

网络出版时间:2026-05-13

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20260513.1017.002

小麦高温胁迫诱导的全基因组水平 mRNA 二级结构变化分析

崔东凯¹, 刘可可¹, 程文聪¹, 韩思蕊¹, 邓璐¹, 刘夏燕², 刘振山¹, 秦锦霞³

(1. 西北农林科技大学未来农业研究院, 陕西杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学生命科学院, 陕西杨凌 712100;

3. 西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100)

摘要:为探究高温下小麦全基因组水平 mRNA 二级结构重编程及其与翻译效率的关联,以小麦品种中国春为材料,利用 SHAPE-MaP 及多聚核糖体图谱技术,在不同条件下对苗期小麦进行了多组学联合分析。结果表明,小麦转录本起始与终止密码子位置的 SHAPE 反应活性显著高于两侧,呈现保守结构特征。与常温相比,高温胁迫导致全基因组转录本平均 SHAPE 反应活性降低, mRNA 倾向于形成双链结构,且该变化在恢复期表现出可逆性。高温胁迫初期,起始密码子区域的结构变化最为显著。多聚核糖体图谱显示高温导致多聚核糖体峰值下降,全基因组水平的翻译受到抑制。经关联分析,全基因组水平上转录本各区域的 SHAPE 反应活性变化与翻译效率变化之间无显著相关性。综上所述,高温诱导小麦 mRNA 折叠程度增加可能是一种主动防御策略,其与翻译调控呈现非线性复杂关系。

关键词:小麦;高温胁迫;RNA 二级结构;翻译效率

中图分类号:S512.1;S330

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2026)08-1059-09

Genome-Wide Analysis of mRNA Secondary Structure Changes in Wheat Induced by Heat Stress

Cui Dongkai¹, Liu Keke¹, Cheng Wencong¹, Han Sirui¹, Deng Lu¹,
Liu Xiayan², Liu Zhenshan¹, Qin Jinxia³

(1. Institute of Future Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: To investigate genome-wide mRNA secondary structure reprogramming and its correlation with translation efficiency under heat stress in wheat, this study performed a multi-omics analysis on wheat seedlings (cv. Chinese Spring) under different conditions, utilizing SHAPE-MaP and polysome profiling. The results showed that the SHAPE reactivity of start and stop codon positions in wheat transcripts was significantly higher than that of flanking regions, exhibiting conserved structural features. Compared with the control, heat stress resulted in a decrease in the average SHAPE reactivity across transcripts, indicating that mRNA tends to form double-stranded structures. This change exhibited reversibility during recovery. At the early stage of heat stress, structural changes in the start codon region were the most significant. Polysome profiling showed that heat stress caused a decrease in polysome peaks, and translation was inhibited at the genome-wide level. Correlation analysis revealed that there was no significant correlation between SHAPE reactivity changes and translation efficiency changes of various functional regions at the genome-wide level. In summary, the heat-induced increase in mRNA folding may be a proactive defense strategy, which presents a non-linear complex

收稿日期:2026-02-06

修回日期:2026-04-07

基金项目:国家自然科学基金面上项目(32470677)

第一作者 E-mail: cuidongkai@nwfau.edu.cn (崔东凯)

通讯作者 E-mail: jinxiaqin2015@nwfau.edu.cn (秦锦霞); zhenshanliu@nwfau.edu.cn (刘振山)

relationship with translational regulation.

Keywords: Wheat; Heat stress; RNA secondary structure; Translation efficiency

全球气候变暖已成为制约农业生产并威胁粮食安全的重要环境因素。小麦(*Triticum aestivum* L.)作为中国第二大口粮作物,其生长发育对环境温度极为敏感^[1]。研究表明,高温胁迫是影响小麦产量的主要非生物逆境之一,极端高温下小麦灌浆受阻,生物量积累减少,正常生长受到显著影响,最终造成小麦严重的产量损失^[2-3]。近年来,随着温室效应加剧,中国部分小麦主产区粮食安全面临严峻挑战^[4]。深入探究小麦响应高温胁迫的分子机制,解析其耐热调控网络,对于耐热小麦新品种选育、保障国家粮食安全及农业可持续发展具有重要的战略意义。

基因表达是一个多层级的精密调控过程^[5]。长期以来植物耐热机理的研究主要聚焦于转录水平的基因表达调控,例如热激转录因子(HSFs)对热激蛋白(HSPs)及其他逆境响应基因的诱导表达^[6-7]。现有研究表明,转录水平的 mRNA 丰度变化不能完全代表最终功能蛋白的动态变化^[8]。特别是在应对高温等环境胁迫时,植物需要通过更为迅速灵活的机制来调整蛋白组以维持细胞稳态^[9]。越来越多的证据提示,转录后调控特别是翻译水平的调控,在植物快速适应环境变化中可能发挥着比转录调控更直接和关键的作用^[10]。

诸多转录后调控元件中, RNA 二级结构被认为是调节翻译效率的关键因子之一^[11]。作为除序列信息外的“第二层遗传密码”, mRNA 二级结构能通过动态的构象变化(茎环结构、RNA 温度计等)直接感知环境信号并调控核糖体的招募与移动^[12-13]。已有研究证实模式植物拟南芥 mRNA 二级结构在响应温度变化中的重要作用。例如, *PIF7* 的 5'-UTR 结构能作为 RNA 温度计调控基因的翻译^[14]。水稻研究中发现,高温导致全基因组范围 mRNA 结构重塑,这种结构变化主要与转录本丰度的降低相关,未表现出与翻译效率变化的显著相关性^[15]。

作为基因组庞大且复杂的异源六倍体作物,小麦的高温胁迫响应机制一直是研究热点^[16]。随着多组学技术的发展,越来越多的证据表明翻译重编程是小麦适应高温的关键策略。彭惠茹教授团队近期的研究揭示,高温显著重塑小麦的翻

译模式,许多逆境响应基因通过翻译效率的动态调整来维持细胞稳态^[17]。代谢组与转录组的联合分析也进一步证实,高温下小麦叶片中存在广泛的转录后调控网络以应对代谢网络的改变^[18]。

本研究以小麦品种中国春为实验材料,利用改进的选择性 2'-羟基酰化分析(SHAPE-MaP)技术^[19]结合多聚核糖体图谱分析,在全基因组水平系统解析高温胁迫下小麦 mRNA 二级结构的重编程特征及翻译效率的动态变化规律;分析 mRNA 二级结构重塑与翻译效率变化之间的关联性,从转录后调控层面揭示小麦响应高温胁迫的新机制,以期小麦耐热遗传改良及分子育种提供理论依据和新的基因资源。

1 材料与方法

1.1 供试材料与胁迫处理

供试材料为小麦品种中国春(Chinese Spring)。种子经表面消毒后,在人工气候箱中土培生长(22 °C,光/暗周期 16 h/8 h)。选择 7 d 龄、长势一致的幼苗进行高温处理。处理条件:将幼苗置于 40 °C 光照培养箱中分别处理 15 min 和 1 h;将处理 1 h 后的幼苗移回 22 °C 常温条件下恢复 15 min;以一直在 22 °C 生长的幼苗作为对照。每个处理设置 2 个生物学重复。

1.2 SHAPE-MaP 文库构建与测序

参考文献[19]方法构建 SHAPE-MaP 文库。将胁迫处理后的小麦幼苗置于 100 mmol · L⁻¹ 烟酰胺咪唑(NAI)缓冲液中,混匀孵育 10 min,加入 100 mmol · L⁻¹ DTT 溶液终止反应。使用 TRizol 法提取总 RNA,按照 Hieff NGS[®] mRNA Isolation Master Kit 试剂盒步骤进行 mRNA 纯化,按照 NEB Next[®] Ultra[™] II RNA 非链特异性文库制备试剂盒步骤构建结构组文库,交由天津诺禾致源公司在华大 T7 平台进行测序。

1.3 多聚核糖体图谱分析与翻译组文库构建

取 1 g 样品在液氮中充分研磨成粉末状,加入 PEB 缓冲液(200 mmol · L⁻¹ Tris-HCl、200 mmol · L⁻¹ KCl、35 mmol · L⁻¹ MgCl₂、25 mmol · L⁻¹ EGTA、1% TritonX-100、1% 吐温-20、2% 聚氧乙烯以及 0.2 mol · L⁻¹ 蔗糖),低温

离心去除杂质,吸取上清液,平铺于 15%~60% 的蔗糖梯度上层,41 000 r · min⁻¹ 离心 2 h。利用密度梯度分离系统分离不同沉降系数的核糖体复合物,使用 TRIzol 法提取多聚核糖体部分的 RNA,按照 Hieff NGS[®] Ultima Dual-mode RNA Library Prep Kit 试剂盒说明书构建翻译组文库,在华大 T7 平台进行测序。

1.4 测序数据质控与比对

对结构组文库和翻译组文库原始数据进行质控,利用 Fastp 去除低质量序列与接头,通过 Hisat2 将有效读段比对到小麦参考基因组(IWGSC RefSeq V1.1)^[20],使用单一比对读段进行后续分析。

1.5 SHAPE-MaP 文库数据分析

(1)SHAPE-MaP 技术准确性验证。在 RNA central 数据库(<https://rnacentral.org/>)获取小麦 18S rRNA 序列与二级结构图谱。通过 Hisat2^[21]将有效读段比对到 18S rRNA 序列,再结合 Bcftools 与自编 Perl 脚本将 SHAPE 反应活性(SHAPE reactivity,SR)映射至二级结构图谱。

(2)转录本 mRNA 结构变化分析。对于结构组文库中比对到小麦参考基因组的单一比对读段,采用 Bcftools^[22]结合并自编 Perl 脚本,计算获得全基因组转录本覆盖度大于 2 000 的核苷酸位点 SR。从小麦 GTF(<https://plants.ensembl.org/>)中获得关于起始密码子、终止密码子与 CDS 的注释信息,通过自编 Perl 脚本统计对应位置的平均 SR 与 SHAPE 反应活性变化量(Δ SR),在计算 Δ SR 时,高温胁迫 15 min 与 1 h 均以常温对照组为基准,恢复条件以高温胁迫 1 h 为基准。另以自编 Perl 脚本统计转录本平均 SR。所有结果均借助 R 语言 ggplot2 R 包进行可视化。

1.6 翻译效率变化基因鉴定

对于翻译组文库中比对到小麦参考基因组的单一比对读段,借助 Stringtie^[23]对蛋白编码基因表达进行定量分析,计算 FPKM 及翻译效率(translation efficiency, TE = FPKM_{Polysome}/FPKM_{Total})。基于上述相同的参照基准设置,计算各处理组基因的翻译效率变化(TE fold change),以 $|\log_2(\text{TE fold change})| > \log_2 1.5$ 且 $P \leq 0.05$ 为标准鉴定翻译效率变化基因。

1.7 RNA 结构变化与翻译效率变化相关性分析

基于不同比较条件下计算得到的 Δ SR 与 TE fold change 进行相关性分析,采用 R 语言 ggplot2

R 包进行结果可视化。

2 结果与分析

2.1 小麦 mRNA 二级结构的全基因组水平检测

为评估 SHAPE-MaP 技术在小麦中应用的准确性,本研究利用具有已知二级结构信息的 18S rRNA 作为内参进行验证。SHAPE 反应活性(SR)的高低反映了 RNA 构象灵活性。高 SR 通常指示该位点处于单链状态,而低 SR 则对应双链配对状态。将计算获得的 SR 映射至小麦 18S rRNA 的标准二级结构模型,结果(图 1)显示,高 SR 位点(代表高未配对概率)主要分布在 rRNA 的单链区域,低 SR 位点主要分布于双链配对区域。这种高度一致性表明本研究建立的 SHAPE-MaP 方法能够较准确区分 RNA 分子的单链与双链状态,分析方法可靠,可用于后续的全基因组水平的结构分析。

鉴于转录本的起始密码子、终止密码子及其侧翼区域是调控翻译效率与 mRNA 稳定性的关键功能区域,本研究基于高质量的结构组数据,进一步对小麦 mRNA 关键功能区域^[7,24]的结构特征进行解析。对全基因组转录本的起始密码子、终止密码子及其侧翼区域进行分析,结果(图 2)显示,起始密码子和终止密码子位置的 SR 显著高于其侧翼区域,呈现出明显的峰值特征,表明翻译起始和终止位点的 RNA 二级结构通常较为松散,倾向于以单链形式存在,这种开放的结构模式在常温对照与高温处理组之间保持基本一致,有利于核糖体的结合与解离,说明其作为维持翻译过程的结构基础,具有较高的保守性。

2.2 小麦 mRNA 二级结构对高温胁迫的响应

为探究高温胁迫后小麦全基因组水平 RNA 二级结构的整体变化情况,本研究计算了不同处理条件下所有转录本的平均 SR,筛选出各比较组中共有的转录本并进行分析。统计结果(图 3)显示,常温对照与恢复条件下转录本的平均 SR 整体高于高温条件,表明在高温胁迫后,小麦体内的 mRNA 倾向于形成双链结构;恢复期转录本的平均 SR 回升至接近常温水平,表明这种由高温诱导的结构变化是可逆的动态过程。该结果提示,小麦可能通过增加 mRNA 二级结构的稳定性来应对高温环境。

本研究计算了不同比较条件(高温胁迫 15

min 与对照组、高温胁迫 1 h 与对照组、恢复条件与高温胁迫 1 h)在这些区域的 Δ SR。结果(图 4)显示,与对照组相比,在高温胁迫 15 min 起始密码子位置的 Δ SR 显著高于其两侧碱基位点,且略高于终止密码子位置,表明起始密码子结构对高温最为敏感,发生了显著改变。随着胁迫时间延长至 1 h,起始密码子位置的 Δ SR 与侧翼区域差异不再明显,而终止密码子区域整体呈现 Δ SR 增加趋势。进入恢复期后,相较于高温胁迫 1 h,起始密码子区域的结构变化相较于终止密码子区域呈现相反趋势。这些结果揭示了起始密码子和终止密码子区域的 RNA 二级结构在高温胁迫不同

阶段呈现出特异性的动态响应模式。

2.3 小麦 mRNA 翻译效率对高温胁迫的响应

通过蔗糖密度梯度离心分离结合不同数量核糖体的 mRNA,能够直观反映全基因组水平的翻译状态:处于多聚核糖体组分的 mRNA 通常翻译活跃,而处于单核糖体或游离组分的 mRNA 则处于翻译效率较低状态^[25]。

为探究高温对苗期小麦全基因组翻译水平的影响,本研究基于上述技术检测了不同胁迫条件下核糖体的分布状态。蔗糖密度梯度离心结果(图 5)显示,与常温对照组相比,高温胁迫 15 min 后,多聚核糖体部分的峰值曲线出现显著下降,单

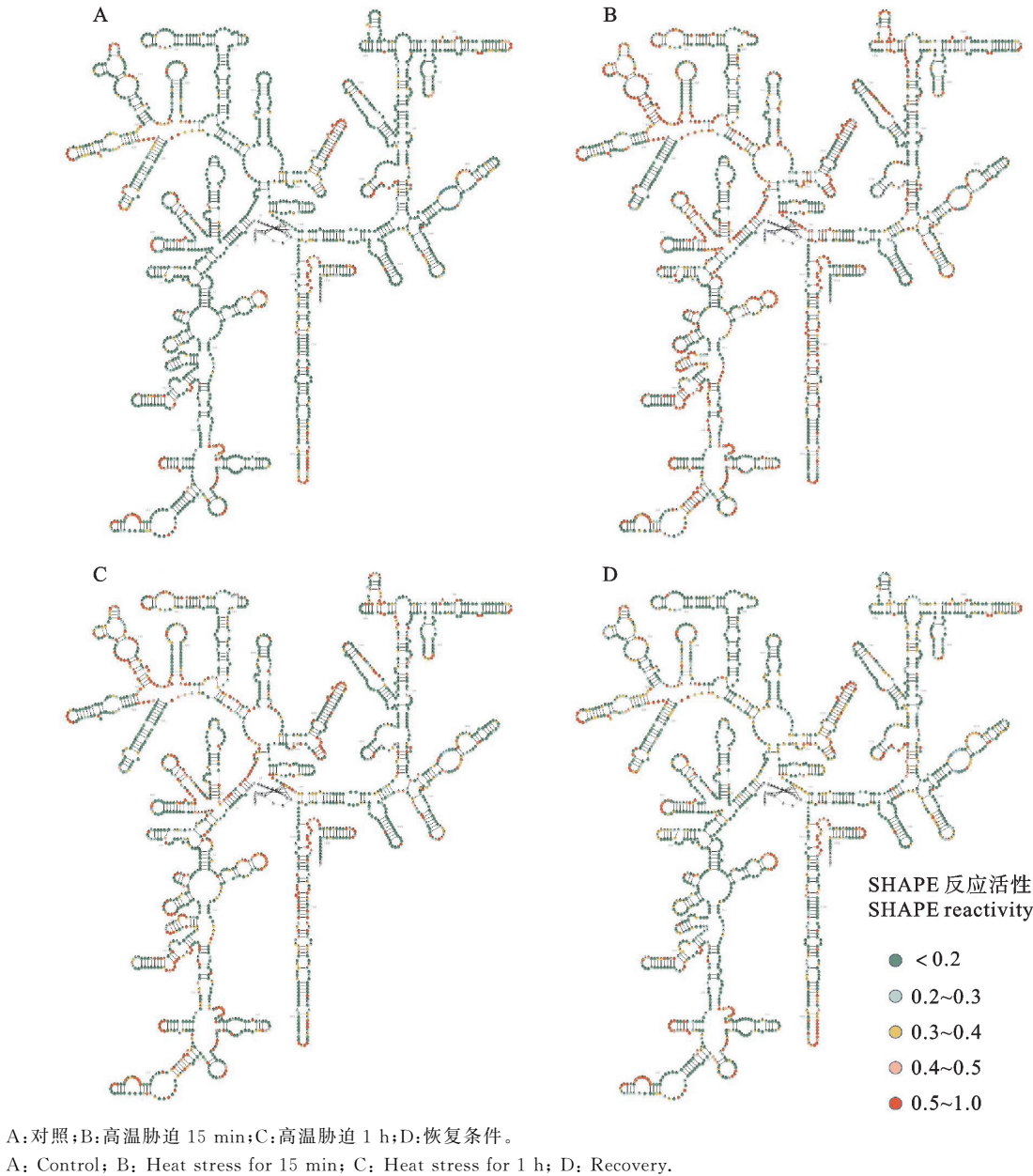
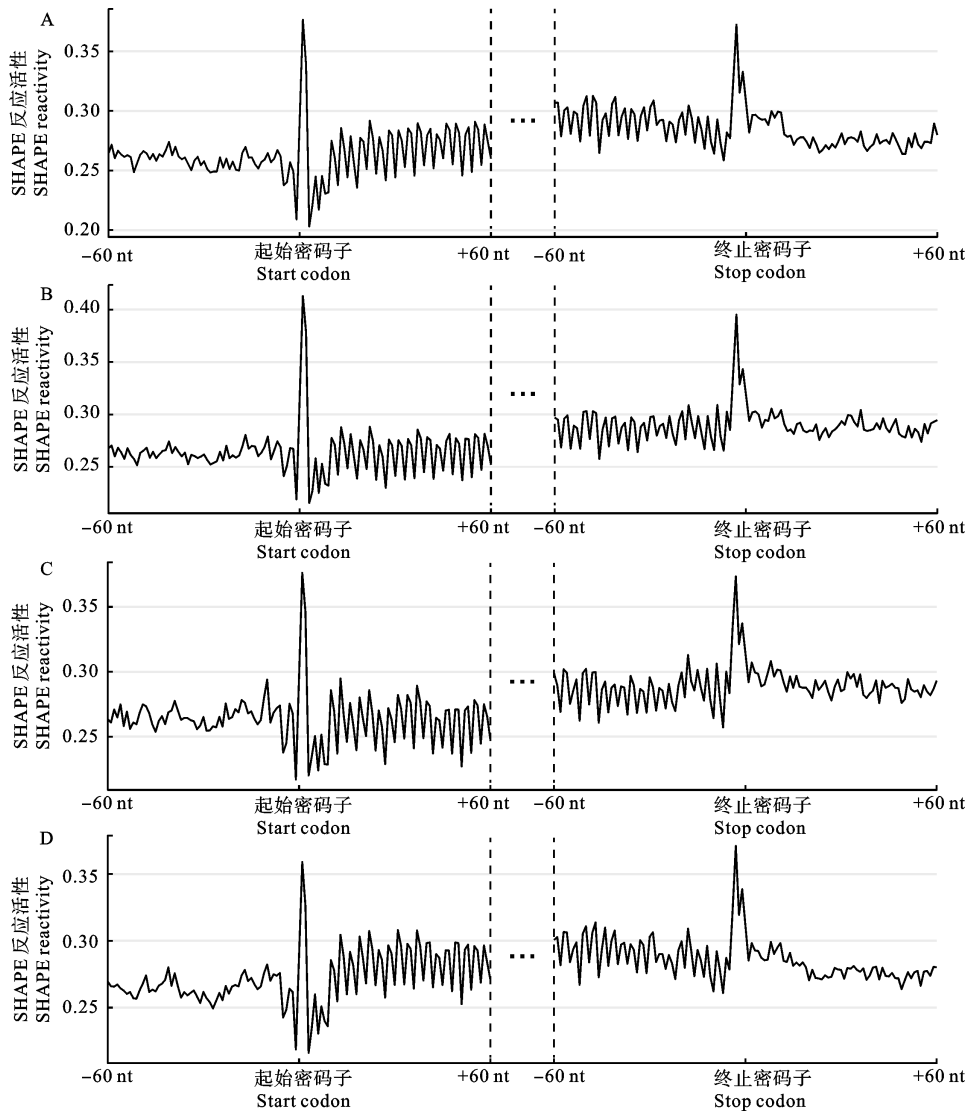


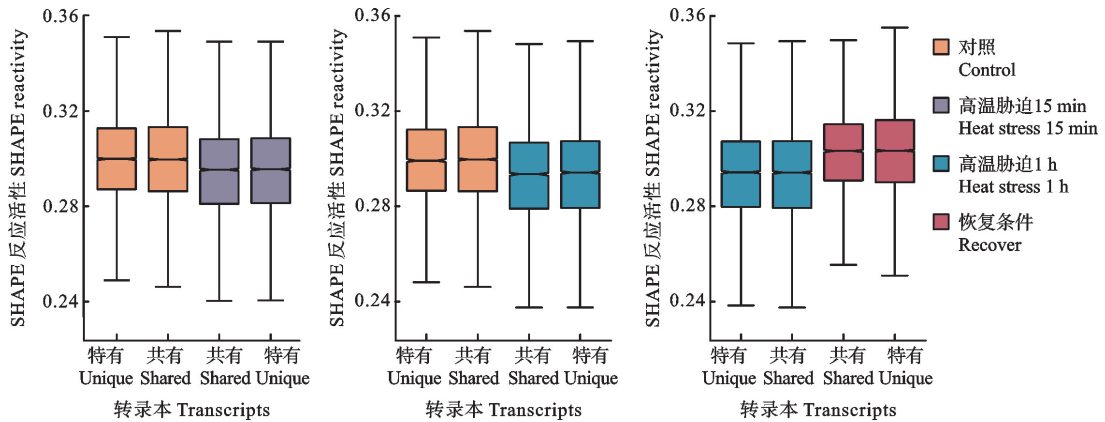
图 1 小麦 18S rRNA 结构 SHAPE 反应活性分布
Fig. 1 Profile of SHAPE reactivity in wheat 18S rRNA



A:对照;B:高温胁迫 15 min;C:高温胁迫 1 h;D:恢复条件。横坐标中+60 nt 表示位于起始(终止)密码子下游 60 nt 处,-60 nt 表示位于起始(终止)密码子上游 60 nt 处。图 4 同。
A: Control; B: Heat stress for 15 min; C: Heat stress for 1 h; D: Recovery. On the x-axis, +60 nt indicates the position 60 nt downstream of the start or stop codon, and -60 nt indicates the position 60 nt upstream of the start or stop codon. The same in Fig. 4.

图 2 小麦 mRNA 起始和终止密码子区域结构特征

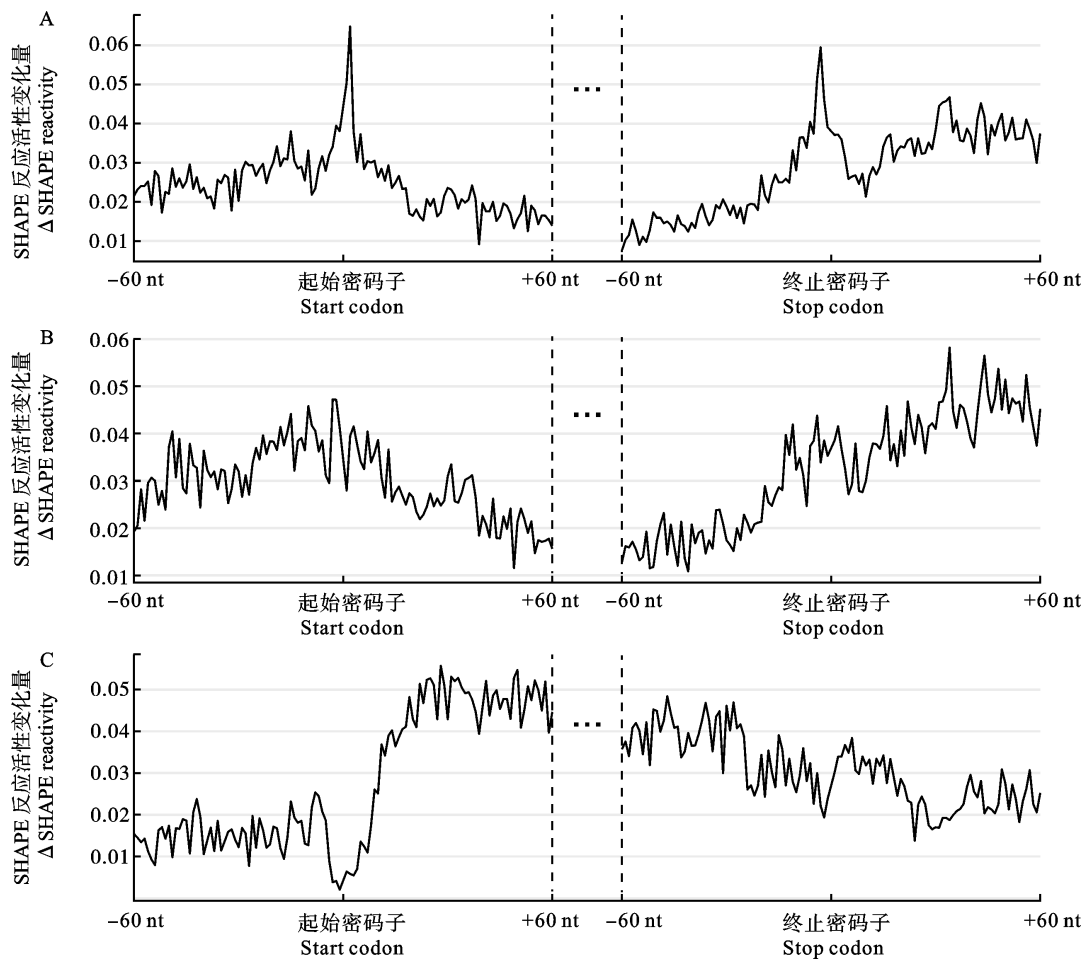
Fig. 2 Structural features of start and stop codon regions in wheat mRNA



特有指仅在对应处理条件下表达的转录本;共有指在进行比较的两种条件中均表达的转录本。
Unique denotes transcripts expressed exclusively in the corresponding conditions; Shared denotes transcripts expressed in both conditions.

图 3 转录本平均 SHAPE reactivity 分布

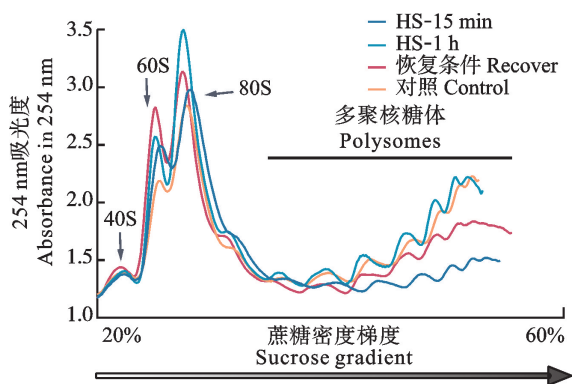
Fig. 3 Profile of average SHAPE reactivity across transcripts



A: 高温胁迫 15 min; B: 高温胁迫 1 h; C: 恢复条件。
A: Heat stress for 15 min; B: Heat stress for 1 h; C: Recovery.

图 4 小麦 mRNA 起始/终止密码子区域结构变化

Fig. 4 Structural changes in start and stop codon regions of wheat mRNA



HS-15 min 和 HS-1 h 分别指高温胁迫 15 min 和 1 h。下同。
HS-15 min and HS-1 h refer to heat stresses for 15 min and 1 h, respectively. The same in Fig. 6.

图 5 多聚核糖体图谱

Fig. 5 Landscape of polysome profiling

核糖体比例相对升高,表明在胁迫初期,植物体内的 mRNA 翻译活动受到了明显的抑制。当高温胁迫持续至 1 h,多聚核糖体曲线相较于对照组

略有回升,显示整体翻译水平出现一定程度的恢复。进入恢复期后,多聚核糖体曲线略低于对照组,表明此时植物的翻译水平尚未完全恢复至常温对照状态。

为进一步量化全基因组翻译效率的变化水平,对翻译效率显著变化基因进行筛选。统计结果(图 6)显示,在高温胁迫初期,共有 822 个基因的翻译效率发生显著改变,其中下调基因数量(499 个)显著多于上调基因(323 个)。胁迫 1 h 及恢复期与对照组的比较中,翻译效率显著降低的基因数目均多于显著升高的基因数目。恢复期与高温 1 h 的比较中,翻译效率显著上调的基因(360 个)多于下调基因(125 个)。以上结果表明,高温胁迫在全基因组范围内导致部分基因的翻译效率显著降低。解除胁迫后,基因的翻译效率呈现整体回升的趋势。

2.4 高温胁迫响应的 mRNA 二级结构与翻译效率的相关性分析

为探究高温诱导的 mRNA 结构重塑是否直接驱动了翻译效率的改变,本研究将全基因组转录本划分为 5'非编码区(5'-UTR)、起始密码子核心区(start context)、编码区(CDS)、终止密码子核心区(stop context)及 3'非编码区(3'-UTR)5 个区域,联合结构组与翻译组分析各区域 Δ SR 与 $\log_2$ TE 变化倍数之间的相关性。统计结果(图 7)显示,在高温胁迫及恢复阶段,各功能元件的结构变化与 $\log_2$ TE 变化倍数之间均未表现出显著相关性。这说明,尽管高温导致广泛结构重塑,但全基因组水平上的局部结构重塑并不直接驱动翻译效率的线性增减,提示植物在高温胁迫响应中,转录本 mRNA 二级结构的构象改变与翻译效

率的调控可能受多维度网络调控,而非遵循单一的简单对应模式。

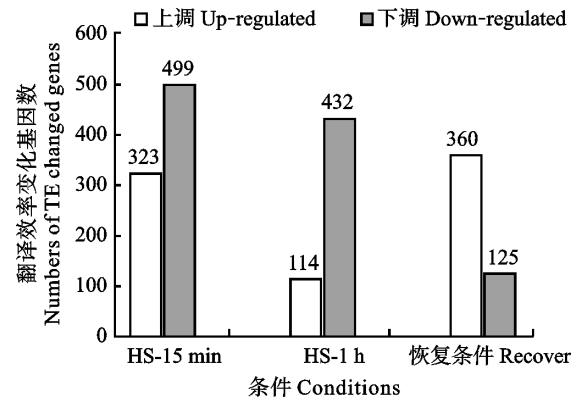


图 6 不同条件下的翻译效率变化基因
Fig. 6 Genes with various translational efficiency across different conditions

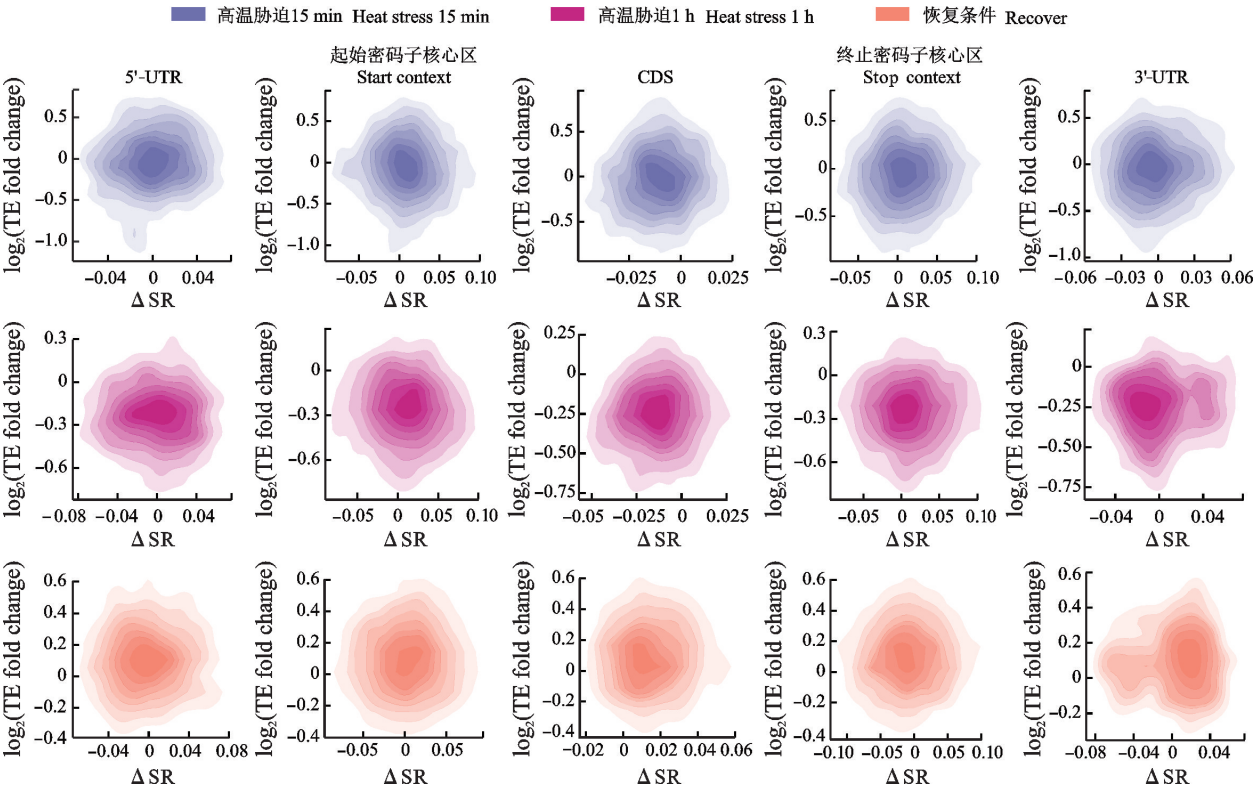


图 7 不同区域结构变化与翻译效率变化相关性
Fig. 7 Regional correlation of structural and translational efficiency variations

3 讨论

mRNA 二级结构重编程是植物应对高温胁迫的重要策略之一,兼具保守性与物种特异性。本研究发现,无论在常温还是高温下,小麦转录本起始密码子和终止密码子处始终保持较高 SR,呈现保守结构特征。这一结果与拟南芥^[14]及水

稻^[15]中的研究一致,表明维持翻译起始与终止位点的单链状态是植物进化的保守机制,有利于核糖体的高效装载与解离。然而,与水稻中高温导致 mRNA 结构整体去折叠的发现不同^[15],本研究显示高温胁迫导致小麦全基因组转录本的平均 SR 降低,即 mRNA 倾向于形成更为紧凑的双链结构。这种差异可能反映了六倍体小麦独特的耐

热适应机制:在高温胁迫下,转录本通过形成更紧密的二级结构或招募至应激颗粒以减少裸露的单链区域,从而防止 mRNA 被核酸酶降解^[26]。这种“结构压缩”策略可能是一种更为积极的防御机制,有助于胁迫解除后的翻译恢复保存完整的 mRNA。

本研究发现,高温胁迫初期多聚核糖体峰值显著下降,翻译效率显著下调的基因数量多于上调基因,表明全基因组范围内的翻译活动受到了抑制。这一趋势与结构组学中观察到的 mRNA 平均 SR 降低、倾向于形成更紧密双链构象的现象一致,提示高折叠度的二级结构可能在物理空间上阻碍了核糖体的扫描。然而,关联分析显示各功能元件的 Δ SR 与翻译效率变化之间并未表现出显著的相关性,表明尽管“结构折叠增强”与“翻译抑制”在全局趋势上一致,但在微观层面, mRNA 二级结构对翻译的调控并非遵循单一方式^[8]。结构变化可能更多地参与维持 mRNA 的稳定性而非直接决定翻译效率变化,且翻译调控受 RNA 结合蛋白、tRNA 丰度及核糖体修饰等多因素协同影响,单一维度的结构变化不足以完全解释复杂的翻译动态^[10]。

本研究揭示的小麦 mRNA 二级结构特征及其与翻译调控的关系,为小麦耐热遗传改良提供了重要的理论依据。长期以来,作物抗逆机理相关研究主要聚焦于蛋白编码区的序列变异,而本研究发现,起始密码子及 5'-UTR 的 RNA 二级结构在高温下呈现出高度的动态变化(如起始密码子处 Δ SR 显著升高),提示这些非编码区域是植物感知温度信号并进行转录后调控的关键靶点^[27]。因此,未来的抗逆育种不应仅局限于筛选基因编码序列的差异,更应关注 5'-UTR 及起始密码子周边的结构多态性。基于基因编辑技术 CRISPR/Cas9 对关键耐热基因的 5'-UTR 进行精准修饰^[28-29],通过改变其二级结构以调节翻译效率,在不改变目标蛋白氨基酸序列的前提下提升小麦耐热性,将是培育“稳产耐热”小麦新品种的一条重要方向。

参考文献:

- [1]郭利京,金娜. 淮河生态经济带极端天气变化对粮食生产影响研究[J]. 长江流域资源与环境, 2024, 33(5): 1099.
- [2]Guo L J, Jin N. Influence of extreme weather events on grain production in Huaihe River eco-economic belt [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2024, 33(5): 1099.
- [3]Lama S, Leiva F, Vallenback P, *et al.* Impacts of heat, drought, and combined heat-drought stress on yield, phenotypic traits, and gluten protein traits; Capturing stability of spring wheat in excessive environments [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1179701.
- [4]Lamaoui M, Jemo M, Datla R, *et al.* Heat and drought stresses in crops and approaches for their mitigation [J]. *Frontiers in Chemistry*, 2018, 6: 26.
- [5]王盛威,张永恩,邸佳颖. 全球高温干旱对粮食生产和市场的影响分析与展望[J]. 农业展望, 2023, 19(6): 3.
- [6]Wang S W, Zhang Y E, Di J Y. Impact analysis and outlook of global high temperature and drought on grain production and market [J]. *Agricultural Outlook*, 2023, 19(6): 3.
- [7]Wu H L, Jen J, Hsu P Y. What, where, and how: Regulation of translation and the translational landscape in plants [J]. *The Plant Cell*, 2024, 36(5): 1540.
- [8]Ding Y L, Shi Y T, Yang S H. Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures [J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(4): 544.
- [9]Ohama N, Sato H, Shinozaki K, *et al.* Transcriptional regulatory network of plant heat stress response [J]. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(1): 53.
- [10]Vogel C, Marcotte E M. Insights into the regulation of protein abundance from proteomic and transcriptomic analyses [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2012, 13(4): 227.
- [11]Han D L, Yu Z B, Lai J B, *et al.* Post-translational modification: A strategic response to high temperature in plants [J]. *aBIOTECH*, 2022, 3(1): 49.
- [12]Baileyserres J, Sorenson R, Juntawong P. Getting the message across: Cytoplasmic ribonucleoprotein complexes [J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(8): 443.
- [13]Assmann S M, Chou H L, Bevilacqua P C. Rock, scissors, paper: How RNA structure informs function [J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(6): 1671.
- [14]Bevilacqua P C, Ritchey L E, Su Z, *et al.* Genome-wide analysis of RNA secondary structure [J]. *Annual Review of Genetics*, 2016, 50: 235.
- [15]Vandivier L E, Anderson S J, Foley S W, *et al.* The conservation and function of RNA secondary structure in plants [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2016, 67: 463.
- [16]Chung B Y W, Balcerowicz M, Di Antonio M, *et al.* An RNA thermoswitch regulates daytime growth in *Arabidopsis* [J]. *Nature Plants*, 2020, 6(5): 522.
- [17]Su Z, Tang Y, Ritchey L E, *et al.* Genome-wide RNA structure reprogramming by acute heat shock globally regulates mRNA abundance [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(48): 12170.
- [18]Zheng Y L, Cai Z Y, Wang Z, *et al.* The genetics and breeding of heat stress tolerance in wheat: Advances and prospects [J]. *Plants*, 2025, 14(2): 148.
- [19]Chen Y M, Guo Y W, Ma M S, *et al.* Translational regulation plasticity shapes wheat grain adaptation to heat stress [J].

- Genome Biology*, 2025, 26(1):382.
- [18] Duan S N, Meng X Z, Zhang H N, *et al.* The effect of heat stress on wheat flag leaves revealed by metabolome and transcriptome analyses during the reproductive stage [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2025, 26(4):1468.
- [19] Smola M J, Weeks K M. In-cell RNA structure probing with SHAPE-MaP [J]. *Nature Protocols*, 2018, 13(6):1181.
- [20] International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWG-SC). A chromosome-based draft sequence of the hexaploidy bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genome [J]. *Science*, 2014, 345(6194):1251788.
- [21] Kim D, Paggi J M, Park C, *et al.* Graph-based genome alignment and genotyping with HISAT2 and HISAT-genotype [J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(8):907.
- [22] Danecek P, Bonfield J K, Liddle J, *et al.* Twelve years of SAMtools and BCFtools [J]. *GigaScience*, 2021, 10(2):gi-ab008.
- [23] Pertea M, Pertea G M, Antonescu C M, *et al.* StringTie enables improved reconstruction of a transcriptome from RNA-seq reads [J]. *Nature Biotechnology*, 2015, 33(3):290.
- [24] Ingolia N T. Ribosome profiling: New views of translation, from single codons to genome scale [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2014, 15(3):205.
- [25] Smith M, Taqir Akramin A, Balcerowicz M. Translational reprogramming under heat stress: A plant's perspective [J]. *Royal Society Open Science*, 2025, 12(7):250132.
- [26] Chantarachot T, Baileyserres J. Polysomes, stress granules, and processing bodies: A dynamic triumvirate controlling cytoplasmic mRNA fate and function [J]. *Plant Physiology*, 2018, 176(1):254.
- [27] Janni M, Gulli M, Maestri E, *et al.* Molecular and genetic bases of heat stress responses in crop plants and breeding for increased resilience and productivity [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(13):3780.
- [28] Xiong J W, Wang H, Zhong Z H, *et al.* Emerging strategies to improve heat stress tolerance in crops [J]. *aBIOTECH*, 2025, 6(1):97.
- [29] Chakraborty A, Choudhury S, Kar S R, *et al.* Gene editing for tolerance to temperature stress in plants: A review [J]. *Plant Gene*, 2024, 37:100439.