

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2020.20249

高崇伦, 黄家权, 成善汉, 汪志伟, 尹黎燕. 中国辣椒热胁迫转录因子的全基因组鉴定及热胁迫响应的初步分析[J]. 植物科学学报, 2020, 38(2): 249-259

Gao CL, Huang JQ, Cheng SH, Wang ZW, Yin LY. Genome-wide identification of heat stress transcription factors and preliminary analysis of heat stress responses in *Capsicum chinense* Jacq.[J]. *Plant Science Journal*, 2020, 38(2): 249-259

# 中国辣椒热胁迫转录因子的全基因组鉴定 及热胁迫响应的初步分析

高崇伦<sup>1,2</sup>, 黄家权<sup>2</sup>, 成善汉<sup>3</sup>, 汪志伟<sup>3\*</sup>, 尹黎燕<sup>1,2\*</sup>

(1. 海南大学生命科学与药学院, 热带生物资源教育部重点实验室, 海口 570228; 2. 海南大学热带作物学院, 海南省热带生物资源可持续利用重点实验室, 海口 570228; 3. 海南大学园艺学院, 海南省热带园艺作物品质调控重点实验室, 海口, 570228)

**摘要:** 采用生物信息学方法, 从中国辣椒 (*Capsicum chinense* Jacq.) 全基因组序列中鉴定得到 28 个热胁迫转录因子 (HSF) 候选基因, 并对这些候选基因的染色体分布、基因结构及编码蛋白的 3D 结构特征进行了分析。结果显示: 28 个候选基因的编码蛋白长度为 128 ~ 526 aa; 系统发育分析结果表明, HSF 可分为 A、B、C 3 个亚家族。进一步对热胁迫处理后的中国辣椒种质进行转录组分析, 共检测到 27 个 HSF 转录本, 与对照组相比, 实验组中有 25 个基因对热胁迫有不同程度的响应。

**关键词:** 中国辣椒; 热胁迫转录因子; 基因家族

中图分类号: Q943.2

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2020)02-0249-11

## Genome-wide identification of heat stress transcription factors and preliminary analysis of heat stress responses in *Capsicum chinense* Jacq.

Gao Chong-Lun<sup>1,2</sup>, Huang Jia-Quan<sup>2</sup>, Cheng Shan-Han<sup>3</sup>, Wang Zhi-Wei<sup>3\*</sup>, Yin Li-Yan<sup>1,2\*</sup>

(1. Hainan Key Laboratory for Sustainable Utilization of Tropical Bioresources, School of Life and Pharmaceutical Sciences, Hainan University, Haikou 570228, China; 2. Hainan Key Laboratory for Sustainable Utilization of Tropical Bioresources, College of Tropical Crops, Hainan University, Haikou 570228, China; 3. Hainan Key Laboratory for Quality Control of Tropical Horticultural Crops, College of Horticulture, Hainan University, Haikou 570228, China)

**Abstract:** Based on bioinformatics, 28 HSF candidate genes were identified in the whole genome sequence of *Capsicum chinense* Jacq. The chromosome distribution, gene structure, and 3D characteristics of these candidate genes were analyzed. Results showed that the protein length of the 28 candidate genes ranged from 128 to 526 aa. Phylogenetic analysis showed that HSF could be divided into A, B, and C subfamilies. In total, 27 HSF transcripts were detected by RNA-seq. Compared with the control group, 25 genes in the experimental group exhibited different responses under heat stress.

**Key words:** *Capsicum chinense*; Heat stress transcription factor; Gene family

收稿日期: 2019-08-01, 退修日期: 2019-09-03。

基金项目: 国家重点研发计划 (2018YFD1000800); 国家自然科学基金项目 (31760578); 海南大学高层次人才启动基金 (KYQD1656)。

This work was supported by grants from the National Key Research and Development Program of China (2018YFD1000800), National Natural Science Foundation of China (31760578), and Startup Funding from Hainan University (KYQD1656).

作者简介: 高崇伦 (1995-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物发育生物学 (E-mail: gaochonglun\_37@163.com)。

\* 通讯作者 (Authors for correspondence. E-mail: wangzhiwei@hainu.edu.cn; lyin@163.com)。

植物在生长和发育过程中,热胁迫转录因子(heat stress transcription factor, HSF)起重要作用<sup>[1,2]</sup>。HSF 可参与抵御各种胁迫对植物的伤害<sup>[2-4]</sup>,包括热胁迫、渗透胁迫、干旱和淹水胁迫<sup>[1,5]</sup>。在热胁迫条件下,HSF 通过识别热激蛋白(heat shock protein, HSP)基因的热休克顺式作用元件(heat shock elements, HSE),激活并调节 HSP 的表达<sup>[4,6-8]</sup>。在真核生物中,HSF 基因的结构和功能都较保守<sup>[9]</sup>。HSF 具有 5 个典型的保守结构域,分别是 DNA 结构域、寡聚化结构域、核定位信号、核输出信号和转录激活基序<sup>[4,10,11]</sup>。根据寡聚域和系统发育关系,植物中的 HSF 可分为 A、B、C 3 个亚家族<sup>[6,12]</sup>。相比于 B 族,在 A 和 C 族中的 HR-A/B 区域具有更丰富的氨基酸残基<sup>[5,13,14]</sup>。

辣椒属(*Capsicum*)是重要的蔬菜作物类群,种植面积广泛,经济价值高。近年来,气温不断升高<sup>[15,16]</sup>,高温会使辣椒出现植株萎焉、花粉减少、产量降低等问题<sup>[17]</sup>。辣椒作为一种喜温不耐热的蔬菜,高温带来的危害不容忽视,除了在种植上采取一些措施进行干预,研究其耐热的分子机理也十分有必要。

辣椒有 5 个栽培种,分别是一年生辣椒(*C. annuum* L.)、下垂辣椒(*C. baccatum* L.)、灌木状辣椒(*C. frutescens* L.)、中国辣椒(*C. chinense* Jacq.)和柔毛辣椒(*C. pubescens* Ruiz. & Pav.),其中一年生辣椒种植范围最广<sup>[18]</sup>。目前已对一年生辣椒开展了热胁迫转录因子相关的研究<sup>[6]</sup>。中国辣椒全基因组测序目前已经完成,这些信息可为开展其他辣椒栽培种的相关研究奠定基础。本研究基于已经发布的中国辣椒基因组的序列信息<sup>[19]</sup>,通过生物信息学方法对他们的 HSF 基因进行鉴定,对他们的编码蛋白特征、染色体定位、基因结构、保守结构域、系统发育关系、蛋白三维结构以及上游启动子区域顺式元件进行分析,并利用转录组测序(RNA-seq)技术,研究中国辣椒 HSF 基因对高温胁迫的响应,以期开展中国辣椒的 HSF 基因功能研究奠定基础。

## 1 材料与方 法

### 1.1 植物材料

实验材料为中国辣椒栽培种“HNUCC0001”,

种质保存于海南大学蔬菜种质库。种子经消毒后,通过无菌培养获得无菌苗,长出真叶后移栽至育苗盘中,放置于培养间(温度为 26℃,光照/黑暗为 16 h/8 h)进行培养。培养至 6 ~ 8 片真叶时放入培养箱,在光照条件下,对照组(CK)为 43℃处理 0 h,实验组(HS)为 43℃处理 12 h。处理后的幼嫩叶片用液氮速冻后送公司进行转录组测序。

### 1.2 转录组测序

取幼嫩叶片置入液氮速冻,保存于干冰中,将冷冻样品送至北京诺禾致源科技股份有限公司进行转录组测序。根据转录本长度校正 count 值及基因长度计算每个基因的 FPKM(Fragments per Kilobase of transcript per million mapped reads)值,结果通过 TBtools 工具进行可视化。

### 1.3 中国辣椒 HSF 基因家族的鉴定和序列分析

在植物转录因子网站(<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>)以及 NCBI(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/45488>)上获取拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)的 HSF 蛋白序列和中国辣椒的蛋白序列。利用 Pfam(<http://pfam.xfam.org/>)和 SMART(<http://smart.embl-heidelberg.de/>)网站预测中国辣椒 HSF 蛋白序列中的功能结构域,筛选具有 HSF 功能结构域的候选基因。

利用 BioXM 2.6 软件进行蛋白质分子量及等电点预测。利用 MapInspect 软件绘制 HSF 的染色体定位图。将候选基因的 CDS 序列和基因序列导入 GSDS(<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>)网站进行基因结构分析。利用 MEME(<http://meme-suite.org/tools/meme>)网站进行蛋白保守结构域的鉴定。

### 1.4 中国辣椒和拟南芥 HSF 基因家族的系统发育分析

利用 Mega X 软件的邻接法(Neighbor-joining)构建中国辣椒和拟南芥 HSF 基因蛋白的系统发育树,Bootstrap 值设为 1000。利用 iTOL([http://itol.embl.de/personal\\_page.cgi](http://itol.embl.de/personal_page.cgi))在线工具作图。

### 1.5 HSF 基因蛋白序列比对和三维结构分析

采用 DNAMAN 软件对中国辣椒的 HSF 蛋白序列进行比对。采用 SWISS 网站(<https://www.swissmodel.expasy.org/interactive>)进行蛋白三维结构的预测。

## 1.6 基因顺式作用元件分析

从 NCBI 网站上获取 *HSF* 基因上游 2 kb 的序列, 利用 PlantCARE (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 工具进行顺式作用元件的分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 中国辣椒 *HSF* 基因家族的鉴定和序列分析

本研究通过对中国辣椒和拟南芥 *HSF* 基因序列的比对和筛选, 得到了 28 个候选基因。将候选基因序列进行两两比对, 发现其中两个基因具有相同的序列, 这些基因的蛋白序列名称分别为 PHU28259.1 和 PHU28260.1 (检索号分别为 BC332\_00352 和 BC332\_00353), 他们位于 1 号

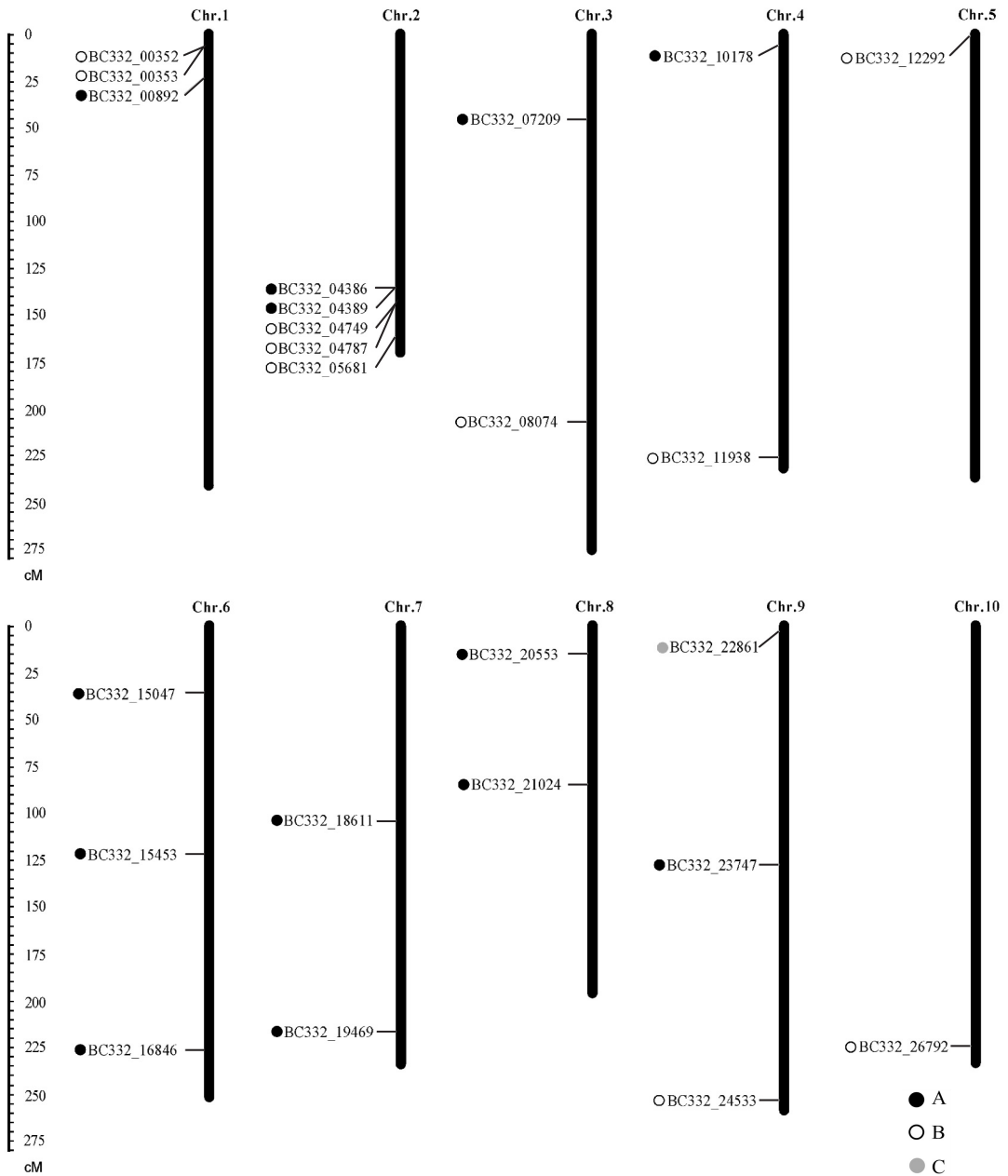
染色体上相近的位置 (PHU28259.1 碱基位置为 6 561 137 ~ 6 562 353, PHU28260.1 为 6 563 953 ~ 6 565 169), 为串联重复。经 Pfam 和 SMART 工具检验后发现, 28 个候选基因都具有完整的 HSF 结构。候选基因蛋白的长度为 128 aa (BC332\_12292) ~ 526 aa (BC332\_26792), 等电点在 4.48 (BC332\_20553) ~ 9.97 (BC332\_26792) 之间 (表 1)。

研究结果显示, 28 个候选基因中有 4 个没有定位到染色体上, 因此本研究最终鉴定了 24 个 *HSF* 基因在染色体上的相对位置 (图 1)。这 24 个成员分布于中国辣椒 12 条染色体中的 10 条上, 其中 11 号和 12 号染色体上没有 *HSF* 基因的分布。2 号染色体分布的 *HSF* 基因最多, 有 5 个; 5 号和 10 号染色体的 *HSF* 基因仅有 1 个。

表 1 中国辣椒 *HSF* 转录因子家族成员的基本信息

Table 1 Basic information on HSF family members in *Capsicum chinense*

检索号 Locus_tag	蛋白名称 Protein ID	染色体定位 Chromosome	碱基位置 Location	蛋白长度 (aa) Protein length (aa)	蛋白质分子量 Protein molecular weight (kda)	等电点 PI	注释信息 Description
BC332_00352	PHU28259.1	1	6561137..6562353	335	36.40	4.91	HSF B-2b
BC332_00353	PHU28260.1	1	6563953..6565169	335	36.40	4.91	HSF B-2b
BC332_00892	PHU28799.1	1	23343803..23347793	502	55.63	4.59	HSF 8
BC332_04386	PHU26054.1	2	135285364..135286675	404	45.73	5.83	BC332_04386
BC332_04389	PHU26057.1	2	135354793..135356757	329	37.04	7.46	BC332_04389
BC332_04749	PHU26417.1	2	143953125..143954812	441	50.48	5.29	BC332_04749
BC332_04787	PHU26455.1	2	144497493..144499843	194	22.60	9.42	HSF B-2b
BC332_05681	PHU27349.1	2	161476330..161479650	304	33.67	4.85	HSF B-1
BC332_07209	PHU22102.1	3	45057535..45059035	360	41.23	5.23	HSF A-2b
BC332_08074	PHU22967.1	3	206705688..206706746	326	36.33	4.76	BC332_08074
BC332_10178	PHU19027.1	4	5671316..5672615	402	45.89	4.96	BC332_10178
BC332_11938	PHU20787.1	4	225550205..225551458	379	42.96	7.81	HSF B-4
BC332_12292	PHU16597.1	5	502996..504824	128	14.63	5.09	HSF B-2b
BC332_15047	PHU13842.1	6	35108111..35110025	361	42.21	5.22	BC332_15047
BC332_15453	PHU14248.1	6	121327395..121329468	335	38.70	4.59	HSF A-2e
BC332_16846	PHU15641.1	6	226495200..226498652	480	54.05	5.98	BC332_16846
BC332_18611	PHU11681.1	7	103768891..103770732	368	42.60	5.41	HSF A-2e
BC332_19469	PHU12539.1	7	216086386..216088080	432	49.23	5.35	BC332_19469
BC332_20553	PHU08693.1	8	14210597..14218388	513	56.78	4.48	HSF 8
BC332_21024	PHU09164.1	8	84579534..84581455	362	41.20	4.49	HSF 30
BC332_22861	PHU06372.1	9	2864172..2867079	471	52.75	4.50	BC332_22861
BC332_23747	PHU07258.1	9	127509380..127512756	248	29.07	7.12	HSF A-8
BC332_24533	PHU08044.1	9	253211066..253211539	129	15.22	6.94	HSF B-4
BC332_26792	PHU05970.1	10	224488523..224493925	526	59.54	9.97	HSF B-3
BC332_32895	PHT98148.1	CCv1.2.scaffold1026	154756..159438	482	53.53	5.46	HSF A-5
BC332_33175	PHT97907.1	CCv1.2.scaffold1183	327820..329274	314	34.94	7.03	HSF C-1
BC332_33939	PHT97133.1	CCv1.2.scaffold1777	22653..23530	258	30.04	9.78	BC332_33939
BC332_34191	PHT96884.1	CCv1.2.scaffold2039	30242..35717	505	55.85	4.85	HSF A-1



A、B、C 代表 3 个亚家族，下同。

A, B, and C represent three groups. Same below.

图 1 中国辣椒 *HSF* 基因在染色体上的分布

Fig. 1 Chromosomal distribution of *HSF* genes in *Capsicum chinense*

本研究进一步对中国辣椒 *HSF* 基因序列中的基序(motif)以及外显子、内含子的分布情况进行分析(图 2)，其中 motif 的具体基序如图 3 所示。分析结果表明，*HSF* 基因较为保守，除了 BC332\_04749 和 BC332\_26792 含有多个内含子外，其余候选基因仅含有 1 个内含子。28 个候选基因都具有 motif 1 基序，其结构域根据分族的不同具有一定差异。其中大部分 A 族成员具有 motif 3 和 motif

5，B 族和 C 族的结构域数量相对较少。

## 2.2 中国辣椒和拟南芥 *HSF* 基因家族的系统发育分析

本研究将拟南芥中的 24 个 *HSF* 基因及中国辣椒中筛选出的 28 个 *HSF* 候选基因构建系统发育树(图 4)。结果显示，这些 *HSF* 基因序列可分为 A、B、C 3 个亚家族。其中，A 族成员的数量最多，拟南芥中有 17 个，中国辣椒中有 17 个；B 族成员

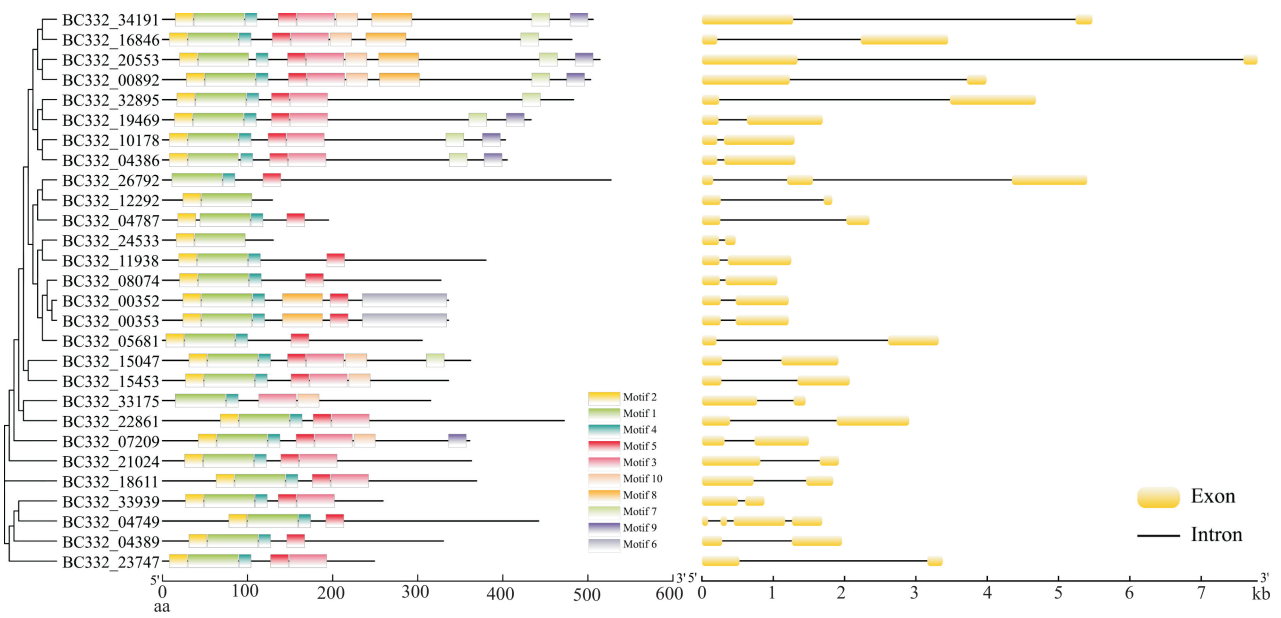


图 2 中国辣椒 HSF 基因序列的基序以及内含子、外显子的分布

Fig. 2 Motifs of HSF gene sequence and distribution of introns and exons in *Capsicum chinense*

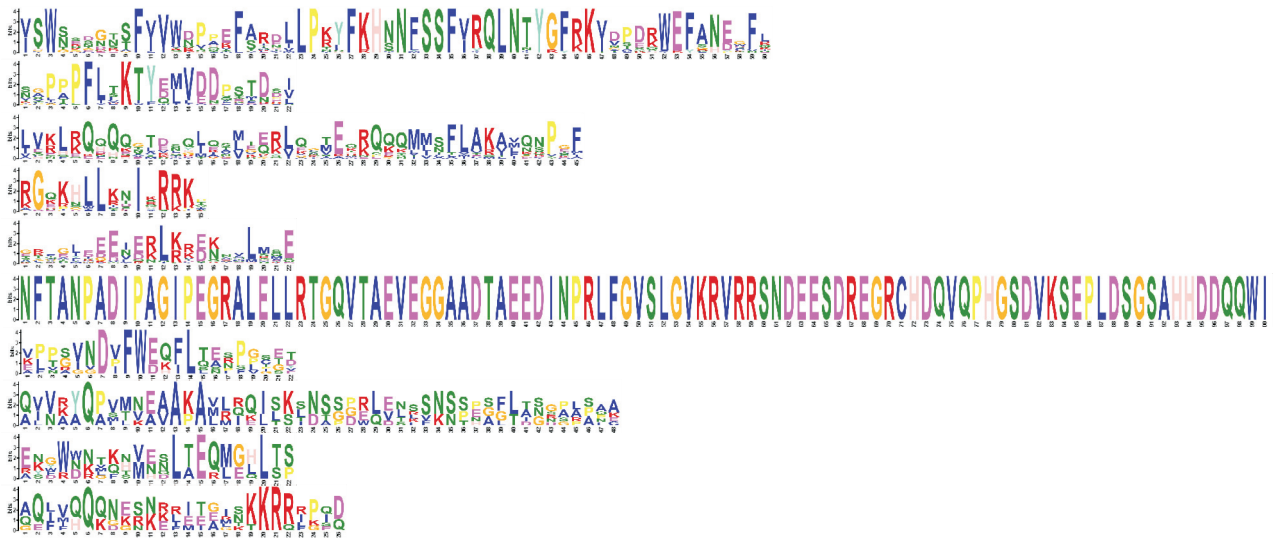


图 3 HSF 基因蛋白的基序分析

Fig. 3 Motif sequences of HSF

其次，拟南芥中有 5 个，中国辣椒中有 9 个；C 族成员最少，在拟南芥和中国辣椒中各有 2 个。

### 2.3 中国辣椒 HSF 蛋白序列特征和三维结构分析

本研究通过对中国辣椒的 28 个 HSF 蛋白序列进行分析，在序列的 N 端发现一段保守性极强的序列，长度约为 110 aa，推测其为 HSF 的 DNA 结构域(图 5)。结合图 2 中的信息，发现 motif 2 缺失的蛋白序列 BC332\_33175 和 BC332\_26792 缺少部分序列。

进一步对中国辣椒 27 个 HSF 候选基因(其中

蛋白序列 BC332\_12292 不全)的蛋白三维结构分别进行建模，序列相似性在 40% ~ 47% 之间。分析结果显示(图 6)，A、B、C 3 个亚家族的蛋白三维结构大致相同，大部分序列由 4 个  $\alpha$  螺旋和 4 个  $\beta$  折叠以及一些柔性卷曲结构构成，不同的序列具有不同的卷曲结构。BC332\_26792 结构相对简单，仅有 3 个  $\alpha$  螺旋。

### 2.4 HSF 基因上游序列的顺式作用元件分析

本研究针对中国辣椒 HSF 基因上游 2 kb 的序列，进行顺式作用元件的分析。结果显示(表 2)，





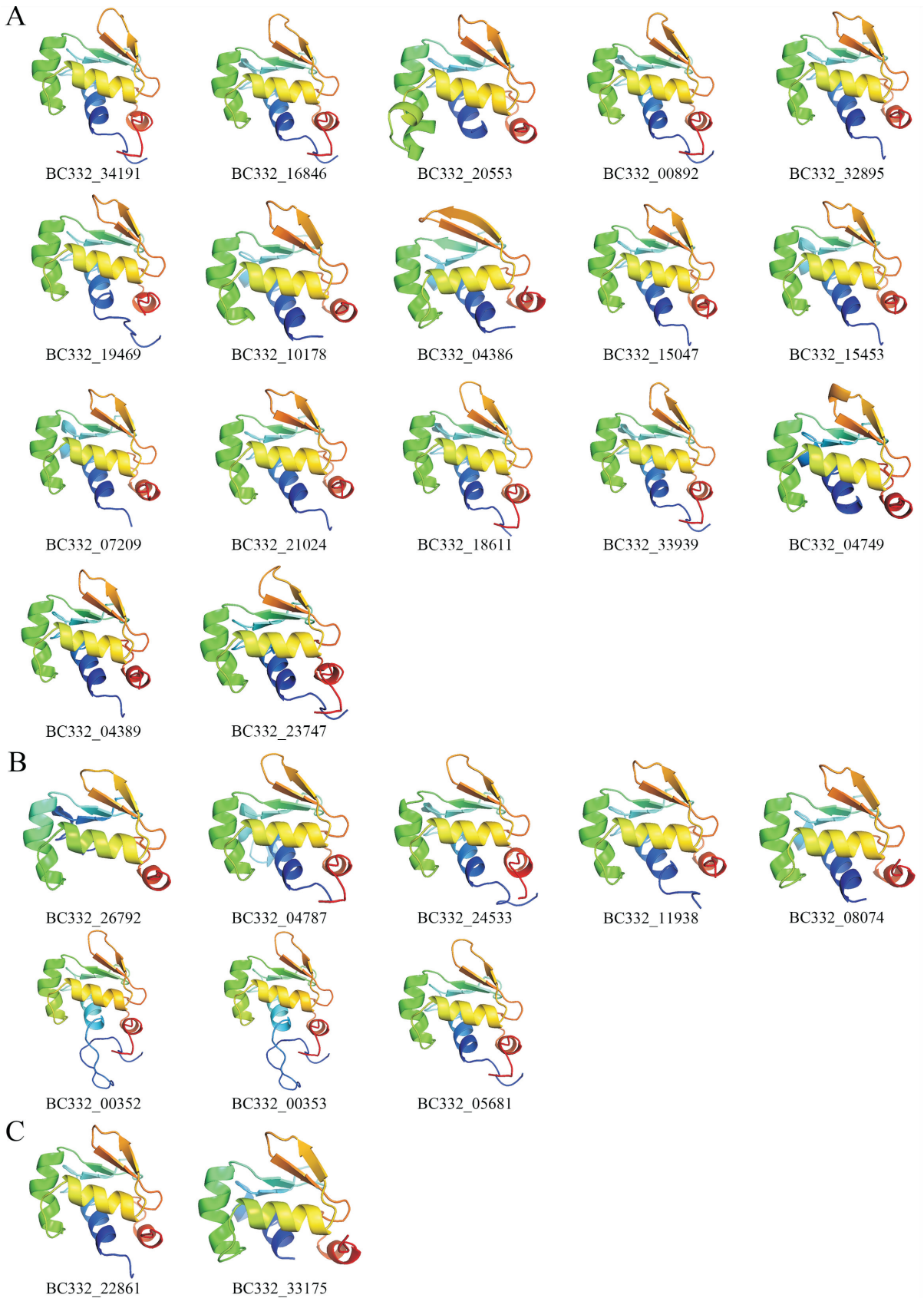


图 6 中国辣椒的 *HSF* 基因蛋白的三维结构

Fig. 6 3D-structural analysis of *HSF* in *Capsicum chinense*

表 2 中国辣椒中 *HSF* 基因上游序列中顺式作用元件的数量和分布Table 2 Number and distribution of cis-acting elements in upstream sequence of *HSF* genes in *Capsicum chinense*

检索号 Locus_tag	顺式作用元件 Cis-acting elements									
	ABRE	CGTCA- motif	GARE- motif	MBS	MYB	P-box	TC-rich repeats	TCA- element	TGA- element	WUN- motif
BC332_00352		1	1	1	6	1		1	2	
BC332_00353	3	1	2		4			2		
BC332_00892		2		1	2	1				2
BC332_04386		1			3				1	1
BC332_04389	2			1	4				1	1
BC332_04749	1		1		2	2	1			1
BC332_04787	3				2			2		2
BC332_05681	1	4		1	4					1
BC332_07209	3	1			4					
BC332_08074	6	2		2	3		2		1	1
BC332_10178	2	5			10				6	1
BC332_11938	2	2			3				2	2
BC332_12292	6		1		3	1				1
BC332_15047	1	1			1	1	1	2	1	2
BC332_15453		1		2	6	1		2		
BC332_16846	4	2	2	1	6		1	1		5
BC332_18611	1	2		1	3	1	1			2
BC332_19469	1	1		1	3	1		1		
BC332_20553		1			5		1	1	1	
BC332_21024	1				1			1		
BC332_22861					2		1	1		
BC332_23747	1	1					1			
BC332_24533	2			1	6	1		1		2
BC332_26792	8			1	1		1			
BC332_32895	5			1	4	2	1			1
BC332_33175	8		2		7					
BC332_33939	1	1			4		1			
BC332_34191		4			4	1	1	2	1	

ABRE(abscisic acid responsiveness)参与脱落酸反应; CGTCA-motif参与茉莉酸甲酯反应; GARE-motif、P-box和TGA-element为赤霉素响应元件; TCA-element参与水杨酸反应; TGA-box为生长素响应元件; MBS和MYB参与干旱诱导,其中MYB还参与高盐和低温诱导; TC-rich repeats涉及到防御和应激反应; WUN-motif为机械损伤响应元件。MYB和ABRE 2种启动子在*HSF*基因家族中普遍存在且数量较多。除此之外,在其上游序列中,与植物激素和抗逆相关的启动子均有分布。

## 2.5 *HSF* 基因的表达分析

根据转录组测序的结果,对27个中国辣椒*HSF*基因进行进一步的表达分析(其中BC332\_04749在转录组数据中无对应的转录本,表明本研究所用的种质不含BC332\_04749基因,或存在该基因但没有表达)。在对照组和实验组中,BC332\_33939、BC332\_04389、BC332\_24533、BC332\_11938的表达量始终较低。与对照组相比,实验组中BC332\_07209、BC332\_21024、BC332\_22861、BC332\_08074、BC332\_00352、BC332\_00353的表达量明显上调。其余17个目的基因的表达量与对照相比略有差异(图7)。



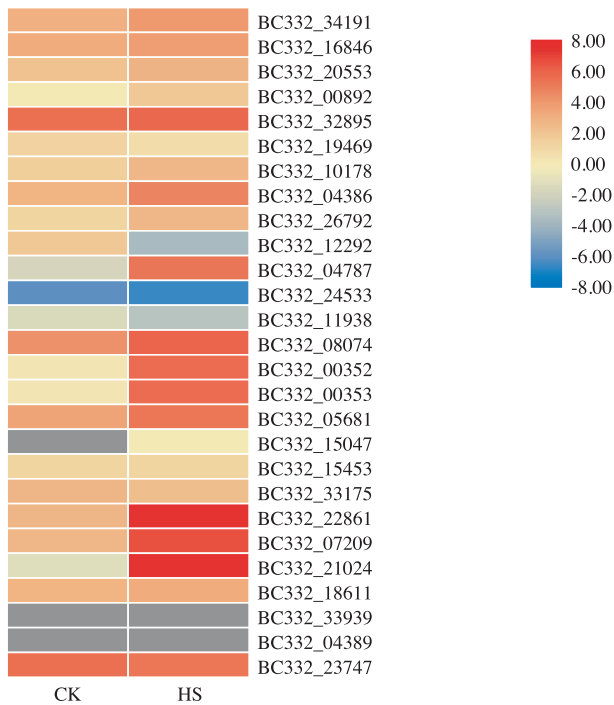


图 7 43°C 温度处理对中国辣椒 *HSF* 基因表达量的影响

Fig. 7 Effect of 43°C treatment on *HSF* expression in *Capsicum chinense*

### 3 讨论

随着基因组学的发展及基因组学信息的发布, 基因家族的研究也在不断深入开展。通过生物信息学方法, 已在拟南芥<sup>[20]</sup>、水稻 (*Oryza sativa* L.)<sup>[21]</sup>、番茄 (*Solanum lycopersicum* L.)<sup>[22]</sup>、一年生辣椒<sup>[6]</sup> 等物种中, 对 *HSF* 基因家族进行了全基因组的鉴定与分析。与模式植物拟南芥相比, 辣椒的基因组相对较大, 在进化过程中发生了大规模的扩增<sup>[23]</sup>。但在这些植物中, *HSF* 基因家族的数量差异不明显, 如在拟南芥中有 24 个 *HSF* 基因, 在水稻、番茄以及一年生辣椒中分别有 25 个<sup>[24]</sup>。本研究在中国辣椒中检测到 28 个 *HSF* 基因。该家族成员可分为 A、B、C 3 个亚家族<sup>[12, 25]</sup>。前人的研究表明, A 族在整个 *HSF* 家族中拥有最丰富的数量和功能, 作为转录激活因子参与了植物发育和应对各种胁迫的响应<sup>[26-29]</sup>。而对于 B 族的研究则显示其作为转录抑制因子并进行负调控<sup>[30]</sup>。本研究中, A 族的 *HSF* 基因共有 17 个, B 族有 9 个基因, C 族有 2 个。前人的研究将 AT5G03720 和 BC332\_22861 划为 A 族<sup>[6]</sup>, 与本研究结果略有差异。但本研究系统发育分析结果显示, AT5G03720

和 BC332\_22861 与已知的 C 族成员聚为一个分支。且不同的族之间蛋白质的三维结构差异较小。

本研究进行了 *HSF* 基因的系统发育关系分析, 将具有相同结构域的基因聚类在一起, 使 *HSF* 基因在结构上有比较明显的区分(图 3)。在中国辣椒的 12 条染色体中, 24 个 *HSF* 基因被定位到了其中的 10 条上, 11 号和 12 号染色体均没有基因分布。本研究结果与一年生辣椒中的研究结果相似<sup>[6]</sup>, 但由于有 4 个基因没有定位到染色体上, 结果存在一定差异。与番茄<sup>[24]</sup> 中的 *HSF* 基因相比, 本研究中中国辣椒的 *HSF* 基因分布更为分散。

在信号传导过程中, 顺式作用元件参与了基因的表达调控。研究表明, 在植物应激反应中, 茉莉酸甲酯可能是一个解码多种生物胁迫和非生物胁迫的关键<sup>[31]</sup>。通过对 *HSF* 基因顺式作用元件的数量及种类进行分析, 发现和茉莉酸甲酯相关的顺式作用元件存在于绝大部分 *HSF* 基因的上游启动子区, 表明茉莉酸甲酯在高温胁迫条件下, 参与调控 *HSF* 基因的表达。除茉莉酸甲酯以外, *HSF* 基因上游也存在着大量其他的植物激素相关的顺式作用元件, 他们也调节了植物响应胁迫的应激反应<sup>[32-34]</sup>。

本研究发现, 中国辣椒的叶片组织经高温处理后, 有 6 个 *HSF* 基因 (BC332\_07209、BC332\_21024、BC332\_22861、BC332\_08074、BC332\_00352 和 BC332\_00353) 表达量较高, 推测他们可能与苗期抵御逆境胁迫有重要联系。其他表达量相对较低的候选基因, 可能也参与了其他条件下的热胁迫响应。对于在处理时间内没有表达的基因, 可能仅仅具有 *HSF* 蛋白相关的结构域但并不具备相应的功能, 因此在热胁迫下不能表达。本研究中, 中国辣椒的 *HSF* 基因, 对于苗期接受的热胁迫, 大部分都有响应, 但响应的程度不同, 这与前人在番茄上的研究结果相似<sup>[24]</sup>。本研究对中国辣椒的 *HSF* 基因家族进行了综合生物信息学分析, 初步证明了 *HSF* 基因对热胁迫的响应, 可为后续深入开展相关研究奠定基础。

### 参考文献:

- [ 1 ] Hu Y, Han YT, Wei W, Li YJ, Zhang K, et al. Identification, isolation, and expression analysis of heat shock transcription factors in the diploid woodland strawberry *Fragaria vesca*[J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 736.

- [ 2 ] Wang J, Sun N, Deng T, Zhang LD, Zuo KJ. Genome-wide cloning, identification, classification and functional analysis of cotton heat shock transcription factors in cotton (*Gossypium hirsutum*) [ J ]. *BMC Genomics*, 2014, 15: 961.
- [ 3 ] Wang PF, Song H, Li CS, Li PC, Li AQ, *et al.* Genome-wide dissection of the heat shock transcription factor family genes in *Arachis* [ J ]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 106.
- [ 4 ] Scharf KD, Berberich T, Ebersberger I, Nover L. The plant heat stress transcription factor (Hsf) family: structure, function and evolution [ J ]. *Biochim Biophys Acta*, 2012, 1819(2): 104–119.
- [ 5 ] Jin GH, Gho HJ, Jung KH. A systematic view of rice heat shock transcription factor family using phylogenomic analysis [ J ]. *J Plant Physiol*, 2013, 170(3): 321–329.
- [ 6 ] Guo M, Lu JP, Zhai YF, Chai WG, Gong ZH, *et al.* Genome-wide analysis, expression profile of heat shock factor gene family (CaHsfs) and characterisation of CaHsfA2 in pepper (*Capsicum annuum* L.) [ J ]. *BMC Plant Biol*, 2015, 15: 151.
- [ 7 ] Åkerfelt M, Morimoto RI, Sistonen L. Heat shock factors; integrators of cell stress, development and lifespan [ J ]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2010, 11(8): 545–555.
- [ 8 ] Garbuz DG. Regulation of heat shock gene expression in response to stress [ J ]. *Mol Biol*, 2017, 51(3): 400–417.
- [ 9 ] Baniwal SK, Bharti K, Chan KY, Fauth M, Ganguli A, *et al.* Heat stress response in plants; a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors [ J ]. *J Biosciences*, 2004, 29(4): 471–487.
- [ 10 ] Mittal D, Chakrabarti S, Sarkar A, Singh A, Grover A. Heat shock factor gene family in rice: genomic organization and transcript expression profiling in response to high temperature, low temperature and oxidative stresses [ J ]. *Plant Physiol Biochem*, 2009, 47(9): 785–795.
- [ 11 ] Nover L, Bharti K, Döring P, Mishra SK, Ganguli A, *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.
- [ 12 ] Koskull-Döring PV, Scharf KD, Nover L. The diversity of plant heat stress transcription factors [ J ]. *Trends Plant Sci*, 2007, 12(10): 452–457.
- [ 13 ] Schmidt R, Schippers JH, Welker A, Mieulet D, Guiderdoni E, *et al.* Transcription factor OsHsfC1b regulates salt tolerance and development in *Oryza sativa* ssp. *japonica* [ J ]. *AoB Plants*, 2012: pls011.
- [ 14 ] Yang ZF, Wang YF, Gao Y, Zhou Y, Zhang EY, *et al.* Adaptive evolution and divergent expression of heat stress transcription factors in grasses [ J ]. *BMC Evol Biol*, 2014, 14: 147.
- [ 15 ] 赵明宣, 胡晓君. 植物热激转录因子研究进展 [ J ]. 植物学研究, 2018, 7(2): 158–163.
- Zhao MX, Hu XJ. The research progress of heat shock transcription factors in plants [ J ]. *Botanical Research*, 2018, 7(2): 158–163.
- [ 16 ] Liu B, Liu LL, Tian LY, Cao WX, Zhu Y, *et al.* Post-heading heat stress and yield impact in winter wheat of China [ J ]. *Global Change Biol*, 2014, 20: 372–381.
- [ 17 ] Pagamas P, Nawata E. Sensitive stages of fruit and seed development of chili pepper (*Capsicum annuum* L. var. *shishito*) exposed to high-temperature stress [ J ]. *Sci Horti*, 2008, 117: 21–25.
- [ 18 ] 邹学校. 中国辣椒 [ M ]. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- [ 19 ] Kim S, Park J, Yeom SI, Kim YM, Seo E, *et al.* New reference genome sequences of hot pepper reveal the massive evolution of plant disease-resistance genes by retroduplication [ J ]. *Genome Biol*, 2017, 18: 210.
- [ 20 ] Prändl R, Hinderhofer K, Eggers-Schumacher G, Schöffl F. HSF3, a new heat shock factor from *Arabidopsis thaliana*, derepresses the heat shock response and confers thermotolerance when overexpressed in transgenic plants [ J ]. *Mol Gen Genet*, 1998, 258: 269–278.
- [ 21 ] Yokotani N, Ichikawa T, Kondou Y, Matsui M, Hirochika H, *et al.* Expression of rice heat stress transcription factor OsHsfA2e enhances tolerance to environmental stresses in transgenic *Arabidopsis* [ J ]. *Planta*, 2008, 227(5): 957–967.
- [ 22 ] Giorno F, Wolters-Arts M, Grillo S, Scharf KD, Vriezen WH, *et al.* Developmental and heat stress-regulated expression of HsfA2 and small heat shock proteins in tomato anthers [ J ]. *J Exp Bot*, 2010, 61(2): 453–462.
- [ 23 ] Qin C, Yu CS, Shen YO, Fang XD, Chen L, *et al.* Whole-genome sequencing of cultivated and wild peppers provides insights into *Capsicum* domestication and specialization [ J ]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(14): 5135–5140.
- [ 24 ] 陈勇兵, 王燕, 张海利. 番茄热激转录因子 Hsf 基因家族鉴定及表达分析 [ J ]. 农业生物技术学报, 2015, 23(4): 492–501.
- Chen YB, Wang Y, Zhang HL. Identification and expression analysis of heat shock factor (Hsf) gene family in tomato (*Solanum lycopersicum*) [ J ]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2015, 23(4): 492–501.
- [ 25 ] Zhu XY, Huang CQ, Zhang L, Liu HF, Yu JH, *et al.* Systematic analysis of Hsf family genes in the *Brassica napus* genome reveals novel responses to heat, drought and high CO<sub>2</sub> stresses [ J ]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1174.
- [ 26 ] Shim D, Hwang JU, Lee J, Lee S, Choi Y, *et al.* Orthologs of the class A4 heat shock transcription factor HsfA4a confer cadmium tolerance in wheat and rice [ J ].

- Plant Cell*, 2009, 21: 4031–4043.
- [27] Ohama N, Sato H, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Transcriptional regulatory network of plant heat stress response[J]. *Trends Plant Sci*, 2017, 22(1): 53–65.
- [28] Guo LH, Chen SN, Liu KH, Liu YF, Ni LH, *et al.* Isolation of heat shock factor HsfA1a-binding sites in vivo revealed variations of heat shock elements in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49(9): 1306–1315.
- [29] Zhang J, Liu BB, Li JB, Zhang L, Wang Y, *et al.* Hsf and Hsp gene families in *Populus*: genome-wide identification, organization and correlated expression during development and in stress responses[J]. *BMC Genomics*, 2015, 16: 181.
- [30] Ikeda M, Mitsuda N, Ohme-Takagi M. *Arabidopsis* HsfB1 and HsfB2b act as repressors of the expression of heat-inducible *Hsfs* but positively regulate the acquired thermotolerance[J]. *Plant Physiol*, 2011, 157(3): 1243–1254.
- [31] Truman W, Bennett MH, Kubigsteltig I, Turnbull C, Grant M. *Arabidopsis* systemic immunity uses conserved defense signaling pathways and is mediated by jasmonates [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(3): 1075–1080.
- [32] Wang XY, Zhuang LL, Shi Y, Huang BER. Up-Regulation of HSF2c and HSPs by ABA contributing to improved heat tolerance in tall fescue and *Arabidopsis* [J]. *Int J Mol Sci*, 2017, 18: 1981.
- [33] Wang YX, Zhang HL, Hou PF, Su XY, Zhao PF, *et al.* Foliar-applied salicylic acid alleviates heat and high light stress induced photoinhibition in wheat (*Triticum aestivum*) during the grain filling stage by modulating the *psbA* gene transcription and antioxidant defense [J]. *Plant Growth Regul*, 2014, 73(3): 289–297.
- [34] Zhang CX, Feng BH, Chen TT, Zhang XF, Tao LX, *et al.* Sugars, antioxidant enzymes and IAA mediate salicylic acid to prevent rice spikelet degeneration caused by heat stress[J]. *Plant Growth Regul*, 2017, 83: 313–323.

(责任编辑: 周 媛)