

· 研究进展 ·

植物受体激酶的结构生物学研究进展

——国家自然科学基金重点项目阶段性研究成果综述

韩志富 宋文 王继纵 汤娇 孙亚东
余继 刘婷婷 刘培源 胡泽汗 柴继杰*

(清华大学生命科学学院, 北京 100084)

[摘要] 在国家自然科学基金重点项目“植物富含亮氨酸重复序列型受体及其信号转导通路的结构生物学研究”的大力资助下, 经过本课题组四年多的努力, 我们在植物受体激酶的配体识别及活化机制研究上取得了一系列的重要创新成果, 提出了植物受体激酶活化的普遍模式——二聚化模式。本项目的研究奠定了我国在植物受体激酶结构生物学的国际领先地位。

[关键词] 结构生物学; 植物受体激酶; 配体识别; 受体活化

1 立项背景

植物作为地球生态圈的重要组成部分, 为许多生物包括人类提供了生存保障。如今地球的大气组成(O_2/CO_2)是上亿年植物与动物共同演化的结果, 也是我们现在赖以生存的基础。植物不仅为我们提供食物、药物、木料、燃料等, 还营造了美好的生活环境。我国现今人口多、底子薄、资源相对短缺以及经济快速发展导致环境持续恶化的基本国情, 要求我们的农业生产须要从传统农业向现代农业转变, 利用现代生物学手段实现粮食作物的高产。然而由于气候变幻莫测以及植物病害防治措施的缺乏, 每年由病原微生物引起的作物病害越来越严重, 且难以预测, 这极大地威胁和制约着我国农业的发展。而用来对抗病害的化学农药的滥用, 更是极大地破坏了周围的生态系统, 危害了我们的环境卫生。国际上已经越来越重视植物的正常生理活动研究、病原微生物相互作用的理论研究以及生物产业的发展和升级。因此, 立足于国家粮食安全、可持续发展和生物产业发展战略, 我们需要加强对植物正常生理活动的研究, 以求从中找到解决这些困境的灵感与思路。

随着分子生物学、基因组学、正反向遗传学、生

态学和生物化学等学科研究的持续深入发展, 人们发现植物同动物一样, 也具有视、听、触、呼吸等功能。动物主要是由一些细胞膜上的受体蛋白(GPCR、TLR和酪氨酸受体激酶等)来识别多种多样的环境、病原微生物和自身分泌的信号分子。经过长期大量地寻找, 人们在植物中并没有发现类似于动物上述的典型受体蛋白。但是许多物种基因组学的研究揭示, 植物通过细胞膜中存在大量的受体样激酶(拟南芥大约600多个和水稻大约1000多个)来承担着类似动物中上述受体的多样化功能^[1]。例如, BRI1(brassinosteroid-insensitive 1)与BAK1(bri1-associated kinase 1)通过感受植物小分子激素油菜素内酯来广泛影响植物的生长与发育; 模式识别受体FLS2(flagellin-sensitive 2)和EFR(ef-tu receptor)通过识别病原菌保守的鞭毛蛋白或翻译延长因子来启动植物的基本防御反应; 模式识别受体CERK1(chitin elicitor receptor kinase 1)通过识别真菌表面的相关分子模式几丁质复合物启动植物的基本防御反应; 豆科的NFR1和NFR5受体激酶通过识别根瘤菌的成瘤因子来启动具有固氮功能的根瘤器官的形成; 植物柱头自交不亲和和相关SRK受体样激酶通过识别源于自身花粉的SCR以抑制其花粉管的萌发等等。

收稿日期: 2016-3-28; 修回日期: 2016-04-21

* 通信作者, Email: chajij@tsinghua.edu.cn

植物受体激酶是一类含有单次穿膜结构域的膜蛋白,其一般包含膜外结合识别配体的胞外结构域、单次穿膜结构域及胞内的信号传递激酶结构域。当植物体内的生长发育信号及源于病原微生物的危险信号与相应受体的胞外配体结合结构域结合时,这些信号通过诱导受体形成同源或异源二聚化或寡聚化来激活胞内的激酶结构域活性,进而通过磷酸化及去磷酸化的级联通路激活下游的效应基因表达,从而引起生长或抗病等各种特定表型^[2]。尽管我们对这些受体激酶在遗传及生化上的认识已经取得了很大的进步,但是一些关键性问题还没有解决。我们将主要利用结构生物学手段和其它方法的结合来研究这些受体激酶识别的配体类型及活化机理。我们希望相关研究能为粮食生产及抗病作物的培育奠定理论基础,并希望通过我们的研究项目解决以下的关键科学问题:

(1) 受体激酶如何识别性质种类差异巨大的多样化配体信号。

(2) 受体激酶如何活化进而将信号传入胞内。

2 研究进展及成果

我们于2011年获得了国家自然科学基金重点项目“植物富含亮氨酸重复序列型受体及其信号转导通路的结构生物学研究”的资助(项目批准号:31130063),并于随后在一系列重要植物受体激酶的机理研究上取得了重要突破。

2.1 在重要植物小分子激素—油菜素内酯的识别及受体活化领域取得系列成果

油菜素内酯(brassinosteroid, BR)是一种重要的天然植物激素。目前,在各种作物中已经发现60多种油菜素内酯化合物,其广泛存在于植物的花粉、种子、茎和叶等器官中。它能充分激发植物内在潜能,促进作物生长和增加作物产量,提高作物的抗病、抗盐和抗冻能力,使作物的抗逆性增强,减轻除草剂对作物的药害。近年来人们对其作用及信号转导通路进行了大量研究,获得了许多有意义的成果,重要的一点就是发现BRI1是BR的细胞膜受体,但对于二者的结合机制一直不清楚。

2011年,我们解析了BL(brassinolide)与BRI1受体胞外区复合物结构。首次表明BRI1不同于动物中常见的TLR的马蹄形结构,BRI1由25个亮氨酸基序LRR(leucine-rich repeats)串联在一起形成一个高度弯曲的螺旋管状结构。其结构的另一显著特点是在螺旋管的内侧有一个岛状结构域,以前的

生化实验认为岛状结构域与临近的亮氨酸基序参与配体油菜素内酯的识别。我们的晶体结构显示岛状结构域确实参与了配体的结合,但是只有岛状结构域是不够的,其需要与临近的亮氨酸基序骨架共同构成一个可以容纳配体的小凹陷,受体与配体形成了很好的形状与电荷互补,BRI1蛋白与BL识别的作用力主要由疏水相互作用构成,这也可以解释为什么受体可以结合许多结构不同的油菜素内酯化合物。复合物的晶体结构也提示油菜素内酯的七元B环上的六位酮基氧和23位的羟基对于配体的选择性是必要的。这些结构信息也有助于设计新的非油菜素内酯小分子,以达到根据需求控制植物的性状来满足人类的需要。我们揭示的结构不仅解释了BRI1如何识别BL,更重要的是突破了以前人们认为的对于甾类激素例如雌激素主要是由胞浆或核内的受体识别的模式,揭示了一种存在于细胞膜上的全新的识别甾类激素的结构域,表明细胞膜表面也可以做为甾类激素发挥作用的部位,对于哺乳动物甾类激素膜表面受体的认识也有重要启示意义。

相关成果2011年以研究论文“Structural insight into brassinosteroid perception by BRI1”发表在*Nature*上^[3],并在中国科学院编写的《2012科学发展报告》里以《BRI1识别油菜素内酯及其活化的分子机制》发文进行介绍。该研究成果也被中国科学技术信息研究所评为2011年中国影响国际最有影响力百篇文章之一。

随后,我们科研团队经过不断的努力,在2013年又成功解析了结合共受体BAK1胞外区的BRI1LRR-BL-BAK1LRR三元复合物晶体结构(图1),揭示了共受体BAK1在这一重要植物激素中发挥作用的详细机理,明确了受体活化的分子水平机制^[4]。正如我们在2011年的*Nature*文章中所推测的一样,激素BL结合在BRI1胞外区所产生的新的平面形成了共受体的结合位点,共受体BAK1的N末端帽子与激素2、3位羟基及溶液暴露面相互作用,使原先在BRI1结合BL复合物中没有阐明作用的激素2、3位羟基的重要性得到了阐明。复合物结构也对一些重要的遗传突变结果给出了合理的解释。另外,我们通过研究发现BRI1-BAK1异源二聚体的形成不仅需要BL的存在,而且还受到溶液PH值的影响:酸性条件促进结合,而碱性条件抑制结合。植物生长素促生长的一个重要原因就是促进细胞外酸化—酸生长理论,而植物感受病原菌后即时效应之一就是使细胞外快速碱化—生长抑制。我

们的实验结果可能提示 BRI1 在这两种现象中扮演着整合的角色。

相关研究成果 2013 年 10 月以“Structure reveals that BAK1 as a co-receptor recognizes the BRI1-bound brassinolide”发表在国际著名期刊 *Cell Research* 上。同时我们也解析了 BRI1 同源基因 BRL1 与激素 BL 复合物的晶体结构,揭示了不同同源受体识别不同 BL 的结构差异基础^[5]。相关研究成果 2013 年以《Structural basis for differential recognition of brassinolide by its receptors》发表在 *Protein & Cell* 期刊上。

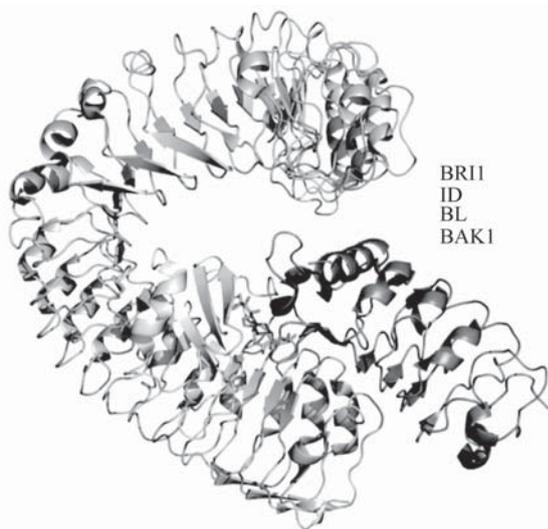


图 1 BRI1LRR-BL-BAK1LRR 三元复合物晶体结构

2.2 在病原真菌引起的植物先天免疫反应机理中取得重要进展

先天免疫是动植物免疫系统的重要组成部分,在植物的细胞膜上存在多种模式识别受体(pattern recognition receptors, PRRs),通过识别病原体上的一些共有的、保守的分子基序(即病原相关分子模式 pathogen-associated molecular patterns, PAMP),引发先天免疫反应。真菌病原体细胞壁的主要组分几丁质是由 β -1,4 糖苷键连接的 N-乙酰氨基葡萄糖的多聚物,其可作为一种病原分子相关模式刺激植物产生基础免疫反应。几丁质在拟南芥中的受体 AtCERK1 是一种 LysM 类型的受体样激酶,胞外含有三个串联的 LysM 结构域。已有的研究表明,体外表达纯化的 AtCERK1 能直接结合几丁质,但是其识别几丁质的分子机制和结合几丁质后的激活机制却亟待阐明。

我们通过解析 AtCERK1 的胞外区与几丁质五糖的复合物结构(图 2),阐明了 AtCERK1 通过识别几丁质上的 N-乙酰基团从而特异性识别几丁质的

分子机制。在结构的提示下,通过与周俭民研究组合作,多种体外生化和植物体内实验证明了植物细胞膜上的 AtCERK1 通过胞外 LysM 结构域二聚化来完成配体感应并激活下游防卫反应信号通路。通过竞争实验发现几丁质诱导的 AtCERK1 的二聚化对信号传导是必需的。AtCERK1 的结构是第一个被解析的植物模式识别受体结构。其的激活机理为理解植物免疫调控及其它受体激酶的作用方式提供了一个宝贵的模型^[6]。相关的成果 2012 年 6 月以“Chitin-Induced Dimerization Activates a Plant Immune Receptor(几丁质诱导的二聚化激活了一个植物免疫受体)”发表在 *Science* 期刊上。

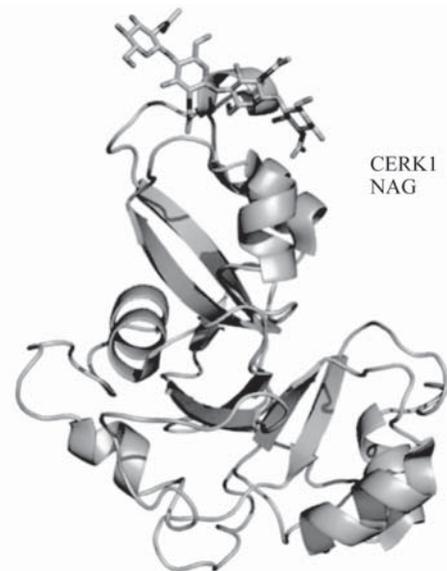


图 2 AtCERK1 胞外区与几丁质五糖的复合物结构

2.3 在植物重要模式识别受体 FLS2 活化分子机理研究中做出重要贡献

先天免疫是植物免疫系统的重要组成部分。植物除了可以感应真菌的模式分子几丁质激发基础免疫反应,也可感应一种对细菌运动性极其重要的、同时也是致病细菌典型的 PAMP——flagellin 蛋白。作为一种典型的植物 PRR,FLS2 存在于大多数高等植物中,它能够直接识别 flagellin 高度保守的 N 末端表位(Flg22),激发植物先天免疫反应,但是其识别鞭毛蛋白的分子机制和激活机制却亟待阐明。

我们通过解析 FLS2 胞外区和 BAK1 胞外区与植物致病菌丁香假单胞菌鞭毛蛋白保守基序 flg22 复合物结构(图 3),阐明了 FLS2 胞外区通过其螺旋状凹面的连续 B 片层来识别 flg22;结构也提示共受体 BAK1 仅仅通过 N 端帽子接触 flg22 表位的 C 末

端,并且共受体 BAK1 与 FLS2 形成广泛的直接相互作用,提示其可能先形成预复合物,以利于对病原菌的侵入做出快速反应。通过与周俭民研究员研究组和 Cyril Zipfel 教授研究组合作,从体外生化和植物体内实验也验证了 flg22 激活 FLS2 的机理:当植物宿主细胞感受到细菌鞭毛蛋白时,细菌鞭毛蛋白通过诱导植物细胞膜上的 FLS2 和 BAK1 形成异源二聚化来完成配体感应并激活下游防卫反应信号通路^[7]。复合物结构也使我们对可以作为许多植物受体共受体的 SERK 家族功能有了更深的了解。FLS2LRR-flg22-BAK1LRR 是第一个被解析的植物 LRR 模式识别受体复合物结构。同时这项研究对于开发广谱抗病作物品种具有重要的意义。相关研究成果 2013 年 10 月以“Structural basis for flg22-induced activation of the Arabidopsis FLS2-BAK1 immune complex”在线发表在 *Science* 上。

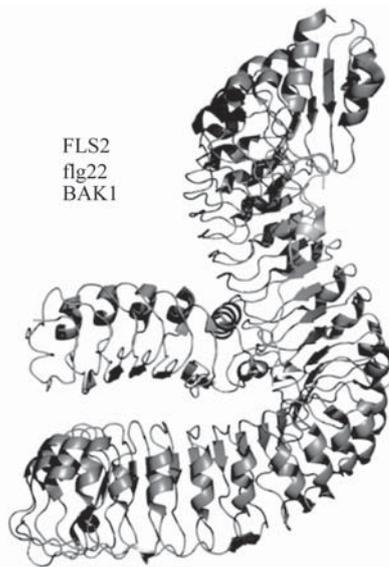


图3 FLS2LRR-flg22-BAK1LRR 复合物晶体结构

2.4 在植物受体激酶识别内源性危险信号引起的先天性免疫领域取得重要成果

与动物类似,植物不仅能感受外源入侵信号(例如细菌的鞭毛蛋白,病毒等),也能感受宿主受到外源损伤后激发释放的内源危险类信号。LRR 类受体激酶 PEPR1 就是其中的代表,其与 PEPR2 可以感受内源性伤害信号 PEP 肽家族成员的信息。我们通过解析 PEPR1 胞外区蛋白与内源性伤害信号肽 atpep1 复合物晶体结构(图4)。结合体外的生化实验,我们的数据不但很好地解释了 PEPR1 如何特异性识别 PEP1,而且也提示了 PEPR1 与 PEPR2 选择性识别 PEP 肽家族成员肽的基础。同时我们

体外实验表明内源性伤害信号肽 atpep1 可以诱导 PEPR1 胞外区与 BAK1 胞外区形成稳定的异源复合物^[8]。相关研究成果 2015 年以《Structural Basis for Recognition of an Endogenous Peptide by the Plant Receptor Kinase PEPR1》在 *Cell Research* 上发表。

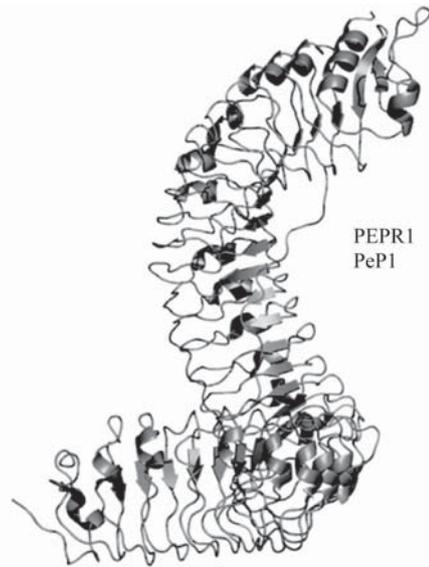


图4 PEPR1 与 pep1 复合物晶体结构

2.5 在植物磺化肽激素 PSK 的受体识别及活化领域取得重要研究成果

大量研究表明植物肽类激素同植物经典小分子激素一样,对植物的生长发育等多种生理活动具有重要的协同调控作用。在模式生物拟南芥中目前已发现 1000 多种肽类激素。作为其中重要的一种,植物磺化肽激素(Phytosulfokine, PSK)是 1996 年被发现和研究的—种含两个酪氨酸磺化修饰的五肽激素,大量的研究表明它在植物的生长发育、抗逆和先天免疫等方面有广泛调控作用。PSK 通过与细胞膜上的受体激酶—植物磺化肽激素受体(PSK receptor, PSKR)结合以发挥其功能活性。但 PSK 是如何结合受体 PSKR 以及 PSK 信号通路活化的分子机制还没有阐明。

我们首先解析了受体 PSKR 胞外区(PSKRLRR)结合 PSK 的复合物结构,结构分析表明 PSK 主要与 PSKR 岛区(island domain, PSKRID)互作,而 PSK 的两个磷酸根通过与受体 PSKR 的直接互作来加强 PSKR 对 PSK 的识别。由于受体与配体结合并没有诱导受体形成同源二聚化及 PSKR1 的岛区位置与 BRI1 的岛区位置的相似性,我们推测体细胞胚胎发育受体激酶(somatic embryogenesis receptor kinase, SERK)家族成员可能作为共受体参

与 PSKR 的受体激活。随后的体外生化实验及植物体内生化和遗传学的方法证实 SERK 家族成员确实参与了肽激素 PSK 介导的信号转导通路。这也是利用结构生物学信息指导下发现信号转导通路中新成份的成功案例。我们进一步解析的 PSK-PSKR-SERK 激活复合物结构发现 PSK 并未直接参与 PSKR-SERK 的互作,而是通过诱导受体 PSKR 原本无序的岛区产生与共受体 SERK 结合的有序新界面从而别构激活受体 PSKR 的新机制(图 5)。PSK-PSKR-SERK 激活复合物是植物首个肽类激素的激活复合物结构。该研究从结构角度首次揭示配体通过别构诱导受体构象变化来介导受体与共受体互作的活化模式,区别于 BRI1 和鞭毛蛋白受体 FLS2 通过配体的“胶联”作用结合共受体的这一类似于植物经典激素受体活化的“分子胶”模式^[9]。相关研究成果 2015 年以“Allosteric receptor activation by the plant peptide hormone phytosulfokine”题目发表在 *Nature* 上。

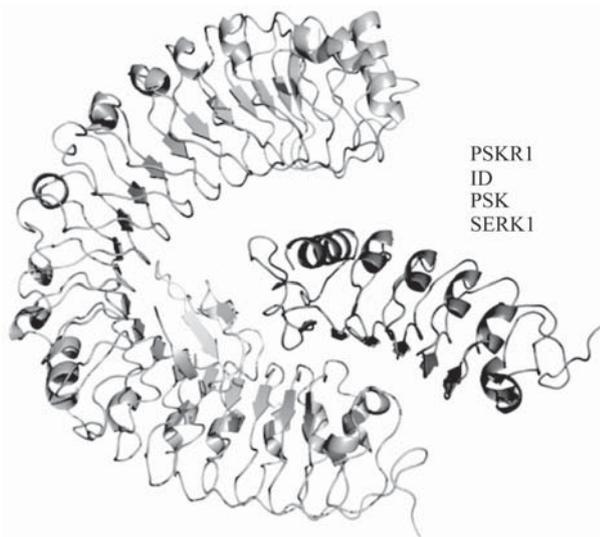


图 5 PSKR1LRR-PSK-SERK1LRR 三元复合物晶体结构

2.6 具有重要生理功能的受体激酶 TMK1, RPK2 的晶体结构解析

为了加深对植物受体激酶的全面了解,我们也选取了一些具有重要生理意义的受体激酶,例如参与植物胚胎径向轴发育的 RPK2 和可能参与植物生长素效应的 TMK1 受体激酶进行结构生物学研究。结构的解析表明 RPK2 胞外区结构具有一个 loop 区及两个岛区构成的可能识别配体的结构域^[10],而 TMK1 之前所认为的岛区并不是真正意义上的岛区,而是由两个 LRR 结构域融合成的杂合结构^[11](图 6)。这些结构也丰富了植物受体激酶胞外区结

构模块的多样性。TMK1 相关研究成果 2013 年以《Crystal structure of an LRR protein with two so-lenoids》在 *Cell Research* 发表。RPK2 相关的研究成果 2014 年以“Crystal structure of a plant leucine rich repeat protein with two island domains”在 *Science China Life Sciences* (Tsinghua Special Issue) 上发表。

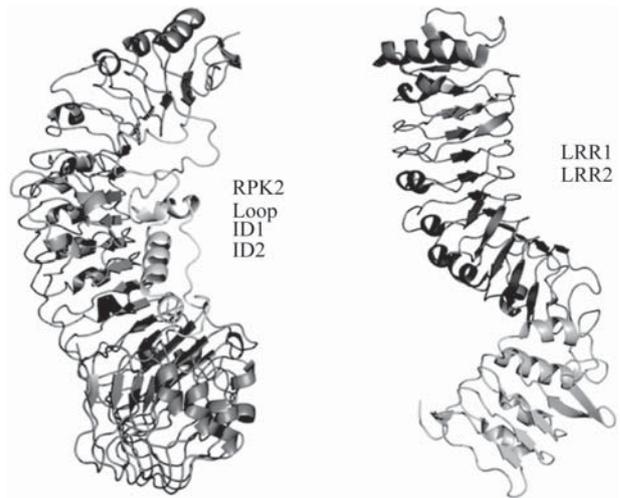


图 6 RPK2(左)和 TMK1(右)晶体结构

2.7 在解析出一系列植物受体激酶结构的基础上,系统地总结出植物受体激酶的普遍活化规律

由于在植物受体激酶领域做出的突出贡献,2014 年受植物学国际顶级期刊 *Current Opinion in Plant Biology* 邀请撰写综述性文章“Structural insight into the activation of plant receptor kinases”。在该文中我们系统地提出了植物受体激酶的二聚化是其活化的关键,这一基本规律对于研究植物数目众多的未知受体样激酶功能提供了基础模式^[12]。

3 总结及展望

从国家自然科学基金 2011 年资助我们开始研究植物受体激酶至今,我们已经在植物受体激酶领域取得了丰硕的成果,共解析了十几个重要受体激酶及复合物晶体结构,相关研究成果以通讯作者在国际顶尖杂志 *Nature* 和 *Science* 上共发表 4 篇文章,以通讯作者在国际一流杂志 *Cell Research* 和 *Current Opinion in Plant Biology* 发表 4 篇,其它 SCI 杂志 2 篇。并且总结了植物受体激酶活化的普遍模式,多次被邀请为主持人及演讲人于国际著名会议进行植物受体激酶相关主题的报告,奠定了我国在植物受体激酶领域的国际领先地位。

尽管我们在 LRR 型的受体激酶的配体识别及

活化机理上取得了较大的进展,考虑到植物受体激酶的庞大数量及参与的众多不同的生理功能,我们还需要在以下一些问题上深化研究。

3.1 植物受体蛋白类如何发挥作用

尽管我们在植物受体激酶领域的配体识别及活化上取得了较大的进展,但是在植物信号转导中,除了大量的受体样激酶外,还存在一类拥有与受体激酶胞外区相似结构域的受体蛋白(仅仅LRR类型的受体蛋白在拟南芥中就有57个,在番茄中多达176个)密切参与。例如在植物气孔发育中具有重要作用的TMM(too many mouths);在植物茎干细胞发育中起作用的CLV2;在番茄抗病反应中的Cf类R蛋白以及水稻几丁质受体CEBiP(chitin elicitor-binding protein)等,这些蛋白在植物生长和发育、抗病和共生等方面发挥着重要的作用。目前,受体蛋白大家族中绝大多数成员和潜在配体的生物学功能尚未发现,其作用机理还有待研究。

我们希望利用我们实验室成熟的蛋白质结构生物学方法探索这些典型的植物受体蛋白的配体识别及受体复合物活化的机制,为农业可持续发展提供思路及方案。这一方面也获得了国家自然科学基金重点国际(地区)合作研究项目大力支持(植物受体类蛋白的结构研究,批准号:31420103906),希望在将来我们在这一领域取得进展。

3.2 其它种类的植物受体激酶的配体识别及活化规律是什么?

除了SERK1外,我们解析的结构都属于胞外区是LRR型的受体激酶,尽管这一方面反映了LRR型受体激酶在植物的生理功能中的重要性,但是对于我们深入认识植物的信号调控尚且不足。我们还需要了解更多不同类型的受体激酶的配体识别及受体活化机理,包括参与自交不亲和的SRK1激酶、参与免疫的WAK1受体激酶、参与分生组织发育的CR4受体激酶等等的配体识别及受体活化机理。通过这些研究,我们才能真正对多样化受体激酶参与的植物生理过程的本质规律进行进一步地总结及深化。

3.3 未知功能的受体激酶的配体寻找及通路研究

相对于已研究的受体激酶,更为多数的受体激酶成员还未进行研究,这反映了即使对模式植物拟南芥,我们的总体了解尚且仅是冰山一角;这提示着植物还有许多信号通路及发育过程我们还未涉猎;这表明了植物还有很多值得探索的秘密及现象我们尚未发现。例如,这些受体激酶感应的信号是

什么?其调控什么生理及病理功能?其参与的信号通路是什么?不同的信号通路之间是如何协同发挥功能的?等等。我们目前也正依据我们总结的规律,在探寻这些答案。

3.4 SERK家族作为共受体的功能研究

尽管我们已经解析了SERK家族作为共受体(BRI1LRR-BL-BAK1LRR、FLS2LRR-flg22-BAK1LRR、PEPR1LRR-PEP1-BAK1LRR、PSKR1LRR-PSK-SERK1LRR)参与许多生长发育及先天免疫过程,并且最近生化及遗传试验也提示SERK家族作为共受体还参与更多的信号通路:例如参与ERECTA受体激酶控制的气孔发育,参与HAESA受体激酶引起的花脱落通路,参与PXY(phloem intercalated with xylem)受体激酶参与的维管束发育,参与EMS1参与的雄配子体发育等等。SERK为什么会作为这么多受体激酶的共受体?其结构基础是什么?并且SERK家族在不同通路中起着非等同作用,例如SERK2不参与BR的识别,这些选择差异的结构基础是什么?其参与的众多通路之间是如何协同的?这些都需要我们进行更深入的结构及生化试验研究。

相信在国家自然科学基金的大力资助下,我们将在植物受体激酶的领域继续保持国际领先地位,为我国的可持续农业、环境和能源发展提供坚实的基础。

参 考 文 献

- [1] Shiu SH, Bleecker AB. Plant receptor-like kinase gene family: diversity, function, and signaling. *Sci STKE*, 2001, 113: 1—14.
- [2] Belkhadir Y, Yang L, Hetzel J, et al. The growth-defense pivot: crisis management in plants mediated by LRR-RK surface receptors. *Trends in biochemical sciences*, 2014, 39: 447—456.
- [3] She J, Han Z, Kim TW, et al. Structural insight into brassinosteroid perception by BRI1. *Nature*, 2011, 474: 472—476.
- [4] Sun Y, Han Z, Tang J, et al. Structure reveals that BAK1 as a co-receptor recognizes the BRI1-bound brassinolide. *Cell Res*, 2013, 23: 1326—1329.
- [5] She J, Han Z, Zhou B, et al. Structural basis for differential recognition of brassinolide by its receptors. *Protein Cell*, 2013, 4: 475—482.
- [6] Liu T, Liu Z, Song C, et al. Chitin-induced dimerization activates a plant immune receptor. *Science*, 2012, 336: 1160—1164.
- [7] Sun Y, Li L, Macho AP, et al. Structural basis for flg22-induced activation of the Arabidopsis FLS2-BAK1 immune complex. *Science*, 2013, 342: 624—628.
- [8] Tang J, Han Z, Sun Y, et al. Structural basis for recognition of an endogenous peptide by the plant receptor kinase PEPR1. *Cell Res*, 2015, 25: 110—120.

- [9] Wang J, Li H, Han Z, et al. Allosteric receptor activation by the plant peptide hormone phyto-sulfokine. *Nature*, 2015, 525: 265—268.
- [10] Song W, Han Z, Sun Y, et al. Crystal structure of a plant leucine rich repeat protein with two island domains. *Sci China Life Sci*, 2014, 57: 137—144.
- [11] Liu P, Hu Z, Zhou B, et al. Crystal structure of an LRR protein with two solenoids. *Cell Res*, 2013, 23: 303—305.
- [12] Han Z, Sun Y, Chai J. Structural insight into the activation of plant receptor kinases. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 20: 55—63.

Structural study of plant receptor kinases: review of the NSFC Key Program progress

Han Zhifu Song Wen Wang Jizong Tang Jiao Sun Yadong
 She Ji Liu Tingting Liu Peiyuan Hu Zehan Chai Jijie

(School of Life Sciences, Tsinghua University, Beijing 100084)

Abstract Under the funding of the NSFC Key Program, the project “Structural study of Plant LRR receptor kinases and signal transduction” has got a series of achievements. We provided structural insight into understanding the recognition and activation mechanism of plant receptor kinases and developed a general “dimerization model” for plant receptor kinases activation.

Key words structural biology; receptor kinase; ligand perception; receptor activation

• 资料信息 •

我国科学家发现目前具有最多铁电极轴的铁电体

在国家自然科学基金(项目批准号:21290172,91222101)等项目资助下,东南大学有序物质科学研究中心叶恒云、游雨蒙等研究人员从分子设计和晶体调控入手,发现了一例具有十二重铁电极轴的新型分子铁电体-高氯酸四乙基铵,并成功地在其多晶薄膜中验证了宏观铁电性的存在。相关研究成果以“A Molecular Ferroelectric with Most Equivalent Polarization Directions Induced by the Plastic Phase Transition(由塑性相变引起的具有最多铁电极轴的分子铁电体)”为题,于2016年9月28日在*J Am Chem Soc*上在线发表(论文链接:<http://pubs.acs.org/doi/abs/10.1021/jacs.6b08817>)。

常用的无机铁电材料很多都具有一个以上的极轴,比如具有三重极轴的钛酸钡、钛酸铅,具有四重极轴的铁酸铋等。依赖于多重极轴这一特性,无机铁电材料能够方便地以多晶陶瓷这一形式进行大规模的应用。与无机铁电体相反,绝大多数分子铁电体仅具有单一铁电极轴,针对多重极轴的研究和报道非常少。分子铁电体作为传统无机陶瓷铁电体的有益补充和替代,在基础研究和高技术应用方面具有重要的价值,而其单极轴性严重地制约了其在多晶体系及薄膜器件中的应用。多极轴特性的引入,将在分子铁电体系中催生出一类多晶态材料,即分子陶瓷铁电体。这种分子陶瓷铁电体继承了无机陶瓷铁电体的合成工艺简单等优点,并同时具有分子材料成膜容易、制备温度低以及功能特性易调控等特点,为分子铁电体的低成本大规模应用打开了新的大门。

近年来,在国家自然科学基金的支持下,东南大学有序物质科学研究中心的研究人员在分子铁电领域的研究,取得了长足的进步。继2013年首次发现饱和极化值以及相变温度均可以和无机铁电材料钛酸钡相媲美的二异丙胺氯盐和溴盐之后,他们先后构筑了区别于传统陶瓷铁电体的新型分子马达型铁电材料、在ABX₃的类钙钛矿分子铁电体系下实现了高相变温度及优异光学特性的引入与调控、借助铁电畴工程提升了分子材料的压电性能等。其中,二异丙胺氯和溴盐等的优异高温铁电性能,得到了国际著名的铁电物理学家Gruverman A.的证实(*Adv Mater*, 2015, 27: 7832),并被权威期刊*Nature Chem*多次引用。在分子铁电材料的功能性设计与可控合成方面,我国科学家正逐步取得世界领先地位。

(供稿:化学科学部 付雪峰 黄宝晟 陈荣)