

李广隆, 刘思言, 鲁中爽, 么梦凡, 李远强, 关淑艳, 姚丹, 曲静. 植物热激蛋白响应非生物胁迫研究进展 [J]. 广东农业科学, 2019, 46(3): 24-30.

植物热激蛋白响应非生物胁迫研究进展

李广隆, 刘思言, 鲁中爽, 么梦凡, 李远强, 关淑艳, 姚丹, 曲静
(吉林农业大学生命科学院, 吉林 长春 130118)

摘要: 非生物胁迫对农作物正常生长具有重要影响, 非生物胁迫可改变细胞蛋白质构象, 使非天然蛋白质发生聚集, 破坏细胞膜结构。热激蛋白 (heat shock proteins, Hsps) 负责蛋白质的折叠、组装、转运与降解, 并能在胁迫条件下协助蛋白质复性, 通过重建正常的蛋白质构象从而恢复细胞稳态, 参与其他应激反应机制, 在保护植物免受非生物胁迫方面起着重要作用。总结了各类 Hsps 在植物非生物胁迫响应中发挥的功能, 阐述 Hsps 参与其他应激反应机制并发挥一定作用, 对目前 Hsps 在研究中存在的问题进行讨论和展望, 为作物分子育种筛选抗逆基因提供理论依据。

关键词: 非生物胁迫; 热激蛋白; 分子伴侣; 互作

中图分类号: O629.73

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X(2019)03-0024-07

Research Progress of Plant Heat Shock Protein Response to Abiotic Stress

LI Guanglong, LIU Siyan, LU Zhongshuang, YAO Mengfan, LI Yuanqiang,
GUAN Shuyan, YAO Dan, QU Jing
(College of Life Science, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

Abstract: Abiotic stress has an important effect on the normal growth of crops. The conformation of cellular proteins can be altered by abiotic stress, which causes the aggregation of non-natural protein and the destruction of cell membrane structure. Heat shock proteins are responsible for the folding, assembly, transport and degradation of protein, assist the protein refolding under stress conditions and restore cell homeostasis by reconstructing normal protein conformation. Hsps can participate in other stress response mechanisms and play an important role in protecting plants from abiotic stress. The functions of various Hsps in plant abiotic stress response were summarized in this paper. The involvement of Hsps in other stress response mechanisms and the role of Hsps in other stress response mechanisms were described. And the problems existing in the research of Hsps were discussed and proposed, which provided a theoretical basis for the selection of stress-resistant genes in crop molecular breeding.

Key words: abiotic stress; heat shock proteins; molecular chaperone; interaction

非生物胁迫 (干旱、盐碱、高低温以及重金属离子等) 对植物在不同生长阶段都具有很大的负面影响, 扰乱植物的正常生理代谢过程和细胞的内稳态, 影响植物光合作用、蒸腾作

收稿日期: 2019-01-09

基金项目: 吉林省科技引导计划项目 (20180312006ZG); 吉林省教育厅科学技术研究项目 (JKH20170308KJ); 吉林农业大学大学生创新训练项目 (2017517)

作者简介: 李广隆 (1994—), 男, 满族, 在读硕士生, 研究方向为植物基因工程与种质创新, E-mail: 1942848929qq.com

通信作者: 刘思言 (1979—), 女, 博士, 副教授, 研究方向为植物基因工程与种质创新, E-mail: 38427195qq.com

用^[1-2]。农作物的减产很大程度上归因于异常的自然气候、土地盐碱化、农药及化肥的过量使用、工业废水的随意排放等非生物胁迫,提高植物对非生物胁迫的耐受性对农业发展中尤为重要^[3]。

植物热激蛋白(Hsps)是在植物遭遇非生物胁迫时,激活并能大量产生的一类蛋白质。Hsps具备以下特征:(1)保守性较高,亲缘关系较远的生物体内同一家族的Hsps同源性高,但非同一家族的Hsps无明显同源性;(2)具有短时性,当植物受到非生物胁迫时,Hsps会在短时间内大量表达积累,参与胁迫应答;(3)种类丰富,在线粒体、叶绿体、内质网中都有定位,存在于不同细胞器中的Hsps具有不同的生物学功能,既可以独特发挥,又能与其他蛋白协同互作^[4-5]。

植物中Hsps比其他生物更加丰富和多样化,结构保守的Hsps具有分子伴侣的功能,通过辅助蛋白质的折叠、组装、易位和降解,来维持蛋白质和细胞膜的稳定,保护植物正常生长具有积极作用^[6]。在胁迫条件下,Hsps能帮助故障蛋白质重新折叠,恢复正常的蛋白质构象并因此维持细胞稳态,对保护植物在非生物胁迫中免受损害起着至关重要的作用^[7]。Hsps种类繁多,基因功能覆盖广泛,在植物抗旱方面作用明显,同时在抗寒、抗盐碱、抗氧化等非生物胁迫中也起到相关作用,是作物分子育种的一类良好研究对象,深入了解该蛋白有利于转基因育种及新种质的创新。

1 热激蛋白概述

1962年意大利科学家Ritossa对高温环境下的果蝇唾液腺进行研究时,首次发现了热激蛋白^[8]。1974年Tissieres将这种能被热激条件刺激而合成的蛋白正式命名为热激蛋白^[9]。1992年Horwitz提出热激蛋白属于分子伴侣的一种^[10]。所谓分子伴侣就是一类能介导其他多肽正确折叠,在某些情况下可暂时与其他蛋白结合,但不成为最终的功能结构,可防止蛋白有害积累的蛋白家族。热激蛋白的分子伴侣作用有助于提高植物对胁迫的耐受力^[11-12]。在随后对热激蛋白的研究中,多以动物材料为主,植物中热激蛋白的研究起步较晚,尤其是在高等植物方面,但进展速度较快,目前已经在大豆(*Glycine max* L.)、草莓(*Fragaria ananassa* Duchesne)、大麦(*Hordeum ulgare* L.)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)等植

物中克隆得到了多种热激蛋白基因^[12-13]。

几乎所有的生物体内都有Hsps的存在,且高度保守。正常条件下的Hsps含量低于蛋白总量的5%,但在外界环境不利条件下,尤其是热胁迫刺激时会大量合成,约占蛋白总量的15%^[14-15]。Hsps有不同的分类方式,根据其分子量大小可以分为Hsp100、Hsp90、Hsp70、Hsp60、小热激蛋白(small heat shock proteins, sHsps或Hsp20),其中高等植物中含有多达20~40种sHsps^[16]。Hsps不仅参与植物对热胁迫的响应,还广泛的参与其他环境胁迫,例如水胁迫、盐度和渗透、冷和氧化胁迫^[17-18]。不同类别及定位在各细胞器中的Hsps相互作用,参与不同的细胞机制。同时Hsps发挥着分子伴侣的生物学功能,在保护植物免受胁迫和重建细胞稳态方面起着重要作用^[19-21]。

2 热激蛋白生物学功能

2.1 Hsp60 家族

Hsp60最初是被用来描述一类进化上与大肠杆菌GroEL同源的分子伴侣,是在原核生物和真核生物的线粒体与质体中发现的一类分子伴侣,Hsp60被进一步分类为两个亚家族,第一类分子伴侣存在于细菌、线粒体和叶绿体中,例如GroE和chCpn60,第二类伴侣蛋白CCT发现于古细菌和真核生物的细胞质溶胶中。研究表明,Hsp60需要ATP水解释放能量,参与新生肽的合成及折叠,通过协助新合成和新转运的蛋白质来实现其天然构象,在蛋白质的合成过程中发挥着至关重要的作用^[22-25]。

水稻(*Oryza sativa*)在氧胁迫的条件下,Hsp60过量表达,避免Fe/S酶释放Fe²⁺,保护其不被氧化,在植物抵抗氧胁迫机制中发挥重要作用^[26]。叶绿体Cpn60a基因的突变体拟南芥,在胚和幼苗的发育以及叶绿体发育过程中表现出生长缺陷^[27]。在转反义Cpn60b基因的烟草中,植株表型出现生长缓慢、叶片失绿、开花迟缓等明显变化。在大肠杆菌中表达来自植物海莲的CCT α 蛋白可增强其对盐分和渗透胁迫的耐受性^[26]。但目前对Hsp60家族生物功能的探索还有待进一步发掘。

2.2 Hsp70 家族

Hsp70家族被认为是最高度保守的Hsps。Hsp70家族在动物体内修复变性蛋白、调控细

胞凋亡和免疫防护等反应机制方面已有相关报道^[28]；在高等植物中已经鉴定出繁多的 Hsp70 蛋白，主要存在于植物的叶绿体、线粒体、内质网等细胞器中，在菠菜基因组中发现至少有 12 个 Hsp70 蛋白成员基因，拟南芥基因组包含至少 18 个编码 Hsp70 家族成员的基因^[29]。Hsp70 家族中的一些成员是组成型表达的，这些成员参与辅助多肽的折叠和前体蛋白的运转，引导溶酶体或蛋白酶来促进不稳定蛋白的降解。

Hsp70 家族中单个蛋白的特定功能可能取决于它们在亚细胞区室的不同位置，如细胞质中的 Hsp70 有阻止蛋白聚集，帮助蛋白折叠，维持细胞器前体蛋白结构的作用，而线粒体和叶绿体 Hsp70 蛋白参与前体蛋白的输入和易位^[25]。分析发现 Hsp70 基因的过表达与植物有较强的耐热性呈正相关，并能提高植物对盐、水和高温胁迫的耐受性^[30-31]。已有研究表明耐热品种的甜椒 (*Triticum aestivum*) 中 CaHsp70 的表达量呈上升趋势，同时可提高甜椒植株的耐热性^[32]。研究还发现除高温外 ABA 激素也会诱导黄瓜幼苗 Hsp70 基因的表达，从而提高其耐热性，其原理是减少植株体内 H₂O₂ 的积累^[33]。

植物 Hsp70 BiP 蛋白在未折叠蛋白细胞反应机制 (UPR) 中可起到保持积累的蛋白质未折叠，从而避免在胁迫条件下的蛋白质聚集，这一结果通过在烟草中过表达 *Hsp70 BiP* 基因得到证实^[6]。另外 Hsp70 也可能充当热激因子 (HSF) 介导的转录抑制因子，Hsp70 与 HSF 之间的相互作用，负调控 HSF 介导的热激反应中的转录激活，Hsp70 蛋白还可能通过参与调节信号转导通路中许多下游基因的表达而发挥广泛的作用^[34]。

2.3 Hsp90 家族

Hsp90 是需要 ATP 参与才能发挥生物学功能的主要分子伴侣之一，占细胞总蛋白的 1%~2%^[35]。在植物中，已经在胞浆、内质网和质体定位 Hsp90 基因，这些基因与酵母和动物来源的 Hsp90 具有 63%~71% 的氨基酸同源性^[36]。Hsp90 的特别之处在于与之相互作用的大多数底物是信号转导蛋白，如类固醇激素受体和信号激酶^[37]。最近的报告显示，Hsp90 蛋白可与其他蛋白合作，包括 Hip (Hsp70 相互作用蛋白)、Hop (Hsp70/Hsp90 组织蛋白)、p23、Hsp40 (DnaJ 同源物)、免疫亲合剂 FKBP51/54 和 FKBP52 以

及 Cdc37/p50^[38]。

尽管 Hsp90 蛋白在多数生物中是组成型表达的，但它们在原核生物和真核生物中的表达都随着胁迫而增加，转水稻热激蛋白 Hsp90 基因的大豆品种中，可以有效提高其耐干旱能力^[12]；有研究显示，Hsp90 还具有缓冲作用，在正常的生理条件下，遗传变异的表达被 Hsp90 缓冲效应所隐藏或沉默，当生物遇到胁迫环境时，Hsp90 缓冲系统会暴露出存在的隐藏突变^[39-40]。这种形态进化的“缓冲”作用在拟南芥中被进一步证实，用凝胶霉素处理降低 Hsp90 的功能，使拟南芥产生了一系列形态表型，这可能是由于 Hsp90 在拟南芥中起到遗传缓冲作用，释放了正常情况下的遗传变异，有助于该植物的进化适应^[41]。

2.4 Hsp100 家族

Hsp100 家族是大型 AAA ATPase 超家族的成员，具有广泛的功能特性，但与其他 Hsps 的生物学功能有所不同，其不具有防止蛋白质聚集和错误折叠的常规伴侣功能^[42]。Hsp100 溶解聚集的蛋白质，并在 Hsp70 系统的辅助下释放，清除因错误折叠、变性或聚集引起的有害多肽，在蛋白质分解和维持细胞动态平衡过程中发挥重要作用^[43]。Hsp100 执行双重伴侣和调节活性，从而影响蛋白底物的最终命运，所作用的蛋白底物要么完全降解，要么展开并释放^[44]。

Hsp100 家族在拟南芥、蚕豆 (*Vicia faba*)、烟草 (*Nicotiana*)、水稻、玉米 (*Zea mays*)、利马豆 (*Phaseolus lunatus*) 和小麦 (*Triticum aestivum*) 等植物中均有报道。与许多其他热激蛋白一样，Hsp100 家族通常以组成型在植物中表达，受到如热、冷、脱水、高盐或暗诱导等不同的环境胁迫调节。研究发现小麦幼苗、玉米等在高温胁迫下都能诱导合成 Hsp104，酵母中表达大豆 *GmHsp104* 基因，可以使酵母提高耐热能力。从蚕豆中克隆其叶绿体 *Hsp100* 基因，证实了叶绿体 *Hsp100* 基因的表达与蚕豆的热应激有关^[45]。甘蔗 *Hsp100* 蛋白的产生赋予酵母有较强的耐热性，暗示 *Hsp100* 在恢复细胞应力中发挥一定作用^[46]。

2.5 sHsps 家族

sHsps 是一类低分子量的热激蛋白 (12~40 kDa)。植物中，sHsps 在序列相似性、细胞定位和生物学功能方面比其他 Hsps 家族更加多样化。原核和真核细胞中，sHsps 在热和其他胁迫下普遍合

成, 某些 sHsps 也在特殊发育阶段表达^[47]。sHsps 本身不能重新折叠非天然蛋白质, 但在结合非天然蛋白质方面具有显著的效果, 形成稳定的复合体, 使其接近其他依靠 ATP 的成员如 Hsp70, 从而协助蛋白质的正确折叠和构型, 以便进一步加工^[14]。sHsps 可能通过疏水相互作用, 稳定并防止蛋白质非天然聚集, 从而促进它们通过 ATP 依赖性伴侣蛋白 (如 DnaK 或 ClpB) 的重折叠^[48-49]。植物 sHsps 可以应对各种环境压力, 包括热、冷、干旱、盐度和氧化胁迫, sHsps 还与类囊体膜相互作用, 参与植物抗逆^[44]。在石竹中已有叶绿体 sHsps 重要性的相关报道。而研究发现玉米线粒体 sHsps (msHsp) 在盐胁迫期间显示出保护 NADH, 改善线粒体电子传递的作用^[51-52]。过表达 sHsps 基因可以减轻番茄对盐胁迫的耐受性, 桑树内质网 sHsps 的积累可以增强其对寒冷胁迫的耐受性等越来越多的研究表明, sHsps 的积累与植物对压力耐受性之间存在很强的相关性^[53-54]。

3 Hsps 与其他应激反应机制的相互作用

非生物胁迫会引起多种反应, 植物所获得的耐受性通常是多种胁迫应答机制协调作用, 重建细胞内稳态, 防止细胞损伤的结果^[55-56]。胁迫条件下 Hsps 的保护作用可归因于众多伴侣的协同作用, 发挥分子伴侣网络机制^[57-58]。

3.1 Hsps 与渗透物分子相互作用

Hsps 与渗透物分子机制互作是典型的例子, 渗透物 (如甘氨酸, 甜菜碱, 甘油, 脯氨酸和海藻糖) 是一类小分子量的有机化合物, 在生物体中积累以响应渗透胁迫, 细胞通过调节不同渗透物的细胞内水平来特异性地控制蛋白质的稳定, 影响蛋白质解聚和重折叠^[36]。研究发现大肠杆菌中的渗透物具有增加天然蛋白质稳定性和协助未折叠多肽的重折叠来充当“化学伴侣蛋白”。对酵母的研究发现, 海藻糖与 Hsps 相互作用, 可抑制变性蛋白质的聚集, 使它们保持部分折叠状态, 从而恢复蛋白质功能。发现卤虫 (*Artemia franciscana*) 在热胁迫过程中和热胁迫后, 海藻糖和 sHsp (p26) 在体外可以协同作用^[59]。这些研究为 Hsps 伴侣蛋白与其他压力保护机制之间的相互作用提供了新见解。

3.2 Hsps 与伴侣蛋白相互作用及调节细胞功能

除了渗透物外, 还发现 Hsp90、Hsp70 家族

的分子伴侣及其他伴侣蛋白与越来越多的信号分子之间有相互作用, 包括核激素受体, 酪氨酸、丝氨酸和苏氨酸激酶, 以及细胞周期和细胞凋亡调节剂, 证明它们在细胞信号转导网络中发挥着关键作用^[38]。哺乳动物细胞中 sHsps 不仅涉及对外界刺激的保护, 而且还涉及其他细胞功能 (例如细胞凋亡和分化) 的调节, 参与细胞氧化还原状态的调节^[60]。虽然这些研究大多数是在植物以外的生物体内进行的, 但类似的交叉互作机制可能在植物中同样发挥作用。例如在拟南芥抗氧化应激转录因子的依赖性表达中, HSF 不仅参与 Hsps 合成, 还可参与抗氧化基因表达的相关氧化应激调节^[61]。然而, Hsps 作为细胞氧化还原状态调节剂, 参与植物其他应激反应机制仍有待确定。

4 问题与展望

每一类 Hsps 家族成员不但具有特定的功能, 而且相互之间有着密切合作, 构成不同的 Hsps 伴侣网络。但在复杂的细胞环境中, 特定的 Hsps 如何识别其特定的底物 (新生肽或丧失功能的蛋白), 以及怎样决定每一种故障蛋白质的处理方式, 是对其保持稳定还是防止聚集, 是将其复性还是最终聚集并降解, 是否存在 Hsps 伴侣网络的中心决定因素, 作为调控因子, Hsps 是如何参与应激感应, 信号转导和应激基因的转录激活, 这些问题尚不清楚。

目前植物和其他生物的大部分研究致力于检测 Hsps 的低表达或过表达在应激期间或之后的变化。此外在许多情况下, 关于 Hsps 在应激下的功能的结论是基于体外测定分析的结果, 这主要是因为缺乏合适的突变体, 有些特定的 Hsps 不发生表达。未来的研究应致力于创造缺乏特异性或几种 Hsps 的植物突变体, 并应用现有突变体的结果与之关联分析。同时在研究植物中一种或多种应激反应机制变化中, 还应该对 Hsps 蛋白的变化、结构变化要着重分析。在今后的研究中, 期望能对 Hsps 和其他植物中应激反应机制之间互作关系的深入研究, 进而为植物获得性应激耐受性的研究提供理论依据。

参考文献 (References):

[1] ZHU J K. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants [J].

- Cell*,2016,167(2):313–324. doi:10.1016/j.cell.2016.08.029.
- [2] LANGRIDGE P, REYNOLDS M P. Genomic tools to assist breeding for drought tolerance [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2015, 32:130–135.doi:10.1016/j.copbio.2014.11.027.
- [3] ROY S J, TUCKER E J, TESTER M A. Genetic analysis of abiotic stress tolerance in crops [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011,14(3):232–239.doi:10.1016/j.pbi.2011.03.002.
- [4] SONG N H, AHN Y J. DcHsp17.7, a small heat shock protein in carrot, is tissue-specifically expressed under salt stress and confers tolerance to salinity [J].*New Biotechnology*,2011,28(6):698–704.doi:10.1016/j.nbt.2011.04.002.
- [5] WAHID A, GELANI S, ASHRAF M, FOOLAD M.R. Heat tolerance in plants: An overview [J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2007,61(3):199–223. doi:10.1016/j.envexpbot.2007.05.01.
- [6] WANG W, VINOCCUR B, SHOSEYO O, ALTMAN A. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response [J]. *Trends in Plant Science*, 2004,9(5):244–252. doi:10.1016/j.tplants.2004.03.006.
- [7] DEJONG WW, CASPERS G J, LEUNISSEN J A M.Genealogy of the alpha-crystallin-small heat-shock protein superfamily[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*,1998,22(3–4):151–162. doi:10.1016/S0141–8130(98)00013–0.
- [8] RICHARDS G P.The in vitro induction of puffing in salivary glands of the mutant(2)gl of *Drosophila melanogaster* by ecdysone [J].*Wilhelm Roux Archives of Developmental Biology*,1976,179(4):339–348. doi:10.1007/BF00848242.
- [9] Alfred T, MITCHELL H K, TRACY U M. Protein synthesis in salivary glands of *Drosophila melanogaster*: Relation to chromosome puffs [J]. *Journal of Molecular Biology*, 1974,84(3):389–398. doi:10.1016/0022–2836(74)90447–1.
- [10] HORWITZ J. Alpha-crystallin can function as a molecular chaperone [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1992,89(21):10449–53.doi:10.1073/pnas.89.21.10449.
- [11] JIAHONG Y, YUAN C, KUN F, MEIYING R, QINGJING Y, RONGQING W, ZHIMIAO L, GUOZHI Z, ZHUPING Y,YUEJIAN Y, HONGJIAN W. Genome-Wide Identification and Expression Profiling of Tomato Hsp20 Gene Family in Response to Biotic and Abiotic Stresses [J]. *Frontiers in Plant Science*,2016,7:1215–1229. doi:10.3389/fpls.2016.01215.
- [12] 于志晶, 尚丽霞, 蔡勤安, 孟凡刚, 马瑞. 水稻热激蛋白基因 HSP90 转化大豆的研究 [J]. *大豆科学*, 2016, 35 (2) : 222–227.
- YU Z J, SHANG L X, CAI Q A, MENG F G, MA R.Transformation of Heat Shock Protein Gene HSP90 of Rice into Soybean [J]. *Soybean Science*,2016,35(2):222–227.
- [13] 张甜甜, 曹园园, 崔雪娇, 于志军, 胡永红. 热激蛋白 60 的研究进展 [J]. *河北师范大学学报: 自然科学版*, 2016 (6) : 533–538. doi:10.13763/j.cnki.jhebnu.nse.2016.06.014.
- ZHANG T T, CAO Y Y, CUI X J, YU Z J,HU Y H. Progress in Research on Heat Shock Protein 60 [J]. *Journal of Hebei Normal University(Natural Science Edition)*,2016(6):533–538. doi:10.13763/j.cnki.jhebnu.nse.2016.06.014.
- [14] ZHANG K, EZEMADUKA A N, WANG Z, HU H, SHI X, LIU C, LU X, FU X, CHANG Z, YIN CC. A Novel Mechanism for Small Heat Shock Proteins to Function as Molecular Chaperones [J]. *Scientific Reports*,2015,5:8811.doi: 10.1038/srep08811.
- [15] 王敏, 江彪, 林毓娥, 彭庆务, 刘文睿, 梁肇均, 何晓明. 小分子热激蛋白参与植物抗逆性方面的研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2018, 46 (18) : 29–32,35.doi: 10.13989/j.cnki.0517–6611.2018.18.009.
- WANG M, JIANG B, LIN Y E, PENG Q W, LIU W R, LIANG H Y, HE X M.Advances of Small Heat Shock Proteins Participating in Plant Resistance [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2018,46(18):29–32,35. doi: 10.13989/j.cnki.0517–6611.2018.18.009.
- [16] LIU L, CHEN J, YANG B, YONGHUA W.Crystal structure and function of an unusual dimeric Hsp20.1 provide insight into the thermal protection mechanism of small heat shock proteins [J].*Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2015,458(2):429–434. 10.1016/j.bbrc.2015.01.134.
- [17] HU X,YANG Y, GONG F,ZHANG D, ZHANG L, WU L, LIA C, WANG W.Protein sHSP26 improves chloroplast performance under heat stress by interacting with specific chloroplast proteins in maize (*Zea mays*)[J]. *Journal of Proteomics*, 2015,115:81–92. 10.1016/j.jprot.2014.12.009.
- [18] 王海波, 张昭其, 邓鸿铃, 苏新国. 热处理提高采后果蔬抗冷性的机理分析 [J]. *广东农业科学*, 2015, 42 (15) : 57–64. doi: 10.16768/j.issn.1004–874X.2015.15.004.
- WANG H B,ZHANG Z Q, DENG H L,SU X G. Mechanism of chilling tolerance induced byheat treatment in fruits and vegetables [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2015,42(15):57–64.doi: 10.16768/j.issn.1004–874X.2015.15.004.
- [19] 李雅博, 李婷, 韩莹琰, 范双喜. 叶用莴苣热激蛋白基因 LsHsp70–2711 的克隆及高温胁迫下的功能分析[J].*中国农业科学*, 2017 (8) : 1486–1494.
- LI Y B,LI T,HAN Y Y,FAN S X.Cloning and Function Analysis of Heat-Shock-Protein LsHsp70–2711 Gene Under High Temperature Stress in Leaf Lettuce (*Lactuca sativa* L.) [J].*Scientia Agricultura Sinica*, 2017(8):1486–1494.
- [20] LI Z, LONG R, ZHANG T, WANG Z, ZHANG F, YANG Q, KANG J, SUN Y. Molecular cloning and functional analysis of the drought tolerance geneMsHSP70from alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. *Journal of Plant Research*,2017,130(2):387–396.doi:10.1007/s10265–017–0905–9.
- [21] 蒋晶晶, 张建华, 雷建军. 黄瓜耐热的生理、遗传及其分子机制研究进展 [J]. *广东农业科学*, 2014, 41 (13) : 29–34.doi: 10.16768/j.issn.1004–874X.2014.13.023.
- JIANG J J, ZHANG J H, LEI J J. Heat stress to cucumber: physiology, geneticsand molecular mechanisms [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2014,41(13):29–34.doi: 10.16768/j.issn.1004–874X.2014.13.023.
- [22] 栗振义, 龙瑞才, 张铁军, 杨青川, 康俊梅. 植物热激蛋白研究进展 [J].

- 生物技术通报, 2016, 32(2): 7-13. doi: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2016.02.003.
- LI Z Y, LONG R C, ZHANG T J, YANG Q C, KANG J M. Research progress on plant heat shock protein [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2016, 32(2): 7-13. doi: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2016.02.003.
- [23] XIAOLONG K, WENXUAN Z, YAFANG R, ZHIGIN WANG, JIN L, XUAN W, JIE Z. Functional divergence of chloroplast Cpn60 α subunits during *Arabidopsis* embryo development [J]. *PLOS Genetics*, 2017, 13(9): e1007036-. doi: 10.1371/journal.pgen.1007036.
- [24] JACOB P, HIRT H, BENDAHMANE A. The heat-shock protein/chaperone network and multiple stress resistance [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15: 405-414. doi: 10.1111/pbi.12659.
- [25] CHASTON J, SMITS C, ARAGAO D, WONG A, AHSAN B, SANDIN S K, MOLUGU S K, MOLUGU S, BERNAL R, STOCK D, G. STEWART A. Structural and Functional Insights into the Evolution and Stress Adaptation of Type II Chaperonins [J]. *Structure*, 2016, 24(3): 364-374. doi: 10.1016/j.str.2015.12.016.
- [26] CABISCOL E, BELLI G, TAMARIT J, ECHAVE P, HERRERO E. Mitochondrial Hsp60, resistance to oxidative stress, and the labile iron pool are closely connected in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277(46): 44531-44538. doi: 10.1074/jbc.M206525200.
- [27] HILL J E, HEMMINGSEN S M, CESTFLWR. *Arabidopsis thaliana* type I and II chaperonins [J]. *Cell Stress & Chaperones*, 2001, 6(3): 190-200.
- [28] BAUER D, MEINHOLD S, JAKOB RP, STIGLER R J, MERKEL U, MAIER T, RIEF M, ŹLODAK G. A folding nucleus and minimal ATP binding domain of Hsp70 identified by single-molecule force spectroscopy [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(18): 4666-4671. doi: 10.1073/pnas.1716899115.
- [29] LIN B L, WANG J S, LIU H C, CHEN R W, MEYER Y, BARAKAT A, DELSENY M. Genomic analysis of the Hsp70 superfamily in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Cell Stress & Chaperones*, 2001, 6(3): 201-208. doi: 10.1379/1466-1268(2001)00660:0201:ga0ths62;2.0.co;2.
- [30] 王明强, 张道远. 植物热激蛋白 70 基因家族及其生物学功能研究进展 [J]. *基因组学与应用生物学*, 2015, 34(2): 421-428. doi: 10.13417/j.gab.034.000421.
- WANG M Q, ZHANG D Y. Research Advance of heat shock protein 70 gene family and its biological functions in plant [J]. *Genomics and Applied Biology*, 2015, 34(2): 421-428. doi: 10.13417/j.gab.034.000421.
- [31] 张毓婷. 雷蒙德氏棉 HSP70 基因家族进化与 GhHSP70-20 的功能解析 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2014.
- ZHANG Y T. Genome-wide analysis of the HSP70 superfamily in *Gossypium raimondii* and functional study of GhHSP70-20 [D]. Hangzhou: Zhejiang Agricultural and Forestry University, 2014.
- [32] GUO M, LIU J H, MA X, ZHAI Y F, GONG Z H, LU M H. Genome-wide analysis of the Hsp70 family genes in pepper (*Capsicum annuum* L.) and functional identification of CaHsp70-2 involvement in heat stress [J]. *Plant Science*, 2016, 252: 246-256. doi: 10.1016/j.plantsci.
- [33] LI H, LIU S S, YI C Y, WANG F, ZHOU J, XIA X J, SHI K, ZHOU Y H, YU J Q. Hydrogen peroxide mediates abscisic acid-induced HSP70 accumulation and heat tolerance in grafted cucumber plants [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2014, 37(12): 2768-2780. doi: 10.1111/pce.12360.
- [34] SEO K, CHOI E, LEE D, JEONG D E, JANG S K, LEE S J. Heat shock factor 1 mediates the longevity conferred by inhibition of TOR and insulin/IGF-1 signaling pathways in *C. elegans* [J]. *Aging Cell*, 2013, 12(6): 1073-1081. doi: 10.1111/acef.
- [35] MORONI E, AGARD D A, COLOMBO G. The structural asymmetry of Mitochondrial Hsp90 (Trap1) determines fine tuning of functional dynamics [J]. *Journal of Chemical Theory and Computation*, 2018, 14(2): 1033-1044. doi: 10.1021/acs.jctc.7b00766.
- [36] MURTHY V S, RAVISHANKAR K V. Molecular mechanisms of heat shock proteins and thermotolerance in plants // *Abiotic Stress Physiology of Horticultural Crops* [M]. Springer India, 2016. doi: 10.1007/978-81-322-2725-0-4.
- [37] CAMERO C M, VASSALLO A, DE LEO M, TEMRAZ A, DE T N, BRACA A. Limonoids from *Aphanamixis polystachya* leaves and their interaction with Hsp90 [J]. *Planta Medica*, 2018, 84(12/13): 964-970. doi: 10.1055/a-0624-9538.
- [38] MORAN L T, KITYK R, P. MAYER M, GD R S. Hsp90 breaks the deadlock of the Hsp70 chaperone system [J]. *Molecular Cell*, 2018, 3(70): 545-552. doi: 10.1016/j.molcel.2018.03.028.
- [39] 裴丽丽, 徐兆师, 尹丽娟, 李连城, 陈明, 郭玉华, 马有志. 植物热激蛋白 90 的分子作用机理及其利用研究进展 [J]. *植物遗传资源学报*, 2013, 14(1): 507-511. doi: 10.13430/j.cnki.jpgr.2013.01.003.
- PEI L L, XU Z S, YIN L J, LI L C, CHEN M, GUO Y H, MA Y Z. Molecular mechanism and application progress of HSP90 in plants [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2013, 14(1): 507-511. doi: 10.13430/j.cnki.jpgr.2013.01.003.
- [40] IMAI J, MARUYA M, YASHIRODA H, YAHARA I, TANAKA K. The molecular chaperone Hsp90 plays a role in the assembly and maintenance of the 26S proteasome // *The EMBO Journal* [M]. England: 2003. doi: 10.1093/emboj/cdg349.
- [41] GEILER-SAMEROTTE K A, ZHU Y O, GOULET B E, HALL D W, SIEGAL M L. Selection transforms the landscape of genetic variation interacting with Hsp90 [J]. *PLOS Biology*, 2016, 14(10): e2000465-. doi: 10.1371/journal.pbio.2000465.
- [42] HAYASHI S, NAKAZAKI Y, KAGI K, IMAMURA H, WATANABE Y H. Fusion protein analysis reveals the precise regulation between Hsp70 and Hsp100 during protein disaggregation [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 8648. doi: 10.1038/s41598-017-08917-8.
- [43] ŹWIROWSKI S, KLOSOWSKA A, OBUCHOWSKI I, NILLEGODA N B, PIROG A, ZIETKIEWICZ S, BUKAU B, MOGK A, LIBEREK K. Hsp70 displaces small heat shock proteins from aggregates to initiate protein refolding [J]. *Embo Journal*, 2017, 36(6): 783-796. doi: 10.15252/emboj.201593378.
- [44] MOGK A, BUKAU B, KAMPINGA H H. Cellular handling of protein aggregates by disaggregation machines [J]. *Molecular Cell*, 2018,

- 69(2):214–226. doi: 10.1016/j.molcel.2018.01.004.
- [45] KUMAR R, SINGH A K, LAVANIA D, SIDDIQUI MH, AL-WHAIBI MH, GROVER A. Expression analysis of ClpB/Hsp100 gene in faba bean (*Vicia faba* L.) plants in response to heat stress [J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2016,23(2):243–247. doi: 10.1016/j.sjbs.2015.03.006.
- [46] MOKRY D Z, DA SILVA V C H, ABRAHAO J, H. I. RAMOS C. Characterization of the Hsp100 disaggregase from sugarcane (SHsp101) for chaperone like activity in a yeast system [J]. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2018,69(2):214–226. doi: 10.1007/s13562-017-0409-7.
- [47] LIN K F, TSAI M Y, LU C A, WU S J, YEH C H. The roles of Arabidopsis HsFA2, HsFA4a, and HsFA7a in the heat shock response and cytosolic protein response [J]. *Botanical Studies*, 2018,10(59):15–24. doi: 10.1186/s40529-018-0231-0.
- [48] SUN X, SUN C, LI Z, HU Q, HAN L, LUO H. AsHSP17, a creeping bentgrass small heat shock protein modulates plant photosynthesis and ABA-dependent and independent signaling to attenuate plant response to abiotic stress [J]. *Plant Cell Environ*, 2016,39(6):1320–1337. doi: 10.1111/pce.12683.
- [49] FERNANDEZ H, JOSE A, AGUADO A, PERALES C J, MUGA A. Activation of the DnaK–ClpB complex is regulated by the properties of the bound substrate [J]. *Scientific Reports*, 2018,8(1):5796. doi: 10.1038/s41598-018-24140-5.
- [50] BERNFUR K, RUTSDOTTIR G, EMANUELSSON C. The chloroplast-localized small heat shock protein Hsp21 associates with the thylakoid membranes in heat-stressed plants [J]. *Protein Science*, 2017,26(9):1773–1784. doi: 10.1002/pro.3213.
- [51] MCLOUGHLIN F, BASHA E, FOWLER M E, KIM M, BORDOWITZ J, KATIYAR A S, VIERLING E. Class I and II small heat shock proteins together with HSP101 protect protein translation factors during heat stress [J]. *Plant Physiol*, 172(2):1221–1236.
- [52] HU X, LI Y, LI C, YANG H, WANG W, LU M. Characterization of small heat shock proteins associated with maize tolerance to combined drought and heat stress [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2010,29(4):455–464. doi: 10.1007/s00344-010-9157-9.
- [53] FU C, LIU X X, YANG W W, ZHAO C M, LIU J. Enhanced salt tolerance in tomato plants constitutively expressing heat-shock protein in the endoplasmic reticulum [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2016,15(2):1–11. doi: 10.4238/gmr.15028301.
- [54] UKAJI N, KUWABARA C, KANNO Y, SEO M, TAKEZAWA D, ARAKAWA K, FUJIKAWA S. Endoplasmic reticulum-localized small heat shock protein that accumulates in mulberry tree (*Morus bombycis* Koidz.) during seasonal cold acclimation is responsive to abscisic acid [J]. *Tree Physiology*, 2010,30(4):502–513. doi: 10.1093/treephys/tpp125.
- [55] SEDAGHATMEHR M, MUELLER R B, BALAZADEH S. The plastid metalloprotease FtsH6 and small heat shock protein HSP21 jointly regulate thermomemory in Arabidopsis [J]. *Nat Commun*, 2016,7:12439. doi: 10.1038/ncomms12439.
- [56] COHEN I, RAPAPORT T, CHALIFA-CASPI V, RACHMILEVITCH S. Synergistic effects of abiotic stresses in plants: a case study of nitrogen limitation and saturating light intensity in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Physiologia Plantarum*, 2018. doi: 10.1111/pp1.12765.
- [57] JAFAR M, RAMESH B, GUTTİKONDA S K, PARLIAMENT K, ABDURAKHMONOV I Y, KUMPATLA S P. Wild relatives of maize, rice, cotton, and soybean: treasure troves for tolerance to biotic and abiotic stresses [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018,9:886–907. doi: 10.3389/fpls.2018.00886.
- [58] 吴情, 湛姐, 濮阳雪华, 韩烈保. 高温胁迫对3种草地早熟禾蛋白质的影响 [J]. *广东农业科学*, 2014, 41(6): 57–61. doi: 10.16768/j.issn.1004-874X.2014.06.032.
- WU Q, ZHAN D, PUYANG X H, HAN L B. Protein changes during heat stress in three Kentucky bluegrass cultivars differing in heat tolerance [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2014, 41(6): 57–61. doi: 10.16768/j.issn.1004-874X.2014.06.032.
- [59] VINER R I, CLEGG J S. Influence of Trehalose on the molecular chaperone activity of p26, a small heat shock/alpha-Crystallin protein [J]. *Cell Stress & Chaperones*, 2001,6(2):126–135.
- [60] ARRIGO A P. Small stress proteins: chaperones that act as regulators of intracellular redox state and programmed cell death [J]. *Biol Chem*, 1998,379(1):19–26.
- [61] PANCHUK I I, VOLKOV R A, Friedrich S. Heat stress and heat shock transcription factor-dependent expression and activity of ascorbate peroxidase in Arabidopsis [J]. *Plant Physiology*, 2002,129(2):838–853.

(责任编辑 白雪娜)