

## 植物不同类型表皮毛调控模型研究进展

马骁<sup>1,2</sup>, 李魁<sup>1,2</sup>, 王志敏<sup>1,2</sup>, 魏大勇<sup>1,2</sup>, 汤青林<sup>1,2</sup>

1 西南大学 园艺园林学院 南方山地园艺学教育部重点实验室, 重庆 400715

2 重庆市蔬菜学重点实验室, 重庆 400715

马骁, 李魁, 王志敏, 等. 植物不同类型表皮毛调控模型研究进展. 生物工程学报, 2020, 36(10): 2051–2065.

Ma X, Li K, Wang ZM, et al. Research progress in regulation model in different types of plant trichome. Chin J Biotech, 2020, 36(10): 2051–2065.

**摘要:** 表皮毛是植物地上部分表皮细胞向外突出延伸的特化毛状结构, 不仅可以保护植物免受病虫害的危害, 还具有一定的经济和药用价值, 对其调控的分子机制的阐明有利于植物的分子设计育种和遗传改良。近年来, 模式植物拟南芥表皮毛形成的调控模式基本被阐明, 其他植物表皮毛的调控机制也取得很大进展。鉴于此, 文中综述了拟南芥和棉花 (单细胞表皮毛) 及番茄和青蒿 (多细胞表皮毛) 在基因和激素水平上对表皮毛的发育调控, 同时简要介绍了其他典型单、双子叶植物表皮毛相关的研究进展, 最后, 展望了植物表皮毛的研究方向和应用前景。

**关键词:** 表皮毛, 转录因子, 单细胞, 多细胞, 调控模型

## Research progress in regulation model in different types of plant trichome

Xiao Ma<sup>1,2</sup>, Kui Li<sup>1,2</sup>, Zhimin Wang<sup>1,2</sup>, Dayong Wei<sup>1,2</sup>, and Qinglin Tang<sup>1,2</sup>

1 Key Laboratory of Horticulture Science for Southern Mountainous Regions Ministry of Education, College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 Chongqing Key Laboratory of Olericulture, Chongqing 400715, China

**Abstract:** Plant trichomes are special structures that originate from epidermal outgrowths. Trichomes play an important role in plant defense against pests and diseases, and possess economic and medicinal values. Study on molecular mechanism of plant trichomes will contribute to the molecular design breeding and genetic improvement of crops. In recent years, the regulation mechanism of trichome development has been basically clarified in the model plant *Arabidopsis thaliana*, while great progresses are also found in other plant species. In this review, we focus on the developmental regulation of trichome formation from gene and phytohormones levels in *Arabidopsis* and cotton (with unicellular trichomes), as well as in tomato and *Artemisia annua* (with multicellular trichomes). The research progress associated with trichomes is also introduced in other typical monocotyledons and dicotyledons. Finally, the research and application of plant trichomes are prospected.

**Keywords:** trichome, transcription factor, unicellular, multicellular, regulation model

**Received:** March 12, 2020; **Accepted:** May 11, 2020

**Supported by:** Natural Science Foundation of Chongqing, China (Nos. cstc2019jcyj-msxmX0335, cstc2019jcyj-zdxmX0022).

**Corresponding authors:** Dayong Wei. Tel: +86-23-68251274; E-mail: swuwdy@swu.edu.cn

Qinglin Tang. Tel: +86-23-68251274; Email: swutql@163.com

重庆市自然科学基金 (Nos. cstc2019jcyj-msxmX0335, cstc2019jcyj-zdxmX0022) 资助。

网络出版时间: 2020-05-27

网络出版地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1998.Q.20200527.1128.004.html>

表皮毛 (Trichome) 由植物地上部分表皮细胞发育而来, 是一种特化的毛状结构, 不仅可以保护植物抵抗生物和非生物胁迫, 还具有很高的经济和药用价值<sup>[1]</sup>。

表皮毛根据其是否具有分泌能力分为非腺毛和腺毛两种<sup>[2]</sup>。非腺毛存在于大多数的被子植物以及部分裸子植物和苔藓植物中, 不具备合成和储存次级代谢产物的能力, 部分可以抵御食草动物和昆虫的侵害, 例如棉花表皮毛 (棉纤维) 在抵抗棉铃象鼻虫等害虫时起重要作用<sup>[3]</sup>。腺毛可以合成、分泌或储存多种次生代谢产物<sup>[4]</sup>, 具有很高的经济和药用价值, 例如青蒿素是治疗疟疾的主要成分, 在青蒿的腺毛中合成, 迷迭香腺毛可以产生治疗神经性疾病的酚类化合物, 薄荷腺毛中合成的薄荷醇是一种重要的

香料<sup>[5]</sup>。

表皮毛按形态学分为单细胞表皮毛和多细胞表皮毛两类。单细胞表皮毛结构简单, 大多没有腺体, 通常不具备分泌次生代谢物的能力, 如拟南芥、棉花和十字花科蔬菜等植物的表皮毛。多细胞表皮毛结构复杂, 有的具有分泌能力, 如番茄 I、IV、VI、VII 型表皮毛和青蒿表皮毛<sup>[6]</sup>, 有的不具有分泌能力, 如番茄 II、III、V 和 VIII 表皮毛。模式植物拟南芥表皮毛发育的调控机制已基本清楚, 近几年, 其他植物表皮毛发育的分子调控取得很大进展, 本文将从基因和植物激素调控两方面, 对单细胞植物 (拟南芥和棉花) 和多细胞植物 (番茄和青蒿) 表皮毛 (图 1) 的研究进展作详细阐述, 并简要介绍其他单、双子叶植物表皮毛的研究进展。

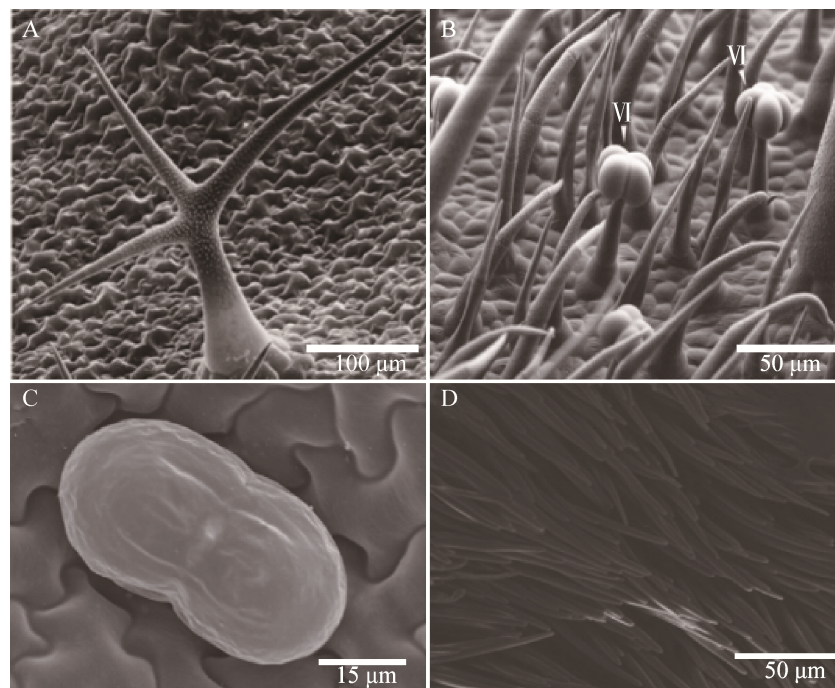


图 1 拟南芥、番茄、青蒿、棉花表皮毛形态<sup>[7-10]</sup>

Fig. 1 Trichome morphology of *Arabidopsis thaliana*, tomato, sweet wormwood and cotton. (A) Trichome of *Arabidopsis thaliana*. Bar=100 µm<sup>[7]</sup>. (B) Glandular trichomes of tomato (*Solanum lycopersicum*), IV: type IV glandular trichome. Bar=50 µm<sup>[8]</sup>. (C) Glandular trichomes of sweet wormwood (*Artemisia annua*). Bar=15 µm<sup>[9]</sup>. (D) Trichomes of cotton (*Gossypium hirsutum*) Bar=50 µm<sup>[10]</sup>.

## 1 单细胞植物表皮毛调控机制

### 1.1 拟南芥表皮毛

#### 1.1.1 基因对拟南芥表皮毛形成的调控

拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 表皮毛分布于茎、叶和萼片表面, 多数为 3 个分支, 属于典型的单细胞非腺毛, 主要受 R2R3-MYB、WD40 (WD40-repeat)、bHLH (Basic helix-loop-helix) 和 C2H2 (C2H2 zinc finger protein) 等正调控因子和 R3-MYB 类负调控因子的调控。R2R3-MYB 转录因子 GL1/MYB23、WD40 类蛋白 TTG1 和 bHLH 类转录因子 GL3/EGL3 共同形成一个三聚体复合激活因子 MBW, 直接作用于下游 GL2/TTG2, 调控表皮毛的发育<sup>[11]</sup>。

正调节因子 GL1、MYB23 和 MYB82 属于 R2R3-MYB 基因家族。其中, *GL1* 最早被克隆<sup>[12]</sup>, *gl1* 突变体表现为叶片无毛, 超表达 *GL1* 叶片表皮毛密度降低<sup>[13]</sup>。*GL1* 同源基因 *MYB23* 的突变体表皮毛分支减少, 超表达则会导致下胚轴产生异位表皮毛<sup>[14]</sup>。*GL1* 的另一个同源基因 *MYB82*, 可以部分恢复由 *gl1* 突变引起的表皮毛缺失的表型<sup>[15]</sup>。正调节因子 *TTG1*, 编码一种具有 4–5 个 WD-40 重复基序的蛋白, 可在幼嫩组织间自由移动, *ttg1* 的突变体表现出无表皮毛表型<sup>[16]</sup>。正调节因子 *GL3*、*EGL3*、*TT8* 和 *MYC1* 编码 bHLH 型转录因子。其中, *GL3* 和 *EGL3* 功能冗余, 二者在幼叶中表达量较高, *gl3* 和 *egl3* 单突变体导致表皮毛数量和分支减少, 双突变则表现为完全无毛<sup>[17]</sup>。超表达 *TT8* 可促进表皮毛形成, *tt8* 突变体叶缘无表皮毛<sup>[18]</sup>。超表达 *MYC1* 表皮毛数量增长 1 倍, 突变体表皮毛减少<sup>[19]</sup>。C2H2 锌指蛋白家族的 *GIS*、*GIS2*、*GIS3*、*ZFP5*、*ZFP6* 和 *ZFP8* 也参与表皮毛的发育<sup>[20]</sup>。其中, *GIS* 和 *GIS2* 分别在茎和花序表皮毛形成中起作用<sup>[21]</sup>, *GIS3* 可通过直接激活 *GIS* 和 *GIS2* 的表达来调控表皮毛的形成<sup>[22]</sup>。*ZFP5* 激活 *GIS*、*GIS2* 和 *ZFP8* 的表达, 促进表皮毛发生<sup>[23]</sup>。*ZFP6* 位于 *ZFP5* 上游, 直接调控 *ZFP5*

的表达<sup>[24]</sup>。Kim 等<sup>[25]</sup>发现一个新的转录因子 TRP, 可以与 *ZFP5* 相互作用, 阻止 *ZFP5* 结合到 *ZFP8* 启动子上, 抑制表皮毛的发生。

R3-MYB 家族的 *TRY*、*CPC*、*ETC1*、*ETC2*、*ETC3*、*TCL1* 和 *TCL2* 是拟南芥表皮发育的负调控因子, 超表达其中任意一个基因, 都会形成无表皮毛的表型<sup>[26]</sup>。它们可以通过与 R2R3-MYB 蛋白 (*GL1/MYB23*) 竞争, 与 bHLH 蛋白 (*GL3/EGL3*) 结合, 阻止 MBW 复合体的形成, 从而抑制表皮毛的发育<sup>[27]</sup>。其中, *TRY* 和 *CPC* 是主要的负调控因子, *try* 突变体表皮毛成簇生长且分支增加, *cpc* 突变体表皮毛密度增大<sup>[28]</sup>, *TCL1* 和 *TCL2* 主要在茎表皮毛中起负调控作用<sup>[29]</sup>。研究发现, *SPL9* 和 *NTL8* 都可以直接调控 *TRY* 和 *TCL1* 的表达<sup>[30-31]</sup>。Vadde 等<sup>[32]</sup>发现 *TCP4* 与 *TCL1* 和 *TCL2* 的启动子结合, 直接调控其转录。Kirik 等<sup>[33]</sup>发现 *etc1* 突变体表皮毛无明显变化, *etc2* 和 *etc3* 突变体表皮毛增多。

除上述调节因子外, 最新研究发现, 泛素蛋白酶体相关调节因子 *GCN5* 通过调控 *GL1*、*GL2*、*GL3* 和 *CPC* 的表达来调控表皮毛的形成<sup>[34]</sup>。*E3* 泛素蛋白连接酶 *UPL3* 通过降解 *GL3/EGL3* 抑制表皮毛的形成<sup>[35]</sup>。在 m<sup>6</sup>A 结合蛋白 *ECT2* 的突变体中, *TTG1*、*ITB1* 和 *DIS2* 的 mRNA 稳定性降低, 最后导致表皮毛分支增多<sup>[36]</sup>。*RAV* (RELATED TO ABI3 AND VP1) 家族的 *TEM1* 和 *TEM2* 通过调节叶肉细胞中赤霉素 (Gibberellin, GA) 的合成和转运抑制表皮毛的形成。另外, *TEM2* 还可以通过直接结合 *GL1*、*GL2*、*GIS2* 和 *ZFP8* 的启动子, 抑制表皮毛的形成<sup>[37]</sup>。

#### 1.1.2 激素对拟南芥表皮毛的调控

表皮毛的发育受多种植物激素的严格调控, 激素信号通过介导下游基因的表达, 参与调节表皮毛的形成。其中, GA、茉莉酸 (Jasmonic acid, JA) 和细胞分裂素 (Cytokinin, CK) 对表皮毛发育有促进作用, 水杨酸 (Salicylic acid, SA) 对表皮毛生长具有抑制作用<sup>[38]</sup>。外施 GA 可以促进表皮毛

发生, Jacobsen 等<sup>[39]</sup>发现 SPY 是 GA 信号通路的负调控因子, 其突变体的表皮毛数量增多。拟南芥 DELLA 蛋白编码的 5 个基因 *GAI*、*RGA*、*RGL1*、*RGL2* 和 *RGL3* 对 GA 信号通路具有抑制作用, 其中, *RGA* 和 *GAI* 起关键作用<sup>[40]</sup>。Kim 等<sup>[25]</sup>发现外源 GA 处理 TRP 超表达系, 可以促进表皮毛的形成。GA 和 CK 信号会被 *ZFP6* 整合, 调控表皮毛的形成<sup>[24]</sup>。JA 通过抑制 JAZ 蛋白的合成, 可以消除 JAZ 蛋白与 bHLH 转录因子和 MYB 转录因子的相互作用, 从而促进表皮毛的形成<sup>[41]</sup>。Peng 等<sup>[42]</sup>克隆得到一个细胞周期调控因子 *CPR5*, *cpr5* 突变体的表皮毛长度和分支均减小, 测定发现其含有较高的 SA 含量, 推测 *CPR5* 可能参与 SA 的合成。

### 1.1.3 拟南芥表皮毛发育调控模型

已有报道发现, 基因对拟南芥表皮毛的调控主要是通过激活-抑制模式和激活(底物)-消耗模型<sup>[43-44]</sup>。Balkunde 等<sup>[45]</sup>证实了上述 2 个模型, 认为在表皮毛发育过程中确实存在一个 MBW 复合体 (GL1-GL3-TTG1), 启动表皮毛的发育, 而且

该复合体可以调控 TRY 等负调控因子向邻近的非表皮毛细胞移动, 进而阻止 MBW 复合体的形成, 抑制表皮毛的启动。植物表皮毛调控是个复杂的过程, 随着研究成果的不断涌现, 张继伟等<sup>[46]</sup>拓宽了上述模型, 增加了植物激素对表皮毛的调控, 认为在表皮毛细胞中, GA 和 JA 调控 MBW 复合体, GA 和 CK 作用于 *GIS2*, 然后, MBW 复合体和 *GIS2* 进一步作用于下游的 *GL2*, 调控表皮毛的启动。TRY 等负调控因子向邻近非表皮毛细胞移动, 与 *GL1* 竞争性结合在 *GL3* 上, 形成 TRY-GL3-TTG1 复合体, 阻碍 *GL2* 的表达, 从而抑制表皮毛的形成。综合以上理论模式和近期的研究成果, 我们进一步拓展了该模型, 使其更加系统完善, 在表皮毛细胞中, GA 的合成受 SPY 的调控, GA 通过 DELLA 和 C2H2 锌指蛋白调控 MBW 复合体, JAZ 通过 JAZ、SA 通过 *CPR5* 也调控该复合体, CK 通过 *ZFP6* 作用于 C2H2 锌指蛋白, 进而激活下游 *GL2* 的表达, 同时 MBW 复合体和 *GL2* 还受 GCN5 和 TEM2 的调控, 最后指导表皮毛的形成 (图 2)。

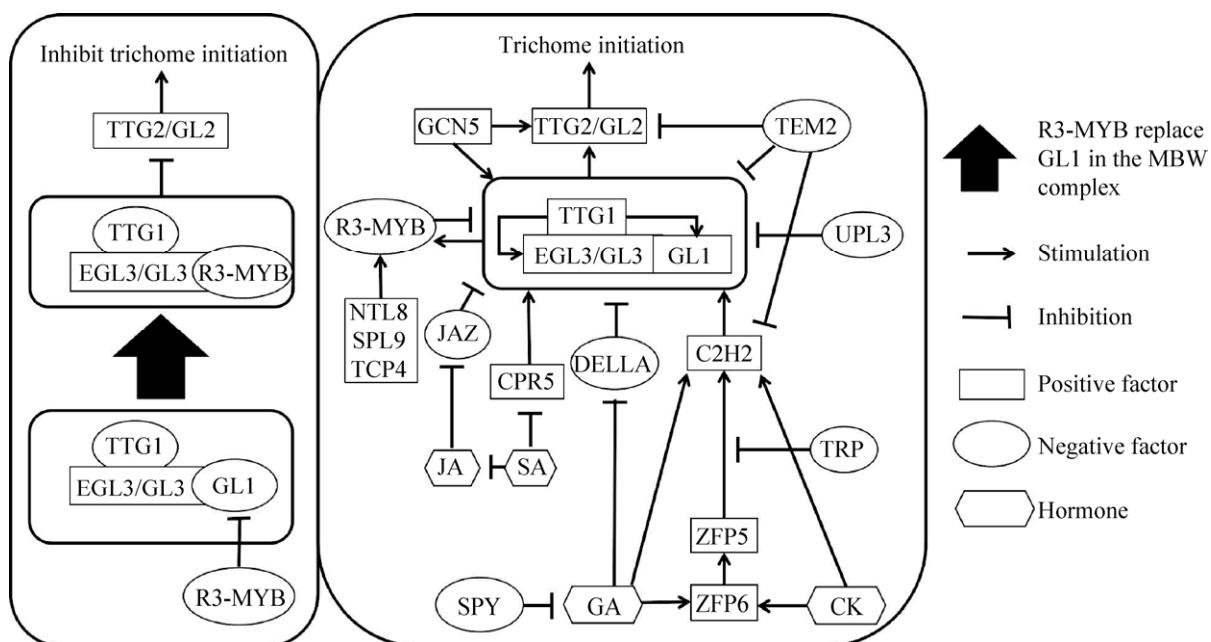


图 2 拟南芥表皮毛调控模型<sup>[17]</sup>

Fig. 2 Regulation model of trichome in *Arabidopsis*<sup>[17]</sup>.

## 1.2 棉花纤维

### 1.2.1 基因对棉纤维形成的调控

棉花 *Gossypium hirsutum* 是我国重要的经济作物。棉纤维是由棉花种子表皮细胞发育而来的毛状体,属于单细胞表皮毛。棉纤维发育分为起始期、伸长期、次生壁增厚期和成熟期 4 个阶段<sup>[47]</sup>。其发育过程主要受 MYB、MADS 和 HD-Zip 等转录因子的调控。

在起始期和伸长期,有多个 MYB 转录因子参与棉纤维的发育。其中, GhMYB109 起正调控作用,它影响下游基因 *GhACO1*、*GhACO2*、*GhTUB1* 和 *GhACT1* 的表达<sup>[48]</sup>。GhMYB25 和 GhMYB25-like 也起正调控作用,二者氨基酸序列相似度为 69%, Walford 等<sup>[49]</sup>发现 GhMYB25-like 在 *GhMYB25* 和 *GhMYB109* 的上游发挥作用。Sun 等<sup>[50]</sup>发现 GhMYB212 直接调控蔗糖转运蛋白基因 *GhSWEET12* 的表达,进而调控棉纤维的伸长。*GhMYB2* 受 miR828 和 miR858 的调控,促进棉纤维发育<sup>[51]</sup>。Wan 等<sup>[52]</sup>和 Wu 等<sup>[53]</sup>发现 2 个 MML (MYB-MIXTA-LIKE) 转录因子 GhMML3\_A12 和 GhMML4\_D12 分别与短绒毛和长绒毛的形成有关。MADS 转录因子家族成员 GhMADS11 在棉纤维中积累,促进细胞伸长<sup>[54]</sup>。Zhou 等<sup>[55]</sup>发现异源超表达 *GhMAD14* 可降低 GA 含量,并缩短拟南芥下胚轴长度。HD-Zip 蛋白 *GhHDI* 通过调节乙烯和活性氧 (Reactive oxygen species, ROS) 的积累,正向调控棉纤维的形成<sup>[56]</sup>。Shan 等<sup>[57]</sup>发现 GhHOX3 可以结合到棉花细胞壁松弛蛋白基因 *GhRDL1* 和 *GhEXPA1* 的启动子上,激活其表达,促进棉纤维伸长。Liu 等<sup>[58]</sup>发现 GhCPC 与 GhTTG1 和 GhMYC1 间存在相互作用, GhMYC1 可进一步与 *GhHOX1* 的启动子结合,调控下游 *GhHOX1* 的表达。在次生壁增厚期, GhFSN1 通过调控下游基因 *GhIRX12*、*GhMYB1*、*GhGUT1* 和 *GhDUF231L1* 的表达,来正调控棉纤维细胞次生壁形成<sup>[59]</sup>。此外,转录抑制因子 GhKNL1 可以

被 GhHUB2 通过泛素-26S 蛋白酶体途径降解,消除 GhKNL1 对棉纤维次生壁积累的抑制作用<sup>[60]</sup>。Huang 等<sup>[61]</sup>通过对棉花基因组的分析,确定 *MYB46\_D9* 和 *MYB46\_D13* 在棉纤维次生壁积累中起作用。

### 1.2.2 激素对棉纤维的调控

激素水平与棉纤维的生长发育密切相关,其中乙烯 (Ethylene, ETH)、GA、生长素 (Auxin, AUX)、油菜素内酯 (Brassinosteroid, BR) 和 JA 促进棉纤维的发育,CK 对棉纤维的调控根据时期不同作用也不同,即开花前促进棉纤维发育,开花后抑制棉纤维发育<sup>[62]</sup>。1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶 (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase, ACO) 是 ETH 合成的最后一种限速酶,编码 ACO 限速酶的 3 个基因在棉纤维伸长期正向表达。Deng 等<sup>[63]</sup>发现抑制 *GbPDF1* 的表达会积累大量 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 延缓棉纤维的发育。当 GA 浓度升高时, GhSLR1 迅速降解,释放 GhHOX3 形成转录复合体,并激活下游 *GhRDL1* 和 *GhEXPA1* 等基因的表达,促进棉纤维增长<sup>[57]</sup>。通过用特异性启动子 *FBP7* 驱动 IAA 合成基因 *iaaM* 的表达,显著增加了 IAA 含量,促进棉纤维的形成<sup>[64]</sup>。Wang 等<sup>[65]</sup>研究发现, GhTCP14 和生长素途径中的关键基因 *AUX1* 和 *IAA3* 与 *PIN2* 的启动子结合,调控棉纤维的发育, GhTCP14 还能促进 GA 的合成<sup>[66]</sup>。Luo 等<sup>[67]</sup>克隆到一个编码 BR 合成限速酶 5 $\alpha$ -还原酶的基因 *GhDET2*, 在棉纤维的密度和长度方面均有促进作用。Sun 等<sup>[68]</sup>发现编码 BR 应答激酶 BRI1 的基因 *GhBRI1*, 促进棉纤维中纤维素的积累,影响棉纤维的成熟。*GhPAG1* 与拟南芥 *CPY734A1* 同源抑制棉纤维发生, *pag1* 突变体表现出缺乏 BR 的典型表型,推测其通过参与 BR 途径调节棉纤维<sup>[69]</sup>。Gh14-3-3 是一种酸性调控蛋白,它可以和 GhBZR1 相互作用调节 BR 信号,促进棉纤维的伸长<sup>[70]</sup>。棉花中 JA 调控表皮毛的途径与拟南芥相似, JA 可通过抑制负调控因子

*GhJAZ2* 的表达, 促进棉纤维形成。*GhJAZ2* 可与 *GhMYB25-like* 和 *GhGL1* 相互作用, 抑制 *GhMYB25-like* 和 *GhGL1* 功能<sup>[71]</sup>。*GhCKX* 是 CK 合成途径中的关键负调控因子, 超表达 *GhCKX* 可使 CK 含量降低, 棉纤维数量减少<sup>[72]</sup>。

### 1.2.3 棉纤维调控模型

棉纤维与拟南芥一样, 都属于单细胞非分泌型, 但棉纤维长而不分支, 拟南芥表皮毛短且分支, 形态差异表明二者调控机理有所不同。Wang 等<sup>[73]</sup>通过比较棉花和拟南芥表皮毛的调控机制, 从激素和基因水平对棉纤维的调控模型进行了总结: 在棉纤维起始期, JA 通过 *JAZ2*, 调控下游基因 *MYB25-like*, 同时 CPC 阻止 *TTG1/MYC1* 的表达, 促进 *HOX1* 的表达, 启动棉纤维的形成。在伸长期, *MYB212* 促进 *SWEET12* 的表达, *PDF1* 促进 ROS 的积累, 最后调控棉纤维的伸长。在起始期向伸长期过渡间, *ETH* 和 ROS 相互介导调控棉纤维的起始和伸长。在棉纤维次生壁增厚期, *MYB46\_D9/D13* 和 *FSN1* 促进 SCW 相关基

因的表达, 同时 *KNL1* 抑制 *Rev-08* 和 *XTH1* 的表达, 促进棉纤维次生壁增厚, 整个过程参与的激素有 JA、乙烯和生长素, 参与的基因主要是 MYB、bHLH 和 HD-bZIP 转录因子。随着棉花参考基因组的公布, 结合近两年棉纤维的研究成果, 我们拓宽了上述模型, 增加了 GA、CK 和 BR 对棉纤维的调控。GA 途径介导棉纤维的起始和伸长, GA 的合成受 *MADS14* 和 *TCP14* 的调控, 调控下游基因的表达和 *ETH* 含量。CK 促进棉纤维的伸长, 其合成受 *CKX* 的抑制。BR 通过促进 *Gh14-3-3* 和 *BZR1* 互作促进棉纤维起始和伸长, BR 还通过 *BRI1* 促进棉纤维次生壁增厚 (图 3)。

与拟南芥表皮毛调控机制相比, *GL1*、*GL3* 和 *TTG1* 复合体在拟南芥表皮毛形成中起核心作用, 但在棉花中, 该复合体的同源基因在棉纤维的起始和伸长阶段仅起部分作用。另外, 研究还发现, 脱落酸 (Abscisic acid, ABA) 和生长素对棉纤维的形成分别起负向和正向调控作用, 但二者在拟南芥表皮毛研究中还未见报道。

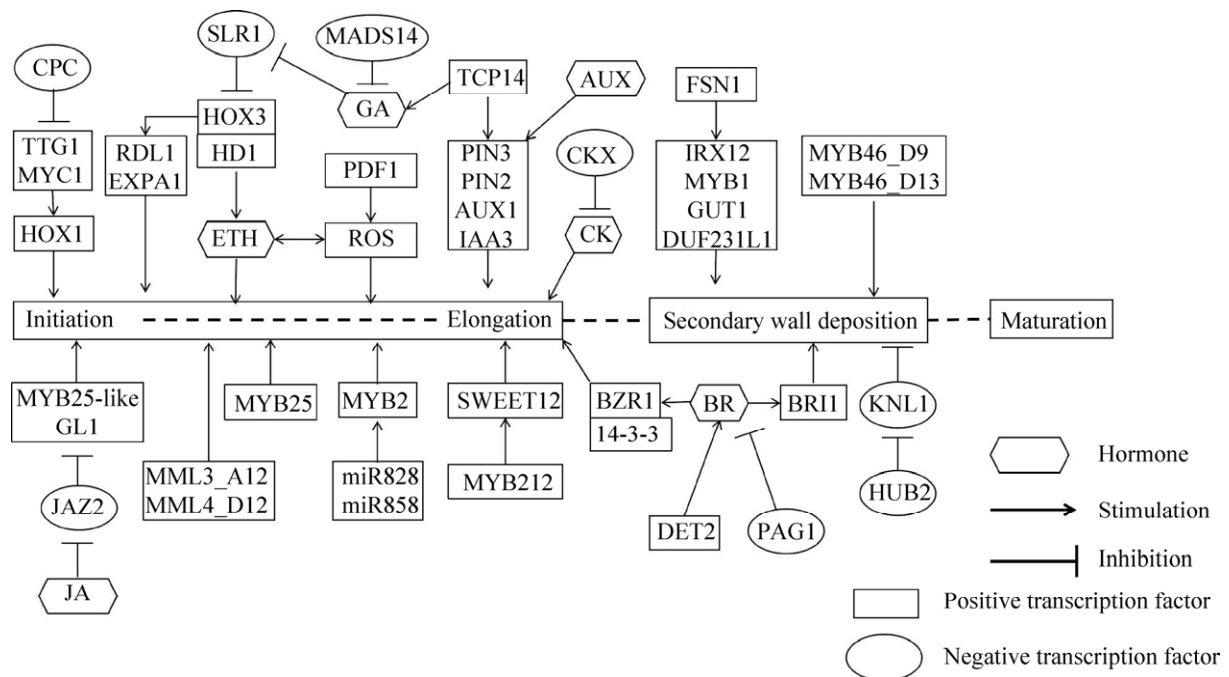


图 3 棉纤维调控模型<sup>[73]</sup>

Fig. 3 Regulation model of trichome in cotton<sup>[73]</sup>.

## 2 多细胞植物表皮毛调控机制

### 2.1 番茄表皮毛

#### 2.1.1 基因对番茄表皮毛形成的调控

番茄 *Solanum lycopersicum* 表皮毛类型众多, 功能各不相同, 根据形态结构可分为 I–VIII 八种类型, 其中, II、III、V 和 VIII 类型为非腺毛, 由颈部和基部组成, 作为物理屏障, 具有抗病虫的功能; I、IV、VI 和 VII 类型为腺毛, 除了颈部和基部外, 还有一个腺体顶端, 可分泌储藏各种次级代谢物, 抵御食草动物的侵害<sup>[74]</sup>。到目前, 控制腺毛的基因几乎都影响非腺毛的发育, 只有 *SIMYC1* 基因只调控腺毛的形成。番茄表皮毛主要受 R2R3-MYB、HD-Zip 第 IV 亚族、C2H2 和 bHLH 等基因家族的转录因子调控<sup>[8]</sup>。*SIMX1* 属于 R2R3-MYB 基因亚家族, 过表达使非腺毛和腺毛的密度和数量增加, 低表达则会降低腺毛密度<sup>[75]</sup>。*SICD2* 和 *SIWo* 属于 HD-Zip 家族第 IV 亚族, Nadakuduti 等<sup>[76]</sup>研究表明 *SICD2* 对腺毛起始发育起正调控作用, 突变体腺毛数量减少。*SIWo* 是番茄中最早发现的参与调控表皮毛发育的基因, 超表达 *SIWo* 能够增加 I 型腺毛的数量, *SIWo* 突变体中 III 型和 V 型表皮毛密度增大, IV 型腺毛密度降低<sup>[77]</sup>。另外, 刘金秋等<sup>[78]</sup>发现 *SIHZ45* 与 *SIWo* 高度同源, 能够促进 I 型和 IV 型表皮毛的形成。C2H2 锌指蛋白家族的 *SIH* 基因缺失会抑制 I 型表皮毛的形成, 且 *SIH* 是关键正调控因子。Chang 等<sup>[79]</sup>发现 *SIH* 蛋白和 *SIWo* 蛋白可以直接互作, 形成异源二聚体促进 I 型腺毛的发生。Xu 等<sup>[80]</sup>发现部分敲除 bHLH 家族的 *SIMYC1* 基因会降低番茄 VI 型腺毛的密度和长度, 完全敲除 *SIMYC1* 导致 VI 型腺毛消失。除了上述因子外, 细胞周期蛋白也具有重要作用, *SICycB2* 编码 B 型细胞周期蛋白, *SICycB2* 超表达则植株中所有的非腺毛和腺毛基本消失, 而干扰 *SICycB2* 则会抑制 I 型表皮毛, 促进 III 型和 V 型表皮毛的形成<sup>[81]</sup>。

#### 2.1.2 激素对番茄表皮毛的调控

番茄表皮毛主要受 JA、AUX 和 GA 等植物

激素的调控, 其中, JA 诱导腺毛发生的作用明显, *SIJAZ2* 是番茄 JA 信号通路的阻遏蛋白, 是腺毛发生的负调控因子, 在 *SIJAZ2* 超表达植株中, *SIWo* 基因和 *SICycB2* 基因的表达量受到抑制, 表明 *SIJAZ2* 通过抑制 *SIWo* 和 *SICycB2* 的表达来抑制腺毛的起始<sup>[82]</sup>。Thines 等<sup>[83]</sup>通过酵母双杂交发现 *SIJAZ2* 与 *SICOI1* 有相互作用, 且 *SICOI1* 本身也是腺毛发生的正调控因子。AUX 在调控腺毛生长方面同样具有重要作用, 当番茄生长素家族基因 *SIAA15* 和生长素响应因子 *SIARF3* 表达下调时, 番茄 I 型、V 型和 VI 型表皮毛数量减少<sup>[84]</sup>。*SibHLH95* 是 Chen 等<sup>[85]</sup>发现的一个番茄表皮毛负调控因子, 其超表达植株表皮毛密度降低, 并且 *SibHLH95* 可以直接与 GA 合成相关基因 *SIGA20ox2* 和 *SIKS5* 的启动子结合, 调控其表达。

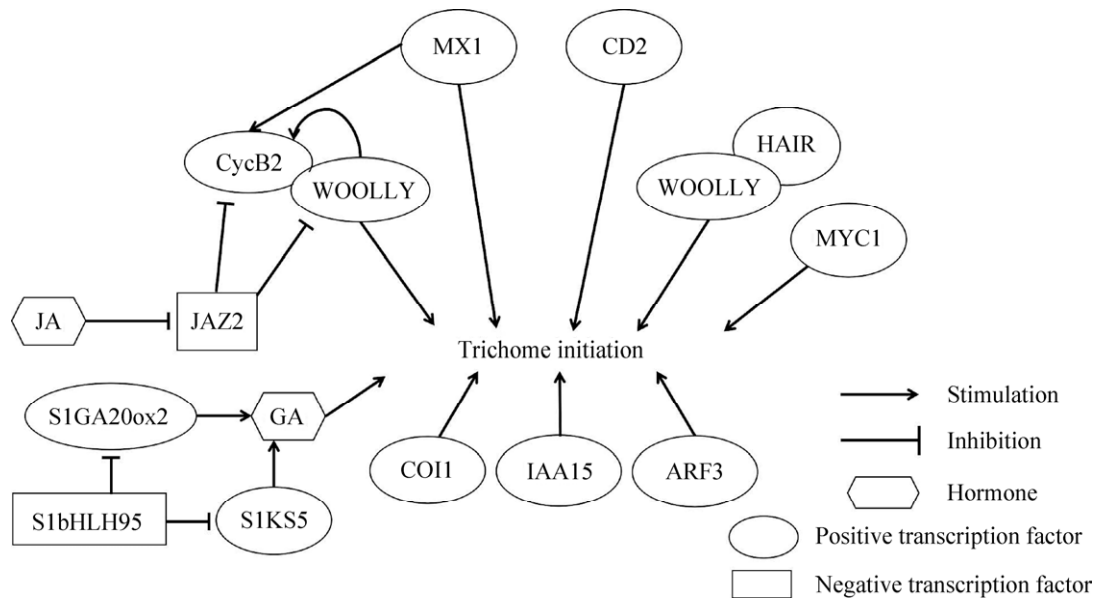
#### 2.1.3 番茄表皮毛调控模型

虽然多细胞腺毛调控机制的研究相比单细胞表皮毛起步较晚, 但番茄表皮毛调控模型已初步成型。Chalvin 等<sup>[8]</sup>从基因和激素途径对番茄表皮毛调控模型进行了总结: JA 通过 *JAZ2* 调控下游 *CycB2* 和 *WOOLLY* 的表达, *WOOLLY* 与 *CycB2* 相互作用调控表皮毛发生, 同时 *CycB2* 表达还受 *MX1* 和 *WOLLY* 的调控。此外, *WOOLLY* 也能与 *HAIR* 形成二聚体调控表皮毛的发育, *CD2* 和 *MYC1* 也可以促进表皮毛的发生。随着研究的深入, 越来越多参与番茄表皮毛调控的基因和途径被发现, 因此我们结合了近年来的研究结果, 拓展了上述模型, 增加了 GA 调控途径以及 AUX 途径相关基因。*bHLH95* 通过 *GA20ox2* 和 *KS5* 调控 GA 合成调控表皮毛的形成。AUX 途径相关基因 *IAA15* 以及 JA 途径相关基因 *COI1* 均能促进表皮毛发生 (图 4)。

## 2.2 青蒿表皮毛

### 2.2.1 基因对青蒿表皮毛形成的调控

青蒿 *Artemisia annua* L. 是菊科蒿属一年生草本药用植物, 可以从中提取倍半萜内酯类化合物青蒿素。青蒿具有两种腺毛, 即非分泌型腺

图4 番茄表皮毛调控模型<sup>[8]</sup>Fig. 4 Regulation model of trichome in tomato<sup>[8]</sup>.

毛和分泌型腺毛，非分泌腺毛因其外形类似于字母“T”，所以又称 T 型腺毛。青蒿素的合成和储存均在青蒿分泌型腺毛当中进行，因此可以通过提高青蒿腺毛密度提高青蒿素产量<sup>[86]</sup>。青蒿中参与腺毛发育调控的转录因子与番茄一样，大多数属于 R2R3-MYB 和 HD-Zip 基因亚家族<sup>[8]</sup>。AaMYB1 和 AaMIXTA1 属于 R2R3-MYB 转录因子，超表达 AaMYB1 可以增加青蒿腺毛的密度<sup>[87]</sup>。AaMIXTA1 正向调控腺毛发育起始和叶片表面角质层的合成<sup>[88]</sup>。HD-Zip 家族的 AaHD1 和 AaHD8 对腺毛的起始起正调控作用，超表达 AaHD1 或 AaHD8 均会增加青蒿腺毛的密度，抑制二者中任何一个的表达，腺毛密度减少，进一步研究发现 AaHD8 与 AaMIXTA1 构成的转录复合物可促进 AaHD1 的表达<sup>[89]</sup>。

### 2.2.2 激素对青蒿表皮毛的调控

青蒿表皮毛的形成主要受 JA 调控，AaJAZ8 是青蒿 JA 信号通路的阻遏蛋白，它能抑制正调控因子 AaHD1 的活性，降低青蒿腺毛密度<sup>[90]</sup>。Wang 等<sup>[91]</sup>报道了一个应激相关蛋白 AaSAP1，其超表达系表皮毛密度明显增多，激素处理后发现 GA、

JA 和 ABA 均能够促进 AaSAP1 的表达。

### 2.2.3 青蒿表皮毛调控模型

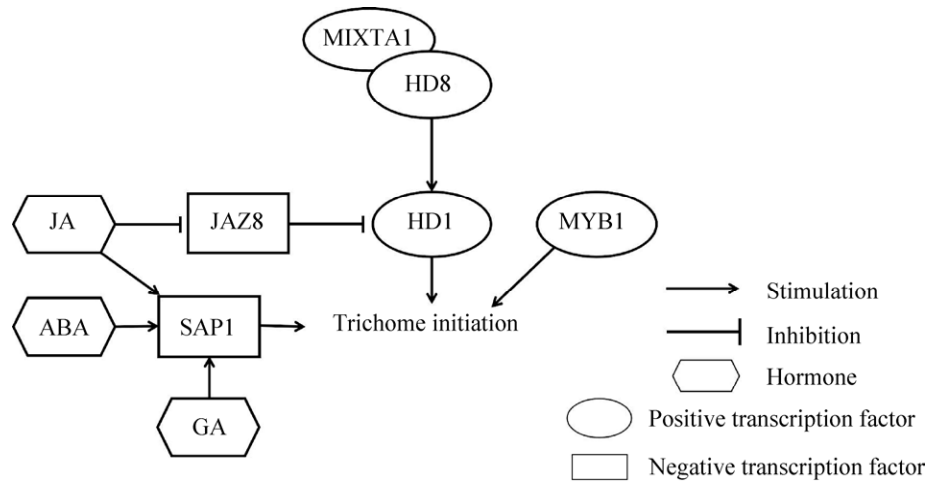
近年来，青蒿素因其抗疟效果受到世界广泛关注，而青蒿腺毛是青蒿素合成贮藏的唯一场所。虽然通过增加表皮毛数量提高青蒿素产量办法可行，但关于青蒿表皮毛调控机制的研究尚处于初步阶段。Chalvin 等<sup>[8]</sup>总结了基因和激素途径，初步建立了青蒿表皮毛调控模型：JA 通过 JAZ8 调控下游 HD1 的活性来调控表皮毛，同时 HD1 的表达受 HD8 和 MIXTA1 所组成的复合物的调控。此外，正调控转录因子 MYB1 可以促进表皮毛的发生。基于上述模型，我们根据最新的研究结果，扩展了调控模型，增加了应激相关蛋白 SAP1 的调控机制。SAP1 能够促进表皮毛发生，其表达受 JA、ABA、GA 的调控（图 5）。

## 3 其他植物表皮毛研究进展

### 3.1 双子叶植物

除模式植物表皮毛研究外，黄瓜、烟草、猕猴桃和大豆等双子叶植物中参与调控表皮毛发育的基因也均有研究。黄瓜中有 5 个与表皮毛相关



图5 青蒿表皮毛调控模型<sup>[8]</sup>Fig. 5 Regulation model of trichome in *Artemisia annua*<sup>[8]</sup>.

的突变体, 分别是 *csgl1*、*tbh*、*mict*、*csgl3*、*tril*。其中, *csgl1*、*tbh* 和 *mict* 突变体表皮着生极细小的表皮毛, 而 *csgl3* 和 *tril* 突变体表皮则完全无毛<sup>[90]</sup>。在 *csgl1*、*tbh* 和 *mict* 突变体中, *TRIL/CsGL3* 表达量升高。说明 *TRIL/GsGL3* 可能在 *TBH/MICT/CSGL1* 上游调控其表达<sup>[93]</sup>。之后, Yang 等<sup>[94]</sup>研究发现 *CsTRY* 可以抑制表皮毛的形成, 并受上游 *CsMYB6* 的直接调控。李创等<sup>[95]</sup>从猕猴桃基因组数据库中筛选出两个与表皮毛发育相关的基因 *Achn116791* 和 *Achn302211*, 二者参与调控猕猴桃叶片表皮毛的长度和密度。烟草中 *NbGIS* 和 *NbWo* 可以促进表皮毛形成, *NbWo* 通过促进 *NbCycB2* 的表达促进表皮毛发育, 而 *NbCycB2* 则通过抑制 *NbWo* 的活性抑制表皮毛的形成<sup>[96]</sup>。周云霄等<sup>[97]</sup>从大豆中分离出 6 个与拟南芥 *AtTCL1* 同源的基因 *GmTCL1-GmTCL6*, 均能抑制拟南芥表皮毛的形成。此外, Wu 等<sup>[98]</sup>发现大豆光敏色素基因 *GmPHYB1* 会导致拟南芥表皮毛增多。

### 3.2 单子叶植物

除双子叶植物外, 单子叶植物水稻、玉米等的表皮毛基因均有报道。水稻 *OsTCL1* 是拟南芥 *AtTCL1* 的同源基因, *OsTCL1* 转化至拟南芥中可

以抑制拟南芥表皮毛的形成, 但在水稻中超表达却不会影响表皮毛的发育<sup>[99]</sup>。Xie 等<sup>[100]</sup>研究发现 *OsGL6* 只能促进表皮毛伸长, 却不影响表皮毛起始, 进一步研究发现 *OsGL6* 可以与 *OSK3* 和 *CSN5* 蛋白相互作用, *OsGL6* 可能通过与 *OSK3* 和 *CSN5* 形成复合物调控表皮发生。Sun 等<sup>[101]</sup>研究表明 *AP2/ERF* 转录因子 *OsHL6* 可以促进表皮毛起始和伸长, 进一步研究发现 *OsHL6* 蛋白可以和水稻表皮毛起始关键调控因子 *OsWOX3B* 相互作用, 增强 *OsHL6* 与下游生长素相关基因 *OsYUCCA5* 的结合能力。另外, Lan 等<sup>[102]</sup>报道了一个水稻耐盐性相关基因 *OsSPL10*, 同时发现该基因还可促进表皮毛的形成。Sturaro 等<sup>[103]</sup>从玉米当中克隆了 *GLOSSY1*, 发现该基因与玉米表皮毛和蜡质积累有关。此外, Vernoud 等<sup>[104]</sup>发现玉米中 *OCL4* 基因能够抑制表皮毛的形成。在小麦当中, Wang 等<sup>[105]</sup>经过对 *TaLTP1* 的启动子分析, 发现 *TaLTP1* 启动子-303 bp 处的 CCAACAT 顺式元件是指导 *TaLTP1* 启动子在表皮毛中特异表达的关键元件。

## 4 展望

基因和激素对单细胞表皮毛 (拟南芥和棉花) 和多细胞表皮毛 (番茄和青蒿) 生长发育具有重

要的调控作用,通过总结不同类型表皮毛的调控模型,发现单细胞植物拟南芥表皮毛调控机制已基本阐明,鉴定出了大量的正调节因子和调控途径,但负调控机制和负调节因子报道较少。随着CRISPR-Cas9等基因编辑技术的快速发展,负调节因子的研究将更有价值,通过基因编辑技术将植物表皮毛负调节因子敲除,会得到正向的表型,对植物表皮毛的分子设计育种具有重要的意义。本课题组对收集到的周身覆盖表皮毛的野生甘蓝进行了初步研究,通过遗传定位和表达分析,锁定控制表皮毛的候选基因为*BolTRY-like*,研究发现该表皮毛对菜青虫具有显著的抗性,通过CRISPR-Cas9技术在花椰菜(无表皮毛)敲除*BolTRY-like*基因,期望获得有毛花椰菜,这些研究将为以花球为食用器官的甘蓝类蔬菜品种改良提供了新思路。

多细胞植物表皮毛的分子机制研究刚刚起步,主要集中在番茄和青蒿。番茄*SIMYCI*是唯一的只调控分泌型表皮毛的基因<sup>[8]</sup>,其余已被鉴定的多细胞表皮毛基因同时影响单细胞表皮毛,所以是否还有更多的基因特异调控分泌型表皮毛值得进一步探索。多细胞表皮毛的深入研究,对农艺性状的遗传改良具有重要意义,比如,番茄的IV型表皮毛的增加可以分泌大量的萜类化合物,从而抵抗昆虫的取食。青蒿中,超量表达*AaMIXTA1*、*AaHD1*或*AaHD8*能显著增加表皮毛中青蒿素的产量,同时不影响其他的农艺性状<sup>[89]</sup>。通过对表皮毛调控机制的不断探索和逐渐完善,为利用新技术新方法对植物的遗传改良提供了新的育种策略,也将是未来分子设计育种的新方向。

## REFERENCES

- [1] Hulskamp M. Plant trichomes: a model for cell differentiation. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2004, 5(6): 471–480.
- [2] Liu H, Liu SB, Jiao JJ, et al. Trichomes as a natural biophysical barrier for plants and their bioinspired applications. *Soft Matt*, 2017, 13(30): 5096–5106.
- [3] Miyazaki J, Stiller WN, Wilson LJ. Identification of host plant resistance to silverleaf whitefly in cotton: Implications for breeding. *Field Crops Res*, 2013, 154: 145–152.
- [4] Liu L, Sun J, Wu DX, et al. Advances in studying on glabrous rice and the development of trichomes. *J Nucl Agric Sci*, 2015, 29(11): 2110–2116 (in Chinese).  
柳蕾, 孙健, 吴殿星, 等. 水稻光叶性状及表皮毛发育研究进展. *核农学报*, 2015, 29(11): 2110–2116.
- [5] Tiwari P. Recent advances and challenges in trichome research and essential oil biosynthesis in *Mentha arvensis* L. *Ind Crops Prod*, 2016, 82: 141–148.
- [6] Karabourniotis G, Liakopoulos G, Nikolopoulos D, et al. Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: structure-function coordination. *J Forestry Res*, 2020, 31(1): 1–12.
- [7] Peng S, Sun K, Guo Y, et al. Arabidopsis nucleoporin CPR5 controls trichome cell death through the core cell cycle regulator CKI. *Plant Biol (Stuttg)*, 22(2): 337–345.
- [8] Chalvin C, Drevensek S, Dron M, et al. Genetic control of glandular trichome development. *Trends Plant Sci*, 2020, 25(5): 477–487.
- [9] Shi P, Fu X, Shen Q, et al. The roles of *AaMIXTA1* in regulating the initiation of glandular trichomes and cuticle biosynthesis in *Artemisia annua*. *New Phytol*, 2017, 217(1): 261–276.
- [10] Yan XY. On observation of initiation and elongation of cotton fiber with high vacuum and low temperature by SEM. *J Southwest China Normal University: Nat Sci Edi*, 2015, 40(4): 160–164 (in Chinese).  
阎星颖. 利用低温真空干燥技术对棉纤维起始伸长的扫描电镜观察. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 2015, 40(4): 160–164.
- [11] Pattanaik S, Patra B, Singh SK, et al. An overview of the gene regulatory network controlling trichome development in the model plant, *Arabidopsis*. *Front*

- Plant Sci, 2014, 5: 259.
- [12] Oppenheimer DG, Herman PL, Sivakumaran S, et al. A myb gene required for leaf trichome differentiation in *Arabidopsis* is expressed in stipules. *Cell*, 1991, 67(3): 483–493.
- [13] Bloomer RH, Juenger TE, Symonds VV. Natural variation in *GLI* and its effects on trichome density in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Ecol*, 2012, 21(14): 3501–3515.
- [14] Kirik V, Lee MM, Wester K, et al. Functional diversification of MYB23 and GL1 genes in trichome morphogenesis and initiation. *Development*, 2005, 132(7): 1477–1485.
- [15] Liang G, He H, Li Y, et al. MYB82 functions in regulation of trichome development in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2014, 65(12): 3215–3223.
- [16] Tominaga-Wada R, Wada T. Analysis of *TTG1* and *CPC-like* MYB genes during *Arabidopsis* epidermal cell differentiation. *Plant Biotechnol Nar*, 2016, 33(3): 201–206 (in Chinese).
- [17] Fambrini M, Pugliesi C. The dynamic genetic-hormonal regulatory network controlling the trichome development in leaves. *Plants (Basel)*, 2019, 8(8): 253.
- [18] Maes L, Inzé D, Goossens A. Functional specialization of the TRANSPARENT TESTA GLABRA1 network allows differential hormonal control of laminal and marginal trichome initiation in *Arabidopsis* rosette leaves. *Plant Physiol*, 2008, 148(3): 1453–1464 (in Chinese).
- [19] Zhao HT, Wang XX, Zhu DD, et al. A single amino acid substitution in IIIf subfamily of basic helix-loop-helix transcription factor AtMYC1 leads to trichome and root hair patterning defects by abolishing its interaction with partner proteins in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 2012, 287(17): 14109–14121.
- [20] Gan YB, Kumimoto R, Liu C, et al. GLABROUS INFLORESCENCE STEMS modulates the regulation by gibberellins of epidermal differentiation and shoot maturation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2006, 18(6): 1383–1395.
- [21] Yan A, Pan JB, An LZ, et al. The responses of trichome mutants to enhanced ultraviolet-B radiation in *Arabidopsis thaliana*. *J Photochem Photobiol B*, 2012, 113: 29–35.
- [22] Sun LL, Zhang AD, Zhou ZJ, et al. GLABROUS INFLORESCENCE STEMS3 (GIS3) regulates trichome initiation and development in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 2015, 206(1): 220–230.
- [23] Zhou ZJ, An LJ, Sun LL, et al. *Zinc Finger Protein5* is required for the control of trichome initiation by acting upstream of Zinc Finger Protein8 in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2011, 157(2): 673–682.
- [24] Zhou ZJ, Sun LL, Zhao YQ, et al. *Zinc Finger Protein 6 (ZFP6)* regulates trichome initiation by integrating gibberellin and cytokinin signaling in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 2013, 198(3): 699–708.
- [25] Kim SY, Hyoung S, So WM, et al. The novel transcription factor TRP interacts with ZFP5, a trichome initiation-related transcription factor, and negatively regulates trichome initiation through gibberellic acid signaling. *Plant Mol Biol*, 2018, 96(3): 315–326.
- [26] Doroshkov AV, Konstantinov DK, Afonnikov DA, et al. The evolution of gene regulatory networks controlling *Arabidopsis thaliana* L. trichome development. *BMC Plant Biol*, 2019, 19(S1): 53.
- [27] Zhao MZ, Morohashi K, Hatlestad G, et al. The TTG1-bHLH-MYB complex controls trichome cell fate and patterning through direct targeting of regulatory loci. *Development*, 2008, 135(11): 1991–1999.
- [28] Schellmann S, Schnittger A, Kirik V, et al. *TRIPTYCHON* and *CAPRICE* mediate lateral inhibition during trichome and root hair patterning in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 2002, 21(19): 5036–5046.
- [29] Yang CX, Ye ZB. Trichomes as models for studying plant cell differentiation. *Cell Mol Life Sci*, 2013, 70(11): 1937–1948.
- [30] Yu NN, Cai WJ, Wang SC, et al. Temporal control of trichome distribution by microRNA156-Targeted *SPL* genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2010,

22(7): 2322–2335.

- [31] Tian HN, Wang XL, Guo HY, et al. NTL8 regulates trichome formation in *Arabidopsis* by directly activating R<sub>3</sub> MYB genes *TRY* and *TCLI*. *Plant Physiol*, 2017, 174(4): 2363–2375.
- [32] Vadde BVL, Challa KR, Sunkara P, et al. The TCP4 transcription factor directly activates *TRICHOMELESS1* and 2 and suppresses trichome initiation. *Plant Physiol*, 2019, 181(4): 1587–1599.
- [33] Kirik V, Simon M, Wester K, et al. ENHANCER OF *TRY* and *CPC 2 (ETC2)* reveals redundancy in the region-specific control of trichome development of *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 2004, 55(3): 389–398.
- [34] Wang TY, Jia QM, Wang W, et al. GCN5 modulates trichome initiation in *Arabidopsis* by manipulating histone acetylation of core trichome initiation regulator genes. *Plant Cell Rep*, 2019, 38(6): 755–765.
- [35] Patra B, Pattanaik S, Yuan L. Ubiquitin protein ligase 3 mediates the proteasomal degradation of GLABROUS 3 and ENHANCER OF GLABROUS 3, regulators of trichome development and flavonoid biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2013, 74(3): 435–447.
- [36] Wei LH, Song PZ, Wang Y, et al. The m<sup>6</sup>A reader ECT2 controls trichome morphology by affecting mRNA stability in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2018, 30(5): 968–985.
- [37] Matias-Hernandez L, Aguilar-Jaramillo AE, Osnato M, et al. TEMPRANILLO reveals the mesophyll as crucial for epidermal trichome formation. *Plant Physiol*, 2016, 170(3): 1624–1639.
- [38] Greenboim-Wainberg Y, Maymon I, Borochoy R, et al. Cross talk between gibberellin and cytokinin: the *Arabidopsis* GA response inhibitor SPINDLY plays a positive role in cytokinin signaling. *Plant Cell*, 2005, 17(1): 92–102.
- [39] Jacobsen SE, Binkowski KA, Olszewski NE. SPINDLY, a tetratricopeptide repeat protein involved in gibberellin signal transduction in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93(17): 9292–9296.
- [40] Gan YB, Yu H, Peng JR, et al. Genetic and molecular regulation by DELLA proteins of trichome development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2007, 145(3): 1031–1042.
- [41] Qi TC, Song SS, Ren QC, et al. The Jasmonate-ZIM-Domain proteins interact with the WD-Repeat/bHLH/MYB complexes to regulate jasmonate-mediated anthocyanin accumulation and trichome initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2011, 23(5): 1795–1814.
- [42] Peng S, Sun K, Guo Y, et al. *Arabidopsis* nucleoporin CPR5 controls trichome cell death through the core cell cycle regulator CKI. *Plant Biol (Stuttg)*, 2020, 22(2): 337–345.
- [43] Koch AJ, Meinhardt H. Biological pattern formation: from basic mechanisms to complex structures. *Rev Mod Phys*, 1994, 66(4): 1481–1507.
- [44] Meinhardt H, Gierer A. Applications of a theory of biological pattern formation based on lateral inhibition. *J Cell Sci*, 1974, 15(2): 321–346.
- [45] Balkunde R, Pesch M, Hülkamp M. Trichome patterning in *Arabidopsis thaliana*: from genetic to molecular models. *Curr Top Dev Biol*, 2010, 91: 299–321.
- [46] Zhang JW, Zhao JC, Zhou Q, et al. Progress in research of plant trichome. *Chin Bull Bot*, 2018, 53(5): 726–737 (in Chinese).  
张继伟, 赵杰才, 周琴, 等. 植物表皮毛研究进展. *植物学报*, 2018, 53(5): 726–737.
- [47] Sun J, Li YL, Wang RH, et al. Identification of genes that are specifically/preferentially expressed in developing cotton fibers by mRNA fluorescence differential display (FDD). *Chin J Biotech*, 2004, 20(1): 39–42 (in Chinese).  
孙杰, 李园莉, 汪若海, 等. 利用mRNA荧光差异显示技术规模化筛选棉纤维特异表达基因. *生物工程学报*, 2004, 20(1): 39–42.
- [48] Suo JF, Liang XO, Pu L, et al. Identification of *GhMYB109* encoding a R2R3 MYB transcription factor that expressed specifically in fiber initials and elongating fibers of cotton (*Gossypium Hirsutum* L.). *Biochim Biophys Acta Gene Struct Exp*, 2003, 1630(1): 25–34.

- [49] Walford SA, Wu YR, Llewellyn DJ, et al. GhMYB25-like: a key factor in early cotton fibre development. *Plant J*, 2011, 65(5): 785–797.
- [50] Sun WJ, Gao ZY, Wang J, et al. Cotton fiber elongation requires the transcription factor GhMYB212 to regulate sucrose transportation into expanding fibers. *New Phytol*, 2019, 222(2): 864–881.
- [51] Guan XY, Pang MX, Nah G, et al. miR828 and miR858 regulate homoeologous MYB2 gene functions in *Arabidopsis* trichome and cotton fibre development. *Nat Commun*, 2014, 5: 3050.
- [52] Wan Q, Guan XY, Yang NN, et al. Small interfering RNAs from bidirectional transcripts of GhMML3\_A12 regulate cotton fiber development. *New Phytol*, 2016, 210(4): 1298–1310.
- [53] Wu HT, Tian Y, Wan Q, et al. Genetics and evolution of MIXTA genes regulating cotton lint fiber development. *New Phytol*, 2018, 217(2): 883–895.
- [54] Li Y, Ning H, Zhang ZT, et al. A cotton gene encoding novel MADS-box protein is preferentially expressed in fibers and functions in cell elongation. *Acta Biochim Biophys Sin*, 2011, 43(8): 607–617.
- [55] Zhou Y, Li BY, Li M, et al. A MADS-box gene is specifically expressed in fibers of cotton (*Gossypium hirsutum*) and influences plant growth of transgenic *Arabidopsis* in a GA-dependent manner. *Plant Physiol Biochem*, 2014, 75: 70–79.
- [56] Walford SA, Wu YR, Llewellyn DJ, et al. Epidermal cell differentiation in cotton mediated by the homeodomain leucine zipper gene, *GhHD-1*. *Plant J*, 2012, 71(3): 464–478.
- [57] Shan CM, Shangguan XX, Zhao B, et al. Control of cotton fibre elongation by a homeodomain transcription factor GhHOX3. *Nat Commun*, 2014, 5: 5519.
- [58] Liu BL, Zhu YC, Zhang TZ. The R3-MYB gene *GhCPC* negatively regulates cotton fiber elongation. *PLoS ONE*, 2015, 10(2): e0116272.
- [59] Zhang J, Huang GQ, Zou D, et al. The cotton (*Gossypium hirsutum*) NAC transcription factor (FSN1) as a positive regulator participates in controlling secondary cell wall biosynthesis and modification of fibers. *New Phytol*, 2018, 217(2): 625–640.
- [60] Feng H, Li X, Chen H, et al. GhHUB2, a ubiquitin ligase, is involved in cotton fiber development via the ubiquitin-26S proteasome pathway. *J Exp Bot*, 2018, 69(21): 5059–5075.
- [61] Huang C, Nie XH, Shen C, et al. Population structure and genetic basis of the agronomic traits of upland cotton in China revealed by a genome-wide association study using high-density SNPs. *Plant Biotechnol J*, 2017, 15(11): 1374–1386.
- [62] Khan AQ, Li ZH, Ahmed MM, et al. Eriodictyol can modulate cellular auxin gradients to efficiently promote *in vitro* cotton fibre development. *BMC Plant Biol*, 2019, 19: 443.
- [63] Deng FL, Tu LL, Tan JF, et al. GbPDF1 is involved in cotton fiber initiation via the core cis-element HDZIP2ATATHB2. *Plant Physiol*, 2012, 158(2): 890–904.
- [64] Zhang M, Zeng JY, Long H, et al. Auxin regulates cotton fiber initiation via GhPIN-Mediated auxin transport. *Plant Cell Physiol*, 2017, 58(2): 385–397.
- [65] Wang MY, Zhao PM, Cheng HQ, et al. The cotton transcription factor TCP14 functions in auxin-mediated epidermal cell differentiation and elongation. *Plant Physiol*, 2013, 162(3): 1669–1680.
- [66] Hao J, Tu LL, Hu HY, et al. GbTCP, a cotton TCP transcription factor, confers fibre elongation and root hair development by a complex regulating system. *J Exp Bot*, 2012, 63(17): 6267–6281.
- [67] Luo M, Xiao YH, Li XB, et al. GhDET2, a steroid 5 $\alpha$ -reductase, plays an important role in cotton fiber cell initiation and elongation. *Plant J*, 2007, 51(3): 419–430.
- [68] Sun Y, Veerabomma S, Fokar M, et al. Brassinosteroid signaling affects secondary cell wall deposition in cotton fibers. *Ind Crop Prod*, 2015, 65: 334–342.
- [69] Yang ZR, Zhang CJ, Yang XJ, et al. PAG1, a cotton brassinosteroid catabolism gene, modulates fiber elongation. *New Phytol*, 2014, 203(2): 437–448.

- [70] Zhou Y, Zhang ZT, Li M, et al. Cotton (*Gossypium hirsutum*) 14-3-3 proteins participate in regulation of fibre initiation and elongation by modulating brassinosteroid signalling. *Plant Biotechnol J*, 2015, 13(2): 269–280.
- [71] Hu HY, He X, Tu LL, et al. GhJAZ2 negatively regulates cotton fiber initiation by interacting with the R2R3-MYB transcription factor GhMYB25-like. *Plant J*, 2016, 88(6): 921–935.
- [72] Zhao J, Bai WQ, Zeng QW, et al. Moderately enhancing cytokinin level by down-regulation of GhCKX expression in cotton concurrently increases fiber and seed yield. *Mol Breeding*, 2015, 35(2): 60.
- [73] Wang Z, Yang ZR, Li FG. Updates on molecular mechanisms in the development of branched trichome in *Arabidopsis* and nonbranched in cotton. *Plant Biotechnol J*, 2019, 17(9): 1706–1722
- [74] Chen G, Klinkhamer PGL, Escobar-Bravo R, et al. 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*, 2018, 276: 87–98.
- [75] Ewas M, Gao YQ, Wang SC, et al. Manipulation of SIMX1 for enhanced carotenoids accumulation and drought resistance in tomato. *Sci Bull*, 2016, 61(18): 1413–1418.
- [76] Nadakuduti SS, Pollard M, Kosma DK, et al. Pleiotropic phenotypes of the *sticky peel* mutant provide new insight into the role of *CUTIN DEFICIENT2* in epidermal cell function in tomato. *Plant Physiol*, 2012, 159(3): 945–960.
- [77] Yang CX, Li HX, Zhang JH, et al. A regulatory gene induces trichome formation and embryo lethality in tomato. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(29): 11836–11841.
- [78] Liu JQ. The role of *SIHZ45* gene in the development of trichome in tomato[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2017 (in Chinese). 刘金秋. 番茄 *SIHZ45* 基因在表皮毛发育中的角色 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2017.
- [79] Chang J, Yu T, Yang QH, et al. *Hair*, encoding a single C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> zinc-finger protein, regulates multicellular trichome formation in tomato. *Plant J*, 2018, 96(1): 90–102.
- [80] Xu JS, Van Herwijnen ZO, Dräger DB, et al. SIMYC1 regulates type VI glandular trichome formation and terpene biosynthesis in tomato glandular cells. *Plant Cell*, 2018, 30(12): 2988–3005.
- [81] Gao SH, Gao YN, Xiong C, et al. The tomato B-type cyclin gene, *SICycB2*, plays key roles in reproductive organ development, trichome initiation, terpenoids biosynthesis and *Prodenia litura* defense. *Plant Sci*, 2017, 262: 103–114.
- [82] Yu XH, Chen GP, Tang BY, et al. The Jasmonate ZIM-domain protein gene *SIJAZ2* regulates plant morphology and accelerates flower initiation in *Solanum lycopersicum* plants. *Plant Sci*, 2018, 267: 65–73.
- [83] Thines B, Katsir L, Melotto M, et al. JAZ repressor proteins are targets of the SCF<sup>COI1</sup> complex during jasmonate signalling. *Nature*, 2007, 448(7154): 661–665.
- [84] Deng W, Yang YW, Ren ZX, et al. The tomato SIIAA15 is involved in trichome formation and axillary shoot development. *New Phytol*, 2012, 194(2): 379–390.
- [85] Chen Y, Su D, Li J, et al. Overexpression of SlbHLH95, a basic helix-loop-helix transcription factor family member, impacts trichome formation via regulating gibberellin biosynthesis in tomato. *J Exp Bot*, 2020: eraa114.
- [86] Shen HY, Li ZQ, Wang H, et al. Advances in sesquiterpene synthases cyclases of *Artemisia annua*. *Chin J Biotech*, 2007, 23(6): 976–981 (in Chinese). 申海燕, 李振秋, 王红, 等. 青蒿倍半萜合酶(环化酶)研究进展. *生物工程学报*, 2007, 23(6): 976–981.
- [87] Matías-Hernández L, Jiang WM, Yang K, et al. AaMYB1 and its orthologue AtMYB61 affect terpene metabolism and trichome development in *Artemisia annua* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2017, 90(3): 520–534.
- [88] Shi P, Fu XQ, Shen Q, et al. The roles of *AaMIXTA1* in regulating the initiation of glandular trichomes and

- cuticle biosynthesis in *Artemisia annua*. *New Phytol*, 2018, 217(1): 261–276.
- [89] Yan TX, Li L, Xie LH, et al. A novel HD-ZIP IV/MIXTA complex promotes glandular trichome initiation and cuticle development in *Artemisia annua*. *New Phytol*, 2018, 218(2): 567–578.
- [90] Yan TX, Chen MH, Shen Q, et al. HOMEODOMAIN PROTEIN 1 is required for jasmonate-mediated glandular trichome initiation in *Artemisia annua*. *New Phytol*, 2017, 213(3): 1145–1155.
- [91] Wang YT, Fu XQ, Xie LH, et al. Stress associated protein 1 regulates the development of glandular trichomes in *Artemisia annua*. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 2019, 139(2): 249–259.
- [92] Liu XW, Bartholomew E, Cai YL, et al. Trichome-related mutants provide a new perspective on multicellular trichome initiation and development in cucumber (*Cucumis sativus* L). *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1187
- [93] Zhao JL, Pan JS, Guan Y, et al. *Micro-trichome* as a class I homeodomain-leucine zipper gene regulates multicellular trichome development in *Cucumis sativus*. *J Integr Plant Biol*, 2015, 57(11): 925–935.
- [94] Yang S, Cai YL, Liu XW, et al. A *CsMYB6-CsTRY* module regulates fruit trichome initiation in cucumber. *J Exp Bot*, 2018, 69(8): 1887–1902.
- [95] Li C. Screening the genes regulating trichome development in *Actinidia* and their genome editing in ‘Hayward’ Kiwifruit[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2019 (in Chinese).  
李创. 猕猴桃表皮毛发育基因的筛选及其在海沃德猕猴桃中的基因编辑研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [96] Wu ML, Cui YC, Ge L, et al. NbCycB2 represses Nbwo activity via a negative feedback loop in tobacco trichome development. *J Exp Bot*, 2020, 71(6): 1815–1827.
- [97] Zhou YX. Functional characterization of R3 MYB transcription factor in soybean[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2018 (in Chinese).  
周云霄. 大豆单一重复 R3 MYB 转录因子的功能研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2018.
- [98] Wu FQ, Zhang XM, Li DM, et al. Ectopic expression reveals a conserved *PHYB* homolog in soybean. *PLoS ONE*, 2011, 6(11): e27737.
- [99] Zheng KJ, Tian HN, Hu QN, et al. Ectopic expression of R3 MYB transcription factor gene *OsTCL1* in *Arabidopsis*, but not rice, affects trichome and root hair formation. *Sci Rep*, 2016, 6: 19254.
- [100] Xie YJ, Yu XZ, Jiang SF, et al. OsGL6, a conserved AP2 domain protein, promotes leaf trichome initiation in rice. *Biochem Biophys Res Commun*, 2020, 522(2): 448–455.
- [101] Sun WQ, Gao DW, Xiong Y, et al. Hairy Leaf 6, an AP2/ERF transcription factor, interacts with OsWOX3B and regulates trichome formation in rice. *Mol Plant*, 2017, 10(11): 1417–1433.
- [102] Lan T, Zheng YL, Su ZL, et al. *OsSPL10*, a SBP-Box Gene, Plays a dual role in salt tolerance and trichome formation in rice (*Oryza sativa* L.). *G3 (Bethesda)*, 2019, 9(12): 4107–4114.
- [103] Sturaro M, Hartings H, Schmelzer E, et al. Cloning and characterization of *GLOSSY1*, a maize gene involved in cuticle membrane and wax production. *Plant Physiol*, 2005, 138(1): 478–489.
- [104] Vernoud V, Laigle G, Rozier F, et al. The HD-ZIP IV transcription factor OCL4 is necessary for trichome patterning and anther development in maize. *Plant J*, 2009, 59(6): 883–894.
- [105] Wang GP, Yu GH, Hao YC, et al. Molecular dissection of *TaLTP1* promoter reveals functional *cis*-elements regulating epidermis-specific expression. *Int J Mol Sci*, 2020, 21(7): 2261.

(本文责编 郝丽芳)