

## 植物表皮蜡质生物合成与分泌过程中的转录调控

任春涛, 董路路, 张新华, 李晓安, 李富军\*

山东理工大学农业工程与食品科学学院, 山东淄博255049

**摘要:** 表皮蜡质在植物抵御外界不良环境、保持组织和器官功能、保证植物正常发育等方面起了重要的作用。目前, 植物表皮蜡质的合成与分泌途径已经基本阐明, 相关基因正逐一被鉴定。在植物表皮蜡质合成与分泌过程中, 多个关键步骤受到了转录因子的调控, 这些转录因子包括AP2类、MYB类、HD-Zip类转录因子和MADX-box等。本文在简要介绍了植物表皮蜡质合成与分泌途径的基础上, 重点综述了近年来转录因子调控植物表皮蜡质合成途径的研究进展, 以期能为植物表皮蜡质合成的分子调控机制提供参考。

**关键词:** 转录因子; 调控; 蜡质; 生物合成; 植物

植物蜡质是植物在进化过程中为了适应环境的变化而演变出来的一种结构, 其在植物表皮细胞中合成, 途径非常复杂。近年来, 该途径已经逐渐清晰, 越来越多蜡质合成与分泌相关基因也相继被鉴定。在这些基因中, 有一部分虽然与表皮蜡质的合成与分泌没有直接联系, 但却间接影响了表皮蜡质基因的表达, 在转录水平上调控着蜡质的合成与分泌。本文在简要综述植物表皮蜡质合成与分泌途径的基础上, 重点综述了参与植物表皮蜡质合成的转录因子(家族)及其调控作用。

### 1 植物表皮蜡质合成与分泌

首先, 在植物表皮细胞质体中, 乙酰辅酶A ( $C_2$ -CoA)在脂肪酸合成酶复合物的催化下, 延伸成 $C_{16}$ 或 $C_{18}$ 酰基-ACP, 再由酰基-ACP硫解酶催化形成游离的 $C_{16}$ 或 $C_{18}$ 脂肪酸(Li-Beisson等2013)。随后, 在内质网中继续延伸成为具有足够碳链长度(20~34)的超长链脂肪酸(very long chain fatty acids, VLCFAs) (Yang等2017)。此后, 由VLCFAs分别经初级醇途径(又叫酰基还原途径)还原成初级醇, 初级醇再由蜡质合成酶/甘油二酯酰基转移催化下与饱和脂肪酸缩合形成烷基酯(Lee和Suh 2013)。或者VLCFAs经由烷烃途径(又叫脱羧基途径)在脂酰辅酶还原酶(fatty acyl-CoA reductase, FAR)的作用下还原成醛, 醛再由醛脱羧酶催化进行脱羧反应生成烷烃, 再由中链烷烃羟化酶(mid-chain alkane-hydroxylase, MAH)催化羟化反应后生成次级醇和酮(Bernard和Joubès 2013)。

最后, 在表皮细胞中, 由ABC转运蛋白和脂转运蛋白将这些蜡质成分由内质网运至质膜(Mcfarlane等2014), 穿过细胞壁, 到达表皮, 完成自我组装(段瑞君等2017)。

目前, 已有多篇文献对上述途径中涉及多个基因及其功能进行了综述(Lee和Suh 2013; 王东阳2016; Li等2016a)。本文则重点对参与蜡质调控的转录因子及其调控功能进行综述。

### 2 植物表皮蜡质合成与分泌中的转录调控

近年来, 大量的证据表明植物表皮蜡质合成与分泌可以在转录水平上被调控(Yeats和Rose 2013; Lashbrooke等2015)。许多转录因子例如AP2/ERF (the apetala2/ethylene-responsive factor)、DREB/CBF (dehydration responsive element binding/C-repeat binding factor)、MYB (MYB domain protein)、HD-Zip IV (homeodomain-leucine zipper class IV)等都参与了植物蜡质合成与分泌的调控(表1)。其中, 最主要的有AP2类和MYB类转录因子。

#### 2.1 AP2/ERF类转录因子

AP2/ERF转录因子在植物应对外界刺激的信号转导中起着至关重要的作用。已经有研究证明, 一些植物表皮的蜡质层含量的变化受到AP2/ERF类转录因子的影响, 如CER和DEWAX的调控。

收稿 2018-07-30 修定 2019-02-27

资助 国家自然科学基金(31101587和31772024)。

\* 通讯作者(lifujun@sdut.edu.cn)。

表1 蜡质合成与分泌过程中调控因子

Table 1 Regulatory factors involved in wax synthesis and secretion

序号	名称	物种	功能	参考文献
1	CER7	黄瓜	参与黄瓜表皮细胞的发育	刘小凤等2014
2	CER7	拟南芥	调控CER3/WAX2的表达	Zhao和Kunst 2016
3	DEWAX	拟南芥	蜡质合成的负调控因子	Go等2014; Kim等2018
4	SHN1/WIN1	番茄	蜡质合成的转录激活剂	Alabdallat等2014
5	SHN1/WIN1	大豆	调节叶片发育过程	Xu等2016
6	SHN1/WIN1	高粱	促进蜡和角质的积累	Bao等2017
7	WXP1	苜蓿	C <sub>30</sub> 伯醇含量增加	Zhang等2007, 2010
8	WXP2	苜蓿	C <sub>30</sub> 伯醇含量减低	Zhang等2007
9	DREB/CBF	冈尼梭	调控蜡沉积	Navarro等2011
10	WRI1	海棠果	参与脂肪酸合成功能基因的合成	马依依等2017
11	WRI1	海棠果	参与调控果实表皮长链脂肪酸的合成过程	Hao等2017
12	WRI4	拟南芥	参与茎表皮蜡质合成代谢	Park等2016
13	DRF2	拟南芥	调控VLCFA的延伸及转运	Kannangara等2007
14	DRF2	水稻	调控了长链脂肪酸的合成以及蜡质合成的脱羧途径	王友华2010
15	MYB106	拟南芥	正调控WIN1/SHN1的表达	Oshima等2013; 张昶等2016
16	MYB16	拟南芥	参与了蜡质合成调控	Oshima等2013
17	MYB30	拟南芥	参与脂质生物合成途径	Raffaele等2008
18	MYB96	亚麻荠	上调蜡质合成相关基因	Lee等2014
19	MYB94	亚麻荠	蜡质合成相关基因的转录激活因子	Lee等2014
20	MYB41	拟南芥	表皮合成的调节元素	Cominelli等2008; Kosma等2014
21	CD2	番茄	调节角质的生物合成	Nadakuduti等2012
22	HDG1	拟南芥	调控角质合成关键基因BDG和FDH/KCS10的表达	Wu等2011
23	OCL1	玉米	参与蜡质合成分泌	Khale等2005; Javelle 等2010
24	RCO4	水稻	调节蜡的生物合成	Wang等2018
25	ns LTP	拟南芥	参与角质合成	DeBono等2009
26	ns LTP	番茄	将蜡质成分转运到细胞外	罗志丹2012
27	ALQ/TAGL1	番茄	参与角质层发育转录调控	Giménez等2015
28	SBP/SPL	拟南芥	提高表皮蜡质含量	刘秀林2017
29	WRKY89	水稻	调控蜡质合成	Wang等2007
30	CFLAP1/2	拟南芥	过表达导致角质层发育缺陷	Li等2016b

### 2.1.1 CER

1979年Dellaert等报道了拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中首个与角质层蜡质相关的突变体,取名ECERIFERUM (CER),此突变体中 $cer7$ 对蜡质的调控属于转录后水平调控。刘小凤等(2014)在黄瓜(*Cucumis sativus*)中的研究发现,  $CsCER7$ 在叶表皮处特异性表达,进而推测 $CsCER7$ 可能通过参与黄瓜表皮细胞的发育,进而调控蜡质的形成。Lam等(2015)发现 $CER7$ 是通过控制蜡相关基因 $CER3$ 的转录水平来调节拟南芥茎蜡负荷。Zhao和Kunst (2016)在拟南芥上的研究发现,  $cer7$ 突变体中外来体介导的 $CER3$ 转录物3'→5'衰变的损伤会引发siRNA

(small interfering RNAs)的大量产生和 $CER3$ 高效的转录后基因沉默(post transcriptional gene silencing, PTGS),这也证明了 $CER7$ 是通过调控 $CER3$ 的转录水平来调控拟南芥茎的蜡质合成。

### 2.1.2 DEWAX

转录组学分析表明,一些参与蜡质合成基因的表达受昼夜节律调控,蜡质的合成和积累也呈现相应的节律性变化,这种变化与一个AP2/ERF类转录因子DEWAX (decrease wax biosynthesis)调控有关。DEWAX的表达受黑暗诱导,呈现出与蜡质合成相关基因相反的表达模式,是蜡质合成的负调控因子,  $CER1$ 、 $LACS2$ 和 $ECR$ 基因是其直接调控

对象(Henavivi等2014)。在拟南芥*dewax*突变体中,原本受昼夜节律调控的蜡质相关基因表达失去原有的节律性变化,且蜡质的合成量在黑暗条件下的下降幅度与野生型相比也有减少(Go等2014)。在拟南芥中过表达DEWAX2会降低*CER1*、*LACS1*、*LACS2*和*KCSI2*等的表达,定量染色质免疫沉淀PCR的结果显示,DEWAX2可直接与*CER1*、*LACS1*、*LACS2*和*KCSI2*启动子的GCC元件结合(Kim等2018)。这些结果表明,DEWAX2是蜡质合成的负调控因子。

## 2.2 AP2/EREBP类转录因子

### 2.2.1 SHN1/WIN1

WIN1/SHN1 (*wax inducer1/shine1*)是一类AP2/EREBP转录因子,参与了蜡质合成与调控。Alabdallat等(2014)研究发现*SISHN1*是番茄(*Solanum lycopersicum*)蜡质合成的转录激活子。过表达*SISHN1*发现转基因番茄的蜡质含量和部分与蜡质合成相关的基因表达高于野生型。Xu等(2016)人研究发现,将大豆(*Glycine max*)的2个基因(*GmSHN1*和*GmSHN9*)在拟南芥中过表达,同样发现两者叶片表皮蜡含量(主要是C<sub>31</sub>和C<sub>29</sub>烷烃类)增加,同时许多与蜡生物合成和叶片发育相关基因的转录水平被改变。Bao等(2017)借助高粱(*Sorghum bicolor*)研究表明,*SbWINLI*的过度表达促进了部分脂肪酸,如C<sub>24:0</sub> 2-OH、C<sub>16:0</sub>、C<sub>18:2</sub>羧酸等的积累。这些结果表明,WIN1/SHN1在调控涉及蜡和角质生物合成的基因表达方面起着重要的作用。

### 2.2.2 WXP

*WXP1*和*WXP2*是AP2/EREBP转录因子家族基因。Zhang等(2007)研究了紫苜蓿(*Medicago truncatula*)的*WXP1*和*WXP2*在拟南芥中的作用发现,过表达*WXP1*和*WXP2*均能提高拟南芥植株蜡质含量,增强耐旱性,但这两个基因在对蜡质成分的影响不尽一致:过表达*WXP1*和*WXP2*植株的脂肪烃含量均有增加,但过表达*WXP1*使植株的伯醇含量增加,而过表达*WXP2*植株内伯醇含量则减少。此后,进一步在苜蓿中过表达*WXP1*,导致了转基因苜蓿叶上表皮蜡的大量增加(主要为C<sub>30</sub>的伯醇),并提高了苜蓿的耐旱性(Zhang等2010)。

### 2.2.3 DREB/CBF

DREB/CBF转录因子属于AP2/EREBP转录因子家族,具有保守的AP2/EREBP结构域。Navarro等(2011)从冈尼桉(*E. gunnii*)中分离出*EguCBF1a*和*EguCBF1b*两个基因,并发现它们参与了叶片角质层中蜡沉积的调控。过度表达*EguCBF1*基因导致*WXP1*和*SHN1*基因的上调,激活蜡质的生物合成途径,这意味着蜡质转录因子之间可能存在着互作现象。

## 2.3 AP2/SHEN转录因子

WRINKLED1 (*WR11*)是AP2/SHEN类转录因子。马依依等(2017)在海棠(*Malus crabapple*)中发现低温会抑制*McWR11*的表达,同时一些烷烃类物质含量下降。Hao等(2017)研究则发现低温会导致*McWR11*的上调,促进长链脂肪酸生物合成途径中*McKCS*、*McLACS*和*McWAX*的基因表达,进一步导致烷烃的积累以及海棠果实表面蜡状结构的组成和改变。进一步分析的结果显示,*McWR11*转录因子激活了*McKCS*、*McLACS*和*McWAX*的启动子来调控他们的表达。

Park等(2016)发现,*AtWR14*通过直接结合蜡质基因*LACS1*、*KCRI1*、*ECRI1*、*PAS2/HCD*和*WSD1*的启动子,正调控它们的表达,这些基因涉及了脂肪酸延伸和蜡酯的产生,表明*AtWR14*基因与脂肪酸生物合成密切相关。

## 2.4 AP2/DREB转录因子

DRF2含有一个AP2/ERF保守结构域,属AP2/DREB类。Kannangara等(2007)研究发现,在拟南芥中过表达*DRF2*的同源基因*AtSHN1*可诱导叶片的C<sub>29</sub>、C<sub>31</sub>、C<sub>33</sub>脂肪烃和C<sub>24</sub>-C<sub>30</sub>的脂肪酸含量显著增加,说明DRF2在调控蜡质合成中起了关键调控作用。在水稻上的研究同样表明,RNA干扰DRF2 (RNAi DRF2)后的水稻叶表面蜡质层含量的积累,而过表达DRF2 (OEDRF2)后水稻叶表面长链脂肪烃、脂肪酸和蜡酯等含量上升,但一级醇却稍有下降,由此推测DRF2可能调控了长链脂肪酸的合成以及蜡质合成的烷烃途径,进而使另一蜡质合成的初级醇途径的合成受到一定的影响(王友华2010)。

## 2.5 MYB类转录因子

MYB转录因子家族成员众多,包括MYB106、MYB16、MYB96、MYB30等。在植物表皮蜡质合成调控相关的研究中发现,MYB转录因子家族成员对植物表皮蜡生物合成的调控,多与干旱和水分胁迫有关(Lee和Suh 2015; Lokesh等2016)。

### 2.5.1 MYB106和MYB16

MYB16和MYB106两个转录因子被确认参与了植物表皮蜡质生物合成的调控,两者功能相似。其中,MYB16控制着角质的生物合成和蜡的积累,MYB106除了通过激活角质及蜡质生物合成相关基因外,还可激活蜡质生物合成调节基因WIN1/SHN1 (Oshima等2013)。张旻等(2016)利用基因芯片技术揭示了在拟南芥中MYB106和WIN1/SHN1可以调节基因上的相同位点。

### 2.5.2 MYB30

Raffaele等(2008)借助拟南芥研究发现,MYB30能够通过调控*KCS1/2*、*PAS2/HCD*、*CER3*和*LTPG1*等基因的表达,参与到了脂质生物合成以及VLCFAs延伸途径中,诱导VLCFAs的积累。进一步研究发现,拟南芥中形成酰基辅酶A复合体的4个基因(*KCS*、*KCR*、*HCD*和*ECR*)可能是转录因子MYB30的潜在靶基因。

### 2.5.3 MYB96和MYB94

Lee等(2014)发现,过表达MYB96会使亚麻荠(*Camelina sativa*)蜡质合成基因*CsKCS2*、*CsKCS6*和*CsMAHI*等基因上调,转基因植株叶片表面蜡沉积量和总含蜡量显著增加,抗旱性增强。同时研究发现,与MYB96同源的转录因子MYB94也具有类似的功能,它通过直接上调*WSD1*、*KCS2*、*CER2*、*FAR*和*ECR*基因的表达,促进表皮蜡质的合成,提高植株耐旱性。比较MYB96和MYB94作用的靶基因发现,二者除了*KCS2*外,其他并不相同,由此推测干旱条件下MYB96和MYB94可能独立或协同参与表皮蜡质合成的调控(Lee和Suh 2015)。Lee等(2016)进一步研究了MYB96和MYB94在表皮蜡生物合成中的功能关系,结果发现,*myb96*、*myb94*和*myb96/myb94*双突变体的总蜡负荷相对于野生型减少,且*myb96/myb94*双突变体具有比单个*myb96*、*myb94*单个突变体更具渗透性的角质层。

### 2.5.4 MYB41

来自拟南芥的*AtMYB41*编码了R2R3型MYB,在没有胁迫的情况下,拟南芥根、茎、花以及其他一些器官中的*MYB41*表达水平都很低,而干旱、高盐度和ABA都可以诱导该基因的表达。过表达*AtMYB41*的拟南芥植株细胞体积变小,角质层不连续,同时还导致了一种类似于表皮突变体的表型(Cominelli等2008)。此外,*MYB41*的过表达还增加了角质中软木脂生物合成相关基因转录的数量和软木脂单体的累积,这些结果表明MYB41可以调控蜡质的合成(Kosma等2014)。

## 2.6 HD-Zip类转录因子

HD-Zip (homeodomain-leucine zipper)转录因子属于Homeobox蛋白家族,是植物特有的转录因子。HD-Zip转录因子家族包括4个亚家族(HD-Zip I~IV),其成员通过与其他蛋白互作、参与激素介导的信号途径,进而调控植物的正常生长发育、以及植物对逆境胁迫应答等生物学过程(王宏等2013)。研究已经发现,有部分HD-Zip IV家族的转录因子参与了植物表皮蜡质合成与分泌的调控。

### 2.6.1 CD2

CD2 (cutin deficient 2)基因在果实表皮细胞层中表达,属于HD-Zip IV家族成员。Nadakuuti等(2012)研究了一个番茄角质层突变体*sticky peel* (*pe*),通过扫描电子显微镜发现,*pe*果实相对于正常果实的角质层沉积减少,且叶片中烷烃含量减少,而*pe*位点是CD2的等位基因,进一步数据表明CD2是番茄表皮细胞功能的主要调控者,尽管CD2在指定表皮相关表型中的确切作用仍有待确定,但CD2可能直接调节参与多种表皮细胞的相关分子生物合成基因的表达,这为CD2调控番茄果实表皮细胞的代谢提供了证据。

### 2.6.2 HDG1

HDG1也属于HD-Zip IV家族成员,在拟南芥角质的生物合成中发挥着关键的调控作用。研究表明,*HDG1*能够与CFL1 (curly flag leaf 1)相互作用进一步正调控角质合成关键基因*BDG*和*FDH/KCS10*的表达,且如果*HDG1*的表达受到抑制,拟南芥会表现出蜡质缺陷表型,表皮通透性增加。

因此,推断*HDGI*通过直接与*CFL1*的互作并调控其表达来负调控蜡质和角质的合成(Wu等2011)。

### 2.6.3 OCL1

来自玉米的外层细胞层基因*ZmOCL1*也是HD-Zip同源域蛋白质的HD-Zip IV亚类的成员。Khaled等(2005)研究发现, *ZmOCL1*过表达对玉米(*Zea mays*)植株表型几乎没有影响,但微阵列分析表明, *ZmOCL1*调节与脂质转运和代谢相关基因的表达。Javelle等(2010)则证明了*ZmOCL1*和脂质运输/代谢的某些元素,特别是与表皮沉积以及生物合成所必需的元素有关。

### 2.6.4 ROC4

ROC4是HD-Zip IV家族成员, Wang等(2018)在水稻(*Oryza sativa*)上的研究发现, *ROC4*超表达的水稻叶片表皮蜡质明显含量增加,扫描电子显微镜分析也显示, *ROC4*超表达水稻中蜡质晶体密度很高。这表明, *ROC4*参与了调节水稻表皮蜡的转录调控。

### 2.6.5 ns LTP

有研究表明, HD-Zip类转录因子——非特异性脂转移蛋白(non-specific lipid transfer protein, ns LTP)参与表层蜡质的积累。DeBono等(2009)发现拟南芥中一个*ns LTP*类似分子——糖基锚定的LTPG1作用于表皮蜡质沉积,参与角质合成,在茎表皮中高水平表达,该基因突变会降低茎表面的蜡质含量。在番茄中抑制*ns LTP*的表达,果实表皮蜡质累积异常,其中正己烷和三十一烷含量大幅增加,由此推测*nsLTP*参与番茄果实外蜡的运输;进一步的分析表明, *nsLTP*与上述CD2存在蛋白互作,改变蜡质合成关键酶CYP86和MS2的表达模式,从而影响番茄果实蜡质的合成及CD2蛋白介导的蜡质的运输过程(罗志丹2012)。

## 2.7 其他转录因子

### 2.7.1 MADX-box

MADS-box家族转录调控因子也参与了果实蜡质合成的调控。MADS-box家族的*ALQ/TAGL1* (*arlequin/tomato agamous like1*)转录活性对番茄果实角质层的发育产生影响: *TAGL1*干扰系果实角质层的厚度、硬度和组分含量(角质、蜡质、多糖和酚类化合物)显著降低,而超表达植株的蜡质含量及其组分含量显著上升(Giménez等2015)。

### 2.7.2 SBP/SPL转录因子

SBP/SPL (squamosa promoter binding protein)是植物特有的一类转录因子,含有一个高度保守的DNA结构域,称为SBP结构域(Yamasaki等2013)。刘秀林等(2017)通过蜡质化学组分分析发现, *SPL13*过表达的拟南芥株系中的叶片和茎中的蜡质含量均明显增多,包括由初级醇途径合成的初级醇和由烷烃合成途径合成的烷烃类物质,该结果说明*SPL13*可能同时调控这两条蜡质合成途径。

### 2.7.3 WRKY转录因子

Wang等(2007)发现, WRKY转录因子家族中的*OsWRKY89*受茉莉酸和UV-B辐射的诱导。过表达*WRKY89*的水稻植株叶表蜡质和相关基因的表达明显增加,而在该基因的干扰株系中则发现蜡质含量显著减少,同时, *OsWRKY89*在拟南芥上的异位表达也可导致蜡质的积累和木质素的沉积。

### 2.7.4 bHLH转录因子

bHLH (basic helix-loop-helix)是真核生物中存在最广泛的一大类转录因子,其通过特定的氨基酸残基与靶基因相互作用,进而调控相关基因的表达。研究发现,隶属于bHLH转录因子家族的*CFLAP1*和*CFLAP2*可以通过与*AtCFL1*相互作用,参与蜡质的生物合成。*CFLAP1*和*CFLAP2*过度表达均会导致拟南芥植

物角质层发育缺陷,产生器官融合,并导致角质层完整性受损,而抑制*CFLAP1*和*CFLAP2*的活性则会产生相反的表现(Li等2016b)。

## 3 存在问题与展望

植物表皮蜡质的生物合成是一个多基因控制的复杂的代谢过程,众多生物和非生物因子在转录水平上直接调控了该过程。这些调控过程通过改变相关基因表达,影响了表皮蜡质的组成、结构、形态,最终影响了其功能,改变了植物的抗旱、抗冷、抗病性等。进一步挖掘蜡质合成与分泌途径相关基因,阐明蜡质合成与分泌的调控途径,可以为下一步研究转录因子的调控机制提供靶基因。在此基础上,在对蜡质生物合成调控相关转录因子筛选和利用,近年来也开始陆续研究,并取得了一些进展(表1),但相关工作在整体上仍

然处在起始阶段, 仍然有大量工作需要进一步的实验研究和证据支持。

其中, 尽快筛选和挖掘参与蜡质合成的各类转录因子是一个重要的研究内容。由于转录因子范围较广, 哪些转录因子参与了蜡质代谢调控, 目前还不尽而知。根据植物蜡质组成、结构和形态的不同, 利用转录组学和差异表达基因大规模筛选相关转录因子是一个扩充蜡质生物合成转录调控因子库的重要途径和手段。

其次, 需要尽快鉴定已知参与蜡质生物合成调控的转录因子的功能和作用机制。尽管已知有多种转录因子在植物表皮蜡质合成中起了作用(图1), 但多数转录因子的作用及其机理研究尚不完全明确。包括这些转录因子在蜡质合成过程中是起促进还是抑制作用, 其调控的途径是哪个, 靶基因有哪些, 是如何与这些靶基因相互作用的等。现代分子生物技术中酵母单/双杂交、染色质免疫共沉淀、凝胶迁移实验, 以及利用基因编辑、基因

突变, 实现目标基因的超表达/沉默等手段, 都是阐明这些转录因子功能的重要方法。

此外, 这些已知转录因子受哪些环境和人工因素的影响, 如光照、温度、水分状况、激素等, 以及在受到调控后是如何影响和改变植物表皮蜡质合成, 从而适应环境变化的, 也是今后蜡质生物合成转录调控研究的一个重点。这对于人工利用环境因子调控表皮蜡质合成和状态, 具有重要的实际意义和应用价值。同时, 根据环境条件的变化, 筛选适应环境改变的转录调控因子, 也是发现新的植物表皮蜡质转录调控因子的一个重要手段。

最后, 转录因子的调控还有可能涉及到转录因子之间的相互作用, 这是研究植物表皮蜡质生物合成转录调控的一个难点。部分转录因子并不直接参与表皮蜡质合成的调控, 但有可能影响直接参与蜡质合成调控的其它转录因子的活性。如前所述的在冈尼桉中过表达转录因子EguCBF1, 可以上调同样是转录因子的WXP1和SHN1的基因表

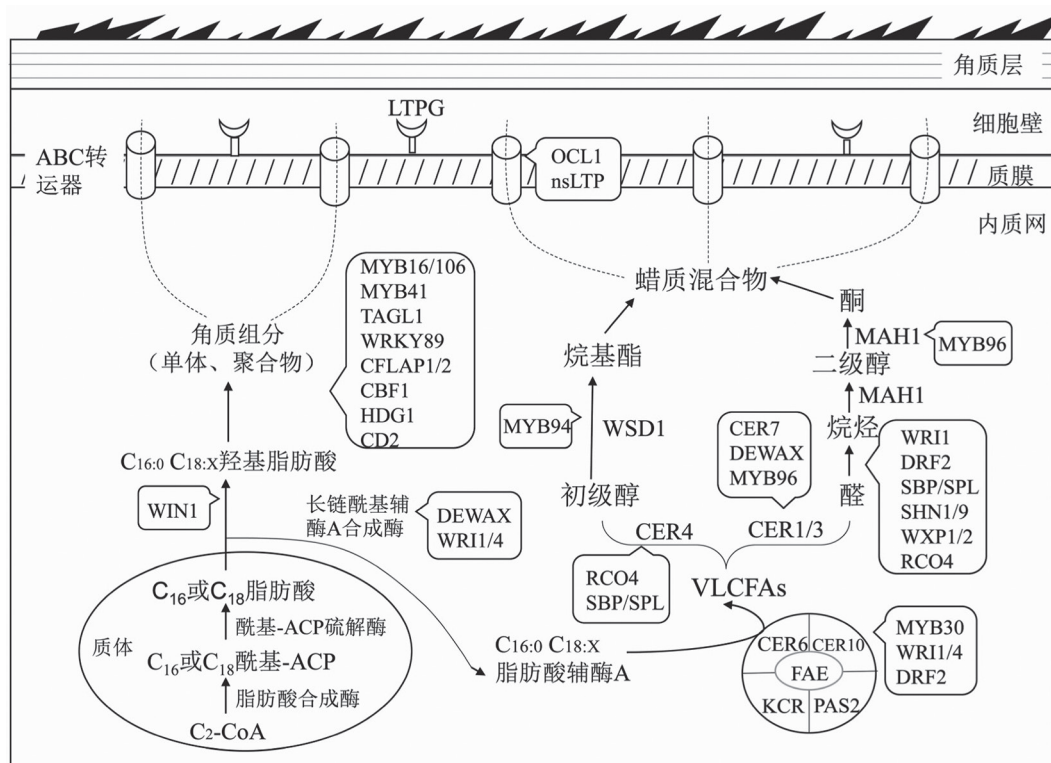


图1 植物表皮蜡质生物合成与分泌过程中相关转录因子的可能作用位点示意图

Fig.1 The possible action sites of transcription factors involved in plant cuticular wax biosynthesis and secretion

达, 从而激活蜡质的生物合成途径; 再如MYB106可以上调同为转录因子的WIN1/SHN1, 从而促进蜡质的生物合成, HDGI通过与CFL1的互作并调控其表达来负调控蜡质和角质的合成等。因此, 在植物表皮蜡质合成的转录调控中, 并不能排除2个甚至多个转录因子互作的可能性。对于这类互作的转录因子的筛选及其作用机制的研究, 难度更大, 更具有挑战性。

### 参考文献(References)

- Alabdallat AM, Aldebei HS, Ayad JY, et al (2014). Over-expression of *SISHN1* gene improves drought tolerance by increasing cuticular wax accumulation in tomato. *Int J Mol Sci*, 15 (11): 19499–19515
- Bao SG, Shi JX, Luo F, et al (2017). Overexpression of Sorghum *WIN1* gene confers drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* through the regulation of cuticular biosynthesis. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 128 (2): 347–356
- Bernard A, Joubès J (2013). *Arabidopsis* cuticular waxes: advances in synthesis, export and regulation. *Prog Lipid Res*, 52 (1): 110–129
- Cominelli E, Sala T, Calvi D, et al (2008). Over-expression of the *Arabidopsis AtMYB41* gene alters cell expansion and leaf surface permeability. *Plant J*, 53 (1): 53–64
- Debono A, Yeats TH, Rose JKC, et al (2009). *Arabidopsis* LTPG is a glycosylphosphatidylinositol-anchored lipid transfer protein required for export of lipids to the plant surface. *Plant Cell*, 21 (4): 1230–1238
- Duan RJ, Wang AD, Chen GX (2017). Advances in study of plant cuticle genes. *Chin Bull Bot*, 52 (5): 637–651 (in Chinese with English abstract) [段瑞君, 王爱东, 陈国雄 (2017). 植物角质层基因研究进展. *植物学报*, 52 (5): 637–651]
- Giménez E, Dominguez E, Pineda B, et al (2015). Transcriptional activity of the MADS box *ARLEQUIN/TOMATO AGAMOUS-LIKE1* gene is required for cuticle development of tomato fruit. *Plant Physiol*, 168 (3): 1036–1048
- Go YS, Kim H, Kim HJ, et al (2014). *Arabidopsis* cuticular wax biosynthesis is negatively regulated by the *DEWAX* gene encoding an AP2/ERF-type transcription factor. *Plant Cell*, 26 (8): 1666–1680
- Hao S, Ma Y, Zhao S, et al (2017). *McWR11*, a transcription factor of the AP2/SHEN family, regulates the biosynthesis of the cuticular waxes on the apple fruit surface under low temperature. *PLoS One*, 12 (10): e0186996
- Henavivi S, Lashbrooke J, Costa F, et al (2014). Scratching the surface: genetic regulation of cuticle assembly in fleshy fruit. *J Exp Bot*, 65 (16): 4653–4664
- Javelle M, Vernoud V, Depègefergeix N, et al (2010). Overexpression of the epidermis-specific homeodomain-Leucine Zipper IV transcription factor OUTER CELL LAYER1 in maize identifies target genes involved in lipid metabolism and cuticle biosynthesis. *Plant Physiol*, 154 (1): 273–286
- Kannangara R, Branigan C, Liu Y, et al (2007). The transcription factor WIN1/SHN1 regulates cutin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 19 (4): 1278–1294
- Khaled AS, Vernoud V, Ingram GC, et al (2005). *Engrailed-ZmOCL1*, fusions cause a transient reduction of kernel size in maize. *Plant Mol Biol*, 58 (1): 123–139
- Kim H, Go YS, Suh MC (2018). DEWAX2 transcription factor negatively regulates cuticular wax biosynthesis in *Arabidopsis* leaves. *Plant Cell Physiol*, 59 (5): 966–977
- Kosma DK, Murmu J, Razeq FM, et al (2014). AtMYB41 activates ectopic suberin synthesis and assembly in multiple plant species and cell types. *Plant J*, 80 (2): 216–229
- Lam P, Zhao LF, Eveleigh N, et al (2015). The exosome and trans-acting small interfering RNAs regulate cuticular wax biosynthesis during *Arabidopsis* inflorescence stem development. *Plant Physiol*, 167 (2): 323–336
- Lashbrooke J, Adato A, Lotan O, et al (2015). The tomato MIXTA-Like transcription factor coordinates fruit epidermis conical cell development and cuticular lipid biosynthesis and assembly. *Plant Physiol*, 169 (4): 2553–2571
- Lee SB, Kim H, Kim RJ, et al (2014). Overexpression of *Arabidopsis MYB96* confers drought resistance in *Camelina sativa* via cuticular wax accumulation. *Plant Cell Rep*, 33 (9): 1535–1546
- Lee SB, Kim HU, Suh MC (2016). MYB94 and MYB96 additively activate cuticular wax biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 57 (11): 2300–2311
- Lee SB, Suh MC (2013). Recent advances in cuticular wax biosynthesis and its regulation in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 6 (2): 246–249
- Lee SB, Suh MC (2015). Cuticular wax biosynthesis is up-regulated by the MYB94 transcription factor in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 56 (1): 48–60
- Li NN, Xu CC, Li-Beisson Y, et al (2016a). Fatty acid and lipid transport in plant cells. *Trends Plant Sci*, 21 (2): 145–158
- Li SB, Wang XC, He S, et al (2016b). CFLAP1 and CFLAP2 are two bHLH transcription factors participating in synergistic regulation of AtCFL1-mediated cuticle development in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 12 (1): e1005744
- Li-Beisson Y, Shorrosh B, Beisson F, et al (2013). Acyl-lipid metabolism. *The Arabidopsis Book*, 8: e0161
- Liu XF, An JB, Zhang LX, et al (2014). Cloning and expression analysis of *CsCER7*, a relative gene may regulate wax synthesis in cucumber. *Acta Hort Sin*, 41 (4): 661–

- 671 (in Chinese with English abstract) [刘小凤, 安静波, 张立新等(2014). 黄瓜调控蜡质合成相关基因*CsCER7*的克隆与表达分析. 园艺学报, 41 (4): 661–671]
- Liu XL (2017). Study on the synthesis and regulation of cuticular wax at high carbon dioxide concentration (dissertation). Wuhan: Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences (in Chinese with English abstract) [刘秀林(2017). 高浓度CO<sub>2</sub>调控表皮蜡质合成的研究(学位论文). 武汉: 中国科学院武汉植物园]
- Lokesh U, Venkatesh B, Kiranmai K, et al (2016). Transcriptional regulation of functional genes involved in cuticular wax biosynthesis by MYB family transcriptional factors in plants. *IJOEAR*, 2 (3): 86–92
- Luo ZD (2012). Functional analysis of fruit color and texture regulated genes *SISGR1* and *nsLTP* in tomato (dissertation). Wuhan: Huazhong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [罗志丹(2012). 番茄果实颜色与质地调控基因*SISGR1*和*nsLTP*的功能鉴定(学位论文). 武汉: 华中农业大学]
- Ma YY, Zhao S, Zhang J, et al (2017). Cloning and analysis of *McWRII* in *Malus crabapple*. *J Beijing Univ Agric*, 32 (4): 21–27 (in Chinese with English abstract) [马依依, 赵爽, 张杰等(2017). 观赏海棠*McWRII*基因克隆与分析. 北京农学院学报, 32 (4): 21–27]
- McFarlane HE, Watanabe Y, Yang W, et al (2014). Golgi- and trans-Golgi network-mediated vesicle trafficking is required for wax secretion from epidermal cells. *Plant Physiol*, 164 (3): 1250–1260
- Nadakuduti SS, Pollard M, Kosma DK, et al (2012). Pleiotropic phenotypes of the *sticky peel* mutant provide new insight into the role of *CUTIN DEFICIENT2* in epidermal cell function in tomato. *Plant Physiol*, 159 (3): 945–960
- Navarro M, Ayax C, Martinez Y, et al (2011). Two *EguCBF1* genes overexpressed in *Eucalyptus* display a different impact on stress tolerance and plant development. *Plant Biotechnol J*, 9 (1): 50–63
- Oshima Y, Shikata M, Koyama T, et al (2013). MIXTA-like transcription factors and WAX INDUCER1/SHINE1 coordinately regulate cuticle development in *Arabidopsis* and *Torenia fournieri*. *Plant Cell*, 25 (5): 1609–1624
- Park CS, Go YS, Suh MC (2016). Cuticular wax biosynthesis is positively regulated by WRINKLED4, an AP2/ERF-type transcription factor, in *Arabidopsis* stems. *Plant J*, 88 (2): 257–270
- Raffaele S, Vaillau F, Léger A, et al (2008). A MYB transcription factor regulates very-long-chain fatty acid biosynthesis for activation of the hypersensitive cell death response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20 (3): 752–767
- Wang DY, Shao SJ, Ji NN, et al (2016). Research advances on genes related to plant cuticular wax synthesis and secretion. *Plant Physiol J*, 52 (6): 789–798 (in Chinese with English abstract) [王东阳, 邵淑君, 季娜娜等(2016). 植物表皮蜡质合成与分泌基因研究进展. 植物生理学报, 52 (6): 789–798]
- Wang H, Li GB, Zhang DY, et al (2013). Biological functions of HD-Zip transcription factors. *Hereditas*, 35 (10): 1179–1188 (in Chinese with English abstract) [王宏, 李刚波, 张大勇等(2013). 植物HD-Zip转录因子的生物学功能. 遗传, 35 (10): 1179–1188]
- Wang HH, Hao JJ, Chen XJ, et al (2007). Overexpression of rice WRKY89 enhances ultraviolet B tolerance and disease resistance in rice plants. *Plant Mol Biol*, 65 (6): 799–815
- Wang YH (2010). Rice DRF2, a transcriptional activator, is involved in leaf wax synthesis (dissertation). Beijing: Chinese Academy of Agricultural Science (in Chinese with English abstract) [王友华(2010). 水稻ERF转录激活子DRF2调控叶表蜡质合成(学位论文). 北京: 中国农业科学院]
- Wang ZY, Tian XJ, Zhao QZ, et al (2018). The E3 ligase DROUGHT HYPERSENSITIVE negatively regulates cuticular wax biosynthesis by promoting the degradation of transcription factor ROC4 in rice. *Plant Cell*, 30: 228–244
- Wu RH, Li SB, He S, et al (2011). CFL1, a WW domain protein, regulates cuticle development by modulating the function of HDG1, a class IV homeodomain transcription factor, in rice and *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (9): 3392–3411
- Xu YY, Wu HY, Zhao MM, et al (2016). Overexpression of the transcription factors GmSHN1 and GmSHN9 differentially regulates wax and cutin biosynthesis, alters cuticle properties, and changes leaf phenotypes in *Arabidopsis*. *Int J Mol Sci*, 17 (4): 587
- Yamasaki K, Kigawa T, Seki M, et al (2013). DNA-binding domains of plant-specific transcription factors: structure, function, and evolution. *Trends Plant Sci*, 18 (5): 267–276
- Yang XP, Zhao HY, Kosma DK, et al (2017). The acyl desaturase CER17 is involved in producing wax unsaturated primary alcohols and cutin monomers. *Plant Physiol*, 173 (2): 1109–1124
- Yeats TH, Rose JK (2013). The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiol*, 163 (1): 5–20
- Zhang JY, Broeckling CD, Blancaflor EB, et al (2010). Overexpression of *WXPI*, 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*, 42 (5): 689–707
- Zhang JY, Broeckling CD, Sumner LW, et al (2007). Heterol-



- ogous expression of two *Medicago truncatula*, putative ERF transcription factor genes, *WXP1* and *WXP2*, in *Arabidopsis* led to increased leaf wax accumulation and improved drought tolerance, but differential response in freezing tolerance. *Plant Mol Biol*, 64 (3): 265–278
- Zhang Y, Wu JY, Wu YN, et al (2016). Progresses and perspective of the function of MYB transcription factor *MIXTA* and its orthologous gene. *Sci Agric Sin*, 49 (7): 1230–1241 (in Chinese with English abstract) [张旻, 吴佳岩, 吴雅妮等(2016). MYB转录因子基因*MIXTA*及其同源基因功能的研究进展. *中国农业科学*, 49 (7): 1230–1241]
- Zhao LF, Kunst L (2016). SUPERKILLER complex components are required for the RNA exosome-mediated control of cuticular wax biosynthesis in *Arabidopsis* inflorescence stems. *Plant Physiol*, 171 (2): 960–973

## Transcriptional regulation of plant cuticular wax synthesis and secretion

REN Chun-Tao, DONG Lu-Lu, ZHANG Xin-Hua, LI Xiao-An, LI Fu-Jun\*

*School of Agricultural Engineering and Food Science, Shandong University of Technology, Zibo, Shandong 255049, China*

**Abstract:** Cuticular wax plays important roles in protecting plants from adverse environment, maintaining the function of tissues and organs, and ensuring the normal development of plants. At present, the synthesis and secretion pathway of plant cuticular wax has been elucidated, and related genes are being identified gradually. In the process of plant cuticular wax synthesis and secretion, several key steps are regulated by some transcription factors, including AP2, MYB, HD-zip and MADX-box. This paper briefly introduced the pathway of plant cuticular wax synthesis and secretion, and the emphases were focused to the research progress of transcription factors involved in regulating plant cuticular wax synthesis and secretion in recent years. The main objective was to provide references for the molecular regulation mechanism of plant cuticular wax synthesis.

**Key words:** transcription factor; regulation; wax; biosynthesis; plant

Received 2018-07-30 Accepted 2109-02-27

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31101587 and 31772024).

\*Corresponding author (lifujun@sdut.edu.cn).