

张华崇, 闫振华, 赵树琪, 等. 二倍体棉花热激转录因子 HSFs 家族全基因组生物信息学分析[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(20): 35–42.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.20.008

二倍体棉花热激转录因子 HSFs 家族 全基因组生物信息学分析

张华崇, 闫振华, 赵树琪, 黄晓莉, 戴宝生, 李 蔚

(黄冈市农业科学院, 湖北黄冈 438000)

摘要:热激因子(heat shock factors, HSFs)是生物体内调节热激应答的一类转录因子,在热胁迫信号转导和耐热性的产生过程中发挥了重要的作用。从已释放的二倍体亚洲棉和雷蒙德氏棉全基因组测序结果中分别鉴定到 42 个和 40 个 HSFs 蛋白家族成员,运用生物信息学分析其序列特征、亚细胞定位、聚类分析和保守基序等。结果表明,亚洲棉 HSFs 蛋白长度 116~526 个氨基酸,分子量 13 748.4~60 028.2 u,等电点 4.40~8.75;雷蒙德氏棉 HSFs 蛋白长度为 190~528 个氨基酸,分子量 21 993.0~60 413.6 u,等电点 4.36~9.50。染色体定位显示二倍体棉花中的 HSFs 基因不均匀分布在 13 条染色体上;聚类分析表明,HSFs 蛋白序列分为 A、B、C 3 类,每一亚类中二倍体棉花与拟南芥的蛋白具有较高的同源性,趋向于聚集在一起,且每个亚组具有相同或相似的保守基序类型及排列顺序。

关键词:二倍体棉花;热激转录因子;全基因组;生物信息学

中图分类号: Q755 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)20-0035-08

热激因子(heat shock factors, HSFs)是生物体内调节热激应答的一类转录因子,在热胁迫信号转导和耐热性的产生过程中发挥了重要的作用^[1-2]。1988 年,HSFs 基因首先在酵母中发现^[3],植物中的 HSFs 基因最先在番茄中克隆获得^[4]。典型的热激转录因子一般包括 4 个部分:N 端的 DNA 结合域(DNA binding domain, DBD)、寡聚化结构域(HR-A/B)、细胞核定位信号(Nuclear localization signal, NLS)、细胞核输出信号(Nuclear export signal, NES),少数还具有一个 C 端激活域(Cterminal activation domain, CTAD)^[5]。位于 HSFs 基因 N 端的 DBD 中含有一个螺旋-转角-螺旋的疏水结构,能特异地结合热激元件(heat stress element, HSE),诱导下游热激蛋白表达^[6-7]。HR-A/B 含有 2 个疏水七肽重复区域 A 和 B,通过形成卷曲螺旋结构促使 HSFs 形成同源三聚体,根据保守 DBD 和 HR-A/B 区的结构特点,热激转录因子又可以分为 A、B、C 3 类^[8-9],在 A 类、C 类基因中,HR-A/B 中 A、B 结构域之间分别有 21 个和 7 个氨基酸插入;在 B 类基因中,无氨基酸残基插入^[6,10]。NLS 和 NES 含有一簇碱性氨基酸残基,与 HSFs 蛋白家族的亚细胞定位相关^[11-12]。CTAD 以芳族的、大的疏水的及酸性的氨基酸(AHA)基元为特征,在 A 类基因中含特有激活 HSFs 功能的 AHA 基元^[6]。

棉花是喜温植物,适当高温可加快棉株生长发育,但长时间的高温严重影响花粉发育、授粉和受精,对棉花产量和品质

产生不利的影响。随着全球气候的变暖,棉花的耐高温育种显得尤其重要。本研究利用已释放的二倍体亚洲棉和雷蒙德氏棉全基因组测序结果^[13-14],通过生物信息学技术扫描全基因组 HSFs,进一步分析其进化关系、亚细胞定位、理化性质预测和保守基序等,为下一步的选育耐高温新品种提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 全基因组检索 HSF 基因

HSF 基因的结构域信息(PF00447)下载自 Pfam 数据库^[15],利用软件 HMMER3.1b2^[16]在 Cottongen(<https://www.cottongen.org/>)数据库中检索二倍体亚洲棉和雷蒙德氏棉 HSFs 基因家族氨基酸序列,经 Smart 网站^[17](http://smart.embl-heidelberg.de/smart/set_mode.cgi?NORMAL=1)进一步结构域预测确认。

拟南芥 HSF 基因家族氨基酸序列来自 PlantTFDB(<http://planttfdb.cbi.pku.edu.cn/>)数据库^[18]。

1.2 理化性质预测

通过 ExPASy 网站中的程序 ProtParam(<http://web.expasy.org/protparam/>)对 HSFs 蛋白家族蛋白分子量、等电点等基本理化性质进行预测分析。

1.3 亚细胞定位

利用在线软件 WOLF PSORT(<http://www.genscript.com/wolf-psort.html>),以及在线网站 Soft Berry(<http://linux1.softberry.com/berry.phtml>)中的 PROTCOMP 程序共同对 HSFs 蛋白家族进行亚细胞定位预测分析。

1.4 聚类分析

利用生物信息学软件 MEGA5.2 对鉴定的二倍体棉花中的 HSFs 蛋白家族和拟南芥中的 HSFs 蛋白家族进行多重序列比对,采用邻接法构建系统发育树,进行 1 000 次重复。

收稿日期:2017-05-07

基金项目:国家棉花产业技术体系专项资金(编号:CARS-18-41);湖北省农业科技创新中心项目(编号:2016-620-001-03)。

作者简介:张华崇(1989—),男,河南安阳人,硕士,助理农艺师,主要从事棉花抗逆育种研究。E-mail:huachongzhang@163.com。

通信作者:李 蔚,正高职高级农艺师,主要从事棉花育种、栽培和技术推广。E-mail:hbhgliwei@126.com。

1.5 基序分析

利用 MEME 软件分析 HSFs 蛋白家族的 motif 类型和顺序。具体参数设置如下:预测数 10,其他参数为默认。

2 结果与分析

2.1 棉花 HSF 基因家族鉴定

利用结构域预测得到的结构域信息 (PF00447),通过对二倍体棉花全基因组搜索,发现亚洲棉和雷蒙德氏棉分别有 42 条和 40 条具有典型 HSF 结构域蛋白,并统计了其蛋白号、蛋白长度及对应基因所在的染色体(表 1),结果显示,亚洲棉 HSFs 蛋白长度为 116~526 个氨基酸不等;雷蒙德氏棉 HSFs 蛋白长度为 190~528 个氨基酸不等。亚洲棉基因组中的 42 个 HSFs 基因家族成员不均匀分布在 13 条染色体上,其中,A11 号染色体分布最多,为 8 个;A6 号染色体分布最少,为 1 个。雷蒙德氏棉基因组中的 40 个 HSFs 基因家族成员也不均匀分布在 13 条染色体上,其中,D3、D4 和 D6 号染色体分布最多,均为 5 个;D1、D2 和 D12 号染色体分布最少,均为 1 个。

表 1 二倍体棉花中 HSFs 蛋白家族基本特征

序号	蛋白号	蛋白长度 (aa)	分子量 (u)	等电点	染色体
1	Cotton_A_05720	344	39 952.0	6.08	A1
2	Cotton_A_33386	515	56 501.5	4.52	A1
3	Cotton_A_37622	236	27 051.4	5.54	A2
4	Cotton_A_14557	526	60 028.2	5.08	A3
5	Cotton_A_14508	323	35 891.9	6.38	A3
6	Cotton_A_16993	360	41 620.6	5.70	A3
7	Cotton_A_05732	496	54 586.6	5.46	A3
8	Cotton_A_09986	304	33 802.6	4.76	A3
9	Cotton_A_08195	345	39 835.6	5.21	A4
10	Cotton_A_09236	342	37 997.4	5.17	A4
11	Cotton_A_25297	496	55 724.1	5.20	A5
12	Cotton_A_39878	343	38 655.7	8.15	A5
13	Cotton_A_07921	482	53 469.7	4.91	A6
14	Cotton_A_33085	295	33 271.1	8.44	A7
15	Cotton_A_14449	198	21 978.0	6.91	A7
16	Cotton_A_11627	313	34 890.8	4.94	A7
17	Cotton_A_37093	334	37 663.6	8.59	A7
18	Cotton_A_02851	507	56 018.5	6.33	A8
19	Cotton_A_14899	322	36 814.3	7.75	A8
20	Cotton_A_09357	447	50 900.9	4.64	A8
21	Cotton_A_30136	284	31 599.6	5.88	A9
22	Cotton_A_03896	220	25 480.5	8.48	A9
23	Cotton_A_34171	403	46 024.1	4.84	A9
24	Cotton_A_24993	116	13 748.4	5.13	A10
25	Cotton_A_16493	340	39 394.4	5.88	A10
26	Cotton_A_08661	407	45 388.1	7.70	A10
27	Cotton_A_07539	326	36 225.7	6.17	A11
28	Cotton_A_37899	357	41 465.8	6.26	A11
29	Cotton_A_17661	188	21 841.8	8.20	A11
30	Cotton_A_07392	477	53 756.4	5.12	A11
31	Cotton_A_01784	258	29 688.4	8.75	A11
32	Cotton_A_38701	340	38 605.7	5.33	A11
33	Cotton_A_11156	349	39 753.0	6.54	A11
34	Cotton_A_13446	482	54 019.2	4.56	A11
35	Cotton_A_05313	384	44 481.3	5.13	A12
36	Cotton_A_22025	335	38 904.9	6.39	A12

续表 1

序号	蛋白号	蛋白长度 (aa)	分子量 (u)	等电点	染色体
37	Cotton_A_25561	357	41 147.9	4.39	A12
38	Cotton_A_17577	394	45 083.3	5.86	A12
39	Cotton_A_09028	380	42 736.6	4.46	A13
40	Cotton_A_09182	479	52 314.1	4.54	A13
41	Cotton_A_23520	432	47 728.0	5.15	A13
42	Cotton_A_00864	379	43 317.5	4.40	A13
43	Gorai_001G012700	346	40 061.0	5.35	D1
44	Gorai_002G135200	333	37 344.3	8.58	D2
45	Gorai_003G023500	296	32 525.2	5.87	D3
46	Gorai_003G053300	503	55 507.8	6.58	D3
47	Gorai_003G091700	241	27 828.5	9.15	D3
48	Gorai_003G160600	311	34 610.6	4.94	D3
49	Gorai_003G183900	516	56 677.7	4.49	D3
50	Gorai_004G076900	363	41 824.8	5.54	D4
51	Gorai_004G208800	312	34 363.2	4.76	D4
52	Gorai_004G257000	505	55 583.8	5.62	D4
53	Gorai_004G280100	328	36 577.6	6.53	D4
54	Gorai_004G284200	528	60 413.6	5.38	D4
55	Gorai_005G027500	495	55 462.8	5.04	D5
56	Gorai_005G102000	339	38 140.2	8.47	D5
57	Gorai_006G087100	190	21 993.0	8.20	D6
58	Gorai_006G125000	259	29 751.5	9.50	D6
59	Gorai_006G158000	483	53 950.3	4.71	D6
60	Gorai_006G224000	476	53 539.1	5.05	D6
61	Gorai_006G242400	341	39 350.3	5.67	D6
62	Gorai_007G010900	327	36 276.8	6.17	D7
63	Gorai_007G033300	480	52 391.1	4.54	D7
64	Gorai_007G053900	296	33 430.3	8.43	D7
65	Gorai_007G139600	346	39 858.5	5.00	D7
66	Gorai_008G170800	358	41 231.1	4.36	D8
67	Gorai_008G225200	512	56 120.4	4.75	D8
68	Gorai_008G244400	312	34 801.1	5.89	D8
69	Gorai_009G024700	350	39 642.8	5.96	D9
70	Gorai_009G032300	449	50 944.7	4.62	D9
71	Gorai_009G213100	361	40 017.2	8.38	D9
72	Gorai_010G020700	325	36 932.5	7.54	D10
73	Gorai_010G070900	341	38 553.6	5.32	D10
74	Gorai_010G240800	385	44 617.6	5.13	D10
75	Gorai_011G027400	221	25 490.5	8.47	D11
76	Gorai_011G036400	404	45 922.9	4.97	D11
77	Gorai_011G105700	285	31 357.2	6.77	D11
78	Gorai_011G168400	358	41 310.4	5.50	D11
79	Gorai_012G044200	395	45 097.3	5.73	D12
80	Gorai_013G183500	400	44 125.0	4.53	D13
81	Gorai_013G220400	407	45 802.2	4.45	D13
82	Gorai_N013300	358	40 917.0	4.57	D13

2.2 棉花 HSFs 蛋白家族理化性质预测

利用在线网站对二倍体棉花 HSFs 蛋白家族理化性质进行了预测(表 1),预测结果,二倍体棉花中 HSFs 蛋白分子量存在较大差异。其中,亚洲棉中分子量最大的是 Cotton_A_14557,达到了 60 028.2 u,分子量最小的是 Cotton_A_24993,为 13 748.4 u;雷蒙德氏棉中分子量最大的是 Gorai_004G284200,为 60 413.6 u,分子量最小的是 Gorai_006G087100,为 21 993.0 u。等电点变化范围也比较大,其中,亚洲棉中 Cotton_A_01784 等电点最大,为 8.75,Cotton_A_

00864 最小,为 4.40;雷蒙德氏棉中 Gorai.006G125000 等电点最大,为 9.50,Gorai.008G170800 最小,为 4.36,表明 HSFs 蛋白家族从酸性到碱性都有分布。

2.3 棉花 HSFs 蛋白家族亚细胞定位

为了了解 HSFs 蛋白家族发挥功能的区域,利用 2 种亚细胞定位软件预测了二倍体棉花 HSFs 蛋白家族亚细胞定位(表 2),结果表明,2 种软件 WoLF PSORT 和 Protcomp 预测结果类似,大部分 HSFs 蛋白家族定位于细胞核。根据软件

WoLF PSORT 预测发现,HSFs 蛋白家族定位于 1~4 个位置不等,但除亚洲棉中 Cotton_A_24993 和除了雷蒙德氏棉中 Gorai.006G087100 分别定位于叶绿体和细胞质外,其余 HSFs 蛋白家族定位于细胞核分值最高;根据 Protcomp 预测发现,除了雷蒙德氏棉中 Gorai.004G284200 定位于细胞质中,其余 HSFs 蛋白家族均定位于细胞核。综上所述,二倍体棉花的 HSFs 蛋白家族中至少有一种预测定位于细胞核,这符合转录因子在细胞核中调控基因表达的作用特点。

表 2 HSFs 蛋白家族亚细胞定位预测

蛋白号	WoLF PSORT	ProtComp
Cotton_A_07539	nucl(10),vacu(1),cysk(1)	nucl(10.0)
Cotton_A_24993	chlo(4),nucl(4),extr(3),cyto(2)	nucl(9.9),cyto(3.7)
Cotton_A_37093	nucl(12),cyto(1)	nucl(10.0)
Cotton_A_05313	nucl(14)	nucl(10.0)
Cotton_A_34171	nucl(13)	nucl(10.0)
Cotton_A_05732	nucl(14)	nuclr(9.7)
Cotton_A_09028	nucl(12),cysk(1)	nuclr(10.0)
Cotton_A_14899	nucl(14)	nucl(9.9)
Cotton_A_09986	nucl(14)	nucl(10.0)
Cotton_A_11627	nucl(13)	nucl(10.0)
Cotton_A_16993	nucl(14)	nucl(10.0)
Cotton_A_37899	nucl(14)	nucl(9.9)
Cotton_A_02851	nucl(14)	nucl(10.0)
Cotton_A_30136	nucl(11),cyto(2)	nucl(10.0)
Cotton_A_09182	nucl(14)	nucl(9.9)
Cotton_A_16493	nucl(12),cyto(2)	nucl(10.0)
Cotton_A_03896	nucl(12),cyto(1)	nucl(10.0)
Cotton_A_17661	nucl(8),cyto(3),mito(3)	nucl(10.0)
Cotton_A_08195	nucl(14)	nucl(10.0)
Cotton_A_39878	nucl(12),cyto(1)	nucl(9.9)
Cotton_A_14557	nucl(11),cyto(3)	Cyto(2.9)
Cotton_A_23520	nucl(14)	nucl(9.9)
Cotton_A_08661	nucl(13)	nucl(10.0)
Cotton_A_14449	nucl(9),cyto(3),chlo(1)	nucl(10.0)
Cotton_A_05720	nucl(13)	nucl(10.0)
Cotton_A_25297	nucl(13)	nucl(10.0)
Cotton_A_07392	nucl(13.5),cyto_nucl(7.5)	nucl(9.8)
Cotton_A_00864	nucl(11),cyto(1),pero(1)	nucl(10.0)
Cotton_A_33085	nucl(13)	nucl(10.0)
Cotton_A_01784	nucl(13)	nucl(9.9)
Cotton_A_14508	nucl(8),cyto(3),chlo(2)	nucl(10.0)
Cotton_A_38701	nucl(13)	nucl(10.0)
Cotton_A_11156	nucl(10),chlo(4)	nucl(9.9)
Cotton_A_09236	nucl(13)	nucl(10.0)
Cotton_A_22025	nucl(13)	nucl(10.0)
Cotton_A_09357	nucl(14)	nucl(10.0)
Cotton_A_07921	nucl(13.5),cyto_nucl(7.5)	nucl(10.0)
Cotton_A_25561	nucl(7),chlo(3),cyto(2),extr(2)	nucl(10.0)
Cotton_A_33386	nucl(14)	nucl(10.0)
Cotton_A_17577	nucl(14)	nucl(10.0)
Cotton_A_13446	nucl(13)	nucl(10.0)
Cotton_A_37622	nucl(14)	nucl(9.9)
Gorai.001G012700	nucl(13)	nucl(8.7)
Gorai.002G135200	nucl(11),cyto(2)	nucl(7.3)
Gorai.003G023500	nucl(13)	nucl(8.9)
Gorai.003G053300	nucl(14)	nucl(8.9)
Gorai.003G091700	nucl(14)	nucl(8.6)
Gorai.003G160600	nucl(12),cysk(2)	nucl(8.7)

续表 2

蛋白号	WoLF PSORT	ProtComp
Gorai. 003G183900	nucl(14)	nucl(8. 9)
Gorai. 004G076900	nucl(14)	nucl(8. 9)
Gorai. 004G208800	nucl(10. 5) , cyto_nucl(6) , cysk(2)	nucl(7. 2)
Gorai. 004G257000	nucl(14)	nucl(8. 9)
Gorai. 004G280100	nucl(7) , chlo(2) , cyto(2) , cysk(2)	nucl(7. 3)
Gorai. 005G027500	nucl(14)	nucl(7. 3)
Gorai. 005G102000	nucl(12) , cyto(1)	nucl(8. 5)
Gorai. 006G087100	cyto(6. 5) , nucl(4) , cyto_E. R. (4) , mito(3)	nucl(8. 6)
Gorai. 006G125000	nucl(13)	nucl(8. 5)
Gorai. 006G158000	nucl(14)	nucl(7. 3)
Gorai. 006G224000	nucl(11. 5) , cyto_nucl(6. 5) , pero(2)	nucl(7. 5)
Gorai. 006G242400	nucl(10) , cyto(4)	nucl(8. 8)
Gorai. 007G010900	nucl(10) , vacu(1) , cysk(1) , cyto_pero(1)	nucl(8. 8)
Gorai. 007G033300	nucl(14)	nucl(8. 8)
Gorai. 007G053900	nucl(13)	nucl(8. 8)
Gorai. 007G139600	nucl(14)	nucl(9. 0)
Gorai. 008G170800	nucl(6) , chlo(3) , cyto(3) , extr(2)	nucl(8. 7)
Gorai. 008G225200	nucl(13. 5) , cyto_nucl(7. 5)	nucl(9. 0)
Gorai. 008G244400	nucl(11) , cysk(2)	nucl(8. 9)
Gorai. 009G024700	nucl(9) , chlo(5)	nucl(8. 7)
Gorai. 009G213100	nucl(13)	nucl(10. 0)
Gorai. 010G020700	nucl(13)	nucl(9. 8)
Gorai. 010G070900	nucl(14)	nucl(10. 0)
Gorai. 010G240800	nucl(13)	nucl(10. 0)
Gorai. 011G027400	nucl(13)	nucl(10. 0)
Gorai. 011G036400	nucl(13)	nucl(10. 0)
Gorai. 011G105700	nucl(12) , cyto(1)	nucl(10. 0)
Gorai. 011G168400	nucl(13. 5) , cyto_nucl(7. 5)	nucl(10. 0)
Gorai. 012G044200	nucl(14)	nucl(10. 0)
Gorai. 013G183500	nucl(13)	nucl(9. 9)
Gorai. 013G220400	nucl(11) , cyto(1) , cysk(1)	nucl(9. 9)
Gorai. N013300	nucl(11. 5) , cyto_nucl(6. 5) , extr(1)	nucl(10. 0)
Gorai. 004G284200	nucl(14)	Cyto(4. 2)
Gorai. 009G032300	nucl(14)	nucl(10. 0)

注: nucl(细胞核) ; vacu(液泡) ; cysk(细胞骨架) ; extr(细胞外) ; pero(过氧化物酶体) ; cyto(细胞质) ; mito(线粒体) ; E. R. (内质网) ; chlo(叶绿体)。括号内的数值代表预测的综合得分。

2.4 棉花 HSFs 蛋白家族聚类分析

为了揭示二倍体棉花 HSFs 蛋白家族的进化关系,将亚洲棉和雷蒙德氏棉的 42 条和 40 条 HSFs 蛋白,与下载的 21 条拟南芥 HSFs 蛋白家族进行聚类分析(图 1)。结果显示,103 条 HSFs 蛋白序列分为了 A、B、C 3 类,其中 A 类含有 9 个亚类(A1、A2、A3、A4、A5、A6、A7、A8、A9),二倍体棉花都不含有 A7 亚类,每一亚类中二倍体棉花与拟南芥的蛋白具有较高的同源性,趋向于聚集在一起,例如,雷蒙德氏棉 Gorai. 008G170800、Gorai. N013300 和亚洲棉 Cotton_A_25561、Cotton_A_00864、Cotton_A_24993 与拟南芥中的 HSF 蛋白 AT1G67970(AtHsfA8a)互为同源蛋白而聚集在一起。B 类含有 5 个亚类(B1、B2、B3、B4、B5),且二倍体棉花中完整地含有 5 个亚类,而拟南芥不含有亚类 B5。C 类中只有 1 个亚类 C1,且二倍体棉花和拟南芥中都存在。此外,不同亚类 HSF 蛋白虽聚集在一起,但二倍体棉花与拟南芥却趋向于形成不同的分枝,且亚洲棉中存在与雷蒙德氏棉同源的 HSF 蛋

白(除 Cotton_A_24993 和 Cotton_A_22025)。

2.5 棉花 HSFs 蛋白家族基序分析

对二倍体棉花 82 个 HSFs 蛋白家族保守基序的分析结果见图 2,82 个 HSFs 蛋白家族含有 10 个保守基序,长度为 11 ~ 50 个氨基酸。进一步分析 10 个保守基序在不同亚组 HSFs 蛋白中的分布(图 3),结果表明,HSFs 蛋白家族含有保守基序个数从 2 ~ 8 个不等,每个亚组具有相同或相似的保守基序类型及排列顺序。例如,A1 亚类 Gorai. 003G053300、Gorai. 003G183900、Gorai. 007G033300、Gorai. 004G257000、Gorai. 008G225200、Gorai. 013G183500、Cotton_A_02851、Cotton_A_05732、Cotton_A_23520、Cotton_A_07921、Cotton_A_33386 和 Cotton_A_09182 具有相似的基序(7 ~ 8 个),也具有相似的排列顺序。

3 讨论

在全球气候变暖的环境下,高温对棉花的正常生长发育

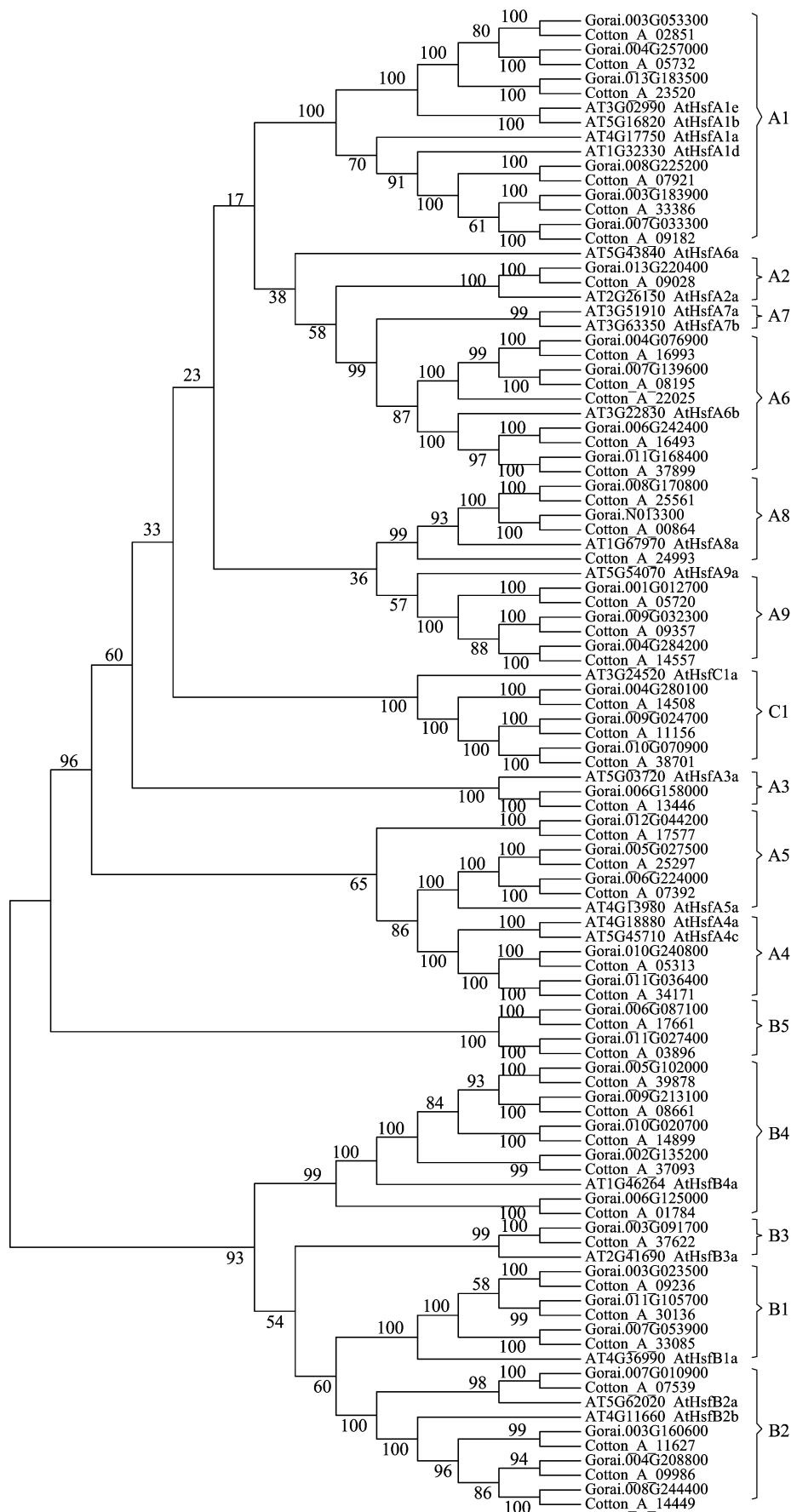


图1 拟南芥和二倍体棉花 HSF 蛋白系统发育树



图2 HSFs 蛋白家族保守基序

产生了不利的影响,常常诱使棉叶凋萎,花粉失水干缩,蕾铃大量脱落^[19]。HSFs 是植物响应热胁迫保护自身免受高温伤害的一类转录因子,研究发现拟南芥、水稻、大豆中分别有 21、25、52 个 HSFs^[20-22]。本研究基于二倍体棉花雷蒙德氏棉和亚洲棉测序的完成,通过全基因组进行搜索分析,亚洲棉和雷蒙德氏棉分别鉴定出 42 个和 40 个具有典型 HSF 结构域蛋白,Wang 等利用表达序列标签组装和全基因组分析技术在陆地棉 D 亚组中也鉴定得到 40 个 HSFs 基因^[9]。本研究中 HSFs 蛋白家族分为 A、B、C 3 类,每类含有的 HSF 数目不同,理化性质也存在较大差异,且不均匀地分布在不同染色体上,表明二倍体棉花 HSFs 蛋白家族存在广泛的多样性,这也为功能的多样性奠定了基础。

HSFs 作为一类转录因子,要通过调控相关基因的表达行使功能,其表达模式有组成型表达和诱导型表达 2 类,广泛参与植物响应高温、干旱和氧化等多种逆境胁迫^[23-25]。虽然在模式植物拟南芥和番茄中的研究较为详尽,拟南芥 *AtHSA2* 基因过表达显著提高了转基因拟南芥耐热性^[26-27],而敲除 *AtHSA2* 基因抑制了下游热激蛋白基因的表达,明显提高了拟南芥对高温敏感性^[28-29]。棉花中关于 HSFs 研究的报道还很少,相关研究表明,陆地棉中 HSFs 基因在响应高温和纤维发育过程中发挥重要作用^[9]。但 HSFs 表达调控机制尤其是上游调控机制,不同 HSFs 基因在响应同一外界刺激和同一 HSFs 基因在不同逆境胁迫中是否存在保守的信号转导途径等等,还有待进一步研究阐明。

参考文献:

- [1] 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 & Development*, 1998, 12(24): 3788 - 3796.
- [2] 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]. *Journal of Biosciences*, 2004, 29(4): 471 - 487.
- [3] Wiederrecht G, Seto D, Parker C S. Isolation of the gene encoding the *S. cerevisiae* heat shock transcription factor [J]. *Cell*, 1988, 54(6): 841 - 853.
- [4] Scharf K D, Rose S, Zott W, et al. Three tomato genes code for heat stress transcription factors with a region of remarkable homology to the DNA - binding domain of the yeast HSF [J]. *Embo Journal*, 1990, 9(13): 4495 - 4501.
- [5] Hübel A, Schffl F. *Arabidopsis* heat shock factor: isolation and characterization of the gene and the recombinant protein [J]. *Plant Molecular Biology*, 1994, 26(1): 353 - 362.
- [6] Scharf K D, Berberich T, Ebersberger I, et al. The plant heat stress transcription factor (Hsf) family: structure, function and evolution [J]. *Biochimica Et Biophysica Acta*, 2012, 1819(2): 104 - 119.
- [7] Sakurai H, Enoki Y. Novel aspects of heat shock factors: DNA recognition, chromatin modulation and gene expression [J]. *FEBS Journal*, 2010, 277(20): 4140 - 4149.
- [8] Kotak S, Port M, Ganguli A, et al. 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 [J]. *The Plant Journal*, 2004, 39(1): 98 - 112.
- [9] Wang J, Sun N, Deng T, et al. Genome - wide cloning, identification, classification and functional analysis of cotton heat shock transcription factors in cotton (*Gossypium hirsutum*) [J]. *BMC Genomics*, 2014, 15(1): 961.
- [10] Harrison C J, Bohm A A, Nelson H C. Crystal structure of the DNA binding domain of the heat shock transcription factor [J]. *Science*, 1994, 263(5144): 224 - 227.
- [11] Görlich D, Kutay U. Transport between the cell nucleus and the cytoplasm [J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 1999, 15: 607 - 660.
- [12] Heerklotz D, Döring P, Bonzelius F, et al. The balance of nuclear import and export determines the intracellular distribution and function of tomato heat stress transcription factor HsfA2 [J]. *Molecular and Cellular Biology*, 2001, 21(5): 1759 - 1768.

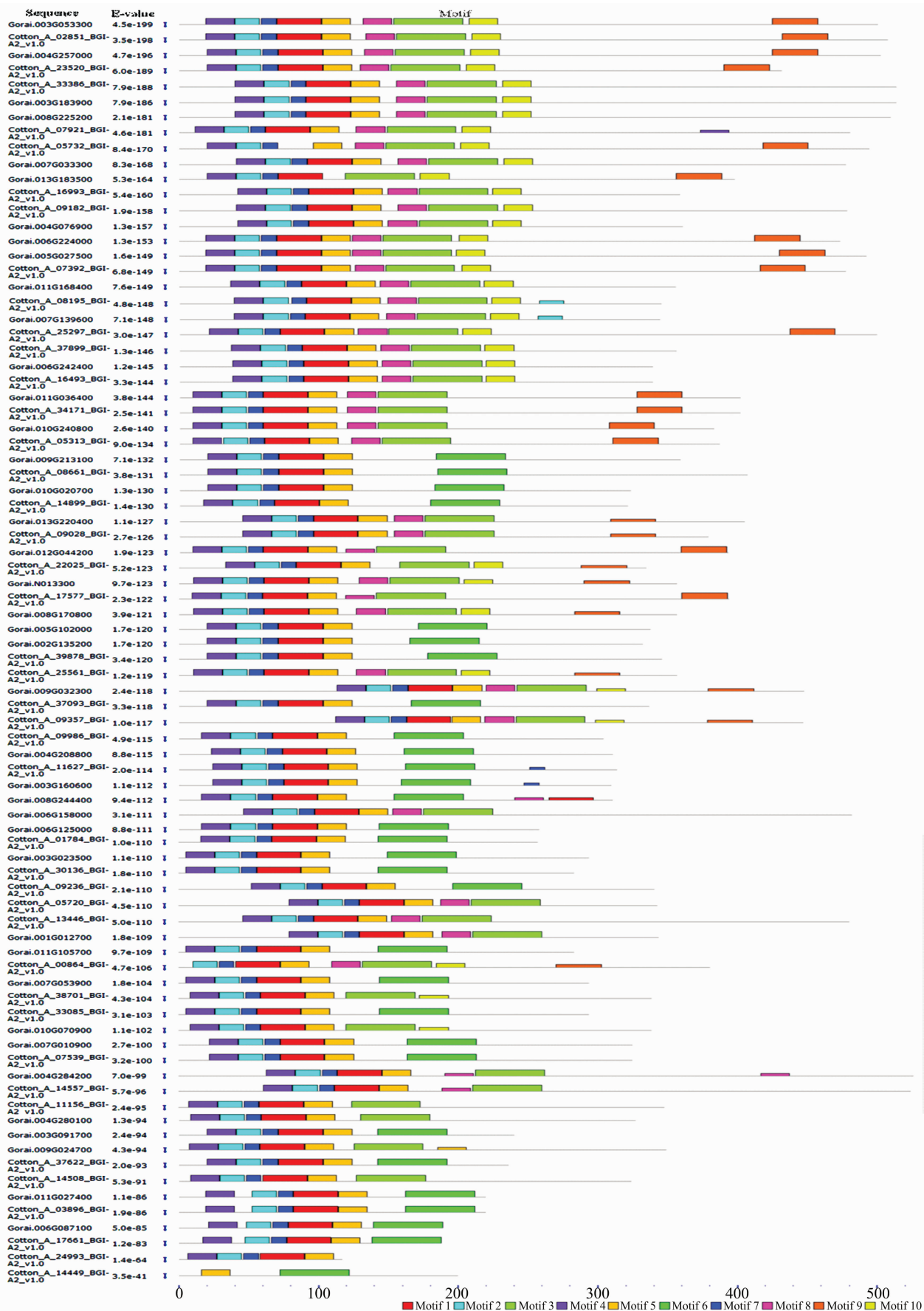


图3 二倍体棉花 HSFs 蛋白保守基序分布

- [13] Li F, Fan G, Wang K, et al. Genome sequence of the cultivated cotton *Gossypium arboreum* [J]. Nature Genetics, 2014, 46 (6): 567 – 572.
- [14] Wang K, Wang Z, Li F, et al. The draft genome of a diploid cotton *Gossypium raimondii* [J]. Nature Genetics, 2012, 44 (10): 1098 – 1103.
- [15] Finn R D, Coghill P, Eberhardt R Y, et al. The Pfam protein families database: towards a more sustainable future [J]. Nucleic Acids Research, 2016, 44 (D1): 279 – 285.
- [16] Finn R D, Clements J, Eddy S R. HMMER web server: interactive sequence similarity searching [J]. Nucleic Acids Research, 2011, 39: 29 – 37.
- [17] Schultz J, Milpetz F, Bork P, et al. SMART, a simple modular architecture research tool: identification of signaling domains [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1998, 95 (11): 5857 – 5864.
- [18] Jin J, He K, Tang X, et al. An Arabidopsis transcriptional regulatory map reveals distinct functional and evolutionary features of novel transcription factors [J]. Molecular Biology and Evolution, 2015, 32 (7): 1767 – 1773.
- [19] 阿布力孜, 开赛尔, 阿吉古丽, 等. 干热风对棉花生长发育的危害及对策建议 [J]. 农业科技通讯, 2009 (10): 68 – 69.
- [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.
- [21] Guo J, Wu J, Ji Q, et al. Genome – wide analysis of heat shock transcription factor families in rice and *Arabidopsis* [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2008, 35 (2): 105 – 118.
- [22] Chung E, Kim K M, Lee J H. Genome – wide analysis and molecular characterization of heat shock transcription factor family in *Glycine* max [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2013, 40 (3): 127 – 135.
- [23] Storozhenko S, De Pauw P, Van Montagu M, et al. The heat – shock element is a functional component of the *Arabidopsis* *APX1* gene promoter [J]. Plant Physiology, 1998, 118 (3): 1005 – 1014.
- [24] Panchuk I I, Volkov R A, Schöffl F. Heat stress – and heat shock transcription factor – dependent expression and activity of ascorbate peroxidase in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2002, 129 (2): 838 – 853.
- [25] Panikulangara T J, Eggers – Schumacher G, Wunderlich M, et al. Galactinol synthase 1. A novel heat shock factor target gene responsible for heat – induced synthesis of raffinose family oligosaccharides in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2004, 136 (2): 3148 – 3158.
- [26] Nishizawa A, Yabuta Y, Yoshida E, et al. *Arabidopsis* heat shock transcription factor A2 as a key regulator in response to several types of environmental stress [J]. The Plant Journal, 2006, 48 (4): 535 – 547.
- [27] Ogawa D, Yamaguchi K, Nishiuchi T. High – level overexpression of the *Arabidopsis* *HsfA2* gene confers not only increased thermotolerance but also salt/osmotic stress tolerance and enhanced callus growth [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58 (12): 3373 – 3383.
- [28] Schramm F, Ganguli A, Kiehlmann E, et al. The heat stress transcription factor *HsfA2* serves as a regulatory amplifier of a subset of genes in the heat stress response in *Arabidopsis* [J]. Plant Molecular Biology, 2006, 60 (5): 759 – 772.
- [29] Charng Y Y, Liu H C, Liu N Y, et al. A heat – inducible transcription factor, *HsfA2*, is required for extension of acquired thermotolerance in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2007, 143 (1): 251 – 262.

(上接第 34 页)

- [20] 邢淑娟, 刘开华. 蔬菜速冻工艺研究进展 [J]. 长江蔬菜, 2004 (1): 37 – 41.
- [21] Joubert E, Wium G, Sadie A. Effect of temperature and fruit – moisture content on discolouration of dried, sulphured Bon Chretien pears during storage [J]. International Journal of Food Science and Technology. 2001, 36 (1): 99 – 105.
- [22] 姜永平, 宋益民, 袁春新. 芥菜烫漂工艺的研究 [J]. 中国农学通报, 2014, 30 (30): 101 – 105.
- [23] 何士敏, 秦家顺, 何秀丽, 等. 速冻贮藏和保鲜蔬菜营养成分比较 [J]. 食品研究与开发, 2010, 31 (10): 201 – 204.
- [24] 刘 燕. 典型果蔬的综合保鲜包装技术研究 [D]. 无锡: 江南大学, 2008.
- [25] Jacobsson A, Nielsen T, Sjöholm I. Effects of type of packaging material on shelf – life of fresh broccoli by means of changes in weight, colour and texture [J]. European Food Research and Technology, 2004, 218 (2): 157 – 163.
- [26] 房祥军, 郅海燕, 宋丽丽, 等. 减压贮藏保持茭白采后品质及调控细胞壁物质代谢 [J]. 农业工程学报, 2013, 29 (12): 257 – 259.
- [27] 李 玲, 王如福. 果蔬减压贮藏研究进展 [J]. 山西农业科学, 2007, 35 (3): 72 – 75.
- [28] 张香美, 郝秋娟, 赵凤存, 等. 三种保鲜剂对芥菜保鲜效果的影响 [J]. 食品工业科技, 2009, 30 (3): 295 – 297.
- [29] Martín – Belloso O, Oms – Oliu G, Soliva – Fortuny R. Effect of ripeness on the shelf – life of fresh – cut melon preserved by modified atmosphere packaging [J]. European Food Research and Technology, 2007, 225 (3/4): 301 – 311.
- [30] Liu C L, Hsu C K, Hsu M M. Improving the quality of fresh – cut pineapples with ascorbic acid/sucrose pretreatment and modified atmosphere packaging [J]. Packaging Technology and Science, 2007, 20 (5): 337 – 343.
- [31] Fernández – Trujillo J P, Artés F. Quality improvement of peaches by intermittent warming and modified – atmosphere packaging [J]. Zeitschrift für Lebensmitteluntersuchung und – Forschung A, 1997, 205 (1): 59 – 63.
- [32] 刘 伟. 草莓、水蜜桃综合保鲜包装工程化技术研究 [D]. 无锡: 江南大学, 2011.
- [33] 肖功年, 张 懋, 彭 建, 等. 草莓气调、涂膜、臭氧等的保鲜研究 [J]. 食品工业科技, 2003, 24 (4): 71 – 73.
- [34] An J, Zhang M, Lu Q. Changes in some quality indexes in fresh – cut green asparagus pretreated with aqueous ozone and subsequent modified atmosphere packaging [J]. Journal of Food Engineering, 2007, 78 (1): 340 – 344.
- [35] Zhang M, Xiao G, Salokhe V M. Preservation of strawberries by modified atmosphere packages with other treatments [J]. Packaging Technology and Science, 2006, 19 (4): 183 – 191.