

植物角质层内外蜡质的差异及其与抗逆性的关系

李灵之¹, 马杰¹, 向建华^{1,2}, 陈信波^{1*}

¹湖南农业大学作物基因工程湖南省重点实验室, 长沙410128; ²湖南科技大学生命科学学院, 湖南湘潭411201

摘要: 植物角质层是覆盖在植物地上部分的叶、花和非木质茎等器官表面的保护层, 包括角质和蜡质。其中蜡质根据分布位置不同又分为表皮蜡质和内部蜡质。大量研究表明, 表皮蜡质含量和结构在植物生长发育和抗逆性中发挥着重要作用。近年来有研究发现构成蜡质的成分在内外蜡质层中的分布存在差异, 角质层蜡质成分影响植物抗逆性。本文针对角质层结构和内外蜡质差异性以及角质层结构和组成与植物抗逆性之间的关系进行了综述。

关键词: 角质层; 蜡质; 抗逆性

Composition Differences of Epicuticular and Intracuticular Wax Layers and the Relationship between Cuticle and Plant Stress Tolerance

LI Ling-Zhi¹, MA Jie¹, XIANG Jian-Hua^{1,2}, CHEN Xin-Bo^{1*}

¹Crop Gene Engineering Key Laboratory of Hunan Province, Hunan Agriculture University, Changsha 410128, China; ²School of Life Sciences, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan, Hunan 411201, China

Abstract: Plant cuticle serves as a protective layer and consists of cutin and waxes, which is covered on the outmost surfaces of plant leaves, flowers and non-woody stems organs. Furthermore, an epicuticular layer and an intracuticular layer can be distinguished according to the wax location within the cutin matrix, respectively. Many reports have proved that epicuticular wax loads and intact structure play important roles in plant growth, development and in response to stresses. Recently, wax compositional differences between epi- and intracuticular wax layers and their effect on plant stress tolerance have been reported. In this paper, the recent progress made in the cuticle structure, composition differences of inner and outer wax layer as well as the relationship between the structure and composition of cuticle and plant stress tolerance were reviewed.

Key words: cuticle; wax; stress resistance

角质层覆盖在植物表层, 直接与外界环境接触, 是植物应对生物和非生物逆境的重要屏障, 如限制植物非气孔性水分散失、阻挡紫外辐射(Schreiber等2001)、防止外源病虫害侵入(Kunst和Samuels 2003)以及降低灰尘、花粉和空气中的污染物在植物表面沉积的作用等(Barthlott等1998)。角质层蜡质在植物抗逆中起到至关重要的作用, 其又分为堆积在角质层最外层有独特三维结构的表皮蜡质和填充于角质中的内部蜡质。在过去的几十年里, 有关表皮蜡质形态结构、成分和生物学功能的研究较多, 但对内部蜡质成分的研究较少, 因此对内外蜡质差异性的分析比较也较少。近些年, 随着分子生物学和基因工程技术的飞速发展, 关于角质层内部蜡质成分和生物学功能等方面的研究越来越多, 并取得了一些进展, 这都为进一步阐明内外蜡质的差异分布和蜡质成分在抗逆性方面的作用打下了良好的基础。

1 角质层形态结构及蜡质合成

1.1 角质层的形态结构

角质层是覆盖在所有植物地上部分表皮细胞外的亲脂结构, 以叶表面的角质层最为显著(Jetter等2006)。角质层结构一直是该领域研究的热点之一。自Vonmohl提出角质层的结构模型后, 类似的模型相继被提出。不同种属植物角质层结构存在较大差异, 因此还没有一种合适的模型来概括植物角质层的特点。Riedel等(2007)根据对猪笼草的瓶状叶角质层的研究, 提出角质层可以分为三层结构: (1)在扫描电子显微镜下可观测到的最外层蜡质晶体结构; (2)表皮蜡质的底部结构, 即表皮蜡

收稿 2011-05-23 修定 2011-06-28
资助 国家转基因生物新品种培育科技重大专项(2009ZX-08001026B)和湖南省科技重大专项(2009FJ1004-1)。

* 通讯作者(E-mail: xinbochen@live.cn; Tel: 0731-84635290)。

质与内部蜡质间的分隔层; (3)不易被电子显微镜观察到的内部蜡质层结构。

近年来,角质层的蜡质晶体结构获得了较多的关注和研究。蜡质分为填充于角质内的内部蜡质和位于角质层最外层并直接与外界环境接触的表皮蜡质。表皮蜡质形成自我组装的蜡质晶体堆积在角质层表层。Barthlott等(1998)研究发现,表皮蜡质的形态在不同种或同种植物在不同生长时期均有变化,而且受环境的影响,呈现多种形态,如杆状、带状、丝状等。Gordon等(1998)认为蜡质形态结构和化学成分受到多种环境因素如植物年龄、紫外线照射、气候变化以及大气污染等的影响,而呈现出不同形态。Macherius等(2011)证实生长在被苯等污染的水中的芦苇(*Phragmites australis*)表皮蜡质晶体结构发生改变。Muganu等(2011)研究发现随着葡萄果实的成长,其表皮蜡质晶体结构发生了变化。Valenti等(2011)还发现苘麻(*Abutilon theophrasti*)叶表皮蜡质组分和形态受低温、干旱和光照强度的影响。

1.2 角质层蜡质的合成

角质层蜡质是在植物表皮细胞由多种酶共同参与合成的。蜡质合成途径是一个非常复杂的过程,主要可分为蜡质前体物质超长链脂肪酸的合成和超长链脂肪酸衍生物的合成两步。近年来在蜡质合成代谢途径和相关基因克隆鉴定方面取得了一些新进展。超长链脂肪酸合成分为在质体内的 C_{16}/C_{18} 饱和脂肪酸合成和内质网中的 C_{16}/C_{18} 脂肪酸链延长两个阶段。Lü等(2009)研究发现CER8编码的超长链酰基-CoA合成酶1(long-chain acyl-CoA synthetase 1, LACS1)影响 C_{16} 单体的生成,进而导致 C_{18} 单体含量下降。Lee等(2009)证实由于KCS基因编码的 β -酮脂酰-CoA合酶(3-ketoacyl-CoA synthase, KCS)的缺失导致 C_{22} 脂肪酸链的延伸受阻,造成 C_{22} 和 C_{24} 超长链脂肪酸含量降低。超长链脂肪酸进一步被修饰可生成相应的烷烃类、醛类、酮类、伯醇和仲醇等(Samuels等2008)。Wen和Jetter(2009)通过对拟南芥*mah1*突变体的研究表明,*MAH1*编码的羟化酶(hydroxylase)参与由链烷烃到仲醇的合成,*mah1*基因的缺失导致仲醇和酮类含量大幅降低。在不同植物中蜡质合成途径稍有不同,在已阐明的几个物种中蜡质生物合

成主要通过酰基还原途径和脱羧基途径。在拟南芥中,醛、仲醇、烷、酮等约80%的蜡质成分通过脱羧基途径产生,而伯醇、蜡酯等约20%的蜡质成分有酰基还原途径产生(倪郁和郭彦军2008)。

2 角质层蜡质成分差异性及形成原因

2.1 角质层蜡质成分及其差异性

角质层蜡质的主要成分有超长链脂肪族化合物和环状化合物及甾醇类化合物等有机物质(Jetter等2006)。以前人们对蜡质的研究主要采用有机溶剂如氯仿提取角质层蜡质的方法,这种方法反映了角质层蜡质的平均水平,但很难对角质层内外蜡质含量和成分进行单独分析。近年来,又探索出了可以将表皮蜡质和内部蜡质分开提取的方法,Jetter和Schäffer(2001)先用水溶性阿拉伯树胶提取叶片表皮蜡质,随后再用氯仿将内部蜡质提取出来,这种分开提取的方法为人们研究内外蜡质的差异提供了前提条件。

有研究发现,在总蜡质中内外蜡质的含量比和组成成分可因植物品种的不同而不同。Buschhaus和Jetter(2011)通过对多种植物内外蜡质比较分析发现,内部蜡质含量占总蜡质的10%~80%,外部蜡质含量占总蜡质的20%~90%。如豌豆(*Pisum sativum*)全展叶的内部蜡质与表皮蜡质比为1:9(Gniwotta等2005),而女贞(*Ligustrum vulgare*)成熟叶的内部蜡质与表皮蜡质比为4:1(Buschhaus等2007b)。

许多研究表明,环状化合物是内部蜡质的主要成分。van Maarseveen和Jetter(2009)发现宽叶落地生根(*Kalanchoe daigremontiana*)成熟叶的三萜类化合物主要存在于内部蜡质中,软木三萜酮是唯一在表皮蜡质中发现的三萜类化合物。Buschhaus等(2007a)发现犬蔷薇(*Rosa canina*)叶片的三萜类化合物主要存在于内部蜡质中。Wen等(2006)在对红豆杉(*Taxus baccata*)针叶蜡质研究中发现,与表皮蜡质相比,内部蜡质含有较多的环状化合物,还在内部蜡质中发现微量生育酚,而在表皮蜡质中却未发现。芳香族化合物和其他环状化合物一样,主要存在于内部蜡质中。Ji和Jetter(2008)研究证实黑麦(*Secale cereale*)叶片烷基间苯二酚只存在于内部蜡质中,还发现内部蜡质富含类固醇。Buschhaus等(2007b)发现女贞(*Ligustrum*

vulgare)叶片中苯乙基酯仅存在于内部蜡质层中,另外,犬蔷薇叶片内部蜡质中苯乙基酯的含量也比其在外部蜡质中的含量高(Buschhaus等2007a)。

超长链脂肪酸及其衍生物在总蜡质组分中占有较大比例,而其在内外蜡质层中的含量和组成有很大差异。许多学者对多种植物的脂肪族化合物的研究表明,仲醇、链烷烃和脂肪酸主要在表皮蜡质层中积累,而伯醇和二醇则主要在内部蜡质层中富集。醛类和烷基酯等成分在内外蜡质中的分布不规则(Riedel等2003; Wen等2006; Ji和Jetter 2008; Gniwotta等2005)。还发现内部蜡质层中脂肪族化合物的链长普遍比表皮蜡质层中的短,因为同系物中短链比长链更有极性,所以推测内部蜡质层中脂肪族化合物中的高极性成分所占比例比表皮蜡层的高(Haas和Rentschler 1984; Wen等2006)。

2.2 内外蜡质层蜡质组分差异形成的原因

虽然报道表明植物角质层蜡质组分在内外蜡质层中的分配存在差异,但关于导致这种蜡质组分分布差异的原因研究较少。Buschhaus等(2007b)认为三萜类化合物在内外蜡质层中的差异分布可能是由于三萜类化合物的分子大小和极性等生化特性阻碍其向外部运动,也可能是它们与内部蜡质的其他成分比如角质或细胞壁纤维素发生了反应。另据报道,蜡质组分分布差异的原因有3种:(1)蛋白质或其他大分子能协助蜡质组分到达它们各自对应的位置;(2)不同蜡质组分的合成途径不同;(3)内部蜡质中的聚合物与一些蜡质组分间发生了相互作用(Buschhaus和Jetter 2011)。

3 角质层结构及蜡质成分与抗逆性的关系

干旱、病虫害等逆境严重影响作物的生长发育和产量。已有大量研究报道植物角质层在植物抗旱、抗病虫害等逆境胁迫中发挥着重要作用。明确植物角质层结构、角质层蜡质含量以及组成成分对抗逆性的影响和代谢调控机制,对通过育种和栽培手段调控角质层以提高农作物抗逆性有重要意义。

3.1 角质层结构对抗逆性的影响

近年来的一些研究进一步明确角质层结构影响植物的抗逆性。Isaacson等(2009)在番茄角质突变体中发现,与野生型相比,突变体角质层结构发

生了明显变化,角质含量严重下降,厚度变薄。还发现突变体对微生物感染更为敏感,推测角质在保护植物组织免受病菌感染中发挥着重要作用。

Park等(2010)用扫描电镜观察水稻*WDL*突变体叶表面发现蜡质晶体形状不规则,有断裂现象和凝结现象,角质层松散且分布不均,表明*WDL*基因影响了叶表面蜡质的合成和分布。*WDL*突变体叶绿素浸提率比野生型快3~4倍,其角质蒸腾速率也比野生型高2~3倍,在低湿度环境下,*WDL*突变体易枯萎死亡。这说明完整的角质层结构是植物抵抗外界逆境的必要因素。Yang等(2011)通过扫描电镜发现转CaMV35S::*BnLAS*拟南芥叶表面覆盖有较多的蜡质,表皮蜡质层厚度增加。与对照相比,过表达植株含有更多的叶绿素,失水率降低,对干旱的耐受能力更强。

3.2 角质层蜡质成分对抗逆性的影响

以往有关角质层蜡质与抗逆性的研究主要关注的是蜡质含量对抗逆性的影响。但有些蜡质突变体的研究发现,叶片蜡质厚度对角质层限制水分蒸发只有微弱的影响。Oliveira等(2003)认为角质层结构和蜡质组成才是决定植物抗逆性的关键因素。Oliveira等(2003)对巴西卡廷加群落植被和热带高草草原植被的抗旱性进行研究,发现前者的保水能力强于后者。对它们的蜡质组分分析后发现,卡廷加群落植被叶片角质层蜡质的主要成分是极性较低的三萜醇和C₂₇~C₃₃烷烃类物质,而热带高草草原植被的蜡质含有大量的极性较高的棕榈酮和熊果酸。推测植物表皮水分渗透性与蜡质成分的极性有关,低极性物质能更有效的防止水分散失。

有不少研究进一步证明角质层蜡质成分组成影响植物抗逆性。Daoust等(2010)研究发现 α -松萜和月桂烯在抗云杉食心虫白云杉(*Picea glauca*)针叶中的含量是其在敏感型中含量的3~5倍,证实单松烯类在云杉抗食心虫侵蚀中发挥着重要作用。Weng等(2010)发现拟南芥*lacs1 lacs2*双缺失突变体叶表皮C₂₉烷烃严重缺失。叶绿素浸提实验显示*lacs1 lacs2*双缺失突变体角质渗透率是野生型的4倍,其失水率也比野生型快,对干旱更为敏感。Seo等(2011)研究发现拟南芥活化*myb96-1D*突变体叶表面蜡质含量显著增加,其中以醛类和烷烃类

物质增加最为明显, 而拟南芥缺失突变体*myb96-1*蜡质总量则明显减少。另发现与对照相比, *myb96-1D*叶绿素浸提率和角质蒸腾较慢, 而*myb96-1*叶绿素浸提率和角质蒸腾较快, 表明角质层蜡质中醛类和烷烃类物质的增加提高了拟南芥的抗旱能力。Leide等(2011)研究表明, 番茄*ps*突变体果实表面失水率比对照快5~8倍, 蜡质分析发现*ps*突变体果实表皮蜡质中几乎不含烷烃类和醛类, 而三萜类化合物和固醇类衍生物有所增加。由此推测突变体果实表皮蜡质成分的变化可能是造成其失水率加快的主要原因。

Xia等(2010)研究发现, 拟南芥*gli*突变体叶表皮蜡质中几种脂肪酸、烷烃和伯醇的含量降低。这导致*gli*突变体叶角质层产生了缺陷。与野生型相比, 拟南芥*gli*突变体对炭疽病菌更为敏感。Bourdenx等(2011)研究发现奇数碳烷烃主要是C₂₇、C₂₉和C₃₁烷烃类的含量, 在转CaMV35S::*CER1*拟南芥植株中大幅增加, 而其在*CER1*突变体中的含量则大幅减少。另发现转CaMV35S::*CER1*拟南芥植株角质层通透性比野生型和突变体的低, 对干旱有更强的耐受力。由此推测蜡质中烷烃类成分在拟南芥抗旱中发挥着重要作用。Kosma等(2010)研究发现受黑森瘿蚊侵扰的抗性小麦(*Triticum aestivum*)叶鞘蜡质中C₂₂和C₂₄脂肪酸、醛类、伯醇及C₂₁~C₂₇烷烃的含量大幅增加, 与敏感型小麦相比, 其叶鞘表皮通透性较低。推测这些特定的蜡质成分是小麦抗黑森瘿蚊侵扰的重要成分。

4 结语

近些年来, 随着新的蜡质提取方法的应用, 关于角质层蜡质的研究越来越多。但植物表皮蜡质成分复杂, 而且相同蜡质成分在不同种植物内外蜡质层中的分布不同, 或不同蜡质成分在同种植物内外蜡质层的分布不同。是什么原因导致环状化合物主要集中于内蜡质层中, 而脂肪族化合物在外蜡质层中富集? 不同蜡质成分在内外蜡质层中的分布是否存在一定的梯度? 内外蜡质差异性植物生理机能的需要, 还是其生态功能的反应? 关于蜡质组分的差异分布有些学者提出的一些假说还有待进一步的研究证实。

许多研究表明角质层结构在植物抗逆中发挥着重要作用, 但对角质层蜡质成分在植物抗逆中

的作用机理及其是怎样发挥作用的研究较少。通过对已发现的蜡质突变体及一些蜡质基因过量表达植株的研究发现, 蜡质基因的突变可以导致植株对干旱、病虫害等逆境的抗性降低, 而蜡质基因的过量表达则有助于增强其抗性。因此借助于转基因技术及不断发现的蜡质突变体, 新的角质层蜡质生物合成相关基因将不断地被发现, 并将进一步阐明内外蜡质成分和蜡质结构的形成与调控途径及在植物抗逆中的功能, 进而实现利用基因工程技术改造植物角质层提高抗逆能力。

参考文献

- 倪郁, 郭彦军(2008). 植物超长链脂肪酸及角质层蜡质生物合成相关酶基因研究现状. 遗传, 30 (5): 561~567
- Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D, Ditsch F, Meusel I, Theisen I, Wilhelm H (1998). Classification and terminology of plant epicuticular waxes. Bot J Linn Soc, 126 (3): 237~260
- Bourdenx B, Bernard A, Domergue F, Pascal S, Léger A, Roby D, Pervent M, Vile D, Haslam RP, Napier JA et al (2011). Overexpression of *Arabidopsis ECERIFERUM1* promotes wax Very-Long-Chain alkane biosynthesis and influences plant response to biotic and abiotic stresses. Plant Physiol, 156 (1): 29~45
- Buschhaus C, Herz H, Jetter R (2007a). Chemical composition of the epicuticular and intracuticular wax layers on adaxial sides of *Rosa canina* leaves. Ann Bot, 100 (7): 1557~1564
- Buschhaus C, Herz H, Jetter R (2007b). Chemical composition of the epicuticular and intracuticular wax layers on the adaxial side of *Ligustrum vulgare* leaves. New Phytol, 176 (2): 311~316
- Buschhaus C, Jetter R (2011). Composition differences between epicuticular and intracuticular wax substructures: How do plants seal their epidermal surfaces? J Exp Bot, 62 (3): 841~853
- Daoust SP, Mader BJ, Bauce E, Despland E, Dussoutour A, Albert PJ (2010). Influence of epicuticular-wax composition on the feeding pattern of a phytophagous insect: implications for host resistance. Can Entomol, 142 (3): 261~270
- Gordon DC, Percy KE, Riding RT (1998). Effects of u.v.-B radiation on epicuticular wax production and chemical composition of four *Picea* species. New Phytol, 138 (3): 441~449
- Gniwotta F, Vogg G, Gartmann V, Carver TL, Riederer M, Jetter R (2005). What do microbes encounter at the plant surface? Chemical composition of pea leaf cuticular waxes. Plant Physiol, 139 (1): 519~530
- Haas K, Rentschler I (1984). Discrimination between epicuticular and intracuticular wax in blackberry leaves: ultrastructural and chemical evidence. Plant Sci Lett, 36 (2): 143~147
- Isaacson T, Kosma DK, Matas AJ, Buda GJ, He YH, Yu BW, Praviatasari 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 (2): 363~377
- Ji X, Jetter R (2008). Very long chain alkylresorcinols accumulate in

- the intracuticular wax of rye (*Secale cereale* L.) leaves near the tissue surface. *Phytochemistry*, 69 (5): 1197~1207
- Jetter R, Schäffer S (2001). Chemical composition of the *Prunus laurocerasus* leaf surface. Dynamic changes of the epicuticular wax film during leaf development. *Plant Physiol*, 126 (4): 1725~1737
- Jetter R, Kunst L, Samuels AL (2006). Composition of plant cuticular waxes. In: Riederer M, Müller C (eds). *Biology of the Plant Cuticle*. Oxford: Blackwell Publishing, 182~215
- Kosma DK, Nemacheck JA, Jenks MA, Williams CE (2010). Changes in properties of wheat leaf cuticle during interactions with Hessian fly. *Plant J*, 63 (1): 31~43
- Kunst L, Samuels AL (2003). Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax. *Prog Lipid Res*, 42 (1): 51~80
- Lee SB, Jung SJ, Go YS, Kim HU, Kim JK, Cho HJ, Park OK, Suh MC (2009). Two *Arabidopsis* 3-ketoacyl CoA synthase genes, *KCS20* and *KCS2/DAISY*, are functionally redundant in cuticular wax and root suberin biosynthesis, but differentially controlled by osmotic stress. *Plant J*, 60 (3): 462~475
- 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 (9): 871~877
- Lü SY, Song T, Kosma DK, Parsons EP, Rowland O, Jenks MA (2009). *Arabidopsis CER8* encodes LONG-CHAIN ACYL-COA SYNTHETASE 1 (*LACS1*) that has overlapping functions with *LACS2* in plant wax and cutin synthesis. *Plant J*, 59 (4): 553~564
- Macherius A, Kuschk P, Haertig C, Moeder M, Shtemenko NI, Bayona AH, Heredia Guerrero JA, Gey M (2011). Composition changes in the cuticular surface lipids of the helophytes *Phragmites australis* and *Juncus effuses* as result of pollutant exposure. *Environ Sci Pollut Res*, 18 (5): 727~733
- Muganu M, Bellincontro A, Barnaba FE, Paolucci M, Bignami C, Gambellini G, Mencarelli F (2011). Influence of bunch position in the canopy on berry epicuticular wax during ripening and on weight loss during postharvest dehydration. *Am J Enol Vitic*, 62 (1): 91~98
- Oliveira AFM, Meirelles ST, Salatino A (2003). Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss. *An Acad Bras Cienc*, 75 (4): 431~439
- Park JJ, Jin P, Yoon J, Yang JI, Jeong HJ, Ranathunge K, Schreiber L, Franke R, Lee IJ, An G (2010). Mutation in *Wilted Dwarf and Lethal 1 (WDL1)* causes abnormal cuticle formation and rapid water loss in rice. *Plant Mol Biol*, 74 (1-2): 91~103
- Riedel M, Eichner A, Jetter R (2003). Slippery surfaces of carnivorous plants: composition of epicuticular wax crystals in *Nepenthes alata* Blanco pitchers. *Planta*, 218 (1): 87~97
- Riedel M, Eichner A, Meimberg H, Jetter R (2007). Chemical composition of epicuticular wax crystals on the slippery zone in pitchers of five *Nepenthes* species and hybrids. *Planta*, 225 (6): 1517~1534
- Samuels AL, Kunst L, Jetter R (2008). Sealing plant surfaces: cuticular wax formation by epidermal cells. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 683~707
- Schreiber L, Skrabs M, Hartmann KD, Diamantopoulos P, Simanova E, Santrucek J (2001). Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks. *Planta*, 214 (2): 274~282
- 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 (3): 1138~1152
- Valenti HH, Pitty A, Owen M (2011). Environmental effects on velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) epicuticular wax deposition and herbicide absorption. *Weed Sci*, 59 (1): 14~21
- van Maarseveen C, Jetter R (2009). Composition of the epicuticular and intracuticular wax layers on *Kalanchoe daigremontiana* (Hamet et Perr. de la Bathie) leaves. *Phytochemistry*, 70 (7): 899~906
- Wen M, Buschhaus C, Jetter R (2006). Nanotubules on plant surfaces: chemical composition of epicuticular wax crystals on needles of *Taxus baccata* L. *Phytochemistry*, 67 (16): 1808~1817
- Wen M, Jetter R (2009). Composition of secondary alcohols, ketones, alkanediols, and ketols in *Arabidopsis thaliana* cuticular waxes. *J Exp Bot*, 60 (6): 1811~1821
- Weng H, Molina I, Shockey J, Browse J (2010). Organ fusion and defective cuticle function in a *lacs1 lacs2* double mutant of *Arabidopsis*. *Planta*, 231 (5): 1089~1100
- Xia Y, Yu K, Navarre D, Seebold K, Kachroo A, Kachroo P (2010). The *glabra1* mutation affects cuticle formation and plant responses to microbes. *Plant Physiol*, 154 (2): 833~846
- Yang M, Yang QY, Fu TD, Zhou YM (2011). Overexpression of the *Brassica napus BnLAS* gene in *Arabidopsis* affects plant development and increases drought tolerance. *Plant Cell Rep*, 30 (3): 373~388