

植物开花生热的生物功能及其调控机制研究进展

张出兰^{①②}, 王若涵^{①*}, 张志翔^{①②}, 程和平^③

① 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083;

② 北京林业大学自然保护区学院, 北京 100083;

③ 北京大学分子医学研究所, 北京 100871

* 联系人, E-mail: wangrh@bjfu.edu.cn

2015-07-02 收稿, 2015-08-30 接受, 2015-10-15 网络版发表

中央高校基本科研业务费专项资金(YX2014-14)和国家自然科学基金(31100450, J1103516)资助

摘要 开花生热是某些植物科属在长期进化过程中形成的一项重要适应机制, 有助于植物花器官抵御低温伤害, 并且能够促进昆虫访花和传粉受精, 对于确保植物的生殖成功具有重要的生物学意义. 本文基于国内外近年来植物开花生热研究方面取得的重要进展, 结合开花生热活体实时检测的技术发展, 对植物开花生热的类型、生物学功能以及调控机制进行综述, 并展望了植物开花生热研究领域亟待解决的重要问题.

关键词

开花生热
红外成像
交替氧化酶
解偶联蛋白
miRNA

植物的开花生热效应(floral thermogenesis)是指一些植物类群在开花繁殖过程中, 花器官能够自主地产生热量, 并可以对自身温度加以调控^[1], 使花部温度明显高于周围环境温度, 从而促使生殖发育顺利完成的现象^[2,3]. 尽管植物的所有器官在新陈代谢活动中, 均能产生一些热量, 但是, 在大多数植物中, 这种生热反应表现非常缓慢, 或是热量释放很少, 因而没有明显的温度上升^[4]. 与此不同的是, 开花生热植物的花器官在短期内能够产生大量热量, 从而提高花部温度, 有的甚至使花器官与环境温差高达35℃, 如臭菘(*Symplocarpus foetidus*)^[5,6]. 越来越多的研究表明, 开花生热在植物生殖发育过程中, 具有多样的生物学功能: 开花生热不仅可以防止花器官遭受低温伤害^[7], 还可以直接以热能回报(heat reward)的形式来增加吸引昆虫访花的筹码, 即产生的热量吸引昆虫在花内停留, 使其得以汲取能量进行交配或飞行等活动^[8]; 甚至可以通过促进花香的释放, 进而吸引昆虫访花^[9,10]. 因此, 开花生热是植物抵御外界不良环境和主动促进生殖成功的有效应对策略, 在生殖发育过程中具有重要的生物学功能

和意义, 近年来已成为国际上植物功能研究领域中的一个热点问题, 备受植物生物学研究者的重视.

近年来, 随着研究技术的进步, 植物开花生热的研究取得了显著的进展. 高分辨率的红外活体成像技术(infrared thermography)的广泛应用, 使得研究者能够更加精确地了解植物开花生热的表型和生热过程. 并且, 高通量技术的发展, 尤其是气相色谱-质谱联用(gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)分析以及转录组测序、miRNA测序等高通量测序技术的应用, 为开花生热调控机制的研究带来了便利. 由于这些先进技术的广泛应用, 开花生热的生物学功能及其调控机制等方面的研究也取得了较为重要的进展. 本文综合近年来开花生热研究领域的主要研究进展, 对植物开花生热的表型、生物学功能及其调控机制进行综述, 并展望了这一领域亟待深入研究的科学问题.

1 开花生热的精确检测及生热类型

植物中的开花生热现象最早由法国博物学家 Jean-Baptiste Lamarck 于1778年在海芋属(*Arum* spp.)

引用格式: 张出兰, 王若涵, 张志翔, 等. 植物开花生热的生物功能及其调控机制研究进展. 科学通报, 2015, 60: 3106–3113

Zhang C L, Wang R H, Zhang Z X, et al. Progress in biological functions and regulation mechanisms of floral thermogenesis (in Chinese). Chin Sci Bull, 2015, 60: 3106–3113, doi: 10.1360/N972015-00755

植物中发现^[11]。然而由于植物生热是一个连续变化的动态过程,释放的能量无法瞬时捕获,加之外界自然环境的温度波动干扰,在早期缺乏有效技术手段的情况下,一直无法实现开花生热中花器官能量释放和温度变化的实时测定和动态记录。随后,有研究发现温度在生热的花中是不均匀分布的,由此推测并不是整个花朵都具有生热的能力,生热是由花器官的特定组织产生。然而,在寒冷的自然环境中,开花生热所产生的这些毫瓦级(mW)的热量散失很快,用常规的温度记录方式,无法达到快速记录温度变化的目的,也就无法精确地定位生热的发生部位和发生过程。直到红外线成像技术的发明和应用,使得植物开花生热的研究在表型观测上实现了质的飞跃,进而为实现后续的深入研究奠定了重要的基础。

红外线(infrared rays)是太阳光谱中诸多不可见光线中的一种,其波长大于可见光,约为0.75~1000.00 μm 。红外线可包含3部分,即近红外线,波长为0.75~1.50 μm ;中红外线,波长为1.50~6.00 μm ;远红外线,波长为6.00~1000.00 μm 。红外成像技术最早被应用于军事需求,其通过传感器捕获物体所发射的红外线,进而通过光谱成像仪成像实现实时动态的红外影像^[12]。随着高分辨率红外成像系统的发展,该技术作为一种无损伤活体检测手段,已经在多领域中被广泛用于检测温度变化和定位热量释放。

红外成像技术于20世纪90年代开始被用于植物的开花生热研究^[13]。植物在开花生热时,花器官释放大热量,从而发出红外线。通过红外成像技术,人们在一些生热植物中确定了主要的开花生热部位,例如,雌蕊群为木兰科植物玉兰花器官的主要生热部位^[14],天南星科臭菘(*S. foetidus*)生热主要来源于肉穗花序的上部^[15],而天南星科大野芋(*Colocasia gigantean*)开花生热的主要部位则是位于肉穗花序下部的退化雄蕊^[16]。近来,随着光学和红外技术的发展,本研究组通过加载微距镜头,成功实现了生热植物体的红外微距成像,提高了红外成像的分辨率(图1)。这一技术进展大大提高了对植物开花生热组织定位的准确性。近年来,科学研究力求在最接近生理活性状态下,对生命本质进行探索,无损伤活体检测技术在植物研究中的重要性日益凸显。本研究组在国际上率先将红外成像技术与热偶探针(直径0.5 mm,成像时间3~5 s)相结合,实现了对于植物花部温度瞬时变化的红外成像以及瞬时热量捕获,为活体红外

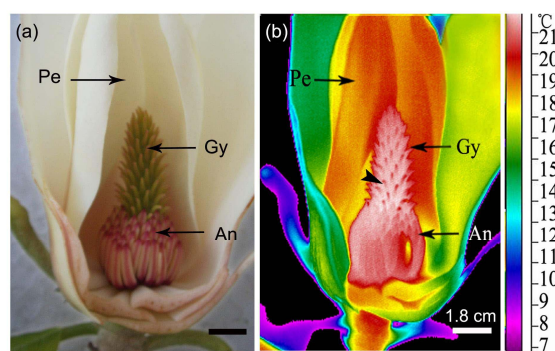


图1 (网络版彩色)开花生热时期玉兰花部器官的实景(a)和红外线成像(b)图片(改自文献 14)。红外成像图片(b)中颜色梯度表示不同的温度,具体温度数值见右侧的温度标尺。短箭头所指区域为花部主要生热部位。Pe: 花被片; Gy: 雌蕊群; An: 雄蕊群

Figure 1 (Color online) Ture color photograph (a) and infrared thermal image (b) of the thermogenic flower (modified from references 14). The scale in figure (b) indicates the temperature range. The short arrows indicate the thermogenic part. Pe: petals; Gy: gynoecium; An: androecium

成像在植物中的应用研究开辟了更精确测定的新途径^[10,14]。并且在木兰科植物开花生热的研究中,成功研制了适合于植物实时活体动态观测的微距镜头,从而实现了木兰科植物花器官生热部位的准确界定^[14]。

开花生热植物具有不同的生热模式(图2)。有的开花生热植物在花期产生的热量,能够将花器官的温度维持在相对恒定的范围内,使花部温度不随外界环境温度波动而变化(图2(a))。这种生热模式为生热调控型(thermoregulation)。莲科的荷花(*Nelumbo nucifera*)^[18],天南星科的裂叶喜林芋(*Philodendron selloum*)^[19]和臭菘(*S. foetidus*)^[20]等均属于这一类型。此外,还有些开花生热植物,尽管花部温度始终高于环境温度,但不能保持恒定,而是随着外界环境温度变化,有生热高峰值的曲线变化(图2(b)),如天南星科的伏都百合(*Dracunculus vulgaris*)^[21]、巨型海芋(*Helicodicerus muscivorus*)^[22],以及木兰科的卵叶木兰(*Magnolia ovata*)、玉兰(*M. denudata*)、武当木兰(*M. sprengeri*)^[10,14,23]。这一生热类型为假生热调控型(pseudo-thermoregulation)。在气候变化多端的自然环境中,开花生热植物在与环境协同进化过程中形成了上述不同的生热类型。从能量利用角度看,假生热调控植物似乎以更少的热量消耗获得生殖成功,更符合植物的有效能量分配。

此外,生热类型与访花昆虫的习性存在着密切关系,如木兰科植物武当木兰(*M. sprengeri*)具有两个生热高峰,分别发生在花香浓郁的雌蕊成熟期和

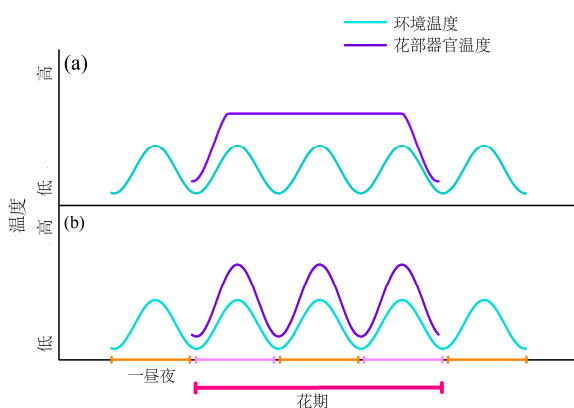


图 2 (网络版彩色)植物开花生热的类型(改自[17]). (a) 生热调控(thermoregulatory)生热类型; (b) 假生热调控(pseudo-thermoregulatory)生热类型

Figure 2 (Color online) Different patterns of heat production in thermogenic flowers (modified from [17]). (a) Thermoregulatory pattern; (b) pseudo-thermoregulation pattern

雄蕊成熟期^[10]. 露尾甲属昆虫(*Epuraea* sp., Nitidulidae)作为其有效传粉昆虫, 其访花高峰巧妙地与白天的生热高峰相重合. 而值得注意的是, 在夜间开花的木兰科植物中卵叶木兰(*M. ovata*)和塔毛利帕斯木兰(*M. tamaulipana*), 生热高峰发生在夜晚, 其访花昆虫方头甲属昆虫(*Cyclocephala*, Scarabaeidae)则表现为夜间访花习性^[23-25]. 因此, 为了最大限度地促进生殖成功, 虫媒植物采用各种策略吸引访花昆虫为其传粉. 尽管目前已发现植物的生热类型与有效传粉昆虫的访花习

性具有极大的相关性, 但是这其中的协同进化机制还需要进一步的科学试验和数据支持.

2 开花生热在生殖生物学中的重要作用

开花生热不仅可以防止花部器官遭受低温伤害, 而且在传粉生物学, 特别是植物与昆虫之间的互动关系中扮演着重要角色^[7,9]. 有研究者认为花部产生的热量可以直接以热能的形式提供给访花昆虫^[5,8], 在某种程度上是对昆虫的一种直接能量的回报. 也有研究发现, 在植物开花生热的高峰期花香浓郁, 主要花香成分含量有明显的增加^[10,26]; 生热结束时, 香气也随着变淡直至消失. 这表明香味的释放与花部生热存在着密切联系. 因此, 开花生热还有可能通过促进花香的释放, 吸引昆虫访花. 通过大量的综合研究, 这一假说已经在木兰科植物中被证实^[10].

近年来, 本研究组首先使用红外成像与热偶探针相结合的技术, 发现了早春开花的木兰科植物武当木兰(*M. sprengeri*)具有开花生热效应. 在使用高分辨率红外成像系统对生热组织进行准确定位的基础上, 进一步持续观测了开花期间生热组织的温度变化. 其花部的生热部位主要是雌蕊群, 生热类型为假生热调控(pseudo-thermoregulation), 具有两个显著的生热高峰, 分别发生于雌蕊成熟期和雄蕊成熟期(图3). 生热高峰期与传粉昆虫访花时间完全一致. 更有趣的是, 花香有机挥发物(volatile organic compounds)的GC-MS分析

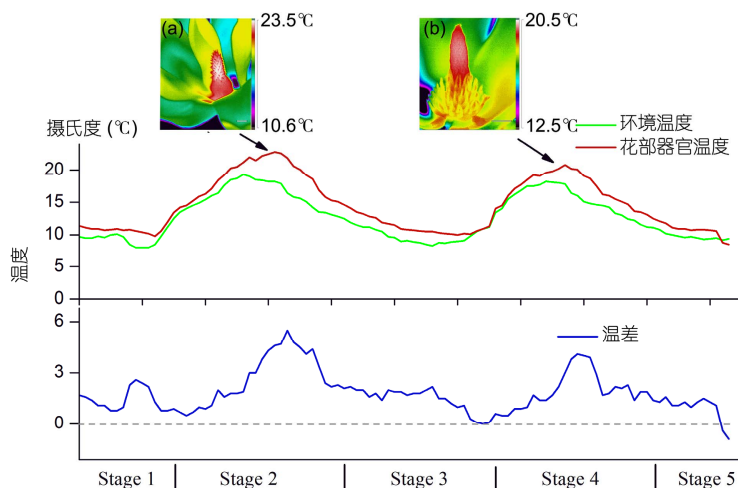


图 3 (网络版彩色)武当木兰(*M. sprengeri*)开花生热中的温度动态变化(改自文献[10]). 开花生热过程包括 4 个阶段: 阶段 1, 花蕾期(生热前期); 阶段 2, 雌蕊期(生热高峰 I); 阶段 3, 雄蕊前期; 阶段 4, 雄蕊期(生热高峰 II). 图中的生热图片 a, b 分别为雌蕊期和雄蕊期的红外成像图片

Figure 3 (Color online) Changes in temperatures of *M. sprengeri* during floral thermogenesis (modified from Ref. [10]). Floral thermogenesis including 4 stages: stage 1, pre-pistillate; stage 2, pistillate; stage 3, pre-staminate; stage 4, staminate. (a) and (b) are Infrared thermal images of pistillate and staminate stage

表明,两个高峰时期的花香成分高度相似,揭示了玉兰花具有花香模拟(odour mimicry)机制,即雌蕊阶段的花朵模拟雄蕊阶段花朵的花香成分,以吸引传粉昆虫访花. 鉴于雌蕊期的玉兰花不能为昆虫提供花粉回报,其花香模拟机制可以促使相同的传粉昆虫访问雌蕊和雄蕊阶段的花朵,对于其顺利授粉极其重要^[10]. 综上,在气候变化多端的自然环境中,开花生热无疑是植物抵御外界不良环境,促进生殖成功的一种适应对策,是植物与环境长期协同进化的结果^[27],在生殖发育过程中具有重要的生物学意义.

3 植物开花生热的调控机制

尽管对于开花生热现象的生物学功能,已有了较为统一的看法,但是对其内部调控机制的认识却一直存在争议. 早期研究发现交替氧化途径可能在开花生热中起作用^[28,29]. 交替氧化酶(alternative oxidase, AOX)是一种植物细胞中广泛存在且定位于线粒体内膜的末端氧化酶,其介导的交替氧化途径是线粒体电子传递链(electron transport chain, ETC)复合物Ⅲ(细胞色素 bc_1)和复合物Ⅳ(细胞色素 c 氧化酶)的

旁路^[30,31].

在电子传递链主路,即细胞色素途径中,三羧酸循环产生的还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(reduced form of nicotinamide-adenine dinucleotide, NADH)和琥珀酸分别将电子传递给复合物Ⅰ(NADH脱氢酶)和复合物Ⅱ(琥珀酸脱氢酶). 复合物Ⅰ和复合物Ⅱ将电子传递给泛醌,再经由复合体Ⅲ传递给复合体Ⅳ,最终将电子传递给 O_2 ,并将其还原为 H_2O . AOX介导的交替氧化途径则可以使电子绕过复合体Ⅲ和Ⅳ,而经由泛醌传递给AOX,再由AOX传递给 O_2 ^[31,32]. 在电子传递的过程中,复合体Ⅰ,Ⅲ,Ⅳ都会将线粒体基质中的 H^+ 泵出到线粒体内膜与外膜之间的膜间隙. 由于线粒体内膜对质子是通透的,这些质子的转移会导致线粒体基质与膜间隙之间产生跨膜质子电化学势梯度. 线粒体内膜上的ATP合酶(ATPase)则可以利用这一质子电化学势梯度,将质子通过ATP合酶(ATPase)返回线粒体基质而释放的自由能用于合成三磷酸腺苷(adenosine triphosphate, ATP). 在交替氧化途径中,由于电子传递不通过复合体Ⅲ和Ⅳ,而是直接由AOX传递给氧气,并将 O_2 还原成 H_2O (图4).

AOX是一种二铁基羧化蛋白,具有一个保守的

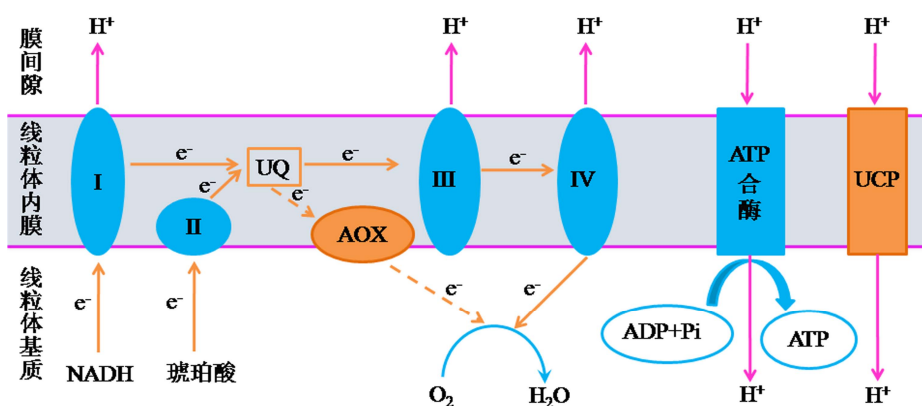


图 4 (网络版彩色)植物线粒体中的电子传递链与能量产生. 在电子传递链主路,即细胞色素途径中,电子由三羧酸循环的中间产物NADH和琥珀酸分别传递至电子传递复合体Ⅰ(complex I)和复合体Ⅱ(complex II),再传递至泛醌(ubiquinone, UQ),之后分别经过复合体Ⅲ(complex III)和复合体Ⅳ(complex IV),最终传递至 O_2 ,形成 H_2O . 而在电子传递链支路,即选择性呼吸途径,电子经由泛醌(UQ)传递至交替氧化酶(alternative oxidase, AOX),再传递至 O_2 . 在电子传递过程中,线粒体基质中的 H^+ 经由复合体Ⅰ,Ⅲ,Ⅳ泵出至膜间隙,从而形成跨膜电子势梯度. 在呼吸作用的氧化磷酸化过程中, H^+ 经由ATP合酶(ATPase)返回线粒体基质,而ATPase将 H^+ 释放的能量用于ATP的合成. 线粒体解耦联蛋白(uncoupling protein, UCPs)的存在则可以将 H^+ 从膜间隙返回线粒体基质的过程与ATP合成的过程解耦联,从而将大量的能量以热能的形式释放

Figure 4 (Color online) Electron transport chain and energy production in plant mitochondria. In cytochrome c pathway, NADH and succinic acid transfer electrons to complex I and complex II respectively, and then transfer to the UQ pool. Electrons in UQ are then passed to complex III, cytochrome c and finally complex IV, which catalyzes the reduction of O_2 to H_2O . But in another branch pathway, electrons flow from UQ to AOX corresponds with the reduction of O_2 to H_2O . During the process of oxidative phosphorylation, H^+ is translocated to inner membrane space of mitochondria via ATPase and proton motive force is used to generate ATP. The presence of UCPs can uncouple the transmembrane of H^+ with ATP synthesis, and energy release as heating

包含4个谷氨酸和2个组氨酸的铁离子结合域^[33]. 通过点突变的遗传学研究, 人们已经鉴定了AOX蛋白中具有催化活性的关键残基^[34]. 并且, 电子顺磁共振技术(electron paramagnetic resonance, EPR)和傅里叶变换红外光谱(fourier transform infrared spectroscopy, FTIR)等显微镜技术已经证实了AOX蛋白的双核铁中心区域确实能够将O₂还原成H₂O^[35,36]. 此外, 人们还鉴定出了AOX蛋白的一些用于结合泛醌的残基^[37,38]. AOX在细胞中以二聚体的形式存在, 其活性受到二硫键的氧化还原调节, 在还原状态下具有活性, 而在氧化状态下不具活性^[39]. 由于电子传递链AOX途径中, 只有电子经过复合体 I 时有质子被泵出至线粒体膜间隙, 不利于线粒体的跨膜质子电化学势梯度的建立, 仅能产生少量的ATP, 而大量能量以热能的形式释放. 在正常状态下, 植物体内AOX蛋白的表达水平并不高; 而在寒冷、损伤、干旱等逆境胁迫下, AOX则会大量表达^[40]. 这些研究表明AOX在植物抵抗环境胁迫方面可能发挥着重要的作用.

氧气同位素分离(oxygen isotope discrimination)和GC-MS分析已经表明在荷花(*N. nucifera*)中, AOX介导的呼吸途径在花部生热前后发生了显著变化^[41,42]. 在荷花花部温度与环境温度相差不大时(16℃以下), AOX途径不明显. 但是当花部温度高于环境温度16℃以上时, AOX途径的呼吸作用显著增强, 在生热最高峰时AOX途径所占总呼吸作用的比重达到75%. 而在整个生热过程中, 细胞色素途径的呼吸作用却没有发生明显的变化^[41]. 随后, Grant等人^[42]通过分离线粒体蛋白和免疫印迹(immunoblot)的方法发现在AOX蛋白的表达量在生热开始时急速上调, 而在生热过程中则维持在一个稳定的水平. 由此可见, AOX蛋白与荷花的开花生热有关.

然而, 随着研究的不断深入, 研究者发现植物线粒体解偶联蛋白(uncoupling proteins, UCPs)也与植物的开花生热有关, AOX调控植物开花生热的理论开始受到挑战^[43,44]. UCPs是位于线粒体内膜上的一类转运蛋白, 在真核生物中广泛存在, 在呼吸代谢中, 其通过脂肪酸将H⁺从膜间隙转运到线粒体基质中^[45], 能够解除电子传递链与ATP合成之间的偶联关系, 从而使氧化磷酸化反应中原本用于ATP合成的能量以热能的形式释放出来^[46,47]. 目前, 在动物组织中已经发现5种UCP亚型: UCP1, UCP2, UCP3, UCP4,

UCP5^[45]. 在动物棕色脂肪组织中, UCP的解偶联作用对生热以及热能的释放起着重要的调控作用^[44,47,48]. 而UCP蛋白在植物的大部分组织中均有表达^[53,56], 特别是在植物开花生热过程中, UCP基因或者蛋白的表达量表现出显著上升, 如裂叶喜林芋(*P. selloum*)和臭菘属的肾叶臭菘(*S. renifolius*)^[49,50]. 这些结果表明UCP蛋白也有可能参与调控植物的开花生热. 然而到目前为止, 在植物开花生热过程中, 尚不清楚AOX和UCP蛋白的调控作用之间的关系. 有假说认为AOX或者UCP蛋白对开花生热的调控作用取决于花器官呼吸代谢的底物. 如果呼吸代谢底物为糖类, 则可能是AOX起作用; 如果为脂类, 则可能是UCP起调控作用^[50], 然而目前并没有得到证实.

近年来, 高通量测序技术的发展使研究者能够更加深入地了解开花生热的复杂调控网络. 通过superSAGE测序, 研究者发现在生热植物肾叶臭菘(*S. renifolius*)中, 开花生热时和生热之后, 花器官的基因表达发生了显著改变^[51]. 最重要的是, 与生热之后(post-thermogenic)的花器官相比, 生热阶段(thermogenic)的花器官中, 大量与细胞呼吸、线粒体功能以及线粒体合成有关的基因显著上调表达^[51]. 因此, 细胞呼吸作用的增强可能在短期的植物生热中发挥作用. 由于生热调控类型的植物开花生热在整个花期一直持续, 这一长期的生热过程中, 线粒体的大量合成可能也扮演着重要角色^[51].

近期, 本研究组还通过高通量测序发现miRNA在植物的开花生热中也起着重要的调控作用. miRNA是一类21~25 nt的非编码RNA, 在植物中通过切割mRNA而调控靶基因表达水平, 参与调控植物的生长发育、细胞分化、开花、抗病毒和胁迫响应等多种生理过程^[52~55]. 通过miRNA测序技术, 在玉兰花中鉴定了114条miRNA, 并且发现17条miRNA在非生热时期(花蕾期)和生热时期(雌蕊期, 雄蕊期)的表达量有显著差异, 表明这些序列与生热过程密切相关. 更进一步发现, 这些与生热有关的miRNA靶基因主要与聚戊烯基转移酶激活和光合电子传递有关. 聚戊烯基转移酶位于植物线粒体中, 能限制辅酶Q的生物合成, 而辅酶Q是产生ATP的呼吸链上重要的组成部分, 因此, miRNA可能通过限制辅酶Q的生物合成而降低ATP的合成, 从而利于能量以热能形式释放^[56]. 此外, 这些生热有关的miRNA靶基因也与光合电子传递有关. 这表明在节律性生热的假生热调

控类型中, miRNA也可能通过调控花器官的光反应(light response)而调控其开花生热^[56]。总之, 这些研究结果都表明植物的开花生热可能涉及极其复杂的调控网络, 亟待进一步的深入研究来揭开其神秘面纱。

4 总结与展望

通过大量的研究, 人们已经对于植物开花生热的功能及其调控有了一定程度的了解, 但是依然有许多问题亟待解决。尽管研究者已经鉴定了AOX和UCP两个与植物开花生热有关的重要调控蛋白, 然而这两个蛋白在开花生热过程中的作用及其相互关系还不清楚。此外, 线粒体作为动植物呼吸和能量代谢的重要场所, 在开花生热的能量供应中扮演着怎

样的角色, 目前, 亟需发展新技术和新方法在活体状态下研究AOX, UCP以及线粒体如何参与开花生热的调控, 以及除线粒体之外是否有其他的生热途径也值得探究。并且, 开花生热的植物包含两种不同的生热类型, 即生热调控和假生热调控, 这两种生热类型的调控机理是否存在差异, 以及这些差异又表现在哪些方面, 都是亟需解决的问题。此外, 生热调控和假生热调控的花朵在植物-昆虫互作中的能量消耗也具有显而易见的差异。这些差异的生热类型也可能与植物-昆虫协同进化过程有关。而在这协同进化过程中, 哪些基因参与这个过程? 这些基因的系统分布和演化规律如何? 这些问题在将来的植物开花生热研究中都是需要重点关注的科学问题。

致谢 感谢北京林业大学林金星教授以及北京大学贺新强教授在文稿撰写中提出的宝贵建议。

参考文献

- Huang S Q, Sun S G, Takahashi Y, et al. Gender variation of sequential inflorescences in a monoecious plant *Sagittaria trifolia* (Alismataceae). *Ann Bot*, 2002, 90: 613–622
- Seymour R S, Ito Y, Onda Y, et al. Effects of floral thermogenesis on pollen function in Asian skunk cabbage *Symplocarpus renifolius*. *Biol Lett*, 2009, 5: 568–570
- Wang R H, Zhang Z X. Perspectives and research advances on the thermogenesis (in Chinese). *Guihaia*, 2011, 3: 407–413 [王若涵, 张志翔. 开花生热效应研究进展. *广西植物*, 2011, 3: 407–413]
- Seymour R S, Lindshau G, Ito K. Thermal clamping of temperature-regulating flowers reveals the precision and limits of the biochemical regulatory mechanism. *Planta*, 2010, 231: 1291–1300
- Seymour R S, Schultze-Motel P. Heat-producing flowers. *Endeavour*, 1997, 21: 125–129
- Miller R E, Grant N M, Giles L, et al. In the heat of the night-alternative pathway respiration drives thermogenesis in *Philodendron bipinnatifidum*. *New Phytol*, 2011, 189: 1013–1026
- Li J K, Huang S Q. Flower thermoregulation facilitates fertilization in Asian sacred lotus. *Ann Bot*, 2009, 103: 1159–1163
- Gibernau M, Seymour R S, White C R. Environmental biology: Heat reward for insect pollinators. *Nature*, 2003, 426: 243–244
- Suinyuy T N, Donaldson J S, Johnson S D. Patterns of odour emission, thermogenesis and pollinator activity in cones of an African cycad: What mechanisms apply? *Ann Bot*, 2013, 112: 891–902
- Wang R H, Xu S, Liu X Y, et al. Thermogenesis, flowering and the association with variation in floral odour attractants in *Magnolia sprengeri* (Magnoliaceae). *PLoS One*, 2014, 9: e99356
- Bermadinger-Stabentheiner E, Stabentheiner A. Dynamics of thermogenesis and structure of epidermal tissues in inflorescences of *Arum maculatum*. *New Phytol*, 1995, 131: 41–50
- Vollmer M, Möllmann K P. *Infrared Thermal Imaging: Fundamentals, Research and Applications*. New York: John Wiley and Sons Ltd, 2010
- Skubatz H, Nelson T, Dong A, et al. Infrared thermography of *Arum* lily inflorescences. *Planta*, 1990, 182: 432–436
- Wang R H, Liu X Y, Mou S L, et al. Temperature regulation of floral buds and floral thermogenicity in *Magnolia denudata* (Magnoliaceae). *Trees*, 2013, 27: 1755–1762
- Barthlott W, Szarzynski J, Vlek P, et al. A torch in the rain forest: Thermogenesis of the titan arum (*Amorphophallus titanum*). *Plant Biol*, 2009, 11: 499–505

- 16 Ivancic A, Rounsard O, Garcia J Q, et al. Thermogenesis and flowering biology of *Colocasia gigantea*, Araceae. *J Plant Res*, 2008, 121: 73–82
- 17 Wang R H, Zhang Z X. Floral thermogenesis: An adaptive strategy of pollination biology in Magnoliaceae. *Commun Integr Biol*, 2015, 8: e992746
- 18 Lamprecht I, Seymour R S, Schultze-Motel P. Direct and indirect calorimetry of thermogenic flowers of the sacred lotus, *Nelumbo nucifera*. *Thermochim Acta*, 1998, 309: 5–16
- 19 Seymour R S. Pattern of respiration by intact inflorescences of the thermogenic arum lily *Philodendron selloum*. *J Exp Bot*, 1999, 50: 845–852
- 20 Seymour R S. Dynamics and precision of thermoregulatory responses of eastern skunk cabbage *Symplocarpus foetidus*. *Plant Cell Environ*, 2004, 27: 1014–1022
- 21 Seymour R S, Schultze-Motel P. Respiration, temperature regulation and energetics of thermogenic inflorescences of the dragon lily *Dracunculus vulgaris* (Araceae). *Proc Roy Soc B-Biol Sci*, 1999, 266: 1975
- 22 Ito K, Abe Y, Johnston S D, et al. Ubiquitous expression of a gene encoding for uncoupling protein isolated from the thermogenic inflorescence of the dead horse arum *Helicodiceros muscivorus*. *J Exp Bot*, 2003, 54: 1113–1114
- 23 Seymour R S, Silberbauer-Gottsberger I, Gottsberger G. Respiration and temperature patterns in thermogenic flowers of *Magnolia ovata* under natural conditions in Brazil. *Funct Plant Biol*, 2010, 37: 870–878
- 24 Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I, Seymour R S, et al. Pollination ecology of *Magnolia ovata* may explain the overall large flower size of the genus. *Flora*, 2012, 207: 107–118
- 25 Dieringer G, Lara M, Loya L. Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia taulipana* (Magnoliaceae). *Int J Plant Sci*, 1999, 160: 64–71
- 26 Kumano-Nomura Y, Yamaoka R. Beetle visitations, and associations with quantitative variation of attractants in floral odors of *Homalomena propinqua* (Araceae). *J Plant Res*, 2009, 122: 183–192
- 27 Thien L B, Bernhardt P, Devall M S, et al. Pollination biology of basal angiosperms (ANITA grade). *Am J Bot*, 2009, 96: 166–182
- 28 Nagy K A, Odell D K, Seymour R S. Temperature regulation by the inflorescence of philodendron. *Science*, 1972, 178: 1195–1197
- 29 Meeuse B J D, Raskin I. Sexual reproduction in the arum lily family, with emphasis on thermogenicity. *Sex Plant Reprod*, 1988, 1: 3–15
- 30 Vanlerberghe G C, McIntosh L. Alternative oxidase: From gene to function. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1997, 48: 703–734
- 31 Rasmusson A G, Fernie A R, Dongen J T. Alternative oxidase: A defence against metabolic fluctuations? *Physiol Plant*, 2009, 137: 371–382
- 32 Liang Z. The cyanide electron transport chain in plant mitochondria (in Chinese). *Plant Physiol Commun*, 1985, 5: 1–9 [梁峥. 植物线粒体抗氰电子传递链. 植物生理学通讯, 1985, 5: 1–9]
- 33 Berthold D A, Stenmark P. Membrane-bound diiron carboxylate proteins. *Annu Rev Plant Biol*, 2003, 54: 497–517
- 34 Albury M S, Affourtit C, Crichton P G, et al. Structure of the plant alternative oxidase: Site-directed mutagenesis provides new information on the active site and membrane topology. *J Biol Chem*, 2002, 277: 1190–1194
- 35 Berthold D A, Voevodskaya N, Stenmark P, et al. EPR studies of the mitochondrial alternative oxidase: Evidence for a diiron carboxylate center. *J Biol Chem*, 2002, 277: 43608–43614
- 36 Moore A L, Carré J E, Affourtit C, et al. Compelling EPR evidence that the alternative oxidase is a diiron carboxylate protein. *Biochim Biophys Acta*, 2008, 1777: 327–333
- 37 Moore A L, Albury M S. Further insights into the structure of the alternative oxidase: From plants to parasites. *Biochem Soc Trans*, 2008, 36: 1022–1026
- 38 Albury M S, Elliott C, Moore A L. Ubiquinol-binding site in the alternative oxidase: Mutagenesis reveals features important for substrate binding and inhibition. *Biochim Biophys Acta*, 2010, 1797: 1933–1939
- 39 Affourtit C, Albury M S, Crichton P G, et al. Exploring the molecular nature of alternative oxidase regulation and catalysis. *FEBS Lett*, 2002, 510: 121–126
- 40 Juszczuk I M, Rychter A M. Alternative oxidase in higher plants. *Acta Biochim Pol*, 2003, 50: 1257–1271
- 41 Watling J R, Robinson S A, Seymour R S. Contribution of the alternative pathway to respiration during thermogenesis in flowers of the sacred lotus. *Plant Physiol*, 2006, 140: 1367–1373
- 42 Grant N M, Miller R E, Watling J R, et al. Synchronicity of thermogenic activity, alternative pathway respiratory flux, AOX protein content, and carbohydrates in receptacle tissues of sacred lotus during floral development. *J Exp Bot*, 2008, 59: 705–714
- 43 Chaimovich H, Martins L S, Silva M P, et al. PUMPing plants. *Nature*, 1995, 375: 24
- 44 Laloi M, Klein M, Riesmeier J W, et al. A plant cold-induced uncoupling protein. *Nature*, 1997, 389: 135–136
- 45 Ricquier D, Bouillaud F. The uncoupling protein homologues: UCP1, UCP2, UCP3, StUCP and AtUCP. *Biochem J*, 2000, 345: 161–179

- 46 Krauss S, Zhang C Y, Lowell B B. The mitochondrial uncoupling-protein homologues. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2005, 6: 248–261
- 47 Vercesi A E, Borecký J, Maia I D G, et al. Plant uncoupling mitochondrial proteins. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 383–404
- 48 Cannon B, Nedergaard J. Brown adipose tissue: Function and physiological significance. *Physiol Rev*, 2004, 84: 277–359
- 49 Ito K, Seymour R S. Expression of uncoupling protein and alternative oxidase depends on lipid or carbohydrate substrates in thermogenic plants. *Biol Lett*, 2005, 1: 427–430
- 50 Ito-Inaba Y, Hida Y, Mori H, et al. Molecular identity of uncoupling proteins in thermogenic skunk cabbage. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49: 1911–1916
- 51 Ito-Inaba Y, Hida Y, Matsumura H, et al. The gene expression landscape of thermogenic skunk cabbage suggests critical roles for mitochondrial and vacuolar metabolic pathways in the regulation of thermogenesis. *Plant Cell Environ*, 2012, 35: 554–566
- 52 Qi L W, Li X M, Zhang S Z, et al. Genetic regulation of non-coding RNA (in Chinese). *Sci China Ser C: Life Sci*, 2006, 3: 193–208 [齐力旺, Li X M, 张守攻, 等. 非编码蛋白 RNA 的遗传调控. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2006, 3: 193–208]
- 53 Xu Z H, Xie C X. Advances in plant microRNA and stresses response (in Chinese). *Hereditas*, 2010, 10: 1018–1030 [许振华, 谢传晓. 植物 microRNA 与逆境响应研究进展. *遗传*, 2010, 10: 1018–1030]
- 54 Zhu Q H, Helliwell C A. Regulation of flowering time and floral patterning by miR172. *J Exp Bot*, 2010, 62: 487–495
- 55 Curaba J, Spriggs A, Taylor J, et al. miRNA regulation in the early development of barley seed. *BMC Plant Biol*, 2012, 12: 120
- 56 Liu X Y, Cao D C, Ji X Y, et al. miRNAs play essential roles in the floral thermogenesis of *Magnolia denudata* (Magnoliaceae). *Trees*, 2015, 29: 35–42

Progress in biological functions and regulation mechanisms of floral thermogenesis

ZHANG ChuLan^{1,2}, WANG RuoHan¹, ZHANG ZhiXiang^{1,2} & CHENG HePing³

¹ College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

² College of Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

³ Institute of Molecular Medicine, Peking University, Beijing 100871, China;

Floral thermogenesis, which has been developed during the long history of evolution, is an adaptive strategy of some plants. It is of crucial significance for ensuring reproduction success of thermogenic plants, since it avoids cold damage to flowers and plays a critical role in attracting pollinators and promoting pollination. Based on recent research progress on thermogenesis at home and abroad, we summarized patterns, biological functions, and underlying regulatory mechanisms of floral thermogenesis, by referring to emerging techniques of real time and *in vivo* investigation into floral thermogenesis. Finally, we concluded by highlighting several outstanding biological questions that need to be addressed for further advance understanding in this research field.

floral thermogenesis, infrared thermography, alternative oxidase (AOX), uncoupling protein (UCP), miRNA

doi: 10.1360/N972015-00755