



## 植物小分子热激蛋白的功能及表达调控

邢悦楠<sup>1,2</sup>, 王皓<sup>1,2</sup>, 张琼<sup>1,2</sup>, 仲维婷<sup>1,2</sup>, 兴旺<sup>1,2</sup>, 刘大丽<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup>黑龙江大学国家甜菜种质中期库, 哈尔滨150080

<sup>2</sup>黑龙江省普通高等学校甜菜遗传育种重点实验室, 黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 哈尔滨150080

\*通信作者(daliliu\_hlju@163.com)

**摘要:** 小热休克蛋白(sHSPs)是一类广泛存在于植物体内的应激诱导蛋白, 分子量从12到42 kDa不等, 作为不依赖ATP的分子伴侣, 可以防止变性蛋白的不可逆聚集。它们可以通过与错误折叠或未折叠的蛋白质的结合以防止它们的聚集。近年的研究表明, sHSPs基因家族在响应植物非生物和生物胁迫中起着至关重要的作用。本文综述了sHSPs基因结构特征以及生物学功能的最新研究进展, 着重阐述了sHSPs在不同逆境胁迫下的表达方式和调控机制, 为研究其抗逆机制提供参考。

**关键词:** sHSPs; 胁迫; 表达调控; 功能

## Function and expression regulation of plant small molecule heat shock proteins

XING Yuenan<sup>1,2</sup>, WANG Hao<sup>1,2</sup>, ZHANG Qiong<sup>1,2</sup>, ZHONG Weiting<sup>1,2</sup>, XING Wang<sup>1,2</sup>, LIU Dali<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup>National Beet Medium-term Gene Bank, Heilongjiang University, Harbin 150080, China

<sup>2</sup>Key Laboratory of Sugar Beet Genetics and Breeding, College of Advanced Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080, China

\*Corresponding author (daliliu\_hlju@163.com)

**Abstract:** Small molecule heat shock proteins (sHSPs) are a kind of stress-induced protein widely existing in plants, with molecular weight ranging from 12 to 42 kDa. As an ATP independent molecular chaperones, it can prevent irreversible aggregation of denatured proteins through binding to misfolded or unfolded proteins. Recent studies have shown that the gene family of sHSPs plays a crucial role in responding to plant abiotic and biotic stresses. This study reviews the latest research progress on the structural characteristics and biological functions of sHSPs focusing on the expression patterns and regulatory mechanisms of sHSPs under different stress conditions, providing reference for studying their stress resistance mechanisms.

**Key words:** sHSPs; stress; expression regulation; function

小分子热激蛋白(small molecule heat shock proteins, sHSPs)是热激蛋白家族中的一类分子量为12~42 kDa的热激蛋白, 具有高度保守性(张宁和姜晶2017)。sHSPs的主要功能是防止其他蛋白质在环境压力下不可逆地聚集、变性或失去正常折叠结构, 从而帮助蛋白质发挥正常功能(俞佳虹等2017)。Ritossa (1962)首次在果蝇中发现sHSPs的

存在。后来的研究发现, sHSPs广泛存在于所有生物细胞中, 尤其是在高等植物中最为丰富(郭尚敬

收稿 2023-04-19 修定 2023-06-11

资助 国家糖料产业技术体系项目(CARS-170102)、黑龙江省自然科学基金(LH2023C090)、甜菜种质资源安全保存(19230841)、甜菜种质资源精准鉴定项目(19230709)、普查甜菜资源繁种编目入库项目(19230801)和甜菜分库运行服务(NCGRC-2023-017)。

等2005)。植物中sHSPs由核基因编码, 可以与细胞蛋白质结合并防止其热诱导聚集, 并可参与生物对其他胁迫, 如寒冷、干旱、盐和金属离子等的应答过程(王敏等2018)。

## 1 植物sHSPs的分布和结构

自然界中的生命有机体在面对外界刺激时会做出一种自身保护性反应, 这种反应被称为热休克反应。在此期间, 细胞中基因表达有区别于正常状态, 其中一些特殊基因(热休克基因)选择性上调表达, 这些蛋白即为热休克蛋白(heat shock proteins, HSPs)也被称为热激蛋白(栗振义等2016)。HSPs根据其分子量分为HSP110、HSP90、HSP70、HSP60和低分子量HSPs, 低分子量的HSPs被称为小热休克蛋白(sHSPs) (栗振义等2016)。当植物受到非生物及生物胁迫时, 部分蛋白会错误折叠而引起细胞功能损害, 而sHSPs常常作为细胞的第一道防线参与植物应答各种类型的逆境胁迫(王敏等2018)。sHSPs在进化上是保守的, 是细胞蛋白质质量控制系统的关键组成部分(李春子和成善汉2010)。在分子水平上, sHSPs家族成员可以通过改变其结构以限制有害物质的形成, 重建正常的蛋白质构象, 维持细胞代谢平衡(李春子2010)。

sHSPs普遍被组装成大型多聚体复合物, 作为寡聚体发挥作用, 防止错误折叠的底物蛋白形成大的、不溶性的蛋白聚集体(Waters和Vierling 2020)。与依赖ATP的Hsp60、Hsp70、Hsp90和Hsp100不同, sHSPs自身无再折叠活性(Waters 2013)。高等植物至少有20种sHSPs, 同一物种可能有多达40种不同的sHSPs (郭尚敬等2005)。植物sHSPs均由核基因编码, 在被子植物中, 根据细胞内定位, sHSPs可分为11个亚家族(CI~CVI、MTI、MTII、ER、CP和

PX) (Sun等2002)。其中, 6个sHSPs亚家族(CI~CVI)定位于细胞质/细胞核, 2个亚家族(MTI和MTII)定位于线粒体, 其他3个亚家族分别定位于叶绿体、内质网和过氧化物酶体(Miller等2013)。

sHSPs的主要结构是保守的:  $\alpha$ -晶体蛋白结构域(alpha crystallin domain, ACD)被高度灵活的N末端区域(N-terminal region, NTR)和一个短的C末端区域(C-terminal region, CTR)所包围(张宁和姜晶2017)。ACD是sHSPs的标志性结构域, 在该蛋白超家族中显示出高度的序列一致性。所有的sHSPs都有一个共同的ACD, 通过这个结构域可以被识别(Hibshman等2023)。ACD具有同源性, 并呈现出高度分歧的N端和C端侧翼序列, 这对sHSPs的功能非常重要(李春子2010)。ACD由一系列 $\beta$ 链结构组成, 共有三部分:  $\beta$ 2- $\beta$ 3- $\beta$ 4- $\beta$ 5的N端共有区I (N-terminal common region I, CRI)、 $\beta$ 7- $\beta$ 8- $\beta$ 9的C端共有区域II (C-terminal common region II, CRII)及连接CRI与CRII的疏水区环( $\beta$ 6-环) (图1), ACD中心结构域两侧为保守度较低的N末端结构域和C末端延伸序列(Pareek等2021)。研究表明, ACD、N端和C端区域共同形成的sHSPs结构在分子伴侣作用中发挥作用(Haslbeck和Vierling 2015)。

## 2 植物sHSPs的生物学功能

在诸多生物过程中sHSPs扮演着不可替代的角色, 在分子伴侣作用方面尤为重要, 如协助蛋白质的折叠、建立蛋白质的正确构象、参与多肽的降解和转录调控等。同时, sHSPs在植物对非生物胁迫的防御机制中发挥重要作用, 在受到外界恶劣的环境胁迫时, 植物发生应激反应, 使sHSPs的表达迅速上升, 进而保护有机体。此外, sHSPs还具有稳定其他蛋白质的功能, sHSPs与mRNA翻译过

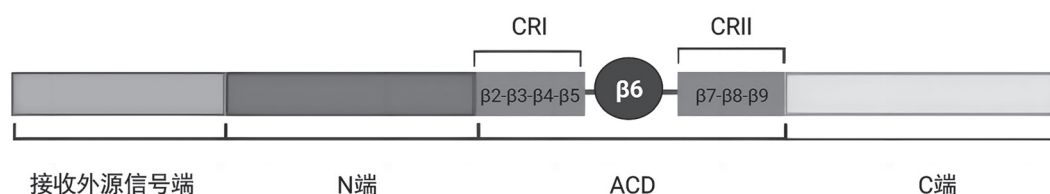


图1 sHSPs结构示意图

Fig. 1 Structural schematic diagram of sHSPs

程中的新肽结合,进而防止肽链在成熟前折叠。

## 2.1 分子伴侣

胁迫会阻碍蛋白质执行正常功能,分子伴侣仍被认为是抵御环境胁迫甚至遗传变异的强大“缓冲剂”,任何诱导蛋白质错误折叠的胁迫都需要HSP分子伴侣发挥防御作用。研究表明,被激活的sHSPs可以防止底物发生不可逆的聚集,sHSPs能够调节蛋白质的折叠、定位、积累和降解(卢承琼2016)。在对植物的热胁迫试验中,发现HSP100/ClpB、HSP90/HtpG、HSP70/DnaK、HSP60/Grp94和sHSPs上调表达,它们在蛋白质质量控制中起分子伴侣的作用(栗振义等2016)。此外,sHSPs作为分子伴侣,可以通过与复合物HSP70/100结合帮助蛋白质正确折叠以维持蛋白质的功能构象,并防止非天然蛋白质的聚集(Singh等2021)。sHSPs还可以与变性的蛋白质结合形成复合物,这些复合物在HSP70/100的作用下分解,并促进变性蛋白质的重新折叠(Reinle等2022)。sHSPs与底物复合物可以形成一个内部稳定的核心和一个外部动态的外壳。研究发现,HSP70在HSP40的协助下,取代外部的sHSPs并与内部的核心结构结合,释放底物并进行重新折叠(Obuchowski等2021; Rauch等2016)。sHSPs和分子伴侣复合物HSP70/100主要参与保护植物细胞免受非生物和生物胁迫的不利影响的过程,促进不稳定蛋白质的再折叠和降解(Pagel 2008)。

## 2.2 非生物胁迫及生物胁迫下的功能

### 2.2.1 高温胁迫

Tian等(2022)发现与野生型(wild type, WT)植物相比,转*PtsHSP17.2*基因烟草(*Nicotiana tabacum*)在热胁迫下的叶绿素含量、相对电解质泄漏和丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量的变化较小;抗氧化酶的活性和脯氨酸的含量在热胁迫下明显增强。这证明过表达的*PtsHSP17.2*基因提高了烟草对高温的耐受性。另有研究发现,sHSPs在高温环境胁迫下,可以通过改变其结构以抵抗环境压力,限制有害物质的形成,维持细胞平衡,减少活性氧的积累,恢复细胞的完整性,以提高植物抗氧化能力和存活率(Haslbeck等2005; Mazur和Van den Burg 2012)。Sedaghatmehr等(2016)在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)热胁迫研究中发现,质体金属蛋白酶FtsH6

缺失可以促进HSP21蛋白在高温胁迫后期的积累,并提高植物对高温的耐受性。水稻(*Oryza sativa*)中过表达的*AsHSP16.5*能够被高温迅速诱导。RNA-seq分析显示*AsHSP16.5*调控生长素信号转导和应激相关基因的表达,如热休克因子(heat shock factors, HSFs)和其他转录因子等,进而增强水稻的耐热性(Desai等2021)。

### 2.2.2 低温胁迫

低温会严重危害植物的生长发育以及产量,温度过低会造成植物细胞中的各种酶和功能蛋白易发生构象改变,甚至是变性(Barrero-Gil等2016)。研究发现番茄(*Solanum lycopersicum*)中过表达*Sl-HSP17.7*可以维持活性氧稳态,抑制细胞程序性死亡,从而提高番茄果实的耐冷性,减轻低温对番茄叶片的损伤(张宁2020)。另有研究发现,热预处理诱导的‘京秀’葡萄(*Vitis vinifera* cv. Jingxiu)果实的耐低温性与*HSP17.6*的诱导合成有关。热预处理能够诱导葡萄果实细胞合成sHSPs,调节葡萄果实耐低温能力(Zhang等2015)。在番茄果实热激2 d后转入低温储藏2 d后,Sabehat等(1996)发现CI-sHSPs和CP-sHSPs的转录本有明显增加。sHSPs能够调节细胞稳态,在增强植物耐冷性的调节上发挥着至关重要的作用。

### 2.2.3 干旱胁迫

栽培作物在生长过程中需要大量的水分,干旱严重影响了作物的产量,Zhang等(2022)研究表明,sHSPs的过表达可增强植物抗旱能力。干旱胁迫后,转基因植株的超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)活性和脯氨酸含量增加,而膜脂过氧化产物MDA含量下降。Feng等(2019)研究发现,拟南芥过表达*Ca-HSP25.9*可以提高其在干旱胁迫下的发芽率及根长。研究发现*HbsHSP23.8*在克隆*HEVEA*的幼株植物中发挥着巨大作用。通过实时RT-PCR进行基因表达分析,发现在干旱条件下,植物叶子中*Hbshsp-23.8*的表达是显著上调(Pramod等2017)。sHSPs能够增强植物对干旱胁迫的耐受性,促进植物在干旱胁迫后继续生长的能力,提高植物的成活率。

### 2.2.4 盐胁迫

盐胁迫在植物生长过程中也是至关重要的胁迫

迫因素(曲悦等2022)。Qin等(2021)发现, 在盐胁迫下, 过表达*TaHSP17.6*的转基因拟南芥能长出更多的侧根以适应胁迫环境。此外, sHSPs可以提高植物对盐胁迫的抗性, 主要表现在增强植物细胞抗氧化能力, 提高植物组织含水量, 促进种子发芽。Jiang等(2020)发现, 位于烟草细胞质的*RcHSP17.8*的表达可以降低高盐胁迫下幼苗的导电性和失水率, 提高脯氨酸含量, 表现出明显的抗高盐胁迫能力和适应性。Neto等(2020)发现, 在25和50 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl胁迫下, 过表达*RcsHSP12*的拟南芥种子发芽率分别高达83%和92%, 远高于野生型。

### 2.2.5 重金属胁迫

重金属胁迫会严重干扰植物正常生长, 导致植物呼吸作用和光合作用受到影响, 使重要的酶和蛋白质功能失活而致使细胞内稳态紊乱(Hossain等2012)。重金属污染日益严峻, 以镉(Cd)最为严重, 镉是植物非必需元素, 能够导致植物营养缺陷、光合作用强度降低、氧化应激等(张星雨等2021)。sHSPs可以激活植物氧化防御系统以减少重金属胁迫下植物的氧化损伤(Burkhead等2009)。研究发现, 在镉胁迫下, 与WT植物相比, 转基因株系根和地上部组织的损伤明显减轻(Wang等2021)。镉胁迫下, 藜麦(*Chenopodium album*)中的CpsHSPs可降低叶绿素含量, 显著提高POD和SOD活性(Haq等2012)。另有研究发现, 与WT相比, 转*OsMSR3*基因的拟南芥对镉耐受性更强, 存活率更高, 氨基糖苷类-3-磷酸转移酶(nonprotein thiol, NPT)、谷胱甘肽(glutathione, GSH)和植物螯合肽(phytochelatins, PC)的积累量更多, 证实在重金属胁迫下, *OsMSR3*有助于促进植物正常生长, 刺激植物产生防御物质(Cui等2012)。

### 2.2.6 生物胁迫

sHSPs参与植物对生物胁迫的应答。sHSPs可以通过抑制真菌、病毒和线虫等(UI-Haq等2019)的生长和感染能力来降低生物胁迫对植物造成的伤害。研究表明, 当水稻受到*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* (Xoc)侵染, 基因*OsHSP18.0-CI*的表达量显著升高。*OsHSP18.0-CI*过表达于水稻中, 能通过正向调控有效地提高水稻的抗细菌性条斑病(Ju等2017)。Hishinuma-Silva等(2020)发现, 接种

线虫后, *GmHSP22.4*基因在拟南芥中的过表达被高度诱导, 与WT比, 显著降低了线虫的繁殖和感染潜力。

### 2.3 sHSPs参与调控植物的生长发育、代谢及胁迫的机制

研究表明, 植物sHSPs广泛参与各种生物或非生物胁迫过程中(图2)。

#### 2.3.1 生长发育及代谢

植物热休克蛋白广泛存在于种子、幼苗、根、茎、叶等不同器官中(Donovan和Marr 2016)。某些sHSPs也在周期性或发育性控制下的细胞中表达。在没有环境胁迫的情况下, 植物中的sHSPs表达仅限于某些发育阶段, 如胚胎发育、发芽、花粉发育和果实成熟(Wehmeyer和Vierling 2000)。研究表明, *RcsHSP*亚家族在应对各种非生物胁迫时具有不同的调节机制。此外, 在拟南芥过表达*RcsHSP*基因后, 可以大大提高非生物胁迫下种子的发芽率(Neto等2020)。麻疯树(*Jatropha carcas*)种子成熟过程中, 实时定量RT-PCR分析表明, *JcHSP-1*和*JcHSP-2*的转录水平在种子发育过程中随着自然脱水过程而增加(朱勋路等2010)。这两种*JcHSPs*可能在保护细胞和种子发育中发挥重要作用。Yang等(2022)发现转基因大豆(*Glycine max*)中过表达的*Gm-HSP17.9*导致根瘤数量、根瘤鲜重、固氮酶活性、聚β-羟基丁酸酯(PHBs)含量、尿素和总氮含量显著变化, 植物种子产量显著上升。

#### 2.3.2 植物抗氧化防御

在植物中, 逆境胁迫往往会导致活性氧物质(reactive oxygen species, ROS)的产生, 植物细胞因超氧自由基·O<sup>2-</sup>、羟基自由基(OH·)等的积累, 会造成氧化损伤, 在这种氧化应激下, ROS的积累显著增加(Kerchev等2020)。利用ROS作为分子的信号可进一步诱导sHSPs的产生。HSP通过积累和稳定功能蛋白来增强植物抗逆性, 并在植物响应氧化胁迫时发挥一定功能。在烟草抗氧化能力试验中发现过表达*CaHSP26*的转基因烟草生长势明显高于对照, 明显提高了烟草在H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>胁迫下的存活率, 降低了MDA的产生(郭尚敬等2012)。sHSPs的表达可以增强植物的抗氧化力, 减少植物的氧化损伤, 恢复细胞的完整性。Yang等(2020)发现在

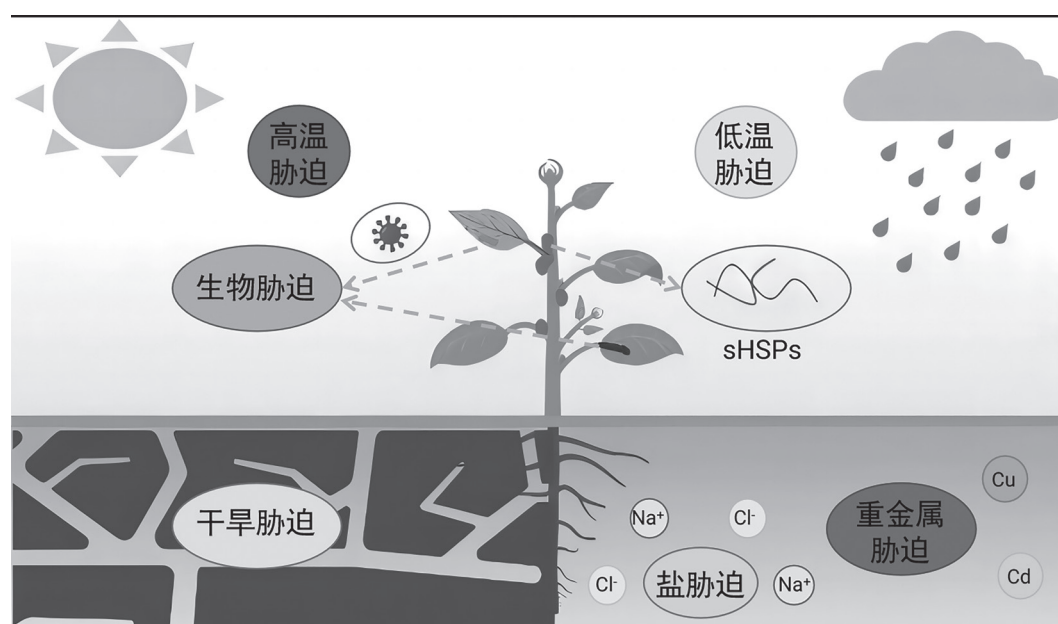


图2 植物sHSPs受胁迫示意图

Fig. 2 Schematic diagram of plant sHSPs under stress

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>处理下,与WT相比,转*LimHSP16.45*基因的拟南芥植株有更高的存活率,且植物体内可溶性糖和脯氨酸含量显著增加。Zhao等(2023)通过转录组分析发现热水处理有助于冷藏过程中HSF-HSP和ROS途径之间串扰,处理通过PpHSFA4c转录因子介导此途径能有效减轻桃果实的冷害,并提高抗氧化活性,维持ROS稳态。

### 2.3.3 ABA调控机制

脱落酸(abscisic acid, ABA)作为常见的“应激激素”,在植物遭受非生物胁迫时被迅速释放参与信号传导(Zhong等2013)。研究发现,过表达sHSPs可以间接调控植物ABA的积累,响应非生物胁迫(Yang等2017)。同时,sHSPs还可以调节由ABA介导的信号转导,通过增强气孔关闭,增强植物的非生物胁迫耐受性(Sun等2016)。通过研究干旱高温复合胁迫下sHSPs在玉米(*Zea mays*)中对ABA的响应发现,ABA可显著提高sHSP26蛋白的表达(潘攀等2013)。另有研究表明,50  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的ABA处理丹参(*Salvia miltiorrhiza*)可诱导*SmHSP21.8*基因的表达(王世威等2022)。Sun等(2016)在对西伯利亚剪股颖(*Agrostis stolonifera*)研究发现,*AsHSP17*基

因的过表达引发植物不同发育时期应对外源ABA和盐浓度的敏感性,参与负调控光合作用和ABA依赖性或非依赖性的信号传递通路,提高植物的抗逆性(Sun等2016)。

## 3 植物sHSPs基因表达调控

热应激反应是细胞内一系列高度程序化的事件。sHSPs家族成员在胁迫下可以被诱导表达来抵御外界不良刺激。这种诱导主要是在mRNA的合成(转录)阶段产生的(Singh等2019)。而热休克蛋白基因的转录和表达是由热休克因子(heat shock factors, HSFs)和热应激元件(heat stress elements, HSEs)调节的(Gong等2021)。研究表明,热休克转录因子(HSFs)在热应激反应中调控sHSPs基因的表达。HSFs是通过一个高度保守的上游反应元件,即HSEs来调控sHSPs基因的表达(Kumar等2009)。

大多情况下,HSFs处于关闭状态,但在高温胁迫下,HSFs形成三聚体,与HSEs结合,开始调控基因转录(李春子2010)。植物细胞内的HSFs包括HSfA1和HSfA2,其N端DNA结合域(DNA binding domain, DBD)可与HSEs结合,该复合物进一步参

与sHSPs的转录和表达。而HSEs位于热休克蛋白序列的上游(Gong等2021)。植物HSFs具有高度保守的模块结构, 包括3个功能域: DBD、寡聚结构域(oligomerization domain, OD)和核定位信号域(nuclear localization signal, NLS) (Charng等2007)。DBD拥有一个中心螺旋-转折螺旋, 能特异性地与sHSPs基因启动子中的HSEs结合, HsfA1和HsfA2正是利用了DBD的特性完成对sHSP基因转录和表达的调控(Guo等2016)。HSFs分为A、B、C三类, A类能够诱导防御基因参与热胁迫应答, HsfA1在sHSP的转录中充当主控者(Chennakesavulu等2021)。HsfA2不仅参与sHSPs的转录, 还维持植物中sHSPs基因的表达(UI-Haq等2019)。HsfA2的活性也受到sHSPs网络调控, 能够影响其溶解度、细胞内定位和激活剂功能(Port等2004)。在猕猴桃植物耐热性中的研究中, AcHsfA2-1上调表达, 并可以与3个*AcHsp20s*的启动子结合, 使它们转录活性增加50倍以上(Xue等2015)。HSFB已被证明在应激恢复期间抑制sHSPs的转录, 通常与HSFA结合, 协同转录增强目的基因的表达(匡洁2013), HSFB1/B2可能与A类HSF相互作用, 调节热休克反应的关闭(Kumar等2009)。

此外, sHSPs的表达与lncRNA (long non-coding RNA)和miRNA (microRNA)也存在一定关系(Zhu等2016)。lncRNA和miRNA是在植物应激反应中基因表达调节过程的重要组成部分(Xing等2016; 毛家旺等2021), 它们可以与DNA、RNA和蛋白质相互作用(Wang等2017), 并调节RNA代谢、修饰蛋白质并调节其功能活性(Hannoufa等2020)。lncRNA、miRNA、mRNA和sHSP可以共同形成miRNA-lncRNA-mRNA网络或lncRNA-miRNA-mRNA网络, 以应对生物和非生物胁迫(Basak和Chandran 2015)。miRNA调节的sHSPs能在热启动过程中被诱导, 从而使细胞快速生成响应胁迫的蛋白形式(Balazadeh 2022)。Kushawaha等(2021)揭示了热应激下OSA-miR397b和OSA-miR5077中的miRNA序列, 并证明其编码热休克激活因子和阻遏因子在植物间表现差异化表达, miRNA上调, 而mRNA和lncRNA下调。Song等(2021)通过染色体定位分析发现5种lncRNA处于反义方向, 并与其相

应的HSP基因重叠, 这证明lncRNA通过顺式作用模式调节其同源义HSP的表达。因此, lncRNA和miRNA调节sHSPs的表达, 并与sHSPs结合形成特异性网络以应对应激。

## 4 展望

近些年, 随着对sHSPs探索逐渐深入, 对其主要功能也逐渐有了更多了解。本文通过对sHSPs的生物学功能及基因表达调控的综述, 有助于更好地了解sHSPs在植物耐逆机制中的作用, 对通过基因工程和生物育种的方式改善植物对逆境胁迫防御策略提供了参考。未来, 对sHSPs的研究重点应集中在: 应激分子机制过程中的sHSPs的表达与信号网络、逆境胁迫下sHSPs参与蛋白质质量控制和互作的信号转导途径以及编码基因上下游的调控关系等。

## 参考文献(References)

- Balazadeh S (2022). A 'hot' cocktail: the multiple layers of thermomemory in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 65: 102147
- Barrero-Gil J, Huertas R, Rambla JL, et al (2016). Tomato plants increase their tolerance to low temperature in a chilling acclimation process entailing comprehensive transcriptional and metabolic adjustments. *Plant Cell Environ*, 39 (10): 2303–2318
- Basak J, Nithin C (2015). Targeting non-coding RNAs in plants with the CRISPR-Cas technology is a challenge yet worth accepting. *Front Plant Sci*, 6: 1001–1008
- Burkhead JL, Gogolin Reynolds KA, Abdel-Ghany SE, et al (2009). Copper homeostasis. *New Phytol*, 182 (4): 799–816
- Charng YY, Liu HC, Liu NY, et al (2007). A heat-inducible transcription factor, HsfA2, is required for extension of acquired thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 143 (1): 251–262
- Chennakesavulu K, Singh H, Trivedi PK, et al (2021). State-of-the-art in CRISPR technology and engineering drought, salinity, and thermo-tolerant crop plants. *Plant Cell Rep*, 41 (3): 815–831
- Cui Y, Xu G, Wang M, et al (2012). Expression of *OsMSR3* in *Arabidopsis* enhances tolerance to cadmium stress. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 113 (2): 331–340
- Desai JS, Lawas LMF, Valente AM, et al (2021). Warm nights disrupt transcriptome rhythms in field-grown rice panicles. *Proc Natl Acad Sci USA*, 118 (25): e2025899118

- Donovan MR, Marr MT (2016). dFOXO activates large and small heat shock protein genes in response to oxidative stress to maintain proteostasis in *Drosophila*. *J Biol Chem*, 291 (36): 19042–19050
- Feng XH, Zhang HX, Ali M, et al (2019). A small heat shock protein *CaHsp25.9* positively regulates heat, salt, and drought stress tolerance in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Plant Physiol Biochem*, 142: 151–162
- Gong C, Pang Q, Li Z, et al (2021). Genome-wide identification and characterization of *Hsf* and *Hsp* gene families and gene expression analysis under heat stress in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Horticulturae*, (6): 149–163
- Guo M, Liu JH, Ma X, et al (2016). The plant heat stress transcription factors (HSFs): structure, regulation, and function in response to abiotic stresses. *Front Plant Sci*, 7: 114–126
- Guo SJ, Chen N, Meng QW (2005). Chloroplast-localized small heat shock proteins. *Chin Bull Bot*, 22 (2): 223–230 (in Chinese with English abstract) [郭尚敬, 陈娜, 孟庆伟(2005). 叶绿体小分子量热激蛋白介绍. 植物学报, 22 (2): 223–230]
- Guo SJ, Li MF, Meng QJ, et al (2012). Heterologous expression of *CaHSP26* gene in *Escherichia coli* enhances its viability under oxidative stress. *Biotechnol Bull*, (11): 155–160 (in Chinese with English abstract) [郭尚敬, 李妹芳, 孟庆杰等(2012). 甜椒叶绿体小分子量热激蛋白(*CaHSP26*)对大肠杆菌抗氧化能力的影响. 生物技术通报, (11): 155–160]
- Hannoufa A, Matthews C, Feyissa BA, et al (2020). Progress toward deep sequencing-based discovery of stress-related microRNA in plants and available bioinformatics tools. *Pro Bot*, 81: 41–76
- Haq NU, Raza S, Luthe DS, et al (2012). A dual role for the chloroplast small heat shock protein of *Chenopodium album* including protection from both heat and metal stress. *Plant Mol Biol Rep*, 31 (2): 398–408
- Haq SU, Khan A, Ali M, et al (2019). Heat shock proteins: dynamic biomolecules to counter plant biotic and abiotic stresses. *Int J Mol Sci*, 20 (21): 5321
- Haslbeck M, Franzmann T, Weinfurter D, et al (2005). Some like it hot: the structure and function of small heat-shock proteins. *Nat Struct Mol Biol*, 12 (10): 842–846
- Haslbeck M, Vierling E (2015). A first line of stress defense: small heat shock proteins and their function in protein homeostasis. *J Mol Biol*, 427 (7): 1537–1548
- Hibshman JD, Carra S, Goldstein B (2023). Tardigrade small heat shock proteins can limit desiccation-induced protein aggregation. *Commun Biol*, 6 (1): 121–130
- Hishinuma-Silva SM, Lopes-Caitar VS, Nomura RBG, et al (2020). The soybean gene *GmHsp22.4* is involved in the resistance response to *Meloidogyne javanica* in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol*, 20: 535
- Hossain Z, Makino T, Komatsu S (2012). Proteomic study of  $\beta$ -aminobutyric acid-mediated cadmium stress alleviation in soybean. *J Proteomics*, 75 (13): 4151–4164
- Jiang C, Bi Y, Li M, et al (2020). A small heat shock protein gene (*RcHSP17.8*) from Chinese rose confers resistance to various abiotic stresses in transgenic tobacco. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 141: 407–415
- Ju Y, Tian H, Zhang R, et al (2017). Overexpression of *OS-HSP18.0-Cl* enhances resistance to bacterial leaf streak in rice. *Rice*, (10): 10–12
- Kerchev P, Tom V, Sujeeth N, et al (2020). Molecular priming as an approach to induce tolerance against abiotic and oxidative stresses in crop plants. *Biotech Adv*, (40): 107503
- Kuang J (2013). The function of small heat shock protein sHSP17.5 and heat shock factors in resistance to bacterial blight in rice (dissertation). Jinhua, Zhejiang: Zhejiang Normal University (in Chinese with English abstract) [匡洁(2013). 水稻小热激蛋白sHSP17.5和热激因子抗白叶枯病的功能研究(学位论文). 浙江金华: 浙江师范大学]
- Kumar M, Busch W, Birke H, et al (2009). Heat shock factors HsfB1 and HsfB2b are involved in the regulation of *Pdfl.2* expression and pathogen resistance in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2 (1): 152–165
- Kushawaha AK, Khan A, Sopory SK, et al (2021). Priming by high temperature stress induces microRNA regulated heat shock modules indicating their involvement in thermo-priming response in rice. *Life*, 11 (4): 291–311
- Li CZ (2010). Cloning and stress-induced expression analysis of tobacco cytoplasmic small heat shock protein *HSP17.8* gene (dissertation). Haikou: Hainan University (in Chinese with English abstract) [李春子(2010). 烟草细胞质小分子热激蛋白HSP17.8基因的克隆及胁迫诱导表达特性分析(学位论文). 海口: 海南大学]
- Li CZ, Cheng SH (2010). Progress on the evolution and expression regulation of small heat shock proteins in plant. *J Tropic Organ*, 1 (2): 193–196 (in Chinese with English abstract) [李春子, 成善汉(2010). 植物小分子热激蛋白的进化及表达调控研究进展. 热带生物学报, 1 (2): 193–196]
- Li ZY, Long RC, Zhang TJ, et al (2016). Research progress on plant heat shock protein. *Biotech Bull*, 32 (2): 7–13 (in Chinese with English abstract) [栗振义, 龙瑞才, 张铁军等(2016). 植物热激蛋白研究进展. 生物技术通报, 32 (2): 7–13]
- Lu CQ (2016). Analysis and functional study of sHSP gene family in mulberry (dissertation). Chongqing: Southwest University (in Chinese with English abstract) [卢承琼(2016). 桑树小分子热激蛋白基因家族分析与功能研

- 究(学位论文). 重庆: 西南大学]
- Mao JW, Yang YH, Chen KP, et al (2021). Research progress in molecular mechanisms of plant hormone and microRNA regulating seed size and development. *Plant Physiol J*, 57 (2): 274–292 (in Chinese with English abstract) [毛家旺, 杨艳华, 陈克平等(2021). 植物激素与microRNA调控种子大小和发育的分子机制研究进展. *植物生理学报*, 57 (2): 274–292]
- Mazur MJ, Van den Burg HA (2012). Global SUMO Proteome responses guide gene regulation, mRNA biogenesis, and plant stress responses. *Front Plant Sci*, 3: 215–225
- Miller RA, Waters LL, Mody DR, et al (2013). Squamous cell carcinoma of the cervix: a cytology-histology-hpv correlation in clinical practice. *J Amer Chem Soc*, 1 (2): 42–43
- Neto VR, Barbosa RR, Carosio MGA, et al (2020). Sequence analysis of *Ricinus communis* small heat-shock protein (sHSP) subfamily and its role in abiotic stress responses. *Ind Crops Prod*, 152 (1): 112541
- Obuchowski I, Kara P, Liberek K (2021). The small ones matter—sHSPs in the bacterial chaperone network. *Front Mol Biol*, (8): 666893
- Pagel PS (2008). Induction of heat shock protein 70 and preconditioning by sevoflurane: a potent protective interaction against myocardial ischemia-reperfusion injury. *Anesth Analg*, 107 (3): 742–745
- Pan P, Yang YF, Wang Y, et al (2013). Difference of *sHSPs* expression in four maize varieties with different endurance and the influence of ABA and  $H_2O_2$  on them under combined drought and heat stress. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 33 (8): 1612–1620 (in Chinese with English abstract) [潘攀, 杨彦芳, 王瑛等(2013). 干旱高温复合胁迫下 *sHSPs* 基因在不同耐旱性玉米中的表达差异及其对 ABA 和  $H_2O_2$  的响应. *西北植物学报*, 33 (8): 1612–1620]
- Pareek A, Mishra D, Verma JK (2021). The small heat shock proteins, chaperonin 10, in plants: an evolutionary view and emerging functional diversity. *Environ Exp Bot*, (182): 104323
- Port M, Tripp J, Zielinski D, et al (2004). Role of Hsp17.4-CII as coregulator and cytoplasmic retention factor of tomato heat stress transcription factor HsfA2. *Plant Physiol*, 135 (3): 1457–1470
- Pramod S, Annamalaiathan SK, Xavier SM, et al (2017). Expression analysis of genes encoding sHSP and Rab1 in *Hevea brasiliensis*. *Int J Biotech Biochem*, 13 (4): 391–402
- Qin Y, Liu X, Quan X, et al (2021). Heterologously expressing a wheat CI small heat shock protein gene enhances the salinity tolerance of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Growth Regul J*, 41: 236–243
- Qu Y, Wang SY, Hao X, et al (2022). Plant cross-adaptation and signal transduction induced by salt stress. *Plant Physiol J*, 58 (6): 1045–1054 (in Chinese with English abstract) [曲悦, 王姝瑶, 郝鑫等(2022). 盐胁迫诱导植物交叉适应及其信号转导. *植物生理学报*, 58 (6): 1045–1054]
- Rauch JN, Tse E, Freilich R, et al (2016). BAG3 is a modular, scaffolding protein that physically links heat shock protein 70 (Hsp70) to the small heat shock proteins. *Mol Bio J*, 429 (1): 128–141
- Reinle K, Mogk A, Bukau B (2022). The diverse functions of small heat shock proteins in the proteostasis network. *Mol Bio J*, 434 (1): 157–167
- Ritossa F (1962). A new puffing pattern induced by temperature shock and DNP in *Drosophila*. *Experientia*, 18 (12): 571–573
- Sabehat A, Weiss D, Lurie S (1996). The correlation between heat-shock protein accumulation and persistence and chilling tolerance in tomato fruit. *Plant Physiol*, 110 (2): 531–537
- Sedaghatmehr M, Mueller-roeber B, Balazadeh S (2016). The plastid metalloprotease FtsH6 and small heat shock protein HSP21 jointly regulate thermomemory in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 7 (1): 12439–12452
- Singh G, Sarkar NK, Grover A (2021). Hsp70, sHSPs and ubiquitin proteins modulate HsfA6a-mediated Hsp101 transcript expression in rice (*Oryza sativa* L.). *Physiol Plantarum*, 173 (4): 2055–2067
- Singh RK, Gupta V, Prasad M (2019). Plant molecular chaperones: structural organization and their roles in abiotic stress tolerance. In: Roychoudhury A, Tripathi D (eds). *Molecular Plant Abiotic Stress: Biology and Biotechnology*. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons
- Song X, Hu J, Wu T, et al (2021). Comparative analysis of long noncoding RNAs in angiosperms and characterization of long noncoding RNAs in response to heat stress in Chinese cabbage. *Hortic Res*, (8): 48
- Sun W, Van Montagu M, Verbruggen N (2002). Small heat shock proteins and stress tolerance in plants. *BBA-Gene Struc Expres*, 1577 (1): 1–9
- Sun X, Sun C, Li Z, et al (2016). AsHSP17, a creeping bentgrass small heat shock protein modulates plant photosynthesis and ABA-dependent and independent signalling to attenuate plant response to abiotic stress. *Plant Cell Environ*, 39 (6): 1320–1337
- Tian C, Zhang Z, Huang Y, et al (2022). Functional characterization of the *Pinellia ternata* cytoplasmic class II small heat shock protein gene *PtsHSP17.2* via promoter analysis and overexpression in tobacco. *Plant Physiol Biochem*, 177: 1–9
- Wang H, Wei J, Li M, et al (2021). *TaHSP17.8* regulates *Ta*

- JUBID* in the management of low cadmium accumulation in wheat. *Environ Exp Bot*, 184: 104374–104381
- Wang J, Meng X, Dobrovolskaya OB, et al (2017). Non-coding RNAs and their roles in stress response in plants. *Genom Proteom Bioinf*, 15 (5): 301–312
- Wang M, Jiang B, Lin YE, et al (2018). Advances of small heat shock proteins participating in plant resistance. *J Anhui Agric Sci*, 46 (18): 29–32, 35 (in Chinese with English abstract) [王敏, 江彪, 林毓娥等(2018). 小分子热激蛋白参与植物抗逆性方面的研究进展. *安徽农业科学*, 46 (18): 29–32, 35]
- Wang SW, Qu RJ, Peng JM, et al (2022). Cloning, induction pattern, and prokaryotic expression of a small heat shock protein *SmHSP21.8* gene from *Salvia miltiorrhiza*. *Acta Pharm Sin*, 57 (6): 1909–1917 (in Chinese with English abstract) [王世威, 屈仁军, 彭佳铭等(2022). 丹参小分子热激蛋白*SmHSP21.8*基因克隆、诱导模式和原核表达. *药学报*, 57 (6): 1909–1917]
- Waters ER (2013). The evolution, function, structure, and expression of the plant sHSPs. *J Exp Bot*, 64 (2): 391–403
- Waters ER, Vierling E (2020). Plant small heat shock proteins—evolutionary and functional diversity. *New Phytol*, 227 (1): 24–37
- Wehmeyer N, Vierling E (2000). The expression of small heat shock proteins in seeds responds to discrete developmental signals and suggests a general protective role in desiccation tolerance. *Plant Physiol*, 122 (4): 1099–1108
- Xing YH, Bai Z, Liu CX, et al (2016). Research progress of long noncoding RNA in China. *Iubmb Life*, 68 (11): 887–893
- Xue GP, Janneke D, Lynne MIC (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. *J Exp Bot*, 66 (3): 1025–1039
- Yang M, Zhang Y, Zhang H, et al (2017). Identification of *MsHsp20* gene family in *Malus sieversii* and functional characterization of *MsHsp16.9* in heat tolerance. *Front Plant Sci*, 8: 1761–1777
- Yang R, Yu G, Li H, et al (2020). Overexpression of small heat shock protein LimHSP16.45 in *Arabidopsis HSP17.6II* mutant enhances tolerance to abiotic stresses. *Russ J Plant Physiol*, 67: 231–241
- Yang Z, Du H, Xing X, et al (2022). A small heat shock protein, GmHSP17.9, from nodule confers symbiotic nitrogen fixation and seed yield in soybean. *Plant Biotechnol J*, 20 (1): 103–115
- Yu JH, Feng K, Cheng Y, et al (2017). Research progress on small heat shock proteins in plants. *Mol Plant Breed*, 15 (8): 3016–3023 (in Chinese with English abstract) [俞佳虹, 冯坤, 程远等(2017). 植物小热激蛋白的研究进展. *分子植物育种*, 15 (8): 3016–3023]
- Zhang J, Huang W, Pan Q, et al (2015). Improvement of chilling tolerance and accumulation of heat shock proteins in grape berries (*Vitis vinifera* cv. Jingxiu) by heat pretreatment. *Postharvest Biol Tec*, 38 (1): 80–90
- Zhang N (2020). Functional analysis of small heat shock protein SIHSP17.7 in tomato fruits responses to low temperature stress (dissertation). Shenyang: Shenyang Agricultural University (in Chinese with English abstract) [张宁(2020). 小热激蛋白SIHSP17.7在番茄果实响应低温胁迫中的功能分析(学位论文). 沈阳: 沈阳农业大学]
- Zhang N, Jiang J (2017). Research advances of small heat shock protein gene family (*sHSPs*) in plants. *Plant Physiol J*, 53 (6): 943–948 (in Chinese with English abstract) [张宁, 姜晶(2017). 植物中小分子热激蛋白基因家族(*sHSPs*)研究进展. *植物生理学报*, 53 (6): 943–948]
- Zhang XY, Ye ZB, Zhang YY (2021). Advances in physiological and molecular mechanism of plant response to cadmium stress. *Plant Physiol J*, 57 (7): 1437–1450 (in Chinese with English abstract) [张星雨, 叶志彪, 张余洋(2021). 植物响应镉胁迫的生理与分子机制研究进展. *植物生理学报*, 57 (7): 1437–1450]
- Zhang Y, Li G, Hu S, et al (2022). Cloning and drought resistance analysis of soybean *GmHsps\_p23*-like gene. *Phyton-Int J Exp Bot*, 91 (6): 1183–1198
- Zhao L, Zhao Y, Wang L, et al (2023). Hot water treatment improves peach fruit cold resistance through PpHS-FA4c-mediated HSF-HSP and ROS pathways. *Postharvest Biol Tec*, 199: 112272
- Zhong L, Zhou W, Wang H, et al (2013). Chloroplast small heat shock protein HSP21 Interacts with plastid nucleoid protein pTAC5 and is essential for chloroplast development in *Arabidopsis* under heat stress. *Plant Cell*, 25 (8): 2925–2943
- Zhu LW, Cao DD, Hu QJ, et al (2016). Physiological changes and *sHSPs* genes relative transcription in relation to the acquisition of seed germination during maturation of hybrid rice seed. *J Sci Food Agric*, 96 (5): 1764–1771
- Zhu XL, Zhu XH, Gu XP, et al (2010). Cloning and heterologous expression of a Cytosolic class II small heat shock protein gene (*JcHSP17.5*) from *Jatropha curcas* L. *Plant Physiol J*, (5): 441–447 (in Chinese with English abstract) [朱勋路, 朱习红, 辜小苹等(2010). 一个麻疯树胞质II类小热激蛋白基因*JcHSP17.5*的克隆和异源表达. *植物生理学报*, (5): 441–447]