SERKs, 拟南芥中一组参与多条细胞信号传导途径的共受体

卫卓赞, 黎家*

兰州大学生命科学学院, 细胞活动与逆境适应教育部重点实验室, 兰州 730000

* 联系人, E-mail: lijia@lzu.edu.cn

收稿日期: 2017-06-18; 接受日期: 2017-07-18; 网络版发表日期: 2017-08-11

国家自然科学基金(批准号: 31530005, 31470380)和中国博士后科学基金(批准号: 2016M602889)资助

摘要 植物体细胞胚胎发生类受体激酶(SERKs)属于富含亮氨酸重复序列类受体激酶(LRR-RLK)第二亚家族, 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中共有5个成员, 是一组国际植物学界的热点研究蛋白, 广受关注. 近年来的研究表明, SERKs作为共受体参与包括油菜素内酯信号传导、花药绒毡层细胞分化、气孔和维管束发育及花器官脱落在内的诸多生长发育过程; 还参与细胞死亡调控、植物对病原菌的先天免疫反应等过程. 本文综述了拟南芥中SERKs在这些过程中的功能.

关键词 体细胞胚胎发生类受体激酶, 富含亮氨酸重复序列类受体激酶, 油菜素内酯, 细胞死亡, 先天免疫

类受体激酶(receptor-like kinase, RLK)对于植物的生长发育及对外界环境刺激的响应十分重要. 一个典型的RLK由胞外域、单次跨膜域和胞内激酶域构成. 胞外域感受激素、多肽等信号分子, 跨膜域将受体激酶锚定在细胞膜上, 而胞内激酶域将胞外信号通过磷酸化反应传递到胞内蛋白, 最终通过影响基因表达水平或质膜上通道分子功能而发挥作用^[1]. 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中至少有610个典型的RLKs及非典型的类受体胞质激酶(receptor-like cytoplasmic kinase, RLCK), 其中至少223个是富含亮氨酸重复序列类受体激酶(leucine-rich repeat receptor-like kinase, LRR-RLK)^[2]. 自1990年Walker和Zhang^[3]从玉米(*Zea mays*)中克隆到第一个类受体激酶——*ZmPK1*以来, 对类受体激酶功能的揭示一直是植物学研究领域的热

点. 研究发现, 类受体激酶介导激素和多肽信号转导, 参与调控气孔模式建成、维管束发育、顶端分生组织的维持、细胞死亡及先天免疫等诸多过程^[4-11].

植物体细胞胚胎发生类受体激酶(somatic embryogenesis receptor-like kinases, SERKs)属于LRR-RLK第二亚家族^[5,12,13]. SERKs广泛存在于裸藻(*Euglena*)、小立碗藓(*Physcomitrella patens*)等低等植物和胡萝卜(*Daucus carota* L. var. *sativa* Hoffm.)、玉米、水稻(*Oryza sativa*)、拟南芥及苜蓿等高等植物中^[14-19]. 拟南芥中共有5个SERKs, 分别被命名为SERK1, SERK2, SERK3, SERK4和SERK5, 其中SERK3和SERK4参与调控BR信号转导, 而分别又被命名为BAK1(BRI1-associated receptor kinase 1)和BKK1(BAK1-like 1)^[5,7,13]. SERKs是近年来植物受体激酶研究领域的一组热

引用格式: 卫卓赞, 黎家. SERKs, 拟南芥中一组参与多条细胞信号传导途径的共受体. 中国科学: 生命科学, 2017, 47: 789-797
Wei Z Y, Li J. SERKs, shared co-receptors in multiple cell signaling pathways in *Arabidopsis* (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2017, 47: 789-797, doi: [10.1360/N052016-00371](https://doi.org/10.1360/N052016-00371)

点蛋白, 广受关注. 它们具有典型的受体激酶结构, 胞外域由N端的信号肽(成熟过程中被切除)、亮氨酸拉链结构、5个LRRs、富含脯氨酸区域构成, 还有一个单次跨膜区和一个胞内的丝氨酸/苏氨酸激酶域(图1). SERKs参与植物的生长发育和免疫反应, 几个成员之间既有功能的冗余性, 又有一定的特异性. 例如, SERK1, BAK1和BKK1都参与 BRI1(brassinosteroid insensitive 1)介导的油菜素内酯(brassinosteroid, BR)信号转导通路^[5,13]; SERK1, BAK1和BKK1与PSKRs(phytosulfokine receptors)及RGF1 RGI(insensitives)一起分别介导PSK(phytosulfokine)和RGF1(root meristem growth factor 1)多肽对根生长发育的调控^[20-24]; SERK1和SERK2与EMS1/EXS1(excess microsporocytes 1/EXS1)一起调控拟南芥小孢子发生及雄性育性^[9,25-27]; SERK1, SERK2, BAK1和BKK1与ER(ERECTA), ERL1(ER-like 1)和ERL2形成复合物, 介导EPF(epidermal patterning factor)多肽对气孔模式建成的调控^[4,28]; SERK1, SERK2, BAK1和BKK1还与HAE(HAESA)和HSL2(HAESA-like 2)共同介导IDA(inflorescence deficient in abscission)对花器官脱落的调控^[6,29-31]; SERK2与PXY(phloem intercalated with xylem)互作介导TDIF(tracheary element differentiation inhibitory factor)对维管束发育的调控^[8,32]; BAK1和BKK1参与细胞死亡控制^[7]; BAK1还与FLS2(flagellin-sensitive 2), EFR(elongation factor tu receptor),

PEPR1(pep receptor 1)和PEPR2等模式识别受体(pattern recognition receptor, PRR)相互作用, 分别介导植物对flg22(flagellin 22), EF-Tu(elongation factor Tu)和Pep1等的识别而启动防御反应(表1)^[11,36-39]. SERK5虽然与其他SERKs成员具有高度的序列同源性, 但在常用的Col-0生态型中, SERK5激酶域保守的RD基序发生了天然突变, 从而造成了其功能的缺失^[40], 所以对其研究较少. 本文概述了SERK1, SERK2, BAK1和BKK1在多条信号转导通路中作为共受体所发挥的功能(图2).

图1 SERKs的结构示意图

SERKs属于LRR-RLK第二亚家族, 由N端信号肽(成熟过程中被切除)、亮氨酸拉链结构、5个LRRs、富含脯氨酸区域、跨膜域以及膜内的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶结构域构成

表1 拟南芥中与SERKs互作的受体

受体	配体	共受体	生理过程	参考文献
BRI1	BL	SERK1, BAK1, BKK1	BR信号传导	[5,13]
PSKR	PSK	SERK1, BAK1, BKK1	根生长发育	[23,24]
RGI	RGF1	SERK1, BAK1, BKK1	根生长发育	[20-22]
EMS1	TPD1	SERK1, SERK2	花药发育	[9,25-27]
ER	EPF1	SERK1, SERK2, BAK1, BKK1	气孔模式建成	[4,28]
HAE	IDA	SERK1, SERK2, BAK1, BKK1	花器官脱落	[6,29-31]
PXY	TDIF	SERK2	维管束发育	[8,32]
未知	未知	BAK1, BKK1	控制细胞死亡	[7]
FLS2	Flg22	BAK1	先天免疫	[33-35]
EFR	EF-Tu	BAK1	先天免疫	[36]
PEPR	Pep1	BAK1	先天免疫	[37]

图2 SERKs作为共受体参与多条信号转导通路

SERKs分别与BRI1, RGI, PSKR, EMS1, ER及TMM, HAE, PXY互作, 调控拟南芥的BR信号转导、根生长发育、花药绒毡层的形成、气孔的模式建成、花器官脱落、维管束发育等过程; 还与FLS2, EFR和PEPR互作, 分别介导植物对flg22, EF-Tu和Pep1的防御反应. SERKs可能还与一个未知的RLK互作, 介导一个未知的“生存信号”来抑制细胞死亡

1 SERKs参与BRI1介导的BR信号转导

BRI1是一个典型的LRR-RLK, 是BR的主要受体蛋白, 在细胞膜表面感知BR^[41,42]. 两个不同的研究团队在通过激活标签法筛选BRI1弱突变体*bril-5*的遗传抑制子及利用酵母双杂交筛选与BRI1胞内激酶区互作蛋白的过程中, 同时发现了BAK1^[5,12]. 然而, *bak1-4*单突变体的表型比较微弱, 远不及*bril*完全缺失突变体的表型. 所以, 科学家们曾一度认为, BRI1的胞外域感受BR之后, 胞内激酶域获得基础的磷酸化活性, 从而解除其自身C端和BKI1 (BRI1 kinase inhibitor 1)的抑制作用, 再招募BAK1及其同源物, 通过顺序磷酸化将BR信号完全激活、放大^[43-45]. 在这个模式中, BAK1被认为是一个放大BR信号的因子. 但是, 后来的遗传学结果使这一认识得到了完善. *serk1 bak1 bkk1*三重突变体在暗下表现出去黄化的表型, 下胚轴极度缩短、子叶张开, 对外源施加的BRs完全不敏感, 与*bril*完全缺失突变体的表型十分相似; 而且*serk1 bak1 bkk1*三重突变体中检测不到有活性的去磷酸化BES1的存在, BES1也完全不能响应外源BRs的处理而发生去磷酸化^[13]. *BRI1*的超表达能促进野生型、*bak1*及*serk1 bak1*下胚轴的生长, 却完全不能改变*serk1 bak1 bkk1*三重突变体的生长. 而且, 即使外源施加BRs, *serk1 bak1 bkk1*三重突变体中的BRI1也没有磷酸化响应^[13]. 这些结果清楚地表明, BAK1及其同源蛋白在早期的BR信号转导过程中发挥着必不可少的功能. 随后的晶体学研究也证实, BAK1直接参与受体BRI1与配体BL的结

合中. BRI1的胞外区域含有25个LRRs, 在第21个和第22个LRR之间有一个由70个氨基酸组成的“岛屿”结构, LRRs串联形成一个高度弯曲的螺旋管状结构^[46,47]. BL与位于BRI1胞外域螺旋凹面的“岛屿”结构和LRRs结合, 为BAK1胞外域与之结合提供了一个平面^[46,47]. BAK1的N端与BRI1-BL复合物直接结合, BL像一个“分子胶水”使得BRI1和BAK1通过胞外域形成异源二聚体, 进而BRI1-BAK1的激酶域通过顺序磷酸化激活BR信号的传递^[48]. SERK1也被证明以类似于BAK1的方式与BRI1-BL直接结合^[49]. 遗传学与生化的证据、以及SERKs与BRI1受体-BL配体直接结合的晶体学研究结果证明了其在BR信号转导中作为共受体的重要角色, 也开启了人们对SERKs作为共受体参与不同的受体-配体识别过程的研究热潮.

2 SERKs参与调控拟南芥根的生长发育

在通过遗传杂交构建*serks*多重缺失突变体的过程中, 研究者发现*serk1 bak1 bkk1*三重突变体不仅阻断了BR信号的传递, 还表现出根极度缩短的表型, 这种根短的表型比BR缺失突变体严重得多; 而且, 一些参与调控根生长发育的重要基因在*serk1 bak1 bkk1*三重突变体中显著下调, 而在BR缺失突变体中却变化不明显, 说明SERKs对拟南芥根生长发育的调控是独立于BR信号传导通路的^[50].

RGFs (root meristem growth factors) 是一类调控拟南芥根生长发育的分泌型多肽^[51]. 通过酵母双杂交筛

选与BAK1互作的受体激酶, Ou等人^[22]发现, 一组含有5个同源的LRR-RLK受体激酶可以与BAK1互作, 且其突变后也表现出根极度缩短的表型, 这组LRR-RLKs后来被命名为RGIs(RGF1 insensitives). 详细的研究发现, SERKs与RGIs一起介导了RGFs多肽对根端分生组织发育的调控. *serk*三重突变体和*rgi*五重突变体对外源施加的RGF1多肽都不敏感^[20,22]. 晶体学研究结果表明, RGF1的N端和C端分别与RGIs的R×GG基序和R×R基序结合, 使得RGIs的R×R基序与RGF1的C末端氨基酸残基形成一个结合面, 招募SERKs与之结合^[20]. 这5个LRR-RLKs中的3个成员也同时被Masubayashi实验室通过光亲和标记实验发现是RGFs的受体^[21]. RGF1能快速诱导RG1的磷酸化及泛素化^[22], 但RGFs是否诱导RGIs和SERKs的相互作用及磷酸化, 以及它们如何将信号传递下去还有待于进一步深入的研究. 在拟南芥中, PSK可被其受体PSKR1和PSKR2感知, 而促进根的伸长^[23,24,52]. *pskr1*缺失突变体也表现出根短的表型, 而且*pskr1*和*serk1 bak1 bkk1*突变体都对外源施加的PSK不敏感^[23]. 晶体学研究发现, 与BL作为“分子胶水”参与BRI1-BAK1互作的方式不同, PSK与PSKR结合使其更稳定, 进而招募SERKs形成稳定的受体-共受体复合物, 使PSKR构象改变而激活^[23]. 但是, PSK是否诱导PSKR和SERKs相互磷酸化以及其下游的信号传导过程尚且未知.

3 SERK1和SERK2调控花药的发育

TPD1(tapetum determinant 1)是一个13 kD的富含半胱氨酸的分泌型多肽^[53,54]. *EMS1*编码一个LRR-RLK. *tpd1*和*ems1*突变体都表现出花药绒毡层缺失的表型. 详细的研究发现, TPD1作为配体可以与EMS1的胞外域结合, 共同促进花药绒毡层细胞的形成^[53]. 在对SERKs的功能进行研究的过程中, 两个独立的实验组同时发现, 虽然*serk1*和*serk2*单突变体的育性完全正常, 但是*serk1 serk2*双突变体却由于缺失成熟的花粉而表现出完全的败育^[9,26]. 详细的切片及显微观察发现, *serk1 serk2*双突变体表现出与*tpd1*和*ems1*类似的表型, 即花药绒毡层细胞缺失^[9,26]. 最近的一项研究发现, SERK1, SERK2可以与EMS1相互作用, 将EMS1的多个位点进行磷酸化修饰, 而这些位点的磷酸化对于EMS1的功能是十分重要的^[25]. 这一结果说明, SERK1和SERK2

作为共受体, 和EMS1一起介导TPD1对花药发育的调控. 但是, SERK1和SERK2以何种方式参与到EMS1和TPD1的结合中还有待于进一步的晶体学研究.

4 SERKs调控气孔的模式

气孔是植物表皮特有的孔状结构, 是水分蒸腾和植物与外界环境气体交换的重要通路. 气孔由一对经严密控制的细胞分裂和分化过程形成的保卫细胞构成, 其发育受到EPFs多肽介导的信号调控^[4,55]. *ER*编码一个LRR-RLK. EPFs与ER及其同源蛋白ERL1和ERL2的胞外域结合而负调控气孔的模式. *TMM*编码的富含亮氨酸重复序列的受体蛋白(LRR-RLP)也可以与ER, ERL1互作, 共同调控气孔的发育^[4,55]. 最近的一项研究发现, *serk1 serk2 serk3*突变体表现出与*er erl1 erl2*突变体类似的表型, 即气孔成簇、气孔密度增加. 详细的分子及生化研究发现, EPFs可以诱导SERK1, SERK2, BAK1, BKK1与ER或ERL1的互作; SERKs还可以与TMM互作, 但它们的互作不依赖于EPF; ER, SERKs和TMM形成一个复合物, 通过磷酸化反应将EPF的信号传递到MAP激酶级联信号通路, 从而调控拟南芥气孔的发育^[28].

5 SERKs调控花器官的脱落

植物在新陈代谢的过程中, 会使无用的、死亡的或被病原菌感染的等器官脱离母体, 例如, 受精后花器官的脱落等. 研究发现, 拟南芥的花器官脱落也受到精密的信号转导调控^[31]. IDA是调控拟南芥花器官脱落的一种多肽, 其功能缺失突变体表现出受精后花器官不脱落的表型, 而其超表达则导致花器官的提前脱落^[56,57]. HAE和HSL2是两个同源的LRR-RLKs, 可以在细胞膜表面感知IDA而调控花器官的脱落^[6,29,58]. 最近的研究发现, *serk1-1 serk2-1 bak1-5*和*serk1-1 bak1-5 serk4-1*两组三重缺失突变体都产生类似于*hae hsl2*的花器官脱落迟滞的表型^[30]. 生化研究发现, SERKs可以与HAE, HSL2相互作用, 并发生磷酸化, 将信号传递到MAPK, 而调控花器官的脱落^[30]. 晶体学研究发现, 类似于BRI1-BL-BAK1的结合方式, SERK1和HAE胞外域的结合形成一个口袋, 供配体与之结合, SERK1的N端直接与IDA的C端结合^[29].

6 SERKs调控维管束发育

维管束由原形成层经细胞分裂和分化形成的韧皮部和木质部构成, 为植物长距离运输其生长发育所需的水分、糖类、营养及激素等信号分子^[59]. TDIF也称为CLE41/CLE44, 是一个由12个氨基酸残基构成的CLE类型的多肽, 可以促进原形成层细胞分裂, 抑制木质部细胞分化^[60]. PXY属于LRR-RLK家族, 是TDIF的受体, 与TDIF一起调控维管原形成层细胞的增殖^[8,61,62]. SERKs在维管原形成层细胞中也表达^[63]. 切片显微观察发现, 与*pxy*突变体的表型类似, *serk1-1 serk2-1 bak1-5*三突变体的木质部和韧皮部细胞连在一起, 原形成层细胞几乎消失, 而且它们对外源施加的TDIF多肽的敏感性都降低^[32,62]. 生化实验发现, SERKs与PXY以依赖于TDIF的方式互作^[32]. PXY-TDIF-SERK2的三维结构也已经被解析, SERK2不仅有一部分氨基酸与PXY的LRR结构域直接结合, 还可以和PXY一起将TDIF包裹在中间, 形成一个类似于“三明治”的结构, 由TDIF介导它们之间的互作^[32].

7 BAK1和BKK1调控细胞死亡

BAK1最初被发现作为共受体参与BR信号的转导, 但是*bak1*单突变体的表型并没有*br1*突变体那么严重, 科学家们认为这可能是由于BAK1与其同源SERKs之间的功能冗余造成的^[5]. 于是, He等人^[7]通过遗传杂交构建了BAK1与其最近的同源蛋白BKK1的双突变体. 意外的是, 双突变体并没有表现出叶片深绿、衰老推迟等类似BR缺失突变体的表型, 反而表现出幼苗致死的表型, 而且植物抗性相关基因在*bak1 bkk1*双突中被大量诱导. 同时, Kemmerling等人^[64]发现*bak1*单突变体在被病原菌侵染时表现出比野生型更为敏感的表型, 即诱发完全失控的细胞死亡. 这些结果说明, BAK1和BKK1除了参与BR信号转导外, 可能还与其他的RLK一起参与细胞死亡控制. BIR1是一个与BAK1相互作用的LRR-RLK, 其缺失突变体*bir1*也表现出细胞死亡的表型^[65]. SOBIR1也是一个LRR-RLK, 其功能缺失可以抑制*bir1*细胞死亡的表型, 但不能减缓*bak1 bkk1*的细胞死亡, 说明BAK1和BKK1与BIR1可能通过不同的途径调控细胞死亡^[65]. Du等人^[66]发现, 核孔蛋白SBB1(suppressor of *bak1 bkk1*)的突变体*sbb1*可以抑制*bak1-3 bkk1-1*双突变体细胞死亡的表型; *sbb1*

突变体中mRNA的运输受阻, 大量的mRNA积累在细胞核中, 说明mRNA的核质运输影响BAK1和BKK1介导的细胞死亡. 最近的一项研究发现, 蛋白的糖基化和内质网质量控制(endoplasmic reticulum quality control, ERQC)也影响BAK1介导的细胞死亡控制^[33]. STT3a是蛋白N-糖基化修饰的一个重要组分, 其功能的阻断可以抑制*bak1 bkk1*细胞死亡的表型^[33]. CRK(cysteine-rich receptor-like kinase)在*bak1 bkk1*双突变体中上调表达, 其超表达可以诱导STT3a介导的细胞死亡, 说明CRK可能是BAK1通过蛋白糖基化和ERQC控制细胞死亡的一个重要组分^[33]. 但是, 要完全揭示BAK1和BKK1控制细胞死亡的分子机制还需要更深入的研究.

8 SERKs调控植物的先天免疫反应

与动物类似, 当感受到环境中存在病原菌时, 植物也会启动先天免疫反应. 植物中的PRR蛋白可以感受来自病原菌的小分子PAMPs(pathogen associated molecular patterns), 包括鞭毛蛋白flg22、延伸因子EF-Tu等, 也可以感知在受到伤害时其自身产生的小分子DAMPs(damage associated molecular patterns), 如Pep1等, 继而启动植物的先天免疫反应^[11,36,37]. 通过筛选对flg22不敏感的拟南芥突变体, 人们发现了FLS2. FLS2是一个LRR-RLK, 生化研究发现, flg22可以快速诱导FLS2与BAK1的相互作用及相互磷酸化^[34,35]. 晶体学研究结果显示, 与BRI1-BL-BAK1互作的方式类似, flg22也像一个“分子胶水”, 将FLS2和BAK1的胞外域结合在一起, 形成一个三元复合物, 启动胞内激酶域的相互磷酸化, 并将信号传递到MAPK, 启动植物的防御反应^[67]. EFR是感知EF-Tu的LRR-RLK, 其功能缺失突变体*efr*对一种EF-Tu——elf18不敏感^[36]. PEPR1和PEPR2是感知Pep1的两个LRR-RLKs, 其突变体表现出对Pep1的敏感性降低^[37]. BAK1及其同源蛋白与EFR和PEPRs也存在相互作用, 且SERKs的突变体也表现出对EF-Tu和Pep1的敏感性降低, 而且SERKs是EFR和PEPRs将信号传递到下游所必需的^[39], 说明SERKs可能也作为共受体与EFR和PEPRs一起调控植物的先天免疫.

9 结语与展望

SERKs作为胞外域较短的受体激酶, 还没有证据

表明它们可以单独识别小分子信号,但是它们可以与胞外域较大的受体激酶形成异源二聚体,识别不同的信号,进而调控植物的生长发育、细胞死亡和先天免疫等反应(图2)。那么,这些小分子的识别为什么需要受体和共受体的同时存在,而不是由受体的同源二聚体来识别呢?以BL为例,它是一种多羟基的类固醇化合物,由4个环和一条侧链构成^[68]。BRI1胞外域的“岛屿”结构域及其附近的LRRs形成一个凹槽,使得BL的侧链刚好与之结合,BL与BRI1结合之后其A环暴露在外的2 α 和3 α 羟基则恰好与BAK1的N端结合^[46-49]。配体分子的不对称性决定了与其不同部位结合的是不同的蛋白,即需要受体和共受体共同识别配体,而不是由受体形成同源二聚体或多聚体来识别,这也说明了共受体存在的必要性和重要性。

SERKs在这么多信号通路中作为共受体发挥功能,其信号传递到下游的特异性是怎么控制的?在BR信号转导通路中,研究者发现,BRI1在被完全激活后,可以磷酸化BSK(BR-signaling kinase),通过BSK将信号传递下去^[69]。因而,现在普遍认为SERKs作为共受体参与的不同信号通路特异性是由受体复合物的底物所决定的。但是,也不能排除共受体SERKs在被不同的受体磷酸化后,因其磷酸化位点的不同而选择不同的底物并将信号传递下去的可能性。虽然经过多年的努力,部分受体-配体-共受体的信号传导方式已被科学家们通过遗传学、生物化学、晶体学研究进行了揭示,但仍然有一些还缺乏晶体学的直接证据。而且,除了BR信号传导相对清楚以外,其他小分子介导

的下游信号转导通路还有待于进一步的深入研究。

在拟南芥中有600多个受体激酶,功能被揭示的仅有几十个,目前已知只有SERKs可以作为共受体发挥功能。那么除了SERKs以外,是否还有其他的共受体?除了本文中涉及的受体和配体组合外,还有一些受体和配体组合被发现,但是它们是否也需要共受体来感知和传递信号仍然未知。例如,CLV3是一个CLE多肽,可以被细胞膜表面的受体CLV1所感知,而调控顶端分生组织的维持^[70],但是其受体和配体结合的方式还不清楚,CLV3和CLV1胞外域的结合是否需要SERKs或其他共受体的参与,还有待于后续的研究。随着科学技术的发展,综合传统的遗传和生化技术手段及近几年快速发展的质谱和蛋白组学手段,寻找与受体和共受体互作的底物对于解决以上问题会有所帮助。

拟南芥中SERKs功能的重要性极大地促进了科学家们对作物中SERKs功能的揭示,为改良作物农业性状奠定了理论基础。例如,水稻中OsBAK1与OsBRI1互作,介导BR对水稻生长发育的调控^[71,72];OsSERK2与OsFLS2,OsXA21和OsXA3互作,启动水稻对病原菌的防御反应^[73];棉花(*Gossypium hirsutum*)中的GhSERK1参与调控花药的发育^[74];棉花中的GhBAK1对于抗黄萎病和控制细胞死亡是十分重要的^[75]。这些结果说明,SERKs在不同的植物中调控生长发育、控制细胞死亡和介导先天免疫反应的功能是保守的。因而,详细阐明SERKs发挥功能的分子机制对于将来通过生物工程手段改良作物性状具有深远的意义。

参考文献

- 1 Li J. Multi-tasking of somatic embryogenesis receptor-like protein kinases. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13: 509–514
- 2 Gou X, He K, Yang H, et al. Genome-wide cloning and sequence analysis of leucine-rich repeat receptor-like protein kinase genes in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genomics*, 2010, 11: 19
- 3 Walker J C, Zhang R. Relationship of a putative receptor protein kinase from maize to the S-locus glycoproteins of *Brassica*. *Nature*, 1990, 345: 743–746
- 4 Shpak E D, McAbee J M, Pillitteri L J, et al. Stomatal patterning and differentiation by synergistic interactions of receptor kinases. *Science*, 2005, 309: 290–293
- 5 Li J, Wen J, Lease K A, et al. BAK1, an *Arabidopsis* LRR receptor-like protein kinase, interacts with BRI1 and modulates brassinosteroid signaling. *Cell*, 2002, 110: 213–222
- 6 Jinn T L, Stone J M, Walker J C. HAESA, an *Arabidopsis* leucine-rich repeat receptor kinase, controls floral organ abscission. *Genes Dev*, 2000, 14: 108–117
- 7 He K, Gou X, Yuan T, et al. BAK1 and BKK1 Regulate brassinosteroid-dependent growth and brassinosteroid-independent cell-death pathways.

- [Curr Biol](#), 2007, 17: 1109–1115
- 8 Fisher K, Turner S. PXY, a receptor-like kinase essential for maintaining polarity during plant vascular-tissue development. [Curr Biol](#), 2007, 17: 1061–1066
 - 9 Colcombet J, Boisson-Dernier A, Ros-Palau R, et al. *Arabidopsis* SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR KINASES1 and 2 are essential for tapetum development and microspore maturation. [Plant Cell](#), 2005, 17: 3350–3361
 - 10 Clark S E, Running M P, Meyerowitz E M. CLAVATA1, a regulator of meristem and flower development in *Arabidopsis*. *Development*, 1993, 119: 397–418
 - 11 Chinchilla D, Zipfel C, Robatzek S, et al. A flagellin-induced complex of the receptor FLS2 and BAK1 initiates plant defence. [Nature](#), 2007, 448: 497–500
 - 12 Nam K H, Li J. BRI1/BAK1, a receptor kinase pair mediating brassinosteroid signaling. [Cell](#), 2002, 110: 203–212
 - 13 Gou X, Yin H, He K, et al. Genetic evidence for an indispensable role of somatic embryogenesis receptor kinases in brassinosteroid signaling. [PLoS Genet](#), 2012, 8: e1002452
 - 14 Salvo S A G D, Hirsch C N, Buell C R, et al. Whole transcriptome profiling of maize during early somatic embryogenesis reveals altered expression of stress factors and embryogenesis-related genes. [PLoS ONE](#), 2014, 9: e111407
 - 15 Morath V, Truong D J J, Albrecht F, et al. Design and characterization of a modular membrane protein anchor to functionalize the moss *Physcomitrella patens* with extracellular catalytic and/or binding activities. [ACS Synth Biol](#), 2014, 3: 990–994
 - 16 Nolan K E, Kurdyukov S, Rose R J. Expression of the *SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR-LIKE KINASE1 (SERK1)* gene is associated with developmental change in the life cycle of the model legume *Medicago truncatula*. [J Exp Bot](#), 2009, 60: 1759–1771
 - 17 Sasaki G, Katoh K, Hirose N, et al. Multiple receptor-like kinase cDNAs from liverwort *Marchantia polymorpha* and two charophycean green algae, *Closterium ehrenbergii* and *Nitella axillaris*: extensive gene duplications and gene shufflings in the early evolution of streptophytes. [Gene](#), 2007, 401: 135–144
 - 18 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: 107–117
 - 19 Schmidt E D, Guzzo F, Toonen M A, et al. A leucine-rich repeat containing receptor-like kinase marks somatic plant cells competent to form embryos. *Development*, 1997, 124: 2049–2062
 - 20 Song W, Liu L, Wang J, et al. Signature motif-guided identification of receptors for peptide hormones essential for root meristem growth. [Cell Res](#), 2016, 26: 674–685
 - 21 Shinohara H, Mori A, Yasue N, et al. Identification of three LRR-RKs involved in perception of root meristem growth factor in *Arabidopsis*. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2016, 113: 3897–3902
 - 22 Ou Y, Lu X, Zi Q, et al. RGF1 INSENSITIVE 1 to 5, a group of LRR receptor-like kinases, are essential for the perception of root meristem growth factor 1 in *Arabidopsis thaliana*. [Cell Res](#), 2016, 26: 686–698
 - 23 Wang J, Li H, Han Z, et al. Allosteric receptor activation by the plant peptide hormone phytosulfokine. [Nature](#), 2015, 525: 265–268
 - 24 Matsubayashi Y, Ogawa M, Kihara H, et al. Disruption and overexpression of *Arabidopsis* phytosulfokine receptor gene affects cellular longevity and potential for growth. [Plant Physiol](#), 2006, 142: 45–53
 - 25 Li Z, Wang Y, Huang J, et al. Two SERK receptor-like kinases interact with EMS1 to control anther cell fate determination. [Plant Physiol](#), 2017, 173: 326–337
 - 26 Albrecht C, Russinova E, Hecht V, et al. The *Arabidopsis thaliana* SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR-LIKE KINASES1 and 2 control male sporogenesis. [Plant Cell](#), 2005, 17: 3337–3349
 - 27 Zhao D Z, Wang G F, Speal B, et al. 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: 2021–2031
 - 28 Meng X, Chen X, Mang H, et al. Differential function of *Arabidopsis* SERK family receptor-like kinases in stomatal patterning. [Curr Biol](#), 2015, 25: 2361–2372
 - 29 Santiago J, Brandt B, Wildhagen M, et al. Mechanistic insight into a peptide hormone signaling complex mediating floral organ abscission. *Elife*, 2016, 5: e15075
 - 30 Meng X, Zhou J, Tang J, et al. Ligand-induced receptor-like kinase complex regulates floral organ abscission in *Arabidopsis*. [Cell Rep](#), 2016, 14: 1330–1338
 - 31 Liljegren S J. Organ abscission: exit strategies require signals and moving traffic. [Curr Opin Plant Biol](#), 2012, 15: 670–676
 - 32 Zhang H, Lin X, Han Z, et al. SERK family receptor-like kinases function as co-receptors with PXY for plant vascular development. [Mol Plant](#), 2016, 9: 1406–1414

- 33 de Oliveira M V, Xu G, Li B, et al. Specific control of *Arabidopsis* BAK1/SERK4-regulated cell death by protein glycosylation. *Nat Plants*, 2016, 2: 1521
- 34 Schulze B, Mentzel T, Jehle A K, et al. Rapid heteromerization and phosphorylation of ligand-activated plant transmembrane receptors and their associated kinase BAK1. *J Biol Chem*, 2010, 285: 9444–9451
- 35 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. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 12217–12222
- 36 Zipfel C, Kunze G, Chinchilla D, et al. Perception of the bacterial PAMP EF-Tu by the receptor EFR restricts agrobacterium-mediated transformation. *Cell*, 2006, 125: 749–760
- 37 Yamaguchi Y, Huffaker A, Bryan A C, et al. PEPR2 is a second receptor for the Pep1 and Pep2 peptides and contributes to defense responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2010, 22: 508–522
- 38 Antolín-Llovera M, Ried M K, Binder A, et al. Receptor kinase signaling pathways in plant-microbe interactions. *Annu Rev Phytopathol*, 2012, 50: 451–473
- 39 Roux M, Schwessinger B, Albrecht C, et al. The *Arabidopsis* leucine-rich repeat receptor-like kinases BAK1/SERK3 and BKK1/SERK4 are required for innate immunity to hemibiotrophic and biotrophic pathogens. *Plant Cell*, 2011, 23: 2440–2455
- 40 Wu W, Wu Y, Gao Y, et al. Somatic embryogenesis receptor-like kinase 5 in the ecotype *Landsberg erecta* of *Arabidopsis* is a functional RD LRR-RLK in regulating brassinosteroid signaling and cell death control. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 852
- 41 Wang Z Y, Seto H, Fujioka S, et al. BRI1 is a critical component of a plasma-membrane receptor for plant steroids. *Nature*, 2001, 410: 380–383
- 42 He Z, Wang Z Y, Li J, et al. Perception of brassinosteroids by the extracellular domain of the receptor kinase BRI1. *Science*, 2000, 288: 2360–2363
- 43 Jaillais Y, Hothorn M, Belkhadir Y, et al. Tyrosine phosphorylation controls brassinosteroid receptor activation by triggering membrane release of its kinase inhibitor. *Genes Dev*, 2011, 25: 232–237
- 44 Wang X, Chory J. Brassinosteroids regulate dissociation of BKK1, a negative regulator of BRI1 signaling, from the plasma membrane. *Science*, 2006, 313: 1118–1122
- 45 Wang X, Li X, Meisenhelder J, et al. Autoregulation and homodimerization are involved in the activation of the plant steroid receptor BRI1. *Dev Cell*, 2005, 8: 855–865
- 46 She J, Han Z, Kim T W, et al. Structural insight into brassinosteroid perception by BRI1. *Nature*, 2011, 474: 472–476
- 47 Hothorn M, Belkhadir Y, Dreux M, et al. Structural basis of steroid hormone perception by the receptor kinase BRI1. *Nature*, 2011, 474: 467–471
- 48 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
- 49 Santiago J, Henzler C, Hothorn M. Molecular mechanism for plant steroid receptor activation by somatic embryogenesis co-receptor kinases. *Science*, 2013, 341: 889–892
- 50 Du J, Yin H, Zhang S, et al. Somatic embryogenesis receptor kinases control root development mainly via brassinosteroid-independent actions in *Arabidopsis thaliana*. *J Integr Plant Biol*, 2012, 54: 388–399
- 51 Matsuzaki Y, Ogawa-Ohnishi M, Mori A, et al. Secreted peptide signals required for maintenance of root stem cell niche in *Arabidopsis*. *Science*, 2010, 329: 1065–1067
- 52 Matsubayashi Y, Hanai H, Hara O, et al. Active fragments and analogs of the plant growth factor, phytosulfokine: structure-activity relationships. *Biochem Biophys Res Commun*, 1996, 225: 209–214
- 53 Huang J, Zhang T, Linstroth L, et al. Control of anther cell differentiation by the small protein ligand TPD1 and its receptor EMS1 in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1006147
- 54 Yang S L, Xie L F, Mao H Z, et al. *TAPETUM DETERMINANT1* is required for cell specialization in the *Arabidopsis* anther. *Plant Cell*, 2003, 15: 2792–2804
- 55 Lee J S, Kuroha T, Hnilova M, et al. Direct interaction of ligand-receptor pairs specifying stomatal patterning. *Genes Dev*, 2012, 26: 126–136
- 56 Stenvik G E, Butenko M A, Urbanowicz B R, et al. Overexpression of *INFLORESCENCE DEFICIENT IN ABSCISSION* activates cell separation in vestigial abscission zones in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2006, 18: 1467–1476
- 57 Butenko M A, Patterson S E, Grini P E, et al. Inflorescence deficient in abscission controls floral organ abscission in *Arabidopsis* and identifies a novel family of putative ligands in plants. *Plant Cell*, 2003, 15: 2296–2307
- 58 Cho S K, Larue C T, Chevalier D, et al. Regulation of floral organ abscission in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 15629–15634
- 59 Miyashima S, Sebastian J, Lee J Y, et al. Stem cell function during plant vascular development. *EMBO J*, 2013, 32: 178–193
- 60 Ito Y, Nakanomyo I, Motose H, et al. Dodeca-CLE peptides as suppressors of plant stem cell differentiation. *Science*, 2006, 313: 842–845
- 61 Etchells J P, Turner S R. The PXY-CLE41 receptor ligand pair defines a multifunctional pathway that controls the rate and orientation of vascular

- cell division. *Development*, 2010, 137: 767–774
- 62 Hirakawa Y, Shinohara H, Kondo Y, et al. Non-cell-autonomous control of vascular stem cell fate by a CLE peptide/receptor system. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 15208–15213
- 63 Kwaaitaal M A C J, de Vries S C. The SERK1 gene is expressed in procambium and immature vascular cells. *J Exp Bot*, 2007, 58: 2887–2896
- 64 Kemmerling B, Schwedt A, Rodriguez P, et al. The BRI1-associated kinase 1, BAK1, has a brassinolide-independent role in plant cell-death control. *Curr Biol*, 2007, 17: 1116–1122
- 65 Gao M, Wang X, Wang D, et al. Regulation of cell death and innate immunity by two receptor-like kinases in *Arabidopsis*. *Cell Host Microbe*, 2009, 6: 34–44
- 66 Du J, Gao Y, Zhan Y, et al. Nucleocytoplasmic trafficking is essential for BAK1- and BKK1-mediated cell-death control. *Plant J*, 2016, 85: 520–531
- 67 Sun Y, Li L, Macho A P, et al. Structural basis for flg22-induced activation of the *Arabidopsis* FLS2-BAK1 immune complex. *Science*, 2013, 342: 624–628
- 68 Grove M D, Spencer G F, Rohwedder W K, et al. Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen. *Nature*, 1979, 281: 216–217
- 69 Tang W, Kim T W, Osés-Prieto J A, et al. BSKs mediate signal transduction from the receptor kinase BRI1 in *Arabidopsis*. *Science*, 2008, 321: 557–560
- 70 Clark S E, Williams R W, Meyerowitz E M. The *CLAVATA1* gene encodes a putative receptor kinase that controls shoot and floral meristem size in *Arabidopsis*. *Cell*, 1997, 89: 575–585
- 71 Park H S, Ryu H Y, Kim B H, et al. A subset of *OsSERK* genes, including *OsBAK1*, affects normal growth and leaf development of rice. *Mol Cells*, 2011, 32: 561–569
- 72 Li D, Wang L, Wang M, et al. Engineering *OsBAK1* gene as a molecular tool to improve rice architecture for high yield. *Plant Biotech J*, 2009, 7: 791–806
- 73 Chen X, Zuo S, Schwessinger B, et al. An XA21-associated kinase (OsSERK2) regulates immunity mediated by the XA21 and XA3 immune receptors. *Mol Plant*, 2014, 7: 874–892
- 74 Shi Y, Guo S, Zhang R, et al. The role of *Somatic embryogenesis receptor-like kinase 1* in controlling pollen production of the *Gossypium* anther. *Mol Biol Rep*, 2014, 41: 411–422
- 75 Gao X, Li F, Li M, et al. Cotton *GhBAK1* mediates *Verticillium* wilt resistance and cell death. *J Integr Plant Biol*, 2013, 55: 586–596

SERKs, shared co-receptors in multiple cell signaling pathways in *Arabidopsis*

WEI ZhuoYun & LI Jia

Ministry of Education Key Laboratory of Cell Activities and Stress Adaptations, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Somatic embryogenesis receptor-like kinases (SERKs) belong to the subfamily II of leucine-rich repeat receptor-like kinases (LRR-RLKs). Recent studies found that SERKs function as co-receptors in multiple plant cell signaling processes controlling development and defense, including brassinosteroid signal transduction, male sporogenesis, stomatal patterning, vascular tissue differentiation, floral organ abscission, cell death control, and innate immunity responses. This review summarizes the functions of SERKs in these processes in *Arabidopsis*.

SERKs, LRR-RLKs, brassinosteroid, cell death, innate immunity

doi: [10.1360/N052016-00371](https://doi.org/10.1360/N052016-00371)