评述与展望

Review and Progress

**植物耐受高温胁迫的分子机制**

吴龙英 江珊 赵宝生 黄佳惠 蒋宇喆 焦元 黄进\*

成都理工大学生态环境学院, 成都, 610000

\* 通信作者, huangjin18@cdut.edu.cn

**摘 要** 随着全球的温度持续上升，高温胁迫已经成为影响植物生长发育的重要因素之一，而高温对水稻等农作物产量造成的损失对人类经济收益的影响尤为重要，因此了解植物应对高温胁迫的分子机制刻不容缓。本文从植物形态、生理生化、光合作用等方面概述了高温胁迫对植物产生的不利影响并总结了植物应对高温胁迫涉及的三种分子机制。此外，本文就如何利用生物信息学、基因工程、细胞生物学、分子生物学等手段继续深入探索植物耐受高温胁迫的分子机制提出了展望，以期为探索出优良的抗高温胁迫种质资源提供理论和遗传基础。

**关键词** 高温胁迫; 植物; 生长发育; 分子机制; 基因表达

**Molecular Mechanism of Heat Stress Tolerance in Plants**

Wu Longying Jiang Shan Zhao Baosheng Huang Jiahui Jiang Yuzhe Jiao Yuan Huang Jin\*

College of Ecology and Environment, Chengdu University of Technology, Chengdu, 610000

\* Corresponding author, huangjin18@cdut.edu.cn

**Abstract** As global temperatures increase, heat stress has become one of the important factors affecting plant growth and development. The impact of heat stress on crop yield, especially on rice, and the resulting economic losses for human beings are particularly significant. Therefore, understanding the molecular mechanisms of plant responses to heat stress is urgent. In this review, the adverse effects of heat stress on plants were summarized from the aspects of plant morphology, physiological and biochemical processes, and photosynthesis. And three molecular mechanisms involved in plant response to heat stress were also summarized. Furthermore, the article provided prospects for future research directions and the use of bioinformatics, genetic engineering, cell biology, molecular biology, and other means to further explore the molecular mechanisms of heat-stress tolerance. Our review is expected to provide a theoretical and genetic basis for exploring genetic and germplasm resources.

**Keywords** Heat stress; Plants; Growth and development; Molecular mechanisms; Gene expression;

随着人类活动的加剧，大量温室气体排放造成全球的地表气温不断地增高。2011-2020年全球地表平均温度比1850-1900年上升了1.09(0.95~1.2)℃，比2003-2012年上升了0.1(0.16~0.22)℃，预计未来20年全球温度的上升幅度将达到或超过1.5℃(Balbus et al., 2016)。高温会显著地影响植物的正常生理活动，进而影响到植物生长、发育甚至生存。以植物赖以生存的光合作用为例，在高温条件下，植物的光合作用会受到明显的抑制，植物为了生存其蒸腾作用和呼吸作用将逐渐增强。当植物长期处于这种不利的条件时，由于呼吸作用的消耗量远大于光合作用的积累量，植物的生长受到显著的抑制，严重时甚至危及植物的生存(Shrestha et al., 2022)。造成植物光合效率的下降的主要原因是高温条件下植物叶片中的叶绿素含量的明显下降及包括酶在内蛋白质的加速分解(Mathur et al., 2021)。在高温条件下，植物不仅会因为相关酶活性的缺失而无法完成正常的生理、生化活动，而且高温引起的蛋白质分解所产生的氨也可造成细胞中毒。

在农业生产领域，高温对作物的产量以及品质的危害则更为明显。以水稻为例，高温胁迫可导致稻米产量的大幅度下降。在水稻的孕穗期，高温胁迫可导致水稻的结实率下降15%左右(Tu et al., 2022)。在水稻花期，特别是开花当天如遇高温天气，则植物受精受到显著影响，从而导致花粉败育(Ren et al., 2021)。其次，如水稻在灌浆期遭受高温胁迫，一方面不但灌浆期变短，而且植物光合速率和同化产物积累量也受到影响，引起秕谷粒增多和粒重下降，进而导致水稻减产；另一方面，高温环境还可能引起水稻垩白粒率和垩白面积增大，整精米率下降，支链淀粉的精细结构发生改变，从而导致稻米品质显著下降(Shrestha et al., 2022)。因此，探索植物应对高温胁迫的机制，对指导农作物品种的选育及科学合理的田间管理制度均具有重要的意义。

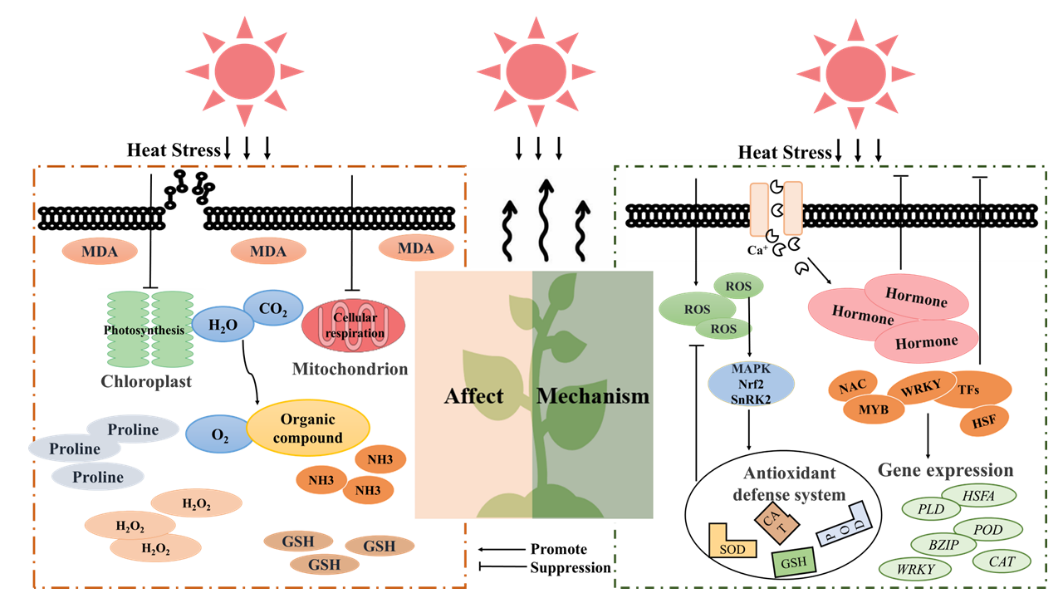


图 1 高温胁迫对植物的影响及植物应对高温胁迫的分子机制

Figure 1 The effect of heat stress on plants and the molecular mechanism of plants under heat stress

# 高温胁迫对植物的影响

由于植物不能像动物一样通过迁移来应对环境胁迫，因此植物的代谢以及生长发育等生理生化过程极易受到周围环境的影响。通常根据环境胁迫的来源，胁迫被划分为生物胁迫和非生物胁迫。高温胁迫是指由于环境温度高于植物生长的适宜温度范围，从而对植物产生不利影响的非生物胁迫(Shrestha et al., 2022)。而根据胁迫持续的时间不同，高温胁迫可被进一步分为两种类型：即长期(几天或几个星期)的高温胁迫和短期(几分钟或几个小时)的高温胁迫(Djanaguiraman et al., 2020)。大多数植物的最高可适应温度一般不超过35℃，一旦环境温度超过植物最高适应温度时，就会对植物造成高温胁迫(Shrestha et al., 2022)。然而无论是长期还是短期的高温胁迫均会影响植物的正常生长、生活以及生存，包括不仅会影响植物的外观形态还会影响植物体内的各种生理指标、光合作用、呼吸作用等。

**1.1 高温胁迫对植物形态的影响**

植物的形态和结构特征是植物生理生化的重要组成部分。维持正常的形态特征是植物确保发育以及产量的重要前提，然而，高温可导致植物的种子萌发率降低，同时严重减少幼苗期双子苗的胚根和胚芽的数量(Khan et al., 2020)。如果植物在生长期遭受高温胁迫，则会造成植物形态徒长、叶色变淡、叶片和根系生长受阻、早衰等(Qi et al., 2018)。高温胁迫造成的更严重的植物形态损伤还包括在植物的开花期以及成熟期导致作物结实器官败育，雌雄配子体畸形，果实畸形，以及粒径减小等，进而导致植物的抗病虫能力、产量和品质下降(Wei et al., 2022)。然而，研究表明作为细胞内源性计时机制的生物钟在调节植物应答非生物胁迫过程中也发挥着重要的作用，但尚不清楚其是否参与调控高温胁迫诱导植物细胞衰老的进程(Hayama et al., 2019; Wei et al., 2022)。

**1.2 高温胁迫对植物生理生化特性的影响**

当植物处于高温胁迫时，其体内的代谢产物含量或者酶的活性的变化是最为敏感的胁迫反馈信号。因此，植物用于应对胁迫的代谢产物含量以及酶的活性通常被作为衡量植物应对逆境胁迫的主要生理生化指标，主要包括脯氨酸(Proline, Pro)、丙二醛(malondialdehyde, MDA)、谷胱甘肽(glutathione, GSH)、过氧化氢(hydrogen Peroxide, H2O2)的含量以及抗氧化酶的活性等(Li et al., 2020; Shrestha et al., 2022)。在高温胁迫下，这些生理、生化参数的变化可以简要阐述为Pro、MDA及GSH含量的上升及过氧化物含量升高的同时抗氧化酶活性的加强。脯氨酸除了作为植物体内优良的渗透剂，在应对环境胁迫时还发挥着螯合重金属、抵抗过氧化物损伤以及传递信号的作用(Pei et al., 2021)。在高温条件下，植物体内的脯氨酸合成途径(谷氨酸途径和鸟氨酸途径)被激活，同时脯氨酸合成酶的水解反应受到抑制，导致脯氨酸无法正常被分解从而在植物体内累积。MDA是膜脂质过氧化的产物，高温胁迫则会造成细胞膜严重损伤导致植物体内MDA升高(Alabdallah and Alzahrani, 2020; Mathur et al., 2021)。而还原型GSH是一种重要的抗氧化剂，可以保护植物细胞不受氧化伤害。植物为了应对高温胁迫造成的氧化损伤能够自己积累GSH以提高植物的耐受性和渗透压稳定性(Gautam et al., 2021)。也有研究表明外源性的GSH可以提高植物的高温耐受能力(Nahar et al., 2015)。最后，在高温胁迫下，植物叶绿体和线粒体功能降低，H2O2、超氧自由基(O2-)以及羟基自由基(-OH)等活性物质加速产生并大量积累，这一系列变化将激活各种抗氧化酶将自由基转化为稳定的物质，如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)和谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GSH-Px)等，以避免高温造成植物细胞程序性死亡(Hao et al., 2019)。

**1.3 高温胁迫对植物呼吸作用的影响**

植物的呼吸作用需要氧气以及葡萄糖、淀粉等有机物质的参与，并释放出能量以维持生物体的正常生命活动。在这个过程中，植物还需要酶的参与以促进分子间的反应。短时间的高温胁迫可以促进植物的呼吸作用，加速有益物质的合成以及加快蛋白质的运输周转速度，同时还可以清除或降解高温下植物体内累积的各类有害物质(Li et al., 2020)。但是长时间的高温胁迫则会导致植物体内的营养物质消耗过度，用于呼吸作用酶的活性发生钝化甚至失活，造成呼吸作用减弱，从而影响植物对高温胁迫的适应能力及生长发育。此外，高温胁迫会造成植物对核酮糖二磷羟化酶或是加氧酶物质的同化活性降低，即光呼吸增强。尽管光呼吸可以在不利条件下为植物提供一定的保护，是植物应对高温胁迫的重要方式之一，但是长时间的光呼吸作用和植物体自身所产生的氨会对植物本身造成不良的影响(Ren et al., 2022)。

**1.4 高温胁迫对植物光合作用的影响**

高温除了影响植物的呼吸作用以外，对光合作用的影响也非常显著。光合作用可以实现植物体内物质的转换与能量代谢，是影响植物生长发育的重要因素，也是植物体中最易受到高温影响的代谢过程(Du et al., 2022)。高温胁迫对植物光合作用的影响，根据胁迫持续的时间不同，主要可分为两个方面。短时间的高温胁迫造成的植物光合速率降低主要是由气孔限制导致的，而长时间的高温胁迫造成的植物光合速率降低则是由非气孔限制相关原因导致(Nishiyama and Murata, 2014)。研究表明，Rubisco失活以及光系统PS Ⅱ结构被影响是非气孔限制相关导致光合效率降低的重要原因(Gautam et al., 2021)。高温除了影响光合作用的光合速率外，还会抑制叶绿体内超氧化物歧化酶的活性、导致参与光合作用的细胞器组分热稳定性下降、光合色素体和核糖体等细胞器被严重损伤，其中负责光化学反应的类囊体是受高温胁迫损伤最为严重的细胞器组分(Shrestha et al., 2022)。

在植物的生长发育和生理过程中，其他因素也可能受到高温胁迫的刺激而发生变化，进而影响植物对环境的适应力。这些因素包括植物内源性激素、水分代谢、细胞膜热稳定性等(Yu et al., 2022)。在高温胁迫下，各种生理生化参数的变化也进一步反映了植物对胁迫的应对策略，其中涉及的分子机制依然是目前的研究热点。

# 植物应对高温胁迫的分子机制

为了提高对高温环境的耐受能力，植物自身也进化出了多种防御机制。而植物应对高温胁迫的分子机制极其复杂，往往是多种分子机制共同发挥作用，形成了高度复杂的分子调控网络。但是，植物应对高温胁迫的过程中，主要涉及了三个层面的分子机制，即信号传导途径、转录因子的调节功能以及高温响应相关基因的表达。

**2.1 信号传导途径**

在面对高温胁迫时，植物中的细胞膜最先感受到温度的变化而产生高浓度的Ca2+。Ca2+作为细胞内重要的第二信使向下游传递胁迫信号，与其他蛋白相互作用，以便植物快速对胁迫做出应答反应。研究表明抑制Ca2+信号转导途径中钙调蛋白(calmodulin, CaM)对钙调蛋白结合转录激活因子(calmodulin-binding transcription activator, CAMTA)的转录活性可以提高植物的抗高温能力，但是目前对于植物如何通过该途径增强高温耐受能力的研究依旧十分有限(Kan et al., 2022)。当植物遭受高温胁迫时，植物体内还会产生大量的活性氧(reactive oxygen species, ROS)，为了减少高温造成的氧化损伤，植物通过氧化信号传导途径激活体内抗氧化防御系统以清除有害的自由基。该过程中涉及的氧化信号传导途径主要包括丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-Activated Protein Kinase, MAPK)信号通路、Nrf2(nuclear factor erythroid 2-related factor 2)信号通路、SnRK2(SNF1-related protein kinase 2)信号通路等(Pei et al., 2021, Ren et al., 2022)。抗氧化防御系统被激活后，植物体内的抗氧化酶包括SOD、CAT、GSH-Px、过氧化物酶(peroxidase，POD)的活性升高，清除过量的ROS，以提高植物在高温环境中的适应能力(Hu et al., 2020; Kan et al., 2022)。

此外，激素信号传导途径也是植物应对胁迫的重要防御机制。多种植物激素可以激活相应的信号通路，从而提高植物对高温的耐受能力(Imran et al., 2021)。例如，脱落酸、褪黑素、赤霉素、细胞分裂素等都可以通过诱导抗性转录因子或基因的表达来改善高温胁迫下植株的耐高温能力(Bawa et al., 2020; Sun et al., 2019)。研究表明，对受热植物叶面施用外源性褪黑激素可提高植物抗氧化物质的含量及抗氧化酶的活性，并有效缓解幼苗的高温损伤(Khan et al., 2020; Qi et al., 2018)。外源赤霉素对高温胁迫下植物的花药育性、赤霉素含量及代谢相关基因的表达均有显著影响(Kim et al., 2022)。此外，高温胁迫下，植物中细胞分裂素的积累保证了细胞的分裂及分化过程，并能提高植物的光合作用。有研究认为，植物激素提高植物耐高温能力的主要原因是激素能够抑制超氧阴离子(O2-)的产生，同时增强SOD的活性，进而减轻因O2-过量积累而引起的细胞膜和DNA损伤，从而缓解高温胁迫下植物细胞凋亡的发生(Bawa et al., 2020)。在高温胁迫下，由于胁迫时间的差异，同一种植物激素在植物的不同组织中的积累量往往会有所差异，这也体现了激素信号传导途径的复杂性(Li et al., 2020)。

**2.2转录因子的调控功能**

高温胁迫往往还会诱导某些植物功能蛋白的表达以达到适应环境的目的，这些由高温诱导而表达的蛋白质被称为热激蛋白(heat shock proteins, HSPs)。热激蛋白广泛存在于叶绿体、线粒体和内质网等细胞器中并负责细胞中蛋白质的折叠、组装、转运和降解(Wu et al., 2022)。高温胁迫除了影响植物细胞膜的流动性，细胞内蛋白质的结构等也受到显著影响。热应激蛋白通过参与其他蛋白质重建，参与激酶底物空间结构的形成、底物的激活、初始应激信号传导和维持转录因子空间结构等，以缓解高温胁迫对植物的危害(Li et al., 2021; Vu et al., 2019)。研究表明转录因子(transcription factors, TFs)MYB、AP2、ERFBP、NAC和WRKY均可能是植物耐受非生物胁迫过程中的关键调控因子(Wei et al., 2022)。而热激转录因子(heat shock transcription factor, HSF)是植物细胞内的一类重要的转录调节因子，对HSP的转录激活以及调节热激蛋白活性的功能被认为在植物应对高温胁迫的过程中起关键作用(Cleves et al., 2020)。当植物在高温胁迫刺激下，热胁迫转录因子被激活并与热激反应元件(heat shock element, HSE)结合，进而激活相应的高温胁迫相关蛋白的表达(Vu et al., 2019)。例如，在拟南芥的热激转录因子中，AtHSFA1a和AtHSFA1b在植物处于高温胁迫早期即被激活，是调控热激蛋白表达的重要转录因子。实验证明，在*AtHSFA1a/AtHSFA1b*双突变植物中，突变体对高温胁迫更为敏感，因为HSP活性无法被充分诱导。而在拟南芥和烟草中过量表达*AtHSFA1a*则显著提高植物的耐高温能力(Liu et al., 2021)。此外，HSF通过调节氧化应激相关基因的表达、降低ROS水平和增加脯氨酸的含量来提高植物对高温胁迫的耐受能力(Nabi et al., 2020)。当然，参与植物对高温胁迫响应基因调控的转录因子也不仅限于HSF转录因子，例如，辣椒、小麦以及拟南芥中的WRKY均参与了植物对高温胁迫的响应(Huang et al., 2018)。

**2.3 高温响应相关基因的表达**

除了上述HSF或者一些WRKY基因家族，许多其他基因家族也在植物应对高温胁迫的过程中发挥作用。目前，在转录因子基因家族参与植物应对高温胁迫的研究中，主要集中在MYB、NAC和WRKY基因家族的表达(Hao et al., 2019; Huang et al., 2022; Li et al., 2021)。但是，面对复杂的高温环境，除了转录因子基因家族的参与，其他高温响应相关基因的过表达也是提高植物耐高温胁迫的重要因素。高温响应相关基因是指在高温环境下表达量发生变化的基因，包括负责激素合成调控的基因、抗氧化酶活相关基因以及细胞壁合成相关基因等(Huang et al., 2018)。随着相关科研的不断深入，利用基因敲除或沉默特定的基因可以实现对植物耐受高温能力的调控。例如，在水稻中敲除磷脂酶D（*phospholipase D*，*PLD*）基因，除了显著降低水稻的垩白粒率外，还可以显著提高水稻对高温的耐受能力(Yamaguchi et al., 2019)。但是，目前对于这些基因与*HSF*s或者 *HSP*s等基因是否在同一个高温响应机制中发挥作用及其作用的具体机制等仍有待我们的进一步探索。

# 展望

近年来，“温室效应”的不断加剧使全球气温与历史同期相比明显偏高，非生物逆境如干旱、高盐、低温、高温、重金属等成为影响农作物生长发育的重要因素(Noman et al., 2017)，进而也严重影响作物的产量和品质。因此，如何提高作物对不良外部环境的耐受能力成为我们亟待解决的问题。此外，植物应对高温胁迫相关机制的研究对于干热、干旱河谷地区的植被恢复等工作也具有重要的指导意义。抗高温相关遗传和种质资源的发掘及具有抗高温潜力植物品种的开发等，已成为解决植物抗高温逆境危害的关键途径。随着生物技术的发展，目前生物信息学、基因工程、细胞生物学、分子生物学等技术已广泛的应用于植物抗高温相关分子机制的研究，并已取得很大的进展。比如，有研究利用生物信息学可以从转录水平、蛋白水平以及代谢水平对豆类、水稻、小麦等植物应对高温胁迫的分子机制进行了探索(Abdelrahman et al., 2020; Hasanuzzaman et al., 2013; Kumar et al., 2021)。同时利用分子生物学与基因工程中的基因编辑等技术培育出了耐高温胁迫的日本晴水稻、玉米自交系X178以及PBW22小麦等农作物，丰富了我国分子生物育种的遗传资源(Erdayani et al., 2020; Wang et al., 2018; Zhou et al., 2022)。目前关于植物耐受高温的机制主要集中于细胞膜结构抗氧化系统、渗透调节机制、植物激素调控机制及高温响应基因等，而且未来一段时间内也仍然是需要继续深入研究的主要方向。对于植物应对高温胁迫的研究对象主要集中在小麦、玉米、水稻等主要粮食作物，对于蔬菜、水果、中草药、花卉等经济作物耐高温胁迫的分子机制仍有待进一步的探索。其次，关于生物节律调控机制等是否参与了植物高温胁迫的调节机制等尚缺少系统性的研究，也可能是未来研究的热点方向之一(Hayama et al., 2019)。此外，虽然一些信号通路如钙离子信号通路等在植物高温胁迫响应机制中的研究已经较为深入，但对其具体分子机制的研究仍是研究的热点。因此，我们通过对植物应对高温胁迫分子机制研究的不断完善，可为抗高温胁迫作物或特定植物品种的选育提供理论基础和遗传资源。

**作者贡献**

吴龙英、江珊完成本论文初稿的写作；赵宝生、黄佳惠参与文献收集；蒋宇喆、焦元参与论文插图制作；黄进是项目的构思者及负责人，指导论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

**参考文献**

Abdelrahman M., Burritt D.J., Gupta A., Tsujimoto H., and Tran L.P., 2020, Heat stress effects on source-sink relationships and metabolome dynamics in wheat, J Exp Bot, 71(2):543-554.

Alabdallah N.M., and Alzahrani H.S., 2020, The potential mitigation effect of ZnO nanoparticles on [*Abelmoschus esculentus* L. Moench] metabolism under salt stress conditions, Saudi J Biol Sci, 27(11):3132-3137.

Balbus J.M., Tart K.G., Dilworth C.H., and Birnbaum L.S., 2016, Changing the climate of respiratory clinical practice. Insights from the 2016 climate and health assessment of the U.S. global change research program, Ann Am Thorac Soc, 13(8):1202-1204.

Bawa G., Feng L., Chen G., Chen H., Hu Y., Pu T., Cheng Y., Shi J., Xiao T., Zhou W., Yong T., Sun X., Yang F., Yang W., and Wang X., 2020, Gibberellins and auxin regulate soybean hypocotyl elongation under low light and high-temperature interaction, Physiol Plant, 170(3):345-356.

Cleves P.A., Tinoco A.I., Bradford J., Perrin D., Bay L.K., and Pringle J.R., 2020, Reduced thermal tolerance in a coral carrying CRISPR-induced mutations in the gene for a heat-shock transcription factor, Proc Natl Acad Sci U S A, 117(46):28899-28905.

Djanaguiraman M., Narayanan S., Erdayani E., and Prasad P.V.V., 2020, Effects of high temperature stress during anthesis and grain filling periods on photosynthesis, lipids and grain yield in wheat, BMC Plant Biol, 20(1):268.

Du K., Wu W., Liao T., Yang J., and Kang X., 2022, Transcriptome analysis uncovering regulatory networks and hub genes of Populus photosynthesis and chlorophyll content, Genomics, 114(4):110385.

Erdayani E., Nagarajan R., Grant N.P., and Gill K.S., 2020, Genome-wide analysis of the *HSP101/CLPB* gene family for heat tolerance in hexaploid wheat, Sci Rep, 10(1):3948.

Gautam H., Sehar Z., Rehman M.T., Hussain A., AlAjmi M.F., and Khan N.A., 2021, Nitric oxide enhances photosynthetic nitrogen and sulfur-use efficiency and activity of ascorbate-glutathione cycle to reduce high temperature stress-induced oxidative stress in rice (*Oryza sativa* l.) plants, Biomolecules, 11(2):305.

Hao H., Zhang J., Wang H., Wang Q., Chen M., Juan J., Feng Z., and Chen H., 2019, Comparative transcriptome analysis reveals potential fruiting body formation mechanisms in Morchella importuna, AMB Express, 9(1):103.

Hasanuzzaman M., Nahar K., Alam M.M., Roychowdhury R., and Fujita M., 2013, Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants, Int J Mol Sci, 14(5):9643-9684.

Hayama R., Yang P., Valverde F., Mizoguchi T., Furutani-Hayama I., Vierstra R.D., and Coupland G., 2019, Ubiquitin carboxyl-terminal hydrolases are required for period maintenance of the circadian clock at high temperature in *Arabidopsis*, Sci Rep, 9(1):17030.

Hu J., Li Y., and Jeong B.R., 2020, Putative silicon transporters and effect of temperature stresses and silicon supplementation on their expressions and tissue silicon content in poinsettia, Plants (Basel), 9(5):569.

Huang L.Z., Zhou M., Ding Y.F., and Zhu C., 2022, Gene networks involved in plant heat stress response and tolerance, Int J Mol Sci, 23(19):11970.

Huang X., Wang B., Xi J., Zhang Y., He C., Zheng J., Gao J., Chen H., Zhang S., Wu W., Liang Y., and Yi K., 2018, Transcriptome comparison reveals distinct selection patterns in domesticated and wild agave species, the important CAM plants, Int J Genomics, 2018:5716518.

Imran M., Aaqil Khan M., Shahzad R., Bilal S., Khan M., Yun B.W., Khan A.L., and Lee I.J., 2021, Melatonin ameliorates thermotolerance in soybean seedling through balancing redox homeostasis and modulating antioxidant defense, phytohormones and polyamines biosynthesis, Molecules, 26(17):5116.

Kan Y., Mu X.R., Zhang H., Gao J., Shan J.X., Ye W.W., and Lin H.X., 2022, TT2 controls rice thermotolerance through SCT1-dependent alteration of wax biosynthesis, Nat Plants, 8(1):53-67.

Khan A., Numan M., Khan A.L., Lee I.J., Imran M., Asaf S., and Al-Harrasi A., 2020, Melatonin: Awakening the defense mechanisms during plant oxidative stress, Plants (Basel), 9(4):407.

Kim G., Rim Y., Cho H., and Hyun T.K., 2022, Identification and functional characterization of FLOWERING LOCUS t in *Platycodon grandiflorus*, Plants (Basel), 11(3):325.

Kumar J., Mir R.R., Shafi S., Sen Gupta D., Djalovic I., Miladinovic J., Kumar R., Kumar S., and Kumar R., 2021, Genomics associated interventions for heat stress tolerance in cool season adapted grain legumes, Int J Mol Sci, 23(1):399.

Li J., Min Z., Li W., Xu L., Han J., and Li P., 2020, Interactive effects of roxithromycin and freshwater microalgae, Chlorella pyrenoidosa: Toxicity and removal mechanism, Ecotoxicol Environ Saf, 191(1090-2414):110156.

Li M., Sun L., Gu H., Cheng D., Guo X., Chen R., Wu Z., Jiang J., Fan X., and Chen J., 2021, Genome-wide characterization and analysis of bHLH transcription factors related to anthocyanin biosynthesis in spine grapes (*Vitis davidii*), Sci Rep, 11(1):6863.

Liu Z.Q., Shi L.P., Yang S., Qiu S.S., Ma X.L., Cai J.S., Guan D.Y., Wang Z.H., and He S.L., 2021, A conserved double-W box in the promoter of *CaWRKY40* mediates autoregulation during response to pathogen attack and heat stress in pepper, Mol Plant Pathol, 22(1):3-18.

Mathur S., Agnihotri R., Sharma M.P., Reddy V.R., and Jajoo A., 2021, Effect of high-temperature stress on plant physiological traits and mycorrhizal symbiosis in maize plants, J Fungi (Basel), 7(10):867.

Nabi R.B.S., Tayade R., Imran Q.M., Hussain A., Shahid M., and Yun B.W., 2020, Functional insight of nitric-oxide induced DUF genes in *Arabidopsis thaliana*, Front Plant Sci, 11:1041.

Nahar K., Hasanuzzaman M., Alam M.M., and Fujita M., 2015, Glutathione-induced drought stress tolerance in mung bean: coordinated roles of the antioxidant defence and methylglyoxal detoxification systems, AoB Plants, 7:plv069.

Nishiyama Y., and Murata N., 2014, Revised scheme for the mechanism of photoinhibition and its application to enhance the abiotic stress tolerance of the photosynthetic machinery, Appl Microbiol Biotechnol, 98(21):8777-8796.

Noman A., Fahad S., Aqeel M., Ali U., Amanullah, Anwar S., Baloch S.K., and Zainab M., 2017, miRNAs: Major modulators for crop growth and development under abiotic stresses, Biotechnol Lett, 39(5):685-700.

Pei X., Zhang Y., Zhu L., Zhao D., Lu Y., and Zheng J., 2021, Physiological and transcriptomic analyses characterized high temperature stress response mechanisms in Sorbus pohuashanensis, Sci Rep, 11(1):10117.

Qi Z.Y., Wang K.X., Yan M.Y., Kanwar M.K., Li D.Y., Wijaya L., Alyemeni M.N., Ahmad P., and Zhou J., 2018, Melatonin alleviates high temperature-induced pollen abortion in *Solanum Lycopersicum*, Molecules, 23(2):386.

Ren X., Miao B., Cao H., Tian X., Shen L., Yang Z., Yuan F., and Ding Y., 2022, Monkfish (*Lophius litulon*) peptides ameliorate high-fat-diet-induced nephrotoxicity by reducing oxidative stress and inflammation via regulation of intestinal flora, Molecules, 28(1):245.

Ren Y., Huang Z., Jiang H., Wang Z., Wu F., Xiong Y., and Yao J., 2021, A heat stress responsive NAC transcription factor heterodimer plays key roles in rice grain filling, J Exp Bot, 72(8):2947-2964.

Shrestha S., Mahat J., Shrestha J., K.C M., and Paudel K., 2022, Influence of high-temperature stress on rice growth and development. A review, Heliyon, 8(12):e12651.

Sun J., Yin B., Tang S., Zhang X., Xu J., and Bao E., 2019, Vitamin C mitigates heat damage by reducing oxidative stress, inducing HSP expression in TM4 Sertoli cells, Mol Reprod Dev, 86(6):673-685.

Tu D., Wu W., Xi M., Zhou Y., Xu Y., Chen J., Shao C., Zhang Y., and Zhao Q., 2022, Effect of temperature and radiation on *Indica* rice yield and quality in middle rice cropping system, Plants (Basel), 11(20):2697.

Vu L.D., Gevaert K., and De Smet I., 2019, Feeling the Heat: Searching for Plant Thermosensors, Trends Plant Sci, 24(3):210-219.

Wang C.T., Ru J.N., Liu Y.W., Li M., Zhao D., Yang J.F., Fu J.D., and Xu Z.S., 2018, Maize WRKY transcription factor ZmWRKY106 confers drought and heat tolerance in transgenic plants, Int J Mol Sci, 19(10):3046.

Wei H., Xu H., Su C., Wang X., and Wang L., 2022, Rice CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 transcriptionally regulates ABA signaling to confer multiple abiotic stress tolerance, Plant Physiol, 190(2):1057-1073.

Wu T.Y., Hoh K.L., Boonyaves K., Krishnamoorthi S., and Urano D., 2022, Diversification of heat shock transcription factors expanded thermal stress responses during early plant evolution, Plant Cell, 34(10):3557-3576.

Yamaguchi T., Yamakawa H., Nakata M., Kuroda M., and Hakata M., 2019, Suppression of phospholipase D genes improves chalky grain production by high temperature during the grain-filling stage in rice, Biosci Biotechnol Biochem, 83(6):1102-1110.

Yu B., Ming F., Liang Y., Wang Y., Gan Y., Qiu Z., Yan S., and Cao B., 2022, Heat stress resistance mechanisms of two cucumber varieties from different regions, Int J Mol Sci, 23(3):1817.

Zhou H., Wang Y., Zhang Y., Xiao Y., Liu X., Deng H., Lu X., Tang W., and Zhang G., 2022, Comparative analysis of heat-tolerant and heat-susceptible rice highlights the role of *OsNCED1* gene in heat stress tolerance, Plants (Basel), 11(8):1062.