



橡胶树抗逆高产品种选育与应用

曾霞^{1,2,5}, 高新生^{1,3}, 黄天带^{1,4}, 程汉^{1,2,3,4*}, 黄华孙^{1,2,3,5*}

1. 热带作物生物育种全国重点实验室, 中国热带农业科学院橡胶研究所, 三亚/海口 572024/571101;
2. 中国热带农业科学院三亚研究院, 三亚 572024;
3. 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, 海口 571101;
4. 中国热带农业科学院橡胶研究所海南省热带作物栽培生理学重点实验室—省部共建国家重点实验室培育基地, 海口 571101;
5. 国家橡胶种质资源圃, 儋州 571737

* 联系人, E-mail: xjshs@163.com; forcheng@gmail.com

收稿日期: 2024-01-08; 接受日期: 2024-04-22; 网络版发表日期: 2024-06-19

国家重点研发计划项目(批准号: 2023YFD1200204)资助

摘要 天然橡胶是重要的战略资源, 98%来源于橡胶树. 中国植胶区位于热带北缘, 植胶区域有限, 而且经常受到风、寒侵袭, 产业发展初期经历了很多挫折, 因此抗逆高产品种选育工作非常重要和迫切. 本文综述了中国在橡胶树主要性状, 即产量、耐寒、抗风遗传性等方面的研究进展, 并简要介绍了中国在初生代优良母树选择, 以及国外优良无性系引种试种到自主培育抗逆高产新品种的工作成效: 培育的新品种橡胶平均单产较未经选择实生树提升5倍以上; 中国首次诱导出橡胶树花粉单倍体植株和花药体细胞胚植株并移栽成功, 次生体胚发生技术实现规模化和工厂化, 种苗在林相均匀度、生势和产量方面有一定程度提升, 促进了橡胶树种植材料的升级, 同时为砧穗一体化育种提供了基础条件. 此外, 中国在橡胶树基因组学研究方面也走在世界前列, 目前已绘制出高精度基因组图谱, 构建了高密度遗传图谱, 初步建立了遗传转化和基因编辑技术, 并发掘了一大批功能性基因. 通过与表型关联挖掘了分子标记, 为橡胶树选育种从表型选择过渡到基因组选择奠定了良好基础. 当前橡胶树选育种呈现出目标多元化、技术高效化的趋势, 提升选育种效率是未来的重大技术需求. 中国应进一步强化种质资源的收集筛选创制、深化重要性状的遗传解析, 推动育种技术手段创新, 为植胶业的可持续发展和升级奠定基础.

关键词 橡胶树, 品种, 抗逆, 高产, 选育

天然橡胶为四大工业原料之一, 也是极为重要的战略资源, 在航空航天和军工轮胎、密封件制造等领域不可替代. 目前自然界大约2000余种产胶植物, 其中商品天然橡胶约98%来源于巴西橡胶树(*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.)^[1]. 巴西橡胶树原产南美亚马孙河流域, 是大戟科橡胶树属高大乔木.

1876年英国人Wickham引种至东南亚种植, 其后迅速成为热带商业化栽培的重要经济作物. 全世界有63个植胶国, 其中亚洲约占植胶面积和产量的90%, 种植区域主要分布在南纬10度至北纬15度之间的热带地区^[2]. 中国最早于1904年引种橡胶树, 但到建国前各种类型的小胶园仅0.28万公顷, 橡胶树约106万株, 其中割胶

引用格式: 曾霞, 高新生, 黄天带, 等. 橡胶树抗逆高产品种选育与应用. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1752–1765

Zeng X, Gao X S, Huang T D, et al. Breeding of stress-tolerant and high-yield rubber tree clones (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1752–1765, doi: 10.1360/SSV-2023-0285

树64万株, 年产干胶仅200吨^[3]. 新中国成立后, 党中央决定发展天然橡胶事业. 1952年开始组织在中国南部热带地区, 包括广东、海南、云南等地进行全面勘测, 开展橡胶树对环境条件适应性研究, 规划宜胶地, 以解决中国战略和工业上对天然橡胶的需求. 由于纬度偏北, 冬季低温, 广东等沿海有强台风为害, 不具有橡胶树生长的优越自然条件. 为大规模发展植胶业, 抗逆高产品种的选育推广至关重要. 在国家的重视和支持下, 经过70余年的筛选改良, 取得了巨大的进步, 橡胶树的年干胶产量已由最初未经选择实生树的450 kg/hm²增加到超过2500 kg/hm²^[4]. 植胶区良种化水平的快速提升, 加之抗逆栽培和高效采胶技术的配套, 推动中国植胶业快速发展, 成为世界第四大植胶国和第五大产胶国.

1 橡胶树主要性状遗传

1.1 产量的遗传性

(i) 产量遗传研究. 农作产量大多数来自于种子、果实或块根等器官, 而橡胶树的产量主要来自乳管产生的胶乳, 其中有水、聚异戊二烯——一种次生代谢产物, 以及少量的蛋白质、脂肪酸、金属离子等非胶组分. 胶乳中的聚异戊二烯含量(干胶含量)通常为25%~40%. 乳管是胶乳合成和储存场所, 由树干形成层向外分生的薄壁细胞特化而来. 乳管细胞互相融合连接, 形成上下连通的网状结构. 割胶时, 割破乳管后通常能收集到割线上下1.2 m范围内胶乳, 称为排胶影响面, 排胶时间能持续2 h以上. 排胶影响面的大小与胶乳产量呈显著正相关, 取决于树干径围大小以及排胶时间长短^[5]. 因此, 树干径围、排胶时间和乳管数量是橡胶树单次割胶产量的重要影响因素.

乳管排空后, 需要在下一次割胶前再生出胶乳, 才能保证橡胶树能持续产胶. 天然橡胶合成是胶乳再生的关键. 橡胶树利用蔗糖作为碳源, 通过植物中典型的类异戊二烯途径合成橡胶. 蔗糖来源于叶片光合作用, 通过蔗糖转运蛋白运输到乳管细胞进入糖酵解途径. Sterling等人^[6]发现橡胶树不同基因型的光合作用能力存在明显差异, 唐朝荣等人^[7]系统分析了橡胶树蔗糖转运蛋白在胶乳再生中的作用, 己糖激酶*HbHXK2*和*HbHXK4*被发现是乳管葡萄糖代谢的关键调控基因^[8]. 其后, 葡萄糖分解代谢产生的丙酮酸, 经

过甲羟戊酸途径(MVA)合成异戊烯焦磷酸(IPP), 在顺式异戊烯基转移酶(CPT)、延伸因子(REF)、小橡胶粒子蛋白(SRPP)等作用下, 脱去焦磷酸并连接形成多聚的顺异戊二烯链^[9-11]. Dai等人^[12]从橡胶粒子上鉴定到6个CPT蛋白, 证实了CPT是与橡胶粒子紧密结合. 唐朝荣等人^[13]发现橡胶树基因组上共有11个CPT基因, 其中3个在胶乳中高丰度表达, 这个在随后Uthup的研究^[14]中得到证实. 唐朝荣等人^[13]和Lau等人^[15]均发现橡胶树中REF/SRPP基因家族发生了显著扩增, 共有18个基因, 数量远高于其他植物, 推测可能是橡胶树进化出优异高产橡胶性状的根本原因. 由2分子IPP和1分子二甲基丙烯基焦磷酸(DMAPP)聚合形成的法尼基焦磷酸(FPP)是橡胶粒子天然橡胶生物合成的起始前体^[16]. 邓小敏等人^[17]对3个法尼基焦磷酸合成酶进行表达和酶活检测, 发现HbFPS1和HbFPS2蛋白在体外除了能够利用GPP为底物合成FPP外, 还能够直接转化IPP和DMAPP生成FPP, 是胶乳中促进天然橡胶合成的功能酶.

早在20世纪70年代, 人们就发现外施乙烯能够大大延长橡胶树排胶时间, 因而大幅度提高单次割胶产量. 内源乙烯含量也与排胶时间呈现明显正相关. 唐朝荣等人^[13]发现橡胶树乳管不是内源乙烯合成的场所, 但乙烯信号途径上游调控因子以及下游的ERF基因能被外源乙烯大量激活, 表明乙烯分子是在乳管细胞外合成并转入乳管细胞后激活乙烯信号途径. 乙烯延长排胶时间的具体机制尚未明确, 但很可能是通过维持胶乳中的黄色体(lutoid)膜稳定性, 因而推迟乳管伤口堵塞时间^[18,19]. Wang等人^[20]利用磷酸化蛋白质组学技术鉴定到乙烯刺激应答的磷酸化蛋白59个, 包括REF和SRPP同源异构体(isoform), 推测在乙烯刺激产胶中, 蛋白翻译后修饰和isoform特异性磷酸化修饰可能发挥重要作用.

橡胶树产量为数量性状, 是以加性效应为主的遗传性状. 在橡胶树选育种进程中, 通过逐代人工杂交, 不断聚合高产基因, 选育工作取得较好成效^[4]. 但现有橡胶树品种基本起源于魏克汉从巴西引种至东南亚种植中的四十几株树^[4]. 程汉等人^[21]认为橡胶树杂合基因组中加性基因位点快速纯合并加以选择, 是橡胶树驯化初期产量快速提升的可能原因, 但橡胶树魏克汉品种遗传背景狭窄则限制了产量进一步提升. 晁金泉等人^[22]发现乳管是橡胶树早期驯化的目标性状. 橡胶

树品种产量无法取得进一步突破, 育种家思考如何在现有魏克汉品种中引入更丰富的基因资源. 目前马来西亚、印度尼西亚、中国等橡胶主要育种国家均从巴西引进了大量的野生种质资源^[23], 但野生资源中的优异基因挖掘及利用还远不能满足育种需求.

(ii) 不同部位产量遗传差异. 实生树不同部位产胶能力明显不同, 根据对老龄实生树(40龄以上)不同高度分段割胶研究, 表明由地面到450~600 cm高度内, 随着割胶高度的提高, 产量急剧下降; 高度600 cm以上产量下降趋于平缓, 600和900cm处的产量比较接近^[24]. 不同部位产胶能力与其无性后代产量的相关程度也有明显差别. 母树高部位产量与无性后代产量之间的相关比较密切. 低部位产量与无性后代产量, 就整个实生树群的产量而论, 相关关系也比较密切; 但低部位高产树群中, 相关关系则很弱^[24], 推测这种现象与木本植物个体发育规律有关, 虽然同一株树的产胶基因型在质上是相同的, 在幼态阶段, 其遗传特性的表现易受环境条件的影响; 而树冠进入老态阶段, 其遗传特性相对稳定, 受环境条件影响相对较小, 因此母树高部位产量与其无性后代产量相关更为密切. 在此基础上, 开展了橡胶树幼态性质利用研究. 对12龄的热研8-79、热研8-76和热研6-231三个无性系, 取茎干1 m以下(幼态)和树冠芽片(老态)分别建立幼态和老态无性系高级系比试验, 幼态无性系前三割年株次产量分别比其同源老态无性高16.8%、25.8%和17.6%, 干胶含量高1个百分点以上, 生长也有一定优势^[24]. 杨加伟等人^[25]和李小琴等人^[26]也证明幼态无性系耐寒性优于老态无性系.

20世纪即证实通过体细胞胚胎发生是获得幼态无性系的有效途径^[27]. 李海林等人^[28]利用MSAP技术检测热研8-79幼态、老态无性系间DNA甲基化差异, 发现幼态无性系DNA甲基化水平为33.2%, 老态为22.9%, 且DNA甲基化模式也不同. 李辉亮等人^[29]也证实了橡胶树体细胞胚发生过程中可能通过DNA甲基化和去甲基化来调控基因的表达.

(iii) 产量的鉴定技术. 橡胶树产量的鉴定要求和年限根据不同级别系比区要求有所不同. 完整的选育种程序包括有性系比、初级系比、高级系比和区域试验. 有性系比在定植3周年后, 采用试割的方法进行割胶, 割制为S/2 d2, 试割2年, 每年下半年割2~3个月, 月割15刀, 测定后10刀产量, 割面高度为50 cm. 无性系比

割胶办法同有性系比, 采用单株测产或分小区测产. 高级系比测定中心记录树产量, 头3割年每月测量胶乳产量3次(上旬、中旬和下旬各测1次), 并同时测干胶含量, 记录每月割胶刀数和测产株数. 第4~5割年使用刺激剂, 采用间隔施药周期测产, 在测产周期内测量每刀胶乳产量和干胶含量, 计算年株产干胶和单位面积干胶产量. 区域试验区测定产量不扣除边行树, 记录每刀胶乳产量, 每刀测干胶含量, 计算单位面积干胶产量^[30]. 中国由于纬度偏北, 需要7~8年才能开割, 较传统植胶区延长1~2年, 年割胶时间少大约2~3个月.

天然橡胶产量具有连续收获和累进计产的特点, 产量鉴定周期长. 为缩短鉴定时间, 田维敏研究组^[31]发现次生乳管分化能力是决定橡胶产量的关键因子之一, 通过比较二年生幼树与八年生成龄未开割树, 发现次生乳管分化能力效应一致, 二年生幼树可较好区分不同种质间的次生乳管分化能力差异. 利用该技术, 史敏晶等人^[32,33]对栽培种和1981年采集的野生种进行了次生乳管分化分析.

1.2 耐寒性的遗传性

橡胶树起源于热带, 对低温敏感, 林间温度低于10℃就会受到不同程度的寒害. 在中国华南地区冬春季节, 橡胶树常常受到寒害侵袭. 根据局部气象特点, 寒害可分为平流型、辐射型和混合型. 橡胶树耐寒性是主效基因控制的性状, 后代耐寒性超亲优势受亲本遗传力和亲本组合特殊配合力制约^[24]. 选育耐寒性强的品种, 关键是找到理想的耐寒亲本. 目前筛选了GT1、天任31-45、IAN873等优良的耐寒品种作为亲本材料进入育种进程, 选育出93-114、云研77-2、云研77-4等具有较强耐寒性, 且具有较好产量水平的品种.

橡胶树是非低温驯化作物, 非寒害条件下的低温处理不能显著提高橡胶树的耐寒能力. 植物低温胁迫响应的调控途径有脱落酸(ABA)依赖和非依赖两种, 低温胁迫下ABA信号的激活通常发生在温带植物的冷驯化过程中^[34]. 最新研究表明, 茉莉酸(JA)也参与对冷胁迫的耐受, JA与其他激素信号通路(如生长素、乙烯和赤霉素)相互作用, 调节对冷胁迫的耐受性^[35]. CBF或DREB转录因子在这3种信号通路之间起串扰点的作用^[36]. 通过比较表达谱特征, 程汉等人^[37]发现耐寒品种能够积累更高水平的内源ABA, 进而激活橡

胶树中的抗逆基因表达, 建立相对较高的耐寒力. 邓小敏等人^[36]通过比较耐寒品种93-114和不耐寒品种热垦501转录组, 发现下调生长素和乙烯信号传导以及激活热激组件和活性氧清除是橡胶树应对冷应激的主要策略. 在橡胶树中, CBF信号途径功能欠缺, 仅有1个可诱导表达的CBF1基因以及1个下游COR基因, 且需要低温处理2 h后表达^[38], CBF应答迟缓以及下游COR基因丢失可能是造成橡胶树对低温敏感的主要原因. 袁红梅研究团队^[39,40]发现ABA信号通路中的关键调控因子HbSnRK2.6, 该调控因子可提高HbICE2的转录活性, 进而提高HbCBF1的转录水平, 提升橡胶树耐寒性.

为加速耐寒高产品种的选育, 开展耐寒性早期预测的研究是其中的重要一环, 中国于20世纪60年代初期开始这方面的工作. 通过多年实践证明, 通过选择植胶区寒害多发地带建立耐寒前哨试验, 对苗木进行耐寒性观测, 筛选较耐寒的品种或种质, 是一种经济、快速、准确的鉴定方法. 此外, 通过气候箱冷冻、模仿平流、辐射或混合型低温, 也是鉴定橡胶苗耐寒性的有效方法^[41], 同时结合电导率等生理指标进行耐寒性的判定^[42].

1.3 抗风性的遗传性

橡胶树喜静风环境, 但风力 ≤ 9 级, 绝大多数橡胶树基本无严重风害; 风力10~11级, 可以比较明显地看出品种间抗风力的差异; 风力 ≥ 12 级, 抗风差异缩小^[3]. 根据对中国植胶区域的气象分析, 尽管寒害风险较风害大, 但主要植胶地区海南和雷州半岛等东南沿海地区风灾较重^[43], 具备抗风性的品种也是产业的迫切需求. 橡胶树抗风性是一个复杂的综合性状, 虽然与立地环境有一定关系, 但主要是由其本身的遗传性状决定, 包括抵御风害的能力(即抗风力)以及灾后生长恢复能力. 据抗风育种的资料表明, 亲本抗风能力的强弱, 对杂交后代的影响是明显的, 抗风能力比较强的双亲进行杂交, 其后代的抗风能力也比较强; 反之, 其风害损失就比较大^[23]. 同一个共同亲本的半同胞后代的抗风能力则随另一个不同亲本的抗风能力而变化, 其正反交的效果也无差异. 目前筛选的抗风品种有PR107、海垦1等, 这些作为橡胶树抗风育种的重要亲本进入育种进程, 选育出热研7-33-97、热研7-20-59、文昌217等既抗风又具有一定产量的品种.

抗风性早期预测研究是中国选育种工作者关注的

重点性状之一, 但由于橡胶树风害成因复杂, 研究的难度大, 长期以来进展缓慢, 目前只初步观察到一些与抗风性有关的指标. 如发现在抗风性的选择中, 树型和树冠一定程度上决定了能承受风力的大小, 进而对抗风性产生重要影响. 主干明显, 分枝角度大的塔形树冠, 一般较为疏朗, 受风害影响较小; 树冠分枝角度小, 但枝条细软的风害也较轻, 如海垦1、PR107、红星1、红星72-5等. 对于丛生型分枝, 或分枝角度小形成扫帚形树冠, 如PB86、RRIM600等, 受风面大, 则风害较重^[44]. 此外, 木材特性与抗风性也密切相关, 木材的纤维长度、基本密度(比重)、顺压强度、弯曲强度、冲击韧度等指标, 均与抗风性有密切关系^[44-46]. 基于激光扫描和遥感等新技术, 近期在橡胶树风害评估方面得到应用^[47].

2 中国橡胶树选育种路径

2.1 优良母树选择

20世纪50年代初期中国开始进行优良母树的选择, 主要是对广东(含海南)、云南省当时种植且已开割的64万株实生树, 通过多指标鉴定和长期鉴定, 提高母树选择精度. 如产量, 通过对比周边同树龄、同环境、同割线高度、同一割胶制度和割胶技术相似的10株正常普通树为比较树, 鉴定项目包括绝对产量、相对产量、干胶含量、产量恒定性分析、高低割线产量的差异度、累积系数等. 同时调查历年寒潮和风害后的受害情况, 测定原生皮和再生皮厚度, 观察乳管情况, 胶乳早凝、长流情况, 树干条沟和死皮情况等. 在鉴定方法上, 比较每月测产2次、隔月测产以及测产年限的选择. 通过与比较树间产量对比进行初选, 再结合不同地区的绝对产量, 母树高低割线产量差异度, 绝对产量恒定性、干胶含量、生长条件类型、抗风、耐寒、抗病等资料进行复选. 通过大量工作, 选出了优良母树364株, 入选率0.68%, 产量是普通实生树2倍以上, 年产干胶超过3 kg/株^[24].

这批优良母树建立的初生代无性系产量都比较低, 根据9个育种单位1954~1958年建立的14个初级系比区资料综合分析, 第1~3割年平均产量仅相当于未经选择实生树产量的106.7%, 为PB86产量的58.5%~60.3%. 虽然选育种成效不明显, 但选出了抗风高产品种海垦1、南强1-97等, 耐寒品种天任31-45、合口

3-11等. 其中海垦1年干胶产量达到 945 kg/hm^2 , 达到未经选择实生树产量的2倍以上^[24].

2.2 国外优良品种引种试种

中国在20世纪60年代初开始大量引进国外优良品种. 华南热带作物科学研究所会同各省农垦总局选定不同环境类型区农场共同布置国外品种适应性试验, 按照统一计划、统一田间设计和观察项目的原则展开. 通过适应性试种, 了解其在不同植胶区产量、抗风性、耐寒性和副性状等方面的表现. 根据系比区的类别, 系统鉴定的年限, 评定相应的推广等级, 在生产中直接推广应用. 经过长期的科学实验和生产实践, 选出了抗风高产优良品种PR107, 高产抗风品种RRIM600、RRIM712和高产耐寒品种GT1、IAN873等^[4,48]. 其中RRIM600年干胶产量达到 1304 kg/hm^2 , 接近未经选择实生树产量的3倍^[48]. 国外优良品种的规模性推广应用, 使中国植胶业实现了跨越式发展, 提前30年实现了良种化, “橡胶树优良无性系的引种、选育与大面积推广应用”1999年获得国家科技进步一等奖.

2.3 抗逆高产新品种自主选育

(i) 品种选育程序. 品种的正确推荐与合理使用对产业的稳定发展极为重要. 参加评级的品种必须提供在合格系比区正确的系统鉴定资料. 有性系比采用完全随机或随机区组设计, 株距 $2.5\sim 3.0 \text{ m}$, 行距 $6.0\sim 10.0 \text{ m}$, 根据不同育种目标及植胶类型区确定对照品种, 一般选择当地主栽品种. 初级系比采用随机区组或共同标准种法设计, 2~3次重复, 每小区5株; 高级系比区采用改良对比法或随机区组设计, 3~4次重复, 小区中心记录株 ≥ 25 株(丘陵地 ≥ 20 株)^[24]. 随着鉴定技术, 尤其是早期鉴定技术的不断进步, 中国橡胶树品种选育路线也在不断简化. 有性系比和初级系比可在苗圃开展, 有性系比采用完全随机或随机区组设计, 株距 $1.5\sim 2.0 \text{ m}$, 行距 $2.5\sim 3.0 \text{ m}$; 初级系比采用随机区组设计, 重复 ≥ 3 次, 每小区 ≥ 5 株, 株行距同有性系比^[30], 大大节约用地.

(ii) 品种选育成效. 在国外优良品种和国内优良母树基础上, 通过产胶性状和抗性性状遗传分析, 选配杂交组合, 按照选育种程序, 育成一批中国自己的优良品种并在生产中推广应用^[49,50](表1). 如海南农垦橡胶

研究所通过海垦1和PR107组配育成的抗风高产品种文昌217^[49], 其抗风性超过对照海垦1, 高级系比区第1~11割年平均产量比RRIM600高25.5%. 中国热带农业科学院通过天任31-45与合口3-11组配, 选出的93-114, 耐寒性, 尤其是耐平流型寒害能力强, 而且也有一定产量, 在广东等植胶区得到大规模推广^[51]. 通过RRIM600和PR107组配选育的高产抗风品种热研7-33-97, 年平均干胶产量接近 2000 kg/hm^2 , 比RRIM600高68.5%. 新近培育出的热研8-79等品种产量更达到 2500 kg/hm^2 ^[52]以上. 在年割胶时间短的情况下, 还稍高于国外同期选育的高产品种. 在中国热带农业科学院试区, 随着育种进程的推进, 系比区材料的产量可达 3000 kg/hm^2 .

(iii) 倍性育种突破. 陈正华等人^[53]发现, 使用秋水仙素等处理橡胶树雄花, 使小孢子母细胞染色体加倍, 与正常二倍体母本植株授粉后, 可得到纯合的三倍体. RRIC52花粉染色体加倍后与GT1杂交获得的三倍体PG1, 其抗白粉能力超过RRIC52, 父本性状当代杂交, 即在子代得到加强. 张源源等发现在橡胶树花发育期间, 自然条件下可获得三倍体, 低温可以提高染色体加倍的概率^[54]. 和丽岗等人^[55]从GT1 $\times$ PR107自然杂交后代中选育出高产耐寒三倍体材料, 即云研77-2和云研77-4, 父本的耐寒性得到进一步加强, 在低温侵袭地区获得更好的产量表现, 是世界上橡胶树三倍体材料大规模应用的典范.

(iv) 品种推荐. 中国2003年之前, 各植胶省份对本植胶区定期发布种植品种推荐, 综合考虑系比区的类别、系统鉴定年限和具体的技术指标, 开展品种的评级和推荐^[56]. “十一五”后以农业农村部主导品种的形式向生产进行品种推荐, 不区分推广规模. 目前向生产推荐的有热研7-33-97、热研8-79、文昌11、文昌217、大丰95、云研77-2、云研77-4、云研73-46、云研80-1983、热垦628等品种^[49,50]. 中国选育种历程见图1.

3 橡胶树种植材料改良

橡胶树最早采用种子直接培育种植, 即实生苗, 但实生苗株间差异大, 单位面积产量低. 1915年, 荷兰园艺学家赫尔屯(Van Hetlen)发明了橡胶芽接技术, 将优良单株的芽片接到实生苗砧木上, 芽接苗株间差异缩

表 1 中国育成品种及适宜种植区域

Table 1 Released rubber tree clones and suitable planting regions in China

品种名称	亲本组合	适宜种植区域
热研7-33-97	RRIM600×PR107	海南和广东中风中寒植胶区
文昌217	海垦1×PR107	海南中重风植胶区
文昌11	RRIM600×PR107	海南中重风植胶区
海垦1	不明	海南重风植胶区、粤西重风中寒植胶区
海垦2	PB86×PR107	海南中重风植胶区
保亨155	RRIM600×PR107	海南中重风植胶区
保亨911	PR107×PB86	海南中重风植胶区
大丰95	PB86×PR107	海南中风植胶区
热研7-20-59	RRIM600×PR107	海南中风植胶区
热研8-79	热研88-13×热研217	海南轻风植胶区、云南轻寒植胶区
热研106	热研88-13×热研217	海南轻风植胶区、云南轻寒植胶区
热垦628	IAN873×PB235	海南轻风植胶区、云南轻寒植胶区
云研77-2	GT1×PR107	云南中重寒植胶区
云研77-4	GT1×PR107	云南中重寒植胶区
云研73-46	GT1×PR107	云南中重寒植胶区
云研80-1983	云研277-5×IRC122	云南轻寒植胶区
云研75-1	GT1×云研277-5	云南轻中寒植胶区
南华1	不明	广东轻风中寒植胶区
93-114	天任31-45×合口3-11	广东中风中寒、轻风中重寒植胶区
化59-2	天任31-45×红山Ⅱ26	广东中重寒植胶区
湛试327-13	93-114×PR107	广东中风重寒植胶区

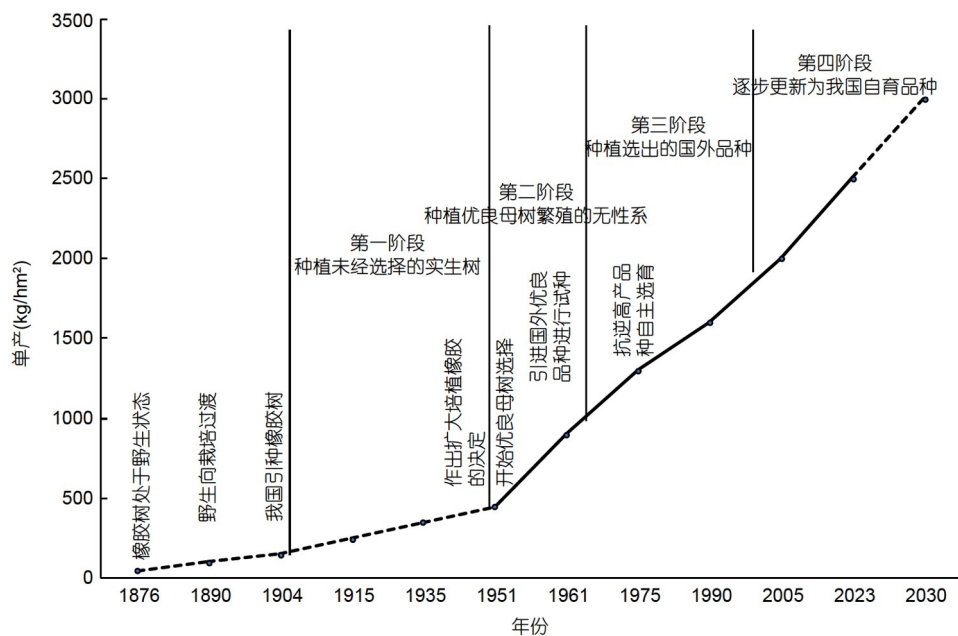


图 1 中国橡胶树选育种历程(虚线部分为示意产量水平)

Figure 1 Breeding process and planting clones of rubber tree in China (with the dotted line indicating the production level)

小, 形成无性系, 使得优良单株得以扩繁, 芽接苗迅速取代实生苗成为橡胶树第二代种植材料^[57]。其后对培育技术和芽接技术进行了逐步改良, 从地播育苗改良为袋育苗, 保护根系, 提高定植成活率和苗木长势; 从1~2年龄砧木芽接, 到6~8月龄砧木芽接, 再到2月龄幼嫩砧木苗芽接。黄守锋等人^[58]研发了20 d龄砧木的籽苗芽接技术, 育苗时间从2~3年缩短至8个月, 节约了大量圃地, 减轻了劳动强度。

中国在1977年首次通过橡胶树花粉和花药培养获得试管植株, 并于1979年移栽成活^[59,60]。随后, 马来西亚、印度、法国、英国等国从花药、花序、内珠被、原生质体培养获得植株。体胚植株因具有自主根系, 且呈现幼态, 表现出生长快、产量高等优点, 但繁育效率较低。Hua等人^[61]于2010年建立次生体胚循环增殖技术, 实现了规模化繁育, 每人每年可生产3~4万株, 使体胚苗走出实验室进入生产, 有望成为第三代种植材料。体胚苗规模繁育也为砧木无性系选择和砧穗一体化育种提供了基础条件。

4 橡胶树基因组学和分子育种

4.1 图谱构建

随着高通量测序技术的不断进步, 当前理论研究与技术突破使基因组育种进入一个快速发展的时代。目前公开发表的橡胶树基因组共有7个版本, 见表2。中国热带农业科学院在2016年发表了热研7-33-97基因组序列, 当时质量最高(1.37 Gb, scaffold N50=1.28 Mb), 也是迄今应用最广的基因组版本^[13]。2019年云南省热带作物科学研究所发表了GT1基因组(1.47Gb, contig N50=152.7 kb), 是首个染色体级别的基因组版本, 组装了18条假染色体雏形, 构建了基因组变异图谱^[62]。中国热带农业科学院2023年进一步完成了染色体水平的野生橡胶树基因组(1.72 Gb, contig N50=3.51 Mb)^[21]和栽培橡胶树基因组(1.58 Gb, contig N50=11.21 Mb)^[22], 使橡胶树基因组质量进一步提升, 也拓展了基因组的应用范围。

法国科学家利用717个SSR、AFLP等分子标记, 构建了橡胶树首个遗传图谱^[63]。随着测序技术的发展, 通过GBS策略构建了更高密度的橡胶树遗传图谱^[64-66]。Wu等人^[67]通过基因组重测序, 构建了超高密度遗传图谱, 上图标记数量达到20万个, 平均SNP间距

离降低为0.03 cM。基于超高密度遗传图谱, 定位了9个与生长相关的QTL位点, 并首次在橡胶树中将QTL位点定位到单个基因。

除橡胶树外, 橡胶草等其他产胶植物的基因组与遗传图谱也取得重要进展, Lin等人^[68]组装了橡胶草基因组, 组装大小为1.29 Gb, 包含46731个预测的蛋白质编码基因和68.56%的重复序列, 发现甲羟戊酸(MVA)途径和橡胶伸长有关酶在橡胶生物合成中具有关键作用。对产胶的*Taraxacum kok-saghyz*和不产胶的*Taraxacum mongolicum*比较分析发现了大量的遗传变异, 包括倒置、易位、存在/不存在变异, 以及两个物种之间的蛋白质差异, 尤其是发现了两个基因重复事件, 对天然橡胶生物合成机制以及遗传改良具有重大意义^[69]。杜仲是中国特有的产胶植物, 康向阳研究组以诱导孤雌生殖获得的杜仲单倍体($2n=X=17$)为材料, 基因组组装大小947.86 Mb, 挂载到了17条假染色体上, 获得了高质量的染色体级基因组组装和功能注释(Contig N50=11.15 Mb, Scaffold N50=53.15 Mb)^[70]。唐朝荣研究组^[71]比较了橡胶树、橡胶草、莴苣、银胶菊四种产胶植物, 发现了相似的橡胶生物合成途径, NR被合成并储存在橡胶颗粒中, 而橡胶颗粒是一种特殊的细胞器, 包括由脂质单层和膜结合蛋白包围的疏水性NR核心。这些结果为橡胶树基因组学和产胶生物学等研究提供了重要参考。

4.2 标记挖掘

橡胶树基因组测序为全基因组选择研究的开展奠定了基础, 通过重测序对种质资源和遗传群体进行精准鉴定, 结合群体农艺性状信息, 开展全基因组关联分析, 发掘QTL和SNP标记, 分析和评估所有标记的遗传效应值, 构建全基因组选择育种技术, 可为缩短橡胶树育种进程提供技术支撑。晁金泉等人^[22]通过GWAS鉴定到一个调控乳管数量的驯化基因*HbPSK5*, 橡胶草过表达实验证实该基因可促进乳管形成来增加胶乳。程汉等人^[21]通过GWAS鉴定了155个与胶乳产量相关的性状标记, 包括326个候选基因; 构建了全基因组SNP图谱, 并鉴定到一个位于ERF基因上, 影响产量的非同义突变SNP位点。

4.3 转基因

橡胶树转基因技术获得突破, 但受限于遗传转化

表 2 发表的橡胶树基因组比较

Table 2 Published rubber tree genomes

	RRIM600 (Rahman et al. 2013) ^[77]	RRIM600 (Lau et al. 2016) ^[78]	BPM24 (Pootakham et al. 2016) ^[79]	CATAS7-33-97 (Tang et al. 2016) ^[13]	GT1 (Liu et al. 2020) ^[62]	MT/VB25A 57/8 (Cheng et al. 2023) ^[21]	CATAS8-79 (Chao et al. 2023) ^[22]
组装基因组大小	1.1 Gb	1.55 Gb	1.25 Gb	1.37 Gb	1.47 Gb	1.77 Gb	1.58 Gb
Contig数量	1,223,364	262,709	n.a.	84,285	16,023	1,573	1,058
Contig N50	2.9 kb	20.75 kb	96.8 kb	30.6 kb	152.7 kb	3.51 Mb	11.2 Mb
Scaffold数量	608,017	189,316	592,580	7,453	600	754	776
编码基因数量	68,955	84,440	43,868	43,792	44,187	39,342	38,595
重复序列占比(%)	72.01	72.51	69.2	71.18	70.81	76.72	75.92
测序平台	43X Roche 454, Illumina, SOLiD	134X Illumina; 21X PacBio	68X Illumina, Roche 454, PacBio, Chicago Data	129X Illumina; 4X BAC pool sequence assembly	261 Illumina; 104 X PacBio; 77X HiC	300X ONT; 60X Illumina; 135 X HiC; 264X BioNano	121X PacBio CLR; 70X HiC; 130X BioNano; 54X Illumina

体系效率低，生长时间长等问题，转基因育种进展缓慢。马来西亚首次报道转基因成功，但后续无应用报道。法国在遗传转化领域走在世界前列，Montoro等人^[72]系统研究了转化各环节因素对转化率的影响，发现钙离子含量制约了农杆菌基因转移至愈伤细胞。目前有研究报道了*HbCuZnSOD*^[73]、*HbERF-IXc5*^[74]、*Hmgr1*^[75]等基因的过表达转基因橡胶树株系。中国启动了基因编辑技术在橡胶树中的应用，利用CRISPR技术进行了*HbPDS*基因编辑，子叶呈现嵌合表型，但技术的优化还需要进一步深入研究^[76]。

5 发展趋势和展望

5.1 发展趋势

随着全球气候变化，极端天气现象增多，台风、低温、干旱发生频率和强度趋于加大，病虫害危害加重，植胶区向非传统地区发展，刺激割胶常规化以及对橡胶制品质量的更高要求，橡胶树选育种需要从过去的产量、抗逆、生长选择，扩大到抗病、适合林下间作、耐刺激、宜机械割胶、胶乳质量等的选择，育种目标渐趋多元化。

传统的杂交育种需要投入大量的人力和时间才能获得性状优良的品种。橡胶树杂交组配结实率低、后代鉴定周期长，选育种进展则更为缓慢。随着基因组学、蛋白组学等研究的飞速发展，可为育种提供更多的遗传资源和信息。在已发展的早期鉴定技术基础上，建立表型和基因型相结合的高效育种技术平台，提升

选育种效率，是未来橡胶树育种发展的重要趋势。

5.2 发展展望

(i) 强化种质资源的收集筛选创制。世界上大面积种植的品种由魏克汉种质繁衍而来。根据对中国育成品种的系谱和亲缘关系分析，RRIM600、PR107、PB86、GT1四个品种育成的品种数量占58.86%，远高于其他亲本的后代^[80]。定向选育使得遗传基础愈发趋于狭窄，后代出现较高遗传增益的几率降低。广泛收集种质资源，拓宽遗传基础显得非常迫切。巴西作为橡胶树原产地和种质资源多样性分布中心，为解决产业问题着力开展抗南美叶疫病育种。马来西亚在橡胶树育种工作上起步较早，从巴西等国收集保存了3万余份资源，主要开展产量和材积方面的育种。中国通过参加IRRDB联合采种行动、植胶国品种双边交换等，收集保存种质资源超过6000份。通过鉴定评价，发掘能耐最低温-2℃模拟辐射寒害处理的种质资源6份，耐最低温-1℃处理的49份；兼耐平流和辐射两类寒害类型的2份；抗风力优于PR107的3份，与其相当的35份；抗白粉病资源18份，抗炭疽病资源3份；矮生资源16份；胶木兼优资源20份^[81]。未来将呼应育种目标多元化需求，进一步拓展鉴定评价，强化创制利用，为橡胶树遗传性状的改良提供新的突破性材料。

(ii) 深化重要经济性状遗传解析。表型是由基因组成与环境相互作用产生。橡胶树是高大乔木，童期在中国长达7~8年，经济周期约30年，植胶小环境类型区

多样, 且基因高度杂合, 其经济性状的研究难度大. 橡胶树产量和耐寒的遗传性研究取得一定的成效, 但对于抗风、抗旱、品质等性状形成关键因素和遗传研究还比较薄弱, 育种的针对性不强, 效率不高. 未来应充分利用基因组学、分子生物学等技术手段, 结合遗传学挖掘橡胶树重要性状形成的关键调控基因, 阐明关键基因等位变异和单倍型的分布及遗传效应, 解析各性状的分子调控网络, 研发橡胶树基因组预测和选择方法, 结合已有各性状遗传研究及亲本杂交组配经验, 开展育种价值评估, 为突破性新品种培育, 同时保持遗传多样性提供技术支持.

(iii) 加强育种技术手段创新. 加强幼态特性的研究和利用, 将高产无性系及时复壮为幼态, 或通过体胚恢复幼态, 可在一定程度上提高产量. 利用体胚苗大规模繁育技术, 筛选和培育优良砧木无性系, 推动橡胶树

选育种从仅关注地上部分-接穗的遗传改良, 转变到关注砧木的遗传改良, 并在选育优良接穗、砧木的基础上, 开展砧木与接穗的互作研究, 培育优势互补的砧穗组合.

借助技术手段的进步, 不断挖掘关键功能基因和相关分子标记, 推动辅助育种技术效率不断提升. 近年来, 单细胞测序及空间转录组学技术广泛兴起, 多维组学方法推进了农艺性状精准鉴定和功能基因挖掘, 能够在更微观尺度和宏观全景层面解析系统发育与代谢调控机制^[82,83]. 新兴技术在橡胶树中应用势必推进橡胶树育种技术的发展. 未来将进一步完善橡胶树遗传转化和基因编辑技术体系等底盘技术, 结合分子育种技术进展, 促进定向育种的创新应用, 加速从杂交育种步入分子育种时代, 驱动育种技术变革迭代.

参考文献

- 1 Zeng X, Huang H S. Development and prospects of natural rubber technology in China (in Chinese). *China Trop Agricult*, 2021, 1: 25–30 [曾霞, 黄华孙. 中国天然橡胶技术发展现状与展望. *中国热带农业*, 2021, 1: 25–30]
- 2 Mo Y Y. More than 60 countries worldwide produce natural rubber (in Chinese). *China Trop Agricult*, 2014, (5): 75–76 [莫业勇. 全球有60多个国家生产天然橡胶. *中国热带农业*, 2014, (5): 75–76]
- 3 He K, Huang Z D. Cultivation of Rubber Trees on the Northern Edge of the Tropics (in Chinese). Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1987. 407–416 [何康, 黄宗道. 热带北缘橡胶树栽培. 广州: 广东科技出版社, 1987. 407–416]
- 4 Zeng X, Li W G, Gao X S, et al. Present situation and trend of *Hevea brasiliensis* breeding and research strategy in China (in Chinese). *Chin J Trop Agricult*, 2013, 33: 30–36 [曾霞, 李维国, 高新生, 等. 巴西橡胶树选育种研究现状、趋势及中国的研究策略. *热带农业科学*, 2013, 33: 30–36]
- 5 Xiao Z Y, Liu S Z, Xiao X Z. Analysis on physiological parameters of latex in flow area on rubber tree (*Hevea brasiliensis*) clone PR107 by minicut with gaseous stimulation (in Chinese). *Sci Silv Sin*, 2010, 46: 65–72 [肖再云, 刘实忠, 校现周. 橡胶树PR107气刺微割排胶影响面胶乳生理分析. *林业科学*, 2010, 46: 65–72]
- 6 Sterling A, Rodríguez N, Quiceno E, et al. Dynamics of photosynthetic responses in 10 rubber tree (*Hevea brasiliensis*) clones in Colombian Amazon: implications for breeding strategies. *PLoS One*, 2019, 14: e0226254
- 7 Tang C, Huang D, Yang J, et al. 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). *Plant Cell Environ*, 2010, 33: 1708–1720
- 8 Fang P, Long X, Kav N N V, et al. The hexokinases *HbHXK2* and 4 are key enzymes involved in glucose metabolism and contribute to rubber productivity in *Hevea brasiliensis* (para rubber tree). *Industr Crops Products*, 2021, 159: 113025
- 9 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
- 10 Tang C R. Research progress on biology of rubber production in rubber tree (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 2020, 41: 1958–1967 [唐朝荣. 橡胶树产胶生物学研究进展. *热带作物学报*, 2020, 41: 1958–1967]
- 11 Guo B B, Dai L J, Yang H, et al. Research progress on mechanism and regulation of latex flow in *Hevea brasiliensis* Muell. Arg (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 2022, 43: 754–768 [郭冰冰, 代龙军, 杨洪, 等. 橡胶树排胶机理与调控研究进展. *热带作物学报*, 2022, 43: 754–768]
- 12 Dai L, Kang G, Li Y, et al. In-depth proteome analysis of the rubber particle of *Hevea brasiliensis* (para rubber tree). *Plant Mol Biol*, 2013, 82:

155–168

- 13 Tang C, Yang M, Fang Y, et al. The rubber tree genome reveals new insights into rubber production and species adaptation. *Nat Plants*, 2016, 2: 16073
- 14 Uthup T K, Rajamani A, Ravindran M, et al. Distinguishing CPT gene family members and vetting the sequence structure of a putative rubber synthesizing variant in *Hevea brasiliensis*. *Gene*, 2019, 689: 183–193
- 15 Lau N S, Makita Y, Kawashima M, et al. The rubber tree genome shows expansion of gene family associated with rubber biosynthesis. *Sci Rep*, 2016, 6: 28594
- 16 Cornish K, Siler D J. Effect of different allylic diphosphates on the initiation of new rubber molecules and on *cis*-1,4-polyisoprene biosynthesis in Guayule (*Parthenium argentatum* Gray). *J Plant Physiol*, 1999, 147: 301–305
- 17 Deng X M, Yang S G, Tian W M. Function of farnesyl pyrophosphate synthases with high abundance in latex of *Hevea brasiliensis* (in Chinese). *Sci Silv Sin*, 2022, 58: 44–51 [邓小敏, 杨署光, 田维敏. 橡胶树胶乳高表达的法尼基焦磷酸合成酶的功能. 林业科学, 2022, 58: 44–51]
- 18 Shi M J, Deng S N, Chen Y Y, et al. The enzymatic activity and its effect on rubber particle aggregation of polyphenol oxidase from luteoid of latex in *Hevea brasiliensis* (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 2013, 34: 1966–1971 [史敏晶, 邓顺楠, 陈月异, 等. 巴西橡胶树胶乳黄色体中多酚氧化酶的活性及其橡胶粒子凝集作用的研究. 热带作物学报, 2013, 34: 1966–1971]
- 19 Wang D D, Shi M J, Yang S G, et al. Effect of ethrel on the gene expression and content of laticifer plugging-related protein in *Hevea brasiliensis* (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 2016, 37: 1122–1127 [王冬冬, 史敏晶, 杨署光, 等. 乙烯利对橡胶树乳管伤口堵塞相关蛋白基因表达和含量的影响. 热带作物学报, 2016, 37: 1122–1127]
- 20 Wang X, Wang D, Sun Y, et al. Comprehensive proteomics analysis of laticifer latex reveals new insights into ethylene stimulation of natural rubber production. *Sci Rep*, 2015, 5: 13778
- 21 Cheng H, Song X, Hu Y, et al. Chromosome-level wild *Hevea brasiliensis* genome provides new tools for genomic-assisted breeding and valuable loci to elevate rubber yield. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 1058–1072
- 22 Chao J, Wu S, Shi M, et al. Genomic insight into domestication of rubber tree. *Nat Commun*, 2023, 14: 4651
- 23 Zeng X, Huang H S. The collection, conservation and research advance of rubber tree germplasm resources (in Chinese). *Trop Agricult Sci Technol*, 2004, 27: 24–29 [曾霞, 黄华孙. 国内外橡胶树种质资源收集保存及其研究进展. 热带农业科技, 2004, 27: 24–29]
- 24 Huang H S, Wu Y T. Fifty Years of Rubber Tree Breeding in China (in Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2005 [黄华孙, 吴云通. 中国橡胶树育种五十年. 北京: 中国农业出版社, 2005]
- 25 Yang J W, Huang T D, Hua Y W, et al. Cold tolerance analysis of the self-rooting juvenile clones of *Hevea brasiliensis* (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 2012, 33: 1235–1238 [杨加伟, 黄天带, 华玉伟, 等. 巴西橡胶树自根幼态无性系耐低温分析. 热带作物学报, 2012, 33: 1235–1238]
- 26 Li X Q, Gui M C, Zhang F L, et al. Analysis of physiological differences of cold resistance between mature and juvenile clones of *Hevea brasiliensis* during natural overwintering (in Chinese). *J West China Forestry Sci*, 2020, 49: 48–55 [李小琴, 桂明春, 张凤良, 等. 冬季低温对2个橡胶树无性系老幼态植株抗寒生理指标的影响. 西部林业科学, 2020, 49: 48–55]
- 27 Wu H D, Wang Z Y, Chen X T. Growth and yield performance of clones propagated from G11 anther somatic plants of rubber trees (in Chinese). *Trop Crops Res*, 1996, (1): 4–6 [吴胡蝶, 王泽云, 陈雄庭. 橡胶树G11花药体细胞植株繁殖的幼态无性系的生长量和产量表现. 热带作物研究, 1996, (1): 4–6]
- 28 Li H L, Li W G, Yang Z Q. MSAP analysis of juvenile clones and mature clones of *Hevea brasiliensis* (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 2014, 35: 617–621 [李海林, 李维国, 杨朝渠. 橡胶树幼态与老态无性系间的MSAP分析. 热带作物学报, 2014, 35: 617–621]
- 29 Li H L, Guo D, Peng S Q. Changes in DNA methylation during somatic embryogenesis of *Hevea brasiliensis* (in Chinese). *J Trop Subtrop Bot*, 2015, 23: 527–533 [李辉亮, 郭冬, 彭世清. 巴西橡胶树体细胞胚发生过程中DNA甲基化分析. 热带亚热带植物学报, 2015, 23: 527–533]
- 30 Li W G, Gao X S, Huang H S, et al. Rubber Tree Breeding Technology Regulation (in Chinese). NY/T 607-2018 [李维国, 高新生, 黄华孙, 等. 橡胶树育种技术规程. NY/T 607-2018]
- 31 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]
- 32 Shi M J, Zhang S X, Chao J Q, et al. Comparison 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]
- 33 Shi M J, Zhang S X, Chao J Q, et al. Comparison of secondary laticifer differentiation of mature tree induced by pre-tapping in 1981' IRRDB wild germplasm of rubber tree (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2022, 43: 303–310 [史敏晶, 张世鑫, 晁金泉, 等. 橡胶树1981' IRRDB 野生种质预割诱导次生乳管分化的比较分析. 热带作物学报, 2022, 43: 303–310]
- 34 Thomashow M F. PLANT COLD ACCLIMATION: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1999, 50: 571–599
- 35 Hu Y, Jiang Y, Han X, et al. Jasmonate regulates leaf senescence and tolerance to cold stress: crosstalk with other phytohormones. J Exp Bot, 2017, 68: 1361–1369
- 36 Deng X, Wang J, Li Y, et al. Comparative transcriptome analysis reveals phytohormone signalings, heat shock module and ROS scavenger mediate the cold-tolerance of rubber tree. Sci Rep, 2018, 8: 4931
- 37 Cheng H, Chen X, Fang J, et al. Comparative transcriptome analysis reveals an early gene expression profile that contributes to cold resistance in *Hevea brasiliensis* (the para rubber tree). Tree Physiol. 2018, 38: 1409–1423
- 38 Cheng H, Cai H, Fu H, et al. Functional characterization of *Hevea brasiliensis* CRT/DRE binding factor 1 gene revealed regulation potential in the CBF pathway of tropical perennial tree. PLoS One, 2015, 10: e0137634
- 39 Wang X, Liu W C, Zeng X W, et al. HbSnRK2.6 functions in ABA-regulated cold stress response by promoting HbICE2 transcriptional activity in *Hevea brasiliensis*. Int J Mol Sci, 2021, 22: 12707
- 40 Chen W J, Wang X, Yan S, et al. The ICE-like transcription factor HbICE2 is involved in jasmonate-regulated cold tolerance in the rubber tree (*Hevea brasiliensis*). Plant Cell Rep, 2019, 38: 699–714
- 41 Wang C F, Liu Z G, Li C N. Research on the method of identifying cold resistance of rubber clones using artificial simulation of advection type low temperature (in Chinese). Chin J Trop Agricult, 1991, (1): 8–14 [王才发, 刘振光, 李那赤. 1991. 用人工模拟平流型低温鉴定橡胶无性系抗寒性方法的研究. 热带作物研究, 1991, (1): 8–14]
- 42 Li L, Gui M C, Guan Y, et al. Cold resistance of rubber trees (*Hevea brasiliensis*) by combined recovery and conductivity analysis (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2021, 42: 370–377 [李玲, 桂明春, 管艳, 等. 恢复生长与电导法结合分析橡胶树抗寒性研究. 热带作物学报, 2021, 42: 370–377]
- 43 Tong J H, Zhang W H, Liu S J, et al. Temporal and spatial distribution analysis of gale damage and chilling injure of *Hevea brasiliensis* in China (in Chinese). Ecol Sci, 2023, 42: 43–48 [佟金鹤, 张卫红, 刘少军, 等. 中国橡胶树大风、寒害的时空分布分析. 生态科学, 2023, 42: 43–48]
- 44 Zhou Z Y. Research on Early Prediction Methods for Main Traits of Rubber Trees (in Chinese). Haikou: Nanhai Press, 2000 [周钟毓. 橡胶树主要性状早期预测方法研究. 海口: 南海出版社, 2000]
- 45 Wang X J, Zhang Y Y, Zhang H L, et al. Research advances in wind resistance of rubber tree (*Hevea brasiliensis*) (in Chinese). Chin J Trop Agricult, 2015, 35: 88–93 [王祥军, 张源源, 张华林, 等. 巴西橡胶树抗风研究进展. 热带农业科学, 2015, 35: 88–93]
- 46 Zhang H L, He J J, Luo P, et al. Comparative study on wind resistance and wood characteristics of different rubber tree species (in Chinese). Eucalypt Sci Technol, 2020, 37: 55–58 [张华林, 贺军军, 罗萍, 等. 不同橡胶树品种抗风性与木材特性比较研究. 桉树科技, 2020, 37: 55–58]
- 47 Yun T, Zhang Y X, Wang J M, et al. Quantitative inversion for wind injury assessment of rubber trees by using mobile laser scanning (in Chinese). Spectroscopy Spectral Anal, 2018, 38: 3452–3463 [云挺, 张艳侠, 王佳敏, 等. 基于移动激光扫描的橡胶林风害相关参数精准反演. 光谱学与光谱分析, 2018, 38: 3452–3463]
- 48 Breeding Group of Yunnan Tropical Crop Science Research Institute. Adaptability of four rubber clones RRIM600, GT1, PB86, and PR107 in yunnan reclamation area (in Chinese). Trop Agricult Sci Technol, 1983, (2): 37–39 [云南省热带作物科学研究所育种室. RRIM600、GT1、PB86和PR107四个橡胶无性系在云南垦区的适应性. 云南热作科技, 1983, (2): 37–39]
- 49 Agricultural reclamation bureau of the ministry of agriculture. The first batch of recommended varieties and technologies for tropical and subtropical planting in China during the 11th Five Year Plan period (in Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2006 [农业部农垦局. “十一五”期间第一批热带亚热带作物主推品种和主推技术. 北京: 中国农业出版社, 2006]
- 50 Agricultural reclamation bureau of the ministry of agriculture. The first batch of recommended varieties and technologies for tropical and subtropical planting in China during the 12th Five Year Plan period (in Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2012 [农业部农垦局. “十二五”期间第一批热带亚热带作物主导品种和主推技术. 北京: 中国农业出版社, 2012]
- 51 Wei G. Adaptability investigation of standard rubber cold resistant clones 93-114 in the western Guangdong reclamation area (in Chinese). Chin J

- Trop Agricult, 1986, (4): 14–23 [危刚. 橡胶抗寒无性系93-114在粤西垦区适应性调查. 热带农业科学, 1986, (4): 14–23]
- 52 Li W G, Gao X S, Zhang W S, et al. Breeding and selection of desirable rubber clone Reyan 8-79 (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 2009, 30: 1389–1393 [李维国, 高新生, 张伟算, 等. 橡胶树优良品种热研8-79的选育. 热带作物学报, 2009, 30: 1389–1393]
 - 53 Zheng X Q, Zeng X S, Chen X M, et al. A new method for inducing triploidy of *Hevea* (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 1983, 1: 2–4 [郑学勤, 曾宪松, 陈向民, 等. 诱导橡胶三倍体新方法的研究. 热带作物学报, 1983, 1: 2–4]
 - 54 Zhang Y Y, Zhang X F, Huang X, et al. Low temperature increases the frequency of 2n female gametes in the diploid rubber tree (*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.) Müll. Arg.). *Tree Genetics Genomes*, 2019, 15: 1–18
 - 55 Wu Y, Zhang F L, Mao C L, et al. Breeding experience for *Hevea brasiliensis* triploid clone in Yunnan mountainous region (in Chinese). *Trop Agricult Sci Technol*, 2020, 43: 37–40 [吴裕, 张凤良, 毛常丽, 等. 云南山地橡胶树三倍体育种回顾. 热带农业科技, 2020, 43: 37–40]
 - 56 Wei M M, Li W G, Huang H S, et al. Regional configuration of rubber tree varieties in the main producing areas in China (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 2016, 37: 1634–1643 [位明明, 李维国, 黄华孙, 等. 中国天然橡胶主产区橡胶树品种区域配置建议. 热带作物学报, 2016, 37: 1634–1643]
 - 57 Jones K P, Allen P W. Historical development of the world rubber industry. In: Sethuraj M R, Mathew N M, eds. *Natural Rubber: Biology, Cultivation and Technology*. New York: Elsevier, 1992
 - 58 Huang S F. A new asexual propagation method for rubber-seed seedling bud grafting method (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 1989, 10: 25–31 [黄守锋. 一种新的橡胶无性繁殖方法-籽苗芽接法. 热带作物学报, 1989, 10: 25–31]
 - 59 Chen Z H, Chen F Z, Qian C F, et al. Induction of three leaf rubber pollen plants (in Chinese). *J Genetics Genomics*, 1978, 5: 99–107 [陈正华, 陈发祖, 钱长发等. 三叶橡胶花粉植株的诱导. 遗传学报, 1978, 5: 99–107]
 - 60 Wang Z Y, Wu H Y, Zeng X S, et al. Embryogeny and origin of anther plantlet of *Hevea brazilian* (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 1984, 5: 9–13 [王泽云, 吴胡叶, 曾宪松, 等. 巴西橡胶花药胚的发生和花药植株起源的研究. 热带作物学报, 1984, 5: 9–13]
 - 61 Hua Y W, Huang T D, Huang H S. Micropropagation of self-rooting juvenile clones by secondary somatic embryogenesis in *Hevea brasiliensis*. *Plant Breed*, 2010, 129: 202–207
 - 62 Liu J, Shi C, Shi C C, et al. The chromosome-based rubber tree genome provides new insights into spurge genome evolution and rubber biosynthesis. *Mol Plant*, 2020, 13: 336–350
 - 63 Lespinasse D, Rodier-Goud M, Grivet L, et al. A saturated genetic linkage map of rubber tree (*Hevea* spp.) based on RFLP, AFLP, microsatellite, and isozyme markers. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 127–138
 - 64 Pootakham W, Ruang-Areerate P, Jomchai N, et al. Construction of a high-density integrated genetic linkage map of rubber tree (*Hevea brasiliensis*) using genotyping-by-sequencing (GBS). *Front Plant Sci*, 2015, 6: 367
 - 65 Xia Z, Liu K, Zhang S, et al. An ultra-high density map allowed for mapping QTL and candidate genes controlling dry latex yield in rubber tree. *Industr Crops Products*, 2018, 120: 351–356
 - 66 An Z, Zhao Y, Zhang X, et al. A high-density genetic map and QTL mapping on growth and latex yield-related traits in *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. *Industr Crops Products*, 2019, 132: 440–448
 - 67 Wu W, Zhang X, Deng Z, et al. Ultrahigh-density genetic map construction and identification of quantitative trait loci for growth in rubber tree (*Hevea brasiliensis*). *Industr Crops Products*, 2022, 178: 114560
 - 68 Lin T, Xu X, Ruan J, et al. Genome analysis of *Taraxacum kok-saghyz* Rodin provides new insights into rubber biosynthesis. *Natl Sci Rev*, 2018, 5: 78–87
 - 69 Lin T, Xu X, Du H, et al. Extensive sequence divergence between the reference genomes of *Taraxacum kok-saghyz* and *Taraxacum mongolicum*. *Sci China Life Sci*, 2022, 65: 515–528
 - 70 Li Y, Wei H, Yang J, et al. High-quality de novo assembly of the *Eucommia ulmoides* haploid genome provides new insights into evolution and rubber biosynthesis. *Hortic Res*, 2020, 7: 183
 - 71 Tan Y, Cao J, Tang C, et al. Advances in genome sequencing and natural rubber biosynthesis in rubber-producing plants. *CIMB*, 2023, 45: 9342–9353
 - 72 Montoro P, Teinseree N, Rattana W, et al. Effect of exogenous calcium on *Agrobacterium tumefaciens*-mediated gene transfer in *Hevea brasiliensis* (rubber tree) friable calli. *Plant Cell Rep*, 2000, 19: 851–855
 - 73 Leclercq J, Martin F, Sanier C, et al. Over-expression of a cytosolic isoform of the *HbCuZnSOD* gene in *Hevea brasiliensis* changes its response

- to a water deficit. [Plant Mol Biol](#), 2012, 80: 255–272
- 74 Lestari R, Rio M, Martin F, et al. Overexpression of *Hevea brasiliensis* ethylene response factor *HbERF-LXc5* enhances growth and tolerance to abiotic stress and affects laticifer differentiation. [Plant Biotechnol J](#), 2018, 16: 322–336
- 75 Jayashree R, Nazeem P A, Rekha K, et al. Over-expression of 3-hydroxy-3-methylglutaryl-coenzyme A reductase 1 (*hmgr1*) gene under super-promoter for enhanced latex biosynthesis in rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). [Plant Physiol Biochem](#), 2018, 127: 414–424
- 76 Xin S, Hua Y, Li D, et al. Overexpression of the *EuFPS5* gene in *Hevea brasiliensis* fails to produce *Eucommia* rubber but affects the biosynthesis of natural rubber. [Industrial Crops Products](#), 2023, 206: 117630
- 77 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
- 78 Lau N S, Makita Y, Kawashima M, et al. The rubber tree genome shows expansion of gene family associated with rubber biosynthesis. [Sci Rep](#), 2016, 6: 28594
- 79 Pootakham W, Sonthirod C, Naktang C, et al. *De novo* hybrid assembly of the rubber tree genome reveals evidence of paleotetraploidy in *Hevea* species. [Sci Rep](#), 2016, 7: 41457
- 80 Zhao J W. Genetic diversity analysis and hybridization parent selection of rubber tree clones in China (in Chinese). Dissertation for Master Degree. Haikou: Hainan University, 2017 [赵建文. 中国育成橡胶树品种的遗传多样性分析及骨干亲本选择. 硕士学位论文. 海口: 海南大学, 2016]
- 81 Hu Y S, Zhou S J, An Z W, et al. Safe conservation of rubber tree germplasm resources in the national rubber tree germplasm repository (in Chinese). [Chin J Trop Crops](#), 2022, 43: 78–86 [胡彦师, 周世俊, 安泽伟, 等. 国家橡胶树种质资源圃资源安全保存. 热带作物学报, 2022, 43: 78–86]
- 82 Kashima Y, Sakamoto Y, Kaneko K, et al. Single-cell sequencing techniques from individual to multiomics analyses. [Exp Mol Med](#), 2020, 52: 1419–1427
- 83 Rao A, Barkley D, França G S, et al. Exploring tissue architecture using spatial transcriptomics. [Nature](#), 2021, 596: 211–220

Breeding of stress-tolerant and high-yield rubber tree clones

ZENG Xia^{1,2,5}, GAO Xinsheng^{1,3}, HUANG TianDai^{1,4}, CHENG Han^{1,2,3,4}
& HUANG HuaSun^{1,2,3,5}

1 National Key Laboratory for Tropical Crop Breeding, Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Sanya/Haikou 572024/571101, China;

2 Sanya Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Sanya 572024, China;

3 Key Laboratory of Biology and Genetic Resources of Rubber Tree, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China;

4 Hainan Key Laboratory for Cultivation & Physiology of Tropical Crops/State Key Laboratory Incubation Base for Cultivation and Physiology of Tropical Crops, Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China;

5 National Rubber Germplasm Repository, Danzhou, Hainan 571737, China

Natural rubber is one of the most important strategic resources, and 98% of it is derived from rubber trees. In China, the planting area for rubber trees is limited to the northern edge of the tropical region, which is often affected by strong wind and low-temperature conditions. In the early stages, rubber industry experiences several setbacks. Therefore, the breeding of stress-tolerant and high-yield clones of rubber trees is urgent. This article reviews the progress on the genetic research, including the yield, and cold- and wind-tolerance of rubber trees. It also reviews the selection of mother trees, field-trials of elite clones from abroad, and independent cultivation of new clones by Chinese scientists, which achieved a relatively 5-times greater yield than that from unselected seedlings. Haploid pollen and anther somatic embryo have been successfully induced and transplanted for the first time in China; The application of secondary somatic embryogenesis in a cyclic routine on a large scale led to the production of seedlings with uniformity, higher vigor, and better yield. In addition, high-quality genome and genetic maps have been developed, and the functional genes of latex regeneration and stress tolerance have been discovered. Genetic transformation and gene-editing technologies have also been established. Through mining molecular markers associated with the phenotype, genome selection has been applied gradually. Currently, diversified breeding goals have been proposed, which makes it essential to improve breeding efficiency. Germplasm collection, deeper research regarding the inheritance of major traits, and application of biological breeding technology need to be strengthened in the future.

rubber tree, clone, stress-tolerant, high-yield, breeding

doi: [10.1360/SSV-2023-0285](https://doi.org/10.1360/SSV-2023-0285)