

The Effects of Heat Stress on Rapeseed Yield and Oil Content: A Review

Zhihong Liu, Xuelong Wu, Ruizhi Huang*

Institute of Virology and Biotechnology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou Zhejiang
Email: *huangrz2001@aliyun.com

Received: Jun. 20th, 2018; accepted: Jul. 3rd, 2018; published: Jul. 10th, 2018

Abstract

Rapeseed is the main oil crop in the world and China. With the increase in global warming, heat stress has become a major deleterious factor limiting the yield and quality of rapeseed. It is of great importance to improve thermotolerance of rapeseed to ensure the stable production of oil crops in our country. So far, extensive research in aspects of heat stress effects on rapeseed yield and quality, identification of heat resistant resources, physiological and biochemical mechanism of thermotolerance, molecular regulation of heat response was carried out, and obtained a number of important progresses. In this article, we summarize and update the recent advances in relevant research fields to provide references for breeding rapeseed with increased thermotolerance.

Keywords

Rapeseed, Heat Stress, Yield, Oil Content, Molecular Mechanism

高温胁迫影响油菜籽粒产量、含油量研究进展

刘智宏, 吴学龙, 黄锐之*

浙江农业科学院病毒学与生物技术研究所, 浙江 杭州
Email: *huangrz2001@aliyun.com

收稿日期: 2018年6月20日; 录用日期: 2018年7月3日; 发布日期: 2018年7月10日

摘要

油菜是世界和我国的主要油料作物。随着全球气候变暖, 高温热害已成为油菜稳产高产的主要威胁之一,

*通讯作者。

提高油菜高温适应性对确保我国油料作物生产安全具有重要意义。国内外学者在高温胁迫对油菜产量、品质、生理生化影响、油菜高温响应分子调控机制以及耐热资源鉴定等方面开展了广泛研究,取得了诸多有价值的结果。本文就相关研究领域取得的重要进展、所涉及的关键问题进行了综述和回顾,以期对油菜耐热遗传改良提供参考。

关键词

油菜, 高温胁迫, 产量, 含油量, 分子机制

Copyright © 2018 by authors and Hans Publishers Inc.

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

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



Open Access

1. 引言

油菜是世界主要油料作物,我国油菜面积和产量均居世界前列[1]。油菜生产在国民经济和人民生活占有重要地位,目前已占我国油料作物产油量的 57.2%。虽然我国油菜生产总体发展良好,但食用植物油供给依然形势严峻,国内植物油消费总量的 60%以上依赖进口[2]。由于我国耕地资源缺乏、全球生态环境不断恶化,如何利用有限的耕地面积产出更多油脂是油料作物育种所面临的巨大挑战[3],培育高产、稳产、高含油量油菜品种是稳定油菜产能、确保食用油供给安全最重要的途径之一。

高温胁迫严重影响作物生长发育,是作物稳产高产的主要威胁。油菜种子发育期日平均温度与含油量呈负相关[4]。油菜成熟期间气温在 20℃以上、光照充足、昼夜温差大、土壤湿度适宜有利于油分积累,产量和含油量高;而温度过高,会导致“高温逼熟”,植株衰老加速、灌浆期缩短,千粒重和含油量降低,是影响油菜产量和含油量的重要环境胁迫因素[5] [6]。随着全球气候变暖,占我国油菜面积约 80%的长江流域主产区呈初夏高温热浪提前来临趋势,高温胁迫对油菜等作物的不利影响日渐显现,生产的不稳定性显著增加[3]。提高油菜等作物的耐热性是农业生产面临的紧迫课题,深入研究油菜种子发育期高温耐受的分子机理,特别是油菜胚胎发育、油脂积累和高温胁迫响应的协同调控机制,将为全球气候变化形势下的油菜高产抗逆分子育种提供重要理论参考。

2. 高温胁迫对油菜籽粒产量和品质的影响

高温热害严重影响油菜生长发育过程和最终产量、品质。花期高温胁迫降低雌、雄配子体活力,导致角果败育,干扰种子生产[7]。Angadi [8]等选择芸薹属白菜型(*B. rapa* L.)、芥菜型(*Brassica juncea* L.)和甘蓝型(*B. napus* L.)三个物种的多个油菜品种在始花期、角果发育早期分别进行 7 天 35℃/白天、15℃/黑夜的高温胁迫处理,3 个不同物种油菜的生殖器官均产生了高温伤害,并且花期高温胁迫对产量形成的影响大于角果发育期高温胁迫。在主茎上,因高温胁迫引起的平均种子产量降低了 89%,但分枝角果数增多,产生了部分的补偿效应,最终的单株种子产量平均值为对照植株(生长温度 20℃/白天, 15℃/黑夜)的 52%。可育荚(不是总荚数)、千粒重和每荚种子数的减少是单株种子产量降低的原因。他们还发现白菜型油菜比芥菜型和甘蓝型油菜对高温更为敏感,但甘蓝型油菜在高温胁迫消除后的修复能力相对较弱。Gan [9]等在不同生长期对多个甘蓝型和芥菜型油菜品种进行高温胁迫(处理 10 天: 35℃、16 h 光照; 18℃、8 h 黑暗),高温使油菜各产量构成因素均有显著下降($P < 0.01$),主花序角果数、每角粒数、粒重平均分别下降了 75%、25%和 22%。不同生长时期高温处理对油菜单株种子产量的影响幅度差异明显,

花芽形成期、开花期、角果发育期 10 天高温胁迫使单株种子产量分别下降了 15%、58%和 77%。他们发现在较早生长时期高温胁迫后植株可以有一定程度的修复,而角果发育期的高温胁迫导致大部分产量构成因素严重下降。Brunel-Muguet [10]等在油菜灌浆期采用 33℃/白天, 19℃/黑夜(对照为 20℃/白天, 15℃/黑夜)高温胁迫处理降低了单株种子量,可能是由于代偿作用,种子干重没有太大变化。总体而言,不同研究结果均显示生殖生长期遭遇高温胁迫会显著降低油菜产量。

高温胁迫不仅使油菜产量下降,也影响了油菜品质, Aksouh-Harradj [11]等发现开花后 25 天至 29 天每天 5 小时 38℃高温处理导致各受试油菜品种的种子产量和油脂/蛋白质比例均有降低,但对脂肪酸组分的影响不大。

2011 年 3 月至 5 月期间,长江流域冬油菜区遭遇 50 年一遇的极端高温,姚仪敏[12]等调查了江汉平原油菜集中产区 7 个县市区的油菜千粒重,发现受热害影响的油菜千粒重比所涉品种“标准千粒重”普遍明显降低,其中水田油菜和旱田油菜千粒重降低值分别达 0.527 g 和 0.390 g。结合对当地长期气象观测资料的分析,证明了“高温逼熟”对千粒重这一油菜产量构成要素的负面影响。

3. 油菜高温胁迫的生理响应

高温胁迫也会影响一些油菜重要生理过程。苗期高温处理使油菜叶绿素含量下降,并由于细胞膜受到损伤、膜透性增大,以致组织浸提液的电导率增大[13]。

光合作用是植物物质转化和能量代谢的关键,也是植物对高温最为敏感的生理过程之一[14] [15] [16]。黄纯倩[17]等发现苗期高温胁迫使油菜叶片净光合速率持续降低。通过叶绿素荧光参数测定发现,高温胁迫后叶片光化学效率(Fv/Fm)、最大电子传递速率(ETRmax)的降幅明显,说明高温使油菜叶片 PSII 反应中心受损、光合电子传递受阻。光合作用相关酶活性测定结果显示,持续高温显著抑制 Rubisco 酶活性。更为重要的是高温胁迫对油菜叶片 PSII 损伤是不可逆的。

木质素在增强植物抵御生物和非生物胁迫方面都具有积极作用,高温胁迫也显著影响油菜根、茎的木质化过程。尹能文[18]等研究了油菜根、茎木质化对高温胁迫的应答,结果显示高温使根、茎的木质部显著增厚、木质素总量增加、S 型木质素比例提高。

4. 油菜耐热资源鉴定

通过选育耐热品种可有效减轻高温胁迫对油菜生产的危害。伊淑丽[19]等利用温控温室筛选高温胁迫后品质稳定的油菜材料,他们从开花后 30 天起进行 15 天 35℃~40℃的高温处理,与常温种植的相应材料种子油脂、蛋白质积累过程动态比较,筛选出了 3 个油脂积累过程受高温胁迫影响不明显的品质高温稳定型油菜材料。

耐热性不同的作物品种在高温胁迫下会存在许多生理生化指标的显著差异,可以作为评价作物耐热性的间接指标。王敏[13]等测定了 16 个油菜材料高温胁迫前后多个生理、生化指标的变化,筛选出组织浸提液电导率、叶片可溶性蛋白质含量、丙二醛含量、脯氨酸含量可作为油菜苗期耐热性鉴定的生理指标。

官春云[20]等则通过跟踪不同生育期油菜品种种子干重、油脂、蛋白质以及硫苷和芥酸累积动态,并分析了各品种种子成熟天数、成熟所经历的总积温、日均温,发现油菜角果发育成熟期的适宜日均温度为 16℃~17℃,日均温度超过 20℃即会引起高温逼熟。他们进而提出了在现有基础上进行品种改良,选育日均温度 20℃以上仍能正常成熟的油菜,以解决高温逼熟的问题。

5. 高温胁迫影响油菜产量和品质的分子机制

作物对高温的感知和响应机制非常复杂,提高作物的耐热性有待于对作物耐热机制的深入阐述。Yu [21]等采用甘蓝型油菜 95K EST 芯片分析了开花后 20 天油菜角果在高温胁迫后的转录表达谱,发现大量

高温诱导的差异表达基因。上调的基因包括许多 HSF/HSP 转录本和其他高温相关的标记基因,如 RoF2、DRYB2A、MbF1C 和 HSA32 [22] [23] [24] [25], 该结果反映了油菜与其他植物重要耐热因子间的保守性。并且 40.9% (511)的高温上调基因在角果皮和种子中同时受高温诱导表达, 其中包括一些转录因子和潜在的发育调控因子。相反, 高温下调的基因在角果皮和种子之间不同, 主要与各个组织的生物学功能有关, 如在角果皮中的硫甙代谢和种子中的类黄酮合成。此外, 这些差异表达基因的很大一部分(三分之一)具有未知的功能。李超[26]等采用高通量测序技术分析了籽粒成熟期油菜高温胁迫下的基因表达谱, 检测到的差异表达基因相当一部分与环境胁迫以及淀粉和糖代谢途径相关。Yan [27]等运用蛋白质组学技术鉴定了一个油菜种子中被高温诱导表达提高的乙二醛酶蛋白 GLYI, 他们进一步利用酵母系统证明 *BnGLYI-3* 基因超表达可以提高酵母的耐热性, 显示 *BnGLYI-3* 可能在油菜对高温的响应过程中具有重要作用。Zhu [28] 等对甘蓝型油菜 *Hsf* 基因家族的表达特性进行系统分析, 发现大部分的 *BnaHsf* 家族基因受高温诱导表达上调。张腾国[29]等发现高温等逆境胁迫提高白菜型油菜谷胱甘肽还原酶基因 *GR2* 表达水平和酶活性。

种子发育期间夜间高温也会影响油脂积累。Zhou [30]等比较了两个含油量差异显著的油菜品种在不同夜间温度下种子含油量和脂肪酸组成的变化。研究表明, 夜间高温使种子含油量显著下降(高、低含油量品种分别下降了 13.7%和 18.9%), 并且饱和、单不饱和脂肪酸硬脂酸(C18:0)与油酸(C18:1)的比例下降, 多不饱和脂肪酸如亚油酸(C18:2)与亚麻酸(C18:3)等的比值升高。对种子转录组谱的深入分析显示, 夜间高温抑制了赤霉素传导途径负调控因子 *DELLA* 基因的表达, 从而增强种子内源赤霉素信号, 并进一步显著上调脂肪酸 β -氧化途径、乙醛酸循环途径等脂肪酸分解代谢相关基因的表达。研究揭示了夜间高温导致油菜含油量下降的分子机制。

DNA 甲基化在调控作物抗逆过程中起重要作用。Gao [31]等研究了热敏和耐热两个不同基因型甘蓝型油菜苗期高温胁迫下甲基化水平和胞嘧啶甲基化模式的变化。结果表明, 在高温胁迫后, 热敏感基因型油菜的甲基化比耐热基因型油菜增加更多。耐热基因型油菜中出现较多的 DNA 去甲基化现象, 而热敏感基因型油菜中出现较多的 DNA 甲基化。高温胁迫通过胞嘧啶甲基化的变化影响了大量的基因, 表明这些基因可能在甘蓝型油菜的对高温胁迫的响应和耐受中起重要作用, 该研究丰富了甘蓝型油菜适应高温胁迫的 DNA 甲基化调控机制。

6. 展望

在全球气温升高、高温胁迫灾害频现的大背景下, 有关油菜高温热害的研究日益受到重视, 经过国内外科学家的长期努力, 已积累了诸多研究结果, 初步了解了油菜对高温胁迫的反应和分子机制。但需要看到, 这些结果多是零散的, 距全面解析油菜耐热机理、在油菜育种、生产中发挥作用距离尚远。

油菜应答高温胁迫涉及复杂的生物学过程[32] [33] [34], 要切实有效的改良油菜耐热性状、提高高温条件下油菜产量和品种, 仍有待于油菜高温胁迫分子遗传机制的深入探索。除此之外, 建立高效精准的油菜生殖生长期耐热性鉴定技术、利用高通量测序技术等现代分子生物学手段大规模定位和克隆更多耐热基因、开发油菜耐热性状紧密连锁分子标记等都将为耐热油菜品种选育提供更为明确的方向。

基金项目

国家重点基础研究发展计划(973 计划) (2015CB150206); 国家重点研发计划(2018YFD0100600); 国家自然科学基金面上项目(30671332); 浙江省公益技术应用研究项目(2016C32099)。

参考文献

- [1] 殷艳, 廖星, 余波, 王汉中. 我国油菜生产区域布局演变和成因分析[J]. 中国油料作物学报, 2010, 32(1): 147-151.

- [2] 刘成, 黄杰, 冷博峰, 冯中朝, 李俊鹏. 我国油菜产业现状、发展困境及建议[J]. 中国农业大学学报, 2017, 22(12): 203-210.
- [3] 张树杰, 王汉中. 我国油菜生产应对气候变化的对策和措施分析[J]. 中国油料作物学报, 2012, 34(1): 114-122.
- [4] 谭太龙, 徐一兰, 官春云. 油菜含油量的影响因素及其调控研究概况[J]. 作物研究, 2005(5): 332-335.
- [5] Wu, X., Liu, Z., Hu, Z. and Huang, R. (2014) BnWR11 Coordinates Fatty Acid Biosynthesis and Photosynthesis Pathways during Oil Accumulation in Rapeseed. *Journal of Integrative Plant Biology*, **56**, 582-593. <https://doi.org/10.1111/jipb.12158>
- [6] Zhu, Y.N., Cao, Z.Y., Xu, F., Huang, Y., Chen, M.X., Guo, W.L., Zhou, W.J., Zhu, J., Meng, J.L., Zou, J. and Jiang, L.X. (2012) Analysis of Gene Expression Profiles of Two Near-Isogenic Lines Differing at a QTL Region Affecting Oil Content at High Temperatures during Seed Maturation in Oilseed Rape (*Brassica napus* L.). *Theoretic Applied Genetics*, **124**, 515-531. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1725-2>
- [7] Young, L.W., Wilen, R.W. and Bonham-Smith, P.C. (2004) High Temperature Stress of *Brassica napus* during Flowering Reduces Micro- and Megagametophyte Fertility, Induces Fruit Abortion, and Disrupts Seed Production. *Journal of Experimental Botany*, **55**, 485-495. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh038>
- [8] Angadi, S.V., Cutforth, H.W., Miller, P.R., McConkey, B.G., Entz, M.H., Brandt, S.A. and Volkmar, K.M. (2000) Response of Three Brassica Species to High Temperature Stress during Reproductive Growth. *Canadian Journal of Plant Science*, **80**, 693-701. <https://doi.org/10.4141/P99-152>
- [9] Gan, Y., Angadi, S.V., Cutforth, H., Potts, D., Angadi, V.V. and McDonald, C.L. (2004) Canola and Mustard Response to Short Periods of Temperature and Water Stress at Different Developmental Stages. *Canadian Journal of Plant Science*, **84**, 697-704. <https://doi.org/10.4141/P03-109>
- [10] Brunel-Muguet, S., D'Hooghe, P., Bataillé, M.P., Larré, C., Kim, T.H., Trouverie, J., Avice, J.C., Etienne, P. and Dürr, C. (2015) Heat Stress during Seed Filling Interferes with Sulfur Restriction on Grain Composition and Seedgermination in Oilseed Rape (*Brassica napus* L.). *Frontiers in Plant Science*, **6**, 213. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00213>
- [11] Aksouh-Harradj, N., Campbell, L. and Mailer, R. (2006) Canola Response to High and Moderately High Temperature Stresses during Seed Maturation. *Canadian Journal of Plant Science*, **86**, 967-980. <https://doi.org/10.4141/P05-130>
- [12] 姚仪敏, 吴晨阳, 黄永平, 龙毅, 冯艳林, 龚长东, 谭少武, 杨辉, 田小海. 2011年江汉平原高温干旱天气对油菜千粒重的影响[J]. 湖北农业科学, 2011, 50(23): 4784-4786.
- [13] 王敏, 曲存民, 刘晓兰, 谢景梅, 李加纳. 温度胁迫下甘蓝型油菜苗期生理生化指标的研究[J]. 作物杂志, 2013(2): 53-59.
- [14] Yamasaki, T., Yamakawa, T., Yamane, Y., Koike, H., Satoh, K. and Katoh, S. (2002) Temperature Acclimation of Photosynthesis and Related Changes in Photosystem II Electron Transport in Winter Wheat. *Plant Physiology*, **128**, 1087-1097. <https://doi.org/10.1104/pp.010919>
- [15] Zhong, L., Zhou, W., Wang, H., Ding, S., Lu, Q., Wen, X., Peng, L., Zhang, L. and Lu, C. (2013) Chloroplast Small Heat Shock Protein HSP21 Interacts with Plastid Nucleoid Protein pTAC5 and Is Essential for Chloroplast Development in Arabidopsis under Heat Stress. *Plant Cell*, **25**, 2925-2943. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.111229>
- [16] Chen, S.T., He, N.Y., Chen, J.H. and Guo, F.Q. (2016) Identification of Core Subunits of Photosystem II as Action Sites of HSP21 That Is Activated by the GUN5-Mediated Retrograde Pathway in Arabidopsis. *The Plant Journal*, **89**, 1106-1118.
- [17] 黄纯倩, 朱晓义, 张亮, 孙兴超, 华玮. 干旱和高温对油菜叶片光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2017, 39(3): 342-350.
- [18] 尹能文, 李加纳, 刘雪, 练剑平, 付春, 李威, 蒋佳怡, 薛雨飞, 王君, 柴友荣. 高温干旱下油菜的木质化应答及其在茎与根中的差异[J]. 作物学报, 2017, 43(11): 1689-1695.
- [19] 伊淑丽, 亓浩. 在高温胁迫下品质稳定型和敏感型甘蓝型油菜的筛选及其品质动态变化过程的研究[J]. 陕西农业科学, 2015, 61(12): 31-33.
- [20] 官春云, 陈社员, 李柯. 不同生育期油菜种子的成熟特性[J]. 作物研究, 2008, 22(3): 164-168.
- [21] Yu, E., Fan, C.C., Yang, Q.Y., Li, X.D., Wan, B.X., Dong, Y.N., Wang, X.M. and Zhou, Y.M. (2014) Identification of Heat Responsive Genes in *Brassica napus* Siliques at the Seed-Filling Stage through Transcriptional Profiling. *PLoS ONE*, **9**, e101914. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101914>
- [22] Chang, Y., Liu, H., Liu, N., Chi, W., Wang, C., Chang, S. and Wang, T.A. (2007) Heat-Inducible Transcription Factor, HsfA2, Is Required for Extension of Acquired Thermotolerance in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **143**, 251-262. <https://doi.org/10.1104/pp.106.091322>
- [23] Hsu, S.F., Lai, H.C. and Jinn, T.L. (2010) Cytosol-Localized Heat Shock Factor-Binding Protein, AtHSBP, Functions

- as a Negative Regulator of Heat Shock Response by Translocation to the Nucleus and Is Required for Seed Development in Arabidopsis. *Plant Physiology*, **153**, 773-784. <https://doi.org/10.1104/pp.109.151225>
- [24] Li, X.M., Chao, D.Y., Wu, Y., Huang, X.H., Chen, K., Cui, L.G., Su, L., Ye, W.W., Chen, H., Chen, H.C., Dong, N.Q., Guo, T., Shi, M., Feng, Q., Zhang, P., Han, B., Shan, J.X., Gao, J.P. and Lin, H.X. (2015) Natural Alleles of a Proteasome $\alpha 2$ Subunit Gene Contribute to Thermotolerance and Adaptation of African Rice. *Nature Genetics*, **47**, 827-833. <https://doi.org/10.1038/ng.3305>
- [25] Liang, Q., Lu, X., Jiang, L., Wang, C., Fan, Y. and Zhang, C. (2010) EMB1211 Is Required for Normal Embryo Development and Influences Chloroplast Biogenesis in Arabidopsis. *Physiologia Plantarum*, **140**, 380-394. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2010.01407.x>
- [26] 李超, 荐红举, 刘列钊, 李加纳. 高温胁迫下油菜籽粒成熟期基因差异表达分析[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2014, 36(11): 19-25.
- [27] Yan, G., Lv, X., Gao, G., Li, F., Li, J., Qiao, J., Xu, K., Chen, B., Wang, L., Xiao, X. and Wu, X. (2016) Identification and Characterization of a Glyoxalase I Gene in a Rapeseed Cultivar with Seed Thermotolerance. *Frontiers in Plant Science*, **7**, 150. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00150>
- [28] Zhu, X., Huang, C., Zhang, L., Liu, H., Yu, J., Hu, Z. and Hua, W. (2017) Systematic Analysis of Hsf Family Genes in the *Brassica napus* Genome Reveals Novel Responses to Heat, Drought and High CO₂ Stresses. *Frontiers in Plant Science*, **8**, 1174. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01174>
- [29] 张腾国, 聂亭亭, 孙万仓, 史中飞, 王娟. 逆境胁迫对油菜谷胱甘肽还原酶基因表达及其酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(1): 213-222.
- [30] Zhou, L.H., Yan, T., Chen, X., Li, Z.L., Wu, D.Z., Hua, S.J. and Jiang, L.X. (2018) Effect of High Night Temperature on Storage Lipids and Transcriptome Changes in Developing Seeds of Oilseed Rape. *Journal of Experimental Botany*, **69**, 1721-1733. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery004>
- [31] Gao, G.Z., Li, J., Li, H., Li, F., Xu, K., Yan, G.X., Chen, B., Qiao, J.W. and Wu, X.M. (2014) Comparison of the Heat Stress Induced Variations in DNA Methylation between Heat-Tolerant and Heat-Sensitive Rapeseed Seedlings. *Breeding Science*, **64**, 125-133. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.64.125>
- [32] Larkindale, J.L., Hall, J.D., Knight, M.R. and Vierling, E. (2005) Heat Stress Phenotypes of *Arabidopsis* mutants Implicate Multiple Signaling Pathways in the Acquisition of Thermotolerance. *Plant Physiology*, **138**, 882-897. <https://doi.org/10.1104/pp.105.062257>
- [33] Li, S.X., Liu, J.X., Liu, Z.Y., Li, X.R., Wu, F.J. and He, Y.K. (2014) Heat-Induced TAS1 TARGET1 Mediates Thermotolerance via Heat Stress Transcription Factor A1a-Directed Pathways in Arabidopsis. *Plant Cell*, **26**, 1764-1780. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.124883>
- [34] Yu, H.D., Yang, X.F., Chen, S.T., Wang, Y.T., Li, J.K., Shen, Q., Liu, X.L. and Guo, F.Q. (2012) Downregulation of Chloroplast RPS1 Negatively Modulates Nuclear Heat-Responsive Expression of HsfA2 and Its Target Genes in Arabidopsis. *PLoS Genetics*, **8**, e1002669. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002669>

知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2164-5507, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: hjas@hanspub.org