

## 综述 Reviews

## 植物识别脂多糖的分子机制研究进展

李秋颖, 王敏, 吴斌琰, 梁岩\*

浙江大学农业与生物技术学院, 生物技术研究所, 杭州310058

**摘要:** 脂多糖(LPS)是革兰氏阴性细菌外膜的主要成分, 它作为一种典型的微生物相关分子模式, 被动植物识别后可以诱导产生免疫反应。相对于LPS在动物中的研究, LPS引起的植物免疫反应以及植物识别LPS的分子机制还很不清楚, 但近几年也取得了一些重要进展。因此, 本文将从LPS的复杂结构和LPS引起的独特的植物免疫反应等方面出发, 综述研究植物识别LPS分子机制的复杂性以及取得的研究进展。

**关键词:** 脂多糖; 植物免疫反应; 微生物相关分子模式; 模式识别受体

细菌性病害是造成农业生产损失的重要病害之一, 化学农药防治仍是目前细菌性病害防治的主要手段, 但化学农药的大量施用会对环境造成巨大污染, 因此通过提高植物的先天免疫培育广谱抗病品种是未来防治细菌性病害的可持续发展策略。在植物与病原微生物长期协同进化的过程中, 植物逐渐形成了先天免疫系统, 该系统感知“非我”分子并迅速产生一系列的防卫反应, 从而阻止病原微生物的侵染(Dodds和Rathjen 2010)。从植物对病原微生物的识别角度, 植物先天免疫可以分为两个阶段: 在第一阶段, 植物识别微生物相关分子模式(microbe-associated molecular patterns, MAMPs), 它们是一些进化缓慢且高度保守的微生物分子, 一般由植物细胞膜上的模式识别受体(pattern recognition receptors, PRRs)识别(Boller和Felix 2009)。植物识别MAMPs后, 引起细胞内钙离子浓度( $[Ca^{2+}]_{cyt}$ )升高(郑远和陈兆进2015)、活性氧(reactive oxygen species, ROS)迸发、防卫基因表达、胼胝质沉积等, 这些反应统称为MAMPs诱导的免疫反应(MAMPs-triggered immunity, MTI) (Macho和Zipfel 2014)。第二阶段则是植物对病原微生物毒性效应因子(effectors)的识别, 一般是由细胞内的抗病蛋白直接或间接识别(袁熹等2017), 然后诱导植物产生更强的ROS迸发和过敏性坏死(hypersensitive response, HR)等免疫反应(effectors-triggered immunity, ETI), 从而限制病原菌的进一步侵染和繁殖(Schreiber等2016)。

目前研究比较多的病原细菌MAMPs包括细

菌鞭毛蛋白(flagellin)、延伸因子Tu (elongation factor Tu, EF-Tu)、肽聚糖(peptidoglycan, PGN)以及脂多糖(lipopolysaccharide, LPS)。LPS是革兰氏阴性细菌外膜的主要成分, 又称内毒素, 它作为一种典型的MAMP可以诱导动植物产生免疫反应(Boller和Felix 2009)。相比于其他几类MAMPs, 植物对LPS的识别和信号转导机制还知之甚少, 但近几年取得了一些重要的研究进展。因此, 本文将综述植物病原细菌复杂的LPS结构、LPS引起的典型和独特的植物免疫反应以及在植物识别LPS的分子机制等方面取得的研究进展。

## 1 LPS结构特征

大部分细菌的LPS由3部分共价连接组成, 从外到内依次为O-抗原(O-antigen)、核心多糖(core oligosaccharides)和类脂A (lipid A)。O-抗原是由大量的寡糖单位组成的聚合体, 暴露于细菌细胞的最外层表面。在动物中, O-抗原可作为抗原被宿主抗体识别, 这类寡糖聚合体在不同菌种间具有很高的变异度(Erridge等2002)。核心多糖相对比较保守, 可以进一步分为两部分, 即连接O-抗原的外核心多糖和连接类脂A的内核心多糖。内核心多糖包括至少一个KDO (3-deoxy-D-manno-oct-2-ulosonic acid)和几个庚糖。KDO是LPS特有的成

收稿 2019-01-28 修定 2019-03-08

资助 国家自然科学基金(31622006)。

\* 通讯作者(yanliang@zju.edu.cn)。

分, 可以作为LPS检测的标志(Raetz等2006)。类脂A结构最为保守, 对细菌的生存和生长以及保持细胞膜的完整性和稳定性具有重要的作用。类脂A是一种含有多个脂肪酸链的疏水糖脂化合物, 基本组成单位是D-葡萄糖胺双糖骨架以及与之结合的脂肪酸链, LPS分子通过类脂A镶嵌在细菌外膜磷脂层中(Raetz等2007)。

LPS的合成及转运是一个复杂的过程。以大肠杆菌(*Escherichia coli*) LPS合成途径为例, 在细胞质和内膜的内侧, 亲水性小分子UDP-GlcNAc (uridine diphosphate *N*-acetylglucosamine)在一系列合成酶(Lpx A、Lpx C、Lpx D、Lpx H、Lpx B、Lpx K、Kdt A、Lpx L和Lpx M)的连续催化作用下, 经过多步反应, 形成KDO-类脂A分子(Raetz等2006)。随后逐步加入庚糖和己糖, 形成核心多糖-类脂A, 核心多糖-类脂A从细胞内膜内侧转运至内膜外侧, 在此完成与O-抗原的连接, 形成完整的LPS, 并最终被转运到外膜的外侧(Doerrler 2006)。

类脂A是内毒素的主要活性中心, 也是先天免疫受体主要识别的结构, 因此类脂A的结构及其修饰都与其毒性密切相关(Raetz等2007)。大肠杆菌的类脂A含有非对称的6个酰基基团与大量的负电荷, 形成了一种近锥形的空间结构, 这种结构使类脂A能够与LPS结合蛋白更紧密地结合, 从而诱发宿主很强的免疫反应(Oikawa等2004)。而牙髓卟啉单胞菌(*Porphyromonas gingivalis*)和球形红细菌(*Rhodobacter sphaeroides*)等的类脂A形成柱状的空间结构, 带有少量负电荷, 它们的毒性相对低很多(Seydel等2000)。另外, 当细菌外膜结构遭到破坏时, 细菌会通过改变类脂A的结构来快速修补外膜, 这一过程主要是利用不同的脂质修饰酶通过删除或添加酰基链和磷酸基, 导致类脂A不能被宿主进一步识别(Needham和Trent 2013)。

植物病原细菌的LPS也是由以上三部分组成, 类脂A被认为是引起植物免疫反应的主要活性中心。假单胞菌属(*Pseudomonas*)和黄单胞菌属(*Xanthomonas*)提取的LPS可以引起拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)一个典型免疫反应, 即 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 升高, 用核心多糖和类脂A分别处理拟南芥, 只有类脂A能引

起这个反应(Ranf等2015)。然而另有研究发现野油菜黄单胞菌(*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*)的核心多糖能引起烟草(*Nicotiana tabacum*)抗性基因表达(Braun等2005), 洋葱伯克霍尔德菌(*Burkholderia cepacia*)的核心多糖和类脂A均能诱导拟南芥抗性基因表达, 但诱导的抗性基因表达不完全一致(Madala等2011), 说明有些LPS的核心多糖也可作为引起植物免疫反应的活性中心。

## 2 LPS诱导的独特的MTI反应

与其他MAMPs相似, LPS也可以诱导植物产生一系列的二级信号, 包括 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 升高、一氧化氮(NO)合成和ROS迸发(Newman等2013), 其中ROS迸发是报道最多的。例如: 从野油菜黄单胞菌中提取的LPS处理普通烟草细胞悬浮液可以诱导ROS迸发, 处理15 min后ROS开始增加, 在45 min时达到最大值(Meyer等2001); 从植物致病菌包括丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)、水稻白叶枯病菌(*Xanthomonas oryzae*)、菊欧文氏菌(*Erwinia chrysanthemi*)、青枯病菌(*Ralstonia solanacearum*), 以及非致病菌包括大肠杆菌、绿脓杆菌(*P. aeruginosa*)等提取的LPS都能诱导水稻(*Oryza sativa*)悬浮细胞产生ROS迸发, 处理后2 h ROS达到最大值(Desaki等2006); 从大肠杆菌、绿脓杆菌、软腐果胶杆菌(*Pectobacterium carotovorum*)、黑胫病菌(*P. atrosepticum*)中提取的LPS也能诱导拟南芥悬浮细胞产生ROS迸发, 绿脓杆菌和软腐果胶杆菌LPS诱导的ROS在处理1 h后达到最大值, 大肠杆菌和黑胫病菌诱导的ROS在处理3 h后达到最大值(Mohamed等2015)。相比于其他的MAMPs, 以上测量的ROS水平普遍较低, 但其ROS产生动态仍然与大部分MAMPs诱导的ROS迸发相似, 即属于快速而短暂的ROS迸发(Torres 2010)。

与其他MAMPs不同的是, LPS除了诱导拟南芥产生一次快速短暂的ROS迸发, 还连续诱导了第二次ROS迸发, 即双相ROS迸发(Shang-Guan等2018)。第一相ROS (早期ROS)迸发与其他MAMPs诱导的ROS迸发相似, 在30 min内快速升高且持续时间短; 第二相ROS (后期ROS)迸发在LPS处理2 h后开始升高, 8 h左右达到最大值, 然后持续到20 h

左右下降, 相比于早期ROS迸发, 后期ROS迸发表现为持续时间长、强度大的特点, 这个ROS迸发动态与效应因子诱导的ROS迸发更加相似(Lamb和Dixon 1997)。而且LPS也可以诱导大豆(*Glycine max*)、本氏烟(*N. benthamiana*)、番茄(*Solanum lycopersicum*)、水稻等植物产生这种缓慢持续型ROS迸发, 说明这是一个保守的反应(Shang-Guan等2018)。综上所述, LPS可能诱导一些与其他MAMPs不同的免疫反应, 有待于进一步研究。

### 3 植物识别MAMPs的分子机制

大多数MAMPs都由质膜上的模式识别受体PRRs感知。目前研究相对清楚的模式识别受体主要是指含有亮氨酸重复序列(leucine-rich repeat, LRR)和细胞溶解酶基序(lysine motif, LysM)胞外结构域蛋白(Boller和Felix 2009)。如果同时含有胞内激酶结构域, 就被称为类受体激酶(receptor like kinases, RLKs); 如果没有激酶结构域, 通常被称为类受体蛋白(receptor like proteins, RLPs)。类受体蛋白或激酶活性丢失的受体感知MAMPs信号后, 必须与其他类受体激酶结合, 通过其激酶活性从而磷酸化下游蛋白, 产生信号分子, 将胞外MAMPs信号传递到胞内(Boller和Felix 2009)。因此, 目前发现的LRR和LysM类受体蛋白或类受体激酶可能都是通过二聚体或四聚体形式识别MAMPs。

拟南芥识别细菌鞭毛蛋白的受体FLS2 (flagellin-sensitive 2)是一个典型的LRR-RLK。FLS2可以特异识别细菌鞭毛蛋白N端保守的22个氨基酸(flgl22), 然后招募另一个LRR-RLK, 即BAK1 (BR1-associated receptor kinase), 形成受体复合体(Chinchilla等2007)。FLS2-flgl22-BAK1胞外域的晶体结构解析表明, 除了FLS2内表面凹槽可以识别flgl22, BAK1也可以特异结合flgl22的C端, 从而确认了BAK1作为FLS2共受体的地位(Sun等2013)。FLS2-BAK1复合体感知flgl22后, 可以磷酸化下游的胞内类受体激酶(receptor-like cytoplasmic kinases, RLCKs), 例如BIK1 (botrytis-induced kinase 1), 进而介导免疫反应信号转导(Lu等2010; Zhang等2010)。拟南芥识别EF-Tu的方式与细菌鞭毛蛋白非常相似, EF-Tu受体EFR (EF-Tu receptor)也属于LRR-

RLK家族蛋白, BAK1是EFR的共受体, BIK1是EFR下游信号转导的主要组分(Zipfel等2006)。

LysM类受体蛋白主要识别含有N-乙酰葡萄糖胺的分子, 如细菌肽聚糖(Gust等2012)。拟南芥LYM1和LYM3是主要结合肽聚糖的受体, 它们不含有胞内激酶结构域, 识别肽聚糖后与CERK1 (chitin elicitor receptor kinase 1)形成二聚体, 通过CERK1的激酶活性将信号传递到胞内(Gust等2012)。水稻识别肽聚糖的分子模式与拟南芥相似, 由OsLYP4/OsLYP6和OsCERK1受体复合体识别, OsLYP4和OsLYP6与拟南芥LYM1和LYM3相似, 不含有胞内激酶结构域, 因此都需要CERK1作为共受体来激活下游的信号组分(Liu等2012)。除此之外, 该类蛋白也介导了植物对真菌MAMPs几丁质(chitin)的识别和共生根瘤菌分泌的结瘤因子(nod factor)以及丛枝菌根真菌分泌的菌根因子(myc factor)的识别, 是一类受体家族蛋白(Shinya等2015; Gobbato 2015)。

### 4 植物识别LPS的分子机制

哺乳动物中, LPS首先与血浆中高亲和力的LPS结合蛋白(lipopolysaccharide binding protein, LBP)结合, 使LPS聚合物转换为单体, 然后LPS-LBP复合物再与胞浆糖蛋白CD14 (cluster of differentiation 14)结合, 形成LPS-LBP-CD14复合物, 该复合物将LPS转移到质膜上, 通过受体TLR4 (toll-like receptor 4)以及其共受体MD2 (myeloid differentiation factor 2)激活细胞内的信号转导, 诱导细胞因子和炎症因子转录(Storek和Monack 2015)。另外, LPS还可通过外膜囊泡(outer membrane vesicles, OMV)转运至巨噬细胞的细胞质中, 从而被胞内受体半胱氨酸蛋白酶(caspase)识别, 激活非经典炎症小体通路, 产生更强的免疫反应(Yang等2015)。

拟南芥中也发现了一个位于质膜上感知LPS的蛋白LORE (lipooligosaccharide-specific reduced elicitation), 它是一个含有凝集素(lectin)结构域的RLK, 其结构域从N端到C端依次为: 信号肽(signal peptide)、B型凝集素(B-type lectin)、表皮生长因子(epidermal growth factor, EGF)、纤溶酶原苹果线虫(plasminogen apple nematode, PAN)、单程跨

膜(single-pass transmembrane)和胞质激酶(cytoplasmic kinase)结构域(Ranf等2015)。系统进化树分析表明LORE是十字花科植物特有的,其他物种中没有直系同源蛋白(Ranf等2015)。水稻中3个与LORE有50%同源的Lectin-RLK突变后不影响绿脓杆菌LPS引起的ROS迸发(Desaki等2018)。拟南芥*lore*突变体完全丧失LPS诱导的 $[Ca^{2+}]_{cyt}$ 升高等典型MTI反应,对病原菌侵染也表现为更加感病(Ranf等2015)。但是,拟南芥LPS诱导的后期ROS迸发在*lore*突变体中只是部分降低(Shang-Guan等2018),暗示拟南芥中可能还有其他识别LPS的受体。

意料之外的是,水稻识别肽聚糖/几丁质的受体*Oscerk1*突变体在绿脓杆菌LPS处理后ROS迸发降低(Desaki等2018)。绿脓杆菌LPS处理野生型水稻细胞悬浮液可以诱导ROS迸发,而在*Oscerk1*突变体中几乎观察不到ROS迸发。回补野生型*OsCERK1*时,突变体ROS迸发可以完全恢复到野生型表型,而回补激酶活性丧失的*OsCERK1<sup>D418V</sup>*不能使ROS迸发恢复。与*Oscerk1*不同,拟南芥LysM突变体*cerk1*、*lyk2*、*lyk3*、*lyk4*、*lyk5*和*lym1/2/3*对LPS反应都正常(Desaki等2018)。这些结果说明*OsCERK1*可能在LPS的免疫反应中起作用,但是否参与LPS的识别还需要进一步的实验验证。

到目前为止,LORE和*OsCERK1*是否直接结合LPS仍未知。动物中,LPS与LBP蛋白有非常高的亲和力(Mathison等1992)。序列比对发现,拟南芥基因组有2个LBP的同源基因(大约25%同源),命名为*LBR1* (*Arabidopsis LBP/BPI related 1*)和*LBR2*,LBR蛋白可以直接结合LPS(Iizasa等2016)。*LBR2*在质外体中表达,而*LBR1*在细胞质中表达,*LBR2*转录本受LPS显著诱导,而*LBR1*的转录本不受诱导(Iizasa等2016)。RNA高通量测序(RNA-Seq)分析表明,65个基因在野生型和*lbr2*突变体中差异表达,这些基因大多与植物免疫有关,说明*LBR2*可能在植物识别LPS的过程中起作用,但其分子机理还有待进一步研究(Iizasa等2017)。

除此之外,通过蛋白质组学和质谱直接鉴定LPS结合蛋白也取得了一些进展。大肠杆菌LPS处理拟南芥后提取质膜蛋白,然后通过质谱鉴定LPS处理与对照的差异表达蛋白,结果发现包括BAK1

在内的LRR-RLKs、Lectin-RLKs和LYM2等受体类蛋白都有差异表达,但拟南芥已发现的受体LORE并不在其中,说明LPS也许不调控LORE蛋白水平,或者大肠杆菌LPS不被LORE识别(Baloyi等2017)。另外,拟南芥膜蛋白与洋葱伯克霍尔德菌LPS孵育后,利用LPS结合柱料进一步纯化特异性结合LPS的蛋白,质谱鉴定结果发现许多类受体激酶都能与LPS直接结合,但LORE不在其中,说明洋葱伯克霍尔德菌LPS不能直接结合LORE(Vanaja等2017)。因此LORE与LPS的结合还有待进一步研究。

## 5 问题与展望

LPS作为革兰氏阴性细菌外膜的主要成分,在植物识别并抵御病原微生物侵染的过程中起到非常重要的作用。本文综述了LPS的结构特征、诱导植物产生的免疫反应,以及植物识别LPS的分子机制等方面的研究进展,但仍有许多问题尚待进一步阐释。比如,拟南芥中LPS受体LORE如何识别LPS以及识别的活性中心是什么?LORE又是如何被激活并如何将信号传递到胞内的?拟南芥除了LORE之外是否还有其他的LPS受体?水稻*OsCERK1*是否直接识别LPS?为什么拟南芥CERK1不参与LPS的识别?植物是否存在一个识别LPS的通用受体?LORE异源表达是否增加其他植物的抗病性?LPS介导的后期ROS迸发的生物学意义以及分子机制是什么?不同物种中LPS诱导的后期ROS迸发的分子机制是否保守,是否可以通过该反应鉴定LPS的通用受体?植物是否含有加工LPS帮助其释放活性成分的酶存在?植物是否含有类似于动物中Caspase蛋白的胞内受体?这些都是阐明植物识别LPS诱导免疫反应分子机理的关键问题。

## 参考文献(References)

- Baloyi NM, Dubery IA, Piater LA (2017). Proteomic analysis of *Arabidopsis* plasma membranes reveals lipopolysaccharide-responsive changes. *Biochem Biophys Res Commun*, 486 (4): 1137–1142
- Boller T, Felix G (2009). A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annu Rev Plant Biol*, 60: 379–406
- Braun SG, Meyer A, Holst O, et al (2005). Characterization of

- the *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* lipopolysaccharide substructures essential for elicitation of an oxidative burst in tobacco cells. *Mol Plant Microbe Interact*, 18 (7): 674–681
- Chinchilla D, Zipfel C, Robatzek S, et al (2007). A flagellin-induced complex of the receptor FLS2 and BAK1 initiates plant defence. *Nature*, 448 (7152): 497–501
- Desaki Y, Kouzai Y, Ninomiya Y, et al (2018). OsCERK1 plays a crucial role in the lipopolysaccharide-induced immune response of rice. *New Phytol*, 217 (3): 1042–1049
- Desaki Y, Miya A, Venkatesh B, et al (2006). Bacterial lipopolysaccharides induce defense responses associated with programmed cell death in rice cells. *Plant Cell Physiol*, 47 (11): 1530–1540
- Dodds PN, Rathjen JP (2010). Plant immunity: towards an integrated view of plant–pathogen interactions. *Nat Rev Genet*, 11 (8): 539–548
- Doerrler WT (2006). Lipid trafficking to the outer membrane of gram-negative bacteria. *Mol Microbiol*, 60 (3): 542–552
- Erridge C, Bennett-Guerrero E, Poxton IR (2002). Structure and function of lipopolysaccharides. *Microbes Infect*, 4 (8): 837–851
- Gobbato E (2015). Recent developments in arbuscular mycorrhizal signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 26: 1–7
- Gust AA, Willmann R, Desaki Y, et al (2012). Plant LysM proteins: modules mediating symbiosis and immunity. *Trends Plant Sci*, 17 (8): 495–502
- Iizasa S, Iizasa E, Matsuzaki S, et al (2016). *Arabidopsis* LBP/BPI related-1 and -2 bind to LPS directly and regulate *PR1* expression. *Sci Rep*, 6: 27527
- Iizasa S, Iizasa E, Watanabe K, et al (2017). Transcriptome analysis reveals key roles of AtLBR-2 in LPS-induced defense responses in plants. *BMC Genomics*, 18: 995
- Lamb C, Dixon RA (1997). The oxidative burst in plant disease resistance. *Annu Rev Plant Biol*, 48: 251–275
- Liu B, Li JF, AO Y, et al (2012). Lysin motif-containing proteins LYP4 and LYP6 play dual roles in peptidoglycan and chitin perception in rice innate immunity. *Plant Cell*, 24 (8): 3406–3419
- Lu D, Wu S, Gao X, et al (2010). A receptor-like cytoplasmic kinase, BIK1, associates with a flagellin receptor complex to initiate plant innate immunity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (1): 496–501
- Macho AP, Zipfel C (2014). Plant PRRs and the activation of innate immune signaling. *Mol Cell*, 54 (2): 263–272
- Madala NE, Molinaro A, Dubery IA (2011). Distinct carbohydrate and lipid-based molecular patterns within lipopolysaccharides from *Burkholderia cepacia* contribute to defense-associated differential gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *Innate Immun*, 18 (1): 140–154
- Mathison JC, Tobias PS, Wolfson E, et al (1992). Plasma lipopolysaccharide (LPS)-binding protein. A key component in macrophage recognition of gram-negative LPS. *J Immunol*, 149 (1): 200–206
- Meyer A, Pühler A, Niehaus K (2001). The lipopolysaccharides of the phytopathogen *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* induce an oxidative burst reaction in cell cultures of *Nicotiana tabacum*. *Planta*, 213 (2): 214–222
- Mohamed KH, Daniel T, Aurélien D, et al (2015). Deciphering the dual effect of lipopolysaccharides from plant pathogenic *Pectobacterium*. *Plant Signal Behav*, 10 (3): e1000160
- Needham BD, Trent MS (2013). Fortifying the barrier: the impact of lipid A remodelling on bacterial pathogenesis. *Nat Rev Microbiol*, 11 (7): 467–481
- Newman MA, Sundelin T, Nielsen JT, et al (2013). MAMP (microbe-associated molecular pattern) triggered immunity in plants. *Front Plant Sci*, 4: 139
- Oikawa M, Shintaku T, Fukuda N, et al (2004). NMR conformational analysis of biosynthetic precursor-type lipid A: monomolecular state and supramolecular assembly. *Org Biomol Chem*, 2 (24): 3557–3565
- Raetz CRH, Garrett TA, Reynolds CM, et al (2006). Kdo<sub>2</sub>-Lipid A of *Escherichia coli*, a defined endotoxin that activates macrophages via TLR-4. *J Lipid Res*, 47 (5): 1097–1111
- Raetz CRH, Reynolds CM, Trent MS, et al (2007). Lipid A modification systems in gram-negative bacteria. *Annu Rev Biochem* 76: 295–329
- Ranf S, Gisch N, Schäffer M, et al (2015). A lectin S-domain receptor kinase mediates lipopolysaccharide sensing in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Immunol*, 16 (4): 426–433
- Schreiber KJ, Baudin M, Hassan JA, et al (2016). Die another day: molecular mechanisms of effector-triggered immunity elicited by type III secreted effector proteins. *Semin Cell Dev Biol*, 56: 124–133
- Seydel U, Schromm AB, Blunck R, et al (2000). Chemical structure, molecular conformation, and bioactivity of endotoxins. *Chem Immunol*, 74: 5–24
- Shang-Guan K, Wang M, Htwe, NMPS, et al (2018). Lipopolysaccharides trigger two successive bursts of reactive oxygen species at distinct cellular locations. *Plant Physiol*, 176 (3): 2543–2556
- Shinya T, Nakagawa T, Kaku H, et al (2015). Chitin-mediated plant–fungal interactions: catching, hiding and handshaking. *Curr Opin Plant Biol*, 26: 64–71
- Storek KM, Monack DM (2015). Bacterial recognition pathways that lead to inflammasome activation. *Immunol Rev*, 265: 112–129

- Sun Y, Li L, Macho AP, et al (2013). Structural basis for flg22-induced activation of the *Arabidopsis* FLS2-BAK1 immune complex. *Science*, 342 (6158): 624–628
- Torres MA (2010). ROS in biotic interactions. *Physiol Plantarum*, 138 (4): 414–429
- Vilakazi CS, Dubery IA, Piater LA (2017). Identification of lipopolysaccharide-interacting plasma membrane-type proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol Biochem*, 111: 155–165
- Yang J, Zhao Y, Shao F (2015). Non-canonical activation of inflammatory caspases by cytosolic LPS in innate immunity. *Curr Opin Immunol*, 32: 78–83
- Yuan X, Li DY, Song FM (2017). Rice broad-spectrum resistance against blast disease: molecular mechanism and applications. *Plant Physiol J*, 53 (8): 1348–1358 (in Chinese with English abstract) [袁熹, 李大勇, 宋凤鸣(2017). 水稻对稻瘟病的广谱抗性: 分子机制及其育种应用. *植物生理学报*, 53 (8): 1348–1358]
- Zhang J, Li W, Xiang T, 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 (4): 290–301
- Zheng Y, Chen ZJ (2015). Organellar calcium signaling in plants. *Plant Physiol J*, 51 (8): 1195–1203 (in Chinese with English abstract) [郑远, 陈兆进(2015). 植物细胞器钙信号研究进展. *植物生理学报*, 51 (8): 1195–1203]
- Zipfel C, Kunze G, Chinchilla D, et al (2006). Perception of the bacterial PAMP EF-Tu by the receptor EFR restricts *Agrobacterium*-mediated transformation. *Cell*, 125 (4): 749–760

## Lipopolysaccharide perception and signaling in plant immunity

LI Qiu-Ying, WANG Min, WU Bin-Yan, LIANG Yan\*

*College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University; Institute of Biotechnology, Hangzhou 310058, China*

**Abstract:** Lipopolysaccharide (LPS) is a major component of gram-negative bacterial outer membrane. As a typical microbe-associated molecular pattern (MAMP), LPS induces host immune responses in both mammals and plants. Compared to that in mammals, the study of LPS perception and signaling in plant immunity is still in its infancy, but some important progress has been made in recent years. Therefore, in this review, we discuss the complexity of LPS recognition and signaling in terms of the complicated LPS structure and the noncanonical immune responses in plants.

**Key words:** lipopolysaccharide; plant immunity responses; microbe-associated molecular patterns; pattern recognition receptors

Received 2019-01-28 Accepted 2019-03-08

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31622006).

\*Corresponding author (yanliang@zju.edu.cn).