

综述 Reviews

芸苔属植物自交不亲和性S-受体激酶的内吞作用及信号传递网络

杨佳, 李玉花, 蓝兴国*

东北林业大学生命科学学院发育生物学研究室, 哈尔滨150040

摘要: 文章就芸苔属植物自交不亲和性反应中S-受体激酶的内吞作用以及下游信号传递网络的研究进展作一综述。

关键词: 自交不亲和性; S-受体激酶; 内吞作用; *Exo70A1*; 细胞骨架

Endocytosis of S-Receptor Kinase and Signaling Networks of Self-Incompatibility in *Brassica*

YANG Jia, LI Yu-Hua, LAN Xing-Guo*

Department of Developmental Biology, College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: This review highlights the recent progress toward understanding the role of endocytosis of S-receptor kinase and intracellular signaling networks during self-incompatible responses in *Brassica*.

Key words: self-incompatibility; S-receptor kinase; endocytosis; *Exo70A1*; cytoskeleton

芸苔属植物自交不亲和性(self-incompatibility, SI)是芸苔属植物重要的生殖保障,具有避免自交、促进异交的作用。SI反应是由花粉配体SCR (*S*-locus cysteine rich)/SP11 (*S*-locus protein 11)与柱头乳突细胞中的受体SRK (*S*-receptor kinase)特异性地相互作用引起的胞内信号级联反应导致的(Ivanov等2010; Tantikanjana等2010)。本文就芸苔属植物SRK的定位及内吞作用、SI在柱头乳突细胞内的信号传递、微管及肌动蛋白的动态变化等的最新研究进展作一综述。

1 SI的配体与受体

芸苔属植物的SI反应是由花粉与柱头乳突细胞间的识别引起的(王艳红等2009; Iwano和Takayama 2011)。*S*位点(*S*-locus)上两个紧密连锁的基因*SCR/SP11*和*SRK*分别决定了花粉和柱头乳突细胞的SI。花粉中的配体SCR/SP11是一个低分子量的富含半胱氨酸的分泌蛋白,特异性地在花粉绒毡层细胞中表达,成熟时分泌到花粉胞被(Schopfer等1999; Takayama等2000)。受体SRK是一个位于柱头乳突细胞内的受体蛋白激酶,由胞外域、跨膜结构域和具有丝氨酸/苏氨酸激酶活性的胞内激酶域组成,属于植物类受体蛋白激酶(receptor-like kinase, RLK) *S*结构域亚家族的成员

(Stein等1991; Takasaki等2000; Shiu和Bleecker 2001)。在自交授粉后,花粉中的配体SCR/SP11转运到柱头乳突细胞的表面,被同源的SRK的胞外域识别(Kachroo等2001; Takayama等2001),引起SRK的胞内域磷酸化(Cabrillac等2001),通过胞内的信号级联反应,最终导致了自交花粉停止生长。

2 SRK的内吞作用

跨膜的受体蛋白激酶是生物感知外界刺激的重要方式之一,受体的内吞及胞内运输是信号转导途径的基本环节(von Zastrow和Sorkin 2007; Sorkin和von Zastrow 2009)。对哺乳动物系统中受体蛋白激酶内吞作用的研究表明,受体的内吞对信号的下调及信号的正确传递有着重要的调控作用(Johnsen等2006; Sorkin和Goh 2009; Platta和Stenmark 2011)。当配体-受体结合,激活的受体通过内吞作用进入到细胞内,首先运送到分选内体(sorting endosome),也称为初级内体(early endosome),在这里进行分选,然后被次级内体(late en-

收稿 2011-12-14 修定 2012-01-12
资助 国家自然科学基金(30900115和31070275)和中央高校基本科研业务费专项基金(DL09BA08)。

* 通讯作者(E-mail: lanxingguo@126.com; Tel: 0451-82191783)。

dosome)运往溶酶体降解掉, 或者被运回到质膜上。并且内体也是信号传递的一个平台, 内吞的受体在内体中可将信号传递给下游的信号因子(Miaczynska等2004; Geldner和Robatzek 2008; Murphy等2009)。

最近, Ivanov和Gaude (2009a)利用免疫细胞化学技术对甘蓝SRK₃亚细胞定位和细胞内运输的研究表明, 只有极少量的SRK₃定位在柱头乳突细胞的质膜上, 而大部分定位在细胞内区室中, 主要定位在分选内体上。质膜上SRK的分布是区域化的, 即所谓的“SI区域”(SI domain), 这种低含量、区域化的分布使得在柱头乳突细胞中只有局部细胞对自交花粉做出拒绝, 而其余的细胞能够同时对亲和的花粉做出反应(Ivanov和Gaude 2009b)。分选内体中的SRK₃与负调控因子硫氧还蛋白THL1(thioredoxin h-like protein 1)共定位, 而在柱头乳突细胞的质膜上检测不到THL1, 表明质膜上的SRK

可能处在未被抑制的待激活状态, 或是被其他因子所抑制。此外, 在邻近细胞膜的小泡中也检测到SRK₃, 表明SRK在质膜和内体间持续的运输。并且研究还发现在SI反应过程中, 受体-配体间的识别是在柱头乳突细胞的质膜上进行的, 然后受体/配体复合体通过内吞作用, 运输定位到分选内体, 激活的SRK₃与THL1共定位, 从而可能导致信号的衰减。目前对于分选内体在SI反应中的作用还不清楚, 但在自交过程中SRK₃的蛋白水平降低, 因此推测SRK在激活后被内体运输到液泡中进行降解(Ivanov和Gaude 2009a; Ivanov等2010) (图1)。

植物中含有大量的类受体蛋白激酶, 拟南芥中有600多个类受体蛋白激酶, 水稻中至少含有1100个类受体蛋白激酶(Shiu等2004; Morillo和Tax 2006), 但对它们的内吞作用以及信号调控方面的了解还较少。亚细胞定位研究表明, 大多数的类受体蛋白激酶定位在质膜上(Shah等2001; Hématy

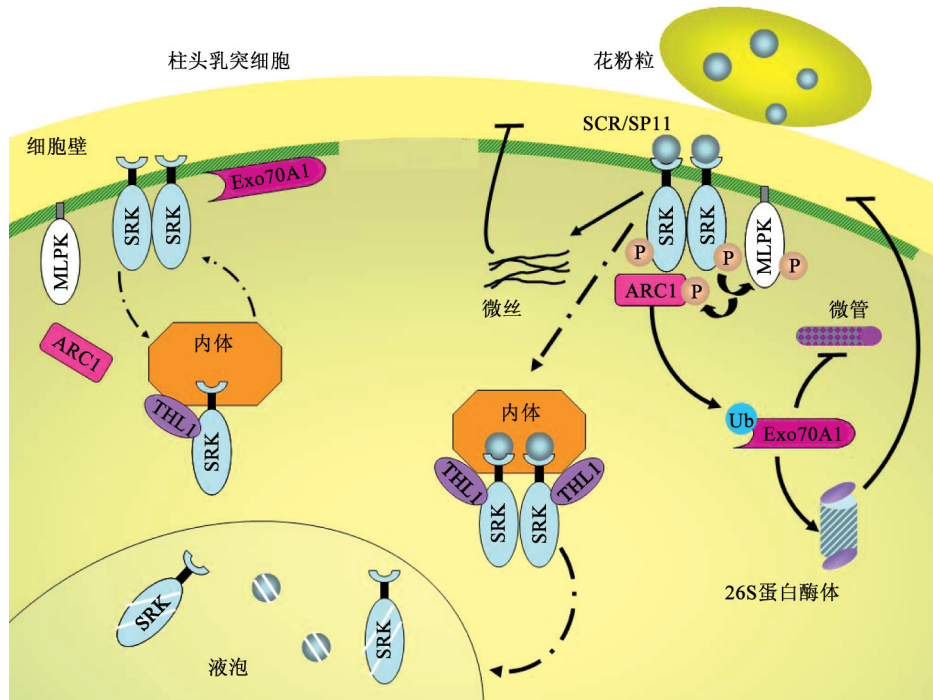


图1 芸苔属自交不亲和反应模型

Fig.1 Model of the self-incompatibility response in *Brassica*

参考Ivanov等(2010)文献修改。在柱头乳突细胞中, 大部分的SRK位于内体, 与负调控因子THL1结合, 少量的SRK定位在质膜的“SI domain”, SRK在质膜和内体间运输。当自交的花粉落在柱头乳突细胞上, SCR/SP11与SRK的胞外域结合, 使SRK的胞内域磷酸化, SRK进一步磷酸化MLPK形成SI信号复合体。SI信号复合体通过ARC1介导的泛素化途径降解Exo70A1, 导致微管不能解聚, 抑制自交花粉的萌发; 另一方面通过作用于肌动蛋白, 使微丝解聚, 抑制自交花粉的萌发。这些信号途径可能特异性的在授粉过程中某个阶段起作用, 或者协同作用阻止了自交花粉的生长。受体/配体复合体通过内吞作用运输到内体, 与THL1结合, 然后输送到液泡中降解。

等2007; Leslie等2010; Burr等2011), 油菜素内酯受体BRI1和拟南芥CRINKLY4受体大部分定位在质膜并且有小部分定位在细胞内区室(Russinova等2004; Gifford等2005; Geldner等2007), 拟南芥细胞分裂素受体AHK2/AHK3/AHK4主要定位在内质网上(Wulfetange等2011), 而SRK主要定位在分选内体上, 少量的SRK定位在柱头乳突细胞的质膜上(Ivanov和Gaude 2009a)。对BRI1内吞作用研究表明, BRI1内吞作用是组成型的, 不依赖于配体, 并且油菜素内酯信号是从内体中传递的, 内吞的受体BRI1又被运回, 重新定位在质膜(Geldner等2007)。而受体SRK的内吞作用是配体依赖型的, 在质膜上配体与受体结合后, 激活的受体被内吞到内体。THL1定位在内体, 与SRK结合使SI信号下调。然而, SRK的内吞作用及在SI信号转导方面的作用仍需要进一步的研究。

3 SI的信号传递网络

3.1 SRK与MLPK形成受体复合物

激活的SRK与M位点蛋白激酶(M-locus protein kinase, MLPK)相结合组成受体复合物, 将SI信号传递到柱头乳突细胞细胞内。MLPK被认为是SI的一个正向调控因子, 其隐性突变体(*mlpk/mlpk*)彻底打破了柱头的SI。MLPK在结构上只含有胞内丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶结构域, 而不含有胞外域和跨膜结构域, 属于类受体胞质蛋白激酶(receptor-like cytoplasmic kinase, RLCK)家族中的成员(Murase等2004; 于凯等2010)。MLPK具有两种不同类型的转录本(*MLPKf1*和*MLPKf2*), 是由于不同的转录起始位点引起的。这两种异构体蛋白分别通过其不同的N端豆蔻酰化基序或疏水功能域锚定在质膜上, 而且膜定位对于其SI功能是十分重要的(Kakita等2007a)。在结构上MLPK没有胞外域和跨膜结构域, 不能够参与配体的识别, 但在体外激酶反应中MLPK能够被SRK磷酸化, 并且MLPK能够更有效的磷酸化ARC1 (Kakita等2007a, b; Samuel等2008)。因此认为, MLPK与SRK两者的结合起到SI信号放大的作用, 更利于下游信号的传递。但在SRK内吞作用过程中, MLPK的作用目前尚不清楚。

3.2 SRK下游的SI信号传递因子ARC1

ARC1 (arm repeat containing 1)是通过酵母双

杂交系统筛选出的一个与SRK相互作用的蛋白质, 它含有UND结构域(U-box N-terminal domain)、U-Box结构域和ARM结构域(arm repeat domain)(Gu等1998; Stone等2003; Samuel等2006)。在转ARC1反义基因的植株中有部分打破SI的现象, 因此认为ARC1是SRK的一个下游底物(Stone等1999)。体外泛素化实验发现ARC1具有依赖U-box功能域的E3泛素连接酶活性, 激活的SRK使ARC1定位到26S蛋白酶体/CSN (COP9 signalosome), 并且自交授粉中柱头内蛋白质的泛素化水平特异性地增加(Stone等2003; 蓝兴国等2010; Samuel等2011)。因此认为, ARC1将雌蕊中促进花粉萌发亲和因子降解, 从而导致不亲和花粉的拒绝反应。

3.3 ARC1的下游底物Exo70A1

为了探究ARC1作用的底物, Samuel等(2009)以ARC1的UND结构域为诱饵筛选油菜柱头cDNA文库, 得到一个与ARC1相互作用的蛋白Exo70A1。Exo70A1是植物Exo70基因家族的成员之一, 是多亚基复合体Exocyst的一个亚基, 参与调控细胞胞吐和囊泡转运(Synek等2006; He和Guo 2009; Chong等2010)。在体外的泛素化实验中, Exo70A1能够被ARC1泛素化, 这说明Exo70A1可能是SI信号传递过程中被降解的底物。在转基因实验中, 过量表达Exo70A1的油菜自交不亲和植株具有部分打破SI的现象; 功能丧失的亲合植株干扰了亲和花粉早期的水合及萌发。对油菜花粉的水合速率及花粉管生长情况测定表明, 柱头乳突细胞中Exo70A1对亲和花粉的水合、萌发及花粉管的生长起着重要的作用。此外, 亚细胞定位研究表明, 在激活的SRK的作用下, ARC1和Exo70A1共定位到与内质网相连的26S蛋白酶体/CSN上(Samuel等2009)。因此认为, Exo70A1可能是促进花粉水合、萌发及花粉管生长的亲和因子, 在SI反应途径中被ARC1参与的泛素/26S蛋白酶体途径降解, 从而导致自交花粉的拒绝(图1)。但ARC1-Exo70A1途径不能完全打破SI, 这说明SI信号网络可能存在其他的分支。

3.4 微管的动态变化与SI反应

Samuel等(2011)采用2D-DIGE (two-dimensional difference gel electrophoresis)结合MALDI-TOF/TOF质谱技术对油菜自交授粉过程中差异表达蛋白进行研究发现, 微管蛋白(tubulin)在自交授

粉过程中的表达量特异性的下调。微管蛋白是微管的基本构件,共聚焦显微镜观察发现,自交授粉过程中微管的变化不明显,而在异交授粉30 min后,花粉着落处的微管大量的减少或消失变成缩短的碎片。用促进微管稳定的药物紫杉醇处理油菜W1亲和植株的柱头抑制了亲和花粉的萌发,而用促进微管解聚的除草剂处理的柱头加快了亲和花粉的萌发(Samuel等2011)。这些结果表明,在亲和反应中柱头乳突细胞的微管发生解聚,促进了花粉的萌发。此外,在含有GRP-TUA3的转基因烟草BY-2细胞中转入RFP-Exo70A1导致至少70%的微管发生降解,而在转入RFP的细胞中微管网络保持完整,这表明Exo70A1可使微管解聚(Samuel等2011)。这就表明微管的解聚可能是亲和授粉过程中由Exo70A1引发的一个下游事件。对于Exo70A1是如何使微管解聚的,目前还不是很清楚,但有研究表明一个完整的微管网络与Exo70和Exocyst复合体的定位有关(Vega和Hsu 2001)。

3.5 肌动蛋白的动态变化与SI反应

除了微管蛋白以外,细胞骨架的另一重要组分肌动蛋白也参与了SI反应。对芜菁自交及异交授粉过程中柱头乳突细胞中肌动蛋白的动态变化的研究发现,在异交过程中柱头乳突细胞顶端的肌动蛋白明显增加,聚集成束;在自交过程中肌动蛋白减少,发生重组(Iwano等2007)。定量研究肌动蛋白的重组发现在SI反应中肌动蛋白发生了解聚,这种解聚持续了1个多小时。用超高压电子显微镜(ultra-high-voltage electron microscopy, HVEM)观察芜菁柱头乳突细胞在自交和异交授粉过程中液泡三维结构的变化表明,异交授粉使液泡向花粉附着的位点延伸(Iwano等2007)。这些研究结果表明,在异交过程中柱头乳突细胞内的肌动蛋白聚合,形成肌动蛋白束,使液泡结构和位置发生变化,促进了亲和花粉的萌发;而在SI过程中肌动蛋白发生重组、解聚,从而阻止了花粉的萌发(图1)。

4 研究展望

芸苔属植物SI是植物生殖生物学研究的热点,虽然人们已经鉴定出一些信号通路中的调控因子,但对于其分子机制仍有待阐述。芸苔属植物SI反应的生理学实验显示:自交的花粉落到柱头上以后,花粉水合、花粉代谢的激活、花粉管的形

成、花粉管穿入柱头乳突细胞壁等过程不能正常的进行,这说明SI反应发生在花粉萌发和生长的多个阶段,也表明SI信号转导网路是复杂的,可能存在多条信号传递途径,并且ARC1-Exo70A1信号途径不能完全地打破SI,也暗示着SI信号网络存在其他的分支。Isokawa等(2010)在芜菁中筛选获得TSC4和TSC28两株自交亲和的突变株系,分析表明其突变的基因不同于S位点或者其他已知SI相关基因。随着研究的深入,SI不再是一个单一的、线性的分子调控机制,而被认为是对亲和反应的负调控,但具体作用机制是怎样的,自交的花粉是如何停止生长的,以及内吞的受体的命运是什么,信号是怎样传递的等许多问题尚未解决。相信随着人类探索脚步的不断前进、植物分子生物学方法的快速发展,对于芸苔属植物SI的调控机制将有更加全面深入的认识。

参考文献

- 蓝兴国, 杨佳, 赵昕, 于凯, 李玉花(2010). 羽衣甘蓝授粉过程中柱头蛋白质的泛素化. 植物生理学通讯, 46 (3): 228~230
- 王艳红, 李玉花, 蓝兴国(2009). 芸苔属植物自交不亲和性中的细胞识别. 植物生理学通讯, 45 (12): 1246~1250
- 于凯, 李玉花, 蓝兴国(2010). 植物类受体胞质激酶的结构和功能. 植物生理学通讯, 46 (10): 1001~1006
- Burr CA, Leslie ME, Orłowski SK, Chen I, Wright CE, Daniels MJ, Liljegren SJ (2011). CAST AWAY, a membrane-associated receptor-like kinase, inhibits organ abscission in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 156 (4): 1837~1850
- Cabrillac D, Cock JM, Dumas C, Gaude T (2001). The *S*-locus receptor kinase is inhibited by thioredoxins and activated by pollen coat proteins. *Nature*, 410 (6825): 220~223
- Chong YT, Gidda SK, Sanford C, Parkinson J, Mullen RT, Goring DR (2010). Characterization of the *Arabidopsis thaliana* exocyst complex gene families by phylogenetic, expression profiling, and subcellular localization studies. *New Phytol*, 185 (2): 401~419
- Geldner N, Hyman DL, Wang X, Schumacher K, Chory J (2007). Endosomal signaling of plant steroid receptor kinase BRI1. *Genes Dev*, 21 (13): 1598~1602
- Geldner N, Robatzek S (2008). Plant receptors go endosomal: a moving view on signal transduction. *Plant Physiol*, 147 (4): 1565~1574
- Gifford ML, Robertson FC, Soares DC, Ingram GC (2005). ARABI-DOPSIS CRINKLY4 function, internalization, and turnover are dependent on the extracellular crinkly repeat domain. *Plant Cell*, 17 (4): 1154~1166
- Gu T, Mazzurco M, Sulaman W, Matias DD, Goring DR (1998). Binding of an arm repeat protein to the kinase domain of the *S*-locus receptor kinase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95 (1): 382~387
- He B, Guo W (2009). The exocyst complex in polarized exocytosis.

- Curr Opin Cell Biol, 21 (4): 537~542
- Hématy K, Sado PE, Van Tuinen A, Rochange S, Desnos T, Balzergue S, Pelletier S, Renou JP, Höfte H (2007). A receptor-like kinase mediates the response of *Arabidopsis* cells to the inhibition of cellulose synthesis. *Curr Biol*, 17 (11): 922~931
- Isokawa S, Osaka M, Shirasawa A, Kikuta R, Komatsu S, Horisaki A, Niikura S, Takada Y, Shiba H, Isogai A et al (2010). Novel self-compatible lines of *Brassica rapa* L. isolated from the Japanese bulk-populations. *Genes Genet Syst*, 85 (2): 87~96
- Ivanov R, Fobis-Loisy I, Gaude T (2010). When no means no: guide to Brassicaceae self-incompatibility. *Trends Plant Sci*, 15 (7): 387~394
- Ivanov R, Gaude T (2009a). Endocytosis and endosomal regulation of the S-receptor kinase during the self-incompatibility response in *Brassica oleracea*. *Plant Cell*, 21 (7): 2107~2117
- Ivanov R, Gaude T (2009b). *Brassica* self-incompatibility: a glimpse below the surface. *Plant Signal Behav*, 4 (10): 996~998
- Iwano M, Shiba H, Matoba K, Miwa T, Funato M, Entani T, Nakayama P, Shimosato H, Takaoka A, Isogai A et al (2007). Actin dynamics in papilla cells of *Brassica rapa* during self- and cross-pollination. *Plant Physiol*, 144 (1): 72~81
- Iwano M, Takayama S (2011). Self/non-self discrimination in angiosperm self-incompatibility. *Curr Opin Plant Biol*, 15: 1~6
- Johnsen IB, Nguyen TT, Ringdal M, Tryggstad AM, Bakke O, Lien E, Espevik T, Anthonsen MW (2006). Toll-like receptor 3 associates with c-Src tyrosine kinase on endosomes to initiate antiviral signaling. *EMBO J*, 25 (14): 3335~3346
- Kachroo A, Schopfer CR, Nasrallah ME, Nasrallah JB (2001). Allele-specific receptor-ligand interactions in *Brassica* self-incompatibility. *Science*, 293 (5536): 1824~1826
- Kakita M, Murase K, Iwano M, Matsumoto T, Watanabe M, Shiba H, Isogai A, Takayama S (2007a). Two distinct forms of M-locus protein kinase localize to the plasma membrane and interact directly with S-locus receptor kinase to transduce self-incompatibility signaling in *Brassica rapa*. *Plant Cell*, 19 (12): 3961~3973
- Kakita M, Shimosato H, Murase K, Isogai A, Takayama S (2007b). Direct interaction between S-locus receptor kinase and M-locus protein kinase involved in *Brassica* self-incompatibility signaling. *Plant Biotechnol*, 24: 185~190
- Leslie ME, Lewis MW, Youn JY, Daniels MJ, Liljegren SJ (2010). The EVERSLED receptor-like kinase modulates floral organ shedding in *Arabidopsis*. *Development*, 137 (3): 467~476
- Miaczynska M, Pelkmans L, Zerial M (2004). Not just a sink: endosomes in control of signal transduction. *Curr Opin Cell Biol*, 16 (4): 400~406
- Morillo SA, Tax FE (2006). Functional analysis of receptor-like kinases in monocots and dicots. *Curr Opin Plant Biol*, 9 (5): 460~469
- Murase K, Shiba H, Iwano M, Che FS, Watanabe M, Isogai A, Takayama S (2004). A membrane-anchored protein kinase involved in *Brassica* self-incompatibility signaling. *Science*, 303 (5663): 1516~1519
- Murphy JE, Padilla BE, Hasdemir B, Cottrell GS, Bunnett NW (2009). Endosomes: a legitimate platform for the signaling train. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (42): 17615~17622
- Platta HW, Stenmark H (2011). Endocytosis and signaling. *Curr Opin Cell Biol*, 23 (4): 393~403
- Russinova E, Borst JW, Kwaaitaal M, Cano-Delgado A, Yin Y, Chory J, de Vries SC (2004). Heterodimerization and endocytosis of *Arabidopsis* brassinosteroid receptors BRI1 and AtSERK3 (BAK1). *Plant Cell*, 16 (12): 3216~3229
- Samuel MA, Chong YT, Haasen KE, Aldea-Brydges MG, Stone SL, Goring DR (2009). Cellular pathways regulating responses to compatible and self-incompatible pollen in *Brassica* and *Arabidopsis* stigmas intersect at Exo70A1, a putative component of the exocyst complex. *Plant Cell*, 21 (9): 2655~2671
- Samuel MA, Mudgil Y, Salt JN, Delmas F, Ramachandran S, Chilelli A, Goring DR (2008). Interactions between the S-domain receptor kinases and AtPUB-ARM E3 ubiquitin ligases suggest a conserved signaling pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 147 (4): 2084~2095
- Samuel MA, Salt JN, Shiu SH, Goring DR (2006). Multifunctional arm repeat domains in plants. *Int Rev Cytol*, 253: 1~26
- Samuel MA, Tang W, Jamshed M, Northey J, Patel D, Smith D, Siu M, Muench DG, Wang ZY, Goring DR (2011). Proteomic analysis of *Brassica* stigmatic proteins following the self-incompatibility reaction reveals a role for microtubule dynamics during pollen responses. *Mol Cell Proteomics*, Sep 1 [Epub ahead of print]
- Schopfer CR, Nasrallah ME, Nasrallah JB (1999). The male determinant of self-incompatibility in *Brassica*. *Science*, 286 (5445): 1697~1700
- Shah K, Gadella TW Jr, van Erp H, Hecht V, de Vries SC (2001). Subcellular localization and oligomerization of the *Arabidopsis thaliana* somatic embryogenesis receptor kinase 1 protein. *J Mol Biol*, 309 (3): 641~655
- Shiu SH, Bleecker AB (2001). Receptor-like kinases from *Arabidopsis* form a monophyletic gene family related to animal receptor kinases. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (19): 10763~10768
- Shiu SH, Karlowski WM, Pan R, Tzeng YH, Mayer KF, Li WH (2004). Comparative analysis of the receptor-like kinase family in *Arabidopsis* and rice. *Plant Cell*, 16 (5): 1220~1234
- Sorkin A, Goh LK (2009). Endocytosis and intracellular trafficking of ErbBs. *Exp Cell Res*, 315 (4): 683~696
- Sorkin A, von Zastrow M (2009). Endocytosis and signalling: intertwining molecular networks. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 10 (9): 609~622
- Stein JC, Howlett B, Boyes DC, Nasrallah ME, Nasrallah JB (1991). Molecular cloning of a putative receptor protein kinase gene encoded at the self-incompatibility locus of *Brassica oleracea*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 88 (19): 8816~8820
- Stone SL, Anderson EM, Mullen RT, Goring DR (2003). ARC1 is an E3 ubiquitin ligase and promotes the ubiquitination of proteins during the rejection of self-incompatible *Brassica* pollen. *Plant Cell*, 15 (4): 885~898
- Stone SL, Arnoldo M, Goring DR (1999). A breakdown of *Brassica* self-incompatibility in ARC1 antisense transgenic plants. *Science*, 286 (5445): 1729~1731
- Synek L, Schlager N, Eliás M, Quentin M, Hauser MT, Zárský V

- (2006). AtEXO70A1, a member of a family of putative exocyst subunits specifically expanded in land plants, is important for polar growth and plant development. *Plant J*, 48 (1): 54~72
- Takasaki T, Hatakeyama K, Suzuki G, Watanabe M, Isogai A, Hinata K (2000). The *S* receptor kinase determines self-incompatibility in *Brassica* stigma. *Nature*, 403 (6772): 913~916
- Takayama S, Shiba H, Iwano M, Shimosato H, Che FS, Kai N, Watanabe M, Suzuki G, Hinata K, Isogai A (2000). The pollen determinant of self-incompatibility in *Brassica campestris*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97 (4): 1920~1925
- Takayama S, Shimosato H, Shiba H, Funato M, Iwano M, Che FS, Watanabe M, Iwano M, Isogai A (2001). Direct ligand-receptor complex interaction controls *Brassica* self-incompatibility. *Nature*, 413 (6855): 534~538
- Tantikanjana T, Nasrallah ME, Nasrallah JB (2010). Complex networks of self-incompatibility signaling in the Brassicaceae. *Curr Opin Plant Biol*, 13 (5): 1~7
- Vega IE, Hsu SC (2001). The exocyst complex associates with microtubules to mediate vesicle targeting and neurite outgrowth. *J Neurosci*, 21 (11): 3839~3848
- von Zastrow M, Sorkin A (2007). Signaling on the endocytic pathway. *Curr Opin Cell Biol*, 19 (4): 436~445
- Wulfetange K, Lomin SN, Romanov GA, Stolz A, Heyl A, Schmüling T (2011). The cytokinin receptors of *Arabidopsis* are located mainly to the endoplasmic reticulum. *Plant Physiol*, 156 (4): 1808~1818