

植物囊泡运输与抗病性

杨春燕 严海燕*

(中南民族大学生命科学院, 武汉 430073)

摘要 细胞内的囊泡运输是生命活动中一个极其复杂的动态生物学过程, 参与各种植物发育过程和对环境的响应, 包括植物组织细胞特异性和防御响应。该文从蛋白质分选、分泌蛋白的合成和囊泡运输的特异性对植物囊泡运输与植物的先天性免疫的关系进行了详细阐述。

关键词 囊泡运输; 蛋白质分选; 分泌蛋白合成; 先天性免疫

Vesicle Trafficking and Pathogen Resistance in Plant

Yang Chunyan, Yan Haiyan*

(College of Life Sciences, South Central University for Nationalities, Wuhan 430073, China)

Abstract Cellular vesicle trafficking is a very complicated dynamic biology process in life, involved in various plant developmental process and response to environment, including plant tissue and cell specificity and defense response. The present review described relationship between protein sorting, specificity of secreted protein in synthesis and transportation and specificity in vesicle trafficking and plant innate immune in detail.

Key words vesicle transport; protein sorting; synthesis of secretion protein; innate immune

植物细胞膜上各种功能性的蛋白如各种信号受体、运入运出载体、酶结构蛋白和膜脂、细胞壁合成需要的各种元件和酶类、细胞外分泌蛋白和物质都通过细胞内囊泡运输完成, 细胞内各种细胞器之间一些物质交换也通过细胞内囊泡运输完成, 所以细胞内囊泡运输参与各种植物发育和对环境反应的活动。

已知三类囊泡包被的形式: 网格蛋白(clathrin)包被囊泡、包被蛋白I(coat protein I, COPI)包被囊泡和包被蛋白II(coat protein II, COPII)包被囊泡, 分别参与不同起点和目标的运输。不同类型运输小泡的形成和定向运输都是由信号指导的^[1]。

可溶蛋白和膜蛋白的转运都是由囊泡介导的, 转运囊泡携带蛋白质从一个特定区室到达另一个特定区室, 表明囊泡可以根据它们所负载的蛋白质来识别目的地^[2]。这种识别的特异性即为分选机制的

一部分, 同时也决定了病原感染的特异性。蛋白质分选是一个多步过程, 需要多个目标结构域^[3]。

1 囊泡运输的特异性

为了保证膜运输正常有序的进行, 各类运输囊泡必须能够准确地和靶膜融合。运输囊泡表面上的来源和类型不同的标志蛋白能被靶膜上的受体识别, 其中涉及识别过程的两种关键性蛋白质是SNARE(soluble N-ethylmaleimide-sensitive factor attachment protein)和单体GTP酶Rab蛋白。SNARE蛋白的作用是保证识别的特异性和介导运输囊泡和靶膜的融合^[4]。Weber等^[5]发现, 细胞融合需要可溶性蛋白NSF(N-ethylmaleimide-sensitive fusion protein)以及可溶性NSF附着蛋白SNAP的参与。SNARE提供了膜融合的特异性。每一种运输囊泡中都有一个特殊的V-SNARE标志, 能够与目标膜上的T-SNARE相互作用。只有接触到相互对应的位点, 囊泡和目标膜才会形成稳定的结构进行融合^[5]。Rab蛋白在囊泡运输的停泊中起重要作用, 现已知60余种Rab蛋白。与SNARE一样, 不同膜上有不同的Rab蛋白,

收稿日期: 2013-10-01 接受日期: 2013-12-27

*通讯作者。Tel: 027-67842689, E-mail: haiyuan988@yahoo.com

Received: October 1, 2013 Accepted: December 27, 2013

*Corresponding author. Tel: +86-27-67842689, E-mail: haiyuan988@yahoo.com

网络出版时间: 2014-03-20 14:47

URL: <http://www.cnki.net/kcms/doi/10.11844/cjcb.2014.04.0320.html>

Rab蛋白能够调节SNARE复合体的形成, 能作为囊泡运输途径中不同步骤的调控因子。由于这些作用因子是以GTP结合的形式存在, 因此可以召集特定的效应蛋白聚集在膜上, 这样Rab GTPases就能调控囊泡的形成、肌动蛋白和微管蛋白相关囊泡的运输和膜融合。对于病原体来说, Rab GTPases也是液泡生活(vacuole-living)的细菌病原体一个常见的攻击目标。细菌的相关效应因子能通过环绕TBC样双指结构域, 表现出强RabGAP活性^[6]。Rab蛋白还有许多效应因子, 具有帮助运输囊泡聚集和靠近靶膜, 触发SNARE主导的内膜融合^[7]。植物中的Rab蛋白还参与细胞的细菌病原反应。Batoko等^[8]发现, 番茄的RabE亚家族成员可与无毒的avrPto因子相互作用, avrPto因子可破坏RabE同源序列调节的膜运输途径, 从而使植物感病。

SNARE基因数目的增长和绿色植物多细胞的形成有关, 同时SNARE蛋白对植物病原体的抵抗力非常重要^[9]。植物特有的SNAREs成员NPSN可与KNOLLE相互作用, 参与植物的胞质分裂^[10], 对植物应对各种非生物胁迫过程也至关重要。Bao等^[11]发现, 水稻NPSN11的表达受非生物胁迫的影响: 在受到H₂O₂氧化胁迫时, 其表达水平大大提高; 而在受到盐胁迫和渗透胁迫时, 其表达量却大大减少。通过半定量RT-PCR的方法分析了水稻植株在接种白叶枯病菌和稻瘟病菌处理后的表达情况发现, OsNPSN11在抗病与感病品种中表达存在差异, 说明NPSN11对植物抗病起着一定作用^[12]。Sec1/Munc18(SM)促进SNARE复合体的装配与囊泡-质膜的融合^[13]。要保持突触前SNARE复合体的连续装配, 就需要突触蛋白介导的分子伴侣的活性。 α -Synuclein可以直接结合到VAMP2, 促进SNARE复合体的装配^[14]。Sec1同源的KEULE和细胞分裂特异性的突触融合蛋白KNOLLE共同促进囊泡融合。KNOLLE形成两种不同组成的SNARE复合物, 两种类型的KNOLLE复合物在拟南芥中共同介导膜融合^[15]。

AtSNAP33是拟南芥中t-SNARE SNAP25同源物, 参与多样性的膜融合过程, 包括细胞板的形成, 其表达是由病原体和机械刺激所诱导。AtSNAP33细胞分裂的功能可被其他SNAP25同源物代替^[16]。

植物在盐胁迫过程中, 液泡方向的囊泡转运起着关键的作用, 其中属于R-SNAREs的AtVAMP71家族介导转运囊泡与液泡的融合。Leshem等^[17]指出,

AtVAMP71功能的缺失能够提高植物的耐盐性。囊泡运输的调节基因也参与了植物对非生物胁迫的响应^[18]。

突触融合蛋白参与运输囊泡到靶膜的融合。拟南芥中SYP2和SYP4基因家族分别包含3个组分, 有60%~80%共同的蛋白质序列。但SYP2和SYP4家族的每个突触融合蛋白都有必需的非冗余功能^[19]。拟南芥突触融合蛋白PEP12/SYP21参与液泡分选, 在PVC(prevacuolar compartment)过表达对囊泡运输有不利影响^[20]。

细胞外配体CLV3负调控茎尖的细胞增殖, 当靶向到液泡时将会失活。将CLV3与源于贮藏蛋白大麦凝集素的液泡分选信号融合, 产物VAC2被运输到贮藏蛋白质的液泡(protein storage vacuoles, PSV), 从而失活。当分泌到细胞外时, 抑制茎尖生长。VAC2到PSV的运输需要SNARE VTI12, VTI11可选择性地替代VTI12, 产物部分渗漏到细胞外。vti12突变体中, 茎尖生长受到抑制。VTI11和VTI12特异性介导到细胞内贮藏和裂解液泡的运输^[21]。

2 分泌蛋白合成与蛋白质分选的特异性

信号肽介导的蛋白质转运可分为两大类: 翻译-转运同步机制和翻译后转运机制。在内质网完成蛋白质合成后, 分泌蛋白会以特定的组合方式被包裹在分泌囊泡中。信号识别颗粒(signal recognition particle, SRP)能够识别且结合从游离核糖体上合成的信号肽, 暂时中止新生肽的合成。信号识别颗粒受体(signal recognition particle receptor, SR)是内质网上的停靠蛋白, SR在分泌蛋白的合成和分泌过程中起重要作用。SRP与SR结合, 使核糖体附着到内质网膜上, 并进行新生肽的转移^[22]。SR基因在花生黄曲霉抗性品种的小果及发育中子叶上调表达, 说明SR介导的内质网蛋白质运输途径与黄曲霉抗性有关^[23]。一般可溶性蛋白都采取翻译后转运机制, 它们有一段适度疏水的信号肽序列而使它们在合成时避开了SRP的识别^[66]。

在发育中的花生小果中, 核糖体蛋白L41(RPL41)在黄曲霉抗性品种中表达多于敏感品种^[24]。RPL41可以直接与维管结合, 稳定纺锤体和维管组成的细胞骨架结构, 使细胞分裂正常进行^[25]。囊泡在细胞内是沿着微丝微管运输的, 植物的微丝在防御真菌入侵时有重要作用。Kobayashi等^[26]发现, 豌

豆白粉菌不能侵染大麦叶鞘细胞就是因为微丝和微管的作用。由此可见,分泌蛋白合成的特异性就与植物抗病性有密切关系。周晓罡等^[27]对马铃薯晚疫病病菌全基因组分泌蛋白功能预测分析发现,这些分泌蛋白的功能主要集中在细胞信号识别与传导(如基质细胞衍生因子2前体、磷酸核糖焦磷酸激酶等)、细胞代谢(如中性 α -葡萄糖苷酶AB前体等)、能量形成及转运和降解细胞壁组分(如葡萄糖苷酶等)。还有一些和激发子相似的假定蛋白(如与激发素蛋白相似的假定蛋白等),与晚疫病病菌的致病性有关。

质膜内陷形成胞内体聚集成多囊泡体(multivesicular bodies, MVBs), MVBs可以与质膜融合并释放管腔内的囊泡,对囊泡分选有重要作用^[28]。Da等^[29]发现, TBK1(TANK-binding kinase 1)与胞内负责蛋白质运输的MVBs结合,并严格控制着免疫缺陷病毒(HIV-1)的成熟和释放到细胞外的出芽过程(budding)。

细胞的自噬作用(autophagy)与损伤线粒体的降解以及潜在致病物质的降解等过程有关,其作用是由双层膜吞噬泡(phagophore)闭合形成自噬小体(autophagosome)实现的^[30]。自噬选择性清除胞浆内细胞器和蛋白,可以清除胞内的病原体。异源吞噬可以通过自体吞噬受体包括SQSTM1/p62、NDP52、OPTN和NBR1,选择性地以细菌为攻击目标^[31]。自噬小体与MVB的拓扑结构是相同的。Liu等^[32]研究发现,正常烟草植株中的抗病反应可以激活细胞的自噬活性,而自噬相关基因Beclin 1沉默的烟草细胞中几乎不能产生自噬小泡,HR也不能有效地被限制在TMV侵染部位,说明细胞自噬参与植物免疫应答,在植物抗病反应中负向调控病原诱导的细胞死亡。

转运必需内体分选复合物(endosomal sorting-complex required for transport, ESCRT)系统是真核细胞中形成MVBs、完成膜蛋白分选的重要分子机器。白色念珠菌(*Candida albicans*)对宿主体内pH变化很敏感。白色念珠菌感知周边环境pH并对此做出反应,由ESCRT系统介导。升高的环境pH可导致细胞膜表面的受体蛋白Rim8被泛素修饰,并促发胞吞过程从而将Rim8转运到内体膜上。然后,Rim8上的泛素基团将招募ESCRT蛋白并在内体膜上形成复合物^[33]。

3 植物的先天免疫

植物的先天免疫是在长期演化和系统发育过

程中获得的,由两个主要的免疫反应组成,即病原相关分子模式激发的免疫反应(PAMP-triggered immunity, PTI)和效应蛋白激发的免疫反应(effector-triggered immunity, ETI)^[34]。

寄生物与宿主细胞作用中的囊泡运输需要植物和微生物之间的相互作用^[35]。马铃薯病毒6k诱导囊泡的形成参与植物早期的分泌途径。6k蛋白质主要和Sar1、Sec23及Sec24共定位^[36]。囊泡出芽过程需要ADP-核糖基化因子(ADP-ribosylation factor, ARF)GTP酶,大麦ARFA1b/1c对原位癌渗透抗白粉病非常重要,作用于相同的囊泡转运途径^[37]。BIG5介导着植物的病原反应,植物病原细菌的毒性蛋白HopM1可以使BIG5进行泛素化降解,从而抑制植物的囊泡分选途径^[38]。

运输到质膜和分泌到质外体的细胞基础是由内质网和TGN提供的,这与细胞表面受体的正确结构和定位有关,它们是细胞防御的第一层感知病原菌相关的病原相关分子模式(pathogen associated molecular patterns, PAMPs)^[39]。内质网衍生的分泌运输分子对微生物是有害的^[16,40]。囊泡运输对PAMP的感知和对真菌侵袭的细胞响应有作用。研究发现,拟南芥的一种泡外复合体亚基Exo70B2可以介导胞外分泌的囊泡栓系,对不同病原物起到免疫作用。PUB22(U-box-type ubiquitin ligase 22)以Exo70B2为目标,与PUB23和PUB24协同作用,负调控PAMPs触发的免疫反应^[41]。

植物防御的Zig-Zag模型中,PAMP感知、启动PTI,这是限制病原菌生长的主要防御反应。PTI由保守的微生物诱导子触发,是一个普遍的防御反应。研究发现,PTI可能限制农杆菌的致病性^[42]。为了抑制PTI,所有类型的病原菌都进化出致病蛋白质,阻止PAMP/MAMP触发信号或防御的输出^[43]。

病原体采取利用宿主细胞的模仿策略,例如干扰膜的转运途径,宿主细胞膜转运的主要成分是病原效应器的首要目标^[44-45]。内向和外向宿主囊泡运输迅速参与和重定向,对微生物侵袭的响应朝向病原的整个位点的定向分泌对加强植物的物理屏障很重要,并释放有害化合物来维持机体免疫^[25]。效应因子对病原体的毒力以及促进病原体入侵宿主组织、在宿主内驻留、抑制免疫反应、获得养分、增殖和生长十分重要。病原菌依赖分泌系统来发挥其毒性,而三型分泌系统(type III secretion system,

TTSS)与细菌的致病性密切相关^[46]。细菌的效应因子可以抑制病原物诱导的胼胝质的沉积,使寄主一个调节囊泡运输的小G蛋白失活。效应因子可通过抑制PTI信号传递过程及改变宿主体内的激素传递信号通路来发挥毒力功能。效应蛋白AvrptoB通过ABA信号通路来发挥毒力功能;AvrRpt2可以使宿主细胞内的生长素积累,通过生长素信号通路来发挥毒力功能;HopI1通过叶绿体抑制水杨酸通路,增强了植物对热的敏感性并且缺失HopI1的假单胞菌更为敏感。AvrPto和AvrPtoB直接作用于FLS2(flagellin-sensing 2)和EFR(LRR-RLK EF-Th receptor)等受体激酶,阻断信号转导,使植物丧失感受细菌的能力^[47]。

病原菌侵入宿主细胞时,不同的NB-LRR (nucleotide binding-leucine rich repeat)蛋白可以直接或间接识别不同来源的病原物效应子,并激发相似的防卫反应——ETI^[19,48-49]。病原相关分子模式如真菌木聚糖酶、细菌延伸因子Tu(elongation factor Tu, EF-Tu)和鞭毛蛋白结合到细胞膜,从而启动免疫反应^[50]。植物对细菌EF-Tu的识别具有特异性。虽然大部分植物对鞭毛蛋白有应答,但仅十字花科植物对EF-Tu具有敏感性。BAK1(BRII associated receptor kinase 1)是一种接头蛋白,普遍存在于多种信号转导途径中,也参与PTI的应答。FLS2和BAK1都是跨膜蛋白激酶,FLS2与BRI1具有相似结构,BRI1与BAK1共受体,也需要通过FLS2和PAMP感知^[42,51-52]。

PEN在植物先天免疫中发挥重要功能,Kwon等^[53]在拟南芥的基因组中鉴定出与AtPEN1(AtSyp121)共同形成复合体的SNAREs家族的其他成员,更加肯定了AtPEN1可以通过参与囊泡转运从而参与植物的抗病反应。SYP121 N-端调节结构域的磷酸化并不会影响SNAREs复合体的形成,但是这种修饰却是植物维持抗病性所必需的^[54]。这种磷酸化修饰与细菌鞭毛蛋白激发子诱导的Ca²⁺信号通路有关,进而参与植物的抗病过程^[55]。PEN1是SA介导的抗病途径的负调控因子。在不同的抗病途径中,SNAREs可能有着完全不同甚至相反的功能^[56]。PEN1与33 kDa突触相关蛋白(synaptosomal-associated protein) SNAP33、R-SNARE VAMP721和722特异形成三元SNARE复合体(Qa-Qb-Qc),这些组分对植物体发育和免疫响应是必需的^[57-58]。PEN2(SYP122)是与PEN1亲缘关系最近的同源基因,但在植物防御功能上冗余^[56]。PEN2是葡

糖基水解酶,参与衍生的次生代谢物芥子油苷的合成,这些抗菌活性成分表明,芥子油苷具有更广泛的防御作用^[57]。AtSYP121和AtSYP122蛋白都定位于质膜,对拟南芥抵抗白粉病有非常重要的作用^[59]。Kalde等^[60]发现,SYP132负责PR-1向侵染点的运输,参与植物的基础抗性和寄主抗性。PEN3(SYP123)编码特异性的ABC转运蛋白PDR8^[61],参与运输有毒物质到侵染点。PEN2和PEN3除了抵抗白粉菌外也参与由MAMP引起的细胞壁胼胝质沉积^[62]。PEN2和PEN3基因也诱导flg22,说明它们可能属于PTI。

4 展望

现在我们已经知道,特异的囊泡运输系统可以调节植物的一些基本过程,除了在植物营养、对环境胁迫、向地性和光的响应、激素转运和信号等方面起作用外,对植物组织和细胞特异性防御响应也有重要作用^[63-65]。植物在生物胁迫时出现囊泡定向运输,这就为囊泡分泌和内吞途径参与植物免疫系统从而主动抵御潜在病原菌提供了有力证据。相比之下,入侵的病原体已经进化意味着它们利用这些运输途径抑制植物的防御和进行微生物的增殖^[28]。因此,在不同类型的细胞和组织中运输途径和囊泡的功能性分配是理解整个植物响应过程的一个核心机制^[31]。

囊泡转运是真核生物细胞器之间物质和信息交流的主要方式。近年来,对囊泡运输的分子机制以及其信号转导等方面都进行了深入的研究。对囊泡运输与植物抗病性的研究,使得对病原物侵染植物的互作过程有了更深层次的了解,同时为植物抗病机理提供了有力的理论依据。然而,囊泡运输过程中的各个组件的分子特异性还有待深入研究,可以具体到某一特定基因。另外,还需进一步了解囊泡运输与植物先天性免疫的每一防线的相互作用和动态过程。

参考文献 (References)

- 1 Faini M, Beck R, Wieland FT, Briggs JA. Vesicle coats: Structure, function and general principles of assembly. *Trends Cell Biol* 2013; 23(6): 279-88.
- 2 Xiang L, Etxeberria E, van den Ende W. Vacuolar protein sorting mechanisms in plants. *FEBS J* 2013; 280(4): 979-93.
- 3 Dancourt J, Barlowe C. Protein sorting receptors in the early secretory pathway. *Annu Rev Biochem* 2004; 79: 777-802.
- 4 Hong W. SNAREs and traffic. *Biochim Biophys Acta* 2005;

- 1744(2): 120-44.
- 5 Weber T, Parlati F, McNew JA, Johnston RJ, Westermann B, Söllner TH, *et al.* SNAREpins are functionally resistant to disruption by NSF and α SNAP. *J Cell Biol* 2000; 149(5): 1063-72.
 - 6 Dong N, Zhu Y, Lu Q, Hu L, Zheng Y, Shao F. Structurally distinct bacterial TBC-like GAPs link Arf GTPase to Rab1 inactivation to counteract host defenses. *Cell* 2012; 150(5): 1029-41.
 - 7 Pfeffer SR. Rab GTPases: Specifying and deciphering organelle identity and function. *Trends Cell Biol* 2001; 1744(2): 120-44.
 - 8 Batoko H, Zheng H, Hawes C, Moore I. A Rab1 GTPase is required for transport between the endoplasmic reticulum and golgi apparatus and for normal golgi movement in plants. *Plant Cell* 2000; 12(11): 2201-17.
 - 9 Sanderfoot A. Increases in the number of SNARE gene parallels the rice of multicellularity among the green plant. *Plant Physiol* 2007; 144(1): 6-17.
 - 10 Zheng H, Bednarek SY, Sanderfoot AA, Alonso J, Ecker JR, Raikhel NV. NPSN11 is a cell plate-associated SNARE protein that interacts with the syntaxin KNOLLE. *Plant Physiol* 2002; 129(2): 530-9.
 - 11 Bao YM, Wang JF, Huang J, Zhang HS. Cloning and characterization of three genes encoding Qb-SNARE proteins in rice. *Mol Genet Genomics* 2008; 279(3): 291-301.
 - 12 鲍永美, 刘永惠, 许冬清, 黄 骥, 王州飞, 王建飞, 等. 水稻Qb-SNARE蛋白OsNPSN11多克隆抗体制备、鉴定与应用. 遗传(Bao Yongmei, Liu Yonghui, Xu Dongqing, Huang Ji, Wang Zhoufei, Wang Jianfei, *et al.* Preparation, characterization and application of rice Qb-SNARE protein OsNPSN11 polyclonal antibody. *Hereditas*) 2010; 32(9): 961-5.
 - 13 Tareste D, Shen J, Melia TJ, Rothman JE. SNAREpin/Munc18 promotes adhesion and fusion of large vesicles to giant membranes. *Proc Natl Acad Sci USA* 2008; 105(7): 2380-5.
 - 14 BurréJ, Sharma M, Tsetsenis T, Buchman V, Etherton M, Südhof TC. α -synuclein promotes SNARE-complex assembly *in vivo* and *in vitro*. *Science* 2010; 329(5999): 1663-7.
 - 15 Kasmia FE, Krause C, HillerU, Stierhof YD, Mayer U, Conner L, *et al.* SNARE complexes of different composition jointly mediate membrane fusion in *Arabidopsis* cytokinesis. *Mol Biol Cell* 2013; 24(10): 1593-601.
 - 16 Wick P, Gansel X, Oulevey C, Page V, Studer I, Dürst M, *et al.* The expression of the t-SNARE AtSNAP33 is induced by pathogens and mechanical stimulation. *Plant Physiol* 2003; 132: 343-51.
 - 17 Leshem Y, Melamed-Book N, Cagnac O, RonenG, Nishri Y, Solomon M, *et al.* Suppression of *Arabidopsis* vesicle-SNARE expression inhibited fusion of H₂O₂-containing vesicles with tonoplast and increased salt tolerance. *Proc Natl Acad Sci USA* 2006; 103(47): 18008-13.
 - 18 Mazel A, Leshem Y, Tiwari BS, Levine A. Induction of salt and osmotic stress tolerance by overexpression of an intracellular vesicle trafficking protein AtRab7 (AtRabG3e). *Plant Physiol* 2004; 134(1): 118-28.
 - 19 Sanderfoot AA, Pilgrim M, Adamb L, Raikhel NV. Disruption of individual members of *Arabidopsis* syntaxin gene families indicates each has essential function. *Plant Cell* 2001; 13(3): 659-66.
 - 20 Foresti O, daSilva LL, Denecke J. Overexpression of the *Arabidopsis* syntaxin PEP12/SYP21 inhibits transport from the prevacuolar compartment to the lytic vacuole *in vivo*. *Plant Cell* 2006; 18(9): 2275-93.
 - 21 Sanmartín M, Ordóñez A, Sohn EJ, Robert S, Sánchez-Serrano JJ, Surpin MA, *et al.* Divergent function of VTI12 and VTI11 in trafficking to storage and lytic vacuoles in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 2007; 104(9): 3645-50.
 - 22 Jiang Y, Cheng Z, Mandon EC, Gilmore R. An interaction between the SRP receptor and the translocator is critical during cotranslational protein translocation. *J Cell Biol* 2008; 180(6): 1149-61.
 - 23 严海燕, 宗成志, 马国华, 单世华. 核糖体蛋白L41与黄曲霉抗性的关系. 华北农学报(Yan Haiyan, Zong Chengzhi, Ma Guohua, Shan Shihua. Relationship between ribosomal protein L41 and resistance of *Aspergillus flavus*. *Acta Agriculturae Boreali Sinica*) 2011; 26(6): 16-9.
 - 24 严海燕, 宗成志, 翟 刚, 马生财, 单世华. 花生黄曲霉抗性与SR和 α -微管蛋白相关性. 中国生物工程杂志(Yan Haiyan, Zong Chengzhi, Zhai Gang, Ma Shengcai, Shan Shihua. Relationship between SR, α -tubulin and resistance to *Aspergillus flavus* in peanut. *China Biotechnology*) 2012; 32(3): 32-8.
 - 25 Wang S, Huang J, He J, Wang A, Xu S, Huang S, *et al.* RPL41, a small ribosomal peptide deregulated in tumors, is essential for mitosis and centrosome integrity. *Neoplasia* 2010; 12(3): 284-93.
 - 26 Kobayashi Y, Kobayashi I, Funaki Y, Fujimoto S, Takemoto T, Kunoh H. Dynamic reorganization of microfilaments and microtubule is necessary for the expression of non-host resistance in barley coleoptile cell. *Plant J* 1997; 11(3): 525-37.
 - 27 周晓罡, 侯思名, 陈铎文, 陶 南, 丁玉梅, 孙茂林, 等. 马铃薯晚疫病菌全基因组分泌蛋白的初步分析. 遗传(Zhou Xiaogang, Hou Siming, Chen Duowen, Tao Nan, Ding Yumei, Sun Maolin, *et al.* Genome-wide analysis of the secreted proteins of phytophthora Infestans. *Hereditas*) 2011; 33(7): 785-93.
 - 28 Frei dit Frey N, Robatzek S. Trafficking vesicles: Pro or contra pathogens? *Curr Opin Plant Biol* 2009; 12(4): 437-43.
 - 29 Da Q, Yang X, Xu Y, Gao G, Cheng G, Tang H. TANK-binding kinase 1 attenuates PTAP-dependent retroviral budding through targeting endosomal sorting complex required for transport. *J Immunol* 2011; 186(5): 3023-30.
 - 30 Mizushima N, Levine B, Cuervo AM, Klionsky DJ. Autophagy fights disease through cellular self-digestion. *Nature* 2008; 451(7182): 1069-75.
 - 31 Jo EK, Yuk JM, Shin DM, Sasakawa C. Roles of autophagy in elimination of intracellular bacterial pathogens. *Front Immunol* 2013, 4: 97.
 - 32 Liu Y, Schiff M, Czymbek K, Tallóczy Z, Levine B, Dinesh-Kumar SP. Autophagy regulates programmed cell death during the plant innate immune response. *Cell* 2005; 121 (4): 567-77.
 - 33 Boysen JH, Mitchell AP. Control of Bro1-domain protein Rim20 localization by external pH, ESCRT machinery, and the *Saccharomyces cerevisiae* Rim101 pathway. *Mol Biol Cell* 2006; 17(3): 1344-53.
 - 34 Nishimura MT, Dangl JL. *Arabidopsis* and the plant immune system. *Plant J* 2010; 61(6): 1053-66.
 - 35 Boller T, He S. Innate immunity in plants: An arms race between pattern recognition receptors in plants and effectors in microbial pathogens. *Science* 2009; 324(5928): 742-4.
 - 36 Wei T, Wang A. Biogenesis of cytoplasmic membranous vesicles for plant potyvirus replication occurs an endoplasmic reticulum

- exit sites in COPI and COPII dependent manner. *J Virol* 2008; 82(24): 12252-64.
- 37 Hong Z, Bednarek SY, Blumwald E, Hwang I, Jurgens G, Menzel D, *et al.* A unified nomenclature for *Arabidopsis* dynamin-related large GTPases based on homology and possible functions. *Plant Mol Biol* 2003; 53(3): 261-5.
- 38 Anders N, Jurgens G. Large ARF guanine nucleotide exchange factors in membrane trafficking. *Cell Mol Life Sci* 2008; 65(21): 3433-45.
- 39 Zipfel C, Kunze G, Chinchilla D, Caniard A, Jones JD, Boller T, *et al.* Perception of the bacterial PAMP EF-Tu by the receptor EFR restricts *Agrobacterium*-mediated transformation. *Cell* 2006; 125(4): 749-60.
- 40 Wang D, Weaver ND, Kesarwani M, Dong X. Induction of protein secretory pathway is required for systemic acquired resistance. *Science* 2005; 308(5724): 1036-40.
- 41 Stegmann M, Anderson RG, Ichimura K, Pecenkova T, Reuter P, Žárský V, *et al.* The ubiquitin ligase PUB22 targets a subunit of the exocyst complex required for PAMP-triggered responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2012; 24(11): 4703-16.
- 42 Chinchilla D, Bauer Z, Regenass M, Boller T, Felix G. The *Arabidopsis* receptor kinase FLS2 binds flg22 and determines the specificity of flagellin perception. *Plant Cell* 2006; 18(2): 465-76.
- 43 Heese A, Ludwig AA, Jones JD. Rapid phosphorylation of a syntaxin during the Avr9/Cf-9-race-specific signaling pathway. *Plant Physiol* 2005; 138(4): 2406-16.
- 44 McDowell JM. Genomes of obligate plant pathogens reveal adaptations for obligate parasitism. *Proc Natl Acad Sci USA* 2011; 108(22): 8921-2.
- 45 Delevoye C, Nilges M, Dehoux P, Paumet F, Perrinet S, Dautry-Varsat A, *et al.* SNARE protein mimicry by an intracellular bacterium. *PLoS Pathog* 2008; 4(3): e1000022.
- 46 Grant SR, Fisher EJ, Chang JH, Mole BM, Dangl JL. Subterfuge and manipulation: Type III effector proteins of phytopathogenic bacteria. *Annu Rev Microbiol* 2006; 60: 425-49.
- 47 Robatzek S. Vesicle trafficking in plant immune responses. *Cell Microbiol* 2007; 9(1): 1-8.
- 48 Nühse TS, Bottrill AR, Jones AME, Peck SC. Quantitative phosphoproteomic analysis of plasma membrane proteins reveals regulatory mechanisms of plant innate immune responses. *Plant J* 2007; 51(5): 931-40.
- 49 Robinson DG, Jiang L, Schumacher K. The endosomal system of plants: charting new and familiar territories. *Plant Physiol* 2008; 147(4): 1482-92.
- 50 Bock JB, Matern HT, Peden AA, Scheller RH. A genomic perspective on membrane compartment organization. *Nature* 2001; 409(6822): 839-41.
- 51 Robatzek S, Chinchilla D, Boller T. Ligand-induced endocytosis of the pattern recognition receptor FLS2 in *Arabidopsis*. *Genes Dev* 2006; 20(5): 537-42.
- 52 Ron M, Avni A. The receptor for the fungal elicitor ethylene-inducing xylanase is a member of a resistance-like gene family in tomato. *Plant Cell* 2004; 16(6): 1604-15.
- 53 Kwon C, Neu C, Pajonk S, Yun HS, Lipka U, Humphry M, *et al.* Co-option of a default secretory pathway for plant immune responses. *Nature* 2008; 451(7180): 835-40.
- 54 Pajonk S, Kwon C, Clemens N, Panstruga R, Schulze-Lefert P. Activity determinants and functional specialization of *Arabidopsis* PEN1 syntaxin in innate immunity. *J Biol Chem* 2008; 283(40): 26974-84.
- 55 Nühse TS, Boller T, Peck SC. A plasma membrane syntaxin is phosphorylated in response to the bacterial elicitor flagellin. *J Biol Chem* 2003; 278(46): 45248-54.
- 56 Zhang Z, Feechan A, Pedersen C, Newman M, Qiu J, Olesen KL, *et al.* A SNARE-protein has opposing functions in penetration resistance and defence signalling pathways. *Plant J* 2007; 49(2): 302-12.
- 57 Bednarek P, Pislewski-Bednarek M, Svatos A, Schneider B, Doubek J, Mansurova M, *et al.* A glucosinolate metabolism pathway in living plant cells mediates broad-spectrum antifungal defense. *Science* 2009; 323(5910): 101-6.
- 58 Assaad FF, Qiu J, Youngs H, Ehrhardt D, Zimmerli L, Kalde M, *et al.* The PEN1 syntaxin defines a novel cellular compartment upon fungal attack and is required for the timely assembly of papillae. *Mol Bio Cell* 2004; 15(11): 5118-29.
- 59 Collins NC, Thordal-Christensen H, Lipka V, Bau S, Kombrink E, Qiu J, *et al.* SNARE-protein-mediated disease resistance at the plant cell wall. *Nature* 2003; 425(6961): 973-7.
- 60 Kalde M, Nühse TS, Findlay K, Peck SC. The syntaxin SYP132 contributes to plant resistance against bacteria and secretion of pathogenesis-related protein 1. *Proc Natl Acad Sci USA* 2007; 104(28): 11850-5.
- 61 Steina M, Dittgenb J, Sánchez-Rodríguez C, Houa B, Molinac A, Schulze-Lefert P, *et al.* *Arabidopsis* PEN3/PDR8, an ATP binding cassette transporter, contributes to nonhost resistance to inappropriate pathogens that enter by direct penetration. *Plant Cell* 2006; 18(3): 731-46.
- 62 Clay NK, Adio AM, Denoux C, Jander G, Ausubel FM. Glucosinolate metabolites required for an *Arabidopsis* innate immune response. *Science* 2009; 323(5910): 95-101.
- 63 Zouhar J, Rojo E. Plant vacuoles: Where did they come from and where are they heading? *Curr Opin Plant Biol* 2009; 12(6): 677-84.
- 64 Robinson D, Olaviusson P, Hinz G. Protein sorting to the storage vacuoles of plants: A critical appraisal. *Traffic* 2005; 6(8): 615-25.
- 65 Surpin M, Raikhel N. Traffic jams affect plant development and signal transduction. *Nat Rev Mol Cell Biol* 2004; 5(2): 100-9.
- 66 Rapoport TA. Protein translocation across the eukaryotic endoplasmic reticulum and bacterial plasma membranes. *Nature* 2007; 450 (7170): 663-9.