

朱 艳, 韩长志. 植物病原丝状真菌 LysM 效应因子研究进展[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(14): 15–22.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.14.003

植物病原丝状真菌 LysM 效应因子研究进展

朱 艳¹, 韩长志^{1,2}

(1. 西南林业大学生物多样性保护学院, 云南昆明 650224; 2. 云南省森林灾害预警与控制重点实验室, 云南昆明 650224)

摘要:植物和病原真菌之间存在着非常复杂的相互作用关系, 尤其是当其侵染植物过程中诸多效应因子发挥着重要的作用。含有溶解素基序 (LysM) 的效应因子普遍存在于大多数生物中, 对微生物生长、病原菌侵染植物、植物受体识别病原菌等过程起着重要作用。前人对水稻、拟南芥等植物中 LysM 蛋白开展了大量研究, 明确 LysM 效应因子主要作为模式识别受体发挥作用, 进而通过识别植物病原真菌几丁质诱导植物免疫。然而, 与植物免疫关系密切的病原真菌中的 LysM 效应因子尚未有系统性论述。近些年, 学术界对植物病原丝状真菌 LysM 效应因子展开了诸多研究, 明确其在阻断植物触发几丁质信号传递途径, 以此抑制宿主免疫反应等方面发挥着重要作用。本文基于 LysM 蛋白在生物体中所具有的共性特征进行概述, 进而对植物病原丝状真菌 LysM 效应因子的结构、功能等方面研究进行综述, 并提出未来开展 LysM 效应因子的热点、难点以及重点问题, 以期为深入研究真菌 LysM 效应因子的作用机制提供重要理论参考。

关键词:丝状真菌; LysM; 植物免疫系统; 几丁质; 效应因子

中图分类号:S432.4⁺4 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)14-0015-08

植物病原丝状真菌作为自然界中危害农林植物的一类重要真核微生物, 在造成植物病害以及工农业、医药卫生及基础生物学研究等方面具有重要的作用和意义^[1]。它含有纤维素酶和果胶酶等酶类, 因而有较强的纤维素、半纤维素等降解能力^[2]。一般而言, 在自然界中, 植物时刻受到其周围生长环境中诸多微生物 (真菌、细菌、卵菌、病毒等) 的侵袭, 上述病原菌通过产生毒素等多种方式抵御植物的免疫防卫反应^[3]。LysM (lysin motif) 中文翻译为溶解素基序蛋白, 在真菌中识别并结合几丁质, 在生长发育、致病等过程中发挥着重要作用^[4]。该蛋白位于细胞膜表面的模式受体, 一般将含有串联 LRR 结构域的受体类激酶 (receptor like kinases, RLKs) 及受体类蛋白 (receptor like proteins, RLPs) 归为一类^[5-6], 将含有 LysM 的受体类激酶及受体类蛋白归为一类^[7-9]。本研究首先对植物病原丝状真菌

LysM 效应因子的研究进行回顾, 然后概述 LysM 在丝状真菌中侵染植物的作用, 并讨论 LysM 效应因子的关键问题并展望其未来发展, 以期深入研究丝状真菌 LysM 的作用机制。

1 LysM 效应因子概述

1.1 概述

LysM 是存在于大多数生物 (包括植物、真菌等真核生物以及细菌等原核生物) 中的一种蛋白质结构域。LysM 最早发现于芽孢杆菌噬菌体 ϕ 29 的溶菌酶中^[10], 包括自溶素、溶菌酶和转糖基酶 3 类。随后在乳酸球菌的肽聚糖水解酶中也发现了 LysM 结构域, 其 C 端包含 6 个 LysMs, 据推测具有肽聚糖结合功能^[11]。水稻受体激酶 OsCERK1 由 LysM 结构和胞内激酶区域^[12]组成, 在几丁质诱导和预防病原菌侵染的过程中起着重要作用。拟南芥 AtCERK1^[13]受体激酶对真菌细胞壁的几丁质发挥重要作用, 能够识别植物细胞中几丁质触发的信号途径并进行转导, 由 3 个胞外 LysM 结构、1 个胞内激酶结构组成。大多数植物中 LysM 激酶受体能够识别几丁质来催动植物自身的防御反应, 部分植物还可以识别共生菌信号分子^[14], 以及参与真菌和多数植物间的丛枝菌根共生^[15]。在豆科植物日本百脉根中发现的结瘤因子 NFR1 和 NFR5 能够被有胞

收稿日期: 2023-07-18

基金项目: 云南省“兴滇英才支持计划”青年人才专项 (编号: YNWR-QNBJ-2020-188); 云南省研究生导师团队建设项目 (编号: 2022100)。

作者简介: 朱 艳 (2000—), 女, 云南昭通人, 硕士研究生, 主要从事森林保护学研究。E-mail: 508034093@qq.com。

通信作者: 韩长志, 博士, 教授, 主要从事经济林木病害生物防治与真菌分子生物学研究。E-mail: swfuhcz@163.com。

外 LysM 结构域的丝氨酸(Ser)/苏氨酸(Thr)激酶识别^[7]。在酵母菌中最早发现含有 LysM 结构域的蛋白质,能够抑制酵母细胞的生长^[16]。

1.2 结构特征

大多数 LysM 蛋白结构域由 44 ~ 65 个氨基酸残基组成^[17-18],在结构域中 N 末端的 16 个氨基酸残基和 C 末端的 10 个氨基酸残基数量较为保守;介于两者之间,除了第 23、27、30 位的亮氨酸(Leu)、异亮氨酸(Ile)和天冬酰胺(Asn)较为保守外,其他区域的保守性相对较差。典型的 LysM 结构域长度约为 40 aa,其中有 2 个 α 螺旋堆叠在 2 条反向平行的 β 链上折叠结构的一侧^[19-20],即 $\beta\alpha\alpha\beta$ 构象^[21],介导了 LysM 序列的结合。结构域内的几个 LysM 被丝氨酸(Ser)、苏氨酸(Thr)、天冬氨酸(Asp)以及脯氨酸(Pro)残基组成的间隔序列分开^[22]。LysM 结构域不仅存在于氨基酸序列的 C 端,也会存在于氨基酸序列的 N 端以及中部^[23]。真核生物的 LysM 结构域主要是靠二硫键 S—S 来保持其结构的稳定^[24],原核生物中主要通过大量的二级结构如 α -螺旋、 β -折叠和 β -转角等以及氢键保持稳定^[23]。LysM 结构域构架类型多样,原因主要有:LysM 具有种类多样的结构域,含有不同数量的 LysM 结构域,以及可以与多种蛋白质结构域形成丰富的组合^[23]。在组合形成不同的蛋白结构域骨架中,最为常见的结构域构架有 2 种,一种是只含有 1 个 LysM 结构域的构架,另一种含 2 个 LysM 结构域和 1 个肽酶结构域^[23]。微生物中含有 LysM 结构域的蛋白能够修饰含有 N-乙酰葡萄糖胺(N-acetylglucosamine, GlcNAc)结构的底物,部分植物 LysM 蛋白能够与具备 GlcNAc 结构的配体结合但不含有酶活性^[25]。

1.3 分类情况

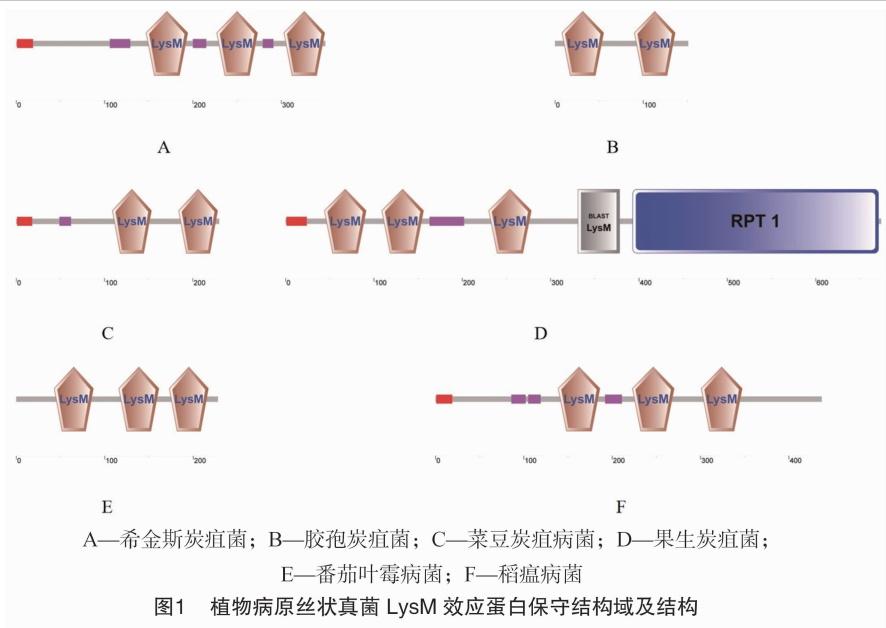
LysM 蛋白根据在细胞中的结构和定位,可以归类为 LysM 受体类激酶,缺少胞内激酶域的膜锚定 LysM 蛋白(LysM-containing receptor-like proteins, LYP),无膜锚胞外非分泌 LysM 蛋白(LysMe)和胞内非分泌 LysM 蛋白(LysMn)^[26-28]。其中,LysM 受体类激酶包括 LYK(LysM-containing receptor-like kinase)和 LYR,含有的 LysM 结构域可以达到 3 个^[29];LYR 含有 1 个异常的激酶区,会导致其激酶活性部分或者全部丧失^[25,30],大多数的 LYP 都含有 2 个 LysM 结构域,而 LysMn 和 LysMe 仅仅只含有 1 个 LysM 结构域。

2 植物病原丝状真菌 LysM 效应因子

2.1 保守结构域情况

病原菌侵染植物时,植物细胞中的几丁质会激活植物的免疫反应,为抑制几丁质对细胞壁的影响,真菌会进行化学修饰来保护自身细胞壁,并分泌含有 LysM 的效应因子来干扰几丁质触发的免疫激活^[31]。在数据库 SMART^[32]中,已经收集了 136 958 个 LysM 结构域,分布在 89 509 个蛋白质中,其中包括真菌蛋白质 3 458 个,包含了 7 879 个 LysM 结构域;在数据库 NCBI 中共收集了 1 066 900 个 LysM 结构域,其中真菌蛋白有 25 285 个 LysM 结构域。与植物相比,真菌的 LysM 蛋白中包含 LysM 结构域最多^[14]。希金斯炭疽病菌中的 LysM 蛋白(TIC90129.1)由 1 个信号肽、3 个低复杂性区域和 3 个 LysM 结构域构成;胶孢炭疽菌中的 LysM 蛋白(XP_045260673.1)由在位点 8 ~ 55 aa 和 90 ~ 136 aa 处的 2 个 LysM 结构域构成;菜豆炭疽菌中的 LysM 蛋白(CAC00481.1)长度为 230 aa,由 1 个信号肽和 2 个 LysM 结构域构成;果生炭疽菌中的 LysM 蛋白(KAF5503850.1)由 1 个信号肽和 3 个 LysM 结构域构成;番茄叶霉病菌中的 LysM 蛋白 Ecp6(XP_047764299.1),长度为 228 aa,包含 3 个 LysM 结构域;稻瘟病菌中的 LysM 蛋白(ELQ44082.1)长度为 437 aa,由 1 个信号肽、3 个低复杂性区域和 3 个 LysM 结构域构成(图 1)。

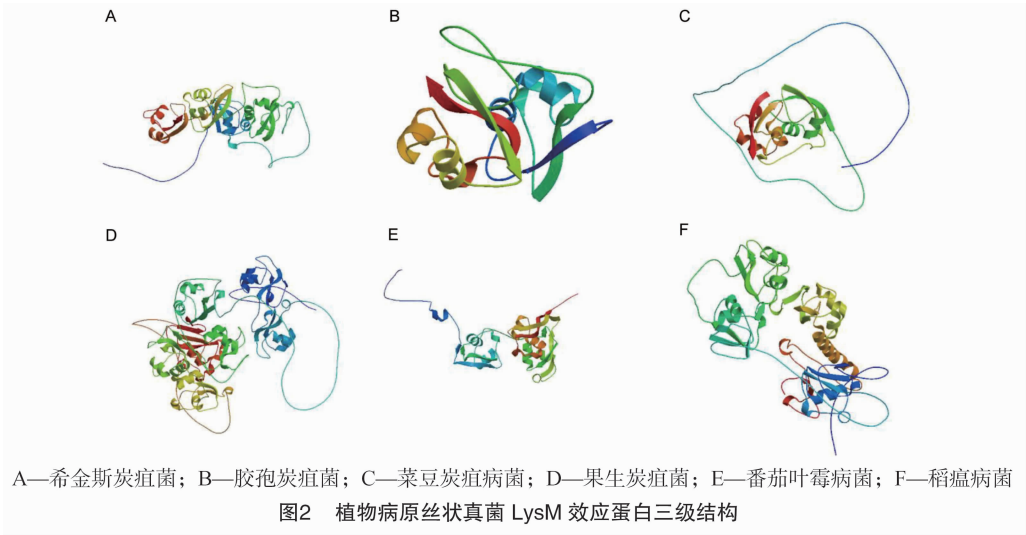
进一步使用 SWISS-MODEL 构建植物病原丝状真菌中的 LysM 效应蛋白模型,TIC90129.1 序列以(A0A4T0VDY1.1.A)为模板构建模型,序列同一性 100%,全局模型质量估计 0.72,叠加区域的序列相似度为 64%;XP_045260673.1 序列以同源建模模板(L2FSP5.1.A)构建模型,序列同一性 85.4%,全局模型质量估计 0.74,叠加区域的序列相似度为 58%;CAC00481.1 序列以同源建模模板(Q9P403.1.A)构建模型,序列同一性 100%,全局模型质量估计 0.75,叠加区域的序列相似度为 62%;KAF5503850.1 序列以同源建模模板(L2G190.1.A)构建模型,序列同一性 100%,全局模型质量估计 0.65,叠加区域的序列相似度为 63%;XP_047764299.1 序列以同源建模模板(A0A1P8YXP5.1.A)构建模型,序列同一性 100%,全局模型质量估计 0.87,叠加区域的序列相似度为 61%;ELQ44082.1 序列以同源建模模板(G4NHV



A—希金斯炭疽菌; B—胶孢炭疽菌; C—菜豆炭疽病菌; D—果生炭疽菌;
E—番茄叶霉病菌; F—稻瘟病菌

图1 植物病原丝状真菌 LysM 效应蛋白保守结构域及结构

8.1. A) 构建模型, 序列同一性 100%, 全局模型质量 估计 0.62, 叠加区域的序列相似度为 64% (图 2)。



A—希金斯炭疽菌; B—胶孢炭疽菌; C—菜豆炭疽病菌; D—果生炭疽菌; E—番茄叶霉病菌; F—稻瘟病菌

图2 植物病原丝状真菌 LysM 效应蛋白三级结构

2.2 遗传关系

从 Pfam 基因库中筛选获得 PF01476, 进一步在 HMMER 数据库中, 以 fungi 为限制, 得到 180 条 LysM 蛋白序列。在 NCBI 中 CD - Search, 得到 173 条序列, 通过 MEGA 11 利用邻接法对上述序列进行遗传关系分析, 使用泊松校正方法计算进化距离^[33], 进行 1 000 次的自举法测试 (图 3), 明确 LysM 蛋白可以根据其氨基酸序列在系统发育树上分为不同的进化枝, 并且这些差异通过特异性的模式特征反映出来。

将上述 173 条 LysM 蛋白序列整合后, 使用 MEME 数据库预测 motif 结构, motif 暂定为 10 个, 得到了 3 个 motif 的共识模式 (图 4)。结果显示, 3 种共有模式中具有几个保守位置。motif 1 中最保守

的是缬氨酸、天冬氨酸和丙氨酸 (位置 5、9 和 15); motif 2 中最保守的是天冬酰胺 (位置 13); motif 3 中最保守的位置是缬氨酸、甘氨酸和天冬酰胺 (位置 15、18 和 39)。

2.3 种类情况

进一步对真菌中 LysM 的进化情况分析, 将含 LysM 结构域的蛋白分为 3 类^[29]: (1) 含有催化结构域的 LysM 蛋白, 同时含有 1 个酶区域, 具有水解活性。这种 LysM 蛋白在真菌细胞壁中几丁质含量达到 20%, 在细胞壁中都能找到^[34], 除了降解自身细胞壁外还能够防御其他真菌或寄主植物的攻击, 利于孢子萌发和菌丝的伸长。(2) 在 LysM 效应蛋白中有多个 LysM, 但没有催化结构域 (表 1)。番茄叶霉病菌中分泌蛋白 Ecp6 是含 3 个 LysM 结构域的



小麦病原真菌壳针孢具有 3 种包含 LysM 结构域的效应因子^[37], 分别是 Mg3LysM、Mg1LysM 和 MgxLysM, 这 3 种效应因子能够编码同几丁质发生作用的蛋白质, 其中 Mg3LysM 和 Mg1LysM 还具有保护真菌菌丝不被宿主酶降解的作用, 另外 Mg1LysM 和 Mg3LysM 能够在侵染中大量表达。稻

瘟病菌 Slp(secreted LysM protein1)具有 162 aa,有 2 个 LysM 结构域,利用 MoAa91(酶类家族 9 蛋白的同系物)可以识别几丁质信号,并且能和 OsCEBIP 受体竞争结合几丁质寡糖,削弱植物的免疫反应^[38],包括活性氧的产生、植物防御基因的表达^[39]。大丽轮枝菌中含有 2 个 LysM 结构域的 Vd2LysM 也能够保护菌丝不被水解酶分解^[40]。希金斯炭疽菌中 ChELP1 和 ChELP2 (extracellular LysM proteins 1、2)在体外对几丁质或寡聚体具有高

亲和力,还可以抑制宿主拟南芥中促有丝分裂的原活化激酶(MAPK) 的激活,具有真菌毒力和穿透拟南芥表皮细胞的双重功能^[41]。(3) 部分蛋白质含有 LysMs 和其他有特殊作用的功能结构域。例如,蓝藻抗病毒蛋白 N 同源蛋白结构域(CyanoVirin - N)是真核蛋白中抗 HIV 病毒的特殊结构域;N - 乙酰胞壁质聚糖水解酶和 1 型组蛋白去乙酰化酶结构域等。

表 1 植物病原丝状真菌中 lysM 效应因子

真菌名称	LysM 效应因子名称	LysM 结构域数量 (个)	所属分类
番茄叶霉病菌 ^[42]	Ecp6	3	有多个 LysM,无催化结构域
禾生球腔菌 ^[37]	Mg3LysM、Mg1LysM、MgxLysM	3、1、1	有多个 LysM,无催化结构域
稻瘟病菌 ^[38]	Slp1	2	有多个 LysM,无催化结构域
轮枝镰孢菌 ^[43]	FvLcp1	3	有多个 LysM,无催化结构域
大丽轮枝菌 ^[40]	Vd2LysM	3	有多个 LysM,无催化结构域
希金斯炭疽菌 ^[41,44-45]	ChELP1、ChELP2	2	有多个 LysM,无催化结构域
胶孢炭疽菌 ^[46]	Cg2LysM	2	有多个 LysM,无催化结构域
菜豆炭疽菌 ^[41]	CIHI	2	有多个 LysM,无催化结构域
果生炭疽菌 ^[47-48]	CflysM2	2	有多个 LysM,无催化结构域
立枯丝核菌 ^[13]	RsLysM	3	有多个 LysM,无催化结构域
小麦叶枯病菌 ^[49]	Mgx1LysM	2	有多个 LysM,无催化结构域

3 LysM 效应因子的功能

3.1 LysM 效应因子是一类重要的模式识别受体

效应因子能增强病原菌对宿主植物的侵染,以此来干扰寄主植物 PRR 对病原相关分子模式(pathogen - associated molecular patterns, PAMP) 的识别,进而抑制基因的表达^[50]。LysM 结构域蛋白存在于植物、细菌和真菌中^[21,51]。植物中主要是识别自身以及病原真菌细胞壁中的几丁质和细菌的肽聚糖(PGN);在细菌中的功能主要是参与细菌细胞壁的发生、修饰和降解, LysM 结构域一般能够断裂 N - 乙酰胞壁酸和 N - 乙酰葡萄糖胺之间的糖苷键,从而降解细胞壁并参与细胞活动^[23,52];在真菌中,大部分的几丁质酶含有催化作用的 LysM 结构域,降解细胞壁,并在孢子萌发、菌丝伸长的过程中起着重要作用,以此保护真菌菌丝不被寄主酶降解。而部分没有催化结构域的 LysM 蛋白含有多个 LysMs,它们能够结合几丁质,几丁质是类似于肽聚糖的 GlcNAc 多聚物^[17,44-45,53],从而阻断植物的 LysM 受体激酶与几丁质结合,避免下游信号传导被

激活,来抑制植物的 PTI 反应,真菌几丁质酶中的 LysM 结构域序列在特异性识别结合上有着特殊作用^[53]。高等真核生物先天免疫系统的主要功能之一是能够区分微生物组分与寄主组分^[54],通过寄主自身编码的 PRR 识别微生物产生的 PAMP^[55]。参与植物免疫反应的模式识别受体主要分为 2 种类型的 PRR,即富含 Leu 重复序列的受体蛋白 RLK/受体激酶 RLP 和含有 LysM 结构域的受体激酶/蛋白^[3,56]。而对于含有 LysM 结构域的受体激酶/蛋白在丝状真菌中的作用还需深入研究。在选择对几丁质响应会发生变化的遗传突变体中,发现胞外含有 3 个 LysM 结构域、1 个跨膜域及 1 个胞内激酶域的 CERK1,就是几丁质的受体蛋白,因此 CERK1 能够识别并结合外源几丁质,介导植物下游免疫信号,使植物体内的激素发生变化、细胞内离子流动发生改变、活性氧爆发、抗菌类物质合成等,激发真菌的抗性免疫^[57]。

3.2 LysM 效应因子在植物 - 真菌互作中的作用

LysM 蛋白在病原菌和植物中都含有,并且在侵染 - 免疫过程中作用极为显著,可将 LysM 蛋白在

植物-真菌相互作用中分为 3 种类型:在病原菌侵染植物的过程中,植物能够分泌水解酶并释放几丁质,LysM 受体蛋白能够识别几丁质,激活植物自身的免疫反应,阻止病原菌的入侵并杀死已经侵入的病原菌;为抑制植物免疫被激活,产生的一类能够和植物体内的 LysM 蛋白一同识别几丁质,且对几丁质具有高亲和力的效应因子;病原真菌分泌效应因子,通过化学修饰细胞壁上的几丁质,使水解酶不再具有接近和识别几丁质的能力,进而抑制寄主植物的免疫^[29,58]。LysM 结构域在植物与真菌的联系围绕着几丁质建立,正是在这种漫长的相互作用过程中,植物与病原真菌相互适应、互相影响,遵循优胜劣汰的原则。真菌毒性相关的变化明显、能力显著的酶成员能够帮助病原真菌和宿主回避两者之间的识别,反之可能只具有能够侵染的能力^[23,58]。由此推测,在 LysM 结构域中相对不稳定的区域能够帮助病原真菌和宿主来躲避彼此的识别;而真正决定 LysM 结构域具有什么功能的是相对保守的区域^[23]。LysM 结构域在植物与真菌之间的互作过程中扮演着极其重要的角色。深入研究丝状真菌中 LysM 的作用机制是探讨植物免疫的重要环节,只有深入研究病原丝状真菌的致病性以及它和植物免疫防御之间的相互作用^[23],才能为植物的抗病育种提供理论及应用基础。

3.3 LysM 效应因子在植物免疫防卫反应中的作用

植物在受到外界微生物侵染时,先天形成的防御系统比如细胞壁和角质层等作为植物细胞预防外来病原菌侵染的重要屏障和第一道防线^[59-60]。当植物与病原菌相互作用时,细胞壁会发生变化形成孔突^[29],植物为了使病原菌的入侵速度减慢,主动将有防御作用的物质集中在乳突上来增强自身对病原菌的抵抗^[61],这种主动抵抗的防御反应是最为普遍的植物细胞的非特异性抗病机制^[62-63]。病原菌激活离子通道会导致钾和钙离子内流,激活相关防御酶的活性,改变细胞壁的机械强度^[64]。这种由植物细胞壁化学成分变化引起的或病原菌入侵后物理结构修饰介导的抗性称为细胞壁抗性^[65]。寄主植物通过受体蛋白识别病原相关分子模式,并激活下游防御免疫系统免疫反应(PTI)^[44-45]。在这个过程中病原菌为了成功侵染寄主,会分泌多种多样的效应因子,这些效应因子如 LysM 可以与宿主细胞壁的几丁质发生反应,抑制宿主被激活的免疫反应。然而,植物还会产生抗性蛋白,识别病原

物分泌的效应蛋白,并激活更加强烈的防御反应,称为效应因子触发的免疫反应(ETI)^[45,66-67]。

4 展望

4.1 LysM 效应因子功能解析是未来研究的热点

目前,已发现含有 LysM 结构域的蛋白家族大量出现在植物和真菌中,但是对于真菌中 LysM 效应因子的研究还处于起步阶段。在植物免疫反应中,LysM 结构域发挥着较为重要的作用,但学术界对植物与病原互作过程中的分子机制认识非常浅显,对于其生物学、生理学以及生物化学等方面功能研究不足。目前,在植物免疫中由 LysM 效应因子介导的分子调控机制,以及对几丁质的竞争研究取得了一些较好的进展成果,然而,无论是植物中,还是植物病原菌中,LysM 结构域蛋白数量、功能以及如何识别不同聚糖结构的特异性尚需要今后进一步明确。

4.2 LysM 效应因子互作蛋白找寻是未来研究的重点

LysM 蛋白同时存在于植物、病原中,作为植物与病原互作过程中发挥重要作用的蛋白,有关该蛋白互作蛋白找寻是未来研究的重点。LysM 效应因子互作蛋白的找寻对于明确“自我”“异我”具有重要的意义,该蛋白形成异源二聚体或多聚体的能力,以及胞外结构域中 LysM 的数目差异性有待于在植物、病原物中进一步明确。同时,明确 LysM 效应因子配体-受体结合特异性的分子基础,植物病原丝状真菌 LysM 效应因子与其互作蛋白形成的分子模块情况,以及如何调控下游的靶蛋白,将有助于解释 LysM 蛋白对植物免疫应答的分子调控机制。

4.3 LysM 效应因子结构解析是未来研究的难点

对病原菌中含有 LysM 结构域的分泌型小分子效应蛋白进行结构解析,不但证明了病原菌利用 LysM 效应蛋白调控该真菌在寄主上的侵染能力,而且揭示了某些 LysM 结构域的效应蛋白能够保护真菌菌丝不被几丁质酶降解。但是,目前对于 LysM 效应因子的结构解析还存在困难,进一步解析 LysM 效应因子结构是研究真菌与植物互作的重要条件。

参考文献:

- [1] 陈赞娟,韦建福. 丝状真菌遗传转化的研究进展[J]. 云南农业大学学报,2009,24(3):448-454.

- [2]周庆新. 丝状真菌遗传转化系统的建立[D]. 泰安:山东农业大学,2007.
- [3]李金玥. 植物病原菌效应因子的毒性功能研究进展[J]. 科教导刊(下旬),2016(12):25-27.
- [4]韩长志,祝友朋. 植物病原丝状真菌 RGS 的研究进展[J]. 北京林业大学学报,2021,43(4):150-157.
- [5]褚明宇,李婉莹,左存武,等. 葡萄 LysM 类受体激酶基因家族的鉴定及表达分析[J]. 农业生物技术学报,2023,30(2):282-297.
- [6]何 蕾,王文霞,胡容平,等. 猕猴桃 LysM 型类受体激酶基因家族生物信息学分析[J]. 分子植物育种,2023,21(10):3191-3198.
- [7]刘自旭. 植物免疫受体激酶作用机理研究[D]. 南京:南京大学,2013.
- [8]郭 盼,孔 华,王雨,等. 番木瓜赖氨酸基序类受体激酶 LysM-RLK 基因家族鉴定及生物信息学分析[J]. 热带作物学报,2023,44(5):867-879.
- [9]Monaghan J,Zipfel C. Plant pattern recognition receptor complexes at the plasma membrane[J]. Current Opinion in Plant Biology,2012,15(4):349-357.
- [10]Garvey K J,Saedi M S,Ito J. Nucleotide sequence of *Bacillus phage* phi 29 genes 14 and 15; homology of gene 15 with other phage lysozymes[J]. Nucleic Acids Research,1986,14(24):10001-10008.
- [11]Béliveau C, Potvin C, Trudel J, et al. Cloning, sequencing, and expression in *Escherichia coli* of a *Streptococcus faecalis* autolysin[J]. Journal of Bacteriology,1991,173(18):5619-5623.
- [12]Shimizu T, Nakano T, Takamizawa D, et al. Two LysM receptor molecules, CEBiP and OsCERK1, cooperatively regulate chitin elicitor signaling in rice[J]. The Plant Journal,2010,64(2):204-214.
- [13]Dörfors F, Holmquist L, Dixelius C, et al. A LysM effector protein from the basidiomycete *Rhizoctonia solani* contributes to virulence through suppression of chitin-triggered immunity[J]. Molecular Genetics and Genomics,2019,294(5):1211-1218.
- [14]王飞飞. 玉米 ZmLysM 受体基因克隆及功能分析[D]. 合肥:安徽农业大学,2016.
- [15]李海燕,刘润进,束怀瑞. 丛枝菌根真菌提高植物抗病性的作用机制[J]. 菌物系统,2001,20(3):435-439.
- [16]Stark M J, Boyd A. The killer toxin of *Kluyveromyces lactis*: characterization of the toxin subunits and identification of the genes which encode them[J]. The EMBO Journal,1986,5(8):1995-2002.
- [17]Bateman A, Bycroft M. The structure of a LysM domain from *E. coli* membrane-bound lytic murein transglycosylase D (MltD)[J]. Journal of Molecular Biology,2000,299(4):1113-1119.
- [18]Buist G, Steen A, Kok J, et al. LysM, a widely distributed protein motif for binding to (peptido)glycans[J]. Molecular Microbiology,2008,68(4):838-847.
- [19]Bielnicki J, Devedjiev Y, Derewenda U, et al. *B. subtilis* ykuD protein at 2.0 Å resolution: insights into the structure and function of a novel, ubiquitous family of bacterial enzymes[J]. Proteins,2006,62(1):144-151.
- [20]Mulder L, Lefebvre B, Cullimore J, et al. LysM domains of *Medicago truncatula* NFP protein involved in Nod factor perception. Glycosylation state, molecular modeling and docking of chitooligosaccharides and Nod factors[J]. Glycobiology,2006,16(9):801-809.
- [21]张 璐. 玉米大斑病菌 LysM 效应因子的筛选及分析[D]. 保定:河北农业大学,2020.
- [22]Ohnuma T, Onaga S, Murata K, et al. LysM domains from *Pteris ryukyuensis* chitinase - A: a stability study and characterization of the chitin-binding site[J]. The Journal of Biological Chemistry,2008,283(8):5178-5187.
- [23]江 聪,黄敏仁,徐立安. LysM 结构域及其与植物-真菌相互作用的关系[J]. 植物学报,2014,49(2):221-228.
- [24]Ponting C P, Aravind L, Schultz J, et al. Eukaryotic signalling domain homologues in archaea and bacteria. Ancient ancestry and horizontal gene transfer[J]. Journal of Molecular Biology,1999,289(4):729-745.
- [25]季东超,宋 凯,邢晶晶,等. LysM 蛋白介导植物免疫防卫反应及其信号激发的研究进展[J]. 植物学报,2015,50(5):628-636.
- [26]Arrighi J F, Barre A, Ben Amor B, et al. The *Medicago truncatula* lysin[corrected] motif-receptor-like kinase gene family includes NFP and new nodule-expressed genes[J]. Plant Physiology,2006,142(1):265-279.
- [27]Farman M L, Leong S A. Chromosome walking to the AVR1-CO39 avirulence gene of *Magnaporthe grisea*: discrepancy between the physical and genetic maps[J]. Genetics,1998,150(3):1049-1058.
- [28]苏慧君. 橡胶树炭疽菌候选效应蛋白基因 *Cg4LysM* 的分离鉴定和初步功能分析[D]. 海口:海南大学,2017.
- [29]李光伟. *AchGLK* 基因提高番茄果实品质以及青霉菌 LysM 家族基因的研究[D]. 合肥:合肥工业大学,2018.
- [30]Zhang X C, Cannon S B, Stacey G. Evolutionary genomics of LysM genes in land plants[J]. BMC Evolutionary Biology,2009,9:183.
- [31]Gao F, Zhang B S, Zhao J H, et al. Deacetylation of chitin oligomers increases virulence in soil-borne fungal pathogens[J]. Nature Plants,2019,5(11):1167-1176.
- [32]de Jonge R, Thomma B P H J. Fungal LysM effectors: extinguishers of host immunity? [J]. Trends in Microbiology,2009,17(4):151-157.
- [33]方 艳,岳 出,李 洁,等. 甘蓝型油菜 *BnHYS* 基因的表达模式及非生物胁迫响应分析[J]. 四川大学学报(自然科学版),2020,57(2):391-399.
- [34]Ruiz - Herrera J. Biosynthesis of beta-glucans in fungi[J]. Antonie Van Leeuwenhoek,1991,60(2):72-81.
- [35]Bolton M D, van Esse H P, Vossen J H, et al. The novel *Cladosporium fulvum* lysin motif effector Ecp6 is a virulence factor with orthologues in other fungal species [J]. Molecular Microbiology,2008,69(1):119-136.

- [36] Tian H, Fiorin G L, Kombrink A, et al. Fungal dual – domain LysM effectors undergo chitin – induced intermolecular, and not intramolecular, dimerization[J]. Plant Physiology, 2022, 190(3): 2033 – 2044.
- [37] Marshall R, Kombrink A, Motteram J, et al. Analysis of two in planta expressed LysM effector homologs from the fungus *Mycosphaerella graminicola* reveals novel functional properties and varying contributions to virulence on wheat[J]. Plant Physiology, 2011, 156(2): 756 – 769.
- [38] Mentlak T A, Kombrink A, Shinya T, et al. Effector – mediated suppression of chitin – triggered immunity by *Magnaporthe oryzae* is necessary for rice blast disease[J]. The Plant Cell, 2012, 24(1): 322 – 335.
- [39] 秦春晓, 李莹, 张咏雪, 等. LysM 蛋白在植物免疫中的作用[J]. 上海师范大学学报(自然科学版), 2022, 51(6): 781 – 787.
- [40] Kombrink A, Rovenich H, Shi – Kunne X, et al. *Verticillium dahliae* LysM effectors differentially contribute to virulence on plant hosts[J]. Molecular Plant Pathology, 2017, 18(4): 596 – 608.
- [41] Takahara H, Hacquard S, Kombrink A, et al. *Colletotrichum higginsianum* extracellular LysM proteins play dual roles in appressorial function and suppression of chitin – triggered plant immunity[J]. New Phytologist, 2016, 211(4): 1323 – 1337.
- [42] Sánchez – Vallet A, Saleem – Batcha R, Kombrink A, et al. Fungal effector Ecp6 outcompetes host immune receptor for chitin binding through intrachain LysM dimerization[J]. eLife, 2013, 2: e00790.
- [43] Zhang H, Kim M S, Huang J, et al. Transcriptome analysis of maize pathogen *Fusarium verticillioides* revealed FvLcp1, a secreted protein with type – D fungal LysM and chitin – binding domains, that plays important roles in pathogenesis and mycotoxin production[J]. Microbiological Research, 2022, 265: 127195.
- [44] Ngou B P M, Ding P T, Jones J D G. Thirty years of resistance: Zig – zag through the plant immune system[J]. The Plant Cell, 2022, 34(5): 1447 – 1478.
- [45] Jones J D G, Dangl J L. The plant immune system[J]. Nature, 2006, 444: 323 – 329.
- [46] Zhao L, Liao Z W, Feng L P, et al. *Colletotrichum gloeosporioides* Cg2LysM contributed to virulence toward rubber tree through affecting invasive structure and inhibiting chitin – triggered plant immunity[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1129101.
- [47] 余永婷, 李水根, 方献平, 等. 草莓果生炭疽菌 LysM 效应子 CfLysM2 的致病功能分析[J]. 植物保护, 2023, 49(3): 39 – 49.
- [48] Zhang L Q, Huang X, He C Y, et al. Novel fungal pathogenicity and leaf defense strategies are revealed by simultaneous transcriptome analysis of *Colletotrichum fructicola* and strawberry infected by this fungus[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 434.
- [49] Tian H, MacKenzie C I, Rodriguez – Moreno L, et al. Three LysM effectors of *Zymoseptoria tritici* collectively disarm chitin – triggered plant immunity[J]. Molecular Plant Pathology, 2021, 22(6): 683 – 693.
- [50] de Wit P J G M, Mehrabi R, van den burg H A, et al. Fungal effector proteins: past, present and future[J]. Molecular Plant Pathology, 2009, 10(6): 735 – 747.
- [51] 蒋唤映. 古菌中 LysM 结构域基因的挖掘及功能初探[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2018.
- [52] Schleifer K H, Kandler O. Peptidoglycan types of bacterial cell walls and their taxonomic implications[J]. Bacteriological Reviews, 1972, 36(4): 407 – 477.
- [53] 朱 骞, 张小玲, Nadir S, 等. 水稻 LysM 结构域包含基因 *OsEMSA1* 的克隆及过表达株系构建[J]. 分子植物育种, 2018, 16(1): 22 – 30.
- [54] 刘 潮, 韩利红, 褚洪龙, 等. 植物与病原菌互作的分子机制研究进展[J]. 微生物学通报, 2018, 45(10): 2271 – 2279.
- [55] Nürnberger T, Brunner F, Kemmerling B, et al. Innate immunity in plants and animals: striking similarities and obvious differences[J]. Immunological Reviews, 2004, 198(1): 249 – 266.
- [56] 吴玉俊, 吴旺泽. 植物模式识别受体与先天免疫[J]. 植物生理学报, 2021, 57(2): 301 – 312.
- [57] Chinchilla D, Boller T, Robatzek S. Flagellin signalling in plant immunity[J]. Advances in Experimental Medicine and Biology, 2007, 598: 358 – 371.
- [58] 刘 柳, 李 兵, 郭顺星. 赖氨酸基序(LysM)在植物 – 真菌相互作用中的研究进展[J]. 植物生理学报, 2022, 58(12): 2263 – 2272.
- [59] Cantu D, Vicente A R, Labavitch J M, et al. Strangers in the matrix: plant cell walls and pathogen susceptibility[J]. Trends in Plant Science, 2008, 13(11): 610 – 617.
- [60] 陈一帆, 薛太强, 陈思桥, 等. 群结腐霉细胞壁降解酶的活性检测及基因表达分析[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(4): 46 – 51.
- [61] 梁艳丽. 水稻苗期叶片细胞壁对稻瘟病菌侵染的响应研究[D]. 昆明: 云南农业大学, 2016.
- [62] 战明慧. 苹果 LysM 类受体激酶基因 *MdLYK15* 对腐皮镰孢菌的响应和表达调控研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [63] 王东东. 杜梨悬浮细胞响应腐烂病菌信号的转录组分析及 LysM – RLK 筛选[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2022.
- [64] Hepler P K, Winship L J. Calcium at the cell wall – cytoplasm interface[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2010, 52(2): 147 – 160.
- [65] Lorrai R, Ferrari S. Host cell wall damage during pathogen infection: mechanisms of perception and role in plant – pathogen interactions[J]. Plants, 2021, 10(2): 399.
- [66] Peng Y J, van Wersch R, Zhang Y L. Convergent and divergent signaling in PAMP – triggered immunity and effector – triggered immunity[J]. Molecular Plant – Microbe Interactions, 2018, 31(4): 403 – 409.
- [67] Spoel S H, Dong X N. How do plants achieve immunity? Defence without specialized immune cells[J]. Nature Reviews Immunology, 2012, 12: 89 – 100.