



植物凝集素类受体激酶研究进展

熊圭, John Seymour Heslop-Harrison, 刘青

引用本文:

熊圭, John Seymour Heslop-Harrison, 刘青. 植物凝集素类受体激酶研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(1): 107-120.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4889>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[毛竹油菜素内酯受体激酶基因的分子特征及表达模式分析](#)

Molecular Characteristics and Expression Analysis of Brassinolide Receptor Kinase Genes in *Phyllostachys edulis*

热带亚热带植物学报. 2018, 26(3): 215-223 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3818>

[PPR蛋白在植物生长发育中的作用](#)

Roles of PPR Proteins in Plant Growth and Development

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 225-234 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3956>

[蔓花生PEPC基因家族的生物信息学分析](#)

Bioinformatics Analysis of PEPC Gene Family in *Arachis duranensis*

热带亚热带植物学报. 2018, 26(2): 107-115 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3804>

[冰菜盐胁迫下的转录组分析](#)

Transcriptome Analysis of *Mesembryanthemum crystallinum* under Salt Stress

热带亚热带植物学报. 2019, 27(3): 279-284 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3972>

[毛竹APX家族基因鉴定和表达分析](#)

Identification and Expression Analysis of the APX Gene Family in *Phyllostachys edulis*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 255-264 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4155>

[向下翻页，浏览PDF全文](#)

植物凝集素类受体激酶研究进展

熊圭^{1,2}, John Seymour HESLOP-HARRISON³, 刘青^{1,4*}

(1. 植物多样性与特色经济作物全国重点实验室, 广东省应用植物学重点实验室, 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 莱斯特大学遗传学和基因组生物学系, 莱斯特 LE1 7RH, 英国; 4. 华南国家植物园, 广州 510650)

摘要: 植物凝集素类受体激酶(lectin receptor-like kinases, LecRLKs), 隶属于植物膜蛋白类受体激酶, LecRLKs 主要由胞外凝集素结构域、跨膜结构域和胞内激酶结构域组成, 根据胞外结构域的特异性, 分为 G 型、L 型和 C 型, 凝集素类受体激酶参与植物的生长发育和环境响应调控。该文总结凝集素类受体激酶的研究历史、结构和分类, 阐述植物 LecRLKs 的发育调控和胁迫响应功能, 对功能明确的 LecRLKs 基因进行归类。提出凝集素类受体激酶研究中存在的不足之处, 包括该家族演化历史研究极其缺乏、信号传导途径及其潜在配体亟待开展等方面。在此基础上, 提出未来深入研究的方向, 以期能为植物凝集素类受体激酶基因家族的定向育种提供理论支持。

关键词: 凝集素类受体蛋白激酶; 生长发育; 生物/非生物胁迫; 免疫

doi: 10.11926/jtsb.4889

CSTR:32235.14.jtsb.4889

Advances in Research on Plant Lectin Receptor-like Kinases

XIONG Gui^{1,2}, John Seymour HESLOP-HARRISON³, LIU Qing^{1,4*}

(1. State Key Laboratory of Plant Diversity and Specialty Crops, Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. China University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Department of Genetics and Genome Biology, University of Leicester, Leicester, LE1 7RH, UK; 4. South China National Botanical Garden, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Plant lectin receptor-like kinases (LecRLKs), which belong to the family of plant receptor-like kinases, are a group of plant membrane protein receptors. LecRLKs are primarily composed of extracellular lectin domains, transmembrane domains, and intracellular kinase domains. They can be classified into G-type, L-type, and C-type based on the specificity of their extracellular domains. In plants, lectin receptor-like kinases play a significant role in regulating growth, development, and environmental responses. This article provides a comprehensive review of the research history, structure, and classification of lectin receptor-like kinases, systematical elucidation of their critical functions in plant growth, development, and responses to environmental stimuli, and categorization of genes with established functions. The article also discusses the limitations in previous lectin receptor-like kinase researches, including the lack of evolutionary history elucidation, unclear signal pathways, and unidentified ligands. Based on the current state of researches, the specific recommendations are proposed with the aim of providing theoretical support for targeted breeding within the gene family.

Key words: Lectin receptor-like kinases; Growth and development; Biotic/abiotic stress; Immune

收稿日期: 2023-12-16 接受日期: 2024-02-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(32370402, 32070359); 广东省自然科学基金面上项目(2021A1515012410); 广东省基础与应用基础研究旗舰项目(2023B0303050001); 科学技术部高端外国专家引进计划(G2021030013); 中国科学院大学创新实践训练计划项目(KCJH-80107-2023-148)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32370402, 32070359), the Project for Natural Science in Guangdong (Grant No. 2021A1515012410), the Flagship Project of Basic and Applied Basic Research in Guangdong (Grant No. 2023B0303050001), the Project for Foreign Expert of Ministry of Science and Technology of China (Grant No. G2021030013), and the Program for Undergraduates Sciences Innovative Training of Chinese Academy of Sciences (Grant No. KCJH-80107-2023-148).

作者简介: 熊圭(2001年生), 女, 硕士研究生, 主要从事功能基因组学研究。E-mail: XiongGui23@scbg.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuqing@scbg.ac.cn

蛋白激酶是细胞功能的关键调节因子。类受体激酶(receptor-like kinases, RLKs)是植物中数量最多的蛋白激酶家族, 约占激酶总数的 60%^[1], RLKs 通过细胞表面的受体来感知外部信号, 传输到下游效应分子, 启动信号传导, 还通过磷酸化修饰来激活或抑制其他靶蛋白, 参与调控细胞的生长、分化、免疫应答、神经信号传导、细胞凋亡等生命过程^[2]。因此, RLKs 在植物应对生物、非生物胁迫方面发挥关键作用。

根据胞外区氨基酸序列的差异, RLKs 分为 10 类: 凝集素 RLKs (lectin RLKs; 凝集素 lectin, 来源于拉丁文 *legere*, 意思是选择)、富含亮氨酸重复区 RLKs (leucine-rich repeats, LRR-RLKs)、具有 S 结构域 RLKs (RLKs with S-domain)、与细胞壁相连的 RLKs (wall-associated kinases, WAK-like RLKs)、富含脯氨酸的类伸展素 RLKs (proline-rich extensin-like receptor kinases, PERKs)、几丁质酶相关 RLKs (chitinase-related RLKs)、类表皮生长因子型 RLKs (epidermal growth factor-like, EGF-like RLKs)、类肿瘤坏死因子型 RLKs (tumor-necrosis factor receptor-like, TNFR-like RLKs)、类 PR5 型 RLKs (pathogenesis related protein-5 like receptor kinases, PR5K)、以及含有 Malectin-like 结构域的长春花 RLKs (*Catharanthus roseus*, CrRLKs)^[3]。其中, 凝集素类受体激酶(lectin receptor-like kinases, LecRLKs) N 端的凝集素结构域能够与碳水化合物可逆结合^[4]。对 LecRLKs 的研究主要集中在模式植物中, 在水稻 (*Oryza sativa*) 中发现 173 个 LecRLKs 家族成员, 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中发现 75 个^[5]。近年来, 随着基因组测序技术的进步和功能基因组学研究的深入, LecRLKs 在植物生长发育和响应外界环境中的作用逐渐受到关注。

本文概述了植物凝集素类受体激酶的研究进展。总结 LecRLKs 的结构特征和分类, 系统阐述 LecRLKs 在植物生物学中的功能, 聚焦 LecRLKs 在植物根、茎、叶、花和种子等器官中的发育调控功能, 以及参与生物、非生物胁迫的重要功能。旨在为 LecRLKs 基因家族的全基因组鉴定、演化历史、功能验证等研究提供证据, 并为 LecRLKs 基因家族的定向育种提供理论支持。

1 凝集素类受体激酶的结构和分类

1.1 凝集素类受体激酶结构组成

凝集素类受体激酶主要由胞外凝集素结构域、

跨膜结构域和胞内丝氨酸/苏氨酸激酶结构域组成。凝集素结构域参与信号的识别, 可与糖类分子可逆结合, 胞外凝集素受体结构域的差异, 是 LecRLKs 分类的依据^[6]。

跨膜结构域一般具有 18~25 个氨基酸, 序列保守性低^[7]。对烟草 LecRLKs 结构域的生物信息学研究发现, 少数 LecRLKs 不含跨膜结构域^[8]。在杨属 (*Populus*) 植物中, 存在 2~3 个跨膜结构域的凝集素类受体蛋白激酶^[9]。这说明跨膜结构域并非是不可少的结构域元件, 少数凝集素类受体激酶不存在跨膜结构域。

胞内激酶结构域, 一般由 250~300 个氨基酸构成, 序列保守性高^[10]。N 端带有 GxGxxG 序列, 影响与核苷酸的结合, C 端则含有 43~66 个氨基酸, 对激酶的催化活性至关重要^[7], 该区域被认为是下游信号分子相互作用的调控区域^[6]。LecRLKs 的激酶结构域, 包括 DIKPAN 和 GT(FIL)GYIAPE 序列, 属于丝氨酸/苏氨酸激酶^[11]。拟南芥的 LecRK-V.5, ATP (adenosine 5'-triphosphate) 结合位点和催化位点包括天冬氨酸、赖氨酸和天冬酰胺三联体^[12], 该结构域具有磷酸化位点, 负责外部信号传递。酶动力学研究表明, 部分二价金属离子, 如 Mn^{2+} 和 Mg^{2+} , 可促进激酶结构域的自身磷酸化和激酶活性, 其中 Mn^{2+} 和 Mg^{2+} 的促进作用, 强于 Ca^{2+} 和 Zn^{2+} ^[12-13]。

1.2 凝集素类受体激酶分类

根据胞外凝集素结构的不同, LecRLK 分为 3 个亚家族: L-LecRLKs、G-LecRLKs 和 C-LecRLKs^[6] (图 1)。其中 L 和 G 型是植物特有的, C 型在哺乳动物中常见^[13]。对拟南芥^[11]和蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula*)^[14] 的研究表明, 凝集素类受体激酶分子量高于预测值, 可能存在翻译后修饰, 如糖基化^[6]。

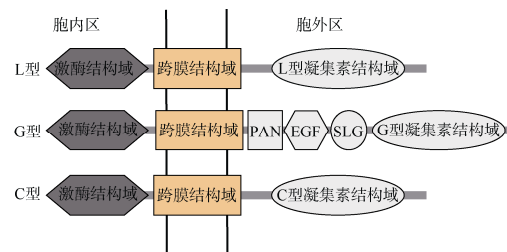


图 1 凝集素类受体激酶的结构和分类(改绘自彭小群等^[7])。PAN: 纤溶酶原基序; EGF: 表皮生长因子; SLG: S-locus glycoprotein domain。

Fig. 1 Classification and structure of LecRLKs (redraw from Peng X Q et al.^[7]). PAN: Plasminogen/apple/nematode; EGF: Cysteine-rich epidermal growth factor; SLG: S-locus glycoprotein domain.

1.2.1 L 型 LecRLKs

L 型凝集素类受体激酶, 其 N 端具有豆科植物凝集素(legume-lectin)结构域, 通过与疏水配体之间互动, 感知并传导外部信号^[7]。legume-lectin 结构域约有 250 个氨基酸, 呈典型 β -三明治(β -sandwich)折叠, 包含糖类结合位点和疏水腔结构, 可与疏水配体结合, 如复合糖、植物激素和病原体相关分子模式(pathogen-associated molecular patterns, PAMPs)^[15], 该结构域包含 Ca^{2+} 和 Mn^{2+} , 具有稳定糖类结合位点的功能^[7]。有研究表明, 许多 L 型凝集素结构域中, 糖类结合位点、 Ca^{2+} 和 Mn^{2+} 结合位点的氨基酸序列保守性低^[11]。

1.2.2 G 型 LecRLKs

G 型凝集素类受体激酶, 曾被称为 B 型和 S 型 LecRLKs^[13,16], 含有 GNA (*Galanthus nivalis* agglutinin, 雪花莲凝集素)结构域^[6], 具有 12 条 β -链组成的 β -酒桶(β -barrel)结构, 对 α -D 甘露醇(α -D mannose)具有亲和力^[15]。其胞外结构域还包括 S-locus 糖蛋白(S-locus glycoprotein, SLG)结构域、表皮生长因子(cysteine-rich epidermal growth factor, EGF)结构域和纤溶酶原结构域(plasminogen/apple/nematode, PAN)^[5]。SLG 结构域参与十字花科植物的自交不亲和; EGF 基序富含半胱氨酸, 参与二硫键的形成; PAN 结构域参与蛋白质之间、蛋白质与碳水化合物之间的互动^[6]。G-LecRLKs 在植物-微生物相互作用和免疫反应中起重要作用, 识别真菌和致病线虫(*Meloidogyne* spp.)^[17-18], 如 *PtLecRLK1* 促进真菌的根定植, 介导真菌与植物的共生关系^[19]。

1.2.3 C 型 LecRLKs

C 型凝集素类受体激酶, 具有钙依赖型(calcium-dependent)凝集素结构域, 在植物中存在较少, 且作用不明确, 仅在拟南芥、水稻、毛果杨(*Populus trichocarpa*)和桉树(*Eucalyptus robusta*)中各发现 1 个 C 型凝集素类受体激酶^[5,13]。C-LecRLKs 在哺乳动物中比较常见, 主要作用是参与病原体识别、免疫应答以及抗感染防御等^[16]。

2 凝集素类受体激酶的发现

凝集素类受体激酶定位于细胞质膜上, 识别病原体、共生体及胁迫信号, 协调细胞生长, 参与植物发育、胁迫的应答及先天免疫过程^[15]。凝集素类受体激酶识别特定的配体, 启动信号通路^[20], 检测

环境变化以及调控生长与防御的平衡, 在增强植物的适应性中发挥关键作用^[9]。Walker 等^[21]首次在玉米(*Zea mays*)中鉴定到凝集素类受体激酶 ZmPK1, 属于 G 型 LecRLKs, 其胞外结构域参与花粉和柱头之间的识别。Herve 等^[22]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, 其胞外结构域与豆科植物凝集素家族的碳水化合物结合蛋白同源。随着基因组测序技术的发展, LecRLKs 被系统归类为 RLKs 的 1 个亚家族, 随后学者们又对 LecRLKs 的结构、分类以及功能开展系统研究^[6]。

目前, 在单子叶植物和双子叶植物中都鉴定到 LecRLKs 成员, 如水稻^[5]、小麦(*Triticum aestivum*)^[23]、烟草(*Nicotiana benthamiana*)^[8]和拟南芥^[5]等, 根据已鉴定该家族的植物中的凝集素类受体激酶数量统计, G 型 LecRLKs 多于 L 型和 C 型(拟南芥除外), 各物种中只报道了少数 C 型 LecRLKs 成员, 目前对凝集素类受体激酶的研究主要集中在拟南芥和水稻等模式植物上(表 1)。与单子叶植物相比, 双子叶植物的 LecRLKs 同源性较高^[11], 在人类和酵母基因组中则缺乏凝集素类受体激酶的同源物^[16]。

3 凝集素类受体激酶调控植物生长发育

凝集素类受体激酶参与调控植物生长发育的诸多生物过程, 如花粉发育、种子萌发、衰老、纤维发育、株高等。调节雄性减数分裂和胞质分裂的进程, 以及微孢子发生过程中的绒毡层细胞程序性死亡, 参与激素调控的种子萌发过程。水稻、拟南芥、番茄(*Lycopersicon esculentum*)和花生(*Arachis hypogaea*)等植物中的凝集素类受体激酶均参与植物生长发育, 且大部分的调控机制尚不明晰, 其中 1 个重要的通路是植物激素信号响应^[15]。本文总结了参与植物生长发育调控的凝集素类受体激酶基因(表 2)。

在水稻中, *API*、*OsLecRK-S.7*、*OsLecRK5*、*OsDAF1* 这 4 个 L 型 LecRLKs 等位基因的突变体均表现出配子体缺陷^[34]。*API* 在花粉成熟过程中参与淀粉积累, *API* 的突变下调与花粉淀粉代谢途径有关的蛋白质的磷酸化, 影响花粉内壁孔径的形成^[34]。*OsLecRK-S.7* 参与水稻花粉外壁的形成, 过表达 *OsLecRK-S.7* 会导致水稻花序发育迟缓, 质谱分析结果表明, 其激酶结构域对信号转导至关重要, 而 *OsLecRK-S.7* 启动发育信号的机制仍不清

表 1 植物中 *LecRLKs* 基因家族成员Table 1 Identified *LecRLKs* gene family members in plants

植物 Species	类型 Type			总计 Total	文献 Reference
	L	G	C		
水稻 <i>Oryza sativa</i>	72	100	1	173	[5]
小麦 <i>Triticum aestivum</i>	84	177	2	263	[23]
粱 <i>Setaria italica</i>	53	59	1	113	[24]
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	42	32	1	75	[5]
本氏烟草 <i>Nicotiana benthamiana</i>	38	–	–	38	[8]
番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	23	69	1	93	[25]
毛果杨 <i>Populus trichocarpa</i>	50	180	1	231	[9]
桉 <i>Eucalyptus robusta</i>	79	118	1	198	[9]
大豆 <i>Glycine max</i>	60	123	2	185	[20]
豆梨 <i>Pyrus bretschneideri</i>	59	111	2	172	[26]
落羽杉 <i>Taxodium distichum</i>	140	155	2	297	[27]
马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i>	26	85	2	113	[28]
欧李 <i>Cerasus humilis</i>	43	125	2	170	[29]
甜根子草 <i>Saccharum spontaneum</i>	160	266	3	429	[30]
绿豆 <i>Vigna radiata</i>	34	38	1	73	[31]
黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	24	36	–	60	[32]
欧洲甜樱桃 <i>Prunus avium</i>	50	110	1	161	[33]

表 2 参与生长发育的凝集素类受体激酶基因

Table 2 The *LecRLK* genes involved in growth and development of plants

基因 Gene	植物 Species	类型 Type	功能 Function	文献 Reference
<i>API</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	L	花粉发育	[34]
<i>LecRK7</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	L	花粉发育	[38]
<i>OsDAF1</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	L	花粉发育	[37]
<i>OsLecRK5</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	L	花粉发育	[36]
<i>OsLecRK-S.7</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	L	花粉发育和雄性生育能力	[35]
<i>OsSRK1</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	L	调控株高	[40]
<i>TaLecRK-IV.1</i>	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	L	调控株高	[50]
<i>AhLecRK9</i>	花生 <i>Arachis hypogaea</i>	L	调控种子大小、促进抽蔓	[49]
<i>GhlecRK</i>	棉花 <i>Gossypium hirsutum</i>	L	纤维发育	[51]
<i>LecRKA4.1</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	ABA 对种子的萌发作用	[44]
<i>LecRKA4.2</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	ABA 对种子的萌发作用	[44]
<i>LecRKA4.3</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	ABA 对种子的萌发作用	[44]
<i>LecRK-V.5</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	植物衰老	[47]
<i>LecRK-VI.4</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	ABA 对种子的萌发作用	[52]
<i>LecRK-VIII.2</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	介导 MAPK 信号传导, 调节种子大小和数目, 参与下胚轴生长及开花调控	[45–46]
<i>SGC</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	花粉发育	[43]
<i>OslecRK</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	G	种子萌发和先天免疫	[39]
<i>OsSIK2</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	G	叶片衰老	[41]
<i>PWL1</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	G	调节叶片衰老和耐热性	[42]
<i>SIG-LecRK-II.9</i>	番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i>	G	花粉发育	[48]

楚^[35]。OsLecRK5 磷酸化胍胍质合成酶 UGP1 正向调节水稻中的胍胍质生物合成^[36]。水稻 OsINP1 可以招募 OsDAF1 到萌发孔位置, 调节水稻孔径模式的形成, OsINP1 突变体的花粉环面消失乃至雄性不育^[37]。水稻 *LecRK7* 基因突变体, 表型为花粉块

粘连, 因此, 推测 *LecRK7* 基因可能在花粉发育前期起作用^[38]。

水稻 *OslecRK* (G 型) 基因参与种子萌发和植物先天免疫^[5], 研究表明 *OslecRK* 通过其激酶结构域与体内肌动蛋白解聚因子互作, 增加 α -淀粉酶基

因的表达, 进而刺激种子发芽和防御相关基因的表达^[39]。*OsSRK1* (L 型) 基因在水稻茎和节间高表达, 参与节间伸长和植株长高, 推测该激酶与赤霉素受体 *GID1* 相互作用, 正向调节植物高度^[40]。水稻 *OsSIK2* (G 型) 延缓叶片衰老, 促进叶片出苗, 提高植物对盐胁迫的耐受性^[41]。*PWL1* (G 型) 突变体表型为水稻早衰^[42]。

拟南芥有 45 个 L 型 *LecRLKs*, 其中参与生长发育的较少, 如 *SGC* 基因突变体, 表型为花粉粒粘连、雄性不育, *SGC* 可能结合寡糖, 在花粉发育事件的上下游起着连接作用, 保证花粉发育的持续进行^[43]。拟南芥 *LecRKA4* 家族的 *LecRKA4.1/LecRKA4.2/LecRKA4.3* 基因, 位于第 5 号染色体上, 编码膜相关蛋白, RNA 干扰转基因实验表明, 它们都是脱落酸(abscisic acid, ABA)反应的负调节因子, 突变体植株种子发育延缓^[44]。

LecRK-VIII.2 基因控制种子产量。Xiao 等^[45]构建过表达株系实验, 认为 *LecRK-VIII.2* 基因可促进种子增大, 减少种子结籽数, 还可促进根、茎、叶的生长, 减少种子中光合产物的分配; *LecRK-VIII.2* 上调有丝分裂原活化蛋白激酶 *MPK6* 的磷酸化水平, 协调长角果数量、种子大小和数量的平衡。*LecRK-VIII.2* 基因参与调控拟南芥下胚轴生长, 抑制植物开花^[46]。报告基因检测表明, *LecRK-V.5* 启动子中存在衰老调控的顺式作用元件, *LecRK-V.5* 基因主要在衰老子叶和叶片中表达, 与叶绿素含量下降有负相关关系^[47]。

Micol-Ponce 等^[48]鉴定到 1 个 *SIG-LecRK-II.9* (G 型) 基因, 转录组学分析表明, *SIG-LecRK-II.9* 协调番茄花粉小孢子母细胞减数分裂过程、DNA 修复和胞质分裂的信号传导, *SIG-LecRK-II.9* 基因缺失导致绒毡层程序性细胞死亡, 造成小孢子败育。黄若兰^[49]将花生 *AhLecRK9* (L 型) 转基因到拟南芥中, 过表达植株的抽薹时间提前、种子更大, 说明 *AhLecRK9* 参与种子增大的过程。小麦 *TaLecRK-IV.1* (L 型) 基因正向调节植物高度, 在 CI12633 小麦系中沉默该基因, 导致小麦植株矮小^[50]。据报道, 陆地棉 (*Gossypium hirsutum*) L 型凝集素类受体激酶 *GhlecRK* 参与纤维发育^[51]。

Haider 等^[32]通过顺式作用元件分析, 认为黄瓜 (*Cucumis sativus*) 中 L 型和 G 型凝集素类受体激酶参与植物器官的发育, 转录组学分析表明, L 型 *LecRLKs* 基因比 G 型 *LecRLKs* 基因具有更敏感的胁迫

响应性。基因组学鉴定表明, 黄瓜 *LecRLKs* 家族有 6 个与发育相关的顺式作用元件, 其中 5 个与种子发育相关, 表明该基因家族在种子发育中发挥作用^[53]。转录组学分析表明, 在豆梨 (*Pyrus bretschneideri*) 的根、茎、叶、花和果实中均检测到 *LecRLKs* 基因表达^[26]; 小麦根中 *LecRK-V* 的表达升高^[54]; 毛果杨中 *LecRLKs* 在花序中表达, 推测 *LecRLKs* 与繁殖器官的生长发育有关^[9]。

4 凝集素类受体激酶参与对外界胁迫的响应

凝集素类受体激酶是植物细胞壁表面的模式识别受体(pattern recognition receptor, PRR), 结构域的蛋白质序列高度可变, 使 *LecRLKs* 识别病原体、真菌在内的多种生物体, 触发胼胝质沉积、MAPK 激活、钙内流、产生活性氧(reactive oxygen species, ROS)和水杨酸(salicylic acid, SA)积累等免疫过程, 在植物与真菌共生中发挥积极作用。植物激素也是非生物胁迫反应中的重要参与者, 如乙烯信号通路和乙烯受体蛋白能够调控 *LecRK-I.3* 基因在盐胁迫下的表达。

4.1 参与非生物胁迫响应

LecRLKs 参与植物对非生物胁迫的反应, 抵抗非生物胁迫, 例如盐胁迫、低温胁迫、干旱胁迫和机械损伤等(表 3)。*LecRLKs* 通过自身磷酸化或磷酸化其他蛋白质, 将信号传递到下游通路, *SIT1* 在盐胁迫过程中被激活, 磷酸化下游效应子(MAPK3/6), 触发乙烯信号诱导的 ROS 积累, 增强植物的敏感性^[10]。

盐胁迫最普遍的非生物胁迫之一, 高盐环境植物根系周围的水势降低, 导致离子平衡紊乱、细胞膜受损、植物光合效率降低^[55], 拟南芥中的 L 型 *LecRK-I.3* 受乙烯受体蛋白和乙烯信号通路的调控, 参与盐胁迫响应^[56]; *LecRK-V.2* 基因在种子萌发阶段表达^[57]; *AtLPK1* 基因在高盐环境下, 正向调节盐胁迫响应^[58]; *LecRKIII.2* 基因提高拟南芥幼苗对盐胁迫的耐受性^[59]。野大豆(*Glycine soja*)的 *GsSRK* 和 *GmLecRLK* 是盐胁迫响应基因, *GsSRK* 在野大豆中受盐胁迫和 ABA 诱导, 调控植物对盐和干旱胁迫的耐受性^[60]; 过表达野大豆 *GmLecRLK* 基因, 增强了清除 ROS 的能力, 提高耐盐性^[61]。*PsLecRLK* 基因在豌豆(*Pisum sativum*)根中积累, 提高豌豆的

耐盐性,防止 ROS 积累和膜损伤^[62]。研究表明,水稻的 L 型凝集素类受体激酶 SIT1,通过正向调控乙烯生成,负调控耐盐性。在拟南芥中,SIT1 通过积累 ROS 使盐胁迫下植物的存活率降低^[10]。豆梨 *PbLEK066* 基因在盐胁迫下,表达量显著升高^[63]。盐胁迫下欧李(*Cerasus humilis*)的 *ChLecRLKs* 基因显著上调^[29]。欧洲甜樱桃(*Prunus avium*)中的 *PaLectinL7* (L 型)通过调节木质素沉积,从而影响植物耐盐性^[64];功能研究表明,在拟南芥中过表达欧洲甜樱桃 L 型凝集素类受体激酶 *PaLectinL16*,增强植株的耐盐性,此外,欧洲甜樱桃砧木 *Gisela 6* 转基因的 *PaLectinL16* 过表达植株,增强 ROS 清除酶的活性,提高了植物耐盐性^[33]。花生 *AhLecRK9* (L 型)过表达植株,增加植物对盐胁迫的敏感性^[49]。

凝集素类受体激酶参与植物对低温胁迫的响应。拟南芥的 *LecRK-S.7* 基因的启动子区含有低温胁迫应答元件^[65]。拟南芥 *LecRKIII.2* 基因在低温处理后呈先上升后下降的趋势^[59]。豌豆 *PsLecRLK* 基因在低温条件下的表达量增加^[62]。黄丝瓜藤(*Pohlia nutans*)的 *PnLecRLK1* 基因与低温耐受性增强有关,拟南芥 *PnLecRLK1* 基因的过表达植株对低温胁迫

的耐受性增强^[66]。

凝集素类受体激酶参与干旱胁迫响应,大豆 *GsSRK* 基因在干旱胁迫下诱导表达^[60];欧李 *LecRLKs* 家族的 9 个基因在强干旱条件下,根中的 *LecRLKs* 表达量升高,在轻微干旱条件下,其中 3 个基因在根中表达量升高,说明 *LecRLKs* 对不同干旱胁迫的响应存在差别^[29]。黄若兰^[49]将花生 *AhLecRK9* 转基因到拟南芥中,过表达植株在干旱处理后的根相对于野生型更长,表明 *AhLecRK9* 增强了根的耐旱性^[49]。

植物抵御机械损伤涉及 ROS 的产生、钙信号传导和脂质代谢等过程,拟南芥 *LecRK-V.5* (L 型)基因在植物受伤 3 h 后表达^[47]。*LecRK-I.9* 在正常情况下高表达,植株受到损伤时,会触发细胞破裂并释放 ATP,而 *LecRK-I.9* 能识别损伤响应信号^[67-68]。黑杨(*Populus nigra*)幼叶受伤后,*PnLPK* 基因转录水平提高^[12]。烟草 *LecRK1* 基因和水稻 *OsLecRK1* 基因在植株受到机械损伤胁迫后表达量上调,豌豆中 *PsLecRLK* (L 型)基因和辣椒(*Capsicum annuum*) *CaLecRK-S.5* 基因参与机械损伤响应^[69]。因此,凝集素类受体激酶参与机械损伤应答。

表 3 参与非生物胁迫的凝集素类受体激酶基因

Table 3 *LecRLK* genes involved in the abiotic stress

基因 Gene	植物 Species	类型 Type	功能 Function	文献 Reference
<i>OsLecRK1</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	L	机械损伤、低温胁迫响应	[70]
<i>SIT1</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	L	盐胁迫、乙烯信号响应	[10]
<i>AhLecRK9</i>	花生 <i>Arachis hypogaea</i>	L	盐胁迫、干旱胁迫响应	[49]
<i>AtLPK1</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	盐胁迫响应	[58]
<i>LecRK-I.3</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	盐胁迫、乙烯信号响应	[56]
<i>LecRK-I.9</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	识别 ATP 和机械损伤、JA 信号响应	[67-68]
<i>LecRKIII.2</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	盐胁迫、低温胁迫响应	[59]
<i>LecRK-S.7</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	低温胁迫响应	[65]
<i>LecRK-V.2</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	盐胁迫、ABA 信号、SA 信号、JA 信号	[57]
<i>LecRK-V.5</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	机械损伤、ABA 信号响应	[47,71]
<i>LecRK-V.6</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	低温胁迫响应	[13]
<i>CaLecRK-S.5</i>	辣椒 <i>Capsicum annuum</i>	L	机械损伤	[72]
<i>PaLectinL16</i>	甜樱桃 <i>Prunus avium</i>	L	盐胁迫响应	[33]
<i>PaLectinL7</i>	甜樱桃 <i>Prunus avium</i>	L	盐胁迫响应	[64]
<i>PbLEK066</i>	豆梨 <i>Pyrus bretschneideri</i>	L	盐胁迫响应	[63]
<i>PbLEK138</i>	豆梨 <i>Pyrus bretschneideri</i>	L	盐胁迫响应、诱导细胞死亡	[26]
<i>PnLecRLK1</i>	黄瓜丝藤 <i>Pohlia nutans</i>	L	低温胁迫、ABA 信号响应	[66]
<i>PnLPK</i>	黑杨 <i>Populus nigra</i>	L	机械损伤	[12]
<i>PsLecRLK</i>	豌豆 <i>Pisum sativum</i>	L	盐胁迫、低温胁迫、机械损伤、ABA 信号、乙烯信号响应	[62,69]
<i>GmLecRLK</i>	野大豆 <i>Glycine soja</i>	G	盐胁迫响应	[61]
<i>GsSRK</i>	野大豆 <i>Glycine soja</i>	G	盐胁迫、干旱胁迫响应	[73]
<i>LecRK1</i>	本式烟草 <i>Nicotiana benthamiana</i>	G	机械损伤、SA 信号、JA 信号响应	[74]

4.2 参与植物免疫

已有研究证实,凝集素类受体激酶是植物-病原体作用中的 PRR,对病原体的识别较为敏感(表 4)。除了磷酸化之外,泛素化和棕榈酰化也在维持植物细胞稳态、激活免疫受体复合物方面发挥着重要作用,如 E3 泛素连接酶 OsPIE3 能够改变水稻凝集素类受体激酶 PID2 的亚细胞定位,使其从质膜募集至核,降低稻瘟病抗性^[75];植物免疫受体 LecRK-I.9 能与拟南芥 PAT5/9 相互作用并磷酸化 PAT5/9 蛋白 DHHC 结构域,激活 PAT5/9 的棕榈酰化活性,激活 PAT5/9 棕榈酰化 LecRK-I.9,动态影响 LecRK-I.9 受体蛋白的自我磷酸化和蛋白质降解^[76]。

L 型凝集素类受体激酶,参与植物的抗病过程。拟南芥^[71]、黄瓜^[77]、小麦^[54]、大麦(*Hordeum vulgare*)^[78]、辣椒^[72]、苹果(*Malus domestica*)^[79]的抗病性研究中,均鉴定出 L 型凝集素类受体激酶。拟南芥 LecRK-I.9 参与调节茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号通路,缺陷突变体在细胞壁防御和 JA 信号传导方面受到损害,对丁香假单胞菌、卵菌病原体、甘蓝疫霉和辣椒疫霉的敏感性增加,过表达 *LecRK-I.9* 基因增强了植株对病原体的抵抗力^[80]。LecRK-I.9 与致病疫霉菌的效应蛋白互作,影响细胞壁与细胞膜的粘附来调节植物抗病力^[81]。*LecRK-I.5* 与 *LecRK-I.9* 可能存在协同效应,其双突变植株,加剧植株感染丁香假单胞菌^[82]。

拟南芥 LecRK-VI.2 与类受体激酶 BAK1 互作组成受体复合物,通过细胞外烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(extracellular nicotinamide adenine dinucleotide, eNAD⁺)信号触发系统获得抗性,同时 LecRK-VI.2 也是细胞外烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(extracellular nicotinamide adenine dinucleotide, eNADP⁺)的潜在受体^[83]。此外, LecRK-I.8 是 eNAD⁺诱导的防御信号通路的组成部分, LecRK-I.8 作为昆虫卵触发的上游调节因子参与昆虫卵的识别^[84]。*LecRK-I.1* 与 *LecRK-I.8* 基因同源, *LecRK-I.1* 参与昆虫卵诱导后的细胞死亡调控,这 2 个基因均参与 SA 介导的免疫相关的信号通路^[81]。

研究表明,拟南芥的 *LecRK-V.2*、*LecRK-VII.1* 和 *LecRK-V.5* 基因,在针对细菌病原体的气孔介导的免疫反应中发挥作用, LecRK-V.2 和 LecRK-VII.1 参与气孔关闭^[85]; LecRK-V.5 通过对 ABA 应答调节气孔开闭^[13]。病原体激活 *LecRK-IX.2* 转录, *lecrk-IX.1* 和 *lecrk-IX.2* 突变体对疫霉菌的抗性受到损害,

过表达植株抗病性增强,过表达 *LecRK-IX.2* 导致 ROS 触发的 SA 增加,SA 升高时可导致 LecRK-IX.2 介导的细胞死亡, LecRK-IX.2 可招募钙依赖性蛋白激酶,诱导 RbohD 磷酸化,触发拟南芥中 ROS 的产生,适量的 ROS 积累增强植物的抵抗力^[86]。拟南芥 *AtLPK1* 基因过表达植株提高了对灰霉菌的抵抗力^[58]。

在农作物中, L 型凝集素类受体激酶的抗病功能也有研究。在小麦中,接种小麦白粉病病原体的植株, L 型 *LecRK-V* 迅速上调, *LecRK-V* 的过表达小麦植株,产生广谱白粉病抗性^[53]。大麦 *Rphq2* 和 *Rph22* 基因,对非适应性叶锈病菌的抗性效果,比对适应性叶锈病菌的抗性效果更强,原因是适应性叶锈病菌通过降低配体识别,降低宿主受体的感知能力^[78]。Woo 等^[72]报道辣椒 *CaLecRK-S.5* 基因对白粉病具有广谱抗性。黄瓜 *CsLecRK6.1* 基因受疫霉菌诱导表达^[74,77]。苹果 *MdLecRK-S.4.3* 基因在感染 *Valsa mali* 和 *Valsa pyri* 时,表现出病原体抗性,类受体胞质激酶基因 *PbePUB36* 过表达,干扰 *MdLecRK-S.4.3* 引起的免疫反应, *MdLecRK-S.4.3* 和 *PbePUB36* 和/或 *MdBAK1* 相互作用,形成复杂的信号传导网络,介导宿主细胞的免疫应答^[79]。

G 型凝集素受体激酶也参与水稻、拟南芥、烟草和小麦的抗病过程,目前已报道参与植物抗病的 G 型凝集素类受体激酶主要有 13 个。水稻凝集素类受体激酶 PID2 参与抗稻瘟病菌,与 E3 泛素连接酶 OsPUB15 相互作用,磷酸化 OsPUB15,调节植物细胞死亡和先天免疫,进一步研究表明 PID2 可与 OsPUB15 同源物 OsPIE3 相互作用, OsPIE3 促进其在泛素-蛋白酶体系中的降解,从而破坏 PID2 的稳定性,并负调控水稻的抗稻瘟病性^[75];水稻 *OsLecRK* 不仅影响种子萌发,还有助于植物先天免疫^[39]。水稻 *SDS2* 通过磷酸化 E3 连接酶 *SPL11* 来调控细胞程序性死亡和免疫^[87];水稻 *PWL1* 负调节水稻对单黄胞菌的抗性,其突变体通过 ROS、SA 和 JA 的积累增强对细菌病原体的抗性^[42]。

拟南芥 LORE (G 型)识别革兰氏阴性细菌中的中链 3-羟基脂肪酸(3-OH-C10:0), 3-OH-C10:0 磷酸化 LORE 酪氨酸位点 Y600,激活植物免疫^[88]。研究表明, RDA2 凝集素类受体激酶是 DFPM ([5-(3,4-dichlorophenyl)furan-2-yl]-piperidine-1-ylmethanethione)介导的免疫信号激活所必需的^[89]。G 型凝集素类受体激酶 *SBP1/2* 与类受体激酶 *SOBIR1*、*BAK1*

和 RLP23 互作, 并调控多肽 nlp20 诱导的 ROS、MAPK 激活和防卫基因表达等免疫反应, *SBP1* 和 *SBP2* 双突变体表现出对微生物模式分子诱导的防御基因表达和抗病力的缺陷^[90]。ERN1 是一个典型的免疫负调节因子, 突变体表型为对根结线虫抗性增强^[17]。

烟草 NbLRK1 通过激酶结构域, 与致病疫霉菌 INF1 诱导素相互作用, 病毒诱导的 *NbLRK1* 基因沉默, 延迟本塞姆氏烟草中 INF1 介导的超敏反

应^[91]; *Nt-Sd-RLK* 在免疫信号转导途径中发挥作用^[92]。据报道, 本塞姆氏烟草的 NbERK1 (G 型) 可调节辣椒疫霉的质外体效应子的感知, 正向调节植物抗性^[93]; NbERK1 与几丁质受体 NbCERK1 和 NbLYK4 形成复合物, 正向调节几丁质信号和对核盘菌的抗性^[94]。王建锋等^[95]用小麦和条锈菌互作筛选出的 *TaLecRLK1* 基因(G 型), 在条锈菌侵染早期被诱导表达, 表明其在小麦抗叶锈病中起正调控的作用。

表 4 参与植物免疫的凝集素类受体激酶基因

Table 4 *LecRLKs* involved in plant immunity

基因 Gene	植物 Species	类型 Type	功能 Function	文献 Reference
<i>LecRK-V</i>	小麦 <i>Triticum aestivum</i>	L	抗小麦白粉病	[53]
<i>Rph22</i>	大麦 <i>Hordeum vulgare</i>	L	抗叶锈病	[78]
<i>Rphq2</i>	大麦 <i>H. vulgare</i>	L	抗叶锈病	[78]
<i>AtLPK1</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	L	抗灰霉菌	[58]
<i>LecRK-I.1</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	L	昆虫卵诱导的细胞死亡	[81]
<i>LecRK-I.5</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	L	抗丁香假单胞菌	[82]
<i>LecRK-I.8</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	L	昆虫卵衍生诱导物的识别, cNAD ⁺ 介导的免疫反应	[84]
<i>LecRK-I.9</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	L	抗疫霉菌和丁香假单胞菌	[67,80]
<i>LecRK-IX.1</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	L	抗疫霉菌	[86]
<i>LecRK-IX.2</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	L	抗疫霉菌、细菌效应子 AvrPtoB 介导的免疫反应	[86]
<i>LecRK-V.2</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	L	调控气孔免疫	[85]
<i>LecRK-V.5</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	L	气孔免疫、抗丁香假单胞菌和疫霉菌	[13]
<i>LecRK-VI.2</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	L	抗丁香假单胞菌和胡萝卜软腐果胶杆菌	[83]
<i>LecRK-VII.1</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	L	调控气孔免疫	[85]
<i>CsLecRK6.1</i>	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>	L	受疫霉菌诱导表达	[77]
<i>CaLecRK-S.5</i>	辣椒 <i>Capsicum annuum</i>	L	抗病	[72]
<i>MdLecRK-S.4.3</i>	苹果 <i>Malus domestica</i>	L	抗腐烂病、诱导免疫反应	[79]
<i>OsLecRK</i>	水稻 <i>Oryza sativa</i>	G	免疫	[39]
<i>PID2</i>	水稻 <i>O. sativa</i>	G	抗稻瘟病菌小种 ZB15 和细胞死亡调控	[75]
<i>PWL1</i>	水稻 <i>O. sativa</i>	G	抗黄单胞菌	[42]
<i>SDS2</i>	水稻 <i>O. sativa</i>	G	自发性细胞死亡和抗稻瘟病菌	[87]
<i>TaLecRLK1</i>	小麦 <i>T. aestivum</i>	G	抗条锈病	[95]
<i>ERK1</i>	本式烟草 <i>Nicotiana benthamiana</i>	G	抗辣椒疫霉菌、抗真菌病原体核盘菌、正向调节几丁质诱导的 NbCERK1-NbLYK4 关联	[93-94]
<i>NbLRK1</i>	本式烟草 <i>N. benthamiana</i>	G	抗疫霉菌、介导 INF1 诱导的细胞死亡	[91]
<i>Nt-Sd-RLK</i>	本式烟草 <i>N. benthamiana</i>	G	脂多糖免疫信号的识别和防御	[92]
<i>ERN1</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	G	免疫负调节因子	[17]
<i>LORE</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	G	脂多糖识别所引起的免疫反应	[88]
<i>RDA2</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	G	DFPM 引起的免疫反应	[89]
<i>SBP1</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	G	RLP23 介导的免疫调节	[90]
<i>SBP2</i>	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	G	RLP23 介导的免疫调节	[90]

4.3 植物-微生物共生互作

凝集素类受体激酶家族参与植物-微生物共生(表 5)。根瘤菌细胞表面衍生的多糖, 能被 L 型 LecRLKs 所识别, 表明 LecRLKs 蛋白在豆科植物与根瘤菌的共生关系中, 发挥配体识别的作用。蒺

藜苜蓿的 *MtLecRK1;1* (G 型)在氮缺乏条件下表达水平上调, 过表达植株形成更多根瘤^[14]。毛果杨 *PtLecRLK1* (G 型)基因在拟南芥中过表达, 可以将非寄主植物转化为菌根真菌(*Laccaria bicolor*)的宿主, 在植物细胞之间建立菌丝网络, 提高植物的适

应能力^[18-19]。酵母双杂交实验证明, 豆科植物紫云英(*Astragalus sinicus*)的 AsNIP43 (G 型)与根瘤菌分

泌的效应蛋白 NopP 互作, 正向调节根瘤菌的结瘤数量^[4]。

表 5 参与植物-真菌共生的凝集素类受体激酶基因

Table 5 *LecRLKs* genes involved in plant-fungus symbiotic interactions

基因 Gene	植物 Species	类型 Type	功能 Function	文献 Reference
<i>AsNIP43</i>	紫云英 <i>Astragalus sinicus</i>	G	参与植物-真菌共生互作	[4]
<i>PtLecRLK1</i>	毛果杨 <i>Populus trichocarpa</i>	G	参与植物-真菌共生互作	[19]
<i>MtLecRK1;1</i>	蒺藜苜蓿 <i>Medicago truncatula</i>	G	参与植物-真菌共生互作	[14]

5 总结与展望

由于植物凝集素类受体蛋白激酶功能的多样性, 针对 *LecRLKs* 的研究已经在植物抗性生物学领域取得显著进展。基于现有结果提出凝集素类受体激酶研究中存在的不足之处。

植物 *LecRLKs* 的起源、演化历史的研究极其缺乏, 表现在多数植物的 *LecRLKs* 家族缺乏全基因组鉴定, 目前仅在 17 种植物中得到鉴别, 水稻中含有 173 个 *LecRLKs*, 明确功能的 *LecLRKs* 仅有 14 个, 其他 159 个 *LecRLKs* 的功能尚未明确。不同物种 *LecRLKs* 家族的拷贝数目差别较大, 表明全基因组复制及基因组进化速率, 对 *LecRLKs* 家族的扩增/收缩进程影响较大, 限于 *LecRLKs* 家族的比较基因组学研究的缺乏, *LecRLKs* 在植物物种中的多样性、演化历史尚不明晰。通过比较不同物种中 *LecRLKs* 的进化速率, 探索高度保守的结构域序列的生物意义, 揭示植物 *LecRLKs* 抗逆高效优异性状形成的遗传基础和分子调控机制, 有助于从细胞膜层面, 理解植物生存策略。因此, *LecRLKs* 家族的起源和演化历史研究对于揭示植物的生态适应性是至关重要的。

LecRLKs 基因家族的信号传导途径及其潜在配体亟待开展。迄今为止, 仅鉴定了 *LecRLKs* 的 4 种配体(eATP、eNAD⁺、eNADP⁺和 3-OH-C10:0)^[96], 其他配体知之甚少。目前已知 *LecRK-I.9* 和 *LecRK-I.5* 可以结合 ATP, 通过磷酸化下游蛋白从而导致免疫反应的激活^[82]; *LecRK-I.8* 可识别结合 NAD⁺, *LecRK-I.8* 的突变抑制 NAD⁺诱导的免疫反应, *LecRK-VI.2* 是 NAD⁺和 NADP⁺的潜在受体, 它通过与 BAK1 形成受体复合物感知 NAD⁺, 触发系统获得性抗性^[83]; LORE 可识别结合 3-OH-C10:0, 介导拟南芥对假单胞菌和黄单胞菌的免疫反应, 研究表明胞内 3 个受体激酶 PBL34、PBL35、PBL36 均能被

LORE 磷酸化, 参与下游信号传递^[88,97]。对凝集素类受体蛋白的功能研究, 主要基于表达量的差别, 缺乏其他实验证据。*LecRLKs* 信号传导途径涉及细胞外寡糖信号的转导, 后续的研究可使用气相色谱-质谱和核磁共振等分析方法, 研究三维多糖结构; 多糖微阵列用于高效筛选蛋白质-多糖结合, 建立 *LecRLKs* 的配体图谱; 免疫共沉淀、蛋白质质谱分析方法, 能有效筛选与凝集素类受体激酶互作的蛋白, 进一步阐明凝集素类受体激酶的信号通路和调控机制。明确 *LecRLKs* 的配体和信号传导途径, 阐明信号通路协调植物抗性生物学过程, 解析该基因家族的亚功能化过程, 对基于全基因组的高密度分子标记进行选择育种具有指导意义。

综上所述, 凝集素类受体激酶研究在作物抗逆高效育种领域有广阔的应用前景。采用 CRISPR-Cas9 等基因编辑技术, 精确调控 *LecRLKs* 表达量, 培育抗逆高效作物新品种, Wang 等^[98]通过敲除 L 型凝集素类受体激酶基因 *OsCORK1*, 提高水稻对铜胁迫的耐受性。*LecRLKs* 与昆虫或微生物之间的互作研究, 挖掘具有重要育种价值的优异候选基因, 以及它们的生态系统响应, 有助于理解作物在自然生态系统中的生存策略。2050 年地球人口将达到 97 亿, 常规育种不能满足耕地面积减少及日益恶劣的生态环境, 加速抗性基因家族的定向育种, 为作物抗虫基因工程提供新的候选基因。总之, 凝集素类受体激酶的全基因组鉴定及逆境响应研究, 将为抗逆高效作物新品种的培育提供基因资源和理论基础。

参考文献

- [1] WALKER J C. Structure and function of the receptor-like protein kinases of higher plants [J]. *Plant Mol Biol*, 1994, 26(5): 1599-1609. doi: 10.1007/BF00016492.
- [2] SHUMAYLA, TYAGI S, UPADHYAY S K. Receptor-like kinases and

- environmental stress in plants [M]// SINGH S P, UPADHYAY S K, PANDEY A, et al. *Molecular Approaches in Plant Biology and Environmental Challenges*. Singapore: Springer, 2019: 79–102. doi: 10.1007/978-981-15-0690-1_4.
- [3] SUN J Q, JIANG J. Research progress on plant M/MLD-RLKs and their biological functions [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2022, 42(5): 892–900. [孙嘉琪, 姜晶. 植物 M/MLD 类受体蛋白激酶及其生物学功能的研究进展 [J]. *西北植物学报*, 2022, 42(5): 892–900. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2022.05.0892.]
- [4] LIU Y, LIN Y, WEI F, et al. G-type receptor-like kinase AsNIP43 interacts with rhizobia effector nodulation outer protein P and is required for symbiosis [J]. *Plant Physiol*, 2023, 193(2): 1527–1546. doi: 10.1093/plphys/kiad318.
- [5] VAID N, PANDEY P K, TUTEJA N. Genome-wide analysis of lectin receptor-like kinase family from *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Mol Biol*, 2012, 80(4/5): 365–388. doi: 10.1007/s11103-012-9952-8.
- [6] VAID N, MACOVEI A, TUTEJA N. Knights in action: Lectin receptor-like kinases in plant development and stress responses [J]. *Mol Plant*, 2013, 6(5): 1405–1418. doi: 10.1093/mp/sst033.
- [7] PENG X Q, ZOU Y Q, LUO S W, et al. Research progress on lectin receptor-like kinases and their roles in mediation of plant disease resistance [J]. *Plant Sci J*, 2022, 40(1): 105–114. [彭小群, 邹雅琦, 骆素微, 等. 植物凝集素类受体激酶参与抗病的研究进展 [J]. *植物科学学报*, 2022, 40(1): 105–114. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2022.10105.]
- [8] WANG Y, WEIDE R, GOVERS F, et al. L-type lectin receptor kinases in *Nicotiana benthamiana* and tomato and their role in *Phytophthora* resistance [J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(21): 6731–6743. doi: 10.1093/jxb/erv379.
- [9] YANG Y, LABBÉ J, MUCHERO W, et al. Genome-wide analysis of lectin receptor-like kinases in *Populus* [J]. *BMC Genom*, 2016, 17(1): 699. doi: 10.1186/S12864-016-3026-2.
- [10] LI C H, WANG G, ZHAO J L, et al. The receptor-like kinase SIT1 mediates salt sensitivity by activating MAPK3/6 and regulating ethylene homeostasis in rice [J]. *Plant Cell*, 2014, 26(6): 2538–2553. doi: 10.1105/tpc.114.125187.
- [11] HERVÉ C, SERRES J, DABOS P, et al. Characterization of the *Arabidopsis* lecRK-a genes: Members of a superfamily encoding putative receptors with an extracellular domain homologous to legume lectins [J]. *Plant Mol Biol*, 1999, 39(4): 671–682. doi: 10.1023/A:1006136701595.
- [12] NISHIGUCHI M, YOSHIDA K, SUMIZONO T, et al. A receptor-like protein kinase with a lectin-like domain from lombardy poplar: Gene expression in response to wounding and characterization of phosphorylation activity [J]. *Mol Gen Genomics*, 2002, 267(4): 506–514. doi: 10.1007/s00438-002-0683-4.
- [13] WANG M L, LUO S W, LI X S, et al. Research advances on plant lectin receptor-like kinases in abiotic stress response [J]. *Guihaia*, 2023, 43(11): 2159–2169. [王梦龙, 骆素微, 李晓诗, 等. 植物凝集素类受体激酶参与非生物胁迫响应的研究进展 [J]. *广西植物*, 2023, 43(11): 2159–2169. doi: 10.11931/guihaia.gxzw202302002.]
- [14] NAVARRO-GOCHICOA M T, CAMUT S, TIMMERS A C J, et al. 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* [J]. *Plant Physiol*, 2003, 133(4): 1893–1910. doi: 10.1104/pp.103.027680.
- [15] SUN Y L, QIAO Z Z, MUCHERO W, et al. Lectin receptor-like kinases: The sensor and mediator at the plant cell surface [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 596301. doi: 10.3389/fpls.2020.596301.
- [16] KAUR A, SHARMA A, MADHU, et al. Analysis of lectin receptor-like kinases and their functions in higher plants [M]// UPADHYAY S K, SHUMAYLA. *Plant Receptor-Like Kinases*. America: Academic Press, 2023: 167–182. doi: 10.1016/B978-0-323-90594-7.00008-9.
- [17] ZHOU D M, GODINEZ-VIDAL D, HE J M, et al. A G-type lectin receptor kinase negatively regulates *Arabidopsis* immunity against root-knot nematodes [J]. *Plant Physiol*, 2023, 193(1): 721–735. doi: 10.1093/plphys/kiad253.
- [18] LABBÉ J, MUCHERO W, CZARNECKI O, et al. Mediation of plant-mycorrhizal interaction by a lectin receptor-like kinase [J]. *Nat Plants*, 2019, 5(7): 676–680. doi: 10.1038/S41477-019-0469-X.
- [19] SHRESTHA H, YAO T, QIAO Z Z, et al. Lectin receptor-like kinase signaling during engineered ectomycorrhiza colonization [J]. *Cells*, 2023, 12(7): 1082. doi: 10.3390/cells12071082.
- [20] LIU P L, HUANG Y, SHI P H, et al. Duplication and diversification of lectin receptor-like kinases (*LecRLK*) genes in soybean [J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 5861. doi: 10.1038/S41598-018-24266-6.
- [21] WALKER J C, ZHANG R. Relationship of a putative receptor protein kinase from maize to the *S*-locus glycoproteins of *Brassica* [J]. *Nature*, 1990, 345(6277): 743–746. doi: 10.1038/345743a0.
- [22] HERVÉ C, DABOS P, GALAUD J P, et al. Characterization of an *Arabidopsis thaliana* gene that defines a new class of putative plant receptor kinases with an extracellular lectin-like domain [J]. *J Mol Biol*, 1996, 258(5): 778–788. doi: 10.1006/jmbi.1996.0286.
- [23] SHUMAYLA, SHARMA S, PANDEY A K, et al. Molecular characterization and global expression analysis of lectin receptor kinases in bread wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0153925. doi:

- 10.1371/journal.pone.0153925.
- [24] ZHAO W, LIU Y W, ZHOU J M, et al. Genome-wide analysis of the lectin receptor-like kinase family in foxtail millet (*Setaria italica* L.) [J]. *Plant Cell Tiss Organ Cult*, 2016, 127(2): 335–346. doi: 10.1007/s11240-016-1053-y.
- [25] ZHAO T M, WANG J Y, ZHANG B L, et al. Genome-wide analysis of lectin receptor-like kinases in tomato (*Solanum lycopersicum*) and its association with the infection of tomato yellow leaf curl virus [J]. *Plant Mol Biol Rep*, 2018, 36(3): 429–438. doi: 10.1007/s11105-018-1091-1.
- [26] MA N, LIU C X, LI H, et al. Genome-wide identification of lectin receptor kinases in pear: Functional characterization of the L-type LecRLK gene *PbLRK138* [J]. *Gene*, 2018, 661: 11–21. doi: 10.1016/j.gene.2018.03.077.
- [27] GUO J B, DUAN H, XUAN L, et al. Identification and functional analysis of *LecRLK* genes in *Taxodium* ‘Zhongshanshan’ [J]. *PeerJ*, 2019, 7: e7498. doi: 10.7717/peerj.7498.
- [28] ZHANG W N, CHEN Z J, KANG Y C, et al. Genome-wide analysis of lectin receptor-like kinases family from potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *PeerJ*, 2020, 8: e9310. doi: 10.7717/peerj.9310.
- [29] HAN H Y, MU X P, WANG P F, et al. Identification of *LecRLK* gene family in *Cerasus humilis* through genomic-transcriptomic data mining and expression analyses [J]. *PLoS One*, 2021, 16(7): e0254535. doi: 10.1371/journal.pone.0254535.
- [30] WANG Z T, REN H, XU F, et al. Genome-wide characterization of lectin receptor kinases in *Saccharum spontaneum* L. and their responses to *Stagonospora tainanensis* infection [J]. *Plants*, 2021, 10(2): 322. doi: 10.3390/plants10020322.
- [31] SINGH P, MISHRA A K, SINGH C M. Genome-wide identification and characterization of Lectin receptor-like kinase (*LecRLK*) genes in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek) [J]. *J Appl Genetics*, 2021, 62(2): 223–234. doi: 10.1007/s13353-021-00613-8.
- [32] HAIDER M S, DE BRITTO S, NAGARAJ G, et al. Genome-wide identification, diversification, and expression analysis of lectin receptor-like kinase (*LecRLK*) gene family in cucumber under biotic stress [J]. *Int J Mol Sci*, 2021, 22(12): 6585. doi: 10.3390/ijms22126585.
- [33] SUN Y, ZHAO X H, GAO Y H, et al. Genome-wide analysis of lectin receptor-like kinases (*LecRLKs*) in sweet cherry (*Prunus avium*) and reveals PaLectinL16 enhances sweet cherry resistance with salt stress [J]. *Environ Exp Bot*, 2022, 194: 104751. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104751.
- [34] HE Z Y, ZOU T, XIAO Q, et al. An L-type lectin receptor-like kinase promotes starch accumulation during rice pollen maturation [J]. *Development*, 2021, 148(6): dev196378. doi: 10.1242/dev.196378.
- [35] PENG X Q, WANG M L, LI Y Q, et al. Lectin receptor kinase OsLecRK-S.7 is required for pollen development and male fertility [J]. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62(8): 1227–1245. doi: 10.1111/jipb.12897.
- [36] WANG B, FANG R Q, ZHANG J, et al. Rice LecRK5 phosphorylates a UGPase to regulate callose biosynthesis during pollen development [J]. *J Exp Bot*, 2020, 71(14): 4033–4041. doi: 10.1093/jxb/eraa180.
- [37] ZHANG X, ZHAO G C, TAN Q, et al. Rice pollen aperture formation is regulated by the interplay between OsINP1 and OsDAF1 [J]. *Nat Plants*, 2020, 6(4): 394–403. doi: 10.1038/s41477-020-0630-6.
- [38] BI Z Z. Functional analysis of *Osl-LecRK7* in rice [D]. Xinxiang: Henan Normal University, 2013. [毕真真. 水稻 *Osl-LecRK7* 基因的功能研究 [D]. 新乡: 河南师范大学, 2013.]
- [39] CHENG X Y, WU Y, GUO J P, et al. A rice lectin receptor-like kinase that is involved in innate immune responses also contributes to seed germination [J]. *Plant J*, 2013, 76(4): 687–698. doi: 10.1111/tpj.12328.
- [40] LI B, LI Y X, QIU M D, et al. OsSRK1, a lectin receptor-like kinase, controls plant height by mediating internode elongation in *Oryza sativa* L. [J]. *Mol Breed*, 2022, 42(12): 74. doi: 10.1007/s11032-022-01340-6.
- [41] CHEN L J, WURIYANGHAN H, ZHANG Y Q, et al. An S-domain receptor-like kinase, OsSIK2, confers abiotic stress tolerance and delays dark-induced leaf senescence in rice [J]. *Plant Physiol*, 2013, 163(4): 1752–1765. doi: 10.1104/pp.113.224881.
- [42] XU J M, WANG C L, WANG F J, et al. PWL1, a G-type lectin receptor-like kinase, positively regulates leaf senescence and heat tolerance but negatively regulates resistance to *Xanthomonas oryzae* in rice [J]. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21(12): 2525–2545. doi: 10.1111/pbi.14150.
- [43] WAN J R, PATEL A, MATHIEU M, et al. A lectin receptor-like kinase is required for pollen development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Mol Biol*, 2008, 67(5): 469–482. doi: 10.1007/s11103-008-9332-6.
- [44] XIN Z Y, WANG A Y, YANG G H, et al. The *Arabidopsis* A4 subfamily of lectin receptor kinases negatively regulates abscisic acid response in seed germination [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149(1): 434–444. doi: 10.1104/pp.108.130583.
- [45] XIAO W J, HU S, ZOU X X, et al. Lectin receptor-like kinase LecRK-VIII.2 is a missing link in MAPK signaling-mediated yield control [J]. *Plant Physiol*, 2021, 187(1): 303–320. doi: 10.1093/plphys/kiab241.
- [46] LIN X X. Research of *LecRK-VIII.2*-mediated involved in hypocotyl growth and flowering time in *Arabidopsis* [D]. Changsha: Hunan University, 2020. [林晓霞. *LecRK-VIII.2* 基因调控拟南芥下胚轴生长及开花时间的研究 [D]. 长沙: 湖南大学, 2020.]
- [47] RIOU C, HERVÉ C, PACQUIT V, et al. Expression of an *Arabidopsis*

- lectin kinase receptor gene, *lecRK-al*, is induced during senescence, wounding and in response to oligogalacturonic acids [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2002, 40(5): 431–438. doi: 10.1016/S0981-9428(02)01390-6.
- [48] MICOL-PONCE R, GARCÍA-ALCÁZAR M, LEBRÓN R, et al. Tomato *POLLEN DEFICIENT 2* encodes a G-type lectin receptor kinase required for viable pollen grain formation [J]. *J Exp Bot*, 2023, 74(1): 178–193. doi: 10.1093/jxb/erac419.
- [49] HUANG R L. Functional analysis of *AhLecRK9* and *AhLEAs* in peanut under aluminum stress [D]. Nanning: Guangxi University, 2022. [黄若兰. 花生 *AhLecRK9* 和 *AhLEAs* 在铝胁迫下的功能研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2022.]
- [50] SAIDOU M, ZHANG Z Y. The L-type lectin-like receptor kinase gene *TaLecRK-IV.1* regulates the plant height in wheat [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(15): 8208. doi: 10.3390/ijms23158208.
- [51] ZUO K J, ZHAO J Y, WANG J, et al. Molecular cloning and characterization of *GhlecrK*, a novel kinase gene with lectin-like domain from *Gossypium hirsutum* [J]. *DNA Seq*, 2004, 15(1): 58–65. doi: 10.1080/1042517042000191454.
- [52] ZHANG C, GUO X H, XIE H L, et al. Quantitative phosphoproteomics of lectin receptor-like kinase VI.4 dependent abscisic acid response in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Physiol Plant*, 2019, 165(4): 728–745. doi: 10.1111/pp1.12763.
- [53] LV D, WANG G, XIONG L R, et al. Genome-wide identification and characterization of lectin receptor-like kinase gene family in cucumber and expression profiling analysis under different treatments [J]. *Genes*, 2020, 11(9): 1032. doi: 10.3390/genes11091032.
- [54] WANG Z K, CHENG J Y, FAN A Q, et al. *LecRK-V*, an L-type lectin receptor kinase in *Haynaldia villosa*, plays positive role in resistance to wheat powdery mildew [J]. *Plant Biotechnol J*, 2018, 16(1): 50–62. doi: 10.1111/pbi.12748.
- [55] JIAO M C, CAI L G, WEI J, et al. Research progress on the physiological harms of salt stress and the adaptation mechanism of plants [J]. *J Changchun Norm Univ*, 2023, 42(6): 125–132. [焦明翠, 蔡立格, 魏健, 等. 盐胁迫的生理危害与植物的适应机制研究进展 [J]. 长春师范大学学报, 2023, 42(6): 125–132. doi: 10.3969/j.issn.1008-178X.2023.06.018.]
- [56] HE X J, ZHANG Z G, YAN D Q, et al. A salt-responsive receptor-like kinase gene regulated by the ethylene signaling pathway encodes a plasma membrane serine/threonine kinase [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 109(2): 377–383. doi: 10.1007/s00122-004-1641-9.
- [57] DENG K Q, WANG Q M, ZENG J X, et al. A lectin receptor kinase positively regulates ABA response during seed germination and is involved in salt and osmotic stress response [J]. *J Plant Biol*, 2009, 52(6): 493–500. doi: 10.1007/s12374-009-9063-5.
- [58] HUANG P, JU H W, MIN J H, et al. Overexpression of L-type lectin-like protein kinase 1 confers pathogen resistance and regulates salinity response in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Sci*, 2013, 203–204: 98–106. doi: 10.1016/j.plantsci.2012.12.019.
- [59] LI M L. Preliminary study on the function of *LecRKIII.2* gene in *Arabidopsis thaliana* [D]. Changsha: Hunan University, 2019. [李美玲. 拟南芥 *LecRKIII.2* 基因的功能初步研究 [D]. 长沙: 湖南大学, 2019. doi: 10.27135/d.cnki.ghudu.2019.002852.]
- [60] SUN M Z, QIAN X, CHEN C, et al. Ectopic expression of *GsSRK* in *Medicago sativa* reveals its involvement in plant architecture and salt stress responses [J]. *Front Plant Sci*, 2018, 9: 226. doi: 10.3389/fpls.2018.00226.
- [61] ZHANG Y Z, FANG Q W, ZHENG J Q, et al. *GmLecRlk*, a lectin receptor-like protein kinase, contributes to salt stress tolerance by regulating salt-responsive genes in soybean [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(3): 1030. doi: 10.3390/ijms23031030.
- [62] JOSHI A, DANG H Q, VAID N, et al. Pea lectin receptor-like kinase promotes high salinity stress tolerance in bacteria and expresses in response to stress *in planta* [J]. *Glycoconj J*, 2010, 27(1): 133–150. doi: 10.1007/s10719-009-9265-6.
- [63] MA N, WANG J Y, KAN J L, et al. Functional analysis of a salt-induced lectin receptor-like kinase *PcLRLK066* of pear [J]. *Jiangsu J Agric Sci*, 2017, 33(2): 404–411. [马娜, 王金彦, 阚家亮, 等. 一个响应盐胁迫的梨凝集素受体蛋白激酶 *PcLRLK066* 的功能分析 [J]. 江苏农业学报, 2017, 33(2): 404–411. doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2017.02.026.]
- [64] WU F L, QU D H, ZHANG X, et al. PaLectinL7 enhances salt tolerance of sweet cherry by regulating lignin deposition in connection with PaCAD1 [J]. *Tree Physiol*, 2023, 43(11): 1986–2000. doi: 10.1093/treephys/tpad099.
- [65] LU X T. Mechanism of action of lectin receptor like kinase *LecRKIII.1* and *LecRKIII.2* genes in *Arabidopsis thaliana* [D]. Changsha: Hunan University, 2016. [陆秀涛. 拟南芥凝集素类受体激酶基因 *LecRKIII.1* 和 *LecRKIII.2* 的作用机制研究 [D]. 长沙: 湖南大学, 2016.]
- [66] LIU S H, WANG J, CHEN K S, et al. The L-type lectin receptor-like kinase (PnLecRLK1) from the Antarctic moss *Pohlia nutans* enhances chilling-stress tolerance and abscisic acid sensitivity in *Arabidopsis* [J]. *Plant Growth Regul*, 2017, 81(3): 409–418. doi: 10.1007/s10725-016-0217-4.
- [67] CHOI J, TANAKA K, CAO Y R, et al. Identification of a plant receptor for extracellular ATP [J]. *Science*, 2014, 343(6168): 290–294. doi: 10.1126/science.343.6168.290.

- [68] TANAKA K, CHOI J, CAO Y R, et al. Extracellular ATP acts as a damage-associated molecular pattern (DAMP) signal in plants [J]. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 446. doi: 10.3389/fpls.2014.00446.
- [69] VAID N, PANDEY P, SRIVASTAVA V K, et al. Pea lectin receptor-like kinase functions in salinity adaptation without yield penalty, by alleviating osmotic and ionic stresses and upregulating stress-responsive genes [J]. *Plant Mol Biol*, 2015, 88(1/2): 193–206. doi: 10.1007/s11103-015-0319-9.
- [70] CUI X X. Role analysis of the lectin receptor-like kinase gene *OsLecRK1* in stress resistance of rice [D]. Xiamen: Xiamen University, 2012. [崔欣欣. 凝集素类受体蛋白激酶基因 *OsLecRK1* 在水稻抗胁迫反应中作用的解析 [D]. 厦门: 厦门大学, 2012.]
- [71] DESCLOS-THEVENIAU M, ARNAUD D, HUANG T Y, et al. The *Arabidopsis* lectin receptor kinase LecRK-V.5 represses stomatal immunity induced by *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 [J]. *PLoS Pathog*, 2012, 8(2): e1002513. doi: 10.1371/journal.ppat.1002513.
- [72] WOO J Y, JEONG K J, KIM Y J, et al. *CaLecRK-S.5*, a pepper L-type lectin receptor kinase gene, confers broad-spectrum resistance by activating priming [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(19): 5725–5741. doi: 10.1093/jxb/erw336.
- [73] SUN X L, YU Q Y, TANG L L, et al. *GsSRK*, a G-type lectin S-receptor-like serine/threonine protein kinase, is a positive regulator of plant tolerance to salt stress [J]. *J Plant Physiol*, 2013, 170(5): 505–515. doi: 10.1016/j.jplph.2012.11.017.
- [74] GILARDONI P A, HETTENHAUSEN C, BALDWIN I T, et al. *Nicotiana attenuata* LECTIN RECEPTOR KINASE1 suppresses the insect-mediated inhibition of induced defense responses during *Manduca sexta* herbivory [J]. *Plant Cell*, 2011, 23(9): 3512–3532. doi: 10.1105/tpc.111.088229.
- [75] WANG K, LI S, CHEN L X, et al. E3 ubiquitin ligase *OsPIE3* destabilises the B-lectin receptor-like kinase PID2 to control blast disease resistance in rice [J]. *New Phytol*, 2023, 237(5): 1826–1842. doi: 10.1111/nph.18637.
- [76] CHEN D Q, HAO F S, MU H Q, et al. S-acylation of P2K1 mediates extracellular ATP-induced immune signaling in *Arabidopsis* [J]. *Nat Commun*, 2021, 12(1): 2750. doi: 10.1038/s41467-021-22854-1.
- [77] WU T Q, WANG R, XU X M, et al. *Cucumis sativus* L-type lectin receptor kinase (CsLecRK) gene family response to *Phytophthora melonis*, *Phytophthora capsici* and water immersion in disease resistant and susceptible cucumber cultivars [J]. *Gene*, 2014, 549(2): 214–222. doi: 10.1016/j.gene.2014.07.058.
- [78] WANG Y J, SUBEDI S, DE VRIES H, et al. Orthologous receptor kinases quantitatively affect the host status of barley to leaf rust fungi [J]. *Nat Plants*, 2019, 5(11): 1129–1135. doi: 10.1038/s41477-019-0545-2.
- [79] SUN E, YU H Q, CHEN Z J, et al. Enhanced Valsa canker resistance conferred by expression of *MdLecRK-S.4.3* in *Pyrus betulifolia* is largely suppressed by *PbePUB36* [J]. *J Exp Bot*, 2023, 74(14): 3998–4013. doi: 10.1093/jxb/erad126.
- [80] BALAGUÉ C, GOUGET A, BOUCHEZ O, et al. The *Arabidopsis thaliana* lectin receptor kinase LecRK-I.9 is required for full resistance to *Pseudomonas syringae* and affects jasmonate signalling [J]. *Mol Plant Pathol*, 2017, 18(7): 937–948. doi: 10.1111/mpm.12457.
- [81] GROUX R, STAHL E, GOUHIER-DARIMONT C, et al. *Arabidopsis* natural variation in insect egg-induced cell death reveals a role for LECTIN RECEPTOR KINASE-I.1 [J]. *Plant Physiol*, 2021, 185(1): 240–255. doi: 10.1093/plphys/kiaa022.
- [82] PHAM A Q, CHO S H, NGUYEN C T, et al. *Arabidopsis* lectin receptor kinase P2K2 is a second plant receptor for extracellular ATP and contributes to innate immunity [J]. *Plant Physiol*, 2020, 183(3): 1364–1375. doi: 10.1104/pp.19.01265.
- [83] WANG C G, HUANG X E, LI Q, et al. Extracellular pyridine nucleotides trigger plant systemic immunity through a lectin receptor kinase/BAK1 complex [J]. *Nat Commun*, 2019, 10(1): 4810. doi: 10.1038/s41467-019-12781-7.
- [84] GOUHIER-DARIMONT C, STAHL E, GLAUSER G, et al. The *Arabidopsis* lectin receptor kinase LecRK-I.8 is involved in insect egg perception [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 623. doi: 10.3389/fpls.2019.00623.
- [85] YEKONDI S, LIANG F C, OKUMA E, et al. Nonredundant functions of *Arabidopsis* LecRK-V.2 and LecRK-VII.1 in controlling stomatal immunity and jasmonate-mediated stomatal closure [J]. *New Phytol*, 2018, 218(1): 253–268. doi: 10.1111/nph.14953.
- [86] LUO X M, XU N, HUANG J K, et al. A lectin receptor-like kinase mediates pattern-triggered salicylic acid signaling [J]. *Plant Physiol*, 2017, 174(4): 2501–2514. doi: 10.1104/pp.17.00404.
- [87] FAN J B, BAI P F, NING Y S, et al. The monocot-specific receptor-like kinase SDS2 controls cell death and immunity in rice [J]. *Cell Host Microbe*, 2018, 23(4): 498–510.e5. doi: 10.1016/j.chom.2018.03.003.
- [88] LUO X M, WU W, LIANG Y B, et al. Tyrosine phosphorylation of the lectin receptor-like kinase LORE regulates plant immunity [J]. *EMBO J*, 2020, 39(4): e102856. doi: 10.15252/embj.2019102856.
- [89] PARK J, KIM T H, TAKAHASHI Y, et al. Chemical genetic identification of a lectin receptor kinase that transduces immune responses and interferes with abscisic acid signaling [J]. *Plant J*, 2019, 98(3):

- 492–510. doi: 10.1111/tpj.14232.
- [90] BAO Y Z, LI Y X, CHANG Q, et al. A pair of G-type lectin receptor-like kinases modulates nlp20-mediated immune responses by coupling to the RLP23 receptor complex [J]. *J Integr Plant Biol*, 2023, 65(5): 1312–1327. doi: 10.1111/jipb.13449.
- [91] KANZAKI H, SAITOH H, TAKAHASHI Y, et al. NblRK1, a lectin-like receptor kinase protein of *Nicotiana benthamiana*, interacts with *Phytophthora infestans* INF1 elicitor and mediates INF1-induced cell death [J]. *Planta*, 2008, 228(6): 977–987. doi: 10.1007/s00425-008-0797-y.
- [92] SANABRIA N M, VAN HEERDEN H, DUBERY I A. Molecular characterisation and regulation of a *Nicotiana tabacum* S-domain receptor-like kinase gene induced during an early rapid response to lipopolysaccharides [J]. *Gene*, 2012, 501(1): 39–48. doi: 10.1016/j.gene.2012.03.073.
- [93] PI L, YIN Z Y, DUAN W W, et al. A G-type lectin receptor-like kinase regulates the perception of oomycete apoplastic expansin-like proteins [J]. *J Integr Plant Biol*, 2022, 64(1): 183–201. doi: 10.1111/jipb.13194.
- [94] PI L, ZHANG Y F, WANG J H, et al. A G-type lectin receptor-like kinase in *Nicotiana benthamiana* enhances resistance to the fungal pathogen *Sclerotinia sclerotiorum* by complexing with CERK1/LYK4 [J]. *Phytopathol Res*, 2023, 5(1): 27. doi: 10.1186/s42483-023-00182-0.
- [95] WANG J F, GAN P F, XU J H, et al. Identification and functional analysis of *TaLecRLK1* in wheat resistance to stripe rust [J]. *Acta Phytopathol Res*, 2023, 53(1): 61–71. [王建锋, 甘鹏飞, 徐静华, 等. 小麦凝集素类受体激酶 *TaLecRLK1* 的鉴定及抗锈病功能分析 [J]. *植物病理学报*, 2023, 53(1): 61–71. doi: 10.13926/j.cnki.apps.000840.]
- [96] LIU L, LIU J, XU N. Ligand recognition and signal transduction by lectin receptor-like kinases in plant immunity [J]. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1201805. doi: 10.3389/fpls.2023.1201805.
- [97] SCHELLENBERGER R, CROUZET J, NICKZAD A, et al. Bacterial rhamnolipids and their 3-hydroxyalkanoate precursors activate *Arabidopsis* innate immunity through two independent mechanisms [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118(39): e2101366118. doi: 10.1073/pnas.2101366118.
- [98] WANG K, LI S, YANG Z Y, et al. L-type lectin receptor-like kinase *OsCORK1* as an important negative regulator confers copper stress tolerance in rice [J]. *J Hazard Mat*, 2023, 459: 132214. doi: 10.1016/j.jhazmat.2023.132214.