

温宏伟,单皓,王裕智,等. 小麦表皮蜡质及干旱响应研究进展[J]. 山西农业科学, 2025, 53(2):35-44.

WEN H W, SHAN H, WANG Y Z, et al. Research progress on wheat epidermis wax and drought response[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2025, 53(2):35-44.

doi:10.3969/j.issn.1002-2481.2025.02.06

小麦表皮蜡质及干旱响应研究进展

温宏伟,单皓,王裕智,张晋辉,杨斌

(山西农业大学小麦研究所,山西临汾 041000)

摘要:小麦表皮蜡质是由超长链脂肪酸及其衍生物等复杂混合物组成的疏水性复合体,以晶体或者非晶体形式覆盖于小麦表皮组织中。作为抵御外界环境胁迫的首道物理屏障,表皮蜡质通过调控角质层通透性和调解植物与环境互作等机制,在维持水分平衡和应对生物及非生物胁迫中发挥重要作用。尽管对拟南芥等模式植物的研究已初步阐明表皮蜡质的基础代谢途径,但小麦作为异源六倍体作物,其基因组复杂性导致相关研究明显滞后,尤其是蜡质动态沉积与干旱信号转导的耦联机制仍不明确。文章系统综述了小麦表皮蜡质的化学组分、晶体结构、生物合成途径、调控机理及其响应干旱胁迫的研究进展,明确了蜡质结构、组分和含量均影响抗旱性,尤其是在干旱胁迫条件下,表皮蜡质可通过增加晶体密度和优化蜡质组分,显著降低非气孔水分蒸发;并阐明这些亲脂性代谢物的生物合成、分泌、组装及转运是由多个基因和复杂的分子网络协调控制的,包括 ACCase 介导的脂肪酸链延伸、由 CER 基因家族调控的醛类脱羧反应以及 ATP 结合转运蛋白等参与的蜡质分泌过程。这些基因和分子网络又会对干旱等非生物胁迫做出应激反应。因此,全面了解小麦表皮蜡质结构组分、生物合成途径、基因调控机理和干旱响应机制,对于在抗旱育种中利用表皮蜡质这一生物特性具有重要意义。

关键词:小麦;表皮蜡质;干旱胁迫;化学组分特征;合成代谢途径;调控机理

中图分类号:S512.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2481(2025)02-0035-10

Research Progress on Wheat Epidermis Wax and Drought Response

WEN Hongwei, SHAN Hao, WANG Yuzhi, ZHANG Jinhui, YANG Bin

(Institute of Wheat, Shanxi Agricultural University, Linfen 041000, China)

Abstract: The epidermis wax of wheat is a hydrophobic composite composed of complex mixtures, primarily including very-long-chain fatty acids and their derivatives, which exists in crystalline or amorphous forms coating the epidermal tissues. As the primary physical barrier against environmental stresses, this epidermis wax layer plays crucial roles in maintaining water homeostasis and mitigating biotic/abiotic stresses by modulating cuticular permeability and mediating plant-environment interactions. Although studies on model plants like Arabidopsis have elucidated fundamental metabolic pathways of cuticular wax, research progress on wheat—an allotetraploid crop with genomic complexity—remains comparatively limited. Notably, the coupling mechanisms between wax dynamic deposition and drought signal transduction remain poorly understood. Given this situation, in this review, current advances in the chemical composition, crystalline architecture, biosynthetic pathways, regulatory mechanisms, and drought-responsive adaptations of wheat epidermis wax were systematically synthesized. It was clarified that the structure, composition, and content directly influenced drought resistance. Especially, under drought stress conditions, epidermis wax significantly reduced non-stomatal water evaporation through enhancing crystal density and optimizing chemical composition. And it was also expounded that the biosynthesis, secretion, assembly, and transport of these lipophilic metabolites were coordinately regulated by multiple genes and intricate molecular networks, including acetyl-CoA carboxylase(ACCase)-mediated fatty acid elongation, aldehyde decarbonylation controlled by the CER gene family, and ATP-binding cassette(ABC) transporter-dependent wax secretion processes. These genetic and molecular networks dynamically

收稿日期:2025-01-26

基金项目:山西省基础研究计划(202103021223156);山西省中央引导地方科技发展资金(YDZJSX2022A033, YDZJSX20231A039)

作者简介:温宏伟,助理研究员,硕士,主要从事小麦抗旱机理研究,E-mail:sxnkywhw@163.com

通信作者:杨斌,研究员,博士,主要从事小麦诱变育种及抗旱机理研究,E-mail:sxxmsyb83@126.com

responded to abiotic stresses such as drought. Therefore, a comprehensive understanding of the structural composition, biosynthetic pathways, regulatory gene networks, and drought-responsive mechanisms of wheat epidermis wax holds significant implications for leveraging this biological trait in drought-resistant breeding programs.

Keywords: wheat; epidermis wax; drought stress; chemical component characteristics; synthetic metabolic pathway; regulation mechanism

小麦(*Triticum aestivum* L.)作为我国主要的粮食作物之一,保障其产业稳定和提高其抗逆性对我国农业发展和粮食安全具有重要意义。然而,在全球变暖、极端高温频发的条件下干旱对本就受到复杂的地理和气候因素影响的小麦,造成一系列异常的生理代谢反应,最终影响产量的形成,严重制约当地农业生产和经济发展^[1]。目前,对于如何减少干旱对小麦的伤害,提高其抗逆性,已成为小麦育种和生产中面临的主要问题之一^[2]。因此,通过挖掘小麦关键抗旱特征并阐明其抗逆机制已成为当务之急^[3-4]。

植物从水生到陆生过程中,在面对缺水、紫外线辐射、病原菌感染等复杂环境挑战下,为了抵御生物和非生物胁迫,就进化出表皮蜡质^[5-6]。已有研究表明,表皮蜡质由内层蜡质和角质层外层蜡质组成,内表皮蜡质一般在角质层的网状结构内填充,而外表皮蜡质多以管状、片状等多种蜡质晶体形态堆积在角质层外侧^[7]。表皮蜡质是由超长链脂肪酸(Very long chain fatty acids, VLCFAs)及其衍生物(如甾醇和类黄酮等)共同组成的复杂脂类混合物。目前,发现的表皮蜡质包括伯醇、仲醇、醛、烷烃、酮、酯、三萜类、甾醇和类黄酮^[8-9],小麦表皮蜡质的主要成分为烷烃、醛、醇、酸、酯类、 β -二酮、羟基 β -二酮等^[10-11]。表皮蜡质作为小麦重要的生理组分,是小麦与外界接触的第一道屏障。干旱胁迫下,不仅可以限制非气孔水分蒸发,而且还可通过增加蜡质晶体的分布来保护细胞和增强细胞膜的形态稳定性,进一步提高抗旱能力^[12]。在小麦的实际生产过程中,经常观察到叶片、叶鞘或者穗部表现出蜡质富集而呈现白霜型的现象。科研人员虽然开始关注表皮蜡质,但是多集中在拟南芥等模式作物的研究。小麦表皮蜡质的研究仍处于初级阶段,且在响应干旱方面的研究相对缺乏。鉴于此,阐述小麦表皮蜡质组成、结构、合成途径及在干旱胁迫中的响应机理对小麦表皮蜡质这一关键性状的应用和培育高抗旱性品种具有重要的理论价值和指导意义。

1 小麦表皮蜡质特征

1.1 小麦表皮蜡质组成

大多数植物表皮蜡质是由不饱和脂肪酸及其衍生物组成,目前,已发现100余种组分,主要由18~36个碳原子的烷烃、醇类、酮类和醛类组成,少部分由环状化合物及甾醇类物质组成^[13]。因其组分的复杂性,基于不同检测方法,检测到的蜡质成分亦存在差异。基于气相色谱-质谱联用技术(Gas chromatography-mass spectrometer, GC-MS),发现小麦表皮蜡质主要由烷烃、醛、醇、酸、酯类、 β -二酮、羟基 β -二酮等组成;基于非靶向脂质组学技术,发现小麦表皮蜡质主要成分为三酰基甘油、神经酰胺、二酰基甘油、蜡酯和O-酰基- ω -羟基脂肪酸(OAHFA)^[14]。然而,对于小麦表皮蜡质组分的研究仍然处于初级阶段,且由于蜡质组分的复杂性和检测技术手段的局限性,仍然有多数起作用的具体蜡质分子没有被检测到。同时,小麦表皮蜡质的组分亦不是一成不变的,而是会受到遗传基础、生长发育阶段、环境因子等多条件共同影响发生转化。

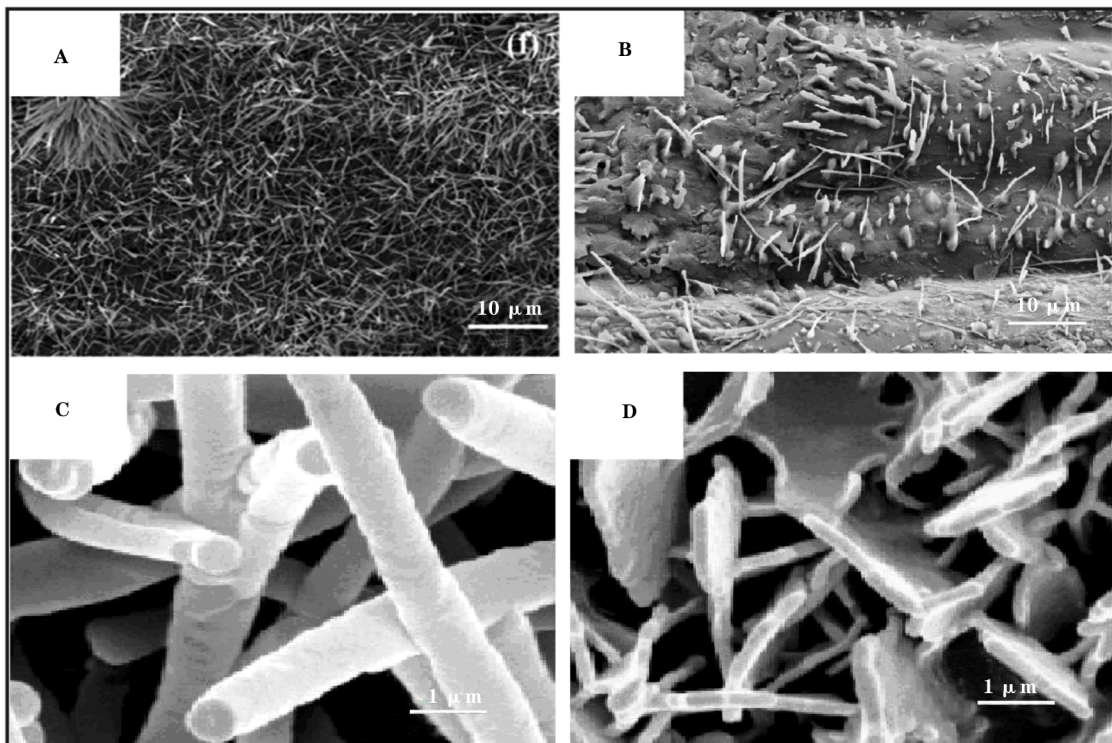
小麦中,表皮蜡质含量和组成亦会因不同品种、器官、发育阶段和不同环境条件而表现出显著差异。济麦22和晋麦84旗叶蜡主要以烷烃、二酰基甘油、OAHFA、蜡酯等为主^[14-16],而泰山4447旗叶蜡则主要以伯醇为主,相对含量达到45.3%^[10]。表皮蜡质成分也因不同组织和器官不同,小麦叶片蜡质主要成分是伯醇,旗叶蜡质主要由醇和二酮组成^[17-18]。不同发育阶段小麦表皮蜡质组分亦有明显差异,小麦幼苗期的表皮蜡质由脂肪醇组成,而成株期的表皮蜡质则由伯醇和烷烃组成,在生殖发育阶段却主要以 β -二酮为主^[19]。在不同的环境条件下,表皮蜡质含量和成分也表现出动态变化,当小麦受到干旱胁迫时, β -二酮的积累会增加蜡质含量来减少水分蒸发^[20]。因此,小麦表皮蜡质的组成不仅具有复杂多样性,还会受到遗传基

础、环境及胁迫等多方面影响。

1.2 小麦表皮蜡质结构

小麦表皮蜡质在角质层中分为内表皮蜡和外表皮蜡,内表皮蜡是由 ω -羟基脂肪酸、 C_{16} - C_{18} 中间链脂肪酸及二羧酸等主要物质组成的角质聚酯基质形成的三维网状结构,起到了支撑和保护角质层作用^[21]。外表皮蜡是覆盖在角质层最外层的蜡质晶体,因其可以进行自我组装而呈现出片状、管状、丝状、颗粒状等不同形态结构(图1)^[10,13-14,22-23]。小麦表皮蜡质结构会因不同遗传背景而表现差异,如晋麦47等非白霜型小麦品种叶片背面蜡质结构为薄片状,而白霜型小麦品种西农291叶片背面蜡质结构则为棒状或管状^[23]。不同组织器官部

位其蜡质结构也会发生变化,如旗叶近轴面的蜡质晶体呈整齐的片状结构,而远轴面及颖壳蜡质结构则呈现管状^[10]。同样,小麦表皮蜡质结构形成除受到品种间、组织器官间及不同发育时期等遗传因素影响之外,还受到环境因素影响。小麦表皮蜡质结构会在感应到生物胁迫和非生物胁迫时,通过将不同的蜡质晶体组装起来响应胁迫。如,小麦研究所诱变遗传育种课题组前期研究中发现,在受到干旱胁迫时,小麦品种良星99表皮会富集蜡质,通过扫描电镜观察发现,干旱胁迫下的表皮蜡质结构呈较密集的网状结构;而正常灌溉下,表皮蜡质是一层薄的片状结构,这可能是干旱胁迫改变了表皮蜡质的组装方式,以减少水分的蒸发。



A. 西农291叶背蜡形态;B. 晋麦47叶背面蜡形态;C. 济麦6097旗叶远轴面蜡形态;D. 济麦6097旗叶近轴面蜡形态
A. Xinong 291 leaf back wax morphology; B. Jinmai 47 leaf back wax morphology; C. Wax morphology on the abaxial surface of the Jimai 6097 flag leaf; D. Wax morphology on the adaxial surface of the Jimai 6097 flag leaf

图1 扫描电子显微镜 (SEM) 下的部分小麦表皮蜡质形态

Fig.1 Wax morphology of some wheat epidermis under scanning electron microscopy (SEM)

2 小麦表皮蜡质生物合成途径及其调控机制

2.1 小麦表皮蜡质生物合成途径

小麦表皮蜡质生物合成是一个精细调控的过程,涉及多种酶和转运蛋白的协同作用,但基本途

径分为以下3步: C_{16} 和 C_{18} 脂肪酸的从头合成、超长链脂肪酸的合成以及蜡衍生物的合成、加工和运输。第一阶段,乙酰辅酶A通过乙酰辅酶A羧化酶(Acetyl-CoA carboxylase, ACCase)的羧化作用下,生成丙二酸单酰辅酶A,经过缩合、还原、脱水及还原反应,循环7~8次后生成 C_{16} 和 C_{18} 脂肪

酰基载体蛋白,接着被酰基载体蛋白硫酯酶B (Fatty acyl-acyl ACP thioesterase B, FatB) 水解,释放出酰基载体蛋白(Acyl carrier protein, ACP)和游离的 C₁₆ 和 C₁₈ 脂肪酸^[24-25]。最后,游离的 C₁₆ 和 C₁₈ 脂肪酸被输出到内质网完成蜡生物合成的第一阶段。第二阶段,游离的 C₁₆ 和 C₁₈ 脂肪酸被长链酰基辅酶 A 合成酶(Long-chain acyl-CoA synthetase, LACS)催化为 C₁₆ 和 C₁₈ 酰基辅酶 A,在包含 β-酮酰辅酶 A 合酶(β-ketoacyl-CoA synthase, KCS)、β-酮酰辅酶 A 还原酶(β-ketoacyl-CoA reductase, KCR)、β-羟酰基辅酶 A 脱水酶(β-hydroxyacyl-CoA dehydratase, HCD/PAS2)和 β-烯酰辅酶 A 还原酶(β-enoyl-CoA reductase, ECR/CER10)的多聚体复合物(Fatty acid elongase, FAE)的催化下,经历缩合、还原、脱水和再还原循环过程,延伸为 C₂₀-C₃₄ 超长链脂肪酸^[26],随后被 LACS1 催化释放为超长链酰基辅酶 A。

超长链酰基辅酶 A 通过酰基还原途径生成 C₂₂-C₃₀ 伯醇^[26]。伯醇与饱和酰基辅酶 A 在蜡合成

酶/甘油二酯酰基转移酶1(Wax synthetase/diacylglycerol acyltransferase 1, WSD1)催化下,缩合生成蜡酯^[27]。超长链酰基辅酶 A 在酯酰辅酶还原酶(Fatty acyl-CoA reductase, FAR)的催化作用下氧化为醛,后在醛脱羧酶(Aldehyde decarboxylase, AD)的作用下还原为烷烃,烷烃可被 CYP96A 家族细胞色素 P450 酶(Mid-chain alkane hydroxylase, MAH)羟基化为仲醇,仲醇经过醇氧化酶(Alcohol oxidase, AOx)催化生成酮。然而,除上述途径外,小麦中还有 1 种在拟南芥等其他作物中没有的独特蜡质合成途径,用于合成 β-二酮。在 FAS 多酶复合物中产生的 3-酮酰基-ACP 在由二酮代谢聚酮合酶基因(*Diketone metabolism polyketide synthase, DMP*)、二酮水解酶/羧酸酯酶基因(*Diketone hydrolase, DMH*)和二酮细胞色素 P450 基因(*Diketone cytochrome, DMC*)3 个基因组成的 β-二酮生物合成基因簇连续作用下,转化为 β-二酮和羟基化衍生物(图 2)^[28-30]。

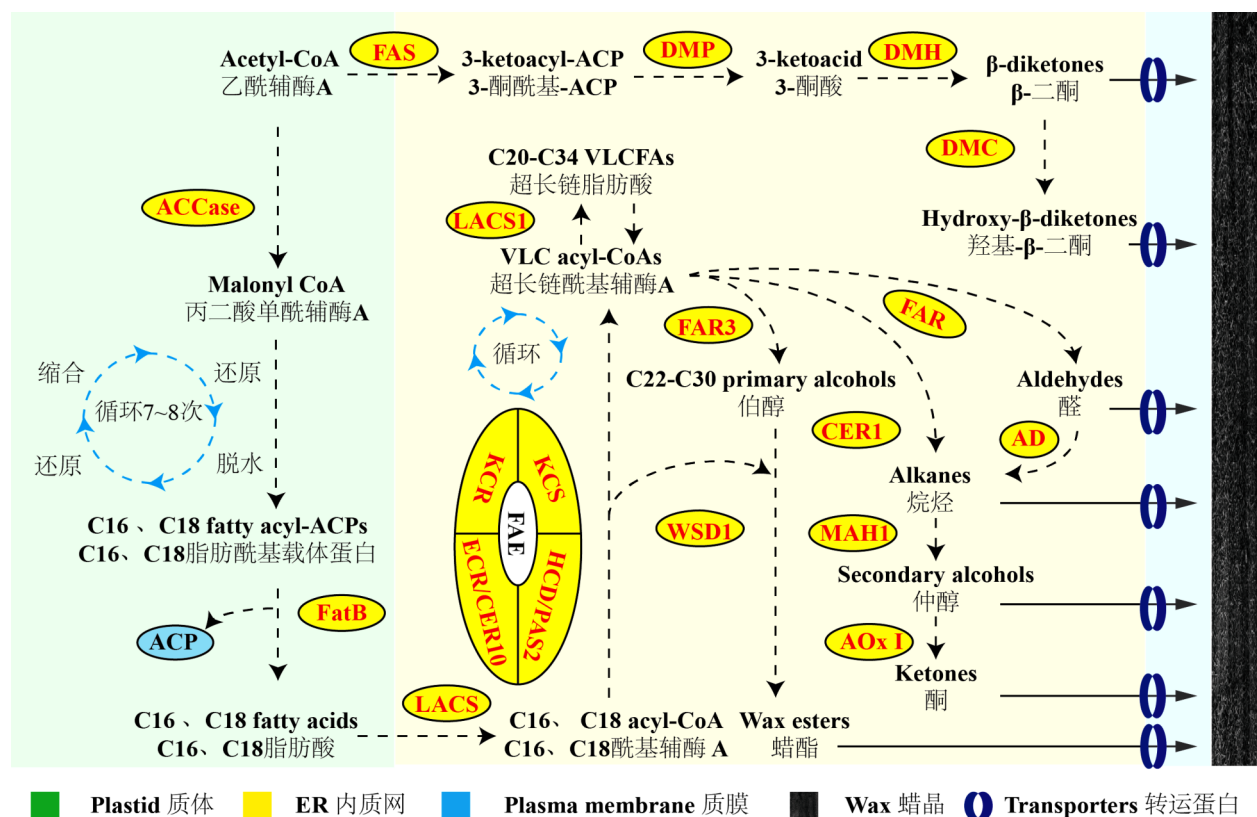


图 2 小麦表皮蜡质主要成分合成途径^[25, 30]

Fig.2 The main synthesis pathway of wheat epidermis wax components

合成的蜡质成分在 ATP 结合转运蛋白和脂质转移蛋白的联合作用下从内质网转运到质膜,穿

过细胞壁最终到达细胞角质层,然后组装成不同形态的蜡质晶体。虽然明确了小麦表皮蜡质基本合成途径,但是这个过程会受到品种、器官组织以及自身的生理机能差异等方面影响,一方面归因于表皮蜡质的结构、组分不同以及环境因子的影响;另一方面小麦表皮蜡质生物合成受到多种酶和转运蛋白的协同响应,且大多数酶呈复合体形态,难以分离。目前,由于小麦表皮蜡质组分还尚未全部明确具体成分,加之局限于技术手段,导致

其合成途径仍然存在空白。干旱胁迫下,相关蜡质合成调控机理研究则更是相对较少。

2.2 小麦表皮蜡质合成遗传调控机制

小麦表皮蜡质的生物合成调控机制涉及多个基因、酶和转录因子的复杂相互作用,并在应对环境胁迫中发挥重要作用。根据前人研究基础,归纳总结了调控小麦表皮蜡质合成的基因位点及功能(表 1)。

表 1 小麦中相关的蜡生物合成基因位点和功能

Tab.1 Locus and function of genes related to wax biosynthesis in wheat

基因 Gene	染色体 Chromosome	参与途径 Pathway	功能 Function	参考文献 References
<i>W1</i>	2BS	参与 β -二酮生物合成	<i>W1</i> 基因座构成了一个 β -二酮生物合成基因簇,包括二酮代谢-聚酮合酶(DMP)、二酮代谢-P450 CYP709J4(DMC)和二酮代谢-水解酶/羧酸酯酶(DMH)	[28-29,31]
<i>W2</i>	2DS		蜡合成位点,并有助于增加普通小麦的青光性	
<i>W3</i>	2BS			
<i>W4</i>	3DL			
<i>w5</i>	7DL	抑制 β -二酮生物合成,影响酰基延伸、还原和脱羧途径	<i>w5</i> 突变体中 β -二酮的生物合成途径被完全阻断,降低烷烃、伯醇、脂肪酸等蜡质合成	[18]
<i>Iw1/Iw2/Iw3</i>	2BS/2DS/1BS	抑制 β -二酮生物合成	蜡合成位点抑制剂,可抑制小麦表皮蜡中 β -二酮和羟基 β -二酮的形成	[32-33]
<i>GLOSSY1</i>	2DS	抑制烷烃生物合成	蜡合成位点抑制剂, <i>glossy1</i> 突变体中的烷烃减少了21%	[34]
<i>TaFAR1</i>	4AL	参与伯醇形成	<i>TaFAR1</i> 是一种活性酰基辅酶A还原酶,能够根据底物的可用性形成 C_{22} - C_{34} 醇	[17,35]
<i>TaFAR2</i>	7DS			[36]
<i>TaFAR3</i>	4BS		<i>TaFAR3</i> 主要负责产生 C_{28} 伯醇,这是小麦叶片中的主要蜡成分	
<i>TaFAR4</i>	5AL		<i>TaFAR4</i> 可能有助于增加旗叶中 C_{24} 伯醇的百分比含量	
<i>TaFAR5</i>	4DS		<i>TaFAR5</i> 有效地将 $C_{22:0}$ 脂肪酸转化为相应的伯醇	[17]
<i>TaFAR6/TaFAR7/TaFAR8</i>			<i>TaFAR6</i> 、 <i>TaFAR7</i> 和 <i>TaFAR8</i> 对 $C_{24:0}$ 和 $C_{26:0}$ 超长链脂肪酸具有很强的偏好性,诱导超长链伯醇的生物合成,并响应多种环境胁迫	[26]
<i>TaKCS1</i>		参与超长链脂肪酸、醇、醛、烷烃和酯的合成	<i>TaKCS1</i> 和 <i>TaECR</i> 的沉默表达显著减弱了小麦叶片中的蜡生物合成	[37]
<i>TaECR</i>	1A/1B/1D			[38]
<i>TaMYB30</i>			<i>TaMYB30</i> 可能通过对 <i>TaKCS1</i> 和 <i>TaECR</i> 的转录而激活正向调节小麦蜡的生物合成	[37]
<i>TaMYB74</i>	2DS	参与超长链烷烃和伯醇的积累	通过直接结合其启动子激活 <i>ATT1</i> 和 <i>KCS1</i> 基因调控蜡质合成	[39]
<i>TaMYB96</i>	5A/5B/5D	调控参与超长链烷烃合成	直接与 <i>TaCER1-6A</i> 、 <i>TaFAR4</i> 和 <i>TaCER1-1A</i> 的启动子结合,诱导蜡质合成	[40]
<i>TaEPBM1</i>		参与脂肪酸、醛、醇、烷烃、酮和 C_{46} - C_{50} 酯	<i>TaEPBM1</i> 募集TaADA2-TaGCN5 HAT复合物以激活 <i>TaECR</i> 转录	[41]
<i>TaKPAB1</i>			<i>TaKPAB1</i> 构成调节小麦蜡生物合成的信号转导模块	[42]
<i>TaKCS6</i>	4A/4B/4D	参与醇合成途径	<i>TaKCS6</i> 正向调控小麦叶片中 C_{28} 醇合成	[42]
<i>TaADA2/aGCN5</i>			TaADA2-TaGCN5组蛋白乙酰转移酶复合物通过增强组蛋白乙酰化和增强 <i>TaECR</i> 基因的RNA聚合酶II富集来激活 <i>TaECR</i> 转录,从而促进小麦表皮蜡质的生物合成	[41]

续表1 小麦中相关的蜡生物合成基因位点和功能

Tab.1(Continued) Locus and function of genes related to wax biosynthesis in wheat

基因 Gene	染色体 Chromosome	参与途径 Pathway	功能 Function	参考文献 References
<i>TaCDK8/aWIN1</i>		参与醛和烷烃形成	<i>TaCDK8/TaWIN1</i> 的沉默表减少了小麦叶片表面超长链醛和烷烃的积累	[43]
<i>TaSHN1</i>		参与烷烃形成	<i>TaSHN1</i> 的过表达会影响表皮蜡的成分,并显著增加叶片中的烷烃水平	[43]
<i>TaTOP6A/ TaTOP6B/ TaRHL1/TaBIN4</i>			敲除小麦拓扑异构酶 VI 的 <i>TaTOP6A</i> 、 <i>TaTOP6B</i> 、 <i>TaRHL1</i> 和 <i>TaBIN4</i> 基因编码成分,导致叶片表皮蜡质降低,叶片角质层通透性增加	[44]
<i>TaMIXTA1/ TaMIXTA2</i>		直接激活 <i>AtCER5</i> 和 <i>AtKCS1</i> 基因调控蜡质合成	小麦 <i>TaMIXTA1</i> 和 <i>TaMIXTA2</i> 基因在刺激表皮蜡积累方面发挥冗余作用	[38]

表皮蜡质的生物合成途径大多数都是基于对拟南芥等模式植物的研究。近年来,基于拟南芥的研究基础,小麦表皮蜡质合成途径中的相关基因位点及转录因子逐渐得到阐明。正向调控例如, *W1* 基因座构成了一个包含二酮代谢-聚酮合酶基因 (*DMP*)、二酮代谢-P450 CYP709J4 基因 (*DMC*) 和二酮代谢-水解酶/羧酸酯酶基因 (*DMH*) 的 β -二酮生物合成基因簇,参与 β -二酮生物合成^[28]。负向调控抑制蜡质合成的基因位点也有发现,LI等^[18]发现济麦22少蜡突变体 $w5$ 中 β -二酮的生物合成途径被完全阻断,降低了烷烃、伯醇、脂肪酸等蜡质合成,最终抑制 β -二酮生物合成,影响酰基延伸、还原和脱羧途径,并将其精确定位到染色体7DL上的194 kbp区段。另一个蜡质抑制基因 *GLOSSY1* 也被鉴定并精确定位到染色体2DS上的308.1 kbp区段,具有抑制烷烃的生物合成功能^[34]。转录因子方面, *AtSHN1* 是第1个被发现的参与拟南芥表皮蜡质生物合成的转录因子。作为 *AtSHN1* 的同源基因, *TaSHN1* 在小麦中的过表达也改变了角质层中的蜡质积累,提高了小麦叶片中烷烃的含量^[43]。此外,在逆境胁迫中,一些蜡质合成基因被激活以应对胁迫。如 *TaFAR6*、*TaFAR7* 和 *TaFAR8* 对 $C_{24:0}$ 和 $C_{26:0}$ 超长链脂肪酸具有很强的偏好性,诱导超长链伯醇的生物合成,可以响应多种环境胁迫^[26]。在干旱胁迫下, *TaMYB74* 与蜡质生物合成相关基因 *TaSHN1* 中的 MYBR1 和 MYBR2 顺式元件特异性结合,激活 *ATT1* 和 *KCS1* 基因转录调控蜡质合成,最终诱导超长链烷烃和伯醇的积累^[39]。 *TaMYB96* 靶向结合 *TaCER1-6A*、*TaFAR4* 和 *TaCER1-1A* 的启动子,调控参与超长链烷烃合成^[40]。 *TaEPBM1* 是1种 R2R3 型 MYB 转录因子,通过募集 *TaADA2*-

TaGCN5 HAT 复合物,可激活 *TaECR* 的转录表达水平来诱导脂肪酸、醛、醇、烷烃、酮和 C_{46} - C_{50} 酯的生物合成^[41]。

3 小麦表皮蜡质响应干旱胁迫研究进展

小麦表皮蜡质作为主要的物理屏障,在应对非生物和生物胁迫反应中起着不可或缺的作用,具体包括限制非气孔水分蒸发和保护其免受紫外线辐射,抵御高温、病原体和虫害等其他作用。以下归纳了小麦表皮蜡质在响应干旱胁迫的相关研究进展。

3.1 小麦表皮蜡质响应干旱胁迫生物机制

小麦表皮蜡质主要生理作用是减少水分流失,在干旱胁迫下能延迟细胞脱水应激反应的发生,因此,被认为是抵御干旱的重要组成部分。BI等^[45]研究表明,在水分亏缺期间,气孔闭合后穿过角质层的纳米级扩散途径成为植物水分流失的主要途径。在干旱胁迫的小麦植株中,由于气孔闭合,非气孔水分损失可能占到干旱期间总水分损失的50%,而表皮蜡质通过其疏水性特性有效地减少了水分的蒸发,使得小麦能够在干旱环境中更好地保存水分,此过程亦会受到蜡质含量和组分的影响。干旱胁迫下,小麦的表皮蜡质积累和水分利用效率之间存在着显著的相关性,且蜡质组分会在光合作用气体和水分交换过程中发挥重要作用^[11,20]。黄玲等^[46]发现蜡质含量高的小麦品种在干旱胁迫下具有更高的光合速率和水分利用效率,与其在干旱胁迫下叶片细胞膜稳定性强、气孔不易关闭有关,从而使得水分利用效率提高。烃类化合物与小麦蜡质中防止水分流失密切相关,且干旱胁迫会激活烷烃生物合成的代谢途径

来响应干旱胁迫^[47]。LI等^[18]研究发现,在干旱胁迫下,小麦表皮的初级醇、C₂₉和C₃₁的烷烃等蜡质成分明显增加。苏日娜^[23]在小麦研究中发现白霜型与蜡质总量无关而与蜡质组分中的二酮含量相关,蜡质总量和胞间CO₂浓度呈显著的正相关,二酮含量与水分利用率也呈现显著正相关,且在适度干旱条件下,有白霜基因型比无白霜基因型小麦具有更高的产量。在干旱条件下,表皮蜡质的存在还可以显著减少蒸腾作用。干旱会导致叶片水势降低,而积累的表皮蜡质可以通过降低叶片蒸腾速率使其保持相对较高的水势,进而提高水分利用效率^[48]。此外,表皮蜡质结构会影响小麦的抗旱性,表皮蜡质因其内层形成了一个由角质聚酯基质填充的网状结构,具有灵活的细胞壁弹性,而在维持细胞膜稳定性、减少氧化损伤方面起着重要作用^[21,49]。在严重干旱胁迫下,麦类作物可以通过增加气孔数量和叶片上蜡晶的分布来保护细胞的形态完整性,进而维持其细胞膜系统的稳定性,增加抗旱能力^[50]。不同蜡质结构在响应干旱胁迫中表现不同,管状结构的蜡质和较均匀的分布于气孔周围会增加小麦的抗旱性,而片状结构的蜡质和分布的松散性则会导致表皮通透性增强,进而增加对干旱的敏感性,且蜡质含量与结构会随着干旱胁迫程度而发生改变^[51]。小麦表皮蜡质响应干旱胁迫机理也因品种间的差异而表现不一,抗旱品种HY 2912(有霜型)可以通过减少水分流失、增加二酮含量、增加总蜡负荷和维持叶肉和气孔导度来抵御干旱胁迫,在蜡质含量较少的晋麦47中则通过气孔闭合和增加叶肉导度和烷烃比来促进生长^[22]。

3.2 小麦表皮蜡质响应干旱胁迫分子调控机制

在转录因子调控方面,拟南芥中相关蜡质抗旱调控机理研究较多。干旱胁迫下,拟南芥中对脱落酸敏感的R2R3型MYB转运蛋白MYB96,分别调控与不饱和长链脂肪酸相关的KCS1、KCS2、KCS6、KCR1、CER1、CER3、KCR1、WBC11、WSD1和LTP3基因的表达,诱导叶片中蜡质的合成和积累,并提高抗旱性,RAP2.4转录因子通过激活并上调KCS2和CER1基因的表达,导致干旱条件下拟南芥叶片角质层蜡质含量增加^[52]。小麦中,TaMYB31属于R2R3-MYB转录因子家族,在干旱条件下上调表皮蜡相关基因WIN1/SHN1、CYP96A15、FAR3和CER1-L1的表达水平,增加

蜡质含量且提高了抗旱性^[37,45,53]。另一项研究发现,AtMYB96和AtMYB41同源转录因子TaMYB31和TaMYB74,在干旱胁迫条件下调节ATT1和KCS1基因的表达上调,其中,TaMYB74转录因子在干旱条件下调节角质蜡中超长链烷烃和伯醇的生物合成^[39]。基因TaSHN1和1个关键的烷烃生物合成基因ECERIFERUM1-6A(TaCER1-6A)的过表达,诱导表皮蜡质中烷烃的积累,降低角质层通透性,并增强耐旱性^[39,54]。硬粒小麦AP2/ERF家族成员中的TdSHN1转录因子,作为AtWIN1/AtSHN1的同源蛋白,在干旱胁迫条件下通过上调TaCER1基因的表达来诱导表皮蜡质生物合成增加^[55]。

核心调控基因方面,MA等^[56]研究发现,2个编码FARs的DEG基因(*Traes4BSBB8191175*和*Traes4AL2475C298D*)受干旱胁迫而表达下调,揭示干旱对FARs生物合成有负面影响。CER家族基因的研究发现,CER1、CER3和CER6在干旱胁迫下表达量上调2~5倍,直接调控烷烃合成^[52]。LI等^[57]的研究也表明,小麦TaCER1-1A基因的表达是由干旱胁迫诱导的,编码的酶促进蜡质烷烃的形成,从而有助于小麦表皮蒸腾屏障的形成。而敲除TaCER1-6A导致小麦中C₂₇、C₂₉、C₃₁和C₃₃烷烃水平下降,并导致耐旱性降低^[40]。因此,以上基因可作为未来小麦抗旱育种的遗传标记。WEN等^[14]研究发现酰基辅酶A硫酯酶1/2/4基因(ACOT1_2_4)的表达上调促进了长链脂肪酸的合成,进而促进表皮蜡质OAHFA的合成。而在干旱胁迫下,OAHFA可能通过调节细胞膜的物理性质,减少干旱对细胞膜的损伤,从而增强植物的抗旱能力。此外,干旱胁迫诱导ABA积累,激活SnRK2激酶磷酸化ABF4,进而促进CER1和KCS6表达,促进蜡质合成来响应干旱胁迫^[58]。干旱胁迫下,H₂O₂通过MAPK级联(MPK3/MPK6)诱导CER6基因的上调表达来合成蜡质,并与ABA信号交叉调控活性氧信号来协同应对干旱胁迫^[59]。

4 展望

文章综述了小麦表皮蜡质组分、结构、生物合成途径及其响应干旱胁迫的研究进展。表皮蜡质作为一种天然保护膜,在各种胁迫环境中起着关键的屏障作用。近几十年来,表皮蜡质的研究取

得了显著进展。然而,小麦的表皮蜡质的生物组成是一个复杂的脂质混合物,目前,小麦表皮蜡质精确成分及其具体作用仍不清楚。不同物种或器官之间蜡质成分的差异需要进一步研究。此外,小麦表皮蜡质生物合成和应对胁迫反应的调控机制值得进一步研究,以加深我们对表皮蜡质的了解并提高其利用效率,进而增强小麦的抗逆性。

鉴于此,可以通过以下3个方面来加快小麦表皮蜡质的研究及未来应用于小麦抗逆品种的选育。(1)种质资源的创制。种质资源对于遗传和育种至关重要,而通过诱变技术来创制突变体材料是一种简单高效的方法。结合我们前期工作经验,利用甲基磺酸乙酯(Ethyl Methanesulfonate, EMS)诱变技术可以创制出不同遗传背景的蜡质突变体材料、同一遗传背景不同器官组织蜡质突变体材料以及蜡质增多或者减少等多种类型的材料资源,这为小麦表皮蜡质的相关研究提供重要资源。(2)多组学技术(如转录组、代谢组等)的深度融合,为挖掘和高效利用抗旱基因资源提供了新的契机。代谢组学关注的是细胞内代谢物(氨基酸、糖类、脂类和次级代谢物等)的变化,可以反映细胞对环境变化的生理响应。代谢组学技术能够精细分析小麦表皮蜡质的微量成分,有助于精确识别出抗旱的关键代谢物。WEN等^[14]利用非靶向代谢组学技术分析了EMS诱变稳定遗传的济麦22叶片无蜡和多蜡突变体,发现小麦叶表皮的主要脂质成分是三酰基甘油、神经酰胺、二酰基甘油、蜡酯、OAHFA等。鉴于小麦表皮蜡质是复杂的脂质混合物,准确测定其蜡质组分及含量,有助于理解蜡质合成途径,精确识别调控响应干旱胁迫的相关成分及基因。转录组学关注的是基因表达水平的变化,即在特定条件下哪些基因被激活或被抑制。通过分析干旱胁迫影响的基因表达模式,可以识别出响应干旱胁迫的关键基因和信号通路^[15]。结合转录组学和代谢组学的分析,有助于从整体上理解小麦表皮蜡质如何通过复杂的基因调控和代谢调节网络使小麦适应干旱胁迫。这种深入理解对于揭示小麦抗旱机理及其在育种中的应用具有重要意义。(3)借助生理学与多组学结合的研究方法,进而有助于进一步研究小麦表皮蜡质组分含量、形态结构、合成路径和抗旱性之间的相关机理及挖掘其调控基因,对小麦育种具有重要的理论意义和应用价值。

参考文献:

- [1] GUPTA A, RICO-MEDINA A, CAÑO-DELGADO A I. The physiology of plant responses to drought[J]. *Science*, 2020, 368:266-269.
- [2] YANG G, PAN Y, PAN W Q, et al. Combined GWAS and eGWAS reveals the genetic basis underlying drought tolerance in emmer wheat (*Triticum turgidum* L.)[J]. *New Phytologist*, 2024, 242(5):2115-2131.
- [3] BAO X Y, HOU X Y, DUAN W W, et al. Screening and evaluation of drought resistance traits of winter wheat in the North China Plain[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1194759.
- [4] SUMBUR B, ZHOU M Q, DORJEE T, et al. Chemical and transcriptomic analyses of leaf cuticular wax metabolism in *Amopiptanthus mongolicus* under osmotic stress[J]. *Biomolecules*, 2024, 14(2):227.
- [5] BOWMAN J L. The origin of a land flora[J]. *Nature Plants*, 2022, 8(12):1352-1369.
- [6] KONG L Y, LIU Y N, ZHI P F, et al. Origins and evolution of cuticle biosynthetic machinery in land plants[J]. *Plant Physiology*, 2020, 184(4):1998-2010.
- [7] JETTER R, KUNST L. Plant surface lipid biosynthetic pathways and their utility for metabolic engineering of waxes and hydrocarbon biofuels[J]. *The Plant Journal*, 2008, 54(4):670-683.
- [8] TAFOLLA-ARELLANO J C, BÁEZ-SANUDO R, TIZNADO-HERNÁNDEZ M E. The cuticle as a key factor in the quality of horticultural crops[J]. *Scientia Horticulturae*, 2018, 232:145-152.
- [9] LEE S B, SUH M C. Regulatory mechanisms underlying cuticular wax biosynthesis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(9):2799-2816.
- [10] 赵帅, 罗文巧, 王聪, 等. 小麦不同器官表皮蜡质的组分及晶体结构分析[J]. *麦类作物学报*, 2018, 38(8):949-956.
ZHAO S, LUO W Q, WANG C, et al. Analysis of composition and crystal structure of cuticular waxes on different organs of wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(8):949-956.
- [11] KURUPARAN A. Assessing cuticular wax responses to heat and drought stress in canadian bread wheat (*Triticum turgidum* L.)[D]. Canada: University of Toronto, 2023.
- [12] MAN Y Y, LV Y H, LV H M, et al. MdDEWAX decreases plant drought resistance by regulating wax biosynthesis[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 206:108288.
- [13] 董林洁, 包曙光, 曹高巍, 等. 植物表皮蜡质与抗旱响应[J]. *分子植物育种*, 2023, 21(1):293-304.
DONG L J, BAO S G, CAO G Y, et al. Plant epidermis wax and drought resistance[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(1):293-304.
- [14] WEN H W, WANG Y, WU B B, et al. Analysis of wheat wax regulation mechanism by liposome and transcriptome[J]. *Frontiers in Genetics*, 2021, 12:757920.
- [15] ZHENG J, YANG C K, ZHENG X W, et al. Lipidomic, transcriptomic, and BSA-660K single nucleotide polymorphisms profiling reveal characteristics of the cuticular wax in wheat[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:794878.

- [16] 温宏伟,党一飞,董凡凡,等. 基于转录组测序的小麦旗叶表皮蜡质差异表达基因分析[J]. 山西农业科学, 2021, 49(12): 1462-1466.
WEN H W, DANG Y F, DONG F F, et al. Analysis on differentially expressed genes of flag leaf epidermis wax based on transcriptome sequencing in wheat[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2021, 49(12): 1462-1466.
- [17] WANG Y, WANG M L, SUN Y L, et al. FAR5, a fatty acyl-coenzyme A reductase, is involved in primary alcohol biosynthesis of the leaf blade cuticular wax in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(5): 1165-1178.
- [18] LI L H, QI Z Q, CHAI L L, et al. The semidominant mutation w5 impairs epicuticular wax deposition in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2020, 133(4): 1213-1225.
- [19] WANG J H, JEEWANI D C, WANG Z H. Composition and morphology of cuticular waxes on the spikes, flag leaf blades and flag leaf sheaths of wheat (*Triticum turgidum* L.) [J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2019, 21(6): 1249-1255.
- [20] KURUPARAN A, GAO P, SOOLANAYAKANAHALLY R, et al. β -diketone accumulation in response to drought stress is weakened in modern bread wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) [J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1401135.
- [21] BUSCHHAUS C, JETTER R. Composition differences between epicuticular and intracuticular wax substructures: how do plants seal their epidermal surfaces? [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(3): 841-853.
- [22] SU R N, CHEN L, WANG Z H, et al. Differential response of cuticular wax and photosynthetic capacity by glaucous and non-glaucous wheat cultivars under mild and severe droughts [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 147: 303-312.
- [23] 苏日娜. 干旱对白霜表型小麦旗叶表皮蜡质和光合特性的影响及蜡质合成基因挖掘[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
SU R N. Effects of drought on cuticular wax and photosynthetic characteristics in glaucousness flag leaves and mining of wax synthetic genes in bread wheat [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2020.
- [24] GÜNENC A N, GRAF B, STARK H, et al. Fatty acid synthase: structure, function, and regulation [J]. Sub-Cellular Biochemistry, 2022, 99: 1-33.
- [25] 李莉, 赵米贤, 王建华, 等. 植物表皮蜡质合成、运输及调控机制研究进展[J]. 中国农业大学学报, 2023, 28(7): 1-19.
LI L, ZHAO M X, WANG J H, et al. Research progress on genetic mechanisms of plant epidermal wax synthesis, transport and regulation [J]. Journal of China Agricultural University, 2023, 28(7): 1-19.
- [26] CHAI G Q, LIC L, XU F, et al. Three endoplasmic reticulum-associated fatty acyl-coenzyme a reductases were involved in the production of primary alcohols in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. BMC Plant Biology, 2018, 18(1): 41.
- [27] TOMIYAMA T, KURIHARA K, OGAWA T, et al. Wax ester synthase/diacylglycerol acyltransferase isoenzymes play a pivotal role in wax ester biosynthesis in *Euglena gracilis* [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 13504.
- [28] HEN-AVIVI S, SAVIN O, RACOVITA R C, et al. A metabolic gene cluster in the wheat W1 and the barley cer-cqu loci determines β -diketone biosynthesis and glaucousness [J]. The Plant Cell, 2016, 28(6): 1440-1460.
- [29] SUN Y L, RUIZ ORDUNA A, ZHANG Z H, et al. Biosynthesis of barley wax β -diketones: a type-III polyketide synthase condensing two fatty acyl units [J]. Nature Communications, 2023, 14(1): 7284.
- [30] TIAN R Y, LIU W D, WANG Y H, et al. Cuticular wax in wheat: biosynthesis, genetics, and the stress response [J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1498505.
- [31] NISHIJIMA R, TANAKA C, YOSHIDA K, et al. Genetic mapping of a novel recessive allele for non-glaucousness in wild diploid wheat *Aegilops tauschii*: implications for the evolution of common wheat [J]. Genetica, 2018, 146(2): 249-254.
- [32] ADAMSKI N M, BUSH M S, SIMMONDS J, et al. The inhibitor of wax 1 locus (Iw1) prevents formation of β - and OH- β -diketones in wheat cuticular waxes and maps to a sub-cM interval on chromosome arm 2BS [J]. The Plant Journal, 2013, 74(6): 989-1002.
- [33] WU H B, QIN J X, HAN J, et al. Comparative high-resolution mapping of the wax inhibitors Iw1 and Iw2 in hexaploid wheat [J]. PLoS One, 2013, 8(12): e84691.
- [34] LI L H, CHAI L L, XU H W, et al. Phenotypic characterization of the glossy1 mutant and fine mapping of GLOSSY1 in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2021, 134(3): 835-847.
- [35] WANG Y, WANG M L, SUN Y L, et al. Molecular characterization of TaFAR1 involved in primary alcohol biosynthesis of cuticular wax in hexaploid wheat [J]. Plant & Cell Physiology, 2015, 56(10): 1944-1961.
- [36] WANG M L, WANG Y, WU H Q, et al. Three TaFAR genes function in the biosynthesis of primary alcohols and the response to abiotic stresses in *Triticum aestivum* [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 25008.
- [37] LIU L, LI H Y, WANG X Y, et al. Transcription factor TaMYB30 activates wheat wax biosynthesis [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(12): 10235.
- [38] WANG X Y, FU Y X, LIU X F, et al. Wheat MIXTA-like transcriptional activators positively regulate cuticular wax accumulation [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(12): 6557.
- [39] BI H H, LUANG S, LI Y, et al. Identification and characterization of wheat drought-responsive MYB transcription factors involved in the regulation of cuticle biosynthesis [J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(18): 5363-5380.
- [40] HE J J, LI C Z, HU N, et al. ECERIFERUM1-6A is required for the synthesis of cuticular wax alkanes and promotes drought tolerance in wheat [J]. Plant Physiology, 2022, 190(3): 1640-1657.
- [41] KONG L Y, ZHI P F, LIU J, et al. Epigenetic activation of *Enoyl-CoA reductase* by an acetyltransferase complex triggers wheat wax biosynthesis [J]. Plant Physiology, 2020, 183(3): 1250-1267.

- [42] WANG X Y, ZHI P F, FAN Q X, et al. Wheat CHD3 protein TaCHR729 regulates the cuticular wax biosynthesis required for stimulating germination of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* [J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(2): 701-713.
- [43] KONG L Y, CHANG C. Suppression of wheat TaCDK8/TaWIN1 interaction negatively affects germination of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* by interfering with very-long-chain aldehyde biosynthesis[J]. Plant Molecular Biology, 2018, 96(1-2): 165-178.
- [44] ZHI P F, CHEN W Z, ZHANG W H, et al. Wheat topoisomerase VI positively regulates the biosynthesis of cuticular wax and cutin[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2024, 72(46): 25560-25573.
- [45] BI H H, KOVALCHUK N, LANGRIDGE P, et al. The impact of drought on wheat leaf cuticle properties[J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1): 85.
- [46] 黄玲, 张正斌, 崔玉亭, 等. 小麦叶片蜡质含量与水分利用效率和产量的关系[J]. 麦类作物学报, 2003, 23(3): 41-44.
- HUANG L, ZHANG Z B, CUI Y T, et al. Relationship between wax content and water use efficiency of leaf and yield in wheat[J]. Journal of Triticeae Crops, 2003, 23(3): 41-44.
- [47] LIU X W, FEAKINS S J, MA X F, et al. Crop breeding has increased the productivity and leaf wax n-alkane concentration in a series of five winter wheat cultivars developed over the last 60 years[J]. Journal of Plant Physiology, 2019, 243: 153056.
- [48] GUO J, XU W, YU X C, et al. Cuticular wax accumulation is associated with drought tolerance in wheat near-isogenic lines [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1809.
- [49] LE GALL H, PHILIPPE F, DOMON J M, et al. Cell wall metabolism in response to abiotic stress[J]. Plants, 2015, 4(1): 112-166.
- [50] MIN D D, LI F J, WANG J H, et al. Transcriptome reveals insights into the regulatory mechanism of cuticular wax synthesis in developing apple fruit[J]. Scientia Horticulturae, 2024, 328: 112891.
- [51] PAN Z Y, LIU M, ZHAO H L, et al. ZmSRL5 is involved in drought tolerance by maintaining cuticular wax structure in maize[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2020, 62(12): 1895-1909.
- [52] YANG S U, KIM H, KIM R J, et al. AP2/DREB transcription factor RAP2.4 activates cuticular wax biosynthesis in *Arabidopsis* leaves under drought[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 895.
- [53] ZHAO Z X, ZHAO J H, PENG C X, et al. Comparative analysis of petal epidermal wax composition and loss-water resistance in five cut lily cultivars(*Lilium spp*) [J]. Scientia Horticulturae, 2023, 311: 111805.
- [54] BI H H, SHI J X, KOVALCHUK N, et al. Overexpression of the TaSHN1 transcription factor in bread wheat leads to leaf surface modifications, improved drought tolerance, and no yield penalty under controlled growth conditions[J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 41(11): 2549-2566.
- [55] DJEMAL R, KHOUDI H. TdSHN1, a WIN1/SHN1-type transcription factor, imparts multiple abiotic stress tolerance in transgenic tobacco[J]. Environmental and Experimental Botany, 2016, 131: 89-100.
- [56] MA J, ZHANG Y, WANG H G, et al. Differentially expressed genes and enriched pathways during drought-sensitive period under field conditions in bread wheat[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2019, 37(4): 389-400.
- [57] LI T T, SUN Y L, LIU T X, et al. TaCER1-1A is involved in cuticular wax alkane biosynthesis in hexaploid wheat and responds to plant abiotic stresses[J]. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(11): 3077-3091.
- [58] CUI F Q, BROSCHE M, LEHTONEN M T, et al. Dissecting abscisic acid signaling pathways involved in cuticle formation[J]. Molecular Plant, 2016, 9(6): 926-938.
- [59] BHATT P A, GURAV T P, KONDHARE K R, et al. MYB proteins: versatile regulators of plant development, stress responses, and secondary metabolite biosynthetic pathways[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2025, 288: 138588.