

中国科学院植物研究所编辑

植物学集刊

第六集

BOTANICAL RESEARCH

CONTRIBUTIONS FROM THE INSTITUTE OF BOTANY

ACADEMIA SINICA

No. 6

科学出版社

SCIENCE PRESS

1992

(京)新登字 092 号

《植物学集刊》编辑委员会

主 编: 谭克辉

副主编: 路荣昭 叶和春

编 委 (按姓氏笔划为序):

马忠武 王金亭 孙湘君 陈家瑞 李 钰 杜千有

陆文樑 林忠平 施定基 徐民生 梁寅初 童 哲

编 辑: 常怀礼

BOTANICAL RESEARCH

Editorial Board

Editor-in-Chief: Tan Kehui

Vice Editores-in-Chief: Lu Rongzhao and Ye Hechun

Members of Editorial Board: Ma Zhongwu, Wang Jinting, Sun Xiangjun,

Chen Jiarui, Li Yu, Du Qianyou, Lu Wengliang, Lin Zhongping,

Shi Dingji, Xu Minsheng, Liang Yinchu and Tong Zhe

Scientific Editor: Chang Huaili

植 物 学 集 刊

第 六 集

Botanical Research

No. 6

中国科学院植物研究所编辑

(北京西外大街 141 号 邮政编码: 100044)

*

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100707

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1992年3月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1992年3月第一次印刷 印张: 20 3/4 插页: 44

印数: 1—1 000 字数: 455 000

ISBN 7-03-002718-3/Q·341

定价: 27.60 元

科技新书目: 261-084

植物学集刊 第六集

目 录

综 述 与 专 论

植物微管骨架研究的进展·····	简令成 (1)
春化过程中特异蛋白质的合成·····	谭克辉 (13)
植物抗衰老成分的研究简况·····	马忠武 (17)
中国保护植物生态学研究的成就和今后的任务·····	王献溥、吴春林 (25)
拟南芥菜 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)——植物发育分子生物学研究的重要模式材料 ····	白书农、谭克辉 (31)

研 究 报 告

甘肃省的兰科植物·····	郎楷永、吉占和 (45)
长白山高山冻原植物的孢粉形态的研究·····	席以珍 (71)
长白山高山冻原植被·····	钱 宏 (97)
祁连山和东昆仑山地区芨芨草草原的类型和特点·····	孙世洲 (119)
法国留尼汪岛植被的基本性质和地理分布规律的研究·····	王献溥 (137)
野大豆基因组中 Homeo box 的同源序列·····	邹吉涛、钱迎倩、林忠平 (151)
寒冬中冬小麦胞间连丝的阻断及其在稳定抗寒力上的作用·····	简令成、孙龙华 (157)
新疆紫草细胞大量培养生产紫草宁衍生物的研究·····	叶和春、李国凤、董教望、伍正春、闫树峰、卢振利、吴新、尹作鸿 (163)
胡萝卜愈伤组织培养中苯丙氨酸解氨酶与分化的关系·····	何奕昆、路铁刚、孙敬三 (175)
几种植物贮藏组织中淀粉体 DNA 的研究·····	孙德兰 (181)
莱阳茺梨不同类型枝条叶片叶绿体超微结构及光合性能的研究·····	苗德全、刘欣、左宝玉 (187)
固定化满江红鱼腥藻藻胆体的光谱特性和光能传递的研究·····	王淑芝、施定基、仇媛媛、路荣昭、关志英、张正东 (193)
藻胆体稳定性的研究 III. 高温对多变鱼腥藻藻胆体稳定性的影响·····	王淑芝、杨忠慧、路荣昭、关志英、张正东 (199)
一种新合成的氯代醌类化合物对光合电子传递的抑制特性·····	马桂芝、李良璧、毛大璋、古练权 (207)
稀土元素对阳离子诱导叶绿素 a 室温荧光效应的刺激作用·····	李良璧、孟小雄、吴兆明、周佩珍 (215)

多花樱草 (<i>Primula × polyantha</i> Hort.) 自花授粉与异型花间授粉的研究	张云中、伍正容 (221)
不同碳酸氢钠用量培养钝顶螺旋藻的研究	张慧苗、顾天青 (229)
水松叶的精油成分	兰 兰、马忠武、何关福、徐植灵、潘炯光 (235)
水杉叶的精油成分	兰 兰、马忠武、何关福、潘炯光、徐植灵 (241)
小鱼仙草精油成分分析	文光裕、石皖阳、何 伟 (247)
樟树果实精油研究	何 伟、商立坚、石皖阳、文光裕、郭德选、龙光远 (251)
红花种质资源的评价——国内外红花油脂肪酸成分分析	韩孕周、黎大爵 (257)

研 究 简 报

中国胡桃科植物花粉形态	刘炳仑 (265)
我国鸢尾属的花粉形态及其艺术观赏价值	刘炳仑 (273)
杨树冬芽超低温保存后再生新植株	孙龙华、简令成 (279)

技 术 与 方 法

应用高效液相色谱法(衍生法)分离植物油中的饱和脂肪酸	赵 燃、祝凤池、王静萍 (285)
----------------------------------	-------------------

国际会议简讯

第十一届国际胚胎学和种子繁殖会议简介	唐佩华 (291)
1990 年度美国植物生理学家年会简介	谭克辉 (299)
中国西南山区花粉类型	Devra I. Jarvis, Estella B. Leopold, 席以珍, David Koon (320)

BOTANICAL RESEARCH No.6

CONTENTS

Reviews

- Advances of the studies on plant microtubule skeleton.....Jian Lingcheng (11)
Specific protein synthesis in the process of vernalization.....Tan Kehui (16)
Progress of studies on anti-senile chemical constituents of plants.....
.....Ma Zhongwu (23)
The achievement and future task of conservation phytoecology studies in China
.....Wang Xianpu and Wu Chunlin (29)
Arabidopsis thaliana—An important model material in the research of plant
molecular developmental biologyBai Shunong and Tan Kehui (43)

Reports

- The Orchidaceae of Gansu Province, China Lang Kaiyong and Ji Zhanhe (69)
Spore and pollen morphology on tundra plants of alpine area in Changbai Mo-
untains of China.....Xi Yizhen (89)
Alpine tundra vegetation of Changbai MountainsQian Hong (118)
The community characteristics and types of the *Achnatherum splendens* steppe on
area of Qilian Mountains and East Kunlun MountainsSun Shizhou (135)
The studies of basic nature of vegetation and its law of geographical distribution
in Reunion, France..... Wang Xianpu (149)
Detection of homologue sequence of homeotic gene in *Glycine soja*
.....Zou Jitao, Qian Yingqian and Lin Zhongping (155)
Blocking and breaking of the plasmodesmata in winter wheat seedlings in
midwinter period and their role for stabilizing cold resistant ability
.....Jian Lingcheng and Sun Longhua (161)
Studies on the production of shikonin derivatives by using large scale cell culture
of *Arnebia euchroma*..... Ye Hechun, Li Guofeng, Dong Jiaowang,
Wu Zhengrong, Xiang Guiqiong, Lu Fusun, Wu Xin and Yin Zhuohong (173)
The relationships between phenylalanine ammonialyase(PAL)and differentiation
in tissue culture of carrot (*Daucus carota*)
..... He Yikun, Lu Tiegang and Sun Jingsan (179)

- Studies on amyloplast DNA in store organs from species of plants..... Sun Delan (185)
- Ultrastructure of chloroplast and photosynthetic properties of the leaves from various shoots in Laiyang Chi Pear... Miao Dequan, Liu Xin and Zuo Baoyu (191)
- Studies on spectra and light energy transfer of phycobilisomes from immobilized *Anabaena azollae*Wang Shuzhi, Shi Dingji, Qiu Yuanyuan, Lu Rongzhao, Guan Zhiying and Zhang Zhengdong (198)
- Studies on the stability of phycobilisomes III. The effect of high temperature on the stability of phycobilisomes of *Anabaena veribilis*..... Wang Shuzhi, Yang Zhonghui, Lu Rongzhao, Guan Zhiying and Zhang Zhengdong (205)
- The inhibitory characteristics of a new chloro-substituted quinone on the photosynthetic electron transfer Ma Guizhi, Li Liangbi, Mao Dazhang and Gu Lianquan (214)
- Stimulating role of rare earth elements on cation-induced chlorophyll a fluorescence enhancement effect at room temperature Li Liangbi, Meng Xiaoxiong, Wu Zhaoming and Zhou Peizhen (219)
- The studies of self-pollination and pollination between dimorphic flowers of *Primula* $\times$ *polyantha* Hort. Zhang Yunzhong and Wu Zhengrong (226)
- Studies on the culture of *Spirulina platensis* with various doses of NaHCO_3 ... Zhang Huimiao and Gu Tianqing (234)
- Essential oil components from leaves of *Glyptostrobus pensilis*..... Lan Lan, Ma Zhongwu, He Guanfu, Xu Zhiling and Pan Jiongguang (238)
- Studies on essential oil components from leaves of *Metasequoia glyptostroboides*Lan Lan, Ma Zhongwu, He Guanfu, Pan Jiongguang and Xu Zhiling (244)
- Studies on the essential oil from *Mosla dianthera* (Buch.-Ham.) Maxim Wen Guangyu, Shi Wanyang and He Wei (250)
- Studies on the essential oils of the fruits from camphor tree [*Cinnamomum camphora* (L.) Presl.].....He Wei, Shang Lijian, Wen Guangyu, Shi Wanyang, Guo Dexuan and Long Guangyuan (256)
- Evaluation of safflower(*Carthamus tinctorius*)germplasm—analysis to oil fatty acid composition of indigenous and exotic safflower Han Yunzhou and Li Dajue (264)

Research Communications

- Pollen morphology of the family Juglandaceae in ChinaLiu Binglun (270)
- Pollen morphology of the *Iris* L. in China and the appreciated interests of the artLiu Binglun (276)
- Regeneration of the new plantlets after the cryopreservation of poplar winter buds..... Sun Longhua and Jian Lingcheng (283)

Techniques and Methods

Separation of the saturated fatty acids in vegetable oils by high performance liquid chromatography (HPLC).....Zhao Ran, Zhu Fengchi and Wang Jingping (289)

News and Notes

A brief introduction to the XI International Symposium "Embryology and Seed Reproduction".....Tang Peihua (297)

A brief introduction to Annual Meeting of American Society of Plant Physiologists(ASPP) in 1990..... Tan Kehui (301)

A photographic essay of pollen types of the mountainous regions of Southwest China.....Devra I. Jarvis, Estella B. Leopold, Xi Yizhen and David Koon (303)

植物微管骨架研究的进展

简 令 成

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

摘 要

本文着重综述了以下几个问题: (1) 植物微管蛋白的分离、化学特性及其异型 (tubulin-isotype)。 (2) 植物细胞内微管的起始部位及构建机制。 (3) 植物微管的异质性和抗冻微管的发现。 (4) 破坏微管的药物。 (5) 微管与细胞壁构建的关系。 (6) 植物微管蛋白合成的基因调节。

关键词 植物微管; 细胞骨架; 细胞壁

细胞骨架是细胞生物学发展中较晚发现的一种新的细胞器。1963 年, Ledbetter 和 Porter 以及 Slautherback 几乎同时分别在植物和动物细胞的超薄切片中发现微管 (Ledbetter 等, 1963; Slautherback, 1963)。尔后又相继发现细胞质中还存在微丝和中间纤维的结构 (O'Brien, 1966)。它们三者构成细胞质中一个三维网络结构的骨架体系, 从而形成了细胞骨架的概念。由于细胞骨架具有许多重要的生理功能, 以致它在被发现后的 20 余年中, 一直是细胞生物学中活跃的前沿研究领域, 每年有大量的论文发表, 并不断有许多综述和专著 (Gunning 等, 1982; Lloyd, 1982; Seagull, 1989; Shay, 1986)。微管是细胞骨架中起主要作用的成分, 同时又是细胞骨架中最活动的结构, 以致对它的研究较其他骨架成分更多一些 (Gunning 等, 1982; Lloyd, 1982; Seagull, 1989)。近年来, 作者也在这方面开展了一些研究, 取得一些初步的结果, 也遇到不少疑难问题, 因此, 特将阅读文献的心得, 并结合自己的工作结果, 对植物微管骨架的某些方面作一个简要的综述, 希望引起读者们的讨论和指正。

一、植物微管蛋白的分离及化学特性

微管是细胞骨架中最粗的纤维, 直径约 25 nm, 管壁厚 5 nm, 中央空腔直径 15 nm。管壁由 13 条原微丝构成。微管由专一性的微管蛋白聚合而成。微管蛋白的分子量为 110 000 D, 包含 2 个单体: α -单体和 β -单体。 α -微管蛋白的分子量为 56 000 D, β -微

管蛋白的分子量为 54 000 D。

动物微管蛋白的分离在 60 年代末就取得了成功,但植物细胞中由于其含量少,给分离提取工作带来很大困难,直到 80 年代初,由于应用了动物微管蛋白与植物微管蛋白的共同聚合,才使得植物微管蛋白的分离获得成功 (Mizuno, 1981; Slabas 等, 1980; Yadav 等, 1983)。这种情况再次证明,动、植物微管蛋白有着相同的化学特性和聚合机制。随后又使用了植物碱紫杉酚 (taxol),从而使从植物中直接分离微管蛋白获得成功 (Dawson 等, 1985; Morejohn 等, 1982, 1984)。这种紫杉酚可促使植物微管蛋白聚合组装成微管。

在动物方面的研究结果表明,动物微管蛋白的分子结构是相当稳定的。然而, Mizuno 等 (Mizuno, 1985; Mizuno 等, 1985) 从 6 种高等植物中分离出来的微管蛋白发现,不同种植物的微管蛋白有着不同的分子性质——电泳移动速度不同。

迄今,有关植物微管蛋白化学特性的研究与动物方面的大量工作相比,差距是很大的。但初步的研究结果已经表明,植物微管蛋白与动物微管蛋白有着明显的区别,例如从 *Vigna angularis* 分离出来的植物微管蛋白与从兔脑中分离出来的动物微管蛋白是不一致的。在植物中, α -微管蛋白的 pH 值比 β -微管蛋白更低些,因此,在 SDS-PAGE 电泳中, α -微管蛋白比 β -微管蛋白移动速度快 (Mizuno 等, 1981)。

近年来,由于采用单克隆抗体技术,结果无论在动物或植物细胞中均发现微管蛋白的异型(isotypes),例如从 *Daucus* 悬浮培养细胞中分离出来的微管蛋白,包含 4 种 α -微管蛋白和 2 种 β -微管蛋白异型 (Dawson 等, 1985)。从 *Phaseolus vulgaris* 根尖和茎尖中分离出来的微管蛋白包含 4 种 α -微管蛋白和 4 种 β -微管蛋白的异型 (Seagull, 1989)。已经初步查明,微管蛋白的异型可能是由于不同微管蛋白基因的表达 (Cleveland 等, 1985; Raff, 1984) 或者是由于转译后修饰的结果 (Cleveland 等, 1985; Gundersen 等, 1984; L'Hernault 等, 1985)。转译后的修饰可能是 α -亚单位 C-端的乙酰化 (L'Hernault 等, 1985); 或者是 β -亚单位的磷酸化 (Eipper, 1984)。在动物体系中, α -亚单位的转译后修饰伴随着细胞形态、细胞分化和细胞周期的变化 (Deanin 等 1980; Rodriguez 等, 1978)。由此可以看出,微管蛋白的异型性对于微管结构功能的进一步研究具有重要意义。

二、植物细胞内微管组装的起始部位及构建机制

在细胞周期和个体的整个生长发育过程中,微管的分布和功能处于不断的动态变化之中。对超微结构的研究表明,无论是动物或植物,体内微管的组装均依赖于微管组织中心(MTOC)。中心粒在组建微管体系中的作用已在低等植物、真菌和动物方面有大量的报道和评述 (Brinkley, 1985)。然而高等植物细胞内没有中心粒。那么,它们的 MTOC 是什么,位于什么部位,是什么结构,如何建立和保持十分复杂的和动态的微管结构?这是高等植物细胞骨架的一大特点。在超微结构图相上,MTOC位于微管的末端(简令成等, 1984)。新近的研究结果表明,在与 MTOC 相连的微管末端,有微管蛋白亚单位不断往其上聚合组装;相反,微管的另一头的末端,即远 MTOC 中心的一端,则同时不断地发生微管的解聚,即不断释放微管蛋白。每个微管末端有着不同的聚合和解聚能力,组入微管蛋白的末

端叫“正端”，释放微管蛋白的末端叫“负端”。已有研究结果揭示，微管两端的这种极性是遗传上固有的 (Euteneuer 等, 1981)。

业已查明，微管在细胞周期中的不同时期有着不同的分布类型 (朱激等, 1986; Hogan, 1987; Wick 等, 1981)，因此它们的微管组织中心也各有不同。

在间期：Gunning 及其同事通过大量的连续超薄切片的电镜观察揭示，蕨类植物满江红 (*Azolla*) 根尖细胞间期周质微管的组织中心位于细胞的边角区 (Gunning 等, 1978; Gunning, 1980)。这种 MTOC 的结构是一种由微管、不规则的小泡和浓密基质构成的复合物，其中的小泡与微管的形成有专一性的联系。此后，这种 MTOC 在玉米 (*Zea mays*)、豇豆 (*Vigna sinensis*)、梯牧草 (*Phleum pratense*)、铁线蕨 (*Adiantum capillus*) 的气孔保卫细胞中以及莎草 (*Cyperus eragrostis*) 的根尖细胞中也被观察到 (Galatis, 1980; Galatis 等, 1983; Palevitz, 1981)。在烟草和小麦叶片细胞分离原生质体质膜的铜网粘附——负染色制片中，也清晰地显示出周质微管的组织中心 (简令成等, 1984; Van Der-Valk 等, 1980)。在苔藓植物孢子发生过程中也观察到微管组织中心，但这种 MTOC 由电子稠密的颗粒状结构物组成 (Stearns 等, 1981)。

近年来，通过免疫荧光细胞化学的观察，不仅更广泛地展现了微管分布的许多细节，而且对 MTOC 活动的精确定位有许多新发现，揭示植物细胞的间期微管，除周质微管外，还与动物细胞一样存在着胞质微管，这种微管从核膜呈辐射状的伸展到质膜，核膜可能是它的组织中心，或者是由核膜周围的细胞质参与这种微管的形成 (Clayton 等, 1985; Falconer 等, 1988)。

从间期末开始逐渐形成的早前期带微管，其组织中心也可能是核膜 (Wick 等, 1983)。

大量的观察结果指出，有丝分裂中的纺锤体微管是起源于染色体的着丝粒 (Euteneuer 等, 1983; Falconer 等, 1988; Ris 等, 1980) 和纺锤体极 (Euteneuer 等, 1982)。在胞质分裂过程中形成的成膜体也是微管的组织中心 (Gunning, 1982)。在成膜体的边缘聚集着不定形的物质和小泡，类似于其他 MTOC 的结构 (Hepler 等, 1968)。

三、植物微管的异质性

近年来，一些研究结果揭示，植物周质微管对影响因子有着不同的稳定性，例如在化学固定剂的作用下，细胞内的微管表现不同的稳定性 (Juniper 等, 1979)。植物不同发育阶段上的微管对低温和咖啡碱的作用也存在不同的稳定性。关系到初生壁沉淀的微管比关系到次生壁形成的微管稳定性小 (Juniper 等, 1979; Nelmes 等, 1973)。一些实验结果指出，在秋水仙素和低温处理后，只有一部分微管被破坏 (Hensel, 1986; Melekoni-an 等, 1980; Hepler 等, 1971)。近些年来，本文作者对多种不同抗寒性植物的微管在低温处理后的动态，进行了大量的工作，结果发现，不同抗寒性植物的微管对低温的反应有着显著的差别，不抗寒植物的微管对低温是敏感的，而抗寒植物的微管也具有抗冻性能，其抗冻程度 (微管的冷稳性) 与植物种类的抗寒性成正相关；并发现抗寒植物的微管在低温锻炼后，其冷稳定性获得提高 (简令成等, 1989; Jian 等, 1984)。

关于调节微管稳定性的因子目前尚知之甚少，可能与微管蛋白本身的化学特性的变异有关，但微管蛋白的异质性与微管的稳定性有何内在联系目前尚无实验证据。已知在

动物体系中,微管连结蛋白(MAP)对微管的聚合作用和稳定作用有极大的影响(Gunning 等,1982; Vellee 等,1984)。在植物体系中,与微管相连接的各种“桥”即显示 MAP 的存在(Hepler 等,1974),但现在还没有直接或间接的化学证据支持这些超微结构的观察。Lachney 和 Lonergan (1985) 的试验结果是有启示性的,他们用去污剂抽提 *Euglena gracilis* 的细胞后,其微管对冷和秋水仙素的解聚作用的抵抗力就消失(Lachney, 1985),这说明,被去污剂抽提出来的物质是同微管的稳定性相联系的。

四、破坏微管的药物

已知有许多的化学和物理因素可以破坏微管。关于微管与破坏剂之间的相互化学作用已有许多评述(Gunning 等,1982; Luduena, 1979; Wilson 等,1974)。

秋水仙素是最普遍使用的破坏剂,它的作用机制是与微管蛋白相结合,结合后的“秋水仙素-微管蛋白复合体”加在微管的聚合末端,从而抑制了微管蛋白亚单位继续向微管上聚合(Farell 等,1980; Margolis 等,1977)。也有对秋水仙素破坏不敏感的稳定微管。在植物体系中,已有实验证据指出,秋水仙素不是破坏微管很理想的试剂。通过许多试验材料的研究结果表明,秋水仙素对不同植物微管蛋白的反应有差异(Gunning 等,1982)。这种差异性是由于有些植物的微管蛋白与秋水仙素的结合力较弱;同时,植物微管蛋白与秋水仙素的结合力一般都比动物差(Morejohn 等,1984,1987)。

氨基甲酸酯化合物(carbamate)也影响植物细胞的微管结构,但这类药物可能不是直接影响微管的组装和去组装(Coss 等,1975; Robinson 等,1977),而是对微管组织中心起作用,破坏微管发生的能力(Hepler 等,1969,1974; Jackson, 1969)。各种除草剂均表现出抗微管的特性。几种二硝基系列的除草剂,如三氟化物(N-N-二丙基-2,6-二硝基-4-三氟甲基苯胺)及 Oryzalin (3,5-二硝基-N-N-二丙基磺胺)能破坏各种植物的微管结构(Gunning 等,1982)。这类化合物的作用浓度很低,是阻碍微管聚合与解聚的相互关系的物质。

有机磷除草剂 APM 也是一种有效的微管破坏剂,虽然早期的文献是有矛盾的,但现在的许多试验指出,这种化合物专一性地抑制植物微管蛋白的聚合,其方式很类似于秋水仙素(Coss 等,1975),其有效性也随着植物种类和微管周期的不同而变化(Robinson 等,1977)。

植物碱紫杉酚是在研究植物微管上具有重大潜力的另一类化合物。紫杉酚可改变微管的组装/去组装的平衡,使微管蛋白向着组装的方向发展,诱导微管的形成(Schiff 等,1979,1980)。在紫杉酚存在条件下,可使植物细胞微管的聚合增加(Euteneuer 等,1983; Falconer 等,1985; Robinson 等,1977),因此它在植物微管蛋白的分离提取工作中是很有用的(Morejohn 等,1982)。

五、微管与细胞壁构建的关系

自发现细胞骨架以来的 20 余年中,经过大量的研究,揭示细胞骨架具有许多重要的生理功能,例如维持细胞的形态,执行细胞的各种运动(如染色体的运动、胞质流动、纤毛

和鞭毛运动等)、细胞的有丝分裂、胞质分裂、细胞内物质运输以及细胞壁构建和形态发生等。关于细胞骨架在染色体运动、细胞有丝分裂和胞质分裂中的作用,在许多评述、专著和细胞生物学教科书中均已有许多详细的论述。Z. Cande 新近(1988)的工作对此作了进一步的验证,他将植物微管蛋白和染色体在体外组装成纺锤体,加入 ATP 后可产生类似有丝分裂的运动 (Seagull, 1989)。关于细胞骨架作为细胞内物质运输轨道的作用,也同样已有许多论述 (Brower 等, 1976; Gunning 等, 1982)。简令成等(1984)对小麦叶片细胞微管骨架的电镜观察结果也为此提供了良好的形象化证据 (简令成等, 1984)。因此,本文只就微管在调控细胞壁构建的作用作一个评述。

迄今,已有大量的研究结果揭示和证实,微管骨架与细胞壁纤维丝的沉淀有密切的关系。研究的模式材料是导管分子和气孔保卫细胞。这些材料的优越性是在细胞壁的特定部位上发生纤维素的沉淀加厚。判断的主要依据是:(1)微管的定位部位与细胞壁纤维素沉淀部位的关系;(2)质膜被认为是纤维素微纤丝合成组装的部位;(3)微管与微丝骨架在紧靠质膜内侧形成一个网络体系;(4)药物处理后,微管骨架改变与细胞壁沉淀加厚变化的相关性。

1. 导管分子壁的加厚与微管排列的关系

许多观察结果表明,微管的分布部位与导管分子壁纤维丝沉淀的部位相对应 (Hepler 等, 1964; Robards 等, 1972; Traas 等, 1987), 因此认为微管对壁的加厚部位起着指令性作用。Pickett-Heaps 最先试验了秋水仙素对导管分子形成的影响 (Pickett-Heaps, 1967), 在导管建成的早期,秋水仙素减少了微管的数量,从而阻止了导管壁特定加厚类型的形成;在导管形成的后期,秋水仙素的处理则无明显效果。尔后的进一步试验指出,在导管的分化初期,经秋水仙素破坏微管后,最后形成的导管壁是普遍加厚的,同时纤维丝的排列不规则 (Brower 等, 1976; Roberts 等, 1968)。

近年来,应用微管免疫细胞化学研究了百日草叶肉细胞悬浮培养物中导管分子的形态建成 (Falconer 等, 1985 a, 1985 b, 1988)。这些结果进一步指出,在细胞壁沉淀加厚前,微管先在特定的地方形成带,然后按照微管束带的相应部位沉积纤维丝。对这种试验体系进行的药物处理也表明,微管的改变决定着细胞壁加厚类型的变化 (Falconer 等, 1985)。

2. 气孔保卫细胞的分化与微管骨架的关系

观察结果表明,在保卫母细胞分裂形成 2 个子细胞后,在腹壁加厚之前,微管集中分布在腹壁中央区域以内的质膜内侧,此后,在此处质膜之下进行细胞壁的加厚;此处,还可看到微丝与微管的平行排列 (Doohan 等, 1980; Galatis 等, 1980; Palevitz 等, 1976), 在壁加厚过程中微管的数量增加 (Palevitz 等, 1976)。

在洋葱和豌豆气孔保卫细胞的分化发育过程中,从椭圆形变成长亚铃形也是由于微管排列方向改变引起纤维丝在轴方向上沉淀的结果 (Palevitz, 1981)。

在保卫细胞发育的早期,应用秋水仙素处理可全部破坏微管,结果使细胞壁纤维丝的沉淀纷乱 (Galatis, 1977; Palevitz 等, 1976)。

3. 细胞壁的多层加厚与微管排列的关系

有许多类型的细胞形成多层次的细胞壁,且各层纤维丝的排列方向不同。假如微管骨架在指导纤维素的排列方向上起作用,那么在多层次细胞壁的形成中微管是如何行

使其功能呢?绿藻 *Oocystis* 为此提供了极好的模式体系。*Oocystis* 的细胞壁由 20—30 层纤维丝构成,每层为 1 层纤维丝,各层的方向彼此成直角交叉。质膜内侧中的周质微管的排列方向总是与正处于新合成中的纤维层相平行 (Sachs 等,1976)。调控这种微管排列方向的改变去适应指导新纤维丝层形成的机制,被认为是通过微管的去组装和再组装来完成的 (Robinson 等,1980; Sachs 等,1976)。

棉花纤维细胞壁也是由多层不同平行排列方向的微纤维层组成的 (Weerdenburg 等,1986),在棉花纤维细胞壁次生加厚过程中,周质微管数量显著增加,同时其排列方向与新形成的微纤维层的方向是一致的 (Seagull, 1986; Willison 等,1977 a, 1977 b; Yatsu 等,1981)。如果观察到的微管的排列方向与细胞壁最内层的(最新形成的)微纤维层方向不一致,则预示着即将形成的微纤维层的新方向 (Lang, 1982)。在确定一层微纤维层的方向之后,利用药物破坏 MTs, 则不会改变此层的方向,只是失去控制未来新层方向的能力,造成未来微纤维层的纷乱 (Grimm 等,1976; Quadar 等,1978; Yatsu等,1981)。

4. 植物激素-细胞骨架-细胞壁三者的关系

植物激素对微管和细胞壁组建的影响已为许多实验结果所证实 (Akashi 等, 1987; Lang, 1982; Mita, 1984; Roberts, 1985; Seagull, 1986)。已知经 GA_3 处理后,会增加细胞的长度,这是因为 GA_3 使周质微管的排列方向从与细胞长轴的平行排列改变成与细胞横向面相平行的排列 (Akashi 等,1987; Mita 等, 1984, 1986),从而使大量的微纤维素丝在与细胞成直角的横向方向上沉积起来,结果促使细胞的伸长 (Mita 等,1986)。矮化玉米和豌豆突变体可以通过 GA_3 处理降低矮化,对此材料的微管分析指出,激素处理稳定了与细胞横向平行分布的微管,因而引起微纤维素丝的横向沉淀,导致细胞的伸长,缩小了矮化作用 (Akashi 等,1987; Mita 等,1986)。其他一些激素,如激动素、苯胺咪唑及乙烯等也都是通过诱导和稳定微管在细胞长轴方向上的平行分布,导致微纤维素丝在长轴面上平行沉淀的增加,从而促进细胞的增大 (Lang等,1982; Roberts 等,1985; Shibeko, 1974)。

应该说明的是,有些文献报道也指出,微管与细胞壁的沉淀构建无关 (Emons 等, 1983;1982、1987; Seagull 等,1980; Traas 等,1985)。但文献报道的主流是肯定微管对细胞壁微纤维素丝的沉淀方向起控制作用。

关于控制机理的细节目前尚未深入了解,但已提出多种假设:(1)认为纤维素丝的排列方向是直接由微管连接纤维素丝合成酶决定的 (Heath 等,1982);(2)认为纤维素丝合成酶桥连在微管上,并通过与微管相连的微丝肌动蛋白的作用使合成酶沿着微管移动,因此合成的纤维素丝的方向与微管相平行 (Seagull 等, 1980)。(3)认为微管与质膜发生连接后,改变了膜的流动性,通过这种改变了的膜流动性控制纤维素丝合成酶沿着微管平行移动 (Akashi 等,1987; Heath 等,1982; Robinson 等,1981)。

六、植物微管蛋白合成的基因调节

近年来,关于细胞骨架成分和功能的基因调控也有一些工作 (Borisy 等,1984)。已经查明,几乎在所有真核生物中,微管蛋白的合成都是由多基因家族控制的 (Cleveland, 1987; Sullivan 等, 1984)。

多数工作是集中在单细胞绿藻 *Chlamydomonas reinhardtii* 的研究 (Brunke 等, 1984; Cleveland, 1987)。因为这个体系的微管蛋白合成能迅速起动, 用途极为广泛 (Burke 等, 1982)。已经查明 mRNA 合成和微管蛋白 (tubulin) 合成之间的相关性, 每合成一个分子的 tubulin, 需要先合成 4 种 tubulin mRNA (Burke 等, 1982), 即 2 种 β -tubulin mRNA 和 2 种 α -tubulin mRNA。在 α -和 β -tubulin mRNA 之间不产生交叉杂交, 表明它们是分离的基因 (Silflow 等, 1981)。研究结果还表明, 不管鞭毛中的微管或细胞分裂中的微管是否行使功能, 其微管蛋白的 4 种基因均处于活化状态, 并且鞭毛微管蛋白和纺锤体微管蛋白之间的任何异质性都是由于转译后修饰的结果 (Burke 等, 1982)。通过绿藻 *Chlamydomonas* 与动物和真菌体系 tubulin 基因之间基本序列的比较, 显示 tubulin 基因的高度保守性, 从而阐明了 tubulin 高度保守性的原因 (Brunke 等, 1984)。

近年来, 也对一些高等植物的微管蛋白基因进行了分离鉴定。以绿藻 *Chlamydomonas* 的 β -tubulin 的 cDNA 为探针, 从棉花 *Glycine max* 中分离出 2 种 β -tubulin 基因 (Guiltinan 等, 1987), 分析了这些基因的序列, 进一步验证了早先在藻类、动物及真菌中揭示的 tubulin 基因的高度保守性 (Guiltinan 等, 1987)。用鸡的 β -tubulin cDNA 为探针, 也从 *Vigna reidiata* 中分离出 β -tubulin 基因 (Raha, 1987)。基因组的限制性消化指出, α -和 β -tubulin 基因是一前一后交替纵列排列的, 每个单倍体基因组具有 20 个拷贝 (Raha 等, 1987)。这种结构与早先在动物和真菌中发现的很分散的 tubulin 基因结构是有差别的。

在拟南芥菜的研究中, 发现一个相当大的 β -tubulin 基因家族 (Marks 等, 1987), 分析了 5 个明显的 β -tubulin 基因, 其中 2 个是紧密连锁在一起的, 其他 3 个在基因组中是散开分布的。在这些基因之间, 没有观察到交叉杂交现象 (Marks 等, 1987), 这表明, tubulin 基因在进化中是一个很古老的分支。

参 考 文 献

- 朱 激等, 1986: 大葱根尖细胞的微管周期。植物学报, 28: 569。
 简令成等, 1984: 小麦叶片细胞周质微管的研究。实验生物学报, 17: 149。
 简令成等, 1989: 微管的冷稳定性与植物抗寒性关系的研究。植物学报, 31: 737。
 Jian Lingcheng *et al.*, 1984: Distribution of cortical microtubules in the young leaf cells of winter wheat and its stability at low temperature. In: Abstracts of the Papers Presented at the Third International Congress on Cell Biology. Tokyo, 278.
 Akashi, T. and H. Shibaoka, 1987: Effects of gibberellin on the arrangement of the cold stability of cortical microtubules in epidermal cells of pea internodes, *Plant Cell Physiol.*, 28: 339.
 Borisy, G. G. *et al.*, 1984: Molecular Biology of the Cytoskeleton. Cold Spring Harbor Laboratory Press. Cold Spring Harbor, N. Y.
 Brinkley, B. R., 1985: Microtubule organizing centers. *Annu. Rev. Cell Biol.*, 1: 145.
 Brower, D. L. and P. K. Hepler, 1976: Microtubules and secondary wall deposition in xylem: the effects of isopropyl-N-phenylcarbamate. *Protoplasma*, 87: 91.
 Brunke, K. *et al.*, 1984: Coordinate expression of four tubulin genes in *Chlamydomonas*. In "Molecular Biology of the Cytoskeleton". Borisy, G. G. *et al.* Eds., Cold Spring Harbor Laboratory. Cold Spring Harbor, N. Y. 325.
 Burke, K. J. *et al.*, 1982: Coordinate regulation of the four tubulin genes of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Nucleic Acid Res.*, 10: 1295.
 Clayton, L. *et al.*, 1985: Microtubule nucleating sites in higher plant cells identified by an auto-antibody against pericentriolar material, *J. Cell Biol.*, 101: 319.
 Cleveland, D. W. and K. F. Sullivan, 1985: Molecular biology and genetics of tubulin. *Annu. Rev. Biochem.*, 54: 331.

- Cleveland, D. W. 1987: The multitubulin hypothesis revisited: what have we learned. *J. Cell Biol.*, **104**: 381.
- Coss, R. A. *et al.*, 1975: Studies on the mechanism of action of isopropyl N-phenyl carbamate. *Exp. Cell Res.*, **92**: 394.
- Dawson, P. J. & C. W. Lloyd, 1985: Identification of multiple tubulins in taxol microtubules purified from carrot suspension cells. *EMBO J.*, **4**: 2451.
- Deanin, J. A., 1980: Mechanism of turnover of the carboxy terminal tyrosine of alpha tubulin. *Eur. J. Biochem.*, **109**: 207.
- Doohan, M. E. and B. A. Palevitz, 1980: Microtubules and coated vesicles in guard cell protoplasts of *Allium cepa* L. *Planta*, **149**: 389.
- Eipper, B. A., 1974: Rat brain tubulin and protein kinase activity. *J. Biol. Chem.*, **249**: 1398.
- Emons, A. M. C. and A. M. C. Wolters-Arcs, 1983: Cortical microtubules and microfibril deposition in the cell wall of root hairs of *Equisetum hyemale*. *Protoplasma*, **117**: 68.
- Emons, A. M. C., 1982: Microtubules do not control microfibril orientation in a helicoidal cell wall. *Protoplasma*, **113**: 85.
- Emons, A. M. C. and van Maaren, N. 1987: Helicoidal cell-wall texture in root hairs. *Planta*, **179**: 145.
- Euteneuer, U. and J. R. McIntoch, 1981: Polarity of some motility related microtubules. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S. A.*, **78**: 372.
- Euteneuer, U. *et al.*, 1982: Polarity of spindle microtubules in *Hacmanthus endosperm*. *J. Cell Biol.*, **94**: 644.
- Euteneuer, U., H. Ris, and G. G. Borisy, 1983: Polarity of kinetochore microtubules in chinese hamster ovary cells after recovery from a colcemid block. *J. Cell Biol.*, **97**: 202.
- Falconer, M. M., 1988: MTOCs in higher plant cells: an immunofluorescent study of microtubule assembly sites following depolymerization of APM. *Protoplasma*, **144**: 46.
- Falconer, M. M. and R. W. Seagull, 1985: Xylogenesis in tissue culture: taxol effects on microtubule reorientation and lateral association in differentiating cells. *Protoplasma*, **128**: 157.
- Falconer, M. M. and R. W. Seagull, 1985: Immunofluorescent and calcofluor white staining of developing tracheary elements in *Zinnia elegans* L. suspension cultures. *Protoplasma*, **125**: 190.
- Farrell, K. W. and L. Wilson, 1980: Proposed mechanism for colchicine poisoning of microtubules reassembled in vitro from *Stongylocentrotus purpuratus* sperm tail outer doublet tubulin. *Biochemistry*, **9**: 3048.
- Forér, A. and W. T. Jackson, 1979: Actin in the spindles of *Hacmanthus katherinae endosperm*. I. General results using various glycerination methods. *J. Cell Sci.*, **37**: 323.
- Galatis, B., 1980: Microtubules and guard-cell morphogenesis in *Zea mays* L. *J. Cell Sci.*, **45**: 211.
- Galatis, B. *et al.*, 1983: Microtubules and their organizing centers in differentiating guard cells of *Adiantum capillus-veneris*. *Protoplasma*, **115**: 176.
- Galatis, B., 1977: Differentiation of stomatal meristemoids and guard cell mother cells in *Vigna sinensis* leaves after colchicine treatment. *Planta*, **136**: 103.
- Galatis, B. and K. Mitrakos, 1980: The ultrastructural cytology of the differentiating guard cells of *Vigna sinensis*. *Am. J. Bot.*, **67**: 1243.
- Grimm, I., 1976: Structure synthesis and orientation of microfibrils. II. The effects of colchicine on the wall of *Oocystis solitaria*. *Cyrobiologie*, **14**: 61.
- Gundersen, G. G., *et al.*, 1984: Distinct populations of microtubules: tyrosinated and nontyrosinated alpha tubulin are distributed differently in vivo. *Cell*, **38**: 779.
- Gunning, B. E. S. *et al.*, 1978: Evidence for initiation of microtubules in discrete regions of the cell cortex in *Azolla* root-tip cells, and an hypothesis on the development of cortical arrays of microtubules. *Planta*, **143**: 161.
- Gunning, B. E. S., 1980: Spatial and temporal regulation of nucleating sites for arrays of cortical microtubules in root tip cells of the water fern *Azolla pinnata*. *Eur. J. Cell Biol.*, **23**: 53.
- Gunning, B. E. S. and A. R. Hardham, 1982: Microtubules, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **33**: 651.
- Gunning, B. E. S., 1982: The cytokinetic apparatus, in *The Plant Cytoskeleton in Plant Growth and Development*. Lloyd, C. W., Ed., Academic Press, London, 229.
- Guiltinan, M. J. *et al.*, 1987: The isolation characterization and sequence of two divergent β -tubulin genes from soybean (*Glycine max* L.). *Plant Mol. Biol.*, **10**: 171.
- Heath, I. B. and Seagull, R. W., 1982: Oriented cellulose fibrils and the cytoskeleton: a critical comparison of models. in *The Cytoskeleton in Plant Growth and Development*. Lloyd, C. W., Ed., Academic Press, London. 163—182.
- Hensel, W., 1986: Cyto differentiation of poplar plant cells. Use of anti-microtubular agents during the differentiation of statocytes from cress roots (*Lepidium sativum* L.). *Planta*, **169**: 293.

- Hepler, P. K. and W. T. Jackson, 1968: Microtubules and early stages of cell-plate formation in the endosperm of *Haemanthus katherinae* Baker. *J. Cell Biol.*, **38**: 437.
- Hepler, P. K. and W. T. Jackson, 1969. Isopropyl N-phenyl carbamate affects spindle microtubule orientation in dividing endosperm cells of *Haemanthus katherinae* Baker. *J. Cell Sci.* **5**: 727.
- Hepler, P. K. and E. H. Newcomb, 1964: Microtubules and fibrils in the cytoplasm of *Coleus* cells undergoing secondary wall deposition. *J Cell Biol.*, **20**: 529.
- Hepler, P. K. and B. A. Palevitz, 1974: Microtubules and microfilaments. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **25**: 309.
- Hogan, C. J., 1987: Microtubule patterns during meiosis in two higher plant species. *Protoplasma*, **138**: 126.
- Jackson, W. T., 1969: Regulation of mitosis. II. Interaction of isopropyl N-phenyl carbamate and melatonin. *J. Cell Sci.*, **5**: 745.
- Juniper, B. E. and J. R. Lawton, 1979: The effect of caffeine. different fixation regimes and low temperature on microtubules in the cells of higher plants. *Planta*, **145**: 411.
- Lachney, C. E. and T. A. Loneragan, 1985: Regulation of cell shape in *Euglena gracilis*. III. Involvement of stable microtubules. *J. Cell Sci.*, **74**: 219.
- Lang, J. M., W. R. Eisinger and P. B. Green, 1982: The effects of ethylene on the orientation of microtubules and cellulose microfibrils in pea epicotyl cells with polylamellate cell walls. *Protoplasma*. **110**: 5.
- Ledbetter, M. C. and K. r. Porter, 1963: A "microtubule" in plant cell fine structure. *J. Cell Biol.*, **19**: 239.
- L'Hernault, S. W. and J. L. Rosenbaum, 1985: Chlamydomonas α -tubulin is posttranslationally modified by acetylation on the E-amino group of lysine. *Biochemistry*, **24**: 473.
- Lloyd, C. W., Ed., 1982: The Cytoskeleton in Plant Growth and Development. Academic Press. London.
- Ludueno, R. F., 1979: Biochemistry of tubulin. in Microtubules. Robers. K. and Hyams, J. S., Eds., Academic Press. London. 123.
- Margolis, R. L. and L. Wilson, 1977: Addition of colchicine-tubulin complex to microtubule ends: the mechanism of substoichiometric colchicine poisoning. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **74**: 3466.
- Marks, M. D., West, J., and D. P. Weeks, 1987: The relatively large beta-tubulin gene family of *Arabidopsis* contains a member with an unusual transcribed 5 non-coding sequence. *Plant Mol. Biol.*, **10**: 91.
- Melekonian, *et al.*, 1980: Cell sequence, *Plant Mol. Biol.*, **10**: 91.
- Melekonian, *et al.*, 1980: Cell shape and microtubules in zoospores of the green alga *Chlorosarcinopsis gelatinosa* (Chlorosarcinales): effects of low temperature, *Protoplasma*, **104**: 283.
- Mlta, T. and H. Shibaoka, Gibberellin stabilizes the microtubules in onion leaf sheath cells. *Protoplasma*, **119**: 100.
- Mita, T. and M. Katsumi, 1986: Gibberellin controls of microtubule arrangement in the mesocotyl epidermal cells of the *ds* mutant of *Zea mays* L.. *Plant cell Physiol.*, **27**: 651.
- Mizuno, K. *et al.*, 1981: Isolation of plant tubulin from Azukibean epicotyls by ethyl N-phenylcarbamate-sepharose affinity chromatography. *J. Biochem.*, **89**: 329.
- Mizuno, K. *et al.*, 1985: Some biochemical properties of higher plant tubulins. *Cell Biol. Int. Rep.*, **9**: 5.
- Mizuno, K., 1985: In vitro assembly of microtubules from tubulins of several higher plants. *Cell Biol. Int. Rep.*, **9**: 13.
- Morejohn, L. C. and D. E. Fosket, 1982: Higher plant tubulin identified by self-assembly into microtubules in vitro. *Nature*, **297**: 426.
- Morejohn, L. C. *et al.*, 1984: Tubulins from different higher plant species are immunologically nonidentical and bind colchicine differently. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **81**: 1440.
- Morejohn, L. C. *et al.*, 1987: Resistance of *Rosa* microtubules polymerization to colchicine result from a low-affinity interaction of colchicine and tubulin. *Planta*, **170**: 230.
- Nelmes, B. J. *et al.*, 1973: A possible function of microtubules suggested by their distribution in rubbery wood. *J. Cell Sci.*, **13**: 741.
- O'Brien, T. P. and K. V. Thimann, 1966: Intracellular fibers in oat coleoptile cells and their possible significance in cytoplasmic streaming. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **56**: 888.
- Palevitz, B. A., 1981: Microtubules and possible microtubule nucleation centers in the cortex of stomatal cells as visualized by high voltage electron microscopy. *Protoplasma*. **107**: 115.
- Palevitz, B. A., 1982: The stomatal complex as a model of cytoskeletal participation in cell differentiation. in *The Cytoskeleton in Plant Growth and Development*. Lloyd. C. W., Ed., Academic Press, London.
- Palevitz, B. A. and P. K. Hepler, 1976: Cellulose microfibril orientation and cell shaping in developing guard cells of *Allium*: the role of microtubules and ion accumulation. *Planta*, **132**: 71.
- Pickett-Heaps, J. D., 1967: The effects of colchicine on the ultrastructure of dividing plant cells. xylem wall differentiation and distribution of cytoplasmic microtubules. *Dev. Biol.*, **15**: 206.

- Hepler, P. K. and D. E. Fosket, 1971: The role of microtubules in vessel member differentiation in *Coleus*. *Protoplasma*, **72**: 213.
- Quadar, H. *et al.*, 1978: Structure, synthesis and orientation of microfibrils. V. On the recovery of *Oocystis solitaria* from microtubule inhibitor treatment. *Cytobiologie*, **18**: 39.
- Raff, E. C., 1984: Genetics of microtubule systems. *J. Cell Biol.*, **99**: 1.
- Raha, D. *et al.*, 1987: cDNA changes of β -tubulin gene and organization of tubulin genes in *Vigna radiata* (mung bean) genome. *Plant Mol. Biol.*, **9**: 565.
- Ris, H. and P. L. Wit, 1980: Structure of the mammalian kinetochore. *Chromosoma*, **82**: 153.
- Robinson, D. G. and H. Quadar, 1981: Structure, synthesis and orientation of microfibrils. IX. A freeze-fracture investigation of the *Oocystis* plasma membrane after inhibitor treatments. *Eur. J. Cell Biol.*, **25**: 278.
- Robinson, D. G. and W. Herzog, 1977: Structure synthesis and orientation of microfibrils. III. A survey of the action of microtubule inhibitors on microtubule and microfibril orientation in *Oocystis solitaria*. *Cytobiologie*, **15**: 462.
- Roberts, L. W. and S. Baba, 1968: IAA induced xylem differentiation in the presence of colchicine. *Plant Cell Physiol.*, **9**: 315.
- Robards, A. W. and P. Kidwai, 1972: Microtubules and microfibrils in xylem fibers during secondary cell wall formation. *Cytobiologie*, **6**: 1.
- Robinson, D. G. and H. Quadar, 1980: Structure, synthesis and orientation of microfibrils. VII. Microtubule reassembly in vivo after cold treatment in *Oocystis* and its relevance to microfibril orientation. *Eur. J. Cell Biol.*, **21**: 229.
- Roberts, I. N. *et al.*, 1985: Ethylene induced microtubule reorientations: mediation by helical arrays. *Planta*, **164**: 439.
- Rodriguez, J. A. and G. G. Borisy, 1978: Modification of the C-terminus of brain tubulin during development. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **83**: 579.
- Sachs, H., I. Grimm and D. G. Robinson, 1976: Structure, synthesis and orientation of microfibrils. I. Architecture and development of the cell wall of *Oocystis solitaria*. *Cytobiologie*, **14**: 49.
- Schiff, P. B., J. Fant and S. B. Horowitz, 1979: Promotion of microtubule assembly in vitro by taxol. *Nature*, **277**: 665.
- Schiff, P. B. and S. B. Horwitz, Taxol stabilises microtubules in mouse fibroblast cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **77**: 1551.
- Seagull, R. W. and I. B. Heath, 1980: The organization of cortical microtubule arrays in the radish root hair. *Protoplasma*, **103**: 205.
- Seagull, R. W., 1986: Changes in microtubule organization and wall microfibril orientation during in vitro cotton fiber development: an immunofluorescent study. *Can. J. Bot.*, **64**: 1373.
- Seagull, R. W., 1989: The plant cytoskeleton. *CRC Critical Rev. in Plant Sciences*, **8**(2): 131—167.
- Shay, D. G., 1986: Cell and Molecular Biology of the Cytoskeleton. Plenum Press, New York.
- Shibaoka, H., 1974: Involvement of wall microtubules in gibberellin promotion and kinetin inhibition of stem elongation. *Plant Cell Physiol.*, **15**: 255.
- Silflow, C. D. and J. L. Rosenbaum, 1981: Multiple α - and β -tubulin genes in *Chlamydomonas* and regulation of tubulin mRNA levels after deflagellation. *Cell*, **24**: 81.
- Slabas, A. R. *et al.*, 1980: Selective purification of plant proteins which co-polymerise with mammalian microtubules. *FEBS Lett.*, **110**: 77.
- Slauterback, D. B., 1963: Cytoplasmic microtubules I. Hydra. *J. Cell Biol.*, **18**: 367.
- Stearns, M. E. and D. L. Brown, 1981: MTOCs of the *Alga polytomella* exert spatial control over microtubule initiation in vivo and in vitro. *J. Ultrastr. Res.*, **77**: 366.
- Sullivan, K. F., *et al.*, 1984: Primary structure and expression of a vertebrate β -tubulin gene family, in Molecular Biology of the Cytoskeleton. G. G. Borisy, D. W. Cleveland and D. B. Murphy, Eds., Cold Spring Harbor Laboratory. Cold Spring Harbor. N. Y. 262.
- Traas, J. A. *et al.*, 1987: An actin network is present in the cytoplasm throughout the cell cycle of carrot cells and associates with the dividing nucleus. *J. Cell Biol.*, **105**: 387.
- Traas, J. A. *et al.*, 1985: Microtubules in root hairs. *J. Cell Sci.*, **76**: 303.
- Vallee, R. B. and G. S. Bloom, 1984: High molecular weight microtubule-associated proteins (MAPs). *Mod. Cell Biol.*, **3**: 21.
- Van Der Valk, P., *et al.*, 1980: Distribution of cortical microtubules in tobacco protoplasts. *Protoplasma*, **105**: 27.
- Weerdenburg, C. *et al.*, 1986: Effects of taxol on microtubule arrays in cultured higher plant cells. *Cell Motil Cytoskel.*, **6**: 469.