



拟南芥6个突变体热敏感性差异的比较分析

陈梦雪, 葛晶晶, 刘箭

引用本文:

陈梦雪, 葛晶晶, 刘箭. 拟南芥6个突变体热敏感性差异的比较分析[J]. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(3): 285–291.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4147>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

UV-B预处理诱导拟南芥耐旱性的提高

UV-B-induced Drought Tolerance Improvement in *Arabidopsis thaliana*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 171–176 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4104>

毛竹APX家族基因鉴定和表达分析

Identification and Expression Analysis of the APX Gene Family in *Phyllostachys edulis*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 255–264 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4155>

宁前胡内生真菌 *Fusarium tricinctum* 固体发酵代谢产物研究

Metabolites of *Fusarium tricinctum*, An Endophytic Fungus Isolated from Ningguo *Peucedanum praeruptorum* on Solid Fermentation

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 203–208 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4135>

6种园林植物耐旱性分析

Drought Tolerance of Six Garden Species

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 310–316 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4128>

海南不同生活型植物叶片和根系C、N、P化学计量特征

C, N, and P Concentrations and Their Stoichiometry of Leaves and Roots with Different Life Forms in Hainan Province

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 131–135 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4115>

拟南芥 6 个突变体热敏感性差异的比较分析

陈梦雪, 葛晶晶, 刘箭*

(山东师范大学生命科学学院, 济南 250014)

摘要: 为了解拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)热敏感突变体的热敏感性, 对 6 个常用的拟南芥热敏感突变体 *hot1*、*apx2*、*fes1a*、*hsfa7a*、*hop1-2-3* 和 *hsp70-15* 进行了比较分析。结果表明, 6 个突变体的热敏感性均高于野生型, 但他们之间的热敏感性有显著差异, 45℃ 极度高温下 90 min, *hot1* 的白化死亡率最高, 处理 105 min 后, *fes1a* 也出现高比率的白化死亡, 处理 135 min 后, *apx2*、*hsfa7a* 和 *hop1-2-3* 表现出几乎相同的损伤现象, 热损伤均比 *hsp70-15* 严重。因此, 6 种突变体的热敏感性依次为 *hot1*>*fes1a*>*apx2*、*hsfa7a*、*hop1-2-3*>*hsp70-15*。

关键词: 拟南芥; 突变体; 热敏感性; 热激蛋白; 热激转录因子; 辅助分子伴侣

doi: 10.11926/jtsb.4147

Comparison of Thermo-sensitivity among Six Mutants of *Arabidopsis thaliana*

CHEN Meng-xue, GE Jing-jing, LIU Jian*

(College of Life Science, Shandong Normal University, Jinan 250014, China)

Abstract: In order to understand the thermo-sensitivity of heat sensitive mutants of *Arabidopsis thaliana*, the thermo-sensitivities were compared among six mutants, including *hsp70-15*, *apx2*, *hop1-2-3*, *hsfa7a*, *fes1a* and *hot1*. The results showed that the thermo-sensitivities of six mutants were higher than that of WT, but there were significant difference among them. The 8-day-old seedlings were adapted at 38℃ for 2 h at first, then they were under heat stress at 45℃. Seedlings of mutant *hot1* showed albinism with high mortality under 45℃ for 90 min. Seedlings of mutant *fes1a* also suffered high death rate under 45℃ for 105 min. Further, seedlings of mutants *apx2*, *hsfa7a* and *hop1-2-3* showed almost identical injury phenomenon under 45℃ for 135 min, their heat injury were more severe than that of mutant *hsp70-15*. Therefore, the thermo-sensitivities of six mutants were in the order of *hot1*>*fes1a*>*apx2*, *hsfa7a*, *hop1-2-3*>*hsp70-15*.

Key words: *Arabidopsis thaliana*; Mutant; Heat sensitivity; HSPs; HSFs; Auxiliary molecular chaperone

植物不同于动物, 只能固着生长, 常会暴露于各种各样的胁迫环境中, 如高温等。面对高温胁迫, 植物进化出抵抗高温胁迫的复杂应答机制^[1], 其中植物获得耐热性是一种应对高温胁迫的重要机制, 即植物经历亚致死温度下的热适应, 耐热性提高, 可以承受更严重的热胁迫^[1-2]。获得耐热性使植物能够成功地应对更高温度胁迫^[3]。

植物获得耐热性与热激蛋白(heat shock protein, HSPs)和热激转录因子(heat stress transcription factor, HSFs)的表达调控有关。HSPs 根据分子量大小可分为 5 类: HSP100、HSP90、HSP70、HSP60 和小分子热激蛋白(sHSPs)^[4]。其中 HSP101 具有 ATPase 活性, 属于 HSP100 家族的 AAA+ 伴侣蛋白^[5]。而 *HSP101* 基因的突变株 *hot1* 是利用正向遗传学方法

收稿日期: 2019-09-09

接受日期: 2019-11-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270298)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31270298).

作者简介: 陈梦雪(1997~), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物逆境分子生物学。E-mail: 1336776544@qq.com

*通信作者 Corresponding author. E-mail: ljlsd2002@aliyun.com

发现的第一个热敏感突变体^[3]。HSP70 是细胞中最庞大的分子伴侣家族, 在发生热胁迫时, HSP70 具有防止蛋白变性并帮助已经变性的蛋白恢复活性的功能^[6-7], 并且参与热胁迫过程的反馈调节^[8]。HSP70 功能的有效性需要许多辅助分子伴侣协助, 其中 HOP (HSP organizing protein) 和 Fes1 就是典型的 HSP70 辅助分子伴侣, HOP 作为真核生物中高度保守的单体蛋白, 起到链接 HSP70 和 HSP90 的作用^[9], 并且是 HSP90-受体蛋白复合物组装时所必需的辅助因子^[10], 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) *hop1-2-3* 三突变体呈现热敏感表型^[11]。Fes1A 作为 HSP70 的另一辅助分子伴侣, 是 HSP70 的核苷酸交换因子, 敲除 FES1A 后的突变体获得耐热性明显下降^[12]。HSFs 作为热激转录抑制因子, 调控热诱导基因的表达^[13]。其中 *HSFA7A* 与热适应有关。此外, 与自由基清除有关的 *apx2* (ascorbate peroxidase 2) 突变体也具有明显的热敏感表型^[1]。

虽然目前已经报道了许多拟南芥热敏感突变体, 由于试验条件不一致, 还缺少热敏感突变体的横向比较数据, 不清楚各耐热相关基因对植物获得耐热性的具体贡献如何。因此, 本研究对拟南芥 6 个热敏感突变体 *hsp70-15*、*apx2*、*hop1-2-3*、*hsfa7a*、*fes1a* 和 *hot1* 的获得耐热性进行系统的比较分析, 探讨这几种基因对植物耐热性的贡献, 为植物的获得耐热性研究提供科学数据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验所用拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 热敏感突变体分别为 *hsp70-15* (AT1G79920)、*apx2* (AT3G09640)、*hop1* (AT1G12270)、*hop2* (AT1G62740)、*hop3* (AT4G12400)、*hsfa7a* (AT3G51910)、*fes1a* (AT3G09350)、*hot1* (AT1G74310), 对应的 T-DNA 突变体分别是 *Cs_846012*、*Salk_067939*、*Cs_440234*、*Salk_001113C*、*Salk_023494*、*Salk_080138C*、*Cs_842189* 和 *Salk_066374*。这些 T-DNA 插入突变体种子由美国俄亥俄州立大学拟南芥生物资源中心 (*Arabidopsis* Biological Resource Center, ABRC) 购得。

1.2 方法

拟南芥植株的培育 拟南芥种子用 70% 乙醇和现配置的 1% NaClO 溶液进行灭菌消毒, 用灭

菌的去离子水清洗种子 4~5 次后, 置于 4℃ 春化 3~5 d, 置于培养皿在光照培养箱中培养, 用 Parafilm 膜封口, 光/暗时间为 16 h/8 h, 昼夜温度为 22℃/18℃; 光照强度为 30 μmol/(m² s); 相对湿度为 70%~80%, 10 d 左右将幼苗移至育苗基质中培养。

突变体鉴定 取拟南芥莲座叶, 采用 CTAB 小量法^[14]提取基因组 DNA, 并以基因组 DNA 为模板, 采用双引物法进行 PCR 鉴定, 所用 PCR 引物序列见表 1。

表 1 PCR 扩增所用的引物

Table 1 Primers used for PCR

引物 Primer	序列 Sequence (5'~3')
LBb1.3	GATTTTGCCGATTCGGAACCAC
LB1	CAGAAATGGATAAATAGCCTTGCTTCC
Hsp70-15-RP	GGAGAAGGAATTTGAGATGGC
Hsp70-15-LP	CGCTCTCGTCATTCATTTAGG
Apx2-RP	TGTTGAGATCACTGGAGGACC
Apx2-LP	ACCTGCAAAGGACATGATGAC
Hop1-RP	GCTTCCCGGGTTTTCTTTCAATCA
Hop1-LP	TTGCTTGTATGTGCTACAATGGTG
Hop2-RP	GGTGAGACATATCAACATGGAGATAGC
Hop2-LP	TGTTGTGCTCAAAAAGAGTTCCTCGT
Hop3-RP	ATCTCCGGTTCAGGCTCTTTCCTCTC
Hop3-LP	AATGCAATCAAGCAGATTCTCACGAT
Hsfa7a-RP	TTGCTCACTCATGTGGACTTG
Hsfa7a-LP	GTTCCAGAAGCAAGTTTCGTG
Fes1a-RP	GTACGGACATTCATCTGTAGTTGG
Fes1a-LP	CAAGTTCCTGACTTCTAGGATTGTTC
Hot1-RP	CAAGGCTTGATTGATCACTCTTTCAGC
Hot1-LP	CTTTTTTGTACATCTATTTTCAGAAGATCC

拟南芥幼苗的耐热性分析 幼苗在光照下于 38℃ 预处理 2 h, 然后在 45℃ 下处理 1~3 h。处理后的幼苗重新放入光照培养箱中继续培养 7 d 后, 观察表型并拍照。每种突变体均重复试验 3 次。

2 结果和分析

2.1 突变体纯合株系的获得

首先, 利用结合在 T-DNA 上的特异性引物 LB3 (SAIL 类型的突变体) 或 LBb1.3 (SALK 类型的突变体) 和热敏感突变体所对应基因的特异性引物 RP 为第一轮引物, 对 T-DNA 进行扩增 (图 1: 1, 3)。然后, 利用位于 T-DNA 插入位点两侧的 LP 和 RP 为第二轮引物对目的基因进行扩增 (图 1: 2, 4)。对扩增的 T-DNA 分别进行电泳验证, 结果表明, T-DNA 分别插在对应基因的外显子上 (图 2)。

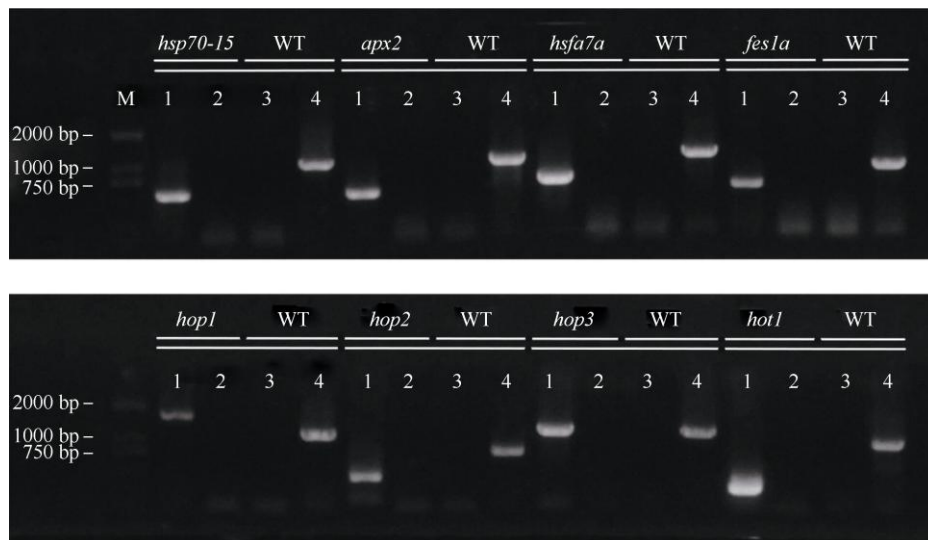


图 1 突变体的 PCR 鉴定。M: D2000 DNA 标记; 1, 3: RP+LBb1.3/LB3 引物; 2, 4: RP+LP 引物。

Fig. 1 PCR identification of mutants. M: D2000 DNA Marker; 1, 3: RP+LBb1.3/LB3 primers; 2, 4: RP+LP primers.

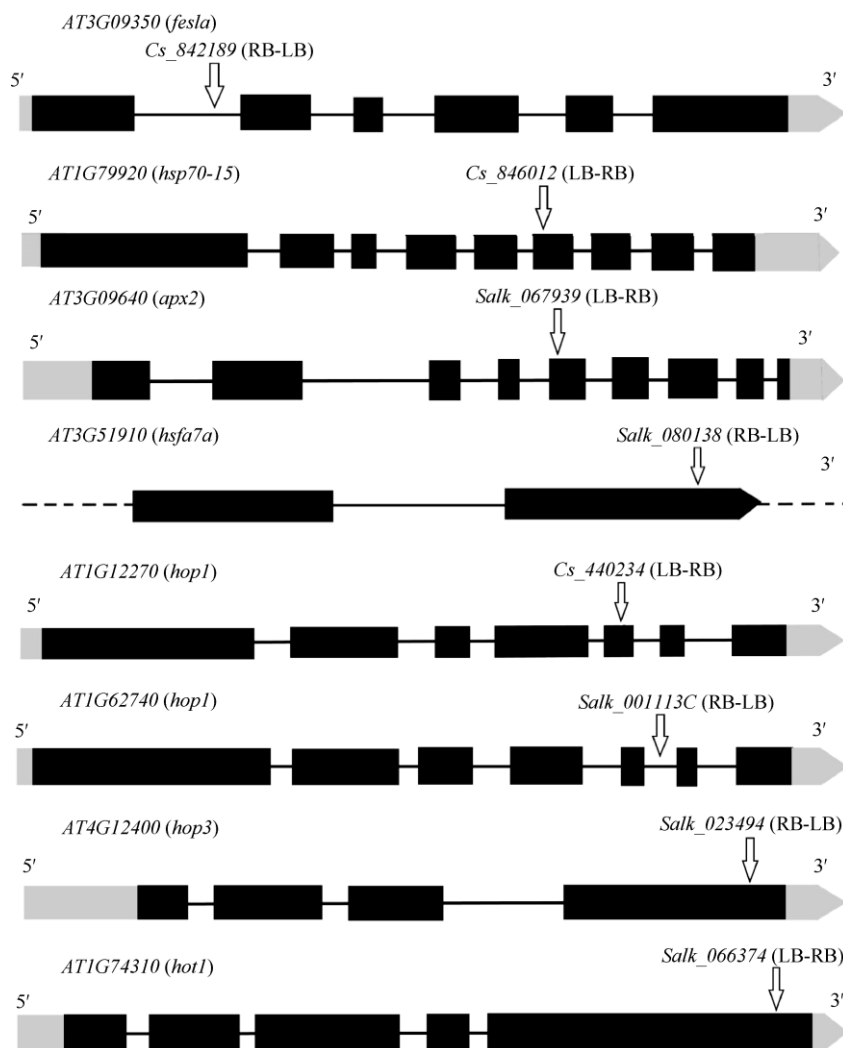


图 2 T-DNA 在突变基因中的位置

Fig. 2 Locations of T-DNAs in mutated genes

2.2 6 个热敏感突变体的耐热性比较

为了验证 6 个拟南芥突变体 *hsp70-15*、*apx2*、*hop1-2-3*、*hsfa7a*、*fes1a* 和 *hot1* 之间的热敏感差异, 对其进行获得耐热性表型分析。在热处理前, 野生型 WT 和 6 个突变体株系均发育正常(图 3: A), 但经过 38°C 热适应 2 h 后在高温 45°C 处理 90 min, 继续培养 7 d, *hot1* 株系逐渐白化死亡(图 3: B), 而其他株系仍正常生长, 说明 *hot1* 热敏感性最高。45°C

高温处理 105 min 后, 不但 *hot1* 株系白化死亡, *fes1a* 株系也出现大量白化死亡, 表明 *fes1a* 的热敏感性低于 *hot1*, 但高于其他 4 个突变体(图 3: C)。

对突变体 *hsp70-15*、*apx2*、*hsfa7a* 和 *fes1a* 继续进行高温胁迫, 以 WT 为对照。当胁迫 2 h 后, *fes1a* 幼苗全部白化死亡, *apx2* 与 *hsfa7a* 出现轻度的损伤, 两者的热损伤均比 *hsp70-15* 严重; *hsp70-15* 与 WT 均没有出现明显的损伤现象(图 3: D)。当高温

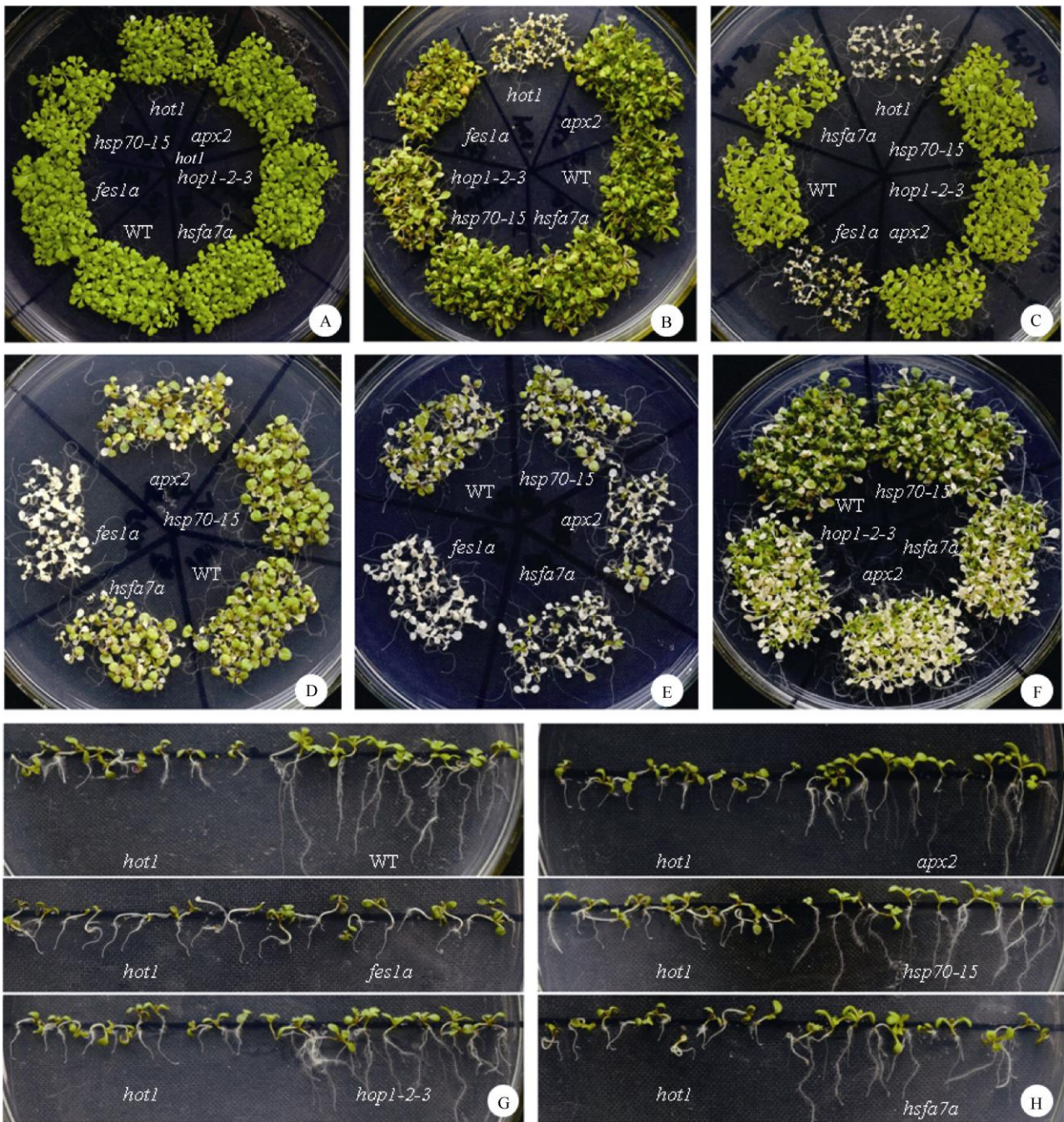


图 3 不同热敏感突变体的热敏感表型比较

Fig. 3 Phenotypic comparison of thermosensitive mutants

胁迫 2.5 h 后, *apx2* 与 *hsfa7a* 株系均出现大量的白化死亡且损伤程度大致相同, 他们的热损伤均比 *hsp70-15* 严重, 但 *hsp70-15* 的热损伤程度大于 WT (图 3: E)。由此可见, *apx2* 与 *hsfa7a* 的热敏感性低于 *fes1a*, 但是高于 *hsp70-15*。

对突变体 *hsp70-15*、*apx2*、*hsfa7a*、*hop1-2-3* 和 WT 进行高温胁迫处理 135 min 后, *hop1-2-3* 的损伤程度与 *apx2* 和 *hsfa7a* 几乎相同, 因此, *apx2*、*hsfa7a* 和 *hop1-2-3* 的热敏感性基本相同。

2.3 6 个热敏感突变体根的获得耐热性比较

为了进一步证实突变体热敏感表型的准确性, 以 *hot1* 为参照, 将 6 个热敏感突变体和野生型 WT 幼苗竖立放置于光照培养箱中, 经过 38°C 获得耐热性处理和 42.5°C 高温处理 2 h 后, 继续竖立培养 7 d, 观察幼苗根系的生长情况(图 3: G, H)。结果表明, 经过高温处理之后, 5 个突变体 *hsp70-15*、*apx2*、*hop1-2-3*、*hsfa7a* 和 *fes1a* 的根长均比 *hot1* 长, 其中 *fes1a* 与 *hot1* 的差异显著($P < 0.05$), 而其余 4 个突变体与

hot1 的差异极显著($P < 0.01$)(图 4)。这与地上部热敏感表型结果一致。

3 结论和讨论

植物的热敏感相关基因及其分子机制是耐热植物生物学研究的热点, 本文研究了 6 个拟南芥热敏感突变体的热敏感性, 即 *fes1a*、*apx2*、*hsp70-15*、*hsp101*、*hsfa7a* 和 *hop1-2-3*, 其中 *hot1* 表现出最大的获得耐热性缺陷。有研究认为, 热激会导致植物内蛋白质错误折叠和蛋白聚集体形成, 从而影响细胞的存活^[5]。而 HSP101 是蛋白质聚集体的解聚蛋白酶, 它与 sHSP 和 HSP70 分子伴侣协同促进这些变性蛋白聚集体的解聚, 有助于恢复细胞内蛋白质稳态^[5]。HSP101 是瓦解聚合蛋白的关键分子伴侣。拟南芥细胞质中 HSP101 为单基因编码^[3], 当该基因发生突变时, 拟南芥瓦解聚合蛋白的功能基本丧失, *hot1* 表现出明显的热敏感表型, 说明瓦解高温导致的变性蛋白聚集体, 是植物耐高温的关键机制。

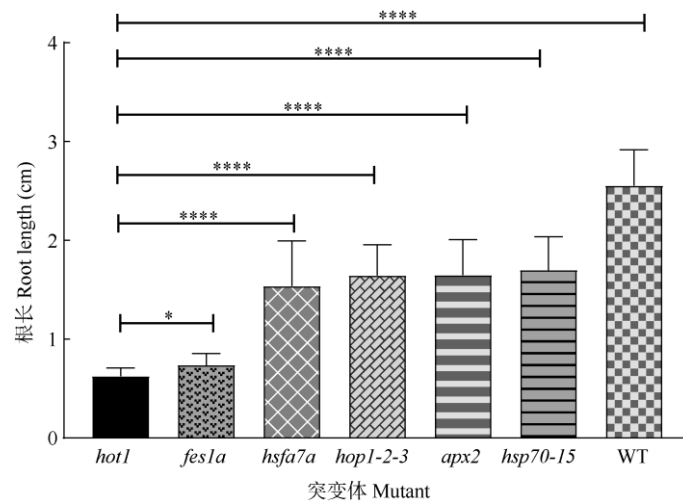


图 4 热胁迫后突变体的根系长度。n=3。

Fig. 4 Root length of mutants that was subjected to a heat stress. n=3.

本研究结果表明, *fes1a* 的热敏感性仅次于 *hot1*, 说明 *Fes1A* 相关途径与植物获得耐热性途径密切相关。Fes1A 作为 HSP70 的核苷酸转换因子, 促进细胞溶质 HSP70 周转, Fes1A 与 HSP70 结合, 可以阻止 HSP70 的降解^[12]。尽管 Fes1A 是 HSP70 的结合蛋白, 但 *fes1a* 的热敏感性明显高于 *hsp70-15*, 其原因可能是 HSP70 为家族蛋白, 在拟南芥中编码 HSP70 的有 18 个基因^[15], HSP70 基因的功能各不

相同, HSP70-1 和植物的耐热性相关^[16-17], HSP70-4 参与维持细胞质中低水平的蛋白质前体和胚胎发生等过程^[17-18], *hsp70-6* 突变体在种子阶段经历热激处理后表现出热敏感表型^[17,19], 本试验中 HSP70-15 在耐热性中扮演重要角色, 但也只是 HSP70 基因家族的重要成员之一。FES1A 是拟南芥中唯一表达的 FES1 基因^[12], *fes1a* 突变意味着钝化了 HSP70 家族的大多数成员, 因此, *fes1a* 突变体表现出比 *hsp70-15*

突变体更加热敏感。

HSFs 作为热激转录因子, 调控着热激蛋白的转录, 在植物受到热胁迫时起重要作用, 但本试验结果表明, *hsfa7a* 突变体的热敏感性却低于 *hot1* 和 *fes1a*。原因可能是, 拟南芥中共有 21 个 HSF, 根据结构特征分为 3 类: A、B 和 C 类^[20]。功能研究表明, 拟南芥中 A 类的 HSF 被认为是转录激活因子, 并且 A1 类成员在激活热诱导基因的转录中起重要作用, 当植物受到热胁迫时, 通过诱导多种转录调节因子(包括其他类别的 HSF、DREB2A、DREB2B、MBF1C 和 bZIP28)的表达来触发转录级联反应, 这些转录调节因子中有几种参与热应激反应和耐热性^[21]。可见, 在热激响应机制中, HSFs 的表达受到多个 HSF 的调控。当 *HSFA7A* 发生突变后, 仅仅是热激调控部分环节被破坏, 其他途径仍然独立发挥作用, 这也解释了 *hsfa7a* 不是极度热敏感突变体。

hop1-2-3 三突变体的热敏感性与 *hsfa7a* 基本相同。HOP 作为一个辅助分子伴侣, 衔接 HSP70 和 HSP90, 从而促进蛋白质的折叠与激活^[9]。而 HSP70 和 HSP90 仅仅是热激响应机制的一部分, 因此当 *HOP* 发生突变时, 破坏了 HSP70 和 HSP90 衔接, 但对其他的 HSPs 功能影响不大, *hop1-2-3* 也不归属于极度热敏感突变体, 说明 HSP70 和 HSP90 是否衔接对植物耐热有一定影响。

APX2 作为一种代表性的 ROS (reactive oxygen species)清除酶, 通常在热激条件下被激活^[22]。植物经历高温后, ROS 在组织中迅速积累, 而 ROS 通常会对生物分子(如 DNA 和蛋白质)和细胞结构造成氧化损伤。因此, 快速激活 ROS 清除系统对于热适应是必须的^[23]。在众多抗氧化酶中, APX 和过氧化氢酶(CAT)为植物热激下 ROS 的主要清除剂^[24]。由于 APX 并不是 ROS 的唯一清除酶, 因此, 当 *APX2* 发生突变后, ROS 响应通路仅仅可能部分受到损坏, 热激产生的 ROS 仍然能够通过 CAT 等清除, *apx2* 表现出与 *hsfa7a* 基本相同的热敏感表型, 说明 ROS 途径对植物耐热性有重要作用。

参考文献

- [1] LARKINDALE J, VIERLING E. Core genome responses involved in acclimation to high temperature [J]. *Plant Physiol*, 2008, 146(2): 748–761. doi: 10.1104/pp.107.112060.
- [2] FU C, HOU Y F, GE J J, et al. Increased *fes1a* thermotolerance is induced by BAG6 knockout [J]. *Plant Mol Biol*, 2019, 100(1/2): 73–82. doi: 10.1007/s11103-019-00844-8.
- [3] HONG S W, VIERLING E. Mutants of *Arabidopsis thaliana* defective in the acquisition of tolerance to high temperature stress [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(8): 4392–4397. doi: 10.1073/pnas.97.8.4392.
- [4] BANIWAL S K, BHARTI K, CHAN K Y, et al. Heat stress response in plants: A complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors [J]. *J Biosci*, 2004, 29(4): 471–487. doi: 10.1007/BF02712120.
- [5] McLOUGHLIN F, KIM M, MARSHALL R S, et al. HSP101 interacts with the proteasome and promotes the clearance of ubiquitylated protein aggregates [J]. *Plant Physiol*, 2019, 180(4): 1829–1847. doi: 10.1104/pp.19.00263.
- [6] GLOVER J R, LINDQUIST S. Hsp104, Hsp70, and Hsp40: A novel chaperone system that rescues previously aggregated proteins [J]. *Cell*, 1998, 94(1): 73–82. doi: 10.1016/S0092-8674(00)81223-4.
- [7] SZABO A, LANGER T, SCHRÖDER H, et al. The ATP hydrolysis-dependent reaction cycle of the *Escherichia coli* Hsp70 system DnaK, DnaJ, and GrpE [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1994, 91(22): 10345–10349. doi: 10.1073/pnas.91.22.10345.
- [8] MORIMOTO R I. Regulation of the heat shock transcriptional response: Cross talk between a family of heat shock factors, molecular chaperones, and negative regulators [J]. *Genes Dev*, 1998, 12(24): 3788–3796. doi: 10.1101/gad.12.24.3788.
- [9] VANNINI A, CRAMER P. Conservation between the RNA polymerase I, II, and III transcription initiation machineries [J]. *Mol Cell*, 2012, 45(4): 439–446. doi: 10.1016/j.molcel.2012.01.023.
- [10] KOSANO H, STENSGARD B, CHARLESWORTH M C, et al. The assembly of progesterone receptor-hsp90 complexes using purified proteins [J]. *J Biol Chem*, 1998, 273(49): 32973–32979. doi: 10.1074/jbc.273.49.32973.
- [11] FERNÁNDEZ-BAUTISTA N, FERNÁNDEZ-CALVINO L, MUÑOZ A, et al. HOP family plays a major role in long-term acquired thermotolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Environ*, 2018, 41(8): 1852–1869. doi: 10.1111/pce.13326.
- [12] ZHANG J X, WANG C, YANG C Y, et al. The role of *Arabidopsis AtFes1A* in cytosolic Hsp70 stability and abiotic stress tolerance [J]. *Plant J*, 2010, 62(4): 539–548. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2010.04173.x.
- [13] KOTAK S, LARKINDALE J, LEE U, et al. Complexity of the heat stress response in plants [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10(3): 310–316. doi: 10.1016/j.pbi.2007.04.011.
- [14] DOYLE J J, DOYLE J L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue [J]. *Phytochem Bull*, 1987, 19: 11–15.

- [15] LIN B L, WANG J S, LIU H C, et al. Genomic analysis of the Hsp70 superfamily in *Arabidopsis thaliana* [J]. Cell Stress Chaperones, 2001, 6(3): 201–208. doi: 10.1379/1466-1268(2001)006<0201:gaohs>2.0.co;2.
- [16] CAZALÉ A C, CLÉMENT M, CHIARENZA S, et al. Altered expression of cytosolic/nuclear HSC70-1 molecular chaperone affects development and abiotic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. J Exp Bot, 2009, 60(9): 2653–2664. doi: 10.1093/jxb/erp109.
- [17] CHEN X, SHI L, ZHU L, et al. Molecular evolution characteristics and expression pattern analysis of the heat shock protein 70 (HSP70) gene superfamily in plant [J]. Genom Appl Biol, 2017, 36(10): 4282–4294. doi: 10.13417/j.gab.036.004282.
- 陈旭, 石垒, 朱璐, 等. 植物 HSP70 蛋白家族分子进化特征及其表达模式分析 [J]. 基因组学与应用生物学, 2017, 36(10): 4282–4294. doi: 10.13417/j.gab.036.004282.
- [18] LEE S, LEE D W, LEE Y, et al. Heat shock protein cognate 70-4 and an E3 ubiquitin ligase, CHIP, mediate plastid-destined precursor degradation through the ubiquitin-26S proteasome system in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2009, 21(12): 3984–4001. doi: 10.1105/tpc.109.071548.
- [19] SU P H, LI H M. *Arabidopsis* Stromal 70-kD heat shock proteins are essential for plant development and important for thermotolerance of germinating seeds [J]. Plant Physiol, 2008, 146(3): 1231–1241. doi: 10.1104/pp.107.114496.
- [20] NOVER L, BHARTI K, DÖRING P, et al. *Arabidopsis* and the heat stress transcription factor world: How many heat stress transcription factors do we need? [J]. Cell Stress Chaperones, 2001, 6(3): 177–189. doi: 10.1379/1466-1268(2001)006<0177:aathst>2.0.co;2.
- [21] LIU H C, CHANG Y Y. Common and distinct functions of *Arabidopsis* class A1 and A2 heat shock factors in diverse abiotic stress responses and development [J]. Plant Physiol, 2013, 163(1): 276–290. doi: 10.1104/pp.113.221168.
- [22] HAN S H, PARK Y J, PARK C M. Light primes the thermally induced detoxification of reactive oxygen species during development of thermotolerance in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell Physiol, 2019, 60(1): 230–241. doi: 10.1093/pcp/pcy206.
- [23] QU A L, DING Y F, JIANG Q, et al. Molecular mechanisms of the plant heat stress response [J]. Biochem Biophys Res Commun, 2013, 432(2): 203–207. doi: 10.1016/j.bbrc.2013.01.104.
- [24] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. Plant Physiol Biochem, 2010, 48(12): 909–930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016.