

纤维改良转基因棉花的研究现状

王晓元¹, 柏锡¹, 王建胜², 崔洪志^{2*}

1.东北农业大学生命科学学院, 哈尔滨 150030;

2.深圳市创世纪种业有限公司, 广东 深圳 518117

摘要: 棉花作为天然纤维,是最重要的纺织工业原料,为全球最重要的经济作物之一。随着对高品质棉纤维的需求逐渐增加,提高产量和改良棉花纤维品质都是当前我国棉花育种的重要目标。调控棉纤维发育的关键因子和相关功能基因的发掘,不仅有助于了解棉纤维发育机制,而且可为培育优质棉纤维新品种提供新的思路。从纤维伸长、细胞骨架结构蛋白、植物激素、糖类物质代谢和木质素代谢5个方面概述了相关因子在纤维发育和调控中的重要作用,以及纤维改良转基因棉花的研究进展,以期为进一步解析调控棉纤维发育的分子机理,为提高棉纤维品质的相关研究提供参考。

关键词: 转基因棉花; 纤维发育; 纤维品质改良

DOI: 10.19586/j.2095-2341.2024.0095

中图分类号: S562, Q785

文献标志码: A

An Overview on Fiber Improvement Transgenic Cotton Studies

WANG Xiaoyuan¹, BAI Xi¹, WANG Jiansheng², CUI Hongzhi^{2*}

1.College of Life Science, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China;

2.Shenzhen Biocentury Transgene (China) Co., Ltd., Guangdong Shenzhen 518117, China

Abstract: As a natural fiber, cotton is the most important raw material for the textile industry and one of the most important cash crops in the world. With the pursuit of high-quality cotton fiber, increasing yield and improving cotton fiber quality are important goals of cotton breeding in China. The discovery of the key factors or related functional genes regulating the development of cotton fiber is not only helpful to understand the mechanism of cotton fiber development, but also provides new ideas for cultivating new varieties of high-quality cotton fiber. In this paper, we summarized the important role of related factors in fiber development and regulation from five aspects: fiber elongation, cytoskeletal structural proteins, plant hormones, carbohydrate metabolism and lignin metabolism, as well as some advances in the research of fiber-improved transgenic cotton. We hope to provide reference for further studies of the molecular mechanisms regulating cotton fiber development and related research on improving cotton fiber quality.

Key words: transgenic cotton; fiber development; fiber quality improvement

棉花作为天然纤维,备受消费者喜爱,是全球最重要的经济作物之一。我国是全球第一大棉花生产国和消费国,年均棉花总产量和消费量分别约占全球的 1/4 和 1/3。棉花产业在中国经济社会发展中扮演着重要角色,从确保国家纺织产业的稳定发展、增加农民收入,到满足人民生活需要,重要性不言而喻。

随着纺织技术的快速发展,纺织业对棉花纤维品质提出了更高的要求。虽然我国新疆长绒棉品质属世界顶级,但是适产区有限,产量较低,远不能满足需求。我国棉花生产以陆地棉为主,存在品种众多、纤维品质参差不齐、一致性较差等问题,备受纺织企业诟病。近 10 年来受到气候、市场需求、宏观调控等多种因素的影响,我国棉花种

收稿日期: 2024-05-06; 接受日期: 2024-07-03

基金项目: 深圳市技术攻关重点项目 (JSGG20220831104600002)。

联系方式: 王晓元 E-mail: 1263558038@qq.com; *通信作者 崔洪志 E-mail: c13823739660@126.com

植面积、产量均呈整体下降趋势。所以提高棉花产量、改良纤维品质、选育更具优势的主导棉花品种,是当前我国棉花育种的重要目标。

随着植物基因工程技术的快速发展,转基因技术为棉花品种改良提供了新的机遇。近年来,全基因组关联分析的广泛应用加快了棉花纤维品质关键基因的挖掘^[1],促进了棉花纤维品质改良的相关研究。棉花纤维的改良作为多方面的需求,不仅是科研领域的重要任务,也是国家经济社会发展的需要。本文概述了棉纤维发育的分子机理,以及通过转基因技术提高棉花纤维产量及纤维品质的相关研究,以期为进一步通过转基因技术进行棉花纤维品质改良的相关研究提供参考。

1 棉花纤维品质的主要评价指标

棉花纤维品质主要由棉纤维长度、纤维整齐度、纤维细度、纤维强度、纤维成熟度等构成。在考察棉花品种的纤维品质时,通常关注纤维长度、马克隆值、断裂比强度以及衣分这4个指标。其中,纤维长度指不受外力的影响下,纤维伸直测得的两端间距,其直接影响纤维的加工性能和使用价值,是纤维最重要的指标之一。国家规定以1 mm为级距,长度的标准级为28 mm。马克隆值为纤维细度和成熟度的综合指标,优质棉花的马克隆值为3.7~4.2。在我国,马克隆值偏高是棉花育种家在品种选育过程中亟待解决的问题之一。断裂比强度是衡量棉花纤维品质的另一重要指标,比值越大,棉花的拉伸强度就越高,纤维的结合力越强,高品质的棉花比强为 ≥ 31 cN/tex。棉花衣分(纤维重量占比籽棉重量)是重要的产量因子,正常年份棉花衣分一般为36%~43%。

这些因素共同影响着棉花的评价标准。若想选育出既高产又优质的棉花新品种,就必须充分考虑这些性状之间的相互关系,达到产量和品质协同改良的目的。

2 棉花纤维的形成及影响因素

棉纤维中纤维素含量高达95%,是天然纤维素的重要来源。棉纤维由开花前突起的种皮生毛细胞受精后迅速伸长发育而成。如图1所示,横截面呈现不规则腰圆形,内部有中腔。纵截面呈

扁平带状,当棉铃裂开吐出絮,棉纤维与空气接触,纤维内水分蒸发,螺旋状排列的小纤维束因内应力的作用使细胞壁发生扭转,形成不规则的螺旋形态,称为天然转曲。

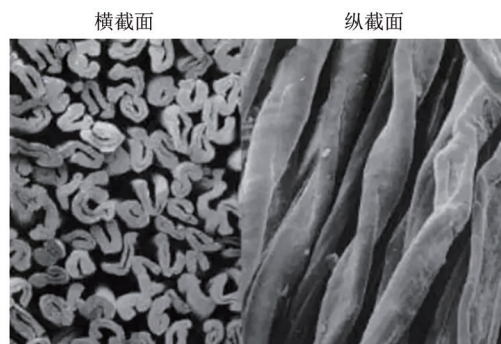


图1 棉纤维纵横截面

Fig. 1 Cross and lengthwise sectional view of cotton fibers

研究表明,纤维发育包括4个明确而又相互重叠的阶段:纤维分化起始期、纤维快速伸长期、次生壁增厚期和纤维成熟期^[2]。由开花后天数(days post anthesis, DPA)计算,从-3 DPA到0 DPA,即纤维分化起始阶段,胚珠表面的细胞开始突起和膨胀,且都具有发育成长纤维的潜力,众多转录因子在此过程中高度表达,参与棉纤维细胞起始与发育的调节。0 DPA突起的细胞数量直接影响了纤维产量,起始的早晚决定纤维长度。第二阶段为纤维伸长期,一般会维持到20 DPA,这期间纤维细胞内有着极其旺盛的代谢活动,伸长速率达到最高,同时伴随着初生壁的生成,影响最终的纤维长度。当纤维伸长与初生壁合成逐渐结束时,次生壁增厚期来临,纤维素沿着初生壁层层累积,此发育阶段直接决定纤维强度。40 DPA左右纤维细胞腔内核酸蛋白逐渐降解,棉铃开裂,细胞失去水分并卷曲,继而凋亡^[3]。

棉花纤维品质除了受遗传因素影响外,环境因素也会对其产生影响。如马克隆值,同一品种在不同年份或不同区域会表现较大差异。不同生育期的田间管理、气候条件、脱叶剂的使用,以及机械采收与加工等,同样会对最终的棉花纤维品质带来较大影响。

3 转基因棉花纤维改良的相关研究

棉花纤维的改良培育是长期的首要任务之

一。研究表明,激素、转录因子以及其他与纤维素生物合成相关的特定功能基因参与协调纤维动态发育过程,影响棉花纤维品质^[4]。

3.1 纤维伸长相关基因

棉花纤维品质在很大程度上与细胞壁的特性相关,提高细胞壁的伸展程度以及通过破坏木葡聚糖交联增加细胞壁的可塑性,都能够加速纤维伸长,达到改善纤维品质的目的。

Expansin 蛋白家族作为目前研究较为广泛的细胞壁蛋白之一,在伸长期大量转录,正向调控细胞壁伸展,使细胞增大。Bajwa 等^[5]研究表明在陆地棉中过表达 *GhEXPA8* 会使纤维长度和马克隆值有一定的提升。Xu 等^[6]发现 *GhEXPA1* 与 *GhRDL1* 可通过相互作用提高棉花纤维的长度和产量以及结铃率。同时,转录因子 *GhHOX3* 通过对 *GhEXPA1* 的调控也能促进棉花纤维细胞的伸长^[7]。此外,海岛棉中的特异表达基因 *GbEXPATR*,经 *CaMV35S* 启动子过量表达后,纤维从 15~20 DPA 开始快速伸长,成熟纤维长度增加了 5.9%~7.7%,纤维强度增加 3.8%~5.8%,马克隆值降低 1.7%~11.9%。其原因可能是 *GbEXPATR* 缺乏其他 α -扩展蛋白的正常 C-末端多糖结合结构域,导致某些次级细胞壁相关基因的表达降低,从而延缓次级细胞壁的形成^[8]。

纤维素微原纤维与半纤维素-木葡聚糖网络之间的相互作用是初代细胞壁的主要承重结构^[9]。木聚葡萄糖内糖基水解酶(xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase, XTH)通过破坏其中的非共价氢键,从而增加细胞壁的可塑性使纤维伸长^[10]。*GhXTH1* 经 *CaMV35S* 启动子转录控制,成熟棉纤维可增长接近 20%^[11]。*GhFLA1* 通过影响糖蛋白组成和原代细胞壁基质的完整性,在纤维的起始和延伸中发挥作用,经 Huang 等^[12]测量及统计分析,过表达 *GhFLA1* 转基因株系成熟纤维长度显著增加,且在营养生长阶段转基因株系表现出胚珠更大、柱头更高的表型。相比之下, RNAi 转基因株系的纤维长度比野生型短得多。利用 VIGS 技术沉默 *GhFLA05*,经检测,棉纤维强度显著降低^[13]。

3.2 棉花纤维细胞骨架结构蛋白

细胞骨架(cytoskeleton, CSK)是位于细胞膜内侧的蛋白质纤维网架系统,由微管、微丝和中间纤维构成,在控制植物细胞的生长和空间排列

中发挥作用^[14]。

肌动蛋白在植物细胞形态生成中必不可少,调控尖端生长及细胞伸长,通常以单体形式(G-actin)表达,聚合后形成肌动蛋白丝(F-actin),在大多数细胞中,参与分泌囊泡,并向细胞膜和细胞壁运输,促进细胞扩张^[15]。肌动蛋白基因 *GhACTIN1* 主要在纤维伸长过程中表达,Adnan 等^[16]研究表明,在纤维特异性启动子 *GhSCFP* 的启动下, *GhACTIN1* 不仅提高了棉纤维的长度、强度和马克隆值,衣分和籽棉产量分别增加了 4.6% 和 29.5%。*LIM* 蛋白与 *FIM* 蛋白作为古老的蛋白家族,通过与肌动蛋白结合参与调控细胞骨架建成, *GhWLM5* 结合肌动蛋白丝影响棉细胞次生壁的发育,抑制其表达使棉纤维变短,比强度降低^[17]。过表达 *WLM1a* 基因可使棉花纤维更长,纤维强度和细度有所提高^[18]。*GhFIM-2* 通过肌动蛋白动态重排,使肌动蛋白丝束增强,有利于推动次生壁的生物合成^[19]。肌动蛋白解聚因子(actin depolymerizing factor, ADF)可将肌动蛋白丝解聚,调节解聚与聚合之间的动态平衡。转反义 *GhADF1* 基因可明显提高棉花纤维长度及比强度^[20]。肌动蛋白抑制蛋白 Profilin 1 与球状肌动蛋白结合成复合物,抑制肌动蛋白聚合, Pandey 等^[21]将棉花中 *GhPRF1* 基因过表达后,其种子的平均质量与纤维质量分别增加 60% 和 38%。而 *CaMV35S::GhPRF1-RNAi* 株系表现出花粉活力降低,纤维发育不良的现象。同样, *GhPFN2* 作为一种抑制蛋白,在纤维伸长过程中表达,超表达后纤维伸长提前终止,纤维长度显著降低^[22]。

纤维素结合域(cellulose binding domain, CBD)蛋白是从微生物纤维素酶和支架蛋白中发现的独立折叠区,它的特殊结构可吸附在纤维素分子链表面,促进单个葡聚糖链的溶解,疏解纤维素链^[23],从而对细胞骨架结构产生影响。王建胜等^[24]将 *cbd* 基因与拟南芥 *CEL1* 基因进行融合,选取棉花纤维伸长早期特异表达的启动子 *EVO200* 启动,检测后发现,转基因株系的棉纤维马克隆值下降 23.2%,比强增加 12.1%,衣分平均增加 8.4%,纤维品质得到明显改善。据报道,超长链脂肪酸(very long chain fatty acids, VLCFAs)的生物合成及运输在纤维发育中也起着重要作用,拟南芥基因锚蛋白重复序列蛋白 2A (ankyrin repeat-containing protein 2A, AKR2A) 作为正调控

因子,与 VLCFA 生物合成中的关键酶 KCS1 相互作用,促进细胞伸长,将其在棉花中过表达可显著提高纤维长度和细度^[25]。此外,降低甾醇载体蛋白 GhSCP2D 的表达,可导致纤维细胞间连丝的胼胝质沉积,阻碍纤维发育^[26]。

3.3 棉纤维细胞植物激素合成及信号途径相关基因

植物激素(phytohormone)也被称为植物内源激素,是植物自身产生的微量有机化合物,可以调节各种生理过程,在整个纤维萌发和伸长发育的过程中必不可少。

3.3.1 生长素 研究表明,生长素(auxin, IAA)对增加纤维产量,改善纤维品质有显著作用,经特异性启动子 FBP7 驱动,IAA 生物合成基因 *iaaM* 的表达可提高棉花胚珠纤维形成早期表皮的 IAA 水平,将衣分提高了 15% 以上,且纤维细度也有所提高^[27]。丁晓艳等^[28]通过杂交以及连续回交,将 *FBP7::iaaM* 基因导入具有早熟但衣分低、马克隆值高特质的短季棉品种晋棉 11 中,得到了保留早熟特点,同时衣分提高、马克隆值降低的回交后代 JBC4。经连续两年的田间试验,JBC4 的衣分比回交亲本提高了 12.8%,小区纤维产量增加了 56.3%,马克隆值降低了 10.7%,这说明该转基因株系性状既能稳定遗传又能用于棉花产量及纤维品质的定向改良。生长素响应因子(auxin response factor, ARF)基因 *GhARF2b*,经纤维特异性启动子过表达后可抑制纤维细胞伸长,促进纤维起始,RNAi 下调导致纤维减少但伸长。*GhARF2b* 直接与 *GhHOX3* 互作并抑制其对靶基因的转录活性^[29]。

3.3.2 赤霉素 赤霉素(gibberellin, GA)参与植物的种子萌发、生长发育、果实成熟和休眠等生物过程,*GA20-oxl* 是赤霉素生物合成途径的关键基因,在棉花中过表达后,GA 含量会在纤维细胞以及胚珠中明显提高,胚珠表面纤维发育的数量增多且成熟纤维长度增加^[30]。当 GA 在纤维伸长期积累增多时,*GhSLR1* 被泛素化降解,*GhHOX3* 与 *GhHD1* 通过互作激活 *GhRDL1* 和 *GhEXPA1* 表达,从而调控纤维伸长^[6]。

3.3.3 乙烯 乙烯(ethyne, ET)通过激活核苷糖生物合成代谢途径,促进初生壁合成。其合成关键基因 *GhACO1* 在纤维快速伸长期时表达量最高,激活了参与过氧化氢代谢、细胞壁松弛和细胞

骨架排列的基因转录,从而促进纤维伸长。采用纤维特异性启动子 E6 在纤维发育过程中驱动 *GhACO1*,通过 PCR 筛选和 Southern 印迹分析,筛选具有 1~3 个转基因拷贝的棉花植株 OE3 和 OE5。检测发现,在 10 DPA 时,OE3 和 OE5 的纤维长度分别比对照植株增加了 10.7% 和 11.7%,成熟纤维长度分别为 (30.03 ± 0.65) mm 和 (30.33 ± 0.55) mm,显著大于对照组 (28.64 ± 0.43) mm,纤维强度分别提高 4.8% 和 6.4%,平均种子纤维重量也有所增加,实现了提高纤维质量的同时增加纤维产量^[31]。*GhXB38D* 作为纤维伸长负调控因子,与乙烯生物合成酶 *GhACS4* 和 *GhACO1* 在纤维伸长中特异性地介导它们的泛素化降解,并调节其稳定性来影响乙烯合成。抑制 *GhXB38D* 表达可显著促进棉花纤维伸长,增加纤维长度^[32]。

3.3.4 油菜素甾醇 油菜素甾醇(brassinosteroids, BR)可能通过影响细胞骨架、细胞壁、脂肪酸和乙烯生物合成等相关基因表达来促进纤维伸长,它的限速酶 *GhDET2* 受到抑制后,纤维细胞无法正常起始伸长生长,而过表达则增加了纤维数量及长度^[33]。*GhPAG1* 是 BR 合成途径的关键酶,通过控制内源性生物活性 BRs 的水平,在调控纤维起始方面起关键作用,其突变体产生短纤维表型^[34];棉花中响应 BR 信号的关键转录因子 *GhBZR1* 与 *Gh14-3-3L* 互作,并结合 *GhXTH1* 和 *GhEXP* 的启动子,从而促进纤维细胞的生长发育^[35]。

3.3.5 茉莉酸 茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号通路可能在纤维萌发时期发挥重要作用。研究表明,*GhJAZ2* 通过与 *GhMYB25-like*、*GhGL1*、*GhMYC2*、*GhWD40* 等结合,抑制纤维起始,导致绒毛纤维减少,皮棉纤维变短,种子变小^[36]。

3.3.6 脱落酸 脱落酸(abscisic acid, ABA)是种子休眠和响应胁迫的重要激素,在棉纤维发育过程中,起始阶段以及脱水成熟阶段都能检测到 ABA 的大量积累^[37]。Yang 等^[38]研究发现在纤维发育 16 DPA 时,ABA 含量增加,此时正是纤维细胞初生壁合成转为次生壁加厚阶段,说明 ABA 极有可能参与了纤维素次生壁的合成。

3.3.7 细胞分裂素 细胞分裂素(cytokinin, CTK)对植物种子的发育起促进作用,但负调节棉花纤维的发育。研究发现,CK 通过损害生长素转运蛋白 *GhPIN3a* 在膜上的定位,抑制纤维细胞的发育^[39]。

3.4 糖类物质代谢相关基因

纤维快速伸长时需要糖类物质持续供应,蔗糖作为细胞壁合成纤维素所需的原料,是纤维发育的唯一光同化碳源,同时为纤维细胞提供膨压的渗透物质^[1]。

蔗糖合成与代谢的速率是决定棉花纤维发育过程中吸收强度的主要因素。Haigler等^[40]发现调控蔗糖合成的关键限速酶——蔗糖磷酸化酶SPS,能够将6-磷酸果糖转化为蔗糖,通过调控蔗糖供应影响纤维素合成速率,使得纤维素次生壁厚度增大,从而使转基因株系具有更高的马克隆值和断裂比。负责催化蔗糖合成与分解可逆反应的蔗糖合酶Sus,在植物中优先将蔗糖转化为UDP-葡萄糖和果糖,其产物UDP-葡萄糖是纤维素合成最直接的底物。在纤维发育阶段抑制Sus基因的表达会导致纤维变短或者无法发育,最终导致无绒突变体^[41]。Jiang等^[42]将*GhSusA1*经过CaMV35S启动子驱动发现,过表达转基因株系在15和20 DPA时,Sus活性分别提升15%和22%,直接增加了纤维长度。此外,次生壁形成阶段细胞壁的增厚决定了纤维强度,过表达品系平均纤维强度提高了3.37%~12.25%,使转基因品系得到明显改善。另外,尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(UDP-glucose pyrophosphorylase, UGPase)通过催化可逆反应,产生UDP-葡萄糖和焦磷酸盐,因此调控UGPase的表达对纤维素的合成也有一定影响,李晓荣等^[43]将*GhUGP1*基因由CaMV35S启动子和E6启动子过量表达后,发现纤维长度及断裂比在转基因棉花中有不同程度的提高。

除了糖类的合成与代谢,通过影响其转运速率同样可以促进纤维伸长。Sun等^[44]发现蔗糖从外种皮运输到纤维中的速率减弱是导致纤维伸长受阻的原因。蔗糖转运基因*GhSWEET12*在转录因子GhMYB212的调控下,通过加快蔗糖从胚珠向纤维的运输,促进纤维伸长。将*GhSWEET12*敲掉后评估纤维表型,发现成熟纤维缩短了7.5%~10.9%,皮棉指数降低13.3%~15.1%,且棉花种子较小,种子指数平均降低15.7%~17.9%。

3.5 木质素相关代谢基因

基于木质素在植物生长发育方面的重要作用,研究人员通过改造合成木质素的功能基因及调控因子来影响木质素在次生壁的沉积,从而影响棉花的生长发育以及纤维品质。

木质素单体合成途径大致有3个:莽草酸途径、苯丙烷代谢途径以及木质素特异合成途径。其中,苯丙烷代谢途径是陆地棉纤维发育中仅次于纤维素代谢途径的第二大代谢途径。肉桂醇脱氢酶(cinnamyl alcohol dehydrogenase, CAD)和羟基肉桂酰基转移酶(hydroxycinnamoyl transferase, HCT)为苯丙烷代谢途径的关键酶,前者参与合成木质素单体的最后步骤,后者可以控制木质素H-单体与G/S-单体的相互转化,以此影响棉纤维次级细胞壁的合成,进而影响纤维品质。胡文冉等^[45]研究表明转*GhCAD6*基因棉花的纤维长度增幅为6.0%~13.9%,断裂比强度增加7.3%~27.2%,整齐度增高,马克隆值增大。Zheng等^[46]将*GhHCT114*基因沉默后,发现棉花茎表面毛状体数量以及木质素含量下降,次生木质部受到抑制,影响细胞壁合成。在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及WD40蛋白TTG1组成1个MYB-bHLH-WD40蛋白复合体,激活下游转录因子,从而促进表皮毛的发育^[47]。研究表明,棉花表皮毛发育的分子机制与拟南芥的表皮毛发育分子机制有一定的相似性。通过RNA干扰(RNA interference, RNAi) *GhMYB109*表达会使纤维细胞分化延迟,起始数量减少^[48],降低*GhMYB25-like*表达水平会抑制纤维的发育,导致光籽表型^[49]。编码木葡聚糖半乳糖转移酶的*GhMUR3*基因受GhMYB30的调控,在棉纤维伸长和次生壁增厚中起重要作用,通过抑制*GhMYB46*的表达调节纤维次级壁合成^[50]。GhMYB1调控*GDSL*脂肪酶/水解酶启动子,在MYB1AT基序上与PGhGDSL相互作用,从而改善棉纤维品质^[51]。此外,木质素特异合成途径中的甲基化酶咖啡酸-O-甲基转移酶(caffeic acid o-methyltransferase, COMT),经研究表明能够促进棉纤维次生壁的生长发育,进而对棉花纤维的品质产生影响^[52]。Wu等^[53]鉴定棉花全基因组中的COMT家族,发现*GhCOMT13*、*GhCOMT28*、*GhCOMT39*和*GhCOMT55*在次级细胞壁合成时表达明显升高,在纤维发育中发挥重要作用。

棉纤维细胞次生壁主要由纤维素、半纤维素与木质素组成,其形成过程中重要的转录因子NAC不仅调控次生壁的合成,还会影响细胞壁发育中木质素合成相关物质。*GhNAC43*的过表达使木质素含量明显增高,干涉其表达后棉表皮毛

变短,从而影响棉纤维的品质^[54],含NAC结构域的基因 *GhFSN1* 正向调节纤维次级细胞壁,使其增厚^[55],而 *GhFSN5* 在次级细胞壁的形成中起到负调控作用^[56]。与木质素、木脂素等苯丙烷类化合物的合成代谢密切相关的苯基香豆满苄醚还原酶 (phenylcoumaran benzylic ether reductase, PCBER) 在次生壁加厚期优势表达,对转基因植株进行 Southern 杂交检测,筛选低拷贝植株进行研究。结果表明,过表达株系纤维长度增加 6.46%~8.08%,马克隆值下降 5.67%~12.39%,对过表达株系成熟纤维进行横切面细胞壁厚度观察,可发现细胞壁厚度降低,纤维变细,品质得到明显改善^[57]。

4 展望

我国人口众多、耕地资源紧缺,粮食安全与棉花产业发展均不容忽视,需避免造成粮棉争地的局面。因此,利用现代生物技术突破常规育种的局限,提高棉花产量,改良棉纤维品质,具有十分重要的意义。随着近年来分子生物学和生物信息学的发展,功能基因的挖掘和定位的相关研究取得了诸多进展,在棉花中鉴定出一系列与纤维发育相关的基因,这将加快我们对棉花纤维改良的培育进程。

目前,棉花生产现状与纺织业的需求存在脱节现象。棉花在农业生产、轧花加工等过程中,由于注重效率导致品种混杂,使得我国棉花品质水平参差不齐,含杂率偏高。且棉花栽培管理较为复杂,生产成本低,棉农过度追求产量与衣分。研究表明,棉花产量与纤维品质性状呈负相关^[58],产量的提高无法满足纺织业对棉花高品质的需求。因此,需通过转基因技术手段,改良棉纤维品质的同时提高棉花产量,获得具有竞争优势的优良棉花品种。

尽管纤维改良转基因棉花的研究已取得相应进展,但仍存在一些问题有待解决。研究发现,不同转基因材料的种子空瘪率变异系数较大,影响棉花的出苗质量,进而降低产量^[59],且不同遗传背景的棉花受体材料,改良结果存在差异^[60]。需要结合有效的育种选择,做到棉花产量与纤维品质同步提升。同时,在实际应用中进行多项评估,大部分基因只是单方面优化某些性状,如 *GhACTIN1* 固然能够增加棉纤维强度,但对纤维长度无显著

影响^[16]。

因此产量、质量的双提高,不仅要注重目的基因和其他基因的关系,还要关注相关代谢途径潜在调控机制的遗传效应。需优化控制一系列基因且在后代稳定遗传,才能实现棉花产量与纤维品质的双突破。

参 考 文 献

- [1] SREEDASYAM A, LOVELL J T, MAMIDI S, *et al.*. Genome resources for three modern cotton lines guide future breeding efforts[J]. *Nat. Plants*, 2024, 10(6): 1039-1051.
- [2] LEE J J, WOODWARD A W, CHEN Z J. Gene expression changes and early events in cotton fibre development[J]. *Ann. Bot.*, 2007, 100(7): 1391-1401.
- [3] HAIGLER C H, BETANCUR L, STIFF M R, *et al.*. Cotton fiber: a powerful single-cell model for cell wall and cellulose research[J/OL]. *Front. Plant Sci.*, 2012, 3: 104[2024-03-06]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00104>.
- [4] HUANG G, HUANG J Q, CHEN X Y, *et al.*. Recent advances and future perspectives in cotton research[J]. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2021, 72: 437-462.
- [5] BAJWA K S, SHAHID A A, RAO A Q, *et al.*. Stable transformation and expression of GhEXPA8 fiber expansin gene to improve fiber length and micronaire value in cotton[J/OL]. *Front. Plant Sci.*, 2015, 6: 838[2024-03-06]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00838>.
- [6] XU B, GOU J Y, LI F G, *et al.*. A cotton BURP domain protein interacts with α -expansin and their co-expression promotes plant growth and fruit production[J]. *Mol. Plant*, 2013, 6(3): 945-958.
- [7] SHAN C M, SHANGGUAN X X, ZHAO B, *et al.*. Control of cotton fibre elongation by a homeodomain transcription factor GhHOX3[J/OL]. *Nat. Commun.*, 2014, 5: 5519[2024-03-06]. <https://doi.org/10.1038/ncomms6519>.
- [8] LI Y, TU L, PETTOLINO F A, *et al.*. GbEXPATR, a species-specific expansin, enhances cotton fibre elongation through cell wall restructuring[J]. *Plant Biotechnol. J.*, 2016, 14(3): 951-963.
- [9] SHANI Z, DEKEL M, TSABARY G, *et al.*. Growth enhancement of transgenic poplar plants by overexpression of *Arabidopsis thaliana* endo-1, 4- β -glucanase (cel1)[J]. *Mol. Breed.*, 2004, 14(3): 321-330.
- [10] SHAO M Y, WANG X D, NI M, *et al.*. Regulation of cotton fiber elongation by xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase genes[J]. *Genet. Mol. Res.*, 2011, 10(4): 3771-3782.
- [11] LEE J, BURNS T H, LIGHT G, *et al.*. Xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase genes in cotton and their role in fiber elongation[J]. *Planta*, 2010, 232(5): 1191-1205.
- [12] 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]. *Plant Physiol.*, 2013, 161(3): 1278-1290.
- [13] 唐丽媛,蔡肖,王海涛,等. 棉花 FLA 基因家族的全基因组鉴

- 定及GhFLA05在棉纤维发育中的功能分析[J]. 中国农业科学, 2023, 56(23): 4602-4628.
- TANG L Y, CAI X, WANG H T, *et al.*. Genome-wide identification of cotton FLA gene family and functional analysis of GH FLA05 in cotton fiber development[J]. *Sci. Agric. Sin.*, 2023, 56(23): 4602-4628.
- [14] 时兰春,王益川,王伯初. 植物细胞骨架与细胞生长[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(6): 1175-1181.
- SHI L C, WANG Y C, WANG B C. Cell cytoskeleton and cell growth in plants[J]. *Plant Physiol. Commun.*, 2007, 43(6): 1175-1181.
- [15] IQBAL A, ASLAM S, AHMED M, *et al.*. Role of actin dynamics and *GhACTIN1* gene in cotton fiber development: a prototypical cell for study[J/OL]. *Genes (Basel)*, 2023, 14(8): 1642 [2024-03-06]. <https://doi.org/10.3390/genes14081642>.
- [16] IQBAL A, ASLAM S, AKHTAR S, *et al.*. Over-expression of *GhACTIN1* under the control of GhSCFP promoter improves cotton fiber and yield[J/OL]. *Sci. Rep.*, 2023, 13(1): 18377 [2024-03-06]. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-45782-0>.
- [17] 张世鹏,刘文丽,程昌豪,等. 棉花GhWLM5在棉纤维发育中的功能分析[J]. 山西农业科学, 2023, 51(9): 974-982.
- ZHANG S P, LIU W L, CHENG C H, *et al.*. Function analysis of cotton GhWLM5 in cotton fiber development[J]. *J. Shanxi Agric. Sci.*, 2023, 51(9): 974-982.
- [18] HAN L B, LI Y B, WANG H Y, *et al.*. The dual functions of WLM1a in cell elongation and secondary wall formation in developing cotton fibers[J]. *Plant Cell*, 2013, 25(11): 4421-4438.
- [19] ZHANG M, HAN L B, WANG W Y, *et al.*. Overexpression of GhFIM2 propels cotton fiber development by enhancing actin bundle formation[J]. *J. Integr. Plant Biol.*, 2017, 59(8): 531-534.
- [20] 南芝润,李红芳,张换祥,等. 转反义GhADF1基因对陆地棉纤维品质的影响[J]. 中国农业科学, 2009, 42(12): 4139-4144.
- NAN Z R, LI H F, ZHANG H Y, *et al.*. Effects of transforming antisense GhADF1 gene on the fiber quality in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *Sci. Agric. Sin.*, 2009, 42(12): 4139-4144.
- [21] PANDEY D K, CHAUDHARY B. Transcriptional loss of domestication-driven cytoskeletal GhPRF1 gene causes defective floral and fiber development in cotton (*Gossypium*) [J]. *Plant Mol. Biol.*, 2021, 107(6): 519-532.
- [22] 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]. *Plant Cell Physiol.*, 2010, 51(8): 1276-1290.
- [23] 郑斐. 包含双纤维素结合域(CBD)重组蛋白的分子构建、表达及其吸附性能的研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2008.
- ZHENG D. Molecular construction, expression and adsorption properties of recombinant proteins containing dual cellulose binding domain (CBD) [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2008.
- [24] 王建胜,何云蔚,崔洪志. 棉花植物事件aC20-3以及用于其检测的引物和方法: CN105296501B[P]. 2020-01-31.
- [25] HU W, CHEN L, QIU X, *et al.*. AKR2A participates in the regulation of cotton fibre development by modulating biosynthesis of very-long-chain fatty acids[J]. *Plant Biotechnol. J.*, 2020, 18(2): 526-539.
- [26] 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]. *Plant Cell*, 2017, 29(8): 2027-2046.
- [27] ZHANG M, ZHENG X, SONG S, *et al.*. Spatiotemporal manipulation of auxin biosynthesis in cotton ovule epidermal cells enhances fiber yield and quality[J]. *Nat. Biotechnol.*, 2011, 29(5): 453-458.
- [28] 丁晓艳,赵娟,钱山山,等. 利用FBP7::iaaM转基因材料同步改良短季棉品种晋棉11纤维产量和品质[J]. 作物学报, 2018, 44(8): 1152-1158.
- DING X Y, ZHAO J, QIAN S S, *et al.*. Improving fiber yield and quality in the short season cotton variety Jinmian 11 by introducing *FBP7::iaaM* [J]. *Acta Agron. Sin.*, 2018, 44(8): 1152-1158.
- [29] ZHANG X, CAO J, HUANG C, *et al.*. Characterization of cotton ARF factors and the role of GhARF2b in fiber development[J/OL]. *BMC Genom.*, 2021, 22(1): 202 [2024-03-06]. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07504-6>.
- [30] 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]. *J. Plant Physiol.*, 2010, 167(10): 829-837.
- [31] WEI X, LI J, WANG S, *et al.*. Fiber-specific overexpression of GhACO1 driven by E6 promoter improves cotton fiber quality and yield[J/OL]. *Ind. Crops Prod.*, 2022, 185: 115134 [2024-03-06]. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2022.115134>.
- [32] SONG Q, GAO W, DU C, *et al.*. GhXB38D represses cotton fibre elongation through ubiquitination of ethylene biosynthesis enzymes GhACS4 and GhACO1[J]. *Plant Biotechnol. J.*, 2023, 21(11): 2374-2388.
- [33] LUO M, XIAO Y, LI X, *et al.*. GhDET2, a steroid 5 α -reductase, plays an important role in cotton fiber cell initiation and elongation[J]. *Plant J.*, 2007, 51(3): 419-430.
- [34] YANG Z, ZHANG C, YANG X, *et al.*. *PAG1* a cotton brassinosteroid catabolism gene, modulates fiber elongation[J]. *New Phytol.*, 2014, 203(2): 437-448.
- [35] 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 signalling[J]. *Plant Biotechnol. J.*, 2015, 13(2): 269-280.
- [36] 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]. *Plant J.*, 2016, 88(6): 921-935.
- [37] 上官小霞,曹俊峰,杨琴莉,等. 棉花纤维发育的分子机理研究进展[J]. 棉花学报, 2022, 34(1): 33-47.
- SHANGGUAN X X, CAO J F, YANG Q L, *et al.*. Research progress on the molecular mechanism of cotton fiber development[J]. *Cotton Sci.*, 2022, 34(1): 33-47.
- [38] YANG Y M, XU C N, WANG B M, *et al.*. Effects of plant growth regulators on secondary wall thickening of cotton fibres[J]. *Plant Growth Regul.*, 2001, 35(3): 233-237.
- [39] ZENG J, ZHANG M, HOU L, *et al.*. Cytokinin inhibits cotton fiber initiation by disrupting PIN3a-mediated asymmetric ac-

- cumulation of auxin in the ovule epidermis[J]. J. Exp. Bot., 2019, 70(12): 3139-3151.
- [40] HAIGLER C H, SINGH B, ZHANG D, *et al.* Transgenic cotton over-producing spinach sucrose phosphate synthase showed enhanced leaf sucrose synthesis and improved fiber quality under controlled environmental conditions[J]. Plant Mol. Biol., 2007, 63(6): 815-832.
- [41] 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]. J. Exp. Bot., 2005, 56(413): 977-984.
- [42] JIANG Y, GUO W, ZHU H, *et al.* Overexpression of GhSusA1 increases plant biomass and improves cotton fiber yield and quality[J]. Plant Biotechnol. J., 2012, 10(3): 301-312.
- [43] 李晓荣,秦咏梅,李晓东,等.GhUGP1基因在改良棉花纤维品质中的应用方法: CN103667337A[P].2014-03-26.
- [44] SUN W, GAO Z, WANG J, *et al.* Cotton fiber elongation requires the transcription factor GhMYB212 to regulate sucrose transportation into expanding fibers[J]. New Phytol., 2019, 222(2): 864-881.
- [45] 胡文冉,李晓东,周小云,等.棉花 GhCAD6 基因表达及其功能分析研究[J].生物技术进展,2019,9(1):46-53.
HU W R, LI X D, ZHOU X Y, *et al.* Study on expression and functional analysis of GhCAD6 gene in transgenic cotton[J]. Curr. Biotechnol., 2019, 9(1): 46-53.
- [46] ZHENG K, CAI Y, QU Y, *et al.* Effect of the HCT gene on lignin synthesis and fiber development in *Gossypium barbadense*[J/OL]. Plant Sci., 2024, 338: 111914[2024-03-06]. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2023.111914>.
- [47] RAMSAY N A, GLOVER B J. MYB-bHLH-WD40 protein complex and the evolution of cellular diversity[J]. Trends Plant Sci., 2005, 10(2): 63-70.
- [48] PU L, LI Q, FAN X, *et al.* The R2R3 MYB transcription factor GhMYB109 is required for cotton fiber development[J]. Genetics, 2008, 180(2): 811-820.
- [49] S-AWALFORD, WU Y, LLEWELLYN D J, *et al.* GhMYB25-like: a key factor in early cotton fibre development[J]. Plant J., 2011, 65(5): 785-797.
- [50] WU A, LIAN B, HAO P, *et al.* GhMYB30-GhMUR3 affects fiber elongation and secondary wall thickening in cotton[J]. Plant J., 2024, 117(3): 694-712.
- [51] YADAV V K, YADAV V K, PANT P, *et al.* GhMYB1 regulates SCW stage-specific expression of the GhGDSL promoter in the fibres of *Gossypium hirsutum* L.[J]. Plant Biotechnol. J., 2017, 15(9): 1163-1174.
- [52] 李波,胡文冉,杨洋.棉花 pGUS-GhCOMT1 基因融合载体构建及转化验证[J].分子植物育种,2017,15(6):2207-2211.
LI B, HU W R, YANG Y. Construction and verification of a plant vector carrying a pGUS-GhCOMT1 fusion reporter gene[J]. Mol. Plant Breed., 2017, 15(6): 2207-2211.
- [53] WU C, ZUO D, XIAO S, *et al.* Genome-wide identification and characterization of GhCOMT gene family during fiber development and *Verticillium* wilt resistance in cotton[J/OL]. Plants, 2021, 10(12): 2756[2024-03-06]. <https://doi.org/10.3390/plants10122756>.
- [54] 李晓荣,杨洋,李娟,等.棉花 GhNAC43 基因的克隆与功能分析[J].分子植物育种, 2023, 35(6): 15-21.
LI X R, YANG Y, LI J, *et al.* Cloning and functional analysis of GhNAC43 gene in cotton[J]. Mol. Plant Breed., 2023, 35(6): 15-21.
- [55] 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]. New Phytol., 2018, 217(2): 625-640.
- [56] SUN Q, HUANG J, GUO Y, *et al.* A cotton NAC domain transcription factor, GhFSN5, negatively regulates secondary cell wall biosynthesis and anther development in transgenic *Arabidopsis*[J]. Plant Physiol. Biochem., 2020, 146: 303-314.
- [57] 黄慧.GhPCBER在棉花纤维发育中的功能研究[D].武汉:华中农业大学,2018.
- [58] ZHANG Z, LI J, JAMSHED M, *et al.* Genome-wide quantitative trait loci reveal the genetic basis of cotton fibre quality and yield-related traits in a *Gossypium hirsutum* recombinant inbred line population[J]. Plant Biotechnol. J., 2020, 18(1): 239-253.
- [59] 陈旭升,狄佳春,赵亮.转 iaaM 基因陆地棉种质系的经济性状及其杂种 F₁ 表达特征[J].中国农学通报,2018,34(25):21-25.
CHEN X S, DI J C, ZHAO L. Economic characters and hybrid F₁ expressing characteristics of iaaM-transgenic upland cotton germplasms[J]. Chin. Agric. Sci. Bull., 2018, 34(25): 21-25
- [60] 程成,李斌,王雅丽,等.转 FBP7:: iaaM 基因陆地棉育种应用初报[J].棉花学报,2021,33(4):368-376.
CHENG C, LI B, WANG Y L, *et al.* Evaluation on the genetic effects of FBP7 iaaM gene in upland cotton[J]. Cotton Sci., 2021, 33(4): 368-376.