

# 棉花响应高温机理及耐高温种质资源研究

马益赞, 闵玲, 张献龙

(作物遗传改良国家重点实验室 / 华中农业大学, 武汉 430070)

**摘要:** 棉花是重要的经济作物, 是天然纺织纤维的主要来源。我国是棉花生产大国和消费大国, 但随着近年来温室效应加剧, 频繁且持续发生的高温天气严重制约了我国的棉花生产。因此, 棉花科技工作者开始关注棉花响应高温胁迫的研究, 以期培育耐高温棉花品种以减少损失。本文对棉花响应高温胁迫的机制及耐高温种质创新研究进行综述, 主要内容包括: (1) 棉花受高温胁迫的表型特征及评价方法; (2) 棉花响应高温的遗传及生理生化机理; (3) 棉花耐高温种质创新及应用, 意在为棉花耐高温机制解析、种质创新和育种、棉花生产等提供参考信息。

**关键词:** 棉花; 高温响应; 表型评价; 机理解析; 种质资源创新

## Progress and Prospect of Researches in Mechanism of High Temperature Stress Response and Development of High Temperature Tolerant Germplasms of Cotton

MA Yi-zan, MIN Ling, ZHANG Xian-long

(National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement/Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070)

**Abstract:** Cotton is a pivotal industrial crop, mainly cultivated for producing natural textile fibers. Considering its versatile capacity, cotton industry occupies indispensable strategic position at the national level. With the intensified greenhouse effect, the frequent and continuously occurring high temperature weather severely limited the cotton production in China and in the world. In the last decade, research groups have made visible progress in investigating the response of cotton to high temperature stress in order to breed high temperature tolerant cultivars to reduce yield loss. This review summaries the advances mainly including: (1) effective evaluation systems of high temperature tolerance performance in cotton, (2) genetic, physiological and biochemical mechanisms of high temperature tolerance in cotton, (3) high temperature tolerant germplasm innovation of cotton and breeding practice. We expect to raise questions and suggestions for cotton high temperature tolerance research, germplasm innovation and breeding practice in future.

**Key words:** cotton; high temperature response; phenotype evaluation; mechanism exploration; germplasm resources innovation

棉花是锦葵科棉属多年生木本植物, 栽培棉有 2 个四倍体棉种: 陆地棉 (*Gossypium hirsutum* L.)、海岛棉 (*G. barbadense* L.) 和 2 个二倍体棉种: 亚洲

棉 (*G. arboreum* L.)、非洲棉 (*G. herbaceum* L.)<sup>[1]</sup>。其中栽培最广泛的是陆地棉, 其产量占全国棉花产量的 95% 以上, 其余棉种也有一定种植面积, 但规

收稿日期: 2021-05-19 修回日期: 2021-06-06 网络出版日期: 2021-06-18

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210519002>

第一作者研究方向为棉花耐高温机理解析, E-mail: mayizan@webmail.hzau.edu.cn

通信作者: 张献龙, 研究方向为棉花遗传育种及棉花生物技术, E-mail: xlzhang@mail.hzau.edu.cn

基金项目: 财政部和农业农村部—国家现代农业产业技术体系

Foundation project: China Agriculture Research System of MOF and MARA

模均较小。

我国有三大棉区,分别是黄河流域棉区、长江流域棉区和西北内陆棉区。随着农业产业结构变更和资源分配调整,西北内陆棉区逐渐成为中国棉花的主要产区,新疆成为我国棉花生产的主要基地。但近年来温室效应不断加剧,新疆棉区频繁发生高于 35 °C 的高温天气<sup>[2]</sup>。同时,新疆的高温天气常伴随着干旱缺水等其他多种逆境一起发生,严重影响棉花的生长发育、纤维产量和品质,制约着我国棉花产业的发展。有研究报道指出,超过 35 °C 的高温,会使棉花出现雄性不育<sup>[3]</sup>,蕾铃脱落<sup>[4]</sup>,引起减产<sup>[5-7]</sup>。同时,长时间的高温胁迫还会导致纤维强度下降,纤维整齐度降低<sup>[8]</sup>。因此,解析棉花耐高温胁迫机理,挖掘耐高温基因,开发耐高温种质,培育耐高温品种,对于保障棉花生产可持续发展意义重大。

目前,棉花高温胁迫响应及耐高温机理研究已有些许进展,不同的研究团队从遗传学、生理学、生物化学等方面,对棉花耐高温机理进行了探究,并尝试从种质创新等方面入手,提高棉花的高温抗性。本文对近年来国内外在棉花耐高温胁迫方面的研究进展进行了综述,分析探讨了各种棉花高温抗性评价方式,归纳了已经被报道的高温响应关键元件和生理生化变化,讨论了棉花耐高温研究过程中存在的问题以及未来可能的发展方向,以期对棉花的耐高温育种和耐高温机理解析提供策略、建议和参考。

## 1 棉花受高温胁迫的表型特征及鉴定方法

高温胁迫对棉花的不同器官有着不同的影响。为了筛选出优势的耐高温棉花材料,不同的研究团队从形态指标、生理指标、生化指标等方面对大量棉花种质的耐高温性状进行了系统地评估(表 1)。同时,由于新疆水资源缺乏,在高温来临时造成的高温-干旱联合胁迫也是棉花研究人员关注的对象。对于营养器官,高温会影响光合作用效率、水分利用效率和营养利用效率,导致棉花植株生长发育受到抑制。衡丽等<sup>[9]</sup>和王俊等<sup>[10]</sup>分别检测了高温胁迫后棉蕾和棉铃中的 Bt 蛋白含量和氮代谢速率。结果显示在 38 °C 高温胁迫 7 d 后,Bt 杀虫棉泗抗 1 号和泗抗 3 号的杀虫蛋白含量呈下降趋势,胁迫第 3 天下降的幅度最大。同时,高温胁迫影响了氮素吸收效率,高温下增强了蛋白酶活性,

加速蛋白质水解,最终导致 Bt 杀虫蛋白的含量下降。在高温-干旱联合胁迫后,泗抗 3 号棉铃的蛋白质组分析结果显示,包括碳水化合物消化吸收、蛋白质转运加工、内质网响应相关通路在内的 14 条通路都受到了不同程度的影响,表明在联合胁迫下,除蛋白质代谢外,还有其他潜在因素也进行了响应<sup>[11]</sup>。龚照龙等<sup>[12]</sup>利用 144 份陆地棉种质材料,对高温胁迫后的倒三台果枝蕾铃数、花粉活力、花药饱满等 15 个性状进行了考察,结果发现利用倒三台果枝蕾铃数和脱落率可以很好地反映棉花的高温耐受性。进一步,龚照龙等<sup>[13]</sup>使用 35 °C 高温处理了存在抗性差异的 20 份陆地棉材料,发现不同材料之间的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间二氧化碳浓度、光合水分利用率等指标均有明显的变化。除气孔导度外,其余光合性状均与棉花产量性状呈现正相关,并借此筛选出了中棉所 35 号、湘棉 11 号和鄂棉 10 号 3 个耐高温性状较好的陆地棉材料。与此同时,以海岛棉品种新海 49 号为材料,刘群等<sup>[4]</sup>也发现了类似的相关性。随着胁迫时间的增加,新海 49 号中的光合效率呈现显著的下降趋势,减产也较严重,表明光合相关性状可以用来评估棉花的高温抗性。淀粉等物质是光合作用的主要产物,其代谢过程也受到高温胁迫的影响。赵文青等<sup>[14]</sup>发现高温处理使敏温材料苏棉 15 叶片中的光合产物输出速率与耐高温材料 PHY370WR 相比显著降低,且胁迫结束后的恢复速率也较慢,表明棉花响应高温的差异与光合作用产物代谢密切相关。除此之外,细胞内 SOD、POD 和 CAT 3 种抗氧化酶的活性也是衡量高温抗性的重要指标,邓荭明等<sup>[15]</sup>和胡启瑞等<sup>[3]</sup>均发现,耐高温棉花品种中 SOD、POD 和 CAT 的含量更高,活力更强,暗示着细胞抗氧化能力和耐高温胁迫能力存在关联。

生殖器官会经历减数分裂、细胞分化等复杂的细胞学事件<sup>[16]</sup>,相对于营养器官,其更容易受到外界胁迫的影响。高温胁迫常常会导致棉花花粉败育、花药不开裂、蕾铃脱落,最终影响结铃率和产量。但由于高温胁迫下的花粉活力并不像质量性状那样可以被直观的定性和定量,因此有多个团队尝试用不同的方式对高温胁迫下的花粉活力进行考察和研究。胡启瑞等<sup>[3]</sup>和 Song 等<sup>[6]</sup>采用花粉离体培养和原位萌发实验来考察高温胁迫下不同材料的花粉萌发率,发现苏棉 22 号等 3 个敏温材料在高温胁迫期的花粉萌发率均为 0,而耐高温材料依然可以达

到 32% 的萌发率,表明通过花粉原位萌发实验可以评估花粉的高温抗性。虽然花粉离体培养和原位萌发实验可以鉴定出棉花花粉的活力,但是该方法效率不高,在大批量鉴定活性时会受制于繁琐的实验操作和培养基配置<sup>[17]</sup>。由此,也有不少研究团队使用染剂染色的方式进行花粉活力鉴定。王苗苗等<sup>[18]</sup>使用联苯胺-甲萘酚染色法和 I<sub>2</sub>-KI 染色法对花粉活力进行染色,通过化学反应对花粉中的淀粉粒等物质进行染色来判断花粉的活力。但也有相关研究表明,该类型化学染剂检测的花粉活力明显偏高,不适合作为棉花花粉活力检测方法<sup>[19]</sup>。除此之外,Zhang 等<sup>[20]</sup>和 Ma 等<sup>[21]</sup>分别使用了 0.5% 和 0.8% 的 2,3,5-三苯基氯化四氮唑(TTC)作为染剂进行花粉活力评估。花粉中的脱氢酶可以将染剂中的 TTC 氧化成为红色的三苯甲腙(TTF),该物质很稳定不易降解,是一种比较实用的活力指示剂。还有报道指出,多数温敏材料在受高温胁迫后不但出现花粉活力下降,还同时出现了花药不开裂的表型。有研究对 6 个棉花不同细胞质恢复系材料进行了高温处理,所有材料均出现了不同程度的少粉,严重不育的材料所有的花药都无法正常开裂<sup>[22]</sup>。无法开裂的花药不能散出花粉,严重影响了棉花的结

铃率<sup>[7,23]</sup>。

棉花纤维发育与种子发育同样会受到高温胁迫的影响。有研究表明,虽然高温可以促进早期纤维起始<sup>[24]</sup>,但是却会抑制纤维细胞伸长和次生壁形成,最终导致棉花的纤维长度和生物量下降<sup>[25-26]</sup>。Xu 等<sup>[27]</sup>发现,在高温胁迫之后棉花种子的生物量和干物质量都明显降低,相关营养物质如碳水化合物、油分和蛋白质积累都出现了不同程度的下降,表明棉花种子质量也会受到高温胁迫的影响。除此之外,过高的环境温度会影响种子活力,显著降低棉花种子的发芽率<sup>[28]</sup>。进一步,Xu 等<sup>[29]</sup>还发现,在 40 °C 高温和较低土壤相对含水量(45% ± 5%)的联合胁迫处理下,棉花籽棉产量、种子单粒重和纤维质量与任何一种单一胁迫相比都要低,但是种子含油量却上升,暗示着在联合胁迫下,不同的胁迫因素之间存在着一定程度的互作。

以上的报道表明,高温胁迫会导致棉花光合速率下降,育性异常,纤维、种子发育受阻,最终影响纤维产量和品质。因此,从不同角度综合评估高温抗性,筛选棉花耐高温种质,可以为解析棉花响应高温机理、选育耐高温棉花品种提供重要的材料支持和理论依据。

表 1 不同棉花耐高温胁迫性状评估指标和胁迫表现

Table 1 Evaluation indexes and performance of high temperature stress tolerance traits of cotton

评估指标 Evaluation index	高温胁迫表现 High temperature stress performance	参考文献 References
蛋白酶活性 Proteinase activity	胁迫下受诱导上升,影响蛋白合成	[ 9-11 ]
蕾铃脱落率 Bud shedding rate	倒三台果枝蕾铃数可反应高温抗性	[ 12, 30 ]
光合效率、水分利用率 Photosynthetic efficiency, water-use efficiency	胁迫下光合效率下降,水分散失加快	[ 13 ]
淀粉代谢速率 Starch metabolic efficiency	温敏材料夜间淀粉降解速率加快	[ 14 ]
SOD、POD、CAT 抗氧化酶活性 SOD, POD, CAT antioxidant enzyme activity	酶含量降低,酶活下降,高温抗性降低	[ 15 ]
花粉原位萌发率 / 离体萌发率 <i>In vivo/vitro</i> pollen germination rate	受胁迫后萌发率下降	[ 6, 31 ]
花药开裂率 Anther dehiscence rate	温敏材料开裂率降低,出现少粉表现	[ 21-22 ]
花粉 I <sub>2</sub> -KI、联苯胺-甲萘酚染色 Pollen I <sub>2</sub> -KI staining, pollen benzidine-naphthol staining	低活力花粉无法染上指示颜色	[ 18-19 ]
花粉 TTC 染色 Pollen TTC staining	温敏种质的花粉呈灰色,且比例较高	[ 20-21 ]
纤维质量 Fiber quality	纤维伸长受阻,次生壁合成受阻,纤维长度、生物量下降	[ 25-26 ]
种子质量 Seed quality	碳水化合物、油分及蛋白含量下降;发芽率降低	[ 27-29 ]

## 2 棉花耐高温机理

为解析棉花响应高温胁迫的机理,研究者利用生物化学、分子生物学、基因组学和遗传学等研究手段,从不同的角度对棉花耐高温机理进行了详细的分析,获得一些重要研究进展(表 2)。

动植物细胞在热胁迫响应下都会产生热激蛋白(HSP)用于保护细胞以应对胁迫,是一道重要的保护屏障<sup>[32-33]</sup>。Saleem等<sup>[34]</sup>和 Song等<sup>[35]</sup>分别在棉花叶片和花药中发现 HSP 含量与高温抗性呈正相关。高温下高量表达的 HSP 基因保护了光合系统,稳定了细胞状态,提高了棉花座铃率,但 HSP 蛋白提高棉花高温抗性的机理还需要进一步研究。糖类、脂质等能源物质一直以来都被视为重要的胁迫响应物质,足够多的物质积累可以为植物应对胁迫提供充足的能源。Min等<sup>[36]</sup>发现 I 型棉花酪蛋白激酶(*GhCKI*)在温敏材料中受高温诱导上调,该基因的上调导致棉花花药中的淀粉过度水解,引起雄性不育。除了全天高温胁迫外,夜间高温对花粉活力的影响也值得重视。有研究指出,夜间高温对于花粉活力的影响要比日间高温更加明显。夜间高温处理会显著降低脂肪酸在敏高温材料中的含量<sup>[37]</sup>。脂肪酸是棉花雄配子发育过程中的重要能源物质之一<sup>[38]</sup>,夜间高温紊乱了脂肪酸代谢,导致小孢子发育异常,破坏了完整的花粉结构。

除能源物质外,植物激素作为重要信号分子,在棉花高温响应过程中也具有重要作用。棉花脂酰辅酶 A 氧化酶(*GhACO2*)被敲除后,敲除单株中异常的茉莉酸和脂质代谢引起了雄性不育。进一步, Khan等<sup>[37]</sup>通过外施茉莉酸回复了突变体的不育性状,说明茉莉酸是连接高温响应与脂质代谢的重要因素,该结果为生产上通过外施茉莉酸来提高棉花高温抗性提供可能的解决方案。棉花光敏色素互作因子(*GhPIF4*) 在敏高温材料中受高温诱导显著上调,使得生长素在花药中过度积累<sup>[39]</sup>。外施生长素会导致耐热材料出现雄性不育,表明花药中过多的生长素是棉花高温响应过程中的一个不利因素,但生长素过度积累如何引起雄性不育还需要进一步研究。王佳玉<sup>[40]</sup>从鲁棉研 22 号材料中克隆到一个对高温胁迫和干旱胁迫同时存在响应的 WRKY 转录因子 *GhWRKY21*,该转录因子通过负调控 ABA 信号和 HSP 相关基因表达来响应高温和干旱胁迫。激酶在感受外源信号后,可以通过特定的生理生化路径将胁迫信号进行传递,从而使细胞内部产生一系

列的胁迫响应。Ma等<sup>[41]</sup>利用高温胁迫后花药的转录组测序鉴定到了一个参与早期高温胁迫响应的丝氨酸/苏氨酸激酶 *GhHRKI*,该基因在拟南芥中超表达会引起拟南芥座果率降低。

表观修饰可以在不改变遗传信息的基础上调控植物生长发育,多种表观修饰已经被发现参与调控棉花高温响应。小 RNA 可以对转录后的 mRNA 进行剪切和修饰,对 mRNA 的翻译进行调控。Wang等<sup>[42]</sup>利用小 RNA 测序鉴定到了 168 个与棉花温度胁迫响应的 microRNA,这些 microRNA 的靶标参与到了激素响应、氧化还原反应等胁迫响应的路径中。后续, microRNA156/157 和 microRNA160 被发现参与生长素信号响应,调控高温胁迫下的花药开裂<sup>[43]</sup>。任茂等<sup>[44]</sup>利用甲基化敏感扩增多态性技术,探讨了耐热品种苏棉 16 号和温敏品种石 185 在温度胁迫下的 DNA 甲基化水平差异,发现苏棉 16 号在高温处理后甲基化程度上升,而石 165 则发生去甲基化,由此猜测 DNA 去甲基化是导致高温耐性降低的原因之一。Ma等<sup>[21]</sup>在温敏材料 H05 中发现,高温下 DNA 甲基化水平逐渐降低,导致活性氧代谢基因表达异常,引起花粉活性氧的过度积累导致花粉不育。高温后,陆地棉细胞质雄性不育恢复系 ZBR 中异常的 DNA 甲基化会导致 *GhNDUS7* 和 *GhCOX6A* 等线粒体呼吸链酶相关基因高量表达,同样可引起恢复系不育<sup>[20]</sup>,与抗氧化酶参与棉花高温响应的结果相一致。除此之外,陈森<sup>[45]</sup>在耐高温棉花材料 84021 的花药中发现,组蛋白 H3 第 27 位赖氨酸上发生的三甲基化修饰(H3K27me3)在高温处理下会显著下降,且花药中的苹果酸转运路径明显受到 H3K27me3 的调控,暗示着苹果酸转运路径对高温响应的重要作用。

表 2 棉花响应高温胁迫的重要因素

Table 2 Pivotal factors of high temperature stress response in cotton

响应因素 Response factor	功能类型 Functional type	参考文献 References
<i>GhCKI</i>	编码酪蛋白激酶,参与糖代谢	[ 36 ]
MicroRNA	表观修饰,参与调控生长素代谢相关基因表达	[ 42-43 ]
DNA 甲基化 DNA methylation	表观修饰,参与调控活性氧代谢相关基因表达	[ 20-21 ]
<i>GhWRKY21</i>	调控 ABA 信号, HSP 相关基因表达	[ 37 ]
组蛋白修饰 Histone modification	组蛋白 H3K27me3 调控苹果酸转运基因表达	[ 45 ]

表 2(续)

响应因素 Response factor	功能类型 Functional type	参考文献 References
<i>GhACO2</i>	编码链脂酰辅酶 A 氧化酶, 参与调控茉莉酸代谢	[ 37 ]
<i>GhPIF4</i>	编码光敏色素互作因子, 参与生长素合成调控	[ 39 ]
<i>GhHSP2、7、8、90</i>	编码热激蛋白 2、7、8、90	[ 34-35 ]
<i>GhPIP; GhPIPK</i>	编码细胞膜嵌入蛋白及细胞膜嵌入蛋白激酶	[ 46 ]
<i>GhCaM</i>	编码钙调素, 参与钙信号响应	[ 46 ]
<i>GhERFs</i>	编码乙烯响应因子, 参与乙烯响应	[ 46 ]
<i>GhHRK1</i>	编码苏氨酸丝氨酸激酶, 参与花粉管发育, 详细功能未知	[ 41 ]

### 3 棉花耐高温种质创新

得益于分子生物学和基因组学的发展, 多家单位完成了棉花自然群体的重测序工作, 这些遗传变异数据为棉花的遗传改良提供了充足的资源, 使棉花育种工作从传统育种往精准育种的方向转变<sup>[46-51]</sup>。众多研究团队通过筛选, 鉴定出了丰富的棉花耐高温种质, 这些种质不但可应用于品种改良, 也为研究耐高温机理研究提供了材料支持。但值得重视的是, 我国的四倍体棉花主要是从国外引进的, 棉花商业品种中所含有的遗传多样性比较狭窄<sup>[49]</sup>, 我们团队在新疆吐鲁番地区对 700 多份棉花种质进行了极端高温耐受性的鉴定, 其中只有 7 份材料表现出明显的耐高温特性(未发表数据)。要从根本上提高现有棉花品种的高温抗性, 需要深入挖掘基因组信息, 充分利用野生种、半野生种等野生资源, 对耐高温基因资源进行全面综合的鉴定和评价。

#### 3.1 基因组学助力棉花种质创新

随着三代测序技术的问世<sup>[52]</sup>, 多家单位均绘制了高质量的陆地棉参考基因组图谱, 为遗传信息挖掘、基因克隆和全基因组选择育种提供了全新的途径<sup>[46, 53-54]</sup>。研究发现, 海岛棉相对于陆地棉对高温更敏感, 为了解析其机理, Hu 等<sup>[46]</sup>在组装了高质量的陆地棉和海岛棉参考基因组后, 对陆地棉和海岛棉之间差异的耐热性状进行了解析。他们发现编码细胞膜嵌入蛋白(PIPs, plasma membrane-intrinsic proteins)、细胞膜嵌入蛋白激酶(PIPKs)、钙调素(CaMs)和乙烯响应因子(ERFs)的基因

在 2 个棉种中存在明显的差异表达。尤其是编码 CaMs 和 ERFs 的基因, 两者都在高温处理后的陆地棉中出现了明显的上调, 表明这些基因都是正调控高温抗性的基因, 在后续的育种应用中可以重点利用。

高质量参考基因组为挖掘品种材料间的变异信息提供了便利, 已有多家单位对四倍体棉花品种进行了重测序, 截至目前已经完成了超过 3000 份四倍体棉花材料(3K-TCG)的重测序工作<sup>[51]</sup>, 为棉花的精准育种提供了非常丰富的变异资源。但在评估基因拷贝数变异和大片段结构变异对表型和遗传的影响时, 单一参考基因组信息不能完全满足分析需求, 因此需要构建泛基因组来囊括 1 个种属中所有材料的信息。Li 等<sup>[55]</sup>利用已经公布的 1913 份四倍体棉花重测序数据, 构建了第 1 个四倍体棉种的泛基因组图谱, 通过泛基因组分析, 鉴定了超过 4 万个非参考基因组的基因存在/丢失变异(PAV), 这些变异数据可以为有益等位基因的利用提供指导。

与此同时, 很多的染色体大片段缺失和插入不能通过重测序的短测序读长的数据来获取, 所以多品种的高质量参考基因组信息就显得尤为重要。截至目前, 小麦<sup>[56]</sup>、大麦<sup>[57]</sup>、番茄<sup>[58-59]</sup>、水稻<sup>[60-61]</sup>、大豆<sup>[62]</sup>、油菜<sup>[63]</sup>等重要作物均已完成多品种的高质量参考基因组拼接, 发现了许多育种过程中重要的结构变异事件, 许多结构变异甚至都还未被广泛利用。这些高质量基因组的公布, 为精准解析基因型和表型之间的关系铺平了道路。目前棉花中还未产生多品种的高质量参考基因组, 未来利用棉花中构建的高质量泛基因组, 研究人员可以在挖掘丰富育种资源的同时, 重新分析已经产生的二代测序数据, 发现先前被隐藏的重要遗传信息。

#### 3.2 发挥野生种质的作用

棉花有非常丰富的野生种质资源<sup>[1]</sup>, 除了主要栽培的 2 个四倍体棉种外, 毛棉(*Gossypium tomentosum* Nutt. ex Seem.)、达尔文棉(*G. darwinii* G. Watt) 和黄褐棉(*G. mustelinum* Miers ex G. Watt) 这 3 个四倍体野生种的基因组信息也已经得到揭示<sup>[64-65]</sup>, 这些野生棉种在产量性状方面没有优势, 但综合抗性值得重视<sup>[66]</sup>。Chen 等<sup>[64]</sup>通过遗传分析发现, 长期的育种选择导致陆地棉基因组内部出现了高度的 DNA 甲基化, 严重抑制了染色体的重组交换, 不利于品种选育和遗传分析。但通过与野生种质杂交, 这些交换抑制可以被打破, 暗示着可

以通过与野生棉杂交来获得抗性片段并改良现有品种。

Saha 等<sup>[67-68]</sup>在早期进行了棉属种间染色体代换材料的创制,并分析了染色体代换给纤维品质带来的影响。2020年,Reddy 等<sup>[69]</sup>对 11 份陆地棉-毛棉的种间代换系进行了高温处理,发现有 3 份材料表现出了明显的高温和干旱耐受性,暗示着这些被代换的染色体片段上存在有可同时提高高温抗性和干旱抗性的基因。基于 Chen 等<sup>[64]</sup>发现野生种质可以打破重组交换抑制的结果,这些代换系可以作为优异种质进行育种应用,将野生种质中的耐热或其他抗性基因导入目前已有的栽培种中创造出全新的多抗种质。

除了染色体片段代换外,还可采用重头驯化的方式对野生种质进行驯化。四倍体野生水稻已经完成基因组序列拼接,研究人员基于基因组信息,对野生四倍体水稻进行了重头驯化<sup>[70]</sup>。通过基因编辑创造了拥有适合生产的株型和优异抗性的全新水稻种质。但是对于棉花而言,重头驯化不但需要解析庞大的基因组信息,还需要开发全新的细胞再生体系,难度相对较大。棉花是木本作物,体细胞再生植株有很强的基因型依赖性,目前只有陆地棉的少量基因型可以实现细胞再生<sup>[71]</sup>。野生棉的细胞再生虽有少量报道<sup>[72]</sup>,但是费时费力,周期较长,是野生棉重头驯化研究的瓶颈问题。

### 3.3 重视重复序列和非编码序列的潜在利用价值

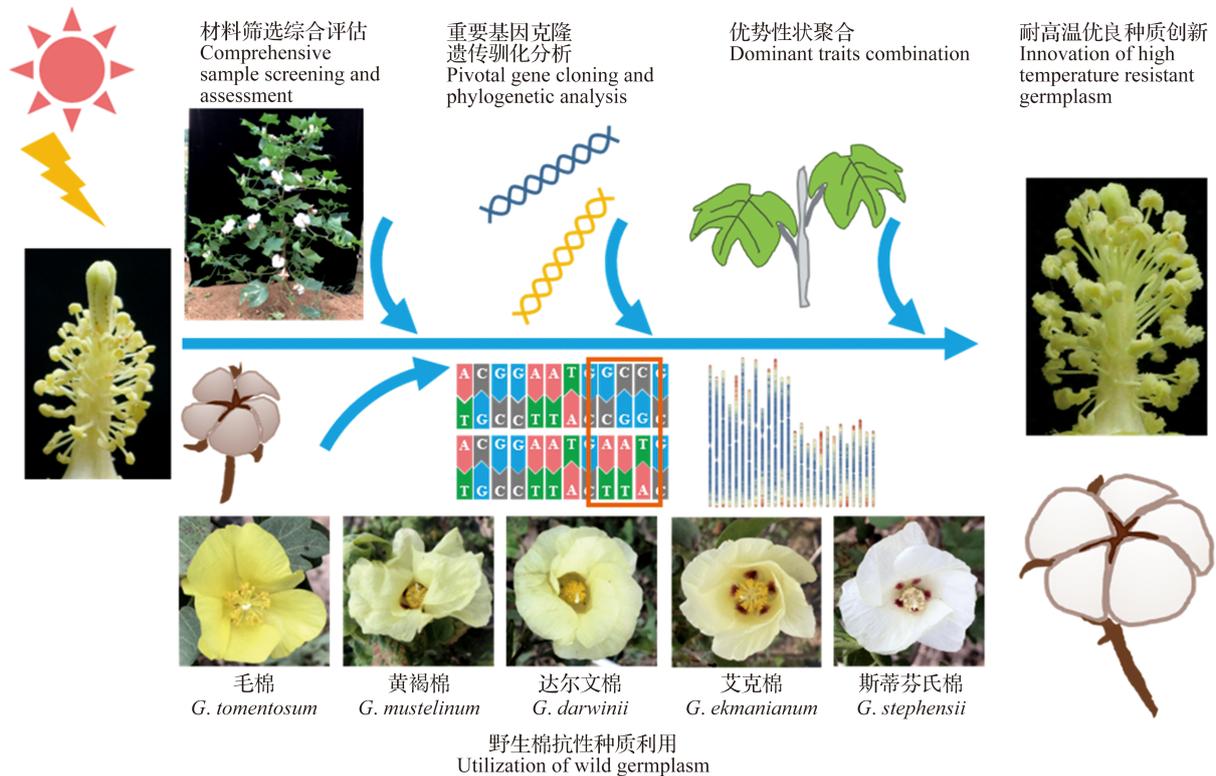
陆地棉基因组中的重复序列和转座子的比例达 70%,但是其在棉花耐高温过程中的作用几乎没有被揭示<sup>[54]</sup>。在模式植物中有一类 *Copia-like* 的转座子 (*ONSEN*) 被发现参与高温胁迫响应和胁迫记忆。*ONSEN* 转座子可以转座到基因组的任意位置,影响邻近基因的表达从而对生长发育和胁迫响应进行调控<sup>[73]</sup>。Cao 等<sup>[74]</sup>在研究棉花表皮毛发育的过程中,从海岛棉品系 H7124 中鉴定到了一个和 *ONSEN* 具有同样特征的元件,并将其命名为 *GBRE-1*。通过分析发现 *GBRE-1* 在陆地棉中也有同源的拷贝,同时陆地棉中的 *GBRE-1* 受高温诱导上调,暗示着 *ONSEN* 转座子在棉花高温响应过程中起到了重要作用。Ding 等<sup>[43]</sup>和 Chen 等<sup>[75]</sup>都对棉花不同发育时期的花药进行了高温下的小 RNA 测序,除去一小部分已知功能的小 RNA 外,绝大部分的小 RNA 功能都是未知的。这些小 RNA 在响应高温胁迫过程中的作用也值得深入探讨。

## 4 展望

高温胁迫会影响多种作物的产量,有研究团队利用从全球范围内收集的作物产量数据和气象资料,通过不同的分析模型及分析方法,评估了全球气温升高对小麦、水稻、玉米和大豆产量的影响<sup>[76]</sup>,发现全球平均气温每上升 1 °C,小麦产量将下降 6%,水稻产量将下降 3.2%,玉米产量将下降 7.4%,大豆产量将下降 3.1%,因此高温胁迫已经不仅仅是在棉花育种研究中需要关注的对象。但目前来看,棉花耐高温胁迫研究依然处在初步阶段,与水稻、玉米等作物相比,棉花响应高温的机制依然需要深入研究。不同器官对于高温胁迫响应存在差异但机理未知,生殖器官不同发育时期响应高温的机制还需深入探讨,基因组信息挖掘都还需要加强。许多育种单位在育种过程中已经加入了高温耐受性评估指标<sup>[77]</sup>,期望在保证已有优良性状的基础上,提高棉花的高温抗性。但目前高温耐受性评价体系不完善,未能像纤维品质、产量指标等性状一样,有非常规范、通用且标准的评价系统。

在已有的研究进展中,研究人员均在水分充足的条件下对棉花进行高温处理,但在实际生产过程中,棉花经常会受到高温-干旱的联合胁迫,这样的联合胁迫对棉花生长的影响势必更为剧烈。由于联合胁迫引入的处理因素不稳定,使得相关的研究较难开展。虽然目前已有少量团队进行了初步探究,但仍然存在一系列问题没有解决,如:联合胁迫中的胁迫因素互作模式未知,棉花对不同胁迫因素的响应差异未知,胁迫造成的环境效应与指标遗传效应之间的关系较难评估等<sup>[78]</sup>。因此,详细评估高温-干旱联合胁迫对棉花生长发育的影响,从不同角度分解联合胁迫中不同胁迫因素的效应并对棉花材料进行定点改良,是育种过程中一个值得重视的命题。

随着参考基因组和大量基因组重测序数据的释放,后基因组时代的研究浪潮正在来临,棉花作为多倍体物种,有着天然的抗性优势,但由于棉花基因组庞大,在基因组中精确定位并利用抗性片的难度相对较大。因此,如果在现有栽培种棉花种质的基础上,能够充分发挥野生棉的优势,重新引入野生棉的抗性基因,在保证现有产量和品质的前提下,聚合优势性状,显著提高棉花的高温抗性是值得重视的一种方案(图 1)。



目前商业化的棉花大多都不耐高温,需要改良。通过对大量材料进行综合的高温抗性和产量表型评估和筛选,克隆关键基因并进行详尽的功能分析。进一步整合野生棉抗性资源,将优势性状进行聚合创制全新耐高温种质

Most of the current commercial cotton cultivars are sensitive to high temperature stress and need to be improved. Cloning and evaluating function for pivotal genes by comprehensive analysis and screening of tolerance based on yield traits for massive accessions under high temperature stress are necessary. Integrating wild tolerant resources and aggregating advantage traits might be a smart approach for innovating high temperature tolerant germplasms

图 1 后基因组时代的棉花分子育种应用展望

Fig.1 Prospective of molecular breeding of cotton in post-genomic era

#### 参考文献

- [1] Wang K, Wendel J F, Hua J. Designations for individual genomes and chromosomes in *Gossypium*. *Journal of Cotton Research*, 2018, 1(1): 3
- [2] 张明忠. 新疆尉犁县气象因素对棉花产量的影响. *农业工程技术*, 2020, 40(29): 90-91  
Zhang M Z. Effects of meteorological factors on cotton yield in Yuli, Xinjiang. *Applied Engineering Technology*, 2020, 40(29): 90-91
- [3] 胡启瑞, 宋桂成, 王雪姣, 吉春容, 唐灿明. 高温对陆地棉花花粉萌发及棉铃发育的影响. *新疆农业大学学报*, 2017, 40(1): 1-7  
Hu Q R, Song G C, Wang X J, Ji C R, Tang C M. Effects of high temperature on pollen germination and boll development in upland cotton. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 2017, 40(1): 1-7
- [4] 刘群, 陈振, 张巨松, 贺宏伟, 崔建平, 陈平. 高温胁迫对海岛棉光合生理及棉铃发育的影响. *西北植物学报*, 2020, 40(9): 1574-1581  
Liu Q, Chen Z, Zhang J S, He H W, Cui J P, Chen P. Effect of high temperature stress on photosynthetic physiology and boll development of island cotton. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, 40(9): 1574-1581
- [5] Cottee N S, Tan D K Y, Bange M P, Cothren J T, Campbell L C. Multi-level determination of heat tolerance in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) under field conditions. *Crop Science*, 2010, 50(6): 2553-2564
- [6] Song G, Wang M, Zeng B, Zhang J, Jiang C, Hu Q, Geng G, Tang C. Anther response to high-temperature stress during development and pollen thermotolerance heterosis as revealed by pollen tube growth and in vitro pollen vigor analysis in upland cotton. *Planta*, 2015, 241(5): 1271-1285
- [7] Min L, Li Y, Hu Q, Zhu L, Gao W, Wu Y, Ding Y, Liu S, Yang X, Zhang X. Sugar and auxin signaling pathways respond to high-temperature stress during anther development as revealed by transcript profiling analysis in cotton. *Plant Physiology*, 2014, 164(3): 1293-1308
- [8] Pettigrew W T. The effect of higher temperatures on cotton lint yield production and fiber quality. *Crop Science*, 2008, 48(1): 278-285
- [9] 衡丽, 李亚兵, 胡大鹏, 王桂霞, 吕春华, 张祥, 陈源, 陈德华. 高温胁迫对 Bt 棉蕾中杀虫蛋白含量及氮代谢的影响. *作物学报*, 2016, 42(9): 1374-1380  
Heng L, Li Y B, Hu D P, Wang G X, Lv C H, Zhang X, Chen Y, Chen D H. Effect of high temperature stress on Bt insecticidal protein content and nitrogen metabolism of square in Bt cotton.

- Acta Agronomica Sinica, 2016, 42(9): 1374-1380
- [10] 王俊, H. M. A. Abidallah E, 花明明, 衡丽, 吕春花, 陈德华. 高温胁迫对 Bt 棉铃壳中 Bt 蛋白含量及氮代谢的影响. 应用生态学报, 2015, 26(10): 3202-3206  
Wang J, Abidallah E H M A, Hua M M, Heng L, Lv C H, Chen D H. Effects of high temperature stress on Bt protein content and nitrogen metabolic physiology in boll wall of Bt cotton. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(10): 3202-3206
- [11] 张祥, 梁潘潘, 韦德华, 邓国强, 王剑, 彭盛, 陈媛, 陈德华. 基于蛋白质组学的高温干旱下 Bt 棉杀虫蛋白表达下降机制. 应用生态学报, 2018, 29(8): 2590-2600  
Zhang X, Liang P P, Wei C H, Deng G Q, Wang J, Peng S, Chen Y, Chen D H. Mechanism of reduced insecticidal protein expression in Bt cotton under high temperature and drought based on proteomics. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(8): 2590-2600
- [12] 龚照龙, 梁亚军, 郑巨云, 王俊锋, 郭江平, 谭新. 陆地棉 144 份种质材料的耐高温性与遗传多样性聚类分析. 棉花科学, 2019, 41(1): 2-7  
Gong Z L, Liang Y J, Zheng J Y, Wang J D, Guo J P, Tan X. Clustering analysis of high temperature tolerance and genetic diversity of 144 upland cotton accessions. Cotton Sciences, 2019, 41(1): 2-7
- [13] 龚照龙, 郑巨云, 梁亚军, 王俊锋, 郭江平, 陈全家. 高温胁迫对不同棉花品种光合作用及产量性状的影响. 新疆农业科学, 2018, 55(10): 1786-1793  
Gong Z L, Zheng J Y, Liang Y J, Wang J D, Guo J P, Chen Q J. The impact of high temperature stress on photosynthetic characteristics, yield and fiber traits of different cotton varieties during flowering and boll-setting stage. Xinjiang Agricultural Sciences, 2018, 55(10): 1786-1793
- [14] 赵文青, 徐文正, 杨毓琰, 刘玉, 周治国, 王友华. 棉花叶片响应高温的差异与夜间淀粉降解密切相关. 作物学报, 2021, 47(9): 1680-1689  
Zhao W Q, Xu W Z, Yang L Y, Liu Y, Zhou Z G, Wang Y H. Different response of cotton leaves to heat stress is closely related to the night starch degradation. Acta Agronomica Sinica, 2021, 47(9): 1680-1689
- [15] 邓荏明, 熊格生, 袁小玲, 贾菲, 刘志. 棉花不同耐高温品系的 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量差异及其对盛花期高温胁迫的响应. 棉花学报, 2010, 22(3): 242-247  
Deng J M, Xiong G S, Yuan X L, Jia F, Liu Z. Differences in SOD, POD, CAT activities and MDA content and their responses to high temperature stress at peak flowering stage in cotton lines with different tolerance to high temperature. Cotton Science, 2010, 22(3): 242-247
- [16] Ma H. Molecular genetic analyses of microsporogenesis and microgametogenesis in flowering plants. Annual Review of Plant Biology, 2005, 56: 393-434
- [17] Song G, Chen Q, Tang C. The effects of high-temperature stress on the germination of pollen grains of upland cotton during square development. Euphytica, 2014, 200(2): 175-186
- [18] 王苗苗, 唐灿明. 高温胁迫后的棉花花粉活力测定方法. 江苏农业学报, 2010, 26(2): 236-239  
Wang M M, Tang C M. Methods to test pollen viability of cotton plant under high temperature stress. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2010, 26(2): 236-239
- [19] 王刚, 刘辉, 吕新, 余渝, 赵海, 樊庆鲁. 新陆早 43 号棉花父本花粉活力测定方法的比较. 江苏农业科学, 2013, 41(2): 88-90  
Wang G, Liu H, Lv X, Yu Y, Zhao H, Fan Q L. Comparison of methods for determination of pollen viability of male parent of cotton accession Xinluzao 43. Jiangsu Agricultural Sciences, 2013, 41(2): 88-90
- [20] Zhang M, Zhang X, Guo L, Qi T, Liu G, Feng J, Shahzad K, Zhang B, Li X, Wang H, Qiao X, Wu J, Xing C. Single-base resolution methylomes of cotton CMS system reveal epigenomic changes in response to high-temperature stress during anther development. Journal of Experimental Botany, 2019, 71(3): 951-969
- [21] Ma Y, Min L, Wang M, Wang C, Zhao Y, Li Y, Fang Q, Wu Y, Xie S, Ding Y, Su X, Hu Q, Zhang Q, Li X, Zhang X. Disrupted genome methylation in response to high temperature has distinct effects on microspore abortion and anther indehiscence. Plant Cell, 2018, 30(7): 1387-1403
- [22] 张学贤, 郭立平, 吴建勇, 戚廷香, 唐会妮, 王海林, 乔秀琴, 邢朝柱. 高温胁迫对棉花不同胞质类型恢复系花药散粉和产量的影响. 中国棉花, 2018, 45(10): 28-30  
Zhang X X, Guo L P, Wu J Y, Qi T X, Tang H N, Wang H L, Qiao X Q, Xing C Z. Effects of high temperature stress on anther dispersal and yield of cotton restorer lines with different cytoplasmic types. China Cotton, 2018, 45(10): 28-30
- [23] 宋桂成, 王苗苗, 陈全战, 张培通, 唐灿明. 陆地棉花器官耐高温性的评价指标研究. 棉花学报, 2015, 27(6): 495-505  
Song G C, Wang M M, Chen Q Z, Zhang P T, Tang C M. Evaluation of the high temperature tolerance of floral organ in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). Cotton Science, 2015, 27(6): 495-505
- [24] Cheng G, Zhang L, Wei H, Wang H, Lu J, Yu S. Transcriptome analysis reveals a gene expression pattern associated with fuzz fiber initiation induced by high temperature in *Gossypium barbadense*. Genes (Basel), 2020, 11(9): 1066
- [25] Chen Y, Wang H, Hu W, Wang S, Wang Y, Snider J L, Zhou Z. Combined elevated temperature and soil waterlogging stresses inhibit cell elongation by altering osmolyte composition of the developing cotton (*Gossypium hirsutum* L.) fiber. Plant Science, 2017, 256: 196-207
- [26] Chen Y, Chen B, Wang H, Hu W, Wang S, Zhou Z. Combined elevated temperature and soil waterlogging stresses limit fibre biomass accumulation and fibre quality formation by disrupting protein activity during cotton fibre development. Functional Plant Biology, 2019, 46(8): 715-724
- [27] Xu B, Chen Y, Wang H, Zhao W, Zhou Z. Elevated temperature and waterlogging decrease cottonseed quality by altering the accumulation and distribution of carbohydrates, oil and protein. Physiologia Plantarum, 2021, 171(1): 108-124
- [28] 张超. 棉花耐高温亲本品种的鉴定筛选. 合肥: 安徽农业大学, 2020  
Zhang C. Identification and selection of high temperature resistant parents in cotton. Hefei: Anhui Agricultural University, 2020
- [29] Xu B, Gao M, Hu W, Zhao W, Wang S, Zhou Z. Individual and interactive influences of elevated air temperature and soil

- drought at the flowering and boll-forming stage on cottonseed yield and nutritional quality. *The Crop Journal*, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.01.010>
- [30] 陈振, 张巨松, 陈平, 张玮涛, 阿不都卡地尔·库尔班, 崔建平. 花铃期高温胁迫对海岛棉不同部位果枝成铃质量的影响. *中国农业气象*, 2019, 40(11): 692-701  
Chen Z, Zhang J S, Chen P, Zhang W T, Abudukadier · K, Cui J P. Effect of heat stress on the boll setting quality of island cotton on different fruiting branches. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2019, 40(11): 692-701
- [31] 宋桂成, 王苗苗, 曾斌, 陈全胜, 唐灿明. 高温对棉花生殖过程的影响. *核农学报*, 2016, 30(2): 404-411  
Song G C, Wang M M, Zeng B, Chen Q Z, Tang C M. The effects of high-temperature on reproductive process in upland cotton. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2016, 30(2): 404-411
- [32] Cappucci U, Noro F, Casale A M, Fanti L, Berloco M, Alagia A A, Grassi L, Le Pera L, Piacentini L, Pimpinelli S. The Hsp70 chaperone is a major player in stress-induced transposable element activation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(36): 17943-17950
- [33] Merret R, Carpentier M C, Favory J, Picart C, Descombin J, Bousquet-Antonelli C, Tillard P, Lejay L, Deragon J, Charng Y. Heat shock protein HSP101 affects the release of ribosomal protein mRNAs for recovery after heat shock. *Plant Physiology*, 2017, 174(2): 1216-1225
- [34] Saleem M, Malik W, Qayyum A, Ul-Allah S, Ahmad M, Afzal H, Amjid M, Ateeq M, Zia Z. Impact of heat stress responsive factors on growth and physiology of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Molecular Biology Reports*, 2021, 48(2): 1069-1079
- [35] Song G, Jiang C, Ge X, Chen Q, Tang C. Pollen thermotolerance of upland cotton related to anther structure and HSP expression. *Agronomy Journal*, 2015, 107(4): 1269-1279
- [36] Min L, Zhu L, Tu L, Deng F, Yuan D, Zhang X. Cotton *GhCKI* disrupts normal male reproduction by delaying tapetum programmed cell death via inactivating starch synthase. *Plant Journal*, 2013, 75(5): 823-835
- [37] Khan A H, Min L, Ma Y, Wu Y, Ding Y, Li Y, Xie S, Ullah A, Shaban M, Manghwar H, Shahid M, Zhao Y, Wang C, Zhang X. High day and night temperatures distinctively disrupt fatty acid and jasmonic acid metabolism, inducing male sterility in cotton. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(19): 6128-6141
- [38] Wu Y, Min L, Wu Z, Yang L, Zhu L, Yang X, Yuan D, Guo X, Zhang X. Defective pollen wall contributes to male sterility in the male sterile line 1355A of cotton. *Scientific Reports*, 2015, 5: 9608
- [39] 陈森, 谢赛, 王超智, 李焱龙, 张献龙, 闵玲. 棉花 *GhPIF4* 调控高温下花药败育机制初探. *作物学报*, 2020, 46(9): 1368-1379  
Chen M, Xie S, Wang C Z, Li Y L, Zhang X L, Min L. Mechanism of *GhPIF4* regulating anther abortion under high temperature stress in cotton. *Acta Agronomica Sinica*, 2020, 46(9): 1368-1379
- [40] 王佳玉. 棉花转录因子 GhWRKY21 调控植株抗旱和耐高温的分子机理研究. 泰安: 山东农业大学, 2020  
Wang J Y. Molecular mechanism of cotton GhWRKY21 transcription factor regulating plant drought and high temperature resistance. Taian: Shandong Agricultural University, 2020
- [41] Ma Y, Min L, Wang J, Li Y, Wu Y, Hu Q, Ding Y, Wang M, Liang Y, Gong Z, Xie S, Su X, Wang C, Zhao Y, Fang Q, Li Y, Chi H, Chen M, Khan A H, Lindsey K, Zhu L, Li X, Zhang X. A combination of genome-wide and transcriptome-wide association studies reveals genetic elements leading to male sterility during high temperature stress in cotton. *New Phytologist*, 2021, 231(1): 165-181
- [42] Wang Q, Liu N, Yang X, Tu L, Zhang X. Small RNA-mediated responses to low- and high-temperature stresses in cotton. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 2045-2322
- [43] Ding Y, Ma Y, Liu N, Xu J, Hu Q, Li Y, Wu Y, Xie S, Zhu L, Min L, Zhang X. MicroRNAs involved in auxin signalling modulate male sterility under high-temperature stress in cotton (*Gossypium hirsutum*). *Plant Journal*, 2017, 91(6): 977-994
- [44] 任茂, 李博, 徐延浩, 张文英. 高温胁迫诱导棉花甲基化变化分析. *分子植物育种*, 2017, 15(3): 1069-1076  
Ren M, Li B, Xu Y H, Zhang W Y. Methylation-sensitive amplified polymorphism analysis of epigenetic changes in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) under heat stress. *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15(3): 1069-1076
- [45] 陈森. 高温胁迫下棉花花药组蛋白 H3K4me3 和 H3K27me3 修饰变化比较分析. 武汉: 华中农业大学, 2020  
Chen M. Comparative analysis of cotton anther histone H3K4me3 and H3K27me3 modification under high temperature stress. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020
- [46] Hu Y, Chen J, Fang L, Zhang Z, Ma W, Niu Y, Ju L, Deng J, Zhao T, Lian J, Baruch K, Fang D, Liu X, Ruan Y L, Rahman M U, Han J, Wang K, Wang Q, Wu H, Mei G, Zang Y, Han Z, Xu C, Shen W, Yang D, Si Z, Dai F, Zou L, Huang F, Bai Y, Zhang Y, Brodt A, Ben-Hamo H, Zhu X, Zhou B, Guan X, Zhu S, Chen X, Zhang T. *Gossypium barbadense* and *Gossypium hirsutum* genomes provide insights into the origin and evolution of allotetraploid cotton. *Nature Genetics*, 2019, 51(4): 739-748
- [47] Fang L, Gong H, Hu Y, Liu C, Zhou B, Huang T, Wang Y, Chen S, Fang D D, Du X, Chen H, Chen J, Wang S, Wang Q, Wan Q, Liu B, Pan M, Chang L, Wu H, Mei G, Xiang D, Li X, Cai C, Zhu X, Chen Z J, Han B, Chen X, Guo W, Zhang T, Huang X. Genomic insights into divergence and dual domestication of cultivated allotetraploid cottons. *Genome Biology*, 2017, 18(1): 33
- [48] Fang L, Wang Q, Hu Y, Jia Y, Chen J, Liu B, Zhang Z, Guan X, Chen S, Zhou B, Mei G, Sun J, Pan Z, He S, Xiao S, Shi W, Gong W, Liu J, Ma J, Cai C, Zhu X, Guo W, Du X, Zhang T. Genomic analyses in cotton identify signatures of selection and loci associated with fiber quality and yield traits. *Nature Genetics*, 2017, 49(7): 1089-1098
- [49] Wang M, Tu L, Lin M, Lin Z, Wang P, Yang Q, Ye Z, Shen C, Li J, Zhang L, Zhang L, Zhou X, Nie X, Li Z, Guo K, Ma Y, Huang C, Jin S, Zhu L, Yang X, Min L, Yuan D, Zhang Q, Lindsey K, Zhang X. Asymmetric subgenome selection and cis-regulatory divergence during cotton domestication. *Nature*

- Genetics, 2017, 49(4): 579-587
- [ 50 ] Ma Z, He S, Wang X, Sun J, Zhang Y, Zhang G, Wu L, Li Z, Liu Z, Sun G, Yan Y, Jia Y, Yang J, Pan Z, Gu Q, Li X, Sun Z, Dai P, Liu Z, Gong W, Wu J, Wang M, Liu H, Feng K, Ke H, Wang J, Lan H, Wang G, Peng J, Wang N, Wang L, Pang B, Peng Z, Li R, Tian S, Du X. Resequencing a core collection of upland cotton identifies genomic variation and loci influencing fiber quality and yield. *Nature Genetics*, 2018, 50(6): 803-813
- [ 51 ] He S, Sun G, Geng X, Gong W, Dai P, Jia Y, Shi W, Pan Z, Wang J, Wang L, Xiao S, Chen B, Cui S, You C, Xie Z, Wang F, Sun J, Fu G, Peng Z, Hu D, Wang L, Pang B, Du X. The genomic basis of geographic differentiation and fiber improvement in cultivated cotton. *Nature Genetics*, 2021, 53(6): 916-924
- [ 52 ] Schadt E E, Turner S, Kasarskis A. A window into third-generation sequencing. *Human Molecular Genetics*, 2010, 19(R2): R227-R240
- [ 53 ] Yang Z, Ge X, Yang Z, Qin W, Sun G, Wang Z, Li Z, Liu J, Wu J, Wang Y, Lu L, Wang P, Mo H, Zhang X, Li F. Extensive intraspecific gene order and gene structural variations in upland cotton cultivars. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 2989
- [ 54 ] Wang M, Tu L, Yuan D Z, Shen C, Li J, Liu F, Pei L, Wang P, Zhao G, Ye Z, Huang H, Yan F, Ma Y, Zhang L, Liu M, You J, Yang Y, Liu Z, Huang F, Li B, Qiu P, Zhang Q, Zhu L, Jin S, Yang X, Min L, Li G, Chen L L, Zheng H, Lindsey K, Lin Z, Udall J A, Zhang X. Reference genome sequences of two cultivated allotetraploid cottons, *Gossypium hirsutum* and *Gossypium barbadense*. *Nature Genetics*, 2019, 51(2): 224-229
- [ 55 ] Li J, Yuan D, Wang P, Wang Q, Sun M, Liu Z, Si H, Xu Z, Ma Y, Zhang B, Pei L, Tu L, Zhu L, Chen L L, Lindsey K, Zhang X, Jin S, Wang M. Cotton pan-genome retrieves the lost sequences and genes during domestication and selection. *Genome Biology*, 2021, 22(1): 119
- [ 56 ] Walkowiak S, Gao L, Monat C, Haberer G, Kassa M T, Brinton J, Ramirez-Gonzalez R H, Kolodziej M C, Delorean E, Thambugala D, Klymiuk V, Byrns B, Gundlach H, Bandi V, Siri J, Nilsen K, Aquino C, Himmelbach A, Copetti D, Ban T, Venturini L, Bevan M, Clavijo B, Koo D H, Ens J, Wiebe K, N'Diaye A, Fritz A K, Gutwin C, Fiebig A, Fosker C, Fu B X, Accinelli G G, Gardner K A, Fradgley N, Gutierrez-Gonzalez J, Halstead-Nussloch G, Hatakeyama M, Koh C S, Deek J, Costamagna A C, Fobert P, Heavens D, Kanamori H, Kawaura K, Kobayashi F, Krasileva K, Kuo T, McKenzie N, Murata K, Nabeka Y, Paape T, Padmarasu S, Percival-Alwyn L, Kagale S, Scholz U, Sese J, Juliana P, Singh R, Shimizu-Inatsugi R, Swarbreck D, Cockram J, Budak H, Tameshige T, Tanaka T, Tsuji H, Wright J, Wu J, Steuernagel B, Small I, Cloutier S, Keeble-Gagnère G, Muehlbauer G, Tibbets J, Nasuda S, Melonek J, Hucl P J, Sharpe A G, Clark M, Legg E, Bharti A, Langridge P, Hall A, Uauy C, Mascher M, Krattinger S G, Handa H, Shimizu K K, Distelfeld A, Chalmers K, Keller B, Mayer K F X, Poland J, Stein N, McCartney C A, Spannagl M, Wicker T, Pozniak C J. Multiple wheat genomes reveal global variation in modern breeding. *Nature*, 2020, 588(7837): 277-283
- [ 57 ] Jayakodi M, Padmarasu S, Haberer G, Bonthala V S, Gundlach H, Monat C, Lux T, Kamal N, Lang D, Himmelbach A, Ens J, Zhang X, Angessa T T, Zhou G, Tan C, Hill C, Wang P, Schreiber M, Boston L B, Plott C, Jenkins J, Guo Y, Fiebig A, Budak H, Xu D, Zhang J, Wang C, Grimwood J, Schmutz J, Guo G, Zhang G, Mochida K, Hirayama T, Sato K, Chalmers K J, Langridge P, Waugh R, Pozniak C J, Scholz U, Mayer K F X, Spannagl M, Li C, Mascher M, Stein N. The barley pan-genome reveals the hidden legacy of mutation breeding. *Nature*, 2020, 588(7837): 284-289
- [ 58 ] Gao L, Gonda I, Sun H, Ma Q, Bao K, Tieman D M, Burzynski-Chang E A, Fish T L, Stromberg K A, Sacks G L, Thannhauser T W, Foolad M R, Diez M J, Blanca J, Canizares J, Xu Y, van der Knaap E, Huang S, Klee H J, Giovannoni J J, Fei Z. The tomato pan-genome uncovers new genes and a rare allele regulating fruit flavor. *Nature Genetics*, 2019, 51(6): 1044-1051
- [ 59 ] Alonge M, Wang X, Benoit M, Soyk S, Pereira L, Zhang L, Suresh H, Ramakrishnan S, Maumus F, Ciren D, Levy Y, Harel T H, Shalev-Schlosser G, Amsellem Z, Razifard H, Caicedo A L, Tieman D M, Klee H, Kirsche M, Aganezov S, Ranallo-Benavidez T R, Lemmon Z H, Kim J, Robitaille G, Kramer M, Goodwin S, McCombie W R, Hutton S, Van Eck J, Gillis J, Eshed Y, Sedlazeck F J, van der Knaap E, Schatz M C, Lippman Z B. Major impacts of widespread structural variation on gene expression and crop improvement in tomato. *Cell*, 2020, 182(1): 145-161
- [ 60 ] Zhou Y, Chebotarov D, Kudrna D, Llaca V, Lee S, Rajasekar S, Mohammed N, Al-Bader N, Sobel-Sorenson C, Parakkal P, Arbelaez L J, Franco N, Alexandrov N, Hamilton N R S, Leung H, Mauleon R, Lorieux M, Zuccolo A, McNally K, Zhang J, Wing R A. A platinum standard pan-genome resource that represents the population structure of Asian rice. *Scientific Data*, 2020, 7(1): 113
- [ 61 ] Qin P, Lu H, Du H, Wang H, Chen W, Chen Z, He Q, Ou S, Zhang H, Li X, Li X, Li Y, Liao Y, Gao Q, Tu B, Yuan H, Ma B, Wang Y, Qian Y, Fan S, Li W, Wang J, He M, Yin J, Li T, Jiang N, Chen X, Liang C, Li S. Pan-genome analysis of 33 genetically diverse rice accessions reveals hidden genomic variations. *Cell*, 2021, 184(13): 3542-3558
- [ 62 ] Liu Y, Du H, Li P, Shen Y, Peng H, Liu S, Zhou G A, Zhang H, Liu Z, Shi M, Huang X, Li Y, Zhang M, Wang Z, Zhu B, Han B, Liang C, Tian Z. Pan-Genome of wild and cultivated soybeans. *Cell*, 2020, 182(1): 162-176, 113
- [ 63 ] Song J M, Guan Z, Hu J, Guo C, Yang Z, Wang S, Liu D, Wang B, Lu S, Zhou R, Xie W Z, Cheng Y, Zhang Y, Liu K, Yang Q Y, Chen L L, Guo L. Eight high-quality genomes reveal pan-genome architecture and ecotype differentiation of *Brassica napus*. *Nature Plants*, 2020, 6(1): 34-45
- [ 64 ] Chen Z J, Sreedasyam A, Ando A, Song Q, De Santiago L M, Hulse-Kemp A M, Ding M, Ye W, Kirkbride R C, Jenkins J, Plott C, Lovell J T, Lin Y, Vaughn R, Liu B, Simpson S, Scheffler B E, Wen L, Sasaki C A, Grover C E, Hu G, Conover J L, Carlson J W, Shu S, Boston L B, Williams M, Peterson D G, McGee K, Jones D C, Wendel J F, Stelly D M, Grimwood J, Schmutz J. Genomic diversifications of five *Gossypium* allopolyploid species and their impact on cotton improvement.

- Nature Genetics, 2020, 52 ( 5 ): 525-533
- [ 65 ] Shen C, Wang N, Zhu D, Wang P, Wang M, Wen T, Le Y, Wu M, Yao T, Zhang X, Lin Z. *Gossypium tomentosum* genome and interspecific ultra-dense genetic maps reveal genomic structures, recombination landscape and flowering depression in cotton. Genomics, 2021, 113 ( 4 ): 1999-2009
- [ 66 ] Dong Y, Hu G, Yu J, Thu S W, Grover C E, Zhu S, Wendel J F. Salt-tolerance diversity in diploid and polyploid cotton (*Gossypium*) species. Plant Journal, 2020, 101 ( 5 ): 1135-1151
- [ 67 ] Saha S, Wu J, Jenkins J N, McCarty J C, Campbell B T, Hayes R W, Stelly D M. Tri-species shuffling of chromosomes to study the effects on fiber traits using chromosome substitution lines. Crop Science, 2017, 57 ( 3 ): 1211-1226
- [ 68 ] Saha S, Jenkins J N, Wu J, McCarty J C, Gutierrez O A, Percy R G, Cantrell R G, Stelly D M. Effects of chromosome-specific introgression in upland cotton on fiber and agronomic traits. Genetics, 2006, 172 ( 3 ): 1927-1938
- [ 69 ] Reddy K R, Bheemanahalli R, Saha S, Singh K, Lokhande S B, Gajanayake B, Read J J, Jenkins J N, Raska D A, Santiago L M, Hulse-Kemp A M, Vaughn R N, Stelly D M. High-temperature and drought-resilience traits among interspecific chromosome substitution lines for genetic improvement of upland cotton. Plants, 2020, 9 ( 12 ): 1747
- [ 70 ] Yu H, Lin T, Meng X, Du H, Zhang J, Liu G, Chen M, Jing Y, Kou L, Li X, Gao Q, Liang Y, Liu X, Fan Z, Liang Y, Cheng Z, Chen M, Tian Z, Wang Y, Chu C, Zuo J, Wan J, Qian Q, Han B, Zuccolo A, Wing R A, Gao C, Liang C, Li J. A route to *de novo* domestication of wild allotetraploid rice. Cell, 2021, 184 ( 5 ): 1156-1170
- [ 71 ] Sun L, Alariqi M, Zhu Y, Li J, Li Z, Wang Q, Li Y, Rui H, Zhang X, Jin S. Red fluorescent protein (DsRed2), an ideal reporter for cotton genetic transformation and molecular breeding. The Crop Journal, 2018, 6 ( 4 ): 366-376
- [ 72 ] Yang X Y, Zhang X L, Fu L L, Min L, Liu G Z. Multiple shoots induction in wild cotton (*Gossypium bickii*) through organogenesis and the analysis of genetic homogeneity of the regenerated plants. Biologia, 2010, 65 ( 3 ): 496-503
- [ 73 ] Ito H, Gaubert H, Bucher E, Mirouze M, Vaillant I, Paszkowski J. An siRNA pathway prevents transgenerational retrotransposition in plants subjected to stress. Nature, 2011, 472 ( 7341 ): 115-119
- [ 74 ] Cao Y, Jiang Y, Ding M, He S, Zhang H, Lin L, Rong J. Molecular characterization of a transcriptionally active Ty1/copia-like retrotransposon in *Gossypium*. Plant Cell Reports, 2015, 34 ( 6 ): 1037-1047
- [ 75 ] Chen J, Pan A, He S, Su P, Yuan X, Zhu S, Liu Z. Different microRNA families involved in regulating high temperature stress response during cotton (*Gossypium hirsutum* L.) anther development. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21 ( 4 ): 1280
- [ 76 ] Zhao C, Liu B, Piao S, Wang X, Lobell D B, Huang Y, Huang M, Yao Y, Bassu S, Ciaia P, Durand J L, Elliott J, Ewert F, Janssens I A, Li T, Lin E, Liu Q, Martre P, Muller C, Peng S, Penuelas J, Ruane A C, Wallach D, Wang T, Wu D, Liu Z, Zhu Y, Zhu Z, Asseng S. Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114 ( 35 ): 9326-9331
- [ 77 ] 蒋杰, 贺云新, 张志刚, 张兴平, 吴佑隆, 梅正鼎, 黄慧. 耐高温转基因抗虫棉新品种——湘 K27. 中国棉花, 2019, 46 ( 9 ): 34-35  
Jiang J, He Y X, Zhang Z G, Zhang X P, Wu J T, Mei Z D, Huang H. A Thermo-resistant and transgenic insect-resistant cotton variety, Xiang K27. China Cotton, 2019, 46 ( 9 ): 34-35
- [ 78 ] 裴小雨, 周晓箭, 马雄风, 田桂平, 王海风, 孟清芹, 张文生, 周克海, 刘艳改, 杨代刚. 持续高温干旱年份陆地棉农艺和产量性状的遗传效应分析. 棉花学报, 2015, 27 ( 2 ): 126-134  
Pei X Y, Zhou X J, Ma X F, Tian G P, Wang H F, Meng Q Q, Zhang W S, Zhou K H, Liu Y G, Yang D G. Genetic analysis of agronomic and yield traits of upland cotton under continuous high temperature and drought. Cotton Science, 2015, 27 ( 2 ): 126-134