



植物细胞骨架中间纤维研究进展

毕筱瑞, 葛博浩, 陈玉珍, 卢存福

引用本文:

毕筱瑞, 葛博浩, 陈玉珍, 等. 植物细胞骨架中间纤维研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(2): 229–240.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4905>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

PPR蛋白在植物生长发育中的作用

Roles of PPR Proteins in Plant Growth and Development

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 225–234 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3956>

米老排叶片营养成分与利用前景分析

Nutritional Ingredients in Leaves of *Mytilaria laosensis* and Its Utilization Prospects

热带亚热带植物学报. 2021, 29(4): 367–373 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4324>

染色质重塑因子在植物发育过程的功能

Functions of ATP-dependent Chromatin Remodeling Factors in Plant Development

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 565–579 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4070>

巨桉SuSy基因家族的生物信息学分析

Bioinformatics Analysis of SuSy Gene Family in *Eucalyptus grandis*

热带亚热带植物学报. 2018, 26(6): 580–588 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3929>

兰科药用植物活性多糖研究进展

Advances in Active Polysaccharides in Medicinal Plants of Orchidaceae

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 611–622 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4073>

向下翻页，浏览PDF全文

植物细胞骨架中间纤维研究进展

毕筱瑞, 葛博浩, 陈玉珍, 卢存福*

(北京林业大学生物科学与技术学院, 林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083)

摘要: 中间纤维(IFs)是一种表观直径在 10 nm 左右, 介于微管(25 nm)和微丝(5~7 nm)之间的细胞骨架蛋白纤维, 目前已发现其能在不同的组织中形成多种类型的蛋白, 并且在生物体发育过程中呈组织特异性表达。在动物细胞中, IFs 提供了机械稳定性, 并维持了细胞和组织的形态, 许多 IF 蛋白编码基因已经在动物中鉴定出来。在植物细胞中, 最早的研究始于 20 世纪 80 年代, 最初从一些免疫学方面的证据证明了植物中存在中间纤维蛋白。近些年来, 在植物中陆续发现了许多中间纤维蛋白, 与动物中的功能相同。中间纤维可通过调控核纤层-染色质网络以调控基因的表达。该文综述了植物细胞中间纤维的研究进展, 对细胞骨架功能探究具有重要意义。

关键词: 植物; 中间纤维; 角蛋白; 核纤层蛋白

doi: 10.11926/jtsb.4905

CSTR:32235.14.jtsb.4905

Research Progress on the Intermediate Filament Cytoskeleton in Plant Cells

BI Xiaorui, GE Bohao, CHEN Yuzhen, LU Cunfu*

(State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: Intermediate filaments (IFs) are cytoskeletal protein filaments with an apparent diameter of around 10 nm, intermediate between microtubules (25 nm) and microfilaments (5–7 nm). IFs have been found to form multiple types of proteins in different tissues and are tissue-specifically expressed during organismal development. In animal cells, IFs maintain cell and tissue morphology by providing mechanical stability, and many different genes encoding IF proteins have been identified. In the 1980s, intermediate filaments in plant cells were initially demonstrated by some immunological evidences. In recent years, a number of IF proteins have been discovered in plants that perform the same functions as animal IF. IF proteins can regulate gene expression by modulating the lamin-chromatin network. In this paper, we review the progress and results of the study of IF in plant cells, and a comprehensive and in-depth study of IF proteins in plants will be of great significance for the exploration of cytoskeletal functions.

Key words: Plant; Intermediate filament; Keratin; Lamin-like protein

真核细胞骨架系统由微管、微丝和中间纤维(IF)组成^[1], 其中关于真核细胞中微丝和微管的研究比较广泛, 微丝和微管在大多数真核细胞类型中仅由

表达的几种肌动蛋白或微管蛋白亚型形成。与微丝和微管不同, IF 的组成因细胞类型而异。所有 IF 蛋白的氨基酸序列都具有共同的结构特征, 包括中央

收稿日期: 2024-02-04

接受日期: 2024-05-10

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFD0600101); 北京林业大学优秀研究生导师团队建设(YJSY-DSTD2022005)资助

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (Grant No. 2018YFD0600101), and the Project for Outstanding Postgraduate Mentoring Team Building of Beijing Forestry University (Grant No. YJSY-DSTD2022005).

作者简介: 毕筱瑞(1999 年生), 女, 硕士研究生。E-mail: bxr9716@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lucunfu@bjfu.edu.cn

高度螺旋的棒状结构域, 以及两端的头部和尾部结构域^[2], 棒状结构域呈现卷曲螺旋特征, 即形成 α -螺旋的氨基酸序列显示出七肽重复序列, 且第 1 和第 4 个位置是疏水的^[3]。细长而平行的卷曲螺旋二聚体是 IF 蛋白的基本结构, 然而, 棒状结构域内的几个部位具有周期性中断, 产生了 4 个连续的 α -螺旋片段 1A、1B、2A 和 2B, 并由 β -折叠 L1、L12 和 L2 连接而成。所有脊椎动物胞质 IF 蛋白的棒状结构域包含近 310 个氨基酸残基, 并且 α -螺旋片段的大小相对保守^[4]。另外, 核纤层蛋白和无脊椎动物的 IF 蛋白的 1B 片段中均插入了 6 个七聚体。

在动物细胞中, Ishikawa 等^[5]首次在肌肉细胞中发现了与微丝和微管同时存在的细丝。在免疫荧光显微镜观察和免疫印迹实验中, 观察到星形胶质细胞丝、神经丝、肌肉 IF 蛋白质和来自上皮细胞及成纤维细胞的“张力丝”, 它们具有共同的抗原决定簇^[6]。猪胃部细胞中的结蛋白和晶状体波形蛋白以及鸡胃部细胞中的结蛋白的氨基酸序列同已发表的羊毛角蛋白的氨基酸序列具有很高相似性^[7]。Lazarides^[8]认为中间纤维是高等真核细胞中结构支架的普遍成分, 将其描述为“细胞内部空间的整合器”。中间纤维在细胞中参与构建 2 个不同的系统, 1 个在细胞核中, 1 个在细胞质中。在动物细胞中关于中间纤维的研究越来越深入, 动物细胞中间纤维发挥的生物学功能主要包括: 增强细胞强度, 提供机械支持; 参与构成完整的细胞内网络骨架体系, 支撑细胞形态; 在不同组织细胞中以不同类型的中间纤维蛋白参与细胞分化过程, 可作为鉴定细胞来源的“身份证”; 参与从胞外到细胞质、细胞质到核内骨架的信息传递, 调节 DNA 复制和转录。

1 中间纤维的组装

IF 的组装始于由侧向相互作用主导的二聚体的聚合^[9], 该过程首先形成四聚体^[10], 最终产生单位长度的丝状蛋白(ULFs), 波形蛋白 ULFs 似乎包含大约 16 个约 46 nm 长的二聚体^[11]。值得注意的是, 成熟的中间纤维结构还包括了在二聚体之间的短的头尾重叠, 因此产生的 IFs 没有极性。最后, 尽管头部和尾部结构域的序列和长度在不同的 IF 蛋白之间有很大的差异, 但它们在细丝组装过程中起着同样关键的作用^[11]。中间纤维的表观直径在 10 nm 左右, 介于微管(25 nm)和微丝(5~7 nm)之间, 因此

可称为中间丝, 在研究其他非肌肉组织和培养细胞中也发现了 10 nm 的丝状蛋白^[12], 并且该蛋白质不溶于水, 这一性质使得其可以从培养细胞中被有效纯化出来, 由于它们在各种离子条件下难以溶解^[13], 因此必须使用变性剂(如尿素和盐酸胍)使其变性溶解后纯化出来, 变性溶解后的中间纤维蛋白可在生理缓冲液中发生自组装^[14]。

中间纤维在细胞中通常是围绕着细胞核开始组装, 并且可以延伸到细胞质膜, 与其上的细胞连接如桥粒、半桥粒相连, 相邻细胞通过中间纤维以及质膜上的细胞连接连成一体。由于中间纤维蛋白的表达模式具有组织特异性, 并且广泛存在于人体几乎所有类型的细胞中, 不同来源的组织细胞表达的中间纤维的氨基酸序列以及基因结构有较大差异, 根据 IF 蛋白组装特性分为 5 种亚型^[15](表 1)。

2 植物中的中间纤维

关于中间纤维的研究主要集中在动物细胞中, 研究者报道了 5 种类型的中间纤维蛋白, 并解析了它们的主要功能、组装特性以及其与疾病形成的关系等。植物细胞中间纤维的研究相对滞后, 但仍取得了一些进展, 本文在此对近 40 年中关于植物中间纤维的研究报道进行了总结。1982 年, 英国 Lloyd 实验室报道从胡萝卜(*Daucus carota*)悬浮细胞中制备的细胞骨架中残留的细胞核与丝状蛋白形成的纤维束有关, 首次证明了高等植物原生质体的抗去垢剂细胞骨架除了微管外, 还包含核相关的纤维束^[24]。Miller 等^[6]使用针对动物中间纤维的单克隆抗体, 通过免疫印迹法鉴定到植物细胞中的抗去垢剂细胞骨架, 认为它们可能是植物细胞的中间纤维蛋白^[25]。Parke 等^[26]对衣藻(*Chlamydomonas*)细胞中抗去垢剂细胞骨架制备了不同的单克隆抗体, 使用这些植物抗体对动物成纤维细胞和上皮细胞进行间接免疫荧光显微镜观察, 认为具有特异性荧光反应的位置与使用动物中间纤维抗体对其进行免疫荧光染色后发生荧光反应的位置相同。

尽管免疫学研究表明植物中含有中间纤维抗原, 但仍不清楚这些蛋白质本身是否能够形成中间纤维状的细丝, Hargreaves 等^[27]将从胡萝卜和玉米(*Zea mays*)悬浮细胞中提取的高盐不溶部分重组成了 10 nm 的细丝, 验证了这些抗原的自组装特性。为了进一步确定这些纤维束是否为植物中间纤维,

表 1 基于杆状结构域序列的中间纤维蛋白分类

Table 1 Classification of intermediate filament proteins based on Rod domain sequences

类型 Class	种类 Type	分子量 (kD) Molecule weight	分布 Distribution	相关疾病 Disease	文献 Reference
I	酸性角蛋白	40~60	上皮细胞	水疱, 角膜营养不良, 脆发	[16]
II	中性/碱性角蛋白	50~70	上皮细胞	水疱, 角膜营养不良, 脆发	
III	波形蛋白	54	间充质细胞		
	结蛋白	53	肌肉细胞	心脏和骨骼肌病	[17]
	外周蛋白	57	外周神经元		
	胶质丝酸性蛋白	51	神经胶质细胞	亚历山大病	[18]
IV	联丝蛋白	182	肌肉细胞		
	神经丝蛋白		细胞核		
	NF-L	67	神经元	神经病变	[19]
	NF-M	150	神经元		
	NF-H	200	神经元	肌萎缩性侧索硬化症	[20]
	巢蛋白	230	胚胎神经元, 肌肉细胞		
V	神经元中间丝蛋白 α	55	胚胎神经元		
	核纤层蛋白		细胞核		
	核纤层蛋白 A	70		脂肪代谢障碍	[21]
	核纤层蛋白 B	67		肌营养不良	[22]
	核纤层蛋白 C	60		心肌病, 早衰症	[23]

Hargreaves 等^[28]利用制备的抗纤维束的单克隆抗体进行了免疫印迹实验, 结果发现这种抗体可以与动物细胞和组织中的波形蛋白、胶质纤维酸性蛋白和结蛋白等 III 型中间纤维发生特异性结合。之后, 苏菲等^[29]利用电子显微镜首次在玉米和烟草(*Nicotiana tabacum*)的叶肉细胞中观察到直径为 10 nm 的类似动物细胞中间纤维的网络结构, 并且这些网络结构可以同动物细胞的角蛋白抗体发生免疫反应。因此, 在 20 世纪末已经初步认为植物中存在中间纤维。

此外, 很多使用动物 IF 抗体与抗微管蛋白的抗体进行免疫染色的实验表明, 在洋葱(*Allium cepa*)和小麦(*Triticum aestivum*)的根尖细胞、玉米的原生质体以及烟草 BY-2 细胞中, 植物的类 IF 蛋白与微管共定位^[26-28]。Utsunomiya 等^[30]鉴定到拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中的 1 个具有 IF 保守基序的蛋白, 并研究了该蛋白的结构和亚细胞定位, 发现该蛋白信号存在于有丝分裂阶段的纺锤体和成膜体上。此外, 该蛋白在间期与部分皮质微管共定位, 而在有丝分裂过程中, 这些丝状结构与微管共定位。

根据赵大中等^[31]判定植物中存在中间纤维的方法, 通过免疫交叉反应、中间纤维的网络结构以及其溶解特性和自组装特性证明, 在非高等动物细胞中存在中间纤维, 随着生命科学技术的发展, 近

年也有一些文章报道了植物中的中间纤维的 cDNA 序列信息。

2.1 植物中的角蛋白

Su 等^[32]采用彭曼细胞分馏法分离出了玉米原生质体, 用 DNase I 和硫酸铵进一步消化和提取后, 在电子显微镜下观察到类似 IF 的结构, 通过免疫胶体金技术鉴定其主要成分是类角蛋白。

Yang 等^[33]利用选择性抽提技术证明了角蛋白中间纤维存在于高等植物细胞的细胞质中, 并且认为植物中间纤维没有明显的组织或物种特异性, 他们利用电子显微镜在胡萝卜悬浮细胞、豌豆(*Pisum sativum*)根尖细胞、白菜(*Brassica rapa* var. *glabra*)叶肉细胞和烟草花粉细胞中观察到了 10 nm 的细丝网络, 利用免疫印迹法进一步证明其主要成分为角蛋白。根据中间纤维的自组装特性, 并且组装成的细丝在形态和蛋白质的组成上与天然植物中间纤维没有差异, Min 等^[34]使用扫描隧道显微镜和负染色电子显微镜研究了从白菜叶肉细胞和胡萝卜悬浮细胞中提取的角蛋白的体外组装过程, 认为纯化的植物角蛋白能在体外自发地形成 10 nm 丝状纤维并组装成束, 并且呈半分子交错的形式排列。

1999 年, 赵大中等^[35-36]利用选择性抽提技术结合电子显微镜观察到模式植物拟南芥中也有类似的直径为 10 nm 的中间纤维网络结构, 证明其主要成分为角蛋白, 并且利用动物 IF 基因的保守序列为

引物,从胡萝卜和拟南芥中克隆到 cDNA 片段,这是最早在分子水平上证明植物中存在中间纤维的证据。

2.2 植物中的类核纤层蛋白

核基质是指从细胞核中去除了大部分脱氧核糖核酸、可溶性蛋白和染色质结合蛋白后残留的不溶性核骨架结构^[37],其主要由嵌入核纤层中的核孔复合物和核纤层蛋白组成^[38]。在未发现植物细胞核纤层时,人们普遍认为植物可能不需要核纤层,因为植物细胞具有细胞壁的保护,然而植物细胞核在生长发育过程中会发生移动^[39],这表明细胞核会受到相当大的外力作用,因此它们必须得到保护。此外,植物细胞核的移动受到各种调控,如在根毛的尖端生长期间^[40]和在真菌感染期间的重新定位^[41],这说明细胞骨架与核膜或核孔复合体之间必须有附着点^[42],如果这些附着物没有固定在一个刚性结构上,植物细胞核可能无法运动,比如动物中的核纤层通过连接细胞骨架固定^[43]。因此,在植物细胞中也需要一个类似核纤层的刚性结构网络,核纤层不仅能够增强细胞核的结构特性,还在细胞骨架和细胞核结构成分之间提供刚性连接^[44]。

研究表明,后生动物的核纤层与内核膜密切相关^[45],且核纤层结构同样存在于植物细胞核中^[46]。动物细胞的核纤层由V型中间丝蛋白和核纤层相关蛋白组成^[47],但是在植物中未见动物细胞核纤层蛋白的序列同源物^[48-49]。然而已经有越来越多的证据表明,植物细胞核中存在着类似动物细胞核中核纤层蛋白的结构。

Ghosh 等^[50]最早从洋葱中分离并观察到核基质,之后,Galcheva 等^[51]从玉米、菜豆(*Phaseolus vulgaris*)、豌豆和胡萝卜中也分离出了类核纤层蛋白,并通过免疫印迹分析表明这些蛋白质与动物核纤层蛋白存在特异性结合。豌豆细胞中间纤维的纯化和免疫印迹实验不仅证明了植物细胞核中含有核纤层蛋白,还进一步表明植物细胞核膜的组装/解体和有丝分裂的调控过程可能与动物细胞类似^[52],在豌豆细胞核基质中,检测到 2 种假定的核中间纤维 NIF 蛋白,2 种蛋白 p65 和 p60 能被抗中间纤维抗体识别^[53],并且认为 2 种蛋白分别与核纤层蛋白和角蛋白有一定的序列相似性,而且这些蛋白的粗制剂具有类似中间纤维的超微结构。

研究表明,卷曲螺旋蛋白 NuMA 对于细胞核的结构和功能的完整性具有重要作用^[54],是核骨架的

结构组成部分^[55]。当 NuMA 过表达时,其可以在细胞核中自组装成丝状结构^[56]。植物中同样含有与 NuMA 相关的蛋白质,与许多其他类核纤层蛋白一样,最早也是根据免疫学方面的证据来判定的,Yu 等^[57]的研究表明洋葱细胞的核基质中含有与人类 NuMA 大小相似的蛋白,这些蛋白能被抗 NuMA 的抗体识别。

Masuda 等^[58]使用针对胡萝卜细胞核基质的单克隆抗体鉴定出 NMCP1,该蛋白是植物细胞核基质的基本组成成分,在植物中发挥的作用等同于动物核纤层蛋白。NMCPs 是具有七肽重复序列的卷曲螺旋蛋白,广泛存在于植物中^[59],其具有 3 部分结构,具有 1 个中心杆状结构域,预测该结构域介导蛋白的二聚化,其两侧是头尾结构域,它还具有核定位信号和周期蛋白依赖性蛋白激酶 cdc2 的识别位点^[60],因此,NMCP 蛋白也是植物中的类核纤层蛋白。在洋葱中,NMCP1 在根尖分生组织中表达丰富,并参与形成植物核骨架中的多聚体复合物^[61],Ciska 等^[62]也利用洋葱研究了 NMCP 家族成员的系统发育关系、序列相似性和亚细胞定位,通过免疫荧光共聚焦显微镜观察到其抗原决定簇位于细胞核周缘,并具有典型的核纤层蛋白结构。

MFP1 也是在植物中的卷曲螺旋蛋白,是保守的植物细胞核骨架蛋白,与 Lamin A 有一定的相似性。从番茄(*Lycopersicon esculentum*)、烟草中鉴定到的 MFP 包含 3 个结构域:N 端的保守疏水结构域、中部的杆状结构域、C 端 DNA 结合域和酪蛋白激酶 II (一种核基质相关蛋白激酶)磷酸化位点。虽然物种间的同源性不高,但部分结构域高度保守,显示出其与蛋白质功能的相关性。MFP1 的结构和核基质定位表明 MFP1 发挥的作用是将核纤层固定在内核膜上,也是植物中的类核纤层蛋白^[48,63]。

Rose 等^[64]从番茄中克隆到 1 个新的编码类核纤层蛋白 NMP1 的基因,该蛋白是参与形成植物核骨架的 α -螺旋蛋白,在动物或真菌中没有同源物,但在开花和非开花植物中高度保守,其二级结构的特点是有大量保守的卷曲螺旋。免疫荧光和 GFP 定位实验表明,NMP1 同时定位于细胞质和细胞核中,然而 NMP1 缺乏核定位信号,由于该蛋白分子量较小(37.4 kDa),NMP1 可以被动地通过核孔扩散,但 NMP1-GFP 融合蛋白明显大于核孔大小,也能够进入细胞核,这说明存在一种主动的运输机制能够将 NMP1 运入核内。

2.2.1 植物类核纤层蛋白及其功能

目前已知在植物细胞核内核膜上附着的蛋白质网状结构^[46,58,62,65-66],由NMCP、LINC和CRWN组成^[61-62,66],这些蛋白均是核基质组成蛋白且都具有与Lamin A相似的结构和功能:它们都有多个卷曲螺旋结构域,形成丝状二聚体,在控制细胞核大小、形状和异染色质的组织方面发挥作用^[67-69]。

2.2.1.1 植物类核纤层蛋白调控细胞核形态以及染色质可及性

Dittmer等^[67]在拟南芥中发现了LINC1和LINC2,均有较大的卷曲螺旋结构域和较小的N端和C端区域。根据亚细胞定位结果分析,LINC1可能是1个植物类核纤层蛋白,而LINC2可能是核骨架的一部分。对编码这2个蛋白的基因进行了单突变体和双突变体的研究,单突变体没有体现出明显的表型,而双突变体的植株变小,并且细胞和细胞核同时变小。Wang等^[70]报道CRWN在拟南芥细胞核中发挥的功能并不相同,它们属于植物特异性核卷曲螺旋蛋白家族,而4个CRWN同源基因之间存在冗余和多样化,形成2个分支:一个包括CRWN1、CRWN2和CRWN3,另一个包含CRWN4,CRWN1和CRWN4在控制细胞核大小和形状中发挥作用^[71],CRWN4在维持间期细胞核中的异染色质组织中发挥作用。Graumann等^[72]研究表明拟南芥类核纤层蛋白AtCRWN1与内核膜锚定蛋白AtSUN1和AtSUN2^[42,73]具有相互作用,进一步说明植物类核纤层蛋白与核膜之间有相互作用。

Mikulski等^[74]认为植物已经进化出了一种与动物核纤层蛋白等效而非同源的机制,该机制将核纤层与染色质抑制作用联系起来,类核纤层蛋白CRWN1和染色质相关蛋白PWO1是植物特有的蛋白,CRWN1作为植物核纤层-染色质网络的关键组成部分,与PWO1发生相互作用以维持核形态并调控基因的表达。Solovei等^[75]的研究也认为CRWN1是植物核纤层-染色质网络的关键组成部分,直接与定位在核周缘的封闭染色质相结合,调节核周缘染色质的可及性,调控染色质定位,它在功能上等同于动物的核纤层。此外,CRWN蛋白还能调控染色质的区室化,类似于动物细胞核纤层在调节基因的相互作用中的功能^[76-77],并且大多数已鉴别出来的CRWNs均定位在核周缘^[66-67,78-80],因此,Hu等^[81]也认为尽管CRWN1与动物细胞核纤层蛋白没有序列同源性,但在功能上是等价的。

Pawar等^[82]报道了拟南芥中锚定在内核膜上的卷曲螺旋蛋白NEAP家族,其中AtNEAP1被注释为中间纤维蛋白。该蛋白与锚定在内核膜的SUN结构域蛋白AtSUN1和AtSUN2相互作用,AtSUN结构域蛋白与外核膜锚定蛋白AtKASH结构域蛋白相连,形成连接核骨架和细胞骨架的复合物,使用T-DNA插入的*atneap1*、*atneap3*2个单突变体和*atneap1-atneap3*双突变体研究表明,只有在*atneap1-atneap3*双突变体中观察到其主根长度减少,且这3个拟南芥突变体的表皮细胞的核体积均增大,其表皮细胞和保卫细胞的异染色质体积均减小,表明NEAP的突变对核组织产生了一定的影响。该研究还鉴定到了与AtNEAP1发生相互作用的转录因子AtbZIP18,进一步说明NEAP和染色质之间存在一定的联系。

2.2.1.2 植物类核纤层蛋白调控植物响应激素过程

Zhao等^[83]研究表明在拟南芥中CRWN3与脱落酸不敏感蛋白(ABI5)共定位在核小体中,CRWN3作用于ABI5的上游,通过调节ABI5的降解来调控种子萌发,在种子萌发过程中,*crwn*突变体对ABA敏感,并且比野生型表达更多的ABI5蛋白,此外,CRWN3蛋白的C端在拟南芥萌发过程中对ABA的响应必不可少。

Guo等^[84]报道拟南芥中CRWN基因在响应水杨酸并调控植物的免疫力中发挥着重要作用,CRWN1负调控拟南芥的防御反应。病原体诱导的水杨酸含量上升或外源施加水杨酸均可以引起蛋白酶体介导的CRWN1蛋白降解,从而促进病程相关蛋白PR1的转录,使植物发生病原体入侵的防御反应。CRWN1通过与NAC转录因子NTL9相互作用来抑制病程相关蛋白PR1的转录,同时CRWN1还抑制能够促进PR1的转录的共激活因子NPR1的功能,进而抑制PR1的表达。因此,*crwn1-crwn2*双突变体对于病原体的侵害比野生型植物更具抵抗力,在*crwn1-crwn2*突变体中,清除NPR1导致植物对病原体抗性减弱。

2.2.1.3 植物类核纤层蛋白调控植物响应非生物胁迫

目前已报道细胞骨架蛋白即微管和微丝参与了植物的胁迫反应^[85],但对中间纤维及其在胁迫响应中的作用了解不多。Soda等^[86]从水稻(*Oryza sativa*)的Saltol QTL中鉴定了类中间纤维蛋白的基因OsIFL并对其进行了解析。根据对该基因的保守结构域鉴定以及其在洋葱表皮细胞中的亚细

胞定位, 该研究还鉴定到 *OsIFL* 与金属硫蛋白 *OsMT* 在细胞核中发生的相互作用, 确认其是类核纤层蛋白。该研究证明, *OsIFL* 在 3 种不同的生物体(大肠杆菌、酵母和烟草)中的异源表达均能提高生物体在非生物胁迫下的存活率。Soda 等^[87]在水稻中进一步研究了 *OsIFL* 基因功能, 认为 *OsIFL* 基因通过稳定转基因水稻的光合作用来促进其在非生物胁迫下的生长, 并且能够维持植物的生长和产量。

Yang 等^[88]报道了水稻类核纤层蛋白 *OsNMCP1*, 该蛋白定位于核周缘并且响应干旱胁迫, 过表达 *OsNMCP1* 的水稻根系根量增加且长度增长, 抗旱性增强。染色质可及性测序(ATAC-seq)分析表明, 过表达 *OsNMCP1* 改变了数百个与抗旱性和根生长相关的基因的染色质可及性, 如 *OsNAC10*、*OsERF48*、*OsSGL*、*SNAC1* 和 *OsZIP23*。在干旱胁迫下, 水稻耐旱或根系生长相关基因被 *OsSWI3C* 负调控, *OsNMCP1* 通过与 *SWI/SNF* 染色质重塑复合物的亚基 *OsSWI3C* 相互作用, 从 *SWI/SNF* 基因沉默复合体中释放 *OsSWI3C*, 从而改变与根生长和抗旱性相关的基因的染色质可及性, 激活相关基因表达。基于前人的研究成果和本实验室的研究基础, 选择与水稻同为禾本科植物的毛竹进行中间纤维的鉴定与功能探究。以拟南芥(AT3G05830)^[82]和水稻(LOC_Os01g18840.1)^[86]中已经确认的中间纤维蛋白序列为探针, 利用 BLAST 比对, 再结合保守结构域的

分析, 筛选鉴定出 2 个毛竹 IF 蛋白, 根据其保守结构域鉴定, 确认为是类核纤层蛋白。利用分子生物学方法克隆获得了这 2 个 IF 基因并成功转化拟南芥, 初步证明在干旱和盐胁迫下, 转基因拟南芥的生长情况优于野生型(*Col-0*)(作者未发表资料)。

2.2.2 植物中类核纤层蛋白的作用机制

根据植物中类核纤层蛋白的已有研究结果, 总结出植物类核纤层蛋白可能的作用机制(图 1), 其可作为内核膜上的锚定蛋白, 连接 SUN 结构域蛋白和外核膜锚定蛋白 KASH 结构域蛋白, 从而使细胞核骨架同细胞质骨架相连接, 在植物接收到激素信号或者受到胁迫时, 其通过与核内的转录因子相互作用, 调控相关基因的表达。另外, 附着在内核膜上的类核纤层蛋白也可以与核内的转录抑制复合物相互作用, 调控染色质可及性, 或者通过解除对相关转录因子的抑制作用从而促进其与染色质的结合, 进而调控下游基因的转录表达。

3 小结和展望

中间纤维蛋白家族由多种类型的蛋白小家族组成, 且在动物中呈组织特异性表达。自 1968 年 Ishikawa 等^[5]在动物细胞中发现了中间纤维之后, 关于中间纤维的研究才变得活跃起来。中间纤维在动物细胞中除了具有细胞骨架基础功能外, 还参与调

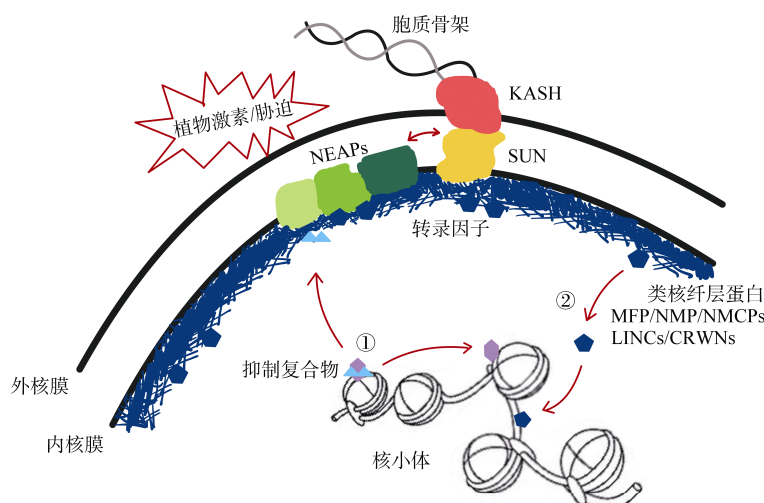


图 1 类核纤层蛋白在植物细胞核中可能发挥的作用机制。类核纤层蛋白通过解除负调控因子对染色质可及性的抑制(①), 或者通过解除对相关转录因子的抑制作用从而促进其与染色质的结合(②), 从而提高植物生长或响应胁迫的相关基因的表达。

Fig. 1 A proposed working mechanisms of lamin-like proteins in the nucleus of plant cells. Lamin-like proteins enhance the expression of genes related to plant growth or response to abiotic stresses by either deregulating the repression of chromatin accessibility by negative regulators (①) or by directly promoting the binding of transcription factors to chromatin (②).

表 2 目前已知的植物中间纤维蛋白类型

Table 2 Currently known types of intermediate filaments proteins in plants					
类型 Class	种类 Type	植物 Species	亚细胞定位 Subcellular localization	文献 Reference	功能 Function
I/II	角蛋白	玉米	细胞核	[32]	可能存在“基因共享”，具有其他非细胞骨架功能
		烟草	细胞质	[29]	
		胡萝卜		[36]	
		豌豆	细胞质	[89]	
		白菜		[90]	
		蚕豆			
		黄豆			
		铁线蕨	细胞质	[91]	
		螺旋藻			
		地钱			
III	波形蛋白 结蛋白 胶质纤维酸性蛋白	银杏			作为细胞骨架，维持细胞形态
		拟南芥	细胞质	[35]	
		胡萝卜	细胞质	[28]	
V	核纤层蛋白	菜豆	细胞核	[51]	可能与细胞分裂过程中染色体的分布和动态相关
		寇氏隐甲藻	细胞核, 细胞质	[92]	
		豌豆	细胞核	[93]	
		黄蝉花	细胞核外周	[94]	
		油菜	细胞核	[95]	
		核纤层蛋白	银杏	[96]	
				[97]	
				[58]	
				[78]	
				[79]	
		洋葱	细胞核, 核外周	[57]	可能参与细胞分裂过程中纺锤体的组织
				[61]	
				[62]	
				[63]	
		番茄	细胞核, 细胞质	[64]	连接核膜和内部核基质
				[78]	
		芹菜	细胞核	[79]	在有丝分裂的过程中被募集用于核膜组装
				[30]	
		拟南芥	细胞核	[67]	参与细胞的有丝分裂 调控细胞核大小和形态
				[79]	
				[66]	在整个有丝分裂过程中的定位与染色体相关 调控异染色质重塑和核形态 调控细胞核形态 在核膜和 SUN 蛋白相互作用锚定核骨架 连接胞质骨架与细胞核骨架 通过调节蛋白降解参与脱落酸控制的种子萌发 提高植物抗盐性 调控与根系生长和抗旱相关的基因的染色质可及性
				[70]	
				[71]	
				[72]	
				[82]	
				[83]	
				[86-87]	
		水稻	细胞核, 细胞核外周, 细胞质	[88]	

节细胞大小、增殖、蛋白质生物合成和细胞器分布等多种功能。关于植物中间纤维的研究是从 20 世纪 80 年代才开始的。尽管在植物 IF 中没有动物中间纤维的同源序列,但存在与动物中间纤维有相似的结构特性,如保守结构域和典型的卷曲螺旋结构域^[62]。本文对近 40 余年在植物中发现的中间纤维进行了汇总(表 2),研究表明,植物中间纤维蛋白具有多种功能,如调控细胞核的大小和形态^[67,70]、与染色质相互作用调节基因表达^[74]、调控种子萌发^[83]等。

虽然植物中间纤维研究取得了一些新进展,但仍存在许多问题需要进一步探索:(1) 植物类核纤层蛋白家族如 NEAP、NMCP 之间是否存在相互作用?若存在,那么相互作用是如何发生的?(2) 目前被鉴定为植物类核纤层蛋白的各个家族成员之间是否会发生相互作用?(3) 哪些核纤层蛋白的保守结构域参与了与其他蛋白的相互作用?(4) 中间纤维在植物细胞中是否也具有如同动物细胞中的其他功能?如调节细胞周期,细胞的大小和分裂增殖等。

参考文献

- [1] HERRMANN H, AEBI U. Intermediate filaments and their associates: Multi-talented structural elements specifying cytoarchitecture and cytodynamics [J]. *Curr Opin Cell Biol*, 2000, 12(1): 79–90. doi: 10.1016/S0955-0674(99)00060-5.
- [2] GEISLER N, WEBER K. The amino acid sequence of chicken muscle desmin provides a common structural model for intermediate filament proteins [J]. *EMBO J*, 1982, 1(12): 1649–1656. doi: 10.1002/j.1460-2075.1982.tb01368.x.
- [3] MCLACHLAN A D, STEWART M, SMILLIE L B. Sequence repeats in α -tropomyosin [J]. *J Mol Biol*, 1975, 98(2): 281–291. doi: 10.1016/S0022-2836(75)80118-5.
- [4] PARRY D A D, STEINERT P M. Intermediate filaments: Molecular architecture, assembly, dynamics and polymorphism [J]. *Quart Rev Biophys*, 1999, 32(2): 99–187. doi: 10.1017/S0033583500003516.
- [5] ISHIKAWA H, BISCHOFF R, HOLTZER H. Mitosis and intermediate-sized filaments in developing skeletal muscle [J]. *J Cell Biol*, 1968, 38(3): 538–555. doi: 10.1083/jcb.38.3.538.
- [6] PRUSS R M, MIRSKY R, RAFF M C, et al. All classes of intermediate filaments share a common antigenic determinant defined by a monoclonal antibody [J]. *Cell*, 1981, 27(3): 419–428. doi: 10.1016/0092-8674(81)90383-4.
- [7] GEISLER N, WEBER K. Comparison of the proteins of two immunologically distinct intermediate-sized filaments by amino acid sequence analysis: Desmin and vimentin [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1981, 78(7): 4120–4123. doi: 10.1073/pnas.78.7.4120.
- [8] LAZARIDES E. Intermediate filaments as mechanical integrators of cellular space [J]. *Nature*, 1980, 283(5744): 249–255. doi: 10.1038/283249a0.
- [9] STEINERT P M, MAREKOV L N, PARRY D A. Diversity of intermediate filament structure. Evidence that the alignment of coiled-coil molecules in vimentin is different from that in keratin intermediate filaments [J]. *J Biol Chem*, 1993, 268(33): 24916–24925. doi: 10.1016/S0021-9258(19)74552-9.
- [10] HERRMANN H, AEBI U. Intermediate filament assembly: Temperature sensitivity and polymorphism [J]. *Cell Mol Life Sci*, 1999, 55(11): 1416–1431. doi: 10.1007/s000180050382.
- [11] HERRMANN H, HÄNER M, BRETTEL M, et al. Structure and assembly properties of the intermediate filament protein vimentin: The role of its head, rod and tail domains [J]. *J Mol Biol*, 1996, 264(5): 933–953. doi: 10.1006/jmbi.1996.0688.
- [12] SMALL J V, SOBIESZEK A. Studies on the function and composition of the 10-nm (100-Å) filaments of vertebrate smooth muscle [J]. *J Cell Sci*, 1977, 23(1): 243–268. doi: 10.1242/jcs.23.1.243.
- [13] STARGER J M, BROWN W E, GOLDMAN A E, et al. Biochemical and immunological analysis of rapidly purified 10-nm filaments from baby hamster kidney (BHK-21) cells [J]. *J Cell Biol*, 1978, 78(1): 93–109. doi: 10.1083/jcb.78.1.93.
- [14] HATZFELD M, FRANKE W W. Pair formation and promiscuity of cytokeratins: Formation *in vitro* of heterotypic complexes and intermediate-sized filaments by homologous and heterologous recombinations of purified polypeptides [J]. *J Cell Biol*, 1985, 101(5): 1826–1841. doi: 10.1083/jcb.101.5.1826.
- [15] GUZENKO D, CHERNYATINA A A, STRELKOV S V. Crystallographic studies of intermediate filament proteins [J]. *Subcell Biochem*, 2017, 82: 151–170. doi: 10.1007/978-3-319-49674-0_6.
- [16] LANGBEIN L, ROGERS M A, WINTER H, et al. The catalog of human hair keratins: II. Expression of the six type II members in the hair follicle and the combined catalog of human type I and II keratins [J]. *J Biol Chem*, 2001, 276(37): 35123–35132. doi: 10.1074/jbc.M103305200.
- [17] WICHE G. Role of plectin in cytoskeleton organization and dynamics [J]. *J Cell Sci*, 1998, 111(17): 2477–2486. doi: 10.1242/jcs.111.17.2477.
- [18] LI R, MESSING A, GOLDMAN J E, et al. GFAP mutations in Alexander disease [J]. *Int J Dev Neurosci*, 2002, 20(3/4/5): 259–268.

- doi: 10.1016/S0736-5748(02)00019-9.
- [19] MERSIYANOVA I V, PEREPELOV A V, POLYAKOV A V, et al. A new variant of Charcot-Marie-Tooth disease type 2 is probably the result of a mutation in the neurofilament-light gene [J]. *Am J Hum Genet*, 2000, 67(1): 37–46. doi: 10.1086/302962.
- [20] LARIVIERE R C, JULIEN J P. Functions of intermediate filaments in neuronal development and disease [J]. *J Neurobiol*, 2004, 58(1): 131–148. doi: 10.1002/neu.10270.
- [21] GARG A. Acquired and inherited lipodystrophies [J]. *N Engl J Med*, 2004, 350(12): 1220–1234. doi: 10.1056/NEJMra025261.
- [22] DE SANDRE-GIOVANNOLI A, CHAOUCH M, KOZLOV S, et al. Homozygous defects in LMNA, encoding lamin A/C nuclear-envelope proteins, cause autosomal recessive axonal neuropathy in human (Charcot-Marie-Tooth disorder type 2) and mouse [J]. *Am J Hum Genet*, 2002, 70(3): 726–736. doi: 10.1086/339274.
- [23] MOUNKES L C, KOZLOV S, HERNANDEZ L, et al. A progeroid syndrome in mice is caused by defects in A-type lamins [J]. *Nature*, 2003, 423(6937): 298–301. doi: 10.1038/nature01631.
- [24] POWELL A J, PEACE G W, SLABAS A R, et al. The detergent-resistant cytoskeleton of higher plant protoplasts contains nucleus-associated fibrillar bundles in addition to microtubules [J]. *J Cell Sci*, 1982, 56(1): 319–335. doi: 10.1242/jcs.56.1.319.
- [25] MILLER C C J, DUCKETT J G, DOWNES M J, et al. Plant cytoskeletons contain intermediate filament-related proteins [J]. *Biochem Soc Trans*, 1985, 13(5): 960–961. doi: 10.1042/bst0130960.
- [26] PARKE J M, MILLER C C J, COWELL I, et al. Monoclonal antibodies against plant proteins recognise animal intermediate filaments [J]. *Cell Motil Cytoskeleton*, 1987, 8(4): 312–323. doi: 10.1002/cm.970080404.
- [27] GOODBODY K C, HARGREAVES A J, LLOYD C W. On the distribution of microtubule-associated intermediate filament antigens in plant suspension cells [J]. *J Cell Sci*, 1989, 93(3): 427–438. doi: 10.1242/jcs.93.3.427.
- [28] HARGREAVES A J, DAWSON P J, BUTCHER G W, et al. A monoclonal antibody raised against cytoplasmic fibrillar bundles from carrot cells, and its cross-reaction with animal intermediate filaments [J]. *J Cell Sci*, 1989, 92(3): 371–378. doi: 10.1242/jcs.92.3.371.
- [29] SU F, GU W, ZHAI Z H. Keratin-like intermediate filaments in plant leaf cells [J]. *Sci China (Ser B)*, 1990, 3: 267–270, 337–340. [苏菲, 顾伟, 翟中和. 植物叶肉细胞的类角蛋白中间纤维 [J]. *中国科学(B辑)*, 1990(3): 267–270, 337–340.]
- [30] UTSUNOMIYA H, FUJITA M, NAITO F, et al. Cell cycle-dependent dynamics of a plant intermediate filament motif protein with intracellular localization related to microtubules [J]. *Protoplasma*, 2020, 257(5): 1387–1400. doi: 10.1007/s00709-020-01512-1.
- [31] ZHAO D Z, CHEN D Y, YANG C, et al. Research progress on plant intermediate filament [J]. *Chin Sci Bull*, 1999, 44(14): 1469–1474. [赵大中, 陈丹英, 杨澄, 等. 植物中间纤维研究进展 [J]. *科学通报*, 1999, 44(14): 1469–1474. doi: 10.3321/j.issn:0023-074X.1999.14.002.]
- [32] SU F, GU W, ZHAI Z H. The keratin intermediate filament-like system in maize protoplasts [J]. *Cell Res*, 1990, 1(1): 11–16. doi: 10.1038/cr.1990.2.
- [33] YANG C, XING L, ZHAI Z. Intermediate filaments in higher plant cells and their assembly in a cell-free system [J]. *Protoplasma*, 1992, 171(1): 44–54. doi: 10.1007/BF01379279.
- [34] MIN G W, YANG C, TONG X J, et al. Assembly characteristics of plant keratin intermediate filaments *in vitro* [J]. *Sci China Ser C Life Sci*, 1999, 42(5): 485–493. doi: 10.1007/BF02881772.
- [35] ZHAO D Z, CHEN D Y, CHEN M, et al. The existence of intermediate filament in *Arabidopsis thaliana* cell [J]. *Acta Bot Sin*, 1999, 41(8): 795–799. [赵大中, 陈丹英, 陈敏, 等. 拟南芥细胞中存在中间纤维的研究 [J]. *植物学报*, 1999, 41(8): 795–799. doi: 10.3321/j.issn: 1672-9072.1999.08.002.]
- [36] ZHAO D Z, CHEN D Y, YANG C, et al. Sequence analysis of keratin-like proteins and cloning of intermediate filament-like cDNA from higher plant cells [J]. *Sci China Ser C Life Sci*, 2000, 43(3): 265–271. [赵大中, 陈丹英, 杨澄, 等. 植物细胞类角蛋白的纯化、序列分析与类中间纤维 cDNA 的克隆 [J]. *中国科学(C辑)*, 2000, 30(3): 316–321. doi: 10.3969/j.issn.1674-7232.2000.03.015.]
- [37] WAN K M, NICKERSON J A, KROCKMALNIC G, et al. The nuclear matrix prepared by amine modification [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(3): 933–938. doi: 10.1073/pnas.96.3.933.
- [38] JACKSON D A, COOK P R. Visualization of a filamentous nucleoskeleton with a 23 nm axial repeat [J]. *EMBO J*, 1988, 7(12): 3667–3677. doi: 10.1002/j.1460-2075.1988.tb03248.x.
- [39] HEPLER P K, VIDALI L, CHEUNG A Y. Polarized cell growth in higher plants [J]. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2001, 17(1): 159–187. doi: 10.1146/annurev.cellbio.17.1.159.
- [40] KETELAAR T, FAIVRE-MOSKALENKO C, ESSELING J J, et al. Positioning of nuclei in *Arabidopsis* root hairs: An *Actin*-regulated process of tip growth [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(11): 2941–2955. doi: 10.1105/tpc.005892.
- [41] GROSS P, JULIUS C, SCHMELZER E, et al. Translocation of cytoplasm and nucleus to fungal penetration sites is associated with depolymerization of microtubules and defence gene activation in infected, cultured parsley cells [J]. *EMBO J*, 1993, 12(5): 1735–1744. doi: 10.

- 1002/j.1460-2075.1993.tb05821.x.
- [42] GRAUMANN K, RUNIONS J, EVANS D E. Nuclear envelope proteins and their role in nuclear positioning and replication [J]. *Biochem Soc Trans*, 2010, 38(3): 741–746. doi: 10.1042/BST0380741.
- [43] MELLAD J A, WARREN D T, SHANAHAN C M. Nesprins LINC the nucleus and cytoskeleton [J]. *Curr Opin Cell Biol*, 2011, 23(1): 47–54. doi: 10.1016/j.ccb.2010.11.006.
- [44] DECHAT T, PFLEGHAAR K, SENGUPTA K, et al. Nuclear lamins: Major factors in the structural organization and function of the nucleus and chromatin [J]. *Genes Dev*, 2008, 22(7): 832–853. doi: 10.1101/gad.1652708.
- [45] GRUENBAUM Y, MARGALIT A, GOLDMAN R D, et al. The nuclear lamina comes of age [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2005, 6(1): 21–31. doi: 10.1038/nrm1550.
- [46] FISEROVA J, KISELEVA E, GOLDBERG M W. Nuclear envelope and nuclear pore complex structure and organization in tobacco BY-2 cells [J]. *Plant J*, 2009, 59(2): 243–255. doi: 10.1111/j.1365-313X.2009.03865.x.
- [47] WILSON K L, BERK J M. The nuclear envelope at a glance [J]. *J Cell Sci*, 2010, 123(12): 1973–1978. doi: 10.1242/jcs.019042.
- [48] MEIER I. Composition of the plant nuclear envelope: Theme and variations [J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(1): 27–34. doi: 10.1093/jxb/erl009.
- [49] GRAUMANN K, EVANS D E. Plant SUN domain proteins: Components of putative plant LINC complexes? [J]. *Plant Sign Behav*, 2010, 5(2): 154–156. doi: 10.4161/psb.5.2.10458.
- [50] GHOSH S, DEY R. Nuclear matrix network in *Allium cepa* [J]. *Chromosoma*, 1986, 93(5): 429–434. doi: 10.1007/BF00285825.
- [51] GALCHEVA-GARGOVA Z I, MARINOVA E I, KOLEVA S T. Isolation of nuclear shells from plant cells [J]. *Plant Cell Environ*, 1988, 11(9): 819–825. doi: 10.1111/j.1365-3040.1988.tb01907.x.
- [52] MCNULTY A K, SAUNDERS M J. Purification and immunological detection of pea nuclear intermediate filaments: Evidence for plant nuclear lamins [J]. *J Cell Sci*, 1992, 103(2): 407–414. doi: 10.1242/jcs.103.2.407.
- [53] BLUMENTHAL S S D, CLARK G B, ROUX S J. Biochemical and immunological characterization of pea nuclear intermediate filament proteins [J]. *Planta*, 2004, 218(6): 965–975. doi: 10.1007/s00425-003-1182-5.
- [54] RADULESCU A E, CLEVELAND D W. NuMA after 30 years: The matrix revisited [J]. *Trends Cell Biol*, 2010, 20(4): 214–222. doi: 10.1016/j.tcb.2010.01.003.
- [55] KIVINEN K, TAIMEN P, KALLAJOKI M. Silencing of nuclear mitotic apparatus protein (NuMA) accelerates the apoptotic disintegration of the nucleus [J]. *Apoptosis*, 2010, 15(8): 936–945. doi: 10.1007/s10495-010-0506-8.
- [56] GUETH-HALLONET C, WANG J, HARBORTH J, et al. Induction of a regular nuclear lattice by overexpression of NuMA [J]. *Exp Cell Res*, 1998, 243(2): 434–452. doi: 10.1006/excr.1998.4178.
- [57] YU W D, DE LA ESPINA S M D. The plant nucleoskeleton: Ultrastructural organization and identification of NuMA homologues in the nuclear matrix and mitotic spindle of plant cells [J]. *Exp Cell Res*, 1999, 246(2): 516–526. doi: 10.1006/excr.1998.4334.
- [58] MASUDA K, XU Z J, TAKAHASHI S, et al. Peripheral framework of carrot cell nucleus contains a novel protein predicted to exhibit a long α -helical domain [J]. *Exp Cell Res*, 1997, 232(1): 173–181. doi: 10.1006/excr.1997.3531.
- [59] INOUÉ S. The role of microtubule assembly dynamics in mitotic force generation and functional organization of living cells [J]. *J Struct Biol*, 1997, 118(2): 87–93. doi: 10.1006/jsbi.1996.3839.
- [60] PETER M, NAKAGAWA J, DORÉE M, et al. *In vitro* disassembly of the nuclear lamina and M phase-specific phosphorylation of lamins by cdc2 kinase [J]. *Cell*, 1990, 61(4): 591–602. doi: 10.1016/0092-8674(90)90471-P.
- [61] MASUDA K, TAKAHASHI S, NOMURA K, et al. Residual structure and constituent proteins of the peripheral framework of the cell nucleus in somatic embryos from *Daucus carota* L. [J]. *Planta*, 1993, 191(4): 532–540. doi: 10.1007/BF00195755.
- [62] CISKI M, MASUDA K, DE LA ESPINA S M D. Lamin-like analogues in plants: The characterization of NMCP1 in *Allium cepa* [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(6): 1553–1564. doi: 10.1093/jxb/ert020.
- [63] GINDULLIS F, PEFFER N J, MEIER I. MAF1, a Novel plant protein interacting with matrix attachment region binding protein MFP1, is located at the nuclear envelope [J]. *Plant Cell*, 1999, 11(9): 1755–1767. doi: 10.1105/tpc.11.9.1755.
- [64] ROSE A, GINDULLIS F, MEIER I. A novel α -helical protein, specific to and highly conserved in plants, is associated with the nuclear matrix fraction [J]. *J Exp Bot*, 2003, 54(385): 1133–1141. doi: 10.1093/jxb/erg114.
- [65] MÍNGUEZ A, MORENO DÍAZ DE LA ESPINA S. Immunological characterization of lamins in the nuclear matrix of onion cells [J]. *J Cell Sci*, 1993, 106(1): 431–439. doi: 10.1242/jcs.106.1.431.
- [66] SAKAMOTO Y, TAKAGI S. LITTLE NUCLEI 1 and 4 regulate nuclear morphology in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54(4): 622–633. doi: 10.1093/pcp/pct031.
- [67] DITTMER T A, STACEY N J, SUGIMOTO-SHIRASU K, et al. *LITTLE NUCLEI* genes affecting nuclear morphology in *Arabidopsis*

- thaliana* [J]. Plant Cell, 2007, 19(9): 2793–2803. doi: 10.1105/tpc.107.053231.
- [68] VAN ZANTEN M, KOINI M A, GEYER R, et al. Seed maturation in *Arabidopsis thaliana* is characterized by nuclear size reduction and increased chromatin condensation [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108(50): 20219–20224. doi: 10.1073/pnas.1117726108.
- [69] VAN ZANTEN M, CARLES A, LI Y, et al. Control and consequences of chromatin compaction during seed maturation in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Signal Behav, 2012, 7(3): 338–341. doi: 10.4161/psb.19281.
- [70] WANG H Y, DITTMER T A, RICHARDS E J. *Arabidopsis* CROWDED NUCLEI (CRWN) proteins are required for nuclear size control and heterochromatin organization [J]. BMC Plant Biol, 2013, 13(1): 200. doi: 10.1186/1471-2229-13-200.
- [71] GOTO C, TAMURA K, FUKAO Y, et al. The novel nuclear envelope protein KAKU4 modulates nuclear morphology in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2014, 26(5): 2143–2155. doi: 10.1105/tpc.113.122168.
- [72] GRAUMANN K. Evidence for LINC1-SUN associations at the plant nuclear periphery [J]. PLoS One, 2014, 9(3): e93406. doi: 10.1371/journal.pone.0093406.
- [73] MURPHY S P, SIMMONS C R, BASS H W. Structure and expression of the maize (*Zea mays* L.) SUN-domain protein gene family: Evidence for the existence of two divergent classes of SUN proteins in plants [J]. BMC Plant Biol, 2010, 10(1): 269. doi: 10.1186/1471-2229-10-269.
- [74] MIKULSKI P, HOHENSTATT M L, FARRONA S, et al. The chromatin-associated protein PWO1 interacts with plant nuclear lamin-like components to regulate nuclear size [J]. Plant Cell, 2019, 31(5): 1141–1154. doi: 10.1105/tpc.18.00663.
- [75] SOLOVEI I, WANG A S, THANISCH K, et al. LBR and lamin A/C sequentially tether peripheral heterochromatin and inversely regulate differentiation [J]. Cell, 2013, 152(3): 584–598. doi: 10.1016/j.cell.2013.01.009.
- [76] BRONSHTEIN I, KEPTEN E, KANTER I, et al. Loss of lamin A function increases chromatin dynamics in the nuclear interior [J]. Nat Commun, 2015, 6(1): 8044. doi: 10.1038/ncomms9044.
- [77] ZHENG X B, HU J B, YUE S B, et al. Lamins organize the global three-dimensional genome from the nuclear periphery [J]. Mol Cell, 2018, 71(5): 802–815.e7. doi: 10.1016/j.molcel.2018.05.017.
- [78] KIMURA Y, KURODA C, MASUDA K. Differential nuclear envelope assembly at the end of mitosis in suspension-cultured *Apium graveolens* cells [J]. Chromosoma, 2010, 119(2): 195–204. doi: 10.1007/s00412-009-0248-y.
- [79] CISKA M, DE LA ESPINA S M D. NMCP/LINC proteins: Putative lamin analogs in plants? [J]. Plant Sign Behav, 2013, 8(12): e26669. doi: 10.4161/psb.26669.
- [80] CISKA M, MASUDA K, DE LA ESPINA S M D. Characterization of the lamin analogue NMCP2 in the monocot *Allium cepa* [J]. Chromosoma, 2018, 127(1): 103–113. doi: 10.1007/s00412-017-0649-2.
- [81] HU B, WANG N, BI X L, et al. Plant lamin-like proteins mediate chromatin tethering at the nuclear periphery [J]. Genome Biol, 2019, 20(1): 87. doi: 10.1186/s13059-019-1694-3.
- [82] PAWAR V, POULET A, DÉTOURNÉ G, et al. A novel family of plant nuclear envelope-associated proteins [J]. J Exp Bot, 2016, 67(19): 5699–5710. doi: 10.1093/jxb/erw332.
- [83] ZHAO W M, GUAN C M, FENG J, et al. The *Arabidopsis* CROWDED NUCLEI genes regulate seed germination by modulating degradation of ABI5 protein [J]. J Integr Plant Biol, 2016, 58(7): 669–678. doi: 10.1111/jipb.12448.
- [84] GUO T T, MAO X G, ZHANG H, et al. Lamin-like proteins negatively regulate plant immunity through NAC WITH TRANSMEMBRANE MOTIF1-LIKE9 and NONEXPRESSOR OF PR GENES1 in *Arabidopsis thaliana* [J]. Mol Plant, 2017, 10(10): 1334–1348. doi: 10.1016/j.molp.2017.09.008.
- [85] WANG C, ZHANG L J, HUANG R D. Cytoskeleton and plant salt stress tolerance [J]. Plant Sign Behav, 2011, 6(1): 29–31. doi: 10.4161/psb.6.1.14202.
- [86] SODA N, SHARAN A, GUPTA B K, et al. Evidence for nuclear interaction of a cytoskeleton protein (OsIFL) with metallothionein and its role in salinity stress tolerance [J]. Sci Rep, 2016, 6(1): 34762. doi: 10.1038/srep34762.
- [87] SODA N, GUPTA B K, ANWAR K, et al. Rice intermediate filament, OsIF, stabilizes photosynthetic machinery and yield under salinity and heat stress [J]. Sci Rep, 2018, 8(1): 4072. doi: 10.1038/s41598-018-22131-0.
- [88] YANG J, CHANG Y, QIN Y H, et al. A lamin-like protein OsNMCP1 regulates drought resistance and root growth through chromatin accessibility modulation by interacting with a chromatin remodeller OsSWI3C in rice [J]. New Phytol, 2020, 227(1): 65–83. doi: 10.1111/nph.16518.
- [89] XING L, HUANG J H, YANG C. Keratin-like intermediate filaments in plant root tip cells [J]. Sci Bull, 1991(8): 623–626. [邢力, 黄景花, 杨澄. 植物根尖细胞的类角蛋白中间纤维 [J]. 科学通报, 1991(8): 623–626.]
- [90] YANG C, XING L, ZHAI Z H. Intermediate filaments of plants and their *in vitro* reassembly [J]. Sci China (Ser B), 1992, 22(10): 1052–1057. [杨澄, 邢力, 翟中和. 植物的中间纤维及其在体外重装配 [J].

- 中国科学(B 辑), 1992, 22(10): 1052–1057.]
- [91] CHEN D Y, ZHAO Y, ZHAO D Z, et al. Study of intermediate filaments in *Adiantum philippense* and comparative analysis of karetnin-like proteins in some plant species [J]. Acta Bot Sin, 1998, 40(9): 790–795. [陈丹英, 赵允, 赵大中, 等. 铁线蕨中间纤维的研究及某些植物类角蛋白的比较分析 [J]. 植物学报, 1998, 40(9): 790–795. doi: 10.3321/j.issn:1672-9072.1998.09.003.]
- [92] CAI S T, ZHAI Z H, ZENG C M, et al. Detection of nuclear matrix and intermediate filament scaffold in *Cryptocodinium cohnii* [J]. Acta Biol Exp Sin, 1991, 24(1): 33–43. [蔡树涛, 翟中和, 曾丛梅, 等. 寇氏隐甲藻(*Cryptocodinium cohnii*)细胞核骨架与中间纤维的研究 [J]. 实验生物学报, 1991, 24(1): 33–43.]
- [93] ZEE S Y. “Chromosome exo-skeleton” in plant cells visualized by scanning electron microscopy [J]. Protoplasma, 1992, 170(1): 86–89. doi: 10.1007/BF01384460.
- [94] XU S X. Colloidal gold labelling, transmission and scanning electron microscopy of cytoskeleton in the isolated generative cells of *Allamanda schottii* [J]. Chin Bull Bot, 1993, 5(2): 110–113.
- [95] XU S X, ZHU C. Plant Cytoskeleton [M]. Beijing: Science Press, 1996: 55–57. [徐是雄, 朱澈. 植物细胞骨架 [M]. 北京: 科学出版社, 1996: 55–57.]
- [96] WANG J, YANG C, ZHAI Z H. The nuclear lamina in male generative cells of *Ginkgo biloba* [J]. Sex Plant Reprod, 1996, 9(4): 238–242. doi: 10.1007/BF02173105.
- [97] WANG J, YANG C, RIS H, et al. Detailed structure of the plant lamin and its assembly *in vitro* [J]. Sci China (Ser C), 1998, 28(2): 136–142. [汪健, 杨澄, RIS H, 等. 植物核纤层的精细结构及其体外装配 [J]. 中国科学(C 辑), 1998, 28(2): 136–142.]