

文章编号: 1674-7054(2011)04-0297-05

热休克蛋白在植物抗逆反应中的作用

周丽, 何非, 潘秋红, 段长青

(中国农业大学 食品科学与营养工程学院 葡萄与葡萄酒研究中心 北京 100083)

摘要: 综述了近年来热休克蛋白提高植物耐热性、耐寒性和耐旱性的机理, 并提出未来该领域的研究可以借助酵母双杂交、免疫共沉淀等蛋白互作技术, 筛选与热休克蛋白互作的靶蛋白, 弄清其互作的生物效应, 这必将有助于更清楚地阐明热休克蛋白在植物抗逆反应中的作用机理。

关键词: 植物抗逆性; 热休克蛋白; 分子伴侣

中图分类号: Q 816

文献标志码: A

热休克蛋白(heat shock proteins, HSPs) 又称作热激蛋白, 是植物在逆境环境下或发育时期的特殊时期产生的应激蛋白, 并通过分子伴侣机制保护逆境中的细胞, 从而提高植物对逆境的忍耐力。热休克蛋白广泛存在于各种生物体内, 从低等的原核生物到高等动植物均有发现热休克蛋白的存在^[1]。对植物而言, 热休克蛋白一般指高于植物正常生长温度(10~15℃)时, 植物体内合成的一些新蛋白^[2]。热休克蛋白基因不仅可在热刺激条件下表达, 在冷害、干旱和病害等不同逆境环境下也可表达, 甚至在正常生理环境的特定发育期也可表达。不同机体在同样胁迫条件下产生的热休克蛋白也是不同的^[3]。以上这些体现了热休克蛋白功能的广泛性和特殊性。热休克蛋白种类繁多, 定位于多种细胞器, 其相对分子质量为 $15 \times 10^3 \sim 110 \times 10^3$, 是一类相对保守的糖蛋白。目前, HSPs 的分类依据主要是热休克蛋白的序列同源性与其在 SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳中表现的相对分子质量。HSPs 主要分为以下五大类: $100 \times 10^3 \sim 110 \times 10^3$ 的大分子 HSP 家族(又称 HSP100 家族)、HSP90 家族、HSP70 家族、HSP60 家族及 $18 \times 10^3 \sim 30 \times 10^3$ 范围内的小分子 HSP 家族(sHSPs)^[4]。植物热休克蛋白的显著特点是小分子热休克蛋白 sHSPs 居多, 如大豆有 27 种相对分子质量在 $15 \times 10^3 \sim 25 \times 10^3$ 之间的小分子热休克蛋白, 其中 6 种是组成型表达的, 21 种是诱导型表达的^[5]。在已报道的植物热休克蛋白中, 大多数均包含有小分子热休克蛋白且数量达到 20 种左右^[6]。此外, 有些植物在高温下还诱导产生大分子 HSP^[7]。不同生物之间, 无论其进化程度如何, 其同一家族的热休克蛋白的氨基酸序列有很高的同源性, 如不同来源的真核生物的 HSP70 的同源性高达 60%~78%; 但不同家族的 HSPs 之间氨基酸序列同源性较差。

植物热休克蛋白可在种子、幼苗、根、茎、叶等不同器官中产生, 也可存在于组织培养条件下的愈伤组织或单个细胞之中。目前, 有关热休克蛋白各家族的功能, 研究得最清楚的是 HSP70 家族, 它参与了植物的许多代谢调控^[8]。HSP70 家族在生物体中主要分布于细胞质和细胞骨架。在热应激反应过程中, HSP70 可在合成后迁往细胞核和核仁或者作为核苷酸交换因子^[9-10], 具有帮助蛋白重新折叠、细胞膜之间多肽的移动和降解错误折叠蛋白的作用, 但均需要 HSP40 的辅助参与^[11-12]。HSP70 在辅助蛋白折叠时会与底物结合, 需要 ATP 酶催化 HSP70 从 ATP 结合态转为 ADP 结合态, 其中 ATP 酶循环受到 HSP40 的控制, 它具有激活 ATP 酶的作用^[13-14]。HSP60 则主要分布于内质网。HSP100 多属诱导蛋白, 主要分布于胞质, 参与蛋白质聚集物的分解和降解过程。HSP90 是组成型表达蛋白, 也主要分布于胞质或液泡, 可通过影响蛋白质的结构或折叠调节细胞内的信号传导过程, 防止蛋白质的热变性和聚集, 且在控制幼

收稿日期: 2011-11-24

基金项目: 国家自然科学基金资助课题(31071783)

作者简介: 周丽(1988-), 女, 江苏淮安人, 中国农业大学食品生物技术专业 2010 级硕士研究生。

通信作者: 段长青, 男, 主要从事葡萄风味代谢与调控研究, E-mail: chqduan@yahoo.com.cn

苗生长和植物抗病性中有着重要作用,例如:在小麦中发现 3 种定位于细胞质的 HSP90s, *TaHsp90.1* 的缺乏会导致小麦秧苗生长受到抑制,而 *TaHsp90.2* 和 *TaHsp90.3* 则参与小麦抗条锈病^[15]。小分子热休克蛋白 sHSPs 是典型的热胁迫诱导蛋白,应激后凝聚于胞质,防止热导致的蛋白质聚集、促进变性蛋白质的复性和降解不可逆转的受伤蛋白质等。

1 热休克蛋白与抗逆

1.1 热休克蛋白与耐热性 热休克蛋白的出现与细胞耐热潜力的发挥有关,它的出现为植物提供了一种暂时性的保护机制。在热激条件下,大部分植物的正常蛋白合成受到抑制,而热休克蛋白的合成开始并迅速增强。有关研究^[16]已经证实,在高温下植物产生的热休克蛋白可保护机体蛋白质免遭损伤或修复已受损伤的蛋白质,从而对植物起到保护作用,这说明热休克蛋白的诱导形成能使植物获得耐热性。高温胁迫时,植物细胞在分子水平上最突出的反应是热休克蛋白基因的表达,一般在热激处理后 20 min 时便可检测到新合成的热休克蛋白,多为小分子热休克蛋白^[17]。还有些热休克蛋白在不同细胞器之间的迁移与植物抗热能力相关联,例如,热激时 HSP70 迅速移向核内,并在核仁和核质中积累,在热激恢复后,又回迁到细胞质,具有保护细胞核免受损伤的作用^[18]。在对大豆、番茄等植物的研究中发现,热激下产生的热休克蛋白能对细胞正常代谢的蛋白质合成起保护作用^[19-20]。

小分子热休克蛋白是植物热激反应的主要产物。例如,大豆在热激下,其细胞形成高度有序的结构复合体,至少是由 15 种 $15 \times 10^3 \sim 27 \times 10^3$ 的小分子热休克蛋白组成^[21]。尽管水稻、豌豆、绿豆合成 sHSPs 的数量不同, pI 和相对分子质量也不一样,但都形成大小相近的 $270 \times 10^3 \sim 310 \times 10^3$ 的复合体,这种复合体有高度的热稳定性,不受高盐和去垢剂的影响,因此小分子热休克蛋白被认为是提高植物细胞抗热性的重要原因之一^[19-20]。小分子热休克蛋白不仅有抑制细胞凋谢、促进细胞骨架形成等功能,而且还有保护电子传递链(线粒体小分子热激蛋白)和光系统 II 的电子传递(叶绿体小分子热激蛋白)的作用;线粒体小分子热休克蛋白还可以保护电子传递链中的受热易分解的泛醌氧化还原酶(复合体 I),从而使得电子传递链正常进行;在光系统 II 中小分子热激蛋白被抗体中和后,光系统 II 的电子传递中断,但加入外源这种小分子热激蛋白后,光系统 II 的热稳定性增加,受到热刺激后,光系统 II 的电子传递仍能完整而正常地进行^[22],可见,小分子热休克蛋白与生物膜热稳定性有关。热锻炼过程中有大量的热休克蛋白产生,富集在膜组分中,与膜蛋白发生分子互作,阻止膜蛋白的变性,稳定细胞膜系统,防止生物膜发生热破碎现象,从而提高植物耐热性。

1.2 热休克蛋白与耐寒性 与高温处理下植物体内产生大量的热休克蛋白相似,在低温条件处理下,植物同样会产生一系列的应激蛋白,最初人们称之为冷休克蛋白或冷激蛋白(cold shock proteins, CSPs)^[23],但随后发现它们与一般的热休克蛋白有极高的相似性。有研究表明^[24],热休克蛋白与植物的耐冷性直接相关,甚至有研究^[25]表明,热处理后的植物体的耐寒能力也大大提高,这表明热驯化和冷驯化诱导的可能是同一类应激蛋白。

冷驯化可以使植物体内产生具有分子伴侣功能的热休克蛋白。马铃薯、水稻和菠菜等植物在冷胁迫时均可测到大量的小分子热激蛋白, HSP90, HSP100, HSP70 等系列热休克蛋白,部分热休克蛋白还与细胞防脱水蛋白存在序列上的相似,这能减少冷胁迫对细胞膜的损伤,减少溶质渗漏,防止细胞脱水,从而增强了膜组织的抗冷性^[26]。另一方面,低温诱导的热休克蛋白的功能可能与其参与多肽到质膜、核或细胞器的运输有关;也可能是发挥分子伴侣的功能,帮助冷胁迫造成的变性蛋白进行重新折叠,以恢复其活性^[27]。

1.3 热休克蛋白与耐旱性 在干旱逆境下,作物热休克蛋白表达的研究起步较晚,但目前已取得了一些进展。类似于耐热性和耐寒性,植物在遭受水分胁迫时,其基因表达也会发生相应的变化,例如:对烟草进行水分胁迫和热胁迫得到的蛋白表达谱相似^[28]。目前,推测干旱诱导蛋白是一类热休克蛋白,且可能有以下几方面的作用:1) 增强耐脱水能力;2) 作为一种调节蛋白参与渗透调节作用;3) 保护细胞结构;4) 具有分子伴侣的作用;5) 制约离子吸收等。还有研究表明,在 ABA 诱导燕麦悬浮培养细胞耐热性的研究中,ABA 诱导的一些热休克蛋白与脱水蛋白和冷休克蛋白有一定的同源性,这表明热休克蛋白对植物耐旱同样有作用,且其表达可能受到脱落酸相关机制的调节^[27]。

2 小分子热休克蛋白与植物抗逆

小分子热休克蛋白(sHSP)是一类热胁迫诱导蛋白,能防止热诱导的蛋白质聚集,促进变性蛋白质的复性和不可逆转的受伤蛋白质的降解^[29]。在正常生长条件下,植物组织中通常检测不到小分子热休克蛋白,但在逆境和特定的发育阶段却能检测到小分子热休克蛋白基因的大量表达。这说明小分子热休克蛋白合成与逆境应答具有相关性,为此研究人员普遍认为小分子热休克蛋白的作用在于保护逆境中的细胞,使其免受不利环境因素带来的伤害。还有研究表明,小分子热休克蛋白承担着分子伴侣的角色,可以与部分折叠或变性的底物蛋白结合,以阻止不可逆转的分子聚集或帮助底物蛋白完成正确折叠^[30]。

植物受到热刺激后产生的小分子热休克蛋白的相对分子质量多为 $15 \times 10^3 \sim 42 \times 10^3$,但在自然界中,多数小分子热休克蛋白以含有12~32个亚基的寡聚体形式存在^[31]。它们均由核基因编码,分为6种:有3种小分子热休克蛋白(Class I, Class II和Class III)定位在细胞质或细胞核中,另外3种(Class IV, Class V和Class VI)分别定位在质体、内质网和线粒体中。不同植物的同种小分子热休克蛋白在氨基酸组成上具有高度的同源性。所有小分子热休克蛋白的C端都有1个由90~100个氨基酸组成的保守区域,被称为 α 晶体蛋白域(α -crystallin domain),该结构域被一段长度可变的亲水片段分隔成2个区:共同序列I和共同序列II,共同序列I由保守的Pro-X₍₁₄₎-Gly-Val-Leu组成,而共同保守序列II由Pro-X₍₁₄₎-X-Val/Leu/Ile-Val/Leu/Ile类似的残基组成^[32]。 α 晶体蛋白域由2个反向平行的 β -折叠构成 β -三明治结构, β -折叠又由2层含有3条和5条的反向平行链,通过域间回路连接构成^[33]。不同种类的小分子热休克蛋白N端在序列和长度上差异都很大。C端和N端结构对寡聚体的稳定性都有重要作用。

除热处理外,其他生物和非生物因素也可诱导小分子热休克蛋白基因的表达和蛋白合成,如渗透压、干旱、氧压、寒冷、重金属、臭氧和紫外线等^[34]。在没有环境压力的情况下,植物小分子热休克蛋白的合成也可出现在某一特定的发育阶段,如胚胎发生、种子萌发、花粉发育及果实成熟期等,这可能与保护植株的正常生长提供相应的抗逆能力有关^[35]。在植物体内热休克转录因子(heat shock transcription factor, HSF)通过高度保守的上游反应元件——热休克反应元件(heat shock-responsive element, HSE)调控小分子热休克蛋白基因的表达。在植物正常生长条件下,HSF处于关闭状态,但在热逆境下,HSF形成三聚体而活化,与DNA的亲合性增加,暴露出转录活性域^[36]。

小分子热休克蛋白十分稳定,热刺激解除后,其半衰期为30~50 h,这表明小分子热休克蛋白可能对于植物的重新修复很重要^[37]。小分子热休克蛋白具有抑制细胞凋亡、促进细胞骨架形成、保护电子传递链和光系统II的电子传递等功能,这些功能都是建立在其分子伴侣活性的基础上——小分子热休克蛋白能与非自身蛋白结合形成寡聚体^[22]。目前,小分子热休克蛋白的作用模型推断小分子热休克蛋白能与非自身的蛋白选择性结合,抑制其聚集,并维持其具有的感受态,使其能在别的分子伴侣帮助下完成依赖于ATP的折叠,而非自身的分子伴侣活性与ATP无关,这是与某些大分子热休克蛋白(如HSP60和HSP70)显著不同的特性^[32]。

3 小结与展望

植物体内热休克蛋白的形成是一个比较复杂的过程,温度的改变是诱导热休克蛋白产生的主要因素,而其他相关的逆境胁迫和激素影响也不容忽视。热休克蛋白一旦在体内形成,植物体就会尽快地适应外界环境,表现出很强的抗逆性。虽然热休克蛋白的研究已开展了近20年,但关于热休克蛋白与植物的抗性研究和认识仍处于初步阶段,已有的研究大多数只限于热休克蛋白适应逆境现象的发现,对其内在的发生机制和作用的分子机理缺乏较深入、系统的研究,对其生物学功能也缺乏清晰的了解。目前,本领域的相关报道主要集中在主要模式植物,如拟南芥、烟草、番茄等热休克蛋白基因的克隆和功能鉴定及作用机理的探讨,以及部分豆类植物、谷物和水果中新的热休克蛋白的鉴定^[38-42],但对这类蛋白作用的靶蛋白报道甚少。未来的研究可以借助酵母双杂交、免疫共沉淀等蛋白互作技术,筛选与热休克蛋白互作的靶蛋白,弄清其互作的生物效应,这必将有助于更清楚地阐明热休克蛋白在植物抗逆反应中的作用机理。

参考文献:

- [1] LINDQUIST S. The heat-shock response [J]. Annual Review of Biochemistry, 1986, 55: 1151 – 1191.
- [2] WAHID A, GELANI S, ASHRAF M, et al. Heat tolerance in plants: An overview [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61: 199 – 223.
- [3] LINDQUIST S, CRAIG E A. The heat-shock proteins [J]. Annual Review of Genetics, 1988, 22: 631 – 677.
- [4] WANG W, VINOCUR B, SHOSEYOV O, et al. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response [J]. Trends in Plant Science, 2004, 9: 244 – 252.
- [5] HSIEH M-H, CHEN J-T, JINN T-L, et al. A class of soybean low molecular weight heat shock proteins [J]. Plant Physiology, 1992, 99: 1279 – 1284.
- [6] LÖW D, BRÄNDH K, NOVER L, et al. Cytosolic heat-stress proteins HSP17.7 class I and HSP17.3 class II of tomato act as molecular chaperones in vivo [J]. Planta, 2000, 211: 575 – 582.
- [7] GULLÌ M, CORRADI M, RAMPINO P, et al. Four members of the HSP101 family are differently regulated in *Triticum durum* Desf [J]. FEBS Letters, 2007, 581: 4841 – 4849.
- [8] GEORGOPOULOS C. Role of the major heat shock proteins as molecular chaperones [J]. Annual Review of Cell Biology, 1993, 9: 601 – 634.
- [9] SHANER L, MORANO K A. All in the family: atypical HSP70 chaperones are conserved modulators of HSP70 activity [J]. Cell Stress & Chaperones, 2007, 12: 1 – 8.
- [10] JUNGKUNZ I, LINK K, VOGEL F, et al. AtHSP70-45-deficient Arabidopsis plants are characterized by reduced growth, a constitutive cytosolic protein response and enhanced resistance to TuMV [J]. The Plant Journal, 2011, 66: 983 – 985.
- [11] CRAIG E A, HUANG P, ARON R, et al. The diverse roles of J-proteins, the obligate HSP70 co-chaperone [J]. Reviews of Physiology Biochemistry and Pharmacology, 2006, 156: 1 – 26.
- [12] KAMPINGA H H, CRAIG E A. The HSP70 chaperone machinery: J-proteins as drivers of functional specificity [J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology, 2010, 11: 579 – 592.
- [13] MAYER M P, BUKAU B. HSP70 chaperones: Cellular functions and molecular mechanism [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2005, 62: 670 – 684.
- [14] RAJAN V B V, D'SILVA P. Arabidopsis thaliana J-class heat shock proteins: cellular stress sensors [J]. Functional & Integrative Genomics, 2009, 9: 433 – 446.
- [15] WANG G F, WEI X, FAN R, et al. Molecular analysis of common wheat genes encoding three types of cytosolic heat shock protein 90 (HSP90): functional involvement of cytosolic HSP90s in the control of wheat seedling growth and disease resistance [J]. New Phytologist, 2011, 191: 418 – 431.
- [16] PEGORARO C, MERTZ M L, MAIA D C L, et al. Importance of heat shock proteins in Maize [J]. Journal of crop science and Biotechnology, 2011, 14: 85 – 95.
- [17] COOPER P, HO D T. Heat shock proteins in Maize [J]. Plant Physiology, 1983, 71: 215 – 222.
- [18] PARSELL D A, LINDQUIST S. The function of heat-shock proteins in stress tolerance-degradation and reactivation of damaged proteins [J]. Annual Review of Genetics, 1993, 27: 437 – 496.
- [19] KATO K, YAMAGISHI K, TATSUZAWA F, et al. Identification of cytoplasmic and nuclear low-molecular-weight heat-shock proteins in tomato fruit [J]. Plant Cell Physiology, 1993, 34: 367 – 370.
- [20] JINN T L, CHEN Y M, LIN C Y. Characterization and physiological function of class I low-molecular-mass, heat-shock protein complex in soybean [J]. Plant Physiology, 1995, 108: 693 – 701.
- [21] CZARNECKA E, NAGAO R T, KEY J L, et al. Characterization of *Gmhsp26-A*, a stress gene encoding a divergent heat shock protein of soybean: heavy-metal-induced inhibition of intron processing [J]. Molecular and Cellular Biology, 1988, 8: 1113 – 1122.
- [22] DOWNS C A, HECKATHOM S A. The mitochondrial small heat-shock protein protects NADH: ubiquinone oxidoreductase of the electron transport chain during heat stress in plants [J]. FEBS Letters, 1998, 430: 246 – 250.
- [23] WOUTERS J A, ROMBOUTS F M, DE VOS W M, et al. Cold shock proteins and low-temperature response of *Streptococcus thermophilus* CNRZ302 [J]. Applied and Environmental Microbiology, 1999, 65: 4436 – 4442.
- [24] WANG L, ZHAO C M, WANG Y J, et al. Overexpression of chloroplast-localized small molecular heat-shock protein enhances chilling tolerance in tomato plant [J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2005, 31: 167 – 174.
- [25] FEDER E M, HOFMANN E G. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological [J]. Annual Reviews of Physiology, 1999, 61: 243 – 82.
- [26] 马斌, 孙骏威, 李素芳. 植物低温诱导蛋白的研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2010, 38: 6085 – 6086, 6094.
- [27] SCHÖFFL F, PRANDL R, REINDL A. Molecular responses to heat stress [M] // SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Molecular Responses to Cold, Drought, Heat and Salt Stress in Higher Plants. Austin, Texas: R G Landes Co, 1999:

- 81 – 98.
- [28] RIZHSKY L , HONGJIAN L , MITTLER R. The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco [J]. *Plant Physiology* 2002 ,130: 1143 – 1151.
- [29] YEH K W , JINN T L , YEH C H , et al. Plant low-molecular-mass heat-shock proteins: their relationship to the acquisition of thermotolerance in plants [J]. *Biotechnology and applied biochemistry* ,1994 ,19: 41 – 49.
- [30] WATERS E R. The molecular evolution of the small heat-shock proteins in plants [J]. *Genetics* ,1995 ,141: 785 – 795.
- [31] JAYA N , GARCIA V , VIERLING E. Substrate binding site flexibility of the small heat shock protein molecular chaperones [J]. *PNAS* 2009 ,106: 15604 – 15609.
- [32] WATERS E R , LEE G J , VIERLING E. Evolution , structure and function of the small heat shock proteins in plants [J]. *The Journal of Experimental Biology* ,1996 ,47: 325 – 338.
- [33] HASLBECK M , FRANZMANN T , WEINFURTNER D , et al. Some like it hot: the structure and function of small heat-shock proteins [J]. *Nature Structural & Molecular Biology* 2005 ,12: 842 – 846.
- [34] 余瑛 夏玉先 蔡绍哲. 植物小分子热休克蛋白 [J]. *中国生物工程杂志* 2003 ,23: 38 – 41.
- [35] MU C , WANG S , ZHANG S. Small heat shock protein LimHSP16.45 protects pollen mother cells and tapetal cells against extreme temperatures during late zygotene to pachytene stages of meiotic prophase I in David Lily [J]. *Plant Cell Reports* , 2011 ,30: 1981 – 1989.
- [36] ALMOGUERA C , PRIETO-DAPONA P , JORDANO J. Dual regulation of a heat shock promoter during embryogenesis: stage-dependent role of heat shock elementss [J]. *Plant Journal* ,1998 ,13: 437 – 446.
- [37] JAKOB U , GAESTEL M , ENGEL K , et al. Small heat shock proteins are molecular chaperones [J]. 1993 ,268: 1517 – 1520.
- [38] KENNETH W H , ELIZABETH V. An Arabidopsis thaliana cDNA clone encoding a low molecular weight heat shock protein [J]. *Nucleic Acids Research* ,1989 ,17: 7995.
- [39] MEDINA-ESCOBAR N , CÁRDENAS J , MUÑOZ-BLANCO J , et al. Cloning and molecular characterization of a strawberry fruit ripening-related cDNA corresponding a mRNA for a low-molecular-weight heat-shock protein [J]. *Plant Molecular Biology* ,1998 ,36: 33 – 42.
- [40] MAESTRI E , KLUEVA N , PERROTTA C , et al. Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals [J]. *Plant Molecular Biology* 2002 ,48: 667 – 681.
- [41] PARK S M , HONG C B. Class I small heat-shock protein gives thermotolerance in tobacco [J]. *Journal of Plant Physiology* 2002 ,159: 25 – 30.
- [42] MAMEDOV T G , SHONO M. Molecular chaperone activity of tomato (*Lycopersicon esculentum*) endoplasmic reticulum-located small heat shock protein [J]. *Journal of Plant Research* 2008 ,121: 235 – 243.

Role of Heat Shock Proteins in Plant Response to Environmental Stresses

ZHOU Li , HE Fei , PAN Qiu-hong , DUAN Chang-qing

(Center for Viticulture and Enology , College of Food Science and Nutritional Engineering , China Agricultural University , Beijing 100083 , China)

Abstract: In the paper , the mechanism of HSPs promoting plant heat resistance , cold resistance and drought resistance were reviewed. And the strategies that the protein-protein interaction analysis techniques such as yeast two-hybridization , Co-Immunoprecipitation , and so on , are performed to screen the target protein and elucidate the effects of interaction were proposed.

Key words: plant resistance; heat shock proteins; molecular chaperone