

植物腺毛的研究进展

刘莉成, 刘潺潺*, 吴启南*

南京中医药大学药学院, 江苏省中药资源产业化过程协同创新中心, 中药资源产业化与方剂创新药物国家地方联合工程研究中心, 江苏 南京 210023

摘要: 腺毛作为植物的一种外分泌结构, 因其分泌、储存多种多样的次生代谢产物而具有深刻的研究意义。目前, 国内外学者对于腺毛的研究从腺毛的表面形态到其微观结构, 从腺毛产生的化学物质到其构成的复杂代谢网络, 从调控腺毛生长的内在分子机制到外源环境对腺毛发育的影响; 层层递进、由浅入深、由表及里地展开。整理和论述了腺毛在形态、生物学功能、生长发育、代谢产物等方面的研究成果, 并提出了目前研究的不足和未来研究的方向。

关键词: 腺毛; 形态; 生物学功能; 次生代谢; 生长发育

中图分类号: R286 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2021)03-0883-11

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2021.03.033

Research progress of plant glandular trichomes

LIU Li-cheng, LIU Chan-chan, WU Qi-nan

College of pharmacy, Nanjing University of Chinese Medicine, Collaborative Innovation Center of Chinese Medicinal Resources Industrialization, National and Local Collaborative Engineering Center of Chinese Medicinal Resources Industrialization and Formulae Innovative Medicine, Nanjing 210023, China

Abstract: As an exocrine structure of plants, glandular trichomes have profound research significance because it secretes and stores various secondary metabolites. At present, scholars at home and abroad study glandular trichomes from the surface morphology to its microstructure, from the chemical substances produced in it to its complex metabolic network, from the internal molecular mechanism of regulating the growth of glandular trichomes to the effect of exogenous environment on the development of glandular trichomes; Step by step, from shallow to deep, and from the surface to the inside. This paper summarizes and discusses the research achievements of glandular trichomes in the fields of morphology, biological function, growth and development, metabolites, and puts forward the shortcomings of current research and the direction of future research.

Key words: glandular trichomes; morphology; biological function; secondary metabolism; growth and development

毛状体是在一些植物表面发现的毛发状结构, 由植物地上部分的表皮细胞特化而来。据文献^[1], 毛状体有腺性和非腺性、单细胞与多细胞、弯曲或直立、分支或不分支等多种描述标准, 比如拟南芥的毛状体细胞为非分泌型单细胞, 而番茄的毛状体类型较多, 主要为分泌型多细胞。分泌型腺毛作为植物表皮的一种外分泌结构^[2], 具有分泌并储存大量次生代谢产物的能力。据统计^[3], 腺毛存在于近 30%的维管植物地上部分的表面。它们种类繁多, 形态各异, 在植

物界中的分布较为复杂广泛^[4], 且有一定的植物分类学意义^[5]。

近年来, 随着科学技术的发展, 腺毛的科学研究也越来越丰富, 腺毛的转录组、代谢组、蛋白组数据也被不断挖掘, 成为植物学、农学等领域关注的热点。此外, 腺毛作为一些中药药效成分合成的载体, 在中药学研究领域的地位也愈来愈重要。本文围绕腺毛的形态、生物学功能、生长发育、次生代谢这几方面展开, 旨在简要论述腺毛的研究进展, 并为后续科学研究提供一定的参考。

收稿日期: 2020-08-09

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金项目(81903756); 国家自然科学基金面上项目(81973435); 国家自然科学基金面上项目(81473313)

作者简介: 刘莉成, 硕士研究生, 从事中药资源与鉴定研究。E-mail: llc_pondmini@sina.com

***通信作者:** 刘潺潺, 女, 讲师, 主要从事中药资源生产与品质评价研究。E-mail: liuchanchan0317@outlook.com

吴启南, 男, 教授, 主要从事中药资源生产与品质评价研究。Tel: (025)85811521 E-mail: qnwyjs@163.com

1 腺毛的形态

腺毛作为一种解剖学结构,其表面形态各异且内部结构复杂多变,因此常常依据其基本的组成——头细胞、柄细胞和基底细胞所构成的具体形状而命名^[6]。在已发现的各类植物中,有树突状、叶片状、盾状、头状、近无柄头状、无柄头状、凹陷状、棍棒状、桶状、指状、圆柱状等多种形状的腺毛^[7-16],它们广泛分布在多个科、属植物的表面的多个器官上,包含叶、茎、叶柄、萼片、花瓣、果实和种子等。同一植株上可能存在有不同种类的腺毛,也可能只存在一种类型的腺毛;同一植物的不

同器官上,腺毛的结构和类型也往往会呈现多样性。例如在植物黄花蒿 *Artemisia annua* L. 中,腺毛是由 2 个基底细胞、2 个柄细胞、4 个近头部细胞和 2 个头部细胞组成的 10 细胞双列半透明状^[17];在烟草 *Nicotiana tabacum* Linn. 中,腺毛主要是无分支的头状腺毛,由多细胞的柄部和单细胞或多细胞的头部组成^[18];啤酒花 *Humulus lupulus* L. 腺毛一般为盾状,头部不透明且明亮,周围有一层半透明的边缘^[19];番茄 *Lycopersicon esculentum* Miller. 中 I、IV、VI、VII 型为或长或短的头状腺毛^[20]。不同科、属植物的腺毛形态见表 1。

表 1 植物中腺毛的形态
Table 1 Morphology of glandular trichomes in plants

科属	植物名称	拉丁名	腺毛形态
唇形科	鼠尾草	<i>Salvia japonica</i> Thunb.	头状:头部和柄部均单细胞;凹陷状:头部 4 个细胞
	欧薄荷	<i>Mentha longifolia</i> (Linn.) Hudson	头状:头部 4 个细胞且较平;杯状:柄部多细胞
	留兰香	<i>Mentha spicata</i> Linn.	无柄头状:头部 1~2 个细胞且表面较平滑 ^[21]
	荆芥	<i>Schizonepeta tenuifolia</i> Briq.	头状:柄部较短,头部 2 个细胞;近无柄头状:盾状:12 个细胞,中央 4 个较小细胞、外周 8 个较大细胞;指状:柄部较长,头部圆柱形
	狮耳花	<i>Leonotis leonurus</i> (L.) R.Br.	盾状:柄部较短,头部圆形,由 8 个细胞组成;头状:柄部 3~4 细胞,头部 4 细胞 ^[22]
	紫苏	<i>Perilla frutescens</i> (L.) Britt.	盾状:基部单细胞,柄部单细胞,头部 2~8 个细胞 ^[23]
	丹参	<i>Salvia miltiorrhiza</i> Bunge.	头状:基部 1~7 细胞,柄部 1~5 细胞,头部 1~2 细胞;盾状:中央分泌细胞 1~5 个,外周细胞 8~14 个 ^[24]
	百里香	<i>Thymus mongolicus</i> Ronn.	头状:基部单细胞,柄部 1~2 细胞,头部单细胞;指状:基部单细胞,柄部 3 个细胞,头部单细胞;盾状:基部单细胞,柄部单细胞,头部 12 个分泌细胞 ^[2]
	丁香罗勒	<i>Ocimum gratissimum</i> Linn.	盾状:头部多细胞呈放射状排列,由两个具有 9~16 个细胞的同心圆组成 ^[25]
	烟草	<i>Nicotiana tabacum</i> Linn.	长柄状;短柄状;无柄头状 ^[26]
茄科	番茄	<i>Lycopersicon esculentum</i> Miller.	头状:柄部单细胞到多细胞不等 ^[27]
	马铃薯	<i>Solanum tuberosum</i> L.	叶片状:头部球状且由 8 个细胞组成,柄部单细胞,基部单细胞;头部棒状且多细胞,柄部单细胞 ^[28]
	款冬花	<i>Tussilago farfara</i> Linn.	头状:头部由 6~8 个细胞组成且呈 3 层排列,柄部由 8~12 个细胞组成且较长并呈双列状排列 ^[29]
菊科	黄花蒿	<i>Artemisia annua</i> L.	细胞双列状排列,总细胞数共 5 对
	向日葵	<i>Helianthus annuus</i> Linn.	细胞双列状排列,头状:总细胞数最多可达 12 对 ^[7] ;线状:由 6~11 细胞组成 ^[30]
	甘草	<i>Glycyrrhiza uralensis</i> Fisch.	盾状:基部单细胞,柄部多细胞,头部多细胞 ^[31]
豆科	紫花苜蓿	<i>Medicago sativa</i> L.	直立状:柄部 5~11 个细胞,头部细胞呈层状排列;横卧状:柄部 1~2 细胞,头部 8~12 个细胞且呈 2~3 层排列 ^[32]
	啤酒花	<i>Humulus lupulus</i> L.	盾状 ^[33]
葫芦科	西葫芦变种	<i>Cucurbita pepo</i> subsp. <i>Peop</i> var. <i>styriaca</i>	短柄状:基部单细胞,柄部 2 个细胞,头部 4 个细胞;长柄状:头部 2 个细胞,柄部较长;头状:基部单细胞,头部多细胞 ^[34]

2 腺毛的生物学功能

2.1 防御作用

腺毛作为植物体和外界环境之间存在的一层机械屏障^[35],是植物阻挡外界侵袭的第一道防线。在一项实验室试验中^[36],实验人员将毛虫置于遍布腺毛的叶片和经过乙醇处理的叶片上进食时,发现在没有腺毛的叶片上,毛虫的进食时间更早,存活率更高,这表明叶片表面密集的腺毛在一定程度上阻隔了毛虫的攻击。Silva 等^[37]将不

同基因型的番茄叶片和蚜虫分别置于不同的培养皿中,发现腺毛密度较高的杂交系后代 LA-1401 的培养皿中若虫和成虫数量较低,这表明腺毛的存在可以直接抵抗绿桃蚜对叶片的侵袭。

腺毛产生的次生代谢产物能够抵御病原体和食草动物^[38]。例如,番茄 IV 型腺毛能够分泌黏性物质,困住真菌小蚊蚋,降低小型节肢食草动物的灵活性^[39];耧斗菜的黏性腺毛能够通过吸引和杀死小昆虫来加强间接防御^[40];烟草中定位于短

柄腺毛的叶状蛋白可以抑制其叶片表面寄生虫孢子的萌发从而降低叶片表面被侵染的几率^[41]；番茄的腺毛在遭遇外界刺激时产生了高水平的饱和脂肪酸、氧化脂质和谷胱甘肽，从而维持了植物的生理生化稳态^[42]；部分植物叶片表面的盾状腺毛和头状腺毛是降低大气臭氧毒性的主要因素，且能在臭氧进入叶片前起到中和臭氧的化学屏障作用^[43]。此外，植物的腺毛还可以与绿色猓蜘蛛兼性共生共同保卫植物^[44]；通过介导植物、食草动物及其天敌之间的相互作用平衡植物体营养的吸收^[45]等。

2.2 降毒作用

腺毛细胞作为一个储藏腔，能够吸收许多非生物活性的化合物，从而在植物遭受外界胁迫时起到一定降低体内毒性的作用。例如，拟南芥的非分泌型腺毛可以在植物遭受到重金属胁迫时，大量吸收积累金属镉从而修复植物^[46]；蜈蚣凤尾蕨 *Pteris vittata* L. 的腺毛能够积累重金属砷，保护植物免受砷的污染^[47]；蕹菜 *Brasenia schreberi* J. F. Gmel. 成熟的腺毛具有较强的渗透性，能够吸收离子，保护植物免受重金属盐等的伤害^[48]。

3 腺毛的生长发育

3.1 腺毛生长发育的形态学研究

腺毛多变的形态及其丰富的内含物暗示着它们的生长过程可能蕴含着多条发育途径^[49]。通常地，腺毛的原始细胞起源于原表皮，原始细胞产生后，向外部突起，先经平周分裂形成基细胞和顶细胞，顶细胞再分裂成为柄细胞和头细胞。柄细胞的不同形态影响着头细胞的分裂，从而使得腺毛分化成不同的类型^[50]。以盾状腺毛为例，头部细胞最初为圆球形，其中的分泌细胞横向扩展，使得头部扁平，随后分泌细胞外侧的角质层与细胞壁分离，形成角质层下间隙，分泌细胞的分泌物存储在此间隙中^[51]。

对于唇形科、菊科、茄科植物体上的腺毛的形态发育，已有一些报道，腺毛的原始细胞都源于叶的原表皮细胞，经过平周分裂，形成基细胞、柄细胞和头细胞的纵列，故它们的早期发育相同。但关于不同种类腺毛在生长发育中的共性、差异、机制及同一植株为何会分化出不同种类的腺毛尚未有明确的报道。

近年来，科研人员发现植物表皮细胞参与腺毛的形成和角质层的发育^[51]。有研究表明，白桦

树叶片在气候变化的情况下，不仅腺毛的密度有所改变，叶片表面角质层蜡质的化学组成也发生了相应的变化^[52]；番茄的角质缺失突变体 *pe* (*sticky peel*) 和 *cd2* (*Cutin Deficient2*) 降低了腺毛的密度，改变了角质层的生物合成成分^[53]。因此，角质层的发育是否会影响腺毛的形成值得深入探究。

3.2 腺毛生长发育的内在机制

腺毛的生长过程可以依据植物的物种、品种、部位和环境条件的变化而变化。野生番茄较栽培番茄的腺毛密度更大，且野生番茄 VI 型腺毛的头细胞是一个近乎完美的球形^[54]。在不同的发育时期，腺毛的密度有所不同，研究发现许多植物在幼叶、茎尖、花蕾处的腺毛密度较成熟的叶、茎、花的密度更大^[52,55]；且同一叶片在其正反面、边缘与中央不同位置的腺毛密度也不尽相同，其中尤以番茄、黄花蒿为代表。此外，也有学者通过构建重组自交系群体，定位与腺毛的形状^[54]、密度^[56]相关的数量性状基因座，从而确定影响腺毛集聚的代表性基因。

腺毛的形成及其分布都蕴含着复杂的分子遗传学机制^[57-59]。拟南芥作为单细胞非分泌型腺毛的模式植物，调节其毛状体生长发育的分子机制已被研究得较为透彻，其中较为著名的为激动剂-抑制剂模型^[60]。其中，正向调控因子主要包括编码 R2R3-MYB (R2R3 v-myb avian myeloblastosis viral oncogene homolog) 家族的 GL1、MYB23、MYB5，编码 bHLH (basic helix-loop-helix) 蛋白家族的 GL3、EGL3、TT8、MYC-1 和编码 WDR (WD40-repeat) 蛋白家族的 TTG1^[61]。这 3 个家族的蛋白可组成三聚物 MBW (MYB-bHLH-WD40) 共同调控拟南芥中的毛状体且该三聚物可激活下游基因 GL2 从而启动毛状体分化^[62-63]。此外，在毛状体生长过程中，编码 WRKY 蛋白的转录因子 TTG2 能和 GL2 共同维持毛状体的正常生长和分支^[64]。负调控因子主要是一些 MYB 蛋白家族的转录因子，如 TRY、CPC、ETC1、TCL1 和 TCL2 等^[60, 65-66]。

虽然通过同源序列比对等现代分析方法，发现在其他植物中这些蛋白家族的转录因子或多或少地都会调控腺毛的生长发育，但是多细胞腺毛与单细胞腺毛的分子调控机制模式仍有所区别^[67]。多细胞腺毛的代表性植物有番茄、黄花蒿、烟草、黄瓜 *Cucumis sativus* L. 等。如图 1 所示，即为目前植物拟南芥、黄花蒿和番茄中已有研

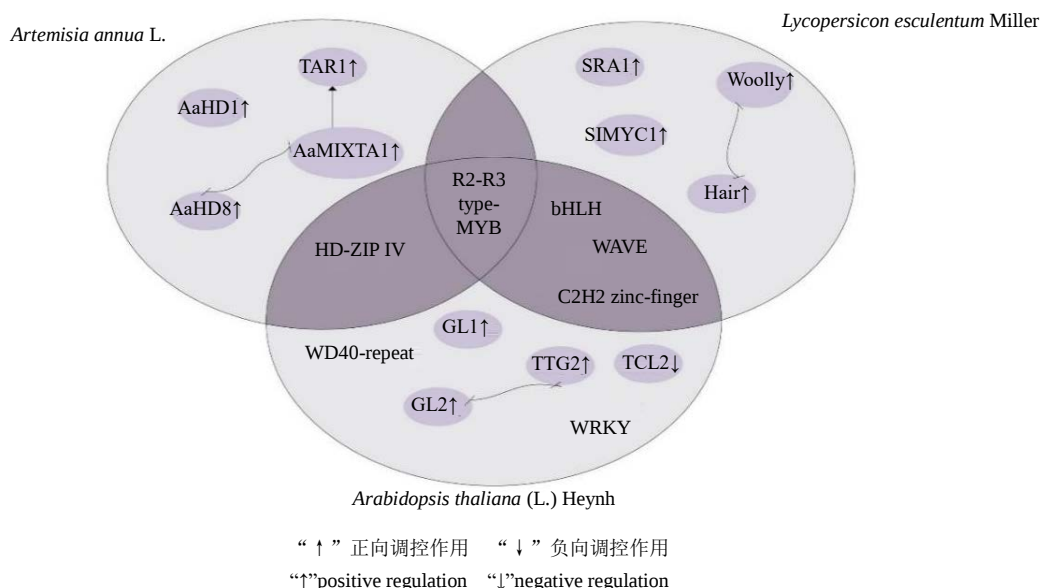


图 1 植物中转录因子蛋白家族的调控作用

Fig. 1 Regulation of transcription factor protein family in plants

究的转录因子，深色部分为在三者中有重叠交叉的蛋白家族，连线代表有相互作用。

自黄花蒿的遗传转化体系构建完成后，针对影响黄花蒿腺毛发育和其内含物青蒿素的生物合成的分子机制被深入研究。研究表明^[17]，沉默基因 *TAR1* (trichome and artemisinin regulator 1) 不仅会使腺毛发育异常，包括分泌细胞顶部的膨胀和细胞数量的下降，还会使叶片表皮渗透性提高并增加叶片近轴侧的蜡质沉积。*AaMIXTA1* 作为 MYB 家族的一员，在黄花蒿腺毛的基细胞中表达，调控角质层的生物合成，促使腺毛的起始，且不会对腺毛形态产生影响^[68]。尽管 *AaMIXTA1* 并没有直接调控 *TAR1*，但是由于 *TAR1* 影响腺毛的形态而非腺毛的密度，因此它位于 *AaMIXTA1* 的下游。近来，在黄花蒿中，有学者^[69]发现了一个新型转录因子——*AaHD8* 能与 *AaMIXTA1* 蛋白相互作用形成 HD-ZIP IV/MIXTA 复合物，增强其转录活性，并通过正向调控 *AaHD1* 的表达，直接促使腺毛的起始（表 2）。

番茄 *SRA1* (specifically Rac1-associated protein) 基因在五聚体 WRC (WAVE regulatory complex) 中有着核心的作用，不仅介导三磷酸尿苷水解酶 (GTPase) 接收来自质膜的激活信号，还与 WAVE 结构域上的 C 端 VCA 域相互作用，直接激活 ARP2/3 复合物，从而引发肌动蛋白聚合，构成细胞骨架，更是参与了倍半萜和黄酮的

生物合成^[70]。同时，*Woolly*、*Hair* 和 *SIMYC1* 等转录因子对番茄 VI 型腺毛的发育具有正向的调控作用^[71-73]。具体见表 2。

表 2 腺毛发育过程中的关键转录因子

Table 2 Key transcription factors in development of glandular trichomes

转录因子	腺毛中功能	植物
<i>AaMIXTA1</i>	促进腺毛起始	黄花蒿
<i>AaHD8</i>	促进腺毛起始	
<i>AaHD1</i>	促进腺毛起始	
<i>TAR1</i>	维持腺毛正常形态	
<i>BGL1</i>	增加腺毛密度	
<i>AaSAP1</i>	增加腺毛密度	番茄
<i>Hair</i>	促进 I 型腺毛起始	
<i>SRA1</i>	促进腺毛细胞骨架的形成	
<i>SIMYC1</i>	控制 VI 型腺毛发育	
<i>Woolly</i>	在发育早期增加 IV 型腺毛密度，在后期增加 V 型腺毛	

此外，黄瓜的腺毛调控模型也有研究者提出并总结^[67]，具体可分为参与腺毛发育和表皮细胞起始这 2 部分，共有 5 个基因的相互作用，此发现将对黄瓜育种具有指导性意义。

3.3 腺毛生长发育的外源调控

在自然条件下，植物总是暴露于环境的压力之中。干旱、水、盐、高温胁迫下，植物会形成相应的防御机制而维持正常的生命活动，这也使得在一些环境因子的作用下，腺毛的形态、密度以及内含物都会受到一定的影响^[74-75]。例如，与

野外生长相比,室内生长的薄荷中的萜类物质一般含量较高;在这两种环境下,大多数基因都受到紫外线 B 照射处理的调控,且紫外线 B 照射对薄荷精油生物合成相关基因的表达有相应的调节作用^[76]。在荆芥中,经过盐处理后,特别是在中度和重度浓度下,叶片两侧总腺毛的密度提高,并且植株生长和次生代谢被显著影响^[77]。室外田间试验条件下,增强空气湿度即降低叶片表面蒸汽压差,这使得白桦树叶片腺毛密度降低,也使得腺毛中三萜和黄酮的含量降低^[52]。

腺毛的起始需要多种植物激素信号,其中包括赤霉素(gibberellins, GAs)、细胞分裂素(cytokinin, CKs)、茉莉酸盐(jasmonates, JAs)、水杨酸(salicylic acid, SAs)等,且这些激素是植物对非生物胁迫反应的关键信号调节因子^[78]。在番茄中,外源施用 JAs 可以使其腺毛密度显著增加,尤其是 VI 型腺毛的密度^[79]。在烟草中,HD-ZIPs 基因家族在不同的非生物胁迫下有动态转录的变化,大部分 HD-ZIP 家族的基因对高温较为敏感,而对低温和渗透胁迫不太敏感^[80]。GIS (glabrous inflorescence stem) 蛋白需要响应 GAs 信号来控制烟草腺毛的起始化,能够显著影响赤霉素生物合成标记基因的积累和表达,还可能会导致整个植株生长成熟的变化^[18]。

4 腺毛的次生代谢产物及其合成

腺毛素来有“细胞工厂”之称,尽管它们的体积较小,却能够大量合成、储存和释放许多类型的次生代谢产物,是某些药用植物有效成分的主要载体,具有重大的研究意义。而且,腺毛易于分离富集的特点使得其作为研究对象目的性更加明确,背景数据干扰更少。例如,诺贝尔奖得主屠呦呦发现的青蒿素是在黄花蒿的腺毛中产生的一种倍半萜内酯,可用作替代的抗疟疾治疗药物^[81];中药荆芥植株表面的盾状腺毛中含有大量的挥发油,为其主要药效成分^[82]。腺毛中多样性的代谢产物与其相关酶构成了复杂的代谢网络^[83],本文以腺毛中报道的较多的几类成分为例,阐述腺毛中次生代谢产物及其合成。

4.1 萜类的次生代谢产物及其合成

萜类化合物是植物中存在的一类最广泛、种类最多的特殊次生代谢产物,包括单萜、倍半萜和二萜等,它们广泛地存在于药用植物之中^[84]。在适当的培养条件下,烟草腺毛中合成的两种类型

的二萜,可占叶片干质量的 10% 以上^[85]。其中,冷杉醇作为一种重要香味的前体物质,其生物路径上催化合成前体 8-OH-CPP (8- α -hydroxy-copalyl diphosphate) 的关键酶基因 CPS2 (copalyl diphosphate synthase 2) 和 ABS (kaurene synthase-like synthase) 均在腺毛中优先表达^[86]。二萜类化合物是鼠尾草属植物腺毛中的丰富代谢产物^[87],尤以鼠尾草酸为代表,所有参与其生物合成的已知基因,包括编码 2-甲基-D-赤藓糖醇-4-磷酸(MEP)上游途径和二萜特异性途径的酶,都在腺毛转录组中高度表达^[88]。地椒的 3 种腺毛均能分泌挥发油, Jia 等^[2]共鉴定出 68 种化学成分,主要成分为芳樟醇。薄荷的腺毛富集了大量的薄荷醇,在已发表的薄荷腺毛转录组数据集中,催化单萜类特异性反应的基因均有显著的高度表达^[89]; Jin 等^[90]对薄荷盾状腺毛和无盾状腺毛的叶肉组织进行比较转录组测序分析,结果发现被鉴定的 3919 条序列中,近 67% 存在明显差异,其中涉及萜类化合物合成代谢等多个过程。此外,苍耳在腺毛中合成并储存倍半萜内酯^[91],编码倍半萜类特异性酶的转录本在腺毛转录组中高度丰富^[92]。

在薄荷与留兰香的单萜合成路径上,以柠檬烯为底物时,不同活性的柠檬烯羟化酶会使产物在不同属植物中产生多样性^[93]。第一个腺毛的表达序列标签(express sequence tag, EST)测序项目早于 20 年前就已在薄荷中进行^[94],随着蛋白组学和基因组学的发展,EST 测序对于纯化腺毛产生的序列集合已被证明对通路基因的鉴定和表征是有用的。啤酒花腺毛 EST 数据集中含有丰富的萜类生物合成酶,几乎涵盖了 MEP 途径上的所有步骤^[95]。其中,牻牛儿基焦磷酸合成酶(GPPS)的小亚基调节着异质二聚体的活性,利于生成牻牛儿基焦磷酸(GPP)而非牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸(GGPP),从而促进啤酒花腺毛中单萜的生成^[19]。玄参科金鱼草 *Antirrhinum majus* L. 的 GPPS 基因小亚基与罗勒的萜烯合成酶在番茄果实中共表达与单独的萜烯合酶相比,单萜的积累较之前有所增加^[96]。

4.2 黄酮类的次生代谢产物及其合成

黄酮类化合物是一类由苯丙素起始的植物次生代谢产物,在腺毛中有着抗菌、抗炎等现代药理作用^[97]。根据不同的结构,可分为黄烷酮、黄酮、黄酮醇、黄烷醇、花青素及紫檀素类等^[98]。在查耳酮

合成酶的催化作用下, *p*-香豆酰辅酶 A 可与丙二酰辅酶 A 一步步环化生成柚皮素查耳酮。该前体物质可以通过进一步的反应, 在番茄的腺毛中合成芸香苷^[99]; 在木本植物红景天 *Phillyrea latifolia* L. 的腺毛中合成木犀草素-7-O- β -D-葡萄糖^[100]; 而在啤酒花的腺毛中合成黄腐酚^[101]。

有研究表明^[102-103], 野生番茄腺毛中特异的 3-O-甲基转移酶会导致其黄酮苷元上的高度甲基化, 生成 3,7,3'-O-三甲基杨梅素、3,7,3',5'-O-四甲基杨梅素和 3,7,3',4',5'-O-五甲基杨梅素, 从而促使黄酮类化合物的不断积累与存储。大麻腺毛中的大麻酚在 OLS、OAC 等一系列酶的催化作用下, 可随之环化、氧化成大麻素, 具有明显的临床功效^[104]。而柚皮素查耳酮在去甲基黄腐酚 6'-O-甲基转移酶的作用下, 则可以在啤酒花腺毛中进一步合成。

4.3 其他的次生代谢产物及其合成

一些其他类别的次生代谢产物, 诸如苯丙素类、酰基糖类、脂类等植物的腺毛中也存在着并且发挥着不同的作用。罗勒的腺毛中富含大量的苯丙烯类精油, 主要为丁香油酚和胡椒酚, 有较强的防腐和抗菌的作用。通过对罗勒的腺毛以及去除腺毛的叶片进行比较转录组测序, 发现丁香油酚的生物合成途径中前体物质松柏醇在腺毛特异性乙酰基转移酶 (ObCATT1) 的作用下生成乙酸松柏酯, 从而进一步合成丁香油酚^[105]。在茄属植物中, 酰基糖是由蔗糖与乙酰辅酶 A 经过一个较短的生物途径所合成的, 有学者^[106-107]发现反应中涉及的甜菜碱醛脱氢酶 (BADH) 酰基转移酶对于酰基糖化合物不同酰基化位点的作用, 会使腺毛产生多种的分泌物。

5 展望

各种类型腺毛的形态、次生代谢产物都是植物在长期适应生活环境过程中所演化出来的特征, 在植物的生长发育和抵御病虫害等方面发挥着重要的生物学功能。最早, 人们利用传统解剖学方法对腺毛的形态、生长发育和分泌物等进行了系统的观察和初步的了解。近 10 年来, 随着各种组学的快速发展以及腺毛分离技术的革新, 定性定量分析腺毛内特异性化合物及动态分析其代谢过程有了较大的进展。同时, 随着分子生物学、细胞生物学、基因组测序等技术的推进, 对于模式植物/模式药用植物腺毛的生长发育机制的研究也有了一定的进展, 但由于非模式植物腺毛

研究的相关背景数据较少, 所以, 腺毛生长发育及次生代谢产物合成的机制研究仍是接下来研究的重点和难点。因此, 结合现有的技术, 植物腺毛未来的研究方向还有以下几种。

5.1 腺毛的碳来源和能量

显然地, 植物次生代谢产物的生物合成需要初生代谢提供相应的前体和能量。虽然腺毛的光合作用可能起到支持新陈代谢的作用, 但摄入一种叶肉中的低聚糖并随后进行生化转化可能是腺毛代谢存在的另一种机制^[108]。有学者^[42]利用多组学分析和 ¹³C 标记的方法, 发现番茄的 VI 型腺毛从叶片的蔗糖中获取碳来源, 腺毛构成了一个强大的光系统基因高度表达的蔗糖库^[42]。而薄荷的盾状腺毛作为典型的非光合腺毛, 碳来源为叶片中的三糖—棉子糖, 且通过萜烯合成酶的催化, 后续的氧化、氧化和还原作用, 最终形成了单萜^[109]。这 2 种假定的腺毛代谢模型被一些学者相继提出^[42]。在过去的几年里, 有一些植物的基因组级模型已经被用来模拟拟南芥、玉米和水稻叶肉细胞的代谢能力^[110]。这些模型通过通量平衡分析的变化, 利用化学计量学的代谢网络来识别代谢通量的首选生物路径^[111]。这种通量平衡的分析方法最近被用于开发第一个腺毛特异性模型—薄荷, 是目前跨物种腺毛代谢元分析的基础。因此, 该建模在预测光合或异养腺毛代谢中碳通量分布具有一定的可行性。

5.2 腺毛的运输蛋白

代谢物需要从分泌细胞运输到胞外存储空间或细胞外表面, 从而作为“植物屏障”而产生作用^[112]。采用透射电子显微镜能够观察到可能存在的专门用于运输的亚细胞结构, 如薄荷中的光滑型内质网^[113]等。虽然许多化合物能够在细胞膜上扩散, 但是本质上还需要主动转运来维持它们在细胞内的低浓度, 从而避免可能存在的细胞毒性并反向激活化合物的合成^[114]。尽管此猜想仍需进一步地验证, 但事实上一些转运蛋白在腺毛中有高度且特异地表达。脂质转运蛋白参与了植物表皮的角质和蜡质代谢, 在腺毛代谢物的运输中也起到一定的作用^[115]。例如, 烟草 *LTP1* (lipid transfer protein 1) 基因编码一种腺毛特异性脂质转运蛋白, 据研究^[116], 该蛋白在烟草长柄状腺毛中特异性表达, 参与了腺毛头部脂质代谢物的运输; 甘蓝型油菜中的 *LTP2* (lipid transfer

protein 2)基因在叶表皮和腺毛中高度表达, 并能够显著影响腺毛的密度和其内含物的浓度^[117]。

5.3 腺毛的单细胞测序研究

单细胞测序以单个细胞为单位, 通过全基因组或转录组扩增, 进行高通量测序, 能够揭示单个细胞的基因结构和基因表达状态, 正成为生命科学研究的焦点^[118]。目前, 针对植物的单细胞分析研究具有较大的潜力^[119], 可进行植物生长发育的动态研究并定位局部细胞对于环境压迫的响应, 而难点在于单个细胞的获取及分离、单细胞基因组和转录组的扩增等^[120]。多细胞的腺毛作为药用植物的品质载体, 各个细胞间可能存在一些功能上差异, 单细胞测序技术将有利于揭示腺毛特异性的基因和酶在其异质性细胞中调节代谢的功能, 从而更进一步加深人们对于腺毛的认识和理解。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] Werker E. Trichome diversity and development [A] // *Advances in Botanical Research* [M] Amsterdam: Elsevier, 2000: 1-35.
- [2] Jia P, Liu H Z, Gao T, *et al.* Glandular trichomes and essential oil of *Thymus quinquecostatus* [J]. *Sci World J*, 2013, 2013: 387952.
- [3] Fahn A. Secretory tissues in vascular plants [J]. *New Phytol*, 1988, 108(3): 229-257.
- [4] Tissier A. Glandular trichomes: What comes after expressed sequence tags? [J]. *Plant J*, 2012, 70(1): 51-68.
- [5] Guesmi F, Saidi I, Bouzenna H, *et al.* Phytochemical variability, antioxidant and antibacterial activities, anatomical features of glandular and aglandular hairs of *Thymus hirtus* Willd. Ssp. *algeriensis* Boiss. and Reut. over developmental stages [J]. *South African J Bot*, 2019, 127: 234-243.
- [6] Lange B M. The evolution of plant secretory structures and emergence of terpenoid chemical diversity [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2015, 66: 139-159.
- [7] Amrehn E, Heller A, Spring O. Capitulate glandular trichomes of *Helianthus annuus* (Asteraceae): Ultrastructure and cytological development [J]. *Protoplasma*, 2014, 251(1): 161-167.
- [8] Atalay Z, Celep F, Bara F, *et al.* Systematic significance of anatomy and trichome morphology in *Lamium* (Lamiaceae; Lamiales) [J]. *Flora - Morphol Distrib Funct Ecol Plants*, 2016, 225: 60-75.
- [9] Celep F, Kahraman A, Atalay Z, *et al.* Morphology, anatomy, palynology, mericarp and trichome micromorphology of the rediscovered Turkish endemic *Salvia quezelii* (Lamiaceae) and their taxonomic implications [J]. *Plant Syst Evol*, 2014, 300(9): 1945-1958.
- [10] Denardi J D, Oliveira D M, Paiva E A. Glandular trichomes in *Connarus suberosus* (Connaraceae): Distribution, structural organization and probable functions [J]. *Rev Biol Trop*, 2012, 60(1): 505-513.
- [11] Eiji S M, Salmaki Y. Evolution of trichomes and its systematic significance in *Salvia* (Menthae; Nepetoideae; Lamiaceae) [J]. *Bot J Linn Soc*, 2016, 180(2): 241-257.
- [12] Husain S Z, Marin P, Diklić N, *et al.* Micromorphological and phytochemical studies in two new endemic *Nepeta* (Lamiaceae) species in Yugoslavia [J]. *Pak J Bot*, 1989, 21(2): 210.
- [13] Liu C C, Srividya N, Parrish A N, *et al.* Morphology of glandular trichomes of Japanese catnip (*Schizonepeta tenuifolia* Briquet) and developmental dynamics of their secretory activity [J]. *Phytochemistry*, 2018, 150: 23-30.
- [14] Muravnik L E, Kostina O V, Mosina A A. Glandular trichomes of the leaves in three *Doronicum* species (Senecioneae, Asteraceae): Morphology, histochemistry, and ultrastructure [J]. *Protoplasma*, 2019, 256(3): 789-803.
- [15] Navarro T, Oualidi E L. Pollen morphology of *Teucrium* (Labiatae) and its taxonomic value [J]. *Belgian J Bot*, 2004, 137: 70-84.
- [16] Vallejo R L, Collins W W, Moll R H. Inheritance of A and B glandular trichome density and polyphenol oxidase activity in diploid potatoes [J]. *Jashs*, 1994, 119(4): 829-832.
- [17] Tan H X, Xiao L, Gao S H, *et al.* Trichome and artemisinin regulator 1 is required for trichome development and artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua* [J]. *Mol Plant*, 2015, 8(9): 1396-1411.
- [18] Liu Y H, Liu D D, Khan A R, *et al.* NbGIS regulates glandular trichome initiation through GA signaling in tobacco [J]. *Plant Mol Biol*, 2018, 98(1/2): 153-167.
- [19] Champagne A, Boutry M. A comprehensive proteome map of glandular trichomes of hop (*Humulus lupulus* L.) female cones: Identification of biosynthetic pathways of the major terpenoid-related compounds and possible transport proteins [J]. *Proteomics*, 2017, 17(8): 59-66.
- [20] Chang J, Xu Z J, Li M, *et al.* Spatiotemporal cytoskeleton

- organizations determine morphogenesis of multicellular trichomes in tomato [J]. *PLoS Genet*, 2019, 15(10): e1008438.
- [21] Gul S, Ahmad M, Zafar M, *et al.* Taxonomic significance of foliar epidermal morphology in Lamiaceae from Pakistan [J]. *Microsc Res Tech*, 2019, 82(9): 1507-1528.
- [22] Ascensão L, Marques N, Pais M S. Glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of *Leonotis leonurus* (Lamiaceae) [J]. *Ann Bot*, 1995, 75(6): 619-626.
- [23] 郭凤根, 王仕玉. 紫苏腺毛的形态结构和发育的研究 [J]. 云南农业大学学报, 1997, 12(1): 29-36.
- [24] Baran P, Özdemir C, Aktaş K. Structural investigation of the glandular trichomes of *Salvia argentea* [J]. *Biologia*, 2010, 65(1): 33-38.
- [25] Alvarez A S, Santos L C, Zoghbi M G B, *et al.* Evaluation of secretory structures of *Ocimum gratissimum* var. *macrophyllum* Briq. (Lamiaceae) after extraction of volatile compounds [J]. *Rev Brasil De Plant Med*, 2012, 15(2): 237-243.
- [26] 张亚婕, 徐琼华, 毛自朝, 等. 4个烤烟品种不同采收期烟叶腺毛密度和形态比较 [J]. 云南农业大学学报: 自然科学版, 2015, 30(1): 35-43.
- [27] McDowell E T, Kapteyn J, Schmidt A, *et al.* Comparative functional genomic analysis of *Solanum* glandular trichome types [J]. *Plant Physiol*, 2011, 155(1): 524-539.
- [28] Lyshede O B. The ultrastructure of the glandular trichomes of *Solanum tuberosum* [J]. *Ann Bot*, 1980, 46(5): 519-526.
- [29] Muravnik L E, Kostina O V, Shavarda A L. Glandular trichomes of *Tussilago farfara* (senecioneae, Asteraceae) [J]. *Planta*, 2016, 244(3): 737-752.
- [30] Aschenbrenner A K, Horakh S, Spring O. Linear glandular trichomes of *Helianthus* (Asteraceae): Morphology, localization, metabolite activity and occurrence [J]. *AoB Plants*, 2013, 5(10): 1093.
- [31] Peng L, Hu Z H. Morphogenesis and histochemical investigation of peltate glandular trichomes on *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. leaves [J]. *Fen Zi Xi Bao Sheng Wu Xue Bao*, 2007, 40(6): 395-402.
- [32] Ranger C M, Hower A A. Glandular morphology from a perennial alfalfa clone resistant to the potato leafhopper [J]. *Crop Sci*, 2001, 41(5): 1427-1434.
- [33] Yamada M, Suzuki T, Oho E, *et al.* Colour scanning electron microscopy of peltate glandular trichomes of fresh developing hops (*Humulus lupulus* L.) [J]. *J Electron Microsc*, 1998, 47(5): 539-542.
- [34] Kolb D, Müller M. Light, conventional and environmental scanning electron microscopy of the trichomes of *Cucurbita pepo* subsp. *Pepo* var. *styriaca* and histochemistry of glandular secretory products [J]. *Ann Bot*, 2004, 94(4): 515-526.
- [35] Vigneron J P, Rassart M, Vértesy Z, *et al.* Optical structure and function of the white filamentary hair covering the edelweiss bracts [J]. *Phys Rev E Stat Nonlin Soft Matter Phys*, 2005, 71(1): 011906.
- [36] Despland E. Caterpillars cooperate to overcome plant glandular trichome defenses [J]. *Front Ecol Evol*, 2019, 7: 232.
- [37] Silva A A, Carvalho R D, Andrade M C, *et al.* Glandular trichomes that mediate resistance to green peach aphid in tomato genotypes from the cross between *S. galapagense* and *S. lycopersicum* [J]. *Acta Sci Agron*, 2019, 16: 41.
- [38] Li C, Wang Z Z, Jones A D. Chemical imaging of trichome specialized metabolites using contact printing and laser desorption/ionization mass spectrometry [J]. *Anal Bioanal Chem*, 2014, 406(1): 171-182.
- [39] Stratmann J W, Bequette C J. Hairless but no longer clueless: Understanding glandular trichome development [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(18): 5285-5287.
- [40] LoPresti E F, Pearse I S, Charles G K. The Siren song of a sticky plant: Columbines provision mutualist arthropods by attracting and killing passerby insects [J]. *Ecology*, 2015, 96(11): 2862-2869.
- [41] Shepherd R W, Bass W T, Houtz R L, *et al.* Phylloplanins of tobacco are defensive proteins deployed on aerial surfaces by short glandular trichomes [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(6): 1851-1861.
- [42] Balcke G U, Bennewitz S, Bergau N, *et al.* Multi-omics of tomato glandular trichomes reveals distinct features of central carbon metabolism supporting high productivity of specialized metabolites [J]. *Plant Cell*, 2017, 29(5): 960-983.
- [43] Li S, Tosens T, Harley P C, *et al.* Glandular trichomes as a barrier against atmospheric oxidative stress: Relationships with ozone uptake, leaf damage, and emission of LOX products across a diverse set of species [J]. *Plant Cell Environ*, 2018, 41(6): 1263-1277.
- [44] Romero G Q, Souza J C, Vasconcellos-Neto J. Anti-herbivore protection by mutualistic spiders and the role of plant glandular trichomes [J]. *Ecology*, 2008, 89(11): 3105-3115.
- [45] Weinhold A, Baldwin I T. Trichome-derived O-acyl sugars are a first meal for caterpillars that tags them for predation [J]. *PNAS*, 2011, 108(19): 7855-7859.
- [46] Domínguez-Solís J R, López-Martín M C, Ager F J, *et al.* Increased cysteine availability is essential for cadmium

- tolerance and accumulation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Biotechnol J*, 2004, 2(6): 469-476.
- [47] Li W X, Chen T B, Chen Y, *et al.* Role of trichome of *Pteris vittata* L. in arsenic hyperaccumulation [J]. *Sci China C Life Sci*, 2005, 48(2): 148-154.
- [48] Yang C D, Zhang X, Zhang F, *et al.* Structure and ion physiology of *Brasenia schreberi* glandular trichomes in vivo [J]. *Peer J*, 2019, 7: 25-32.
- [49] Serna L, Martin C. Trichomes: different regulatory networks lead to convergent structures [J]. *Trends Plant Sci*, 2006, 11(6): 274-280.
- [50] 胡正海. 植物分泌结构解剖学 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2012: 34.
- [51] Xia Y, Yu K S, Navarre D, *et al.* The glabra1 mutation affects cuticle formation and plant responses to microbes [J]. *Plant Physiol*, 2010, 154(2): 833-846.
- [52] Lihavainen J, Ahonen V, Keski-Saari S, *et al.* Low vapor pressure deficit reduces glandular trichome density and modifies the chemical composition of cuticular waxes in silver birch leaves [J]. *Tree Physiol*, 2017, 37(9): 1166-1181.
- [53] Nadakuduti S S, Pollard M, Kosma D K, *et al.* Pleiotropic phenotypes of the sticky peel mutant provide new insight into the role of cutin deficient2 in epidermal cell function in tomato [J]. *Plant Physiol*, 2012, 159(3): 945-960.
- [54] Bennewitz S, Bergau N, Tissier A. QTL mapping of the shape of type VI glandular trichomes in tomato [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 1421.
- [55] Yan T X, Chen M H, Shen Q, *et al.* Homeodomain protein 1 is required for jasmonate-mediated glandular trichome initiation in *Artemisia annua* [J]. *New Phytol*, 2017, 213(3): 1145-1155.
- [56] Barba P, Loughner R, Wentworth K, *et al.* A QTL associated with leaf trichome traits has a major influence on the abundance of the predatory mite *Typhlodromus pyri* in a hybrid grapevine population [J]. *Hortic Res*, 2019, 6: 87.
- [57] Chen C, Liu M, Jiang L, *et al.* Transcriptome profiling reveals roles of meristem regulators and polarity genes during fruit trichome development in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *J Exp Bot*, 2014, 65(17): 4943-4958.
- [58] Schwab B, Folkers U, Ilgenfritz H, *et al.* Trichome morphogenesis in *Arabidopsis* [J]. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2000, 355(1399): 879-883.
- [59] Szymanski D B, Lloyd A M, Marks M D. Progress in the molecular genetic analysis of trichome initiation and morphogenesis in *Arabidopsis* [J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(5): 214-219.
- [60] Pesch M, Hülskamp M. One, two, three...models for trichome patterning in *Arabidopsis*? [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12(5): 587-592.
- [61] Ioannidi E, Rigas S, Tsitsekian D, *et al.* Trichome patterning control involves TTG1 interaction with SPL transcription factors [J]. *Plant Mol Biol*, 2016, 92(6): 675-687.
- [62] Rerie W G, Feldmann K A, Marks M D. The GLABRA2 gene encodes a homeo domain protein required for normal trichome development in *Arabidopsis* [J]. *Genes Dev*, 1994, 8(12): 1388-1399.
- [63] Wang S C, Chen J G. *Arabidopsis* transient expression analysis reveals that activation of GLABRA2 may require concurrent binding of GLABRA1 and GLABRA3 to the promoter of GLABRA2 [J]. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49(12): 1792-1804.
- [64] Johnson C S, Kolevski B, Smyth D R. Transparent testa GLABRA2, a trichome and seed coat development gene of *Arabidopsis*, encodes a WRKY transcription factor [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(6): 1359-1375.
- [65] Edgar B A, Zielke N, Gutierrez C. Endocycles: a recurrent evolutionary innovation for post-mitotic cell growth [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2014, 15(3): 197-210.
- [66] Wang S C, Chen J G. Regulation of cell fate determination by single-repeat R3 MYB transcription factors in *Arabidopsis* [J]. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 133.
- [67] Liu X W, Bartholomew E, Cai Y L, *et al.* Trichome-related mutants provide a new perspective on multicellular trichome initiation and development in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1187.
- [68] 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* [J]. *New Phytol*, 2018, 217(1): 261-276.
- [69] Yan T X, Li L, Xie L H, *et al.* A novel HD-ZIP IV/MIXTA complex promotes glandular trichome initiation and cuticle development in *Artemisia annua* [J]. *New Phytol*, 2018, 218(2): 567-578.
- [70] Kang J H, Campos M L, Zemelis-Durfee S, *et al.* Molecular cloning of the tomato Hairless gene implicates actin dynamics in trichome-mediated defense and mechanical properties of stem tissue [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(18): 5313-5324.
- [71] Chang J, Yu T, Yang Q, *et al.* Hair, encoding a single C₂H₂ zinc-finger protein, regulates multicellular trichome formation in tomato [J]. *Plant J*, 2018, 96(1): 90-102.
- [72] Vendemiatti E, Zsögön A, Silva G F F E, *et al.* Loss of

- type-IV glandular trichomes is a heterochronic trait in tomato and can be reverted by promoting juvenility [J]. *Plant Sci*, 2017, 259: 35-47.
- [73] Xu J, van Herwijnen Z O, Dräger D B, *et al.* SIMYC₁ regulates type VI glandular trichome formation and terpene biosynthesis in tomato glandular cells [J]. *Plant Cell*, 2018, 30(12): 2988-3005.
- [74] 焦宏彬. UV-B 辐射对神农香菊腺毛及光合生理特性影响 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016.
- [75] 李柯, 李四菊, 周庄煜, 等. 干旱胁迫对荆芥腺毛与气孔密度及腺毛分泌物的影响 [J]. 中国中药杂志, 2019, 44(21): 4573-4580.
- [76] Dolzhenko Y, Berteau C M, Occhipinti A, *et al.* UV-B modulates the interplay between terpenoids and flavonoids in peppermint (*Mentha × piperita* L.) [J]. *J Photochem Photobiol B: Biol*, 2010, 100(2): 67-75.
- [77] Zhou Y, Tang N Y, Huang L J, *et al.* Effects of salt stress on plant growth, antioxidant capacity, glandular trichome density, and volatile exudates of *Schizonepeta tenuifolia* briq [J]. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(1): E252.
- [78] Gan Y, Liu C, Yu H, *et al.* Integration of cytokinin and gibberellin signalling by *Arabidopsis* transcription factors GIS, ZFP₈ and GIS₂ in the regulation of epidermal cell fate [J]. *Development*, 2007, 134(11): 2073-2081.
- [79] Boughton A J, Hoover K, Felton G W. Methyl jasmonate application induces increased densities of glandular trichomes on tomato, *Lycopersicon esculentum* [J]. *J Chem Ecol*, 2005, 31(9): 2211-2216.
- [80] Zhang H Y, Ma X D, Li W J, *et al.* Genome-wide characterization of NtHD-ZIP IV: Different roles in abiotic stress response and glandular Trichome induction [J]. *BMC Plant Biol*, 2019, 19(1): 1-12.
- [81] Muangphrom P, Seki H, Fukushima E O, *et al.* Artemisinin-based antimalarial research: Application of biotechnology to the production of artemisinin, its mode of action, and the mechanism of resistance of *Plasmodium* parasites [J]. *J Nat Med*, 2016, 70(3): 318-334.
- [82] 蒋征. 荆芥穗腺鳞内含物分析及其累积规律研究 [D]. 南京: 南京中医药大学, 2016.
- [83] Schuurink R, Tissier A. Glandular trichomes: Micro-organs with model status? [J]. *New Phytol*, 2020, 225(6): 2251-2266.
- [84] 蒋征, 王红, 吴启南, 等. 药用植物腺毛研究进展 [J]. 中草药, 2016, 47(22): 4118-4126.
- [85] Wagner G J. Secreting glandular trichomes: More than just hairs [J]. *Plant Physiol*, 1991, 96(3): 675-679.
- [86] Sallaud C, Giacalone C, Töpfer R, *et al.* Characterization of two genes for the biosynthesis of the labdane diterpene Z-abienol in tobacco (*Nicotiana tabacum*) glandular trichomes [J]. *Plant J*, 2012, 72(1): 1-17.
- [87] Siebert D J. Localization of salvinorin A and related compounds in glandular trichomes of the psychoactive sage, *Salvia divinorum* [J]. *Ann Bot*, 2004, 93(6): 763-771.
- [88] Pelot K A, Mitchell R, Kwon M, *et al.* Biosynthesis of the psychotropic plant diterpene salvinorin A: Discovery and characterization of the *Salvia divinorum* clerodienyl diphosphate synthase [J]. *Plant J*, 2017, 89(5): 885-897.
- [89] Ahkami A, Johnson S R, Srividya N, *et al.* Multiple levels of regulation determine monoterpenoid essential oil compositional variation in the mint family [J]. *Mol Plant*, 2015, 8(1): 188-191.
- [90] Jin J J, Panicker D, Wang Q, *et al.* Next generation sequencing unravels the biosynthetic ability of spearmint (*Mentha spicata*) peltate glandular trichomes through comparative transcriptomics [J]. *BMC Plant Biol*, 2014, 14: 292.
- [91] Chen F, Hao F, Li C, *et al.* Identifying three ecological chemotypes of *Xanthium strumarium* glandular trichomes using a combined NMR and LC-MS method [J]. *PLoS One*, 2013, 8(10): e76621.
- [92] Li Y J, Gou J B, Chen F F, *et al.* Comparative transcriptome analysis identifies putative genes involved in the biosynthesis of xanthanolides in *Xanthium strumarium* L [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 1317.
- [93] Schalk M, Croteau R. A single amino acid substitution (F363I) converts the regiochemistry of the spearmint (-)-limonene hydroxylase from a C6- to a C3-hydroxylase [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(22): 11948-11953.
- [94] Lange B M, Wildung M R, Stauber E J, *et al.* Probing essential oil biosynthesis and secretion by functional evaluation of expressed sequence tags from mint glandular trichomes [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(6): 2934-2939.
- [95] Nagel J, Culley L K, Lu Y, *et al.* EST analysis of hop glandular trichomes identifies an O-methyltransferase that catalyzes the biosynthesis of xanthohumol [J]. *Plant Cell*, 2008, 20(1): 186-200.
- [96] Gutensohn M, Orlova I, Nguyen T T, *et al.* Cytosolic monoterpene biosynthesis is supported by plastid-generated geranyl diphosphate substrate in transgenic tomato fruits [J]. *Plant J*, 2013, 75(3): 351-363.
- [97] Hemachandran H, Jain F, Mohan S, *et al.* Glandular hair constituents of *Mallotus philippinensis* Muell. fruit act as

- tyrosinase inhibitors: Insights from enzyme kinetics and simulation study [J]. *Int J Biol Macromol*, 2018, 107(Pt B): 1675-1682.
- [98] Saito K, Yonekura-Sakakibara K, Nakabayashi R, *et al.* The flavonoid biosynthetic pathway in Arabidopsis: Structural and genetic diversity [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2013, 72: 21-34.
- [99] Kim J, Matsuba Y, Ning J, *et al.* Analysis of natural and induced variation in tomato glandular trichome flavonoids identifies a gene not present in the reference genome [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(8): 3272-3285.
- [100] Tattini M, Gravano E, Pinelli P, *et al.* Flavonoids accumulate in leaves and glandular trichomes of *Phillyrea latifolia* exposed to excess solar radiation [J]. *New Phytol*, 2000, 148(1): 69-77.
- [101] Mishra A K, Kocábek T, Sukumari Nath V, *et al.* Dissection of dynamic transcriptome landscape of leaf, bract, and lupulin gland in hop (*Humulus lupulus* L.) [J]. *Int J Mol Sci*, 2019, 21(1): 233.
- [102] Schmidt A, Li C, Jones A D, *et al.* Characterization of a flavonol 3-O-methyltransferase in the trichomes of the wild tomato species *Solanum habrochaites* [J]. *Planta*, 2012, 236(3): 839-849.
- [103] Schmidt A, Li C, Shi F, *et al.* Polymethylated myricetin in trichomes of the wild tomato species *Solanum habrochaites* and characterization of trichome-specific 3'/5'-and 7/4'-myricetin O-methyltransferases [J]. *Plant Physiol*, 2011, 155(4): 1999-2009.
- [104] Rodziewicz P, Loroch S, Marczak Ł, *et al.* Cannabinoid synthases and osmoprotective metabolites accumulate in the exudates of *Cannabis sativa* L. glandular trichomes [J]. *Plant Sci*, 2019, 284: 108-116.
- [105] Dhar N, Sarangapani S, Reddy V A, *et al.* Characterization of a sweet basil acyltransferase involved in eugenol biosynthesis [J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(12): 3638-3652.
- [106] Fan P, Leong B J, Last R L. Tip of the trichome: Evolution of acylsugar metabolic diversity in Solanaceae [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2019, 49: 8-16.
- [107] Moghe G D, Leong B J, Hurney S M, *et al.* Evolutionary routes to biochemical innovation revealed by integrative analysis of a plant-defense related specialized metabolic pathway [J]. *Elife*, 2017, 6: e28468.
- [108] Johnson S R, Lange I, Srividya N, *et al.* Bioenergetics of monoterpenoid essential oil biosynthesis in nonphotosynthetic glandular trichomes [J]. *Plant Physiol*, 2017, 175(2): 681-695.
- [109] Croteau R B, Davis E M, Ringer K L, *et al.* (-)-Menthol biosynthesis and molecular genetics [J]. *Naturwissenschaften*, 2005, 92(12): 562-577.
- [110] de Oliveira Dal'Molin C G, Nielsen L K. Plant genome-scale metabolic reconstruction and modelling [J]. *Curr Opin Biotechnol*, 2013, 24(2): 271-277.
- [111] Fell D A, Small J R. Fat synthesis in adipose tissue. An examination of stoichiometric constraints [J]. *Biochem J*, 1986, 238(3): 781-786.
- [112] Wheeler A G Jr, Krimmel B A. Mirid (Hemiptera: Heteroptera) specialists of sticky plants: Adaptations, interactions, and ecological implications [J]. *Annu Rev Entomol*, 2015, 60: 393-414.
- [113] Lange B M, Turner G W. Terpenoid biosynthesis in trichomes: Current status and future opportunities [J]. *Plant Biotechnol J*, 2013, 11(1): 2-22.
- [114] Widhalm J R, Jaini R, Morgan J A, *et al.* Rethinking how volatiles are released from plant cells [J]. *Trends Plant Sci*, 2015, 20(9): 545-550.
- [115] Debono A, Yeats T H, Rose J K, *et al.* Arabidopsis LTPG is a glycosylphosphatidylinositol-anchored lipid transfer protein required for export of lipids to the plant surface [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(4): 1230-1238.
- [116] Choi Y E, Lim S, Kim H J, *et al.* Tobacco NtLTP1, a glandular-specific lipid transfer protein, is required for lipid secretion from glandular trichomes [J]. *Plant J*, 2012, 70(3): 480-491.
- [117] Tian N N, Liu F, Wang P D, *et al.* Overexpression of *BraLTP2*, a lipid transfer protein of *Brassica napus*, results in increased trichome density and altered concentration of secondary metabolites [J]. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(6): 1733.
- [118] McGinnis C S, Patterson D M, Winkler J, *et al.* MULTI-seq: Sample multiplexing for single-cell RNA sequencing using lipid-tagged indices [J]. *Nat Methods*, 2019, 16(7): 619-626.
- [119] Efroni I, Birnbaum K D. The potential of single-cell profiling in plants [J]. *Genome Biol*, 2016, 17(1): 1-8.
- [120] Davey M R, Anthony P, Power J B, *et al.* Plant protoplasts: Status and biotechnological perspectives [J]. *Biotechnol Adv*, 2005, 23(2): 131-171.

[责任编辑 时圣明]