植物中间纤维研究进展

赵大中 陈丹英 杨 澄 翟中和
(北京大学生命科学学院, 北京 100871)

摘要 中间纤维(intermediate filament, IF)是细胞骨架系统中最为复杂而又十分重要的一种类型. 高等动物细胞中间纤维于60年代末陆续被发现. 80年代以来其分子水平的研究已非常广泛和深入. 90年代, 低等后生生物包括昆虫细胞中存在IF的事实也被广泛承认. 而植物细胞中是否存在IF? 这一问题一直吸引着大批科学工作者的兴趣. 英国Lloyd实验室较早开展植物IF的研究工作, 他们曾观察到植物细胞中存在7 nm抗去垢剂的纤维束, 并存在类似IF的抗原. 自1987年以来, 北京大学细胞生物学研究室运用多种实验技术, 从不同角度对植物细胞IF进行了系统的研究. 首先在多种高等植物不同组织的细胞中证实IF的存在: 首次观察到胞质中10 nm的纤维网络, 其主要蛋白成分能与动物角蛋白抗体进行免疫交叉反应, 并能在体外重组装为10 nm的纤维; 继而在低等植物细胞与原生动物细胞中取得类似结果. 与此同时, 还系统研究了植物细胞核纤层(nuclear lamina)结构、成分与组装. 上述结果已被广泛引用并在国外一些实验室得到重复与证实. 同时应该强调, 要最终证明植物IF的存在必须有其基因或蛋白质序列的信息. 由于动植物细胞的差异, 这一工作目前还存在不少困难与疑点, 植物中间纤维本质的阐明尚待时日.

关键词 **中间纤维 植物细胞**

在典型的高等真核细胞中, 细胞骨架由3种不同类型的纤维系统构成: 微管(microtubule, 25 nm)、中间纤维(intermediate filament, IF, 8~10 nm)和微丝(microfilament, 6~7 nm). 在这些骨架系统中, 还存在着相当数量的骨架结合蛋白, 它们将骨架及细胞器彼此联系起来. IF是细胞骨架组分中最为复杂的一种, 每一种哺乳动物通常具有30种以上的IF蛋白, 在人类全身细胞中, 大约有50种以上的IF基因在不断表达[1]. 近十几年来, 随着分子生物学技术的进步与发育生物学研究的深入, 动物IF的研究, 如在IF蛋白的分子结构、IF蛋白的自组装机理、IF基因在发育和分化过程中的表达、IF与疾病发生的关系、IF的生物学功能及非动物细胞内IF存在的证实等方面取得了大量新的成果. 自从60年代中期在动物细胞中发现IF以来, 在非高等动物细胞中是否存在类似动物细胞的中间纤维网络体系一直吸引着大批科学家的注意, 所取得的结果也引起了广泛、激烈的讨论. 英国的Lloyd实验室于1982年开始植物IF的研究工作. 他们用高盐及非离子去污剂处理悬浮培养的胡萝卜细胞, 然后用负染技术在电子显微镜下观察到一些直径7 nm的纤维束(fribrillar bundles, FBs), 称之为"抗去垢剂骨架"[2], 它们一端与核相连, 另一端偶尔发散成纤维与胞质微管共分布, 用免疫胶体金技术证明植物细胞中存在类似IF的抗原, 但未观察到10 nm的纤维[3]; 植物细胞中的某些成分与动物的角蛋白单抗有免疫交叉反应[4], 利用动物的抗广谱性IF抗体(anti-IFA)在植物细胞中可以识别50与68 ku两种多肽[5]; Hargreaves等人[6]分离纯化纤维蛋白, 发现58与52 ku两种蛋白能在体外自组装成10 nm的纤维和纤维束. Lloyd根据他们实验室的工作认为, 在植物细胞中存在IF的抗原, 但不一定能形成一个贯穿胞质的IF网络体系. Lloyd实验室的工作推动了植物IF存在的研

究, 但最终未对植物细胞中 IF 的存在提供足够的证据, 也没有进一步研究纤维蛋白的成分及性质.

目前主要有 4 类证据能够支持在植物细胞、低等后生动物、原生动物中存在 IF: ( ) 通过免疫交叉反应发现类 IF 蛋白; ( ) 细胞内存在类 IF 网络结构(包括免疫荧光) ; ( ) 类 IF 蛋白的溶解特性及其他一些生物物理和生物化学特性(如自组装) ; ( ) cDNA 或蛋白质序列信息. 利用前 3 类证据, 已有大量文章报道在各种各样的非高等动物细胞中证实 IF 的存在. 而第 4 类证据最具有说服力, 因为一旦得到 cDNA 序列, 据其推测得到的氨基酸序列如果能与已知的 IF 序列同源且表现出明显的 IF 蛋白的分子特征, 那么就得到了这些细胞中存在 IF 的最具可信度的证据. 然而令人遗憾的是, 至今获得确切的序列信息的研究材料很少.

在早期脊索动物中, 获得了 IF 的 cDNA 与基因组 DNA[7]; 在一些软体动物甚至在果蝇中也发现了 IF 的序列[8~10], 这十分清楚地表明昆虫中存在着 IF. 可靠的序列信息加之免疫学、结构学方面的证据, 在低等的后生动物, 包括昆虫中存在 IF 这一事实已得到广泛的承认[11,12]. 但植物及原生动物中是否存在 IF 的问题一直悬而未决.

Numata 和 Watanabe[13] 在四膜虫中发现了一种 49 ku 的蛋白, 它的某些化学特性类似动物 IF 蛋白并且能在体外形成 14 nm 的纤维. 利用这种蛋白制成的抗体在体内能标记出网状结构[14]. 而其 cDNA 序列却表明它是一种柠檬酸合成酶[15]. 他们进一步证实这个 cDNA 克隆表达的融合蛋白确实具有柠檬酸合成酶的特性. 令人不解的是, 这种蛋白在线粒体中表现出可溶性, 在细胞质中却表现细胞骨架的抗去污剂的不溶特性. 在细胞中, 难道单个基因的单个表达产物会具有两种互不相干的功能吗? 这个问题的答案并非仅此一例: 1989 年即有实验证实动物的眼晶状体蛋白不仅具有酶活性, 而且还具有细胞骨架的功能[16], 这支持了“一个基因两种功能”的假说, 即所谓的“基因共享”. 如果有更多的实验证实这一发现, 原有的关于细胞骨架的功能与结构关系的概念将遇到挑战.

在其他纤毛虫类, 如变形虫、Nyctotherus 中亦有 IF 存在证据的报道[17,18]. 在 Nyctotherus 中发现其蛋白成分与波形纤维蛋白抗体有交叉反应, 并且在电子显微镜下确实观察到了 10 nm 的网络结构[19].

在真菌中也有类似的实验证据报道. 在几种不同的真菌中发现了与 IF 直径相似的纤维网络. 较有说服力的是在一种被称做 Neurosporacrassa 的雪花突变体中观察到束状纤维, 它的成分为 59 ku 的蛋白, 能与一种广谱的 IF 抗体(IFA) 有中等的交叉反应, 但进一步的分析却不能证明其与 IF 蛋白有相似性, 而与酵母颈状纤维蛋白的关系更密切[20,21]. 在酵母中, Georgatos 等人[22] 不仅发现了两种 lamin 的类似物, 并且发现了 58 ku 的 lamin 受体, 但直至现在还未见进一步的有关其分子生物学证据的报道.

Pruss 等人[23] 制备了一种被称作 IFA 的单克隆抗体, 它能识别 IF 蛋白杆状区螺旋区 2 尾部的 12 个氨基酸左右的序列, 大多数的动物 IF 蛋白都能与之发生免疫交叉反应, 只有少数例外. 这是一个研究原生动物及植物 IF 的重要工具, 被广泛用于类 IF 蛋白的免疫印迹鉴定和免疫荧光定位. Frederick 等人[24] 利用 IFA 鉴定植物核中的抗原, 在抽提的豌豆的核成分中发现了 60 与 65 ku 两种交叉反应蛋白; 免疫荧光及免疫胶体金都显示 IFA 的抗原定位于核基质中, 但分布弥散, 并不特异地集中于核周边. 可以认为, 如果植物核中存在类 lamin 蛋白, 其分布方式与动物核中可能有所不同. McNulty 和 Saunder[25] 提供了类似的实验证据, 他们根据动

物 lamin 抗体的免疫交叉反应发现了 4 种植物 lamin 成分: 包括 A, 两种 B 的异构体和 C, 分子量在 58~ 68 ku 间. 但免疫荧光观察表明形态上依然很模糊, 不同于动物核中 lamin 的典型分布. 另一篇文章报道了 2 个分子量分别为 71 与 46 ku 的类 lamin 蛋白[26], 这两种蛋白都可以被核基质结合的激酶磷酸化. 由于动物 lamin 蛋白在核膜崩解时被磷酸化, 所以这个发现为确证这两种蛋白是 lamin 蛋白提供了进一步的证据.

Mizuno[27] 从绿豆幼苗中提取了一种可溶的分子量为 50 ku 的碱性蛋白 P50, 与中间纤维蛋白相似, 它可在体外组装成 7~ 10 nm 粗的纤维. 利用这种蛋白制备两个单克隆抗体在动物培养细胞中能标记出类 IF 网络样的结构, 在植物细胞中却如同微管特异抗体一样识别纺缍体与成膜体, 而且 P50 能在体外刺激微管的形成并能保持其稳定性. 作者认为部分 P50 在分裂期的细胞中与微管相结合, 其余的则形成中间纤维状结构. 至于 P50 是否是 IF 蛋白, 还有待于对其性质及功能做进一步的研究. 近年德国 Traub 实验室在绿藻的单细胞内利用整装电子显微镜技术观察到直径 10 nm 的 IF 网络体系, 但提取的蛋白与 IFA 抗体无交叉性反应, 而一种抗 lamin 蛋白的抗体可以识别分子量为 47, 64 与 76 ku 的 3 种蛋白. 这一发现对研究 IF 的功能及进化具有重要意义[28].

自 1987 年以来, 北京大学细胞生物学研究室利用选择性抽提结合电子显微镜、免疫胶体金、扫描隧道显微镜(STM)、免疫印迹与体外组装等技术从不同角度对植物及原生动物中 IF 的存在进行了系统的研究, 取得的结果受到了国际上广泛的重视与承认. 苏菲等人[29~ 31] 参照动物细胞提取 IF 的方法, 对玉米叶肉细胞用非离子去垢剂与高盐溶液等进行选择性抽提后, 首次在电子显微镜下观察到 10 nm 的纤维网络, 并且发现其蛋白成分与动物细胞角蛋白的单克隆抗体有免疫交叉反应. 杨澄等人[32~ 34] 以胡萝卜悬浮培养细胞、白菜叶肉细胞为材料, 利用整装及 DGD 包埋去包埋电子显微镜技术观察到直径 10 nm 的纤维网; 免疫印迹结果表明植物细胞中存在着 64, 58, 52 ku 3 种类碱性角蛋白与 50 ku 的类酸性角蛋白两类蛋白成分, 而且这些蛋白在体外能组装成直径 10 nm 的纤维丝. 进一步运用扫描隧道显微镜(STM) 与高分辨电子显微镜对植物中间纤维的装配过程进行了观察, 可观察到植物 IF 分子的二聚体、四聚体, 因而推测其单丝可能由 8 个四聚体以半分子交错方式形成[35]. 此外, 对植物细胞 IF 蛋白的体外组装条件也进行了分析研究, 最适合的 pH 值为 8.0, 这与动物 IF 蛋白的体外组装条件相似, 而且 Mg^{2+} 有助于装配, Ca^{2+} 有利于去组装[36]. 吴冬兰等人[37] 提取玉米和烟草的 DNA 与兔的角蛋白 cDNA 片段 *RB*$_3$ 进行点杂交, 呈现较强的阳性反应, 说明植物基因组中存在角蛋白基因的同源序列. 罗正等人[38] 应用选择性抽提与生物化学技术, 分离纯化了豌豆根尖细胞 58, 52 ku, 白菜子叶 52 ku 和胡萝卜悬浮培养细胞 64 ku 类角蛋白, 测定了它们的氨基酸组成, 结果表明上述类角蛋白与动物角蛋白在氨基酸组成上有较大的相似性. 最近在模式植物拟南芥细胞中证明存在 IF, 同时纯化了两种植物类角蛋白, 对其部分氨基酸序列进行了分析, 并且以动物 IF 蛋白的一段保守序列为引物, 利用 RT-PCR 技术得到了一个相关的 cDNA 片段(作者未发表资料).

在低等植物材料的研究方面, 蔡树涛等人[39, 40] 在寇氏隐甲藻细胞(原始真核细胞) 中发现了直径 10 nm 的 IF 网络体系, 其成分主要是 67 ku 的类角蛋白, 而且它能够在体外组装成 10 nm 的纤维. 进一步的研究表明甲藻基因组 DNA 中存在与动物角蛋白 cDNA 同源的序列. 范彬等人[41] 证明在衣藻中存在明显的 IF 体系, 其成分包括 90 ku 的类角蛋白与 110 ku 的类

lamin 蛋白. 在衣藻的淀粉核中也存在由类角蛋白组成的 IF 网络[42]. 特别有意思的是衣藻鞭毛的基底是由 IF 编织的笼状结构[43], 它与动物角蛋白抗体有阳性交叉反应. 近来陈丹英等人[44]从形态结构、免疫原性、体外组装等方面证明在低等植物铁线蕨细胞中存在与动物相似的 IF 网络结构, 而且对在进化中具有代表性的植物螺旋藻、地钱、银杏、白菜等的研究表明, 他们均有类似动物角蛋白的蛋白成分, 这说明从低等植物到高等植物类角蛋白的存在具有普遍性. 此外, 吴晓勇等人[45]在苜蓿根瘤菌中也证明存在类角蛋白成分, 这对研究 IF 的起源与进化很有意义.

在植物细胞 lamin 的研究方面, 1992 年汪健等人[46]提出植物细胞中存在 lamin 的形态学与蛋白成分的证据. 进一步的实验显示了悬浮培养的胡萝卜细胞和银杏雄性生殖细胞的核纤层结构. 免疫印迹反应证明这两类细胞的 lamin 由 A 型, B 型两种 lamin 蛋白组成, 分别至少包含 66, 84 与 66, 86 ku 多肽. 免疫胶体金标记将这些蛋白定位在核周缘, 光学显微镜和电子显微镜原位分子杂交显示植物细胞存在动物细胞 lamin cDNA 的同源序列, 继而对植物细胞 lamin 的精细结构与体外组装也进行了研究[47~49]. 同时陈彬等人[50,51]在四膜虫的细胞核中发现存在 49, 66, 70 ku 3 种 lamin 蛋白, 而且对其在四膜虫细胞分裂过程中的动态与分布进行了分析.

国内外发表的大量文章为植物或低等动物中存在 IF 蛋白提供了证据, 但直至目前, 有一个不可忽略的事实是: 还没有实验室发现植物 IF 的蛋白序列或 DNA 序列. 正因为如此, 寻找植物 IF 仍吸引着人们的兴趣. 但也有人开始重新考虑以往取得的实验结果. 在免疫荧光实验中, 所得到的图象都是比较弥散的不太清晰的图象, 并不像动物胞质 IF 网络纤维形态清晰可见, 而 lamin 蛋白则被定位于细胞核周边. 在电子显微镜下看到的纤维网络及体外组装的纤维在形态上与动物 IF 的骨架纤维还有所不同. 利用动物的 IF 抗体通过免疫印迹反应寻找植物的 IF 蛋白并不完全可靠. 事实上, 许多 IF 蛋白特异的抗体能识别其他不是 IF 蛋白却存在卷曲螺旋的蛋白, 如肌球及原肌球蛋白. 在植物中有一类调控植物成花的基因含有一段与动物 IF 蛋白同源的序列, 被称为 K(keratin) 盒[52]. 植物细胞壁蛋白含有的 Tyr-$(Gly)_n$ 重复序列与部分角蛋白的 C, N 端的氨基酸序列有很高的同源性, 这些蛋白与一些 IF 蛋白特异的抗体有阳性交叉反应. 但显然不是 IF 蛋白[53,54]. 因此当用 IF 特异抗体寻找植物 IF 蛋白时. 在选取抗体上务必要慎重. 植物细胞具有细胞壁, 这是与动物细胞的一个很大的差别, 而且细胞壁的纤维丝与 IF 纤维丝在形态上相似, 在制备植物原生质体时, 尽管进行了酶消化, 但还是有部分纤维碎片残留在质膜上[55,56]. 因此, 对于制备电子显微镜观察的纤维网络还有必要采取新的技术排除细胞壁造成的干扰. 植物细胞由于其自身的特殊性, 使得人们得到了许多与动物 IF 蛋白不太相同的结果, 而且至今也没有得到其蛋白或 cDNA 序列. 这不仅为人们进一步研究植物中间纤维留下了充分的空间, 也为人们改变传统的中间纤维研究方法、概念提供了可能, 也许植物 IF 在分布、形态、功能上与动物 IF 不尽相同.

探索植物中间纤维是否存在的工作已进行了十几年, 并且取得了丰硕的成果. 人们利用电子显微镜技术、免疫学技术、生物化学技术等, 为植物 IF 的存在提供了大量的证据, 认为在植物细胞中存在类似动物 IF 的纤维网络体系, 但植物中间纤维的分子本质的探明还需要时间. 尽管已有人开始讨论或研究植物 IF 的功能, 但在没有得到确切的蛋白或 DNA 序列前, 这一切似乎还显得为时过早.

致谢 本工作为国家自然科学基金(批准号: 39370352)资助项目.

参 考 文 献

1 Fuchs E, Weber K. A structural scaffolding of intermediate filaments in health and disease. Science, 1998, 279: 514~ 519
2 Powell A, Peace G, Slabas A, et al. The detergent resistant cytoskeleton of higher plant protoplasts contains nucleus associated fibrillar bundles in addition to microtubules. J Cell Sci, 1992, 56: 319~ 335
3 Goodbody K C, Hargreves A J, Lloyd C W. On the distribution of microtubule-associated intermediate filament antigens in plant suspension cells. J Cell Sci, 1989, 93: 427~ 438
4 Ross J H E, Hutchings A, Butcher G W, et al. The intermediate filament-related system of higher plant cells shares an epitope with cytokeratin B. J Cell Sci, 1991, 99: 91~ 98
5 Dawson P, Ilulme J S, Lloyd C W. Monoclonal antibody to intermediate filameat antigen cross reacts with higher plant cells. J Cell Biol, 1985, 100: 1793~ 1798
6 Hargreaves A J, Goodbody K C, Lloyd C W. Reconstitution of intermediate filaments from a higher plant. Biochem J, 1989, 261: 679~ 682
7 Riemer D, Dodemont H, Weber K. Analysis of the cDNA and gene encoding a cytoplasmic intermediate filament (IF) protein from the cephalochordate *Branchiostoma lanceolatum:* implications for the evolution of the IF-protein family. Eur J cell Biol, 1992, 58: 128~ 135
8 Dodemont H, Riemer D, Weber K. Structure of an in vertebrate gene encoding cytoplasmic intermediate filament (IF). proteins-implications for the origin and the diversification of IF proteins. EMBO J, 1990, 9: 4083~ 4094
9 Osman M, Paz M, Landesman Y, et al. Molecular analysis of the Drosophila nuclear lamin gene. Genomics, 1990, 8: 217~ 224
10 Riemer D, Dodemont H, Weber K. Cloning of the nonneuronal intermediate filament protein of the gastropod *Aplysia californica*-identification of an amino-acid residue essential for the IFA epitope. Eur J Cell Biol, 1991, 56: 351~ 357
11 Bartnik E, Weber K. Widespread occurrence of intermediate filaments in invertebrates. Common principle and aspects of diversion. Eur J Cell Biol, 1989, 50: 17~ 33
12 Walter M F, Petersen N S, Biessmann H. Heat-shock causes the collapse of the intermediate filament cytoskeleton in Drosophila embryos. Developmental Genetics, 1991, 11: 270~ 279
13 Numata O, Watanabe Y. *In vitro* assembly and disassembly of 14-nm filament from Tetrahymena pyriformis. The protein component of 14-nm filament is a 49000-Dalton protein. J Biochem, 1982, 91: 1563~ 1573
14 Takagi I, Numata O, Watanabe Y. Involvement of 14-nm filament-forming protein and tubulin in gametic pronuclear behavior during conjugation in Tetrahymena. J Protozool, 1991, 38: 345~ 351
15 Numata O, Takemasa T, Takagi I, et al. Tetrahymena 14-nm filament-forming protein has citrate synthase activity. Biochem Biophys Res Comm, 1991, 174: 1028~ 1034
16 Piatigorsky J, Wistow G J. Enzymel/crystalline: gene sharing as an evolutionary strategy. Cell, 1989, 57: 197~ 199
17 Paulin-Levasseur M, Gicquand C. Observation of 10nm filaments in cytoplasmic preparations of *Amoeba proteus*. Eur J cell Biol, 1984, 34: 60~ 63
18 Olins A L, Olins D E. Identification of 10 nm non-chromatin filaments in the macronucleus of Euplotes eurystomus. Chromosoma. 1990, 99: 205~ 211
19 Mohr M, Ruthmann A, Eichenlaub-Ritter U, et al. Evidence for intermediate-like filament in a heterotrichaus ciliate. Eur J Protistol, 1990, 25: 255~ 263
20 Rosa A L, Alvarez M E, Lawson D, et al. A polypetide of 59 kua is associated with bundles of cytoplasmic filaments in *Neurospora crassa*. Biochem J, 1990, 268: 649~ 655
21 Rosa A L, Peralta-Soler A, Maccini H J F. Purification of P59Nc and immunological studies on the 8-to 10-nm cytoplasmic filaments from *Neurospora crassa*. Exp Mycol, 1990, 14: 360~ 371
22 Georgatos S D, Maroulakou I, Blobel G. Lamin A, Lamin B, and Lamin B receptor analogues in Yeast. J Cell Biol, 1989, 108: 2069~ 2082
23 Pruss R M, Mirsky R, Raff M C, et al. All classes of intermediate filaments share a common antigenic determinant defined by a mono-

clonal antibody. Cell, 1981, 27: 419~ 428
24 Frederick S E, Mangan M E, Carey J B, et al. Intermediate filament antigens of 60 and 65 ku in the nuclear matrix of plants: their detection and localization. Exptc cell Res, 1992, 199: 213~ 222
25 McNulty A K, Sanders M J. Purification and immunological detection of pea nuclear intermediate filaments: evidence for plant nuclear lamins. J Cell Sci, 1992, 103: 407~ 414
26 Li H M, Roux S J. Casein kinase-ii proteir-kinase is bound to lamina matrix and phosphorylates lamir-like protein in isolated pea nuclei. Proc Natl Acad Sci USA, 1992, 89: 8434~ 8438
27 Mizuno Z. A cytoskeletal 50 kua protein in higher plants that forms intermediate-sized filaments and stabilizes microtubules. Protoplasma, 1995, 186: 99~ 112
28 Berger S, Shoeman R L, Traub P. Detection of dense intra- and perinuclear 10 nm filament systems by whole mount and embedment-free electron microscopy in several species of the green algal order Dasycladales. Protoplasma, 1996, 190: 204~ 220
29 苏 菲, 顾 伟, 翟中和. 植物类角蛋白中间纤维. 电子显微学报, 1988, 7: 3~ 7
30 苏 菲, 顾 伟, 翟中和. 植物叶肉细胞的类角蛋白中间纤维. 中国科学, B辑, 1990(3): 267~ 270
31 Su F, Gu W, Zhai Z. The keration intermediate filament-like system in maize protoplasts. Cell Research, 1990, 1: 11~ 16
32 邢 力, 黄锦花, 杨 澄. 植物根尖细胞的类角蛋白中间纤维. 科学通报, 1991, 36(8): 623~ 626
33 杨 澄, 邢 力, 翟中和. 植物中间纤维及其在体外重装配. 中国科学, B辑, 1992(10): 1052~ 1057
34 Yang C, Xing L, Zhai Z. Intermediate filaments in higher plant cells and their assembly in a cell free system. Protoplasma, 1992, 171(1-2): 44~ 54
35 Yang C, Min G, Luo Z, et al. STM study on assembly of plant intermediate filaments. Protoplasma, 1995, 188: 128~ 132
36 程立红, 翟中和. 不同条件对植物中间纤维体外装配的影响. 实验生物学报, 1994, 27(3): 371~ 373
37 吴冬兰, 翟中和. 植物细胞类角蛋白及其与动物细胞角蛋白cDNA的同源序列. 实验生物学报, 1991, 24: 215~ 221
38 罗 正, 杨 澄, 翟中和. 植物细胞中间纤维角蛋白性质的分析. 实验生物学报, 1996, 29(3): 297~ 304
39 蔡树涛, 曾丛梅, 李靖炎. 寇氏隐甲藻的核骨架与中间纤维. 实验生物学报, 1991, 24(1): 33~ 34
40 李岫芬, 蔡树涛, 翟中和. 寇氏隐甲藻中存在中间纤维的证据. 科学通报, 1992, 37(23): 2178~ 2181
41 范 彬, 李荫蓁, 翟中和. 衣藻(*Chlamydomonas* sp)中间纤维及核纤层存在的证实. 实验生物学报, 1994, 27(1): 131~ 135
42 范 彬, 李荫蓁, 翟中和. 衣藻淀粉核中存在类角蛋白中间纤维网架. 植物学报, 1994, 36(7): 518~ 521
43 范 彬, 李荫蓁, 翟中和. 衣藻基体(basal body)中存在类中间纤维构成的笼状结构. 科学通报, 1994, 39(4): 359~ 361
44 陈丹英, 赵 允, 赵大中, 等. 铁钱蕨中间纤维的研究及某些植物类角蛋白的比较分析. 植物学报, 1998, 40(9): 790~ 795
45 吴晓勇, 杨 澄, 翟中和. 苜蓿根瘤菌中存在类角蛋白——研究中间纤维起源的新线索. 科学通报, 1996, 41(21): 1977~ 1981
46 汪 健, 焦仁杰, 蔡树涛, 等. 植物细胞中存在Lamina(核纤层)的实验证据. 科学通报, 1992, 37(21): 1990~ 1993
47 汪 健, 杨 澄, Has R, 等. 植物核纤层的精细结构及其体外装配. 中国科学, C辑, 1998, 28(2); 136~ 142
48 汪 健, 杨 澄, 翟中和. 植物细胞的核纤层. 中国科学, C辑, 1996, 26(3): 237~ 243
49 Wang J, Yang, C, Zhai Z. The nuclear lamina in male generative cells of *Ginkgo biloba*. Sex Plant Reprod, 1996, 9: 238~ 242
50 陈 彬, 蔡树涛, 翟中和. 四膜虫(*Tetrahymena thermophila*)核纤层的研究. 实验生物学报, 1994, 27(2): 153~ 168
51 Chen B, Zhai Z. Dynamics of Tetrahymena macronuclear lamina during cell division. Cell Research, 1994, 4(2): 173~ 182
52 Chung Y Y, Kim S R, Kang H G, et al. Characterization of two rice MADS box genes homologous to *GLOBOSA*. Plant Sci, 1995, 109: 45~ 56
53 Rohde W, Rosch K, Kroger K, et al. Nucleotide-sequence of a *Hordeum vulgare* gene encoding a glycine-rich protein with homology to vertebrate cytokeratins. Plant Mol Biol, 1990, 14: 1057~ 1059
54 Steinert P M, Mack J W, Korge B P, et al. Glycine loops in proteins-their occurrence in certain intermediate filament chains, loricrins and single-stranded RNA-binding proteins. Int J Biol Macromolecules, 1991, 13: 130~ 139
55 Cooper J B, Chen J A, Van Holst G J, et al. Hydrxyproline-rich glycoproteirs of plant cell walls. TIBS, 1987, 12: 24~ 27
56 Cassab G I, Varner J E. Cell wall proteins. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1988, 39: 321~ 353

(1998-09-10收稿, 1998-12-29收修改稿)