



植物嫁接杂交

ZHIWU JIAJIE ZAJIAO YIWENXUAN

译文选

张新 刘用生 王清连 等 编译

非外借

 中国农业出版社

植物嫁接杂交 译文选

An illustration of an open book with a fountain pen resting on its right page. The book is open, showing two pages, and the pen is positioned as if it has just finished writing or is about to start. The style is a simple line drawing with some shading to indicate the pages and the pen's body.

张 新 刘用生 王清连 等 编译

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

植物嫁接杂交译文选/张新等编译. —北京: 中国农业出版社, 2017. 9

ISBN 978 - 7 - 109 - 23354 - 6

I. ①植… II. ①张… III. ①植物—嫁接—文集
IV. ①S616 - 53

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 222616 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区麦子店街 18 号楼)

(邮政编码 100125)

责任编辑 魏兆猛

北京印刷一厂印刷 新华书店北京发行所发行
2017 年 9 月第 1 版 2017 年 9 月北京第 1 次印刷

开本: 880mm×1230mm 1/32 印张: 5.5

字数: 146 千字

定价: 30.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

内 容 简 介

本书是一部关于植物嫁接杂交的译文选编著作，翻译了嫁接杂交的部分外文文献和国内古籍文献，汇集了植物嫁接杂交的起源与发展、理论和实践意义、原理和方法，以及学界对植物嫁接杂交问题的不同看法和假说，介绍了一些栽培植物嫁接杂种的典型事例及其验证、达尔文和米丘林等著名学者对嫁接杂交的论述以及近年来植物嫁接杂交研究所取得的突破性进展。

本书可作为植物嫁接杂交研究相关科研人员、研究生的参考书。

《植物嫁接杂交译文选》

编译者名单

张 新 刘用生 王清连 赵智勇

周秀梅 张金宝 王园园 孙润润

李桂荣 殷世航

自序



“嫁接杂交”这一术语，是著名生物学家达尔文于 1868 年在他的著作——《动物和植物在家养下的变异》中首先提出的。在这部巨著出版即将 150 周年之际，我们将自己发表的和国外著名学者发表的嫁接杂交文献以及相关的国内古籍文献编译成册，出版《植物嫁接杂交译文选》一书，谨表纪念。同时，也把本书献给从事植物嫁接和嫁接杂交相关研究的科研工作者，希望能起到抛砖引玉的作用。

达尔文的进化论是众所熟知的，但他提出的嫁接杂交理论却一直未得到学术界的普遍认可，后来成为“孟德尔—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杂交持怀疑或否定的态度。在普遍开展学术同行评议的当下，由于嫁接杂交研究力量薄弱，在国内开展此方面的研究就成了一个“雷区”，所以找一个既懂此方面专业知识又懂英文、俄文和文言文翻译的名家作序，可谓难上加难，遂自序之。

幸运的是，随着表观遗传学的兴起，以及组织培养技术和现代分子生物学的突飞猛进，“孟德尔—摩尔根学派”也开始研究植物嫁接杂交，并在 SCI 期刊上发表了多篇研究性论文，其中 Lucas 和 Hake (1995)、Xoconostle-C 等 (1999) 以及 Stegemann 和 Bock (2009) 发表在 *Science* 杂志的 3 篇权威论文有力表明了培育植物嫁接杂种的可行性。特别值得一提的是，Fuentes 等 (2014) 在 *Nature* 杂志上报道利用嫁接和组织培养等方法产生砧穗基因组叠加的多倍体新物种，并利用现代分子遗传学方法进行了确认。当然，

“米丘林学派”也一直在用现代遗传学的方法改良对嫁接杂交的研究，相关研究成果的发表表明了两个学派在嫁接杂交问题上由绝对对立走向了求同存异，甚至可以说“米丘林学派”已经名存实亡了，只是研究“嫁接杂交”遗传问题时还会偶尔提及。

在科学界，出版一本学术著作，专著、编著和译著的地位，是等而下之的。虽然专著的原创性最高，但编著集成创新了诸多成果、译著推广了原创成果，后面二者的作用 and 影响也不容小觑，到底是哪一步最终将成果发扬光大也难以评判。

本书虽然没有名家的“呐喊助威”，而且只是一本编译的著作，但编译者们从资料的搜集和整理，到 SCI 论文的写作发表，再到对所选文献一词一句的翻译、修改和结构编排，前后付出的艰辛达二十年之久，“满纸他人言，一把辛酸泪。都云译者痴，谁解其中味？”可谓是我们自己的真实写照。

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)、河南省特色优势学科(作物学)、河南省棉麦分子生态与种质创新重点实验室、河南省现代生物育种协同创新中心和河南科技学院博士后研发基地等项目的支持。此外，特别感谢德国马普植物分子生理研究所 Ralph Bock 先生、东京农工大学 Janos Taller 先生以及 *Euphytica* 期刊对书中所属论文的翻译授权！

由于作者水平有限，疏漏之处在所难免，恳请读者批评指正。

本序纯属作者一家之言，读者姑且一翻而过，且看正文之精华。

编译者

2017 年 6 月

目 录



自序

第一章 植物嫁接杂交的研究进展文献选译	1
一、植物嫁接杂交的遗传学史	1
二、植物嫁接杂交的新见解	33
三、嫁接杂交：有了新视野？	37
四、揭示嫁接果树遗传之谜	43
五、米丘林的生物科学遗产	46
第二章 嫁接引起植物变异的中国古籍文献选译	53
一、嫁接引起植物当代发生变异的记载	53
二、嫁接引起植物种子后代发生变异的记载	55
第三章 著名学者论嫁接杂交选译	59
一、英国学者达尔文对嫁接杂交的论述	59
二、苏联学者米丘林对嫁接杂交的论述	69
三、美国学者布尔班克对嫁接杂交的论述	79
四、新西兰学者潘迪对嫁接杂交的论述	80
第四章 关于嫁接杂交的研究论文选译	
一、嫁接转化——嫁接诱导的高等植物遗传变异机制	84
二、辣椒嫁接诱导的遗传变异和几个性状的遗传	97

三、嫁接诱导的变异体可作为新的辣椒育种资源	113
四、紫叶李嫁接杂种的鉴定	122
五、遗传物质在植物组织嫁接细胞之间的交流	127
六、一种无性的水平基因组转移途径形成新物种	141

第一章 植物嫁接杂交的研究 进展文献选译

一、植物嫁接杂交的遗传学史

(Historical and Modern Genetics of Plant
Graft Hybridization*)

刘用生

河南科技学院，新乡 453003，中国

摘要：嫁接杂交是无性杂交的一种类型，其可遗传的变异可能是由嫁接诱导的。达尔文是第一个提出“嫁接杂交”术语的人，嫁接杂种的存在已经被广泛报道，尽管也有人拒绝接受其真实性，只把它看作“简单”嵌合体。嫁接杂种可以分为两类：嵌合体嫁接杂种（即嫁接嵌合体）和非嵌合体嫁接杂种（即无性杂种）。这两种类型在嫁接的方法、特点和机理假说方面不同。嫁接杂交不仅是植物育种中一个简单而强有力的方法，而且提供明显的证据去支持达尔文的“泛生论”（Pangenesis，一种发育的遗传理论）假说和揭示嫁接果树非孟德尔遗传之谜中起关键作用的一个现象。

（一）引言

众所周知，嫁接是一种无性繁殖方式。不太为人所知的是，基因可能通过嫁接在砧木和接穗之间转移，从而导致可遗传的变异。在 1868 年，达尔文创造“嫁接杂种”和“嫁接杂交”两个术语，

* 原文载于 *Advances in genetics*, 2006, 56: 101-129.

是他所相信能支持他的遗传理论——泛生论的明显证据。在《动物和植物在家养下的变异》一书第二版中，他写道：“我将因此给出能收集的在离生种间或品种间没有生殖器官介入的杂种事实。若是这样，如我现在所确信的，这是可能的，这是一个最重要的事实，迟早能改变生理学家关于有性繁殖的看法（Darwin, 1883）”。

“迟早”已经被证明了是一段很长的时间，并且实现达尔文的条件性预言尚不完备。从19世纪70年代以来，大部分生物学家已经认识到体细胞杂种的存在是由原生质体融合而引起的。然而，拒绝接受嫁接杂种而仅将其看作是嵌合体的一种类型的声音一直存在。嫁接杂种真的存在吗？嫁接杂交，如果真的存在的话，能否在植物遗传育种中起重大作用？自19世纪晚期以来，这些问题已经成为激烈的科学争论的主题（Crane, 1949; Dean, 1962; Fleger, 2002; Hagemann, 2002; Jouin, 1900; Liu, 2004a, b; Weiss, 1930）。经典遗传学和分子生物学的决定性胜利淹没了这场争论（Landman, 1991）。以下是真正意义的嫁接杂种的典型驳述：

嫁接杂种：植物嵌合体的一种类型，当一种植物的一部分（接穗）被嫁接到另一种有不同的遗传组成的植物上（砧木）才有可能产生，是从嫁接结合部生长的包含砧木和接穗组织的嫩芽（Martin and Hine, 2000）。

非嵌合体类型的嫁接杂种（也被称为无性杂种）被假定了，并且主张嫁接改变接穗和砧木的遗传物质。这些主张即使通过合适的试验方法也不能被复制，并且许多结果不归因于愚昧无知或蓄意欺骗（Redei, 1998）。

如果被问到了，大多数生物学家将会回答说嫁接杂交从来就没有发生过。像这样的情形在自然科学史中是不常遇到的，科学专家中这种近乎一致的观点被充分可靠的试验证据正面反对（Landman, 1993）。尽管如此，在这一章中，在现在的理解前提下，我们重新考虑了嫁接杂交这一主题。因此，关于嫁接杂交的观察将在能和分子遗传学概念相容的上下文中进行讨论，也就是说嫁接杂交和有性杂交可以在达尔文的泛生论和分子生物学中和谐并存。

(二) 历史背景

1. 达尔文——提出嫁接杂交概念的第一人

嫁接的起源可以追溯到古代。在公元前数千年以前嫁接实践已经被中国人所掌握 (Daniel, 1929; Hartmann et al., 1997; Zhou, 1994)。也有证据表明嫁接诱导变异大约在 1 400 年以前已经被中国人所熟知 (Liu, 2000)。根据丹尼尔 (Daniel) 所述, 嫁接杂种的典型记录事件出现在 1578 年李时珍所著的《本草纲目》(*Chinese Medicinal Herb*) 一书中描述的: 在中国, 通过将李树的接穗嫁接到桃树砧木上而形成一棵树。这棵树所结的果实呈现出嫁接两个组成部分的混合特点。

尽管在园艺文献中不时出现有关于嫁接诱导变异的大量记载, 但“嫁接杂交”和“嫁接杂种”的术语由达尔文首先提出。在他的《动物和植物在家养下的变异》一书第十一章中, 达尔文给出了他所搜集的所有形成嫁接杂种的事实, 也就是说, 由两种不同植物的混合细胞组织而产生的个体。他首先提出著名的亚当金莲花事例 (*Cytisus adami*), 由紫色金莲花 (*Cytisus purpureus*) 幼芽嫁接到普通金莲花 (*Cytisus laburnum*) 砧木上形成的。它开出了三种花朵: 一些暗红色的, 一些大而亮黄的, 其余是小而紫的。也就是说, 它不但开出了两种金莲花亲本的花朵, 也开出了特有的杂种花朵。达尔文接着介绍了“怪异橙” (*Bizzarria Orange*), 它由嫁接的实生苗产生的。这种古怪的植物产生部分苦橙枝条和枸橼枝条, 并且它的一些果实也是由部分苦橙和部分枸橼组成。他还提到了嫁接的茉莉、夹竹桃、灰树 (一种白蜡树)、榛子、葡萄、风信花、玫瑰, 尤其是马铃薯。透过大量事实, 达尔文不仅相信嫁接杂交在特定的某种未知条件下可以被影响, 并且也确信嫁接杂交的真实性与重要性。在最后一段, 他写道: “笔者认为, 从前面的例子中我们学到了一个很重要的生理事实, 嫁接杂交最终肯定会被认可的, 换句话说来说, 产生新生物的要害, 不需要通过雌雄生殖器官形成。在不用生殖器官的帮助下, 他们出现在细胞状组织中, 在那种情况

下以致合并，这样一个拥有双亲性状特性的新芽就形成了。”

达尔文反对那种把所有事例都归因于简单芽变的观点，因为由芽变产生的变种往往呈现出许多新的性状；然而嫁接杂种是双亲性状的中间体。为了解释嫁接杂种的形成、获得性状遗传、直感现象（雄配子对母本组织的作用）、返祖现象以及其他很多的关于遗传、变异、繁殖、再生和发育等因素，达尔文提出了“泛生论的暂定假设”。再者，达尔文很可能已经意识到了嫁接杂交在嫁接果树不可遗传现象的可能机理。他注意到“某些果树确实能够在自根上遗传自己的种类；但是当嫁接到其他的砧木上时，通过这个过程其自然状态明显受影响，它产生变异很大的实生苗，在很多性状上脱离了亲本”。

在这一章节中，关于用合适的术语去描述这一现象，在文献中缺乏一致性。达尔文（1883）称其为“嫁接杂交”；米丘林（1949）称之为“嫁接杂交”或是“无性杂交”；Ohta（1991）和 Hirata 等（2003）称为“graftoduction”或是“嫁接转化”。为了表示对达尔文在这一领域先驱工作的敬意，笔者更乐于使用“嫁接杂交”这一术语。

2. 温克勒、丹尼尔和布尔班克关于嫁接杂交的研究

温克勒嫁接番茄和龙葵是为了尝试产生嫁接杂种。从嫁接两种远缘植物可以看出，在嫁接结合部的愈伤组织处再生出多种类型的嫩芽。它们中的大多数嫩芽和番茄或龙葵一致，但是也有一些表现出番茄和龙葵的混合特性，温克勒首先想到这就是嫁接杂种。温克勒也获得了主轴由扇形的番茄组织和相邻的茄科植物组织所组成的嫩枝，他依照希腊神话“嵌合体”称之为“嫁接嵌合体”。在后来的文章中，温克勒得到了以下的结论——杂种可分为两类：有性杂种和嫁接杂种。后者根据方法的理论可行性起源或许可分为三类：（1）融合嫁接杂种来自两个不同物种体细胞的融合。（2）“蒙导”嫁接杂种来自嫁接一方对另一方的特殊影响且没有细胞融合。（3）嵌合体，在嫁接双方的纯种细胞联合在一起而形成的新个体（Bailey, 1920）。

丹尼尔在研究嫁接和其他园艺工作上花费了 36 年的心血。他描述了很多例子，关于嫁接之后的结果，一个拥有接穗和砧木混合性状的嫩枝产生了，并且拥有这种混合性状的嫩枝其特性是可以遗传的。他也用图例来演示，通过嫁接这个方法，新的可遗传变异将能出现，并显示出异于接穗或砧木的特征。他保存着所获得的多年生变种样本，并将其其中的一些切穗或块茎与那些希望研究它的科学家分享。丹尼尔相信他的结果不仅证明了拉马克关于因环境变化而获得性状遗传假说的正确性，并且也说明了在一些特例中嫁接是形成新变种的一种强有力的媒介 (Daniel, 1929; Neilson Jones, 1969)。值得称道的是，在 1957 年，为了纪念丹尼尔诞辰一百周年而召开了国际嫁接讨论会 (Dean, 1962)。

美国著名的园艺学家布尔班克，他把“紫叶李”的小枝嫁接到“克尔赛氏李”树上。他惊异于从“克尔赛氏李”树上收集的大量种子，下一季其中的一株实生苗长出深紫色的叶子。他认为这株实生苗是以上两种李嫁接杂交的结果。因为在方圆数千英里^①内没有其他的“紫叶李”了。这个接穗还没有开花，因此杂交通常不可能发生 (Burbank, 1914, 1915)。

3. 米丘林对嫁接杂交的贡献

在米丘林的一生中，他不仅培育了 300 多个园艺植物品种，而且还对植物生长做了许多观察和研究。米丘林工作的基本原则就是在植物的早期发育阶段通过环境的改变来改变其遗传。他大量运用嫁接这一方法影响和改良年幼植物。一个主要的发现就是米丘林的“嫁接蒙导”法，利用该法达尔文的产生嫁接杂种的“未知条件”就可以展现。这一方法包括了以下几个步骤：把成年果树栽培种上的许多接穗嫁接到幼嫩的实生苗下层分支的顶端，这个幼嫩的实生苗获得它所缺乏的特征；这些特征是通过成年果树栽培种的嫁接切穗传送到实生苗上。那也就是为什么米丘林应用“蒙导”这个术语来描述这一过程。砧木植物也可作为蒙导者——米丘林陈述了这一

^① 英里为非法定计量单位，1 英里 = 1.609 千米，下同。——编者注

过程，从苹果、梨或者是其他种类果树的年幼杂交实生苗的切穗嫁接到一株成熟果树的顶部，也能模仿砧木的部分性状。他强调这一方法只在幼嫩的实生苗上使用才能起到有效的作用，不能在那些成熟且稳定的栽培种上使用。通过这种方法，米丘林培育或改进了许多新的品种（Michurin, 1949）。例如，米丘林在 1894 年把“Antonovka”苹果的一个幼芽嫁接到了一株 3 年生的野生梨树顶端，在 1898 年获得了一株苹果—梨嫁接杂种，其枝上果实有着梨的外形，这就是他所命名的“莱茵特·别尔加摩特”（Reinette Bergamotte）苹果。

再者，米丘林很好地回答了达尔文所提出的问题——为什么在苹果树和梨树上通过花朵自然授粉或通过人工杂交产生的栽培种果实中得到的种子，在大多数情况下，种植后结出具有不良性状果实的树的比例很高。他证明了这种不利的遗传主要来源于成年栽培种嫁接到其上的野生砧木。接穗本身——成年栽培种经过野生砧木的根的作用而被少许改变；但是它的幼嫩器官（即果实中形成的种子），在野生砧木的蒙导下产生了疯狂的分离。这个假设被充分证实了，即如果后者的花和外界品种完全隔离的话，那么具有野生性状的实生苗就不会来自未嫁接的栽培种。米丘林相信杂种实生苗的遗传物质不仅来自杂交植株双方，而且也来自杂交植株嫁接到其上的砧木。换句话说，这种产生于嫁接果树的杂种实生苗既非有性杂种也非嫁接杂种。他认为这是为什么孟德尔定律不能应用于嫁接果树品种杂交的主要原因。这是可理解的，因为孟德尔使用的是一年生非嫁接的豌豆植株并且研究的主要是质量性状，而米丘林用的却是多年生的嫁接过的果树作为材料，且他研究的主要是数量性状。

（三）嫁接杂交的存在性

1. 嫁接杂交存在的更进一步证据

确认通过嫁接形成杂种是否真的可能，无疑是一件令人产生极大兴趣的事情。在 1938—1946 年的苏联，Khazina 做了大量把番茄品种嫁接到其他番茄品种上以及茄科其他属的物种上的实验

(Morton, 1951)。在 20 世纪 40~80 年代, 大多数的研究是由格鲁森科做的 (Glushchenko, 1946, 1958, 1962, 1973; Glushchenko et al., 1948, 1988)。可以估计, 在 1950—1958 年的苏联, 大约有 500 篇关于嫁接杂交的论文发表 (Zu and Li, 1964)。不幸的是, 很多西方遗传学家认为那些论文涉及欺骗性的结果 (Crane, 1949; Hagemann, 2002)。

然而, 在最近的几十年里, 有许多非苏联科学家的独立组织多次表示嫁接诱导的变异体特性是稳定且能遗传的。举几个例子: 在 1955 年, 日本遗传学会的会长 Shinoto 博士, 报道已经得到茄子的嫁接杂种: (1) “Kantoao” 品种 (青果) 嫁接到 “Sinkuro” 品种 (黑果) 上: 20 株嫁接成功, 其中 16 株接穗枝条挂果, 挂果植株中的 9 株果实是青色的, 而其他 7 株的果实是黑色的。(2) “Sinkuro” 嫁接到 “Kantoao” 上: 4 株嫁接苗中的 2 株在砧木上的果实都是青色, 然而在其他 2 株上, 砧木的叶子和果实全部变成了黑色。(3) “Kantoao” 接穗上经过自交所得的黑色果实的种子第一代显示出两种类型植株的分离: 25 株青色的和 10 株黑色的。值得提及的是, 1957 年 Zu 和 Zhao 在中国获得了相似的实际结果, Stroun 等 (1963) 在瑞士、Rajki 和 Pal (1966) 在匈牙利, 他们的试验也涉及茄子嫁接杂交。

Glavinic (1955) 以 “Kartofelish” 品种作砧木、子叶期 “Golden Trophy” 品种作接穗获得了 3 个单基因孟德尔遗传性状的番茄 (缺刻叶而非马铃薯叶, 果实黄色而非红色, 短果型而非长果型)。值得注意的是, 这是第一代实生苗, 它产生于接穗的自交果实而不是接穗本身, 它能产生接穗和砧木性状的不同组合。当每一个组合的单株自交后, 3 个单基因孟德尔性状将会有纯育的趋势, 尽管大量的分离也会发生。Glavinic 在做嫁接实验之前, 检测了这些品种 4 个世代的纯合性。在接穗上的嫩芽被用羊皮纸袋隔离, 直到果实已经在其中形成才被移除。双亲 “Kartofelish” 和 “Golden Trophy” 作为对照。Dean (1962) 认为 Glavinic 的工作有助于满足证明嫁接杂交可能性假设的最低要求, 即使他怀疑格鲁森科的

理论。

在 20 世纪 50~70 年代的一段时间里, Frankel 证明了嫁接转移牵牛花中细胞质雄性不育性。雄性可育的接穗被嫁接到了雄性不育的砧木上。接穗花的雄性可育性仍旧独立,但是当接穗的花自交或是和其他的保持系杂交时,雄性不育的后代就产生了 (Frankel, 1956, 1962, 1971)。Edwardson 和 Corbeet (1961) 证实了 Frankel 的试验表述。嫁接转化细胞质雄性不育性的尝试也已经在甜菜 (Curtis, 1967) 和苜蓿 (Thompson and Axtell, 1978) 中取得了成功。

Kasahara 和他的同事在辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 上进行了大量的嫁接杂交试验。在 1967 年, 一名日本的“孟德尔主义者”Ohta, 他被允许接触并检查 Kasahara 的原始数据。他注意到一些异常可以归因于误差, 但他推断其他的不一致似乎可能是真的并且超出了孟德尔遗传学的理论。他和他的同事用 Kasahara 所用的材料和方法产生的变异体和 Kasahara 的相似。在他们的试验中, 两种红辣椒品种“Tochigisantaka” (直立、簇生的红果) 和“Kiuro” (下垂、非簇生的黄果) 被相互嫁接。接穗自交后代的第一代、第二代和第三代变异体发生的总概率是 0.84% (Ohta and Choung, 1975a)。Ohta 和 Choung 另外一组试验中 (1975b) 发现, 在砧木上人工接种蚕豆枯萎病的单链 RNA 病毒, 基因转移率由未被接种砧木的 2% 显著提高 to 被接种砧木的 16.5%。显然, 和嫁接有关的遗传改变因病毒的感染而增强了。应该提及的是, 不像 Kasahara 和 Ohta 特别注意果实的生长方向、位置和成熟果皮的颜色等性状, 因为他知道这些是已经有现成基因符号的孟德尔式性状; 并且它们被那些或者拒绝接受或者怀疑米丘林学派的孟德尔主义者理解得足够清楚。从试验一开始, 特别需要注意的就是排除试验中每一步可能的污染。他用纯合的试验材料, 即这些材料维持了 5 代的自交, 播种于无菌的土壤和箱子中。确定每一个品种的基因型是通过自交或和双亲的测交来核对意外污染的可能性。Ohta 和 Choung (1975a) 推论出大部分变种不是来自污染, 变种发生的概率因自发