植物科学学报 2013, 31(2): 171 ~177
Plant Science Journal

DOI:10.3724/SP.J.1142.2013.20171

钝顶螺旋藻 FtsZ 在大肠杆菌中的表达和定位

吴 娟[1,2], 邹路阳[1], 曾群安[1], 徐 虹[1*]

(1.厦门大学生命科学学院, 厦门 361005; 2.湖南人文科技学院生命科学系, 湖南娄底 417000)

摘 要: FtsZ 是与真核微管蛋白类似的原核骨架蛋白,能在细胞分裂位点聚合组装成环状结构而调控细胞分裂过程。为了研究钝顶螺旋藻(*Spirulina platensis*)FtsZ 蛋白的功能,构建了钝顶螺旋藻 FtsZ 与绿色荧光蛋白 GFP 融合表达的质粒,并在大肠杆菌中进行了表达和定位研究,结果发现,表达融合蛋白 GFP-FtsZ 的大肠杆菌细胞由短杆状变为长丝状,且菌丝体长度与融合蛋白的表达量呈正比。在荧光显微镜下观察到融合蛋白 GFP-FtsZ 在长丝状体细菌中呈有规律的点状分布,这说明 FtsZ 蛋白功能高度保守,钝顶螺旋藻 FtsZ 蛋白能识别大肠杆菌分裂位点并装配成环状结构调控大肠杆菌细胞分裂,FtsZ 蛋白的过量表达能抑制大肠杆菌正常的细胞分裂而导致长丝状体细胞的形成。

关键词: 骨架蛋白; FtsZ; 钝顶螺旋藻; 细胞分裂

中图分类号: Q949.22^{+}1 **文献标识码**: A **文章编号**: 2095-0837(2013)02-0171-07

Expression and Localization of FtsZ from *Spirulina platensis* in *Escherichia coli*

WU Juan[1,2], ZOU Lu-Yang[1], ZENG Qun-An[1], XU Hong[1*]

(1. *School of Life Sciences*, *Xiamen University*, Xiamen 361005, China; 2. *Department of Life Science*, *Hunan University of Humanities*, *Science and Technology*, Loudi, Hunan 417000, China)

Abstract: Prokaryotic cytoskeletal protein FtsZ, a microtubule homolog, assembles into a compact circular structure at the mid-cell and plays an important role in cytokinesis. To explore the function of FtsZ in *Spirulina platensis* morphogenesis, we cloned the *ftsZ* gene from *S. platensis* and constructed its fusion tag of GFP expression plasmid pGFP-FtsZ. The recombined expression vector was transformed to *Escherichia coli* BL21. Western blot analysis showed that the GFP-FtsZ fusion gene was successfully expressed in the transformant. The transformed bacteria that expressed the GFP-FtsZ protein changed from normal short-rod shapes and formed long filaments. The length of the filamentation cells was proportional to the expression amount of FtsZ in cells. Regular-dot distribution of the GFP-FtsZ fusion protein in transformed bacteria was observed by fluorescent light microscopy. The data demonstrated that FtsZ was a highly conserved functional protein. The FtsZ of *S. platensis* assembled the complete cytokinesis apparatus and formed a Z-ring structure at the future division site to regulate cell division in *E. coli*. The overexpression of FtsZ blocked the normal cell cycle and led to cell filamentation.

Key words: Cytoskeleton; FtsZ; *Spirulina platensis*; Cell division

钝顶螺旋藻属于蓝藻门(Cyanophyta)、颤藻目(Oscillatoriales)、颤藻科(Oscillatoriaceae)、螺旋藻属(*Spirulina*),是最早出现的光合生物之一。钝顶螺旋藻是由许多圆柱状细胞连接而成的单列丝状

收稿日期: 2012-06-21,修回日期: 2013-01-04。
基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30571446);福建省自然科学基金资助项目(2009J01193)。
作者简介: 吴娟(1984 -),女,硕士研究生,主要从事海洋分子生物学的研究。
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: hxu@xmu.edu.cn)。

微藻,藻丝体呈有规则的螺旋形或波浪形,在自发或诱导条件下这种典型形态会发生改变,变异成藻丝长度和螺旋度不等的弯曲形,甚至直线形等多种形态,如电离辐射和化学诱变剂等诱变因素可导致几乎所有螺旋藻都变成直线形,完全失去各自原来的形态特征,而藻丝体一旦变直,就很难回变成弯曲形,而且这种形态变异能稳定遗传。生产上通常将藻丝体变直作为藻种退化的标志[1-5]。近年来,虽然不少学者在生理生化及分子遗传水平上对这种形态变异进行了探索。但对于控制螺旋藻形态建成的分子机理还知之甚少[3-8]。本实验室在对几株钝顶螺旋藻的直线形和螺旋形藻丝体蛋白差异表达时发现,不同形态钝顶螺旋藻藻丝体间原核骨架蛋白FtsZ的表达存在明显差异,这意味着FtsZ可能参与了钝顶螺旋藻的形态建成[9]。

FtsZ(Filamenting temperature sensitive)是从大肠杆菌温度敏感型突变体中分离得到的与细胞分裂密切相关的蛋白,也是最早被鉴定出与真核微管蛋白类似的原核骨架蛋白,迄今为止发现它几乎存在于所有原核生物中[10-12]。FtsZ能够在分裂位点聚集形成环状结构(称为Z环)而引发和控制原核细胞的分裂过程,其胞内浓度的异常升高或降低都会导致细胞分裂受阻[12-16]。为了研究FtsZ在钝顶螺旋藻形态建成中的作用,我们克隆了FtsZ基因并在大肠杆菌中进行了表达。但是在表达的过程中,我们发现钝顶螺旋藻FtsZ的过表达导致了大肠杆菌细胞由短杆状转变为长丝状体。因此为了研究钝顶螺旋藻FtsZ是如何导致大肠杆菌丝状体形成的,我们将钝顶螺旋藻FtsZ蛋白和绿色荧光蛋白进行了融合表达,以研究钝顶螺旋藻FtsZ在大肠杆菌细胞中的表达、组装和定位。

1 材料与方法

1.1 菌种及培养条件

Escherichia coli DH5α 和 *E. coli* BL21(DE3)plysS由本实验室保存。质粒pGFP由国家传染病诊断试剂与疫苗工程技术研究中心夏宁邵教授赠予[17]。

1.2 *ftsZ*基因的扩增

以钝顶螺旋藻(*Spirulina platensis*)染色体DNA为模板,用引物P1:5′-GGGCTAGCATGCTT-GATAAGAGCAATCTGGGA-3′和P2:5′-AAGGA-TCCCCGACCAGGAGGCGGACGGCGA-3′(上海生工生物工程有限公司合成)进行扩增。反应液为50 μL,含有1×PCR buffer、200 μmol/L dNTP、1.5 mmol/L $MgCl_2$、0.6 μmol/L引物,50 ng模板DNA、2.5 U *Taq*酶。扩增条件为:94℃预变性5 min,然后94℃ 45 s,58℃ 45 s,72℃ 90 s,35个循环,最后于72℃保温10 min。扩增产物经0.8%的琼脂糖凝胶电泳检测。

1.3 融合表达质粒pGFPxm-*ftsZ*的构建

将PCR扩增的*ftsZ*基因用*Nhe*Ⅰ/*Bam*HⅠ双酶切,经琼脂糖凝胶电泳后挖胶回收1.2 kb大小的*ftsZ*片段,连接到经同样双酶切的pGFP质粒中,通过测序确保插入的*ftsZ*基因与质粒的阅读框架一致。

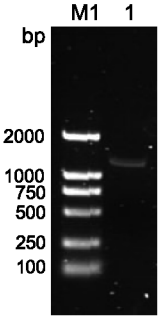
1.4 GFP-FtsZ融合蛋白的诱导表达及检测

将重组表达质粒转化*E. coli* BL21(DE3)plysS,挑取单菌落于4 mL LB培养基(Amp^r 100 μg/mL)中37℃摇培至OD_{600}=0.8~1.0,然后转接于100 mL新鲜培养基中,37℃摇培至OD_{600}=0.7后,加IPTG至终浓度0.4 mmol/L,然后转至28℃诱导过夜;离心收集菌体进行常规的SDS-PAGE电泳分析。

2 结果与分析

2.1 *ftsZ*基因的扩增结果

取对数生长期中后期的钝顶螺旋藻藻液50 mL,离心后提取藻总DNA,以总DNA为模板,P1和P2为引物PCR扩增*ftsZ*基因,扩增产物经0.8%的琼脂糖凝胶电泳检测,结果表明,扩增产物的大小约为1200 bp,与预期结果相符合(图1)。将PCR产物



M1:DL2000 DNA Marker;1:PCR production of *ftsZ*.

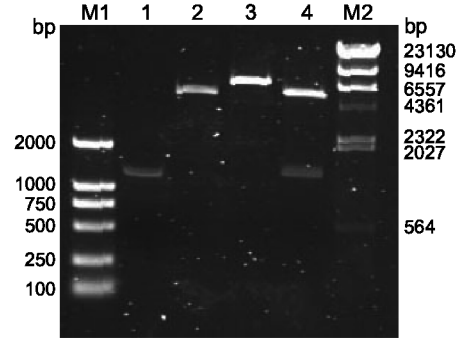
图1 *ftsZ*基因的PCR扩增

Fig.1 PCR amplification of *ftsZ*

克隆到 pMD-18T 载体上进行 DNA 测序，将测序结果在 NCBI 网站上进行比对，结果显示，PCR 得到 *ftsZ* 基因全长 1281 bp，对应蛋白大小约为 44.3 kD。钝顶螺旋藻 *ftsZ* 与极大螺旋藻（*Spirulina maxima*）基因序列相似性达到 96.19%，与大肠杆菌的基因序列相似性达 47.23%，与蛋白序列相似性达 40.91%，但它们都含有 FtsZ 蛋白两个保守的基序（motif）：VIGVGGS/GGGNAI/VNRM 和 GGGTGTG。其中后一个基序对于 FtsZ 蛋白的鸟苷三磷酸酶（GTPase）活性是必须的，该基序在真核生物微管蛋白（tubulin）中则为 GGGTGSG。

2.2　融合表达载体 pGFP-*ftsZ* 的构建和鉴定

为研究钝顶螺旋藻 FtsZ 在细胞中的定位情况，将经 P1、P2 扩增并测序正确的 *ftsZ* 片段用 *Nhe*Ⅰ + *Bam*HⅠ双酶切，然后与经同样双酶切的原核表达载体 pGFP 连接，构建原核表达载体 pGFP-*ftsZ* 以融合表达 GFP-*ftsZ*。将连接产物转化 *E. coli* DH5α，经 Kan 抗性筛选，分别挑取阳性克隆菌落进行重组质粒的鉴定。重组质粒经 *Bam*HⅠ + *Nhe*Ⅰ双酶切鉴定，初步证实 *ftsZ* 基因已连入 pGFP 载体中，将酶切鉴定正确的重组载体进行测序，结果表明 pGFP-*ftsZ* 构建正确，*ftsZ* 与 GFP 阅读框一致，能正确表达 GFP-FtsZ（图 2）。

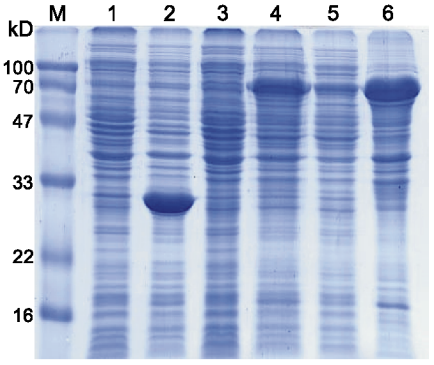


M1：DL2000 DNA Marker；M2：λ-*Hind* Ⅲ digest；
1：PCR production of *ftsZ*；2：pGFP/*Bam*HⅠ；
3：pGFP-*ftsZ*/*Bam*HⅠ；4：pGFP-*ftsZ*/*Bam*HⅠ+*Nhe*Ⅰ.

图 2　pGFP-*ftsZ* 重组表达载体的酶切鉴定分析
Fig. 2　Restriction analysis of pGFP-*ftsZ*

2.3　融合蛋白 GFPxm-FtsZ 的表达鉴定

将鉴定正确的重组载体 pGFP-*ftsZ* 转化表达大肠杆菌 *E. coli* BL21 并用 IPTG 进行诱导表达，以转化 pGFP 的大肠杆菌 *E. coli* BL21 为对照进行同样的处理。诱导后提取菌体总蛋白进行 SDS-PAGE 分析。结果表明，GFP 转化菌诱导后比诱导前多一条分子量约 30 kD 的特异性 GFP 蛋白条带（图 3：泳道 2）。GFP-*ftsZ* 转化表达菌株在约 75 kD 处出现一条特异性蛋白条带（图 3：泳道 4），此蛋白条带为 FtsZ 与 GFP 的融合表达蛋白。将诱导的菌液经超声破碎后分别取上清和沉淀进行 SDS-PAGE 分析，结果表明，GFP-FtsZ 融合蛋白主要以包涵体的形式表达。

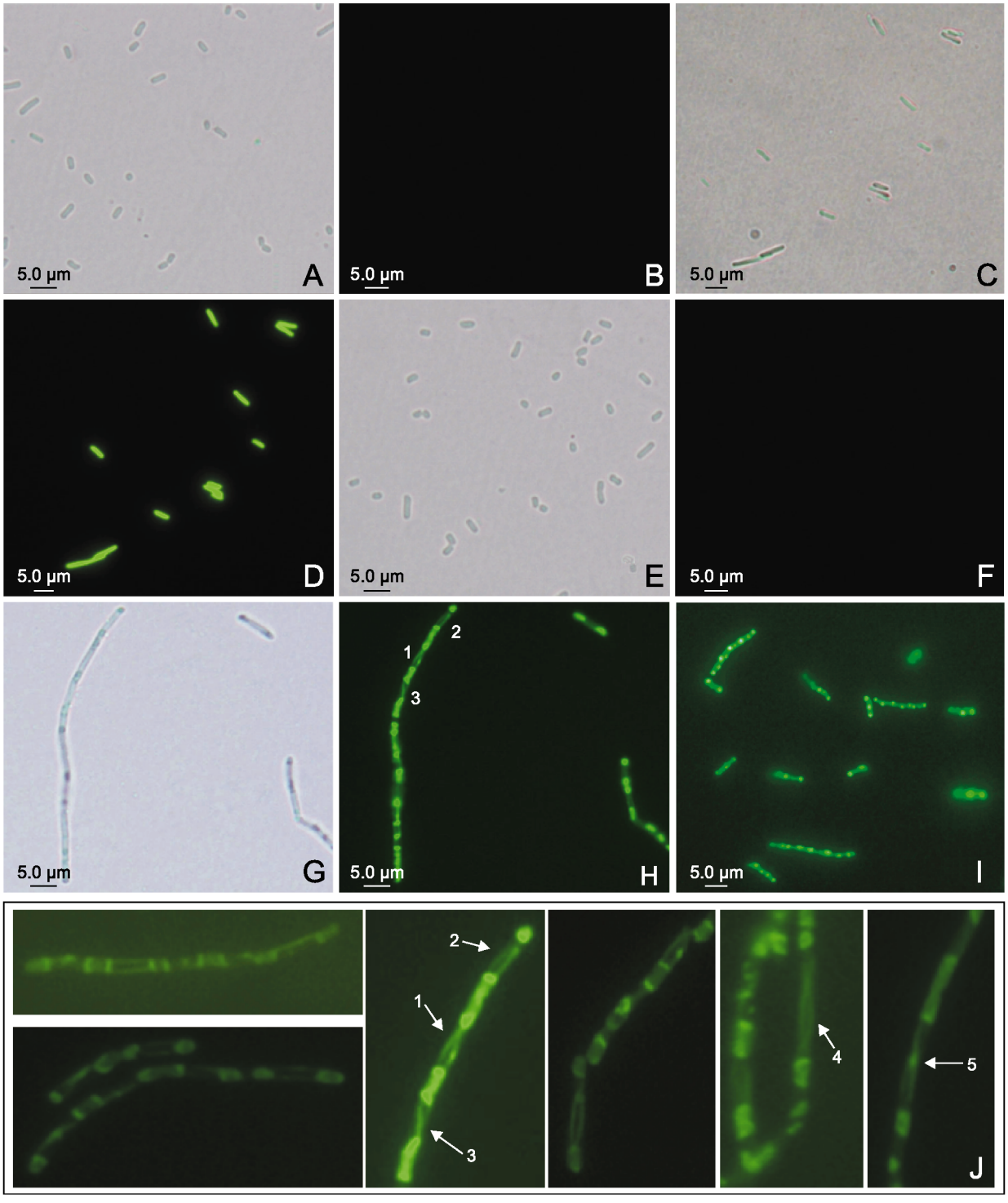


M：蛋白质分子量标准；1，2：pGFP 转化菌诱导前和诱导后总蛋白（阴性对照）；3，4：pGFP-FtsZ 转化菌诱导前和诱导后的总蛋白；5，6：pGFP-FtsZ 转化菌诱导后可溶性蛋白和不可溶性蛋白。
M：Protein molecular weight marker；1，2：Cell lysis respectively from transformed bacteria containing pGFP without or with IPTG induction（negative control）；3，4：Cell lysis respectively from transformed bacteria containing pGFP-FtsZ without or with IPTG induction；5，6：Insoluble or soluble protein from transformed bacteria containing pGFP-FtsZ with IPTG induction.

图 3　GFP-FtsZ 融合蛋白诱导表达的 SDS-PAGE 分析
Fig. 3　Expression analysis of GFP-FtsZ in *E. coli* by SDS-PAGE

2.4　融合蛋白 GFP-FtsZ 的表达及其对大肠杆菌形态的影响

在对 pGFP-*ftsZ* 转化的大肠杆菌 *E. coli* BL21 进行 IPTG 诱导表达时，我们发现 GFP-FtsZ 诱导表达后的转化菌形态发生了明显的改变，菌细胞由短杆状变为长丝状。由图 3 可知，未经 IPTG 诱导的 pGFP-*ftsZ* 转化菌和 pGFP 转化菌绿色荧光蛋白不表达，在荧光显微镜下观察细菌形态发现，转化菌和对照菌一样呈短杆状，且没有绿色荧光的发出（图 4：A，B，E，F）；在经 IPTG 诱导后，pGFP-*ftsZ* 转化菌和对照质粒 pGFP 转化菌分别表达 GFP-FtsZ 融合蛋白和 GFP 蛋白，在荧光显微镜下两种转化菌细胞均发出明亮的绿色荧光，但是对照质粒 pGFP 转化菌的绿色荧光在整个细胞中呈均匀弥散分布，而



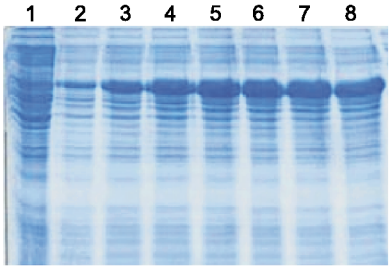
A：pGFP 转化菌 IPTG 诱导前；B：pGFP 转化菌 IPTG 诱导前(荧光拍摄)；C：pGFP 转化菌 IPTG 诱导后；D：pGFP 转化菌 IPTG 诱导后(荧光拍摄)；E：pGFP-FtsZ 转化菌 IPTG 诱导前；F：pGFP-FtsZ 转化菌 IPTG 诱导前(荧光拍摄)；G：pGFP-FtsZ 转化菌 IPTG 诱导后；H,I：pGFP-FtsZ 转化菌 IPTG 诱导后(荧光拍摄)；J：pGFP-FtsZ 转化菌 IPTG 诱导后荧光特征局部放大图。1 ~5：FtsZ 蛋白的不同组装状态。
A：Transformed bacteria containing pGFP；B：Transformed bacteria containing pGFP(fluorescence analysis)；C：Transformed bacteria containing pGFP with IPTG induction；D：Transformed bacteria containing pGFP with IPTG induction(fluorescence analysis)；E：Transformed bacteria containing pGFP-FtsZ；F：Transformed bacteria containing pGFP-FtsZ(fluorescence analysis)；G：Transformed bacteria containing pGFP-FtsZ with IPTG induction；H,I：Transformed bacteria containing pGFP-FtsZ with IPTG induction(fluorescence analysis)；J：Zoom-in transformed bacteria containing pGFP-FtsZ with IPTG induction(fluorescence analysis). 1–5：Different assembled forms of FtsZ.

图 4 GFP-FtsZ 诱导表达前后大肠杆菌形态和荧光定位

Fig. 4 Morphology and intracellular location of fusion protein GFP-FtsZ in *E. coli*

融合蛋白 GFP-FtsZ 在菌体中发出的绿色荧光呈有规律的点状分布；并且 GFP-FtsZ 转化菌的细胞分裂被抑制，菌体形态发生了显著变化，宿主菌由短杆状变为长丝状，长度相对于对照菌增加了 5 ~10 倍，有些细胞甚至可长达 70 μm（图 4：C，D，G，H）。由于对照质粒 pGFP 转化菌在 IPTG 诱导后的细胞形态并没有发生改变，依然保持短杆状，并且绿色荧光在细胞中呈弥散分布而不呈点状定位，因此我们认为 pGFP-*ftsZ* 转化菌在诱导表达后，长菌丝体的形成和绿色荧光蛋白的点状定位分布是由 FtsZ 蛋白的过表达造成的，其中绿色荧光蛋白点放大后可看到的点状结构实为环绕于细胞膜内部形成的环状结构，这个环状结构应该是 FtsZ 形成的 Z 环，也就是转化菌潜在的细胞分裂位点。在长丝状体中各个绿色荧光蛋白点的存在说明，长丝状体的形成是由于细菌分裂受阻形成的。此外，融合表达的 FtsZ 在菌丝体中除了形成点状外，我们还发现 FtsZ 以双股螺旋状或丝状形式存在于细胞中（图 4：I，J），这种形态可能是细胞分裂前 FtsZ 形成 Z 环的一个过渡形态。

为了研究 FtsZ 蛋白的过量表达对细菌形态所产生的影响，我们对 IPTG 诱导不同时间的转化菌进行镜检以观察融合蛋白的表达情况和转化菌形态之间的关系。从图 5 中可以看出 pGFP-ftsZ 转化菌随着 IPTG 诱导时间的延长，融合蛋白 GFP-FtsZ 的表达量逐渐增多，诱导超过 5 h 后 GFP-FtsZ 的表达量不再呈显著增加而保持稳定状态。在荧光显微镜下，转化菌形态也表现出随诱导时间延长，细胞长度逐渐增加，诱导时间超过 2 h，细胞则由杆状变为长丝状，超过 5 h 后细胞长度不再呈明显增加（图 6）；并且伴随着细胞长度的增加，由 GFP-FtsZ 形成的绿色荧光点也不断增多（图 6）。



1~8：分别为 IPTG 诱导 0、1、2、3、4、5、6、7 h 时 pGFP-*ftsZ* 转化菌的总蛋白。
1–8：Cell lysis separately from transformed bacteria carrying pGFP-*ftsZ* with IPTG induction for 0 h, 1 h, 2 h, 3 h, 4 h, 5 h, 6 h and 7 h.

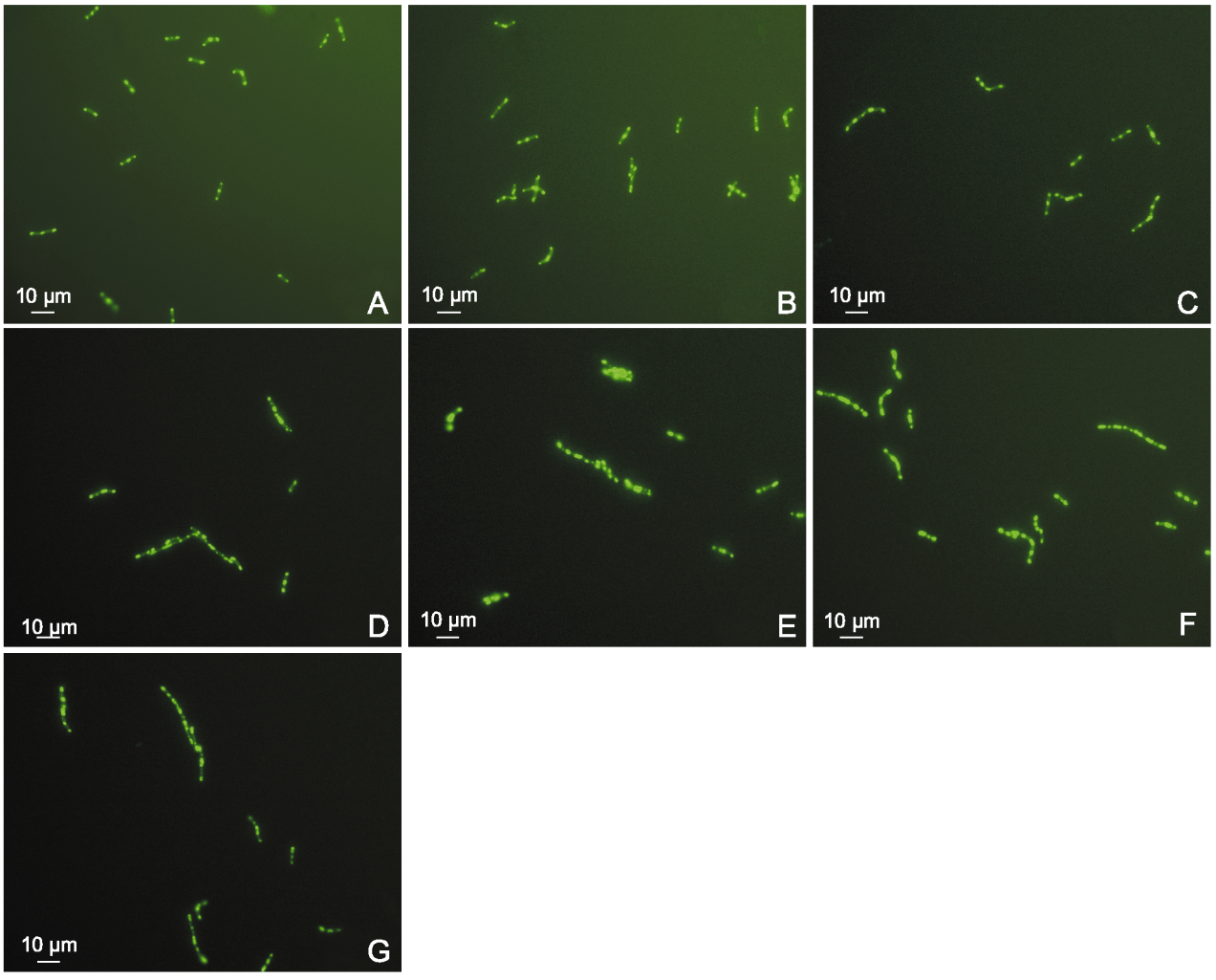
图 5　IPTG 诱导不同时间转化菌 GFP-FtsZ 表达量的检测

Fig. 5　Expression analysis of GFP-FtsZ in transformed *E. coli* BL21 induced by IPTG

3　讨论

FtsZ 是最早被鉴定出与真核微管蛋白类似的原核骨架蛋白，它最先从大肠杆菌温度敏感型突变体中分离得到的[11]，迄今为止发现它几乎存在所有原核生物中。原核细菌与古生菌中的 FtsZ 蛋白氨基酸序列高度保守而与真核生物差异较大，只有在 GTP 结合域和水解域的氨基酸序列表现为高度保守，其三级结构与真核生物微管蛋白极为相似，并且也可以像微管蛋白那样装配形成原丝或微管结构[18]。原核骨架蛋白 FtsZ 与 GTP 结合形成 FtsZ-GTP，FtsZ-GTP 首先形成中空的 FtsZ 原丝，FtsZ 原丝进一步在细胞中部分裂位点处聚合装配成多聚体环状结构，称为 Z 环。该环状结构的形成能引发和控制原核细胞分裂，FtsZ 的异常表达能导致原核细胞分裂受阻。最近研究报道，在 *E. coli* 中 FtsZ 能在组装位点招募细胞壁合成蛋白，促进细胞壁的合成和重建[19,20]。

钝顶螺旋藻的典型形态是螺旋形，但是在环境胁迫下其形态经常会发生改变。无论是在实验室条件下还是大规模养殖中，钝顶螺旋藻多形性变异现象普遍存在。在研究钝顶螺旋藻形态建成和多形性变异的机理时，我们发现钝顶螺旋藻不同形态藻丝体中 FtsZ 蛋白表达存在差异[9]。在对钝顶螺旋藻 FtsZ 基因进行克隆和异源表达时发现，过量表达钝顶螺旋藻 FtsZ 蛋白能导致 *E. coli* 形成长丝状体。为了研究 FtsZ 蛋白在细菌长丝状体形成中的作用和定位，将 FtsZ 蛋白与 GFP 进行融合表达。结果发现，表达 GFP-FtsZ 融合蛋白的 *E. coli* 细胞形成长丝状体，且丝状体长度随着 FtsZ 表达量的增加而加长，但只表达 GFP 蛋白的 *E. coli* 细胞形态依然保持短杆状。荧光显微镜下观察到 GFP-FtsZ 融合蛋白能在 *E. coli* 长丝状体中形成有规律的点状结构，该结构应为潜在的细胞分裂位点；而单独表达 GFP 的对照菌中则不存在这种绿色荧光点，其绿色



A~G：分别为 IPTG 诱导 1、2 、3、4、5、6、7 h 的 pGFP-*ftsZ* 转化菌。
A–G：Transformed bacteria carrying pGFP-*ftsZ* with IPTG induction separately for 1 h, 2 h, 3 h, 4 h, 5 h, 6 h and 7 h.

图 6 IPTG 诱导不同时间 pGFP-*ftsZ* 转化菌形态变化
Fig. 6 Morphological changes of *E. coli* BL21 carrying pGFP-*ftsZ* with IPTG induction for different times

荧光弥散在整个细胞中。本研究结果表明，FtsZ 蛋白的功能是高度保守的，虽然钝顶螺旋藻 FtsZ 与 *E. coli* 的 FtsZ 在蛋白质序列上的相似性仅为 40.91%，但是它们的功能保守，钝顶螺旋藻 FtsZ 能在 *E. coli* 中装配形成 Z 环，其过量表达能抑制 *E. coli* 的细胞分裂而导致长丝状体的形成。除了形成特有的点环状结构外，钝顶螺旋藻 FtsZ 蛋白还在 *E. coli* 细胞中形成双股螺旋结构（图 4：J），这表明 FtsZ 的组装可能是一种动态过程，其 Z 环的装配与细胞分裂有关，而螺旋状结构的组装我们推测可能与细胞生长过程中的形态建成有关。在研究钝顶螺旋藻形态建成过程中，我们也确实发现螺旋形藻丝体和直线形藻丝体的 FtsZ 蛋白在表达上存在差异[9]，这种表达差异或是动态组装差异是否就是导致钝顶螺旋藻形态变异的原因，以及 FtsZ 的动态组装过程是如何变化，受到何种调控，参与哪些生理过程，具有什么生理功能等等正是我们现在需要研究的内容之一，也是目前细胞生物学中原核骨架蛋白的研究热点之一。

参考文献：

[1] 胡鸿钧. 国外钝顶螺旋藻生物技术的现状及发展趋势[J]. 武汉植物学研究，1997，15(4)：369–374.
[2] 彭卫民，李祥书. 螺旋藻直线形变异藻株(Sp.-Dz)研究初报[J]. 水产科学，2000，19(5)：1–5.
[3] 汪志平. γ-射线对不同品系和形态螺旋藻丝状体的生物学效应[J]. 浙江农大学报，1998，24(2)：

121-125.

[4] 陈必链，陈荣. 半导体激光对钝顶螺旋藻形态和生长的影响[J]. 光子学报，2000，29(5)：411-414.

[5] Wang Z, Zhao Y. Morphological reversion of *Spirulina platensis*: from linear to helical[J]. *J Phycol*, 2005, 41, 622-628.

[6] Van E C. On the morphology and ultrastructure of the cell wall of *Spirulina platensis* Antonie van Leeuwenhoek[J]. *J Microbiol Serol*, 1977, 43: 89-99.

[7] Vladeanu G, Mitrea N, Titu H. Physiological electron microscopic characteristics of the *Spirulina platensis* after ^{60}Co gamma irradiation[J]. *Studies Cercet Biology Series Biology Veg*, 1994, 46(2): 143-148.

[8] Hongsthong A, Sirijuntarut, Prommeenate P, *et al.* Revealing differentially expressed proteins in two morphological forms of *Spirulina platensis* by protein analysis[J]. *Mol Biotechnol*, 2007, 36: 123-130.

[9] 林重阳，沈晓文，赵振坤，吴韩志，徐虹. 钝顶螺旋藻 *Spirulina platensis* 两种不同形态藻丝体的光合作用和蛋白质差异表达分析[J]. 高等学校化学学报，2009(6)：1152-1157.

[10] Hirota Y. Themosensitive mutants of *Escherichia coli* affected in the process of DNA synthesis and cell division[J]. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol*, 1968, 33: 677.

[11] Lutkenhaus J F, Wolf-Watz H, Donachie W D. Organization of genes in the *ftsA-envA* region of the *Escherichia coli* genetic map and identification of a new *fts* locus (*ftsZ*)[J]. *J Bacteriol*, 1980, 142(2): 615-620.

[12] Li Z, Trimble M J, Brun Y V, *et al.* The structure of FtsZ filaments *in vivo* suggests a force-generating role in cell division[J]. *EMBO J*, 2007, 26(22): 4694.

[13] Bi E F, Lutkenhaus J. FtsZ ring structure associated with division in *Escherichia coli*[J]. *Nature*, 1991, 354(6349): 161-164.

[14] Addinall S G, Bi E, Lutkenhaus J. FtsZ ring formation in *fts* mutants[J]. *J Bacteriol*, 1996, 178(13): 3877-3884.

[15] Reuda S, Vicente M, Mingorance J. Concentration and assembly of the division ring proteins FtsZ, FtsA and ZipA during the *Escherichia coli* cell cycle[J]. *J Bacteriol*, 2003, 185(11): 3344-3351.

[16] Lan G, Daniel B R, Dobrowsky T M, *et al.* Condensation of FtsZ filaments can drive bacterial cell division[J]. *PNAS*, 2009, 106(1): 121-126.

[17] 罗文新，陈敏，程通，等. 橙色荧光蛋白——绿色荧光蛋白 GFPxm 的改造[J]. 生物工程学报，2003，19(1)：56-62.

[18] Löwe Jan, Amos L A. Crystal structure of the bacterial cell-division protein FtsZ[J]. *Nature*, 1998, 391(6663): 203-206.

[19] Dajkovic A, Mukherjee A, Lutkenhaus J. Investigation of regulation of FtsZ assembly by SulA and development of a model for FtsZ polymerization[J]. *J Bacteriol*, 2008, 190: 2513-2526.

[20] Lian G, Dajkovic A, Wirtz D. Polymerization and bundling kinetics of FtsZ filaments[J]. *Biophys J*, 2008, 95: 4045-4056.

（责任编辑：王豫鄂）