

叶片温度检测技术与植物高温胁迫响应机制研究进展

张犇*, 郭悦, 武钰馨, 周胜君
(山西大学 生命科学学院, 山西 太原 030006)

摘要:在当前全球变暖的背景下,高温引起的温度胁迫是许多地区农业的主要问题。高温导致植物生理生化异常,从而影响生长发育,导致作物产量下降。因此全面了解温度胁迫下植物生理响应机制,尤其是植物细胞各种分子防御机制的激活,对耐热植物的改良和开发具有极为重要的意义。准确的叶片温度检测将为了了解植物高温响应机制,并为作物耐热性遗传改良提供重要支持。本文首先对近年来植物叶片温度检测方法的发展进行了简单汇总,并综述了近年来高温胁迫下植物的生理生化变化和植物耐热性的分子机制研究进展。

关键词:高温;植物;耐热性;叶片温度检测技术

中图分类号:O945 文献标志码:A 文章编号:0253-2395(2024)03-0657-16

Advances in Leaf Temperature Detection Technology and Plant High Temperature Stress Response Mechanism

ZHANG Ben*, GUO Yue, WU Yuxin, ZHOU Shengjun
(School of Life Sciences, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

Abstract: Under the background of global warming, high-temperature stress is the main problem for agriculture in many regions. High temperature causes physiological and biochemical abnormalities in plants, thus affecting growth and development, leading to decreased crop yield. Therefore, a comprehensive understanding of the response mechanism of plants to high temperatures, especially the activation of various molecular defence mechanisms in plant cells, is of great significance for the improvement and development of heat-resistant plants. Accurate leaf temperature detection will provide important support for the investigation of heat tolerance mechanisms in plants and the rapid development of plant heat resistance genetic improvement. This review briefly summarises the development of leaf temperature detection methods in recent years. The advances in physiological and biochemical changes of plants under high-temperature stress and the molecular mechanisms of plant heat resistance in recent years are also summarized.

Key words: high temperature; plants; heat resistance; leaf temperature detection technology

0 引言

近些年,不断扩大的世界人口和不断变化的气候条件给全球农业界带来了相当大的压力,人们对粮食、饲料和生物能源作物的需求日益增加。温度被认为是影响植物生长发育速度的主要因素^[1]。在当前全球变暖的背景下,固着

的植物生长发育过程中不可避免会遭受环境温度的起伏使得高温胁迫风险逐年加剧^[2]。植物细胞通过各种机制感知环境温度的变化,然后影响基因表达、mRNA稳定性、蛋白质折叠效率、蛋白质稳定性、蛋白质-蛋白质相互作用和酶活性。反过来,这些细胞内变化会改变代谢,

收稿日期:2023-03-14;接受日期:2023-06-12

基金项目:国家自然科学基金(32000210);山西省筹资金资助回国留学人员科研项目(2021-015)

* 通信作者:张犇(1985-),男,山西太原人,博士,教授,研究方向为作物生理学。E-mail:benzhang@sxu.edu.cn

引文格式:张犇,郭悦,武钰馨,等.叶片温度检测技术与植物高温胁迫响应机制研究进展[J].山西大学学报(自然科学版),2024,47(3):657-672. DOI:10.13451/j.sxu.ns.2023109

从而可能导致细胞和组织温度的局部升高或降低^[3]。而准确测定植物叶片温度,将有助于推动对植物耐热及热胁迫响应的机制研究。本文首先对近年来植物叶片温度检测方法的发展进行了简单汇总,并探讨近年来高温胁迫下植物的生理生化变化和植物耐热性的分子机制研究取得的进展,旨在为植物耐热性研究奠定基础。

1 植物温度检测方法

高温会对植物体内各种生理生化过程产生负面影响。为了更好地适应环境,植物会根据环境温度调节体温,所以植物温度测量结果可以比环境温度更能直接洞察植物状态^[4-5]。叶片是植物有机物质的主要制造场所,其温度是植物进行生命活动的保证。植物叶片温度是暴露在大气中的叶片表面温度,受植物本身的生理结构和太阳辐射、气温、空气湿度、风等气象因素的影响,可以提供有关蒸腾作用、热胁迫或水分胁迫以及疾病状况的重要信息^[6]。高温环境中的植物冠层会面临着叶片冷却需求的挑战,以保持温度在其生理热限以下。叶片可以通过开放气孔水分蒸发冷却,但为防止水分过度流失,也可以依赖对流、辐射等非蒸发冷却来调节叶温^[7-9]。准确测量叶片温度对于了解植物生理状况、指导农田灌溉、作物育种和产量预测等具有重要意义。

由于叶片温度不时变化且易受外界环境影响,所以叶片温度传感器在实际应用中被要求满足温度范围并且在恶劣环境(如湿度,高温)中测量时需保持稳定性。此外,为了保证测量精度,需要尽可能消除外部因素对叶片温度传感器的影响。叶片温度传感器可以分为接触式和非接触式传感器。顾名思义,接触式传感器元件须与采样物体有良好的接触^[10]。接触式传感器主要有热电阻和热电偶。在过去几十年里,热电偶被广泛使用,但是它也带来了多重挑战。如其工作需要叶片附着,但由于叶子的运动,这会将其限制在小样本量和短测量周期^[11],而为附着,我们所施加的平缓压力或某种胶水会因其导热性和表面性质(例如表面发射率)的变化而引入误差。此外,热电偶仅对叶片的一小部分进行采样并提供叶片上的点读数,而之

前的研究表明较大叶片上会有较大的温度梯度^[9]。最后,热电偶接口的大部分暴露出来导致与环境的辐射和对流热交换会产生高达几度的系统误差^[8]。所以目前研究多使用非接触式传感器,主要有红外测温仪和红外热成像仪。红外测温仪受叶片发射率和环境温度(如灰尘、蒸汽、CO₂)的影响,所以很难获得真实的温度。叶片发射率是一个非常复杂的参数,需要不断校正,温度测量数据处理困难^[6]。最近,Chen开发了一种新技术,使用带有红外传感器和热电偶线的红外测温仪测量叶片发射率,通过校准方程将测量值转换为真实温度,以提高测量精度^[12]。随着技术发展,红外热成像技术可依靠叶空温差将物体的热分布转换为可见图像实时观察植物叶片,在植物研究的应用中引起热潮。但是由于叶空温差一般较小,故而红外成像精度较低,并且其较高的成本价格限制了广泛使用。近些年,一些其他的温度传感器也被相继研发,用来测量叶温,如于合龙等^[5]将商业芯片与柔性电子技术结合,制作出一种能够适应复杂的测量环境并对叶温进行远程实时监测的基于柔性基质的温度传感器。在表1中,我们对目前研究中常用的一些温度传感器产品进行了汇总,以期能够为之后研究提供便利。

环境温度的变化会影响植物组织和细胞的温度从而改变细胞活动,反过来,与放热或吸热反应相关的细胞活动的变化可以改变细胞和组织的局部温度^[3]。许多植物具有使其体内温度高于空气温度的产热能力,可以维持其在波动环境下的恒定温度。这些植物产热被认为是通过植物线粒体呼吸链产生的,包括氧化磷酸化途径(包含复合体I, III和IV)和两条非磷酸化途径,由交替氧化酶(alternative oxidase, AOX)介导的抗氰呼吸途径^[36]和植物线粒体解偶联蛋白(plant uncoupling mitochondrial proteins, PUMPs)^[37]。迄今为止,在包括天南星科、苏铁科、莲科和睡莲科在内的多个科的植物中,产热作用已经在花、花序或球果中被报道^[38]。但如果要揭示这些产热植物温度传感器感知温度变化的精确机制,需要借助于细胞内温度成像。近年来,荧光温度计被广泛应用于动物细胞内温度成像,如成功揭示了哺乳动

表1 植物叶片温度传感器及其应用

Table 1 Temperature sensors of plant leaf and their applications

方法	产品	检测物种	研究内容	参考文献
热阻	TL系列玻璃热敏电阻	冬小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)	分析了CO ₂ 浓度时空分布规律,发现CO ₂ 浓度降低影响作物群体光合生产力。	[13]
热电偶	CB-0231	栓皮栎(<i>Quercus variabilis</i> Blume)	发现栓皮栎叶温随着水分胁迫程度的加剧逐渐升高。	[14]
红外测温仪和k型热电偶	SI20 LBE	蝴蝶兰(<i>Phalaenopsis aphrodite</i> Rchb. f.)、兜兰(<i>Paphiopedilum</i> spp.)、马拉巴栗(<i>Pachira glabra</i> Pasq.)	开发了一种新的技术,使用带有红外传感器和热电偶丝的红外测温仪测量叶片发射率并通过校准方程将测量值转换为真实温度,以提高测量精度。	[12]
红外测温仪	Optris LS	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	剖析了环境和生理对水稻小穗温度的影响。	[15]
红外测温仪	国产M312216	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	不同生育时期的气叶温差,尤其是抽穗期气叶温差可作为水稻高产育种的选择指标。	[16]
红外测温仪	Laboratories C-1600 Linear	甜菜(<i>Beta vulgaris</i> L.)	干旱条件下甜菜叶温在基因型间差异不显著。正常灌溉和干旱胁迫条件下叶温差异显著	[17]
红外测温仪	TFI-50	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	水分胁迫条件下,胁迫越重,叶温越高,丙二醛含量越高,叶绿素a含量越低。通过测定叶片温度,可以在一定程度上判断叶片生理性状的变化。	[18]
红外测温仪	IRT-P5	天竺葵(<i>Pelargonium hortorum</i> Bailey)	叶片温度可以预测天竺葵是否感染病原体。	[19]
红外测温仪	AR852B+	早稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	合适的磷营养可以降低低温对于植株的影响,维持细胞水势稳定,减缓低温对于细胞膜的损伤。	[20]
红外测温仪	国产BAU-I	早稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	在早稻幼穗分化期遭遇低温过程影响时,对水稻田采取中水层灌溉处理的方式最能有效抵御低温带来的影响。	[21]
红外热成像仪	RGB热像仪	苹果(<i>Malus pumila</i> Mill.)	克服了早期使用的热成像传感器无法区分相同温度下的物体的局限性。	[22]
红外热成像仪	TI-125	杂草稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	耐旱杂草稻在干旱胁迫下光系统受伤害程度小,叶片膜质过氧化程度较低。	[23]
红外热成像仪	FLIR One Pro-iOS	二穗短柄草(<i>Brachypodium distachyon</i> (L.) P. Beauv.)	冷诱导启动子驱动的短柄草抗冻蛋白的敲除赋予冰冻和植物病原菌(丁香假单胞菌)敏感性。	[24]
红外热成像仪	FLIR A655sc	小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)	提供利用动态能量平衡方程,推导气孔导度(gsw)的时间响应的方法,提供叶片蒸腾(E)和gsw的精确估计。	[25-26]
红外热成像仪	FLIR TC 640	苹果(<i>Malus pumila</i> Mill.)和甜樱桃(<i>Prunus avium</i> L.)	纤维素纳米晶体(CNCs)分散液处理后芽的发射率明显降低,支持了CNC涂层具有隔热效果的理论。	[27]
红外热成像仪	FLIR SC620	黄瓜(<i>Cucumis sativus</i> L.)	硝态氮能够有效地抑制黄瓜枯萎病的发生,维持叶绿体结构的完整性,保持黄瓜植株正常的光合作用及生长,并减少碳水化合物向根系的运输,从而抑制病原菌的感染及病害的发生。	[28]
红外热成像仪	FLIR T400	小麦(<i>Triticum aestivum</i> L.)	可以用叶温来反映植物蒸腾速率。	[29]
红外热成像仪	FOTRIC热像仪	佛甲草(<i>Sedum lineare</i> Thunb.)	植物距离光伏组件越近,其叶片温度越高,蒸发量也越多。植物直接实铺模式有利于绿植光伏屋面节水和节能。	[30]
红外热成像仪	Fluke TiR4FT	柠条锦鸡儿(<i>Sedum lineare</i> Thunb.)	采用“三温模型+热红外遥感”方法非接触式、无损伤性测定柠条锦鸡儿灌丛蒸腾速率及其影响因素。	[31]
红外热成像仪	Fluke TiR4FT	沙柳(<i>Salix psammophila</i>)、沙棘(<i>Hippophae rhamnoides</i> L.)、柠条(<i>Caragana korshinskii</i> Kom.)	沙柳、沙棘、柠条均可以通过冷岛效应向周围环境吸热用于蒸腾作用,降低环境温度。	[32]
红外热成像仪	IRBIS plus 3	早稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	接种印度梨形孢能减缓叶片萎蔫卷曲进程,提高早稻幼苗抗旱性。	[33]

续表1 植物叶片温度传感器及其应用

Continued Table 1 Temperature sensors of plant leaf and their applications

方法	产品	检测物种	研究内容	参考文献
红外热成像仪	Testo 875-1	青杨(<i>Populus cathayana</i> Rehder)、沙枣(<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.)、白刺(<i>Nitraria tangutorum</i> Bobrov)、小果白刺(<i>Nitraria sibirica</i> Pall.)、灰绿藜(<i>Oxybasis glauca</i> (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch)、艾(<i>Artemisia argyi</i> H. Lév. & Vaniot)、苍耳(<i>Xanthium strumarium</i> L.)、向日葵(<i>Helianthus annuus</i> L.)	在干旱、高温环境下,除了蒸腾,叶片形态变化也是调控叶温的重要因子。	[34]
多功能植物测量仪	Photosynq Multise Q	沙拐枣(<i>Calligonum mongolicum</i> Turcz.)、梭梭(<i>Haloxylon ammodendron</i> (C. A. Mey.) Bunge)、怪柳(<i>Tamarix chinensis</i> Lour.)	高温、高光强胁迫对3种植物的光合荧光参数均产生不同程度的影响,3种植物的抗逆性强弱为梭梭>头状沙拐枣>多枝怪柳,与3种植物的荧光参数表现一致。	[35]
柔性温度计		君子兰(<i>Clivia miniata</i>)	研发一种基于柔性基质的温度传感器,能够适应复杂的测量环境并对叶温进行远程实时监测	[5]

物棕色脂肪细胞中的产热机制^[39-40]。但是鲜少有其在植物细胞内温度成像的报道。近期, Inada^[3]概述了用于细胞内温度成像的荧光温度计的最新进展,指出了有机小分子(如罗丹明)、无机化合物(如量子点和无机纳米粒子)、荧光蛋白和聚合物荧光探针的应用及优缺点,提出植物细胞温度成像的荧光温度计选择应考虑:导入方法、细胞毒性、荧光光谱和温度范围四点内容。此外需要注意的是,植物组织温度会受到蒸腾作用气孔导度等因素影响,所以分析仪与细胞内活动相关的细胞温度变化是相对困难的,故而对于使用荧光探针和荧光显微镜的细胞内温度成像,严格控制细胞外介质的温度是必要的。

2 高温胁迫对植物的影响

2.1 高温影响花粉活力、结实率和种子萌发

授粉是多种植物对极端温度最敏感的物候阶段之一。植物在生殖阶段开始时暴露于极端温度会极大地影响作物产量^[1]。研究表明,发育中的花粉粒比其他植物组织的细胞更容易受到高温的影响^[41]。高温胁迫会影响植物花药和花粉管的生长,使得花粉数减少,降低了花粉活力与萌发能力。同时,植物在生殖阶段受到热胁迫,会引起淀粉,脂质和能量生物合成相关基因的显著调节,使蔗糖及其单糖成分水平增加,丙酮酸,脂肪酸和饱和脂肪酸水平降

低,使得储存物质积累不足,导致小种子与白垩质或白色核心胚乳的形成,从而引起籽粒数量减少和籽粒灌浆不足^[42-44]。近些年相关研究结果也在玉米^[44-45]、水稻^[41, 46]、大豆^[47]、小麦^[48-51]、番茄^[52-53]、高粱^[54]等多种作物中得到论证。当然在此前的研究中,除了探究植物在生殖阶段的最适温度外,研究人员也在积极深入探索其背后调节机制以及缓解措施。例如有研究将高温胁迫诱导高粱的雄性不育归因于细胞壁转化酶介导小孢子和花药中的蔗糖水解,导致碳水化合物代谢改变和花粉中的淀粉缺乏^[55]。此外,热应激转录因子HSFA2也被证明在植物减数分裂细胞和小孢子的耐热性中起着至关重要的作用^[56]。并且研究发现能量状态和植物激素丰度可以改变植物生殖阶段的耐热性。如水杨酸(salicylic acid, SA)可改善高温下番茄^[57]、水稻^[58]的花粉发育情况,而外源性脱落酸(abscisic acid, ABA)的施用可增强蔗糖运输并加速蔗糖代谢以维持碳平衡和能量稳态,从而减轻对花药的热损伤^[59]。

2.2 高温影响植物光合作用、呼吸作用和蒸腾作用

作物生殖过程需要很高的能量,因此,它们严重依赖光合作用提供的能量^[60]。在过去的研究中,光合作用被认为是对高温胁迫最敏感的植物生理过程之一^[61]。叶绿体是对热胁迫最敏感的细胞器^[62]。高温会一定程度上损害叶绿体基质和类囊体膜,使植物叶片光合速率

降低^[63]。多年来,科研人员对多种作物在高温胁迫下光合速率变化及其分子机制进行了深入研究^[64-65]。最初,人们普遍认同高温胁迫下可以通过气孔限制 CO_2 供应来抑制光合速率(P_n),随着技术的发展,人们研究逐渐深入,在测定气孔导度(G_s)和光合速率的同时,能够算出胞间的 CO_2 浓度(C_i),也可以定量 CO_2 扩散的叶肉阻力和气孔阻力的大小,所以提出非气孔限制^[66],认为也可以通过抑制叶肉细胞的光合活性来影响光合作用,如高温会使叶绿体的结构遭到破坏,也会通过影响一些光合作用关键成分的稳定性来影响植物的光合速率,如影响光合碳同化关键酶1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase, Rubisco)对 CO_2 的固定、降低 CO_2 溶解度以及降解叶绿素等^[67-68]。非气孔限制和气孔限制共同导致了光合速率的降低^[69],但大量研究表明,净光合速率的降低主要受非气孔因素的限制^[68]。例如在 $50\text{ }^\circ\text{C}$ 高温下,甜椒叶片光合速率下降,胞间的 CO_2 浓度和气孔导度上升,则可以判断光合速率的下降主要是由非气孔因素造成的^[70]。高温胁迫的主要结果之一是造成光合电子传递受损^[71]。多年来,光系统II(photosystem II, PSII)一直被认为是电子传递链中最敏感的组成部分^[61]。高温会导致其从有活性中心暂时失去活性转化向无活性中心,这是一种可逆的变化,是植物的一种保护机制^[72-73]。PSII活动减少通常是光合作用减少的最常见决定因素^[74]。出于这个原因,叶绿素荧光技术通常被用来衡量耐热性^[75-76]。最近的研究表明,在 CO_2 固定受到抑制的条件下,PSII活性不受温度限制,且 CO_2 固定对热应激最敏感,通过对Rubisco活化酶的直接作用来抑制Rubisco的活化^[71,77]。在低于 $40\text{ }^\circ\text{C}$ 的温度下,温度诱导的对Rubisco活化的抑制是完全可逆的,而在该温度以上,由于热变性而形成的活化酶的高分子量聚集体导致Rubisco活化酶的不可逆损失^[78]。

研究表明,作物通过光合作用固定碳到呼吸作用的损失高达60%,而作为产量收获的固定碳总量最多为25%^[79]。呼吸作用对温度的响应很大程度上是由温度如何影响底物供应以及植物组织对呼吸产物的需求驱动的。能量需求来

源于韧皮部装载、蛋白质周转、离子梯度维持等过程,以及叶片和根系中的其他代谢活动^[80]。De Vries等的研究表明,在C3和C4植物中呼吸速率随温度升高呈指数增长,温度升高会刺激生长,这需要增加呼吸代谢^[81]。高温下,随着光合作用下降和呼吸作用增加,作物净碳供应受到限制^[82-83]。这种情况需要将已经吸收的非结构性碳水化合物转移到呼吸代谢中^[84-85]。这种碳资源的重新分配会限制可用于支持生殖发育的碳,并最终减少可用于种子或谷物灌浆的碳^[84,86]。热应激导致植物呼吸增加损害净碳平衡并限制水稻,大豆等作物的生产力^[84,87]。多个物种的呼吸和产量之间的负相关在热应激期间尤为强烈^[88-90]。植物短期光合作用对温度的响应小于呼吸作用^[60,80],如果温度持续升高,植物可以通过调节呼吸速率来调节呼吸稳态,以稳定整体碳平衡并限制对腺苷三磷酸(adenosine 5'-triphosphate, ATP)的需求^[60]。因此,在全球变暖的背景下热驯化呼吸速率的能力可能在决定作物生产力的前进中很重要。

除了上述的光合和呼吸作用,植物耐热性也被鉴定与叶片蒸腾速率相关。有研究表明,高温处理下,作物产量通常与冠层或器官(如穗和叶)温度呈负相关^[91]。由于叶片蒸腾是冠层或器官温度的决定因素,高的叶片蒸腾速率(E)将有利于产量的形成^[92]。在水稻^[92]、辣椒^[93]中的研究结果表明品种间耐热性的差异与叶片蒸腾速率呈正相关,但是在高温胁迫下,叶片蒸腾速率提高的比率则与品种的耐热性成反比^[72]。高温导致植物叶表面温度增加,使叶片气孔开度减少以减少蒸腾降低植物对水分和离子的转运和吸收^[3,72,94]。此外,蒸腾作用能显著降低冠层温度防止高温灼伤,与冠气温差呈显著正相关^[95]。

2.3 高温影响生物膜的稳定性

生物膜是由脂质和蛋白质镶嵌而成的高度有序结构。温度作为一种物理信号,可以直接改变生物膜的流动性和膜微区的重塑^[96]。这可能不仅会影响膜的组成,还会对脂质和蛋白质(如离子通道和激酶)之间的特定相互作用产生影响,从而改变蛋白质的构象和功能,触发特定的信号转导途径^[96]。细胞通过实时控

制脂质饱和度和脂肪酸长度来干扰膜调节物质进出细胞/细胞器,重塑并重建膜流动性以应对环境温度的变化^[80]。高温影响质膜(plasma membrane, PM),叶绿体和线粒体膜以及内质网系统(endoplasmic reticulum, ER)的状态和特性,然而目前高温胁迫下膜损伤的研究仍多集中在发生碳代谢和能量交换的线粒体和叶绿体上,对植物细胞质膜和内质网的高温胁迫响应的分子机制仍然知之甚少^[96]。

由于电子传递链中产生的活性氧(reactive oxygen species, ROS)(包括过氧化氢(H₂O₂)、超氧阴离子(O₂^{·-})、羟基自由基(·OH)和单线态氧(¹O₂))以及伴随的代谢能量分布在光合作用和呼吸作用期间,因此叶绿体和线粒体成分是植物氧化损伤的主要目标^[97]。丙二醛(Malonic dialdehyde, MDA)常被作为膜脂过氧化作用的一个重要指标^[67]。如前所述,高温引起的叶绿体膜热损伤主要发生在类囊体膜上。类囊体膜的流动性^[96]和脂质过氧化^[98]均会影响PSII功能。脂质过氧化产物通过氧化修饰、蛋白质裂解和不可逆的蛋白质聚集对PSII蛋白产生有害影响^[98-99],最显著的是反应中心结合蛋白D1^[100]。高温对线粒体的膜损伤源于心磷脂(cardiolipins, CL)的过氧化,进而抑制细胞色素c氧化酶活性,从而减少电子传输,最终减少ATP合成^[101]。

3 植物对高温胁迫的响应机制

植物生长发育过程中已经进化出不同适应机制支持植物的耐热性。这些机制与脂质膜热稳定性、Ca²⁺、热休克转录因子(heat shock transcription factor, HSF)、热休克蛋白(heat shock protein, HSP)、ROS的产生和抗氧化系统,以及植物激素和渗透调节物质等因素有关。

3.1 膜的热稳定性

脂质膜的热稳定性由膜脂肪酸的饱和度或不饱和度控制^[80]。饱和脂肪酸的相对水平越高,膜的刚性越强^[102],耐热性越强^[80]。植物中脂肪酸去饱和酶(fatty acid desaturase, FAD)家族在适应高温胁迫方面发挥着重要作用。在拟南芥FAD家族的8个成员中(FAD1至FAD8),FAD2和FAD3位于内质网膜中,而其他的是质

体特异性去饱和酶^[96]。研究表明,质膜和膜细胞器可感知温度波动,并可在转录和转录后水平影响FAD活性,从而改变膜流动性^[103]。目前,植物中FAD对温度突然波动和具有温度敏感性的上游因素快速反应以调节FAD活性的机制仍不清楚^[96]。

在前面的论述中,我们提到高温胁迫也会影响脂质和蛋白质之间的特定相互作用,从而改变蛋白质的构象和功能,触发特定的信号转导途径,改变基因的表达和转录物的积累。故除了结构成分以外,脂质及蛋白质亦可作为信号介质。目前有超过1 000种脂质被证明参与应激诱导的细胞信号传导,数量远远超过结构脂质^[96]。研究表明,热诱导的膜流动性变化可能会激活膜上的磷脂酶和激酶,包括磷脂酶D(phospholipase D, PLD)和磷脂酰肌醇磷酸激酶(phosphatidylinositol phosphate kinase, PIPK),导致由其催化合成的磷脂酸(phosphatidic acid, PA)和磷脂酰肌醇4,5-二磷酸明显快速增加^[104]。磷脂酸是一种结构性脂质,在植物中充当磷脂酶C(phospholipase C, PLC)信号通路的关键协调者^[105]。拟南芥AtPLC3和AtPLC9与小热激蛋白(small HSP, sHSP)的表达调控有关^[96]。

3.2 Ca²⁺和转录因子

Ca²⁺和转录因子在高温胁迫下调节细胞信号传导的作用不容忽视。目前在植物的耐热机制中,已发现了多种转录因子。热休克转录因子(HSF)是迄今为止研究的所有真核生物中存在的一种保守蛋白,是最重要的一类转录因子^[106]。HSF可激活热休克反应(heat shock response, HSR),诱导热休克蛋白(HSP)的产生。番茄HSFA1a和拟南芥HSFA2是诱导产生耐热性的主要转录因子^[94]。据报道叶绿体核糖体蛋白S1(ribosomal protein S1, RPS1)可激活HSFA2的表达,这被认为在热驯化过程中调节热应激反应基因^[107-108]。除了HSFs外,MBF1c^[109-110]、DREB2A/DREB2C^[111-112]、WRKY^[113]、APX1和Zats^[114-115]也均被证明参与了植物的耐热机制。

钙作为偶联胞外信号与胞内生理生化的第二信使,与植物抗逆性关系密切。Ca²⁺螯合剂和通道阻断剂对高等植物HSR途径的有效抑制表明Ca²⁺内流和随后的信号传导在热胁迫响应

中发挥重要作用^[116-117]。研究表明,许多植物细胞质膜中存在热敏感的钙通道,如拟南芥中环核苷酸门控离子通道6(cyclic nucleotide-gated channel 6, CNGC6)可能介导热激活的Ca²⁺内流和热激蛋白的表达^[96]。游离Ca²⁺与钙调蛋白(calmodulin, CaMs)的结合被证明可以触发质膜钙信号级联,从而激活HSF-HSP通路^[118]。在拟南芥中,AtCaM3主要参与HSFs、MBF1c、WRKY家族(WRKY39)和DREB等转录因子的激活^[110, 119-120]。质膜定位的蛋白RBOHD参与H₂O₂的产生,并通过胞浆钙的增加和/或钙依赖蛋白激酶(calcium-dependent protein kinases, CD-PKs)的磷酸化直接激活^[110]。RBOHD的下游信号级联还包括HSFs、丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinases, MAPKs)和MBF1c^[96]。在过去几十年的研究中HSF-HSP已被证明构成了参与热应激反应的主要调控通路,其中一些基因已被应用于可持续农业^[121]。叶绿体基质HSP70被发现参与胁迫下的PSII修复^[122-123]。HSP90可能作为信号传递到细胞核的调节剂,调节光合作用相关基因和应激相关基因的表达^[124-125]。虽然其他一些HSPs已被证明在HSR和耐热性中具有重要作用,但迄今为止只有HSP101已被证明对植物获得性耐热性至关重要^[126]。HSP101作为分解错误折叠蛋白质的蛋白质机器具有特定作用^[127],这已在拟南芥^[128]和玉米^[129]中得到证实。

3.3 ROS积累和抗氧化系统

与其他非生物胁迫一样,高温胁迫可能会使酶和代谢途径解偶联,从而导致不需要和有害的ROS积累^[106]。ROS由所有细胞内细胞器中的有氧代谢而不断产生,特别是在叶绿体、线粒体和过氧化物酶体中^[130-131]。但叶绿体被认为是植物中ROS的主要来源^[132]。叶绿体和线粒体中ROS产生的主要场所为PSI和PSII的反应中心^[106, 130]和线粒体电子传递链(electron transfer chain, ETC)复合体I和III^[133]。高温胁迫下ROS水平急剧增加,会导致细胞成分(例如叶绿素)的不可逆降解和衰老来限制碳固定^[134],也会一定程度上损害细胞结构^[135],花粉萌发和花粉管生长,从而影响作物产量。对此,植物已经发展出多种应对氧化应激的策

略,其中抗氧化防御在非生物胁迫下的植物生存中起着至关重要的作用。

抗氧化系统的主要成分包括低分子量抗氧化剂(如抗坏血酸(ascorbic acid, Asc)、谷胱甘肽(glutathione, GSH)、生育酚和还原型异戊二烯醌、类胡萝卜素和花青素)和抗氧化酶(如过氧化物酶(catalase, CAT)、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)、谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GPX)、过氧化物酶(peroxidase, PRX)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、单脱氢抗坏血酸还原酶(monodehydroascorbate reductase, MDHAR)、脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)、谷胱甘肽S-转移酶(glutathione S-transferase, GST)等)^[132, 136]。在氧化应激下,所有这些抗氧化剂的同步作用导致ROS去除并保护植物免受氧化损伤。值得注意的是,这些抗氧化剂与酶相关的反应偶联,例如Asc/APX、GSH/GPX。这种联系导致合适的细胞区室发生氧化还原变化,这在植物对各种非生物或生物胁迫的反应中起着至关重要的作用^[136]。

3.4 植物激素和渗透调节物质

高温影响植物激素产生和信号的调节。高温通过抑制或激活关键分子中枢纽影响植物激素通路,包括生物合成/分解代谢酶、激素转运蛋白、受体蛋白、信号成分和下游转录调节因子。研究表明,温度调节的激素信号通常取决于转录、转录后和翻译后机制,其中一些与典型的高温-phyB-PIF通路有关^[137-139]。Castroverde等^[139]对高温和低温下生长素、油菜素内酯(brassinosteroid, BR)、细胞分裂素(cytokinin, CK)、独脚金内酯(strigolactone, SL)、赤霉素(gibberellin, GA)、ABA、SA、茉莉酸(jasmonic acid, JA)和乙烯等激素通路的分子机制进行了综述,指出不同植物激素的调节机制可能与已知的温度感应机制有关,如温度调节的生长素、BR和GA生物合成与已知的phyB-PIF温度感应通路有关,并且温度会影响激素水平和生物合成基因表达,无论它们来自氨基酸(生长素、SA和乙烯)、脂质(BR和JA)、核苷酸(CK)还是特殊代谢物(SL、GA和ABA)。而

植物激素稳态和运输也通过前体修饰、改变细胞内运输和扰乱整株植物运输而受到温度的影响,如温度会影响受体转录水平、蛋白质丰度、稳定性和定位。当然,除了上述激素,新型植物激素多胺(polyamine, PA)也是这几年的研究热点。研究表明,多胺能够在高温下保持类囊体膜的热稳定性,从而提高光合效率,保护植物免受高温胁迫^[140-141]。

除植物激素外,植物体内的一些渗透调节物质如脯氨酸、可溶性糖等也可以帮助植物抵御高温逆境^[72]。脯氨酸、甘氨酸甜菜碱和海藻糖等渗透剂的积累可以提高植物的耐热性,但由于热敏植物缺乏积累这些物质的能力,因此可以通过外源施用渗透保护剂来提高此类植物的耐热性^[106]。近年来,植物激素、渗透剂、信号分子、微量元素等保护剂的外源应用提高植物抗逆性已经得到了许多研究,如施用外源脯氨酸和甘氨酸甜菜碱可以使Ca²⁺和K⁺含量增加,升高植物体内甘氨酸甜菜碱、游离脯氨酸和可溶性糖的浓度,使芽更耐热^[142-143]。外源硒(Se)的施用通过增强高温下抗氧化防御来减少氧化损伤,从而提高作物产量^[144]。

4 总结与展望

高温胁迫是许多地区农业所面临的主要问题。高温影响植物细胞生物膜的稳定性,干扰各种细胞器如线粒体和叶绿体功能,影响植物光合、呼吸和蒸腾作用引起碳供需失衡,同时

高温也影响雄性器官发育和花粉活力,从而导致作物产量下降。为了提高耐热性,各种分子水平上的调节机制包括膜热稳定性、抗氧化防御系统、渗透调节物质、植物激素、钙依赖性蛋白激酶的积累和调节以及转录激活使植物在温度胁迫下得以适应(图1)。现今关于植物耐热性的生理生化机制已经有相当多的研究,但是我们对植物如何感知环境温度变化以及植物细胞温度变化的调控机制仍知之甚少。并且我国关于植物组织和细胞的温度研究起步较晚,在应用和测量方面尚未达到世界领先阶段,因此仍具有很大的发展空间。

目前一些关于植物气孔导度,蒸腾作用、干旱和生物胁迫的研究领域均涉及植物温度^[19, 145-147],这也提示了我们植物高温响应机制的复杂性,往往一个性状会由多个基因控制,各种胁迫并不是相对独立的,这也是传统育种过程中所难以克服的困难。但随着各种植物基因组的鉴定、生物信息方法及工具的发展和多组学技术的进步,使得我们对植物耐热遗传机制研究逐步深入。一些技术如CRISPR-Cas9、染色质转座酶可及性测序、RNA测序、染色质免疫共沉淀测序、RNA修饰以及单细胞RNA测序等在阐明植物高温胁迫响应和耐受相关基因网络至关重要。

分子工具与生理特征相结合将会是培育耐热品种的关键。在今后的研究中,我们可以通过整合植物反应的遗传和生理特征的方法来研

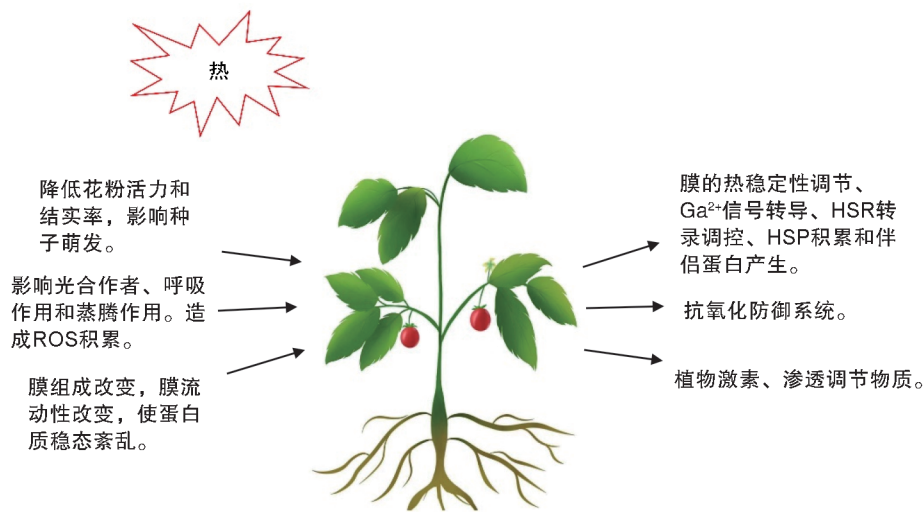


图1 高温胁迫对植物的影响(左侧)及植物耐热机制(右侧)

Fig. 1 The impact of high temperature stress on plants (left) and the mechanisms that plants use to withstand heat (right)

究高温胁迫,以帮助确定植物育种目标。总的来说,我们需要考虑以下几方面重点:(1)开发简单的筛选方法,制定植物各个阶段可行的耐热性选育标准。(2)明确一些与热应激有关的生理性状的潜在遗传机制,并对其遗传物质进行多样性分组以明确各个生理性状之间的相关性。(3)确定与热应激相关的数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL),鉴定更多的热调控基因。(4)更加关注热调控基因的激活转录级联反应的上游机制,如热应激感知。(5)关注相关技术手段和仪器的研发,为深入研究和实践提供支持。

参考文献:

- [1] HATFIELD J L, PRUEGER J H. Temperature Extremes: Effect on Plant Growth and Development[J]. *Weather Clim Extrem*, 2015, **10**: 4–10. DOI: 10.1016/j.wace.2015.08.001.
- [2] TALUKDAR D. Biocomputation Assisted Data Base of Plant Stress Responsive Traits: Current Progress and Future Challenges [J]. *Tropical Plant Research*, 2015, **2**(2): 143–152.
- [3] INADA N. A Guide to Plant Intracellular Temperature Imaging Using Fluorescent Thermometers[J]. *Plant Cell Physiol*, 2023, **64**(1): 7–18. DOI: 10.1093/pcp/pcac123.
- [4] DURIGON A, DE JONG VAN LIER Q. Canopy Temperature Versus Soil Water Pressure Head for the Prediction of Crop Water Stress[J]. *Agric Water Manag*, 2013, **127**: 1–6. DOI: 10.1016/j.agwat.2013.05.014.
- [5] 于合龙, 李赞, 陈静, 等. 柔性贴片式在线测温装置及其在植物叶温测量中的应用[J]. *吉林农业大学学报*, 2020, **42**(4): 467–472. DOI: 10.13327/j.jjlau.2020.4357.
YU H L, LI Z, CHEN J, *et al.* A Flexible Patch-type Online Temperature Measuring Device and Its Application in Plant Leaf Temperature Measurement[J]. *J Jilin Agric Univ*, 2020, **42**(4): 467–472. DOI: 10.13327/j.jjlau.2020.4357.
- [6] YU L, WANG W L, ZHANG X, *et al.* A Review on Leaf Temperature Sensor: Measurement Methods and Application[M]//Computer and Computing Technologies in Agriculture IX. Cham: Springer International Publishing, 2016: 216–230. DOI: 10.1007/978-3-319-48357-3_21.
- [7] SMITH W K, DANNENBERG M P, YAN D, *et al.* Remote Sensing of Dryland Ecosystem Structure and Function: Progress, Challenges, and Opportunities[J]. *Remote Sens Environ*, 2019, **233**: 111401. DOI: 10.1016/j.rse.2019.111401.
- [8] MULLER J D, ROTENBERG E, TATARINOV F, *et al.* 'Dual-reference' Method for High-precision Infrared Measurement of Leaf Surface Temperature under Field Conditions[J]. *New Phytol*, 2021, **232**(6): 2535–2546. DOI: 10.1111/nph.17720.
- [9] LEIGH A, SEVANTO S, CLOSE J D, *et al.* The Influence of Leaf Size and Shape on Leaf Thermal Dynamics: Does Theory Hold up Under Natural Conditions?[J]. *Plant Cell Environ*, 2017, **40**(2): 237–248. DOI: 10.1111/pce.12857.
- [10] JONES H G, STOLL M, SANTOS T, *et al.* Use of Infrared Thermography for Monitoring Stomatal Closure in the Field: Application to Grapevine[J]. *J Exp Bot*, 2002, **53**(378): 2249–2260. DOI: 10.1093/jxb/erf083.
- [11] AUBRECHT D M, HELLIKER B R, GOULDEN M L, *et al.* Continuous, Long-term, High-frequency Thermal Imaging of Vegetation: Uncertainties and Recommended Best Practices[J]. *Agric For Meteorol*, 2016, **228/229**: 315–326. DOI: 10.1016/j.agrformet.2016.07.017.
- [12] CHEN C. Determining the Leaf Emissivity of Three Crops by Infrared Thermometry[J]. *Sensors*, 2015, **15** (5): 11387–11401. DOI: 10.3390/s150511387.
- [13] 杜宝华, 仝乘风, 杨平. 冬小麦冠层内二氧化碳浓度的变化规律[J]. *中国农业气象*, 1996, **17**(6): 24–29.
DU B H, TONG C F, YANG P, *et al.* Studies on the Changing Patterns of CO₂ Concentration in Winter Wheat Canopy[J]. *Agric Meteorol*, 1996, **17**(6): 24–29.
- [14] 宋晓明, 董果, 赵勇, 等. 土壤水分胁迫对栓皮栎叶温及叶绿素荧光特性的影响[J]. *河南农业大学学报*, 2013, **47**(6): 691–697. DOI: 10.16445/j.cnki.1000-2340.2013.06.021.
SONG X M, DONG G, ZHAO Y, *et al.* Influence of Soil Water Stress on *Quercus variabilis* Leaf Temperature and Characteristics of Chlorophyll Fluorescence[J]. *J Henan Agric Univ*, 2013, **47**(6): 691–697. DOI: 10.16445/j.cnki.1000-2340.2013.06.021.
- [15] LI Y, ZHOU Q L, HE M J, *et al.* Dissection of Environmental and Physiological Effects on the Temperature Difference Between Superior and Inferior Spikelets within a Rice Panicle[J]. *Crop J*, 2021, **9**(5): 1098–1107. DOI: 10.1016/j.cj.2020.10.016.
- [16] 吴自明, 赵伟, 石庆华, 等. 双季水稻叶片温度变化规律及其与产量关系的研究[J]. *中国农学通报*, 2012, **28**(18): 86–92. DOI: 10.11924/j.issn.1000-6850.2011-3428.
WU Z M, ZHAO W, SHI Q H, *et al.* The Study on Double-season Rice Leaves Temperature Change Law and Its Relationship with Yield[J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2012, **28**(18): 86–92. DOI: 10.11924/j.issn.1000-6850.2011-3428.

- [17] SHAW B, THOMAS T H, COOKE D T. Responses of Sugar Beet (*Beta vulgaris* L.) to Drought and Nutrient Deficiency Stress[J]. *Plant Growth Regul*, 2002, **37**(1): 77–83. DOI: 10.1023/A: 1020381513976.
- [18] 赵晓彤, 韩亚东, 高继平, 等. 水稻穗分化期不同土壤水势叶温及生理性状变化[J]. *湖北农业科学*, 2011, **50**(1)33–36. DOI: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2011.01.029. ZHAO X T, HAN Y D, GAO J P, *et al.* Leaf Temperature and Physiological Traits of Panicle under Different Soil Water Potential[J]. *Hubei Agric Sci*, 2011, **50**(1)33–36. DOI: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2011.01.029.
- [19] OMER M, LOCKE J C, FRANTZ J M. Using Leaf Temperature as a Nondestructive Procedure to Detect Root Rot Stress in *Geranium*[J]. *Hort Technology*, 2007, **17**(4): 532–536. DOI: 10.21273/horttech.17.4.532.
- [20] 曹娜, 陈小荣, 贺浩华, 等. 幼穗分化期喷施磷钾肥对早稻抵御低温及产量和生理特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2017, **28**(11): 3562–3570. DOI: 10.13287/j.1001-9332.201711.030. CAO N, CHEN X R, HE H H, *et al.* Effects of Spraying P and K Fertilizers During Panicle Primordium Differentiation Stage on Cold Resistance, Yield and Physiological Characteristics of Early Rice[J]. *Chin J Appl Ecol*, 2017, **28**(11): 3562–3570. DOI: 10.13287/j.1001-9332.201711.030.
- [21] 谭孟祥, 景元书, 薛杨, 等. 水层深度对早稻幼穗分化期遭遇低温过程时叶片生理特性的影响[J]. *中国农业气象*, 2015, **36**(5): 553–560. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6362.2015.05.0042. TAN M X, JING Y S, XUE Y, *et al.* Effects of Different Water Depth on Leaf Physiological Characteristics of Early Rice during Panicle Primordium Suffered to Low Temperature[J]. *Chin J Agrometeorology*, 2015, **36**(5): 553–560. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6362.2015.05.0042.
- [22] CHANDEL A K, KHOT L R, OSROOSH Y, *et al.* Thermal-RGB Imager Derived In-field Apple Surface Temperature Estimates for Sunburn Management[J]. *Agric For Meteorol*, 2018, **253/254**: 132–140. DOI: 10.1016/j.agrformet.2018.02.013.
- [23] 丁国华, 马殿荣, 杨光, 等. 耐旱杂草稻幼苗光合系统对于旱胁迫的响应[J]. *生态学报*, 2016, **36**(1): 226–234. DOI: 10.5846/stxb201406201276. DING G H, MA D R, YANG G, *et al.* Responses of the Photosynthetic System of Drought-tolerance Weedy Rice to Drought Stress at the Seedling Stage[J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, **36**(1): 226–234. DOI: 10.5846/stxb201406201276.
- [24] JUURAKKO C L, BREDOW M, DICENZO G C, *et al.* Cold-inducible Promoter-driven Knockdown of *Brachypodium* Antifreeze Proteins Confers Freezing and Phytopathogen Susceptibility[J]. *Plant Direct*, 2022, **6**(9): e449. DOI: 10.1002/pld3.449.
- [25] VIALET-CHABRAND S, LAWSON T. Dynamic Leaf Energy Balance: Deriving Stomatal Conductance from Thermal Imaging in a Dynamic Environment[J]. *J Exp Bot*, 2019, **70**(10): 2839–2855. DOI: 10.1093/jxb/erz068.
- [26] VIALET-CHABRAND S, LAWSON T. Thermography Methods to Assess Stomatal Behaviour in a Dynamic Environment[J]. *J Exp Bot*, 2020, **71**(7): 2329–2338. DOI: 10.1093/jxb/erz573.
- [27] ARNOLDUSSEN B, ALHAMID J, WANG P P, *et al.* Internal Freezing and Heat Loss of Apple (*Malus domestica* Borkh.) and Sweet Cherry (*Prunus avium* L.) Reproductive Buds are Decreased with Cellulose Nanocrystal Dispersions[J]. *Front Plant Sci*, 2022, **13**: 949537. DOI: 10.3389/fpls.2022.949537.
- [28] 王敏, 周彝, 曾吉兴, 等. 硝态氮抑制尖孢镰刀菌侵染促进黄瓜生长的内在生理机制[J]. *植物营养与肥料学报*, 2020, **26**(11): 1944–1952. DOI: 10.11674/zwyf.20204. WANG M, ZHOU B, ZENG J X, *et al.* Inherent Physiological Mechanism of Nitrate Nitrogen in Suppressing *Fusarium oxysporum* Infection and Increasing Growth of Cucumber Plants[J]. *J Plant Nutr Fertil*, 2020, **26**(11): 1944–1952. DOI: 10.11674/zwyf.20204.
- [29] 余耀, 王俊斌, 丁博, 等. 低空气湿度对小麦气孔特性的影响[J]. *植物生理学报*, 2015, **51**(11): 1991–1996. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2015.0442. YU Y, WANG J B, DING B, *et al.* Effect of Low Atmospheric Humidity on Stomatal Features in Wheat [J]. *Plant Physiol J*, 2015, **51**(11): 1991–1996. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2015.0442.
- [30] 张凯珂, 冉茂宇. 植物布置模式对光伏组件和屋面被动降温及水分蒸发的影响[J]. *太阳能学报*, 2022, **43**(10): 88–93. DOI: 10.19912/j.0254-0096.tynxb.2021-0145. ZHANG K K, RAN M Y. Effect of Plants Layout Mode on Passive Cooling of Photovoltaic Module and Roof, and Water Evaporation[J]. *Acta Energetica Solaris Sin*, 2022, **43**(10): 88–93. DOI: 10.19912/j.0254-0096.tynxb.2021-0145.
- [31] 党晓宏, 徐立杰, 高永, 等. 基于“三温模型”的风沙采煤沉陷区柠条锦鸡儿灌丛蒸腾特征研究[J]. *金属矿山*, 2022, **552**(6): 190–196. DOI: 10.19614/j.cnki.jsks.202206029. DANG X H, XU L J, GAO Y, *et al.* Transpiration

- Characteristics of *Caragana korshinskii* Shrub in Coal Mining Subsidence Area Based on "Three-temperature Model"[J]. *Met Mine*, 2022, **552**(6): 190–196. DOI: 10.19614/j.cnki.jsks.202206029.
- [32] 徐立杰, 党晓宏, 高永, 等. 采煤沉陷区生态修复树种蒸腾特征及能量收支[J]. *水土保持通报*, 2021, **41**(6): 113–118. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2021.06.016.
- XU L J, DANG X H, GAO Y, *et al.* Transpiration Characteristics and Energy Budget of Ecological Restoration Tree Species in Coal Mining Subsidence Area[J]. *Bull Soil Water Conserv*, 2021, **41**(6): 113–118. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2021.06.016.
- [33] 韦巧, 武美燕, 张文英, 等. 内生真菌印度梨形孢对旱稻苗期生长及抗旱性的影响[J]. *生态学杂志*, 2018, **37**(9): 2642–2648. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201809.030.
- WEI Q, WU M Y, ZHANG W Y, *et al.* Effect of the Endophytic Fungus *Piriformospora Indica* on the Growth and Drought Tolerance of Rice Seedling under Drought Stress[J]. *Chin J Ecol*, 2018, **37**(9): 2642–2648. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201809.030.
- [34] 李永华, 李臻, 辛智鸣, 等. 形态变化对叶片表面温度的影响[J]. *植物生态学报*, 2018, **42**(2): 202–208. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0127.
- LI Y H, LI Z, XIN Z M, *et al.* Effects of Leaf Shape Plasticity on Leaf Surface Temperature[J]. *Chin J Plant Ecol*, 2018, **42**(2): 202–208. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0127.
- [35] 吴路遥, 张建国, 常闻谦, 等. 三种荒漠植物叶绿素荧光参数日变化特征[J]. *草业学报*, 2021, **30**(9): 203–213. DOI: 10.11686/cyxb2020345.
- WU L Y, ZHANG J G, CHANG W Q, *et al.* Diurnal Change in Chlorophyll Fluorescence Parameters in Three Desert Plants[J]. *Acta Prataculturae Sin*, 2021, **30**(9): 203–213. DOI: 10.11686/cyxb2020345.
- [36] ZHAO M G, LIU Y G, ZHANG L X, *et al.* Effects of Enhanced UV-B Radiation on the Activity and Expression of Alternative Oxidase in Red Kidney Bean Leaves [J]. *J Integr Plant Biol*, 2007, **49**(9): 1320–1326. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2007.00484.x.
- [37] PLAXTON W C, PODESTÁ F E. The Functional Organization and Control of Plant Respiration[J]. *Crit Rev Plant Sci*, 2006, **25**(2): 159–198. DOI: 10.1080/07352680600563876.
- [38] ZHU Y, LU J F, WANG J, *et al.* Regulation of Thermogenesis in Plants: The Interaction of Alternative Oxidase and Plant Uncoupling Mitochondrial Protein[J]. *J Integr Plant Biol*, 2011, **53**(1): 7–13. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2010.01004.x.
- [39] HATTORI K, NAGURO I, OKABE K, *et al.* ASK1 Signalling Regulates Brown and Beige Adipocyte Function [J]. *Nat Commun*, 2016, **7**: 11158. DOI: 10.1038/ncomms11158.
- [40] KATO H, OKABE K, MIYAKE M, *et al.* ER-resident Sensor PERK is Essential for Mitochondrial Thermogenesis in Brown Adipose Tissue[J]. *Life Sci Alliance*, 2020, **3**(3): e201900576. DOI: 10.26508/lsa.201900576.
- [41] MO Y J, LI G Y, LIU L, *et al.* OsGRF4AA Compromises Heat Tolerance of Developing Pollen Grains in Rice[J]. *Front Plant Sci*, 2023, **14**: 1121852. DOI: 10.3389/fpls.2023.1121852.
- [42] 谢晓金, 李秉柏, 申双和, 等. 抽穗期高温胁迫对水稻花粉活力与结实率的影响[J]. *江苏农业学报*, 2009, **25**(2): 238–241. DOI: 10.3969/j.issn.1000-4440.2009.02.003.
- XIE X J, LI B B, SHEN S H, *et al.* Effects of High Temperature Stress on Pollen Vitality and Seed Setting of Rice Cultivar During Heading Stage[J]. *Jiangsu J Agric Sci*, 2009, **25**(2): 238–241. DOI: 10.3969/j.issn.1000-4440.2009.02.003.
- [43] SHE K C, KUSANO H, YAESHIMA M, *et al.* Reduced Rice Grain Production under High-temperature Stress Closely Correlates with ATP Shortage During Seed Development[J]. *Plant Biotechnol*, 2010, **27**(1): 67–73. DOI: 10.5511/plantbiotechnology.27.67.
- [44] BEGCY K, NOSENKO T, ZHOU L Z, *et al.* Male Sterility in Maize After Transient Heat Stress During the Tetrad Stage of Pollen Development[J]. *Plant Physiol*, 2019, **181**(2): 683–700. DOI: 10.1104/pp.19.00707.
- [45] WAQAS M A, WANG X K, ZAFAR S A, *et al.* Thermal Stresses in Maize: Effects and Management Strategies[J]. *Plants (Basel)*, 2021, **10**(2): 293. DOI: 10.3390/plants10020293.
- [46] SHRESTHA S, MAHAT J, SHRESTHA J, *et al.* Influence of High-temperature Stress on Rice Growth and Development: A Review[J]. *Heliyon*, 2022, **8**(12): e12651. DOI: 10.1016/j.heliyon.2022.e12651.
- [47] DJANAGUIRAMAN M, PRASAD P V V, BOYLE D L, *et al.* Soybean Pollen Anatomy, Viability and Pod Set Under High Temperature Stress[J]. *J Agron Crop Sci*, 2013, **199**(3): 171–177. DOI: 10.1111/jac.12005.
- [48] BARLOW K M, CHRISTY B P, O'LEARY G J, *et al.* Simulating the Impact of Extreme Heat and Frost Events on Wheat Crop Production: A Review[J]. *Field Crops Res*, 2015, **171**: 109–119. DOI: 10.1016/j.fcr.2014.11.010.
- [49] SUN L, WEN J J, PENG H R, *et al.* The Genetic and Molecular Basis for Improving Heat Stress Tolerance in

- Wheat[J]. *ABIOTECH*, 2022, **3**(1): 25–39. DOI: 10.1007/s42994-021-00064-z.
- [50] BROWNE R G, LI S F, IACUONE S, *et al.* Differential Responses of Anthers of Stress Tolerant and Sensitive Wheat Cultivars to High Temperature Stress[J]. *Planta*, 2021, **254**(1): 4. DOI: 10.1007/s00425-021-03656-7.
- [51] BOKSHI A I, TAN D K Y, THISTLETHWAITE R J, *et al.* Impact of Elevated CO₂ and Heat Stress on Wheat Pollen Viability and Grain Production[J]. *Funct Plant Biol*, 2021, **48**(5): 503. DOI: 10.1071/fp20187.
- [52] ALSAMIR M, MAHMOOD T, TRETOWAN R, *et al.* An Overview of Heat Stress in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) [J]. *Saudi J Biol Sci*, 2021, **28**(3): 1654–1663. DOI: 10.1016/j.sjbs.2020.11.088.
- [53] PAUPIÈRE M J, MÜLLER F, LI H J, *et al.* Untargeted Metabolomic Analysis of Tomato Pollen Development and Heat Stress Response[J]. *Plant Reprod*, 2017, **30**(2): 81–94. DOI: 10.1007/s00497-017-0301-6.
- [54] PRASAD P V V, PISIPATI S R, MUTAVA R N, *et al.* Sensitivity of Grain *Sorghum* to High Temperature Stress during Reproductive Development[J]. *Crop Sci*, 2008, **48**(5): 1911–1917. DOI: 10.2135/cropsci2008.01.0036.
- [55] JAIN M, CHOUREY P S, BOOTE K J, *et al.* Short-term High Temperature Growth Conditions during Vegetative-to-reproductive Phase Transition Irreversibly Compromise Cell Wall Invertase-mediated Sucrose Catalysis and Microspore Meiosis in Grain *Sorghum* (*Sorghum bicolor*) [J]. *J Plant Physiol*, 2010, **167**(7): 578–582. DOI: 10.1016/j.jplph.2009.11.007.
- [56] HEDHLY A, VOGLER H, SCHMID M W, *et al.* Starch Turnover and Metabolism During Flower and Early Embryo Development[J]. *Plant Physiol*, 2016, **172**(4): 2388–2402. DOI: 10.1104/pp.16.00916.
- [57] JANSMA S Y, SERGEEVA L I, TIKUNOV Y M, *et al.* Low Salicylic Acid Level Improves Pollen Development Under Long-term Mild Heat Conditions in Tomato [J]. *Front Plant Sci*, 2022, **13**: 828743. DOI: 10.3389/fpls.2022.828743.
- [58] FENG B H, ZHANG C X, CHEN T T, *et al.* Salicylic Acid Reverses Pollen Abortion of Rice Caused by Heat Stress[J]. *BMC Plant Biol*, 2018, **18**(1): 245. DOI: 10.1186/s12870-018-1472-5.
- [59] REZAUL I M, FENG B H, CHEN T T, *et al.* Abscisic Acid Prevents Pollen Abortion Under High-temperature Stress by Mediating Sugar Metabolism in Rice Spikelets [J]. *Physiol Plant*, 2019, **165**(3): 644–663. DOI: 10.1111/pp1.12759.
- [60] FERGUSON J N, TIDY A C, MURCHIE E H, *et al.* The Potential of Resilient Carbon Dynamics for Stabilizing Crop Reproductive Development and Productivity during Heat Stress[J]. *Plant Cell Environ*, 2021, **44**(7): 2066–2089. DOI: 10.1111/pce.14015.
- [61] BERRY J, BJORKMAN O. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants[J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1980, **31**: 491–543. DOI: 10.1146/annurev.pp.31.060180.002423.
- [62] 张洁, 李天来. 日光温室亚高温对番茄光合作用及叶绿体超微结构的影响[J]. *园艺学报*, 2005, **32**(4): 614–619. DOI: 10.16420/j.issn.0513-353x.2005.04.010.
- ZHANG J, LI T L. Effects of Daytime Sub-high Temperature on Photosynthesis and Chloroplast Ultrastructure of Tomato Leaves in Greenhouse[J]. *Acta Horticult Sin*, 2005, **32**(4): 614–619. DOI: 10.16420/j.issn.0513-353x.2005.04.010.
- [63] 唐婷, 郑国伟, 李唯奇. 植物光合系统对高温胁迫的响应机制[J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2012, **28**(2): 127–132. DOI: 10.13865/j.cnki.cjbmb.2012.02.010.
- TANG T, ZHENG G W, LI W Q. Defense Mechanisms of Plants Photosystem to Heat Stress[J]. *Chin J Biochem Mol Biol*, 2012, **28**(2): 127–132. DOI: 10.13865/j.cnki.cjbmb.2012.02.010.
- [64] 张洁, 李天来, 徐晶. 昼间亚高温对日光温室番茄光合作用及物质积累的影响[J]. *园艺学报*, 2005, **32**(2): 228–233. DOI: 10.16420/j.issn.0513-353x.2005.02.009.
- ZHANG J, LI T L, XU J. Effect of Daytime Sub-high Temperature on Photosynthesis and Dry Matter Accumulation of Tomato in Greenhouse[J]. *Acta Horticult Sin*, 2005, **32**(2): 228–233. DOI: 10.16420/j.issn.0513-353x.2005.02.009.
- [65] THUSSAGUNPANIT J, JUTAMANEE K, SONJAROON W, *et al.* Effects of Brassinosteroid and Brassinosteroid Mimic on Photosynthetic Efficiency and Rice Yield Under Heat Stress[J]. *Photosynthetica*, 2015, **53**(2): 312–320. DOI: 10.1007/s11099-015-0106-5.
- [66] 高辉远, 邹琦, 程炳嵩. 大豆光合日变化过程中气孔限制和非气孔限制的研究[J]. *西北植物学报*, 1993, **13**(2): 96–102.
- GAO H Y, ZOU Q, CHENG B. Study on the Stomatal and Nonstomatal Limitation During the Diurnal Course of Photosynthesis in Soybean Leaves[J]. *Acta Bot Boreali Occidentalia Sin*, 1993, **13**(2): 96–102.
- [67] 张哲, 闵红梅, 夏关均, 等. 高温胁迫对植物生理影响研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2010, **38**(16): 8338–8339. DOI: 10.13989/j.cnki.0517-6611.2010.16.040.
- ZHANG Z, MIN H M, XIA G J, *et al.* Research Advances on Influence of High Temperature Stress on

- some Physiological Characteristics of Plants[J]. *J Anhui Agric Sci*, 2010, **38**(16): 8338–8339. DOI: 10.13989/j.cnki.0517-6611.2010.16.040.
- [68] 陈培琴, 郁松林, 詹妍妮, 等. 植物在高温胁迫下的生理研究进展[J]. 中国农学通报, 2006, **22**(5): 223–227. DOI: 10.11924/j.issn.1000-6850.0605223.
- CHEN P Q, YU S L, ZHAN Y N, *et al.* A Review on Plant Heat Stress Physiology[J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2006, **22**(5): 223–227. DOI: 10.11924/j.issn.1000-6850.0605223.
- [69] JE S M, KIM S H. Effects of CaCl₂ on Gas Exchange and Stomatal Responses in the Leaves of *Prunus serrulata*[J]. *J Korean For Soc*, 2016, **105**(3): 303–308. DOI: 10.14578/jkfs.2016.105.3.303.
- [70] 吴韩英, 寿森炎, 朱祝军, 等. 高温胁迫对甜椒光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 园艺学报, 2001, **28**(6): 517–521. DOI: 10.3321/j.issn: 0513-353X.2001.06.006.
- WU H Y, SHOU S Y, ZHU Z J, *et al.* Effects of High Temperature Stress on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence in Sweet Pepper (*Capsicum frutescens* L.) [J]. *Acta Horti Sin*, 2001, **28**(6): 517–521. DOI: 10.3321/j.issn: 0513-353X.2001.06.006.
- [71] YANG X H, LIANG Z, LU C M. Genetic Engineering of the Biosynthesis of Glycinebetaine Enhances Photosynthesis Against High Temperature Stress in Transgenic Tobacco Plants[J]. *Plant Physiol*, 2005, **138**(4): 2299–2309. DOI: 10.1104/pp.105.063164.
- [72] 屠小菊, 汪启明, 饶力群. 高温胁迫对植物生理生化的影响[J]. 湖南农业科学, 2013(13): 28–30. DOI: 10.16498/j.cnki.hnnykx.2013.13.005.
- TU X J, WANG Q M, RAO L Q. Effects of High Temperature Stress on Physiology and Biochemistry of Plant[J]. *Hunan Agric Sci*, 2013(13): 28–30. DOI: 10.16498/j.cnki.hnnykx.2013.13.005.
- [73] LEE H Y, HONG Y N, CHOW W S. Photoinactivation of Photosystem II Complexes and Photoprotection by Non-functional Neighbours in *Capsicum annuum* L. Leaves[J]. *Planta*, 2001, **212**(3): 332–342. DOI: 10.1007/s004250000398.
- [74] TANG Y L, WEN X G, LU Q T, *et al.* Heat Stress Induces an Aggregation of the Light-harvesting Complex of Photosystem II in Spinach Plants[J]. *Plant Physiol*, 2007, **143**(2): 629–638. DOI: 10.1104/pp.106.090712.
- [75] FERGUSON J N, MCAUSLAND L, SMITH K E, *et al.* Rapid Temperature Responses of Photosystem II Efficiency Forecast Genotypic Variation in Rice Vegetative Heat Tolerance[J]. *Plant J*, 2020, **104**(3): 839–855. DOI: 10.1111/tpj.14956.
- [76] SHARMA D K, TORP A M, ROSENQVIST E, *et al.* QTLs and Potential Candidate Genes for Heat Stress Tolerance Identified from the Mapping Populations Specifically Segregating for Fv/Fm in Wheat[J]. *Front Plant Sci*, 2017, **8**: 1668. DOI: 10.3389/fpls.2017.01668.
- [77] HALDIMANN P, FELLER U. Inhibition of Photosynthesis by High Temperature in Oak (*Quercus pubescens* L.) Leaves Grown Under Natural Conditions Closely Correlates with a Reversible Heat-dependent Reduction of the Activation State of Ribulose-1, 5-bisphosphate Carboxylase/Oxygenase[J]. *Plant Cell Environ*, 2004, **27**(9): 1169–1183. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2004.01222.x.
- [78] ALMESELMANI M, DESHMUKH P S, CHINNUSAMY V. Effects of Prolonged High Temperature Stress on Respiration, Photosynthesis and Gene Expression in Wheat (*Triticum aestivum* L.) Varieties Differing in Their Thermotolerance[J]. *Plant Stress*, 2012, **6**(1): 25–32.
- [79] GIFFORD R M, THORNE J H, HITZ W D, *et al.* Crop Productivity and Photoassimilate Partitioning[J]. *Science*, 1984, **225**(4664): 801–808. DOI: 10.1126/science.225.4664.801.
- [80] POSCH B C, KARIYAWASAM B C, BRAMLEY H, *et al.* Exploring High Temperature Responses of Photosynthesis and Respiration to Improve Heat Tolerance in Wheat[J]. *J Exp Bot*, 2019, **70**(19): 5051–5069. DOI: 10.1093/jxb/erz257.
- [81] DE VRIES F W T P, WITLAGE J M, KREMER D. Rates of Respiration and of Increase in Structural Dry Matter in Young Wheat, Ryegrass and Maize Plants in Relation to Temperature, to Water Stress and to Their Sugar Content[J]. *Ann Bot*, 1979, **44**(5): 595–609. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a085772.
- [82] AMTHOR J S, BAR-EVEN A, HANSON A D, *et al.* Engineering Strategies to Boost Crop Productivity by Cutting Respiratory Carbon Loss[J]. *Plant Cell*, 2019, **31**(2): 297–314. DOI: 10.1105/tpc.18.00743.
- [83] SU T, LI X Z, YANG M Y, *et al.* Autophagy: an Intracellular Degradation Pathway Regulating Plant Survival and Stress Response[J]. *Front Plant Sci*, 2020, **11**: 164. DOI: 10.3389/fpls.2020.00164.
- [84] THOMEY M L, SLATTERY R A, KÖHLER I H, *et al.* Yield Response of Field-grown Soybean Exposed to Heat Waves under Current and Elevated CO₂[J]. *Glob Change Biol*, 2019, **25**(12): 4352–4368. DOI: 10.1111/gcb.14796.
- [85] SITA K, SEHGAL A, HANUMANTHARAO B, *et al.* Food Legumes and Rising Temperatures: Effects, Adaptive Functional Mechanisms Specific to Reproductive

- Growth Stage and Strategies to Improve Heat Tolerance[J]. *Front Plant Sci*, 2017, **8**: 1658. DOI: 10.3389/fpls.2017.01658.
- [86] ZHOU R, KJÆR K H, ROSENQVIST E, *et al.* Physiological Response to Heat Stress During Seedling and Anthesis Stage in Tomato Genotypes Differing in Heat Tolerance[J]. *J Agron Crop Sci*, 2017, **203**(1): 68–80. DOI: 10.1111/jac.12166.
- [87] GRAY S B, DERMODY O, KLEIN S P, *et al.* Intensifying Drought Eliminates the Expected Benefits of Elevated Carbon Dioxide for Soybean[J]. *Nat Plants*, 2016, **2**(9): 16132. DOI: 10.1038/nplants.2016.132.
- [88] JACOBY R P, MILLAR A H, TAYLOR N L. Opportunities for Wheat Proteomics to Discover the Biomarkers for Respiration-dependent Biomass Production, Stress Tolerance and Cytoplasmic Male Sterility[J]. *J Proteom*, 2016, **143**: 36–44. DOI: 10.1016/j.jprot.2016.02.014.
- [89] MOLERO G, REYNOLDS M P. Spike Photosynthesis Measured at High Throughput Indicates Genetic Variation Independent of Flag Leaf Photosynthesis[J]. *Field Crops Res*, 2020, **255**: 107866. DOI: 10.1016/j.fcr.2020.107866.
- [90] MOLERO G, REYNOLDS M P. Identification of Heat Tolerant Wheat Lines Showing Genetic Variation in Leaf Respiration and other Physiological Traits[J]. *Euphytica*, 2017, **213**(3): 76. DOI: 10.1007/s10681-017-1858-8.
- [91] AMANI I, FISCHER R A, REYNOLDS M P. Canopy Temperature Depression Association with Yield of Irrigated Spring Wheat Cultivars in a Hot Climate[J]. *J Agron Crop Sci*, 1996, **176**(2): 119–129. DOI: 10.1111/j.1439-037X.1996.tb00454.x.
- [92] XIONG D L, YU T T, LING X X, *et al.* Sufficient Leaf Transpiration and Nonstructural Carbohydrates are Beneficial for High-temperature Tolerance in Three Rice (*Oryza sativa*) Cultivars and Two Nitrogen Treatments[J]. *Funct Plant Biol*, 2015, **42**(4): 347. DOI: 10.1071/fp14166.
- [93] 潘宝贵, 王述彬, 刘金兵, 等. 高温胁迫对不同辣椒品种苗期光合作用的影响[J]. *江苏农业学报*, 2006, **22**(2): 137–140. DOI: 10.3969/j.issn.1000-4440.2006.02.010.
- PAN B G, WANG S B, LIU J B, *et al.* Effect of Heat Stress on Photosynthesis of Pepper Cultivars at Seedling Stage[J]. *Jiangsu J Agric Sci*, 2006, **22**(2): 137–140. DOI: 10.3969/j.issn.1000-4440.2006.02.010.
- [94] 鞠冠华, 崔丽洁, 张书, 等. 植物耐热性的分子机制研究进展[J]. *长江蔬菜*, 2012(24): 5–11. DOI: 10.3865/j.issn.1001-3547.2012.24.002.
- JU G H, CUI L J, ZHANG S, *et al.* Research Progress on Molecular Mechanism of Plant Heat Tolerance[J]. *J Chang Veg*, 2012(24): 5–11. DOI: 10.3865/j.issn.1001-3547.2012.24.002.
- [95] YAN C, CHEN H Y, FAN T Y, *et al.* Rice Flag Leaf Physiology, Organ and Canopy Temperature in Response to Water Stress[J]. *Plant Prod Sci*, 2012, **15**(2): 92–99. DOI: 10.1626/ppls.15.92.
- [96] NIU Y, XIANG Y. An Overview of Biomembrane Functions in Plant Responses to High-temperature Stress[J]. *Front Plant Sci*, 2018, **9**: 915. DOI: 10.3389/fpls.2018.00915.
- [97] POSPÍŠIL P, PRASAD A. Formation of Singlet Oxygen and Protection Against Its Oxidative Damage in Photosystem II Under Abiotic Stress[J]. *J Photochem Photobiol B Biol*, 2014, **137**: 39–48. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2014.04.025.
- [98] CHAN T, SHIMIZU Y, POSPÍŠIL P, *et al.* Quality Control of Photosystem II: Lipid Peroxidation Accelerates Photoinhibition under Excessive Illumination[J]. *PLoS One*, 2012, **7**(12): e52100. DOI: 10.1371/journal.pone.0052100.
- [99] YAMAMOTO Y, KAI S, OHNISHI A, *et al.* Quality Control of PSII: Behavior of PSII in the Highly Crowded Grana Thylakoids Under Excessive Light[J]. *Plant Cell Physiol*, 2014, **55**(7): 1206–1215. DOI: 10.1093/pcp/pcu043.
- [100] POSPÍŠIL P, YAMAMOTO Y. Damage to Photosystem II by Lipid Peroxidation Products[J]. *Biochim Biophys Acta BBA Gen Subj*, 2017, **1861**(2): 457–466. DOI: 10.1016/j.bbagen.2016.10.005.
- [101] PAN R H, JONES A D, HU J P. Cardiolipin-mediated Mitochondrial Dynamics and Stress Response in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2014, **26**(1): 391–409. DOI: 10.1105/tpc.113.121095.
- [102] NARAYANAN S, TAMURA P J, ROTH M R, *et al.* Wheat Leaf Lipids during Heat Stress: I. High Day and Night Temperatures Result in Major Lipid Alterations[J]. *Plant Cell Environ*, 2016, **39**(4): 787–803. DOI: 10.1111/pce.12649.
- [103] SINGER S D, ZOU J T, WESELAKE R J. Abiotic Factors Influence Plant Storage Lipid Accumulation and Composition[J]. *Plant Sci*, 2016, **243**: 1–9. DOI: 10.1016/j.plantsci.2015.11.003.
- [104] MISHKIND M, VERMEER J E M, DARWISH E, *et al.* Heat Stress Activates Phospholipase D and Triggers PIP₂ Accumulation at the Plasma Membrane and Nucleus[J]. *Plant J*, 2009, **60**(1): 10–21. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2009.03933.x.
- [105] TESTERINK C, MUNNIK T. Phosphatidic Acid: a

- Multifunctional Stress Signaling Lipid in Plants[J]. *Trends Plant Sci*, 2005, **10**(8): 368–375. DOI: 10.1016/j.tplants.2005.06.002.
- [106] HEMANTARANJAN A. Heat Stress Responses and Thermotolerance[J]. *Adv Plants Agric Res*, 2014, **1**(3): 00012. DOI: 10.15406/apar.2014.01.00012.
- [107] YU H D, YANG X F, CHEN S T, *et al.* Downregulation of Chloroplast RPS1 Negatively Modulates Nuclear Heat-responsive Expression of HsfA2 and Its Target Genes in *Arabidopsis*[J]. *PLoS Genet*, 2012, **8**(5): e1002669. DOI: 10.1371/journal.pgen.1002669.
- [108] LIU H C, CHARNG Y Y. Common and Distinct Functions of *Arabidopsis* Class A1 and A2 Heat Shock Factors in Diverse Abiotic Stress Responses and Development[J]. *Plant Physiol*, 2013, **163**(1): 276–290. DOI: 10.1104/pp.113.221168.
- [109] SUZUKI N, BAJAD S, SHUMAN J, *et al.* The Transcriptional Co-activator MBF1c is a Key Regulator of Thermotolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *J Biol Chem*, 2008, **283**(14): 9269–9275. DOI: 10.1074/jbc.M709187200.
- [110] SUZUKI N, SEJIMA H, TAM R, *et al.* Identification of the MBF₁ Heat-response Regulon of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant J*, 2011, **66**(5): 844–851. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2011.04550.x.
- [111] YOSHIDA T, SAKUMA Y, TODAKA D, *et al.* Functional Analysis of an *Arabidopsis* Heat-shock Transcription Factor HsfA3 in the Transcriptional Cascade Downstream of the DREB2A Stress-regulatory System [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2008, **368**(3): 515–521. DOI: 10.1016/j.bbrc.2008.01.134.
- [112] CHEN H, HWANG J E, LIM C J, *et al.* *Arabidopsis* DREB2C Functions as a Transcriptional Activator of HsfA3 during the Heat Stress Response[J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2010, **401**(2): 238–244. DOI: 10.1016/j.bbrc.2010.09.038.
- [113] LI S J, FU Q T, CHEN L G, *et al.* *Arabidopsis thaliana* WRKY25, WRKY26, and WRKY33 Coordinate Induction of Plant Thermotolerance[J]. *Planta*, 2011, **233**(6): 1237–1252. DOI: 10.1007/s00425-011-1375-2.
- [114] MILLER G, SUZUKI N, RIZHISKY L, *et al.* Double Mutants Deficient in Cytosolic and Thylakoid Ascorbate Peroxidase Reveal a Complex Mode of Interaction between Reactive Oxygen Species, Plant Development, and Response to Abiotic Stresses[J]. *Plant Physiol*, 2007, **144**(4): 1777–1785. DOI: 10.1104/pp.107.101436.
- [115] MILLER G, SHULAEV V, MITTLER R. Reactive Oxygen Signaling and Abiotic Stress[J]. *Physiol Plant*, 2008, **133**(3): 481–489. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2008.01090.x.
- [116] LI B, LIU H T, SUN D Y, *et al.* Ca²⁺ and Calmodulin Modulate DNA-binding Activity of Maize Heat Shock Transcription Factor in Vitro[J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, **45**(5): 627–634. DOI: 10.1093/pcp/pch074.
- [117] SURI S S, DHINDSA R S. A Heat-activated MAP Kinase (HAMK) as a Mediator of Heat Shock Response in Tobacco Cells[J]. *Plant Cell Environ*, 2008, **31**(2): 218–226. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2007.01754.x.
- [118] VON KOSKULL-DÖRING P, SCHARF K D, NOVER L. The Diversity of Plant Heat Stress Transcription Factors[J]. *Trends Plant Sci*, 2007, **12**(10): 452–457. DOI: 10.1016/j.tplants.2007.08.014.
- [119] LI S J, ZHOU X, CHEN L G, *et al.* Functional Characterization of *Arabidopsis thaliana* WRKY39 in Heat Stress[J]. *Mol Cells*, 2010, **29**(5): 475–483. DOI: 10.1007/s10059-010-0059-2.
- [120] LIU H C, LIAO H T, CHARNG Y Y. The Role of Class A1 Heat Shock Factors (HSFA1s) in Response to Heat and other Stresses in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell Environ*, 2011, **34**(5): 738–751. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02278.x.
- [121] SCHARF K D, BERBERICH T, EBERSBERGER I, *et al.* The Plant Heat Stress Transcription Factor (Hsf) Family: Structure, Function and Evolution[J]. *Biochim Biophys Acta*, 2012, **1819**(2): 104–119. DOI: 10.1016/j.bbagr.2011.10.002.
- [122] RÜTGERS M, SCHRODA M. A Role of VIPP₁ as a Dynamic Structure within Thylakoid Centers as Sites of Photosystem Biogenesis?[J]. *Plant Signal Behav*, 2013, **8**(11): e27037. DOI: 10.4161/psb.27037.
- [123] LIU H T, LI G L, CHANG H, *et al.* Calmodulin-binding Protein Phosphatase PP7 is Involved in Thermotolerance in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell Environ*, 2007, **30**(2): 156–164. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2006.01613.x.
- [124] TRÖSCH R, MÜHLHAUS T, SCHRODA M, *et al.* ATP-dependent Molecular Chaperones in Plastids—More Complex than Expected[J]. *Biochim Biophys Acta BBA Bioenerg*, 2015, **1847**(9): 872–888. DOI: 10.1016/j.bbabi.2015.01.002.
- [125] BECK C F. Signaling Pathways from the Chloroplast to the Nucleus[J]. *Planta*, 2005, **222**(5): 743–756. DOI: 10.1007/s00425-005-0021-2.
- [126] ZHANG N N, BELSTERLING B, RASZEWSKI J, *et al.* Natural Populations of *Arabidopsis thaliana* Differ in Seedling Responses to High-temperature Stress[J]. *Arabidopsis Plants*, 2015, **7**: plv101. DOI: 10.1093/aobpla/plv101.

- [127] DOYLE S M, WICKNER S. Hsp104 and CLPB: Protein Disaggregating Machines[J]. *Trends Biochem Sci*, 2009, **34**(1): 40–48. DOI: 10.1016/j.tibs.2008.09.010.
- [128] HONG S W, VIERLING E. Hsp101 is Necessary for Heat Tolerance but Dispensable for Development and Germination in the Absence of Stress[J]. *Plant J*, 2001, **27**(1): 25–35. DOI: 10.1046/j.1365-313x.2001.01066.x.
- [129] NIETO-SOTELO J, MARTÍNEZ L M, PONCE G, *et al.* Maize HSP101 Plays Important Roles in both Induced and Basal Thermotolerance and Primary Root Growth[J]. *Plant Cell*, 2002, **14**(7): 1621–1633. DOI: 10.1105/tpc.010487.
- [130] SOLIMAN W S, FUJIMORI M, TASE K, *et al.* Oxidative Stress and Physiological Damage Under Prolonged Heat Stress in C3 Grass *Lolium perenne*[J]. *Grassland Sci*, 2011, **57**(2): 101–106. DOI: 10.1111/j.1744-697X.2011.00214.x.
- [131] SHARMA P, JHA A B, DUBEY R S, *et al.* Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants Under Stressful Conditions[J]. *J Bot*, 2012, **2012**: 1–26. DOI: 10.1155/2012/217037.
- [132] HASANUZZAMAN M, NAHAR K, FUJITA M. Extreme Temperature Responses, Oxidative Stress and Antioxidant Defense in Plants[M]//Abiotic Stress-Plant Responses and Applications in Agriculture. London: IntechOpen Limited, 2013: 169–205. DOI: 10.5772/54833.
- [133] LEE B H, LEE H, XIONG L M, *et al.* A Mitochondrial Complex I Defect Impairs Cold-regulated Nuclear Gene Expression[J]. *Plant Cell*, 2002, **14**(6): 1235–1251. DOI: 10.1105/tpc.010433.
- [134] FERGUSON J N, TIDY A C, MURCHIE E H, *et al.* The Potential of Resilient Carbon Dynamics for Stabilizing Crop Reproductive Development and Productivity during Heat Stress[J]. *Plant Cell Environ*, 2021, **44**(7): 2066–2089. DOI: 10.1111/pce.14015.
- [135] MITTLER R, VANDERAUWERA S, GOLLERY M, *et al.* Reactive Oxygen Gene Network of Plants[J]. *Trends Plant Sci*, 2004, **9**(10): 490–498. DOI: 10.1016/j.tplants.2004.08.009.
- [136] SZYMAŃSKA R, ŚLESIAK I, ORZECZOWSKA A, *et al.* Physiological and Biochemical Responses to High Light and Temperature Stress in Plants[J]. *Environ Exp Bot*, 2017, **139**: 165–177. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2017.05.002.
- [137] JUNG J H, DOMIJAN M, KLOSE C, *et al.* Phytochromes Function as Thermosensors in *Arabidopsis*[J]. *Science*, 2016, **354**(6314): 886–889. DOI: 10.1126/science.aaf6005.
- [138] LEGRIS M, KLOSE C, BURGIE E S, *et al.* Phytochrome B Integrates Light and Temperature Signals in *Arabidopsis*[J]. *Science*, 2016, **354**(6314): 897–900. DOI: 10.1126/science.aaf5656.
- [139] CASTROVERDE C D M, DINA D. Temperature Regulation of Plant Hormone Signaling During Stress and Development[J]. *J Exp Bot*, 2021, **72**(21): 7436–7458. DOI: 10.1093/jxb/erab257.
- [140] MITRA R, BHATIA C R. Bioenergetic Cost of Heat Tolerance in Wheat Crop[J]. *Curr Sci*, 2008, **94**(8): 1049–1053. DOI: 10.1029/2007JG000503.
- [141] KUSANO T, YAMAGUCHI K, BERBERICH T, *et al.* Advances in Polyamine Research in 2007[J]. *J Plant Res*, 2007, **120**(3): 345–350. DOI: 10.1007/s10265-007-0074-3.
- [142] SAKAMOTO A, MURATA N. The Role of Glycine Betaine in the Protection of Plants from Stress: Clues from Transgenic Plants[J]. *Plant Cell Environ*, 2002, **25**(2): 163–171. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2001.00790.x.
- [143] RASHEED R, WAHID A, FAROOQ M, *et al.* Role of Proline and Glycinebetaine Pretreatments in Improving Heat Tolerance of Sprouting Sugarcane (*Saccharum* Sp.) Buds[J]. *Plant Growth Regul*, 2011, **65**(1): 35–45. DOI: 10.1007/s10725-011-9572-3.
- [144] DJANAGUIRAMAN M, PRASAD P V V, SEPANEN M. Selenium Protects Sorghum Leaves from Oxidative Damage Under High Temperature Stress by Enhancing Antioxidant Defense System[J]. *Plant Physiol Biochem*, 2010, **48**(12): 999–1007. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.09.009.
- [145] BALLESTER C, CASTEL J, JIMÉNEZ-BELLO M A, *et al.* Thermographic Measurement of Canopy Temperature is a Useful Tool for Predicting Water Deficit Effects on Fruit Weight in Citrus Trees[J]. *Agric Water Manag*, 2013, **122**: 1–6. DOI: 10.1016/j.agwat.2013.02.005.
- [146] BERGER B, PARENT B, TESTER M. High-throughput Shoot Imaging to Study Drought Responses[J]. *J Exp Bot*, 2010, **61**(13): 3519–3528. DOI: 10.1093/jxb/erq201.
- [147] SAVVIDES A M, VELEZ-RAMIREZ A I, FOTOPOULOS V. Challenging the Water Stress Index Concept: Thermographic Assessment of *Arabidopsis* Transpiration[J]. *Physiol Plant*, 2022, **174**(5): e13762. DOI: 10.1111/ppl.13762.