

陆地棉矮小突变体 *df31* 表型鉴定及遗传分析

刘 伟, 张 曦, 王广恩, 崔淑芳, 钱玉源, 李俊兰

(河北省农林科学院棉花研究所/农业农村部黄淮海半干旱区棉花生物学与遗传育种重点实验室/

国家棉花改良中心河北分中心, 石家庄 050051)

摘要: 矮小型棉花具有抗倒伏、适合密植等特点, 利于塑造棉花的理想株型, 优化群体结构, 提高光合生产率, 增加单位面积产量。本课题组在远缘杂交品系 N31 中发现了一个株型矮小突变体, 经过连续多代自交, 获得了稳定遗传的纯合体并命名为 *df31*。表型鉴定结果表明: 突变体 *df31* 株高矮、果枝夹角小、节间距短、生育期长, 与 N31 呈极显著差异。遗传学分析表明: *df31* 与 N31 杂交, F_2 分离群体中突变表型与正常表型符合 1:3 分离, 矮小突变由隐性单基因控制。细胞学观察结果表明: 与 N31 相比, *df31* 叶柄、下胚轴和茎的单位面积薄壁细胞数量增加, 维管束较多, 形成层欠发达。随着营养生长, *df31* 中赤霉素、油菜素类固醇呈明显下降趋势, 生长素含量稳定, 生长速度缓慢。本研究分析了矮小突变体的综合表型和遗传基础, 并从细胞和生理水平分析了矮小突变体的变化, 为进一步突变基因定位、克隆奠定基础。

关键词: 陆地棉; 矮小突变体; 表型鉴定; 遗传分析

Phenotypic Identification and Genetic Analysis of *df31*, a Novel Mutant with Short Stature of *Gossypium hirsutum*

LIU Yi, ZHANG Xi, WANG Guangen, CUI Shufang, QIAN Yuyuan, LI Junlan

(Institute of Cotton, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Cotton in Huanghuaihai Semiarid Area, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/National Cotton Improvement Center Hebei Branch, Shijiazhuang 050051)

Abstract: Dwarf cotton has the advantage in lodging resistance and suitable for dense planting, which is conducive to shaping ideotype of cotton plant architecture, optimizing population performance, improving photosynthetic productivity and increasing yield per unit area. A plant architecture mutant was found in the distant hybrid line N31. Following continuous self-crossing for multiple generations, a stable homozygous mutant was obtained and named as *df31*. Phenotypic investigation showed that *df31* decreased in plant height, branch angle, internode length, while elongated the growth period than N31. Genetic analysis showed that the segregation of mutant phenotype and normal phenotype present in a ratio of 1:3 in an F_2 population, which indicated that the short stature mutation was controlled by a single recessive gene. The cytological observation showed that compared with N31, the number of parenchyma cells in a unit area in petiole, hypocotyl and stem of *df31* increased, accompanying with more vascular bundles and less developed cambium. Along the vegetative growth, the content of endogenous GA_3 and BR in *df31* showed an obvious decreasing, the content of IAA was not affected, and its growth rate was slow. Through this study, the comprehensive phenotypic identification of the dwarf mutant *df31* and the genetic basis of dwarf gene underneath were analyzed, furthermore the dwarf mutations were analyzed at the cellular and physiological levels, which laid the foundation for further studies on gene

收稿日期: 2023-04-25 修回日期: 2023-05-23 网络出版日期: 2023-06-12

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20230425001>

第一作者研究方向为棉花种质资源与新品种选育, E-mail: liuyi1105@126.com; 张曦为共同第一作者

通信作者: 钱玉源, 研究方向为棉花种质资源与新品种选育, E-mail: qyyuan8@163.com

李俊兰, 研究方向为棉花新品种选育, E-mail: 1803667130@qq.com

基金项目: 棉花生物学国家重点实验室(CB2022A09); 河北省农林科学院科技创新专项课题(2022KJCXZX-MHS-4)

Foundation projects: State Key Laboratory of Cotton Biology (CB2022A09); Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences Agriculture Science and Technology Innovation Project(2022KJCXZX-MHS-4)

mapping and cloning.

Key words: *Gossypium hirsutum*; short stature mutant; phenotypic identification; genetic analysis

棉花是我国重要的经济作物之一,株型对棉花的栽培适应性和产量等有着巨大影响。矮小株型具有较强的抗倒伏能力和群体光能利用率,适合高密度密植,能有效提高单产水平、防止倒伏,并省去人工整枝、打杈等工作的耗费,有利于机械化采收。合理利用棉花自身的矮秆性状,从遗传的角度控制棉花株高,选育出株高适当、株型理想的品种,是棉花育种的一项重要目标^[1]。

与水稻、小麦、玉米等谷类作物相比,棉花矮化育种进展相对缓慢,目前发现的棉花矮小资源有限,自 Harland 在海岛棉中发现受一对完全隐性基因控制的海岛棉矮皱突变体以后,相继有陆地棉矮皱突变体,矮红株突变体矮皱与红叶,种间杂交后代中出现的矮秆突变体矮早棉1号、超矮1号、陆矮1号、AS98、Ari1327等被发现。随着育种技术的改进,研究人员通过分子育种的方法,发掘并研究与株型性状相关的调控基因。Jia等^[2]利用QTL及BSA-seq定位到第一果枝节位主要的QTL位点;徐剑文等^[3]发掘果枝长度相关QTL并定位;Ma等^[4]对陆地棉半矮秆突变体 Ari1327的矮秆基因进行QTL定位;Yang等^[5]利用激活标签技术创制油菜素内酯不敏感型的矮化紧缩株型突变体,克隆了促使植株矮化的基因 *PAG1*。研究发现棉花中影响株型的基因,如 *CETS* 基因家族基因可以影响分生组织的形成方向,从而调控株型^[6];花期性状调控基因 *ATC* 参与植株的果枝调控^[7];生长素外排载体蛋白编码基因 *GhPIN3* 参与棉花株高调控^[8]; *GhSBI* 基因可以调控果枝长度,并对其育性产生影响^[9-10]; *GhFT* 基因在棉花的开花和株型发育过程中起作用^[11-13]。

国内外学者对棉花株型的遗传规律、QTL定位及克隆^[14-15]做了很多相关工作,但对矮小突变的基因克隆及调控研究仍在探索阶段。本研究对自然矮小突变体 *df31* 进行表型鉴定和遗传分析,以期为该突变基因的克隆和棉花理想株型新品种的培育提供重要的基因资源和理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料和遗传分析

在远缘杂交品系 N31(陆地棉 90-53 系×海岛棉 K2 选系)中发现了1个株型紧凑矮小的突变体,经过连续多代自交,获得了突变性状和主要农艺性状

稳定遗传的纯合体,并命名为 *df31*。2019-2021年在石家庄市小安舍试验站种植 *df31* 和 N31,4行区,3重复,行长7.0 m,行距0.7 m,株距0.3 m,统一进行田间管理,进行表型性状调查。同时,以 *df31* 与 N31 为亲本分别进行正反交,得到 F_1 并自交获得相应的 F_2 群体,用于突变性状的遗传分析。

1.2 表型分析和农艺性状观察

参照《农作物种质资源鉴定评价技术规范 棉花(NY/T2323-2013)》^[16],记录各生育时期并评价植株表型,包括:株高、果枝数、果枝与主茎夹角、第一果枝节位、节间距、叶面积、铃数、纤维上半部平均长度、断裂比强度、马克隆值、衣分等15个农艺性状。在花期,上午10时左右,选取 *df31* 和 N31 各10株,使用叶绿素仪分别测量倒3叶 SPAD 值,取其平均值。

1.3 细胞学观察

选取 *df31* 和 N31 健康饱满种子各10粒,去除种壳,将种胚固定于 FAA 固定液(体积比为:50%乙醇:冰醋酸:甲醛=90:5:5);选取正常植株各5株,截取叶柄、下胚轴、茎分别固定于 FAA 中;经乙醇脱水、二甲苯透明、浸蜡、包埋、切片、染色、封片后,置于 Leica 显微镜下观察拍照。花铃期,取充分展开倒3叶,用 α -氰基丙烯酸乙酯作为粘合剂,涂抹于叶片表皮,按压在载玻片上,刮除掉叶肉组织,在 Zeiss 显微镜下观察。

1.4 激素测定

分别于三叶期、初花期,选取 *df31* 和 N31 长势一致的植株各10株进行标记,取倒3叶,去除主叶脉,剪碎混合后,称取0.5 g,设3重复,液氮速冻, -70℃ 保存。采用酶联免疫吸附法(ELISA)测定激素含量,包括赤霉素(GA_3)、生长素(IAA)、脱落酸(ABA)、油菜素类固醇(BR),试剂盒由中国农业大学提供,试剂配制、测定步骤、激素含量计算参照说明书方法进行^[17-18]。在三叶期通过预实验,筛选出外源激素 GA_3 (20 mg/mL)、BR(0.5 mg/L)对棉株叶片进行喷施处理,以喷施清水为对照;并选取 *df31* 和 N31 各10株,对其倒1、倒2和倒3主茎节间距进行标记,处理后7 d、14 d、21 d、28 d,测量株高和标记的倒1、倒2、倒3主茎节间距,以激素对株高、主茎节间距增长的促进率为指标判断突变体对激素的敏感性。

三叶期至初花期内源激素对节间生长影响的计算公式:

主茎节间增长率(%)=(初花期节间增加量-三叶期节间增加量)/三叶期节间增加量×100%

外源喷施激素后株高及主茎节间距增长率
的计算公式:

株高增长率(%)=(激素处理株高增加量-对照株高增加量)/对照株高增加量×100%

主茎节间距增长率(%)=(激素处理茎节间增加量-对照茎节间增加量)/对照茎节间增加量×100%

1.5 统计分析

利用 SPSS 和 Microsoft Excel 软件进行统计分析,显著性采用 T 测验 (*t*-test)。使用 SPSS 软件对突变体 *df31* 和野生型 N31 杂交 F₂ 代分离进行卡方检测。

表 1 *df31* 与野生型 N31 农艺性状比较

Table 1 Comparison of agronomic traits between mutant *df31* and wild type N31

农艺性状 Agronomic traits	<i>df31</i>		N31	
	平均值±标准差 Mean±SD	分级 Grade scale	平均值±标准差 Mean±SD	分级 Grade scale
株高(cm)Plant height	78.7±2.65**	中	102.1±2.43	高
果枝夹角(°)Angle of boll-bearing branch	44.8±2.80**	小	62.8±3.10	大
果枝长度(cm)Fruit branch length	25.3±1.01**	/	39.0±1.72	/
节间距(cm)Internode spacing	7.6±0.46**	/	9.7±0.98	/
果枝节位 Boll-bearing branch location	8.4±0.44**	高	6.3±0.36	中
第一果枝高度(cm)Height of first fruit branch	30.1±0.80	高	27.7±0.38	中
子叶夹角(°)Angle of cotyledons	14.3±0.92**	/	56.9±1.03	/
叶面积(cm ²)Leaf area	85.8±6.32**	/	140.5±4.21	/
铃数 Number of bells	14.8±1.72*	/	20.0±2.19	/
铃重(g) Boll weight	4.1±0.30*	轻	5.7±0.20	重
生育期(d)Growth stage	138.0±0.82**	晚熟	125.0±0.71	中早熟
衣分(%)Gin turnout	34.5±0.60*	很低	37.1±0.67	低
上半部平均长度(mm)HVI length	27.7±0.78*	中短绒	30.0±1.16	中绒
断裂比强度(cN/tex)HVI strength	30.4±0.72*	强	27.4±0.98	中等
马克隆值 Micronaire value	5.8±0.09	C2	5.8±0.06	C2

*,**分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 水平显著差异,下同;/ 表示该性状在规范 NY/T2323-2013 中不存在分级
* and ** respectively represent significant differences at the $P < 0.05$ and $P < 0.01$ levels, the same as below;/ represent no grading in NY/T2323-2013

2.2 突变体 *df31* 的遗传分析

为了明确突变体株型的遗传机制,将 *df31* 与 N31 进行正反交。结果表明,F₁ 植株均表现为正常表型,株型松散高大,说明该突变性状为细胞核遗传且由隐性基因控制。正交 F₁ 自交获得 F₂ 分离群体,共 657 株,突变表型 149 株,正常表型 508 株,经过卡方检验($\chi^2=0.94$),其分离比符合 1:3,表明突变性状由隐性单基因控制(表 2)。

2.3 突变体 *df31* 的细胞学分析

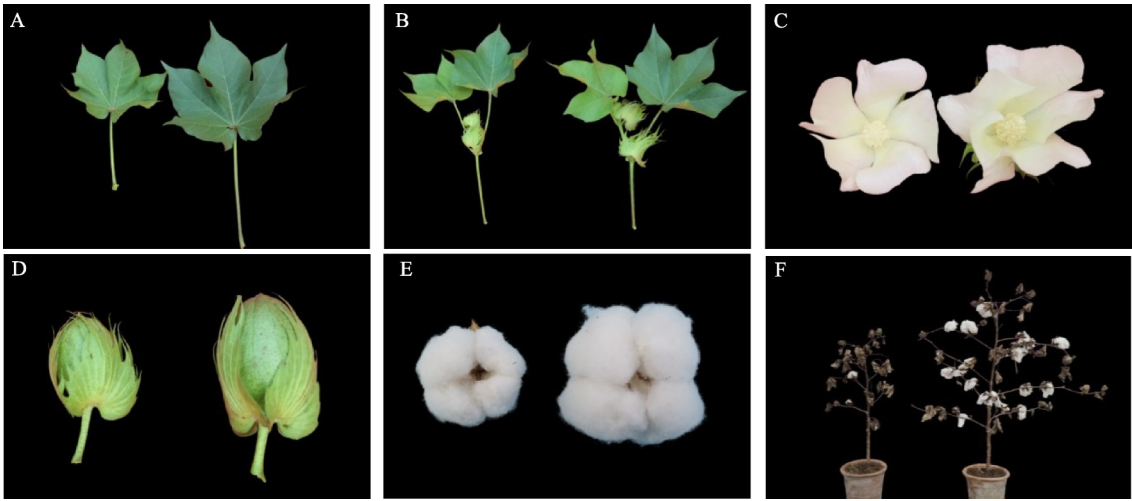
突变体 *df31* 株型具有矮小紧凑的特点,为进一

2 结果与分析

2.1 突变体 *df31* 表型及农艺性状鉴定

与 N31 相比,*df31* 株型矮小紧凑,株高降低 22.9%、果枝夹角减小 30.3%、果枝长度减少 35.1%、果枝的节间距缩短 21.7%(表 1);果枝节位显著升高 2.1 个节位;*df31* 的叶片、花等器官明显变小(图 1)。与产量性状相关的铃数和铃重分别降低 26.0% 和 28.1%,衣分降低 7.0%,均呈显著差异。与纤维品质性状相关的上半部平均长度和断裂比强度显著降低,马克隆值无差异。此外,*df31* 的生育期延长 13 d,达极显著水平(表 1)。

步探究其原因,对叶柄、下胚轴、茎(倒三节间)等部位的细胞结构进行观察。通过横向切片对比,*df31* 叶柄、下胚轴和茎的薄壁细胞数量多、体积小,维管组织排列紧密(图 2~4)。*df31* 单位面积内维管束数量增加,支撑能力增加,可能是导致夹角减小的原因之一。通过纵向切片对比,*df31* 茎形成层细胞少于 N31,*df31* 主茎细胞长度($25.0 \pm 1.25 \mu\text{m}$)显著小于 N31 茎细胞长度($38.5 \pm 2.02 \mu\text{m}$)(表 3、图 4)。茎维管形成层的轴向系统细胞数量和长度的差异,可能是造成主茎节间长度差异的原因。



A:叶片;B:果枝;C:花;D:棉铃;E:吐絮;F:株型。左侧为 *df31*,右侧为 N31
A: Leaf ;B: Boll-bearing branch; C: Flower;D: Boll;E: Opening of a boll;F: Morphological characters.The left is *df31*, the right is N31

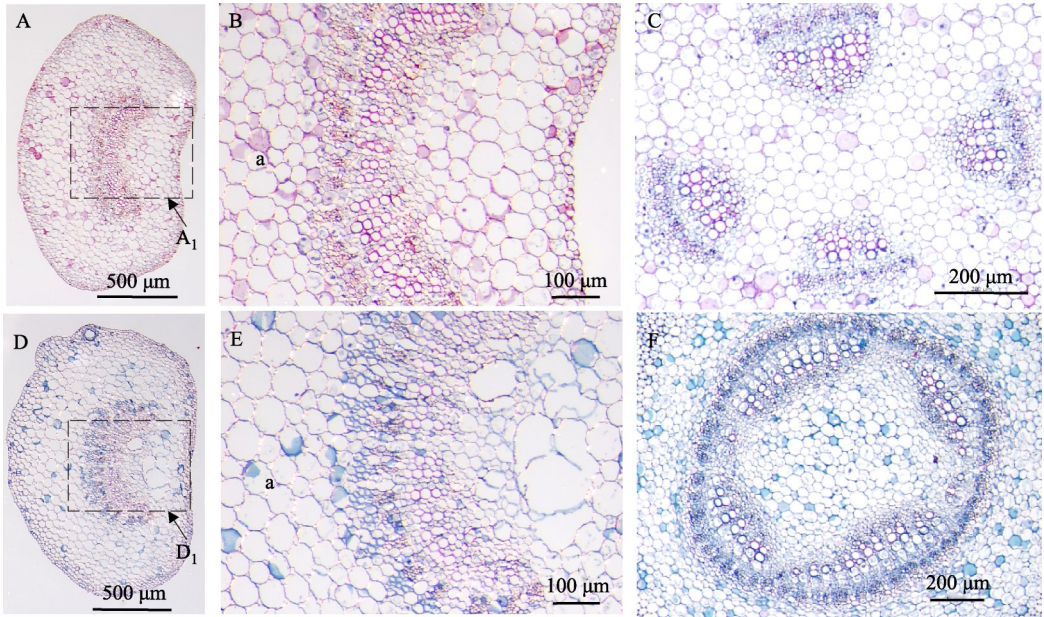
图1 *df31* 与 N31 的表型比较

Fig.1 Morphology comparison of the mutant plant *df31* and the normal plant N31

表2 突变体 *df31* 和野生型 N31 杂交 F₂ 分离的卡方检测
Table 2 Chi-square detection of F₂ segregation between mutant *df31* and wild-type N31

株数 Number of plants	突变表型 Mutant phenotype	正常表型 Normal phenotype	总计 Total	<i>P</i>
实际数 Actual number	149	508	657	
理论数 Theoretical number	164	493	657	
χ^2			0.94	0.36

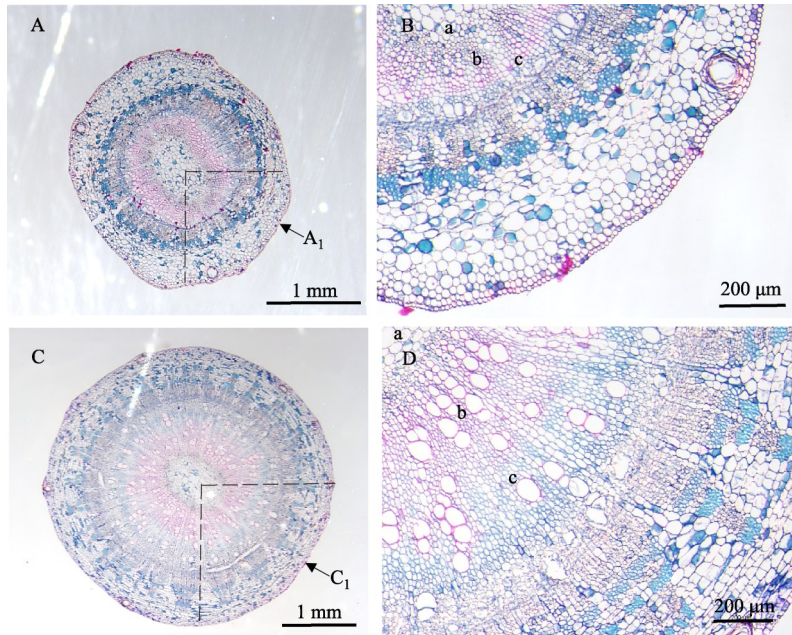
$\chi^2_{0.05,1}=3.84$



A~B: *df31* 子叶叶柄;B: A₁ 放大图;C: *df31* 真叶叶柄;D~E: N31 子叶叶柄;E: D₁ 放大图;F: N31 真叶叶柄;a: 薄壁细胞
A-B: In cross section of *df31*;B: Enlarged of A₁;C: In cross section of *df31*;D-E: In cross section of N31;E: Enlarged of D₁;F: In cross section of N31;a: Parenchyma cells

图2 *df31* 和 N31 叶柄横切面对比

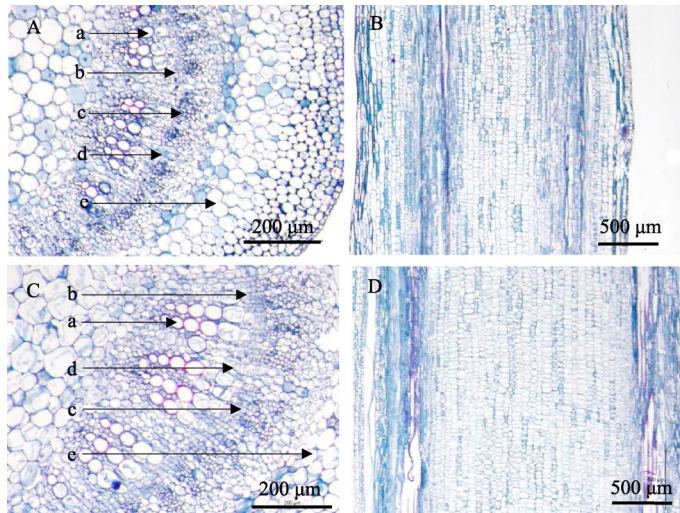
Fig.2 Comparison of petiole of *df31* and N31



A~B: *df31* 下胚轴; B: A₁ 放大图; C~D: N31 下胚轴; D: C₁ 放大图; a: 木质部; b: 形成层; c: 韧皮部
A-B: In cross section of *df31*; B: Enlarged of A₁; C-D: In cross section of N31; D: Enlarged of C₁; a: Xylem; b: Cambium; c: Phloem

图3 *df31* 和 N31 下胚轴横切面对比

Fig.3 Comparison of hypocotyl of *df31* and N31



A: *df31* 横切; B: *df31* 纵切; C: N31 横切; D: N31 纵切; a: 木质部导管; b: 维管形成层; c: 韧皮部; d: 射线; e: 薄壁组织
A: The cross section of *df31*; B: The longitudinal section of *df31*; C: The cross section of N31; D: The longitudinal section of N31; a: Xylem vessel; b: Vascular cambium; c: Phloem; d: Ray parenchyma; e: Parenchyma fibers

图4 *df31* 和 N31 茎对比

Fig.4 Comparison of main stem internodes of *df31* and N31

表3 突变体 *df31* 和野生型 N31 细胞结构差异

Table 3 Differences in cell structure between *df31* and N31

性状 Traits	<i>df31</i>	N31
真叶柄直径(mm)Diameter of petiole	1.4±0.38*	2.3±0.24
下胚轴直径(mm)Hypocotyledonary axis	2.4±0.53*	4.0±0.69
主茎细胞长度(μm)Cell length of main stem	25.0±1.25**	38.5±2.02
茎维管形成层细胞层数Cell layers of vascular cambium in stem	3~4	5~7

表中数据为平均值±标准差, 下同
The data in the table are the mean ± standard deviation, the same as below

表皮上的气孔由两个保卫细胞以凹入面相对,在相向面的中部细胞壁彼此分离形成开口,是植物与外界进行气体交换的通道。观察发现:与N31相比,*df31*气孔小(图5)。使用叶绿素测量仪测量结

果:*df31*的SPAD值为40.9,N31的SPAD值为46.8,表明*df31*叶绿素相对含量低于N31,叶片光合作用较弱,会导致有机物质积累偏少。

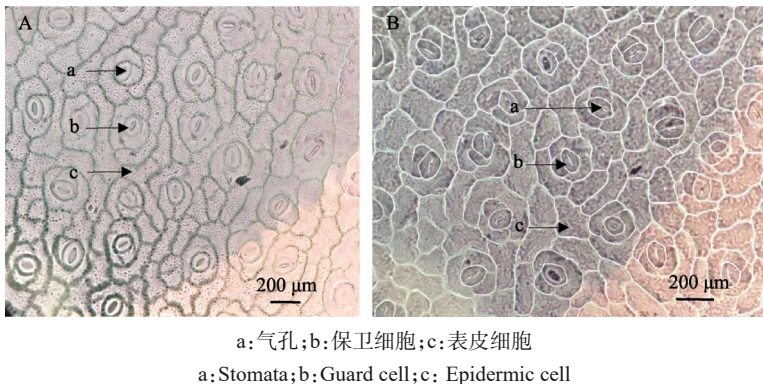


图5 *df31*(A)和N31(B)叶片上表皮对比

Fig.5 Microscopic observation on leaf upper epidermis of *df31*(A) and N31(B)

2.4 激素对突变体 *df31* 株型的影响

植物矮化突变与植物赤霉素(GA₃)和油菜类固醇(BR)有关,少数植物矮化突变与生长素(IAA)有关。经测定:在三叶期,*df31*中GA₃、BR含量均高于

N31,且差异极显著;随着营养生长,*df31*中GA₃、BR呈明显下降趋势,IAA含量稳定(表4);三叶期至初花期,标记的倒1、倒2、倒3主茎节间距持续增长,与N31相比,*df31*倒1节间距增长率达到78.7%(图6)。

表4 *df31*和N31激素含量对比

Table 4 Comparison of hormone contents between *df31* and N31

生育时期 Growth stage	材料名称 Test materials	赤霉素(ng/g) GA ₃	油菜类固醇(ng/g) BR	生长素(ng/g) IAA	脱落酸(ng/g) ABA
三叶期 Trefoil stage	<i>df31</i>	9.50±0.09**	9.07±0.14**	31.26±4.69**	67.50±14.86
	N31	6.91±0.01	6.49±0.25	40.96±5.73	68.55±22.62
初花期 Early flowering stage	<i>df31</i>	2.58±0.04**	5.52±0.18	30.27±3.40	65.49±10.72
	N31	3.89±0.12	6.17±0.16	27.17±3.66	64.79±26.04

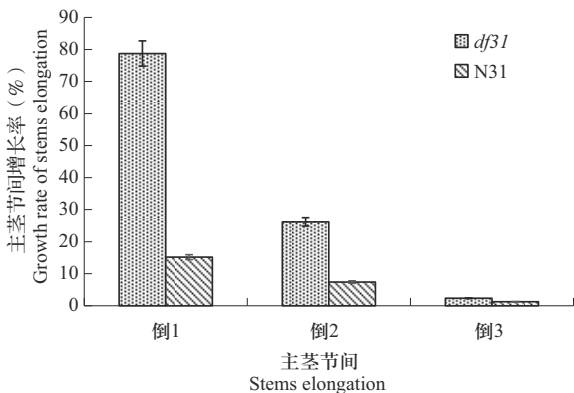


图6 内源激素对主茎节间的影响

Fig.6 Effect of endogenous hormones on stems elongation

喷施外源激素,进一步探究激素对突变体株型相关性状的影响。GA₃和BR对*df31*株高及主茎的生长具有促进作用,在喷施14 d时,株高的增长率分别达到97.1%和85.3%(图7)。GA₃对倒3茎节间有促进作用,在14 d达到180%(图8)。以上结果表

明*df31*对激素敏感,一定浓度的GA₃和BR对株高、茎生长具有促进作用。在株高、株型的主要建成时期,促进生长的激素含量降低,抑制生长的激素含量相对较多,也是抑制突变体生长的原因之一。

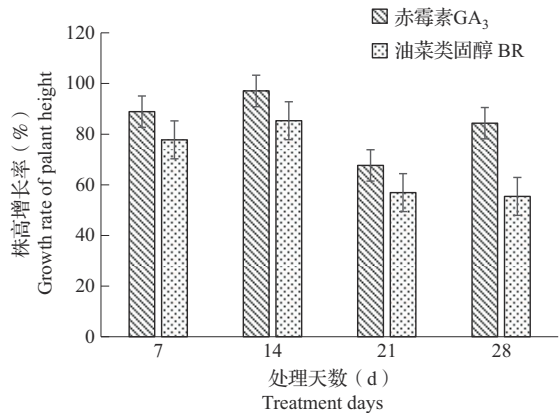
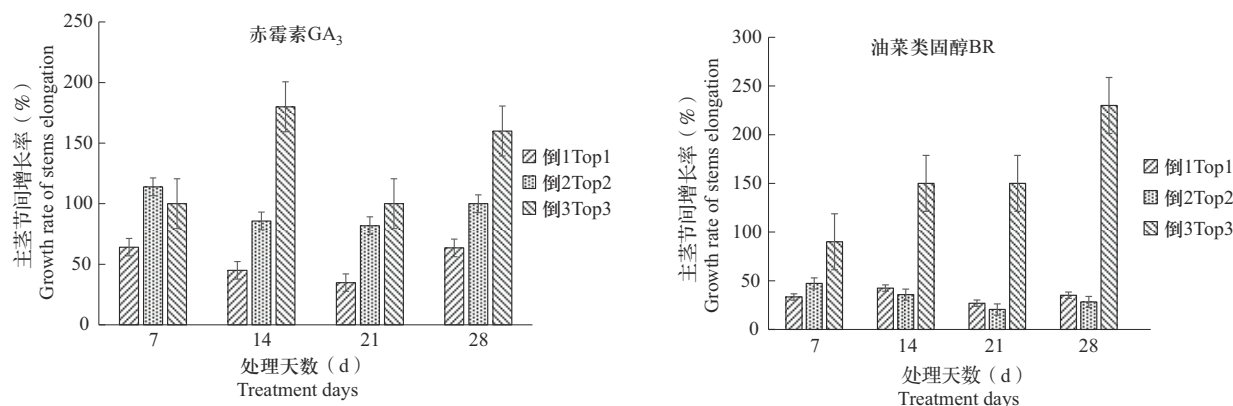


图7 外源激素对 *df31* 株高的影响

Fig.7 Effect of exogenous hormones on plant height of *df31*

图8 外源激素对 *df31* 主茎节间的影响Fig.8 Effect of exogenous hormones on stems elongation of *df31*

3 讨论

棉花具有无限生长习性,植株高大,为了构建合理群体结构,提高光合生产率,增加单位面积产量;目前生产上主要通过大量施用缩节安等生长调节剂的方式塑造株型^[19-20],不仅增加了生产成本,同时容易造成环境污染。通过遗传改良的方法,培育株型矮化、易于密植的棉花品种,是构建合理群体经济有效的方法。

本研究在杂交选育过程中获得一个新的矮小株型突变体资源,株高在85 cm左右,果枝始节高度大于20 cm,果枝短且夹角小,符合目前采棉机对棉花株型的要求。遗传分析表明该突变性状由隐性单基因控制,因此易于应用在株型的遗传改良上。

细胞学观察发现,与N31相比,*df31*维管束数量增多,后生木质部中木纤维的数量随维管束的成熟而增加。棉花是外韧维管束,木质部位于维管束内方,具有机械支持的作用,茎中的维管束经过节部分枝进入叶内或腋芽内,维管系统向外弯曲到叶及分枝处的薄壁组织区域^[21]; *df31*维管束数量增多,支撑作用随之增加,因而引起果枝夹角或叶夹角减小。气孔在呼吸代谢过程中是空气和水蒸气的通路,保卫细胞的叶绿体在光照下进行光合作用,*df31*气孔体积小,保卫细胞中叶绿素相对含量较低,呼吸作用和光合作用减弱,导致物质积累降低,进而影响生长。

植物激素在作物生长发育及与环境的互作中起着重要作用,许多受激素调控的发育和生理过程都与重要农艺性状有关。植株体内各激素相互作用,影响着细胞的分裂、伸长,气孔分化和频度,进而影响着器官的发育^[22]。三叶期至初花期,*df31*中GA₃、BR含量显著降低,但主茎节间距显著提高,表明GA₃和BR对主茎节间距具有促进作用,内源激

素GA₃、BR影响主茎的伸长。在外源激素喷施预试验中,分别用浓度为10 mg/mL、20 mg/mL、30 mg/mL、40 mg/mL的GA₃,浓度为0.1 mg/L、0.5 mg/L、1.0 mg/L的BR对棉株进行喷洒,结合株高、主茎节间距等表型数据进行筛选,在三叶期喷施浓度为20 mg/mL的GA₃、浓度为0.5 mg/L的BR对突变体的株高、主茎生长影响明显。结合以上表型鉴定和遗传分析的结果,后期将进一步深入研究激素调控的机制,并对突变基因进行定位、克隆,以期初步解析矮小突变机制和新品种选育提供基因资源和理论支撑。

参考文献

- [1] 付远志, 薛惠云, 胡根海, 晁毛妮, 李成奇. 我国棉花株型性状遗传育种研究进展. 江苏农业科学, 2019, 47(5):16-19
Fu Z Y, Xue H Y, Hu G H, Chao M N, Li C Q. Research progress on genetics breeding of plant architecture traits of cotton in China. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(5):16-19
- [2] Jia X Y, Wang S J, Zhao H X, Zhu J J, Li M, Wang G Y. QTL mapping and BSA-seq map a major QTL for the node of the first fruiting branch in cotton. Frontiers in Plant Science, 2023, DOI: 10.3389/fpls.2023.1113059
- [3] 徐剑文, 刘剑光, 赵君, 王希睿, 肖松华. 利用BSA-seq发掘棉花适宜机采的果枝长度相关QTL. 棉花学报, 2019, 31(4): 319-326
Xu J W, Liu J G, Zhao J, Wang X R, Xiao S H. The identification of QTL associated with cotton fruit branch length suitable for mechanized harvest utilizing BSA-seq. Cotton Science, 2019, 31(4):319-326
- [4] Ma C H, Rehman A, Li H G, Zhao Z B, Sun G F, Du X M. Mapping of dwarfing QTL of Ari1327, a semi-dwarf mutant of upland cotton. BMC Plant Biology, 2022, DOI: 10.1186/s12870-021-03359-x
- [5] Yang Z R, Zhang C J, Yang X J, Liu K, Wu Z X, Zhang X Y, Zheng W, Xun Q Q, Liu C L, Lu L L, Yang Z E, Qian Y Y, Xu Z Z, Li C F, Li J, Li F G. PAG1, a cotton

- brassinosteroid catabolism gene, modulates fiber elongation. *New Phytologist*, 2014, 203(2):437-448
- [6] Prewitt S F, Ayre B G, Megarry R C. Cotton CENTRORADIALIS / TERMINAL FLOWER 1 / SELF-PRUNING genes functionally diverge to differentially impact architecture. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(22): 5403-5417
- [7] Zhang Y C, Feng C, Shu B, Wang X, Zhang J, Xia S, Qin H. Analysis of short fruiting branch gene and Marker-assisted selection with SNP linked to its trait in upland cotton. *Journal of Cotton Research*, 2018, 1(1):5
- [8] Ma J, Pei W, Ma Q, Geng Y, Liu G, Liu J, Cui Y, Zhang X, Wu M, Li X, Li D, Zang X, Song J, Tang S, Zhang J, Yu S, Yu J. QTL analysis and candidate gene identification for plant height in cotton based on an interspecific backcross inbred line population of *Gossypium hirsutum* × *Gossypium barbadense*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(9): 2663-2676
- [9] Zhu L, Dou L, Zhang H, Zhang L, Xiao G. GhD14 Regulates plant architecture and fiber development in cotton. *Plant Architecture*, 2021, DOI: 10.21203/rs.3.rs-317430/v1
- [10] 吴巧娟, 肖松华, 刘剑光, 陈旭升, 许乃银, 狄佳春, 马晓杰. 棉花半矮秆基因的定位. *江苏农业学报*, 2012, 28(1): 214-215
- Wu Q J, Xiao S H, Liu J G, Chen X S, Xu N Y, Di J C, Ma X J. Molecular mapping of semi-dwarf gene in upland cotton. *Journal of Jiangsu Agriculture*, 2012, 28(1):214-215
- [11] 樊红娟, 程雪敏, 郑思, 田自辉, 吴国峰, 胡秋月, 孙全. 棉花 GhFT 基因的克隆及功能分析. *分子植物育种*, 2020, 18(17): 5555-5562
- Fan H J, Cheng X M, Zheng S, Tian Z H, Wu G F, Hu Q Y, Sun Q. Cloning and functional analysis of GhFT gene in *Gossypium hirsutum*. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(17): 5555-5562
- [12] 季高翔. 一个新的棉花矮化突变体基因的精细定位及功能初步验证. 北京: 中国农业科学院, 2018
- Ji G X. Fine mapping and preliminarily functional verification of a novel dwarf mutant gene in upland cotton. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018
- [13] 贾晓昀, 王士杰, 赵红霞, 朱继杰, 李妙, 王国印. 陆地棉株型及生育期相关性状 QTL 定位. *棉花学报*, 2021, 33(2): 124-133
- Jia X Y, Wang S J, Zhao H X, Zhu J J, Li M, Wang G Y. QTL analysis for *Gossypium hirsutum* L. plant architecture and growth period traits. *Cotton Science*, 2021, 33(2):124-133
- [14] 唐成芬, 林文妮, Josee O M, 刘爱玉, 屠小菊. 陆地棉 GhUGT76C1 基因克隆, 生物信息学分析及功能初探. *西南农业学报*, 2022, 35(9):1986-1991
- Tang C F, Lin W N, Josee O M, Liu A Y, Tu X J. Cloning, bioinformatics analysis and functional exploration of GhUGT76C1 gene in *Gossypium hirsutum* L. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2022, 35(9):1986-1991
- [15] 陈旭升, 狄佳春, 周向阳, 赵亮. 陆地棉高秆突变体的激素变化与 *Tp* 基因的染色体定位. *作物学报*, 2017, 43(6): 935-939
- Chen X S, Di J C, Zhou X Y, Zhao L. Hormone expression and *Tp* gene chromosomal localization of tall plant mutant from upland cotton. *Acta Agronomica Sinica*, 2017, 43(6): 935-939
- [16] 周忠丽, 杜雄明, 孙君灵, 贾银华, 陈利珍, 叶武威, 朱荷琴, 潘兆娥, 何守朴, 庞保印, 王立如. NY/T2323-2013 农作物种质资源鉴定评价技术规范 棉花. 北京: 中华人民共和国农业部, 2013
- Zhou Z L, Du X M, Sun J L, Jia Y H, Chen L Z, Ye W W, Zhu H Q, Pan Z E, He S P, Pang B Y, Wang L R. NY/T2323-2013 Technical specification for evaluating crop germplasm resources--Cotton(*Gossypium* L.). Beijing: Ministry of Agriculture of the People's Republic of China, 2013
- [17] 郑莎莎, 孙传范, 孙红春, 刘连涛, 赵金峰, 李存东. 不同外源激素对花铃期棉花主茎叶生理特性的影响. *中国农业科学*, 2009, 42(12):4383-4389
- Zheng S S, Sun C F, Sun C H, Liu L T, Zhao J F, Li C D. Effects of different exogenous hormones on physiological characteristics of main stem leaves at flower and boll stage in cotton. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(12):4383-4389
- [18] 李星星, 王立红, 高丽丽, 张巨松. 外源水杨酸对盐胁迫下棉花幼苗激素含量及生长特性的影响. *干旱地区农业研究*, 2017, 35(5):216-222
- Li X X, Wang L H, Gao L L, Zhang J S. Effects of exogenous salicylic acid on hormone contents and growth characteristics of cotton seedlings under salt stress. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2017, 35(5):216-222
- [19] 史亚辉, 蔡晓虎, 韩睿, 张玉栋, 王俊刚. 氟节胺与缩节胺施用时间对棉花株型及其经济性状的影响. *新疆农业科学*, 2021, 58(5): 802-813
- Shi Y H, Cai X H, Han R, Zhang Y D, Wang J G. Effects of application time of flumetralin and mepiquat chloride on cotton plant type and economic characters. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2021, 58(5): 802-813
- [20] 张特, 赵强, 聂志勇. 化学封顶对棉花倒四叶内源激素, 果枝长度及结铃空间分布的影响. *华北农学报*, 2020, 35(增刊): 202-208
- Zhang T, Zhao Q, Nie Z Y. Effects of chemical detopping on endogenous hormones, fruit branch length and spatial distribution of ringing in cotton. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2020, 35(S): 202-208
- [21] 曹慧娟. 植物学. 2 版. 北京: 中国林业出版社, 2002: 91-120
- Cao H J. *Phytology*. 2nd edn. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002: 91-120
- [22] Peter J D. 植物激素: 合成、信号转导和作用. 北京: 中国农业大学出版社, 2008: 155-182
- Peter J D. *Plant hormones: Biosynthesis, signal transduction, action*. Beijing: China Agricultural University Press, 2008: 155-182