

热激转录因子调控植物逆境响应研究进展

田尉婧, 殷学仁, 李 鲜*, 陈昆松

(浙江大学园艺系, 浙江省园艺植物整合生物学研究与应用重点实验室, 杭州 310058)

摘要: 植物在遭遇逆境时会产生一系列应激反应, 热激转录因子 (Heat stress transcription factors, Hsfs) 作为重要调控元件参与植物防御过程。相比动物, 固着生长的植物其 Hsfs 家族成员在数量、结构及调控机制上表现出更丰富的多样性。Hsfs 在多种逆境中发挥作用, 参与不同转录调节途径, 形成复杂的调控网络。综述介绍了植物 Hsfs 的主要蛋白质结构、在调控植物逆境响应方面发挥的重要作用及其转录调控机制等研究进展, 以期为深入研究 Hsfs 调控逆境响应的生物学功能提供参考。

关键词: 热激转录因子; 植物; 逆境; 调控

中图分类号: Q 946

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2017) 01-0179-14

Regulation of Stress Responses by Heat Stress Transcription Factors (Hsfs) in Plants

TIAN Yujing, YIN Xueren, LI Xian*, and CHEN Kunsong

(Department of Horticulture, Zhejiang Provincial Key Laboratory of Horticultural Plant Integrative Biology, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: Plants produce a series of defense systems under abiotic and biotic stresses, where heat stress transcription factors (Hsfs) are involved as important regulators. Because plants are sessile organisms, plants Hsfs show high diversity in the gene family members, protein structures, and regulatory mechanisms, when compared with the animal Hsfs. Hsfs play important roles in multiple stresses and they are involved in different transcriptional regulatory pathways, which eventually result in forming a complex regulatory network. This review summarized the main protein structures, stresses responses and regulations mechanism of plant Hsfs during stresses. This review summarized the main protein structures, stresses responses and regulation mechanism of plant Hsfs during stresses, which may provide insight for future study on the biological function of Hsfs during stress in plants.

Keywords: heat stress transcription factors; plant; stress; regulation

植物在生长发育过程中可能会遇到不同的逆境, 例如高温、盐胁迫、干旱等非生物胁迫逆境和病虫害等生物胁迫逆境。为了维持生长、适应环境变化, 植物形成了复杂有效的防御机制, 其中热激转录因子 (Heat stress transcription factors, Hsfs) 是该防御体系中响应逆境信号的重要元件 (Scharf et al., 2012; Guo et al., 2016)。植物 Hsfs 的首次报道来自热胁迫下的番茄 (Scharf et al., 1990),

收稿日期: 2016-10-10; **修回日期:** 2016-12-04

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2016YFD0400100); 国家自然科学基金项目 (31471922)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: xianli@zju.edu.cn)

随后的研究表明, Hsfs 参与了包括高温、低温、盐碱、干旱、光以及病害等多种逆境响应。与动物相比, 固着生长的植物其 Hsfs 家族成员在数量、结构及调控机制上表现出更丰富的多样性。

1 Hsfs 基因家族成员

1.1 Hsfs 成员克隆

Hsfs 由多基因家族编码, 基于其蛋白质一级结构的不同, 可分为 A、B、C 族(Nover et al., 2001)。目前对 A 族成员研究较为广泛, 且在拟南芥、番茄等模式植物中研究较为深入。Scharf 等(1990)利用秘鲁番茄 (*Lycopersicon peruvianum*) 子叶悬浮细胞, 克隆得到 3 个 Hsfs 基因, 39~40 °C 高温可诱导 *LpHsf24* 和 *LpHsf30* 基因的表达。至今已获得 26 个番茄 Hsfs 成员和 21 个拟南芥 Hsfs 成员。不仅如此, 目前已从多种植物中克隆得到数量不等的 Hsfs 基因家族成员, 包括甘蓝、胡萝卜、苹果、白梨等园艺植物以及大豆、小麦、水稻等作物, 其中甘蓝和大豆中均克隆得到 52 个, 数量最多(表 1)。

表 1 植物热激转录因子

Table 1 Plants Hsfs

植物种类 Species	Hsfs			文献 References
	A	B	C	
拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	15	5	1	Nover et al., 2001; Czarnecka-Verner et al., 2004; Kotak et al., 2004; Busch et al., 2005; Ogawa et al., 2007; Swindell et al., 2007; Ikeda & Ohme-Takagi, 2009; Kumar et al., 2009; Ikeda et al., 2011; Nishizawa-Yokoi et al., 2011; Liu & Chang, 2012, 2013; Bechtold et al., 2013; Chauhan et al., 2013; Jung et al., 2013; Liu et al., 2013; Ohama et al., 2015
番茄 Tomato	17	8	1	Scharf et al., 1990, 1998; Boscheinen et al., 1997; Lyck et al., 1997; Döring et al., 2000; Heerklotz et al., 2001; Bharti et al., 2004; Port et al., 2004; Baniwal et al., 2007; Chan-Schaminet et al., 2009; Hahn et al., 2011; Ghandi et al., 2016; Yang et al., 2016
甘蓝 Cabbage	40	10	2	Ma et al., 2014
辣椒 Pepper	17	7	1	Guo et al., 2015
胡萝卜 Carrot	27	7	1	Huang et al., 2015
葡萄 Grapevine	11	7	1	Hu et al., 2016
柑橘 Citrus	11	6	1	Lin et al., 2015
苹果 Apple	16	7	2	Giorno et al., 2012
中国白梨 Chinese white pear	19	8	2	Qiao et al., 2015
草莓 Strawberry	11	5	1	Hu et al., 2015
杨树 Poplar	17	13	1	Zhang et al., 2013a
大豆 Soybean	28	22	2	Scharf et al., 2012; Li et al., 2014
高粱 Sorghum	13	7	4	Yang et al., 2014
玉米 Maize	12	7	3	Yang et al., 2014
小麦 Wheat	33	11	12	Xue et al., 2014, 2015
大麦 Barley	12	6	4	Reddy et al., 2014
水稻 Rice	13	8	4	Mittal et al., 2009; Liu et al., 2010; 匡洁 等, 2013; Xiang et al., 2013

1.2 Hsfs 主要结构

虽然 Hsfs 由多基因家族成员编码, 其蛋白质结构高度保守, A、B、C 族 Hsfs 成员代表性蛋白质结构如图 1 所示(Nover et al., 2001; Scharf et al., 2012; Guo et al., 2016)。

DNA 结合域(DNA-binding domain, DBD)位于 N-端, 是 Hsfs 所有结构域中最保守的区域, 约由 100 个氨基酸组成, 由 3 个 α 螺旋束和 4 条反向平行的 β 折叠层形成 1 个紧密球形(Wu, 1995),

保证了螺旋 - 转角 - 螺旋结构与目标基因靶位点, 即热激元件 (HSEs) 的结合 (Littlefield & Nelson, 1999)。

寡聚域 (Oligomerization domain, OD) 通过 15 ~ 80 个氨基酸与 DBD 相连接 (图 1)。OD 区由两个疏水 7 肽重复区域 HR-A 和 HR-B 组成。基于 OD 区域的独特性, 将 Hsfs 分为 A、B 和 C 族, 其中 A 族和 C 族家族成员 HR-A 和 HR-B 间分别插入 21 个和 7 个氨基酸, 而 B 族两者间无插入序列 (Nover et al., 2001)。Hsfs 可通过 OD 区形成三聚体, 进而与目标基因结合行使生物学功能 (Chan-Schamnet et al., 2009)。研究表明, OD 缺失显著影响 Hsfs 单体间的聚合作用及其与目标基因的结合能力 (Boscheinen et al., 1997)。因而 OD 是 Hsfs 的重要组成部分。

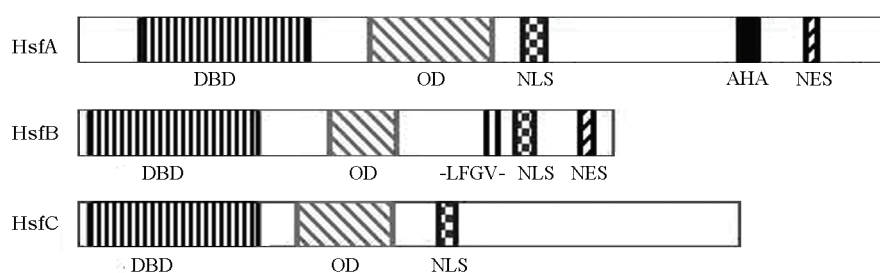


图 1 植物热激转录因子主要结构域

DBD: DNA 结合域; OD: 寡聚域; NLS: 细胞核定位信号; NES: 细胞核输出信号; AHA: 激活结构; -LFGV-: 转录抑制结构。

Fig. 1 Main structures of plant Hsfs

DBD: DNA-binding domain; OD: Oligomerization domain; NLS: Nuclear localization signal; NES: Nuclear export signal;

AHA: Activator motifs; -LFGV-: Repressor motif.

细胞核定位信号 (Nuclear localization signal, NLS) 是保守的碱性氨基酸组成的结构域, 可引导 Hsfs 进入细胞核 (Lyck et al., 1997); 细胞核输出信号 (Nuclear export signal, NES) 位于 Hsfs 的 C - 端, 富含亮氨酸, 可帮助 Hsfs 从细胞核输出到细胞质 (Heerklotz et al., 2001; Kotak et al., 2004)。两者的协同作用决定了 Hsfs 在不同状态下的亚细胞定位。

激活结构 AHA 基元 (Aromatic, hydrophobic and acidic amino acid residues) 是一个富含芳香族氨基酸残基 (W、F、Y)、疏水性氨基酸残基 (L、I、V、M) 和酸性氨基酸残基 (E、D) 的特殊区域 (Döring et al., 2000; Kotak et al., 2004)。AHA 基元具有转录激活功能, 是 Hsfs 结构中最不保守的区域, 因而 Hsfs 成员间存在激活差异。A 族成员因含有 AHA 基元而具有转录激活功能, 且不同 A 族成员含有 0 ~ 4 个 AHA 基元, 位点不一 (Nover et al., 2001; Giorno et al., 2012)。B 族和 C 族成员因缺少 AHA 基元而不具有此功能 (Kotak et al., 2004)。转录抑制结构: B 族成员在其 C - 端特异性地拥有 -LFGV- 氨基酸序列, 具有转录阻遏功能 (Czarnecka-Verner et al., 2004; Ikeda & Ohme-Takagi, 2009), 目前对其作用机制尚不清晰。

2 Hsfs 参与调控逆境响应

2.1 非生物胁迫

2.1.1 温度

植物对高温的适应需要一系列编码基因及蛋白的参与, 包括 Hsfs。在拟南芥中, Hsfs 的 A 族成

员在热激响应中发挥重要作用 (Ogawa et al., 2007; Liu & Charng, 2012), 如 A1 亚族成员 *AtHsfA1a* 和 *AtHsfA1b* 可在热响应早期阶段调控相关基因转录表达及热激蛋白 (Heat shock proteins, Hsps) 的合成, 减轻高温对细胞造成的损害 (Busch et al., 2005)。在 42 ~ 43 °C 高温处理的番茄植株中, *SlHsfA2*、*SlHsfB1* 和其所调控的 *Hsps* 等热响应相关基因表达显著增强; 番茄黄曲叶病毒 (*Tomato yellow leaf curl virus*) 蛋白通过与 *SlHsfA2* 结合而减少激活状态 *SlHsfA2* 的数量, 减弱了番茄对 42 ~ 43 °C 高温的响应, 表明 *SlHsfA2* 作为重要转录因子参与了热胁迫响应 (Ghandi et al., 2016)。研究发现, *TaHsfA6f* 在小麦叶片中的表达受热处理显著诱导, 对提高耐热性有积极作用 (Xue et al., 2015)。Hu 等 (2015) 以草莓为材料, 发现叶片经 42 °C 处理 2 d, *FvHsfA1d*、*FvHsfA2a*、*FvHsfA3a* 和 *FvHsfB1a* 等表达量均增加, 其中 *FvHsfA2a* 和 *FvHsfA3a* 增加达百倍, 而 *FvHsfA4a*、*FvHsfA4b* 等则呈现减弱趋势, 表明 Hsfs 成员以不同模式参与植物高温胁迫的修复。不仅如此, 在热处理的甘蓝 (Ma et al., 2014)、胡萝卜 (Huang et al., 2015)、苹果叶片 (Giorno et al., 2012)、柑橘果实 (Lin et al., 2015) 等组织中 Hsfs 成员的表达量均受到不同程度的影响。

研究表明, Hsfs A 族成员在热响应机制中发挥正调控作用。*AtHsfA2* 过量表达的拟南芥植株基础性耐热性和获得性耐热性均显著提高; 相反, *AtHsfA2* 缺失突变体的基础性及获得性耐热性均下降 (Ogawa et al., 2007)。将番茄的 *SlHsfA3* (Li et al., 2013) 和小麦的 *TaHsfA2d* (Chauhan et al., 2013) 分别在拟南芥中过量表达, 植株基础性或获得性耐热性均显著提高。近年来, 多项研究报道 Hsfs B 族成员在常温环境中作为转录抑制子负调控热诱导基因, 如 *HsfA2*、*Hsps* 等。利用 *hsfb1 hsfb2b* 双突变体拟南芥材料, 发现 23 °C 常温环境中热诱导基因表达量增加, 在 42 °C 环境中植物基础性耐热性有一些提高, 持续高温胁迫下 *AtHsfs* 表达量较野生型对照高, 推测 HsfB1 和 HsfB2b 对于植物热激条件下 Hsps 的诱导和植物获得性耐热性是必需的 (Ikeda et al., 2011)。Peng 等 (2013) 将葡萄的 *VpHsf1* (*HsfB2*) 在番茄中过量表达, 在 44 °C 热处理发现番茄植株的基础性耐热性降低, 而获得性耐热性有所提高。

Hsfs 在植物抵御低温胁迫中也发挥着重要作用。拟南芥的 *AtHsfA6a*、*AtHsfA6b*、*AtHsfA9* 和 *AtHsfC1* 等可被低温诱导显著表达, 其中 *AtHsfC1* 表达量增加近 40 倍 (Miller & Mittler, 2006)。水稻的 *OsHsfA3*、*OsHsfA4d*、*OsHsfA7* 和 *OsHsfA9* 等 A 族成员 (Liu et al., 2010) 和 *OsHsfC1*、*OsHsfC2b* 等 C 族成员在 5 °C 低温处理下表达显著增强, 而 B 族成员表达减弱 (Mittal et al., 2009)。在园艺植物中, 4 °C 低温处理胡萝卜, A 族成员 *DcHsf09*、*DcHsf10* 和 C 族成员 *DcHsf16* 表达量增加, 而 B 族成员 *DcHsf01* 和 *DcHsf02* 表达量减少 (Huang et al., 2015)。4 °C 低温处理的 ‘Lubaisanhao’ 甘蓝中, *BraHsf039* (C 族成员) 和 *BraHsf043* (A 族成员) 表达增强, 而 *BraHsf001* (B 族成员) 表达减弱 (Ma et al., 2014)。利用转基因技术对小麦 B 族成员 *TaHsf3* 的功能进行研究, 发现 4 °C 下 *TaHsf3* 过量表达转基因拟南芥存活率提高, 其相对电导率低于非转基因植株, 表明 *TaHsf3* 可能是参与小麦低温响应调控的关键成员, 过量表达 *TaHsf3* 可提高植株的抗冷性 (Zhang et al., 2013b)。可见在低温逆境中, Hsfs A 族和 C 族成员可能发挥正调控作用, B 族成员对低温响应调控作用较为复杂, 不同植物中可能存在不同调控模式。

此外, 热激处理可通过诱导 Hsfs 调控植物对低温的抵抗。Zeng 等 (2016) 以采后枇杷果实为材料研究热激处理和程序性降温 (Low temperature conditioning, LTC) 处理对果实冷害木质化的影响, 发现 40 °C 处理果实 4 h 可诱导 *EjHsf1* 的表达及 Hsps 的合成, 从而提高果实低温贮藏期间对冷害的抗性, 而程序性降温处理 (LTC) 可通过抑制 *EjHsf3* 的表达而抑制木质素合成相关酶编码基因的转录, 减轻 0 °C 贮藏过程中果实冷害木质化的发生。可见, 热激处理可通过 Hsfs 调控采后果实对

低温的响应, 减少冷藏期间冷害的发生, 维持果实品质。

2.1.2 盐胁迫

在盐胁迫的拟南芥中, 部分 *Hsfs* 基因表达增强, 其中 *AtHsfA6a* 表达为对照的 146 倍 (Miller & Mittler, 2006)。用 $0.15 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理水稻可诱导 *OsHsfA2s*、*OsHsfA4s*、*OsHsfA7*、*OsHsfA9* 等 A 族成员基因表达, 且多数成员在胁迫后期 (3 ~ 24 h) 表达量显著增加 (Liu et al., 2010)。在 $0.3 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理的草莓叶片中 *FvHsfA2a* 在胁迫前期表达量增加, 而 *FvHsfA3a*、*FvHsfA5a*、*FvHsfA9a* 等表达量在胁迫中、后期有不同程度的增加 (Hu et al., 2015)。可见, *Hsfs* 成员在植物响应盐胁迫的机制中存在不同表达模式。此外, 不同 *Hsfs* 成员响应盐胁迫的模式也因品种不同而呈现多样性。经 $0.2 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理 12 h 的胡萝卜, 其 *DcHsf10* (*HsfA4*) 和 *DcHsf01* (*HsfB2*) 在 ‘Junchuanhong’ 中表达增强, 而在 ‘Kurodagosun’ 中表达减弱 (Huang et al., 2015)。

不同 *Hsfs* 亚族成员在盐胁迫应答中可作为正调控因子或负调控因子存在。在拟南芥中过量表达番茄的 *SlHsfA3*, 其在发芽阶段对盐的敏感性显著提高, 发芽率显著低于非转基因植株 (Li et al., 2013)。利用转基因技术将小麦的 *TaHsfA2d* 在拟南芥过量表达, 并与拟南芥 *AtHsfA2* 缺失突变体共同施以 $0.3 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 的盐胁迫, 发现 *TaHsfA2d* 过量表达的转基因拟南芥种子萌芽率和幼苗叶绿素含量显著高于野生型对照植株, 而 *AtHsfA2* 缺失突变体种子和幼苗生长状况较野生型差, 表明 *TaHsfA2d* 和 *AtHsfA2* 都是盐胁迫响应的正调控因子, 参与植株耐盐性的提高 (Chauhan et al., 2013)。水稻的 *OsHsfA2e* 转入拟南芥中过量表达, 其植株在含 $0.125 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 的琼脂培养基上的存活率达 20%, 而非转基因植株全部死亡, 表明 *OsHsfA2e* 过量表达可以提高拟南芥的抗盐性 (Yokotani et al., 2008)。相反, 粳稻中过量表达水稻的 *OsHsfB2b*, 经 $0.2 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理, 发现植株耐盐性显著降低, 表明 *OsHsfB2b* 作为负调控因子参与盐胁迫应答与调控 (Xiang et al., 2013)。可见, 不同 *Hsfs* 成员在盐胁迫响应中发挥不同调控作用。

2.1.3 干旱

干旱可引起植物气孔关闭、光合作用和呼吸作用减弱等, *Hsfs* 参与了植物对干旱的适应性响应过程。拟南芥叶片中, *AtHsfA6a*、*AtHsfA6b*、*AtHsfA9* 和 *AtHsfB3* 等被干旱诱导表达 (Miller & Mittler, 2006)。Hu 等 (2015) 对草莓干旱处理 144 h 并以叶片为材料, 发现 *FvHsfs* 成员在处理的不同阶段表达模式不同, *FvHsfA3a* 在干旱处理前期和中期表达量较高, 而 *FvHsfA5a* 则在后期表达较高。不仅如此, *Hsfs* 在不同品种中表达模式也不一致。以干旱处理的甘蓝为材料, *BraHsf001* (B 族成员) 在 ‘鲁白 3 号’ 中表达量增加, 在 ‘青岛 87-114’ 中则表达量减少 (Ma et al., 2014)。在干旱胁迫的胡萝卜中, *DcHsf10* (A 族成员)、*DcHsf16* (C 族成员) 在 ‘Kurodagosun’ 中表达减弱, 而在 ‘Junchuanhong’ 中表达增强 (Huang et al., 2015)。

研究显示, *Hsfs* A 族成员可作为正调控因子参与植物抗旱。利用过量表达 *AtHsfA6a* 的拟南芥植株和 *AtHsfA6a* 缺失的突变体植株发现, *AtHsfA6a* 过量表达植株在干旱处理 10 d 后长势良好, 而突变体及野生型植株枯萎; 恢复灌溉 3 d 后过量表达植株成活率达 60%, 而突变体植株及野生型植株成活率低于 20%。与之相似, 拟南芥 *HsfA1bOx* 转基因植株在 20% 相对含水量环境中长势良好, 水分生产率提高, 野生型植株呈现枯萎状态, 表明 *HsfA1b* 作为正调控因子提高了拟南芥的耐旱性 (Bechtold et al., 2013)。尽管如此, *HsfB2* 亚族成员被发现作为负调控因子参与植物抗旱响应。过量表达水稻 *OsHsfB2b* 的转基因粳稻, 其相对电导率及丙二醛含量显著上升、脯氨酸含量下降, 抗旱性显著减弱 (Xiang et al., 2013)。可见, *Hsfs* 是植物抗旱机制的重要成员, 不同成员以不同调控模式参与抗旱响应。

2.1.4 光照

光照虽是植物生长所需条件, 但不适宜的光照, 如紫外线 B (UV-B) 照射、强光照射等也会造成灼伤等问题。UV-B 可诱导 Hsfs 成员在拟南芥根、芽等不同组织中差异表达, 如 *AtHsfA3*、*AtHsfA8*、*AtHsfB2b* 等在芽中表达较强, 在根中表达较弱, 而 *AtHsfB4* 和 *AtHsfC1* 在根中表达较强, 在芽中表达较弱 (Swindell et al., 2007; von Koskull-Döring et al., 2007)。

将不同 *AtHsfs* 基因在拟南芥中过量表达或功能缺失表达, 发现 *AtHsfA1d*、*AtHsfA2* 和 *AtHsfA3* 等可通过调控抗坏血酸过氧化物酶 2 (APX2) 基因的转录表达而调控氧化还原途径, 进而减轻强光损害, 其中 *AtHsfA1d* 被强光诱导激活并定位于细胞核行使功能, 在早期响应系统中发挥重要作用 (Jung et al., 2013)。强光逆境下, 利用 *AtHsfA1d* 或 *AtHsfA1e* 的嵌合抑制子过量表达的拟南芥植株及敲除 *AtHsfA1d* 和 *AtHsfA1e* 基因的拟南芥植株 KO-*HsfA1d/A1e*, 发现在 3 种突变体植株中 *AtHsfA2* 的表达水平均被显著抑制, 推测 *AtHsfA1d* 和 *AtHsfA1e* 可调控 *AtHsfA2* 的表达; KO-*HsfA1d/A1e* 植株中 *AtHsfA7s*、*AtHsfB1*、*AtHsfB2a* 等 560 个基因的表达量均低于野生型植株, 表明 *AtHsfA1d* 和 *AtHsfA1e* 在 Hsfs 信号网络中作为关键调控因子发挥作用 (Nishizawa-Yokoi et al., 2011)。虽然 Hsfs 在植物响应光逆境中可能发挥重要作用, 但相关调控机制研究仍较薄弱, 且目前在其他植物中的研究鲜见报道, 有较大探索空间。

2.1.5 氧化胁迫

氧化胁迫通常是高温等逆境产生的二级胁迫 (Ruelland & Zachowski, 2010; Yun et al., 2010; Jung et al., 2013; Qu et al., 2013)。氧胁迫可导致大量 ROS (Reactive oxygen species) 的产生, 如 H_2O_2 、超氧阴离子等, 对细胞造成损伤。Königshofer 等 (2008) 发现, 32 ~ 38 °C 高温胁迫使烟草 BY2 细胞中 H_2O_2 快速短暂积累, 进一步研究发现高温可能改变细胞膜流动性, 利用 NADPH 氧化酶抑制剂二亚苯基碘 (Diphenylene iodonium, DPI) 可有效抑制高温诱导的 H_2O_2 增加及小热激蛋白的合成, 推测 H_2O_2 是热信号途径中迅速响应细胞膜流动性变化和激活 sHsps 合成的早期元件。利用 H_2O_2 处理不同植株, 发现 Hsfs 直接参与了氧化胁迫的响应。Liu 等 (2013) 对拟南芥 *AtHsfA1a* 的功能进行分析, 发现 *AtHsfA1a* 蛋白可被 $0.4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} H_2O_2$ 激活, 并激活 *Hsp18.2* 和 *Hsp70* 等基因表达, 进行损伤修复, 表明 *AtHsfA1a* 可感知氧化胁迫并被激活进而发挥生物学功能。用 $0.01 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} H_2O_2$ 处理水稻种子, 发现多个 *OsHsfs* 成员表达量增加, 其中 *OsHsfA2a*、*OsHsfB4b* 和 *OsHsfC2a* 可能是参与调控 ROS 积累和感知的主要成员, 在清除 ROS、减轻细胞损伤、抵抗氧化胁迫等方面发挥重要作用 (Mittal et al., 2009)。

2.2 生物胁迫

植物在生长发育过程中发生病害不仅影响长势, 还会影响产量。目前 Hsfs 与病害响应的关系在少数植物中得以研究。黄单胞杆菌 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, Xoo) 可引起水稻白叶枯病, 将其接种于抗病品种 'SH5' 和感病品种 '8411' 6 h 后发现, *OsHsfs* 成员呈现不同的表达模式, *OsHsfA2s*、*OsHsfB2s* 和 *OsHsfC2b* 等 11 个成员在 'SH5' 和 '8411' 中的表达量存在显著差异 (匡洁 等, 2013)。可见, Hsfs 成员在病害防御过程中发挥重要作用。

Hsfs A 族成员可作为正调控因子参与调控植物抗病性。Bechtold 等 (2013) 发现, *AtHsfA1b* 过量表达的拟南芥转基因植株接种病原细菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000) 4 d 后, 其抗病性显著强于野生型植株。与之相反, Hsfs B 族成员可能在抗病机制中发挥负调控作用。拟南芥 *hsfB2b* 缺失突变体植株接种甘蓝链格孢菌 (*Alternaria brassicicola*) 后, 病情指数显著低于野生型植株, 且对病菌的抵抗力显著提高 (Kumar et al., 2009)。此外, 在番茄中过量表达葡萄的 *VpHsf1* (B

族成员)可提高植株对板口线虫 (*Erysiphe necator*) 的敏感性,表明 *VpHsf1* 在抵御病害方面可能作为负调控因子存在 (Peng et al., 2013)。因此, Hsfs 在植物抗病体系中可能发挥重要作用, 不同基因家族成员参与调控的模式存在差异。

目前, Hsfs 在抵御虫害方面的相关研究尚未见报道。

3 Hsfs 的调控机制研究

虽然 Hsfs 可参与多种逆境胁迫, 但目前其转录调控机制的研究以热胁迫为主。在正常环境中, 分布于细胞质和细胞核内的 Hsfs 处于潜伏状态, 活性较低; 当发生热胁迫时, Hsfs 通过与抑制性伴侣分离而被激活, Hsfs 磷酸化后定位至核内并形成蛋白复合体调控靶基因的表达。Hsfs 蛋白可通过与 Hsps 蛋白、其他 Hsfs 或其他物质互作参与调控植物对胁迫的响应, 以适应环境。

3.1 Hsfs 与 Hsps、Hsfs 的互作

逆境胁迫会造成植物组织蛋白损伤或失活, Hsps 可帮助受损蛋白折叠、降解或运输, 进行损伤修复, 因此对细胞具有保护作用。Hsps 基因表达受 Hsfs 调控。目前研究报道较多的胁迫修复相关 Hsps 包括: Hsp70、Hsp90、Hsp101 以及 Hsp17 等小热激蛋白 (sHsps)。和其他真核生物类似, 植物 Hsps 基因 5'端启动子区域 TATA box 的上游存在热激元件 (HSEs) 由多个核心重复单位 (5'-AGAAAnnTTCT-3') 组成 (Pelham & Bienz, 1982; Nover, 1987)。Hsfs 在细胞核内形成三聚体, 识别并与 HSEs 结合而调控 Hsps 等热诱导基因的转录水平。

番茄热激响应 Hsfs 与 Hsps 的作用机制目前研究较多, 其互作模型如图 2 所示。研究表明, 番茄中 Hsfs 转录调控热胁迫响应主要涉及的 Hsf 成员为 HsfA1、HsfA2 和 HsfB1。HsfA1 是主要调节因子 (Mishra et al., 2002; Hahn et al., 2011)。HsfB1 虽然不具有激活作用, 但可辅助 HsfA1 在热激中发挥调控作用 (Bharti et al., 2004); HsfA2 作为耐热细胞主要的热诱导表达的 Hsfs 成员, 可与 HsfA1 互作形成超级激活子, 响应长期热胁迫 (Scharf et al., 1998; Chan-Schaminet et al., 2009)。

Hsfs-Hsps 互作调控热胁迫的机理主要包括两方面。首先, Hsps, 如 Hsp70、Hsp90、Hsp17.4-C II, 可直接与 Hsfs 成员互作发挥生物学功能 (Port et al., 2004; Hahn et al., 2011)。其次, Hsp90 可调控 HsfA2 和 HsfB1 的含量, 进而调控热响应。作为辅助调控因子, HsfB1 在正常环境中蛋白表达维持在较低的水平, 而 HsfB1 与 Hsp90 结合是 HsfB1 被降解的前提 (Hahn et al., 2011)。

常温环境中, 番茄 HsfA1 和 Hsp70 形成复合体致使 HsfA1 保持钝化状态; HsfB1 和 Hsp90 形成蛋白复合体被蛋白酶体降解 (图 2, A), 以维持机体内低水平的 HsfB1 (Hahn et al., 2011)。热激处理 (图 2, B) 造成细胞损伤, 需要 Hsp70、Hsp90 参与修复, 致使 HsfA1 被释放并激活以及 HsfB1 迅速累积 (Hahn et al., 2011); HsfB1 与 HsfA1 协同调控 *HsfA2*、*Hsps* 等热响应相关基因 (HS-gene) 表达, 此过程需要组蛋白乙酰转移酶 (HAC1) 和 CREB 结合蛋白 (CBP) 的参与 (Bharti et al., 2004)。如果番茄遭受长期热胁迫 (图 2, C), HsfA2 可与 HsfA1 形成超级激活子, 协同激活靶标基因, 进一步启动防御反应以适应环境 (Scharf et al., 1998; Chan-Schaminet et al., 2009)。HsfA2 也可与 Hsp17.4-C II 形成复合体储存在主要由 Hsps 组成的热激颗粒 (HSG) 中, 目前其具体作用机制并不清晰 (Scharf et al., 1998; Port et al., 2004)。在常温恢复或响应消退阶段 (图 2, D), 被重新分配到细胞质的 HsfA1 与 Hsp70 再次形成复合体, 导致 HsfA1 的失活; HsfB1 与 Hsp90 重新形成复合体直接地或通过与 DNA 结合被蛋白酶体降解, 使植物体内的 Hsfs 达到稳定状态 (Bharti et al., 2004; Hahn et al., 2011); HSG 中 HsfA2-Hsp17.4-C II 复合体分解 (Port et al., 2004)。

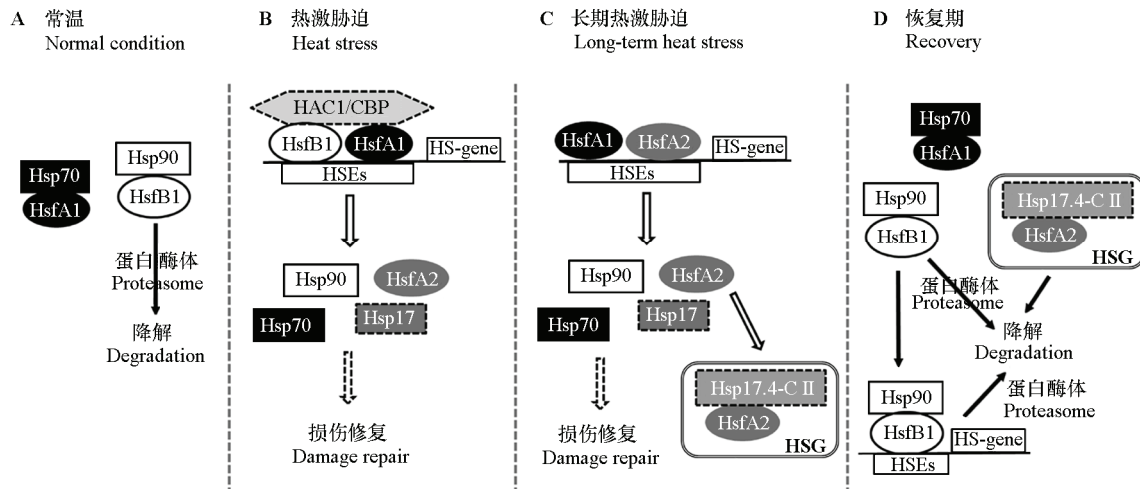


图2 番茄热激响应 Hsfs 与 Hsps 的互作模型

参考 Bharti 等 (2004), Port 等 (2004), Hahn 等 (2011) 的报道整理。

实线空心箭头表示热激处理应答阶段, 虚线空心箭头表示损伤修复过程, 实心箭头表示响应恢复阶段。Hsf: 热激转录因子; Hsp: 热激蛋白; HSEs: 热激元件; HSG: 热激颗粒; HS-gene: 热响应相关基因; HAC1: 组蛋白乙酰转移酶; CBP: CREB 结合蛋白。

Fig. 2 Interaction models between Hsfs and Hsps during heat stress response in tomato

(Refer to Bharti et al., 2004; Port et al., 2004; Hahn et al., 2011)

Response to heat stress are shown by empty arrows with solid line, progress of damaged repair by empty arrows with dashed line, and recovery by solid arrows. Hsf: Heat stress transcription factors; Hsp: Heat shock protein; HSEs: Heat stress elements; HSG: Heat stress granules; HS-gene: Heat stress genes; HAC1: Histone acetyl transferase; CBP: CREB binding protein.

与番茄相似的是, 拟南芥在热胁迫中其 HsfA1 和 HsfA2 分别作为主要 Hsfs 成员响应热胁迫和长期热胁迫 (Busch et al., 2005; Charng et al., 2007; Ikeda et al., 2011); 与番茄不同的是, 拟南芥中 HsfA2 可不依赖于 HsfA1 而独立调控热响应相关基因的表达 (Liu & Charng, 2013)。Hsp90 在两个 FK506 结合蛋白 ROF1、ROF2 的辅助下可调控 HsfA2 活性。常温环境中, ROF1 和蛋白 Hsp90.1 结合形成复合体储存在细胞质中。受到热胁迫时, ROF-Hsp90.1 复合体与 HsfA2 互作, 帮助 HsfA2 定位细胞核并转录调控 *sHsps* 等热响应相关基因表达 (Meiri & Breiman, 2009)。恢复期, 在细胞核或细胞质内, ROF2 和 ROF1 形成异质二聚体, 从而形成 ROF2-ROF1-Hsp90.1-HsfA2 复合体, ROF1 与 ROF2 的互作反馈调节 HsfA2 活性并抑制 *sHsps* 的表达 (Meiri et al., 2010)。Ohama 等 (2015) 提出了拟南芥 HsfA1d 响应热胁迫的机制: 常温环境中, Hsp70 和 Hsp90 通过与 HsfA1d 的不同位点作用而抑制 HsfA1d 活性; 热胁迫发生时, 在蛋白激酶 (PKs) 的参与下 Hsp70 与 HsfA1d 分离, 同时 Hsp90 失去对 HsfA1d 的抑制活性, 使得 HsfA1d 蛋白处于激活状态, 进一步调控下游 *Hsps*、转录因子等热响应相关基因表达, 发挥调控逆境响应的作用。与番茄相比, 目前拟南芥中关于 Hsfs 与 Hsps 的互作机制研究较为有限, 有待进一步深入研究。

3.2 Hsfs 信号转导

作为转录因子, Hsfs 参与逆境响应的调控机制还包括逆境信号的感知、蛋白质激酶等参与的信号转导。目前研究较多的 Hsfs 信号转导是 ROS 信号通路和钙信号转导途径。以拟南芥为例 (图 3), 温度、光照等胁迫可诱导 ROS 的积累, HsfA4 作为 H_2O_2 信号的感受器, 通过丝裂原激活蛋白激酶 (MAPK) 途径将 ROS 信号传递给下游的转录因子, 包括 Zat 家族、WRKY 家族等, 进而引发细胞的应答网络, 减轻 ROS 造成的损伤 (Davletova et al., 2005; Miller & Mittler, 2006; Qu et al., 2013)。

在 ROS 信号通路的末端, 对 ROS 发挥直接作用的主要是抗氧化酶及抗氧化剂, 其中过氧化酶 APX 和过氧化氢酶 (CAT) 是目前报道较多的 ROS 清除剂 (Gill & Tuteja, 2010)。恢复期的番茄 (图 3) ROS 信号减弱, HsfA5 作为负调控因子与 HsfA4 结合形成异源聚合体, 抑制 HsfA4 与靶基因的结合, 阻遏了响应途径 (Baniwal et al., 2007)。

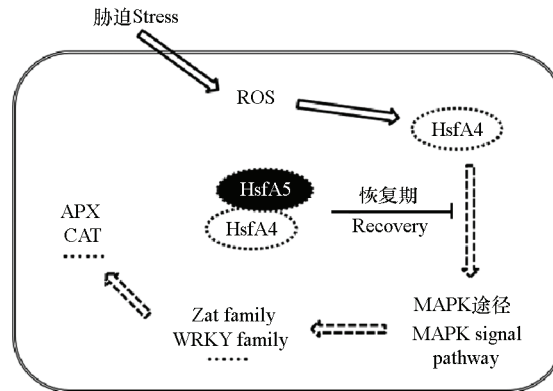


图 3 Hsfs 对 ROS 的应答模型

参考 Davletova 等 (2005), Baniwal 等 (2007), Qu 等 (2013) 的报道整理。
实线空心箭头表示应答阶段, 虚线空心箭头表示损伤修复过程, T 型箭头表示抑制作用。

Fig. 3 The response of ROS with Hsfs

(Refer to Davletova et al., 2005; Baniwal et al., 2007; Qu et al., 2013)

Response to ROS are shown by empty arrows with solid line, progress of damaged repair by empty arrows with dashed line, and inhibitory is shown by T-arrow.

钙信号转导途径是植物逆境响应的重要途径之一。研究表明, 热胁迫早期阶段, 钙信号可直接或间接地调控 Hsfs 的转录活性。细胞质膜感受到热激产生钙信号, 钙信号可激活钙依赖的蛋白激酶 (CDPKs), 进而激活 MAPKs, 通过多蛋白桥梁因子 MBF1 间接调控 Hsfs 活性 (Sangwan et al., 2002; Suzuki et al., 2011)。CaM3 可激活钙调素结合蛋白激酶 (CBK), 拟南芥 AtCBK3 通过与 AtHsfA1a 互作使 AtHsfA1a 磷酸化, 进而使 AtHsfA1a 发挥其转录调控作用 (Liu et al., 2008)。此外, CaM 结合蛋白磷酸酶 PP7 也可与 AtHsfA1a 发生互作使其磷酸化, 间接调控 Hsps 等蛋白的生成 (Liu et al., 2007)。可见, 钙信号转导途径也是 Hsfs 调控逆境响应的重要机制之一。

3.3 Hsfs 与其他物质的互作

在 Hsfs 调控网络中, 除了 Hsps 等分子伴侣的参与, 非分子伴侣也发挥重要作用。Satyal 等 (1998) 发现, 在热响应过程中热激因子结合蛋白 1 (HSBP1) 可负调控人类 Hsf1, 这引起了植物界相似蛋白的探索。Fu 等 (2006) 在玉米中克隆得到两个编码 HSBPs 的基因, 即 *EMP2* 和 *HSBP2*, *EMP2* 和 *HSBP2* 可专一性地与不同 Hsfs 成员互作。拟南芥的 AtHSBP 也可通过与 Hsfs 发生蛋白互作而负调控 Hsfs 活性 (Hsu et al., 2010)。推测, HSBPs 在植物热响应消退阶段发挥抑制作用。

AP2/ERF 是一个庞大的植物转录因子家族, 主要亚族包括 DREBs、AP2 等, 可在非生物胁迫中激活抗逆基因表达 (Feng et al., 2005)。在热响应的拟南芥中, AtHsfA3 作为唯一可被 DREB2A 转录激活的 Hsfs 成员, 转录调控 Hsps 合成, 参与胁迫的后期响应 (Schramm et al., 2008)。不仅如此, 向日葵中 HaHsfA9 可通过与 DREB2 形成转录复合体调控 *HaHsp17.6GI* 基因转录表达, 从而保证植株胚胎的正常生长发育 (Díaz-Martín et al., 2005)。Zeng 等 (2016) 研究发现, 程序性降温处理 (LTC) 采后枇杷果实可显著诱导 *EjHsf3* 表达, *EjHsf3* 可通过与 *EjAP2-1* 发生蛋白互作, 间接抑制 *EjMYB1*、

EjMYB2 与木质素合成基因的结合, 减缓木质素的累积, 减轻果实冷害木质化现象。

由此可见, Hsfs 可在多种物质的协同作用下, 通过不同途径参与植物对逆境的防御应答, 在植物复杂的抗逆反应中发挥重要作用。

4 小结与展望

Hsfs 由多基因家族成员编码, 具有功能多样性, 在不同植物组织、不同逆境条件下存在表达差异。作为热胁迫应答的中心元件, Hsfs 调控植物逆境响应还涉及 ROS、钙信号、AP2/ERF 等其他信号转导途径。Hsfs 在辅助因子的帮助下, 通过磷酸化、核定位、寡聚化等过程, 形成转录调控复合体, 激活 *Hsps* 等基因表达, 进一步调控抗逆反应的相关研究是目前的研究热点。

目前关于 Hsfs 的研究多集中于番茄和拟南芥等模式植物, 且以 A 族成员为主, 对 B 族和 C 族成员的研究相对缺乏, 有待进一步挖掘。Hsfs 参与植物对温度、盐碱、湿度、病害等多种非生物或生物逆境响应, 然而目前研究内容以热胁迫为主, Hsfs 调控其他胁迫响应机制仍很缺乏。在番茄和拟南芥中的研究结果显示, 逆境中不同 Hsfs 家族成员的调控机制差异较大, 涉及的信号转导途径、物质间互作形式及位点等均有所不同, 表现出复杂的生物多样性及植物对环境适应性调控的精确性。不同逆境条件下 Hsfs 参与的信号转导途径、上下游元件及调控关系等是目前研究 Hsfs 精准调控逆境响应的难点。因此, Hsfs 调控植物逆境响应仍有很大探索空间, 值得深入系统研究。

References

- Baniwal S K, Chan K Y, Scharf K D, Nover L. 2007. Role of heat stress transcription factor HsfA5 as specific repressor of HsfA4. *Journal of Biological Chemistry*, 282 (6): 3605 - 3613.
- Bechtold U, Albihlal W S, Lawson T, Fryer M J, Sparrow P A C, Richard F, Persad R, Bowden L, Hickman R, Martin C, Beynon J L, Buchanan-Wollaston V, Baker N R, Morison J I L, Schöfl F, Ott S, Mullineaux P M. 2013. *Arabidopsis* heat shock transcription factor *AtHsf1b* overexpression enhances water productivity, resistance to drought, and infection. *Journal of Experimental Botany*, 64 (11): 3467 - 3481.
- Bharti K, von Koskull-Döring P, Bharti S, Kumar P, Tintschl-Körbitzer A, Treuter E, Nover L. 2004. Tomato heat stress transcription factor HsfB1 represents a novel type of general transcription coactivator with a histone-like motif interacting with the plant CREB binding protein ortholog HAC1. *The Plant Cell*, 16 (6): 1521 - 1535.
- Boscheinen O, Lyck R, Queitsch C, Treuter E, Zimarino V, Scharf K D. 1997. Heat stress transcription factors from tomato can functionally replace HSF1 in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Molecular and General Genetics*, 255 (3): 322 - 331.
- Busch W, Wunderlich M, Schöfl F. 2005. Identification of novel heat shock factor dependent genes and biochemical pathways in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 41 (1): 1 - 14.
- Chan-Schammet K Y, Baniwal S K, Bublak D, Nover L, Scharf K D. 2009. Specific interaction between tomato HsfA1 and HsfA2 creates hetero-oligomeric superactivator complexes for synergistic activation of heat stress gene expression. *Journal of Biological Chemistry*, 284 (31): 20848 - 20857.
- Chang Y Y, Liu H C, Liu N Y, Chi W T, Wang C N, Chang S H, Wang T T. 2007. A heat-inducible transcription factor, HsfA2, is required for extension of acquired thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 143: 251 - 262.
- Chauhan H, Khurana N, Agarwal P, Khurana J P, Khurana P. 2013. A seed preferential heat shock transcription factor from wheat provides abiotic stress tolerance and yield enhancement in transgenic *Arabidopsis* under heat stress environment. *PLoS ONE*, 8 (11): e79577.
- Czarnecka-Verner E, Pan S, Salem T, Gurley W B. 2004. Plant class B HSFs inhibit transcription and exhibit affinity for TFIIB and TBP. *Plant Molecular Biology*, 56 (1): 57 - 75.
- Davletova S, Rizhsky L, Liang H, Shengqiang Z, Oliver D J, Couto J, Shulaev V, Schlauch K, Mittler R. 2005. Cytosolic ascorbate peroxidase

- I is a central component of the reactive oxygen gene network of *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 17 (1): 268 - 281.
- Diaz-Martín J, Almoguera C, Prieto-Dapena P, Espinosa J M, Jordano J. 2005. Functional interaction between two transcription factors involved in the developmental regulation of a small heat stress protein gene promoter. *Plant Physiology*, 139 (3): 1483 - 1494.
- Döring P, Treuter E, Kistner C, Lyck R, Chen A, Nover L. 2000. The role of AHA motifs in the activator function of tomato heat stress transcription factors HsfA1 and HsfA2. *The Plant Cell*, 12 (2): 265 - 278.
- Feng J X, Liu D, Pan Y, Gong W, Ma L G, Luo J C, Deng X W, Zhu Y X. 2005. An annotation update via cDNA sequence analysis and comprehensive profiling of developmental, hormonal or environmental responsiveness of the *Arabidopsis* AP2/EREBP transcription factor gene family. *Plant Molecular Biology*, 59 (6): 853 - 868.
- Fu S, Rogovsky P, Nover L, Scanlon M J. 2006. The maize heat shock factor-binding protein paralogs EMP2 and HSBP2 interact non-redundantly with specific heat shock factors. *Planta*, 224 (1): 42 - 52.
- Ghandi A, Adi M, Lilia F, Linoy A, Or R, Mikhail K, Mouhammad Z, Henryk C, Rena G. 2016. *Tomato yellow leaf curl virus* infection mitigates the heat stress response of plants grown at high temperatures. *Scientific Reports*, 6: 1 - 12.
- Gill S S, Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48: 909 - 930.
- Giorno F, Guerriero G, Baric S, Mariani C. 2012. Heat shock transcriptional factors in *Malus domestica*: identification, classification and expression analysis. *BMC Genomics*, 13 (1): 639 - 651.
- Guo M, Liu J, Ma X, Luo D, Gong Z, Lu M. 2016. The plant heat stress transcription factors (HSFs): structure, regulation, and function in response to abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, 7 (273): 47 - 58.
- Guo M, Lu J, Zhai Y, Chai W, Gong Z, Lu M. 2015. Genome-wide analysis, expression profile of heat shock factor gene family (CaHsfs) and characterisation of CaHsfA2 in pepper (*Capsicum annuum* L.). *BMC Plant Biology*, 15 (1): 1 - 20.
- Hahn A, Bublak D, Schleiff E, Scharf D K. 2011. Crosstalk between Hsp90 and Hsp70 chaperones and heat stress transcription factors in tomato. *The Plant Cell*, 23 (2): 741 - 755.
- Heerklotz D, Döring P, Bonzelius F, Winkelhaus S, Nover L. 2001. The balance of nuclear import and export determines the intracellular distribution and function of tomato heat stress transcription factor HsfA2. *Molecular and Cellular Biology*, 21 (5): 1759 - 1768.
- Hsu S F, Lai H C, Jinn T L. 2010. Cytosol-localized heat shock factor-binding protein, AtHSBP, functions as a negative regulator of heat shock response by translocation to the nucleus and is required for seed development in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 153 (2): 773 - 784.
- Hu Y, Han Y T, Wei W, Li Y J, Zhang K, Gao Y R, Zhao F L, Feng J Y. 2015. Identification, isolation, and expression analysis of heat shock transcription factors in the diploid woodland strawberry *Fragaria vesca*. *Frontiers in Plant Science*, 6: 1 - 16.
- Hu Y, Han Y T, Zhang K, Zhao F L, Li Y J, Zheng Y, Wang Y J, Wen Y Q. 2016. Identification and expression analysis of heat shock transcription factors in the wild Chinese grapevine (*Vitis pseudoreticulata*). *Plant Physiology and Biochemistry*, 99: 1 - 10.
- Huang Y, Li M Y, Wang F, Xu Z S, Huang W, Wang G L, Ma J, Xiong A S. 2015. Heat shock factors in carrot: genome-wide identification, classification, and expression profiles response to abiotic stress. *Molecular Biology Reports*, 42 (5): 893 - 905.
- Ikeda M, Mitsuda N, Ohme-Takagi M. 2011. *Arabidopsis* HsfB1 and HsfB2b act as repressors of the expression of heat-inducible *Hsfs* but positively regulate the acquired thermotolerance. *Plant Physiology*, 157 (3): 1243 - 1254.
- Ikeda M, Ohme-Takagi A M. 2009. Novel group of transcriptional repressors in *Arabidopsis*. *Plant & Cell Physiology*, 50 (5): 970 - 975.
- Jung H S, Crisp P A, Estavillo G M, Cole B, Hong F, Mockler T C, Pogson B J, Chory J. 2013. Subset of heat-shock transcription factors required for the early response of *Arabidopsis* to excess light. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110 (35): 14474 - 14479.
- Königshofer H, Tromballa H W, Löppert H G. 2008. Early events in signalling high-temperature stress in tobacco BY2 cells involve alterations in membrane fluidity and enhanced hydrogen peroxide production. *Plant, Cell and Environment*, 31: 1771 - 1780.
- Kotak S, Port M, Ganguli A, Bicker F, von Koskull-Döring P. 2004. Characterization of C-terminal domains of *Arabidopsis* heat stress transcription factors (Hsfs) and identification of a new signature combination of plant class A Hsfs with AHA and NES motifs essential for activator function and intracellular localization. *The Plant Journal*, 39 (1): 98 - 112.
- Kuang Jie, Hu Hai-tao, Zhang Wei-lin, Wang Chang-chun, Yang Ling. 2013. Comparative expression analysis of twelve *OsHsfs* in resistant and

- susceptible rice to bacterial blight. *Chinese Journal of Tropical Crop*, 34 (1): 125 - 129. (in Chinese)
- 匡洁, 胡海涛, 张维林, 王长春, 杨玲. 2013. 比较 12 个 *OsHsfs* 在抗感水稻品种响应白叶枯病菌中的表达. *热带作物学报*, 34 (1): 125 - 129.
- Kumar M, Busch W, Birke H, Kemmerling B, Nürnberger T, Schöfl F. 2009. Heat shock factors HsfB1 and HsfB2b are involved in the regulation of *Pdfl.2* expression and pathogen resistance in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 2 (1): 152 - 165.
- Li P S, Yu T F, He G H, Chen M, Zhou Y B, Chai S C, Xu Z S, Ma Y Z. 2014. Genome-wide analysis of the Hsf family in soybean and functional identification of *GmHsf-34* involvement in drought and heat stresses. *BMC Genomics*, 15 (1): 1009 - 1024.
- Li Z, Zhang L, Wang A, Xu X, Li J. 2013. Ectopic overexpression of *SlHsfA3*, a heat stress transcription factor from tomato, confers increased thermotolerance and salt hypersensitivity in germination in transgenic *Arabidopsis*. *PLoS ONE*, 8 (1): e54880.
- Lin Q, Jiang Q, Lin J, Wang D, Li S, Liu C, Sun C, Chen K. 2015. Heat shock transcription factors expression during fruit development and under hot air stress in Ponkan (*Citrus reticulata* Blanco cv. Ponkan) fruit. *Gene*, 559 (2): 129 - 136.
- Littlefield O, Nelson H C. 1999. A new use for the 'wing' of the 'winged' helix-turn-helix motif in the HSF-DNA cocrystal. *Nature Structural Biology*, 6 (5): 464 - 470.
- Liu A L, Zou J, Zhang X W, Zhou X Y, Wang W F, Xiong X Y, Chen L Y, Chen X B. 2010. Expression profiles of class a rice heat shock transcription factor genes under abiotic stresses. *Journal of Plant Biology*, 53 (2): 142 - 149.
- Liu H C, Chang Y Y. 2012. Acquired thermotolerance independent of heat shock factor A1 (HsfA1), the master regulator of the heat stress response. *Plant Signaling & Behavior*, 7 (5): 547 - 550.
- Liu H C, Chang Y Y. 2013. Common and distinct functions of *Arabidopsis* class A1 and A2 heat shock factors in diverse abiotic stress responses and development. *Plant Physiology*, 163 (1): 276 - 290.
- Liu H T, Gao F, Li G L, Han J L, Liu D L, Sun D Y, Zhou R G. 2008. The calmodulin-binding protein kinase 3 is part of heat-shock signal transduction in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 55 (5): 760 - 773.
- Liu H T, Li G L, Chang H, Sun D Y, Zhou R G, Li B. 2007. Calmodulin-binding protein phosphatase PP7 is involved in thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant, Cell and Environment*, 30 (2): 156 - 164.
- Liu Y, Zhang C, Chen J, Guo L, Li X, Li W, Yu Z, Deng J, Zhang P, Zhang K, Zhang L. 2013. *Arabidopsis* heat shock factor HsfA1a directly senses heat stress, pH changes, and hydrogen peroxide via the engagement of redox state. *Plant Physiology and Biochemistry*, 64: 92 - 98.
- Lyck R, Harmening U, Höhfeld I, Treuter E, Scharf K D, Nover L. 1997. Intracellular distribution and identification of the nuclear localization signals of two plant heat-stress transcription factors. *Planta*, 202 (1): 117 - 125.
- Ma J, Xu Z S, Wang F, Tan G F, Li M Y, Xiong A S. 2014. Genome-wide analysis of HSF family transcription factors and their responses to abiotic stress in two Chinese cabbage varieties. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36 (2): 513 - 523.
- Meiri D, Breiman A. 2009. *Arabidopsis* ROF1 (FKBP62) modulates thermotolerance by interacting with HSP90.1 and affecting the accumulation of HsfA2-regulated sHSPs. *The Plant Journal*, 59 (3): 387 - 399.
- Meiri D, Tazat K, Cohen-Peer R, Farchi-Pisanty O, Aviezer-Hagai K, Avni A, Breiman A. 2010. Involvement of *Arabidopsis* ROF2 (FKBP65) in thermotolerance. *Plant Molecular Biology*, 72 (1 - 2): 191 - 203.
- Miller G, Mittler R. 2006. Could heat shock transcription factors function as hydrogen peroxide sensors in plants? *Annals of Botany*, 98 (2): 279 - 288.
- Mishra S K, Tripp J, Winkelhaus S, Tschiersch B, Theres K, Nover L, Scharf K D. 2002. In the complex family of heat stress transcription factors, HsfA1 has a unique role as master regulator of thermotolerance in tomato. *Genes & Development*, 16 (12): 1555 - 1567.
- Mittal D, Chakrabarti S, Sarkar A, Singh A, Grover A. 2009. Heat shock factor gene family in rice: genomic organization and transcript expression profiling in response to high temperature, low temperature and oxidative stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 47 (9): 785 - 795.
- Nishizawa-Yokoi A, Nosaka R, Hayashi H, Tainaka H, Maruta T, Tamoi M, Ikeda M, Ohme-Takagi M, Yoshimura K, Yabuta Y, Shigeoka S. 2011. HsfA1d and HsfA1e involved in the transcriptional regulation of *HsfA2* function as key regulators for the Hsf signaling network in response to environmental stress. *Plant & Cell Physiology*, 52 (5): 933 - 945.
- Nover L. 1987. Expression of heat shock genes in homologous and heterologous systems. *Enzyme and Microbial Technology*, 9 (3): 130 - 144.

- Nover L, Bharti K, Döring P, Mishra S K, Ganguli A, Scharf K D. 2001. *Arabidopsis* and the heat stress transcription factor world: how many heat stress transcription factors do we need? *Cell Stress & Chaperones*, 6 (3): 177 - 189.
- Ogawa D, Yamaguchi K, Nishiuchi T. 2007. High-level over-expression of the *Arabidopsis HsfA2* gene confers not only increased them tolerance but also salt/osmotic stress tolerance and enhanced callus growth. *Journal of Experimental Botany*, 58 (12): 3373 - 3383.
- Ohama N, Kusakabe K, Mizoi J, Zhao H, Kidokoro S, Koizumi S, Takahashi F, Ishida T, Yanagisawa S, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2015. The transcriptional cascade in the heat stress response of *Arabidopsis* is strictly regulated at the level of transcription factor expression. *The Plant Cell*, 28: 181 - 201.
- Pelham H R B, Bienz M. 1982. A synthetic heat-shock promoter element confers heat-inducibility on the herpes simplex virus thymidine kinase gene. *The EMBO Journal*, 1 (11): 1473 - 1477.
- Peng S, Zhu Z, Zhao K, Shi J, Yang Y, He M, Wang Y. 2013. A novel heat shock transcription factor, *VpHsf1*, from Chinese wild *Vitis pseudoreticulata* is involved in biotic and abiotic stresses. *Plant Molecular Biology Reporter*, 31 (1): 240 - 247.
- Port M, Tripp J, Zielinski D, Weber C, Heerklotz D, Winkelhaus S, Bublak D, Scharf K D. 2004. Role of Hsp17.4-CII as coregulator and cytoplasmic retention factor of tomato heat stress transcription factor HsfA2. *Plant Physiology*, 135 (3): 1456 - 1470.
- Qiao X, Li M, Li L, Yin H, Wu J, Zhang S. 2015. Genome-wide identification and comparative analysis of the heat shock transcription factor family in Chinese white pear (*Pyrus bretschneideri*) and five other Rosaceae species. *BMC Plant Biology*, 15 (1): 12 - 27.
- Qu A L, Ding Y F, Jiang Q, Zhu C. 2013. Molecular mechanisms of the plant heat stress response. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 432 (2): 203 - 207.
- Reddy P S, Kavi Kishor P B, Seiler C, Kuhlmann M, Eschen-Lippold L, Lee J, Reddy M K, Sreenivasulu N. 2014. Unraveling regulation of the small heat shock proteins by the heat shock factor *HvHsfB2c* in barley: its implications in drought stress response and seed development. *PLoS ONE*, 9 (3): e89125.
- Ruelland E, Zachowski A. 2010. How plants sense temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 69: 225 - 232.
- Sangwan V, Örvär B L, Beyerly J, Hirt H, Dhindsa R S. 2002. Opposite changes in membrane fluidity mimic cold and heat stress activation of distinct plant MAP kinase pathways. *The Plant Journal*, 31 (5): 629 - 638.
- Satyal S H, Chen D, Fox S G, Kramer J M, Morimoto R I. 1998. Negative regulation of the heat shock transcriptional response by HSBP1. *Genes & Development*, 12 (13): 1962 - 1974.
- Scharf K D, Berberich T, Ebersberger I, Nover L. 2012. The plant heat stress transcription factor (Hsf) family: structure, function and evolution. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1819 (2): 104 - 119.
- Scharf K D, Heider H, Höhfeld I, Lyck R, Schmidt E, Nover L. 1998. The tomato Hsf system: HsfA2 needs interaction with HsfA1 for efficient nuclear import and may be localized in cytoplasmic heat stress granules. *Molecular and Cellular Biology*, 18 (4): 2240 - 2251.
- Scharf K D, Rose S, Zott W, Schoff F, Nover L. 1990. Three tomato genes code for heat stress transcription factors with a region of remarkable homology to the DNA-binding domain of the yeast HSF. *The EMBO Journal*, 9 (13): 4495 - 4501.
- Schramm F, Larkindale J, Kiehlmann E, Ganguli A, English G, Vierling E, von Koskull-Döring P. 2008. A cascade of transcription factor DREB2A and heat stress transcription factor HsfA3 regulates the heat stress response of *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 53 (2): 264 - 274.
- Suzuki N, Sejima H, Tam R, Schlauch K, Mittler R. 2011. Identification of the MBF1 heat-response regulon of *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 66 (5): 844 - 851.
- Swindell W R, Huebner M, Weber A P. 2007. Transcriptional profiling of *Arabidopsis* heat shock proteins and transcription factors reveals extensive overlap between heat and non-heat stress response pathways. *BMC Genomics*, 8 (1): 125 - 139.
- von Koskull-Döring P, Scharf K D, Nover L. 2007. The diversity of plant heat stress transcription factors. *Trends in Plant Science*, 12 (10): 452 - 457.
- Wu C. 1995. Heat shock transcription factors: structure and regulation. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 11 (1): 441 - 469.
- Xiang J, Ran J, Zou J, Zhou X, Liu A, Zhang X, Peng Y, Tang N, Luo G, Chen X. 2013. Heat shock factor OsHsfB2b negatively regulates drought and salt tolerance in rice. *Plant Cell Reports*, 32 (11): 1795 - 1806.
- Xue G P, Drenth J, McIntyre C L. 2015. TaHsfA6f is a transcriptional activator that regulates a suite of heat stress protection genes in wheat

- (*Triticum aestivum* L.) including previously unknown Hsf targets. *Journal of Experimental Botany*, 66 (3): 1025 - 1039.
- Xue G P, Sadat S, Drenth J, McIntyre C L. 2014. The heat shock factor family from *Triticum aestivum* in response to heat and other major abiotic stresses and their role in regulation of heat shock protein genes. *Journal of Experimental Botany*, 65 (2): 539 - 557.
- Yang X, Zhu W, Zhang H, Liu N, Tian S. 2016. Heat shock factors in tomatoes: genome-wide identification, phylogenetic analysis and expression profiling under development and heat stress. *Peer J*, 4: e1961.
- Yang Z, Wang Y, Gao Y, Zhou Y, Zhang E, Hu Y, Yuan Y, Liang G Xu C. 2014. Adaptive evolution and divergent expression of heat stress transcription factors in grasses. *BMC Evolutionary Biology*, 14 (1): 147 - 158.
- Yokotani N, Ichikawa T, Kondou Y, Matsui M, Hirochika H, Iwabuchi M, Oda K. 2008. Expression of rice heat stress transcription factor OsHsfA2e enhances tolerance to environmental stresses in transgenic *Arabidopsis*. *Planta*, 227 (5): 957 - 967.
- Yun K Y, Park M R, Mohanty B, Herath Y, Xu F, Mauleon R, Wijaya E, Bajic V B, Bruskiwich R, de los Reyes B G. 2010. Transcriptional regulatory network triggered by oxidative signals configures the early response mechanisms of Japonica rice to chilling stress. *BMC Plant Biology*, 10 (1): 1 - 29.
- Zeng J K, Li X, Zhang J, Ge H, Yin X R, Chen K S. 2016. Regulation of loquat fruit low temperature response and lignification involves interaction of heat shock factors and genes associated with lignin biosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 39: 1780 - 1789.
- Zhang H, Yang J, Chen Y, Mao X, Wang Z, Li C. 2013a. Identification and expression analysis of the heat shock transcription factor (HSF) gene family in *Populus trichocarpa*. *Plant Omics Journal*, 6 (6): 415 - 424.
- Zhang S, Xu Z S, Li P, Yang L, Wei Y, Chen M, Li L, Zhang G, Ma Y. 2013b. Overexpression of *TaHSF3* in transgenic *Arabidopsis* enhances tolerance to extreme temperatures. *Plant Molecular Biology Reporter*, 31 (3): 688 - 697.

征稿

《Horticultural Plant Journal》 (《园艺学报》英文版) 征稿

《园艺学报》英文版《**Horticultural Plant Journal**》由中国科学技术协会主管，中国园艺学会、中国农业科学院蔬菜花卉研究所和中国农业科学技术出版社共同主办，于 2015 年 7 月创刊，国内统一连续出版物编号 CN10-1305/S，国际标准连续出版物编号 ISSN 2095-9885，Online ISSN 2468-0141，双月刊，大 16 开，与国际出版商 Elsevier 合作，在 ScienceDirect 网络出版平台实现全文开放存取（主页网址 <http://www.journals.elsevier.com/horticultural-plant-journal/>）。

办刊宗旨：准确、全面、及时地报道园艺学科领域重大研究成果和科研进展，反映学科研究水平和发展动向，为学术交流服务，为促进学科发展作贡献。

刊载范围：有关园艺作物种质资源、遗传育种、栽培技术、生理生化、生态、基因组学、生物技术、植物保护、采后处理与利用等原创性研究论文、研究简报及综述等。

欢迎投稿：投稿网址 https://www.evis.com/evis/faces/pages/navigation/NavController.jspx?JRNL_ACR=HPJ。同时请将纸质稿件（连同作者授权协议）挂号信寄至：北京中关村南大街 12 号，中国农业科学院蔬菜花卉研究所《园艺学报》编辑部（邮编 100081）。联系电话：010-82109523；010-62192388。