



## 棉花纤维发育的分子机理研究进展

上官小霞<sup>1\*</sup>, 曹俊峰<sup>2</sup>, 杨琴莉<sup>1</sup>, 吴霞<sup>1</sup>

(1. 山西农业大学棉花研究所, 山西 运城 044000; 2. 上海交通大学农业与生物学院, 上海 200241)

**摘要:** 棉纤维不仅是最重要的纺织工业原料, 也是研究植物细胞分化、伸长以及细胞壁合成的理想模型。棉纤维细胞的分化和发育受复杂的、相互关联的调控网络所控制。转录因子、功能基因、植物激素、非编码 RNA 以及表观遗传修饰在棉纤维发育过程中皆起重要的调控作用。随着不同棉花基因组的组装和重测序及关联分析工作的展开, 越来越多的调控棉纤维发育的关键因子被挖掘, 对进一步解析棉花纤维发育的分子调控机制及助力棉花生物育种具有重要的意义。

**关键词:** 棉花; 纤维发育; 分子机理; 转录因子; 植物激素; 功能基因; 表观修饰

## Research progress on the molecular mechanism of cotton fiber development

Shangguan Xiaoxia<sup>1\*</sup>, Cao Junfeng<sup>2</sup>, Yang Qinli<sup>1</sup>, Wu Xia<sup>1</sup>

(1. Cotton Research Institute, Shanxi Agricultural University, Yuncheng, Shanxi 044000, China; 2. School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200241, China)

**Abstract:** Cotton fiber is not only the most important raw material for textile industry, but also an ideal model for studying plant cell differentiation, elongation, and cell wall synthesis. The differentiation and development of cotton fiber is regulated by a complex and interrelated regulatory network. Transcription factors, functional genes, plant hormones, non-coding RNAs, and epigenetic modifications all play important regulatory roles during cotton fiber development. With the assembly, resequencing, and association analysis of different cotton genomes, more and more key factors regulating cotton fiber development have been uncovered, which is of great significance for further elucidating the molecular regulation mechanism of cotton fiber development and helping cotton biological breeding.

**Keywords:** cotton; fiber development; molecular mechanism; transcription factor; plant hormone; functional gene; epigenetic modification

棉花是重要的经济作物, 棉纤维是纺织工业最重要的天然原料。棉纤维品质由细度、长度、强度、马克隆值、黄度等多个指标衡量。随着植棉机械化进程的推进和纺织行业的发展, 对棉花纤维品质的要求也越来越高, 原有栽培种的品质需要进一步提升。因此, 全面了解棉花纤维发育的分子机理, 对于棉花品质改良和分子设计育种具有十分重要的意义。

## 1 棉花纤维发育的生物学基础

棉纤维是由胚珠外珠被的表皮细胞分化而成。成熟的纤维呈扁平带状, 并具有不规则的扭

曲, 纤维的横断面可以观察到初生胞壁、次生胞壁、腔壁及中腔 4 个部分。其发育过程大致可分为相互重叠的起始、伸长、次生壁加厚以及脱水成熟 4 个阶段<sup>[1]</sup>。

棉纤维细胞的分化一般在开花前 3 d 到开花当天(0 days post anthesis, 0 DPA)完成, 约有 25%~30% 的表皮细胞会分化为纤维细胞形成纤维。短绒细胞的分化一般在 5~10 DPA, 最终发育为短纤维。棉纤维细胞分化和发育具有均一性和同步性。5~15 DPA 为棉纤维快速伸长时期, 此时棉花对水分和温度极为敏感, 细胞内也存在大量脂肪酸和糖类物质。纤维细胞的伸长模式一直存

收稿日期: 2021-12-28 第一作者简介: 上官小霞(1974—), 女, 副研究员, sgxx74@126.com

\* 通信作者: sgxx74@126.com

基金项目: 山西省基础研究计划自然科学研究面上项目(20210302123409); 山西农业大学博士启动基金(SZJJ-01)

在争议,细胞顶端高浓度的钙离子、活性氧、膜泡的聚集暗示棉纤维可能为顶端伸长模式,但是纤维细胞中微管横向定向于生长轴又呈现出扩散伸长模式<sup>[2]</sup>。近期的研究通过活体纤维细胞的荧光观察,认为棉纤维的伸长模式呈现为向顶的扩散模式<sup>[3]</sup>。棉纤维次生壁加厚时期始于 15 DPA,这一阶段细胞的主要活动是纤维素的合成及沉积。纤维素的沉积量决定细胞壁的厚度,而原纤维的排列方式决定纤维素的结晶度,两者构成了纤维强度的结构基础。当细胞壁加厚至 3~4  $\mu\text{m}$  时,细胞开始脱水凋亡,整个纤维细胞呈扭曲螺旋状态。棉纤维的天然扭曲可增加纺纱时纤维之间的抱合力,提高成纱强度。成熟的棉纤维含有大约 95% 的纤维素以及少量的角质、蜡质、蛋白质和无机物等<sup>[4]</sup>。

## 2 转录因子对棉花纤维发育的调控

棉花纤维细胞的分化和发育由高度程序化的复杂的调控网络所控制,转录因子在调控纤维细胞分化及发育方面起重要作用(表 1)。越来越多的研究表明,棉花纤维细胞分化起始的分子机制与模式植物拟南芥表皮毛的分化机制具有一定的相似性。拟南芥表皮毛发育过程中,R2R3 MYB 类转录因子 GL1、bHLH 类转录因子 GL3 或 EGL3 以及 WD40 蛋白 TTG1 组成 1 个 MYB-bHLH-WD40 蛋白复合体,通过激活下游的 HD-ZIP 类转录因子 GL2 的表达促进表皮毛的发育<sup>[5-6]</sup>。一组功能冗余的 R3 MYB 家族成员如 TRY、CPC、ETC1、ETC2、ETC3、TCL1 和 TCL2 等通过与 GL1 竞争结合 GL3 蛋白的 MYB 结合位点形成失活的蛋白复合体,从而抑制拟南芥表皮毛发育<sup>[7-8]</sup>。棉花中与拟南芥表皮毛发育关键因子的同源基因相继被克隆和验证<sup>[9-16]</sup>。与 GL1 同源的 R2R3 MYB 转录因子 GaMYB2 可以完全互补拟南芥 *gl1* 突变体的无表皮毛发育的表型<sup>[9]</sup>。拟南芥 *gl1* 突变体中过量表达棉花 *GhMYB3* 基因,不仅可以完全互补该突变体表皮毛缺失的表型,还可以在茎秆、花梗、萼片等部位产生较多的异位表皮毛<sup>[10]</sup>。在棉花中过量表达 *GhMYB3* 基因可以显著促进纤维伸长并增加衣分<sup>[10]</sup>。*GhMYB109* 基因也编码 1 个 R2R3 MYB 转录因子,在纤维起

始期和快速伸长期高表达;通过 RNA 干扰(RNA interference, RNAi)方法降低 *GhMYB109* 基因的表达,会使纤维细胞分化延迟、起始数量减少,表明该基因也参与了对棉纤维细胞起始与发育的调节<sup>[11]</sup>。*GhCPC* 为 R3 类 MYB 因子,与拟南芥 R3 MYB 因子 CPC 同源性较高,在棉花中过量表达 *GhCPC* 基因会抑制纤维的起始和伸长<sup>[12]</sup>。棉花 *GhDEL65* 为 *GL3* 的同源基因,在拟南芥 *gl3/egl3* 双突变体中表达该基因,可以部分恢复突变体表皮毛的发育;在野生型拟南芥中过量表达该基因,则可以在莲座叶、主茎产生过量表皮毛,且部分表皮毛分叉数显著增多;棉花转基因试验也证明 *GhDEL65* 的过量表达可促进纤维细胞的伸长<sup>[13]</sup>。棉花中分离到 4 个与拟南芥 *TTG1* 同源的基因,其中 *GhTTG1* 和 *GhTTG3* 基因可以完全互补拟南芥 *ttg1* 突变体的表型<sup>[14]</sup>。酵母双杂交结果表明棉花 *GhTTG3*、*GhMYB2*、*GhMYB3* 均可以与 *GhDEL65* 蛋白相互作用,暗示在棉花体内这些转录因子也可能通过蛋白复合体行使功能<sup>[13]</sup>。尽管棉纤维的发育模式远比拟南芥毛状体复杂,但在不同的物种间存在基因的保守性及其蛋白结构和生物学功能的相似性,推测棉纤维细胞的分化与拟南芥表皮毛分化具有相似的调控机制<sup>[15]</sup>。

陆地棉中包含 26 个 HD-ZIP IV 家族基因,其中 *GaHOX1* 能够完全互补拟南芥 *gl2* 突变体的表皮毛缺失表型<sup>[16]</sup>,棉花转基因试验表明 *GhHOX3* 在棉纤维伸长过程中起决定性作用<sup>[17]</sup>。抑制 *GhHOX3* 基因的表达,棉纤维伸长明显受到抑制,纯合的 RNAi 株系棉花种子呈现光籽表型(仅有短绒)。*GhHOX3* 可以与另一个正向调控纤维发育的 HD-ZIP IV 因子 *GhHD1* (即 *GhHD-1*<sup>[18]</sup>) 相互作用<sup>[18]</sup>,激活下游细胞壁疏松蛋白基因 *GhRDL1* 和 *GhEXPA1* 的表达进而促进纤维细胞的伸长<sup>[17]</sup>。赤霉素(Gibberellic acid, GA)信号途径的负调控因子 *GhSLR1* 可以同 *GhHD1* 竞争性地与 *GhHOX3* 结合,以阻碍 GA 信号传递,进而抑制纤维细胞伸长所需要的转录激活<sup>[17]</sup>。*GhPRE1* 基因编码一个非典型的 bHLH 转录因子,在棉纤维快速伸长期高表达,但在 *GhHOX3* 基因沉默株系的纤维中表达量明显降低,暗示该基因为纤

表 1 调控棉花纤维发育的关键转录因子  
Table 1 Key transcription factors in regulating cotton fiber development

基因家族 Gene family	基因 Gene	功能 Function	参考文献 Reference
MYB	<i>GaMYB2</i>	正调控表皮毛发育和纤维起始 Positively regulate trichome development and fiber initiation	[9]
	<i>GhMYB3</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[10]
	<i>GhMYB109</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[11]
	<i>GhCPC</i>	负调控纤维起始和伸长 Negatively regulate fiber initiation and elongation	[12]
	<i>GhMYB7</i>	正调控纤维次生壁加厚 Positively regulate fiber secondary wall deposition	[23]
	<i>GhMYB25</i>	正调控叶表皮毛发育和纤维起始 Positively regulate leaf trichome development and fiber initiation	[25]
	<i>GhMYB25-like</i>	正调控纤维起始 Positively regulate fiber initiation	[26]
	<i>GhMML3</i>	正调控纤维起始 Positively regulate fiber initiation	[27]
	<i>GhMML4</i>	正调控纤维起始 Positively regulate fiber initiation	[28]
	<i>GhMYB46</i>	可能正调控纤维次生壁加厚 May positively regulate fiber secondary wall deposition	[32]
	<i>GhMYB212</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[33]
bHLH	<i>GhDEL65</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[13]
	<i>GhPRE1</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[19]
WD repeat	<i>GhTTG1</i>	正调控纤维起始 Positively regulate fiber initiation	[14]
	<i>GhTTG3</i>	正调控纤维起始 Positively regulate fiber initiation	[14]
HD-ZIP	<i>GaHOX1</i>	正调控表皮毛发育和纤维起始 Positively regulate trichome development and fiber initiation	[16]
	<i>GhHOX3</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[17]
	<i>GhHD-1</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[18]
TCP	<i>GhTCP4</i>	正调控纤维次生壁加厚 Positively regulate secondary cell wall deposition	[22]
NAC	<i>GhFSN1</i>	正调控纤维次生壁加厚 Positively regulate fiber secondary cell wall deposition	[31]
WRKY	<i>GhWRKY16</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[34]

纤维伸长的一个正调控因子<sup>[19]</sup>。在四倍体棉花中,对纤维伸长起调控作用的主要为来自 *At* 亚基因组的 *GhPRE1A* 基因,而其 *Dt* 亚基因组的同源基因因其启动子区域的 TATA-box 片段缺失而失去调控活性。棉花中过量表达 *GhPRE1A* 基因,成熟纤维的长度比对照明显增加<sup>[19]</sup>。

miR319 靶向的 TCP 家族基因在拟南芥、杨树等植物中可以调控次生壁的合成和表皮毛发育<sup>[20-21]</sup>,棉花中的研究同样表明 miR319 的靶基因 *GhTCP4* 通过抑制纤维细胞伸长和激活次生壁相关基因的表达来促进纤维细胞壁加厚<sup>[22]</sup>。在棉花纤维发育的早期阶段,miR319 表达量丰富,其靶基因 *GhTCP4* 低水平表达,而 *GhHOX3* 基因在这个阶段发挥积极作用,促进纤维细胞伸长。在纤维生长的后期,miR319 的表达量下降,*GhTCP4* 表达量上升,从而促进纤维素的生物合成和次生壁的形成<sup>[22]</sup>。因此,*GhHOX3* 基因和 miR319 靶向的 *GhTCP4* 基因参与调节棉花纤维从细胞伸长到细胞壁增厚的转变<sup>[22]</sup>。*GhMYB7* 被认为是 *GhTCP4* 的直接下游基因,可通过结合纤维素合成酶基因 *GhCesA4*、*GhCesA7*、*GhCesA8* 的启动子调控纤维细胞次生壁加厚<sup>[23]</sup>。

金鱼草中的 MIXTA 基因和矮牵牛中的 *PhMYB1* 基因的主要功能是调节花瓣乳突细胞的形成,说明 MIXTA 类 R2R3 MYB 转录因子同样具有调控植物表皮细胞分化的功能<sup>[24]</sup>。*GhMYB25* 和 *GhMYB25-like* 基因编码 MIXTA 类 R2R3 MYB 转录因子,通过 RNAi 抑制 *GhMYB25* 基因的表达,可使棉花纤维分化起始延迟、纤维细胞数量减少、纤维长度变短,过量表达 *GhMYB25* 基因则使叶柄表皮毛数量和纤维细胞起始数量明显增加<sup>[25]</sup>。*GhMYB25-like* 与 *GhMYB25* 在蛋白水平上具有 69% 的相似性,抑制 *GhMYB25-like* 基因的表达,棉纤维发育被完全抑制,种子呈现无纤维表型,然而植株其他部位的表皮毛发育未受到明显影响,表明 *GhMYB25-like* 是棉纤维细胞起始发育的一个关键调控因子<sup>[26]</sup>。对棉花光子突变体 *N1* 的图位克隆找到了一个 MIXTA 类转录因子基因 *GhMML3*<sup>[27]</sup>,该基因被证实与 *GhMYB25-like* 为同一基因。对无长绒突变体 *Li3* 的图位克隆找到另一个 MIXTA 基因 *GhMML4*,

利用病毒诱导的基因沉默 (Virus-induced gene silencing, VIGS) 技术对其干扰会显著减少棉纤维的产生<sup>[28]</sup>。综合这些结果,棉花中的 MIXTA 类 MYB 转录因子已经形成了一个独特的转录调控网络,决定纤维细胞发育的命运。

水稻和拟南芥中 NAC 类转录因子在细胞壁纤维素沉积方面发挥着重要的调控作用<sup>[29-30]</sup>。*GhFSN1* 基因编码一个 NAC 类转录因子,通过结合 *GhMYBL1*、*GhKNL1* 等次生壁相关基因的启动子激活其表达进而调控纤维次生壁的形成<sup>[31]</sup>。通过群体材料的全基因组关联分析 (Genome wide association study, GWAS) 发现 *GhMYB46* 可能也与纤维次生壁的加厚有关<sup>[32]</sup>。纤维的伸长使用蔗糖作为直接碳源,*GhMYB212* 被确认为是纤维伸长过程中蔗糖从胚珠运输到纤维的重要调节因子。*GhMYB212* 通过调控蔗糖转运基因 *GhSWEET12* 的表达促进纤维细胞的发育<sup>[33]</sup>。*GhWRKY16* 是第一个被报道的与棉纤维发育相关的 WRKY 类转录因子,正向调节纤维的起始和伸长<sup>[34]</sup>。与对照相比,*GhWRKY16* 基因沉默的转基因棉花胚珠上的纤维突起数量明显减少、纤维较短。*GhWRKY16* 可以被 *GhMPK3-1* 蛋白磷酸化,磷酸化的 *GhWRKY16* 直接激活 *GhMYB25*、*GhHOX3*、*GhMYB109* 和 *GhCesA6D-D11* 等纤维发育关键基因的转录,调控早期纤维发育。因此 *GhWRKY16* 的磷酸化对棉花纤维发育过程中下游基因的转录激活至关重要<sup>[34]</sup>。

综上所述,通过同源克隆、图位克隆和测序等手段挖掘棉花种质资源中的关键基因,已鉴定到在棉纤维起始、伸长及细胞壁加厚过程中发挥重要调控功能的多个转录因子,为全面解析棉花纤维发育的分子调控机制奠定了基础。

### 3 功能基因对棉花纤维发育的调控

棉花纤维细胞的伸长是一个复杂的生理过程,涉及细胞壁的松弛,液泡膨压变化,膜脂、细胞壁成分和相关蛋白的生物合成及运输。在这一过程中,参与细胞骨架组装、细胞壁松弛以及糖代谢、脂肪酸代谢等过程的基因发挥了重要作用 (表 2)。

细胞骨架是细胞的内部支撑,细胞骨架及其





表 2 调控棉花纤维发育的主要功能基因  
Table 2 Key functional genes in regulating cotton fiber development

基因类型 Gene types	基因 Gene	基因功能 Gene function	参考文献 Reference
细胞骨架相关基因 Cytoskeleton-related genes	<i>GhTUA9</i>	可能正调控纤维伸长 May positively regulate fiber elongation	[35]
	<i>GhTUB1</i>	可能正调控纤维伸长 May positively regulate fiber elongation	[36]
	<i>GhACT1</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[37]
	<i>GhACT17D</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[38]
	<i>GhADF1</i>	负调控纤维伸长和次生壁加厚 Negatively regulate fiber elongation and secondary wall deposition	[39]
	<i>GhPFN2</i>	负调控纤维伸长 Negatively regulate fiber elongation	[40]
细胞壁松弛相关基因 Cell wall relaxation-related genes	<i>GhEXP1</i>	可能正调控纤维伸长 May positively regulate fiber elongation	[41]
	<i>GhEXP2</i>	可能正调控纤维伸长 May positively regulate fiber elongation	[41]
	<i>GhRDL1</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[43]
	<i>GhEXPA1</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[43]
蔗糖合酶基因 Sucrose synthase genes	<i>Sus</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[46]
	<i>GhsusA1</i>	正调控纤维伸长和次生壁加厚 Positively regulate fiber elongation and secondary wall deposition	[47]
糖转运蛋白基因 Sucrose transporter genes	<i>GhSWEET12</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[33]
	<i>GhSCP2D</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[48]
液泡转化酶基因 Vacuolar invertase gene	<i>GhVIN1</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[49]
脂类代谢基因 Lipid metabolism gene	<i>GhCER6</i>	可能正调控纤维伸长 May positively regulate fiber elongation	[51]
其他基因 Other genes	<i>GhFLA1</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[44]
	<i>GhGRAM31</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[53]

动态变化在维持细胞形态、承受外力、保持细胞内部结构的有序性等方面起重要作用。一些细胞骨架相关基因,如微管蛋白基因 *GhTUA9*<sup>[35]</sup>、*GhTUB1*<sup>[36]</sup>等,肌动蛋白基因 *GhACT1*<sup>[37]</sup>、*GhACT17D*<sup>[38]</sup>等,肌动蛋白解聚因子基因 *GhADF1*<sup>[39]</sup>以及肌动蛋白结合蛋白基因 *GhPFN2*<sup>[40]</sup>等,在棉纤维伸长过程中起核心作用。*GhTUA9*、*GhTUB1* 分别编码一个  $\alpha$ -微管蛋白和一个  $\beta$ -微管蛋白,两者皆在纤维伸长期特异高表达,推测这两个基因可能在纤维细胞的微管组装过程中执行特殊的功能<sup>[35-36]</sup>。*GhTUA9* 在裂殖酵母 (*Schizosaccharomyces pombe*) 中的过量表达可促进宿主细胞非典型纵向伸长 1.4~1.7 倍,表明该基因可参与细胞伸长<sup>[35]</sup>。肌动蛋白基因 *GhACT1* 主要在纤维细胞的伸长期高表达,干扰该基因表达可导致棉纤维细胞中肌动蛋白微丝的含量显著降低,其排列方式变得很不规则,这种微丝骨架系统结构上的紊乱最终导致纤维细胞的伸长生长受阻<sup>[37]</sup>。棉花肌动蛋白 *GhACT17D* 中一个氨基酸的替换导致陆地棉 *Ligon lintless-1* (*Li1*) 突变体表型,该氨基酸突变破坏了 F 型肌动蛋白的顺向延伸,导致细胞骨架紊乱和细胞极性降低<sup>[38]</sup>。抑制肌动蛋白解聚因子 *GhADF1* 表达的转基因棉花纤维长度和强度都有所增加,纤维细胞含有更多的 F 型肌动蛋白丝,纤维素含量增加,次生壁也随之加厚,表明肌动蛋白解聚因子对肌动蛋白骨架系统的组装调节对于纤维细胞的伸长和次生壁的合成十分重要<sup>[39]</sup>。*GhPFN2* 转基因棉纤维中微丝和微管结构方向的变化抑制了棉纤维的伸长,导致纤维伸长提前终止,超表达 *GhPFN2* 材料成熟棉纤维长度较野生型明显缩短。*GhPFN2* 能通过促进束状微丝的形成来影响微丝的结构,从而影响微管排布方向的转变,进而调控棉纤维从伸长到次生壁加厚的转换<sup>[40]</sup>。

棉纤维发育过程中细胞壁的松弛与纤维细胞的伸长密切相关,与细胞壁松弛相关的延伸蛋白 (Expansin) 家族成员在这一过程发挥重要作用。Expansin 蛋白能够打断纤维素微丝间的氢键,从而使细胞壁疏松延展。陆地棉 *GhEXP1* 和 *GhEXP2* 基因在棉纤维发育时期特异表达,推测其对棉纤维发育具有重要作用<sup>[41-42]</sup>。含 BURP 结

构域的蛋白 *GhRDL1* 能与细胞延伸蛋白 *GhEXPA1* 相互作用参与调节纤维伸长过程中的细胞壁疏松<sup>[43]</sup>。在棉花中过量表达 *GhRDL1* 基因,纤维长度和强度明显增加,同时过表达 *GhRDL1* 和 *GhEXPA1* 则显著提高棉花的产量<sup>[43]</sup>。在棉花中过量表达 *GhFLA1* 基因可促进纤维细胞的伸长,抑制该基因的表达则导致棉花纤维发育迟缓、长度变短。转基因棉花纤维细胞壁组分和单糖(如葡萄糖、阿拉伯糖、半乳糖)的含量与对照相比发生改变,说明 *GhFLA1* 通过影响细胞壁组分等物质的代谢过程来参与棉纤维细胞发育<sup>[44]</sup>。

蔗糖合酶在维持纤维细胞渗透压方面起重要作用。与正常纤维材料相比,短纤维突变体中蔗糖合酶在纤维起始后延迟表达,发育过程中胞间连丝开关的时间调控受到了影响,不能正常关闭胞间连丝,造成突变体纤维伸长缓慢<sup>[45]</sup>。通过转基因反义抑制蔗糖合酶基因 *Sus* 的表达可以彻底破坏纤维细胞的伸长<sup>[46]</sup>,而过量表达蔗糖合酶基因 *GhsusA1* 则可以促进纤维起始和伸长<sup>[47]</sup>。MYB 类转录因子 *GhMYB212* 可以直接调控糖类转运蛋白基因 *GhSWEET12* 的表达从而影响纤维胞内糖含量,*GhSWEET12* RNAi 株系棉花纤维长度与对照相比明显变短<sup>[33]</sup>。抑制负责蔗糖运输的固醇类运输蛋白 *GhSCP2D* 的表达可导致胞间连丝关闭从而使纤维发育受阻,海岛棉的纤维品质优于陆地棉也有可能与其蔗糖运输通道的开放时间较长有关<sup>[48]</sup>。棉花中的液泡转化酶 (Vacuolar invertase, VIN) 与纤维细胞的伸长相关。利用 RNAi 技术抑制 *GhVIN1* 的表达, VIN 活性下降,棉纤维的起始与发育受到明显抑制,表型严重的转基因棉花后代种子呈现无纤维的表型<sup>[49]</sup>。体外胚珠培养试验显示, *GhVIN1* 介导的己糖信号在纤维发育起始阶段起关键作用,可能通过调控 MYB 类转录因子和生长素信号等行使功能<sup>[49]</sup>。

脂类代谢基因在棉纤维迅速伸长中也发挥重要的作用。长链脂肪酸的积累能够调控乙烯 (Ethylene, ET) 合成,从而促进纤维伸长<sup>[50]</sup>。参与脂类代谢的基因 *GhCER6* 在棉纤维细胞伸长期表达量较高,酵母菌株 (*Saccharomyces cerevisiae* elo3) 不能合成 26 个碳原子的脂肪酸,生长缓慢,而在该菌株中表达 *GhCER6* 基因,可以弥补这一

缺陷<sup>[51]</sup>。超长链脂肪酸(Very long chain fatty acids, VLCFAs) 可以作为信号分子在细胞的生长发育中发挥生物学功能<sup>[52]</sup>。用外加饱和长链、VLCFAs 以及 VLCFAs 合成抑制剂乙草胺(Aceto-chlor, ACE)处理体外培养的胚珠,结果表明 VLCFAs 能显著促进纤维伸长<sup>[52]</sup>。

GRAM 结构域在真核生物中高度保守,存在于参与膜相关过程的蛋白质中。*GhGRAM31* 主要在纤维发育的快速伸长阶段表达,参与调控纤维长度。RNAi 转基因棉花株系纤维伸长受到抑制,产生较短的成熟纤维。*GhGRAM31* 可以与另外两个 GRAM 蛋白 *GhGRAM5* 和 *GhGRAM35* 直接相互作用,*GhGRAM5* 还能与转录因子 *GhTTG1* 相互作用,而 *GhGRAM35* 与转录因子 *GhHOX1* 和 *GhHD1* 相互作用<sup>[53]</sup>。GRAM 蛋白家族基因可作为棉花分子设计育种的候选基因。

不同棉属植物,包括二倍体雷蒙德氏棉(*Gossypium raimondii*)、二倍体亚洲棉(*G. arboreum*)、二倍体草棉(*G. herbaceum*)、四倍体陆地棉(*G. hirsutum*)、四倍体海岛棉(*G. barbadense*)的全基因组测序工作的完成,以及棉花基因组重测序和关联分析工作的展开,从基因组层面系统揭示了棉属植物的进化关系及棉花基因组遗传多样性产生的原因<sup>[54]</sup>。对遗传材料的测序和深度挖掘使得 *GhCIP1*、*GhUCE*、*GhXIK*、*GbPDF1*、*GbTCP*、*GhF3H* 等<sup>[55-59]</sup>一大批与纤维品质相关的候选基因浮出水面,为进一步解析棉花纤维发育的分子机制及棉纤维品质分子育种提供了重要的参考。

#### 4 植物激素对棉花纤维发育的调控

植物激素在植物生长发育的不同阶段皆起重要的调控作用,对棉纤维发育的调控也不例外(表3)。生长素(Auxin)被认为与棉纤维的起始、伸长有关。棉纤维中内源生长素在开花前开始积累,2~3 DPA 达到峰值并在纤维细胞伸长期下降,而体外培养胚珠时外源施加吲哚乙酸(Indoleacetic acid, IAA)会促进纤维分化,增加纤维数量,且显著增加纤维长度<sup>[60]</sup>。利用种皮特异启动子 *FBP7* 驱动生长素合成途径中的一个重要酶基因 *iaaM* 的表达,在棉花纤维起始期定向且适度地提高胚珠表皮细胞中的生长素浓度,可以明

显促进纤维细胞的分化起始,显著增高转基因棉花的衣分,同时纤维品质也得到了一定的改善<sup>[61-62]</sup>。纤维发育所需的生长素主要在胚珠合成,并由 *GhPIN3a* 运输至纤维细胞。*PIN* 家族基因受到抑制后,纤维的起始和伸长均会受到抑制<sup>[63]</sup>。在生长素信号方面,生长素响应基因 *GhARF2* 和 *GhARF18* 在纤维发育早期高表达<sup>[64]</sup>,通过纤维特异性启动子过量表达 *GhARF2b* 基因会抑制纤维细胞的伸长,但促进了纤维细胞起始,纤维数量明显增加;反之,通过 RNAi 下调 *GhARF2b* 的表达则导致纤维数量减少但长度增加。*GhARF2b* 可直接与 *GhHOX3* 相互作用抑制 *GhHOX3* 的转录活性<sup>[65]</sup>,这些结果表明 *GhARF2b* 基因主要调控纤维细胞的起始<sup>[65]</sup>。

GA 在“绿色革命”中起重要的作用,与植物细胞伸长有着密切关系。外源施加 GA 会显著促进棉纤维细胞伸长,而使用 GA 合成抑制剂处理体外培养的胚珠后,纤维的起始数量和长度均少于对照<sup>[66]</sup>。纤维中的内源 GA 含量在其快速生长期(10 DPA)最高,之后快速下降,遗传试验表明过量表达 *GhGA20ox1* 会使得棉纤维中 GA3 和 GA4 积累并产生更多的长纤维<sup>[67]</sup>。GA 信号途径调控棉纤维发育的研究已取得重要进展,当 GA 含量较低时,棉纤维伸长的关键因子 *GhHOX3* 与 DELLA 蛋白 *GhSLR1* 相互作用;而当 GA 在纤维伸长期积累时,*GhSLR1* 被泛素化降解,*GhHOX3* 与 *GhHD1* 相互作用激活下游基因 *GhRDL1* 和 *GhEXPA1* 的表达进而调控纤维伸长<sup>[17]</sup>。

油菜素内酯(Brassinosteroid, BR)同样正向调控棉花纤维细胞的发育。体外培养胚珠时施加低浓度的 BR 会促进纤维发育,而施加其生物合成抑制剂芸薹素唑(Brassinazole, BRZ)则会使纤维发育受到抑制<sup>[68]</sup>。*GhDET2* 是 BR 生物合成的限速酶,当该基因的表达被抑制时,纤维细胞无法正常起始与伸长,而过表达 *GhDET2* 基因则得到相反的表现<sup>[69]</sup>。*GhPAG1* 是与拟南芥 CYP734A1 同源的 BR 合成途径关键酶,棉花 *pag* 突变体会产生短纤维表型,而外源施加 BR 则会恢复其表型<sup>[70]</sup>。上述遗传证据表明 BR 的生物合成对纤维的起始和伸长均具有调控作用。在 BR 信号传导方面,棉花中克隆的 BR 受体基因 *GhBRI1* 也在

表 3 植物激素相关基因在棉纤维发育中的功能

Table 3 Functions of plant hormone-related genes in cotton fiber development

激素种类 Hormone types	基因 Gene	基因功能 Gene function	参考文献 Reference
生长素 Auxin	<i>iaaM</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[61]
	<i>GhPIN3a</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[63]
	<i>GhARF2</i>	可能正调控纤维起始 May positively regulate fiber initiation	[64]
	<i>GhARF18</i>	可能正调控纤维起始 May positively regulate fiber initiation	[64]
	<i>GhARF2b</i>	正调控纤维起始 Positively regulate fiber initiation	[65]
赤霉素 GA	<i>GhGA20ox1</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[67]
	<i>GhSLR1</i>	可能负调控纤维伸长 May negatively regulate fiber elongation	[17]
油菜素内酯 BR	<i>GhDET2</i>	正调控纤维起始和伸长 Positively regulate fiber initiation and elongation	[69]
	<i>GhPAG1</i>	正调控纤维伸长 Positively regulate fiber elongation	[70]
	<i>GhBRI1</i>	可能正调控纤维伸长 May positively regulate fiber elongation	[71]
	<i>GhBZR1</i>	可能正调控纤维伸长 May positively regulate fiber elongation	[72]
乙烯 ET	<i>GhACO1-3</i>	可能正调控纤维伸长 May positively regulate fiber elongation	[74]
茉莉酸 JA	<i>GhJAZ2</i>	负调控纤维起始 Negatively regulate fiber initiation	[79]

纤维伸长期高表达，并且可以完全互补拟南芥 *bri1-5* 突变体的表型<sup>[68,71]</sup>。*GhBZR1* 被鉴定为棉花中响应 BR 信号的关键转录因子，它能和 *Gh14-3-3L* 相互作用并在纤维伸长期结合 *GhXTH1* 和 *GhEXP* 的启动子进而促进纤维细胞发育。*Gh14-3-3L* 单独过表达也会引起成熟纤维变长，沉默则反之，而对 RNAi 植株外源施加 BR 则能够部分恢复短纤维的表型<sup>[72]</sup>。

对棉花群体进行 GWAS 分析表明 ET 合成途径与棉花纤维的发育相关<sup>[73]</sup>。体外培养胚珠

时施加 ET 可以促进纤维伸长，而施加 ET 抑制剂则会抑制纤维发育<sup>[50]</sup>。ET 合成的关键基因 *GhACO1-3* 在纤维快速伸长期 (10 DPA) 表达量最高，同时也造成 ET 在该阶段含量较高，暗示 ET 可能是调控细胞伸长的另一种关键激素。然而，在只有短绒的雷蒙德氏棉中，*ACO1* 和 *ACO3* 的表达量也很高，暗示过量的 ET 积累可能造成纤维细胞的提前成熟而无法发育成长纤维<sup>[74]</sup>。因此，在纤维细胞内，适量的 ET 才能维持纤维的正常发育。值得注意的是 ET 可以互补因芸薹素唑



而形成的表型,而 BR 则无法互补因施加乙烯抑制剂而缩短的纤维表型<sup>[50]</sup>。这一现象表明 ET 除了剂量效应外,还存在着和其他激素的复杂互动。胚珠培养体系中外源施加 ET 会造成活性氧的积累,表明活性氧诱导的细胞伸长过程可能位于 ET 信号转导途径的下游<sup>[75]</sup>。外源施加 VLCFAs 能够促进 ET 的合成和纤维发育,当 VLCFAs 的合成被抑制剂阻断时纤维发育受阻,这一效果能够被再次添加 ET 所抵消,以上结果暗示 VLCFAs 可能位于 ET 信号途径的上游<sup>[52]</sup>。

茉莉酸(Jasmonic acid, JA)一般被认为参与植物对生物和非生物胁迫的响应,但也有报道表明其与植物表皮毛的发育有关<sup>[76-77]</sup>。棉花转录组数据分析暗示 JA 的代谢途径可能与纤维的起始相关<sup>[78]</sup>。进一步的遗传和生化证据表明,JA 信号途径的关键因子 GhJAZ2 可以与 GhMYB25-like、GhGL1、GhMYC2、GhWD40 等调控纤维发育起始的关键因子相互作用而抑制棉纤维的起始<sup>[79]</sup>。因此认为 JA 的代谢及信号途径可能主要在纤维起始阶段发挥作用。

脱落酸(Abscissic acid, ABA)含量在棉纤维体内有两次峰值,在纤维发育起始阶段 ABA 含量较高并在伸长期下降,直至细胞脱水成熟阶段,ABA 再次积累。在纤维发育过程中,短纤维材料的 ABA 含量高于长纤维材料,胚珠中的 ABA 含量与短纤维的产量呈正相关,短绒突变体 *Li1* 胚珠中的 ABA 含量极高<sup>[80]</sup>。现有的试验证据暗示 ABA 可能与纤维的起始和成熟有关。

综上,在棉纤维生长过程中,IAA、GA、ET、BR、JA 等激素可促进纤维细胞发育,ABA 则抑制棉花纤维的生长发育,棉纤维细胞分化发育的不同阶段皆受到多种激素的协调作用,相关研究结果为研究植物激素对棉花纤维细胞分化和发育的调控构建了基本框架<sup>[54]</sup>。随着分子生物学、基因组学、棉纤维生理生化等研究的不断深入,不同植物激素间相互作用调控纤维细胞发育的作用机制将会越来越清晰。

## 5 非编码 RNA 与表观修饰对棉花纤维发育的影响

越来越多的卫星 RNA(microRNA, miRNA)

被证明在植物发育过程中起关键的调节作用<sup>[81]</sup>。对野生型陆地棉和无纤维突变体的胚珠在纤维起始过程中的 miRNA 组进行分析比较,发现 7 个与纤维起始有关的 miRNAs 在棉花胚珠中表达,这些 miRNAs 参与了不同的细胞反应和代谢过程,包括转录调节、IAA 和 GA 信号转导、肌动蛋白束和木质素生物合成等<sup>[82]</sup>。深入的测序分析鉴定出 78 个在纤维中表达的 miRNAs<sup>[82]</sup>。对 *Li-1* 和 *Li2* 突变体及其杂交群体进行测序,发现 20 个差异表达的 miRNAs,其中 4 个与纤维长度负相关<sup>[83]</sup>。抑制 miR156/157 的表达,成熟纤维的长度会显著变短<sup>[84]</sup>。过量表达 miR319 可以通过抑制 *GhTCP4* 基因的表达而促进纤维伸长并得到长而细的优质纤维<sup>[29]</sup>。在拟南芥 *gl1* 突变体中过量表达 *GhMYB2A* 而非 *GhMYB2D* 可以恢复该突变体表皮毛的发育。*GhMYB2* 同源基因之间的功能差异由 miR828 引导的反式作用 RNA (trans-acting RNA, tasiRNA) 所介导,tasiRNA 调节了拟南芥的叶表皮毛发育,并可能调节棉花的纤维发育<sup>[85]</sup>。种间杂交或多倍体化会使四倍体棉花长链非编码 RNA (Long non-coding RNAs, lncRNA) 的转录本在基因组上重新排列,而其 DNA 甲基化水平也会发生变化。种间杂交的 DNA 甲基化动态主要与 lncRNA 表达的急剧变化有关。被激活的 lncRNA 主要是从去甲基化的转座子区转录,转座子的分布偏向于 lncRNA 位点<sup>[86]</sup>。棉花中已有超过 35 000 个 lncRNAs 被鉴定出来,富含重复序列,并以组织特异性方式优先表达<sup>[87]</sup>。通过对 Xu142 与其无纤维突变体 Xu142 *fl* 的对比发现,在 35 000 多个 lncRNAs 中,645 个在无纤维突变体 Xu142 *fl* 中优先表达,651 个在 Xu142 中优先表达。通过 VIGS 技术筛选出了 3 个负调控纤维起始的 lncRNAs,为 lncRNA 在纤维发育中的潜在功能提供了证据<sup>[88]</sup>。

棉花三维基因组的建立表明活跃的染色质修饰及结构变化能够对基因的表达产生影响<sup>[89]</sup>。全基因组组蛋白修饰决定了异源多倍体棉花中 At 和 Dt 亚组同源基因的表达偏向,为多倍体物种的进化和驯化提供了分子基础<sup>[90]</sup>。组蛋白去乙酰化酶的活性对棉花纤维的正常起始至关重要。*GhHAD5* 基因编码一个去乙酰化酶,在纤维起始

期(-1 DPA 和 0 DPA)显著高表达。在 *GhHDA5* 的 RNAi 株系中, *GhHDA1* 等纤维发育相关基因启动子区的 H3K9 乙酰化水平上调, 最终导致纤维起始受到抑制、长纤维数量减少<sup>[91]</sup>。DNA 甲基化在纤维细胞分化和发育中具有潜在作用, 体外培养胚珠时施加 DNA 甲基化抑制剂可以显著地减少纤维数量、缩短纤维长度<sup>[92]</sup>。N6-甲基腺苷(m<sup>6</sup>A)RNA 甲基化是最丰富和广泛的 mRNA 修饰, 在拟南芥中一个识别 m<sup>6</sup>A 的 ECT2 蛋白被鉴定为与表皮毛的分枝有关, *ect2* 突变体表现为表皮毛分枝增多而畸形。进一步的测序分析表明 m<sup>6</sup>A 在 *TTG1* 等表皮毛发育相关的 mRNA 上富集, 通过 ECT2 的识别而增强了 mRNA 的稳定性, 使得表皮毛正常发育<sup>[93-94]</sup>。棉花纤维的发育与拟南芥表皮毛的发育具有相似的途径, 暗示 m<sup>6</sup>A 等 RNA 表观修饰也可能参与棉纤维发育过程。

## 6 展望

棉花是我国重要的经济作物, 也是“一带一路”倡议沿线国重要的农作物, 是我国农业“走出去”战略的重要组成部分, 这对棉花的品质提出了更高的要求。棉纤维发育机理的研究对纤维品质改良和分子设计育种具有重要意义。

测序技术的发展使得棉属各物种的进化关系、基因组结构相继被揭示<sup>[53, 95-96]</sup>, 对各栽培品种全基因组的重测序也发现了一系列纤维品质性状驯化的位点<sup>[57, 59, 73, 97]</sup>, 极大地促进了棉纤维发育相关基因的鉴定以及基因区间内转录调控单元和活跃表达的转座元件的研究。棉属拥有丰富的种质资源, 基因组学仍是研究棉属植物基因的表达与调控以及功能演化最为有效的方法。棉花的遗传转化受体等因素的制约, 是分子设计育种的一大障碍。基因编辑技术的出现为棉花品质改良和基因功能研究提供了良好的工具<sup>[98]</sup>。规律间隔成簇短回文重复序列(Clustered regularly interspaced short palindromic repeats, CRISPR)技术的发展使基因编辑植物的获得解除了对受体的依赖, 在基因靶点通过替换、增强子增强表达等技术<sup>[100]</sup>, 防止了无关外源基因的导入, 为作物改良提供了新的方法。新的生物技术在棉花遗传育种和基因功能研究上的应用将会大力推进对棉纤

维发育分子机制的研究和棉花生物育种进程。

## 参考文献:

- [1] Mansoor S, Paterson A H. Genomes for jeans: cotton genomics for engineering superior fiber[J/OL]. Trends in Biotechnology, 2012, 30(10): 521-527[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2012.06.003>.
- [2] Qin Y M, Zhu Y X. How cotton fibers elongate: a tale of linear cell-growth mode[J/OL]. Current Opinion in Plant Biology, 2011, 14(1): 106-111[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.09.010>.
- [3] Yu Y, Wu S, Nowak J, et al. Live-cell imaging of the cytoskeleton in elongating cotton fibres[J/OL]. Nature Plants, 2019, 5(5): 498-504[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0418-8>.
- [4] Liu Y. Recent progress in fourier transform infrared (FTIR) spectroscopy study of compositional, structural and physical attributes of developmental cotton fibers[J/OL]. Materials (Basel), 2013, 6(1): 299-313[2021-12-20]. <https://doi.org/10.3390/ma6010299>.
- [5] Ramsay N A, Glover B J. MYB-bHLH-WD40 protein complex and the evolution of cellular diversity[J/OL]. Trends in Plant Science, 2005, 10(2): 63-70[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.12.011>.
- [6] Digiuni S, Schellmann S, Geier F, et al. A competitive complex formation mechanism underlies trichome patterning on *Arabidopsis* leaves[J/OL]. Molecular Systems Biology, 2008, 4: 4217[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/msb.2008.54>.
- [7] Gan L, Xia K, Chen J G, et al. Functional characterization of TRICHOMELESS2, a new single-repeat R3 MYB transcription factor in the regulation of trichome patterning in *Arabidopsis* [J/OL]. BMC Plant Biology, 2011, 11(1): 176[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-176>.
- [8] Wang S, Hubbard L, Chang Y, et al. Comprehensive analysis of single-repeat R3 MYB proteins in epidermal cell patterning and their transcriptional regulation in *Arabidopsis*[J/OL]. BMC Plant Biology, 2008, 8(1): 81[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-8-81>.
- [9] Wang S, Wang J W, Yu N, et al. Control of plant trichome development by a cotton fiber MYB gene[J/OL]. The Plant Cell, 2004, 16(9): 2323-2334[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.024844>.
- [10] Shanguan X X, Yang Q L, Wu X, et al. Function analysis of a cotton R2R3 MYB transcription factor GhMYB3 in regulating plant trichome development[J/OL]. Plant Biology, 2021, 23(6): 1118-1127[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/plb.13299>.
- [11] Pu L, Li Q, Fan X, et al. The R2R3 MYB transcription factor GhMYB109 is required for cotton fiber development [J/OL].

- Genetics, 2008, 180(2): 811-820[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.093070>.
- [12] Liu B, Zhu Y, Zhang T. The R3-MYB gene *GhCPC* negatively regulates cotton fiber elongation[J/OL]. PLoS ONE, 2015, 10(2): e0116272[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116272>.
- [13] Shangguan X X, Yang C Q, Zhang X F, et al. Functional characterization of a basic helix-loop-helix (bHLH) transcription factor GhDEL65 from cotton (*Gossypium hirsutum*) [J/OL]. Physiologia Plantarum, 2016, 158(2): 200-212[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/ppl.12450>.
- [14] Humphries J A, Walker A R, Timmis J N, et al. Two WD-repeat genes from cotton are functional homologues of the *Arabidopsis thaliana* TRANSPARENT TESTA GLABRA1 (*TTG1*) gene [J/OL]. Plant Molecular Biology, 2005, 57(1): 67-81[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1007/s11103-004-6768-1>.
- [15] 杜静静, 田岳, 冯昊, 等. 陆地棉基因 *GhMYB52* 的克隆及特征分析[J/OL]. 棉花学报, 2019, 31(6): 505-514[2021-10-18]. <https://doi.org/10.11963/1002-7807.djjhy.20191106>.  
Du Jingjing, Tian Yue, Feng Hao, et al. Cloning and characterization of the transcription factor gene *GhMYB52* in *Gossypium hirsutum* L.[J/OL]. Cotton Science, 2019, 31(6): 505-514[2021-10-18]. <https://doi.org/10.11963/1002-7807.djjhy.20191106>.
- [16] Guan X Y, Li Q J, Shan C M, et al. The HD-Zip IV gene *GaHOX1* from cotton is a functional homologue of the *Arabidopsis* GLABRA2[J/OL]. Physiologia Plantarum, 2008, 134(1): 174-182[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01115.x>.
- [17] Shan C M, Shangguan X X, Zhao B, et al. Control of cotton fibre elongation by a homeodomain transcription factor GhHOX3 [J/OL]. Nature Communications, 2014, 5: 5519 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/ncomms6519>.
- [18] Walford S A, Wu Y, Llewellyn D J, et al. Epidermal cell differentiation in cotton mediated by the homeodomain leucine zipper gene, *GhHD-1* [J/OL]. The Plant Journal, 2012, 71(3): 464-478[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.05003.x>.
- [19] Zhao B, Cao J F, Hu G J, et al. Core *cis*-element variation confers subgenome-biased expression of a transcription factor that functions in cotton fiber elongation[J/OL]. The New Phytologist, 2018, 218(3): 1061-1075[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/nph.15063>.
- [20] Hou J, Xu H, Fan D, et al. MiR319a-targeted *PtoTCP20* regulates secondary growth via interactions with *PtoWOX4* and *PtoWND6* in *Populus tomentosa* [J/OL]. The New Phytologist, 2020, 228(4): 1354-1368[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/nph.16782>.
- [21] Sun X, Wang C, Xiang N, et al. Activation of secondary cell wall biosynthesis by miR319-targeted TCP4 transcription factor[J/OL]. Plant Biotechnology Journal, 2017, 15(10): 1284-1294[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/pbi.12715>.
- [22] Cao J F, Zhao B, Huang C C, et al. The miR319-targeted *GhTCP4* promotes the transition from cell elongation to wall thickening in cotton fiber[J/OL]. Molecular Plant, 2020, 13(7): 1063-1077[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2020.05.006>.
- [23] Huang J, Chen F, Guo Y, et al. GhMYB7 promotes secondary wall cellulose deposition in cotton fibres by regulating *GhCesA* gene expression through three distinct *cis*-elements[J/OL]. The New Phytologist, 2021, 232(4): 1718-1737[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/nph.17612>.
- [24] Serna L, Martin C. Trichomes: different regulatory networks lead to convergent structures[J/OL]. Trends in Plant Science, 2006, 11(6): 274-280[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.04.008>.
- [25] Machado A, Wu Y, Yang Y, et al. The MYB transcription factor GhMYB25 regulates early fibre and trichome development [J/OL]. The Plant Journal, 2009, 59(1): 52-62[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.03847.x>.
- [26] Walford S A, Wu Y, Llewellyn D J, et al. GhMYB25-like: a key regulator of early cotton fiber development[J/OL]. The Plant Journal, 2011, 65(5): 785-797[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04464.x>.
- [27] Wan Q, Guan X, Yang N, et al. Small interfering RNAs from bidirectional transcripts of *GhMML3\_A12* regulate cotton fiber development[J/OL]. The New Phytologist, 2016, 210(4): 1298-1310[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/nph.13860>.
- [28] Wu H, Tian Y, Wan Q, et al. Genetics and evolution of *MIXTA* genes regulating cotton lint fiber development[J/OL]. The New Phytologist, 2018, 217(2): 883-895 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/nph.14844>.
- [29] Huang D, Wang S, Zhang B, et al. A gibberellin-mediated DELLA-NAC signaling cascade regulates cellulose synthesis in rice[J/OL]. The Plant Cell, 2015, 27(6): 1681-1696[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00015>.
- [30] Zhang Q, Luo F, Zhong Y, et al. Modulation of NAC transcription factor NST1 activity by XYLEM NAC DOMAIN1 regulates secondary cell wall formation in *Arabidopsis* [J/OL]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(4): 1449-1458 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz513>.
- [31] Zhang J, Huang G Q, 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[J/OL]. The New Phytologist, 2018, 217(2): 625-640[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/nph.14864>.
- [32] Huang C, Nie X, 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 [J/OL]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(11): 1374-1386 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/pbi.12722>.
- [33] Sun W, Gao Z, Wang J, et al. Cotton fiber elongation requires the transcription factor GhMYB212 to regulate sucrose transportation into expanding fibers[J/OL]. *The New Phytologist*, 2019, 222(2): 864-881[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/nph.15620>.
- [34] Wang N N, Li Y, Chen Y H, et al. Phosphorylation of WRKY16 by MPK3-1 is essential for its transcriptional activity during fiber initiation and elongation in cotton (*Gossypium hirsutum*) [J/OL]. *The Plant Cell*, 2021, 33(8): 2736-2752[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab153>.
- [35] Li L, Wang X L, Huang G Q, et al. Molecular characterization of cotton *GhTUA9* gene specifically expressed in fibre and involved in cell elongation[J/OL]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(12): 3227-3238[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm167>.
- [36] Li X B, Cai L, Cheng N H, et al. Molecular characterization of the cotton *GhTUB1* gene that is preferentially expressed in fiber [J/OL]. *Plant Physiology*, 2002, 130(2): 666-674[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1104/pp.005538>.
- [37] Li X B, Fan X P, Wang X L, et al. The cotton *ACTIN1* gene is functionally expressed in fibers and participates in fiber elongation[J/OL]. *The Plant Cell*, 2005, 17(3): 859-875[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.029629>.
- [38] Cao Y, Huang H, Yu Y, et al. A modified actin (Gly65Val substitution) expressed in cotton disrupts polymerization of actin filaments leading to the phenotype of *Ligon Lintless-1* (*Li1*) mutant[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(6): 3000[2021-12-20]. <https://doi.org/10.3390/ijms22063000>.
- [39] Wang H Y, Wang J, Gao P, et al. Down-regulation of *GhADF1* gene expression affects cotton fibre properties[J/OL]. *Plant Biotechnology Journal*, 2009, 7(1): 13-23[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2008.00367.x>.
- [40] Wang J, Wang H Y, Zhao P M, et al. Overexpression of a profilin (GhPFN2) promotes the progression of developmental phases in cotton fibers[J/OL]. *Plant & Cell Physiology*, 2010, 51(8): 1276-1290[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq086>.
- [41] Harmer S E, Orford S J, Timmis J N. Characterisation of six  $\alpha$ -expansin genes in *Gossypium hirsutum* (upland cotton) [J/OL]. *Molecular Genetics & Genomics*, 2002, 268(1): 1-9[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1007/s00438-002-0721-2>.
- [42] 吕丽敏, 左东云, 王省芬, 等. 陆地棉纤维发育相关基因 *GhEXPs* 的分析及表达研究[J/OL]. *棉花学报*, 2021, 33(3): 280-290 [2021-10-24]. <https://doi.org/10.11963/1002-7807.llmmzy.20210411>.
- Lü Limin, Zuo Dongyun, Wang Xingfen, et al. Analysis and expression of *GhEXPs* related to fiber development in *Gossypium hirsutum* L.[J/OL]. *Cotton Science*, 2021, 33(3): 280-290[2021-10-24]. <https://doi.org/10.11963/1002-7807.llmmzy.20210411>.
- [43] Xu B, Gou J Y, Li F G, et al. A cotton BURP domain protein interacts with  $\alpha$ -expansin and their co-expression promotes plant growth and fruit production[J/OL]. *Molecular Plant*, 2013, 6(3): 945-958[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/mp/sss112>.
- [44] Huang G Q, Gong S Y, Xu W L, et al. A fasciclin-like arabinogalactan protein, GhFLA1, is involved in fiber initiation and elongation of cotton[J/OL]. *Plant Physiology*, 2013, 161(3): 1278-1290[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1104/pp.112.203760>.
- [45] Ruan Y L, Llewellyn D J, Furbank R T, et al. The delayed initiation and slow elongation of fuzz-like short fibre cells in relation to altered patterns of sucrose synthase expression and plasmodesmata gating in a lintless mutant of cotton [J/OL]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(413): 977-984[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri091>.
- [46] Ruan Y L, Llewellyn D J, Furbank R T. Suppression of sucrose synthase gene expression represses cotton fiber cell initiation, elongation, and seed development[J/OL]. *The Plant Cell*, 2003, 15(4): 952-964 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1105/tpc.010108>.
- [47] Jiang Y, Guo W, Zhu H, et al. Overexpression of *GhSusA1* increases plant biomass and improves cotton fiber yield and quality[J/OL]. *Plant Biotechnology Journal*, 2012, 10(3): 301-312[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2011.00662.x>.
- [48] Zhang Z, Ruan Y L, Zhou N, et al. Suppressing a putative sterol carrier gene reduces plasmodesmal permeability and activates sucrose transporter genes during cotton fiber elongation[J/OL]. *The Plant Cell*, 2017, 29(8): 2027-2046[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00358>.
- [49] Wang L, Cook A, Patrick J W, et al. Silencing the vacuolar invertase gene *GhVIN1* blocks cotton fiber initiation from the ovule epidermis, probably by suppressing a cohort of regulatory genes via sugar signaling[J/OL]. *The Plant Journal*, 2014, 78(4): 686-696[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/tj.12512>.
- [50] Shi Y H, Zhu S W, Mao X Z, et al. Transcriptome profiling, molecular biological, and physiological studies reveal a major role for ethylene in cotton fiber cell elongation[J/OL]. *The Plant Cell*, 2006, 18(3): 651-664[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.040303>.
- [51] Qin Y M, Pujol F M, Hu C Y, et al. Genetic and biochemical studies in yeast reveal that the cotton fibre-specific *GhCER6* gene functions in fatty acid elongation[J/OL]. *Journal of Exper-*



- imental Botany, 2007, 58(3): 473-481[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl218>.
- [52] Qin Y M, Hu C Y, Pang Y, et al. Saturated very-long-chain fatty acids promote cotton fiber and *Arabidopsis* cell elongation by activating ethylene biosynthesis[J/OL]. The Plant Cell, 2007, 19(11): 3692-3704[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.054437>.
- [53] Ye Z, Qiao L, Luo X, et al. Genome-wide identification of cotton GRAM family proteins reveals that GRAM31 regulates fiber length[J/OL]. Journal of Experimental Botany, 2021, 72(7): 2477-2490[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa597>.
- [54] Huang G, Huang J Q, Chen X Y, et al. Recent advances and future perspectives in cotton research[J/OL]. Annual Review of Plant Biology, 2021, 72: 437-462[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-080720-113241>.
- [55] Hu Y, Chen J, Fang L, et al. *Gossypium barbadense* and *Gossypium hirsutum* genomes provide insights into the origin and evolution of allotetraploid cotton[J/OL]. Nature Genetics, 2019, 51(4): 739-748[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41588-019-0371-5>.
- [56] Wang M, Tu L, Yuan D, et al. Reference genome sequences of two cultivated allotetraploid cottons, *Gossypium hirsutum* and *Gossypium barbadense*[J/OL]. Nature Genetics, 2019, 51(2): 224-229[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41588-018-0282-x>.
- [57] Du X, Huang G, He S, et al. Resequencing of 243 diploid cotton accessions based on an updated A genome identifies the genetic basis of key agronomic traits[J/OL]. Nature Genetics, 2018, 50(6): 796-802[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41588-018-0116-x>.
- [58] Ma Z, He S, Wang X, et al. Resequencing a core collection of upland cotton identifies genomic variation and loci influencing fiber quality and yield[J/OL]. Nature Genetics, 2018, 50(6): 803-813[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41588-018-0119-7>.
- [59] Ma Z, Zhang Y, Wu L, et al. High-quality genome assembly and resequencing of modern cotton cultivars provide resources for crop improvement[J/OL]. Nature Genetics, 2021, 53(9): 1385-1391[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41588-021-00910-2>.
- [60] Chen Z J, Guan X. Auxin boost for cotton[J/OL]. Nature Biotechnology, 2011, 29(5): 407-409[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/nbt.1858>.
- [61] Zhang M, Zheng X, Song S, et al. Spatiotemporal manipulation of auxin biosynthesis in cotton ovule epidermal cells enhances fiber yield and quality[J/OL]. Nature Biotechnology, 2011, 29(5): 453-458[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/nbt.1843>.
- [62] 程成, 李斌, 王雅丽, 等. 转 *FBP7::iaaM* 基因陆地棉育种应用初报[J/OL]. 棉花学报, 2021, 33(4): 368-376[2021-11-08]. <https://doi.org/10.11963/cs20200060>.
- Cheng Cheng, Li Bin, Wang Yali, et al. Evaluation on the genetic effects of *FBP7::iaaM* gene in upland cotton[J/OL]. Cotton Science, 2021, 33(4): 368-376[2021-11-08]. <https://doi.org/10.11963/cs20200060>.
- [63] Zhang M, Zeng J Y, Long H, et al. Auxin regulates cotton fiber initiation via GhPIN-mediated auxin transport[J/OL]. Plant & Cell Physiology, 2017, 58(2): 385-397[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcw203>.
- [64] Xiao G, He P, Zhao P, et al. Genome-wide identification of the *GhARF* gene family reveals that *GhARF2* and *GhARF18* are involved in cotton fibre cell initiation[J/OL]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(18): 4323-4337[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery219>.
- [65] Zhang X, Cao J, Huang C, et al. Characterization of cotton ARF factors and the role of GhARF2b in fiber development[J/OL]. BMC Genomics, 2021, 22(1): 202[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07504-6>.
- [66] Liao W B, Ruan M B, Cui B M, et al. Isolation and characterization of a *GAI/RGA-like* gene from *Gossypium hirsutum*[J/OL]. Plant Growth Regulation, 2009, 58(1): 35-45[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9350-z>.
- [67] Xiao Y H, Li D M, Yin M H, et al. Gibberellin 20-oxidase promotes initiation and elongation of cotton fibers by regulating gibberellin synthesis[J/OL]. Journal of Plant Physiology, 2010, 167(10): 829-837[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.01.003>.
- [68] Sun Y, Veerabomma S, Abdel-Mageed H A, et al. Brassinosteroid regulates fiber development on cultured cotton ovules[J/OL]. Plant & Cell Physiology, 2005, 46(8): 1384-1391[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/pcp/pci150>.
- [69] Luo M, Xiao Y, Li X, et al. GhDET2, a steroid 5 $\alpha$ -reductase, plays an important role in cotton fiber cell initiation and elongation[J/OL]. The Plant Journal, 2007, 51(3): 419-430[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03144.x>.
- [70] Yang Z, Zhang C, Yang X, et al. *PAG1*, a cotton brassinosteroid catabolism gene, modulates fiber elongation[J/OL]. The New Phytologist, 2014, 203(2): 437-448[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/nph.12824>.
- [71] Sun Y, Fokar M, Asami T, et al. Characterization of the *brassinosteroid insensitive 1* genes of cotton[J/OL]. Plant Molecular Biology, 2004, 54(2): 221-232[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1023/B:PLAN.0000028788.96381.47>.
- [72] Zhou Y, Zhang Z T, Li M, et al. Cotton (*Gossypium hirsutum*) 14-3-3 proteins participate in regulation of fibre initiation and elongation by modulating brassinosteroid signaling[J/OL]. Plant

- Biotechnology Journal, 2015, 13(2): 269-280[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/pbi.12275>.
- [73] Fang L, Wang Q, Hu Y, et al. Genomic analyses in cotton identify signatures of selection and loci associated with fiber quality and yield traits[J/OL]. Nature Genetics, 2017, 49(7): 1089-1098[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/ng.3887>.
- [74] Li F, Fan G, Lu C, et al. Genome sequence of cultivated upland cotton (*Gossypium hirsutum* TM-1) provides insights into genome evolution[J/OL]. Nature Biotechnology, 2015, 33(5): 524-530[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/nbt.3208>.
- [75] Qin Y M, Hu C Y, Zhu Y X. The ascorbate peroxidase regulated by H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and ethylene is involved in cotton fiber cell elongation by modulating ROS homeostasis[J/OL]. Plant Signaling & Behavior, 2008, 3(3): 194-196[2021-12-20]. <https://doi.org/10.4161/psb.3.3.5208>.
- [76] Yoshida Y, Sano R, Wada T, et al. Jasmonic acid control of GLABRA3 links inducible defense and trichome patterning in *Arabidopsis* [J/OL]. Development, 2009, 136(6): 1039-1048 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1242/dev.030585>.
- [77] Qi T, Song S, Ren Q, 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* [J/OL]. The Plant Cell, 2011, 23(5): 1795-1814 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.083261>.
- [78] Wang L, Zhu Y, Hu W, et al. Comparative transcriptomics reveals jasmonic acid-associated metabolism related to cotton fiber initiation[J/OL]. PLoS ONE, 2015, 10(6): e0129854[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129854>.
- [79] Hu H, He X, Tu L, et al. GhJAZ2 negatively regulates cotton fiber initiation by interacting with the R2R3-MYB transcription factor GhMYB25-like[J/OL]. The Plant Journal, 2016, 88(6): 921-935[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/tpj.13273>.
- [80] Gilbert M K, Bland J M, Shockey J M, et al. A transcript profiling approach reveals an abscisic acid-specific glycosyltransferase (UGT73C14) induced in developing fiber of *Ligon lintless-2* mutant of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J/OL]. PLoS ONE, 2013, 8(9): e75268[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075268>.
- [81] Li C, Zhang B. MicroRNAs in control of plant development [J/OL]. Journal of Cellular Physiology, 2016, 231(2): 303-313 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1002/jcp.25125>.
- [82] Wang Z M, Xue W, Dong C J, et al. A comparative miRNAome analysis reveals seven fiber initiation-related and 36 novel miRNAs in developing cotton ovules[J/OL]. Molecular Plant, 2012, 5(4): 889-900[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1093/mp/ssr094>.
- [83] Naoumkina M, Thyssen G N, Fang D D, et al. Small RNA sequencing and degradome analysis of developing fibers of short fiber mutants *Ligon-lintless-1* (*Li-1*) and -2 (*Li-2*) revealed a role for miRNAs and their targets in cotton fiber elongation [J/OL]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 360[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2715-1>.
- [84] Liu N, Tu L, Tang W, et al. Small RNA and degradome profiling reveals a role for miRNAs and their targets in the developing fibers of *Gossypium barbadense* [J/OL]. The Plant Journal, 2014, 80(2): 331-344[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/tpj.12636>.
- [85] Guan X, Pang M, Nah G, et al. miR828 and miR858 regulate homoeologous *MYB2* gene functions in *Arabidopsis* trichome and cotton fibre development[J/OL]. Nature Communications, 2014, 5: 3050[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/ncomms4050>.
- [86] Zhao T, Tao X, Feng S, et al. LncRNAs in polyploid cotton interspecific hybrids are derived from transposon neofunctionalization[J/OL]. Genome Biology, 2018, 19(1): 195[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1186/s13059-018-1574-2>.
- [87] Wang M, Yuan D, Tu L, et al. Long noncoding RNAs and their proposed functions in fibre development of cotton (*Gossypium* spp.) [J/OL]. The New Phytologist, 2015, 207(4): 1181-1197 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/nph.13429>.
- [88] Hu H, Wang M, Ding Y, et al. Transcriptomic repertoires depict the initiation of lint and fuzz fibres in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J/OL]. Plant Biotechnology Journal, 2018, 16(5): 1002-1012[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/pbi.12844>.
- [89] Wang M, Wang P, Lin M, et al. Evolutionary dynamics of 3D genome architecture following polyploidization in cotton [J/OL]. Nature Plants, 2018, 4(2): 90-97[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0096-3>.
- [90] Zheng D, Ye W, Song Q, et al. Histone modifications define expression bias of homoeologous genomes in allotetraploid cotton [J/OL]. Plant Physiology, 2016, 172(3): 1760-1771 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01210>.
- [91] Kumar V, Singh B, Singh S K, et al. Role of GhHDA5 in H3K9 deacetylation and fiber initiation in *Gossypium hirsutum* [J/OL]. The Plant Journal, 2018, 95(6): 1069-1083[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/tpj.14011>.
- [92] Song Q, Guan X, Chen Z J. Dynamic roles for small RNAs and DNA methylation during ovule and fiber development in allotetraploid cotton[J/OL]. PLoS Genetics, 2015, 11(12): e1005724 [2021-12-20]. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005724>.
- [93] Scutenaire J, Deragon J M, Jean V, et al. The YTH domain protein ECT2 is an m<sup>6</sup>A reader required for normal trichome branching in *Arabidopsis* [J/OL]. The Plant Cell, 2018, 30(5): 986-1005[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00854>.
- [94] Wei L H, Song P, Wang Y, et al. The m<sup>6</sup>A reader ECT2 controls trichome morphology by affecting mRNA stability in *Arabidopsis* [J/OL]. The Plant Cell, 2018, 30(5): 968-985[2021-

- 12-20]. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00934>.
- [95] Chen Z J, Sreedasyam A, Ando A, et al. Genomic diversifications of five *Gossypium* allopolyploid species and their impact on cotton improvement[J/OL]. *Nature Genetics*, 2020, 52(5): 525-533[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41588-020-0614-5>.
- [96] Huang G, Wu Z, Percy R G, et al. Genome sequence of *Gossypium herbaceum* and genome updates of *Gossypium arboreum* and *Gossypium hirsutum* provide insights into cotton A-genome evolution[J/OL]. *Nature Genetics*, 2020, 52(5): 516-524[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41588-020-0607-4>.
- [97] Zhao N, Wang W, Grover C E, et al. Genomic and GWAS analyses demonstrate phylogenomic relationships of *Gossypium barbadense* in China and selection for fiber length, lint percentage, and *Fusarium wilt* resistance[J/OL]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/pbi.13747>.
- [98] Qin L, Li J, Wang Q, et al. High-efficient and precise base editing of C·G to T·A in the allotetraploid cotton (*Gossypium hirsutum*) genome using a modified CRISPR/Cas9 system [J/OL]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(1): 45-56[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1111/pbi.13168>.
- [99] Ellison E E, Nagalakshmi U, Gamo M E, et al. Multiplexed heritable gene editing using RNA viruses and mobile single guide RNAs[J/OL]. *Nature Plants*, 2020, 6(6): 620-624[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0670-y>.
- [100] Ma X, Zhang X, Liu H, et al. Highly efficient DNA-free plant genome editing using virally delivered CRISPR-Cas9 [J/OL]. *Nature Plants*, 2020, 6(7): 773-779[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0704-5>.
- [101] Lu Y, Tian Y, Shen R, et al. Targeted, efficient sequence insertion and replacement in rice[J/OL]. *Nature Biotechnology*, 2020, 38(12): 1402-1407[2021-12-20]. <https://doi.org/10.1038/s41587-020-0581-5>.
- (责任编辑:王小璐 责任校对:秦凡)