麦类作物学报 2026,46(10):1290－1302
Journal of Triticeae Crops doi: 10.7606/j.issn.1009-1041.2026.10.03

网络出版时间:2026-09-03
网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20260903.1103.006

小麦*TaHsp90*基因家族鉴定及其参与耐热的初步研究

于雪琼[1],郭志刚[2],任 众[2],崔 超[1],刘 湘[1],姚智翔[1],王 菲[1],闻珊珊[1],杨明明[1]
(1.西北农林科技大学农学院,陕西杨凌 712100; 2.先正达(中国)投资有限公司,上海 200125)

摘 要:热激蛋白 Hsp90(heat shock proteins 90)广泛参与植物生长发育进程,同时在植株耐热性调控与高温胁迫响应中具有重要作用。本研究通过生物信息学分析鉴定出 18 个小麦*TaHsp90*基因,根据其染色体位置分别命名为*TaHsp90-2A*～*TaHsp90-7D-2*,18 个*TaHsp90*基因不均匀分布于小麦 9 条染色体上。该家族编码蛋白普遍包含 10 个保守基序。种内共线性分析得到 23 个共线性基因对。通过系统进化树分析所有*Hsp90*基因家族可划分为 3 个亚组。经启动子顺式作用元件分析,*TaHsp90*基因家族共包含 31 种顺式作用元件。根据单倍型分析结果,*TaHsp90*基因家族各成员在单倍型数量、分布频率与地理偏好上差异显著,呈现明显的适应性分化特征。*TaHsp90*家族在干旱、热胁迫及不同组织中呈现显著特异性表达,可分为 4 类胁迫响应模式与 6 类组织表达模式。通过代表基因热胁迫 qRT-PCR 分析,*TaHsp90-2B*对热响应更明显。正常条件下,携带*TaHsp90-2B*株系与其野生型无明显差异;42 ℃热胁迫下,携带*TaHsp90-2B*株系萎蔫倒伏程度较轻,SPAD 值与 SOD、POD、CAT 活性显著高于野生型,表明该基因可显著增强小麦对热胁迫的耐受性。

关键词:小麦;*Hsp90*基因;热胁迫;表达模式
中图分类号:S512.1; S330 **文献标识码**:A **文章编号**:1009-1041(2026)10-1290-20

Identification of the *TaHsp90* Gene Family in Wheat and Its Preliminary Functional Analysis Involved in Thermotolerance

Yu Xueqiong[1], Guo Zhigang[2], Ren Zhong[2], Cui Chao[1], Liu Xiang[1], Yao Zhixiang[1], Wang Fei[1], Wen Shanshan[1], Yang Mingming[1]
(1. College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;
2. Syngenta(China) Investment Co., Ltd., Shanghai 200125, China)

Abstract: Heat shock protein 90 (Hsp90) is widely involved in plant growth and development, and plays critical roles in regulating thermotolerance and responses to high-temperature stress in plants. In this study, 18 *TaHsp90* genes were identified in wheat *via* bioinformatic analysis and designated *TaHsp90-2A* to *TaHsp90-7D-2* according to their chromosomal locations. Chromosomal localization revealed that *TaHsp90* genes were unevenly distributed across nine wheat chromosomes. Analysis of gene structures and conserved motifs divided this gene family into two structural types, all of which harbored ten conserved motifs. Intraspecific collinearity analysis of wheat identified 23 collinear gene pairs. Phylogenetic tree analysis classified the *Hsp90* gene families of all tested species into three subgroups. Promoter *cis*-acting element detection identified a total of 31 types of *cis*-elements in the *TaHsp90* family. Haplotype analysis indicated that individual *TaHsp90* members exhibited significant differences in haplotype number, frequency, and geographical preference, with obvious signatures of adaptive differentiation. Expression profiling revealed distinct tissue-specific and drought-heat-induced expression patterns among *TaHsp90* members, which could be categorized into four stress-response

收稿日期:2026-04-08 修回日期:2026-06-27
基金项目:国家自然科学基金面上项目(32372199);国家重点研发计划项目(2023YFF1000604)
第一作者 E-mail:18536495001@163.com(于雪琼)
通讯作者 E-mail:myang@nwafu.edu.cn(杨明明)

modes and six tissue-expression modes. Quantitative real-time PCR(qRT-PCR) of six representative genes with typical stress-responsive patterns demonstrated that *TaHsp90-2B* exhibited the most prominent heat-inducible expression. Under normal growth conditions, there were no obvious phenotypic differences between carrying *TaHsp90-2B* wheat lines and wild-type plants. However, after exposure to 42 ℃ heat stress, the overexpression lines exhibited milder wilting and lodging, accompanied by significantly higher SPAD values as well as SOD, POD, and CAT activities compared with the wild type. These results indicate that this gene can markedly improve wheat tolerance to heat stress.
Keywords: Wheat; *Hsp90* gene; Heat stress; Expression pattern

小麦(*Triticum aestivum* L.)作为世界上主要粮食作物之一，其产量和品质直接关系到中国粮食安全。在全球变暖的背景下，高温成为限制农作物生产力的主要非生物胁迫之一[1]。大多数植物的适宜温度范围为 15～28 ℃，温度过高会导致细胞膜损伤、蛋白质失活、活性氧物质大量积累、代谢紊乱，从而对植物生长发育造成不可弥补的损害[2]。据预测，平均气温比最佳温度每升高 1 ℃，小麦产量将下降约 6%。在过去 30 年里，热胁迫已导致全球小麦产量减少 5.5%[3]。因此，耐热小麦品种选育及耐热分子机制研究对保障小麦高产稳产具有重要实践意义。

一般情况下，植物在高温胁迫下会首先通过诱导一些基因的表达来保护植物免受高温胁迫的影响，这些基因通常被称为热休克基因(heat shock genes，HSGs)，其由热激转录因子(heat shock factor，HSF)控制，编码热激蛋白(heat shock proteins，HSPs)[4]。根据蛋白质分子量大小可将热激蛋白 HSP 分为 5 大类：Hsp100、Hsp90、Hsp70、Hsp60 和 sHsp[5]。其中 Hsp90 被认为是功能最为重要、机制最为复杂的分子伴侣，广泛参与数百种蛋白质的折叠、活化或重组，几乎涵盖了所有基本的生物信号通路传导，因此被称为细胞内的“信号枢纽”[6]。真核生物中，正常情况下 Hsp90 占细胞总蛋白水平的 1%～2%[7]，是占比较多的结构蛋白。Hsp90 主要以同型二聚体形式存在，具有 3 个结构域：高度保守的 N 端 ATP 结合结构域、中间结构域(主要负责与底物蛋白结合)和 C 端结构域(主要负责 Hsp90 的二聚化)[8]。

目前，水稻、玉米、大豆等植物已有*Hsp90*基因的相关研究[13-18]。Liu 等[10]认为*OsHsp90*基因过表达可显著提高水稻对盐、碱以及高温的耐受性；Marrs 等[11]发现玉米*ZmHsp90*基因可同时参与热胁迫响应和生殖发育调控；Xu 等[12]证明大豆*GmHsp90*基因能显著提高植物的非生物胁迫耐受性。关于小麦*TaHsp90*基因还缺乏系统研究。因此，本试验通过生物信息学手段，结合公开的重测序数据，解析小麦*TaHsp90*基因单倍型在不同地理来源品种中的分布差异，基于旱热转录组数据筛选*TaHsp90*关键基因并进行 qRT-PCR 分析及功能验证，了解*TaHsp90*基因的结构特征与表达规律，为深入阐明小麦耐热分子机制提供基因资源与理论依据。

1　材料与方法

1.1　生物信息学分析

1.1.1　*TaHsp90*家族成员鉴定及理化性质分析

从小麦多组学网站 WheatOmics(https://wheatomics.sdau.edu.cn/)中利用中国春基因组(Chinese Spring 2.1)序列比对获得小麦*TaHsp90*基因序列、蛋白序列和位置信息。依据*TaHsp90*基因在小麦染色体上的具体定位信息，结合各基因间的同源性特征对其进行重新命名。用在线软件 ExPASy(https://web.expasy.org)对其进行理化性质分析。

1.1.2　染色体定位和种内共线性分析

通过 Ensembl Plants 数据库(https://plants.ensembl.org/index.html)中的小麦基因组 GFF3 注释文件，获取*TaHsp90*的染色体位置信息，使用 MCScanX 工具包进行共线性分析，借助软件 TBtools V1.120 对其染色体分布及共线性关系进行可视化。

1.1.3　基因结构、保守基序和保守结构域分析

利用 MEME(https://meme-suite.org/meme/)对 TaHsp90 蛋白序列进行保守基序预测，参数设置为 10[19]。通过小麦基因组 GFF3 注释文件获取*TaHsp90*基因结构信息，利用 TBtools V1.120 软件对其结果进行可视化。将 TaHsp90 蛋白序列通过 NCBI-CDD 数据库(https://www.ncbi.

nlm. nih. gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb. cgi)进行检索,对该基因编码氨基酸的保守结构域进行预测。

1.1.4 系统发育进化树构建及顺式作用元件分析

从 Ensembl Plants 数据库分别下载六倍体普通小麦、乌拉尔图小麦、野生二粒小麦以及拟南芥、高粱、玉米*Hsp90*基因编码的蛋白序列,利用 MEGA 7 软件的邻接法(neighbor-joining)构建系统进化树,参数 Bootstrap 设置为 1 000[20]。在中国春基因组中获得*TaHsp90*基因启动子序列,利用 PlantCARE(https://bioinformatics. psb. ugent. be/webtools/plantcare/html/)对各基因 ATG 起始密码子上游 2 000 bp 的序列进行预测[21]。

1.1.5 单倍型分析

基于小麦基因组变异数据库(http://wheat. cau. edu. cn/WheatUnion/b_4/)公开的 355 份重测序数据,针对*TaHsp90*基因上游 2 000 bp 调控区、编码区及下游 500 bp 非编码区进行多态性识别,对获得的变异位点进行严格质量控制,剔除缺失率大于 10%的变异位点及杂合率大于 10%的无效样本;基于质控后的数据对剩余有效样本进行单倍型分析,进一步剔除整体频率<5%的稀有单倍型,提取候选基因位点的有效单倍型信息,统计不同单倍型在东亚、西亚、中亚、南亚、北美不同地理来源中的分布特征及频率差异,其中东亚包括 CHN(中国)、JPN(日本);西亚包括 IRN(伊朗)、IRQ(伊拉克)、SYR(叙利亚)、TUR(土耳其);中亚包括 AFG(阿富汗)、ARM(亚美尼亚)、TJK(塔吉克斯坦)、UZB(乌兹别克斯坦)、KAZ(哈萨克斯坦);南亚包括 IND(印度)、PAK(巴基斯坦);北美则为 USA(美国)。

1.2 *TaHsp90* 基因表达模式分析

小麦*TaHsp90*基因转录组数据从 WheatOmics 获得,分析小麦*TaHsp90*基因的组织表达特异性及旱热胁迫下的表达模式[22],使用 TBtools V1.120 软件中的 HeatMap 程序绘制表达模式热图。

将小麦科农 199 种子萌发后置于恒温光照培养箱,待幼苗生长至两叶一心期时进行热胁迫处理,即将幼苗置于 42 ℃烘箱中分别处理 0、1、2、4、6 h。参照 Trizol 试剂说明书提取幼苗的总 RNA,采用全式金 EasyScript One-Step gDNA Removal and cDNA Synthesis SuperMix 试剂盒反转录成 cDNA。qRT-PCR 反应体系参照赛维尔生物 2×Fast SYBR Green qPCR Master Mix 试剂盒说明书推荐配方,利用 QuantStudio™ 7 Flex 实时荧光定量 PCR 仪进行扩增反应。反应程序:95 ℃预变性 30 s;95 ℃变性 5 s、60 ℃退火延伸 30 s,共 45 个循环[23]。采用 $2^{-\triangle\triangle Ct}$ 法计算各基因的相对表达量,引物序列见表 1。

1.3 小麦*TaHsp90-2B*过表达株系鉴定与分析

1.3.1 构建*TaHsp90-2B*过表达株系

依据*TaHsp90-2B*基因编码区序列设计特异性引物,构建 Ubi 启动子驱动的过表达载体。采用农杆菌介导转化法侵染小麦 Fielder 幼胚愈伤组织,对 T_0~T_1 代植株进行分子鉴定,筛选获得遗传背景稳定的*TaHsp90-2B*过表达 T_2 代纯合株系,并以野生型 Fielder 小麦作为对照。

1.3.2 植株培养及高温表型、生理指标鉴定

将野生型 Fielder 小麦和*TaHsp90-2B*过表达株系的种子用 5%次氯酸钠浸泡 15 min 后,无菌水清洗 3 次,置于湿润的滤纸上,23 ℃黑暗培养 2~3 d,4 ℃低温春化 30 d,移栽到蛭石与营养基质体积比 1∶3 的混合基质中温室培养,条件为 25 ℃光照 16 h,22 ℃黑暗 8 h,定期浇霍格兰营养液。培养到苗期阶段,用 42 ℃恒温烘箱对苗期样品进行 2 h 的热激处理,记录表型变化并拍照,测定其叶绿素相对含量(SPAD 值)及 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性。采用 GraphPad Prism 软件进行单因素方差分析并完成数据统计分析。

1.3.3 *TaHsp90-2B*过表达株系阳性 PCR 鉴定

根据*TaHsp90-2B*基因序列,在 5′端和 3′端侧翼序列区设计引物 $F_{TaHsp90\text{-}2BN端}$、$R_{TaHsp90\text{-}2BN端}$、$F_{TaHsp90\text{-}2BC端}$、$R_{TaHsp90\text{-}2BC端}$,采用 CTAB 法提取叶片 DNA,通过 2×Taq PCR Master Mix 扩增酶进行阳性鉴定(表 1)。PCR 扩增程序:95 ℃预变性 3 min;95 ℃变性 15 s,55~60 ℃(根据引物 *Tm* 调整)退火 15 s,72 ℃延伸 30 s,32 次循环;72 ℃终延伸 5 min,4 ℃保温。扩增产物用 1.0%琼脂糖凝胶检测[24]。

2 结果与分析

2.1 *TaHsp90* 基因家族成员的理化性质预测

理化性质预测结果(表 2)显示,*TaHsp90*基因编码氨基酸介于 632~957 aa 之间,理论等电点

表 1　引物信息

Table 1　Primer information

引物名称 Primer	引物序列 Primer sequence(5′－3′)	备注 Remark
TaHsp90-2A-F	GCTGCTCTCGCTCATCATCAAC	qRT-PCR
TaHsp90-2A-R	TGCTCTTGTCTGTCAGGCTCTC	
TaHsp90-5A-3-F	CACGCCTGATAACCCAACTGAC	
TaHsp90-5A-3-R	GTTCCACCACCTCGGCTTCA	
TaHsp90-5B-1-F	TGATGAGAGCGAGGACGAGAAG	
TaHsp90-5B-1-R	GTCACCAGACAGCAAGGAGAGT	
TaHsp90-5B-3-F	CAACTGACCTGAGCGGGAAGA	
TaHsp90-5B-3-R	GTTCCACCACCTCGGCTTCA	
TaHsp90-2B-F	CCAACTCCTCAGATGCGCT	
TaHsp90-2B-R	CTGTCGATGATGGAGAGCGT	
TaHsp90-5D-3-F	CACCACCGAGCAAACCCAAG	
TaHsp90-5D-3-R	CGACCGAGGAAGACGACGAT	
Actin-F	CACACTGGTGTTATGGTAGG	
Actin-R	AGAAGGTGTGATGCCAAAT	
$F_{TaHsp90\text{-}2B\text{N端}}$	TGTTTCTTTTGTCGATGCTCAC	阳性鉴定 Positive identification
$R_{TaHsp90\text{-}2B\text{N端}}$	GGTAGGCCGAGTAGAAGC	
$F_{TaHsp90\text{-}2B\text{C端}}$	GAGATCAACCCGGAGAACG	
$R_{TaHsp90\text{-}2B\text{C端}}$	GTATTAAATGTATAATTGCGGGACTCTAA	

表 2　*TaHsp90*基因的理化性质信息

Table 2　Physicochemical properties information of *TaHsp90* genes

基因编号 Gene ID	基因名 Gene name	氨基酸数 Amino acid number/aa	不稳定系数 Instability index	平均亲水系数 Average hydrophilic coefficient	理论等电点 pI	脂肪指数 Aliphatic index	分子质量 Molecular weight/Da
TraesCS2A02G033700	*TaHsp90-2A*	707	40.48	－0.606	4.93	82.60	81 130.96
TraesCS2B02G047400	*TaHsp90-2B*	712	41.08	－0.579	4.94	82.18	81 290.03
TraesCS2D02G033200	*TaHsp90-2D*	710	41.31	－0.605	4.95	81.85	81 266.04
TraesCS5A02G260600	*TaHsp90-5A-1*	632	39.76	－0.615	4.83	80.97	72 415.08
TraesCS5A02G251000	*TaHsp90-5A-2*	781	46.91	－0.561	4.92	77.93	88 346.72
TraesCS5A02G101900	*TaHsp90-5A-3*	815	42.47	－0.517	5.18	79.84	91 479.36
TraesCS5B02G258900	*TaHsp90-5B-1*	663	39.84	－0.647	4.98	80.86	76 169.35
TraesCS5B02G249000	*TaHsp90-5B-2*	537	46.34	－0.657	4.82	76.96	62 190.22
TraesCS5B02G106300	*TaHsp90-5B-3*	823	43.17	－0.516	5.21	79.40	92 498.62
TraesCS5D02G268000	*TaHsp90-5D-1*	700	39.33	－0.629	4.95	81.60	80 460.28
TraesCS5D02G258900	*TaHsp90-5D-2*	537	47.30	－0.657	4.83	76.96	62 204.25
TraesCS5D02G113700	*TaHsp90-5D-3*	957	49.70	－0.571	6.66	76.15	107 258.60
TraesCS7A02G242200	*TaHsp90-7A-1*	700	36.28	－0.612	4.97	83.00	80 452.32
TraesCS7A02G529900	*TaHsp90-7A-2*	807	37.46	－0.717	4.88	79.37	92 657.34
TraesCS7B02G149200	*TaHsp90-7B-1*	700	35.35	－0.610	4.97	83.29	80 455.37
TraesCS7B02G446900	*TaHsp90-7B-2*	714	35.29	－0.756	4.87	77.83	82 272.58
TraesCS7D02G241100	*TaHsp90-7D-1*	700	37.28	－0.601	4.97	83.41	80 437.35
TraesCS7D02G517800	*TaHsp90-7D-2*	836	39.77	－0.731	5.12	78.83	96 076.46

介于 4.82～6.66 之间，蛋白整体呈酸性；其中有一半基因的编码蛋白不稳定系数大于 40，为不稳定蛋白，其余蛋白不稳定系数小于 40，为稳定蛋白；蛋白平均亲水系数从－0.756～－0.516，属于亲水蛋白。脂肪指数从 77.83 到 83.41，蛋白分子量介于 62 190.22～107 258.60 Da 之间。

2.2 *TaHsp90* 基因的染色体定位及种内共线性分析

在小麦全基因组水平共鉴定到 18 个*TaHsp90* 成员（表 2），这些基因不均匀分布在小麦的 9 条染色体上（图 1），其中 5A、5B、5D 染色体上数目最多，各包含 3 个*TaHsp90* 基因，2A、2B、2D 染色体各含 1 个*TaHsp90* 基因。

小麦种内共线性结果（图 2）表明，在小麦基因组中存在 23 个*TaHsp90* 共线性基因对，这 23 个*TaHsp90* 共线性基因对都分布在小麦基因组的第 2、5、7 同源群，同时第 5 与第 7 同源群间存在跨组共线性。这说明基因片段复制是*TaHsp90* 家族扩张的主要机制，也反映了普通小麦异源六倍体基因组的进化特征。

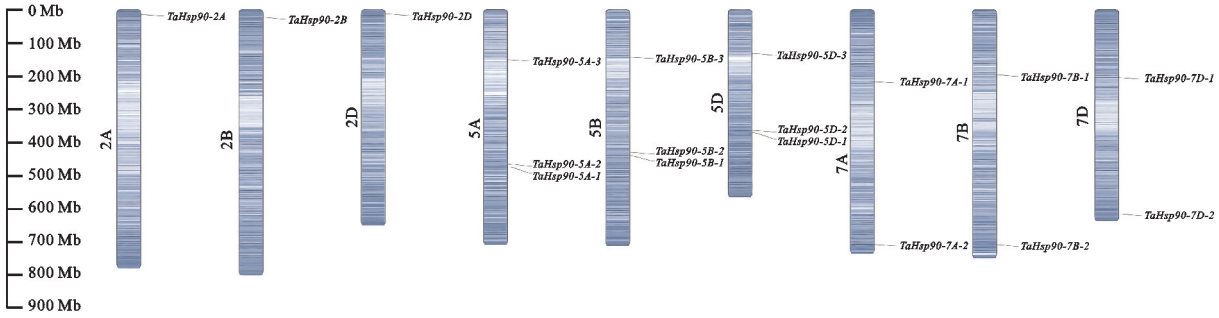
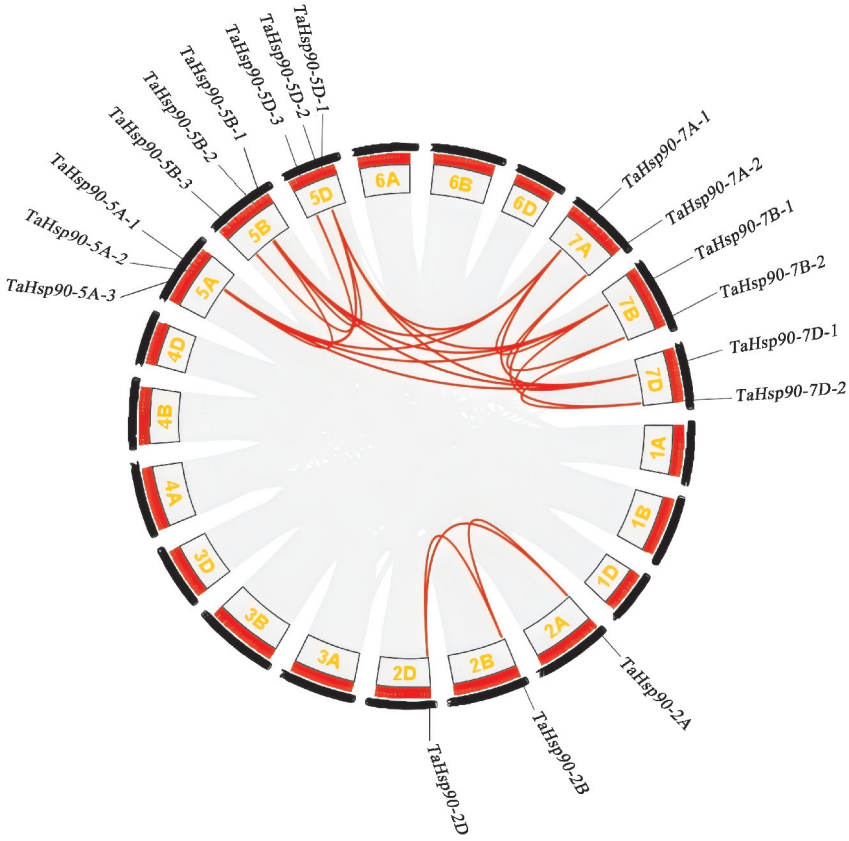


图 1 *TaHsp90* 基因的染色体分布

Fig. 1 Chromosomal distribution of *TaHsp90* genes



红色连线表示 2 个*TaHsp90* 基因之间的共线性关系，灰色连线表示整个小麦基因组中的共线性关系。

Red lines indicate the collinear relationship between two *TaHsp90* genes, while gray lines represent the collinear relationships across the entire wheat genome.

图 2 *TaHsp90* 基因的共线性分析

Fig. 2 Collinearity analysis of *TaHsp90* genes

2.3　*TaHsp90* 基因启动子区顺式作用元件分析

顺式作用元件分析显示，*TaHsp90* 基因共有 31 种不同类型的顺式作用元件，按功能可分为非生物胁迫响应元件、激素响应元件、光响应元件及胚特异性表达元件。所有 *TaHsp90* 成员均携带非生物胁迫响应元件，包括热胁迫响应元件（HSE）、干旱胁迫响应元件（DRE）、低温响应元件（LTR）等；多数成员含有光响应元件（G-box、Sp1）和激素响应元件（MeJA 应答、脱落酸应答、赤霉素应答）；部分成员存在胚特异性表达元件（如 RY-element）。此结果表明，*TaHsp90* 基因参与小麦高温、干旱、低温等多种非生物胁迫响应，其转录表达还受光照信号与内源激素通路协同调控，部分基因可能参与小麦胚组织生长发育调控（图 3）。

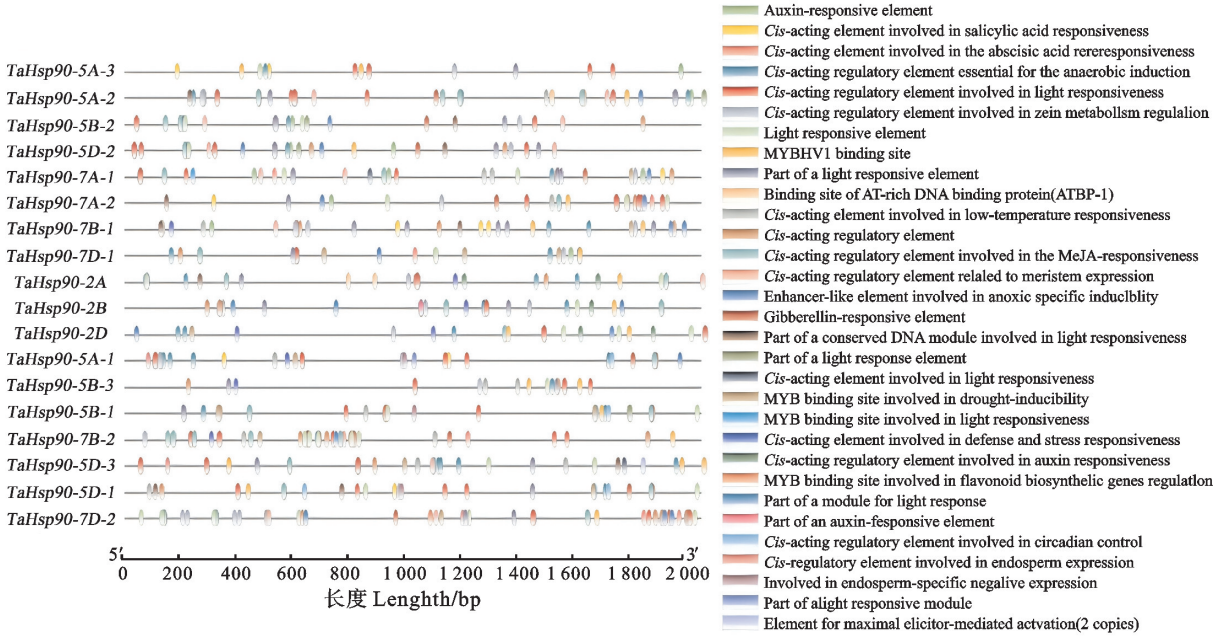


图 3　*TaHsp90* 基因启动子顺式作用元件分析

Fig. 3　Analysis of *cis*-acting elements in the promoters of *TaHsp90* genes

2.4　*TaHsp90* 基因结构、保守基序和结构域分析

小麦 *TaHsp90* 基因结构类型（图 4）可大致分为两类，一类以多外显子（≥15 个）、片段化 CDS 为特征，另一类则以少外显子（≤5 个）、长片段 CDS 为特征。多数 *TaHsp90* 基因包含 10 个 motif，所有 *TaHsp90* 基因均有 Motif 1、2、3、4、8、9、10，说明这 7 个基序构成了该家族的核心特征。同一亚组成员在基序排列上较为相似，表明 *TaHsp90* 基因结构在进化过程中高度保守，少数成员（*TaHsp90-5B-2*、*TaHsp90-5D-2*）存在基序缺失或数量差异则预示着功能分化的可能性。保守结构域分析表明，所有 *TaHsp90* 基因均具备 Hsp90 家族核心功能结构域，部分成员还包含 PRK05218 等辅助结构域。不同亚基因组同源基因的结构域类型与长度基本一致，进一步印证了其进化上的功能保守性。

2.5　Hsp90 蛋白系统进化分析

构建小麦和小麦祖先物种（乌拉尔图小麦、野生二粒小麦）与拟南芥以及玉米、高粱等的 Hsp90 蛋白序列系统发育树，结果显示，所有供试物种的 Hsp90 家族成员可划分为 3 个亚组（Group Ⅰ～Ⅲ）。Group Ⅰ包含 30 个成员，成员数量远高于其余亚组；Group Ⅱ和Ⅲ分别包含 14 个和 7 个 Hsp90 成员（图 5）。多数小麦 TaHsp90 蛋白与乌拉尔图小麦、野生二粒小麦的 Hsp90 蛋白聚为紧密的进化分支，表明小麦 *TaHsp90* 基因在多倍化进化过程中与二倍体及四倍体祖先具有高度的序列保守性与亲缘关系，而与拟南芥、玉米、高粱的 Hsp90 蛋白序列类群相对独立，暗示禾本科作物与双子叶植物间 Hsp90 家族成员存在一定的功能分化。

2.6　*TaHsp90* 基因的单倍型分析

单倍型分析（表 3）表明，*TaHsp90* 各成员的单倍型分化程度差异明显，*TaHsp90-2D*、*TaHsp90-5D-1* 等 5 个成员为单倍型保守类群，仅含 1 种核心功能单倍型；*TaHsp90-5A-1*、*TaHsp90-5B-3* 分别含 6 种和 5 种单倍型，分化程度最高。不同地理区域的单倍型分布存在明显地域偏好：

西亚小麦单倍型多样性最高，Hap-5A-1-Ⅳ、Hap-5B-3-Ⅱ、Hap-5D-3-Ⅰ为该区域高频特有单倍型；中亚单倍型分布兼具西亚与东亚特征，Hap-5A-1-Ⅳ在中亚占比 31.58%，与西亚相近，Hap-2A-Ⅰ在中亚频率 61.11%，介于西亚 41.82%与东亚 91.41%之间；东亚地区 Hap-2A-Ⅰ、Hap-5D-3-Ⅱ占比较高；南亚富集 Hap-5B-1-Ⅰ、Hap-7B-2-Ⅰ等区域特有单倍型；北美存在 Hap-2A-Ⅲ、Hap-5D-3-Ⅱ等特有单倍型，形成独特的单倍型分布格局。

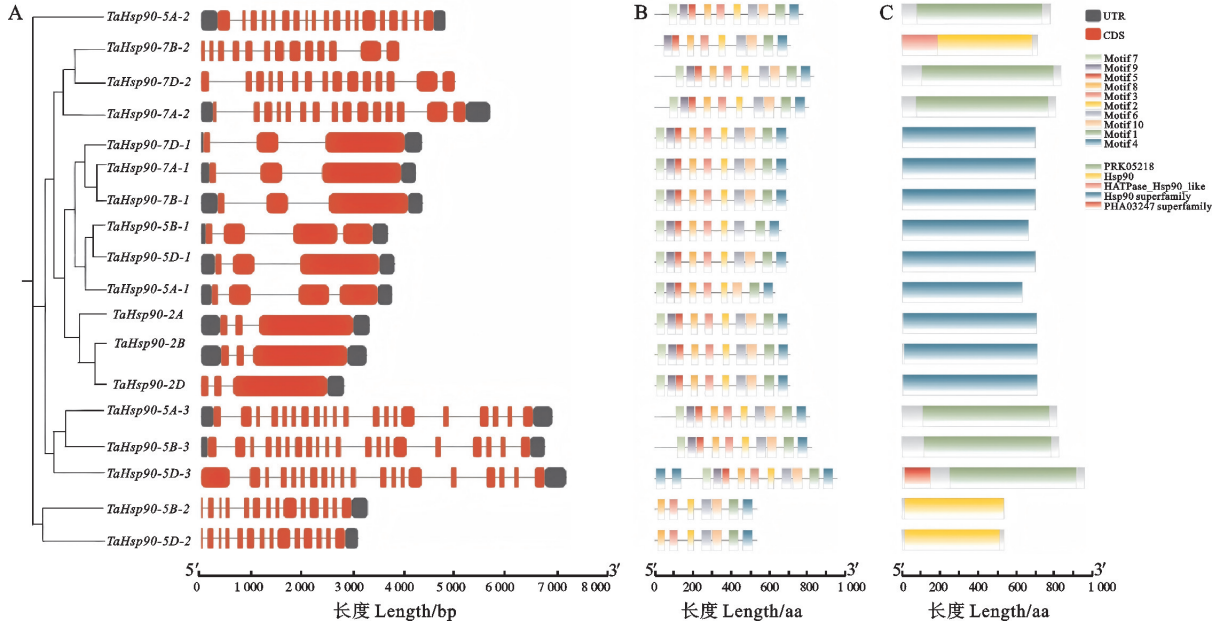
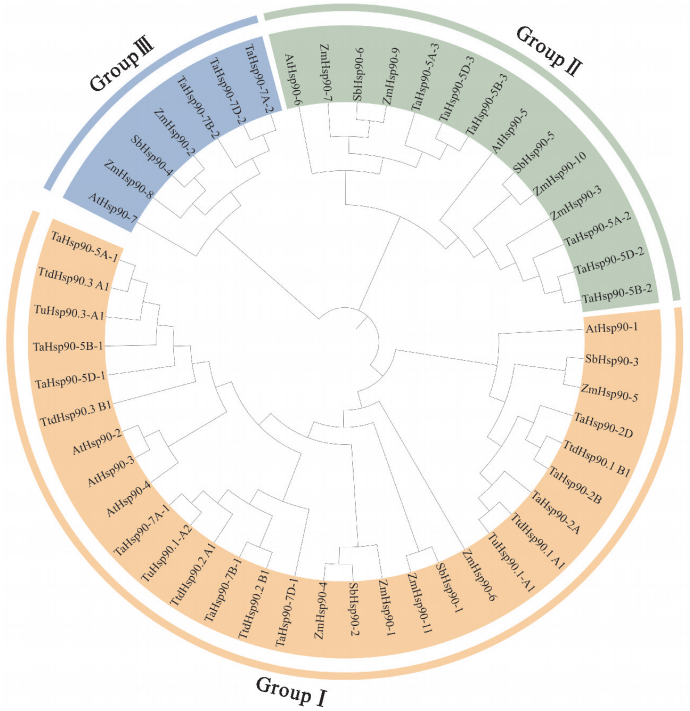


图 4 *TaHsp90* 的基因结构(A)、蛋白保守基序(B)和结构域(C)分析

Fig. 4 Analysis of gene structures(A), conserved protein motifs(B), and functional domains(C) of the *TaHsp90* genes



Ta：普通小麦；At：拟南芥；Zm：玉米；Sb：高粱；Tu：乌拉尔图小麦；Ttd：野生二粒小麦。

Ta: Wheat; At: *Arabidopsis thaliana*; Zm: *Zea mays*; Sb: *Sorghum bicolor*; Tu: *Triticum urartu*; Ttd: *Triticum turgidum* var. *Dicoccoides*.

图 5 Hsp90 蛋白的系统进化树

Fig. 5 Phylogenetic tree of Hsp90 proteins

表 3　*TaHsp90*基因不同单倍型在不同地理来源的分布频率

Table 3　Distribution frequencies of different haplotypes of the *TaHsp90* gene among various geographical origins

基因 Gene	单倍型 Haplotype	分布频率 Distribution frequency/%				
		东亚 East Asia	西亚 West Asia	中亚 Central Asia	南亚 South Asia	北美 North America
TaHsp90-2A	Hap-2A-Ⅰ	91.41	41.82	61.11	85.71	68.25
	Hap-2A-Ⅱ	5.47	38.18	33.33	14.29	0.00
	Hap-2A-Ⅲ	0.00	3.64	0.00	0.00	28.57
TaHsp90-2B	Hap-2B-Ⅰ	66.15	55.38	68.42	56.67	61.90
	Hap-2B-Ⅱ	22.31	7.69	13.16	0.00	36.51
	Hap-2B-Ⅲ	6.92	30.77	13.16	36.67	0.00
TaHsp90-2D	Hap-2D-Ⅰ	100	89.06	100	90.32	91.94
TaHsp90-5A-1	Hap-5A-1-Ⅰ	25.76	37.14	28.95	26.67	4.55
	Hap-5A-1-Ⅱ	21.21	10.00	34.21	6.67	68.18
	Hap-5A-1-Ⅲ	5.30	20.00	5.26	10.00	0.00
	Hap-5A-1-Ⅳ	0.76	27.14	31.58	3.33	4.55
	Hap-5A-1-Ⅴ	14.39	0.00	0.00	0.00	0.00
	Hap-5A-1-Ⅵ	9.09	0.00	0.00	0.00	11.36
TaHsp90-5A-2	Hap-5A-2-Ⅰ	100	75.71	55.00	100	54.93
	Hap-5A-2-Ⅱ	21.21	7.14	22.50	6.67	84.51
	Hap-5A-2-Ⅲ	0.76	27.14	30.00	3.33	0.00
	Hap-5A-2-Ⅳ	3.79	14.29	5.00	3.33	0.00
TaHsp90-5A-3	Hap-5A-3-Ⅰ	52.99	85.92	70.73	67.74	80.60
	Hap-5A-3-Ⅱ	19.40	5.63	0.00	3.23	4.48
	Hap-5A-3-Ⅲ	15.67	0.00	9.76	9.68	0.00
TaHsp90-5B-1	Hap-5B-1-Ⅰ	45.19	60.56	67.57	90.00	19.44
	Hap-5B-1-Ⅱ	34.81	14.08	2.70	0.00	25.00
	Hap-5B-1-Ⅲ	11.11	0.00	8.11	3.33	47.22
	Hap-5B-1-Ⅳ	2.96	12.68	13.51	0.00	6.94
TaHsp90-5B-2	Hap-5B-2-Ⅰ	49.57	29.31	27.78	44.83	22.81
	Hap-5B-2-Ⅱ	35.90	17.24	25.00	3.45	33.33
	Hap-5B-2-Ⅲ	0.00	29.31	33.33	20.69	15.79
	Hap-5B-2-Ⅳ	12.82	5.17	2.78	3.45	26.32
TaHsp90-5B-3	Hap-5B-3-Ⅰ	39.69	38.24	30.23	9.68	73.24
	Hap-5B-3-Ⅱ	0.76	42.65	20.93	61.29	9.86
	Hap-5B-3-Ⅲ	30.53	4.41	4.65	3.23	4.23
	Hap-5B-3-Ⅳ	12.21	2.94	2.33	0.00	11.27
	Hap-5B-3-Ⅴ	1.53	4.41	23.26	9.68	1.41
TaHsp90-5D-1	Hap-5D-1-Ⅰ	99.26	100	100	96.77	87.50
TaHsp90-5D-2	Hap-5D-2-Ⅰ	100	87.32	92.50	60.71	98.57
TaHsp90-5D-3	Hap-5D-3-Ⅰ	46.97	89.04	83.33	56.67	50.00
	Hap-5D-3-Ⅱ	32.58	1.37	2.38	6.67	0.00
	Hap-5D-3-Ⅲ	3.03	4.11	7.14	0.00	34.72
	Hap-5D-3-Ⅳ	12.12	2.74	7.14	3.33	8.33
TaHsp90-7A-1	Hap-7A-1-Ⅰ	38.64	43.06	57.89	74.19	67.61
	Hap-7A-1-Ⅱ	45.45	54.17	39.47	16.13	32.39
	Hap-7A-1-Ⅲ	15.91	0.00	2.63	9.68	0.00
TaHsp90-7A-2	Hap-7A-2-Ⅰ	93.81	93.18	100	100	100
TaHsp90-7B-1	Hap-7B-1-Ⅰ	92.59	55.88	79.49	70.97	98.61
TaHsp90-7B-2	Hap-7B-2-Ⅰ	39.58	51.16	48.15	85.71	76.32
	Hap-7B-2-Ⅱ	40.63	6.98	7.41	0.00	0.00
	Hap-7B-2-Ⅲ	9.38	20.93	22.22	0.00	0.00
TaHsp90-7D-1	Hap-7D-1-Ⅰ	76.38	77.61	80.95	74.19	76.06
	Hap-7D-1-Ⅱ	20.47	17.91	11.90	22.58	15.49
TaHsp90-7D-2	Hap-7D-2-Ⅰ	77.69	93.94	90.00	100	100
	Hap-7D-2-Ⅱ	15.70	1.52	5.00	0.00	0.00

2.7 *TaHsp90* 基因在不同组织的表达模式

转录组测序(图 6)显示,依据不同组织中 *TaHsp90* 基因的表达差异可以将其分为 6 类(Group 1～6),Group 1 成员在叶、籽粒中呈现高表达,说明这类基因可能主要在籽粒发育阶段发挥重要作用。Group 2 和 Group 5 在穗中均具有高水平的表达,且 Group 2 在叶片中也表达量偏高。Group 3 在叶中特异性高表达。Group 4 在茎和籽粒中表达量偏低,在根、穗中表达量中等,表现为组织特异性低表达。Group 6 则在籽粒中高表达,与 Group 1 籽粒高表达模式有一定相似性。

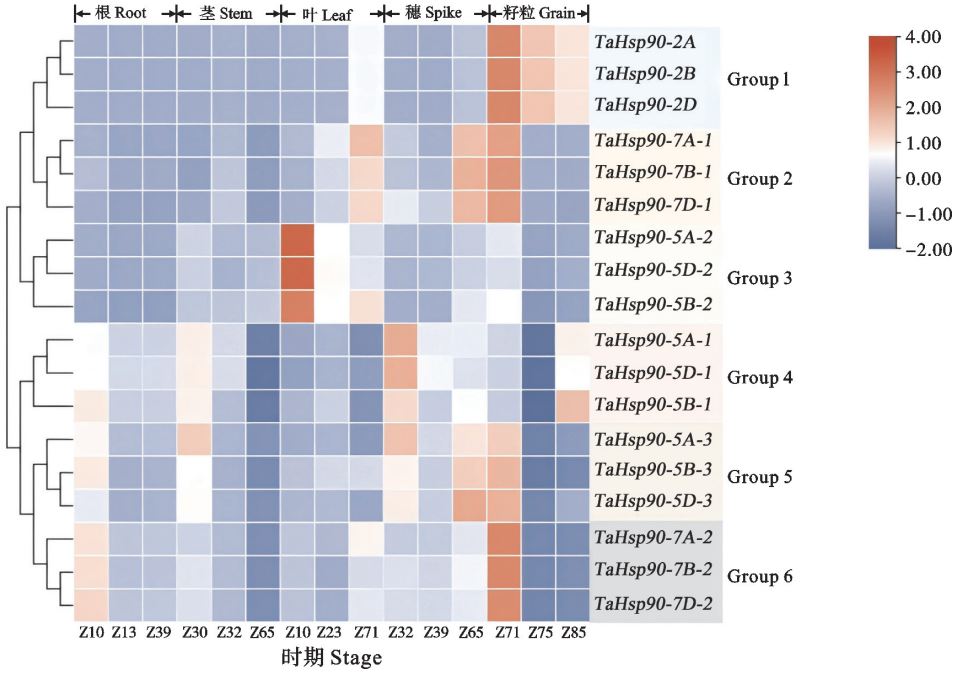
2.8 *TaHsp90* 基因在旱热处理下的表达模式

小麦旱热处理转录组数据分析结果(图 7)表明,旱热处理下表达模式大致可以分为 4 类(GroupⅠ～Ⅳ),其中 GroupⅠ只响应热胁迫,并在 6 h 后依然具有高水平的表达;GroupⅡ也只是响应热胁迫,但区别于 GroupⅠ,他们只在胁迫后 1 h 高表达;GroupⅢ在旱热复合胁迫 1 h 后具有高水平的表达;GroupⅣ除 *TaHsp90-5A-3* 以外,在干旱胁迫下维持高表达水平,而 *TaHsp90-5A-3* 则是在热胁迫 6 h 后呈现上调趋势。

选取 6 个代表性 *TaHsp90* 基因,对其在热胁迫不同时间(0、1、2、4、6 h)的表达模式进行 qRT-PCR 验证。结果(图 8)表明,不同 *TaHsp90* 成员对热胁迫的响应模式存在明显分化,其中 *TaHsp90-2A* 在 1 h 即表现出极显著上调。而 *TaHsp90-2B* 的响应模式更为突出,在 1～2 h 极显著上调。*TaHsp90-5B-1*、*TaHsp90-5D-1* 在 1～2 h 显著上调,且在整个处理周期内维持稳定的高表达水平。*TaHsp90-5D-3* 响应程度相对较弱,随处理时间延长呈上调趋势;*TaHsp90-5A-3* 呈持续上调模式,在 1～2 h 无显著变化,2 h 后逐步上升,6 h 显著上调。

2.9 小麦 *TaHsp90-2B* 转基因株系鉴定

结合热胁迫下 *TaHsp90* 基因表达结果,对 *TaHsp90-2B* 转基因小麦植株进行鉴定,PCR 检测结果(图 9)显示,共有 28 株为 *TaHsp90-2B* 基因阳性植株。从该 28 个阳性株系中随机选取其中 6 个株系进行 qRT-PCR 分析,株系 OE-2 和 OE-5 的相对表达量为 22.9 和 24.3(图 9),与 CK 相比差异显著,从而选取 OE-2、OE-5 株系作为后续研究材料。



Z10、Z13 分别指植株一叶、三叶完全展开时期;Z23 为三分蘖期;Z30、Z32 依次代表幼穗长 1 cm、茎秆可见第二节时期;Z39 是减数分裂期;Z65 为开花期;Z71、Z75、Z85 分别对应花后 2、14、30 d。

Z10 and Z13 represent the stages when the first and third leaves fully unfold, respectively; Z23 denotes the three-tiller stage; Z30 and Z32 correspond to the stage with 1 cm young panicle and the stage with the second internode visible on stems, respectively; Z39 refers to the meiosis stage; Z65 is the flowering stage; Z71, Z75 and Z85 correspond to 2, 14, and 30 days after flowering.

图 6 不同组织中 *TaHsp90* 基因的表达模式

Fig. 6 Expression patterns of *TaHsp90* genes in different tissues

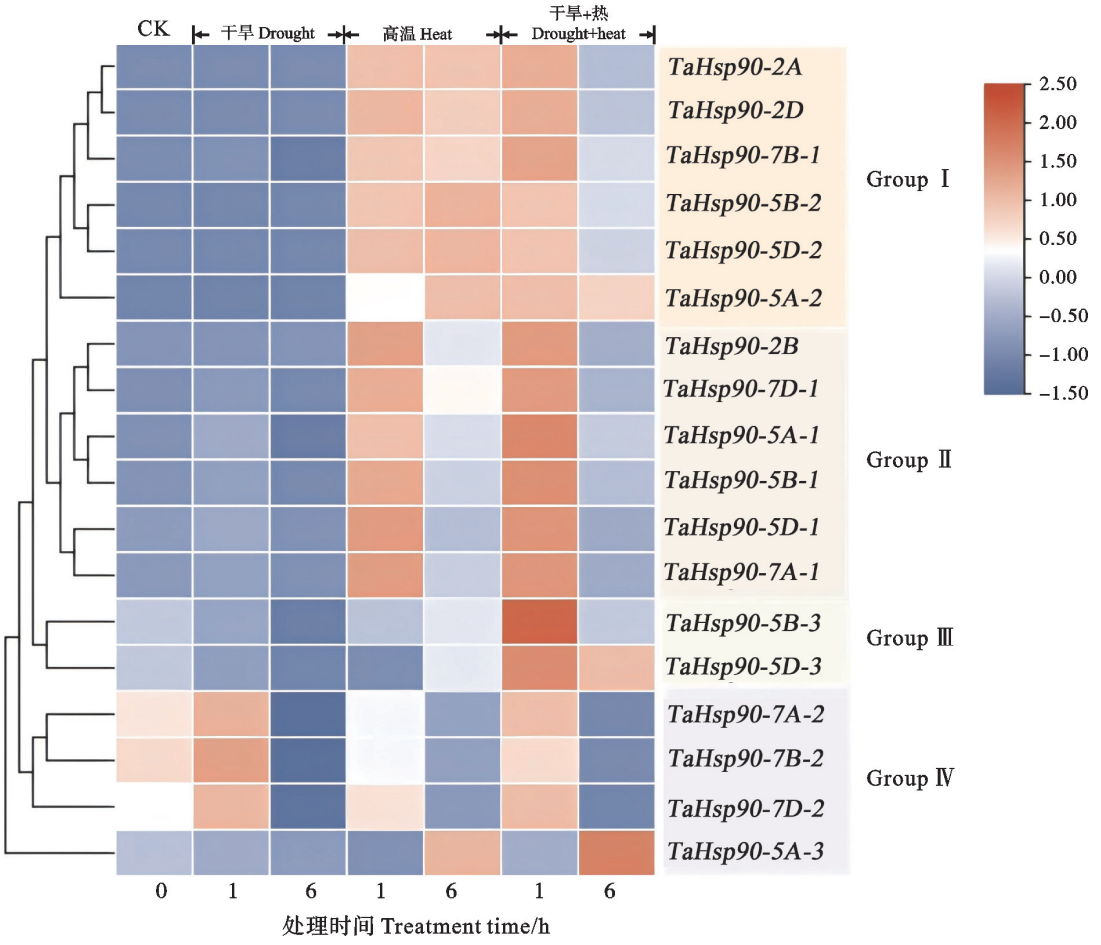
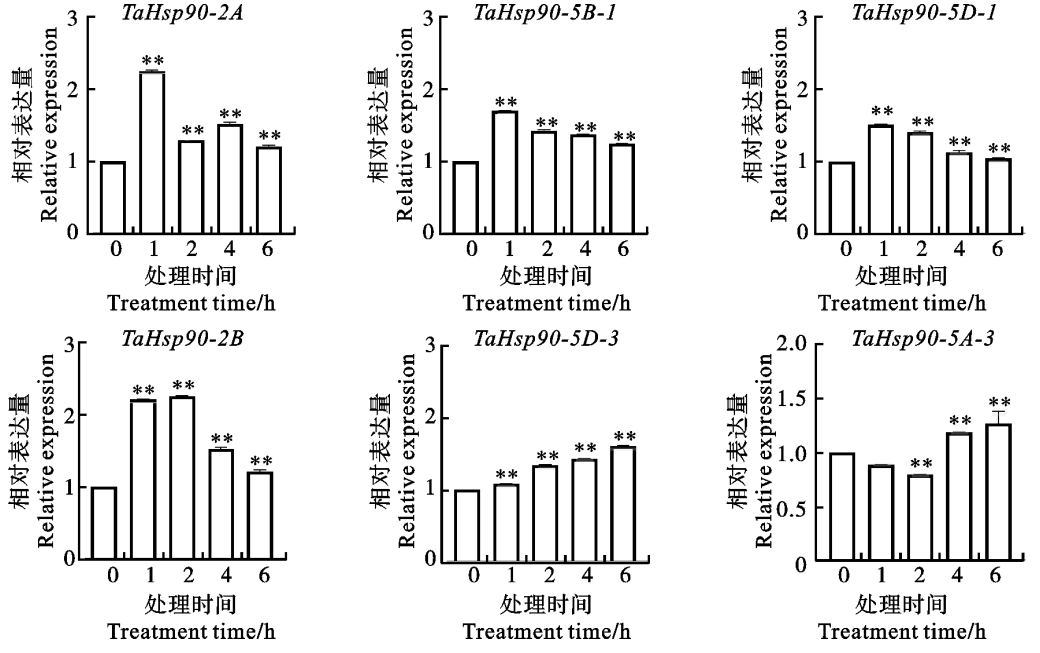


图 7　不同胁迫下*TaHsp90*基因的表达模式

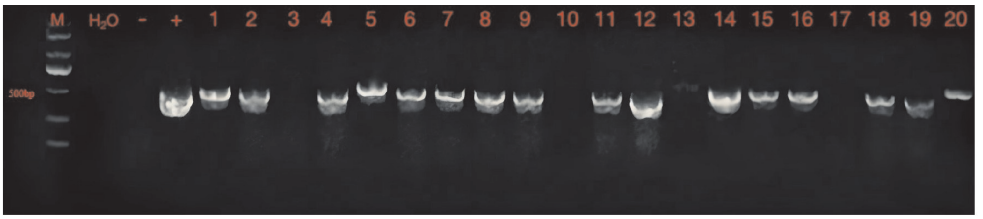
Fig. 7　Expression patterns of *TaHsp90* genes under different stresses



* *：$P<0.01$。

图 8　热处理下不同时间*TaHsp90*基因的表达模式

Fig. 8　Expression patterns of *TaHsp90* genes at different time under heat treatment

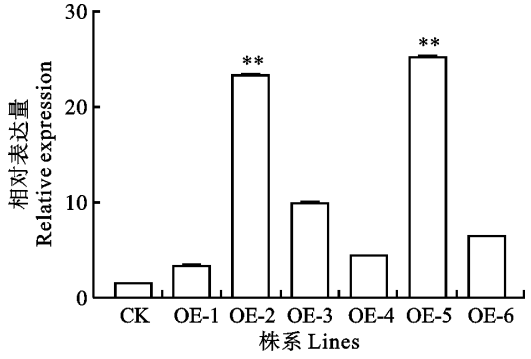


M:DL2000；－:阴性对照；＋:阳性对照;1～20:转基因株系。

M: DL2000; －: Negative control; ＋: Positive control; 1－20: Transgenic lines.

图 9 部分*TaHsp90-2B*转基因株系的 PCR 鉴定

Fig. 9 PCR identification of partial *TaHsp90-2B* transgenic plants



＊＊:$P<0.01$。

图 10 过表达株系中*TaHsp90-2B*的表达水平

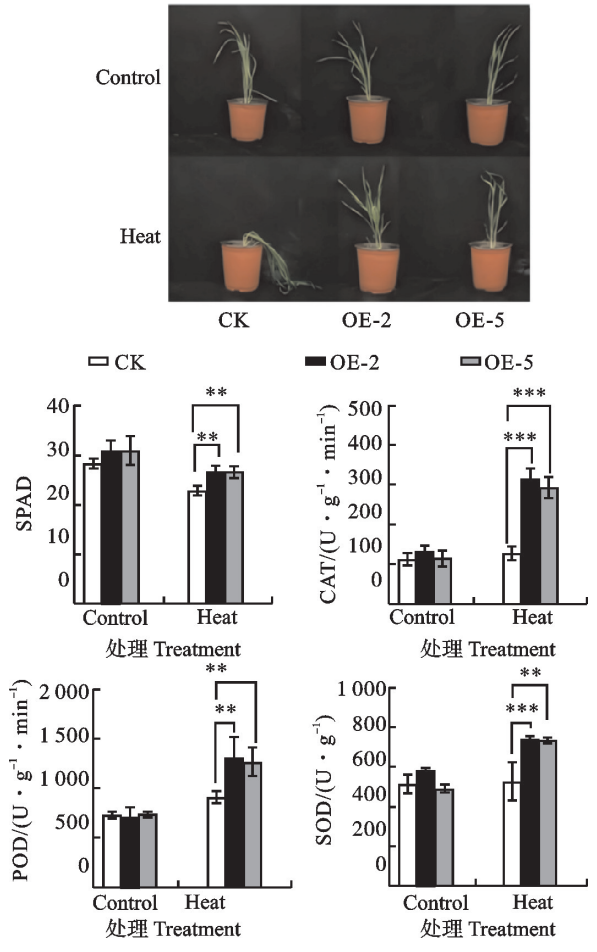
Fig. 10 Expression level of *TaHsp90-2B* in overexpression lines

2.10 *TaHsp90-2B*转基因株系苗期表型及生理指标鉴定

正常培养条件下,苗期 Fielder 野生型与转基因株系(OE-2、OE-5)表型无显著差异。42 ℃高温胁迫 2 h 后,野生型植株出现倒伏、萎蔫等热损伤表型,而转基因株系(OE-2、OE-5)生长形态基本保持正常(图 11)。叶绿素含量检测结果显示,胁迫处理前各组植株叶绿素相对水平无明显差异;高温胁迫后,转基因株系(OE-2、OE-5)叶绿素相对含量显著高于野生型。生理指标测定表明,高温处理前,所有植株的 SOD 活性、POD 活性、CAT 活性无显著差异,高温处理后,OE-2 和 OE-5 的 SOD 活性、POD 活性、CAT 活性显著高于 CK。说明*TaHsp90-2B*基因能够显著提高小麦对热胁迫的耐受性。

3 讨论

随着基因工程的不断进步,小麦中已有多个基因家族得到研究[25],如*TaAP2/ERF*[26]、*TaCBL*[27]、*TaHsf*[28]、*TaMAPK*[29]等。热激蛋白 Hsp 是具有高度保守序列的应激蛋白,广泛存在于各种生物体[30]。该类蛋白具有分子伴侣特性[31],可在热胁迫下保护靶蛋白免受变性损伤,它的表达量



Control:常温培养条件;Heat:42 ℃高温胁迫 2 h;CK:野生型 Fielder;OE-2、OE-5:2 个携带*TaHsp90-2B*株系。＊＊:$P<0.01$;＊＊＊:$P<0.001$。

Control: Normal temperature growth condition; Heat: 42 ℃ heat stress for 2 h; CK: Wild-type Fielder; OE-2, OE-5: Two *TaHsp90-2B* carrying lines; ＊＊: $P<0.01$; ＊＊＊: $P<0.001$.

图 11 高温胁迫下*TaHsp90-2B*转基因株系幼苗期耐热性表型及相关生理指标鉴定

Fig. 11 Identification of heat tolerance phenotype and related physiological indices of *TaHsp90-2B* lines at seedling stage under high temperature stress

约占总蛋白水平的 1%[32]直接影响细胞抵抗高温损害的效果。

为系统解析小麦*TaHsp90*基因的分子特征,探究其在热胁迫响应过程中的生物学功能,本研究通过小麦全基因组分析共鉴定到 18 个*TaHsp90*成员,其蛋白理化性质存在一定差异。种内共线性分析表明,片段复制事件是*TaHsp90*基因家族扩张的重要驱动力,其以 23 个片段复制基因对适应复杂逆境胁迫。*TaHsp90*共有 31 种顺式作用元件,典型元件包括 HSE、DRE、LTR、G-box、ABRE、RY-element 等,其中 HSE 是介导植物热胁迫应答的经典顺式元件,可特异性调控热激相关基因诱导表达,该结果可解释*TaHsp90*成员在热胁迫下的快速响应基础。*TaHsp90*基因有多外显子与少外显子两类结构模式,这种结构分化与家族成员在逆境应答中的功能分化相关,少外显子成员可更快速响应胁迫,而多外显子成员则可能通过可变剪接实现功能多样性。*TaHsp90*基因在结构与基序组成上高度保守,小麦*TaHsp90*成员普遍携带 Hsp90 家族核心功能结构域。系统发育树显示,TaHsp90 蛋白与乌拉尔图小麦和野生二粒小麦关系较近,这验证了普通小麦(异源六倍体)与其二倍体及四倍体祖先在基因组水平上的高度保守性。

*TaHsp90*基因单倍型分布具有显著的地理分化特征,单倍型多样性呈现由小麦起源中心西亚向东亚、北美等驯化区域递减的趋势。西亚作为小麦起源中心,单倍型多样性最高,Hap-5A-1-Ⅳ、Hap-5B-3-Ⅱ、Hap-5D-3-Ⅰ等单倍型呈现区域特异性高频率,适配其干旱高温的气候特征。中亚作为传播枢纽,单倍型分布兼具起源区与驯化区特征,反映了小麦在传播过程中对中亚独特气候的逐步适应,成为*TaHsp90*基因家族单倍型的过渡性分布区域。东亚作为现代育种核心区,Hap-2A-Ⅰ、Hap-5D-3-Ⅱ等适配本土气候的单倍型高频分布,体现人工与自然选择的协同作用。南亚单倍型区域特异性显著,Hap-5B-1-Ⅰ、Hap-7B-2-I 等单倍型高频分布,表明其可能在小麦应对南亚持续高温、高湿环境中发挥关键作用。北美单倍型具有鲜明特有性,Hap-2A-Ⅲ、Hap-5D-3-Ⅱ等特有单倍型适配其大陆性气候,主要围绕本土气候特征展开,形成了适配北美大陆性气候的独特单倍型分布模式。综上,*TaHsp90*基因家族在小麦长期的地理扩散和人工驯化过程中,受到不同区域环境选择压力和人工选择的共同作用,形成了与区域环境相适配的单倍型分布模式,这为进一步解析该基因家族的环境适应机制及挖掘耐热育种候选单倍型提供了重要的理论依据和数据支撑。

*TaHsp90*成员分别参与籽粒发育、穗部发育及叶片耐热调控等过程,呈现出明显的组织与功能特异性。本研究对 6 个*TaHsp90*代表性成员的热胁迫表达模式分析显示,*TaHsp90-2A*、*TaHsp90-2B*对热胁迫的响应最为强烈,在胁迫 1 h 即达到极显著上调峰值;*TaHsp90-5B-1* 与*TaHsp90-5D-1*则呈现延迟型上调特征,在胁迫 6 h 达到表达峰值,可能参与热胁迫后期的持续防御。其中,*TaHsp90-2B*作为热胁迫响应的核心成员[33],是开展后续功能验证与耐热机制解析的关键候选基因。克隆并转化构建*TaHsp90-2B*转基因株系,在热胁迫条件下,*TaHsp90-2B*转基因株系叶片可维持更高的叶绿素相对含量,同时显著提升 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性。证实*TaHsp90-2B*可通过增强植株抗氧化能力、稳定光合系统结构等途径正向调控小麦耐热性,在小麦高温胁迫信号传导与细胞稳态维持过程中发挥关键的保护功能。

参考文献:

[1]Kotak S,Vierling E,Bäumlein H,*et al*. A novel transcriptional cascade regulating expression of heat stress proteins during seed development of *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*,2007,19(1):182.

[2]SchöFfl F,PräNdl R,Reindl A. Regulation of the heat-shock response [J]. *Plant Physiology*,1998,117(4):1135.

[3]Asseng S,Ewert F,Martre P,*et al*. Rising temperatures reduce global wheat production [J]. *Nature Climate Change*,2015,5(2):143.

[4]Albertos P,Dündar G,Schenk P,*et al*. Transcription factor BES1 interacts with HSFA1 to promote heat stress resistance of plants [J]. *The EMBO Journal*,2022,41(3):EMBJ2021108664.

[5]Wang W X,Vinocur B,Shoseyov O,*et al*. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response [J]. *Trends in Plant Science*,2004,9(5):244.

[6]Qu X Z,Zhao S,Wan C J,*et al*. Structural basis for the dynamic chaperoning of disordered clients by Hsp90 [J]. *Nature Structural & Molecular Biology*,2024,31(10):1482.

[7]Borkovich K A,Farrelly F W,Finkelstein D B,*et al*. Hsp82 is an essential protein that is required in higher concentrations for growth of cells at higher temperatures [J]. *Molecular and Cellular Biology*,1989,9(9):3919.

[8]Sangster T A,Queitsch C. The HSP90 chaperone complex,an emerging force in plant development and phenotypic plasticity [J]. *Current Opinion in Plant Biology*,2005,8(1):86.

[9]Chiosis G,Vilenchik M,Kim J,*et al*. Hsp90:The vulnerable

chaperone [J]. *Drug Discovery Today*, 2004, 9(20): 881.

[10] Liu D L, Zhang X X, Cheng Y X, *et al*. rHsp90 gene expression in response to several environmental stresses in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2006, 44(5-6): 380.

[11] Marrs K A, Casey E S, Capitant S A, *et al*. Characterization of two maize HSP90 heat shock protein genes: Expression during heat shock, embryogenesis, and pollen development [J]. *Developmental Genetics*, 1993, 14(1): 27.

[12] Xu J Y, Xue C C, Xue D, *et al*. Overexpression of *GmHsp90s*, a heat shock protein 90(Hsp90) gene family cloning from soybean, decrease damage of abiotic stresses in *Arabidopsis thaliana* [J]. *PLoS One*, 2013, 8(7): e69810.

[13] Krishna P, Gloor G. The Hsp90 family of proteins in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Cell Stress & Chaperones*, 2001, 6(3): 238.

[14] 顾鹏鹏, 马鑫磊, 姚 锐, 等. 谷子 HSP90 基因家族鉴定及干旱胁迫下表达分析[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(6): 45.
Gu P P, Ma X L, Yao R, *et al*. Identification and expression analysis of HSP90 genes family in foxtail millet (*Setaria italica* L.) under drought stress [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2022, 50(6): 45.

[15] 曹丽茹, 王国瑞, 张 新, 等. 玉米 HSP90 基因家族的全基因组鉴定与分析[J]. 作物杂志, 2021(5): 28.
Cao L R, Wang G R, Zhang X, *et al*. Genome-wide identification and analysis of HSP90 gene family in maize [J]. *Crops*, 2021(5): 28.

[16] 杨 芳, 乔 岩, 王永强, 等. 马铃薯 HSP90 基因家族的全基因组鉴定及高温干旱胁迫下的表达分析[J]. 西北农业学报, 2022, 31(6): 690.
Yang F, Qiao Y, Wang Y Q, *et al*. Genome-wide identification of HSP90 genes and expression analysis under high temperature and drought stresses in potato [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2022, 31(6): 690.

[17] Chaudhary R, Baranwal V K, Kumar R, *et al*. Genome-wide identification and expression analysis of Hsp70, Hsp90, and Hsp100 heat shock protein genes in barley under stress conditions and reproductive development [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2019, 19(6): 1007.

[18] Wang H, Charagh S, Dong N N, *et al*. Genome-wide analysis of heat shock protein family and identification of their functions in rice quality and yield [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(22): 11931.

[19] 王长彪, 尹誉蓉, 程 泽, 等. 小麦 B-ARR 转录因子家族基因鉴定与表达模式分析[J]. 植物遗传资源学报, 2024, 25(9): 1524.
Wang C B, Yin Y R, Cheng Z, *et al*. Genome identification and expression analysis of B-ARR transcription factors family in wheat [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2024, 25(9): 1524.

[20] 马浩森, 朱 婷, 王淑婷, 等. 普通小麦 CONSTANS-LIKE (COL)基因家族的鉴定和表达分析[J]. 麦类作物学报, 2024, 44(11): 1365.
Ma H S, Zhu T, Wang S T, *et al*. Identification and expression pattern analysis of CONSTANS-LIKE(COL) gene family in wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2024, 44(11): 1365.

[21] 陆 青, 梁 婷, 王伟伟, 等. 小麦热激蛋白基因*TaHSP90-1*的克隆与表达分析[J]. 中国农业科技导报(中英文), 2022, 24(8): 44.
Lu Q, Liang T, Wang W W, *et al*. Cloning and expression analysis of wheat heat shock protein gene *TaHSP90-1* [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2022, 24(8): 44.

[22] Liu Z S, Xin M M, Qin J X, *et al*. Temporal transcriptome profiling reveals expression partitioning of homeologous genes contributing to heat and drought acclimation in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1): 152.

[23] 耿伟博. 烟草胚胎发育晚期丰富蛋白(LEA 蛋白)基因家族对非生物胁迫反应的鉴定与分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
Geng W B. Genome-wide identification and analysis of the tobacco late embryogenesis abundant proteins(LEA proteins) gene family in response to abiotic stresses [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2022.

[24] 王艳珂, 黎飞飞, 陈二影, 等. 谷子 NCED3 基因克隆及生物信息学和表达模式分析[J]. 山东农业科学, 2022, 54(9): 1.
Wang Y K, Li F F, Chen E Y, *et al*. Cloning, bioinformatics and expression pattern analysis of NCED3 gene in foxtail millet [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2022, 54(9): 1.

[25] 雷蕊伶, 姚立蓉, 汪军成, 等. 小麦 TaNF-YB 基因家族的鉴定及*TaNF-YB-2* 基因的表达[J]. 麦类作物学报, 2026, 46(2): 164.
Lei R L, Yao L R, Wang J C, *et al*. Identification of the TaNF-YB gene family and expression of *TaNF-YB-2* gene in wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2026, 46(2): 164.

[26] Riaz M W, Lu J, Shah L, *et al*. Expansion and molecular characterization of AP2/ERF gene family in wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2021, 12: 632155.

[27] Hosseini Pouya H S, Cheniany M, Heidari P. Decoding the CBL gene family in durum wheat: Insights into dual ABA signaling pathways and calcium-mediated drought tolerance [J]. *The Plant Genome*, 2025, 18(3): e70062.

[28] Ye J L, Yang X T, Hu G, *et al*. Genome-wide investigation of heat shock transcription factor family in wheat (*Triticum aestivum* L.) and possible roles in anther development [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(2): 608.

[29] Zhan H S, Yue H, Zhao X, *et al*. Genome-wide identification and analysis of MAPK and MAPKK gene families in bread wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. *Genes*, 2017, 8(10): 284.

[30] Ul Haq S, Khan A, Ali M, *et al*. Heat shock proteins: Dynamic biomolecules to counter plant biotic and abiotic stresses [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(21): 5321.

[31] 汤佳乐, 徐 海, 苑 平, 等. 植物 Hsp90s 与耐热性关系的研究进展[J]. 生物技术通报, 2020, 36(10): 173.
Tang J L, Xu H, Yuan P, *et al*. Advance in relationship between heat shock protein 90s and thermo-tolerance in plants [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2020, 36(10): 173.

[32] 门淑珍, 李桂忱, 温馨雨. 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), 2024, 37(3): 69.
Men S Z, Li G C, Wen X Y. Research progress on function and expression regulation of plant heat shock proteins [J]. *Journal of Liaocheng University (Natural Science Edition)*, 2024, 37(3): 69.

[33] Lu Y, Zhao P, Zhang A, *et al*. Alternative splicing diversified the heat response and evolutionary strategy of conserved heat shock protein 90s in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2020, 11: 577897.