

· 专题论坛 ·

植物角质膜研究进展

王凯悦, 陈芳泉, 邵惠芳, 韩丹, 许自成, 黄五星*

河南农业大学烟草学院, 郑州 450002

摘要 植物的角质膜是植物与外界环境的交界面, 有利于植物减少蒸腾、抵抗紫外伤害和防止病虫害等。植物与外部环境相互作用的过程中, 其角质膜会构建自身的防御系统, 如通过自身结构、成分的改变及产生次生代谢产物来减轻外界不利环境因子的胁迫。因此, 植物角质膜与环境之间的密切关系对于植物生长有着重要意义。该文综述了植物角质膜的结构、成分、形成、功能及其与次生代谢和环境的关系, 同时对研究中存在的问题进行了讨论并展望了相关领域的研究前景。

关键词 成分, 环境, 植物角质膜, 次生代谢, 结构

王凯悦, 陈芳泉, 邵惠芳, 韩丹, 许自成, 黄五星 (2018). 植物角质膜研究进展. 植物学报 53, 556–564.

植物角质膜是植物地上部最外侧具不对称性的薄膜, 属于高分子聚合物。一般来说, 植物角质膜随物种、生长阶段和组织部位的不同而异, 其厚度介于30 nm至30 μm 之间, 单位面积含量为262–2 173 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$, 是植物与外界环境之间的关键屏障(Isaacson et al., 2009; Schreiber and Schönherr, 2009)。植物角质膜具有调节植株非气孔性蒸腾与体表温度(Chen et al., 2011)、抵御有害光线(Skórska and Szwarz, 2007)以及防止病虫害侵害(Castillo et al., 2010; Hansjakob et al., 2010)等重要功能。近年来, 植物角质膜的研究开始受到人们的广泛关注, 主要集中在角质膜结构、成分及形成与演化等方面, 并在分子生物学探索中取得了一些进展。本文详细解析了植物角质膜的结构、成分、形成和功能, 并对次生代谢、环境与角质膜的密切联系研究中可能存在的问题进行了探讨, 旨在揭示植物角质膜结构的生化特性, 为现代农业生产中农作物遗传育种和性状改良等提供参考。

1 角质膜的形态结构

随着现代显微技术的发展, 研究植物角质膜形态结构的新方法不断涌现, 相关研究也更加精细。例如, 用光学显微镜(OM)和扫描电子显微镜(SEM)定量辨别

角质膜的厚度、堆积境态、缝隙及蜡质; 用透射电子显微镜(TEM)探究角质膜的构造是否匀称; 激光扫描共聚焦显微镜(CLSM)与三维体积透视图组装技术结合可更全面、更确切和多方位地了解角质膜的构造(Jeffree, 2006; Hovav et al., 2007; Schreiber and Schönherr, 2009; Isaacson et al., 2009)。

从宏观形态观察, 植物角质膜一般会呈现片层、无定形和网状等不同结构(赵利辉, 2001)。植物品种不同, 角质膜形态会有一定的差异。例如, 月季(*Rosa chinensis*)叶片下表皮的角质层形态为环状外缘; 节节麦(*Aegilops tauschii*)叶片表皮呈现出片层的蜡质晶体; 而烟草(*Nicotiana tabacum*)叶片角质膜不含突出的蜡质晶体, 较为平滑(刘艳蕾和郭国业, 2017; 王艳婷等, 2014; 徐静等, 2014)。植株不同生长时期的角质膜形态也会发生变化。例如, 臭椿(*Ailanthus altissima*)从幼叶到老叶的角质膜逐渐加厚隆起(赵芸玉等, 2016); 木立芦荟(*Aloe arborescens*)各个生长阶段的角质膜形态不同(朱命炜等, 2004)。此外, 植株叶片上、下表面气孔数不同, 也可导致角质膜出现差异。

植物角质膜的基本结构包括3层。第1层是角化层, 临近表皮细胞外壁。用四氧化锇等处理可看到角化层(Buchholz, 2006)呈现网状, 厚度达17 μm , 纤维素是角化层的支撑框架, 其中分布着果胶质与蜡质等。第2层是角质层, 属于中间层, 内含角质和蜡质,

收稿日期: 2017-01-20; 接受日期: 2017-04-17

基金项目: 河南省教育厅高等学校重点科研项目(No.17A210020)

* 通讯作者。E-mail: 555552001@sina.com

用2,4-二氯苯氧基乙酸(2,4-D)处理能观察角质层的不均匀构造,角质层呈层状,厚度介于50–150 nm之间,是角质膜屏障作用的主要支撑(Bargel et al., 2006; Buschhaus and Jetter, 2011)。第3层是蜡质层,位于最外侧,内含蜡质,其晶体形态主要表现为管状、片状或柱状(Barthlott et al., 1998)。例如,翡翠木(*Crassula ovata*)和芦荟(*Aloe vera*)的蜡质均呈片状,但前者为平周排列,后者为随机排列(Koch et al., 2008)。

角质膜结构与植物所处环境有一定的关联。盐生环境下裸子植物的角质膜比中生环境更厚(张明明和高瑞馨, 2012)。例如,沙地柏(*Sabina vulgaris*)、雪松(*Cedrus deodara*)和五针松(*Pinus parviflora*)等都有较发达的角质层(邵邻相和张凤娟, 2005; 苏世平等, 2008)。孙柏年等(2004)研究证明,高温环境下的植物其角质膜比温和环境下更厚,原因可能是角质层较厚可防止水分过度蒸腾,提高热稳定性,维持植物的正常生命活动(朱栗琼等, 2010)。倪福太等(2012)的实验证明,与非旱生环境相比旱生环境下针叶植物叶的角质膜较厚。

2 角质膜的成分

植物角质膜的主要成分包括角质、蜡质和极性聚合物等。

角质属于复杂的生物聚酯类物质,可通过盐酸水解得到,其平均含量约为角质膜的55% (Schreiber and Schönherr, 2009)。植物角质膜中的角质单体主要由脂肪酸及其衍生物组成。例如,棕榈酸、9,16-双羟基棕榈酸、硬脂酸、硬脂醇以及18-羟基硬脂酸等(Heredia-Guerrero et al., 2008; Schreiber and Schönherr, 2009; 孙柏年, 2009)。通常角质单体的碳链含有C₁₆或者C₁₈,还有一些角质单体同时含有C₁₆和C₁₈,并且大多数角质单体的碳链含有自由羟基基团(Kolattukudy, 2001; Pollard et al., 2008)。不同种类植物的角质膜中角质含量不同。例如,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)植株最外侧的角质膜中角质含量约为0.3–3.4 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$,而番茄(*Lycopersicon esculentum*)果实角质膜的角质含量为蜡质的100倍(Bird et al., 2007; Panikashvili et al., 2007)。

蜡质存在于植物角质膜的最外层,其厚度约为角

质膜的十分之一。植物叶片角质膜中的蜡质含量介于10–400 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ 之间,而果实角质膜中的蜡质含量相对较高,可达3 000 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ (Riederer and Schreiber, 2001; Heredia, 2003; Panikashvili et al., 2007; Fernández et al., 2011)。烷烃(链长大于C₂₀)、酯、醛、醇、酸和酮(含C₄–C₁₆链长的官能团)等脂肪族化合物为蜡质的关键组分。烷烃源自脱碳,在蜡质中的含量较高,二级醇源自烷烃,二者皆为奇数碳链(Samuels et al., 2008; Leide et al., 2011);酯源自醇和酸,脂肪酸源自偶数碳的结合,醛、醇源自氧化作用,因此其皆为偶数碳链,但是基因、酶的差异表达可能形成奇数碳链的醇和酯(Kunst and Samuels, 2003; Greer et al., 2007; Yeats et al., 2012)。此外,蜡质中还有萜类、黄酮类和固醇等少量次生代谢产物(Wen and Jetter, 2009)。另外,不同品种植物所含的蜡质组分有所不同。例如,木薯(*Manihot esculenta*)抗菌品种叶片的蜡质含量高于感菌品种,且前者蜡质中的三萜类化合物含量也高于后者(Zinsou et al., 2006)。

植物角质膜中的一些多糖、酚类和氨基酸等极性聚合物可以通过酸水解获得。含果胶和纤维素的多糖约占聚合物基质的1/5–2/5,酚类主要包括黄酮类化合物和肉桂酸,而氨基酸约占聚合物基质的1%。角质膜的吸水特性在很大程度上取决于极性聚合物的存在,如缺乏多糖的角质膜吸水性较差(Schreiber and Schönherr, 2009; Domínguez et al., 2011; 魏雪琴等, 2013)。这些极性聚合物还会影响角质膜的机械特性,如多糖影响其弹性与刚度,酚类影响其硬度。因此,组分含量不同的角质膜其硬度与弹性也有差异(López-Casado et al., 2007; Tsubaki et al., 2012; Guzmán et al., 2014)。另外,极性聚合物通过影响植物各部位的机械性能促进植物器官的延伸和表皮细胞壁的硬化(Domínguez et al., 2011)。

角质膜成分与植物所处环境也有一定的关联。高温可使欧洲杜松(*Juniperus communis*)的角质膜中烃类的链长增加(Dodd and Poveda, 2003)。Furlan等(2006)通过对番石榴(*Psidium guajava*)叶片的研究,发现经污染的叶片中蜡质含量不变,但短链烷烃(C₁₉–C₂₃)的数量增加。Kim等(2007)研究发现,18种芝麻(*Sesamum indicum*)蜡质中的烃和醛类比重由于缺水而上升。Wang等(2007)还通过基因调控改变

了水稻(*Oryza sativa*)叶片的角质膜成分,以此增强了其抵御病虫害的能力。此外,独行菜(*Lepidium apetalum*)的叶片经脱落酸(ABA)处理后,其抵御水分胁迫的能力增强,原因是促进了其角质膜中脂肪族化合物的合成(Macková et al., 2013)。

3 角质膜的形成与演化

角质膜合成的关键是角质、蜡质的形成与转运。角质源于C_{16:0}和C_{18:x}羟基脂肪酸,蜡质源于C₁₆和C₁₈脂肪酸。在质体内,丙二酰基载体蛋白与乙酰辅酶A结合,经延长形成C₁₆、C₁₈酰基-ACP,这个过程需要脂肪酸合酶(fatty acid synthase, FAS)的参与;其次,合成C₁₆和C₁₈长链脂肪酸,产生酰基辅酶A,运至内质网,这个过程需要酰基-ACP硫解酶(fatty acyl-ACP thioesterase, FAT)以及长链酰基辅酶A合成酶(long-chain acyl-CoA synthetase, LACS)的参与;之后,C₁₆或C₁₈-CoA延长为极长链脂肪酸(very long chain fatty acids, VLCFAs),这个过程需要脂肪酸延伸酶(multienzyme fatty acid elongase, FAE)的参与;最后,VLCFAs通过脂肪酸脱羧途径形成酮类、醛、烷烃和仲醇等,或通过酰基还原途径形成酯和伯醇等。合成的蜡质组分会由ABC转运器(ATP binding cassette transporter)和脂转运蛋白运至角质膜,而角质组分转运至角质膜的具体过程尚不十分清楚(吉庆勋等, 2012; Lara et al., 2015; 陈伟等, 2016)。其中,C₁₆与C₁₈饱和脂肪酸的形成、VLCFAs的延长及蜡质组分的形成是蜡质合成过程的3个关键点。

随着遗传和分子生物学技术的不断发展,科学家开始发现了一些参与角质膜形成的基因。例如,拟南芥ABCG9和ABCG31参与角质膜蜡质中固醇的积累,大葱(*Allium fistulosum*) CER1参与角质膜蜡质主要成分烷烃的合成,而番茄GDSSL1通过合成GDSSL酯酶蛋白来参与角质层中角质的合成转运(Choi et al., 2014; 奥娜等, 2016; Girard et al., 2012)。Kannangara等(2007)则对参与植物蜡质合成的相关酶基因进行了研究,发现其受WIN1基因的调控,WIN1/SHN1可激活蜡质合成基因的转录;拟南芥LACS2与番茄SISHN3和CHS在角质及蜡质的形成中皆起一定作用(Schnurr et al., 2004; Shi et al., 2013; España et al., 2014)。Sturaro等(2005)将GL1基因导入玉米(*Zea*

mays),发现其与蜡质转运有关。还有研究表明,拟南芥LACS1、LACS2和LACS3也可能参与角质膜中脂肪酸的转运与活化,但尚需进一步研究(Pulsifer et al., 2012)。

植物角质膜在长期的形成与演化历程中会受到外界环境因子的影响。例如,挪威云杉(*Picea asperata*)被环境污染后,其针叶角质膜中的蜡质晶体结构发生改变(Trimbacher and Weiss, 2004)。在水分匮乏条件下,甘蓝(*Brassica oleracea*)叶片蜡质合成较多的烃类(Koch et al., 2006)。在高光照和低温互作的条件下,经脱羧途径形成的蜡质产物较多,且链长发生改变(Shepherd and Griffiths, 2006)。此外,激素作用也可影响角质膜的形成。例如,乙烯(ETH)的减少会阻碍苹果角质膜成分的积累(Curry, 2008);ABA可作用于拟南芥MYB96基因促进其蜡质合成(Seo et al., 2011);ACC、MeJA和SA等激素作用,使油菜(*Brassica campestris*)角质膜中醛、酮和烷类等组分增多(李帅等, 2016)。

4 角质膜的功能及其与环境的关系

4.1 调节蒸腾失水

植物角质膜可防止植物的非气孔性失水,并调节植物体内的水分平衡。角质膜的厚度可影响植物的蒸腾作用。例如,荒漠锦鸡儿(*Caragana roborovskiyi*)较厚的角质层可促进光在叶片上的反射,减少植物蒸腾失水(杨明博等, 2007);Karbulková等(2008)研究表明,植物周围的空气湿度在一定程度上受植物角质膜渗透性的影响,这也说明植物角质膜可调节水分蒸腾(Wen and Jetter, 2009)。植物角质膜蜡质含量的增加也有利于植物积极应对水分胁迫。例如,Cameron等(2006)研究发现,烟草叶片角质膜中的蜡质积累,可在一定程度上帮助其抵抗干旱胁迫。不同小麦(*Triticum aestivum*)品种的叶片蜡质含量不同,其蒸腾失水量具有明显的差异(黄玲等, 2013)。另外,在缺水条件下,植物角质膜可与叶片产生的喜树碱和甜菜碱等协同互作抵御干旱胁迫(Liu, 2000; Moghaieb et al., 2004)。

4.2 抵御光线损伤

植物角质膜在植物体的光线防御方面起关键作用。植

物角质膜越厚, 其对紫外伤害的抵抗能力越强。例如, 沙地柏植株鳞形叶的角质膜明显比刺形叶厚, 其鳞形叶的抗辐射能力比刺形叶更强(何维明和张新时, 2001)。还有研究发现, 紫外线会刺激植物细胞分泌角质, 这可能是高山植物表面角质膜较厚的原因(Skórska and Szwarc, 2007)。植物通过角质膜调节次生代谢也有助于植物应对光照胁迫。例如, 遮阴和蓝光都可作用于喜树(*Camptotheca acuminata*)叶片, 使其产生较多的喜树碱(王洋等, 2004; 戴绍军等, 2004)。玉米叶片角质膜与其释放的花青素协同作用可以减轻光抑制(Pietrini et al., 2002; 阎秀峰等, 2007)。Liakopoulos等(2006)的研究发现, 类黄酮的酚类官能团还可清除角质膜中来自紫外辐射的自由基。此外, 角质膜中蜡质含量越高, 其抗辐射能力越强。例如, 松科(Pinaceae)植株吸收的紫外物质浓度随蜡质的增多而减少(Kinnunen et al., 2001)。角质膜缺蜡的玉米植株比正常植株更易被紫外光损伤(Long et al., 2003)。经紫外辐射的小黑麦(*T. secale*)因叶片蜡质含量较少而无法有效抵御紫外光, 这导致叶片的净光合速率降低从而不利于植株的生长(Holmes and Keiller, 2002; Skórska and Szwarc, 2007)。

4.3 防止病虫害

植物角质膜中的蜡质、角质及次生代谢产物可以帮助植物抵御病虫害。例如, 大麦(*Hordeum vulgare*)蜡质中的C₂₆醛能够诱导真菌附着胞分化(Tsuba et al., 2002); 柑橘(*Citrus reticulata*)经乙烯(ETH)作用后, 其果实蜡质含量和结构会发生变化, 可抵御指状青霉(Cajuste et al., 2010); 角质含量高的番茄突变体能抵御灰霉菌等的侵染(Saladié et al., 2007; Isaacson et al., 2009); 叶片角质含量高的向日葵(*Helianthus annuus*)品种抗病菌性能较强, 这是由于角质含有抗菌不饱和脂肪酸, 这种脂肪酸能降低叶片的可湿性, 从而抵抗病原菌侵害(景岚等, 2009)。此外, 植物叶片角质膜所含的黄酮类等次生代谢产物也可抗真菌(Alcerito et al., 2002)。另外, 角质膜在植物抵御食草动物啃食中也有一定的辅助作用。例如, 烟草叶片角质膜可协助内部阻碍鳞翅目昆虫繁殖的挥发性物质散发, 并诱导食肉动物捕食这些昆虫(Kessler and Baldwin, 2001)。

4.4 植物分类鉴别与衡量叶龄

植物种类、生长周期和生长环境不同, 其角质膜的角质、蜡质形态与含量也会有差异, 这可作为植物分类鉴别的依据。例如, 合被韭(*Allium tubiflorum*)和长梗合被韭(*A. neriniflorum*), 虽然根据其外部形态不易区分, 但依据两者的叶表皮微形态差异可以鉴别, 前者含有大量的蜡质纹饰, 呈颗粒或鳞片状, 后者所含纹饰相对较少, 角质膜也较为平滑(卢利聃等, 2016)。此外, 通过分析植物叶片角质膜是否存在颗粒, 浅波状还是脊状条纹, 也可以鉴别蜘蛛抱蛋属(*Aspidistra*)植物(王任翔等, 2003)。由继红等(2015)研究表明, 前红松(*Pinus prokoraensis*)和红松(*P. koraiensis*)的叶表皮微形态有较大差异, 前者的角质膜内侧胞间凸缘相对较厚, 呈浅波浪状, 后者的角质膜内侧胞间凸缘相对较薄, 呈深波浪状, 据此可以区分这2种植物。另外, 植物不同生育时期的角质膜微形态差异也可以作为衡量叶龄的标准(Koodziejek et al., 2006)。赵芸玉等(2016)研究表明, 根据臭椿叶片角质层隆起的程度, 可大致推断臭椿的发育阶段。

4.5 影响果实生理品质

果实的角质膜可以改善成熟果实的光泽和亮度, 对果实采摘后的储存、运输和上市等有一定影响(Saladié et al., 2007)。角质膜增厚可以提高植物果实的抗病性。例如, 王晓飞等(2014)研究表明, 在储存过程中红富士苹果(*Malus pumila*)对虎皮病的抗性较强, 而粉红女士苹果较易发病, 原因是前者的角质层较厚。角质膜中的蜡质含量对果实生理品质也有影响。例如, 李磊等(2016)研究发现, 用氯化钙处理南果梨(*Pyrus ussuriensis*)的果皮可抑制其蜡质层脱落, 延缓果实腐败。

4.6 其它

植物角质膜除具有调节蒸腾失水、抵御光线损伤、防止病虫害、植物分类鉴别与衡量叶龄和影响果实生理品质的功能外, 还参与维持叶片机械强度并影响植物器官的发育。例如, 针叶植物叶片含有较厚的角质膜和较多的蜡质, 可维持其针叶挺拔(张明明和高瑞馨, 2012); 拟南芥中WAX2基因发生突变, 会使花器官发育不正常而融合, 叶片结构紊乱且蜡质减少约三分

之一, 醛和酮等化合物的含量下降, 酯等化合物的含量升高(Chen et al., 2003); Tanaka等(2002)研究表明, 拟南芥*acr4*突变体的器官出现融合, 致使角质膜结构不规则, 影响叶片的形成与分化。另外, 角质膜对植物的生长发育也具有不利的一面。例如, 角质膜中的蜡质使叶片呈现疏水低能, 这不利于叶面肥和农药等在叶片上的浸润, 从而影响药剂的渗透和吸收(Fagerström et al., 2013)。

5 展望

综上所述, 植物角质膜的结构成分特征、分子生物学特征和基因表达调控研究虽已取得很大进展, 但仍存在一些问题。(1) 已研究角质膜的植物种类较少。因为不同植物的角质膜差异明显, 所以目前仍未总结出普遍适用的植物角质膜结构成分模型, 植物角质膜蜡质结构、成分、含量与植物失水速率等之间的关系也仍未确定。(2) 植物角质膜的形成与转运机制尚未明确。由于参与植物角质膜形成的基因和酶种类较多, 并且蜡质经内质网、原生质膜、细胞壁转运至角质膜的过程极其复杂, 植物角质膜的形成与转运机制仍需深入研究。(3) 目前关于角质膜与环境之间的作用关系研究多是在模拟条件下进行, 还需要使角质膜的研究环境更接近自然状态。(4) 植物角质膜的应用研究相对薄弱。

目前的研究多集中在植物角质膜的形成与转运机制等方面, 而对植物次生代谢产物的合理运用及农作物高产优质等的研究相对薄弱。因此, 未来希望能从以下几方面开展角质膜的研究。(1) 增加角质膜研究的植物种类。利用原子力显微镜(AFM)、X-射线衍射(X-ray diffraction, XRD)、分子动力学(molecular dynamic, MD)和傅立叶变换红外光谱(fourier transform infrared, FT-IR)等先进技术进一步探索角质膜的结构成分, 为全方位把握角质膜的生理生化特性提供参考。(2) 结合突变体筛选、功能分析鉴定、RNA干扰和基因沉默等技术探究角质膜的形成过程及涉及的基因和酶。(3) 将实验室、田间和野外实验三者并重, 优化实验设计和数据分析方法, 使角质膜的研究环境更接近自然状态, 并提高所测数据的精准度。(4) 高度重视植物角质膜形成与次生代谢和环境关系的研究, 力求次生代谢产物的合理运用和农作物的高

产优质。例如, 对次生代谢产物的提取和纯化工艺进行改良, 研究其在植株体内产生与分布的特异性, 探明其协同角质膜抵御病虫害等的作用机理; 加强对角质膜渗透性能的研究, 研发无毒高效的表面活性剂, 提高作物对叶面肥和植物保护剂等的吸收利用率; 通过基因工程技术使作物过量表达角质膜蜡质相关转录因子, 以提高作物的抗旱和抗病能力。

参考文献

- 奥娜, 赵泓, 裴雁曦, 王永勤 (2016). 大葱*AtCER1*基因的克隆及表达分析. 山西农业科学 44, 569–574, 582.
- 陈伟, 刘德春, 杨莉, 刘山蓓, 刘勇 (2016). 植物表皮蜡质及相关基因研究进展. 植物生理学报 52, 1117–1127.
- 戴绍军, 王洋, 阎秀峰, 马梅芳 (2004). 滤光膜对喜树幼苗叶片生长和喜树碱含量的影响. 生态学报 24, 869–875.
- 何维明, 张新时 (2001). 沙地柏叶型变化的生态意义. 植物分类与资源学报 23, 433–438.
- 黄玲, 高阳, 李新强, 邱新强, 申孝军, 巩文军, 段爱旺 (2013). 不同年代主栽冬小麦品种蜡质含量与生理指标的关系. 干旱地区农业研究 31(5), 213–219.
- 吉庆勋, 刘德春, 刘勇 (2012). 植物表皮蜡质合成和运输途径研究进展. 中国农学通报 28(3), 225–232.
- 景岚, 王丽芳, 康俊, 包海柱, 李莉 (2009). 向日葵品种叶片组织结构与抗锈病的关系. 植物保护 35(2), 81–84.
- 李磊, 李栋, 方旭东, 李贤宇 (2016). 南果梨贮藏期果皮超微结构变化与褐变的关系. 食品科技 (9), 60–64.
- 李帅, 赵秋棱, 彭阳, 徐熠, 李加纳, 倪郁 (2016). SA、MeJA和ACC处理对甘蓝型油菜叶角质层蜡质组分、结构及渗透性的影响. 作物学报 42, 1827–1833.
- 刘艳蕾, 郭国业 (2017). 月季品种的叶表皮形态多样性研究. 南阳师范学院学报 12, 31–35.
- 卢利鹏, 杨敬天, 卢艳, 周颂东, 何兴金 (2016). 合被韭与长梗合被韭的叶表皮微形态比较研究. 四川大学学报(自然科学版) 53, 952–956.
- 倪福太, 李长有, 王占武, 刘强 (2012). 四种松属植物叶的抗寒抗旱特点研究. 吉林师范大学学报(自然科学版) 33(2), 110–112.
- 邵邻相, 张凤娟 (2005). 6种松科植物叶表皮的扫描电镜观察. 植物研究 25, 281–285.
- 苏世平, 席艳芸, 张继平, 李兰晓, 李剑 (2008). 沙地柏抗旱性的研究. 防护林科技 (4), 3–5, 25.
- 孙柏年, 阎德飞, 解三平, 丛培允, 辛存林, 云飞 (2004). 兰

- 州盆地古近系杨属叶化石及古气候指示意义. 科学通报 **49**, 1283–1289.
- 孙柏年, 闫德飞, 解三平, 王永栋 (2009). 化石植物气孔与碳同位素的分析及应用. 北京: 科学出版社. pp. 1–52.
- 王任翔, 梁盛业, 李洁荣, 高成伟, 胡长华, 李杏辉 (2003). 金花茶组植物叶表皮特征的扫描电镜观察(II). 广西林业科学 **32**, 12–16, 6.
- 王晓飞, 任小林, 杨艳青, 亢键, 樊丽, 于建娜 (2014). 粉红女士苹果果皮蜡质油腻化的研究. 果树学报 **31**, 201–205.
- 王艳婷, 孙瑜琳, 王美玲, 汪勇, 史雪, 李春莲, 权力, 王中华, 陈耀锋 (2014). 节节麦不同生育期叶片蜡质组成和超微形态的变化. 麦类作物学报 **34**, 1516–1521.
- 王洋, 戴绍军, 阎秀峰 (2004). 光强对喜树幼苗叶片次生代谢产物喜树碱的影响. 生态学报 **24**, 1118–1122.
- 魏雪琴, 张长峰, 庞杰, 寇丹丹, 兰润 (2013). 植物角质层生物学特性及水分渗透性研究进展. 植物学报 **48**, 573–587.
- 徐静, 王美玲, 李婷婷, 饶智, 张芸芸, 孙渭, 温晓霞, 王中华, 丁朋辉, 袁威 (2014). 烟草叶片表面蜡质成分及含量研究. 西北农业学报 **23**(4), 140–145.
- 阎秀峰, 王洋, 李一蒙 (2007). 植物次生代谢及其与环境的关系. 生态学报 **27**, 2554–2562.
- 杨明博, 杨勃, 杨九艳, 梁娜, 清华 (2007). 鄂尔多斯高原不同生境条件下中间锦鸡儿植物叶片表皮特征及遗传多样性变化分析. 植物生态学报 **31**, 1181–1189.
- 由继红, 陆静梅, 费虹天 (2015). 前红松和红松的系统比较研究. 东北师大学报(自然科学版) **47**, 119–123.
- 张明明, 高瑞馨 (2012). 针叶植物叶片比较解剖及生态解剖研究综述. 森林工程 **28**(2), 9–13.
- 赵利辉 (2001). 有关农药茎叶吸收屏障——角质层的研究进展. 世界农药 **23**(4), 47–50, 36.
- 赵芸玉, 夏晓飞, 熊彪, 祖奎玲, 赵良成 (2016). 臭椿不同发育阶段叶片表面结构特征. 植物科学学报 **34**, 182–190.
- 朱栗琼, 招礼军, 林大庆, 李仕裕, 陶世红 (2010). 5种绿化灌木茎叶解剖结构及耐寒性比较. 中国农学通报 **26**(20), 267–270.
- 朱命炜, 王红星, 李建军, 李俊英, 王太霞, 李景原 (2004). 木立芦荟发育过程中叶表皮角质膜和蜡质的变化. 电子显微学报 **23**, 670–673.
- Alcerito T, Barbo FE, Negri G, Santos DYAC, Meda CI, Young MCM, Chávez D, Blatt CTT (2002). Foliar epicuticular wax of *Arrabidaea brachypoda*: flavonoids and antifungal activity. *Biochem Syst Ecol* **30**, 677–683.
- Bargel H, Koch K, Cerman Z, Neinhuis C (2006). Structure-function relationships of the plant cuticle and cuticular waxes—a smart material? *Funct Plant Biol* **33**, 893–910.
- Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D, Ditsch F, Meusel I, Theisen I, wilhelmi H (1998). Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot J Linn Soc* **126**, 237–260.
- Bird D, Beisson F, Brigham A, Shin J, Greer S, Jetter R, Kunst L, Wu XM, Yephremov A, Samuels L (2007). Characterization of Arabidopsis ABCG11/WBC11, an ATP binding cassette (ABC) transporter that is required for cuticular lipid secretion. *Plant J* **52**, 485–498.
- Buchholz A (2006). Characterization of the diffusion of non-electrolytes across plant cuticles: properties of the lipophilic pathway. *J Exp Bot* **57**, 2501–2513.
- Buschhaus C, Jetter R (2011). Composition differences between epicuticular and intracuticular wax substructures: how do plants seal their epidermal surfaces? *J Exp Bot* **62**, 841–853.
- Cajuste JF, González-Candelas L, Veyrat A, García-Breijo FJ, Reig-Armiñana J, Lafuente MT (2010). Epicuticular wax content and morphology as related to ethylene and storage performance of 'Navelate' orange fruit. *Postharvest Biol Technol* **55**, 29–35.
- Cameron KD, Teece MA, Smart LB (2006). Increased accumulation of cuticular wax and expression of lipid transfer protein in response to periodic drying events in leaves of tree tobacco. *Plant Physiol* **140**, 176–183.
- Castillo L, Díaz M, González-Coloma A, González A, Alonso-Paz E, Bassagoda MJ, Rossini C (2010). *Clytostoma callistegioides* (Bignoniaceae) wax extract with activity on aphid settling. *Phytochemistry* **71**, 2052–2057.
- Chen GX, Komatsuda T, Ma JF, Li C, Yamaji N, Nevo E (2011). A functional cutin matrix is required for plant protection against water loss. *Plant Signal Behav* **6**, 1297–1299.
- Chen XB, Goodwin SM, Boroff VL, Liu XL, Jenks MA (2003). Cloning and characterization of the wax2 gene of Arabidopsis involved in cuticle membrane and wax production. *Plant Cell* **15**, 1170–1185.
- Choi H, Ohyama K, Kim YY, Jin JY, Lee SB, Yamaoka Y, Muranaka T, Suh MC, Fujioka S, Lee Y (2014). The role of Arabidopsis ABCG9 and ABCG31 ATP binding cassette transporters in pollen fitness and the deposition of sterol glycosides on the pollen coat. *Plant Cell* **26**, 310–324.
- Curry E (2008). Effects of 1-MCP applied postharvest on epicuticular wax of apples (*Malus domestica* Borkh.) during storage. *J Sci Food Agric* **88**, 996–1006.

- Dodd RS, Poveda MM** (2003). Environmental gradients and population divergence contribute to variation in cuticular wax composition in *Juniperus communis*. *Biochem Syst Ecol* **31**, 1257–1270.
- Domínguez E, Cuartero J, Heredia A** (2011). An overview on plant cuticle biomechanics. *Plant Sci* **181**, 77–84.
- España L, Heredia-Guerrero JA, Reina-Pinto JJ, Fernández-Muñoz R, Heredia A, Domínguez E** (2014). Transient silencing of CHALCONE SYNTHASE during fruit ripening modifies tomato epidermal cells and cuticle properties. *Plant Physiol* **166**, 1371–1386.
- Fagerström A, Kocherbitov V, Ruzgas T, Westbye P, Bergström K, Engblom J** (2013). Effects of surfactants and thermodynamic activity of model active ingredient on transport over plant leaf cuticle. *Colloids Surf B Biointerfaces* **103**, 572–579.
- Fernández V, Khayet M, Montero-Prado P, Heredia-Guerrero JA, Liakopoulos G, Karabourniotis G, del Río V, Domínguez E, Tacchini L, Nerin C, Val J, Heredia A** (2011). New insights into the properties of pubescent surfaces: peach fruit as a model. *Plant Physiol* **156**, 2098–2108.
- Furlan CM, Santos DYAC, Salatino A, Domingos M** (2006). *n*-alkane distribution of leaves of *Psidium guajava*, exposed to industrial air pollutants. *Environ Exp Bot* **58**, 100–105.
- Girard AL, Mounet F, Lemaire-Chamley M, Gaillard C, Elmorjani K, Vivancos J, Runavot JL, Quemener B, Petit J, Germain V, Rothan C, Marion D, Bakan B** (2012). Tomato GDSSL1 is required for cutin deposition in the fruit cuticle. *Plant Cell* **24**, 3119–3134.
- Greer S, Wen M, Bird D, Wu XM, Samuels L, Kunst L, Jetter R** (2007). The cytochrome P450 enzyme CYP96A15 is the midchain alkane hydroxylase responsible for formation of secondary alcohols and ketones in stem cuticular wax of *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **145**, 653–667.
- Guzmán P, Fernández V, Graça J, Cabral V, Kayali N, Khayet M, Gil L** (2014). Chemical and structural analysis of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptu camaldulensis* leaf cuticles: a lipidized cell wall region. *Front Plant Sci* **5**, 481.
- Hansjakob A, Bischof S, Bringmann G, Riederer M, Hildebrandt U** (2010). Very-long-chain aldehydes promote *in vitro* prepenetration processes of *Blumeria graminis* in a dose- and chain length-dependent manner. *New Phytol* **188**, 1039–1054.
- Heredia A** (2003). Biophysical and biochemical characteristics of cutin, a plant barrier biopolymer. *Biochim Biophys Acta* **1620**, 1–7.
- Heredia-Guerrero JA, Benítez JJ, Heredia A** (2008). Self-assembled polyhydroxy fatty acids vesicles: a mechanism for plant cutin synthesis. *BioEssays* **30**, 273–277.
- Holmes MG, Keiller DR** (2002). 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* **25**, 85–93.
- Hovav R, Chehanovsky N, Moy M, Jetter R, Schaffer AA** (2007). The identification of a gene (*Cwp1*), silenced during *Solanum* evolution, which causes cuticle microfissuring and dehydration when expressed in tomato fruit. *Plant J* **52**, 627–639.
- Isaacson T, Kosma DK, Matas AJ, Buda GJ, He YH, Yu BW, Pravitasari A, Batteas JD, Stark RE, Jenks MA, Rose JKC** (2009). Cutin deficiency in the tomato fruit cuticle consistently affects resistance to microbial infection and biomechanical properties, but not transpirational water loss. *Plant J* **60**, 363–377.
- Jeffree CE** (2006). The fine structure of the plant cuticle. In: Riederer M, Müller C, eds. *Annual Plant Reviews*, Vol. 23. *Biology of the Plant Cuticle*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd. pp. 11–125.
- Kannangara R, Branigan C, Liu Y, Penfield T, Rao V, Mouille G, Höfte H, Pauly M, Riechmann JL, Broun P** (2007). The transcription factor WIN1/SHN1 regulates cutin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **19**, 1278–1294.
- Karbulková J, Schreiber L, Macek P, Šantrůček J** (2008). Differences between water permeability of stomatous and stomatous cuticular membranes: effects of air humidity in two species of contrasting drought-resistance strategy. *J Exp Bot* **59**, 3987–3995.
- Kessler A, Baldwin IT** (2001). Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science* **291**, 2141–2144.
- Kim KS, Park SH, Jenks MA** (2007). Changes in leaf cuticular waxes of sesame (*Sesamum indicum* L.) plants exposed to water deficit. *J Plant Physiol* **164**, 1134–1143.
- Kinnunen H, Huttunen S, Laakso K** (2001). UV-absorbing compounds and waxes of scots pine needles during a third growing season of supplemental UV-B. *Environ Pollut* **112**, 215–220.
- Koch K, Bhushan B, Barthlott W** (2008). Diversity of structure, morphology and wetting of plant surfaces. *Soft Matter* **4**, 1943–1963.
- Koch K, Hartmann KD, Schreiber L, Barthlott W, Neinhuis**

- C (2006). Influences of air humidity during the cultivation of plants on wax chemical composition, morphology and leaf surface wettability. *Environ Exp Bot* **56**, 1–9.
- Kolattukudy PE (2001). Polyesters in higher plants. In: Babel W, Steinbüchel A, eds. *Biopolyesters*. Berlin, Heidelberg: Springer. pp. 1–49.
- Koodziejek I, Wałęza M, Mostowska A (2006). Morphological, histochemical and ultrastructural indicators of maize and barley leaf senescence. *Biologia Plantarum* **50**, 565–573.
- Kunst L, Samuels AL (2003). Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax. *Prog Lipid Res* **42**, 51–80.
- Lara I, Belge B, Goulao LF (2015). A focus on the biosynthesis and composition of cuticle in fruits. *J Agric Food Chem* **63**, 4005–4019.
- Leide J, Hildebrandt U, Vogg G, Riederer M (2011). The *Positional sterile (ps)* mutation affects cuticular transpiration and wax biosynthesis of tomato fruits. *J Plant Physiol* **168**, 871–877.
- Liakopoulos G, Stavrianakou S, Karabourniotis G (2006). Trichome layers versus dehaired lamina of *Olea europaea* leaves: differences in flavonoid distribution, UV-absorbing capacity, and wax yield. *Environ Exp Bot* **55**, 294–304.
- Liu ZJ (2000). Drought-induced *in vivo* synthesis of camptothecin in *Camptotheca acuminata* seedlings. *Physiol Plant* **110**, 483–488.
- Long LM, Patel HP, Cory WC, Stapleton AE (2003). The maize epicuticular wax layer provides UV protection. *Funct Plant Biol* **30**, 75–81.
- López-Casado G, Matas AJ, Domínguez E, Cuartero J, Heredia A (2007). Biomechanics of isolated tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit cuticles: the role of the cutin matrix and polysaccharides. *J Exp Bot* **58**, 3875–3883.
- Macková J, Vašková M, Macek P, Hronková M, Schreiber L, Šantrůček J (2013). Plant response to drought stress simulated by ABA application: changes in chemical composition of cuticular waxes. *Environ Exp Bot* **86**, 70–75.
- Moghaieb REA, Saneoka H, Fujita K (2004). Effect of Salinity on osmotic adjustment, glycinebetaine accumulation and the betaine aldehyde dehydrogenase gene expression in two halophytic plants, *Salicornia europaea* and *Suaeda maritima*. *Plant Sci* **166**, 1345–1349.
- Panikashvili D, Savaldi-Goldstein S, Mandel T, Yifhar T, Franke RB, Höfer R, Schreiber L, Chory J, Aharoni A (2007). The Arabidopsis DESPERADO/AtWBC11 transporter is required for cutin and wax secretion. *Plant Physiol* **145**, 1345–1360.
- Pietrini F, Iannelli MA, Massacci A (2002). Anthocyanin accumulation in the illuminated surface of maize leaves enhances protection from photo-inhibitory risks at low temperature, without further limitation to photosynthesis. *Plant Cell Environ* **25**, 1251–1259.
- Pollard M, Beisson F, Li YH, Ohlrogge JB (2008). Building lipid barriers: biosynthesis of cutin and suberin. *Trends Plant Sci* **13**, 236–246.
- Pulsifer IP, Kluge S, Rowland O (2012). Arabidopsis long-chain acyl-CoA synthetase 1 (LACS1), LACS2, and LACS3 facilitate fatty acid uptake in yeast. *Plant Physiol Biochem* **51**, 31–39.
- Riederer M, Schreiber L (2001). Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *J Exp Bot* **52**, 2023–2032.
- Saladié M, Matas AJ, Isaacson T, Jenks MA, Goodwin SM, Niklas KJ, Ren XL, Labavitch JM, Shackel KA, Fernie AR, Lytovchenko A, O'Neill MA, Watkins CB, Rose JKC (2007). A reevaluation of the key factors that influence tomato fruit softening and integrity. *Plant Physiol* **144**, 1012–1028.
- Samuels L, Kunst L, Jetter R (2008). Sealing plant surfaces: cuticular wax formation by epidermal cells. *Annu Rev Plant Biol* **59**, 683–707.
- Schnurr J, Shockey J, Browse J (2004). The acyl-CoA synthetase encoded by LACS2 is essential for normal cuticle development in Arabidopsis. *Plant Cell* **16**, 629–642.
- Schreiber L, Schönherr J (2009). Water and solute permeability of plant cuticles: measurement and data analysis. Berlin: Springer-Verlag. pp. 1–26.
- Seo PJ, Lee SB, Suh MC, Park MJ, Go YS, Park CM (2011). The MYB96 transcription factor regulates cuticular wax biosynthesis under drought conditions in Arabidopsis. *Plant Cell* **23**, 1138–1152.
- Shepherd T, Griffiths DW (2006). The effects of stress on plant cuticular waxes. *New Phytol* **171**, 469–499.
- Shi JX, Adato A, Alkan N, He YH, Lashbrooke J, Matas AJ, Meir S, Malitsky S, Isaacson T, Prusky D, Leshkowitz D, Schreiber L, Granell AR, Widemann E, Graussem B, Pinot F, Rose JKC, Rogachev I, Rothan C, Aharoni A (2013). The tomato SISHINE3 transcription factor regulates fruit cuticle formation and epidermal patterning. *New Phytol* **197**, 468–480.
- Skórska E, Szwarc W (2007). Influence of UV-B radiation on young triticale plants with different wax cover. *Biologia Plantarum* **51**, 189–192.
- Sturaro M, Hartings H, Schmelzer E, Velasco R, Salamini

- F, Motto M** (2005). Cloning and characterization of *GLOSSY1*, a maize gene involved in cuticle membrane and wax production. *Plant Physiol* **138**, 478–489.
- Tanaka H, Watanabe M, Watanabe D, Tanaka T, Machida C, Machida Y** (2002). *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* **43**, 419–428.
- Trimbacher C, Weiss P** (2004). Norway spruce: a novel method using surface characteristics and heavy metal concentrations of needles for a large-scale monitoring survey in Austria. *Water Air Soil Pollut* **152**, 363–386.
- Tsuba M, Katagiri C, Takeuchi Y, Takada Y, Yamaoka N** (2002). Chemical factors of the leaf surface involved in the morphogenesis of *Blumeria graminis*. *Physiol Mol Plant Pathol* **60**, 51–57.
- Tsubaki S, Ozaki Y, Yonemori K, Azuma J** (2012). Mechanical properties of fruit-cuticular membranes isolated from 27 cultivars of *Diospyros kaki* Thunb. *Food Chem* **132**, 2135–2139.
- Wang HH, Hao JJ, Chen XJ, Hao ZN, Wang X, Lou YG, Peng YL, Guo ZJ** (2007). Overexpression of rice WRKY-89 enhances ultraviolet B tolerance and disease resistance in rice plants. *Plant Mol Biol* **65**, 799–815.
- Wen M, Jetter R** (2009). Composition of secondary alcohols, ketones, alkanediols, and ketols in *Arabidopsis thaliana* cuticular waxes. *J Exp Bot* **60**, 1811–1821.
- Yeats TH, Buda GJ, Wang ZH, Chehanovsky N, Moyle LC, Jetter R, Schaffer AA, Rose JKC** (2012). The fruit cuticles of wild tomato species exhibit architectural and chemical diversity, providing a new model for studying the evolution of cuticle function. *Plant J* **69**, 655–666.
- Zinsou V, Wydra K, Ahohuendo B, Schreiber L** (2006). Leaf waxes of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) in relation to ecotone and resistance to *Xanthomonas* blight. *Euphytica* **149**, 189–198.

Research Progress in Plant Cuticles

Kaiyue Wang, Fangquan Chen, Huifang Shao, Dan Han, Zicheng Xu, Wuxing Huang*

College of Tobacco Science, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

Abstract The plant cuticle is a barrier between the plant and the environment, which is good for reducing transpiration, resisting UV-B and preventing diseases and pests. In the process of interaction between plants and environment, the cuticular membrane will build a defense system, such as changing its structure and composition and producing secondary metabolites to resist the effects of environmental stresses. Therefore, the close relation between plant cuticles and the environment has important significance for the growth of plants. The structure, composition, function of the plant cuticle and the relation between secondary metabolism, the environment and the plant cuticle are reviewed. Questions and future applications are discussed.

Key words composition, environment, plant cuticle, secondary metabolism, structure

Wang KY, Chen FQ, Shao HF, Han D, Xu ZC, Huang WX (2018). Research progress in plant cuticles. *Chin Bull Bot* **53**, 556–564.

* Author for correspondence. E-mail: 555552001@sina.com