

源库关系研究现状及在橡胶树排胶机理研究中的展望

赵溪竹, 杨 洪, 郭冰冰, 刘明洋, 代龙军, 王立丰*

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/农业农村部儋州热带作物科学观测实验站/中国热带农业科学院橡胶研究所, 海南海口 571101

摘 要: 源库关系研究在作物产量和品质形成中具有重要的理论研究和技术应用价值。随着作物遗传育种、植物生理和分子生物学等多学科的交叉融合, 源库关系研究近年来整合运用分子生物学技术、植物激素信号转导等众多新技术和新方法取得了重要进展。本文综述了源库关系理论和源库关系调控两方面研究进展, 重点阐述了糖代谢、激素调控源库关系的机理, 分析通过栽培措施协调源库关系提高产量的机理。同时结合热带重要经济作物橡胶树的排胶机理与调控研究进展, 论述乙烯利刺激和割胶处理调节源库分配与橡胶树产量形成之间的关系, 以期推动天然橡胶源库关系理论研究, 为排胶调控技术创制提供技术指导。

关键词: 橡胶树; 源库关系; 激素; 排胶; 机理

中图分类号: S794.1 文献标识码: A

Research Status of Source/Sink Relationship and Prospect in the Study of Latex Flow Mechanism of *Hevea brasiliensis* Muell. Arg.

ZHAO Xizhu, YANG Hong, GUO Bingbing, LIU Mingyang, DAI Longjun, WANG Lifeng*

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

Abstract: The study of source/sink relationship has important theoretical research and technical application value in crop yield and quality formation. With the interdisciplinary integration of crop genetics and breeding, plant physiology and molecular biology, the study of source-sink relationship has made important progress in recent years by integrating molecular biology techniques, plant hormone signal transduction and many other new technologies and methods. In this paper, the research progress is reviewed from two aspects: source/sink relationship theory and regulation. The mechanism of glucose metabolism and hormone regulating source/sink relationship was emphasized, and the mechanism of cultivation measures improving yield by coordinating source/sink relationship was analyzed. Combined with the research progress on the mechanism and regulation of rubber trees, an important tropical cash crop. This lay a foundation for the theory of source/sink relationship in natural rubber industry and provide technical guidance for the creation of rubber latex flow control technology.

Keywords: *Hevea brasiliensis* Muell. Arg.; source/sink relationship; hormone; latex flow; mechanism

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.12.016

巴西橡胶树 (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) 是天然橡胶 (顺式-1,4-聚异戊二烯) 的主要来源,

其制品可为国防战略物资、航空、汽车等领域提供重要原料。2001 年以来, 我国已成为全球最大

收稿日期 2023-01-30; 修回日期 2023-04-04

基金项目 海南省自然科学基金项目 (No. 321MS095)。

作者简介 赵溪竹 (1982—), 女, 博士, 副研究员, 研究方向: 热带作物栽培。*通信作者 (Corresponding author): 王立丰 (WANG Lifeng), E-mail: lfwang@catas.cn。

天然橡胶消费国和进口国^[1]，且随着经济社会发展，对天然橡胶消费需求量日益增长，自给需求也持续增加，其产量的提高可有效解决保障供给问题^[2]。我国天然橡胶生产受土地资源和非传统植胶区气候条件等因素制约，因此，胶园高产栽培理论和技术成为研究热点^[3]。源库理论由源流库（Source-Flow-Sink）组成，该理论的提出为植物生理学、作物遗传育种机制和栽培技术研究提供了重要指导^[4-5]。对模式植物拟南芥的研究表明，源库调节是分析个体水平上同化物生产制造、分配转运和转化积累过程及器官间相互作用规律的重要理论框架，对作物生长、发育、抗逆和品质形成均具有重要作用^[6]。最新的研究也发现，库强度性状调控小麦产量的各个进程^[7]。在水稻中依托 GWAS 揭示流和库相关性状的遗传基础等^[8]。

橡胶烃在巴西橡胶树乳管细胞中经类异戊二烯途径合成，是典型的植物次生代谢产物，其前体来自叶片光合作用产生的蔗糖^[9]。目前，关于橡胶树光合诱导、光合作用、排胶生理等方面的研究不断取得进展，为建立和阐释橡胶树天然橡胶生物合成的“源库流”机制奠定坚实的基础^[10-11]。然而，橡胶树叶片光合和胶乳生物合成的源库关系理论模型尚未建立，源库调控机制不清制约了橡胶树产胶、排胶机理研究和采收技术升级。鉴于此，本文重点综述植物源库关系理论及糖代谢、激素调控源库关系的机理，分析栽培措施通过协调源库关系提高产量的机理，结合橡胶树“源流库”相关研究进展，提出“叶胶比”源库关系模型，分析不同产量差异品种、乙烯利刺激和割胶处理调节源库分配与橡胶树产量形成之间的关系，将为解析橡胶树乳管细胞源库分配的生理机制、阐明橡胶树排胶机理和研发橡胶树排胶技术提供理论指导和技术支持。

1 植物源库理论研究进展

1.1 植物源库概念

1928 年 MASON 等^[4]首次提出“源库理论”（Source-sink Theory）的概念，认为作物产量形成过程实质上是源库互作的过程。光合作用合成的有机物质是植物生长发育的物质基础，源库理论弥补了光合理论的不足，对认识农作物产量、品质的形成机理具有重要指导意义^[12]。广义的源

库概念从植物生理代谢的角度定义，作物各器官均可被划分为源或库。作物生产和输出同化物的器官或组织均可称为“源”，如作物的功能叶和茎（鞘），进行矿物质吸收和激素、氨基酸等物质合成及转运的根系，以及绿色果皮或种皮、穗轴等非叶器官，充足的源是产量提高的基础；凡是转化或贮藏同化物的器官或组织均可称为“库”，如果实、种子，也可能是正在生长或者变态为贮藏器官的根、茎、叶，这些器官不能产生光合同化物，而是以糖或相关物质的形式输入碳来维持代谢及生长。狭义的源库则从产量形成的角度定义，以作物叶片、茎干为主体的全部营养器官均可称为“源”，接纳或最后储藏养料的器官即为“库”。“流”是光合产物在源和库之间的运输，包括同化物在源端的装载、库端的卸载和在源库间输导组织内的移动^[6]。源库理论及其调控研究在葡萄等经济作物^[13]、玉米^[14]和水稻等^[7]主要粮食作物的生长发育及其调控技术研发中发挥了重要作用。协调的源库关系能够有效促进黄瓜叶片的光合作用，提高同化物运输效率，从而提高黄瓜产量^[15]。调控甘蔗光合产物蔗糖的积累^[16]，平衡向日葵碳分配和叶片性状^[17]，提高作物抗逆性^[18]和调控土壤微生物组成^[19]。光合作用仅是作物调控的一部分，需要对作物综合的汇活动和不同代谢过程的协调进行系统研究^[20]。

1.2 源库性状及衡量指标

协调的源库关系是作物产量和品质提升的前提，源库比是源库协调性的量化。农业生产和科研实践中常用作物源和库的器官数目比值表征源库关系，如园艺生产与研究中的“叶果比”、棉花的“叶铃比”、谷类作物的“叶粒比”等^[6]。随着植物生理学和分子生物学不断取得进展，源库机理和调控研究日益精确。精确分析茎叶比、叶片衰老、逆境抗性有助于实现源库调控。基于源库关系精准修正模型，对评估未来气候变化情况下热胁迫对作物生产的影响具有重要意义^[21]。近年来，分子生物学和整合生物学技术在源库研究中得到广泛应用。如采用水稻穗粒数基因调控高产生理功能^[22]；采用翻译后调控开花基因调控土豆产量^[23]；采用过表达蛋白质磷酸酶 2A 催化亚基评估马铃薯块茎的发芽行为，增加块茎的源容量和芽的库强度，以支持其加速生长^[24]；采用光合产物蔗糖和代谢产物运输解析源库互作^[25]等。

2 源库关系调控研究进展

2.1 糖代谢调控源库关系

糖为植物生长发育提供碳源和能源,其“感知和信号转导”主要有 2 种机制,通过具有广泛亲和力和特异性的糖结合传感器直接传感和发送信号,通过糖源生物能量分子和代谢物调节信号蛋白间接传递糖信号^[26]。水稻茎秆和籽粒间的碳分配受蔗糖转运和代谢的控制^[27]。限制葡萄源库导致果实中积累的代谢产物流失,而糖类高达 72%^[28]。在非限制条件下,通过对 146 个重组自交系及其亲本和其他商业化品种进行评价,表明在灌浆过程中小麦籽粒产量受库所限可能是遗传改良的结果,而不是作物种类固有的^[29]。摘叶、去果处理提高了灵武长枣叶片中的蔗糖和果糖含量,叶片中碳水化合物的不断积累提高了果实单果重、可溶性糖、可溶性固形物含量^[30]。通过部分落叶或重度遮荫降低源库比,反式玉米素核苷从根部传递到剩余的叶片,蔗糖输出基因表达发生改变,从而提高了光合作用活性^[31]。降低源库比还可提高温室番茄果实中淀粉、蔗糖和己糖含量,促进己糖运输^[32-33]。

光合作用下的碳同化速率高度依赖于环境因素,如光照利用率和代谢限制,如碳汇器官对碳的需求,树木内部碳和氮的分配在很大程度上依赖于碳需求,低碳需求引起光合作用的反馈限制,导致树木内部低水平变异^[34]。对不同基因型甘薯生长、生物量分配和源库变化研究表明,缺钾抑制高钾吸收效率型甘薯和低钾利用效率型甘薯叶片的净光合速率,减少了光合产物的转运,增加了淀粉、己糖和蔗糖的含量,基因型在与光合作用有关的对缺钾的反应中存在差异^[35]。XU 等^[36]在 2021 年确定了对模式植物拟南芥叶的糖输出率有潜在直接影响的蔗糖转运蛋白和质子泵的潜在调节单元。海藻糖 6-磷酸信号通路调节碳水化合物的分配可能是调控许多作物性状的关键^[37]。

2.2 激素调控源库关系

植物外源激素诱导途径可调控源库积累及分配。植物内源激素脱落酸(abscisic acid, ABA)在生长发育过程中增加,外源 ABA 的施用可促进干物质的积累和分配^[38]。喷施乙烯利对作物源库性状及产量品质形成调控效应,对开花数量的抑制作用与喷施时期有关^[39]。骏枣坐果 15 d 后喷施 0.1 mmol/L 亚精胺+0.25 mmol/L 水杨酸+30 mg/L

DA-6 的复配剂,能有效调控源库内源激素和果实品质,每隔 10 d 连续喷施 2 次,显著提高骏枣果实第 1 次快速生长期源叶和库果间的细胞分裂素(cytokinin, CTK)含量,增强源叶的供应能力,减缓库果的生长速度^[40]。在外源 ABA 诱导下,糖代谢路径碳亦可流向油脂路径,进而调控生物量积累^[41]。

2.3 栽培措施调控源库关系

在农业生产中,不同的栽培措施可通过延缓植物衰老调控源库关系,进而影响产量品质。通过无膜栽培可延缓生育后期叶片衰老,促进光合物质生产与同化物向棉铃分配^[42]。整枝留果可通过改变植株的源库关系调控甜瓜的衰老进程,过分增库会打破体内固有的平衡状态,丧失保护性酶清除活性氧及降低活性氧伤害的功能,质膜过氧化程度增高,加剧乙烯释放量^[43]。拔节期或孕穗期单次灌水可协调具有高库容和源供应能力特征的源库关系,从而提高冬小麦的籽粒产量和水分利用效率^[44]。油茶结果数多的年份,增库会抑制花芽分化,叶片的生长类激素质量分数增加,而花芽和叶芽的生长类激素降低、ABA 质量分数升高^[45]。土壤有效持水量通过影响碳的运输、分配及利用影响树木的茎秆脆弱性^[46]。氮肥对促进作物生长、提高产量具有重要意义,植物源库组织的氮转移过程是决定种子产量的关键因素,可影响源库转换过程中初级代谢的完全重组^[47]。

3 橡胶树中的源库流关系

橡胶树可以作为研究源库关系的新型模式植物,主要有以下 3 个方面原因:

3.1 橡胶树的源及其特征

橡胶树的“源”是指进行光合作用的功能叶片。橡胶树叶片的净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)在不同品种之间存在显著差异,主要是受到胞内 CO_2 扩散的气孔阻力(R_s')变化影响,而非变化程度更大的胞间阻力(R_i)^[48-49]。NATARAJA 等^[50]对 12 个橡胶树品种的叶片 P_n 、气孔导度(stomatal conductance, G_s)和叶肉细胞固碳能力间的关系研究表明,不同品种间的叶片 P_n 在较低光照强度和饱和光照强度下存在显著差异,低光强下的 P_n 变化幅度比饱和光强下的 P_n 变化幅度更大,在低光强下具有较高 P_n 和较低(intercellular CO_2 concentration, C_i)的品种耐荫,

而在高辐射光能条件下具有高羧化效率, 较低 G_s 和 CO_2 补偿浓度的品种, 其光合作用主要依赖叶肉细胞, 而受气孔开度的影响较小, 这样的品种会具有较高的生物量 and 水分利用效率。采用 $700\text{ mg/cm}^3\text{ CO}_2$ 处理橡胶树幼苗 60 d, 可以显著提升幼苗的生长发育和光合活性^[51]。这些研究结果说明橡胶树中存在潜力巨大且可调控的“源”。

3.2 橡胶树的源库流调节作用

橡胶树中具有高效的“源-库-流”转运体系。通过对橡胶树叶片糖含量的研究发现, 在 4 个发育阶段 (I~IV) 中主要检测到蔗糖、果糖和葡萄糖, 淀粉和角豆糖醇为次要糖类, 其中, 蔗糖在叶片发育过程中持续增加, 果糖和葡萄糖含量在第 III 期前不断增加, 但在第 IV 期 (成熟叶) 显著下降^[9]。在橡胶树种子组织分化过程中, 还原糖浓度高, 蔗糖浓度低, 细胞分裂次数明显增加, 此后, 蔗糖的浓度增加, 淀粉粒的数量和大小增加, 还原糖的浓度减少^[52]。在蔗糖转运机制方面, 相继鉴定了橡胶树蔗糖转运基因 *HbSUT1*、*HbSUT3*、*HbSUT5* 等。乙烯对胶乳产量的刺激依赖于橡胶树中蔗糖转运蛋白 *HbSUT1B* 的表达^[53]。*HbSUT3* 是主要在乳管细胞中表达的蔗糖转运基因, 其表达受刺激剂乙烯的诱导, 并与胶乳增产效应有关, 割胶也能显著增加 *HbSUT3* 基因的表达^[54]。橡胶树的液泡蔗糖转运蛋白 *HbSUT5* 通过调节树皮和乳管中的细胞内蔗糖转运参与胶乳生产^[55]。除蔗糖外, 橡胶树中还存在草酸转运因子 *HbOT*。*HbOT1* 和 *HbOT2* 均是稳定的疏水蛋白, 具有跨膜结构和 SNARE_assoc 结构域, 可能属于 SNARE 超家族的 SNARE_assoc 亚家族蛋白, *HbOT1* 在根、茎、树皮和胶乳中呈高表达, *HbOT2* 在胶乳中呈高表达, *HbOT1* 和 *HbOT2* 在铝胁迫下表达上调, 且受铜、锰等金属诱导^[56]。

3.3 橡胶树的库是合成胶乳的乳管细胞

橡胶树的乳管包括初生乳管和次生乳管, 次生乳管是商用天然橡胶生物合成与储存的主要场所, 天然橡胶生产即是通过切断树皮中的乳管收集胶乳, 树干和树皮中的乳管数量与天然橡胶产量呈显著正相关。位于橡胶树树干韧皮部的次生乳管即为“库”, 其数量和胶乳产量则可作为衡量库容的指标。目前, 越南等国的高产胶园平均每亩干胶产量可达 100~110 kg。我国培育的热研 879 品种干胶产量可达 160 kg 以上。说明橡胶树的“库”容巨大。与其他植物常见的果实、根茎作

为库相比, 橡胶树胶乳是典型的次生代谢产物, 更具研究特色。橡胶树次生乳管细胞经类异戊二烯路径进行合成, 其前体是由光合作用产物蔗糖转化而成的异戊烯基二磷酸 (IPP), 经甲羟戊酸 (MVA) 路径或甲基赤藓醇 4-磷酸 (MEP) 路径合成。橡胶树的乳管细胞是天然橡胶生物合成部位, 橡胶粒子是合成天然橡胶的特殊细胞器, 橡胶分子在橡胶粒子表面合成^[57]。天然橡胶生物合成关键酶橡胶延伸因子 (REF)、小橡胶粒子蛋白 (SRPP) 和顺式异戊烯基转移酶 (cPT) 就位于橡胶粒子上^[58-59]。其中, REF 在胶乳中是一种与橡胶粒子紧密结合的蛋白, 是天然橡胶生物合成途径中异戊二烯基转移酶催化异戊二烯单体添加到橡胶分子中不可缺少的成分。SRPP 是橡胶小粒子中含量最为丰富的膜蛋白之一, 紧密结合在小橡胶粒子膜上, 起着橡胶聚合的作用或类似于 REF 的作用^[60-61]。天然橡胶生物合成还需脂类参与, SRPP 结合磷脂 (PL)、糖脂 (GL) 和中性脂 (NL)^[62-63], 而 REF 只结合中性脂^[58]。

橡胶树“库”活性受死皮病和割胶影响。与健康树相比, 死皮病通过影响橡胶树的天然橡胶生物合成活性降低库活性, 而割胶则通过增加 6-磷酸海藻糖合成酶活性提高库活性。通过转录组测序和基于 iTraq 的蛋白质组分析, 发现 *HbFPS1* 是橡胶生物合成的关键基因, 其表达产物在受死皮影响的橡胶树胶乳中下调, *HbSRPP1* 可通过蛋白-蛋白相互作用将法尼酯二磷酸合酶 *HbFPS1* 招募到小橡胶颗粒中, 催化法尼酯二磷酸 (FPP) 的合成, 促进橡胶生物合成的启动, 随着 *HbFPS1* 的下调, 受死皮影响的橡胶树胶乳中 FPP 含量显著降低, 最终导致橡胶颗粒发育异常, 橡胶生物合成活性降低^[64]。ZHOU 等^[10]鉴定了橡胶树乳管中 6-磷酸海藻糖合成酶的 14 个 *TPS* 基因, 其中 II 类 *TPS* 基因 *HbTPS5* 具有乳管特异性功能, 割胶使 6-磷酸海藻糖合成酶活性和海藻糖含量均增加, 且编码基因 *HbTPS1* 的表达一致, 另一方面, *SnRK1* 活性的降低说明 T6P 升高对 *SnRK1* 有抑制作用, 从而在转录水平、酶学和代谢等方面获得支持 T6P/*SnRK1* 信号通路参与橡胶合成的证据。

综上所述, 关于橡胶树光合作用、转运和天然橡胶生物合成方面的最新研究进展, 笔者提出了橡胶树“叶胶比”源库流模型, 即橡胶园光照强度等环境因子调控橡胶树叶片光合作用, 其产物蔗糖调控胶乳中碳源和氮源的比例及内源激素

含量,进而调控胶乳产量和质量,导致橡胶树品种间排胶特异性差异。在该模型中,由于分布于叶片和初生生长茎秆皮组织的初生乳管所产橡胶不能作为标准胶使用,仅可在生产中作普通胶料^[65],未将橡胶树初生乳管产量纳入库容。为验证这一科学理论模型,将对排胶特性差异品种采用刺激和割胶处理调节源库分配,进而调控橡胶树产量形成,为解析橡胶树乳管细胞源库分配的生理机制和揭示不同品种橡胶树排胶特性,阐明橡胶树排胶机理和研发橡胶树排胶技术提供理论指导和技术支持。

4 展望

建立橡胶树“叶胶比”模型解析源库调节橡胶树排胶特性的生理机制,将为筛选产量潜力品种和排胶特性差异品种提供综合参考。通过激素刺激和割胶处理等措施调节源库分配关系,进而调控橡胶树产量形成,为解析橡胶树乳管细胞源库分配的生理机制奠定坚实的基础。在理论研究方面,将证明割胶后胶乳库与叶片源之间的调节关系和调控阈值;在实际应用方面,阐明橡胶树源库调节排胶特性的生理机制将为研发橡胶树新型产量刺激剂和割面保护剂提供重要的理论依据和技术指导。

参考文献

- [1] Association of Natural Rubber Producing Countries. Natural Rubber Statistics[R]. Kuala Lumpur: Association of Natural Rubber Producing Countries, 2021.
- [2] 赵溪竹,王真辉,王立丰. 中国-柬埔寨天然橡胶科技合作成效分析[J]. 热带农业科学, 2022, 42(10): 109-113.
ZHAO X Z, WANG Z H, WANG L F. Analysis on the achievement of China-Cambodia natural rubber cooperation[J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2022, 42(10): 109-113. (in Chinese)
- [3] 张希财,谢贵水. 我国植胶区高产橡胶园产量状况和栽培措施[J]. 中国热带农业, 2018(6): 6-9.
ZHANG X C, XIE G S. Yield status and cultivation measures of high-yield rubber plantations in rubber planting area[J]. China Tropical Agriculture, 2018(6): 6-9. (in Chinese)
- [4] MASON T G, MASKELL E J. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant: I. a study of diurnal variation in the carbohydrates of leaf, bark, and wood, and of the effects of ringing[J]. Annals of Botany, 1928, 42(1): 189-253.
- [5] MASON T G, MASKELL E J. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant: II. the factors determining the rate and the direction of movement of sugars[J]. Annals of Botany, 1928, 42(167): 571-636.
- [6] 陈年来. 作物库源关系研究进展[J]. 甘肃农业大学学报, 2019, 54(1): 1-10.
CHEN N L. Research advances on source-sink interaction of the crops[J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2019, 54(1): 1-10. (in Chinese)
- [7] SLAFER G A, FOULKES M J, REYNOLDS M P, MURCHIE E H, CARMO-SILVA E, FLAVELL R, GWYN J, SAWKINS M, GRIFFITHS S. A 'wiring diagram' for sink strength traits impacting wheat yield potential[J]. Journal of Experimental Botany, 2023, 74(1): 40-71.
- [8] ZHAI L Y, WANG Y, YAN A, CHEN L Q, SHAO K T, ZHANG W Z, XU J L. Genetic bases of flow- and sink-related traits in rice revealed by genome-wide association study[J]. Agronomy-Basel, 2022, 12(4): 776.
- [9] ZHU J, QI J, FANG Y, XIAO X, LI J, LAN J, TANG C. Characterization of sugar contents and sucrose metabolizing enzymes in developing leaves of *Hevea brasiliensis*[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 58.
- [10] ZHOU B, FANG Y, XIAO X, YANG J, QI J, QI Q, FAN Y, TANG C. Trehalose 6-phosphate/SnRK1 signaling participates in harvesting-stimulated rubber production in the *Hevea* tree[J]. Plants(Basel), 2022, 11(21): 2879.
- [11] FAN Y, QI J, XIAO X, LI H, LAN J, HUANG Y, YANG J, ZHANG Y, ZHANG S, TAO J, TANG C. Transcript and protein profiling provides insights into the molecular mechanisms of harvesting-induced latex production in rubber tree[J]. Frontiers in Genetics, 2022, 13: 756270.
- [12] WANG Y, WANG J, ZHAI L, LIANG C, CHEN K, XU J. Identify QTLs and candidate genes underlying source-, sink-, and grain yield-related traits in rice by integrated analysis of bi-parental and natural populations[J]. PLoS One, 2020, 15(8): e0237774.
- [13] SMITH J P, EDWARDS E J, WALKER A R, GOUOT J C, BARRIL C, HOLZAPFEL B P. A whole canopy gas exchange system for the targeted manipulation of grapevine source-sink relations using sub-ambient CO₂[J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 535.
- [14] CHEAH Z X, O'HARE T J, HARPER S M, BELL M J. Variation in zinc concentration of sweetcorn kernels reflects source-sink dynamics influenced by kernel number[J]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(16): 4985-4992.
- [15] 张惠敏. 多聚腺苷酸化和 DNA 甲基化调控黄瓜(*Cucumis sativus* L.)库源关系研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2022.

- ZHANG H M. Polyadenylation and DNA methylation regulate the sink-source relationship in cucumber (*Cucumis sativus* L.)[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2022. (in Chinese)
- [16] SAEZ J V, MARIOTTI J A, VEGA C R C. Source-sink relationships during early crop development influence earliness of sugar accumulation in sugarcane[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(19): 5157-5171.
- [17] PINCOVICI S, COCHAVI A, KAMIELI A, EPHRATH J, RACHMILEVITCH S. Source-sink relations of sunflower plants as affected by a parasite modifies carbon allocations and leaf traits[J]. *Plant Science*, 2018, 271: 100-107.
- [18] RODRIGUES J, INZE D, NELISSEN H, SAIBO N J M. Source-sink regulation in crops under water deficit[J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(7): 652-663.
- [19] HALL J P, WOOD A J, HARRISON E, BROCKHURST M A. Source-sink plasmid transfer dynamics maintain gene mobility in soil bacterial communities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2016, 113(29): 8260-8265.
- [20] MURCHIE E H, REYNOLDS M, SLAFER G A, FOULKES M J, ACEVEDO-SIACA L, MCAUSLAND L, SHARWOOD R, GRIFFITHS S, FLAVELL R B, GWYN J, SAWKINS M, CARMO-SILVA E. A 'wiring diagram' for source strength traits impacting wheat yield potential[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(1): 72-90.
- [21] ABDELRAHMAN M, BURRITT D J, GUPTA A, TSUJIMOTO H, TRAN L P. Heat stress effects on source-sink relationships and metabolome dynamics in wheat[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(2): 543-554.
- [22] 翟来圆, 王峰, 闫安, 王韵, 徐建龙. 水稻穗粒数基因 *GNP1* 对库、源、流的生理机制剖析[C]//中国作物学会. 第十九届中国作物学会学术年会论文摘要集, 2022: 199.
- ZHAI L Y, WANG F, YAN A, WANG Y, XU J L. Physiological mechanism analysis of sink, source and flow induced by *GNP1* gene affecting grain number per panicle in rice[C]//Chinese Crop Society. Abstracts of the 19th Annual Conference of Chinese Crop Society, 2022: 199. (in Chinese)
- [23] LEHRETZ G G, SONNEWALD S, HOMYIL C, CORRAL J M, SONNEWALD U. Post-transcriptional Regulation of flowering locus T modulates heat-dependent source-sink development in potato[J]. *Current Biology*, 2019, 29(10): 1614-1624.
- [24] MUNIZ GARCIA M N, CORTELEZZI J I, CAPIATI D A. The protein phosphatase 2A catalytic subunit StPP2Ac2b is involved in the control of potato tuber sprouting and source-sink balance in tubers and sprouts[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(19): 6784-6799.
- [25] GRIFFITHS C A, PAUL M J, FOYER C H. Metabolite transport and associated sugar signalling systems underpinning source/sink interactions[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2016, 1857(10): 1715-1725.
- [26] 单建伟, 柳俊, 索海翠, 王丽, 安康, 刘计涛, 景晟林, 李成晨, 宋波涛, 李小波. 糖信号调控马铃薯块茎发育的研究进展[J]. *华中农业大学学报*, 2021, 40(4): 27-35.
- SHAN J W, LIU J, SUO H C, WANG L, AN K, LIU J T, JING S L, LI C C, SONG B T, LI X B. Progress on sugar signal regulating potato tuber development[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2021, 40(4): 27-35. (in Chinese)
- [27] MATHAN J, SINGH A, RANJAN A. Sucrose transport and metabolism control carbon partitioning between stem and grain in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(12): 4355-4372.
- [28] ALEM H, OJEDA H, RIGOU P, SCHNEEDER R, TORREGROSA L. The reduction of plant sink/source does not systematically improve the metabolic composition of *Vitis vinifera* white fruit[J]. *Food Chemistry*, 2020, 345: 128825.
- [29] ALONSO M P, ABBATE P E, MIRABELLA N E, MERLOS F A, PANELO J S, PONTAROLI A C. Analysis of sink/source relations in bread wheat recombinant inbred lines and commercial cultivars under a high yield potential environment[J]. *European Journal of Agronomy*, 2018, 93: 82-87.
- [30] 赵思明. 源库调节对灵武长枣光合作用及果实品质的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2021.
- ZHAO S M. Effects of source and sink regulation on photosynthesis and fruit quality of *Ziziphus jujuba* Mill. cv. 'Lingwuchangzao'[D]. Yinchuan: Ningxia University, 2021. (in Chinese)
- [31] GLANZ-IDAN N, TARKOWSKI P, TURECKOVA V, WOLF S. Root-shoot communication in tomato plants: cytokinin as a signal molecule modulating leaf photosynthetic activity[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(1): 247-257.
- [32] ASLANI L, GHOLAMI M, MOBLI M, EHSANZADEH P, BERTIN N. Decreased sink/source ratio enhances hexose transport in the fruits of greenhouse tomatoes: integration of gene expression and biochemical analyses[J]. *Physiology Plant*, 2020, 170(1): 120-131.
- [33] ASLANI L, GHOLAMI M, MOBLI M, SABZALIAN M R. The influence of altered sink-source balance on the plant growth and yield of greenhouse tomato[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2020, 26(11): 2109-2123.
- [34] NGAO J, MARTINEZ S, MARQUIER A, BLUY S, SAINT-JOANIS B, COSTES E, PALLAS B. Spatial variability in carbon- and nitrogen-related traits in apple trees: the effects of the light environment and crop load[J]. *Journal*

- of Experimental Botany, 2021, 72(5): 1933-1945.
- [35] WANG J D, ZHU G P, DONG Y, ZHANG H, RENGEL Z, AI Y C, ZHANG Y C. Potassium starvation affects biomass partitioning and sink-source responses in three sweet potato genotypes with contrasting potassium-use efficiency[J]. Crop and Pasture Science, 2018, 69(5): 506-514.
- [36] XU Q, LIESCHE J. Sugar export from *Arabidopsis* leaves: actors and regulatory strategies[J]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(15): 5275-5284.
- [37] PAUL M J, WATSON A, GRIFFITHS C A. Trehalose 6-phosphate signalling and impact on crop yield[J]. Biochemical Society Transactions, 2020, 48(5): 2127-2137.
- [38] JIA L G, WU L, SUYALA Q, SHI X H, QIN Y L, FAN M S. Promotion of potato yield under moderate water deficiency at the seedling stage by modifying sink-source relationship[J]. Plant Production Science, 2022, 25(1): 95-104.
- [39] 高芳. 不同源库类型花生品种产量品质形成机理及调控[D]. 泰安: 山东农业大学, 2021.
- GAO F. Mechanism of yield and quality formation and regulation in different source-sink types of peanut[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2021. (in Chinese)
- [40] 郑强卿, 陈奇凌, 王晶晶, 支金虎. 基于枣品质提升的库源激素调控[J]. 贵州农业科学, 2019, 47(7): 105-109.
- ZHENG Q Q, CHEN Q L, WANG J J, ZHI J H. Sink-source hormone regulation for improvement of jujube quality[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2019, 47(7): 105-109. (in Chinese)
- [41] 郝丽阳. 外源植物激素调控食源性胶球藻油脂积累机制[D]. 湘潭: 湘潭大学, 2021.
- HAO L Y. Regulatory mechanisms of exogenous phytohormone on lipid accumulation in foodborne *Coccomyxa subellipsoidea*[D]. Xiangtan: Xiangtan University, 2021 (in Chinese).
- [42] 祁杰. 无膜栽培短季棉叶片衰老和产量形成的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
- QI J. Leaf senescence and yield formation of field-grown short-season cotton without plastic mulching[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2022. (in Chinese)
- [43] 赵卫星, 康利允, 高宁宁, 常高正, 梁慎, 李海伦, 王慧颖, 徐小利, 李晓慧. 整枝留果对甜瓜植株衰老的调控效应及生理机制[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(9): 154-159.
- ZHAO W X, KANG L Y, GAO N N, CHANG G Z, LIANG S, LI H L, WANG H Y, XU X L, LI X H. Regulation effects and physiological mechanism of pruning and fruit retention on plant senescence of muskmelon[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2022, 50(9): 154-159. (in Chinese)
- [44] XU X X, ZHANG Y H, LI J P, ZHANG M, ZHOU X N, ZHOU S L, WANG Z M. Optimizing single irrigation scheme to improve water use efficiency by manipulating winter wheat sink-source relationships in northern China plain[J]. PloS One, 2018, 13(3): e0193895.
- [45] 贾婷婷, 苏淑钗, 马履一, 苏倩葳. 不同库源关系对油茶花芽分化的影响[J]. 东北林业大学学报, 2018, 46(9): 50-53.
- JIA T T, SU S C, MA L Y, SU Q W. Response of flower bud differentiation to different sink-source relationships in *Camellia oleifera*[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2018, 46(9): 50-53. (in Chinese)
- [46] HUSSAIN A, CLASSENS G, SYDNE G R, JONATHAN A C, RAHMATOLLAN R, BROSNON R P, NADIR E. Spatial variation in soil available water holding capacity alters carbon mobilization and allocation to chemical defenses along jack pine stems[J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 171(C): 103902-103902.
- [47] YOUNÈS D, MAUD H, NATHALIE M, FLORIAN B, PIERRE M, ALAIN B. Sink/source balance of leaves influences amino acid pools and their associated metabolic fluxes in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.)[J]. Metabolites, 2020, 10(4): 150.
- [48] SAMSUDDIN Z, IMPENS I. Water vapour and carbon dioxide diffusion resistances of four *Hevea brasiliensis* clonal seedlings[J]. Experimental Agriculture, 1978, 14(2): 173-177.
- [49] SAMSUDDIN Z, IMPENS I. Photosynthetic rates and diffusion resistances of seven *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. clones[J]. Biologia Plantarum, 1979, 21(2): 154-156.
- [50] NATARAJA K N, JACOB J. Clonal differences in photosynthesis in *Hevea Brasiliensis* Müll. Arg.[J]. Photosynthetica, 1999, 36(1/2): 89-98.
- [51] DEVAKUMAR A S, SHAYEE M S S, UDAYAKUMAR M, PRASAD T G. Effect of elevated CO₂ concentration on seedling growth rate and photosynthesis in *Hevea brasiliensis*[J]. Journal of Biosciences, 1998, 23(1): 33-36.
- [52] SOUZA G A D, DIAS D C F D S, PIMENTA T M, ALMEIDA A L, PICOLI E A D T, ALVARENGA D P A, SILVA J C F D. Sugar metabolism and developmental stages of rubber tree (*Hevea brasiliensis* L.) seeds[J]. Physiology Plant, 2018, 162(4): 495-505.
- [53] DUSOTOIT-COUCAUD A, KONGSAWADWORAKUL P, MAUROUSSET L, VIBOONJUN U, BRUNEL N, PUJADE-RENAUD V, CRESTIN H, SAKR S. Ethylene stimulation of latex yield depends on the expression of a sucrose transporter (HbSUT1B) in rubber tree (*Hevea brasiliensis*) [J]. Tree Physiology, 2010, 30(12): 1586-1598.
- [54] TANG C, HUANG D, YANG J, LIU S, SAKR S, LI H, ZHOU Y, QIN Y. The sucrose transporter HbSUT3 plays an active role in sucrose loading to laticifer and rubber productivity in exploited trees of *Hevea brasiliensis* (para rubber

- tree)[J]. *Plant Cell and Environment*, 2010, 33(10): 1708-1720.
- [55] LONG X Y, LI H P, YANG J H, XIN L S, FANG Y J, HE B, HUANG D B, TANG C R. Correction to: characterization of a vacuolar sucrose transporter, HbSUT5, from *Hevea brasiliensis*: involvement in latex production through regulation of intracellular sucrose transport in the bark and laticifers[J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21: 46.
- [56] YANG Z, ZHAO P, PENG W, LIU Z, XIE G, MA X, AN Z, AN F. Cloning, expression analysis, and functional characterization of candidate oxalate transporter genes of HbOT1 and HbOT2 from rubber tree (*Hevea brasiliensis*)[J]. *Cells*, 2022, 11(23): 3793.
- [57] DENG X, GUO D, YANG S, SHI M, CHAO J, LI H, PENG S, TIAN W. Jasmonate signalling in the regulation of rubber biosynthesis in laticifer cells of rubber tree, *Hevea brasiliensis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(15): 3559-3571.
- [58] WADEESIRISAK K, CASTANO S, BERTHELOT K, VAYSSE L, BONFILS F, PERUCH F, RATTANAPOM K, LIENGPAYOON S, LECOMTE S, BOTTIER C. Rubber particle proteins REF1 and SRPP1 interact differently with native lipids extracted from *Hevea brasiliensis* latex[J]. *Biochimica et Biophysica Acta, Biomembranes*, 2017, 1859(2): 201-210.
- [59] NIEPHAUS E, MÜLLER B, DEENEN N V, LASSOWSKAT I, BONIN M, FINKEMEIER I, PRÜFER D, GRONOVER C S. Uncovering mechanisms of rubber biosynthesis in *Taraxacum koksaghyz*: role of cis-prenyltransferase-like 1 protein[J]. *Plant Journal*, 2019, 100(3): 591-609.
- [60] SANDO T, TAKAOKA C, MUKAI Y, YAMASHITA A, HATTORI M, OGASAWARA N, FUKUSAKI E, KOBAYASHI A. Cloning and characterization of mevalonate pathway genes in a natural rubber producing plant, *Hevea brasiliensis*[J]. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 2008, 72(8): 2049-2060.
- [61] SANDO T, TAKENO S, WATANABE N, OKUMOTO H, KUZUYAMA T, YAMASHITA A, HATTORI M, OGASAWARA N, FUKUSAKI E, KOBAYASHI A. Cloning and characterization of the 2-C-methyl-D-erythritol 4-phosphate (MEP) pathway genes of a natural-rubber producing plant, *Hevea brasiliensis*[J]. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 2008, 72(11): 2903-2917.
- [62] LAIBACH N, HILLEBRAND A, TWYMAN R M, PRÜFER D, GRONOVER C S. Identification of a *Taraxacum brevicorniculatum* rubber elongation factor protein that is localized on rubber particles and promotes rubber biosynthesis[J]. *Plant Journal*, 2015, 82(4): 609-620.
- [63] LAIBACH N, SCHMIDL S, MÜLLER B, BERGMANN M, PRÜFER D, GRONOVER C S. Small rubber particle proteins from *Taraxacum brevicorniculatum* promote stress tolerance and influence the size and distribution of lipid droplets and artificial poly (cis-1,4-isoprene) bodies[J]. *Plant Journal*, 2018, 93(6): 1045-1061.
- [64] NIE Z Y, KANG G J, YAN D, QIN H D, YANG L F, ZENG R Z. Downregulation of HbFPS1 affects rubber biosynthesis of *Hevea brasiliensis* suffering from tapping panel dryness[J]. *Plant Journal*, 2022: 16063.
- [65] 姚行成, 涂寒奇, 周珺, 陈先红, 陈青, 林位夫, 王军. 橡胶树初生乳管橡胶的产量性状与橡胶特性研究[J]. *热带作物学报*, 2022, 43(11): 2207-2214.
- YAO X C, TU H Q, ZHOU J, CHEN X H, CHEN Q, LIN W F, WANG J. Quantification and characterization of rubber from primary laticifers of *Hevea brasiliensis*[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2022, 43(11): 2207-2214. (in Chinese)