

植物exocyst复合体的功能

曹雅君, 高志勇*

武汉大学生命科学院, 杂交水稻国家重点实验室, 武汉430072

摘要: Exocyst是广泛存在于酵母及动植物中的一种八蛋白复合体, 它最先是在酵母中被发现的, 之后人们在植物中也发现了该复合体, 并探究了它在植物细胞的功能。由于exocyst中的EXO70亚基在植物中数量很多, 所以很有可能不同的EXO70亚基会组成不同的exocyst复合体, 各exocyst在植物体内有着不同的功能。本文主要介绍exocyst各亚基间的相互作用、各亚基与其他因子间的相互作用, 并详细阐述迄今为止发现的exocyst的各种功能: 即其在非常规蛋白分泌、病原体防御、植物细胞壁的形成、细胞极化以及内膜运输中的作用。

关键词: exocyst; 非常规蛋白分泌; 病原体防御

胞外分泌, 是将细胞内的一些物质通过细胞膜运出细胞的过程。胞外分泌过程对生物体至关重要, 它是通过各细胞器的共同协作才完成的, 分为组成型胞外分泌及调节型胞外分泌。组成型胞外分泌是将蛋白质、脂质等细胞内的物质包装成囊泡, 经过高尔基体加工, 最终运输到细胞膜处并释放到细胞外。而调节型胞外分泌过程只存在于特殊机能的细胞中, 只有在细胞受到胞外信号的刺激时, 分泌泡才会与细胞膜融合并将内含物释放到细胞外。

Exocyst复合体(即胞泌复合体)是一个进化保守的多亚基蛋白复合体, 它会在分泌囊泡运输至细胞膜的过程中与分泌囊泡相连。该复合体是二十年前在酵母中发现的, 之后才在陆地植物中发现, 下面将总结植物exocyst复合体的研究进展。

1 模式植物拟南芥中exocyst各亚基的结构

Exocyst是一个进化保守的复合体, 它由8个蛋白亚基组成, 即SEC3、SEC5、SEC6、SEC8、SEC10、SEC15、EXO70和EXO84 (Sztul和Lupashin 2006; Yu和Hughson 2010)。在酵母及哺乳动物中, 这些蛋白全部都是由单基因编码的(Elias等2003)。然而, 在植物中SEC3、SEC5、SEC10和SEC15由2个基因编码; EXO84由3个基因编码; 而在拟南芥中有23种EXO70的同系物, 其中又以Exo70A1数量最多(Synek等2006)。我们都知道所有陆地植物的都是由一个共同祖先发展进化来的, 系统发育分析表明这个共同的祖先会编码3种不同的EXO70, 之后在漫长的进化过程中, 这3个EXO70又各自进化最终演变成这23种EXO70同系物。虽然这8个exocyst亚基间的序列相似性不

大, 但是却存在一些共同的结构: 它们都是杆状的且包含串联螺旋管的结构, 每个亚基都由3~5个 α -螺旋组成(Munson和Novick 2006; Yu和Hughson 2010)。在电子显微镜下该胞外复合体呈现Y型, 包括1个30 nm×13 nm的长轴和2个6 nm×15 nm的臂(Hsu等1998; Segui等2004)。

2 Exocyst各亚基之间的相互作用以及与其他因子的相互作用

人们已经用酵母双杂交及免疫共沉淀等方法研究了拟南芥中各exocyst亚基之间的相互作用(Hala等2008; Fendrych等2010; Kulich等2010; Zhang等2013)。图1对当前所知的相互作用进行了归纳。Exocyst复合体的功能依赖于exocyst与其他蛋白的复杂相互作用网, 尤其是exocyst和特殊脂质的相互作用(Liu和Guo 2012; Mizuno等2010; Heider和Munson 2012)。由于EXO70的多样性及其潜在碳端脂质结合区域的存在, 表明EXO70很可能与一些特异内膜磷脂发生相互作用(Zarsky等2009)。从图中可以看到exocyst会和SNARE (soluble N-ethylmaleimide sensitive factor attachment protein receptors)机器(比如KEULE、SNAP33、SYP23)发生相互作用, 这一点表明了exocyst会在囊泡的运输中发挥作用(Wu等2013; Pecenkova等2011; Klopffleisch等2011)。研究人员发现拟南芥中的exocyst亚基与活化的ROP (Rho-related protein from plants) GTPases之间的相互作用是间接的, 是

收稿 2016-01-06 修定 2016-04-21

资助 国家自然科学基金(31270315)。

* 通讯作者(E-mail: zygao@whu.edu.cn)。

由植物特异中间蛋白ICR1介导的(Lavy等2007)。图1中显示出的其他相互作用很可能反映出了exocyst的特殊功能: 比如说, Exo70A1和Exo70C1会和ROH1 (a homolog of BYPASS1)相连接(Kulich等2010), 而ROH1在花粉中高度表达, 所以很有可能exocyst复合体在花粉的形成或功能中起到作用; 我们知道Exo70H1是定位在细胞核中的(Pecenкова等2011), 它会和一些转录因子发生相互作用(Dreze等2011), 这就预示着exocyst可能还具有转录相关的功能。最近, 研究人员证明了exocyst复合体会和PPIP5K1 (肌糖己糖磷酸二磷酸肌醇-戊基磷酸激酶)发生相互作用, 而PPIP5K1能够调节细胞的能动性, 这也暗示了exocyst对细胞能动性的贡献(Machkalyan等2016)。我们知道拟南芥受光诱导会开放气孔, 而植物ROP2 (Rho-type GT-Pase2)可以负调控这一过程, 近来研究人员证明这是由RIC7 (ROP-interactive Cdc42- and Rac-interactive binding motif-containing protein 7)抑制了Exo70B1的功能导致的(Hong等2015)。

3 Exocyst复合体的功能

由于植物中EXO70亚基有很多同系物, 所以人们提出说植物细胞不只有一种exocyst复合体,

不同的复合体会参与不同的生理学过程(杨俊杰等2013)。EXO70的进化速度及范围都显示出它是和压力胁迫、生物间相互作用(尤其是禾本科植物和植物病原体的相互作用)相关的。例如, 有的exocyst会参与植物细胞特异性泡外分泌过程(Synek等2006; Cvrckova等2012; Li等2010); 有的exocyst会与自噬体运输到液泡或者质外体的过程相关(Bodemmann等2011; Kulich等2013; Wang等2010); 还有的exocyst与病原体入侵、非生物压力胁迫相关(Lin等2013); 另一些exocyst会参与细胞板的形成, 参与细胞极化过程。

3.1 EXPO参与非常规蛋白分泌过程

众所周知, 在植物细胞中存在一种高度保守的常规分泌途径, 这种分泌途径依赖信号肽将蛋白质经由内膜系统运输到细胞外。具体来说, 蛋白质会经过内质网到达内侧高尔基体, 再到反面高尔基体, 最后到达细胞膜, 分泌出细胞外。经由这种途径运输的蛋白质需要被识别并选择性地被包装成不同的囊泡, 这个过程涉及到网格蛋白、COPI、COPII以及ESCRT复合体等因子(Lee等2009; Hurley和Hanson 2010)。除此之外, 还需要细胞器特异结合因子和SNARE复合体(Sztul和

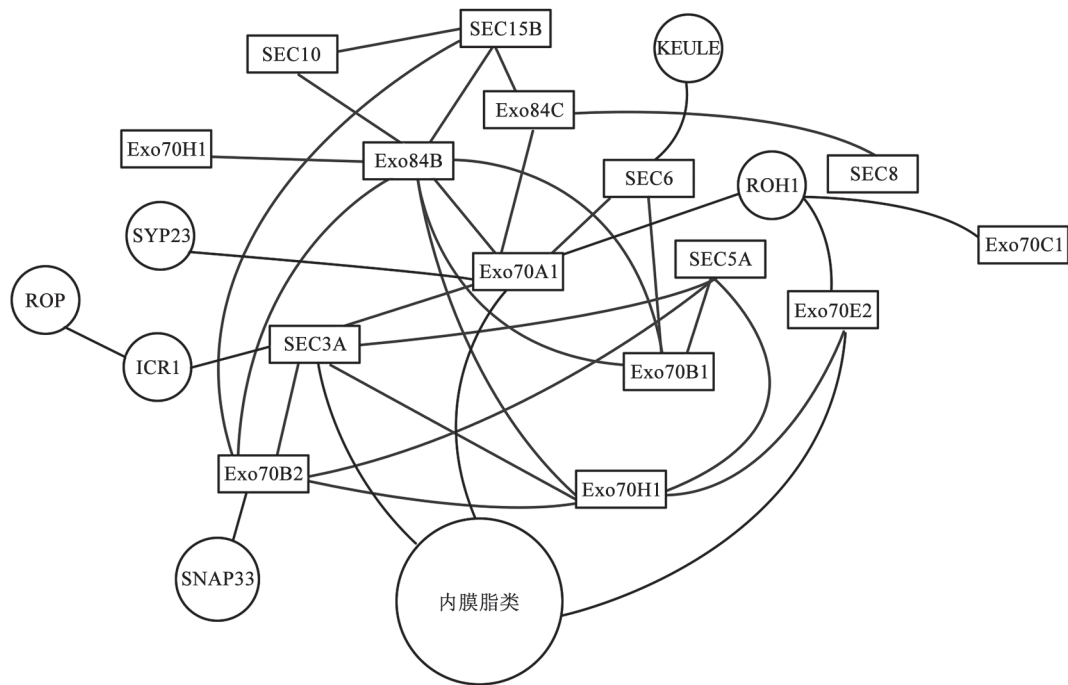


图1 植物中exocyst复合体各亚基的相互作用
Fig.1 The interaction of the subunits of exocyst in plants

Lupashin 2009), 这些过程都需要一种信号肽的引导将蛋白带出细胞外。而非常规分泌是细胞中一种特异的分泌过程, 无需这种信号肽引导。三十年前人们就在动物及酵母中报道过一些非常规分泌途径的例子, 目前人们对动物及酵母中的非常规分泌了解比较透彻, 但是对植物中的非常规分泌却了解得很少。实际上植物中有超过50%的蛋白质属于无需信号肽的分泌蛋白, 这就说明植物中存在很多尚未被人类了解的非常规蛋白质分泌途径(Lavy等2007)。

泡外主动细胞器(exocyst positive organelle, EXPO)是一个最近在植物中发现的exocyst结构, 它涉及到非常规蛋白分泌(Wang等2010)。最初有研究人员用这个八聚复合体的各种抗体(Hala等2008)并将该复合体各亚基(Sec5A、SEC8、Sec15A、Sec15B和Exo84B)带上荧光标签来验证这个八聚复合体的定位(Chong等2010)。研究结果表明该复合体不仅会定位在细胞膜上, 也会与其他内膜相连。之后又有研究人员以悬浮培养的拟南芥及烟草BY-2细胞为实验材料, 给Exo70E2带上荧光标签并将其瞬时表达在材料中, 以Exo70E2来跟踪这个EXPO复合体, 实验结果发现该EXPO复合体会定位在细胞膜上(Wang等2010)。除此之外还发现在植物中, 高尔基体标记物、高尔基体外侧网络/初级内体标记物、液泡前体/次级内体标记物都不会和EXPO发生共定位(Wang等2010)。分泌和胞吞途径的抑制子(布雷菲德菌素A、渥曼青霉素、刀豆素A)也无法影响EXPO的分布。Exo70E2-(X)FP是以散点状分布在质膜上, 然后被分泌到胞外。所以证明了这个EXPO复合体是并不依赖常规的分泌途径的。随后又以转基因材料及野生型材料从高压冷冻样品中做免疫胶体金标记实验, 发现EXPO在细胞内是一个双模结构的细胞器, 并在细胞膜外呈现出单膜形式(Wang等2010)。

随后又有研究人员用荧光标记了Sec5A、SEC6、SEC8、SEC10, 发现它们都是胞质分布的, 而Exo70E2是散点信号分布。将这几个蛋白与Exo70E2共表达时, 却发现这几个蛋白会与Exo70E2信号以点状共定位, 这就表明Exo70E2可以募集这些亚基到EXPO复合体上。但是, 也存在一些不能由Exo70E2募集到EXPO上的亚基, 比如说

Exo70A1、Exo70B1、Exo70E1和Exo70H1。当它们分别与Exo70E2共表达时它们各自还是呈现强烈的胞质分布而不受Exo70E2的影响(Ding等2013)。综上所述, Exo70E2在EXPO形成中起到关键性作用。

3.2 Exocyst在防御病原体中的作用

由于在非植物系统中发现的那些非常规分泌蛋白大部分都是和压力胁迫或是病原体入侵相关的(Nickel和Seedorf 2008), 是否植物中的非常规分泌也会和压力胁迫或是病原体入侵相关呢? 已有研究表明, 当植物受到水杨酸胁迫时, 植物会释放大量无信号肽分泌蛋白到质外体中(Cheng等2008); 当植物受到病原体攻击时也会释放大量无信号肽分泌蛋白到质外体中, 所以我们认为植物中的这些蛋白的分泌是通过非常规分泌途径完成的。

一般来说, 当植物都受到病原体入侵时会有两种防御途径: (1)通过植物细胞表面的受体感受器感知病原体释放的激发子, 这种激发子可能是病原菌的细胞壁成分如几丁质、鞭毛蛋白或者脂多糖等。这种途径叫做病原体相关分子模式成分激发的免疫反应(PAMP triggered-immunity, PTI); (2)病原体为了抵御植物PTI途径而释放一些效应因子, 植物又通过自身的抗性蛋白来识别这些效应因子, 进而防御病原体的进攻, 这种防御方式称之为效应因子激发的免疫反应(effector triggered immunity, ETI)。植物在这两种防御途径中, 会快速释放出很多无信号肽分泌蛋白来完成防御, 这些无信号肽蛋白包括ROS活性氧、抑菌剂等。而且, 当植物受到病原体攻击、水杨酸胁迫时, 植物质外体的无信号肽蛋白的Cu/Zn SOD (superoxide dismutase)会急剧增加(Cheng等2008)。表1中总结了拟南芥中的一些无信号肽分泌蛋白。

EXO70的进化动态和表达资料都显示出某些拟南芥的EXO70亚基会参与植物对病原体入侵的应答, 而exocyst复合体也会参与到植物与病原体间的相互作用(Pecenikova等2011)。通过对一些缺失突变植物的分析发现某个Exo70B2的同系物会参与到3种病原体的防御应答中(Stegmann等2012)。在exo70b2突变体植株中, 植株与大麦白粉病菌的相互作用受到了影响, 即植物与大麦白粉病菌作用的位点会发生细胞壁增厚, 形成乳突, 而

表1 拟南芥中存在的一些无信号肽分泌蛋白
Table 1 Some leaderless secretory proteins in *Arabidopsis thaliana*

蛋白名称	Genbank注册号	功能
基础分泌蛋白(BSP)家族蛋白	AT2G15130	参与病原体入侵应答反应/涉及非生物胁迫性应答反应
磷酸二酯酶	AT4G29680	涉及非生物胁迫性应答反应/参与植物发育
亮氨酸氨基肽酶	AT2G24200	涉及非生物胁迫性应答反应/参与新陈代谢
泛素延伸蛋白	AT1G23410	涉及非生物胁迫性应答反应/与退化相关
转氨酶	AT4G23590	涉及非生物胁迫性应答反应/参与新陈代谢
胞质氨基肽酶家族	AT4G30920	涉及非生物胁迫性应答反应/参与新陈代谢/衰老
木菠萝素相关蛋白(植物血凝素)	AT3G16410	涉及非生物胁迫性应答反应
潜在的葡萄糖磷酸变位酶	AT1G23190	参与植物发育/参与新陈代谢
类似蛋白AIG2	AT3G28940	参与病原体入侵应答反应
潜在的磷酸甘油酸激酶	AT1G79550	参与新陈代谢
烯醇酶	AT2G36530	涉及非生物胁迫性应答反应
丙糖磷酸异构酶	AT3G55440	涉及非生物胁迫性应答反应/参与新陈代谢
脱氢抗坏血酸还原酶1	AT1G19570	参与植物发育
亮氨酸氨基肽酶1、3	AT2G24200/AT4G30920	参与新陈代谢
谷胱甘肽转移酶8	AT1G78380	参与病原体入侵应答反应
烯醇酶	AT2G36530	涉及非生物胁迫性应答反应
MFP2	AT3G06860	参与新陈代谢
腺苷甲硫氨酸合成酶2	AT4G01850	参与新陈代谢/参与植物发育
VDAC1	AT3G01280	参与病原体入侵应答反应
谷胱甘肽转移酶S 6	AT1G02930	参与病原体入侵应答反应/涉及非生物胁迫性应答反应
G盒调控因子6	AT5G10450	参与病原体入侵应答反应/涉及非生物胁迫性应答反应
ACC OXIDASE 2	AT1G62380	参与病原体入侵应答反应/涉及非生物胁迫性应答反应
磷蛋白磷酸酶2A、调控亚基A	AT1G25490	与信号通路相关/参与新陈代谢
果糖二磷酸醛缩酶	AT3G52930	涉及非生物胁迫性应答反应
抗坏血酸过氧化物酶1	AT1G07890	涉及非生物胁迫性应答反应/参与植物发育
类泛素UBQ7/AtRUB2	AT2G35635	涉及非生物胁迫性应答反应/与退化相关

且在细胞质中可以检测到很多萌发的病原孢子，预示着植株在囊泡结合中存在缺陷。然而，当用同样的病原菌即大麦白粉病菌去感染Exo70F1沉默的大麦时，发现病原菌侵染的效率却提高了(Ostertag等2013)。这些现象都暗示着exocyst会调控植物细胞对细菌、真菌病原体的防御作用，包括其通过影响乳突的多泡体/外来体/拟壁体运输来阻止乳突形成。除此之外，exocyst也在植物与菌根真菌之间的共生关系上起到作用，这也是有研究支持的(Genre等2012)。

3.3 Exocyst复合体参与植物细胞壁形成

与预期功能一致的是exocyst复合体在植物细胞壁及细胞板的形成中起到关键作用。在陆地植物胞质分裂的后期，胞内囊泡聚集在赤道面上形成细胞板。根据胞质分裂早期中SEC3、SEC6、SEC8、Sec15B、Exo70A1和Exo84B亚基的定位(Hala等2008; Zhang等2010)，我们认为这些囊泡的

聚集很可能是由exocyst复合体激发的。支持这一理论的证据是：Exo70A1的突变体会短暂的影响细胞板的装配(Fendrych等2010)。之后，延伸中的细胞板可能会需要反面高尔基体网的识别，研究人员发现通过离心分离出的延伸中的细胞版中测到的带GFP标签的exocyst的信号很弱。然而，在烟草中导入拟南芥SEC6亚基的实验中，显示SEC6会出现在延伸细胞板的边缘并会和SEC1/KEULE发生共定位(Wu等2013)。这也可能是SEC6的异源过表达导致的。SEC6和SEC1会发生相互作用，有研究者通过荧光信号观察到了二者的共定位，这一点与之前在酵母中的认知是一致的，这再一次表明在真核生物中exocyst是保守的。最后，当新细胞的细胞板形成时发现exocyst会存在于母本细胞壁上，这表明exocyst在这个过程中扮演了非常重要的角色(Van等2011)。sec6和exo84突变体植株在叶片表皮细胞中表现出轻微细胞动力学缺陷，在守

卫细胞中表现出严重缺陷,这两种现象都可能是由于不成熟的胞质分裂后期细胞壁的坍塌导致的。拟南芥exocyst突变体表现出胞质分裂缺陷现象,这很有可能会导致它们整个生命进程中的分生组织发生缺陷。除了这几个亚基与植物细胞壁有关之外,Exo70H4也能够上调植物次生细胞壁层的形成,拟南芥叶片的毛状体细胞壁的成熟已被证明是依赖于Exo70H4的,在这个过程中还会有胼胝质沉积在毛状体的上部,在*exo70h4*缺失突变体中就无法检测到次生细胞壁的形成(Kulich等2015)。

3.4 Exocyst复合体参与细胞极化过程

拟南芥中SEC6、SEC8、Exo70A1是定位在生长中的花粉管顶部的,SEC3、Exo70A1在授粉中柱头伸向花粉这一过程及延伸根毛的极化过程中起到关键作用(Cole等2005)。研究细胞板的生物进化是研究植物细胞中直接分泌作用的重要切入点。Exocyst已被证实参与到植物特殊细胞极化过程比如说花粉管的萌发、生长,根毛的生长,异化乳突的延伸(Gao等2012)。Exo70A1的一种突变体植株会影响到内膜蛋白的循环,比如PIN1/PIN2和BRI1这几个蛋白。影响到PIN1及PIN2循环就会改变植物生长素的运输,这一点在*exo70a1*和*sec8*的突变体中也得到了相同结果(Drdova等2013)。我们需要重新考虑exocyst突变体的靶标。从这方面来看,最近研究者提出的Exo70A1在根木质部发育及水分运输的作用是不够全面的(Li等2013)。

3.5 特异exocyst复合体还在自噬体相关的内膜运输中发挥作用

我们之前提到的参与非常规泡外分泌过程的EXPO,它和自噬体也是相似的,它们都具有双膜结构。但是研究却发现EXPO并不会和自噬体标记物YFP-Atg8e发生共定位。当细胞受到饥饿处理时也不会导致EXPO信号数目减少。但是最近的研究也表明EXPO和自噬体可能还是有些联系的:在正常生长的细胞中,EXPO和自噬体是有很大的区别的,它们是分开的,是不同的细胞器。但当在悬浮细胞、根细胞中用刀豆素A处理细胞,诱导细胞自噬,发现EXPO信号就会从细胞膜上消失,之后从液泡腔中可以重新检测到信号,荧光信号在数小时内依旧可见,这信号还和ATG8f信号重合

(Lin等2015)。当用FM4-64对发生自噬作用的细胞液泡进行染色时,发现EXPO、自噬体会内化进入液泡腔中。这就表明EXPO和自噬体很可能是有点关系的。除此之外,通过对拟南芥*exo70b1*突变体表型差异的分析显示出:成熟植物叶片的低光敏自发病变的形成、液泡中的自噬泡的大量减少、花青素聚集的减少,这些都和不经过高尔基体的自噬体运输到液泡的过程有关。细胞学的分析揭示出YFP-Exo70B1和ATG8f-RFP在细胞质中的共定位,以及在苯巴比妥碱化处理后在液泡中有共定位(Kulich等2013)。

4 小结

通过比较动植物、真菌中exocyst亚基的结构及功能可以推测exocyst复合体可能是起源于原始真核生物的共同祖先中的。之后在陆地植物中,exocyst为了适应环境而进化出了多种不同的EXO70同系物,各exocyst行使着不同的功能。在拟南芥中对exocyst的研究发现该复合体不仅参与非常规蛋白分泌、病原体防御、细胞自噬,而且还参与细胞壁的形成、并与细胞极化作用相关。除此之外,人们还了解到E3泛素连接酶会调控EXO70亚基的降解,这会有助于该复合体对植物分泌途径的快速动态适应性。在动物及真菌中,人们发现exocyst亚基会调控早期分泌途径(内质网-易位子),细胞骨架的动态及剪接过程(Liu和Guo 2012)。最近真菌中的研究发现同源寡聚EXO70复合体在负曲率膜的形成及不依赖肌动蛋白刺激的丝状伪足中发挥作用,但是在动物细胞中这些都与EXO70无关(Zhao等2013)。在某些特化的细胞(比如卫细胞)中EXO70会发挥出上调转录的功能。因此我们认为陆地植物中exocyst功能很可能也是复杂多样的,我们暂时了解到的这些功能很可能还只是冰山一角,所以未来还需要科研人员的不懈努力,才能早日解开exocyst复合体的全部真相。

参考文献

- Bodemann BO, Orvedahl A, Cheng T, Ram RR, Ou YH, Formstecher E, Maiti M, Hazelett CC, Wauson EM, Balakireva M, et al (2011). RalB and the exocyst mediate the cellular starvation response by direct activation of autophagosome assembly. *Cell*, 144: 253–267

- Cheng FY, Blackburn K, Lin YM, Goshe MB, Williamson JD (2008). Absolute protein quantification by LC/MSE for global analysis of salicylic acid-Induced plant protein secretion responses. *J Proteome Res*, 8: 82–93
- 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: 401–419
- Cole RA, Synek L, Zarsky V, Fowler JE (2005). SEC8, a subunit of the putative *Arabidopsis* exocyst complex, facilitates pollen germination and competitive pollen tube growth. *Plant Physiol*, 138: 2005–2018
- Cvrckova F, Grunt M, Bezvoda R, Hala M, Kulich I, Rawat A, Zarsky V (2012). Evolution of the land plant exocyst complexes. *Front Plant Sci*, 3: 159
- Ding Y, Wang J, Lai JHC, Chan VHL, Wang XF, Cai Y, Tan XY, Bao YQ, Xia J, Robinson DG, et al (2013). Exo70E2 is essential for exocyst subunit recruitments and EXPO formation in both plants and animals. *Mol Biol Cell*, 3: 412–426
- Drdova EJ, Synek L, Pecenkova T, Hala M, Kulich I, Fowler JE, Murphy AS, Zarsky V (2013). The exocyst complex contributes to PIN auxin efflux carrier recycling and polar auxin transport in *Arabidopsis*. *Plant J Cell Mol Biol*, 73: 709–719
- Dreze M, Carvunis AR, Charlotiaux B, Galli M, Pevzner SJ, Tasan M, Ahn YY, Balumuri P, Barabasi AL, Bautista V, et al (2011). Evidence for network evolution in an *Arabidopsis* interactome map. *Science*, 333: 601–607
- Elias M, Drdova E, Ziak D, Bavlnka B, Hala M, Cvrckova F, Soukupova H, Zarsky V (2003). The exocyst complex in plants. *Cell Biol Int*, 27: 199–201
- Fendrych M, Synek L, Pecenkova T, Toupalova H, Cole R, Drdova E, Nebesarova J, Sednova M, Hala M, Fowler JE, et al (2010). The *Arabidopsis* exocyst complex is involved in cytokinesis and cell plate maturation. *Plant Cell*, 22: 3053–3065
- Gao C, Yu CK, Qu S, San MW, Li KY, Lo SW, Jiang L (2012). The Golgi-localized *Arabidopsis* endomembrane protein12 contains both endoplasmic reticulum export and Golgi retention signals at its C terminus. *Plant Cell*, 24: 2086–2104
- Genre A, Ivanov S, Fendrych M, Faccio A, Zarsky V, Bisseling T, Bonfante P (2012). Multiple exocytotic markers accumulate at the sites of perifungal membrane biogenesis in arbuscular mycorrhizas. *Plant Cell Physiol*, 53: 244–255
- Hala M, Cole R, Synek L, Drdova E, Pecenkova T, Nordheim A, Lamkemeyer T, Madlung J, Hochholdinger F, Fowler J, et al (2008). An exocyst complex functions in plant cell growth in *Arabidopsis* and tobacco. *Plant Cell*, 20: 1330–1345
- Heider MR, Munson M (2012). Exorcising the exocyst complex. *Traffic*, 13: 898–907
- Hong D, Jeon BW, Kim SY, Hwang JU, Lee Y (2015). The ROP2-RIC7 pathway negatively regulates light-induced stomatal opening by inhibiting exocyst subunit Exo70B1 in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 209: 624–635
- Hsu SC, Hazuka CD, Roth R, Foletti DL, Heuser J, Scheller RH (1998). Subunit composition, protein interactions, and structures of the mammalian brain sec6/8 complex and septin filaments. *Neuron*, 20: 1111–1122
- Hurley JH, Hanson PI (2010). Membrane budding and scission by the ESCRT machinery: it's all in the neck. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 11: 556–566
- Klopfleisch K, Phan N, Augustin K, Bayne RS, Booker KS, Botella JR, Carpita NC, Carr T, Chen JG, Cooke TR (2011). *Arabidopsis* G-protein interactome reveals connections to cell wall carbohydrates and morphogenesis. *Mol Syst Biol*, 7: 532
- Kulich I, Cole R, Drdova E, Cvrckova F, Soukup A, Fowler J, Zarsky V (2010). *Arabidopsis* exocyst subunits SEC8 and Exo70A1 and exocyst interactor ROH1 are involved in the localized deposition of seed coat pectin. *New Phytol*, 188: 615–625
- Kulich I, Pecenkova T, Sekeres J, Smetana O, Fendrych M, Foissner I, Hoftberger M, Zarsky V (2013). *Arabidopsis* exocyst subcomplex containing subunit Exo70B1 is involved in the autophagy-related transport to the vacuole. *Traffic*, 14: 1155–1165
- Kulich I, Vojtkova Z, Glanc M, Ortmannova J, Rasmann S, Zarsky V (2015). Cell wall maturation of *Arabidopsis* trichomes is dependent on exocyst subunit Exo70H4 and involves callose deposition. *Plant Physiol*, 168: 120–131
- Lavy M, Bloch D, Hazak O, Gutman I, Poraty L, Sorek N, Sternberg H, Yalovsky S (2007). A novel ROP/RAC effector links cell polarity, root-meristem maintenance, and vesicle trafficking. *Curr Biol*, 17: 947–952
- Lee MT, Mishra A, Lambright DG (2009). Structural mechanisms for regulation of membrane traffic by Rab GTPases. *Traffic*, 10: 1377–1389
- Li S, Chen M, Yu D, Ren S, Sun S, Liu L, Ketelaar T, Emons AMC, Liu CM (2013). Exo70A1 mediated vesicle trafficking is critical for tracheary element development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25: 1774–1786
- Li S, Van O, Ren S, Yu D, Ketelaar T, Emons AMC, Liu CM (2010). Expression and functional analyses of EXO70 genes in *Arabidopsis* implicate their roles in regulating cell type specific exocytosis. *Plant Physiol*, 154: 1819–1830
- Lin CY, Trinh NN, Fu SF, Hsiung YC, Chia LC, Lin CW, Huang HJ (2013). Comparison of early transcriptome responses to copper and cadmium in rice roots. *Plant Mol Biol*, 81: 507–522
- Lin YS, Ding Y, Wang J, Shen JB, Kung CH, Zhuang XH, Cui Y, Yin Z, Xia YJ, Lin HX, et al (2015). Exocyst-positive organelles and autophagosomes are distinct organelles in plants. *Plant Physiol*, 169: 1917–1932
- Liu J, Guo W (2012). The exocyst complex in exocytosis and cell migration. *Protoplasma*, 249: 587–597
- Machkalyan G, Trieu P, Petrin D, Hebert TE, Miller GJ (2016). PPIP5K1 interacts with the exocyst complex through a C-terminal intrinsically disordered domain and regulates cell motility. *Cell Signal*, 28: 401–411
- Mizuno YE, Medkova M, Coleman J, Novick P (2010). Phosphatidylinositol 4-phosphate controls both membrane recruitment and a regulatory switch of the Rab GEF Sec2p. *Dev Cell*, 18: 828–840
- Munson M, Novick P (2006). The exocyst defrocked, a framework of rods revealed. *Nat Struct Mol Biol*, 13: 577–581

- Nickel W, Seedorf M (2008). Unconventional mechanisms of protein transport to the cell surface of eukaryotic cells. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 24: 287–308
- Ostertag M, Stammer J, Douchkov D, Eichmann R, Huckelhoven R (2013). The conserved oligomeric Golgi complex is involved in penetration resistance of barley to the barley powdery mildew fungus. *Mol Plant Pathol*, 14: 230–240
- Pecenikova T, Hala M, Kulich I, Kocourkova D, Drdova E, Fendrych M, Toupalova H, Zarsky V (2011). The role for the exocyst complex subunits Exo70B2 and Exo70H1 in the plant pathogen interaction. *J Exp Bot*, 62: 2107–2116
- Segui SJM, Austin JR, White EA, Staehelin LA (2004). Electron tomographic analysis of somatic cell plate formation in meristematic cells of *Arabidopsis* preserved by high pressure freezing. *Plant Cell*, 16: 836–856
- Stegmann M, Anderson RG, Ichimura K, Pecenikova T, Reuter P, Zarsky V, McDowell JM, Shirasu K, Trujillo M (2012). The ubiquitin ligase PUB22 targets a subunit of the exocyst complex required for PAMP triggered responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24: 4703–4716
- Synek L, Schlager N, Elias M, Quentin M, Hauser MT, Zarsky 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: 54–72
- Sztul E, Lupashin V (2006). Role of tethering factors in secretory membrane traffic. *Am J Physiol Cell Ph*, 290: C11–C26
- Sztul E, Lupashin V (2009). Role of vesicle tethering factors in the ER–Golgi membrane traffic. *FEBS Lett*, 583: 3770–3783
- Van DD, Gadeyne A, Vanstraelen M, Inze D, Van MMCE, De JG, Russinova E, Geelen D (2011). Adaptin-like protein TPLATE and clathrin recruitment during plant somatic cytokinesis occurs via two distinct pathways. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108: 615–620
- Wang J, Ding Y, Wang J, Hillmer S, Miao Y, Lo SW, Wang X, Robinson DG, Jiang L (2010). EXPO, an exocyst-positive organelle distinct from multivesicular endosomes and autophagosomes, mediates cytosol to cell wall exocytosis in *Arabidopsis* and tobacco cells. *Plant Cell*, 22: 4009–4030
- Wu J, Tan X, Wu C, Cao K, Li Y, Bao Y (2013). Regulation of cytokinesis by exocyst subunit SEC6 and KEULE in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant*, 6: 1863–1876
- Yang JJ, Yu DL, Zhu W, Li H, Li SP (2013). Research advance of the *EXO70* gene family in plants. *Plant Physiol J*, 49 (9): 882–888 [杨俊杰, 于大力, 褚蔚, 李慧, 李师鹏(2013). 植物EXO70基因家族的研究进展. *植物生理学报*, 49 (9): 882–888]
- Yu IM, Hughson FM (2010). Tethering factors as organizers of intracellular vesicular traffic. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 26: 137–156
- Zarsky V, Cvrckova F, Potocky M, Hala M (2009). Exocytosis and cell polarity in plants — exocyst and recycling domains. *New Phytol*, 183: 255–272
- Zhang Y, Immink R, Liu CM, Emons AM, Ketelaar T (2013). The *Arabidopsis* exocyst subunit Sec3A is essential for embryo development and accumulates in transient puncta at the plasma membrane. *New Phytol*, 199: 74–88
- Zhang Y, Liu CM, Emons AMC, Tijs Ketelaar (2010). The plant exocyst. *J Integr Plant Biol*, 52: 138–146
- Zhao Y, Liu J, Yang C, Capraro BR, Baumgart T, Bradley RP, Ramakrishnan N, Xu X, Radhakrishnan R, Svitkina T, et al (2013). Exo70 generates membrane curvature for morphogenesis and cell migration. *Dev Cell*, 26: 266–278

Functions of the exocyst complex in plants

CAO Ya-Jun, GAO Zhi-Yong*

State Key Laboratory of Hybrid Rice, College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, China

Abstract: Eight proteins consist of the exocyst complex. In general, this complex exists in yeast, animals and plants. People firstly discovered the complex in yeast. A few years later, the exocyst was also found in land plants and known to have several functions. Considering the great number of the EXO70 subunit gene family, we think that each EXO70 subunit can compose different exocyst complexes, and there are specialized functions of different exocysts with different EXO70s. In this review, we introduce the interactions between the exocyst subunits and elaborate the functions of exocyst which researchers have discovered till now. These functions include their roles in unconventional protein secretion, pathogen resistance, cell wall formation, cell polarization and autophagy-related transporting.

Key words: exocyst; unconventional protein secretion; pathogen resistance

Received 2016-01-06 Accepted 2016-04-21

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31270315).

*Corresponding author (E-mail: zygao@whu.edu.cn).