

综述 Reviews

番茄热激转录因子研究进展

王国栋, 孔凡英, 孟庆伟*

山东农业大学生命科学学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

摘要: 热激转录因子(heat shock factor, HSF)是热激反应的主要调控因子, 对热激反应起着非常重要的调节作用。番茄HsfA1、HsfA2和HsfB1是植物中最典型也是最具代表性的HSFs, 本文概述了这三种番茄HSFs的基本结构、功能、亚细胞定位、自身网络调控机制以及对各种胁迫响应的研究进展, 最后对植物HSFs有待研究的问题作了展望。

关键词: 番茄; 热激转录因子; 热激反应; 胁迫响应

Research Advancement of Heat Shock Factors in Tomato

WANG Guo-Dong, KONG Fan-Ying, MENG Qing-Wei*

State Key Laboratory of Crop Biology, College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China

Abstract: Heat shock transcription factors (HSFs) are the main regulatory factors of heat shock response, and they play a very important role for regulating heat shock response. HsfA1, HsfA2 and HsfB1 in tomato are the most typical and the most representative HSFs of plants. This article summarizes the basic structures, functions, sub-cellular localization of these three HSFs, and their own regulation mechanism as well as the research on various stress responses. Final part is the outlook of the remaining problems of HSFs in plants.

Key words: tomato; heat shock transcription factor; heat shock response; stress response

热激转录因子(heat shock factor, HSF)是信号转导途径的末端组分, 通过调节基因活性对热激和其他胁迫作出响应(Morimoto 1998; Schöffl等1998; Baniwal等2004; Döring等2007)。这些经热激而活化的热激转录因子可以识别并特异性结合在热激蛋白(heat shock protein, HSP)基因启动子区热激元件(heat shock element, HSE)的保守基序上, 从而调控热激蛋白基因的开启与关闭, 诱导HSPs的转录, 完成其相应的生物学功能。

植物HSFs基因最早是在番茄中克隆获得的(Scharf等1990)。根据目前的研究结果, 番茄中至少有16种HSFs (Scharf等1990; Czarnecka-Verner等1995; Nover等2001; Kotak等2004), 依据N端结合域与寡聚域结构之间螺旋的连接长度及HR-A/B之间插入的氨基酸残基数, 将番茄HSFs分成A、B、C三类(Nover等2001; Baniwal等2004)。其中HsfA1、HsfA2和HsfB1是最具代表性、研究最清楚的三种HSFs (Baniwal等2004)。本文主要对番茄上述三种HSFs的研究进展作一概述。

1 番茄Hsfs的基本结构和功能

1.1 基本结构

虽然番茄HSFs和其他植物HSFs的功能不尽

相同, 但其基本结构却极其相似。主要包含以下几个重要的结构域: (1) DNA结合结构域(DNA binding domain, DBD), DBD位于HSFs的N端, 长约100个氨基酸残基, 其内部存在一个螺旋-转角-螺旋的疏水结构, 是转录激活的功能区, 也是识别并结合HSE的保守基序(5'-nGAAnnTTCnnGAAn-3')所必需的。(2)寡聚域(oligomerization domain, OD), OD通过一个连接体与DBD相连, 它是由2个疏水七肽重复区域A和B (HR-A/B)组成。区域A包含5~6组疏水的七肽重复序列, 而区域B由2个相互交叠的七肽重复序列组成, 在空间上形成螺旋型卷曲螺旋结构(helical coiled-coil structure), HSFs可通过该结构形成同源三聚体。(3)核定位信号(nuclear localization signal, NLS), NLS由一簇碱性氨基酸残基组成, 绝大部分与C端的HR-A/B相邻, 它与HSF的亚细胞定位有关(Lyck等1997)。(4) C端的七元重复域(C terminal heptad repeats, HR-C)及

收稿 2013-01-08 修定 2013-02-21

资助 国家重点基础研究发展计划(2009CB118505)和国家自然科学基金(30871458和31071338)。

* 通讯作者(E-mail: qwmeng@sdau.edu.cn; Tel: 0538-8249606)。

激活域(activator domain, AD), HR-C可能介导抑制 HSF三聚化活性, C端激活域(CTAD)保守性较差, 对转录激活起重要作用。图1为番茄三种HSFs的基本结构图。

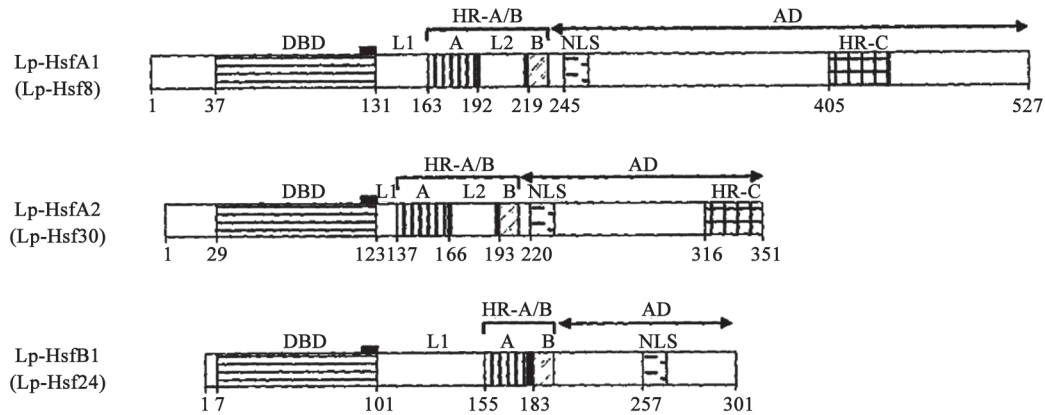


图1 番茄HsfA1、HsfA2和HsfB1的基本结构(改自Nover等1996)

Fig.1 Basic structure of HsfA1, HsfA2 and HsfB1 in tomato (modified from Nover et al 1996)

1.2 功能

热激转录因子(HSF)在本质上是具有转录调节活性的蛋白质, 在热激反应中的主要功能是与热激蛋白基因相应的启动子结合, 启动基因的转录过程, 最终促进热激蛋白(HSPs)的表达, 而HSPs又可以进一步维持植物体内蛋白质的内稳态(图

2)。由于番茄HSFs的种类不同, 故其功能也各有差异。HsfA1a是番茄中热诱导基因表达以及包括HsfA2和HsfB1合成的主要调节因子, 是番茄耐热过程中必不可少的(Baniwal等2004; Chan-Schamionet等2009)。HsfA2在热激和恢复过程中不断积累, 并成为耐热细胞中的主要HSF。HsfA2积极地

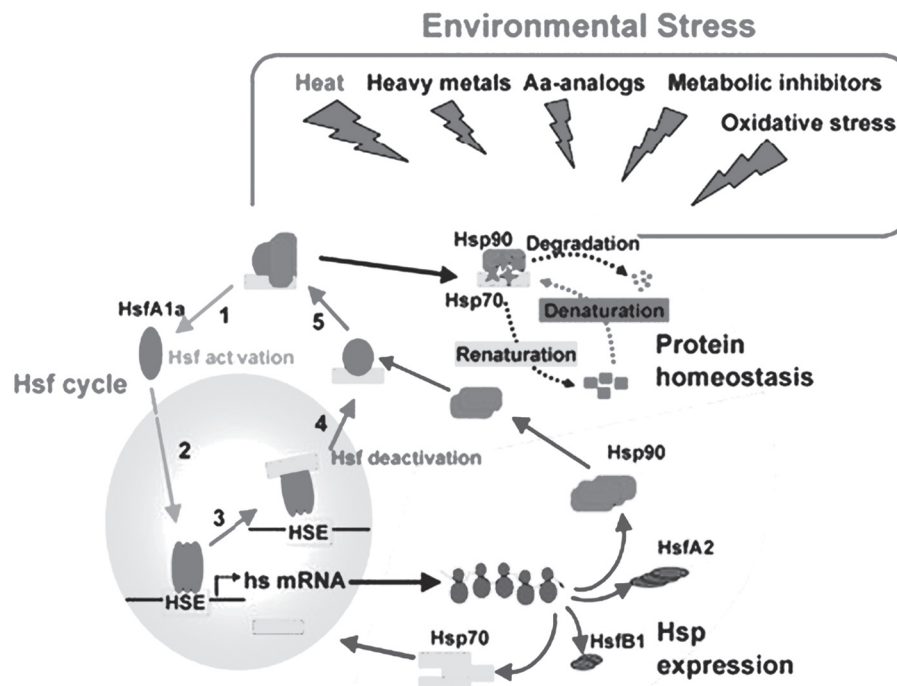


图2 热激转录因子功能模式图(引自Baniwal等2004)

Fig.2 Function ideograph of HSFs (cited from Baniwal et al 2004)

参与到HsfA1a、Hsp17-CII和Hsp17-CI蛋白互作的网络中, 从而影响自身的活性和亚细胞定位(Port等2004; Chan-Schaminet等2009)。HsfB1作为辅助调节因子能够加强HsfA1a或HsfA2的活性。另外, HsfB1还可以与其他转录因子共同维持或恢复某些特定持家基因的表达(Czarnecka-Verner等2000; Chan-Schaminet等2009; Lee等2012)。

2 番茄HSFs在植物中的进化

针对外界不同的胁迫环境, 需要不同的HSPs协调作用, 共同抵御外界逆境的侵袭, 伴随着此过程, HSFs进化成不同的种类, 以达到对这些HSPs调控的目的。植物的一个显著特征是拥有一个独特复杂的超过20多个成员的HSF家族, 并且存在热诱导形式的HSFs, 这些热诱导形式的HSFs在一个漫长的热激过程中对转录的调控起着非常重要的作用。图3中列出了三种植物HSFs家族的复杂性, 拟南芥和水稻的基因组已测序完成(The *Arabidopsis* Genome Initiative 2000; Yu等2002), 虽然番茄基因组刚刚测序完成, 但番茄中Hsfs系统是研究最为详细的[Scharf等1990, 1998; Boscheinen等1997; Bharti等2000, 2004; Döring等2000; Heerklotz等2001; Mishra等2002; Port等2004; 另见Nover等(2001)及Kadota和Shirasu (2012)综述]。根据寡聚结构域(OD)的不同, 可以将植物的HSFs分为A、B、C三类。从系统发育树分析可知, 番茄的HSF家族和拟南芥的HSF家族在基本组成和复杂性方面很相似。所以, 我们推测番茄和拟南芥的HSF在某些功能方面具有相似性。

3 番茄HSFs的亚细胞定位

Scharf等(1998)通过免疫荧光学方法研究了番茄HsfA1、HsfA2和HsfB1的亚细胞定位。25 °C时, 组成型表达的HsfA1分布于细胞核和细胞质之间, 在热激过程中进入细胞核, 在恢复的过程中又逐渐返回到细胞质; 不论温度条件如何变化, HsfB1通常只分布在细胞核; HsfA2是三个HSFs中最复杂的, 起初在对照细胞中没有检测到HsfA2, 但经过15 min短暂地热激诱导后, HsfA2逐渐合成并主要定位于细胞质中, 随后经过第二次热激, 几乎所有的HsfA2都集中到了细胞核。HsfA2转移到细胞核中主要是与HsfA1发生相互作用的结果。随着HsfA2在第二次热激和恢复过程中不断积累, 大部

分HsfA2又重新在细胞质中被检测到。综上所述, 正是因为这三种HSFs亚细胞定位的不同, 所以决定了它们功能的差异性及其多样性。

4 番茄HSFs网络的调控

热激转录因子(HSF)调控相关基因表达以响应各种环境胁迫(Hahn等2011)。而植物中HSF网络在转录水平上的调控主要有两种机制: 一是通过不同的HSFs协同作用; 二是通过HSFs与分子伴侣的相互作用(Hahn等2011)。番茄中HsfA1、HsfA2和HsfB1的调控方式证实了这两种调控机制(图4)。另外, Snyman和Cronjé (2008)的研究发现, 在热激条件下对番茄幼苗施加外源水杨酸(salicylic acid, SA)也可以调控HsfA1、HsfA2和HsfB1的表达。

4.1 HsfA1、HsfA2和HsfB1的协同作用

Chan-Schaminet等(2009)通过GUS报道、免疫共沉淀、HsfA2核滞留等一系列实验详细地解析了HsfA1和HsfA2通过形成异源寡聚超级激活因子复合体这一相互作用机制(图5)。GUS报道实验通过构建HsfA1、HsfA2、HsfA3和HsfA4b的不同重组体, 进而检测GUS活性, 得出HsfA1和HsfA2发生特异性互作, 并成为热激基因表达的超级激活因子。为了进一步研究HsfA1和HsfA2的互作位点, Chan-Schaminet等(2009)根据HSFs的典型结构, 构建了HsfA1和HsfA2的DBD、OD和CTAD缺失突变体, 结合GUS活性检测实验, 认为CTAD和OD结构域对HsfA1和HsfA2协同激活基因是必要的; 同时, 经过免疫共沉淀实验发现, 只有HsfA1和HsfA2具有完整的ODs结构才能形成异源寡聚复合体, 因而, 为了分析OD结构域不同部分对异源寡聚复合体形成所起的作用, 作者构建了一系列HsfA2的OD区域缺失突变体, 并检测与HsfA1的协同作用, 最终发现控制异源寡聚复合体形成的关键区域是HR-B和其前面连接体的部分序列。为了更详细地研究HSF复合体的大小和形成, 作者使用原生质体系表达HSF以及分子筛色谱分析法分析寡聚复合体, 发现HR-A对HsfA1和HsfA2分别形成同源寡聚三聚体起关键作用, 而HR-B和连接体则为六元复合体的形成提供了一个表面。

与A类HSFs相比, B类和C类HSFs作为转录激活因子没有明显的功能(Kotak等2004; Czarnecka

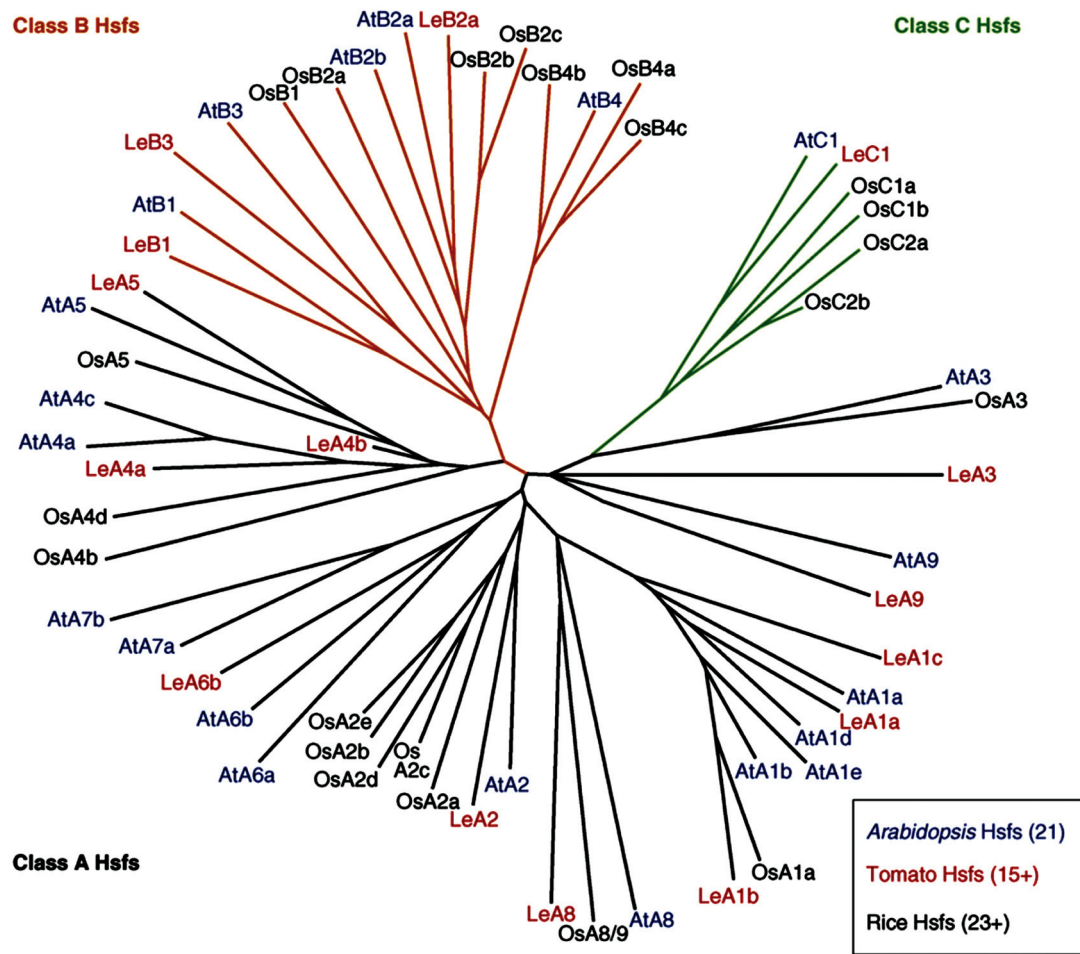


图3 植物HSFs的系统发育树(引自Döring等2007)

Fig.3 Phylogenetic relationship of HSFs (cited from Döring et al 2007)

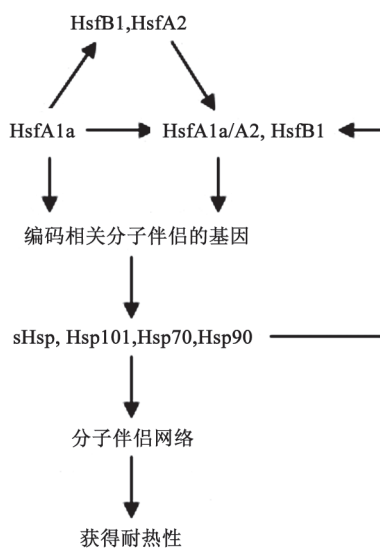


图4 番茄三种HSFs的调控

Fig.4 Regulation of three types of tomato

等2000, 2004)。然而, 热激诱导的番茄HsfB1可以作为A类HSFs的辅助激活因子, 例如, HsfA1a (Döring等2007)。Bharti等(2004)发现番茄HsfB1的辅助激活因子功能主要取决于其C-末端的类组蛋白基序, 这一基序是类组蛋白乙酰转移酶蛋白HAC1生成所必需的, HAC1是植物CREB结合蛋白家族的一个直接同源物, HsfA1、HsfB1和HAC1形成的三元复合体可以明显提高HsfA1识别启动子的效率。

4.2 番茄HSFs与分子伴侣的互作

Hahn等(2011)通过酵母双杂和免疫共沉淀实验证明了Hsp70和Hsp90与HSFs之间存在直接的相互作用: HsfA1与Hsp70的N端相互作用, HsfA2与Hsp70的C端相互作用, HsfB1与Hsp70的作用具有特异性; HsfA1和HsfA2均与Hsp90的C端相互作用

用, 而HsfB1则不能, 这种相互作用并不取决于Hsp90 C端的MEEVD序列。作者同时进行了GUS活性检测实验, 当将HsfA1/A2复合体和Hsp90共转化原生质体时, Hsp90至少对HsfA1、HsfA2中的一个起负调控作用, 将HsfA1/B1、HsfA2/B1与Hsp70共转化原生质体时, Hsp70对它们的功能起到抑制作用, 而这种抑制作用被认为是Hsp70与HsfB1特异性互作的结果。随后, 分析了Hsp70和Hsp90对HsfA1和HsfB1的DNA结合活性的影响, Hsp70与HsfA1的相互作用抑制了HsfA1的DNA结合活性, 而Hsp90与HsfB1的相互作用则促进HsfB1与HES结合。在分析HSPs对HSFs活性影响的同时, 在HsfA1和HsfA2共同存在下, HsfB1蛋白量受到Hsp70严格的负调控作用。由于格尔德毒素(GDA)能够特异性抑制Hsp90的功能(Pearl等2008), 作者利用这种药物来分析番茄悬浮培养细胞的内源HSFs, 发现Hsp90功能的抑制主要影响的是热激反应中HSFs的量, 最显著的是对HsfB1量的影响。Hsp90通过影响HsfA1和HsfB1的量来控制热激反应。在正常或胁迫条件下, Hsp90的抑制会导致HsfB1蛋白质的稳定, 而对HsfA1的影响主要是转录水平上。因此, 作者又利用蛋白酶体的两种抑制剂PS1和LLM分析了Hsp90对HsfB1降解的影响, 发现Hsp90可以使HsfB1通过蛋白酶体降解。HsfB1通过蛋白酶体降解的同时, 被锚定在了DNA上, 依赖于Hsp90的HsfB1的降解需要DNA结合结构域, 另外, 一个定位在C端的元件也是HsfB1降解所必要的, 但它不影响HsfB1与DNA的结合或与Hsp90之间的作用。

Hahn等(2011)通过实验证明Hsp70和Hsp90能够通过和HSFs网络的相互作用来调节热激基因的表达(图6)。在正常条件下, 处于不活跃状态下的HsfA1作为热激反应的主要调控者, 这种状态靠HsfA1和Hsp70、Hsp90的相互作用来维持, Hsp70和Hsp90这两种分子伴侣均可控制HsfB1蛋白质的数量, 而HsfB1能够保持低水平是由于其快速的降解。在热激条件下, 由于蛋白质变性加剧, Hsp70和Hsp90就会诱导HsfA1激活和HsfB1的快速积累, 促进热激基因的表达, 进而产生更多的热激蛋白, 与此同时, HsfA2因受热激而诱导, HsfA2蛋白和某些sHSP (Hsp17)及其他分子伴侣相互作用而形

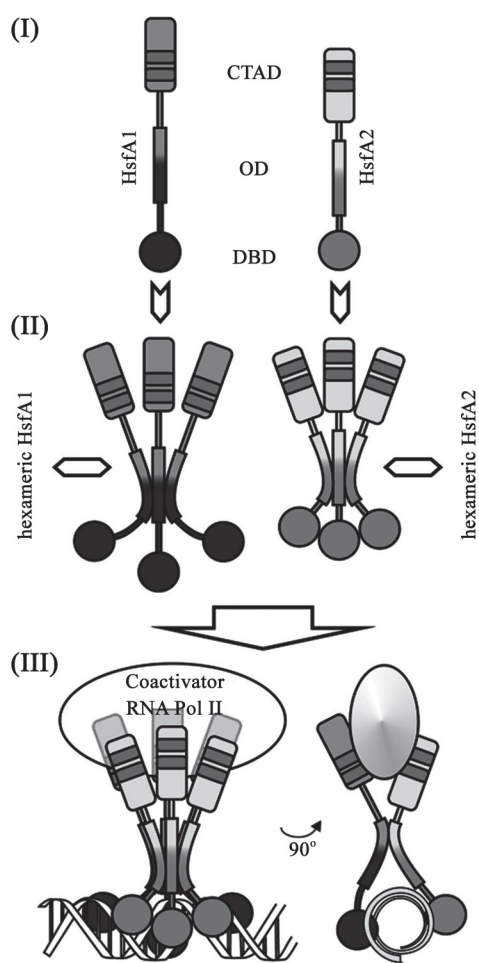


图5 HSF组装模型(引自Chan-Schaminet等2009)

Fig.5 Model of HSF assembly (cited from Chan-Schaminet et al 2009)

HSF单体(I)通过HR-A相互作用组装成一个同源寡聚三元复合物(II)。三元复合物通过异源二聚体相互作用形成一个六元复合物(III), 这种相互作用靠HR-B和连接体来调节。

成了胞质多分子伴侣复合体, 被称作热激颗粒(HSG)。在热激恢复阶段, Hsp70和Hsp90自由构象的恢复导致了HsfA1失活, 主要是Hsp70与HsfA1相互作用而使其从DNA上释放; Hsp90诱导HsfB1与DNA结合, 并阻遏热诱导基因的表达, 随后HsfB1依赖Hsp90快速降解; 与此同时, HsfB1作为其他转录因子(X)的辅助活化因子, 结合到持家基因(HK-gene)启动子区的Hsf结合位点。在恢复到正常温度条件下时, HsfA2从HSG释放, 但其活性进一步受到与sHSP相互作用的调控。在重复热激阶段, HsfA1/HsfA2超级激活因子复合体快速形成增强了热激基因的表达。虽然这只是对番茄的精细研

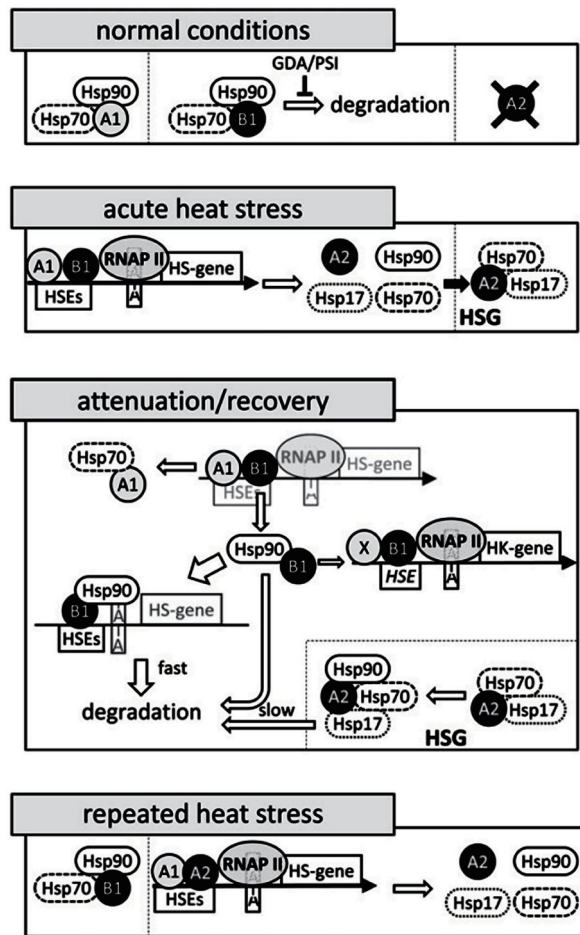


图6 番茄HSFs和分子伴侣在热激反应过程中的多重互作调控模型(引自Hahn等2011)

Fig.6 Model of multiple regulatory interactions between HSFs and chaperones during HSR in tomato (cited from Hahn et al 2011)

究,但这个模型的基本方面也适用于其他植物。

4.3 水杨酸对番茄HSFs的调控

Snyman和Cronjé (2008)通过凝胶阻滞实验研究发现,在热激条件下,对番茄幼苗施加 $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 外源水杨酸会明显增强HSF与DNA的结合能力。另外,作者又通过qRT-PCR的方法研究了水杨酸对*HsfA1*、*HsfA2*和*HsfB1*表达的影响。首先,作者检测了*HsfA1*的表达量,在常温条件下,对番茄幼苗外源施加 $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的水杨酸可以明显提高*HsfA1*的表达量,随后对番茄幼苗进行30 min的热激处理,虽然与对照相比*HsfA1*的表达量有轻微的下,但经过水杨酸处理后*HsfA1*的表达量明显比未经过水杨酸处理的高,在热激恢复2 h时,

*HsfA1*的表达量达到了最高;其次,作者对番茄幼苗做相同的处理来检测*HsfA2*的表达量,由于HsfA2是热诱导型HSE,所以在常温下几乎检测不到*HsfA2*的表达量,在热激20 min后,才检测到*HsfA2*有轻微的表达,在热激30 min后表达量显著提高,热激恢复30 min时,*HsfA2*的表达量达最高,此时,经过水杨酸处理的幼苗*HsfA2*的表达量要明显高于未经过水杨酸处理的幼苗,在随后的恢复阶段,*HsfA2*的表达量趋于为零;最后,作者对*HsfB1*表达量进行了检测,得到了与*HsfA2*相似的表达趋势。总之,在热激条件下,对番茄幼苗外源施加水杨酸会明显影响*HsfA1*、*HsfA2*和*HsfB1*的表达,即在伴随有热激条件,外源施加水杨酸会调控番茄这三种基因的表达。Miljkovic等(2012)研究表明,水杨酸、茉莉酸(jasmonic acid)和乙烯(ethylene)信号通路与植物防御反应有直接的联系,即SA、JA、ET参与植物防御反应。由此我们推测番茄HSFs也可能参与生物胁迫。Kumar等(2009)和Pick等(2012)分别研究发现,拟南芥HsfB1和HsfB2b参与病原菌基因的表达调控,从而使植物获得系统免疫抗性,这更加坚定了番茄HSFs也能响应生物胁迫这种推测。综上所述,植物激素可以影响HSFs的表达,其他一些环境因子,如低温,是否也参与HSFs的调控?本实验室长期从事低温胁迫相关研究,希望可以在此方面取得进展。

5 番茄HSFs对非生物胁迫的响应

5.1 对热胁迫的响应

高温胁迫是目前农业生产面临的严峻问题之一,严重影响农作物的生长和发育,导致品质和产量降低。HSFs作为热激反应在转录水平上的调控者,是植物响应热激胁迫,保护自身免受高温伤害所必需的。Mishra等(2002)在研究过程中发现番茄*Hsf1a*基因的超表达增加了转基因植株体内*HsfA2*、*HsfB1*、*Hsp17-CI*和*Hsp104*的表达,而此基因的沉默降低了这些基因的表达。HsfA1沉默的植株与野生型相比,在各个发育时期都对热胁迫更敏感。但在HsfA2和HsfB1沉默表达的转基因后代中并没观察到类似的现象。而HsfA2在持续热胁迫下以及恢复阶段的高水平表达也是依赖于HsfA1,在热胁迫下,HsfA2也只有与HsfA1相互作用才能从细胞质输入到细胞核并激活下游基因

的表达(Scharf等1998)。Giorno等(2010)的研究证实HsfA2还可能参与了热胁迫番茄花粉中保护机制的激活,从而保证高温条件下番茄的正常坐果和果实发育。番茄HsfB1不具备热激诱导的转录激活活性,所以在热胁迫下只能作为一种转录共激活因子,通过与HsfA1相互作用共同激活转录。

5.2 对其他非生物胁迫的响应

高温胁迫经常会伴随着干旱和氧化胁迫。因此,作物在遭受高温胁迫时,还经常受到其他非生物胁迫的胁迫,如氧化胁迫、干旱胁迫、盐胁迫等。抗坏血酸过氧化物酶是植物体内非常重要的抗氧化酶,在氧化胁迫下可以有效地清除植物体内过剩的过氧化氢,避免植物遭受ROS毒害。在番茄中抗坏血酸过氧化物酶基因*Apx1*、*Apx2*是HSFs的目标基因(Storozhenko等1998; Panchuk等2002),随着温度的升高,*Apx1*、*Apx2*的表达升高,并为热胁迫所诱导,证明番茄的HSFs基因除了响应热激胁迫外,还参与氧化胁迫响应。肌醇半乳糖合成酶(GolS1)是干旱胁迫中的重要化合物即棉子糖、水苏糖和毛蕊单糖合成的关键合成酶。Panikulangara等(2004)对AtHsf3超表达转基因拟南芥植株研究发现,*GolS1*的表达在超表达植株中是组成型的,而在野生型植株中,其表达是热诱导型的;凝胶阻滞实验结果表明,AtHsf3蛋白特异地与*GolS1*基因含有HSE的启动子区域的DNA片段形成复合体。说明AtHsf3参与了*GolS1*基因的转录调控,证明AtHsf3参与了干旱胁迫响应。Nishizawa-Yokoi等(2011)通过瞬时表达实验证明*AtHsf2*基因能够响应强光胁迫。虽然目前尚无有关番茄HSFs响应干旱胁迫和强光胁迫的报道,但介于番茄HSFs和拟南芥HSFs结构及进化的高度相似性,番茄HSFs响应干旱胁迫和强光胁迫并不仅仅是一种推测。另外,番茄热激转录因子家族A类的另一个成员HsfA4可以作为辅转录激活因子与HsfsA5特异型结合,这种HsfsA4/A5的复合物可能调控与胁迫损害有关的细胞死亡(Baniwal等2004)。

6 展望

热激反应是植物体对胁迫的一种原始的自我保护机制,而HSFs作为信号转导途径中的末端成分,对热激反应的调控是一种经济而灵活的调控方式。由于植物基因组的复杂性,目前HSFs的研

究主要集中在一些模式植物上。随着现代分子生物学技术的快速发展,已从植物中克隆出了多种HSFs,不仅在番茄中有较细的研究,在拟南芥、水稻中的研究也较为详尽。随着番茄基因组测序的完成,使得番茄更多的HSFs得到克隆和鉴定。HSFs作为植物对逆境响应的一个成员,在整个调控网络的信号转导途径中的作用,及其自身的调控机制,仍有待进一步研究,尤其是B类和C类HSFs的功能。在应对逆境胁迫时,HSFs是如何感知逆境信号,并将信号向下传递,调节HSPs的表达,这一完整的机制尚未研究清楚,有待进一步探讨。本实验室从番茄在冷诱导条件下的差异表达cDNA文库中筛选得到了三个在低温条件下表达上调的带有J结构域的热激蛋白基因,通过相关研究,希望可以发现完整的HSFs逆境响应的机制。随着对HSFs功能多样性的研究与理解,越来越明确地认识到,HSFs与其他转录因子构成了一个复杂的调控网络,这对研究植物在不同逆境中正常生长和发育具有重要的意义。

参考文献

- Baniwal SK, Bharti K, Chan KY, Fauth M, Ganguli A, Kotak S, Mishra SK, Nover L, Port M, Scharf KD et al (2004). Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors. *J Biosci*, 29 (4): 471~487
- Bharti K, Koskull-Doring 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. *Plant Cell*, 16: 1521~1535
- Bharti K, Schmidt E, Lyck R, Englich G, Bubla KD, Scharf KD (2000). Isolation and characterization of HsfA3, a new heat stress transcription factor of *Lycopersicon peruvianum*. *Plant J*, 22: 355~365
- Boscheinen O, Lyck R, Queitsch C, Treuter E, Zimarino V, Scharf KD (1997). Heat stress transcription factors from tomato can functionally replace HSF1 in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol Gen Genet*, 255: 322~331
- Chan-Schaminet KY, Baniwal SK, Bublak D, Nover L, Scharf KD (2009). Specific interaction between tomato HsfA1 and HsfA2 creates hetero-oligomeric superactivator complexes for synergistic activation of heat stress gene expression. *J Biol Chem*, 284: 20848~20857
- Czarnecka-Verner E, Pan S, Salem T, Gurley WB (2004). Plant class B HSFs inhibit transcription and exhibit affinity for TFIIB and TBP. *Plant Mol Biol*, 56: 57~75
- Czarnecka-Verner E, Yuan CX, Fox PC, Gurley WB (1995). Isolation

- and characterization of six heat shock transcription factor cDNA clones from soybean. *Plant Mol Biol*, 29: 37~51
- Czarnecka-Verner E, Yuan CX, Scharf KD, English G, Gurley WB (2000). Plants contain a novel multi-member class of heat shock factors without transcriptional activator potential. *Plant Mol Biol*, 43: 459~471
- Döring P, Scharf KD, Nover L (2007). The diversity of plant heat stress transcription factors. *Trends Plant Sci*, 12: 452~457
- Döring P, Treuter E, Kistner C, Lyck R, Chen A, Nover L (2000). Role of AHA motifs for the activator function of tomato heat stress transcription factors HsfA1 and HsfA2. *Plant Cell*, 12: 265~278
- Giorno F, Wolters-Arts M, Grillo S, Scharf KD, Vriezenand WH, Mariani C (2010). Developmental and heat stress regulated expression of HsfA2 and small heat shock proteins in tomato anthers. *J Exp Bot*, 61: 453~462
- Hahn A, Bublak D, Schleiff E, Scharf KD (2011). Crosstalk between Hsp90 and Hsp70 chaperones and heat stress transcription factors in tomato. *Plant Cell*, 23: 741~755
- Heerklotz D, Döring P, Bonzelius F, Winkelhaus S, Nover L (2001). The balance of nuclear import and export determines the intracellular distribution of tomato heat stress transcription factor HsfA2. *Mol Cell Biol*, 21: 1759~1768
- Kadota Y, Shirasu K (2012). The HSP90 complex of plants. *Bioch Biophys Acta*, 1823: 689~697
- Kotak S, Port M, Ganguli A, Bicker F, 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. *Plant J*, 39: 98~112
- Kumar M, Busch W, Birke H, Kemmerling B, Nürnberger T, Schöffle F (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
- Lee JH, Yun HS, Kwon C (2012). Molecular communications between plant heat shock responses and disease resistance. *Mol Cells*, 34: 109~116
- Lyck R, Harmening U, Höhfeld I, Treuter E, Scharf KD, Nover L (1997). Intracellular distribution and identification of the nuclear localization signals of two tomato heat stress transcription factors. *Planta*, 202: 117~125
- Miljkovic D, Stare T, Mozetič I, Podpečan V, Petek M, Witek K, Dermastia M, Lavrač N, Gruden K (2012). Signalling network construction for modelling plant defence response. *Plos One*, 7 (12): e51822
- Mishra SK, Tripp J, Winkelhaus S, Tschiersch B, Theres K, Nover L, Scharf KD (2002). In the complex family of heat stress transcription factors, HsfA1 has a unique role as master regulator of thermotolerance in tomato. *Genes Dev*, 16: 1555~1567
- Morimoto RI (1998). Regulation of the heat shock transcriptional response: cross talk between a family of heat shock factors, molecular chaperones and negative regulators. *Genes Dev*, 12: 3788~3796
- Nishizawa-Yokoi A, Nosaka R, Hayashi H, Tainaka H, Maruta T, Tamoi M, Ikeda M, Ohme-Takagi M, Yoshimura K, Yabuta Y et al (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 Physiol*, 52 (5): 933~945
- Nover L, Bharti K, Doring P, Mishra SK, Ganguli A, Scharf KD (2001). *Arabidopsis* and the heat stress transcription factor world: how many heat stress transcription factors do we need. *Cell Stress Chap*, 6 (3): 177~189
- Nover L, Scharf KD, Gagliardi D, Vergne P, Czarnecka-Verner E, Gurley WB (1996). The Hsf world: classification and properties of plant heat stress transcription factors. *Cell Stress Chap*, 1 (4): 215~223
- Panchuk II, Volkoy RA, Schoffl F (2002). Heat stress and heat shock transcription factor-dependent expression and activity of ascorbate peroxidase in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 129 (2): 838~853
- Panikulangara TJ, Eggers-schumacher G, Wunderlich M, Stransky H, Schöffl F (2004). *Galactinol synthase1*, A novel heat shock factor target gene responsible for heat induced synthesis of raffinose family oligosaccharides in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 136: 3148~3158
- Pearl LH, Prodromou C, Workman P (2008). The Hsp90 molecular chaperone: An open and shut case for treatment. *Biochem J*, 410: 439~453
- Pick T, Jaskiewicz M, Peterhänsel C, Conrath U (2012). Heat shock factor HsfB1 primes gene transcription and systemic acquired resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 159: 52~55
- Port M, Tripp J, Zielinski D, Weber C, Heerklotz D, Winkelhaus S, Bublak D, Scharf KD (2004). Role of Hsp17.4-CII as coregulator and cytoplasmic retention factor of tomato heat stress transcription factor HsfA2. *Plant Physiol*, 135: 1457~1470
- Scharf KD, 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. *Mol Cell Biol*, 18: 2240~2251
- Scharf KD, Rose S, Zott W, Zott W, Schoffl 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. *EMBO J*, 9: 4495~4501
- Schöffl F, Prändl R, Reindl A (1998). Regulation of the heat-shock response. *Plant Physiol*, 117: 1135~1141
- Snyman M, Cronjé MJ (2008). Modulation of heat shock factors accompanies salicylic acid-mediated potentiation of Hsp70 in tomato seedlings. *J Exp Bot*, 59 (8): 2125~2132
- Storozhenko S, Pauwd P, Momtagun VM, Inzé D, Kushnir S (1998). The heat shock element is a functional component of the *Arabidopsis* APX1 gene promoter. *Plant Physiol*, 118: 1005~1014
- Yu J, Hu S, Wang J, Wong GK, Li S, Liu B, Deng Y, Dai L, Zhou Y, Zhang X et al (2002). A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. Indica). *Science*, 296: 79~92