

花期高温弱光胁迫葡萄叶片转录组差异表达分析

季莉^{1*}, 黄岳^{2#}

¹宁夏农产品质量检验检测技术研究所, 宁夏 银川

²宁夏农林科学院园艺研究所, 宁夏 银川

收稿日期: 2024年12月2日; 录用日期: 2025年1月2日; 发布日期: 2025年1月10日

摘要

设施葡萄花期短时极端高温及弱光胁迫对后期生长发育产生显著影响, 对生产造成严重损失。文章以设施葡萄“宁葡1号”为试材, 研究了花期短时极端高温及弱光对葡萄叶片转录组基因差异表达的影响, 通过分析花期短时极端高温及弱光条件下葡萄叶片转录组差异表达, 发现花期短时高温单膜覆盖处理与对照相比上调基因1790个, 下调基因3702个; 花期高温双膜覆盖处理与对照相比上调基因1814个, 下调基因4009个; 花期短时高温单膜覆盖与双膜覆盖相比上调基因513个, 下调基因909个。基因功能富集分析发现, 花期高温单膜覆盖与双膜覆盖处理差异基因显著上调表达的组分有药物分解代谢过程、催化活性的负调控、分子功能的负调控; 显著下调表达的组分有细胞壁组织、多糖代谢过程; 上调与下调表达均显著的组分为葡聚糖代谢过程; 在细胞组成中显著上调表达的组分为质膜成分。代谢通路富集分析发现花期高温单膜、双膜覆盖处理与对照相比差异基因有65条被注释在植物-病原体相互作用代谢通路中。

关键词

花期高温, 弱光胁迫, 葡萄叶片, 转录组

Differential Expression Analysis of Transcriptome in Grape Leaves under High Temperature and Low Light Stress at the Flowering Stage

Li Ji^{1*}, Yue Huang^{2#}

¹Institute of Agricultural Product Quality Inspection and Testing Technology of Ningxia, Yinchuan Ningxia

*第一作者。

#通讯作者。

文章引用: 季莉, 黄岳. 花期高温弱光胁迫葡萄叶片转录组差异表达分析[J]. 农业科学, 2025, 15(1): 42-53.

DOI: 10.12677/hjas.2025.151006

²Horticulture Research Institute of Ningxia Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Yinchuan Ningxia

Received: Dec. 2nd, 2024; accepted: Jan. 2nd, 2025; published: Jan. 10th, 2025

Abstract

The short-term extreme high temperature and low light stress during the flowering period of the facility grapes had a significant impact on the growth and development of grapes in the later stage, causing serious losses to production. In this paper, the effects of extreme high temperature and low light during the short-term flowering period on the differential expression of transcriptome genes in grape leaves were studied, in order to provide a basis for further study of related molecular mechanisms. By analyzing the expression of transcriptome differential genes in grape leaves under short-term extreme high temperature and low light conditions during flowering, it was found that 1790 genes were up-regulated and 3702 genes were down-regulated in the high-temperature single-film mulching treatment at the flowering stage compared with the control. Compared with the control, 1814 genes were up-regulated, and 4009 genes were down-regulated. Compared with double membrane mulching, there were 513 up-regulated genes and 909 down-regulated genes compared with double-membrane mulching at high temperatures at the flowering stage. Gene function enrichment analysis showed that the components that significantly up-regulated the expression of differential genes between single and double membrane coverage treatments at high temperatures at the flowering stage included drug catabolic process, negative regulation of catalytic activity, and negative regulation of molecular function. The components that were significantly down-regulated included cell wall organization and polysaccharide metabolism. The components with significant up-regulation and down-regulation were dextran metabolism. The components that are significantly up-regulated in cell composition are plasma membrane components. Metabolic pathway annotation enrichment analysis showed that 65 differential genes were annotated in the plant-pathogen interaction metabolic pathway compared with the control in the single and double membrane coverage treatments at high temperatures at the flowering stage.

Keywords

High Temperature during Flowering, Low Light Stress, Grape Leaves, Transcriptome

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

设施葡萄种植是现代设施农业种植规模相对较大的产业之一, 其不适宜的高温与弱光条件均对葡萄生长发育、产量、果实品质产生严重影响, 树体可通过增强生理生化水平以适应逆境胁迫条件, 从而最大程度减少损失[1]。植物光合碳的固定及还原、蔗糖的合成及光合产物的运输和分配均受到温度变化的影响[2], 这种自我调节能力一方面表现为非生物胁迫, 另一方面表现为遗传因素的影响。树体自身相关遗传基因表达调控的结果直接影响其表形及生理生化特性。已有研究表明: 植物在高温胁迫时调控相关基因表达量, 使淀粉、氨基酸、蛋白质的合成减少, 降低脱落酸、抗氧化物质响应, 以提高植物耐高温特性[3][4]。光胁迫是非生物胁迫的一种, 亦影响植物的形态、抗性、品质、生理生化等性状[5]。葡萄幼苗受到弱光胁迫后可通过调整光合色素、光反应结构蛋白的表达水平维持体内光合作用的平衡与正常运作

[6]。上述研究均是前人针对不同植物分别从高温、弱光两个方向进行了独立研究, 而设施条件下短时极端高温与弱光共同胁迫的相关研究少见报道。转录组测序技术已广泛应用于植物代谢通路、基因组注释完善及差异基因功能的筛选分析中[7]。因此, 本文研究了设施短时极端花期高温及弱光双重胁迫条件下葡萄叶片转录组差异基因表达分析, 以期逆境胁迫条件下葡萄生长发育的分子机制提供理论依据。

2. 材料与方法

2.1. 材料及环境条件

试验拱棚长 80 m, 宽 12 m, 株行距 1 m×1.5 m, 以“宁葡 1 号”为试验材料, 试验树龄 5 年生, 选取生长健壮, 树势中庸的植株为试材, 试验设 3 个处理, 其中处理 1 (ZY10)为全植株双层棚膜覆盖, 共 10 株, 处理 2 (Y10)为全植株单层棚膜覆盖, 共 10 株, 拱棚盛花期最高温度 41℃左右, 持续时间为 30 分钟, 同时以日光温室栽植的“宁葡 1 号”树体为对照 CK(Y109)进行常规管理。各处理在果实成熟后进行叶片采样, 经液氮处理后, 放置于-80℃超低温冰箱保存备用。

2.2. 样品检测和文库构建

试验样品采集后立即送北京诺禾致源科技股份有限公司提取 RNA 和测序, 采用 Agilent 2100 bioanalyzer 方式精确检测 RNA 完整性。利用真核生物大部分 mRNA 都带有 polyA 尾的结构特征, 通过 Oligo(dT)磁珠富集带有 polyA 尾的 mRNA。以片段化的 mRNA 为模版, 随机寡核苷酸为引物, 在 M-MuLV 逆转录酶体系中合成 cDNA 第一条链, 随后用 RNaseH 降解 RNA 链, 并在 DNA polymerase I 体系下, 以 dNTPs 为原料合成 cDNA 第二条链。纯化后的双链 cDNA 经过末端修复、加 A 尾并连接测序接头, 用 AMPure XP beads 筛选 250~300 bp 左右的 cDNA, 进行 PCR 扩增并再次使用 AMPure XP beads 纯化 PCR 产物, 最终获得文库。文库构建完成后, 先使用 Qubit 2.0 Fluorometer 进行初步定量, 稀释文库至 1.5 ng/ul, 随后使用 Agilent 2100 bioanalyzer 对文库的 insert size 进行检测, insert size 符合预期后, qRT-PCR 对文库有效浓度进行准确定量(文库有效浓度高于 2 nM)。

2.3. 测序及数据分析

把不同文库按照有效浓度汇集后进行 Illumina 测序。在测序池中加入 dNTP、DNA 聚合酶和引物进行扩增, 通过计算机捕获荧光信号获得待测片段序列信息。

2.4. 差异表达基因的 qRT-PCR 验证

随机选取了 6 个代表性差异表达基因进行荧光定量 qRT-PCR 分析, 运用 Primer 5.0 软件设计荧光定量引物(表 1)。反应程序如下: 95℃预变性 30 s, 95℃ 5 s, 60℃ 30 s 共 40 个循环, 95℃ 15 s, 60℃ 1 min, 每 15 s 升温 0.3℃, 95℃ 15 s。

Table 1. Fluorescence quantitative primer design

表 1. 荧光定量引物设计

引物名称 Primer name		碱基序列(5'-3') Base sequence	大小 Size (bp)
3860	F	CCAAACAGCGGTGAGACTTATGATG	101
	R	TCACGCCACTTGCTCACATAGGA	
740	F	CGCCTCTTCCTACATCCACCGC	202
	R	GCCGATAAGGGCACAAATACCG	

续表

290	F	AGTTCTTCGTCGGCTGTCTCGTT	170
	R	GATGACAATGCCAGTGTGTTGGTTAG	
3890	F	ACTTTAGTTCCACGGATGCGGG	163
	R	GGATTCGGTCTGCCTCTGCTG	
2460	F	ACTTGCTGGTTCTCTTGATTGGA	121
	R	GCCGTCATTCTCTTAGTGATTGC	
4570	F	GGTGTTCCTTGCGTGAGTGTAAGT	180
	R	TCGTATTCCTCCCTATCCCTATTG	
actin	F	GATTCTGGTGATGGTGTGAGT	168
	R	GACAATTCCCGTTCAGCAGT	

3. 结果与分析

3.1. 转录组测序分析

经过原始数据过滤、测序错误率检查、GC 含量分布检查，获得后续分析使用的 clean reads，数据汇总如表 2 所示。

测序数据质控后的总数目与比对到参考基因组上的数目及比例和比对到参考基因组唯一位置的序列数目及比例见表 3。

Table 2. Sequencing data quality statistics
表 2. 测序数据质量统计表

处理 treated	原始数据(条) Original data (items)	过滤后数据(条) Filtered data (items)	测序错误率% Sequencing error rate (%)	Phred > 20 碱基比% Base ratio (>20%)	Phred > 30 碱基比% Base ratio (>30%)	GC 碱基比% Base ratio (GC%)
Y109_1	42,355,012	41,926,090	0.03	96.88	91.91	46.28
Y109_2	43,610,632	43,070,260	0.03	97.19	92.53	46.10
Y109_3	43,671,044	43,073,250	0.03	97.15	92.44	45.89
ZY10_1	43,910,514	43,537,742	0.03	97.30	92.74	45.46
ZY10_2	44,317,862	43,939,480	0.03	97.44	93.03	45.81
ZY10_3	45,112,894	44,668,952	0.03	97.35	92.88	45.50
Y10_1	42,989,942	42,520,632	0.03	97.66	93.53	45.68
Y10_2	44,458,970	44,095,518	0.03	97.07	92.27	45.47
Y10_3	44,806,724	44,371,738	0.03	97.48	93.15	45.59

3.2. 差异基因分析

基于 FPKM 值，分析了 Y10 vs Y109、ZY10 vs Y109 和 ZY10 vs Y10 的差异表达基因，以 $|\log_2(\text{FoldChange})| > 1$ 为筛选标准。由图 1 可以看出 Y10 vs Y109 比较组中上调基因 1790 个，下调基因 3702 个；ZY10 vs Y109 比较组中上调基因 1814 个，下调基因 4009 个；ZY10 vs Y10 比较组中上调基因 513 个，下调基因 909 个。如图 2 所示，Y10 vs Y109 与 ZY10 vs Y109 比较发现，全部差异基因共 7199 个，不同处理共有差异

Table 3. Statistics of comparison with reference genome
表 3. 参考基因组比对统计表

处理 Treated	单端序列数目(条) Number of single-end sequences (items)	比对到参考基因组上的 数目及比例(%) Number and proportion of alignments to the reference genome (%)	比对到参考基因组唯一位置的 序列数目及比例(%) Number and proportion of sequences aligned to unique positions in the reference genome (%)
Y109_1	41,926,090	38,174,320 (91.05%)	37,324,507 (89.02%)
Y109_2	43,070,260	39,619,736 (91.99%)	38,696,045 (89.84%)
Y109_3	43,073,250	39,647,251 (92.05%)	38,770,687 (90.01%)
ZY10_1	43,537,742	40,539,741 (93.11%)	39,583,153 (90.92%)
ZY10_2	43,939,480	40,777,745 (92.8%)	39,835,204 (90.66%)
ZY10_3	44,668,952	41,400,523 (92.68%)	40,462,857 (90.58%)
Y10_1	42,520,632	39,678,360 (93.32%)	38,686,348 (90.98%)
Y10_2	44,095,518	41,059,200 (93.11%)	40,097,858 (90.93%)
Y10_3	44,371,738	41,249,740 (92.96%)	40,234,157 (90.68%)

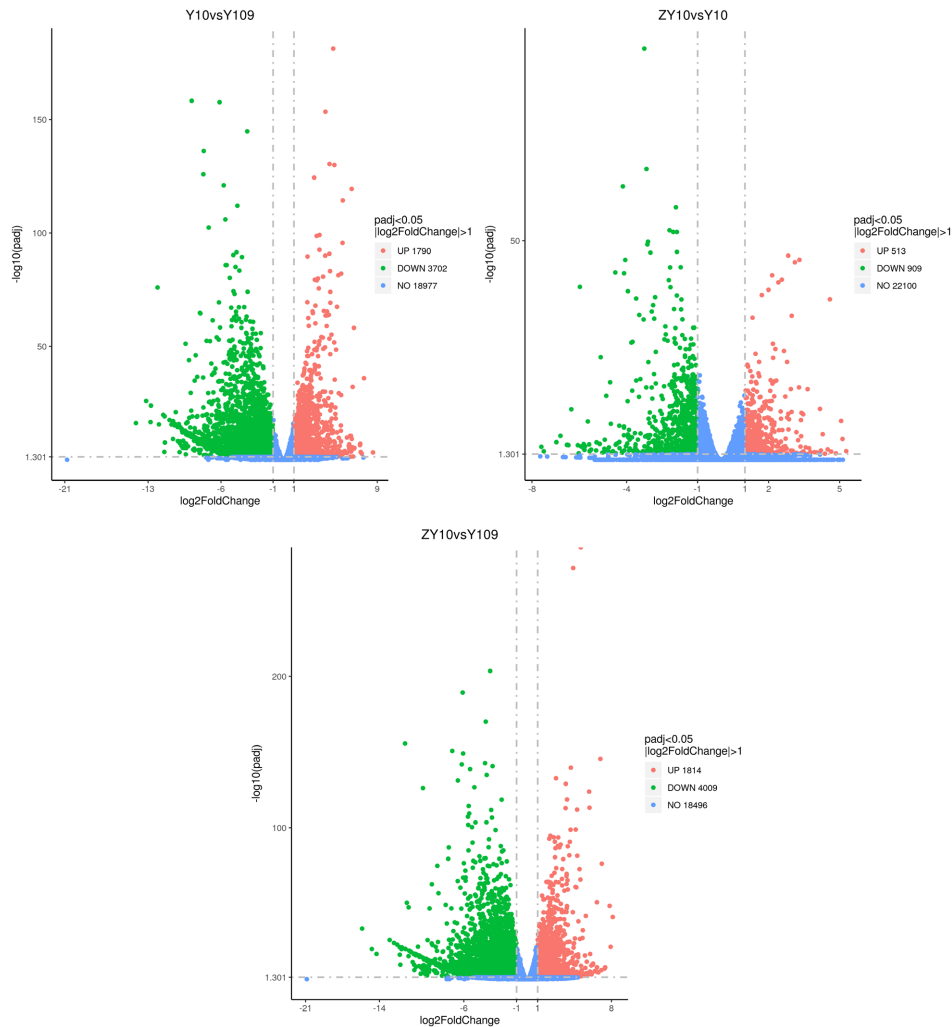


Figure 1. Volcano plot of differentially expressed genes
图 1. 差异基因火山图

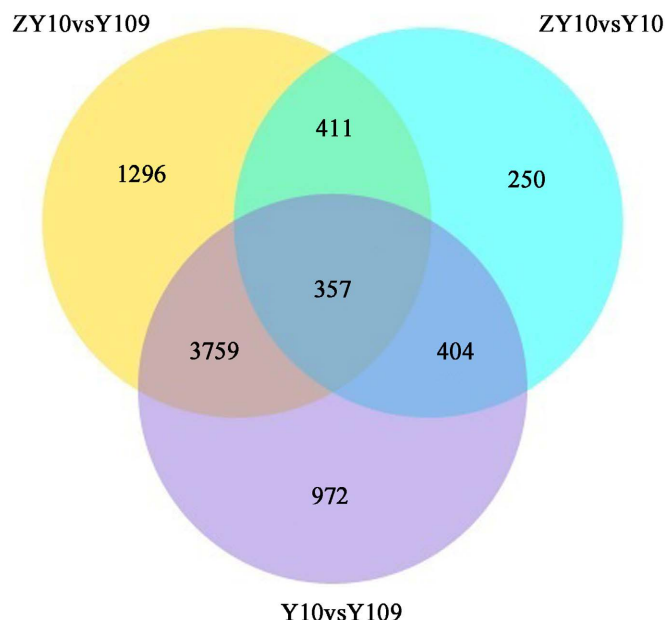


Figure 2. Venn diagram of differentially expressed genes
图 2. 差异基因韦恩图

基因 4116 个, 重叠基因数占 57.17%; ZY10 vs Y109 与 ZY10 vs Y10 比较发现, 全部差异基因共 6477 个, 不同处理共有差异基因 768 个, 重叠基因数占 11.86%; Y10 vs Y109 与 ZY10 vs Y10 比较发现全部差异基因共 6153 个, 不同处理共有差异基因 761 个, 占 12.37%。三个比较组合共同比较发现, 全部差异基因共 7449 个, 其中三个处理共有差异基因 357 个, 重叠基因数占 4.79%。

3.3. 差异表达基因 GO 富集分析

GO (Gene Ontology) 数据库分为生物过程(Biological Process)、细胞组成(Cellular Component)、分子功能(Molecular Function)等 3 个部分。由图 3 可知, Y10 vs Y109 这两个处理组合在生物过程分类中差异基因显著上调表达, 主要集中在细胞壁组织、肉桂酸生物合成过程、铁离子稳态、多糖代谢过程等 4 个组分; 在细胞组成分类中差异基因显著上调表达, 主要集中在细胞连接、细胞壁、细胞-细胞连接、外部封装结构、细胞外区域、胞间连丝、共质体等 7 个组分; 在分子功能分类中差异基因既有上调表达也有下调表达, 主要集中在血红素结合、铁离子结合、单加氧酶活性、氧化还原酶活性、四吡咯结合、UDP-糖基转移酶活性等 6 个组分。

由图 4 可知, ZY10 vs Y10 这两个处理组合在生物过程分类中差异基因显著上调表达的组分有细胞壁组织、药物分解代谢过程、葡聚糖代谢过程、催化活性的负调控、分子功能的负调控、多糖代谢过程等; 在细胞组成分类中差异基因显著上调表达的组分为细胞外区域、质膜内在成分、质膜部分, 下调表达和上调表达均显著的组分为细胞壁和外部封装结构; 在分子功能分类中单加氧酶活性组分显著上调表达, 在葡萄糖基转移酶活性、水解酶活性、氧化还原酶活性、UDP-葡萄糖基转移酶活性等 4 个组分均显著上调和下调表达。

由图 5 可以看出, ZY10 vs Y109 这两个处理组合在生物过程分类中差异基因主要集中在细胞壁组织或生物发生、肉桂酸生物合成过程、铁离子稳态、多糖代谢过程等 4 个组分之间显著上调表达; 在细胞组成分类中差异基因主要集中在细胞连接、细胞壁、细胞-细胞连接、外部封装结构、细胞外区域、胞间连丝、共质体等 7 个组分之间显著上调表达; 在分子功能分类中差异基因主要集中在酶抑制剂活性、

葡萄糖基转移酶活性、铁离子结合、单加氧酶活性、氧化还原酶活性、UDP-糖基转移酶活性等 6 个组分之间上调与下调均显著表达。

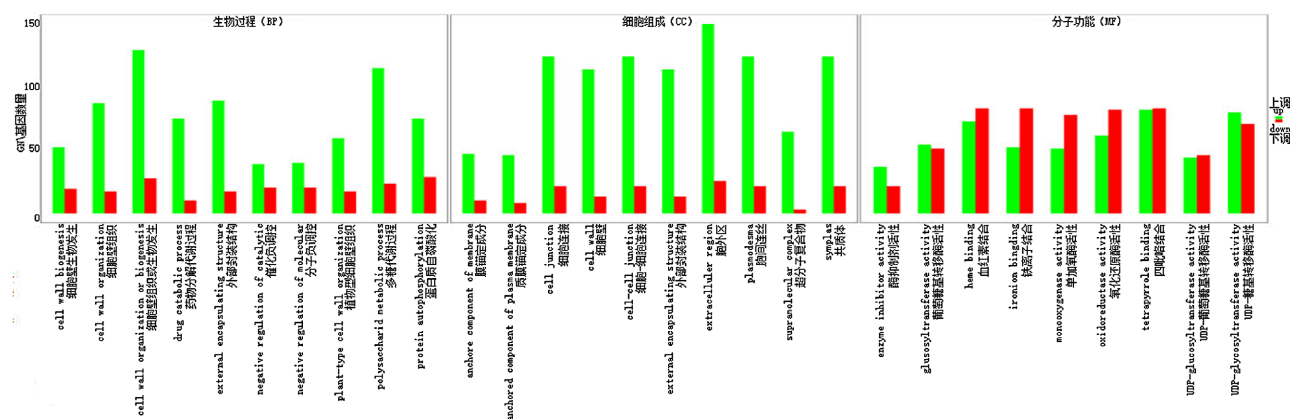


Figure 3. GO classification statistics of differentially expressed genes between Y10 vs Y109

图 3. Y10 vs Y109 差异基因的 GO 分类统计

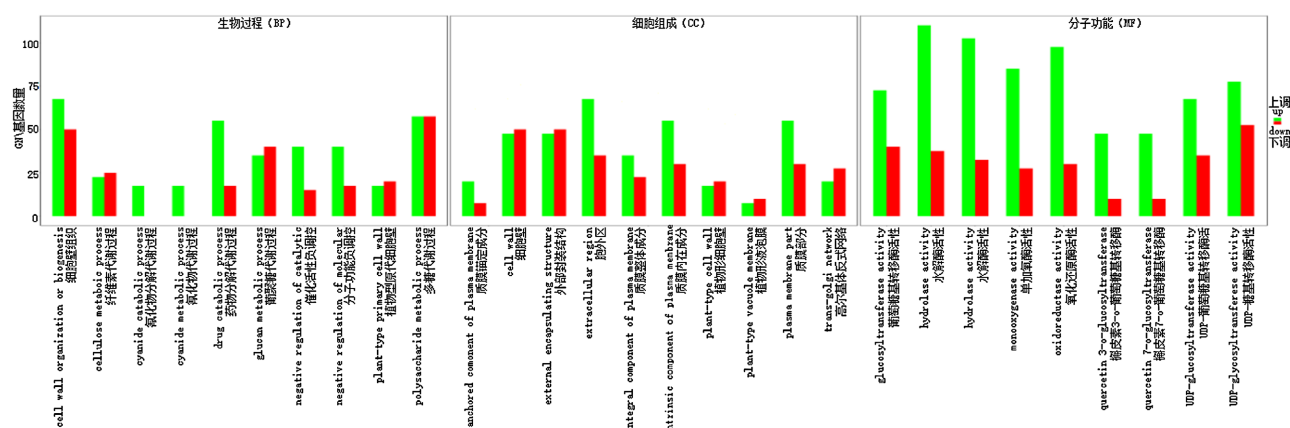


Figure 4. GO classification statistics of differentially expressed genes between ZY10 vs Y10

图 4. ZY10 vs Y10 差异基因的 GO 分类统计

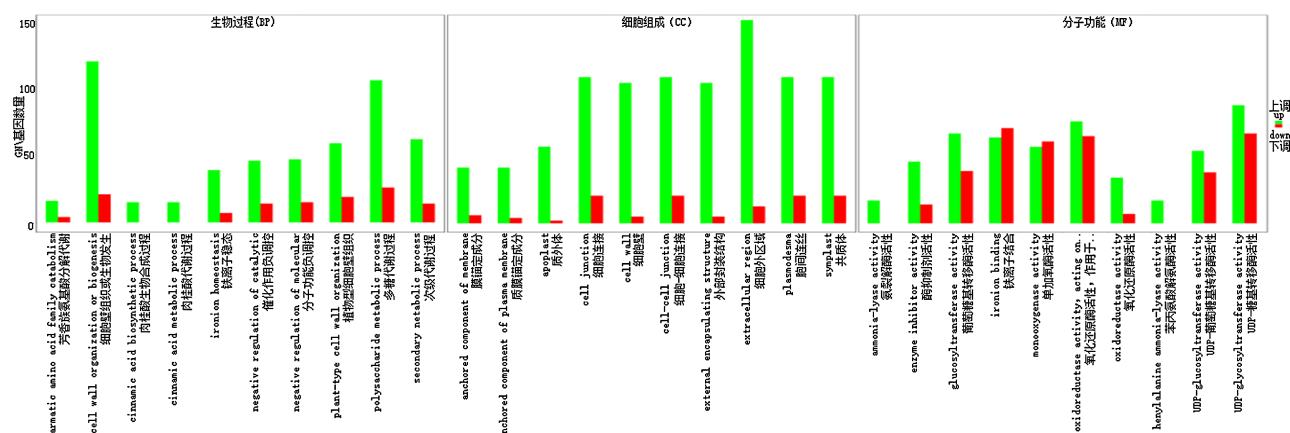


Figure 5. GO classification statistics of differentially expressed genes between ZY10 vs Y109

图 5. ZY10 vs Y109 差异基因的 GO 分类统计

3.4. 差异表达基因 KEGG 富集分析

KEGG (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)是整合了基因组、化学和系统功能信息的综合性数据库。以 Y10 vs Y109 处理组的差异基因进行 KEGG 代谢通路分析, 共注释获得 934 个差异基因, 注释到 117 个代谢通路中。通过统计分析筛选出最显著的 20 个富集通路(图 6), 其中差异基因最多的代谢通路主要有氨基糖核苷酸糖代谢(38 条)、淀粉和蔗糖代谢(41 条)、谷胱甘肽代谢(42 条)、植物激素信号转导(78 条)、苯丙素生物合成(64 条)、昼夜节律 - 植物(40 条)、类黄酮生物合成(52 条)等代谢通路。ZY10 vs Y10 处理组的差异基因进行 KEGG 代谢通路分析, 共注释获得 297 个差异基因, 注释到 103 个代谢通路中。通过统计分析筛选出最显著的 20 个富集通路(图 7), 其中差异基因最多的代谢通路主要有氨基糖和核苷酸糖代谢(15 条)、淀粉和蔗糖代谢(16 条)、植物 - 病原体相互作用(13 条)、植物激素信号转导(25 条)、苯丙素生物合成(19 条)、昼夜节律 - 植物(15 条)、类黄酮生物合成(20 条)。ZY10 vs Y109 处理组的差异基因进行 KEGG 代谢通路分析, 共注释获得 1002 个差异基因, 注释到 119 个代谢通路中。通过统计分析筛选出最显著的 20 个富集通路(图 8), 其中差异基因最多的代谢通路主要有氨基糖和核苷酸糖代谢(41 条)、淀粉和蔗糖代谢(42 条)、植物 - 病原体相互作用(65 条)、半胱氨酸和蛋氨酸代谢(35 条)、谷胱甘肽代谢(37 条)、植物激素信号转导(81 条)、苯丙素生物合成(66 条)、昼夜节律 - 植物(42 条)、类黄酮生物合成(55 条)。

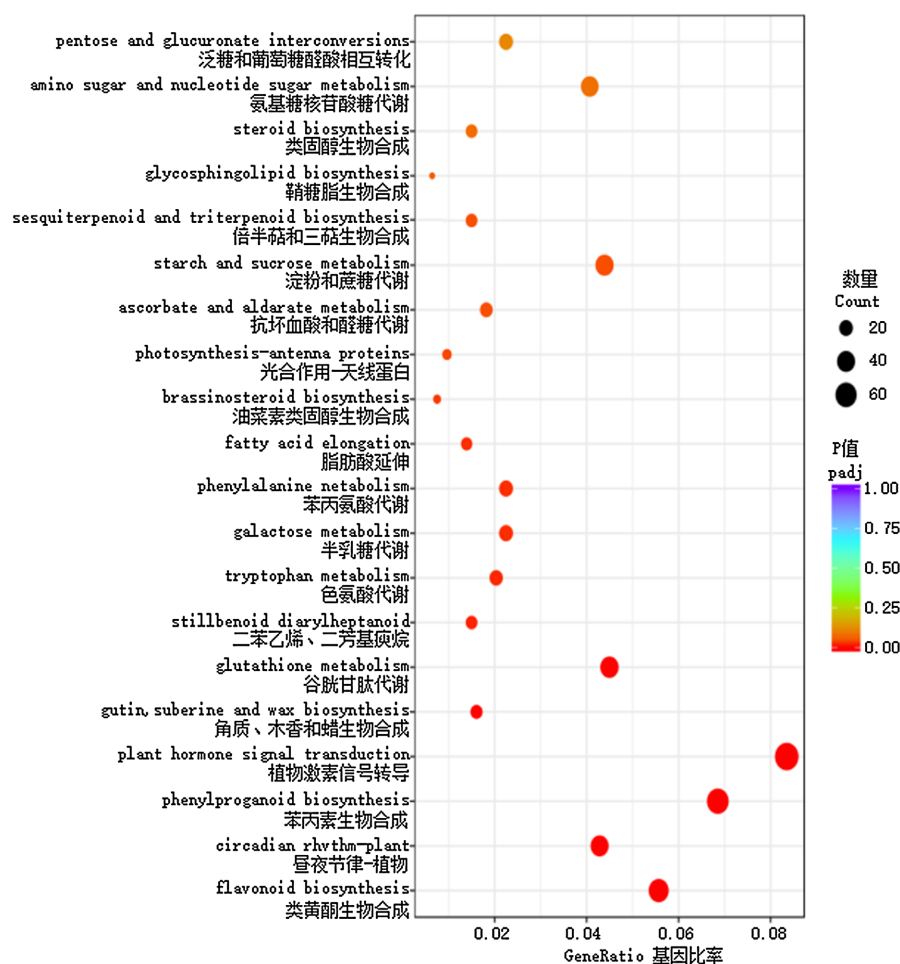


Figure 6. KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes between Y10 vs Y109

图 6. Y10 vs Y109 差异基因 KEGG 富集分析

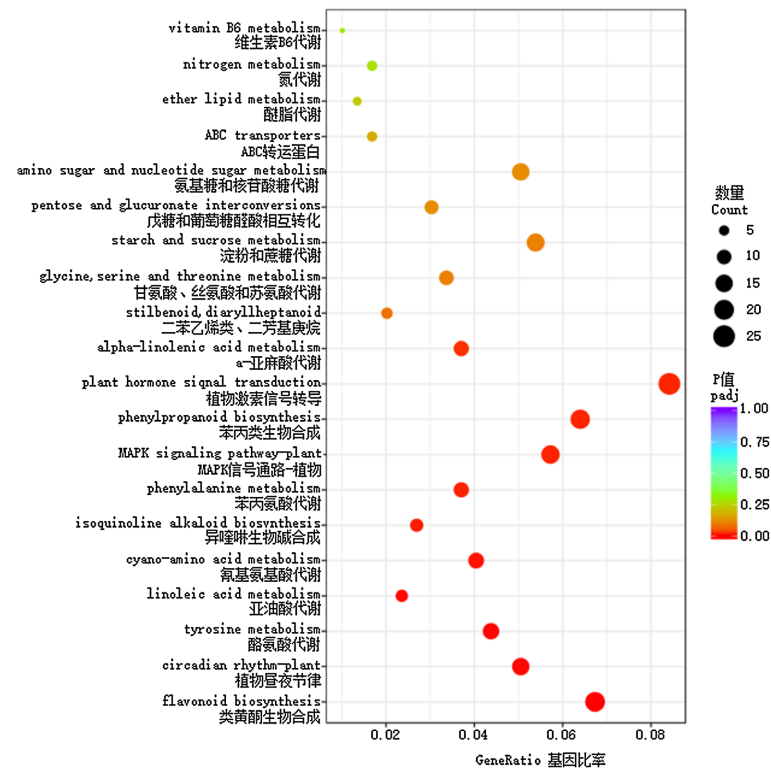


Figure 7. KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes between ZY10 vs Y10
图 7. ZY10 vs Y10 差异基因 KEGG 富集分析

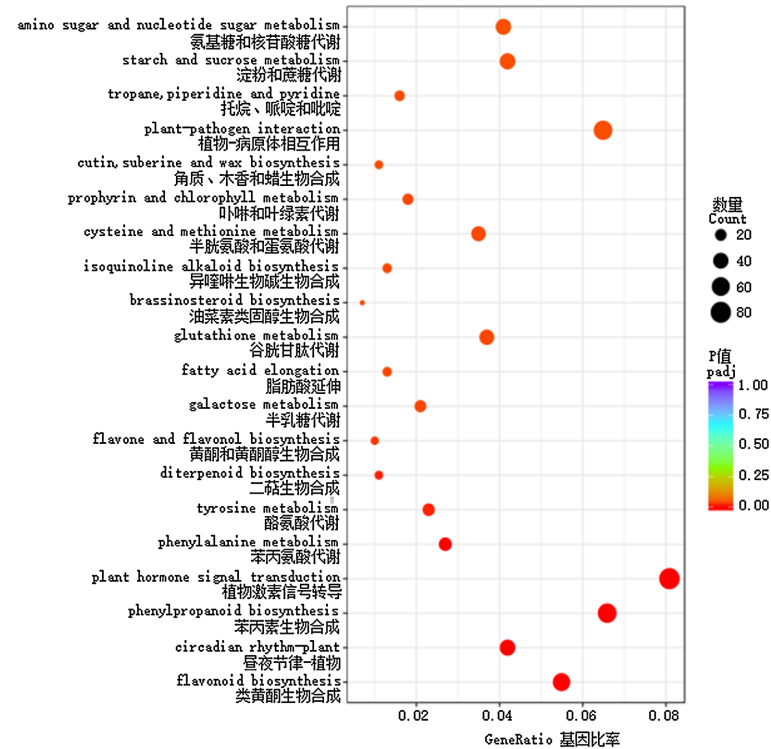


Figure 8. KEGG enrichment analysis of differentially expressed genes between ZY10 vs Y109
图 8. ZY10 vs Y109 差异基因 KEGG 富集分析

3.5. 实时荧光定量 RT-qPCR 验证

随机选择 3860、0740、0290、3890、2460、4570 等 6 个差异表达水平显著的转录基因进行 RT-qPCR 分析, 验证转录组测序结果的准确性, 结果表明: 转录组所得数据真实可靠, 获得的 RT-qPCR 结果与 RNA-seq 结果相一致(图 9)。

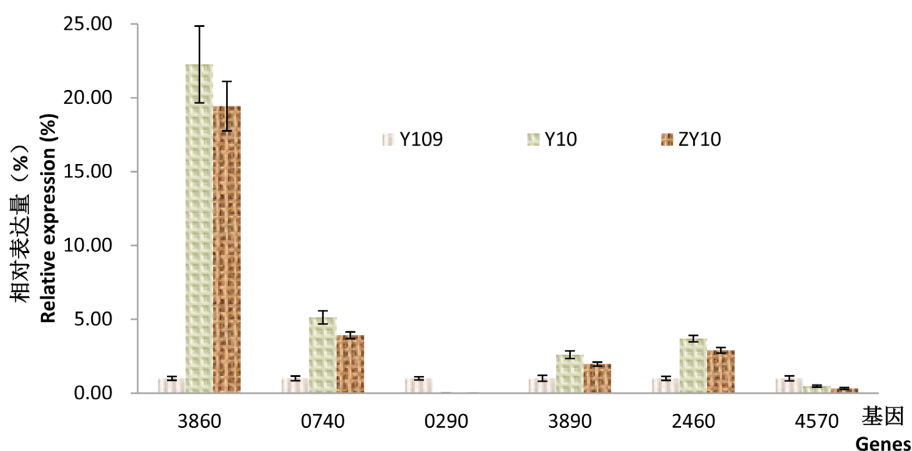


Figure 9. Real-time quantitative fluorescence PCR expression analysis

图 9. 实时定量荧光 PCR 表达分析

4. 讨论

对设施花期短时极端高温胁迫条件下葡萄叶片转录组差异表达基因富集分析发现, 在细胞壁组织、肉桂酸生物合成过程、铁离子稳态、多糖代谢过程、细胞连接、细胞壁、细胞-细胞连接、外部封装结构、细胞外区域、胞间连丝、共质体、血红素结合、铁离子结合、单加氧酶活性、氧化还原酶活性、四吡咯结合、UDP-糖基转移酶活性等组分影响显著。植物体在高温胁迫后, 各类细胞器基因的表达量均会发生变化[8]。相关差异基因的表达直接影响植物形态、生理生化过程, 后期植株枝条、叶片、果实等生长表现与其有直接关系。从分析结果来看, 设施葡萄高温胁迫影响远大于露地玉米籽粒响应高温胁迫[9]引起的淀粉(蔗糖合成酶、可溶性淀粉合成酶)、蛋白质、内源激素(生长素、细胞分裂素)等相关代谢通路关键基因的表达水平变化过程。本研究中转录组分析发现的差异基因远多于火龙果幼苗高温处理后发现的 198 个差异基因[10], 这可能与高温胁迫条件的不同有一定关系。与药用蒲公英高温胁迫后发生的生物膜系统受损, 光合能力下降以及热休克蛋白、WRKY 转录因子、抗坏血酸过氧化物酶、谷胱甘肽等基因显著表达相比[11], 设施葡萄高温胁迫差异基因类型的影响范围更大。与高温胁迫下景宁木兰淀粉与蔗糖代谢途径关键基因表达变化[12]相比, 葡萄淀粉代谢途径关键基因的表达相对较小, 这可能与植物体自身的生物结构特点有关。本研究未发现差异基因亚精胺和褪黑素的显著调节过程, 这与半夏高温胁迫 1h 后叶片转录组差异基因提高耐受性有很大不同[13]。

光胁迫亦是植物非生物胁迫的一种, 影响植物的形态、抗性、品质等多个性状。本研究对设施高温弱光胁迫下葡萄叶片转录组与高温胁迫条件下差异基因表达相比, 发现显著表达的组分有药物分解代谢过程、葡聚糖代谢过程、催化活性的负调控、分子功能的负调控、多糖代谢过程等、质膜内在成分、质膜部分、水解酶活性。弱光条件转录组差异基因表达与日光温室常规条件转录组差异基因表达相比, 发现显著表达的组分有酶抑制剂活性、葡萄糖基转移酶活性。与遮光性套袋处理的桃果实经转录组分析结果相比[14], 光合作用和核糖体生物合成通路并没有显著富集, 这是完全遮光与弱光条件下的差异表达, 其

结果与遮光程度有直接关系。与葡萄果实 5% 转色时使用遮光网处理[15]结果相比, 除类黄酮生物合成通路显著富集外, 淀粉和蔗糖代谢、植物-病原体相互作用、半胱氨酸和蛋氨酸代谢、谷胱甘肽代谢、植物激素信号转导、苯丙素生物合成、昼夜节律-植物等代谢通路也显著富集。与弱光环境下适应性不同的番茄生长发育与转录组差异分析结果[16]比较发现, 不耐弱光的品种植株生长发育易受到抑制, 相关差异基因的表达会显著上调或下调, 植物激素信号转导代谢通路会显著富集。本研究结果还发现设施高温弱光与高温条件下葡萄叶片转录组在植物-病原体相互作用代谢通路显著富集, 设施高温弱光与日光温室常规条件相比在植物-病原体相互作用、半胱氨酸和蛋氨酸代谢等代谢通路显著富集。这与高温胁迫下菜心和仙客来转录组分析[17][18]结果略有不同, 具体原因还有待进一步研究。

5. 结论

本研究通过对不同处理组合差异基因分析发现, 葡萄植株在受到高温弱光胁迫后, 植物体自身进行了适应性调节, 许多基因的表达量发生了显著变化, 环境差异越大其表达量变化也越大。GO 功能富集分析发现, 拱棚与日光温室相比较生物过程及细胞组成分类基本相同均显著上调表达, 其中生物过程主要集中在细胞壁组织、肉桂酸生物合成过程、铁离子稳态、多糖代谢过程等 4 个组分; 细胞组成分类主要集中在细胞连接、细胞壁、细胞-细胞连接、外部封装结构、细胞外区域、胞间连丝、共质体等 7 个组分; 分子功能分类中在血红素结合、四吡咯结合、酶抑制剂活性、葡萄糖基转移酶活性等 4 个方面存在差异, 这可能与遮光及其它因素有关, 还需要进一步结合实际情况深入分析。KEGG 富集分析发现, 拱棚与日光温室相比差异显著的富集通路为植物-病原体相互作用、半胱氨酸和蛋氨酸代谢, 其中拱棚遮光处理比不遮光处理显著增加了植物-病原体的相互作用、半胱氨酸和蛋氨酸代谢的差异基因表达。

基金项目

宁夏回族自治区重点研发计划项目(2021BBF03003)。

参考文献

- [1] 赵宗慈, 丁一汇, 徐影, 等. 人类活动对 20 世纪中国西北地区气候变化影响检测和 21 世纪预测[J]. 气候与环境研究, 2003, 8(1): 26-34.
- [2] Maestri, E., Klueva, N., Perrotta, C., Gulli, M., Nguyen, H.T. and Marmioli, N. (2002) Molecular Genetics of Heat Tolerance and Heat Shock Proteins in Cereals. *Plant Molecular Biology*, **48**, 667-681. <https://doi.org/10.1023/a:1014826730024>
- [3] Scharf, K., Berberich, T., Ebersberger, I. and Nover, L. (2012) The Plant Heat Stress Transcription Factor (HSF) Family: Structure, Function and Evolution. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)—Gene Regulatory Mechanisms*, **1819**, 104-119. <https://doi.org/10.1016/j.bbagrm.2011.10.002>
- [4] 许大全. 光合作用[M]. 北京: 科学出版社, 2013.
- [5] Guo, J., Gu, X., Lu, W. and Lu, D. (2021) Multiomics Analysis of Kernel Development in Response to Short-Term Heat Stress at the Grain Formation Stage in Waxy Maize. *Journal of Experimental Botany*, **72**, 6291-6304. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab286>
- [6] Jiao, Z., Xu, W., Nong, Q., Zhang, M., Jian, S., Lu, H., et al. (2021) An Integrative Transcriptomic and Metabolomic Analysis of Red Pitaya (*Hylocereus polyrhizus*) Seedlings in Response to Heat Stress. *Genes*, **12**, Article 1714. <https://doi.org/10.3390/genes12111714>
- [7] 李澳旋, 吕振涛, 林奕翰, 等. 药用蒲公英幼苗对高温胁迫的响应[J]. 山西农业科学, 2022, 50(4): 510-516.
- [8] Ma, G., Zhang, M., Xu, J., Zhou, W. and Cao, L. (2020) Transcriptomic Analysis of Short-Term Heat Stress Response in *Pinellia ternata* Provided Novel Insights into the Improved Thermotolerance by Spermidine and Melatonin. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **202**, Article ID: 110877. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110877>
- [9] 徐海. 不结球白菜热胁迫响应生理机制及相关基因鉴定研究[D]: [博士学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2019.
- [10] 陈雪倩, 韩静, 任仲海, 等. 黄瓜响应高温胁迫转录组分析[J]. 分子植物育种, 2021, 19(12): 3905-3914.

-
- [11] 赵玉芬, 刘易超, 林燕, 等. 高温胁迫下仙客来叶片转录组分析[J]. 分子植物育种, 2024, 7(1): 4-5.
 - [12] 郑晨璐, 王倩颖, 陆丹迎, 等. 高温胁迫下景宁木兰淀粉与蔗糖代谢途径转录分析[J]. 浙江农林大学学报, 2023, 40(1): 55-63.
 - [13] 姜小春. 转录因子 HY5 系统调控番茄高光胁迫抗性的作用及其机制研究[D]: [博士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2021.
 - [14] 陈天池, 徐涛, 李学孚, 等. 基于转录组分析弱光胁迫对葡萄幼苗的影响[J]. 生物工程学报, 2022, 38(10): 3859-3877.
 - [15] 何平, 李林光, 王海波, 等. 遮光性套袋对桃果实转录组的影响[J]. 中国农业科学, 2017, 50(6): 1088-1097.
 - [16] 闫雪. 遮光处理对“赤霞珠”葡萄果实中辅色物质代谢及葡萄酒颜色稳定性的影响[D]: [硕士学位论文]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2021.
 - [17] 王虹, 苗辰, 丁小涛, 等. 弱光环境下适应性不同的番茄生长发育与转录组差异分析[J]. 园艺学报, 2024, 51(2): 335-345.