

嫁接诱导对黄瓜部分农艺性状的影响

徐冲¹ Kezia BLACK¹ 盖新双¹ 尹帅¹ 王丹丹¹

陈明远² 陈怀勳² 任华中^{1*}

(1. 中国农业大学 农学与生物技术学院/设施蔬菜生长发育调控北京市重点实验室,北京 100193;

2. 北京市昌平农业技术推广中心,北京 102200)

摘要 为探究黄瓜中是否存在嫁接诱导农艺性状变异现象,通过选用主要农艺性状存在明显差异的多份黄瓜高代自交系进行相互砧穗嫁接,对不同嫁接处理接穗 G₁ 代的主要农艺性状进行了对比分析。结果表明,嫁接处理 2024/3297 与自根嫁接处理 2024/2024 相比,接穗 G₁ 代雌花数量、雌花节位、F 基因表达量显著减少;对接穗 G₁ 代果实长度进行对比分析,发现砧穗嫁接与对应自根嫁接处理相比果实长度发生变化。然而,对接穗 G₁ 代果实横径和果皮颜色进行对比分析,砧穗嫁接与自根嫁接处理之间不存在显著差异。黄瓜中存在嫁接诱导接穗后代部分农艺性状出现变化的现象。

关键词 黄瓜;嫁接诱导;农艺性状

中图分类号 S 642.2

文章编号 1007-4333(2016)02-0058-07

文献标志码 A

Graft-induced effects on some agronomic traits of cucumber

XU Chong¹, Kezia BLACK^{1,2}, GAI Xin-shuang¹, YIN Shuai¹, WANG Dan-dan¹,

CHEN Ming-yuan², CHEN Huai-meng², REN Hua-zhong^{1*}

(1. College of Agronomy and Bio-technology/Beijing Key Laboratory of Growth and Development Regulation for

Protected Vegetable Crops, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. Changping Agricultural Technology Service Center, Beijing 102200, China)

Abstract To explore whether there were graft-induced effects on genetic variation of agronomic traits, a series of reciprocal grafting treatments were set up among cucumber high-generation inbred lines having different agronomic traits. Comparative analyses on main agronomic traits were conducted between G₁ of different grafting treatments. The results indicated that: Compared with self-rooted grafting treatment 2024/2024, G₁ of grafting treatment 2024/3297 had significant reductions in female-flower number, female-flower node and F gene expression. Changes were detected between grafting treatments and self-rooted treatments when making comparative analyses of fruit length. However, there was no significant difference of fruit diameter and fruit color observed. Our results suggested that graft-induced effects could lead to changes of some agronomic traits of cucumber.

Keywords cucumber; graft-induced effects; agronomic traits

嫁接被广泛地应用于良种的保存和快速繁育,在提高植物的产量、抗逆性、改变植物的开花结果习性 & 改良果实的品质等方面也具有重要的应用价值^[1]。理论上讲,嫁接是一种无性繁殖的方式,不会引起后代的遗传性状的变化,然而一些研究发现,嫁

接可以诱导植物后代产生遗传性状的变化。

Frankel^[2-3]发现嫁接可以诱导细胞质雄性不育进行“传递”。通过将细胞质雄性不育的矮牵牛作为砧木,育性正常的矮牵牛作为接穗进行嫁接,而在嫁接后代 G₁ 中发现了不育的矮牵牛。之后又有相关

收稿日期: 2015-03-19

基金项目: 国家科技支撑计划课题(2013BAD20B01)

第一作者: 徐冲,硕士研究生, E-mail: znxuchong@126.com

通讯作者: 任华中,教授,主要从事黄瓜育种及分子生物学研究, E-mail: renhuazhong@cau.edu.cn

研究人员发现在其它物种上同样存在嫁接诱导后代出现雄性不育的现象^[4-6]。Taller 等^[7]通过对不同品种的辣椒进行嫁接发现,嫁接后代的果实形状、果实着生方式、辣椒素含量、果皮颜色以及株型等均出现了可遗传变异。Zhang 等^[8]对绿豆和甘薯进行嫁接,从后代中得到了变异的绿豆品种。Chen 等^[9]以马铃薯和茄子为材料进行嫁接,发现了嫁接复合体存在遗传变异,认为嫁接可以作为一种潜在的育种方法。Kudo 等^[10]研究发现嫁接可以导致砧木的 RNA 转移并导致接穗叶的形态发生改变。王燕^[11]利用榨菜和紫甘蓝的嫁接嵌合体为研究材料,也发现后代出现了相对于亲本性状的变异。Zhou 等^[12]对 2 个存在差异的李树品种进行嫁接,研究发现嫁接后代出现了不同于对照组的变异性状。赵智勇^[13]以绿豆和凤仙花为材料进行嫁接,通过对接穗进行 ISSR 带型检测,发现接穗绿豆在 DNA 水平发生了变异。Tzarfaty 等^[14]以不同的柑橘品种设置砧穗组合,检测砧穗之间 microRNA 的交流,发现 microRNA 的表达在嫁接诱导效应中发挥重要,为嫁接诱导遗传变异提供了新的研究方向。

黄瓜性别决定基因研究较早,早期的遗传学试验表明,黄瓜中存在 3 个主效性别决定位点: F/f 、 M/m 、 A/a ^[15-16]。现已形成比较完整的体系,黄瓜的性别表型主要受 F 、 M 基因影响。 F 基因即 $Cs-ACS1G$,被认为是由 ACC 合酶基因 $CsACS1$ 新产生拷贝的上游序列与另外一个基因 $BCAT$ 的部分区域重组而成^[17]。 F 基因主要控制雌性表达,加速植株的性转变过程,即加强雌性,改变雌雄性别表达

模式使雌花向低节位发育,促进雌性较早发育^[18]。

由于存在嫁接诱导的遗传变异的现象,有学者认为,嫁接可以作为一种特殊的育种方法,从而获得常规育种途径所不能获得的新品种,且具有操作简单、节省时间、便于应用的特点^[19]。截至目前,关于黄瓜中是否存在嫁接诱导现象尚未见报道。本研究通过选用主要农艺性状存在明显差异的多份黄瓜高代自交系进行相互砧穗嫁接,分析了其接穗后代遗传性状的变化,探讨黄瓜中是否存在嫁接诱导现象,旨在为利用嫁接丰富黄瓜育种方法提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料与嫁接

选用 2024、3297、3225、3229、3226 和 3461 共 6 份黄瓜高代自交系为试验材料,不同材料生长习性 & 果实特征见表 1。试验材料由中国农业大学设施蔬菜生长发育调控北京市重点实验室提供。

根据供试材料间生长习性 & 果实特征的差异,将 6 份材料分为 3 组进行嫁接,每组内的 2 份材料(A、B)间设自根嫁接和互作砧穗嫁接共 4 个处理,如 GA/A、GB/B、GA/B 和 GB/A(前为接穗,后为砧木)。嫁接后获得的幼苗于 2013 年春季种植于北京金六环农业园塑料日光温室内,常规栽培,自交授粉并收获种子。2013 年秋季将各嫁接处理收获的种子继续播种于日光温室,为 G_1 代。每个嫁接处理种植 20 株,重复 3 次,随机区组排列,每嫁接处理选取 5 株用于调查相关性状。

表 1 研究中供试材料主要农艺性状的对比

Table 1 Comparison of some agronomic traits among different materials

| 组别 Group | 品种 Cultivar | 果实长度/cm Fruit length | 果实横径/mm Fruit diameter | 雌花数量/个 Female flower number | 果皮颜色 Fruit color |
|-------------|----------------|-------------------------|---------------------------|--------------------------------|---------------------|
| 1 | 2024 | 15.9 | — | 23.82 | — |
| | 3297 | 18.9 | — | 1.28 | — |
| 2 | 3425 | 30.5 | 28.1 | — | 绿色 |
| | 3229 | 11.0 | 18.1 | — | 黄色 |
| 3 | 3226 | 14.2 | 43.9 | — | 花色 |
| | 3461 | 23.7 | 22.8 | — | 绿色 |

注:“—”表示此组别中,2 个材料在此性状方面不存在显著差异,未对该性状进行比较分析。

Note: “—” indicated that there was no significant difference of the trait between two materials.

1.2 性状调查及方法

性状对比分析,主要包括前20节位雌花数目、节位性别、果实长度、果实横径及商品成熟期果实颜色。

开花当天,每个嫁接处理选取3朵雌花进行挂牌标记,于开花后7和10 d对果实长度、果实横径进行测量。

果实长度,采用卷尺测量自果柄至果顶的长度。

果实横径,采用游标卡尺测量距果顶1/3处果实的横径。

待黄瓜果实商品成熟期,对嫁接处理的黄瓜果皮颜色进行肉眼直接观察,确定果皮颜色。

待黄瓜植株生长至一定阶段后,调查植株基部前20个节位内的雌花数目及每个节位雌雄性别。

1.3 实时荧光定量PCR

选取黄瓜植株顶端生长点进行RNA提取,方法参照相关试剂盒。将得到的RNA进行反转录,得到相应的cDNA。进行实时荧光定量PCR,分析相关嫁接处理*F*基因表达量。所用仪器为ABI7500,试剂盒SYBR Premix Ex Taq(TaKaRa)。*F*基因引物为5'-TGAGTCCAAACCGGAGT-3'和5'-GACTGCGTACGGAC-3'。试验中所用内参基因为*TUA*,引物为5'-ACGCTGTTGTTGTTGGTAC-3'和5'-GAGAGGGGTAAACAGTGAATC-3'。PCR反应体系为:SYBR Premix Ex Taq 10 μ L,上游引物(10 μ mol/L)0.4 μ L,下游引物(10 μ mol/L)0.4 μ L,50 \times ROX Reference Dye II 0.4 μ L,cDNA模板2 μ L,最后加灭菌去离子水至20 μ L。PCR扩增程序为:95 $^{\circ}$ C预变性10 min;95 $^{\circ}$ C变性10 s,60 $^{\circ}$ C复性40 s,40个循环。设置3个技术性重复,3个生物学重复。引物溶解曲线分析表明溶解曲线为单峰,并且峰出现的位置在80~85 $^{\circ}$ C。采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 相对定量分析方法计算出基因的相对表达量。

1.4 统计分析

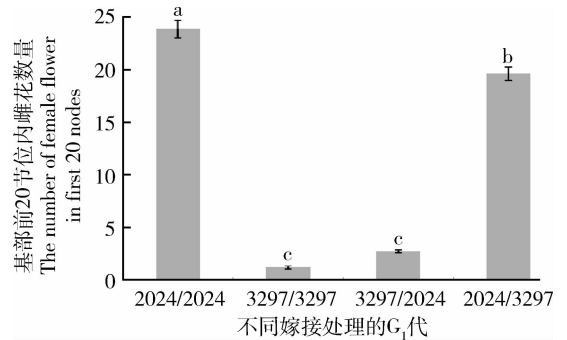
研究中采用EXCEL进行数据的整理,采用SPSS软件(版本为19.0)进行统计分析。运用Duncan's新复极差法评估在0.05显著水平上不同嫁接处理间是否存在显著差异。

2 结果与分析

2.1 嫁接诱导接穗后代雌花数目和雌花节位发生变化

黄瓜的雌花数目和雌花节位是决定黄瓜产量的

重要因素。由图1可以得到,嫁接处理2024/3297基部前20节位的雌花数量少于相对应的自根嫁接处理2024/2024,且两者之间存在显著差异。两者的不同仅在于砧木的不同,因此可以得出,砧木3297通过嫁接诱导接穗2024后代雌花数目减少,在这种情况下存在由嫁接产生的诱导效应。嫁接处理3297/2024基部前20节位雌花数量多于对应的自根嫁接处理3297/3297,然而两者之间不存在显著差异。因此,在这种情况下,嫁接产生的诱导效应不明显。



采用Duncan's新复极差法评估差异显著性,小写字母a,b,c,d表示不同嫁接处理在0.05水平存在显著差异,下同。

Significance was assessed by Duncan's test. Different letters (a,b,c,d) indicate significant differences ($P < 0.05$) between two grafting treatments. The same below.

图1 不同嫁接处理G₁代基部前20节位内雌花数量的对比分析

Fig. 1 Comparisons of female flower number in first 20 nodes among G₁ of different grafting treatments

由于相对应的嫁接处理之间存在雌花数量上的差异,研究又进一步对比分析了不同嫁接处理基部前20节位内雌雄节位分布情况。由图2可以看到,在所有嫁接处理的G₁代当中,自根嫁接处理2024/2024基部前20节位内几乎全部为雌性节位,只有极个别为雄性节位;然而,与之相对应的嫁接处理2024/3297基部前20节位内存在一些雄性节位,尤其是在基部前5个节位内。另一方面,嫁接处理3297/2024与对应的自根嫁接处理3297/3297相比,基部20节位内的雌雄节位分布情况不存在显著差异。

2.2 嫁接诱导接穗后代*F*基因表达量发生变化

*F*基因是决定黄瓜性别分化的关键基因。由图3可以得出,自根嫁接处理2024/2024的*F*基因的表达量显著多于自根嫁接处理3297/3297,两者在

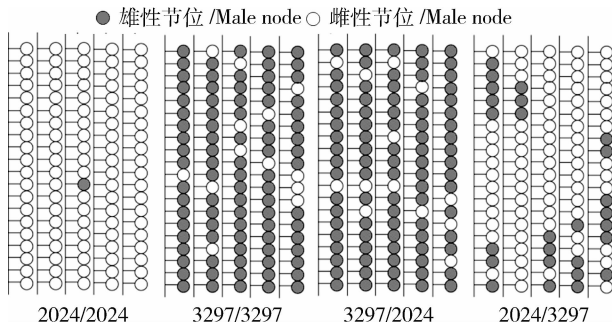
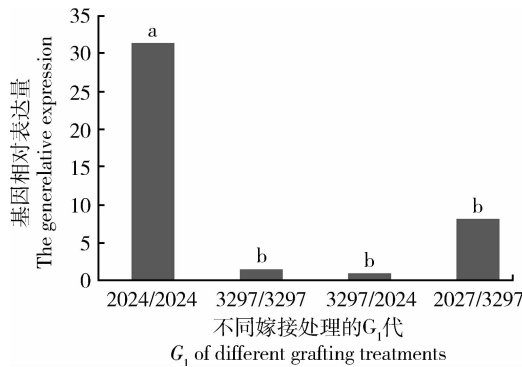


图 2 不同嫁接处理 G₁代基部前 20 节位内雌雄节位分布情况

Fig. 2 Diagrammatic data of gender type distribution on the first stem 20 nodes in G₁ of different grafting treatments



研究中黄瓜 TUA 基因作为内参基因。

The cucumber α -Tubulin (TUA) was used as an internal control.

图 3 不同嫁接处理 G₁代 F 基因荧光定量 PCR 分析

Fig. 3 qRT-PCR analyses of F gene in G₁ of different grafting treatments

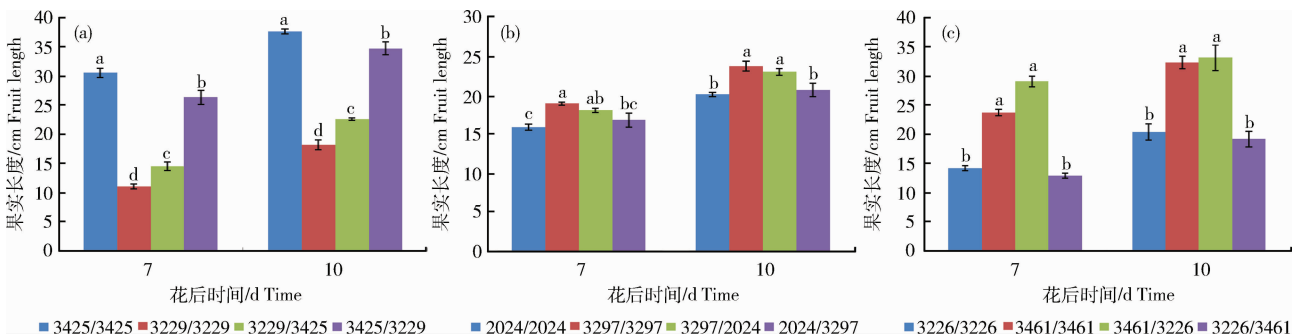
性别分化方面存在显著差异,这与前文得到的结果是相一致。嫁接处理 2024/3297 与对应的自根嫁接

处理 2024/2024 相比,G₁代 F 基因的表达量减少,且两者之间存在显著差异。另一方面,嫁接处理 3297/2024 与对应的自根嫁接处理相比,G₁代 F 基因的表达量虽然有所变化,但两者之间不存在显著差异。

2.3 嫁接诱导接穗后代果实长度发生变化

由图 4(a)可以得到,嫁接处理 3229/3425 花后 7 和 10 d 果实长度大于相对应的自根嫁接处理 3229/3229,且两者在 2 个不同时期均存在显著差异。与此同时,嫁接处理 3425/3229 在花后 7 和 10 d 2 个不同时期,果实长度均小于相对应的自根嫁接处理 3425/3425,且两者之间均存在显著差异。嫁接处理与对应的自根嫁接处理相比,区别仅在于所采用的砧木存在区别。因此,在这组嫁接处理组合中,砧木通过嫁接导致接穗后代果实长度发生变化。

由图 4(b)可以看到,嫁接处理 3297/2024 花后 7 和 10 d 的果实长度小于同时期相对应的自根嫁接处理 3297/3297,但是两者在 2 个时期均不存在显著差异;与此同时,嫁接处理 2024/3297 这 2 个时期的果实长多大于相对应的自根嫁接处理 2024/2024,然而 2 个嫁接处理在 2 个时期均不存在显著差异。由此可知,在这组材料之间不存在嫁接诱导致使果实长度发生变化的现象。由图 4(c)可以看到,在这组嫁接处理之间,出现了与上述相似的结果。2 个自根嫁接处理(3226/3226 和 3461/3461)的 G₁代果实长度在花后 7 和 10 d 均存在显著差异,然而 2 个嫁接处理(3226/3461 和 3461/3226)G₁代 2 个时期的果实长度与对应的自根嫁接处理相比,均不存在显著差异。



花后 7 d, 花后 10 d, 下同。

7th day after flowering (7DAF), 10th day after flowering (10DAF), the same below.

图 4 不同嫁接处理 G₁代开花后 7 和 10 d 果实长度的对比分析

Fig. 4 Comparative analyses on fruit length among G₁ of different grafting treatments on the 7th day and 10th day after flowering

2.4 嫁接不会诱导接穗后代果实横径发生变化

由图 5(a)可以得到,在所有嫁接处理的 G_1 代当中,自根嫁接处理 3425/3425 花后 7 d 果实横径大于 3229/3229,且两者之间存在显著差异;虽然自根嫁接处理 3425/3425 花后 10 d 果实横径大于 3229/3229,但是两者之间不存在显著差异;嫁接处理 3229/3425 花后 7 和 10 d 果实横径均大于自根嫁接处理 3229/3229,但彼此之间均不存在显著差异。与此类似,嫁接处理 3425/3229 与对应的自根嫁接处理 3425/3425 相比, G_1 代花后 2 个时期,果实横径之间

均不存在显著差异。

由图 5(b)可以得到,自根嫁接处理 3226/3226 花后 7 和 10 d 的果实横径均大于 3461/3461,且两者之间均存在显著差异;嫁接处理 3461/3226 与对应的自根嫁接处理 3461/3461 相比,花后 2 个时期的果实横径虽然有所变化,但均不存在显著差异;同样,嫁接处理 3226/3461 与对应的自根嫁接处理 3226/3226 相比,花后 2 个时期的果实横径虽然有所变化,但均不存在显著差异。综上所述,砧木不会通过嫁接导致接穗后代果实横径发生变化。

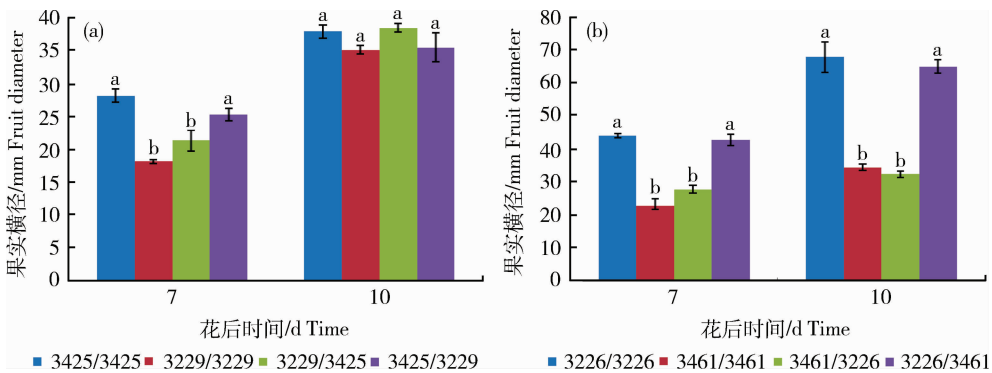


图 5 不同嫁接处理 G_1 代花后 7 和 10 d 果实横径的对比分析

Fig. 5 Comparative analyses on fruit diameter among G_1 of different grafting treatments on the 7th day and 10th day after flowering

2.5 嫁接不会诱导接穗后代果皮颜色发生变化

由图 6 可以看到,在商品成熟期,自根嫁接处理 G_1 (3435/3425) 的果皮颜色为绿色; G_1 (3229/3229) 的果皮颜色为黄色,与 G_1 (3425/3425) 形成鲜明对比。然而,嫁接处理 G_1 (3425/3229) 与对应自根嫁接处理 G_1 (3425/3425) 相比,果皮颜色没有显著差异。同样,嫁接处理 G_1 (3229/3425) 与对应自根嫁接处理 G_1 (3229/3229) 相比,果皮颜色不存在显著差异。同时,由图 7 可以得到,在商品成熟期,自根嫁接处理 G_1 (3461/3461) 的果皮颜色为绿色, G_1 (3226/3226) 的果皮颜色为花色,两者存在显著差异;然而,嫁接处理 G_1 (3226/3461) 和 G_1 (3461/3226) 与相对应的自根嫁接处理 G_1 (3226/3226) 和 G_1 (3461/3461) 相比,商品成熟期果皮颜色均不存在差异。综上所述,砧木不会通过嫁接导致接穗后代果皮颜色发生变化。

节位雌花数量明显少于自根嫁接处理 2024/2024,进一步研究发现,自根嫁接处理 G_1 代前 20 节位中,几乎全部为雌性节位,然而 2024/3297 的 G_1 代前 20 节位中出现了一些雄性节位,尤其是出现在基部前 5 个节位中。结合黄瓜性别分化研究进展,推测两者之间可能存在 *F* 基因的表达差异。随后荧光定量 PCR 的结果验证了这个推测,2024/3297 的 G_1 代 *F* 基因表达量显著低于自根嫁接 2024/2024。因此,黄瓜中存在嫁接诱导接穗后代雌花数量和节位发生变化的现象。

目前,关于植物嫁接遗传变异的产生机理主要有 2 种解说:砧穗之间遗传物质的水平转移和表观调控诱导的遗传变异^[1]。当砧木和接穗进行嫁接时,可能会存在 RNA 和蛋白质的交流,砧木的 RNA 可以通过与接穗的 DNA 和 mRNA 相互作用、激化蛋白激酶以及与 RNA 重组等方式调控接穗基因的表达和翻译^[20];植物中存在基因组 DNA 没有发生变化的条件下,基因的表达出现遗传性的改变^[21],嫁接诱导接穗通过这种表观遗传的方式产

3 讨论

如前文所述,嫁接处理 2024/3297 的 G_1 代前 20



图6 不同嫁接处理 G_1 代商品成熟期果皮颜色对比分析

Fig. 6 Comparative analyses on fruit color among G_1 of different grafting treatments in commodity maturation period

生遗传变异并且传递给后代,比如一些非编码 RNA 介导 DNA 甲基化^[22]。结合此次研究结果,推测黄瓜中可能存在砧木通过嫁接与接穗互相作用,导致接穗后代出现性状变异;嫁接处理 2024/3297 中的砧木 3297 与接穗 2024 嫁接时,可能存在某些非编码的 RNA 通过嫁接介导接穗 F 基因发生甲基化,并以表观遗传的方式传递给后代,影响接穗 2024 后代 F 基因的表达,出现前 20 节位中雌花数量减少、雄花节增加的表型。后续的研究中会对此推测进行进一步的验证。

研究中嫁接处理 3229/3425、3425/3229 与自根嫁接处理 3229/3229、3425/3425 相比, G_1 代花后两个时期果实长度均存在显著差异。因此,初步确定黄瓜中可能存在砧木通过嫁接导致接穗后代果实长度出现变异的现象。果实长度是比较复杂的数量性状,相关分子机理研究尚不明确。对不同嫁接处理后代两个时期的果实长度进行了双重对比分析,确保了数据的连续性和准确性。研究初步揭示黄瓜中可能存在嫁接诱导接穗后代果实长度发生变异的现象。随着相关研究的进一步深化,后续研究会将对变异现象进一步验证。

相关研究表明不是所有的嫁接都会产生可遗传的变异,嫁接变异具有方向性,即特定的接穗嫁接在

特定的砧木上,其产生的变异性状大多来源于砧木^[23-24]。如前文所述,对接穗后代果实横径和果皮颜色进行对比分析,相对应嫁接处理之间不存在显著差异。因此,此次研究中并不是所有的嫁接都导致接穗后代出现变化,黄瓜中部分农艺性状不存在嫁接诱导现象。

参 考 文 献

- [1] 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
Wang Y, Xie H, Chen L P. Progress in research on plant graft-induced genetic variation[J]. *Heredities (Beijing)*, 2011, 33(6):585-590 (in Chinese)
- [2] Frankel R. Graft-induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in *Petunia*[J]. *Science*, 1956, 124(3224):684-685
- [3] Frankel R. Further evidence on graft induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in *Petunia*[J]. *Genetics*, 1962, 47(6):641
- [4] Edwardson J R, Corbett M K. Asexual transmission of cytoplasmic male sterility[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1961, 47(3):390
- [5] Curtis G J. Graft-transmission of male sterility in sugar beet (*Beta vulgaris* L)[J]. *Euphytica*, 1967, 16(3):419-424
- [6] Thompson T E, Axtell J D. Graft-induced transmission of

- cytoplasmic male sterility in alfalfa[J]. *Journal of Heredity*, 1978,69(3):159-164
- [7] Taller J, Hirata Y, Yagishita N, Kita M, Ogata S. Graft-induced genetic changes and the inheritance of several characteristics in pepper (*Capsicum annuum* L)[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998,97(5-6):705-713
- [8] Zhang D H, Meng Z H, Xiao W M, Wang X C, Sodmer G. Graft-induced inheritable variation in mungbean and its application in mungbean breeding[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2001,44(7):832-837
- [9] Chen H, Wang Y Q. Genetic variation in the graft union of tomato and eggplant[J]. *American-Eurasian Journal Agriculture and Environmental*, 2006,1(1):37-41
- [10] Kudo H, Harada T. A graft-transmissible RNA from tomato rootstock changes leaf morphology of potato scion [J]. *HortScience*, 2007,42(2):225-226
- [11] 王燕. 榨菜与紫甘蓝嫁接嵌合体诱导的可遗传变异及其分子机理研究[D]. 杭州:浙江大学, 2011
Wang Y. Studies on the molecular mechanism of inheritable variation induced by grafting chimeras between *Brassica juncea* and *B oleracea* [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2011 (in Chinese)
- [12] Zhou X M, Liu Y S, Li X J. Confirmation of a purple-leaved plum graft hybrid[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2013, 12(1):710-713
- [13] 赵智勇. 不同植物嫁接体系的建立及嫁接诱导变异机制的初步研究[D]. 新乡:河南科技学院, 2013
Zhao Z Y. Preliminary Studies on the Establishment of Different Plant Graft Systems and the Mechanism of Graft-induced Variation [D]. Xinxiang: Henan Institute of Science and Technology, 2013 (in Chinese)
- [14] Tzarfaty R, Ben-Dor S, Sela I, Goldschmidt E E. Graft-induced changes in microRNA expression patterns in Citrus leaf petioles[J]. *The Open Plant Science Journal*, 2013,7:17-23
- [15] Galun E. Study of the inheritance of sex expression in the cucumber: The interaction of major genes with modifying genetic and non-genetic factors[J]. *Genetica*, 1962,32(1):134-163
- [16] Kubicki B. Investigation of sex determination in cucumber (*Cucumis sativus* L)[J]. *Genet Pol*, 1969,10:5-143
- [17] Knopf R R, Trebitsh T. The female-specific Cs-ACSIG gene of cucumber A case of gene duplication and recombination between the non-sex-specific 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene and a branched-chain amino acid transaminase gene[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2006,47(9):1217-1228
- [18] Tanurdzic M, Banks J A. Sex-determining mechanisms in land plants[J]. *The Plant Cell Online*, 2004,16(suppl 1):S61-S71
- [19] Harada T. Grafting and RNA transport via phloem tissue in horticultural plants[J]. *Scientia Horticulturae*, 2010,125(4):545-550
- [20] Ding B, Itaya A, Woo Y M. Plasmodesmata and cell-to-cell communication in plants [J]. *International Review of Cytology*, 1999,190:251-316
- [21] Saze H, Scheid O M, Paszkowski J. Maintenance of CpG methylation is essential for epigenetic inheritance during plant gametogenesis[J]. *Nature genetics*, 2003,34(1):65-69
- [22] Boyko A, K ovalchuk I. Epigenetic control of plant stress response [J]. *Environmental and Molecular Mutagenesis*, 2008,49(1):61-72
- [23] Kim M, Canio W, Kessler S, Sinha N. Developmental changes due to long-distance movement of a homeobox fusion transcript in tomato[J]. *Science*, 2001,293(5528):287-289
- [24] Liu Y. Historical and modern genetics of plant graft hybridization[J]. *Advances in Genetics*, 2006,56:101-129

责任编辑:王燕华