

# BAK1 调控植物免疫信号识别和转导的分子机制

陈现朝,周永力

(中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良重大科学工程,北京 100081)

**摘要:**植物通过类受体激酶感知环境变化,产生相应的信号来调控机体生长发育。BAK1 (BRI1-associated kinase 1) 是其研究最深入的类受体激酶之一。它调控多种生理过程的信号转导,如植物生长发育、细胞死亡和植物免疫等。本文综述了 BAK1 作为模式识别受体的共受体以及信号转导的调控子,调控免疫信号识别和转导的机理。以期为深入研究 BAK1 基因家族在植物抗病反应中的作用,阐明植物免疫信号转导途径提供信息。

**关键词:**免疫信号;BAK1;信号识别;信号转导

## Molecular Mechanism Underlying BAK1 Involved in Plant Immunity Signal Recognition and Transduction

CHEN Xian-chao,ZHOU Yong-li

(National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement/Institute of Crop Sciences,  
Chinese Academy of Agricultural Sciences,Beijing 100081)

**Abstract:** Plant receptor like kinases perceive diverse signals and stimuli from the environment. BAK1 (BRI1-associated kinase 1), one of the thorough studied plant receptor like kinases, which involves in the diverse physiological signals regulation process, such as: growing and development, cell death and plant immunity. In this review, we summarize BAK1, as a co-receptor and signaling regulator of the different pattern recognition receptors, involves in mechanism of regulating signal recognition and transduction. And we hope that this review may supply useful information for the further research on the functions of BAK1 gene family in the plant's resistance response, and provide some clues in clarifying the plant immune signal transduction pathway.

**Key words:** immunity signals; BAK1; signal recognition; signal transduction

植物通过细胞膜上的受体感知环境变化,产生相应的信号调控机体生理过程。植物受体与动物生长因子受体类似,也具有信号识别和转导的功能,故称之为类受体激酶<sup>[1]</sup>。植物类受体激酶家族成员众多,拟南芥和水稻中类受体激酶家族分别含有 600 和 1000 多个成员<sup>[2]</sup>。其中研究深入的植物类受体激酶有 BRI1 (Brassinosteroid-insensitive1)、CLAVATA1、SRK (S-Locus receptor kinase)、Pto (*Pseudomonas syringae* pv *tomato*)、XA21 (*Xanthomonas resistance 21*)、FLS2 (Flagellin sensitive2) 和 BAK1。

BAK1 (也叫 ELG, RKS10, SERK3) 属于富亮氨

酸重复 (LRR, Leucine-rich repeat) 类受体激酶家族<sup>[1]</sup>。最初,BAK1 命名为 SERK3 (Somatic embryogenesis receptor kinase 3)<sup>[3]</sup>。后来,J. Li 等<sup>[4]</sup>发现它与 BRI1 互作,调控植物激素油菜素内酯的信号,故重命名为 BAK1。BAK1 是多功能的类受体激酶,它调控植物生长发育、细胞死亡和免疫信号等<sup>[5-8]</sup>。

植物免疫信号包括模式识别受体 (PRR, Pattern recognition receptor) 和效应子 (Effector) 激发的免疫信号以及系统免疫信号 (分别是 PTI, ETI 和 SAR)<sup>[9-13]</sup>。其中,BAK1 作为免疫信号的共受体,调控不同的模式识别受体的信号识别;也能作为信号

收稿日期:2013-03-25 修回日期:2013-05-02 网络出版日期:2013-10-22

URL:<http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20131022.1535.001.html>

基金项目:国家自然科学基金(31071079)

第一作者研究方向为分子植物病理学。E-mail:xcchen10@gmail.com

通信作者:周永力,研究方向为水稻抗病分子机理与分子育种。E-mail:zhouyongli@caas.cn

的调控子,调控免疫信号的放大、终止和转导。近年来,BAK1 调控植物免疫信号转导研究取得重大进展。此外,在许多物种中不断发现 BAK1 同源家族成员<sup>[14-15]</sup>,但研究多仅限于对同源家族基因克隆、结构和表达研究,其功能的研究还有待深入。

本文综述了近年来不同植物物种中发现的 BAK1

同源家族基因,以及 BAK1 对模式识别受体免疫信号的调控。

## 1 BAK1 的结构及其免疫识别受体

### 1.1 BAK1 种间的同源家族成员、结构和功能

BAK1 属于植物类受体激酶 SERK 家族<sup>[1]</sup>。SERK

表 1 SERK 基因家族

Table 1 Gene family of SERK

物种 Species	基因 Genes	功能 Functions	参考文献 References
胡萝卜 ( <i>Daucus carota</i> )	<i>DcSERK</i>	体细胞胚标记基因	[16]
鸭茅 ( <i>Dactylis glomerata</i> )	<i>DgSERK</i>	体细胞胚形成	[17]
拟南芥 ( <i>Arabidopsis thaliana</i> )	<i>AtSERK1-5</i>	胚性细胞形成、孢子体发育、 光信号、细胞死亡、PTI 免疫信号、 BR 信号、抗虫信号	[18]
玉米 ( <i>Zea mays</i> )	<i>ZmSERK1-3</i>	体细胞胚形成、激素信号	[19]
苜蓿 ( <i>Medicago truncatula</i> )	<i>MtSERK1</i>	胚形成	[20]
向日葵 ( <i>Helianthus annuus</i> )	<i>HaSERK</i>	体细胞胚形成和芽形成	[21]
水稻 ( <i>Oryza sativa</i> )	<i>OsSERK1-2</i>	愈伤再生、真菌抗病、株型	[3]、[22]
可可 ( <i>Theobroma cacao</i> )	<i>TcSERK</i>	体细胞胚形成	[23]
蜜柑 ( <i>Citrus unshiu</i> )	<i>CutSERK1</i>	愈伤分化、胚形成	[24]
草地早熟禾 ( <i>Poa pratensis</i> )	<i>PpSERK</i>	孢子生殖,配子和胚胎发育	[25]
葡萄 ( <i>Vitis vinifera</i> )	<i>ViSERK1-3</i>	愈伤分化、胚形成	[26]
小麦 ( <i>Triticum aestivum</i> )	<i>TaSERK1-3</i>	体细胞胚形成	[27]
马铃薯 ( <i>Solanum tuberosum</i> )	<i>StSERK</i>	胚形成	[28]
甘蔗 ( <i>Saccharum</i> spp.)	<i>ScBAK1</i>	束鞘细胞、蔗糖合成	[29]
香蕉 ( <i>Musa</i> spp.)	<i>MaSERK1</i>	体细胞胚胎形成、抗病	[30]
玫瑰 ( <i>Rosa hybrida</i> cv. Linda)	<i>RhSERK1-4</i>	体细胞胚标记基因、愈伤再生	[31]
马尾松 ( <i>Pinus massoniana</i> Lamb.)	<i>PmSERK1</i>	体细胞胚胎形成	[32]
烟草 ( <i>Nicotiana benthamiana</i> )	<i>NbSerK3A-B</i>	细胞死亡	[33]
大豆 ( <i>Glycine max</i> )	<i>GmSERK</i>	体细胞胚胎形成	[34]
菠萝 ( <i>Ananas comosus</i> cv. Shenwan)	<i>AcSERK1-2</i>	体细胞胚胎形成、抗病	[35]、[36]

基因广泛地存在于双子叶植物、单子叶植物及裸子植物中(表 1),其成员往往参与植物体细胞胚形成或抗病反应<sup>[5,14-15]</sup>。其中拟南芥 SERK3/BAK1 功能研究最为深入<sup>[6-8]</sup>。

BAK1 胞外是 LRR 结构域包含 5 个富亮氨酸重复模体,但第 1 个并不保守;其后是一个 SPP 模体,由于富含丝氨酸和脯氨酸,故归为 SERK 蛋白家族<sup>[1]</sup>。除此之外,BAK1 还有一个单跨膜结构域,以及胞内丝氨酸、苏氨酸和酪氨酸激酶域和羧基端尾巴<sup>[15]</sup>。胞外 LRR 的结构域具有识别配体的功能,而胞内激酶域往往通过磷酸化作用调控胞内信号功能<sup>[1]</sup>。

### 1.2 BAK1 互作的免疫识别受体

FLS2 是第 1 个发现与 BAK1 互作的模式识别受体,并且研究最为深入,FLS2 与 BAK1 互作成为植物免疫信号调控研究的模板<sup>[37]</sup>。近年来,陆续发现与 BAK1 互作的模式识别受体 EFR (Elongation-factor-Tu receptor)<sup>[38]</sup>, DAMPs (Damage associated molecular pattern molecules) 受体 PEPR1 (Pep1 receptor 1)<sup>[39]</sup>。2012 年 X. Chen 等<sup>[40]</sup>发现水稻中 BAK1 同源家族成员 XAK1 (XA21-associated kinase 1),它与水稻白叶枯抗病基因 XA21 互作,调控 XA21 免疫信号。但 XAK1 在其中的具体信号转导机制还有待

深入研究。上述类受体激酶胞外结构域都含有富亮氨酸重复模体,但是模体的数目和位置有所差异。

除了与上述类受体激酶互作调控信号转导外,BAK1 与植物类受体蛋白互作,如识别木聚糖酶的一类受体蛋白(receptor-like protein) LeEIX1<sup>[41]</sup>和抗真菌的类受体蛋白 Ve1(Verticillium 1)<sup>[29,42]</sup>(表 2)。

表 2 与 BAK1 互作的模式识别受体

Table 2 Pattern recognition receptors interacting with BAK1

受体 Receptor	类别 Class	亚家族 Subfamily	植物 Plant	P/DAMPs 来源 Origin of the P/DAMPs	参考文献 Reference
XA21	non-RD	LRR XII	水稻	细菌	[43]
FLS2	non-RD	LRR XII	拟南芥	细菌	[37]
EFR	non-RD	LRR XII	拟南芥	细菌	[44]
PEPR1	RD	LRR-XI	拟南芥	植物肽段	[39]
LeEIX1	RLP	LRR	番茄	酵母	[41]
Ve1	RLP	LRR	番茄	真菌	[29],[42]

## 2 BAK1 调控受体信号识别和转导机制

BAK1 同源家族成员众多,而且能与多种免疫识别受体互作,调控不同来源的免疫信号,但如何调控众多免疫信号识别是免疫信号调控研究的热点。BAK1 参与信号识别往往通过与相应模式识别受体的互作,由于 BAK1 由胞外域和胞内域两部分组成,鉴定各部分在信号识别调控中的作用成为亟待解决的问题。

### 2.1 胞外域调控免疫信号识别

植物免疫信号识别受体研究最深入的是 FLS2。Boller 预测 FLS2 和 BAK1 互作与它们胞外结构域有关,这种推断得到试验验证<sup>[45]</sup>。Y. Jaillais 等<sup>[46]</sup>研究 FLS2 和 BAK1 互作时,发现 BAK1 的胞外 LRR 结构域起重要作用。BAK1 在胞外 LRR 结构域的突变体 *bak1<sup>elg</sup>* 在第 3 个 LRR 上发生氨基酸突变 Asp (D)122-Asn (N),这个位点是 BAK1 及其同源家族成员十分保守的位点。通过转基因研究发现,BAK1 的点突变阻断了 flg22 和肽聚糖激发的免疫信号转导,但并不干扰 EF-Tu 激发的免疫信号,也不影响 BR 信号转导。这个点突变并不改变 BAK1 在细胞内的定位,也不改变其蛋白表达的丰度。结果证明在受体复合体形成过程中,BAK1 的胞外结构域 LRR 模体起关键作用。

### 2.2 激酶域调控信号分流转导

植物类受体激酶通过胞外 LRR 结构域与相应

受体互作,形成受体异源二聚体。但 BAK1 是多功能的类受体激酶,它参与调控 FLS2、EFR、BRI1 等信号转导。上述研究也发现 BAK1 突变体 *bak1<sup>elg</sup>* 不影响 EF-Tu 和 BR 信号的识别<sup>[46]</sup>。那么,BAK1 在识别相应的信号后的转导机制成为我们关注的一个焦点。M. H. Oh 等<sup>[47]</sup>和 B. Schwessinger 等<sup>[48]</sup>分别研究发现 BAK1 通过磷酸化激酶域不同氨基酸位点,从而实现 BR 信号和植物免疫信号的分流转导的机制。

M. H. Oh 等<sup>[47]</sup>研究 BAK1 的突变(Y610F,激酶域 610 位的酪氨酸转变成苯丙氨酸)时,发现它抑制 BR 信号途径,但是不干扰 FLS2 介导的免疫信号。试验结果表明这个磷酸化位点可能转导植物生长激素 BR 信号。B. Schwessinger 等<sup>[48]</sup>研究 BAK1-5(C408Y)突变体,它在 BAK1 激酶域的一个氨基酸发生突变。这个点突变抑制 FLS2 和 EFR 介导的 PTI 免疫反应,但不干扰 BR 信号和细胞死亡信号。另外,这个点突变不影响 BAK1 的胞外结构域与植物识别受体的互作。上述结果证明:BAK1 是通过胞内激酶域不同氨基酸位点的磷酸化作用,调控植物生长发育和免疫信号分流转导;通过与家族成员 BKK1 互作调控细胞死亡等多种功能<sup>[48]</sup>(图 1)。

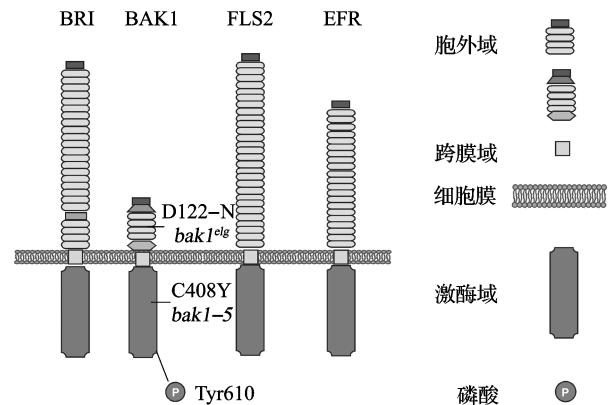


图 1 BAK1 膜外结构域参与胞内激酶域调控抗病和发育信号识别和转导机制示意图

Fig. 1 The model mechanism of BAK1 in regulation of the disease resistance signaling and development by the extracellular domain and protein kinase domain

上述试验表明,BAK1 有可能通过自身激酶域的差异磷酸化作用,分流调控不同生理反应的信号<sup>[48]</sup>。但是,BAK1 如何实现差异磷酸化作用来调控不同的识别受体免疫信号尚不清楚,一方面免疫信号的转导与可能不同的模式识别受体自身磷酸化位点有关<sup>[49]</sup>,另一方面,模式识别受体免疫信号转导可能与其下游互作的信号分子有关。

### 3 BAK1 对免疫识别受体下游信号调控

免疫识别受体识别配体,通过磷酸化修饰激发免疫信号<sup>[49]</sup>。免疫识别后的下游信号调控机制引人关注。近年来,陆续发现与 FLS2 和 BAK1 互作的信号分子 BIK1、PUB12/13、BIR1 和 BON1,参与其下游免疫信号调控<sup>[50]</sup>。

#### 3.1 BIK1 调控免疫信号转导

在众多参与免疫信号调控的信号分子中,BIK1 日益引起研究人员的关注<sup>[51-53]</sup>。BIK1 与 BAK1 类似,是一个多功能的胞质类受体激酶,调控植物生长发育和基础免疫信号以及根毛正常生长。由于定位在细胞膜上,推断它可能参与模式识别受体早期的信号调控<sup>[51]</sup>。但是,它是否像 BAK1 那样参与免疫信号识别,抑或作为下游信号分子来调控免疫信号转导,成为亟待解决的问题。

D. Lu 等<sup>[53]</sup>研究发现 BIK1 作为 FLS2 和 BAK1 下游信号分子调控免疫信号转导。体内和体外互作试验研究发现 BIK1 与 FLS2 和 BAK1 互作,而且 BIK1 能磷酸化 BAK1 以及 BAK1 和 FLS2 的复合体,同时 BIK1 的磷酸化功能是通过它自身 Thr<sup>237</sup> 磷酸化后激发的。根据上述试验结果,作者推断免疫受体 FLS2 识别 Flg22,磷酸化 BIK1 激发自身激酶活性,之后磷酸化 FLS2 和 BAK1。

由于类受体激酶 FLS2 磷酸化活性较低,通过 BAK1 与 BIK1 反式磷酸化作用有助于免疫信号放大。BIK1 的这种作用可能是植物免疫信号放大机制。而且研究发现 BIK1 磷酸化 FLS2 和 BAK1 后,便不再与之结合,转向免疫信号下游的调控。

近年来研究发现 BIK1 成为 BAK1 下游免疫信号调控的枢纽,BIK1 如何进行下游免疫信号转导,其中,一些学者和实验室对此进行深入研究<sup>[52,54-56]</sup>。我们关注的另外一个问题:免疫信号转导后,FLS2 的命运及其调控的机制。

#### 3.2 泛素化调控免疫信号转导

除了通过磷酸化修饰调控免疫信号,泛素化作用是植物调控免疫信号的一种重要的途径<sup>[57-58]</sup>。最先发现 ETI 免疫信号可以通过泛素化作用调控<sup>[58]</sup>。近年来,在植物模式识别受体介导的免疫信号泛素化作用也起着重要的作用<sup>[57]</sup>。其中研究最深入的是泛素连接酶 PUB12/13<sup>[59-60]</sup> 降解 FLS2 的机制。

D. Lu 等<sup>[59]</sup>研究发现鞭毛蛋白 Flg22 能激发 PUB12/13 与 FLS2 的结合,然后 PUB12/13 通过体

内泛素化降解 FLS2。体内研究 BAK1 本来就与 PUB12/13 互作,当 FLS2 识别鞭毛蛋白 Flg22 激发免疫信号后,BAK1 通过磷酸化激发泛连接酶 PUB12/13 的活性;PUB12/13 转向与 FLS2 结合,通过泛素化修饰将 FLS2 降解。研究也发现蛋白激酶 BIK1 能够通过磷酸化 BAK1 从而增强 BAK1 磷酸化 PUB12/13 的功能。

植物通过降解免疫识别受体的方式,终止免疫信号过度激发。植物除了通过泛素化降解模式识别受体蛋白,还通过泛素化调控免疫受体内存作用来调控免疫信号<sup>[61]</sup>。

#### 3.3 BIR1 和 BON1 调控 ETI 免疫信号

BIR1 (BAK1-interacting receptor-like kinase 1) 是又一个与 BAK1 互作(它还与 BKK1、SERK1 和 SERK2 互作)的类受体蛋白激酶,参与调控细胞死亡。拟南芥 *bir* 突变体对 *Pto* DC3000 侵染表现细胞死亡和持续的抗病反应(类似效应子激发的免疫反应)。由于 SOBIR1 (suppressor of bir1) 和 PAD4 突变后,就会抑制 *bir* 突变体的表型。作者推断 BIR1 通过 SOBIR1 和 PAD4 调控细胞死亡和持续的抗病反应;另外,PAD4 是参与 R 蛋白免疫信号调控,笔者认为 BAK1 可能通过 BIR1 调控 ETI 免疫信号<sup>[62]</sup>,而且这种推断得到试验证实。

2011 年发现 BON1 与 BAK1 和 BIR1 互作,而且具有调控植物生长发育和抗病功能。通过突变和互补试验,BON1 与 BIR1 共同调控细胞死亡和生长发育;通过 R 基因 *SNCI* (*Suppressor of npr1-1, constitutive 1*) 突变进一步验证 BIR1 调控 R 蛋白免疫信号<sup>[63]</sup>。此外,BAK1 可以体外磷酸化 BIR1 和 BON1,作者推断 BAK1 可能通过磷酸化修饰 BIR1 调控 ETI 免疫信号。

当然 BAK1 和 BKK1 也能调控细胞死亡,它们和 BIR1 调控细胞死亡的机制关系有待研究。

## 4 讨论

植物免疫信号包括信号识别和信号转导。BAK1 作为细胞膜上受体激酶,参与植物免疫信号识别和转导调控。它是作为免疫识别受体的共受体还是信号转导的调控子,抑或二者皆有,从拟南芥 BAK1 研究进展来看,BAK1 是信号的共受体也是信号的调控子。

BAK1 作为共受体能否单独识别配体,它的胞外结构域较短,这可能决定它往往通过与其他配体互作来识别配体。植物类体激酶家族聚类发现 SERK 家族成员胞内域高度保守,而胞外域变化较



大<sup>[1]</sup>。胞外域的多变性可能决定其与多种受体互作的特异性,而胞内域的保守型可能是其信号转导机制的保守性。而根据不同的受体激酶域磷酸化位点存在差异,BAK1 可能根据其激酶域差异磷酸化修饰对信号分流转导。究其机制可能是 RD 激酶与非 RD 激酶信号转导机制存在差异<sup>[64]</sup>。

植物免疫识别后的信号调控过程中,BAK1 激发下游信号,但是否通过其他信号分子,如 ATP 酶、MAPK 激酶<sup>[65]</sup>或 Ca<sup>2+</sup> 激酶<sup>[66]</sup>等,有待进一步研究。免疫信号削弱可通过模式识别受体的泛素化降解,但也有人提出模式识别受体泛素化后的胞吞作用也是调控免疫信号的方式。BAK1 是可能通过 BIR 和 BON 负调控 ETI 免疫信号转导,是否存在其他途径正调控 ETI 信号,也还有待进一步试验验证。

近年来,BAK1 参与 FLS2 抗病信号转导机制进展迅速,发现了许多与之互作的受体和下游信号伴侣。随着这些蛋白功能的验证,植物免疫信号转导机制逐渐明晰,植物免疫信号通路也渐渐形成。BAK1 作为植物免疫信号通路的枢纽,其功能的研究尤为重要,最近,单子叶模式植物水稻也发现类受体激酶 XAK1,它在 XA21 免疫信号转导调控中又有什么作用,同时 XA21<sup>[67]</sup>免疫信号网络有待深入研究。

BAK1 在双子叶拟南芥中抗病机制研究最为深入,但由于其同源家族成员众多,不同物种中 BAK1 的功能有待确定;另外,单子叶模式植物水稻中 BAK1 同源家族成员往往在病原物入侵时诱导表达,但其在免疫中的作用未知,它们功能的确定,有助于植物抗病基因应用于农业生产,为粮食安全提供保障。

## 参考文献

- [1] Shiu S H, Bleecker A B. Plant receptor-like kinase gene family: diversity, function, and signaling [J]. *Sci STKE*, 2001, 2001 (113):re22
- [2] Shiu S H, Karlowski W M, Pan R, et al. Comparative analysis of the receptor-like kinase family in Arabidopsis and Rice[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(5):1220-1234
- [3] Ito Y, Takaya K, Kurata N. Expression of SERK family receptor-like protein kinase genes in rice [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2005, 1730(3):253-258
- [4] Li J, Wen J, Lease K A, et al. BAK1, an Arabidopsis LRR receptor-like protein kinase, interacts with BRI1 and modulates brassinosteroid signaling [J]. *Cell*, 2002, 110(2):213-222
- [5] Li J. Multi-tasking of somatic embryogenesis receptor-like protein kinases [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13(5):509-514
- [6] Postel S, Küfner I, Beuter C, et al. The multifunctional leucine-rich repeat receptor kinase BAK1 is implicated in Arabidopsis development and immunity [J]. *Eur J Cell Biol*, 2010, 89(2-3):169-174
- [7] Chinchilla D, Shan L, He P, et al. One for all; the receptor-associated kinase BAK1 [J]. *Trends Plant Sci*, 2009, 14(10):535-541
- [8] Yang D H, Hettenhausen C, Baldwin I T, et al. The multifaceted function of BAK1/SERK3: plant immunity to pathogens and responses I to insect herbivores [J]. *Plant Signal Behav*, 2011, 6(9):1322-1324
- [9] Dodds P N, Rathjen J P. Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions [J]. *Nat Rev Genet*, 2010, 11(8):539-548
- [10] Nishimura M T, Dangl J L. Arabidopsis and the plant immune system [J]. *Plant J*, 2010, 61(6):1053-1066
- [11] Nicaise V, Roux M, Zipfel C. Recent advances in PAMP-triggered immunity against Bacteria: pattern recognition receptors watch over and raise the alarm [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150(4):1638-1647
- [12] Boller T, He S Y. Innate immunity in plants: an arms race between pattern recognition receptors in plants and effectors in microbial pathogens [J]. *Science*, 2009, 324(5928):742-744
- [13] Chen X, Ronald P C. Innate immunity in rice [J]. *Trends Plant Sci*, 2011, 16(8):451-459
- [14] 石雅丽, 张锐, 林芹, 等. 植物体细胞胚胎发生受体类蛋白激酶的生物学功能 [J]. *遗传*, 2012, 34(5):551-559
- [15] 林庆光, 崔百明, 彭明. *SERK* 基因家族的研究进展 [J]. *遗传*, 2007, 29(6):681-687
- [16] 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 [J]. *Development*, 1997, 124(10):2049-2062
- [17] Somleva M N, Schmidt E D L, de Vries S C. Embryogenic cells in *Dactylis glomerata* L. (Poaceae) explants identified by cell tracking and by SERK expression [J]. *Plant Cell Rep*, 2000, 19(7):718-726
- [18] Hecht V, Vielle-Calzada J P, Hartog M V, et al. The Arabidopsis somatic embryogenesis receptor kinase 1 gene is expressed in developing ovules and embryos and enhances embryogenic competence in culture [J]. *Plant Physiol*, 2001, 127(3):803-816
- [19] Zhang S, Liu X, Lin Y, et al. Characterization of a *ZmSERK* gene and its relationship to somatic embryogenesis in a maize culture [J]. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 2011, 105(1):29-37
- [20] Nolan K E, Irwanto R R, Rose R J. Auxin up-regulates *MtSERK1* expression in both *Medicago truncatula* root-forming and embryogenic cultures [J]. *Plant Physiol*, 2003, 133(1):218-230
- [21] Thomas C, Meyer D, Himber C, et al. Spatial expression of a sunflower *SERK* gene during induction of somatic embryogenesis and shoot organogenesis [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2004, 42(1):35-42
- [22] Hu H, Xiong L, Yang Y. Rice *SERK1* gene positively regulates somatic embryogenesis of cultured cell and host defense response against fungal infection [J]. *Planta*, 2005, 222(1):107-117
- [23] de Oliveira Santos M, Romano E, Yotoko K S C, et al. Characterisation of the cacao somatic embryogenesis receptor-like kinase (*SERK*) gene expressed during somatic embryogenesis [J]. *Plant Sci*, 2005, 168(3):723-729
- [24] Shimada T, Hirabayashi T, Endo T, et al. Isolation and characterization of the somatic embryogenesis receptor-like kinase gene homologue (*CitSERK1*) from *Citrus unshiu* Marc [J]. *Sci Hortic (Amsterdam)*, 2005, 103(2):233-238
- [25] Albertini E, Marconi G, Reale L, et al. SERK and APOSTART. Candidate genes for apomixis in *Poa pratensis* [J]. *Plant Physiol*, 2005, 138(4):2185-2199
- [26] Schellenbaum P, Jacques A, Maillot P, et al. Characterization of *VvSERK1*, *VvSERK2*, *VvSERK3* and *VvLIL* genes and their expression during somatic embryogenesis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) [J]. *Plant Cell Rep*, 2008, 27(12):1799-1809
- [27] Singla B, Khurana J, Khurana P. Characterization of three somatic embryogenesis receptor kinase genes from wheat, *Triticum aestivum* [J]. *Plant Cell Rep*, 2008, 27(5):833-843
- [28] Sharma S, Millam S, Hein I, et al. Cloning and molecular characterisation of a potato *SERK* gene transcriptionally induced during

- initiation of somatic embryogenesis [J]. *Planta*, 2008, 228 (2): 319-330
- [29] Vicentini R, Maria Felix J, Dornelas M, et al. Characterization of a sugarcane (*Saccharum* spp.) gene homolog to the brassinosteroid insensitive-associated receptor kinase I that is associated to sugar content [J]. *Plant Cell Rep*, 2009, 28 (3): 481-491
- [30] Huang X, Lu X Y, Zhao J T, et al. *MaSERK1* Gene expression associated with somatic embryogenic competence and disease resistance response in Banana (*Musa* spp.) [J]. *Plant Mol Biol Rep*, 2010, 28 (2): 309-316
- [31] Zakizadeh H, Stummann B, Lütken H, et al. Isolation and characterization of four somatic embryogenesis receptor-like kinase (RHSERK) genes from miniature potted rose (*Rosa hybrida* cv. Linda) [J]. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 2010, 101 (3): 331-338
- [32] 高燕, 席梦利, 王桂凤, 等. 马尾松体细胞胚胎发生相关基因 *PmSERK1* 的克隆与表达分析 [J]. *分子植物育种*, 2010, (1): 53-58
- [33] Chaparro-Garcia A, Wilkinson R C, Gimenez-Ibanez S, et al. The receptor-like kinase SERK3/BAK1 is required for basal resistance against the late blight pathogen *Phytophthora infestans* in *Nicotiana benthamiana* [J]. *PLoS One*, 2011, 6 (1): e16608
- [34] Yang C, Zhao T, Yu D, et al. Isolation and Functional Characterization of a SERK Gene from Soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) [J]. *Plant Mol Biol Rep*, 2011, 29 (2): 334-344
- [35] Ma J, He Y, Hu Z, et al. Characterization and expression analysis of *AcSERK2*, a somatic embryogenesis and stress resistance related gene in pineapple [J]. *Gene*, 2012, 500 (1): 115-123
- [36] Ma J, He Y, Wu C, et al. Cloning and molecular characterization of a SERK Gene transcriptionally induced during somatic embryogenesis in *Ananas comosus* cv. Shenwan [J]. *Plant Mol Biol Rep*, 2012, 30 (1): 195-203
- [37] Chinchilla D, Zipfel C, Robatzek S, et al. A flagellin-induced complex of the receptor FLS2 and BAK1 initiates plant defence [J]. *Nature*, 2007, 448 (7152): 497-500
- [38] 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]. *J Biol Chem*, 2010, 285 (13): 9444-9451
- [39] Krol E, Mentzel T, Chinchilla D, et al. Perception of the Arabidopsis danger signal peptide 1 involves the pattern recognition receptor AtPEPR1 and its close homologue AtPEPR2 [J]. *J Biol Chem*, 2010, 285 (18): 13471-13479
- [40] Chen X, Zuo S, Chern M, et al. The XA21-associated Kinase 1 (XAK1) regulates immunity mediated by the pattern-recognition receptor XA21 [C] // 从植物科学到农业发展. 杨凌: 2012 年全国植物生物学大会, 2012: 32-33
- [41] Bar M, Sharfman M, Ron M, et al. BAK1 is required for the attenuation of ethylene-inducing xylanase (Eix)-induced defense responses by the decoy receptor LeEix1 [J]. *Plant J*, 2010, 63 (5): 791-800
- [42] Fradin E F, Abd-El-Halim A, Masini L, et al. Interfamily transfer of tomato Ve1 mediates *Verticillium* resistance in Arabidopsis [J]. *Plant Physiol*, 2011, 156 (4): 2255-2265
- [43] Park C J, Han S W, Chen X, et al. Elucidation of XA21-mediated innate immunity [J]. *Cell Microbiol*, 2010, 12 (8): 1017-1025
- [44] Zipfel C, Kunze G, Chinchilla D, et al. Perception of the Bacterial PAMP EF-Tu by the Receptor EFR Restricts Agrobacterium-Mediated Transformation [J]. *Cell*, 2006, 125 (4): 749-760
- [45] Boller T, Felix G. A renaissance of elicitors: Perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2009, 60 (1): 379-406
- [46] Jaillais Y, Belkhadir Y, Balsemão-Pires E, et al. Extracellular leucine-rich repeats as a platform for receptor/coreceptor complex formation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108 (20): 8503-8507
- [47] Oh M H, Wang X, Wu X, et al. Autophosphorylation of Tyr-610 in the receptor kinase BAK1 plays a role in brassinosteroid signaling and basal defense gene expression [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010
- [48] Schwessinger B, Roux M, Kadota Y, et al. Phosphorylation-dependent differential regulation of plant growth, cell death, and innate immunity by the regulatory receptor-like kinase BAK1 [J]. *PLoS Genet*, 2011, 7 (4): e1002046
- [49] Park C J, Caddell D F, Ronald P C. Protein phosphorylation in plant immunity: insights into the regulation of pattern recognition receptor-mediated signaling [J]. *Front Plant Sci*, 2012, 3: 177
- [50] Greeff C, Roux M, Mundy J, et al. Receptor-like kinase complexes in plant innate immunity [J]. *Front Plant Sci*, 2012, 3: 264
- [51] Veronese P, Nakagami H, Bluhm B, et al. The membrane-anchored BOTRYTIS-INDUCED KINASE1 plays distinct roles in Arabidopsis resistance to necrotrophic and biotrophic pathogens [J]. *Plant Cell*, 2006, 18 (1): 257-273
- [52] Zhang J, Li W, Xiang T, et al. Receptor-like cytoplasmic kinases integrate signaling from multiple plant immune receptors and are targeted by a *Pseudomonas syringae* effector [J]. *Cell Host Microbe*, 2010, 7 (4): 290
- [53] Lu D, Wu S, Gao X, et al. A receptor-like cytoplasmic kinase, BIK1, associates with a flagellin receptor complex to initiate plant innate immunity [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107 (1): 496-501
- [54] Liu Z, Wu Y, Yang F, et al. BIK1 interacts with PEPRs to mediate ethylene-induced immunity [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110 (15): 6205-6210
- [55] Xiang T, Zong N, Zhang J, et al. BAK1 is not a target of the *Pseudomonas syringae* effector AvrPto [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2010, 24 (1): 100-107
- [56] Feng F, Yang F, Rong W, et al. A *Xanthomonas* uridine 5'-monophosphate transferase inhibits plant immune kinases [J]. *Nature*, 2012, 485 (7396): 114-118
- [57] Furlan G, Klinkenberg J, Trujillo M. Regulation of plant immune receptors by ubiquitination [J]. *Front Plant Sci*, 2012, 3: 238
- [58] Cheng Y T, Li X. Ubiquitination in NB-LRR-mediated immunity [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15 (4): 392-399
- [59] Lu D, Lin W, Gao X, et al. Direct ubiquitination of pattern recognition receptor FLS2 attenuates plant innate immunity [J]. *Science*, 2011, 332 (6036): 1439-1442
- [60] O'Neill L A J. Innate immunity in plants goes to the PUB [J]. *Science*, 2011, 332 (6036): 1386-1387
- [61] Sorkin A, von Zastrow M. Endocytosis and signalling: intertwining molecular networks [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2009, 10 (9): 609-622
- [62] Gao M, Wang X, Wang D, et al. Regulation of cell death and innate immunity by two receptor-like kinases in Arabidopsis [J]. *Cell Host Microbe*, 2009, 6 (1): 34-44
- [63] Wang Z, Meng P, Zhang X, et al. BON1 interacts with the protein kinases BIR1 and BAK1 in modulation of temperature-dependent plant growth and cell death in Arabidopsis [J]. *Plant J*, 2011, 67 (6): 1081-1093
- [64] Dardick C, Schwessinger B, Ronald P. Non-arginine-aspartate (non-RD) kinases are associated with innate immune receptors that recognize conserved microbial signatures [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15 (4): 358-366
- [65] Frei dit Frey N, Mbengue M, Kwaaitaal M, et al. Plasma membrane Calcium ATPases are important components of receptor-mediated signaling in plant immune responses and development [J]. *Plant Physiol*, 2012, 159 (2): 798-809
- [66] 张成伟, 王天宇, 黎裕. 植物中 CBL-CIPK 途径转导特异  $Ca^{2+}$  信号的分子机制 [J]. *植物遗传资源学报*, 2010, 11 (4): 462-468, 473
- [67] 许美容, 周永力, 黎志康. 水稻对白叶枯病和细菌性条斑病的抗性遗传研究进展 [J]. *植物遗传资源学报*, 2012, 13 (3): 370-375