

植物嫁接

—— 实践与理论

Zhiwu Jiajie — Shijian Yu Lilun

王幼群 卢善发 杨世杰 编著



中國農業大學出版社

ZHONGGUONONGYEDAXUE CHUBANSHE

植 物 嫁 接

——实践与理论

王幼群 卢善发 杨世杰 编著

中国农业大学出版社

内 容 简 介

本书概述了果树、蔬菜、花卉等经济作物的各种嫁接方法,以及近年来发展的茎尖嫁接、离体茎段嫁接、试管苗嫁接、愈伤组织嫁接、细胞嫁接和模式植物拟南芥嫁接技术;对嫁接体发育过程的细胞学、生理学与生物化学、接穗与砧木的相互作用机制及嫁接亲和性机制作了系统阐述。此外,总结了近年来运用嫁接系统在植物生命科学基础研究所取得的新成果。

本书适于生物学和农学类各专业师生、农业科学研究人员和园艺生产工作者的参考。

图书在版编目(CIP)数据

植物嫁接——实践与理论/王幼群,卢善发,杨世杰编著. —北京:中国农业大学出版社,2012.3

ISBN 978-7-5655-0501-0

I. ①植… II. ①王… ②卢… ③杨… III. ①植物-嫁接-研究
IV. ①S616

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2012)第 029438 号

书 名 植物嫁接——实践与理论

作 者 王幼群 卢善发 杨世杰 编著

策划编辑 孙 勇

封面设计 郑 川

出版发行 中国农业大学出版社

社 址 北京市海淀区圆明园西路2号

电 话 发行部 010-62818525,8625

编辑部 010-62732617,2618

网 址 <http://www.cau.edu.cn/caup>

经 销 新华书店

印 刷 涿州市星河印刷有限公司

版 次 2012年4月第1版 2012年4月第1次印刷

规 格 787×980 16开本 12印张 220千字

定 价 20.00元

责任编辑 韩元凤

责任校对 陈 莹 王晓凤

邮政编码 100193

读者服务部 010-62732336

出版部 010-62733440

E-mail cbsszs@cau.edu.cn

图书如有质量问题本社发行部负责调换

前 言

我国首创的植物嫁接技术在历史上积累了丰富的经验,在生产上起了重大作用。近年来,国内外运用嫁接技术在果树、蔬菜、花卉生产上又取得许多新经验、新成果,在理论研究方面也取得了许多新进展。但截至目前,我国尚缺乏对嫁接技术系统的经验总结和深入的理论研究。

本书是作者在多年来从事嫁接基本理论研究、系统了解和掌握国内外嫁接技术及其理论研究现状基础上编著而成的。本书在生产实践方面概述了果树、蔬菜、花卉等经济作物的各种嫁接方法 100 余种,以及近年来发展的茎尖嫁接、离体茎段嫁接、试管苗嫁接、愈伤组织嫁接、细胞嫁接和模式植物拟南芥嫁接技术;在基本理论研究方面对嫁接体发育过程的细胞学、生理学与生物化学、接穗与砧木的相互作用机制及嫁接亲和性机制作了系统阐述。此外,总结了近年来运用嫁接系统在植物生命科学基础研究中所取得的新成果。

本书图文并茂,适于生物学和农学类专业师生、农业科学研究人员和园艺生产工作者的参考。

本书由国家自然科学基金(项目批准号:30870140)和国家重点实验室专项基金资助。感谢杜中女士在文字录入方面提供的帮助。

编 者

2011 年 12 月

目 录

第 1 章 引论	(1)
1.1 嫁接的基本概念	(1)
1.2 嫁接在生产实践中的作用	(4)
1.3 嫁接的历史	(7)
第 2 章 植物嫁接的成功范例	(13)
2.1 果树	(13)
2.2 蔬菜	(22)
2.3 花卉	(27)
第 3 章 嫁接方法(上)	(34)
3.1 接穗和砧木的选取	(34)
3.2 枝接	(38)
3.3 芽接	(47)
3.4 根接	(53)
3.5 高接	(55)
第 4 章 嫁接方法(下)	(59)
4.1 蔬菜嫁接方法	(59)
4.2 仙人掌类植物嫁接	(69)
4.3 模式植物拟南芥的嫁接	(72)
4.4 茎尖嫁接	(73)
4.5 试管苗嫁接	(76)
4.6 器官、组织、细胞水平的嫁接新方法	(78)
第 5 章 嫁接体形成过程	(83)
5.1 嫁接体的组织学变化	(83)
5.2 嫁接体的细胞学变化	(95)
5.3 嫁接体的生理学变化	(101)
5.4 嫁接体的生物化学变化	(107)



第 6 章 接穗与砧木的相互作用·····	(118)
6.1 砧木对接穗的影响·····	(118)
6.2 接穗对砧木的影响·····	(127)
6.3 中间砧的作用·····	(129)
6.4 接穗与砧木相互作用的机制·····	(133)
第 7 章 嫁接亲和性与不亲和性·····	(146)
7.1 亲和性与不亲和性的基本概念·····	(146)
7.2 不亲和性的症状与类型·····	(148)
7.3 嫁接亲和性机理·····	(150)
7.4 嫁接亲和性的预测和克服嫁接不亲和的方法·····	(157)
第 8 章 嫁接在植物生命科学理论研究中的应用·····	(165)
8.1 利用嫁接系统论证胞间连丝的次生形成·····	(165)
8.2 利用嫁接体研究电偶联和电波传递·····	(169)
8.3 接穗与砧木间物质交流与运输机理·····	(176)
8.4 利用嫁接体研究植物体内长距离信号传递·····	(179)

第1章 引 论

1.1 嫁接的基本概念

嫁接(graft)是一项农业生产技术,已广泛应用于果树、蔬菜、花卉等许多生产领域。它可以提高作物的抗性,改良品质,增加产量,给农业生产带来巨大的经济效益。在植物生命科学研究中,嫁接作为一个独特的研究系统用于物质运输、信号传递、花期调节和细胞识别等重大理论问题。

1.1.1 什么是嫁接

嫁接是有效地将一株植物上的枝条或芽等器官嫁接到另一株带有根系的植物上,二者结合组成新的植株。这个枝或芽叫接穗(scion)。带有根系承受接穗的植株叫砧木(stock)(图 1-1)。嫁接后形成的植株称为嫁接体(grafting)或砧穗体(stion)。接穗和砧木相结合的部位为嫁接面(graft interface)或嫁接结合部(graft union)。在嫁接体中,接穗将来发育成地上部分,进行光合作用,直至开花结实;而砧木作为地下部分,其根系在土壤中吸收水分和养分。在成功的嫁接体中接穗和砧木形成一个彼此影响的统一的有机体。嫁接一般可用“/”表示,接穗放在“/”之前,砧木放在“/”之后,如苹果/山定子。也可用“+”表示,但它和用“/”相反,砧木放在“+”之前,接穗放在“+”之后,如山定子+苹果。

随着嫁接实践和理论研究的发展,除枝条和芽以外,几乎植物所有的部分,如叶、花序、子房、柱头、胚芽等均可进行嫁接。为了不同的植物生

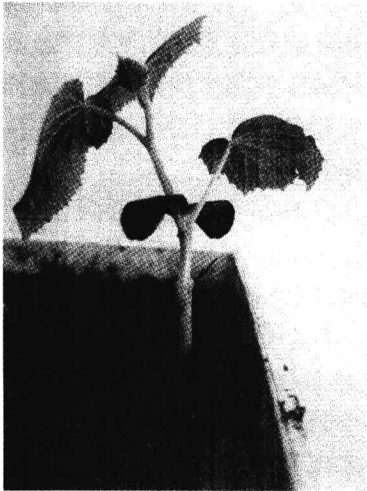


图 1-1 黄瓜/南瓜的嫁接
箭头处为嫁接面



命科学研究目的的需要,近代还发展出离体器官嫁接、愈伤组织嫁接、试管苗嫁接和细胞嫁接等方法。所以,确切地说,嫁接就是植物器官、组织或细胞间的结合。

根据接穗和砧木的来源,嫁接可分为自体嫁接、同种嫁接和异种嫁接。自体嫁接(*autograft*)的嫁接双方来自同种的同一植株;同种嫁接(*homograft*)的嫁接双方来自于同种植物的不同植株;异种嫁接(*heterograft*)指不同种植株间的嫁接。根据嫁接的结果嫁接分为亲和(*compatible*)嫁接和不亲和(*incompatible*)嫁接(Lindsay et al, 1974)。生产上应用的嫁接组合多是亲和的,亲和表现在嫁接后嫁接双方可以成活、正常生长直至开花结果。这些组合是人们在长期生产实践中精心选择的结果。但多数嫁接组合是不亲和性的,表现在嫁接后嫁接一方或双方的死亡,这种现象称为嫁接的不亲和性(*incompatibility*)。

1.1.2 嫁接不是无性杂交

达尔文在《动物和植物家养下的变异》一书中第一次提出了“嫁接杂交”的名词和概念。后来米丘林等根据他们自己的实践,进一步认为植物通过嫁接可以改变遗传性。现代遗传学的发展使人们明确了生物性状的遗传是由于遗传物质的传递和变化引起的。嫁接时,砧木与接穗之间一般没有发生遗传物质的交换,正因为如此,园艺生产上以嫁接作为无性繁殖的一种方法来保持优良品种的性状,实现良种化,大幅度提高产品的产量和质量。嫁接后在当代虽然可以获得一些新的生理特征,但并没有引起嫁接双方遗传物质的变化,所以不能遗传。果树矮化就是一个很好的例子,将苹果嫁接到矮化的砧木上,苹果接穗的生长受到抑制,形成了矮化、半矮化或极度矮化的苹果树。如将矮化砧引起矮化的苹果枝条再接到海棠上,还是长成一棵高大的苹果树。这说明苹果接穗的性细胞基因型嫁接后没有变化,后天获得的新性状是不能遗传的。所以嫁接就不能像有性杂交那样培育出“嫁接杂种”。

1825年法国花匠阿当把紫色金雀花(*Cytisus purpureus*)嫁接到黄色金链花(*Cytisus laburnum*)上,由于接穗死亡,在愈伤组织处产生了不定芽,长出了呈中间类型的阿当金雀花(*Cytisus adami*)。达尔文称阿当金雀花是真正的嫁接杂种,认为它是由于接穗和砧木的细胞核结合所造成。后来经仔细观察,阿当金雀花的表皮是接穗紫色金雀花的,表皮以下组织是砧木黄色金链花的。所以阿当金雀花不是一个嫁接杂种,而是一个周缘嵌合体。在阿当金雀花上,往往有回复到像其砧木或接穗的枝条长出来,它偶尔结的种子长成的后代植株,完全像其砧木黄色金链花。将表皮撕取后长出的不定芽形成的枝条为纯粹的紫色金雀花。1910年德国植物学家 Winkler 将番茄(*Lycopersicon esculentum*)嫁接到龙葵(*Solanum nigrum*)上,然后将接穗从愈合处切除,愈伤组织处发生不定芽。在不定芽长成的



植株中,绝大部分不是全像砧木,便是全像接穗,但也有一部分既有龙葵也有番茄的组织,Winkler 称这样的植株为“嫁接嵌合体”,并进一步认为嫁接有组织共生作用,但不能改变植物的遗传性。如果把嵌合体的种子种下去,长出来的植株又不是嵌合体了。

嫁接后接穗和砧木细胞的基因型虽然没有改变,但最近的研究表明,嫁接后某些基因的转录产物 mRNA 可以从嫁接体的一方转运至另一方,表达后引起相应性状的改变。Xoconostle-Cázare 等(1999)将黄瓜嫁接到笋瓜上,采集接穗中的筛管液分析其分子组成,发现砧木中的 *CmPPI6* mRNA 可以通过嫁接面转运至接穗。Kim 等(2001)研究了番茄鼠耳(Mouse ears, *Me*) 突变体。将正常叶形的茎上端作为接穗嫁接到 *Me* 突变体砧木上,在接穗上新生的叶发育成鼠耳表型。在接穗茎顶端可以检测到 *Me* 的转录产物,该实验证实在植物体内某些 mRNAs 可以进行长距离的运输到达靶器官,控制植物的形态发育。苏都莫日根实验室 2002 年发现了一个有趣的嫁接现象。他们将绿豆(*Vigna radiata* (L.) Wilczek) 的幼苗嫁接在甘薯(*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) 的茎上,维护其生长直至结实。将收获的绿豆种子连续几代播种于普通环境时,其后代中出现了明显的遗传变异。这些变异在未经嫁接的绿豆接穗品系中并不出现。对变异品系的细胞质和细胞核 DNA 的分析结果表明,在原绿豆和变异品系之间未发现细胞质 DNA 的差异,而细胞核 DNA 却发生了高频率的序列重组。研究中没有发现砧木与接穗间基因转移的迹象。他们推测远缘嫁接变异很有可能是嫁接生长逆境诱导的抗逆变异(Zhang et al, 2002)。

人们可以相信,随着分子生物学的飞速发展,将会在分子水平上更加深入地了解接穗和砧木间的亲和机理、接穗和砧木间相互作用的机理以及嫁接是否确实存在无性杂交。

1.1.3 接穗和砧木相互影响、相互作用,组成一个有机的整体

砧木和接穗的影响是相互的。砧木的根系代替了接穗的根系,它对接穗的矿质营养有很大影响。如嫁接在 M_9 上的苹果树叶片中铁、硼和钙的含量升高;而嫁接在 M_{26} 上的则降低。嫁接在三叶海棠上的苹果树往往患粗皮病,其叶片内含锰量较未发生粗皮病的苹果自根树叶片中含锰量高很多,说明砧木吸收的锰运往接穗是导致苹果粗皮病的主要原因。原来接穗不存在的物质也可由砧木运至接穗中。反过来接穗也能改变砧木的组分,从而影响到双方形态和生理的性状发生变化。如矮化砧可使接穗矮化,又如“初笑”苹果的接穗能把红色传递给砧木。为了说明嫁接植株既不同于接穗,又不同于砧木,美国加利福尼亚州柑橘试验站主任 Webber 创造了“砧穗体”(stion)一词。用这个词代表一个由砧木和接穗结合在一



起的嫁接植株。这个词是由 stock(砧木)和 scion(接穗)两个字的头尾拼接衍生而成。它说明一个嫁接植株不同于另一个嫁接植株,也不同于砧木本身或接穗本身。例如,国光苹果/山丁子嫁接体不同于国光苹果/沙果嫁接体,前者不耐盐碱,后者耐盐碱。笼统地说苹果嫁接苗不能反映嫁接植物的本质属性。

Hartmann 等(1975)认为在嫁接体中砧木和接穗各自保持其固有的特性,嫁接的本质就是愈伤,嫁接结合部实质上是一个愈合的伤口。其后的理论研究进展表明,嫁接过程包含着组织切伤引起的愈伤反应,但它是一个较愈伤反应更为复杂和深刻的生理过程。嫁接植株形成和发育过程中,有愈伤反应所没有的新蛋白质合成,各种酶的变化也有区别。嫁接和愈伤是本质上不同的生理过程。如将两块愈伤组织在组织培养条件下并靠培养,组织块没有切伤,同样能引起嫁接亲和或不亲和现象。因此,嫁接植株形成过程既不是接穗与砧木机械的结合,也不是无性杂交,而是接穗与砧木相互作用、相互影响的过程。在亲和反应前提下,形成一个既不同于接穗又不同于砧木的嫁接植株。嫁接作为改造植株的有力手段,见效快,收效好,有着广阔的应用前途。

1.2 嫁接在生产实践中的作用

1.2.1 作为无性繁殖的方法大量繁殖优良苗木

栽培植物,例如果树的各种品种,绝大多数是通过有性杂交的方法培育出来的。它们一般都是异花授粉植物,其种子包含着父母双方的遗传物质,遗传背景复杂。用这样的种子繁殖,后代会发生分离。无论营养生长习性、果实大小、性状、颜色、口味、产量和成熟期等都不能和母本一致,优良品种的性状不能保持。所以绝大多数果树不宜用种子繁殖,只能用无性繁殖,以保持原来品种的优良特性。虽然一些林木和花卉可用扦插、压条和分株等无性的方法繁殖,但多数果树用嫁接进行无性繁殖。嫁接时,砧木和接穗之间并没有发生遗传物质的交换,后代不会发生分离现象,能够保持品种的特性。例如猕猴桃为雌雄异株,种子繁殖不能保持品种优良性状,采用扦插繁殖时成活率太低,只能用嫁接法繁殖。有一些果树,如核桃、板栗等,原来用种子繁殖,是由于嫁接较为困难。随着对嫁接理论研究的深入和技术方法的改进,这些果树也正逐渐采用嫁接法进行繁殖,以实现良种化,大幅度提高产量和质量。

利用嫁接法进行繁殖,繁殖系数高,可以大量、迅速地增殖后代,对于快速推广名特优新品种有重要价值。无论芽接或枝接,在一株优良品种的植株上可采取大量的接穗。砧木的来源既可用人工栽植的苗木,又可充分利用野生植物资源。把



野生的果树作砧木,用多头高接的办法接上优良品种的枝条或芽,成活后长成一个新的嫁接植株,可以很快结果。如核桃楸上接核桃、黑枣接柿子、野板栗接板栗等,取得了明显的经济和社会效益。

1.2.2 控制、改变植物生长习性,满足生产需要

果树嫁接后,有的砧木促使植株生长高大,这种砧木称为乔化砧,如山桃和山杏是桃的乔化砧,海棠是苹果的乔化砧。有些砧木能使植株生长矮化,这种砧木叫矮化砧,如从国外引进的 M 系和 MM 系是苹果的矮化砧。

利用矮化砧和乔化砧可以控制和促进果树的生长。果树的生长势是确定果树在果园内的栽植距离及树冠类型的主要因素,也是确定果园结构及产量、果实品质、劳动效率的主要因素。在矮化果园内,果树为形成果实而利用的同化物较乔化果园内的果树约多 1 倍,而修剪和采收时的劳动效率则提高约 1.5 倍。而且果实品质较好,昂贵的机器需要较少,农药消耗降低,对环境污染较轻。所以,缩小树体,增加栽植密度正成为现代果树栽培的基本趋势之一。调节、控制果树树体大小最常用、最有效的方法是利用各种不同长势的砧木。

采用矮化砧,往往会受到抗寒性和对病虫害抗性差、固地性差以及砧木与接穗不亲和等因素的限制。为了部分地克服这些缺点,可用二重嫁接法,即在基础(根砧)上嫁接矮化中间砧木,在中间砧上嫁接栽培品种,通过这种方法能获得根系固地性强、抗性强的矮化果树。

1.2.3 提早结果,提前收益

无论果树和用材树,用种子繁殖时结果都比较晚。苹果要 6~10 年才结果,而嫁接树 4~6 年就可结果,采用矮化砧密植方法还能提前。板栗实生苗 10 年左右才能结果,而嫁接树 2~3 年即可结果。银杏树进行嫁接,有的当年就结果,3 年后能结很多果实。红松的天然生长株要 80 年左右才能结籽,在人工林中也要 30 年左右,如采取已结籽的母树枝条作接穗进行嫁接,则 5~6 年即可结籽。一般嫁接树要比实生苗提早结果时间 $1/3 \sim 1/2$,有的嫁接组合如配合其他措施可以当年开花和结果。用材林木通过嫁接还可促使生长加快,抵抗病虫害能力增强,提早成材。

为什么嫁接能提早开花结果呢?因为嫁接时所采用的接穗都采自成年树外围的结果枝或芽,它们已具有一定的发育年龄。当把它们嫁接到砧木上,接穗可继续原来的发育阶段,在适宜条件下,就能很快生长发育直至开花结果。若需培育用材林木,则可采用根颈处萌发枝条作接穗,它们处于发育年轻阶段,嫁接后营养生长占优势,能加快木材生长,推迟开花结实。



植物生长、开花和结果都受激素的调节。营养生长受生长素类物质控制,生殖生长受开花激素支配。不同发育年龄的接穗与砧木所含激素的种类与数量不同,它们相互影响,控制着接穗植株的生长发育。掌握嫁接体内在的生理生化规律,巧用嫁接法,可使嫁接体按照人们的需要提早结果,提前成材,达到促进生产的目的。

1.2.4 增强抗逆能力

栽培品种一般品质优良,但抗逆性和适应性差。如果把栽培品种嫁接到野生或半野生的砧木上,可使嫁接植株增强适应性和抗逆性。例如我国栽培的国光、元帅、红玉等苹果品种,冬季只能耐 $-25\sim-30^{\circ}\text{C}$ 的低温。山丁子抗寒性强,有的类型可抗 -50°C 低温,所以用山丁子作砧木嫁接苹果可减轻冻害。葡萄嫁接在山葡萄上也增强抗寒能力。梨嫁接在杜梨上可增强抗盐碱能力。

由于嫁接植物适应性和抗逆性增强,就能够扩大栽培范围。我国东北各地由于广泛采用抗寒高接技术,使苹果的栽培界限大大地向北推进。酸枣耐干旱、瘠薄,嫁接大枣后,增加了大枣适应瘠薄荒山的能力。毛白杨在内蒙古呼和浩特一带受冻害,嫁接到当地小叶杨上能安全越冬。

近年来,嫁接扩展到瓜菜类生产中。嫁接技术在防治黄瓜枯萎病上的应用就是明显一例。试验证明黑籽南瓜对枯萎病菌有免疫作用。用黑籽南瓜作砧木嫁接黄瓜不仅抗病力增强,而且增产,品质也有提高,增加了经济效益。

1.2.5 在育种工作中的应用

前面提到接穗与砧木不是机械结合,而是生理上相互作用,构成一个新的嫁接植株,当代可以产生新的性状。但一般说来,嫁接双方没有发生细胞融合和遗传物质的交流,因此通过嫁接获得杂种是困难的,然而嫁接仍是育种工作中一项辅助技术手段。

1. 嫁接在芽变选种中的作用

植物体的某一组织或细胞可在某种因素诱发下发生突变。当突变发生在芽分生组织中时,该芽萌发长成的枝条在性状上与原类型不同。人们就可以将发生变异的枝条或芽取下进行嫁接或扦插进行繁殖,通过这种方法可获得新品种。苹果中“红星”这个品种,就是“元帅”品种的芽变。无核蜜柑是从温州蜜柑芽变来的。有些菊花品种和一些观赏树木也是从芽变中选育来的。

2. 嫁接在有性杂交育种中的作用

远缘杂交往往是不亲和的。如果在远缘杂交前,将亲本互相嫁接,改变原来的生理状态,互相接近,而后进行有性杂交,容易获得成功。例如米丘林曾用梨和花



楸杂交没有成功。后来他先将普通花楸和黑果花楸进行有性杂交,再将杂种幼龄实生苗的芽嫁接到成年梨树的树冠上,经6年时间,接穗与砧木相互影响,生理上逐步接近。当高接的花楸开花时,去掉雄蕊,用梨的花粉进行授粉,就获得了花楸与梨的远缘杂种。

甘薯是短日照植物。北方地区的甘薯都不能自然开花。为了进行有性杂交育种,必须设法人工诱导开花。利用嫁接是一种好方法。用甘薯近缘植物月光花(*Calonyction aculeatum*)、大花牵牛花(*Pharbitis nil*)、蕹菜(*Ipomoea aquatica*)、圆叶茛苣(*Quamoclit coccinea*)作砧木嫁接甘薯。经过嫁接诱导可以使甘薯开花,为有性杂交育种提供了条件。

此外,嫁接在引种驯化、通过嵌合体培育花卉新品种方面也有肯定的作用。

1.2.6 挽救珍稀濒危植物和病危果树,以优换劣

绒毛皂荚(*Gleditschia vestita*)为国家三级重点保护植物。我国仅湖南省南岳广济寺附近残存2株,结果很少。为挽救此物种,九江市珍稀濒危植物种质资源库于1990年用2~3年生肥皂荚(*Gymnocladus chinensis*)作砧木,用芽接和枝接法进行同科异属嫁接获得了成功。

优良品种果树因病虫害或兽害使果树濒临死亡。客观上因土地资源少,不能更换园地。如将老树连根挖除,就地补栽,往往生长不良,树相不整齐,始果期晚。在这种情况下,可将濒临死亡的病老树从地面锯除,然后在主干基部实行枝接,是一种果树更新的好方法。

随着科学的发展新品种不断选育成功。果园需要改变原有果树品种的组成。由于果树寿命长,少则十几年,多则几十年才能更新。利用嫁接可以不必砍掉原有果树而达到以优换劣提高产量和质量的目的。如引进富士苹果,可高接在国光、金冠等品种上进行换种。

1.2.7 增加园艺植物的观赏价值

许多花卉植物通过嫁接的方法进行繁殖,以保持其优良品性。通过嫁接还可以获得分期开花、四季挂果、叶色各异的观赏植物,提高了植物的观赏价值。

1.3 嫁接的历史

嫁接是我国劳动人民在生产实践中首先创造的一项农业技术。最早可追溯到公元前1000年。2000多年前的《周礼》中有关于“木连理”的记载。所谓木连理就是自然接木。两株靠近的树由于并靠很紧,树皮擦伤后愈合在一起,形成连理



枝。土壤内的根也可生长在一起形成根连理。在自然接木启示下,人们将两株植物结合在一起,发展出了嫁接技术,因而最早出现的是靠接法。公元前1世纪西汉汜胜所著的《汜胜之书》提到“下瓠子十颗,既生,长二尺余,便总聚十茎一处,以布缠之五寸许,复用泥泥之,不过数日,缠处便合为一茎。留强者,余悉掐去,引蔓结子。子外之条亦掐去之,勿令蔓延。”这是我国有关草本植物嫁接的最早记载,是同种植物间的靠接法,目的是生产大瓠,果熟后作容器或水瓢。

北魏贾思勰的《齐民要术》是我国现存最早、最完整的一部大型农书,也是世界上第一部涉及多方面知识而被完整保存下来的农业巨著。《齐民要术》对嫁接方法和原理的阐述可以说是世界上最早、较完整而科学的文献记载。它对嫁接成活的主要因子,如亲和性、嫁接最佳时期、砧木与接穗的选择、接口温度和嫁接技术等都有详细记载。《齐民要术》记载嫁接植物9种(包括引《汜胜之书》瓠),其中8种是果木树,包括蔷薇科梨属3种,桑科1种,鼠李科、石榴科各1种,柿树科2种,还有葫芦科草本1种。《齐民要术》中称嫁接为“插”,在《插梨芽三十七》中讲述了梨树嫁接的方法及要领。如“插法:用棠、杜。棠,梨大而细理;杜次之;桑梨大恶;枣、石榴上插得者,为上梨也,虽治十,收得一二也。”其意为砧木最好用棠树(即褐梨 *Pyrus phaeocarpa*)或杜树(即棠梨 *Pyrus betulae folia*)。枣和石榴作砧木接的果实虽好,但成活率不高。用桑树作砧木最不好。关于接穗的选择,提到“折取美梨枝阴中者则实少”。这告诉人们要选取品质好、结实旺盛的阳面枝条作接穗,若用阴面枝条则结实少。对嫁接的方法与嫁接后管理也有较详细的描述。如“木还向木,皮还向皮”。其意为形成层需要对正才能成活。

唐宋时期嫁接技术一方面向更多种类的果木树发展,嫁接扩展到蔷薇科苹果属、木瓜属、梨属、山楂属、榲桲属、李属,葡萄科,柿树科,杨梅科,芸香科,胡桃科,鼠李科等,创造了一些优良品种。另一方面为满足达官贵人的需要,大规模栽植、嫁接名贵花木。所以唐宋以花卉的嫁接为特色。据不完全统计,该期嫁接花卉植物已达40余种,包括牡丹、芍药梅、蜡梅、黄蔷薇、野蔷薇、石榴、木樨、菊等,涉及毛茛科、蔷薇科、蜡梅科、石榴科、木樨科、菊科植物。唐代韩鄂《四时纂要》中说道:“插了,令与砧皮齐切,令宽急(紧)所得。宽即阳气不应,急即大力夹杀,全在细意酌度。”这里强调嫁接后捆绑要松紧适宜,要掌握分寸。该书还提到“其实(果实)内子相类者,林檎、梨向木瓜砧上;栗向栎砧上,皆活,盖是类也”。这是讲种子形态结构相似、亲缘关系较近的植物互相嫁接,亲和性较强,容易成活。

南宋初年,韩彦直《桔录》中记载了永嘉(今温州)果农,培植朱栾(*Citrus aurantium* Decumana)实生苗作为多种高级品种柑橘的砧木。同时代的温革在《分门琐碎录》中,记载柑、橘、橙都用枳树作砧。南宋末年《种艺必用》和元初《种艺必用补遗》收录了很多观赏花卉栽培和嫁接技术的内容,为了解我国嫁接的历史和



技术演变提供了依据。

元代特别重视丝绸生产,所以元代的嫁接技术以桑树为重点。13世纪农书《士农必用》总结了当时河南、陕西、山西、山东、河北等处嫁接桑树的技术知识。《士农必用》对嫁接者提出的嫁接技巧是“手之审密,封系之固,拥包之厚。”元代《王祯农书》中“农桑通诀集”记载了桑树的嫁接技术。人们运用嫁接苗提高桑叶的产量,从而满足了当时急剧发展的蚕丝生产的需要。文中还总结了6种嫁接方法:“夫接博,其法有六:一曰身接,二曰根接,三曰皮接,四曰枝接,五曰靛接,六曰搭接。”“身接”即现今的高接换头。“根接”指在距地5寸左右处嫁接。“皮接”即腹接,指在主干上嫁接,所接枝条须“皮”、“肉”相向插之。“枝接”如“皮接”之法,只是在枝条上嫁接。“靛接”即芽接。“搭接”即合接。书中还说明了嫁接的作用:“一经接博,二气交通,以恶为美,以彼易此,其利有不可胜言者”。这指出了接穗与砧木的相互作用,可使果树产生优良性状,提高品质。

明清以来,果树嫁接不断发展。明末徐光启在《农政全书》中提出了嫁接的三个要领:“第一,衬青;第二,就节;第三,对缝。”意思是说嫁接时一是要在树皮呈绿色即树木还在幼嫩的时候;二是要选有节部分;三是接穗和砧木结合部位要对好。从嫁接时间、接穗的选择和接穗砧木的吻合等多方面阐明了提高嫁接成活率的关键点。徐光启说:“依此三法,万不失一。”清初陈淏子在《花镜》“接换神奇法”中说:“凡木之必须接换,实有至理存焉。花小者可大,瓣单者可重,色红者可紫,实小者可巨,酸苦者可甜,臭恶者可馥,是人力可以回天,惟在接换之得其传耳”。这充分说明了嫁接的作用。明《群芳谱》、清《花镜》收录了多种花卉和果木的嫁接方法,内容较前代有不少发展。

根据周肇基的统计,我国古代的植物嫁接包括中国主要的果木树(31种)、10种木本花卉、2种草本花卉、14种经济林木和4种草本蔬果。按照植物科属来分,分属于25科39属。

在欧洲古代,Aristotle(公元前384至公元前322)、Theophrastus(公元前372至公元前287)、Cato(公元前234至公元前149)、Varro(公元前116至公元前27)等的著作中,都有关于嫁接的记载。文艺复兴时期(公元1350—1600)欧洲对嫁接的兴趣又一次抬头。当时从外地引进了大量植物种类,在欧洲各地花园栽培,并用嫁接法繁殖。16世纪的美国广泛应用劈接和枝接,虽然对形成层的本质尚了解不够,但已知道嫁接时必须把形成层对齐。1660年Lawson发表的《新园圃》(A New Orchard and Garden)中记载了当时流行的各种嫁接技术。1672年Sharrock的《植物繁殖和植物改良史》(History of the Propagation and Improvement of Vegetables),用图解说明了当时应用的嫁接技术。18世纪Hales在其对植物体内液汁循环的研究中,描述了3株树靠接。当中间一株树的根系切断,它仍能存活。



同时代的 Duhamel 研究了木本植物嫁接的愈合过程,当时认为嫁接结合部起着树液成分过滤的作用。1821 年 Thouin 的《嫁接专论》记载了 119 种嫁接的方法资料,并讨论了嫁接对生长习性改变的影响。1892 年起,德国的 Vöchting 继续 Duhamel 的早期工作,对嫁接现象做了深入研究。1891 年 Bailey 发表的《苗圃手册》描述了当时欧洲与美国普遍使用的嫁接方法,现代使用的嫁接方法与 Bailey 描述的无重要区别。Wright (1893)、Funk(1929)和 Craft(1934)详细研究了草本植物嫁接的发育过程。

随着生产的发展与科学技术的进步,国内外在嫁接的实践与理论诸方面不断取得进展。果树生产上,从 19 世纪前叶开始的果树矮化栽培逐步发展,各国培育出许多系列的矮化砧,取得了提高产量、提早采收、便于机械化管理、提高劳动效率的效果。在矮化栽培的基础上,缩小树体,最大限度地增加栽植密度已成为现代果树栽培的基本趋势之一。20 世纪前叶,为了克服土壤病害及其他不利条件的侵害,日本在瓜果类蔬菜生产中,逐步普遍地推广了嫁接技术。在西瓜、黄瓜、白兰瓜、茄子、番茄等作物上已普遍使用。目前我国在西瓜、黄瓜、茄子、番茄、苦瓜、冬瓜等蔬菜作物上也采用了嫁接栽培技术。蔬菜嫁接栽培大大扩展了嫁接技术的应用范围。

嫁接实践的丰富经验吸引了许多植物学家、植物生理学家和园艺学家们的关注。他们着重对嫁接亲和性机理和接穗与砧木相互关系两个基本理论问题展开了研究。不少论著相继问世。Hatton(1930)、Tukey 和 Brase(1933)、Argles(1937)、Katyl(1949)、Graves(1950)、Hilberbäumer(1953)相继发表论述,总结了当时实践中有关的理论问题。1949 年 Robert 发表的《嫁接的若干理论问题》(Theoretical aspects of graftage)总结了 479 篇参考文献,提供了丰富的资料。Rogers 和 Beakbane 于 1957 年发表《砧木与接穗的相互关系》(Stock and scion relations)对嫁接植株组成双方的作用,特别是根砧的作用机制等方面作了评述。我国学者石声汉 1963 年在《植物生理学通讯》上发表了“对嫁接的一些揣测性解释”,对嫁接的若干问题作了综合评论。

20 世纪 80 年代起,国外又兴起对嫁接基本理论问题的研究,对嫁接过程的生理学、生物化学和细胞学等诸方面进行了研究。对嫁接亲和性机理提出了不同的看法。美国的 Moore 为代表认为接穗与砧木间生理生化上的相互影响是嫁接亲和性与不亲和性的主要原因。英国的 Yeoman 为代表则认为嫁接是一个细胞识别系统。嫁接的亲和与不亲和是由于双方细胞的识别过程激发的一系列反应。但时至今日,对嫁接亲和性机理仍缺乏深入的了解。随着分子生物学的飞速发展,今天我们对细胞识别机理、植物体内的信号传递机制、生理和生化过程的知识越来越丰富,相信随着时间的推移,我们对嫁接亲和性机理的研究会逐步深入。



近年来,在植物科学研究方面,随着分子生物学的飞速发展,嫁接作为一个特异的研究系统和手段已广泛应用于植物物质运输、花期调节和信号的长距离传导机制等方面的研究,它为深入地了解植物生命科学规律已做出、并将继续做出重要的贡献。在园艺学与植物生物学工作者共同努力下,嫁接技术将随着生产实践与理论研究的不断发展而完善、成熟。嫁接技术将为人们创造出更多经济效益和社会效益。

参考文献

- [1]杨世杰,卢善发. 植物嫁接基础理论研究(上). 生物学通报,1995,30(9): 10-12.
- [2]杨世杰,卢善发. 植物嫁接基础理论研究(下). 生物学通报,1995,30(10):4-6.
- [3]杨世杰. 高等植物嫁接过程的组织学和细胞学研究. 植物学通报,1985,3(3):1-7.
- [4]石声汉. 对嫁接的一些推测性解释. 植物生理学通讯,1963,54(2):1-9.
- [5]罗正荣,胡春根,蔡礼鸿. 嫁接及其在植物繁殖和改良中的作用. 植物生理学通讯,1996,32(1):59-63.
- [6]林于,郑甬龙,黄坚钦. 中国古代的嫁接技艺. 浙江林学院学报,2006,23: 342-346.
- [7]周肇基. 中国嫁接技艺的起源和演进. 自然科学史研究,1994,13(3):264-272.
- [8]韩鄂(原著). 四时纂要校释(缪启愉校编). 北京:农业出版社,1981.
- [9]贾思勰(原著). 齐民要术校释(缪启愉校编). 2版. 北京:农业出版社,1998.
- [10]温革(原著). 分门琐碎录校注(化振红注). 巴蜀书社,2009.
- [11]王祯(原著). 农书译注(缪启愉,缪桂龙注). 齐鲁书社,2009.
- [12]徐光启(原著). 农政全书校注(石声汉校注). 上海:上海古籍出版社,1979.
- [13]陈淏子(原著). 花镜(伊钦恒注). 北京:农业出版社,1962.
- [14]Crafts A S. Phloem anatomy in two species of Nicotiana, with notes on the interspecific graft union. Bot Gaz, 1934, 95:592-608.
- [15]Funk R. Untersuchungen über heteroplastische Transplantationen bei Solanaceen und Catcaceen. Beitr Biol Pflanzen, 1929, 17:404-468.
- [16]Hartmann H T, Kestes D E. Plant Propagation: Principle and