

乙烯利刺激橡胶树增产机制研究进展*

庄海燕^{1 3} 安 锋¹ 张硕新² 白登忠³

(1. 农业部橡胶树生物学重点开放实验室 儋州 571737 ; 2. 西北农林科技大学林学院 杨凌 712100 ;
3. 中国林业科学研究院 北京 100091)

摘 要 : 乙烯利刺激橡胶树增产的效果显著 , 乙烯利刺激割胶技术已在天然橡胶生产中普遍采用 , 但乙烯利刺激橡胶树增产的机制还不明确 , 仍是目前橡胶树产排胶机制研究的热点之一。综述近年来从不同学科不同角度对乙烯利刺激橡胶树增产机制研究的结果 , 认为乙烯利刺激橡胶树增产的原因可能是多方面的 , 从水通道蛋白方面探讨乙烯利刺激橡胶树增产的可能机制。

关键词 : 橡胶树 ; 乙烯利 ; 增产机制

中图分类号 : S759.3 文献标识码 : A 文章编号 : 1001 - 7488(2010)04 - 0120 - 06

Progress in Study on the Mechanisms to Increase Latex Yield of *Hevea brasiliensis* by Ethephon Stimula

Zhuang Haiyan^{1 3} An Feng¹ Zhang Shuoxin² Bai Dengzhong³

(1. Key Laboratory of Rubber Biology of Ministry of Agriculture Danzhou 571737 ; 2. Northwest A & F University Yangling 712100 ; 3. Chinese Academy of Forestry Beijing 100091)

Abstract : Ethephon has been widely used to stimulate latex tapping in the natural rubber production for its remarkable promotion of the yield , but the mechanisms of how it works are not clear and , now it is still a hot subject on mechanisms of latex regeneration and latex flow. This paper summarizes the results of research on yield-increasing mechanism stimulated by ethephon on *H. brasiliensis* from various disciplines and aspects. It is showed that the reasons are multifaceted , and aquaporins probably play a role in the rubber tree yield-increasing mechanism. .

Key words : *Hevea brasiliensis* ; ethephon ; yield-increasing mechanism

1 乙烯利刺激割胶技术

对乙烯的研究已有一个多世纪的历史 , 1934 年 Gane 证实乙烯是植物组织代谢的天然产物 , 1969 年 Pratt 和 Goeschel 指出乙烯是一种促进成熟的植物激素(徐吕杰等 , 1998)。后来 , 研究者发现乙烯不仅是健康细胞的代谢产物 , 而且在感病的植物组织及衰老组织中也会产生乙烯。从种子萌发、根系生长、茎增粗、花芽分化、性别分化、性别表达、叶片衰老脱落及果实、种子成熟等无不为乙烯所调节 (Woltering *et al.* , 1995)。乙烯利 (ethyphon 或 CAPE) 化学名称为 2 - 氯乙基磷酸 , 分子式 $\text{ClCH}_2\text{CH}_2\text{PO}(\text{OH})_2$, 因其在 pH 值小于 4 时是稳定的 , 而在植物体内 pH 值达 5 ~ 6 时 , 它慢慢降解 , 释放出乙烯气体 , 而作为人工合成的能够释放乙烯的植物生长调节剂被广泛使用。

割胶是天然橡胶(*Hevea brasiliensis*) 生产的一个重要环节。自从 1968 年乙烯利作为化学刺激剂应用于天然橡胶割胶生产以来 , 不仅增产效果明显 , 而且创造出了一套与乙烯利刺激手段相配套的割胶制度 , 被认为是橡胶种植技术的一次革命。1971 年 , 乙烯利刺激割胶技术传到我国 , 围绕着乙烯利使用技术进行了割胶制度改革 , 并进行了乙烯利生产和施用方法的改进 , 促使我国的天然橡胶生产进入新阶段(许闻献 2000)。目前 , 因乙烯利刺激割胶制度能够增加橡胶树产量、降低割胶强度、提高劳动生产率、减少橡胶树耗皮量、延长橡胶树经济寿命已在天然橡胶生产中普遍采用 , 并成为一项割胶替代技术。

2 乙烯利刺激橡胶树增产机制

乙烯利作为化学刺激剂应用于天然橡胶生产 , 其增产效果非常明显。近 40 年来国内外学者从生

收稿日期 : 2008 - 12 - 04。

基金项目 : 国家自然科学基金(30660029)、公益性行业(农业)科技专项(3 - 14)、现代农业产业技术体系建设专项资金(nycytx - 34)资助。

* 白登忠为通讯作者。

理、生化方面对乙烯利刺激橡胶树增产机制进行了大量的研究。目前,认为乙烯利刺激促进橡胶树增产,有促进产胶和促进排胶 2 个方面,其中,最主要的是促进了排胶。

2.1 乙烯利促进产胶及其机制

乙烯利可以通过促进橡胶生物合成与再生以及影响橡胶树光合产物分配等方面来促进橡胶树产胶。

2.1.1 乙烯利促进橡胶的生物合成与再生

橡胶树胶乳干物质的 90% 以上是橡胶烃,构成橡胶烃的结构单位是聚异戊二烯,它由数以万计的聚异戊二烯链组成。橡胶烃的合成代谢与糖酵解途径密切相关,即与参与这些途径中的各个酶密切相关。乙烯利在植物体内转化为乙烯后可以在橡胶树产胶系统中,通过诱发酶的合成和调节酶活性而有利于多聚异戊二烯的合成与再生(Abeles, 1973a)。Tupy(1973)证实乙烯利可提高橡胶树胶乳中转化酶的活性,转化酶活性与胶乳产量显著相关。非洲橡胶研究所指出当转化酶活性因胶乳中缺少蔗糖而受限制时,即使使用乙烯利也不会导致胶乳增产,当蔗糖含量低于 0.1% 时,刺激对胶树不起增产作用,认为这是胶乳转化酶活性对产量起决定性作用的一个重要证据。

此外,乙烯利还能提高酶的底物,激活剂和抑制剂的浓度而有利于产胶。d'Auzac 等(1982)的研究表明,胶乳中 ATP 含量与胶乳产量呈显著相关,ATP/ADP 比值与胶乳产量呈极显著相关。关于酶的激活剂,Gidrol 等(1984)观察到乙烯利处理的橡胶树,胶乳中出现一些抗热的、非蛋白的低分子质量的阴离子 ATP 酶的激活剂,增加了质子泵的作用。关于酶的抑制剂,胶乳中各种无机、有机分子和离子与胶乳代谢和橡胶合成密切相关,乙烯利的增产效应往往是通过改变其浓度而影响胶乳代谢和合成的,如生理浓度的铜离子是 2'-核苷酸酶的有效非竞争性抑制剂,乙烯利提高了胶乳中铜离子的浓度而有效地抑制了 2'-核苷酸酶的活性,激活 NADP 的合成而有利于橡胶的合成。乳管细胞质乳清中柠檬酸浓度过大会抑制磷酸果糖激酶活性,从而影响糖酵解,影响橡胶合成中所需的前体的供给;细胞质乳清中镁离子浓度过高亦会抑制转化酶活性而影响糖的酵解,抑制把异戊二烯焦磷酸酯缩合成大分子的多聚异戊二烯的聚合酶活性。而乙烯利的使用则能刺激黄色体增加对柠檬酸和镁离子的吸收,从而显著降低细胞质乳清中柠檬酸和镁离子的浓度,有利于胶乳代谢和聚异戊二烯的合成(d'Auzac *et al.*, 1969)。

2.1.2 乙烯利促进光合产物的分配

根据肖敬平教授的“诱导愈伤反应的假说”:一般植物在受到伤害之后,便会增加体内乙烯,这种乙烯被称为创伤乙烯或应激诱导乙烯。与其他植物一样,在遇到不良环境时,橡胶树也会产生内源的创伤乙烯。这种乙烯作为动员贮备物质的化学信号向周围组织传递,引起愈伤反应,使水分与养分向愈伤部位运输,从而强化了产胶与排胶机能,形成一个短暂的增产小高峰。当乙烯利进入橡胶树体内,会立即产生大量的乙烯,诱导橡胶树产生类似上述的愈伤反应,使胶树动员大量储备,大量吸收水分和养料,活化的糖分、水分和其他养分均大量运往乳管系统,形成一个大增产高峰,产胶量明显增多,随后因原料迅速消耗,产胶量又逐渐回落(蔡磊等,1999)。泰国科研人员对橡胶产胶树树皮中蔗糖供需平衡和代谢活性进行了研究,结果表明乙烯利刺激显著加速了开割树蔗糖浓度的下降。Tupy(1973b)用³H-和¹⁴C-蔗糖观察它们在施用乙烯利下的运输情况,发现乙烯利处理几小时后就活化蔗糖和水分运输到乳管。测定表明,施用乙烯利后割胶树树干的树皮和木质部中淀粉含量均大幅度下降,而胶乳中的糖含量则相对提高。乙烯利促进了水分、糖类等光合产物向胶乳的运输,使橡胶树产生了短暂的增产小高峰。

但有证据表明,乙烯利对橡胶生物合成关键酶没有明显影响,一些橡胶生物合成关键酶如橡胶法尼焦磷酸盐合成酶、橡胶延伸因子和小橡胶粒子蛋白的基因表达不被乙烯调节(Adiwilaga *et al.*, 1996; Sookmark *et al.*, 2002; Oh *et al.*, 1999)。此外,还有试验证明乙烯利刺激并不促进橡胶树胶乳 FPP 合成酶基因(又称反式异戊烯基转移酶, transprenyltransferase)的表达,而 FPP 是橡胶生物合成的重要限制因子之一,它对橡胶生物合成的启动起决定作用。这进一步说明,当前使用的乙烯利刺激剂对橡胶的生物合成可能没有直接的促进作用(段翠芳等,2004)。这意味着乙烯利刺激增产可能是通过提高橡胶树的基础代谢和大量排放胶乳来实现的,因此认为,乙烯利对橡胶树的增产作用主要体现在排胶方面。

2.2 乙烯利促进橡胶树排胶及其机制

2.2.1 提高胶乳中黄色体的稳定性

排胶对胶乳产量的影响主要表现在胶乳的流速和延续时间 2 方面,特别是胶乳流的延续时间。Ribaillier(1968)指出乙烯利刺激致使排胶时间延长可能与黄色体稳定性提高有关。从乳管排出的胶乳中的黄色体小泡类似于植物液胞和动物细胞中的溶酶体,内有胞液,称

为 B 乳清。黄色体中含有丰富的蛋白质、酶和钙、镁等二价阳离子,这些蛋白质、酶类以及二价阳离子调节黄色体内外电势差,维持着黄色体和胶乳的稳定(Cardosa *et al.*, 1994; d'Auzac *et al.*, 1995)。黄色体中含有大量的钙离子和镁离子,对橡胶粒子有絮凝活性(Southom *et al.*, 1968)。当胶乳因采割而排胶时,受到切口处切变应力等因子的影响,同时由于胶乳发生稀释效应,渗透压降低,破坏了对渗透性敏感的黄色体,引起胶乳中黄色体破裂而释放出这些成分,使胶乳发生絮凝和凝固,并因此堵塞切口而影响排胶。而乙烯利可以降低黄色体乳清中二价阳离子钙和镁的浓度(Yip *et al.*, 1977),这样黄色体所释放的能絮凝和凝固橡胶粒子的絮凝因子量较少,在一定程度上减弱了乳管堵塞过程中黄色体乳清对橡胶粒子的去稳定性,使胶乳不易凝固而延长排胶时间,从而增加排胶量。

此外,黄色体中的几丁质酶抗凝固因子能够抑制胶乳凝固,延长排胶时间,近年来有关橡胶排胶与几丁质酶方面的研究正在成为排胶新理论的一大热点。在一定生理条件下,当黄色体破裂时橡胶蛋白被释放到乳管细胞的胞液内,通过与橡胶粒子表面受体糖蛋白的结合,形成多价的桥而引起橡胶粒子的凝絮和胶乳的凝固(黄瑾等, 2001)。Gidrol 等(1994)通过试验证明几丁质酶能够除出橡胶粒子表面的橡胶蛋白受体 22 kD 蛋白质的糖基 GlcNAC, 这些糖基又能使橡胶蛋白结合位点饱和,导致橡胶蛋白不能与橡胶粒子结合,从而抑制胶乳的凝固,延长排胶时间,提高了胶乳的产量。Karen 等(1986)确认乙烯诱导新的基因启动产生新的几丁质酶 mRNA 及其翻译产物。在乙烯处理过程中,几丁质酶活力与几丁质酶 mRNA 水平大幅度提高,当乙烯处理停止后,几丁质酶活性不再增加。黄瑾等(2003)以巴西橡胶树无性系 PR107, RRIM600, GT1 为试验材料,发现在乙烯利的有效刺激浓度范围内,几丁质酶活性显著增加,且与胶乳产量之间呈显著相关。

2.2.2 降低树皮汁液的絮凝活性 Gomez(1977)证实胶树树皮汁液对乳胶有絮凝活性,还观察到乙烯利刺激与否的胶树树皮提取液絮凝活性有很大差异,乙烯利降低树皮汁液对胶乳的絮凝能力,这意味着乙烯利减弱在割线表面的排胶限制过程,从而有利于排胶。

2.2.3 扩大排胶影响面(位移面) 排胶影响面大小是决定乳胶产量的因子之一,排胶影响面较大,则产量较高,反之亦然。有试验证明胶树经乙烯利刺

激后,既扩大主要潜在位移面,也扩大总的潜在位移面;树干的上割面或下割面,其潜在位移面都扩大了;刺激不仅以纵向而且从横向扩展潜在位移面。位移面的扩大直接与乙烯利的刺激效应有关。还有试验证明乙烯利刺激效应不限于割面,它可使排胶影响面延伸至树干 2 m 的高度(范思伟等, 1991)。因此,乙烯利的刺激增产作用与排胶影响面扩大有关,排胶影响面的扩大既属排胶上增产机制的组成部分,也属产胶上增产机制的组成部分。

2.3 乙烯利刺激橡胶增产假说

通过割胶使橡胶树的乳管破裂,贮存在乳管中的胶乳流出,乳管堵塞后胶乳停流,这是获取胶乳的全过程。根据现有的证据,人们认为乙烯利刺激橡胶树增产的机制可能是复杂的、多方面的,乙烯利刺激橡胶树增产的机制还不明确,乙烯利不仅影响产胶,亦影响排胶。在现有的 3 种假说中,解除乳管堵塞假说认为,乙烯利刺激增产主要是由于推迟乳管堵塞时间、延长排胶的缘故,与橡胶或胶乳的生物合成无关;诱导愈伤反应假说认为,施用乙烯利可以大幅度动员贮备糖,加强对水分和养分的吸收并促使它们向乳管系统运输,乙烯利刺激橡胶树增产是由于胶乳再生机能增强和强化排胶作用的结果;解除基因表达阻遏假说则把乙烯利刺激增产归因于释放出的乙烯解除了 H^+ -ATP 酶合成基因的阻遏状态,刺激了乳管中橡胶的生物合成。目前,这 3 种假说都仅能解释乙烯利刺激产胶和排胶过程中的部分生理现象,并缺乏相应的分子生物学证据。

综上所述可以看出,乙烯利刺激橡胶树增产的影响因素很多,一些重要的细胞器,甚至于蛋白质或者基因等,都在乙烯利刺激后发生了复杂的变化。由于这些复杂性,就很难从某一方面对乙烯利刺激橡胶树增产机制作出圆满的解释。了解这些影响因子的基因结构和功能,认识和利用其调控表达的规律,积极地采取相应的调控措施,使胶乳产量达到更高的水平。近年来,随着分子生物学的迅速发展,橡胶树的有关研究也逐渐深入到分子水平(黄炎等, 2008)。因此,从分子生物学水平上进行研究,可能更容易接近乙烯利刺激橡胶树增产机制的本质。

3 乙烯利刺激橡胶树增产的分子机制研究进展

天然橡胶是在乳管的细胞质——胶乳里合成的,因此在胶乳里特异表达的基因可能与橡胶生物合成有关(邓柳红等, 2006)。外源乙烯刺激,会启动乳管内一些基因的过量表达,影响胶乳的代谢,促

进胶乳排胶,从而增加产量(罗明武等,2006)。为解析乙烯利刺激橡胶树增产的分子机制,近年来国内外学者进行了大量的研究。Sivasubramaniam 等(1995)发现乙烯利处理可引起橡胶树树皮中 HEVER 基因的转录物大量增加、胶乳中的纤维蛋白降解产物(FDP)能够被割胶而不是乙烯利处理所诱导等;为了解乙烯对胶树的作用机制,张桂和(2002)从分子水平入手,克隆了橡胶树的乙烯受体基因 *etr1*,并在转录水平和蛋白质翻译水平上研究了 *etr1* 基因在乳管细胞中的表达及与乙烯刺激的关系;彭世清等(2004)对具有基因表达差异的 43 kD 橡胶粒子膜蛋白进行分离纯化,并对蛋白的 N 端的氨基酸序列进行分析,在此基础上对其 cDNA 进行了克隆和表达研究,初步认定 43 kD 的橡胶粒子膜蛋白可能是一种 Polyubiquitin,这是首次发现以前体形式存在的 Ubiquitin,这可能对植物激素刺激所引起的橡胶生物合成或乳管分化等相关基因表达调控机制的后续研究有重要的作用;为系统解析乙烯利刺激巴西橡胶树橡胶增产的分子机制,杨云(2007)、刘宽灿等(2007)应用抑制性差减杂交技术(suppression subtractive hybridization, SSH)构建了乙烯利刺激条件下橡胶树胶乳与未处理橡胶树胶乳差异表达的 cDNA 消减文库,经蓝、白斑筛选,共得到 118 个阳性克隆。对随机选取的 25 个克隆进行的测序及序列分析,结果表明大部分基因序列属于未知或未知功能蛋白序列,只有少量的 EST 可以在模式植物中找到高度同源的对应基因。这暗示,可能有相当多的未知功能基因参与乙烯利刺激橡胶树胶乳增产的过程。对随机选取的 No. 203EST 的检测结果证实,该基因为乙烯利诱导特异表达基因,在一定的范围内随乙烯利刺激时间的增加而表达量增强,叶片中却没有检测到该基因的表达。

杨云等(2008)在构建乙烯利刺激条件下巴西橡胶树胶乳差异表达 cDNA 消减文库的基础上,克隆了胶乳 HbUEP (*Hevea brasiliensis* ubiquitin extension protein)基因 cDNA 全长序列,Southern blot 检测结果显示,HbUEP 基因的表达受到乙烯利的调节,HbUEP 基因可能参与乙烯利刺激巴西橡胶树胶乳增产的分子调控。

目前,在橡胶树增产的分子生物学研究中,水通道蛋白的表达对橡胶树产量的影响已崭露头角。为了探讨水通道与橡胶树产量和韧皮部坏死病害间的关系,Tungngoen 等(2006)克隆表达了 8 种编码橡胶树韧皮部和乳管 PIPs 和 TIPs 的 cDNA 全长,Northern 杂交分析显示,PIP-1 和 PIP-2 亚类基因在

感病死皮树的韧皮部组织中过量表达,相比较,TIP 亚类则在健康树种显著的过量表达,对各单一水通道类型的功能的实时定量 PCR 研究结果显示,所有的水通道类型都在感病树或受伤树的韧皮部组织中过调节,且不同水通道类型在不同品种的健康树中的表达量不同;HbB_TIP1 在所有无性系(PB217,IRCA19,PB260,PR107)中均过调节,由此推测橡胶树内部树皮液泡膜水通道蛋白(TIP)参与了韧皮部组织细胞膨压的调节,与排胶密切相关。此外,通过对感病植株和创伤植株的 qRT-PCR 技术研究表明,两者水通道蛋白的表达相似,对于创伤植株,TIP1 显著过调节。由此可见橡胶树内水通道蛋白的表达受外界环境的影响,乙烯利亦有可能通过对水通道蛋白的表达的调节来促进橡胶树的增产。张鹤翥等(1978)在乙烯利处理的胶树胶乳中,观察到有预稀释的现象,这种胶乳的预稀释和 Tupy(1973b)的上述试验结果乙烯利处理能够促进水分运输到乳管相符,说明乙烯利加强了乳管水分的供应,有利于乳胶代谢和橡胶的合成与再生,亦有利于胶乳的稀释,加大排胶动力,从而有利于增产。

根据排胶生理,胶乳的排出主要是由于乳管有很大的膨压所致,同时,乳管壁向内收缩产生一种挤压力,也推动胶乳向外流动,加上乳管周围薄壁细胞的水分渗入,使胶乳稀释,加大排胶动力,胶乳即从伤口流出。而乳管的膨压及水分运输都与水通道蛋白密不可分。因此推断,乙烯利刺激通过对橡胶树体内水通道蛋白的调节促使水分早期进入乳管细胞,致使树皮乳管细胞的含水量和排水区域增加,提高了乳管膨压和排胶初速度,且乳管水分的增加降低了胶乳的粘度,从而延长了排胶时间,促进了橡胶增产。磷酸化是水通道蛋白活性调节的一种重要方式。乙烯利对水通道蛋白的这种调节亦是通过对磷酸化进行的。业已证明,在依赖 Ca^{2+} 的专门蛋白激酶的参与下,乙烯能够诱导快速而瞬态的蛋白磷酸化。蛋白激酶的抑制剂-冈田酸的参与,则使由乙烯诱导的磷酸化被抑制,而冈田酸能抑制菠菜(*Spinacia oleracea*)叶子中水通道蛋白磷蛋白质 PM28A 的磷酸化(Johansson *et al.*,1996),这更为乙烯利刺激通过调节水通道蛋白表达量,增加乳管胶乳含水量和膨压,促进增产提供了依据。

水通道蛋白作为调节水分在细胞间运输和植株水分传导的分子基础,其鉴定和研究可为进一步探讨乙烯利刺激橡胶树增产的分子机制提供新的思路,有必要进一步深入研究。

4 乙烯利刺激对橡胶树的副作用

乙烯利使用得当,可提高产胶量,挖掘胶树的产胶潜力,但使用不当将使乙烯“利”转而为乙烯“害”,导致橡胶树发生排胶线内缩、死皮、排胶线变窄、树皮发生肥肿、伤口不易愈合等不良反应。研究表明,如果浓度达 10% 以上时会出现过度长流、割面暴皮流胶、割线变褐、死皮增多等现象(何康等,1983)。乙烯利刺激激活了橡胶树的产胶生理代谢,延长排胶时间而增加产量,同时引起的养分流失量比产量增加量大 1~3 倍,而且流失养分的成分不同于常规割制的,其中随胶乳中带走的磷钾比例高(何康等,1983)。另外,由于乙烯利刺激后使胶乳强烈稀释,每刀次排胶量大幅度增加,导致胶树在较短时间内(一次割胶时间)流失大量水分,因此在干旱季节由于缺水这种稀释作用受到了影响。由于养分和水分的大量消耗,橡胶树生长减慢。同时,施用乙烯利后施药带附近的水囊皮均会遭受不同程度的破坏,表现为水囊皮变薄和水囊皮中形成数量不等的石细胞。因此,可以说明橡胶树施用乙烯利促进了割线附近树皮的衰老。在割胶伤树方面,施用乙烯利的树伤口易扩大,愈合慢。而且涂乙烯利的割胶树在割胶过深时,即使胶刀没有割伤形成层,形成层已受到乙烯利的伤害,并在以后会形成伤口。

从活性氧方面研究,乙烯利强度刺激能够增强橡胶树乳管细胞中 NAD(P)H 氧化酶活性,使活性氧生成增加,活性氧的产生与清除一旦失去平衡,过量活性氧将会破坏诸如黄色体等细胞器的膜系统,使黄色体破裂,黄色体内含物中的无机阳离子(Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等)和有机高等电点的蛋白质等活性物质释放到胶乳中,使胶乳原位凝固,从而使乳管细胞随之丧失产胶功能,橡胶树出现死皮现象(校现周,2000)。若活性氧清除剂如谷胱甘肽、抗坏血酸等含量较多,SOD,POD 等酶活性较高,则橡胶树较少出现死皮现象(许闻献等,1988)。

为了使乙烯利在橡胶树增产中更好的发挥作用,许多研究就如何减轻乙烯利刺激对橡胶树的伤害做了有益的探索。乙烯利刺激后,橡胶树乳管细胞中活性氧的产生与清除的平衡问题,与所使用的乙烯利剂量、频率等有直接关系。在乙烯利中加入稀土,则可以明显降低施用乙烯利对橡胶树的伤害作用。据报道,与普通乙烯利相比,复方乙烯利有提高干胶含量、降低橡胶树死皮率的作用(宁云龙,1991),而稀土是复方乙烯利中的重要成分。杨少琼等(1993)认为,稀土有抑制橡胶树树皮组织生成

内源乙烯的功能。稀土很有可能是通过抑制乳管细胞活性氧的产生,从而减少橡胶树内源乙烯的生成,由此降低乙烯利的伤害作用的。同时,在乙烯利刺激割胶时,深割不仅会破坏对产胶有重要作用的部分筛管层,还会造成排胶线内缩,因此浅割是乙烯利刺激割胶中夺取高产稳产的重要技术措施。

总之,在天然橡胶生产中,对乙烯的生物学作用要有足够的认识,把乙烯利作为唯一的或最主要的增产措施,必将引起胶树过早衰老和死皮,只有在贯彻管养割相结合的前提下,根据橡胶树的品系特性,采取低频、短线、少药、浅割、增肥、产胶动态分析等保护性措施和胶乳生理参数综合调控手段,合理调节乙烯利刺激浓度和割胶强度,使橡胶树的生产与产胶、产胶与排胶保持动态生理平衡,才能使橡胶树安全生产和持续高产、稳产。

5 展望

为了使乙烯利在橡胶树增产中尽可能发挥作用,减少乙烯“害”的发生,正确认识乙烯利刺激橡胶树增产的机制是十分必要的,它不仅是保证橡胶树持续高产、稳产和高效的前提,也是指导乙烯利刺激割胶技术的发展、研制新型刺激剂的基础。但到目前为止,关于乙烯利刺激增产机制尚没有取得完全统一的认识。由于增产机制的复杂性,绝然的以某个生理生化指标、参数来讨论问题,很难对乙烯利刺激橡胶树的增产机制作出圆满的解释。从分子生物学水平上进行研究,可能更容易接近施乙烯利刺激橡胶树增产机制的本质。但是关于乙烯利刺激橡胶树增产的分子机制、乙烯利在胶乳增产分子机制中所扮演的真正角色目前仍不清楚。通过对构建的抑制性 cDNA 消减文库的全面分析,有可能获得一批乙烯利诱导特异表达、乳管特异表达的新基因,对其功能的深入了解将为全面解析乙烯利刺激橡胶树增产的分子机制、阐明乙烯利刺激橡胶树增产过程中的信号转导过程打下重要基础。

参 考 文 献

- 蔡 磊,校现周,蔡世英.1999.乙烯利与橡胶树排胶及死皮关系.云南热作科技,22(4):18-21.
- 段翠芳,曾日中,黎 瑜.2004.激素对巴西橡胶树橡胶生物合成的调控.热带农业科学,24(5):61-67.
- 邓柳红,罗明武,曾会才,等.2006.用抑制消减杂交法分离巴西橡胶树胶乳特异表达基因.林业科学,42(6):32-36.
- 范思伟,杨少琼.1991.巴西橡胶的乙烯生理学(下).热带作物研究,(4):75-85.
- 黄 瑾,校现周.2001.橡胶树胶乳中几丁质酶的研究进展.云南热作

- 科技 24(2):30-33.
- 黄瑾,校现周.2003.乙烯利和乙烯刺激对橡胶树胶乳中几丁质酶活性和胶乳产量的影响.热带作物学报 24(4):1-5.
- 黄炎,郭庆水,徐立新,等.2008.巴西橡胶树的分子生物学研究进展.安徽农业科学 36(2):442-445,456.
- 何康,黄宗道.1983.热带北缘橡胶树栽培.广州:广东科技出版社.
- 刘宽灿,杨云,赵丽红,等.2007.乙烯利诱导橡胶树胶乳cDNA消减文库的构建.热带作物学报 28(3):1-4.
- 罗明武,邓柳红.2006.巴西橡胶树产胶与排胶机制研究进展.林业科学,42(9):127-130.
- 宁云龙.1991.中国专利精选.沈阳:辽宁科学出版社.
- 彭世清,陈守才.2004.巴西橡胶树43 kD 橡胶粒子膜蛋白基因的cDNA克隆及表达.植物生理与分子生物学报,30(3):325-330.
- 校现周.2000.乙烯代谢对橡胶树的伤害及其发生机制探讨.热带农业科学 20(4):7-11.
- 徐吕杰,陈昆松,张上隆.1998.乙烯生物合成及其控制研究进展.植物学通报,15(增刊):54-61.
- 许闻献.2000.中国橡胶树割制改革30年.热带农业科学 20(6):57-71.
- 许闻献,校现周.1988.橡胶死皮树过氧化物酶同工酶和超氧化物歧化酶同工酶的研究.热带作物学报 9(1):31-36.
- 杨少琼,莫业勇,范思伟.1993.关于稀土提高巴西橡胶产量问题的再探讨.热带作物学报,14(1):21-30.
- 杨云.2007.橡胶树UBI基因的克隆与表达分析.华南热带农业大学硕士学位论文.
- 杨云,张治礼,刘宽灿,等.2008.一个新的巴西橡胶树胶乳UEP基因的克隆与表达分析.农业生物技术学报,16(2):305-308.
- 张桂和.2002.巴西橡胶树(*Hevea brasiliensis*)乙烯受体基因(etrl)的克隆及表达分析.湖南农业大学博士学位论文.
- 张鹤翥,杨大绵.1978.橡胶树化学刺激与预稀释作用.热带科技通讯(5):13-16.
- Abeles F B. 1973. Ethylene in plant biology. New York:Academic Press.
- Adiwilaga K, Kush A. 1996. Cloning and characterization of cDNA encoding farnesyl diphosphate synthase from rubber tree (*Hevea brasiliensis*). Plant Molecular Biology 30(5):935-946.
- Cardosa M J, Hamid S, Sunderasan E, et al. 1994. B-serum is highly immunogenic when compared to C-serum using enzyme immunoassays. Nat Rubber Res 9:205-211.
- d'Auzac J, Cretin H, Marin B, et al. 1982. A plant vegetal vacuolar system: the lutoids from *Hevea brasiliensis* latex. Physiol Veg, 20:311-331.
- d'Auzac J, Jacob J L. 1969. Regulation of glycolysis in latex of *Hevea brasiliensis*. J Rubb Res Inst Malaya 21(4):417-444.
- d'Auzac J, Prevot J C, Jacob J L, et al. 1995. What's new about lutoids? A vacuolar system model from *Hevea* latex. Plant Physiol Biochem, 33:765-768.
- Gidrol X, Chrestin H. 1984. Lutoidic ATPase functioning in relation to pH regulation and stimulation mechanisms (oral communication)// Proc IRRDB Int Congr Exploitation, Physiology and Breeding of *Hevea*, July 1984, 81-99.
- Gidrol X, Chrestin H, Tan H L, et al. 1994. Hevein, a lectin-like protein from *Hevea brasiliensis* (rubber tree) is involved in the coagulation of latex. J Biol Chem 269(12):9278-9283.
- Gomez J B. 1977. Demonstration of latex coagulants in bark extracts of *Hevea* and their possible role in latex flow. J Rubb Res Inst Malaysia 25(3):109-119.
- Johansson I, Larsson C, Ek B, et al. 1996. The major integral proteins of spinach leaf plasma membranes are putative aquaporins and are phosphorylated in response to Ca^{2+} and apoplastic water potential. Plant Cell 8(7):1181-1191.
- Karen E, Broglie. 1986. Ethylene-regulated gene expression: Molecular cloning of the genes encoding and endochitinase from *Phaseolus unglaris*. Proc Natl Acad Sci 83:6820-6824.
- Oh S K, Kang H, Shin D H, et al. 1999. Isolation, characterization and functional analysis of a novel cDNA clone encoding a small rubber particle protein from *Hevea brasiliensis*. Journal of Biological Chemistry 274(24):17132-17138.
- Ribaillier D. 1968. Action in vitro de certain ions mineraux et composés organiques sur la stabilité des lutoïdes du latex de *Hevea*. Rev Gen Caout Plast 45(12):1395-1398.
- Sivasubramanian S, Vanniasingham V M, Tan C T, et al. 1995. Characterization of HEVER, a novel stress-induced gene from *Hevea brasiliensis*. Plant Mol Biol 29(1):173-178.
- Sookmark U, Pujode-Renaud V, Chrestin H, et al. 2002. Characterization of polypeptides accumulated in the latex cytosol of rubber tree affected by the tapping panel dryness syndrome. Plant Cell Physiol, 43:1323-1333.
- Southon W A, Yip E. 1968. Latex flow studies: Rheology of fresh *Hevea* latex flow in capillaries. J Rubb Res Inst Malaysia, 20(5):236-247.
- Tunggoen K, Sakr S, Kongsawadworakul P, et al. 2006. Aquaporin genes expression in the trunk phloem and in the laticifers of rubber tree. Proc Int Conf Natural Rubber, Nov. 2006, Ho Chi Minh, Vietnam.
- Tupy J. 1973a. The activity of latex invertase and latex production of *Hevea brasiliensis*. Physiol Veg, 11:633-641.
- Tupy J. 1973b. The regulation of invertase activity in the latex of *Hevea brasiliensis*. J Exp Bot 24:516-524.
- Woltering E J, Somhorst D, Veer P. 1995. The role of ethylene in interorgan signaling during flower senescence. Plant Physiol, 109:1219-1225.
- Yip E, Chin H C. 1977. Latex flow studies: Distribution of metallic ions between phase of *Hevea* latex and effect of yield stimulation on the distribution. Rubb Res Inst Malaysia, 25(1):31-49.

(责任编辑 郭广荣)