

·特邀综述·

高温胁迫影响玉米生长发育的分子机制研究进展

王涛, 冯敬磊, 张翠*

中国科学院植物研究所, 中国科学院植物分子生理学重点实验室, 北京 100093

摘要 植物在其生命周期中面临多种非生物胁迫, 如高温、干旱和盐碱, 这些胁迫对植物的生长发育产生多种影响。全球变暖加剧了高温胁迫对玉米(*Zea mays*)等作物的影响, 可能导致其生长受阻和生殖能力下降。玉米作为重要的农作物, 其产量和品质受高温胁迫影响严重。植物通过复杂的分子机制响应高温, 涉及多个信号转导途径和基因表达调控。利用遗传学、基因组学、多组学分析以及高通量表型分析等前沿技术, 深入挖掘和解析玉米基因组中非生物胁迫耐受性(包括热胁迫)的相关基因和位点至关重要。这些研究不仅有助于深入理解玉米耐受胁迫的生物学机制, 而且为加快玉米新品种培育提供了关键的分子标记和候选基因资源。

关键词 玉米, 生长发育, 高温胁迫, 耐热性

王涛, 冯敬磊, 张翠 (2024). 高温胁迫影响玉米生长发育的分子机制研究进展. 植物学报 59, 963–977.

植物在其生命周期中会面临多种非生物胁迫, 包括高温、低温、干旱和盐碱等。这些胁迫从生理和形态等多方面影响植物的生长发育。温度是影响植物季节性生长和地理分布的核心环境因素。由于人口增长和工业化快速发展, 全球变暖已成为迫切需要关注的重要议题(Baus, 2017)。温度升高引发的环境变化是影响各种作物季节性生长和空间分布最具破坏性的非生物胁迫因素之一(Sallam et al., 2018; Ugarte et al., 2019)。一些物种可能向更高纬度或更高海拔地区迁移, 以寻找适宜的生存环境。对于无法调整其开花时间来应对环境温度升高的物种, 可能导致其在当地灭绝。这将对农业和生态系统产生深远的影响(Willis et al., 2008)。植物对高温的反应是一个极为复杂且精细的过程, 不仅涉及细胞内部多个组分的协同作用, 还涵盖整株植物层面上多种基因的共同调控。首先, 高温胁迫导致植物细胞膜流动性增强, 这可能影响细胞内外物质交换的平衡, 进而对植物的生长发育产生负面影响。其次, 高温胁迫还引发植物体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)的积累, 从而对细胞结构和功能造成氧化损伤, 影响植物的正常生理功能。此外, 在幼苗阶段, 高温胁迫显著降低生物量、

叶片扩展速率以及二氧化碳同化速率, 进而直接影响植物的生长和光合效率。最后, 在生殖阶段, 高温胁迫严重损害花粉的形成和受精能力。这些综合效应共同导致植物在高温胁迫下生长受阻和生殖能力下降, 使植物在高温环境下面临严峻挑战。

玉米(*Zea mays*)是重要的农作物, 其在全球粮食生产、畜牧业、工业以及生物能源等多个领域具有不可替代的作用。由于其产量高、种植区域广, 玉米在保障全球粮食安全方面发挥重要作用。同时, 玉米也是畜牧业的重要基础。据统计, 世界玉米总产量的60%–70%用作动物饲料。此外, 玉米在工业和生物能源领域也有广泛的应用(Parmar et al., 2017)。联合国政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change)专家预测, 气候变化将对玉米产量产生重大的影响, 全球平均气温每上升1°C将导致玉米产量减少7.4% (Masson-Delmotte et al., 2021)。玉米栽培的最适温度介于28–32°C之间, 不同发育阶段对温度的敏感性存在差异。例如, 玉米在开花期对高温胁迫最敏感(Lizaso et al., 2018; Wang et al., 2021)。超过38°C的高温胁迫直接影响玉米的光合作用和营养生长。当长时间暴露于35°C以上的高温

收稿日期: 2024-04-01; 接受日期: 2024-06-21

基金项目: 国家重点研发计划(No.2023YFF1001301)和中国科学院A类战略性先导科技专项(No.XDA26030201)

* 通讯作者。E-mail: cuizhang@ibcas.ac.cn

时,玉米的雄穗发育异常,花药开裂受阻,花粉质量下降(McNellie et al., 2018)。授粉后的高温胁迫导致玉米灌浆期缩短,碳水化合物供应减少,从而影响籽粒的形成和发育,最终导致籽粒重量和品质下降(Chukwudi et al., 2021; Niu et al., 2021)。另有研究显示,高温胁迫导致玉米抗病性降低,引发玉米穗腐病等病害(Cohen and Leach, 2020)。

1 高温对植物形态建成和生理指标的影响

玉米作为温度敏感作物,在不同生长阶段对温度的要求有差异。高温对玉米生长发育的影响表现在多个方面。高温胁迫下,玉米的生育期明显缩短,细胞衰老加快,光合速率下降,这些变化进一步导致雄穗散粉及雌穗吐丝延迟、雌雄间隔时期变长、开花授粉受阻,进而使玉米穗变细、穗长缩短、秃尖长度增加、穗粒数和百粒重减少,同时空秆率和畸形穗率增高,最终影响籽粒产量和品质。

1.1 高温对细胞膜和活性氧清除系统的影响

高温胁迫引起细胞发生一系列生理反应,包括光系统II (PSII)反应中心的活性丧失,以及类囊体膜内脂质双层结构和嵌入蛋白变性。这些变化最终导致细胞膜受损伤,影响细胞的正常功能(Nijabat et al., 2020)。细胞膜受损后,离子交换过程受到严重阻碍,电解质发生泄漏,细胞质因失水而变黏稠,有毒化合物不断产生,进而引发体内代谢紊乱(Demidchik, 2015)。这些生理变化不仅导致植物生长停滞,还表现为叶片逐渐枯萎、叶面积显著减小以及叶片脱落等。高温胁迫还诱发脂质过氧化反应,导致细胞发生氧化损伤。脂质过氧化反应的最终产物之一是丙二醛(MDA),其具有毒性,并能与其它大分子物质发生反应,进一步加剧细胞膜损伤。因此,MDA含量可作为衡量膜脂过氧化程度的一个重要指标(Demidchik, 2015)。

1.2 高温对光合作用和植物激素的影响

高温抑制光合作用相关酶的活性,光合作用对温度胁迫的响应与核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶对CO₂和O₂⁻的温度依赖性有密切关系(Li et al., 2020a)。在受到热胁迫时,叶绿体光合系统中的光受体易发生降

解,导致光抑制现象,从而严重影响光合作用的正常进行。高温胁迫主要对玉米叶片中的PSII受体位点产生显著影响,而对光系统I (PSI)的影响较小。在玉米叶肉细胞中,放氧复合体(oxygen-evolving complex, OEC)成为高温胁迫的主要攻击目标,而D1蛋白是高强度光胁迫下的主要受损部位。此外,ROS过度积累也是导致D1蛋白变性的一个重要因素。因此,通过基因工程和育种技术等手段增加OEC和D1蛋白的表达量,并减少ROS的产生,将是提高玉米耐热性的有效策略(Li et al., 2020b)。

植物激素生长素/吲哚乙酸(IAA)、赤霉素(GA)、脱落酸(ABA)、细胞分裂素(CTK)、乙烯(ET)、水杨酸(SA)、油菜素内酯(BR)、独脚金内酯(SL)和茉莉酸(JA)在植物生长的各阶段,特别是在应对非生物胁迫时起重要的调控作用(Sharma et al., 2019)。高温胁迫导致ABA过度积累以及CTK减少,造成玉米籽粒发育不良。对玉米幼苗施加苄氨基嘌呤(benzyladenine)可以优化ABA与CTK之间的平衡,进而增强玉米的耐热能力。同样地,向玉米幼苗施用钙离子溶液与ABA可有效提高抗氧化酶活性,减弱脂质过氧化反应,从而提高玉米的耐热性(Yang et al., 2021a)。此外,水杨酸、赤霉素和硫化氢(H₂S)能够促进脯氨酸、甜菜碱和海藻糖的生物合成,进而提高玉米的抗氧化活性(Zhou et al., 2018)。

2 植物响应高温胁迫的分子机制

植物感知外界高温信号后进行转导,最终激活下游目的基因的表达。普遍认为外界刺激信号由膜定位蛋白感知,然后激活下游蛋白激酶和转录因子,进而激活或抑制特定靶标基因的表达,从而调节植物对外界胁迫的响应(Zhu, 2016)。在分子水平上,高温引发最显著的效应是胞质Ca²⁺浓度增加、磷脂酸积累、错误折叠蛋白产生与非特异性聚集以及活性氧爆发(Xie et al., 2022; Yang et al., 2023)。高温胁迫下,植物表现出多样化的感知机制。这些感知途径并非同步启动。有的途径能够迅速对高温做出反应,而另一些反应则可能需要经过几分钟甚至几小时才能被激活(Müller et al., 2007; Malerba et al., 2010)。一方面,植物通过积极的防御机制,提高自身对未折叠蛋白的清除效率,进而维持蛋白内稳态的平衡,并获得对高温的抗性。例如,水稻(*Oryza sativa*) TT1 (*Thermotolerance*

1)基因所表现出的功能(Li et al., 2015b)。另一方面,植物也采取被动适应的方式降低自身的敏感性,减少因热响应产生的能量消耗,以维持正常的生理活动。值得一提的是,在高温胁迫结束后,植物能够迅速恢复并重建其生理状态,从而增强在高温胁迫下的生存能力。例如,来自热带水稻的*TT2 (Thermotolerance 2)*基因位点就是通过以静制动的方式赋予水稻耐热能力(Kan et al., 2022)。这些策略共同构成植物应对高温环境复杂而精细的体系。

2.1 高温信号感知

温度作为一种普遍存在的物理信号,广泛影响细胞内的多级结构组分。近年来,随着研究的深入,科学家已经发现了一些环境高温感受器。例如,富含脂质和膜结合蛋白的细胞质膜作为对温度变化敏感的大分子结构,不仅维持细胞的完整性和结构稳定性,还承担感知以及响应外界环境变化的重要功能。相分离(phase separation)在感知温度过程中也发挥重要作用。细胞内生物大分子发生相分离的过程是细胞感知温度的一种快速有效的机制。相分离是快速可逆的调节机制,形成的凝聚体以较低的能量阈值参与细胞应激反应。此外,光受体也参与对温度变化的感知,包括光敏色素(phytochrome) phyB、隐花色素(cryptochromes) CRY1、向光素(phototropins, PHOTs)及UVR8 (UVB-resistance 8)均能感受外界环境温度的变化。除上述感知机制外,温度还可以改变RNA二级结构,并引发下游信号反应(Jung et al., 2023)。

正常条件下,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) ELF3 (EARLY FLOWERING 3)均匀分布在细胞内,并与目标基因结合,发挥对基因表达的抑制作用。然而,当环境温度升高时,ELF3发生相分离,形成液滴状结构。这种相分离状态有效阻隔了ELF3与目标基因的结合,进而解除了ELF3对下游基因的抑制作用。通过这种方式,ELF3将高温信号传递下去,触发植物体内一系列适应性反应(Jung et al., 2020)。RNA二级结构变化同样可作为植物感知高温的一种机制。在高温条件下,mRNA的5'非翻译区(5'UTR)能够形成一个独特的发卡结构。该结构的形成促进了mRNA的翻译过程,进而合成相应的蛋白质。这些蛋白质随后激活下游相关基因的表达,从而传递高温信号并引发植物体内一系列适应性反应。PIF7 mRNA的5'非翻译区内部含有

一个特殊的RNA发夹结构,其作为敏感的热开关,当遇高温环境时,RNA发夹结构转变为一种新的构象,从而触发PIF7 mRNA的翻译过程,导致PIF7蛋白的积累量增加,进而激活一系列与热形态建成密切相关的基因表达,最终促进植物在高温下的生长发育。因此,RNA二级结构的变化为植物提供了一种感知并响应高温的重要方式(Chung et al., 2020)。此外,phyB通过蛋白活性转变来感知温度变化。温度升高促进拟南芥phyB从活性到非活性状态的转变,使其在核中聚集的活性分子数量减少,激活热形态建成基因的表达,转录激活因子HMR (HEMERA)可与光敏色素互作因子PIF4互作并促进其蛋白积累和其靶基因的表达,表明phyB在植物感知温度的过程中发挥重要作用(Jung et al., 2016; Legris et al., 2016; Qiu et al., 2019)。*TT3 (Thermotolerance 3)*基因是水稻中最早被报道的由2个拮抗基因(*TT3.1*和*TT3.2*)组成的控制水稻耐热复杂数量性状的基因位点,同时*TT3.1*也是作物中最早被发现的潜在高温感受器。*TT3.1*编码1个细胞质膜定位的E3泛素连接酶,在感知高温后从细胞膜转移到多囊体(multivesicular body, MVB),并招募和泛素化*TT3.2*进入MVB,最终使*TT3.2*通过液泡降解,减少了*TT3.2*在叶绿体中的积累,进而提高水稻的耐热性(Zhang et al., 2022a)。

2.2 膜蛋白和脂类在高温信号转导中的作用

高温胁迫影响膜结合蛋白和脂类分子。在膜结构中,蛋白质和脂类分子是对高温最敏感的生物大分子,它们在细胞内扮演着重要角色。适度的细胞膜流动性变化是植株感知热量的基础,这种感知能力使植株在高温环境中做出适应性调整,以维持其正常生理功能。但当环境温度过高或持续时间过长时,高温胁迫对细胞膜产生显著影响,使细胞膜进入相对活跃且紊乱的状态,引发膜损伤,从而破坏细胞内部稳态。在高温条件下,脂肪酸去饱和酶(fatty acid desaturases, FADs)降解导致细胞膜中脂肪酸的饱和度增加。这是植物适应高温胁迫的一种机制。在烟草(*Nicotiana tabacum*)和拟南芥等植物中,将定位于叶绿体的脂肪酸去饱和酶(FAD7)和硬脂酰-ACP去饱和酶(stearoyl-ACP desaturase, SAD)沉默可促进植物在高温下的生长(Murakami et al., 2000; Routaboul et al., 2012)。研究发现,磷脂酰肌醇特异的磷脂酶C (pho-

spholipase C)基因表达上调能够促进热休克蛋白HSP18.2和HSP25.3的表达,从而增强植物的耐热性(Zheng et al., 2012; Gao et al., 2014; Niu and Xiang, 2018)。在玉米中,通过分析转录组测序数据,发现FAD家族的*ZmFAD2.1*和*ZmFAD2.3*以及*ZmSLD1*和*ZmSLD3*的表达在高温胁迫下呈明显的下调趋势。这些基因下调表达降低了脂肪酸的不饱和度,从而有利于植物在高温环境中维持细胞膜的稳定性(Zhao et al., 2019)。

2.3 离子通道蛋白介导的高温信号转导

植物对高温的感知还依赖于质膜上的环核苷酸门控离子通道(cyclic nucleotide-gated ion channel, CNGC)。水稻钙离子通道家族蛋白中的OsCNGC14和OsCNGC16参与对高温胁迫的耐受过程(Cui et al., 2020)。这2个基因的突变体表现出明显的热敏感表型。拟南芥中,环腺苷酸(cAMP)通过与AtCNGC2结合并激活钙离子通道使细胞外钙离子流入细胞内,进而触发钙离子与钙调蛋白(calmodulin, CaM)的结合(Lu et al., 2016)。新发现的玉米ZmRPP13-LK3是一个腺苷酸环化酶,其催化ATP形成cAMP。cAMP预处理显著提高玉米在高温胁迫下的成活率(Yang et al., 2021b)。玉米中有11个环核苷酸门控通道(Hao and Qiao, 2018),这些通道蛋白在细胞质区域均含有2个结合域,即环核苷酸结合域和CaM结合域(Zelman et al., 2012)。

钙离子依赖的蛋白激酶(calcium-dependent protein kinases, CDPKs)能够直接结合钙离子并磷酸化下游底物蛋白,进而激活下游信号转导。在玉米中已鉴定出40个CDPKs。高温胁迫下,活化的CDPKs磷酸化热激转录因子(HSFs),后者进入细胞核,并启动HSPs(如HSP40、HSP70、HSP90和HSP100)的表达(Qian et al., 2019)。其中ZmCDPK7位于细胞质膜上,受高温正调控。在高温胁迫下,ZmCDPK7从细胞质膜转移到细胞质,并磷酸化下游底物蛋白,从而提高玉米的耐热性(Zhao et al., 2021)。钙调蛋白结合转录激活因子(calmodulin-binding transcription activator, CAMTA)是存在于真核生物中结构保守的重要钙调素结合蛋白,广泛参与植物的胁迫应答(图1)。研究发现,玉米ZmCAMTA1、ZmCAMTA2和ZmCAMTA3在高温胁迫下显著上调表达(Yue et al., 2015; El-Sappah et al., 2022)。

2.4 活性氧介导的高温信号转导

高温胁迫导致植物体内活性氧类物质积累,包括过氧化氢(hydrogen peroxide, H_2O_2)、羟基自由基($\cdot OH$)和超氧自由基($O_2^{\cdot -}$)等(图1)。ROS作为关键的次级信号分子,在植物响应高温胁迫过程中扮演着重要角色(Sewelam et al., 2014)。正常情况下,细胞通过自身的抗氧化系统确保ROS的产生和清除处于稳定的平衡状态,从而维持细胞内ROS水平在较低范围内。然而,当植物受到高温胁迫时,ROS的产生显著增加,使原本平衡的ROS产生与清除机制被打破。因此,植物细胞内ROS逐渐积累,导致氧化损伤。如果ROS含量过高,将对细胞造成严重损伤,甚至导致细胞死亡。一旦遭遇高温胁迫,ROS分子便迅速生成,并触发植物的高温胁迫响应机制(Volkov et al., 2006; Mittler et al., 2012)。值得注意的是,当用 H_2O_2 处理植物时,其耐热性显著提升。然而,如果编码生成ROS的RBOHs基因(如AtRBOHB和AtRBOHD)发生突变,那么植物在应对高温胁迫时其耐热性就会受到抑制(Larkindale and Huang, 2004; Larkindale et al., 2005)。为应对高温带来的影响,玉米通过激活MYB、AP2/EREBP、NAC、BRs、HSPs、Rubisco、抗氧化剂(如抗坏血酸过氧化物酶和谷胱甘肽S-转移酶)以及激酶等基因清除过多的活性氧(ul Haq et al., 2019; Jagtap et al., 2020)。一方面, H_2O_2 直接促进HSFA1a、HSFA4a和HSFA8转录因子的激活;另一方面, H_2O_2 与一氧化氮(NO)信号共同作用,直接激活HSFA1a、HSFA4a和HSFA8,从而诱导玉米热响应基因的表达。这些反应诱导热激响应元件(heat shock response element, HSE)与热休克蛋白(heat shock proteins, HSPs)启动子结合(Miller and Mittler, 2006; Li et al., 2018; El-Sappah et al., 2022)。

2.5 热激反应和转录调控介导的高温信号转导

在高温胁迫下植物会产生热激反应(heat shock response, HSR),热激蛋白在此过程中发挥重要作用。在应对高温胁迫的过程中,热激蛋白通过与蛋白质疏水表面结合,在维持蛋白质功能构象、防止非天然蛋白聚集、促进蛋白重新折叠并组装以及降解蛋白质等过程中发挥作用。根据分子量的大小,HSPs可以分为6类,即HSP100、HSP90、HSP70、HSP60、HSP40

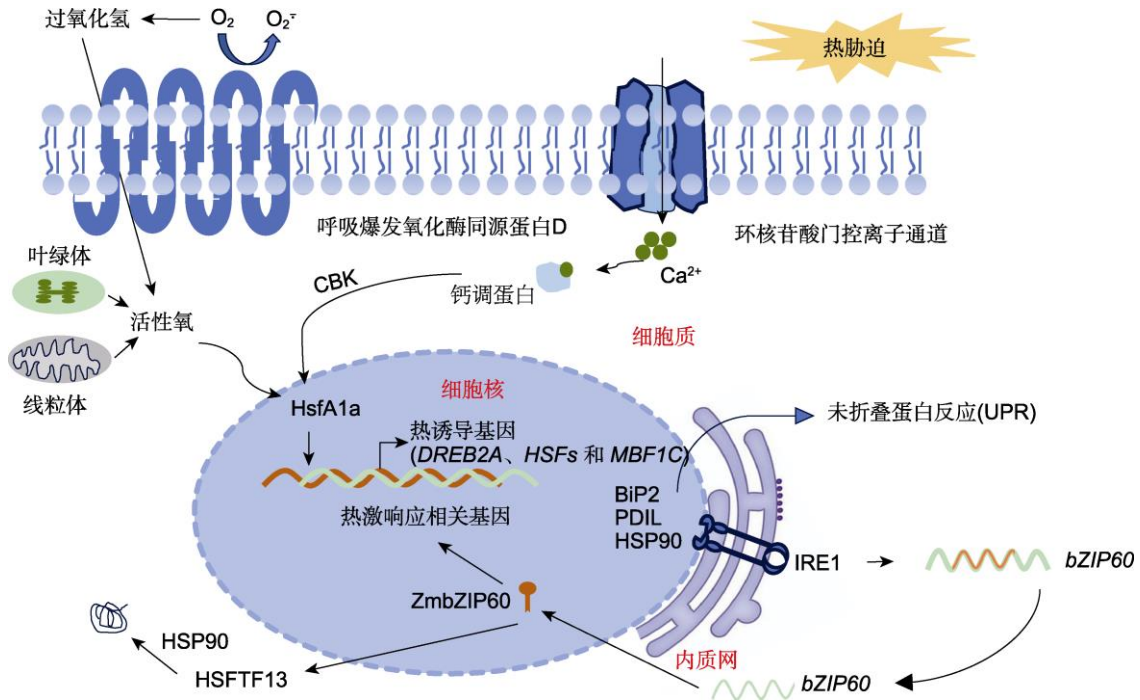


图1 植物响应高温胁迫的调控网络

当植物暴露于高温胁迫下,其细胞膜受损伤,质外体 Ca^{2+} 释放,导致叶绿体和线粒体功能丧失,细胞质内 Ca^{2+} 和活性氧(ROS)水平升高,以及错误折叠或未折叠蛋白质过度积累。细胞质内 Ca^{2+} 和ROS增加并作为第二信使刺激下游调控网络。高温胁迫破坏蛋白质稳态,诱导未折叠蛋白反应(UPR)以及由IRE1-ZmZIP60介导的信号通路。ZmZIP60激活A型热激转录因子(HSFs)和HSFTF13的表达,后者上调热激蛋白(HSP)基因(如HSP90)的表达。

Figure 1 A regulatory network responding to heat stress in plants

Heat stress damages cell membranes when plants are exposed to heat stress leading to the release of apoplastic Ca^{2+} . This disruption results in the dysfunction of chloroplast and mitochondrial, causing increased levels of both Ca^{2+} and reactive oxygen species (ROS) in the cytoplasm, along with an excessive accumulation of misfolded or unfolded proteins. The increased Ca^{2+} and ROS serve as secondary messengers, stimulating downstream regulatory networks. Heat stress disrupts protein homeostasis, prompting the activation of the unfolded protein response (UPR) and signaling pathways mediated by IRE1-ZmZIP60. ZmZIP60, in turn, activates the expression of type-A heat shock transcription factors (HSFs) and HSFTF13, which subsequently upregulates the expression of heat shock protein (HSP) genes (such as HSP90).

和小分子热激蛋白(sHSP)。热激蛋白具有分子伴侣的功能,分子伴侣是指参与新生肽链的折叠、功能性蛋白质或蛋白质复合体组装及转运的一类蛋白质,该类蛋白质不参与蛋白质的合成过程,且蛋白质组装完成后便解离出来。在常温下,HSP70/HSP90等结合HSA1s,阻止其与热激响应元件(HSE)结合,使其无法诱导热响应基因包括HSPs的表达(图1)。高温胁迫下,热激反应途径被激活,诱导HSP70/HSP90与热激转录因子解离,热激转录因子活化形成三聚体,与热激蛋白上游启动子中的HSE结合,迅速诱导热激蛋白的表达(Ohama et al., 2017)。热激蛋白可阻止细胞内蛋白质发生不可逆变性,有助于细胞增强对高

温的耐受性。部分热激蛋白在响应胁迫时具有组织特异性。玉米幼苗暴露于高温后,ZmHSPs的表达量增高数百倍甚至数千倍。其中,ZmHSP100s、ZmHSP90s、ZmHSP70s、ZmCPN60s、ZmHSP40s以及ZmsHSPs均表现出强烈的表达升高,增幅最高可达3 000倍(Diogo et al., 2023)。与营养部位(如叶和根)相比,HSP101在玉米生殖部位(如雄穗、穗和胚乳)的表达增高更显著。这表明HSP101在玉米的生殖阶段可能发挥更为关键的作用(Young et al., 2001)。

最新研究发现,在高温胁迫下,HSF1在HSPs基因上通过相分离的方式形成核浓缩小体。这些核浓缩小体能够富集多个转录元件,进而促进HSPs基因

转录。而HSP70通过解散HSF1的核浓缩小体减弱HSPs基因的转录过程。这种相互作用构成了一种可诱导且可逆的相分离反馈机制,可动态调节HSF1活性和HSPs基因的表达,从而维持细胞在应激响应期间的蛋白质稳态(Zhang et al., 2022b)。玉米sHSP26、sHSP22、sHSP17.4及sHSP17.2在正常及干旱条件下不表达,但在高温及高温干旱条件下被显著诱导表达,说明这些基因特异性响应高温。进一步研究显示,在热应激条件下,外源H₂O₂显著诱导sHSP26的表达,H₂O₂清除剂的使用则完全抑制sHSP26的表达,sHSP26位于叶绿体内,能够与叶绿体6个蛋白相互作用,保护光合作用蛋白免受高温或氧化胁迫(Hu et al., 2010, 2015)。

此外,研究发现ZmsHSP17.4能够被ZmCDPK7磷酸化,并受到脱落酸(ABA)的正向调控。当ZmsHSP17.4的磷酸化位点发生突变后,ZmCDPK7介导的高温耐受性也随之降低。另一方面,过表达ZmCDPK7能够增强玉米的耐热性,而突变玉米株系表现出耐热性降低。研究表明,ZmCDPK7通过磷酸化sHSP17.4参与ABA介导的玉米耐热性调控,而sHSP17.4磷酸化在其作为伴侣蛋白的功能中起关键作用(Zhao et al., 2021)。研究还发现,ZmHUG1是定位于内质网的热诱导型分子伴侣。在玉米中敲除ZmHUG1基因后,突变体对高温胁迫的敏感性显著增强。在高温下,zmhug1突变体表现出严重的内质网应激反应。高温下zmhug1突变体中ZmHUG1作用底物ZmP-RA1.C1的聚集明显加速,这进一步加剧了内质网的应激反应。进一步研究发现,高温下bZIP60迅速响应并激活ZmHUG1的表达,表明ZmHUG1在玉米耐高温中发挥重要作用(Xie et al., 2022)。以上研究表明ZmHSPs在提高玉米耐热性方面发挥关键作用。

热激转录因子处于HSR信号通路的关键位置,在植物抵抗高温胁迫过程中发挥至关重要的作用(Timperio et al., 2008)。高温胁迫能够迅速诱导多种热休克响应转录因子的表达,包括脱水响应元件结合蛋白2A (DREB2A)、HSFs以及多蛋白结合因子(M-BF1C) (图1) (Zhao et al., 2021)。热激转录因子是植物响应高温胁迫的重要调控因子。HSFs分为A、B和C三类。在玉米中,已报道了31个HSFs,其中一些属于A类的热激转录因子被证实与高温耐受性有关(Lin et al., 2011; Zhang et al., 2020)。HSFA1s在高温胁迫

响应中发挥关键作用,对转录网络的激活起主要调节作用(Liu et al., 2011; Andr  si et al., 2021)。HSFA1直接参与调控热激反应重要基因(HSFA7s、HSFA2、HSFBs、MBF1c和DREB2A)的表达,进而调节伴侣蛋白和酶的合成,促进未折叠蛋白的折叠,降解错误折叠蛋白。同时,高温胁迫还促进伴侣蛋白HSP70与HSP90之间的相互作用,进一步激活HSFA1 (Ohama et al., 2017)。ZmHsf-6属于A1类,ZmHsf-1、ZmHsf-4、ZmHsf-5和ZmHsf-17属于A2类,而ZmHsf-3、ZmHsf-11和ZmHsf-25属于B类,这些热休克因子在玉米耐热性中均扮演关键角色(Lin et al., 2011; Zhang et al., 2020; Jiang et al., 2021)。ZmHsf-6受多种逆境胁迫,尤其是高温胁迫诱导表达显著上调,过表达ZmHsf-6拟南芥植株的耐热性明显提高(Li et al., 2015a)。同时,检测发现ZmHsf-6在花粉中表达,且在高温胁迫下其表达水平上调(Jiang et al., 2021)。而在高温胁迫下的玉米植株中,ZmHsf-1、ZmHsf-3和ZmHsf-23的表达量最高,这表明它们在增强玉米耐热性方面具有重要作用(Lin et al., 2011)。最新研究发现,通过热胁迫转录组图谱和共表达网络分析,发现核心热激转录因子ZmHSF20在玉米响应热胁迫过程中发挥重要作用。ZmHSF20对纤维素合成酶基因ZmCesA2和热激转录因子ZmHsf4的表达均具有抑制作用,而ZmHSF4与ZmCesA2具有转录激活表达的调控关系。高温胁迫下,ZmHsf20过表达株系对高温更敏感,而Zmhshf20突变体耐热性增强,这表明ZmHSF20负调控玉米的耐热性(Li et al., 2024)。

2.6 内质网胁迫应答和热激蛋白介导的高温信号转导

受到高温胁迫时,植物在细胞层面上做出反应,包括内质网中发生的未折叠蛋白响应(unfolded protein response, UPR) (Li and Howell, 2021; El-Sappah et al., 2022)。高温胁迫干扰蛋白质在合成过程中的正确折叠,导致错误折叠蛋白积累。内质网中的未折叠蛋白响应(UPR)能感知到错误折叠蛋白的存在,进而触发植物的保护机制,减轻高温胁迫损伤(Deng et al., 2013; Jacob et al., 2017)。

高温引起内质网胁迫,进而触发未折叠蛋白响应或内质网胁迫应答机制。内质网在蛋白修饰与折叠过

程中扮演着关键角色。当环境胁迫使内质网上积累了大量未折叠或错误折叠蛋白时,细胞启动内质网胁迫应答反应,反应既涉及转录水平调控,也包含转录后水平调控(Vitale and Boston, 2008; Mittler et al., 2012)。UPR能够增强内质网蛋白的折叠能力,或者加速错误折叠蛋白的降解,从而使细胞恢复到一个新的平衡状态(Howell, 2013; Fragkostefanakis et al., 2016; Iurlaro and Muñoz-Pinedo, 2016)。动物UPR主要有3个关键因子,分别是与膜锚定的转录因子ATF6、肌醇酶IRE1以及蛋白激酶PERK。其中,ATF6属于bZIP家族转录因子,当内质网受到胁迫时,它会被切割并释放进入细胞核,从而推动分子伴侣相关基因的表达。IRE1则通过促进mRNA的剪接来影响其翻译过程。而PERK途径通过其激酶活性对延伸因子eIF2 α 进行磷酸化修饰,抑制蛋白翻译过程。到目前为止,在植物中仅发现了IRE1和ATF6信号通路。在水稻UPR通路中发现了一种定位于内质网膜的转录因子OsZIP74。当遇到高温环境时,水稻内质网中的蛋白质发生错误折叠,激活OsZIP74的表达,随后其RNA发生剪接,并进入细胞核发挥调控作用。在OsIRE1敲除水稻中,OsZIP74的剪接受到抑制,表明OsIRE1参与OsZIP74的剪接。随后研究人员鉴定到OsZIP74下游靶基因OsNITL3,其在高温下会发生依赖于OsZIP74的剪接,从而移动进入细胞核发挥清除活性氧等作用,以增强水稻的耐热性。OsNITL3也能直接与其上游OsZIP74基因启动子结合调控其转录活性(Lu et al., 2012; Liu et al., 2020)。

高温胁迫下,错误折叠蛋白促进热激蛋白HSP70家族成员BIP的富集,BIP随后从内质网膜结合蛋白IRE1上解离下来。BIP在错误折叠蛋白与IRE1之间起桥梁作用,促使其形成激活型二聚体。激活的IRE1能够剪接基本亮氨酸拉链结构域(ZmbZIP60)的mRNA。经过剪接的ZmbZIP60 mRNA被导入细胞核,进而编码专门响应高温胁迫的ZmbZIP60转录因子。在玉米中,当IRE1被激活时,其能够将ZmbZIP60转录本剪接为特定的mRNA形式,bZIP60s能够激活A型热休克因子HsHsf13,后者进一步激活一系列热休克蛋白(HSP)基因的表达(图1)(Korner et al., 2015; Li et al., 2020b)。

内质网膜锚定的转录因子bZIP17和bZIP28属于ATF6的同源蛋白。在正常情况下,bZIP17/28通过与

BiP的相互作用被固定在内质网中。然而,当体内错误折叠蛋白逐渐积累时,它们会与BiP发生竞争性结合,导致bZIP17/28从内质网中释放出来。值得注意的是,bZIP17/28在靠近跨膜区域和内质网腔内均含有高尔基体定位信号。当bZIP17/28从内质网转移到高尔基体后,包含DNA结合结构域和转录激活结构域的蛋白部分被剪切,造成该蛋白从膜系统中脱离,进入细胞核,调控胁迫响应相关基因的表达(Gao et al., 2008; Liu and Howell, 2010; Zhang et al., 2017)。值得一提的是,bZIP17/28能够以组织特异性的方式直接结合到热响应基因的启动子上。

2.7 microRNA响应高温胁迫的分子机制

miRNA (microRNA)是一类长度为20–24 nt的内源非编码小RNA,它们在植物生长发育和响应外界胁迫过程中发挥重要作用(Yu et al., 2019)。目前在植物中已鉴定到多个参与高温胁迫响应的miRNA。在拟南芥中,miRNA398被高温胁迫诱导,并通过抑制CSD1和CSD2的表达促进HSF蛋白的积累,从而增强植物的耐热性(Guan et al., 2013)。miR156也被高温胁迫诱导,并通过下调SPLs基因的表达维持所获得的耐热性(Stief et al., 2014)。在小麦(*Triticum aestivum*)中,高温胁迫使miR159的表达下调,而过表达miR159的水稻株系对高温胁迫更敏感,这表明miR159在高温胁迫相关信号通路中起负调控作用(Wang et al., 2012; Li et al., 2016)。研究发现,玉米不同发育时期的多个组织在遭受高温胁迫时,其miRNA的表达水平均发生显著变化。进一步研究表明,长期高温胁迫对miRNA表达的影响大于短期高温胁迫,这显示玉米miRNA响应高温胁迫的高度复杂性和动态性(He et al., 2019)。转录组和小RNA测序分析表明,在高温胁迫下,不仅已知的61个玉米miRNA表达发生变化,还新发现42个miRNA的表达同样受到影响。与此同时,高温胁迫导致5 450个玉米miRNA的表达谱发生显著改变(Zhang et al., 2019)。进一步研究发现,高温胁迫后玉米叶片中叶绿体光合作用网络的关键组分受到抑制,并且在这些叶片中积累了来自叶绿体的高浓度19 nt小RNA。玉米miR166、miR166*、miR168、miR396、miR444以及miR528*等的表达均呈上升趋势(He et al., 2019)。

2.8 玉米生殖期耐热性调控基因的克隆与分子机制

高温对玉米整个生育过程都有影响,但花期对高温更敏感。当高温胁迫与玉米开花期重合时,由于开花期是作物生长周期中非常关键的阶段,对于环境变化特别敏感,因此高温胁迫的影响尤为显著。雄穗与雌穗对高温胁迫的响应截然不同,因而呈现出不同的敏感性。研究发现,雄穗对高温胁迫的敏感程度更高,这源于其暴露在阳光下的不利位置,与位于植株中心的雌穗相比,雄穗更易受到高温的直接影响。因此,在高温胁迫下,雄穗和雌穗的差异性响应可能导致玉米结实率降低,最终对产量造成负面影响。通过对玉米2个双亲重组自交系(RIL)群体(B73 × NC350和B73 × CML103)颖花减少和雄穗散粉2个性状进行深入研究,仅在B73 × NC350组合第5号染色体上发现1个与雄穗散粉相关的单一数量性状位点(QTL),该QTL可解释7.96%的表型变异(McNellie et al., 2018)。此外,为深入揭示田间玉米生殖期耐热性的遗传机制,研究人员综合采用数量性状位点作图与全基因组关联分析(GWAS)方法,构建了包含261个不同重组自交系的遗传资源库,并利用资源库中259 973个单核苷酸多态性位点(SNPs)以及8 329个SNP标记进行精细定位,成功鉴定到4个与耐热性密切相关的QTLs,分别为 $qSSR5-1$ 、 $qSSR5-2$ 、 $qSSR5-3$ 和 $qSSR5-4$ 。研究还发现17个与42个SNPs显著关联的基因,这些基因对玉米的耐热性有重要影响(Gao et al., 2019)。在耐热相关基因中,需特别关注过氧化物酶和生长素响应因子GH3家族蛋白编码基因。值得一提的是,有4个候选基因在连锁作图和GWAS分析中均被检测到,这验证了它们在玉米耐热性中的重要作用(Gao et al., 2019)。

此外,研究发现 $phasiRNA$ 在调控玉米生殖期高温耐受性方面发挥举足轻重的作用。研究人员在玉米花粉细胞中观察到大量的21 nt和24 nt的 $phasiRNA$ 。值得注意的是,当 $DCL5$ (*Dicer-like 5*)发生突变时,几乎无法产生或完全缺乏24 nt的 $phasiRNA$,且突变导致花药发育不良,绒毡层细胞存在缺陷,并表现出温敏雄性不育。上述发现进一步揭示了 $phasiRNA$ 在玉米应对高温胁迫中行使重要的功能(Teng et al., 2020)。

3 研究展望

气候变化给农业生产带来了极大的不确定性。频繁的高温天气导致玉米生长环境变恶劣,严重影响其正常生长和产量。与其它模式植物相比,玉米高温胁迫耐受性的分子机制仍不明确。鉴于农产品产量和品质需求日益增长,通过培育具有抗逆性的玉米品种可在恶劣的环境下依然保持稳定的产量,为农业生产提供有力保障。

3.1 分子标记辅助选择与全基因组选择育种

玉米耐热性是多基因控制的数量性状,数量性状位点在玉米耐高温育种中发挥重要作用。通过回交技术,已成功将有利等位基因导入优质玉米品种,提升了玉米的耐热性(Frey et al., 2016; Cerrudo et al., 2018)。通过定位和分析与耐高温相关的QTL,利用分子标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS)可极大提高育种效率和准确性。分子标记技术如简单重复序列(simple sequence repeat, SSR)和单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)在分子标记辅助选择中得到了广泛应用,为育种者提供了有效的工具,有助于在早期准确筛选出具有耐高温潜力的个体,从而大幅缩短育种周期并提高育种成功率,更精确地选择和培育具有优良耐热性的作物品种(Younis et al., 2020)。此外,全基因组关联分析在玉米耐热性育种中也发挥重要作用。GWAS不仅有助于识别调控耐热性的新型QTL,还为改进玉米育种中的遗传库提供了有力支持(Wen et al., 2014; Lafarge et al., 2017; Lin et al., 2020)。通过GWAS可深入了解SNP与特定性状之间的关联,有助于解析玉米耐热性的分子机制(Lafarge et al., 2017)。在亚热带玉米品种中进行GWAS,还发现与产量性状显著相关的SNP和单倍型模块。这些发现不仅有助于选择具有多个特征的有利等位基因供体品系,还为揭示玉米耐热性的遗传机制提供了重要线索(Longmei et al., 2021; Seetharam et al., 2021)。

全基因组选择是分子标记辅助选择育种技术的一种高级形式,但在实施方法、操作程序以及应用目标等方面与传统的分子标记辅助选择技术存在显著差异。全基因组选择依赖于覆盖整个基因组的分子标记,将预测个体的基因组估计育种值(genomic esti-

mated breeding value, GEBV)作为筛选的基准。全基因组选择过程如下: 首先, 构建1个用于建模的群体, 测定其基因型和表型, 并利用这些表型和基因型数据建立预测模型; 随后, 测定待预测群体的基因型; 最后, 利用先前建立的预测模型以及待预测群体的基因型数据, 计算出GEBV, 并据此进行选择。该方法充分利用全基因组遗传信息, 为作物育种提供了更精准高效的手段。随着生物技术的持续革新, 全基因组选择技术崭露头角, 成为现代育种不可或缺的重要工具。该技术将基因组信息与遗传评估融为一体, 成为高效筛选优良品种的工具。例如, 在耐高温玉米品种培育中, 利用全基因组选择方法能更准确地评估个体的耐高温遗传潜力, 从而加快育种进程, 提高育种成功率, 为作物遗传改良和农业可持续发展贡献力量。

3.2 转基因和基因编辑

转基因和基因编辑技术可作为玉米耐热品种遗传改良的重要工具。通过遗传转化和对高温响应关键位点的基因编辑, 使玉米可在高温等不利天气条件下正常生长和繁殖(Yang et al., 2023)。截至目前, 多个参与高温胁迫响应的基因家族已被成功鉴定, 其中包括热激蛋白HSP70和热休克转录因子等关键成员(Casaretto et al., 2016; Tiwari and Yadav, 2019; Jagtap et al., 2020; Jiang et al., 2021; Malenica et al., 2021)。此外, 通过对玉米高温胁迫转录组的深入研究还鉴定出一系列差异表达基因, 这些基因在响应高温胁迫过程中发挥关键作用。利用转基因和基因编辑技术可对玉米中与高温胁迫响应紧密相关的基因进行精准改良, 从而培育出具有高耐热性的玉米新品种。例如, *ZmVPP1*和*OsMYB55*过表达显著提升了玉米在高温胁迫和干旱环境中的耐受能力(Casaretto et al., 2016; Wang et al., 2016)。基因工程技术的整合极大地推动了传统育种工作的进展。借助遗传标记在F₁代植株的早期阶段就能准确识别出目标性状, 进而大幅缩短育种周期(Ahmar et al., 2020)。此外, 下一代测序(next-generation sequencing, NGS)技术的迅猛发展, 使得以高效、快捷且可重复的方式对目标性状进行高通量测序分析成为可能, 这在传统育种中难以实现。

为提升玉米对高温胁迫的抗性, 需要利用育种技术和基因工程手段培育更具耐受性的玉米品种。尽管

传统育种在培育耐热玉米方面已经取得显著成效, 但其局限性也显而易见, 包括操作繁琐、耗时长, 以及仅限于种内基因交流。然而, 现代遗传学的发展, 特别是全基因组关联分析和测序分型技术的运用, 已经破解了这一局限, 促进了种间基因的转移, 从而培育出高耐热性玉米品种。此外, 将传统育种手段与先进且强大的基因编辑技术相结合, 能够极大地促进玉米新品种的培育进程。

3.3 玉米进化过程中高温调控位点的选择和应用

玉米作为重要的农作物, 在全球范围内广泛种植。玉米最初在热带被驯化, 并逐渐传播至温带地区, 成为现今栽培最广泛的作物之一。在由低纬度向高纬度扩展的过程中, 玉米不断适应光照和温度的变化。为确保在高纬度环境下生存, 玉米须在温度下降之前完成其生殖过程。然而, 在驯化和繁殖过程中, 玉米原本丰富的遗传多样性逐渐丧失。相比之下, 玉米的祖先野生大刍草(*Zea mays* subsp. *parviglumis*)展现出极强的环境适应性, 其能在从炎热潮湿的亚热带地区到寒冷干燥的高海拔地区等多种不同环境中生存。因此, 大刍草为未来玉米育种提供了宝贵的遗传资源。然而, 人们对于大刍草作为玉米遗传多样性来源的潜力仍知之甚少, 需要深入研究和探索。

根据选育目标的不同, 温度调控位点会受到不同方向的选择压力。例如, 对于以产量为主要目标的籽粒玉米来说, 可能更侧重于选择对温度敏感的位点, 以确保在合适的时机完成籽粒成熟过程, 从而提高产量。而对于青贮玉米, 由于更关注其株高等生物量性状, 且不需要等到果穗完全成熟即可进行收获, 因此, 在选育过程中可能更倾向于选择对温度不敏感的调控位点, 以获取更多的生物量。这种针对不同选育目标的温度调控位点选择, 体现了作物育种的精准性和灵活性。

作者贡献声明

张翠: 选题和指导修改文章; 王涛: 构思并撰写论文; 冯敬磊: 参与论文修改和校对。

参考文献

Ahmar S, Gill RA, Jung KH, Faheem A, Qasim MU, Mu-

- been M, Zhou WJ (2020). Conventional and molecular techniques from simple breeding to speed breeding in crop plants: recent advances and future outlook. *Int J Mol Sci* **21**, 2590.
- Andrási N, Pettkó-Szandtner A, Szabados L (2021). Diversity of plant heat shock factors: regulation, interactions, and functions. *J Exp Bot* **72**, 1558–1575.
- Baus D (2017). Overpopulation and the Impact on the Environment. Master's thesis. New York: City University of New York.
- Casaretto JA, El-Kereamy A, Zeng B, Stiegelmeier SM, Chen X, Bi YM, Rothstein SJ (2016). Expression of *OsMYB55* in maize activates stress-responsive genes and enhances heat and drought tolerance. *BMC Genomics* **17**, 312.
- Cerrudo D, Cao SL, Yuan YB, Martinez C, Suarez EA, Babu R, Zhang XC, Trachsel S (2018). Genomic selection outperforms marker assisted selection for grain yield and physiological traits in a maize doubled haploid population across water treatments. *Front Plant Sci* **9**, 366.
- Chukwudi UP, Kutu FR, Mavengahama S (2021). Heat stress effect on the grain yield of three drought-tolerant maize varieties under varying growth conditions. *Plants (Basel)* **10**, 1532.
- Chung BYW, Balcerowicz M, Di Antonio M, Jaeger KE, Geng F, Franaszek K, Marriott P, Brierley I, Firth AE, Wigge PA (2020). An RNA thermoswitch regulates daytime growth in *Arabidopsis*. *Nat Plants* **6**, 522–532.
- Cohen SP, Leach JE (2020). High temperature-induced plant disease susceptibility: more than the sum of its parts. *Curr Opin Plant Biol* **56**, 235–241.
- Cui YM, Lu S, Li Z, Cheng JW, Hu P, Zhu TQ, Wang X, Jin M, Wang XX, Li LQ, Huang SY, Zou BH, Hua J (2020). CYCLIC NUCLEOTIDE-GATED ION CHANNELS 14 and 16 promote tolerance to heat and chilling in rice. *Plant Physiol* **183**, 1794–1808.
- Demidchik V (2015). Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. *Environ Exp Bot* **109**, 212–228.
- Deng Y, Srivastava R, Howell SH (2013). Endoplasmic reticulum (ER) stress response and its physiological roles in plants. *Int J Mol Sci* **14**, 8188–8212.
- Diogo R Jr, de Resende Von Pinho EV, Pinto RT, Zhang LR, Condori-Apfata JA, Pereira PA, Vilela DR (2023). Maize heat shock proteins—prospection, validation, categorization and in silico analysis of the different ZmHSP families. *Stress Biol* **3**, 37.
- El-Sappah AH, Rather SA, Wani SH, Elrys AS, Bilal M, Huang QL, Dar ZA, Elashtokhy MMA, Soaud N, Koul M, Mir RR, Yan K, Li J, El-Tarabily KA, Abbas M (2022). Heat stress-mediated constraints in maize (*Zea mays*) production: challenges and solutions. *Front Plant Sci* **13**, 879366.
- Fragkostefanakis S, Mesihovic A, Hu YJ, Schleiff E (2016). Unfolded protein response in pollen development and heat stress tolerance. *Plant Reprod* **29**, 81–91.
- Frey FP, Prestler T, Lecoq P, Orlik A, Stich B (2016). First steps to understand heat tolerance of temperate maize at adult stage: identification of QTL across multiple environments with connected segregating populations. *Theor Appl Genet* **129**, 945–961.
- Gao HB, Brandizzi F, Benning C, Larkin RM (2008). A membrane-tethered transcription factor defines a branch of the heat stress response in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA* **105**, 16398–16403.
- Gao JY, Wang SF, Zhou ZJ, Wang SW, Dong CP, Mu C, Song YX, Ma PP, Li CC, Wang Z, He KW, Han CY, Chen JF, Yu HD, Wu JY (2019). Linkage mapping and genome-wide association reveal candidate genes conferring thermotolerance of seed-set in maize. *J Exp Bot* **70**, 4849–4864.
- Gao K, Liu YL, Li B, Zhou RG, Sun DY, Zheng SZ (2014). *Arabidopsis thaliana* phosphoinositide-specific phospholipase C isoform 3 (AtPLC3) and AtPLC9 have an additive effect on thermotolerance. *Plant Cell Physiol* **55**, 1873–1883.
- Guan QM, Lu XY, Zeng HT, Zhang YY, Zhu JH (2013). Heat stress induction of *miR398* triggers a regulatory loop that is critical for thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant J* **74**, 840–851.
- Hao LD, Qiao XL (2018). Genome-wide identification and analysis of the *CNGC* gene family in maize. *PeerJ* **6**, e5816.
- He J, Jiang ZM, Gao L, You CJ, Ma X, Wang XF, Xu XF, Mo BX, Chen XM, Liu L (2019). Genome-wide transcript and small RNA profiling reveals transcriptomic responses to heat stress. *Plant Physiol* **181**, 609–629.
- Howell SH (2013). Endoplasmic reticulum stress responses in plants. *Annu Rev Plant Biol* **64**, 477–499.
- Hu XL, Li YH, Li CH, Yang HR, Wang W, Lu MH (2010). Characterization of small heat shock proteins associated with maize tolerance to combined drought and heat stress. *J Plant Growth Regul* **29**, 455–464.
- Hu XL, Yang YF, Gong FP, Zhang DY, Zhang L, Wu LJ, Li CH, Wang W (2015). Protein sHSP26 improves chloroplast performance under heat stress by interacting with

- specific chloroplast proteins in maize (*Zea mays*). *J Proteomics* **115**, 81–92.
- Iurlaro R, Muñoz-Pinedo C (2016). Cell death induced by endoplasmic reticulum stress. *FEBS J* **283**, 2640–2652.
- Jacob P, Hirt H, Bendahmane A (2017). The heat-shock protein/chaperone network and multiple stress resistance. *Plant Biotechnol J* **15**, 405–414.
- Jagtap AB, Vikal Y, Johal GS (2020). Genome-wide development and validation of cost-effective KASP marker assays for genetic dissection of heat stress tolerance in maize. *Int J Mol Sci* **21**, 7386.
- Jiang LY, Hu WJ, Qian YX, Ren QY, Zhang J (2021). Genome-wide identification, classification and expression analysis of the *Hsf* and *Hsp70* gene families in maize. *Gene* **770**, 145348.
- Jung JH, Barbosa AD, Hutin S, Kumita JR, Gao MJ, Derwort D, Silva CS, Lai XL, Pierre E, Geng F, Kim SB, Baek S, Zubieta C, Jaeger KE, Wigge PA (2020). A prion-like domain in ELF3 functions as a thermosensor in *Arabidopsis*. *Nature* **585**, 256–260.
- Jung JH, Domijan M, Klose C, Biswas S, Ezer D, Gao MJ, Khattak AK, Box MS, Charoensawan V, Cortijo S, Kumar M, Grant A, Locke JCW, Schäfer E, Jaeger KE, Wigge PA (2016). Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis*. *Science* **354**, 886–889.
- Jung JH, Seo PJ, Oh E, Kim J (2023). Temperature perception by plants. *Trends Plant Sci* **28**, 924–940.
- Kan Y, Mu XR, Zhang H, Gao J, Shan JX, Ye WW, Lin HX (2022). *TT2* controls rice thermotolerance through SCT1-dependent alteration of wax biosynthesis. *Nat Plants* **8**, 53–67.
- Korner CJ, Du XR, Vollmer ME, Pajerowska-Mukhtar KM (2015). Endoplasmic reticulum stress signaling in plant immunity—at the crossroad of life and death. *Int J Mol Sci* **16**, 26582–26598.
- Lafarge T, Bueno C, Frouin J, Jacquin L, Courtois B, Ahmadi N (2017). Genome-wide association analysis for heat tolerance at flowering detected a large set of genes involved in adaptation to thermal and other stresses. *PLoS One* **12**, e0171254.
- Larkindale J, Hall JD, Knight MR, Vierling E (2005). Heat stress phenotypes of *Arabidopsis* mutants implicate multiple signaling pathways in the acquisition of thermotolerance. *Plant Physiol* **138**, 882–897.
- Larkindale J, Huang BR (2004). Thermotolerance and antioxidant systems in *Agrostis stolonifera*: involvement of salicylic acid, abscisic acid, calcium, hydrogen peroxide, and ethylene. *J Plant Physiol* **161**, 405–413.
- Legris M, Klose C, Burgie ES, Rojas CCR, Neme M, Hiltbrunner A, Wigge PA, Schäfer E, Vierstra RD, Casal JJ (2016). Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis*. *Science* **354**, 897–900.
- Li BJ, Gao K, Ren HM, Tang WQ (2018). Molecular mechanisms governing plant responses to high temperatures. *J Integr Plant Biol* **60**, 757–779.
- Li HC, Zhang HN, Li GL, Liu ZH, Zhang YM, Zhang HM, Guo XL (2015a). Expression of maize heat shock transcription factor gene *ZmHsf06* enhances the thermotolerance and drought-stress tolerance of transgenic *Arabidopsis*. *Funct Plant Biol* **42**, 1080–1091.
- Li XM, Chao DY, Wu Y, Huang XH, Chen K, Cui LG, Su L, Ye WW, Chen H, Chen HC, Dong NQ, Guo T, Shi M, Feng Q, Zhang P, Han B, Shan JX, Gao JP, Lin HX (2015b). Natural alleles of a proteasome $\alpha 2$ subunit gene contribute to thermotolerance and adaptation of African rice. *Nat Genet* **47**, 827–833.
- Li YJ, Alonso-Peral M, Wong G, Wang MB, Millar AA (2016). Ubiquitous miR159 repression of *MYB33/65* in *Arabidopsis* rosettes is robust and is not perturbed by a wide range of stresses. *BMC Plant Biol* **16**, 179.
- Li YT, Xu WW, Ren BZ, Zhao B, Zhang JW, Liu P, Zhang ZS (2020a). High temperature reduces photosynthesis in maize leaves by damaging chloroplast ultrastructure and photosystem II. *J Agron Crop Sci* **206**, 548–564.
- Li Z, Li ZR, Ji YL, Wang CY, Wang SF, Shi YT, Le J, Zhang M (2024). The heat shock factor 20-HSF4-cellulose synthase A2 module regulates heat stress tolerance in maize. *Plant Cell* **7**, 2652–2667.
- Li ZX, Howell SH (2021). Heat stress responses and thermotolerance in maize. *Int J Mol Sci* **22**, 948.
- Li ZX, Tang J, Srivastava R, Bassham DC, Howell SH (2020b). The transcription factor BZIP60 links the unfolded protein response to the heat stress response in maize. *Plant Cell* **32**, 3559–3575.
- Lin F, Wani SH, Collins PJ, Wen ZX, Li WL, Zhang N, McCoy AG, Bi YD, Tan RJ, Zhang SC, Gu CH, Chilvers MI, Wang DC (2020). QTL mapping and GWAS for identification of loci conferring partial resistance to *Pythium sylvaticum* in soybean (*Glycine max* (L.) Merr). *Mol Breed* **40**, 54.
- Lin YX, Jiang HY, Chu ZX, Tang XL, Zhu SW, Cheng BJ (2011). Genome-wide identification, classification and analysis of heat shock transcription factor family in maize.

- BMC Genomics* **12**, 76.
- Liu HC, Liao HT, Chang YY** (2011). The role of class A1 heat shock factors (HSFA1s) in response to heat and other stresses in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ* **34**, 738–751.
- Liu JX, Howell SH** (2010). Endoplasmic reticulum protein quality control and its relationship to environmental stress responses in plants. *Plant Cell* **22**, 2930–2942.
- Liu XH, Lyu YS, Yang WP, Yang ZT, Lu SJ, Liu JX** (2020). A membrane-associated NAC transcription factor OsNTL3 is involved in thermotolerance in rice. *Plant Biotechnol J* **18**, 1317–1329.
- Lizaso JI, Ruiz-Ramos M, Rodríguez L, Gabaldon-Leal C, Oliveira JA, Lorite IJ, Sánchez D, García E, Rodríguez A** (2018). Impact of high temperatures in maize: phenology and yield components. *Field Crops Res* **216**, 129–140.
- Longmei N, Gill GK, Zaidi PH, Kumar R, Nair SK, Hindu V, Vinayan MT, Vikal Y** (2021). Genome wide association mapping for heat tolerance in sub-tropical maize. *BMC Genomics* **22**, 154.
- Lu M, Zhang YY, Tang SK, Pan JB, Yu YK, Han J, Li YY, Du XH, Nan ZJ, Sun QP** (2016). AtCNGC2 is involved in jasmonic acid-induced calcium mobilization. *J Exp Bot* **67**, 809–819.
- Lu SJ, Yang ZT, Sun L, Sun L, Song ZT, Liu JX** (2012). Conservation of IRE1-regulated *bZIP74* mRNA unconventional splicing in rice (*Oryza sativa* L.) involved in ER stress responses. *Mol Plant* **5**, 504–514.
- Malenica N, Dunić JA, Vukadinović L, Cesar V, Šimić D** (2021). Genetic approaches to enhance multiple stress tolerance in maize. *Genes* **12**, 1760.
- Malerba M, Crosti P, Cerana R** (2010). Effect of heat stress on actin cytoskeleton and endoplasmic reticulum of tobacco BY-2 cultured cells and its inhibition by Co^{2+} . *Protoplasma* **239**, 23–30.
- Masson-Delmotte V, Zhai P, Pirani A, Connors SL, Péan C, Berger S, Caud N, Chen Y, Goldfarb L, Gomis MI, Huang M, Leitzell K, Lonnoy E, Matthews JBR, Maycock TK, Waterfeld T, Yelekçi O, Yu R, Zhou B** (2021). Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press.
- McNellie JP, Chen JP, Li XR, Yu JM** (2018). Genetic mapping of foliar and tassel heat stress tolerance in maize. *Crop Sci* **58**, 2484–2493.
- Miller G, Mittler R** (2006). Could heat shock transcription factors function as hydrogen peroxide sensors in plants? *Ann Bot* **98**, 279–288.
- Mittler R, Finka A, Goloubinoff P** (2012). How do plants feel the heat? *Trends Biochem Sci* **37**, 118–125.
- Müller J, Menzel D, Šamaj J** (2007). Cell-type-specific disruption and recovery of the cytoskeleton in *Arabidopsis thaliana* epidermal root cells upon heat shock stress. *Protoplasma* **230**, 231–242.
- Murakami Y, Tsuyama M, Kobayashi Y, Kodama H, Iba K** (2000). Trienoic fatty acids and plant tolerance of high temperature. *Science* **287**, 476–479.
- Nijabat A, Bolton A, Mahmood-ur-Rehman M, Shah AI, Hussain R, Naveed NH, Ali A, Simon P** (2020). Cell membrane stability and relative cell injury in response to heat stress during early and late seedling stages of diverse carrot (*Daucus carota* L.) germplasm. *HortSci* **55**, 1446–1452.
- Niu SD, Du X, Wei DJ, Liu SS, Tang Q, Bian DH, Zhang YR, Cui YH, Gao Z** (2021). Heat stress after pollination reduces kernel number in maize by insufficient assimilates. *Front Genet* **12**, 728166.
- Niu Y, Xiang Y** (2018). An overview of biomembrane functions in plant responses to high-temperature stress. *Front Plant Sci* **9**, 915.
- Ohama N, Sato H, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K** (2017). Transcriptional regulatory network of plant heat stress response. *Trends Plant Sci* **22**, 53–65.
- Parmar A, Sturm B, Hensel O** (2017). Crops that feed the world: production and improvement of cassava for food, feed, and industrial uses. *Food Secur* **9**, 907–927.
- Qian YX, Ren QY, Zhang J, Chen L** (2019). Transcriptomic analysis of the maize (*Zea mays* L.) inbred line B73 response to heat stress at the seedling stage. *Gene* **692**, 68–78.
- Qiu YJ, Li MN, Kim RJA, Moore CM, Chen M** (2019). Day-time temperature is sensed by phytochrome B in *Arabidopsis* through a transcriptional activator HEMERA. *Nat Commun* **10**, 140.
- Routaboul JM, Skidmore C, Wallis JG, Browse J** (2012). *Arabidopsis* mutants reveal that short- and long-term thermotolerance have different requirements for trienoic fatty acids. *J Exp Bot* **63**, 1435–1443.
- Sallam A, Amro A, El-Akhdar A, Dawood MFA, Kumamaru T, Baenziger PS** (2018). Genetic diversity and genetic variation in morpho-physiological traits to improve heat tolerance in Spring barley. *Mol Biol Rep* **45**, 2441–

- 2453.
- Seetharam K, Kuchanur PH, Koirala KB, Tripathi MP, Patil A, Sudarsanam V, Das RR, Chaurasia R, Pandey K, Vemuri H, Vinayan MT, Nair SK, Babu R, Zaidi PH** (2021). Genomic regions associated with heat stress tolerance in tropical maize (*Zea mays* L.). *Sci Rep* **11**, 13730.
- Sewelam N, Jaspert N, Van Der Kelen K, Tognetti VB, Schmitz J, Frerigmann H, Stahl E, Zeier J, Van Breusegem F, Maurino VG** (2014). Spatial H₂O₂ signaling specificity: H₂O₂ from chloroplasts and peroxisomes modulates the plant transcriptome differentially. *Mol Plant* **7**, 1191–1210.
- Sharma A, Shahzad B, Kumar V, Kohli SK, Sidhu GPS, Bali AS, Handa N, Kapoor D, Bhardwaj R, Zheng BS** (2019). Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress. *Biomolecules* **9**, 285.
- Stief A, Altmann S, Hoffmann K, Pant BD, Scheible WR, Bäurle I** (2014). *Arabidopsis* *miR156* regulates tolerance to recurring environmental stress through SPL transcription factors. *Plant Cell* **26**, 1792–1807.
- Teng C, Zhang H, Hammond R, Huang K, Meyers BC, Walbot V** (2020). *Dicer-like 5* deficiency confers temperature-sensitive male sterility in maize. *Nat Commun* **11**, 2912.
- Timperio AM, Egidi MG, Zolla L** (2008). Proteomics applied on plant abiotic stresses: role of heat shock proteins (HSP). *J Proteomics* **71**, 391–411.
- Tiwari YK, Yadav SK** (2019). High temperature stress tolerance in maize (*Zea mays* L.): physiological and molecular mechanisms. *J Plant Biol* **62**, 93–102.
- Ugarte RM, Escudero A, Gavilán RG** (2019). Metabolic and physiological responses of Mediterranean high-mountain and alpine plants to combined abiotic stresses. *Physiol Plant* **165**, 403–412.
- ul Haq S, Khan A, Ali M, Khattak AM, Gai WX, Zhang HX, Wei AM, Gong ZH** (2019). Heat shock proteins: dynamic biomolecules to counter plant biotic and abiotic stresses. *Int J Mol Sci* **20**, 5321.
- Vitale A, Boston RS** (2008). Endoplasmic reticulum quality control and the unfolded protein response: insights from plants. *Traffic* **9**, 1581–1588.
- Volkov RA, Panchuk II, Mullineaux PM, Schöffl F** (2006). Heat stress-induced H₂O₂ is required for effective expression of heat shock genes in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol* **61**, 733–746.
- Wang XL, Wang HW, Liu SX, Ferjani A, Li JS, Yan JB, Yang XH, Qin F** (2016). Genetic variation in *ZmVPP1* contributes to drought tolerance in maize seedlings. *Nat Genet* **48**, 1233–1241.
- Wang Y, Sun FL, Cao H, Peng HR, Ni ZF, Sun QX, Yao YY** (2012). *TamiR159* directed wheat *TaGAMYB* cleavage and its involvement in anther development and heat response. *PLoS One* **7**, e48445.
- Wang YY, Sheng DC, Zhang P, Dong X, Yan Y, Hou XF, Wang P, Huang SB** (2021). High temperature sensitivity of kernel formation in different short periods around silking in maize. *Environ Exp Bot* **183**, 104343.
- Wen WW, Li D, Li X, Gao YQ, Li WQ, Li HH, Liu J, Liu HJ, Chen W, Luo J** (2014). Metabolome-based genome-wide association study of maize kernel leads to novel biochemical insights. *Nat Commun* **5**, 3438.
- Willis JK, Chambers DP, Nerem RS** (2008). Assessing the globally averaged sea level budget on seasonal to interannual timescales. *J Geophys Res Oceans* **113**, C06015.
- Xie C, Yang L, Jia GX, Yan K, Zhang SZ, Yang GD, Wu CA, Gai YP, Zheng CC, Huang JG** (2022). Maize *HEAT UP-REGULATED GENE 1* plays vital roles in heat stress tolerance. *J Exp Bot* **73**, 6417–6433.
- Yang H, Zhao YL, Chen N, Liu YP, Yang SY, Du HW, Wang W, Wu JY, Tai FJ, Chen F, Hu XL** (2021a). A new adenyl cyclase, putative disease-resistance RPP13-like protein 3, participates in abscisic acid-mediated resistance to heat stress in maize. *J Exp Bot* **72**, 283–301.
- Yang LJ, Wang YF, Yang KJ** (2021b). *Klebsiella variicola* improves the antioxidant ability of maize seedlings under saline-alkali stress. *PeerJ* **9**, e11963.
- Yang ZR, Cao YB, Shi YT, Qin F, Jiang CF, Yang SH** (2023). Genetic and molecular exploration of maize environmental stress resilience: toward sustainable agriculture. *Mol Plant* **16**, 1496–1517.
- Young TE, Ling J, Geisler-Lee CJ, Tanguay RL, Caldwell C, Gallie DR** (2001). Developmental and thermal regulation of the maize heat shock protein, HSP101. *Plant Physiol* **127**, 777–791.
- Younis A, Ramzan F, Ramzan Y, Zulfiqar F, Ahsan M, Lim KB** (2020). Molecular markers improve abiotic stress tolerance in crops: a review. *Plants (Basel)* **9**, 1374.
- Yu Y, Zhang YC, Chen XM, Chen YQ** (2019). Plant noncoding RNAs: hidden players in development and stress responses. *Annu Rev Cell Dev Biol* **35**, 407–431.
- Yue RQ, Lu CX, Sun T, Peng TT, Han XH, Qi JS, Yan SF, Tie SG** (2015). Identification and expression profiling analysis of calmodulin-binding transcription activator genes in maize (*Zea mays* L.) under abiotic and biotic stresses. *Front Plant Sci* **6**, 576.

- Zelman AK, Dawe A, Gehring C, Berkowitz GA** (2012). Evolutionary and structural perspectives of plant cyclic nucleotide-gated cation channels. *Front Plant Sci* **3**, 95.
- Zhang H, Zhou JF, Kan Y, Shan JX, Ye WW, Dong NQ, Guo T, Xiang YH, Yang YB, Li YC, Zhao HY, Yu HX, Lu ZQ, Guo SQ, Lei JJ, Liao B, Mu XR, Cao YJ, Yu JJ, Lin YS, Lin HX** (2022a). A genetic module at one locus in rice protects chloroplasts to enhance thermotolerance. *Science* **376**, 1293–1300.
- Zhang HC, Shao SP, Zeng Y, Wang XT, Qin YZ, Ren QN, Xiang SQ, Wang YX, Xiao JY, Sun YJ** (2022b). Reversible phase separation of HSF1 is required for an acute transcriptional response during heat shock. *Nat Cell Biol* **24**, 340–352.
- Zhang HM, Li GL, Fu C, Duan SN, Hu D, Guo XL** (2020). Genome-wide identification, transcriptome analysis and alternative splicing events of *Hsf* family genes in maize. *Sci Rep* **10**, 8073.
- Zhang MB, An PP, Li HP, Wang XL, Zhou JL, Dong PF, Zhao YL, Wang Q, Li CH** (2019). The miRNA-mediated post-transcriptional regulation of maize in response to high temperature. *Int J Mol Sci* **20**, 1754.
- Zhang SS, Yang HX, Ding L, Song ZT, Ma H, Chang F, Liu JX** (2017). Tissue-specific transcriptomics reveals an important role of the unfolded protein response in maintaining fertility upon heat stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **29**, 1007–1023.
- Zhao XC, Wei JP, He L, Zhang YF, Zhao Y, Xu XX, Wei YL, Ge SN, Ding D, Liu M, Gao SR, Xu JY** (2019). Identification of fatty acid desaturases in maize and their differential responses to low and high temperature. *Genes* **10**, 445.
- Zhao YL, Du HW, Wang YK, Wang HL, Yang SY, Li CH, Chen N, Yang H, Zhang YH, Zhu YL, Yang LY, Hu XL** (2021). The calcium-dependent protein kinase ZmCDPK7 functions in heat-stress tolerance in maize. *J Integr Plant Biol* **63**, 510–527.
- Zheng SZ, Liu YL, Li B, Shang ZL, Zhou RG, Sun DY** (2012). Phosphoinositide-specific phospholipase C9 is involved in the thermotolerance of *Arabidopsis*. *Plant J* **69**, 689–700.
- Zhou ZH, Wang Y, Ye XY, Li ZG** (2018). Signaling molecule hydrogen sulfide improves seed germination and seedling growth of maize (*Zea mays* L.) under high temperature by inducing antioxidant system and osmolyte biosynthesis. *Front Plant Sci* **9**, 1288.
- Zhu JK** (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell* **167**, 313–324.

Research Progress on Molecular Mechanisms of Heat Stress Affecting the Growth and Development of Maize

Tao Wang, Jinglei Feng, Cui Zhang*

Key Laboratory of Plant Molecular Physiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract Plants encounter various abiotic stresses throughout their lifecycle, including heat, drought, and salt stress, all of which have diverse impacts on their growth and development. Global warming has exacerbated the impact of heat stress on crops such as maize, potentially leading to growth retardation and reduced reproductive capacity. As an important staple crop, the yield and quality of maize are severely compromised by heat stress. Plants respond to heat stress through complex molecular mechanisms involving multiple signal transduction pathways and the regulation of gene expression. It is crucial to use advanced techniques such as genetics, genomics, multi-omics analysis, and high-throughput phenotyping to extensively explore and analyze the genes and loci associated to abiotic stress tolerance, including heat stress, in the maize genome. These studies not only deepen our understanding of the biological mechanisms underlying maize stress tolerance but also provide valuable molecular markers and candidate gene resources for breeders to accelerate the development of new maize varieties.

Key words maize, growth and development, heat stress, heat resistance

Wang T, Feng JL, Zhang C (2024). Research progress on molecular mechanisms of heat stress affecting the growth and development of maize. *Chin Bull Bot* **59**, 963–977.

* Author for correspondence. E-mail: cuizhang@ibcas.ac.cn

(责任编辑: 白羽红)

通讯作者简介

张翠, 中国科学院植物研究所研究员, 博士生导师。长期从事植物发育生物学, 尤其是侧生器官起始和发育研究。以水稻、拟南芥和玉米等模式植物为研究对象, 研究激素、转录因子和小RNA调控侧生器官发育的机制。目前主要研究拟南芥和玉米中microRNA参与侧生分生组织起始的表观遗传调控机制。相关研究成果以通讯作者或第一作者身份在*Nature Communications*、*Developmental Cell*、*Development*和*PLoS Genetics*等国际期刊上发表。