



植物凝集素类受体蛋白激酶研究进展

王梦龙¹, 彭小群¹, 陈竹锋², 唐晓艳^{1*}

¹华南师范大学生命科学学院, 广东省植物发育生物工程重点实验室, 广州 510631

²深圳市作物分子设计育种研究院, 深圳 518107

摘要 自然界中植物的生长发育受到各种环境变化的影响。为了响应外界各种环境条件, 植物演化出一系列识别和传递环境信号的蛋白分子, 其中比较典型的是植物细胞质膜上的类受体蛋白激酶(RLKs)。凝集素类受体蛋白激酶(LecRLKs)是类受体蛋白激酶家族中的一个亚族, 它主要包含3个结构域: 细胞外凝集素结构域、跨膜结构域和细胞内激酶结构域。根据细胞外凝集素结构域的不同, LecRLKs可分为3种不同类型: L、G和C型。近年来, 研究表明LecRLKs在植物生物/非生物胁迫和发育调控中发挥非常重要的作用。该文综述了植物凝集素类受体蛋白激酶的研究历史、结构特点、分类以及生物学功能, 并重点阐述凝集素类受体蛋白激酶在植物生物/非生物胁迫响应和调控发育方面的功能。对不同类型和不同功能的植物凝集素类受体蛋白激酶进行阐述将有利于对该类蛋白开展功能研究, 并为作物改良提供有益借鉴。

关键词 类受体蛋白激酶, 凝集素类受体蛋白激酶, 生物/非生物胁迫, 植物生长发育

王梦龙, 彭小群, 陈竹锋, 唐晓艳 (2020). 植物凝集素类受体蛋白激酶研究进展. 植物学报 55, 96–105.

受体蛋白激酶(receptor protein kinases, RPKs)是一类能够与配基结合并具有酶活性的受体(Hunter, 1991)。RPKs蛋白在动物中研究较早, 主要分为酪氨酸激酶(receptor tyrosine kinases, RTKs)和丝/苏氨酸激酶(serine/threonine kinase receptors, STRKs)2种。与动物不同, 植物中受体蛋白激酶主要属于丝/苏氨酸激酶。目前, 已在植物中陆续鉴定到多个与动物受体蛋白激酶结构相似的蛋白, 这类蛋白绝大部分功能未知, 被称为类受体蛋白激酶(receptor-like kinases, RLKs) (Walker, 1994; Shiu and Bleecker, 2001)。RLKs是一种普遍存在于植物体内的蛋白, 能够感知和传递各种信号, 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和水稻(*Oryza sativa*)中分别有超过600和1100个该类蛋白(Shiu and Bleecker, 2001)。大部分RLKs属于细胞质膜蛋白, 主要功能是通过它们的细胞外配体识别结构域和细胞内激酶结构域传递各种信号, 最终产生一系列生物效应(Vaid et al., 2013)。

根据RLKs细胞外结构域的不同特点, 同时参照动物RLKs, 人们将植物RLKs分为6种类型: 富含亮氨

酸重复序列型(leucine-rich repeats, LRRs)、S-结构域型(S-domain)、类凝集素型(lectin-like)、类表皮生长因子型(epidermal growth factor-like, EGF)、类肿瘤坏死因子型(tumor-necrosis factor receptor-like, TNFR)和类PR5型(pathogenesis related protein-5 like receptor kinases, PR5K) (Walker, 1994; Becraft et al., 1996; Hu and Reddy, 1997; Wang et al., 1998; Kobe and Kajava, 2001; Shiu and Bleecker, 2001)。凝集素类受体蛋白激酶(lectin receptor-like kinases, LecRLKs)是RLKs家族中的一个亚族, 是指含有1个或多个可与单糖或寡聚糖特异可逆结合的非催化结构域的植物蛋白(Peumans and van Damme, 1995)。已知在拟南芥和水稻中分别存在77和173个LecRLKs(Bouwmeester and Govers, 2009; Vaid et al., 2012)。到目前为止, 在酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)和人体基因组中还未找到LecRLKs的同源基因(Navarro-Gochicoa et al., 2003)。已有研究表明, LecRLKs蛋白可参与多种生物/非生物胁迫途径以及植物发育调控(Vaid et al., 2012)。本文简要阐述植物凝集素类受

收稿日期: 2019-07-10; 接受日期: 2019-09-24

基金项目: 广东省自然科学基金(No.2018B030308008, No.2017A030310500, No.2017A030313104)和中国博士后科学基金(No.2019-M652938)

* 通讯作者。E-mail: txy@frontier-ag.com

体蛋白激酶的研究历史、结构特点与分类及其生物学功能,以期增进对凝集素类受体蛋白激酶的认识。

1 凝集素类受体蛋白激酶研究历史

ZmPK1是第1个被鉴定到的类受体蛋白激酶,它属于G型凝集素类受体蛋白激酶。该激酶的细胞外结构域与芸薹属自交不亲和位点编码的糖蛋白类似,参与调控花粉与柱头之间的识别(Walker and Zhang, 1990)。Hervé等(1996)在拟南芥中鉴定到第1个L型凝集素类受体蛋白激酶Ath.LecRK1,该蛋白激酶具有豆类凝集素结构,可能在植物低聚糖和激素信号转导过程中发挥作用(Newman et al., 1994)。根据LecRLKs细胞外凝集素结构域的特点,LecRLKs被归

类为RLKs的一个亚家族(Shiu and Bleecker, 2001; Goff et al., 2002; Yu et al., 2002)。虽然LecRLKs基因发现较早,但对这些基因家族的系统分类却相对较晚,而早期对于LecRLKs基因的研究也主要集中在基因表达等较为初步的层面(Nishiguchi et al., 2002; Riou et al., 2002; Navarro-Gochicoa et al., 2003; He et al., 2004; Zuo et al., 2004)。近年来,越来越多的研究表明,LecRLKs蛋白的功能极其广泛,可参与调控各种生物/非生物胁迫和植物发育(Chen et al., 2006; Kanzaki et al., 2008; Joshi et al., 2010; Bonaventure, 2011; Desclos-Theveniau et al., 2012; Gouhier-Darimont et al., 2013; Li et al., 2014; Ranf et al., 2015; Luo et al., 2017; Ma et al., 2018; Labbé et al., 2019) (表1)。

表1 植物中已被鉴定的凝集素类受体蛋白激酶基因及其功能

Table 1 Functions of lectin receptor-like kinase genes identified in plants

基因	物种	类型	功能	参考文献
ZmPK1	玉米(<i>Zea mays</i>)	G型	参与调控花粉与柱头之间的识别	Walker and Zhang, 1990
LecRK-V.5	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	L型	参与低聚糖和激素信号转导、细胞分裂、机械损伤信号调控、ABA响应和抗病	Newman et al., 1994; Hervé et al., 1996; Riou et al., 2002; Desclos-Theveniau et al., 2012
PnLPK	黑杨(<i>Populus nigra</i>)	L型	参与调控机械损伤信号	Nishiguchi et al., 2002
LecRK-I.3	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与调控盐胁迫信号	He et al., 2004
GhLecRK	棉花(<i>Gossypium hirsutum</i>)	L型	参与纤维发育	Zuo et al., 2004
Pi-d2	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	G型	参与抗稻瘟病菌小种ZB15	Chen et al., 2006
LecRK-IV.2	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与花粉发育	Wan et al., 2008
LecRK-VI.2	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与ABA对种子的萌发作用和抗病	Xin et al., 2009; Singh et al., 2012
LecRK-VI.3	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与ABA对种子的萌发作用	Xin et al., 2009
LecRK-VI.4	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与ABA对种子的萌发作用	Xin et al., 2009
LecRK-V.2	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与调控植物早期发育阶段盐信号	Deng et al., 2009
LecRK1	野生烟草(<i>Nicotiana attenuate</i>)	G型	参与烟草天蛾诱导的防御反应	Bonaventure, 2011; Gilardoni et al., 2011
Nt-Sd-RLK	烟草(<i>N. tabacum</i>)	G型	参与脂多糖免疫信号的识别和防御	Sanabria et al., 2012
LecRK-I.8	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与昆虫卵衍生诱导物的识别	Gouhier-Darimont et al., 2013
GsSRK	野大豆(<i>Glycine soja</i>)	G型	参与调控植物耐盐性	Sun et al., 2013
LecRK7	水稻(<i>O. sativa</i>)	L型	参与花粉发育	毕真真, 2013
LecRK-I.9	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与识别ATP与抗逆	Choi et al., 2014
SIT1	水稻(<i>O. sativa</i>)	L型	参与调控盐胁迫信号	Li et al., 2014
LORE	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	G型	参与脂多糖识别引起的免疫反应	Ranf et al., 2015
LecRK-IX.1	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与抗疫霉菌	Wang et al., 2015
LecRK-IX.2	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与抗疫霉菌、SA响应和调控细胞死亡	Wang et al., 2015; Luo et al., 2017
PsLecRLK	豌豆(<i>Pisum sativum</i>)	L型	参与调控植物耐盐性	Vaid et al., 2015
SDS2	水稻(<i>O. sativa</i>)	G型	参与程序性细胞死亡和抗稻瘟病菌	Fan et al., 2018
PbLRK138	豆梨(<i>Pyrus calleryana</i>)	L型	参与诱导细胞死亡和抗盐胁迫	Ma et al., 2018
LecRK-VI.4	拟南芥(<i>A. thaliana</i>)	L型	参与ABA介导的气孔开闭	Zhang et al., 2019
PtLecRLK1	毛果杨(<i>Populus trichocarpa</i>)	G型	参与植物-真菌共生互作	Labbé et al., 2019

2 凝集素类受体蛋白激酶的结构组成、分类和功能

2.1 凝集素类受体蛋白激酶结构组成

凝集素类受体蛋白激酶主要由胞外区(包含凝集素结构域)、跨膜区以及胞内区(包含近膜区和激酶结构域)组成(图1)。凝集素结构域可与糖类分子特异可逆结合,该结构域在不同受体中差异较大,可分为不同类型,主要参与信号识别和结合(Peumans and van Damme, 1995; Vaid et al., 2012)。跨膜结构域一般由18–25个氨基酸组成,不具有明显的保守性,但该部位对于凝集素类受体蛋白激酶的功能极其重要(Morillo and Tax, 2006)。例如,水稻Pi-d2蛋白跨膜结构域中的1个氨基酸发生改变,可导致该蛋白完全丧失功能(Chen et al., 2006)。近膜区主要是将跨膜结构域和激酶结构域分开,该区由50个左右的氨基酸组成,保守性较高,其C端一般包含PxPFxYxELxxATxG(x表示任一氨基酸)的未知功能亲水区(Walker, 1994; Barre et al., 2002)。激酶结构域是高度保守的结构域,具有磷酸化结合位点,位于细胞质区域,一般由250–300个氨基酸组成,主要负责传递外界信号(Li and Gray, 1997)。激酶结构域的N端包含GxGxxG结构域,能够影响核苷酸的结合;而激酶结构域的C端由43–66个氨基酸组成,为激酶的催化活性所必需(Barre et al., 2002)。与酪氨酸类受体蛋白激酶含有DLAARN和FPIKWMAPE基序不同,凝集素类受体蛋白激酶的激酶结构域中含有DIKPAN和GT(FIL)GYIAPE基序,属

于丝/苏氨酸激酶(Hervé et al., 1999)。

2.2 凝集素类受体蛋白激酶分类

根据细胞外凝集素结构域的多样性可将凝集素类受体蛋白激酶分为L、G和C型(图1),其中L和G型为植物特有,而C型主要存在于哺乳动物中(Wan et al., 2008; Vaid et al., 2013)。研究显示,拟南芥中包含77个凝集素类受体蛋白激酶。而Vaid等(2012)明确指出拟南芥中L、G和C型凝集素类受体蛋白激酶分别为42、32和1个,其中L型凝集素类受体蛋白激酶不包含LecRK S.2和LecRK S.3两个蛋白激酶(Bouwmeester and Govers, 2009)。LecRK S.2和LecRK S.3蛋白含激酶结构域,无胞外结构域和跨膜结构域。目前暂无明确证据证明这2个类受体蛋白激酶不属于凝集素类受体蛋白激酶亚家族(Bouwmeester and Govers, 2009)。在水稻中, L、G和C型凝集素类受体蛋白激酶分别为72、100和1个(Vaid et al., 2012)。

L型凝集素类受体蛋白激酶的细胞外结构含legume-lectin结构域,位于N端,大约由250个氨基酸组成,该结构域呈现出典型的 β -sandwich折叠,具有糖类结合位点,并保留了疏水腔结构,可能涉及与疏水配体之间的互作(Edelman and Wang, 1978; Hervé et al., 1999; Barre et al., 2002)。此外,在该结构域中也包含 Ca^{2+} 和 Mn^{2+} ,可稳定糖类结合位点(Bellande et al., 2017)。大部分L型凝集素类受体蛋白激酶的凝集素结构域的糖类结合位点和与 Ca^{2+} 、 Mn^{2+} 结合的氨基酸都不保守(Hervé et al., 1999;

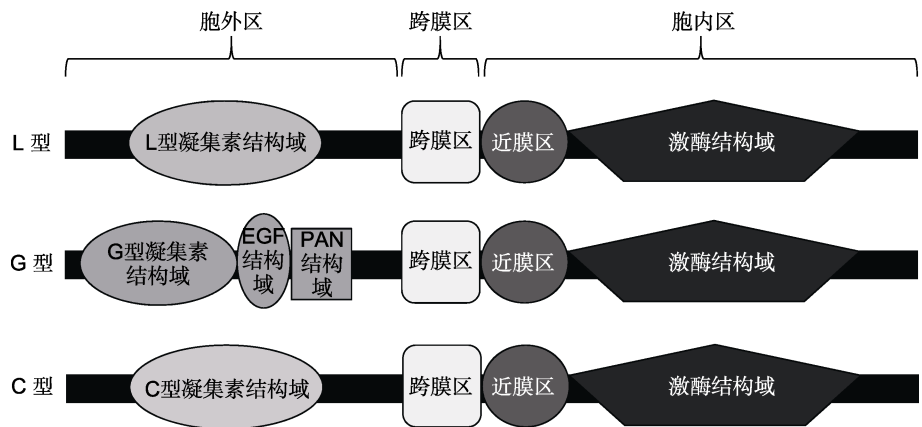


图1 3种凝集素类受体蛋白激酶结构模式

Figure 1 Diagrams showing the structures of three classes of LecRLKs

Barre et al., 2002)。L型凝集素类受体蛋白激酶通常以LecRLK形式命名。

G型凝集素类受体蛋白激酶曾被称为B-type LecRLK, 其细胞外凝集素结构域具有 β -barre结构, 属于 α -D甘露醇特异的植物凝集素类受体蛋白激酶(Shiu and Bleecker, 2001)。除凝集素结构域外, G型凝集素类受体蛋白激酶的细胞外结构还包含EGF和/或PAN (plasminogen-apple-nematode)结构域(Vaid et al., 2012) (图1)。其中, EGF结构域也被称作S-locus结构域, 在十字花科家族的自交不亲和中起作用(Tanksley and Loaiza-Figueroa, 1985; Kusaba et al., 2001)。S-domain RLK因被发现参与有花植物自交不亲和(SI)而又被称为S-locus receptor kinase SRK, 属于G型凝集素类受体蛋白激酶(Sherman-Broyles et al., 2007)。而PAN为富含半胱氨酸的结构域, 参与形成二硫键, 且PAN结构域的复杂功能是通过蛋白与蛋白以及蛋白与碳水化合物之间的互作来介导(Tordai et al., 1999; Shiu and Bleecker, 2001; Loris, 2002; Naithani et al., 2007)。

C型凝集素类受体蛋白激酶为钙依赖的凝集素类受体蛋白激酶, 是哺乳动物中的一个大家族蛋白, 主要参与先天性免疫反应以及病原体的识别(Epstein et al., 1996; Hawgood et al., 2001; Cambi et al., 2005)。该类型凝集素类受体蛋白激酶的凝集素结构域大量存在于哺乳动物中, 通常通过自我和非自我识

别参与免疫反应(Epstein et al., 1996; Hawgood et al., 2001)。在植物中, C型凝集素类受体蛋白激酶十分稀少, 属于凝集素类受体蛋白激酶家族中最小的类群。到目前为止, 在水稻和拟南芥中分别仅发现1个C型凝集素类受体蛋白激酶(Bouwmeester and Govers, 2009; Vaid et al., 2012)。

2.3 凝集素类受体蛋白激酶的功能

凝集素蛋白在植物整个生命周期中的作用非常重要, 并且在细胞与细胞的交流、植物的发育和防御反应中扮演重要角色(Bellande et al., 2017)。已知凝集素蛋白可参与多种生理学过程, 包括蛋白分选、识别、胚胎发生和发育; 凝集素蛋白可与外源糖基结合, 从而保护植物免受食草动物或植食性无脊椎动物的侵害(Brewin and Kardailsky, 1997; Brill et al., 2001; Rudiger and Gabius, 2001)。由于凝集素类受体蛋白激酶的凝集素识别结构域与凝集素蛋白相似, 推测其可能具有识别和转导糖信号的功能(Navarro-Gochicoa et al., 2003)。近期的研究表明, 凝集素类受体蛋白激酶在响应胁迫信号、抗病虫害和调控植物发育方面都具有非常重要的功能(表1; 图2)。

2.3.1 参与生物胁迫响应

由于凝集素类受体蛋白激酶的细胞外结构域与凝集素蛋白相似, 而凝集素蛋白可以与真菌和细菌细胞

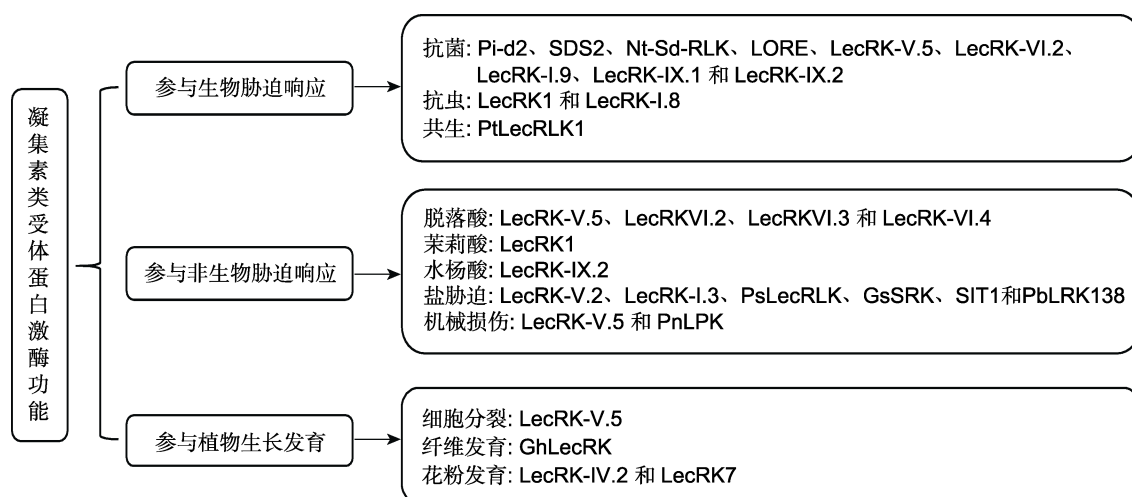


图2 植物凝集素类受体蛋白激酶生理功能分类

Figure 2 Classification of the physiological functions of LecRLKs in plants

壁的成分结合,因此推测凝集素类受体蛋白激酶可以参与对生物胁迫的响应(Bouwmeester and Govers, 2009)。

凝集素类受体蛋白激酶参与植物对病原菌的响应。例如,水稻Pi-d2蛋白属于G型凝集素类受体蛋白激酶,其转基因植株对中国稻瘟病菌小种ZB15具有较高的抗性(Chen et al., 2006)。Fan等(2018)通过EMS诱变筛选获得E3泛素连接酶基因*SPL11*突变所诱导细胞死亡的抑制子*SDS2*,该基因编码1个S-domain类受体蛋白激酶,属于G型凝集素类受体蛋白激酶。研究表明,*SDS2*基因突变可降低植物的免疫反应,易感染稻瘟病菌;相反,过表达*SDS2*基因导致细胞程序性死亡、增强免疫反应和对稻瘟病菌的抗性。此外,*SDS2*蛋白可与细胞质类受体蛋白激酶Os-RLCK118/176互作,通过磷酸化调控NADPH氧化酶OsRbohB,刺激ROS产生,从而正向调控免疫反应(Fan et al., 2018)。在烟草(*Nicotiana tabacum*)中,G型凝集素类受体蛋白激酶基因*Nt-Sd-RLK*受脂多糖诱导表达,在免疫信号的识别和防御过程中发挥重要作用(Sanabria et al., 2012)。Ranf等(2015)通过筛选脂多糖不敏感型缺陷突变体,获得了1个S-domain类受体蛋白激酶基因*LORE*。*LORE*基因突变导致植物易感染丁香假单胞杆菌,它在介导脂多糖识别引起的免疫反应中发挥功能。在拟南芥中,缺失L型凝集素类受体蛋白激酶基因*LecRK-V.5*会增强植物对表面接种*Pst* DC3000而产生的抗性,但对通过渗透方法接种所产生的抗性无影响,提示*LecRK-V.5*基因可能在植物早期免疫阶段发挥功能;相反,过表达*LecRK-V.5*基因导致植物更易感染*Pst* DC3000 (Desclos-Theveniau et al., 2012)。研究表明,*LecRK-V.5*基因突变引起的抗病性增强表型与气孔的组成型关闭相关,而*LecRK-V.5*基因过表达引起的易感病表型与早期气孔的重新打开有关。*LecRK-V.5*基因突变和过表达表型结果表明,*LecRK-V.5*基因可以逆转由于细菌感染诱导的气孔关闭,从而减轻植株因缺乏CO₂而造成的伤害(Desclos-Theveniau et al., 2012)。另一个凝集素类受体蛋白激酶基因*LecRK-VI.2*被报道在抵抗丁香假单胞杆菌和胡萝卜软腐果胶杆菌方面具有重要功能(Singh et al., 2012)。*LecRK-VI.2*基因突变导致PTI (pattern-triggered immunity)反应相关抗病基因表达量降低、胼胝质沉淀形成受阻和气孔关闭出现

缺陷等。*LecRK-VI.2*基因过表达和全基因组分析实验表明,*LecRK-VI.2*基因正向调控PTI反应。Singh等(2012)研究表明,*LecRK-VI.2*蛋白位于MAPK信号的上游,但独立于ROS信号和BIK1的磷酸化调控信号途径。此外,*LecRK-VI.2*蛋白对于 β -氨基丁酸诱导的抗性反应和PTI反应是必需的(Singh et al., 2012)。在拟南芥中,*LecRK-I.9*基因突变导致植物对ATP不敏感,从而降低ATP引起的防御反应。研究发现,*LecRK-I.9*蛋白与ATP结合且高度亲和,它们的结合对于ATP诱导的钙离子响应、MAPK的激活和基因表达是必需的(Choi et al., 2014)。Wang等(2015)研究发现,拟南芥*LecRK-IX.1*和*LecRK-IX.2*基因突变可降低植物对疫霉菌的抵抗能力,且双突变会加剧表型;相反,过表达*LecRK-IX.1*和*LecRK-IX.2*基因能增强植物的抗病性,但同时导致自发性的细胞死亡。此外,*LecRK-IX.1*和*LecRK-IX.2*蛋白的凝集素结构域和激酶结构域对于抗疫霉菌是必需的;而凝集素结构域对于诱导细胞死亡为非必需(Wang et al., 2015)。

凝集素类受体蛋白激酶对于植物的抗虫性也极其重要。例如,在野生烟草(*N. attenuata*)中,*LecRK1*基因在烟草天蛾触发所引起的植物防御反应中发挥重要作用(Gilardoni et al., 2011)。RNA干涉*LecRK1*基因表达表明,*LecRK1*基因对于全面防御抵抗烟草天蛾是必需的。例如,生长在*LecRK1*基因干涉植株中的烟草天蛾幼虫比生长在野生型上的幼虫体积大40%–100%;相对于野生型植株,昆虫诱导积累的尼古丁、二萜糖甙、胰蛋白酶抑制剂和苏氨酸脱氨酶在干涉植株中的含量也明显减少(Bonaventure, 2011; Gilardoni et al., 2011)。在拟南芥中,昆虫卵衍生的诱导物能激活植物的防御反应,该反应类似于植物识别PAMPs (pathogen-associated molecular patterns)所产生的PTI反应。例如,*LecRK-I.8*基因在昆虫卵衍生的诱导物识别中发挥重要功能,该基因突变后会抑制昆虫卵所诱导的抗病基因*PR-1*的表达(Gouhier-Darimont et al., 2013)。

凝集素类受体蛋白激酶还参与植物-真菌共生互作。例如,在过表达*PtLecRLK1*基因的拟南芥转基因植株中加入双色蜡蘑(*Laccaria bicolor*)菌丝后,菌丝会完全包围转基因植株的根尖部位,从而形成根尖鞘,最终生成外生菌根,而野生型植株的根尖部位无该覆盖物生成,表明转*PtLecRLK1*基因可以介导非

宿主拟南芥与菌丝的共生(Labbé et al., 2019)。

2.3.2 参与非生物胁迫响应

许多研究表明,凝集素类受体蛋白激酶可参与多种非生物胁迫响应(Vaid et al., 2012)。

凝集素类受体蛋白激酶参与激素信号响应。(1) 参与脱落酸(ABA)信号响应。在拟南芥中,过表达凝集素类受体蛋白激酶基因*LecRK-V.5*可抑制植物对ABA的响应能力,从而影响气孔开闭(Desclos-Theveniau et al., 2012)。Xin等(2009)发现,L型凝集素类受体蛋白激酶VI亚家族成员基因*LecRK-VI.2*、*LecRK-VI.3*和*LecRK-VI.4*突变后都会微弱增加ABA对种子萌发的抑制作用。相对于*LecRK-VI.2*单基因突变,*LecRK-VI.2*和*LecRK-VI.3*双基因突变时ABA对种子萌发的抑制作用更显著。基因表达谱和网络调控分析表明,*LecRK-VI.2*和*LecRK-VI.3*基因还可调控ABA相关基因的表达(Xin et al., 2009)。Zhang等(2019)通过对拟南芥凝集素类受体蛋白激酶基因*LecRK-VI.4*进行深入研究后,发现该基因在ABA介导的气孔开闭中行使重要功能。(2) 参与茉莉酸(JA)信号响应。野生烟草中*LecRK1*基因突变会抑制由JA引起的防御途径(Bonaventure, 2011; Gilardoni et al., 2011)。(3) 参与水杨酸(SA)信号响应。在拟南芥中过表达*LecRK-IX.2*基因导致SA积累,从而引起细胞死亡(Luo et al., 2017)。

凝集素类受体蛋白激酶参与盐胁迫响应。拟南芥*LecRK-V.2*基因缺失会降低植物早期发育阶段对盐的敏感性(Deng et al., 2009)。He等(2004)发现,拟南芥*LecRK2*基因在盐胁迫时其表达量有不同程度的上调,并进一步证明它受到乙烯(ET)信号通路的调控。豌豆(*Pisum sativum*) *PsLecRLK*基因在盐胁迫下被诱导表达,而*PsLecRLK*基因过表达可缓解离子平衡和渗透压,从而增强植物的耐盐性(Vaid et al., 2015)。Sun等(2013)发现野大豆(*Glycine soja*) *GsSRK*基因的表达受盐胁迫诱导,而过表达该基因可增强植物的耐盐性,并使植物在耐盐环境中表现出更高的产量,同时还伴随叶绿素含量增加、离子泄漏降低、株高增加和果实增多等表型。在水稻中,盐胁迫能够增加SIT1蛋白激酶活性,从而磷酸化其下游效应蛋白MAPK3和MAPK6;此外,SIT1蛋白还可介导乙烯的生成和盐胁迫诱导的乙烯信号途径(Li et al.,

2014)。而在拟南芥中,SIT1蛋白激酶在盐胁迫下还可促进活性氧的积累,最终导致植物生长受抑制甚至死亡,该过程依赖于MAPK3/6和乙烯信号途径(Li et al., 2014)。Ma等(2018)发现在本氏烟草(*N. benthamiana*)中过表达豆梨(*Pyrus calleryana*) L型凝集素类受体蛋白激酶基因*PbLRK138*导致细胞死亡,从而增强植物的耐盐性。

凝集素类受体蛋白激酶参与机械损伤引起的胁迫反应。在拟南芥中,*LecRK-V.5*基因的表达被局部激活以响应机械损伤信号(Riou et al., 2002)。在黑杨(*Populus nigra*)受到机械损伤的幼叶中,*PnLPK*基因的mRNA丰度增加(Nishiguchi et al., 2002)。

2.3.3 参与植物的生长发育

凝集素类受体蛋白激酶不仅具有参与各种生物和非生物胁迫信号响应的能力,还具有调控植株生长发育的功能。

在拟南芥中,*LecRK-V.5*基因在衰老组织和受伤的细胞周围大量表达,推测其可能通过调控细胞分裂来修复受损细胞,表明*LecRK-V.5*基因可能在植物发育过程中发挥重要功能(Riou et al., 2002)。棉花(*Gossypium hirsutum*) *GhLecRK*基因在嫩枝和发育的纤维中大量表达,对于纤维的发育至关重要(Zuo et al., 2004)。

凝集素类受体蛋白激酶还参与花药发育。拟南芥L型凝集素类受体蛋白激酶基因*LecRK-IV.2*突变后,与野生型相比突变体成熟的花粉粒异常瘦小,而且粘在一起,最后完全败育,导致植株雄性不育(Wan et al., 2008)。在水稻中,L型凝集素类受体蛋白激酶基因*LecRK7*与*LecRK-IV.2*有较高的同源性,*LecRK7*基因突变后,突变体的花粉也出现明显的粘连,导致不能正常散粉,使突变体结实率显著降低(毕真真, 2013)。

3 研究展望

与动物不同,植物自身无法移动,因此必须通过一些途径来识别和响应外界信号,并对环境中的各种因素做出反应。当植物感受外界环境变化时,细胞质膜上的受体蛋白最先进行感知,而其中较为典型的是细胞膜上类受体蛋白激酶。凝集素类受体蛋白激酶作为类受体蛋白激酶家族中的成员,能够参与生物/非生

物胁迫响应和植物的发育调控。但到目前为止, 只有很少一部分凝集素类受体蛋白激酶被研究报道, 且大部分都是对拟南芥的研究。目前的研究表明, 凝集素类受体蛋白激酶参与调控植物生命活动的各方面, 然而更多的信号通路和调控机制还有待进一步阐明。由此可见, 凝集素类受体蛋白激酶具有复杂的生物学功能, 因此很难将某个凝集素类受体蛋白激酶的作用限定于某一特定的生理生化过程。

对植物而言, 大多数凝集素类受体蛋白激酶的功能仍然未知。利用酵母筛库和质谱等技术鉴定植物凝集素类受体蛋白激酶的配体和下游信号途径将是未来研究的重点。此外, 探究凝集素类受体蛋白激酶的磷酸化功能, 阐明其磷酸化调控的作用和途径, 也是值得深入探究的方向之一。因此, 扩大研究对象范围, 全面了解凝集素类受体蛋白激酶的工作模式, 揭示凝集素类受体蛋白激酶的作用机理, 对更好地解决凝集素类受体蛋白激酶与植物抗逆性和生长发育的关系等问题, 具有重要的意义和潜在的应用价值, 并可为凝集素类受体蛋白激酶的功能研究和利用该类蛋白对作物进行抗逆改良提供新思路。

参考文献

- 毕真真 (2013). 水稻 *OsL-LecRK7* 基因的功能研究. 硕士论文. 新乡: 河南师范大学. pp. 1–82.
- Barre A, Hervé C, Lescure B, Rougé R (2002). Lectin receptor kinases in plants. *Crit Rev Plant Sci* **21**, 379–399.
- Becraft PW, Stinard PS, McCarty DR (1996). CRINKLY4: a TNFR-like receptor kinase involved in maize epidermal differentiation. *Science* **273**, 1406–1409.
- Bellande K, Bono JJ, Savelli B, Jamet E, Canut H (2017). Plant lectins and lectin receptor-like kinases: how do they sense the outside? *Int J Mol Sci* **18**, 1164.
- Bonaventure G (2011). The *Nicotiana attenuata* lectin receptor kinase 1 is involved in the perception of insect feeding. *Plant Signal Behav* **6**, 2060–2063.
- Bouwmeester K, Govers F (2009). *Arabidopsis* L-type lectin receptor kinases: phylogeny, classification, and expression profiles. *J Exp Bot* **60**, 4383–4396.
- Brewin NJ, Kardailsky IV (1997). Legume lectins and nodulation by *Rhizobium*. *Trends Plant Sci* **2**, 92–98.
- Brill LM, Evans CJ, Hirsch AM (2001). Expression of *MsLEC1*- and *MsLEC2*-antisense genes in alfalfa plant lines causes severe embryogenic, developmental and reproductive abnormalities. *Plant J* **25**, 453–461.
- Cambi A, Koopman M, Figdor CG (2005). How C-type lectins detect pathogens. *Cell Microbiol* **7**, 481–488.
- Chen XW, Shang JJ, Chen DX, Lei CL, Zou Y, Zhai WX, Liu GZ, Xu JC, Ling ZH, Cao G, Ma BT, Wang YP, Zhao XF, Li SG, Zhu LH (2006). A B-lectin receptor kinase gene conferring rice blast resistance. *Plant J* **46**, 794–804.
- Choi J, Tanaka K, Cao YR, Qi Y, Qiu J, Liang Y, Lee SY, Stacey G (2014). Identification of a plant receptor for extracellular ATP. *Science* **343**, 290–294.
- Deng KQ, Wang QM, Zeng JX, Guo XH, Zhao XY, Tang DY, Liu XM (2009). A lectin receptor kinase positively regulates ABA response during seed germination and is involved in salt and osmotic stress response. *J Plant Biol* **52**, 493–500.
- Desclos-Theveniau M, Arnaud D, Huang TY, Lin GJC, Chen WY, Lin YC, Zimmerli L (2012). The *Arabidopsis* lectin receptor kinase LecRK-V.5 represses stomatal immunity induced by *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000. *PLoS Pathog* **8**, e1002513.
- Edelman GM, Wang JL (1978). Binding and functional properties of concanavalin A and its derivatives. III. Interactions with indoleacetic acid and other hydrophobic ligands. *J Biol Chem* **253**, 3016–3022.
- Epstein J, Eichbaum Q, Sheriff S, Ezekowitz RAB (1996). The collectins in innate immunity. *Curr Opin Immunol* **8**, 29–35.
- Fan JB, Bai PF, Ning YS, Wang JY, Shi XT, Xiong YH, Zhang K, He F, Zhang CY, Wang RY, Meng XZ, Zhou JG, Wang M, Shirsekar G, Park CH, Bellizzi M, Liu WD, Jeon JS, Xia Y, Shan LB, Wang GL (2018). The monocot-specific receptor-like kinase SDS2 controls cell death and immunity in rice. *Cell Host Microbe* **23**, 498–510.
- Gilardoni PA, Hettenhausen C, Baldwin IT, Bonaventure G (2011). *Nicotiana attenuata* LECTIN RECEPTOR KINASE 1 suppresses the insect-mediated inhibition of induced defense responses during *Manduca sexta* herbivory. *Plant Cell* **23**, 3512–3532.
- Goff SA, Ricke D, Lan TH, Presting G, Wang RL, Dunn M, Glazebrook J, Sessions A, Oeller P, Varma H, Hadley D, Hutchison D, Martin C, Katagiri F, Lange BM, Moughamer T, Xia Y, Budworth P, Zhong JP, Miguel T, Paszkowski U, Zhang SP, Colbert M, Sun WL, Chen LL, Cooper B, Park S, Wood TC, Mao L, Quail P, Wing R, Dean R, Yu Y, Zharkikh A, Shen R, Sahasrabudhe S, Thomas A, Cannings R, Gutin A, Pruss D, Reid J,

- Tavtigian S, Mitchell J, Eldredge G, Scholl T, Miller RM, Bhatnagar S, Adey N, Rubano T, Tusneem N, Robinson R, Feldhaus J, Macalma T, Oliphant A, Briggs S (2002). A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Science* **296**, 92–100.
- Gouhier-Darimont C, Schmiesing A, Bonnet C, Lassueur S, Reymond P (2013). Signaling of *Arabidopsis thaliana* response to *Pieris brassicae* eggs shares similarities with PAMP-triggered immunity. *J Exp Bot* **64**, 665–674.
- Hawgood S, Akiyama J, Brown C, Allen L, Li G, Poulain FR (2001). GM-CSF mediates alveolar macrophage proliferation and type II cell hypertrophy in SP-D gene-targeted mice. *Am J Physiol Lung Cell Mol Physiol* **280**, L1148–L1156.
- He XJ, Zhang ZG, Yan DQ, Zhang JS, Chen SY (2004). A salt-responsive receptor-like kinase gene regulated by the ethylene signaling pathway encodes a plasma membrane serine/threonine kinase. *Theor Appl Genet* **109**, 377–383.
- Hervé C, dabos P, Galaud JP, Rougé P, Lescure B (1996). Characterization of an *Arabidopsis thaliana* gene that defines a new class of putative plant receptor kinases with an extracellular lectin-like domain. *J Mol Biol* **258**, 778–788.
- Hervé C, Serres J, Dabos P, Canut H, Barre A, Rougé P, Lescure B (1999). Characterization of the *Arabidopsis* *lecRK-a* genes: members of a superfamily encoding putative receptors with an extracellular domain homologous to legume lectins. *Plant Mol Biol* **39**, 671–682.
- Hu X, Reddy ASN (1997). Cloning and expression of a PR5-like protein from *Arabidopsis*: inhibition of fungal growth by bacterially expressed protein. *Plant Mol Biol* **34**, 949–959.
- Hunter T (1991). Protein Kinase Classification. *Methods Enzymol* **200**, 3–37.
- Joshi A, Dang HD, Vaid N, Tuteja N (2010). Pea lectin receptor-like kinase promotes high salinity stress tolerance in bacteria and expresses in response to stress in *planta*. *Glycoconj J* **27**, 133–150.
- Kanzaki H, Saitoh H, Takahashi Y, Berberich T, Ito A, Kamoun S, Terauchi R (2008). NbLRK1, a lectin-like receptor kinase protein of *Nicotiana benthamiana*, interacts with *Phytophthora infestans* INF1 elicitor and mediates INF1-induced cell death. *Planta* **228**, 977–987.
- Kobe B, Kajava AV (2001). The leucine-rich repeat as a protein recognition motif. *Curr Opin Struct Biol* **11**, 725–732.
- Kusaba M, Dwyer K, Hendershot J, Vrebalov J, Nasrallah JB, Nasrallah ME (2001). Self-incompatibility in the genus *Arabidopsis*: characterization of the S locus in the outcrossing *A. lyrata* and its autogamous relative *A. thaliana*. *Plant Cell* **13**, 627–643.
- Labbé J, Muchero W, Czarnecki O, Wang J, Wang XP, Bryan AC, Zheng KJ, Yang YL, Xie M, Zhang J, Wang DF, Meidl P, Wang HM, Morrell-Falvey JL, Cope KR, Maia LGS, Ané JM, Mewalal R, Jawdy SS, Gunter LE, Schackwitz W, Martin J, Le Tacon F, Li T, Zhang ZH, Ranjan P, Lindquist E, Yang XH, Jacobson DA, Tschaplinski TJ, Barry K, Schmutz J, Chen JG, Tuskan GA (2019). Mediation of plant-mycorrhizal interaction by a lectin receptor-like kinase. *Nat Plants* **5**, 676–680.
- Li CH, Wang G, Zhao JL, Zhang LQ, Ai LF, Han YF, Sun DY, Zhang SW, Sun Y (2014). The receptor-like kinase SIT1 mediates salt sensitivity by activating MAPK3/6 and regulating ethylene homeostasis in rice. *Plant Cell* **26**, 2538–2553.
- Li HY, Gray JE (1997). Pollination-enhanced expression of a receptor-like protein kinase related gene in tobacco styles. *Plant Mol Biol* **33**, 653–665.
- Loris R (2002). Principles of structures of animal and plant lectins. *Biochim Biophys Acta* **1572**, 198–208.
- Luo XM, Xu N, Huang JK, Gao F, Zou HS, Boudsocq M, Coaker G, Liu J (2017). A lectin receptor-like kinase mediates pattern-triggered salicylic acid signaling. *Plant Physiol* **174**, 2501–2514.
- Ma N, Liu CX, Li H, Wang JY, Zhang BL, Lin J, Chang YH (2018). Genome-wide identification of lectin receptor kinases in pear: functional characterization of the L-type LecRLK gene *PbLRK138*. *Gene* **661**, 11–21.
- Morillo SA, Tax FE (2006). Functional analysis of receptor-like kinases in monocots and dicots. *Curr Opin Plant Biol* **9**, 460–469.
- Naithani S, Chookajorn T, Ripoll DR, Nasrallah JB (2007). Structural modules for receptor dimerization in the S-locus receptor kinase extracellular domain. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 12211–12216.
- Navarro-Gochicoa MT, Camut S, Timmers ACJ, Niebel A, Hervé C, Boutet E, Bono JJ, Imberty A, Cullimore JV (2003). Characterization of four lectin-like receptor kinases expressed in roots of *Medicago truncatula*. Structure, location, regulation of expression, and potential role in the symbiosis with *Sinorhizobium meliloti*. *Plant Physiol* **133**, 1893–1910.
- Newman T, de Bruijn FJ, Green P, Keegstra K, Kende H, McIntosh L, Ohlrogge J, Raikhel N, Somerville S,

- Thomashow M, Retzel E, Somerville C** (1994). Genes galore: a summary of methods for accessing results from large-scale partial sequencing of anonymous *Arabidopsis* cDNA clones. *Plant Physiol* **106**, 1241–1255.
- Nishiguchi M, Yoshida K, Sumizono T, Tazaki K** (2002). A receptor-like protein kinase with a lectin-like domain from Lombardy poplar: gene expression in response to wounding and characterization of phosphorylation activity. *Mol Genet Genomics* **267**, 506–514.
- Peumans WJ, van Damme EJM** (1995). The role of lectins in plant defence. *Histochem J* **27**, 253–271.
- Ranf S, Gisch N, Schäffer M, Illig T, Westphal L, Knirel YA, Smánchez-Carballo PM, Zähringer U, Hückelhoven R, Lee J, Scheel D** (2015). A lectin S-domain receptor kinase mediates lipopolysaccharide sensing in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Immunol* **16**, 426–433.
- Riou C, Hervé C, Pacquit V, Dabos P, Lescure B** (2002). Expression of an *Arabidopsis* lectin kinase receptor gene, *lecRK-a1*, is induced during senescence, wounding and in response to oligogalacturonic acids. *Plant Physiol Biochem* **40**, 431–438.
- Rüdiger H, Gabius HJ** (2001). Plant lectins: occurrence, biochemistry, functions and applications. *Glycoconj J* **18**, 589–613.
- Sanabria NM, van Heerden H, Dubery IA** (2012). Molecular characterisation and regulation of a *Nicotiana tabacum* S-domain receptor-like kinase gene induced during an early rapid response to lipopolysaccharides. *Gene* **501**, 39–48.
- Sherman-Broyles S, Boggs N, Farkas A, Liu P, Vrebalov J, Nasrallah ME, Nasrallah JB** (2007). S locus genes and the evolution of self-fertility in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **19**, 94–106.
- Shiu SH, Bleeker AB** (2001). Receptor-like kinases from *Arabidopsis* form a monophyletic gene family related to animal receptor kinases. *Proc Natl Acad Sci USA* **98**, 10763–10768.
- Singh P, Kuo YC, Mishra S, Tsai CH, Chien CC, Chen CW, Desclos-Theveniau M, Chu PW, Schulze B, Chinchilla D, Boller T, Zimmerli L** (2012). The lectin receptor kinase-VI.2 is required for priming and positively regulates *Arabidopsis* pattern-triggered immunity. *Plant Cell* **24**, 1256–1270.
- Sun XL, Yu QY, Tang LL, Ji W, Bai X, Cai H, Liu XF, Ding XD, Zhu YM** (2013). *GsSRK*, a G-type lectin S-receptor-like serine/threonine protein kinase, is a positive regulator of plant tolerance to salt stress. *J Plant Physiol* **170**, 505–515.
- Tanksley SD, Loaiza-Figueroa F** (1985). Gametophytic self-incompatibility is controlled by a single major locus on chromosome 1 in *Lycopersicon peruvianum*. *Proc Natl Acad Sci USA* **82**, 5093–5096.
- Tordai H, Bányai L, Patthy L** (1999). The PAN module: the N-terminal domains of plasminogen and hepatocyte growth factor are homologous with the apple domains of the prekallikrein family and with a novel domain found in numerous nematode proteins. *FEBS Lett* **461**, 63–67.
- Vaid N, Macovei A, Tuteja N** (2013). Knights in action: lectin receptor-like kinases in plant development and stress responses. *Mol Plant* **6**, 1405–1418.
- Vaid N, Pandey P, Srivastava VK, Tuteja N** (2015). Pea lectin receptor-like kinase functions in salinity adaptation without yield penalty, by alleviating osmotic and ionic stresses and upregulating stress-responsive genes. *Plant Mol Biol* **88**, 193–206.
- Vaid N, Pandey PK, Tuteja N** (2012). Genome-wide analysis of lectin receptor-like kinase family from *Arabidopsis* and rice. *Plant Mol Biol* **80**, 365–388.
- Walker JC** (1994). Structure and function of the receptor-like protein kinases of higher plants. *Plant Mol Biol* **26**, 1599–1609.
- Walker JC, Zhang R** (1990). Relationship of a putative receptor protein kinase from maize to the S-locus glycoproteins of *Brassica*. *Nature* **345**, 743–746.
- Wan JR, Patel A, Mathieu M, Kim SY, Xu D, Stacey G** (2008). A lectin receptor-like kinase is required for pollen development in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol* **67**, 469–482.
- Wang GL, Ruan DL, Song WY, Sideris S, Chen LL, Pi LY, Zhang SP, Zhang Z, Fauquet C, Gaut BS, Whalen MC, Ronald PC** (1998). *Xa21D* encodes a receptor-like molecule with a leucine-rich repeat domain that determines race-specific recognition and is subject to adaptive evolution. *Plant Cell* **10**, 765–779.
- Wang Y, Cordewener JHG, America AHP, Shan WX, Bouwmeester K, Govers F** (2015). *Arabidopsis* lectin receptor kinases LecRK-IX.1 and LecRK-IX.2 are functional analogs in regulating *Phytophthora* resistance and plant cell death. *Mol Plant Microbe Interact* **28**, 1032–1048.
- Xin ZY, Wang A, Yang GH, Gao P, Zheng ZL** (2009). The *Arabidopsis* A4 subfamily of lectin receptor kinases negatively regulates abscisic acid response in seed germination. *Plant Physiol* **149**, 434–444.
- Yu J, Hu SN, Wang J, Wong GKS, Li SG, Liu B, Deng YJ, Dai L, Zhou Y, Zhang XQ, Cao ML, Liu J, Sun JD, Tang JB, Chen YJ, Huang XB, Lin W, Ye C, Tong W,**

Cong LJ, Geng JN, Han YJ, Li L, Li W, Hu GQ, Huang XG, Li WJ, Li J, Liu ZW, Li L, Liu JP, Qi QH, Liu JS, Li L, Li T, Wang XG, Lu H, Wu TT, Zhu M, Ni PX, Han H, Dong W, Ren XY, Feng XL, Cui P, Li XR, Wang H, Xu X, Zhai WX, Xu Z, Zhang JS, He SJ, Zhang JG, Xu JC, Zhang KL, Zheng XW, Dong JH, Zeng WY, Tao L, Ye J, Tan J, Ren XD, Chen XW, He J, Liu DF, Tian W, Tian CG, Xia HA, Bao QY, Li G, Gao H, Cao T, Wang J, Zhao WM, Li P, Chen W, Wang XD, Zhang Y, Hu JF, Wang J, Liu S, Yang J, Zhang GY, Xiong YQ, Li ZJ, Mao L, Zhou CS, Zhu Z, Chen RS, Hao BL, Zheng WM, Chen SY, Guo W, Li GJ, Liu SQ, Tao M, Wang J, Zhu

LH, Yuan LP, Yang HM (2002). A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Science* **296**, 79–92.

Zhang C, Guo XH, Xie HL, Li JY, Liu XQ, Zhu BD, Liu SC, Li HL, Li ML, He MQ, Chen P (2019). Quantitative phosphoproteomics of lectin receptor-like kinase VI.4 dependent abscisic acid response in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant* **165**, 728–745.

Zuo KJ, Zhao JY, Wang J, Sun XF, Tan KX (2004). Molecular cloning and characterization of *GhLecRK*, a novel kinase gene with lectin-like domain from *Gossypium hirsutum*. *DNA Seq* **15**, 58–65.

Research Advances on Lectin Receptor-like Kinases in Plants

Menglong Wang¹, Xiaoqun Peng¹, Zhufeng Chen², Xiaoyan Tang^{1*}

¹Guangdong Provincial Key Laboratory of Biotechnology for Plant Development, School of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China; ²Shenzhen Institute of Molecular Crop Design, Shenzhen 518107, China

Abstract Plant growth and development are affected by various environmental factors. In response to various environmental changes, plants have evolved a series of signal recognition and transduction proteins, such as the plasma membrane-localized receptor-like kinases (RLKs), to cope with the environmental conditions. The lectin receptor-like kinases (LecRLKs) are a subfamily of RLKs that contain three structural domains: the extracellular lectin domain, transmembrane domain, and the intracellular kinase domain. Based on the structural difference of the extracellular lectin domain, LecRLKs are classified into three subclasses: L-, G-, and C-type. Recent studies have shown that LecRLKs play a vital role in plant development and biotic/abiotic stress responses. In this review, we describe the research history, structural features and classification, and biological functions of LecRLKs, and emphasize on the functions of LecRLKs in plants in response to biotic/abiotic stresses and in regulating development. This review provides a view for future functional study on LecRLKs and crop improvement by elaborating different types and functions of LecRLKs.

Key words receptor-like kinase, lectin receptor-like kinase, biotic/abiotic stress, plant growth and development

Wang ML, Peng XQ, Chen ZF, Tang XY (2020). Research advances on lectin receptor-like kinases in plants. *Chin Bull Bot* **55**, 96–105.

* Author for correspondence. E-mail: txy@frontier-ag.com

(责任编辑: 白羽红)