

专题介绍 Special Topic

植物 MAP65

朱智芳^{1,2}, 梁峰^{2,*}, 杨清¹¹南京农业大学生命科学院, 南京 210095; ²商丘师范学院生命科学系, 河南商丘 476000

Plant MAP65

ZHU Zhi-Fang^{1,2}, LIANG Feng^{2,*}, YANG Qing¹¹College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Department of Life Sciences, Shangqiu Teachers College, Shangqiu, Henan 476000, China

摘要: 微管相关蛋白(MAPs)是一种与微管特异地结合在一起,对微管结构的组织和功能起辅助作用的蛋白质。在高等植物中已经报道了多种 MAPs, MAP65 是 MAPs 的一个代表性家族。本文对烟草、胡萝卜和拟南芥的 MAP65 家族的分子生物学特性、亚细胞定位和功能以及突变体表型分析的研究进展作了介绍。

关键词: 植物; 细胞骨架; 微管; 微管相关蛋白

在真核生物中,细胞骨架(cytoskeleton)是遍布于整个细胞的蛋白质网架系统,包括微管(microtubule, MT)、微丝(microfilament, MF)和中间纤维(intermediate filament, IF)。植物细胞骨架中有许多微管阵列结构,如周质微管(cortical microtubules, CMTs)、细胞质丝束(cytoplasmic tow)、早前期带(proprephase band, PPB)、纺锤体微管(spindle microtubule)和成膜体微管(phragmoplast microtubule)等,它们在植物细胞的生长发育和形态建成中发挥作用。这些微管阵列的转换需要微管动力学调节蛋白和微管相关蛋白(microtubule-associated proteins, MAPs)的参与。MAPs 以独特的模式修饰 CMTs, 它能调控 MT 的动力学不稳定性、MT 的切割和其他阵列的排列过程(Sedbrook 和 Kaloriti 2008)。MAPs 最早从动物脑组织中通过对周期微管进行多次聚合-解聚而获得(Lloyd 1991)。随着分子生物学和遗传学的发展,近年来已经成功地鉴定并通过生化及遗传学方法克隆出多种植物 MAPs。根据其功能特点,植物 MAPs 可以分为两个主要类型:一类调控微管的聚合与解聚;另一类调控微管结构的组织和功能。MAP65 属于功能分类的第二种,是微管成束蛋白的代表,生化研究已经证实 MAP65 家族的成员除了能够交联微管并使之成束外,还可能参与成膜体中细胞器的运动。哺乳动物(PCR1; Jiang 等 1998)和酵母(Asel; Pellman

等 1995)中也存在 MAP65 类似物,它们普遍存在于分裂后期纺锤体和中心体的中央区,参与细胞分裂,但其分子多样性不及植物家族。也许植物 MAP65 的多样性弥补了中心体微管组织中心(MTOC)的功能。MAP65 家族在植物中发挥着如此广泛的作用,因而成为目前的研究热点。

1 MAP65 家族的分子生物学特性

MAP65 家族有着较长的研究历史。在 1993 年, Jiang 和 Sonobe 从烟草 BY-2 悬浮培养细胞的原生质体中分离出烟草(*Nicotiana tabacum* L.) MAP65。此外, Chan 等(1999)从胡萝卜(*Daucus carota* L.)悬浮细胞的细胞骨架中通过蔗糖密度梯度离心纯化出 MAP65。随着 2000 年拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)基因组测序工作的完成,其 MAP65 家族的全部成员已经被鉴定出。

1.1 烟草 MAP65 (NtMAP65)家族 Jiang 和 Sonobe (1993)研究发现 NtMAP65 是微管(MT)交联桥因子,在体外可以与 MT 结合并使之成束。Smertenko 等(2000)通过用抗体筛选烟草 BY-2 悬浮培养细胞的 cDNA 文库,鉴定并克隆出 NtMAP65-1a、NtMAP65-1b 和 NtMAP65-1c。其中 NtMAP65-1a 和 NtMAP65-

收稿 2009-03-07 修定 2009-05-06

资助 河南省科技攻关项目(082102340004)。

* 通讯作者(E-mail: woodsliang@hotmail.com; Tel: 0370-2591070)。

1b 都能被促分裂原蛋白活化激酶(MAPK)磷酸化, 都能与 MT 结合并使之成束。Wicker-Planquart 等(2004)发现 MT 成束依赖于 MAP65 的 C 端区域, 此外 NtMAP65-1a 还能被周期蛋白依赖性蛋白激酶(cyclin-dependent protein kinases, CDKs)磷酸化, 并促进 MT 聚合(Sasabe 等 2006)。

1.2 胡萝卜 MAP65 家族 Chan 等(1996, 1999)在胡萝卜中得到多种 MAPs, 分子量分别是 60、62、65、68、78、105 和 120 kDa, 它们都可以诱导微管蛋白的装配。其中 60、62 和 68 kDa 的 MAPs 和 NtMAP65 家族在免疫学上是相当的。MAP60 可以增强微管蛋白聚合, 赋予脑组织微管冷稳定性, 并能调节微管的装配, 但却不能使微管成束(Rutten 等 1997)。MAP62 存在于仅含有 CMTs 的伸长的细胞中, 参与决定细胞膨胀的方向(Chan 等 2003)。MAP65 虽然不能诱导微管蛋白聚合, 但是可以在体外与 MT 结合并使紫杉醇稳定的 MT 成束。MAP120 是一个新型的驱动蛋白(Barroso 等 2000)。

1.3 拟南芥 MAP65 (AtMAP65) 家族 拟南芥 MAP65 家族有 9 个成员(AtMAP65-1~AtMAP65-9), 分子量大小为 54~80 kDa, 氨基酸序列相似性为 28%~79% (Hussey 等 2002)。研究发现 AtMAP65-1、AtMAP65-2、AtMAP65-3 和 AtMAP65-6 都能与 MT 结合并使之成束。它们在序列相似性方面有很大差异: AtMAP65-1 与 NtMAP65-1 有 86% 的序列一致(Smertenko 等 2000), 与 AtMAP65-2 有 78% 的序列一致(Hussey 等 2002)。AtMAP65-1 和 AtMAP65-2 的氨基酸序列除了保守的 MT-结合区域外, N 端相似性为 83.78%, C 端为 59.14%。其中差异最大的区域为 AtMAP65-1(氨基酸序列 495~587) 和 AtMAP65-2(氨基酸序列 495~578), 在这 2 个区域中都有一个无规则环状结构, 这个无规则环状结构在稳定 MT 和调节 MT 动力学方面发挥作用(Li 等 2007, 2008)。AtMAP65-1 与 AtMAP65-6 的序列只有 44% 是一致的, 主要在序列的 N 端和 C 端存在差异, 因而其功能也存在很大差异。虽然 AtMAP65-1 和 AtMAP65-6 都能与 MT 结合并使之成束, 但 AtMAP65-6 不能促进微管蛋白聚合, 也不能稳定已经形成的 MT, 它只能诱导单独的 MT 形成致密的网状结构(Mao 等 2005)。此外研究还发现 MAP65-

1 的功能受磷酸化的调控, 它所有的磷酸化位点都位于 MAP65-1 C 末端 90 氨基酸序列处(Sasabe 等 2006)。

拟南芥 9 种 MAP65 的氨基酸序列都具有高度保守的区域。通过比对这 9 种 AtMAP65, 将 AtMAP65-1 的序列从 N 端到 C 端划分为 4 个片段。通过亲和层析柱的方法检测到片段 2 参与 MAP65 的二聚体化(Smertenko 等 2004), 表明 AtMAP65-1 MT 成束区域位于 N 端。通过共沉淀法检测到片段 3 和 4 能与紫杉醇稳定的 MT 共沉淀, 表明 AtMAP65-1 MT 结合区域位于 C 端, 但单独的 MT 结合区不足以使 MT 成束和形成 25 nm 的交联桥, 只有 AtMAP65-1 全长才起作用(Smertenko 等 2004)。

2 MAP65 家族的亚细胞定位及功能分析

2.1 烟草 MAP65 (NtMAP65) 家族 Smertenko 等(2000)通过观察烟草 BY-2 细胞, 发现 NtMAP65-1a 和 NtMAP65-1b 存在于整个细胞周期中, 定位于 CMTs、PPB 及有丝分裂的纺锤体和成膜体中。Sasabe 等(2006)发现它们都能稳定 MT, 如防止 MT 在冷诱导下被解聚, 但是不能阻止剑蛋白(一种微管去稳定剂)诱导的微管解聚, 还发现它们都与成膜体的延伸有关, 在有丝分裂和细胞动力学成膜体的反-平行 MT 的行为中发挥作用。NtMAP65-1c 虽然与 NtMAP65-1b 的序列相似性高达 85% (Smertenko 等 2000), 但它的功能及定位迄今还没有报道。

2.2 胡萝卜 MAP65 家族 Chan 等(1999)在电镜下观察发现胡萝卜 MAP65 结合在整个细胞周期的 4 种不同的微管阵列中, 分别为: CMTs、PPB、有丝分裂的纺锤体和成膜体。它可以与 MT 结合并使之成束, 这些 MT 之间可以形成 25~30 nm 的交联桥, 并有规律的隔开, 在稳定微管结构和参与 MT 结构的组织方面发挥作用。此外, MAP65 对胞内物质的运输也有一定的作用(Chan 等 1999)。

2.3 拟南芥 MAP65 (AtMAP65) 家族

2.3.1 AtMAP65-1 AtMAP65-1 编码一种包含 587 个氨基酸残基的蛋白, 分子量为 65.8 kDa, pI 为 4.72。拟南芥组织培养细胞的同步化实验表明, AtMAP65-1 在整个细胞周期中都表达, 而且以特定的细胞周期模式与 MT 结合(Menges 等 2005)。间期, 与 CMTs

结合; M期, 定位在PPB; 纺锤体后期, 定位在2个半纺锤体微管的重叠区域内; 成膜体时期, 集中浓缩在中间带上并参与细胞板的形成(Smertenko等2004)。AtMAP65-1在所有的植物器官中都可以表达, 但花瓣和花粉囊除外, 如通过免疫荧光方法分析检测到AtMAP65-1蛋白在根表皮、子叶和下胚轴的细胞中与MT结合(Smertenko等2004; Chang等2005)。

Smertenko等(2004)通过定点突变法发现AtMAP65-1与MT的相互作用依赖于保守的三级结构。AtMAP65-1能增加MT聚合体的数量, 通过形成25 nm的交联桥使聚集的MT成束。Mao等(2005)还发现AtMAP65-1能促进微管蛋白聚合, 增强MT成核现象, 降低微管蛋白聚合的临界浓度, 以及稳定冷处理和稀释条件下的MT。

2.3.2 AtMAP65-2 通过激光共聚焦显微镜观察AtMAP65-2-GFP融合蛋白, 发现AtMAP65-2定位在整个细胞周期中。在M期, 定位在PPB上; 在前中期或中期, 修饰整个有丝分裂纺锤体; 在后期/末期的转换过程中, 集中在中间带上; 在成膜体时期, 与MTs协同定位(Li等2008)。

AtMAP65-2虽然不像AtMAP65-1那样可以参与MT的装配和微管蛋白聚合的成核, 但是可以稳定MT, 稳定性比AtMAP65-1更强。如在10 °C下AtMAP65-1可以稳定MT, 但是在1 °C下稳定作用就微乎其微了, 在冰冻条件下AtMAP65-1诱导的MT会完全分解, 而AtMAP65-2诱导的MT在冰冻条件下也不会被分解(Mao等2005; Smertenko等2004)。因而AtMAP65-2作为一种MT强稳定因子, 不仅能稳定MTs, 还参与微管组织结构的装配和微管动力学的调节(Li等2008), 在植物细胞适应环境, 如抵抗冷害和盐害等胁迫方面(Wang等2007)也起作用。

2.3.3 AtMAP65-3 MAP65-3在富含分裂细胞的特定组织中表达, 如: 根冠根尖分生组织、胚和器官原基(Caillaud等2008b)。它的表达模式和亚细胞定位都是通过转录和后转录机制来调控的。在G2/M的转换过程中, MAP65-3表达量达到高峰, 这意味着它可能参与早期的有丝分裂(Menges等2005); 在中期, MAP65-3定位在纺锤体阵列中, 参

与纺锤体的形成; 在中期/后期的转换过程中, MAP65-3与纺锤体装配检验点基因协同定位, 这表明MAP65-3是纺锤体装配检验点复合体的一部分(Menges等2005); 后期, MAP65-3定位在早期成膜体微管阵列中(Caillaud等2008b); 末期, MAP65-3定位在整个成膜体的中线上, 随着新细胞板的形成围绕在新细胞板周围, 进而推测它能稳定成膜体的中间区域(Caillaud等2008b)。

2.3.4 AtMAP65-4 与其他成员相比AtMAP65-4有其独特的定位模式, 通过AtMAP65-4-GFP融合蛋白标记观察表明, AtMAP65-4不像其他成员那样与CMTs、PPB和极微管(polar microtubule)结合, 而是定位于纺锤体微管并优先定位在纺锤体两极上, 这意味着它在有丝分裂过程中发挥作用。在中期/后期的转换过程中, MAP65-4表达量达到高峰, 而且它的转录活性也只有在有丝分裂时期才能被激活, 这表明它可能参与纺锤体的形成; 后期, AtMAP65-4-GFP随着纺锤体的解散而消失(Van Damme等2004b)。

MAP65家族的一些成员都存在一个保守的“毁灭盒”, 它是存在于所有细胞周期调控蛋白中的一段短的保守序列, 预示性的调控细胞周期中的蛋白丰度(Glotzer等1991)。这个“毁灭盒”共有的序列是R-XX-L-XXXX-N, 这里X可以是任何一个氨基酸残基。该序列能使蛋白质进入泛素介导的降解途径, 从而使其在细胞周期过程中快速降解。精氨酸和亮氨酸这2个保守氨基酸残基突变会导致蛋白产物抗降解, 并且导致细胞周期过程异常(Juang等1997)。在植物中, 细胞周期蛋白的降解依赖于靠近“毁灭盒”共有序列的一个基序的存在(Genschik等1998)。在烟草中周期蛋白(cyclin) B1就有“毁灭盒”的功能, 它能够在有丝分裂后期通过26S蛋白酶复合体使蛋白质降解(Genschik等1998; Criqui等2000)。在AtMAP65-4序列的N端就发现了一个与周期蛋白类似的保守的“毁灭盒”(Van Damme等2004b)。

2.3.5 AtMAP65-5 AtMAP65-5与AtMAP65-1类似, 在整个细胞周期中都可以表达, 但是AtMAP65-5的表达量从S期到M期会下降。在体外, AtMAP65-5与AtMAP65-1都能促进反-平行MT集

束(Gaillard等2008),都能增加抵抗MT-不稳定药物的抗性,如黄草消(oryzalin)。Van Damme等(2004b)发现AtMAP65-5定位在CMTs、PPB、早期成膜体和细胞板上,并参与胞间连丝的形成。Gaillard等(2008)在电镜下观察到AtMAP65-5与排列一致的微管束相结合,并且这些微管束形成平均间隔为25 nm的交联桥。同样AtMAP65-5也有一个与AtMAP65-4类似的保守的“毁灭盒”(Van Damme等2004b)。

2.3.6 AtMAP65-6 虽然目前AtMAP65-6的定位和功能还不是很清楚,但就现有的研究来看有其独特性。它不像其他成员那样稳定微管及微管结构,而是锚定细胞器。梁峰等(2008)用荧光显微镜观察到AtMAP65-6-GFP在拟南芥的根尖、下胚轴与根结合部、顶芽、叶表皮和叶肉细胞中有GFP荧光信号。有趣的是,有的植株整体都有荧光,有的仅在部分组织中有荧光,有的呈现细胞质定位,有的呈现细胞质和核区共定位。Mao等(2005)通过标记不同的拟南芥器官发现在线粒体的周围有很强的AtMAP65-6信号,因而推测AtMAP65-6与线粒体相关,在修饰线粒体并调节CMTs和线粒体中发挥作用。此外还发现,它能够诱导单独的MT形成致密的网状结构,这种网状结构可以抵抗高盐胁迫,其抗性高于AtMAP65-1,如AtMAP65-6诱导的MT可以抵抗高达500 mmol·L⁻¹的NaCl,而AtMAP65-1诱导的MT在100或200 mmol·L⁻¹时就会离散(Mao等2005)。

2.3.7 AtMAP65-8 AtMAP65-8的定位不同于MAP65家族的其他成员,它以点-线(dotted-line)方式标记CMTs。在有丝分裂中期,AtMAP65-8聚集在纺锤体两极;成膜体时期,定位在成膜体MT的负端。这表明AtMAP65-8与微管组织中心(microtubule organization center, MTOC)相关(Van Damme等2004a)。

到目前为止AtMAP65-7和AtMAP65-9的亚细胞定位和功能还尚未见报道。

3 MAP65家族的突变体表型分析

MAP65家族的突变体很少,目前报道的只有NtMAP65-1和AtMAP65-3/*PLE*,因而MAP65家族其他成员的突变体表型分析是以后研究的一个热

点。

NtMAP65-1分布于整个成膜体,并能被MAPK磷酸化,研究发现被MAPK磷酸化的NtMAP65-1主要定位在成膜体的中间区域,并通过促进MTs稳定性来调控成膜体的膨大。而NtMAP65-1的MAPK-非磷酸化过表达株系则使成膜体膨大延迟(Sasabe等2006)。

AtMAP65-3蛋白由*PLE*基因编码,Müller等(2002)从拟南芥根的形态发生突变体中筛选获得MAP65-3/*PLE*。MAP65-3/*PLE*突变体表现为根短而无规则膨大,根多核且细胞壁不完整,是典型的分生组织中细胞质缺陷型特征(Müller等2004)。

AtMAP65-3/*PLE*在细胞分裂时定位于重叠MT的中间区域,*ple*显型和MAP65-3/*PLE*的亚细胞定位对细胞质分裂起关键作用(Müller等2004)。脊椎动物PRC1和酵母Ase1P是MAP65(Hussey等2002)的同源物,这些基因的下调或消失会分别引起后期/末期微管阵列的混乱和多核细胞的积聚。Caillaud等(2008a)通过巨细胞的大量筛选和基因敲除方法获得少量线虫诱导感染的突变体。后来发现在线虫诱导巨细胞形成的早期,MAP65-3可表达,并参与巨细胞有丝分裂微管阵列的组装,这对巨细胞个体的发育有关键性作用(Caillaud等2008b)。

4 结语

MAP65家族部分成员的生物学特性、亚细胞定位和功能已有较为详细的研究。MAP65、Ase1、PRC1和肌球蛋白的系统树分析表明,它们从同一个祖先蛋白进化而来,都具有一段保守区域。这段保守区域的一致性反映了它们三级结构和功能的相似性,如:它们有类似的“毁灭盒”,有微管结合区域,且都受磷酸化的调控等。以抗体和GFP融合蛋白标记观察的结果显示,除了个别成员呈现细胞器定位以外,MAP65家族的大部分成员都存在于整个细胞周期中,定位于CMTs、PPB及有丝分裂的纺锤体和成膜体内。但在细胞分裂的不同时期,它们的表达量不同,使功能也不同。MAP65作为一种微管交联桥因子,可以稳定微管,抵抗微管的不稳定药物和冷害、盐害等非生物胁迫。

今后,在此领域应进一步了解MAP65家族是

如何调控CMTs的动态变化,至于体内和体外因素如何影响微管结构的组织和功能也应研究,这可以分别在生物和非生物胁迫下,分析基因沉默和过表达,进一步了解它们的生理、生化功能。此外,迄今细胞骨架参与的细胞信号转导途径的研究还较少,如果将胞内、外激素以及环境信号变化与MAPs的调控联系起来研究,则将有助于解析细胞骨架动力学和组织的信号转导网络,从而为细胞骨架增加更多的了解,进一步推动植物生长发育的研究。

参考文献

- 梁峰, 朱智芳, 杨清(2008). 拟南芥MAP65-6活体探针的构建. 商丘师范学院学报, 24(9): 96~99
- Barroso C, Chan J, Allan V, Doonan J, Hussey P, Lloyd C (2000). Two kinesin-related proteins associated with the cold stable cytoskeleton of carrot cells: characterization of a novel kinesin, DcKRP120-2. *Plant J*, 24(6): 859~868
- Caillaud MC, Dubreuil G, Quentin M, Perfus-Barbeoch L, Lecomte P, de Almeida Engler J, Abad P, Rosso MN, Favery B (2008a). Root-knot nematodes manipulate plant cell functions during a compatible interaction. *J Plant Physiol*, 165(1): 104~113
- Caillaud MC, Lecomte P, Jammes F, Quentin M, Pagnotta S, Andrio E, de Almeida Engler J, Marfaing N, Gounon P, Abad P, Favery B (2008b). MAP65-3 microtubule-associated protein is essential for nematode-induced giant cell ontogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20(2): 423~437
- Chan J, Jensen CG, Jensen LC, Bush M, Lloyd CW (1999). The 65-kDa carrot microtubule-associated protein forms regularly arranged filamentous cross-bridges between microtubules. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96(26): 14931~14936
- Chan J, Mao G, Smertenko A, Hussey PJ, Naldrett M, Bottrill A, Lloyd CW (2003). Identification of a MAP65 isoform involved in directional expansion of plant cells. *FEBS Lett*, 534(1-3): 161~163
- Chan J, Rutten T, Lloyd C (1996). Isolation of microtubule-associated proteins from carrot cytoskeletons: a 120 kDa map decorates all four microtubule arrays and the nucleus. *Plant J*, 10(2): 251~259
- Chang HY, Smertenko AP, Igarashi H, Dixon DP, Hussey PJ (2005). Dynamic interaction of NtMAP65-1a with microtubules *in vivo*. *J Cell Sci*, 118(Pt 14): 3195~3201
- Criqui MC, Parmentier Y, Derevier A, Shen WH, Dong A, Genschik P (2000). Cell cycle-dependent proteolysis and ectopic overexpression of cyclin B1 in tobacco BY2 cells. *Plant J*, 24(6): 763~773
- Gaillard J, Neumann E, Van Damme D, Stoppin-Mellet V, Ebel C, Barbier E, Geelen D, Vantard M (2008). Two microtubule-associated proteins of *Arabidopsis* MAP65s promote anti-parallel microtubule bundling. *Mol Biol Cell*, 19(10): 4534~4544
- Genschik P, Criqui MC, Parmentier Y, Derevier A, Fleck J (1998). Cell cycle-dependent proteolysis in plants: identification of the destruction box pathway and metaphase arrest produced by the proteasome inhibitor MG132. *Plant Cell*, 10(12): 2063~2076
- Glotzer M, Murray AW, Kirschner MW (1991). Cyclin is degraded by the ubiquitin pathway. *Nature*, 349(6305): 132~138
- Hussey PJ, Hawkins TJ, Igarashi H, Kaloriti D, Smertenko A (2002). The plant cytoskeleton: recent advances in the study of the plant microtubule-associated proteins MAP-65, MAP-190 and the *Xenopus* MAP215-like protein, MOR1. *Plant Mol Biol*, 50(6): 915~924
- Jiang W, Jimenez G, Wells NJ, Hope TJ, Wahl GM, Hunter T, Fukunaga R (1998). PRC1: a human mitotic spindle-associated CDK substrate protein required for cytokinesis. *Mol Cell*, 2(6): 877~885
- Jiang-Jie J, Sonobe S (1993). Identification and preliminary characterization of a 65 kDa higher-plant microtubule-associated protein. *J Cell Sci*, 105(Pt 4): 891~901
- Juang YL, Huang J, Peters JM, McLaughlin ME, Tai CY, Pellman D (1997). APC-mediated proteolysis of Ase1 and the morphogenesis of the mitotic spindle. *Science*, 275(5304): 1311~1314
- Li H, Mao T, Zhang Z, Yuan M (2007). The AtMAP65-1 cross-bridge between microtubules is formed by one dimer. *Plant Cell Physiol*, 48(6): 866~874
- Li H, Zeng X, Liu ZQ, Meng QT, Yuan M, Mao TL (2008). *Arabidopsis* microtubule-associated protein AtMAP65-2 acts as a microtubule stabilizer. *Plant Mol Biol*, 69(3): 313~324
- Lloyd CW (1991). *The Cytoskeletal Basis of Plant Growth and Form*. London, Academic Press
- Mao T, Jin L, Li H, Liu B, Yuan M (2005). Two microtubule-associated proteins of the *Arabidopsis* MAP65 family function differently on microtubules. *Plant Physiol*, 138(2): 654~662
- Menges M, de Jager SM, Gruijssem W, Murray JA (2005). Global analysis of the core cell cycle regulators of *Arabidopsis* identifies novel genes, reveals multiple and highly specific profiles of expression and provides a coherent model for plant cell cycle control. *Plant J*, 41(4): 546~566
- Müller S, Fuchs E, Ovecka M, Wysocka-Diller J, Benfey PN, Hauser MT (2002). Two new loci, *PLEIADE* and *HYADE*, implicate organ-specific regulation of cytokinesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 130(1): 312~324
- Müller S, Smertenko A, Wagner V, Heinrich M, Hussey PJ, Hauser MT (2004). The plant microtubule-associated protein,

- AtMAP65-3/*PLE*, is essential for cytokinetic phragmoplast function. *Curr Biol*, 14 (5): 412~417
- Pellman D, Bagget M, Tu YH, Fink GR, Tu H (1995). Two microtubule-associated proteins required for anaphase spindle movement in *Saccharomyces cerevisiae*. *J Cell Biol*, 130 (6): 1373~1385
- Rutten T, Chan J, Lloyd CW (1997). A 60-kDa plant microtubule-associated protein promotes the growth and stabilization of neurotubules *in vitro*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94 (9): 4469~4474
- Sasabe M, Soyano T, Takahashi Y, Sonobe S, Igarashi H, Itoh TJ, Hidaka M, Machida Y (2006). Phosphorylation of NtMAP65-1 by a MAP kinase down-regulates its activity of microtubule bundling and stimulates progression of cytokinesis of tobacco cells. *Genes Dev*, 20 (8): 1004~1014
- Sedbrook JC, Kaloriti D (2008). Microtubules, MAPs and plant directional cell expansion. *Trends Plant Sci*, 13 (6): 303~310
- Smertenko A, Saleh N, Igarashi H, Mori H, Hauser-Hahn I, Jiang CJ, Sonobe S, Lloyd CW, Hussey PJ (2000). A new class of microtubule-associated proteins in plants. *Nat Cell Biol*, 2 (10): 750~753
- Smertenko AP, Chang HY, Wagner V, Kaloriti D, Fenyk S, Sonobe S, Lloyd C, Hauser MT, Hussey PJ (2004). The *Arabidopsis* microtubule-associated protein AtMAP65-1: molecular analysis of its microtubule bundling activity. *Plant Cell*, 16 (8): 2035~2047
- Van Damme D, Bouget FY, Van Poucke K, Inze D, Geelen D (2004a). Molecular dissection of plant cytokinesis and phragmoplast structure: a survey of GFP-tagged proteins. *Plant J*, 40 (3): 386~398
- Van Damme D, Van Poucke K, Boutant E, Ritzenthaler C, Inze D, Geelen D (2004b). *In vivo* dynamics and differential microtubule-binding activities of MAP65 proteins. *Plant Physiol*, 136 (4): 3956~3967
- Wang C, Li J, Yuan M (2007). Salt tolerance requires cortical microtubule reorganization in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 48 (11): 1534~1547
- Wicker-Planquart C, Stoppin-Mellet V, Blanchoin L, Vantard M (2004). Interactions of tobacco microtubule-associated protein MAP65-1b with microtubules. *Plant J*, 39 (1): 126~134