西北农业学报 2004, 13(2): 109~ 114
Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica

植物热激蛋白研究进展*

耶兴元,马锋旺*
(西北农林科技大学园艺学院,陕西杨凌 712100)

摘 要: 论述了植物热激蛋白的研究进展,对植物热激蛋白的产生和分布,热激蛋白在温度逆境下的响应机制及其生理功能和基因表达调控等方面进行了概述,并提出了热激蛋白研究中存在的问题及今后的研究方向。

关键词: 热激蛋白; 生理功能; 响应机制; 基因表达
中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1004-1389(2004)02-0109-06

Advances in the Research of Heat Shock Proteins in Plants

YE Xing-yuan, MA Feng-wang*
(College of Horticulture, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling Shaanxi 712100, China)

Abstract In this paper, advance in the research of heat shock proteins in plants was discussed. Some kinds of heat shock protein and their distribution, response mechanisms, physiological function and gene expression in plant under temperature stress were summarized. And also, the problems existing in the research and the direction to further research were put forward.

Key words Heat shock protein; Physiological function; Response mechanism; Gene expression

在高于生物正常生长温度 8~ 12℃的条件下,生物体内合成一些新的蛋白质称之为热激蛋白(heat shock protein, HSP)。这种现象首先由 Ritossa[1]于 1962年在果蝇上发现。1974年, Tissereres[2]从热激果蝇幼虫的唾液腺等部位分离到了 6种新的蛋白质,即 HSP。1992年, Horwit[3]提出小分子量热激蛋白 HSP(low molecular weight HSP)是一种分子伴侣理论。大量研究业已证实主要的热激蛋白都具有分子伴侣的功能,这从一个侧面解释了为什么热激蛋白的合成可以赋于生物体耐温度胁迫的能力。至今,可以说所有生物包括微生物、昆虫、哺乳动物、藻类、高等植物都可对热激产生反应,合成 HSP。

1 植物 HSP的产生、分布与种类

1.1 热激蛋白的产生和分布

植物在热激 3~ 5 min内 HSP mRNA的量增加,在 20 min时可以检测到新合成的 HSP[4]。如果植物一直处于热激状态, HSP的合成可以持续几个小时[5]。HSP广泛存在于植物细胞膜、细胞质、叶绿体、线粒体等组织中。Helm[5]用体外定位方法证明了豌豆 HSP22.7和大豆体中可检测到 HSP21和 HSP27[6]。在线粒体中分离出 66 kD、44 kD、31 kD、20 kD、14 kD的热激蛋白[7]。HSP70和 2MW HSP30大量存在于细胞质中[8]。

1.2 热激蛋白的种类

植物热激蛋白种类范围很大,最丰富的是小分子量热激蛋白,一般是 15~ 50 kD。研究表明这组热激蛋白与植物耐热性关系较大。Min-Hsiu[9]发现大豆在 40℃时 15~ 18 kD组 HSP合成量达到

* 收稿日期: 2003-10-10 修回日期: 2003-11-10
基金项目: 教育部留学回国人员科研基金资助项目(2003-14)
作者简介: 耶兴元(1976-),男,在读硕士,主要从事果树抗性生理研究。
*为联系作者, E-mail: fwm64@sina.com
© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

最大,占总蛋白的0.76% ~ 0.78%。刘箭用38℃热激处理菜豆下胚轴,观察到盐溶液蛋白出现了100 kD和小分子量组(18 kD, 14 kD, 11 kD和30 kD)的热激蛋白。黄上志[10]用40℃热激卷心菜种子,观察到97 kD、66 kD、45 kD、29 kD、24 kD、14 kD热激蛋白的存在。高粱(sorghum bieoblor)幼苗的热激蛋白是一组66~117 kD的高分子量蛋白和一个18 kD的小分子量蛋白[11]。

在植物体中还存在一些分子量较大的热激蛋白,主要有HSP100、HSP90、HSP70等。在高等植物的细胞质[12]、叶绿体中都有HSP70[14]蛋白存在。在真核生物中,只有高等植物中发现了HSP100的同源蛋白。这些蛋白分为两类,一类是胞质Clp蛋白;另一类是质体Clp蛋白[15]。从拟南芥和大豆胞质中分离到的Clp蛋白分别被称为AtHSP101[15]和GM HSP101[16]。在某些植物中HSP90蛋白由一个多基因家族编码,包括5~6个成员,在热激下诱导显著[17]。此外,植物的HSP90还受发育时空的调节,如某些HSP90mRNA的量在根冠、芽端以及花和发育的花粉中特别高[17]。

2 植物HSP生理功能与植物耐热性和耐冷性

2.1 植物HSP的生理功能

对于HSP的生理功能一致认为其具有分子伴侣作用,即协助蛋白质跨膜运输,防止蛋白质前体积累并协助蛋白质跨膜转移;与未折叠蛋白质形成络合物以维持其转移能力;维持蛋白质的正常折叠状态,促进错误折叠的蛋白质降解;在蛋白质从头折叠及应激条件下能起到稳定多肽链,防止蛋白质失活的作用。它参与靶蛋白的活性和功能调节,却不是靶蛋白的组成部分[18]。主要HSP家族及其功能见表1。真核生物中的HSP90、HSP70、HSP60都具有分子伴侣的这种功能[20]。Pelham[21]等证实HSP参与蛋白质的折叠过程并可防止高温下蛋白质变性及聚集。Nover[22]等认为高温下番茄的HSP在细胞质聚集成颗粒状结构可能对蛋白质的合成机器起保护作用。也有人认为这种由HSP形成的颗粒肽物质可与新生肽链结合,对新生肽链有一定作用。HSP60可以与Rubisco结合,参与Rubisco的组装过程,它能与新合成的Rubisco大、小亚基结合,防止它们发生不正确的聚集,如果向叶绿体提取液中加入结合蛋白质的抗体,就会阻止Rubisco大亚基组装成全酶[23]。因此,推测Rubisco亚基结合蛋白的功能不仅局限于Rubiso的组装,还能负责叶绿体内蛋白的折叠、组装。之后,Zabiso等[24]发现把Rubisco亚基结合蛋白质亚基的反义基因转化到植物中会造成叶绿体多肽不能正确折叠,从而进一步证实HSP60具有监护蛋白的功能。研究还发现HSP60可以防止不饱和脂肪酸发生高温聚集,并可以显著地降低抗坏血酸过氧化物酶(APX)在高温下的失活程度[24]。因此,可以推测,正是由于HSP的分子伴侣作用使植物细胞具有了耐热能力。

表1 主要HSP家族及其生理功能[18]

Table 1 Main families of HSP and their physiological functions

家族 Families	主要成员 Main members	主要生理功能 Main physiological functions
HSP90	HSP90 HSP83	促进甾醇激素受体与激素的结合及与DNA结合,调节激酶磷的化学活性
HSP	Bip duat Hsc10 Grp78	参与蛋白质折叠和去折叠蛋白质转位及多聚复合物组装
小分子HSP	HSP 27 Gro 23 HSP 16	参与蛋白质折叠和去折叠及多聚复合物的装配

2.2 HSP与植物的耐热性

许多研究已经表明,高温热激下产生的HSP可以提高植物的耐热力。砷、丙二酸可诱导高粱的小苗产生HSP,砷和丙二酸处理后的高粱小苗具有较强的耐热力,这就间接表明了HSP与植物耐热力有关[25]。还有些更加直接的证据,如用不能合成HSP的实变体,HSP70合成受阻遏的细胞以及不能合成HSP70的细胞为材料,发现热激时这些细胞对热敏感性增加甚至死亡[26,27]。热锻炼过程中有大量热激蛋白的表达,大量的热激蛋白富

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

集在膜组分上,具有阻止膜蛋白的变性、防止生物膜热破碎的功能。Jabok[28]在体外热变性实验中证明,LMW HSPs可阻止葡萄糖氧化酶和柠檬酸合成酶的热变性,而且还可加速这些变性的蛋白质复性。进入叶绿体的大豆 HSP26~28 kD可以保护光合系统Ⅱ(PSⅡ)的反应中心热激时免受损伤。刘箭研究证实线粒体小分子热激蛋白可以减缓柠檬酸的热变性,并促进热变性的柠檬酸合成酶活性,说明高温下线粒体小分子量热激蛋白对柠檬酸合成酶有保护功效[29]。玉米在热胁迫下,可以诱导 HSP101的产生,可以提高玉米的耐热性。研究发现,在热胁迫后,恢复玉米的最适生长温度,HSP101在 3 d以后消失[30]。研究表明[32],小分子量热激蛋白和植物的耐热性有很大关系,但是小分子热激蛋白对具体的细胞区域的保护和修复还不很明确,叶绿体小分子量热激蛋白和线粒体小分子量热激蛋白可以保护电子传递和光系统Ⅱ(PSⅡ),避免受到高温伤害。

近年来,利用现代生物技术通过转基因的手段把一些热激蛋白的相关基因导入植物体中,都可以提高植物的耐热性。把 Hsfa1基因转入蕃茄中,在热激条件下,Hsfa1的表达量为对照的 10倍,并且获得了一定的耐热能力[31]。刘箭[29]利用转基因方法,将线粒体小分子热激蛋白基因导入烟草,导入烟草的线粒体小分子热激蛋白基因可在烟草细胞中组成性地表达,转基因烟草线粒体的氧化磷酸化效率高于对照,说明线粒体小分子热激蛋白对线粒体具有保护作用。研究还发现转基因烟草花粉粒高温萌发率也高于对照,说明线粒体小分子量热激蛋白可以提高细胞的抗热能力[30]。把 HSP100/CIPB基因转入大豆中,在热激下 HSP100/CIPB蛋白基因不断地表达,清楚地表明了 HSP100/CIPB蛋白基因对热激的响应[32]。

2.3 HSP与植物的耐冷性

HSP的主要功能是提高植物的耐热性,但越来越多的研究证实 HSP与植物的耐冷性的提高存在明显相关,但耐冷性的提高大部分需高温诱导才能实现。

近年来,热处理诱导植物抗冷性的现象日益受到人们的重视。在不同园艺植物上的许多研究都将 HSP与热诱导的抗冷性联系起来。将黄瓜子叶置 37℃或 42℃处理 6 h诱导产生了 5个 HSP,分子量分别为 25、38、50、70和 80 kD,这些 HSP的出现与抗冷性的增强恰好吻合[33]。油梨经 38℃处理的耐冷性比 34℃和 30℃处理的耐冷性强,提取 38℃处理的油梨 mRNA于 HSP70和 HSP17 cDNA作 Northern杂交,其杂交信号强于 34℃及 30℃处理,40℃处理的最强,而未经处理的则没有杂交信号,果实不能产生耐冷性[34]。杂交信号的强弱与热处理控制冷害的程度相一致。有证据表明,受热处理诱导而产生抗冷性的植物组织即使在低温下仍在合成 HSP。番茄经 38℃处理合成分子量为 18、23和 70 kD的新蛋白质在低温下也能继续合成,只是合成速度较慢[35]。分离的番茄果实 hcit2基因只被高温诱导,经高温处理的番茄果实在 2℃下储存两周,hcit2基因编码的 HSP仍在高水平表达,果实的耐冷性也高[36]。已克隆番茄编码低分子量的叶绿体 HSP21,和 HSP16.5的基因 tom111和 tom66,证明它们只被高温诱导,且与番茄的抗冷性有关[37]。

低温诱导的 HSP也受到关注。对冷驯化和热激期间合成的蛋白质进行了比较,认为它们诱导合成不同的蛋白质,但电泳结果表明它们却很相似[38~39]。进一步用蛋白质印迹法分析受冷激的玉米,发现其积累了 HSP,并且既有高分子量的也有低分子量的[38~39]。这种现象部分的在大豆和菠菜中得到证实:编码 27 kD HSP的 RNA在冷处理的大豆中提高了[40],且菠菜在冷驯化处理过程中积累了分子量为 79 kD的蛋白质与 HSP有很高的同源性[41]。由此可见热激和冷激与一组逆境蛋白有关。为了考察 HSP与获得抗冷性的联系,在番茄中克隆了在低温下表达的 HSP基因,其 cDNA属于 LM HSP家族,序列分析表明它们与番茄基因 tom66和 tom111高度同源,tom66和 tom111与番茄抗冷性的增强有关[37]。在甘蓝型油菜中发现一种热激蛋白 HSP90基因可被低温诱导。水稻热激蛋白 HSP100可对低温应答而积累。菠菜冷应答过程中除了 HSP70家族积累外,HSP90也被诱导。低温引起的生理变化会促进蛋白质变性,推测 HSP可能具有稳定功能,帮助冷胁迫造成的变性蛋白质进行重新折叠,以恢复其功能。

3 HSP基因的表达调控

3.1 植物 HSP在转录水平上的调控

植物 HSP mRNA的快速积累主要是由 HSP基因转录水平提高所致[42]。已经发现在 HSP基因转录中起调控作用的 DNA序列,称之为热激元件(Heat shock element, HSE)。首先是在果蝇上发

现[43],为一种顺式元件,位于热激蛋白基因5′端的启动子区域,经热激而活化的热激因子 HSF (heat-shock factor)可识别存在于 HSP基因上游启动子区域的热激元件而诱导 HSP的转录 (图1)。常温下,HSF以单体形式与阻遏蛋白结合,而不能结合到 HSE上。热刺激下,HSF与阻遏蛋白分离,在 HSE附近形成三聚体,三聚体一旦形成,便与 HSE特异结合,促进基因转录起始[44]。HSE是以 5个碱基 (5′-nGAAn-3′)为一个单位,并相互逆向排列,它至少要与 3个单位的 HSF结合。5′-nGAAnnTTCnnGAAn-3′结构对于 HSP基因的表达很重要,并显示出在植物中的 5′-aGAAg-3′的 HSE核心序列与 HSF结合最有效[45]。已有不少证据表明,HSE专门负责 HSP基因在热诱导下进行转录表达。Bauman等[46]对转基因烟草中的大豆 Gm HSP17.3-13基因 5′端进行一系列启动子缺失,发现 -115与 -298间有多个 HSE,其中 -181与 -154这段 DNA对于 GmHSP17.3-13基因转录的诱导起决定性作用。Stuttmatter等从大豆 HSP17.3-13基因启动区域 (-76到-41)分离出两个相互重叠的类 HSE序列,把这两个相互重叠的序列插在 CaMV 35S启动子上游 -46bp处,转基因烟草在没有光照的情况下热诱导表达该基因。

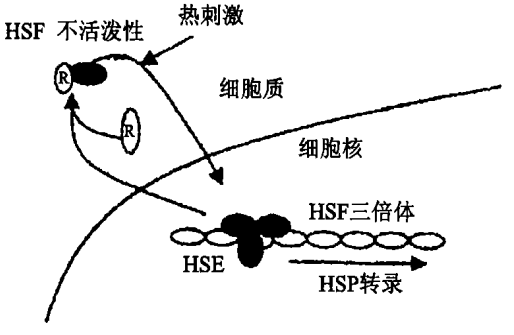


图 1 HSP转录调控

Fig. 1 Regulation of HSP transcription

一些研究者认为 HSP70本身可作为感温计,而细胞通过它感受特定的代谢失调[47]。在非胁迫条件下 HSP70与 HSF结合,从而抑制 HSF的活性;在胁迫状况下胞内异常蛋白增多,HSP70结合到折叠蛋白上,使 HSF释放出来。之后,HSF进入细胞核,形成有功能的多聚体,并与 HSE结合而启动 HSP基因的转录。胁迫解除后,HSP70重新与 HSF结合,关闭 HSF的活性。

3.2 植物 HSP基因在翻译水平上的调控

热激可以改变受刺激细胞的翻译机器[48],从而使细胞倾向选择 HSP mRNA而不选择非 HSP mRNA进行翻译。植物的不同发育阶段对 HSP mRNA也表现出选择作用。Kaliask[49]发现,大豆中 HSP70的 mRNA量在不同组织、不同发育阶段以及每天中不同时间内变化很大,但反映在蛋白质水平上的波动则很小。在持续转录酵母 Bip基因的转基因烟草中,Bip蛋白水平只提高了两倍。胡萝卜球形胚时期对 HSP mRNA具有较强的选择性,此时选择大部分的 HSP mRNA进行翻译。虽然愈伤组织中 HSP mRNA的量多于球形胚中的 HSP mRNA的量,但由于这种选择性的存在导致愈伤组织和球形胚二者的 HSP量没有多大的差别。所以,HSP的合成在某种情况下受到翻译水平的调控。有研究发现,HSP70的表达调控与 ATP有关,HSP70家族的所有基因在 N-末端含一 44 kDa的 ATPase保守区域,在 C末端含有一 15 kDa的多肽结合位点,ATP结合到该序列上,形成的结合产物较 ADP与该序列结合物亲和性低。因此,可能由于 ATP与 ADP间的相互转化而实现了对 HSP的调控。

4 HSP研究存在问题及展望

植物对高温以及其它逆境因素胁迫的响应是一个多因子控制的复杂过程,对植物抗温度胁迫的研究不能单纯寄希望于搞清楚一两个蛋白或通过转移一个基因来提高植物的耐热性,应结合其它相关研究,综合地进行探讨,全面认识植物的抗逆生理。

自从热激蛋白发现以来,人们对其生理功能进行了广泛的研究,并取得了一定的进展。目前对热激蛋白一系列特殊的生理机制尚不十分清楚。研究者采用植物组织对热激蛋白进行表达,虽取得一定成果,但对其在综合方面包括基因调控,转录及翻译的分析,表达产物定性与定量分析等方面还需进一步研究。

近十年来,分子生物学处于快速发展时期。如果能有选择性地利用生物技术,对热激蛋白的功能及理化性质等方面进行实质性研究,将会产生很大的经济作用和科学价值。这必将有利于抗逆品种的选择和培育,更好地为农业生产服务。

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

参考文献:

[1] Ritossn F. A new puffing pattern induced by temperature shock an. d DNP in Drosophila[J]. Experientia, 1962, 18: 571~ 573.

[2] Tisseres A, Mitchell A K. Some new proteins induced by temperature shock in drosophils[J]. Mol, Boil., 1974, 84: 389~ 398.

[3] Horwitz J. Cystaline can function as a molecular chaperone Proc. Natl. Acad[J]. Sci, U. S. A, 1992, 89: 10449~ 10453.

[4] Ken J L, Gurley W B, Nagao R T, *et al*. Multigene families of soybean heat shock proteins. In Vloten-Dotung LV, Groot Gsp, Hall TC(eds). Molecular Form and Function of the Plant Genonce[M]. New York: Plenum Press, 1985, 81.

[5] Song S Q, Kenneth M, Fredlund *et al*. Changes in low-molecular weight heat shock protein 22 of mitochondria during high-temperature accelerated ageing of beta vulgaris[J]. Seeds, 2002, 1577(1): 17.

[6] Jackson P R. Rubisco activase: an enzyme with a temperature-dependent dual function[J]. The plant journal: for cell and molecular biology, 2001, 25(4): 463~ 471.

[7] Liu jian, Shono M. Molecular cloning mitochondria and endoplasmic retiunlum locatized small heat shock protein from tomato[J]. Acta Bot Sin(植物学报), 2001, 43: 138~ 145.

[8] Goorpoulos C. The emergence of the chaperone mechinism[J]. Trends Bilchem Sci, 1992, 17: 295~ 299.

[9] Min-Hsiun Hsieh A class of soybean low molecular with heat shock proteins[J]. Plant Physiol, 1992, 99: 1279~ 1284.

[10] 黄上志. 人工老化处理的卷心菜种子的热激蛋白合成[J]. 植物生理学报, 2000, 26(1): 7~ 10.

[11] 杨景峰,乔治。斯尔特. 植物对热刺激的反应[J]. 植物学报, 1991, 33(4): 292~ 296.

[12] Giorini S, Galili G. Characterization of HSP-70 cognate proteins from wheat[J]. Theor Appl Genet, 1991, 82: 615~ 620.

[13] Denecke J, Joldman M S, Demolder J, *et al*. The tobacco luminal binding. protein is encoded by a multigene family[J]. Plant Cell, 1991, 3: 1025~ 1035.

[14] Ko K, Bomemisza O, Kourtz L, *et al*. Isolation and characterization of a cDNA clone encoding a cognate 70 kDa heat shock protein of the chloroplast envelope[J]. Biol Chem, 1992, 267: 2986~ 2993.

[15] Schirmer E C, Lindquist S, Vierling E. An Arabidopsis heat shock protein complements a thermotolerance defect in yeast[J]. Plant Cell, 1994, 6: 1899~ 1909.

[16] Lee Y J, Nagao R T, Key J L. A soybean 101 kDa heat shock protein complements a yeast HSP104 deletion mutant in acquiring thermotolerance[J]. Plant Cell, 1994, 6: 1889~ 1897.

[17] Yabe N, Takahashi T, Komeda Y. Analysis of tissue-specific expression of Arabidopsis thaliana HSP90 family gene HSP81[J]. Plant Cell Physiol, 1994, 35: 1207~ 1219.

[18] 朱玉贤,李 毅. 现代分子生物学[M](第2版). 北京: 高等教育出版社, 2002. 7: 281~ 283.

[19] Yeh C H, Chang P L, Yen K W, Lin W C *et al*. Expression of a gene encoding a 16.9-kDa heat-shock protein of HSP16.9, in Escherichis coli enhances thermotolerance[J]. Proc Natl Acad Sci, 1997, USA 94: 10967~ 10972.

[20] Ellis R J. Molecular Chaperones: The plant connection[J]. Science, 1990, 250: 954.

[21] Pelham H R B. A Regulatory upstream promoter element in the Drosophila SP70 heat shock gene[J]. Cell, 1982, 30: 517.

[22] Nover L. The heat stress response as part of the plant stress network: An overview with six table, In: Cherry JH (ed). NATO-ASI series on biochemical and cellular mechanisms of stress tolerance in plants[J]. Springer, Berlin-New York, 1994. 3: 45.

[23] Parsell D A, Lindquist S. Small heat shock proteins and stress tolerance in plants[J]. Biochemica et Biophysica Acta (BBA): Structure and Expression. 2002, 1577(1): 1~ 9.

[24] 陈 忠,苏维埃,汤章城. 豌豆热激蛋白 HPC60对酶的高温保护功能及其机理[J]. 科学通报, 1999, 40(22): 2171~ 2175.

[25] Baneyx F. Bertsch U, Kalbach C E *et al*. Spinach chloroplast together in toroidal struchure and exhibits nucleotide-dependent binding to plastid chaperonin 60[J]. J Biol Chem, 1995, 270: 10695~ 10702.

[26] 陈 忠,苏维埃. 豌豆中可与 GroEL抗体发生免疫学反应的热激诱导蛋白[J]. 植物学报, 1998, 40(10): 933~ 938.

[27] Galili G, Shimoni Y, Giorini-Silfen S *et al*. Wheat storage proteins: Assembly, transport and deposition in protein bodies[J]. Plant Physiol Biochem, 1996, 34: 245~ 252.

[28] Jakob U. Gaestal M Engel K *et al*. Small heat shock protein are molecular chaperons[J]. J. Biol Chem, 1993, 268: 1517~ 1520.

[29] 刘 箭,庄 野 真理子. 高温下线粒体小分子热激蛋白对柠檬酸合成酶、线粒体和花粉粒的保护作用[J]. 植物生理学报, 2001, 27(5): 375~ 380.

[30] Jorge N S, Luz M, Gerorgian P. Maize HSP101 Plays Important Roles in Both Induced and Basal Thermotolerance and Primary Root Growth[J]. Plant Cell, 2002, 14(7): 1621~ 1633.

[31] Shravan K M, Joanna T. In the complete family of heat stress transcription factors, HsfA1 has a unique role as master regulator of thermotolerance in tomato[J]. Genes & Development, 2002, 16(2): 1555~ 1567.

[32] Sharon J, Keeler. Acquired Thermotolerance and Expression of the HSP10/C1pB Genes of Lima Bean Plant physiology[J]. 2000, 123(3): 1121~ 1132.

[33] Lafuente M T, Belver A, Guye M G, *et al*. Effect of temperature conditioning on chilling injury of cucumber cotyledons[J]. Plant physiol, 1991, 95: 443~ 449.

[34] Woolf A B, Watkins C B, Bowen J H, *et al*. Reducing externaal chilling injure in stored 'Hass' avocados with dry heat treatment[J]. J. Amer, Soc. Hort. Sci, 1995, 120 (6): 1050~ 1056.

[35] Sabehat A, Weiss D. Expression of heat shock proteins in heated totmato fruit and the persistence to chilling injury of the fruit[J]. Acta Hort, 1995, 398: 11~ 17.

[36] Collins G G, Nie X, Saltveit M E. Heat shock increase tolerance of mung bean hypocoltyls tissue[J]. Physiol Plant, 1993, 89: 117~ 124.

[37] Sabehat A, Weiss D. Expression of heat shock protein at low temperature[J]. Plant Physiol, 1998, 117: 651~ 658.

[38] Yacoob R K, Filion W G. The effects of cold temperature on gene expression in maize[J]. Biochem. Cell Biol, 1986, 65: 112~ 119.

[39] Yacoob R k, Filion W G. Temperature stress on maize: a comparion of several cultivars[J]. Can. J. Genet. Cytol, 1986, 28: 1125~ 1135.

[40] Kuznetsov V V, Kmpel J A, Goekjian G, *et al*. Element of nonspecificity in response on the plant genome to chilling and heat stress[J]. Sov. Plant Physiol, 1987, 34: 685~ 693.

[41] Guy C L. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism[J]. Annu. Rev. Plant Physiol Plant Mol, 1990, 41: 187~ 223.

[42] Kimpel J A, Nagao R T, Goekjian V, *et al*. Regulation of the heat shock response in soybean seedlings[J]. Plant Physiol. 1990, 94: 988~ 995.

[43] Pelham H R B. Speculatons on the fumctions of the major heat shock and glucose regulated proteins[J]. Cell, 1986, 46: 959.

[44] Yuki Sogiysarna Muscle Develops a Specific Form of Small Heat Shock Protein Complex Composed of MKBP/HSPB2 and HSPB3 during Myogenic Differentiation[J]. J Biol Chem, 2000, 275(2): 1095~ 1140.

[45] 李 斌. 家蚕分子连锁图谱的构建和低分子量热激蛋白基因的克隆与特异表达[D]. 西南农业大学博士学位论文, 2001, 5: 110~ 112.

[46] Baumann G, Raschke E, Bevan M, *et al*. Functional analysis of sequences of a soybean heat shock gene in transgenic tobacco plants[J]. EmBO J, 1987, 6: 1161.

[47] Baler R, Zou J, Voellmy R. Evidence for a role of HSP70 in the regulation of the heat shock response in mammalian cells[J]. Cell Stress Chap, 1996, 1: 33~ 39.

[48] Parsell D A, Lindquist S. The function of heat-shock proteins in stress tolerance: degradation and reactivation of damaged protein[J]. Annu Rev Genet, 1993, 27: 437~ 496.

[49] Kalinski A. Rowley D L, Loer D S, *et al*. Binding-protein expression is subject to temporal, developmental and stress-in-duced regulation in terminally differentiated soybean organs[J]. Planta, 1995. 195: 611~ 621.

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net