

文章编号:1000-5641(2013)05-0053-08

小腔游仆虫(*Euplotes aediculatus*)皮层 微管胞器的荧光标记

林 钦, 范鑫鹏, 孙 磊, 周素娟, 顾福康

(华东师范大学 生命科学学院, 上海 200062)

摘要: 应用荧光紫杉醇直接荧光标记和抗 α -微管蛋白抗体免疫荧光标记, 显示了纤毛虫小腔游仆虫(*Euplotes aediculatus*)皮层纤毛器微管、纤毛器基部附属微管和背皮层表面微管等结构, 以及皮层纤毛器微管的形态发生. 结果表明, 该游仆虫背皮层表面网在形态上与嗜银网相一致, 也是一种微管类细胞骨架; 与其他几种游仆虫比较, 前仔虫口纤毛器和背皮层纤毛器微管的形态发生存在不同的模式, 其形态发生可能具有种的特异性, 可以作为种的分类依据之一. 此外, 与 FLUTAX (fluorescence taxoid) 标记方法相比较, 抗 α -微管蛋白抗体免疫荧光标记能较清晰地显示游仆虫背皮层表面微管网及早期发生的额腹横棘毛原基和背触毛原基, 推测该游仆虫的细胞背表面微管网与其他微管结构其微管蛋白组分可能存在差异, 且形态发生中伴随着皮层纤毛器微管的组装和成熟, 其微管蛋白组分同时也在不断发生变化.

关键词: 纤毛虫; 小腔游仆虫; 荧光标记; 皮层纤毛器微管; 背皮层表面网

中图分类号: Q952 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3969/j.issn.1000-5641.2013.05.007

Microtubular organelles in *Euplotes aediculatus* (Ciliophora: Hypotrichida) revealed by fluorescent labeling

LIN Qin, FAN Xin-peng, SUN Lei, ZHOU Su-juan, GU Fu-kang

(School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

Abstract: The cortical ciliature microtubules, base-associated microtubules, the dorsal cortical microtubule structure, as well as the morphogenesis of the cortical ciliature microtubules in *Euplotes aediculatus* were analyzed with FLUTAX (fluorescence taxoid) and anti- α -tubulin antibody immuno-fluorescence labeling. The results indicate that the dorsal cortical network which is called silver-line system morphologically associates with microtubular cytoskeleton. Moreover, differing from other *Euplotes*, The morphogenesis mode of the adoral ciliature microtubules and dorsal cortex ciliature microtubules in the proter of *E. aediculatus* represent a distinct morphogenesis mode which might be a referable basis for species differentiation. Additionally, anti- α -tu-

收稿日期:2012-05

基金项目:国家自然科学基金(31172042)

第一作者:林钦,男,硕士研究生. E-mail: lengfeng666666@hotmail.com.

通信作者:顾福康,男,教授,博士生导师,研究方向为原生动物细胞与分子生物学.

E-mail:fkgu@bio.ecnu.edu.cn.

bulin antibody immuno-fluorescence labeling shows dorsal cortex network and the early frontal-ventral-transverse cirri primordia more clearly comparing with fluorescently labeling by FLUTAX. This might suggest the tubulin element is different between cell dorsal cortex surface network and other microtubular structures, and the tubulin element may change gradually as the assembling and maturing of cortical ciliature microtubule in sequential morphogenesis stages.

Key words: ciliate; *Euplotes aediculatus*; fluorescent labeling; cortical ciliature microtubule; dorsal cortex surface network

0 引言

目前所知,游仆虫属(*Euplotes*)至少含有 60 多种^[1],是广义腹毛类纤毛虫中一个较大的类群.自从 Grim 首次应用生化去膜结合扫描电镜术显示了游仆虫细胞表膜下纤维层及在棘毛基部水平的纤维组成等结构^[2]后,该类纤毛虫已成为研究纤毛虫皮层细胞骨架结构的重要实验材料.应用蛋白银染色^[3,4]和生化去膜结合扫描电镜术对游仆虫的皮层细胞骨架形态及形态发生进行系列观察,在皮层纤维结构和纤毛基体水平进一步揭示了其细胞结构的复杂性和细胞骨架建构的多样性^[5-7]等方面取得了一系列进展.而在 Arregui 等将免疫荧光标记和荧光紫杉醇(FLUTAX)直接荧光标记引入原生动物微管结构的研究^[8]后,以细胞微管类结构为对象,探索游仆虫皮层细胞骨架的形成机理,在纤毛虫的纤毛器微管、表膜与表膜下微管的建构和微管装配等方面取得了较多的资料^[9-14].本文应用直接荧光标记及免疫荧光标记显示小腔游仆虫(*Euplotes aediculatus*)的细胞皮层微管胞器,取得了一些新的结果,报告如下.

1 材料与方法

1.1 材料

游仆虫于 2006 年 5 月采自上海青浦区淀山湖周围,分离后,应用麦粒液发酵获得的细菌作为饵料在室温下进行纯系培养.取无性生殖不同时期的游仆虫作为实验材料.

1.2 方法

1.2.1 荧光紫杉醇直接荧光标记

参照所在实验室所改进的方法^[14],并稍加调整:①在涂有多聚赖氨酸的载玻片上滴 100 μL 浓度为 0.5% 的皂苷,将生长状态良好的细胞滴入皂苷中渗透 10 s,用 PHEM 清洗 1 次;② 4% 多聚甲醛中固定 5 min, PHEM 清洗 1 次;③ 0.01% Triton X-100 处理 10 s, PHEM 清洗 1 次;④ 1 $\mu\text{mol/L}$ FLUTAX(Invitrogen 公司)染色 5 min, 0.01 mol/L 的 PBS 漂洗 3 次,封片. Olympus BX51 荧光显微镜观察(激发波长为 492 nm,发射波长为 520 nm),Cool Snap-Pro 数码相机照相.

1.2.2 抗 α -微管蛋白抗体免疫荧光标记

参照所在实验室的方法^[15],并稍加调整:①在涂有多聚赖氨酸的载玻片上滴 100 μL 0.5% 皂苷,将生长状态良好的细胞滴入皂苷中渗透 10 s,用 PHEM 清洗 1 次;② 4% 多聚甲醛固定 1 h;③ 将固定的细胞用 1% 的 TritonX-100 缓冲液处理 15 min;④ 用冷的抽提 buffer 洗一次;⑤ PBS + 3% BSA 清洗 3 次,每次 5 min;⑥ 用 1:1 000 的鼠抗 α -微管蛋白抗

体(Sigma 公司)孵育 1 h, PBS + 3% BSA 清洗 3 次, 每次 5 min; ⑦ 用 1:100 的 FITC 标记羊抗鼠 IgG(Sigma 公司)孵育 1 h, PBS + 3% BSA 清洗 3 次, 每次 5 min, 三蒸水清洗 1 次; ⑧ 加防猝灭油 Cityfluor(Sigma 公司)封片. Olympus BX51 荧光显微镜观察(激发波长为 492 nm, 发射波长为 520 nm), Cool Snap-Pro 数码相机照相.

2 结 果

2.1 游仆虫的纤毛器微管及其他微管结构

小腔游仆虫皮层微管胞器主要由位于腹、背皮层的口围带、波动膜、额腹横棘毛、缘棘毛、尾棘毛、背触毛等纤毛器微管和纤毛器基部附属微管, 以及其他非纤毛器微管组成.

2.1.1 口围带、波动膜及基部微管

口围带自基部在口腔左侧起始向前沿口缘弯曲, 终止于口缘右前端, 呈倒“C”型, 约占腹皮层纵长的 2/3. 口围带含整齐排列的小膜, 其中间的大部分小膜较宽, 两端的小膜逐渐变窄. 口围带小膜深部含小膜托架, 各个托架相应于其上部小膜按一定间隔连续排列, 中部的大部分托架较宽, 两端的托架较窄(见图 1-2). 波动膜位于口围带基部右侧, 是由许多纤毛形成的刷子样结构. 在波动膜和口围带的基部小膜的接合处由口后微管束向口皮层后伸展(见图 1-1 和 1-2).

2.1.2 额腹横棘毛及其基部微管和腹皮层表面微管网

额腹横棘毛纤长, 其中额腹棘毛 9 根, 横棘毛 5 根(见图 1-1). 在额腹棘毛区皮层, 分别从每根棘毛基部向左前方和右后方伸出一束微管, 形成前纵微管束和后纵微管束, 在部分棘毛基部向左侧皮层伸出一束横微管束, 在部分棘毛基部向周围伸出细小的放射状微管, 这些维管束相互交织成皮层微管网. 在横棘毛区皮层, 每根棘毛分别从基部向右前方伸出一束前纵微管, 其前端相互聚集并终止于额区皮层, 在其棘毛基部也向周围伸出细小的放射微管(见图 1-1 和 1-3). 腹面银线网格多为不规则的多边形, 排列紧密, 且荧光染色相对银染效果较为不清晰.

2.1.3 缘棘毛和尾棘毛

缘棘毛和尾棘毛各 2 根, 分别位于腹皮层后端的左、右侧, 其棘毛大小相近, 呈纤长簇状, 但比额腹棘毛和横棘毛较细小, 且棘毛以一定间隔横向排列. 在这些棘毛的基部尚未观察到其附属微管(见图 1-1).

2.1.4 背触毛及背皮层表面微管网

在背皮层表面, 背触毛 8~9 列, 每列含 20~25 根纤毛, 纤毛按一定间隔成纵向排列, 形似一个个短棒状的芽体(见图 1-4), 与腹皮层纤毛器中纤长的纤毛形态不一样. 在背皮层深部, 相应于各列背纤毛中的基体位置形成洞渊样结构, 这可能是纤毛基体骨架和基体附属微管形成的(见图 1-5).

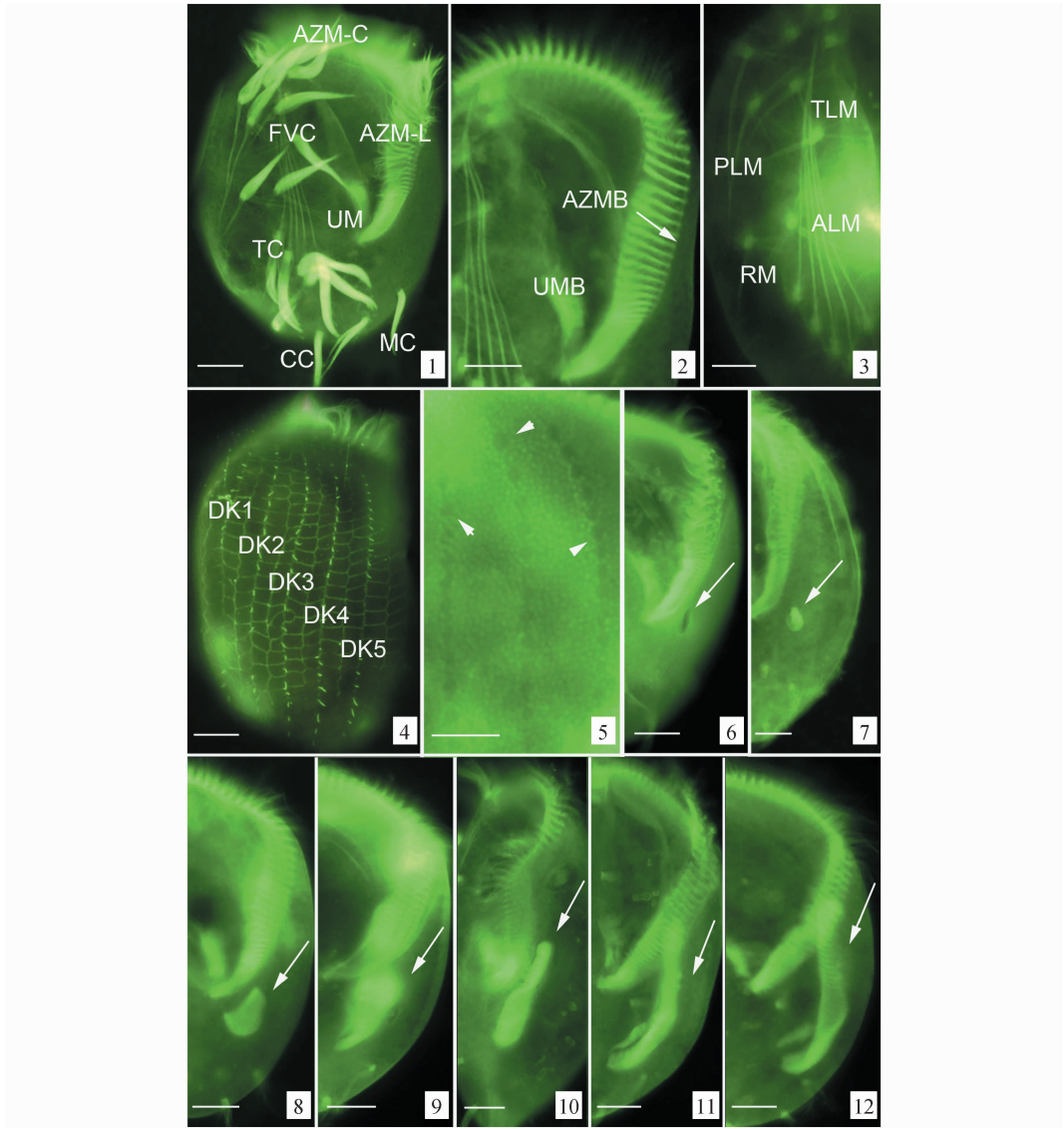
此外, 在背皮层区表面遍布网格样结构, 于每 2 列背纤毛之间含 2 列网格, 每列背纤毛的纤毛基体排列在其两侧纵向网格线的中部位置. 其中, 全部网格为单线组成, 呈现方形或多角形构造, 相邻网格的网格线共用(见图 1-4).

2.2 纤毛器微管胞器的发生

2.2.1 口纤毛器

形态发生早期, 在口围带基部左侧的皮层内, 发生一短杆形的口围带原基(见图 1-6), 原基迅速增殖变大成水滴状(见图 1-7~1-9), 此后其一端膨大, 逐渐伸展成片条状(见图 1-

10 和 1-11),紧接着原基内的毛基体按自前至后次序逐渐组装成小膜(见图 1-12),其中的小膜经历长纤毛和逐渐成熟的过程,伴随着细胞分裂,最终成为后仔虫的口围带.在口围带原基区开始弯曲增大时,口围带原基区基部向右前方增殖出一列波动膜原基(见图 1-11),其毛基体迅速增殖,逐渐演变成后仔虫的波动膜.



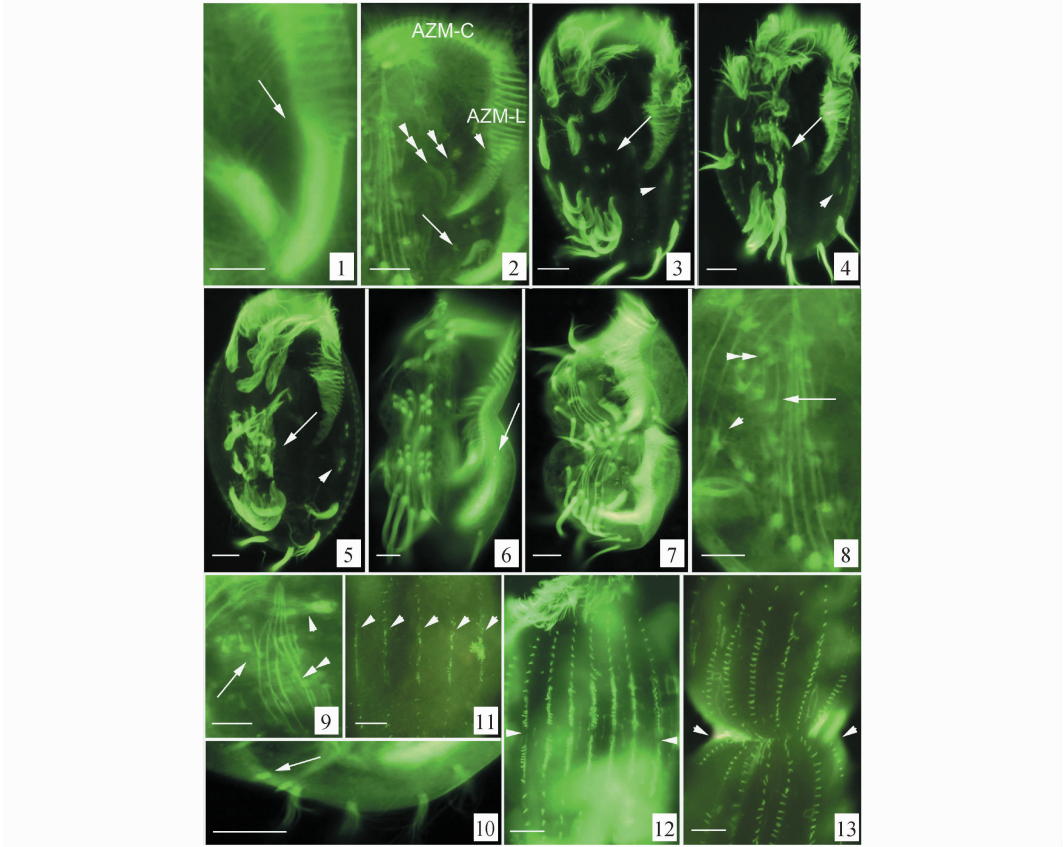
注:1 波动膜(UM)、口围带(AZM; AZM-C:口围带颈部; AZM-L:口围带翻颈部)、额腹棘毛(FVC)、横棘毛(TC)、缘棘毛(MC)、尾棘毛(CC); 2 口围带托架(AZMB)和波动膜托架(UMB); 3 前纵微管束(ALM)、后纵微管束(PLM)、横微管束(TLM)和放射微管束(RM); 4 背皮层表面网和背纤毛列(DK1—DK5); 5 背面洞渊样结构(箭头); 6 后仔虫口围带原基(箭头); 7—9 早期发育阶段的后仔虫口围带原基(箭头); 10 扭曲状的的后仔虫口围带原基(箭头); 11、12 发育中的后仔虫口围带原基(箭头)及波动膜原基

图 1 小腔游仆虫背腹面纤毛器以及口纤毛器发生(1、2、4、6—10 和 12 为 FLUTAX 直接荧光标记照片, 3 和 5 为抗 α -微管蛋白抗体免疫荧光标记照片;标尺 10 μ m)

Fig. 1 Ciliature microtubule from dorsal and ventral cortical revealed by fluorescently labeling and the morphogenesis of adoral ciliature; bar: 10 μ m

前仔虫口围带分化过程中,老口围带基部至翻领部的小膜退化,其中的小膜收缩变窄并逐渐瓦解(见图 2-1 和 2-2),替之在原位置出现一片片整齐排立的新小膜,但领部老口围带小膜未见明显的变化(见图 2-2),伴随着细胞的演化,新、老小膜共同组成前仔虫的口围带.此时,老口围带基部右侧的波动膜也发生瓦解,其中的纤毛分散开来,伴之在其一侧形成新波动膜原基(见图 2-2),并最终发育成为前仔虫波动膜.

2.2.2 额、腹、横棘毛



注:1 老口围带末端小膜瓦解变窄(箭头); 2 前仔虫老口围带翻领部小膜瓦解变窄(短箭头),老波动膜瓦解(双箭头)和新波动膜发生(三箭头),后仔虫波动膜发生(长箭头); 3 点状额腹横棘毛原基(长箭头),左缘棘毛初期棒状原基(短箭头); 4 点状额腹横棘毛原基分成前后两部分,成平行排布(长箭头),左缘棘毛初期棒状原基分前后两段(短箭头); 5 前后两组额腹横棘毛原基发育形成棘毛(长箭头),左缘棘毛前后两段各自增殖成两个(短箭头); 6 额腹横棘毛原基分段并排布成“3-3-3-2-2”模式,开始迁移、定位;后仔虫左缘棘毛原基(箭头); 7 细胞发生中后期阶段前、后仔虫口围带波动膜、额腹横棘毛和缘棘毛; 8 棘毛原基基部产生前纵微管芽(长箭头)、后纵微管芽(双箭头)、横微管芽(短箭头)及放射微管芽; 9 前纵微管芽(长箭头)、放射微管芽(短箭头)和伸长中的棘毛基部微管芽(双箭头); 10 尾棘毛原基(箭头); 11 背触毛原基在背皮层中部发生(箭头); 12 每列背触毛原基分为前、后两部分(箭头示细胞分裂沟); 13 发育中的前、后仔虫新背触毛(箭头示细胞分裂沟)

图 2 小腔游仆虫背、腹面微管类胞器及其发生(1—8 和 11 为 FLUTAX 直接荧光标记照片, 9、10、12 和 13 为抗 α -微管蛋白抗体免疫荧光标记照片;标尺 10 μm)

Fig.2 Microtubular organelles in *E. aediculatus* revealed by fluorescently labeling and its morphogenesis; bars: 10 μm

口围带原基发育成水滴样时,腹皮层中部出现 5 个点状的额腹横棘毛原基(见图 2-3),紧接着额腹横棘毛原基在腹皮层中部排成五列,原基迅速增大并分段,成为前、后两部分(见图 2-4 和 2-5),其中的毛基体继续增殖并从左至右以“3-3-3-2-2”的模式排列、发育成棘毛锥形(见图 2-6),按横棘毛、额腹棘毛的顺序迁移和定位(见图 2-7),然后以额腹棘毛、横棘毛的时间顺序发生新结构.此过程中邻近的老棘毛未见瓦解,在棘毛锥形迁移定位后,新结构形成时才有部分老棘毛开始瓦解.

额腹横棘毛原基分段、长纤毛时,先后在基部产生前纵微管芽、后纵微管芽、横微管芽及放射微管芽(见图 2-8 和 2-9).这些微管分别向皮层四周不同方向延伸,显示出极性和方向性,其中横棘毛基部向前方皮层伸展出 5 根前纵微管束,微管束逐渐向前延伸,于前端皮层区汇聚,形成弦状微管带.至细胞即将分裂为前、后仔虫时,新形成的两套纤毛器基部微管也伴随着新仔虫的形成进一步发育成熟(见图 2-7).

2.2.3 缘棘毛和尾棘毛

在额腹横棘毛原基开始分段时,于老口围带左后方发生前、后两部分缘棘毛原基(见图 2-4),每部分原基增大变粗,各分成两段(见图 2-5 和 2-6),并继续发育,经历长纤毛和逐渐迁移的过程,最终定位在前、后仔虫的左后端,成为各自的缘棘毛(见图 2-7).

新尾棘毛发生中,先在细胞背面右侧两列背纤毛的中部和后部位置各出现前、后两组共 4 个新尾棘毛原基,随着细胞的演变,发育中的新尾棘毛经历了由背皮层向腹皮层的迁移和定位的过程,其新形成前、后各 2 根尾棘毛最终成为前、后仔虫的尾棘毛(见图 2-10).

2.2.4 背触毛

在每列背触毛中部范围,毛基体迅速增殖,新老基体紧密聚集在一起形成一列新背触毛原基(见图 2-11);随着细胞的逐渐拉长,每列原基分开成前、后两列,其中基体间也逐渐增大间距,基体并经历成熟和长纤毛的过程;细胞分裂后,新形成背触毛的前部连同该列前端的老背触毛和新形成的背触毛后部连同其后端的老背触毛一起,共同组成为前、后仔虫的背触毛(见图 2-12 和 2-13).

3 讨 论

3.1 游仆虫背皮层银线网是皮层微管类细胞骨架的一部分

早期应用银浸法显示,游仆虫皮层表面具有与硝酸银物质起沉淀反应形成的网状结构,被称为“嗜银网”^[16].此后,应用扫描电镜术和生化去膜与扫描电镜相结合的方法显示的游仆虫皮层表面网,在形态上与嗜银网相一致,由此“嗜银网”也被作为皮层细胞骨架成分之一^[3].本文应用 FLUTAX 和抗 α -微管蛋白抗体标记显示的小腔游仆虫背皮层表面网是“单线型网”,也与前述的“嗜银网”和皮层细胞骨架成分相一致,表明该结构也是一种微管类细胞骨架.尽管在不同种类的游仆虫中,其背皮层银线网可能呈现不同的形态特征,但在已经报道的部分游仆虫例如伍氏游仆虫(*E. woodruffi*)^[12]和阔口游仆虫(*E. eurystomus*)^[13]中用所述的荧光标记方法也能显示其背皮层银线网,这说明游仆虫的背皮层银线网作为该类纤毛虫细胞骨架的组成成分之一,具有皮层微管类细胞骨架的普遍特征.

3.2 游仆虫皮层纤毛器发生的特异性

目前,对游仆虫形态发生中老口围带的命运及前仔虫口纤毛器的来源尚存在不同的认识,在不同种游仆虫中观察到,形态发生中前仔虫口围带或是由继承老结构而来^[17-20],或是

在老口围带位置更新而来^[21-22]. 本文应用荧光标记方法显示,与其他常见的游仆虫比较,例如阔口游仆虫^[13],尽管小腔游仆虫额腹横棘毛微管胞器及后仔虫口纤毛器的发生与其具有相似的模式,但前仔虫口围带则是由翻颌部的老小膜退化而在原位置更新产生的新小膜与颌部的老小膜一起组装形成的,且其波动膜是重新发生的. 结果表明,小腔游仆虫形态发生中与老口围带经历两种不同的命运相一致,前仔虫口纤毛器微管胞器也有两种不同的来源. 并且,小腔游仆虫背纤毛器微管发生中,在每列背纤毛中部迅速形成一列新背纤毛原基,成熟的新纤毛与其他残留的背纤毛一起,共同成为新仔虫背纤毛的情况,与以前报道的游仆虫其新背纤毛原基在背纤毛列中部的各个背纤毛基体后发生,其中先发生一个新基体,待新基体成熟后在成熟基体后又产生一个新基体,直至在每个老基体后形成3~4个新基体,新老基体共同组成一列背纤毛原基的背纤毛发生模式^[21]不一样. 据此认为,游仆虫属纤毛虫中其皮层纤毛器微管尤其是前仔虫口纤毛器和背纤毛器微管的形态发生也存在差异,这种差异可能具有种的特异性,也可以作为种的分类依据之一.

3.3 小腔游仆虫微管胞器发生及成熟过程中其微管蛋白组分的变化

FLUTAX 直接荧光标记是根据荧光紫杉醇与 β -微管蛋白上的 GTP 水解区域特定位点结合来特异性标记微管结构,但其只与已组装成微管的 β -微管蛋白结合,不与未聚合的微管蛋白二聚体反应^[23];而抗 α -微管蛋白抗体免疫荧光标记通过特异性抗体与 α -微管蛋白免疫结合来标记微管结构. 抗 α -微管蛋白抗体免疫标记游仆虫背皮层表面微管网与 FLUTAX 标记相比,结构相对清晰,表明该表面微管网与细胞其他皮层微管其微管蛋白组分可能存在差异;此外,与 FLUTAX 标记相比较,应用抗 α -微管蛋白抗体免疫荧光标记早期发生的额腹横棘毛原基和背触毛原基,其结构的显示也较为清晰,推测该游仆虫形态发生中,早期额腹横棘毛原基和背触毛原基与此后发育中的原基的微管蛋白组分是有差异的,这说明皮层纤毛器微管组装和成熟过程中,其微管蛋白组分也是在不断发生变化的.

[参 考 文 献]

- [1] 施心路. 下毛目纤毛虫的系统修订Ⅲ. 散毛亚目: 游仆亚目(纤毛动物门)[J]. 动物分类学报, 2000, 25(1): 9-25.
- [2] GRIM J N. Isolated ciliary structures of *Euplotes patella* [J]. Experimental Cell Research, 1966, 41(1): 206-210.
- [3] 顾福康, 庞延斌, 张作人. 一种游仆虫无性分裂生殖的研究 I 形态学和核器的演化[J]. 动物学报, 1987, 33(3): 244-247.
- [4] 顾福康, 张作人. 一种游仆虫棘毛基部纤维的形态及其在形态发生过程中的演化[J]. 动物学研究, 1989, 10(2): 89-96.
- [5] 顾福康, 张作人. 一种游仆虫皮层纤维结构的扫描电镜研究[J]. 动物学研究, 1991, 12(4): 337-341.
- [6] 顾福康, 邹士法, 李艺松, 等. 镰游仆虫腹面皮层细胞骨架的扫描电镜观察[J]. 动物学报, 2003, 49(4): 514-521.
- [7] 朱慧, 邹士法, 李艺松, 等. 用非离子去垢剂抽提获得的小游仆虫皮层细胞骨架的构形[J]. 动物学研究, 2004, 25(5): 422-428.
- [8] ARREGUI L, SERRANO S, GUNEA A. Microtubular element of the marine Antarctic ciliate *Euplotes focardii* (Ciliophora, Hypotrichia) [J]. Arch Protistenk, 1995, 144(4): 357-364.
- [9] 田沁, 张莉, 隋淑光, 等. 休眠期和营养期包裹游仆虫的纤毛器骨架及其微管蛋白[J]. 动物学研究, 2002, 23(5): 405-408.
- [10] 牛延宁, 吴月华, 倪兵, 等. 包裹游仆虫纤毛器微管在不同生理状态下的分化[J]. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2007(6): 106-111.

- [11] 赵柳,运迷霞,柳伟君,等. 华美游仆虫细胞微管胞器的直接荧光和免疫荧光标记[J]. 动物学杂志, 2008, 43(2): 1-6.
- [12] 李艺松,柳伟君,顾福康. 伍氏游仆虫皮层微管类细胞骨架的荧光标记[J]. 复旦学报, 2008, 47(3): 364-369.
- [13] 生欣,王正君,尹飞,等. 纤毛虫阔口游仆虫皮层微管胞器的形态及形态发生[J]. 华东师范大学学报:自然科学版, 2010, (6): 83-90.
- [14] 何兰,曾红,沈洁,等. FLUTAX 法显示纤毛虫微管胞器的改良[J]. 动物学杂志, 2006, 41(3): 59-61.
- [15] 史磊,运迷霞,顾福康. 草丛土毛虫皮层纤毛器的微管胞器研究[J]. 分子细胞生物学报, 2009, 42(2): 109-117.
- [16] TUFFRAU M. Revision of genus *Euplotes*, on the bases of structural comparison[J]. Hydrobiologia, 1960, 15: 1-77.
- [17] 马洪钢,姜佳枚,胡晓钟,等. 稀毛游仆虫(纤毛门,游仆目)的形态学与细胞发生学研究[J]. 水生生物学报, 2008, 32: 57-62.
- [18] WISE B. The morphogenetic cycle of *Euplotes eurystomus* and its bearing on problems of ciliate morphogenesis [J]. J Protozool, 1965, 12(4): 626-648.
- [19] FRANKEL J. The positioning of ciliary organelles in hypotrich ciliates[J]. J Protozool, 1973, 20(1): 8-18.
- [20] 庞延斌,魏红兵. 小腔游仆虫 *Euplotes aediculatu* 形态和形态发生的研究[J]. 华东师范大学学报:自然科学版, 1999(1): 103-109.
- [21] 顾福康,庞延斌,张作人. 一种游仆虫无性分裂生殖的研究Ⅱ: 无性分裂过程中皮层结构的形态发生[J]. 动物学报, 1987b, 33(4): 362-366.
- [22] 顾福康,张作人. 包裹游仆虫的皮层及其纤毛结构的形态学研究[J]. 华东师范大学学报:自然科学版, 1990(4): 102-109.
- [23] 王薪懿,倪蓉. 紫杉醇靶向微管的抗肿瘤机制研究进展[J]. 国际药学研究杂志, 2012, 39(1): 56-60.