

棉花开花调控相关基因研究进展

杨琴莉, 张晓玲, 李换丽, 上官小霞

(山西农业大学 棉花研究所, 山西 运城 044000)

摘要:棉花是重要的经济作物,棉花的早熟性状与株型、产量、品质等关系密切,是育种的重要目标之一。FT(FLOWERING LOCUS T)和CETS(CENTRORADIALIS/TERMINAL FLOWER1/SELF-PRUNING)是调控植物开花的2类重要蛋白,进化上高度保守,皆属于PEBP(Phosphatidylethanolamine Binding Protein)家族,FT和CETS通过竞争性结合bZIP转录因子FD或14-4-3蛋白决定植物开花。棉花中PEBP家族基因在调控开花及株型发育方面同样起重要的作用。其中,*GhFT*基因可促进棉花提早开花,*GhFT*和*GhFD*蛋白可与不同的*GhGRF*蛋白形成有功能的三元复合体来调控SAM(Shoot Apical Meristem)的发育。*GhSP*、*GhCEN*基因抑制开花,棉花中降低*GhSP*、*GhCEN*的表达则可促进棉花植株的有限生长,导致开花时间提前,果枝变短。表明这2个基因在调节棉花开花和株型发育方面具有较大应用潜力。MADS-box转录因子家族是调控棉花开花的另一类重要转录因子,成员众多,但至今大部分仍未被分离鉴定。为了全面解析棉花开花调控的分子机制,挖掘与开花及株型发育相关的重要基因,利用基因工程技术或CRISPR/Cas9基因编辑技术,定向修饰有利基因,创制早熟性好、株型理想的棉花育种新种质提供理论参考,文章综述了PEBP及MADS-box转录因子在棉花开花调控方面的研究进展。

关键词:棉花;开花转变;成花素;抗成花素;MADS-box转录因子

中图分类号:S562 文献标识码:A 文章编号:1002-2481(2024)04-0150-09

Research Progress on Genes Related to Flowering Regulation in Cotton

YANG Qinli, ZHANG Xiaoling, LI Huanli, SHANGGUAN Xiaoxia

(Institute of Cotton, Shanxi Agricultural University, Yuncheng 044000, China)

Abstract: Cotton is an important economic crop, and the early maturity trait of cotton, which is one of the important goals of breeding, is closely related to plant type, yield, quality, etc.. FT(FLOWERING LOCUS T) and CETS(CENTRORADIALIS/TERMINAL FLOWER1/SELF-PRUNING) are two important types of proteins in regulating plant flowering, and are highly conserved in terms of evolution, both belonging to the PEBP(Phosphatidylethanolamine Binding Protein) family. FT and CETS determine plant flowering by competitively binding to the bZIP transcription factor FD or 14-4-3 protein. The PEBP family genes in cotton also plays an important role in regulating flowering and plant type development. Among them, *GhFT* promotes earlier flowering of cotton, and *GhFT* and *GhFD* proteins can form a functional ternary complex with different *GhGRF* proteins to regulate the development of SAM(Shoot Apical Meristem). *GhSP* or *GhCEN* inhibit cotton flowering, and lowering the expression of *GhSP* or *GhCEN* in cotton promotes the limited growth of cotton plants, resulting in earlier flowering and shorter fruiting branches, indicating that the two genes have application potential on regulation of cotton flowering and development of plant type. The MADS-box transcription factor family is another important transcription factors in regulating cotton flowering, although there are numerous members of the MADS-box genes in cotton, most of them have not been isolated and characterized so far. In this paper, in order to completely analyze the molecular mechanism of cotton flowering regulation, explore important genes related to flowering and development of plant type, and utilize genetic engineering technology or CRISPR/Cas9 gene editing technology to targetedly modify favorable genes, so as to create new germplasm for cotton breeding with good early maturity and desirable plant type, the research progress of PEBP and MADS-box transcription factors in the regulation of cotton flowering was reviewed.

Key words: cotton; flowering transition; florigen; antiflorigen; MADS-box transcription factor

收稿日期:2023-09-01

基金项目:山西省基础研究计划项目(20210302123409);山西农业大学博士人才引进科研启动项目(2022BQ08);山西省博士毕业生、博士后研究人员来晋工作奖励资金科研项目(SXBYKY2023024)

作者简介:杨琴莉(1994-),女,山西稷山人,研究实习员,硕士,主要从事棉花功能基因研究相关工作。

通信作者:上官小霞(1974-),女,山西阳城人,副研究员,博士,主要从事棉花功能基因研究及遗传育种工作。

由营养生长阶段到生殖发育阶段的过渡,是高等植物生命周期中的一个主要生理变化。改变开花时间可以提高植物的生态适应性,改善植株的结构,优化作物的栽培方法,因此,开花时间和植物结构性状都是作物遗传改良的最主要目标。花序结构和开花时间相关基因的作用,现已在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中进行了广泛的研究探索。重要开花控制基因的研究也极大地提高了番茄(*Solanum lycopersicum*)和水稻(*Oryza sativa*)等模型作物的经济效益^[1]。棉花(*Gossypium hirsutum*)是天然纤维的主要来源,同时又是重要的蛋白和油料作物,深入研究棉花的开花相关基因及调节机制,对于指导棉花生产、提高棉花产量和品质具有重大意义。

本文着重阐述了成花素蛋白FT/抗成花素蛋白CETS及MADS-box转录因子对棉花开花调控的研究进展,旨在为今后改良棉花品种、优化栽培方式、改善棉花生产与质量提供理论依据。

1 成花素和抗成花素基因调控棉花开花的研究进展

根据对拟南芥和水稻等模式植物开花过程控制网络的研究,可以将植物开花过程的环境因素总结为以下6种途径:光周期途径(Photoperiod pathway)、温度途径(Ambient Temperature pathway)、激素途径(Gibberellin pathway)、春化途径(Vernalization pathway)、年龄途径(Age pathway)和自主途径(Autonomous pathway)^[2-6]。在众多的开花调控途径中,磷脂酰乙醇胺结合蛋白质(Phosphatidylethanolamine-binding protein, PEBP)家族的FT蛋白和TFL蛋白起着至关重要的作用^[7]。FT蛋白通过激活下游调控花分生组织的关键基因LEAFY(LFY)、APETALA1(API)、AGAMOUS-LIKE24(AGL24)、FRUITFULL(FUL)、SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1(SOC1)、SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE(SPL)等的表达,促进植物开花,TFL1蛋白通过负调控这些花分生组织的关键基因而抑制植物开花^[7]。二者在植物的顶端分生组织中,通过与bZIP转录因子FD蛋白竞争性结合,分别产生“成花素激活复合物(Florigen activation complex, FAC)”和“抗成花素复合物”,协同控制植株的营养生长和生殖生长,最终确定植物的开花时间以及株型结构^[7]。这一调节机理已在水稻^[8]、大豆(*Glycine*

max)^[9]、玉米(*Zea mays*)^[10-11]、小麦(*Triticum aestivum*)^[12]等多个物种中得以证实。

光周期输入是拟南芥中FT基因表达的主要触发器。FT在转录因子CONSTANS(CO)的诱导下促进植株向开花转变^[13]。在CO的诱导下,FT蛋白可从叶片通过韧皮部移动至茎尖分生组织(Shoot apical meristem, SAM)^[14]。在分生组织中,通过FT和FD结合,可以产生一种控制分生组织决定基因的复合物,进而激活分生组织决定基因API和FUL等的表达,从而对SAM进行重编程产生生殖器官,诱发植株开花^[15-16]。除了诱导FT之外,CO还可以直接或间接地诱导TFL1的表达,延缓SAM向生殖阶段的转变^[17]。除光周期外,环境温度也调整了FT的表达。一些响应温度的调控因子,如SHORT VEGETATIVE PHASE(SVP)^[18]、PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 4(PIF4)^[19]、LIKE HETEROCHROMATIN PROTEIN 1(LHP1)^[20]、FLOWERING LOCUS C(FLC)^[21]等可以通过结合FT基因的启动子或非编码区域控制FT的转录表达。研究拟南芥中PEBP基因家族的4个成员TWIN SISTER OF FT(TSF)、BROTHER OF FT AND TFL1(BFT)、ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG(ATC)、MOTHER OF FT AND TFL1(MFT)^[22-26]发现,TSF与FT的同源性最高,在蛋白质序列、CO诱导、表达模式、与FD结合以及过表达促进开花方面,同FT均较为相似^[27]。而BFT虽然和FT序列同源性较高,存在着相同的时空表达模式,但其功能却与TFL1基因相似,抑制植物开花^[28]。ATC蛋白与FT相似,是一种可移动的蛋白质,能够从脉管系统迁移至茎尖上^[29],并通过与FD相互作用,使分生组织识别基因API呈现下调表达,从而影响植物开花。MFT与FT同源性较高,主要负责植株开花诱导,可能与FT在调节植株开花方面存在功能冗余^[24]。

TFL1参与调控植物开花生长的功能,在许多物种中都是比较保守的。番茄中的TFL1称为SELF-PRUNING(SP),影响着茎的生长习性。研究表明,携带显性SP等位基因会使番茄持续产生花序和果实,携带隐性等位基因的植株则表现为早期终止花序生长且植株矮小^[30]。在玫瑰(*Rosa rugosa* Thunb)和草莓(*Fragaria vesca*)中,TFL1的非功能隐性同源基因(分别为RoKSN和FvKSN)促成了二者连续开花的园艺理想型^[31]。在大豆中,TFL1

的同源基因 *Dt1* 控制着茎的生长习性^[32]。*Dt1* 显性等位基因建立了茎生长的不确定习性,使大豆在开花后继续生长,而隐性等位基因建立了茎生长的确定习性,使得植株在开花开始后即停止生长。豌豆 (*Pisum sativum*) 中 *TFL1* 的同源基因 *PsTFL1a* 维持着茎的不确定性生长^[33]。同源比对和进化研究结果表明,来源于金鱼草的 *CEN* 基因、番茄的 *SP* 基因,皆与拟南芥中的 *TFL1* 基因同源,因此,将不同物种中的 *CEN/TFL1/SP* 同源基因统称为 *CENTRORADIALIS/TERMINALFLOWER1/SELF-PRUNING-like (CETS-like)* 基因,是植物抗成花素的主要成分^[34-35]。植物中 FT 蛋白与 CETS 蛋白皆为 PEBP 蛋白家族成员。虽然人们对 FT 和 CETS 在植株适应性和作物改良及其植株种群方面开展了更深入的研究,但是控制 FT 和 CETS 在植株开花方面起着相反作用的分子机理却依然未知。

在陆地棉 AD1、海岛棉 (*G. barbadense*) AD2、亚洲棉 (*G. arboreum*) A2、雷蒙德氏棉 (*G. raimondii*) D5 中,分别鉴定到 20、21、10、10 个 PEBP 家族基因。其中,陆地棉的 20 个确定的 PEBP 家族基因不均匀地分布在 12 条染色体上,这些 PEBP 家族基因被分为 4 组 (*TFL1*、*MFT*、*FT* 和 *FT-like*)。其中, *FT-like* 是棉花所特有的^[36]。陆地棉中的 *FT* 基因在 A、D 亚基因组各含有 1 个拷贝,其 A、D 亚组启动子序列存在明显差异,导致 D 亚基因组 *GhFT-D* 中的转录水平高于 A 亚组,但 A、D 亚组中的 *FT* 基因均在 SAM 与叶片维管束中特异高表达^[37]。

棉花 PEBP 家族基因在不同的棉花基因型、光周期反应以及种植品种成熟度等方面都显示出不同的表达模式。短日照条件下,半野生陆地棉中 *GhFT* 基因的表达得到强烈诱导,而 *GhPEBP2* 基因的表达在长日照条件下被诱导^[38]。分析不同基因的组织表达水平显示, *GhTFLb* 基因和 *GhTFLd* 基因在 SAM 中相对表达量较高, *GhPEBP2* 则在叶片和 SAM 中皆有较高的表达水平,表明其与棉花成花诱导有关^[37]。 *GhFT*、*GhTFL1a*、*GhTFLc*、*GhTFL1d*、*GhMFT1*、*GhMFT2* 和 *GhPEBP2* 等基因的转录水平随棉花幼苗的生长发育逐渐升高,在棉花生长至第 3 片或第 4 片真叶时,其表达量达到最高水平。同拟南芥中的研究类似, *GhFT* 可与 FD 类 bZIP 转录因子 *GhFD* 相互作用,在长日照和短日照条件下都能促进开花^[38]。ZHANG 等^[38]比较了陆地棉半野生品种(光周期敏感型)与栽培品种

(光周期不敏感型)中不同开花相关基因的表达量发现,栽培品种中 *GhTFL1a*、*GhMFT1* 和 *GhPEBP2* 基因的表达仍受到长、短日照的差异调控,而 *GhFT* 和 *GhSOC1* 基因的表达则在长日照或短日照下无明显差异。

GhFT1 基因在早期纤维生长发育阶段转录水平较高,且主要在雄蕊和萼片中表达,其蛋白定位在细胞质和细胞核中,同时,该基因在长、短日照条件下都受到生物钟的影响。在转基因拟南芥中, *GhFT1* 的异位表达促进了开花时间提前,同时该基因的表达可恢复拟南芥 *ft-10* 突变体的晚花表型。过表达 *GhFT1* 可以导致 *AtFT* 下游的几个开花相关基因高度上调。在烟草中表达 *GhFT1* 基因,不仅可以使开花提前,还能促使基部的侧枝生长发育,从而诱导莲座叶腋下形成更多的腋芽,从而改变叶片形状,提高叶绿素含量,促进植株的光合作用^[39]。综上所述,棉花 *GhFT1* 是 *FT* 的一个同源基因,和其他植物中的开花素基因功能相同,有利于植株开花,可成为选择棉花早熟品种的主要候选基因之一^[40]。MCGARRY 等^[41-43]研究表明,陆地棉中拟南芥开花相关基因 *FT* 和 *TFL1* 的同源基因 *GhSFT* (*Single Flower Truss*) 和 *GhSP* (*Self-Pruning*) 影响开花时间、分枝方式、叶型和茎的生长,可以参与调节棉花复杂的分枝模式,并调整植株单轴和合轴生长的平衡。在陆地棉中过量表达拟南芥 *FT* 基因,转基因棉花的开花时间不再受光周期调节,开花时间明显提前,棉花株型呈紧凑表型,果枝变短,或棉铃直接生在主茎上^[43]。棉花中降低 *GhSP* 基因的表达,植株呈现与拟南芥 *FT* 基因过表达相同的表型,棉花开花时间提前,果枝变短,株型紧凑。在棉花中过表达花的零式果枝的 Nulliplex-branch (NB) 基因 *GhNB*,阻止了棉花花芽的分化,抑制 *GhNB* 基因的表达,则导致主枝和侧向枝条的顶端形成一个末端花。暗示 *GhNB* 基因在控制棉花花芽分化和株型发育方面起重要的调控作用^[44]。LIU 等^[45]研究发现,棉花簇生铃基因 *GhCEN* 是金鱼草 *CEN* 的同源基因。原位杂交试验结果表明, *GhCEN* 在棉花腋芽以及主茎的顶端分生组织中表达量相对较高,过量表达该基因抑制了棉花从营养生长向生殖生长的过渡。RNA 干扰 (RNA interference, RNAi) 沉默棉花 *GhCEN* 基因则可促进棉花植株的有限生长,导致开花时间提前,果枝变短,部分棉铃直接着生在主茎上^[45],表明 *GhCEN* 基因在调节棉花开花和株型发育方面都有着很大的应用潜力。

SI等^[46]克隆了 *GbAF* (海岛棉零式果枝基因) 和 *GhCB* (陆地棉丛生铃基因), 认为同一个基因座不同的 SNP 位点突变也可以引起各种表型。这个基因座与番茄的 *SP* 基因是同源的, 沉默 *GoSP* 会使海岛棉和陆地棉转变为有限生长。突变海岛棉中 *GbSP* 蛋白单个氨基酸引起腋生开花表型, 形成零式果枝, 而 *GhSP* 蛋白单个氨基酸突变在陆地棉中产生丛生铃的表型。上述研究都证实, 对棉花开花调控的基因 *SP* 同样可以作为株型改良的一个候选基因, 从而促进棉花紧凑株型育种的研究进程。

ZHANG 等^[47]利用陆地棉 X1570 (短枝) 与 Ekangmian-13 (长枝) 杂交 F_2 群体鉴定到与果枝调控基因共分离的 SNP 位点, 最终定位到花期性状调控基因 *ATC* (*Arabidopsis Thaliana Centroradialis*), 参与植株的果枝发育调控。*GhHB12* 基因是棉花 HD-ZIP I 类转录因子, 在腋芽中特异表达。在 GhmiR157-SPL 调控网络的作用下, 抑制了 *GhFT*、*GhFUL* 和 *GhSOC1* 等植物开花过程重要基因的表达, 从而导致了开花时间延迟和长日照条件下密集株型。该研究鉴定了棉花株型结构及状态转变的调控模型, 为培育早熟棉花品种提供了潜在的育种价值^[48]。

成花素激活复合物 (FAC) 一般包括 FT 蛋白、14-3-3 蛋白和 FD 蛋白 3 个组分, 在植物生长发育的各个阶段皆起重要的调节作用^[49]。在 FAC 复合体中任何一个蛋白的缺失或突变, 皆会影响植物正常的生长发育。在植物中, 14-3-3 蛋白也称为 GENERAL REGULATORY FACTORS (GRFs), 由一个大型多基因家族编码, 参与蛋白质间的相互作用, 并在各种生理过程中发挥关键作用^[50]。陆地棉中共有 17 个 *GRF* 基因, 在棉花中利用病毒诱导的基因沉默 (Virus Induced Gene Silencing, VIGS) 和在拟南芥中的转基因研究表明, *GhGRF3*/*GhGRF6*/*GhGRF9*/*GhGRF15* 对棉花开花起负调控作用, 而 *GhGRF14* 基因则可促进棉花提早开花^[50]。棉花中的 *GhFT* 和 *GhFD* 蛋白可与不同的 *GhGRF* 蛋白形成有功能的三元复合体来调控 SAM 的生长发育。陆地棉中包含 5 个 *GhFD* 基因, 它们在不同组织中的表达量各不相同, 通过 VIGS 沉默 *GhFD1*、*GhFD2* 或 *GhFD4* 基因, 延迟了棉花开花并抑制了花分生组织特征基因的表达。沉默 *GhFD3*、*GhFD5* 则减少了侧根的形成, 表明其调控了侧根的发育。这 5 个 *GhFD* 蛋白, 均能与 14-3-3 蛋白及 *GhFT* 蛋白在细胞核中相互作用, 表明它们

共同构成了一个三元复合体行使功能^[51]。

光周期是调节植物开花时间的一个重要外部影响因素, 而 CO 调节因子在控制光周期敏感植物开花时间方面起着核心作用。对于开花时间, 野生棉具有严格的光周期敏感性, 而驯化的棉花则对光周期的适应性表现出逐渐增强的趋势。CAI 等^[52]从陆地棉基因组中发现了 42 个 CO 同源基因 (*GhCOLs*), 其中 14 个 *GhCOL* 基因和开花相关, 它们的表达呈现了明显的昼夜节律, 具体表现为大多数基因在黎明时达到峰值, 黄昏时迅速下降到最小值。*GhCOL1-A* 和 *GhCOL1-D* 是 *Heading date1* (*Hd1*) 的同源基因^[52]。在拟南芥 *co-2* 突变体中表达的 *GhCOL1-A* 或 *GhCOL1-D* 基因, 均可挽救突变体晚花表型, 并证明了 *GhCOL1-A* 和 *GhCOL1-D* 之间存在着潜在的开花诱导作用, 可作为研究棉花开花调节的关键候选基因。*GhLUX1* 和 *GhELF3* 为棉花中的 2 个生物钟夜间组分基因, 在不同光照条件下都呈现出节律性的表达模式, 拟南芥中过量表达 *GhLUX1* 或 *GhELF3* 基因, 可通过改变光周期开花途径中关键基因的表达而推迟开花, 在棉花中沉默 *GhLUX1* 或 *GhELF3*, *GhFT* 基因的表达量明显提高, 棉花开花时间提前。虽然棉花中这 2 个生物钟基因的节律性表达并没有完全重合, 但它们通过错峰或同步表达负调控 *GhFT* 基因, 进而精准调控棉花开花时间^[53]。生物钟基因参与调控棉花开花时间, 可成为栽培早熟棉花品种的重要候选目标。

2 MADS-box 家族基因调控棉花及开花时间的研究进展

MADS-box 基因家族在植物生殖发育中扮演着关键角色, 是控制植株花发育的另一个关键基因家族, 尤其是在从植物营养生长向生殖生长发育的转化过程和花器官的同一性建立方面起到了至关重要的作用^[54-55]。MADS-box 中的 MIKC 型基因编码花发育 (从最初开花直到胚珠和果实发育) 各个阶段中起作用的转录因子, 尤其是被子植物花器官的身份。它建立了被子植物花的基本框架, 保障了 ABCDE 模型的保守性。目前, 该模型已经在原有的 ABC 模型上得到了进一步的完善和扩展。传统的 ABC 模型认为, A 类、B 类和 C 类同源异型基因的特定组合, 调节了不同的花器官身份: 单独表达 A 类基因和 C 类基因分别形成萼片和心皮, A 类和 B 类基因共同表达形成花瓣; B 类和 C 类基因则

共同决定雄蕊^[56]。3类基因分别代表了3个特定的功能区,A控制着第1、2轮的花器官发育,B控制着第2、3轮花器官的形成,第3、4轮的花器官形成由C控制,同时A、C拮抗,互不重叠。加上后来在矮牵牛(*Petunia hybrida*)中发现的D类基因*FBP7*(*FLORAL BINDING PROTEIN 7*)和*FBP11*,被认为是控制胚珠发育的主要基因(拟南芥中相对应的基因为*AGL11*(*AGAMOUS-LIKE 11*)),和一类功能冗余的E类基因,花发育模型由原来简单的“ABC模型”延伸为较为完善的“ABCDE模型”^[56],同时也表明花器官发生的调控在进化上是保守的。研究较为透彻的拟南芥中,对花功能基因进行了比较好的归类:A类基因主要由*AP1*和*APETALA2*(*AP2*)组成,*APETALA3*(*AP3*)、*PISTILLATA*(*PI*)则归于B类基因,而*AGAMOUS*(*AG*)被认为是C类基因,D类基因有*AGL11*,*SEPALLATA1*(*SEP1*)、*SEPALLATA2*(*SEP2*)、*SEPALLATA3*(*SEP3*)、*SEPALLATA4*(*SEP4*)共同组成E类基因。除了*AP2*外,其他花器官调节基因均为MADS-box家族基因。

此外,在花的过渡整合器中,其他的MADS-box家族成员如*SOC1*、*FUL*、*SVP*等,在拟南芥和其他物种中也发挥了重要作用。*SOC1*属于F类基因组,是花发育ABC和ABCDE模型的延伸。不同种类植株中,这些MADS-Box基因的功能在调控花的生长发育方面具有很大的保守性,但同时也存在着一定的特异性。据报道,草莓和兰花科(*Cymbidium*)中类似*SOC1*的基因是开花促进因子,在花调控中进化保守^[57-58]。水稻中,编码MADS结构域转录因子的*SVP*基因在营养发育过程中的叶片和茎尖上广泛表达,*SVP*通过抑制赤霉素(Gibberellins,GA)生物合成和整合基因*FT*在茎尖芽中的表达,从而延缓植株开花^[59-60]。*MtSVP1*在苜蓿(*Medicago sativa*)中的过表达影响了花的生长发育,但并未改变开花时间,说明苜蓿中该基因并不参与对开花时间的控制^[61]。在花的转化过程中,*FUL-SVP*和*FUL-SOC1*异源二聚体的依次形成可能介导植物花序和花分生组织的转换,从而抵消了*FLC*和*SVP*之间的抑制作用。

研究拟南芥和金鱼草等模式植物同源异型突变的遗传机理发现,*AP1/SQUA*、*AP3/DEF*和*AP2/OVU*等若干对同源异型基因均具有较为保守的MADS结构域。它们通过全基因组复制在开花植物中扩展,参与了植物的多项生命进程^[62-63]。

FLC、*SVP*和*AG*等基因通过抑制成花途径整合因子*FT*、*SOC1*和*LFY*等基因的表达,从而引起植株延迟开花。*SOC1*、*AP1*、*CAULIFLOWER*(*CAL*)和*AGL24*等基因促进植物开花,植物中过表达这些基因可以促使植株开花提前,同时这些基因的缺失或突变也会引起晚花。作为花序分生组织转型的重要因子,*LFY*基因对*AP1*、*AP3*、*AG*和*PI*的表达发挥着促进的作用^[64-65]。

二倍体亚洲棉、雷蒙德氏棉和四倍体陆地棉基因组分别有147、133、207个MADS-box基因,分别分布在MIKC、M α 、M β 、M γ 和M δ 亚族。染色体定位和系统发育分析表明,亚洲棉和雷蒙德氏棉都揭示了MIKC亚族的保守进化,以及M α 、M γ 和M δ 亚族的独特复制事件模式^[66]。REN等^[67]对四倍体的陆地棉的MIKC型MADS基因进行了比较全面的研究,目前总共确定了110个*GhMIKC*基因,并在系统发育上划分为13个亚家族,其中108个分布在13条A和12条D基因组的染色体上,其余2个位于支架上。亚家族中的*GhMIKC*s表现出了类似的外显子/内含子特征和保守的图案组成。棉花起源于热带、亚热带地区,其开花不需要经过春化阶段,因而棉属不同种的基因组中皆无*FLC*亚族。通过RNA测序,大多数MIKC基因表现出与开花相关的高表达谱。拟南芥中过量表达的*GhAGL17.9*基因,可导致早花表型。同时,与开花有关的基因*CO*、*LFY*和*SOC1*的表达水平在转基因拟南芥中明显增加,这些结果为进一步研究*GhMIKC*s对棉花开花的调控奠定了基础^[67]。

*GhLFY*通常在芽顶高度表达,在花芽分化的第3片真叶展开阶段有大量上调。*GhLFY*蛋白定位在细胞核中。*GhLFY*基因在拟南芥中的异位表达,可引起植株早期开花。*lfy-5*突变体中的*GhLFY*基因,可恢复突变体的晚花表型。染色质免疫沉淀试验结果表明,陆地棉中*GhLFY*可能处于*GhSOC1*的下游,并受*GhSOC1*的调控。拟南芥中,*GhSOC1*也可和*LFY*基因启动子结合。上述结果显示,*GhLFY*是拟南芥*FLO/LFY*的同源基因,可以参与控制开花时间和花的发育^[68]。

*GhAP1.7*位于植物细胞核中,过量表达该基因可使拟南芥花期提前,通过VIGS试验降低*GhAP1.7*基因的表达可以导致棉株延迟开花,表明*GhAP1.7*在植物开花过程中起正向调控作用^[69]。*GhAP1.7*影响植物的开花时间,但在棉花中过量表达该基因或者降低该基因的表达,棉花植株结构或

花器官的形态结构均未发生改变。而拟南芥中异源表达棉花 *GhMADS42* 基因,不但可以使拟南芥开花时间提前,与 *GhSOC1* 功能相似,超表达 *GhMADS42* 基因,还可导致花器官结构和主茎分枝结构的异常^[70],说明 *GhMADS42* 和 *GhSOC1* 不仅可以调控植物开花时间,同时对植物花序结构的形成有一定的影响。*GhSOC1* 通过结合 *GhMADS42* 基因的启动子来调控其表达。酵母双杂交试验结果表明,*GhMADS40* 蛋白可以与 *GhSOC1* 蛋白相互作用,而 *GhSOC1* 又可与 *GhAP1* 及其不同的同源蛋白互作,形成不同的复合体,调控棉花开花^[70]。

GhMADS1 基因在花瓣中的表达量最高,经推测认为是棉花花器官发育过程中一个关键基因^[71]。*GhMADS12* 基因属于 PI 亚家族,在花器官发育 ABCDE 模型中的 PI 亚家族基因为 B 功能基因,基因 *GhMADS12* 在营养器官中无表达,生殖器官中有丰富的表达,特别是在花瓣和雄蕊中,表明棉花中的 *GhMADS12* 基因在花瓣和雄蕊的发育过程中起调控作用。*GhMADS13* 基因与 *AGL6* 同源,在花器官发育过程中行使 C 类基因功能,在营养器官中无表达或表达量较低,但在生殖器官中表达丰富,尤其是在雄蕊和心皮中具有较高的表达水平。烟草植株中 *GhMADS13* 基因在雄蕊和心皮中的转移,证实了 *GhMADS13* 基因在雄蕊和心皮发育中的重要作用^[72]。

陆地棉中 MADS 家族成员共有 207 个,其中 MIKC 蛋白多达 108 个。作为调控植物开花的关键因子,目前 MADS 家族中大量参与棉花开花调控及花器官发育的成员尚未被鉴定。棉花 MADS 蛋白数目众多,蛋白之间互作繁杂,导致棉花开花时间调控网络错综复杂。因此,通过全基因组分析,挖掘更多的 MADS 基因并对其功能及调控机制进行深入分析,对进一步解析棉花开花调控的分子机理具有十分重要的意义。

3 棉花中其他开花相关基因

LI 等^[73] 确定了若干与开花密切相关的重要等位基因,如 *GhSPY*、*GhZTL*、*GhELF6*、*GhSVP*、*GhELF4*、*GhGA2OX6*、*GhPHYA*,但他们在棉花开花调控方面的功能还没有得到进一步研究。*GhCAL* 蛋白能够和 *GhAP1* 或 *GhAGL6* 形成异源二聚体,促使棉花提早开花^[74]。SBP-box 结合域蛋白 SPL 是一类植物特有的转录因子,已有研究主要聚焦于 miRNA 对该类蛋白的表达调控上,认为该

转录因子可直接或间接通过参与赤霉素途径、光周期途径等来调控植物的开花时间。有研究者在陆地棉中鉴定出 24 个 *GhSPLs* 基因,发现其中 18 个可能受到 GhmiR156 的调控^[75]。*35S:GhSPL3* 和 *35S:GhSPL18* 转基因拟南芥均为早花表型^[75]。组蛋白去乙酰化酶(HDACs)在不同细胞流程中催化组蛋白去乙酰化并抑制基因转录。在 HDACs 超家族中,研究最为广泛的是 RPD3/HDA1 型 HDACs。陆地棉中共有 18 个 *RPD3* 基因,大多数 *GhRPD3* 基因在花器官中具有相对较高的表达水平,在花芽分化过程中,*GhRPD3* 类基因在早熟棉中的表达量明显高于晚熟棉中的表达^[76]。*GhAAI66* 在花组织中优先表达,*GhAAI66* 在拟南芥中的异位表达和在棉花中的沉默显示,*GhAAI66* 触发了一个诱导早花的相位转换。*GhAAI66* 整合了多种花信号通路,包括赤霉素途径、茉莉酸(Jasmonic acid, JA)途径等,以触发拟南芥的早期开花^[77]。

4 结语

棉花的早熟性状与其他性状如株型、产量、品质等存在密切联系,利用传统的育种方法很难在短期内同步聚合优良性状。随着生物技术的发展,分子标记辅助育种成为突破传统育种瓶颈的有效方法,而发掘与棉花开花或早熟性状相关的调控基因,掌握基因调控机制,对改良棉花早花、早熟以及株型性状,指导棉花分子育种具有重要意义。目前,对棉花开花调控机制的了解相对薄弱,许多与棉花早熟相关的 QTLs 位点也未得到充分的开发利用。随着陆地棉、海岛棉等不同种棉花全基因组测序工作及遗传分析的不断发展和完善,越来越多的调控棉花花发育的关键因子将会被挖掘,对棉花开花调控机制的认识将不断丰富,这将为早熟棉分子育种提供重要的理论基础。

我国是棉花第二大生产国、第一大消费国和进口国。目前,我国棉花生产主要集中在新疆地区。当地植棉水平直接关系到我国棉花的生产安全和有效供给。新疆棉区以机采棉种质为主,培育早熟且适宜机械化采收的棉花品种不仅可以提高棉花的霜前花率,改善棉花品质,而且可以节约种植成本,增加植棉经济效益。同时,在黄河和长江流域培育早熟棉是缓解当前粮棉争地、陆续有效恢复植棉面积,提高棉农植棉经济效益的有效途径。研究棉花成花素和抗成花素基因家族、MADS 基因家族,以及其他与棉花开花相关基因的功能和分子机

理,借助基因工程技术或 CRISPR/Cas9 基因组编辑技术,对具有利用潜力的基因进行定向修饰,创制早熟性好、株型理想的棉花育种新种质,可为培育早熟且适宜机械化采收的棉花新品种提供丰富的育种材料。

参考文献:

- [1] WANG B, SMITH S M, LI J Y. Genetic regulation of shoot architecture[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69: 437-468.
- [2] SONG Y H, SHIM J S, KINMONTH-SCHULTZ H A, et al. Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2015, 66: 441-464.
- [3] LEE B D, CHA J Y, KIM M R, et al. Photoperiod sensing system for timing of flowering in plants[J]. *BMB Reports*, 2018, 51(4): 163-164.
- [4] CAMPOS-RIVERO G, OSORIO-MONTALVO P, SÁNCHEZ-BORGES R, et al. Plant hormone signaling in flowering: an epigenetic point of view[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2017, 214: 16-27.
- [5] KIM D H, DOYLE M R, SUNG S, et al. Vernalization: winter and the timing of flowering in plants[J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2009, 25: 277-299.
- [6] SIMPSON G G. The autonomous pathway: epigenetic and post-transcriptional gene regulation in the control of *Arabidopsis* flowering time[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7(5): 570-574.
- [7] 刘慧. “成花素—抗成花素”调控棉花开花转变和株型发育的功能研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2020.
LIU H. Study on the function of “anthocyanin-anti-anthocyanin” in regulating the flowering transformation and plant type development of cotton[D]. Shihezi: Shihezi University, 2020.
- [8] TAOKA K I, OHKI I, TSUJI H, et al. 14-3-3 proteins act as intracellular receptors for rice Hd3a florigen[J]. *Nature*, 2011, 476: 332-335.
- [9] NAN H Y, CAO D, ZHANG D Y, et al. GmFT2a and GmFT5a redundantly and differentially regulate flowering through interaction with and upregulation of the bZIP transcription factor GmFDL19 in soybean[J]. *PLoS One*, 2014, 9(5): e97669.
- [10] MUSZYNSKI M G, DAM T, LI B L, et al. Delayed flowering1 Encodes a basic leucine zipper protein that mediates floral inductive signals at the shoot apex in maize[J]. *Plant Physiology*, 2006, 142(4): 1523-1536.
- [11] DANILEVSKAYA O N, MENG X, HOU Z L, et al. A genomic and expression compendium of the expanded *PEBP* gene family from maize[J]. *Plant Physiology*, 2008, 146(1): 250-264.
- [12] LI C X, DUBCOVSKY J. Wheat FT protein regulates *VRN1* transcription through interactions with *FDL2*[J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2008, 55(4): 543-554.
- [13] SUÁREZ-LÓPEZ P, WHEATLEY K, ROBSON F, et al. CONSTANS mediates between the circadian clock and the control of flowering in *Arabidopsis*[J]. *Nature*, 2001, 410(6832): 1116-1120.
- [14] NOTAGUCHI M, ABE M, KIMURA T, et al. Long-distance, graft-transmissible action of *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS T protein to promote flowering[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2008, 49(11): 1645-1658.
- [15] ABE M, KOBAYASHI Y, YAMAMOTO S, et al. FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex[J]. *Science*, 2005, 309(5737): 1052-1056.
- [16] TEPPER-BAMNOLKER P, SAMACH A. The flowering integrator FT regulates *SEPALLATA3* and *FRUITFULL* accumulation in *Arabidopsis* leaves[J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(10): 2661-2675.
- [17] HANANO S, GOTO K. *Arabidopsis* TERMINAL FLOWER1 is involved in the regulation of flowering time and inflorescence development through transcriptional repression[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(9): 3172-3184.
- [18] LEE J H, YOO S J, PARK S H, et al. Role of SVP in the control of flowering time by ambient temperature in *Arabidopsis* [J]. *Genes & Development*, 2007, 21(4): 397-402.
- [19] KUMAR S V, LUCYSHYN D, JAEGER K E, et al. Transcription factor PIF4 controls the thermosensory activation of flowering[J]. *Nature*, 2012, 484(7393): 242-245.
- [20] ADRIAN J, FARRONA S, REIMER J J, et al. Cis-Regulatory elements and chromatin state coordinately control temporal and spatial expression of *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2010, 22(5): 1425-1440.
- [21] MICHAELS S D, AMASINO R M. *FLOWERING LOCUS C* encodes a novel MADS domain protein that acts as a repressor of flowering[J]. *The Plant Cell*, 1999, 11(5): 949-956.
- [22] KARDAILSKY I, SHUKLA V K, AHN J H, et al. Activation tagging of the floral inducer FT[J]. *Science*, 1999, 286(5446): 1962-1965.
- [23] KOBAYASHI Y, KAYA H, GOTO K, et al. A pair of related genes with antagonistic roles in mediating flowering signals[J]. *Science*, 1999, 286(5446): 1960-1962.
- [24] YOO S Y, KARDAILSKY I, LEE J S, et al. Acceleration of flowering by overexpression of *MFT*(*MOTHER OF FT AND TFL1*)[J]. *Molecules and Cells*, 2004, 17(1): 95-101.
- [25] MICHAELS S D, HIMELBLAU E, KIM S Y, et al. Integration of flowering signals in winter-annual *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2005, 137(1): 149-156.
- [26] YAMAGUCHI A, KOBAYASHI Y, GOTO K, et al. TWIN SISTER OF FT (TSF) acts as a floral pathway integrator redundantly with FT[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2005, 46(8): 1175-1189.
- [27] JANG S, TORTI S, COUPLAND G. Genetic and spatial interactions between FT, TSF and SVP during the early stages of floral induction in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2009, 60(4): 614-625.
- [28] YOO S J, CHUNG K S, JUNG S H, et al. *BROTHER OF FT AND TFL1* (*BFT*) has *TFL1*-like activity and functions redundantly with *TFL1* in inflorescence meristem development in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2010, 63(2): 241-253.
- [29] HUANG N C, JANE W N, CHEN J, et al. *Arabidopsis thaliana* CENTRORADIALIS homologue (ATC) acts systemi-

- cally to inhibit floral initiation in *Arabidopsis*[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2012, 72(2): 175-184.
- [30] JIANG K, LIBERATORE K L, PARK S J, et al. Tomato yield heterosis is triggered by a dosage sensitivity of the florigen pathway that fine-tunes shoot architecture[J]. PLoS Genetics, 2013, 9(12): e1004043.
- [31] IWATA H, GASTON A, REMAY A, et al. The TFL1 homologue KSN is a regulator of continuous flowering in rose and strawberry[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2012, 69(1): 116-125.
- [32] LIU B H, WATANABE S, UCHIYAMA T, et al. The soybean stem growth habit gene *Dt1* is an ortholog of *Arabidopsis* TERMINAL FLOWER1[J]. Plant Physiology, 2010, 153(1): 198-210.
- [33] FOUCHER F, MORIN J, COURTIADÉ J, et al. Determinate and late flowering are two terminal flower1/centroradialis homologs that control two distinct phases of flowering initiation and development in pea[J]. The Plant Cell, 2003, 15(11): 2742-2754.
- [34] MATSOUKAS I G. Florigens and antiflorigens: a molecular genetic understanding[J]. Essays in Biochemistry, 2015, 58: 133-149.
- [35] LIFSCHITZ E, AYRE B G, ESHED Y. Florigen and anti-florigen- a systemic mechanism for coordinating growth and termination in flowering plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 465.
- [36] WANG M, TAN Y G, CAI C P, et al. Identification and expression analysis of phosphatidylethanolamine-binding protein (PEBP) gene family in cotton[J]. Genomics, 2019, 111(6): 1373-1380.
- [37] SANG N, CAI D R, LI C, et al. Characterization and activity analyses of the *FLOWERING LOCUS T* promoter in *Gossypium hirsutum*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(19): 4769.[PubMed]
- [38] ZHANG X H, WANG C C, PANG C Y, et al. Characterization and functional analysis of PEBP family genes in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. PLoS One, 2016, 11(8): e0161080.
- [39] LI C, ZHANG Y N, ZHANG K, et al. Promoting flowering, lateral shoot outgrowth, leaf development, and flower abscission in tobacco plants overexpressing cotton *FLOWERING LOCUS T (FT)*-like gene *GhFT1*[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 454.
- [40] GUO D L, LI C, DONG R, et al. Molecular cloning and functional analysis of the *FLOWERING LOCUS T (FT)* homolog *GhFT1* from *Gossypium hirsutum*[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2015, 57(6): 522-533.
- [41] MCGARRY R C, RAO X L, LI Q, et al. SINGLE FLOWER TRUSS and SELF-PRUNING signal developmental and metabolic networks to guide cotton architectures[J]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(19): 5911-5923.
- [42] MCGARRY R C, AYRE B G. Cotton architecture: examining the roles of single flower truss and self-pruning in regulating growth habits of a woody perennial crop[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2021, 59: 101968.
- [43] MCGARRY R C, PREWITT S, AYRE B G. Overexpression of *FT* in cotton affects architecture but not floral organogenesis [J]. Plant Signaling & Behavior, 2013, 8(4): e23602.
- [44] CHEN W, YAO J, LI Y, et al. Nulliplex-branch, a TERMINAL FLOWER 1 ortholog, controls plant growth habit in cotton[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 132(1): 97-112.
- [45] LIU D X, TENG Z H, KONG J, et al. Natural variation in a CENTRORADIALIS homolog contributed to cluster fruiting and early maturity in cotton[J]. BMC Plant Biology, 2018, 18(1): 286.
- [46] SI Z F, LIU H, ZHU J K, et al. Mutation of SELF-PRUNING homologs in cotton promotes short-branching plant architecture [J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(10): 2543-2553.
- [47] ZHANG Y C, FENG C H, BIE S, et al. Analysis of short fruiting branch gene and Marker-assisted selection with SNP linked to its trait in upland cotton[J]. Journal of Cotton Research, 2018, 1(1): 5.
- [48] HE X, WANG T Y, XU Z, et al. The cotton HD-Zip transcription factor GhHB12 regulates flowering time and plant architecture via the GhmiR157-GhSPL pathway[J]. Communications Biology, 2018, 1: 229.
- [49] TAOKA K I, OHKI I, TSUJI H, et al. Structure and function of florigen and the receptor complex[J]. Trends in Plant Science, 2013, 18(5): 287-294.
- [50] SANG N, LIU H, MA B, et al. Roles of the 14-3-3 gene family in cotton flowering[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 162.
- [51] LIU H, HUANG X Z, MA B, et al. Components and functional diversification of florigen activation complexes in cotton [J]. Plant & Cell Physiology, 2021, 62(10): 1542-1555.
- [52] CAI D R, LIU H, SANG N, et al. Identification and characterization of *CONSTANS-like (COL)* gene family in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. PLoS One, 2017, 12(6): e0179038.
- [53] HAO P B, WU A M, CHEN P Y, et al. *GhLUX1* and *GhELF3* are two components of the circadian clock that regulate flowering time of *Gossypium hirsutum*[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 691489.
- [54] GUO Y L, ZHU Q L, ZHENG S Y, et al. Cloning of a MADS box gene (*GhMADS3*) from cotton and analysis of its homeotic role in transgenic tobacco[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2007, 34(6): 527-535.
- [55] 黄方, 迟英俊, 喻德跃. 植物 MADS-box 基因研究进展[J]. 南京农业大学学报, 2012, 35(5): 9-18.
- HUANG F, CHI Y J, YU D Y. Research advances of MADS-box genes in plants[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2012, 35(5): 9-18.
- [56] THEIEN G. Development of floral organ identity: stories from the MADS house[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2001, 4(1): 75-85.
- [57] LEI H J, YUAN H Z, LIU Y, et al. Identification and characterization of FaSOC1, a homolog of SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS1 from strawberry[J]. Gene, 2013, 531(2): 158-167.
- [58] DING L H, WANG Y W, YU H. Overexpression of *DOSOC1*, an ortholog of *Arabidopsis* *SOC1*, promotes flowering in the orchid *Dendrobium* Chao Parya Smile[J]. Plant & Cell Physiology

- ogy, 2013, 54(4): 595-608.
- [59] LEE J H, PARK S H, AHN J H. Functional conservation and diversification between rice OsMADS22/OsMADS55 and *Arabidopsis* SVP proteins[J]. Plant Science, 2012, 185: 97-104.
- [60] ANDRÉS F, PORRI A, TORTI S, et al. SHORT VEGETATIVE PHASE reduces gibberellin biosynthesis at the *Arabidopsis* shoot apex to regulate the floral transition[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(26): E2760-E2769.
- [61] JAUDAL M, MONASH J, ZHANG L L, et al. Overexpression of *Medicago* SVP genes causes floral defects and delayed flowering in *Arabidopsis* but only affects floral development in *Medicago*[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(2): 429-442.
- [62] NG M, YANOFSKY M F. Function and evolution of the plant MADS-box gene family[J]. Nature Reviews Genetics, 2001, 2(3): 186-195.
- [63] JIAO Y N, WICKETT N J, AYYAMPALAYAM S, et al. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms[J]. Nature, 2011, 473(7345): 97-100.
- [64] 周琴, 张思思, 包满珠, 等. 高等植物成花诱导的分子机理研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(11): 3681-3692.
ZHOU Q, ZHANG S S, BAO M Z, et al. Advances on molecular mechanism of floral initiation in higher plants[J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16(11): 3681-3692.
- [65] WEIGEL D, ALVAREZ J, SMYTH D R, et al. LEAFY controls floral meristem identity in *Arabidopsis*[J]. Cell, 1992, 69(5): 843-859.
- [66] NARDELI S M, ARTICO S, AOYAGI G M, et al. Genome-wide analysis of the MADS-box gene family in polyploid cotton (*Gossypium hirsutum*) and in its diploid parental species (*Gossypium arboreum* and *Gossypium raimondii*) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 127: 169-184.
- [67] REN Z Y, YU D Q, YANG Z E, et al. Genome-wide identification of the MIKC-type MADS-box gene family in *Gossypium hirsutum* L. unravels their roles in flowering[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 384.
- [68] LI J, FAN S L, SONG M Z, et al. Cloning and characterization of a FLO/LFY ortholog in *Gossypium hirsutum* L.[J]. Plant Cell Reports, 2013, 32(11): 1675-1686.
- [69] CHENG X Q, WANG H T, WEI H L, et al. The MADS transcription factor GhAP1.7 coordinates the flowering regulatory pathway in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Gene, 2021, 769: 145235.
- [70] LI L B, ZHANG C, HUANG J Q, et al. Genomic analyses reveal the genetic basis of early maturity and identification of loci and candidate genes in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(1): 109-123.
- [71] 郑尚永, 郭余龙, 肖月华, 等. 棉花 MADS 框蛋白基因 (GhMADS1) 的克隆[J]. 遗传学报, 2004, 31(10): 1136-1141.
ZHENG S Y, GUO Y L, XIAO Y H, et al. Cloning of a MADS box protein gene (*GhMADS1*) from cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Acta Genetica Sinica, 2004, 31(10): 1136-1141.
- [72] 王力娜. 棉花 MADS-box 基因家族的克隆、表达谱分析及功能验证[D]. 北京: 中国农业科学院, 2010.
WANG L N. Molecular Cloning, Expression profile and function analysis of MADS-box genes in cotton[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2010.
- [73] LI X, WU Y L, CHI H B, et al. Genomewide identification and characterization of the genes involved in the flowering of cotton [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(14): 7940.
- [74] CHENG S S, CHEN P Y, SU Z Z, et al. High-resolution temporal dynamic transcriptome landscape reveals a GhCAL-mediated flowering regulatory pathway in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(1): 153-166.
- [75] ZHANG X H, DOU L L, PANG C Y, et al. Genomic organization, differential expression, and functional analysis of the SPL gene family in *Gossypium hirsutum*[J]. Molecular Genetics and Genomics: MGG, 2015, 290(1): 115-126.
- [76] ZHANG J J, WU A M, WEI H L, et al. Genome-wide identification and expression patterns analysis of the RPD3/HDA1 gene family in cotton[J]. BMC Genomics, 2020, 21(1): 643.
- [77] QANMBER G, LU L L, LIU Z, et al. Genome-wide identification of GhAAI genes reveals that GhAAI66 triggers a phase transition to induce early flowering[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(18): 4721-4736.