

## 树木发育阶段理论及其在橡胶树育种中的应用 (综述)

张治礼 郑学勤

(中国热带农业科学院热带作物生物技术国家重点实验室, 海南 海口 571101)

**摘要:** 近一个多世纪来, 树木发育阶段理论的应用研究取得了令人瞩目的成就, 在果树育种、造林、园艺等领域得到广泛应用并取得了巨大的经济效益。与此形成鲜明对比的是, 树木发育阶段理论研究的核心内容如发育阶段转变的遗传基础、分子机制等方面的基础研究工作却进展缓慢, 对各个阶段的发育特性和利用潜力认识不足, 在一定程度上限制了该理论在生产实践中的应用和推广范围。本文就树木发育阶段理论的研究现状、存在问题及在橡胶树育种中的应用等进行了综述和探讨。

**关键词:** 树木发育阶段; 橡胶树; 育种

**中图分类号:** Q945.41

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1005-3395(2001)03-0262-07

## A REVIEW OF THE STUDIES ON DEVELOPMENTAL PHASES OF TREES AND ITS APPLICATION FOR *HEVEA BRASILIENSIS* BREEDING

Zhang Zhi-li Zheng Xue-qin

(National Key Biotechnology Laboratory for Tropical Crops, the Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China)

**Abstract:** In this paper the theory of developmental phases in trees, the studies on its molecular biology and the heredity of traits during phase change, and the application of theory of developmental phases in the breeding of *Hevea brasiliensis* are presented. The distinction of features between juvenile and adult phases, and the phase change in relation to rubber production are discussed.

**Key words:** Developmental phases of trees; *Hevea brasiliensis*; Breeding

### 1 树木发育阶段理论的建立

对植物发育阶段的研究最早可追溯到19世纪末Goebel对植物发育现象的观察, 他发现许多植物在幼态和成熟时都具有不同的形态, 如幼苗的叶与成熟植株的叶具有明显不同的缺刻、叶型和叶脉分布等。此后的一个多世纪中, 许多学者对这一现象进行了广泛的研究, 发现大多数植物在个体发育过程中都存在着明显不同的发育阶段, 每一发育阶段在形态、结构、生长习性、生理生化和遗传特性等方面都具有明显不同的特征<sup>[1-9]</sup>。1985年, Hackett等<sup>[2]</sup>根据是否具备开花能力作为判断木本植物发育阶段转变的唯一标准, 把木本植物的个体发育过程分为幼态、老态两个发育阶段; Scott等<sup>[9]</sup>则依据形态学特征把植物个体发育过程划分为幼态营养生长、成熟态营养生长和生殖生长三

个不同的发育阶段。

一般认为,老态发育阶段具有较强的开花和生殖生长能力,老态芽被嫁接后,能缩短幼态阶段,在较短的时间内开花、结果,如取自棉花植株顶端的条苗能提前开花,而取自植株基部的条苗的开花时间与原生母株相同<sup>[6]</sup>;幼态发育阶段则具有较大的无性繁殖潜能、较快的生长速率、较强的抗病、抗寒能力等<sup>[7-11]</sup>。在进行无性繁殖时,老态组织具有生长缓慢,易于诱导开花等特点,幼态组织具有较快的生长速度,但不易于诱导开花<sup>[7,8]</sup>。植物发育阶段特性可以通过无性繁殖使后代能遗传的规律被揭示后,植物发育阶段现象在实践中得到迅速应用,如通过嫁接技术,利用优良母树的老态枝条嫁接使果树提早开花结果;利用“平茬”技术或幼态的地下茎或根繁殖竹子或泡桐,使其保持快速的营养生长,以及利用杨树无性系造林等都取得了巨大的成功<sup>[9]</sup>。同时以形态学、生理学研究 and 实践应用为基础初步确立了树木发育阶段理论<sup>[1-3,6-14]</sup>。该理论的基本内容包括:(1)树木的个体发育存在着不同的发育阶段,每一发育阶段都具有明显不同的发育特性。植物幼态发育阶段属于植物发育的早期阶段,这一阶段植物不能开花,也不能由正常的诱导开花和由环境条件引起开花,但具有较大的无性繁殖潜能、较快的生长速率;老态发育阶段则具有较强的开花和生殖生长能力特性等。(2)树木发育阶段变化具有年龄界限和部位分布。一般认为树木的根属于幼态,与根基部距离越近,老态程度越低,距离越远,老态程度越高。然而,除个别例子外<sup>[13]</sup>,多数植物尚未能确定准确的发育阶段年龄界限和部位分布。(3)树木发育阶段特性可以通过无性繁殖传递给后代。这一特性已在果树育种、造林、园艺中得到广泛应用并取得了巨大的经济效益。

值得指出的是,二十世纪七十年代,我国学者以橡胶树为研究对象,率先提出了橡胶树幼态、老态发育阶段的年龄界限、部位分布并发现橡胶树不同发育阶段的产胶能力能够在后代中传递的现象,首次把橡胶树的产量性状与发育阶段现象联系起来<sup>[10,12-14]</sup>,展示了树木发育阶段理论在天然橡胶生产中的巨大应用前景,也促进了树木发育阶段理论的研究。

## 2 植物发育阶段的分子生物学研究

根据现代分子生物学观点,树木发育阶段转变是由于发育特异性基因特异表达的结果。同工酶和特异表达蛋白是基因表达的次级反应,同工酶谱及蛋白质组成的变化是植物发育过程中基因特异性表达的重要表现。

黄香等<sup>[15]</sup>的研究表明,巴西橡胶树不同年龄、不同树高部位的过氧化物酶和酯酶的同工酶谱带差异很大,同工酶活性也明显不同。Fukasawa<sup>[16]</sup>对洋长春藤(*Hedera helix*)的幼态、老态组织进行了对比研究,发现一些蛋白质在表达量上明显不同;Bon等<sup>[17]</sup>在巨杉(*Sequoiadendron giganteum*)的幼态和复幼品系内发现了一个特异表达的16 kD膜蛋白,老态品系中不存在;Snowball等<sup>[18]</sup>在柑桔的老态植株中发现了一个特异表达的、幼态品系中不存在的约60 kD的蛋白。Atherton等<sup>[19]</sup>研究了爪叶菊属(*Cineraria*)植物的幼态、成熟态和幼态向成熟态转变过程中蛋白质带型的变化,结果表明,这三个阶段有四种蛋白质在表达量上明显不同。幼态阶段大量表达的21 kD和23 kD蛋白随着发育阶段的转变逐渐降低,40 kD和53 kD蛋白则随着幼态向成熟态的转变明显增加,没有观察到不同发育阶段蛋白质表达质的差别。这三个阶段所涉及到的四种蛋白质的分子量与Brand<sup>[20]</sup>(21-22 kD)和Snowball<sup>[18]</sup>(59.7 kD)等的报道非常接近。Snowball等<sup>[18-21]</sup>对不同植物发育阶段转变过程中蛋白质变化的研究发现,发育阶段仅涉及到少数几种多肽或蛋白质的变化。有人推测,上述发育阶段

特异的大量表达的少数几种蛋白质在发育阶段转变中可能起到抑制因子或激活因子的作用,这些蛋白质间的相互作用可能调控着发育阶段的进程。虽然植物发育阶段转变可能仅涉及到少数几个基因<sup>[17,21]</sup>,但有关树木发育阶段基因方面的分析工作至今尚未见报道。

关于发育阶段转变相关基因的分析工作,目前主要集中在对玉米、拟南芥、豌豆、金鱼草等少数几种草本植物的研究上。近年来,由于在玉米、拟南芥栽培中发现了部分与发育阶段相关的突变体,与此相关的基因分析工作进展很快,目前已发现了多个与发育阶段相关的基因,如玉米中的*LG3*、*Glossy15*、*dwarf1*、*dwarf3*、*dwarf5*和*ear1*,拟南芥中的*FPP1*、*EAF1*、*Serrate*、*Efs*、*EAR1*、*ERECTA*、*Terminal Flower1*、*Lfy*、*Ap1*、*Cauliflower*等。

玉米的生长发育通常被分为幼态营养生长、老态营养生长和生殖生长三个阶段<sup>[22]</sup>。Walsh等<sup>[22]</sup>发现,玉米*LG2*编码的蛋白rZIP可以缩短代表玉米幼态基本特征的叶舌和叶耳之间的距离,*LG2*突变体可以降低代表玉米老态基本特征的雄花穗的长度。因此,他们认为*LG2*在玉米营养生长和生殖生长的转变中可能发挥重要的作用。植物内源激素GAs在玉米幼态营养生长向老态营养生长及老态营养生长向生殖生长的转变中发挥着重要的作用<sup>[23]</sup>。在调控玉米植株GA含量中起关键作用的*dwarf1*、*dwarf3*、*dwarf5*和*ear1*四个基因中任何一个的突变体都能终止玉米幼态生长阶段特有形态结构的发生,并开始出现老态和生殖生长阶段的特有形态结构<sup>[23]</sup>。Evans等<sup>[24]</sup>发现,玉米*Glossy15*突变体与*dwarf1*、*dwarf3*、*dwarf5*和*ear1*突变体的表现基本一致,其生长发育进程比野生型植株明显加快。他们推测<sup>[24]</sup>,*Glossy15*在玉米生长发育进程中可能起到起始和维持幼态特征表达,抑制老态营养生长阶段特征表达的作用。

拟南芥是植物生长发育分子生物学的模式植物。目前已在拟南芥中发现了*FPP1*、*EAF1*、*EAR1*、*ERECTA*、*Serrate*、*Terminal Flower1*、*Lfy*、*Ap1*、*Cauliflower*等多个与发育阶段有关的基因位点。在拟南芥营养生长向生殖生长转变的过程中,*FPP1*主要在茎顶端分生组织区和花分生组织区表达<sup>[25]</sup>。Melzer等<sup>[25]</sup>利用基因工程手段使*FPP1*基因在拟南芥中进行组成型表达的研究中发现,无论在长日照或短日照条件下,转基因拟南芥植株的幼态生长阶段均缩短,开花时间明显提前。同时,他们发现在短日照条件下,*FPP1*基因的组成型表达可以弱化*Lfy-1*基因的作用。Scott等<sup>[26]</sup>在拟南芥的第二条染色体上发现了调控营养生长阶段转变和开花时间的*EAF1*位点。研究表明,*EAF1*与*FPP1*位点的作用基本一致,*EAF1*突变植株无论生长在长日照或短日照条件下,开花时间均明显提前,幼态和老态营养生长阶段缩短等。在对相关的光受体和GA代谢的研究中发现,*EAF1*突变植株的表现可能与GA代谢的变化有关,这与对玉米植株的研究结果基本一致。*Efs*和*Serrate*是在拟南芥中发现的调控生长发育阶段的另外两个基因位点<sup>[27,28]</sup>。*Efs*的主要功能是调控老态营养生长阶段的长短,*Efs*突变植株的老态营养生长阶段明显缩短;*Serrate*则主要控制早期幼态叶片的形成和发育时间,促进晚期幼态叶、抑制成熟叶和花器官的发育。1998年,Yokoyama等<sup>[29]</sup>发现了花序节间距离和花梗长度变短的*ERECTA*突变体。在基因分析中发现,*ERECTA*在器官原基和未成熟器官中能够强烈表达,但在成熟器官中的表达量却很低;在由营养生长向生殖生长的转变过程中,*ERECTA*的表达量又迅速升高。他们由此推测,*ERECTA*位点在细胞特化和发育阶段的转变中可能也发挥着重要的作用。*Terminal Flower1*、*Lfy*、*Ap1*、*Cauliflower*等主要参与主茎顶端、花器官等生殖发育阶段的变化。Weigel等<sup>[30]</sup>发现,*Lfy*基因突变体不能进入生殖生长阶段,而*Ap1*基因突变体的花器官则具有部分茎的特征。Wagner等<sup>[31]</sup>认为,*Lfy*、*Ap1*、*Cauliflower*等位点在营养生长向生殖生长阶段转变的过程中

可能起到“开关”的决定性作用。由于与木本植物发育阶段相关的基因分析研究工作至今未见报道,这些来源于草本植物的研究结果是否也适用于木本植物,其表达与能否否作为植物发育阶段转变的分子标准等问题则有待于进一步的研究。

### 3 树木发育阶段特性的遗传和转变机制

一般认为,植物发育阶段的转变发生在体细胞内,是顶端分生组织接受外界信号刺激而导致细胞改变的结果。树木个体发育过程中幼态向老态发育阶段的转变是由于分生组织逐渐老化的结果,但休眠细胞可以保持发育阶段特性,并能在无性系后代中遗传。刚果12号桉、云杉、花旗松、杉木、水杉等多数树种的老幼态萌条扦插生根率、生根速度对比试验已从一个方面证明了这一观点<sup>[9]</sup>。在大量大田对比实验的基础上,我国学者提出,橡胶树不同发育阶段的产胶能力可以通过无性繁殖传递给后代,橡胶树分枝芽(老态休眠芽)无性系具有其母树分枝部位的产胶能力,茎干芽(幼态休眠芽)无性系可以重现其母树茎干部位的产胶能力。这一观点与休眠细胞(休眠芽)可以保持并传递其所在部位发育阶段特性的观点相一致,已为大多数橡胶栽培和育种专家所认同<sup>[10,14,32]</sup>,但目前尚缺乏足够的分子生物学证据。

许多学者认为,植物发育阶段转变受时、空调节,其结果可能与植株本身的年龄及组织所在位置有关。有证据表明<sup>[9]</sup>,从幼态向老态的转变过程是在多种外界因素、茎顶端分生组织和根系的共同作用下完成的,这一过程的启动可能受到一对激活因子/抑制因子的调节,当激活因子/抑制因子达到一定的阈值时,启动幼态向老态转变,DNA甲基化在植物发育阶段的转变及维持方面可能具有重要的作用。这些推测中的激活因子/抑制因子是否就是前述的特异表达蛋白质,尚无直接的证据。

对玉米、拟南芥等草本植物与发育阶段相关突变体的基因分析结果显示,植物发育阶段是在一系列基因的调控下有序进行的,每个发育阶段都有其特异表达的基因进行调控和维持。发育阶段的转变涉及到一些特征基因表达的变化。但由于受到突变体植株资源的限制,对系列发育阶段相关基因的了解十分有限,根据目前所掌握的知识,尚不能提出一个完整的、令人信服的假说或理论对植物发育阶段转变的分子机制进行合理的解释。

## 4 树木发育阶段理论在橡胶树育种中的应用

### 4.1 橡胶树发育阶段转变的划分标准

橡胶树的个体发育过程一般被分为幼态和老态两个发育阶段。幼态和老态划分标准的早期研究主要集中在形态指标上,如幼芽呈紫色、树干呈圆锥形等被认为是发育阶段转变的标准,即具有这些特征的植株或其一部分被认为是幼态的,不具有这些特征的就被认为是老态的。根据这一形态学标准,我国和锡兰学者采用小于3-4龄的实生苗高部位芽和低部位芽,进行了一系列的幼态、老态种植材料产量的对比实验,他们相信幼态材料会比较高产。但实验结果却出人意料地否定了他们的推测:幼态和老态材料的产量没有表现出明显的差异<sup>[32,33]</sup>。

1958年我国学者刘乃见率先对橡胶树发育阶段转变的形态学标准提出了怀疑,并指出:2龄实生苗的上部和下部(芽)可能都处于幼态阶段<sup>1)</sup>。在后来的分段割胶实验中,他们发现7-8龄橡胶树

1) 刘乃见. 东南亚在橡胶树选育种工作上的成就及其研究动态. 广东农垦厅编. 橡胶育种进修班学习资料专刊, 1958, 38-75.

树干产胶能力变化区在2.5–3 m, 40龄树的变化区在4.5–6 m<sup>[24]</sup>。随后刘松泉<sup>[3]</sup>在总结国内外实验资料的基础上提出了划分发育阶段的年龄标准即实生树1–4龄时, 植株上下部位(芽)均属幼态, 6龄时树冠部分(芽)属于老态, 但树干1 m以下部位(芽)仍保持幼态; 5龄树或与1–4龄相同, 或与6龄相同, 因品系而异。由于橡胶树一般在5至6龄开花, 实际上这一标准与植物发育阶段改变的性成熟标准基本一致, 目前大部分学者对这一标准持认同态度。黄香等<sup>[9]</sup>的研究结果也提供了间接的证据。这一标准并不排斥其它形态学和生理学特征在辨别发育阶段中所起的作用, 如紫色芽是幼态发育阶段才具有的特点, 它不能作为划分发育阶段标准的原因是这一特征在植株转变为老态阶段以前早就消失了, 不具备这一特征的植株(或部分)仍可能属于幼态。

#### 4.2 橡胶树发育阶段变化与产胶能力的关系

橡胶树主要是利用它的产胶功能, 橡胶树的产胶能力与发育阶段关系的研究具有重要的理论意义和经济价值。国外学者早就注意到了实生母树和从它的幼态阶段的芽产生的幼态芽接树的产量显著高于从该母树成熟阶段的芽产生的老态树这一事实。Dijkman<sup>[33]</sup>在总结这方面的早期研究时把这一现象合理地解释为“部位效应”, 即是由树木不同年龄或不同部位的发育阶段造成的。虽然早期的形态学标准对幼态、老态阶段的产量实验产生了一些误导, 但刘松泉<sup>[3]</sup>的“年龄标准”却为此指出了正确的方向。我国学者初步证实<sup>[10–14]</sup>, 橡胶树不同发育阶段的产胶能力不同, 这一性状可以通过无性繁殖传递给后代, 幼态无性系具有高产的特性。对比实验表明<sup>[11, 32, 35]</sup>, 采用幼态芽作接穗得到的幼态无性系橡胶产量比相应的老态无性系可提高25%–50%; 花药体细胞植株及其芽接树(幼态)比它们的花药供体无性系(老态)产量提高10%–42%。虽然一些学者<sup>[36]</sup>对橡胶树幼态无性系的实际利用价值及一些基本问题如橡胶树发育阶段划分标准等仍持怀疑或否定态度, 但上述一系列的实验结果却展示了橡胶树幼态种植材料的巨大应用潜力和研究价值, 为未来橡胶树育种工作指明了方向。

## 5 问题及展望

近一个多世纪以来, 虽然在植物发育阶段的特征、无性系育种技术的应用等方面做了很多工作, 基于树木发育阶段理论而采取的树木无性系育种技术在树木改良、林业生产、果树栽培、园艺等方面也取得了巨大的经济价值, 但对树木发育阶段理论的核心部分—发育阶段转变的遗传基础、转变机制等方面的了解却十分有限。由于对植物发育阶段的划分标准缺乏直接的分子生物学证据, 对各个阶段的发育特性和利用潜力认识不足等, 在一定程度上限制了这一理论在生产实践中的应用和推广。根据现代分子生物学观点, 树木发育阶段的转变是由于发育特异性基因特异表达的结果; 利用分子生物学手段, 从研究特异性表达基因入手将是深入认识树木发育阶段转变的遗传基础和利用潜力、解决发育阶段转变机制问题的一条有效途径。

老态、幼态发育阶段与橡胶树的产量性状之间的关系及其遗传性问题成为树木发育阶段理论在橡胶树育种应用中争论的关键。目前, 从理论上对橡胶树幼态无性系种植材料增产的原因进行解释时, 主要有两种观点: 一种认为, 幼态无性系增产的主要原因是幼态无性系营养生长较老态快、采胶树干增长快、生活力旺盛(这些是幼态无性系种植材料的一般特性), 橡胶树的产量性状与发育阶段并无直接关系; 另一种观点则认为, 橡胶树幼态无性系增产的主要原因是橡胶树幼态发育阶段的产胶能力性状通过无性繁殖在幼态无性系种植材料中遗传的结果, 即幼态无性系种植

材料能够继承幼态发育阶段的高产性状。虽然以刘松泉为代表的我国大多数橡胶育种专家提出并赞同第二种解释,但由于橡胶树发育阶段转变的分子生物学知识积累相对较少,目前尚没有直接的证据能够证明这一观点<sup>[13,14]</sup>的正确性和否定第一种观点,这也是目前国内外一些学者对橡胶树幼态无性系的实际利用价值和潜力持怀疑或否定态度的主要原因<sup>[9]</sup>。另外,橡胶树发育阶段转变的一些基本问题如橡胶树发育阶段划分的标准等研究仍停留在一些形态学观察、排胶生理参数的测定和由此推测产生的年龄标准、部位标准上,缺乏相应的分子生物学、分子遗传学证据,阻碍了对橡胶树幼态无性系发育特性和利用潜力的深入研究。要正确解释橡胶树幼态无性系增产的主要原因,正确评估橡胶树幼态无性系种植材料的推广应用价值和潜力,在继续扩大幼态无性系和老态无性系种植材料对比实验的同时,积极开展橡胶树分子生物学研究,建立稳定可靠的橡胶树发育阶段划分的分子标准,了解橡胶树发育阶段转变的分子遗传基础应成为今后研究的重点。

**致谢** 在资料收集和论文撰写过程中,得到中国热带农业科学院橡胶研究所郝秉中研究员的大力支持与帮助,在此深表谢意。

#### 参考文献:

- [1] Bonga J M. Vegetative propagation in relation to juvenility, maturity, and rejuvenation [A]. In: Tissue Culture in Forestry [M]. The Hague: Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, 1982, 387-412.
- [2] Hackett W P. Juvenility, maturation and rejuvenation in woody plants [J]. Hort Rev, 1985, 7:109-155.
- [3] Greenwood M S. Rejuvenation of forest trees [A]. In: Hormal Control of Tree Growth [M]. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publisher, 1987, 1-2.
- [4] Bon M C. J16: An apex protein associated with juvenility of *Sequoiadendron giganteum* [J]. Tree Physiol, 1988, 4:381-387.
- [5] Huang L C, Lius S, Huang B L, et al. Rejuvenation of *Sequoia sempervirens* by repeated grafting of shoot tips onto juvenile rootstocks *in vitro* [J]. Plant Physiol, 1992, 98:165-173.
- [6] Lavi U, Lahav E, Degani C, et al. The genetics of the juvenile phase in avocado and its application for breeding [J]. J Amer Soc Hort Sci, 1992, 117:981-984.
- [7] 曾骧. 果树生理学 [M]. 北京:北京农业大学出版社, 1992, 134-139.
- [8] 余雪标. 论树木阶段发育特性与无性利用问题 [J]. 河北农业大学学报, 1994, 4:645-651.
- [9] Poethig R S. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants [J]. Science, 1990, 250(4983):923-930.
- [10] 刘松泉, 袁燮辉, 黄香, 等. 幼态与老态无性系产量及性状比较的研究 [J]. 热带作物研究, 1985, 2:1-4.
- [11] 王泽云, 吴胡蝶, 陈雄庭. 橡胶树花药体细胞的优良性状 [J]. 热带作物学报, 1989, 18(2):17-24.
- [12] Liu S Q, Yuan X H, Huang X, et al. Developmental phase change of *Hevea brasiliensis* and application of juvenile type clones [A]. In: IRRDB Symposium on Breeding of *Hevea brasiliensis* [C]. The International Rubber Research and Development Board Brickendonbury, Hertford SG13 8NP, Britain, 1990, 26-41.
- [13] 刘松泉. 巴西橡胶树幼态无性系的性质及利用 [A]. 中国热带作物学会热带作物学术讨论会科技资料选编 [M]. 儋县: 华南热带作物科学研究院文印中心, 1979, 13-20.
- [14] 刘松泉. 植物发育阶段理论在提高巴西橡胶产胶力中的应用 [J]. 热带作物科技, 1987, 1:1-4.
- [15] 黄香, 袁燮辉, 许来玉. 巴西橡胶树不同树龄、不同高度过氧化物酶和酯酶同工酶变化的探讨 [J]. 热带作物学报, 1988, 9(2):8-11.
- [16] Fukasawa H. Disc electrophoresis of proteins from juvenile and adult specimens of ivy [J]. Nature, UK, 1966, 212:516-517.
- [17] Bon M C, Monteuis O. Rejuvenation of a 100-year-old *Sequoiadendron giganteum* through *in vitro* meristem culture. II. Biological arguments [J]. Physiol Plant, 1991, 81:116-120.
- [18] Snowball A M, Zeman A M, Tchan Y T, et al. Phase change in citrus: immunologically detectable differences between juvenile and mature plants [J]. Austr Plant Physiol, 1991, 18:385-396.

- [19] Atherton J G, Yen D M, Tucker G A. Timing of the protein changes during phase transition in *Cineraria* [J]. *J Hort Sci Biol*, 1998, 73 (1):35-38.
- [20] Brand M H, Lineberger R D. *In vitro* rejuvenation of *Betula* (Betulaceae): biochemical evaluation [J]. *Amer J Bot*, 1992, 79:626-635.
- [21] Hand D J, Atherton J G. Curd initiation in the cauliflower. I. Juvenility [J]. *J Exper Bot*, 1987, 38:2050-2058.
- [22] Walsh J, Freeling M. The *liguleless2* gene of maize functions during the transition from the vegetative to the reproductive shoot apex [J]. *Plant J*, 1999, 19(4):489-495.
- [23] Evans M M, Poethig R S. Gibberellins promotes vegetative phase change and reproductive maturity in maize [J]. *Plant Physiol*, 1995, 108(2):475-487.
- [24] Evans M M, Passas H J, Poethig R S. Heterochronic effects of *glossy15* mutation on epidermal cell identity in maize [J]. *Development*, 1994, 120(7):1971-1981.
- [25] Melzer S, Kampman G, Chandler J, et al. *FPF1* modulates the competence to flowering in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 1999, 18(4):395-405.
- [26] Scott D B, Wei J, Ledford H K, et al. *EAFl* regulates vegetative-phase change and flowering time in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 1999, 120(3):675-684.
- [27] Soppe W J, Bentsink L, Koorneef M. The early-flowering mutant *efs* is involved in the autonomous promotion of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Development*, 1999, 126(21):4763-4770.
- [28] Clarke J H, Tack D, Findlay K, et al. The *SERRATE* locus controls the formation of the early juvenile leaves and phase length in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 1999, 20(4):493-501.
- [29] Yokoyama R, Takahashi T, Kato A, et al. The *arabidopsis ERECTA* gene is expressed in the shoot apical meristem and organ primordia [J]. *Plant J*, 1998, 15(3):301-310.
- [30] Weigel D, Alvarez J, Smyth D R, et al. *Leafy* controls floral meristem identity in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 1992, 69:843.
- [31] Wagner D, Sablowski R W, Meyerowitz E M. Transcriptional activation of *APETALA 1* by *LEAFY* [J]. *Science*, 1999, 285:582-584.
- [32] 刘松泉. 巴西橡胶树选育种工作现状与改革前景 [J]. *热带作物科技*, 1988, 4:1-6.
- [33] Dijkman M J. *Hevea*, Thirty Years of Research in the Far East [M]. Florida: University of Miami Press, 1951, 213-222.
- [34] 刘乃见. 橡胶育种 [A]. 华南热带作物学院. 热带作物育种学 [M]. 北京: 农业出版社, 1991, 246-307.
- [35] Liu N X, Ou J X. An improved breeding system for *Hevea brasiliensis* [A]. In: IRRDB Symposium on Breeding of *Hevea brasiliensis* [C]. The International Rubber Research and Development Board Brickendonbury, Hertford SG13 8NP, Britain, 1990, 1-7.
- [36] 陈盈祥. 对幼态无性系利用理论的探讨 [J]. *热带作物科技*, 1993, 3:52-54.