

DOI: 10.1360/yc-007-0681

## SERK 基因家族的研究进展

林庆光, 崔百明, 彭明

热带生物技术研究所以海口 571101

**摘要:** 体细胞胚发生相关类受体蛋白激酶(SERK)基因相继地在胡萝卜、拟南芥、水稻等多种植物中克隆和表达, 并被证实是植物界中广泛存在的结构保守基因家族。SERK 基因不仅在胚性组织中表达, 还在非胚性组织中表达, 参与了植物胚胎发育、雄性发育、病害防御和信号传导等活动。

**关键词:** SERK; 结构功能; 信号传导

## Advanced study on SERK genes family

LIN Qing-Guang, CUI Bai-Ming, PENG Ming

Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Haikou 571101, China

**Abstract:** Somatic embryogenesis receptor-like kinase(SERK) genes were identified in different plant species, such as *Daucus carota*, *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*. Studies of these genes showed that they have conserved structures and expression patterns. These genes are not only expressed in embryogenic tissues, but also in post-embryogenic development. They function in embryogenesis and reproductive development and defences in particular, related signal transduction pathways.

**Keywords:** SERK; structure and function; signal transduction

膜富亮氨酸重复序列类受体蛋白激酶(leucine-rich repeat receptor-like kinases, LRR-RLKs) 具有独特的胞外信号受体结构域、跨膜结构域和胞内激酶活性结构域, 在植物病害防御、自交不亲和性、发育调控及胞外信号跨膜传导等方面起着重要作用<sup>[1-4]</sup>。LRR-RLKs的胞内激酶活性结构域相对保守, 氨基酸同源性达 45%以上, 而胞外信号受体结构域的同源性较差<sup>[1,2]</sup>。根据胞外LRR结构和数量的差异, LRR-RLKs被划分成 13 个亚类, 其中SERK(somatic embryogenesis receptor-like kinase)属于第二亚类<sup>[5]</sup>。SERK基因首先在胡萝卜下胚轴悬浮培养的胚性细胞中分离到, 并被发现是胡萝卜胚性细胞的过渡性

表达基因, 激发了科学家在其它植物中寻找SERK基因的热情。目前, 科学家已经在多种植物中克隆出SERK基因, 并对它们的结构功能进行了深入研究。

### 1 SERK 基因家族的发现及结构特征

#### 1.1 SERK 基因家族的发现

Schmidt等首先从胡萝卜(*Daucus carota*)下胚轴悬浮培养的胚性细胞中分离出第一个SERK基因, 即DcSERK, 并发现它只在胚性细胞内表达且只表达到体细胞胚的球形期, 而在非胚性细胞及球形期后的体细胞胚中不表达, 表明DcSERK是胡萝卜体细胞胚发生过程中过渡性表达的特异基因及具有被

收稿日期: 2006-10-27; 修回日期: 2006-12-30

基金项目: 国家重点基础研究发展规划(973 计划)(编号: 20004CB117307)[Supported by the National Basic Research Program(No. 20004CB117307)]

作者简介: 林庆光(1981-), 男, 广西玉林人, 硕士研究生, 专业方向: 作物遗传育种。E-mail: Linqingguang@163.com

通讯作者: 彭明(1956-), 男, 博士, 博士生导师, 研究方向: 植物、微生物生物工程和基因工程的研究开发和运用。Tel: 0898-66963161; E-mail: mmpeng\_2000@yahoo.com

发展成体细胞胚发生标记基因的潜力<sup>[6]</sup>。Hecht等<sup>[7]</sup>根据 *DcSERK* 序列合成探针从拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中筛选到新的 *SERK* 基因, 命名为 *AtSERK1*。在获得 *AtSERK1* 的基因组序列后, Hecht等从拟南芥基因组数据库中筛选到另外 4 个 *SERK* 基因, 分别命名为 *AtSERK2*、*AtSERK3*、*AtSERK4* 和 *AtSERK5*。Hecht等在拟南芥中发现 5 个 *SERK* 基因, 表明同一种植物存在多个 *SERK* 基因。Baudino<sup>[8]</sup>等利用 *DcSERK* 和 *AtSERK1* 的简并引物从玉米 (*Zea mays*) 中筛选到 *ZmSERK1* 和 *ZmSERK2*, 并在分析 *ZmSERK1* 和 *ZmSERK2* 的表达过程中意外发现了另外一个 *SERK* 基因, 即 *ZmSERK3*。Yulcihiro等<sup>[9]</sup>和我国学者 Hu等<sup>[10]</sup>在水稻 (*Oryza sativa*) 中分别独立分离到 2 个 *SERK* 基因, 均命名为 *OsSERK1* 和 *OsSERK2*。Kim等<sup>[11]</sup>分析苜蓿 (*Medicago truncatula*) 在高胚性系和低胚性系培养时发现了一个新的 *SERK* 基因。到目前为止, 科学家们已经从向日葵 (*Helianthus annuus*)<sup>[12]</sup>、鸭茅 (*Dactylis glomerata*)<sup>[13]</sup>、可可 (*Theobroma cacao*)<sup>[14]</sup>、蜜柑 (*Citrus unshiu*)<sup>[15]</sup>、草地早熟禾 (*Poa pratensis*)<sup>[16]</sup> 等植物中分离到不同的 *SERK* 基因。*SERK* 基因广泛地存在于双子叶植物、单子叶植物及裸体植物中, 组成一个新的基因家族<sup>[14]</sup>。

## 1.2 *SERK* 基因结构特征

*SERK* 基因结构研究得最清楚和最彻底的是 *AtSERK1* (图 1)<sup>[7]</sup>。一般来说, *SERK* 基因由 11 个外显子和 10 个内含子组成, 具有相似的内含子/外显子结构特征, 外显子与编码蛋白功能域几乎是一一对应的, 如外显子 1 编码信号肽 (signal peptide, SP); 外显子 2 编码亮氨酸拉链结构 (leu zipper, ZIP); 外显子 3~6 编码 5 个富亮氨酸重复序列 (leu-rich repeat, LRR), 其中除外显子 4 编码 LRR2 和 LRR3 外, 其他每一个外显子编码一个 LRR; 外显子 7 编码含 SPP (Ser-Pro-Pro) 基序的富脯氨酸结构域; 外显子 8

编码跨膜结构域 (transmembrane region, TM); 外显子 9~11 编码胞内激酶活性结构域。*DcSERK* 编码区只有 10 个外显子, 缺乏 SP 和 ZIP 的编码序列; *DcSERK* 前面 84 个核苷酸序列在 *AtSERK1* 基因组中没有同源性序列, 但 *DcSERK* 基因组编码区上游 2.3 kb 处出现了 *AtSERK1* 前面 3 个外显子的高度同源性序列。不同植物分离出来的 *SERK* 基因具有高度的同源性。*DcSERK* 与 *AtSERK1* 的前段序列相差较大外, 其后面的 8 个外显子几乎编码相同的氨基酸, 它们编码的蛋白质氨基酸同源性高达 92%<sup>[6, 7]</sup>; *MtSERK1*、*OsSERK1*、*CiSERK1* 与 *AtSERK1* 基因编码蛋白的氨基酸同源性分别是 92%、87% 和 76.9%<sup>[7, 10, 11, 14]</sup>。根据 *SERK* 蛋白氨基酸进化系统树分析, *MtSERK1* 和 *AtSERK1* 可能是纵向进化的同源性基因<sup>[11]</sup>。相同植物的不同 *SERK* 基因既有相似性也有差异。在拟南芥 5 个 *SERK* 基因中, *AtSERK2* 与 *AtSERK1* 最接近, 它们编码蛋白的氨基酸同源性达 90%, 而 *AtSERK5* 与 *AtSERK1* 基因编码蛋白的氨基酸同源性只有 67%; 且在这 5 个 *SERK* 基因编码蛋白的不同活性结构域中, 激酶活性结构域最保守, 同源性达 85% 以上, 其次是 LRR 结构域和 TM 结构域, 同源性分别达 66% 和 54% 以上, 而富脯氨酸结构域和 C-端结构域的同源性相对较差, 同源性低于 50%<sup>[7]</sup>。玉米 3 个 *SERK* 基因也存在类似情况。

## 1.3 *SERK* 蛋白及功能区域

一般来说, *SERK* 蛋白具有 LRR-RLKs 的典型结构特征, 还包括 1 个 SP、1 个 ZIP、1 个 SPP、1 个 TM、5 个 LRR 及 3 个胞内激酶活性结构域。*DcSERK* 蛋白缺乏 SP 和 ZIP 结构, 而由另外的 28 个氨基酸替代。*AtSERK1* 蛋白前面的 29 个氨基酸由外显子 1 编码, 具高度的疏水性, 且紧接着一个信号肽的清除位点, 符合信号肽特征。紧接着信号肽清除位点是由 45 个氨基酸组成的富亮氨酸结构域, 含有典型 DNA 结合蛋白 LX6LX6LX6L 锌指结构特征,

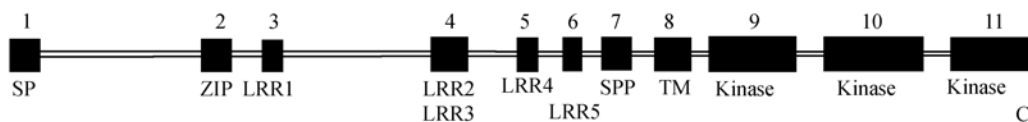


图 1 *SERK* 基因组结构特征及对应的蛋白功能区域

大方格表示外显子 (1~11); 小方格线表示内含子; 大方格线底下的字母表示外显子编码的蛋白功能区域; SP: 信号肽; ZIP: 亮氨酸拉链; LRR: 富亮氨酸重复序列; SPP: 富脯氨酸结构域; TM: 跨膜结构域; Kinase: 激酶活性结构域; C: C-端结构域<sup>[7, 11]</sup>。

Fig.1 The structure of *SERK* gene and its protein functional domains

Large rectangles are exons (1~11); Small rectangles are introns; Functional domains of the protein coded by each exon are shown beneath rectangles; SP: signal peptide; ZIP: Leu-zipper; LRR: Leu-rich repeat; SPP: Pro-rich region; TM: transmembrane region; Kinase: Kinase domains; C: C-terminal region<sup>[7, 11]</sup>.

因此, ZIP被认为介导了蛋白质的特异性结合; 同时, ZIP还可能参与了蛋白质的寡聚化过程<sup>[7, 17]</sup>。AtSERK1 蛋白有 5 个 LRR 单元, 其重复序列是 aLxxNNLSGxaPxxLxxLxxLxL, 这与 LRR 的共有重复序列 xLxxLaLxxNNLSGxaPxxLxxLx 有稍微差别; LRR 内有 5 个糖基化位点, 2 个在 LRR2、2 个在 LRR4 和 1 个在 LRR5, 糖基化位点是蛋白正确结合到质膜上所必需的<sup>[18]</sup>, 因此, LRR 被认为参与了 AtSERK1 蛋白和质膜的正确结合过程。此外, LRR 也可能参与蛋白质间的相互作用, 它的保守残基提供蛋白质间相互作用的支架, 而非保守残基决定蛋白质间相互作用的特异性<sup>[19]</sup>。含 SPP 基序的富脯氨酸结构域是 SERK 蛋白最显著的特征, 也是 Hecht 等<sup>[7]</sup>从 200 多个拟南芥 LRR-RLKs 成员中筛选出来其他 4 个 SERK 基因的最主要依据之一。富脯氨酸结构域可能起铰链区的作用, 使胞外信号受体更加灵活, 也可能参与了蛋白质与细胞壁间的相互作用。TM 是一段保守的非亲水性片段, 把 SERK 蛋白的胞内和胞外区域分开。胞内激酶活性结构域是 SERK 蛋白最保守的一段序列, 含有 ATP 结合位点和 ser/thr 激酶位点, 它的第七和第八亚区分别有催化核心序列 HRDVKAA 和 GTLGYTAPE, 在 MtSERK1 和 AtSERK1 蛋白中可能组成一个 A 环结构起自身磷酸化和底物磷酸化作用。AtSERK1 和 MtSERK1 蛋白 A 环结构的同源性达 100%, 暗示着 A 环结构非常保守。同时, A 环有 4 个 Thr 和 1 个 Tyr, 其中 Thr<sub>(468)</sub> 是 AtSERK1 蛋白起磷酸化作用必不可少的<sup>[6, 7, 11, 20, 21]</sup>。此外, 不同植物来源的 SERK 蛋白的氨基酸组成、分子量及 PI 值很相近, 如 AtSERK1、MtSERK1、OsSERK1 及 CiSERK1 蛋白分别由 625、627、628 和 621 个氨基酸组成, 且它们的分子量分别是 69 kDa、69.125 kDa、69.5 kDa、68.4 kDa 和 PI 值分别是 5.25、5.56、5.98、5.48<sup>[7, 10, 11, 15]</sup>。这表明不同植物的 SERK 蛋白具有相似的初级结构和高级结构, 预示着它们在植物生长发育或代谢活动中有相似功能。

## 2 *SERK* 基因的表达和调控

### 2.1 *SERK* 基因的表达

*SERK* 基因广泛地存在于植物界中, 在不同的植物中有特定的表达方式。除了少数 *SERK* 基因的表达在体细胞胚内检测不到外, 其他已经报导功能的 *SERK* 基因一般都参与了体细胞胚的发生。DcSERK 是最早分离出来的 *SERK* 基因, 只在胚性细胞中表达

<sup>[6]</sup>。AtSERK1 的表达比较广泛, 不仅在早期的合子胚及培养的胚性细胞内大量表达, 还在雌配子体、孢子体原基周围细胞层、表皮细胞及成熟的根茎叶维管组织中少量表达。AtSERK1 在合子胚发育中只达到心形期, 这与鸭茅 *SERK*、DcSERK 的表达方式相似<sup>[7, 13]</sup>。鸭茅 *SERK* 基因主要表达在胞质丰富、非液泡化的等径小细胞中, 特别是茎顶端分生组织、胚根鞘和质片的分生区域。TcSERK 与 ZmSERK2、MtSERK1 的表达方式相似, 在合子胚和体细胞胚的整个发育过程中均表达。TcSERK 不仅在胚性愈伤和增生胚中大量表达, 还在叶片中有微量表达, 但在根、花瓣及退化雄蕊中没有表达信号<sup>[14]</sup>。在蜜柑的组织培养中, CiSERK1 只表达在胚性细胞中, 而在非胚性细胞内表达; 同时, CiSERK1 的表达信号在花、茎、叶及开花后 30 天和 60 天的果实内检测到, 而在开花 180 天后的果实内检测不到<sup>[15]</sup>。Hu 等<sup>[10]</sup>认为 OsSERK1 参与了体细胞胚的发生, 而 Yulcihiro 等用水稻 OsSERK1 启动子调控报告基因的研究发现, 报告基因在根、叶和种子内检测到, 在发育的体细胞胚内检测不到, 表明 OsSERK1 可能在非胚性组织内起作用<sup>[9]</sup>。

### 2.2 *SERK* 基因的表达调控

不同植物的 *SERK* 基因有特定的表达方式, 部分 *SERK* 基因在体细胞胚发生过程中是过渡性表达的, 暗示 *SERK* 基因的表达可能受到严格调控。Kim 等对苜蓿进行高胚性和低胚性培养, 发现培养基内添加细胞分裂素类似物 BAP(6-benzylaminopurine) 和生长素类似物 NAA(1-naphthaleneacetic acid) 的培养物 MtSERK1 的表达水平在 2 天内可显著地提高, 且这种诱导作用至少持续了 5 周。而培养基内不添加任何植物生长物质的培养物 MtSERK1 的表达水平在 2 天后迅速降低, 表明植物生长物质 BAP 和 NAA 可能参与了 MtSERK1 表达的诱导或维持。Kim 等<sup>[11]</sup>进一步研究发现单独添加 BAP 不能诱导 MtSERK1 的表达, 而单独添加 NAA 可以诱导 MtSERK1 的表达, 但 MtSERK1 的表达水平低于联合使用 BAP 和 NAA, 暗示 NAA 可能是 MtSERK1 的上游正调控物质, BAP 可能通过 NAA 起作用或起增强 NAA 诱导效果的作用。然而, Clement 等<sup>[12]</sup>发现向日葵 *SERK* 基因表达受细胞分裂素而不是生长素正调控, 并发现向日葵不成熟合子胚(immature zygotic embryos, IZE) 进行器官发生途径培养 2 天后, *SERK* 基因表达严重地受下游

负调控, 而进行胚胎发生或高胚胎发生途径培养似乎不存在这种调控作用, 但它的调控机理尚未清楚。2,4-D也可能参与了胡萝卜和鸭茅培养时的SERK基因表达调控<sup>[6, 13]</sup>。以上研究结果表明植物生长物质参与了SERK基因的表达调控, 且在不同植物中可能存在不同的调控机制。

此外, 一些病害防御信号分子也参与了SERK基因诱导表达。Hu等用水杨酸(salicylic acid, SA)、苯并噻二唑(benzothiadiazole, BTH)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)及脱落酸(abscisic acid, ABA)处理水稻可诱导*OsSERK1* 表达, 且不同的病害防御信号分子的诱导结果及时间不一样, 如用 1 mmol/L SA或 0.3 mmol/L BTH处理时, *OsSERK1* 在 1 小时内被诱导表达, 在 3 小时内表达量达到最高, 且它的最高表达量持续了 12 小时; 用 0.1 mmol/L JA 处理时, *OsSERK1* 在 6 小时后才被诱导表达, 在 12 小时内保持高水平表达; 用 0.1 mmol/L ABA 处理时, *OsSERK1* 在 1 小时内被轻微诱导表达, 在 12 小时后达到相当高的表达水平<sup>[10]</sup>。

在SERK基因表达的负式调控机制中, 拟南芥*AtSERK1* 研究得最清楚。AMP1 蛋白很可能对*AtSERK1* 的表达起负式调控作用, 因为*amp1* 突变体比*AtSERK1* 过量表达更能提高体细胞胚发生率; *amp1* 突变体的*AtSERK1* 表达水平远远高于野生型<sup>[7]</sup>; 胚状体萌芽后, AMP1 蛋白的逐步积累与*AtSERK1* 表达降低或消失又相一致。AMP1 蛋白是谷氨酸羧胺酶, 有清除小分子和小信号肽分子的功能, 而*AtSERK1* 蛋白的N端恰恰具有信号肽的特征, 这可能是AMP1 蛋白负式调控*AtSERK1* 表达的分子机理<sup>[22,23]</sup>。

### 3 SERK 基因及其蛋白功能

#### 3.1 SERK 与体细胞胚发生

体细胞胚发生不仅是植物再生的一条重要途径, 体细胞胚也是研究植物胚胎发育和遗传转化的良好受体。在体细胞胚发生过程中, 体细胞不仅生理生化及形态发生变化, 它的基因表达方式也发生变化。过去 20 多年, 研究者们极力寻找体细胞胚发生过程中表达方式改变的基因。然而, 至今发现的绝大部分基因是在体细胞胚发生后才起作用的, 如 *AGL15*(*AGAMOUS-Like 15*)<sup>[24]</sup>、*BBM*(*BABY BOOM*)<sup>[25]</sup>、*LEC2*(*LEAFY COTYLEDON2*)<sup>[26]</sup>和 *WUS*(*WUSCHEL*)<sup>[27]</sup>等基因有提高体细胞胚发生率或维持体细胞胚发生的作用, 但它们

并不是在体细胞从营养生长向胚性生长的转化中起作用, 而唯一例外的是SERK基因<sup>[6, 28, 29]</sup>。*DcSERK*只在胚性细胞中表达, 且只达到体细胞胚的球形期, 而在非胚性细胞和球形期后的体细胞胚中表达, 用*DcSERK*启动子调控荧光素酶(luciferase, LUC)报告基因表达的研究发现, LUC报告基因只在具有发育成体细胞胚潜力的“感受态细胞”中检测到, 而在简单增殖的非胚性细胞中检测不到, 且LUC报告基因的表达量与“感受态细胞”具有发育成体细胞胚的潜力之间有紧密的数量关系<sup>[6]</sup>。*AtSERK1* 是*DcSERK*的同源物, 主要在早期的胚性细胞中表达。Hecht等将*AtSERK1* 的cDNA置于 35S启动子下过量表达, 能提高外植体成胚率 3~4 倍, 并没有改变植株的表现型<sup>[7]</sup>。Santos等<sup>[14]</sup>亦发现*CiSERK*是可可体细胞胚发生必不可少的基因, 因为*CiSERK*的转录体只在体细胞胚内检测到, 而在简单增殖的愈伤组织中检测不到。这些研究表明SERK基因不仅能促进体细胞胚的发生, 还标志着体细胞从营养生长向胚性生长转变, 预示着SERK基因可能会被发展成为体细胞胚发生的标记基因。SERK基因作为体细胞胚发生的标记基因, 优越于同功酶、酯酶及*JIM18* 等标记基因, 因为它不仅是促进植物再生的非条件正选择标记基因, 还直接反映了“感受态细胞”的成胚能力<sup>[6,7,13,30,31]</sup>。然而, 某些植物的SERK基因并不仅仅局限于胚性细胞中表达。Clement等<sup>[12]</sup>研究向日葵IZE培养物的SERK转录体时发现, SERK基因在两种发生途径的前期均表达, 它们的区别在于SERK的表达在器官发生途径中严重地受到下游负调控。*OsSERK1* 可能作用于水稻体细胞胚的发生, 但它更重要的效果是促进水稻愈伤出芽<sup>[10]</sup>。Yulcihiro等<sup>[9]</sup>分析*OsSERK1* 的表达时发现*OsSERK1* 可能在非胚性组织而不是胚性组织内起作用。因此, SERK基因并不是单纯地参与了体细胞胚发生的诱导或维持, 可能在不同植物中起不同的作用, 也可能广泛地参与了植物培养时的各种形态发生途径。

#### 3.2 SERK 与孢子体发育

至今, SERK基因参与孢子体发育只在拟南芥中有报导。拟南芥*serk1* 或*serk2* 的单突变体不能引起孢子体发育的任何异常表型, 但*serk1serk2* 双突变体导致孢子体发育不完全或雄性不育。*serk1serk2* 双突变体的造孢细胞产生小孢子母细胞只能进行减数分裂到四分体时期, 随后母性细胞消失, 导致雄性完全不育。Tean等观察到*serk1serk2* 双突变体的造孢

细胞的外层细胞只能发育成3层细胞,缺乏野生型的绒毡层细胞,使孢子体不能正常发育成成熟的花粉粒,这与*ems1/exs*<sup>[32]</sup>和*tpd1*<sup>[33]</sup>突变体表型相似。*serk1serk2*双突变体的不育性可通过用野生型花粉粒恢复,且产生的种子可以正常发育<sup>[34,35]</sup>。因此,*AtSERK1*和*AtSERK2*不仅参与了孢子体的发育,它们之间还可能存在着相互作用或功能互补的作用。Rumyana<sup>[36]</sup>等利用液相层析质谱仪(LC/MALDI-TOF/MS)观察到*AtSERK1*蛋白和*AtSERK2*蛋白不仅能形成同源二聚体,还可以形成异源二聚体,支持了*AtSERK1*蛋白和*AtSERK2*蛋白之间存在相互作用的观点。

### 3.3 *SERK*与植物病害防御

LRR-RLKs参与植物抗病反应的报导较多,如*Xa21*基因参与了水稻抗白叶枯病反应<sup>[37,38]</sup>。*OsSERK1*属于LRR-RLKs之一,不仅能被稻瘟菌侵染诱导表达,还参与了水稻抗稻瘟菌的反应<sup>[10]</sup>。水稻受稻瘟菌侵染后,*OsSERK1*被诱导表达,且它的表达量与水稻的抗病性有定性关系。在不亲和互作中,*OsSERK1*在水稻受稻瘟菌侵染1天后被诱导表达,它的表达在2天后达到最高并持续了很长时间;在亲和互作中,*OsSERK1*在水稻受稻瘟菌侵染2天后才被诱导表达,且它的表达量远远低于不亲和互作。*OsSERK1*是目前唯一一个公开报导参与植物抗病反应的*SERK*基因,至于其他*SERK*基因是否有此功能,目前尚未清楚。

## 4 *SERK*的信号传导

*SERK*蛋白具有典型的胞外受体结合域、跨膜结构域和胞内激酶活性结构域等特征,能独立地完成信号的接收、跨膜转导和胞内传递。体细胞胚发生必须依赖于非胚性细胞的分泌蛋白,这些分泌蛋白可能会产生某种信号,通过*SERK*蛋白传导到体细胞内,从而改变某些体细胞的基因表达模式,使它们向胚性细胞方向发育,但这种假说并没有获得足够的遗传学和生化证据<sup>[17,39,40]</sup>。目前,*SERK*参与的信号传导途径研究得最多的是*AtSERK3*(即*BAK1*)参与的芸苔素(brassinosteroid, BR)信号传导途径<sup>[41]</sup>。*AtSERK3*与*BRI1*共同接收胞外BR信号,形成同源/异源二聚体或多聚体,抑制*BIN2*、*GSK3*的活性或激活*BSU1*,改变胞内磷酸化水平及核转录因子*BZS1*和*BZR1*的稳定性,促进BR调节基因表达,产生BR

生理效应<sup>[42~47]</sup>。*AtSERK3*可能是*BRI1*的共受体,因为*AtSERK3*与*BRI1*、*AtSERK1*是质膜上同一复合物的组成部分<sup>[36]</sup>,且*AtSERK3*和*BRI1*在酵母双杂交系统中能相互作用和相互磷酸化。然而,*serk3/bak1*突变体的突变表型比*bri1*弱,表明*AtSERK3*在BR信号传导中可能不是必不可少的,或者拟南芥的其他4个*SERK*基因编码的蛋白起部分功能互补作用<sup>[41]</sup>。*serk1bri1-119*双突变体更进一步支持了这种观点,*AtSERK1*与*BRI1*能发生相互作用并影响BR的信号传导,暗示着拟南芥中不同*SERK*基因可能具有相似功能或当某一基因缺失时另一同源基因起功能互补作用,这与*serk1serk2*双突变体才造成孢子体不能发育成成熟的花粉粒相似。*AtSERK1*和*AtSERK3/BAK1*参与BR信号传导途径具有重要的生物学意义,它暗示*SERK*基因可能参与植物生长发育的调控,因为BR具有生长素相类似的生理效应,能诱导多种细胞反应,如茎伸长、叶偏上性生长,诱导果实成熟和木质部分化等。

## 5 展望

体细胞胚发生相关类受体蛋白激酶(*SERK*)基因家族的研究近年来已取得很大的进展,基因家族成员逐渐增多,基因的表达调控及结构功能亦得到进一步的研究,但还有许多问题尚未清楚。*AtSERK1*能提高体细胞胚发生率,但研究者至今还不了解*AtSERK1*促进体细胞胚发生的作用机理,只是猜测*AtSERK1*可能起信号跨膜传导作用,因此下一步的主要工作是弄清*AtSERK1*在体细胞胚发生中的确切机理,明确它的上下游调控物。*AtSERK1*参与BR信号传导可能为研究*AtSERK1*促进拟南芥体细胞胚发生的作用机理提供某些线索,因为BR的许多生理效应主要通过生长素来实现,如BR处理能改变植株内源生长素水平或提高植株对生长素的敏感性,而生长素是绝大部分植物早期诱导体细胞胚发生必需的,生长素浓度梯度的建立与合子胚发育密切相关<sup>[48]</sup>,体细胞胚与合子胚的发育过程非常相似。同时,Hideki等发现拟南芥至少存在48个基因共同受到IAA(indole-3-acetic acid)和BL(brassinolide, BL)调控<sup>[49]</sup>,这表明*AtSERK1*可能通过调节BR来改变细胞内源生长素水平,从而促进体细胞向胚性方向发育。总之,*AtSERK1*表达受生长素诱导已有报道,但*AtSERK1*是否真正影响细胞内源生长素水平尚未见

公开报导。发展 *SERK* 基因为体细胞胚发生标记基因可能会降低传统条件选择标记基因或报告基因的安全性风险,并能促进转基因植株的再生,具有极大的发展前景。*OsSERK1* 参与水稻抗稻瘟病反应<sup>[9]</sup>,开拓了 *SERK* 基因功能研究新领域,预示 *SERK* 基因参与了植物的抗病反应,但目前这仅限于水稻中有公开报导,还需要更深入研究,以弄清楚 *SERK* 基因可能参与的抗病范围及它的抗病机制等。

### 参考文献(References):

- [1] Becraft PW. Receptor kinases in plant development. *Trends Plant Sci*, 1998, 3(10): 384–388.
- [2] Becraft PW. Receptor kinase signaling in plant development. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2002, 18(1): 163–192.
- [3] Torii KU. Receptor kinase activation and signal transduction in plants: An emerging picture. *Curr Opin in Plant Biol*, 2000, 3(5): 361–367.
- [4] Tichtinsky G, Vanoosthuysse V, Cock JM, Gaude T. Making inroads plant receptor kinase signalling pathways. *Trends Plant Sci*, 2003, 8(5): 231–237.
- [5] Shiu SH, Bleecker AB. Receptor-like kinase from *Arabidopsis* from a monophyletic gene family related to animal receptor kinases. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(19): 10763–10768.
- [6] Schmidt ED, Guzzo F, Toonen MAJ, de Vries SC. A leucine-rich repeat containing receptor-like kinase marks somatic plant cell competent to form embryos. *Development*, 1997, 124(10): 2049–2062.
- [7] Hecht V, Calzada JPV, Hartog MV, Schmidt Ed DL, Boutilier K, Grossniklaus U, de Vries SC. The *Arabidopsis* somatic embryogenesis receptor kinase 1 gene is expressed in developing ovules and embryos and enhances embryogenic competence in culture. *Plant Physiol*, 2001, 127(3): 803–816.
- [8] Baudino S, Hansen S, Brettschneider R, Hecht VFG, Dresselhaus T, Lorz H, Dumas C, Rogowsky PM. Molecular characterization of two novel maize LRR receptor-like kinase, which belong to the *SERK* gene family. *Planta*, 2001, 213(1): 1–10.
- [9] Ito Y, Takaya K, Kurata N. Expression Of *SERK* family receptor-like protein kinase gene in rice. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2005, 1730(3): 253–258.
- [10] Hu H, Xiong L, Yang Y. Rice *SERK1* gene positively regulates somatic embryogenesis of cultured cell and host defense response against fungal infection. *Planta*, 2005, 222(1): 107–117.
- [11] Nolan K, Irwanto RR, Rose RJ. Auxin up-regulates *MtSERK1* expression in both *Medicago truncatula* Root-forming and embryogenic cultures. *Plant Physiol*, 2003 133(1): 218–230.
- [12] Thomas C, Meyer D, Humber C, Steinmetz A. Spatial expression of a sunflower *SERK* gene during induction of somatic embryogenesis and shoot organogenesis. *Plant Physiol Biochem*, 2004, 1(42): 35–42.
- [13] Somleva MN, Schmidt EDL, de Vries SC. Embryogenic cells in *Dactylis glomerata* L. (Poaceae) explants identified by cell tracking and by *SERK* expression. *Plant Cell Rep*, 2000, 19(1): 718–726.
- [14] Santos MDO, Romano E, Yotoko KSC, Tinoco MLP, Dias BBA, Aragao FJL. Characterisation of the cacao somatic embryogenesis receptor-like kinase (*SERK*) gene expressed during somatic embryogenesis. *Plant Sci*, 2005, 168(3): 723–729.
- [15] Shimada T, Hirabayashi T, Endo T, Fujii H, Kita M, Omura M. Isolation and characterization of the somatic embryogenesis receptor-like kinase gene homologue (*CitSERK1*) from *Citrus unshiu* Marc. *Sci Hortic*, 2005, 103(2): 233–238.
- [16] Albertini E, Marconi G, Reale L, Barcaccia G, Porceddu A, Ferranti F, Falcinelli M. *SERK* and *APOSTART*, candidate genes for apomixis in *poa pratensis*. *Plant Physiol*, 2005, 138(4): 2185–2199.
- [17] Landschulz WH, Johnson PF, Maknight SL. The leucine zipper: a hypothetical structure common to a new class of DNA binding proteins. *Science*, 1988, 240(4860): 1759–1764.
- [18] Shah K, Gadella TWJ, van Erp H, Hecht V, de Vries SC. Subcellular localization and oligomerization of the *Arabidopsis thaliana* somatic embryogenesis receptor kinase 1 protein. *J Mol Bio*, 2001, 309(3): 641–655.
- [19] Kobe B, Deisenhofer J. Proteins with leucine-rich repeats. *Curr Opin Struct Biol*, 1995, 5(3): 409–416.
- [20] Shah K, Verroort J, de Vries SC. Role of threonines in the *Arabidopsis thaliana* somatic embryogenesis receptor kinase 1 activation loop in phosphorylation. *Biol Chem*, 2001, 276(44): 41263–41269.
- [21] Shan K, Russinova E, Gadella TWJ, Willemsse J, de Vries SC. The *Arabidopsis* kinase-associated protein phosphatase control internalization of the somatic embryogenesis receptor kinase 1. *Genes Dev*, 2002, 16(3): 1707–1720.
- [22] Mordhorst AP, Voerman KJ, Hartoy MV, Meijer EA, van Went J, Koornneef M, de Vries SC. Somatic embryogenesis in *Arabidopsis thaliana* is facilitated by mutations in genes repressing meristematic cell divisions. *Genetics*, 1998, 149(2): 549–563.
- [23] Helliwell CA, Chin-Aekins AN, Wilson IN, Chapple R, Dennis ES, Chaudhury A. The *Arabidopsis AMP1* gene encodes a putative glutamate carboxypeptidase. *Plant Cell*, 2001, 13(9): 2115–2125.
- [24] Ellen WH, Weining T, Karl WN, Donna EF, Sharyn EP. Expression and maintenance of embryogenic potential is enhanced through constitutive expression of *AGAMOUS-Like 15*. *Plant Physiol*, 2003, 133(2): 653–663.

- [25] Kim B, Remko O, Vijay KS, Henk K, Thérèse O, Lemin Z, Jiro H, Liu CM, André AMVL, Brian LAM, Jan BMC, Michiel MVLC. Ectopic expression of *BABY BOOM* triggers a conversion from vegetative to embryonic growth. *Plant Cell*, 2002, 14(8): 1737–1749.
- [26] Sandra LS, Linda WK, Kelly MY, Julie P, Loïc L, Robert LF, Robert BG, John JH. *LEAFY COTYLEDON2* encodes a B3 domain transcription factor that induces embryo development. *Plant Biol*, 2001, 20(98): 11806–11811.
- [27] Jianru Z, Qi-Wen N, Giovanna F, Nam HC. The *WUSCHEL* gene promotes vegetative-to-embryonic transition in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2002, 30(3): 349–359.
- [28] Thomas TL. Gene expression during plant embryogenesis and germination: An overview. *Plant Cell*, 1993, 5(10): 1401–1410.
- [29] Jianru Z, Niu QW, Yoshihisa L, Chua NH. Marker-free transformation: increasing transformation frequency by the use of regeneration-promoting genes. *Curr Opin in Biol*, 2002, 13(2): 173–180.
- [30] Filonava LH, Bozhkov PV, Arnold SV. Developmental pathway of somatic embryogenesis in picea abies as revealed by time-lapse tracking. *Exp Bot*, 2000, 51(343): 249–264.
- [31] Tchorbadijeva M, Odjakova MK. An acidic esterase as a biochemical marker for somatic embryogenesis in orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) suspension cultures. *Plant Cell Rep*, 2001, 20(1): 28–33.
- [32] Zhao DZ, Wang GF, Speal B, Ma H. The *EXCESS MICROSPOROCTES1* gene encodes a putative leucine-rich repeat receptor protein kinase that controls somatic and reproductive cell fates in the *Arabidopsis* anther. *Genes Dev*, 2002, 16(15): 2021–2031.
- [33] Yang SL, Xie LF, Mao HZ, Puah CS, Yang WC, Jiang LX, Sundaresan V, Ye D. *TAPETUM DETERMINANT1* gene is required for cell specialization in the *Arabidopsis* anther. *Plant Cell Pre*, 2003, 15(12): 2792–2804.
- [34] Colcombet J, Dernier AB, Palau RR, Vera CE, Schroeder JI. *Arabidopsis* somatic embryogenesis receptor kinases 1 and 2 are essential for tapetum development and microspore maturation. *Plant Cell*, 2005, 17(12): 3350–3361.
- [35] Catherine A, Eugenia R, Valerie H, de Vries SC. The *Arabidopsis thaliana* somatic embryogenesis receptor-kinases 1 and 2 control male sporogenesis. *Plant Cell*, 2005, 17(12): 3337–3349.
- [36] Rumyana K, Sjef B, Eugenia R, Aker J, Vervoort J, de Vries SC. The *Arabidopsis* somatic embryogenesis receptor-like kinase 1 protein complex includes Brassinosteroid-insensitive 1. *Plant Cell*, 2006, 18(3): 626–638.
- Gardner J, Wang B, Zhai WX, Zhu LH, Fauquet C, Ronald P. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*. *Science*, 1995, 270(5243): 1804–1806.
- [38] Staskawicz BJ, Ausubel FM, Ellis JG. Molecular genetics of plant disease resistance. *Science*, 1995, 268(5211): 661–667.
- [39] Pennell RI, Janniche L, Scofield GN, Booij H, de Vries SC, Roberts K. Identification of a transitional cell state in the developmental pathway to carrot somatic embryogenesis. *Cell Biol*, 1992, 119(5): 1371–1380.
- [40] de Jong AJ, Cordewener J, Schiava FL, Terzi M, Vandekerckhove J, Kammen AV, de Vries SC. A carrot somatic embryo mutant is rescued by chitinase. *Plant Cell*, 1992, 4(4):425–433.
- [41] Li J, Wen JQ, Kevin AL, Jason TD, Frans ET, John CW. BAK1, an *Arabidopsis* LRR receptor-like protein kinase, interacts with BRI1 and modulates brassinosteroid signaling. *Cell*, 2002, 2(26): 213–222.
- [42] Li J, Chory J. A putative leucine-rich repeat receptor kinase involved in brassinosteroid signal transduction. *Cell*, 1997, 90(5): 929–938.
- [43] Wang ZY, Seto H, Fujioka S, Yoshida S, Chory J. BRI1 is a critical component of a plasma-membrane receptor for plant steroids. *Nature*, 2001, 410(6834): 380–383.
- [44] Russinova E, Borst JW, Kwaaitaal M, Delgado AC, Yin Y, Chory J, de Vries SC. Heterodimerization and endocytosis of *Arabidopsis* brassinosteroid receptors BRI1 and AtSERK3 (BAK1). *Plant Cell*, 2004, 16(12): 3216–3229.
- [45] Kinoshita T, Cano-Delgado A, Seto H, Hiranuma S, Fujioka S, Yoshida S, Chory J. Binding of brassinosteroids to the extracellular domain of plant receptor kinase BRI1. *Nature*, 2005, 433(7022): 167–171.
- [46] Gregory V, Jennifer LN, Niko G, Hong FX, Joanne C. Molecular mechanisms of steroid hormone signaling in plants. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2005, 21(1): 117–201.
- [47] Wang ZY, Wang QM, Chong K, Wang FR, Wang L, Bai MY, Jia CG. The brassinosteroid signal transduction pathway. *Cell Res*, 2006, 16(5): 427–434.
- [48] Friml J, Vieten A, Sauer M, Weijers D, Schwarz H, Hamann T, Offringa R, Jurgens G. Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of *Arabidopsis*. *Nature*, 2003, 426(6963): 132–135.
- [49] Hideki G, Shinichiro S, Tadao A, Shozo F, Yukihisa S, Shigeo Y. Comprehensive comparison of auxin-regulated and brassinosteroid-regulated genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2004, 134(4): 1555–1573.
- [37] Song WY, Wang GL, Chen LL, Kim HS, Pi LY, Holsten T,