

植物中小分子热激蛋白基因家族(*sHSPs*)研究进展

张宁, 姜晶*

沈阳农业大学园艺学院, 设施园艺省部共建教育部重点实验室, 辽宁省设施园艺重点实验室, 沈阳110866

摘要: 热激蛋白(HSP)是从细菌到高等真核生物中普遍存在的在受到环境胁迫的响应后迅速合成的一类蛋白, 它们几乎在所有的植物中起着重要的作用。真核生物的HSP根据分子量大小可以分为5个家族, 即HSP100、HSP90、HSP70、HSP60和小分子热激蛋白(*sHSPs*)。因为*sHSPs*的分子量普遍在20 kDa左右, 故也称为HSP20。近年来的研究表明*sHSPs*基因家族在响应植物非生物胁迫中起着重要的作用。本文介绍了*sHSPs*基因结构和功能的最新研究进展, 为阐明其在不同植物中的功能提供参考。

关键词: 植物; *sHSPs*基因家族; 研究进展

植物小分子热激蛋白(small heat shock proteins, *sHSPs*)是一种多样、古老、重要的蛋白家族, 其家族成员分子量大小均在12~42 kDa之间, 包含 α 晶状体蛋白域(α -crystallin domain, ACD), 又称HSP20结构域, 这个结构域的特征是以带有 β -sandwich结构的低聚物的形式来形成一个空心球(van Montfort等2001)。*sHSPs*作为一种分子伴侣, 与HSP70或HSP100等伴侣一起, 结合非折叠蛋白, 从而阻止非折叠蛋白的不可逆聚合, 使其在胁迫下正确折叠和行使细胞功能。对比原核生物的古生菌、细菌和真核生物的不同器官中*sHSPs*的结构发现, 尽管氨基酸有相当大的差异, 但是它们的保守结构域是一致的(Tyedmers等2010)。

环境胁迫可以引起作物的产量下降, 品质降低。*sHSPs*作为一个家族, 其成员在响应环境胁迫时起着重要的作用, 最显著的变化是, 胁迫下家族部分成员的表达量明显增高。研究表明, *sHSPs*不仅在胁迫下有高度表达, 在植物的生长发育中也有明显变化, 在种子、花粉和其他器官中均选择性表达(Ham等2013; Klein等2014), 故研究植物*sHSPs*的进展可为植物生长发育和响应环境胁迫提供坚实的基础。

1 成熟*sHSPs*的结构特征

根据氨基酸序列、胞内定位和免疫学交叉反应特性, 被子植物中的*sHSPs*至少可分为11种: 6种定位于细胞质和(或)细胞核(Class I~Class VI), 2种定位于线粒体(mitochondria, MT), 其他3种分别定位于内质网(endoplasmic reticulum, ER)、叶绿体(chloroplast, CP)和过氧化物酶体(peroxysome, PX)中(Waters 2013)。

成熟的*sHSPs*结构包括接收外源信号端、N端、ACD和C端(见图1)。不同种类*sHSPs*的N端差

异很大, Class I (CI)和Class II (CII)在N末端均含有不同的保守序列, 而Class CP、Class MT和Class ER分别含有不同的细胞器导向多肽序列(Wang等2015)。ACD具有保守的 β 折叠结构, 由80~100个氨基酸构成(de Jong等1998)。所有的*sHSPs*在C端均具有共同保守的热激序列, 热激序列又分为保守序列I和保守序列II, 中间有不同长度的亲水结合域。保守序列I都含有共同的M残基: Pro-X(14)-Gly-Val-Leu; 保守序列II的相似氨基酸残基为Pro-X(14)-X-Val/Leu/Ile-Val/Leu/Ile, 保守序列I和II是植物*sHSPs*所共有的(Waters 2013)。



图1 成熟*sHSPs*的基本结构图

Fig.1 The basic structure of mature protein *sHSPs*
参考Poulain等(2010)和Waters等(2013)的文献修改。

植物*sHSPs*最显著的特征是成熟的*sHSPs*中含有保守的由 β 折叠构成的ACD结构域。根据此特点, 目前已在多种植物中报道有关*sHSPs*成员的信息, 如表1所示, Scharf等(2001)首先对测序完成的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)进行全基因组序列分析, 鉴定到19个*sHSPs*基因家族成员, 其中有13个定位在细胞质/细胞核中, 1个定位在内质网中, 2个定位在线粒体中, 2个定位在叶绿体中, 1个定位在过氧化物酶体中; Sarkar等(2009)在水稻(*Oryza sa-*

收稿 2017-01-20 修定 2017-03-20

资助 国家自然科学基金(31672138)。

* 通讯作者(E-mail: jj_syau@hotmail.com)。

表1 不同植物sHSPs基因家族成员及其亚细胞定位

Table 1 sHSPs gene family members and their subcellular localizations in plants

植物	sHSPs基因家族成员数量	细胞核/细胞质	内质网	线粒体	叶绿体	过氧化物酶体	未知定位部位	参考文献
拟南芥	19	13	1	2	2	1	0	Scharf等2001
水稻	23	16	2	3	1	1	0	Sarkar等2009
大白菜	27	16	2	4	1	1	3	Tao等2015
番茄	42	29	3	1	2	1	6	Yu等2016
辣椒	35	19	1	2	5	1	7	Guo等2015
大豆	51	37	4	3	5	2	0	Lopescaitar等2013

tiva)中鉴定到23个sHSPs成员, 分别有16个定位在细胞质/细胞核中, 2个定位在内质网中, 3个定位在线粒体中, 1个定位在叶绿体中, 1个定位在过氧化物酶体中。随着植物基因组测序工作的不断完成, 近年来又有多种测序完成植物的sHSPs家族成员得到了鉴定。Tao等(2015)对大白菜(*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) sHSPs家族成员的分析共发现27个成员, 16个定位在细胞质/细胞核中, 2个定位在内质网中, 4个定位在线粒体中, 1个定位在叶绿体中, 1个定位在过氧化物酶体中, 还有3个成员的定位未知。Yu等(2016)研究发现番茄(*Solanum lycopersicum*) sHSPs家族至少有42个成员, 29个定位在细胞质/细胞核中, 3个定位在内质网中, 1个定位在线粒体中, 2个定位在叶绿体中, 1个定位在过氧化物酶体中, 还有6个成员的定位未知。Guo等(2015)通过对辣椒(*Capsicum annuum*) sHSPs家族的分析找到至少35个成员, 其中19个定位在细胞质/细胞核中, 1个定位在内质网中, 2个定位在线粒体中, 5个定位在叶绿体中, 1个定位在过氧化物酶体中, 还有7个成员的定位未知。在农作物大豆(*Glycine max*)中发现共有51个sHSPs成员, 37个定位在细胞质/细胞核中, 4个定位在内质网中, 3个定位在线粒体中, 5个定位在叶绿体中, 2个定位在过氧化物酶体中(Lopescaitar等2013); 小麦(*Triticum aestivum*)中有27个成员; 大麦(*Hordeum vulgare*)中有13个成员(Pandey等2015)。

在植物中, sHSPs家族成员大部分定位在细胞核/细胞质中, 极少量的家族成员定位在内质网、线粒体、叶绿体或者过氧化物酶体中, 此外, 几乎每条染色体上也都有家族成员的分布。

2 植物sHSPs基因家族在非生物胁迫下的功能

sHSPs是对蛋白质质量控制系统的典型

代表, 其主要作用是作为分子伴侣, 辅助蛋白正确折叠和运输、维持蛋白的构象和功能稳定。sHSPs能与部分折叠或变性蛋白相结合从而阻止他们不可逆聚集或促使蛋白正确折叠; 能够引导新生肽穿过细胞器膜结构, 使蛋白定位于细胞的不同部位(Ruibal等2013; 李慧聪等2015)。当植物受到自然界中高温、干旱、盐、低温、氧化等非生物胁迫时, 植物体sHSPs能够积极地调动起来以对抗逆境胁迫。

2.1 热胁迫

植物对高温胁迫的响应机制是启动热激反应, 诱导HSPs的产生。在高温胁迫下, HSPs可以阻止热变性蛋白的聚集和不可逆的蛋白变性, 也有利于蛋白质在高温胁迫变性之后的复性, 从而保证其他蛋白质在高温下能够行使正常的功能, 为提高植物器官的耐热性提供有力的依据。近几年的研究发现, 定位于线粒体、细胞质、内质网的sHSPs与植物的耐热性密切相关(Manin等2015)。

如图2所示, 天然折叠的蛋白质在热胁迫诱导下, 变成非折叠蛋白质, 非折叠蛋白与sHSPs家族中的CI和CII类结合, 在热胁迫继续作用下, 变成热胁迫粒子, 恢复后还能继续行使蛋白质正常的功能。这说明sHSPs对恢复受损蛋白质的功能起着重要的作用, 同样也可以看出sHSPs在响应高温的逆境中做出了重要贡献(Löw等2000)。

在正常状态下, 大部分sHSPs在营养组织中并不出现, 热激后会迅速表达, sHSPs积累的程度依赖于胁迫温度和胁迫时间。热胁迫消失后, sHSPs的半衰期为30~50 h, 这表明sHSPs在恢复阶段也起着重要作用(Fu等2014)。

李慧聪等(2015)对高温和热激诱导产生的蛋白质进行了比较, 电泳结果显示, 它们很相似; 进

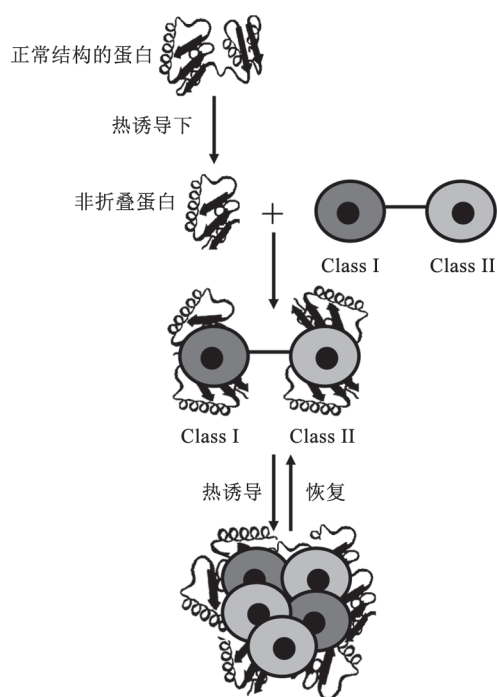


图2 sHSPs响应热胁迫结构示意图

Fig.2 Structural diagram of sHSPs in response to high temperature

参考L6w等(2000)的文献修改。

一步对高温处理的玉米(*Zea mays*)进行western blot分析,发现有积累的*sHSPs*基因家族成员。近些年发现,高温处理后*sHSPs*在植物幼苗和果实中表达明显上调。Li等(2012)通过对比耐高温(heat-tolerant, HT)和高温敏感型(heat-sensitive, HS)番茄果实,利用芯片杂交试验,发现了两个*sHSPs*大量表达,分别为LeHsp17.4-CII和LeHsp17.6-CII,这说明*sHSPs*响应高温胁迫。

Chen等(2014)研究了5种*sHSPs*,包括HSP26.7、HSP23.2、HSP17.9A、HSP17.4和HSP16.9A,在水稻种子萌发和花期耐热性上起到关键的作用。Jung等(2014)研究水稻*OsHSP16.9*的过表达证明了其具有耐热性。Wang等(2015)研究表明,热胁迫下,与野生型水稻群体相比,*OsHSP18.6*基因的过表达能够降低水稻植株的不育率,说明*OsHSP18.6*能够抵抗热胁迫引起的不育现象。Sedaghatmehr等(2016)研究拟南芥中质体金属蛋白酶FtsH6和*HSP21*共同调控拟南芥的耐热性,在热胁迫后期,FtsH6的缺乏能够引起*HSP21*的大量积累来增加植物的耐热性。McLoughlin等(2016)研究表明,拟南芥CI-*sHSPs*和CII-*sHSPs*基因在活体

中,受到热胁迫后表达有明显的增加,这说明*sHSPs*家族成员CI和CII在保护蛋白翻译因子上起着重要的作用。

2.2 冷胁迫

低温是植物区域性和季节性的主要生态限制因子,也是农业生产中常见的现象。尤其是在北方的冬春季易出现连续阴雪寡照低温天气,使日光温室喜温性蔬菜频繁发生冷害、冻害,并引发一些由低温潮湿引起的病害,制约着设施蔬菜生产效益的提高和产业持续发展。低温胁迫下,植物细胞中的各种酶和功能蛋白容易发生构象改变,甚至变性。Page等(2010)在番茄的低温贮藏中首次报道了*sHSPs*基因家族成员参与了低温的响应,果实4°C处理3、6、10、20和40 d,发现有11种*sHSPs*参与了低温响应,其中7种*sHSPs*对果实固有的机械性质和一些关键基因的防御系统的能力起着重要作用。Sanchez-Bel等(2012)报道了番茄果实应对低温胁迫响应时,两种*sHSPs*基因家族成员*HSP17.4*和*HSP22.7*上调表达。

Cruz-Mendivil等(2015)报道由于热处理可以诱导*sHSPs*的合成,从而减轻冷害的症状,故以40°C热处理7 min、5°C冷贮藏14 d然后20°C贮藏14 d的番茄果实为材料,进行转录组测序。测序结果表明,热处理后,发现11个*sHSPs*基因上调表达。张俊环和黄卫东(2006)研究发现,热预处理诱导的‘京秀’葡萄(*Vitis vinifera*)果实的耐低温性与HSP17.6的诱导合成有关,表明热预处理能够诱导葡萄果实细胞合成HSPs,并且是在mRNA转录和翻译水平上被调节,从而调节葡萄果实耐低温能力。

另有研究表明*sHSPs*基因家族成员表达量与果实耐冷性呈正相关(Sabehat等1996; Ding等2001; Saltveit 2005; Aghdam等2013),其表达及蛋白积累水平可作为一个评价果蔬对低温耐性及避免采后低温贮藏导致冷害的理想分析方法(Page等2010; Sanchez-Bel等2012; Aghdam等2013; Polenta等2007)。低温诱导后番茄果实*sHSPs*家族成员在表达上明显上调以降低低温伤害(Page等2010; Sanchez-Bel等2012)。Sabehat等(1998)在番茄中发现CI-*sHSPs*和CP-*sHSPs*在果实热激2 d后转入低温储藏,2 d后转录本有明显增加,低温储藏后又继续增加。以上研究说明*sHSPs*在增强植物的耐冷性上也发挥重要的作用。

2.3 氧化胁迫

氧化胁迫对于植物进行光合作用有着很大的影响,尤其会对光系统II (photosystem II, PSII)造成极大的伤害。研究发现,番茄叶绿体HSP21对植物PSII在依赖温度的氧化胁迫中具有保护作用,将HSP21在烟草中过量表达后可以提高烟草的抗氧化能力,说明sHSPs家族成员对植物的抗氧化能力有显著的作用(Zhang等2016)。Netasharir等(2005)研究表明,番茄HSP21能够保护PSII免受氧化胁迫,同时促进果实成熟期间颜色的变化,对果实成熟过程中叶绿体向色素母细胞转换起关键作用。

2.4 盐胁迫

盐胁迫在植物逆境中也占有主导地位,盐胁迫对植物产量的损失和品质下降的影响也是近些年一个重要的非生物胁迫研究课题。Fu等(2016)研究表明,ER-sHSP能够提高植株的耐盐能力,在盐胁迫下,对比野生型非转ER-sHSP植株,转ER-sHSP植株有更粗壮的根来维持一个相对高的含水量;也能够吸收少量的Na⁺,积累更多的渗透物质和Ca²⁺,同时减少对光系统的伤害。并且ER-sHSP在盐胁迫下能够降低其他ER中分子伴侣的表达,说明ER-sHSP的表达能够增强番茄植株的耐盐能力,减轻内质网中盐胁迫引起的ER胁迫。

sHSPs可以正调控盐胁迫,也可以负调控盐胁迫。Sun等(2016)在匍匐剪股颖(*Agrostis stolonifera*)中的研究发现*AsHSP17*基因的过表达会引起植株在发芽期和后发芽生长期对外源脱落酸和盐浓度的超敏性,在这一过程中*AsHSP17*作为分子伴侣负调控光合作用和脱落酸依赖/独立的信号通路使植物对不良环境提高抗性。

3 sHSPs在植物生长发育中的作用

某些特殊的sHSPs在植物生长发育的特定时期也有所表达。sHSPs可以在植物的种子、幼苗中表达。王明强和张道远(2015)研究发现, sHSPs基因转录和蛋白合成在种子的发育、吸胀种子的糊粉层和萌发的胚中都能大量表达。一般在种子发育时期,脱落酸、水杨酸或茉莉酸处理会使sHSPs表达量升高(Ham等2013; Klein等2014)。

在果实发育时期,即使没有任何胁迫, sHSPs的表达量也会升高。番茄CI-HSP17.4的mRNA几乎在果实所有发育阶段都有表达,在成熟后期达到较高水平, CII-HSP17.6在转色期表达最高(Ding

等2001)。叶绿体sHSPs *vis1*基因的表达影响番茄果实成熟过程中果胶的分解和果汁的粘稠程度,说明该蛋白在类囊体膜崩溃或类胡萝卜素形成过程中对质体起保护作用(Ramakrishna等2003)。Arce等(2015)对番茄Heize 1706果实的转录组测序结果分析后找到4个差异表达的sHSPs基因,并认为CI-sHSPs和CII-sHSPs在果实发育过程中起着重要的作用。

sHSPs基因家族不仅在热胁迫等逆境下具有保护细胞的分子伴侣属性,而且一些sHSPs可直接利用其酶的活性在植物生长发育及代谢上发挥重要的调控作用(Donovan和Marr 2016)。近来,Zhang等(2014)在拟南芥中发现一种sHSPs基因家族成员具有DNA糖基化酶ROS5活性,可与组蛋白乙酰转移酶IDM1作用,促进DNA糖基化酶ROS1对DNA的去甲基化来调控其他基因的表达。Trewick等(2015)认为sHSPs能与胞质骨架的肌动蛋白作用,保护和恢复细胞结构。Klein等(2014)发现在植物的热冲击颗粒中含有RNA,他们推测sHSPs能在胁迫环境下保护和保存mRNA。

4 展望

近些年来,越来越多的非生物胁迫类型严重影响到植物的生长发育过程,导致作物减产和品质下降。通过育种手段选育出抗逆农作物新材料成为解决当前问题之急需。植物在长期的进化过程中,形成了一系列独特且复杂的生理机制,涉及信号传导、基因的表达调控、代谢途径的反馈与调节等,能够对不同类型的环境胁迫作出应答,以避免或减少胁迫对自身的伤害。大量的试验均证明sHSPs基因家族是植物响应逆境胁迫的一个普遍且极为重要的媒介分子,采用组成型过表达sHSPs已使多种转基因作物增强了抗逆能力。已有的大量研究结果均表明植物对逆境胁迫的抗性与sHSPs表达量普遍呈正相关。但sHSPs提高植物抗逆能力的具体作用机理,以及sHSPs与其他蛋白质之间是否有协同作用目前仍不清楚,尚需进一步研究。

参考文献

- Aghdam MS, Sevillano L, Flores FB, Bodbodak S (2013). Heat shock proteins as biochemical markers for postharvest chilling stress in fruits and vegetables. *Sci Hort*, 160: 54–64
- Arce DP, Krsticevic FJ, Bertolaccini MR, Ezepeleta J, Ponce SD, Tapia

- E (2015). Analysis of small heat shock protein gene family expression (RNA-Seq) during the tomato fruit maturation. *IFMBE Proc*, 49 (3): 679–682
- Chen X, Lin S, Liu Q, Huang J, Zhang W, Lin J, Wang Y, Ke Y, He H (2014). Expression and interaction of small heat shock proteins (sHsps) in rice in response to heat stress. *Biochim Biophys Acta*, 1844 (4): 818–828
- Cruz-Mendivil A, López-Valenzuela JA, Calderón-Vázquez CL, Vega-García MO, Reyes-Moreno C, Valdez-Ortiz A (2015). Transcriptional changes associated with chilling tolerance and susceptibility in ‘Micro-Tom’ tomato fruit using RNA-Seq. *Postharvest Biol Tec*, 99: 141–151
- de Jong WW, Caspers GJ, Leunissen JAM (1998). Genealogy of the α -crystallin—small heat-shock protein superfamily. *Int J Biol Macromol*, 22 (3–4): 151–162
- Ding CK, Wang CY, Gross KC, Smith DL (2001). Reduction of chilling injury and transcript accumulation of heat shock proteins in tomato fruit by methyl jasmonate and methyl salicylate. *Plant Sci*, 161 (6): 1153–1159
- 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
- Fu C, Liu XX, Yang WW, Zhao CM, Liu J (2016). Enhanced salt tolerance in tomato plants constitutively expressing heat-shock protein in the endoplasmic reticulum. *Genet Mol Res*, 15 (2): gmr15028301
- Fu X (2014). Chaperone function and mechanism of small heat-shock proteins. *Acta Biochim Biophys Sin*, 46 (5): 347–356
- Guo M, Liu JH, Lu JP, Zhai YF, Wang H, Gong ZH, Wang SB, Lu MH (2015). Genome-wide analysis of the *CaHsp20* gene family in pepper: comprehensive sequence and expression profile analysis under heat stress. *Front Plant Sci*, 6: 806
- Ham DJ, Moon JC, Hwang SG, Jang CS (2013). Molecular characterization of two small heat shock protein genes in rice: their expression patterns, localizations, networks, and heterogeneous overexpressions. *Mol Biol Rep*, 40 (12): 6709–6720
- Jung YJ, Nou IS, Kang KK (2014). Overexpression of *Oshsp16.9* gene encoding small heat shock protein enhances tolerance to abiotic stresses in rice. *Plant Breeding Biotech*, 2 (4): 370–379
- Klein RD, Chidawanyika T, Tims HS, Meulia T, Bouchard RA, Pett VB (2014). Chaperone function of two small heat shock proteins from maize. *Plant Sci*, 221–222: 48–58
- Li HC, Li GL, Guo XL (2015). Cloning, expression characteristics and subcellular location of heat shock transcription factor gene (*ZmHsf06*) in *Zea mays*. *J Agric Biotech*, 23 (1): 41–51 (in Chinese with English abstract) [李慧聪, 李国良, 郭秀林 (2015). 玉米热激转录因子基因(*ZmHsf06*)的克隆、表达和定位分析. *农业生物技术学报*, 23 (1): 41–51]
- Li ZM, Palmer WM, Martin AP, Wang RQ, Rainsford F, Jin Y, Patrick JW, Yang YJ, Ruan YL (2012). High invertase activity in tomato reproductive organs correlates with enhanced sucrose import into, and heat tolerance of, young fruit. *J Exp Bot*, 63 (3): 1155–1166
- Lopescaitar VS, Carvalho MCD, Darben LM, Kuwahara MK, Nepomuceno AL, Dias WP, Abdelnoor RV, Marcelino-Guimarães FC (2013). Genome-wide analysis of the *Hsp20* gene family in soybean: comprehensive sequence, genomic organization and expression profile analysis under abiotic and biotic stresses. *BMC Genom*, 14: 577
- Löw D, Brändle K, Nover L, Forreiter C (2000). Cytosolic heat-stress proteins Hsp17.7 class I and Hsp17.3 class II of tomato act as molecular chaperones in vivo. *Planta*, 211 (4): 575–582
- Manin N, Ramakrishna K, Suguna K (2015). Characterization of rice small heat shock proteins targeted to different cellular organelles. *Cell Stress Chaperon*, 20 (3): 451–460
- McLoughlin F, Basha E, Fowler ME, Kim M, Bordowitz J, Katiyar-Aqarwal S, Vierling E (2016). Class I and II small heat-shock proteins together with HSP101 protect protein translation factors during heat stress. *Plant Physiol*, 172 (2): 1221–1236
- Netasharir I, Isaacson T, Lurie S, Weiss D (2005). Dual role for tomato heat shock protein 21: protecting photosystem II from oxidative stress and promoting color changes during fruit maturation. *Plant Cell*, 17 (6): 1829–1838
- Page D, Gouble B, Valot B, Bouchet JP, Callot C, Kretzschmar A, Causse M, Renard CMCG, Faurobert M (2010). Protective proteins are differentially expressed in tomato genotypes differing for their tolerance to low-temperature storage. *Planta*, 232 (2): 483–500
- Pandey B, Kaur A, Gupta OP, Sharma I, Sharma P (2015). Identification of *HSP20* gene family in wheat and barley and their differential expression profiling under heat stress. *Appl Biochem Biotechnol*, 175 (5): 2427–2446
- Polenta GA, Calvete JJ, González CB (2007). Isolation and characterization of the main small heat shock proteins induced in tomato pericarp by thermal treatment. *FEBS J*, 274 (24): 6447–6455
- Poulain P, Gelly JC, Flatters D (2010). Detection and architecture of small heat shock protein monomers. *PLoS ONE*, 5 (4): e9990
- Ramakrishna W, Deng Z, Ding CK, Handa AK, Ozminkowski RH Jr (2003). A novel small heat shock protein gene, *vis1*, contributes to pectin depolymerization and juice viscosity in tomato fruit. *Plant Physiol*, 131 (2): 725–735
- Ruibal C, Castro A, Carballo V, Szabados L, Vidal S (2013). Recovery from heat, salt and osmotic stress in *Physcomitrella patens* requires a functional small heat shock protein *PpHsp16.4*. *BMC Plant Biol*, 13: 174
- Sabehat A, Lurie S, Weiss D (1998). Expression of small heat-shock proteins at low temperatures. A possible role in protecting against chilling injuries. *Plant Physiol*, 117 (2): 651–658
- 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
- Saltveit ME (2005). Influence of heat shocks on the kinetics of chilling-induced ion leakage from tomato pericarp discs. *Postharvest Biol Tec*, 36: 87–92
- Sanchez-Bel P, Egea I, Sanchez-Ballesta MT, Sevillano L, del Carmen Bolarin M, Flores FB (2012). Proteome changes in tomato fruits prior to visible symptoms of chilling injury are linked to de-

- fensive mechanisms, uncoupling of photosynthetic processes and protein degradation machinery. *Plant Cell Physiol*, 53 (2): 470–484
- Sarkar NK, Kim YK, Grover A (2009). Rice sHsp genes: genomic organization and expression profiling under stress and development. *BMC Genom*, 10: 393
- Scharf KD, Siddique M, Vierling E (2001). The expanding family of *Arabidopsis thaliana* small heat stress proteins and a new family of proteins containing α -crystallin domains (ACD proteins). *Cell Stress Chaperon*, 6 (3): 225–237
- 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: 12439
- Sun X, Sun C, Li Z, Hu Q, Han L, Luo H (2016). *AsHSP17*, a creeping bentgrass small heat shock protein modulates plant photosynthesis and ABA-dependent and independent signaling to attenuate plant response to abiotic stress. *Plant Cell Environ*, 39 (6): 1320–1337
- Tao P, Guo WL, Li BY, Wang WH, Yue ZC, Lei JL, Zhong XM (2015). Genome-wide identification, classification, and expression analysis of sHSP genes in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp *pekinensis*). *Genet Mol Res*, 14 (4): 11975–11993
- Treweek TM, Meehan S, Ecroyd H, Carver JA (2015). Small heat-shock proteins: important players in regulating cellular proteostasis. *Cell Mol Life Sci*, 72 (3): 429–451
- Tyedmers J, Mogk A, Bukau B (2010). Cellular strategies for controlling protein aggregation. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 11 (11), 777–788
- van Montfort RLM, Basha E, Friedrich KL, Slingsby C, Vierling E (2001). Crystal structure and assembly of a eukaryotic small heat shock protein. *Nat Struct Biol*, 8: 1025–1030
- Wang A, Yu X, Mao Y, Liu Y, Liu G, Liu Y, Niu X (2015). Overexpression of a small heat-shock-protein gene enhances tolerance to abiotic stresses in rice. *Plant Breeding*, 134 (4): 384–393
- Wang M, Zhang D (2015). Research advance of heat shock protein 70 gene family and its biological functions in plant. *Genom Appl Biol*, 34 (2): 421–428 (in Chinese with English abstract) [王明强, 张道远(2015). 植物热激蛋白70基因家族及其生物学功能研究进展. *基因组学与应用生物学*, 34 (2): 421–428]
- Waters ER (2013). The evolution, function, structure, and expression of the plant sHSPs. *J Exp Bot*, 64 (2): 391–403
- Yu J, Cheng Y, Feng K, Ruan M, Ye Q, Wang R, Li Z, Zhou G, Yao Z, Yang Y, et al (2016). Genome-wide identification and expression profiling of tomato *Hsp20* gene family in response to biotic and abiotic stresses. *Front Plant Sci*, 7 (806): 1215
- Zhang J, Chen H, Wang H, Li B, Yi Y, Kong F, Liu J, Zhang H (2016). Constitutive expression of a tomato small heat shock protein gene *LeHSP21* improves tolerance to high-temperature stress by enhancing antioxidation capacity in tobacco. *Plant Mol Biol Rep*, 34 (2): 399–409
- Zhang JH, Huang WD (2006). Improvement of chilling tolerance and accumulation of small heat shock proteins (sHsp17.6) in grape berry by heat-pretreatment. *Acta Agric Boreali Sin*, 21 (2): 1–5 (in Chinese with English abstract) [张俊环, 黄卫东(2006). 热预处理诱导京秀葡萄果实低温耐性与小分子热激蛋白sHsp17.6合成的关系. *华北农学报*, 21 (2): 1–5]
- Zhang L, Zhang Q, Gao Y, Pan H, Shi S, Wang Y (2014). Overexpression of heat shock protein gene *PfHSP21.4* in *Arabidopsis thaliana* enhances heat tolerance. *Acta Physiol Plant*, 36 (6): 1555–1564

Research advances of small heat shock protein gene family (*sHSPs*) in plants

ZHANG Ning, JIANG Jing*

College of Horticulture, Shenyang Agricultural University; Key Laboratory of Protected Horticulture, Ministry of Education; Key Laboratory of Protected Horticulture of Liaoning Province, Shenyang 110866, China

Abstract: Heat shock protein is a class of protein that can be rapidly synthesized when subjected to environmental stress. It exists in many living cells from bacteria to higher eukaryotes and plays an important role in almost all plants. Eukaryotic heat shock protein can be divided into five families according to the molecular weights: HSP100, HSP90, HSP70, HSP60 and small heat shock proteins (sHSPs). Generally, the molecular weight of sHSPs is around 20 kDa, so it is also called HSP20. Recent studies have shown that the *sHSPs* gene families play an important role in response to plant abiotic stress. In this study, the research progress of *sHSPs* gene structure and function were introduced. It would provide essential information for elucidating its function in different plants on a molecular basis.

Key words: plants; *sHSPs* gene family; research advances

Received 2017-01-20 Accepted 2017-03-20

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31672138).

*Corresponding author (E-mail: jj_syau@hotmail.com).