

综 述 Reviews

植物腺毛发育的影响因素和分子机制

于宗霞*

大连大学生命科学与技术学院, 辽宁大连116622

摘要: 表皮毛是植物表面的特化器官, 是植物应对环境变化的有效防御手段之一。腺毛是表皮毛的一种, 通常由多细胞构成, 是植物次生代谢产物合成、分泌和储存的主要场所之一。植物次生代谢产物除了用于保护植物外, 还被开发为香料和药物等, 具有重要的经济价值, 但亟需解决植物中次生代谢产物含量低的问题。很早就有报道腺毛的密度与次生代谢产物的产量密切相关, 但腺毛发育机制尚不清晰。通过归纳番茄(*Solanum lycopersicum*)、黄花蒿(*Artemisia annua*)和黄瓜(*Cucumis sativus*)中腺毛发育新近研究报道, 为研究植物腺毛发育机制以及将腺毛开发为生物合成工厂提供理论依据。

关键词: 腺毛发育; 影响因素; 调控因子

表皮毛是植物地上组织器官的表皮细胞特化而成的一种结构, 依据细胞数目、有无分支以及细胞是否具有分泌性可以进一步分为单细胞有分支非腺毛、单细胞无分支非腺毛和多细胞无分支腺毛等。植物表皮毛是研究植物分类、细胞命运决定、细胞周期和形态建成的重要分子模型, 腺毛还是植物次生代谢产物的合成和储存场所, 广泛分布于唇形科、茄科和菊科等植物中, 如辣薄荷(*Mentha × piperita*)中的薄荷醇、黄花蒿(*Artemisia annua*)体内的青蒿素、罗勒(*Ocimum basilicum*)中的苯丙烯、野生或栽培番茄(*Solanum lycopersicum*)中的酰基糖和萜类以及烟草(*Nicotiana tabacum*)中的二萜等化合物都主要在植株的地上部分腺毛中合成和储存(Tissier 2018)。这些天然产物不仅是植物传粉和抵御环境胁迫的重要工具, 还被广泛用于生产香精、香料、药物及天然杀虫剂(Yan等2017), 具有重要经济和药用价值, 因此提供稳定、大量的天然产物是市场的迫切需求。

但次生代谢产物通常不是植物生长发育的必需成分, 在植物中的含量很低, 如青蒿素的含量仅占黄花蒿干重的0.1%~1%。此外, 这些化合物往往种类繁多、结构复杂、修饰多样, 向化学全合成和合成生物学提出了挑战。尽管青蒿素在酵母中已经实现了半合成, 但由于成本高昂, 目前青蒿素的提取仍然以从种植的黄蒿中分离为主(Tissier 2018), 因此亟需提高本源植物中天然产物的含

量。研究人员通过解析合成途径、过量表达酶基因、抑制竞争途径、调控转录等手段, 在提高次生代谢产物的含量方面已经取得了一定进展(Li等2018), 但对合成和储存器官——腺毛的发育研究仍较少。次生代谢产物的含量与腺毛密度息息相关, 通过提高腺毛的密度获得高产目的代谢产物的植株成为了新近的研究热点。腺毛分为头状腺毛和盾状腺毛, 通常由基部细胞、支持细胞和顶端细胞三部分构成, 每部分又由单个或多个细胞构成, 细胞大小各异。头状腺毛存储能力有限, 其内合成的不挥发或低挥发性化合物直接分泌到毛的表面; 盾状腺毛存储能力较强, 内部主要合成挥发性化合物, 并保存于毛顶端的存储腔中(Sadiq等2017)。腺毛细胞具有代谢合成旺盛、易于分离(植物的附属结构)、无植物毒性(不影响植物自身生长)等特点(Tissier 2018), 因此腺毛发育的研究将为分离鉴定次生代谢产物、解析生物合成途径和代谢产物的转运以及作为“生化工厂”合成高附加值产品等研究提供很好的实验体系。此外, 还可用来开发抗虫株系或者通过降低腺毛密度来降低对人体有害的化合物的含量, 如棉花(*Gossypium spp.*)中的棉酚(Ma等2016)。

收稿 2020-08-03 修定 2020-09-28

资助 国家自然科学基金(31700267)和大连市青年科技之星项目(2017RQ025)。

* 通讯作者(yuzongxia@sibs.ac.cn)。

1 腺毛发育的影响因素

表皮毛是植物在长期进化过程中适应环境产生的一种特化器官,能够降低植物的蒸腾作用,抵御植食性动物的取食和微生物侵害,抵御干旱、高温、冻害和紫外线辐射等恶劣环境,也是植物分类和时相转换的一个重要标志(Liu等2018)。因此,植物生存环境中的各种因素都能影响表皮毛的发育。

1.1 生物胁迫

植物在被动物取食或病菌侵染时,会激发体内的信号转导途径,从而迅速释放或合成保护性化合物响应和抵御生物的危害。丁香罗勒(*Ocimum gratissimum*)被顶切叶蚁属*Acromyrmex rugosus*啃食时,叶片腺毛密度发生了不同的变化,其中盾状腺毛数目在近轴面增加而在远轴面减少,具有1个分泌细胞的头状腺毛数目在叶片近远轴面都增加,具有2个分泌细胞的头状腺毛数目在远轴面减少而在近轴面不变(Tozin等2017)。黄花蒿接种丛枝菌根真菌后激活了体内茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号途径,显著提升了青蒿腺毛的密度和青蒿素的含量。风铃木属*Handroanthus ochraceus*组培苗生根时培养基中接种根际微生物能显著提高腺毛的大小或密度(Llorente等2016)。因此植物可以通过增加腺毛的密度和其中次生化化合物的含量,从物理和化学两方面增强抵御病虫害的能力。施加JA能够增加番茄表面type VI腺毛的密度和其中挥发性天然产物的含量,从而降低缨翅目蓟马蚜属(*Thripsaphis* spp.)害虫对番茄的伤害(Chen等2018)。

1.2 非生物胁迫

表皮毛和次生代谢产物是植物在长期进化中适应环境的结果,环境中的各种非生物因素如光照、温度、湿度、纬度和营养条件等都会影响腺毛的发育和次生代谢产物的合成。盐胁迫是其中一种非常重要的非生物胁迫因素,随着盐胁迫的增强,传统中药植物裂叶荆芥(*Schizonepeta tenuifolia*)的生物量降低,叶片表面的盾状腺毛和头状腺毛的数目提高,腺毛中薄荷酮等单萜类合成量降低而亚硫酸酯等酯类合成量增加(Zhou等2018)。光照和温度对植物腺毛发育也有很重要的影响,如

增加单位面积的光照强度后,田野薄荷(*M. arvensis*)的鲜重、腺毛密度和精油含量都有不同程度的提高(de Souza等2020);模拟降雪能增加沼桦(*Betula nana*)叶片腺毛密度,而模拟夏季升温可提高岩高兰(*Empetrum nigrum*)的腺毛数目(Schollert等2017);纬度升高则温度降低,牛至(*Origanum vulgare*)叶片中精油的含量、种类和腺毛的密度亦随着纬度升高而降低(Giuliani等2013);对威康草属*Wigandia urens*的研究表明干燥的气候(如较高的温度或光合速率)能够促进腺毛发育,相反较高的呼吸速率则抑制腺毛发育,说明植物的光合和呼吸作用对腺毛密度也有影响。此外有研究表明压强、旱涝和化合物分子对腺毛密度也有影响,如低程度蒸汽压亏缺引起垂枝桦(*B. pendula*)腺毛密度降低,进而导致其中三萜和黄酮类化合物的含量减少(Lihavainen等2017);在其休眠晚期到生长发育早期持续水涝则会导致其叶片表面腺毛密度增高(Wang等2016a)。在水薄荷(*M. aquatica*)的生长过程中施加锰离子,不仅能够促进生长,还能提高腺毛密度以及精油的产量(Nazari等2018)。施加解聚的海藻酸钠能够提高留兰香(*M. spicata*)表面盾状腺毛的密度及其精油含量(Sadiq等2017)。

2 腺毛发育的分子机制

植物腺毛中存储着大量的次生代谢产物,要通过改造腺毛的密度和大小来调控次生代谢产物的含量,就必须深入了解腺毛发育的分子机制。目前对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)单细胞非腺体表皮毛发育基因和机制的研究已经十分详尽,其表皮毛发育受到了R2R3-MYB、bHLH和WD40转录因子形成的MBW复合体的调控,此外其发育还受到microRNA和多种激素的调控(Xue等2014)。但腺毛发育的相关报道较少。最早发现金鱼草(*Antirrhinum majus*)中的MIXTA基因调控其叶片多细胞表皮毛和圆锥形细胞的发育,将该基因在烟草中过量表达后,烟草地上组织腺毛数目增多,说明其腺毛的发育可能受到MIXTA基因的调控;而拟南芥中的R2R3-MYB基因GL1转入烟草后,烟草腺毛发育不受影响(Shi等2018; Wang等2019a),说明头状腺毛发育的调控机制与拟南芥的非腺毛不

同。但二者的发育过程大致类似: 在起始阶段表皮毛接收到来自周围细胞的信号后进行细胞分裂, 由于分裂的次数、方向和延伸的长度不同, 形成了各种各样的表皮毛。而腺毛的不同之处在于其一个或多个细胞进一步发育成腺体细胞。关于腺毛的起始和形态发生的研究最近在番茄、黄花蒿和黄瓜(*Cucumis sativus*)中取得了一系列的进展。

2.1 番茄腺毛的研究进展

番茄腺毛是抵御病虫害的重要工具, 其基因组序列已知、转基因技术成熟并且种质资源丰富, 因此是腺毛发育研究的潜在模式植物(图1-A)。番茄叶片表面共有8种表皮毛, 其中type I、IV、VI和VII是腺毛(Xu等2018)。type VI数目最多, 主要合

成和分泌萜类化合物。过量表达其R2R3-MYB类基因*SIMX1*后腺毛密度提高, 反之降低(Ewas等2016), 说明该基因调控了腺毛的起始。SICD2 (cutin deficient 2)和Wo (woolly)两个HD-ZIP IV类转录因子同样是腺毛起始的重要调控因子。SICD2的功能缺失型突变体上的腺毛尤其是type VI腺毛数目显著降低。在Wo蛋白C末端的显性突变体中type I腺毛密度显著提高, 而type IV腺毛密度在幼叶上提高, 在老叶上降低。此外, bHLH家族的SIMYC1和C2H2锌指蛋白HAIR (SIH)也参与了调控番茄腺毛的起始发育(Chang等2018)。降低*SIMYC1*表达水平可导致type VI腺毛变小和密度降低, 完全敲除该基因则type VI腺毛消失; 而在*SIMYC1*-RNAi

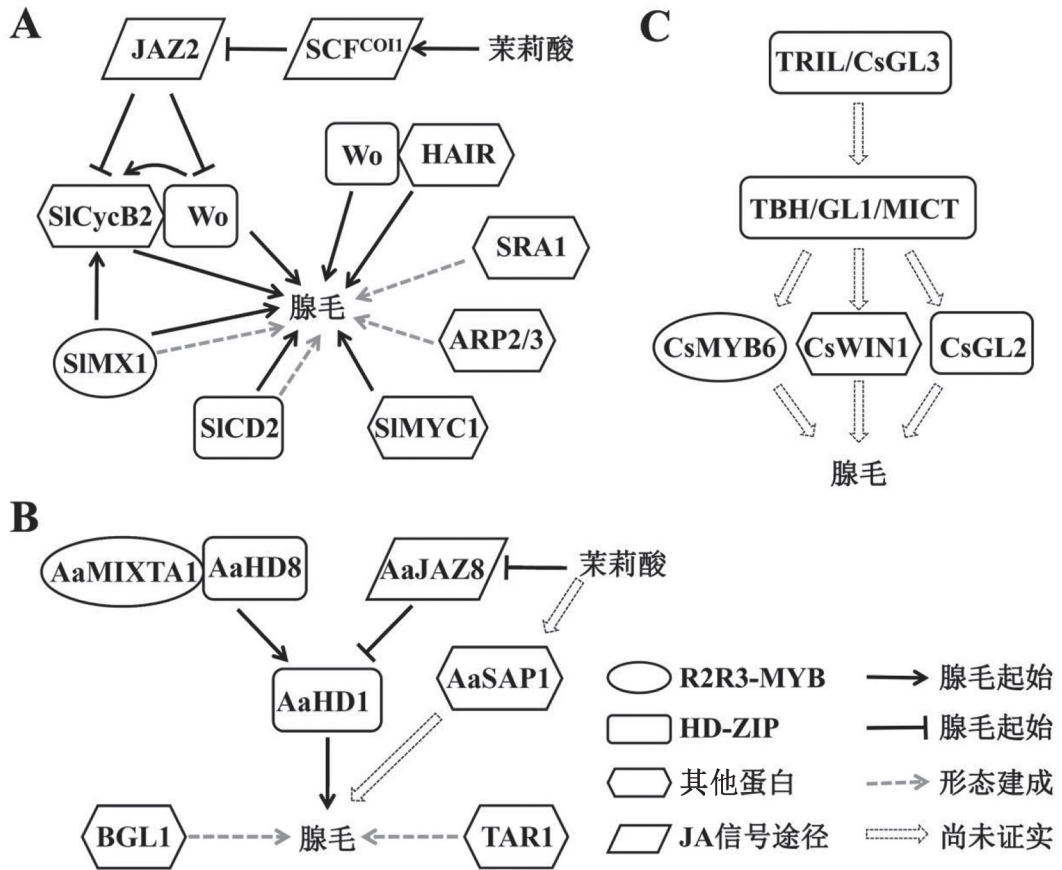


图1 腺毛发育模式

Fig.1 Development pattern of glandular trichome

A、B、C分别展示了番茄、黄花蒿、黄瓜中报道的腺毛发育基因和分子调控机制。框形中均为调控腺毛发育和形态建成的蛋白, 其中, 椭圆形代表R2R3-MYB类转录因子, 圆角矩形代表HD-ZIP类转录因子, 六边形代表其他腺毛发育相关蛋白, 平行四边形代表JA信号途径相关蛋白。

的植物中type VI腺体变小, 腺毛变短(Xu等2018), 说明SIMYC1不仅参与调控type VI腺毛发育的起始还参与调控其形态建成。*HAIR*错义突变体中type I腺毛密度降低, 该基因敲除后产生无毛表型(Chang等2018)。除腺毛发育的起始受上述转录因子调控外, 细胞的分裂还受到细胞周期蛋白的调控。*SlCycB2*编码一个促进G2/M期转换的B型细胞周期蛋白, 在*SlCycB2*-RNAi中type I腺毛密度降低, 但过量表达该蛋白并不能提高腺毛的密度。*SlCycB2*的转录水平在*Wo*和*SIMX1*过量表达的植物中提高, 在*Wo*干扰表达植物中降低(Gao等2017), 推测*Wo*和*SIMX1*能够激活*SlCycB2*的表达。进一步研究发现*Wo*和*HAIR*、*Wo*和*SlCycB2*能够分别形成异源蛋白复合体调控type I腺毛发育, 但三者之间是否能形成三元复合体尚无报道。

激素对于腺毛发育的起始也有重要影响, 尤其是JA在很多植物中都能诱导表皮毛的发育。JA信号途径上游的F-box蛋白SICO1是番茄腺毛发育的正调控因子, 该途径的抑制因子SIJAZ2能够与SICO1结合从而抑制腺毛的发育。在*SIJAZ2*过量表达的转基因植物中, *SIJAZ2*通过抑制腺毛发育正调节因子*Wo*和*SlCycB2*的活性从而抑制腺毛发育(Yu等2018)。生长素也参与了番茄腺毛的起始发育(Zhang等2015)。*SIMX1*和*SlCD2*的干扰表达株系中不仅腺毛密度降低, 角质层的沉积和合成也发生异常, 推测角质层的合成可能与腺毛的形态发生相关。

调控肌动蛋白纤维的成核和聚合的WAVE复合体中SRA1亚基的突变和*inquieta*突变体呈现出VI型腺毛的弯曲和膨胀表型, *inquieta*突变定位于ARP2/3复合物(Jeong等2017; Kang等2016), 说明细胞骨架调节因子在腺毛的形态发生中也扮演了重要的角色。

2.2 黄花蒿腺毛的研究进展

黄花蒿叶片表面主要有T状非分泌型腺毛和分泌型腺毛, 其中分泌型腺毛是抗疟药物青蒿素的主要合成和存储场所(Shi等2018), 因此目前的研究主要关注该类型腺毛的起始和发育特点。黄花蒿中有两个R2R3-MYB类基因(图1-B), 其中*Aa-MIXTA1*促进腺毛发育的起始(Shi等2018), 过量表达

*AaMYB1*也能够增加腺毛的数目(Matías-Hernández等2017)。两个HD-ZIP IV家族的转录因子*AaHD1*和*AaHD8*也正调控腺毛的起始, 进一步研究发现*AaHD8*与*AaMIXTA1*形成蛋白复合体后激活*AaHD1*的表达(Yan等2017; Yan等2018)。很早就有JA能够诱导黄花蒿表皮毛形成的报道, 直到*AaHD1*基因克隆后才发现该基因与黄花蒿中JA途径抑制子*AaJAZ8*结合介导腺毛发育对JA的响应(Yan等2017)。锌指蛋白*AaSAP1*也能够响应JA诱导, 正调控腺毛的发育, 具体分子机制还有待进一步解析(Wang等2019b)。在AP2家族*TAR1* (*trichome and artemisinin regulator 1*)的干扰表达株系中, 角质层沉积, 渗透性增加, 腺毛不仅数目降低, 形态也呈现头部塌陷的表型, 说明角质合成对腺毛的发育非常重要(Tan等2015)。此外, β -葡萄糖苷酶(β -glucosidase)基因过量表达的植物中, 叶片和花序部分的表皮毛分别增加了20%和66%, 青蒿素的含量分别提高了1.4%和2.56% (Singh等2016)。

2.3 黄瓜腺毛的研究进展

黄瓜果实表面有8种表皮毛, 其中type I和VI是腺毛(Xue等2018)。type I数目最多, 参与了果实角质层形成和矿物质分泌, 对果实风味具有重要影响(Xue等2018)。黄瓜中表皮毛突变体的研究阐释了其腺毛发育的分子机制(图1-C)。HD-Zip I家族的3个等位基因*TBH*、*MICT*和*CsGL1*分别突变后, 植物腺毛的种类和数目发生了变化, 说明它们参与调控腺毛的发育而非起始(Pan等2015; Wang等2016b)。*TRIL*、*CsGL3*是HD-Zip IV家族的两个等位基因, 各自突变后黄瓜呈现无毛表型, 说明这两个基因与腺毛的细胞命运决定相关。*TBH*、*MICT*和*CsGL1*在*tril*突变体中不表达, 相反, *TRIL*/*CsGL3*在*tbh*、*mict*和*csgl1*突变体中含量提高(Pan等2015; Wang等2016b), 暗示*TRIL*/*CsGL3*位于*TBH*、*MICT*和*CsGL1*基因的上游并且调控它们的表达, 进而影响腺毛的起始, 决定表皮细胞的命运。与拟南芥表皮毛发育的激活-抑制模型不同, 目前黄瓜中报道的突变体均为无毛表型, 推测黄瓜腺毛发育属于激活调节模型。通过对黄瓜转录组数据的挖掘, 其他基因如*CsMYB6*、*CsWIN1*和*CsGL2*的转录水平在上述五个突变体中均下降, 推

测TRIL/CsGL3可能直接与TBH、MICT和CsGL1结合从而激活下游CsMYB6、CsWIN1和CsGL2等转录激活子,进而促进表皮毛发育成腺毛。

3 小结与展望

腺毛发育与植物表面腺毛密度以及次生代谢产物的种类和含量密切相关。目前,番茄、黄花蒿和黄瓜中的研究表明,HD-Zip类和R2R3-MYB类转录因子在腺毛的起始和发育中发挥关键作用,细胞骨架和角质的合成对腺毛的形态建成具有重要影响。有趣的是,已报道的腺毛发育基因往往还影响植物非腺毛的发育,因而需进一步探索腺毛发育和非腺毛发育的关系以及独立调控腺毛发育的基因。深入解析腺毛发育的调控机制,将有助于提高腺毛的密度和次生代谢产物的含量从而改进植物抵御病虫害的能力,也将有助于提高具有重要经济价值的次生代谢产物如青蒿素和紫杉醇等的产量和纯度。探索腺毛发育机制在不同植物中的保守性,将为解析其他植物腺毛发育机制提供重要的依据,进而可以整合利用上述腺毛的优势进行植物育种,开发为次生代谢产物的“生物合成工厂”。

参考文献(References)

- Chang J, Yu T, Yang Q, et al (2018). *Hair*, encoding a single C2H2 zinc-finger protein, regulates multicellular trichome formation in tomato. *Plant J*, 96 (1): 90–102
- Chen G, Klinkhamer PGL, Escobar-Bravo R, et al (2018). Type VI glandular trichome density and their derived volatiles are differently induced by jasmonic acid in developing and fully developed tomato leaves: Implications for thrips resistance. *Plant Sci*, 276: 87–98
- de Souza MAA, Braga RP, dos Santos AM, et al (2020). Productive, metabolic and anatomical parameters of menthol mint are influenced by light intensity. *An Acad Bras Cienc*, 92: e20180321
- Ewas M, Gao Y, Wang S, et al (2016). Manipulation of SIMX1 for enhanced carotenoids accumulation and drought resistance in tomato. *Sci Bull*, 61 (18): 1413–1418
- Gao S, Gao Y, Xiong C, et al (2017). The tomato B-type cyclin gene, *SlCycB2*, plays key roles in reproductive organ development, trichome initiation, terpenoids biosynthesis and *Prodenia litura* defense. *Plant Sci*, 262: 103–114
- Giuliani C, Maggi F, Papa F, et al (2013). Congruence of phytochemical and morphological profiles along an altitudinal gradient in *Origanum vulgare* ssp. *vulgare* from Venetian Region (NE Italy). *Chem Biodivers*, 10 (4): 569–583
- Jeong NR, Kim H, Hwang IT, et al (2017). Genetic analysis of the tomato *inquieta* mutant links the ARP2/3 complex to trichome development. *J Plant Biol*, 60 (6): 582–592
- Kang JH, Campos ML, Zemelis-Durfee S, et al (2016). Molecular cloning of the tomato *Hairless* gene implicates actin dynamics in trichome-mediated defense and mechanical properties of stem tissue. *J Exp Bot*, 67 (18): 5313–5324
- Li J, Huo JY, Yu ZX, et al (2018). Application of biotechnology in the biosynthesis of artemisinin. *Plant Physiol J*, 54 (7): 1179–1185 (in Chinese with English abstract) [李皎, 霍晋彦, 于宗霞等(2018). 生物技术在青蒿素合成中的应用. *植物生理学报*, 54 (7): 1179–1185]
- Lihavainen J, Ahonen V, Keski-Saari S, et al (2017). Low vapor pressure deficit reduces glandular trichome density and modifies the chemical composition of cuticular waxes in silver birch leaves. *Tree Physiol*, 37 (9): 1166–1181
- Liu YX, Ma YL, Lan HY (2018). Advances in morphology and function of plant non-glandular trichomes. *Plant Physiol J*, 54 (10): 1527–1534 (in Chinese with English abstract) [刘艳霞, 马亚丽, 兰海燕(2018). 植物非腺毛形态发生及其功能研究进展. *植物生理学报*, 54 (10): 1527–1534]
- Llorente BE, Alasia MA, Larraburu EE (2016). Biofertilization with *Azospirillum brasilense* improves *in vitro* culture of *Handroanthus ochraceus*, a forestry, ornamental and medicinal plant. *New Biotechnol*, 33 (1): 32–40
- Ma D, Hu Y, Yang C, et al (2016). Genetic basis for glandular trichome formation in cotton. *Nat Commun*, 7: 10456
- Matías-Hernández L, Jiang W, Yang K, et al (2017). AaMYB1 and its orthologue AtMYB61 affect terpene metabolism and trichome development in *Artemisia annua* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 90 (3): 520–534
- Nazari M, Zarinkamar F, Soltani BM, et al (2018). Manganese-induced changes in glandular trichomes density and essential oils production of *Mentha aquatica* L. at different growth stages. *J Trace Elem Med Biol*, 50: 57–66
- Pan Y, Bo K, Cheng Z, et al (2015). The loss-of-function *GLABROUS 3* mutation in cucumber is due to LTR-retrotransposon insertion in a class IV HD-ZIP transcription factor gene *CsGL3* that is epistatic over *CsGL1*. *BMC Plant Biol*, 15: 302
- Sadiq Y, Khan MMA, Shabbir A, et al (2017). Structural re-arrangement of depolymerized sodium alginate enriches peltate glandular trichomes and essential oil production of spearmint. *Int J Biol Macromol*, 105: 1043–1050

- Schollert M, Kivimäenpää M, Michelsen A, et al (2017). Leaf anatomy, BVOC emission and CO₂ exchange of arctic plants following snow addition and summer warming. *Ann Bot*, 119: 433–445
- Shi P, Fu X, Shen Q, et al (2018). The roles of *AaMIXTA1* in regulating the initiation of glandular trichomes and cuticle biosynthesis in *Artemisia annua*. *New Phytol*, 217 (1): 261–276
- Singh ND, Kumar S, Daniell H (2016). Expression of β -glucosidase increases trichome density and artemisinin content in transgenic *Artemisia annua* plants. *Plant Biotechnol J*, 14 (3): 1034–1045
- Tan H, Xiao L, Gao S, et al (2015). *TRICHOME AND ARTEMISININ REGULATOR 1* is required for trichome development and artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua*. *Mol Plant*, 8 (9): 1396–1411
- Tissier A (2018). Plant secretory structures: more than just reaction bags. *Curr Opin Biotech*, 49: 73–79
- Tozin LRS, Marques MOM, Rodrigues TM (2017). Herbivory by leaf-cutter ants changes the glandular trichomes density and the volatile components in an aromatic plant model. *AoB Plants*, 9 (6): plx057
- Wang AF, Roitto M, Sutinen S, et al (2016a). Waterlogging in late dormancy and the early growth phase affected root and leaf morphology in *Betula pendula* and *Betula pubescens* seedlings. *Tree Physiol*, 36 (1): 86–98
- Wang HX, Ding Q, Li JJ, et al (2019a). Advances in molecular regulation of plant trichome development. *Plant Physiol J*, 55 (6): 711–717 (in Chinese with English abstract) [王红霞, 丁谦, 李景娟等(2019). 植物表皮毛发育分子调控研究进展. *植物生理学报*, 55 (6): 711–717]
- Wang Y, Fu X, Xie L, et al (2019b). Stress associated protein 1 regulates the development of glandular trichomes in *Artemisia annua*. *Plant Cell Tiss Organ Cult*, 139: 249–259
- Wang YL, Nie JT, Chen HM, et al (2016b). Identification and mapping of *Tril*, a homeodomain-leucine zipper gene involved in multicellular trichome initiation in *Cucumis sativus*. *Theor Appl Genet*, 129 (2): 305–316
- Xu J, van Herwijnen ZO, Dräger DB, et al (2018). SIMYC1 regulates type VI glandular trichome formation and terpene biosynthesis in tomato glandular cells. *Plant Cell*, 30 (12): 2988–3005
- Xue S, Dong M, Liu X, et al (2018). Classification of fruit trichomes in cucumber and effects of plant hormones on type II fruit trichome development. *Planta*, 249: 407–416
- Xue XY, Zhao B, Chao LM, et al (2014). Interaction between two timing microRNAs controls trichome distribution in *Arabidopsis*. *PLOS Genet*, 10 (4): e1004266
- Yan T, Chen M, Shen Q, et al (2017). HOMEODOMAIN PROTEIN 1 is required for jasmonate-mediated glandular trichome initiation in *Artemisia annua*. *New Phytol*, 213 (3): 1145–1155
- Yan T, Li L, Xie L, et al (2018). A novel HD-ZIP IV/MIXTA complex promotes glandular trichome initiation and cuticle development in *Artemisia annua*. *New Phytol*, 218 (2): 567–578
- Yu X, Chen G, Tang B, et al (2018). The jasmonate ZIM-domain protein gene *SLJAZ2* regulates plant morphology and accelerates flower initiation in *Solanum lycopersicum* plants. *Plant Sci*, 267: 65–73
- Zhang X, Yan F, Tang Y, et al (2015). Auxin response gene *SLARF3* plays multiple roles in tomato development and is involved in the formation of epidermal cells and trichomes. *Plant Cell Physiol*, 56: 2110–2124
- Zhou Y, Tang N, Huang L, et al (2018). Effects of salt stress on plant growth, antioxidant capacity, glandular trichome density, and volatile exudates of *Schizonepeta tenuifolia* Briq. *Int J Mol Sci*, 19: 252

Factors and molecular mechanism influencing plant glandular trichome development

YU Zongxia*

College of Life Sciences and Biotechnology, Dalian University, Dalian, Liaoning 116622, China

Abstract: Trichome is a specialized organ on the surface of plants, and one of the effective defense methods for plants to adapt to environmental changes. One of them is glandular trichome composed of multiple cells which is one of the main places for the synthesis, secretion and storage of plant specialized metabolites. In addition to protecting plants, plant specialized metabolites have also been developed as spices and medicines which have important economic values, but there is an urgent need to solve the problem of their limited contents in plants. It has long been reported that the density of glandular trichome is closely related to the yield of the specialized metabolites, but the molecular mechanism of glandular trichome development is still far from clear. By summarizing recent researches on the development of glandular trichome in tomato (*Solanum lycopersicum*), *Artemisia annua* and cucumber (*Cucumis sativus*), it would provide a theoretical basis for the research on revealing the mechanism of plant glandular trichome development and the employment of glandular trichome as biosynthetic factories.

Key words: glandular trichome development; influencing factor; regulator

Received 2020-08-03 Accepted 2020-09-28

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31700267), and Youth Science and Technology Star of Dalian (2017RQ025).

*Corresponding author (yuzongxia@sibs.ac.cn).