



菠萝蜜白化突变体叶片表皮形态研究

王紫璇, 徐芷蕙, 黄晓薇, 于旭东, 蔡泽坪, 罗佳佳, 李世东

引用本文:

王紫璇, 徐芷蕙, 黄晓薇, 于旭东, 蔡泽坪, 罗佳佳, 李世东. 菠萝蜜白化突变体叶片表皮形态研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(2): 249–256.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4447>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

拟南芥6个突变体热敏感性差异的比较分析

Comparison of Thermo-sensitivity among Six Mutants of *Arabidopsis thaliana*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 285–291 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4147>

拟南芥*ERD15*基因缺失突变体的分子鉴定和表型分析

Molecular Identification and Phenotype of *Arabidopsis thaliana* Mutant *erd15*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 505–512 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4196>

UV-B预处理诱导拟南芥耐旱性的提高

UV-B-induced Drought Tolerance Improvement in *Arabidopsis thaliana*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 171–176 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4104>

PPR蛋白在植物生长发育中的作用

Roles of PPR Proteins in Plant Growth and Development

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 225–234 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3956>

铁皮石斛*DoSMT2*基因的克隆与表达分析

Cloning and Expression Analysis of *DoSMT2* Gene in *Dendrobium officinale*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(6): 591–598 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4234>

向下翻页, 浏览PDF全文

菠萝蜜白化突变体叶片表皮形态研究

王紫璇¹, 徐芷蕙¹, 黄晓薇¹, 于旭东¹, 蔡泽坪^{1*}, 罗佳佳^{2,3}, 李世东¹

(1. 海南大学林学院, 热带特色林木花卉遗传与种质创新教育部重点实验室, 海口 570228; 2. 中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 海口 571101; 3. 海南大学热带作物学院, 海口 570228)

摘要: 为探究木本植物白化突变体叶片表皮形态的变化, 在扫描电镜下观测了菠萝蜜(*Artocarpus heterophyllus*)白化突变体(AAS)和正常(CK)幼苗叶片的表皮细胞和气孔器, 对 MAP65 家族蛋白构建了进化树, 并分析了 MAP65 基因的表达模式。结果表明, AAS 表皮细胞和气孔器的大小、形态均发生较大变化。与 CK 相比, AAS 表皮细胞的周长、面积较小, 密度较大, 凸出数量和长度均减少, 气孔器较小且大小不一。下表皮小细胞和异常气孔器的数量在 AAS 中大幅增加。MAP65 家族成员大部分基因在 AAS 中下调表达。因此, 推测菠萝蜜白化突变体的发生可能与 MAP65 基因表达有关。

关键词: 菠萝蜜; 白化突变体; 叶; 表皮细胞; 气孔器; 基因表达

doi: 10.11926/jtsb.4447

Leaf Epidermal Morphology of Albino Mutant of *Artocarpus heterophyllus*

WANG Zixuan¹, XU Zhihui¹, HUANG Xiaowei¹, YU Xudong¹, CAI Zeping^{1*}, LUO Jiajia^{2,3}, LI Shidong¹

(1. Key Laboratory of Genetics and Germplasm Innovation of Tropical Special Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education, College of Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China; 2. Tropical Crops Genetic Resources Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China; 3. College of Tropical Crops, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: To investigate the changes of leaf epidermal morphology in albino mutants of woody plants, the epidermis cells and stomatal apparatus on leaves of albino mutant (AAS) and normal (CK) *Artocarpus heterophyllus* seedlings were observed under scanning electron microscopy. The phylogenetic tree was constructed based on MAP65 family proteins, and the expression of MAP65 was analyzed. The results showed that the size and morphology of epidermal cells and stomatal apparatus of AAS were changed greatly. Compared with CK, epidermal cells of AAS had smaller perimeter and area, higher density, less lobe number, shorter lobe length and smaller stomatal apparatus. The number of small cells and abnormal stomatal apparatus in lower epidermis increased significantly in AAS. Most genes of MAP65 family members were down regulated in AAS. Therefore, it was speculated that the occurrence of AAS might be related to the expression of MAP65 gene.

Key words: *Artocarpus heterophyllus*; Albino mutant; Leaf; Epidermal cell; Stomatal apparatus; Gene expression

叶片表皮是调控蒸腾作用的重要组成部分, 同时也是植物抵御生物和非生物入侵的第一道防线。表皮细胞和气孔器在保护植株、调节光合和呼吸作

用等多种生理过程中发挥着重要的作用^[1]。大多数双子叶植物表皮细胞的细胞壁会形成凸出(lobe), 从而使表皮细胞相互嵌合, 紧密排列^[2]。双子叶植物

收稿日期: 2021-05-12

接受日期: 2021-06-12

基金项目: 海南省自然科学基金项目(319MS017); 海南大学科研启动基金项目(kyqd1620); 海南大学国家级大学生创新创业训练计划项目(SA2000008501, SA2100001230)资助

This work was supported by the Project for Natural Science in Hainan (Grant No. 319MS017); the Project for Scientific Research Startup of Hainan University (Grant No. kyqd1620), and the Project for National Innovation and Entrepreneurship Training of Hainan University (Grant No. SA2000008501, SA2100001230).

作者简介: 王紫璇(2000~), 女, 本科, 研究方向为林学、森林培育。E-mail: 18005505432@126.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: 992995@hainanu.edu.cn

气孔器一般由 2 个保卫细胞构成, 通过控制气孔器的开闭来调控与外界气体的交换^[3]。已对很多植物的表皮形态进行了研究^[4-7], 如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、小麦(*Triticum aestivum*)、野丁香(*Leptodermis potaninii*)等, 而菠萝蜜(*Artocarpus heterophyllus*)的表皮形态研究还较少。

植物叶片是进行光合作用的主要器官, 光对叶表皮形态具有一定的调控作用。有研究表明, 强光环境下叶表皮细胞的体积会减小^[8]。Thomas 等^[9]报道气孔的密度随光照强度的增加而增加。Kang 等^[10]的研究表明, 在蓝光和红光下隐花色素(cryptochrome, CRY)和光敏色素 B (phytochrome B, phyB)功能缺失突变体中气孔的发育受到抑制; 在远红光下光敏色素 A (phyA)缺失突变体中气孔器几乎不发育。

MAPs (microtubule associated proteins)是一类与微管结合的蛋白。MAP65s 对维持微管稳定以及微管成束起关键作用。MAP65-1 可通过抑制与微管切断酶 KTN1 (katanin)的结合, 保护微管免受切断^[11]。微管排布会影响细胞的生长过程。当微管平行聚集成束并横向排列时, 局部表皮细胞的生长会受到抑制, 从而使表皮细胞形成凹陷^[12]。同时, 微管还可通过调节纤维丝的长度影响细胞生长, 当微管正常排布时, 纤维丝较长, 抑制细胞向纤维丝平行的方向生长^[13]。

菠萝蜜是一种常绿木本植物, 具有较高食用、观赏和经济价值^[14]。白化突变植株光合色素缺失, 从而使得叶片发育异常^[15]。同时叶色白化突变体也是一类难得的材料, 可发掘其观赏价值^[16]。目前有关白化现象对表皮形态影响方面的研究较少, 对白化叶片表皮形态及其形成机制进行研究, 可为植物细胞形态建成、分子调控机制和植株园艺性状改良提供重要依据^[17]。

本文在扫描电镜下观察了菠萝蜜白化突变体(AAS)和正常(CK)幼苗叶片的表皮细胞和气孔器变化, 基于 MAP65 家族蛋白构建进化树, 并对 MAP65 家族基因的表达模式进行分析, 为探究木本植物白化突变体叶片表皮形态变化机制提供参考依据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验材料种植于海南大学儋州校区。菠萝蜜

(*Artocarpus heterophyllus*)白化突变体(albino mutant, AAS)和作为对照(CK)的正常幼苗均为实生苗, 来源于同一棵带有隐性白化基因的菠萝蜜成年母株, 取幼苗成熟叶片为材料(图 1)。

1.2 方法

种子萌发与幼苗的栽种 采用谢柳青等^[18]的方法, 选取发育良好的种子, 点播于经灭菌处理的基质(营养土:蛭石=3:1)中, 在(32±3) °C、光照强度约 1 440 μmol/(m² s)的环境下栽种, 每天定时浇水和管理。

扫描电镜观察 幼苗萌发第 15 天用镊子取茎尖向下第 3 枚叶片, 观测面向上置于电镜载物台, 并用液氮速冻约 3 min。在扫描电子显微镜下对叶片上下表皮进行观察并拍照。

表皮细胞形态 表皮细胞测量周长、面积和密度。周长为单个细胞的细胞壁长度, 面积为细胞壁围成的面积。此外, 为反映 AAS 与 CK 表皮细胞的嵌合程度, 参照 Armour 等^[19]的方法对相邻 2 个表皮细胞交界点的直线距离和细胞壁长度进行测量, 并统计凸出数量, 重复大于 100 次; 表皮细胞的密度为单位面积的表皮细胞个数, 重复 3 次。小细胞是指小于平均面积 60%的细胞, 小细胞密度为单位面积内小细胞的个数, 重复 3 次。

气孔器形态 气孔器测量长度、宽度、面积、周长、密度和气孔指数。长度和宽度分别为气孔器的长轴和短轴长; 周长为 2 个保卫细胞外围细胞壁围成的曲线长; 面积为 2 个保卫细胞外围曲边围成的面积, 重复大于 100 次。气孔指数=气孔器个数/(气孔器个数+表皮细胞个数), 重复 3 次。形态异常的气孔器为面积不足平均面积 60%的气孔器, 计算异常气孔器占全部气孔器的比例, 重复 3 次。

保卫细胞形态 保卫细胞测量长度、宽度、周长和面积。宽度为气孔器横向边缘切点到气孔中轴线的距离; 长度为保卫细胞纵向展平时两端点的距离; 周长为保卫细胞外围曲边与气孔中轴线围成的曲线长; 面积为保卫细胞外围曲边与气孔中轴线围成的面积, 重复大于 100 次。

1.3 数据的统计和分析

采用 Image J 软件对叶片表皮细胞和气孔器进行测量。采用 Excel 2010 软件对数据进行单因素方差分析和多重比较, 以 $P < 0.05$ 表示差异显著, $P <$

0.01 表示差异极显著, 所有数据用平均值 \pm 标准误差表示。

1.4 MAP65 家族基因的表达分析

本研究前期已完成菠萝蜜转录组测序(PRJNA 579273), 从拟南芥数据库(<https://www.arabidopsis.org/>)中获得 AtMAP65 家族成员的氨基酸序列, 使用 BioEdit 软件, 通过本地 Blast 筛选出与拟南芥 AtMAP65-1 (AT5G55230)同源的蛋白, 并在拟南芥数据库中进行 BLAST 验证。从 AAS 叶转录组数据中获取菠萝蜜 MAP65 家族基因表达量。并通过在线网站 Expression Heatmapper (<http://www2.heatmapper.ca/expression/>)进行可视化, 标准化方法为 Row Z-score 标准化。

1.5 系统进化树的构建

用 Clustal W 将菠萝蜜和拟南芥 MAP65 的氨基酸序列进行多重比对, 采用 MEGA 6.05 软件以邻接法(neighbor-joining, NJ)构建进化树, 设置步长为 1 000, 模式为 Poisson model, 缺口设为 Pairwise deletion 进行检验。

2 结果和分析

2.1 表皮细胞形态结构

CK 幼苗的叶片颜色为绿色, 而 AAS 为白色(图

1)。AAS 和 CK 的上表皮细胞周长分别是 347.25 和 923.67 μm , AAS 是 CK 的 37.59%, 差异极显著; AAS 和 CK 下表皮细胞周长分别是 146.18 和 524.09 μm , AAS 是 CK 的 27.89%, 差异极显著(图 2, 图 3)。AAS 和 CK 上表皮细胞面积分别是 85.03 和 202.73 μm^2 , AAS 是 CK 的 41.94%, 差异极显著; AAS 和 CK 下表皮细胞面积分别是 54.44 和 128.00 μm^2 , AAS 是 CK 的 42.53%, 差异极显著(图 3), 这表明光合色素缺失严重抑制叶表皮细胞的大小。

AAS 和 CK 上表皮细胞密度分别是 2 816.98 和



图 1 菠萝蜜正常幼苗(A)和白化突变体(B)植株形态

Fig. 1 Normal (A) and albino mutant (B) of *Artocarpus heterophyllus* seedlings

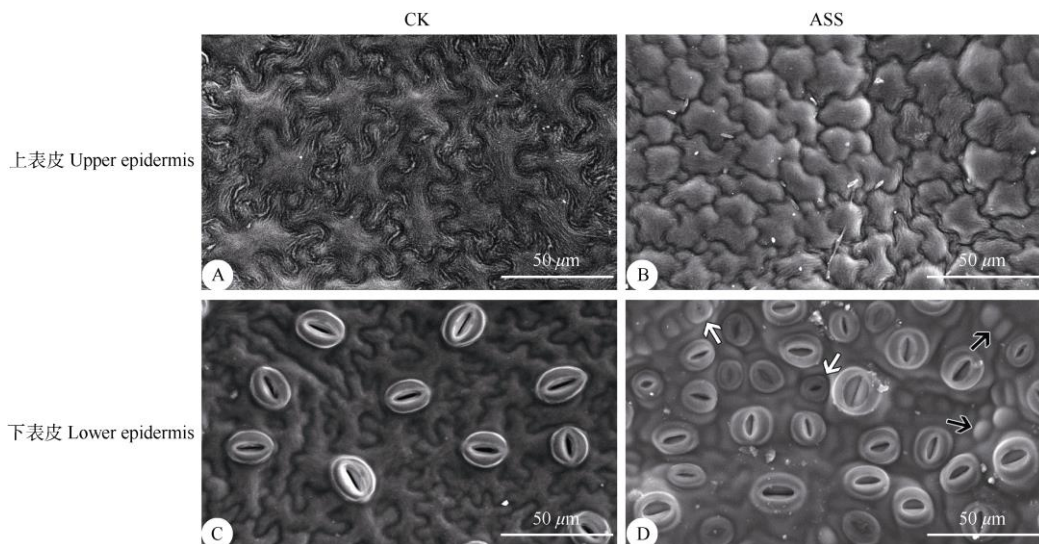


图 2 叶片表皮细胞和气孔器形态。CK: 正常幼苗; AAS: 白化突变体; 白色箭头: 形态异常的气孔器; 黑色箭头: 小细胞。

Fig. 2 Morphology of leaf epidermis cells and stomatal apparatus. CK: Normal seedling; AAS: Albino mutant seedling; White arrow: Abnormal stomatal apparatus; Black arrow: Small cell.

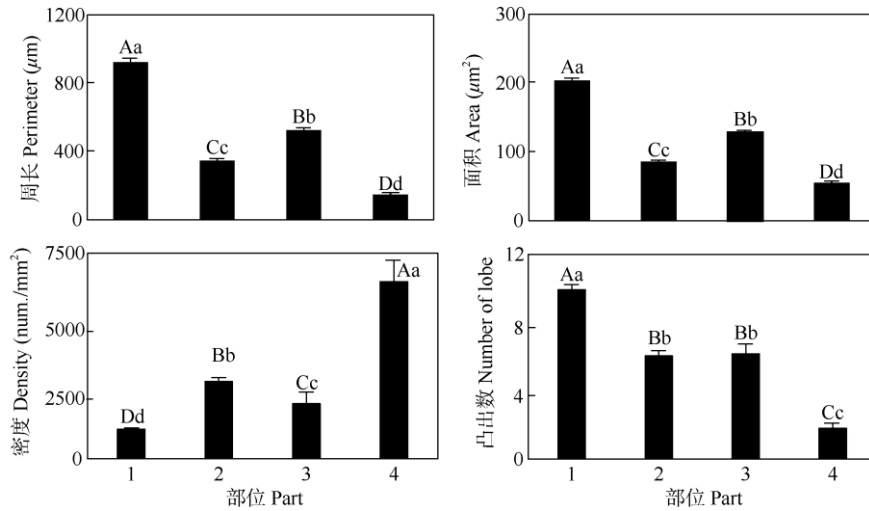


图 3 叶片表皮细胞的形态特性。1: CK 上表皮细胞; 2: AAS 上表皮细胞; 3: CK 下表皮细胞; 4: AAS 下表皮细胞。柱上不同大小写字母分别表示差异极显著($P < 0.01$)和显著($P < 0.05$)。

Fig. 3 Morphology of leaf epidermal cells. 1: Upper epidermal cell of CK; 2: Upper epidermal cell of AAS; 3: Lower epidermal cell of CK; 4: Lower epidermal cell of AAS. Different capital and small letters upon column indicate significant differences at 0.01 and 0.05 levels, respectively.

1 077.77 num./mm², AAS 是 CK 的 2.61 倍, 差异极显著; AAS 和 CK 下表皮细胞密度分别是 6 458.43 和 2 008.03 num./mm², AAS 是 CK 的 3.22 倍, 差异极显著(图 3), 这表明光合色素缺失使叶表皮细胞的密度成倍增加。

气孔器仅分布于叶片的下表皮(图 2)。与 CK 相比, AAS 上、下表皮细胞的凸出较少, 分别是 CK

的 60.82% 和 29.50%, 差异极显著(图 3)。AAS 的上、下表皮相邻 2 个细胞交界点直线距离的中位数分别是 11.55 和 6.62 μm, 是 CK 的 57.43% 和 46.95%; 相邻 2 个细胞交界点的细胞壁长度分别是 14.22 和 7.40 μm, 是 CK 的 39.38% 和 52.48% (图 4: A, B)。这表明光合色素缺失使 AAS 的上、下表皮细胞凸出减少。

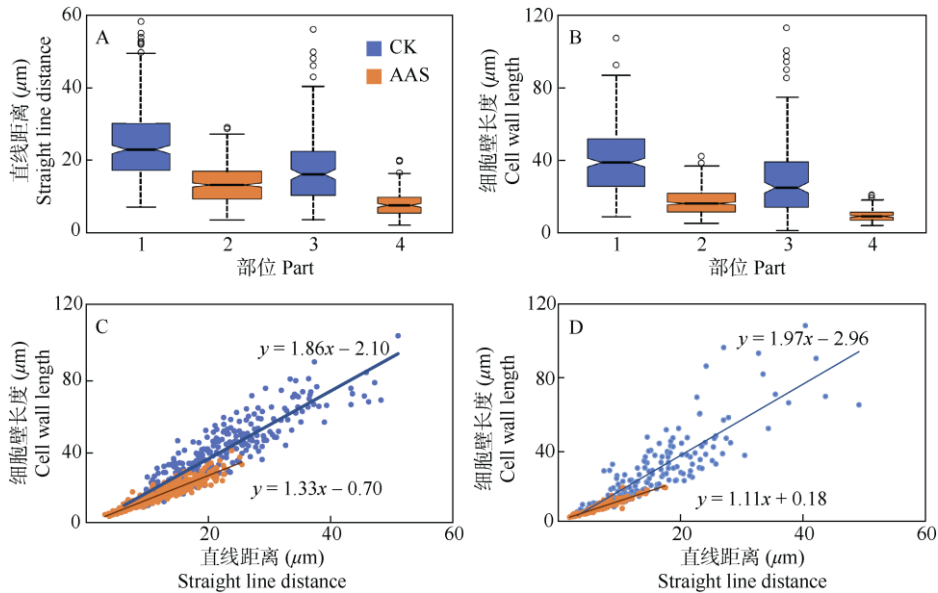


图 4 相邻 2 个细胞交界点间直线距离(A)和细胞壁长度(B)及其线性关系(C: 上表皮, D: 下表皮)。1: CK 上表皮细胞; 2: AAS 上表皮细胞; 3: CK 下表皮细胞; 4: AAS 下表皮细胞。

Fig. 4 Distance (A) between two adjacent cell junctions and the cell wall length (B) and their linear relationship (C: Upper epidermis, D: Lower epidermis). 1: Upper epidermal cell of CK; 2: Upper epidermal cell of AAS; 3: Lower epidermal cell of CK; 4: Lower epidermal cell of AAS.

在叶片的上、下表皮中, AAS 和 CK 的相邻 2 个细胞交界点间的直线距离与细胞长度都呈正相关。线性回归分析表明, CK 上表皮的回归系数是 1.86, AAS 为 1.33, 是 CK 的 71.50%; 而 CK 下表皮的回归系数是 1.97, AAS 为 1.11, 是 CK 的 56.35% (图 4: C, D), 这表明受光合色素缺失的影响, AAS 上、下表皮细胞间的嵌合程度降低。

AAS 下表皮的小细胞较多, CK 小细胞的密度为 19.15 num./mm², AAS 为 279.38 num./mm², 是 CK 的 14.59 倍, 差异极显著。

2.2 气孔器形态

AAS 和 CK 的气孔器均分布于叶片下表皮。CK 气孔器的长度、宽度、周长和面积分别为 23.22、18.48、64.90 μm 和 333.67 μm², 而 AAS 分别为 20.16、17.50、58.81 μm 和 292.67 μm², 分别是 CK 的 86.82%、94.70%、90.62% 和 87.71%, 差异达极显著或显著水平。此外, AAS 周长和面积的变异系数分别为 15.18% 和 29.78%, 是 CK 的 2.60 和 3.09 倍。CK 的气孔密度为 390.58 num./mm², AAS 为 1 044.92 num./mm², 是 CK 的 2.68 倍, 达极显著差异。CK 的气孔指数为 21.58%, AAS 的为 20.63%, 无显著差异(表 1)。

CK 保卫细胞的长度、宽度、周长和面积分别是 23.31、8.95、52.88 μm 和 160.35 μm², AAS 分别为 20.46、8.60、48.28 μm 和 144.00 μm², 分别是 CK 的 87.77%、96.09%、91.30% 和 89.80%, 差异均达极显著或显著水平。AAS 保卫细胞周长和

面积的变异系数分别为 15.76% 和 29.93%, 是 CK 的 2.89 和 2.87 倍(表 2)。这表明光合色素缺失会使 AAS 的气孔器和保卫细胞发育异常, 导致气孔器和保卫细胞大小悬殊, 分布不均。

AAS 形态异常气孔器的比例为 6.19%; 而 CK 则没有(表 1), 表明光合色素缺失使部分气孔器的形态异常。

2.3 MAP65 家族基因分析

为探究基因表达对 AAS 表皮细胞的影响, 选择与微管蛋白相关的 MAP65 家族进行分析。本研究与 MAP65 家族相关基因在菠萝蜜中共有 20 个, 其编码的蛋白中 CL1677.C5、CL1677.C14、CL1677.C13、CL1677.C4、CL1677.C2、CL1677.C12、CL1677.C7、CL1677.C10 与 AtMAP65-8、AtMAP65-5 聚于一支, 基因在 AAS 中下调表达(图 5)。CL1465.C1、CL1465.C3、CL1465.C4 与 AtMAP65-2 为直系同源蛋白。在 AAS 中 *CL1465.C1* 下调表达, 而 *CL1465.C3* 和 *CL1465.C4* 上调表达。CL205.C4、CL205.C3、CL205.C5、CL205.C6、CL205.C8、CL205.C7、CL205.C1 与 AtMAP65-6、AtMAP65-7 聚于一大支。除 *CL205.C4*、*CL205.C3* 和 *CL205.C6* 在 AAS 中上调表达, 其余均下调表达。*UG902* 与 *AtMAP65-9* 为直系同源基因, *UG41335* 与 *AtMAP65-4* 的亲缘关系较近, 且其基因均在 AAS 中上调表达。这表明菠萝蜜 MAP65 家族成员大部分基因在 AAS 中下调表达。

表 1 气孔器的形态

Table 1 Morphology of stomatal apparatus

幼苗 Seedling	长 Length (μm)	宽 Width (μm)	周长 Perimeter (μm)	面积 Area (μm ²)	周长变异系数 Variation coefficient of perimeter /%	面积变异系数 Variation coefficient of area /%	密度 Density (num./mm ²)	气孔指数 Stomatal index /%	异常气孔 器比例 % of abnormal stomatal
CK	23.22 ± 0.21	18.48 ± 0.15	64.90 ± 0.51	333.67 ± 4.30	5.84	9.64	390.58 ± 43.07	20.63 ± 1.65	0 ± 0
AAS	20.16 ± 0.34**	17.50 ± 0.27*	58.81 ± 0.87**	292.67 ± 8.51**	15.18	29.78	1 044.92 ± 28.39**	21.58 ± 0.90	6.19 ± 3.23**

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$ 。

表 2 保卫细胞比较

Table 2 Comparisons of guard cells

幼苗 Seedling	长 Length (μm)	宽 Width (μm)	周长 Perimeter (μm)	面积 Area (μm ²)	周长变异系数 Variation coefficient of perimeter /%	面积变异系数 /% Variation coefficient of area
CK	23.31 ± 0.23	8.95 ± 0.09	52.88 ± 0.34	160.35 ± 1.97	5.45	10.44
AAS	20.46 ± 0.39**	8.60 ± 0.16	48.28 ± 0.74**	144.00 ± 4.186**	15.76	29.93

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$ 。

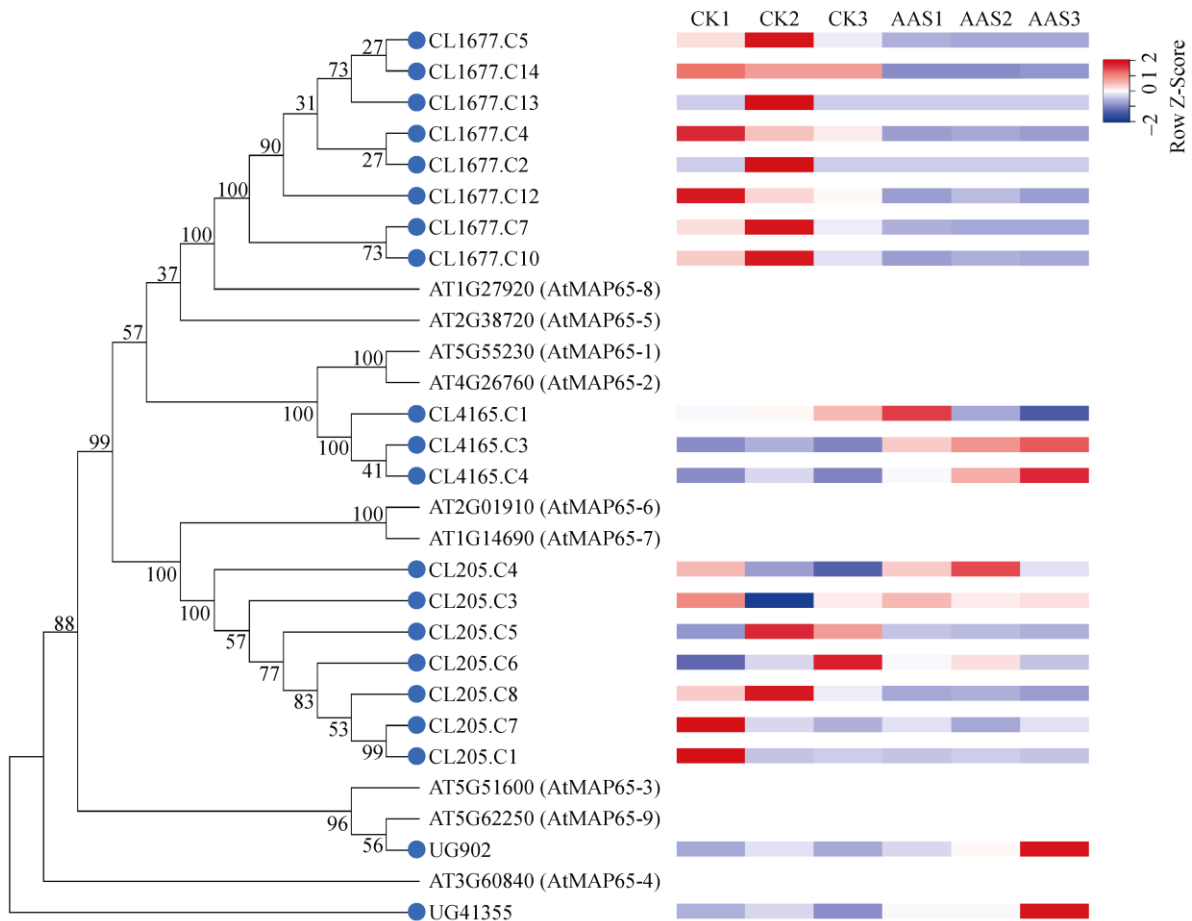


图 5 MAP65 家族蛋白的系统进化树(左)及基因表达分析(右)。数值表示分支的置信度, 蓝色圆点为菠萝蜜蛋白。

Fig. 5 Phylogenetic tree (left) and gene expression analysis (right) of MAP65 family. The value represents the confidence of the branch, Blue dot: Proteins in *Artocarpus heterophyllus*.

3 结论和讨论

对于双子叶植物而言, 表皮细胞的发育经历了 3 个阶段, 即多边形细胞的产生、细胞壁的延伸以及凸出的形成^[20]。在这个过程中, 细胞面积的增大依赖于细胞的膨胀和凸出的延伸^[19]。本研究中, AAS 的上下表皮细胞在大小、形态上均与 CK 有显著差异, 表现为细胞的周长和面积减小, 细胞密度增大, 细胞壁的凸出数减少, 相邻 2 个细胞交界点的直线距离和细胞壁长度较短, 表明 AAS 的上、下表皮细胞间的嵌合程度降低。由此可见, AAS 表皮细胞的生长和发育受到了抑制。韩冰等^[21]研究的拟南芥突变体 *cpr1* 表皮细胞形态与本研究结果相似。其认为植物免疫反应可以调节表皮细胞的形态建成, 因此可进一步研究 AAS 和 CK 免疫反应的异同。

无论是单子叶还是双子叶植物, 通常气孔排布时两个气孔器间至少间隔 1 个表皮细胞, 称为“单

细胞间距规则”^[22]。排布异常的气孔器会出现 2 个或多个气孔直接接触的情况, 中间无表皮细胞间隔, 称为气孔簇^[23]。付影等^[24]使用光学显微镜对白化菠萝蜜的叶表皮细胞及气孔器临时装片进行观察, 由于图像解析度的限制, 2 个气孔器直接接触被误认为气孔簇, 但本研究在电子显微镜下观察 2 个气孔器并未直接接触, 并不构成气孔簇。

植物的细胞形态建成需要微管微丝的参与^[25-26], 其中微丝与凸出的延伸有关, 微管与细胞生长点的构建有关, 微丝形成受阻会导致细胞壁变得平滑, 凸出减少; 微管的异常则会导致细胞不正常膨胀, 趋近于圆形^[21], 由此推测, 叶色白化植株微管微丝的结构可能发生了改变。MAP65 对维持微管稳定起关键作用^[27], 有研究表明 *AtMAP65-1* 和 *AtMAP65-5* 蛋白能促进微管捆绑成束^[28]。微管聚集成束会抑制表皮细胞局部生长, 形成细胞凹陷^[12]。菠萝蜜中与 *AtMAP65-1* 聚于同一分支的 3 个蛋白, 对应的

有2个基因在AAS中上调表达,1个下调表达;与AtMAP65-5聚于同一分支的8个蛋白,其基因在AAS中下调表达,由此推测,AAS中这些基因的表达变化可能是造成菠萝蜜叶上、下表皮细胞凸出数量降低的原因。

AAS的气孔器和保卫细胞形态与CK有较大差异,AAS气孔器和保卫细胞的长、宽、周长和面积均较小,气孔器密度增大,且AAS的气孔器大小不一,而CK相对均一。Kim等^[29]首次报道油菜素甾醇(brassinosteroid, BR)突变体中植物的气孔密度增加,而用BR处理发育叶片后气孔密度降低,由此推测,可能是由于AAS的BR合成异常导致气孔的密度增加。同时,AAS中小细胞密度和形态异常气孔器比例均与CK呈极显著差异。有研究表明,甾醇合成异常会导致表皮细胞及气孔器的发育改变^[30],因此,对甾醇相关合成酶基因的表达情况还有待于深入研究。

参考文献

- [1] ZHOU Y Q, MENG S Y, ZHOU W Q. Molecular mechanism for regulating epidermal morphogenesis in plants [J]. *Acta Agric Boreali-Occid Sin*, 2018, 27(5): 609–616. doi: 10.7606/j.issn.1004-1389.2018.05.001.
周玉乾, 孟思远, 周文期. 植物表皮形态建成的分子调控机制 [J]. *西北农业学报*, 2018, 27(5): 609–616. doi: 10.7606/j.issn.1004-1389.2018.05.001.
- [2] LIANG S Q, SU T, HU J J, et al. Pattern of leaf epidermal characters in *Cycas* and its significance of taxonomy and paleoecology [J]. *Acta Palaeontol Sin*, 2019, 58(4): 526–542. doi: 10.19800/j.cnki.aps.2019.04.010.
梁水清, 苏涛, 胡瑾瑾, 等. 苏铁属植物叶表皮特征及其分类学和古生态学意义 [J]. *古生物学报*, 2019, 58(4): 526–542. doi: 10.19800/j.cnki.aps.2019.04.010.
- [3] YANG Y, MA S M, WANG Y F. Classification, distribution, development of plant stomata [J]. *Life Sci Res*, 2011, 15(6): 550–555.
杨洋, 马三梅, 王永飞. 植物气孔的类型、分布特点和发育 [J]. *生命科学研究*, 2011, 15(6): 550–555.
- [4] YIN Q Q. The preliminary biological function of *Arabidopsis thaliana* stomatal index regulation gene *AtIQD21* [D]. Tianjin: Tianjin Agricultural University, 2016: 1–60.
尹倩倩. 拟南芥气孔指数调控基因*AtIQD21*生物学功能的初步研究 [D]. 天津: 天津农学院, 2016: 1–60.
- [5] ZHOU W Q, KOU S R, LIAN X R, et al. Screening and identification of leaf epidermal mutants in rice and maize [J]. *Plant Physiol J*, 2020, 56(2): 189–199. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2019.0402.
周文期, 寇思荣, 连晓荣, 等. 水稻和玉米叶表皮突变体的筛选和鉴定 [J]. *植物生理学报*, 2020, 56(2): 189–199. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2019.0402.
- [6] CHENG Q L. Distribution of specialized epidermal cells and stomatal development in wheat [D]. Tianjin: Tianjin Agricultural University, 2015: 1–42.
程乔林. 小麦叶片下表皮特化细胞分布及气孔发育的研究 [D]. 天津: 天津农学院, 2015: 1–42.
- [7] YANG P, LUO Y Y, WANG R J. Leaf epidermal morphology of *Leptodermis* Wall. (Rubiaceae) [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2011, 19(4): 291–302. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.04.001.
杨萍, 罗海燕, 王瑞江. 野丁香属植物叶表皮形态特征研究 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2011, 19(4): 291–302. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.04.001.
- [8] SUN M, TIAN K, ZHANG Y, et al. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation [J]. *Plant Sci J*, 2017, 35(6): 940–949. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.60940.
孙梅, 田昆, 张贇, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究 [J]. *植物科学学报*, 2017, 35(6): 940–949. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.60940.
- [9] THOMAS P W, WOODWARD F I, QUICK W P. Systemic irradiance signalling in tobacco [J]. *New Phytol*, 2004, 161(1): 193–198. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00954.x.
- [10] KANG C Y, LIAN H L, WANG F F, et al. Cryptochromes, phytochromes, and COP1 regulate light-controlled stomatal development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(9): 2624–2641. doi: 10.1105/tpc.109.069765.
- [11] BURKART G M, DIXIT R. Microtubule bundling by MAP65-1 protects against severing by inhibiting the binding of katanin [J]. *Mol Biol Cell*, 2019, 30(13): 1587–1597.
- [12] LLOYD C, CHAN J. Microtubules and the shape of plants to come [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2004, 5(1): 13–22. doi: 10.1038/nrm1277.
- [13] BURGERT I, FRATZL P. Actuation systems in plants as prototypes for bioinspired devices [J]. *Philos Trans Roy Soc A Math Phys Eng Sci*, 2009, 367(1893): 1541–1557. doi: 10.1098/rsta.2009.0003.
- [14] YANG X R, YU X D, WU F H, et al. Bioinformatics prediction and comparison of *Artocarpus heterophyllus* BR11 family members [J]. *Mol Plant Breed*, 2021, 19(1): 100–110. doi: 10.13271/j.mpb.019.000100.
杨欣蓉, 于旭东, 吴繁花, 等. 菠萝蜜 BR11 家族成员生物信息学的预测与对比 [J]. *分子植物育种*, 2021, 19(1): 100–110. doi: 10.

- 13271/j.mpb.019.000100.
- [15] CAO L, YU X D, CAI Z P, et al. Research progress of plant leaf albino [J]. *Mol Plant Breed*, 2019, 17(16): 5390–5397. doi: 10.13271/j.mpb.017.005390.
曹璐, 于旭东, 蔡泽坪, 等. 植物叶色白化的研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2019, 17(16): 5390–5397. doi: 10.13271/j.mpb.017.005390.
- [16] LI X Y. Studies on albinism of *Crassula arborescens* [D]. Taiyuan: Shanxi University, 2015: 1–34.
李小明. 玉树白化机理研究 [D]. 太原: 山西大学, 2015: 1–34.
- [17] WU L Q, YOU C C, KE J, et al. Chloroplast development and physiological characteristics of green-revertible albino leaf color mutants in rice [J]. *Chin J Trop Crop*, 2013, 34(6): 1115–1120. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2013.06.021.
武立权, 尤翠翠, 柯建, 等. 叶色白化水稻突变体转绿中若干生理与叶绿体发育特型的研究 [J]. *热带作物学报*, 2013, 34(6): 1115–1120. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2013.06.021.
- [18] XIE L Q, DONG J N, YU X D, et al. Transcriptome analysis of stem secondary growth in chlorophyll deficient mutant of *Artocarpus heterophyllus* [J]. *Mol Plant Breed*, 2020, 18(18): 5958–5969. doi: 10.13271/j.mpb.018.005958.
谢柳青, 董俊娜, 于旭东, 等. 菠萝蜜叶绿素缺失突变体茎次生长转录组分析 [J]. *分子植物育种*, 2020, 18(18): 5958–5969. doi: 10.13271/j.mpb.018.005958.
- [19] ARMOUR W J, BARTON D A, LAW A M K, et al. Differential growth in periclinal and anticlinal walls during lobe formation in *Arabidopsis* cotyledon pavement cells [J]. *Plant Cell*, 2015, 27(9): 2484–2500. doi: 10.1105/tpc.114.126664.
- [20] ZHENG J. Research on a pavement cell mutant *e83* of *Arabidopsis thaliana* [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2013: 1–46.
郑婕. 一个拟南芥扁平细胞突变体 *e83* 的研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2013: 1–46.
- [21] HAN B. CPR1 is involved in the pavement cell morphogenesis in *Arabidopsis* and the preliminary study on the functions of PP1 family [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2015: 1–111.
韩冰. CPR1 参与拟南芥扁平细胞的形态建成和 PP1 家族功能初探 [D]. 兰州: 兰州大学, 2015: 1–111.
- [22] AKITA K, HASEZAWA S, HIGAKI T. Breaking of plant stomatal one-cell-spacing rule by sugar solution immersion [J]. *PLoS One*, 2013, 8(9): e72456. doi: 10.1371/journal.pone.0072456.
- [23] BERGMANN D C, LUKOWITZ W, SOMERVILLE C R. Stomatal development and pattern controlled by a MAPKK kinase [J]. *Science*, 2004, 304(5676): 1494–1497. doi: 10.1126/science.1096014.
- [24] FU Y, YU X D, CAI Z P, et al. Characters of albino mutant of *Artocarpus heterophyllus* Lam. [J]. *Chin J Trop Crop*, 2018, 39(6): 1081–1086. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2018.06.007.
付影, 于旭东, 蔡泽坪, 等. 菠萝蜜白化突变体的性状研究 [J]. *热带作物学报*, 2018, 39(6): 1081–1086. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2018.06.007.
- [25] WANG Z F, KONG Z S. Research advancements in plant cell microtubules [J]. *Chin J Cell Biol*, 2019, 41(3): 372–380. doi: 10.11844/cjcb.2019.03.0006.
王朝凤, 孔照胜. 植物细胞微管研究进展 [J]. *中国细胞生物学学报*, 2019, 41(3): 372–380. doi: 10.11844/cjcb.2019.03.0006.
- [26] QIAN D, LI P P, XIANG Y. Research advances on actin cytoskeleton in the novel physiological process of plants [J]. *Chin J Cell Biol*, 2019, 41(3): 399–405. doi: 10.11844/cjcb.2019.03.0009.
钱东, 李盼盼, 向云. 微丝骨架调控植物特有生理活动的研究进展 [J]. *中国细胞生物学学报*, 2019, 41(3): 399–405. doi: 10.11844/cjcb.2019.03.0009.
- [27] LLOYD C W, HUSSEY P J. Microtubule-associated proteins in plants: Why we need a MAP [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2001, 2(1): 40–47. doi: 10.1038/35048005.
- [28] GAILLARD J, NEUMANN E, VAN DAMME D, et al. Two microtubule-associated proteins of *Arabidopsis* MAP65s promote antiparallel microtubule bundling [J]. *Mol Biol Cell*, 2008, 19(10): 4534–4544. doi: 10.1091/mbc.e08-04-0341.
- [29] KIM T W, MICHNIEWICZ M, BERGMANN D C, et al. Brassinosteroid regulates stomatal development by GSK3-mediated inhibition of a MAPK pathway [J]. *Nature*, 2012, 482(7385): 419–422. doi: 10.1038/nature10794.
- [30] QIAN P P. Study on sterols regulating stomatal development and flowering in *Arabidopsis* [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2013: 1–80.
钱平平. 拟南芥甾醇调控气孔发育和开花的研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2013: 1–80.