

嫁接提高园艺作物耐热性的研究进展

何燕红, 齐文全, 张春玲, 王尼慧, 包满珠

(华中农业大学园艺林学学院, 园艺植物生物学教育部重点实验室/农业部华中都市农业重点实验室, 武汉 430070)

摘要: 嫁接作为一门悠久而新兴的无性繁殖技术, 广泛应用于园艺作物的繁殖、新品种选育以及品种改良等方面。重点介绍嫁接技术提高园艺作物耐热性的应用研究, 并综述了植物通过嫁接提高耐热性机理方面的最新进展。植株嫁接能显著提高根系活力, 提升接穗叶片的光合速率和酶活性, 调节体内不同部位内源激素含量, 并通过水平基因转移 (HGT) 和 RNA 长距离运输对基因表达进行可遗传修饰。同时还对研究中仍需解决的问题和嫁接技术发展前景进行讨论。大力开展嫁接提高园艺作物的耐热性, 并深入研究嫁接提高植物耐热性的机理, 对促进园艺作物的栽培与育种具有重要意义。

关键词: 嫁接; 耐热性; 根系活力; 光合作用; 酶活性; 植物激素; 水平基因转移; RNA 长距离运输
中图分类号: S604.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-352X (2018)06-1137-06

The research progress on improving the heat resistance of horticultural crops by grafting

HE Yanhong, QI Wenquan, ZHANG Chunling, WANG Nihui, BAO Manzhu

(Key Laboratory of Horticultural Plant Biology, Ministry of Education/Key Laboratory of Urban Agriculture in Central China, Ministry of Agriculture, College of Horticulture and Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070)

Abstract: As a long and emerging asexual reproduction technology, grafting has been widely used in propagation, new cultivar breeding and quality improvement of horticultural crops. This article focused on the application of grafting technology to improve the heat resistance of horticultural crops and reviewed the latest research progress on the mechanism of improving heat resistance by grafting. After grafting, the root activity, photosynthetic rate and enzyme activity of the leaves were enhanced obviously. The contents of endogenous hormones in different parts of the plant were changed significantly. Horizontal gene transfer (HGT) and RNA long distance transport were happened to modify gene expression. At the same time, the problems that still need to be solved and the development prospect of grafting technology were also discussed. Popularizing grafting technology and studying the mechanism of enhancing plant heat resistance by grafting will greatly promote the cultivation and breeding of horticultural crops.

Key words: grafting; heat resistance; root activity; photosynthesis; enzyme activity; endogenous hormone; horizontal gene transfer; RNA long distance transport

20 世纪以来, 随着全球工业化发展, 地球温室效应加剧, 气温不断攀升, 对园艺作物的生长发育和栽培管理极为不利。高温不仅会降低果蔬的产量与品质, 还会影响花卉的观赏品质, 特别是喜冷凉的园艺植物, 高温胁迫对其生长发育、花期和观赏性状都会带来不同程度的影响。高温影响植物外部形态, 不利于叶片和根系生长, 导致叶片枯萎且易发叶斑病、褐斑病, 以及植株早衰等。植物在长期高温下还会限制其生殖生长, 植物花期缩短, 致使

花期内能量积累不足, 花器官发育不完全, 花粉管的延伸降低, 中短花柱比例增加, 影响花粉发育和授粉受精, 导致大量落花落果, 或产生畸形果等现象^[1]。高温影响植物体内生理生化过程, 降低根系活性, 减缓植物的水分代谢和矿质吸收; 地上部分蒸腾作用加剧, 导致植物的蒸腾失水量大于其吸水量, 自由水和束缚水的比值降低, 严重破坏了水分平衡; 高温导致植物体内活性氧大量积累, 影响光合作用, 高温还会改变膜透性和膜脂过氧化,

收稿日期: 2018-03-08

基金项目: 国家自然科学基金 (31672181) 资助。

共同第一作者简介: 何燕红, 博士, 副教授。E-mail: hyh2010@mail.hzau.edu.cn;

齐文全, 硕士研究生。E-mail: 892414756@qq.com

产生一系列有害物质,不利于植物生长^[2-3]。但是人们长期实践发现,嫁接能够增强植物对生物胁迫和非生物胁迫的抗性,有效促进园艺植物生长发育,提高产品品质^[4]。

嫁接是具有两三千年历史的悠久而又新兴的育种技术,在园艺作物生产上发挥着重要作用,主要用于提高作物产量、降低疾病易感性和提升农业发展的可持续性。首先选取2种亲缘关系较近的植物,然后将一种植物嫁接到另一种植物的适当部位上,共同构成一个完整的新植株,其中接上去的部分称为接穗,承载接穗的部分称为砧木。嫁接嵌合体中砧木凭借强大的根系吸收地下水分和矿质营养并通过维管束源源不断的运输到地上部分供接穗发育,接穗又进行光合作用产生同化产物向地下部分运输供砧木生长。所以嫁接植株相比于自根苗具有很多优良特性,原因可能是受砧穗互作影响,植株嫁接后其生长发育和生理生化特性都有所改变^[5]。这种无性繁殖方式结合了砧木和接穗的优良性状,广泛应用于改善作物品质和提高生产力,诱发变异和繁殖。

嫁接技术受到重视,园艺作物通过嫁接提高其耐热性的研究也成为国内外关注的热点,大力开展嫁接提高园艺作物的耐热性,并深入研究嫁接提高植物耐热性的机理,对促进园艺作物的栽培与育种具有重要意义。

1 嫁接提高园艺作物耐热性的应用

植物嫁接技术主要有芽接、枝接和根接3种,园艺作物嫁接历史悠久,我国西汉时期《汜胜之书》就记载过人工瓠瓜 [*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl. var. *depressa* (Ser.) Hara]嫁接;北魏时期著名农学家贾思勰将梨 (*Pyrus* spp.) 嫁接到不同品种的砧木上,结出不同风味的果实;宋元时代,我国的花卉嫁接技术风靡一时。但是直到20世纪初蔬菜的现代商业化嫁接才逐渐兴起,最初目的是为了解决西瓜 (*Citrullus lanatus*) 设施栽培生长的连作障碍问题。20世纪80年代以前,我国嫁接技术发展非常缓慢,基本没有大规模使用的案例,直到80年代后,嫁接技术才获得了重生,在我国大范围应用起来。目前园艺作物中商业嫁接应用比较多的主要有柑橘 (*Citrus reticulata* Blanco.)、苹果 (*Malus pumila* Mill.)、芒果 (*Mangifera indica*)、葡萄 (*Vitis vinifera*)、桃 (*Amygdalus persica*)、核桃 (*Juglans regia*)、李子 (*Prunus salicina* Lindl.)、梨、柿 (*Diospyros kaki*)、杏 (*Armeniaca vulgaris* Lam.) 和木瓜 [*Chaenomeles*

sinensis (Thouin) Koehne] 等果树,西瓜、甜瓜 (*Cucumis melo*)、黄瓜 (*Cucumis sativus*)、南瓜 [*Cucurbita moschata* (Duch. ex Lam.) Duch.]、苦瓜 (*Momordica charantia*)、西葫芦 (*Cucurbita pepo*)、番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.)、茄子 (*Solanum melongena*) 和胡椒 (*Piper nigrum*) 等蔬菜以及月季 (*Rosa hybrida*)、菊花 [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.]、烟草 (*Nicotiana tabacum*) 和九重葛 (*Bougainvillea spectabilis*) 等观赏植物^[4-6]。

近年来随着全球气候变暖,高温胁迫严重制约园艺作物的生产,造成产量减少和品质降低。嫁接技术可以有效的提高园艺作物的耐热性^[7]。如将西瓜嫁接于葫芦 [*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.] 后,西瓜的耐热性显著提高,解决了西瓜夏季育苗的问题^[8]。以粘毛茄为砧木的嫁接番茄叶片中游离脯氨酸含量比番茄自根苗高1.67倍,以北农茄为砧木的嫁接番茄叶片中蛋白质含量增加48.24%,同时体内过氧化物酶 (POD) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性明显提升,番茄的抗热能力显著增强^[9]。高温胁迫下,辣椒 (*Capsicum annuum*) 嫁接苗相比于自根苗其体内蛋白质含量迅速上升,与耐热性相关的蛋白质脯氨酸积累量较大,对高温的忍耐力显著上升^[10]。高温胁迫下,菊花嫁接苗叶片中叶绿素含量、根系的活性、抗氧化酶的平均活性均显著高于扦插苗,表明菊花嫁接苗的耐热性显著高于扦插苗^[11]。砧木可以增强接穗对热胁迫的耐受性,面对不断变化的气候条件,嫁接为改善和扩大园艺作物种植提供了技术支持。

1.1 嫁接提高植物根系活力

根系活力是表征植物根系的量,是反映植物生长状况的重要指标,植物根系活力越高,地下部分活动越旺盛,就能源源不断地从土壤中吸收水分和矿质元素供应地上部分生长。高温处理下菊花嫁接苗的根系活力始终高于扦插苗,嫁接苗表现出更强的耐热性^[11]。董灵迪等^[12]发现高温下番茄嫁接苗根系活性均有所提高,吸收水分和养分的能力增强,植株生长旺盛,表现为“根深叶茂”。并且土壤微生物生物量高低能在一定程度上反映植株抗逆性强弱,其与植物根系的活跃程度有关,嫁接苗根系比扦插苗发达,所以土壤中微生物生物量碳、氮值较高,进而提升土壤酶活性,植株抗逆性增强^[13]。

嫁接不但有利于提高植物根系活力,增强根系对水分、营养的吸收同化,而且能有效改善同化产物在体内的运输和分配,促进植物生长,从而提高植物的抗逆能力。嫁接苗根系发育比自根苗好,其

根冠比大、根系活跃、吸收能力强,能有效提高对灌溉水的吸收效率^[6]。根系的导水力可以通过改变对芽的供水量来调节植物生长,但是对于砧木通过影响其活力调节植物生长的作用仍然存在争议。此外砧木能介导植株对营养元素的摄取、易位和同化,从而提高营养元素的使用效率。嫁接能提高甜瓜对氮素的吸收与利用,甜瓜嫁接后,植株的氮素累积量较自根苗增加 5.2%,氮素向果实的转移量比自根苗提高 20.9%^[14]。Mestre 等^[15]发现嫁接于 12 种李属砧木上的大顶油桃 (*Prunus persica* var. *nectarina*) 叶片中营养元素含量存在显著差异。虽然已知不同砧木对植物水分和养分的吸收效应不同,但是热胁迫对其根系活性、水分和养分吸收的影响机制知之甚少,需要今后做进一步研究。

1.2 嫁接提高植物光合作用

植物通过光合作用固定太阳能,产生同化产物,供植物生长发育,植物一系列生命活动的正常进行也都离不开光合作用,所以光合作用是植物赖以茁壮生长的基石。植物无论是处于自然条件还是胁迫条件下,通过嫁接都可以显著提升其光合能力,其内在原因可能是与嫁接使植株叶绿素含量、气孔导度和 RuBP 羧化酶活性等维持在较高水平有关。如选用“高根卫士”和“部野丁”2 个品种为砧木,甜椒“赤峰特选”为接穗,嫁接有利于促进甜椒幼苗叶片的气孔开放和气体交换速率,显著提高甜椒幼苗的光合速率,即使在胁迫环境中,嫁接苗也具有较强的光合能力,相比于扦插苗更能适应逆境^[16]。

嫁接还会影响植株 CO₂ 的补偿点和饱和点,有效减缓体内叶绿素降解,维持叶绿素含量以及电子传递量子效率的稳定,这是保持植株较强光合作用能力的基础,源源不断地为其生命活动提供所需能量^[17]。通过较稳定的光合作用不断产生有机物和大量中间产物,维持植物正常生命活动,保持生长势,提高植物耐热性。

1.3 嫁接提高植物酶活性

高温胁迫导致膜脂过氧化,期间不断产生对植物有毒有害的物质,嫁接苗通过体内积累大量的过氧化氢酶 (CAT)、超氧化物歧化酶 (SOD) 以及 POD 等保护酶,在一定范围内减少损伤,相应提高植物的耐热性,保护植物^[11]。范双喜和王绍辉^[9]发现高温胁迫下,番茄嫁接苗的抗氧化酶活性显著高于扦插苗,并且体内游离脯氨酸和可溶性蛋白质含量也维持在较高水平,大大降低体内活性氧的含量,这些蛋白是提高植物耐热性的基础。高温处理下嫁接辣椒叶片中 POD 活性增加,且增幅高达 52.60%;

嫁接番茄叶片中 POD 活性和 SOD 活性比自根苗叶片高 1.16~1.21 倍,这有助于植物减少损伤,增强对高温胁迫的适应性^[10]。同时在黄瓜、茄子、甜瓜以及菊花的大量研究中亦发现,逆境条件下嫁接植株一方面降低活性氧的产生速率,另一方面增强 SOD、POD 和 CAT 等抗氧化酶的活性,以及增加体内乙酰水杨酸 (ASA) 和谷胱甘肽 (GSH) 等抗氧化物质的含量,有效减缓活性氧在植物体内积累,提高嫁接幼苗的抗逆性^[18-20]。

1.4 嫁接对植物激素的影响

植物激素调节是砧木控制接穗生长的重要机制,这主要与嫁接后叶片中细胞分裂素 (CKs)、脱落酸 (ABA)、生长素 (IAA) 以及赤霉素 (GA) 含量变化有关。虽然植物激素调节是砧木控制接穗生长的重要机制,但嫁接引起接穗的生理变化是由于根激素输出导致还是砧木或接穗的局部变化引起的,这一过程仍然是不确定的^[21-22]。

嫁接可以延缓叶片衰老,从而提高生产力,这与 CKs 密切相关,植株嫁接后通过提高 CKs 从根系到芽的运输,改善植物光合作用促进生长。将早衰系棉花 (*Gossypium* spp.) 植株嫁接到晚衰系棉花上,与早衰系自体嫁接植株相比叶片 CKs 的含量有所提高,同时叶绿素和可溶性蛋白质含量均有所增加,光合速率提高 1.5~1.8 倍,延缓了叶片衰老^[23]。番茄嫁接后叶片中 CKs 和 K⁺ 浓度升高 (20%),表明嫁接提高植物芽内 CKs 的含量,以维持番茄在逆境条件下正常生长,从而有效延缓叶片衰老^[24]。

ABA 信号对嫁接植株生长和适应逆境有重要作用,高温胁迫下 ABA 可在细胞中大量累积,ABA 浓度升高可以促进气孔关闭,同时启动相关抗逆性基因表达来应对逆境^[25]。研究嫁接对西瓜植株不同部位内源激素含量的影响,发现在胁迫条件下,自根嫁接苗和砧木嫁接苗 ABA 含量在根系、砧木和接穗的茎中均大幅下降,在叶片中则显著增加。以上结果说明嫁接显著改变了体内不同部位 ABA 的含量,从而提高抗逆能力^[26]。研究盐胁迫下黄瓜嫁接苗和自根苗中叶片、根系及伤流液中 ABA、GA 和 IAA 的含量变化,实验表明随着胁迫时间的延长,自根植株体内 ABA 含量开始下降,然而嫁接植株体内 ABA 含量仍然保持上升,因此嫁接苗积累 ABA 更为迅速。此外黄瓜嫁接苗叶片、根系和伤流液中 ABA/GA 值和 IAA 含量在整个胁迫期间均显著高于黄瓜自根苗,而 GA 含量显著低于自根苗,嫁接植株生长良好,表明嫁接植株体内较高的 ABA、ABA/GA 值及 IAA 含量和较低的 GA 含量能

提高植株的抗逆性。并且嫁接苗能较快的感知胁迫,并通过信号转导快速启动一系列相关抗逆基因的表达来应答胁迫,提高植株对逆境的适应性^[27]。

2 嫁接提高园艺作物耐热性的机理

虽然从生理学的角度已经很好的解释了嫁接技术的益处,但是目前还没有建立起砧木-接穗相互作用并最终导致作物性状增强的分子机制的综合理论体系。砧木生物学中长距离信号分子传导机制的研究才刚刚起步,本综述从砧穗之间遗传物质水平基因转移和 RNA 长距离运输 2 个方面浅谈嫁接提高植物耐热性的机制^[28]。

2.1 信号物质

植物信号传导途径通过多种层次和多种机制相连接,逆境条件下 RNA 和蛋白均可作为信号分子影响嫁接植株的基因表达。Kehr^[29]在嫁接植株的韧皮部中已经鉴定到许多 RNA,其中 miRNA 对几种关键矿物营养元素 K、S、Cu 的系统调节起重要作用。Li 等^[30]在芸苔属嫁接植物的可遗传嵌合体中也发现了特定 miRNA 表达的变化,植物幼年到成年过渡是由 miR156 表达的显著下降引起的,植物通过嫁接能有效减少其幼年期,体现了 miRNA 在嫁接中的初级效应。Bhogale 等^[31]最近研究发现通过嫁接传递的 miR156 还能调节马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 结瘤。siRNA 是植物中可移动的沉默信号,能够诱导相关基因沉默调节嫁接植株的基因表达, Molnar 等^[32]发现拟南芥 (*Arabidopsis*

thaliana) 嫁接植株中特定 siRNA 能穿过嫁接结合部位移动,对基因表达进行表观遗传修饰。此外在拟南芥嫁接实验中,证明 FT 蛋白可以通过长距离运输,从砧木转运到接穗中促进开花,这对研究嫁接育种的机理具有非常重要的意义^[33-35]。

2.2 运输途径

物质在植物体内运输可分为 2 种途径,分别为通过胞间连丝转运的短距离运输和通过维管束转运的长距离运输,它们相互联通共同构成一个完整的运输通道,其中胞间连丝转运又是长距离运输的基础和前提^[36]。

最近对胞间连丝的研究有重大发现,这一植物所特有的结构不仅仅运输低分子生长调节剂和营养物质,还能选择性的通过一些大分子物质,比如对植物生长发育起着关键作用的特殊的蛋白质(转录因子)、RNA (mRNA 和小 RNA) 和 DNA (质体 DNA),这对嫁接影响遗传信息交流的研究具有重要意义^[37-38]。某些信号物质还可以通过维管束从砧木运输到接穗,在植物生长发育过程中随糖类物质一起通过维管束运输的蛋白质和 RNA 具有重要的调节作用^[40]。在南瓜和羽扇豆的韧皮部中发现了 miRNA 和 siRNA,同时实验证明这些小 RNA 具有移动信号分子的特性^[41]。韧皮部是植物体内物质运输的主要通道,其汁液中含有大量的 RNA、蛋白质等内源大分子物质,只有少量可作为信号分子进行长距离运输,表 1 列出部分目前已在植物体内鉴定到的进行系统运输的内源信号分子^[32,34,41-46]。

表 1 植物体内可系统运输的遗传信号物质
Table 1 Genetic signal substances that can be systematically transported in plants

蛋白质 Proteins	RNA	植物种类 Plant species	参考文献 References
FLOWERING LOCUS T(FT)		<i>Arabidopsis thaliana</i>	[34]
		<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	[41]
SICyp1	PBKN1 mRNA	<i>Pyrus spp</i>	[42]
PbMPB2C	St BEL5 mRNA	<i>Solanum tuberosum</i> L.	[43]
	AtTCTP2 mRNA	<i>Arabidopsis thaliana</i>	[44]
	siRNAs, miRNAs	<i>Cucurbita maxima</i>	[45]
	miR156, miR172	<i>Solanum tuberosum</i> L.	[32]
	miR399	<i>Arabidopsis thaliana, Nicotiana tabacum</i> L.	[15]

此外水平基因转移 (HGT) 被认为是真核生物基因组进化的重要力量,植物既是 HGT 的供体也是受体,其遗传信息的交流对象包括所有的原核生物和真核生物。通过将基因库扩展到物种边界之外,HGT 可以对基因和表型进行修饰,从而大大提高物种适应性。越来越多的证据表明,HGT 在密切关联或至少偶尔发生细胞与细胞间接触(例如在共生或寄生关系中)的生物之间普遍发生^[46]。虽然长期以

来,HGT 仅仅常见于原核生物中,但是随着目前基因组学研究的快速发展,涉及真核生物的 HGT 现象正在被不断的揭示,之前人们大大低估了 HGT 对真核生物基因组进化的贡献,植物细胞的细胞核、线粒体和质体 3 个遗传区室都可以进行 HGT。2 种转基因烟草株系的嫁接实验证实嫁接能引起叶绿体以及核基因组遗传信息在接穗和砧木间的双向交流,但是这种现象仅仅出现在嫁接结合处附近组织中,

并且目前对于这些基因转移的机制尚不清楚, 今后还需对在某些嫁接情况下 DNA 的大片段或整个质体基因组穿过嫁接结合部位做更深入的研究^[5,46-48]。

2.3 作用机制

植物会通过 DNA 甲基化和组蛋白修饰等调控途径影响相关抗逆基因表达来应对不利环境, 近年来学者研究认为嫁接很可能作为一种逆境诱导自身进行调控以应对胁迫, 从而产生变异表型^[49-51]。维管束中有大量可进行长距离运输的 RNA, 其中 mRNA 通过韧皮部长距离运输到嫁接嵌合体其他部位翻译, 影响基因表达; 此外还有一些非编码小 RNA, miRNA 和 siRNA 能够通过 RNAi 途径对基因表达进行表观遗传修饰。小 RNA 的作用机制主要是通过降解内源的同源 mRNA 进而沉默相应基因的表达, 还可以介导 DNA 甲基化促使特异基因沉默, 进而影响植物的育性、叶片形态以及植物对不同胁迫的反应等, 此外植物中异染色质沉默也与 DNA 的高甲基化和组蛋白 H₃ 的特异性共价修饰有关^[49,52-53]。Stief 等^[54]发现高温胁迫下拟南芥中 miR156 能抑制 *SPL* (*SQUAMOSA promoter binding like*) 基因表达, 增强和延长热应激记忆, miR156 的高表达还可以促进热应激反应基因的持续表达, 提高植株耐热性, 这可能是植物维持在胁迫条件下获得的热稳定性的原因。目前对于嫁接提高植物耐热性遗传机理的研究较少, 还需今后做更深入的研究。

表观遗传有别于孟德尔经典遗传, 虽然研究起步较晚, 但是发展极为迅速, 嫁接育种产生的遗传变异机制主要就是表观遗传, 作为研究嫁接机理的重要方法, 在揭示嫁接提高植株耐热性方面具有非常重要的作用。随着科学研究地不断深入, 人们更进一步的认识了嫁接变异的产生、维持及遗传机制, 嫁接技术作为一种特殊的育种方法, 在育种领域将发挥更大的作用。

3 展望

嫁接作为一种特殊的育种技术, 不但可以快速繁殖后代, 还可以提高园艺作物的品质和产量, 这一特性被广泛应用到园艺作物生产中。然而这种进展在很大程度上是源于农民, 园丁和植物学家的生产实践。在刚刚过去的 20 年才有科学家研究了 R×S (砧木×接穗) 以及 R×S×E (砧木×接穗×环境) 之间相互作用的生理和分子机制, 不仅揭示了嫁接的原理, 而且还开发了作物改良的新工具。

对嫁接提高植物耐热性的潜在生理机制的研究很有限, 目前仍有许多问题亟待解决, 如: 砧木与

接穗嫁接后, 为什么嫁接嵌合体的耐热性增强? 其主导因素是什么? 此外, 嫁接后重要的遗传物质—核 DNA 转移的机制是什么? 为什么有些 RNA 可进行长距离运输? RNA 长距离运输的机制是什么? 遗传物质表达受到哪些因素影响等? 目前国内外学者聚焦于 RNA 长距离运输的机制研究上, 如果发现了 RNA 长距离运输机制, 则用来定向改良不同园艺作物品种的性状提高育种效率; 此外通过转基因砧木嫁接育种, 将目的基因转入砧木, 使其转录的 mRNA 通过韧皮部运输到接穗上翻译表达, 既改良了园艺作物品种性状, 又免去人们对转基因食品的担忧。在全球气候变暖的大背景下, 已经发现诸如 ONSEN 转座子插入和植物体内特有的 TAS 基因表达能有效提高植物耐热性^[55], 但这些机制能否通过嫁接传递或诱导还是有待进一步深入的研究。

参考文献:

- [1] BITA C E, GERATS T. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops[J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 273.
- [2] PENELLA C, NEBAUER S G, QUIÑONES A, et al. Some rootstocks improve pepper tolerance to mild salinity through ionic regulation[J]. *Plant Sci*, 2015, 230: 12-22.
- [3] KOEVOETS I T, VENEMA J H, ELZENGA J T M, et al. Roots withstanding their environment: exploiting root system architecture responses to abiotic stress to improve crop tolerance[J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1335.
- [4] LEE J M, KUBOTA C, TSAO S J, et al. Current status of vegetable grafting: Diffusion, grafting techniques, automation[J]. *Sci Hortic-Amsterdam*, 2010, 127(2): 93-105.
- [5] WARSCHEFSKY E J, KLEIN L L, FRANK M H, et al. Rootstocks: diversity, domestication, and impacts on shoot phenotypes[J]. *Trends Plant Sci*, 2016, 21(5): 418-437.
- [6] NAWAZ M A, IMTIAZ M, KONG Q S, et al. Grafting: A technique to modify ion accumulation in horticultural crops[J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1457.
- [7] KUMAR P, ROUPHAEL Y, CARDARELLI M, et al. Vegetable grafting as a tool to improve drought resistance and water use efficiency[J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1130.
- [8] 刘成静, 王崇启, 焦自高, 等. 高温胁迫下西瓜嫁接苗耐热性和保护酶活性的研究[J]. *长江蔬菜*, 2009(4): 50-53.
- [9] 范双喜, 王绍辉. 高温逆境下嫁接番茄耐热特性研究[J]. *农业工程学报*, 2005(增刊 2): 60-63.
- [10] 王水霞, 崔世茂, 付崇毅, 等. 高温逆境下嫁接辣椒耐热性的研究[J]. *华北农学报*, 2012, 27(1): 155-158.
- [11] 王希, 张艳梅, 王彩云. 嫁接对菊花夏季生理特性及开花的影响[J]. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 2013, 31(6): 13-18.
- [12] 董灵迪, 石琳琪, 郭敬华. 高温逆境下嫁接番茄生长发育及耐热性研究[J]. *河北农业大学学报*, 2010, 33(1): 27-29.
- [13] 段曦, 毕焕改, 魏佑营, 等. 嫁接对辣椒根际土壤环境的影响及其与抗病性和产量的关系[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(11): 3539-3547.
- [14] 薛亮, 马忠明, 杜少平. 嫁接与施肥对甜瓜产量和氮素吸收、利用的影响[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(6): 1909-1916.
- [15] MESTRE L, REIG G, BETRÁN J A, et al. Influence of peach-almond hybrids and plum-based rootstocks on mineral nutrition and yield characteristics of 'Big Top'

- nectarine in replant and heavy-calcareous soil conditions[J]. *Sci Hortic-Amsterdam*, 2015,192:475-481.
- [16] 郑楠,王美玲,王洪涛,等. 嫁接对低温弱光下甜椒幼苗光合作用的影响[J]. *应用生态学报*,2009,20(3):591-596.
- [17] SAN BAUTISTA A, CALATAYUD A, NEBAUER S G, et al. Effects of simple and double grafting melon plants on mineral absorption, photosynthesis, biomass and yield[J]. *Sci Hortic-Amsterdam*, 2011,130(3): 575-580.
- [18] LIU S S, LI H, LV X, et al. Grafting cucumber onto luffa improves drought tolerance by increasing ABA biosynthesis and sensitivity[J]. *Sci Rep-UK*, 2016, 6: 20212.
- [19] ZHANG J, CHEN S M, LIU R X, et al. Chrysanthemum cutting productivity and rooting ability are improved by grafting[J]. *The Scientific World J*,2013:286328.
- [20] DASGAN H Y, BALACHEVA E, YETIŞİR H, et al. The effectiveness of grafting to improve salt tolerance of sensitive melon when the tolerant melon is use as rootstock[J]. *Procedia Environ Sci*, 2015, 29: 268.
- [21] MARTÍNEZ-ANDÚJAR C, RUIZ-LOZANO J M, DODD I C, et al. Hormonal and nutritional features in contrasting rootstock-mediated tomato growth under low-phosphorus nutrition[J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 533.
- [22] LORDAN J, FAZIO G, FRANCESCATTI P, et al. Effects of apple (*Malus × domestica*) rootstocks on scion performance and hormone concentration[J]. *Sci Hortic-Amsterdam*, 2017, 225: 96-105.
- [23] DONG H, NIU Y, LI W, et al. Effects of cotton rootstock on endogenous cytokinins and abscisic acid in xylem sap and leaves in relation to leaf senescence[J]. *J Exp Bot*, 2008, 59(6): 1295-1304.
- [24] ALBACETE A, CANTERO-NAVARRO E, BALIBREA M E, et al. Hormonal and metabolic regulation of tomato fruit sink activity and yield under salinity[J]. *J Exp Bot*, 2014, 65(20): 6081-6095.
- [25] LI Z, YU J J, PENG Y, et al. Metabolic pathways regulated by abscisic acid, salicylic acid and γ -aminobutyric acid in association with improved drought tolerance in creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera*)[J]. *Physiol Plantarum*, 2017, 159(1): 42-58.
- [26] 阳燕娟, 郭世荣, 于文进. 嫁接对盐胁迫下西瓜幼苗体内离子和内源激素含量与分布的影响[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(3): 500-507.
- [27] 吴雪霞, 查丁石, 朱宗文, 等. 嫁接提高植物耐盐性研究进展[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(2): 75-78.
- [28] VAILLANT I, PASZKOWSKI J. Role of histone and DNA methylation in gene regulation[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10(5): 528-533.
- [29] KEHR J. Systemic regulation of mineral homeostasis by micro RNAs[J]. *Front Plant Sci*,2013,4:145.
- [30] LI J X, WANG Y, ZHANG L L, 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.
- [31] BHOGALE S, MAHAJAN A S, 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.
- [32] MOLNAR A, MELNYK C W, 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.
- [33] ZEEVAART J A. Leaf-produced floral signals[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11(5): 541-547.
- [34] JIN S, JUNG H S, CHUNG K S, et al. FLOWERING LOCUS T has higher protein mobility than TWIN SISTER OF FT[J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(20): 6109-6117.
- [35] NOTAGUCHI M, ABE M, KIMURA T, et al. Long-distance, graft-transmissible action of *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS T protein to promote flowering[J]. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49(11): 1645-1658.
- [36] 王燕, 谢辉, 陈利萍. 植物嫁接诱导的遗传变异机理的研究进展[J]. *遗传*, 2011, 33(6): 585-590.
- [37] KIM I, PAI H S. Mobile macromolecules in plant development[J]. *J Plant Biol*, 2009, 52(3): 186-192.
- [38] STEGEMANN S, BOCK R. Experimental reconstruction of functional gene transfer from the tobacco plastid genome to the nucleus[J]. *Plant Cell*, 2006, 18(11): 2869-2878.
- [39] CHEN Z, ZHAO J T, HU F C, et al. Transcriptome changes between compatible and incompatible graft combination of *Litchi chinensis* by digital gene expression profile[J]. *Sci Rep-UK*, 2017, 7(1): 3954.
- [40] BORGES F, MARTIENSSEN R A. The expanding world of small RNAs in plants[J]. *Nat Rev Mol Cell Bio*, 2015, 16(12): 727-741.
- [41] SPIEGELMAN Z, HAM B K, ZHANG Z L, et al. A tomato phloem-mobile protein regulates the shoot-to-root ratio by mediating the auxin response in distant organs[J]. *Plant J*, 2015, 83(5): 853-863.
- [42] DUAN X W, ZHANG W N, HUANG J, et al. *KNOTTED1* mRNA undergoes long-distance transport and interacts with movement protein binding protein 2C in pear (*Pyrus betulaefolia*)[J]. *Plant Cell Tiss Org (PCTOC)*, 2015, 121(1): 109-119.
- [43] CHO S K, SHARMA P, BUTLER N M, et al. Polypyrimidine tract-binding proteins of potato mediate tuberization through an interaction with StBEL5RNA[J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(21): 6835-6847.
- [44] TOSCANO-MORALES R, XOCONOSTLE-CÁZARES B, MARTÍNEZ-NAVARRO A C, et al. Long distance movement of an Arabidopsis Translationally Controlled Tumor Protein (*AtTCTP₂*) mRNA and protein in tobacco[J]. *Front Plant Sci*, 2014,5.
- [45] YOO B C. A systemic small RNA signaling system in plants[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(8): 1979-2000.
- [46] BOCK R. The give-and-take of DNA: horizontal gene transfer in plants[J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(1): 11-22.
- [47] WANG J, JIANG L B, WU R L. Plant grafting: how genetic exchange promotes vascular reconnection[J]. *New Phytol*, 2017, 214(1): 56-65.
- [48] 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.
- [49] BOYKO A, KOVALCHUK I. Epigenetic control of plant stress response[J]. *Environ Mol Mutagen*, 2008, 49(1): 61-72.
- [50] CHINNUSAMY V, ZHU J K. Epigenetic regulation of stress responses in plants[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12(2): 133-139.
- [51] LIU Y S, WANG Q L, LI B Y. New insights into plant graft hybridization[J]. *Heredity*, 2010, 104(1): 1-2.
- [52] PAGLIARANI C, VITALI M, FERRERO M, et al. The accumulation of miRNAs differentially modulated by drought stress is affected by grafting in grapevine[J]. *Plant Physiol*, 2017, 173(4): 2180-2195.
- [53] MARTIN A, ADAM H, DIAZ-MENDOZA M, et al. Graft-transmissible induction of potato tuberization by the microRNA miR172[J]. *Development*, 2009, 136(17): 2873-2881.
- [54] STIEF A, ALTMANN S, HOFFMANN K, et al. Arabidopsis mir156 regulates tolerance to recurring environmental stress through SPL transcription factors[J]. *Plant Cell*, 2014, 26(4): 1792-1807.
- [55] LIU Q, YAN S J, YANG T F, et al. Small RNAs in regulating temperature stress response in plants[J]. *J Integr Plant Biol*, 2017, 59(11): 774-791.