

植物类受体胞质激酶的结构和功能

于凯, 李玉花, 蓝兴国*

东北林业大学生命科学学院发育生物学研究室, 哈尔滨 150040

摘要: 本文介绍植物类受体胞质激酶的结构及其在植物的抗病、抗逆、生长发育、自交不亲和、油菜素内酯信号转导等方面的功能。

关键词: 类受体胞质激酶; 抗病性; 抗逆性; 自交不亲和; 油菜素内酯信号转导

Structure and Function of Receptor-Like Cytoplasmic Kinase in Plants

YU Kai, LI Yu-Hua, LAN Xing-Guo*

Department of Developmental Biology, College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: The progress in structure and function of receptor-like cytoplasmic kinase in resistance response, stress tolerance, growth and development, self-incompatibility, brassinosteroid signaling transduction in plants were reviewed.

Key words: receptor-like cytoplasmic kinase; resistance response; stress tolerance; self-incompatibility; brassinosteroid signaling transduction

类受体激酶(receptor-like kinase, RLK)是植物中重要的一类蛋白激酶,在结构上主要包括感知信号的胞外受体域、跨膜结构域以及传递信号的胞内激酶域(Shiu和Bleecker 2001; 李莉云等2008; 张兆沛等2009; 石翠翠等2010)。根据激酶结构域的组成,RLK分为类受体蛋白(receptor-like protein, RLP)、跨膜受体激酶(transmembrane receptor kinase, TMRK)和类受体胞质激酶(receptor-like cytoplasmic kinase, RLCK)三个亚家族。其中,RLCK是一类只含有胞内激酶域的蛋白激酶(Afzal等2008)。近些年来,在植物中发现大量的RLCK,它们在植物生长发育及信号转导等多个方面具有重要的功能。

1 RLCK的结构

RLCK是只含有胞内激酶域的蛋白激酶,缺少胞外受体域和跨膜结构域。在水稻和拟南芥中,约25%的RLK属于RLCK(Shiu等2004; Vij等2008)。拟南芥RLCK共分为11个亚家族,其中约70%的RLCK只含有一个胞质激酶域。虽然激酶域的结构和作用底物不同,但大部分含有类似Ser/Thr激酶的11个亚结构域(图1)。另外,30%的RLCK还含有其他结构域,如LRR、LysM、PAN、Lectin/EGF、DUF、U-box、USP、UBQ、SPERM、JACALIN、ECH、PPR、WD40。这些结构域

参与了蛋白质间的相互作用、Ca²⁺结合、糖蛋白结合、病原菌细胞壁成分识别、激素信号结合以及一些未知的功能(Vij等2008)。在拟南芥RLCK VI家族14个成员中,有6个RLCK含有UspA(universal stress protein A)结构域(Jurca等2008)。UspA结构域与植物氧化胁迫信号关系密切,单个UspA结构域是以分离形式或者与其他结构域融合的形式而存在,两个串联的UspA结构域的原子结构类似于 α/β 三级折叠的不对称二聚体。在RLCK IXb亚家族中,大部分成员含有U-box域。U-box功能域是一类具有E3泛素连接酶活性的功能域,约由70个氨基酸残基组成,结构上与RING指功能域相似(Trujillo和Shirasu 2010)。此外,有些RLCK的N末端有一个豆蔻酰化基序Met-Gly-XXX-Ser/Thr-(Arg)(X代表任何一个氨基酸)。被豆蔻酰化修饰的蛋白能够轻松定位到质膜、内质网、线粒体或其他膜系统上,进而参与信号转导、细胞凋亡和蛋白的胞外运输等各种胞内通路。在植物中,豆

收稿 2010-07-01 修定 2010-08-17

资助 国家自然科学基金(30900115)和中央高校基本科研业务费专项基金(DL09BA08)。

* 通讯作者(E-mail: lanxingguo@126.com; Tel: 0451-82191783)。

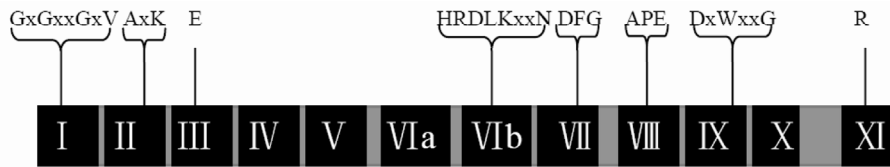


图1 RLCK 胞质激酶域的结构示意

Fig.1 A schematic diagram of cytoplasmic kinase domain of RLCK

根据文献(Stone 和 Walker 1995)并作修改。罗马数字表示 11 个亚结构域, 英文字母表示各亚结构域中保守的氨基酸, x 表示任意氨基酸。

蒾酰化修饰在生长、抗病反应、盐胁迫及其胞饮等过程中起作用(Podell 和 Gribskov 2004)。

2 RLCK 的功能

2.1 RLCK 参与植物抗病反应

番茄细菌斑点病抗性蛋白 Pto 属于 RLCK VII 家族成员, 它含有类似 Ser/Thr 激酶的 11 个亚结构域且 N 末端具有十四烷基化位点(G2), 该位点可能将 Pto 激酶定位于原生质体膜上(Gregory 等 2003)。在三维结构上, Pto 包含一个参与 ATP 结合与定向的小凸起, 同时还有一个为底物识别和催化提供位点的大凸起(Sessa 和 Martin 2000)。在生化方面, Pto 激酶含有 8 个自磷酸化位点, 其中主要的自磷酸化位点是丝氨酸(Ser¹⁷)和苏氨酸(Thr³⁸), 它们位于激酶催化区的外面。植物体通过 Pto/avrPto 相互作用启动抗病信号通路, 丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)通过 III 型分泌系统将 avrPto 注入植物细胞中, 使植物对病菌产生识别, 进而使 Pto 激酶磷酸化, 激活的 Pto 进一步激活下游靶蛋白, 从而介导植物的抗病反应(Salomon 等 2009)。

拟南芥 PBS1 (AvrPphB susceptible 1) 属于 RLCK VIIa 亚家族成员。结构上具有类似 Ser/Thr 激酶的 11 个亚结构域, 与拟南芥根特异激酶 ARSK1 同源率为 51%。同 Pto 一样, PBS1 与 Apk1a/NAK 也具有相似性。在植物中, PBS1 与 AvrPphB 相互作用, 随后 PBS1 在 GDK 基序处被分裂为两个多肽, 该基序能识别 AvrPphB 底物特异性。分裂的 PBS1 显示自我磷酸化活性, 并最终激活一个植物疾病抗性蛋白 RPS5 的防御反应信号(Zhang 等 2010)。同时还发现豆蔻酰化基序在 RPS5 和 PBS1 中都存在, 这暗示了导致 RPS5 激活的 AvrPphB-RPS5-PBS1 的相互作用可能发生在质膜上。这说明 PBS1 的分裂和激酶活性对 RPS5 抗性反应起非常重要的作用。

拟南芥 BIK1 (*Botrytis*-induced kinase 1) 是一个受灰霉病毒诱导表达的激酶。它含有类似 Ser/Thr 激酶的 11 个亚结构域和一个 N 端豆蔻酰化的基序。实验发现, 未激活的 BIK1 对非专一性寄生真菌高度敏感, 对丁香假单胞菌番茄致病变种(*Pseudomonas syringae* pv. tomato) 病原菌有毒系抗性提高, 这说明 BIK1 具有基本防御功能(Veronese 等 2006)。此外, BIK1 的病原菌反应更多地依赖水杨酸水平, 而非防御反应独立于水杨酸。最近的研究发现, 感知病原菌后 BIK1 能被磷酸化并与鞭毛蛋白受体复合物 FLS2/BAK1 互作, 进而起始植物体先天性免疫反应(Lu 等 2010)。在 *bik1* 突变体植株中, 茉莉酸和乙烯调控的防御反应被削弱, 而且突变体幼苗根的生长改变, 出现更多更长的须根, 这表明 BIK1 对于正常的植物生长和发育也是非常重要的。

番茄 TPK1b (tomato protein kinase 1b) 是一个定位于质膜的 RLCK。结构上, TPK1b 含有一个 11 亚结构域的蛋白激酶催化区, 并且其 N 端含有一个豆蔻酰化基序。研究发现, 叶片的病原菌侵染和物理性损伤均能引起 TPK1b 的表达上调, 而且 TPK1b RNAi 植株显示对葡萄孢菌(*Botrytis*) 敏感性提高, 但对丁香假单胞菌不敏感。在拟南芥 *bik1* 突变体中过量表达 TPK1b 将恢复突变体抗性, 说明 TPK1b 和 BIK1 在植物防御反应中具有相似作用。定点突变激酶催化区证实苏氨酸(Thr²³⁸)、苏氨酸(Thr²⁴³)和酪氨酸(Tyr²⁴⁶)对于激酶活性和疾病反应信号是非常重要的。此外, 还发现 TPK1b 抗性反应与番茄茉莉酸反应途径无关, 但能调控依赖乙烯的防御基因表达(AbuQamar 等 2008)。

RPG1 (reaction to *Puccinia graminis* 1) 对于禾柄锈菌(*Puccinia graminis*) 引起的大麦茎生锈疾病具有高抗性作用。它是一个完全的胞质蛋白(Brueggeman

等2002)。先前的报道指出RPG1在结构上和功能上相似于动物的Janus激酶(Leonard和O'Shea 1998)。现已发现,RPG1是编码两个激酶区(即PK1和PK2)的独特蛋白激酶,其中PK2具有活性,PK1无活性。这两个区域对于RPG1发挥抗性作用都是重要的(Nirmala等2006)。目前认为RPG1通过膜结合受体与膜发生联系,它们之间的联系可能是少量的或者被病原菌信号所介导。病原菌感染后RPG1通过泛素-蛋白酶体途径发生快速降解(Nirmala等2007)。另外,RPG1 mRNA表达分析显示,除了叶表皮外,在所有植物组织和发育阶段RPG1都是低水平的组成型表达(Kleinhofs等2009)。

EDR1 (enhanced disease resistance 1)是一个类似CTR1 (constitutive triple response)的激酶,CTR1是乙烯反应的负调控子(Wawrzynska等2008)。EDR1由位于C末端激酶区的276个氨基酸和N末端非激酶区的657个氨基酸组成。过量表达EDR1激酶域不会增强EDR1的作用,但是能够对天然EDR1蛋白产生负调控作用。拟南芥*edr1*突变体植株对二孢白粉菌(*Erysiphe cichoracearum*)引起的白粉病显示增强的抗性反应,而且比野生型植株对乙烯更敏感。除此之外,干旱无病原菌条件下*edr1*突变体发生系统性自主死亡症状,这些暗示了EDR1在抗病信号途径中起负调节作用,并且参与细胞死亡调控过程(Tang等2005)。双基因突变分析显示*pad4/edr1*突变使植物水杨酸(salicylic acid, SA)水平降低,同时抑制了EDR1的作用,表明EDR1的抗病作用依赖于水杨酸。而乙烯介导的衰老表型能被*edr1/ein2*双突变所抑制,EIN2是乙烯反应的一个下游组分(Alonso等1999)。这些说明EDR1在乙烯和水杨酸信号通路中同时发挥着重要作用。

2.2 RLCK与抗性反应 拟南芥根特异激酶ARSK1 (*Arabidopsis* root-specific kinase 1)属于RLCK VII亚家族成员。它由426个氨基酸组成,含有类似Ser/Thr激酶的11个亚结构域,其中亚区VI和VIII的氨基酸序列具有Ser/Thr激酶底物特异性(Ito等1997)。ARSK1只在根组织细胞中表达并且呈现梯度表达特征,尤其在根分生组织细胞中表达量最高。施加ABA、NaCl或将根暴露在空气中处理都会诱导其表达显著提高。若将暴露在空气中的

根再水化,ARSK1表达则会降低到低水平,这些说明ARSK1可能参与了渗透胁迫的信号转导过程(Hwang和Goodman 1995)。

Yang等(2004)从拟南芥中分离出一个新的RLCK——CRCK1 (calmodulin-binding receptor-like cytoplasmic kinase)。拟南芥CRCK1是一个由468个氨基酸组成的钙调蛋白结合蛋白。动物中CRCK1与钙/钙调素依赖性蛋白激酶无高度同源性,而植物中CRCK1激酶域含有类似Ser/Thr激酶的11个亚结构域。其中CRCK1的钙调蛋白结合域(CaMBD)定位于激酶域亚区II,该结合域是一个伴随有疏水区和碱性亲水区的 α -螺旋。此外,在Mg²⁺存在时,CRCK1的苏氨酸位点能够自磷酸化。表达分析显示,胁迫条件如冷处理、盐处理、脱落酸及过氧化氢处理下CRCK1上调表达,说明CRCK1可能参与植物渗透和氧化胁迫信号转导通路。

2.3 RLCK参与植物生长发育 OsRLCK1是水稻中第一个被鉴定的RLCK,属于RLCK VIII亚家族成员,其激酶域含有11个保守的亚结构域,但它与RLCK VII亚家族的一些成员有很低的同源性。RT-PCR分析和RNA原位杂交显示*OsRLCK1*是一个花粉特异性基因,并且仅在成熟的花粉中表达。另外,在授粉的雌蕊中能够检测到*OsRLCK1*转录产物,而未授粉的雌蕊却一直检测不到*OsRLCK1*,说明*OsRLCK1*可能在花粉萌发和花粉管延长过程中起重要作用(Kong等2007)。

表皮在组织发育和动植物水分保持中扮演重要角色。Takana等人首先从拟南芥中筛选出一个异常的*ale2*突变体基因,经研究发现ALE2是一个未特征化的RLK/RLCK亚家族成员。在胚形成和胚后期发育中,它能调控原表皮层和表皮的分化作用。ACR4是一个参与表皮分化的RLK (Tanaka等2002; Gifford等2003),体外分析实验显示ALE2和ACR4相互地增强了彼此的磷酸化。此外,遗传学调查证明ALE2和ACR4在调控原表皮层特异基因表达和叶器官形成中具有重叠作用(Tanaka等2007)。

2.4 RLCK与植物自交不亲和反应 M位点蛋白激酶MLPK (*M* locus protein kinase)属于RLCK VII亚家族成员。芜菁MLPK位于2号染色体,其与APK1b

(*Arabidopsis* protein kinase 1b)同源性最高(Shiu 和 Bleecker 2001)。在芜菁中 MLPK 以两种亚型形式存在, 分别为 *MLPKf1* 和 *MLPKf2* (Kakita 等 2007)。*MLPKf1* 与 *MLPKf2* 是通过选择性剪切导致的。*MLPKf1* 含一个典型的 N 端豆蔻酰化的基序: Met-Gly-XXX-Ser/Thr-(Arg) (X 代表任何一个氨基酸), 一个富集丝氨酸 30 个氨基酸的结构域, 一个 11 蛋白激酶的亚结构域(Murase 等 2004)。而 *MLPKf2* 的 N 端不同于 *MLPKf1*, 但他们都定位在细胞膜上发挥功能, *MLPKf1* 是通过其 N 端的豆蔻酰化基序定位到细胞膜, 而 *MLPKf2* 则是通过 N 端疏水功能域锚定在膜上(Kakita 等 2007)。隐性突变体(*mlpk/mlpk*)植株将会完全丧失自交不亲和性(self-incompatibility, SI)。同时, 在 *mlpk/mlpk* 突变体植株的柱头乳突细胞中表达野生型的 MLPK 将恢复对自我花粉拒绝的能力, 表明 MLPK 在 SI 信号转导中具有重要的功能(Goring 和 Walker 2004)。研究发现, MLPK 与类受体激酶 SRK (*S*-locus receptor kinase) 能够相互作用(Stein 等 1996; Kakita 等 2007), 这些表明 MLPK 和 SRK 这种 RLCK 与 RLK 形成信号复合体共同介导了 SI 反应。

2.5 RLCK 参与油菜素内酯信号反应 拟南芥 CDG1 (constitutive differential growth 1) 属于 RLCK VII 亚家族成员。结构上, CDG1 含有 Ser/Thr 激酶的 11 个亚结构域, 它与拟南芥 PBS1 同源性达到 66.8% (Muto 等 2004)。过量表达 CDG1 导致植株矮小, 叶片偏上, 胚轴、花序茎和叶柄的扭曲生长, 并且在光照条件下, *cdg1-D* 的胚轴比野生型长。芸苔素吡咯(brassinazole, Brz)是一种油菜素内酯(brassinosteroid, BR)生物合成的特殊抑制剂, 当高浓度 Brz 处理植株时, 野生型幼苗的表型同 *cdg1-D* 一样, 而处理过的 *cdg1-D* 却不能补救突变体的表型。CPD (constitutive photomorphogenesis and dwarfism) 是一种参与 BR 生物合成的细胞色素 P450 酶(Mathur 等 1998), 而 BAS1 (phyB activation-tagged suppressor 1) 对维持内源 BR 的稳态水平起重要作用。RT-PCR 分析显示 *cdg1-D* 突变体植株中 CPD 水平下降而 BAS1 水平提高, 暗示了幼苗期的 *cdg1-D* 表型导致了 BR 信号的组成型激活。此外, CDG1 激酶的过量表达干涉了 BR 信号反应中 BIN2 (brassinosteroid-insensitive 2)、BRI1 (brassinosteroid-insensi-

tive 1) 和 BAK1 (BRI1 associated receptor kinase 1) 组成的磷酸化级联反应(Li 和 Nam 2002)。但 *cdg1-D* 突变体引起矮化表型的原因还不清楚, 可能是在 BR 信号之外还存在另一个被 CDG1 激活的矮化机制。

拟南芥 BSK (BR-signaling kinase) 属于 RLCK XII 家族成员, 在 BR 反应中 BSK 作为 BRI1 激酶的底物, 起联结质膜上受体激酶和下游细胞质组分的桥梁作用(Kim 和 Wang 2010)。在 *bri1-5* 突变体中过量表达 BSK1、BSK3、BSK5 将抑制突变体的表型, 而 BSK3 的 T-DNA 敲除突变体显示对外源油菜素内酯敏感性降低。另外, BSK3 过量表达将部分恢复无效突变体 *bri1-116* 的表型。分析发现 BRI1 能磷酸化 BSK1, 并且丝氨酸(Ser²³⁰)是一个主要的 BRI1 磷酸化位点。丝氨酸(Ser²³⁰)被丙氨酸(Ala)代替会大大降低 BSK1 磷酸化水平(Tang 等 2008)。这些表明 BSK 确实是一个新的 BR 信号成分, 它作为 BRI1 的底物转导 BR 信号到下游组分。

2.6 RLCK 其他方面作用 拟南芥 TAK1 (thylakoid-associated kinase 1) 属于 RLCK V 亚家族成员, 它参与了叶绿体光合反应。生化和序列分析显示, TAK1 定位于类囊体膜, 其激酶域暴露在基质中。TAK1 包含一个甘氨酸丝氨酸基序(glycine serine motif, GS), 该基序在 TGF- β (transforming growth factor- β) 受体信号中是一个关键的调控底物(Massague 等 2000)。Snyders 和 Kohorn (2001) 发现随着光照强度的增强, TAK1 的表达量呈下降趋势。另外, 免疫共沉淀证实 TAK1 抗体能够与类囊体中的 *Cyt b6f* 复合体和 LHCP (light-harvesting complex protein) 相结合。*Cyt b6f* 复合体和 LHCP 都是光系统(PSII 和 PSI) 中重要的成分。反义抑制表达 TAK1 导致 LHCP 磷酸化水平降低以及 LHCP 从 PSII 向 PSI 迁移能力下降, 这些都说明 TAK1 在光系统中具有重要作用。在 TAK1 参与的信号转导过程中, LHCP 捕获光能到 PSII, 经过光刺激的 PSII 导致质体醌 Qr 大量积累并结合到 *Cyt b6f* 复合体, 激活的 *Cyt b6f* 复合体促进 TAK1 磷酸化 LHCP, 同时 TAK1 的激活导致 80% 的 LHCP 从 PSII 向 PSI 迁移(Wollman 和 Delepelaire 1984)。

植物中, Rop/GTPase 已经成为参与生长发育和病原菌反应信号通路的中心调控子。最近发现,

苜蓿和拟南芥许多 RLCK VI 家族成员能够被 GTP 粘附的 Rop/GTPase 特异激活 (Dorjgotov 等 2009)。例如, 通过酵母双杂交系统筛选出的 RBK1 (Rop binding protein kinase 1) 和 RBK2 (Rop binding protein kinase 2) 能与 Rop/GTPase 体外互作。RBK1 和 RBK2 属于 RLCK VIb 亚家族成员, 其中 RBK2 在木质部发生期间或花粉中上调表达, 而 RBK1 的表达与维管结构有关, 并且受晚疫病菌 (*Phytophthora infestans*) 和灰霉菌 (*Botrytis cinerea*) 感染上调表达。此外发现, RLCK VIb 家族基因的表达水平与细胞壁的合成和活性氧的产生有相关性, 说明 RLCK VIb 家族基因在细胞壁感知方面起重要作用 (Molendijk 等 2008)。

3 结语

目前, 虽然在 RLCK 的结构和功能等方面有了很大的进展, 但对于绝大多数 RLCK 的分类和生物学功能尚不清楚。因此, 未来的研究重点将在以下两个方面: (1) 横向上继续发掘更多植物体中 RLCK, 从而为构建一个庞大的蛋白激酶网络打好基础; (2) 纵向上更深入地探究已知 RLCK 的结构特点及表达调控特点, 并继续探讨 RLCK 在植物信号转导中的作用机制。

参考文献

李莉云, 靳苗静, 刘茜, 刘国振 (2008). 植物类受体激酶的功能与底物鉴定. 中国生物化学与分子生物学报, 24: 113~119

石翠翠, 高雷更, 惠颖, 胡京蕊, 路佳, 葛荣朝 (2010). 植物类受体蛋白激酶的研究进展. 河北师范大学学报自然科学版, 34: 216~220

张兆沛, 王志伟, 张慧蓉 (2009). 植物类受体蛋白激酶的研究概况. 山西农业科学, 37: 75~78

AbuQamar S, Chai MF, Luo H, Song F, Mengiste T (2008). Tomato protein kinase 1b mediates signaling of plant responses to necrotrophic fungi and insect herbivory. *Plant Cell*, 20: 1964~1983

Afzal AJ, Wood AJ, Lightfoot DA (2008). Plant receptor-like serine threonine kinases: roles in signaling and plant defense. *Mol Plant Microbe Interact*, 21: 507~517

Alonso JM, Hirayama T, Roman G, Nourizadeh S, Ecker JR (1999). EIN2, a bifunctional transducer of ethylene and stress responses in *Arabidopsis*. *Science*, 284: 2148~2152

Brueggeman R, Rostoks N, Kudrna D, Kilian A, Han F, Chen J, Druka A, Steffenson B, Kleinohs A (2002). The barley stem rust resistance gene *Rpg1* is a novel disease-resistance gene with homology to receptor kinases. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99: 9328~9333

Dorjgotov D, Jurca ME, Fodor-Dunai C, Szucs A, Otvos K,

Klement E, Biro J, Feher A (2009). Plant Rho-type (Rop) GTPase-dependent activation of receptor-like cytoplasmic kinases *in vitro*. *FEBS Lett*, 583: 1175~1182

Gifford ML, Dean S, Ingram GC (2003). The *Arabidopsis ACR4* gene plays a role in cell layer organisation during ovule integument and sepal margin development. *Development*, 130: 4249~4258

Goring DR, Walker JC (2004). Plant sciences: self-rejection—a new kinase connection. *Science*, 303: 1474~1475

Gregory B, Martin A, Bogdanove J, Sessa G (2003). Understanding the functions of plant disease resistance proteins. *Annu Rev Plant Biol*, 54: 23~61

Hwang I, Goodman HM (1995). An *Arabidopsis thaliana* root-specific kinase homolog is induced by dehydration, ABA, and NaCl. *Plant J*, 8: 37~43

Ito T, Takahashi N, Shimura Y, Okada K (1997). A serine/threonine protein kinase gene isolated by an *in vivo* binding procedure using the *Arabidopsis* floral homeotic gene product, AGAMOUS. *Plant Cell Physiol*, 38: 248~258

Jurca ME, Bottka S, Feher A (2008). Characterization of a family of *Arabidopsis* receptor-like cytoplasmic kinases (RLCK class VI). *Plant Cell Rep*, 27: 739~748

Kakita M, Murase K, Iwano M, Matsumoto T, Watanabe M, Shiba H, Isogai A, Takayama S (2007). Two distinct forms of *M*-locus protein kinase localize to the plasma membrane and interact directly with *S*-locus receptor kinase to transduce self-incompatibility signaling in *Brassica rapa*. *Plant Cell*, 19: 3961~3973

Kim TW, Wang ZY (2010). Brassinosteroid signal transduction from receptor kinases to transcription factors. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 681~704

Kleinohs A, Brueggeman R, Nirmala J, Zhang L, Mirlohi A, Druka A, Rostoks N, Steffenson BJ (2009). Barley stem rust resistance genes: structure and function. *Plant Genome*, 2: 109~120

Kong ZS, Xu WY, Li Q, Xue YB (2007). Identification, expression and functional analysis of a receptor-like cytoplasmic kinase, OsRLCK1, in rice. *J Integrat Plant Biol*, 49: 898~907

Leonard WJ, O'Shea JJ (1998). JAKS AND STATs: biological implications. *Annu Rev Immunol*, 16: 293~322

Li J, Nam KH (2002). Regulation of brassinosteroid signaling by a GSK3/SHAGGY-like kinase. *Science*, 295: 1299~1301

Lu D, Wu S, Gao X, Zhang Y, Shan L, He P (2010). A receptor-like cytoplasmic kinase, BIK1, associates with a flagellin receptor complex to initiate plant innate immunity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 496~501

Massague J, Blain SW, Lo RS (2000). TGF- β signaling in growth control, cancer, and heritable disorders. *Cell*, 103: 295~309

Mathur J, Molnar G, Fujioka S, Takatsuto S, Sakurai A, Yokota T, Adam G, Voigt B, Nagy F, Maas C et al (1998). Transcription of the *Arabidopsis CPD* gene, encoding a steroidogenic cytochrome P450, is negatively controlled by brassinosteroids. *Plant J*, 14: 593~602

Molendijk AJ, Ruperti B, Singh MK, Dovzhenko A, Ditetengou FA,

- Milia M, Westphal L, Rosahl S, Soellick TR, Uhrig J et al (2008). A cysteine-rich receptor-like kinase NCRK and a pathogen-induced protein kinase RBK1 are Rop GTPase interactors. *Plant J*, 53: 909~923
- Murase K, Shiba H, Iwano M, Che FS, Watanabe M, Isogai A, Takayama S (2004). A membrane-anchored protein kinase involved in *Brassica* self-incompatibility signaling. *Science*, 303: 1516~1519
- Muto H, Yabe N, Asami T, Hasunuma K, Yamamoto KT (2004). Overexpression of *constitutive differential growth 1* gene, which encodes a RLCKVII-subfamily protein kinase, causes abnormal differential and elongation growth after organ differentiation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 136: 3124~3133
- Nirmala J, Brueggeman R, Maier C, Clay C, Rostoks N, Kannangara CG, von Wettstein D, Steffenson BJ, Kleinhofs A (2006). Subcellular localization and functions of the barley stem rust resistance receptor-like serine/threonine-specific protein kinase Rpg1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 7518~7523
- Nirmala J, Dahl S, Steffenson BJ, Kannangara CG, von Wettstein D, Chen X, Kleinhofs A (2007). Proteolysis of the barley receptor-like protein kinase RPG1 by a proteasome pathway is correlated with *Rpg1*-mediated stem rust resistance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 10276~10281
- Podell S, Gribskov M (2004). Predicting N-terminal myristoylation sites in plant proteins. *BMC Genomics*, 5: 37
- Salomon D, Bonshtien A, Mayrose M, Zhang C, Shokat KM, Sessa G (2009). Bypassing kinase activity of the tomato Pto resistance protein with small molecule ligands. *J Biol Chem*, 284: 15289~15298
- Sessa G, Martin GB (2000). Signal recognition and transduction mediated by the tomato Pto kinase: a paradigm of innate immunity in plants. *Microbes Infect*, 2: 1591~1597
- Shiu SH, Bleecker AB (2001). Plant receptor-like kinase gene family: diversity, function, and signaling. *Sci STKE*, 113: re22
- Shiu SH, Karlowski WM, Pan R, Tzeng YH, Mayer KF, Li WH (2004). Comparative analysis of the receptor-like kinase family in *Arabidopsis* and rice. *Plant Cell*, 16: 1220~1234
- Snyders S, Kohorn BD (2001). Disruption of thylakoid-associated kinase 1 leads to alteration of light harvesting in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 276: 32169~32176
- Stein JC, Dixit R, Nasrallah ME, Nasrallah JB (1996). SRK, the stigma-specific *S* locus receptor kinase of *Brassica*, is targeted to the plasma membrane in transgenic tobacco. *Plant Cell*, 8: 429~445
- Stone JM, Walker JC (1995). Plant protein kinase families and signal transduction. *Plant Physiol*, 108: 451~457
- Tanaka H, Watanabe M, Sasabe M, Hiroe T, Tanaka T, Tsukaya H, Ikezaki M, Machida C, Machida Y (2007). Novel receptor-like kinase ALE2 controls shoot development by specifying epidermis in *Arabidopsis*. *Development*, 134: 1643~1652
- Tanaka H, Watanabe M, Watanabe D, Tanaka T, Machida C, Machida Y (2002). *ACR4*, a putative receptor kinase gene of *Arabidopsis thaliana*, that is expressed in the outer cell layers of embryos and plants, is involved in proper embryogenesis. *Plant Cell Physiol*, 43: 419~428
- Tang DZ, Christiansen KM, Innes RW (2005). Regulation of plant disease resistance, stress responses, cell death, and ethylene signaling in *Arabidopsis* by the EDR1 protein kinase. *Plant Physiol*, 138: 1018~1026
- Tang W, Kim TW, Osés-Prieto JA, Sun Y, Deng Z, Zhu S, Wang R, Burlingame AL, Wang ZY (2008). BSKs mediate signal transduction from the receptor kinase BRI1 in *Arabidopsis*. *Science*, 321: 557~560
- Trujillo M, Shirasu K (2010). Ubiquitination in plant immunity. *Curr Opin Plant Biol*, 13: 1~7
- Veronese P, Nakagami H, Bluhm B, Abuqamar S, Chen X, Salmeron J, Dietrich RA, Hirt H, Mengiste T (2006). The membrane-anchored *BOTRYTIS-INDUCED KINASE 1* plays distinct roles in *Arabidopsis* resistance to necrotrophic and biotrophic pathogens. *Plant Cell*, 18: 257~273
- Vij S, Giri J, Dansana PK, Kapoor S, Tyagi AK (2008). The receptor-like cytoplasmic kinase (*osRLCK*) gene family in rice: organization, phylogenetic relationship, and expression during development and stress. *Mol Plant*, 1: 732~750
- Wawrzynska A, Christiansen KM, Lan Y, Rodibaugh NL, Innes RW (2008). Powdery mildew resistance conferred by loss of the ENHANCED DISEASE RESISTANCE1 protein kinase is suppressed by a missense mutation in *KEEP ON GOING*, a regulator of abscisic acid signaling. *Plant Physiol*, 148: 1510~1522
- Wollman FA, Delepelaire P (1984). Correlation between changes in light energy distribution and changes in thylakoid membrane polypeptide phosphorylation in *Chlamydomonas reinhardtii*. *J Cell Biol*, 98: 1~7
- Yang T, Chaudhuri S, Yang L, Chen Y, Poovaiah BW (2004). Calcium/calmodulin up-regulates a cytoplasmic receptor-like kinase in plants. *J Biol Chem*, 279: 42552~42559
- Zhang J, Li W, Xiang T, Liu Z, Laluk K, Ding X, Zou Y, Gao M, Zhang X, Chen S et al (2010). Receptor-like cytoplasmic kinases integrate signaling from multiple plant immune receptors and are targeted by a *Pseudomonas syringae* effector. *Cell Host Microbe*, 7: 290~301