

植物微管动态的研究进展

王超, 侍福梅 (聊城大学生命科学学院, 山东聊城 252059)

摘要 综述了微管的动态特性及其在植物细胞形态建成、胞内信号转导和应答环境胁迫等方面的动态行为与功能。

关键词 微管; 动态; 信号转导; 环境胁迫

中图分类号 S311 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2009)26-12501-02

Research Progress on Microtubule Dynamics in Plants

WANG Chao et al (Life Science College of Liaocheng University, Liaocheng, Shandong 252059)

Abstract The dynamic characteristics of microtubules in plants and its dynamic behavior and function in cells morphogenesis, intracellular signal transduction and environmental stress response were summarized.

Key words Microtubule; Dynamics; Signal transduction; Environmental stress

微管(microtubule, MT)是真核生物中普遍存在的蛋白纤维结构,1963年最早发现于侧柏和水螅的细胞中,并被命名为微管^[1-2]。微管与植物的微丝(microfilament, MF)和中间纤维(intermediate filament, IF)共同组成植物细胞骨架,与骨架结合蛋白共同参与细胞分裂、生长、成核、胞内物质运输及形态发育等许多生理生化过程^[3-4]。

1 微管的结构及动态组装特性

微管的基本组成单位是微管蛋白(tubulin),包括 α -微管蛋白、 β -微管蛋白和 γ -微管蛋白。 α -微管蛋白和 β -微管蛋白通过非共价键头尾相连形成微管蛋白异二聚体,微管蛋白二聚体线性排列形成直径4~5 nm、分子量约为100 kDa的原纤丝。原纤丝通过侧向连接形成微管壁。13条原纤丝平行排列构成中空管状的微管。

微管骨架具有不断解聚和聚合的动态特性,即单根微管在聚合态和解聚态之间随机转换。这一特性使得微管系统可以快速地重组以适应环境和生长发育的需要。动态的微管系统包括4种微管阵列,分别为间期周质微管阵列、早前期微管带、纺锤体、成膜体微管阵列。在植物活体细胞的各周期中,这些微管阵列都是高度动态的。动态微管与微管蛋白之间处于一个不断组装和去组装的转换中,微管的动态特性也称为微管解聚组装模型。目前微管的动态组装特性主要被描述为2种模型,踏车运动和动态不稳定模型。微管的动态和微管阵列的组织通常受微管结合蛋白(microtubule associated protein, MAP)的调控。目前,微管骨架的动态特性越来越受到人们的关注。

2 微管参与植物细胞的形态建成及胞内物质转运

植物发育过程中,不同类型的细胞具有不同的细胞形态以适应不同的功能需要。这些细胞的形态建成与多种植物细胞骨架密切相关。微管在确定并保持细胞生长的方向性上发挥着重要作用,用微管特异性药剂处理植物叶片表皮铺板细胞,破坏微管阵列之后细胞形态出现异常^[5]。Thitamadee等筛选出了微管蛋白 α -tubulin的突变体left1和left2^[6],突变体植株细胞的微管处于不稳定状态导致生长出

的植株的根、下胚轴、叶片等器官均表现为螺旋生长。微管特异性药物处理还可导致各向异性生长的细胞改变原来的极性生长方向^[4]。Collings等发现,促进微丝解聚的药物可加剧微管解聚,直接影响微管二聚体的状态,说明在调节细胞向异性生长过程中微管和微丝的动态对话起着非常重要的作用^[7]。

在胞内运输和定位中,微管骨架也起着重要作用。参与胞内物质运输的细胞骨架和马达蛋白质依赖于微管的驱动蛋白和动力蛋白以及微丝的肌球蛋白。通常认为,胞内物质的长途运输沿微管进行,而微丝在短途运输中发挥着重要作用,即微管在许多马达蛋白的辅助下起着胞内物质运输的轨道作用,破坏微管可影响细胞内的物质运输。在真核细胞内,mRNA必须运送到细胞质的特定部位才能进行翻译, RNA蛋白复合体就是沿着微管或微丝的轨道移动的^[8-9]。然而目前细胞内物质定向运输的分子机理尚不清楚。

3 微管骨架的信号功能

微管参与植物细胞信号传递的功能成为近年来的研究重点。微管是植物细胞的重要组分,具有高度保守的动态特性,同时可与细胞中许多因子结合发挥传递运输的作用。当细胞受到内部或外部刺激后,细胞质会发生快速的动态重组,这些变化大多需要微管骨架的介导。

周希明等研究发现,在细胞内添加药物破坏微管解聚、聚合的正常动态可显著抑制保卫细胞全细胞内向钾电流,说明微管的正常动态变化具有参与调节保卫细胞质膜上 K^+ 通道的活性,从而参与调节气孔运动^[10]。

Huang等报道,促进微管聚合的药物预处理抑制乙酰胆碱(Ach)诱导的气孔开放及原生质体膨胀,表明微管结构的破坏影响Ach诱导的气孔开放以及原生质体膨胀^[11]。

张永梅等认为,NO可能是通过调节胞内 Ca^{2+} 促进微管骨架系统重排,进而影响气孔开关运动的^[12]。

此外,在许多基本的细胞应答反应过程中,众多的信号传递链都与MAP有关。例如,细胞骨架结合蛋白ADF/cofilin、profilin等被认为是连接上游信号因子和下游细胞骨架动态转变的传递者^[13]。

这些报道都间接或直接表明微管骨架是信号转导过程中的重要因子,但有关信号与微管互作的报道较少,且信号与微管相互间的作用机制尚不清楚。

基金项目 国家自然科学基金资助项目(30800585)。

作者简介 王超(1979-),男,山东茌平人,硕士,讲师,从事分子细胞生物学研究。

收稿日期 2009-05-11

4 微管响应生物与非生物胁迫的动态变化

植物细胞微管受到外界环境刺激时也始终保持着动态特性,并响应外界生物或非生物胁迫发生相应的动态重排。微管的这种动态转换可参与或协助防卫物质形成天然防御屏障,从而抵抗病原菌的进一步入侵^[14-15]。

真菌 *Gigaspora margarita* 侵入野生型 *Lotus japonicus* 时,入侵部位微丝、微管呈放射状环绕排列^[16]。拟南芥与卵菌纲病害 oomycete 互作中,菌丝侵染位点可附着在胞下发生细胞质聚集,微丝在侵染位点发生动态重组,呈放射状聚集;微管在侵染位点直接解聚,不形成放射状聚集^[17-18]。Yuan 等研究发现,拟南芥悬浮细胞在响应大丽轮枝菌毒素胁迫反应中,微管比微丝更快发生动态变化^[19]。Wang 等研究发现,拟南芥受到盐胁迫时周质微管发生重组,因此认为微管重组是植物耐盐的一种主动防卫机制^[20]。

微管在植物抵抗环境胁迫的防卫反应中发挥着重要作用,但微管的重排机理十分复杂,微管动态重排的多样性和复杂性是很多因素共同作用导致的,其潜在的信号转导通路及在防卫反应中的具体作用机制还有待进一步研究。

5 展望

(1) 微管系统在细胞的生命活动中扮演着十分重要的角色。随着细胞生物学与生物物理、生物化学、遗传学、分子生物学、生物信息学等其他学科的交叉,微管的动态特性研究及微管功能将日益受到关注。微管蛋白与微管结合蛋白是微管骨架系统结构和功能的必需组分,与微管的组装、去组装动态特性密切相关。

(2) 随着研究的不断深入,人们对植物微管的结构、组织、行为和蛋白的生化特性及蛋白或微管的调控等都将有更深的了解。

参考文献

- [1] LEDBETTER M C, PORTER K R. A "microtubule" in plant cell fine structure[J]. *J Cell Biol*, 1963, 19: 239 - 250.
- [2] SLAUGHTERBACK D B. Cytoplasmic microtubules I[J]. *Hydra J Cell Biol*, 1963, 18: 36 - 37.
- [3] STAIGER C J. Signaling to the actin cytoskeleton in plants[J]. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 2000, 51: 257 - 288.
- [4] WASTENEYS G O, GALWAY M E. Remodeling the cytoskeleton for growth and form: an overview with some new views[J]. *Annual Rev Biol*, 2003, 78: 691 - 722.
- [5] MATHUR J. Cell shape development in plants[J]. *Trends Plant Sci*, 2004, 9: 583 - 590.
- [6] THITAMADEE S, TUCHIHARA K, HASHIMOTO T. Microtubule basis for left-handed helical growth in *Arabidopsis*[J]. *Nature*, 2002, 417: 193 - 196.
- [7] COLLINGS D A, LILL A W, HIMMELSPACH R, et al. Hypersensitivity to cytoskeletal antagonists demonstrates microtubule-microfilament cross-talk in the control of root elongation in *Arabidopsis thaliana*[J]. *New Phytologist*, 2006, 170: 275 - 290.
- [8] OKITA T W, CHOI S B. mRNA localization in plants: targeting to the cell's cortical region and beyond[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5: 553 - 559.
- [9] HAMADA S, ISHIYAMA K, CHOI S B, et al. The transport of prolamine RNAs to prolamine protein bodies in living rice endosperm cells[J]. *Plant Cell*, 2003, 15: 2253 - 2264.
- [10] 周希明, 武维华, 袁明, 等. 气孔保卫细胞微管对质膜上钾离子通道的调节作用[J]. *科学通报*, 1999, 44(9): 951 - 954.
- [11] HUANG R F, WANG X C, LOU C H. Stomatal opening induced by acetylcholine is associated with cytoskeletal components[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 6: 12 - 16.
- [12] 张永梅, 吴忠义, 王学臣, 等. 拟南芥保卫细胞微管骨架的重排参与 NO 诱导的气孔关闭[J]. *科学通报*, 2008, 53(3): 293 - 298.
- [13] DROBAK B K, FRANKLIN-TONG V E, STAIGER C J. The role of the actin cytoskeleton in plant cell signaling[J]. *New Phytologist*, 2004, 163: 13 - 30.
- [14] THORDAL-CHRISTENSEN H. Fresh insights into processes of nonhost resistance[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6: 351 - 357. [15] HASHIMOTO T, KATO T. Cortical control of plant microtubules[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2006, 9: 5 - 11.
- [16] GENRE A, BONFANTE P. Epidermal cells of a symbiosis-defective mutant of *Lotus japonicus* show altered cytoskeleton organisation in presence of a mycorrhizal fungus[J]. *Protoplasma*, 2002, 219: 43 - 50.
- [17] TAKEMOTO D, JONES D A, HARDHAM A R. GFP-tagging of cell components reveals the dynamics of subcellular re-organization in response to infection of *Arabidopsis* by oomycete pathogens[J]. *Plant J*, 2003, 33: 775 - 792.
- [18] HARDHAM ADRIENNE R. Cell biology of plant-oomycete interactions[J]. *Cellular Microbiology*, 2007, 9(1): 31 - 39.
- [19] YUAN H Y, JIA Z Q, LI Y, et al. *Verticillium dahliae* toxin induced alterations of cytoskeletons and nucleoli in *Arabidopsis* suspension cells[J]. *Protoplasma*, 2006, 229: 75 - 82.
- [20] WANG C, LI J J, YUAN M. Salt tolerance requires cortical microtubule reorganization in *Arabidopsis*[J]. *Plant cell physiology*, 2007, 48(11): 1534 - 1547.
- [1] LEDBETTER M C, PORTER K R. A "microtubule" in plant cell fine structure[J]. *J Cell Biol*, 1963, 19: 239 - 250.
- [2] SLAUGHTERBACK D B. Cytoplasmic microtubules I[J]. *Hydra J Cell Biol*, 1963, 18: 36 - 37.
- [3] STAIGER C J. Signaling to the actin cytoskeleton in plants[J]. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 2000, 51: 257 - 288.
- [4] WASTENEYS G O, GALWAY M E. Remodeling the cytoskeleton for growth and form: an overview with some new views[J]. *Annual Rev Biol*, 2003, 78: 691 - 722.

(上接第 12439 页)

- kidney by three bioflavonoids and dehydrogenase in guinea pig their interactions with gossypol[J]. *Acta Pharmacologica Sinica*, 2002, 23(1): 92 - 96.
- [24] 祝水金, 季道藩, 汪若海. 澳洲野生棉种子叶色素腺体延缓形成的组织结构观察[J]. *棉花学报*, 1998, 10(2): 81 - 87.
- [25] 刘鸿先, 曾韶西, 王以柔, 等. 低温对不同耐寒力的黄瓜幼苗子叶各细胞中超氧化物歧化酶的影响[J]. *植物生理学报*, 1985, 11(1): 48 - 57.
- [26] 邓德旺, 李梦久. 低酚棉与普通陆地棉超氧化物歧化酶及酯酶的比较研究[J]. *华北农学报*, 1991, 6(4): 43 - 47.
- [27] JING W, HONG Z, RANDY D A. Overexpression of an *Arabidopsis* peroxisomal ascorbate peroxidase gene in tobacco increases protection against oxidative stress[J]. *Plant Cell Physiology*, 1999, 40(7): 725 - 732.
- [28] 张文利, 沈文飏, 叶茂炳, 等. 植物顺乌头酸酶及其生理功能[J]. *植物生理学通讯*, 2003, 39(4): 391 - 398.
- [29] 刘强, 赵南明, YAMAGUCHI S K, 等. DREB 转录因子在提高植物抗逆性中的作用[J]. *科学通报*, 2000, 45(1): 11 - 16.

- [30] 孙雪, 马斌, 周成旭. 蛋白核小球藻核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶小亚基部分基因序列的克隆与分析[J]. *海洋科学*, 2008, 32(3): 40 - 43.
- [31] 王国泽, 茅林春, 潘忻. 植物磷脂酶 D 对环境胁迫的响应和传导信号的功能[J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2005, 33(2): 147 - 153.
- [32] 黄欣, 彭克勤, 周浩, 等. 植物中热激蛋白的研究进展[J]. *湖南农业科学*, 2007(4): 55 - 57.
- [33] 陈玉芹, 王喆. 植物翻译控制肿瘤蛋白的分子结构特征与功能预测分析[J]. *生物技术通报*, 2008(2): 105 - 112.
- [34] 白文艳, 赵立青, 李振鹏, 等. 玉米非特异性脂转移蛋白的 cDNA 克隆和表达及表达产物的钙调素结合活性分析[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(5): 570 - 576.
- [35] HUANG B, LIU J Y. Cloning and functional analysis of the novel gene GhDBP3 encoding a DRE-binding transcription factor from *Gossypium hirsutum*[J]. *Biochim Biophys Acta*, 2006, 1759(6): 236 - 239.