

文章编号: 1004-0374(2010)08-0729-07

植物角质膜的结构、组成和生物学功能研究进展

于海宁¹, 田英², 方媛¹, 彭励^{1,2*}

(1 宁夏大学生命科学学院, 银川 750021; 2 种苗生物工程国家重点实验室, 银川 750004)

摘要: 植物角质膜是覆盖在植物最外层的一类有机混合物的总称, 它是植物抵抗外界环境刺激的最后一道屏障, 在植物生长发育过程中起重要作用。该文总结了近几十年来国内外关于角质膜的研究进展, 通过植物角质膜的形态结构、化学组成、生物学功能等几个方面对角质膜的研究状况做系统综述, 探讨目前研究中存在的一些问题, 展望角质膜研究前景, 以期从事角质膜相关领域的研究提供可借鉴的参考依据。

关键词: 角质膜; 蜡质; 形态结构; 化学组成; 功能

中图分类号: Q944.5b; Q944.65 **文献标识码:** A

Progress on the structure, composition and biological function of the plant cuticle membrane

Yu Hai-ning¹, Tian Ying², Fang Yuan¹, Peng Li^{1,2*}

(1 Ning xia University School of Life Sciences, Yinchuan 750021, China; 2 State Key Laboratory of the Seedling Bioengineering, Yinchuan 750004, China)

Abstract: Plant cuticle is a superficial film formed of the cutinized outer layers of the superficial wall of the epidermal cell of a plant, which also is the outer barrier against the biotic and abiotic stress. It plays important roles in plant growth and development. This paper reviewed the progress made in the structure, composition, biosynthesis and function of the plant cuticle in recent decades, and hoped that it will be helpful to researchers who interested in the relevant field.

Key words: cuticle membrane; wax; morphological structure; chemical composition; function

植物地上部分最显著的特征之一, 是表皮细胞的外壁表面覆盖着一层脂肪性物质, 叫角质膜(也称角质层)。1757年, Ludwig首先在甘蓝叶上发现了角质膜这一结构, 之后, 植物学家发现绝大多数植物表面都具有角质膜。20世纪初, Lee和Prledy等开拓了一些新的研究领域, 如环境对角质膜发育及其成分的影响, 角质膜的系统生物学、生物功能、个体发育等各项研究。50年代后, 角质膜在分类学中的应用得到了较大发展, 随着生物技术的飞速发展, 角质膜研究的领域也越来越广。一般认为植物角质膜的功能主要起保护作用, 它不仅可以限制植物体内的水分丧失, 而且可以抵抗微生物的侵袭等各种不良影响^[1, 2]。过去几十年里, 关于角质膜及其蜡质成分、形态结构和生理特征等方面

的研究较多, 取得了一些进展。近年来, 与表皮角质膜相关的分子生物学研究也有了大量报道。这都为阐明角质膜组分的生理生化作用和功能定位打下了良好的基础。

1 角质膜的形态结构及发生

1.1 角质膜的基本形态

植物的体表, 大都被覆着角质膜, 尤其叶子

收稿日期: 2010-03-10; 修回日期: 2010-04-21

基金项目: 国家林业局公益性行业科研专项(2008432001); 宁夏自然科学基金项目(NZ09195)

*通讯作者: Email: pengli1124@163.com; Tel: 0951-5667118

的表面最为显著。其他部分,例如嫩枝、花和果实的表皮外层也常有这种结构。此外,幼根上也往往具有一薄层角质膜。但是在很多植物的较老的茎和根上,则发生一种次生结构的木栓层代替了表皮层及其表面的角质膜。角质膜外面常常带有一层蜡质层。有些果实(如葡萄)和一些茎、叶(如甘蔗)上呈现出的“白霜”,就是蜡质。

自1847年, Vonmohl 提出角质膜的结构模型后,其他学者相继提出了多种类似模型。Holloway^[3]的结论认为角质膜在电子显微镜下,可以明显地分为三层:(1)紧靠表皮细胞外壁,是由角质、纤维素与果胶共同构成的角化层;(2)接着即中间一层,是由角质和蜡质混合组成的角质层;(3)最外面一层完全由蜡质沉积的表面蜡层,或称为“蜡霜”。关于表面蜡质是否包含在角质膜的概念里,看法各有不同,不过在研究植物角质膜的时候,往往不易将表面蜡质分开,实际上人们常把表面蜡质及角质膜的其他两层,有时甚至还包括角质膜下面的表皮层细胞,如气孔的形状、类型、分布以及表皮附属物(各种表皮毛等),都做为角质膜的研究对象。

1.2 角质膜的精细结构

角质膜的细微结构由于种间差异,而出现完全无定形、网状或片层的结构类型。Jeffree认为角质膜结构类型存在种间差异的原因,主要是角质膜及构成角质膜的细胞壁发育程度的差异^[4]。Riederer和Müller^[5]指出角质膜的精细结构主要表现在:薄层的出现与否;网状组织的出现与否;是否把角质层分为外角质层和内角质层;四层组织(表皮角质层、角质层、外角质层、内角质层)的出现与否。因此,可以得出所有陆生植物的角质膜都是基于共同模式的变体,并不是在不同的模式上的变体。研究认为角质膜的精细结构可以大体分为7种类型:(1)多层状结构。外部明显的薄层状表皮角质层与内部网状组织相区别。主要表现在叶上(龙舌兰科、松科、鸢尾科等);少部分出现在茎上(十字花科、旋花科、蝶形花科等);还在其他组织上(鳞茎叶、柱头、毛状体等)有过报道。(2)网状的内部角质层上有一层模糊的表皮角质层。这在紫金牛科、天南星科、桃金娘科、桑科植物的叶上都有报道。此外在叶柄、茎、毛状体等器官上也有过报道。(3)外部是无定形组织,内部是网状结构。此类型大部分出现在叶上(蝶形花科、百合科、木兰科、锦葵科等都有报道);也出现在茎、腺体、种皮、珠

心以及花瓣等器官上。(4)角质层内外都是成网状的。此类型在茄科、蔷薇科、芸香科植物的果实上都有过报道,而且在百合科、冬青科、茜草科、茄科、木兰科植物的叶上也有研究,还有部分表现在胚芽鞘、柱头、花瓣、腺体、毛状体和乳突等器官和组织上。(5)无定形内部角质层表面有薄层状表皮角质层。主要表现在叶上(十字花科、桃金娘科、山茶科等);在气孔的内腔和瓶子草科的扑蝇草内腔中也有发现。(6)角质层外部和内部都是无定形组织结构。发现主要表现在叶上(禾本科、蔷薇科、虎耳草科、浮萍科等);在蜜腺、毛状体、配子体、保卫细胞等器官处也有报道。(7)微纤丝能贯穿无定形的表皮角质层。在蔷薇科的西洋梨子的叶上曾发现^[6]。

角质膜的蜡质结晶结构是近年来该领域的研究热点。Barthlott等^[7]研究发现表皮蜡质在植物表层形成独特的三维结构。植物叶表的蜡质微形态在不同的种,同一个种的不同生长阶段,甚至同一个种的不同品种之间均有变化。植物表面蜡层在普通光学显微镜下,尤其在扫描电子显微镜下清晰可见,其中有颗粒状、杆状、具钩的小杆状等各种奇异形状。Barthlott等^[7]通过对种子植物约1.3万多种叶表面蜡层超微结构进行电镜分析,将蜡质在叶表结晶形态归纳为柱状、条状、片状、管状等23个类型,得出其中片状和管状是主要类型;并发现植物生长过程中蜡质的这些微观形态也会因成分的变化而转变。

角质膜的结构受pH值、温度等环境因素的影响^[8,9]。Jetter和Schaffer^[10]通过研究温度对李属等12种植物的角质膜结构的变化影响发现,在40~50℃范围内12种被试植物的角质膜结构均表现出明显的变化。值得注意的是,已用于研究角质膜结构的植物种属并不多,且不同物种角质膜结构之间的差异性较大。因此,目前任何一种模型都难以完美地概括各种植物角质膜的特点,在讨论角质膜的结构时,应该注意避免以偏概全的倾向。

1.3 角质膜蜡质的生物合成与分泌

目前的研究结果表明,在植物角质膜中起最主要作用的是蜡质层。蜡质的普遍存在证明了它在植物适应外界环境作用方面起重要作用,环境因素影响蜡质的组成和含量证明蜡质的产生是积极可控的过程。此外,蜡质组分的多样性表明了蜡质的产生是由许多基因控制的结果。蜡质在植物表皮细胞中合成,作为一个复杂的过程,植物角质层蜡质的

合成以极长链脂肪酸为前体, 分为两个主要合成途径: 一是乙酰还原途径, 主要生成伯醇和酯; 二是脂肪酸脱羧途径, 主要生成醛、仲醇、烷烃和酮类。合成的产物由ABC转运器(ATP binding cassette transporter)输送出细胞质膜, 最终由脂转运蛋白运至植物角质膜。

近年来, 随着遗传和分子生物学手段的发展, 蜡质基因被大量克隆, 蜡质生物合成及分泌途径的部分具体环节已经被阐明, 估计有几百个基因参与了蜡质合成与分泌这一个过程。与蜡质合成有关的部分基因如下: 拟南芥中发现的 *CER1* 基因与脱羧途径有关^[11]; 拟南芥 *CER4* 基因的功能是负责植物表皮细胞初级醇的合成^[12]; *CER6* 是拟南芥中较早将功能研究清晰的基因之一, 该基因编码了长链脂肪酸 β -酮脂酰辅酶A合成酶^[13]; *CER10* 基因编码了烯酰辅酶A还原酶, 是长链脂肪酸合成所必需的酶^[14]。参与蜡质合成调控的部分基因如下: *CER2* 是从拟南芥中克隆出的第一个蜡质合成基因^[15], 还被发现与 C_{26} 脂肪酸的延伸有关; 最近还发现了拟南芥中的 *CER3* 基因与蜡质合成有关^[16]; *WIN1* 基因编码的是拟南芥中的一个乙烯反应因子型的转录因子, 它通过调控编码参与植物蜡质合成的酶的基因来调控植物表皮的渗透势^[17]。由于蜡质分泌途径还不是很清晰, 虽然相信有很多基因参与, 但是目前发现的还不多。Pighin 等^[18]从拟南芥中克隆了一个 *CER5* 基因, 这个基因编码的ABC转运器蛋白可能具有将蜡质转运到细胞外的功能。Sturaro等^[19]在玉米中克隆了一个基因 *GL1*, 推测它与蜡质成分的运输有关。

2 角质膜的化学组成

组成角质膜的主要化学成分是角质和蜡质。其中角质主要由16个碳至18个碳的1, 2, 3-羟基脂肪酸, 通过酯链和醚链联结的脂肪性物质所组成。现虽明确角质中存在两种主要的聚酯, 但组成细胞间质的内部分子结构仍不清楚。近几年来, 通过Fry^[20]和Somerville^[21]的研究结果表明, 角质的功能还不太清楚, 有待于做进一步的研究。角质的化学组成因为植物或者器官年龄不同而有差异。在叶的生长过程中, 日温增加也会使得单位叶面积上角质层中的烷类、醇类、烷酸类和烷烃类化合物含量减少, 而夜温增加则使得烷类、烷醇类和烷酸类化合物含量增加^[22]。

植物角质膜蜡质对植物生命活动的重要性促成

人们对蜡质成分及其合成与调控研究的巨大关注。不同植物的表面蜡质化学成分存在很大的差异。采用质谱-气相色谱技术, 鉴定出这些成分主要是脂肪族化合物、环状化合物以及甾醇类化合物等。脂肪族化合物是植物表皮蜡质最常见的组分, 包括长链脂肪酸、醛、伯醇和仲醇等。一般脂肪酸化合物的碳链长度在18~36个碳原子之间, 而蜡质脂类的碳链较长, 有的甚至达到60个碳原子。环状化合物和甾醇类等有机物在植物表皮蜡质中比较少见, 但在某些植物中是表皮蜡质的主要成分。研究结果表明, 双子叶植物的表面蜡质中主要含有烷烃、醛、酯、酮、脂肪醇(伯醇及仲醇)、脂肪酸及游离脂肪酸和环状化合物等。单子叶植物表面蜡质的主要成分为: 烷烃、醛、醇、酸、酯类, 还含有 β -二酮(β -diketones)和羟基 β -二酮等^[23]。过去几十年关于蜡质成分、形态结构和生理的研究较多, 取得了很大的进展。近年来, 与表皮蜡质相关的分子生物学研究报道已经从拟南芥、水稻等植物中克隆了一些与蜡质相关的基因, 这为阐明蜡质组分的生理生化作用和分子机制打下了基础。Chen等^[24]从拟南芥中克隆出并鉴定了第一个能同时影响上表皮蜡质层和角质膜的组成和结构的基因突变体 *wax2*。Sturaro等^[19]从玉米中克隆得到 *GLOSSY1* 基因。*glossy1* 突变体无论在蜡质含量还是蜡质组成均较野生型有较大差异。Rowland等^[12]从拟南芥中克隆得到编码脂酰CoA还原酶的 *CER4* 基因, 导致蜡质组成成分中 C_{24} 和 C_{26} 伯醇的累积。随着蜡质突变体的不断发现、基因克隆和相关研究地深入, 蜡质在植物中的功能将被更多地揭示。

外部非生物因素往往影响其表皮角质膜成分的合成与分泌。Barnes等^[25]的研究表明紫外线照射能使烟草的近轴叶表面的蜡质量较少, 并使得其中短链、分枝的碳链相对含量增多。光线、湿度和温度也能对蜡质在叶表的累积产生影响。还有研究发现在黑暗条件下, 韭菜愈伤组织和黄化苗表面蜡质比光照条件下生长的植株少20%, 蜡质中三十一烷含量少73%, 其他长链烷如二十九烷和二十七烷含量也有所降低。植物在高湿环境中生长的叶表面蜡质总量比在中度湿度下生长的减少, 棕榈酮含量随之减少, 但伯醇的含量却增加。叶龄也是影响蜡质含量和组成的突出因素, 随着叶片的成熟蜡质的一些主要成分可能发生自发的化学变化, 而另一些成分却不受影响^[26]。

3 角质膜的生物学功能

长期以来,角质膜一直被看作是调节植物与其环境进行水分交换的简单装置。但是,角质膜的功能远不仅此一种。事实上,角质膜结构的多样性暗示了其功能的多样性。

3.1 对大气干旱的适应

对于生长于干旱环境的植物,气孔调节和角质膜透水性的相互影响是至关重要的。由于角质膜的透水性很弱;所以它能防止植物体内水分的散失。Karbalkova等^[27]以生活在温带气候的常春藤和生活在亚热带地区的金钱树为例,研究了不同相对空气湿度对叶片气孔调节和角质膜透水性的长期影响和短期影响。研究表明,无气孔一面角质层的透水性要明显高于有气孔的一面,即生长在潮湿环境中的植物的上叶面角质层渗透能力要比干燥环境中的植物高。分析认为较高的角质层水化度使叶背面角质层缺乏湿度响应,从而导致气孔蒸腾加强。

大多数研究认为,影响干旱环境下植物叶片水分散失程度的主要因素是角质膜的厚度,角质膜越厚,水分散失越少。但Oliveira等^[28]的研究结果表明,决定表皮水分散失程度的一个关键因素是角质膜的化学成分,而不是它的厚度。Vogg等^[29]的研究结果也表明,番茄内表层蜡质脂肪族化合物比野生型低50%的突变体,其表层水分散失比野生型高出4倍。由此可见限制角质蒸腾的因子可能是内表层蜡质的脂肪族化合物。黄玲等^[30]对6个小麦品种进行研究,发现叶片角质膜的蜡质含量对叶片的蒸腾作用有直接影响,蜡质含量高的品种其叶片温度高、蒸腾速率大。分析认为蜡质含量高的品种在干旱胁迫条件下可能叶片细胞膜稳定性强,气孔不容易发生关闭,因此其叶片水分利用效率和产量较高。Cameron等^[31]发现定期给烟草叶子断水使得表皮蜡质堆积,也提高了植物的抗旱性。目前,表皮蜡质含量对植物适应干旱的积极作用已经在包括高羊茅在内的多种植物中得到验证,今后还应对表皮蜡质含量与抗旱性间的定量关系、蜡质成分影响气孔导度和胞间CO₂浓度的机制等问题进一步研究^[32-34]。

近年来,大量蜡质基因被克隆出来,并且被证实在植物耐旱研究方面有很大作用^[35]。岑斌等^[36]研究发现在拟南芥中过量表达蜡质相关转录因子*WVI1*,能够促进蜡质合成、调节表皮的渗透性及增强植株耐旱性。Aharoni等^[37]在拟南芥中过量表达了一个转录因子SHN,激活了蜡质的生物合成,改

变其表皮结构提高了抗旱性。Zhang等^[33]将豆科植物的一个调控蜡质基因表达的转录因子WXP1利用转基因的方法提高了苜蓿(*Medicago sativa*)的抗旱性。

3.2 抗紫外辐射作用

角质膜蜡质成份的改变会影响植物对紫外辐射的抵抗。Wang等^[38]在水稻中过量表达*WRKY89*基因,使植物蜡质成份发生改变,结果提高了水稻抵御紫外线和疾病的能力。Long等^[39]用玉米的产蜡质缺陷突变体研究了植物叶表蜡层的抗辐射作用,其结果,与正常植株相比,缺蜡的玉米植株叶从形状至遗传物质受到紫外线的伤害都显著增大。据Holmes和Keiller^[40]报道,表面蜡质反射了有害的辐射,因此可以使UV-B辐射较少地到达深层表皮。有结果显示,生长在高剂量UV-B辐射下的高寒草地早熟禾品种本身的蜡层浓度就比其他早熟禾品种的要高。Kinnunen等^[41]报道,苏格兰松针的蜡层的数量和紫外吸收物质的浓度呈负相关。Skorska和Szwarc^[42]研究报道,暴露在UV-B辐射下的小黑麦植株的高度要比对照的矮,叶片也较窄,净光合速率也下降了,并且实验品种小黑麦比传统的栽培品种的蜡质层要少。通过测定数据得出植物对UV-B辐射的响应是紫外吸收物含量增加,抗氧化保护酶活性发生改变。此外,还有研究发现紫外线还会对植物表皮细胞分泌角质有一定的刺激作用,这也可能是高山植物表面角质膜较厚的原因。

3.3 与其他生物之间的相互作用

叶子或果实表面因有蜡质和角质存在,降低了其表面的可湿性,从而限制了病原菌的侵染。景岚等^[43]研究表明,向日葵中抗病品种叶片蜡质含量明显高于感病品种。此外,蜡质本身还有抑制真菌孢子萌发的作用,角质中不饱和脂肪酸也具有一定的抗菌能力。Alcerito等^[44]从*Arabidaea brachypoda*叶的表皮蜡质中分出4种黄酮类抗真菌成分。Joh-nstone和Bailey^[45]也发现某些苹果品种的叶片和果实上的蜡粉层可以迅速排除水滴,从而抵抗苹果黑星病菌的侵染。“没有蜡层”的植物比蜡层丰富的植物叶表着生了更多的细菌。不抗病的品种,往往角质膜是比较薄的。因此角质膜的厚薄已成为选育某些作物抗病品种的一个指标。

植物体表蜡质的化学组成还是植食性昆虫进行寄主选择的重要线索,它既可直接影响植食性昆虫的取食和产卵活动,又可通过影响其拟寄生物和捕

食者而对其产生间接影响。刘勇等^[46]研究表明植物表皮蜡质化学组分通常会行使信号化合物的功能,能刺激或抑制蚜虫的口针刺探及取食活动。Buono等^[47]研究报道蜡质成分在植物与蚂蚁的相互关系中起间接作用并且能够保护幼嫩植物免受食草动物的采食。王美芳等^[48]通过测定16种不同小麦品种的叶表蜡质成分,得出抗蚜与感蚜小麦品种表面蜡质的组成变化不大,但大多数组分的含量差异明显。

3.4 对器官分化的影响

角质膜蜡质在植物地上部分组织分化时也有重要的作用。蜡质合成基因突变体不能形成正常形状的花和叶。蜡质层缺陷或发生改变的突变体可以通过它们有无白粉状或者是否有光泽的外表鉴定出来。这些突变体除表现出蜡质组分变化外,有些还有其他性状变异,如 *wax*、*ded*、*cer10* 和 *cer13* 突变体都能表现出器官融合现象等。Chen 等^[24]通过研究发现拟南芥突变体 *Wax2* 能导致叶表皮蜡质减少 78%, 叶片结构紊乱, 叶片中醛、烷烃、次级醇、酮的含量下降, 而酸、一元醇、酯的含量增加, 而且出现花器官结构融合现象。Tanaka 等^[49]研究表明, 拟南芥突变体 *acr4* 能调控叶的整体发育, 表现出器官融合, 并且出现不规则角质膜层。

3.5 在植物分类学中的意义

植物叶角质膜的特征在分类学和古植物学中的价值已得到普遍承认。目前, 叶表皮角质层微形态特征已经在裸子植物杉科 (*Taxodiaceae*)、柏科 (*Cupressaceae*)、松科松属 (*Pinus*) 和冷杉属 (*Abies*)、南洋杉科 (*Araucariaceae*) 等的系统研究中得到了广泛应用。逢云莉等^[50]对柴胡属植物进行了观察, 并且利用表皮的微形态特征为种间分类提供了依据。任海燕等^[51]对棱子芹属 11 种植物的叶表皮微形态特征进行了观察研究, 结果表明表皮角质膜也是该属植物分类的一个指标。另外植物化石角质层分析一直是古植物学研究的重要方法之一, 它以研究植物化石叶部角质层反映的表皮构造 (包括普通表皮细胞、气孔器等特征) 作为古植物分类的依据, 并通过叶表皮中的气孔数目与大气中 CO_2 的关系等研究古气候、古环境及成煤条件^[52]。

4 问题及展望

角质膜蜡质的普遍存在证明了它在植物适应外界环境上起重要作用, 所以目前植物角质膜中研究较多的是蜡质。近年来随着遗传和分子生物学手段

的发展, 蜡质基因被大量克隆, 蜡质生物合成及分泌途径的部分具体环节已经被阐明, 但是植物表皮蜡质成份繁多, 其合成及分泌途径复杂, 参与合成和分泌的基因数量庞大, 目前的研究方法还不能完全地解释蜡质合成和分泌过程中的具体机理^[53]。另外, 作物表皮蜡质白霜性状与作物水分利用效率、产量、收获指数和角质蒸腾等都有较好的相关性, 但关于这些问题的资料还比较少, 而且缺乏系统的研究论证。

拟南芥和水稻的基因组测序完成后, 植物生物学的研究热点已转向功能基因组学。蜡质基因调控着蜡质的生物合成。关于蜡质基因的研究, 在小麦、玉米等作物中都有报道, 例如玉米蜡质基因内含子中转座子的作用, 六倍体普通小麦部分蜡质基因突变体的研究, 可见蜡质基因在其他农作物中也颇受重视^[54]。在已经克隆出的基因中有些与植物的抗性有关, 通过基因工程手段改良角质膜性状从而提高抗旱及抗病能力在育种上将具有重大意义。同时还可以利用蜡质基因分子标记技术改良食物的品质满足人们的需要。值得注意的是研究角质膜在逆境条件下成分和结构的变化, 以及这些改变对植物抵抗逆境的影响也将是今后的研究热点方向。

[参 考 文 献]

- [1] Bally ISE. Changes in the cuticular surface during the development of mango (*Mangifera indica* L.) cv. kensington pride. *Sci Horticult*, 1999, 79 (1-2): 13-22
- [2] Bukovac MJ, Rasmussen HP, Shull VE. The cuticle: surface structure and function. *Scan Elect Microsc*, 1981, 3: 213-23
- [3] Holloway PJ. Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview. *Plant Physiol*, 1986, 127: 722-51
- [4] 赵利辉. 有关农药茎叶吸收屏障——角质层的研究进展. *世界农药*, 2001, 23 (4): 47-50
- [5] Riederer M, Müller C. *Biology of the plant cuticle* [M]. UK: Blackwell Publishing Ltd, 2006: 11-54
- [6] Holloway PJ, Cutler DF, Alvin KL, et al. Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview. *The Plant Cuticle* [M]. London: Academic Press, 1982: 1-32
- [7] Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D, et al. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot Linn Soc*, 1998, 126 (3): 237-60
- [8] Knight TG, Wallwork MAB, Sedgley M. Leaf epicuticular wax and cuticle ultrastructure of four Eucalyptus species and their hybrids. *Int Plant Sci*, 2004, 165 (1): 27-36
- [9] 李魏强, 张正斌, 李景娟. 植物表皮蜡质与抗旱及其分子生物学. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32 (5): 505-12
- [10] Jetter R, Schaffer S. Chemical composition of the *Prunus*

- laurocerasus* leaf surface: dynamic changes of the epicuticular wax film during leaf development. *Plant Physiol*, 2001, 126(4): 1725-37
- [11] Aarts MGM, Keijzer CJ, Stiekema WJ, et al. Molecular characterization of the CER1 Gene of *Arabidopsis* involved in epicuticular wax biosynthesis and pollen fertility. *Plant Cell*, 1995, 7(12): 2115-27
- [12] Rowland O, Zheng HQ, Hepworth SR, et al. CER4 encodes an alcohol-forming fatty acyl-coenzyme A reductase involved in cuticular wax production in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2006, 142(3): 866-77
- [13] Millar AA, Clemens S, Zachgo S, et al. CUT1, an *Arabidopsis* gene required for cuticular wax biosynthesis and pollen fertility, encodes a very-long-chain fatty acid condensing enzyme. *Plant Cell*, 1999, 11(5): 825-38
- [14] Zheng HQ, Rowland O, Kunst L. Disruptions of the *Arabidopsis* enoyl-CoA reductase gene reveal an essential role for very-long-chain fatty acid synthesis in cell expansion during plant morphogenesis. *Plant Cell*, 2005, 17(5): 1467-81
- [15] Xia YJ, Nicolau BJ, Schnable PS. Cloning and Characterization of CER2, an *Arabidopsis* gene that affects cuticular wax accumulation. *Plant Cell*, 1996, 8(8): 1291-304
- [16] Rowland O, Lee R, Franke R, et al. The CER3 wax biosynthetic gene from *Arabidopsis thaliana* is allelic to WAX2/YRE/FLP1. *FEBS Lett*, 2007, 581(18): 3538-44
- [17] Kannangara R, Branigan C, Liu Y, et al. The transcription factor WIN1/SHN1 regulates cutin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2007, 19(4): 1278-94
- [18] Pighin JA, Zheng HQ, Balakshin LJ, et al. Plant cuticular lipid export requires an ABC transporter. *Science*, 2004, 306(5296): 702-4
- [19] Sturaro M, Hartings H, Schmelzer E, et al. Cloning and characterization of *GLOSSY1*, a maize gene involved in cuticle membrane and wax production. *Plant Physiol*, 2005, 138(1): 478-89
- [20] Fry SC. Primary cell wall metabolism: tracking the careers of wall polymers in living plant cells. *New Phytologist*, 2004, 161(3): 641-75
- [21] Somerville C. Cellulose synthesis in higher plants. *Ann Rev Cell Dev Biol*, 2006, 22: 53-78
- [22] 李雄彪. 角质层的生化特性及其结构和功能. *植物生理学通讯*, 1992, 28(1): 10-4
- [23] 王美芳, 陈巨莲, 原国辉等. 植物表面蜡质对植食性昆虫的影响研究进展. *生态环境学报*, 2009, 18(3): 1155-60
- [24] Chen XB, Goodwin SM, Boroff VL, et al. Cloning and Characterization of the *WAX2* Gene of *Arabidopsis* involved in cuticle membrane and wax production. *Plant Cell*, 2003, 15(5): 1170-85
- [25] Barnes JD, Percy KE, Paul N D, et al. The influence of UV-B radiation on the physicochemical nature of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaf surfaces. *J Exp Bot*, 1996, 47(294): 99-109
- [26] 顾俊, 王飞, 张鹏等. 植物叶表皮蜡质的生物学功能. *江苏农业学报*, 2007, 23(2): 144-8
- [27] Karbulkova J, Schreiber L, Macek P. Differences between water permeability of astomatous and stomatous cuticular membranes: effects of air humidity in two species of contrasting drought-resistance strategy. *J Exp Bot*, 2008, 59(14): 3987-95
- [28] Oliveira AFM, Meirelles ST, Salatino A. Epicuticular waxes from *Caatinga* and *Cerrado* species and their efficiency against water loss. *An Acad Bras Cienc*, 2003, 75(4): 431-9
- [29] Vogg G, Fischer S, Leide J, et al. Tomato fruit cuticular waxes and their effects on transpiration barrier properties: functional characterization of a mutant deficient in a very-long-chain fatty acid D-ketoacyl-CoA synthase. *J Exp Bot*, 2004, 55(401): 1401-10
- [30] 黄玲, 张正斌, 崔玉亭, 等. 小麦叶片蜡质含量与水分利用效率和产量的关系. *麦类植物学报*, 2003, 23(3): 41-4
- [31] Cameron KD, Teece MA, Smart LB. Increased accumulation of cuticular wax and expression of lipid transfer protein in response to periodic drying events in leaves of tree tobacco. *Plant Physiol*, 2006, 140(1): 176-83
- [32] 张志飞, 饶力群, 向左湘, 等. 高羊茅叶片表皮蜡质含量与其抗旱性的关系. *西北植物学报*, 2007, 27(7): 1417-21
- [33] Zhang JY, Broeckling CD, Blancaflor EB, et al. Overexpression of WXP1, a putative *Medicago truncatula* AP2 domain containing transcription factor gene, increases cuticular wax accumulation and enhances drought tolerance in transgenic alfalfa (*Medicago sativa*). *Plant J*, 2005, 42(5): 689-707
- [34] Samdur MY, Manivel P, Jainvk, et al. Genotypic differences and water deficit induced enhancement in epicuticular wax load in peanut. *Crop Sci*, 2003, 43(4): 1294-9
- [35] 岑斌, 王慧中. 植物蜡质合成与分泌的研究进展. *科技通报*, 2009, 25(3): 265-75
- [36] Broun P, Poindexter P, Osborne E, et al. WIN1, a transcriptional activator of epidermal wax accumulation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(13): 4706-11
- [37] Aharoni A, Dixit S, Jetter R, et al. The SHINE clade of AP2 domain transcription factors activates wax biosynthesis, alters cuticle properties, and confers drought tolerance when overexpressed in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2004, 16(9): 2463-80
- [38] Wang HH, Hao JJ, Chen XJ, et al. Overexpression of rice WRKY89 enhances ultraviolet B tolerance and disease resistance in rice plants. *Plant Mol Biol*, 2007, 65(6): 799-815
- [39] Long LM, Patelh P, Coryw C, et al. The *maize* epicuticular wax layer provides UV protection. *Funct Plant Biol*, 2003, 30(1): 75-81
- [40] Holmes MG, Keiller DR. Effects of pubescence and waxes on the reflectance of leaves in the ultraviolet and photosynthetic wavebands: a comparison of a range of species. *Plant Cell Environ*, 2002, 25(1): 85-93
- [41] Kinnunen H, Huttunen S, Laakso K. UV-absorbing compounds and waxes of Scots pine needles during a third growing season of supplemental UV-B. *Environ Pollut*, 2001, 112(2): 215-20
- [42] Skorska E, Szwarc W. Influence of UV-B radiation on young triticale plants with different wax cover. *Biologia Plantarum*, 2007, 51(1): 189-92
- [43] 景岚, 王丽芳, 康俊, 等. 向日葵品种叶片组织结构与抗

- 锈病的关系. 植物保护, 2009, 35(2): 81-4
- [44] Alcerito T, BarboFE, Negrig, et al. Foliar epicuticular wax of *Arrabidaea brachypoda*: flavonoids and antifungal activity. *Biochem Syst Ecol*, 2002, 30(7): 677-83
- [45] Sherwood RT, Vance CP. Resistance to fungal penetration in Gramineae. *Phytopathology*, 1980, 70(4): 273-9
- [46] 刘勇, 陈巨莲, 程登发. 不同小麦品种(系)叶片表面蜡质对两种麦蚜取食的影响. *应用生态学报*, 2007, 18(8): 1785-8
- [47] Buono RA, De Oliveira AB, Paiva EAS. Anatomy, ultrastructure and chemical composition of food bodies of *Hovenia dulcis* (Rhamnaceae). *Ann Bot*, 2008, 101(9): 1341-8
- [48] 王美芳, 陈巨莲, 程登发等. 小麦叶片表面蜡质及其与品种抗蚜性的关系. *应用与环境生物学报*, 2008, 14(3): 341-6
- [49] Tanaka H, Watanabe M, Watanabe D, et al. ACR4, a putative receptor kinase gene of *Arabidopsis thaliana*, that is expressed in the outer cell layers of embryos and plants, is involved in proper embryogenesis. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43(4): 419-28
- [50] 逢云莉, 唐自慧, 王奇志等. 中国柴胡属植物叶表皮特征及系统学意义. *武汉植物学研究*, 2009, 27(2): 133-44
- [51] 任海燕, 逢云莉, 何兴金等. 中国棱子芹属植物叶表皮微形态特征及其系统学研究. *西北植物学报*, 2009, 29(1): 49-60
- [52] 续颜. 植物化石角质层生物标志化合物分析. *吉林大学学报: 地球科学版*, 2008, 38(6): 988-91
- [53] 胡晓敏, 张志飞, 饶力群等. 植物角质层蜡质合成与调控的分子生物学研究进展. *武汉植物学研究*, 2007, 25(4): 377-80
- [54] 向建华, 陈信波, 周小云. 植物角质层蜡质基因的研究进展. *生物技术通讯*, 2005, 16(2): 224-7