

文章编号 1672-6634(2024)03-0069-11

DOI 10.19728/j.issn1672-6634.2023110013

植物热激蛋白功能及表达调控的研究进展

门淑珍, 李桂忱, 温馨雨

(南开大学 生命科学学院 植物生物学和生态学系, 天津 300071)

摘要 热激蛋白(heat shock proteins, HSPs)在生物体中广泛存在,作为分子伴侣(molecular chaperone)参与蛋白质的折叠、转运、降解以及蛋白复合体的组装等。热激蛋白的种类及其功能具有多样性,并且在细胞内定位于胞质和核以及质体(plastid)、线粒体和内质网等多种细胞器。热激蛋白在植物响应冷、热、盐和干旱等非生物胁迫中具有重要的作用。同时,其还参与植物应对细菌、真菌和病毒等生物胁迫。此外,热激蛋白在植物体的生长发育过程中也发挥着重要作用。本文对热激蛋白的种类及其在植物生长发育和逆境响应中的功能进行了总结和讨论,以期对相关研究提供参考。

关键词 热激蛋白;分子伴侣;非生物胁迫;生物胁迫;生长发育

中图分类号 Q945

文献标志码 A

开放科学(资源服务)标识码(OSID)



Research Progress on Function and Expression Regulation of Plant Heat Shock Proteins

MEN Shuzhen, LI Guichen, WEN Xinyu

(Department of Plant Biology and Ecology, College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China)

Abstract Heat shock proteins (HSPs) are widely present in organisms and serve as molecular chaperones involved in protein folding, translocation, degradation, and protein complex assembly. The types and functions of HSPs are diverse, and they are located in the cytoplasm and nucleus, as well as in various organelles such as plastids, mitochondria, and endoplasmic reticulum. HSPs play important roles in plant response to abiotic stresses such as cold, heat, salt, and drought. At the same time, they also involved in plants resistance to biological stresses such as bacteria, fungi and viruses. In addition, HSPs also play important roles in the growth and development of plants. This article summarizes and discusses the types of HSPs and their functions in plant growth and development and stress tolerance, with a view to providing reference for related research.

Key words heat shock protein; molecular chaperone; abiotic stress; biotic stress; growth and development

收稿日期:2023-11-29

基金项目:国家自然科学基金项目(32070281, 32370271)资助

通信作者:门淑珍,女,汉族,博士,教授,博士生导师,研究方向:植物生理与分子生物学, E-mail: shuzhenmen@nankai.edu.cn.

1 热激蛋白概述

1962年,Ritossa发现果蝇处于高温环境时,会产生热激反应(heat shock response, HSR),表现为大部分蛋白的转录和翻译过程被抑制,与此同时,有一类蛋白质会被迅速且大量的合成,这类蛋白质便被称为热激蛋白(heat shock proteins, HSPs)^[1]。此后的十几年里,HSPs被认为是果蝇所特有的^[2]。直至1978年,Kelley和Schlesinger在鸟类及哺乳动物中,Lemaux等在大肠杆菌中,Fink和Zeuthen在四膜虫中均发现了与果蝇相类似的热激反应以及产生相应的HSPs^[3-5]。于是,人们意识到HSPs不只存在于果蝇中,在其他物种中也广泛存在,且发挥作用。1980s,人们开始研究植物中的HSPs,并有了很大的进展,一些编码HSPs的基因陆续被分离鉴定^[6,7]。在1982年,在大豆中首先发现了HSPs,而后Nover等人使用高温处理番茄细胞,也发现了类似HSPs的蛋白质^[6,7]。

HSPs不只在受到环境信号刺激后大量表达,有些HSPs在生物体生长发育的各个阶段均表达,而有些HSPs则在生长发育的特定时期表达。因此,HSPs根据其表达模式可分为诱导型(heat shock proteins, HSPs)和组成型(heat shock cognate proteins, HSCs),诱导型HSPs受到外界刺激时大量合成,对细胞起保护作用,而组成型HSCs在生物体生长发育的各个阶段均有表达,参与生长发育过程^[8,9]。

2 热激蛋白的分类

HSPs的种类很多,尚无明确的分类法则,不同学者有不同规则,不过多数的分类方法是根据HSPs的分子量大小。目前将HSPs分为六大类:分子量大于等于100 kDa的HSP100;分子量大约90 kDa的HSP90;分子量大约70 kDa的HSP70;分子量约60 kDa的HSP60;分子量约40 kDa的HSP40;以及分子量12~25 kDa的sHSP(small heat shock protein)(表1)^[10]。

2.1 HSP100 家族蛋白

HSP100/ClpB(Clp, caseinolytic protease)家族蛋白可分为两类,一类为胞质型的,定位于胞质和核,另一类为细胞器型的,分别定位于叶绿体和线粒体^[11]。HSP100/ClpB属于AAA⁺ ATPase超家族,是ATP依赖的蛋白酶,具有ATPase活性及分子伴侣活性,可与其它蛋白发生相互作用,帮助修复变性蛋白,降解错误折叠蛋白,在逆境响应中起重要作用^[11,12]。根据HSP100/Clp的ATP结合域(nucleotide binding domain, NBD)个数又可将其分为具有一个ATP结合区的ClpX、ClpY和具有两个ATP结合区的ClpA、ClpB、ClpC和ClpD^[11-13]。NBD结构域介导HSP100/Clp多聚化,形成桶状结构。除了NBD结构域,HSP100/Clp还有保守的N端、C端和中间结构域(middle domain, MD),其中ClpA、ClpB和ClpC亚家族的MD能形成螺旋卷曲(coiled-coil)结构^[11,12]。MD介导HSP100/ClpB与HSP70的相互作用,参与调控HSP100/ClpB的活性,MD区突变有时会产生有毒性的hsp100蛋白^[13]。植物中的HSP101属于ClpB亚家族,研究表明,HSP101在植物对热胁迫的响应方面发挥重要作用,过表达HSP101可增加植物对高温环境的耐受性^[12,13]。

2.2 HSP90 家族蛋白

HSP90家族蛋白在进化上很保守,由多基因家族编码(例如拟南芥中有7个成员,水稻中有9个成员),多数成员存在于胞质和核中,少数出现在内质网、线粒体和质体等细胞器中^[14,15]。HSP90蛋白在有机体中含量丰富,约占总蛋白的1%,在胁迫条件下,其含量可增加到总蛋白的4%~6%^[14,15]。HSP90蛋白形成二聚体发挥功能,其保守的结构域包括N端结合ATP的NBD结构域、结合底物的中间结构域、以及介导HSP90二聚化的C端结构域^[14,15]。目前已经发现了一些抑制HSP90功能的抑制剂,例如新生霉素(novobiocin)抑制HSP90的二聚化,格尔德霉素(geldanamycin, GDA)和根赤壳菌素(radicicol)抑制ATP的结合。HSP90主要在翻译过程的后期对蛋白质进行加工,参与复杂的超大分子蛋白的组装,也有成员与肌动蛋白、激酶、钙调蛋白、微管蛋白以及一些受体蛋白相互作用,参与细胞形态、细胞骨架等的动力学调控和激素信号传导^[14-16]。

2.3 HSP70 家族蛋白

HSP70家族蛋白是含量最丰富,在进化上最保守的一类热激蛋白,分布于质体、内质网、线粒体、细胞质

和核中,在维持细胞正常的生命活动中发挥重要的功能^[17]。HSP70 家族蛋白的 N 端为约 44 kDa 的 NBD 结构域,C 端为底物结合结构域(substrate-binding domain, SBD),两个结构域之间为一个短的连接区(linker)^[17]。HSP70 家族蛋白的 NBD 结构域以高亲和力结合 ATP,并具有 ATP 酶的活性,但其 ATP 酶活性较弱,发挥功能需要 HSP40,以及 GrpE(GroP-like gene E)、BAG(B-cell lymphoma 2 (Bcl-2)-associated athanogene)等核苷酸交换因子(nucleotide exchange factors, NEFs)的协助。HSP40 促进 HSP70 的 ATP 水解酶活性,而核苷酸交换因子促进其从 ADP 结合状态到 ATP 结合状态的转化^[17]。动物中 HSP70 的功能研究较为深入,当动物遭遇到环境胁迫时 HSP70 蛋白会大量表达,并与靶蛋白结合防止其变性。此外, HSP70 还能抑制细胞膜上的 Bcl-2 家族蛋白转位到线粒体,进而抑制细胞色素 C 和凋亡诱导因子等从线粒体释放到细胞质,从而抑制细胞凋亡^[18]。此外,在维持生物体在正常环境条件下的生长中 HSP70 蛋白也发挥多项功能,包括:帮助新生肽链正确折叠,参与胞内蛋白质的转运,参与蛋白质复合体的组装与解聚,降解错误折叠或受损的蛋白质等^[17]。近年来,HSP70 蛋白在医疗应用方面的功能受到广泛的关注。HSP70 参与免疫反应、排斥和对病原菌感染的应激反应,尤其在肿瘤治疗过程中,通过热激诱导 HSP70 蛋白表达,不仅可以诱导肿瘤细胞凋亡,还可以增强肿瘤细胞的免疫原性,从而增强病人自身对肿瘤细胞的免疫反应^[19]。

2.4 HSP60 家族蛋白

HSP60 是最早被称为分子伴侣的一类热激蛋白,该家族中大部分的成员都是组成型表达的蛋白,具有分子伴侣的功能^[20]。HSP60 分子量在 52~65 kDa 之间,主要存在于线粒体中,少量存在于胞质及细胞表面,参与分选到线粒体基质蛋白的折叠及协助进出线粒体内膜的蛋白维持非折叠状态^[20]。HSP60 能够修复变性蛋白或者错误折叠蛋白的自然构象,从而使细胞免受非生物胁迫的伤害^[20]。此外,HSP60 还可以作为分子信号参与抗病信号的传导过程^[21]。HSP60 还可与 Rubisco 大亚基结合,将其运送至叶绿体中,与叶绿体中的 Rubisco 小亚基结合,组装成完整的 Rubisco 酶^[22]。极端嗜热菌内主要的 HSPs 为 HSP60 和 HSP20,表明 HSP60 可在极高温度下保持活性,有助于提高细胞的耐热性^[23]。

2.5 HSP40 家族蛋白

HSP40/DnaJ 的序列和功能多样,由于其含有保守的 J-结构域(J-domain),又被称为 J-蛋白。J 结构域以大肠杆菌 Hsp40(DnaJ)命名,大约包含 70 个氨基酸残基,位于蛋白的 N 端,介导 HSP40/DnaJ 与 HSP70 的相互作用,促进 HSP70 的 ATPase 活性^[24]。此外,有些 HSP40/DnaJ 蛋白能直接结合多肽底物,防止其形成聚集体;而有些 HSP40/DnaJ 蛋白负责识别未折叠的蛋白,并将其传递给 HSP70^[24]。除了 J-结构域,DnaJ 还具有介导蛋白-蛋白相互作用的锌指结构域(位于蛋白的中部)和 C-端结构域(介导蛋白二聚化和识别底物蛋白)^[24]。根据上述结构域存在与否,HSP40/DnaJ 被分成三类,DnaJA 具有以上三种结构域,DnaJB 缺少锌指结构域,而 DnaJC 只具有 J 结构域^[24]。研究发现,拟南芥线粒体定位的 AtDjb1 与 mtHSC70-1 互作,激活其 ATPase 活性,参与维持细胞的氧化还原平衡及耐热性^[25]。ER 定位的 HSP40 蛋白 ERdj3B 与 ER 定位的 HSP70 蛋白 BiP(binding protein)以及折叠因子 SDF2 (stromal cell-derived factor 2)形成分子伴侣复合体,介导 ERECTA (ER)受体激酶向细胞膜的分泌,调控胚珠的发育^[26]。HSP40/DnaJ 除了作为分子伴侣参与蛋白质的折叠和转运,还参与调节抗逆基因的表达。水稻 OsDNAJ15 基因编码一个细胞膜定位的 HSP40/DnaJ 蛋白,盐胁迫能诱导其进核,并与 OsBAG4 互作,OsDNAJ15-OsBAG4 复合体能增强 OsMYB106 转录因子的活性,从而上调耐盐基因 OsHKT1;5(HIGH-AFFINITY POTASSIUM (K^+) TRANSPORTER 1;5)的表达,增强水稻的耐盐性^[27]。

2.6 sHSP 家族蛋白

sHSP 是植物中最为复杂的一类蛋白质,根据其亚细胞定位、序列同源性、及免疫学交叉反应可分为 11 类:线粒体中有 MT I 和 MT II 两类,内质网、质体(plastid)和过氧化物酶体中各有一类,其余的均位于胞质和核中,包括 CI、CII、CIII、CIV、CV 和 CVI 型^[28]。sHSP 的多样性和细胞器定位是植物特有的,在其他物种中只有很少种类的 sHSP,而且只有果蝇中存在一个线粒体定位的 sHSP22^[28]。sHSP 蛋白的特征结构域为 α -晶状体蛋白结构域(α -crystallin domain, ACD),长度约为 90 个氨基酸残基,形成 7 个 β -片层结构,ACD 结构域的两侧为 N-端结构域(长度不定,通常小于 85 个氨基酸)和一个短的 C 末端延伸(C-terminal

extension, CTE)^[28,29]。sHSP 在植物生长发育及抵抗逆境胁迫方面发挥重要的作用,在细胞受到逆境胁迫时,胞内部分蛋白会变性,此时,sHSP 可与变性蛋白结合,阻止其发生不可逆的变性,当伤害消失后,sHSP 从底物蛋白上解离下来,变性蛋白可在其他 HSPs 的帮助下正确折叠,恢复原有的空间结构^[29]。

表 1 热激蛋白的分类及功能

Table 1 Classification and functions of heat shock proteins

名称	分子量	基因*	功能	参考文献
HSP100	约 100 kDa	<i>AtHSP101</i>	调节拟南芥的耐热性;通过负调控开花抑制因子的表达促进开花	[12,53]
		<i>OsHSP101</i>	调节水稻的耐热性	[13]
		<i>AtHSP90.1, AtHSP90.2, AtHSP90.3</i>	在拟南芥遭受病原体感染时,维持抗性蛋白的稳定性,增强抗病性;正常生长条件下,促进抗性蛋白的降解,使免疫信号维持在本底水平	[48-50]
HSP90	83~90 kDa	<i>ZmHSP90.6</i>	调控碳、氮代谢,促进玉米籽粒发育	[54]
		<i>TtHSP90.2</i>	促进核编码的光合作用元件向叶绿体转运,增加光合速率	[55]
		<i>SlHSP90.3</i>	增强番茄植株的耐热性	[64]
		<i>MdHSP70</i>	与叶绿体翻译延伸因子 EF-Tu 互作,正调控苹果植株的耐热性	[40]
HSP70	66~78 kDa	<i>AtHSP70-16</i>	通过与阴离子通道蛋白 VDAC3 互作,抑制低温下种子的萌发	[46]
		<i>PvBiP2</i>	促进柳枝稷营养器官的生长,增强其对镉胁迫的耐受性	[57]
		<i>AtMtHSC70-1</i>	在拟南芥营养生长和生殖发育中都发挥重要的功能	[58-61]
HSP60	52~65 kDa	<i>OsHSP60-3B</i>	与淀粉合成关键蛋白互作,维持高温下水稻花粉的正常发育	[41]
		<i>AtDjB1</i>	与 mtHSC70-1 互作激活其 ATPase 活性,维持拟南芥的耐热性	[25]
HSP40	约 40 kDa	<i>AtERdj3B</i>	介导 ERECTA (ER)受体激酶向细胞膜的分泌,调控胚珠发育	[26]
		<i>OsDNAJ15</i>	与 OsBAG4 互作,增强 OsMYB106 的活性,上调抗盐基因的表达	[27]
		<i>HSP17</i>	维持高温下细胞膜的稳定性	[42]
sHSP	12-25 kDa	<i>AtHSP17.4, AtHSP17.6</i>	在高温下保护翻译延伸因子,增强拟南芥的耐热性	[33]
		<i>HSP17.4</i>	促进水杨酸信号通路基因的表达,增强草莓的抗病性	[47]
		<i>AsHSP26.2</i>	促进匍匐剪股颖叶片和匍匐枝的生长	[56]

* 注:基因名前面的 As (*Agrostis stolonifera*),代表匍匐剪股颖;At (*Arabidopsis thaliana*),拟南芥;Md (*Malus domestica*),苹果;Os (*Oryza sativa* L.),水稻;Pv (*Panicum virgatum* L.),柳枝稷;Sl (*Solanum lycopersicum*),番茄;Tt (*Triticum turgidum*),四倍体小麦;Zm (*Zea mays* L.),玉米。

* Note: As (*Agrostis stolonifera*) represents creeping bentgrass; At (*Arabidopsis thaliana*), Arabidopsis; Md (*Malus domestica*), apple; Os (*Oryza sativa* L.), rice; Pv (*Panicum virgatum* L.), switchgrass; Sl (*Solanum lycopersicum*), tomato; Tt (*Triticum turgidum*), tetraploid wheat; Zm (*Zea mays* L.), maize.

3 热激蛋白的功能

3.1 HSPs 作为分子伴侣的功能

在蛋白质折叠装配的过程中,需要一些辅助因子如分子伴侣的帮助。分子伴侣是指参与新生肽链的折叠、功能性蛋白质或蛋白质复合体的组装及转运的一类蛋白质,但该类蛋白质不参与蛋白质的合成过程,且蛋白质折叠或组装完成后,便解离出来^[30]。许多研究表明,HSPs 在生物体中发挥分子伴侣的功能。HSPs 可与正在合成的多肽链结合,帮助其正确折叠;还可以引导新合成的多肽链穿越线粒体和叶绿体膜,使其定位到正确的位置。在响应逆境时,HSPs 可以阻止细胞内蛋白质发生不可逆的变性,并在环境恢复后,帮助其形成正确的空间构象^[31]。最近,HSPs 在真核生物中的功能扩展到更广泛的范围。似乎这些蛋白质中的一些还参与正常和应激条件下或应激后恢复期间 mRNA 的翻译控制^[32]。拟南芥 sHSP 和 HSP101 在热胁迫期间展现出保护蛋白质翻译因子的功能,同时,sHSP 和 HSP101 还参与翻译因子如 eEF1B(eEF, eu-

karyotic translation elongation factor)和 eIF4A 的再增溶作用^[33]。在热胁迫期间, HSP27 也结合 eIF4G 并将其捕获在聚集体中以防止加帽起始复合物的组装并快速增强翻译恢复^[34]。酵母 HSP26 是受温度调节的一个分子伴侣,可以快速感知环境温度的升高并从非活性形式转变为活性形式,即从一个大的寡聚复合体解离成一个小的、有活性的形式^[35]。研究表明, HSP26 的 N 端对其寡聚化的形成以及发挥分子伴侣的功能是必需的^[35]。

3.2 HSPs 与植物的耐热性

植物受到高温胁迫后,在很短的时间内会合成大量的 HSPs,产生的 HSPs 能够保护机体蛋白质免受损伤或修复已受损伤的蛋白质,帮助细胞增强对高温的耐受性^[36]。一般在热处理 20 min 后,便可以检测到许多新合成的 HSPs,这些 HSPs 大部分为 sHSP^[37]。有研究表明, HSP60、HSP70 和 HSP90 在热应激驯化的初始阶段起重要作用,而 HSP105/110 在后期加入该级联反应,抗氧化剂可能通过降低氧化应激来减弱 HSPs 表达^[38]。一些研究已经证明抗氧化酶和抗氧化剂可以阻止诱导 HSPs 产生,这表明高温诱导 HSPs 产生的潜在机制是通过氧化应激反应。或者,热休克因子可以作为 H₂O₂ 的直接传感器,从而调节防御基因的表达和随后在氧化应激期间对细胞的保护^[39]。苹果中叶绿体定位的 HSP70 的表达受高温胁迫诱导,正调控苹果植株对高温的耐受,且其与叶绿体定位的翻译延伸因子 EF-Tu(translation elongation factor Tu)有直接的相互作用,防止高温下 EF-Tu 形成异常的聚集体^[40]。水稻的 OsHSP60-3B 定位于质体中,其表达受高温诱导,并通过与淀粉合成调控蛋白 FLO6(FLOURY ENDOSPERM6)互作,维持高温下水稻花粉的正常发育^[41]。高温胁迫时,植物叶绿体中的 sHSP 通过结合膜脂来稳定类囊体膜^[42]。高温胁迫会损伤细胞膜的结构和功能,研究发现 sHSP 可以结合膜脂质分子的极性头部,调节膜的流动性,使膜处于稳定的液晶相,从而保护膜完整性,提高植物对高温的耐受性^[42]。反之,利用药剂 BA(benzyl alcohol)处理增加膜的流动性会诱导红藻中 HSP70 基因的表达^[43]。

3.3 HSPs 与植物的耐冷性

周围温度的变化是植物最常遭受的刺激,低温是影响植物生长和发育的关键因素。植物已经进化出一种机制,可以在暴露于低温期间增强对冷冻的耐受性,这个过程被称为冷驯化。在低温处理下,与高温处理类似,植物也会产生许多应激蛋白。有研究表明, HSPs 与植物耐冷性提高过程有关,适应低温的许多方面可能需要 HSPs 表达的升高,包括线粒体的增殖、氧化应激防御和蛋白质降解等^[44]。在低温下,较高的蛋白质降解速率可能需要增加蛋白质合成速率和 HSPs 水平,以帮助受损蛋白质靶向蛋白酶体,并折叠新合成的蛋白质^[45]。高温处理绿豆离体下胚轴 3 个小时,可以诱导合成 HSP70 和 HSP90,然后对其进行低温处理,发现绿豆离体下胚轴中,溶质的渗漏减少,从而减轻对膜的伤害,增强绿豆离体下胚轴的耐冷性^[44]。这个结果表明,高温处理诱导产生的 HSPs 与植物耐冷性的获得有直接关系。拟南芥 HSP70-16 基因和阴离子通道蛋白基因 VDAC3(VOLTAGE-DEPENDENT ANION CHANNEL 3)在胚乳高表达,且其表达受低温诱导,抑制低温下种子的萌发。进一步研究发现 HSP70-16 通过与 VDAC3 互作,激活其通道的开放,促进 ABA 从胚乳向胚的运输,从而抑制种子的萌发^[46]。

3.4 HSPs 与植物的抗病性

除了非生物逆境,植物还会受到病原体的侵染。HSPs 在植物抗病方面也发挥重要作用,其通过介导蛋白之间的互作调控,可以有效地激活植物的抗病性^[47]。研究发现,在植物受到病原菌侵染时,胞质 HSP90 蛋白可与胞质富含亮氨酸重复的抗性蛋白(Resistance protein)包括 RPM1(Resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *maculicola* 1)、RPS2(Resistance to *P. syringae* 2)和 RPS4 等发生直接相互作用,增强其稳定性,并促进抗病复合体的形成,从而激活植物的抗性^[48,49]。在正常生长条件下,胞质 HSP90 则通过与其共受体 SGT1(SUPPRESSOR OF G2 ALLELE OF *skp*1)互作,激活 SCF(Skp1, Cullin, F-box)类型的 E3 连接酶复合体,介导抗性蛋白的降解,使抗性蛋白维持在合适的水平,防止植物自身免疫的发生^[50]。这些研究结果暗示 HSP90 和 SGT1 在正常生长条件下及免疫反应时可能通过介导不同蛋白复合体的组装,调控植物的生长和抗病,但其调控机制还有待研究。此外, HSP70 参与植物的基础抗病反应,其是丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)毒性效应蛋白 HopI1(Hop, Hrp outer protein)的靶标, HopI1 通过 C-末端的 J 结

构域与宿主的 HSP70 蛋白互作,通过影响 HSP70 的丰度和亚细胞定位抵御植物的免疫反应^[51]。

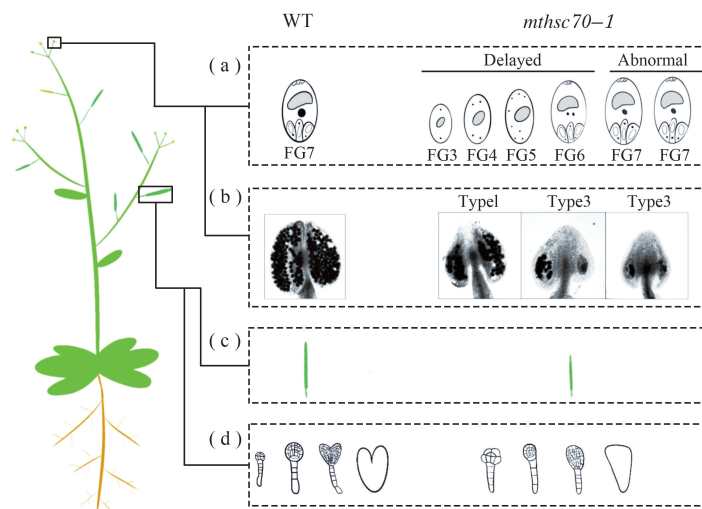
3.5 HSPs 在植物生长发育中的功能

正常条件下生长的植物,在其生长发育的不同时期,也会有特定的 HSPs 表达,并发挥作用。烟草中有 11 个 *sHSP* 基因,正常生长温度下在营养器官中检测不到任何 *sHSP* 基因的表达,但所有的 *sHSP* 基因均在花粉发育过程中有表达,只是表达的时期有所差异,暗示这些 *sHSP* 基因在花粉发育的特定时期发挥功能^[52]。拟南芥中敲除或过量表达 *HSP101* 基因分别造成晚花和早花的表型。进一步研究发现,*HSP101* 负调控开花抑制因子 *FLC*(*FLOWERING LOCUS C*)和 *SVP*(*SHORT VEGETATIVE PHASE*)的表达,从而促进开花^[53]。*HSPs* 还促进作物籽粒的发育,玉米 HSP90.6 通过与 26S 蛋白酶体的 RPN6(REGULATORY PARTICLE NON-ATPASE6)和 PBD2(PROTEASOME BETA SUBUNITD2)亚基互作,调控氮代谢相关蛋白的稳态,通过与 14-3-3 蛋白 GF14-4(GENERAL REGULATORY FACTOR14-4)互作调控碳代谢,从而促进玉米籽粒发育^[54]。小麦中的 HSP90.2 通过与细胞微丝骨架互作,促进核编码的光合作用元件向叶绿体转运,从而促进光合作用,提高籽粒产量^[55]。*HSPs* 在植物营养器官的生长中也发挥重要的功能,在匍匐剪股颖(*Agrostis stolonifera*)中过量表达 *AsHSP26.2* 基因,能促进叶片和匍匐枝的生长,显著增加转基因植株的生物量,具有很好的育种潜力^[56]。同样,柳枝稷中(*Panicum virgatum* L.)ER 定位的 *HSP70* 基因 *PvBiP2* 的表达受镉和 ER 胁迫诱导,其过量表达使转基因植株分蘖增多、株高增高、茎秆粗壮,并且比野生型耐受镉胁迫^[57]。线粒体定位的 *mtHsc70-1* 在拟南芥营养生长和生殖发育中均发挥重要的作用,其通过协助线粒体呼吸链复合体 IV 的组装和维持 ROS 稳态来调节营养生长。*mtHsc70-1* 敲除突变体根短、莲座小、植株矮化、育性降低,ROS 水平升高,线粒体活性下降,线粒体逆行信号上调,且 *mtHsc70-1* 突变体幼苗根尖生长素合成相关基因的转录水平、生长素运输载体蛋白的水平和生长素响应信号均呈下降趋势^[58-60]。用线粒体活性抑制剂 FAA(3-(2-furyl) acrylic acid)处理野生型拟南芥能模拟 *mtHsc70-1* 突变体的表型,下调生长素合成和运输相关基因的表达^[60];而外源施加还原剂抗坏血酸和谷胱甘肽能提高 *mtHsc70-1* 幼苗根中生长素运输载体蛋白的水平^[59]。将抗氧化酶基因 *MSD1*(*Mn-Superoxide Dismutase 1*)或 *CAT1*(*CATALASE1*)引入 *mtHsc70-1* 突变体中,可降低突变体中 ROS 水平,提高突变体根中生长素外输载体 PIN(PIN-FORMED)蛋白的水平,增强生长素响应信号,部分恢复突变体根的伸长^[58,59]。除此之外,突变体中较高水平的 ROS 也会影响雌配子体的发育,将抗氧化酶基因 *MSD1* 或 *CAT1* 引入 *mtHsc70-1* 突变体中,也可部分恢复突变体雌配子体的发育缺陷^[61]。*mtHsc70-1* 在拟南芥花药和胚胎发育过程中也发挥重要作用,*mtHsc70-1* 突变体花药小于野生型,且有部分花药的 1-4 个药室中没有花粉粒;角果短于野生型,角果中部分胚发育停滞且形态异常^[60](图 1)。对其胚败育机制进行研究发现,*mtHsc70-1* 功能丧失上调线粒体到细胞核的逆行信号通路(mitochondrial retrograde regulation, MRR),抑制生长素合成和极性运输,导致胚中的生长素分布异常,进而造成胚发育缺陷^[60]。

4 热激蛋白的表达调控

热激元件(Heat shock element, HSE)在 *HSPs* 基因转录过程中起调控作用。热激因子(Heat shock factor, HSF)经过热胁迫而活化,可识别 *HSP* 基因上游启动子区 HSE 的共有序列“5'-GAAnnTTC-3'”,然后招募其他转录因子形成转录复合体,从而促进 *HSPs* 基因的表达^[62]。HSF 包含的结构域:N-末端的 DNA 结合域、介导寡聚化的 7 元重复疏水域、核定位信号及 C-末端的转录激活域。其中寡聚域和 DNA 结合域的结构是保守的,而其它结构域只在相邻近的 HSF 中才会表现出同源性^[62]。HSF 是多基因家族,植物中的 HSF 根据寡聚域的结构特征划分为 A、B、C 三类,每一类又包括几个亚族,例如拟南芥中有 21 个 HSF,划分为 A1-A9, B1-B4 和 C1 亚族,其中 A1 亚族为转录激活因子,激活 65% 以上的热诱导基因的表达, B 亚族是转录抑制因子,负调控热诱导基因的表达^[62]。在常温下, HSP70/HSP90 等结合 HSF A1s,阻止其与 HSE 元件结合,使其无法诱导热响应基因包括 *HSPs* 的表达。热胁迫诱导 HSP70/HSP90 与 HSF 解离, HSF 活化形成三聚体,结合 *HSPs* 基因启动子区的 HSE 元件,激活 *HSPs* 基因的转录^[62]。最近的研究发现,热胁迫下 HSF1 在 *HSPs* 基因座通过液-液相分离形成核浓缩小体(nuclear stress granules/bodies,

nSBs),并通过共相分离(co-phase separation)富集多个转录元件促进 *HSPs* 基因的转录^[63]。而 *HSP70* 能通过解散 HSF1 核浓缩小体,减弱 *HSPs* 基因的转录,从而形成一种可诱导和可逆的相分离反馈机制,动态调节 HSF1 的活性和 *HSPs* 基因的表达,维持细胞应激响应期间的蛋白质稳态(图 2)^[63]。



注:(a) *mthsc70-1* 突变体雌配子体(胚囊)发育缺陷示意图。拟南芥胚囊的发育包括大孢子发生和雌配子体形成两个阶段,在雌配子体形成阶段,功能性大孢子(functional megaspore, FG)在三次核分裂后进行细胞化,形成成熟的胚囊,整个过程可分为 FG1-FG7 期。FG1 期,即功能性大孢子时期;FG2 期,功能性大孢子进行一次核分裂,形成 2 核胚囊;FG3 期,在 2 个核之间产生中央液泡;FG4 期,2 个核各进行一次有丝分裂,形成 4 核胚囊,中央液泡增大;FG5 期,进行第三次有丝分裂,形成 8 核胚囊,中央液泡进一步增大;FG6 期,进行细胞化,形成 7 细胞结构的胚囊,包括靠近珠孔端的 2 个助细胞和一个卵细胞(其中卵细胞和助细胞细胞核的极性不同,助细胞的核在液泡的下面,卵细胞的核在液泡的上面),靠近合点端的 3 个反足细胞,以及含有 2 个极核的中央细胞;FG7 期,中央细胞的 2 个极核融合,形成一个较大的 2 倍体的中央细胞核。图中所示的 *mthsc70-1* 突变体胚囊发育过程中,FG3-6 期出现发育迟缓情况,在 FG7 期出现了含有两个卵细胞和一个助细胞,或者含有三个助细胞没有卵细胞的发育缺陷的胚囊。(b) *mthsc70-1* 花药发育缺陷示意图。Type1 所示 *mthsc70-1* 突变体花药与野生型类似,四个药室均正常发育,充满了成熟花粉粒;Type2 所示突变体花药中只有 1-2 个药室中有花粉粒;Type3 所示突变体花药的四个药室中均没有花粉粒。(c) 示意 *mthsc70-1* 角果短于野生型。(d) *mthsc70-1* 胚发育缺陷示意图。*mthsc70-1* 突变体胚发育中出现形态异常的胚。

Note: (a) Schematic diagram of the developmental defects of the female gametophyte (embryo sac) in the *mthsc70-1* mutant. The development of the Arabidopsis embryo sac includes two phases; megasporogenesis and female gametophyte formation. During the female gametophyte formation phase, the functional megaspore (FG) first undergoes three rounds of mitosis without cytokinesis and then undergoes cellularization to form a mature embryo sac. The whole process can be divided into FG1-FG7 stages. The FG1 stage is the stage of functional megaspore; at the FG2 stage, the functional megaspore undergoes one mitosis to form a 2-nucleated embryo sac; at the FG3 stage, a central vacuole is generated between the two nuclei; at the FG4 stage, each of the two nuclei undergoes one mitosis, forming a 4-nucleated embryo sac, and the central vacuole is enlarged; at the FG5 stage, the third mitosis occurs, forming an 8-nucleated embryo sac, and the central vacuole is further enlarged; at the FG6 stage, cellularization occurs, forming a 7-celled embryo sac, consisting of two synergid cells and one egg cell at the micropylar end (the nuclei of the egg cell and the synergid cells have different polarities, the nucleus of the synergid cell is below the vacuole, and the nucleus of the egg cell is above the vacuole), 3 antipodal cells at the chalazal end, and a central cell containing two polar nuclei; at the FG7 stage, the two polar nuclei of the central cell fuse to form a larger diploid central nucleus. During the development of the *mthsc70-1* mutant embryo sac shown in the figure, there is a developmental delay at the FG3-FG6 stages. At the FG7 stage, there are developmental defects that an embryo sac either contains two egg cells and one synergid cell, or three synergid cells without an egg cell. (b) Schematic diagram of *mthsc70-1* anther developmental defects. The Type 1 *mthsc70-1* anthers are similar to those of the wild type with all four locules developed normally and filled with mature pollen grains; in the Type2 *mthsc70-1* anthers, only 1-2 locules contain pollen grains; in the Type3 *mthsc70-1* anthers, there are no pollen grains in all of the four locules. (c) Shows that *mthsc70-1* siliques are shorter than those of the wild type. (d) Schematic diagram of *mthsc70-1* embryo developmental defects. Embryos with abnormal morphology appear during *mthsc70-1* embryo development.

图 1 拟南芥 *mthsc70-1* 突变体的生殖发育缺陷示意图^[60,61]

Fig. 1 Schematic diagram of the developmental defects of the reproductive organs in the Arabidopsis *mthsc70-1* mutant^[60,61]

HSPs 的表达不仅受 HSF 转录调控,还受其他转录因子的调控,例如在番茄中发现 SIMYB41 能直接

结合 *SiHSP90.3* 基因的启动子,激活其转录^[64]。此外,*HSPs* 的表达还存在翻译水平的调控。最近在拟南芥中的研究证明,*HSC70.1* 蛋白能通过其 C-末端的短可变区(short variable region, SVR)结合自身及其他 *HSC70* 的 mRNA,抑制自身及其他 *HSC70* 蛋白的翻译,并且 *HSC70.1* mRNA 而非 *HSC70.1* 蛋白能进行长距离的转运,以非细胞自主的方式发挥作用,维持组织之间的伴侣稳态,调控植物的生长发育^[65]。

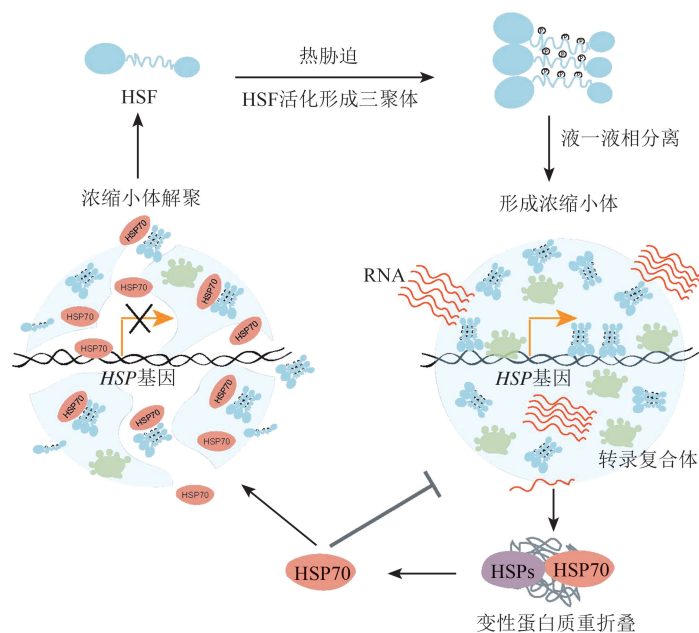


图2 热激蛋白的表达调控示意图^[63]

Fig. 2 Schematic diagram of the expression regulation of heat shock proteins^[63]

5 总结与展望

热激蛋白在植物生长发育和应对环境胁迫方面发挥着重要的作用,通过帮助新生肽链折叠和转运、降解错误折叠蛋白和防止变性蛋白形成聚集体等方式维持细胞蛋白质组稳态。未来,随着气候变化的加剧,植物将面临更频繁和更严重的环境胁迫,因此,以后的研究应关注热激蛋白在植物适应不断变化的气候条件中的作用,以及它们在提高植物对环境胁迫耐受性方面的应用潜能,为开发耐逆农作物新品种,应对全球气候变化带来的挑战做准备。并且研究表明,热激蛋白与植物的抗病性之间存在关联。未来可以深入研究热激蛋白在植物与病原体相互作用中的功能,以及它们在植物抵抗病原体侵染方面的潜在机制。植物激素信号网络在协调植物生长发育的内源信号和环境信号,平衡植物生长和抗逆方面发挥重要作用。越来越多的研究表明,*HSPs* 参与植物激素包括生长素、油菜素甾醇、茉莉酸和水杨酸的信号传导,但其作用机制还有待深入的解析,这也是未来需要关注的一个研究方向。总体而言,植物热激蛋白的未来研究将继续为我们深入了解植物的适应性机制、抗逆性调控以及在农业生产中的应用提供重要的理论基础。随着技术的不断进步,我们有望更全面地了解植物热激蛋白在维持细胞蛋白质组稳态和适应环境胁迫中的功能。

参 考 文 献

- [1] RITOSSA E. A new puffing induced temperature shock and DNP in *Drosophila*[J]. *Experientia*, 1962, 18:571-573.
- [2] SCHLESINGER MJ. Heat shock proteins: the search for functions[J]. *The Journal of Cell Biology*, 1986, 103:321-325.
- [3] KELLEY PM, SCHLESINGER MJ. The effect of amino acid analogues and heat shock on gene expression in chicken embryo fibroblast[J]. *Cell*, 1978, 15:1277-1286.
- [4] LEMAUX PG, HERENDEEN SL, BLOCH P, et al. Transient rates of synthesis of individual polypeptides in *E. coli* following temperature shifts[J]. *Cell*, 1978, 13:427-434.
- [5] FINK K, ZEUTHEN E. Heat shock proteins in *Tetrahymena* studied under growth conditions[J]. *Experimental Cell Research*, 1980,

128 (1):23-30.

- [6] VIERLING E. The roles of heat shock proteins in plants[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42: 579-620.
- [7] NOVER L, SCHARF KD, NEUMANN D. Formation of cytoplasmic heat shock granules in tomato cell cultures and leaves[J]. Molecular and Cellular Biology, 1983, 3:2645-2655.
- [8] 李桂林, 张新怡, 夏文丽, 等. 热激蛋白的研究进展及应用前景[J]. 曲阜师范大学学报(自然科学版), 2023, 49(1):73-80.
- [9] CHEN B, FEDER ME, KANG L. Evolution of heat-shock protein expression underlying adaptive responses to environmental stress[J]. Molecular Ecology, 2018, 27(15):3040-3054.
- [10] WANG W, VINOCUR B, SHOSEYOV O, et al. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the biotic stress response [J]. Trends in Plant Science, 2004, 9:244-252.
- [11] SINGH A, GROVER A. Plant Hsp100/ClpB-like proteins: poorly-analyzed cousins of yeast ClpB machine[J]. Plant Molecular Biology, 2010, 74(4-5):395-404.
- [12] LEE U, WIE C, ESCOBAR M, et al. Genetic analysis reveals domain interactions of Arabidopsis Hsp100/ClpB and cooperation with the small heat shock protein chaperone system[J]. The Plant Cell, 2005, 17(2):559-571.
- [13] LIN MY, CHAI KH, KO SS, et al. A positive feedback loop between HEAT SHOCK PROTEIN101 and HEAT STRESS-ASSOCIATED 32-KD PROTEIN modulates long-term acquired thermotolerance illustrating diverse heat stress responses in rice varieties[J]. Plant Physiology, 2014, 164:2045-2053.
- [14] XU ZS, LI ZY, CHEN Y, et al. Heat shock protein 90 in plants: molecular mechanisms and roles in stress responses[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2012, 13(12):15706-15723.
- [15] TICHÁ T, SAMAKOVLI D, KUCHAROVÁ A, et al. Multifaceted roles of HEAT SHOCK PROTEIN 90 molecular chaperones in plant development[J]. Journal of Experimental Botany, 2020, 71(14):3966-3985.
- [16] WANG R, ZHANG Y, KIEFFER M, et al. HSP90 regulates temperature-dependent seedlings growth in Arabidopsis by stabilizing the auxin co-receptor F-box protein TIR1[J]. Nature Communications, 2016, 11677(7):10269.
- [17] ROSENZWEIG R, NILLEGODA NB, MAYER MP, et al. The Hsp70 chaperone network[J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology, 2019, 20(11):665-680.
- [18] STANKIEWICZ AR, LACHAPELLE G, FOO CP, et al. Hsp70 inhibits heat-induced apoptosis upstream of mitochondria by preventing Bax translocation[J]. Journal of Biological Chemistry, 2005, 280(46):38729-39.
- [19] BEERE H. M. "The stress of dying": the role of heat shock proteins in the regulation of apoptosis[J]. Journal of Cell Science, 2004, 117:2641-2651.
- [20] MALIK JA, LONE R. Heat shock proteins with an emphasis on HSP60[J]. Molecular Biology Reports, 2021, 48:6959-6969.
- [21] KARLIN S, BROCCIERI L. Heat shock protein 60 sequence comparisons: duplications, lateral transfer, and mitochondrial evolution [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97(21):11348-11353.
- [22] JACKSON-CONSTAN D, AKITA M, KEEGSTRA K. Molecular chaperones involved in chloroplast protein import[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 2001, 1541(1-2):102-113.
- [23] 陈华友, 张志燕, 吴岩, 等. 极端嗜热菌 *Pyrococcus furiosus* 热休克蛋白 HSP60 的克隆表达和纯化[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(4): 1483-1486, 1501.
- [24] PULIDO P, LEISTER D. Novel DNAJ-related proteins in *Arabidopsis thaliana* [J]. New Phytologist, 2018, 217(2):480-490.
- [25] ZHOU W, ZHOU T, LI MX, et al. The Arabidopsis J-protein AtDjB1 facilitates thermotolerance by protecting cells against heat-induced oxidative damage[J]. New Phytologist, 2012, 194(2):364-378.
- [26] LENG YJ, YAO YS, YANG KZ, et al. Arabidopsis ERdj3B coordinates with ERECTA-family receptor kinases to regulate ovule development and the heat stress response[J]. The Plant Cell, 2022, 34(10):3665-3684.
- [27] LIU Y, LI M, YU J, et al. Plasma membrane-localized Hsp40/DNAJ chaperone protein facilitates OsSUVH7-OsBAG4-OsMYB106 transcriptional complex formation for OsHKT1;5 activation[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2023, 65(1):265-279.
- [28] WATERS ER, VIERLING E. Plant small heat shock proteins - evolutionary and functional diversity[J]. New Phytologist, 2020, 227 (1):24-37.
- [29] SUN W, VAN MONTAGU M, VERBRUGGEN N. Small heat shock proteins and stress tolerance in plants[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 2002, 1577:1-9.
- [30] FINKA A, MATTOO RU, GOLOUBINOFF P. Experimental milestones in the discovery of molecular chaperones as polypeptide unfolding enzymes[J]. Annual Review of Biochemistry, 2016, 85:715-742.
- [31] MOGK A, BUKAU B, KAMPINGA HH. Cellular handling of protein aggregates by disaggregation machines[J]. Molecular Cell, 2018,

69(2):214-226.

- [32] WALTERS RW, PARKER R. Coupling of ribostasis and proteostasis: Hsp70 proteins in mRNA metabolism[J]. Trends in Biochemical Sciences, 2015, 40: 552-559.
- [33] MCLOUGHLIN F, BASHA E, FOWLER ME, et al. Class I and II small heat-shock proteins together with HSP101 protect protein translation factors during heat stress[J]. Plant Physiology, 2016, 172: 1221-1236.
- [34] CUESTA R, LAROIA G, SCHNEIDER RJ. Chaperone hsp27 inhibits translation during heat shock by binding eIF4G and facilitating dissociation of cap initiation complexes[J]. Genes & Development, 2000, 14: 1460-1470.
- [35] HASLBECK M, IGNATIOU A, HELINICHS, et al. A domain in the N-terminal part of HSP26 is essential for chaperone function and oligomerization[J]. Journal of Molecular Biology, 2004, 343:445-455.
- [36] PEGORARO C, MERTZ ML, MAIA DCL, et al. Importance of heat shock proteins in maize[J]. Journal of Crop Science and Biotechnology, 2011, 14:85-95.
- [37] COOPER P, HO DT. Heat shock proteins in maize[J]. Plant Physiology, 1983, 71:215-222.
- [38] BANIWAL SK, BHARTI K, CHAN KY, et al. Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors[J]. Journal of Biosciences, 2004, 29(4):471-487.
- [39] MILLER G, MITTLER R. Could heat shock transcription factors function as hydrogen peroxide sensors in plants[J]. Annals of Botany, 2006, 98:279-288.
- [40] CHE R, LIU Y, YAN S, et al. Elongation factor MdEF-Tu coordinates with heat shock protein MdHsp70 to enhance apple thermotolerance[J]. The Plant Journal, 2024, 117(4): 1250-1263.
- [41] LIN S, LIU Z, SUN S, et al. Rice HEAT SHOCK PROTEIN60-3B maintains male fertility under high temperature by starch granule biogenesis[J]. Plant Physiology, 2023, 192(3):2301-2317.
- [42] TSVETKOVA NM, HORVATH I, TOROK Z, et al. Small heat-shock proteins regulate membrane lipid polymorphism[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2002, 99: 13504-13509.
- [43] MIKAMI K, KHOA HV. Membrane fluidization governs the coordinated heat-inducible expression of nucleus- and plastid genome-encoded *Heat Shock Protein* 70 genes in the marine red alga *Neopyropia yezoensis*[J]. Plants (Basel), 2023, 12:2070.
- [44] COLLINS G, NIE X, SALTVEIT ME. Heat shock proteins and chilling sensitivity of mungbean hypocotyls[J]. Journal of Experimental Botany, 1995, 46:795-802.
- [45] HOSSAIN MA, LI ZG, HOQUE TS, et al. Heat or cold priming-induced cross-tolerance to abiotic stresses in plants: key regulators and possible mechanisms[J]. Protoplasma, 2018, 255(1):399-412.
- [46] ASHRAF M, MAO Q, HONG J, et al. HSP70-16 and VDAC3 jointly inhibit seed germination under cold stress in Arabidopsis[J]. Plant Cell & Environment, 2021, 44(11):3616-3627.
- [47] FANG X, CHAI W, LI S, et al. HSP17. 4 mediates salicylic acid and jasmonic acid pathways in the regulation of resistance to *Colletotrichum gloeosporioides* in strawberry[J]. Molecular Plant Pathology, 2021, 22(7):817-828.
- [48] HUBERT DA, TORNERO P, BELKHADIR Y, et al. Cytosolic HSP90 associates with and modulates the Arabidopsis RPM1 disease resistance protein[J]. EMBO Journal, 2003, 22(21):5679-5689.
- [49] TAKAHASHI A, CASAIS C, ICHIMURA K, et al. HSP90 interacts with RAR1 and SGT1 and is essential for RPS2-mediated disease resistance in Arabidopsis[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2003, 100(20):11777-11782.
- [50] HUANG S, MONAGHAN J, ZHONG X, et al. HSP90s are required for NLR immune receptor accumulation in Arabidopsis[J]. The Plant Journal, 2014, 79(3):427-439.
- [51] JELENSKA J, VAN HA, JA, GREENBERG JT. *Pseudomonas syringae* hijacks plant stress chaperone machinery for virulence[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107:13177-13182.
- [52] VOLKOV RA, PANCHUK II, SCHOFFL F. Small heat shock proteins are differentially regulated during pollen development and following heat stress in tobacco[J]. Plant Molecular Biology, 2005, 57: 487-502.
- [53] QIN F, YU B, LI W. Heat shock protein 101 (HSP101) promotes flowering under nonstress conditions[J]. Plant Physiology, 2021, 186(1):407-419.
- [54] XU J, YANG Z, FEI X, et al. HEAT SHOCK PROTEIN 90. 6 interacts with carbon and nitrogen metabolism components during seed development[J]. Plant Physiology, 2023, 191:2316-2333.
- [55] YAN Y, WANG ML, GUO YT, et al. HSP90. 2 promotes CO₂ assimilation rate, grain weight and yield in wheat[J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21: 1229-1239.
- [56] LIU C, DONG K, DU H, et al. AsHSP26. 2, a creeping bentgrass chloroplast small heat shock protein positively regulates plant devel-

- opment[J]. Plant Cell Reports, 2024, 43(2):32.
- [57] SONG G, ZHANG J, WANG Y, et al. Overexpression of *PvBiP2* improved biomass yield and cadmium tolerance in switchgrass (*Panicum virgatum* L.)[J]. Journal of Hazardous Materials, 2023, 446:130648.
- [58] WEI S, NIU W, ZHAI X, et al. Arabidopsis mtHSC70-1 plays important roles in the establishment of COX-dependent respiration and redox homeostasis[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(20):5575-5590.
- [59] SHEN T, JIA N, WEI S, et al. Mitochondrial HSC70-1 regulates polar auxin transport through ROS homeostasis in Arabidopsis roots [J]. Antioxidants-Basel, 2022, 11(10):2035.
- [60] LI G, LI Z, YANG Z, et al. Mitochondrial heat-shock cognate protein 70 contributes to auxin-mediated embryo development[J]. Plant Physiology, 2021, 186(2):1101-1121.
- [61] ZHAI X, BAI J, XU W, et al. The molecular chaperone mtHSC70-1 interacts with DjA30 to regulate female gametophyte development and fertility in Arabidopsis[J]. The Plant Journal, 2023, 115(6):1677-1698.
- [62] OHAMA N, SATO H, SHINOZAKI K, et al. Transcriptional regulatory network of plant heat stress response[J]. Trends in Plant Science, 2017, 22:53-65.
- [63] ZHANG H, SHAO S, ZENG Y, et al. Reversible phase separation of HSF1 is required for an acute transcriptional response during heat shock[J]. Nature Cell Biology, 2022, 24(3):340-352.
- [64] WANG J, CHEN C, WU C, et al. *SlMYB41* positively regulates tomato thermotolerance by activating the expression of *SlHSP90*. 3 [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 204:108106.
- [65] YANG L, ZHOU Y, WANG S, et al. Noncell-autonomous HSC70.1 chaperone displays homeostatic feedback regulation by binding its own mRNA[J]. New Phytologist, 2023, 237(6):2404-2421.

(责任编辑:刘庆松)

(上接第13页)

- [8] LIU J, REN J, QIN X, et al. Single-layer dipole antenna with large angle beam deflection and frequency scanning capability[J]. International Journal of RF and Microwave Computer-aided Engineering, 2022, 32(12):e23445.
- [9] PARK J H, LEE J G. Simultaneous beam forming and focusing using a checkerboard anisotropic surface[J]. Electronics, 2022; 11(22): 3823.
- [10] ZHONG M, LI J SH. Terahertz vortex beam and focusing manipulation utilizing a notched concave metasurface[J]. Optics Communications, 2022, 511: 127997.
- [11] JIA Y, JIANG G, LIU Y, et al. Beam scanning for dual-polarized antenna with active reflection metasurface[J]. IEEE Antennas and Wireless Propagation Letters, 2022, 21(9): 1722-1726.
- [12] VERMA A, ARYA R K, RAGHAVA S N. Metasurface superstrate beam steering antenna with AMC for 5G/WiMAX/WLAN applications[J]. Wireless Personal Communications, 2023, 128(2):1153-1170.
- [13] LUO J, LI L, SU J, et al. Multibeam antenna based on partially reflecting defected metasurface[J]. IEEE Antennas and Wireless Propagation Letters, 2021, 20(8):1582-158.
- [14] DOU H P, HAN L P, LI L, et al. 2-D low-profile beam switching multibeam antenna based on dimension gradient metasurface[J]. International Journal of RF and Microwave Computer-aided Engineering, 2022, 32(12):e23428.
- [15] MA B, WU X B, TANG L G, et al. Based on Huygens' super high gain on the surface of the lens antenna[J]. Journal of Liaocheng University (Natural Science Edition), 2020, 33(5): 49-54.
- [16] QI L M, TAO X, LUO T, et al. Broadband terahertz super surface bandpass filter[J]. Journal of Liaocheng University (Natural Science Edition), 2023, 36(3): 9-15.

(责任编辑:赵海军)