

园艺植物表皮蜡质研究进展

黄世安¹, 董晓庆^{1*}, 朱守亮² (1. 贵州大学农学院, 贵州贵阳 550025; 2. 贵州省果树蔬菜工作站, 贵州贵阳 550025)

摘要 园艺植物表皮蜡质是园艺植物地上部分由脂类物质合成的一道疏水层, 在植物生长发育过程中, 对保护植物抵抗低温胁迫、紫外辐射、非气孔性水分散失、病虫害等起到了重要作用。综述了园艺植物蜡质结构、成分及提取方法, 蜡质的作用与环境影响的研究; 并对园艺植物表皮蜡质研究中存在的一些问题和研究前景进行了分析和展望。

关键词 园艺植物; 表皮蜡质; 结构与成分

中图分类号 Q945 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2021)01-0006-05

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.01.002

开放科学(资源服务)标识码(OSID): 

Research Progress on Epidermal Wax of Horticultural Plant

HUANG Shi-an¹, DONG Xiao-qing¹, ZHU Shou-liang² (1. Agricultural College, Guizhou University, Guiyang, Guizhou 550025; 2. Guizhou Workstation for Fruits and Vegetables, Guiyang, Guizhou 550025)

Abstract Epidermal wax of horticultural plant is a hydrophobic layer synthesized from lipids in the aerial surfaces of horticultural plants. It plays important roles in protecting plants against low temperature stress, ultraviolet radiation, non-stomatal water loss, disease and insect pests during plant growth and development. This paper reviewed the structure, composition and extraction methods of wax in horticultural plants, the function of wax, the research on wax and environmental impact. Finally, some problems in the study of horticultural plant epidermal waxes were discussed, and the horticultural plant epidermal waxes and research prospects were analyzed and prospected.

Key words Horticultural plant; Epidermal wax; Structure and component

园艺植物表皮蜡质是园艺植物地上部分由脂类物质合成的一道疏水层, 是覆盖于园艺植物最外层的一层保护屏障, 是地上部分与空气直接接触的重要组织, 是植物抵抗外部环境的最主要部分。蜡质通常占植物表皮的1%~10%, 由表皮蜡质晶体构成的外蜡和由表皮蜡膜覆盖、镶嵌在外部角质层的无定形内蜡组成^[1]。植物表皮蜡质是众多有机物混合在一起的物质, 主要为脂肪族化合物、环状化合物以及甾醇类化合物^[2]。

不同植物的表皮蜡质所含的主要化学成分差异明显, 使得植物表皮蜡质晶体结构存在多样性。蜡质结构和化学成分在保护植物免受环境胁迫方面起着重要作用, 蜡质能够提高植物抵抗低温胁迫^[3]、紫外线^[4]、病虫害侵入^[5-6]的能力; 也能够限制非气孔性水分散失、减少水分残留^[1]、避免水分散失^[7]、减少机械损伤等应急因素的胁迫等。笔者对园艺植物表皮蜡质的结构、成分、提取方法、蜡质的作用与环境的影响进行了综述, 并对蜡质研究中存在的问题以及研究的前景进行探讨和展望。

1 园艺植物表皮蜡质结构

园艺植物茎、叶、花、果实等器官和组织表面蜡质覆盖在植物最外层, 甘蔗圆柱状茎覆盖有一层白色蜡粉^[8], 羽衣甘蓝和诸多多肉植物叶上覆盖有白色蜡粉^[9], 玫瑰花花瓣上附着一层无色蜡质, 许多植物如李子^[10]、葡萄^[11]、蓝莓^[12]、冬瓜^[13], 果实表皮常常形成一层可见的蜡霜。从形态学以及晶体结构上, 将植物表皮蜡质分为由蜡质晶体构成的外蜡和

由表皮蜡膜覆盖、镶嵌在外部角质层的无定形内蜡。Barthlott等^[14]对约1.3万种种子植物叶表面蜡层超微结构进行电镜分析, 可将其三维结构归纳为23个类型, 这些蜡质晶体高度通常在0.2~100 μm。Jeffree^[15]将其中最主要的6种类型, 分为片状、管状、丝状、杆状、颗粒状和平板状。Koch等^[16]根据植物蜡质结构及其组成成分, 在上述分类的基础上进一步分为亚型。Ensikat等^[17]对35种植物表皮蜡质的晶体结构使用X射线衍射(X-ray diffraction, XRD)和电衍射(energy detection, ED)发现, 大多数蜡质晶体呈现脂肪族化合物最常见的正交结构。

奥娜^[18]利用扫描电镜观察野生型大葱的叶表面及其突变型发现, 野生型叶表面覆盖有尖状晶体, 而突变型中未检测出蜡质晶体。牟香丽等^[6]在对野生型结球甘蓝以及无蜡粉突变体的扫描电镜观察中发现, 野生型苗期蜡质结构多数为颗粒状和片状, 结球期通常为圆柱状, 成熟期以片状和线状为主; 无蜡粉突变体中蜡质发育不完全, 蜡质晶体结构通常为颗粒状。Liu等^[19]在对野生型(WT)‘Newhall’脐橙成熟果皮及其光滑突变体(MT)的扫描电镜观察中发现, 成熟的WT果实表面有较高密度的类薄片状蜡晶体, 而成熟的MT果实表面覆盖着一层相对光滑的膜, 几乎没有蜡晶体。苹果表皮蜡质通常为片状结构, Ensikat等^[20]利用X射线对苹果外层蜡质进行分析, 结果显示片状结构的苹果表皮蜡质晶体为典型的正交晶型。在贮藏过程中, 有裂纹的苹果表皮蜡质伴随蜡质颗粒的相互融合覆盖而愈合^[21]。葡萄果实是在生长发育的同时, 葡萄表皮蜡质晶体结构不断变化^[22]。

2 园艺植物蜡质成分

植物表皮蜡质是众多有机物混合在一起的物质, 化学成分很复杂, 熔点高, 不溶于水, 溶于氯仿、甲醇等有机溶剂^[17]。在蜡质检测出的100多种组分中, 主要为脂肪族化合物、环

基金项目 国家自然科学基金项目(31960620); 贵州省自然科学基金项目(黔科合基础20161042, 20201Y122); 贵州省科技厅成果转化项目(黔科合成果20164035)。

作者简介 黄世安(1997—), 男, 河南信阳人, 硕士研究生, 研究方向: 果蔬采后生理与贮藏保鲜。*通信作者, 副教授, 博士, 硕士生导师, 从事果蔬采后生理与分子生物学研究。

收稿日期 2020-05-21

状化合物以及甾醇类化合物等。脂肪族化合物包括长链脂肪酸,以及衍生而来的烷烃、醇、醛、酮、酯等。长链脂肪酸的碳链长度大多数在 14 以上,且大部分是偶数碳原子饱和脂肪酸。醛类物质大多是偶数碳原子的正醛。醇分为初级醇和次级醇,初级醇的碳链长度一般在 20~36,且大部分是偶数碳原子;次级醇的碳链长度一般在 27~33,且大部分是奇数碳原子,次级醇具有广泛的链长分布和许多同分异构体。烷类物质的碳链长度一般在 17 个碳原子上,且大部分是奇数碳原子。酮类物质大多是单酮和二酮,单酮一般与次级醇相对应,二酮一般是 β -二酮及其衍生物,且 β -二酮占大部分^[23]。酯类物质主要有烷基酯、酮酯、芳香酯、交内酯和甘油酯,拥有较长的碳链甚至能够达到 60 个碳原子。三萜类化合物是最常见的环状化合物,大多数含有 5 个缩合的碳环,植物固醇是常见的甾醇类化合物。

2.1 单子叶园艺植物表皮蜡质成分 单子叶植物表皮蜡质主要含有烷烃、脂肪酸、醇、醛、酮和酯。研究表明,甘蔗蜡质中含有 32 种化合物,主要为烷烃、脂肪酸、醇、酯等,其中 10 种重要成分为烷烃和脂肪酸^[24]。空气凤梨叶片蜡质层主要含烃类、醇、酮、酯,少数品种含有少量酸,烃类由 17 个碳原子以上的奇数碳链烷烃组成^[25]。双子叶植物表皮蜡质主要含有烷烃、脂肪酸、脂肪醇、醛和酯以及萜类化合物。研究表明,甘蓝中野生型叶蜡粉成分主要为烷烃、脂肪酸、醇、醛和酮,而突变体由于脱羧基途径受阻,缺少烷烃和酮^[26]。

2.2 双子叶园艺植物表皮蜡质成分 柑橘类果实中蜡质层含有烷烃、脂肪酸、醇、醛和三萜类化合物。其中饱和烷烃类物质主要由碳原子数为 23~33 的饱和烷烃构成。脂肪酸主要由碳原子数 16~34 的饱和脂肪酸和 $C_{18:1}$ 、 $C_{18:2}$ 不饱和脂肪酸构成。醇类物质主要由碳原子数为 20~32 的饱和醇和 $C_{26:1}$ 不饱和醇构成。饱和醛类物质主要由碳原子数为 22~32 醛组成。三萜类化合物主要由 β -香树精和软木三萜酮组成。小分子代谢产物由 β -谷甾醇和六甲氧基黄酮组成^[19,27-28]。“砂糖橘”果皮蜡质中醛类含量占比最高,烷烃和脂肪酸次之,醇类较低,三萜类化合物含量最低^[29]。“纽荷尔”脐橙果皮蜡质中含量最高的为脂肪酸,其次为烷烃和三萜类化合物,醇类较低,醛类含量最低。红心蜜柚果皮蜡质中脂肪酸含量最高,其次为三萜类化合物和烷烃,醛类较低,醇类含量最低。“尤克力”柠檬果皮蜡质含量最高的为烷烃,其次为脂肪酸和醛,醇类较低,三萜类最低^[28]。苹果果皮蜡质层主要包括长链烷烃、游离脂肪酸、脂肪醇、脂肪醛、酯类以及萜类化合物。长链烷烃物质主要由碳原子数 16~33 的正构烷烃组成,呈现强烈的奇数碳优势,其中二十九烷含量最高。“蜜脆”苹果果皮蜡质烷烃碳数分布在 $nC_{16} \sim nC_{33}$,”嘎啦”苹果果皮蜡质烷烃碳数分布在 $nC_{18} \sim nC_{31}$,”红富士”苹果果皮蜡质烷烃碳数分布在 $nC_{21} \sim nC_{31}$ 。”金冠”苹果花后 30 d,烷烃含量先降低再升高。脂肪酸主要由偶数碳链的 $C_{16} \sim C_{30}$ 脂肪酸组成,“红星”苹果发育前期以 C_{16} 脂肪酸和 C_{18} 脂肪酸为主,在花后 30 d 含量逐渐降低,发育后期以长链脂肪酸为主。脂肪醇的碳链长度分布在 C_{24} 以上,“红星”苹

果中脂肪醇含量在生长发育过程中先降低后升高。脂肪醛主要由碳原子数为 25~30 的醛类组成,在生长发育过程中碳链长度增加,脂肪醛含量增加。“蜜脆”和“嘎啦”苹果果皮蜡质酯类含量较低,碳数分布在 $nC_{22} \sim nC_{38}$ 和 $nC_{22} \sim nC_{35}$ 。三萜类化合物作为成熟苹果果皮蜡质的重要组成成分,“金冠”和“红星”苹果中熊果酸和羽扇豆醇是相对含量最多的 2 种成分^[2,30-32]。

不同植物蜡质结构因为蜡质所含的主要化学成分有明显差异,而呈现出多样性。当脂肪族化合物含量达到或者超过某一百分比时,植物表皮的晶体结构往往就能显现出来。片状结构的蜡质晶体含有大量的初级醇和三萜类化合物,柱、管状结构的蜡质晶体含有大量的 β -二酮和次级醇,杆、棒状结构的蜡质晶体含有大量二酮且二酮可以导致植物表皮产生白霜状的蜡质,波浪状的蜡质晶体结构含有大量烷烃^[14,16]。植物在生长过程中,所含蜡质会发生明显变化,不同物种、器官以及发育不同时期之间的蜡质含量和组成差异很大,不同植物之间蜡质含量不同,不同品种之间蜡质含量也不同。

3 植物表皮蜡质提取方法

有机溶剂主要提取果实表皮蜡质中的长链脂肪族^[33]。表皮蜡质的提取方法主要有 2 种:有机溶剂浸泡法和黏合剂提取法。有机溶剂浸泡法主要使用氯仿、三氯甲烷、甲醇等有机溶剂,操作简单,且能快速地提取蜡质,但无法区分内外蜡。黏合剂提取法主要使用火胶棉、阿拉伯树胶、蓝丁胶等黏合剂,操作繁琐,蜡质提取并不充分,但能分别提取内外蜡^[20,28,34](表 1)。

4 园艺植物表皮蜡质的作用与环境影响的研究

表皮蜡质作为园艺植物组织与外界环境接触的第一道保障,在保护植物组织方面起到了重要作用,蜡质晶体的结构和蜡质的化学组成决定蜡质的作用。影响植物蜡质变化的原因除自身的内源因素,还有环境影响因素。

4.1 蜡质与温度影响 温度变化会使植物蜡质晶体结构发生重组,且蜡质组分的含量也会发生变化^[41]。果实在去除蜡质处理下,承受冷害胁迫,冷害率要远高于未去除蜡质的,未处理的果实保存时间更长^[3]。当果实表皮蜡质的形态发生变化,产生非冷害果皮褐斑的概率也会降低。果实在经过热激处理后,会重新分布表皮蜡质,使得分布得更加均匀,气孔将会缩小甚至闭合,从而降低采后果实失重率和腐烂率^[42]。

4.2 蜡质与紫外线影响 表皮蜡质通过反射紫外线和大量吸收紫外线的形式,保护植物抗紫外线辐射^[4]。表皮蜡质反射紫外线的能力,取决于蜡质晶体的丰富程度,反射紫外线要强于可见光。表皮蜡质越多,吸收的紫外线越多,且蜡质表现出的霜状物质也能减少紫外线辐射。紫外线辐射影响蜡质合成,适当的高辐射紫外线能增加表皮蜡质的含量^[43],过量的中波红斑效应紫外线(UV-B)辐射会使植株表皮蜡质含量减少,从而改变植物表皮蜡质的含量与化学组成。采前套袋会使表皮蜡质更加均匀、光滑,蜡质成分也会发生变化^[44]。

表 1 部分园艺植物表皮蜡质结构、成分及其提取方法

Table 1 The structure, composition and extraction methods of some horticultural plants epidermis wax

种类 Species	园艺植物 Horticultural plant	试剂 Reagent	处理方式 Treatment mode	温度 Temper- ature ℃	时间 Time	晶体形状 Crystal shape	主要成分 Main ingredient	参考 文献 Refer- ence
单子叶园艺植物 Monocotyledons horticultural plant	甘蔗(叶)	氯仿	浸提甘蔗+1 叶	25	30 s			[8]
	甘蔗(皮)	乙醇、混合溶液: 石油醚、乙醇体积 比为 0.998:1	将蔗泥、蔗渣放入 乙醇中振荡浸泡	30	4 h		烷烃、脂肪酸、醇、 酯	[35]
双子叶园艺植物 Dicotyledonous horticultural plant			按照每 1 g 甘蔗皮 粉末添加 7.07 mL 混合溶液的比例配 制、回流萃取	75	2.14 h			
	空气凤梨	30 mL 氯仿	浸泡、轻微振荡	25	5 min	鳞片状	烃、酸、醇、酮、酯	[25]
	甘蓝	15 mL 正己烷	浸泡	25	30 s	野生型柱状和线状、 突变体颗粒状和短 棒状	烷烃、脂肪酸、醇、 醛、酮	[26]
	脐橙	400 mL 氯仿	浸泡、轻微振荡	35	1 min	片状	三萜类化合物、烷 烃、脂肪酸、醇、醛	[19]
	纽荷尔脐橙、 南丰蜜橘、红 心蜜柚、宫川 温州蜜柑、尤 力克柠檬	10 mL EB 酶解液	振荡	37	48 h	纽荷尔脐橙片状、南 丰蜜橘片状、红心蜜 柚片状、宫川温州蜜 柑片状、尤力克柠檬 少数片状、大量管状	三萜类化合物、烷 烃、脂肪酸、初级醇 和胆固醇、醛	[27]
		10 mmol/L 十水四 硼酸钠缓冲液	清洗角质膜后,在 25 mL 血 清 瓶 中 烘干	60	48 h			
		50 μL(0.2 mg/μL) 正二十四烷烃、 2 mL 氯仿	加入正二十四烷烃 晾干后,加入 2 mL 氯仿抽取	25	1 min			
		20 μL 硅烷化试剂	衍生反应	70	40 min			
	温州蜜柑、槭 柑、沙田柚、脐 橙、柠檬	300 mL 三氯甲烷	总蜡提取:浸泡、轻 微振荡	25	2 min	温州蜜柑针簇状、槭 柑横向棒状、沙田柚 短线状、脐橙垂直棒 状、柠檬颗粒状	三萜类化合物、烃、 脂肪酸、醇、醛	[28,36]
		90% (W/V) 阿拉 伯胶乳浊液	外蜡提取:将乳浊 液涂在柑橘果实表 面,放置一段时间	25	2~5 h			
		体积比为 1:2 的水 和氯仿	阿拉伯树胶振荡至 完全溶解,静置分 层后取下清液过滤					
	蓝莓	30 mL 氯仿	浸泡 30 个蓝莓	25	60 s	杆状	三萜类化合物、烷 烃、脂肪酸、醇、醛	[34,37]
	库尔勒香梨	三氯甲烷和二氯 甲烷体积比为 2:1	按照 1 g 库尔勒香 梨添加 2.5 mL 混 合溶液的比例配 制,浸泡	25	75 s	片状	脂肪酸、烷烃、烯 烃、酯	[38~39]
		400 mL 三氯甲烷、 1 000 mL 正己烷	常温放入三氯甲烷 和正己烷中浸泡 后,再放入加热后 的三氯甲烷和正己 烷中浸泡	三氯甲烷, 60℃; 正己烷,67℃	1 min			
	红富士苹果	600 mL 体积比为 3:1 三氯甲烷和甲 醇	整个苹果放入 1 000 mL 的烧杯, 加入混合溶液,使 用数控超声波清洗 器超声提取	25	30 s	片状	烷烃、脂肪酸、醇、 羧基化合物、脂肪 酸酯	[30]
	蜜脆苹果、嘎 啦苹果	300 mL 氯仿	整个苹果放入 1 000 mL 烧杯,倒 入试剂,将同一个 果实依次放入同样 处理的 3 个烧杯中 洗脱,洗脱时不断 搅拌	25	45 s	少量裂纹,层状结构	烷烃、酯、脂肪酸、 三萜类化合物	[31]
	玫瑰花	乙酸乙酯	玫瑰花瓣放入料液 比为 1:15 的乙酸 乙酯中浸泡	60	2 h		脂肪酸酯、类脂物 质	[40]

4.3 蜡质与水分影响 植物蜡质是由众多疏水有机物组成,通过调控表皮渗透,减少非气孔性水分丢失,降低水分的

蒸腾作用,充分保证了植物组织内水分以及小分子物质。蜡质成分决定表皮水分散失程度^[45],烷烃类物质是最重要的决定成分,在干旱胁迫下,烷烃含量会极显著上升。蜡质程度、含量影响植物水分蒸腾,蜡质含量越高,水分利用率越高、水分散失降低、抗旱性越强。疏水的表皮蜡质让植物形成莲花效应,能够自我清洁表面,防止空气中的污染物、花粉等造成植物叶片表面灰尘的沉积。蜡质厚度和蜡质的晶体结构与植物抗旱并无直接关系,烷烃和醛的增加对抗旱起到了重要作用^[7]。

4.4 蜡质与气体影响 CO_2 参与光合作用反应,生成糖,经过糖酵解生成乙酰辅酶A,参与蜡质合成。 CO_2 浓度变高, C_3 、 C_4 、 C_3/C_4 中间型植物蜡质含量均增多,对于CAM植物,表皮蜡质的含量反而减少。在较高浓度的 O_3 和 CO_2 共同作用下,表皮蜡质的晶体结构会转变成无定形态。乙烯处理诱导表皮蜡质含量增加,蜡质形态发生变化,加速果实衰老,同时相应蜡质胁迫应答,减轻蜡质胁迫造成的损伤。1-MCP作为有效的乙烯抑制剂,减缓果实衰老,能够使苹果表皮蜡质中的烷烃和醛类相对含量增加^[46],抑制总蜡质含量的降低^[30]。

4.5 蜡质与病原菌、昆虫影响 植物蜡质莲花效应的存在,降低植物表面的润湿性,减少病原菌的侵染,且蜡质的某些成分能抑制病原菌。真菌直接通过气孔,或者产生附着孢进入植物。豌豆不同部位蜡质成分的不同,既能刺激附着孢子萌发,又能抑制萌发,呈现附着孢萌发率不同^[47],抗病品种的蜡质含量要高于感病品种。柑橘体内内蜡抑制指状青霉孢子萌发,外蜡无抑制作用^[5]。植物蜡质形成光滑的表面,影响昆虫在植物表面附着和移动,方便食虫植物捕食昆虫。突变体结球甘蓝叶面无蜡粉叶片光滑,限制昆虫移动,抵抗病虫害入侵,蜡质含量与抗虫无直接关系,特定的长链烷烃具有影响昆虫的作用^[6]。

5 问题与展望

目前,针对不同园艺植物表皮蜡质的结构、成分、提取、蜡质合成与分泌以及相关基因的表达已经进行了一些相关研究,并取得了一些研究成果。但在植物蜡质研究中尚有诸多问题有待进一步的研究与阐述清楚。

5.1 问题

(1)目前对园艺植物表皮蜡质的研究种类较少,主要集中在苹果、柑橘、黄瓜、番茄、甘蓝上,对花卉以及其他瓜果表皮蜡质的研究还很少。在这些研究的种类中,对采前生长过程中的研究较多,而对采后贮藏环节中蜡质的研究较少。

(2)植物表皮蜡质结构类型逐渐完善,蜡质形成过程中部分步骤已经清楚。但蜡质成分在促进蜡质结构形成中是如何起作用的,不同果实品种表皮蜡质结构是否存在差异以及异同点,是否存在基因直接调控蜡质结构的形成,部分植物在生长发育过程中,蜡质结构会发生变化,相关的蜡质基因是如何参与调控的等诸多问题还有待进一步阐述。

(3)植物表皮蜡质成分复杂,内外蜡的具体成分是否存在差异,植物表皮蜡质成分的作用还处于完善阶段,如蜡质成分是否参与植物相互之间的化感作用,具体是哪种成分起

作用,其所起到的作用尚未完全明确。

(4)植物表皮蜡质分析结果存在偏差,蜡质提取技术仍然需要提升。

(5)面临各种环境胁迫,需要充分了解蜡质成分和结构的变化、蜡质合成和调控机制,而相关基因的调节表达去应对环境胁迫还没有很好的阐述清楚。

(6)调控参与蜡质合成与分泌的基因具体代谢过程,基因互作的部分还未系统的阐明清楚。再如植物从营养生长到生殖生长的过程中,蜡质基因对生殖生长的促进是否比对营养生长的促进要强,植株整体的蜡质基因表达是否会提高,同源基因的异位表达如何,其对蜡质存在哪些影响等尚未明确。

5.2 展望 随着扫描电子显微镜、原子力显微镜以及气相色谱-质谱联用仪的应用,人们将对园艺植物表皮蜡质的结构、成分的了解越来越深入。蜡质提取方法逐渐改进,在不破坏表皮蜡质结构的情况下检测蜡质结构成分,实时测定植物蜡质成分,更好地了解植物生长过程中蜡质变化。结构、成分与抗逆机制框架搭建逐渐完善,将会促进表皮蜡质作用的研究,为园艺植物改良提供重要依据。现代生物技术的快速发展,相关基因、转录调控因子等的研究越来越深入,基因组学、转录组学、蛋白组学和代谢组学等分子生物学将为蜡质的研究注入新的生机和活力。新一代高通量测序技术方便蜡质合成相关基因的获取,对研究有关蜡质基因动态的变化有更重要的意义。利用蜡质相关基因改良园艺植物,将会提高植株抗逆性、提高品质产量和延长园艺产品贮藏期。

参考文献

- [1] YEATS T H, ROSE J K C. The formation and function of plant cuticles [J]. Plant physiology, 2013, 163(1): 5-20.
- [2] 李智, 许荔, 林梦, 等. 北美云杉针叶表皮结构的差异分析[J]. 林业科学, 2014, 50(3): 134-138.
- [3] LADANIYA M S. Physico-chemical, respiratory and fungicide residue changes in wax coated mandarin fruit stored at chilling temperature with intermittent warming[J]. Journal of food science & technology, 2011, 48(2): 150-158.
- [4] BARTÁK M, PLÁTENÍKOVÁ E, CARRERAS H, et al. Effect of UV-B radiation on the content of UV-B absorbing compounds and photosynthetic parameters in *Parmotrema austrosinense* from two contrasting habitats[J]. Plant Biology, 2018, 20(5): 808-816.
- [5] 张静. 贮藏过程中两种类型柑橘角质层变化及其对指状青霉侵染的作用[D]. 长沙: 湖南大学, 2018: 37.
- [6] 牟香丽, 王超, 王帅. 甘蓝无蜡粉突变体叶表皮蜡质超微结构观察[J]. 中国蔬菜, 2013(4): 32-37.
- [7] 崔琦. 西瓜叶片蜡质特性与抗旱性关系研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019: 24.
- [8] 贤武, 王伦旺, 邓宇驰, 等. 甘蔗叶表蜡质检测及其与农艺性状和抗逆性的相关性分析[J]. 南方农业学报, 2018, 49(9): 1712-1721.
- [9] 王雅琼. 观赏羽衣甘蓝叶片成色机理研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2013: 2.
- [10] WISUTHIPHAET N, DAMEROW L, BLANKE M M. Non-destructive detection of the wax bloom on European plum during post-harvest handling [J]. Journal of food engineering, 2014, 140: 46-51.
- [11] ROSENQUIST J K, MORRISON J C. Some factors affecting cuticle and wax accumulation on grape berries[J]. American journal of enology & viticulture, 1989, 40(4): 241-244.
- [12] CHU W J, GAO H Y, CHEN H J, et al. Effects of cuticular wax on the postharvest quality of blueberry fruit [J]. Food chemistry, 2018, 239: 68-74.
- [13] 张晓蕾, 沈国明, 杜琪珍. DEHP在冬瓜果皮和果肉的累积差异及与果皮蜡质组成的关系[J]. 北方园艺, 2011(16): 37-40.

- [14] BARTHOLOTT W, NEINHUIS C, CUTLER D, et al. Classification and terminology of plant epicuticular waxes[J]. Botanical journal of the linnean society, 1998, 126(3): 237–260.
- [15] JEFFREE C E. The fine structure of the plant cuticle[M]//RIEDERER M, MÜLLER C. Biology of the plant cuticle. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd, 2007: 11.
- [16] KOCH K, ENSIKAT H J. The hydrophobic coatings of plant surfaces: Epicuticular wax crystals and their morphologies, crystallinity and molecular self-assembly[J]. Micron, 2008, 39(7): 759–772.
- [17] ENSIKAT H J, BOESE M, MADER W, et al. Crystallinity of plant epicuticular waxes: Electron and X-ray diffraction studies[J]. Chemistry physics of lipids, 2006, 144(1): 45–59.
- [18] 奥娜. 大荔蜡质相关基因 *A/CER1* 和 *A/KCS6* 的克隆与表达分析[D]. 太原: 山西大学, 2016: 25.
- [19] LIU D C, ZENG Q, JI Q X, et al. A comparison of the ultrastructure and composition of fruits' cuticular wax from the wild-type 'Newhall' navel orange (*Citrus sinensis* [L.] Osbeck cv. Newhall) and its glossy mutant[J]. Plant cell reports, 2012, 31(12): 2239–2246.
- [20] ENSIKAT H J, NEINHUIS C, BARTHOLOTT W. Direct access to plant epicuticular wax crystals by a new mechanical isolation method[J]. International journal of plant sciences, 2000, 161(1): 143–148.
- [21] CURRY E. Effects of 1-MCP applied postharvest on epicuticular wax of apples (*Malus domestica* Borkh.) during storage[J]. Journal of the science of food and agriculture, 2008, 88(6): 996–1006.
- [22] MUGANU M, BELLINCONTRO A, BARNABA F E, et al. Influence of bunch position in the canopy on berry epicuticular wax during ripening and on weight loss during postharvest dehydration[J]. American journal of enology and viticulture, 2011, 62(1): 91–98.
- [23] LI Y, HOU X Y, LI X T, et al. Will the climate of plant origins influence the chemical profiles of cuticular waxes on leaves of *Leymus chinensis* in a common garden experiment? [J]. Ecology and evolution, 2020, 10(1): 543–556.
- [24] MAGRI N T C, DE SOUZA SARTORI J A, JARA J L P, et al. Precipitation of nonsugars as a model of color reduction in sugarcane juice (*Saccharum* spp.) submitted to the hydrogen peroxide clarification of the crystal sugar process[J/OL]. Journal of food processing and preservation, 2019, 43(10): e14137 [2020–03–02]. <https://doi.org/10.1111/jfpp.14137>.
- [25] 郑桂灵, 张伟, 李鹏. 空气凤梨叶片蜡质成分及叶表结构研究[J]. 植物研究, 2016, 36(5): 692–696, 704.
- [26] 唐俊, 刘东明, 刘泽洲, 等. 几份甘蓝蜡粉缺失突变体特征特性的研究[J]. 园艺学报, 2015, 42(6): 1093–1102.
- [27] 王敏力, 刘德春, 杨莉, 等. 不同种类柑橘的蜡质结构与成分比较[J]. 园艺学报, 2014, 41(8): 1545–1553.
- [28] 王金秋, 何义仲, 徐坤洋, 等. 三种类型柑橘成熟果实表面蜡质分析[J]. 中国农业科学, 2016, 49(10): 1936–1945.
- [29] 徐呈祥, 吴秀兰, 马艳萍, 等. 贮藏温度对砂糖橘果皮表面结构及蜡质的影响[J]. 园艺学报, 2019, 46(6): 1057–1067.
- [30] 董晓庆, 饶景萍, 朱守亮, 等. 气调包装与 1-MCP 结合抑制苹果蜡质成分降低[J]. 农业工程学报, 2013, 29(16): 269–277.
- [31] 杨艳青. 苹果果实表皮蜡质结构观察与组分分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013: 28.
- [32] 王永旭. 苹果不同生长发育时期表皮蜡质成分与晶体结构研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2019: 40.
- [33] STAIGER S, SEUFERT P, ARAND K, et al. The permeation barrier of plant cuticles: Uptake of active ingredients is limited by very long-chain aliphatic rather than cyclic wax compounds[J]. Pest management science, 2019, 75(12): 3405–3412.
- [34] 杨帅. 蓝莓外表皮蜡质与果实贮藏品质的研究[D]. 金华: 浙江师范大学, 2015: 15.
- [35] 冯思敏, 罗自生, 张炎冰, 等. 响应面法优化提取甘蔗皮中蔗蜡的工艺条件[EB/OL]. 北京: 中国科技论文在线 [2013–03–06]. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201303-195>.
- [36] 郝浩浩. 成熟柑橘果实表面蜡质层的初步研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011: 38.
- [37] CHU W J, GAO H Y, CAO S F, et al. Corrigendum to “Composition and morphology of cuticular wax in blueberry (*Vaccinium* spp.) fruits[J]. Food chemistry, 2017, 21: 436–442.
- [38] 李珍慈, 江英, 秦婕, 等. 库尔勒香梨表皮蜡质提取条件研究及成分分析[J]. 中国酿造, 2016, 35(4): 158–162.
- [39] 常雪花, 赵晓敏, 白友强, 等. 提取方法对库尔勒香梨果实表皮蜡质提取效果的影响[J]. 保鲜与加工, 2019, 19(4): 49–54.
- [40] 郭焰, 董成虎, 白羽嘉, 等. 玫瑰花蜡质提取工艺的研究[J]. 保鲜与加工, 2012, 12(3): 34–37.
- [41] RIEDERER M, SCHNEIDER G. The effect of the environment on the permeability and composition of *Citrus* leaf cuticles: II. Composition of soluble cuticular lipids and correlation with transport properties[J]. Planta, 1990, 180(2): 154–165.
- [42] 徐淑婷, 陈烨芝, 吴珏, 等. 温州蜜柑采后热激处理对果皮蜡质和气孔的影响[C]//中国园艺学会. 中国园艺学会 2019 年学术年会暨成立 90 周年纪念大会论文摘要集. 北京: 中国园艺学会, 2019: 82.
- [43] WANG S W, DUAN L S, ENEJI A E, et al. Variations in growth, photosynthesis and defense system among four weed species under increased UV-B radiation[J]. Journal of integrative plant biology, 2007, 49(5): 621–627.
- [44] 李永才, 尹燕, 陈松江, 等. 采前套袋对苹果梨表皮蜡质结构和化学组分的影响[J]. 中国农业科学, 2012, 45(17): 3661–3668.
- [45] OLIVEIRA A F M, MEIRELLES S T, SALATINO A. Epicuticular waxes from caatinga and cerrado species and their efficiency against water loss[J]. Anais da academia brasileira de ciencias, 2003, 75(4): 431–439.
- [46] 唐瑛, 王文娟, 李永才, 等. 采后乙烯利、1-MCP 处理对苹果梨蜡质组分的影响[J]. 食品科学, 2016, 37(18): 223–229.
- [47] GNIWOTTA F, VOGG G, GARTMANN V, et al. What do microbes encounter at the plant surface? Chemical composition of pea leaf cuticular waxes[J]. Plant physiology, 2005, 139(1): 519–530.

(上接第 5 页)

- [42] RAO M S, ANJANEYULU N. Effect of copper sulfate on molt and reproduction in shrimp *Litopenaeus vannamei*[J]. International journal of biological chemistry, 2007, 2(1): 35–41.
- [43] LEE M H, SHIAU S Y. Dietary copper requirement of juvenile grass shrimp, *Penaeus monodon*, and effects on non-specific immune responses[J]. Fish & shellfish immunology, 2002, 13(4): 259–270.
- [44] LIN Y H, SHIAU S Y. Dietary selenium requirements of juvenile grouper, *Epinephelus malabaricus*[J]. Aquaculture, 2005, 250(1/2): 356–363.
- [45] KÖHRLE J, BRIGELIUS-FLOHÉ R, BÖCK A, et al. Selenium in biology: Facts and medical perspectives[J]. Biological chemistry, 2000, 381(9/10): 849–864.