中国科学: 生命科学 2024 年 第 54 卷 第 10 期: 1781 ~ 1797
SCIENTIA SINICA Vitae lifecn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
评 述 中国知名大学及研究院所专栏 中国热带农业科学院专辑

产胶植物乳管的结构特征及其分化和发育

史敏晶*, 田维敏*, 张世鑫, 吴继林, 晁金泉*

中国热带农业科学院橡胶研究所, 农业农村部橡胶树生物学与遗传资源利用重点实验室, 省部共建国家重点实验室培育基地—海南省热带作物栽培生理学重点实验室, 海口 571101

* 联系人, E-mail: pzbsmjzifeng@163.com; wmtian@163.com; tianwang208@163.com

收稿日期: 2024-05-28; 接受日期: 2024-08-02; 网络版发表日期: 2024-10-14
国家重点研发计划(批准号: 2022YFD2301201)、现代农业产业技术体系建设专项(批准号: CARS-33-YZ1)、云南省重大科技专项计划项目(批准号: 202402AE09001901)和海南省重点研发项目(批准号: ZDYF2024XDNY224)资助

摘要 组织内含天然橡胶的植物统称为产胶植物. 产胶植物的乳管是合成和贮存天然橡胶的特化细胞, 乳管细胞及其内部橡胶粒子的发生、发育与植物的产胶能力密切相关. 因此, 研究产胶植物的乳管结构及其分化发育对天然橡胶产业的发展具有重要的意义. 橡胶粒子、黄色体和F-W复合体(Frey-Wyssling complex)是橡胶树乳管的特化细胞器, 机械伤害促进乳管的分化, 茉莉酸是调节次生乳管分化的关键信号分子, 但橡胶树乳管分化发育的分子机制仍未完全解析. 本文综述了当前主要产胶植物乳管结构和分化发育方面的研究进展, 并阐述了杜仲、橡胶草、银胶菊与橡胶树的乳管在分布、形态结构上的区别. 本文将为深入研究产胶植物的乳管生物学奠定理论基础.

关键词 产胶植物, 乳管, 天然橡胶, 结构, 分化和发育

植物体内存在一些分泌特殊次生代谢物的细胞或组织, 其中能产生乳汁的统称为乳管(laticifer). 目前, 世界公认的含有乳汁的植物(latex-producing plant)大约有20个科[1,2], 其中被子植物中含乳汁的植物约900个属, 共12500种, 这些植物大多数属双子叶植物, 以大戟科(Euphorbiaceae)、菊科(Asteraceae) 、夹竹桃科(Apocynaceae)、萝摩科(Asclepiadaceae)、罂粟科(Papaveraceae)、山榄科(Sapotaceae)等含有乳管的植物种类较多; 单子叶植物中天南星科(Araceae)、百合科(Liliaceae)和芭蕉科(Musaceae)等个别属中有少数具乳汁的植物. 蕨类植物中的苹科(Marsileaceae)乳汁苹属(*Regnellidium*) 中也有一些种类被发现含乳汁[3]. 1991年, Lewinsohn[4]提出约40个科大约20000种植物含有乳汁. 随着研究的深入, 近年来Teixeira等人[5]提出约41个科的开花植物中存在乳管, 可见乳管在植物中的分布极为广泛. 植物乳汁有白色、黄色、橙色、棕色或红色等多种颜色, 但以白色为主, 其中含生物碱、酚类、脂类、萜类、果胶、蛋白质和多糖等多种化学成分[6~9].

乳汁中含有天然橡胶的植物统称为产胶植物(rubber-producing plant), 目前已知的约2500种[10,11]. 大部分产胶植物的天然橡胶由于分子量太低或者含胶量太少而缺乏开发价值, 仅有少数植物产生高质量的有经济价值的天然橡胶[12~14], 其中最具代表性的是巴西橡

引用格式: 史敏晶, 田维敏, 张世鑫, 等. 产胶植物乳管的结构特征及其分化和发育. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1781–1797
Shi M J, Tian W M, Zhang S X, et al. Structure characteristics, differentiation, and development of laticifer in rubber-producing plants (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1781–1797, doi: 10.1360/SSV-2024-0165

© 2024 《中国科学》杂志社 www.scichina.com
https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

胶树(*Hevea brasiliensis* Muell.Arg.)、杜仲(*Eucommia ulmoides* Oliver)、银胶菊(*Parthenium argentatum* Gray)和橡胶草(*Taraxacum kok-saghyz* Rodin)[15,16]. 巴西橡胶树提供了世界所需天然橡胶的98%以上, 其乳管内合成的天然橡胶主要成分是顺式-聚异戊二烯高分子聚合物, 具有良好的弹性、耐拉性和可塑性等优良性质, 是重要的战略物资和工业原料, 也是目前唯一的商业用天然橡胶[17]. 杜仲内的天然橡胶主要是反式-聚异戊二烯聚合物, 作为一种硬性橡胶, 也具有广阔的开发前景[18]. 银胶菊和橡胶草由于能适应寒冷气候, 种植范围广泛, 成熟周期短, 适合机械化生产, 是当前日益受重视的商业用天然橡胶替代植物[12]. 作为天然橡胶合成和贮存的场所, 产胶植物尤其是巴西橡胶树的乳管受到广泛的关注[19,20]. 早期研究着重于乳管细胞的形态结构, 随着基因组学、分子遗传学、表观遗传学和生物信息学等学科的发展, 乳管的分化发育和调控也得到了深入的研究. 本文综述了几种代表性产胶植物乳管的相关研究进展, 着重阐述了巴西橡胶树乳管细胞的结构和分化发育, 这将有助于人们更深入地认识乳管的功能, 为全面解析乳管的分化发育和调节奠定基础.

1 产胶植物乳管的类型

植物乳管是广泛分布于组织内的呈长管状的多细胞核的特化细胞. 乳管的生长方式可分为两种: 细胞融合生长和侵入性生长. 细胞融合是指细胞之间通过细胞壁的降解发生融合, 最后导致多个细胞核共享细胞质[21]; 侵入性生长则指单个细胞通过细胞核分裂但细胞质不分裂的方式来延伸扩大[22]. 根据乳管细胞生长方式和最终成熟形态, 可以将乳管分为无节乳管和有节乳管两大类. 根据乳管是否分枝, 无节乳管又可分为无节无分枝乳管和无节分枝乳管. 长春花属(*Catharanthus roseus*)、大麻属(*Cannabis sativa*)等中常见无节无分枝乳管[23]; 而大戟属(*Euphorbia lathyris*)、榕属(*Ficus*)等植物中多分布无节有分枝乳管, 并最终形成复杂的分枝系统[2]. 杜仲的乳管是无节乳管, 但对其是否分支目前存在争议[24~27]. 无论有否分枝, 无节乳管都是由一个母细胞发展而来的. 随着植株的发育, 母细胞不断进行有丝分裂, 但分裂时不会伴随细胞质的分裂, 不形成细胞板, 最终形成多核的乳管细胞, 并使之不断延伸. 有节乳管是多细胞起源, 在发育过程中, 特定的细胞之间端壁发生部分或者完全的降解, 使细胞彼此发生融合形成长管状结构. 根据乳管细胞侧壁之间是否发生融合连接形成接合管, 可以将之分为有节无连接乳管和有节连接乳管两类. 旋花科(Convolvulaceae)的甘薯属(*Ipomoea*)、山榄科人心果属(*Achras*)等植物中多分布有节无连接乳管; 菊科的菊苣属(*Cichorium*)、蒲公英属(*Tataxacum*), 大戟科橡胶树属(*Hevea*)和木薯属(*Manihot*)主要分布形成网状结构的有节连接乳管. 同一科植物中可以存在有节和无节两种类型的乳管, 如大戟科的大戟属乳管为无节乳管, 而橡胶树属则为有节乳管. 图1展示了不同的乳管类型及其发育形式. 随着研究的深入, 有些曾被认为是无节乳管的植物在电子显微镜下被发现存在细胞间融合[28,29], 甚至在同一植物中存在两种发育类型.

2 产胶植物乳管的结构

巴西橡胶树(大戟科橡胶树属)是当前最主要的产胶植物, 其网状的乳管结构研究也最为深入. 杜仲作为我国特有的孑遗物种, 其内合成硬性橡胶的无节乳管也逐渐受到关注. 橡胶草和银胶菊均为菊科多年生植物, 其乳管属于有节连接乳管, 作为重要的产胶替代植物, 其乳管细胞结构的研究也日益受到重视. 本文对这几种代表性产胶植物的乳管结构分别进行了阐述.

2.1 巴西橡胶树的乳管结构特点与组成

巴西橡胶树各器官中都分布有乳管, 对其乳管结构的研究可追溯到20世纪初. 随着电镜技术的发展, 乳管细胞的超微结构得到了很好的解析[30]. 根据树皮中乳管的来源和组织学位置, 可以将其分为初生乳管和次生乳管, 二者都是有节连接乳管[20,31]. 初生乳管是在组织初生生长时形成的, 主要散在分布于初生韧皮部中; 而次生乳管则是维管形成层进行次生生长形成的, 主要成列分布在树干次生韧皮部中. 初生和次生乳管中的乳汁通常称为胶乳, 是活的原生质, 其中含有相同类型的细胞器, 尤其是橡胶粒子、黄色体和F-W复合体(Frey-Wyssling complex)三种特殊的细胞器, 但在电镜下观察, 二者的超微结构仍存在明显差异.

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

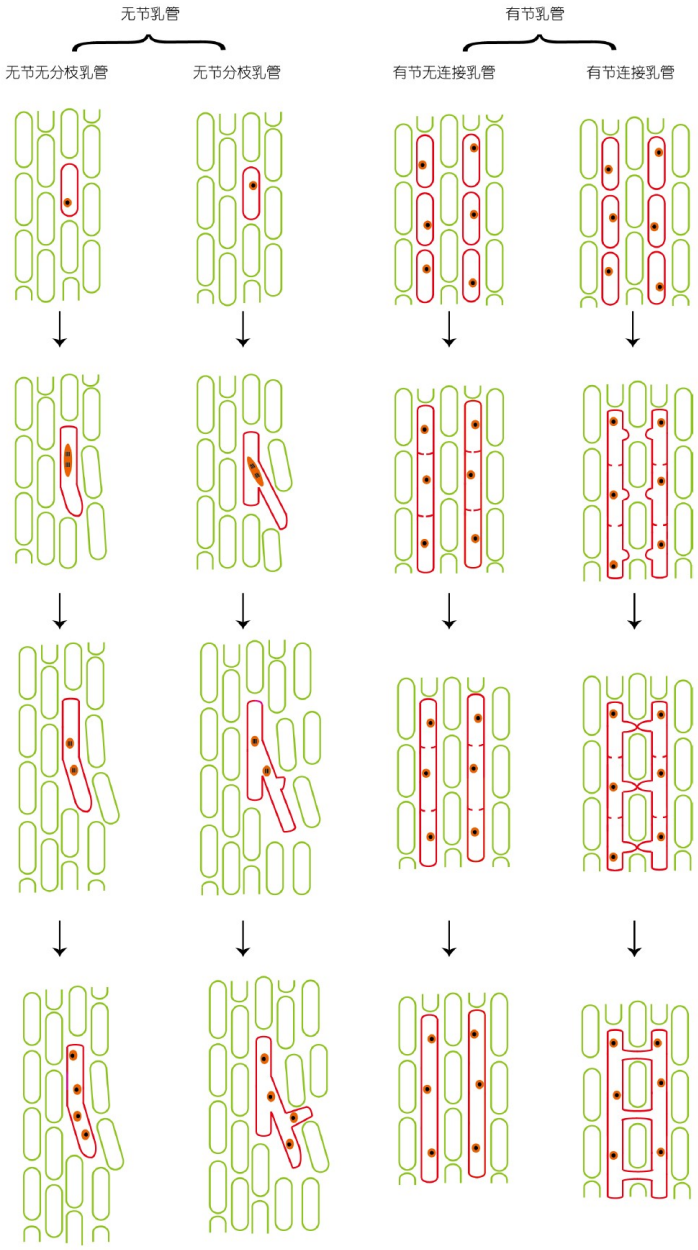


图 1　植物主要乳管类型及其发育示意图. 无节无分枝乳管母细胞随着植物的生长而伸长, 但不分枝; 无节分枝乳管母细胞生长过程中分枝, 最后形成高度分枝的网络. 有节无连接乳管母细胞纵向连接成行; 有节连接乳管不仅母细胞纵向连接成行, 还通过细胞壁降解, 相邻的乳管之间侧壁形成接合管. 乳管及其母细胞以红色显示

Figure 1　Schematic of the development of the major laticifer types in plants. The initial cell of unbranched, non-articulated laticifers elongates but does not produce branches as plants grow. Branched, non-articulated laticifers arise from single initial cell and produce branches during the growth, and finally form a highly branched network throughout the plant. The articulated, non-anastomosing laticifers are derived from multiple cells, with the initials forming longitudinal rows. The articulated, anastomosing laticifers not only connect mother cells longitudinally in rows, but also form anastomoses between adjacent articulated laticifers through cell wall degradation. Laticifers and their initials are shown in red

2.1.1　橡胶粒子

橡胶粒子是合成和贮存天然橡胶的特殊细胞器[32,33], 是构成胶乳的最主要组分[34]. 橡胶粒子主要呈圆球形, 只有单层的生物膜, 即半个单位膜, 是由脂类和蛋白质及其他非橡胶成分所构成的亲水性“保护层”. 膜内的橡胶烃是天然橡胶的直接来源[35], 为非极

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

性物质. 橡胶粒子表面带负电荷, 这种负电荷层被认为是胶乳形成稳定胶体系统的主要原因[36]. 目前发现参与天然橡胶分子合成的酶, 如橡胶延伸因子(rubber elongation factor, REF)、橡胶转移酶(rubber transferase)、顺式异戊烯基转移酶(*cis*-isoprene transferase)以及小橡胶粒子膜蛋白(small rubber particle protein, SRPP)等多种蛋白质都位于橡胶粒子膜上, 以松散或者紧密等不同的形式和橡胶粒子膜结合[11,37~39]. 橡胶树主要通过甲羟戊酸(meva-lonic acid, MVA)途径, 将细胞质中的乙酰辅酶A经过一系列的酶催化合成天然橡胶的直接前体异戊烯基焦磷酸(isopentenyl pyrophosphate, IPP), IPP则经橡胶粒子合成高分子的橡胶烃, 并贮存在橡胶粒子内部[40].

胶乳中的橡胶粒子粒径大小不一, 形态结构也存在差异[41,42]. 最初形成的橡胶粒子为电子致密的小球, 主要存在于富含粗糙内质网、多聚核糖体和高尔基体的细胞质中[41]. 进一步增大的橡胶粒子中央区成为电子透明状态, 周缘具有单层界膜, 且膜上开始出现电子致密突起. 充分发育的大橡胶粒子是具有明显界膜的电子透明圆球, 直径普遍为1~2 μm, 极少数直径可达5~6 μm. 超速离心时, 橡胶粒子可从牛奶状的胶乳中分离出来形成顶层的白色橡胶膏, 且橡胶粒子大小不同分布的位置也有差异, 由此可将胶乳中的橡胶粒子分为大、小橡胶粒子两种类型[34]. 大橡胶粒子通常富集在橡胶膏的上部, 外观呈白色; 小橡胶粒子主要分布在橡胶膏的下部, 呈半透明状, 直径通常在0.25 μm以下, 仅占橡胶粒子总体积的7%~8%, 但却占橡胶粒子总数的90%左右[34]. 橡胶粒子表面的高丰度蛋白主要有分子量为14 kDa的REF和24 kDa的SRPP, 这两种蛋白质的含量在不同大小的橡胶粒子中也不同. SRPP在小橡胶粒子中占比高, 而REF在大橡胶粒子中占比高[43]. 不同类型的橡胶粒子不仅大小存在较大差异, 生化功能也不完全相同[44].

关于橡胶粒子的起源, 目前主要有两种观点. Southorn[45]推测橡胶粒子起源于内质网, Dickenson[46]则认为橡胶粒子在细胞质中是自由产生的. 最近史敏晶等人[42]通过电镜观察发现, 处于发育最初阶段的乳管中的内质网上明显连接着电子致密的橡胶粒子, 为橡胶粒子起源于其他的细胞器提供了明确的证据.

2.1.2 黄色体

黄色体是乳管细胞中一种具有液泡和溶酶体性质的球状小泡, 直径通常为0.5~3 μm[46], 最大可达10 μm, 由厚约8 nm的单位膜包被. 高速离心后, 新鲜胶乳中的黄色体沉淀到底层, 占胶乳体积的10%~20%[34,47]. 除橡胶粒子外, 黄色体在胶乳中的数量最多. 黄色体膜上含有很多重要的蛋白质, 包括与活性氧产生有关的NAD(P)H-醌-还原酶以及与橡胶粒子凝集有关的多种蛋白[48]. 黄色体内含物为酸性, pH值为5.5~6.0, 其中含大量的阳离子、小分子物质、几丁质酶、橡胶素和β-1,3-葡聚糖酶等防御相关蛋白质[49,50]. 黄色体膜磷脂富含不饱和脂肪酸, 因此具有良好的流动性和通透性, 对渗透敏感, 低渗条件下易膨胀而破裂. 黄色体内膜及内含物因能促进橡胶粒子的凝集而被认为是胶乳的凝固系统, 与橡胶树乳管伤口堵塞密切相关, 直接影响排胶并最终影响橡胶产量. 构成乳管伤口末端堵塞物的蛋白质网主要成分来自黄色体中的防御蛋白质[51], 因此黄色体是橡胶树胶乳中执行植物保护功能的重要细胞器.

初生乳管中的黄色体和次生乳管中的黄色体在形态结构上存在明显差异[41,46,50]. 初生乳管黄色体中常含蛋白质性质的微纤维结构, 随着乳管的成熟, 微纤维逐渐由深色、规则排列状态过渡到浅色、无序的杂乱状态[41]. 次生乳管的黄色体中没有微纤维类结构, 由开始的空泡状逐步到积累大量电子致密的深色内含物. 乙烯利、茉莉酸等激素处理明显促进这种积累. 同时, 次生乳管黄色体中常含有橡胶粒子, 可能是在其形成过程中将细胞质中的橡胶粒子包裹进来所导致的. 黄色体的起源目前认为主要与内质网和高尔基体有关[41,52].

2.1.3 F-W复合体

F-W复合体最早由Frey-Wyssling发现, 是一个结构复杂的细胞器, 具有聚集成群的倾向[45]. F-W复合体的数量比黄色体少, 但却是乳管细胞的重要特征. 超速离心胶乳时, F-W复合体出现在橡胶膏下层以及底层,是底层部分呈黄色的主要原因. F-W复合体略呈球形, 直径约3~6 μm, 双层膜包被, 膜内常有亲锇粒子和绳索形细管系统[46].

F-W复合体形态结构随发育变化很大, 且初生乳

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

管和次生乳管F-W复合体的结构也存在明显不同. 最初分化的初生乳管细胞无典型的F-W复合体, 随着该结构的进一步发育, 出现了介于F-W复合体和薄壁细胞质体中间状态的结构[41]. 成熟的初生乳管中F-W复合体结构简单, 缺乏嗜锇粒子和双层膜结构. 典型的F-W复合体仅存在于次生乳管中, 具有双层膜、嗜锇粒子、类胡萝卜素和多酚氧化酶等特点, 因此被认为是由质体特化形成的. 质体是合成IPP的甲基赤藓糖醇途径(methylerythritol pathway, MEP)所在的细胞器[11], F-W复合体是否具有此功能尚不清楚, 但其错综复杂的结构意味着它可能执行着重要的代谢功能.

2.1.4　乳管细胞壁及其质膜

乳管也是薄壁细胞, 幼嫩的乳管细胞与周围的薄壁细胞以胞间连丝相联系[30], 但成熟的乳管细胞缺乏胞间连丝, 乳管与周围细胞之间的物质交换主要以“质子泵”的方式进行[53]. 成熟乳管的封闭性结构和特殊的内含物导致完整的乳管内部存在极高的膨压, 高达10~15个大气压[54], 这种高膨压是胶乳排出乳管的初始动力, 也导致乳管质膜被挤压紧贴于细胞壁. 幼嫩乳管的细胞壁较薄, 成熟的乳管细胞壁明显加厚, 同时内部含有较高的木质素[55,56]. 乳管并不是一条平滑的管道, 乳管细胞壁内面常见一些凸出的横壁残留[20], 这些在乳管细胞融合时形成的缢缩和障碍影响排胶的通畅性. 目前, 关于巴西橡胶树细胞壁研究相对较少, 其细胞端壁的融合以及侧壁接合管的形成无疑与乳管的发育形成密切相关, 值得深入研究.

2.1.5　胶乳中其他细胞器

乳管中的胶乳近百年来一直被认为是液泡内含物, 即液泡汁, 直到Cook等人用高速离心法将割胶收集的胶乳分成4个主要部分, 发现有些部分明显不是均质的. 通过活体染料染色同时结合生物化学的方法, 才表明胶乳具有细胞质的特征. 电子显微镜的出现以直观的形式更清晰地显示胶乳是含有多种细胞器的特化细胞质[46]. 巴西橡胶树乳管胶乳中含有大量的蛋白质, 在橡胶的生物合成、胶乳的稳定以及植物防御中起重要作用[57~59]. 除橡胶粒子、黄色体和F-W复合体外, 胶乳中含有高尔基体、线粒体、核糖体、细胞核和内质网等多种细胞器, 这一点与普通薄壁细胞相似. 胶乳的性质影响采胶的产量和橡胶产品的质量, 与产胶和排胶机制密切相关.

2.2　杜仲乳管的结构特点

杜仲乳管是由单细胞延伸形成的长管状无节乳管, 主要分布在茎、叶、根、果实及

雄蕊组织中[26,60,61]. 杜仲茎皮存在“折之内有白丝相连”的现象, 采用溴-碘变性试剂处理后, 石蜡切片中能观察到棕色变性的橡胶丝, 证明杜仲中存在天然橡胶. 相较巴西橡胶树, 杜仲乳管的研究较少[24~27,62]. 杜仲乳管在各器官的分布规律和形态基本相同, 成熟的乳管细胞有极大的长宽比, 呈细长、两端膨大的丝状体, 长400~3500 μm, 多数为3000 μm左右, 直径为2.5~6 μm[63,64]. 充分发育的乳管内合成天然橡胶的细胞器–橡胶粒子几乎充满细胞腔; 橡胶粒子含有电子透明的内含物和电子致密的膜, 常呈卵形或者梨形, 多数大小为0.35~0.6 μm[65]; 且乳管细胞质中其他的结构明显出现解体. Nakazawa 等人[26]研究发现在成熟的乳管中橡胶粒子发生融合, 乳管细胞腔内充满融合后形成的橡胶纤维结构, 橡胶颗粒的融合伴随着颗粒周围膜结构边界的消失, 这一点和巴西橡胶树中始终保持膜完整性的橡胶粒子完全不同. 张明鉴等人[27]最近研究发现, 在乳管成长的过程中会形成膨大的节, 在成熟的乳管中这些膨大节会消失, 但在充满橡胶纤维的成熟乳管中仍含有细胞质和内质网等细胞器, 只是被挤压在细胞壁周围. 这一结果与田兰馨等人[62]早期提出的杜仲成熟乳管细胞是死细胞的观点相反, 有必要进一步确认.

杜仲乳管分布于幼茎的皮层和初生韧皮部内侧, 髓部分布少. 在具有次生结构的茎中则成群分布于次生韧皮部中. 杜仲的幼根和老根中也有乳管, 但只分布在韧皮部中. 在叶片中, 含胶乳管随着维管组织分化出现, 主要分布于各级叶脉的韧皮部及主脉上下的薄壁组织中. 丝状的乳管与维管束平行排列生长, 全叶的乳管形成一个完整的网状体系. 雄蕊和雌蕊中乳管主要分布于维管束的韧皮部中. 果实中乳管的密度最大, 尤其是靠近种子的内果皮, 这些乳管可能对种子起到保护作用[65,66].

2.3　银胶菊和橡胶草乳管的结构特点

银胶菊又名银色橡胶菊, 属菊科银胶菊属(*Parthenium*)多年生灌木植物. 橡胶草也称为俄罗斯蒲公英

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

(Russian dandelion), 是俄罗斯植物学家Rodin 在1931年发现的一种菊科蒲公英属大角蒲公英组(*Sect. Macrocornuta* V. Soest)多年生草本植物. 银胶菊和橡胶草中的橡胶粒子均合成和贮存顺式-聚异戊二烯天然橡胶.

银胶菊产生天然橡胶的细胞与巴西橡胶树有着明显的不同, 合成天然橡胶的细胞器–橡胶粒子被发现主要存在于茎和根的髓、皮层和维管束的薄壁细胞中, 尤其是围绕在树脂道周围的上皮薄壁细胞中. 在一年生植株中, 这些细胞通常具有致密的原生质, 核糖体和多聚核糖体含量高, 有大量的线粒体和质体, 但缺乏中央大液泡; 离树脂道较远的薄壁细胞中含有的橡胶粒子相对稀少, 且液泡中橡胶粒子占比明显增大[67]. Backhaus 和Walsh[68]在这些薄壁细胞的细胞质和液泡中均观察到橡胶粒子, 并且发现在细胞质中橡胶粒子具有椭圆形、球形和不规则多种形态, 而在液泡中的橡胶粒子都呈球形; 随着生长年份的增大, 橡胶粒子平均粒径增大, 直径通常在1 μm之上, 最大的可为3~4 μm[68,69]. 比较有意思的是, 多年生成熟的上皮薄壁细胞和其他薄壁细胞的细胞质中的橡胶粒子基本都被挤压进入液泡, 液泡占据了细胞的绝大部分空间, 细胞质残存极少[68]. 一直以来, 由于在银胶菊的多种薄壁细胞中都观察到橡胶粒子[70], 所以认为银胶菊中并不存在合成和贮存天然橡胶的特殊细胞. 但最近的研究认为, 树脂道上皮薄壁细胞应是天然橡胶合成和贮存的特定细胞[69]. 银胶菊中贮存的天然橡胶是以毫米大小的颗粒形式产生的, 不具备巴西橡胶树那样自由流动的乳汁, 为了收获这种橡胶, 需要通过破碎植株细胞结构来提取[12,13]. 早期的超微结构未观察到含橡胶粒子的细胞之间存在接合管, 但在Kajiura等人[69]的研究中, 可以在茎皮的切向结构中观察到含橡胶的细胞之间存在纵向和横向细胞壁的融合, 因此银胶菊的这种特异的上皮薄壁细胞可归属于有节连接乳管.

橡胶草与银胶菊不同, 具有明显的产生胶乳的特异乳管, 但其形态结构研究相对巴西橡胶树明显滞后. 早期研究认为, 橡胶草的乳管在根中也呈同心圆环排列, 乳管细胞上下融合连接, 但互不交叉, 即形成有节无连接乳管[71]. Yuan等人[72]对橡胶草不同组织进行了光镜和电镜观察, 发现乳管主要分布在根中, 叶中也有少量分布, 但在花葶中未观察到乳管. 根中的乳管成束集中分布, 围绕在髓周围呈同心圆排列, 同一束内的乳管彼此连接, 具有明显的接合管, 因此橡胶草的乳管也是有节连接乳管[12,13,72], 但不同乳管束之间是否能互相连接, 以及最终分布在同一圈内的不同乳管束之间是否互相连接成为一体目前尚不清楚. 橡胶草叶片中在叶脉维管束韧皮部一侧也分布有乳管, 但乳管的数量较少. 电子显微镜观察结果显示, 橡胶草橡胶粒子颗粒呈近似圆形、卵椭圆形、球形或梨形, 分布在细胞质中, 直径范围为5~5000 nm, 相较巴西橡胶树, 橡胶草中的橡胶粒子数量较少[72]. 虽然橡胶草中的橡胶粒子也是悬浮在细胞质中, 具有流动性, 但是获取其天然橡胶的方法仍然是通过破碎组织来提取.

3 产胶植物乳管的分化发育

乳管数量的多少与橡胶产量密切相关, 而植物组织分化乳管的能力直接决定着乳管数量. 不同类型的乳管常因来源不同而分化发育的机制也存在差异.

3.1 巴西橡胶树的乳管分化发育

初生和次生乳管同为巴西橡胶树中的乳管, 但来源不同, 因此发育也不尽相同.

3.1.1 初生乳管的分化发育

巴西橡胶树绿色茎中初生韧皮部的乳管是初生乳管, 初生乳管的排列不规则. 国外学者认为这种初生乳管是由原形成层及其外周远轴一侧的细胞分化而来[31]. 吴继林等人[73]研究表明, 初生乳管在茎中的原形成层束出现时已开始分化, 是与原形成层的分化相伴发生. 最初分化的乳管细胞与原形成层束平行排列, 随着原形成层的伸长而伸长, 纵向行列中的初生乳管细胞相邻的横壁融解消失使之形成管状结构. 随着茎进一步发育, 乳管细胞在伸长的同时, 侧壁形成许多突起向各个方向发生侵入生长, 通过这些突起的融合连接, 初生乳管最终形成一个相互连接的立体网状系统[20]. 绿色树皮组织的横切和纵切光学显微图(图2A和B)很清晰地展示了这些特征.

初生乳管的数量在芽萌动至叶片古铜期(展叶期)期间迅速增多, 随后分化放缓, 淡绿期后数目基本稳定不再增加[73]. 对巴西橡胶树魏克汉种质和1981’IRRDB野生种质苗期的初生乳管进行了比较分析, 发现魏克汉种质中初生乳管分化能力普遍高于1981’IRRDB 野

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

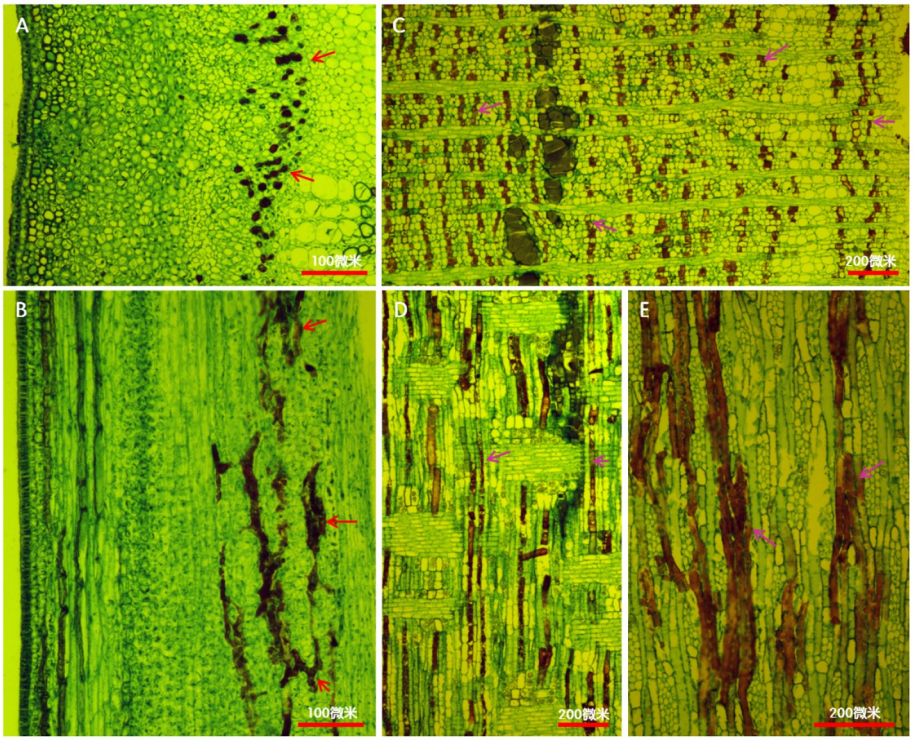


图 2　橡胶树不同类型乳管的分化发育(图片修改自文献[20]). A和B: 初生乳管的光学显微图(A, 横切; B, 纵切)显示初生乳管呈不规则分布并互相交联; C~E: 次生乳管的光学显微图(C横切; D, 纵切; E, 弦切)显示乳管同步分化, 成列分布(C), 不同列之间互不连接(D)但同列乳管互相交织(E). 红箭示初生乳管; 紫色箭头示次生乳管

Figure 2　Differentiation and development of different types of laticifers in rubber tree (Modified from ref. [20]). A and B: The optical micrographs of primary laticifers (A, cross-section; B, longitudinal section) showing the irregular distribution, and fusion and connection; C–E: The optical micrographs of secondary laticifers (C, transverse; D, longitudinal; and E, chordal section) showing the synchronous differentiation and distribution in rows of laticifers (C), no connections between different laticifer rows (D), and connections in the same laticifer row (E). The red arrows indicate the primary laticifer; the purple arrows indicate the secondary laticifer

生种质, 而魏克汉种质中引自国外的种质初生乳管分化能力普遍不如国内自主选育的品系, 而国内选育的种质不同系列之间也存在明显的差异[74,75]. 可见, 初生乳管的分化与品系有关联. Hao 等人[76]研究发现处于延伸期间的幼嫩萌条中的初生乳管能被茉莉酸(jasmonic acid, JA)诱导, 可见, 外界因子对初生乳管的分化有影响. 随着维管形成层的活动, 初生乳管和初生韧皮部一起被推向次生韧皮部的外面, 乳管间的联结也逐渐减少. 随着茎干的次生生长, 初生乳管逐渐破坏消失. 在成龄树树干中已无初生乳管, 初生乳管和割胶产量之间没有直接关系, 但是, 初生乳管和次生乳管的分化调节机制可能基本相同, 研究初生乳管的发育对于研究次生乳管的发育有借鉴意义.

3.1.2　次生乳管的分化发育

次生乳管是巴西橡胶树中割胶收获天然橡胶的主要组织, 由维管形成层中的纺锤状原始细胞分化而来, 与维管形成层呈同心圆状排列, 同一层的乳管形成网状连接, 但不同乳管层之间互不连接(见图2C~E). 维管形成层细胞通常分化一层次生乳管后, 接着分化几层筛管和薄壁组织细胞. 由内到外从刚分化的未成熟乳管逐渐过渡到成熟乳管, 随着树干生长, 乳管外移最终衰老消失. 决定次生乳管列数量的因素主要有两个方面: 维管形成层细胞分裂形成韧皮部细胞的速率, 以及韧皮部细胞中乳管的比例. 这两个因素既是品种的遗传特性[17,77~79], 又受环境因子的影响[76,80,81].

(1) 次生乳管数量与胶乳产量的相关性. 次生乳管数量可以分解为乳管个数和乳管列数两个构成因子. 由于同一列的乳管细胞之间通过连接管形成网状结构, 在树皮横切面上不能区分出连接管和乳管, 导致乳管个数统计不准确, 所以目前以乳管列数表示乳管数量更为准确. 国内外研究均表明, 乳管列的数目与乳

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

管分化能力正相关，且与天然橡胶产量密切相关[17,20,31,82]. 乳管列数目因树围大小和树皮厚薄的不同而异，乳管列分布的位置也与采胶产量密切关联，因此采用最内层石细胞以内的次生乳管列数目与该范围的次生韧皮部厚度的比值来评价橡胶树无性系次生乳管分化能力. 这比单纯用乳管列的总数来评价无性系乳管分化能力更科学，又简便易行，而且该比值与天然橡胶产量显著正相关[79].

(2) 次生乳管分化的影响因素. 次生乳管分化能力是品系的遗传特征，可以通过嫁接在无性系中保持或者通过有性繁殖在后代中表现出来. 次生乳管列的分化能力还与巴西橡胶树的发育阶段密切相关，幼态无性系的产量明显高于老态无性系[77]. 乳管列数通常随树龄的增加而增加，但这种乳管列数的增长并不均匀. 在3龄以前, 高产无性系和低产无性系之间的乳管列数差别不大, 随着树龄的增长, 高产无性系乳管形成的速率比低产无性系明显增加[78]，可见品系、发育阶段和树龄都对乳管的分化存在影响.

气候因子尤其是温度和湿度对次生乳管分化有着重要影响. 高温、高湿有利于次生乳管的分化[80]. 土壤矿质元素也影响次生乳管的分化，生长在优质土壤中的巴西橡胶树每年增加的乳管列数明显多于贫瘠土壤中生长的巴西橡胶树[31]. 因此，高温、高湿以及适当施用矿质元素可促进次生乳管的分化.

割胶是天然橡胶生产中必不可少的关键环节. 郝秉中等人[83]证实了割胶能促进次生乳管的分化，即增大了维管形成层分化次生乳管的比例. 割胶对巴西橡胶树的作用主要包括机械损伤和排出胶乳，排胶在割胶促进次生乳管分化中起主要作用[84]. 割胶是一种强烈的刺激，于俊红等人[85]证明了割胶具有远距离诱导次生乳管的分化能力. 虽然排胶在割胶促进次生乳管分化中起着主要作用，但机械损伤在局部范围内也能明显促进次生乳管的分化.

机械伤害能诱导成龄树和萌条中次生乳管的分化. 成龄树中针刺采胶后针刺孔附近有密集乳管形成，在挨近割口处的再生皮中也倾向于形成密集乳管，这种创伤后乳管的增加与增加植物保护伤口的能力有关[86]. 大树树干剥皮实验证明机械伤害能诱导密集乳管细胞的组成[87]. 在自然条件下，橡胶树萌条的第一伸长单位的茎中不会出现次生乳管，但机械损伤处理(不导致排胶)后能够诱导次生乳管的产生，且乳管分化具有明显的局部效应[81,88,89]. 巴西橡胶树不同种质的萌条经机械损伤诱导后次生乳管分化的难易程度不同，且与其成龄树的次生乳管分化能力显著正相关[90,91]. 目前，机械伤害诱导萌条分化次生乳管的实验系统常被用作橡胶树次生乳管分化能力的早期评价方法[92,93]. 利用这一实验系统进一步发现, 机械伤害诱导次生乳管分化是伤害部位脱水引起的活性氧爆发导致内源茉莉酸大量积累所致[89].

JA及其生物活性衍生物能诱导橡胶树形成层分化次生乳管，这是近二十年来橡胶树研究中富有里程碑意义的发现[76,81]. JA是一类存在于高等植物体内的内源生长调节物质，在植物对生物和非生物胁迫反应中起重要的调节作用[94~96]，同时也参与调节植物的各种发育过程和次生代谢等[57,97~100]. 最近研究发现，机械伤害能显著增加内源JA含量并诱导次生乳管的分化[89], 与茉莉酸活性形式JA-Ile结构相似的冠菌素(coronatine, COR)诱导巴西橡胶树乳管分化的效应比茉莉酸甲酯更好[101]. COR处理能显著提高形成层区的组蛋白乙酰化，而组蛋白去乙酰化酶的抑制剂—曲古抑菌素A(trichostatin A，TSA)也能诱导次生乳管的分化[102]. 外源JA在巴西橡胶树萌条中具有上、下双向运输的特点，而且JA诱导萌条次生乳管分化的效应与其移动和分布密切相关[81,103,104]. 这些研究都表明JA是调节次生乳管分化的关键信号分子，这为研究巴西橡胶树维管形成层分化次生乳管的分子调控机制指明了方向.

(3) 次生乳管分化的分子调控. JA作为调控橡胶树维管形成层分化次生乳管的关键信号分子，人们对其开展了多层面的研究[105~108]. 巴西橡胶树中鉴定到JA信号途径的三个关键组分COI1[109]、JAZ蛋白[110,111]和MYC转录因子[107,112]. 研究发现巴西橡胶树乳管细胞中存在特定的JA信号通路HbCOI1-HbJAZ3-HbMYC2[57]，还发现*HbJAZ5.0*和*HbJAZ10.0b*[111]以及*HbMYC24*和*HbMYC30*[107]基因可能参与乳管分化调控. 最近在形成层区筛选到一种转录中介体基因*HbMed25*，COR溶液外施处理和割胶处理后该基因明显上调，因此认为该基因也响应JA信号从而参与调控乳管分化[113]. Wu等人[108]发现经COR处理后形成层区hbr-miR156显著下调而*HbSPL9*显著上调，异源过表达hbr-miR156使橡胶草根部乳管数量显著减少，并证实hbr-miR156调控的靶基因是*HbSPL9*. 可见，巴西橡胶

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

树hbr-miR156-HbSPL9模块参与JA信号途径调控乳管分化, 但其分子机理尚不清楚.

乙烯反应因子(ethylene response factor, ERF)是已知乙烯转导途径中的最后环节, 根据Nakano的分类, ERF家族被细分为10个功能组[114]. 在JA诱导巴西橡胶树树皮乳管分化过程中, 发现有几个AP2/ERF基因被JA诱导[115], 随后人们在巴西橡胶树中鉴定到ERF家族并进行了分类[116]. 研究发现基因*HbERF-IXc4*和*HbERF-IXc5*在树皮和乳胶组织中高表达, 并受割胶和乙烯利诱导[117]. Lestari等人[118]通过转基因愈伤组织培育转基因株系发现, 巴西橡胶树中过表达*HbERF-IXc5*可增强植株生长和对非生物胁迫的耐受性, 并影响乳管分化, 这是首次成功实现对转录因子在转基因品系中的功能分析. 已有研究表明, 乙烯并不能诱导次生乳管的分化[84,119], 但ERF对于乙烯刺激的形成层细胞分裂是必不可少的[120,121], 而细胞分裂素(cytokinin, CTK)在JA诱导巴西橡胶树次生乳管分化时起重要的协同作用[122]. 由此可以推断, 细胞分裂素促使形成层细胞分化形成乳管与ERF的表达有密切关系, 进而调控乳管分化相关的靶基因.

在最初的橡胶树基因组基础上[123], Loh等人利用基因芯片对巴西橡胶树树皮次生乳管分化相关差异表达基因和信号通路进行了研究, 认同适量的细胞分裂素对于促进细胞分裂和正确的器官分化很重要, 并提出多胺可能参与次生乳管的生长和增殖[124]. 橡胶树高质量基因组是全面解析乳管分化分子机制的重要基础. 最近, Chao等人[17]构建了高质量的橡胶树基因组以及覆盖最广的基因组变异图谱, 通过全基因组关联分析发现编码小肽激素植物硫因子(phytosulfokine, PSK)的*HbPSK5*基因与乳管分化密切相关, 并发现有5个HbMYC成员可转录激活该基因的启动子, 橡胶草中过表达*HbPSK5*以及转录激活因子*HbMYC26*均可促进橡胶草根部乳管的形成. 可见橡胶树可通过MYC将PSK与JA信号相关联, 从而调节橡胶树的乳管分化.

综上所述, 刺激内源JA形成的机械伤害等胁迫因素能诱导次生乳管的分化, 直接施用外源JA及其类似物COR等可明显诱导次生乳管分化, 小肽激素植物硫因子与乳管分化也密切相关, 且可与JA信号通路关联. 形成层区是乳管分化调控信号作用的位点, 与细胞分裂、分化相关的信号及其相关基因在乳管分化中也起到重要的作用(图3).

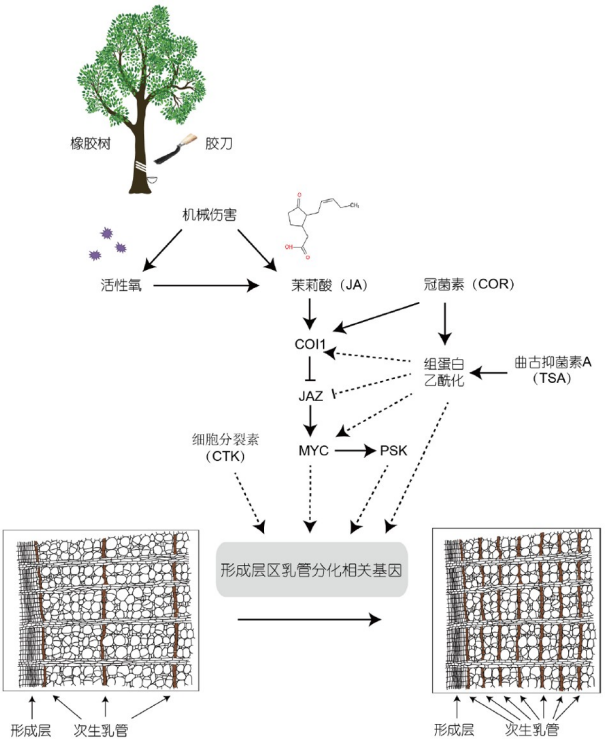


图 3　橡胶树次生乳管分化及其调控模式图. 橡胶树的次生乳管是由维管形成层中的纺锤状原始细胞分化而来, 受机械伤害等多种外界胁迫因子的诱导, JA是调控其分化的关键信号分子, PSK等通过关联JA信号途径参与了乳管的分化. JA活性类似物COR诱导次生乳管的分化并提高形成层区组蛋白乙酰化, 而组蛋白去乙酰化酶的抑制剂, TSA, 也能诱导次生乳管的分化. 与形成层细胞分裂相关的激素在乳管分化调控中也起到重要的协同作用

Figure 3　Model of secondary laticifer differentiation and regulation in rubber tree. The secondary laticifers of rubber trees are derived from the fusiform cells in the vascular cambium and are induced by various enviromental stress factors such as mechanical injury. JA is a key signaling molecule that regulates laticifer differentiation, and PSK and other signals participate in its differentiation by associating with JA signaling pathways. COR, the JA active analogue, induces secondary laticifer differentiation and enhances histone acetylation of the cambium region, while the inhibitor of histone deacetylase, TSA, can also induce the differentiation of secondary laticifers. Hormones related to the division of cambium cells also play important synergistic roles during the regulation of laticifer differentiation

3.2　杜仲乳管的分化发育

人们对杜仲药效成分的利用和研究较为深入[125,126], 但对产生反式-聚异戊二烯橡胶的乳管细胞分化发育所知甚少. 早在1891年, Weiss就对杜仲中含胶细胞的分布进行了研究[127], 但后来很长一段时间内, 杜仲产胶细胞的相关研究极少. 田兰馨等人[62,128]利用光镜和电镜对杜仲的乳管细胞分化发育进行了

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

研究，发现原形成层分化出原生韧皮部最早的筛分子时，皮层基本分生组织中的一些细胞开始主要通过纵分裂产生含胶乳管细胞的原始细胞. 刚形成的原始细胞的长宽比显著大于皮层的基本分生组织细胞，但具有浓厚的原生质，液泡化程度较低，此时尚不能观察到橡胶颗粒. 原始细胞可以直接发育为乳管细胞，也可以经过1~2次的径向或者切向分裂发育成数个含胶细胞. 含胶细胞的分化发育过程中，首先观察到的是原始细胞的快速伸长，但直径增加极少. 通常长度达到50 μm左右时，含胶细胞的两端沿着相邻细胞的胞间隙开始进行侵入生长，这一阶段细胞的液泡化程度增加，细胞质中开始出现微小的橡胶粒子. 随后直径生长基本停止，但长度仍然迅速增长. 通常原形成层分化出初生木质部导管分子时，含胶细胞的分化和发育进入后期, 侵入生长趋缓, 端部膨大, 细胞内橡胶粒子继续增多，但尚未充满细胞腔. 成熟的含胶细胞细长、两端膨大、内部充满黄棕色的球形或者卵圆形的橡胶颗粒，细胞核、质体以及其他细胞器均已退化解体，细胞失去生活能力成为专门贮存橡胶的场所, 这与巴西橡胶树成熟乳管仍是活细胞完全不同. 最近有研究提出杜仲含胶细胞仍是活细胞的观点[27]，因此有必要从多角度深入研究杜仲细胞的发育，解决这些争议问题. 目前，对杜仲含胶细胞分化发育的调控基本处于空白.

3.3 银胶菊和橡胶草乳管的分化发育

Lloyd首次发现银胶菊树脂道的上皮细胞中含有橡胶[129]，随后对银胶菊组织超微结构的研究表明，多种薄壁细胞中都分布有橡胶粒子[67,70]. 银胶菊中这些含橡胶粒子的细胞在发育过程中发生明显的变化，成熟时间较长[68]，最早可识别的橡胶粒子主要出现在2.5 个月大的茎树脂道内壁上皮细胞中，其相邻的薄壁细胞中偶尔出现橡胶粒子. 此阶段橡胶粒子直径较小, 仅分布在细胞质中, 细胞质中其他细胞器明显. 随着组织发育，上皮细胞中橡胶粒子数量增多、体积增大, 但仍主要分布于细胞质中, 只有少量进入液泡. 其周围的薄壁细胞橡胶粒子则在细胞质和液泡中均有分布，远离上皮细胞的薄壁细胞中也开始出现橡胶粒子，但主要集中在细胞质中. 无论是6月还是8月龄的植物组织积累天然橡胶极少，含胶细胞仍在发育中. 随着含胶细胞的完全成熟，无论上皮细胞还是薄壁细胞都高度液泡化, 细胞质少, 细胞核解体消失, 橡胶粒子最终基本都进入液泡中，并充满细胞腔. 目前对银胶菊中是否存在特定含胶细胞主要有两种观点：第一种是，并不存在特定分化的含胶细胞，茎和根的髓、皮层和维管束的薄壁细胞都含有橡胶粒子[12,67]. 第二种是，树脂道上皮薄壁细胞是天然橡胶合成和贮存天然橡胶的特定细胞. 银胶菊组织中树脂道和上皮细胞的数量逐年增加，其年龄与银胶菊中橡胶和树脂含量之间存在密切关系[130]. 通过光谱共焦激光扫描显微镜结合不同的染色分析将树脂和橡胶的积累进行区分，发现天然橡胶主要积累在树脂道上皮薄壁细胞中[69]. 并且，Backhaus和Walsh [68]首先证明了橡胶粒子最初是在树脂道周围的上皮细胞中产生，随后通过胞间连丝进入邻近的细胞. 这种树脂道上皮薄壁细胞是否属于严格意义上的乳管细胞还需要进一步确认. 关于银胶菊树脂道上皮细胞的起源，目前认为在初生组织中是由内皮层细胞分化而来，而在次生组织中则是由形成层分化形成，超微结构显示橡胶粒子起源于内质网[68].

橡胶草有明显的产胶特异乳管细胞，在叶脉、根中均有分布. 橡胶草乳管细胞的分化发育研究起步较晚，解剖学研究表明橡胶草根中的乳管围绕中央的偏木质化的髓成束集中分布，同一层中的乳管束之间常间隔多列薄壁细胞，不同层之间间隔多层薄壁细胞. 内圈的乳管细胞小, 随着向外扩展, 乳管逐渐长大, 并充满橡胶粒子[12,72,131]. 橡胶草作为菊科的多年生草本植物，其肉质根可能存在同心环状排列的异常维管组织，乳管分化可能与异常形成层以及顶端分生组织有关；在叶脉中的乳管细胞明显分布在维管束韧皮部外侧，通常仅只有一层，其是否由原形成层分化而来尚不清楚. 橡胶草乳管分化明显受到品系、种植环境以及JA等植物激素等多种因素的影响[108,132]. 随着高质量橡胶草基因组测序完成[133], 橡胶草的遗传背景更加清晰，通过转基因技术等多种分子手段研究其乳管分化和调控已成为可能.

乳管细胞对植物的生长和发育并不是必需的，但其在植物防御尤其是对食草动物的生物胁迫防御中发挥重要作用，被认为是植物防御机制的关键创新[134,135]. 不同的环境和选择压力对乳管分布及其亚细胞形态结构都存在明显影响[7,28,136,137], 因此, 环境因素也是不同的产胶植物在种植时要考虑的重要因子.

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

4　展望

天然橡胶是一种重要的工业原材料，其主要成分包含顺式-和反式-聚异戊二烯两种. 据统计, 当前含有顺式-聚异戊二烯成分的工业产品就高达50000种之多[11], 可见天然橡胶与人们的生活息息相关. 虽然目前已知有2500余种植物可以合成天然橡胶，但除了巴西橡胶树之外，这些植物基本处于驯化初期或者纯野生状态，尚未得到广泛的开发利用. 乳管作为产胶植物中与橡胶产量密切相关的特化组织，深化对其结构及分化、发育调控的认识不仅有助于阐明产胶植物产量形成的机制, 还将大大加速产胶植物的驯化历程.

乳管的结构是其生物学功能研究的基础，虽然目前对几种主要产胶植物的乳管结构有了基本的认识, 但仍然有许多发育的关键节点处于未知，例如巴西橡胶树同层乳管之间接合管形成的机制、橡胶粒子以及类似于溶酶体性质的黄色体小泡的形成、乳管细胞胞间连丝的消失等. 近年来, 细胞生物学的研究取得了长足进步，随着三维扫描电镜、冷冻电镜、X-射线显微镜、原子级电子断层成像技术、单分子定位超分辨成像技术以及光电关联三维成像技术等新的电镜和光镜技术的发展，可望从活体实时以及三维角度解构产胶植物的乳管结构和生命活动，这为深刻认识乳管以及最终阐明其功能提供了可能.

乳管数量的多少直接决定着最终天然橡胶的产量，诱导更多乳管的分化是提高乳胶产量的重要途径. 由于缺乏基因组信息以及合适的功能验证平台，长期以来产胶植物的分子生物学研究严重滞后. 随着测序技术的发展，近年来陆续公布了多个版本的巴西橡胶树、杜仲、橡胶草等基因组序列，并克隆了一批与乳管分化相关的基因. 随着这些能源植物转录组(包括单细胞转录组、空间转录组等)、蛋白质组、代谢组等组学研究的发展，将从多个角度解析乳管分化、发育的调控机制，建立特异表达基因与乳管分化形成之间的关联，完善乳管分化、发育的分子调控网络. 由于产胶植物基因组杂合度高，通过常规育种手段很难在短期内将优良性状进行聚合，而转基因育种则是快速获得优良新种质的有效手段. 目前巴西橡胶树、杜仲、橡胶草等主要产胶植物的遗传转化体系已基本建立，使得通过转基因技术和基因编辑技术加速产胶植物的遗传育种进程成为可能，尤其是乳管数量多、橡胶合成能力强的高品质品种的遗传改良. 这将推动我国天然橡胶产业的多元化发展，助力国防安全建设, 更好地促进经济和社会的发展.

参考文献

1　Metcalfe C R. Distribution of latex in the plant kingdom. Econ Bot, 1967, 21: 115–127

2　Castelblanque L, Balaguer B, Marti C, et al. Novel insights into the organization of laticifer cells: a cell comprising a unified whole system. Plant Physiol, 2016, 172: pp.00954.2016

3　Fahn A. Secretory tissue in plants. London: Academic Press, 1979. 223–243

4　Lewinsohn T M. The geographical distribution of plant latex. Chemoecology, 1991, 2: 64–68

5　Teixeira S P, Marinho C R, Leme F M. Structural diversity and distribution of laticifers. Adv Bot Res, 2020, 93: 27–54

6　Konno K. Plant latex and other exudates as plant defense systems: Roles of various defense chemicals and proteins contained therein. Phytochemistry, 2011, 72: 1510–1530

7　Pace M R, Cunha Neto I L, Santos-Silva L N N, et al. First report of laticifers in lianas of Malpighiaceae and their phylogenetic implications. Am J Bot, 2019, 106: 1156–1172

8　Naidoo C, Naidoo Y, Dewir Y H. The Secretory Apparatus of *Tabernaemontana ventricosa* Hochst. ex A.DC. (Apocynaceae): Laticifer identification, characterization and distribution. Plants, 2020, 9: 686

9　Ramos M V, Freitas C D T, Morais FS, et al. Plant latex and latex-borne defense. Adv Bot Res, 2020, 93: 1–25

10　Bowers J E. Natural rubber-producing plants for the United States. Beltsville, MD: National Agricultural Library, 1990

11　Cherian S, Ryu S B, Cornish K. Natural rubber biosynthesis in plants, the rubber transferase complex, and metabolic engineering progress and prospects. Plant Biotechnol J, 2019, 17: 2041–2061

12　van Beilen J B, Poirier Y. Guayule and Russian dandelion as alternative sources of natural rubber. Crit Rev Biotechnol, 2007, 27: 217–231

13　van Beilen J B, Poirier Y. Establishment of new crops for the production of natural rubber. Trends Biotechnol, 2007, 25: 522–529

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

14 Mooibroek H, Cornish K. Alternative sources of natural rubber. Appl Microbiol Biotechnol, 2000, 53: 355–365

15 Whalen M, McMahan C, Shintani D. Development of crops to produce industrially useful natural rubber. In: Bach T J, Rohmer M, eds. Isoprenoid Synthesis in Plants and Microorganisms: New Concepts and Experimental Approaches. New York: Springer, 2013. 329–345

16 Men X, Wang F, Chen G Q, et al. Biosynthesis of natural rubber: current state and perspectives. Int J Mol Sci, 2019, 20: 50

17 Chao J, Wu S, Shi M, et al. Genomic insight into domestication of rubber tree. Nat Commun, 2023, 14: 4651

18 Rose K, Steinbuchel A. Biodegradation of natural rubber and related compounds: recent insights into a hardly understood catabolic capability of microorganisms. Appl Environ Microbiol, 2005, 71: 2803–2812

19 d'Auzac J, Jacob J L, Chrestin H. Physiology of rubber tree latex. Boca Raton: CRC Press, 1989. 16–26

20 Tian W M, Shi M J, Tan H Y, et al. Bark structure and development of Hevea brasiliensis (in Chinese). Beijing: Science Press, 2015. 47–76 [田维敏, 史敏晶, 谭海燕, 等. 橡胶树树皮结构与发育. 北京: 科学出版社, 2015. 47–76]

21 Demarco D, de Moraes Castro M, Ascensão L. Two laticifer systems in *Sapium haematospermum* — new records for Euphorbiaceae. Botany, 2013, 91: 545–554

22 Hagel J M, Yeung E C, Facchini P J. Got milk? The secret life of laticifers. Trends Plant Sci, 2008, 13: 631–639

23 Mahlberg P G. Laticifers: An historical perspective. Bot Rev, 1993, 59: 1–23

24 Cui Y H, Wang M, Sun K L. Morphological study of gutta-containing cells in *Eucommia ulmoides* Oliv. (in Chinese). Chin Bull Bot, 1999, 16: 439–443 [崔跃华, 汪矛, 孙克莲. 杜仲含胶细胞的形态学研究. 植物学通报, 1999, 16: 439–443]

25 Zhou L Y, Li B, Sun Y Q. Studies on the shape features of gutta-containing cells of Eucommia ulmoides (in Chinese). Acta Bot Bor-Occ Sin, 2001, 21: 566–569 [周莉英, 黎斌, 苏印泉. 杜仲含胶细胞形态特征的研究. 西北植物学报, 2001, 21: 566–569]

26 Nakazawa Y, Takeda T, Suzuki N, et al. Histochemical study of trans-polyisoprene accumulation by spectral confocal laser scanning microscopy and a specific dye showing fluorescence solvatochromism in the rubber-producing plant, *Eucommia ulmoides* Oliver. Planta, 2013, 238: 549–560

27 Zhang M J, Yue Y D, Gao S K, et al. Cytomorphology of laticifer cells in stems and cotyledons of Eucommia ulmoides Oliv. (in Chinese). Fore Res, 2023, 36: 50–61 [张明鉴, 岳娅东, 高顺凯, 等. 杜仲茎和子叶的含胶细胞形态学研究. 林业科学研究, 2023, 36: 50–61]

28 Leme F M, Borella P H, Marinho C R, et al. Expanding the laticifer knowledge in Cannabaceae: Distribution, morphology, origin, and latex composition. Protoplasma, 2020, 257: 1183–1199

29 Gama T S S, Rubiano V S, Demarco D. Laticifer development and its growth mode in *Allamanda blanchetii* A. DC. (Apocynaceae). J Torrey Botanical Soc, 2017, 144: 303–312

30 de Faÿ E, Sanier C, Hebant C. The distribution of plasmodesmata in the phloem ofHevea brasiliensis in relation to laticifer loading. Protoplasma, 1989, 149: 155–162

31 Gomez J B. Anatomy of *Hevea* and its influence on latex production. Kuala Lumper: Malaysia Rubber Research and Development Board, 1982

32 Kush A. Isoprenoid biosynthesis: the *Hevea* factory. Plant Physiol Bioch, 1994, 32: 761–767

33 Cornish K. Similarities and differences in rubber biochemistry among plant species. Phytochemistry, 2001, 57: 1123–1134

34 Moir G F J. Ultracentrifugation and Staining of *Hevea* Latex. Nature, 1959, 184: 1626–1628

35 Cornish K, Wood D F, Windle J J. Rubber particles from four different species, examined by transmission electron microscopy and electron-paramagnetic-resonance spin labeling, are found to consist of a homogeneous rubber core enclosed by a contiguous, monolayer biomembrane. Planta, 1999, 210: 85–96

36 Southorn W A, Yip E. Latex flow studies. III. Electrostatic considerations in the colloidal stability of fresh *Hevea* latex. J Rubb Res Inst Malaya, 1968, 20: 201–215

37 Dennis M S, Light D R. Rubber elongation factor from *Hevea brasiliensis*. J Biol Chem, 1989, 264: 18608–18617

38 Aoki Y, Takahashi S, Takayama D, et al. Identification of laticifer-specific genes and their promoter regions from a natural rubber producing plant *Hevea brasiliensis*. Plant Sci, 2014, 225: 1–8

39 Oh S K, Kang H, Shin D H, et al. Isolation, Characterization, and Functional Analysis of a Novel cDNA Clone Encoding a Small Rubber Particle Protein from *Hevea brasiliensis*. J Biol Chem, 1999, 274: 17132–17138

40 Yamashita S, Takahashi S. Molecular mechanisms of natural rubber biosynthesis. Annu Rev Biochem, 2020, 89: 821–851

41 Wu J L, Hao B Z. Ultrastructural observation of differentiation laticifers in Hevea brasiliensis (in Chinese). Acta Botanica Sinica, 1990, 32: 350–354 [吴继林, 郝秉中. 巴西橡胶树乳管分化的超微结构研究. 植物学报, 1990, 32: 350–354]

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

42 Shi M J, Wu J L, Hao B Z, et al. Ultrastructural evidence for the origination of rubber particles in rubber tree (Hevea brasiliensis) (in Chinese). Sci Silv Sin, 2016, 52: 114–119 [史敏晶, 吴继林, 郝秉中, 等. 橡胶树橡胶粒子起源的超微结构分析. 林业科学, 2016, 52: 114–119]

43 Wititsuwannakul R, Rukseree K, Kanokwiroon K, et al. A rubber particle protein specific for*Hevea* latex lectin binding involved in latex coagulation. Phytochemistry, 2008, 69: 1111–1118

44 Wood D F, Cornish K. Microstructure of purified rubber particles. Int J Plant Sci, 2000, 161: 435–445

45 Southorn W A. Microscopy of *Hevea* latex. In: Proceedings of the Natural Rubber Research Conference. Kuala Lumpur: the Rubber Research Institute of Malaya, *c*1961. 1961. 766–776

46 Dickenson P B. Electron microscopical studies of the latex vessel system of *Hevea brasiliensis*. J Rubb Res Inst Malaya, 1969, 2: 543–559

47 d'Auzac J, Prévôt J C, Jacob J L. What's new about lutoids? A vacuolar system model from *Hevea* latex. Plant Physiol Biochem, 1995, 33: 765–777

48 Wititsuwannakul R, Pasitkul P, Kanokwiroon K, et al. A role for a *Hevea* latex lectin-like protein in mediating rubber particle aggregation and latex coagulation. Phytochemistry, 2008, 69: 339–347

49 Moir G F J, Tata S J. The protein of *Hevea brasiliensis* latex. III. The soluble proteins of bottom fraction. J Rubb Res Inst Malaya, 1960, 16: 155–165

50 Wang X, Shi M, Wang D, et al. Comparative proteomics of primary and secondary lutoids reveals that chitinase and glucanase play a crucial combined role in rubber particle aggregation in *Hevea brasiliensis*. J Proteome Res, 2013, 12: 5146–5159

51 Shi M, Li Y, Deng S, et al. The formation and accumulation of protein-networks by physical interactions in the rapid occlusion of laticifer cells in rubber tree undergoing successive mechanical wounding. BMC Plant Biol, 2019, 19: 8

52 Hébant C. Ontogénie des laticifères du système primaire de l' *Hevea brasiliensis* : une étude ultrastructurale et cytochimique. Can J Bot, 1981, 59: 974–985

53 d'Auzac J. Transmembrane transport mechanism application to the laticiferous system (in French). Compte-rendu du colloque exploitation-physiologie et amelioration del l'*Hevea*. Montpellier, France: IRCA-CIRAD, 1988. 73–89

54 An F, Cahill D, Rookes J, et al. Real-time measurement of phloem turgor pressure in *Hevea brasiliensis* with a modified cell pressure probe. Bot Stud, 2014, 55: 19

55 Chao J Q, Chen Y Y, Yang S G, et al. Cloning and expressional analysis of *HbCCoAOMT* in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2016, 37: 1–7 [晁金泉, 陈月异, 杨署光, 等. 巴西橡胶树*HbCCoAOMT*基因克隆及其表达分析. 热带作物学报, 2016, 37: 1–7]

56 Shi M J, Zhang S X, Ding H, et al. Comparison of different staining methods for lignin in bark of rubber tree (Hevea brasiliensis Muell. Arg.) (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2023, 44: 2008–2015 [史敏晶, 张世鑫, 丁欢, 等. 橡胶树树皮细胞木质素显示方法的比较分析. 热带作物学报, 2023, 44: 2008–2015]

57 Deng X, Guo D, Yang S, et al. Jasmonate signalling in the regulation of rubber biosynthesis in laticifer cells of rubber tree, *Hevea brasiliensis*. J Exp Bot, 2018, 69: 3559–3571

58 Nie Z, Wang Y, Wu C, et al. Acyl-CoA-binding protein family members in laticifers are possibly involved in lipid and latex metabolism of*Hevea brasiliensis* (the Para rubber tree). BMC Genomics, 2018, 19: 5

59 Shi M J, Cai F G, Tian W M. Ethrel-stimulated prolongation of latex flow in the rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.): an Hev b 7-like protein acts as a universal antagonist of rubber particle aggregating factors from lutoids and C-serum. J Biochem, 2016, 159: 209–216

60 Du H Y. Chinese Eucommia Pictorial (in Chinese). Beijing: China For Publish House. 2014. 24–25 [杜红岩. 中国杜仲图志. 北京: 中国林业出版社, 2014. 24–25]

61 Ma B L, Lang S F, Zhang K J. The network structure of gutta-perch filaments in the leaves of Eucommia ulmoides (in Chinese). J Northwest For Coll, 1996, 11: 10–13 [马柏林, 梁淑芳, 张康健. 杜仲叶橡胶丝网络结构的研究. 西北林学院学报, 1996, 11: 10–13]

62 Tian L X, Lu M, Hu Z H. Studies on the initiation and development of gutta-containing cells of Eucommia ulmoides Oliv. (in Chinese). Acta Bot Sin, 1990, 32: 1–6 [田兰馨, 卢敏, 胡正海. 杜仲含胶细胞发生和发育的研究. 植物学报, 1990, 32: 1–6]

63 Tian L X, Hu Z H. Studied on the distribution and form of the rubber fibre of Eucommia ulmoides Oliv. (in Chinese). J Northwest Univ, 1983, 38: 75–81 [田兰馨, 胡正海. 杜仲橡胶丝的形态和分布规律的研究. 西北大学学报: 自然科学版, 1983, 38: 75–81]

64 Zhao X Y. Study on the extraction and microstructure of gutta cells from Eucommia ulmoides leaves (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Beijing: Beijing Univ Chem Tech, 2020. 36–41 [赵喜源. 杜仲叶中含胶细胞的提取及其微观结构的研究. 硕士学位论文. 北京: 北

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

京化工大学, 2020. 36–41]
65 Hu Z H. Anatomy of plant secretory structures (in Chinese). Shanghai: Shanghai Sci Tech Press, 2012. 221–234 [胡正海. 植物分泌结构解剖学. 上海: 上海出版社, 2012. 221–234]
66 Shen Y, He P, Qin J Z, et al. A study on gutta-containing cell of Eucommia ulmoides (in Chinese). J Northwest For Univ, 2006, 21: 41–44 [申延, 何泼, 秦俊哲, 等. 杜仲含胶细胞的整体观察. 西北林学院学报, 2006, 21: 41–44]
67 Gilliland M G, van Staden J. Detection of Rubber in Guayule (*Parthenium argentatum* Gray) at the Ultrastructural Level. Z für Pflanzenphysiologie, 1983, 110: 285–291
68 Backhaus R A, Walsh S. The Ontogeny of Rubber Formation in Guayule, *Parthenium argentatum* Gray. Botanical Gazette, 1983, 144: 391–400
69 Kajiura H, Suzuki N, Mouri H, et al. Elucidation of rubber biosynthesis and accumulation in the rubber producing shrub, guayule (*Parthenium argentatum* Gray). Planta, 2017, 247: 513–526
70 Benedict C R, Goss R, Greer P J, et al. The ultrastructure of low temperature stimulated rubber-producing cortical parenchyma in guayule. Industrial Crops Products, 2011, 33: 89–93
71 Huang X H, Zhai D D.The observation of dissected *Eucommia ulmoides* barks compared with *Hevea brasiliensis* and *Taraxacum kok-saghyz* (in Chinese). Shanxi For Sci Tech, 1989, 3: 30–34 [黄晓华, 翟道道. 杜仲树皮的解剖学观测及与巴西橡胶橡胶草结构特征的比较. 陕西林业科技, 1989, 3: 30–34]
72 Yuan B, Ding G, Ma J, et al. Comparison of morphological characteristics and determination of different patterns for rubber particles in dandelion and different rubber grass varieties. Plants, 2020, 9: 1561
73 Wu J L, Tan H Y, Zeng R Z, et al. Primary laticifer differentiation of Hevea brasiliensis in relation to shoot growth (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2000, 21: 1–6 [吴继林, 谭海燕, 曾日中, 等. 巴西橡胶树初生乳管分化与苗生长的关系. 热带作物学报, 2000, 21: 1–6]
74 Jin H B, Tian W M, Shi M J. Primary laticifer differentiation in seedling of 1981'IRRDB wild germplasm in rubber tree (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2017, 38: 1181–1187 [金华斌, 田维敏, 史敏晶. 橡胶树1981'IRRDB 野生种质苗期初生乳管分化的研究. 热带作物学报, 2017, 38: 1181–1187]
75 Jin H B, Tian W M, Hu Y S, et al. Primary laticifer differentiation in seedling of Wickham germplasm of rubber tree (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2017, 38: 1769–1776 [金华斌, 田维敏, 胡彦师, 等. 橡胶树魏克汉种质苗期初生乳管分化能力研究. 热带作物学报, 2017, 38: 1769–1776]
76 Hao B. Laticifer Differentiation in *Hevea brasiliensis*: Induction by Exogenous Jasmonic Acid and Linolenic Acid. Ann Bot, 2000, 85: 37–43
77 Liu S Q, Yuan X H, Huang X. Comparison of yield and traits for juvenile-type clone and senior-type clone (in Chinese). Trop Crop Res, 1985, 3: 1–4 [刘松泉, 袁燮辉, 黄香. 幼态与老态无性系产量及性状比较的研究. 热带作物研究, 1985, 3: 1–4]
78 Zhou Z Y, Guo Q Y, Zhan S R. Comparison of laticifers in Hevea rubber tree clones with different predicted yield types (1981–1992) (in Chinese). Trop Crop Res, 1994, 4: 1–6 [周钟毓, 郭祁源, 詹赛荣. 不同预测产量类型的巴西橡胶树无性系乳管状况的比较 (1981–1992). 热带作物研究, 1994, 4: 1–6]
79 Lu S X, Ma R F, Chen Y Y, et al. Correlation between antomic properties of trunk bark and rubber yield in Hevea brasiliensis Müll.Arg (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2010, 31: 1335–1339 [卢世香, 马瑞丰, 陈月异, 等. 巴西橡胶树树皮结构特征与胶乳产量的相关性. 热带作物学报, 2010, 31: 1335–1339]
80 Zhao Z J. Development of laticifers of Brazil rubber trees under different ecological conditions (in Chinese). J Biol, 1987, 6: 1–6 [赵中奇. 巴西橡胶树在不同生态条件下乳汁管发育的研究. 生物学杂志, 1987, 6: 1–6]
81 Tian W M, Shi M J, Yu F Y, et al. Localized effects of mechanical wounding and exogenous jasmonic acid on the induction of secondary laticifer differentiation in relation to the distribution of jasmonic acid in *Hevea brasiliensis*. Acta Bot Sin, 2003, 45: 1366–1372
82 Chen Y, Gao X, Zhang X, et al. Relationship between the number of tapping-induced secondary laticifer lines and rubber yield among *Hevea* germplasm. Front Agr Sci Eng, 2016, 3: 363–367
83 Hao B Z, Wu J L. Effects of wound (tapping) on laticifer differentiation in Hevea brasiliensis (in Chinese). Acta Bot Sin, 1982, 24: 88–391 [郝秉中, 吴继林. 创伤 (割胶) 对乳管分化的影响. 植物学报, 1982, 24: 88–391]
84 Hao B Z, Wu J L, Yun C Y. Accelaration of laticifer differentiation in Hevea brasiliensis by latex drainage (in Chinese). Chin J Trop Crops, 1984, 5: 19–23 [郝秉中, 吴继林, 云翠英. 排胶对橡胶乳管分化的促进作用. 热带作物学报, 1984, 5: 19–23]
85 Yu J H, Yang S G, Huang M J, et al. Effects of season, exploitation and exogenous jasmonic acid on the laticifer differentiation in mature rubber trees (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2007, 28: 1–5 [于俊红, 杨署光, 黄绵佳, 等. 季节、采胶和外源茉莉酸对成龄橡胶树乳管分化的影响.

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

热带作物学报, 2007, 28: 1–5]
86 Wu J L, Hao B Z, Yun C Y. Anatomical study of puncture tapping on Hevea (in Chinese). Chin J Trop Crops, 1983, 4: 67–74 [吴继林, 郝秉中, 云翠英. 橡胶树针刺采胶的解剖学研究. 热带作物学报, 1983, 4: 67–74]
87 Zhang Z L, Hao B Z. Bark regeneration and laticifer formation after bark stripping in Hevea brasiliensis (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2000, 21: 12–17 [张治礼, 郝秉中. 巴西橡胶树剥皮再生及乳管发生的研究. 热带作物学报, 2000, 21: 12–17]
88 Wu J L, Hao B Z, Tan H Y. Wound-induced laticifer differentiation in *Hevea brasiliensis* shoots mediated by jasmonic acid. J Rubb Res, 2002, 5: 53–63
89 Tian W M, Yang S G, Shi M J, et al. Mechanical wounding-induced laticifer differentiation in rubber tree: An indicative role of dehydration, hydrogen peroxide, and jasmonates. J Plant Physiol, 2015, 182: 95–103
90 Yu J H, Zeng X, Yang S G, et al. Relationship between rate of laticifer differentiation, number of laticifer rows and rubber yield among 1981'IRRDB germplasm collections of *Hevea brasiliensis*. J Rubb Res, 2008, 11: 43–51
91 Shi M J, Yang S G, Zhang S X, et al. Characterization of secondary laticifer differentiation of epicormic shoots induced by mechanical wounding in Wickham germplasm of rubber tree (in Chinese). Sci Silv Sin, 2020, 56: 28–37 [史敏晶, 杨署光, 张世鑫, 等. 橡胶树魏克汉种质萌条机械伤害诱导的次生乳管分化特征. 林业科学, 2020, 56: 28–37]
92 Zhang S X, Liu N T, Yang S G, et al. Early evaluation method of secondary laticifer differentiation ability in Hevea brasiliensis (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2018, 39: 1266–1275 [张世鑫, 刘宁涛, 杨署光, 等. 巴西橡胶树次生乳管分化能力的早期评价方法研究. 热带作物学报, 2018, 39: 1266–1275]
93 Shi M J, Zhang S X, Chao J Q, et al. Comparision of secondary laticifer differentiation of mature tree induced by pre-tapping in Wickham germplasm of rubber tree (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2021, 42: 2555–2562 [史敏晶, 张世鑫, 晁金泉, 等. 橡胶树魏克汉种质成龄树经预割诱导后次生乳管分化的比较. 热带作物学报, 2021, 42: 2555–2562]
94 Wasternack C, Stenzel I, Hause B, et al. The wound response in tomato – Role of jasmonic acid. J Plant Physiol, 2006, 163: 297–306
95 Chung H S, Koo A J K, Gao X, et al. Regulation and Function of Arabidopsis *JASMONATE ZIM*-Domain Genes in Response to Wounding and Herbivory. Plant Physiol, 2008, 146: 952–964
96 Zhang G, Zhao F, Chen L, et al. Jasmonate-mediated wound signalling promotes plant regeneration. Nat Plants, 2019, 5: 491–497
97 Creelman R A, Mullet J E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1997, 48: 355–381
98 Li L, Zhao Y, McCaig B C, et al. The tomato homolog of CORONATINE-INSENSITIVE1 is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development. Plant Cell, 2004, 16: 126–143
99 Martin D, Tholl D, Gershenzon J, et al. Methyl jasmonate induces traumatic resin ducts, terpenoid resin biosynthesis, and terpenoid accumulation in developing xylem of norway spruce stems. Plant Physiol, 2002, 129: 1003–1018
100 Wasternack C. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. Ann Bot, 2007, 100: 681–697
101 Zhang S X, Wu S H, Chen Y Y, et al. Analysis of differentially expressed genes associated with coronatine-induced laticifer differentiation in the rubber tree by subtractive hybridization suppression. PLoS ONE, 2015, 10: e0132070
102 Zhang S, Wu S, Tian W. The secondary laticifer differentiation in rubber tree is induced by trichostatin A, an inhibitor of histone acetylation. Front Agr Sci Eng, 2016, 3: 357–362
103 Shi M J, Tian W M. Effect on the induction of the secondary laticifer differentiation by the transportation of exogenous JA in Hevea brasiliensis (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2012, 33: 1647–1653 [史敏晶, 田维敏. 外源JA的移动对巴西橡胶树萌条次生乳管分化的诱导效应. 热带作物学报, 2012, 33: 1647–1653]
104 Shi M J, Tian W M. Transportation and distribution of exogenous JA revealed by radioisotope technique in Hevea brasiliensis (in Chinese). Chin Agric Sci Bull, 2012, 28: 57–63 [史敏晶, 田维敏. 同位素示踪技术研究JA在巴西橡胶树中的分布和运输. 中国农学通报, 2012, 28: 57–63]
105 Pirrello J, Leclercq J, Dessailly F, et al. Transcriptional and post-transcriptional regulation of the jasmonate signalling pathway in response to abiotic and harvesting stress in *Hevea brasiliensis*. BMC Plant Biol, 2014, 14: 341
106 Wu S, Zhang S, Chao J, et al. Transcriptome analysis of the signalling networks in coronatine-induced secondary laticifer differentiation from vascular cambia in rubber trees. Sci Rep, 2016, 6: 36384
107 Zhang S X, Wu S H, Chao J Q, et al. Genome-Wide Identification and Expression Analysis of *MYC* Transcription Factor Family Genes in Rubber Tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). Forests, 2022, 13: 531

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

108 Wu S, Zhang S, Chao J, et al. Differential miRNA expression profiling reveals a correlation between hbr-miR156 and laticifer differentiation in rubber trees. Ind Crop Prod, 2023, 192: 16067

109 Ma R, Wang L, Peng S, et al. cDNA cloning and expression analysis of three components of SCFCOI1 complex in *Hevea brasiliensis*. J Rubber Res, 2012, 15: 141–152

110 Tian W W, Huang W F, Zhao Y. Cloning and characterization of *HbJAZ1* from the laticifer cells in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). Trees, 2010, 24: 771–779

111 Chao J, Zhao Y, Jin J, et al. Genome-Wide Identification and Characterization of the JAZ Gene Family in Rubber Tree (*Hevea brasiliensis*). Front Genet, 2019, 10: 372

112 Zhao Y, Zhou L M, Chen Y Y, et al. *MYC* genes with differential responses to tapping, mechanical wounding, ethrel and methyl jasmonate in laticifers of rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). J Plant Physiol, 2011, 168: 1649–1658

113 Zhang S X, Wu S H, Yang S G, et al. Gene cloning and expression analysis of mediator HbMed25 in Hevea brasiliensis (in Chinese). Guihaia, 2020, 41: 1548–1560 [张世鑫, 吴绍华, 杨署光, 等. 巴西橡胶树转录中介体HbMed25基因克隆与表达分析. 广西植物, 2020, 41: 1548–1560]

114 Nakano T, Suzuki K, Fujimura T, et al. Genome-Wide Analysis of the ERF Gene Family in *Arabidopsis* and Rice. Plant Physiol, 2006, 140: 411–432

115 Wu H L, Yu B, Cheng Q Q, et al. Cloning and Characterization of Jasmonic Acid-Induced *AP2*/*EREBP* Genes in Laticifer from Rubber Tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). Chin Agric Sci Bull, 2010, 26: 287–293

116 Duan C, Argout X, Gébelin V, et al. Identification of the Hevea brasiliensisAP2/ERF superfamily by RNA sequencing. BMC Genomics, 2013, 14: 30

117 Piyatrakul P, Yang M, Putranto R A, et al. Sequence and expression analyses of ethylene response factors highly expressed in latex cells from *Hevea brasiliensis*. PLoS ONE, 2014, 9: e99367

118 Lestari R, Rio M, Martin F, et al. Overexpression of *Hevea brasiliensis* ethylene response factor *HHbERF-IXc5* enhances growth and tolerance to abiotic stress and affects laticifer differentiation. Plant Biotechnol J, 2018, 16: 322–336

119 Liu H F, Wu J L, Hao B Z. Effect of jasmonic acid and other plant growth regulators on laticifer differentiation in Hevea brasiliensis (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2001, 22: 6–16 [刘惠芳, 吴继林, 郝秉中. 茉莉酸和其他激素对巴西橡胶树乳管分化的协同作用. 热带作物学报, 2001, 22: 6–16]

120 Etchells J P, Provost C M, Turner S R, et al. Plant vascular cell division is maintained by an interaction between pxy and ethylene signalling. PLoS Genet, 2012, 8: e1002997

121 Vahala J, Felten J, Love J, et al. A genome-wide screen for ethylene-induced ethylene response factors (ERFs) in hybrid aspen stem identifies *ERF* genes that modify stem growth and wood properties. New Phytol, 2013, 200: 511–522

122 Zhang S, Tian W. Cross talk between cytokinin and jasmonates in regulating the secondary laticifer differentiation in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). J Rubber Res, 2015, 18: 38–48

123 Rahman A Y A, Usharraj A O, Misra B B, et al. Draft genome sequence of the rubber tree *Hevea brasiliensis*. BMC Genomics, 2013, 14: 75

124 Loh S C, Thottathil G P, Othman A S. Identification of differentially expressed genes and signalling pathways in bark of Hevea brasiliensis seedlings associated with secondary laticifer differentiation using gene expression microarray. Plant Physiol Biochem, 2016, 107: 45–55

125 Zhu M Q, Sun R C. *Eucommia ulmoides* Oliver: A Potential Feedstock for Bioactive Products. J Agric Food Chem, 2018, 66: 5433–5438

126 Xiao S, Li D, Tang Z, et al. Supplementary UV-B radiation effects on photosynthetic characteristics and important secondary metabolites in *Eucommia ulmoides* Leaves. Int J Mol Sci, 2023, 24: 8168

127 Weiss F E. The caoutchouc-containing cells of *Eucommia ulmoides*, Oliver. Trans Linnean Soc London 2nd Ser, Botany, 1891, 3: 243–254

128 Tian L X, Hu Z H. A study on the tissue differentiation of the stem of Eucommia ulmoides Oliv. (in Chinese). Acta Bot Bor-Occ Sin, 1981, 1: 65–73 [田兰馨, 胡正海. 杜仲组织分化的研究. 西北植物研究, 1981, 1: 65–73]

129 Lloyd F E. Guayule (*Parthenium Argentatum* Gray): a rubber-plant of the Chihuhuan Desert. Rubb Chem Tech, 1911, 54: 662–684

130 Estilai A. Biomass, rubber, and resin yield potentials of new guayule germplasm. Bioresource Tech, 1991, 35: 119–125

131 Abdul Ghaffar M A, Meulia T, Cornish K. Laticifer and Rubber Particle Ontogeny in *Taraxacum kok-saghyz* (Rubber Dandelion) Roots. Microsc Microanal, 2016, 22: 1034–1035

132 Ma H X, He L N, Hai C X, et al. Effects of methyl jasmonate on physiology, biochemistry and laticifer differentiation of *Taraxacum kok-saghyz*

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165

(in Chinese). J Shihezi Univ: Nat Sci. 2017, 35: 451–457 [马海霞, 何丽娜, 海春燕, 等.茉莉酸甲酯对橡胶草生理生化及乳管分化的影响. 石河子大学学报: 自然科学版, 2017, 35: 451–457]

133 Lin T, Xu X, Ruan J, et al. Genome analysis of *Taraxacum kok-saghyz* Rodin provides new insights into rubber biosynthesis. Natl Sci Rev, 2017, 5: 78–87

134 Dussourd D E, Eisner T. Vein-cutting behavior: insect counterploy to the latex defense of plants. Science, 1987, 237: 898–901

135 Huber M, Epping J, Schulze Gronover C, et al. A latex metabolite benefits plant fitness under root herbivore attack. PLoS Biol, 2016, 14: e1002332

136 Medina M C, Sousa-Baena M S, Prado E, et al. Laticifers in sapindaceae: structure, evolution and phylogenetic importance. Front Plant Sci, 2021, 11: 612985

137 Johnson A R, Moghe G D, Frank M H. Growing a glue factory: Open questions in laticifer development. Curr Opin Plant Biol, 2021, 64: 102096

Structure characteristics, differentiation, and development of laticifer in rubber-producing plants

SHI MinJing, TIAN WeiMin, ZHANG ShiXin, WU JiLin & CHAO JinQuan

Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Key Laboratory of Biology and Genetic Resources of Rubber Tree, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/State Key Laboratory Incubation Base for Cultivation and Physiology of Tropical Crops, Haikou 571101, China

The plants that contain natural rubber are called rubber-producing plants, in which the laticifer is a special cell to synthesize and store natural rubber. The differentiation and development of laticifers and rubber particles inside are closely related to the rubber yield. Therefore, it is important to understand the structure and development of laticifer in rubber-producing plants. Rubber particle, lutoid, and F-W complex are the special ultrastructures of laticifer in rubber trees. Secondary laticifer can be significantly induced by mechanical wounding including tapping, and jasmonic acid (JA) is a key signal to regulate the differentiation of secondary laticifer. However, the molecular mechanism of laticifer differentiation is still not fully clear. In this article, the research progress on the structure and differentiation of laticifer in the major typical rubber-producing plants is reviewed, and the distribution and morphological structure of laticifer in *Eucommia ulmoides*, *Taraxacum kok-saghyz*, and *Parthenium argentatum* are different from those of rubber tree. This paper will lay a theoretical foundation for futher studies on the laticifer biology of rubber-producing plants.

rubber-producing plants, laticifer, natural rubber, structure, differentiation and development

doi: 10.1360/SSV-2024-0165

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2024-0165