植物遗传资源学报 2015,16(1):127-132
Journal of Plant Genetic Resources DOI:10.13430/j.cnki.jpgr.2015.01.018

植物耐热相关基因研究进展

刘克禄,陈卫国
(甘肃省农业科学院,兰州 730070)

摘要:植物受到高温胁迫时,会激活某些特定基因的表达,从而增强植物的耐热性。近年来,随着生物技术的不断发展,植物耐热相关基因被相继克隆并转化植物体。本文对植物耐热的分子机制、相关基因的克隆、耐热性基因工程研究进展进行了综述,并提出了植物耐热基因工程的研究方向。

关键词:植物;耐热;基因;研究进展

Recent Advances in Plant Heat-related Genes

LIU Ke-lu, CHEN Wei-guo
(*Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070*)

Abstract: The expression of specific genes may be activated under high temperature, which enhances the heat resistance of the plants. In recent years, with the continuous development of biotechnology, plant heat-related genes have been cloned and transferred into some plants. This paper reviewed the cloning of heat-related genes, its molecular mechanisms as well as the advancements of genetic engineering in this area and its prospects.

Key words: plant; heat tolerance; genes; research advances

植物在生长发育的过程中常会受到各种逆境胁迫的危害,在诸多逆境因子中,高温胁迫可能导致植物发育停滞甚至死亡。在世界范围内,农业损失经常是由热胁迫、干旱或其他胁迫共同引起的。植物在进化过程中形成了许多应对高温逆境的机制,包括基础耐热性和获得耐热性。当植物受到高温胁迫时,一些基因被激活,从而导致一些代谢物和蛋白水平的增加,这些基因中有些可能会保护植物免受高温胁迫的伤害,有些可能会激活某些特定基因的表达从而增强植物的耐热性。目前已经克隆的与植物耐热性有关的基因主要分为热激蛋白(HSPs, heat shock proteins)、热激转录因子(HSFs, heat stress transcription factors)、与膜稳定性、抗氧化和激素相关的基因等。热激蛋白的积累量是由热激转录因子控制的,并在植物热激反应、植物或其他生物获得耐热性方面发挥着核心作用。热激转录因子是热胁迫相应过程中的中心调控蛋白,是一种转录调控因子,在热激条件下可激活热激基因的表达。此外,膜质脂肪酸的饱和度、抗氧化防卫机制及激素信号分子等等都在植物耐热性方面发挥着重要作用。

1 植物耐热分子生物学基础

1.1 植物耐热性分子机制

高温胁迫使植物受到热损伤,必然会导致植物应对这种危害,这时植物细胞中便会表达和积累热激蛋白(HSPs),从而避免或减轻植物受到热损伤。HSPs 的积累是由热激转录因子(HSFs)调控的,在植物热激反应中或植物获得耐热性方面发挥着核心作用[1-3]。

对高温压力的获得性耐热性,即热锻炼,是植物应对高温胁迫的主要保护机制。热胁迫可以使植物体内产生氧化胁迫,过氧化氢(H_2O_2)含量上升。有研究显示,芥末幼苗在热锻炼和水杨酸(SA)处理开

收稿日期:2014-03-08 **修回日期**:2014-05-07 **网络出版日期**:2014-12-11
URL:http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20141211.2218.015.html
基金项目:甘肃省农转资金计划项目(1305NCNA125)
第一作者研究方向为蔬菜新品种的选育及示范推广。E-mail:liukelu731@gmail.com

始后 5 min 内 H_2O_2 含量增加 90% 以上,活性氧浓度平衡被打破可能是氧化还原信号介导的基因表达变化的先决条件[4],H_2O_2 的增加可能是信号级联系统中的一分子,诱导产生对逆境的抵抗能力[5]。

热激引起过氧化氢酶(CAT)活性下降,一些关键性的抗氧化酶活性的下降,削弱了抗氧化保护系统引起活性氧浓度的增加[4-5]。对芥末幼苗喷施不同浓度的 SA 并对其进行热锻炼处理,期间植株体内的 H_2O_2 含量和 CAT 活性均出现下降的峰值,虽其下降的分子机理还不清楚,但这 2 个参数与耐热性有关。H_2O_2 的下降可以作为组织内抗氧化潜力增强的指标,而这也可能是导致耐热性增强的原因。SA 和 H_2O_2 可能都是使植物适应热胁迫的信号物质[6]。

近年来的研究揭示了压力信号转导途径的关键组分,这些组分能增强植物对温度的耐受性。大致可分为 3 条途径:其一,高温导致植物细胞膜系统流动性加强和细胞骨架的重组,造成胞外钙离子的涌入,而钙离子的变化激活钙依赖蛋白激酶(CDPK, calcium-dependent protein kinase)的活性,进一步诱导了促分裂素原活化蛋白激酶(MAPK, mitogen-activated protein kinases),再将信号传递到细胞核,诱导热激基因的表达;其二,高温导致胞质内蛋白质变性,变性的蛋白质聚集,进而引起热激蛋白 Hsp70/90 和热激转录因子 HsfA/B 的积累,热激蛋白使变性的蛋白质复性,具有分子伴侣的功能,有助于高温下保持和恢复蛋白质的活性结构。其中 HSP70 与抗热性的关系最为突出。热激转录因子 HsfA/B 进入细胞核与热激元件结合,诱导热激基因的表达;其三,热胁迫引起活性氧类物质的生成,由此激发活性氧类物质介导的信号传导途径通过某种未知途径将信号传至细胞核内,同热激基因的其他元件相结合,诱导热激基因的表达[7]。

1.2 植物热胁迫信号转导途径

在热胁迫反应中包含多种信号传递过程,其中一部分控制热激蛋白,其他的则控制热激响应元件的产生或激活(图 1)[8]。植物通过各种热胁迫信号转导途径最终获得耐热性。(1)植物耐热基因调控网络中最有特点的是调控编码热激蛋白的热激转录因子,可与热激蛋白上游的顺式作用元件结合,从而启动下游热激蛋白和相关基因的表达;(2)热激反应往往伴随一定的氧化胁迫,H_2O_2 产生于高温胁迫后很短时间内,可能参与调控 HSPs 的表达;(3)在热激反应中,IP3 与受体结合引起 Ca^{2+} 浓度瞬间变化,并通过一系列未知途径使 HSFs 激活 HSPs 的表达;(4)高温使细胞内蛋白质变性,引起 HSP70/90 以及热激转录因子的累积,从而与热激元件结合来诱导热激基因的表达;(5)植物激素,比如:脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)和乙烯同样与热胁迫信号转导有关;(6)叶绿体逆向调控信号途径:Ribosomal Protein S1(RPS1)作为叶绿体蛋白翻译调控的关键因子,其蛋白表达水平受高温胁迫的诱导;RPS1 表达增强可以提高类囊体膜蛋白的翻译效率,对于维持高温胁迫下叶绿体的功能状态和产生质体逆向信号是必要的。产生的质体信号通过相关的热激信号转导组分传递至细胞核,从而启动 HsfA2 和其下游靶基因的热激响应表达。而 HsfA2 下游靶基因编码的叶绿体定位的热激蛋白如 HSP21 等进入叶绿体,对高温胁迫下的叶绿体类囊体膜系统进行保护。上述发现同时也为通过调控质体翻译效率,增强农作物的耐高温胁迫能力提供了全新的遗传改良操作路径[9]。

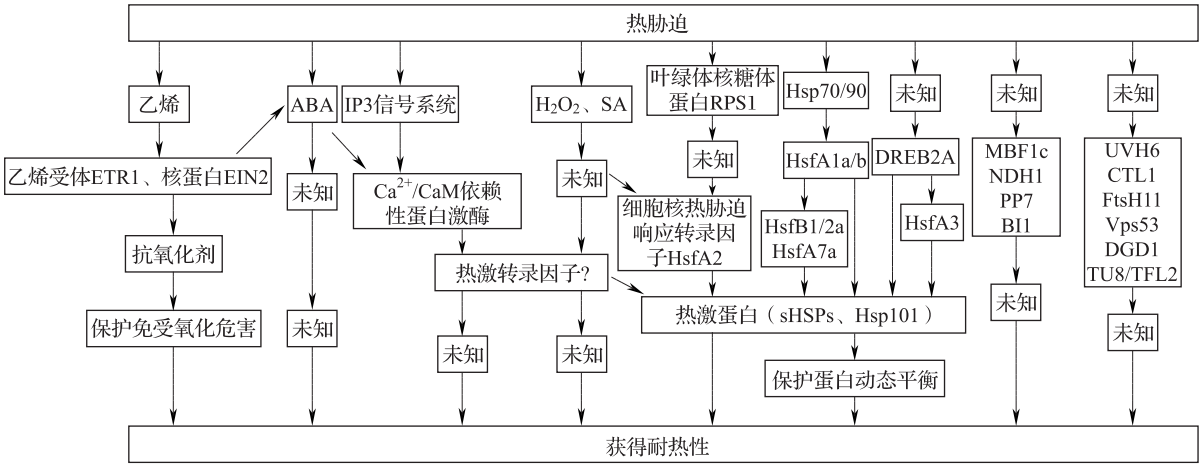

图 1 植物耐热信号转导途径

Fig. 1 Thermotolerance signaling pathways of plants

2　植物耐热性鉴定方法

2.1　叶绿素荧光参数法

一般情况下,叶绿素吸收的光能主要通过光合电子传递、叶绿素荧光发散和热损耗进行消耗。光合作用和热损耗的变化会引起叶绿素荧光的相应变化。陈香波等[10]以国内外 15 种观赏山楂苗木为材料,在自然高温下对其叶片光合气体交换参数及叶绿素荧光参数进行了测定。结果表明,观赏山楂主要通过加大气孔蒸腾来降低叶表面的温度,同时来维持较高光能电子传递与转化效率来减轻高温对光合机构的破坏;山楂叶片 PSⅡ原初光能转化效率及潜在活性与其耐热性密切相关。因此,叶绿素荧光参数(F_v/F_m)可作为山楂耐热性的鉴定指标。Z. L. Wang 等[11]利用 F_v/F_m对冷季型草的耐热性进行了研究。S. Xu 等[12]也利用 F_v/F_m对 2 种冷季型草坪草进行了耐热性鉴定。

2.2　细胞膜热稳定法

高温可导致植物细胞膜透性的增大,使膜的热稳定性变差,细胞内电解质外漏,导致组织浸出液电导率的增加。因此,可通过组织浸出液电导率的测定判断植物受到高温胁迫的程度。细胞膜热稳定法已被广泛应用于植物耐热性的研究[13],是一种快捷、灵敏、简便的估测植物耐热性的方法。何霞等[14]测定了 14 个高羊茅在不同高温处理时间下的相对电导率,鉴定了不同高羊茅品种的耐热性。王飞等[15]利用细胞膜热稳定法对小麦热敏感基因型中国春和耐热基因型 TAM107 相对电解质差异进行了比较研究。龚萍等[16]及张文娟等[17]分别利用电导率法并配合 Logistic 方程计算植物半致死温度,测定了 6 种芳香植物和 5 中景天科植物的耐热性。

2.3　三烯脂肪酸 C18:3 含量测定法

刘训言[18]研究发现 ω-3 脂肪酸不饱和酶含量的变化影响膜质中三烯脂肪酸水平,进而影响相变温度,改变植物对温度胁迫的抗性。王飞等[15]测定了耐热和热敏感基因型小麦品种热处理前后三烯脂肪酸含量的变化,变化值越大植物的耐热性越强,也就是说,膜质中饱和脂肪酸的含量越高,植物的耐热性越强。因此,热胁迫前后三烯脂肪酸含量的变化可以作为植物耐热性鉴定的指标,但其精确程度有待进一步研究和田间试验证实。

除上述鉴定方法外,还可以从花粉活力、形态,叶片的萎蔫程度[19]、根系活力等方面对植物耐热性进行初步鉴定。植物耐热性的鉴定方法虽然多种多样,但仍需进一步完善,建立不同种植物耐热性鉴定体系,将为植物耐热性的鉴定提供更多方便。

3　植物耐热相关基因

3.1　热激蛋白相关基因

热激蛋白是生物体受到物理、化学或生物等的刺激时产生的一类高度保守的蛋白质,可以稳定细胞的结构,维持细胞的正常生理功能,提高生物体相应的适应能力。热激蛋白(HSPs)被认为是热胁迫诱导的一类蛋白,其中包括:Hsp100、Hsp90、Hsp70(DnaK)、Hsp60、Hsp40 和 small HSP(sHSP)[20]。这些 HSPs 是分子伴侣蛋白的主要成分,在植物中 HSP 基因家族是极其复杂的,在各种胁迫中所起的作用很难单独区分开,除了靠分子伴侣的活性来推测外,很难获得 Hsp70、Hsp90 和 Hsp60 在热胁迫条件下是如何存活的[21-22]。sHSPs 属于超家族分子伴侣,其保守序列位于羧基端,共 90 个氨基酸,类似于 α 晶体球状蛋白保守域[21]。sHsps 功能的研究最先开始于植物与蓝藻,植物中的小分子量热激蛋白的分子量主要集中在 16 ~ 30 kD,sHsps 除了具有分子伴侣的功能外,还具有调节膜流动性的功能[23-24]。sHSPs 广泛存在于高等植物的叶肉细胞中,在热胁迫反应中发挥着主要作用[25]。sHSPs 能够被热诱导,并在伴侣活性方面发挥重要作用,植物中 sHSPs 的积累量与植物耐热性成正相关。

S. Katiyar-Agarwal 等[26]将拟南芥的 *hsp101* 基因导入水稻,发现转基因株系的耐热性有一定程度的提高且产量稳定,同时还发现转基因株系耐热性的提高是由 *hsp101* 引起的,而与小分子量的 HSPs 和 Clp 家族基因无关。D. M. Rhoads 等[27]从玉米中克隆获得了 *ZmHSP22*,并将其转化拟南芥,利用激光共聚焦显微镜发现该基因存在于线粒体中,观察转基因与野生型植株的生育期,发现转基因株系生育期缩短,同时耐热性增强。ClpB 家族中的一类新成员 HSP100 从番茄中被分离克隆出来,*Lehsp100* 基因转入番茄后,高温处理转基因番茄,发现此类蛋白存在于叶绿体中,令人惊奇的是正常温度生长的番茄叶绿体中观察不到此类蛋白,说明此类蛋白是受热胁迫诱导的,然而转反义链的株系和对照相比表现为耐热性下降[28]。研究表明,sHSPs 对植物获得耐热性也是具有一定贡献的,S. M. Park 等[29]将一个小分子量热激蛋白基因 *TLHS1* 转化烟草,对 T_2 幼苗进行 40℃和 45℃高温处理,发现子叶的开闭程度有所不同,转基因幼苗的子叶和野生型相比则更

为伸展。

许多证据表明,在热胁迫条件下叶绿体 sHsp 超表达可以提高番茄和烟草光系统Ⅱ免受伤害[30-31],同时烟草线粒体 sHsp 的超表达可以增强烟草的耐热性[32]。

3.2 热激转录因子相关基因

在植物细胞中存在一种热激蛋白,在热胁迫条件下可以与热激元件结合从而激活下游基因的表达,称为热激转录因子[33]。N. Yokotani 等[34]将水稻的 OsHsfA2e 转录因子超表达转化拟南芥,结果表明,转基因拟南芥从种子萌动到开花耐热性都明显提高,并且转基因株系还表现为一定的耐盐性。拟南芥热激转录因子 HsfA2 是一类参与逆境胁迫调节的关键基因[35],Y. Charng 等[36]利用 T-DNA 插入技术获得了拟南芥 *HsfA2* 突变体,37 ℃热处理后,突变体和野生型相比表现为耐热性下降,通过免疫印迹法分析可知,突变体中小分子量热激蛋白的数量远少于野生型的。秦丹丹[37]以小麦 TAM107 为材料克隆获得了热胁迫剧烈上调表达的乙烯应答转录共激活子基因 *TaMBF1c*,通过转化酵母发现在 48 ℃高温下,重组酵母的耐热性明显高于转空载体的。

3.3 脂肪酸合成相关基因

植物中的脂肪酸去饱和酶主要有 FAD2、FAD3、FAD6、FAD7、FAD8 等 5 种,催化产生不饱和脂肪酸。研究表明,脂肪酸的饱和度与温度具有相关性,因此,编码脂肪酸去饱和酶基因在植物抗高温胁迫中起着积极作用。Y. Murakami 等[38]将编码叶绿体 ω-3 脂肪酸去饱和酶基因沉默表达,转基因后代中三烯脂肪酸含量较野生型低,提高了植物的耐热性。刘训言[18]从番茄叶片中分离获得了番茄叶绿体 ω-3 脂肪酸去饱和酶基因 *LeFAD7*,通过对其表达模式和功能分析表明,抑制该基因的表达可以提高番茄植株的耐热性。M. Zhang 等[39]研究发现过表达 *FAD8* 基因的烟草植株对高温更为敏感,也从反面证实了 *FAD8* 与植物耐热性相关。

3.4 植物激素相关基因

J. Larkindale 等[22]筛选了 45 个拟南芥的突变体和 1 个转基因株系的耐热性,鉴定了一些与耐热性相关的基因,这些基因涉及到 ABA 信号转导途径、水杨酸信号途径、乙烯信号转导途径及活性氧信号转导途径,进一步研究表明,这些突变体中的 HSP101 和 sHSPs 的累积量都和野生型维持在同一水平,说明这些途径都是独立于热激蛋白热胁迫响应的信号转导途径。C. B. Ko 等[40]筛选了玉米子粒的 cDNA 文库,发现了一个很可能与耐热相关的基因序列,Blast 结果显示该序列与拟南芥 *GASA4* 基因有较高同源性,并且受赤霉素的诱导,超表达转化拟南芥发现该基因可提高转基因株系的耐热性,内质网伴侣表达分析表明 *GASA4* 很可能通过影响 *BiP* 基因的表达来改善拟南芥的耐热性。

3.5 抗氧化相关基因

G. Miller 等[41]以拟南芥抗坏血酸过氧化物酶 *tylAPX* 突变体来研究植物的耐热性,发现热胁迫可提高 APX 的含量,进而清除植物体内因热诱导产生的活性氧中间体(ROS, reactive oxygen species),降低 ROS 对细胞膜的损伤,提高植物的耐热性。李枝梅等[42]将定位于植物叶绿体和细胞质的胆碱氧化酶基因 *codA* 在番茄植株中过量表达,研究了 *codA* 基因与耐热性的关系。试验表明,*codA* 基因能够抑制高温胁迫下番茄体内活性氧的产生,降低膜质过氧化程度,维持细胞膜的稳定性,提高 PSⅡ的耐热性和抗氧化酶基因的表达。张扬[43]利用 VIGS 技术沉默了番茄 S-亚硝基谷胱甘肽还原酶基因 *SlGSNOR*,研究了高温下番茄 *SlGSNOR* 基因的沉默对植株光合机构和高温抗性的影响,并通过抗氧化系统、基因表达和激素含量的分析,研究了 S-亚硝酰化在植物抗逆反应尤其是耐高温反应中的作用机制,为改进高温条件下番茄的栽培措施和耐高温新品种创造提供理论基础。

3.6 其他基因

植物体中叶绿体铁氧还蛋白对细胞的代谢起着关键作用,V. B. Tognetti 等[44]将 *FLD* 转化烟草,正常温度培养 14d 的幼苗置于 40℃高温下,野生型烟草叶片全部白化而转基因烟草仍表现为正常生长。X. H. Yang 等[45]将来自菠菜的甜菜碱基因 *BADH-1* 转化烟草,发现转基因烟草的耐热性高于对照,进一步研究表明,高温条件下转基因烟草的叶绿素荧光参数和对照的保持同一水平,而转基因烟草 Rubisco 的活性强于野生型的。

随着生物技术的不断发展,植物基因工程技术也取得了长足进步,遗传转化及所转化基因表达的稳定性不断提高。因此,通过转基因技术来增强植物的抗逆性成为可能。近年来,与植物耐热性相关基因不断被分离、克隆、转化得到了转基因植物,获得耐热性(表 1)。

表 1　植物耐热相关基因

Table 1　Heat-related genes in plants

基因 Genes	功能 Function	来源物种 Organism	备注 Remark	参考文献 Reference
Hsp101	热激蛋白	拟南芥	转基因获得耐热性	[46]
Hsp101	热激蛋白	水稻	植物生长中获得耐热性	[26]
mHSP22	线粒体 sHSP	拟南芥	热胁迫后获得耐热性	[27]
TLHS1	过量表达 sHSP	烟草	幼苗耐热	[29]
LeHSP100/ClpB	叶绿体热激蛋白	番茄	转反义链失去耐热性	[28]
OsHsfA2e	转录因子	拟南芥	过量表达;定位于核内	[34]
MBF1c	转录共激活因子	拟南芥	热胁迫和渗透胁迫耐性	[47]
HsfA2	热诱导转录	拟南芥	基因敲除	[36]
APG6	热激蛋白	拟南芥	叶绿体的合成	[48]
vtc1,*vtc2*,*npq1*,*cad2*	活性氧代谢突变	拟南芥	耐热或热敏感	[22]
ABI1,*ABI2*	ABA 调控	拟南芥	耐热性	[49]
GASA4	分子伴侣	拟南芥	过量表达增加耐热性	[40]
AtDjA2 & atDjA3	J 蛋白分子伴侣	拟南芥	突变体热敏感	[50]
FAD7	脂肪酸不饱和酶	水稻	生长速度加快、叶绿素含量增加	[51]
ATTS244 and ATTS405	保护光合系统的 FtsH 蛋白酶	拟南芥	突变体热敏感	[52]
FLD	在叶绿体中黄素氧还蛋白的表达	烟草	耐热,抗高辐射、水分胁迫、紫外线	[44]
PARP1;*PARP2*	多聚 ADP 核糖聚合酶	拟南芥、油菜	基因沉默获得耐热性	[53]
BADH-1	甜菜碱醛脱氢酶	烟草	光合作用中耐热性	[45]
P5CR	吡咯啉羧酸合酶(脯氨酸的合成)	大豆	抗渗透胁迫和热胁迫	[54]
ndhCKJ	NAD(P)H 脱氢酶	烟草	热胁迫下光合作用	[55]
APX1	抗坏血酸过氧化物酶	拟南芥	获得耐热性	[56]
ISPS	异戊二烯合成	杨树	过量表达获得耐热性	[57]
OsAKR1	醛酮还原酶	水稻	过表达获得耐热性	[58]
HIT4	编码核仁蛋白	拟南芥	突变株热敏感	[59]

4　展望

热胁迫扰乱了植物的细胞平衡,导致植物发育停滞或死亡。植物体内热胁迫响应极其复杂。普遍认为高温导致植物体内热胁迫响应基因的表达,随着研究的深入,热胁迫响应中研究比较清楚的是热激转录因子及保护膜系统和蛋白的相关基因。近年来,越来越多的试验也证实了其他基因参与植物耐热的产生。

目前,对植物耐热机理的研究有了更深入的发展,但其耐热的应答过程及其复杂,涉及到许多生化分子和大量基因,许多方面还不能做出确切解释,仍需做大量工作。高温胁迫会诱导一系列基因的表达,这些高温应答基因的调控机制尚不明确。在植物中通常采用将这些基因过量表达的策略,不仅可以分析这些基因的功能,也可能创造出耐热的新种质。因此,不断有植物耐热相关基因被克隆且转化植物体,并在某些特定试验条件下对植物的耐热性有一定贡献。植物今后转基因的方向不仅仅是转入单个基因,而是相关表达的基因以及影响植物耐热性的一系列物质的基因共同表达体。植物耐热性是受多基因控制的数量性状,耐热性 QTL 的克隆比较困难,涉及的基因数目较多,因此,分析基因表达谱,筛选植物耐热相关基因,鉴定出植物耐热性关键基因,通过基因工程手段过量表达基因,对植物耐热性改良具有重要的现实意义。

参考文献

[1]　Wang W, Vinocur B, Shoseyov O, et al. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response [J]. Trends Plant Sci, 2004, 9(5): 244-252

[2]　Baniwal S K, Bharti K, Chan K Y, et al. Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors [J]. J Biosci, 2004, 29(4): 471-487

[3]　Miller G, Mittler R. Could heat shock transcription factors function as hydrogen peroxide sensors in plants [J]. Ann Bot, 2006, 98(2): 279-288

[4] Foyer C H, Lopez-Delgado H, Dat J F, et al. Hydrogen peroxide and glutathione associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signaling[J]. Physiol Plant, 1997, 100(2): 241-254
[5] Dat J F, Lopez-Delgado H, Foyer C H, et al. Parallel changes in H_2O_2 and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in Mustard seedlings[J]. Plant Physiol, 1998, 116(4): 1351-1357
[6] 何亚丽,胡雪华,金浩. 植物激素对耐热性的调控机制及其在冷地型草坪草研究中的应用前景[J]. 上海农学院学报, 2000, 18(1): 67-73
[7] Sung D Y, Kaplan F, Lee K J, et al. Acquired tolerance to temperature extremes[J]. Trends Plant Sci, 2003, 8(2): 179-187
[8] Kotak S, Larkindale J, Lee U, et al. Complexity of the heat stress response in plants[J]. Curr Opin Plant Biol, 2007, 10(3): 310-316
[9] Yu H D, Yang X F, Chen S T, et al. Down regulation of chloroplast RPS1 negatively modulates nuclear heat-responsive expression of *HsfA2* and its target genes in *Arabidopsis*[J]. PLoS Genet, 2012, 8(5): 1-18
[10] 陈香波,李淑娟,李毅,等. 观赏山楂耐热性及其叶片光合与叶绿素荧光特性研究[J]. 西北植物学报, 2009, 29(11): 2294-2300
[11] Wang Z L, Huang B R. Physiological recovery of Kentucky bluegrass from simultaneous drought and heat stress[J]. Crop Sci, 2004, 44(5): 1729-1736
[12] Xu S, Li J L, Zhang X Q, et al. Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress[J]. Environ Exp Bot, 2006, 56(3): 274-285
[13] 李植良,孙保娟,罗少波,等. 高温胁迫下华南茄子的耐热性表现及其鉴定指标的筛选[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(2): 244-248
[14] 何霞,杨志民,徐迎春. 不同品种高羊茅叶片细胞膜热稳定性鉴定[J]. 中国草地学报, 2008, 2(30): 74-78
[15] 王飞,马金玲,秦丹丹,等. 小麦耐热及热敏感基因型在高温胁迫下膜透性及膜质组分的差异[J]. 农业生物技术学报, 2013, 21(8): 904-910
[16] 龚萍,王健. 利用电导率法测定六种芳香植物的耐热性[J]. 湖北农业科学, 2011, 50(10): 2038-2040
[17] 张文娟,李连国,田东方,等. 应用 Logistic 方程测定景天植物的耐热性[J]. 内蒙古农业大学学报, 2013, 34(3): 46-48
[18] 刘训言. 番茄叶绿体 ω-3 脂肪酸去饱和酶基因(*LeFAD7*)的克隆及其在温度逆境下的功能分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2006
[19] 刘少卿,何守朴,米拉吉古丽,等. 不同棉花种质资源耐热性鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(2): 214-221
[20] 方丽平,李进步. 植物热激蛋白研究进展[J]. 淮北煤炭师范学院学报, 2007, 28(1): 43-47
[21] Nakamoto H, Vigh L. The small heat shock proteins and their clients[J]. Cell Mol Life Sci, 2007, 64(3): 294-306
[22] Larkindale J, Mishkind M, Vierling E. Plant responses to high temperature[M]. Oxford: Blackwell Publishing, 2005: 100-144
[23] van Montfort R L M, Basha E, Friedrich K L, et al. Crystal structure and assembly of a eukaryotic small heat shock protein[J]. Nat Struct Biol, 2001, 8: 1025-1030
[24] Balogi Z, Török Z, Balogh G, et al. "Heat shock lipid" in cyanobacteria during heat/light-acclimation[J]. Arch Biochem Biophys, 2005, 436(2): 346-354
[25] Gullì M, Rampino P, Lupotto E, et al. The effect of heat stress and cadmium ions on the expression of a small hsp gene in barley and maize[J]. J Cereal Sci, 2005, 42(1): 25-31
[26] Katiyar-Agarwal S, Agarwal M, Grover A. Heat-tolerant basmati rice engineered by over-expression of hsp101[J]. Plant Mol Biol, 2003, 51(5): 677-686
[27] Rhoads D M, White S J, Zhou Y, et al. Altered gene expression in plants with constitutive expression of a mitochondrial small heat shock protein suggests the involvement of retrograde regulation in the heat stress response[J]. Physiol Plant, 2005, 123(4): 435-444
[28] Yang J, Sun Y, Sun A, et al. The involvement of chloroplast HSP100/ClpB in the acquired thermotolerance in tomato[J]. Plant Mol Biol, 2006, 62(3): 385-395
[29] Park S M, Hong C B. Class I small heat-shock protein gives thermotolerance in tobacco[J]. J Plant Physiol, 2002, 159(1): 25-30
[30] Neta-Sharir I, Isaacson T, Lurie S, et al. Dual role for tomato heat shock protein 21: protecting photosystem II from oxidative stress and promoting color changes during fruit maturation[J]. Plant Cell, 2005, 17(6): 1829-1838
[31] Guo S J, Zhou H Y, Zhang X S, et al. Overexpression of *CaHSP26* in transgenic tobacco alleviates photoinhibition of PSII and PSI during chilling stress under low irradiance[J]. J Plant Physiol, 2007, 164(2): 126-136
[32] Sanmiya K, Suzuki K, Egawa Y, et al. Mitochondrial small heat-shock protein enhances thermotolerance in tobacco plants[J]. FEBS Letters, 2004, 557(1-3): 265-268
[33] Schöffl F, Prändl R, Reindl A. Regulation of the heat-shock response[J]. Plant Physiol, 1998, 117(4): 1135-1141
[34] Yokotani N, Ichikawa T, Kondou Y, et al. Expression of rice heat stress transcription factor *OsHsfA2e* enhances tolerance to environmental stresses in transgenic *Arabidopsis*[J]. Planta, 2008, 227(5): 957-967
[35] Nishizawa A, Yabuta Y, Yoshida E, et al. *Arabidopsis* heat shock transcription factor A2 as a key regulator in response to several types of environmental stress[J]. Plant J, 2006, 48(4): 535-547
[36] Charng Y, Liu H, Liu N, et al. A heat-inducible transcription factor, *HsfA2*, is required for extension of acquired thermotolerance in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiol, 2007, 143(1): 251-262
[37] 秦丹丹. 小麦苗期热胁迫转录谱分析及相关基因的克隆和功能鉴定[D]. 北京: 中国农业大学, 2009
[38] Murakami Y, Tsuyama M, Kobayashi Y, et al. Trienoic fatty acids and plant tolerance of high temperature[J]. Science, 2000, 287(5452): 476-479
[39] Zhang M, Rivka B, Mingan Y, et al. Modulated fatty acid desaturation via overexpression of two distinct ω-3 desaturases differentially alters tolerance to various abiotic stresses in transgenic tobacco cells and plants[J]. Plant J, 2005, 44(3): 361-371
[40] Ko C B, Woo Y M, Lee D J, et al. Enhanced tolerance to heat stress in transgenic plants expressing the *GASA4* gene[J]. Plant Physiol Biochem, 2007, 45(9): 722-728
[41] Miller G, Suzuki N, Rizhsky L, et al. Double mutants deficient in cytosolic and thylakoid ascorbate peroxidase reveal a comples mode of interaction between reactive oxygen species, plant development, and response to abiotic stresses[J]. Plant Physiol, 2007, 144(4): 1777-1785
[42] 李枝梅,窦海鸥,卫丹丹,等. 转 *codA* 基因提高番茄植株的耐热性[J]. 作物学报, 2013, 39(11): 2046-2054
[43] 张扬. 番茄 S-亚硝基谷胱甘肽还原酶基因(*SlGSNOR*)沉默对番茄高温抗性的影响[D]. 杭州: 浙江大学, 2013
[44] Tognetti V B, Palatnik J F, Fillat M F, et al. Functional replacement of ferredoxin by a cyanobacterial flavodoxin in tobacco confers broad-range stress tolerance[J]. Plant Cell, 2006, 18(8): 2035-2050
[45] Yang X H, Liang Z, Lu C. Genetic engineering of the biosynthesis of glycinebetaine enhances photosynthesis against high temperature stress in transgenic tobacco plants[J]. Plant Physiol, 2005, 138(2): 2299-2309
[46] Queitsch C, Hong S W, Vierling E, et al. Heat shock protein 101 plays a crucial role in thermotolerance in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell, 2000, 12(4): 479-492

(下转 141 页)