

嫁接引起可遗传变异的研究进展

刘乃森, 刘福霞

(江苏省淮阴师范学院生物系, 淮安 223300)

中图分类号: Q 319.33 文献标识码: A 文章编号: 1001-0009(2007)01-0033-02

嫁接是植物的一种无性繁殖方式, 是将植物体的器官、组织接到另一植物的适当部位, 使两者接口愈合, 长成新植株的技术。被嫁接的部分为接穗, 承受接穗的部分称为砧木。研究发现, 嫁接当代接穗的酶活性、同工酶谱带、内源激素含量、光合性能等会发生不同程度的改变; 对于接穗后代, 从理论上讲, 因嫁接是无性繁殖, 是不会引起性状改变的, 但人们发现某些嫁接可以引起可遗传性变异。

1 嫁接引起的可遗传性变异

1.1 普通嫁接引起的变异

早在 20 世纪 50 年代, Frankel 将育性正常的矮牵牛做接穗与细胞质雄性不育株嫁接, 接穗的育性正常, 但将接穗自交种子播下后, 发现种子的发芽率较低, 仅有 45%, 且幼苗死亡率较高, 在其自花授粉的后代中有 1 株的花完全不育, 有 2 株的花部分不育^[1-2]。

后来, Corbert 和 Edwardson 又试验了带有中间砧的嫁接^[3]。他们用细胞质雄性不育矮牵牛作砧木, 嫁接育性正常的烟草。烟草成活后所开的花育性是正常的, 待烟草采种后, 在其上嫁接育性正常的矮牵牛, 构成带有中间砧的嫁接体系。试验发现接穗矮牵牛的花是可育的, 与前面 Frankel 的试验情况相同。他们使其中数朵花自交, 将接穗矮牵牛的种子播下得到 G₁ 代 (本文嫁接当代表示为 G₀, G₀ 的种子播下得到 G₁ 代, 依次类推), 结果发现接穗矮牵牛 G₁ 的 104 朵花中有 7 朵完全雄性不育, 7 朵部分不育。在后续的试验中, 他们根据性

状传递和后代中的分离现象, 推测接穗后代育性的改变是由可移动的遗传物质造成的。

1.2 蒙导嫁接引起的变异

蒙导嫁接与常规普通嫁接相比, 其特点是砧木材料在苗龄上要远远的大于接穗材料, 嫁接愈合后要经常的摘掉接穗上的大部分叶片, 只保留顶部的几片, 使接穗基本“寄生”在砧木上。

1961 年 Yagishita 发现蒙导法嫁接辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 后代果实的丛生、非丛生性状与果实的直立、非直立性状有变异^[4-5], 并且连续观察到第 26 代, 发现这种变异仍可以稳定遗传^[6]。后来的研究, 他还发现嫁接可引起辣椒素含量的下降^[7], 嫁接后代 G₅S₇ (连续嫁接 5 次, 再选择 17 代) 的茎上具有较接穗和砧木更多的节, 且分枝生长更旺盛^[8]。此法后来多次被成功的应用到茄子^[9-10]、大豆^[11]等作物上。

1.3 嫁接时进行病毒接种及 DNA 处理引起的变异

1991 年 Ohta 在做辣椒的蒙导嫁接时, 对部分嫁接进行了病毒接种和 DNA 处理, 发现接穗后代的变异频率有明显差异^[12]。他选用的试验材料为 *Texhigisanaka* (缩写为 T) 和 *Kiuro* (缩写为 K)。病毒是大豆枯萎病 BWV (一种单链 RNA 病毒), 将其嫁接前一个月, 接种到砧木上。DNA 处理所需的 DNA 是从 T 和 K 的幼嫩叶片中提取 (分别表示为 T-DNA, K-DNA)。DNA 处理有 2 种方法: (1) 将 T 的萌动种子先用 1% 的 NaClO 处理 30 min, 然后在 25℃ K-DNA 提取液中浸泡 4 d (每天更换 DNA 液), 最后将种子包裹在蘸有 K-DNA 的潮湿棉花里 2 d, 2 d 后将冲洗干净的种子播下, 待长出 2 片子叶时, 取出幼苗重新在 K-DNA 中浸 5h, 然后定植。材料 K 用 T-DNA 做同样的处理。(2) T 的种子先用 1% 的 NaClO 处理 30 min, 然后在 K-DNA 中浸泡 4h, 随后播种。待幼苗长到 2~3 片叶时, 从下胚轴处切下, 在 K-DNA 中浸 1h, 然后作为接穗嫁接到 K 的砧木



第一作者简介: 刘乃森, 男, 1977 年生, 硕士, 2004 年毕业于四川农业大学, 现任淮阴师范学院生物系讲师, 主要从事植物生理和农业信息化技术研究及相关产品开发。

收稿日期: 2006-08-11

上。材料 K 做同样处理。结果发现, 接种病毒的材料变异频率为 21.6% > 蒙导嫁接的 0.84% > DNA 处理的 0.20%。

1.4 远缘非特异性嫁接引起的变异

20 世纪 70 年代, 河南商丘农林研究所的孟昭璜研究员开始尝试远缘嫁接育种, 试验将许多种作物的幼苗嫁接到与其不同科或属的其它作物的成熟粗壮的茎上, 期望获得嫁接杂交新品种。他发现接穗的砧木(G₁)常有异常, 而在其自花授粉的后代(G₂, G₃ 等)中出现多种表现性状的变异。通过多代筛选和分类, 他获得了很多接穗植物的具有变异性状品种。

2002 年, 张丹华等对绿豆和甘薯嫁接组合(以绿豆为接穗)产生的变异绿豆品种作了报道^[13], 其中变异绿豆品种有的植株形态变为蔓生, 生长期大大加长; 有的叶片变得狭长; 有的种皮变为黑色(浸泡后为深绿); 有的种子颗粒小, 棕色, 种皮皱, 不易萌发; 大多数变异品种的千粒重有所增加。所有这些变异都稳定遗传了至少 20 代。

2 嫁接引起变异的原因

为了探求嫁接引起的变异在基因水平上是如何发生的, Ohta 等做了大量杂交试验, 并根据杂交试验结果总结了嫁接引起变异的规律: (1)可以由显性性状变为隐性性状, 也可以由隐性性状变为显性性状, 这种变化是双向的。(2)变异常是由纯合变为杂合(一个等位基因的变化), 但更经常发生的是显性纯合到隐性纯合, 或隐性纯合到显性纯合的变化。这种两个等位基因的同时变化是不可能通过有性杂交产生的, 即使是突变可能性也是很小, 然而两个等位基因同时变化的情况已在家蚕^[4]或高等植物如矮牵牛^[15,16]的试验中发现过。

1991 年 Ohta 观察到嫁接砧木木质化或死亡细胞中的染色质通过细胞壁和细胞间隙向维管束转移的现象, 因此他认为嫁接引起的变异, 是由砧木中死亡细胞的染色质通过维管束到达接穗的生长点, 并对快速分化的花原基进行转化所致^[12]。而张丹华在对通过嫁接得到的变异绿豆进行 RAPD 分析时, 发现变异绿豆存在高频率重组, 对得到的差异条带做 Southern 杂交, 发现这些变异条带与砧木无同源性, 这说明接穗的变异并非是由砧木的核酸物质整合到接穗中所致。他推测可能是接穗受到嫁接引起环境压力的影响, 而活化了转座子, 通过转座子的转座引起了变异。但到目前为止, 关于嫁接引起变异的机理尚不十分清楚, 需要进一步研究。

参考文献:

- [1] Rafael Frankel. Further evidence on graft induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in petunia[J]. Genetics, 1962, (47): 641—646.
- [2] Frankel, R.. Graft-induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in petunia[J]. Science, 1954, (124): 684—685.
- [3] Corbett, M. K., J. R. Edwardson. Inter-graft transmission of cytoplasmic male sterility[J]. Nature, 1964, (201): 847—848.
- [4] Yagishita, N.. Studies on graft of *Capsicum annuum* L. I. Variation in fruit shape caused by grafting and effects in the first and second progenies[J]. Bot. Mag. Tokyo, 1961/a, 74: 122—130.
- [5] Yagishita, N.. Studies on graft of *Capsicum annuum* L. II. Variation in fruit shape caused by grafting and effects in the first and second progenies[J]. Bot. Mag. Tokyo 1961b, 74: 480—489.
- [6] Yagishita, n. & Y. Hirata. Genetic analysis of the new cultivar obtained by grafting in *Capsicum annuum* L. [J]. Jap. J. Breed. (Suppl. 1): 1984, 58—59.
- [7] Yagishita, N., Y. Hirata, H. Ohashi & et al. Characterization of graft-induced change of capsaicin content in *Capsicum annuum* L. [J]. Euphytica, 1985, 34: 297—301.
- [8] Yagishita, n. & Y. Hirata. Genetic nature of bushy plant type in the variant strain induced by grafting in *Capsicum annuum* L. [J]. Euphytica, 1986, (35): 17—23.
- [9] Hirata, Y.. Graft-induced changes in eggplants (*S. melongena* L.). I. Changes of hypocotyls color in the grafted scions and in the progenies of the grafted scions[J]. Jpn. J. of Breed. 1979, 29, 318—323.
- [10] Hirata, Y.. Graft-induced changes in eggplants (*S. melongena* L.). II. Changes of fruit color and fruit shape in the grafted scions and in the progenies of the grafted scions[J]. Jpn. J. of Breed. 1980, 30, 83—90.
- [11] Hirata, Y., and N. Yagishita. Graft-induced changes in soybean storage proteins. I. Appearance of the changes[J]. Euphytica, 1986, 35: 395—401.
- [12] Ohta, Y.. Graft-transformation: the mechanism for graft-induced genetic changes in higher plants[J]. Euphytica, 1991, (55): 91—99.
- [13] Zhang Dan-Hua, Meng Zhao-Huang, Xiao Wei-Ming, et al. Graft-induced inheritable variation in mungbean and its application in mungbean breeding[J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(7): 832—837.
- [14] Hirata, Y., and N. Yagishita. Graft-induced changes in soybean storage proteins. I. Appearance of the changes[J]. Euphytica, 1986, 35: 395—401.
- [15] Hess, D.. Versuche zur transformation in höheren pflanzen: Induktion und konstante weitergabe der anthocyan-synthese bei petunia hybrida. Z. Pfl. physiol. 1969a, 60: 348—358.
- [16] Hess, D.. Versuche zur transformation in höheren pflanzen: wiederholung der anthocyan-induktion bei petunia und erste charakterisierung des transformierenden prinzipts[J]. Z. Pfl. physiol. 1969b, 61: 286—298.