遗传 HEREDITAS (Beijing) 2012 年 5 月, 34(5): 551－559
ISSN 0253-9772 www.chinagene.cn 综 述

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2012.00551

植物体细胞胚胎发生受体类蛋白激酶的生物学功能

石雅丽, 张锐, 林芹, 郭三堆

中国农业科学院生物技术研究所, 北京 100081

摘要: 体细胞胚胎发生受体类蛋白激酶(Somatic embryogenesis receptor-like kinases, SERKs)属于膜富亮氨酸重复序列受体类蛋白激酶(Leucine-rich repeat sequence receptor-like kinase, LRR-RLK)家族的第二亚类。SERK 具有典型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, 研究发现 SERKs 在植物生命活动中承担着多个角色。文章简述了 SERKs 的典型结构域特征, 重点介绍该类蛋白在体细胞胚发生、生殖发育、激素感应和病理反应方面发挥的功能, 同时对该蛋白激酶的研究价值和应用前景进行了探讨。

关键词: 体细胞胚胎发生受体类蛋白激酶; 膜富亮氨酸重复序列受体类蛋白激酶; 生物功能

Biological function of the Somatic embryogenesis receptor-like kinases in plant

SHI Ya-Li, ZHANG Rui, LIN Qin, GUO San-Dui

Biotechnology Research Institute, *Chinese Academy of Agricultural Sciences*, *Beijing* 100081, *China*

Abstract: Somatic Embryogenesis Receptor-Like Kinases (SERKs) belong to the LRR-RLK II subfamily, which contain three conserved domains: an extracellular domain, a transmembrane domain, and an intracellular catalytic kinase domain. Previous studies had found that SERKs play many roles during plant development. This review made a brief introduction about the character of the SERKs and described the biological function of these proteins in somatic embryogenesis, sporogenesis, hormone response and host defense response. The research value and the application prospects of the SERKs were discussed.

Keywords: somatic embryogenesis receptor-like kinase (SERK); leucine-rich repeat sequence receptor-like kinase (*LRR-RLK*); biological function

在植物生长发育过程中, 细胞通过将胞外信号传导到胞内, 引起胞内一系列反应或者向邻近细胞传递信号, 这样细胞与环境间以及细胞间就可以相互交流, 由此植物对环境变化进行响应。跨膜受体类蛋白激酶就承担着细胞与环境间以及细胞间的交流。它通过 3 个典型的结构域完成生物学功能：胞外结构域接收胞外信号, 跨膜结构域将胞外信号传导到胞内, 胞内激酶结构域将信号传递到下游。其

收稿日期: 2011–10–28; 修回日期: 2012–03–01
基金项目: 转基因生物新品种培育科技重大专项课题(编号：2008ZX08005-004)资助
作者简介: 石雅丽, 博士, 研究方向：植物基因工程。E-mail: shiyali2006@126.com
通讯作者: 郭三堆, 研究员, 博士生导师, 研究方向：植物基因工程。E-mail: gsdui@mail.caas.net.cn
网络出版时间: 2012-4-16 03:54:14
URL: http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20120411.1040.004.html

中，不同跨膜蛋白激酶的胞内激酶结构域有很高的相似性(氨基酸水平相似性高于 45%)，而胞外结构域的序列差异较大。根据胞外结构域的不同，跨膜受体类蛋白激酶包括多个亚家族，如富亮氨酸重复序列受体类蛋白激酶(Leucine-rich repeat sequence receptor-like kinase, LRR-RLK)；S-结构域受体类蛋白激酶(S-domain receptor-like kinase, S-RLK)；表皮生长因子受体类蛋白激酶(Epidermal growth factor receptor-like kinase, EGF-RLK)；肿瘤坏死因子受体类蛋白激酶(Tumor necrosis factor receptor-like kinase, TNF-RLK)；凝集素受体类蛋白激酶(Lectin receptor-like kinase, L-RLK)等[1,2]。其中，富亮氨酸重复序列受体类蛋白激酶(Leucine-rich repeat sequence receptor-like kinase, LRR-RLK)在植物受体类蛋白激酶家族中是一个较大的亚家族，根据胞外LRR结构和数量的不同，LRR-RLKs包括 13 个亚类[3]。已经发现LRR-RLKs在许多生理过程中有重要的调节作用，比如，体细胞胚发生[4]、小孢子分化发育[5~7]、花序结构[8]、维管组织分化[9]、油菜素内酯信号通路[10,11]、花器官去木质化[12]、细胞死亡调控[13,14]和防御反应[15]等。

其中体细胞胚发生受体类激酶基因 (*Somatic embryogenesis receptor-like kinase*, *SERK*) 属于 *LRR-RLKs*家族的第二亚类[16]。*SERK*最初是在胡萝卜(*Daucus carota*)下胚轴的胚性细胞中发现的，由于在胡萝卜中它与体细胞胚胎发生密切相关，因此被命名为体细胞胚胎发生相关受体类蛋白激酶 (*Somatic embryogenesis receptor-like kinase*, *SERK*)基因[4]。目前，在许多植物中都克隆到了*SERK*基因，包括双子叶植物和单子叶植物，如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)[17]、苜蓿(*Medicago truncatula*)[18, 19]、玉米(*Zea mays*)[20]、水稻(*Oryza sativa*)[21, 22]、向日葵(*Helianthus annuus*)[23]、小麦(*Triticum aestivum*)[24]、葡萄(*Vitis vinifera*)[25]、玫瑰(*Rosa hybrida cv.* Linda)[26]等。同时，同一种植物中*SERK*基因还存在多个不同成员，即*SERK*基因以家族形式存在。在拟南芥中发现 5 个 *SERK* 基因，分别命名为 *AtSERK1*、*AtSERK2*、*AtSERK3*、*AtSERK4* 和*AtSERK5*[4,7,17]；在玉米中筛选到 3 个*SERK*基因，命名为*ZmSERK1*、*ZmSERK2* 和 *ZmSERK3*[20]；在水稻中分离到 2 个*SERK*基因，命名为*OsSERK1* 和*OsSERK2*[21, 22]；小麦中克隆到 3 个，命名为*TaSERK1*、*TaSERK2* 和*TaSERK3*[24]；苜蓿中发现 6 个，分别命名为*MtSERK1*、*MtSERK2*、*MtSERK3*、*MtSERK4*、*MtSERK5* 和*MtSERK6*[18,19]。

根据NCBI中所收录的*SERK*基因序列进行分析，发现不同植物的*SERK*具有类似的蛋白功能域，典型的SERK包括 1 个信号肽(Signal peptide, SP)，1 个亮氨酸拉链结构域(Leu zipper, ZIP)，5 个富亮氨酸重复序列结构域(Leu-rich repeat, LRR)，1 个 SPP (Ser-Pro-Pro)基序的富脯氨酸结构域，1 个跨膜结构域(Transmembrane region, TM)，3 个胞内激酶活性结构域(Kinase domain)[17] (图 1)。但是有个别*SERK*结构例外，如*DcSERK*缺乏信号肽的编码序列。

研究发现 SERKs 的功能并不是单一的，在植物生长发育过程中扮演着多个角色，同时 SERKs 家族中各成员的功能既有相似性也有差异性。下面就 SERKs 在植物中的生物学功能进行介绍。

1　SERKs 与体细胞胚发生紧密联系

在植物的体细胞胚发生过程中，伴随着复杂的生理生化和形态变化。而在分子水平上，胚发生的每一个阶段都是差异基因时空表达的结果。由于*SERK*最早是在胚性细胞中获得的，因此首先关注的问题是*SERK*与胚发生是否有关。研究发现在*DcSERK*启动子驱动荧光素酶(Luciferase, LUC) 基因表达的试验中，在体细胞向胚性细胞转变的过渡

图 1　SERK 的典型结构域

SP: signal peptide 信号肽; ZIP: leu-zipper 亮氨酸拉链; LRR: Leu-rich repeat 富亮氨酸重复序列; SPP: Ser-Ser-Pro region 丝氨酸-丝氨酸-脯氨酸模序; TM: transmembrane region 跨膜区; Kinase: kinase domains 激酶结构域; C: C-terminal region C-末端区。

状态胚中可检测到LUC信号，但在非胚性细胞增殖阶段检测不到，具体来说*DcSERK*只在胚性细胞内表达且只表达到球形期，而在非胚性细胞及球形期后的胚性细胞中不表达[4]，这说明*DcSERK*是胡萝卜体细胞胚发生过程中过渡性表达的特异基因。*CiSERK*也只能在胚性细胞内检测到，而在简单增殖的愈伤组织中检测不到[27]。在仙客来(*Cyclamen persicum* Mill.)中，*CpSERKa*和*CpSERKb*在具有胚性发生能力的组织中均表达，而在未获得或丧失胚性能力的组织中不表达[28]。马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)的*PmSERK1*在诱导培养的非胚性愈伤中不表达，而在经继代培养的胚性愈伤中表达量很高且逐渐增加，且在培养 20 d时达到最高[29]。因此，*SERK*基因在一些植物中可能是体细胞胚胎发生早期的标志基因。在拟南芥中，当外植体过量表达*AtSERK1* 时能提高成胚率 3~4 倍[17]。在水稻中，过表达*OsSERK1*也会诱导体细胞胚发生能力增强[22]。转反义*SERK*基因的莴苣(*Lactuca sativa* Linn.)植株使*LsSERK*基因表达沉默，表现出体细胞胚发生能力 降低[30]。

此外，*SERK*基因的表达不仅仅局限于胚性组织中。在可可(*Theobroma cacao* L.)中，*TcSERK*基因不仅在胚性组织中表达量较高，也在成熟体胚和合子胚中表达[31]。*SERK*基因在金花茶(*Camellia nitidissima* Chi.)体胚发生过程中的 5 个不同阶段培养物中，在球形胚和心形胚阶段的表达量相近；到子叶胚阶段表达量急剧增加，达到最高峰；在体胚发生后期花状多子叶胚阶段又急剧下降，此时的表达量只有子叶胚阶段的 16%；成熟胚阶段的表达量稍低于花状子叶胚，但仍高于球形胚[32]。同时，在椰子(*Cocos nucifera* L.)中*CnSERK*在胚性愈伤组织和体胚发生各阶段均有表达，但在早期子叶胚阶段表达量较高[33]。龙眼 (*Dimocarpus longan Lour.cv.*Honghezi) 的*DlSERK1* 在胚性愈伤组织和子叶形胚中表达量相对较高，而在鱼雷形胚的表达量相对较低[34]。在再生的子叶胚中，*PmSERK1* 的表达量也很高[29]。根据*PpSERK*的原位杂交结果发现，在无融合生殖型大孢子母细胞邻近的珠心细胞中*PpSERK*的杂交信号很强，这说明*PpSERK*基因可能与胚囊中珠心细胞发育成胚有关[35]。因为在无融合生殖中，有功能的胚就是由子房内体细胞(如珠心细胞)不进行减数分裂而产生的，而无融合生殖型大孢子母细胞周围的珠心细胞一旦激活*SERK*(如*PpSERK*)的表达后，可能就启动了珠心细胞向胚囊发育的信号途径。

目前，除了个别物种的*SERK*基因在其体胚内检测不到表达外，大多数报道的*SERK*基因都参与了体胚发生。根据SERKs蛋白功能域和在体胚发生中的表达模式，说明它是与体胚发生相关信号通路上的一个分子，推测它可能介导细胞响应培养条件而产生发育变化，这些发育变化涉及细胞重新程序化的开始。虽然, SERKs在体胚发生中的具体作用机制还不清楚，这种推测还需要实验证实，但目前认为在一些植物的体细胞胚诱导过程中，*SERK*基因表达状态决定着体细胞胚胎发生有关的细胞命运，可以作为具有胚胎发生能力体细胞的标记基因，并且是与无融合生殖方式密切相关的基因。

2　SERKs 在小孢子发生中起作用

目前关于SERKs参与雄蕊发育的现象只在拟南芥和棉花中发现。在拟南芥中，*AtSERK1* 和*AtSERK2* 的蛋白相似性达到 90%，而且表达模式也是一致的，即*AtSERK1* 和*AtSERK2* 在营养组织和生殖组织中都表达；在生殖组织中，*AtSERK1* 和*AtSERK2* 在花药发育前 6 个阶段，*SERK1* 和*SERK2* 都是广泛表达，之后，在花药发育晚期，两基因集中在绒毡层细胞表达[4,6,7,17]。为了进一步分析*AtSERK1* 和*AtSERK2* 的生物功能，分别创造了单突变体*serk1* 和*serk2*，以及双突变体*serk1serk2* 植株。研究发现拟南芥*serk1* 或*serk2* 的单突变体与野生型没有表型差异，其孢子发育正常；但*serk1serk2* 双突变体表现出小孢子败育，即无花粉的完全雄性不育。细胞学观察发现，在造孢细胞时期，*serk1serk2* 双突变体花药孢子囊内的造孢细胞数量多于同时期的野生型，而且不能进入减数分裂的四分体期；同时，*serk1serk2* 双突变体的造孢细胞团外围只分化出三层细胞，缺乏野生型花药的绒毡层，这直接导致了小孢子不能发育为成熟的花粉粒，结果造成雄性不育。此外，*serk1serk2* 双突变体的不育可以被*SERK1* 或*SERK2* 中的任一单拷贝基因恢复。蛋白水平研究结果显示SERK1 和SERK2 蛋白可

在体内形成同型或异型二聚体，说明在*SERK1*/*SERK2*信号复合体中二者可以互换[6, 7]。这些研究结果表明，SERK1 和SERK2 作为控制孢子体分化而影响雄配子体发育的受体激酶功能是重复的。我们发现在棉花中，*GhSERK1* 基因在生殖器官的表达量明显高于营养组织，尤其是花蕾和花药表达量最高；在花粉彻底败育的不育系P30A棉花中，其在小孢子败育阶段表达量明显低于相同发育时期的正常可育系植株，这些结果表明*GhSERK1* 基因可能在棉花生殖发育过程中，尤其是雄性生殖发育中发挥作用(未发表)。目前我们正在通过实验进行进一步佐证。

在花药分化早期的信号通路中，还有几个与SERK功能类似的LRR-RLKs。拟南芥*ems1/exs*、*tpd1*突变体与*serk1serk2* 双突变体的表型相似，都表现出雄性不育。在*ems1*(*excess microsporocytes1*) 突变体和*tpd1*(*tapetum determinant1*)突变体的花药中，小孢子数量多于同时期野生型的，而且没有绒毡层，结果小孢子败育从而导致雄性不育。事实上*ems1* 突变体花药产生的多余小孢子母细胞是由绒毡层细胞分化而来的，说明体细胞和生殖细胞间可进行互相变化。*EMS1/EXS*基因在花药分化早期调控绒毡层细胞分化。同时，TPD1 蛋白可直接与EMS1/EXS的胞外结构域结合，这说明EMS1 与TPD1 都参与了小孢子发育和绒毡层的分化，而且EMS1 与TPD1 是相互作用的[5, 36]。BAM1(BARELY ANY MERISTEM1)和BAM2 与CLAVATA1 在功能上有较高的相似性，它们在拟南芥中参与调节早期花粉细胞分化。*bam1* 和*bam2* 单突变体没有表型差异，但双突变体花药只有小孢子母细胞，没有体细胞层，即没有药室内壁，中间层和绒毡层[37, 38]。BAM1/2，EMS1/EXS 和SERK1/2 对花药细胞分化的调控作用与SPOROCYTELESS (SPL)/NOZZLE (NZZ)转录因子刚好相反。*spl/nzz*突变体花药不产生小孢子母细胞和花药壁，说明*SPL/ NZZ*基因调控小孢子母细胞和花药壁的形成，其中也包括绒毡层[39, 40]。*SPL/NZZ*在*bam1bam2* 花药中很多组织都表达，几乎L2 衍生的所有细胞[37]。所以*BAM1/2* 可能抑制*SPL/NZZ*的表达。根据SERK1 或SERK2、EMS1/EXS、TPD1、BAM1/2 和SPL/NZZ在花药发育中的功能[41]，这会让人想到这样的问题：它们是否在同一个信号通路中(图 2)，它们之间的相互作用机制是怎么发生的？这些疑问还有待进一步的实验证据来解释。

3 SERKs 通过 BRI1 参与 BR 信号途径

目前，有关*SERK*参与的信号转导途径的报道主要集中在*AtSERK3* 参与的芸苔素(Brassinosteroid, BR)信号传导途径。BR是一种基本的植物生长调节剂，在不同植物生长情况下，芸苔素参与了包括植物细胞的伸长与分裂、种子萌发、育性、光形态建

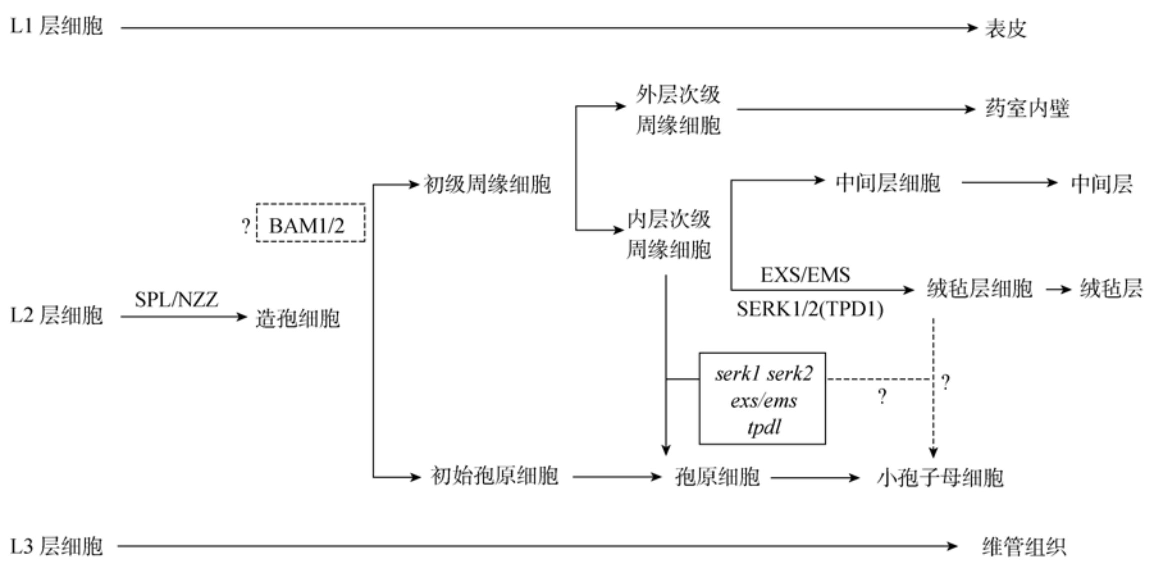

图 2 5 个 LRR-RLKs 调控花粉细胞分化连锁信号通路的整合

成和抵抗逆境等许多生理活动，如种子发芽时的盐胁迫、渗透胁迫或抗病等。功能分析发现*AtSERK3*基因的敲除突变体表现出矮化，表型类似于拟南芥*BRI1*(*Brassinosteroid-intensitive1*)突变体*bri1-5*[42]，因此*AtSERK3*被命名为*BAK1*(*BRI1-Associated Receptor Kinase1*)[43]，*AtSERK4*也具有类似的功能而被命名为*BKK1*(*BAK1-like1*)[14]。同时，通过免疫共沉淀、液相色谱、激光解析电离和液质联仪电喷雾质谱在体外分析*AtSERK1*信号复合体，该蛋白复合物还包括另外 2 个LRR-RLKs：BRI1 与BAK1[44]，以及 2 个激酶相关类蛋白质磷酸酶CDC48A和 14-3-3v[45]。因此，除了*AtSERK3*外，*AtSERK1*也参与了油菜素甾醇信号通路。在BR信号通路中，BR的受体BRI1 和受体BAK1 采用一种可逆的磷酸化途径。当BR结合到BRI1 的胞外结构域后，BRI1 通过自磷酸化被激活。激活的BRI1 可以在其蛋白复合体中结合BAK1 形成一个四聚体。然后BRI1 通过磷酸化激活BAK1，而BAK1 通过对BRI1 的C末端和近膜端的Ser/Thr进行转磷酸化作用，可以增加BRI1 的激酶活性[46]。从而改变胞内*BIN2*、*GSK3* 或*BSU1* 的磷酸化水平及核转录因子*BZR1/2* 的稳定性，引发BR信号通路下游基因的表达，由此产生BR生理效应[47~50] (图 3)。因此，目前已知SERKs家族中多个成员(AtSERK1、AtSERK3 和AtSERK4)参与BR信号途径，但是每个SERK成员在BR信号通路中的作用还需要借助单基因或双基因突变体以及蛋白质组学的方法才能进一步确定。

4　SERKs 对非生物和生物胁迫的响应

植物受到的胁迫可分为两大类：第一类是非生物胁迫，如干旱、光照、盐度和极端温度等；第二类是生物胁迫，包括草食动物、真菌、细菌和病毒感染。植物受到胁迫后，外源信号通过细胞传递链传输到细胞内，通过基因表达调控引起细胞内生理生化的改变，从而达到防卫作用。SERKs属于跨膜信号转导蛋白基因家族，其在植物受到非生物和生物胁迫后发挥着广泛的作用。

SERK响应非生物胁迫的报道，如生长素(萘乙酸)会上调*MtSERK*基因的表达[18]；一些防御信号分子如水杨酸和茉莉酸，可以诱导水稻*SERK*上调表

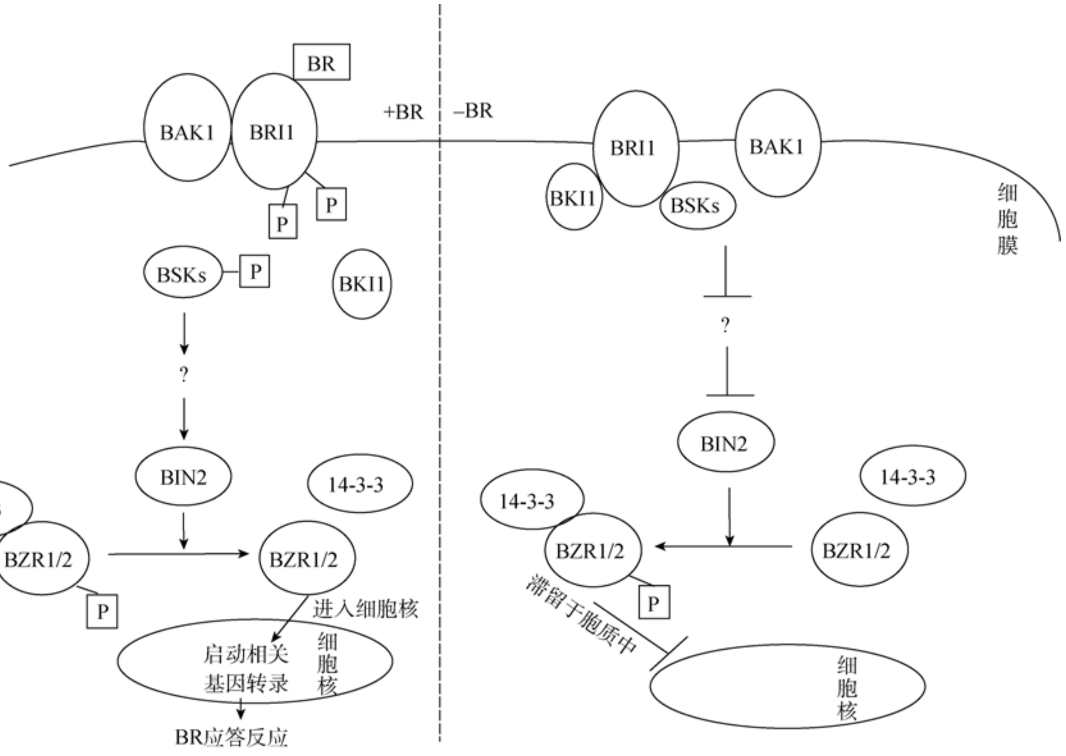

图 3　**BAK1** 参与的 **BR** 信号途径

达[22]，这说明上调*SERK*的表达，可以提高植物对非生物胁迫的适应能力。

SERK响应生物胁迫的报道主要集中在对病菌的抗性方面。过表达*OsSERK1* 的转基因水稻植株表现出抗稻瘟病能力增强，同时，经过苯并噻二唑(BTH)处理，水稻*SERK*基因表达上调，也增强了水稻对稻瘟病菌的抗性[22]。转反义*LsSERK*基因的莴苣植株除表现出体胚发生能力降低外，更容易感染菌核病[30]。这些实验表明*SERK*基因可以提高植物的抗病能力。

植物在抵抗病原菌侵染过程中至少有两级防御应答机制：第一级是植物上的典型识别受体PRRs (Pattern recognition receptors)识别病原菌携带分子PAMPs(Pathogen associated molecular patterns)，引发植物的基础防御应答，但这种防御反应是很微弱的。第二级是自身免疫，其介导基因间的级联反应。病原菌一旦破坏了植物的第一级防御反应，就会向植物细胞内释放种属特异的反应因子，植物细胞内的抗逆基因就会直接或间接地与反应因子互作，这就会引发被称为超敏感免疫应答的反应机制，这种免疫反应称为反应因子偶联的免疫应答(Effector-triggered immunity, ETI)[51]。

在拟南芥中，*bak1*(*serk3*)单突变体会因病原菌侵染而致死，这个现象说明BAK1 可能是以PRRs受体的角色来调控植物自身免疫应答[52]。PRRs的典型代表是两个LRR-RLK蛋白，FLS2(Flagelin-sensing 2)和EFR(EF-Tu receptor)。FLS2 和EFR可识别病原菌flg22 的抗原决定簇，即 22 个保守的氨基酸残 基[15]。只要flg22 刺激几秒，BAK1 以FLS2 受体的角色与FLS2 立即形成二聚体并相互磷酸化，随后引发包括丝裂原活化蛋白激酶(Mitogen-activated protein kinase, MAPK)在内的级联应答反应[53]，引起植物自身免疫应答。而FLS2 与BAK1 的互作必须以flg22为媒介[54]，同时MAPK反应也需要flg22 的刺激。另一方面，病原菌会利用独特的机制来阻止植物细胞的免疫应答反应。这种独特的机制是病原菌将反应因子AvrPto和AvrOtoB注入植物细胞，它们与BAK1互作，这样就阻止了级联应答反应[55]。这样当BAK1过量表达后，仍会有未与AvrPto和AvrOtoB结合的BAK1 来启动MAPK级联反应，从而提高植物抵御病原菌侵染的能力。SERKs可以介导多重识别受体(如PRRs)引发胞内下游反应因子的级联应答反应，从而调节植物自身免疫反应和抗病能力。

5 展 望

目前，有关SERKs的研究已经取得很大进展。众多的研究结果证明：在植物生长发育过程，SERKs在体细胞胚发生、小孢子发育、激素感应、抗病反应和无融合生殖中都具有功能，尤其是发现SERKs的同一个功能在不同植物中都存在，这说明其功能具有很高的保守性。同时，不同SERK成员的功能既有重叠，又有差异。SERKs蛋白结构的相似性可能造成了其成员间功能重复性或互补性，而这种功能重复可能是高等植物进化产生的一种自我保护的方式。而不同的SERK成员参与不同的信号通路，可能是由于它们的理化性质的差异而造成的。尽管如此，但是还有许多问题尚未研究清楚，比如，在许多植物中SERKs可以提高体胚发生率，甚至是一些植物开启体胚发生的标记基因，但其参与体胚发生的上下游因子还没有试验证据。同样地， SERKs参与小孢子发生和植物自身免疫方面的信号传递网络还不完整，仍需要试验证据进行修正和补充。

根据已有的研究结果，无论从理论意义，还是从实践意义上说，SERKs 对科学研究和实际生产均有较高的价值和意义。首先，由于在很多植物中*SERK* 基因的表达与体胚感受态细胞开始出现之间存在密切的关系，分析 SERKs 参与体胚发生的信号通路，可获得体胚发生的分子遗传证据，有助于更好的了解体细胞胚发生的分子机制。同时，如果了解了 *SERK* 基因在植物无融合生殖中的具体作用方式，可以深入研究无融合生殖的遗传机制，从而为利用无融合生殖固定杂种优势开辟新的途径。其次，植物雄性发育是保证植物自然繁衍的重要生长发育过程，而 SERKs 参与植物雄性发育的分子机制将进一步完善植物雄性发育机理，从而为一些植物创造雄性不育系提供新的途径。再次，SERKs 的研究还可以为植物自身免疫补充新的认识，通过调控 SERK 的表达来提高植物自身免疫，从而提高植株的抗病

能力，进一步培育新的抗病品种。

参考文献(References):

[1] Shiu SH, Bleecker AB. Receptor-like kinases from *Arabidopsis* form a monophyletic gene family related to animal receptor kinases. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(19): 10763–10768.DOI

[2] Shiu SH, Bleecker AB. Expansion of the receptor-like kinase/Pelle gene family and receptor-like proteins in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2003, 132(2): 530–543. DOI

[3] Gou XP, He K, Yang H, Yuan T, Lin HH, Clouse SD, Li J. Genome-wide cloning and sequence analysis of leucine-rich repeat receptor-like protein kinase genes in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genomics*, 2010, 11(1): 19. DOI

[4] Schmidt ED, Guzzo F, Toonen MA, de Vries SC. A leucine-rich repeat containing receptor-like kinase marks somatic plant cells competent to form embryos. *Development*, 1997, 124(10): 2049–2062. DOI

[5] Zhao DZ, Wang GF, Speal B, Ma H. The *EXCESS MICROSPOROCYTES1* 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. DOI

[6] Albrecht C, Russinova E, Hecht V, Baaijens E, de Vries S. The *Arabidopsis thaliana* SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR-LIKE KINASES1 and 2 control male sporogenesis. *Plant Cell*, 2005, 17(12): 3337–3349. DOI

[7] Colcombet J, Boisson-Dernier A, Ros-Palau R, Vera CE, Schroeder JI. *Arabidopsis* SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR KINASES1 and 2 are essential for tapetum development and microspore maturation. *Plant Cell*, 2005, 17(12): 3350–3361. DOI

[8] Torii KU, Mitsukawa N, Oosumi T, Matsuura Y, Yokoyama R, Whittier RF, Komeda Y. The *Arabidopsis* ERECTA gene encodes a putative receptor protein kinase with extracellular leucine-rich repeats. *Plant Cell*, 1996, 8(4): 735–746. DOI

[9] Fisher K, Turner S. PXY, a receptor-like kinase essential for maintaining polarity during plant vascular-tissue development. *Curr Biol*, 2007, 17(12): 1061–1066. DOI

[10] Li J, Wen JQ, Lease KA, Doke JT, Tax FE, Walker JC. BAK1, an *Arabidopsis* LRR receptor-like protein kinase, interacts with BRI1 and modulates brassinosteroid signaling. *Cell*, 2002, 110(2): 213–222. DOI

[11] Nam KH, Li JM. BRI1/BAK1, a receptor kinase pair mediating brassinosteroid signaling. *Cell*, 2002, 110(2): 203–212. DOI

[12] Jinn TL, Stone JM, Walker JC. HAESA, an *Arabidopsis* leucine-rich repeat receptor kinase, controls floral organ abscission. *Genes Dev*, 2000, 14(1): 108–117. DOI

[13] Kemmerling B, Schwedt A, Rodriguez P, Mazzotta S, Frank M, Qamar SA, Mengiste T, Betsuyaku S, Parker JE, Müssig C, Thomma BPHJ, Albrecht C, de Vries SC, Hirt H, Nürnberger T. The BRI1-associated kinase 1, BAK1, has a brassinolide independent role in plant cell-death control. *Curr Biol*, 2007, 17(13): 1116–1122. DOI

[14] He K, Gou XP, Yuan T, Lin HH, Asami T, Yoshida S, Russell SD, Li J. BAK1 and BKK1 regulate brassinosteroid-dependent growth and brassinosteroid-independent cell-death pathways. *Curr Biol*, 2007, 17(13): 1109–1115. DOI

[15] Gómez-Gómez L, Boller T. FLS2: an LRR receptor-like kinase involved in the perception of the bacterial elicitor flagellin in *Arabidopsis*. *Mol Cell*, 2000, 5(6): 1003–1011. DOI

[16] Shiu SH, Bleecker AB. Receptor-like kinases from *Arabidopsis* form a monophyletic gene family related to animal receptor kinases. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98(19): 10763−10768. DOI

[17] Hecht V, Vielle-Calzada JP, Hartog MV, Ed Schmidt 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. DOI

[18] Nolan KE, 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. DOI

[19] Nolan KE, Kurdyukov S, Rose RJ. Characterisation of the legume SERK-NIK gene superfamily including splice variants: Implications for development and defence. *BMC Plant Biol*, 2011, 11(3): 44. DOI

[20] Baudino S, Hansen S, Brettschneider R, Hecht VFG, Dresselhaus T, Lörz H, Dumas C, Rogowsky PM. Molecular characterisation of two novel maize LRR receptor-like kinases, which belong to the *SERK* gene family. *Planta*, 2001, 213(1): 1−10. DOI

[21] Ito Y, Takaya K, Kurata N. Expression of *SERK* family receptor-like protein kinase gene in rice. *Biochem Biophys Acta*, 2005, 1730(3): 253−258. DOI

[22] 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. DOI

[23] Thomas C, Meyer D, Himber C, Steinmetz A. Spatial expression of a sunflower *SERK* gene during induction of somatic embryogenesis and shoot organogenesis. *Plant Physiol Biochem*, 2004, 42(1): 35−42. DOI

[24] Singla B, Tyagi AK, Khurana JP, Khurana P. Analysis of expression profile of selected genes expressed during auxin-induced somatic embryogenesis in leaf base system of wheat (*Triticum aestivum*) and their possible interactions. *Plant Mol Biol*, 2007, 65(5): 677–692. DOI

[25] Schellenbaum P, Jacques A, Maillot P, Bertsch C, Mazet F, Farine S, Walter B. Characterization of *VvSERK1*, *VvSERK2*, *VvSERK3* and *VvL1L* genes and their expression during somatic embryogenesis of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Cell Rep*, 2008, 27(12): 1799–1809. DOI

[26] Zakizadeh H, Stummann BM, Lütken H, Müller R. Isolation and characterization of four somatic embryogenesis receptor-like kinase (*RhSERK*) genes from miniature potted rose (*Rosa hybrida* cv. Linda). *Plant Cell Tiss Organ Cult*, 2010, 101(3): 331−338. DOI

[27] 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. DOI

[28] 尤翠荣. 仙客来体细胞胚胎发生、发育及*SERK*基因在体细胞胚性转化过程的表达特性[学位论文]. 青岛: 中国海洋大学, 2009. DOI

[29] 高燕, 席梦利, 王桂凤, 杨立伟, 施季森. 马尾松体细胞胚胎发生相关基因*PmSERK1* 的克隆与表达分析. 分子植物育种, 2010, 8(1): 53−58. DOI

[30] Santos MO, Romano E, Vieira LS, Baldoni AB, Aragao FJL. Suppression of SERK gene expression affects fungus tolerance and somatic embryogenesis in transgenic lettuce. *Plant Biol*, 2009, 11(1): 83−89. DOI

[31] de Oliveira Santos M, Romano E, Yotoko KSC, Tinoco MLP, Dias BBA, Aragão FJL. Characterisation of the cacao *somatic embryogenesis receptor-like kinase* (*SERK*) gene expressed during somatic embryogenesis. *Plant Sci*, 2005, 168(3): 723−729. DOI

[32] 强风风. 金花茶体胚调控及*SERK*基因的克隆与定量表达分析[学位论文]. 福州: 福建农林大学, 2010. DOI

[33] Pérez-Núñez MT, Souza R, Sáenz L, Chan JL, Zúñiga-Aguilar JJ, Oropeza C. Detection of a *SERK*-like gene in coconut and analysis of its expression during the formation of embryogenic callus and somatic embryos. *Plant Cell Rep*, 2009, 28(1): 11–19. DOI

[34] 蔡英卿. 龙眼体胚发生过程中*SERK*等胚性相关基因的克隆与表达分析[学位论文]. 福州:福建农林大学, 2011. DOI

[35] 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. DOI

[36] Jia GX, Liu XD, Owen HA, Zhao DZ. Signaling of cell fate determination by the TPD1 small protein and EMS1 receptor kinase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(6): 2220–2225. DOI

[37] DeYoung BJ, Bickle KL, Schrage KJ, Muskett P, Patel K, Clark SE. The LAVATA1-related BAM1, BAM2 and BAM3 receptor kinase-like proteins are required for meristem function in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2006, 45(1): 1–16. DOI

[38] Hord CL, Chen CB, Deyoung BJ, Clark SE, Ma H. The BAM1/BAM2 receptor-like kinases are important regulators of *Arabidopsis* early anther development. *Plant Cell*, 2006, 18(7): 1667–1680. DOI

[39] Schiefthaler U, Balasubramanian S, Sieber P, Chevalier D, Wisman E, Schneitz K. Molecular analysis of *NOZZLE*, a gene involved in pattern formation and early sporogenesis during sex organ development in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(20): 11664–11669. DOI

[40] Yang WC, Ye D, Xu J, Sundaresan V. The *SPOROCYTELESS* gene of *Arabidopsis* is required for initiation of sporogenesis and encodes a novel nuclear protein. *Genes Dev*, 1999, 13(16): 2108–2117. DOI

[41] Zhao DZ. Control of anther cell differentiation: a teamwork of receptor-like kinases. *Sex Plant Reprod*, 2009, 22(4): 221–228. DOI

[42] Noguchi T, Fujioka S, Choe S, Takatsuto S, Yoshida S, Yuan H, Feldmann KA, Tax FE. Brassinosteroid-insensitive dwarf mutants of *Arabidopsis* accumulate brassinosteroids. *Plant Physiol*, 1999, 121(3): 743−752. DOI

[43] Li JM, Chory J. A putative leucine-rich repeat receptor kinase involved in brassinosteroid signal transduction. *Cell*, 1997, 90(5): 929−938. DOI

[44] Karlova R, Boeren S, Russinova E, Aker J, Vervoort J, de Vries SC. The *Arabidopsis* somatic embryogenesis receptor-like kinase 1 protein complex includes Brassinoster-

oid-insensitive 1. *Plant Cell*, 2006, 18(3): 626−638. DOI
[45] Aker J, Hesselink R, Engel R, Karlova R, Borst JW, Visser AJWG, de Vries SC. In vivo hexamerization and characterization of the Arabidopsis AAA ATPase CDC48A complex using forster resonance energy transfer-fluorescence lifetime imaging microscopy and fluorescence correlation spectroscopy. *Plant Physiol*, 2007, 145(2): 339–350. DOI
[46] Wang XF, Kota U, He K, Blackburn K, Li J, Goshe MB, Huber SC, Clouse SD. Sequential transphosphorylation of the BRI1/BAK1 receptor kinase complex impacts early events in brassinosteroid signaling. *Dev Cell*, 2008, 15(2): 220–235. DOI
[47] Russinova E, Borst JW, Kwaaitaal M, Caño-Delgado A, Yin YH, Chory J, de Vries SC. Heterodimerzation and endocytosis of *Arabidopsis* brassinosteroid receptors BRI1 and AtSERK3 (BAK1). *Plant Cell*, 2004, 16(12): 3216−3229. DOI
[48] Kinoshita T, Caño-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. DOI
[49] Vert G, Nemhauser JL, Geldner N, Hong FX, Chory J. Molecular mechanisms of steroid hormone signaling in plants. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2005, 21(1): 177−201. DOI
[50] 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. DOI
[51] Boller T, Felix G. A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annu Rev Plant Biol*, 2009, 60(1): 379–406. DOI
[52] Kemmerling B, Schwedt A, Rodriguez P, Mazzotta S, Frank M, Qamar SA, Mengiste T, Betsuyaku S, Parker JE, Müssig C, Thomma BP, Albrecht C, de Vries SC, Hirt H, Nürnberger T. The BRI1-associated kinase 1, BAK1, has a brassinolide-independent role in plant cell-death control. *Curr Biol*, 2007, 17(13): 1116–1122. DOI
[53] Schulze B, Mentzel T, Jehle A K, Mueller K, Beeler S, Boller T, Felix G, Chinchilla D. Rapid heteromerization and phosphorylation of ligand-activated plant transmembrane receptors and their associated kinase BAK1. *J Biol Chem*, 2010, 285(13): 9444–9451. DOI
[54] Wang XF, Goshe MB, Soderblom EJ, Phinney BS, Kuchar JA, Li J, Asami T, Yoshida S, Huber SC, Clouse SD. Identification and functional analysis of in vivo phosphorylation sites of the *Arabidopsis* BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE1 receptor kinase. *Plant Cell*, 2005, 17(6): 1685−1703. DOI
[55] Shan LB, He P, Li JM, Heese A, Peck SC, Nürnberger T, Martin GB, Sheen J. Bacterial effectors target the common signaling partner BAK1 to disrupt multiple MAMP receptor-signaling complexes and impede plant immunity. *Cell Host Microbe*, 2008, 4(1): 17–27. DOI

•综合信息•

《油料作物育种学》

现代生物农业系列丛书
卢长明 译　出版时间：2012 年 3 月　书号：978-7-03-033795-5
装帧：平装　开本：16 开　定价：￥98.00

本书对主要油料作物育种的发展现状和趋势进行了综述。内容包括总论(油料作物遗传育种、食用与非食用植物油的遗传改良)和各论(大豆、油菜、向日葵、亚麻、棉花、花生、蓖麻、油棕、可可、红花、罂粟、油用南瓜、油用玉米、Lesquerella(一种新型工业用油料作物)。总论阐述了油料作物进化、遗传多样性、育种的重大突破以及食用与非食用植物油遗传改良研究进展。各论对不同油料作物的研究趋势和进展进行了综述。本书充分反映了世界油料作物遗传育种发展的最新动态和趋势，对我国油料作物育种具有很强的指导意义。

科学出版社 科学销售中心　联系人：周文宇　电话：010-64022646 010-64017321

http://shop.sciencepress.cn/; E-mail:zhouwenyu@mail.sciencep.com