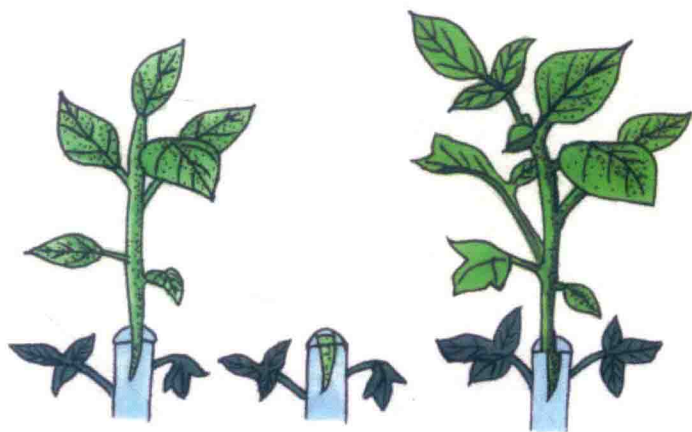




现代生物农业·农学

植物嫁接与遗传变异

张 新 刘用生 王清连 著



非
外
借



科学出版社

植物嫁接与遗传变异

张 新 刘用生 王清连 著

科学出版社

内 容 简 介

本书是一部关于植物嫁接与遗传变异的专著。全书共分为八章,以植物嫁接的概念、起源和作用为开篇,主要论述了植物嫁接变异的起源与发展、理论和实践意义、方法和机理,以及学术界对植物嫁接变异问题的不同看法和假说,介绍了一些栽培植物的嫁接杂种及其命名、国内外著名学者对嫁接变异的论述,以及近年来植物嫁接变异研究所取得的新进展。由于植物远缘嫁接具有较大的潜在用途和优势,书中第八章特别对植物远缘嫁接的一些典型事例及问题进行了探讨。

本书可作为研究遗传学、育种学的科研人员和研究生的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物嫁接与遗传变异/张新,刘用生,王清连著. —北京:科学出版社, 2018.10

ISBN 978-7-03-058959-0

I. ①植… II. ①张… ②刘… ③王… III. ①植物-嫁接 ②植物-遗传变异 IV. ①S616 ②Q943

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2018)第 223029 号

责任编辑:张会格 岳漫宇 赵小林 / 责任校对:陈玉凤

责任印制:张 伟 / 封面设计:刘新新

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京虎彩文化传播有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018 年 10 月第 一 版 开本:720×1000 1/16

2018 年 10 月第一次印刷 印张:9 3/4

字数:194 000

定价:98.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

序 一

《植物嫁接与遗传变异》一书较系统地论述了植物嫁接产生遗传变异的发展历史、原理方法及理论和实践意义，并介绍了近年来所取得的新成就，具有较高的学术价值。

著名生物学家达尔文曾提出“嫁接杂交 (graft hybridization)”这一术语来概括植物嫁接产生变异的现象，但目前仍有不少学者对嫁接杂交持否定或怀疑态度。嫁接杂种是否真的存在？嫁接变异的机理是什么？嫁接变异在植物遗传育种中有哪些意义？这些都是目前存在争论和尚未解决的疑难问题。为了解决这些问题，刘用生广泛收集古今中外有关植物嫁接产生变异的资料，并亲自开展嫁接试验，这种科学探索精神是值得肯定的。

近年来，我多次到河南省商丘市农科所孟昭璜先生那里参观访问，目睹了他利用甘薯与绿豆嫁接培育出的薯豆新品种，以及通过南瓜与绿豆嫁接培育出的‘南绿 1 号’和‘南绿 2 号’新品种。后来，孟昭璜先生与北京大学苏都莫日根博士合作开展“远缘嫁接育种技术的开发与机理研究”项目，又成功地将小麦嫁接在甘薯上，并培育出了‘薯麦 1 号’新品种（可参阅 2001 年 6 月 23 日发行的《河南科技报》），其详细研究论文发表在 2002 年的《植物学报》上。2001 年 9 月 25 日，应刘用生同志的邀请，我和芦翠乔同志首往河南职业技术学院（今河南科技学院）嫁接试验园参观，又目睹了他通过‘紫叶’李与‘玉皇’李嫁接所获得的变异植株。

关于嫁接变异的机理，过去普遍认为，用嫁接方法把具有不同遗传性的生物体结合在一起，使它们发生密切的生理联系，通过双方的物质交换，从而改变和动摇了嫁接成分的遗传性。在前人研究的基础上，刘用生同志结合近年来嫁接变异及植物分子生物学的有关研究成果，提出了植物嫁接变异机理的新见解。此外，他还通过认真分析比较，首次将嫁接杂种分为嫁接嵌合体、嫁接蒙导杂种和嫁接有性杂种 3 种类型。这对于进一步认识嫁接变异的本质也是有益的尝试。

嫁接变异具有重要的理论和实践意义。近年来不少研究表明，通过嫁接变异能够培育出新品种。我国商丘市农科所孟昭璜先生在农作物嫁接变异方面的工作，以及日本许多学者在辣椒嫁接变异方面的大量研究工作就是很好的例证，故嫁接产生变异可作为一种简单实用的育种方法。由于不同科间、属间的嫁接亲和力和要

比有性杂交高，因此，许多采用有性杂交不能成功的组合，采用嫁接却容易成功，这在远缘杂交育种中具有特别重要的意义。此外，研究嫁接变异的本质，对于进一步揭示果树等靠嫁接繁殖的植物的遗传规律和指导这些植物的有性杂交育种工作 also 具有重要意义。著名科学家钱学森在写给《植物生理学通讯》的一封信中曾建议开创一门技术性科学——“植物嫁接改造学”，并指出它的作用绝不亚于基因工程学，这句话确实是很有道理的。

该书是一部专门论述嫁接变异的学术著作。相信它的出版，一定会给广大植物遗传育种工作者带来许多新的启示。

吴 丁

河南省农业科学院生物技术研究所
2010年12月6日

序 二

植物嫁接繁殖和遗传变异广为人知，但人们对“嫁接变异”却感陌生，其实早在 1868 年，达尔文就提出通过嫁接技术来诱发幼龄植物产生遗传性变异进而培育新品种的观点。

我在为《植物嫁接与遗传变异》作序之初，首先想到的是著者执着的科学探索精神。著者参加工作之初，虽缺乏科研经费、条件简陋，但已选准“嫁接杂交”这个在学术界备受争议的课题为研究方向的刘用生没有退却，为此他陆续放弃了各种头衔和名利，咬定青山不放松，埋头耕耘不问收获。他以日本著名作家寺田寅彦的话“就像虐待诗人便会出诗一样，欺负科学就会出现各种各样的发明和发现”来慰勉和激励自己，20 余载的努力终于有了回报，目前其课题组成员发表论文 100 多篇，其中 SCI 刊物上发表 40 多篇（10 篇为一区刊物）。几年前，著者在一篇稿件多次被拒后写诗一首：“学海茫茫业未成，只知静夜笔勤耕。文章查阅三千卷，退稿堆积两百封。但愿旧题终有解，不愁新作悄无声。常思古代愚公事，莫畏艰难探险峰”，是其“不忘初心、砥砺前行”的真实写照，亦是作者潜心科研、执着探索的心声。该书就是他们课题组多年探索结果的集成。

纵览全稿，该书的难得之处首先在于，它构建于达尔文、摩尔根及米丘林诸科学巨匠提出的学说的体系之中，艰苦探索、首开现代植物生物学研究的新领域和新维度。因为尽管很早由达尔文提出了“嫁接杂交（graft hybridization）”的概念，但该领域在一个多世纪的科学长河发展中未曾形成现代植物科学研究的清澈溪流，反而淤泥壅塞、荒草蔽日，成为植物科学被遗忘的角落和待开垦的处女地。该书的问世将使人们重新思考该现象、分析研究该问题，从而恢复达尔文学说的完备内涵，开创现代植物科学研究的新领域。

该书的主要内容，以植物嫁接的概念、起源和作用为开篇，主要论述了植物嫁接变异的起源发展、方法和机理，以及学术界对该问题的不同看法和假说，介绍了近年来该领域所取得的新进展，并对植物远缘嫁接的一些典型事例及问题进行了探讨。

著者在综述科研资料及课题组工作成就的基础上，进行了细致的总结分析，编纂成集，在一定程度上较全面地反映了国内外该领域的最新发展，这对本领域的科技工作者进行现有理论创新、技术发明与革新，将会有一定的启迪和借鉴作

用,对其他相关学科的人员也会有一定的参考价值。诚然,由于学术界对该领域关注度的欠缺和著者研究内容的局限,该书的不足和遗漏之处在所难免,但这也为同行搭建了切磋的平台,提供了讨论的余地,仅此一隅创新,善莫大焉!通过讨论乃至学术争鸣,将使植物嫁接变异的学术体系更加完善,学术观点更加科学而明确,对于指导我国该领域的科研选题,推动植物嫁接科学进步具有重要意义。

笔者作为园艺学领域的一名“老兵”,虽早年同刘用生在全国组织培养学术会议上有一面之交,但本职工作使本人不断关注着该领域的相关进展。多年前受邀日本专家平田丰教授(本领域的重要研究者之一),借助赴东京农工大学访问的机会,对该领域研究有了较粗浅的认识。我一方面为中国学者在该领域的深入研究并时有进展而高兴,另一方面也为该领域整体工作的滞后而着急。因为作为农耕文明古国和园艺大国,我们的产业很大却不强,尤其是在基础研究领域缺乏科学且深邃的思想的闪光点。我认为该书是有思想的,我们应该努力学习、深入钻研、弘扬执着的科学探索精神,克服科学界的盲目追风。因此,我相信认真阅读此书,更深入全面地理解现代植物生物学的发展,今后一定能使我们的植物科学研究根深叶茂、欣欣向荣、春华秋实!

吴国良

果树学河南省级特聘教授 河南农业大学博士生导师

2017年8月12日

前 言

“嫁接杂交 (graft hybridization)”这一术语是著名生物学家达尔文于 1868 年在他的《动物和植物在家养下的变异》中最早提出来的。在达尔文的这部巨著出版 150 周年之际，我们把积累了 20 余载的资料整理出来，出版《植物嫁接与遗传变异》一书，谨表纪念。

1991 年 8 月，在江西省南昌市召开的首届农业考古国际会议上，华南农业大学周肇基教授宣读了学术论文——《论中国嫁接技艺的源流和成就》。我国著名科学家钱学森先生读了这篇论文以后，在写给《植物生理学通讯》的一封信中指出：“嫁接技术在农业、林业中是大有前途的。但这方面的工作似缺少植物生理学的理论指导，那么我们为什么不去开发一门技术性科学——‘植物嫁接改造学’？它的作用绝不亚于基因工程学。”钱老的这段话让刘用生老师深受启发，他想起了在河南农业大学读书时朱道圩老师讲的“米丘林遗传学”。米丘林曾科学地论证了嫁接可以成为按照人们需要的方向有目的地改造植物本性的方法，即通过嫁接产生的变异能够培育出新品种。当时我校科研条件较差，科研经费较少，既然没有条件去进行基因工程研究，那么为什么不利用嫁接产生变异这个简单实用的育种手段去做些工作呢？于是他对这项研究产生了浓厚的兴趣。

刘用生老师开始反复阅读多年无人借阅的《米丘林全集》，并广泛收集古今中外有关植物嫁接变异的文献。一有空就下地进行嫁接试验，周末、节假日也很少休息，即使在暑期这种烈日晒、蚊子咬、汗流满面的情况下，他依然不停歇。“昼握刀剪枝上舞，夜捧书卷灯下攻”已成为他从事植物嫁接变异研究的真实写照。1993 年，刘用生老师第一篇关于植物嫁接变异探索的论文《用试管嫁接进行山楂-苹果无性杂交研究初报》发表，在过去的 20 多年里，刘老师不畏身单力薄，淡泊功名利禄，历经几番坎坷，感召无数同行，使得其研究日益深入。

达尔文的进化论是众所熟知的，但他提出的“嫁接杂交”理论一直未得到学术界的普遍认可，后来成为遗传学摩尔根学派和米丘林学派争论的焦点，至今仍有不少学者对嫁接产生变异持怀疑或否定的态度。“嫁接不能引起遗传性的变异”“以往所谓嫁接杂种只不过是嵌合体”等观点还经常出现在某些有影响的教科书或百科全书中。通过查阅大量文献资料，刘用生老师发现远在达尔文之前的中国古代就有许多植物嫁接产生变异的记载。通过嫁接试验获得了‘紫叶’李与‘玉

皇’李等多种植物的嫁接杂种，证明了嫁接杂种存在的真实性。通过认真分析比较，首次将嫁接杂种分为嫁接嵌合体、嫁接蒙导杂种和嫁接有性杂种 3 种类型，认为嫁接嵌合体是嫁接杂种的一种类型。根据近年来本领域的研究成果，他还提出了植物嫁接变异机理的新见解。

在刘用生老师的启发和引导下，我们逐步认识到，采用嫁接杂交不仅能培育出丰富多样的嫁接嵌合体，还能创造出类似转基因植物的嫁接杂种，方法既简单又实用。前人的大量研究表明，嫁接能引起可遗传的变异，其中 Lucas 和 Hake (1995)、Xoconostle-Cazarers 等(1999)及 Stegemann 和 Bock(2009)发表在 *Science* 杂志的 3 篇权威论文有力地表明了培育植物嫁接杂种的可行性；Stegemann 等(2012)和 Gurdon 等(2016)发表在 *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 《美国科学院院报》)* 上的两篇论文分别证明了叶绿体和线粒体可以在嫁接结合部的细胞之间转移。特别值得一提的是，Fuentes 等(2014)在 *Nature* 杂志上报道利用嫁接方法产生砧穗细胞核基因组叠加的多倍体新物种，更令世人称奇。同时，由于不同科间、属间的嫁接亲和力要比有性杂交高，因此，许多采用有性杂交不能成功的组合，采用嫁接却容易成功，这在远缘杂交育种中具有特别重要的意义。此外，研究嫁接产生遗传变异的本质，对于进一步揭示果树等主要靠嫁接繁殖植物的遗传规律和指导这些植物的有性杂交育种工作也具有非常重要的意义。于是，我们产生了一个念头，参考国内外文献把我们长期积累的嫁接变异实践成果汇集成册，献给从事植物嫁接变异相关研究的科研工作者，希望能起到抛砖引玉的作用。

本书的出版得到了国家重点研发计划——七大农作物育种(2016YFD0101413)、河南省棉花产业技术体系专项(S2013-07、Z2013-07-01)、河南省科技创新人才专项(154400510009)、河南省科技攻关计划(152102110087)等科研项目，以及河南省现代生物育种协同创新中心、河南省棉麦分子生态与种质创新重点实验室和河南省特色优势学科(作物学)建设工程项目的支持。

在本书完稿之际，我们要衷心感谢华南农业大学原农史研究室主任周肇基教授。1996 年 9 月，刘用生老师冒昧地向素昧平生的周肇基教授写信索要他那篇曾使钱学森先生受到过启发的论文。让刘老师惊喜的是，周先生不仅寄来了论文，还写了一封热情洋溢的回信，鼓励他把嫁接研究坚持下去。从 1996 年 9 月至今，周先生与他学术通信 50 余封，近些年则用 Email 保持着联系，十分关心和支持我们的嫁接研究工作。此外，剑桥大学著名的遗传学家和胚胎生物学家 Anne McLaren 女士(原英国皇家学会副会长)、中国农业大学姜成后院士、北京大学饶毅教授、中国科学院遗传与发育生物学研究所李璠研究员和梁正兰研究员、中国农业科学院水稻研究所颜秋生研究员、武汉大学汪向明教授、复

旦大学张冬生教授、河南农业大学吴国良教授、河南省农业科学院吴丁研究员和芦翠乔研究员、山东省果树研究所石荫平研究员、河南省商丘农科所孟昭璜研究员、广西大学周瑞阳教授、广西农业厅陈国平研究员、陕西省咸阳市渭城中学范盛尧老师，以及本校的李保印教授、周秀梅博士、王园园博士、孙润润硕士和赵智勇硕士等曾对我们的嫁接研究工作或本书的校正给予过不少帮助和鼓励，本校马珂老师所带的本科毕业生绘制了部分插图，书中参考和引用了国内外众多学者的研究资料，在此一并表示感谢！

本书在河南科技学院刘用生特聘教授的精心指导下认真整理和修改而成，是对刘用生教授和我们历经多年获得的相关资料的总结和升华，全书由张新统稿。愿读者能喜欢这本书，并从中得到新启示、新思维和新收益。由于作者水平有限，疏漏之处在所难免，恳请各位学者、同仁和读者不吝赐教！

著 者

2017年2月

目 录

第一章 植物嫁接的概念、起源和作用	1
第一节 嫁接的概念	1
第二节 嫁接的起源与演进	2
一、嫁接技术的起源	2
二、中国嫁接技艺的演进	5
第三节 嫁接在植物改良中的作用	6
一、嫁接在栽培中的实际应用	6
二、嫁接在植物育种实践中的作用	13
三、嫁接在基础理论研究中的作用	16
四、关于植物嫁接的展望	18
参考文献	20
第二章 植物嫁接产生变异的起源与发展	26
第一节 中国古代嫁接引起植物变异的记载	26
一、嫁接引起植物当代发生变异的记载	26
二、嫁接引起植物种子后代发生变异的记载	27
第二节 植物嫁接变异的研究简史	28
一、达尔文首次提出“嫁接杂交”和“嫁接杂种”	28
二、温克勒、丹尼尔和布尔班克在嫁接产生变异方面的工作	30
三、米丘林对嫁接产生变异理论与实践的重大贡献	31
第三节 嫁接产生变异研究的新进展	34
一、继续证实嫁接杂种存在的真实性	34
二、归纳出嫁接诱导遗传变异的基本特点	34
三、深入研究嫁接产生变异的分子机理	35
四、嫁接诱导变异技术不断改进	36
五、将嫁接杂种分为不同类型	36
参考文献	36

第三章 对植物嫁接产生变异问题的不同看法	40
第一节 植物嫁接杂种存在的真实性问题	40
一、嫁接杂种遭受的质疑及其诸多原因	40
二、嫁接产生变异的诸多证据	44
第二节 植物嫁接嵌合体与嫁接杂种的关系问题	47
第三节 嫁接产生变异研究的必要性问题	49
参考文献	50
第四章 植物嫁接产生变异的理论和实践意义	54
第一节 嫁接变异在植物遗传理论研究中的意义	54
一、嫁接变异是达尔文遗传理论(泛生论)的重要依据	54
二、嫁接变异在果树遗传研究中的意义	55
三、嫁接嵌合体是行为遗传学和发生遗传学研究的好材料	56
第二节 嫁接变异在果树有性杂交育种中的意义	57
一、对杂交亲本选择的指导作用	57
二、对杂种实生苗提早结果的指导作用	58
三、克服远缘杂交不亲和性	58
第三节 嫁接变异——一种简单实用的育种方法	59
一、通过嫁接变异培育丰富多彩的嫁接嵌合体	59
二、通过嫁接变异培育类似转基因植物的嫁接蒙导杂种	60
三、嫁接变异育种方法的优越性和局限性	61
参考文献	62
第五章 诱导植物变异的嫁接方法	65
第一节 培育嫁接嵌合体的方法	65
一、人工剪裁法	65
二、离体嫁接培养法	66
三、化学诱导法	69
第二节 培育嫁接蒙导杂种的方法	70
一、接穗作蒙导者、砧木作被蒙导者的嫁接蒙导法	70
二、接穗作被蒙导者、砧木作蒙导者的嫁接蒙导法	71
三、垂直多重嫁接蒙导法	73
第三节 培育嫁接有性杂种的方法	74

一、普通嫁接法.....	75
二、预先无性接近法（无性-有性杂交法）.....	76
参考文献.....	77
第六章 植物嫁接产生变异的机理	79
第一节 过去对植物嫁接变异机理的认识.....	79
一、过去对嵌合体嫁接杂种形成机理的认识.....	79
二、过去对非嵌合体嫁接杂种形成机理的认识.....	81
第二节 目前对植物嫁接变异机理的认识.....	82
一、目前对嵌合体嫁接杂种形成机理的认识.....	82
二、目前对非嵌合体嫁接杂种形成机理的认识.....	83
第三节 关于植物嫁接变异机理的解释.....	84
一、对嵌合体嫁接杂种形成机理的解释.....	85
二、对非嵌合体嫁接杂种形成机理的解释.....	85
第四节 嫁接变异机理的新见解.....	86
一、砧木和接穗之间的水平基因转移导致变异.....	87
二、嫁接逆境诱导接穗（砧木）自身调控产生变异.....	90
参考文献.....	93
第七章 一些栽培植物的嫁接杂种及命名	99
第一节 嫁接杂种的命名.....	99
一、嫁接嵌合体的命名.....	99
二、非嵌合体嫁接杂种的命名.....	101
第二节 一些农作物的嫁接杂种.....	102
一、棉花嫁接杂种.....	102
二、小麦嫁接杂种.....	103
三、水稻嫁接杂种.....	103
四、烟草嫁接杂种.....	104
五、大豆嫁接杂种.....	104
六、其他农作物的嫁接杂种.....	105
第三节 一些园艺植物的嫁接杂种.....	105
一、几种果树的嫁接杂种.....	105
二、几种蔬菜的嫁接杂种.....	110

三、几种观赏植物的嫁接杂种	113
第四节 一些林木的嫁接杂种	114
一、毛健杨	114
二、深州杨	114
三、杨树的其他嫁接杂种	115
参考文献	115
第八章 植物远缘嫁接的事例及变异问题	118
第一节 中国古今植物远缘嫁接的记载和事例	118
一、中国古代植物远缘嫁接的记载	118
二、目前对中国古代植物远缘嫁接的不同看法	120
三、现代看古代记载的植物远缘嫁接可靠性	122
第二节 植物科间以上远缘嫁接应注意的问题	127
一、宜采用靠接法或种芽嫁接法	127
二、宜选取年幼的嫁接材料	130
三、嫁接技术要娴熟	131
四、嫁接时机要合适	131
五、促进砧木与接穗良性互作	132
参考文献	132

图版

第一章 植物嫁接的概念、起源和作用

第一节 嫁接的概念

所谓嫁接 (grafting), 就是人们有目的地将一株植物上的枝条或芽等器官 (或组织), 移接到另一株带有根系的植物上, 使它们愈合并生长发育成一个新的植物。嫁接时在上部的、不具有根系的枝条或芽等器官 (或组织) 称为接穗 (scion), 位于下面承受接穗的、具有根系的部分称为砧木 (rootstock)。

这样的技术在新中国成立初期多称“嫁接”为“接木”, 后者可能源自众所周知的成语——“移花接木”, 《辞海》解释其本义为“把一种花木的枝条或嫩芽嫁接在另一种花木上”, 直到今天日语中仍使用汉字“接木”一词表示嫁接。据考证, 嫁接在我国古代文献中先后是以“接”“插”“接”“转枝”“接换”“接缚”“接博”“接驳”等词来表示 (梁玉堂和龙庄如, 1993; 石声汉, 1963), 其中《尔雅》中出现了反映嫁接技术的专字——“接”, 汉代许慎的《说文解字》解释为“接, 续木也, 从木妾声”, 清代段玉裁注“今栽花植果者, 以彼枝移接此树而花果同彼树矣。接之言接也, 今接行而接废”。值得注意的是, 近年来的一些论文 (林炬等, 2010; 李光祥, 2009; 李从白, 1988; 邓立平和郭亚华, 1987) 和专利 (盛先慧等, 2006; 张琦, 2005) 在标题中均使用了“稼接”一词, 似乎比“嫁接”更具有农业气息, 但在中国社会科学院语言研究所词典室 (2012) 编辑出版的《现代汉语词典》(第6版) 中未找到该词, 可以认为它是一个不规范的词汇。

嫁接体可以用砧木 + 接穗 (“+” 两侧必须各有一个空格) 来表示, 如将聚花蔷薇接穗嫁接到大果蔷薇砧木上, 则可以表示为 *Rosa webbiana* + *R. floribunda* (大果蔷薇 + 聚花蔷薇); 也可以用接穗/砧木来表示, 如前例也可写成 *Rosa floribunda*/*R. webbiana* (聚花蔷薇/大果蔷薇)。当嫁接使用的接穗和砧木是品种时, 嫁接株可以用接穗的名称命名, 如苹果品种 *Malus domestica* ‘James Grieve’ 嫁接到矮化砧木品种 *M. domestica* ‘M9’ 上后, 仍使用接穗的品种名 *Malus domestica* ‘James Grieve’ (刘龙昌, 2010)。

因为本书主要讨论嫁接产生遗传变异的问题, 所以首先应当把嫁接变异与嫁接繁殖的概念区别开来。嫁接繁殖是植物无性繁殖的一种方法, 主要用以保持栽培品种的优良特性。嫁接变异是指把两个具有不同遗传性的植物嫁接在一起, 接穗或砧木在另一方的影响下, 其遗传性发生改变, 从而产生具有砧穗双

方特性的变异体的过程。这和嫁接繁殖是完全不同的，也和通过性细胞受精的有性杂交不同。达尔文（Darwin）于 1868 年最早提出“嫁接杂交（graft hybridization）”这个术语。但后来有人为了与有性杂交相区别，也把嫁接杂交称为无性杂交。广义的无性杂交包括嫁接杂交、体细胞杂交、细胞器移植、蛋白调换等方面，嫁接杂交只是无性杂交的一种类型。由于目前“嫁接杂交”一词仍有一定争议，本书主要使用“嫁接变异”阐述此观点。

第二节 嫁接的起源与演进

一些植物只能通过分根、扦插、压条和嫁接等无性繁殖方法进行繁殖或者保持优良种性，而前 3 种方法相对来说都比嫁接方法简单得多，且人类发明扦插、压条要比嫁接早（周肇基，1994）。那么，古人为何要发明相对其他无性繁殖更为复杂的嫁接技术呢？国内外哪些文献最早记载了嫁接技术？嫁接技术又是如何演变出多种多样的方法的？这些问题值得探讨。

一、嫁接技术的起源

（一）嫁接技术的缘起

目前，学术界普遍认为人工嫁接技术是受自然界天然嫁接（枝接和根接）植物的启发（Fuentes et al., 2014；周肇基，1994；吴小航，1985；蔡以欣，1957），但也有学者认为可能是受扦插技术的发展（周肇基，1994；石声汉，1963）或寄生植物（Mudge et al., 2009；周肇基，1994）的启发。

1. 受自然接木现象的启示

自然接木即自然界中生长邻近的两棵树，挨得太近，在生长过程中互相挤压，磨破表皮，久之，两棵树部分连接在一起继续生长发育的现象，古人称为木连理、连理树和连理枝。由于当时人们不了解连理树的成因，于是古人把它比喻为男女忠贞爱情或兄弟亲密的象征。例如，西汉苏武有诗，“况我连理树，与子同一身”；唐代白居易《长恨歌》里有，“在天愿作比翼鸟，在地愿为连理枝”之句；封建统治者则宣扬“德至草木则木连理”之类的思想；魏晋时期曹植在《连理木赋》一诗中写道：“皇树嘉德，风靡云披。有木连理，别干同枝。将承大同，应天之规”。于是连理树被称为“皇树”“瑞木”“嘉树”，封建王朝制定出报“瑞”制度，以此为王朝歌功颂德。之后便有人为了博取统治者的青睐，人为地制造“瑞木”去报“瑞”，这是人工嫁接的缘起因素之一，也是我国古籍中不乏记载木连理的重要原因。另外，不断地发现自然界的连理树启发了有心人去模仿，从而发明了人工嫁

接。嫁接之中以类似于天然嫁接的靠接最为简单，我国较早见于文字记载的《汜胜之书》上瓠（葫芦）的嫁接用的就是靠接法，所以周肇基（1994）认为靠接应该是人工嫁接的原始类型。

2. 受寄生植物的启示

种子植物绝大多数是自养的，少数因为缺少足够的叶绿素或由于某些器官的退化而成为寄生性的。寄生性种子植物都是双子叶植物，涉及 12 个科，其中最重要的是桑寄生科、旋花科和列当科。根据对寄主的依赖程度不同，寄生性种子植物可分为全寄生植物和半寄生植物。旋花科的菟丝子和列当科的列当则是农业生产上重要的全寄生种子植物（Melnyk and Meyerowitz, 2015）。桑寄生科的植物都是半寄生的灌木，危害热带或亚热带林木。

（1）全寄生种子植物

全寄生种子植物没有叶片或叶片退化成鳞片状，因而没有足够的叶绿素，不能进行正常的光合作用，均是利用其专性的固着、吸收结构——吸器穿过寄主的表皮、皮层而伸达寄主的维管束，这样使寄生植物的维管束与寄主植物的维管束结合在一起，从寄主植物内吸收所需的养分和水分（Kim et al., 2014）。根据寄生部位不同，寄生在植物地上部分的为茎寄生，如菟丝子、桑寄生等；寄生在植物地下部分的为根寄生，如列当等。

（2）半寄生种子植物

半寄生种子植物有叶绿素，能进行正常的光合作用，但根多退化，导管直接与寄主植物相连，从寄主植物内吸收水分和无机盐。例如，寄生在林木上的桑寄生和槲寄生等（Melnyk and Meyerowitz, 2015）。

3. 扦插繁殖技术的发展

著名农史学家石声汉（1963）曾提出“我国嫁接技术的来源……大约应当从扦插发展而得”。《诗经·齐风》汇集了我 国公元前 11 世纪至前 6 世纪诗歌，其中就有“折柳樊圃”的记载，说明那个时代已经发明了扦插繁殖技术。公元 4 世纪时《食经》载有独辟蹊径的“种名果法：三月上旬，斫取好直枝，如大母指，长五尺，内著芋魁中种之。无芋，大芜菁根亦可用。胜种核，核三四年乃如此大耳。可得行种。”其大概意思是把枝条插入到芋或芜菁肥大的球茎根中，枝条利用后者贮藏的水分和养分进行生长，一年即可达到用种子繁殖 3~4 年的效果，这也可能启示人类把果枝直接插入到活的果树根中，从而发明了嫁接技术（周肇基，1994）。

《齐民要术》卷四“插梨”，根据对所记内容的解读，就是把梨树枝条插入去头梨树上，这里的“插”即嫁接，说明嫁接来源于扦插。

综上所述，关于嫁接的起源，周肇基（1994）认为中国嫁接的起源不单是受