

专论与综述 Reviews

植物细胞质膜受体

崔彦伟^{1,2}, 崔素娟^{1,*}¹河北师范大学生命科学院, 石家庄 050016; ²河北体育学院运动人体科学系, 石家庄 050041

Plant Plasma Membrane Receptor

CUI Yan-Wei^{1,2}, CUI Su-Juan^{1,*}¹College of Life Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050016, China; ²Department of Human Sports and Exercise Science, Hebei College of Physical Education, Shijiazhuang 050041, China

提要: 概述了植物细胞膜表面受体的主要类型、结构特点及其生物学功能的研究进展。

关键词: 丝/苏氨酸受体激酶; 二元组分组氨酸激酶受体; G蛋白偶联受体; 离子通道型受体; 胰岛素受体样酪氨酸蛋白激酶

细胞质膜不仅是分隔细胞内外的屏障, 在细胞信号转导中也起作用。一般认为, 植物体细胞通过胞间连丝相互连接起来的、以细胞质膜为界的原生质整体是共质体, 质膜以外的细胞区域是质外体。质外体是植物细胞的组成部分, 在细胞发育、细胞间通讯和识别中都有作用。近年来发现了多种质外体信号分子, 它们通过与存在于细胞膜上的受体结合, 参与植物的生长发育以及植物对病原菌的识别与防御等多种生物学过程。

参考动物细胞膜表面受体的分类系统, 植物细胞质膜受体分为五大类, 即丝/苏氨酸受体激酶 (serine/threonine receptor protein kinase)、二元组分组氨酸激酶受体 (two-component system histidine kinase receptor)、G 蛋白偶联受体 (G protein-coupled receptor, GPCR)、离子通道型受体 (ionotropic glutamate receptor, iGluR) 以及胰岛素受体样酪氨酸蛋白激酶 (insulin receptor-like tyrosine protein kinase) (表 1)。

1 丝/苏氨酸受体激酶

受体蛋白激酶 (receptor protein kinases, RPKs) 一般由一条单跨膜肽链组成, 其在结构上的共同特点是整个分子分为 3 个结构区, 即细胞外配体结合区、细胞内的蛋白激酶活性区和连接这 2 个部分的跨膜结构区。它在实质上乃是一种具有跨膜结构的酶蛋白, 胞外域与配体结合而被激活后, 通过胞内侧激酶反应将胞外信号传递至胞内。受体蛋白激酶结构既有受体的功能, 又有将胞外信号直接转化成胞内效应的能力, 是一种经济而有效的细胞

信号过膜传递方式 (孙大业等 2001)。其中最重要的有 2 类: 受体酪氨酸蛋白激酶和受体丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶, 二者的激酶磷酸化的氨基酸残基不同。在动物中, 受体酪氨酸蛋白激酶较为常见。拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 基因组测序完成后, 发现有 417 种基因具有膜受体激酶的结构特征: 即具有胞外、跨膜和胞内激酶 3 个结构域 (Shui 和 Bleecker 2001), 这暗示植物中类受体蛋白激酶可能是作为细胞膜受体而介导植物体对外界环境和体内细胞之间的信号刺激。其中以丝/苏氨酸蛋白激酶居多。

植物中的类受体蛋白激酶 (receptor-like protein kinases, RLKs) 是目前发现的数量最大的一类受体基因, 其胞内激酶域的同源性较高, 而胞外结构域的氨基酸序列相差较大。拟南芥 RLKs 中成员最多、最重要的一个亚类是富含亮氨酸重复区的 RLKs (leucine-rich repeats, LRR-RLKs), 它由 216 个成员组成 (Shiu 和 Bleecker 2001)。其在结构上的特点是胞外结构域存在 LRR, LRR 是决定蛋白质相互作用的保守结构域之一, 由串联排列的具有 Leu-x-x-Leu-x-Leu-x-x-Asn-x-Leu 的保守序列组成, 在保守区内的可变氨基酸决定了它与其相互作用蛋白 (配基) 的特异性, 位于保守区以外的氨基酸的序列同源

收稿 2008-02-19 修定 2008-05-28

资助 国家科技部重大科学研究计划和教育部新世纪优秀人才支持计划 (2006CB091600、NCET-06-0256)。

* 通讯作者 (E-mail: cuisujuan@263.net; Tel: 0311-86269144)。

表1 植物细胞质膜受体

种类	结构特征	结构域	推测的基因数目 / 个		查明的功能
			拟南芥	水稻	
受体蛋白激酶 丝 / 苏氨酸 受体激酶	单跨膜蛋白	细胞外配体结合区、细胞内的蛋白激酶活性区和连接这2个部分的跨膜结构区	> 600	1132	参与植物的正常生长发育、激素信号转导、植物-病原菌互作等
双元组分组氨酸激酶受体 胰岛素受体 酪氨酸蛋白激酶	受体基因蛋白、中间传递者、反应调节子 跨膜糖蛋白	受体基因具有 His 残基和 Asp 残基, 中间传递者具有 His 残基, 反应调节子具有 Asp 残基 由2个 α 亚基和2个 β 亚基连接而成, α 亚基位于细胞外表面, 其N端和富含半胱氨酸残基的结构域是配体的结合位点; β 亚基胞外域通过二硫键与 α 亚基相连, 具有跨膜域和胞内酪氨酸激酶活性域	受体基因11、His中间传递者8、反应调节子16		参与控制植物胚性细胞的分裂和分化
G 蛋白偶联受体	七跨膜蛋白	其N末端在胞外, 通常是糖基化的; 胞外环和跨膜区参与配体的识别和结合; 其C末端位于胞内, 与第3个胞内环(loop3)一起参与G蛋白的偶联作用	27		参与ABA的信号转导
离子通道型受体	跨膜离子通道	包括“3+1”跨膜区M1~M4)和配体结合区(GlnH1和GlnH2), 其中M2没有跨过细胞膜, 2个配体结合区位于细胞膜外侧	20		参与光信号的转导、碳氮代谢和ABA合成

性极低(Kobe等1994)。LRR-RLKs也是目前研究最广泛的植物细胞质膜受体,此家族成员参与植物正常的生长发育、激素信号转导和植物-病原菌互作等多种生物学过程。

Clark实验室多年来一直致力于植物茎顶端分生组织的研究。他们发现,拟南芥 *CLV1/CLV2* 基因可以调控茎顶端分生组织细胞分裂和分化平衡。*CLV1* 编码一个分子量为105 kDa的LRR-RLK,其胞外含有21个LRRs,胞内具有Ser/Thr激酶活性(Clark等1997)。*CLV2* 编码一种受体样蛋白,胞外具有LRR结构域,但缺少胞内激酶区;可以与*CLV1* 形成异源二聚体(Jeong等1999),共同介导胞外多肽配基*CLV3*的信号传递(Fletcher等1999);1996年,Laux等曾报道转录因子WUS能够促进茎顶端生长点中干细胞的形成;现在认为,干细胞可以分泌*CLV3*,*CLV3*通过*CLV1/CLV2*的途径抑制WUS表达,二者之间形成一个反馈环,调节干细胞的命运,

确保茎顶端分生组织在植物体整个生命过程持续存在,并能不断产生新的器官(Brand等2000)。Bommert等(2005)发现,玉米基因*TD1* (*thick tassel dwarf1*)编码一个*CLV1*样LRR-RLK,*td1*突变体出现花序膨大和花器官增多等现象;Suzaki等(2004)发现,水稻(*Oryza sativa*)中的*FON1* (*floral organ number 1*)同样编码一个*CLV1*样LRR-RLK,*fon1*突变体花分生组织增大,甚至在几乎成熟的花中央出现未分化的分生组织。这说明在双子叶植物(拟南芥)和单子叶植物(玉米和水稻)中,LRR-RLK都可以调控顶端分生组织的发育。

BAM1 (barely any meristem)和BAM2是拟南芥中与*CLV1*高度同源的LRR-RLKs。de Young等(2006)发现,*bam1bam2*双重突变体有多种发育性状缺失,如分生组织,叶的形状、大小以及叶脉等均受影响,而且出现雄性不育;Hord等(2006)的研究表明,*bam1bam2*的早期花药发育性状存在缺失,内

层、中层和绒毡层细胞不能形成, 这些区域被花粉母细胞样细胞取代; BAM1和BAM2参与调节花药的早期生长发育过程。

植物中存在的以油菜素类酯(brassinolide, BL)为代表的油菜素类固醇(brassinosteroid, BR)也是植物正常生长和发育所必需的, 参与调节种子萌发、植物茎伸长、叶的生长和木质部分化等生物学过程。Joanne Chory 实验室筛选得到的对 BR 不敏感拟南芥突变体 *bri1*, 植株矮小, 类似于 BR 合成突变体, BRI1 作为 BR 信号途径中的正调节子发挥作用。它编码一个 LRR-RLK, 胞外有 24 个 LRRs, 被由 70 个氨基酸组成的岛屿般的区域(island domain)所隔开, 单跨膜域, 胞内域具有 Ser/Thr 激酶活性(Li 和 Chory 1997)。免疫共沉淀证明了 BR 可以和 BRI1 结合(Wang 等 2001), 其结合域呈胞外的岛屿般的区域(Kinoshita 等 2005)。拟南芥中 *BRI1* 是一个小的基因家族, 包括 *BRI1* 和 *BRL1-3* 共 4 个成员。其中 *BRI1*、*BRL1* 和 *BRL3* 编码 BR 的功能受体, 可以与 BR 结合, 并恢复 *bri1* 的表型。BRI1、BRL1 和 BRL3 均定位于质膜上, BRI1 普遍表达, 而 BRL1 和 BRL3 在维管细胞中呈特异表达(Cano-Delgado 等 2004)。*BAK1* (*BRI1-associated receptor kinase*)编码另一个 LRR-RLK, 可以与 BRI1 组成异源体, 共同参与 BR 途径调控(Li 等 2002); BAK1 属于体细胞发育受体激酶家族(somatic embryogenesis receptor kinase, SERK), 在拟南芥中, 此家族有 5 个成员, 分别命名 AtSERK1~5, 其胞外含有包括 SPP 基序的富含 Pro 的结构域, 从而可以区别于其它 LRR-RLKs, BAK1 即 AtSERK3。Hecht 等(2001)报道 AtSERK1 参与早期胚胎发生, Karlova 等(2006)以超表达 AtSERK1 的拟南芥植株为材料, 采用免疫沉淀结合 LC/MALDI-TOF/MS 分析技术, 从 AtSERK1 复合物中鉴定得到 BRI1 和 BAK1/AtSERK3, 说明 AtSERK1 和 AtSERK3 均在 BRI1 途径中发挥作用。

系统素(systemin)是公认的植物中第一个质外体多肽信号分子, 在植物受昆虫取食伤害后的防御反应中发挥作用。2002 年, Ryan 实验室纯化了系统素的受体蛋白 SR160, 基因克隆后的序列分析表明, SR160 基因编码典型的 LRR-RLK(Scheer 等 2002)。最近, 他们研究了植物-病原菌互作过程中发挥作用的第一个内源植物多肽激素 AtPep1, 其

纯化的受体 AtPepR1 也属于 LRR-RLK 家族成员(Yamaguchi 等 2006)。

有意思的是, Montoya 等(2002)从番茄中克隆了油菜素类酯受体 tBRI1, 其蛋白序列与系统素受体 SR160 相同。Scheer 等(2003)的研究表明, 番茄的 BRI1 突变株 *cu-3* 中系统素反应严重缺失, 说明 SR160 可能同时也介导植物的生长发育和防御反应。他们推测, 有 BR 存在时, BRI1 和 BAK1 结合, 介导 BR 调节的生长反应; 而有系统素时, tBRI1 可能与未知蛋白结合, 从而接受系统素信号, 引起防御反应(图 1)。

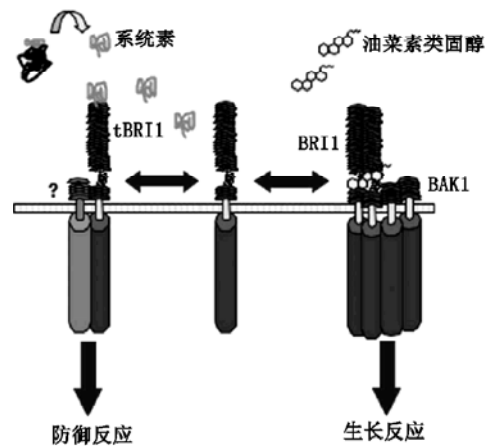


图 1 SR160/tBRI1 作用(Chow 和 McCourt 2006)

近年来, 有关植物类受体激酶的研究逐渐增多。除了以上介绍的 LRR-RLKs 以外, 根据其胞外结构域的不同, 迄今有报道的植物 RLKs, 还包括具 S 结构域的 RLKs (S-domain RLKs)、类表皮生长因子 RLKs (EGF-like RLKs)、凝集素样 RLKs (lectin-like RLKs)、类肿瘤坏死因子受体 RLKs (TNFR-like RLKs) 和 LysM RLKs 等。

2 双元组分组氨酸激酶受体

双元组分系统(two-component system)指的是磷酸基团通过组氨酸激酶(histidine kinase)的保守组氨酸残基(histidine residue, His, H)传递到接受域(receiver domain)的天冬氨酸残基(aspartate residue, Asp, D)参与的信号通路, 存在于细菌、酵母和植物中; 迄今为止, 在动物中还没有发现双元组分系统。最早发现于细菌中的双元组分系统是由组氨酸激酶以及反应调节子 2 个蛋白组成, 图 2-a 表示细菌中的 EnvZ-OmpR 双元组分系统。当组氨酸激

酶 N 端接受信号时, 其 C 端激酶区的 His 残基自我磷酸化, 并将磷酸基团传递到反应调节子 N 端接受域的 Asp 残基上, 反应调节子的 C 端为催化域或信号输出域 (Urao 等 2001)。酵母和植物中的双元组分系统的磷酸基团传输途径更复杂一些。如酵母中的双元组分系统是由 SLN1、YPD1 和 SSK1 三部分组成。其中 SLN1 集信号感知、激酶和接受功能于一体, 又称为杂和组氨酸激酶 (hybrid histidine kinase), SLN1 在接受感应信号后, His 残基自我磷酸化, 而后将磷酸基团传至其接受域的 Asp 残基, 再通过 YPD1 的 His 残基的中间转换, 最后传给反应调节子 SSK1 的 Asp 残基 (图 2-b, Urao 等 2001)。

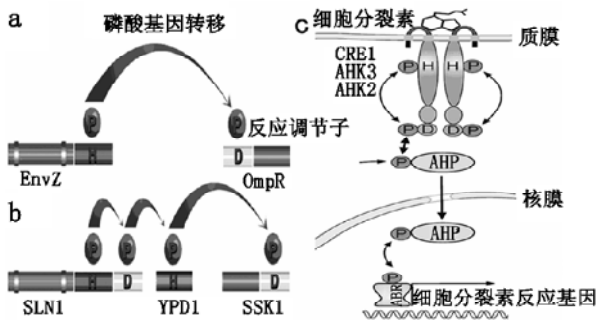


图 2 双元组分组氨酸激酶受体结构及磷酸基团传递
a: 细菌 (Urao 等 2001); b: 酵母 (Urao 等 2001); c: 植物 (Bishopp 等 2006)。

Inoue 等 (2001) 从拟南芥中筛选对细胞分裂素反应减弱的突变体时得到 *cre1* (*cytokinin response 1*), 基因克隆后发现 *CRE1* 编码一个组氨酸激酶。Mahonen 等 (2000) 报道的 *WOL* (*WOODEN LEG*) 和 Ueguchi 等 (2001) 报道的 *ARABIDOPSIS HISTIDINE KINASE 4* (*AHK4*) 与 *CRE1* 编码同一个蛋白。*CRE1/WOL/AHK4* 可以恢复酵母和细菌体系中的组氨酸激酶突变表型, 其恢复过程对细胞分裂素是依赖的。拟南芥中与 *CRE1* 同源的双元组分系统组氨酸激酶受体还包括 *AHK2* 和 *AHK3*, 它们与 *CRE1* 具有类似活性 (Yamada 等 2001)。最近有人研究 *cre1*、*ahk2*、*ahk3* 突变体以及它们的双重突变体、三重突变体的结果表明, *CRE1*、*AHK2* 和 *AHK3* 是细胞分裂素信号通路中的正调节子, 三重突变体不具有细胞分裂素的生理反应, 细胞分裂素反应基因也不受诱导表达, 因此推测 *CRE* 家族可能是拟南芥中唯一的细胞分裂素受体 (Higuchi 等

2004; Nishimura 等 2004; Riefler 等 2006)。

序列分析表明, *CRE1/WOL/AHK4*、*AHK2* 和 *AHK3* 均具有激酶域和接受域功能所必需的保守氨基酸残基, 其 N 端同源性很高, 与已知的双元组分系统组氨酸激酶受体的 N 端配基结合域相似。这种结构域一般与小分子配基结合。Yamada 等 (2001) 的研究表明, 细胞分裂素可以通过该结构域与 *CRE1* 结合。*CRE1* 可以促使下游组分 *AHPs* (*Arabidopsis* histidine phosphotransfer proteins) 的保守 His 残基磷酸化, 磷酸化过程依赖于细胞分裂素。于是推测细胞分裂素与 *CRE1* 结合, 促使 *CRE1* 自我磷酸化, *CRE1* 的磷酸基团转移到下游 *AHP* 的 His 残基, 进一步传递至 B 型 *ARRs* (*Arabidopsis* response regulators) 的保守 Asp 残基, B 型 *ARRs* 作为转录因子, 可以激活细胞分裂素反应基因的表达 (图 2-c, Bishopp 等 2006)。

拟南芥基因组测序完成后的分析表明其可能的双元组分组氨酸激酶受体基因至少有 11 个, 反应调节子 16 个, His 中间传递成员 8 个 (*Arabidopsis* Genome Initiative 2000)。迄今已经研究的有乙烯受体 *ETR1*、*ETR2*、*ERS1*、*ERS2*、*EIN4* 和细胞分裂素受体 *CRE* 家族, 其中只有细胞分裂素受体经证实位于细胞质膜上 (Kim 等 2006)。

3 G 蛋白偶联受体

GPCR 是动物中一种经典而普遍的受体类型, 它属于整合膜蛋白超家族; 由一条单肽链组成, 具有 7 个 α 螺旋的跨膜区 (7TM), 每一跨膜区有 20~28 个氨基酸残基组成; 其 N 末端在胞外, 通常糖基化; 胞外环和跨膜区参与配基的识别与结合; 其 C 末端位于胞内, 与第 3 个胞内环 (loop3) 一起参与 G 蛋白的偶联作用。分析表明, 拟南芥基因组序列只有 27 种 7TM 的基因, 组成异三聚体 G 蛋白的亚基数量也很少, 只有 1 个 $G\alpha$ 、1 个 $G\beta$ 和 2 个 $G\gamma$ (*Arabidopsis* Genome Initiative, 2000)。

Josefsson 等 (1997) 根据动物 GPCR 较为保守的跨膜域序列设计探针, 筛选拟南芥的 EST 数据库, 得到并克隆了 *GCR1* 的基因, *GCR1* 编码的氨基酸序列与动物 GPCR 的视紫质亚家族结构具有 20% 左右的一致性, 50% 左右的相似性。Pandey 等 (2004) 用酵母体系分裂的泛素系统和免疫共沉淀等方法, 证实 *GCR1* 与 $G\alpha$ 蛋白 *GPA1* 之间可直接相互作用, 并且可能作为 *GPA1* 调节的 ABA 信号途径

的负调节因子发挥作用。这些工作表明植物中存在与G α 蛋白直接相互作用的7TM蛋白。最近, Liu等(2007)证实植物中GCR2作为GPCR发挥作用。他们用BIAcore-SPR技术、分裂的泛素系统、双分子荧光互补以及免疫共沉淀4种方法证明GCR2的C端与GPA1结合;之后,用T-DNA突变体进行功能研究时发现, *gcr2*的种子不经休眠即可萌发,并且对ABA抑制的种子萌发和幼苗生长没有反应,对ABA诱导的气孔关闭以及ABA抑制的气孔开放均不敏感,超表达的植株则相反;在突变体中ABA标记基因 *RD29A*, *KINI* 和 *ABI5* 表达显著被抑制;膜片钳实验证明了GCR2参与受ABA调节的K⁺内流控制的气孔开闭。Pandey等(2004)曾报道, *gpa1*对ABA控制的气孔开闭不敏感, Liu等(2007)观察到 *gcr2*、*gpa1*以及 *gcr2gpa1* 双重突变体对ABA诱导的气孔关闭反应相同;而超表达GPA1、GCR2则对ABA超敏,但彼此是相互依赖的,说明二者在同一通路介导ABA信号。他们进一步研究表明,ABA可以与GCR2特异结合,并且这种结合具有高亲和性、饱和性的受体学特征,ABA与GCR2的结合还可以导致GPA1-GCR2复合体的解离。Liu等(2007)的结果表明,GCR2是ABA的质膜受体之一,他们提出了GCR2介导的ABA信号转导途径模型(图3),ABA不存在时,GCR2与异三聚体G蛋白的G $\alpha\beta\gamma$ 形成复合物,ABA与质膜受体GCR2结合时,导致GCR2与G蛋白分开,这时,G α 与G $\beta\gamma$ 解离,通过激活下游ABA效应器,引起ABA反应。

近年来,有关ABA受体的研究取得了很大进展。Razem等(2006)报道ABA可以通过与开花时

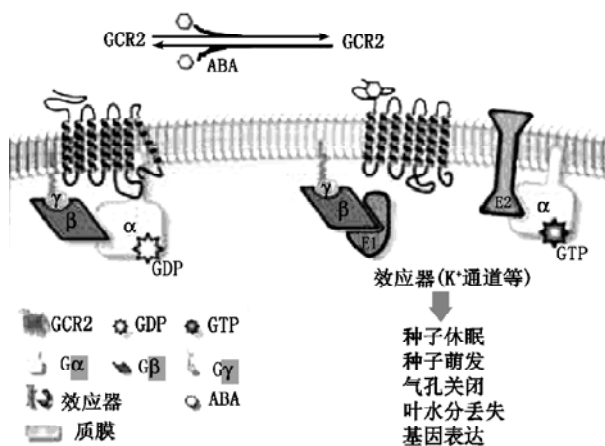


图3 GCR2介导的ABA信号转导途径(Liu等2007)

间控制蛋白A (flowering time control protein A, FCA) 结合调控开花过程; ABA-FCA的结合具有高亲和力和立体结构特异性等受体学特征,因而认为存在于核内的FCA可能作为ABA受体发挥作用。Shen等(2006)报道叶绿体中推测的镁螯合酶H亚基C末端一侧(C-terminal half of the putative H subunit of Mg-chelatase, CHLH)也可以作为ABA受体,调控ABA介导的气孔关闭。Wang和Zhang(2008)提出,不同环境条件下生长的植物可能存在不同的ABA受体,ABA受体具有器官、组织甚至细胞特异性。

4 离子通道型谷氨酸受体

动物离子通道型谷氨酸受体是一类配基控制的离子通道,在兴奋性突触中,通过L-谷氨酸介导快速的神经反应。序列分析表明,拟南芥中存在类似于动物的iGluR基因,命名为AtGLR (glutamate receptor-like genes),它们具有与动物iGluR类似的功能区,包括“3+1”跨膜区(M1~M4)和配体结合区(GlnH1和GlnH2),其中M2没有跨过细胞膜,两个配体结合区位于细胞膜外侧(Lam等1998)。在拟南芥中,AtGLR可以分为3类,含有20个成员(Chiu等2002)。

已有研究表明,植物iGluR参与光信号转导(Lam等1998)、碳氮代谢以及ABA合成等过程的调节(Kang等2003,2004)。Li等(2006)从水稻中筛到一个突变体,其表型为短根,克隆得到的基因编码一个典型的iGluR,与拟南芥AtGLR3.1高度同源。OsGLR3.1负责调节根顶端分生组织发育,可以形成多聚体,定位于内质网。在拟南芥中,谷氨酸可以诱导胞质Ca²⁺浓度快速上升并伴随有质膜去极化(Dennison等2000)。Qi等(2006)发现,在AtGLR3.3突变体中,谷氨酸引起的胞质Ca²⁺浓度快速上升和质膜去极化受到抑制或阻断。这暗示质膜上存在AtGLR,但这还需进一步的验证。

5 胰岛素受体样酪氨酸蛋白激酶

动物胰岛素(insulin)是胰岛 β 细胞分泌的一种重要激素,通过与细胞膜上的胰岛素受体结合发挥生理功能。胰岛素受体是一个跨膜糖蛋白,由2个 α 亚基和2个 β 亚基以二硫键连接而成。 α 亚基位于细胞外表面,其N端及富含半胱氨酸残基的结构域是胰岛素的结合位点; β 亚基胞外域通过二硫键与 α 亚基相连,具有跨膜域以及胞内酪氨酸激酶活性域。有研究表明,大豆(*Glycine max*)种子中的

碱性7S球蛋白(basic 7S globulin, Bg)是一种糖蛋白,定位于细胞质膜和胞壁中层,可以与动物胰岛素结合;且Bg与人的胰岛素受体之间的结构相似,因而推测Bg可能是胰岛素受体样酪氨酸蛋白激酶(Watanabe和Hirano 1994)。Bg同源蛋白存在于多种豆类植物中(Kagawa等1987)。Nishizawa等(1995)用Bg亲和层析方法从萌发的大豆胚根中纯化出一个分子量为4 kDa的多肽,命名为豆胰岛素(legume insulin, leginsulin);免疫细胞化学分析表明,豆胰岛素存在于质膜周围和细胞壁,与Bg类似;¹²⁵I标记的豆胰岛素可以与Bg结合,并且豆胰岛素能够激活Bg的蛋白酶活性, nmol·L⁻¹的浓度即可达到最大激活效应;这表明豆胰岛素参与Bg的信号转导(Watanabe等1994)。Hanada等(2003)的实验表明,豆胰岛素可以与Bg二聚体结合,其C端疏水区在与Bg结合过程中发挥作用,这与动物中胰岛素与受体作用方式类似。功能研究表明,豆胰岛素参与控制植物胚性细胞分裂和分化(Yamazaki等2003)。

6 结语

植物体在生长发育中不断接受外界环境以及体内细胞间的各种刺激信号,这些细胞外信号被受体识别和接受之后,通过一系列信号转导途径,引起细胞的生理生化反应。近年来有关植物细胞膜表面受体的研究表明,其类型与动物系统有相似之处,同时也存在着差异。植物中已经报道的与动物中经典的G蛋白偶联受体、胰岛素受体以及离子通道型谷氨酸受体相似的细胞膜表面受体数不多,而丝/苏氨酸受体激酶家族庞大,它们是组成植物细胞膜表面受体的主要成员,并且还发现了动物中未见报道的双元组分组氨酸激酶受体。这些植物中特有的受体激酶可能会成为今后植物生物学研究中的一个热点,相信随着反向遗传学、分子细胞生物学和生物化学等多种手段的采用,将会有越来越多的植物细胞膜表面受体的生物学功能以及信号转导中的上下游组分得到阐明,人们对植物细胞感受和识别外来刺激及其信号转导机制,以及植物和动物进化的认识将更加深入。

参考文献

- 孙大业, 郭艳林, 马力耕, 崔素娟(2001). 细胞信号转导. 第3版. 北京: 科学出版社
- Arabidopsis Genome Initiative (2000). Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 408: 796~815
- Bishopp A, Mähönen AP, Helariutta Y (2006). Signs of change: hormone receptors that regulate plant development. *Development*, 133: 1857~1869
- Bommert P, Lunde C, Nardmann J, Vollbrecht E, Running M, Jackson D, Hake S, Werr W (2005). *Thick tassel dwarf1* encodes a putative maize ortholog of the *Arabidopsis* *CLAVATA1* leucine-rich repeat receptorlike kinase. *Development*, 132: 1235~1245
- Brand U, Fletcher JC, Hobe M, Meyerowitz EM, Simon R (2000). Dependence of stem cell fate in *Arabidopsis* on a feedback loop regulated by CLV3 activity. *Science*, 289: 617~619
- Cano-Delgado A, Yin Y, Yu C, Vafeados D, Mora-Garcia S, Cheng JC, Nam KH, Li J, Chory J (2004). BRL1 and BRL3 are novel brassinosteroid receptors that function in vascular differentiation in *Arabidopsis*. *Development*, 131: 5341~5351
- Chiu JC, Brenner ED, DeSalle R, Nitabach MN, Holmes TC, Coruzzi GM (2002). Phylogenetic and expression analysis of the glutamate-receptor-like gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Biol Evol*, 19: 1066~1082
- Chow B, McCourt P (2006). Plant hormone receptors: perception is everything. *Genes Dev*, 20: 1998~2008
- Clark SE, Williams RW, Meyerowitz EM (1997). The *CLAVATA1* gene encodes a putative receptor kinase that controls shoot and floral meristems size in *Arabidopsis*. *Cell*, 89: 575~585
- de Young BJ, Bickle KL, Schrage KJ, Muskett P, Patel K, Clark SE (2006). The *CLAVATA1*-related BAM1, BAM2 and BAM3 receptor kinase-like proteins are required for meristem function in *Arabidopsis*. *Plant J*, 45:1~16
- Dennison KL, Spalding EP (2000). Glutamate-gated calcium fluxes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 124: 1511~1514
- Fletcher JC, Brand U, Running MP, Simon R, Meyerowitz EM (1999). Signaling of cell fate decisions by *CLAVATA3* in *Arabidopsis* shoot meristems. *Science*, 283: 1911~1914
- Hanada K, Nishiuchi Y, Hirano H (2003). Amino acid residues on the surface of soybean 4-kDa peptide involved in the interaction with its binding protein. *Eur J Biochem*, 270: 2583~2592
- Hecht V, Vielle-Calzada JP, Hartog MV, Schmidt ED, Boutilier K, Grossniklaus U, de Vries SC (2001). The *Arabidopsis* *Somatic Embryogenesis Receptor Kinase 1* gene is expressed in developing ovules and embryos and enhances embryogenic competence in culture. *Plant Physiol*, 127: 803~816
- Higuchi M, Pischke MS, Mahonen AP, Miyawaki K, Hashimoto Y, Seki M, Kobayashi M, Shinozaki K, Kato T, Tabata S et al (2004). In planta functions of the *Arabidopsis* cytokinin receptor family. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 8821~8826
- Hord CLH, Chen C, de Young BJ, Clark SE, Ma H (2006). The BAM1/BAM2 receptor-like kinases are important regulators of *Arabidopsis* early anther development. *Plant Cell*, 18: 1667~1680
- Inoue T, Higuchi M, Hashimoto Y, Seki M, Kobayashi M, Kato

- T, Tabata S, Shinozaki K, Kakimoto T (2001). Identification of CRE1 as a cytokinin receptor from *Arabidopsis*. *Nature*, 409: 1060~1063
- Jeong S, Trotochaud AE, Clark SE (1999). The *Arabidopsis* CLAVATA2 gene encodes a receptor-like protein required for the stability of the CLAVATA1 receptor-like kinase. *Plant Cell*, 11: 1925~1933
- Josefsson LG, Rask L (1997). Cloning of a putative G-protein-coupled receptor from *Arabidopsis thaliana*. *Eur J Biochem*, 249: 415~420
- Kagawa H, Yamauchi F, Hirano H (1987). Soybean basic 7S globulin represents a protein widely distributed in legume species. *FEBS Lett*, 226: 145~149
- Kang J, Mehta S, Turano FJ (2004). The putative glutamate receptor 1.1 (*AtGLR1.1*) in *Arabidopsis thaliana* regulates abscisic acid biosynthesis and signaling to control development and water loss. *Plant Cell Physiol*, 45: 1380~1389
- Kang JM, Turano FJ (2003). The putative glutamate receptor 1.1 (*AtGLR1.1*) functions as a regulator of carbon and nitrogen metabolism in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 6872~6877
- Karlova R, Boeren S, Russinova E, Aker J, Vervoort J, de Vries S (2006). The *Arabidopsis* somatic embryogenesis receptor-like kinase 1 protein complex includes brassinosteroid-insensitive1. *Plant Cell*, 18: 626~638
- Kim HJ, Ryu H, Hong SH, Woo HR, Lim PO, Lee IC, Sheen J, Nam HG, Hwang I (2006). Cytokinin-mediated control of leaf longevity by AHK3 through phosphorylation of ARR2 in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 814~819
- Kinoshita T, Cano-Delgado A, Seto H, Hiranuma S, Fujioka S, Yoshida S, Chory J (2005). Binding of brassinosteroids to the extracellular domain of plant receptor kinase BRI1. *Nature*, 433: 167~171
- Kobe B, Deisenhofer J (1994). The leucine-rich repeat: a versatile binding motif. *Trends Biochem Sci*, 19: 415~421
- Lam HM, Chiu J, Hsieh MH, Meisel L, Oliveira IC, Shin M, Coruzzi G (1998). Glutamate receptor genes in plants. *Nature*, 396: 125~126
- Laux T, Mayer KFX, Berger J, Jürgens G (1996). The WUSCHEL gene is required for shoot and floral meristem integrity in *Arabidopsis*. *Development*, 122: 87~96
- Li J, Chory J (1997). A putative leucine-rich repeat receptor kinase involved in brassinosteroid signal transduction. *Cell*, 90: 929~938
- Li J, Wen J, Lease KA, Doke JT, Tax FE, Walker JC (2002). BAK1, an *Arabidopsis* LRR receptor-like protein kinase, interacts with BRI1 and modulates brassinosteroid signaling. *Cell*, 110: 213~222
- Li J, Zhu S, Song X, Shen Y, Chen H, Yu J, Yi K, Liu Y, Karplus VJ, Wu P et al (2006). A rice glutamate receptor-like gene is critical for the division and survival of individual cells in the root apical meristem. *Plant Cell*, 18: 340~349
- Liu X, Yue Y, Li B, Nie Y, Li W, Wu W-H, Ma L (2007). A G protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for plant hormone abscisic acid. *Science*, 315: 1712~1716
- Mahonen AP, Bonke M, Kauppinen L, Riikonen M, Benfey PN, Helariutta Y (2000). A novel two-component hybrid molecule regulates vascular morphogenesis of the *Arabidopsis* root. *Genes Dev*, 14: 2938~2943
- Montoya T, Nomura T, Farrar K, Kaneta T, Yokota T, Bishop GJ (2002). Cloning the tomato *curl3* gene highlights the putative dual role of the leucine-rich repeat receptor kinase tBRI1/SR160 in plant steroid hormone and peptide hormone signaling. *Plant Cell*, 14: 3163~3176
- Nishimura C, Ohashi Y, Sato S, Kato T, Tabata S, Ueguchi C (2004). Histidine kinase homologs that act as cytokinin receptors possess overlapping functions in the regulation of shoot and root growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16: 1365~1377
- Nishizawa NK, Mori S, Kajiwarra H, Komatsu S, Hirano H (1995). Subcellular localization of leginsulin in the immature seeds of soybean. *Plant Cell Physiol*, S36: 42
- Pandey S, Assmann SM (2004). The *Arabidopsis* putative G protein-coupled receptor GCR1 interacts with the G protein subunit GPA1 and regulates abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 16: 1616~1632
- Qi Z, Stephens NR, Spalding EP (2006). Calcium entry mediated by GLR3.3, an *Arabidopsis* glutamate receptor with a broad agonist profile. *Development*, 142: 963~971
- Razem FA, El-Kereamy A, Abrams SR, Hill RD (2006). The RNA-binding protein FCA is an abscisic acid receptor. *Nature*, 439: 290~294
- Riefler M, Novak O, Strnad M, Schmulling T (2006). *Arabidopsis* cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism. *Plant Cell*, 18: 40~54
- Scheer JM, Pearce G, Ryan CA (2003). Generation of systemin signaling in tobacco by transformation with the tomato systemin receptor kinase gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 10114~10117
- Scheer JM, Ryan CA (2002). The systemin receptor SR160 from *Lycopersicon peruvianum* is a member of the LRR receptor kinase family. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99: 9585~9590
- Shen YY, Wang XF, Wu FQ, Du SY, Cao Z, Shang Y, Wang XL, Peng CC, Yu XC, Zhu SY et al (2006). The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor. *Nature*, 443: 823~826
- Shiu SH, Bleecker AB (2001). Receptor-like kinases from *Arabidopsis* form a monophyletic gene family related to animal receptor-like kinases. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 10763~10768
- Suzaki T, Sato M, Ashikari M, Miyoshi M, Nagato Y, Hirano H-Y (2004). The gene FLORAL ORGAN NUMBER1 regulates floral meristem size in rice and encodes a leucine-rich repeat receptor kinase orthologous to *Arabidopsis* CLAVATA1. *Development*, 131: 5649~5657
- Ueguchi C, Sato S, Kato T, Tabata S (2001). The AHK4 gene

- involved in the cytokinin-signaling pathway as a direct receptor molecule in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 42: 751~755
- Urao T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2001). Plant histidine kinases: an emerging picture of two-component signal transduction in hormone and environmental responses. *Sci STKE*, 109: re18 [DOI:10.1126/stke.2001.109.re18]
- Wang X-F, Zhang D-P (2008). Abscisic acid receptors: multiple signal-perception sites. *Ann Bot*, 101: 311~317
- Wang ZY, Seto H, Fujioka S, Yoshida S, Chory J (2001). BRI1 is a critical component of a plasma-membrane receptor for plant steroids. *Nature*, 410: 380~383
- Watanabe Y, Barbashov SF, Komatsu S, Hemmings AM, Miyagi M, Tsunasawa S, Hirano H (1994). A peptide that stimulates phosphorylation of the plant insulin-binding protein: isolation, primary structure and cDNA cloning. *Eur J Biochem*, 224: 167~172
- Watanabe Y, Hirano H (1994). Nucleotide sequence of the basic 7S globulin gene from soybean. *Development*, 105: 1019~1020
- Yamada H, Suzuki T, Terada K, Takei K, Ishikawa K, Miwa K, Yamashino T, Mizuno T (2001). The *Arabidopsis* AHK4 histidine kinase is a cytokinin-binding receptor that transduces cytokinin signals across the membrane. *Plant Cell Physiol*, 42: 1017~1023
- Yamaguchi Y, Pearce G, Ryan CA (2006). The cell surface leucine-rich repeat receptor for AtPep1, an endogenous peptide elicitor in *Arabidopsis*, is functional in transgenic tobacco cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 10104~10109
- Yamazaki T, Takaoka M, Katoh E, Hanada K, Sakita M, Sakata K, Nishiuchi Y, Hirano H (2003). A possible physiological function and the tertiary structure of a 4-kDa peptide in legumes. *Eur J Biochem*, 270: 1269~1276