35]。通过嫁接可以引起遗传物质通过韧皮部在砧穗间交流，实现对植物进行遗传改良。

1.1 嫁接引起遗传物质 DNA 交流

最新研究证明：嫁接可以引起质体基因组或大片段的 DNA、线粒体 DNA、核基因组 DNA 通过胞间连丝 (plasmodesmata) 进行胞间转移或交流 (表 1)。STEGEMANN 等^[22]研究表明：两种烟草的质体基因组发生了交流；研究者构建了两种转基因株系且分别携带了不同的标记基因和报告基因。一个株系为 Nuc-kan:yfp，在核基因组中携带了卡那霉素抗性基因 (*nptII*) 和黄色荧光蛋白基因 (*yfp*)，另一个株系为 Pt-spec:gfp，在质体 (叶绿体) 基因组中携带了大观霉素抗性基因 (*aadA*) 和绿色荧光蛋白基因 (*gfp*)，然后将这两个转基因烟草株系相互嫁接，融合发生后切下嫁接接合部位在含两种抗生素的培养基中进行抗性筛选、荧

表 1 植物嫁接引起 DNA 转移
Tab. 1 The horizontal gene transfer through grafting

DNA	植物 (接穗/砧木) plant species (scion/rootstock)
质体基因组 plastid DNA	转基因烟草/转基因烟草 ^[22] Nuc-kan:yfp/Pt-spec:gfp
核基因 nuclear gene	转基因烟草/转基因烟草，粉蓝烟草/普通烟草 ^[26] Nt-kan:yfp/Nt-hyg, <i>Nicotiana glauca</i> / <i>Nicotiana tabacum</i>
质体基因组 plastid DNA	普通烟草/美花烟草 ^[36] <i>Nicotiana tabacum</i> / <i>Nicotiana sylvestris</i>
线粒体基因 mitochondrial gene	普通烟草/美花烟草 ^[37] <i>Nicotiana tabacum</i> / <i>Nicotiana sylvestris</i>
叶绿体基因 chloroplast gene	粉蓝烟草/普通烟草，粉蓝烟草/本氏烟草 ^[24] <i>Nicotiana tabacum</i> / <i>Nicotiana glauca</i> , <i>Nicotiana tabacum</i> / <i>Nicotiana benthamiana</i>

光信号分析和 PCR 分子鉴定，发现嫁接使两种烟草大片段质体 DNA 间发生了交流，然而细胞核基因没有发生融合，他们认为大片段 DNA 能够在紧密相邻的细胞间转移，胞间连丝是遗传物质在异源细胞之间传递的通道。

美国罗格斯大学 WAKSMAN 微生物研究所为了检测含 DNA 的质体和线粒体两个细胞器能否在植物细胞间移动，研究者将携带庆大霉素抗性标记的 *N. tabacum* 和携带大观霉素抗性的 *N. sylvestris* 的两个不同烟草品种进行嫁接，因为嫁接后在接合部位形成新的“细胞—细胞”通道，从而可以检测两个截然不同的植物细胞器能否在细胞间进行移动。通过在双抗性培养基筛选得到具备抗大观霉素和庆大霉素抗性标记的无性系，并对其进行分子鉴定及叶绿体 DNA 测序分析，研究结果表明：161 kb 的质体基因组通过嫁接结合部发生了移动^[36]。为进一步证明线粒体 DNA 同样可以在植物细胞间进行移动，研究者将携带 *N. undulata* 细胞质雄性不育基因的 *N. tabacum* (*N. undulata* 的雄性不育基因是由线粒体基因决定) 与 *N. sylvestris* (可育) 进行嫁接，结果表明：少量的线粒体 DNA 可以从 *N. sylvestris* 转移到 *N. undulata*，并引起花育性恢复^[37]。FUENTES 等^[26]用同样的研究方法证明了嫁接可以使细胞核基因组在嫁接接合部位发生基因水平转移。

1.2 嫁接引起遗传物质 RNA 的交流

1970 年，KOLLMANN 等^[38]在植物韧皮部的汁液里检测到了如蛋白质、RNAs 这样的大分子物质。后续的研究发现多种内源蛋白和 RNA 可以在植物韧皮部运输，转移的 mRNA 编码转录调控因子，调控细胞周期、激素反应和新陈代谢等发育过程(表 2)。

对于嫁接而言，嫁接后形成有功能的维管组织系统，包括木质部和韧皮部，木质部主要负责

运输植物根系吸收的水分和一些无机化合物。而韧皮部主要负责运输源—库之间的有机营养(植物激素、离子、氨基酸、糖类物质)，并可传递 RNA 分子^[45]。表 3 中列出了目前研究发现的多种植物间同源嫁接、异源嫁接引起的 RNA 长距离运输及相对应的功能。

KIM 等^[27]将羽状复叶的野生型番茄(Xa)为接穗，叶片为鼠耳状的突变体(Me)为砧木进行嫁接，结果发现在砧木中特异表达的 *PFP-LeT6* mRNA 长距离运输至接穗，导致接穗叶形向砧木叶形变异。KUDO 等^[50]在番茄和马铃薯的嫁接体的研究中也发现了相似的现象。BANERJEE 等^[28]研究发现：马铃薯叶片中产生的块茎发育信号 *BEL5* RNA 能够通过嫁接接合部位向下转移到匍匐茎茎尖，调控马铃薯块茎的形成。NOTAGUCHI 等^[29]利用本氏烟(*Nicotiana benthamiana*)作接穗，拟南芥为砧木进行异源嫁接，结果发现有 138 个拟南芥的 mRNA 转录本在接穗中检测到。YANG 等^[30]研究表明：在葡萄间嫁接后发现超过 3 000 个 mRNA 通过嫁接结合部发生了转移，这些基因分别调控包括细胞合成、生物合成、新陈代谢活动、胁迫响应、信号传导等进程。

关于嫁接引起非编码 RNA(miRNA、siRNA)交流也有很多报道(表 3)，*miRNA339* 是调控磷酸盐平衡的 miRNA 分子，在拟南芥、烟草等嫁接研究中都表明其可以长距离运输，调控接穗植株的磷酸盐平衡^[61-62]。BHOGALE 等^[64]研究发现：*miRNA172* 是控制马铃薯块茎形成的 miRNA 分子，可以通过嫁接接合部位长距离运输至匍匐茎，调控块茎发育靶基因 *StBEL5* 的表达，促进马铃薯块茎膨大。这些长距离运输的 miRNA 可以响应嫁接引起的各种生理进程，通过调控转录因子或靶基因的表达来参与调控植物的生长发育和对环境胁迫的应答。近年诸多研究发现：在嫁接植株

表 2 韧皮部汁液中 RNA 鉴定
Tab. 2 The identification of RNA in plant phloem sap

基因 gene	功能 function	植物 plant species
<i>KN1</i>	mRNA 同源结合蛋白 homeodomain protein	玉米 ^[39] <i>Zea mays</i>
<i>HAK1</i>	钾转运子 potassium transporter	大麦 ^[40] <i>Hordeum vulgare</i>
<i>FT</i>	诱导开花 flowering signal	拟南芥 ^[41] <i>Arabidopsis thaliana</i>
<i>Hd3a</i>	编码水稻成花素 flowering signal	水稻 ^[42] <i>Oryza sativa</i>
<i>CmF-308</i>	促进侧根发育 positively regulate lateral roots	西瓜，番茄 ^[43] <i>Citrullus lanatus</i> , <i>Solanum lycopersicum</i>
<i>FTL2/FT</i>	诱导开花 flowering signal	南瓜 ^[44] <i>Cucurbita moschata</i>

表 3 植物嫁接引起 RNA 通过韧皮部进行长距离运输
Tab. 3 Long-distance RNA molecules transported in grafting plant phloem

基因 gene	功能 function	植物 (接穗/砧木) plant species (scion/rootstock)
mRNA		
<i>Cmpp16</i>	介导 mRNA 长距离运输 mRNA movement	黄瓜/南瓜 ^[46] <i>Cucumis sativus</i> / <i>Cucurbita moschata</i>
<i>CmNACP</i>	调控顶端分生组织发育 apical meristem development	黄瓜/南瓜 ^[47] <i>Cucumis sativus</i> / <i>Cucurbita maxima</i>
<i>PFP-LeT6</i>	叶片形态发育 leaf development	番茄/番茄 ^[27] <i>Solanum lycopersicum</i> / <i>Solanum lycopersicum</i>
<i>Cmgaip</i> , Δ <i>DELLA-gai</i>	赤霉素酸转录调控因子, 叶片发育 TFS of GA, leaf development	南瓜/南瓜 $\uparrow$; 拟南芥/拟南芥 $\uparrow$; 番茄/番茄 ^[48] <i>Cucurbita moschata</i> / <i>Cucurbita moschata</i> ; <i>Arabidopsis thaliana</i> / <i>Arabidopsis thaliana</i> ; <i>Solanum lycopersicum</i> / <i>Solanum lycopersicum</i>
<i>StBEL5</i>	块茎发育 tuber development	马铃薯/马铃薯 ^[28, 49] <i>Solanum tuberosum</i> / <i>Solanum tuberosum</i>
<i>PFP-LeT6</i>	叶片形态发育 leaf development	马铃薯/番茄 ^[50] <i>Solanum tuberosum</i> / <i>Solanum lycopersicum</i>
<i>FT</i>	诱导开花 flowering signal	拟南芥/拟南芥 ^[51] <i>Arabidopsis thaliana</i> / <i>Arabidopsis thaliana</i>
<i>FT</i>	诱导开花 flowering signal	南瓜/印度南瓜 ^[52] <i>Cucurbita moschata</i> / <i>Cucurbita maxima</i>
<i>AUX/IAA</i>	生长素信号转导 auxin signaling	南瓜/西瓜 ^[53] <i>Cucurbita moschata</i> / <i>Citrullus lanatus</i>
<i>IAA18</i> , <i>IAA28</i>	抑制侧根形成 negatively regulate lateral root formation	烟草/拟南芥 ^[54] <i>Nicotiana tabacum</i> / <i>Arabidopsis thaliana</i>
<i>Mhgail</i>	矮化植株 dwarf phenotypes	番茄/番茄 ^[55] <i>Solanum lycopersicum</i> / <i>Solanum lycopersicum</i>
<i>POTH1</i>	块茎发育 tuber development	马铃薯/马铃薯 ^[56] <i>Solanum tuberosum</i> / <i>Solanum tuberosum</i>
<i>PbKN1</i>	病毒运动结合蛋白 binding protein	鸭梨/杜梨 ^[57] <i>Pyrus bretschneideri</i> / <i>Pyrus betulaefolia</i>
2 006 个 mRNA	诱导开花, 营养胁迫响应 flowering signal, nutrient stress response	拟南芥/拟南芥 $\uparrow\downarrow$ ^[58] <i>Arabidopsis thaliana</i> / <i>Arabidopsis thaliana</i>
13 个 mRNA	受体蛋白激酶, 细胞饰变, 抵御胁迫 receptor kinase, cell modification, stress defense	烟草/拟南芥 $\uparrow$ ^[29] <i>Nicotiana benthamiana</i> / <i>Arabidopsis thaliana</i>
3 000 个 mRNA	新陈代谢, 抵御环境胁迫, 信号转导 metabolism, responses to stress and signal transduction	葡萄/葡萄 $\uparrow\downarrow$ ^[30] <i>Vitis girdiana</i> / <i>Vitis palmata</i>
787, 3 485 个 mRNA	初生和次生代谢, 激素信号, 转运蛋白 primary and secondary metabolism, hormone signaling, transporters	西瓜/葫芦, 西瓜/南瓜 $\uparrow\downarrow$ ^[59] <i>Citrullus lanatus</i> / <i>Lagenaria siceraria</i> , <i>Citrullus lanatus</i> / <i>Cucurbita moschata</i>
miRNA		
<i>miR399</i>	控制磷酸盐平衡 regulate phosphate homeostasis	拟南芥/拟南芥, 烟草/烟草 $\uparrow$ ^[60-61] <i>Arabidopsis thaliana</i> / <i>Arabidopsis thaliana</i> <i>Nicotiana benthamiana</i> / <i>Nicotiana benthamiana</i>
<i>miR399</i> , <i>miR395</i>	调控矿质营养平衡 regulate mineral homeostasis	拟南芥/拟南芥; 甘蓝型油菜/甘蓝型油菜 $\uparrow$ ^[62] <i>Arabidopsis thaliana</i> / <i>Arabidopsis thaliana</i> ; <i>Brassica napus</i> / <i>Brassica napus</i>
<i>miR172</i>	块茎发育 tuber development	马铃薯/马铃薯 $\downarrow$ ^[63] <i>Solanum tuberosum</i> / <i>Solanum tuberosum</i>
<i>miR156</i>	调控植物株型和块茎形成 tuber development	马铃薯/马铃薯 $\downarrow$ ^[64] <i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>Andigena</i> / <i>Solanum tuberosum</i> ssp. <i>Andigena</i>
47 个 miRNA	生长发育和代谢进程 growth and metabolism processes	西瓜/西葫芦 $\uparrow$ ^[65] <i>Citrullus lanatus</i> / <i>Lagenaria siceraria</i>
17 个 miRNA	盐胁迫响应 salt stress response	黄瓜/南瓜 $\uparrow$ ^[66] <i>Cucumis sativus</i> / <i>Cucurbita maxima</i>
17 个 miRNA	干旱胁迫响应 drought stress response	黄瓜/南瓜 $\uparrow$ ^[67] <i>Cucumis sativus</i> / <i>Cucurbita maxima</i>
27 个 miRNA	干旱胁迫响应 drought stress response	葡萄/葡萄 $\uparrow\downarrow$ ^[68] <i>Vitis vinifera</i> / <i>Vitis berlandieri</i>
siRNA		
<i>CmPSRP1</i>	RNA 结合蛋白 RNA binding protein	黄瓜/南瓜 $\uparrow$ ^[69] <i>Cucumis sativus</i> / <i>Cucurbita maxima</i>
<i>PNRSV-hpRNA</i>	增强坏死斑病毒抗性 PNRSV resistance	甜樱桃/转基因樱桃 $\uparrow$ ^[70] <i>Prunus mahaleb</i> /Transgenic <i>Prunus mahaleb</i>
<i>CoYMV:35SIR</i>	叶片和根系发育 leaf and root development	烟草/烟草 $\uparrow\downarrow$ ^[71] <i>Nicotiana benthamiana</i> / <i>Nicotiana benthamiana</i>
<i>GSA</i>	叶绿素合成 chlorophyll synthesis	烟草/转基因烟草 $\uparrow$ ^[72] <i>Nicotiana benthamiana</i> /Transgenic <i>N. benthamiana</i>
<i>NiTOM1</i> , <i>NiTOM3</i>	增强烟草花叶病毒抗性 TMV resistance	烟草/转基因烟草 $\uparrow$ ^[73] <i>Nicotiana benthamiana</i> /Transgenic <i>N. benthamiana</i>
<i>DMC1</i>	花粉育性 pollen fertility	烟草/转基因烟草 $\uparrow$ ^[74] <i>Nicotiana benthamiana</i> /Transgenic <i>N. benthamiana</i>
<i>NiTOM1</i> , <i>NiTOM3</i>	增强番茄花叶病毒和烟草花叶病毒抗性 TMV resistance	番茄/转基因烟草, 烟草/转基因烟草 $\uparrow$ ^[75] <i>Solanum lycopersicum</i> /Transgenic <i>N. benthamiana</i> , <i>Nicotiana benthamiana</i> /Transgenic <i>N. benthamiana</i>
<i>StGBSSI</i>	块茎形成 tuber development	烟草/马铃薯 $\downarrow$ ^[76] <i>Nicotiana benthamiana</i> / <i>Solanum tuberosum</i>

注: “ $\uparrow$ ”表示 RNA 由砧木向接穗运输; “ $\downarrow$ ”表示 RNA 由接穗向砧木运输; “ $\uparrow\downarrow$ ”表示双向运输。
Note: “ $\uparrow$ ” indicates mRNA movement through the graft union from the stock into the scion; “ $\downarrow$ ” indicates mRNA movement through the graft union from the scion into the stock; “ $\uparrow\downarrow$ ” indicates bidirectional movement.

体内, siRNA 是作为一种沉默信号可在植物体内移动, 介导转录水平基因沉默 (TGS)^[71]和转录后基因沉默 (PTGS)^[72]。YOO 等^[69]将野生型黄瓜与自发型 RNA 沉默的南瓜嫁接, 在黄瓜接穗的韧皮液中检测到 siRNA 信号。ZHAO 等^[70]将转基因樱桃为砧木, 非转基因樱桃为接穗, 发现砧木中的 siRNA 信号能转移到接穗并增强其病毒抗性。类似的研究在烟草/转基因烟草^[73]、番茄/转基因烟草^[75]也有相应的报道。总之大量 siRNA 能够通过嫁接接合部位在维管组织中的韧皮部长距离移动, 并作为系统信号对受体基因组进行表观遗传修饰。

以上研究为不同物种间通过同源或异源嫁接发生遗传信息交流提供了新的视野, 也为远缘嫁接提供了参考。

2 嫁接引起遗传变异的可能机制

2.1 基因的水平转移

越来越多的研究发现: 不同物种的细胞紧密接合时会诱发遗传物质水平转移 (HGT), 即受体生物通过无性方式从供体生物获得遗传物质的过程, 有别于世代繁衍过程中的有性传递方式。水平基因转移又称横向基因转移 (lateral gene transfer, LGT); 相反, 遗传物质由亲代到子代称为垂直基因传递^[23]。水平基因转移能跨越种间隔离, 在亲缘关系远或近的生物有机体间都可以进行遗传信息转移。可以使受体生物绕过点突变和重组快速形成新物种, 加速基因组的革新和进化, 提高生物遗传多样性^[77]。在嫁接实验中, 很多研究者证明了嫁接会引起遗传物质水平基因转移。其根本机制有两方面的解释。THYSSEN 等^[36]和 GURDON 等^[37]提出嫁接结合部融合后砧穗的细胞间形成新的胞间连丝, 导致砧穗其中一方细胞被有功能的细胞器 (如: 质体) 填充后组合重建, 然后转移的 DNA 分子会对线粒体等基因组修饰。STEGEMANN 等^[24]认为是系统发育的结果, 即在没有基因间重组的情况下, 外源基因组取代了原始基因组, 相当于是植物细胞器捕获, 这与 RICE 等^[25]提出的“融合—兼并 (Fusion-Compatibility)”机理相一致。

总而言之, 砧木和接穗嫁接后, 在愈伤组织、细胞壁、维管组织的重建过程中伴随着含 DNA 的细胞器在砧穗间发生水平转移并整合到

对方的生殖细胞和胚胎细胞染色体组中, 或者取代原本的基因组, 从而引起遗传变异。嫁接引起基因水平转移是一种创造新物种的无性途径, 同时也为得到新的异源多倍体提供了一种新方法。

2.2 RNA 长距离运输引起遗传变异

在生物体内, RNA 可以在细胞之间传递遗传信息, 即传递给细胞相应的行动计划, 编码出特定的蛋白质调控生理活动和新陈代谢^[78]。近年来的研究发现: 某些 RNA 分子作为非细胞自生 (non-cell-autonomous) 的信号分子, 可进行胞间或长距离转运控制相关器官的发育或参与防御反应。关于 RNA 在植物体内的长距离转运, 胞间连丝是 RNA 的胞间转运通道, 而维管束组织中的韧皮部是其长距离转运的路径^[79]。植物韧皮部汁液中有多种 mRNA^[45]、miRNA^[60-61]和 siRNA^[69]。RNA 分子是大分子物质, 特别是 mRNA, 理论上在没有任何辅助的情况下是无法通过胞间连丝到达韧皮部汁液里的。有研究表明 mRNA 的长距离移动是一个选择性的过程^[48, 78]。特异的核糖体蛋白能与 mRNA 特异性或非特异性结合, 从而形成核糖体蛋白复合物。然后通过胞间连丝从韧皮部的伴胞进入筛管后进行长距离转运^[27, 79]。另外 TURNBULL 等^[80]在拟南芥的微嫁接研究发现: RNA 也可以随着韧皮部液流进行被动扩散。长距离转运的 mRNA 作用于目标靶点, 调控植物的生长发育及响应各种生理进程, 从而引起相应的表型变异。这表明 RNA 长距离运输也是诱导嫁接遗传变异的主要原因之一。

综上所述, 嫁接使砧木和接穗形成完善的维管组织。在生长过程中, 韧皮部汁液中存在的 mRNA、miRNA、蛋白质等内源大分子物质选择性地由伴胞经胞间连丝进入筛管, 并在砧穗间进行长距离运输, 到达需要的位置后调控植物相关器官的发育或参与防御反应, 进而引起砧木或接穗的表型变异。此外, 刘用生等^[81]认为砧木中的 mRNA 转移到接穗中后, 可以被反转录转座子反转录成 cDNA, 进一步整合到接穗细胞的染色体组中, 导致遗传物质变异。

2.3 嫁接引起的表观遗传调控

表观遗传调控是指 DNA 序列不发生改变, 而基因表达却发生了可遗传改变, 主要有 DNA 甲基化、组蛋白修饰、染色质重塑和非编码 RNA 等调控方式, 其中 DNA 甲基化是表观遗传调控

的主要方式^[82]。DNA 甲基化在植物中广泛存在,在植物生长发育过程中,DNA 甲基化可以导致植物育性、叶形及其他生理形态变异^[83]。嫁接和其他的环境胁迫一样,可以导致一定频率的 DNA 甲基化模式的变化^[84]。WU 等^[85]研究表明:近缘物种间的异源嫁接会引起可遗传的甲基化改变。LEWSEY 等^[33]在拟南芥的嫁接试验中发现 24-nt siRNA 由接穗转移到砧木,并介导受体细胞的 DNA 甲基化。CAO 等^[32]通过榨菜与紫甘蓝嫁接嵌合体进行 DNA 甲基化测序分析,结果表明:嫁接诱导 DNA 甲基化改变是可遗传的,并且是由于 siRNA 改变直接引起的,从而引起表型变异。KASAI 等^[76]在烟草与马铃薯异源嫁接研究中发现,接穗烟草的 siRNA 引起砧木马铃薯相关结薯靶基因的转录基因沉默(TGS),并且可以在马铃薯中稳定遗传。

目前关于嫁接引起的表观遗传调控多数是 DNA 甲基化引起的,主要分为转录水平的基因沉默和转录后水平的基因沉默,前者往往和启动子的甲基化有关,后者则与编码区的甲基化有关,启动子和编码区的过度甲基化能引起基因沉默;而去甲基化则有利于基因表达。对于嫁接引起甲基化模式及水平发生改变的机理,主要有两种观点:一是嫁接作为一种胁迫,在一定程度上对基因组造成冲击,是嫁接环境诱导了表观修饰的发生;二是嫁接引起遗传物质(siRNA)发生交流,通过 RNA 指导的 DNA 途径来调控受体基因组的超甲基化或是去甲基化的发生。

2.4 “砧木—接穗—环境”的相互作用

植物的表型变异一般是基因与环境相互作用的结果。嫁接引起的表型变异多数由“砧木—接穗—环境”间的相互作用引起,砧穗间互作模式主要为嫁接后引起蛋白质、mRNA、植物激素通过韧皮部进行相互转运,加上环境信号的输入,进而引起性状改变^[86],所以探索其变异机理对于品种改良和提高产量具有很重要的意义。MARTÍNEZ-BALLESTA 等^[87]综述了嫁接后砧穗间互作是嫁接亲和性、生长、抗性、代谢等生理及生物学性状变化的主要原因。GONÇALVES 等^[88]研究发现:砧穗互作会引起嫁接樱桃植株的果实品质及光合参数等生理指标变化。在苹果的嫁接研究中发现砧木可以调控接穗基因的表达模式,从而提高对火疫病的抗性^[89]。ALONI 等^[90]认为嫁接后砧穗间

的激素信号转导及环境调控是引起植物生长发育、果实品质改变的主要因素。PAOLO 等^[91]分析葡萄嫁接后砧穗和环境的相互作用,结果表明接穗产量、品质及抗性既与砧木有关,也和自然环境因子密切相关。植物嫁接后砧穗间的分子因子(如:RNA、蛋白质、质体)和自然环境因子(如:水分、植物激素、营养)协同调控接穗的生长、产量、品质、抗性等各项生长及生理进程^[92-93]。砧木和接穗间存在着显著的相互作用,这种互作进而影响植物的生长、形态、生理和抗性^[94]。总之,就嫁接植物而言,嫁接植株本身结合了两种不同的基因型,砧木和接穗建立了新的联系,就有了砧木、接穗和环境三者间的相互作用^[34]。此外,在嫁接接合部位还存在着砧木与接穗二者的相互作用,这些相互作用决定了砧木和接穗在生长发育过程中的表型改变。

3 展望

砧木能提高接穗对虫害和病原物的抗性,包括昆虫和土传性病害,同时也能提高非生物胁迫的能力,如热害、寒害、干旱和盐胁迫等^[34]。砧木主要通过以下几个方面实现其作用:提高优良品种的产量潜力;减小最优条件下的产量差异;降低土壤中的化学(杀虫剂、肥料)污染;提高自然资源(水分、光、土壤)的利用效率;得到新的可利用的变异植株;生产出品质更好的产品。HAROLDSEN 等^[35]提出了一种新的嫁接栽培模式——“Transgrafting”,即对砧木进行基因改良,接穗则用野生型,对于“Transgrafting”株系,接穗为野生型植株,转基因只在砧木中表达,同时可以提高对环境的抵抗能力。这样的栽培方式不仅可以打消消费者对转基因的顾虑,而且也是环境友好型可持续发展的生产模式。再者,很多研究表明:将果蔬作物嫁接于抗性砧木上可以显著提高接穗的光合、产量及胁迫抗性^[95-96]。所以选育具备抗性的砧木,对实现生物防治目的和发展有机农业具有重要的作用。

诸多研究已经证明嫁接可以引起遗传变异。TALLER 等^[21]和 TSABALLA 等^[97]研究发现:嫁接能引起辣椒果实形状变异,而且这种变异是可遗传的。王成玉等^[98]将枸杞植株为砧木,以辣椒接穗,选择嫁接成功的植株作为杂交母本,将枸杞为父本进行远缘杂交,发现杂交后代的辣椒素

和果实形状发生了变异,培育得到了枸杞辣椒新品种。苏联果树育种专家米丘林通过嫁接蒙导法改良和培育了很多果树新种质材料,也被称之为嫁接杂种或蒙导杂种^[81]。而由砧木和接穗接合部位诱导愈伤组织产生的不定芽则被称之为嫁接嵌合体^[99-100]。1868年,达尔文首次提出了嫁接杂交(graft hybridization)概念并提出泛生论,但一直没有被公认^[99,101]。直到2009年STEGEMANN和BOCK首次证明了嫁接可以引起遗传物质交流后,嫁接引起遗传变异被深入研究。LIU等^[101]再次提出了嫁接杂交可以作为一种简单、便于应用和有潜力的植物育种和改良方法,它能够克服远缘或近缘间植物有性育种障碍,获得优良品种^[102]。因此,合理利用嫁接杂交诱导产生的遗传变异及利用蒙导法对植物进行改良在植物育种上具有广阔的发展前景。

远缘有性杂交很难得到稳定遗传的后代,因为远缘杂交结实率较低。离体嫁接结合组培技术是实现远缘杂交的一种突破性无性杂交手段。即利用嫁接接合部位诱导产生嫁接嵌合体^[103],其主要原因是砧木和接穗的苗龄和发育状况能够影响性状遗传改变的程度,幼嫩植物组织的体细胞处于感受态,容易接受外源遗传信号物质的转化^[104]。而离体嫁接中砧木和接穗组织很幼嫩,容易引起遗传信息的大量交换。所以离体嫁接技术在植物新物种培育上有很大的利用价值与空间。

植物嫁接引起遗传信息交流的研究可以应用于植物远缘有性杂交和无性杂交,嫁接诱导遗传变异在植物育种上具有很大的应用价值。此外,目前对于嫁接诱导遗传物质交流机制的研究处在初级阶段,再者基因在砧穗间长或短距离运输至作用靶点后的功能及作用机理有待深入研究。因此,进一步研究植物嫁接诱导基因交流的机理对于有目的地改良植物遗传性状具有重要的理论指导意义。

[参考文献]

- [1] LUP S D, TIAN X, XU J, et al. Wound signaling of regenerative cell reprogramming[J]. *Plant Science*, 2016, 250: 178. DOI: [10.1016/j.plantsci.2016.06.012](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.06.012).
- [2] REID J B, ROSS J J. Regulation of tissue repair in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(42): 17241. DOI: [10.1073/pnas.1114432108](https://doi.org/10.1073/pnas.1114432108).
- [3] GOLDSCHMIDT E E. Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 727. DOI: [10.3389/fpls.2014.00727](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00727).
- [4] SCHWARZ D, ROUPHAEL Y, COLLA G, et al. Grafting as a tool to improve tolerance of vegetables to abiotic stresses: thermal stress, water stress and organic pollutants[J]. *Scientia Horticulturae*, 2010, 127(2): 162. DOI: [10.1016/j.scienta.2010.09.016](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.09.016).
- [5] YEOMAN M M, BROWN R. Implications of the formation of the graft union for organisation in the intact plant[J]. *Annals of Botany*, 1976, 40(170): 1265. DOI: [10.1093/oxfordjournals.aob.a085247](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085247).
- [6] LEONARDI C, ROMANO D. Recent issues on vegetable grafting[J]. *Acta Horticulturae*, 2004(631): 163. DOI: [10.17660/ActaHortic.2004.631.21](https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2004.631.21).
- [7] NAWAZ M A, IMTIAZ M, KONG Q, et al. Grafting: a technique to modify ion accumulation in horticultural crops[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1457. DOI: [10.3389/fpls.2016.01457](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01457).
- [8] KING S R, DAVIS A R, LIU W, et al. Grafting for disease resistance[J]. *Hortscience*, 2008, 43(6): 1673 – 1676.
- [9] ROUPHAEL Y, SCHWARZ D, KRUMBEIN A, et al. Impact of grafting on product quality of fruit vegetables[J]. *Scientia Horticulturae*, 2010, 127(2): 172. DOI: [10.1016/j.scienta.2010.09.001](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.09.001).
- [10] JOHNSON S, INGLIS D, MILES C. Grafting effects on eggplant growth, yield, and verticillium wilt incidence [J]. *International Journal of Vegetable Science*, 2013, 20(1): 3. DOI: [10.1080/19315260.2012.751473](https://doi.org/10.1080/19315260.2012.751473).
- [11] MONCADA A, MICELI A, VETRANO F, et al. Effect of grafting on yield and quality of eggplant (*Solanum melongena* L.)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 149: 108. DOI: [10.1016/j.scienta.2012.06.015](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.06.015).
- [12] HUANG W, LIAO S H, KHALDUN A B M, et al. Characterization of the growth and fruit quality of tomato grafted on a woody medicinal plant *Lycium chinense* [J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 197: 447. DOI: [10.1016/j.scienta.2015.10.005](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.10.005).
- [13] MILES C, WIMER J, INGLIS D. Grafting eggplant and tomato for verticillium wilt resistance[J]. *Acta Horticulturae*, 2015(1086): 113. DOI: [10.17660/ActaHortic.2015.1086.13](https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1086.13).
- [14] BOLANDNAZAR S, MOGHBELI E M, PANAHANDEH J, et al. Biological control of Fusarium wilt in greenhouse tomato by mycorrhizal fungi and resistant rootstock[J]. *Acta Horticulturae*, 2014, 1041(1041): 127. DOI: [10.17660/ActaHortic.2014.1041.13](https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2014.1041.13).
- [15] BITHELL S L, CONDÈ B, TRAYNOR M, et al. Grafting for soilborne disease management in Australian vegetable production systems[J]. *Australasian Plant Pathology*, 2013, 42(3): 329. DOI: [10.1007/s13313-012-0183-x](https://doi.org/10.1007/s13313-012-0183-x).
- [16] COHEN R, OMARI N, PORAT A, et al. Management of Macrophomina, wilt in melons using grafting or fungicide soil application: pathological, horticultural and economical aspects[J]. *Crop Protection*, 2012, 35(3): 100–108.

58. DOI: [10.1016/j.cropro.2011.12.015](https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.12.015).
- [17] BLETSOS F A. Use of grafting and calcium cyanamide as alternatives to methyl bromide soil fumigation and their effects on growth, yield, quality and fusarium wilt control in melon[J]. Journal of Phytopathology, 2005, 153(3): 155. DOI: [10.1111/j.1439-0434.2005.00945](https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2005.00945).
- [18] ECHEBARRÍA P H. Influence of different rootstocks on the yield and quality of greenhouses grown cucumbers[J]. Acta Horticulturae, 2001(559): 139. DOI: [10.17660/ActaHortic.2001.559.19](https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2001.559.19).
- [19] SAVVAS D, COLLA G, ROUPHAEL Y, et al. Amelioration of heavy metal and nutrient stress in fruit vegetables by grafting[J]. Scientia Horticulturae, 2010, 127(2): 156. DOI: [10.1016/j.scienta.2010.09.011](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.09.011).
- [20] OHTA Y. Graft-transformation, the mechanism for graft-induced genetic changes in higher plants[J]. Euphytica, 1991, 55(1): 91. DOI: [10.1007/BF00022565](https://doi.org/10.1007/BF00022565).
- [21] TALLER J, HIRATA Y, YAGISHITA N, et al. Graft-induced genetic changes and the inheritance of several characteristics in pepper (*Capsicum annuum* L.)[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1998, 97(5/6): 705. DOI: [10.1007/s001220050946](https://doi.org/10.1007/s001220050946).
- [22] STEGEMANN S, BOCK R. Exchange of genetic material between cells in plant tissue grafts[J]. Science, 2009, 324(5927): 649. DOI: [10.1126/science.1170397](https://doi.org/10.1126/science.1170397).
- [23] BOCK R. The give-and-take of DNA: horizontal gene transfer in plants[J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(1): 11. DOI: [10.1016/j.tplants.2009.10.001](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.10.001).
- [24] STEGEMANN S, GREINER S, BOCK R. Horizontal transfer of chloroplast genomes between plant species[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(7): 2434. DOI: [10.1073/pnas.1114076109](https://doi.org/10.1073/pnas.1114076109).
- [25] RICE D W, ALVERSON A J, RICHARDSON A O, et al. Horizontal transfer of entire genomes via mitochondrial fusion in the angiosperm *Amborella*[J]. Science, 2013, 342(6165): 1468. DOI: [10.1126/science.1246275](https://doi.org/10.1126/science.1246275).
- [26] FUENTES I, STEGEMANN S, GOLCZYK H, et al. Horizontal genome transfer as an asexual path to the formation of new species[J]. Nature, 2014, 511(7508): 232. DOI: [10.1038/nature13291](https://doi.org/10.1038/nature13291).
- [27] KIM M, SINHA N. Developmental changes due to long-distance movement of a homeobox fusion transcript in tomato[J]. Science, 2001, 293(5528): 287. DOI: [10.1126/science.1059805](https://doi.org/10.1126/science.1059805).
- [28] BANERJEE A K, CHATTERJEE M, YU Y, et al. Dynamics of a mobile RNA of potato involved in a long-distance signaling pathway[J]. Plant Cell, 2006, 18(12): 3443. DOI: [10.1105/tpc.106.042473](https://doi.org/10.1105/tpc.106.042473).
- [29] NOTAGUCHI M, HIGASHIYAMA T, SUZUKI T. Identification of mRNAs that move over long distances using an RNA-Seq analysis of *Arabidopsis/Nicotiana benthamiana* heterografts[J]. Plant and Cell Physiology, 2015, 56(2): 311. DOI: [10.1093/pcp/pcu210](https://doi.org/10.1093/pcp/pcu210).
- [30] YANG Y, MAO L, JITTAYASOTHORN Y, et al. Messenger RNA exchange between scions and rootstocks in grafted grapevines[J]. BMC Plant Biology, 2015, 15: 251. DOI: [10.1186/s12870-015-062](https://doi.org/10.1186/s12870-015-062).
- [31] 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. DOI: [10.1126/science.1187959](https://doi.org/10.1126/science.1187959).
- [32] CAO L, YU N, LI J, et al. Heritability and reversibility of DNA methylation induced by in vitro grafting between *Brassica juncea* and *B. oleracea*[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 27233. DOI: [10.1038/srep27233](https://doi.org/10.1038/srep27233).
- [33] LEWSEY M G, HARDCASTLE T J, MELNYK C W, et al. Mobile small RNAs regulate genome-wide DNA methylation[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(6): E801. DOI: [10.1073/pnas.1515072113](https://doi.org/10.1073/pnas.1515072113).
- [34] ALBACETE A, MARTÍNEZ-ANDÚJAR C, MARTÍNEZ-PÉREZ A, et al. Unravelling rootstock × scion interactions to improve food security[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(8): 2211. DOI: [10.1093/jxb/erv027](https://doi.org/10.1093/jxb/erv027).
- [35] HAROLDSEN V M, SZCZERBA M W, AKTAS H, et al. Mobility of transgenic nucleic acids and proteins within grafted rootstocks for agricultural improvement [J]. Frontiers in Plant Science, 2012, 3: 39. DOI: [10.3389/fpls.2012.00039](https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00039).
- [36] THYSSEN G, SVAB Z, MALIGA P. Cell-to-cell movement of plastids in plants[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(7): 2439. DOI: [10.1073/pnas.1114297109](https://doi.org/10.1073/pnas.1114297109).
- [37] GURDON C, SVAB Z, FENG Y, et al. Cell-to-cell movement of mitochondria in plants[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2016, 113(12): 3395. DOI: [10.1073/pnas.1518644113](https://doi.org/10.1073/pnas.1518644113).
- [38] KOLLMANN R, DÖRR I, KLEINIG H. Protein filaments-structural components of the phloem exudate : I. Observations with *Cucurbita* and *Nicotiana*[J]. Planta, 1970, 95(95): 86. DOI: [10.1007/BF00431123](https://doi.org/10.1007/BF00431123).
- [39] LUCAS W J, BOUCH-PILLON S, JACKSON D P, et al. Selective trafficking of *KNOTTED1* homeodomain protein and its mRNA through plasmodesmata[J]. Science, 1995, 270(5244): 1980. DOI: [10.1126/science.270.5244.1980](https://doi.org/10.1126/science.270.5244.1980).
- [40] DOERING-SAAD C, NEWBURY H J, BALE J S, et al. Use of aphid stylectomy and RT-PCR for the detection of transporter mRNAs in sieve elements[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(369): 631. DOI: [10.1093/jexbot/53.369.631](https://doi.org/10.1093/jexbot/53.369.631).
- [41] HUANG T, BÖHLENIUS H, ERIKSSON S, et al. The mRNA of the *Arabidopsis* gene *FT* moves from leaf to shoot apex and induces flowering[J]. Science, 2005, 309(5741): 1694. DOI: [10.1126/science.1117768](https://doi.org/10.1126/science.1117768).
- [42] TAMAKI S, MATSUO S, WONG H L, et al. *Hd3a* protein is a mobile flowering signal in rice[J]. Science, 2007, 316(5827): 1033. DOI: [10.1111/tpj.12811](https://doi.org/10.1111/tpj.12811).

- [43] GOLAN G, BETZER R, WOLF S. Phloem-specific expression of a melon *Aux/IAA* in tomato plants alters auxin sensitivity and plant development[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4(4): 1647. DOI: [10.3389/fpls.2013.00329](https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00329).
- [44] YOO S C, CHEN C, ROJAS M, et al. Phloem long-distance delivery of *FLOWERING LOCUS T (FT)* to the apex[J]. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 2013, 75(3): 456. DOI: [10.1111/tjp.12213](https://doi.org/10.1111/tjp.12213).
- [45] SPIEGELMAN Z, GOLAN G, WOLF S. Don't kill the messenger: long-distance trafficking of mRNA molecules[J]. *Plant Science*, 2013, 213: 1. DOI: [10.1016/j.plantsci.2013.08.011](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.08.011).
- [46] XOCONOSTLE-CÁZ B, XIANG Y, RUIZ-MEDRANO R, et al. Plant analog to viral movement protein that potentiates transport of mRNA into the phloem[J]. *Science*, 1999, 283(5398): 94. DOI: [10.1126/science.283.5398.94](https://doi.org/10.1126/science.283.5398.94).
- [47] RUIZ-MEDRANO R, XOCONOSTLE-CÁZARES B, LUCAS W J. Phloem long-distance transport of *Cm-NACP* mRNA: implications for supracellular regulation in plants[J]. *Development*, 1999, 126(20): 4405. DOI: [10.498667/dev.031658](https://doi.org/10.498667/dev.031658).
- [48] HAYWOOD V, YU T S, HUANG N C, et al. Phloem long-distance trafficking of *GIBBERELLIC ACID-INSENSITIVE* RNA regulates leaf development[J]. *The Plant Journal*, 2005, 42(1): 49. DOI: [10.1111/j.1365-313X.2005.02351](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02351).
- [49] LIN T, SHARMA P, GONZALEZ D H, et al. The impact of the long-distance transport of a *BEL1-like* messenger RNA on development[J]. *Plant Physiology*, 2012, 161(2): 760. DOI: [10.1104/pp.112.209429](https://doi.org/10.1104/pp.112.209429).
- [50] KUDO H, HARADA T. A graft-transmissible RNA from tomato rootstock changes leaf morphology of potato scion[J]. *Hortscience*, 2007, 42(2): 225.
- [51] CORBESIER L, VINCENT C, JANG S, et al. *FT* protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*[J]. *Science*, 2007, 316(5827): 1030. DOI: [10.1126/science.1141752](https://doi.org/10.1126/science.1141752).
- [52] LIN M K, BELANGER H, LEE Y J, et al. *FLOWERING LOCUS T* protein may act as the long-distance florigenic signal in the cucurbits[J]. *Plant Cell*, 2007, 19(5): 1488. DOI: [10.1105/tpc.107.051920](https://doi.org/10.1105/tpc.107.051920).
- [53] OMID A, KEILIN T, GLASS A, et al. Characterization of phloem-sap transcription profile in melon plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(13): 3645. DOI: [10.1093/jxb/erm214](https://doi.org/10.1093/jxb/erm214).
- [54] NOTAGUCHI M, WOLF S, LUCAS W J, et al. Phloem-mobile *Aux/IAA* transcripts target to the root tip and modify root architecture[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2012, 54(10): 760. DOI: [10.1111/j.1744-7909.2012.01155](https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2012.01155).
- [55] WANG S S, LIU Z Z, SUN C, et al. Functional characterization of the apple *MhGAIL* gene through ectopic expression and grafting experiments in tomatoes[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(3): 303. DOI: [10.1016/j.jplph.2011.09.012](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.09.012).
- [56] MAHAJAN A, BHOGALE S, KANG I H, et al. The mRNA of a *Knotted1-like* transcription factor of potato is phloem mobile[J]. *Plant Molecular Biology*, 2012, 79(6): 595. DOI: [10.1007/s11103-012-9931-0](https://doi.org/10.1007/s11103-012-9931-0).
- [57] DUAN X W, ZHANG W N, HUANG J, et al. *KNOTTED1* mRNA undergoes long-distance transport and interacts with movement protein binding protein 2C in pear (*Pyrus betulaefolia*)[J]. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 2015, 121(1): 109. DOI: [10.1007/s11240-014-0685-z](https://doi.org/10.1007/s11240-014-0685-z).
- [58] THIEME C J, ROJAS-TRIANA M, STECYK E, et al. Endogenous *Arabidopsis* messenger RNAs transported to distant tissues[J]. *Nature Plants*, 2015, 1(4): 1. DOI: [10.1038/nplants.2015.25](https://doi.org/10.1038/nplants.2015.25).
- [59] LIU N, YANG J, FU X, et al. Genome-wide identification and comparative analysis of grafting-responsive mRNA in watermelon grafted onto bottle gourd and squash rootstocks by high-throughput sequencing[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2016, 291(2): 1. DOI: [10.1007/s00438-015-1132-5](https://doi.org/10.1007/s00438-015-1132-5).
- [60] LIN S I, CHIOU T J. Regulatory network of *microRNA399* and *PHO2* by systemic signaling[J]. *Plant physiology*, 2008, 147(2): 732. DOI: [10.1104/pp.108.116269](https://doi.org/10.1104/pp.108.116269).
- [61] PANT B D, BUHTZ A, KEHR J, et al. *MicroRNA399* is a long-distance signal for the regulation of plant phosphate homeostasis[J]. *Plant Journal*, 2008, 53(5): 731. DOI: [10.1111/j.1365-313X.2007.03363.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03363.x).
- [62] BUHTZ A, PIERITZ J, SPRINGER F, et al. Phloem small RNAs, nutrient stress responses, and systemic mobility[J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10: 64. DOI: [10.1186/1471-2229-10-64](https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-64).
- [63] MARTIN A, ADAM H, DIAZ-MENDOZA M, et al. Graft-transmissible induction of potato tuberization by the microRNA *miR172*[J]. *Development*, 2009, 136(17): 2873. DOI: [10.1242/dev.031658](https://doi.org/10.1242/dev.031658).
- [64] BHOGALE S, MAHAJAN A S, NATARAJAN B, et al. *MicroRNA156*: a potential graft-transmissible microRNA that modulates plant architecture and tuberization in *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*[J]. *Plant physiology*, 2014, 164(2): 1011. DOI: [10.1104/pp.113.230714](https://doi.org/10.1104/pp.113.230714).
- [65] LIU N, YANG J, GUO S, et al. Genome-wide identification and comparative analysis of conserved and novel microRNAs in grafted watermelon by high-throughput sequencing[J]. *PLoS One*, 2013, 8(2): e57359. DOI: [10.1371/journal.pone.0057359](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057359).
- [66] LI Y, LI C, BAI L, et al. MicroRNA and target gene responses to salt stress in grafted cucumber seedlings[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(2): 1. DOI: [10.1007/s11738-016-2070-5](https://doi.org/10.1007/s11738-016-2070-5).
- [67] LI C, LI Y, BAI L, et al. Dynamic expression of miRNAs and their targets in the response to drought stress of grafted cucumber seedlings[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2016, 2(1): 41. DOI: [10.1016/j.hpj.2016](https://doi.org/10.1016/j.hpj.2016).

- 02.002.
- [68] PAGLIARANI C, VITALI M, FERRERO M, et al. The accumulation of miRNAs differentially modulated by drought stress is affected by grafting in grapevine[J]. *Plant Physiology*, 2017, 173(4): 2180. DOI: [10.1104/pp.16.01119](https://doi.org/10.1104/pp.16.01119).
- [69] YOO B C, KRAGLER F, VARKONYIGASIC E, et al. A systemic small RNA signaling system in plants[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(8): 1979. DOI: [10.1105/tpc.104.023614](https://doi.org/10.1105/tpc.104.023614).
- [70] ZHAO D, SONG G Q. Rootstock-to-scion transfer of transgene-derived small interfering RNAs and their effect on virus resistance in nontransgenic sweet cherry[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2014, 12(9): 1319. DOI: [10.1111/pbi.12243](https://doi.org/10.1111/pbi.12243).
- [71] BAI S, ATSUSHI K, KAORI Y, et al. A mobile signal transported over a long distance induces systemic transcriptional gene silencing in a grafted partner[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(13): 4561. DOI: [10.1093/jxb/err163](https://doi.org/10.1093/jxb/err163).
- [72] KASAI A, BAI S, LI T, et al. Graft-transmitted siRNA signal from the root induces visual manifestation of endogenous post-transcriptional gene silencing in the scion[J]. *PLoS One*, 2011, 6(2): e16895. DOI: [10.1371/journal.pone.0016895](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016895).
- [73] ALI E M, KOBAYASHI K, YAMAOKA N, et al. Graft transmission of RNA silencing to non-transgenic scions for conferring virus resistance in tobacco[J]. *PLoS One*, 2013, 8(5): e63257. DOI: [10.1371/journal.pone.0063257](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063257).
- [74] ZHANG W, KOLLWIG G, STECYK E, et al. Graft-transmissible movement of inverted-repeat-induced siRNA signals into flowers[J]. *The Plant Journal*, 2014, 80(1): 106. DOI: [10.1111/tjp.12622](https://doi.org/10.1111/tjp.12622).
- [75] ALI M E, WALIULLAH S, KOBAYASHI K, et al. Transmission of RNA silencing signal through grafting confers virus resistance from transgenically silenced tobacco rootstocks to non-transgenic tomato and tobacco scions[J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2016, 25(3): 245. DOI: [10.1007/s13562-015-0334-6](https://doi.org/10.1007/s13562-015-0334-6).
- [76] KASAI A, BAI S, HOJO H, et al. Epigenome editing of potato by grafting using transgenic tobacco as siRNA donor[J]. *PLoS One*, 2016, 11(8): e0161729. DOI: [10.1371/journal.pone.0161729](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161729).
- [77] JAIN R, RIVERA M C, MOORE J E, et al. Horizontal gene transfer accelerates genome innovation and evolution[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2003, 20(10): 1598. DOI: [10.1093/molbev/msg154](https://doi.org/10.1093/molbev/msg154).
- [78] KIM G, LEBLANC M L, WAFULA E K, et al. Genomic-scale exchange of mRNA between a parasitic plant and its hosts[J]. *Science*, 2014, 345(6198): 808. DOI: [10.1126/science.1253122](https://doi.org/10.1126/science.1253122).
- [79] LUCAS W J, YOO B C, KRAGLER F. RNA as a long-distance information macromolecule in plants[J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2001, 2(11): 849. DOI: [10.1038/35099096](https://doi.org/10.1038/35099096).
- [80] TURNBULL C G, BOOKER J P, LEYSER H M. Micrografting techniques for testing long-distance signalling in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2002, 32(2): 255. DOI: [10.1046/j.1365-3113X.2002.01419.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3113X.2002.01419.x).
- [81] 刘用生, 李保印, 李桂荣, 等. 嫁接杂交与果树遗传的特殊性[J]. *遗传*, 2004, 26(5): 705. DOI: [10.3321/j.issn:0253-9772.2004.05.027](https://doi.org/10.3321/j.issn:0253-9772.2004.05.027).
- [82] GUIMIL S, DUNAND C. Patterning of *Arabidopsis*, epidermal cells: epigenetic factors regulate the complex epidermal cell fate pathway[J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(12): 601. DOI: [10.1016/j.tplants.2006.10.001](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.10.001).
- [83] FINNEGAN E J, PEACOCK W J, DENNIS E S. DNA methylation, a key regulator of plant development and other processes[J]. *Current Opinion in Genetics and Development*, 2000, 10(2): 217.
- [84] GUO W L, WU R, ZHANG Y F, et al. Tissue culture-induced locus-specific alteration in DNA methylation and its correlation with genetic variation in *Codonopsis lanceolata*[J]. *Plant Cell Reports*, 2007, 26(8): 1297. DOI: [10.1007/s00299-007-0320-0](https://doi.org/10.1007/s00299-007-0320-0).
- [85] WU R, WANG X, LIN Y, et al. Inter-species grafting caused extensive and heritable alterations of DNA methylation in Solanaceae plants[J]. *PLoS One*, 2013, 8(4): e61995. DOI: [10.1371/journal.pone.0061995](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061995).
- [86] WANG J, JIANG L, WU R. Plant grafting: how genetic exchange promotes vascular reconnection[J]. *New Phytologist*, 2016, 214(1): 1. DOI: [10.1111/nph.14383](https://doi.org/10.1111/nph.14383).
- [87] MARTÍNEZ-BALLESTA M C, ALCARAZ-LÓPEZ C, MURIES B, et al. Physiological aspects of rootstock-scion interactions[J]. *Scientia Horticulturae*, 2010, 127(2): 112. DOI: [10.1016/j.scienta.2010.08.002](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.08.002).
- [88] GONÇALVES B, MOUTINHOPEREIRA J, SANTOS A, et al. Scion-rootstock interaction affects the physiology and fruit quality of sweet cherry[J]. *Tree Physiology*, 2006, 26(1): 93. DOI: [10.1093/treephys/26.1.93](https://doi.org/10.1093/treephys/26.1.93).
- [89] JENSEN P J, MAKALOWSKA I, ALTMAN N, et al. Rootstock-regulated gene expression patterns in apple tree scions[J]. *Tree Genetics and Genomes*, 2010, 6(1): 57. DOI: [10.1186/1471-2164-13-9](https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-9).
- [90] ALONI B, KARNI L, DEVENTURERO G, et al. Physiological and biochemical changes at the rootstock-scion interface in graft combinations between cucurbita rootstocks and a melon scion[J]. *Journal of Horticultural and Biotechnology*, 2013, 83(6): 777. DOI: [10.1080/14620316.2008.11512460](https://doi.org/10.1080/14620316.2008.11512460).
- [91] PAOLO S, GORDON S. Rootstock scion interaction and effects on vine vigor, phenology, and cold hardiness of interspecific hybrid grape cultivars (*Vitis* spp.)[J]. *International Journal of Fruit Science*, 2013, 13(4): 466. DOI: [10.1080/15538362.2013.789277](https://doi.org/10.1080/15538362.2013.789277).
- [92] KOEPKE T, DHINGRA A. Rootstock scion somatogenetic interactions in perennial composite plants[J]. *Plant Cell Reports*, 2013, 32(9): 1321. DOI: [10.1007/s00299-013-1471-9](https://doi.org/10.1007/s00299-013-1471-9).
- [93] KEHR J, KRAGLER F. Long distance RNA move-

- ment[J]. New Phytologist, 2018, 218(1): 1. DOI: [10.1111/nph.15025](https://doi.org/10.1111/nph.15025).
- [94] 丁璇, 袁坤, 曹建华, 等. 嫁接树砧穗互作研究进展[J]. 热带农业科学, 2010, 30(5): 68. DOI: [10.3969/j.issn.1009-2196.2010.05.019](https://doi.org/10.3969/j.issn.1009-2196.2010.05.019).
- [95] FULLANA-PERICÀS M, PONCE J, CONESA M À, et al. Changes in yield, growth and photosynthesis in a drought-adapted Mediterranean tomato landrace (*Solanum lycopersicum*, 'Ramellet') when grafted onto commercial rootstocks and *Solanum pimpinellifolium*[J]. Scientia Horticulturae, 2018, 233: 70. DOI: [10.1016/j.scienta.2018.01.045](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.01.045).
- [96] KUMAR P, ROUPHAEL Y, CARDARELLI M, et al. Vegetable grafting as a tool to improve drought resistance and water use efficiency[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8(1130): 1130. DOI: [10.3389/fpls.2017.01130](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01130).
- [97] TSABALLA A, ATHANASIADIS C, PASENTSIS K, et al. Molecular studies of inheritable grafting induced changes in pepper (*Capsicum annuum*) fruit shape[J]. Scientia Horticulturae, 2013, 149: 2. DOI: [10.1016/j.scienta.2012.06.018](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.06.018).
- [98] 王成玉, 马贵龄. 枸杞和辣椒、茄子的嫁接杂交方法: 201010235052.9[P]. 2013-03-20.
- [99] 赵智勇, 职明星, 刘用生, 等. 植物嫁接杂交研究新进展[J]. 生物学通报, 2013, 48(3): 4. DOI: [10.3969/j.issn.0006-3193.2013.03.002](https://doi.org/10.3969/j.issn.0006-3193.2013.03.002).
- [100] CUNHA G R. New and old techniques in cell and developmental biology[J]. Differentiation, 2016, 91(4/5): 1. DOI: [10.1016/j.diff.2016.02.002](https://doi.org/10.1016/j.diff.2016.02.002).
- [101] LIU Y S, WANG Q L, LI B Y. New insights into plant graft hybridization[J]. Heredity, 2010, 104(1): 1. DOI: [10.1038/hdy.2009.115](https://doi.org/10.1038/hdy.2009.115).
- [102] BURGE G K, MORGAN E R, SEELYE J F. Opportunities for synthetic plant chimeral breeding: past and future[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2002, 70(1): 13. DOI: [10.1023/A:1016088621471](https://doi.org/10.1023/A:1016088621471).
- [103] AIDA R, SASAKI K, OHTSUBO N. Production of chrysanthemum periclinal chimeras through shoot regeneration from leaf explants[J]. Plant Tissue Culture Letters, 2016, 33(1): 1. DOI: [10.5511/plantbiotechnology.15.1127a](https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.15.1127a).
- [104] 王燕, 谢辉, 陈利萍. 植物嫁接诱导的遗传变异机理的研究进展[J]. 遗传, 2011, 33(6): 585. DOI: [10.3724SP.J.1005.2011.00585](https://doi.org/10.3724SP.J.1005.2011.00585).

责任编辑: 何承刚