

Peran Chaperone Pada Tumbuhan: Mini Review

UMMI WASILAH, DIAN A.G. PERWITASARI, MUKHAMAD SU'UDI*

Jurusan Biologi FMIPA Universitas Jember, Jember

Diterima: 28 Juni 2019 – Disetujui: 3 Oktober 2019
© 2019 Jurusan Biologi FMIPA Universitas Cenderawasih

ABSTRACT

Plants respond to various conditions in the surrounding environment, whether favorable conditions or *vice versa*. Abiotic and biotic factors affect plant responses such as temperature, humidity, salinity, insects and pathogens namely viruses and bacteria. Plants have a defense system in tolerancing stress from the surrounding environment, for example heat shock protein (HSP). It is a chaperone protein that plays a role in plant defenses when experiencing stress to the temperature. HSP is classified into six families based on their molecular weight, namely HSP100, HSP90, HSP70, HSP60, HSP40, and small HSP. Each has a role in maintaining the stability of plant metabolism. HSP is especially important for protein refolding, preventing degradation, and denaturation of protein.

Key words: plants; chaperone; heat shock protein; refolding; protein denaturation.

PENDAHULUAN

Tanaman berinteraksi dan merespon berbagai kondisi yang ada di lingkungannya. Interaksi tanaman selain dengan faktor abiotik seperti suhu, kelembaban dan salinitas juga berinteraksi dengan faktor biotik seperti serangga, virus, dan bakteri. Ke dua faktor ini dapat memicu cekaman fisiologi bagi tanaman. Sel tanaman dalam kondisi cekaman yang ekstrim dapat mengalami kerusakan parah bahkan kematian dapat terjadi dalam hitungan menit (Su & Li, 2008). Tanaman dapat mentoleransi keadaan lingkungan yang kurang menguntungkan dengan berbagai cara, diantaranya melalui perubahan morfologi, fenologi, fisiologi, maupun molekularnya sebagai respon adaptasi (Wahid & Shabbir, 2005; Alwaibi, 2011; Chi *et al.*, 2019). Adaptasi molekular merupakan hal yang penting bagi tumbuhan sebagai mekanisme pertahanan tumbuhan

terhadap cekaman fisiologi dan merupakan hal yang menarik untuk dipelajari lebih lanjut.

Cekaman tumbuhan karena suhu yang tinggi serta cekaman seperti salinitas dan yang lain dapat memicu pertahanan tumbuhan terutama dengan mekanisme molekular melalui pembentukan suatu protein. Suhu yang panas akan mengaktivasi *Heat Stress Response* yang akan memicu pembentukan protein "*Heat Shock Protein (HSP)*". Protein ini juga dapat terbentuk oleh adanya induksi dari berbagai macam tekanan, termasuk stres dingin, sinar UV, remodeling jaringan, ataupun stres biotik (Boston *et al.*, 1996; Trivadi *et al.*, 2016). Protein ini merupakan chaperone yang berfungsi menjaga kestabilan sel tumbuhan dalam kondisi normal dan ekstrim (Campbell & Reece, 2008; Trivadi *et al.*, 2016). Menurut Semiarti & Rozikin (2015), protein chaperone memungkinkan membantu enzim serta protein lain dalam mencegah terjadinya denaturasi.

Klasifikasi Heat Shock Protein (HSP)

Pengelompokan HSP yaitu berdasarkan berat molekulnya (BM). Protein ini dapat dibagi menjadi tiga kelas besar yaitu Hsp90, HSP70 dan

* Alamat korespondensi:

Jurusan Biologi FMIPA Universitas Jember, Jember.
Jalan Kalimantan No. 37, Kampus Tegalboto, Jember,
Jawa Timur. 68121. E-mail: msuudi.rda@gmail.com.

HSP kecil dengan berat molekul 15-30 kDa (Soepandi, 2013). Diantara famili *Heat shock protein*, HSP90 bertindak sebagai imunitas ketika tumbuhan tersebut mengalami cekaman panas. HSP90 dapat langsung berinteraksi dengan protein R (resistensi) dan banyak faktor transkripsi yang aktif sebagai respon pertahanan tumbuhan (Yamada *et al.*, 2007).

Famili HSP yang lain seperti HSP70, HSP40 serta HSP yang berukuran kecil berfungsi dalam perlawanan terhadap mikroorganisme patogen (Hafren *et al.*, 2010). Jin & Seo (2015) menyebutkan bahwa terdapat 5 Kelas HSP berdasarkan berat molekulnya yaitu HSP100, HSP90, HSP70, HSP60, dan HSP kecil (sHSP) dan memiliki fungsi masing-masing terutama sebagai pertahanan bagi tumbuhan (Tabel 1).

Respon tumbuhan karena cekaman suhu tinggi terjadi karena adanya sejumlah HSPs yang berbeda. HSP21 telah terbukti sebagai proteksi

dari kerusakan oksidatif dan berperan dalam pergantian warna buah ketika disimpan pada suhu rendah (Soepandi, 2013) sedangkan ekspresi HSP60 meningkat ketika suhu tinggi (Neumann *et al.*, 1993). Hossain *et al.*, (2016) menyebutkan bahwa ekspresi gen HSP70 berhubungan dengan hormon ABA dan cekaman kekeringan. HSP40 sebagai pertahanan tumbuhan diidentifikasi sebagai chaperone dalam patogenesis mikroba (Hossain *et al.*, 2016). Over ekspresi dari HSP40 menyebabkan kematian sel patogen sedangkan penurunan ekspresi HSP40 menyebabkan peningkatan kerentanan terhadap virus mosaik pada kedelai (Liu & Whitham, 2013). Peneliti Hossain *et al.* (2016) telah memaparkan dengan rinci jenis HSP pada berbagai tanaman serta menguraikan sistem kerjanya (Tabel 2).

Peran Heat Shock Protein

Tabel 1. Klasifikasi, distribusi dan fungsi HSP (Jin & Seo, 2015).

Famili	Ukuran Molekul (kDa)	Fungsi	Lokasi
HSP100	100-104	Protein folding, pemisahan protein	Sitosol, mitokondria, kloroplas
HSP90	82-90	Mencegah agregasi denaturasi protein dan menstabilkan bentuk tidak aktif reseptor hormon tertentu	Sitosol, retikulum endoplasma, nukleus, mitokondria, kloroplas
HSP70	68-75	Membantu dalam proses refolding, menstabilkan protein sebelum pelipatan, membuka struktur untuk translokasi	Sitosol, retikulum endoplasma, nukleus, mitokondria, kloroplas
HSP60	55- 67	Stabilisasi struktur protein untuk pelipatan atau perikatan, mengeluarkan kembali precursor ke ruang membran	Mitokondria
HSP40	35-54	Co-Chaperone, bersama HSP70 meningkatkan ATPase	Sitosol, retikulum endoplasma (RE)
sHSP	15-30	Co-chaperone, mencegah agregasi polipeptida dan termotoleran	Sitosol, retikulum endoplasma, mitokondria, kloroplas

Tabel 2. Rekayasa genetik untuk toleransi cekaman pada tumbuhan dengan menggunakan protein HSP (Hossain *et al.*, 2016).

Protein	Sumber HSP	Inang HSP	Ulasan
HSP16.9	<i>Zea mays</i>	<i>Nicotiana tobacco</i>	Over ekspresi menghasilkan peningkatan perkecambahan biji, pemanjangan akar, dan enzim antioksidan dibawah cekaman panas (40 °C; 9 jam)
HSP17.5	<i>Nelumbo nucifera</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Tanaman transgenik memiliki tingkat perkecambahan biji lebih tinggi dan peningkatan termotoleran (44 °C; 60 dan 70 menit)
MT-HSP	<i>Solanum lycopersium</i>	<i>Nicotiana tobacco</i>	Over ekspresi sHSP meningkatkan termotoleran di tumbuhan tembakau
HSP22	<i>Zea mays</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	Over ekspresi melindungi PSII dari cekaman oksidatif yang bergantung pada suhu (40 °C, 47 °C, 50 °C; 2 jam)
HSP23.6	<i>Solanum lycopersium</i>	<i>Nicotiana tobacco</i>	Over ekspresi berperan dalam termotoleran
HSP26	<i>Gossypium arboreum</i>	<i>Gossypium hirsutum</i>	Over ekspresi menghasilkan peningkatan toleransi terhadap kekeringan
HSP26	<i>Oryza sativa</i>	<i>Festuca arundinacea</i>	Pengurangan kebocoran elektrolit dan akumulasi pada substansi asam thiobarbiturit serta aktivasi PSII yang lebih tinggi pada paparan panas (42 °C; 24 jam)

Heat shock protein berfungsi dalam menentukan formasi dan pelipatan struktur protein dalam tiga dimensi (Levitt *et al.*, 1997). Hal ini mengindikasikan bahwa HSP berperan dalam melindungi sel ketika terluka dan memudahkan penyembuhan serta mengembalikan sel tumbuhan ke dalam keadaan normal. HSP berperan sebagai molekular chaperone dalam mencegah agregasi protein lain dan berpartisipasi dalam protein *refolding* selama kondisi dalam cekaman panas. Setiap famili dari HSP memiliki peran masing-masing dan mekanisme yang berbeda (Trent, 1996).

HSP100

Protein yang tergolong famili ini umumnya berfungsi mempertahankan integritas polipeptida fungsional, melindungi protein dari denaturasi, dan agregasi pada protein (Zhang *et al.*, 2008; Park & Seo, 2015). Fungsi dari anggota famili ini tidak

hanya terbatas pada cekaman suhu tinggi, tetapi juga berperan dalam pengembangan dari kloroplas (Wang *et al.*, 2004). Famili ini tampaknya berperan dalam memfasilitasi tanaman untuk kembali normal setelah mengalami cekaman berat (Lee *et al.*, 2007).

HSP90

Struktur dari HSP90 serupa dengan protein lainnya, terdapat N-terminal domain dengan ukuran 25 kDa, Middle domain dengan ukuran 40 kDa dan C-terminal domain yang berukuran 12 kDa. ATP terikat pada struktur N-terminal domain karena HSP dalam famili ini membutuhkan ATP dalam fungsinya (Shafikova *et al.*, 2013). Famili dari protein HSP90 terlibat dalam replikasi dan perbaikan DNA, homeostasis seluler, agregasi protein *folding* serta mencegah denaturasi termal (Boston *et al.*, 1996; Li *et al.*, 2012). Protein ini juga berperan dalam pengaturan sinyal

transduksi hormon brassinosteroids (BR), auksin, dan asam jasmonat (Li *et al.*, 2012; Kozeko, 2019). Protein HSP90 terlibat dalam pengaturan siklus sel serta bertindak sebagai protein *trafficking*. Selain itu, juga berperan dalam stabilitas morfogenesis, plastisitas perkembangan, dan mekanisme toleransi stres pada tanaman (Kozeko, 2019). HSP90 dilaporkan sebagai pengatur utama pertumbuhan dan perkembangan normal pada *Nicotiana benthamiana* dan *Arabidopsis* (Kadota & Shirasu, 2012). HSP90 di sitoplasma bertanggung jawab untuk resistensi terhadap patogen dengan cara bereaksi dengan protein R (resistensi) yang merupakan sinyal reseptor dari patogen (Prodromou *et al.*, 2000).

HSP70

Struktur HSP70 memiliki domain ATPase yang terletak di ujung N-terminal dan terdapat domain di bagian C-terminal yang mengikat peptida (Liu, 2014). Anggota famili ini berfungsi sebagai molekuler chaperone untuk protein yang baru disintesis untuk mencegah akumulasi protein yang berlebih dan memastikan *folding* protein yang benar selama proses transfer protein ke sel target (Su & Li, 2008). Selain itu, HSP70 berperan untuk menentukan daerah membran yang tepat untuk mentranslokasikan protein-protein yang ada pada organisme dan degradasi protein yang gagal mengalami pelipatan (Trivedi *et al.*, 2016). HSP70 juga memiliki fungsi lain yaitu mengikat dan menstabilkan polipeptida dari ribosom dan mentranslokasikan protein melewati membran ke retikulum endoplasma atau mitokondria. Setiap HSP70 yang bereaksi akan membutuhkan ATP dan molekul co-chaperone (Boston *et al.*, 1996).

HSP70 dan HSP17.6 bekerja sama dalam merespon cekaman suhu yang disebabkan oleh aklimatisasi panas (HA) atau disebabkan aklimatisasi dingin (CA) pada tanaman anggur (Zhang *et al.*, 2008). Telah dilaporkan bahwa setidaknya terdapat 12 jenis HSP70 dalam genom bayam yang berperan dalam pertahanan ketika mengalami cekaman panas, dingin maupun bahan kimia. Over ekspresi dari HSP70 meningkatkan kemampuan toleransi termal dan meningkatkan imunitas terhadap tekanan yang berasal dari

lingkungan (Wang *et al.*, 2004). Menurut Semiarti & Rozikin (2015) memaparkan bahwa HSP70 anggrek (*Vanda tricolor* var. *suavis forma*) pada asam amino ke 96-110 memiliki urutan sekuen dengan pola spesifik HSP70 yaitu [LIVMY]-x-[LIVMF]-x-G-G-x-[ST]-[LS]-[LIVM]-P-x-[LIVM]-x-[DEQKRSTA]. *Vanda tricolor* memiliki asam amino spesifik yang menjadi penciri protein HSP70 *V. tricolor* sehingga mampu bertahan di habitat dengan suhu tinggi.

HSP60

HSP60 dalam keadaan normal membentuk oligomer dengan berat 60 kDa. Terdiri dari 14 sub unit yang membentuk cincin heptamerik ganda dan setiap sub unit memiliki tiga domain yaitu apikal domain, equatorial domain dan intermediet domain. Equatorial domain berisi tempat pengikatan ATP, sedangkan intermediet domain mengikat equatorial dan apikal domain secara bersama-sama. Domain apikal memungkinkan untuk mengikat substrat (Kityk *et al.*, 2012). Anggota famili ini diketahui dapat membantu dalam perakitan sub unit protein serta berpartisipasi dalam pelipatan dan agregasi protein terutama dalam kloroplas dan mitokondria (Zhaohi & Paul, 1998). HSP60 setelah proses transkripsi akan mengikat berbagai macam protein dan sebelum protein tersebut melipat. Hal ini bertujuan agar tidak terjadi agregasi protein. Protein dengan ukuran 61 KDa mengikat sub unit Rubisco dengan menghidrolisis ATP. HSP60 mempunyai co-chaperone yaitu HSP10 yang berperan dalam pelipatan dan perikatan sintesis protein baru yang masuk dari sitoplasma ke mitokondria. HSP60 dan HSP70 terlibat dalam penentuan konformasi fungsional dari suatu protein baru yang ditranslokasikan ke kloroplas (Jackson *et al.*, 2001).

HSP40

HSP40 memiliki tiga tipe yaitu type I, II dan III yang masing-masing mengandung 70 asam amino yang terdapat bagian J-domain yang berhubungan dengan ATPase dari HSP70 dan berfungsi sebagai stimulasi untuk aktivasi ATPase. Fungsi HSP40 hampir sama dengan HSP70 karena

HSP40 merupakan kofaktor dari famili HSP70 yaitu berperan dalam pelipatan, transportasi, degradasi, dan aktivasi ATPase dalam sintesis protein serta modulasi dalam pembentukan amiloid (Soellick *et al.*, 2000; Blatch & Edkins, 2015). Berdasarkan penelitian Liu & Withman (2013) HSP40 juga memiliki peranan dalam resistensi tanaman kedelai terhadap virus mozaik kedelai.

HSP berukuran kecil (sHSP)

Fungsi utama sHSP yaitu sebagai molekul chaperone yang mencegah agregasi dan kesalahan pelipatan protein target dan menjaga protein dalam komponen pelipatan yang benar (Park & Seo, 2015). Ciri khusus dari sHSP ini adalah tidak memerlukan ATP dalam reaksinya. Menurut penelitian Lee *et al.* (1997) HSP18.1 pada kacang mencegah agregasi malat dehidrogenase (MDH) dan gylseraldehid-3- fospat dehidrogenase pada suhu panas hingga 45 °C (Lee *et al.*, 1997). CsHSP17.2 pada *Camelia sinensis* bertindak sebagai molekul chaperone untuk memediasi toleransi panas dengan mempertahankan efisiensi fotokimia dan sintesis protein serta menginduksi HS-responsive gene (Wang *et al.*, 2017). Penelitian lain menyatakan ada indikasi bahwa sHSP memainkan peran penting dalam kontrol membran dan berkontribusi dalam pemeliharaan integritas membran terutama ketika dalam keadaan tercekam oleh suhu tinggi (Nakamoto & Vigh, 2007).

KESIMPULAN

Chaperone pada tumbuhan berperan penting terutama dalam pertahanan terhadap cekaman suhu, garam, pH, salinitas maupun cekaman terhadap faktor biotik lainnya. Heat shock protein (HSP) berperan dalam pertahanan tumbuhan terutama terhadap cekaman suhu yang tinggi. HSP terbagi menjadi enam famili yaitu HSP100, HSP90, HSP70, HSP60, HSP40 dan HSP berukuran kecil yang masing-masing memiliki peran dalam regulasi pertahanan atau resistensi pada tumbuhan.

DAFTAR PUSTAKA

- Ahemad, M., and A. Malik. 2012. Bioaccumulation of heavy metals by zinc resistance bacteria isolated from agricultural soils irrigated with wastewater. *Bacteriology Journal*. 2: 12-21.
- Alwaibi, M. 2011. Plant-heat shock protein: mini review. *Journal of King Saud University*. 23: 139-150.
- Blatch, G.L., and A.L. Edkins. 2015. *The networking of chaperones by co-chaperones*. Switzerland: Springer International Publishing.
- Boston, R.S., P.V. Viitanen, and E. Vierling. 1996. Molecular chaperones and protein folding in plants. *Plant Molecular Biology*. 32: 191-222.
- Campbell, N.A., and J.B. Reece. 2008. *Biologi*. Edisi ke-8. Penerbit Erlangga. Jakarta.
- Chi, Y.H., S.S. Koo, H.T. Oh, E.S. Lee, J.H. Park, K.A.T. Phan, S.D. Wi, S.B. Bae, S.K. Paeng, H.B. Chae, C.H. Kang, M.G. Kim, W.Y. Kim, D.J. Yun, and S.Y. Lee. 2019. The physiological functions of universal stress proteins and their molecular mechanism to protect plants from environmental stresses. *Frontiers in Plant Science*. 10: 1-13.
- Hafren, A., D. Hofius, G. Ronnholm, U. Sonnewald, and K. Makinen. 2010. HSP70 and its cochaperone CPIP promote potyvirus infection in *Nicotiana benthamiana* by regulating viral coat protein functions. *Plant cell*. 22: 523-535.
- Hossain, M.A. S.H. Wani, S. Bhattacharjee, D.J. Burritt, and L.S.P. Trans. 2016. Drought stress tolerance in plants, Volume 1. Switzerland: Springer.
- Su, P.H., and H.M. Li. 2008. Arabidopsis stromal 70kD heat shock proteins are essential for plant development and important for thermotolerance of germinating seeds. *Plant Physiol*. 146: 1231-1241.
- Jackson, C.D., M. Akita, dan K. Keegstra. 2001. Molecular chaperones involved in chloroplast protein import. *Biochim Biophys. Acta*. 1541: 102-113.
- Jin, P.C., and Y.S. Seo. 2015. Heat shock protein: A review of the molecular chaperones for plant immunity. *Journal of the plant pathology Journal*. 31(4): 323-333.
- Kadota, Y. and K. Shirasu. 2012. The HSP90 complex of plants. *Biochim. Biophys. Acta*. 1823: 689-697.
- Kityk, R., J. Kopp, I. Sinning, and M.P. Mayer. 2012. Structure and dynamics of the ATP-bound open conformation of HSP70 chaperone. *Journal of Molecular Cell*. 48(6): 863-874.
- Kozeko, L.Y. 2019. The role of HSP90 chaperones in stability and plasticity of ontogenesis of plants under normal and stressful conditions (*Arabidopsis thaliana*). *Cytology and Genetics*. 53(2): 143-161.
- Lee, J.G., A.M. Roseman, H.R. Saibil, and E. Vierling. 1997. A small heat shock protein stably binds heat-denatured model substrates and can maintain a substrate in a folding-competent state. *The Embo Journal*. 16(2): 659-671.
- Lee, U., I. Ripplido, S. Hong, J. Lurkindale, E. Waters, and E. Vierling. 2007. The *Arabidopsis* ClpB/Hsp100 family of proteins: chaperones for stress and chloroplast development. *The Plant Journal*. 49: 115-127.

- Levitt, M., M. Gerstein, E. Huang, S. Subbiah, and J. Tsai. 1997. Protein folding: the endgame. *Annu. Rev. Biochem.* 66: 549-579.
- Li, J., J. Soroka and J. Buchner. 2012. The Hsp90 chaperone machinery: conformational dynamics and regulation by co-chaperones. *Biochim Biophys Acta.* 1823: 624-635.
- Liu, B. 2014. Heat shock protein gp96 as an immune chaperone of inflammation and cancer. *Aust. J. Clin. Immunol.* 1: 1014.
- Liu, J.Z., and S.A. Whitham. 2013. Overexpression of a soybean nuclear localized type-III DnaJ domain containing HSP40 reveals its roles in cell death and disease resistance. *Journal of Plant.* 74: 110-121.
- Nakamoto, H., and L. Vigh. 2007. The small heat shock protein and their clients. *Cell Mol. Life sci.* 64: 294-306.
- Neumann, D.M., M. Emmermann, J. M. Thierfelder, N.U. Zur, M. Clericus, H.P. Braun, L. Nover, and U.K. Schmitz. 1993. HSP68-a DNAK-like heatstress protein of plant mitochondria. *Planta.* 190: 32-43.
- Park, C.J and Y.S. Seo. 2015. Heat shock proteins: A review of the molecular chaperones for plant immunity. *Plant Pathol. J.* 31(4): 323-333.
- Prodromou, C., B. Panaretou, S. Chohan, G. Siligardi, R. O'Brien, J.E. Ladbury, S.M. Roe, P.W. Piper, and L.H. Pearl. 2000. The ATPase cycle of HSP90 drives a molecular clamp via transient dimerization of the N-terminal domains. *EMBO.* 19(16): 4383-4392.
- Semiarti, E., dan Rozikin. 2015. Karakterisasi gen ketahanan terhadap suhu tinggi HSP70 pada anggrek *Vanda tricolor* var. *Suavis* forma Merapi. *Pros Sem Nas Masy Indon.* 1(3): 404-408.
- Shafikova, T.N., Y.V. Omelichkina, A.S. Soldatenko, A.G. Enikeev, T.V. Kopytina, T.M. Rusaleva, and O.D. Volkova. 2013. Tobacco cell cultures transformed by the hsp101 gene exhibit an increased resistance to *Clavibacter michiganensis* ssp. *sepedonicus*. *Doklady Biol. Sci.* 450: 165-167.
- Soellick, T., J.F. Uhrig, G.L. Bucher, J.W. Kellmann, and P.H. Schreier. 2000. The movement protein NSm of *Tomato* spotted wilt tospovirus (TSWV): RNA binding, interaction with the TSWV N protein, and identification of interacting plant proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97: 2373-2378.
- Soepandi, D. 2013. *Fisiologi adaptasi tanaman terhadap cekaman abiotik pada agroekosistem tropika*. IPB Press. Bogor.
- Trent, J.D. 1996. A review of acquired thermotolerance, heat-shock protein and molecular chaperone in archaea. *Fems microbiol. Rev.* 18: 249-256.
- Trivedi, D.K., K.M.K. Huda, S.S. Gill, and N. Tuteja. 2016. Molecular chaperone: Structure, function, and role in plant abiotic stress tolerance. *Abiotic Stress Response in Plants, First Edition*. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KgaA. India.
- Wahid, A., and A. Shabbir. 2005. Induction of heat stress tolerance in barley seedlings by pre-sowing seed treatment with glycinebetaine. *Journal of Plant Growth.* 46: 133-141.
- Wang, W., B. Vinocur, O. Shoseyov, and A. Altman. 2004. Role of plant heat-shock protein and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Atarends Plant Sci.* 9: 244-252.
- Wang, M., Z. Zou, Q. Li, K. Sun, X. Chen, and X. Li. 2017. The CsHSP17.2 molecular chaperone is essential for thermotoleranc in *Camellia sinensis*. [Science report]. 1-15.
- Yamada, K., Y. Fukao, M. Hayashi, M. Fukazawa, I. Suzuki, and M. Nishimura. 2007. Cytosolic HSP90 regulates the heat shock response that is responsible for heat acclimation in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Bio. Chem.* 282: 37794-37804.
- Zhang, J. H., L. J. Wang, Q.H. Pan, Y.Z. Wang, J.C. Zhan, and W.D. Huang. 2008. Accumulation and subcellular localization of heat shock protein in young grape leaves during cross-adaptation to temperature stresses. *Science Horticulturae.* 177: 231-240.
- Zhaohi, X., and B.S Paul. 1998. GroEL/GroES: Structure and function of a two-stroke folding machine. *Journal of Structural of Biology.* 124(2): 129-141.