

植物热激蛋白 70 的分子作用机理及其利用研究进展

齐 妍,徐兆师,李盼松,陈 明,李连城,马有志

(中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程/农业部作物遗传育种重点开放实验室,北京 100081)

摘要:热激蛋白 70(HSP70,heat shock protein 70)广泛参与胁迫环境的响应,在诱发人体肿瘤细胞凋亡,增强肿瘤的免疫原性中起着重要作用。然而,植物 HSP70 的生理功能研究起步较晚,最近的研究发现植物 HSP70 在细胞内主要参与新生肽的折叠与成熟、损伤蛋白的降解和蛋白运输;植物 HSP70 在非生物胁迫环境的应答、抗病性及植物发育中起着重要作用。本文从分子生物学角度,系统综述了植物 HSP70 分子作用机理研究的进展,以及在提高植物抗逆性方面的作用,以期为基因工程方法改良作物抗性提供参考。

关键词:植物热激蛋白 70;分子特性;作用机理;非生物胁迫抗性;抗病性

Research Progress on Molecular Mechanism and Application of HSP70 in Plants

QI Yan,XU Zhao-shi,LI Pan-song,CHEN Ming,LI Lian-cheng,MA You-zhi

(Institute of Crop Sciences,Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Triticeae Crops,Ministry of Agriculture,Beijing 100081)

Abstract:Heat shock protein 70 (HSP70) widely responded to stress environment and played an important role in the promoting tumor cell apoptosis and the control of normal mitosis growth of human cells. However, the physiological function research of HSP70 started later in plant than in animal. Recent researches revealed that plant HSP70 was primarily involved in folding and maturation of nascent peptides,protein transporting,and the degradation of damage protein. Plant HSP70 played an important role in environmental stress response,disease resistance,and development. This paper discussed the molecular functions of HSP70 in enhancing the plant stress tolerance,and systematically reviewed latest progresses on molecular mechanism of plant HSP70 as well as improvement of plant resistance to facilitate broaden work.

Key words:Plant HSP70;molecular characteristic;mechanism of action;abiotic stress resistance;disease tolerance

热激蛋白(HSPs,heat shock proteins)是细胞受到不利环境刺激时被激活并表达增强的一类蛋白,1962年F. Ritossa^[1]在地中海果蝇(*Drosophila melanogaster*)中首次发现,1974年A. Tissieres等^[2]利用SDS-PAGE技术分离到一种蛋白质,并将其命名为热激蛋白。除了一些古生物细菌之外^[3],HSPs几乎存在于所有生物体内^[4],并且高度保守,正常环境下可占细胞内蛋白总量的5%,而在环境刺激尤其

是高温诱导下大量合成,达到蛋白总量的15%^[5]。通常情况下,HSPs作为分子伴侣参与蛋白质的折叠与去折叠、协助蛋白质正确装配、参与蛋白质运输和降解。

HSPs按分子量大小可分为以下几个家族:HSP100(ClpB/A/C)、HSP90(HtpG)、HSP70(DnaK)、HSP60(GroEL)、HSP40(DnaJ)和小分子HSP(IbpA/B)。HSP70是研究最多、在生物体内分

收稿日期:2012-09-04 修回日期:2012-10-18 网络出版日期:2013-04-02

URL:<http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20130402.1733.005.html>

基金项目:国家自然科学基金项目(31171546);转基因生物新品种培育重大专项(2011ZX08002-002)

作者简介:齐妍,硕士,研究方向为生物化学与分子生物学。E-mail:1723637188@qq.com

通信作者:徐兆师,副研究员,博士,硕士生导师,研究方向为植物抗逆分子生物学。E-mail:xuzhaoshi@yahoo.com.cn

布最广、进化上最保守的一类热激蛋白。动物 HSP70 研究起步较早,功能也较为透彻。当动物受到外界胁迫时,HSP70 大量表达并与靶蛋白结合,使其免于变性或去折叠的危害。另外,在正常的环境条件下,HSP70 还具有多项功能:协助新生蛋白的折叠^[6-7],参与细胞内蛋白质的转运^[8],参与免疫复合物的形成和分解^[9]和降解冗余蛋白^[10-11]。近年来,HSP70 在应激反应中的敏感性受到广泛关注。在医学上,HSP70 具有排斥和治疗传染病、促进免疫反应的作用;尤其在肿瘤的治疗中,通过热击诱导 HSP70 的表达,不仅可以诱发肿瘤细胞凋亡,还可以增强肿瘤的免疫原性从而增强自然免疫反应^[12]。

然而,植物 HSP70 的生理功能研究起步较晚。目前,HSP70 在植物中的胁迫应答机理、分子伴侣的作用及其在提高植物抗逆性的功能尚不明确。近年来发现,HSP70 与植物的非生物胁迫、抗病以及发育密切相关。深入研究植物 HSP70 在逆境条件下的功能,对正确认识胁迫信号的传导、抗逆相关基因的调控以及提高作物的抗逆性有着重要的指导意义和实际应用价值。本文结合植物研究现状,对植物 HSP70 的研究现状进行综述。

1 HSP70 的分类和结构

1.1 HSP70 的分类

植物 HSP70 由多个基因家族编码。拟南芥中有 18 个编码 HSP70 的基因^[13],菠菜中至少有 12 个 HSP70 基因^[14]。HSP70 家族按表达情况可分为 HSC70 (heat shock cognate protein) 和 HSP70 两大类。前者在所有细胞内都能表达,属于结构型 HSP,同时也受一定程度的热诱导;后者在正常情况下表达很少或不表达,而在热刺激或其他胁迫下表达迅速增强,属于诱导型 HSP。根据在植物中的定位情况,HSP70 可以分为 4 个亚族:通常 C-端含 EEVD 基序的 HSP70 定位在细胞质中;含 HDEL 基序的定位在内质网,也称 BiP 蛋白,是植物中研究最多的 HSP70;含 PEAEYEEAKK 的定位在线粒体;含 PECD-VLDADFTDSK 的定位在质体^[14]。这些定位于不同位置的 HSP70 在基因结构上也不尽相同,一般胞质 HSP70 内含子很少,只有 1 个或没有,而定位于细胞器的 HSP70 内含子却很多。

1.2 HSP70 的结构特点

HSP70 蛋白非常保守,真核生物 HSP70 和大肠杆菌的 HSP70 的同源性大于 65%,玉米、拟南芥、大豆等细胞质 HSP70 氨基酸的同源性高达 75%。

HSP70 由大约 650 个氨基酸组成,可分为 2 个区域:含有 ATP 酶结构域(ATPase domain)的 N-端的高度保守区和含有多肽结合结构域(peptide-binding domain)的 C-端区域,2 个区域之间由铰链相连(图 1)。

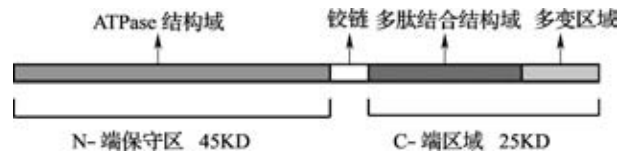
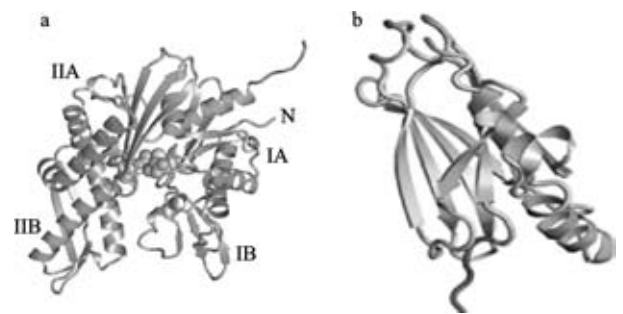


图 1 HSP70 的结构模型

Fig. 1 A structural model of HSP70

N-端的高度保守区:含 ATP 酶结构域,具有 ATPase 酶活性,氨基酸序列高度保守。X 光衍射晶体分析表明,HSP70 的 ATP 酶结构域与肌动蛋白和己糖磷酸激酶的 ATP 酶结构域高度相似,由 2 个大的球形亚功能域 I 和 II 组成,2 个功能域由 2 个交叉 α -螺旋(α -helix)相连,亚功能域 I 和 II 中间被 1 个深中央裂隙分开, α -螺旋和 2 个亚功能域在裂隙底部形成 1 个结合袋,核苷酸和某些金属离子通过弱相互作用结合在这一部位^[15](图 2a)。HSP70 的内在 ATP 酶活性较低,将 ATP 酶结构域的氨基酸片段分离出来,可以得到 1 个非多肽依赖性的 ATP 酶。



a: N-端 ATPase 区结构; b: C-端区域结构

图 2 HSP70 的三维结构图^[18]

Fig. 2 The tomography of HSP70^[18]

C-端区域:可以分为 2 个亚区,一个是分子量为 15KD 的多肽结合结构域,紧连 ATPase 结构域,氨基酸序列相对保守,是 HSP70 与多肽底物的结合部位,多 β -2 (β -sandwich) 片层结构;一个是分子量为 10KD 的 C-端结构多变区域,多 α -螺旋(α -helix)(图 2b)的具体功能尚不明确,可能与某一组特定的蛋白底物互作有关^[16],也有学者认为 α -螺旋结构对于维持 HSP70 的分子伴侣活性具有重要作用^[17]。

有些 HSP70 在 N-端或 C-端存在 1 段信号肽,与 HSP70 在细胞内的定位和驻留有关^[19],植物的信号肽一般在 C-端^[14]。

2 HSP70 的调控机理和作用模式

2.1 HSP70 基因的转录和表达调控

一般真核生物 HSP70 的转录需要以下 3 个步骤:外源刺激激活热激因子(HSF, heat shock factor);HSF 结合 5'上游位于启动子区域的热应答原件(HSE, heat shock element);HSP70 基因转录。在正常情况下,HSF 蛋白与 HSP70 蛋白结合,以抑制状态的单体形式存在。当细胞受到热激或其他伤害时,损伤蛋白与 HSF 竞争结合 HSP70,使大量 HSF 游离出来形成 HSF 三聚体进入细胞核,HSF 三聚体与 HSP70 基因上游具有增强子特性的保守序列 HSE 结合,促进基因转录^[20]。同时 HSP70 蛋白积累,并结合 HSF 转录因子使其重新回到抑制状态。

转录后 HSP70 的 mRNA 半衰期只有 15 ~ 30 min,但在热激条件下则能达到 4 h。J. Thomas 等^[21]的研究表明,HSP70 mRNA 的 3'-UTR 富含 AU,这一区域的删除能提高常温状态下 mRNA 的稳定性。HSP70 的 5'-UTR 有 2 个保守序列,连在其他基因上可以使该基因在热激条件下提高表达水平,推断这一区域可能通过与某些因子结合促进 mRNA 与核糖体的结合,使 HSP70 的 mRNA 优先翻译。同时,细胞在受到热刺激时,大多数基因的 mRNA 停止翻译,而 HSP70 则恰恰相反。

由此可见,热激条件下,HSP70 是通过增强 mRNA 的稳定性和优先翻译来保证机体免受伤害的。

2.2 HSP70 分子伴侣系统的作用模式

HSP70 在细胞内最主要起分子伴侣功能,通过有控制地结合和释放蛋白质,协助新生肽链的正确折叠,参与某些损伤蛋白的降解和蛋白质的跨膜运输,但自身不是折叠蛋白质的组成成分。目前关于 HSP70 的分子伴侣作用模式研究最清楚的是大肠杆菌 DnaK (HSC70 的一种)。DnaK 需要 DnaJ 和 GrpE 2 种辅蛋白调节 DnaK-ATP/ADP 的水解循环。DnaJ 是一种 J 蛋白(J-domain proteins,比如 HSP40),可能与 HSP70 对底物的选择性有关^[22],DnaJ 的 J 结构域介导特定蛋白与 HSP70 结合和相互作用^[23],高等植物如拟南芥中存在 DnaJ 的同源蛋白。GrpE 是原核生物的核苷交换因子(NEF, nucleotide exchange factor,如 HSP110),能打开 DnaK ATP 酶结构域的 2 个球形亚功能域之间的的核苷酸结合位点,加速 ADP 解离,促进 ATP 结合和底物多肽释放^[24]。但植物中没有发现其同源蛋白。X. Zhu 等^[25]对 DnaK 的研究证实了 HSP70 蛋白 N-端 ATPase 结构域和 C-

端的功能域对其分子伴侣功能十分重要。DnaK 辅助新生肽链折叠过程中,ATP 先结合到 DnaK 上,DnaK 的 ATP 酶结构域构象改变并传到多肽结合区, α -螺旋盖子打开,此时 DnaK-ATP 对底物蛋白的亲合力低;这时游离的 DnaJ 与新生肽链结合并将多肽转移到 DnaK 的多肽结合区,ATP 分子水解, α -螺旋盖子关闭,DnaK-ADP 以闭合的状态紧密结合底物多肽;随后 DnaJ 解离,同时 GrpE 结合到 DnaK-ADP-多肽复合物上,促进 ADP 释放,DnaK 的多肽结合区发生一系列热力运动帮助新生肽链正确折叠;ATP 与底物结合, α -螺旋盖子打开,完成初步折叠的底物多肽被释放,DnaK 回到起始状态,与其他未折叠多肽结合进入新的循环^[26-27]。

3 植物 HSP70 的研究现状

HSP70 在植物受到各种非生物胁迫、病原体入侵时以及植株发育等方面起着重要作用,近年来国内外的一些研究证明了植物 HSP70 的功能。

3.1 HSP70 与非生物胁迫

HSP70 在植物受到高温、干旱、低温、高盐等非生物胁迫时可迅速并短时表达,以减少植物细胞受到的伤害。D. Y. Sung 等^[28]研究发现,在拟南芥中胞质 HSC70-1 的过表达能有效提高转基因植株的耐热性。V. Srikanthbabu 等^[29]研究表明,高温胁迫能够诱导豌豆幼苗 HSP70 的 mRNA 量增高,而且直接高温胁迫的豌豆幼苗比经过热驯化的幼苗积累的 HSP70 转录物少,恢复生长也没有热驯化的幼苗快,这说明 HSP70 对提高植物抗热性有一定的作用。Y. C. Qi 等^[30]研究证明水稻线粒体 HSP70 的过表达抑制了高温和氧化引起的细胞凋亡,并且这种抑制作用是通过维持线粒体膜电位差的稳定和抑制活性氧的扩散实现的。然而,并不是所有转 HSP70 的植物都能提高对热伤害的耐性,A. Vitale 等^[31]发现,将酵母 *BiP* 基因转入烟草,在高温胁迫后转基因烟草中的 HSP70 表达量和 BiP 蛋白水平都有提高,但是转基因植株的耐热性并没有增强。

植物的 HSP70 不但对高温胁迫有响应,有的还与冷胁迫有关,对此国内外均有报道。J. V. Anderson 等^[32]在菠菜中发现定位于内质网的一个 HSC70 (BiP) 蛋白在冷胁迫下大量合成,而且 *BiP* 基因的 mRNA 在高温胁迫和水渍胁迫下并不表达;但是菠菜中的一个胞质 HSC70 蛋白却在冷胁迫和热激处理时表达均有上调。有研究称在玉米中获得一个 HSP70 基因 *ZmHSP70*,该基因在受到 42 °C 热激诱

导和 4 ℃ 冷胁迫时表达量均有增加,且在冷胁迫 4 h 时表达量最大^[33]。

HSP70 对干旱胁迫也有一定的抵抗作用,胡秀丽等^[34]研究表明,玉米在受到干旱和高温干旱复合胁迫时,HSP70 均提高玉米叶片的抗氧化防护能力,而且这一过程可能是通过提高干旱高温诱导的抗氧化防护酶活性实现的。

HSP70 参与高盐胁迫的报道目前比较少。M. Montero-Barrientos 等^[35]将哈茨木霉的 HSP70 基因转入拟南芥,有效提高了转基因拟南芥对高盐、高温等非生物胁迫的耐性。A. C. Cazalé 等^[36]研究拟南芥过表达 HSC-1 植株对非生物胁迫的耐性,试验证明 HSC70-1 的过表达提高了拟南芥植株对高盐、高钙的耐受力。X. Chen 等^[37]研究水稻高盐胁迫引起的细胞程序凋亡,发现高盐处理后水稻线粒体 HSP70 表达明显上调,细胞凋亡减弱,这暗示了 HSP70 可能是细胞程序性凋亡中是一个潜在的调节者。

3.2 HSP70 和植物的抗病性

HSP70 与植物抵抗病害关系密切。H. Kanzaki 等^[38]将本氏烟草的胞质 HSP70 沉默,植株表现矮小;在 INF-1 蛋白和假单孢杆菌侵染后均无敏感染答发生;对假单孢杆菌的非宿主抗性减弱;与发病机理相关的蛋白基因转录水平减弱。这说明烟草胞质 HSP70 是 INF-1 介导的敏感染答和对假单孢杆菌非宿主抗性产生的重要组分,在植物抗病信号传导中起重要作用。M. J. Cronje 等^[39]的研究发现,在室温没有 HSP70/HSC70 积累的条件下,用水杨酸处理烟草原生质体引起细胞凋亡;但是在对照组通过热激诱导了 HSP70 的积累,水杨酸处理引起的细胞凋亡则被减弱。研究者认为在病原体入侵时,可通过升高温度产生 HSP70 抑制细胞凋亡。L. D. Noël 等^[40]认为拟南芥胞质 HSC70 和核 HSC70 与 SGT1 的相互作用能够调控拟南芥的免疫应答,植株受病菌侵染后,拟南芥 HSC70 的 2 个亚型表达均有上调,缺失胞质 HSC70 的植株丧失了对病菌的防御能力。但并非所有缺失 HSP70 的突变体植株对病原体的抵抗力都会降低,I. Jungkunz 等^[41]研究发现,拟南芥 *AtHsp70-15* 缺失突变体虽然对高温等非生物胁迫耐性减弱,但对萝卜花叶病毒 TuMV 的抗性却得以增强,这一现象的原因目前还不明确。

3.3 HSP70 与植物发育

HSP70 在植物的发育过程中起重要作用,其表达同样受植物发育阶段的调控。P. H. Su 等^[42-43]的研究表明,在发育早期,敲除胞质 cpHSC70 的拟南

芥突变体无法将蛋白转运到叶绿体,同时敲除 cpHSC70 和与之功能相似的 Tic40 对植株来说则是致死的,说明胞质 HSP70 对叶绿体蛋白的转运十分重要,并且影响植株的早期发育。

I. Jungkunz 等^[13]发现,拟南芥 *AtHsp70-15* 缺失突变体比野生型植株小,并且叶形发生改变,ABA 处理下气孔关闭受到影响,萌发时仍然受 ABA 抑制,高温下植株大幅死亡,这些说明 *AtHsp70-15* 在拟南芥的正常发育和热激反应中起重要作用。A. C. Cazalé 等^[36]研究了改变分子伴侣 HSC70-1 的表达量对拟南芥发育的影响。研究发现,HSC70-1 的过表达引起拟南芥生根减少和根分生组织分裂活性降低,造成过表达植株株型矮小,同时遗传学证据表明 HSC70-1 参与一部分生理过程,都说明这个分子伴侣在拟南芥发育过程中具有必要且特殊的功能。

4 展望

近年来,对植物 HSP70 的研究尤其植物抗逆领域受到越来越多的重视。目前从多种植物中获得了 HSP70 的同源基因,主要起分子伴侣作用,参与新生肽链的折叠、损伤蛋白的降解,还负责某些前体蛋白向内质网的转运^[44]。植物 HSP70 的表达受高温^[29]、低温^[32]、高盐^[37]和干旱^[34]等非生物胁迫的诱导,也受病原体入侵的调控^[40],同时与植物发育相关^[13,42-43]。多数研究证明 HSP70 的过表达可以提高植物对高温^[27,30]和病害的耐受性^[39];但有些研究则恰恰相反^[41]。只有研究清楚 HSP70 的诱导机理和功能,才能有目的地利用 HSP70 提高作物抗逆性。植物对逆境胁迫耐受力的提高并不仅是通过 HSP70 就可以实现的,应该结合其他因素,比如 HSP70 可能与哪些因子协同作用影响植物的逆境耐受性等方面进行综合研究。今后可以通过植物蛋白质组学、基因芯片等方法,也可以利用定点突变、基因沉默筛选植株突变体的同时进行互补验证,更加深入研究 HSP70 基因家族成员的功能,为植物抗逆研究作出贡献。

参考文献

- [1] Ritossa F. A new puffing pattern induced by temperature shock and DNP in *Drosophila* [J]. *Experientia* (Basel), 1962, 18: 571-573
- [2] Tissieres A, Mitchell H K, Tracy U M. Protein synthesis in salivary glands of *Drosophila melanogaster*-relation to chromosome puffs [J]. *J Mol Biol*, 1974, 84: 389-398
- [3] Large A T, Goldberg M D, Lund P A. Chaperones and protein folding in the archaea [J]. *Biochem Soc Trans*, 2009, 37: 46-51
- [4] Macario A J L, de Macario E C. The archaeal molecular chaperone machine: peculiarities and paradoxes [J]. *Genetics*, 1999, 152: 1277-1283

- [5] Parsell D A, Lindquist S. The function of heat-shock proteins in stress tolerance; degradation and reactivation of damaged proteins [J]. *Annu Rev Genet*, 1993, 27:437-496
- [6] Schaffitzel E, Rudiger S, Bukau B, et al. Functional dissection of trigger factor and DnaK; interactions with nascent polypeptides and thermally denatured proteins [J]. *Biol Chem*, 2001, 382:1235-1243
- [7] Frydman J. Folding of newly translated proteins in vivo; the role of molecular chaperones [J]. *Annu Rev Biochem*, 2001, 70:603-647
- [8] Pratt W B, Toft D O. Regulation of signaling protein function and trafficking by the hsp90/hsp70-based chaperone machinery [J]. *Exp Biol Med*, 2003, 228:111-133
- [9] Young J C, Barral J M, Ulrich Hartl F. More than folding; localized functions of cytosolic chaperones [J]. *Trends Biochem Sci*, 2003, 28:541-547
- [10] Chiang H L, Terlecky S R, Plant C P, et al. A role for a 70-kilodalton heat shock protein in lysosomal degradation of intracellular proteins [J]. *Science*. 1989, 246:382-385
- [11] Christopher G, Bercovich B, Stancovski I, et al. Ubiquitin-dependent degradation of certain protein substrates in vitro requires the molecular chaperone Hsc70 [J]. *J Biol Chem*, 1997, 272:9002-9010
- [12] Assimon V A, Gillies A T, Rauch J N, et al. Heat shock protein 70 as an emerging drug target [J]. *J Med Chem*, 2010, 53:4585-4602
- [13] Jungkunz I, Link K, Vogel F, et al. *AtHsp70-15*-deficient *Arabidopsis* plants are characterized by reduced growth, a constitutive cytosolic protein response and enhanced resistance to TuMV [J]. *Plant J*, 2011, 66:985-995
- [14] Guy C L, Li Q B. The organization and evolution of the spinach stress 70 molecular chaperone gene family [J]. *Plant Cell*, 1998, 10:539-556
- [15] Flaherty K M, DeLuca-Flaherty C, McKay D B. Three-dimensional structure of the ATPase fragment of a 70KD heat-shock cognate protein [J]. *Nature* 1990, 346:623-628
- [16] Flynn G C, Chappell T G, Rothman J E. Petide binding and release by proteins implicated as catalysts of protein assembly [J]. *Science*. 1989, 245:385-390
- [17] Rao U M, Reddy P S, Mishra R N, et al. Thermo and PH stable ATP-independent chaperone activity of heat-inducible hsp70 from *Pennisetum glaucum* [J]. *Plant Signal Behav*, 2010, 5:2110-2121
- [18] Chang Y W, Sun Y J, Wang C, et al. Crystal structures of the 70-kDa heat shock proteins in domain disjoining conformation [J]. *J Biol Chem*. 2008, 283:15501-15511
- [19] Munro S, Phelham H R. An Hsp70-like protein in the ER; identity with the 78kd glucose-regulated protein and immunoglobulin heavy chain binding protein [J]. *Cell*, 1986, 46:291-300
- [20] Pockley A G. Heat shock proteins in health and disease; therapeutic targets or therapeutic agents? [J]. *Expert Rev Mol Med*, 2001, 21(3):1-21
- [21] Thomas J, McGarry, et al. The preferential translation of *drosophila* HSP70 mRNA requires sequences in the untranslated leader [J]. *Cell*, 1985, 42:311
- [22] Luke M M, Sutton A, Amdt K T. Characterization of SIS1, a *Saccharomyces cerevisiae* homologue of bacterial DnaJ proteins [J]. *J Cell Biol*, 1991, 114:623-638
- [23] Kelley W L. The J-domain family and the recruitment of chaperone power [J]. *Cell*, 1998, 92:351-366
- [24] Liberek K, Marszalek J, Ang D. The *Escherichia coli* DnaJ and GrpE heat shock proteins jointly stimulate DnaK's ATPase activity [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88:2874-2878
- [25] Zhu X, Zhao X, Burkholder W F, et al. Structural analysis of substrate binding by the molecular chaperone DnaK [J]. *Science*, 1996, 272:1606-1614
- [26] Polier S, Dragovic Z, Hartl F U, et al. Structural basis for the co-operation of Hsp70 and Hsp110 chaperones in protein folding [J]. *Cell*, 2008, 133:1068-1079
- [27] Schuermann J P, Jiang J, Cuellar J, et al. Structure of the Hsp70: Hsc70 nucleotide exchange machine [J]. *Mol Cell*, 2008, 31:232-243
- [28] Sung D Y, Guy C. Physiological and molecular assessment of altered expression of *Hsc70-1* in *Arabidopsis*. evidence for pleiotropic consequences [J]. *Plant Physiol*, 2003, 132:979-987
- [29] Srikanthbabu V, Ganeshkumar, Krishnaprasad B T, et al. Identification of pea genotypes with enhanced thermotolerance using temperature induction response technique (TIR) [J]. *J Plant Physiol*, 2002, 159:535-545
- [30] Qi Y C, Wang H J, Zou Y, et al. Over-expression of mitochondrial heat shock protein 70 suppresses programmed cell death in rice [J]. *FEBS*, 2011, 585:231-239
- [31] Vitale A, Bielli A, Ceriotti A. The binding protein associates with monomeric phaseolin [J]. *Plant Physiol*, 1995, 107:1411-1418
- [32] Anderson J V, Li Q B, Haskell D W, et al. Structural organization of the spinach endoplasmic reticulum-luminal 70-kilodalton heat-shock cognate gene and expression of 70-kilodalton heat-shock genes during cold acclimation [J]. *Plant Physiol*, 1994, 104:1359-370
- [33] 李慧聪, 郭秀林, 王冬梅. 玉米热激蛋白 70 基因对温度胁迫的响应 [J]. *河北农业大学学报*, 2010, 33(6):12-15
- [34] 胡秀丽, 李艳辉, 杨海荣, 等. HSP70 可提高干旱高温复合胁迫诱导的玉米叶片抗氧化防护能力 [J]. *作物学报*, 2010, 36(4):636-644
- [35] Montero-Barrientos M, Hermosa R, Cardoza R E, et al. Transgenic expression of the *Trichoderma harzianum* hsp70 gene increases *Arabidopsis* resistance to heat and other abiotic stresses [J]. *Plant Physiol*, 2010, 167:659-665
- [36] 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, 60:2653-2664
- [37] Chen X, Wang Y, Li J, et al. Mitochondrial proteome during salt stress-induced programmed cell death in rice [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2009, 47(5):407-415
- [38] Kanzaki H, Saitoh H, Ito A, et al. Cytosolic HSP90 and HSP70 are essential components of INF1-mediated hypersensitive response and non-host resistance to *Pseudomonas cichorii* in *Nicotiana benthamiana* [J]. *Mol Plant Pathol*, 2003, 4:383-391
- [39] Cronje M J, Weir I E, Bomman L. Salicylic acid-mediated potentiation of Hsp70 induction correlates with reduced apoptosis in tobacco protoplasts [J]. *Cytometry A*, 2004, 61:76-87
- [40] Noël L D, Cagna G, Stuttmann J, et al. Interaction between SGT1 and cytosolic/nuclear HSC70 chaperones regulates *Arabidopsis* immune responses [J]. *Plant Cell*, 2007, 19:4061-4076
- [41] Jungkunz I, Link K, Vogel F, et al. *AtHsp70-15*-deficient *Arabidopsis* plants are characterized by reduced growth, a constitutive cytosolic protein response and enhanced resistance to TuMV [J]. *Plant J*, 2011, 66:985-995
- [42] Su P H, Li H M. Stromal Hsp70 is important for protein translocation into pea and *Arabidopsis* chloroplasts [J]. *Plant Cell*, 2010, 22:1516-1531
- [43] 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, 146:1231-1241
- [44] Miernyk J A, Duck N B, Shatters R G Jr, et al. The 70-kilodalton heat shock cognate can act as a molecular chaperone during the membrane translocation of a plant secretory protein precursor [J]. *Plant Cell*, 1992, 4:821-829