

## 植物Qa-SNARE蛋白研究进展

马洪娜, 檀龙颜\*

东北林业大学盐碱地生物资源环境研究中心, 东北油田盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 哈尔滨150040

**摘要:** 高等植物细胞通过其特有的内膜系统和膜泡运输机制完成细胞内外的物质与信息交流。SNARE是膜泡运输过程中运输囊泡与靶膜之间融合的重要调节因子。根据氨基酸序列特性, SNARE分为Q-SNARE和R-SNARE两类。Q-SNARE又分为Qa-、Qb-和Qc-SNARE三类。其中, Qa-SNARE在SNARE复合体形成乃至整个膜融合过程中发挥着至关重要的作用。本文对Qa-SNARE在植物生长发育和响应环境变化的最新研究进展进行概述。

**关键词:** 高等植物; 膜泡运输; Qa-SNARE

## Advances in the Research of Qa-SNARE in Higher Plants

MA Hong-Na, TAN Long-Yan\*

Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration in Oil Field, Ministry of Education, Alkali Soil Natural Environmental Science Center, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

**Abstract:** The communication in higher plant cells and that between cells and environment is carried out through endomembrane system and vesicle transport. SNARE (soluble N-ethylmaleimide-sensitive factor attachment protein receptors) is an important regulator in the fusion between transport vesicles and target membrane. According to the occurrence of invariant amino acid residues in the center of SNARE motif, SNAREs can be grouped as Q- and R-SNAREs. Q-SNAREs can be further subdivided into Qa-, Qb-, and Qc-SNAREs. Qa-SNAREs play important roles in the formation of SNARE complex, and even in the fusion. In the present paper, we reviewed the latest progress on higher plants Qa-SNARE function in development and that in response to environmental factors.

**Key words:** higher plants; vesicle transport; Qa-SNARE

植物由于固着生活方式, 无法逃避不利的生境。为适应外在的生境, 植物通过其细胞特有的内膜系统及膜泡运输机制完成细胞内外的物质与信息交流(Staelin 1997)。膜泡运输过程主要包括运输囊泡的出芽、定向移动、拴留和膜融合(Cai等2007), 该过程受到许多因子调控, 其中SNARE蛋白能够介导运输囊泡与靶膜之间的膜融合(Ebine等2008)。SNARE蛋白可分为位于靶位膜上的Q-SNARE (SNARE基序中含有1个保守的谷氨酰胺残基)和位于囊泡膜上的R-SNARE (SNARE基序中含有1个保守的精氨酸残基)两类(Fasshauer等1998)。Q-SNARE又可分为Qa-、Qb-和Qc-SNARE (Fasshauer等1998; Jahn和Scheller 2006)。Qa-SNARE通常也叫做syntaxin (突触融合蛋白)(Bennett等1992), 定位于靶膜上且为形成SNARE复合体的核心蛋白(Kim和Brandizzi 2012)。近年来, Qa-SNARE蛋白在植物中得到了广泛的研究, 如植物Qa-SNARE蛋白在胞质分裂、离子运输、

植物发育、向地性、激素信号、植物与共生菌相互作用、植物防御等生命活动中发挥重要作用。本文对植物Qa-SNARE蛋白在结构和功能方面的最新研究结果进行系统的总结, 同时对该领域存在的问题和前景进行探讨。

### 1 植物Qa-SNARE蛋白的分类与结构

#### 1.1 植物Qa-SNARE蛋白的分类

植物基因组中编码大量的Qa-SNARE蛋白, 其中以拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)基因组中编码的最多(Sanderfoot 2007)。拟南芥Qa-SNARE蛋白分为SYP (syntaxin of plant) 1、SYP2、SYP3、SYP4和SYP8等5个不同的SYP超家族(Lipka等2007)。Qa-SNARE蛋白能与Qb-、Qc-及R-SNARE形成SNARE复合体, 从而促进膜泡运输过程的完成。

收稿 2013-11-06 修定 2013-12-23

\* 通讯作者(E-mail: lytan1982@126.com; Tel: 0451-82192237)。

拟南芥中Qa-SNARE蛋白及其相应Qb-、Qc-及R-SNARE蛋白相互作用关系研究较为充分的有AtSYP111、AtSYP121、AtSYP122、AtSYP132、AtSYP21、AtSYP22、AtSYP31、AtSYP41和AtSYP81等(表1)。

## 1.2 植物Qa-SNARE蛋白的结构

Qa-SNARE蛋白一般由一个N端自体调节结构域、一个SNARE基序、一个linker和一个C端跨膜结构域组成(Lipka等2007)。但在拟南芥Col-0植株中, AtSYP23缺少C端的跨膜结构域(Ohtomo等2005), AtSYP31有2个KK结构域(第20、21、49、50个氨基酸残基), AtSYP81有一个B-Site-type结构域(LQVLE, 第244~248个氨基酸残基)和一个DxE-type结构域(第149~151个氨基酸残基)以及一个精氨酸结构域RRKPKR(第178~183个氨基酸残基)(Bubeck等2008)。Qa-SNARE蛋白N端结构域由3个螺旋束组成, 这3个螺旋束通常称为Habc基序(Lipka等2007)。SNARE基序是含有60~70个氨基

酸的保守序列(Jahn和Scheller 2006)。Qa-SNARE蛋白一般包括两种可交替的构象: 一种是N端Habc基序反折在Qa-SNARE基序上的闭合构象, 另一种是N端Habc基序与Qa-SNARE基序形成自由的开放构象(Karnik等2013)(图1)。但linker氨基酸点突变能将Qa-SNARE蛋白的闭合构象转为稳定的开放构象, 如AtSYP121闭合构象的第185和186个氨基酸残基或AtSYP111闭合构象的第182和183个氨基酸残基如发生点突变, 闭合构象会相应的转变为稳定的开放构象(Park等2012; Karnik等2013)。

## 2 植物Qa-SNARE蛋白的功能

植物Qa-SNARE蛋白的功能主要通过膜泡运输过程体现。膜泡运输过程分为顺向运输和逆向运输。蛋白质首先在内质网的核糖体上合成(Choi等2000), 然后进入内质网腔。在内质网腔中蛋白质被选择性地包被到运输囊泡, 然后运输囊泡离开内质网进入高尔基体(Hara-Nishimura等1998; Törmäkangas等2001)。这些蛋白质从高尔基体分

表1 拟南芥Qa-SNARE亚细胞定位及其相互作用蛋白  
Table 1 Sublocalization and interacting proteins of *Arabidopsis* Qa-SNARE

超家族名称	成员名称	基因号	亚细胞定位	形成SNARE复合体的其他蛋白名称			参考文献	
				Qb-SNARE	Qc-SNARE	R-SNARE		
SYP1	SYP111	At1g08560	CPDC	SNAP33		VAMP721/722	Mayer和Jürgens 2004; Kasmi等2013	
			PMDNC	NPSN11	SYP71	VAMP721/722		Kasmi等2013
		SYP112	At2g18260	CP	-	-	-	-
		SYP121	At3g11820	PM	SNAP33		VAMP721/722	Karnik等2013; Pajonk 2008
		SYP122	At3g52400	PM	SNAP33		VAMP721/722	Bednarek 2010
		SYP123	At4g03330	PM	-	-	-	-
		SYP124	At1g61290	PM	-	-	-	-
		SYP125	At1g11250	PM	-	-	-	-
		SYP131	At3g03800	PM	-	-	-	-
		SYP132	At5g08080	PM	SNAP33		VAMP721/722	Bednarek等2010
SYP2	SYP21	At5g16830	PVC/V	VTI11	SYP51	VAMP727	Sanderfoot等2001a; Yano等2003	
			PVC/V	VTI11	SYP51	VAMP727	Yano等2003; Uemura等2004; Niihama等2009	
		SYP23	At4g17730	CYT	VTI11	SYP5	-	Shirakawa等2010
		SYP24	At1g32270	-	-	-	-	-
SYP3	SYP31	At5g05760	Golgi	MEMB11	Bet 11	SEC22	Bubeck等2008; Hawes等2008	
			Golgi	-	-	-	-	
SYP4	SYP41	At5g26980	TGN	VTI12	SYP61	YKT61/62	Chen等2005; Sanderfoot 2007	
			TGN	VTI12	SYP61	-	Sanderfoot等2001a	
			TGN	VTI12	-	YKT62	Sanderfoot 2007	
SYP8	SYP81	At1g51740	ER/Golgi	SEC20	USE1	SEC22	Sanderfoot 2007	

ER: endoplasmic reticulum (内质网); Golgi: Golgi apparatus (高尔基体); TGN: trans Golgi network (反式高尔基体网状结构); PVC: prevacuolar compartment (液泡前体); V: vacuole (液泡); PM: plasma membrane (质膜); CP: cell plate (细胞板); CYT: cytoplasm (细胞质); CPDC: cell plate during cytokinesis (分裂期细胞板); PMDNC: plasma membrane during noncytokinesis (非分裂期质膜)。

别向液泡、质膜运输(Tse等2004; Viotti等2010)。这种蛋白质的运输称为顺向运输(Sanderfoot和Raikhel 1999)。但蛋白质通过内膜系统的运输并不是完全单方向的,一些囊泡也可以携带蛋白质进行反方向的逆向运输(Sanderfoot和Raikhel 1999; Hanton等2007)(图2)。

Rab蛋白是膜泡运输中的调节蛋白,烟草(*Nicotiana tabacum*) *NtRab11a*基因的缺失能够降低分泌型Marker蛋白secRGUS (secreted rat  $\beta$ -glucuronidase) 的分泌能力。在*NtRab11a*基因缺失的基础上,显性负性突变体*ntsyp121* (NtSYP121-Sp2, dominant-

negative of the NtSYP121)能够进一步抑制分泌蛋白的分泌能力,但显性负性突变体*ntsyp122* (NtSYP122-Sp2, dominant-negative of the NtSYP122)却没有这种协同降低分泌能力的现象,表明在烟草细胞中NtSYP121和NtSYP122蛋白参与不同的胞吐途径(Leucci等2007; Rehman等2008)。玉米(*Zea mays*) ZmPIPs (Plasma membrane intrinsic proteins) 是在内质网上合成并通过分泌途径运输到质膜上的水通道蛋白(Zelazny等2007; Besserer等2012), 当在叶肉细胞原生质体或者表皮细胞中表达显性负性突变体*zmsyp121*时能显著削弱ZmPIP2;5向质膜

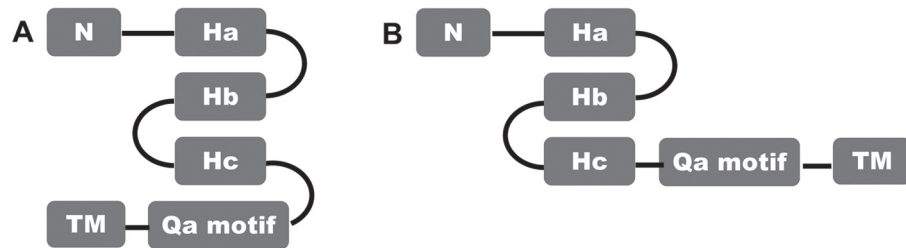


图1 Qa-SNARE蛋白构象

Fig.1 Qa-SNARE conformation

A: 闭合构象; B: 开放构象。参考Karnik等(2013)文献并进行修改。

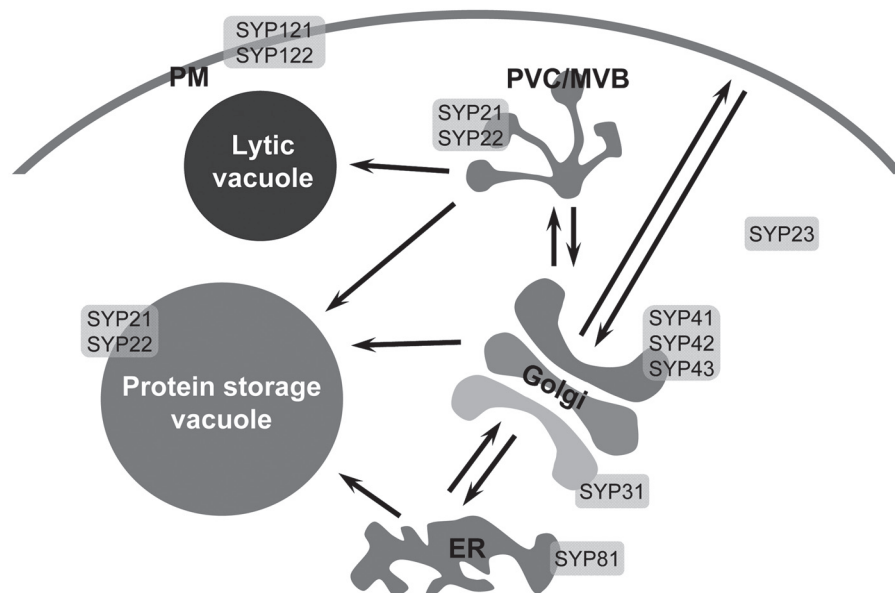


图2 植物细胞内不同Qa-SNARE蛋白的亚细胞定位

Fig.2 Sublocalization of different Qa-SNARE in plant cell

ER: endoplasmic reticulum (内质网); Golgi: Golgi apparatus (高尔基体); PVC: prevacuolar compartment (液泡前体); MVB: multivesicular body (多泡小体); PM: plasma membrane (质膜)。参考Hanton等(2007)文献并修改。

的运输能力(Luu和Maurel 2013)。以上研究结果表明SYP121在运输囊泡向质膜运输过程中发挥重要作用。

AtSYP2超家族蛋白主要负责液泡前体和液泡之间的蛋白质运输(Shirakawa等2010)。尽管从高尔基体到裂解型液泡的物质运输需要液泡前体(prevacuolar compartment, PVC)的协助,但过表达定位于拟南芥PVC上的AtPEP12/AtSYP21能引起可溶性蛋白、膜成分和植物液泡分选受体BP80的积累,导致高尔基体向裂解型液泡的顺、逆向运输均受到影响,然而高尔基体介导的可溶性蛋白和膜成分向质膜的运输未受到影响。这表明过表达AtPEP12/AtSYP21能特异性的抑制蛋白在高尔基体与PVC间的运输,但不影响从高尔基体向质膜的运输(Foresti等2006)。免疫金试验表明*atsyp22*单突变体中葡糖硫苷酶特异性地定位于液泡中,说明AtSYP22单基因缺失不会影响葡糖硫苷酶向液泡的运输(Ueda等2006)。此外,*atsyp21*、*atsyp22*和*atsyp23*的单突变体种子中均没有贮藏蛋白的前体蓄积(Shirakawa等2010),表明AtSYP21、AtSYP22和AtSYP23的单基因缺失突变体中液泡蛋白的分选以及向液泡的运输均未受到影响(Shirakawa等2010)。但*atsyp21<sup>ami</sup>*(人工microRNA对SYP21的3'非编码区进行靶向沉默)与*atsyp22*、*atsyp22*及*atsyp23*的双重突变体种子中均存在贮藏蛋白前体的异常蓄积,表明AtSYP21、AtSYP22和AtSYP23存在运输功能冗余(Shirakawa等2010)。

研究表明Qa-SNARE在蛋白质分泌过程中发挥重要作用。过表达定位在拟南芥内质网上的AtSYP81和定位在烟草高尔基体上的NtSYP31均能强烈抑制分泌过程,且NtSYP31的过表达主要抑制顺向运输过程,而AtSYP81的过表达对顺向和逆向运输过程均有抑制作用(Bubeck等2008; Chatre等2005)。

在真核生物细胞中,连接后高尔基体的膜运输系统包括内涵体、液泡和质膜(Uemura等2012)。定位在拟南芥反式高尔基体网状结构(trans Golgi network, TGN)上的Qa-SNARE属于SYP4超家族(Bassham等2000; Uemura等2004),包括AtSYP41和AtSYP42,主要参与运输囊泡与TGN的膜融合过程(Bassham等2000; Sanderfoot等

2001a; Chen等2005)。用FM4-64对拟南芥野生型根染色,15 min后TGN部分染色,2 h后液泡膜染色(Uemura等2012)。而在*atsyp42*与*atsyp43*双重突变体根中,15 min后FM4-64能在液泡膜上微弱的染色,FM4-64提前到达液泡膜的原因可能是TGN与质膜之间的循环运输过程或者质膜到晚期内涵体的运输过程受到了损伤(Uemura等2012)。在拟南芥野生型根中,分泌型GFP在内质网上合成,最终被分泌到质外体中。而在*atsyp42*与*atsyp43*双重突变体根中,分泌型GFP在细胞内积累,但在黑暗处理后的液泡中未观察到积累,且在种子中贮藏蛋白12S球蛋白存在前期蓄积情况,表明AtSYP42与AtSYP43的双基因缺失不能使分泌蛋白错误的运输到液泡中,而贮藏蛋白也不能正常的运输到液泡中。因此,AtSYP42与AtSYP43的双基因缺失能够损伤细胞内的分泌运输途径,同时抑制贮藏蛋白到液泡的运输途径(Uemura等2012)。

## 2.1 植物Qa-SNARE蛋白在胞质分裂中的功能

细胞分裂是真核生物细胞增殖的重要过程,包括细胞核的有丝分裂和细胞质的胞质分裂,胞质分裂主要负责将复制的成分分到两个子细胞中(Baluška等2006)。在高等植物细胞中通过同型囊泡的融合产生一个独立于质膜的新膜称为成膜体。成膜体能够促进囊泡到达细胞板形成的位置、融合并产生膜性网状结构的细胞板(Jürgens 2005; Touihri等2011)。拟南芥SYP1超家族中AtSYP111/AtKNOLLE定位于细胞分裂期的细胞板上(Lauber等1997)。AtSYP111基因缺失抑制运输囊泡在细胞板处的融合过程使细胞板形成受阻,从而导致胞质分裂无法正常完成,造成大体积、多核细胞的产生(Lauber等1997)。在细胞板处的膜融合过程中,AtSYP111的C端对胞质分裂的特异性起着关键性作用(Touihri等2011)。此外,AtSYP132必须合成并通过分泌途径积累在细胞板处(Reichardt等2011)。拟南芥中包括5种衔接蛋白复合体(adaptor protein complex, AP; AP-1到AP-5),每个复合体中含有4个亚单位,AP-1 $\mu$ 衔接蛋白亚单位AtAP1M2定位在TGN上(Teh等2013)。AtSYP111在*atap1m2*突变体中表现出错误的定位情况以及围绕细胞板聚集,表明AP-1复合体能影响AtSYP111的靶向运输(Teh等2013)。定位于细胞分裂间期点

状膜结构的高尔基体上的拟南芥AtSYP31主要参与内质网与高尔基体间的顺向运输(Bubeck等2008), 而定位于胞质分裂期细胞板上的AtSYP31主要以依赖ATP的方式特异性地与AtCDC48相互作用协同调节植物细胞板形成及胞质分裂(Rancour等2002), 表明相同Qa-SNARE定位于不同亚细胞位置时可能参与不同的胞质分裂途径(Mayer和Jürgens 2004)。研究表明将烟草NtSYP31的N端结构域敲除, 蛋白被截留在内质网内(Chatre等2009)。此外, 将NtSYP31 N端结构域的氨基酸的不同部位敲除后发现Hb和Hc螺旋束间的区域在高尔基体靶向运输中发挥着至关重要的作用(Chatre等2009)。

## 2.2 植物Qa-SNARE蛋白在离子运输中的功能

植物细胞的延展是依赖于细胞膨压驱动的, 而细胞膨压来自于对无机离子的吸收和积累。因此, 离子的吸收和膜泡运输之间存在着密切的联系。研究表明K<sup>+</sup>离子通道调节亚基KC1能与AtSYP121结合(Honsbein等2009)。随后, Grefen等(2010)发现KC1与AtSYP121的结合位点在AtSYP121的N端(Grefen等2010)。并且, K<sup>+</sup>离子通道只能与AtSYP121相互作用, 而不能与AtSYP121的同工型AtSYP122相互作用(Honsbein等2011)。Geelen等(2002)在烟草中筛选与脱落酸信号相关的蛋白因子时分离到NtSyr1/NtSyp121, 它与AtSYP121类似也定位在质膜上。显性负性突变体*ntsyp121*能抑制离子通道对于脱落酸的响应, 表明NtSyr1/NtSYP121与对脱落酸具有敏感性的离子通道具有密切的联系(Geelen等2002)。在烟草保卫细胞中, NtSYP121能够参与Ca<sup>2+</sup>离子通道的调节(Sokolovski等2008)。此外, 玉米显性负性突变体*zmsyp121*能削弱水通道蛋白ZmPIP2;5向质膜的运输能力, 表明ZmSYP121有助于细胞渗透平衡(Besserer等2012)。在烟草细胞中通过瞬时表达方法观察到拟南芥AtSYP124定位于花粉管的质膜上, AtSYP121和AtSYP122定位于非花粉管的质膜上, 用Ca<sup>2+</sup>离子抑制剂TMB-8 [3,4,5-trimethoxybenzoic acid 8-(diethylamino) octyl ester: 抑制Ca<sup>2+</sup>离子在细胞内的流动]和Gd<sup>3+</sup> (Gadolinium: 抑制Ca<sup>2+</sup>离子从细胞外向细胞内流动)处理后发现Gd<sup>3+</sup>影响AtSYP121、AtSYP122和AtSYP124在质膜上的定

位(Silva等2010), 进一步说明AtSYP121、AtSYP122和AtSYP124在调节Ca<sup>2+</sup>离子进入细胞过程中发挥重要作用。

## 2.3 植物Qa-SNARE蛋白在植物发育中的功能

定位于质膜上的拟南芥Qa-SNARE蛋白SYP1超家族共有9个成员。其中, AtSYP111主要在根尖、果荚和茎尖的分裂细胞中表达(Enami等2009)。在AtSYP12 (KNOLLE)家族中, AtSYP121与AtSYP122的表达模式相似主要在莲座叶、根中表达, 但在根冠中AtSYP121的表达量略高于AtSYP122; AtSYP123主要在根伸长区、根毛区和侧根中表达; AtSYP124和AtSYP125仅在花粉中表达(Enami等2009)。AtSYP13家族中AtSYP131也特异性地在花粉中表达, 但AtSYP132却在所有器官中均有表达(Sanderfoot等2000; Enami等2009)。以上结果表明质膜Qa-SNARE分布在拟南芥植物不同的器官中, 且在植物发育方面发挥着特殊的作用(Sanderfoot等2000; Enami等2009)。

拟南芥*AtSYP121/PEN1*和*AtSYP122*的单基因缺失对生长速率和形态无明显影响(Asaad等2004), 但能减少气孔保卫细胞的CO<sub>2</sub>同化作用量(Eisenach等2012)。*AtSYP121/AtPEN1*与*AtSYP122*的双基因缺失能引起植株矮化以及莲座叶坏死性细胞死亡的表型缺陷(Asaad等2004)。此外, *AtSYP121/PEN1*和*AtSYP122*的单基因缺失能改变细胞壁成分, 表明AtSYP121/AtPEN1和AtSYP122对细胞壁发生具有一定的影响(Asaad等2004)。而过表达烟草NtSyr1/NtSYP121能够显著增加根的长度, 且过表达NtSYP121-Sp2的转基因植株表现出异常的叶形态(Geelen等2002)。以上研究结果表明SYP121和SYP122能够显著影响植物根、茎、叶的形态发育。

拟南芥AtSYP2超家族包括AtSYP21、AtSYP22和AtSYP23蛋白(Sanderfoot等1999)。研究表明*AtSYP21*基因缺失导致花粉萌发率下降(Sanderfoot等2001b), 而*AtSYP22/AtSGR3/AtVAM3*的基因缺失会导致根内胚层和皮层细胞层的液泡形态发生异常(Surpin和Raikhel 2004)。在拟南芥野生型中, 黑芥子酶细胞分散的沿着叶脉分布, 但*AtSYP22/AtSGR3/AtVAM3*基因缺失突变体比野生型发育出较多的黑芥子酶细胞而且出现贯穿整片叶子

的网状异常分布形态,表明AtSYP22/AtSGR3/AtVAM3对黑芥子酶细胞的发育有特殊的影响(Ueda等2006)。AtSYP22/AtSGR3/AtVAM3的基因缺失还会导致植株花序茎和叶变短的半矮化现象(Ohtomo等2005; Ueda等2006),并且这种半矮化现象随着AtSYP21或AtSYP23基因的进一步缺失而增强。AtSYP21和AtSYP23的单基因缺失与双基因缺失都没有明显的半矮化现象(Shirakawa等2010),而AtSYP22/AtSGR3/AtVAM3的半矮化现象能够通过AtSYP23得以弥补,表明AtSYP22与AtSYP23蛋白存在功能上的冗余(Ohtomo等2005)。此外,AtSYP21和AtSYP22双基因缺失纯合突变体雄配子体致死,AtSYP21杂合的AtSYP21和AtSYP22双基因缺失突变体胚胎致死(Sanderfoot等2001b)。atsyp22突变体中,由于开花期负调节因子FLC (FLOWERING LOCUS C)表达量升高导致开花期延后,说明AtSYP22在植物开花过程中也具有一定的功能(Ebine等2012)。

在百脉根(*Lotus japonicus*)中,反义LjSYP32基因沉默能够明显地抑制植物的生长,表现为根瘤组织变小且彼此互相融合,表明LjSYP32对植物生长和正常的根瘤组织分化具有重要作用(Mai等2006)。

拟南芥SYP4超家族包括AtSYP41、AtSYP42和AtSYP43等3个蛋白成员(Uemura等2004; Sanderfoot 2007),这3种蛋白的单基因缺失突变体植株均能够存活。atsyp42突变体的根比野生型(Col-0)稍短,但atsyp41与atsyp43的单突变体均没有明显的表型变化(Uemura等2012)。与野生型相比,atsyp41与atsyp42及atsyp41与atsyp43双突变体均表现出根变短的现象(Uemura等2012)。atsyp42与atsyp43的双突变体具有根短、侧根较多、半矮化及早衰等多重严重缺陷(Uemura等2012)。atsyp41杂合的atsyp41/atsyp42/atsyp43的三重突变体幼苗致死,atsyp42杂合的atsyp41/atsyp42/atsyp43的三重突变体与atsyp42的单突变体的表型类似,atsyp43杂合的atsyp41/atsyp42/atsyp43的三重突变体表现出根短、子叶小且白等性状(Uemura等2012)。从atsyp42杂合的atsyp41/atsyp42/atsyp43的三重突变体和atsyp43杂合的atsyp41/atsyp42/atsyp43的三重突变体中不能筛选到atsyp41/atsyp42/atsyp43三重纯

合突变体,表明三重纯合突变体的受精能力受到严重损伤。以上结果表明AtSYP41、AtSYP42和AtSYP43存在部分功能冗余(Uemura等2012)。

#### 2.4 植物Qa-SNARE蛋白在茎向重力性中的功能

拟南芥AtSYP22/AtSGR3/AtVAM3定位于液泡前体和液泡上,主要参与到液泡的膜泡运输过程(Yano等2003)。在拟南芥atsyp22/atsgr3/atvam3突变体内胚层细胞中淀粉体不能够沉降到重力方向,导致茎向重力性异常。将AtSYP22/AtSGR3/AtVAM3在内胚层细胞中表达能恢复该突变体的茎向重力性(Yano等2003),表明拟南芥AtSYP22/AtSGR3/AtVAM3蛋白对保持正常的茎向重力性较为重要。

#### 2.5 植物Qa-SNARE蛋白在激素信号中的功能

Zhang等(2007)发现拟南芥AtSYP121与AtSYP122双基因缺失能引起水杨酸含量显著升高,且与水杨酸信号途径有关的EDS1、EDS5、SID2、NPR1和NAHG的单基因缺失能够部分恢复AtSYP121与AtSYP122双基因缺失突变体的表型(Zhang等2007)。此外,AtSYP121与AtSYP122的单基因缺失及双基因缺失均能引起乙烯和茉莉酸信号途径标志性基因在转录水平上显著升高(Zhang等2007)。因此,AtSYP121与AtSYP122是水杨酸、茉莉酸和乙烯等激素信号途径的负调控因子(Zhang等2007)。转录组分析表明,在atsyp121与atsyp122双突变体中有365个基因在细胞死亡之前表达量上调至少2倍,其中许多基因是水杨酸诱导基因及病原防御基因(Zhang等2008)。并且,外源水杨酸能够诱导atsyp121与syp122的双突变体发生细胞程序性死亡,表明atsyp121与syp122的双突变体对水杨酸极为敏感(Zhang等2008)。以上结果表明,AtSYP121与AtSYP122均能够调控植物中水杨酸、茉莉酸及乙烯的合成(Zhang等2008)。此外,Shirakawa等(2009)发现拟南芥AtSYP22的基因缺失能引起生长素在叶原基上的异常分布,表明AtSYP22对于生长素的极性运输有一定的影响。

#### 2.6 植物Qa-SNARE蛋白在植物-共生菌互作中的功能

豆科植物与根瘤菌在没形成根瘤时,植物细胞通过将根瘤菌包裹在膜内来适应根瘤菌的侵染,这种膜结构称为共生体。与拟南芥AtSYP132高度

同源的苜蓿(*Medicago truncatula*) MtSYP132不仅分布于感染菌丝周围的质膜上,还大量地分布于共生体膜上,表明MtSYP132与共生体的形成有关(Catalano等2007; Limpens等2009; Hakoyama等2012)。此外,根瘤组织的正常分化也需要LjSYP32的参与(Hakoyama等2012; Mai等2006)。

## 2.7 植物Qa-SNARE蛋白在植物防御中的功能

### 2.7.1 植物Qa-SNARE蛋白在植物-病原微生物相互作用中的功能

植物细胞内膜系统的分泌途径在植物细胞与微生物相互作用中发挥着重要的作用(Snyder和Nicholson 1990; Walther-Larsen等1993)。植物细胞能够通过表面受体识别病原体相关分子模式,且细胞表面受体蛋白中存在信号肽,表明这些受体蛋白的加工和定位都是通过蛋白质分泌途径完成的(Wang和Dong 2011)。

植物通过在细胞表面终止微生物发病机制来完成非宿主细胞与病原微生物的相互作用(Bednarek等2010)。植物抵御白粉病真菌渗透的自身免疫是通过定位于细胞壁的乳头状突起完成的,该乳头状突起包含胼胝质、细胞外膜成分和SYP121/PEN1(Nielsen等2012)。拟南芥*AtSYP121/AtPEN1*基因缺失能导致植株丧失对大麦白粉病菌*Blumeria graminis*和豌豆白粉病菌*Erysiphe pisi*的非宿主抗性(Collins等2003),而与*AtSYP121/AtPEN1*同源的*AtSYP122*基因的缺失突变体植株没有丧失抗病能力(Assaad等2004),表明*AtSYP121/AtPEN1*在植物抵御白粉病菌过程中具有重要作用。*AtSYP121/AtPEN1-AtSNAP33-AtVAMP-721/722*复合体能够协助细胞在真菌入侵位点的胞吐作用(Kwon等2008),表明*AtSYP121/AtPEN1*蛋白是通过介导胞吐作用在真菌入侵位点释放形成新细胞壁的组分来完成防御作用的(Wang和Dong 2011)。而植物对细菌性病原的防御是通过分泌抗微生物的病原相关蛋白完成的。与拟南芥*AtSYP121*同源的马铃薯*StSYR1 (SYNTAXIN-RELATED 1)*的转基因沉默植株在后期生长阶段表现出坏死和萎黄病的症状,但该植株对致病疫霉(*Phytophthora infestans*)有较强的抗病能力(Eschen-Lippold等2012)。在致病疫霉渗透位点有胼胝质异常沉积的现象,表明马铃薯*StSYR1*与分泌防御反应有一定的联系(Eschen-Lippold等2012)。此外,将烟草(*Nicotiana*

*benthamiana*) *NbSYP132*基因沉默后,烟草细胞壁中病原相关蛋白1的分泌受到抑制,表明烟草能够通过*NbSYP132*介导分泌途径产生病原相关蛋白来防御病原菌(Hakoyama等2012; Kalde等2007)。*SYP121/PEN1*和*SYP132*在植物疾病抗性中所发挥的功能差异表明这两类Qa-SNARE蛋白可能识别不同的运输囊泡。此外,在以*atsyp121/atpen1*突变体为背景表达*AtSYP121/AtPEN1*蛋白时发现磷酸化对于增强植物抗病能力十分重要(Pajonk等2008)。拟南芥悬浮培养细胞经细菌诱导子flg22处理后*AtSYP122*迅速磷酸化,而体外研究则表明该蛋白的磷酸化是Ca<sup>2+</sup>依赖性的(Nühse等2003),因此,细菌诱导子诱导的Ca<sup>2+</sup>流与*AtSYP122*的磷酸化存在一定的关系(Nühse等2003)。此外,单子叶植物大麦中Qa-SNARE同源蛋白HvROR2能通过与HvSNAP34和HvVAMP721形成SNARE复合体在抵御疾病过程中发挥作用(Kwon等2008; Douchkov等2005)。以上研究结果表明,深入了解植物Qa-SNARE蛋白所介导的专一囊泡的分泌机制不仅有助于我们对植物防御的理解,同时也为我们了解植物蛋白分泌的调节提供依据(Kalde等2007)。

### 2.7.2 植物Qa-SNARE蛋白在非生物胁迫响应中的功能

将拟南芥液泡*AtSYP22*基因敲除后,用液体培养的方法进行200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl处理时Na<sup>+</sup>离子在根和地上部的液泡中分布情况不同于野生型。Na<sup>+</sup>离子在根液泡中含量比野生型多,而在地上部的液泡中比野生型少,表明敲除*AtSYP22*后能够增加对盐的耐受性(Hamaji等2009)。细菌重金属转运蛋白MerC能分别与拟南芥*AtSYP111*、*AtSYP121*和*AtSYP22*融合形成融合蛋白。Kiyono等(2012)利用拟南芥悬浮细胞进行瞬时表达发现MerC-*AtSYP111*和MerC-*AtSYP121*定位在质膜上,MerC-*AtSYP22*定位在液泡膜上。MerC、MerC-*AtSYP121*和MerC-*AtSYP22*转基因植株的表型与野生型相比无明显差异,但MerC-*AtSYP111*的转基因植株幼苗致死,且萌发率比野生型和其他的转基因植株明显下降(Kiyono等2012)。当用CdCl<sub>2</sub>和HgCl<sub>2</sub>处理时,仅有MerC-*AtSYP121*转基因植株的幼苗未受到明显抑制,且在转基因植株细胞中有Cd<sup>2+</sup>和Hg<sup>2+</sup>的积累(Kiyono等2012, 2013),表明At-

SYP121能协助MerC促进 $\text{Cd}^{2+}$ 和 $\text{Hg}^{2+}$ 在细胞中的运输,进而增强植物对重金属 $\text{Cd}^{2+}$ 和 $\text{Hg}^{2+}$ 的耐受性。

### 3 问题与展望

近年来,对植物Qa-SNARE蛋白的研究为深入分析膜泡运输在植物生命活动及响应环境变化方面提供了重要的信息。拟南芥全基因组测序的完成为研究Qa-SNARE提供了良好的理论依据,但仍然存在许多尚未解决的问题。例如,拟南芥SYP1家族中AtSYP112、AtSYP123、AtSYP124、AtSYP125及AtSYP131在SNARE复合体中的相互作用蛋白Qb-、Qc-和R-SNARE尚不清楚;SYP2家族中SYP24的亚细胞定位尚不明确。这些Qa-SNARE蛋白在植物的哪些生命活动或响应环境变化过程中发挥作用仍需进一步探索。同时,随着植物Qa-SNARE蛋白研究技术的逐步完善,利用过表达转基因植株进行Qa-SNARE蛋白的功能分析成为研究Qa-SNARE蛋白功能的重要手段之一(Bubeck等2008)。当今,高盐碱、干旱和高低温等极端环境胁迫因素严重制约着农作物的生长发育,极大地降低了农作物的产量。因此,研究植物响应环境胁迫的分子机制逐渐成为植物学家们的研究热点。膜泡运输作为植物与环境之间物质和信息交流的重要方式,能为改善植物耐受环境胁迫提供物质基础。而植物Qa-SNARE蛋白作为膜泡运输过程中重要调控因子以及SNARE复合体中的核心蛋白在调控植物响应环境胁迫过程中发挥着重要作用。因此,深入探讨Qa-SNARE蛋白在植物响应环境胁迫中的作用,进而揭示植物耐受环境极端变化的分子机制将是一个富有吸引力和挑战性的课题。

### 参考文献

- Assaad FF, Qiu JL, Youngs H, Ehrhardt D, Zimmerli L, Kalde M, Wanner G, Peck SC, Edwards H, Ramonell K et al (2004). The PEN1 syntaxin defines a novel cellular compartment upon fungal attack and is required for the timely assembly of papillae. *Mol Biol Cell*, 15: 5118~5129
- Baluška F, Menzel D, Barlow PW (2006). Cytokinesis in plant and animal cells: endosomes 'shut the door'. *Dev Biol*, 294: 1~10
- Bassham DC, Sanderfoot AA, Kovaleva V, Zheng H, Raikhel NV (2000). AtVPS45 complex formation at the *trans*-Golgi network. *Mol Biol Cell*, 11: 2251~2265
- Bednarek P, Kwon C, Schulze-Lefert P (2010). Not a peripheral issue: secretion in plant-microbe interactions. *Curr Opin Cell Biol*, 13: 378~387
- Bennett MK, Calakos N, Scheller RH (1992). Syntaxin: a synaptic protein implicated in docking of synaptic vesicles at presynaptic active zones. *Science*, 257: 255~259
- Besserer A, Burnotte E, Bienert GP, Chevalier AS, Errachid A, Grefen C, Blatt MR, Chaumont F (2012). Selective regulation of maize plasma membrane aquaporin trafficking and activity by the SNARE SYP121. *Plant Cell*, 24: 3463~3481
- Bubeck J, Scheuring D, Hummel E, Langhans M, Viotti C, Foresti O, Denecke J, Banfield DK, Robinson DG (2008). The syntaxins SYP31 and SYP81 control ER-Golgi trafficking in the plant secretory pathway. *Traffic*, 9: 1629~1652
- Cai H, Reinisch K, Ferro-Novick S (2007). Coats, tethers, rabs, and SNAREs work together to mediate the intracellular destination of a transport vesicle. *Dev Cell*, 12: 671~682
- Catalano CM, Czymmek KJ, Gann JG, Sherrier DJ (2007). *Medicago truncatula* syntaxin SYP132 defines the symbiosome membrane and infection droplet membrane in root nodules. *Planta*, 225: 541~550
- Chatre L, Brandizzi F, Agnès H, Hawes C, Moreau P (2005). Sec22 and Memb11 are v-SNAREs of the anterograde endoplasmic reticulum-Golgi pathway in tobacco leaf epidermal cells. *Plant Physiol*, 139: 1244~1254
- Chatre L, Wattelet-Boyer V, Melser S, Maneta-Peyret L, Brandizzi F, Moreau P (2009). A novel di-acidic motif facilitates ER export of the syntaxin SYP31. *J Exp Bot*, 60: 3157~3165
- Chen Y, Shin YK, Bassham DC (2005). YKT6 is a core constituent of membrane fusion machineries at the *Arabidopsis trans*-Golgi network. *J Mol Biol*, 350: 92~101
- Choi SB, Wang C, Muench DG, Ozawa K, Franceschi VR, Wu Y, Okita TW (2000). Messenger RNA targeting of rice seed storage proteins to specific ER subdomains. *Nature*, 407: 765~767
- Collins NC, Thordal-Christensen H, Lipka V, Bau S, Kombrink E, Qiu JL, Hükelhoven R, Stein M, Freialdenhoven A, Somerville SC et al (2003). SNARE-protein-mediated disease resistance at the plant cell wall. *Nature*, 425: 973~977
- Douchkov D, Nowara D, Zierold U, Schweizer P (2005). A high-throughput gene-silencing system for the functional assessment of defense-related genes in barley epidermal cells. *Mol Plant Microbe In*, 18: 755~761
- Ebine K, Okatani Y, Uemura T, Goh T, Shoda K, Niihama M, Morita MT, Spitzer C, Otegui MS, Nakano A et al (2008). A SNARE complex unique to seed plants is required for protein storage vacuole biogenesis and seed development of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 20: 3006~3021
- Ebine K, Uemura T, Nakano A, Ueda T (2012). Flowering time modulation by a vacuolar SNARE via *FLOWERING LOCUS C* in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One*, 7: e42239
- Eisenach C, Chen ZH, Grefen C, Blatt MR (2012). The trafficking protein SYP121 of *Arabidopsis* connects programmed stomatal closure and  $\text{K}^+$  channel activity with vegetative growth. *Plant J*, 69: 241~251
- Enami K, Ichikawa M, Uemura T, Kutsuna N, Hasezawa S, Nakagawa T, Nakano A, Sato MH (2009). Differential expression



- control and polarized distribution of plasma membrane-resident SYP1 SNAREs in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 50: 280~289
- Eschen-Lippold L, Landgraf R, Smolka U, Schulze S, Heilmann M, Heilmann I, Hause G, Rosahl S (2012). Activation of defense against *Phytophthora infestans* in potato by down-regulation of syntaxin gene expression. *New Phytol*, 193: 985~996
- Fasshauer D, Sutton RB, Brunger AT, Jahn R (1998). Conserved structural features of the synaptic fusion complex: SNARE proteins reclassified as Q- and R-SNAREs. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 15781~15786
- Foresti O, daSilva LLP, Denecke J (2006). Overexpression of the *Arabidopsis* syntaxin PEP12/SYP21 inhibits transport from the prevacuolar compartment to the lytic vacuole *in vivo*. *Plant Cell*, 18: 2275~2293
- Geelen D, Leyman B, Batoko H, Sansabastiano GPD, Moore I, Blatt MR (2002). The abscisic acid-related SNARE homolog NtSyr1 contributes to secretion and growth: evidence from competition with its cytosolic domain. *Plant Cell*, 14: 387~406
- Grefen C, Chen Z, Honsbein A, Donald N, Hills A, Blatt MR (2010). A novel motif essential for SNARE interaction with the K<sup>+</sup> channel KC1 and channel gating in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 22: 3076~3092
- Hakoyama T, Oi R, Hazuma K, Suga E, Adachi Y, Kobayashi M, Akai R, Sato S, Fukai E, Tabata S et al (2012). The SNARE protein SYP71 expressed in vascular tissues is involved in symbiotic nitrogen fixation in *Lotus japonicus* nodules. *Plant Physiol*, 160: 897~905
- Hamaji K, Nagira M, Yoshida K, Ohnishi M, Oda Y, Uemura T, Goh T, Sato MH, Morita MT, Tasaka M (2009). Dynamic aspects of ion accumulation by vesicle traffic under salt stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 50: 2023~2033
- Hanton SL, Matheson LA (2007). Post-Golgi protein traffic in the plant secretory pathway. *Plant Cell Rep*, 26: 1431~1438
- Hara-Nishimura I, Shimada T, Hatano K, Takeuchi Y, Nishimura M (1998). Transport of storage proteins to protein storage vacuoles is mediated by large precursor accumulating vesicles. *Plant Cell*, 10: 825~836
- Hawes C, Osterrieder A, Hummel E, Sparkes I (2008). The plant ER-Golgi interface. *Traffic*, 9: 1571~1580
- Honsbein A, Blatt MR, Grefen C (2011). A molecular framework for coupling cellular volume and osmotic solute transport control. *J Exp Bot*, 62: 2363~2370
- Honsbein A, Sokolovski S, Grefen C, Campanoni P, Pratelli R, Paneque-Corralles M, Chen Z, Johansson I, Blatt MR (2009). A tripartite SNARE-K<sup>+</sup> channel complex mediates channel-dependent K<sup>+</sup> nutrition in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21: 2859~2877
- Jahn R, Scheller RH (2006). SNAREs – engines for membrane fusion. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 7: 631~643
- Jürgens G (2005). Plant cytokinesis: fission by fusion. *Trends Cell Biol*, 15: 277~283
- Kalde M, Nuhse TS, Findlay K, Peck SC (2007). The syntaxin SYP132 contributes to plant resistance against bacteria and secretion of pathogenesis-related protein 1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 11850~11855
- Karnik R, Grefen C, Bayne R, Honsbein A, Köhler T, Kioumourtzoglou D, Williams M, Bryant NJ, Blatt MR (2013). *Arabidopsis* Sec1/Munc18 protein SEC11 is a competitive and dynamic modulator of SNARE binding and SYP121-dependent vesicle traffic. *Plant Cell*, 25: 1368~1382
- Kasmi FE, Krause C, Hiller U, Stierhof YD, Mayer U, Conner L, Kong L, Reichardt I, Sanderfoot AA, Jürgens G (2013). SNARE complexes of different composition jointly mediate membrane fusion in *Arabidopsis* cytokinesis. *Mol Biol Cell*, 24: 1593~1601
- Kim SJ, Brandizzi F (2012). News and views into the SNARE complexity in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 3: 1~6
- Kiyono M, Oka Y, Sone Y, Nakamura R, Sato MH, Sakabe K, Pan-Houd H (2013). Bacterial heavy metal transporter MerC increases mercury accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem Eng J*, 71: 19~24
- Kiyono M, Oka Y, Sone Y, Tanaka M, Nakamura R, Sato MH, Pan-Hou H, Sakabe K, Inoue K (2012). Expression of the bacterial heavy metal transporter MerC fused with a plant SNARE, SYP121, in *Arabidopsis thaliana* increases cadmium accumulation and tolerance. *Planta*, 235: 841~850
- Kwon C, Neu C, Pajonk S, Yun HS, Lipka U, Humphry M, Bau S, Straus M, Kwaaitaal M, Rampelt H (2008). Co-option of a default secretory pathway for plant immune responses. *Nature*, 451: 835~840
- Lauber MH, Waizenegger I, Steinmann T, Schwarz H, Mayer U, Hwang I, Lukowitz W, Jürgens G (1997). The *Arabidopsis* KNOLLE protein is a cytokinesis-specific syntaxin. *J Cell Biol*, 139: 1485~1493
- Leucci MR, Sansebastiano G-PD, Gigante M, Dalessandro G, Piro G (2007). Secretion marker proteins and cell-wall polysaccharides move through different secretory pathways. *Planta*, 225: 1001~1017
- Limpens E, Ivanov S, van Esse W, Voets G, Fedorova E, Bisseling T (2009). *Medicago* N<sub>2</sub>-fixing symbiosomes acquire the endocytic identity marker Rab7 but delay the acquisition of vacuolar identity. *Plant Cell*, 21: 2811~2828
- Lipka V, Kwon C, Panstruga R (2007). SNARE-ware: the role of SNARE-domain proteins in plant biology. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 23: 147~174
- Luu DT, Maurel C (2013). Aquaporin trafficking in plant cells: an emerging membrane-protein model. *Traffic*, 14: 629~635
- Mai HT, Nomura M, Takegawa K, Asamizu E, Sato S, Kato T, Tabata S, Tajima S (2006). Identification of a *Sed5*-like SNARE gene *LjSYP32-1* that contributes to nodule tissue formation of *Lotus japonicus*. *Plant Cell Physiol*, 7: 829~838
- Mayer U, Jürgens G (2004). Cytokinesis: lines of division taking shape. *Curr Opin Cell Biol*, 7: 599~604
- Nielsen ME, Feechan A, Böhlenius H, Ueda T, Thordal-Christensen H (2012). *Arabidopsis* ARF-GTP exchange factor, GNOM, mediates transport required for innate immunity and focal accumulation of syntaxin PEN1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 11443~11448
- Niihama M, Takemoto N, Hashiguchi Y, Tasaka M, Morita MT (2009).

- ZIP* genes encode proteins involved in membrane trafficking of the TGN-PVC/vacuoles. *Plant Cell Physiol*, 50: 2057~2068
- Nühse TS, Boller T, Peck SC (2003). A plasma membrane syntaxin is phosphorylated in response to the bacterial elicitor flagellin. *J Biol Chem*, 278: 45248~45254
- Ohtomo I, Ueda H, Shimada T, Nishiyama C, Komoto Y, Hara-Nishimura I, Takahashi T (2005). Identification of an allele of *VAM3/SYP22* that confers a semi-dwarf phenotype in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 46: 1358~1365
- Pajonk S, Kwon C, Clemens N, Panstruga R, Schulze-Lefert P (2008). Activity determinants and functional specialization of *Arabidopsis* PEN1 syntaxin in innate immunity. *J Biol Chem*, 283: 26974~26984
- Park M, Touihri S, Müller I, Mayer U, Jürgens G (2012). Sec1/Munc18 protein stabilizes fusion-competent syntaxin for membrane fusion in *Arabidopsis* cytokinesis. *Dev Cell*, 22: 989~1000
- Rancour DM, Dickey CE, Park S, Bednarek SY (2002). Characterization of AtCDC48: evidence for multiple membrane fusion mechanisms at the plane of cell division in plants. *Plant Physiol*, 130: 1241~1253
- Rehman RU, Stigliano E, Lycett GW, Sticher L, Sbrano F, Faraco M, Dalessandro G, Sansebastiano G-PD (2008). Tomato Rab11a characterization evidenced a difference between SYP121-dependent and SYP122-dependent exocytosis. *Plant Cell Physiol*, 49: 751~766
- Reichardt I, Slane D, Kasmi FE, Knöll C, Fuchs R, Mayer U, Lipka V, Jürgens G (2011). Mechanisms of functional specificity among plasma-membrane syntaxins in *Arabidopsis*. *Traffic*, 12: 1269~1280
- Sanderfoot A (2007). Increases in the number of SNARE genes parallels the rise of multicellularity among the green plants. *Plant Physiol*, 144: 6~17
- Sanderfoot AA, Assaad FF, Raikhel NV (2000). The *Arabidopsis* genome: an abundance of soluble N-ethylmaleimide-sensitive factor adaptor protein receptors. *Plant Physiol*, 124: 1558~1569
- Sanderfoot AA, Kovaleva V, Bassham DC, Raikhel NV (2001a). Interactions between syntaxins identify at least five SNARE complexes within the Golgi/prevacuolar system of the *Arabidopsis* cell. *Mol Biol Cell*, 12: 3733~3743
- Sanderfoot AA, Kovaleva V, Zheng H, Raikhel NV (1999). The t-SNARE AtVAM3p resides on the prevacuolar compartment in *Arabidopsis* root cells. *Plant Physiol*, 121: 929~938
- Sanderfoot AA, Pilgrim M, Adam L, Raikhel NV (2001b). Disruption of individual members of *Arabidopsis* syntaxin gene families indicates each has essential functions. *Plant Cell*, 13: 659~666
- Sanderfoot AA, Raikhel NV (1999). The specificity of vesicle trafficking: Coat proteins and SNAREs. *Plant Cell*, 11: 629~641
- Shirakawa M, Ueda H, Shimada T, Koumoto Y, Shimada TL, Kondo M, Takahashi T, Okuyama Y, Nishimura M, Hara-Nishimura I (2010). *Arabidopsis* Qa-SNARE SYP2 proteins localized to different subcellular regions function redundantly in vacuolar protein sorting and plant development. *Plant J*, 64: 924~935
- Shirakawa M, Ueda H, Shimada T, Nishiyama C, Hara-Nishimura I (2009). Vacuolar SNAREs function in the formation of the leaf vascular network by regulating auxin distribution. *Plant Cell Physiol*, 50: 1319~1328
- Silva PÂ, Ul-Rehman R, Rato C, Sansebastiano G-PD, Malhó R (2010). Asymmetric localization of *Arabidopsis* SYP124 syntaxin at the pollen tube apical and sub-apical zones is involved in tip growth. *BMC Plant Biol*, 10: 179~190
- Snyder BA, Nicholson RL (1990). Synthesis of phytoalexins in *Sorghum* as a site-specific response to fungal ingress. *Science*, 248: 1637~1639
- Sokolovski S, Hills A, Gay RA, Blatt MR (2008). Functional interaction of the SNARE protein NtSyp121 in Ca<sup>2+</sup> channel gating, Ca<sup>2+</sup> transients and ABA signalling of stomatal guard cells. *Mol Plant*, 1: 347~358
- Staelin LA (1997). The plant ER: a dynamic organelle composed of a large number of discrete functional domains. *Plant J*, 11: 1151~1165
- Surpin M, Raikhel N (2004). Traffic jams affect plant development and signal transduction. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 5: 100~109
- Teh OK, Shimono Y, Shirakawa M, Fukao Y, Tamura K, Shimada T, Hara-Nishimura I (2013). The AP-1  $\mu$  adaptin is required for KNOLLE localization at the cell plate to mediate cytokinesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 54: 838~847
- Törmäkangas K, Hadlington JL, Pimpl P, Hillmer S, Brandizzi F, Teeri TH, Denecke J (2001). A vacuolar sorting domain may also influence the way in which proteins leave the endoplasmic reticulum. *Plant Cell*, 13: 2021~2032
- Touihri S, Knöll C, Stierhof Y-D, Müller I, Mayer U, Jürgens G (2011). Functional anatomy of the *Arabidopsis* cytokinesis-specific syntaxin KNOLLE. *Plant J*, 68: 755~764
- Tse YC, Mo B, Hillmer S, Zhao M, Lo SW, Robinson DG, Jiang L (2004). Identification of multivesicular bodies as prevacuolar compartments in *Nicotiana tabacum* BY-2 cells. *Plant Cell*, 16: 672~693
- Ueda H, Nishiyama C, Shimada T, Koumoto Y, Hayashi Y, Kondo M, Takahashi T, Ohtomo I, Nishimura M, Hara-Nishimura I (2006). AtVAM3 is required for normal specification of idioblasts, myrosin cells. *Plant Cell Physiol*, 47: 164~175
- Uemura T, Kimb H, Saito C, Ebinea K, Ueda T, Schulze-Lefert P, Nakano A (2012). Qa-SNAREs localized to the trans-Golgi network regulate multiple transport pathways and extracellular disease resistance in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 1784~1789
- Uemura T, Ueda T, Ohniwa RL, Nakano A, Takeyasu K, Sato MH (2004). Systematic analysis of SNARE molecules in *Arabidopsis*: dissection of the post-Golgi network in plant cells. *Cell Struct Funct*, 29: 49~65
- Viotti C, Bubeck J, Stierhof Y-D, Krebs M, Langhans M, van den Berg W, van Dongen W, Richter S, Geldner N, Takano J et al (2010). Endocytic and secretory traffic in *Arabidopsis* merge in the trans-Golgi network/early endosome, an independent and highly dynamic organelle. *Plant Cell*, 22: 1344~1357
- Walther-Larsen H, Brandt J, Collinge DB, Thordal-Christensen H (1993). A pathogen-induced gene of barley encodes a HSP90 homologue showing striking similarity to vertebrate forms resident

- in the endoplasmic reticulum. *Plant Mol Biol*, 21: 1097~1108
- Wang D, Dong X (2011). A highway for war and peace: the secretory pathway in plant-microbe interactions. *Mol Plant*, 4: 581~587
- Yano D, Sato M, Saito C, Sato MH, Morita MT, Tasaka M (2003). A SNARE complex containing SGR3/AtVAM3 and ZIG/VTI11 in gravity-sensing cells is important for *Arabidopsis* shoot gravitropism. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 8589~8594
- Zelazny E, Borst JW, Muylaert M, Batoko H, Hemminga MA, Chaumont F (2007). FRET imaging in living maize cells reveals that plasma membrane aquaporins interact to regulate their subcellular localization. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 12359~12364
- Zhang Z, Feechan A, Pedersen C, Newman M-A, Qiu J, Olesen KL, Thordal-Christensen H (2007). A SNARE-protein has opposing functions in penetration resistance and defence signaling pathways. *Plant J*, 49: 302~312
- Zhang Z, Lenk A, Andersson MX, Gjetting T, Pedersen C, Nielsen ME, Newman M-A, Hou B-H, Somerville SC, Thordal-Christensen H (2008). A lesion-mimic syntaxin double mutant in *Arabidopsis* reveals novel complexity of pathogen defense signaling. *Mol Plant*, 1: 510~527