

· 综述 ·

白菜耐热性性状形成机制及其调控研究进展

徐燕萍^{1,2} 余红瑞¹ 江慧萱^{1,2} 董正中³ 胡齐赞⁴ 任锡亮⁵ 余小林^{1,2*}⁽¹浙江大学蔬菜研究所, 杭州 310058; ²浙江大学海南研究院, 三亚 572025; ³浙江大学农业试验站, 杭州 310058;⁴浙江省农业科学院蔬菜研究所, 杭州 310021; ⁵宁波市农业科学院蔬菜研究所, 宁波 315042)

摘要 白菜(*Brassica campestris* L. syn. *B. rapa* L.)是我国重要的蔬菜作物, 研究其耐热性对保障高温环境下的高产稳产具有重要意义。随着全球气候变暖加剧, 高温胁迫会导致白菜生长受阻、光合作用效率下降、氧化损伤加剧, 严重影响其产量和品质, 筛选耐热种质、解析耐热机制、培育耐热品种已成为关键任务。该文首先系统总结了白菜耐热性的评价方法、育种策略、关键数量性状位点(QTL)与候选基因, 并讨论了白菜分子育种应用潜力。随后, 详细解析了耐热性的内在机制, 包括抗氧化、渗透调节、光合作用、细胞膜稳定性维持等生理过程, 以及与之相关的信号转导与转录调控。最后, 针对未来的研究方向提出了展望, 以期为该领域的品种改良与深入研究提供参考。

关键词 白菜; 耐热性; 性状形成; 调控机制; 基因调控

Research Progress of Formation Mechanism of Heat Tolerance and Its Regulation in Chinese Cabbage

XU Yanping^{1,2}, YU Hongrui¹, JIANG Huixuan^{1,2}, DONG Zhengzhong³, HU Qizan⁴, REN Xiliang⁵, YU Xiaolin^{1,2*}⁽¹Institute of Vegetable Science, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; ²Hainan Institute of Zhejiang University,Sanya 572025, China; ³Agriculture Experimental Station, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China;⁴Institute of Vegetable Science, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China;⁵Institute of Vegetable Science, Ningbo Academy of Agricultural Sciences, Ningbo 315042, China)

Abstract Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. syn. *B. rapa* L.) is an important vegetable and oilseed crop in China, and its heat tolerance is crucial for ensuring high and stable yields under high-temperature conditions. With global climate change intensifying, heat stress can inhibit growth, reduce photosynthetic efficiency, and exacerbate oxidative damage, severely affecting yield and quality. Thus, screening heat-tolerant germplasm, elucidating heat tolerance mechanisms, and breeding heat-resistant varieties have become critical tasks. This review first systematically summarizes the current evaluation methods, breeding strategies, key QTLs (quantitative trait locis), and candidate genes associated with heat tolerance in Chinese cabbage. It also discusses their potential applications in molecular breeding. Subsequently, the work provides a detailed analysis of the intrinsic mechanisms underlying heat tolerance. This includes physiological processes such as antioxidant activity, osmotic regulation, photosynthesis, and the main-

收稿日期: 2025-07-19 接受日期: 2025-10-16

浙江省农业(蔬菜)新品种选育重大科技专项(批准号: 2021C02065)、浙江省科技厅领雁计划(批准号: 2022C02030、2022C02032)、宁波市公益类科技计划(批准号: 2022S189)和浙江大学园艺学科有组织科研项目(批准号: B231220.0005-26)资助的课题

*通信作者。Tel: 0571-88982354, E-mail: xlyu@zju.edu.cn

Received: July 19, 2025 Accepted: October 16, 2025

This work was supported by the Breeding Project of the Sci-Tech Foundation of Zhejiang Province (Grant No.2021C02065), the Project of Sci-Tech Foundation of Zhejiang Province (Grant No.2022C02030, 2022C02032), the Ningbo Public Welfare Science and Technology Program (Grant No.2022S189), and the Organized Research of the Horticulture Discipline of Zhejiang University (Grant No.B231220.0005-26)

*Corresponding author. Tel: +86-571-88982354, E-mail: xlyu@zju.edu.cn

tenance of cellular membrane stability, as well as the associated signal transduction and transcriptional regulation. Finally, future research directions are outlined to guide variety improvement and further in-depth studies in this field.

Keywords Chinese cabbage; heat tolerance; trait formation; regulatory mechanisms; gene regulation

芸薹(*Brassica campestris* L.)又称芸薹、白菜,是十字花科(Crucifer)芸薹属(*Brassica*)的重要物种,其包含芜菁、日本水菜和中国白菜等3个亚种,而中国白菜亚种又包含结球白菜、不结球白菜、菜心、紫菜薹、分蘖菜、薹菜和塌棵菜等7个变种,这些亚种和变种作为重要的蔬菜和油料作物,广泛分布于亚洲和欧洲,是世界上主要的叶菜类蔬菜,因其丰富的营养价值和重要的经济意义而被广泛栽培利用^[1]。不同亚种在形态和生态适应性上表现出显著差异,中国是白菜的起源地之一,拥有丰富的地方品种及适应不同环境条件的种质资源,为基因组研究与育种开发提供了重要基础。

白菜属于冷季作物,适宜生长于冷凉气候,最适生长温度为18℃~20℃^[2],然而,随着全球气候变化的加剧,高温胁迫已成为制约白菜生长和产量的关键因素之一。

在营养生长期,高温会使叶片顶端焦黄、皱缩萎蔫、光合效率降低、氧化损伤加剧,造成生物量积累显著减少^[3];进入生殖发育期,高温还会干扰开花结实过程,表现为授粉率降低和种子发育异常^[4-5]。这些高温引发的生理与发育障碍严重制约蔬菜作物的产量与品质形成。此外,高温胁迫常与干旱、盐害等其他环境逆境协同作用,进一步加剧了对白菜生产的复合胁迫。因此,系统解析白菜耐热性的生理与分子机制,并挖掘相关抗逆基因资源,已成为当前蔬菜育种与栽培研究中迫切需要开展的方向。

前人研究已从生理与分子层面初步揭示了白菜的耐热机制,明确了细胞膜稳定性、抗氧化系统、渗透调节及光合作用效率等关键指标的变化规律^[2,6-7],在分子层面初步阐释了热激蛋白(heat shock proteins, HSPs)与热激转录因子(heat shock transcription factors, HSFs)等关键因子的功能^[8-9]。然而,随着功能基因组学的发展,现有综述在系统整合“生理响应-分子调控”多层级网络方面存在明显不足,尤其对表观遗传、转录后调控等新兴机制与生理表型的关联分析尚处于空白。因此,本文在系统梳理白菜耐热性生理基础之上,重点整合了近年来在信号转导、转录调控、表观遗传修饰及转录后调控等方面的研究进展,构建了

一个从表型到基因型的多维调控网络框架,在完善耐热性评价体系的基础上,系统整合了已报道的耐热数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)及其潜在育种价值。本研究填补了系统性分子机制与遗传育种实践之间的关键环节,不仅为深入理解白菜耐热性提供了全新的理论视角,也为开展高效、精准的耐热遗传改良奠定了坚实的理论与资源基础。

1 白菜耐热性评价与基因定位

1.1 白菜耐热性评价指标与方法

不同白菜种质资源在长期进化过程中形成了对高温胁迫的不同适应性,其耐热性差异显著。这种差异不仅体现在表型特征上,还反映在生理生化特性和分子调控机制之中^[10]。因此,建立科学、系统的耐热性评价体系,有助于快速有效地筛选出耐热种质资源。

从现有研究来看,白菜幼苗耐热性鉴定的方法主要有四种,即田间自然高温鉴定法、种子发芽鉴定法、人工模拟高温鉴定法^[11]和室内间接鉴定法^[12]。其中,实验室间接鉴定法是目前应用最广泛的方法,其通过测定与耐热性相关的生理生化指标来评估白菜的耐热性。常用的指标包括细胞膜稳定性(如电导率法)^[13]、抗氧化酶系统[如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)]活性^[14]、渗透调节物质(如脯氨酸和可溶性糖)^[15]、热激发蛋白活性^[16]、光系统II最大光化学效率(maximum photochemical efficiency, Fv/Fm)^[17]和其他生理指标(表1)。耐热性是一个由许多因素控制的复杂性状。因此,需要一个生理指标和统计分析方法相结合的综合评价体系去评价与鉴定,目前通常采用多指标综合的方法来开展白菜耐热性的评价。

植物耐热性评价最直观的方法是根据高温处理后植株叶片的损伤程度即对其所受热害程度进行量化分级,即热害指数。热害指数与白菜的耐热性呈负相关,耐热性越强的品种热害指数越小^[18]。但其易受主观因素和环境条件的影响,因此,需要结合其他生理生化指标进行综合评价。为了更全面地

评价植物的耐热性,多变量统计方法在耐热性研究中得到广泛应用。多变量统计方法(如隶属函数法、主成分分析等)能够对多种耐热指标进行综合分析,该方法通过建立最优回归方程预测耐热性表现,从而显著减少单一指标评价带来的偏差^[19]。这些方法的综合运用,减少了单一指标评价带来的偏差,为后续研究提供了可靠有力的理论和技术支持。

1.2 白菜耐热性基因的QTL定位

耐热白菜种质资源是耐热遗传分析的基础材料,耐热性是一个复杂的数量性状,QTL定位是鉴定耐热基因的常用方法。然而,QTL分析面临两个主要挑战,表型鉴定和群体构建。虽然在一些研究中已经使用了许多指标来评价耐热性,但很少有单一指标可以直接用于衡量耐热性,只有少数指标适合用于进行大规模筛选。目前用于研究白菜耐热性QTL的群体主要是自然群体、F₂代及重组自交系(recombinant inbred line, RIL)等(表2)。

随着基因组学和分子标记技术的发展,与耐

热性相关的关键基因和QTL区域正在不断被挖掘。最早能追溯到2002年,郑晓鹰等^[30]采用单粒传的方法从大白菜(heading Chinese cabbage, HCC)耐热品种(177)和热敏感品种(276)杂交后代获得遗传性稳定的重组近交系群体,以此为材料用同工酶、RAPD(random amplified polymorphic DNA)和AFLP(amplified fragment length polymorphism)分子标记技术鉴定了与大白菜耐热性数量性状相关的遗传标记,发现了9个与耐热性QTL紧密连锁的分子标记,这些标记对耐热性遗传的贡献率为46.7%。之后,于拴仓等^[31]用不同生态型大白菜耐热自交系(177)和热敏自交系(276)为亲本进行杂交,挑选F₂代并在苗期进行耐热性表型鉴定,共检测到5个耐热性QTL位点,它们分别位于3个连锁群上。

刘高峰^[32]利用耐热品种(苏州青)和热敏品种(矮脚黄)为亲本,构建F₂分离群体,采用复合区间作图的方法,分别在A01和A07两条染色体上鉴定到了两个耐热性QTL。根据QTL定位的结果,结合亲本在42℃

表1 白菜种质资源耐热性评价指标汇总

Table 1 Summary of heat tolerance evaluation criteria for Chinese cabbage germplasms

类型 Type	指标 Index	评价 Evaluation	文献 Reference
Agronomic trait index	Leaf length	Exhibit significant individual variation and are easy to measure	[20]
	Leaf width		
	Leaf area		
Physiological and chemical index	Heat damage index	Can be used to roughly assess the degree of heat damage in plants, but is subjective	[21]
	MAD	Serve as an important indicator reflecting differences in plant heat tolerance	[22]
	H ₂ O ₂	Indicate the extent of ROS (reactive oxygen species) accumulation under high-temperature stress	[23]
	SOD, CAT, POD	Their activity levels increase in response to heat stress	[24]
	SS, SP, Pro	Key metrics for evaluating heat tolerance under high-temperature stress	[25]
	Total Chl, Chla, Chlb, carotenoids	Reflect the photosynthetic capacity and antioxidant ability of Chinese cabbage under high-temperature stress	[26]
	Relative EC	A vital indicator for assessing plant cell membrane permeability	[27]
	Pn, Tr, Gs, Ci	Changes in these parameters can reflect the plant's photosynthetic capacity and water use efficiency, and are important for assessing heat tolerance	[28]
	Fv/Fm	Highly sensitive to heat stress	[29]

MDA: 丙二醛; H₂O₂: 过氧化氢; SOD: 超氧化物歧化酶; CAT: 过氧化氢酶; POD: 过氧化物酶; SS: 可溶性糖; SP: 可溶性蛋白; Pro: 脯氨酸; Total Chl: 总叶绿素含量; Chla: 叶绿素a含量; Chlb: 叶绿素b含量; relative EC: 相对电导率; Pn: 净光合速率; Tr: 蒸腾速率; Gs: 气孔导度; Ci: 细胞间CO₂浓度; Fv/Fm: 最大光化学效率。

MDA: malondialdehyde; H₂O₂: hydrogen peroxide; SOD: superoxide dismutase; CAT: catalase; POD: peroxidase; SS: soluble sugar; SP: soluble protein; Pro: proline; Total Chl: total chlorophyll; Chla: chlorophyll a; Chlb: chlorophyll b; relative EC: relative electrical conductivity; Pn: photosynthetic rate; Tr: transpiration rate; Gs: stomatal conductance; Ci: intercellular CO₂ concentration; Fv/Fm: maximum photochemical efficiency.

表2 白菜耐热性状QTL位点
Table 2 QTL loci of heat tolerance trait in Chinese cabbage

群体 Population	亲本背景 Parental background	标记类型 Marker type	QTL数量 Number of QTLs	染色体 Chromosome	文献 Reference
Natural popula- tion	Heat-sensitive (Chiifu)×heat-tolerant landrace	SNP	57	A03, A04, A05, A07, A09, A10	[34]
F ₂ population	Heat-tolerant inbred line (177)×heat- sensitive inbred line (276)	AFLP and RAPD	5	Ht-1, ht-3 and ht-5	[31]
F ₂ population	Heat-tolerant inbred line (Par)×heat- sensitive inbred line (PC)	SNP	13	A05, A06, A07, A09, A10	[33]
RIL (recombinant inbred line)	Heat-tolerant inbred line (177)×heat- sensitive inbred line (276)	Isozyme, RAPD and AFLP	9	On five linkage groups	[30]
F ₂ population	Heat-tolerant (OY-42)×heat-sensitive (GP-54)	SNP	5	A03	[19]
F ₂ population	Heat-tolerant (Suzhouqing)×heat- sensitive (Aijiaohuang)	SNP	57	A01, A07	[32]

高温下4 h和14 h的转录组差异表达基因, 特异性分析了NAC转录因子的表达情况, 进一步总结出了白菜中EIN-NAC调控耐热性模型。此外, XIN等^[33]将耐热的菜心变种与中国不结球白菜(Pak-Choi, PC)进行杂交, 然后通过自交和选择, 构建了一个包含大量RILs的群体用于全基因组模式分析和数量性状位点作图, 基于无温差亚高温条件(29 °C、16/8 h)下进行的表型分析, 研究鉴定出13个仅响应高温的QTL, 并最终发现不结球白菜(PC)中*BrMJL18*的过表达可以调节*BrFLC3*的表达, 并在高温下调节叶绿素生物合成, 从而增强其在热胁迫下的恢复能力。

上述研究不仅增进了我们对白菜耐热性遗传基础的理解, 而且为培育耐热品种提供了科学依据。随着研究的深入, 未来有望通过分子育种技术培育出更多耐热性优良的白菜品种, 以应对气候变化带来的挑战。

2 白菜耐热性的生理机制

2.1 抗氧化调节

研究发现, 植物通过激活抗氧化系统缓解高温诱导的氧化应激损伤。热胁迫导致活性氧(reactive oxygen species, ROS)水平显著升高, ROS既是胁迫信号的重要触发因子, 也是损伤细胞的主要因子。过量的ROS会引发膜脂过氧化、蛋白质变性及DNA损伤, 从而影响细胞的正常功能^[34]。植物通过调控抗氧化酶系, 如SOD、CAT、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)和POD等的表达来维持细胞内的氧化还原平衡, 从而减轻氧化应激对细胞

结构和功能的损害^[35]。在高温胁迫下, 不同白菜品种的POD、CAT等氧化酶活性大致呈现先升高后下降的趋势。其中, 耐热品种的氧化酶活性变化幅度较大, 表现为增幅更显著, 降幅相对较小, 相比热敏品种具有更强的抗氧化能力^[24]。由热胁迫激发的抗氧化酶系统是白菜抵御高温胁迫的重要机制。抗坏血酸-谷胱甘肽(ascorbate-glutathione, AsA-GSH)循环是植物体内重要的抗氧化防御系统^[36], 在高温条件下, AsA-GSH循环通过清除活性氧来减轻植物的氧化损伤。APX、单脱氢抗坏血酸还原酶(mono-dehydroascorbate reductase, MDHAR)、脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)是AsA-GSH循环中的关键酶, 它们在ROS解毒中发挥着至关重要的作用^[37]。白菜的耐热品种(金梅J7)和热敏品种(三月慢S16)的转录组分析显示, 谷胱甘肽合成酶(glutathione synthase 2, *GSH2*)基因表达在耐热品种中显著上调, 并且热胁迫后, 在过氧化物酶体异柠檬酸脱氢酶(NADP⁺-dependent isocitrate dehydrogenase, NADPH)转化为NADP⁺和GSH转化为GSSG(oxidized glutathione)过程中, 细胞分裂蛋白激酶D1同源物(cytosolic isocitrate dehydrogenase, *CICDH*)、脱氢抗坏血酸还原酶3(dehydroascorbate reductase 3, *DHAR3*)和*EMB2360*的表达水平显著上调, 上述现象表明, 谷胱甘肽途径对热应激有反应, 并在白菜耐热性中发挥重要作用^[38], 此外, 研究还发现, 在耐热白菜(苏州青)中沉默*BcMDHAR2*后, 植株中AsA含量下降, SOD活性显著升高^[39], 说明单脱氢抗坏血酸还原酶2(mono-

dehydroascorbate reductase 2, MDHAR2)表达量降低后,植株体内的SOD活性被激活,相关基因表达水平上升,这进一步表明A_sA-GSH循环在白菜耐热性中的重要性。

2.2 渗透调节

研究表明,在高温胁迫下,植物细胞会通过主动调节细胞内的渗透势来维持水分平衡、膨压和代谢活性,从而缓解胁迫带来的脱水效应和离子失衡^[38]。脯氨酸和可溶性蛋白质是植物渗透调节的重要物质,在应对高温胁迫时发挥关键作用^[39]。在大白菜研究中,耐热株系(268)和热敏株系(334)在40℃热胁迫过程中,株系(268)的脯氨酸含量和可溶性蛋白水平随着时间的延长一直上升,并且对比热敏材料显著升高^[40],推测脯氨酸表达以及可溶性蛋白水平可能与高温胁迫的适应有关。另外,在对两个天然开花的普通白菜进行综合转录组分析时,发现在耐热品种(Youlu-501)中的可溶性蛋白表达水平较高,且其MDA含量相对较低,推测可溶性蛋白可能通过减缓膜损伤,帮助维持细胞的功能。同时,发现其叶片内与热应激相关的基因表达增强^[41],这可能与可溶性蛋白和脯氨酸的积累有关。

2.3 光合作用

光合结构对高温胁迫尤为敏感,在面对高温胁迫时,其光合作用特征通常表现为叶片的净光合速率下降,同时呼吸作用增强。这一变化导致植物体内有机物的消耗速度加快,而合成速度则减缓。此外,高温胁迫还会对叶绿体的结构造成损害^[19]。在受到38℃/25℃(昼/夜)高温时,与耐热型白菜品种(Shanghai'in, SHI)相比,热敏品种(矮脚黄)在高温胁迫下出现净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)和气孔导度(stomatal conductance, Gs)下降,蒸腾速率(transpiration rate, Tr)降低,而胞间CO₂浓度(intercellular CO₂ concentration, Ci)升高^[42],同时,在受到高温胁迫时,白菜会通过调节光合作用色素的比例来维持光系统稳定性。在受到热胁迫后,耐热白菜(Lvxia, LX)中的叶绿素a、叶绿素b等含量下降,类黄酮含量上升^[27],这可能与高温破坏叶绿体的结构,降低光系统的稳定性有关。

在高温胁迫下,植物光合系统(photosystem II PSII)作为光反应的关键组分,其功能稳定性最易遭受破坏。当遭遇高温逆境时,PSII反应中心易发生可逆性失活或不可逆结构损伤^[43]。这一过程可通过叶绿

素荧光参数的变化进行量化评估。具体表现为基础荧光值(fundamental chlorophyll fluorescence level, Fo)的显著上升反映类囊体膜结构损伤程度^[44]。而Fv/Fm的下降则指示PSII原初光能转化效率的降低^[45],二者协同表征光合结构的受损状态。上述指标的变化为评估白菜耐热性提供了重要的生理依据。

研究发现,外源预处理可能增强植物的光保护机制。以小白菜(抗热606)为研究对象,经NaCl预处理的植株在25℃以上高温环境中,其PSII活力、净光合速率及Fv/Fm值较对照组显著提高,同时伴随Fo值的降低^[46]。这一现象可能源于盐诱导的光保护机制,经过盐处理的植株,通过增强其自身的非光化学淬灭能力,有效耗散过剩光能^[47],从而维持叶绿体超微结构完整性,减轻高温引发的光抑制损伤。其研究表明,外源NaCl处理通过维持Fv/Fm值和降低Fo值的双重效应,显著提升了小白菜在高温胁迫下的光能利用效率。

2.4 细胞膜热稳定性

细胞膜是耐热性的重要屏障。在高温胁迫条件下,植物的细胞膜会受到氧化损伤,其中,不饱和脂肪酸易发生自由基反应,进而导致膜脂过氧化。该过程中积累的脂质过氧化物会破坏细胞膜和亚细胞器膜的结构完整性,从而影响植株的正常功能,最终导致植物生长受阻^[48]。膜脂过氧化的一个重要指标是丙二醛(malondialdehyde, MDA),其含量可反映细胞膜受损程度^[49]。高温胁迫会引起MDA含量升高,并伴随细胞膜通透性增强、电解质外渗加剧,使植株耐热性下降^[36]。耐热型白菜品种(苏州青)与热敏品种(矮脚黄)在相同高温胁迫条件下,其相对电导率和MDA含量均随温度的升高而升高,但耐热型白菜MDA含量上升幅度更小^[50],表明其细胞膜具有较强的稳定性,从而对热胁迫具有更强的抵抗力。

综上所述,白菜作为我国重要的蔬菜作物,其生长发育和产量易受高温胁迫的严重影响,为应对这一挑战,白菜进化出一系列复杂且相互关联的生理生化机制来增强其耐热性。

3 白菜热胁迫的响应机制

在高温胁迫下,白菜通过高度协同的分子调控网络实现对热胁迫的感知与适应^[51]。该响应始于细胞膜及胞内传感器对温度变化的识别,从而触发Ca²⁺、ROS和MAPK等信号分子的级联传递,形成应激反应

的初始信号^[52]。这些上游信号进一步激活关键转录因子(如HSF、WRKY、NAC和MYB), 通过特异性结合顺式作用元件, 启动热响应基因的转录重编程^[53]。

这一转录调控过程同时受到表观遗传机制(如DNA甲基化、组蛋白修饰及非编码RNA)的动态调节, 并在转录后层面经历mRNA剪接、稳定性调控和翻译效率精细控制等关键环节, 实现对基因表达的多层次调控^[54]。最终, 通过诱导热激蛋白的分子伴侣功能维持蛋白质稳态, 并通过增强抗氧化酶系统(如POD、SOD)的活性来减轻氧化损伤。同时, 热胁迫通过促进渗透调节物质(如脯氨酸)的合成与积累, 维持细胞渗透平衡与水分稳态^[55]。这些机制共同构成了白菜应对高温胁迫的综合性适应策略。

3.1 信号转导

植物通过一系列信号通路对环境逆境(例如环境温度变化)做出反应, 植物通常具备4种发达的传感器机制触发热应激反应, 包括质膜通道、细胞核的组蛋白传感器、胞质溶胶以及存在于内质网中的两个未折叠蛋白质传感器^[56], 这些传感器感知热胁迫后, 会激活信号转导通路, 并通过二级信使[包括钙离子(Ca^{2+})、MAP激酶(除肌醇磷酸酶外)、ROS及植物激素]进行信号解码^[57]。在这一过程中, 质膜 Ca^{2+} 介导的信号转导、ROS积累及相关级联反应在内质网和叶绿体中发挥重要作用, 最终触发植物的热胁迫响应^[58]。

3.1.1 热胁迫信号感知与早期事件 高温胁迫信号首先被质膜及胞内热感受器感知。目前, 基于拟南芥等模式植物的研究, 已鉴定出数类热感受器, 如通过构象变化感知温度的光敏色素B、能够发生温度依赖性相分离的ELF3蛋白、其mRNA本身可作为温度计的PIF7, 以及介导热信号膜转导的磷脂酶D(phospholipase D, PLD)和环核苷酸门控通道(cyclic nucleotide-gated channels, CNGCs)等^[59]。研究表明, 在大白菜基因组中存在这些热感受器的同源基因(如BrPLD家族), 且部分成员在热胁迫下呈现差异表达^[60], 同时, 大白菜中已鉴定出多个CNGCs家族成员, 它们与拟南芥同源蛋白具有相似的结构特征^[61]。然而, 这些同源基因在白菜中是否承担直接的温度感知功能, 尚缺乏直接的实验证据。

在感知热信号后, 胞内第二信使系统被迅速激活, 形成应激反应的初始信号。在植物热胁迫的早期感知中, 细胞膜通常被认为是最先响应温度变化

的部位^[62]。虽然在白菜中尚缺乏对此过程的直接实验证据, 但已有转录组学研究揭示, 高温处理可诱导钙依赖性蛋白激酶(calcium-dependent protein kinases, CDPKs)和钙调蛋白类蛋白(calmodulin-like proteins, CMLs)的表达上调, 提示 Ca^{2+} 信号在其热应答网络中发挥核心作用^[63]。同时, 高温破坏光合与呼吸代谢平衡, 导致叶绿体和线粒体中活性氧(ROS)积累。在白菜中, 生理检测数据表明高温会引起 H_2O_2 与丙二醛(MDA)含量升高, 并伴随叶绿素荧光参数下降, 且转录组中SOD、CAT、APX等抗氧化酶基因表达同步增强^[64]。这些结果共同表明, 白菜的热胁迫感知与信号转导机制可能遵循“膜感知- Ca^{2+} 信号-ROS介导”的典型模式, 但这仍需通过分子与细胞水平的实验证据进一步验证。

3.1.2 Ca^{2+} /ROS信号的级联放大 高温胁迫触发的胞内 Ca^{2+} 瞬变是激活下游信号网络的初始事件。在白菜中, 这一过程的分子细节尚待完整解析, 但多项独立的组学证据共同勾勒出一个保守信号模块的轮廓。目前, 多项转录组的分析结果证实, 高温胁迫能同时诱导白菜中钙依赖蛋白激酶(CDPKs)与MAPK级联通路中多个组分基因的上调表达^[65-66]。这一共表达模式提示, CDPKs与MAPK通路共同构成了白菜热应答信号放大环节的核心。尽管在模式植物中, CDPK激活特定MAPK级联的案例已被报道^[67], 为“ Ca^{2+} -CDPK-MAPK”级联假说提供了理论依据, 然而在白菜内, 二者之间是否存在直接的磷酸化调控及其具体的功能联系, 仍有待进一步的实验验证。

3.1.3 转录因子与效应基因的激活 信号传递的最终结果是热激蛋白(HSPs)及抗氧化系统的转录激活。在白菜中, 热激转录因子(HSFs)是这一过程的关键调控因子^[68]。全基因组分析鉴定到至少30个BrHSF成员, 其中, BrHSFA2、BrHSFA7等在高温胁迫下显著高表达^[69]。这些HSFs能够识别热激元件(heat shock element, HSE), 直接激活HSP基因的转录。除HSF外, 其他转录因子家族也参与对高温胁迫响应的精细调控。WRKY22在不结球白菜(non-heading Chinese cabbage, NHCC)中被证实通过促进CAT基因的表达, 增强植株的ROS清除能力, 从而提升耐热性^[70]。

综上所述, 现有研究初步描绘出白菜响应高温胁迫的多层级信号网络框架, “膜感知- Ca^{2+} /ROS-MAPK级联-转录因子激活-效应蛋白表达”的多层级网络, 为耐热分子机制研究提供了基础。

3.2 转录调控

在白菜高温胁迫应答过程中,多个转录因子家族通过复杂的调控网络协同发挥作用。HSF-HSP分子模块构成核心调控轴线,直接参与蛋白质折叠稳态的维持;NAC、WRKY等家族主要通过调控活性氧清除系统和抗氧化酶表达维持细胞氧化还原平衡;MYB、AP2/ERF家族则参与次生代谢产物合成和激素信号转导途径。

3.2.1 HSF家族 热激转录因子(HSF)家族在热应激响应中起核心调控作用。该家族蛋白通过保守的DNA结合域识别热激元件(HSE, 序列5'-nGAAn-3'),并在热激条件下由非活性寡聚体构象转变为具有功能的三聚体形式,从而启动下游热激蛋白基因的表达^[71]。白菜全基因组分析鉴定到约30个BrHSF成员,它们分属HSFA、HSFB与HSFC 3个亚家族,其中,HSFA类在转录激活中最为关键^[72]。在表达模式上,BrHSFs在热胁迫中表现出显著高表达。研究表明,BrHSF16在高温胁迫下被诱导表达,并通过调控小热激蛋白参与应对热胁迫,异源过表达BrHSFA16的拟南芥植株在热处理下表现出更高的存活率^[73]。此外,BrHSFA7和HSFB2A等基因表达在极端高温下也上调,并与HSP90蛋白积累相一致^[74]。系统进化分析显示,与拟南芥相比,白菜HSF家族在进化过程中发生了明显的基因扩张,部分成员在表达模式和功能上出现分化,这可能与其对复杂环境的适应性进化有关^[75]。

3.2.2 HSP家族 热激蛋白(HSP)家族作为热激转录因子的主要效应分子,在蛋白质稳态维持中发挥关键作用。根据分子量大小,HSP家族可分为sHSP、HSP60、HSP70、HSP90和HSP100等亚家族^[76]。不结球白菜小分子量热激蛋白基因BcHSP受高温强烈诱导表达,且在叶片中表达量最高^[77]。同时,关于大白菜的比较转录组研究表明:在高温胁迫下,HSP20和HSP70亚家族成员在耐热品种中呈现显著上调表达特征,而多数HSP90成员则以下调表达响应^[78]。这种差异化的表达模式提示不同亚家族在热响应中具有功能分工,其中耐热品种表现出更强的内质网蛋白加工能力。从生理功能上看,这些HSP成员通过其分子伴侣活性,共同致力于防止热变性蛋白的错误聚集、协助其重新折叠,从而稳定细胞膜结构、保护光合器官,最终赋予植株更强的耐热性^[79]。

3.2.3 NAC家族 NAC基因家族作为植物特有的

关键调控枢纽,其成员在非生物胁迫应答中发挥核心作用。该家族基因所编码的蛋白通常具备典型的模块化结构:其N-端为高度保守的NAM结构域,负责识别并结合靶基因启动子中的特定顺式作用元件(如CATGTG);而C-端则通常为高度可变的转录调控区域,该区域的结构差异决定了蛋白功能的多样性,使其能够行使转录激活或抑制功能^[80-81]。研究发现,白菜BrNAC019能够直接结合铜锌超氧化物歧化酶和过氧化氢酶基因启动子区域,上调其表达水平。转基因拟南芥过表达BrNAC019后,在高温胁迫下超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性显著提高,过氧化氢积累量减少,植株存活率提升^[82]。表达模式分析表明,BrNAC019在根系和叶片中具有不同的表达特性,提示其在不同组织中可能通过不同的调控机制参与热应激反应。

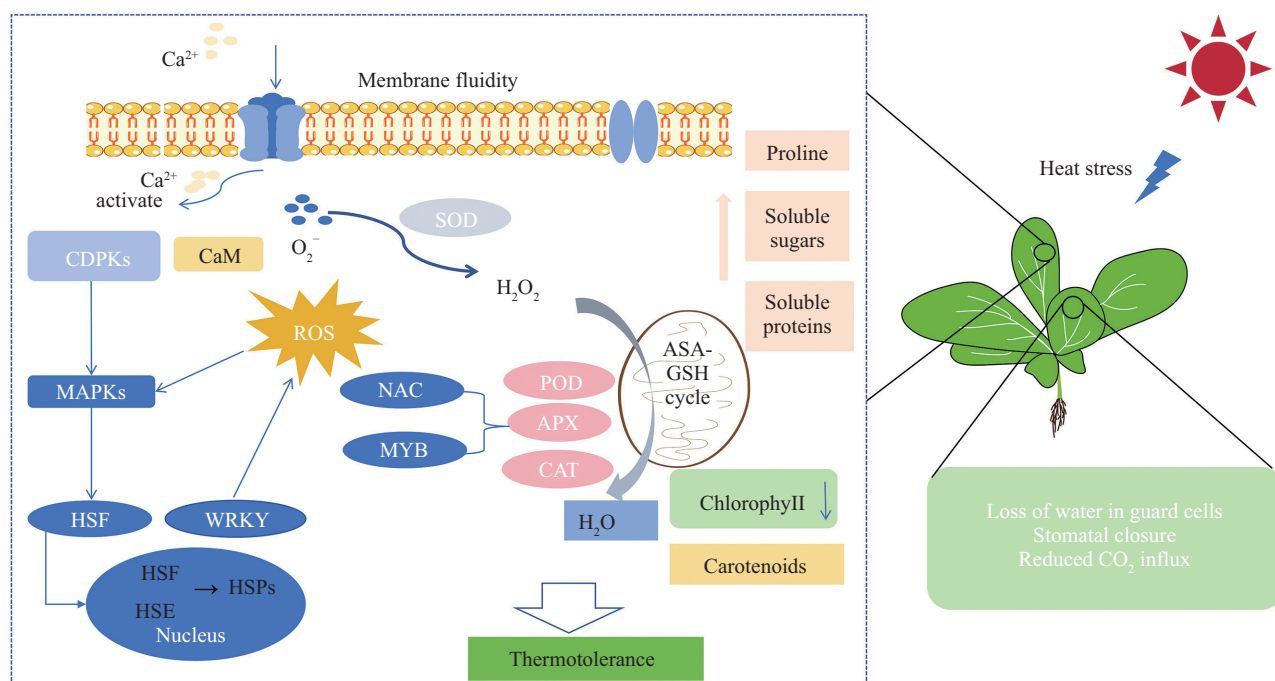
3.2.4 WRKY家族 WRKY基因家族是一类重要的植物特异性转录因子基因家族,其成员编码的蛋白通过保守的WRKYGQK结构域识别W-box顺式作用元件(TTGACC/T),从而激活或抑制热应激相关基因的转录^[83]。不结球白菜热胁迫可迅速诱导BcWRKY23和BcWRKY25表达,形成BcVQ11A-WRKY23-WRKY25调控模块。该模块通过激活苯丙氨酸解氨酶基因促进木质素合成,从而增强植株的耐热性^[84]。尽管针对白菜WRKY基因家族在高温条件下的研究有限,但来自其他物种的证据为其功能研究提供了重要参考,如芍药PIWRKY31通过维持活性氧稳态缓解热胁迫^[85],未来可结合基因编辑等手段验证白菜关键WRKY基因的功能。

3.2.5 MYB家族 MYB转录因子家族是植物中规模最大且功能最广泛的转录因子家族之一,其成员通过保守的MYB DNA结合结构域识别特定顺式元件,从而调控一系列与生长、代谢和逆境适应相关的基因^[86]。转录组研究表明,多个BrMYB基因在高温处理后呈现显著上调表达,提示其在热应答过程中具有潜在作用^[8]。功能研究发现,BrMYB28的过表达可提高叶片脯氨酸积累量和抗氧化酶活性,从而增强植株对热胁迫的耐受性^[87]。MYB家族中这部分响应高温的成员包含热应答元件(HSE)和脱落酸(abscisic acid, ABA)响应元件,这表明该家族可能通过介导抗氧化代谢与激素信号途径的调控,在耐热性形成过程中发挥重要作用。尽管目前对白菜MYB因子的直接功能解析仍然有限,但结合拟南芥

等模式植物的研究证据^[88], 推测MYB家族很可能在维持细胞稳态、调节次生代谢和信号转导等方面发挥关键作用, 这为深入理解其在耐热调控中的分子机制提供了方向。

3.2.6 AP2/ERF家族 AP2/ERF家族通过保守的AP2结构域特异性结合DRE/CRT元件(核心序列GCCGAC), 在植物非生物胁迫应答中发挥关键作用^[89]。在结球白菜中, 对过表达株系*BrDREB2A*基因的启动子序列的分析结果显示, *BrDREB2A*基因启动子区域包含多个热响应元件, 其可能作为早期响应因子参与热应激^[90]。目前更深入的机制研究在其他物种中取得了突破。在水稻中发

现, *ERF74/ERF77/ERF108/ERF125*等AP2/ERF家族成员受热诱导表达, 它们通过形成层级式的调控网络, 直接激活下游热激转录因子(如HsfA2c)及热激蛋白(HSPs)的表达, 从而显著增强植物的耐热性^[91]。高温胁迫应答是由多转录因子家族协同调控的复杂过程。除AP2/ERF家族外, bZIP、bHLH等家族成员也被证实参与其中, 它们分别调控未折叠蛋白应答、代谢重编程及激素信号转导等特定分支通路^[64]。白菜的比较转录组学研究进一步表明, 这些转录因子家族在热胁迫后普遍呈现差异表达, 共同构成了一个精细而高效的热应答转录调控网络(图1)。



在植物耐热性调控中, 白菜通过多层次分子与生理机制协同响应高温胁迫。高温信号首先被膜上热感受器感知, 激活钙离子内流, 启动CDPK和MAPK等信号级联反应, 进而调控HSF、WRKY、NAC及MYB等转录因子表达, 形成热响应调控网络。HSF作为核心调控元件, 诱导热激蛋白表达以维持蛋白质稳态; WRKY整合Ca²⁺与ROS信号, 调控抗氧化与热保护基因表达; NAC与MYB则参与ABA信号转导及膜稳定性维持。在生理层面, 高温引发活性氧积累, 激活由SOD、CAT、POD和抗坏血酸-谷胱甘肽循环等组成的抗氧化系统, 以维持氧化还原稳态。同时, 光合效能下降, 渗透调节物质如脯氨酸和可溶性糖积累以稳定细胞结构, ABA介导的气孔关闭则有助于减少水分流失, 共同增强植株在高温下的适应能力。

In the regulation of heat tolerance in Chinese cabbage, the plant responds to high-temperature stress through coordinated multi-layered molecular and physiological mechanisms. The high-temperature signal is first perceived by membrane-localized thermosensors, which activate calcium influx and initiate signaling cascades involving CDPKs and MAPKs. These kinases further regulate key transcription factors such as HSFs, WRKYs, NACs, and MYBs, forming a comprehensive heat-responsive regulatory network. Among these, HSFs act as central regulators by inducing the expression of heat shock proteins to maintain proteostasis. WRKY transcription factors integrate calcium and ROS (reactive oxygen species) signaling to modulate antioxidant and thermoprotective genes. NAC and MYB transcription factors participate in ABA signal transduction and contribute to membrane stability. At the physiological level, high temperature triggers the accumulation of ROS, activating an antioxidant system composed of SOD, CAT, POD, and the AsA-GSH (ascorbate-glutathione) cycle to maintain redox homeostasis. Concurrently, photosynthetic efficiency declines, while osmoprotectants such as proline and soluble sugars accumulate to stabilize cellular structures. ABA-mediated stomatal closure helps reduce water loss, collectively enhancing the plant's adaptive capacity under high-temperature stress.

图1 白菜耐热的机制模型(根据参考文献[92]修改)

Fig.1 Mechanisms of heat tolerance in Chinese cabbage (modified from the reference [92])

3.3 白菜响应高温胁迫的表观遗传调控

植物通过高度保守的表观遗传机制调节其生长和发育,以应对各种生物和非生物胁迫^[93]。表观调控因子在植物热适应特别是在热胁迫中具有重要作用。热胁迫介导的表观遗传调控包括组蛋白化学修饰(如乙酰化、甲基化、磷酸化)、DNA甲基化修饰以及非编码RNA和染色质重塑,它们改变了胁迫后的表观遗传机制^[94],以协助植物适应环境条件。

3.3.1 DNA甲基化 DNA甲基化在基因表达调控、外源基因防御、个别基因表达模式的遗传等途径中起着重要的作用^[76]。生物和非生物逆境胁迫均可导致DNA甲基化的变化,从而产生表观遗传变异^[95]。在相关热胁迫研究中发现,在不结球白菜(Suzhouqing)基因组中CG(cytosine-guanine dinucleotide context)、CHG(cytosine-H-G trinucleotide context)和CHH(cytosine-H-H trinucleotide context)的甲基化水平分别为39.30%、15.38%和5.24%,且在热胁迫下这些甲基化模式会发生变化。特别是在转录起始和终止区域附近的甲基化与基因沉默相关^[96]。此外,热胁迫下的差异甲基化区域与基因表达差异相关,表明DNA甲基化可能是热胁迫下基因表达调控的关键因素。另外,在高桂珍等^[97]的研究中,在热胁迫下,白菜型油菜种子的全基因组DNA甲基化水平明显降低,尤其是去甲基化现象更为明显。耐热品种在热胁迫中表现出更多的去甲基化,而不耐热品种则表现出更多的甲基化,DNA甲基化与白菜的耐热性密切相关^[98]。这两

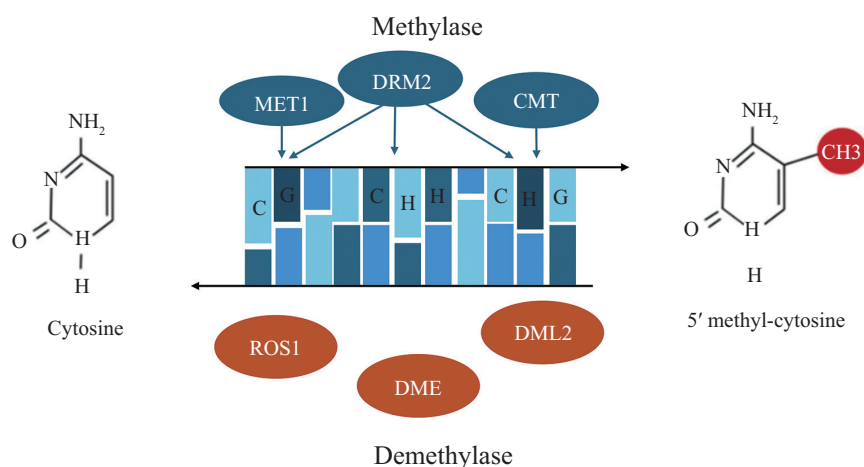
种截然不同的动态过程(图2),共同揭示了DNA甲基化与白菜耐热性的密切关联。

3.3.2 组蛋白共价修饰 组蛋白可以通过甲基化、乙酰化、泛素化、磷酸化和泛素化进行翻译后修饰。这些修饰可以改变组蛋白N-端尾部暴露的氨基酸,进而改变DNA组蛋白相互作用并干扰蛋白质结合位点^[80]。近期研究发现,*BrMJ18*编码的H3K36me2/3 Jumonji去甲基化酶能重塑基因组的H3K36甲基化模式。耐热白菜变种菜心(*Brassica rapa* var. *parachinensis*)的*BrMJ18*等位基因(*BrMJ18Par*)以温度依赖性方式影响开花时间和植物生长。在常温下,*BrMJ18Par*直接结合在*BrFLC3*基因座上,通过去除H3K36me2/3修饰以抑制*BrFLC3*表达,从而促进开花;而在高温胁迫下,*BrMJ18*自*BrFLC3*染色质解离,进而解除其表达抑制,转而调控叶绿素合成和细胞分裂,抑制过早开花的同时促进营养生长。这种温度依赖的调控机制使得*BrMJ18Par*在常温下不影响植物正常生长,而在高温下增强了植株的耐高温性^[32]。研究结果为提高植物对极端环境的耐受性提供了新的思路。

3.4 转录后调控机制

植物在应对高温胁迫时,除了转录水平的调控外,转录后调控机制也在调控基因表达方面发挥着重要的作用,包括可变剪接、非编码RNA调控等。

3.4.1 非编码RNA在白菜高温响应中的转录后调控作用 在植物应对高温胁迫的过程中,非编码



在模式植物中,DRM2、MET1与CMT接力将胞嘧啶甲基化为5mC,抑制转座子活性并介导基因沉默;ROS1、DME、DML2等去甲基化酶随即擦除5mC,重启基因表达,二者动态维系基因组稳定。

In model plants, DRM2, MET1 and CMT sequentially methylate cytosine to 5mC, anchoring transposons and silencing genes; ROS1, DME and DML2 demethylases promptly erase 5mC to reactivate gene expression, their dynamic balance safeguarding genome stability.

图2 甲基化过程(根据参考文献[99]修改)

Fig.2 The methylation events (modified from the reference [99])

RNA作为转录后调控的重要执行者,通过精细调控基因表达网络参与耐热性建立。主要的非编码RNA包括微小RNA(microRNA, miRNA)、长链非编码RNA(long non-coding RNA, lncRNA)以及环状RNA(circular RNA, circRNA)^[100],其调控机制呈现多层次和复杂性。

miRNA通过靶向切割mRNA或抑制翻译,在热胁迫响应中发挥核心作用。YU等^[101]在不结球白菜中的研究首次系统鉴定了高温响应性miRNA;通过小RNA测序结合Northern blot和qRT-PCR验证,发现miR398和miR156等保守miRNA在热处理后表达上调,并进一步证实其靶标如铜锌超氧化物歧化酶(zinc superoxide dismutase 1, CSD1)和SPL家族转录因子的表达受到抑制。这一结果不仅明确了miRNA在白菜热应答中的表达模式,还通过靶基因验证揭示了其通过调控氧化稳态与发育转换影响耐热性的分子通路。

后续研究进一步发现,miRNA的功能可能受到上游非编码RNA的调控。白菜中miR398天然反义转录本(NAT398)可与pri-miR398形成双链结构,促进其降解,从而抑制miR398的生物合成。过表达NAT398的植株表现出miR398水平下降和热敏感性增强,反之则耐热性提高^[102]。这表明miRNA自身的表达也受到转录后机制的精细控制。

除miRNA外,其他非编码RNA及转录后调控机制在白菜热胁迫响应中的作用也逐渐受到关注。在长链非编码RNA方面,WANG等^[103]在不结球白菜中进行热处理下实现了全基因组水平的系统性鉴定,发现了9 687条新型lncRNA,并通过共表达网络预测了它们与miRNA或mRNA的潜在互作关系,为后续功能研究提供了宝贵的数据基础。然而,这些lncRNA的具体调控功能多基于生物信息学预测,仍需遗传学实验进行最终验证。但这是当前白菜中lncRNA与热胁迫关系的主要实证依据之一。

在其他植物如水稻中的研究提示,lncRNA可能通过构成复杂的ceRNA(competitive endogenous RNA)网络,在多种非生物胁迫响应中发挥保守的调控作用^[104]。环状RNA是一种具有共价闭合环状结构的非编码RNA,对于非编码RNA在白菜耐热性中的研究目前仍较为有限,相关认知多基于其与其他物种中的作用机制和初步的转录组数据,关于白菜内非编码RNA的具体功能尚需进一步探索。

3.4.2 可变剪接的调控作用 在转录后调控的另一层面——可变剪接方面,已有研究提示其可能参与白菜的热胁迫响应。YOON等^[105]在对BrSR基因家族进行研究时指出,在热胁迫等多种逆境条件下,BrSR经历可变剪接作用的变化,SR蛋白本身是剪接机制的核心组分,其剪接模式的变化可能广泛影响下游众多基因的成熟mRNA结构,这为揭示白菜通过转录后调控适应环境变化提供了一个潜在机制。不过,当前研究多聚焦于特定基因家族,而在全基因组水平上对热胁迫诱导可变剪接及其功能后果的系统解析尚待深入开展。

白菜响应高温胁迫的分子机制研究已形成从信号感知到生理适应的完整调控框架。这一多层级网络起始于细胞膜和细胞器对温度变化的感知,通过Ca²⁺-ROS-MAPK信号级联将胁迫信号传递至细胞核。在信号转导的基础上,多个转录因子家族协同调控下游基因表达。HSF家族直接激活热激蛋白基因,而NAC、WRKY等家族则通过调控抗氧化系统和代谢途径增强耐热性。这一转录调控网络受到表观遗传机制的精细调节,同时,转录后调控层面通过非编码RNA和可变剪接等机制进一步微调基因表达^[3]。

未来研究应着重整合多组学方法与分子生物学手段,系统解析各调控层次间的交叉互作,并利用基因编辑技术验证关键调控元件的功能。特别值得关注的是表观遗传记忆的形成机制及其育种应用价值,这为培育具有持续耐热性的白菜品种提供了新的研究方向。多学科方法的融合将推动我们对白菜耐热性分子机制的深入理解,为应对全球气候变化下的蔬菜安全生产提供理论支撑和基因资源。

4 小结与展望

全球变暖对农业生产构成重大挑战。气候变化引起的高温胁迫对作物生长的各个阶段都有强烈的负面影响^[4]。提高白菜对高温的耐受性将是维持其稳定生产的必然途径。因此,必须确定白菜耐热性的关键生理与分子标志物、阐明该性状的遗传调控网络、挖掘优异的耐热种质资源,并定位耐热相关的QTL与分子标记,以加快耐热品种的遗传改良与育种进程。

总体而言,白菜耐热性研究仍滞后于拟南芥等模式植物及番茄等园艺作物,尤其在关键耐热基因

的自然等位变异挖掘与正向遗传学基因功能研究方面存在明显不足。目前,白菜中已报道的耐热相关基因多通过转录组筛选与功能验证获得。这一现状要求研究领域在多个层面协同突破:包括建立标准化、高通量的耐热表型鉴定平台,明确不同生育阶段耐热性评价的关键生理指标(如细胞膜稳定性、Fv/Fm、抗氧化酶活性等),系统性地从种质资源中鉴定具有育种应用价值的耐热单倍型,并构建适应高温遗传解析的专用遗传群体。

白菜耐热性是由多个基因控制的数量性状,连锁分析与关联分析是鉴定白菜耐热相关基因的必要手段。然而,当前研究仍面临诸多挑战:多数已报道的耐热QTL分辨率较低,其精细定位仍处于初步阶段^[31-34]。此外,许多QTL基于F₂群体进行定位,其结果在不同遗传背景下重复性差,限制了跨群体的验证与应用。采用RIL、BIL(backcross inbred line)、DH(doubled haploid)或MAGIC(multi-parent advanced generation inter-cross)等高级遗传群体虽能有效提高定位精度与稳定性,但其构建周期长、成本高。近年来,基于染色体消除的单倍体诱导等新型技术体系的建立,为加速此类群体的构建提供了可行路径。此外,连锁分析所能捕获的遗传变异范围有限^[106],而利用自然群体开展全基因组关联分析,则有望在全基因组尺度上系统挖掘耐热相关等位基因的自然变异,为耐热性遗传改良提供更为丰富的基因资源。

在实际生产中,高温常与高湿并存,形成的湿热复合胁迫对白菜构成更严峻挑战。研究表明,环境温度升至30~35℃且相对湿度维持在80%~100%极有利于病原菌滋生,可导致不结球白菜软腐病的发病率和病情指数达到100%^[107]。这种高温高湿环境不仅直接胁迫植株正常生长,还会改变其形态结构(如增大叶片气孔开度、改变角质层透性),从而显著加重霜霉病、软腐病等病害的发生。这揭示了白菜耐热性研究必须从单一的“耐高温”性状,转向对“湿热胁迫抗性”这一复合性状的遗传解析。

鉴于耐热性状的遗传复杂性,传统育种方法在白菜耐热品种选育中效率有限。因此,以基因组选择为代表的分子设计育种策略,被视为实现耐热性遗传改良的更有效途径。此外,通过反向遗传学方法,研究人员已鉴定出多个参与白菜热胁迫响应的关键基因,这些基因为耐热性的基因工程改良提供

了潜在靶点。CRISPR/Cas9基因编辑技术的成熟与应用,为白菜耐热育种提供了新的工具;该技术可通过编辑负调控因子或关键启动子区域以快速创制耐热新种质。此外,对具有优异耐热性的野生白菜近缘种进行驯化,为突破栽培种遗传基础、直接利用野生资源提供了可替代的方案。随着上述新型技术工具的不断整合与应用,白菜耐热性的机制解析与品种选育进程加快,从而为产业应对高温胁迫提供理论和技术支撑。

参考文献 (References)

- [1] QI L S, ZI J L, WAN Z G, et al. Identification of heat tolerance and screening of heat tolerance indexes in different Chinese cabbage seedlings [J]. *Scientia Horticulturae*, 2023, 322: 112381.
- [2] 余自力. 白菜耐热性研究综述[J]. 西昌学院学报(自然科学版) (YU Z L. A review of heat tolerance research in Chinese cabbage [J]. *Journal of Xichang College, Natural Science Edition*), 2000(1): 83-4,82.
- [3] HASANUZZAMAN M, BHUYAN M H M B, ANEE T I, et al. Regulation of ascorbate-glutathione pathway in mitigating oxidative damage in plants under abiotic stress [J]. *Antioxidants*, 2019, 8(9): 384.
- [4] ZHANG S S, YANG H, DING L, et al. Tissue-specific transcriptomics reveals an important role of the unfolded protein response in maintaining fertility upon heat stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2017, 29(5): 1007-23.
- [5] LAMAOU M, JEMO M, DATLA R, et al. Heat and drought stresses in crops and approaches for their mitigation [J]. *Front Chem*, 2018, 6: 26.
- [6] 赵晓东, 张景云, 范淑英, 等. 小白菜耐热性研究进展[J]. 中国蔬菜(ZHAO X D, ZHANG J Y, FAN S Y, et al. Research progress of heat-tolerance of *Brassica campestris* ssp. *chinensis* [J]. *Agronomy and Horticulture*), 2013(18): 1-6.
- [7] 衣宁. 温度胁迫下大白菜生理生化变化研究[D]. 曲阜: 曲阜师范大学, 2015.
- [8] 李婷婷, 徐文玲, 张友民, 等. 白菜耐热性研究进展[J]. 北方园艺(LI T T, XU W L, ZHANG Y M, et al. Research progress on heat tolerance in Chinese cabbage [J]. *Northern Horticulture*), 2011(1): 208-11.
- [9] 杨发斌, 刘华, 邱念伟, 等. 大白菜耐热机制研究进展[J]. 山东农业科学(YANG F B, LIU H, QIU N W, et al. Research progress on heat tolerance mechanisms in Chinese cabbage [J]. *Shandong Agricultural Sciences*), 2017, 49(12): 149-53.
- [10] ZHANG L, DAI Y, YUE L, et al. Heat stress response in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.) revealed by transcriptome and physiological analysis [J]. *PeerJ*, 2022, 10: e13427.
- [11] GU L, ZHAO Y, DOU Y, et al. Transcriptome and physiological analysis of heat and chilling stress responses in chinese cabbage (*Brassica rapa* L. var. *pekinensis*) [J]. *Russ J Plant Physiol*, 2024, 71(4): 143.
- [12] WANG H, GAO Z, CHEN X, et al. *BcWRKY22* activates *BcCAT2* to enhance catalase (CAT) activity and reduce hydrogen peroxide (H₂O₂) accumulation, promoting thermotolerance in non-heading

- Chinese cabbage (*Brassica campestris* ssp. *chinensis*) [J]. Antioxidants, 2023, 12(9): 1710.
- [13] ALDRIN Y C, SHENG C, KADAMBOT H M S, et al. Heat shock responsive genes in Brassicaceae: genome-wide identification, phylogeny, and evolutionary associations within and between genera [J]. Genome, 2024, 67(12): 464-81.
- [14] MA L, XING L, LI Z, et al. Epigenetic control of plant abiotic stress responses [J]. J Genet Genomics, 2024, 9: 129-44.
- [15] PATEL J, ARIYARATNE M, AHMED S, et al. Dual functioning of plant arginases provides a third route for putrescine synthesis [J]. Plant Sci, 2017, 262: 62-73.
- [16] ZULFIQAR F, ASHRAF M, SIDDIQUE K, et al. Role of glycine betaine in the thermotolerance of plants [J]. Agronomy, 2022, 12(2): 276.
- [17] 辛明明, 彭惠茹, 倪中福, 等. 小麦耐热性的生理遗传研究进展 [J]. 中国农业科学(XIN M M, PENG H R, NI Z F, et al. Progresses in research of physiological and genetic mechanisms of wheat heat tolerance [J]. Scientia Agricultura Sinica), 2017, 50(5): 783-91.
- [18] 蔡淑芳, 吴宝意, 廖水兰, 等. 基于光温效应的温室小白菜农艺指标动态模拟[J]. 福建农业学报(CAI S F, WU B Y, LIAO S L, et al. Light and temperature effects on agronomic indices of *Brassica chinensis* L. in a simulated greenhouse test [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences), 2020, 35(6): 611-7.
- [19] 曾敏婕, 薄永明, 吕小龙, 等. 基于BSA-Seq的青菜耐热QTL定位分析[J]. 分子植物育种(ZENG M J, BO Y M, LÜ X L, et al. QTL mapping analysis of *Brassica rapa* ssp. *chinensis* heat tolerance based on BSA-seq [J]. Molecular Plant Breeding), 2024, 1-14.
- [20] 刘志新, 李慧, 姚培杰, 等. 十三个不结球白菜杂交组合的比较试验及耐热性鉴定[J]. 南方农业(LIU Z X, LI H, YAO P J, et al. Comparative experiment and heat tolerance identification of thirteen non-heading Chinese cabbage hybrid combinations [J]. Southern Agriculture), 2021, 15(1): 22-6.
- [21] SHI Q, LIU Z, GAO W, et al. Identification of heat tolerance and screening of heat tolerance indexes in different Chinese cabbage seedlings [J]. Scientia Horticulturae, 2023, 322: 112381.
- [22] 庞强强, 蔡兴来, 孙晓东, 等. 不同速生白菜苗期耐热性室内鉴定及耐热指标筛选[J]. 基因组学与应用生物学(PANG Q Q, CAI X L, SUN X D, et al. Indoor identification and screening of heat tolerance indicators in different rapid-cycling Chinese cabbage seedlings [J]. Genomics and Applied Biology), 2021, 40(Z2): 2775-84.
- [23] 赵索, 陈丽, 周传余, 等. 小白菜品系的耐热性鉴定[J]. 黑龙江农业科学(ZHAO S, CHEN L, ZHOU C Y, et al. Identification of heat tolerance in Chinese cabbage lines [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences), 2014(7): 86-91.
- [24] 石启玲. 大白菜种质资源耐热性鉴定及耐热性预测模型的建立[D]. 保定: 河北农业大学, 2024.
- [25] 余长春, 罗本钊, 傅强, 等. 不结球白菜遗传多样性分析以及耐热性鉴定[J]. 华中农业大学学报(YU C C, LUO B F, FU Q, et al. Genetic diversity analysis and heat tolerance identification in nonheading Chinese cabbage [J]. Journal of Huazhong Agricultural University), 2021, 40(6): 119-25.
- [26] 张杰, 张永吉, 胡晨曦, 等. 扬州夏季耐热白菜品种比较试验[J]. 中国果菜(ZHANG J, ZHANG Y J, HU C X, et al. Comparative experiment of heat-tolerant non-heading Chinese cabbage varieties in Yangzhou summer [J]. China Fruit and Vegetable), 2024, 44(4): 58-62.
- [27] 邹凯茜, 杨衍, 田丽波, 等. 青梗白菜耐热性的抗氧化指标评估体系建立[J]. 核农学报(ZOU K X, YANG Y, TIAN L B, et al. Establishment of antioxidant indicator assessment system for heat tolerance in green-leaf non-heading Chinese cabbage [J]. Journal of Nuclear Agriculture), 2020, 34(3): 669-79.
- [28] 陈财志. 白菜耐热性的评价体系建立及其形成原因初探[D]. 杭州: 浙江大学, 2023.
- [29] 陈志晟, 田丽波, 商桑, 等. 白菜耐热性评价[J]. 热带作物学报(CHEN Z S, TIAN L B, SHANG S, et al. Evaluation of heat tolerance in non-heading Chinese cabbage [J]. Journal of Tropical Crops), 2019, 40(4): 693-700.
- [30] 郑晓鹰, 王永建, 宋顺华, 等. 大白菜耐热性分子标记的研究[J]. 中国农业科学(ZHENG X Y, WANG Y J, SONG S H, et al. Research on molecular markers of heat tolerance in Chinese cabbage [J]. Chinese Agricultural Science), 2002(3): 309-13.
- [31] 于拴仓, 王永健, 郑晓鹰. 大白菜耐热性QTL定位与分析[J]. 园艺学报(YU S C, WANG Y J, ZHENG X Y. QTL mapping and analysis of heat tolerance in Chinese cabbage [J]. Acta Horticulturae Sinica), 2003(4): 417-20.
- [32] 刘高峰. 白菜耐热性QTL定位及高温胁迫下DNA甲基化组的分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2020.
- [33] XIN X, LI P, ZHAO X Y, et al. Temperature-dependent Jumonji demethylase modulates flowering time by targeting H3K36me2/3 in *Brassica rapa* [J]. Nat Commun, 2024, 15(1): 5470.
- [34] CHEN S, HAYWARD A, DEY S S, et al. Quantitative trait loci for heat stress tolerance in *Brassica rapa* L. are distributed across the genome and occur in diverse genetic groups, flowering phenologies and morphotypes [J]. Genes, 2022, 13(2): 296.
- [35] POOR P, NAWAZ K, GUPTA R, et al. Ethylene involvement in the regulation of heat stress tolerance in plants [J]. Plant Cell Rep, 2022, 41(3): 675-98.
- [36] HAIDER S, IQBAL J, NASEER S, et al. Unfolding molecular switches in plant heat stress resistance: a comprehensive review [J]. Plant Cell Rep, 2022, 41(3): 775-98.
- [37] TABUSAM J, SHI Q, FENG D, et al. HSP70 gene family in *Brassica rapa*: genome-wide identification, characterization, and expression patterns in response to heat and cold stress [J]. Cells, 2022, 11(15): 2316.
- [38] DONG C, PENG X, YANG X, et al. Physiological and transcriptomic responses of bok choy to heat stress [J]. Plants, 2024, 13(8): 1093.
- [39] 周颖, 李燕, 陶瑜, 等. 白菜抗坏血酸相关基因*BcMDHAR2*功能验证[J]. 南京农业大学学报(ZHOU Y, LI Y, TAO Y, et al. Functional verification of ascorbate-related gene *BcMDHAR2* in non-heading Chinese cabbage [J]. Journal of Nanjing Agricultural University), 2021, 44(4): 628-36.
- [40] ZHANG L, DAI Y, YUE L. Heat stress response in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.) revealed by transcriptome and physiological analysis [J]. PeerJ, 2022, 10: e13427.
- [41] IKRAM M, CHEN J F, XIA Y S, et al. Comprehensive transcriptome analysis reveals heat-responsive genes in flowering Chinese cabbage (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis*) using RNA sequencing [J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 1077920.
- [42] 贾婧怡, 陶心怡, 魏艳欣, 等. 高温胁迫对白菜幼苗生理指标的影响及相关基因筛选[J]. 江苏农业科学(JIA J Y, TAO X Y, WEI Y X, et al. Effects of high-temperature stress on physiological in-

- dexes of non-heading Chinese cabbage seedlings and related gene screening [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, 52(17): 140-8.
- [43] CUI Y, OUYANG S, ZHAO Y, et al. Plant responses to high temperature and drought: a bibliometrics analysis [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 1052660.
- [44] LYSENKO E A, KOZULEVA M A, KLAUS A A, et al. Lower air humidity reduced both the plant growth and activities of photosystems I and II under prolonged heat stress [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2023, 194: 246-62.
- [45] TANG Y, WEN X, LU Q. Heat stress induces an aggregation of the light-harvesting complex of photosystem II in spinach plants [J]. *Plant Physiol*, 2007, 143(2): 629-38.
- [46] 徐芬芬, 柯维忠, 王爱斌, 等. NaCl预处理缓解小白菜高温胁迫的光合生理机制[J]. *生态科学*(XU F F, KE W Z, WANG A B, et al. Photosynthetic physiological mechanism of NaCl pretreatment alleviating high-temperature stress in Chinese cabbage [J]. *Ecological Science*), 2016, 35(3): 161-4.
- [47] NAVARRO-LEON E, PARADISONE V, LOPEZ-MORENO F J, et al. Effect of CAX1a TILLING mutations on photosynthesis performance in salt-stressed *Brassica rapa* plants [J]. *Plant Sci*, 2021, 311: 111013.
- [48] 陈少裕. 膜脂过氧化与植物逆境胁迫 [J]. *植物学通报* (CHEN S Y. Lipid peroxidation and plant stress [J]. *Bulletin of Botanical Society of China*), 1989(4): 211-7.
- [49] GUO M, LIU J H, MA X, et al. The plant heat stress transcription factors (HSFs): structure, regulation, and function in response to abiotic stresses [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 114.
- [50] 张景云, 赵晓东, 万新建, 等. 小白菜耐热性鉴定及其耐热性分析 [J]. *核农学报* (ZHANG J Y, ZHAO X D, WAN X J, et al. Identification and analysis of heat tolerance in Chinese cabbage [J]. *Journal of Nuclear Agriculture*), 2014, 28(1): 146-53.
- [51] SUZUKI N, KOUSSEVITZKY S, MITTLER R, et al. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress [J]. *Plant Cell Environ*, 2012, 35: 259-70.
- [52] MITTLER R, ZANDALINAS S I, FICHMAN Y, et al. Reactive oxygen species signalling in plant stress responses [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2022, 23: 663-79.
- [53] BARNA J, CSERMELY P, VELLAI T. Roles of heat shock factor 1 beyond the heat shock response [J]. *Cell Mol Life Sci*, 2018, 75(16): 2897-916.
- [54] MA Z, HU L. WRKY transcription factor responses and tolerance to abiotic stresses in plants [J]. *Int J Mol Sci*, 2024, 25(13): 6845.
- [55] UEDA M, SEKI M. Histone modifications form epigenetic regulatory networks to regulate abiotic stress response [J]. *Plant Physiol*, 2020, 182(1): 15-26.
- [56] KRASENSKY J, JONAK C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks [J]. *J Exp Bot*, 2012, 63(4): 1593-608.
- [57] GUIHUR A, REBEAUD M E, GOLOUBINOFF P, et al. How do plants feel the heat and survive [J]? *Trends Biochem Sci*, 2022, 47(10): 824-38.
- [58] LIU J, ZHANG C, WEI C, et al. The RING finger ubiquitin E3 ligase OsHTAS enhances heat tolerance by promoting H₂O₂-induced stomatal closure in rice [J]. *Plant Physiol*, 2016, 170(1): 429-43.
- [59] ZHANG Y, WU L, YUAN K, et al. Photoreceptor-dependent signaling in plant responses to thermomorphogenesis and heat stress [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2025, 228: 110202.
- [60] 张艺思. 白菜PLC/DGK/PLD基因家族鉴定及高温胁迫下的表达分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2019.
- [61] 刘栓桃, 张志刚, 李巧云, 等. 大白菜抗/感干烧心材料CNGCs编码基因的差异解析[J]. *山东农业科学*(LIU S T, ZHANG Z G, LI Q Y, et al. Differential analysis of CNGCs encoding genes in Chinese cabbage materials resistant/susceptible to tipburn [J]. *Shandong Agricultural Sciences*), 2017, 49(3): 10-5,2.
- [62] BRUIJN S D, ANGENENT G C, KAUFMANN K. Plant “evo-devo” goes genomic: from candidate genes to regulatory networks [J]. *Trends Plant Sci*, 2012, 17(8): 441-7.
- [63] WANG Q, YIN X, CHEN Q, et al. Genome-wide survey indicates diverse physiological roles of the turnip (*Brassica rapa* var. *rapa*) calcium-dependent protein kinase genes [J]. *Sci Rep*, 2017, 7(1): 15803.
- [64] YU J, LI P, TU S, et al. Integrated analysis of the transcriptome and metabolome of *Brassica rapa* revealed regulatory mechanism under heat stress [J]. *Int J Mol Sci*, 2023, 24(18): 13993.
- [65] WANG Y Y, WU J D, NIE M Y, et al. Insights into the physiological metabolism and gene regulation of Pak Choi under high temperature stress through metabolic profiling and transcriptome analyses of nano-selenium effects [J]. *Scientia Horticulturae*, 2025, 341: 113971.
- [66] WANG Q, YIN X, CHEN Q, et al. Genome-wide survey indicates diverse physiological roles of the turnip (*Brassica rapa* var. *rapa*) calcium-dependent protein kinase genes [J]. *Sci Rep*, 2017, 7(1): 15803.
- [67] SHI S, LI S, ASIM M, et al. The *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinases (CDPKs) and their roles in plant growth regulation and abiotic stress responses [J]. *Int J Mol Sci*, 2018, 19(7): 1900.
- [68] DONG X, YI H, LEE J, et al. Global gene-expression analysis to identify differentially expressed genes critical for the heat stress response in *Brassica rapa* [J]. *PLoS One*, 2015, 10(6): e0130451.
- [69] HUANG B, HUANG Z, MA R, et al. Genome-wide identification and analysis of the heat shock transcription factor family in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) [J]. *Sci Rep*, 2021, 11(1): 16492.
- [70] LIU J, LI G, WANG R, et al. Genome-wide analysis of WRKY transcription factors involved in abiotic stress and ABA response in *Caragana korshinskii* [J]. *Int J Mol Sci*, 2023, 24(11): 9519.
- [71] GUO M, LIU J H, MA X, et al. The plant heat stress transcription factors (HSFs): structure, regulation, and function in response to abiotic stresses [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 114.
- [72] SONG X, LIU G, DUAN W, et al. Genome-wide identification, classification and expression analysis of the heat shock transcription factor family in Chinese cabbage [J]. *Mol Genet Genomics*, 2014, 289(4): 541-51.
- [73] 张慧敏, 赵乾宇, 李红颖, 等. 过量表达大白菜 *BrHSF16* 基因提高转基因拟南芥耐热性 [J]. *植物生理学报* (ZHANG H M, ZHAO Q Y, LI H Y, et al. Overexpression of *BrHSF16* gene in Chinese cabbage improves heat tolerance of transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology Journal*), 2021, 57(10): 1915-25.
- [74] TOKIĆ M, TKALEC M, VITKO S, et al. Physiological and molecular response of *Brassica rapa* to moderate and extreme heat [J]. *Acta Bot Croat*, 2025, 84(2): 266-75.
- [75] WANG X, WANG H, WANG J, et al. The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa* [J]. *Nat Genet*, 2011, 43(10): 1035-9.
- [76] 门淑珍, 李桂忱, 温馨雨, 等. 植物热激蛋白功能及表达调控

- 的研究进展[J]. 聊城大学学报(自然科学版)(MEN S Z, LI G C, WEN X Y, et al. Research progress on the functions and expression regulation of plant heat shock proteins [J]. Journal of Liaocheng University, Natural Science Edition), 2024, 37(3): 69-79.
- [77] 郑佳秋, 侯喜林, 陈晓峰, 等. 不结球白菜热激蛋白基因克隆及表达[J]. 西北植物学报(ZHENG J Q, HOU X L, CHEN X F, et al. Cloning and expression of a heat shock protein gene in non-heading Chinese cabbage [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica), 2008(10): 1935-40.
- [78] LIU W, DAI Z, JIA J, et al. Comparative physiological and transcriptomic analyses identify computationally predicted key genes and regulatory pathways in non-heading chinese cabbage under heat stress [J]. BMC Plant Biol, 2025, 25(1): 1042.
- [79] 杨发斌, 刘华, 邱念伟, 等. 大白菜耐热机制研究进展[J]. 山东农业科学(YANG F B, LIU H, QIU N W, et al. Research progress on heat tolerance mechanisms in Chinese cabbage [J]. Shandong Agricultural Sciences), 2017, 49(12): 149-53.
- [80] OLSEN A N, ERNST H A, LEGGIO L L, et al. NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diversifies [J]. Trends Plant Sci, 2005, 10(2): 79-87.
- [81] PURANIK S, SAHU P P, SRIVASTAVA P S, et al. NAC proteins: regulation and role in stress tolerances [J]. Trends Plant Sci, 2012, 17(6): 369-81.
- [82] YUAN S, YONG X, LU Y, et al. The transcription factor BrNAC19 acts as a positive regulator of the heat stress response in Chinese cabbage [J]. Horticulturae, 2024, 10(12): 1236.
- [83] 叶红, 王斌, 任飞, 等. 园艺植物 WRKY 基因功能研究进展[J]. 广东农业科学(YE H, WANG B, REN F, et al. Research progress on the functions of WRKY genes in horticultural plants [J]. Guangdong Agricultural Sciences), 2023, 50(9): 68-78.
- [84] GAO Z, WANG H, CHEN X, et al. BcVQ11A-BcWRKY23-BcWRKY25 module is involved in thermotolerance by regulating phenylalanine ammonia-lyase activity in non-heading Chinese cabbage [J]. Plant Cell Environ, 2025, 48(3): 2357-76.
- [85] AN H, CHENG Z, TAO J, et al. *PIWRKY31*, a WRKY member, confers high-temperature tolerance by maintaining rose homeostasis in herbaceous peony [J]. J Plant Biol, 2025, 68: 347-59.
- [86] MA Z, HU L, ZHONG Y, et al. Structure, evolution, and roles of MYB transcription factors proteins in secondary metabolite biosynthetic pathways and abiotic stresses responses in plants: a comprehensive review [J]. Front Plant Sci, 2025, 16: 1626844.
- [87] 程犇. 植物非生物胁迫应答蛋白的数据整合及生物信息学分析[D]. 郑州: 郑州大学, 2022.
- [88] DENG M, WANG Y, KUZMA M, et al. Activation tagging identifies *Arabidopsis* transcription factor AtMYB68 for heat and drought tolerance at yield determining reproductive stages [J]. Plant J, 2020, 104(6): 1535-50.
- [89] MIZOI J, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, et al. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses [J]. Annu Rev Plant Biol, 2012, 63: 173-99.
- [90] 付小侠. 结球白菜BrERF2基因的克隆及功能分析[D]. 赣州: 赣南师范大学, 2023.
- [91] LIU W, DAI Z, JIA J, et al. Comparative physiological and transcriptomic analyses identify computationally predicted key genes and regulatory pathways in non-heading Chinese cabbage under heat stress [J]. BMC Plant Biol, 2025, 25(1): 1042.
- [92] SAINI N, NIKALJE G, ZARGAR S M, et al. Molecular insights into sensing, regulation and improving of heat tolerance in plants [J]. Plant Cell Rep, 2022, 41(3): 799-813.
- [93] DONG X, YI H, LEE J, et al. Global gene-expression analysis to identify differentially expressed genes critical for the heat stress response in *Brassica rapa* [J]. PLoS One, 2015, 10(6): e0130451.
- [94] BERNABEORTS J M, CASASRODRIGO I, MINGUET E G, et al. Assessment of Cas12a-mediated gene editing efficiency in plants [J]. Plant Biotechnol J, 2019, 17(10): 1971-84.
- [95] WANG L, LI F. DNA methylation: from model plants to vegetable crops [J]. J Plant Physiol, 2022, 58(3): 215-25.
- [96] LIU G, XIA Y, LIU T, et al. The DNA methylome and association of differentially methylated regions with differential gene expression during heat stress in *Brassica rapas* [J]. Int J Mol Sci, 2018, 19(5): 1414.
- [97] 高桂珍, 应菲, 陈碧云, 等. 热胁迫过程中白菜型油菜种子DNA的甲基化[J]. 作物学报(GAO G Z, YING F, CHEN B Y, et al. DNA methylation in rapeseed seeds during heat stress [J]. Acta Agronomica Sinica), 2011, 37(9): 1597-604.
- [98] KUMAR V, THAKUR J K, PRASAD M, et al. Histone acetylation dynamics regulating plant development and stress responses [J]. Cell Mol Life Sci, 2021, 78(10): 4467-86.
- [99] XUE F L, YUN Z L, JUN R X, et al. Recent progress of molecular mechanisms of DNA methylation in plant response to abiotic stress [J]. Environ Exp Bot, 2024, 218: 105599.
- [100] LIU G, XIA Y, LIU T, et al. The DNA methylome and association of differentially methylated regions with differential gene expression during heat stress in *Brassica rapa* [J]. Int J Mol Sci, 2018, 19(5): 1414.
- [101] YU X, WANG H, LU Y, et al. Identification of conserved and novel microRNAs that are responsive to heat stress in *Brassica rapa* [J]. J Exp Bot, 2012, 63(2): 1025-38.
- [102] LI Y, LI X, YANG J, et al. Natural antisense transcripts of mir398 genes suppress micror398 processing and attenuate plant thermotolerance [J]. Nat Commun, 2020, 11(1): 5351.
- [103] WANG A, HU J, GAO C, et al. Genome-wide analysis of long non-coding mas unveils the regulatory roles in the heat tolerance of Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *chinensis*) [J]. Sci Rep, 2019, 9(1): 5002
- [104] JHA U C, NAYYAR H, JHA R, et al. Long non-coding RNAs: emerging players regulating plant abiotic stress response and adaptation [J]. BMC Plant Biol, 2020, 20(1): 466.
- [105] YOON E K, KRISHNAMURTHY P, KIM J A, et al. Genome-wide characterization of *Brassica rapa* genes encoding serine/arginine-rich proteins: expression and alternative splicing events by abiotic stresses [J]. J Plant Biol, 2018, 61(4): 198-209.
- [106] ERPING L, JACOB W, HAOYU Z, et al. An evolving understanding of multiple causal variants underlying genetic association signals [J]. Am J Hum Genet, 2025, 112(4): 741-50.
- [107] 高天一, 任锡亮, 孟秋峰, 等. 不同环境因子对不结球白菜软腐病发生的影响[J]. 湖南农业科学(GAO T Y, REN X L, MENG Q F, et al. Effects of different environmental factors on the occurrence of soft rot in non-heading Chinese cabbage [J]. Hunan Agricultural Sciences), 2023(6): 70-2,78.