

荒漠植物几种主要附属结构的抗逆功能及其协同调控的研究进展

马亚丽^{1,2,3}, 王璐², 刘艳霞², 兰海燕^{2,*}

新疆大学¹资源与环境科学学院, ²生命科学与技术学院/新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐830046; ³新疆教育学院, 乌鲁木齐830043

摘要: 荒漠植物常生长于盐、旱、强光照、高低温等胁迫生境。为应对复杂、严酷的荒漠环境, 荒漠植物的形态结构与功能产生一系列响应并形成特殊的抗逆机制。盐腺、表皮毛、角质层及表皮蜡质纹饰等是荒漠植物常见的附属结构, 在其抗逆过程中起重要作用。盐腺包括双细胞盐腺、多细胞盐腺及盐囊泡等, 是荒漠盐生植物的特殊泌盐结构, 与细胞内离子平衡以及离子通道调节机制密切相关; 表皮毛是植物地上部分表皮组织延伸产生的特殊毛状结构, 包括腺毛与非腺毛, 对寒、旱、高温、强辐射等逆境以及病虫害侵染均有防御作用; 角质层是角质聚合物和蜡质组成的连续性疏水层, 是旱生荒漠植物在表皮细胞外形成的趋同适应结构, 在控制非气孔水份损失和防止病虫害等方面起关键作用。对荒漠植物抗逆分子机制的研究显示: ABA信号途径与盐腺、表皮毛以及角质层等附属结构直接或间接相关联, 从而实现协同抗逆功能。本文基于目前对以上方面的研究进展, 从荒漠植物几种主要附属结构及其生理生化和基因调控等方面进行综述, 并对附属结构之间的相互联系进行了讨论, 以期对荒漠植物抗逆机制研究提供参考。

关键词: 荒漠植物; 附属结构; 抗逆性; 盐腺; 表皮毛; 角质层

Uptates on Stress Tolerance of Main Accessory Structures and Their Synergetic Interaction in Desert Plants

MA Ya-Li^{1,2,3}, WANG Lu², LIU Yan-Xia², LAN Hai-Yan^{2,*}

¹College of Resource and Environment, ²College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, Urumqi 830046, China; ³Xinjiang Education Institute, Urumqi 830043, China

Abstract: Desert plants usually grow in extreme environments which include salt, drought, strong illumination, high or low temperature and other stress conditions, and it results in evolution of these plant species with different strategies to adapt to such harsh conditions. The accessory structures, e.g. salt gland or salt bladder, trichome, cuticle, epidermal waxy ornamentation, etc. are universal and crucial to stress tolerance of desert plants. Salt glands mainly include bicellular gland, multicellular gland and salt bladder, which are the special salt secretory structure of desert plant, and associate with ionic equilibrium and ionic channel regulation. Trichomes include gland and non-gland trichomes, which locate at the surface of epidermal cell, and have the protective effect to low and high temperature, drought, strong illumination and diseases and insect pests attack. Cuticle is a continuous hydrophobic layer consisted of wax and cutin which covers the outer surface of aerial part of plant, it may protect plant from non-stoma water losing. Thick cuticle is usually presented as a convergent adaptation manners in desert plants. Evidence reveals that ABA (abscisic acid) signal transduction pathway associates directly or indirectly with the development and regulation of the salt gland, trichome, cuticle and other accessory structures, and suggests the synergetic interaction among them in stress tolerance. This paper reviewed a large number of references on accessory structures of desert plants in aspects of morphological characteristics, physiological and biochemical functions, and gene regulations, and discussed the association among different accessory structures, which is expected to supply evidence for understanding of stress tolerance mechanism of desert plants.

Key words: desert plant; accessory structure; stress tolerance; salt gland; trichome; cuticle

收稿 2015-08-14 修定 2015-10-08

资助 国家自然科学基金(31460043、31260037和31060027)、新疆自治区优秀青年科技人才培养项目(2013721013)、新疆自治区高校科研计划项目(XJEDU2014S084)和新疆教育学院院级项目(XJJY201325)。

* 通讯作者(E-mail: Lanhaiyan@xju.edu.cn; Tel: 0991-8583259)。

荒漠植物生活于多变的严酷环境,时常面临极度干旱、强光照、高低温等逆境胁迫。为适应生境,在长期进化过程中荒漠植物演化出各种形态特殊结构(Thomson 1975; Zhou和Zhao 2003; 马淼等2006; 沈晓艳等2014; 王勇等2014),如旱生植物的角质层、蜡质层、表皮纹饰、表皮毛(图1-A、B)等(冯纓等2011; 黄振英等1997; 马淼等2006; 齐月和潘伯荣2010; 王勇等2014; 魏健2010; 薛焱和王迎春2008; 赵翠仙和黄子琛1981),盐生植物的腺毛(图1-C)、盐囊泡(图1-D)、盐腺(图1-E、F)等(Thomson 1975; Zhou和Zhao 2003; 邓彦斌等1998; 谷颐2005; 刘志华等2006; 郑文菊等1999; 周翰儒1991),这些附属结构在植物抗逆过程中起到重要作用,已成为植物学的研究热点之一。如对植物盐腺的研究,由早期盐生植物及泌盐植物的分类需要而开始受到关注(周三等2001);继而开展了一些盐腺中的泌盐成分和功能的研究(马淼等2006);随后深入探讨了盐腺的泌盐生理及基因调控机制(韩军丽和赵可夫2001),但多集中于模式植物,而对于荒漠植物盐腺的研究多集中于形态及生态方面(Thomson 1975; 邓彦斌等1998; 谷颐2005; 郑文菊等1999)。通常同一生活型或同一科属盐生或旱生植物会具有类似附属结构,如盐生植物多具有盐腺结构,而同属藜科的滨藜属(*Atriplex*)、猪毛菜属(*Salsola*)、驼绒藜属(*Ceratoides*)、盐爪爪属(*Kalidium*)植物叶片常常具盐囊泡(韩军丽和赵可夫2001; 张科等2009)。

旱生植物茎、叶表皮演变产生加厚的角质层或密生表皮毛,这些荒漠植物的耐旱典型结构特征目前已被广泛研究(邓彦斌等1998; 冯纓等2011; 黄振英等1997; 王勇等2014; 薛焱和王迎春2008)。荒漠生态条件严酷,导致土壤干旱、大气干旱以及植物生理干旱等多种胁迫交替或同时发生,使荒漠植物的抗旱附属结构也呈现出复杂性和多变性(马淼等2006; 袁晓婷等2014)。同一科属内部植物种间存在附属结构的多样性。如旱生蓼科(*Polygonaceae*)蓼属(*Polygonum*)、菊科(*Asteraceae*)蒿属(*Artemisia*)不同种间植物表皮毛类型分化为腺毛和非腺毛两大类,而腺毛又具有头状、盾状和球状等类型;非腺毛有硬伏毛、伏毛、绵毛、星状毛及多细胞单列毛、多细胞双列毛等(蒋林和林

有润1993; 李军乔和王立祥2003; 邢怡等2000; 张勇和尹祖棠1997)。在长期的适应过程中,一种植物也会进化出多种附属结构。如耐盐旱生植物怪柳科(*Tamaricaceae*)黄花琵琶柴(*Reaumuria trigyna*),不仅具典型多细胞盐腺,而且茎叶表皮被厚角质层(薛焱和王迎春2008)。草地盐碱与干旱生境下的紫草科(*Boraginaceae*)鹤虱属(*Lappula*)蒙古鹤虱(*L. intermedia*)、菊科(*Compositae*)蒿属(*Artemisia*)碱蒿(*A. anethifolia*)、蔷薇科(*Rosaceae*)委陵菜属(*Potentilla*)朝天委陵菜(*P. supina*)、蔷薇属(*Rosa*)多季玫瑰(*R. rugosa*)、萝藦科(*Asclepiadaceae*)鹅绒藤属(*Cynanchum*)鹅绒藤(*C. chinense*)、胡颓子科(*Elaeagnaceae*)沙棘属(*Hippophae*)中国沙棘(*H. rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi)、俄罗斯沙棘(*H. rhamnoides*)、强旱生植物白花菜科刺山柑(*Capparis spinosa*)等均具有不同形态的叶表皮毛及不同程度加厚的角质层等结构特征(Ayodele和Olowokudejo 2006; Lersten和Curtis 1992; 蒋林和林有润1993; 刘静等2011; 陆静梅和李建东1994; 吕秀云等2012)。

尽管对植物附属结构已开展了广泛研究,但目前的研究还较为分散(Ayodele和Olowokudejo 2006; 李善家等2013; 陆嘉惠等2005),且多是植物分类学依据的显微及超微解剖结构观察等方面(冯纓等2011; 王宏等2008; 张文根2007),对其生理生化及基因调控机制的研究鲜见报道(张科等2009)。近年来对茄属植物(Tian等2014; 普莉等2003)及模式植物拟南芥(Chien和Sussex 1996)等的表皮附属结构的研究,尤其在离子传递途径及基因调控等方面的深入探索(Ferrier等2011),对荒漠植物的相关研究提供了良好的科学参考。基于以上分析,本文拟从荒漠植物主要附属结构的形态特征、生理生化特性、抗逆功能及相关基因的调控等方面进行综合论述,以期对荒漠植物抗逆机制研究以及农作物抗逆性改良提供参考(Shabala 2013)。

1 荒漠与非荒漠植物盐腺及其抗逆功能

1.1 盐腺的种类、形态结构及生态学功能

1.1.1 干旱荒漠盐生植物盐腺

盐腺是盐生植物在叶等气生部位的表面形成的一种特有的泌盐结构,体内过多盐分可通过盐

腺排出,从而调节绿色组织内的离子平衡,是干旱荒漠植物的重要耐盐机制(图2-B、C)。目前至少12个科的植物种属中有盐腺的报道(韩军丽和赵可夫2001;周三等2001)。大量研究显示,干旱荒漠中的藜科(*Chenopodiaceae*)、蓝雪科(*Plumbaginaceae*)、豆科(*Leguminosae*)及禾本科(*Gramineae*)盐生植物中普遍存在盐腺或盐囊泡结构(Liphschitz和Waisel 1974;蒋林和林有润1993;刘志华等2006)。

植物盐腺通常分为双细胞盐腺、多细胞盐腺或盐囊泡三类(Shabala等2014;韩军丽和赵可夫2001;周三等2001)(图1)。典型双细胞盐腺由嵌入叶表皮层中的瓶状基细胞和露于叶表的圆形顶细胞组成(图1-E)。单子叶禾本科赖草属盐生植物多具有双细胞盐腺(Liphschitz等1974; Oi等2014;刘志华等2006)。多细胞盐腺主要由柄细胞或基细胞、收集细胞及分泌细胞组成,角质层几乎覆盖

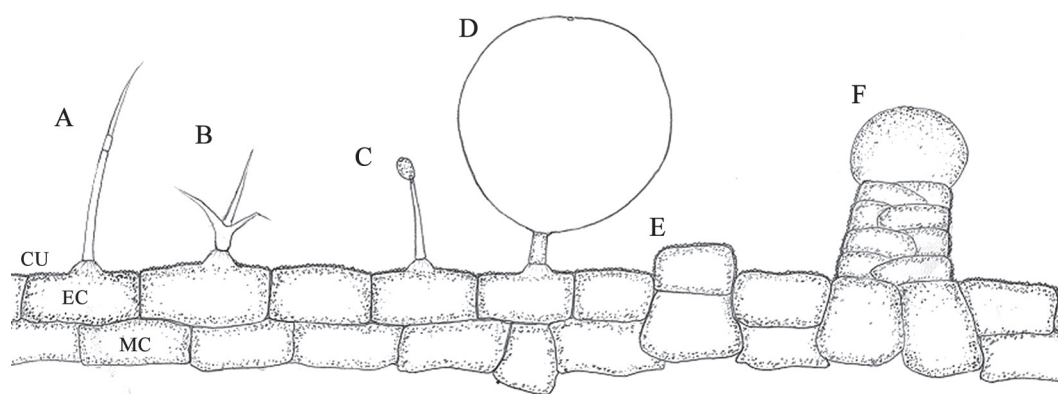


图1 荒漠植物各类表皮毛及盐腺(盐囊泡)结构示意图(手绘图)

Fig.1 Schematic diagram of various trichomes and salt glands (or salt bladder) in desert plant

A: 单列表表皮毛; B: 三列表表皮毛; C: 头状腺毛; D: 盐囊泡; E: 双细胞盐腺; F: 多细胞盐腺。CU: 角质层(cuticle); EC: 表皮层细胞(epidermal cell); MC: 叶肉细胞(mesophyll cell)。参照Faraday和Thomson (1986), Liphschitz和Waisel (1974), Oi等(2014), Tian等(2014)及张勇和尹祖棠(1997)文献绘制。

腺体的全部(除了分泌细胞与收集细胞之间的细胞壁)。分泌细胞、收集细胞及临近的叶肉细胞之间由大量胞间连丝连接,而分泌细胞在其表皮中央有小孔状分泌结构(Faraday和Thomson 1986; Feng等2014; Ma等2011; 陈玲和兰海燕2012; 赵可夫等2013; 周玲玲等2002)(图1-F)。蓝雪科植物普遍具有多细胞盐腺(Faraday和Thomson 1986)。盐囊泡通常由1~4个柄细胞和一个膨大的泡状细胞组成(图1-D)。泡状细胞内含晶体或中央大液泡,而柄细胞为内含浓厚细胞质的小型细胞。植物体内过多的盐分逐渐积累在泡状头细胞的液泡内,最终泡状细胞破裂将盐分泌出(Shabala等2014)。如碱蓬属(*Suaeda*)的盐地碱蓬(*S. salsa*)、碱蓬(*S. glauca*)、藜属(*Chenopodium*)的藜(*C. album*)、灰绿藜(*C. glaucum*)以及滨藜属(*Atriplex*)的滨藜(*A. patens*)、盐节木属(*Halocnemum*)盐节木(*H. strobilaceum*)等多种盐生植物都通过盐囊泡结构泌盐,从而调节

离子平衡,抵御荒漠逆境(Shabala等2014; Zhou和Zhao 2003; 张科等2009)。部分干旱荒漠植物盐腺类型及主要特征如表1所示。研究物种涉及藜科(九个属)(Shabala等2014; 邓彦斌等1998; 张科等2009)、豆科(谷颐2005; 韩军丽和赵可夫2001)、菊科(陈玲和兰海燕2012; 周玲玲等2002)、柽柳科(Ma等2011)、蓝雪科(Faraday和Thomson 1986; Feng等2014)、禾本科(Liphschitz和Waisel 1974; 刘志华等2006)等,多以盐囊泡为主,双细胞盐腺和多细胞盐腺相对较少(Thomson 1975; 周三等2001)。

1.1.2 盐生草甸和海滨湿地盐生植物耐盐结构特征及功能

除了荒漠干旱、半干旱地区的盐生植物,在盐生草甸、盐沼、湿地以及海岸、滩涂分布的一些盐生植物具有不同的耐盐结构特征。盐生草甸植物多以稀盐盐生植物为主,一般茎或叶肉质化,不具盐腺,通常采取细胞内离子区域化的耐盐策

表1 荒漠植物盐腺的类型与主要结构特征

Table 1 Classifications and characteristics of anatomical structure of salt glands in desert plants

科/属/种	盐腺类型	主要特征	参考文献
藜科(Chenopodiaceae)			
滨藜属(<i>Atriplex</i>)	盐囊泡	叶表皮向内分化形成细胞膜, 盐囊泡着生其上。	邓彦斌等1998; 韩军丽和赵可夫2001; 张科等2009; 郑文菊等1999
滨藜(<i>A. patens</i>)		盐囊泡泡状细胞内含晶体或中央大液泡, 柄细胞内含浓厚细胞质, 盐离子积累在绿色组织的盐囊泡中。	
鞑靼滨藜(<i>A. tatarica</i>)			
异苞滨藜(<i>A. micrantha</i>)			
中亚滨藜(<i>A. centralasiatica</i>)			
犁苞滨藜(<i>A. dimorphostegia</i>)			
盐穗木属(<i>Halostachys</i>)	盐囊泡	同化枝肉质化, 盐离子积累在其盐囊泡内。	周翰儒1991
盐穗木(<i>H. Belonggeriana</i>)			
盐爪爪属(<i>Kalidium</i>)	盐囊泡	盐离子积累在绿色组织的盐囊泡及肉质化茎的中柱中。	韩军丽和赵可夫2001; 郑文菊等1999
圆叶盐爪爪(<i>K. schrenkianum</i>)			
尖叶盐爪爪(<i>K. cuspidatum</i>)			
驼绒藜属(<i>Ceratoides</i>)	盐囊泡	等面叶上具锥形囊泡细胞的盐囊泡。	邓彦斌等1998
心叶驼绒藜(<i>C. ewersmanniana</i>)			
绒藜属(<i>Londesia</i>)	盐囊泡	盐囊泡位于不规则排列的叶表皮细胞上。	邓彦斌等1998
绒藜(<i>L. eriantha</i>)			
猪毛菜属(<i>Salsola</i>)	盐囊泡	上表皮细胞外壁向外呈拱形突起, 其盐囊泡呈乳突状, 由囊泡细胞和柄细胞组成。	邓彦斌等1998; 张科等2009
浆果猪毛菜(<i>S. foliosa</i>)			
褐翅猪毛菜(<i>S. korshinskyi</i>)	盐囊泡	具膨大的泡状囊泡细胞, 柄细胞含有叶绿体。盐囊泡外有一层很厚的角质层, 并通过它与表皮细胞相连。	张科等2009; 周三等2001
藜属(<i>Chenopodium</i>)	盐囊泡	盐囊泡由小长方形柄细胞和囊泡状的大细胞组成, 且下表皮盐囊泡多于上表皮。	陈玲和兰海燕2012; 吕秀云等2012
藜(<i>C. album</i>)			
灰绿藜(<i>C. glaucum</i>)			
梭梭属(<i>Haloxylon</i>)	盐囊泡	同化枝绿色组织具盐囊泡。	邓彦斌等1998
梭梭(<i>H. ammodendron</i>)			
豆科(Leguminosae)			
槐属(<i>Sophora</i>)	盐囊泡	盐囊泡与柄细胞的连接处的细胞壁由较粗的胞间连丝通过。囊泡细胞的径向壁角质层厚, 其外切向壁为泌盐处。	谷颐2005
苦参(<i>S. flavescens</i>)			
大豆属(<i>Glycine</i>)	盐囊泡	茎、叶表面具有盐囊泡。盐囊泡可能由表皮毛发育而成。	Zhou和Zhao 2003; 韩军丽和赵可夫2001
野生大豆(<i>G. soja</i>)			
禾本科(Gramineae)			
鼠尾粟属(<i>Sporobolus</i>)	双细胞盐腺	瓶状基细胞嵌入叶中, 圆形帽细胞显露于叶表。	Lipshchitz和Waisel 1974
盐地鼠尾粟(<i>S. virginicus</i>)			
米草属(<i>Spartina</i>)	双细胞盐腺	由较大的基细胞和位于其颈状突起上部的小的圆顶状帽细胞组成。	Lipshchitz和Waisel 1974; 周三等2001
大米草(<i>S. anglica</i>)			
獐茅属(<i>Aeluropus</i>)	双细胞盐腺	分布于叶脉, 由大的基细胞和小的圆顶状帽细胞组成, 二者通过细的“瓶颈”相连。	刘志华等2006; 周三等2001
獐茅(<i>A. sinensis</i>)			
虎尾草属(<i>Chloris</i>)	双细胞盐腺	典型双细胞腺体结构, 基细胞是盐收集细胞, 帽细胞是盐分泌细胞。	Lipshchitz和Waisel 1974; Oi等2014
盖氏虎尾草(<i>C. gayana</i>)			
菊科(Compositae)			
花花柴属(<i>Karelinia</i>)	多细胞盐腺	盐腺呈帽状结构, 顶端具孔。	陈玲和兰海燕2012; 邓彦斌等1998; 周玲玲等2002
花花柴(<i>K. caspia</i>)			
怪柳科(Tamaricaceae)			
怪柳属(<i>Tamarix</i>)	多细胞盐腺	盐腺由8个细胞组成, 其中2个收集细胞, 6个分泌细胞。分泌细胞具多细胞壁突起。	Ma等2011
无叶怪柳(<i>T. aphylla</i>)			
琵琶柴属(<i>Reaumuria</i>)	多细胞盐腺	被嵌入表皮细胞中, 属典型的多细胞盐腺, 由8个细胞组成, 基部2个属收集细胞。	薛焱和王迎春2008
黄花琵琶柴(<i>R. trigyna</i>)			
蓝雪科(Plumbaginaceae)	多细胞盐腺	盐腺共4个分泌孔, 在孔上可看见类似大米的分泌物被排出。分泌细胞的细胞壁多出现胞壁突起。	Feng等2014
补血草属(<i>Limonium</i>)			
二色补血草(<i>L. bicolor</i>)			

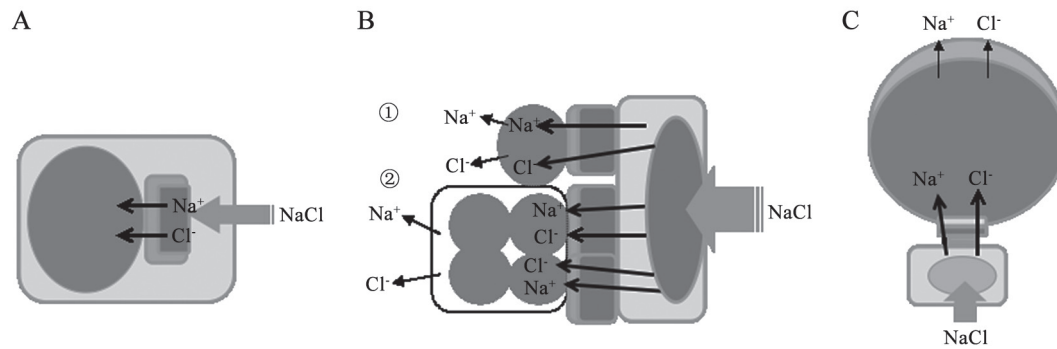


图2 荒漠植物适应盐生环境进化的三种不同策略

Fig. 2 Three different strategies to cope with saline environments evolved in desert plants

A: 真盐生植物(euhalophytes); B: 具盐腺盐生植物(halophytes with salt gland), 其中①: 双细胞盐腺(bicellular gland); ②: 多细胞盐腺(multicellular gland); C: 具盐囊泡盐生植物(halophytes with salt bladder)。参照Thomson (1975), Shabala (2014), Horn和Chapman (2014)及Hedrich (2012)文献绘制。

略(图2-A), 例如藜科碱蓬属(*Suaeda*)角果碱蓬(*S. corniculata*)、盐地碱蓬(*S. salsa*)、盐角草属(*Salicornia*)盐角草(*S. europaea*)等(张科等2009)。

海滨湿地的盐生植物的茎、叶表皮中也具有盐腺或类盐腺结构, 如海岸广布植物红树科(*Rhizophoraceae*)、马鞭草科(*Verbena*)、海桑科(*Sonneratia*)植物, 但与干旱荒漠植物盐腺有显著不同(韩军丽和赵可夫2001; 林鹏2001; 周三等2001)。形态结构上, 内陆沿海盐渍土壤生活的植物盐腺一般由收集细胞、基细胞、分泌细胞、收集室和盐腺盖组成, 类似于多细胞盐腺但形态变异大(黄桂玲和黄庆昌1990; 李元跃和林鹏2006; 王厚麟和缪绅裕2000; 吴钿等2012; 叶子葳等2010), 且盐腺分泌细胞数目明显更多。例如报春花科海乳草(*Glaux maritima*)的盐腺具有1个基部含大液泡的收集细胞, 1个大而扁的柄细胞以及4~8个分泌细胞(韩军丽和赵可夫2001); 马鞭草科海榄雌(*Avicennia marina*)的盐腺由2~4个收集细胞, 1个盘状柄细胞, 8或12个分泌细胞组成(王厚麟和缪绅裕2000); 金牛科桐华树(蜡烛果) (*Aegiceras corniculatum*)由1个收集细胞和20~40个分泌细胞组成(王厚麟和缪绅裕2000; 吴钿等2012)。推测这类多分泌细胞的植物盐腺可能与海水盐渍化程度高相关(黄桂玲和黄庆昌1990; 叶子葳等2010)。在土壤盐碱, 生理干旱胁迫与水分与盐渍长时间浸泡的缺氧与腐蚀下, 盐生草甸和海滨湿地植物主要具有茎、叶肉质化, 或具多细胞盐腺的耐盐结构, 这对于这类植物适应海岸和滩涂的特殊生长环境至关重要(林鹏2001)。

1.2 盐腺的生理生化特性及调节功能

盐腺作为植物表皮的特殊结构, 可分泌矿物质、离子等多种成分(Thomson 1975; 普莉等2003)。研究显示, 盐腺分泌物主要是氯化钠(NaCl)或钠、钾和氯离子(Hedrich 2012), 或钙、镁、磷, 因为在叶细胞的液泡中发现有球形的钙结晶聚合物(Marcum等1998)。盐腺分泌成分可能与植物根环境及土壤成分有关(Feng 等2014), 主要离子在体内的运输及排出因物种长期环境适应进化选择而迥然不同(图2)。真盐生植物也称稀盐盐生植物, 将大部分吸收的离子积累且区隔化在茎、叶等绿色组织的液泡内, 以减少盐对其细胞代谢活动的毒害(赵可夫等2013) (图2-A)。这类植物包括藜科盐穗木(*Halostachys caspica*)、盐节木(*Halocnerrum str.*)、苏打猪毛菜(*Salsola soda*)、盐生假木贼(*Anabasis salsa*)和盐地碱蓬(*Suaeda salsa*), 还有蒺藜科(*Zygophyllaceae*)小果白刺(*Nitraria sibirica*)、长果驼蹄瓣(*Zygophyllum obliquum*)等(齐月和潘伯荣2010; 冯纛等2011; 赵可夫等2013; 周玲玲等2002)。泌盐盐生植物NaCl积累于绿色组织的双细胞或多细胞盐腺内(图2-B中①、②), 或表皮囊泡细胞的特殊外部囊泡中(图2-C)。这类植物包括: 禾本科弯穗草(*Dinebra aegyptiaca*)、野牛草(*Buchloe dactyloides*)、格兰马草属植物*Bouteloua barbata*、*Bouteloua eripoda*、格兰马草(*Bouteloua gracilis*)、獐毛属植物*Aeluropus repens*、隐花草属植物*Crypsis minuartioides*、隐花草(*Crypsis aculeate*)、白花丹科(*Plumbaginaceae*)补血草属(*Limonium*)烟台补血

草[*L. franchetii* (Debx.) Kuntze]和蓝雪花属(*Ceratostigma*)蓝雪花(*C. plumbaginoides* Bunge)以及柽柳科(Tamaricaceae)多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)、短穗柽柳(*Tamarix laxa*)等(Lipshchitz和 Waisel 1974; Thomson 1975; 赵可夫等2013)。

盐腺的主要功能是通过分泌离子,可直接控制植物体内细胞质中的离子水平(Hedrich 2012)。双细胞盐腺(图2-B中①)可能存在非原质体途径和共质体途径两种离子转运通道(韩军丽和赵可夫2001)。软木脂和蜡质的缺失会促使非原质体途径的离子转运;共质体途径中的腺体基细胞和毗邻细胞之间存在大量胞间连丝(Feng等2014),通过胞间连丝,植物中过多的离子从腺体基细胞转运至顶细胞,再经小液囊泡转运、释放进入表皮细胞,最终因表皮膜破裂而释放出叶片。通过非原质体途径的氯定位和共质体途径的铀定位,发现二者有一定关联,暗示两种离子转运通道可能会并存或相互转换(Hedrich 2012)。通过超微化学定位方法研究发现 C_4 多年生盐生草本植物鼠尾粟的离子转运是从叶脉到腺体的基细胞,其中可能存在两种离子转运途径(Shabala等2014)。

细胞内离子平衡以及离子通道调节机制与盐腺分泌成分密切相关(普莉等2003),各种离子水平一致时盐腺具有优先分泌 Na^+ 的特性(Ma等2011)。植物盐腺泌盐受环境因素影响,并对逆境胁迫产生响应。盐腺的密度和耐盐性成正相关,且泌盐能力随着体内 K^+ 含量的增加而显著提高(Marcum等1998; Lane和Martin 2012)。

1.3 荒漠植物盐腺泌盐的分子生物学调控机制

荒漠植物因其生存环境差异而进化出不同的耐盐机制。在同一科内,盐生与非盐生植物耐盐方式显著不同。如藜科滨藜(*Atriplex patens*)和藜麦(*Chenopodium quinoa*)的茎、叶表面具盐囊泡,但藜科的菠菜(*Spinacia oleracea*)和甜菜(*Beta vulgaris*)则不具盐腺结构(Shabala等2012)。通过同科内具盐腺与不具盐腺的近缘植物的盐诱导相关基因的表达分析,可推测盐囊泡或盐腺的形成及功能与相关基因调控的关系(Shabala等2014)。研究表明,基于 Na^+/H^+ 液泡膜转运体(tonoplast-based Na^+/H^+ exchangers, NHX)、 Na^+/H^+ 质膜转运体(salt overly sensitive, Na^+/H^+ plasma membrane exchanger,

SOS)、类 Na^+ 通道控制转运载体(high affinity transporter operating as Na^+ channel, HKT1)、 Cl^- 渗透性阴离子通道(Cl^- permeable anion channel, SLAH)和 Cl^-/H^+ 协同载体(Cl^-/H^+ co-transporter, NRT)等均为盐腺相关的调控基因(Almeid等2013; Hedrich 2012; Kronzucker和Britto 2011; Roelfsema等2012; Shabala等2014)。高盐环境下,液泡通过调控胞内钾离子浓度,影响盐腺泌盐种类与含量,从而达到植物体内稳态离子平衡(普莉等2003)。*NHX*家族阳离子/质子转运蛋白有助于调节液泡内活性 K^+ 的吸收,以便于液泡与细胞质之间 K^+ 的不同浓度区隔(Kronzucker和Britto 2011; Roelfsema等2012)。盐囊泡中离子传递及相关基因调控在干旱荒漠植物中具有广泛性与代表性。基于已有研究,我们绘制了盐囊泡中 Na^+ 和 Cl^- 转运及相关基因调控的示意图(图3)。

2 荒漠植物表皮毛的特征及其抗逆功能

表皮毛(trichome)是植物地上部分表皮组织延伸出的一种特殊毛状附属物(Tian等2014)。浓密的表皮毛能够增加植物表皮层的厚度,为表皮层和环境之间构筑一道天然物理屏障,从而减少植物体内水分的流失和热量的过多积累,降低冻害、紫外线和机械损伤,还能在一定程度上减轻有害生物的危害(Yang和Ye 2013)。有腺体的表皮毛还可分泌生物碱、芳香油和树脂等化学物质来御防生物和非生物胁迫,并进行信号传递(Baran等2010)。腺毛状体包含多样化的酰基糖类、脂肪酸、生物碱、萜类化合物。茄科植物的腺毛大多分泌以萜类和酰基蔗糖为主要类型的代谢物(McDowell等2011)。蓼科(Polygonaceae)尼泊尔蓼(*Polygonum nepalense*)叶表皮具嵌入叶肉的穴状腺体结构,可分泌挥发油(张文根2007)。表皮毛对植物的生理过程有明显的影 响,尤其在植物光合作用和蒸腾作用方面,从而影响植物形态建成(Tian等2014; Yang和Ye 2013)。

2.1 表皮毛的形态结构

植物表皮毛一般分为腺毛和非腺毛两种。腺毛主要分布在花萼上,非腺毛主要分布在茎、叶上(Tian等2014)。表皮毛形态具多样性。非腺毛有单列毛(图1-A)、二列状毛、三列状毛(图1-B)、多列状毛等形态(蒋林和林有润1993; 邢怡等2000; 陈

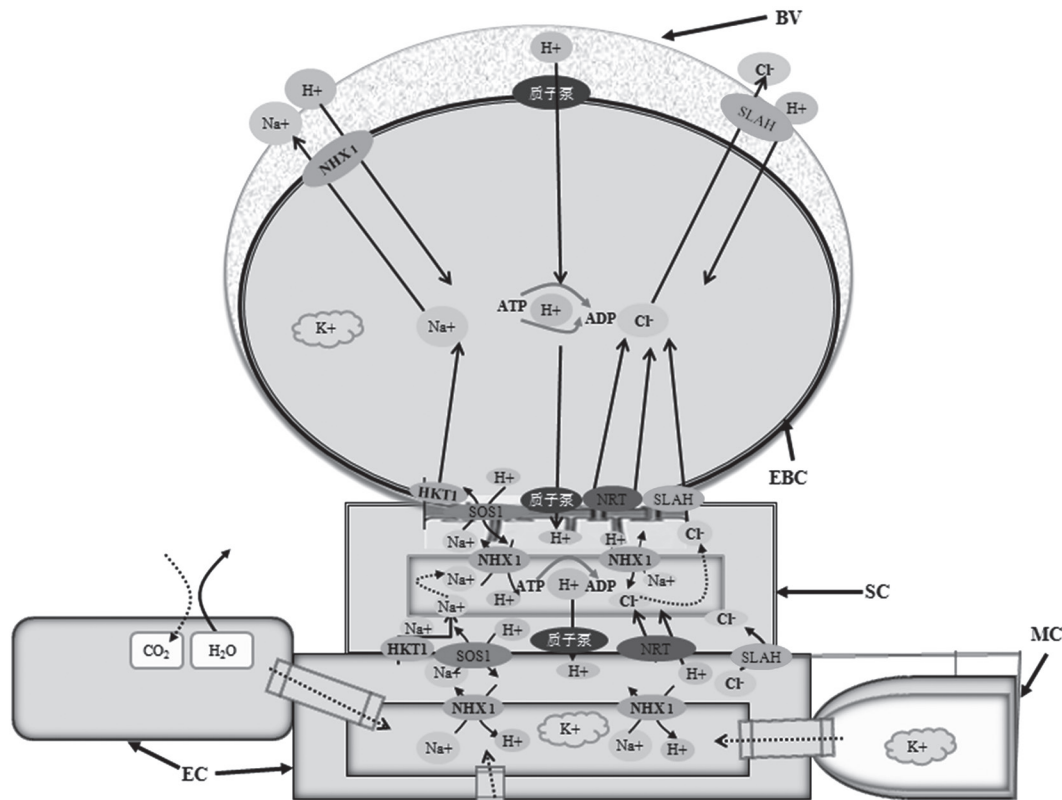


图3 盐囊泡中离子传递及基因调控

Fig.3 Ion transport and gene regulation in salt bladder cells and the common epidermal cells

EBC: 表皮盐囊泡(epidermal salt bladder); SC: 柄细胞(stalk cell); EC: 表皮细胞(epidermal cell); MC: 叶肉细胞(mesophyll cell); BV: 盐囊泡泡状细胞(bladder vacuole). NHX: 基于 Na^+/H^+ 液泡膜转运体(tonoplast-based Na^+/H^+ exchangers); SOS: Na^+/H^+ 质膜转运体(Na^+/H^+ plasma membrane exchanger); HKT1: 类 Na^+ 通道控制转运载体(high affinity transporter operating as Na^+ channel); SLAH: Cl^- 渗透性阴离子通道(Cl^- permeable anion channel); NRT: Cl^-/H^+ 协同载体(Cl^-/H^+ co-transporter); 实线表示离子传递通道, 虚线表示可能存在的离子传递。参考 Hedrich (2012), Kronzucker和Britto (2011)及Shabala等(2014)文献绘制。

玲和兰海燕2012); 腺毛常有盾状、头状(图1-C)和柄状等形态(McDowell等2011)。一种植株可以同时具有多种表皮毛, 其类型和大小由行成表皮毛的器官或表面特征(如近轴和远轴、叶片和茎)决定。荒漠早生植物的叶片上常被浓密的表皮毛, 且形态各异(王勇等2014; 赵翠仙和黄子琛1981; 邢怡等2000)。这对干旱、半干旱地区植物适应恶劣环境起着重要作用。部分荒漠植物表皮毛类型及主要特征如表2所示。有的植物叶片上下表皮同时具有腺毛和非腺毛, 如旱生植物菊科(Asteraceae)蒿属(*Artemisia*)的藏东蒿(*A. vexans*)、豆科(Leguminosae)甘草属(*Glycyrrhiza*)的乌拉尔甘草(*G. uralensis*)等均具非腺毛和腺毛(或鳞片毛) (蒋林和林有润1993; 陆嘉惠等2005)。有的植物叶片表皮上具有同一类型不同形态的表皮毛。蓼科(Polygona-

ceae)不同种之间叶片表皮毛具较高多样性, 大多数具有盾状腺毛, 头部的分泌细胞数目为2~8个。而头状腺毛仅限于蓼属少数几种植物(李军乔和王立祥2003; 张勇和尹祖棠1997; 张文根2007)。茄属(*Solanum*)不同种表皮毛及禾本科鼠尾草(*Salvia japonica*)同种的表皮毛多样性和数量均很高(Baran等2010; McDowell等2011)。表皮毛可作为植物的有效分类指标, 如蓼科的盾状腺毛、蒿属的腺毛或非腺毛和唇形科(Lamiaceae)薄荷(*Mentha haplocalyx* Briq.)花茎上的头状腺毛特征可用于区分种间植物(Grujić等2014; Lersten和Curtis 1992; 张文根2007)。

2.2 表皮毛的抗逆功能

2.2.1 抗病虫害

生态因素如干旱、高热、土壤盐碱等对种间和种内表皮毛的组成、分布以及多样性有影响,

表2 荒漠植物表皮毛的类型与主要特征

Table 2 Classifications and characteristics of trichomes in desert plants

科/属/种	表皮毛类型	主要特征	参考文献
藜科(Chenopodiaceae)			
驼绒藜属(<i>Ceratoides</i>)	非腺毛	具星状毛	邓彦斌等1998
驼绒藜(<i>C. latens</i>)			
猪毛菜属(<i>Salsola</i>)	非腺毛	单细胞表皮毛	邓彦斌等1998; 张科等2009
浆果猪毛菜(<i>S. foliosa</i>)			
豆科(Leguminosae)			
甘草属(<i>Glycyrrhiza</i>)			
大叶甘草(<i>G. macrophylla</i>)	非腺毛	叶表皮部分细胞形成单细胞表皮毛, 且毛上附有盐颗粒	陆嘉惠等2005
粗毛甘草(<i>G. aspera</i>)			
黄甘草(<i>G. eurycarpa</i>)			
乌拉尔甘草(<i>G. uralensis</i>)	非腺毛、腺毛	均具非腺毛和腺毛(或鳞片毛)	陆嘉惠等2005
光果甘草(<i>G. glabra</i>)			
刺果甘草(<i>G. pallidiflora</i>)			
胀果甘草(<i>G. inflata</i>)			
菊科(Asteraceae)			
蒿属(<i>Artemisia</i>)			
藏东蒿(<i>A. vexans</i>)	非腺毛、腺毛	植物叶片上下表皮同时具有无规则型的多细胞单列和双列毛、腺毛。有片状或线形细胞分泌物	蒋林和林有润1993; 邢怡等2000; 王勇等2014
甘青蒿(<i>A. tangutica</i>)			
二郎山蒿(<i>A. erlangshanensis</i>)			
多花蒿(<i>A. myriantha</i>)			
蔷薇科(Rosaceae)			
委陵菜属(<i>Potentilla</i>)			
绢毛委陵菜(<i>P. sericea</i>)	非腺毛、腺毛	叶表皮具针状毛且掺杂腺毛	张勇和尹祖棠1997; 李军乔和王立祥2003
鹅绒委陵菜(<i>P. anserina</i>)	非腺毛	叶表皮具针状毛及带状毛	
匍枝委陵菜(<i>P. flagellaris</i>)	非腺毛	叶表皮具针状毛及带状毛	
掌叶多裂委陵菜 (<i>P. multifida</i> L. var. <i>ornithopoda</i> Wolf)	非腺毛	叶表皮具针状毛及带状毛	
唇形科(Labiatae)			
薄荷属(<i>Mentha</i>)	腺毛	花茎上具头状腺毛	Grujić等2014
薄荷(<i>Mentha haplocalyx</i> Briq.)			
蓼科(Polygonaceae)			
虎杖属(<i>Reynoutria</i>)	腺毛	盾状腺毛头部有2个分泌细胞	Lersten和Curtis 1992; Ayodele和Olowokudejo 2006; 张文根2007
虎杖(<i>R. japonica</i>)			
金钱草属(<i>Antenoron</i>)			
金线草(<i>A. filiforme</i>)			
蓼属(<i>Polygonum</i>)	腺毛	盾状腺毛头部有4个分泌细胞	
水蓼(<i>P. hydropiper</i>)			
蚕茧草(<i>P. japonicum</i>)			
红蓼(<i>P. orientale</i>)			
丛枝蓼(<i>P. posumbu</i>)			
长箭叶蓼(<i>P. hastatosagittatum</i>)	腺毛	盾状腺毛头部有8个分泌细胞	
酸模属(<i>Rumex</i>)			
长刺酸模(<i>R. trisetifer</i>)			
蓼属(<i>Polygonum</i>)	腺毛	头状腺毛	
香蓼(<i>P. viscosum</i>)			
头花蓼(<i>P. capitatum</i>)			
蓼子草(<i>P. criopolitanum</i>)			
刺蓼(<i>P. senticosum</i>)			

同时导致植物种内表皮毛变异(Wagner 1991)。生物因素如食草动物及昆虫也可对表皮毛的形成、发育产生显著影响。许多植物对虫害的响应是增加新叶表皮毛的密度和数量(Tian等2014; Tooker和Peiffer 2010)。病虫害的防御通常由水杨酸和茉莉酸为主要功能的信号传导通路来调节(Gianoli和Hannunen 2000)。虫害和机械损伤促使茉莉酸增加; 茉莉酸或茉莉酸与赤霉素协同作用可显著增加表皮毛密度(Li等2014)。

2.2.2 非生物胁迫响应

寒、旱、盐碱、高温、强辐射等非生物胁迫对植物表皮毛的形态、分布以及功能等方面均产生影响(钱亦兵等2004; Qi等2014; Kobayashi等2010; Pattanaik等2014; Kjær等2012)。Karray-Bouraoui等(2009)研究发现, 盐胁迫导致表皮毛的大小与分布显著改变。麻迪菊(*Madia sativa*)在机械损伤、旱胁迫后或生长在水分亏缺的条件下, 其表皮毛密度会增加(Gonzales等2008)。多毛番茄(*Lycopersicon hisutum* Humb and Bonpi)表皮毛密度受光周期与温度影响。长日照下, 其表皮毛密度增加; 温度在20~25℃范围内, 表皮毛密度增大, 而低温则降低表皮毛密度(Tian等2014)。我们对藜科猪毛菜属(*Salsola*)费尔干猪毛菜(*S. ferganica* Drob.)不同环境胁迫下的研究显示: 其叶片, 上表皮多着生短毛, 下表皮着生长毛, 随着干旱胁迫的加剧, 叶片上下表皮的两种表皮毛密度与长度均显著增加, 且下表皮明显大于上表皮。在盐胁迫下, 仅高浓度(500 mmol·L⁻¹ NaCl)可促进两种表皮毛长度的增加, 但盐胁迫对于其表皮毛密度没有显著影响。另外, 高强度光照对其表皮毛的密度也有显著增加(以上为本小组未发表实验结果)。由此显示, 水分、温度、光照等环境因素对表皮毛生物学特性均产生一定影响。

2.3 表皮毛的抗逆生理生化机制

表皮毛着生于叶片表皮细胞, 其逆境胁迫下的生理生化调节主要通过叶片结构变化及叶内细胞器来实现(Tooker和Peiffer 2010)。胁迫相关激素: 赤霉素(gibberellin, GA)、乙烯利(ethe-rel, ETH)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)等在植物表皮毛抗逆研究中受到较多关注, 大量研究阐述了上述几种激素对表皮毛发育及密度的影响(Le等2014; Kobayashi等2010; Qi等2014; Schaller等2014; Song

等2014)。在茉莉酸处理下, 番茄腺毛密度增大9倍(Gianoli和Hannunen 2000); 拟南芥在赤霉素、乙烯利、茉莉酸处理下, 表皮毛密度增大4倍(Maes等2008); 而在水杨酸处理下, 拟南芥表皮毛密度降低(Traw和Bergelson 2003)。目前对腺毛在植物抗逆中的相关生理也有一些研究。荒漠植物表皮腺毛的分泌过程复杂, 常伴随跨膜离子传递, 芳香酯类或挥发性油脂类合成与释放, 以及激素调控信号传导等生理生化反应(Le等2014; McDowell等2011; Qi等2014; Song等2014)。如蒿属植物青蒿(*Artemisia carvifolia*)的腺毛可分泌青蒿素, 赤霉素、茉莉酸等激素对其腺毛分泌作用有影响(Li等2014)。然而对于腺毛分泌物如何在植物组织内合成, 如何获得能量泌出, 如何调控等诸多问题仍不清楚。目前对于非腺毛在逆境下的生理机制鲜见报道(Wagner 1991; Dai等2010)。

2.4 与表皮毛相关的分子生物学调控机制

表皮毛的分化与植物器官发生、叶片发育、激素水平等密切相关, 其细胞的分化潜能受到高度协同调控(Yang和Ye 2013)。模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, 表皮细胞分化成表皮毛的过程已成为细胞分化、细胞周期调控、细胞极性、细胞扩展等研究的模式系统(Pattanaik等2014; Ryu等2013)。通过拟南芥表皮毛的分子遗传学研究发现了多个直接控制表皮毛发育的转录因子基因, 其中包括WRKY类转录因子、MYB类转录因子、bHLH类转录因子、含HD-ZIP的转录因子、含WD40重复序列的转录因子等(Pattanaik等2014)。GL1 (MYB类转录因子)与TTG1 (bHLH类转录因子)分别与GL3 (WD40重复序列的转录因子)形成GL1-GL3-TTG1转录复合体共同调控表皮毛的发育(Le等2014; Qi等2014)。赤霉素(GA)和茉莉酸(JA)可诱导DELLAS和JAZs与WD-repeat/Bhlh/MYB复合体协同作用, 诱导表皮毛发生(图5中②) (Qi等2014; Xu等2014)。目前, 表皮毛研究多集中于模式植物, 对荒漠植物表皮毛分子生物学研究鲜有报道(Pattanaik等2014)。

3 荒漠植物角质层及表皮蜡质的生物学特征及其抗逆作用

3.1 角质层的形态结构特征

角质层是覆盖于陆地植物表皮细胞外的最主

要的连续性疏水层,是由上表皮蜡质层和镶嵌着内部蜡质的角质聚合物基质组成的复杂的三维细胞亲脂结构(Domínguez等2011)。植物表皮蜡质是烷烃、伯醇、酯、脂肪酸和醛脂类聚合物(Ljerka和Lacey 2009)。角质为核心聚合物结构,由 ω -和中链羟基以及环氧基树脂C16和C18脂肪酸、丙三醇组成(Ljerka和Lacey 2009)。角质层脂质的生物合成一般认为是单独发生在与空气接触的外表皮细胞内。一旦合成,蜡质和角质前体必须泌出细胞质,穿过亲水性的非原质体间隔,最终聚集成角质层(Denic和Weissman 2007; Koch和Ensikat 2008)。大部分果实表皮角质主要组分是中链羟基脂肪酸,包括9(10),16-二羟基十六烷酸和9,10,18-三羟基十八烷酸(Domínguez等2011)。如番茄叶片、果实表皮角质组分9(10),16-二羟基十六烷酸含量最高,苹果表皮角质主要组分C18单体含量比较多(Fernández等2011)。

荒漠植物尤其是早生、超早生的草本或小灌木,其茎、叶或同化枝可塑性适应逆境,表皮一般均具有较厚角质层(黄振英等1997; 赵翠仙和黄子琛1981)。如早生植物白垩假木贼(*Anabasis cretacea*)、展枝假木贼(*Anabasis truncata*)和无叶假木贼(*Anabasis aphylla*),蓼科(Polygonaceae)沙拐枣属(*Calligonum*)植物及蒺藜科(Zygophyllaceae)霸王(*Zygophyllum xanthoxylon*)、骆驼蓬(*Peganum harmala*)等叶表皮具明显的厚角质层(冯纓等2011; 齐月和潘伯荣2010)。同一科属不同植物种间因生境不同角质层差异较大。在长期进化过程中,生境干旱程度增加,植物会适应性增加角质层厚度来抵御干旱。如鸢尾科(Iridaceae)鸢尾属(*Iris*)早生种类如马蔺[*Iris lactea* Pall. var. *chinensis* (Fisch.) Koidz.]、野鸢尾(*Iris dichotoma* Pall.)、喜盐鸢尾(*Iris halophila* Pall.)与庭院栽培种德国鸢尾(*Iris germanica*)和香根鸢尾(*Iris pallida* Lam.)相比,前者角质层较厚(王宏等2008)。显然,厚的角质层已成为荒漠植物的典型早生结构特征。这种趋同适应结构在控制非气孔水分损失和防止病虫害等逆境适应机制方面起关键作用(马淼等2006; 黄振英等1997)。另外,角质层还可遮蔽植物幼芽,保护其免受生物与非生物胁迫(赵翠仙和黄子琛1981; 冯纓等2011)。

3.2 角质层的抗逆生理生化特性

环境因素例如水分、温度、盐分等可能决定植物角质层生物物理性能,并对随后的生物力学性能至关重要(Koch和Ensikat 2008)。角质层厚度受环境条件影响,与抗旱、抗寒能力的大小有关(Kunst和Samuels 2003)。越厚就越能有效地减少植物体内水分的散失,反之越弱;增厚的角质膜对增强植物的御寒性有一定的作用(Ljerka和Lacey 2009)。角质层中的多糖对其水分吸附起主要作用,蜡质去除后并未改变角质层吸附水分的能力,但去除多糖后蜡质的吸水能力显著降低(Fernández等2011)。中国北方蒿属植物的角质层厚度与其生境的水分与温度条件有关,表现出较强的早生性与低温适应性(蒋林和林有润1993; 王勇等2014; 邢怡等2000)。在干旱胁迫下,蔷薇科楸子(*Malus prunifolia*)和新疆野苹果(*Malus sieversii*)上下角质层厚度逐渐增加(李渐鹏2014; 王顺才等2014)。盐胁迫下,中华结缕草(*Zoysia sinica* Hance)角质层的厚度增加(鲁松2006)。温度与相对湿度升高,番茄(*Solanum lycopersicum*)果实的角质层强度、刚度下降;角质层在果实发育过程中多糖下降,黄酮类积累增多(Bauer等2004)。植物层果实及叶片的角质层在环境因素作用下,发生显著改变,但仅在有限的几个植物种中进行研究,亟待扩展研究(曾琼等2013)。

3.3 角质层的分子生物学研究

通过拟南芥突变体的研究,已发现了一些与角质合成相关的基因。尽管对角质层合成的原理依然不甚清楚,能够确定的是角质层脂质分泌需要一组脱落酸(abscisic acid, ABA)转运蛋白: *ABCG11/WBC11*和*CER5/ABCG12/WBC12* (Bird 2008)。*ABCG11*、*ABCG12*形成异质二聚体参与蜡质分泌,其基因突变会导致表皮层蜡质减少,而*ABCG11*与其自身或未知*ABCG*半转运体形成另一种二聚体,参与角质层前体形成(图5中③) (Mansour 2014; Pighin等2004)。ECERIFERUM6 (*CER6*)是角质蜡质生物合成中脂肪酸链延长的最重要的缩合酶,可能参与长链脂肪酸合成(Kunst和Samuels 2003)。*FIDDLEHEAD (FDH)*和*HIGH CARBON DIOXIDE (HIC)*可编码*CER6 (Eceriferum 6)*家族中的冷凝酶,从而改变角质层的生物合成(Fernández等2011; Koch

和Ensikat 2008)。突变体*cer10*、*cer12*、*cer14*、*cer19*可增加叶角质透性(Kunst和Samuels 2003)。*Lacerata (LCR)*和*Aberrant induction of type III (ATTI)*参与角质层形成。*ATTI*是拟南芥中第一个可改变植物角质层膜超微结构以及角质单体成分的基因,其角质层厚度为野生型2倍,且渗透性显著降低(Domíngueza等2011; Xiao等2004)。*ATTI/CYP86A*可大幅度减少角质层中蜡质成分(比野生型减少31%~78%)(Xiao等2004)。*Adhesion of calyx edges/hotthead (ACE/HTH)*可减少角质层聚酯中的双羧酸数量,并破坏角质层膜(Christiane 2006)。*WAX INDUCER (WIN)/SHINE*家族基因编码的转录激活因子在蜡质生物合成中起作用(Aharoni等2004; Broun等2004)。*BODYGUARD (BGD)*在角质层重构与体内平衡中具有合成酶和水解酶双重活性(Kurdyukov等2006)。可见,一系列基因对角质层的生物合成、单体成分或膜结构形成等方面起作用,但目前的研究多集中在模式植物中,关于角质层结构与功能的相互关系以及分子生物学调控研究较少(Domíngueza等2011; Kunst和Samuels 2003)。

4 荒漠植物盐腺、表皮毛与角质层之间的联系与相互作用

荒漠植物的盐腺、表皮毛与角质层之间的相

互关联,不仅表现在形态结构方面(Lolle和Pruitt 1999),也反映在生理生化以及功能基因的调控方面。植物盐腺与表皮毛常常相伴而生,如花柴柴具多细胞盐腺,并同时具有星状表皮毛(陈玲和兰海燕2012; 邓彦斌等1998)。而盐腺与角质层在形态功能上也相辅相成(Oi等2014)。荒漠植物叶表皮除盐腺帽细胞的表皮部分外全部覆盖蜡质,植物可通过帽细胞薄的无蜡质表皮持续分泌盐液,有些植物表皮毛也可分泌盐,从而调节细胞内离子平衡(Zhou和Zhao 2003; Wagner 1991)。植物组织发生学研究表明:盐生植物可能存在三种发育模型(图4):其一由表皮细胞演变为表皮毛细胞(图4中①),其二表皮毛细胞可能继续分化成盐腺(盐囊泡)(图4中②),还可由表皮细胞直接演化为盐腺(盐囊泡)(图4中③)(Guerriero等2014; Sugimoto和Roberts 2003)。其大致过程为:发育为表皮毛(图4-A中深灰色标注)的表皮细胞(EC)首先伸长,然后被分成2个细胞:初级细胞(I)和超级细胞(S)(图4-B)。S细胞继而会向外延伸,形成初始表皮毛(图4-C, TI)。此细胞如果进行下一轮分割,就形成帽细胞(AC)和基细胞(BC)(图4-D)。如果BC再延伸,则形成柄细胞(图4-E, SC),而AC细胞进一步增大(可能因核染色体复制,而未发生细胞质减数分裂

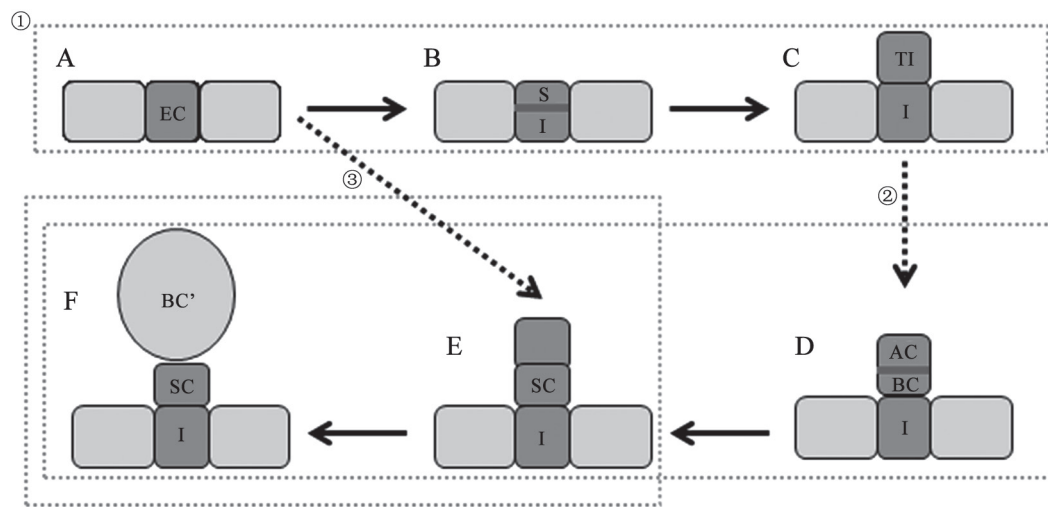


图4 表皮毛与盐囊泡间的组织发生学关系

Fig.4 Histogenesis process of trichomes converting to salt bladders

EC: 表皮细胞(epidermal cell); I: 初级细胞(inferior cell); S: 高级细胞(superior cell); TI: 初始表皮毛(trichome initial); AC: 帽细胞(apical cell); BC: 基细胞(basal cell); SC: 柄细胞(stalk cell); BC': 囊泡(bladder cell)。实线表示细胞演变过程,虚线表示可能存在的细胞分化。盐生植物可能存在的三种发育模型: ①表皮细胞演变为表皮毛细胞; ②表皮毛细胞可能继续分化成盐腺(盐囊泡); ③表皮细胞直接演化为盐腺(盐囊泡)。参考Guerriero等(2014); Horn和Chapman (2014); Sugimoto和Roberts (2003); Wagner (1991)文献制图。

导致), 从而形成具有一个巨大中央液泡的球形囊泡(图4-F, BC') (Guerrero等2014; Horn和Chapman 2014; Sugimoto和Roberts 2003)。

对植物附属结构的分子生物学研究显示, ABA信号传导途径对盐腺、表皮毛、角质层所依附的植物表皮细胞质膜中的离子传递及三种附属结构的发育均有影响(图5) (Bird 2008)。角质层缺失突变可能会导致其他附属结构的表型变异(Guerrero等2014; Millar等1999)。如突变体*fdh*、*lcr*、*wax2/yore-yore*、*35S-SHINE*和*bdg*会调节角质层生物合成, 也使气孔及表皮毛发生变异(Lolle

和Pruitt 1999; Kurdyukov等2006; Yephremov等1999; Xiao等2004)。*lcr/cyp86a8*是一种器官融合突变体, 可改变表皮毛发育(Xiao等2004)。ABA信号传导通路包括: ABA受体(PYR/PYL/PCAR)、PP2C磷酸酶家族(2C type protein phosphatases, 单体丝氨酸/苏氨酸蛋白磷酸酶)的ABI1 (abscisic acid insensitive 1)和ABI2 (abscisic acid insensitive 2)、SnRK2 激酶家族[(sucrose nonfermenting-1)-related protein kinase, 蔗糖非酵解型蛋白激酶 2]的ABA信号途径中的关键蛋白激酶OST1 (open stomata factor 1)、钙离子依赖激酶CPKs (calcium dependent

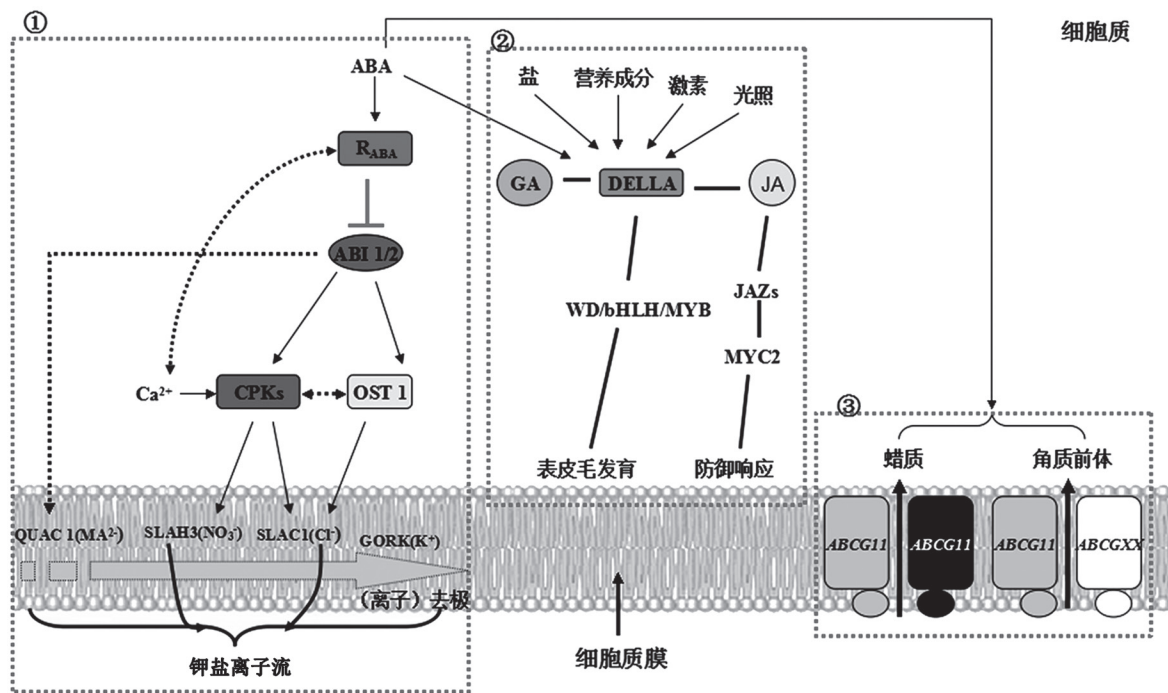


图5 植物表皮细胞质膜离子传递及ABA信号传导途径调节植物表皮细胞质膜的离子传递并关联盐腺、表皮毛及角质层的发育过程示意图

Fig.5 Ion transportation and fast ABA signal transduction pathway in plasma membrane, which also show the relevance during development of salt gland, trichome and cuticle

ABA快速信号传导通道包括: R_{ABA} : ABA受体PYR/PYL/PCAR; 蛋白激酶ABI1 (abscisic acid insensitive 1)和ABI2 (abscisic acid insensitive 2); OST1: ABA 信号途径中的关键蛋白激酶(open stomata 1); CPKs: 钙离子依赖激酶(calcium dependent protein kinases); SLAC1: S型阴离子通道, 氯离子运输(slow anion channel); SLAH3: 同源慢阴离子通道3, 硝酸阴离子运输(SLAC1 HOMOLOGOUS 3); 还有QUAC1: R型阴离子通道(quick anion channel); GORK: 苹果酸和硫酸阴离子运输, 保卫细胞膜内的外向整流的钾离子通道(guard cell outward rectifying K^+ channel)。DELLA: 属于GRAS核转录调节因子家族, 负向调节GA信号途径, 并抑制植物生长发育。JAZs: 茉莉酸ZIM结构域蛋白(jasmonate-ZIM-domain), 是茉莉酸途径的抑制因子; MYC2: 植物髓细胞组织增生蛋白(myelocytomatosis proteins), 是植物茉莉酸类激素响应途径中的核心转录因子。实线表示相互作用关系, 虚线表示可能存在的相互作用关系。①: ABA与受体共同抑制PP2C磷酸酶的活性, 解除OST1和CPKs的抑制作用。磷酸化作用激活阴离子通道, 导致阴离子从SLAH3、SLAC1和QUAC1流向去极化的保卫细胞膜, 然后依次激发外向整流的钾离子通道GORK, 介导去极化的钾离子流; ②: ABA、JA与盐、营养成分、激素和光照等非生物因素通过与GA相关的受体(DELLA)交互作用影响植物表皮毛发育和防御响应; ③: ABA通过调节细胞质膜中蜡质与角质前体(cutin precursors)合成, 从而作用于植物角质层的形成。参考Bird (2008); Hedrich (2012); Xu等(2014)文献绘图。

protein kinases)、S型(慢型)阴离子通道SLAC1 (slow anion channel, 慢阴离子通道1)、SLAH3 (SLAC1 HOMOLOGOUS 3, 同源慢阴离子通道3)和R型(快型)阴离子通道QUAC1 (quick anion channel) (Bird 2008; Hedrich 2012)。ABA水平降低, PP2C磷酸酶作为级联负调控因子, 抑制蛋白激酶活性, 阴离子通道不活跃。反之, ABA水平升高, 胁迫激素被细胞质的ABA受体识别(Xu等2014), 而ABA与受体共同抑制PP2C磷酸酶的活性, 解除OST1和CPKs的抑制作用。磷酸化作用激活阴离子通道, 导致阴离子从QUAC1、SLAH3和SLAC1流向去极化的保卫细胞膜, 然后依次激发保卫细胞膜内的外向整流的钾离子通道GORK (guard cell outward rectifying K⁺ channel), 介导去极化的钾离子流, 导致保卫细胞和气孔闭合的膨压降低(图5中①) (Bird 2008; Mansour 2014)。ABA、JA (jasmonic acid, 茉莉酸)通过与GA (gibberellin, 赤霉素)相关受体(DELTA)及盐、营养成分、激素和光照等非生物因素交互作用, 影响植物表皮毛发育和防御响应(图5中②) (Qi等2014; Wagner 1991; Xu等2014)。ABA通过调节细胞质膜中蜡质与角质前体合成, 从而作用于植物角质层的形成(图5中③) (Domínguez等2011; Guerriero等2014)。由此可见, ABA信号通路作为植物盐腺、表皮毛以及角质层等附属结构之间的纽带, 直接或间接将三者紧密联系起来, 协同实现抗逆功能。

5 展望

盐腺、表皮毛、角质层等附属结构是荒漠植物适应干旱、强光照、高温或低温、盐碱等严酷逆境而演化出的特殊结构。这些附属结构在荒漠植物生长、发育及定居、繁衍中起到重要作用(Shabala 2013)。荒漠植物的附属结构在同一科属中相似, 而不同科属中差异较大(Lipshitz和Waisel 1974; 赵翠仙和黄子琛1981)。由于荒漠生境的复杂性, 土壤干旱、大气干旱以及生理干旱等多种胁迫交替或同时发生, 导致荒漠植物的附属结构也呈现复杂与多变性。同一科属植物的附属结构也会因生境产生显著变异(蒋林和林有润1993; 邢怡等2000; 张勇和尹祖棠1997; 李军乔和王立祥2003)。对盐腺的研究主要集中在荒漠盐生植物上, 而表皮毛和角质层则成为典型旱生植物的特

征之一(Lipshitz和Waisel 1974; 马森等2006; Thomson 1975; 刘静等2011)。一些非旱生荒漠植物(如中旱生、中生植物)在严酷、多变的生境中也趋同适应演变出类似旱生植物的附属结构特征, 如茎叶表皮角质层较厚, 产生表皮毛状突起等(王勇等2014; 黄振英等1997; Lersten和Curtis 1992)。

目前, 对于荒漠植物的附属结构研究多侧重于形态解剖, 而其生理生化、功能以及分子生物学调控机制的研究多集中在模式植物, 其他科属植物涉及较少(郑文菊等1999; 张科等2009; 韩军丽和赵可夫2001; Lara等2014)。基于以上研究现状, 针对荒漠植物附属结构的研究在以下几方面值得进一步探索: (1)附属结构的形成、发育与其功能之间的关系; (2)环境因素如水分、温度、光照等如何影响植物附属结构的形成及发育以及基因表达(Domínguez等2011)?可能的作用途径有哪些? (3)附属结构大多在植物器官发生时便已开始形成, 且常常一种或多种附属结构共存(薛焱和王迎春2008; 蒋林和林有润1993; 刘静等2011; 陆嘉惠等2005), 它们之间的关联是什么?不同附属结构的功能如何分配、转换?荒漠植物的附属结构研究对其抗逆性机理的理解具有重要意义, 而技术手段的改进是系统研究附属结构功能的强有力手段, 这些方面都有待深入探究, 以期为荒漠植物抗逆机制的研究提供科学依据。

参考文献

- 陈玲, 兰海燕(2012). 北疆荒漠几种盐生(耐盐)植物抗逆附属结构的初步研究. 广西植物, 32 (5): 686-693
- 邓彦斌, 姜彦成, 刘健(1998). 新疆10种藜科植物叶片和同化枝的旱生和盐生结构的研究. 植物生态学报, 22 (2): 164-170
- 冯纛, 张明理, 卓立, 陈明忠(2011). 国产假木贼属植物微形态特征及其生态意义. 西北植物学报, 31 (3): 462-467
- 谷颐(2005). 白城地区盐碱生态环境3种植物的结构. 东北林业大学学报, 33 (5): 110-111
- 韩军丽, 赵可夫(2001). 植物盐腺的结构、功能和泌盐机理的探讨. 山东师范大学学报(自然科学版), 16 (2): 194-198
- 黄桂玲, 黄庆昌(1990). 中国红树植物营养器官与生态适应的研究(II). 中山大学学报, 29 (2): 94-101
- 黄振英, 吴鸿, 胡正海(1997). 30种新疆沙生植物的结构及其对沙漠环境的适应. 植物生态学报, 21 (6): 521-530
- 蒋林, 林有润(1993). 中国蒿属植物比较形态和解剖学研究-(I)叶表皮结构. 植物研究, (4): 353-371
- 李渐鹏(2014). 苹果梨发育贮藏期间角质结构组分的变化及其对 *Alternaria alternata* 侵染的影响[学位论文]. 兰州: 甘肃农业大学, 6-30

- 李军乔, 王立祥(2003). 鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina* L.)生物学特性的初步研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 31 (3): 190~192
- 李元跃, 林鹏(2006). 3种红树植物叶片的比较解剖学研究. 热带亚热带植物学报, 14 (4): 301~306
- 李善家, 苏培玺, 张海娜, 周紫鹃, 解婷婷(2013). 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系. 植物生理学报, 49 (2): 153~160
- 林鹏(2001). 中国红树林研究进展. 厦门大学学报(自然科学版), 40 (2): 592~603
- 刘静, 赵红艳, 马淼(2011). 旱生植物刺山柑不同种群茎叶的解剖学研究. 广西植物, 31 (6): 735~740
- 刘志华, 时丽冉, 赵可夫(2006). 獐茅盐腺形态结构及其泌盐性. 植物生理与分子生物学学报, 32 (4): 420~426
- 陆嘉惠, 李学禹, 周玲玲, 吴玲(2005). 甘草属植物叶表皮特征及其系统学意义. 植物分类与资源学报, 27 (5): 525~533
- 陆静梅, 李建东(1994). 松嫩草地五种耐盐碱植物叶表皮的解剖观察. 东北师大学报: 自然科学版, (3): 79~82
- 鲁松(2006). 盐胁迫对中华结缕草的叶片结构及盐腺发育的影响[学位论文]. 济南: 山东师范大学, 3~4
- 吕秀云, 油天钰, 赵娟, 陈莎莎, 兰海燕(2012). 盐胁迫下藜的形态结构与生理响应. 植物生理学报, 48 (5): 477~484
- 马淼, 李博, 陈家宽(2006). 植物对荒漠生境的趋同适应. 生态学报, 26 (11): 3861~3869
- 普莉, 索金凤, 薛勇彪(2003). 植物表皮毛发育的分子遗传控制. 遗传学报, 30 (11): 1078~1084
- 齐月, 潘伯荣(2010). 沙拐枣属植物同化枝和子叶的解剖学研究. 西北植物学报, 30 (3): 512~518
- 钱亦兵, 吴兆宁, 张立运, 师庆东, 蒋进, 唐立松(2004). 古尔班通古特沙漠生境对植物群落格局的影响. 地理学报, 59 (4): 447~455
- 沈晓艳, 宋晓峰, 王增兰, 蒋春云, 张慧(2014). 植物逆境驯化作用的生理与分子机制研究进展. 植物生理学报, 50 (1): 12~18
- 王宏, 申晓辉, 郭瑛(2008). 中国北方鸢尾属植物叶片解剖结构特征及分类学价值研究. 植物研究, 28 (1): 30~37
- 王厚麟, 缪绅裕(2000). 大亚湾红树林及海岸植物叶片盐腺与表皮非腺毛结构. 台湾海峡, 19 (3): 372~378
- 王顺才, 邹养军, 马锋旺(2014). 干旱胁迫对3种苹果属植物叶片解剖结构、微形态特征及叶绿体超微结构的影响. 干旱地区农业研究, 32 (3): 15~23
- 王勇, 梁宗锁, 龚春梅, 韩蕊莲, 于靖(2014). 干旱胁迫对黄土高原4种蒿属植物叶形态解剖学特征的影响. 生态学报, 34 (16): 4535~4548
- 吴钿, 叶昌辉, 韩维栋(2012). 5种红树科植物叶片的比较解剖及其生态适应研究. 植物研究, 32 (2): 143~146
- 魏健(2010). 五种藜科植物在干旱环境胁迫下的结构适应性变化机制研究[学位论文]. 长春: 东北师范大学, 3~4
- 邢怡, 张大维, 宫晓波, 张贵一(2000). 东北地区蒿属植物比较形态学研究II. 叶表皮结构. 植物研究, 20 (1): 48~57
- 薛焱, 王迎春(2008). 盐生植物长叶红砂泌盐特性的研究. 中国沙漠, 28 (3): 437~442
- 叶子葳, 严慕婷, 叶创兴, 刘素青(2010). 红树植物白骨壤叶片的解剖结构及其生态适应性. 广西植物, 30 (2): 174~176
- 袁晓婷, 刘威, 宣亚楠, 张艳艳, 闫永庆(2014). 盐胁迫下唐古特白刺对外源Ca²⁺的生理响应. 植物生理学报, 50 (1): 88~94
- 曾琼, 刘德春, 刘勇(2013). 植物角质层蜡质的化学组成研究综述. 生态学报, 33 (17): 5133~5140
- 张科, 田长彦, 李春俭(2009). 一年生盐生植物耐盐机制研究进展. 植物生态学报, 33 (6): 1220~1231
- 张勇, 尹祖棠(1997). 中国产委陵菜属叶表皮毛的研究. 西北植物学报, 17 (6): 72~76
- 张文根(2007). 江西藜科植物叶的比较解剖学研究[学位论文]. 南昌: 南昌大学, 5~12
- 赵翠仙, 黄子琛(1981). 腾格里沙漠主要旱生植物旱性结构的初步研究. 植物学报, 23 (4): 275~283
- 赵可夫, 李法曾, 张福锁(2013). 中国盐生植物(第二版). 北京: 科学出版社, 10~45
- 郑文菊, 王勋陵, 沈禹颖(1999). 几种盐生植物同化器官的超微结构研究. 电子显微学报, 18 (5): 507~512
- 周翰儒(1991). 五种新疆盐生植物叶和同化枝解剖构造的观察. 安徽大学学报(自然科学版), 15 (4): 81~85
- 周玲玲, 冯元忠, 吴玲, 陆嘉惠(2002). 新疆六种盐生植物的解剖学研究. 石河子大学学报, 6 (3): 217~221
- 周三, 韩军丽, 赵可夫(2001). 泌盐盐生植物研究进展. 应用与环境生物学报, 7 (5): 496~501
- Aharoni A, Dixit S, Jetter R, Thoenes E, Van Arkel G, Pereira A (2004). The SHINE clade of AP2 domain transcription factors activates wax biosynthesis, alters cuticle properties, and confers drought tolerance when over expressed in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16: 2463~2480
- Almeid P, Katschnig D, Boer AH (2013). *HKT* transporters-state of the art. *Int J Mol Sci*, 14 (10): 20359~20385
- Ayodele AE, Olowokudejo JD (2006). The family Polygonaceae in West Africa: Taxonomic significance of leaf epidermal characters. *S Afr J Bot*, 72 (3): 442~459
- Baran P, Özdemir C, Aktaş K (2010). Structural investigation of the glandular trichomes of *Salvia argentea*. *Biologia*, 65 (1): 33~38
- Bauer S, Schulte E, Thier HP (2004). Composition of the surface wax from tomatoes. *Eur Food Res Technol*, 219 (3): 223~228
- Bird DA (2008). The role of ABC transporters in cuticular lipid secretion. *Plant Sci*, 174 (6): 563~569
- Broun P, Poindexter P, Osborne E, Jiang CZ, Riechmann JL (2004). *WIN1*, a transcriptional activator of epidermal wax accumulation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (13): 4706~4711
- Chien JC, Sussex IM (1996). Differential regulation of trichome formation on the adaxial and abaxial leaf surfaces by gibberellins and photoperiod in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant Physiol*, 111: 1321~1328
- Christiane NC (2006). Unraveling the complex network of cuticular structure and function. *Curr Opin Plant Biol*, 9 (1): 281~287
- Dai XB, Wang GD, Yang DS, Tang YH, Broun P, Marks MD, Sumner LW, Dixon RA, Zhao PX (2010). TrichOME: a comparative omics database for plant trichomes. *Plant Physiol*, 152: 44~54
- Denic V, Weissman JS (2007). A molecular caliper mechanism for determining very long-chain fatty acid length. *Cell*, 130 (4): 663~677
- Domínguez E, Jesús C, Antonio H (2011). An overview on plant cuticle biomechanics. *Plant Sci*, 181 (2): 77~84

- Faraday CD, Thomson WW (1986). Structural aspects of the salt glands of the Plumbaginaceae. *J Exp Bot*, 37 (4): 461~470
- Feng ZT, Sun QJ, Deng YQ, Sun SF, Zhang JG, Wang BS (2014). Study on pathway and characteristics of ion secretion of salt glands of *Limonium bicolor*. *Acta Physiol Planta*, 36 (10): 2729~2741
- Fernandez V, Khayet M, Montero-Prado P, Heredia-Guerrero JA, Karabourniotis G, Del Rio V, Dominguez E, Tacchini I, Nerin C (2011). New insights into the properties of pubescent surfaces: peach fruit as a model. *Plant Physiol*, 156 (4): 2098~2108
- Ferrier T, Matus JT, Jin J, Riechmann JL (2011). *Arabidopsis* paves the way: genomic and network analyses in crops. *Curr Opin Biotechnol*, 22 (2): 260~270
- Gianoli E, Hannunen S (2000). Plasticity of leaf traits and insect herbivory in *Solanum incanum* L. (solanaceae) in Nguruman, SW Kenya. *Afr J Ecol*, 38 (3): 183~187
- Gonzales WL, Negritto MA, Suarez LH, Gianoli E (2008). Induction of glandular and non-glandular trichomes by damage in leaves of *Madia sativa* under contrasting water regimes. *Acta Oecol*, 33 (1): 128~132
- Grujić S, Duletić-Lausević S, Džamić A, Marin PD (2014). Anatomy and trichome micromorphology of *Stachys scardica* (Griseb.) Hayek (Lamiaceae). *Arch Biol Sci*, 66 (3): 1217~1226
- Guerrero G, Hausman JF, Cai G (2014). No Stress! Relax! Mechanisms governing growth and shape in plant cells. *Int J Mol Sci*, 15: 5094~5114
- Hedrich R (2012). Ion channels in plants. *Physiol Rev*, 92: 1777~1811
- Horn PJ, Chapman KD (2014). Lipidomics in situ: insights into plant lipid metabolism from high resolution spatial maps of metabolites. *Prog Lipid Res*, 54: 32~52
- Karray-Bouraoui N, Rabhi M, Neffati M, Baldan B, Ranieri A, Marzouk B, Smaoui A (2009). Salt effect on yield and composition of shoot essential oil and trichome morphology and density on leaves of *Mentha pulegium*. *Ind Crop Prod*, 30 (3): 338~343
- Kjær A, Grevsen K, Jensen M (2012). Effect of external stress on density and size of glandular trichomes in full-grown *Artemisia annua*, the source of anti-malarial artemisinin. *AoB Plants*, 18: 1~12
- Kobayashi H, Yanaka M, Ikeda TM (2010). Exogenous methyl jasmonate alters trichome density on leaf surfaces of rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth). *J Plant Growth Regul*, 29 (4): 506~511
- Koch K, Ensikat HJ (2008). The hydrophobic coatings of plant surfaces: epicuticular wax crystals and their morphologies, crystallinity and molecular self-assembly. *Micron*, 39 (7): 759~772
- Kronzucker H, Britto DT (2011). Sodium transport in plants: a critical review. *New Phytol*, 189 (1): 54~81
- Kunst L, Samuels AL (2003). Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax. *Prog Lipid Res*, 42: 51~80
- Kurdyukov S, Faust A, Trenkamp S, Bär S, Franke R, Efremova N, Tietjen K, Schreiber L, Saedler H, Yephremov A (2006). Genetic and biochemical evidence for involvement of α , ω -dicarboxylic acids in the formation of extracellular matrix. *Planta*, 224: 315~329
- Lane N, Martin WF (2012). The origin of membrane bioenergetics. *Cell*, 151: 1406~1416
- Lara I, Belge B, Goulao LF (2014). The fruit cuticle as a modulator of postharvest quality. *Postharvest Biol Technol*, 87: 103~112
- Le J, Liu XG, Yang KZ, Chen XL, Zou JJ, Wang HZ, Sack F (2014). Auxin transport and activity regulate stomatal patterning and development. *Nat Commun*, 5: 3090~3098
- Lersten NR, Curtis JD (1992). Foliar anatomy of *Polygonum* (Polygonaceae): Survey of epidermal and selected internal structures. *Plant Syst Evol*, 182 (1-2): 71~106
- Li CF, Chen FF, Zhang YS (2014). GA_3 and other signal regulators (MeJA and IAA) improve xanthumin biosynthesis in different manners in *Xanthium strumarium* L. *Molecules*, 19 (9): 12898~12908
- Lipshitz N, Waisel Y (1974). Existence of salt glands in various genera of the Gramineae. *New Phytol*, 73 (3): 507~513
- Ljerka K, Lacey S (2009). Plant cuticles shine: advances in wax biosynthesis and export. *Curr Opin Plant Biol*, 12: 721~727
- Lolle SJ, Pruitt RE (1999). Epidermal cell interactions: a case for local talk. *Trends Plant Sci*, 4 (1): 14~20
- Ma HY, Tian CY, Feng G, Yuan JF (2011). Ability of multicellular salt glands in *Tamarix* species to secrete Na^+ and K^+ selectively. *Sci China Life Sci*, 54 (3): 282~289
- Maes L, Inze D, Goossens A (2008). Functional specialization of the TRANSPARENT TESTA GLABRA1 network allows differential hormonal control of laminal and marginal trichome initiation in *Arabidopsis* rosette leaves. *Plant Physiol*, 148: 1453~1464
- Mansour MM (2014). The plasma membrane transport systems and adaptation to salinity. *J Plant Physiol*, 171 (18): 1787~1800
- Marcum KB, Anderson SJ, Engelke MC (1998). Salt gland ion secretion: a salinity tolerance mechanism among five zoysiagrass species. *Crop Sci*, 38 (3): 806~810
- McDowell ET, Kapteyn J, Schmidt A, Li C, Kang JH, Descour A, Shi F, Larson M, Schillmiller A, An L (2011). Comparative functional genomic analysis of *Solanum* glandular trichome types. *Plant Physiol*, 155 (1): 524~539
- Millar AA, Clemens S, Zachgo S, Giblin EM, Taylor DC, Kunst L (1999). *CUT1*, an *Arabidopsis* gene required for cuticular wax biosynthesis and pollen fertility, encodes a very-long chain fatty acid condensing enzyme. *Plant Cell*, 11: 825~838
- Oi T, Miyake H, Taniguchi M (2014). Salt excretion through the cuticle without disintegration of fine structures in the salt glands of Rhodes grass (*Chloris gayana* Kunth). *Fla Morphol Distri Funct Ecol Plant*, 209 (3-4): 185~190
- Pattanaik S, Patra B, Singh S, Yuan L (2014). An overview of the gene regulatory network controlling trichome development in the model plant, *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 5: 259
- Pighin JA, Zheng HQ, Balakshin LJ, Goodman IP, Western TL, Jetter R, Kunst L, Samuels AL (2004). Plant cuticular lipid export requires an ABC transporter. *Science*, 306 (5696): 702~704
- Qi TC, Huang H, Wu DW, Yan JB, Qi YJ, Song SS, Xie DX (2014). *Arabidopsis* DELLA and JAZ proteins bind the WD-Repeat/bHLH/MYB complex to modulate gibberellin and jasmonate signaling synergy. *Plant Cell*, 26 (3): 1118~1133
- Roelfsema MRG, Hedrich R, Geiger D (2012). Anion channels:

- master switches of stress responses. *Trends Plant Sci*, 17 (4): 221~229
- Ryu KH, Zheng X, Huang L, Schiefelbein J (2013). Computational modelling of epidermal cell fate determination systems. *Curr Opin Plant Biol*, 16: 5~10
- Schaller GE, Street IH, Kieber JJ (2014). Cytokinin and the cell cycle. *Curr Opin Plant Biol*, 21: 7~15
- Shabala S (2013). Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops. *Ann Bot*, 112 (7): 1209~1221
- Shabala L, Mackay A, Tian Y, Jacobsen SE, Zhou DW, Shabala S (2012). Oxidative stress protection and stomatal patterning as components of salinity tolerance mechanism in quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Physiol Plant*, 146 (1): 26~38
- Shabala S, Bose J, Hedrich R (2014). Salt bladders: do they matter? *Trends Plant Sci*, 19 (11): 687~691
- Song SS, Qi TC, Claus WM, Xie DX (2014). Jasmonate signaling and crosstalk with gibberellin and ethylene. *Curr Opin Plant Biol*, 21: 112~119
- Sugimoto SK, Roberts K (2003). 'Big it up': endoreduplication and cell size control in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 6: 544~553
- Thomson WW (1975). The structure and function of salt glands. *Plant Saline Environ*, 15 (7): 118~146
- Tian D, Peiffer M, De Moraes CM, Felton GW (2014). Roles of ethylene and jasmonic acid in systemic induced defense in tomato (*Solanum lycopersicum*) against *Helicoverpa zea*. *Planta*, 239 (3): 577~589
- Tooker JF, Peiffer M (2010). Trichomes as sensors. *Plant Signal Behav*, 5 (1): 73~75
- Traw MB, Bergelson J (2003). Interactive effects of jasmonic acid, salicylic acid, and gibberellin on induction of trichomes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 133: 1367~1375
- Wagner GJ (1991). Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiol*, 96 (3): 675~679
- Xiao F, Goodwin SM, Xiao YM, Sun ZY, Baker D, Tang XY, Jenks MA, Zhou JM (2004). *Arabidopsis CYP86A2* represses *Pseudomonas syringae type III* genes and is required for cuticle development. *EMBO J*, 23 (14): 2903~2913
- Xu H, Liu Q, Yao T, Fu XD (2014). Shedding light on integrative GA signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 21: 89~95
- Yang CX, Ye ZB (2013). Trichomes as models for studying plant cell differentiation. *Cell Mol Life Sci*, 70 (11): 1937~1948
- Yephremov A, Wisman E, Huijser P, Huijser C, Wellesen K, Saedler H (1999). Characterization of the *FIDDLEHEAD* gene of *Arabidopsis* reveals a link between adhesion response and cell differentiation in the epidermis. *Plant Cell*, 11: 2187~2201
- Zhou S, Zhao KF (2003). Discussion on the problem of salt gland of *Glycine soja*. *Acta Bot Sinica*, 45: 574~580