

LRR类受体蛋白激酶在植物中的研究进展

赵亚蕊, 查笑君

浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2023年2月22日; 录用日期: 2023年3月10日; 发布日期: 2023年3月23日

摘要

富亮氨酸重复类受体蛋白激酶(LRR-RLK)是植物中已知最大的一类跨膜类受体激酶(RLK), 该激酶由3部分组成, 分别是胞外的LRR结构域、跨膜结构域和胞内激酶结构域, 广泛参与了植物的各种生命活动。本综述将对植物LRR-RLK的结构、功能和参与逆境胁迫方面进行分析, 为深入研究LRR-RLK提供理论基础。

关键词

富亮氨酸重复类受体蛋白激酶, 结构特点, 生理功能

Research Progress of LRR Receptor-Like Protein Kinase in Plants

Yarui Zhao, Xiaojun Zha

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Feb. 22nd, 2023; accepted: Mar. 10th, 2023; published: Mar. 23rd, 2023

Abstract

The Leucine-Rich Repeat Receptor-Like Kinase (LRR-RLK) is the largest known transmembrane Receptor-Like Kinase (RLK) in plants, and it is composed of three parts, which are extracellular LRR domain, transmembrane domain and intracellular kinase domain. At the same time, it is widely involved in a variety of plant life activities. In this review, the structure, function and participation in the stress of plant LRR-RLK will be analyzed, which will provide a theoretical basis for further study of LRR-RLK.

Keywords

Leucine-Rich Repeat Receptor-Like Kinase, Structural Characteristics, Physiological Function



1. 引言

类受体蛋白激酶(Receptor-Like Protein Kinase, RLK)作为植物体内比较常见的一类蛋白激酶,在许多信号识别传递过程中发挥关键作用。在类受体蛋白激酶家族中的LRR类受体蛋白激酶(Leucine Rich Repeat Receptor-Like Kinases, LRR-RLK)又是其中最大的一类[1],LRR是指富含亮氨酸的重复序列,信号分子可以通过与胞外富含亮氨酸的结构域特异性结合,进而使胞内激酶结构域磷酸化,使信号传递至胞内,在信号传递中,这一磷酸化的调控机制发挥着非常重要的作用[1]。在不同植物中,LRR-RLK都可以作为信号识别的受体来参与信号转导过程,其中在植物逆境应答反应、植物的生长发育过程和植物的信号转导过程中均具有重要的调控作用[2]。

2. LRR-RLK 的结构

LRR-RLK的结构通常是由三个部分组成,一个是存在于胞外的LRR结构域(LRR Domain)、一个是贯穿于膜内外的跨膜结构域(Transmembrane Domain, TM)以及一个存在于细胞内激酶结构域(Kinase Domain) [3] [4]。

胞外的LRR结构域是由多个重复串联的LRR基序所构成,这一结构可以接受胞外的激素、病原菌等的信号刺激,作为信号识别受体使胞内激酶结构域的结构发生改变,从而完成跨膜信号传递的功能[5]。

跨膜结构域的作用是使胞内与胞外联系起来,作为信号的传递工具将外界信号传递到细胞内[6]。

胞内激酶结构域包括三个部分,分别是:上游的胞内近膜域、激酶域和下游的C末端域,其中激酶域的一个重要特征就是带有磷酸化位点。植物中的LRR-RLK基本上都属于丝氨酸/苏氨酸型,其能够通过磷酸化进一步完成信号的传递[7]。

3. LRR-RLK 在植物中的生物学功能

在植物生长发育过程中,常常会接收到外界环境和自身细胞间的各种信号,进而产生相应的信号反应,使植物体对相应的变化产生反应[7]。细胞与环境以及细胞与细胞之间之所以可以相互交流,就是因为植物细胞可以不断地将胞外的信号传递至胞内,从而使细胞产生一系列反应,并且可以向邻近细胞传递该信号,因此对环境的变化产生响应,而在这一过程中,跨膜受体类蛋白激酶就发挥了这样的作用。国内外相关研究均表明,LRR-RLKs基因在植物的逆境反应、生长发育和信号转导中都发挥着重要的作用。

3.1. 参与逆境反应

近年来,随着环境和气候的变化,非生物胁迫是影响植物正常生长的重要因素之一,而LRR-RLK就可以通过感知并传递逆境胁迫信号,从而在响应植物逆境反应过程中发挥重要的作用。

目前,已在植物中克隆和鉴定出了多个逆境诱导的相关基因,为了进一步研究在非生物胁迫中LRR-RLK所具有的生物学功能,很多研究者都开展了相应的研究。例如:国外研究者Lee等[8]发现了一个能够被低温和盐胁迫诱导表达的水稻*OsRLK1*基因,该基因所编码的蛋白属于典型的LRR类受体蛋白激酶;Junga等[9]在辣椒中发现了一个可以在盐、脱落酸(ABA)等胁迫下诱导表达*CALRR1*基因;而我国研究者Xu等[10]在烟草中分离得到了*NiLRR1*和*NiLRR2*两个基因,且经过研究发现都参与了烟草的盐胁迫反应;程彦伟等[11]通过对水稻*OsRLK*基因的cDNA片段的克隆,并进一步对水稻根尖进行盐胁迫

处理,发现盐胁迫下 *OsRLK* 表达上调;郭鹏等[12]利用荧光定量 PCR 对紫花苜蓿(*Medicago sativa*) RLK 相关基因 *MsSIK1* (Stress-Induced Protein Kinase Gene 1)在非生物胁迫下的表达情况进行分析,发现该基因在盐胁迫下表达上调,且通过对 *MsSIK1* 基因过表达拟南芥和野生型拟南芥进行盐胁迫处理,发现过表达植株的长势比野生型好,因此推测 *MsSIK1* 能够提高植物对盐胁迫的耐受性。根据国内外相关研究者的研究结果发现,有相当一部分的 *LRK* 基因可以在盐胁迫下被诱导表达,因此推测其极有可能在对盐等非生物胁迫的应答反应中具有至关重要的作用。

3.2. 参与植物的生长发育

植物生长发育是生物学中的一项重要内容,该发育过程是通过发育相关信号进行感知,然后激活与发育有关的基因表达来完成的。由于 LRR-RLK 自身的结构和功能特点,所以其在植物发育相关信号的感知和传递过程中应该也发挥着重要的作用。目前,关于 LRR-RLK 在植物生长发育过程中的调控作用,研究得比较深入的就是 *CLV1* 信号途径[7]。

研究表明,在维持顶端分生组织干细胞的数量中 *CLV* 的信号转导具有重要作用,*CLV1* 信号途径又包含了三个主要的基因,即:*CLV1*, *CLV2*, *CLV3*。*CLV1* 是由富含亮氨酸的胞外域,跨膜域和激酶域构成的典型的 LRR-RLK,植物体中该基因的突变会造成茎尖的增大和茎顶端分生组织干细胞数量的增加等[13]。*CLV2* 也包含富含亮氨酸的胞外结构域和跨膜结构域,但不含胞内激酶结构域,该基因的突变会导致 *CLV1* 无法聚集在细胞膜上。这些结果说明,*CLV1* 的存在抑制了植物细胞的增殖,而 *CLV2* 可以帮助固定 *CLV1* 在细胞膜,*CLV1* 与 *CLV2* 就以异源二聚体的形式来共同接受外部信号的刺激。*CLV3* 是作为 *CLV1* 和 *CLV2* 二聚体的配体,由 96 个氨基酸组成,其可以通过与受体结合进而激活信号转导途径,从而调控茎的顶端分生组织的数量[14]。分泌得到的 *CLV3* 可以通过扩散的方式进入到周围的细胞,同时在 *CLV3* 被 *CLV1* 的感应的过程也阻止了 *CLV3* 的继续扩散[15]。*CLV1* 与 *CLV2* 二聚体与 *CLV3* 配体结合后,可以抑制 *WUS* 的表达。目前,关于 *CLV* 途径的组成成分的鉴定进展较为迅速,但是关于该信号通路的下游成分还需要进一步证实,尤其是关于蛋白与蛋白之间的是直接互相作用,还是通过第三者蛋白介导等问题都还有待于进一步探索。

关于 *CLV* 的同源基因 *OsLRK1* 的相关研究表明,其主要是在水稻的芽中表达,而且通过抑制 *OsLRK1* 的表达可以增加花器官的数量[16];关于另一个与 *CLV1* 基因同源的 *FON1* 的研究表明,其与水稻花序分裂组织的发育有着密切的联系[17];关于对拟南芥 *CLV* 信号途径的相关研究表明,磷酸酶 *KAPP* 可以通过一种依赖磷酸化的方式和 *CLV1* 结合,从而参与信号的下游传导过程;*KAPP* 的过量表达会产生 *CLV1* 的突变体表型,如花器官心皮的增生等,这些结果说明 *KAPP* 是 *CLV1* 信号传导途径中的一个下游负调控因子[18]。另外,通过在拟南芥中开展大量的研究,现在已经克隆出很多 LRR-RLK 基因与植物的生长发育相关,例如:*ERECTA* [19]、*EXS/EMSI* [20]、*PRK* [21]、*GASSH01* 和 *GASSH02* [22]等,它们分别在控制器官的大小、形态、脱落和胚胎发生等过程中都具有重要的作用。此外,玉米中的 *PAN1* 和 *SHB1* 基因分别在细胞的不对称分化和增殖中发挥着重要作用[23]。

3.3. 参与植物激素的信号传导

生长素、细胞分裂素、赤霉素、油菜素甾醇(Brassinosteroid, BR)和脱落酸(Abscisic Acid, ABA)等激素在植物的生长发育过程具有重要的调控作用,目前关于 LRR-RLK 在此类激素信号转导过程的研究中较为深入的是 BR 信号转导过程。

油菜素类固醇(BR)作为重要的植物激素,在植物茎的伸长、幼嫩地下组织的细胞膨大,叶片弯曲等过程中具有重要作用,如果缺少这一激素,植株将会表现出矮小等的不良性状,这些现象说明其在植物

体的生长发育等过程中具有重要作用[24]。在拟南芥中分离得到的 *BR1* (Brassinolide-Insensitive 1) 基因, 也属于较为典型的 LRR-RLK 家族, 且研究表明, 其是作为 BR 的受体发挥相应的作用[25]。通过筛选突变体的方法克隆得到的 *BAK1* 基因也是属于 LRR-RLK 家族, 其胞外区包含 5 个 LRR 结构, 是一个 *BR1* 的共受体激酶, 研究表明, *BAK1* 和 *BR1* 之间形成二聚体是 BR 信号转导的关键步骤[26]。另外, 相关研究也表明, *BR1* 的激酶活性可被其 C 端的自身磷酸化所抑制, *BKI1* 通过与 *BR1* 激酶区结合来抑制 *BR1* 与 *BAK1* 的结合, 从而抑制 BR 信号[27]。BR 的信号转导途径可以总结为: 当 BR 存在时, BR 结合到 *BR1* 的膜外区, 使其激酶区蛋白结构改变, 从而解除 *BKI1* 对 BR 信号的抑制作用, 然后 *BR1* 与 *BAK1* 结合, 进而导致 *BIN2* 的激酶活性受到抑制, 然后激活蛋白磷酸酶 *BSU1* 的活性, 使得转录因子 *BZR1* 和 *BES1* 去磷酸化, 最终激活 BR 信号转导途径及此过程相关基因的表达[28] [29] [30]。

4. 小结

关于对富亮氨酸重复序列类受体蛋白激酶的研究表明: 其通过胞外 LRR 结构域感受外界信号, 然后通过胞内的激酶结构域传递信号; 且通过对该家族的相关基因研究, 表明其在植物逆境应答反应、生长发育过程和多种信号转导过程中均发挥重要的调控作用。由于信号通路之间可以互相作用, 从而形成一个复杂的网络, 共同指导目标基因的转录, 因此目前很难完全阐明 LRR-RLK 蛋白的功能。

5. 展望

通过细胞表面的受体感知信号是生物体的普遍特征, 且不同细胞表面的受体可感受不同的信号及多种刺激。在植物体中存在大量的 LRR-RLK, 但只有少数基因功能研究得较深入。LRR-RLK 在植物逆境反应、生长发育、激素信号转导中都起到重要的作用, 由于植物信号传导途径的复杂性, 已经发现配体或信号途径中复合体的 LRR-RLK 非常少。因此, 开展 LRR-RLK 的生化与分子调控的基础研究, 将有助于阐明它们在参与植物生长发育与逆境应答反应中的调控机理。此外, 在研究植物的生长发育和抗逆性机制方面已经取得了一定的成果, 通过分子遗传育种等技术将一些功能明确的 LRR-RLK 基因引入农作物中, 是促进农作物生长发育和提高植物耐盐、抗旱等抗逆性的有效策略, 但是关于 *LRK* 基因的研究还不够深入, 这也是以后研究的主要突破点。

项目基金

浙江省自然科学基金资助项目(LY20C130003)。

参考文献

- [1] Ten Hove, C.A., Bochdanovits, Z., Jansweijer, V.M.A., Koning, F.G., Berke, L., Sanchez-Perez, G.F., Scheres, B. and Heidstra, R. (2011) Probing the Roles of *LRR RLK* Genes in *Arabidopsis thaliana* Roots Using a Custom T-DNA Insertion Set. *Plant Molecular Biology*, **76**, 69-83. <https://doi.org/10.1007/s11103-011-9769-x>
- [2] 冯蕾, 张海文, 黄荣峰. 植物 LRR 类受体蛋白激酶的研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2012, 14(6): 43-48.
- [3] Walker, J.C. (1994) Structure and Function of the Receptor-Like Protein Kinases of Higher Plants. *Plant Molecular Biology*, **26**, 1599-1609. <https://doi.org/10.1007/BF00016492>
- [4] Zhang, X.R. (1998) Leucine-Rich Repeat Receptor-Like Kinases in Plants. *Plant Molecular Biology Reporter*, **16**, 301-311. <https://doi.org/10.1023/A:1007540610933>
- [5] Morillo, S.A. and Tax, F.E. (2006) Functional Analysis of Receptor-Like Kinases in Monocots and Dicots. *Current Opinion in Plant Biology*, **9**, 460-469. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.07.009>
- [6] 林彦萍, 王义, 蒋世琴. 植物类受体蛋白激酶研究进展[J]. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(2): 429-437.
- [7] 马媛媛, 甘睿, 王宁宁. 植物富含亮氨酸重复序列型类受体蛋白激酶的生物学功能[J]. 植物生理与分子生物学报, 2005, 31(4): 331-339.

- [8] Lee, S.-C., Kima, J.-Y., Kima, S.-H., *et al.* (2004) Trapping and Characterization of Cold-Responsive Genes from T-DNA Tagging Lines in Rice. *Plant Science*, **166**, 69-79. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.08.008>
- [9] Junga, E.H., Junga, H.W., Lee, S.C., *et al.* (2004) Identification of a Novel Pathogen-Induced Gene Encoding a Leucine-Rich Repeat Protein Expressed in Phloem Cells of *Capsicum annuum*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)—Gene Structure and Expression*, **1676**, 211-222. [https://doi.org/10.1016/S0167-4781\(03\)00120-9](https://doi.org/10.1016/S0167-4781(03)00120-9)
- [10] Xu, Z.-S., Xiong, T.-F., Ni, Z.-Y., Chen, X.-P., Chen, M., Li, L.-C., Gao, D.-Y., Yu, X.-D., Liu, P. and Ma, Y.-Z. (2009) Isolation and Identification of Two Genes Encoding Leucine-Rich Repeat (LRR) Proteins Differentially Responsive to Pathogen Attack and Salt Stress in Tobacco. *Plant Science*, **176**, 38-45. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2008.09.004>
- [11] 程彦伟, 李亮, 沈嵘, 齐耀程, 刘晓宇, 王宁, 张玮. 水稻 LRR 型类受体蛋白激酶胞外区的原核表达及多克隆抗体制备[J]. 生物化学与生物物理进展, 2008, 35(9): 1077-1083.
- [12] 郭鹏, 邢鑫, 张万筠, 姜健. 紫花苜蓿盐诱导类受体蛋白激酶基因 MsSIK1 的克隆及功能分析[J]. 中国农业科学, 2014, 47(23): 4573-4581.
- [13] Sijacic, P. and Liu, Z. (2010) Novel Insights from Live-Imaging in Shoot Meristem Development. *Journal of Integrative Plant Biology*, **52**, 393-399. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00941.x>
- [14] Ogawa, M., Shinohara, H. and Sakagami, Y. (2008) *Arabidopsis* CLV3 Peptide Directly Binds CLV1 Ectodomain. *Science*, **319**, 294. <https://doi.org/10.1126/science.1150083>
- [15] Lenhard, M. and Laux, T. (2003) Stem Cell Homeostasis in the *Arabidopsis* Shoot Meristem Is Regulated by Intercellular Movement of CLAVATA3 and Its Sequestration by CLAVATA1. *Development*, **130**, 3163-3173. <https://doi.org/10.1242/dev.00525>
- [16] Kim, C., Jeong, D.-H. and An, G. (2000) Molecular Cloning and Characterization of *OsLRK1* Encoding a Putative Receptor-Like Protein Kinase from *Oryza sativa*. *Plant Science*, **152**, 17-26. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(99\)00216-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00216-2)
- [17] Suzaki, T., Sato, M., Ashikari, M., *et al.* (2004) The Gene *FLORAL ORGAN NUMBER1* Regulates Floralmeristem Size in Rice and Encodes a Leucine-Richrepeat Receptor Kinase Orthologous to *Arabidopsis* CLAVATA1. *Development*, **131**, 5649-5657. <https://doi.org/10.1242/dev.01441>
- [18] Shah, K., Russinova, E., Gadella Jr., T.W., Willemse, J. and De Vries, S.C. (2002) The *Arabidopsis* Kinase-Associated Protein Phosphatase Controls Internalization of the Somatic Embryogenesis Receptor Kinase 1. *Genes & Development*, **16**, 1707-1720. <https://doi.org/10.1101/gad.220402>
- [19] Torii, K.U., Mitsukawa, N., Oosumi, T., Matsuura, Y., Yokoyama, R., Whittier, R.F. and Komeda, Y. (1996) The *Arabidopsis* ERECTA Gene Encodes a Putative Receptor Protein Kinase with Extracellular Leucine-Rich Repeats. *Plant Cell*, **8**, 735-746. <https://doi.org/10.1105/tpc.8.4.735>
- [20] Canales, C., Bhatt, A.M., Scott, R. and Dickinson, H. (2002) *EXS*, a Putative LRR Receptor Kinase, Regulates Male Germline Cell Number and Tapetal Identity and Promotes Seed Development in *Arabidopsis*. *Current Biology*, **12**, 1718-1727. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(02\)01151-X](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(02)01151-X)
- [21] Muschietti, J., Eyal, Y. and McCormick, S. (1998) Pollen Tube Localization Implies a Role in Pollen-Pistil Interactions for the Tomato Receptor-Like Protein Kinases LePRK1 and LePRK2. *Plant Cell*, **10**, 319-330. <https://doi.org/10.1105/tpc.10.3.319>
- [22] Tsuwamoto, R., Fukuoka, H. and Takahata, Y. (2008) *GASSHO1* and *GASSHO2* Encoding a Putative Leucine-Rich Repeat Transmembrane-Type Receptor Kinase Are Essential for the Normal Development of the Epidermal Surface in *Arabidopsis* Embryos. *The Plant Journal*, **54**, 30-42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03395.x>
- [23] Cartwright, H.N., Humphries, J.A. and Smith, L.G. (2009) A Receptor-Like Protein That Promotes Polarization of an Asymmetric Cell Division in Maize. *Science*, **323**, 649-651. <https://doi.org/10.1126/science.1161686>
- [24] 查笑君, 马伯军, 潘建伟. 植物富亮氨酸重复类受体蛋白激酶的研究进展[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2010, 33(1): 7-12.
- [25] Li, J. and Chory, J. (1997) A Putative Leucine-Rich Repeat Receptor Kinase Involved in Brassinosteroid Signal Transduction. *Cell*, **90**, 929-938. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)80357-8](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)80357-8)
- [26] Nam, K.H. and Li, J. (2002) BRI1/BAK1, a Receptor Kinase Pair Mediating Brassinosteroid Signaling. *Cell*, **110**, 203-212. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(02\)00814-0](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(02)00814-0)
- [27] Wang, X., *et al.* (2005) Identification and Functional Analysis of *in Vivo* Phosphorylation Sites of the *Arabidopsis* BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE1 Receptor Kinase. *Plant Cell*, **17**, 1685-1703. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.031393>
- [28] Roux, M., Schwessinger, B., Albrecht, C., *et al.* (2011) The *Arabidopsis* Leucine-Rich Repeat Receptor-Like Kinases

- BAK1/SERK3 and BKK1/SERK4 Are Required for Innate Immunity to Hemibiotrophic and Biotrophic Pathogens. *Plant Cell*, **23**, 2440-2455. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.084301>
- [29] He, J.-X., Gendron, J.M., Yang, Y., Li, J. and Wang, Z.-Y. (2002) The GSK3-Like Kinase BIN2 Phosphorylates and Destabilized BZR1, a Positive Regulator of the Brassinosteroid Signaling Pathway in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 10185-10190. <https://doi.org/10.1073/pnas.152342599>
- [30] Yin, Y., Mora-Garcia, S., Li, J., *et al.* (2002) BES1 Accumulates in the Nucleus in Response to Brassinosteroids to Regulate Gene Expression and Promote Stem Elongation. *Cell*, **109**, 181-191. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(02\)00721-3](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(02)00721-3)