

蔬菜嫁接砧穗互作分子机制研究进展

王凤婷¹ 赵福顺² 乔凯彬¹ 徐珣¹ 刘金亮¹

(1. 吉林大学植物科学学院, 长春 130062; 2. 吉林省农业科学院经济植物研究所, 长春 130033)

摘要: 嫁接技术是园艺作物增产、改良品质和增强抗逆性最经济有效的手段之一, 其应用范围仍在不断扩大。除了要求嫁接技术不断提高外, 还需进一步探索嫁接亲和性与砧穗互作的机制。嫁接成活包括一系列的生理、生化过程, 嫁接激活、激素通路或参与维管束形成相关基因都有可能参与嫁接组织的再生重建, 明确其调控机制具有重要意义。嫁接是砧木/接穗相互识别与作用的过程, 砧穗间长距离信号传导是理解嫁接生理的基础。不同基因型的砧木/接穗嫁接组合, 嫁接植株在生长发育、表型、产量及胁迫抗性方面表现不同。本文就蔬菜嫁接砧穗互作分子机制的研究进展进行综述, 如嫁接成活、砧穗间遗传信号传递、嫁接与表观遗传变化及嫁接与基因表达, 以期深入研究蔬菜嫁接分子机制提供理论参考, 为砧木选择和蔬菜种质材料创新提供指导。

关键词: 蔬菜嫁接; 嫁接愈合; 遗传物质传递; 表观遗传修饰; 基因表达调控

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2024-0284

Progress on the Molecular Mechanism of Scion-rootstock Interactions in Vegetable Grafting

WANG Feng-ting¹ ZHAO Fu-shun² QIAO Kai-bin¹ XU Xun¹ LIU Jin-liang¹

(1. College of Plant Sciences, Jilin University, Changchun 130062; 2. Economic Plant Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033)

Abstract: Grafting technology is one of the most cost-effective means to increase yield, improve quality and enhance stress tolerance in horticultural crops, and its application is still expanding. In addition to the requirement of continuous improvement of grafting technology, the mechanisms of graft affinity and scion-rootstock interactions need to be further explored. Graft survival includes a series of physiological and biochemical processes, and graft activation, hormonal pathways, or genes involved in vascular bundle formation may be involved in the regeneration and reconstruction of grafted tissues, and it is important to clarify their regulatory mechanisms. Grafting is a process of scion-rootstock mutual recognition and interaction, and long-distance signaling between rootstocks and scions is the basis for understanding the physiology of grafting. Grafted plants with scion-rootstock grafting combinations of different genotypes behave differently in terms of growth and development, phenotype, yield and stress resistance. In this paper, we review the research progress on the molecular mechanisms of scion-rootstock interactions in vegetable grafting, such as grafting survival, genetic signaling between rootstocks, grafting and epigenetic changes, and grafting and gene expression, with a view to providing theoretical references for in-depth studies on the molecular mechanisms of vegetable grafting, and providing guidance for rootstock selection and innovation of vegetable germplasm materials.

Key words: vegetable grafting; graft healing; genetic material exchange; epigenetic modification; gene expression regulation

植物需要应对持续变化的不利于其生长和发育的生物胁迫和非生物胁迫。嫁接是蔬菜生产中对抗土传病害和其他逆境的有效手段之一, 已被广泛用

于提高抵御真菌、细菌和病毒等生物胁迫能力^[1-2], 增强由温度、水、酸碱、盐离子等环境因子引起的非生物胁迫耐受性^[3-7]。同时, 嫁接在改善果实外

收稿日期: 2024-03-21

基金项目: 吉林省农业关键核心技术示范推广项目 (JARS-2024-1201), 吉林大学研究生教育教学改革项目 (2024JGY056), 吉林省高等教育教学改革项目 (2022-18)

作者简介: 王凤婷, 女, 博士, 高级实验师, 研究方向: 蔬菜学; E-mail: wft1001@jlu.edu.cn

通信作者: 刘金亮, 男, 博士, 教授, 研究方向: 植物病理学; E-mail: jlliu@jlu.edu.cn

观品质^[8]，如大小、果皮厚度^[9]、果肉硬度^[10-11]、果实货架期^[12]等方面也有研究与应用。此外，嫁接还是园艺植物——观赏树木与果树繁殖、种质创新或培育优良品种的一种重要快捷方法^[13]。蔬菜嫁接研究内容从最初有关嫁接技术与种苗质量、砧穗关系的生理机制、砧穗关系对产量品质的影响等，逐步扩展到砧穗愈合机制、砧穗互作效应与表观遗传变异等方面。目前，嫁接已被用于研究植物的长距离信号传递，通过对拟南芥等植物进行嫁接，从

植物生物学和生理学层面探究植物生长发育起重要作用的 mRNA、sRNA、激素等物质运输机制^[13-16]。

目前，有关嫁接砧木选择、嫁接技术与种苗质量的研究取得了较大进展，然而，影响嫁接植株性能和嫁接表型的分子机制研究是嫁接技术持续改进的理论基础。本文对嫁接相关重要分子机制研究，如嫁接成活、砧穗间遗传信号传递、嫁接与表观遗传变化及基因表达进行了综述（图 1），以期为深入研究嫁接蔬菜砧木 / 接穗互作分子机制提供理论支

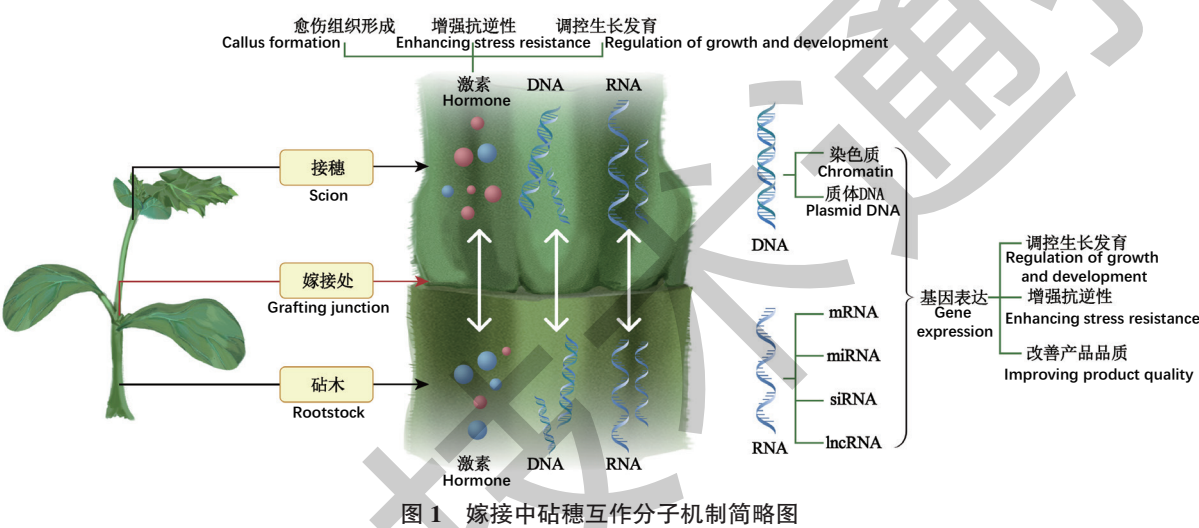


图 1 嫁接中砧穗互作分子机制简略图

Fig. 1 Schematic diagram of molecular mechanism of scion-rootstock interaction in grafting

持，为砧木选择和蔬菜种质材料创新提供指导。

1 嫁接成活机制

1.1 砧穗组织重连

嫁接是把一株植物的芽或枝接在另一株植物体上，使接在一起的两部分共享一个维管系统进而长成一个完整植物体的技术。嫁接成活主要依靠接穗和砧木结合部分的形成层分化成新细胞的能力。当砧木与接穗伤口处紧密结合，二者在嫁接后的 1-2 d 进行粘连，伤口处的创伤细胞分泌果胶物质，在伤口处形成一层淡褐色的薄膜。薄膜下的薄壁组织细胞和形成层细胞进一步分裂形成愈伤组织^[17]，愈伤组织迅速填充髓、砧木间隙，冲破薄膜继续分生，向内形成新的木质部，向外形成新的韧皮部，维管束连接，进而形成新的植株^[18-19]。Melnik 等^[18]研究发现，嫁接后砧穗组织粘连、韧皮部连接、根生

长和木质部连接时间上是不同步的。砧穗组织粘连发生在嫁接 1-2 d，嫁接 3-4 d 韧皮部连接，嫁接 4-5 d 根系生长，嫁接 6-7 d 木质部连接。愈伤组织分化形成新的木质部和韧皮部使砧穗的维管相连，这一步骤对嫁接植物的成功非常重要，因为在不相容植物嫁接时也会发生组织粘连和胼胝体的形成，但只有在相容植物嫁接时才会有维管连接^[20]。同一家族、亲缘关系相近的植物进行嫁接最容易成功^[21]。最典型的例子是茄科蔬菜中番茄、茄子与马铃薯的嫁接，通过砧木马铃薯的茎和接穗生产出可食用的果实。然而，最近研究证明，来自不同科的植物，甚至是遗传上距离很远的植物也可以嫁接成功^[22]。系统发育上接近或维管束结构相似不是嫁接成功的必要因素^[23]。

随着嫁接愈合研究得不断深入，这一过程的相

关分子机制也有所报道。嫁接初期虽然维管连接尚未建立,但砧穗两部分的黏附细胞之间可形成胞间连丝,建立砧穗细胞之间的物质运输和细胞间的通信^[24]。除参与激素通路的基因外,与维管发育有关的基因也可能参与嫁接维管组织的重建。例如,韧皮部发育基因 *APL*,该基因编码 MYB 转录因子,该因子是拟南芥韧皮部鉴定所必需的。*APL* 在维管发育过程中具有促进韧皮部分化和抑制木质部分化的双重作用^[25]。*CLE41* 肽促进维管细胞增殖,但延迟分化为韧皮部和木质部细胞^[26]。据报道,糖原合酶激酶 3 蛋白 (glycogen synthase kinase 3 proteins, *GSK3s*) 在维持原形成层 / 形成层细胞分化为木质部或韧皮部细胞方面发挥着重要作用,转录因子 *BRI1-EMS-SUPPRESSOR 1* (*BES1*) 在木质部分化过程中充当 *GSK3s* 的下游靶标^[27]。除了调控木质部分化之外,*BES1* 还正向调节 *GSK3s* 调控的韧皮部分化^[27]。*Anne* 等^[28] 研究证明, *OPS* 是 BR 信号通路上游关键转录因子 *BES1* 和 *BZR1* 的正调节因子,其在维管组织分化前广泛表达,分化后仅限于韧皮部,可以与 *GSK3* 蛋白和 *BIN2* 结合,拮抗 *BIN2* 促进韧皮部分化。纤维素酶,可帮助重建细胞壁促进组织粘连,进而促进植物嫁接成活^[29]。*Luo* 等^[30] 研究发现,与其他茄类作物相比,辣椒中葡聚糖酶的 *GH9* 家族基因 *GH9B3* 缺少一个保守基序 (motif 5),启动子中不存在生长素响应相关元件,而烟草、番茄、马铃薯和矮牵牛的 *GH9B3* 启动子中存在该元件,这可能与辣椒嫁接障碍有关^[30]。*Thomas* 等^[31] 最新研究报道,番茄和辣椒嫁接的不相容可能是由遗传物质不相容引起的,遗传物质不相容引发了植物的超免疫反应。*SLWOX4* 是嫁接植物相容性的潜在调节因子^[32]。

1.2 生长素与嫁接愈合

细胞分裂和分化是嫁接愈合过程的重要影响因素,这一过程需要细胞信号传递和激素参与^[33-35]。起初研究证明植物激素参与了维管的重建^[36],生长素的积累可以促进愈伤组织分化为木质部和韧皮部^[37],细胞分裂素参与伤口诱导分化^[36],其他激素 (如乙烯和茉莉酸) 在组织重连中也起调节作用^[24]。为了研究嫁接组织如何重连,*Melnik* 等^[18-19] 进行了一系列的跟踪实验,证明嫁接后维管

的重建与生长素相关的基因有关,如生长素诱导的 *dr5*、*IAA5* 和 *ANAC071*; 编码生长素外排蛋白 *PIN1* 和 *ABCB1* 的基因;生长素信号基因 *ALF4* 和 *AXR1*。

生长素调控的关键在于对细胞分裂、细胞伸长和细胞分化的影响,其次它也是植物茎部和根系发育所必需的。生长素的极性运输使得植物能够维持各部位生长素的水平,并参与木质部组织的发育^[18-19,38]。生长素转运蛋白 (*PIN-FORMED* protein family, *PINs*) 和 ATP 结合体亚家族 B (*ABCB1*) 蛋白是生长素极性运输的 2 个主要调控蛋白家族^[39]。嫁接创伤可以激活 *PINs* 和 *ABCB1* 的表达,促进生长素向植物其他组织的极性运输。生长素信号的传递又可以调控嫁接部位高形成层活性基因 (*HCA2*) 的表达,促进伤口愈合^[18-19]。拟南芥嫁接发现,接口上方接穗中编码生长素分泌蛋白的基因被诱导转录,接口下方砧木中生长素相关基因也发生重大变化。当去除子叶或用生长素转运抑制剂处理子叶时,拟南芥下胚轴嫁接组织粘连会受到抑制^[18-19]。烟草中生长素生物合成基因 *iaaM* 在根特异性表达,当被用作砧木时,会促进嫁接愈合;过量表达生长素失活的 *iaaL*,会延迟嫁接愈合。模式植物的研究为嫁接蔬菜的相关研究提供了理论基础和参考。*Ivanchenko* 等^[40] 报道番茄植株中, *DGT* 蛋白通过影响 *PINs* 基因表达水平、表达域和质膜定位调节生长素运输和侧根形成。最近也有研究报道, *IAA* 与嫁接植物的不亲和性有关。*IAA* 通过抑制 *Cm-miR164a* 的表达,使 *CmNAC100L1* 的表达水平升高,从而促进 *CmNAC100L1* 与胼胝质合成酶 (*CmCalS1*) 的相互作用,增强 *CmCalS1* 的活性,导致黄瓜 / 南瓜嫁接苗的胼胝质沉积和共生不亲和性^[41]。

2 嫁接与遗传物质传递

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。但很多研究表明嫁接可以引起植物发育、表型和抗逆性的改变且可以稳定遗传^[42-43]。引起这一遗传变异的机理之一就是嫁接引起了砧穗间遗传物质的交流,即砧穗间 DNA 水平迁移及 mRNA、小 RNA 等的长距离转运。

2.1 嫁接与DNA水平迁移

研究证明,嫁接可以有效介导植物水平基因迁移,迁移是通过胞间连丝进行^[44]。Stegemann等^[45]用携带 *Kan/yfp* 的烟草转基因株系与携带 *spec/gfp* 的烟草转基因株系进行嫁接,发现嫁接部位产生了对2种抗生素都有耐药性的细胞,并表现出2种报告基因,这表明遗传信息是以DNA片段或质体的形式在砧穗之间水平传递。用烟草嫁接部位的愈伤组织进行植株再生发现,无论烟草叶绿体转基因株系是作砧木还是接穗,叶绿体DNA都可以转移到嫁接烟草植株,但未发生细胞核或叶绿体DNA重组^[45-46]。推测遗传物质是通过胞间连丝在异源细胞之间传递的,嫁接引起的信息交流发生在质体DNA上^[47]。植物嫁接中,仅有叶绿体DNA片段或者完整的叶绿体基因组在嫁接位点发生了水平迁移^[45-48]。Haroldsen等^[49]通过转基因番茄、核桃砧木和非转基因接穗嫁接发现,嫁接植株中没有转基因DNA、蛋白质和mRNA的存在,但在核桃仁中检测到转基因siRNA信号。

2.2 嫁接与RNAs转运

韧皮部是高等植物的主要运输通道,在植物的生长发育过程中起着重要作用。众多研究发现植物韧皮部有大量的RNAs,包括mRNAs、miRNAs、siRNAs和lncRNAs(表1)。它们不仅可以通过韧皮部的嫁接交界处远距离转运,还可以作为信号分子调节远处细胞或组织的生长、发育和抗逆性,导致砧木和接穗性状改变^[50,63-64]。

研究发现,一些作为信号分子的mRNA分子可以从砧木转运到接穗,以调节生长发育。例如,南瓜中的 *NACP* mRNA 可以从砧木转移到接穗,影响根尖分生组织的发育^[50];马铃薯 *Homeobox1* mRNA 在根茎间的转移影响了块茎的生长^[51];甜瓜 *IAA18/28* 和 *TCTP1* 的mRNAs 可以从接穗转移到砧木,调节根系生长^[65-66]。

据报道,缺磷可以诱导miRNA,miR399是第一个在油菜和南瓜的韧皮部汁液中检测到的miRNA,通过野生型植株作砧木,与miR399过表达植株作接穗进行微嫁接试验证明,它可以从茎转移到根^[67]。较多的miRNA(如miR172、miR156和

miR395^[57-58,68]等)也已被证明可以在砧穗间转运。马铃薯miR172可以从接穗向砧木移动,通过作用于块茎抑制因子PHYB的下游和块茎形成因子BEL5的上游来调控块茎的形成^[57];miR156可以从接穗向砧木移动,影响叶片的形态和块茎的形成^[58];Nb-miR164v可以从砧木向上移动并引起接穗叶片表型的变化^[69]。

sRNAs也是嫁接植株中RNA转运的一种主要形式,对植物的生长发育和抗胁迫能力起着重要调节作用^[70-74]。Molnar等^[70]使用野生型拟南芥和突变体相互嫁接,结果发现,有多种类型的sRNAs在嫁接植物内部移动,其中,siRNA主要是由Dicer-like蛋白DCL3作用产生的24 nt siRNA,从茎部经韧皮部运输到根。虽然其他类型的sRNA,如22 nt和23 nt也可以移动,但24 nt siRNA与根中转座子的3个特定DNA甲基化位点有关。研究证明,只有可移动的24 nt siRNA在分生组织和基因转录前水平指导DNA甲基化^[67,70-71]。尽管24 nt siRNA不是唯一移动的sRNAs,但它从茎到根的转运直接引起了数千个基因组位点的DNA甲基化^[74-75]。研究证明,砧木韧皮部伴生细胞中产生的siRNA也可以向接穗移动^[72]。Kasai等^[72]利用马铃薯纺锤形块茎病毒(PSTVd)的发夹RNA(hpRNA)转烟草,与野生型烟草嫁接,试验证明转基因砧木中的类病毒siRNAs信号可以减弱非转基因接穗中类病毒的积累,提高嫁接植株对病毒的抗性。Spanò等^[61]在番茄中也证明siRNA可由根向接穗中传播,提高嫁接植株的抗病毒能力。

3 嫁接与表观遗传修饰机制

众所周知,嫁接会诱导植物表型发生变化,但大量的嫁接研究都没有找到嫁接植株核内DNA发生变异的证据,所以利用经典的遗传学理论并不能很好地解释嫁接变异的机理。表观遗传学是指在DNA碱基序列没有变异的情况下,基因表达发生可遗传的改变。植物的表观遗传修饰机制主要有3种:DNA甲基化/去甲基化、组蛋白修饰和非编码RNA,任何一种都可以激活或沉默植物基因^[76]。目前,发现蔬菜嫁接中表观遗传修饰主要与DNA甲基化和非编码RNA有关。

表 1 砧穗间 RNAs 的转运

Table 1 The movement of RNAs between rootstock and scion

RNA 种类	名称	作用	蔬菜名称	运动方向	参考文献
RNA type	Name	Function	Species	Moving direction	Reference
mRNA	NACP	影响顶端组织分化 Affect the apical meristem	南瓜 Pumpkin	砧木到接穗 Rootstock to scion	[50]
	Homeobox1	调控块茎生长 Regulate tuber growth	马铃薯 Potato	砧木到接穗 Rootstock to scion	[51]
	IAA18/28	影响根生长 Affect root growth	甜瓜 Melon	接穗到砧木 Scion to rootstock	[52]
	GAI	影响顶端组织分化 Affect the apical meristem	南瓜 Pumpkin	接穗韧皮部到茎尖 Scion phloem to shoot	[53]
	BEL11	抑制块茎的生长 Inhibit tuber growth	马铃薯 Potato	接穗到砧木 Scion to rootstock	[51]
	BEL29	抑制块茎的生长 Inhibit tuber growth	马铃薯 Potato	接穗到砧木 Scion to rootstock	[51]
	PS	抗灰霉病菌 Resist to gray mold	番茄 Tomato	双向运输 Bidirectional movement	[54]
miRNA	miR399	稳定磷元素 Stabilize phosphorus	油菜, 南瓜 Rape, pumpkin	接穗到砧木 Scion to rootstock	[55]
	miR395	稳定硫元素 Stabilize sulfur	油菜 Rape	接穗到砧木 Scion to rootstock	[56]
	miR172	调控花和块茎的生长 Regulate the growth of flower and tuber	马铃薯 Potato	接穗到砧木 Scion to rootstock	[57]
	miR156	影响叶片形态和块茎生长 Affect leaf morphology and tuber growth	马铃薯 Potato	接穗到砧木 Scion to rootstock	[58]
	miR408	稳定铜元素 Stabilize copper	西瓜 Watermelon	砧木到接穗 Rootstock to scion	[59]
	siRNA	DNA 甲基化 DNA methylation	番茄 Tomato	双向运输 Bidirectional movement	[60]
siRNA	siRNA	影响病毒 Affect virus	番茄 Tomato	砧木到接穗 Rootstock to scion	[61]
	lncRNA	稳定磷元素 Stabilize phosphorus	黄瓜 Cucumber	接穗到砧木 Scion to rootstock	[62]

3.1 嫁接与DNA甲基化

植物 DNA 甲基化是指一个甲基基团 (CH₃) 加入到 DNA 胞嘧啶中产生 5- 甲基胞嘧啶的过程, 发生在 CG、CHG 和 CHH 中 (H 为碱基 A、T 或 C) [76]。DNA 甲基化的变化在嫁接植物中已被多次报道 [77-78]。有研究者认为 DNA 甲基化的变化与伤害胁迫 (如切割) 等有关 [79], 但似乎植物嫁接和 DNA 甲基化的关系超出了创伤与 DNA 甲基化的关系 [80-81]。Wu 等 [77] 通过把 3 个茄科植物 (番茄、茄子、辣椒) 相互嫁接, 利用甲基化特异性扩增标记 (methylation -specific amplification markers, MSAP) 分析了同源和异源嫁接的 DNA 甲基化变化。结果表明, 嫁接引起了特定位点 DNA 甲基化模式的广泛改变, 特别是接穗中, 这些特定位点 DNA 甲基化的变化可以通过有性繁殖遗传给后代。与 DNA 甲基化相关的特定基因, 如甲基转移酶 (methyltransferase1, MET1), 在嫁接植株中表达谱也显著改变, 尽管有些基因在后代的表达谱中发生了逆转 [77]。

DNA 甲基化可能与嫁接砧木与接穗的相互作用有关。不同砧穗组合嫁接, DNA 甲基化模式与

甲基化水平表现不同, 进而影响嫁接植株表型。Avramidou 等 [78] 用南瓜作砧木, 分别嫁接黄瓜、甜瓜和西瓜, 经 MSAP 标记分析发现, DNA 甲基化水平和甲基化模式在三者中均表现不同。黄瓜和甜瓜接穗中 DNA 甲基化水平显著上升, 西瓜中没有显著变化。黄瓜 DNA 甲基化位点在 CHG 上占比较大, 而甜瓜 DNA 甲基化位点主要在 CG 上。南瓜和西瓜分别进行不同品种间的嫁接后也有类似结果发生, 嫁接果实大小和形状均发生改变, DNA 甲基化水平变化显著 [82]。十字花科蔬菜中也有相关研究报告 [83], 榨菜与紫甘蓝嫁接后的嵌合体进行有性自交, 自交后代中存在广泛的表型变异, 如顶端分生组织发育异常、开花提早、叶片顶端由缺刻变为全缘等。经 MSAP 分析发现, 自交后代中存在广泛的 DNA 甲基化模式变异, 其中, 约 1/3 的 DNA 甲基化至少能稳定遗传五代 [83]。

3.2 嫁接与非编码RNA

非编码 RNA 和一些特殊的非编码 smallRNA, 如由 Dicer-like (DCL) 蛋白特异性作用产生的 21、24 nt sRNAs, 它们是以同源基因转录本为靶点, 进

行切割或抑制它们的翻译。植物中有四类 small RNA, 其中, microRNA (miRNA) 是转录后调节因子, 其他三类则参与转录基因沉默。

长度为 24 nt 的 siRNA 通过 RNA 导向的 DNA 甲基化机制参与转座子沉默^[61]。RNA 指导的 DNA 甲基化是由双分子 RNA 产生的小分子 RNA 介导同源序列 DNA 发生胞嘧啶甲基化。siRNA 的移动可以直接影响转座子甲基化的位点^[61]。拟南芥中, 大约有 1/3 的 DNA 甲基化位点是由 siRNA 参与调控的^[84]。十字花科嫁接后代自交系中, siRNA 表达存在差异。芥菜与甘蓝嫁接, 甘蓝中特异的 siRNAs 存在于嫁接后代中, 且 24 nt siRNA 在嫁接后代叶片中的表达减少^[79]。接穗榨菜与砧木紫甘蓝嫁接的自交后代中有 6 704 个 siRNA 的表达量发生显著变化, 82 个差异表达 siRNA 与 DNA 甲基化有关^[83]。由此可见, 嫁接能导致 siRNA 表达量发生改变, 且部分 siRNA 可调控转座子甲基化模式的改变。

miRNAs 可在转录后水平上对目标基因的表达进行调控, 例如 21 nt miRNAs, 直接参与植物的发育变化、生长和应激反应; 20–22 nt miRNAs 与较长的非典型 miRNAs 会导致 DNA 甲基化^[77]。miRNAs 在嫁接后代中有不同的表达模式, 这些模式伴随着其靶基因的表达变化^[85]。黄瓜和南瓜嫁接试验证明, 嫁接植物中多数 miRNAs 及目标基因的表达在不同嫁接组合中均发生了变化^[86]。

众所周知, 组蛋白修饰是表观遗传修饰的第三种机制, 但目前有关蔬菜嫁接和组蛋白修饰之间研究报道较少。2023 年, Fuentes-Merlos 等^[80]报道了自嫁接番茄茎尖中组蛋白 H3K4 和 H3K27 的修饰可以调节嫁接植株的抗旱能力。

4 嫁接与基因表达

嫁接过程是一个引起严重伤害胁迫的过程, 同时伴有砧木/接穗的识别和相互作用。Melnik 等^[18]通过对拟南芥同源嫁接部位上下 0.5 mm 处组织进行 RNA 测序 (RNAseq) 发现, 嫁接时有些基因存在特定的表达模式, 如与形成层、韧皮部和木质部形成相关的基因存在顺序激活; 嫁接部位上方和下方的组织发展呈一种不对称性, 许多基因在一侧比另一侧表达得高, 然而在植株切割后上下分离而不

进行嫁接的对照组织中却没有发现参与维管形成相关基因的激活。针对砧木/接穗的识别和相互作用, 研究者提出异源和同源嫁接对基因表达的影响有何不同?

模式植物拟南芥的研究为蔬菜嫁接理论研究奠定了基础。Kumari 等^[87]将拟南芥植株进行同源嫁接, 并使用微阵列分析来研究砧木、接穗不同器官中基因的表达。研究发现, 嫁接可以引起接穗和砧木基因表达的不同反应, 包括参与生物和非生物胁迫反应相关的基因, 如转录因子、花发育和激素途径。瓜类蔬菜上, 通过对嫁接植株转录组变化的研究, 全面揭示了异源和同源嫁接中基因表达的差异^[88]。干旱胁迫下, 黄瓜/黄瓜同源嫁接与南瓜/黄瓜异源嫁接植株差异表达基因数量不同, 分别为 2 960 和 3 088 个; 异源嫁接植株鉴定出多种可移动性 mRNAs (如 HSP70), 使得植株对于干旱胁迫响应比较及时。马铃薯栽培品种作接穗 (StS) 嫁接到野生型 (*Datura stramonium*) 砧木 (DsR) 上后, 与栽培品种的自嫁接 (St) 比较发现, StS 中有 1 490 个基因差异表达, 其中一些转录本参与基因组损伤应激反应, 一些参与调控花粉管发育和果实形态发生^[89]。与同源嫁接相比, 许多与成熟、品质和逆境反应相关的基因在异源嫁接植物组织中都有差异表达。砧木不同, 基因差异表达数量不同, 同一基因的表达程度不同^[90–91]。异源嫁接可诱导数千个基因表达, 砧木基因型对接穗转录组有较大影响^[86–87]。

砧木通过嫁接诱导接穗转录组发生改变, 进而提高嫁接植株的抗非生物胁迫能力^[92–93]。嫁接在寒冷敏感和耐寒品种 2 个不同砧木上的番茄, 在根系处于亚适温度下时, 与防御机制相关的上千个基因差异表达^[94], 基因表达的变化可以在嫁接过程早期就被记录下来^[93]。嫁接也可使植株获得抗病毒感染能力。番茄易感品种 (UC82) 与耐受野生番茄 (Manduria) 分别进行同源、异源嫁接发现, 嫁接植株可以从马铃薯 Y 病毒 (PVY) 感染中恢复, 而不依赖于砧木或接穗是易感品种或耐受品种。在耐受砧木野生番茄 (Manduria) 中, 嫁接通过改变其转录组来增强对病毒感染的良好耐受性, 同时也可以有效地传递给敏感的接穗^[92]。番茄/番茄自嫁接 (TT) 和番茄/茄子 (TE) 和番茄/辣椒 (TP) 2 种

种间嫁接组合也得出相似结果。与自嫁接相比,种间嫁接显著提高了水稻对灰斑病的抗性,改善了果实品质^[95]。

砧木不仅会影响接穗的生长、发育和抗逆性,还会影响与品质相关的基因^[96]。这也是生产上嫁接需要甄选优良砧木的原因。Tsaballa 等^[97]研究了嫁接对辣椒果实形状的影响。结果表明,果实形状不同的2种辣椒异源嫁接后,嫁接植株后代发生了可遗传性的表型变化,并确定 *CaOvate* 可能是辣椒果实形状的调控因子。果实形状变化的嫁接植株后代中, *CaOvate* 的表达有所增加^[98]。然而,番茄与马铃薯嫁接的研究显示,马铃薯砧木对番茄接穗诱导的表型变化较小,番茄接穗反而对马铃薯砧木有重要影响,导致数千个基因差异表达,其中包含一些激素信号和激素通路有关的基因^[75]。不同品种的番茄接穗与不同品种的马铃薯砧木组合嫁接试验证明,不同的嫁接组合对接穗番茄和砧木马铃薯的生长和产量性状均有影响,产量性状尤为显著^[96]。

5 总结与展望

嫁接技术作为园艺作物增产、改良品质和增强抗逆性最经济有效的手段之一,其应用范围仍在不断扩大。随着嫁接机械化的发展,嫁接工人从繁琐的嫁接工作中逐渐解脱出来,嫁接蔬菜生产率得以提高。嫁接蔬菜也将引领整个蔬菜种植业进入作物种植机械化阶段。这除了要求嫁接技术的不断提高外,还需进一步探索嫁接亲和性本质与砧穗互作的机制,这应该是未来研究的重点。

砧穗间的亲和性是嫁接成活的先决条件,嫁接的成功和嫁接植株长期成活还包括一系列的生理、生化过程,如维管形成层的排列、创伤面的愈合反应、愈伤组织形成、维管形成层的形成以及次生木质部和韧皮部的形成等一系列步骤。嫁接激活、激素通路或参与维管束形成的相关基因都有可能参与嫁接组织的再生重建,确定并理解它们的调控机制是前提基础。植物本身存在或通过培育获得存在这些基因的材料,即可更广泛地利用嫁接优势改善与提高蔬菜作物的品质与抗性。随着高通量测序技术的出现,许多基因组研究为复杂物种或变种的研究提供了借鉴意义。利用现代分子技术和生物信息数据库,

有可能对嫁接中发生的基因组相互作用进行更深入的了解。

嫁接是一个引起严重伤害胁迫同时伴有砧木/接穗相互识别与作用的过程。不同基因型的砧木与接穗嫁接组合,嫁接植株在生长发育、表型、产量及抗胁迫能力方面表现不同。

砧木通过转基因工程引入抗病原菌、非生物胁迫基因可以提高其胁迫环境下的生活力^[49,99]。嫁接与生物工程相结合,把转基因砧木与非转基因接穗进行嫁接,嫁接植株生产的产品被认为是非转基因产品,这可能会提高消费者和市场的接受度,也为通过生物基因工程扩大蔬菜产业提供了一种选择。

目前,有关砧穗互作机制的研究,如砧穗间长距离信号传输、DNA 甲基化、非编码 RNA 与嫁接表观遗传修饰之间的效应机制等,主要在模式植物拟南芥和烟草中研究较多。由于不同植物材料的嫁接机制有所不同,模式植物研究仅可为嫁接蔬菜的相关研究提供理论基础和参考,所以有必要对嫁接蔬菜中的相关机制进行深入解析,这也是未来研究的热点之一。嫁接表观遗传变化与 DNA 甲基化和非编码 RNA 有关。DNA 甲基化和非编码 RNA 会导致染色质结构的变化,进而影响基因表达的启动。然而,嫁接蔬菜中参与表观遗传变化的 RNA 起源、移动以及种类等还需要进一步明确。众所周知,组蛋白修饰是表观遗传修饰的第三种机制,但目前蔬菜嫁接和组蛋白修饰相关研究报道较少,该方面研究还有待进一步加强。

参考文献

- [1] Bithell SL, Condè B, Traynor M, et al. Grafting for soilborne disease management in Australian vegetable production systems-a review [J]. Australas Plant Pathol, 2013, 42 (3): 329-336.
- [2] Keinath AP, Agudelo PA. Retention of resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* in cucurbit rootstocks infected by *Meloidogyne incognita* [J]. Plant Dis, 2018, 102 (9): 1820-1827.
- [3] Penella C, Landi M, Guidi L, et al. Salt-tolerant rootstock increases yield of pepper under salinity through maintenance of photosynthetic performance and sinks strength [J]. J Plant Physiol, 2016, 193: 1-11.
- [4] Böhm V, Fekete D, Balázs G, et al. Salinity tolerance of grafted

- watermelon seedlings [J]. *Acta Biol Hung*, 2017, 68 (4): 412-427.
- [5] Nilsen ET, Freeman J, Grene R, et al. A rootstock provides water conservation for a grafted commercial tomato (*Solanum lycopersicum* L.) line in response to mild-drought conditions: a focus on vegetative growth and photosynthetic parameters [J]. *PLoS One*, 2014, 9 (12): e115380.
- [6] Padilla YG, Gisbert-Mullor R, López-Serrano L, et al. Grafting enhances pepper water stress tolerance by improving photosynthesis and antioxidant defense systems [J]. *Antioxidants*, 2021, 10 (4): 576.
- [7] Guo ZX, Qin YP, Lv JL, et al. *Luffa* rootstock enhances salt tolerance and improves yield and quality of grafted cucumber plants by reducing sodium transport to the shoot [J]. *Environ Pollut*, 2023, 316 (Pt1): 120521.
- [8] Tietel Z, Srivastava S, Fait A, et al. Impact of scion/rootstock reciprocal effects on metabolomics of fruit juice and phloem sap in grafted *Citrus reticulata* [J]. *PLoS One*, 2020, 15 (1): e0227192.
- [9] Fredes A, Roselló S, Beltrán J, et al. Fruit quality assessment of watermelons grafted onto citron melon rootstock [J]. *J Sci Food Agric*, 2017, 97 (5): 1646-1655.
- [10] Fallik E, Ziv C. How rootstock/scion combinations affect watermelon fruit quality after harvest? [J]. *J Sci Food Agric*, 2020, 100 (8): 3275-3282.
- [11] Garcia-Lozano M, Dutta SK, Natarajan P, et al. Transcriptome changes in reciprocal grafts involving watermelon and bottle gourd reveal molecular mechanisms involved in increase of the fruit size, rind toughness and soluble solids [J]. *Plant Mol Biol*, 2020, 102 (1/2): 213-223.
- [12] Darré M, Valerga L, Zaro MJ, et al. Eggplant grafting on a cold-tolerant rootstock reduces fruit chilling susceptibility and improves antioxidant stability during storage [J]. *J Sci Food Agric*, 2022, 102 (8): 3350-3358.
- [13] Goldschmidt EE. Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications [J]. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 727.
- [14] Nawaz MA, Imtiaz M, Kong QS, et al. Grafting: A technique to modify ion accumulation in horticultural crops [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1457.
- [15] Zhang KW, Novak O, Wei ZY, et al. *Arabidopsis* ABCG14 protein controls the acropetal translocation of root-synthesized cytokinins [J]. *Nat Commun*, 2014, 5: 3274.
- [16] Melnyk CW. Grafting with *Arabidopsis thaliana* [M] // *Plant Hormones*. New York: Humana Press, 2017: 9-18.
- [17] Melnyk CW. Plant grafting: insights into tissue regeneration [J]. *Regeneration*, 2017, 4 (1): 3-14.
- [18] Melnyk CW, Gabel A, Hardcastle TJ, et al. Transcriptome dynamics at *Arabidopsis* graft junctions reveal an intertissue recognition mechanism that activates vascular regeneration [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115 (10): E2447-e2456.
- [19] Melnyk CW, Schuster C, Leyser O, et al. A developmental framework for graft formation and vascular reconnection in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Curr Biol*, 2015, 25 (10): 1306-1318.
- [20] Jeffree CE, Yeoman MM. Development of intercellular connections between opposing cells in a graft union [J]. *New Phytol*, 1983, 93 (4): 491-509.
- [21] Thomas HR, Gevorgyan A, Frank MH. Anatomical and biophysical basis for graft incompatibility within the Solanaceae [J]. *J Exp Bot*, 2023, 74 (15): 4461-4470.
- [22] Notaguchi M, Kurotani KI, Sato Y, et al. Cell-cell adhesion in plant grafting is facilitated by β -1,4-glucanases [J]. *Science*, 2020, 369 (6504): 698-702.
- [23] Wulf KE, Reid JB, Foo E. What drives interspecies graft union success? Exploring the role of phylogenetic relatedness and stem anatomy [J]. *Physiol Plant*, 2020, 170 (1): 132-147.
- [24] Yin H, Yan B, Sun J, et al. Graft-union development: a delicate process that involves cell-cell communication between scion and stock for local auxin accumulation [J]. *J Exp Bot*, 2012, 63 (11): 4219-4232.
- [25] Bonke M, Thitamadee S, Mähönen AP, et al. APL regulates vascular tissue identity in *Arabidopsis* [J]. *Nature*, 2003, 426 (6963): 181-186.
- [26] Whitford R, Fernandez A, De Groot R, et al. Plant CLE peptides from two distinct functional classes synergistically induce division of vascular cells [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105 (47): 18625-18630.
- [27] Saito M, Kondo Y, Fukuda H. BES1 and BZR1 redundantly promote phloem and xylem differentiation [J]. *Plant Cell Physiol*, 2018, 59 (3): 590-600.
- [28] Anne P, Azzopardi M, Gissot L, et al. *OCTOPUS* negatively regulates BIN2 to control phloem differentiation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Curr Biol*, 2015, 25 (19): 2584-2590.
- [29] Kurotani KI, Wakatake T, Ichihashi Y, et al. Host-parasite tissue adhesion by a secreted type of β -1,4-glucanase in the parasitic plant *Phtheirospermum japonicum* [J]. *Commun Biol*, 2020, 3 (1): 407.
- [30] Luo GB, Huang XR, Chen JW, et al. Systematic analysis of the grafting-related glucanase-encoding GH9 family genes in pepper,

- tomato and tobacco [J]. *Plants*, 2022, 11 (16) : 2092.
- [31] Thomas HR, Gevorgyan A, Hermanson A, et al. Graft incompatibility between pepper and tomato can be attributed to genetic incompatibility between diverged immune systems [J]. *bioRxiv*, 2024: 2024.03.29.587379.
- [32] Thomas H, Van den Broeck L, Spurney R, et al. Gene regulatory networks for compatible versus incompatible grafts identify a role for SIWOX4 during junction formation [J]. *Plant Cell*, 2022, 34 (1) : 535-556.
- [33] Rasool A, Mansoor S, Bhat KM, et al. Mechanisms underlying graft union formation and rootstock scion interaction in horticultural plants [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 590847.
- [34] Nanda AK, Melnyk CW. The role of plant hormones during grafting [J]. *J Plant Res*, 2018, 131 (1) : 49-58.
- [35] Liu Q, Wang XR, Zhao Y, et al. Transcriptome and physiological analyses reveal new insights into delayed incompatibility formed by interspecific grafting [J]. *Sci Rep*, 2023, 13 (1) : 4574.
- [36] Mähönen AP, Bishopp A, Higuchi M, et al. Cytokinin signaling and its inhibitor AHP6 regulate cell fate during vascular development [J]. *Science*, 2006, 311 (5757) : 94-98.
- [37] Jeffs RA, Northcote DH. Experimental induction of vascular tissue in an undifferentiated plant callus [J]. *Biochem J*, 1966, 101 (1) : 146-152.
- [38] Sharma A, Zheng BS. Molecular responses during plant grafting and its regulation by auxins, cytokinins, and gibberellins [J]. *Biomolecules*, 2019, 9 (9) : 397.
- [39] Armengot L, Marqués-Bueno MM, Jaillais Y. Regulation of polar auxin transport by protein and lipid kinases [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67 (14) : 4015-4037.
- [40] Ivanchenko MG, Zhu JS, Wang BJ, et al. The cyclophilin A DIAGEOTROPICA gene affects auxin transport in both root and shoot to control lateral root formation [J]. *Development*, 2015, 142 (4) : 712-721.
- [41] Yuan MZ, Jin T, Wu JQ, et al. IAA-miR164a-NAC100L1 module mediates symbiotic incompatibility of cucumber/pumpkin grafted seedlings through regulating callose deposition [J]. *Hortic Res*, 2023, 11 (2) : uhad287.
- [42] Liu YS. Historical and modern genetics of plant graft hybridization [J]. *Adv Genet*, 2006, 56: 101-129.
- [43] Liu YS. Darwin's pangenesis and graft hybridization [J]. *Adv Genet*, 2018, 102: 27-66.
- [44] Hao JJ, Jia XH, Yu JW, et al. Direct visualization of horizontal gene transfer in cotton plants [J]. *J Hered*, 2014, 105 (6) : 834-836.
- [45] Stegemann S, Bock R. Exchange of genetic material between cells in plant tissue grafts [J]. *Science*, 2009, 324 (5927) : 649-651.
- [46] Stegemann S, Keuthe M, Greiner S, et al. Horizontal transfer of chloroplast genomes between plant species [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109 (7) : 2434-2438.
- [47] 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) : 232-235.
- [48] Lu YH, Stegemann S, Agrawal S, et al. Horizontal transfer of a synthetic metabolic pathway between plant species [J]. *Curr Biol*, 2017, 27 (19) : 3034-3041.e3.
- [49] Haroldsen VM, Chi-Ham CL, Bennett AB. Transgene mobilization and regulatory uncertainty for non-GE fruit products of transgenic rootstocks [J]. *J Biotechnol*, 2012, 161 (3) : 349-353.
- [50] Ruiz-Medrano R, Xoconostle-Cázares B, Lucas WJ. Phloem long-distance transport of CmNACP mRNA: implications for supracellular regulation in plants [J]. *Development*, 1999, 126 (20) : 4405-4419.
- [51] Ghate TH, Sharma P, Kondhare KR, et al. The mobile RNAs, StBEL11 and StBEL29, suppress growth of tubers in potato [J]. *Plant Mol Biol*, 2017, 93 (6) : 563-578.
- [52] Omid A, Keilin T, Glass A, et al. Characterization of phloem-sap transcription profile in melon plants [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58 (13) : 3645-3656.
- [53] Haywood V, Yu TS, Huang NC, et al. Phloem long-distance trafficking of gibberellic acid-insensitive RNA regulates leaf development [J]. *Plant J*, 2005, 42 (1) : 49-68.
- [54] Zhang HY, Yu PL, Zhao JH, et al. Expression of tomato prosystemin gene in Arabidopsis reveals systemic translocation of its mRNA and confers necrotrophic fungal resistance [J]. *New Phytol*, 2018, 217 (2) : 799-812.
- [55] Pant BD, Buhtz A, Kehr J, et al. MicroRNA399 is a long-distance signal for the regulation of plant phosphate homeostasis [J]. *Plant J*, 2008, 53 (5) : 731-738.
- [56] Buhtz A, Pieritz J, Springer F, et al. Phloem small RNAs, nutrient stress responses, and systemic mobility [J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 64.
- [57] Martin A, Adam H, Díaz-Mendoza M, et al. Graft-transmissible induction of potato tuberization by the microRNA miR172 [J]. *Development*, 2009, 136 (17) : 2873-2881.
- [58] Bhogale S, Mahajan AS, Natarajan B, et al. MicroRNA156: a potential graft-transmissible microRNA that modulates plant architecture and tuberization in *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* [J]. *Plant Physiol*, 2014, 164 (2) : 1011-1027.
- [59] Liu N, Yang JH, Guo SG, 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.
- [60] Kundariya H, Yang XD, Morton K, et al. MSH1-induced heritable enhanced growth vigor through grafting is associated with the RdDM pathway in plants [J]. *Nat Commun*, 2020, 11: 5343.
- [61] Spanò R, Mascia T, Kormelink R, et al. Grafting on a non-transgenic tolerant tomato variety confers resistance to the infection of a Sw5-breaking strain of tomato spotted wilt virus via RNA silencing [J]. *PLoS One*, 2015, 10 (10): e0141319.
- [62] Zhang GH, Mao ZC, Wang Q, et al. Comprehensive transcriptome profiling and phenotyping of rootstock and scion in a tomato/potato heterografting system [J]. *Physiol Plant*, 2019, 166 (3): 833-847.
- [63] Li WJ, Chen SM, Liu Y, et al. Long-distance transport RNAs between rootstocks and scions and graft hybridization [J]. *Planta*, 2022, 255 (5): 96.
- [64] Cheng SLH, Xu HY, Ng JHT, et al. Systemic movement of long non-coding RNA ELENA1 attenuates leaf senescence under nitrogen deficiency [J]. *Nat Plants*, 2023, 9 (10): 1598-1606.
- [65] Notaguchi M. Identification of phloem-mobile mRNA [J]. *J Plant Res*, 2015, 128 (1): 27-35.
- [66] Notaguchi M, Wolf S, Lucas WJ. Phloem-mobile Aux/IAA transcripts target to the root tip and modify root architecture [J]. *J Integr Plant Biol*, 2012, 54 (10): 760-772.
- [67] Melnyk CW, Molnar A, Bassett A, et al. Mobile 24 nt small RNAs direct transcriptional gene silencing in the root meristems of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Curr Biol*, 2011, 21 (19): 1678-1683.
- [68] Borges F, Martienssen RA. The expanding world of small RNAs in plants [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2015, 16 (12): 727-741.
- [69] 邓竹英. 拟南芥/ 本生烟草远缘嫁接亲和机理研究 [D]. 荆州: 长江大学, 2022.
- Deng ZY. Grafting compatibility of *Arabidopsis/nicotina benthamiana* hetero-grafting system [D]. Jingzhou: Yangtze University, 2022.
- [70] Molnar A, Melnyk CW, Bassett A, et al. Small silencing RNAs in plants are mobile and direct epigenetic modification in recipient cells [J]. *Science*, 2010, 328 (5980): 872-875.
- [71] Xie M, Yu B. siRNA-directed DNA methylation in plants [J]. *Curr Genomics*, 2015, 16 (1): 23-31.
- [72] Kasai A, Sano T, Harada T. Scion on a stock producing siRNAs of potato spindle tuber viroid (PSTVd) attenuates accumulation of the viroid [J]. *PLoS One*, 2013, 8 (2): e57736.
- [73] Wang J, Jiang LB, Wu RL. Plant grafting: how genetic exchange promotes vascular reconnection [J]. *New Phytol*, 2017, 214 (1): 56-65.
- [74] Tamiru M, Hardcastle TJ, Lewsey MG. Regulation of genome-wide DNA methylation by mobile small RNAs [J]. *New Phytol*, 2018, 217 (2): 540-546.
- [75] Lewsey MG, Hardcastle TJ, Melnyk CW, et al. Mobile small RNAs regulate genome-wide DNA methylation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113 (6): E801-E810.
- [76] Varotto S, Tani E, Abraham E, et al. Epigenetics: possible applications in climate-smart crop breeding [J]. *J Exp Bot*, 2020, 71 (17): 5223-5236.
- [77] Wu R, Wang XR, 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.
- [78] Avramidou E, Kapazoglou A, Aravanopoulos FA, et al. Global DNA methylation changes in Cucurbitaceae inter-species grafting [J]. *Crop Breed Appl Biotechnol*, 2015, 15 (2): 112-116.
- [79] Cao LW, Yu NN, Li JX, et al. Heritability and reversibility of DNA methylation induced by *in vitro* grafting between *Brassica juncea* and *B. oleracea* [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 27233.
- [80] Fuentes-Merlos MI, Bamba M, Sato S, et al. Self-grafting-induced epigenetic changes leading to drought stress tolerance in tomato plants [J]. *DNA Res*, 2023, 30 (4): dsad016.
- [81] Cerruti E, Gisbert C, Drost HG, et al. Grafting vigour is associated with DNA de-methylation in eggplant [J]. *Hortic Res*, 2021, 8(1): 241.
- [82] Xanthopoulou A, Tsaballa A, Ganopoulos I, et al. Intra-species grafting induces epigenetic and metabolic changes accompanied by alterations in fruit size and shape of *Cucurbita pepo* L. [J]. *Plant Growth Regul*, 2019, 87 (1): 93-108.
- [83] 曹丽雯. 榨菜与紫甘蓝嵌合体后代变异性状发生的分子机理研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2018.
- Cao LW. Studies on the molecular mechanism of phenotypic variations in the progenies of chimeras produced by *in vitro* grafting between *Brassica juncea* and *B. Oleracea* [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2018.
- [84] Zhang XY, Yazaki J, Sundaresan A, et al. Genome-wide high-resolution mapping and functional analysis of DNA methylation in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 2006, 126 (6): 1189-1201.
- [85] Li XJ, Wang Y, Zhang LL, et al. Heritable variation and small RNAs in the progeny of chimeras of *Brassica juncea* and *Brassica oleracea* [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64 (16): 4851-4862.
- [86] Li CH, Li YS, Bai LQ, et al. Grafting-responsive miRNAs in cu-

cumber and pumpkin seedlings identified by high-throughput sequencing at whole genome level [J] . *Physiol Plant*, 2014, 151 (4) : 406-422.

[87] Kumari A, Kumar J, Kumar A, et al. Grafting triggers differential responses between scion and rootstock [J] . *PLoS One*, 2015, 10 (4) : e0124438.

[88] Davoudi M, Song MF, Zhang MR, et al. Long-distance control of pumpkin rootstock over cucumber scion under drought stress as revealed by transcriptome sequencing and mobile mRNAs identifications [J] . *Hortic Res*, 2022, 9: uhab033.

[89] Zhang GH, Zhou JH, Song J, et al. Grafting-induced transcriptome changes and long-distance mRNA movement in the potato/*Datura stramonium* heterograft system [J] . *Hortic Environ Biotechnol*, 2022, 63 (2) : 229-238.

[90] Zhao LL, Liu AQ, Song TF, et al. Transcriptome analysis reveals the effects of grafting on sugar and α -linolenic acid metabolisms in fruits of cucumber with two different rootstocks [J] . *Plant Physiol Biochem*, 2018, 130: 289-302.

[91] Liu N, Yang JH, Fu XX, 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] . *Mol Genet Genomics*, 2016, 291 (2) : 621-633.

[92] Spanò R, Ferrara M, Montemurro C, et al. Grafting alters tomato transcriptome and enhances tolerance to an airborne virus infection [J] . *Sci Rep*, 2020, 10 (1) : 2538.

[93] Wang H, Zhou P, Zhu WY, et al. *De novo* comparative transcriptome analysis of genes differentially expressed in the scion of homografted and heterografted tomato seedlings [J] . *Sci Rep*, 2019, 9 (1) : 20240.

[94] Ntatsi G, Savvas D, Papasotiropoulos V, et al. Rootstock sub-optimal temperature tolerance determines transcriptomic responses after long-term root cooling in rootstocks and scions of grafted tomato plants [J] . *Front Plant Sci*, 2017, 8: 911.

[95] Liu C, Jia YH, He LX, et al. Integrated transcriptome and DNA methylome analysis reveal the biological base of increased resistance to gray leaf spot and growth inhibition in interspecific grafted tomato scions [J] . *BMC Plant Biol*, 2024, 24 (1) : 130.

[96] Thakur V, Sharma P, Kumar P, et al. Rootstock scion interaction studies on various horticultural attributes of pomato grafts under protected structures [J] . *Heliyon*, 2024, 10 (10) : e30930.

[97] Tsballa A, Athanasiadis C, Pasentsis K, et al. Molecular studies of inheritable grafting induced changes in pepper (*Capsicum annuum*) fruit shape [J] . *Sci Hortic*, 2013, 149: 2-8.

[98] Tsballa A, Pasentsis K, Darzentas N, et al. Multiple evidence for the role of an Ovate-like gene in determining fruit shape in pepper [J] . *BMC Plant Biol*, 2011, 11: 46.

[99] Haraldsen VM, Szczerba MW, Aktas H, et al. Mobility of transgenic nucleic acids and proteins within grafted rootstocks for agricultural improvement [J] . *Front Plant Sci*, 2012, 3: 39.

(责任编辑 李楠)