

蔷薇科果树类受体激酶的研究进展

左存武¹, 高 博², 赵 丹¹, 朵 虎¹, 陈佰鸿^{1*}

(1 甘肃农业大学 园艺学院, 兰州 730070; 2 兰州新区现代农业投资集团有限公司, 兰州 730300)

摘 要: 类受体激酶(receptor like kinase, RLK)参与调控植物几乎所有的生命活动, 是植物生长发育和环境适应的“中央处理器”。该文对近年来国内外有关蔷薇科果树 RLK 基因鉴定、进化特征及其在各器官生长发育、非生物和生物逆境中的作用及调控机制等方面的研究进展进行了综述。蔷薇科果树基因组中存在数目庞大的 RLKs, 不同树种间的 RLK 数目和各亚家族成员数目都存在较大差异, 而且蔷薇科果树 RLK 存在极为普遍的部分重复和串联重复现象, 是导致家族成员迅速变化的重要原因。有研究发现, 一些 RLKs 调控蔷薇科果树器官发育和对环境的适应性。在器官发育方面, LRR-RLK 亚家族成员调控根系发育, CrRLK1L、LysM-RLK 和 LRR-RLK 亚家族部分成员参与调控果实发育, CrRLK1L 亚家族成员参与调控花粉管发育, LRR-RLK、LysM-RLK、L-LEC-RLK 和 B-Lectin-RLK 亚家族部分成员调控蔷薇科果树对生物逆境的适应。今后 RLK 功能研究可侧重于蔷薇科果树特色性状, 通过提高目标基因的筛选和验证的效率, 加速主效 RLKs 的筛选进程, 并通过筛选主效 RLKs 诱导方式和加速分子育种进程等途径, 将研究成果应用于实际生产。

关键词: RLKs; 蔷薇科果树; 进化特征; 果树发育; 非生物抗性; 抗病性

中图分类号: Q789; Q949.751.8

文献标志码: A

Research Progress of Receptor Like Kinase Genes in Rosaceae Fruit Trees

ZUO Cunwu¹, GAO Bo², ZHAO Dan¹, DUO Hu¹, CHEN Baihong^{1*}

(1 Department of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2 Lanzhou New District Modern Agriculture Investment Group Co. LTD, Lanzhou 730300, China)

Abstract: Receptor-Like Kinase (RLK) genes are one of the most important gene families in the angiosperm genome. A typical RLK protein consists of an N-terminal extracellular domain, a transmembrane region and a C-terminal intracellular kinase domain. Because of the specific evolutionary characteristics of each plant, each subfamily and the number of RLKs were largely changed among different plants. Gene duplication, both fragmental and tandem, is the main cause of the rapid variation. We summarized the current progress in the study of RLKs in Rosaceae fruit trees, including genome-wide identification, the evolutionary characteristics, the roles of RLKs on cell growth and development and responses to biotic and abiotic stresses in Rosaceae fruit trees. The studies on the roles of RLKs in the development of Rosaceae fruit trees have focused on roots, fruits, and pollen tubes. Plant RLK genes have a great significance to the growth and development, environmental adaptation and disease resistance of fruit trees. However, the research results of plant RLKs in Rosaceae fruit trees are not deep enough compared with model plants. We suggested that the future investigations in this field could focus on specific traits of Rosaceae fruit

收稿日期: 2021-05-25; **修改稿收到日期:** 2021-08-06

基金项目: 国家自然科学基金 (31860545); 甘肃省高等学校产业支撑引导项目 (2019C-11); 甘肃农业大学“伏羲青年英才”计划 (Gaufx-03Y12)

作者简介: 左存武 (1985—), 男, 博士, 副教授, 研究方向为苹果、梨腐烂病抗病机制。E-mail: zuocw@gsau.edu.cn

* 通信作者: 陈佰鸿, 博士, 教授, 研究方向为苹果发育生物学。E-mail: bhch@gsau.edu.cn

trees, such as developmental stage transition, dormancy, self-incompatibility, fruit development and quality formation, interactions between rootstock and scion and specific diseases (Valsa canker, apple ring rot, etc.). Based on molecular breeding, the target RLKs will be screened and induced for rapid application in practical production.

Key words: RLKs; Rosaceae fruit tree; evolutionary characteristics; fruit tree development; abiotic resistance; disease resistance

类受体激酶(Receptor-Like Kinase,RLK)位于细胞膜,是细胞识别外界信息的重要渠道,被誉为植物生长发育和环境适应的“中央处理器”^[1]。因其功能的重要性,在拟南芥等模式植物中对 RLK 进行了广泛深入的研究。在生长发育方面,部分成员对茎^[2]、根毛^[3]、种子^[4]和花粉管^[5]等多个器官发育的调控作用被陆续证实。在环境适应方面,已陆续发现能够识别来自非生物逆境(如干旱、低温、盐胁迫等)和生物逆境(病原细菌、真菌和病毒等)的信号并激活抗性反应的 RLK 家族成员^[6-11]。

蔷薇科植物包括了苹果、梨、桃、樱桃、榲桲、杏、李、覆盆子和枇杷等多种具有重要经济价值的果树^[12]。其中,苹果、梨、桃、草莓、杏等栽培品种和山荆子、杜梨等重要砧木的基因组已陆续公布,为后续功能基因组研究提供了重要支撑(<https://www.rosaceae.org/>)。近年来,蔷薇科果树 RLK 在基因组范围的鉴定等工作已陆续开展,也有部分研究涉及其调控功能和调控机制,并已取得阶段性进展。然而,与模式植物相比,RLK 在蔷薇科果树方面的研究还存在较大差距。本研究总结了植物 RLK 在蔷薇科果树中的研究进展,并提出了建议的重点研究方向,以为后续工作的开展提供参考。

1 植物类受体激酶基因(RLKs)

RLK 基因是被子植物基因组中最为重要的基因家族之一,在拟南芥、水稻、杨树、大豆、棉花等多种植物中被陆续鉴定,存在多达 500~1 400 个成员^[13-19]。典型的 RLK 蛋白由 N-末端胞外结构域(extracellular domain,ECD)、跨膜区(transmembrane region,TM)和 C-末端胞内激酶结构域(kinase domain,KD)组成^[13]。ECD 类型较多,如 leucine-rich repeat(LRR)、legume lectin(L-LEC)、epidermal growth factor(EGF)、lysin motif(LysM)、Cysteine-rich repeat 和 Malectin 等^[20]。根据 KD 序列的多样性,可将 RLK 分为至少 60 个亚家族^[20]。多数亚家族具有相同或相似的 ECD 组成,如 LRR-RLK 亚家族几乎所有成员都包括至少一个

LRR 结构域。作为膜蛋白,RLK 通过 ECD 识别胞外信号、经 TM 将其传递至 KD,并激活下游胞内的分子响应网络^[21-24]。也有部分 RLKs 缺少 ECD,其通过与其他膜蛋白互作,进而调控细胞代谢^[23]。

RLK 在植物中存在较快的进化速率。与动物相比,植物基因组中 RLK 数目存在大量的扩增现象。动物、囊泡虫类等生物中仅存在不足 10 个 RLKs,但被子植物中存在多达 600 个以上^[23]。此外,不同植物类型中 RLK 数目也存在较大差异,如拟南芥中约 600 个成员,而水稻中多达约 1100 个^[13]。同一植物的不同 RLK 亚家族及同一亚家族在不同植物之间,扩增速率都存在较大差异。如 LRR-XIV 和 LRR-XIIa 在被子植物中的总体扩增速率高达 3,而 LRR-II 和 LRR-III 仅为 1.22;LRR-XIIb 在杨树中的扩增速率高达 12,而在植物中的总体扩增速率仅为 1.5^[25]。基因重复主要由串联重复和部分重复组成,是导致植物中 RLK 家族成员扩增的主要原因。RLK 中串联重复的多个成员参与植物对逆境信号的响应,而未发生基因重复的亚家族主要参与细胞生长发育^[26]。

2 蔷薇科果树 RLKs 鉴定

随着果树基因组序列的逐步完善,为 RLK 在全基因组范围的鉴定奠定了基础。目前,已对草莓 RLK 基因进行了系统鉴定,获得 639 个 RLKs^[27]。作者对苹果、梨、桃、杏等 9 种蔷薇科植物的 RLKs 进行了鉴定,发现其 RLK 家族成员数目介于 550~1 100 个之间(数据未发表)。此外,也有大量工作对各亚家族成员进行了基因组范围的鉴定,如蔷薇科植物富含亮氨酸 RLK(Leucine-rich repeat receptor-like protein kinase, LRR-RLK)和 Glyco_18-RLK(Gly-RLK)、苹果细胞壁相关 RLK(wall-associated RLK, WAK-RLK)、CrRLK1L、CRK、L-LEC-RLK、LysM-RLK、CR4、梨 CrRLK1L 和 CRK 等^[28-37]。多数植物中,LRR-RLK 家族成员数目最多,模式植物拟南芥中存在 225 个该家族成员,而蔷薇科果树苹果、梨、草莓、梅和桃中分别存在 244、

427、201、267 和 258 个成员^[37]。此外,朵虎等对 51 种植物 Gly-RLK 鉴定发现,葡萄、桃和苹果基因分别存在 2、4 和 6 个成员,芸香科果树甜橙和柑橘中分别存在 2 和 7 个成员,但单子叶植物和部分双子叶植物中不存在该亚家族成员^[29]。综上,果树基因组中存在数目庞大的 RLK 基因家族成员,不同果树间 RLK 家族和亚家族成员数目都存在较大差异。

3 果树 RLKs 的进化特征

与其他植物相比,被子植物的基因组存在较快的进化速率和复杂的进化特征,基因重复是导致该现象发生的重要原因之一^[38]。其中,部分重复和串联重复现象在被子植物基因组中极为普遍^[39-40]。蔷薇科果树的 LRR-RLK 中,梅中发生部分重复的基因成员占总数的 16%,梨中多达 51%;草莓中发生串联重复的基因成员占总数的 11.94%,而桃中多达 24%^[37]。因此,在蔷薇科不同果树间,RLK 存在差异较大的基因重复现象。此外,苹果 RLK 中,亚家族 WAK-RLK、CrRLK1L、L-LEC、CRK 和 LysM-RLK 发生串联重复的成员分别占该亚家族总基因的 36%、55.22%、56%、68.57% 和 33%,而亚家族 CR4 中未发现串联重复的成员,表明同一果树 RLK 不同亚家族之间的基因重复的频率存在较大差异^[28-30, 32-34]。综上所述,相同亚家族在蔷薇科不同果树之间、同一果树的亚家族之间都存在差异较大的部分重复和串联重复现象,是导致基因数目迅速变化的重要原因。

4 RLK 与果树发育

表达分析发现 RLK 在蔷薇科果树的多种器官中存在极具多样化的表达模式,部分 RLKs 的表达模式具有组织特异性,也有一些成员在多种组织中都有较高的表达量^[41-42]。此外,激素在植物细胞生长和发育过程中起重要的调控作用,而大多数 RLKs 启动子区域存在响应激素信号的顺式作用元件,也与多种激素受体存在直接的互作关系^[43]。同时,在模式植物中,调控根、茎、气孔、叶和花等器官发育的 RLKs 被陆续发现^[44]。然而,由于遗传转化难度高等限制因素,关于 RLK 调控蔷薇科果树器官发育的功能研究仍较少,已有的关于 RLK 调控蔷薇科果树发育的研究主要集中于根系、花粉管和果实发育(表 1)。

4.1 根系发育

在模式植物中,已发现的调控根系发育的有 LRR-RLK (CLV1、RPK2/TOAD2 和 BAK1)、CrRLK1L(FER)和 WAK-RLK(RHS10)亚家族成员^[3, 45]。拟南芥中,部分 RLK 家族成员参与初生根、侧根和根毛的发育调控^[46-47]。蔷薇科果树中,已确定调控根系发育的 RLK 主要为 LRR-RLK 亚家族成员。与野生型相比,*MdCEPR1* 在苹果愈伤组织和拟南芥过表达株系(细胞系)中,在低氮条件下的生长速率明显加快,且氮吸收相关基因表达显著上调,该基因过表达也可刺激侧根的发育^[48]。

4.2 花粉管发育

植物多个 CrRLK1Ls 参与花粉管的发育和对花粉的识别,进而影响到其授粉受精^[49]。拟南芥中多个 LRR-RLK 基因如 SUB、SERK1、ERL1 和 ERL2 等调控花器官的发育^[50-52]。梨 *CrRLK1L13* 和 *CrRLK1L26* 在花粉管发育过程中存在较高的表达量,推断其可能参与调控花粉管发育,进一步功能分析表明 *CrRLK1L26* 在花粉管伸长过程中起重要作用,而 *CrRLK1L13* 参与调控花粉管开裂^[31]。

4.3 果实发育

果实是果树生产的经济器官,果实品质性状是果树的特色性状^[53]。蔷薇科果树中,调控果实发育的 RLK 主要分布于 CrRLK1L、LysM-RLK 和 LRR-RLK 亚家族,主要调控果实成熟速度、果形指数和内在品质形成。将苹果 CrRLK1L 家族成员 *MdFERL6* 和 *MdFERL1* 在番茄中过表达后,降低了乙烯的产生量并减缓了果实的成熟速度,并都与乙烯合成酶 *MdSAMS* 存在直接的互作关系,表明其通过抑制果实内乙烯的产生而减缓其成熟速度^[54]。相似地,草莓 CrRLK1L 家族成员 *FaMR-LK47* 通过抑制 ABA 信号通路基因的表达而负调控果实成熟,并与蔗糖的积累呈正相关关系^[55]。草莓 LRR-RLK 成员 *FaRIPK1* 与 ABA 受体存在直接的互作关系,并正调控果实成熟进程,利用瞬时表达将其在草莓果实中沉默后,减缓了草莓果实的成熟速度^[56]。Cao 等^[57]从‘红玉’与‘金冠’的杂交群体中筛选了与果形指数相关的分子标记,发现 LysM-RLK 家族成员 *MDP0000135244* 可能与苹果果形指数相关联。

5 RLK 与果树非生物抗性

表达分析表明蔷薇科果树大量的 RLKs 可被非

生物胁迫诱导,且启动子区域存在大量响应低温、干旱等非生物胁迫信号的顺式作用元件(表 1),但在该领域深入的功能分析还很少^[27-30]。ABA 是重要的非生物逆境响应的信号物质,在干旱等非生物胁迫下起重要的调控作用^[58]。草莓 LRR-RLK 与 ABA 受体存在直接的互作关系,表明其间接或直接参与蔷薇科果树对非生物逆境的响应^[56]。与野生型相比,梨 Lectin-RLK 亚家族成员 *PcLRLK066* 在拟南芥中过表达后显著降低其对盐胁迫和渗透胁迫的抗性^[59]。

6 RLK 与果树抗病性

在植物生长发育过程中遭受到多种病虫害的侵

袭,因此研究 RLK 调控生物抗性也是研究的热点^[60]。作为重要的模式识别受体(PRRs),RLK 识别病原菌分子信号,激发受体激活的免疫反应(PRR triggered immunity,PTI)并在激活免疫反应过程中起重要作用^[61-63]。发现的 RLK 中,几乎所有的亚家族都存在调控植物抗性的成员。然而,RLK 调控蔷薇科果树抗性的功能研究还比较少,已发现调控生物胁迫抗性的 RLK 主要分布于 LRR-RLK、LysM-RLK、L-LEC-RLK 和 B-Lectin-RLK 亚家族(表 1)。

6.1 细菌性病害

火疫病是毁灭性细菌性病害,已对全球苹果和梨产业健康发展造成了严重的威胁。在筛选火疫病

表 1 参与调控蔷薇科果树生长发育和抗性的 RLKs				
Table 1 RLKs involved in regulating apple growth, development and resistance				
亚家族 Subfamily	成员名称 Member name	树种 Species	功能 Function	参考文献 References
LRR-RLK	<i>CLV1</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	负调控根系生长 Negatively regulating root growth	[45]
LRR-RLK	<i>RPK2/TOAD2</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	与根系生长有关 Related to root growth	[45]
LRR-RLK	<i>BAK1</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	负调控根分生区大小 Negatively regulating root meristem size	[45]
CrRLK1L	<i>FER</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	调控根部细胞伸长,参与配子体相互作用 Regulating root cell elongation and involved in gametophyte interactions	[46]
WAK-RLK	<i>RHS10</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	负调控根毛长度 Negatively regulating root hair length	[3]
LRR-RLK	<i>CEPR1</i>	苹果 Apple	氮吸收、侧根发育 Nitrogen uptake and lateral root development	[48]
CrRLK1L	<i>BUPS1; BUPS2</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	雌蕊中花粉管正常顶端生长所必需的 Necessary for normal apical growth of the pollen tube in the pistil	[49]
LRR-RLK	<i>SUB</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	调节花器官发育 Regulating floral organ development	[50]
LRR-RLK	<i>SERK1</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	调节器官脱落 Regulating organ shedding	[51]
LRR-RLK	<i>ERL1; ERL2</i>	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	影响细胞增殖和器官生长 Affects cell proliferation and organ growth	[52]
CrRLK1L	<i>CrRLK1L13; CrRLK1L26</i>	梨 Pear	调节花粉管破裂 Regulating pollen tube rupture and elongation	[31]
CrRLK1L	<i>FERL6; FERL1</i>	苹果 Apple	负调控果实成熟 Negatively regulating fruit ripening	[54]
CrRLK1L	<i>FaMRLK47</i>	草莓 Strawberry	负调控果实成熟 Negatively regulating fruit ripening	[55]
LRR-RLK	<i>FaRIPK1</i>	草莓 Strawberry	正调控果实成熟 Positively regulating fruit ripening	[56]
LysM-RLK	—	苹果 Apple	影响苹果果实果形指数 Influence on apple fruit shape index	[57]
Lectin-RLK	<i>PcLRLK066</i>	梨 Pear	参与盐胁迫和渗透胁迫 Involved in salt stress and osmotic stress	[59]
B-lectin-RLK	<i>BAC46H22</i>	苹果 Apple	参与调控苹果火疫病抗性 Involved in the regulation of apple fire blight resistance	[64]
LRR-RLK	<i>Rvi12_Cd5; LRPK_{m1}</i>	苹果 Apple	响应苹果黑星病信号 Responding to apple scab disease signals	[66-67]
LRR-RLK	<i>LRPK_p</i>	梨 Pear	负调控幸水梨对黑星病的抗性 Negatively regulating resistance to scab in Japanese pear	[68]
LysM-RLK	<i>MdCERK1</i>	苹果 Apple	调控苹果对立枯病菌的抗性 Regulating apple resistance to <i>Rhizoctonia solani</i>	[69]
L-type LecRLK	<i>PbLRK138</i>	梨 Pear	诱导细胞死亡和抗性基因的表达 Induction of cell death and expression of resistance genes	[70]

抗性基因方面,各国科技工作者投入了大量的精力,发现参与火疫病抗性调控的主要为 LRR-RLK 和 B-lectin-RLK 亚家族成员。基于 QTL 定位,确定了苹果 B-lectin-RLK 亚家族成员 *BAC46H22* 参与了火疫病抗性的调控^[64]。火疫病菌致病相关效应子 *dspA/E* 与苹果 4 个 LRR-RLK 存在直接的互作关系,表明苹果 LRR-RLK 也参与了苹果对火疫病菌信号的响应^[65]。

6.2 真菌性病害

苹果等多种蔷薇科果树也遭受真菌性病害的严重威胁,如腐烂病、轮纹病、黑星病、锈病等。已发现的响应病原真菌信号的 RLK 主要分布于 LRR-RLK、LysM-RLK、L-lectin-RLK 等。

LRR-RLK 亚家族成员在真菌性病害中的研究较为广泛,蔷薇科果树 LRR-RLK 在调控黑星病抗性的作用也被逐步证实。其中,基于 QTL 发现,与黑星病抗性关联的区域存在该亚家族成员 *Rvi12_Cd5*,表明其参与苹果对黑星病的抗性^[66]。LRR-RLK 亚家族成员 *LRPKm1* 的表达可被黑星病病原菌和 SA 诱导,表明其激活的抗性反应与 SA 信号关联^[67]。此外,梨 LRR-RLK 亚家族成员 *LRP-Kp* 负调控幸水梨(Kousui)对黑星病的抗性^[68]。以上结果表明,LRR-RLK 可能参与蔷薇科果树对黑星病等真菌病害的抗性反应,但具体抗性机制仍需进一步深入研究。

作为几丁质受体,植物 LysM-RLKs 亚家族成员在响应多种病原真菌信号中的重要作用已被证实。相似地,苹果 *MdCERK1* 是一种防卫响应相关的 PRRs,也可识别几丁质和苹果立枯病病原菌(*Rhizoctonia solani*)信号^[69],表明 LysM 家族成员响应植物病原信号的作用机制在植物中相对保守。

L-LEC-RLK 是植物中调控生物抗性一类重要的 RLKs,其参与植物对多种病原真菌和细菌信号的响应。梨 L-type LecRLK 基因 *PbLRK138* 在烟草中瞬时表达分析表明其诱导细胞死亡和抗性基因的表达,表明该基因调控参与其防卫反应^[70]。

7 展 望

因 RLK 在植物生长发育和环境适应过程的重

要调控作用,对其功能的研究一直是植物学领域研究的热点之一。近年来,在 RLK 调控蔷薇科果树生长发育和环境适应方面进行了大量的研究工作。然而,与模式植物相比,在研究的广度和深度上都存在较大差距。未来的工作中,可从以下几个方面开展广泛深入的研究,以提高工作效率。

7.1 集中于蔷薇科果树的重要性状和特色性状

与模式植物相比,发育阶段转换、休眠、自交不亲和特性、单性结实、果实的发育和品质形成、砧木与接穗的相互作用、光合产物的运转及对特异病虫害(如苹果树腐烂病、苹果轮纹病等枝干性病害)免疫响应等是蔷薇科果树的重点和特色领域。在 RLK 功能研究中,建议将研究集中于以上特色领域,避免与模式植物研究领域的重复。

7.2 高效、准确预测 RLK 的功能

RLK 基因家族成员数目庞大,高效筛选目标基因可极大地提高工作效率。已发现串联重复的基因多参与了植物对逆境的响应,而未发生重复的基因成员主要调控植物生长发育,表明相似功能的基因可能与一些进化特征相关联。因此,结合生物信息分析和数据验证,总结出功能与进化特点的关联性,预测基因的功能,可降低筛选目标基因的工作量。

7.3 充分利用高效的基因功能验证技术

蔷薇科果树的遗传转化效率低、周期长,极大地限制了 RLK 功能验证的效率。果实和叶片瞬时表达、愈伤组织遗传转化等功能验证的技术手段周期短、效率高。充分利用以上高效的实验技术可缩短 RLK 功能分析的周期,提高效率。

7.4 研究主效 RLKs 的诱导方式

多种外源物质可增强或抑制植物大量基因的表达。通过候选外源物质处理和表达分析研究目标基因表达的诱导途径,可实现对研究成果的快速推广应用。

7.5 基于基因编辑等技术加速分子育种进程

充分利用基因编辑等现代分子育种技术,将目标基因导入蔷薇科果树,获得符合食品安全要求的转基因新品种是未来的重要方向之一。而优化遗传转化体系、提高转化效率将加速分子育种的进程,有利于将获得的目标 RLK 尽快投入生产应用。

参考文献:

[1] HARDIE D G. Plant protein serine/threonine kinases: classification and functions[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 97-131.

- [2] FISHER K, TURNER S. PXY, a receptor-like kinase essential for maintaining polarity during plant vascular-tissue development[J]. *Current Biology*, 2007, **17**(12): 1 061-1 066.
- [3] HWANG Y, LEE H, LEE Y S, *et al.* Cell wall-associated ROOT HAIR SPECIFIC 10, a proline-rich receptor-like kinase, is a negative modulator of *Arabidopsis* root hair growth[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, **67**(6): 2 007-2 022.
- [4] GERMAIN H, GRAY-MITSUMUNE M, LAFLEUR E, *et al.* ScORK17, a transmembrane receptor-like kinase predominantly expressed in ovules is involved in seed development[J]. *Planta*, 2008, **228**(5): 851-862.
- [5] LIU L T, ZHENG C H, KUANG B, *et al.* Receptor-like kinase RUPO interacts with potassium transporters to regulate pollen tube growth and integrity in rice[J]. *PLoS Genetics*, 2016, **12**(7): e1006085.
- [6] GÓMEZ-GÓMEZ L, BOLLER T. FLS2: an LRR receptor-like kinase involved in the perception of the bacterial elicitor flagellin in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Cell*, 2000, **5**(6): 1 003-1 011.
- [7] BROTMAN Y, LANDAU U, PNINI S, *et al.* The LysM receptor-like kinase LysM RLK1 is required to activate defense and abiotic-stress responses induced by overexpression of fungal chitinases in *Arabidopsis* plants[J]. *Molecular Plant*, 2012, **5**(5): 1 113-1 124.
- [8] WU F Q, SHENG P K, TAN J J, *et al.* Plasma membrane receptor-like kinase leaf panicle 2 acts downstream of the drought and salt tolerance transcription factor to regulate drought sensitivity in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, **66**(1): 271-281.
- [9] RADUTOIU S, MADSEN L H, MADSEN E B, *et al.* Plant recognition of symbiotic bacteria requires two LysM receptor-like kinases[J]. *Nature*, 2003, **425**(6 958): 585-592.
- [10] HEESE A, HANN D R, GIMENEZ-IBANEZ S, *et al.* The receptor-like kinase SERK3/BAK1 is a central regulator of innate immunity in plants[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **104**(29): 12 217-12 222.
- [11] ZHANG X J, HAN X M, SHI R, *et al.* *Arabidopsis* cysteine-rich receptor-like kinase 45 positively regulates disease resistance to *Pseudomonas syringae*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, **73**: 383-391.
- [12] YAMAMOTO T, TERAOKAMI S. Genomics of pear and other Rosaceae fruit trees[J]. *Breeding Science*, 2016, **66**(1): 148-159.
- [13] SHIU S H, KARLOWSKI W M, PAN R S, *et al.* Comparative analysis of the receptor-like kinase family in *Arabidopsis* and rice[J]. *The Plant Cell*, 2004, **16**(5): 1 220-1 234.
- [14] DEZHSETAN S. Genome scanning for identification and mapping of receptor-like kinase (RLK) gene superfamily in *Solanum tuberosum*[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2017, **23**(4): 755-765.
- [15] YAN J, LI G, GUO X, *et al.* Genome-wide classification, evolutionary analysis and gene expression patterns of the kinome in *Gossypium* [J]. *PLoS One*, 2018, **13**(5): e0197392.
- [16] ZHU K K, WANG X L, LIU J Y, *et al.* The grapevine kinome: Annotation, classification and expression patterns in developmental processes and stress responses[J]. *Horticulture Research*, 2018, **5**: 19.
- [17] YAN J, SU P S, WEI Z R, *et al.* Genome-wide identification, classification, evolutionary analysis and gene expression patterns of the protein kinase gene family in wheat and *Aegilops tauschii*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2017, **95**(3): 227-242.
- [18] WOLF S. Plant cell wall signalling and receptor-like kinases[J]. *Biochemical Journal*, 2017, **474**(4): 471-492.
- [19] LIU J Y, CHEN N N, GRANT J N, *et al.* Soybean kinome: Functional classification and gene expression patterns[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, **66**(7): 1 919-1 934.
- [20] DIEVART A, GOTTIN C, PÉRIN C, *et al.* Origin and diversity of plant receptor-like kinases[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2020, **71**: 131-156.
- [21] AFZAL A J, WOOD A J, LIGHTFOOT D A. Plant receptor-like serine threonine kinases: Roles in signaling and plant defense[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2008, **21**(5): 507-517.
- [22] VAN DER GEER P, HUNTER T, LINDBERG R A. Receptor protein-tyrosine kinases and their signal transduction pathways[J]. *Annual Review of Cell Biology*, 1994, **10**: 251-337.
- [23] NODINE M D, BRYAN A C, RACOLTA A, *et al.* A few standing for many: Embryo receptor-like kinases[J]. *Trends in Plant Science*, 2011, **16**(4): 211-217.
- [24] MORILLO S A, TAX F E. Functional analysis of receptor-like kinases in monocots and dicots[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, **9**(5): 460-469.
- [25] FISCHER I, DIÉVART A, DROC G, *et al.* Evolutionary dynamics of the leucine-rich repeat receptor-like kinase (LRR-RLK) subfamily in angiosperms[J]. *Plant Physiology*, 2016, **170**(3): 1 595-1 610.
- [26] LEHTI-SHIU M D, ZOU C, HANADA K, *et al.* Evolutionary history and stress regulation of plant receptor-like kinase/pelle genes [J]. *Plant Physiology*, 2009, **150**(1): 12-26.
- [27] LIU H, QU W, ZHU K K, *et al.* The wild strawberry kinome: Identification, classification and transcript profiling of protein kinases during development and in response to gray mold infection[J]. *BMC Genomics*, 2020, **21**(1): 635.
- [28] ZUO C W, LIU Y L, GUO Z G, *et al.* Genome-wide annotation and expression responses to biotic stresses of the wall-

- associated kinase-receptor-like kinase (WAK-RLK) gene family in apple (*Malus domestica*)[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2019, **153**(3): 771-785.
- [29] 朱 虎, 赵兴刚, 吕前前, 等. 植物 Gly-RLK 基因家族鉴定及其在苹果中的表达分析[J]. 园艺学报, 2020, **47**(10): 1 883-1 894.
- DUO H, ZHAO X G, LÜ Q Q, *et al.* Identification of plant gly-RLK gene family and expressional analysis in apple[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2020, **47**(10): 1 883-1 894.
- [30] ZUO C W, ZHANG W N, MA Z H, *et al.* Genome-wide identification and expression analysis of the CrRLK1L gene family in apple (*Malus domestica*)[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2018, **36**(5/6): 844-857.
- [31] KOU X B, QI K J, QIAO X, *et al.* Evolution, expression analysis, and functional verification of *Catharanthus roseus* RLK1-like kinase (CrRLK1L) family proteins in pear (*Pyrus bretchneideri*)[J]. *Genomics*, 2017, **109**(3-4): 290-301.
- [32] 田 丹, 朱 虎, 刘 河, 等. 苹果 L-LEC-RLK 基因家族鉴定及响应病原真菌信号的表达分析[J]. 园艺学报, 2019, **46**(3): 421-432.
- TIAN D, DUO H, LIU H, *et al.* Genome wide identification and expression patterns in response to signals from fungal pathogens of L-LEC-RLK gene family in apple[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2019, **46**(3): 421-432.
- [33] 左存武, 张卫娜, 毛 娟, 等. 苹果 LysM 类受体激酶基因家族鉴定与表达分析[J]. 园艺学报, 2017, **44**(4): 733-742.
- ZUO C W, ZHANG W N, MAO J, *et al.* Genome wide identification and expression analysis of LysM receptorlike kinase in apple[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2017, **44**(4): 733-742.
- [34] 吕前前, 刘钰玺, 李静轩, 等. 苹果 CR4 基因家族鉴定与表达分析[J]. 园艺学报, 2018, **45**(10): 2 019-2 029.
- LÜ Q Q, LIU Y X, LI J X, *et al.* Identification and expression analysis of CR4 in apple[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2018, **45**(10): 2 019-2 029.
- [35] 刘 河, 朱 虎, 赵 丹, 等. 梨 CRK 家族基因及其腐烂病菌侵染响应成员的鉴定[J]. 园艺学报, 2020, **47**(5): 963-973.
- LIU H, DUO H, ZHAO D, *et al.* Identification of CRK gene family in pear and its members in response to signals of *Valsa pyri*[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2020, **47**(5): 963-973.
- [36] ZUO C W, LIU H, LV Q, *et al.* Genome-wide analysis of the apple (*Malus domestica*) cysteine-rich receptor-like kinase (CRK) family: Annotation, genomic organization, and expression profiles in response to fungal infection[J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2020, **38**(1): 14-24.
- [37] SUN J M, LI L T, WANG P, *et al.* Genome-wide characterization, evolution, and expression analysis of the leucine-rich repeat receptor-like protein kinase (LRR-RLK) gene family in Rosaceae genomes[J]. *BMC Genomics*, 2017, **18**(1): 1-15.
- [38] RENSING S A. Gene duplication as a driver of plant morphogenetic evolution[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014, **17**: 43-48.
- [39] COSTELLO R, EMMS D M, KELLY S. Gene duplication accelerates the pace of protein gain and loss from plant organelles[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2020, **37**(4): 969-981.
- [40] VIVANCO J M, BALUKA F. Signaling and Communication in Plants[M]. Berlin: Springer, 2012: 1-22.
- [41] CELTON J M, GAILLARD S, BRUNEAU M, *et al.* Widespread anti-sense transcription in apple is correlated with siRNA production and indicates a large potential for transcriptional and/or post-transcriptional control[J]. *New Phytologist*, 2014, **203**(1): 287-299.
- [42] ZHENG L W, MA J J, MAO J P, *et al.* Genome-wide identification of SERK genes in apple and analyses of their role in stress responses and growth[J]. *BMC Genomics*, 2018, **19**(1): 962.
- [43] DU J B, JIANG H K, SUN X, *et al.* Auxin and gibberellins are required for the receptor-like kinase ERECTA regulated hypocotyl elongation in shade avoidance in *Arabidopsis*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, **9**: 124.
- [44] WU Y Z, XUN Q Q, GUO Y, *et al.* Genome-wide expression pattern analyses of the *Arabidopsis* leucine-rich repeat receptor-like kinases[J]. *Molecular Plant*, 2016, **9**(2): 289-300.
- [45] WIERZBA MP TAX FE. Notes from the underground: Receptor-like kinases in *Arabidopsis* root development [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, **55**(12): 1 224-1 237.
- [46] HARUTA M, GADDAMEEDI V, BURCH H, *et al.* Comparison of the effects of a kinase-dead mutation of *FERONIA* on ovule fertilization and root growth of *Arabidopsis* [J]. *FEBS Letters*, 2018, **592**(14): 2 395-2 402.
- [47] 黎 艳, 孙孟园, 蒋亨珂, 等. 类受体激酶调控根生长发育的研究进展[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(12): 2 336-2 346.
- LI Y, SUN M Y, JIANG H K, *et al.* Advance in receptor-like kinases in root growth and development control[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(12): 2 336-2 346.
- [48] LI R, AN J P, YOU C X, *et al.* Molecular cloning and functional characterization of the CEP RECEPTOR 1 gene *Md-CEPR1* of apple (*Malus × domestica*)[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2020, **140**(3): 539-550.
- [49] ZHU L, CHU L C, LIANG Y, *et al.* The *Arabidopsis* CrRLK1L protein kinases BUPS₁ and BUPS₂ are required for normal growth of pollen tubes in the pistil[J]. *The Plant Journal*, 2018, **95**(3): 474-486.
- [50] YADAV R K, FULTON L, BATOUX M, *et al.* The *Arabidopsis* receptor-like kinase STRUBBELIG mediates inter-

cell-layer signaling during floral development[J]. *Developmental Biology*, 2008, **323**(2): 261-270.

[51] LEWIS M W, LESLIE M E, FULCHER E H, *et al.* The SERK1 receptor-like kinase regulates organ separation in *Arabidopsis* flowers[J]. *The Plant Journal*, 2010, **62**(5): 817-828.

[52] SHPAK E D, BERTHIAUME C T, HILL E J, *et al.* Synergistic interaction of three ERECTA-family receptor-like kinases controls *Arabidopsis* organ growth and flower development by promoting cell proliferation[J]. *Development* (Cambridge, England), 2004, **131**(7): 1 491-1 501.

[53] 韩明丽, 刘永立, 郑小艳, 等. 梨遗传连锁图谱的构建及部分果实性状 QTL 的定位[J]. *果树学报*, 2010, **27**(4): 496-503.

HAN M L, LIU Y L, ZHENG X Y, *et al.* Construction of a genetic linkage map and QTL analysis for some fruit traits in pear[J]. *Journal of Fruit Science*, 2010, **27**(4): 496-503.

[54] JIA M R, DU P, DING N, *et al.* Two *FERONIA*-like receptor kinases regulate apple fruit ripening by modulating ethylene production[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, **8**: 1 406.

[55] JIA M, DING N, ZHANG Q, *et al.* A *FERONIA*-like receptor kinase regulates strawberry (*Fragaria* × *ananassa*) fruit ripening and quality formation[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, **8**: 1 099.

[56] HOU B Z, XU C, SHEN Y Y. A leu-rich repeat receptor-like protein kinase, FaRIPK1, interacts with the ABA receptor, FaABAR, to regulate fruit ripening in strawberry[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, **69**(7): 1 569-1 582.

[57] CAO K, CHANG Y S, SUN R, *et al.* Candidate gene prediction via quantitative trait locus analysis of fruit shape index traits in apple[J]. *Euphytica*, 2015, **206**(2): 381-391.

[58] LEE S C, LUAN S. ABA signal transduction at the crossroad of biotic and abiotic stress responses[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2012, **35**(1): 53-60.

[59] 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.

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 Journal of Agricultural Sciences*, 2017, **33**(2): 404-411.

[60] STRANGE R N, SCOTT P R. Plant disease: A threat to global food security[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2005, **43**: 83-116.

[61] MONAGHAN J, ZIPFEL C. Plant pattern recognition receptor complexes at the plasma membrane [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, **15**(4): 349-357.

[62] ZHANG J, ZHOU J M. Plant immunity triggered by microbial molecular signatures[J]. *Molecular Plant*, 2010, **3**(5): 783-793.

[63] SAIJO Y, LOO E P, YASUDA S. Pattern recognition receptors and signaling in plant-microbe interactions [J]. *The Plant Journal*, 2018, **93**(4): 592-613.

[64] EMERIEWEN O F, RICHTER K, PIAZZA S, *et al.* Towards map-based cloning of FB_Mfu10: Identification of a receptor-like kinase candidate gene underlying the *Malus fusca* fire blight resistance locus on linkage group 10[J]. *Molecular Breeding*, 2018, **38**(8): 1-14.

[65] MENG X D, BONASERA J M, KIM J F, *et al.* Apple proteins that interact with DspA/E, a pathogenicity effector of *Erwinia amylovora*, the fire blight pathogen[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2006, **19**(1): 53-61.

[66] PADMARASU S, SARGENT D J, PATOCCHI A, *et al.* Identification of a leucine-rich repeat receptor-like serine/threonine-protein kinase as a candidate gene for Rvi12 (Vb)-based apple scab resistance[J]. *Molecular Breeding*, 2018, **38**(6): 1-14.

[67] COVA V, PARIS R, PASSEROTTI S, *et al.* Mapping and functional analysis of four apple receptor-like protein kinases related to LRPKm1 in HcrVf2-transgenic and wild-type apple plants[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2010, **6**(3): 389-403.

[68] FAIZE M, FAIZE L, ISHII H. Characterization of a leucine-rich repeat receptor-like protein kinase (LRPK) gene from Japanese pear and its possible involvement in scab resistance [J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2007, **73**(2): 104-112.

[69] ZHOU Z, TIAN Y, CONG P H, *et al.* Functional characterization of an apple (*Malus* × *Domestica*) LysM domain receptor encoding gene for its role in defense response[J]. *Plant Science*, 2018, **269**: 56-65.

[70] 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.

(编辑:宋亚珍)