

高等植物微管组织中心及其相关蛋白

王琦 杨坤 李艳红*

首都师范大学生命科学学院, 北京 100037

Microtubule Organizing Centers and Related Proteins in Higher Plants

WANG Qi, YANG Kun, LI Yan-Hong*

College of Life Science, Capital Normal University, Beijing 100037, China

提要 就高等植物微管组织中心及其相关蛋白质的研究进展作了简要介绍。

关键词 微管组织中心; 微管聚集中心; γ -微管蛋白

微管是在微管组织中心(microtubule organizing center, MTOC)起始装配的。在动物细胞中, MTOC是中心体, 中心体可随细胞周期进行复制, 并且在分裂期形成纺锤体的两极; 在酵母和真菌中, MTOC是纺锤体极体(spindle pole body, SPB)^[1]; 在大多数植物细胞中没有观察到类似中心体的结构, 甚至有一些人认为植物细胞可能不具有MTOC^[2]。事实上, 在低等陆生植物中存在结构上可辨别的MTOC, 如生毛体(blepharoplast)、多层结构(multilayered structure)、极性装配体(polar organizer)。而在高等植物中, 许多微管的成核和组织发生在核被膜(nuclear envelope)或其它内膜, 如质膜(plasmalemma)和光面内质网(smooth endoplasmic reticulum)上。在这些植物中, 可能是一种内膜起微管成核作用, 其它内膜起微管组织作用^[2]。大量的实验证实, 高等植物功能性的MTOC是细胞核表面(nuclear surface)^[1]。本文就高等植物MTOC及其可能涉及的蛋白质这些问题的研究展开简单讨论。

1 高等植物功能性的MTOC——细胞核表面

高等植物细胞微管的成核能力仅在细胞核表面得到证实。Mizuno^[3]发现, 经过冻-融处理的烟草细胞核或核颗粒具有微管成核作用, 成核的微管从细胞核表面或核颗粒呈放射状发出; 在活体体外实验中, 将冻-融处理的烟草细胞核或核颗粒与烟草或动物微管蛋白共同培养时, 发现微管也在细胞核或核颗粒表面聚合呈放射状发出。

如果植物细胞核表面具有类似动物中心体的功能, 则植物细胞核表面必须能够在无微管自发聚合的条件下进行成核, 并且还必须具备有定位或锚定微管负端的能力。Stoppin等^[4]和Joshi^[5]在玉

米细胞核的活体体外实验中观察到, 微管以类似于太阳形状锚定在细胞核上, 说明植物细胞核表面具有类似中心体的功能。

在植物细胞周期中, G2期细胞核表面微管的成核能力最强, 在末期新生成的子代细胞核也具有微管成核能力。这些微管还参与成膜体(phragmoplast)装配。G1期周质微管形成后, 还有少量微管围绕细胞核聚合。这些现象表明: 植物细胞核表面的成核能力是受细胞周期调控的, 调控因子可能包括周期蛋白依赖激酶等^[6]。

但有两个问题必须解决 (1) 当细胞进入分裂期, 细胞核已经解体, 并不存在细胞核膜, 此时的微管列阵, 即纺锤体、成膜体微管列阵是如何形成的? (2) G1期细胞的成核位点是否像中心体那样进行复制。

总之, 近些年来实验证据都支持这一观点, 即认为高等植物细胞核表面起微管成核中心作用。细胞核表面是仅仅起微管成核作用, 还是同时具有微管组织功能尚不清楚。Stoppin等^[4]推测细胞核被膜起微管组织作用。可是, Lambert^[7]则认为微管的装配可能起始于核膜的外围。到底为何, 尚需进一步研究。

2 高等植物MTOC的定位

2.1 高等植物MTOC的位置可能是动态变化的 Erhardt等^[8]在研究Spc98p植物同源物时, 发现AtSpc98p-GFP定位在细胞皮层, 并且提出在植物细胞中活跃着多个微管成核位点。Schmit^[9]也认

收稿 2004-09-20 修定 2004-12-08

资助 北京市科技新星计划项目(H013610020112)。

*通讯作者(E-mail: liyhzx@ceh.ac.uk, Tel: 010-68901692)。

为植物细胞皮层(cell cortex)和成膜体中可能存在第2个成核位点。2003年, Kumagai等^[10]首次使用绿色荧光蛋白报告系统(GFP reporter system)研究了烟草细胞从M到G1期转换过程中 γ -微管蛋白(γ -tubulin)在周质微管列阵(cortical array)中重新装配时的分布情况后, 认为烟草微MTOC的定位可能是动态变化的。

用免疫细胞化学方法(immunocytochemistry)分析抗 γ -微管蛋白的克隆G9抗体, 结果表明: 成膜体解体和微管在细胞核上聚合时, γ -微管蛋白聚集在细胞核上; 细胞核微管延伸向细胞皮层时, γ -微管蛋白也随微管扩散到细胞皮层; 从核延伸出来的微管降解作为周质微管列阵的组分时, γ -微管蛋白在细胞核表面和细胞皮层都能检测得到, 甚至在周质微管列阵开始横向装配, 且微管从核周围消失时也能检测得到 γ -微管蛋白。这些结果表明: 周质微管列阵从M到G1期重新装配时, γ -微管蛋白首先聚集在子代细胞核膜表面, 随后沿着微管从子代细胞核的伸长方向扩展到细胞的皮层。将GFP- γ -微管蛋白转入到从M到G1期转变过程中的细胞, 以7 min的时间间隔观察融合蛋白表达, 发现GFP- γ -微管蛋白0~14 min时在细胞核周围, 而从21 min开始 γ -微管蛋白逐渐扩散到细胞皮层。这进一步证实周质微管列阵最初是在子代细胞核膜表面进行装配, 随后进行的装配发生在细胞皮层。因此可以推断, MTOC的定位可能是动态变化的^[10]。

2.2 细胞周期中高等植物MTOC的定位

2.2.1 纺锤体形成 用识别 γ -微管蛋白特异序列的抗体标记植物细胞, 证实这个与 γ -微管蛋白相关的蛋白在前期细胞中与细胞核膜相联系, 并在纺锤体两极形成帽状分布。由于形成前期纺锤体的微管是连接在细胞核膜上的, 因此微管的成核中心也许仍然在细胞核膜上, 而在细胞破裂后由某种微管聚集中心(microtubule converging center, MTCC)控制纺锤体微管列阵。

微管如何形成植物纺锤体的具体机制目前仍不清楚。Smirnova和Bajer^[11]根据非洲血百合(*Haemanthus katherinae* Bak)胚乳细胞从间期微管骨架到早期纺锤体的转变过程中微管的行为, 认为MTCC在核膜破裂前可通过自我组装形成纺锤体的两极, 并且提出纺锤体的形成有3个明显的发展阶段: 第一阶段包括间期和早前期、早中

期, 此时从细胞核表面发散到细胞质中的间期微管网络重新装配, 并且在细胞核表面形成一个致密的笼状微管结构; 第二阶段包括早中期和早后期, 这一时期细胞可形成正常的早期纺锤体(具有两个极)或异常的早期纺锤体(单极或多极); 第三阶段包括早后期和前中期, 前中期刚刚开始时, 微管聚集中心和动粒(kinetochore)快速结合, 这时异常的纺锤体完全转变为正常的两个极的纺锤体^[12]。

2.2.2 分裂位点: 早前期带(preprophase band, PPB)和成膜体 早前期带主要是由紧密排列的微管形成围绕细胞中央板的“腰带”状的列阵, 起决定细胞分裂面的作用, 它能精确预示随后的有丝分裂将形成的新细胞壁的位置。 γ -微管蛋白定位在早前期微管带上, 也有新微管成核和聚集, 可是早前期微管带的组织中心在哪里也不清楚。有实验表明, 早前期微管带的形成可能是独立于细胞核结合微管的, 其组织中心可能不在细胞核膜上。细胞核结合微管可能提供一条“轨道”, MTOC在没有微管马达蛋白的作用下, 由细胞核膜运输到细胞皮层, 进而组织微管形成早前期微管带。

成膜体是一个极性复合物, 它与合成新细胞壁的物质运输有关, 也参与形成胞质分裂的细胞板, 其微管的正端集中在细胞的中央板上, 这些微管指示来源于高尔基体的囊泡向细胞板扩展方向的转运^[13]。 γ -微管蛋白是沿着扩增长成膜体的环分布的。成膜体列阵的形成涉及微管重新聚合及组织: 最初杆状阶段的成膜体微管可能来自于残余的纺锤体微管, 之后的环状阶段成膜体可能由重新激活的MTOC形成。成膜体微管的负端可能是连接在新生成的子细胞核膜上, 但是微管的合成及组织在分裂末期已经开始, 此时子细胞核尚未形成。因此, 成膜体的MTOC在哪里不太清楚。此外, 有实验表明成膜体可在非姐妹细胞核之间形成, 这一结果支持成膜体可自主装配形成^[14]。

2.2.3 间期周质微管的成核 在间期细胞中, 微管相互平行地排列于细胞膜下, 排列方向与细胞伸长轴相垂直, 并且呈螺旋式地分布在细胞长轴四周的侧面, 形成独特的周质微管列阵。外层微管列阵可以通过控制细胞壁微纤丝的沉积方向来控制细胞生长, 从而在植物形态建成过程中起重要的作用^[15]。

间期微管列阵的形成仍然是一个有争议的问

题。Jan^[14]提出, 间期微管的成核有两种模式。(1) 核周模式(perinuclear model): 微管的装配起始于子细胞核表面, 之后, 微管逐渐延伸到细胞皮层部位。在细胞皮层, 微管形成与细胞伸长轴相垂直排列的周质微管列阵。值得研究的是: ①在G1或G0期, 完整的细胞内到底有多少细胞核参与微管的起始; ②新的微管蛋白合成时的核周 γ -微管蛋白的荧光比较微弱的原因。(2) 皮层模式(cortical model): 微管的成核是在细胞皮层进行的, 并且在那里组织形成周质微管列阵。标记的 γ -微管蛋白以点状的形式清楚地定位在细胞皮层。在烟草悬浮细胞中, 细胞核膜延伸到细胞皮层的微管最初是与细胞伸长轴平行的, 垂直的微管列阵是后来形成的。所以, 推测周质微管列阵可能不是直接由细胞核膜聚合而成的微管组织形成的。另外, 有人还提出周质微管列阵的形成可能有两个过程, 成核中心是细胞核膜, 而组织中心是细胞皮层。因此, 这一模式在不同的生物中是否具有普遍性尚待进一步研究^[14]。

3 MTCC

1987年, Mazia^[16]提出了“可塑中心体”(flexible centrosome)的概念。他认为植物细胞中具有与动物中心体在本质上相同的物质, 这种“中心体”的形状可以是多种多样的, 如线状的、曲折的, 甚至是扩散的。但Smirnova和Bajer^[11]则认为植物微管的组织在本质上与动物不同, 他们提出了MTCC的概念。MTCC是具有聚集头部和分离尾部的锥形或扇形微管结构, 其具体形状取决于它们在细胞中的空间环境^[12]。MTCC在多数高等植物细胞中都有发现, 其中网球花属胚乳是MTCC研究最为详细的高等植物组织^[17]。MTCC可能既是微管成核的位点, 也是参与纺锤体形态发生的基本结构单位, 并且在核膜破裂前可以通过自我组装形成纺锤体的两极。最初纺锤体的极性是由MTCC决定的^[11, 17]。

MTCC有如下4个明显特征: (1) 具有聚集和分离的极性末端, 聚集端可侧向连接, 分离端可尾尾相连; (2) 致密环或小辅助成膜体(small accessory phragmoplast)的出现是趋向形成稳定微管构象的表现; (3) 在前中期型微管(prometaphase-type)和成膜体间缺少中期型(metaphase-type)微管排列; (4) MTCC具有生长和重新定位的能力^[17]。

MTCC定位在致密的微管列阵中, 其方向可

能由预先定位的微管极性直接决定^[1]。MTCC是动态变化的, 其动态性主要通过马达蛋白驱动的微管自我装配表现出来。在间期, MTCC头部与核被膜相连, 这一阶段中, MTCC逐渐改变方向, 其头部的指向逐步背离细胞核; 从前中期至末期的早期阶段, MTCC主要位于细胞质的两极区域, 它既可自由存在又可与染色体或微管束相连; 到达晚末期时, MTCC头部会与重建的核被膜相连, 该结构在成膜体区域经常出现^[11]。

4 高等植物MTOC可能涉及的蛋白质

4.1 γ -微管蛋白 γ -微管蛋白是MTOC的重要组成部分, 它广泛存在于真核生物细胞中^[8, 18~25]。1989年, Oakley等^[26]在一种丝状真菌——构巢曲霉(*Aspergillus nidulans*)中发现了基因mipa编码一个蛋白质, 氨基酸序列分析显示其属于微管蛋白家族, 但既不是 α -微管蛋白又不是 β -微管蛋白, 因而命名为 γ -微管蛋白。 γ -微管蛋白基因的断裂可引起生物的致死, 并且抑制纺锤体的形成^[6]。在拟南芥中已确认有2个 γ -微管蛋白基因, 在玉米中有4个 γ -微管蛋白基因被分离。这表明, 至少在一些物种中 γ -微管蛋白有多基因现象^[19]。

在真核生物体内, γ -微管蛋白主要有两种存在形式: γ -微管蛋白环式复合体(γ -tubulin ring complex, γ TuRC)和 γ -微管蛋白小复合体(γ -tubulin small complex, γ TuSC)。 γ TuRC含有大约10~14个 γ -微管蛋白以及至少6种其它相关蛋白; γ TuSC含有2个 γ -微管蛋白, 每个蛋白分子上结合2种相关的保守蛋白, 形成6S的小复合体^[20]。 γ TuSC中与 γ -微管蛋白结合的两种保守蛋白在酿酒酵母是Spc98p和Spc97p, 植物 γ -微管蛋白含有它们的同源物, 可能定位在细胞外层和成膜体; 植物Spc98p的同源物不与 γ -微管蛋白结合, 可能也不参与微管的成核, 而只是控制微管的动态性^[8]。有实验证明 γ TuSC是构成 γ TuRC的亚单位, 每个 γ TuRC环壁含有6~7个 γ TuSC。 γ TuRC可介导微管成核的起始, 具体机制目前尚不清楚。但人们已经提出了两种可能的微管成核起始分子模型, 即原丝模型(protofilament model)和模板模型(template model)。原丝模型中 γ TuRC作为一根部分或完整的微管原丝, 轴向整合到初生微管的管壁中, 从而诱导微管的成核起始; 而模板模型中 γ TuRC作为螺旋模板与微管原丝的负极端连接, 并为微管的形成提供生长平台^[20]。

与动物细胞相比,植物细胞 γ -微管蛋白的含量更丰富,主要存在于细胞质中,而细胞核 γ -微管蛋白的含量约占其总量的0.05%。在G2期细胞核中的 γ -微管蛋白的含量会增加。细胞流式仪分离G1期、G2期的细胞核,免疫杂交分析蚕豆(*Vicia faba*)细胞核中 γ -微管蛋白的含量,Pavla等发现G2期 γ -微管蛋白的含量比G1期增加了35%。Pavla等^[22, 23]还研究了拟南芥、玉米、蚕豆等6种植物 γ -微管蛋白的亚细胞分布,发现在不同亚细胞区室(compartment)中 γ -微管蛋白的含量都很高,提出亚细胞区室化中的 γ -微管蛋白可能是参与组织植物专一微管阵列及纺锤体形成的一个重要因子。

γ -微管蛋白定位在微管的负端。在动物细胞中, γ -微管蛋白总是与MTOC相连的;在植物细胞中, γ -微管蛋白的分布不同于动物细胞,它存在于所有的微管阵列中,并且在整个细胞周期中都能检测到。 γ -微管蛋白也定位于细胞核表面和分离染色体的着丝粒上;当核膜破裂后,人们还发现 γ -微管蛋白位于短着丝粒微管纤维上^[22, 23]。Shimamura等^[21]研究低等陆生生物地钱 γ -微管蛋白时发现, γ -微管蛋白与MTOC相连,并且在地钱单质体减数分裂中 γ -微管蛋白从早期I质体(plastid)表面到纺锤体,再从纺锤体到末期I成膜体和核表面,然后又重新回到早期II的质体表面依次进行转换。

γ -微管蛋白具有重要的生物学功能,它在微管的成核起始、装配和取向等方面起重要作用,也与有丝分裂纺锤体的形成以及细胞周期调控相关^[20]。 γ -微管蛋白还参与着丝粒微管间的相互稳定作用^[23]。Schroder等^[25]用Northern杂交分析 γ -微管蛋白RNA的水平,发现植物 γ -微管蛋白的表达与有丝分裂的能力有关。Horio和Oakley^[27]将拟南芥 γ -微管蛋白转入粟酒裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)中表达,发现高温下植物 γ -微管蛋白能结合到MTOC和成核微管的聚集处,并在上述酵母中无内源 γ -微管蛋白的情况下能维持细胞的生长和复制;而低温下微管的分布和细胞形态都发生了异常,细胞也被停滞在有丝分裂过程中。这说明 γ -微管蛋白对裂殖酵母细胞形态发育以及维持正常的间期微管阵列起重要作用。

4.2 中心蛋白(centrin) 中心蛋白是一种MTOC钙结合磷酸蛋白,分子量约为20 kD,属于EF手

性(EF-hand)超家族^[28~30]。Salisbury等^[29]首先在绿藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)中发现了中心蛋白。在这种绿藻中,中心蛋白参与细胞周期中基体的复制、分离、正确定位以及鞭毛的切除。

中心蛋白与钙调蛋白具有高度的同源性,含4个EF手性结构,代表着钙离子的可能结合位点;氨基端有保守的磷酸化区,与蛋白激酶A的序列一致,羧基端也有类似激酶A的磷酸化序列,推测中心蛋白的磷酸化可能与其功能密切相关^[28~30]。

高等植物的中心蛋白主要存在于细胞板、细胞核表面、有丝分裂的纺锤体两极^[27]以及成膜体和微粒体部分(microsomal fraction)^[6],在胞间连丝中也有发现。Stoppin-Mellet等^[28]从烟草中克隆到了两个中心蛋白的cDNA,发现烟草中心蛋白主要与微粒体相连,另一小部分位于细胞质的多聚蛋白复合物中,在细胞周期中烟草中心蛋白并未发生变化,也不与MTOC相连;可能参与胞质分裂细胞板的形成和Ca²⁺调节的胞内运输。

中心蛋白主要有两种功能:(1)参与MTOC的组装。该功能研究较多的是酵母CDC31p中心蛋白。衣藻的中心蛋白可能不对基体的复制起作用,但在突变体*vfl-2*中存在与基体相连的中心蛋白,可能还存在与基体复制相关的中心蛋白^[31]。(2)参与纤维的收缩。绿藻中心蛋白参与核-基体连接器的纤维以及连接基体间的纤维收缩^[32]。目前,植物中心蛋白的研究主要集中在低等植物,高等植物的相关研究报道较少,看来研究高等植物中心蛋白已势在必行。

4.3 烟草49 kD蛋白 Kumagai等^[1]从烟草BY-2细胞cDNA文库中分离到*tel 1*基因,其编码一49 kD的蛋白。该蛋白与在许多真核生物中保守的海胆MTOC 51 kD的蛋白同源。海胆51 kD蛋白在体内外实验中都参与微管的聚合,部分特征显示它是一个GTP结合蛋白,并且与多肽合成延伸因子(elongation factor 1 α , EF1 α)相关。EF1 α 是一个调控细胞骨架的调节因子,烟草BY-2细胞的49 kD蛋白质与EF1 α 也有高度的同源性。

活体体内、体外实验均发现烟草49 kD蛋白聚集在假定的MTOC,并且定位于微管靠近MTOC的一端。从微小原生质体(miniprotoplast)分离到的部分片段,具有形成“星体”的能力,用抗烟草49 kD蛋白的抗体KU-2标记“星体”,

激光共聚焦显微镜观察发现 49 kD 蛋白位于“星体”的中央部分, 靠近微原生质体部分的微管成核端。活体实验中, 49 kD 蛋白与微管相连, 在细胞周期中分布于整个细胞质。当烟草细胞处于 M 到 G1 期的转换点时, 烟草 49 kD 蛋白聚集在子代细胞的 MTOC 细胞核上^[1]。

5 结语

经过多年的研究, 人们对高等植物 MTOC 及其相关蛋白已有了较深刻的认识。 γ -微管蛋白的研究也为认识植物 MTOC 起了极大的推动作用。但是仍有许多亟待解决的问题。目前我们还不清楚在植物细胞周期中, 是否存在相同的 MTOC, 由于该 MTOC 的形变或重新分布而形成各个形态不同的微管列阵, 或是各个微管列阵具有完全不同的 MTOC, 各个微管列阵的转换取决于 MTOC 的转换; MTCC 和 MTOC 是何种关系也不清楚; 相对动物细胞, 植物细胞 MTOC 相关蛋白的研究明显落后。相信随着研究工作的不断深入, 这些问题在不久的将来会有所突破。

参考文献

- Kumagai F, Hasezawa S, Nagata T. Putative involvement of a 49 kDa protein in microtubule assembly *in vitro*. *Eur J Cell Biol*, 1999, 78(2):109~116
- Vaughn KC, Harper JD. Microtubule-organizing centers and nucleating sites in land plants. *Int Rev Cytol*, 1998, 181:75~149
- Mizuno K. Microtubule-nucleation sites on nuclei of higher plant cells. *Protoplasma*, 1993, 173:77~85
- Stoppin V, Marylin V, Anne-Catherine S et al. Isolated plant nuclei nucleate microtubule assembly: The nuclear surface in higher plants has centrosome-like activity. *Plant Cell*, 1994, 6:1099~1106
- Joshi HC. Microtubule organizing centers and γ -tubulin. *Curr Opin Cell Biol*, 1994, 6(1):54~62
- Canaday J, Stoppin-Mellet V, Mutterer J et al. Higher plant cells: γ -tubulin and microtubule nucleation in the absence of centrosomes. *Microsc Res Tech*, 2000, 149(5):487~495
- Lambert AM. Microtubule-organizing centers in higher plants. *Curr Opin Cell Biol*, 1993, 5(1):116~122
- Erhardt M, Stoppin-Mellet V, Campagne S et al. The plant Spc98p homologue colocalizes with γ -tubulin at microtubule nucleation sites and is required for microtubule nucleation. *J Cell Sci*, 2002, 115(11):2423~2431
- Schmit AC. Acentrosomal microtubule nucleation in higher plants. *Int Rev Cytol*, 2002, 220:257~289
- Kumagai F, Toshiyuki N, Natsuko Y et al. γ -tubulin distribution during cortical microtubule reorganization at the M/G1 interface in tobacco BY-2 cells. *Eur J Cell Biol*, 2003, 82(1):43~51
- Smirnova EA, Bajer AS. Microtubule converging centers and reorganization of the interphase cytoskeleton and the mitotic spindle in higher plant *Haemanthus*. *Cell Motil Cytoskel*, 1994, 27(3): 219~233
- Amie EF, Zacheus CW. Nuclear organization and chromosome segregation. *Plant Cell*, 1999, 11:523~534
- Otegui M, Stachelin LA. Cytokinesis in flowering plants: More than one way to divide a cell. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3:493~502
- Jan M. Microtubule-organizing centers in plants. *Trends Plant Sci*, 1997, 2(6):223~230
- Chaffey N, Barlow P, Barnet J. Structure-function relationships during secondary phloem development in an angiosperm tree, *Aesculus hippocastanum*: Microtubules and cell walls. *Tree Physiol*, 2000, 20:777~786
- Mazia D. The chromosome cycle and the centrosome cycle in the mitotic cycle. *Int Rev Cytol*, 1987, 100:49~92
- Smirnova EA, Bajer AS. Early stages of spindle formation and independence of chromosome and microtubule cycles in *Haemanthus* endosperm. *Cell Motil Cyskel*, 1998, 40(1):22~37
- 章国渝. γ -微管蛋白与细胞内微管的分子组装. *生命科学*, 1999, 11: 52~54
- 汤清秀, 王隆华. 植物微管研究进展. *植物生理学通讯*, 2000, 36(2): 158~164
- 董辉, 李越中, 胡玮. γ -微管蛋白研究进展. *生物化学与生物物理进展*, 2002, 29(5): 686~689
- Shimamura M, Brown RC, Lemmon BE et al. γ -tubulin in basal landplants: Characterization, localization, and implication in the evolution of acentriolar microtubule organizing centers. *Plant Cell*, 2004, 16: 45~59
- Pavla B, Věra C, Bettina H et al. Nuclear γ -tubulin during acentriolar plant mitosis. *Plant Cell*, 2000, 12(3):433~442
- Pavla B, Cenklova V, Sulimenko V et al. Distribution of γ -tubulin in cellular compartments of higher plant cells. *Cell Biol Int*, 2003, 27(3):167~169
- Drykova D, Cenklova V, Sulimenko V et al. Plant γ -tubulin interacts with $\alpha\beta$ -tubulin dimers and forms membrane-associated complexes. *Plant Cell*, 2003, 15(2):465~480
- Schroder J, Kautz K, Wernicke W. γ -tubulin in barley and tobacco: Sequence relationship and RNA expression patterns in developing leaves during mitosis and post-mitotic growth. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43(2):224~249
- Oakley CE, Oakley BR. Identification of γ -tubulin, a new member of the tubulin superfamily encode by *mipA* gene of *Aspergillus nidulans*. *Nature*, 1989, 338:662~664
- Horio T, Oakley BR. Expression of Arabidopsis γ -tubulin in fission yeast reveals conserved and novel functions of γ -tubulin. *Plant Physiol*, 2003, 133(4):1926~1934
- Stoppin-Mellet V, Jean C, Lambert AM. Characterization of microsome-associated tobacco BY-2 centrin. *Eur J Cell Biol*, 1999, 78:842~848
- Salisbury JL, Harper JD, Vecchio AJ et al. Centrin homologues in higher plants are prominently associated with the developing cell plate. *Protoplasma*, 1997, 196:224~234
- 贺晓静, 梁爱华. 中心蛋白研究进展. *细胞生物学杂志*, 2002, 24(6): 328~332
- Irena I, Mark DR. Fine structure analysis of the yeast centrin, Cdc31p, identifies residues specific for cell morphology and spindle pole body duplication. *Genetics*, 2001, 157(2):503~518
- Middendorp S, Kuntziger T, Abraham Y et al. A role for centrin 3 in centrosome reproduction. *J Cell Biol*, 2000, 148(3): 405~416