

## ULASAN

# Manfaat Sekuen Genom Lengkap dalam Identifikasi Gen: Peranan Kelompok Gen *Actin-myosin* dalam Sistem Pertahanan Tanaman

Reflinur dan Dwinita W. Utami

Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumberdaya Genetik Pertanian, Jalan Tentara Pelajar 3A, Bogor 16111

### ABSTRACT

**The Use of a Complete Genomic Sequence in Identification of Genes: The Role of *Actin-myosin* Genes in Plant Defence System.** Reflinur and Dwinita W. Utami. Complete genome sequencing of *Arabidopsis thaliana* and rice (*Oryza sativa*) were accomplished in 2000 and 2004, respectively. The availability of high quality genome sequences of *A. thaliana* and rice amenable for identification and understanding of the structure and functional genes in the plant genome. One of the genes family that have been investigated is the *actin-myosin* genes. This genes family contributes to signalling process of the plant defence mechanism. This paper focuses on phylogenetic characterization and activation of *actin-myosin* genes family with emphasis on involvement on the plant defence mechanism.

**Key words:** Complete plant genome sequence, *actin-myosin* gene, plant defence mechanism.

### PENDAHULUAN

*Arabidopsis thaliana* banyak digunakan sebagai model untuk mempelajari berbagai aspek pada tanaman, termasuk aspek interaksi antara tanaman dengan berbagai patogen yang menyerangnya. Selain ukuran genomnya yang relatif kecil, yaitu sebesar 120-130 Mega pasang basa (Mpb), umur generasi yang singkat sekitar 6-8 minggu, juga kemampuannya dalam melakukan penyerbukan sendiri atau penyerbukan silang secara sekaligus, menjadikan tanaman ini banyak digunakan sebagai model untuk mempelajari proses fisiologis atau genetika tanaman. Di samping itu, tanaman ini juga tidak banyak mengandung sekuen berulang (*repetitive sequence*), sehingga mempermudah dalam melakukan sekuen genom secara lengkap dan *positional cloning* dari suatu gen tertentu.

Sekuen lengkap genom *A. thaliana* telah selesai dilakukan pada tahun 2000 dan telah banyak dimanfaatkan untuk berbagai studi homologi berbagai aspek pada organisme/tanaman lain. Dari berbagai gen yang telah dikarakterisasi berdasarkan sekuen genom leng-

kap *A. thaliana*, terdapat kelompok gen *actin-myosin* yang mempunyai sekuen yang bersifat konservatif dan telah dipelajari analisis filogenetiknya mulai dari organisme prokariot sampai organisme eukariot tingkat tinggi, seperti tanaman dan hewan (Reddy dan Day 2001).

Berbagai aktivitas seluler dalam tanaman, seperti pergerakan sel, transpor intraseluler, sistem *signaling*, dan pembelahan sel merupakan berbagai fungsi yang diperankan oleh sitoskeleton (Volkman dan Baluska 1999). Sitoskeleton merupakan bagian yang tersusun oleh tiga tipe filamen, yaitu *actin*, filamen *intermediate*, dan *mikrotubule*. Ketiga tipe filamen tersebut dalam aktivitasnya memerlukan suatu kelompok protein yang dikenal sebagai *molecular motors* yang terdiri dari *kinesin*, *dynein*, dan *actin*. Kelompok protein ini diperlukan oleh sel dalam memperoleh energi melalui hidrolisis adenosin triphosphat (ATP), di mana *kinesin* dan *dynein* diperlukan untuk hidrolisis ATP bagi filamen *intermediate* dan *mikrotubule* (Vallee dan Sheptner 1990), sedangkan protein *actin* digunakan oleh *myosin* (Sellers 2000).

*Molecular motor* pada sistem sel tanaman memang belum banyak dipelajari. Penelitian pada tanaman tembakau mencoba menganalisis protein *dynein* menggunakan antibodi dan menunjukkan bahwa terdapat 2 macam protein yang berukuran 400 kDa pada benang sari (*pollen*) yang berkecambah. Ini menunjukkan bahwa protein *dynein* terdapat pada tabung polen (Moscatelli *et al.* 1995). Sedangkan *kinesin* sebagai *molecular motor* yang telah diidentifikasi pada *Arabidopsis* dan tanaman lainnya paling sedikit terdiri atas 9 kelompok gen pengkodonya.

*Actin* yang merupakan protein ketiga yang juga berperan sebagai *molecular motor*, secara umum digunakan oleh *myosin* untuk proses pergerakan seluler. Diduga bahwa fungsi *myosin* pada tanaman terkait dengan fungsi *actin*. Protein *actin* dalam sitoskeleton turut berperan dalam berbagai proses tanaman, seperti dalam sistem transpor, sistem *signaling cell*, pembelahan sel, dan morfogenesis (Volkman dan Baluska

1999). Berbagai penelitian menunjukkan bahwa *actin* sitoskeleton berperan penting dalam proses pergerakan sel, pembentukan cabang dan pembentukan trikoma (Reddy dan Day 2001). Penelitian lain menunjukkan bahwa protein *actin* juga berperan dalam pertumbuhan tabung polen dan pengaturan ion kalsium dalam proses *signaling cell* (Pierson *et al.* 1994).

Dalam proses *signaling cell*, terdapat berbagai aktivitas fisiologis sel tanaman yang diperankan oleh aktivitas ion kalsium dalam proses *signaling* bertingkat melalui *signal transduction system*. Salah satu aktivitas sel tanaman tersebut adalah pengaktifan sistem pertahanannya (*plant defense mechanism*) terhadap patogen yang menyerangnya. Setelah melalui sistem pengenalan antara molekul elisitor pada patogen dan reseptor pada tanaman, akan memicu respon fisiologi dan biokimia dari tanaman, yang pada akhirnya akan menyebabkan timbulnya respon pertahanan tanaman, antara lain berupa kematian sel yang terprogram secara cepat (*Programmed Cell Death*), sehingga menghambat perkembangan patogen.

Dalam tulisan ini akan diuraikan tinjauan berbagai artikel hasil penelitian tentang karakterisasi kelompok gen *actin-myosin* yang diperoleh dari sekuen lengkap genom *A. thaliana*, analisis filogenetiknya pada berbagai organisme, beserta peranannya dalam pengaktifan sistem pertahanan tanaman.

### KARAKTERISASI MYOSIN PADA ARABIDOPSIS

Seperti telah disebutkan di atas bahwa 3 tipe filamen penyusun sitoskeleton, yaitu *actin*, filamen *intermediate*, dan *mikrotubule* memperoleh energi melalui hidrolisis ATP. Pada proses metabolisme, ketiga tipe filamen tersebut mengalami perubahan, di mana *actin* akan bergabung dengan *myosin*, sedangkan filamen *intermediate* dan *mikrotubule* akan bergabung dengan *kinesin* dan *dynein*.

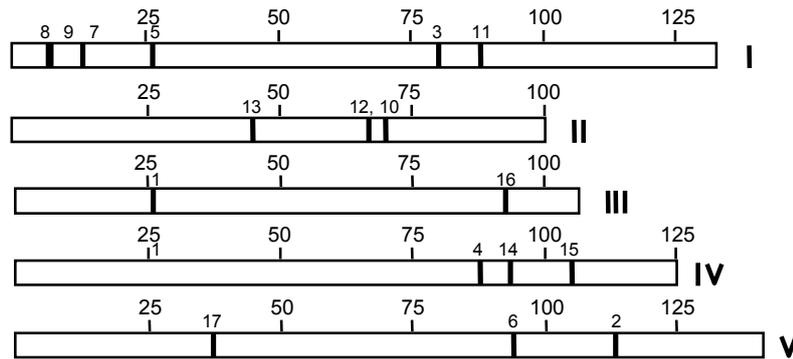
Secara umum *myosin* mempunyai 3 domain, yaitu (1) domain motor, merupakan domain yang berinteraksi dengan *actin* dan *binding* dengan ATP, (2) *neck* domain, yaitu domain yang *binding* dengan *light chain* atau *calmodulin*. Domain ini terdiri dari satu atau lebih sekuen heliks yang disebut sebagai IQ motif dengan sekuen konsensus IQXXRGGXXR (Cheney dan Mooseker 1992). IQ motif inilah yang akan *binding* dengan *light chain myosin* II dan *calmodulin/calmodulin like protein* (Rhoads dan Friedberg 1997). Tidak seperti pada sebagian besar *binding calmodulin-protein*, *myosin binding calmodulin* pada kondisi tidak terdapat  $Ca^{2+}$  (Reddy dan Day 2001), dan (3) *tail* domain, merupakan domain akhir yang sekuennya

bervariasi. Namun dalam aktivitasnya, ketiga domain *myosin* akan bekerja secara bersama-sama.

Melalui studi *immunofluorescent* diketahui bahwa *myosin* terdapat pada permukaan organel, nukleus sel vegetatif, dan plasmodesmata jaringan akar (Radford dan White 1998). Sekuen *partial and full length* dari *myosin Arabidopsis* telah dikarakterisasi pada level molekuler dan melalui pendekatan PCR. Knight dan Jones (1993) telah mengklon gen *myosin* yang disebut sebagai ATM (*Arabidopsis thaliana myosin*). Kinkema dan Schiefelbein (1994) mengkloning MYA1 (*Myosin Arabidopsis* 1), sedangkan Kinkema *et al* (1994) juga telah mengklon *full length myosin* lain yang dinamakan ATM2 dan 2 partikel *length myosin* MYA2 dan MYA3.

Berdasarkan survei sekuen asam amino konservatif *domain motor* dari *myosin* MYA1 dari database BLASTP (*Basic Local Alignment Search Tool for Protein*) dan BLASTN (*Basic Local Alignment Search Tool for Nucleotide*) pada TAIR (*The Arabidopsis Information Resource*) diperoleh 16 sekuen unik yang mengandung *domain motor myosin* yang teridentifikasi melalui program SMART (*Smart Modular Architecture Research Tool*) dan juga diperoleh 2 sekuen yang tidak lengkap. Satu sekuen adalah putatif *helicase* (At1g26370) yang tidak mengandung domain motor *myosin* dan sekuen lainnya adalah *pseudogene* (At1g42680) yang hanya mengandung 162 asam amino yang mirip dengan domain motor *myosin* (Reddy dan Day 2001).

Hasil lainnya dari analisis *Arabidopsis Sequence Map Overview* TAIR, diketahui bahwa lokasi *myosin* tersebar di seluruh genom *Arabidopsis*. Pada Gambar 1 terlihat bahwa *myosin* terdapat pada kelima kromosom *Arabidopsis* dengan variasi *myosin* yang berbeda-beda. Pada kromosom I ditemukan sekuen *myosin* dengan nomor 8, 9, 7, 5, dan 11 (*myosin* kelompok XI), dan nomor 3 (*myosin* kelompok VIII). Kromosom II mengandung sekuen *myosin* nomor 13, 12, dan 10 (*myosin* kelompok XI). Pada kromosom III hanya ditemukan 1 sekuen *myosin*, yaitu *myosin* nomor 16 (kelompok XI). Pada kromosom IV diperoleh *myosin* nomor 4 (kelompok VIII), sedangkan pada kromosom V terdapat sekuen *myosin* nomor 17 dan 6 (kelompok XI) dan *myosin* nomor 2 (kelompok VIII). Hasil tersebut menunjukkan bahwa *myosin* yang terdapat pada *Arabidopsis* adalah *myosin* yang termasuk dalam kelompok VIII dan XI.



**Gambar 1.** Penyebaran *myosin* pada kelima kromosom *Arabidopsis*. Angka kecil menunjukkan nomor *myosin* pada setiap kromosom (I-V). Nomor besar menunjukkan jarak dalam cM.

Sumber: <http://www.Arabidopsis.org>.

### ANALISIS FILOGENETIK *MYOSIN* PADA BERBAGAI TINGKATAN ORGANISME

Analisis filogenetik pada umumnya dilakukan berdasarkan pada domain motor *myosin*. Beberapa penelitian telah berhasil mengelompokkan *myosin* yang sudah teridentifikasi pada berbagai organisme. *The myosin Home Page* memberikan informasi tentang pengelompokan 143 gen *myosin* menjadi 17 kelompok. Analisis superfamili *myosin* pada *Drosophila* diketahui terdapat 2 kelompok *myosin* yang lain, sehingga menjadi kelompok baru *myosin*, yaitu kelompok XVIII yang mempunyai domain amino terminal PDZ (Yamashita *et al.* 2000). *Myosin* kelompok II dikenal sebagai *myosin* konvensional dan telah ditemukan 60 tahun yang lalu (Sellers 2000). Perkembangan selanjutnya diidentifikasi *myosin* kelompok I dan kelompok *myosin* yang lain dan diberi nomor kelompok secara berurutan sampai dengan kelompok XVIII. Semua *myosin* yang terdapat pada *Arabidopsis* dan berbagai organisme lain dianalisis filogenetik domain motornya di Megalign menggunakan metode CLUSTAL dan pohon filogenetiknya (Gambar 2) dianalisis menggunakan Bootstrap dengan 100 ulangan (Reddy dan Day 2001).

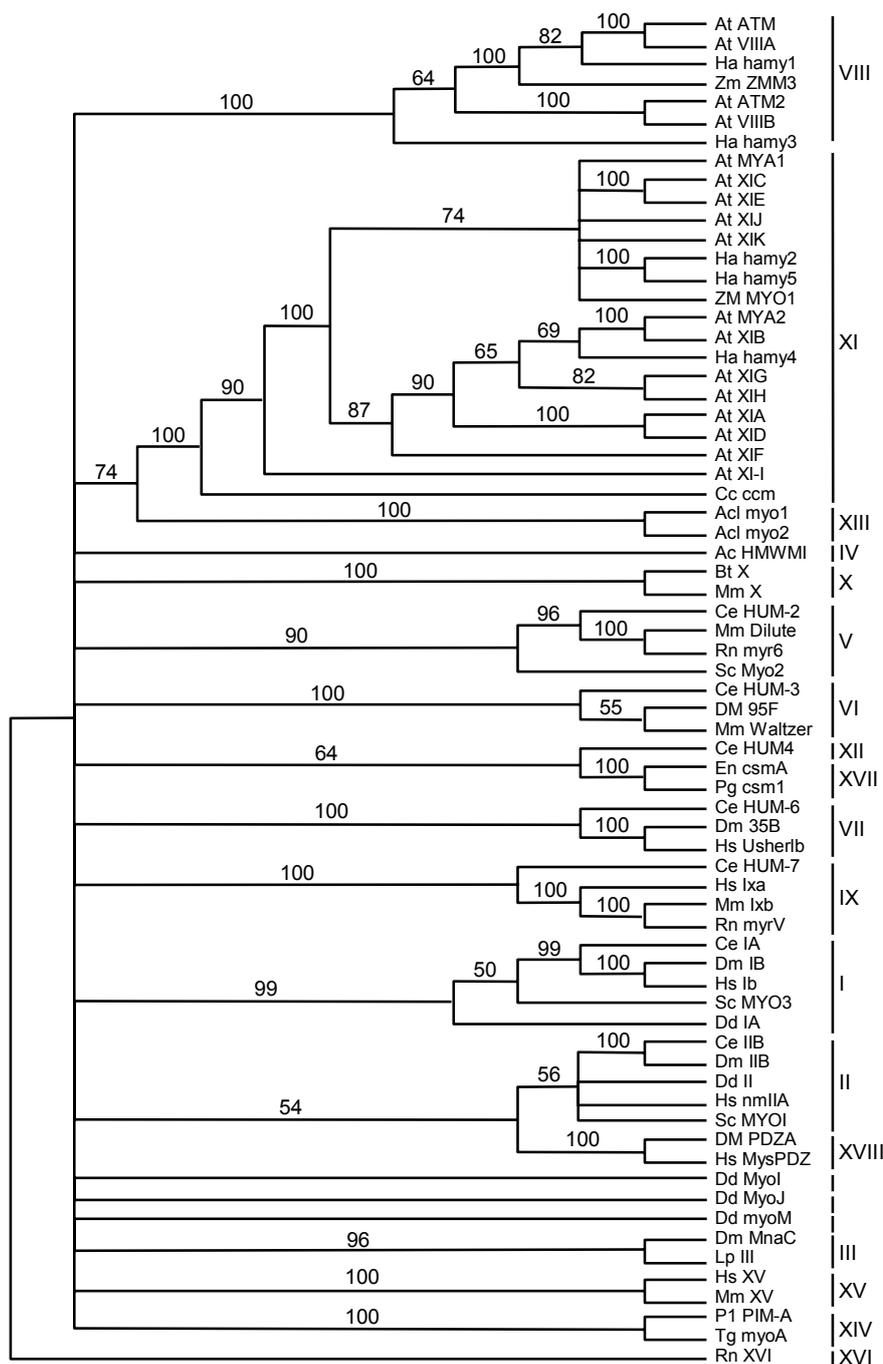
*Myosin Arabidopsis*, yaitu *myosin* kelompok VIII dan XI mempunyai kelompok yang sama dengan *myosin* jagung (*Zea mays*), yaitu kelompok VIII dan *myosin* alga *Chara corallina*, yaitu *myosin* kelompok XI. Namun demikian, mempunyai kelompok yang berbeda dengan *myosin* pada hewan, seperti *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, dan *myosin* pada jamur, seperti *Pyricularia grisea*, *myosin Arabidopsis* mempunyai kelompok yang berbeda. Hasil ini menunjukkan bahwa *myosin* kelompok VIII dan XI bersifat spesifik pada tanaman dan alga dan berbeda dengan *myosin* pada hewan dan jamur (Reddy dan Day 2001).

### PERANAN *MYOSIN* DALAM PENGAKTIFAN SISTEM PERTAHANAN TANAMAN

Seperti telah disinggung sebelumnya bahwa kelompok gen *actin-myosin* turut berperan meregulasi ion kalsium dalam proses *signaling cell*. Dalam hubungannya dengan sistem pertahanan tanaman terjadinya sistem *signaling cell* atau yang dikenal dengan sistem transduksi sinyal ini diawali dengan adanya pengenalan sinyal elisitor patogen oleh bagian reseptor tanaman dan akan memicu terjadinya respon fisiologi dan biokimia tanaman, yang beberapa di antaranya adalah pengaturan fluks ion (K dan Ca) dan transduksi sinyal. Hal itulah gambaran secara umum peranan kelompok gen *actin-myosin* dalam sistem pertahanan tanaman. Namun demikian, hal tersebut akan menjadi lebih jelas bila ditinjau secara lebih detail.

Dalam sistem sel tanaman, pertahanan lapis pertama berupa sel tanaman yang secara langsung dan pertama kali menghadapi serangan patogen atau elisitor yang dihasilkannya (Gambar 3). Dalam kondisi ini terjadi perubahan *permeabilitas* membran akibat membukanya saluran ion tertentu. Dengan membukanya saluran ion, maka terjadilah aliran  $H^+$  dan  $Ca^+$  ke sitosol (*ion influx*) serta keluarnya  $K^+$  dan  $Cl^-$  melewati dinding sel (*ion efflux*). Aliran ion merupakan prasyarat bagi pengaktifan enzim MAP kinase (*mitogen activated kinase*) melalui proses fosforilasi bertingkat dan bagi pembentukan oksigen ROS *intermediate* misalnya radikal superoksida ( $O_2^-$ ) dan hidrogen peroksida ( $H_2O_2$ ) (Somssich dan Hahlbrock 1998).

Sistem pertahanan lapis kedua dalam sel tanaman adalah berupa jaringan yang terletak berdekatan dengan sel-sel barisan pertahanan pertama. Pada barisan pertahanan yang kedua terjadi perubahan metabolisme yang meliputi (1) penguatan dinding sel



**Gambar 2.** Pohon filogenetik domain motor *myosin A. thaliana* dan beberapa organisme lain berdasarkan analisis Clustal dan Bootstrap dengan 100 ulangan.

Sumber: Reddy dan Day (2001).

dengan cara penggabungan dengan lignin, kalosa atau glukoprotein, juga dengan melakukan *cross linking* protein-protein dinding sel secara oksidatif, (2) pengaktifan lintasan metabolisme sekunder, yang bermuara pada sintesis fitoaleksin (senyawa antimikroba), (3)

sintesis tionin (senyawa antimikroba), dan (4) sintesis protein-protein PR (*Pathogenesis Related Proteins*) yang dapat mendegradasi sel patogen atau menghambat patogenesitas atau virulensi patogen (Gee *et al.* 2001).

Dalam sistem pertahanan yang kedua terlihat adanya mekanisme komunikasi sel terhadap patogen penyerangnya dengan aktivitas regulasi dinding dan membran sel. Mekanisme ini terjadi didahului dengan adanya sinyal ekstraseluler yang berupa elisitor patogen yang *binding* dengan sel reseptor tanaman yang berada di permukaan membran sel. Reseptor dapat mentransduksikan sinyal tersebut melewati membran plasma dengan mengaktifkan protein intraseluler dalam lintasan transmembran sinyal transduksi (Gachomo *et al.* 2003). Diduga protein intraseluler yang diaktifkan sel reseptor tanaman adalah kelompok protein yang tergabung dalam *molecular motor* seperti yang telah diuraikan di atas.

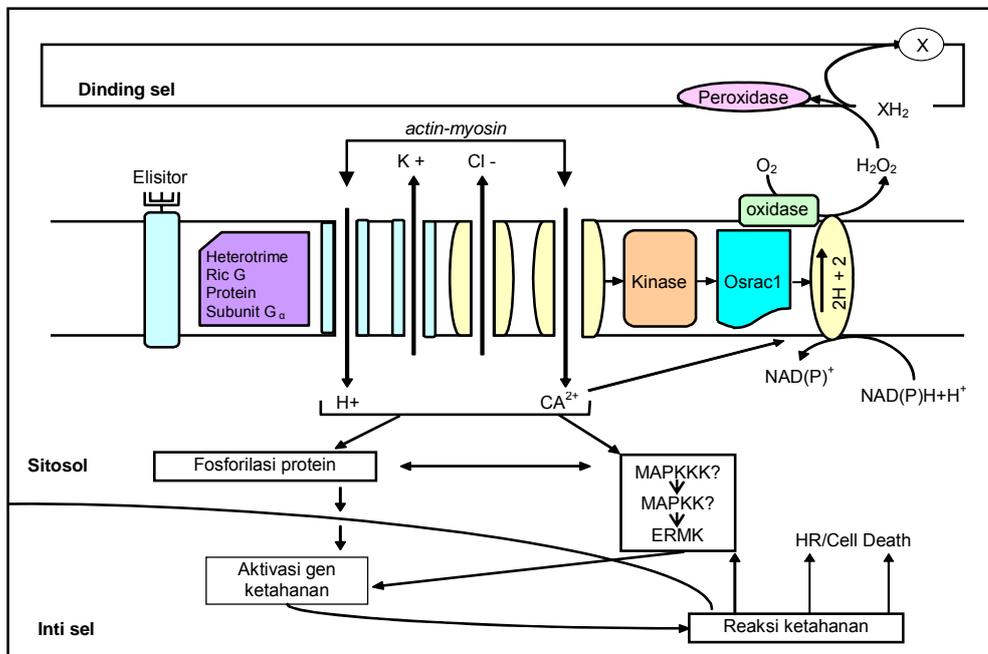
Hasil penelitian Reddy dan Day (2001) menunjukkan bahwa *myosin* turut berperan dalam pengaktifan sinyal transduksi oleh salah satu reseptor yang terdapat hampir di semua sel eukariotik, yaitu *G protein-linked receptor*. Aktivitas yang mempunyai salah satu mekanisme *G protein-linked receptor* ini adalah adanya *binding* suatu *ligan* (elisitor patogen) dengan reseptor ini akan menginduksi aktivitas nukleotida heterotrimerik guanin atau disebut sebagai G-protein (Gambar 3) dan secara bertingkat aktivitas G-protein ini selanjutnya akan menginduksi enzim intraseluler seperti *adenyl cyclase*, *phospholipase C*, *cGMP-dependent phosphodiesterase* dan beberapa saluran ion membran (Gachomo *et al.* 2003), di antaranya adalah

saluran ion  $Ca^{2+}$ . *Myosin* diduga turut berperan dalam pengaturan saluran ion  $Ca^{2+}$ . Peran *myosin* akan berbanding terbalik dengan tingkat konsentrasi  $Ca^{2+}$ . Konsentrasi  $Ca^{2+}$  yang meningkat di dalam sel akan mengurangi aktivitas *myosin*, demikian sebaliknya bila konsentrasi  $Ca^{2+}$  menurun maka aktivitas *myosin* akan meningkat (Reddy dan Day 2001).

Dengan adanya *binding ligan* elisitor patogen dengan reseptor G-protein pada tanaman, maka diduga *myosin* akan *binding* dengan *calmodulin* membran sehingga saluran ion terbuka dan menyebabkan terjadinya aliran  $Ca^{2+}$  ke dalam sitosol. Aliran ion ini selanjutnya akan memicu reaksi selanjutnya, yaitu fosforilasi bertingkat sehingga pada ujungnya akan mengaktifkan sistem pertahanan tanaman.

**PENELITIAN KETAHANAN TANAMAN DI ERA POST GENOMICS**

Proyek *International Plant Genome Research* yang dimulai pada tanaman *Arabidopsis* akan lebih mendorong penelitian dengan berbagai aspek pada tanaman termasuk aspek sistem pertahanan tanaman terhadap tekanan lingkungan baik tekanan biotik ataupun abiotik. Di samping itu, proyek ini juga akan mendorong kegiatan *Genome Research* pada tanaman yang lain, seperti pada tanaman padi. *Rice Genome Project* telah dimulai pada Februari 1998 di mana pro-



**Gambar 3.** Model lintasan sinyal dalam respon ketahanan tanaman. Protein *actin-myosin* berperan dalam meregulasi fluksion.

Sumber: Modifikasi dari Somssich (1997); Shimamoto *et al* (2001); Suharsono *et al* (2002).

yek ini ditujukan untuk menganalisis struktur dari genom padi dan memahami tanaman padi berdasarkan komposisi genetiknya sehingga informasi ini dapat digunakan sebagai inovasi dalam strategi pemuliaan padi (Sasaki 1998).

Genom padi yang memiliki 12 pasang kromosom dan mempunyai ukuran 430 Mpb dan telah selesai dilakukan sekuen genom komplitnya pada tahun 2004 (Royal Botanic Gardens 2004). Berdasarkan *The International Rice Genome Sequencing Project* (IRGSP) yang terdiri dari 10 negara anggota dalam usaha sekuen genom padi, di antaranya Jepang yang telah memberikan kontribusi sebesar 55% (220 Mpb).

Sejauh ini, hanya daerah sentromer dari kromosom padi yang selesai disekuen, yaitu pada kromosom 8 menggunakan klon BAC (*bacterial artificial chromosome*) dan kromosom 4 menggunakan klon PAC (P1 derived artificial chromosome) (Wu *et al.* 2004; Zhang *et al.* 2004). Aspek fungsional secara biologi dari sekuen DNA yang diperoleh tersebut akan menjadi perhatian utama di era *post genomics*. Seperti juga pada *Human Genome Project*, dengan mengetahui sekuen genom tanaman secara lengkap dapat membantu kita dalam menentukan respon tanaman terhadap cekaman lingkungan, baik abiotik maupun biotik, seperti penggunaan DNA *chips* dalam teknologi *microarray*. Teknologi DNA *chips*, akan memungkinkan penemuan kandidat gen ketahanan melalui analisis komparatif tipe mutan dan tetuanya. Di samping itu, usaha untuk mengkloning kandidat gen ketahanan tersebut semakin mudah, sehingga karakterisasi biologi pada berbagai latar belakang genetik dan beberapa lingkungan yang berbeda akan semakin tepat.

### KESIMPULAN

Diketahui bahwa pada genom *Arabidopsis* teridentifikasi 16 sekuen unik yang mengandung *domain motor myosin* dan 2 sekuen yang tidak lengkap, satu sekuen adalah putatif *helicase* (At1g26370) yang tidak mengandung domain motor *myosin* serta sekuen lainnya adalah *pseudogene* (At1g42680) yang hanya mengandung 162 asam amino yang mirip dengan domain motor *myosin*.

*Myosin Arabidopsis* kelompok VIII dan XI bersifat spesifik pada tanaman dan alga dan berbeda dengan *myosin* pada hewan dan jamur. *Myosin* kelompok VIII mempunyai kelompok yang sama dengan *myosin* jagung (*Zea mays*) dan *myosin* kelompok XI sama dengan alga *Chara corallina*.

Terdapat dua lapis sistem pertahanan dalam sistem sel tanaman, yaitu pertahanan lapis pertama berupa sel-sel tanaman yang secara langsung berhadap-

an dengan serangan patogen atau elisitor yang dihasilkan dan sistem pertahanan lapis kedua berupa jaringan yang terletak berdekatan dengan sel-sel barisan pertahanan pertama.

Pada pertahanan lapis pertama terjadi perubahan *permeabilitas* membran sehingga terjadi aliran ion melewati dinding sel dan mengaktifkan enzim MAP kinase. Pada barisan pertahanan yang kedua terjadi mekanisme komunikasi sel terhadap patogen penyerangnya dengan aktivitas regulasi dinding dan membran sel melalui perubahan metabolisme yang meliputi (1) penguatan dinding sel dengan cara menginkorporasikan lignin, kalosa atau glikoprotein, juga dengan melakukan *cross linking* protein-protein dinding sel secara oksidatif, (2) pengaktifan lintasan metabolisme sekunder, yang bermuara pada sintesis fitoaleksin (senyawa antimikroba), (3) sintesis tionin (senyawa antimikroba), dan (4) sintesis protein-protein PR yang dapat mendegradasi sel patogen atau menghambat patogenezitas atau virulensi patogen.

### DAFTAR PUSTAKA

- Cheney, R.E. and M.S. Mooseker. 1992. Unconventional *myosins*. *Curr. Opin. Cell. Biol.* 4:27-35.
- Gachomo, E.W., O.O. Shonukan, and S.O. Kotchoni. 2003. The molecular initiation and subsequent acquisition of disease resistance in plants. *African Journal of Biotechnology* 2(2):26-32.
- Gee Mc., J.D. Hamer, and T.K. Hodges. 2001. Characterization of a PR-10 pathogenesis-related gene family induced in rice during infection with *Magnaporthe grisea*. *Journal Molecular Plant-Microbe Interaction* 14(7):877-886.
- Kinkema, M. and J. Schiefelbein. 1994. A *myosin* from a higher plant has structural similarities to class V *myosins*. *J. Mol. Biol.* 239:591-597.
- Kinkema, M., H. Wang, and J. Schiefelbein. 1994. Molecular analysis of the *myosin* gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol. Biol.* 26:1139-1153.
- Knight, A.E. and J. Kendrick-Jones. 1993. A *myosin*-like protein from a higher plant. *J. Mol. Biol.* 231:148-154.
- Moscatelli, A., C. Del Casino, L. Lozzi, M. Cai G. Scali, A. Tiezzi, and M. Cresti. 1995. High molecular weight polypeptides related to *dynein* heavy chains in *Nicotiana tabacum* pollen tubes. *J. Cell Sci.* 1117-1125.
- Pierson, E.S., D.D. Miller, D.A. Callaham, A.M. Shipley, B.A. Rivers, M. Cresti, and P.K. Hepler. 1994. Pollen tube growth is coupled to the extracellular calcium ion flux and the intracellular calcium gradient: Effect of BAPTA-type buffers and hypertonic media. *Plant Cell* 6:1815-1828.

- Radford, J.E. and R.G. White. 1998.** Localization of a myosin-like protein to plasmodesmata. *Plant Journal* 14:743-750.
- Reddy, A.S.N. and I.S. Day. 2001.** Analysis of the myosins encoded in the recently completed *Arabidopsis thaliana* genome sequence. *J. Genome Biology* 2(7):0024.1-0024.17.
- Rhoads, A.R. and F. Friedberg. 1997.** Sequence motifs for calmodulin recognition. *FASEB Journal* 11:331-340.
- Royal Botanic Gardens. 2004.** [www.rbgekew.org.uk/cva1/introduction.html](http://www.rbgekew.org.uk/cva1/introduction.html).
- Sasaki, T. 1998.** The rice genome project in Japan. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:2027-2028.
- Sellers, J.R. 2000.** *Myosins: A diverse superfamily.* *Biochim Biophys. Acta* 1496:3-22.
- Shimamoto, K., A. Takahashi, and T. Kawasaki. 2001.** Molecular signaling in disease resistance of rice. *Rice Genetics* IV:323-333.
- Somssich, I.E. 1997.** MAP kinases and plant defense. *Trends in Plant Sci.* 2(11):406-408.
- Somssich, I.E. and K. Hahlbrock. 1998.** Pathogen defence in plants-a paradigm of biological complexity. *Trends in Plant Sci.* 3:86-90.
- Suharsono, U., Y. Fujisawa, T. Kawasaki, Y. Iwasaki, H. Satoh, and K. Shimamoto. 2002.** The heterotrimeric G protein  $\alpha$  subunit act upstream of the small GTPase Rac in disease resistance of rice. *PNAS* 99(20).
- The Arabidopsis Information Resource.** <http://www.Arabidopsis.org>.
- Vallee, R.B. and H.S. Sheptner. 1990.** Motor proteins of cytoplasmic mikrotubulees. *Annu. Rev. Biochem.* 59:909-932.
- Volkman, D. and F. Baluska. 1999.** *Actin* cytoskeleton in plants: from transport networks to signaling networks. *Microsc. Res. Tech.* 47:135-154.
- Wu, J., H. Yamagata, and M. Hayashi-Tsugane. 2004.** Composition and structure of the centromeric region of rice chromosome 8. *Plant Cell* 16:967-976.
- Yamashita, R.A., J.R. Sellers, and J.B. Anderson. 2000.** Identification and analysis of the *myosin* superfamily in *Drosophila*: A database approach. *J. Muscle Res. Cell. Motil.* 21:492-505.
- Zhang, Y., Y. Huang, and L. Zhang. 2004.** Structural features of the rice chromosome 4 centromere. *Nucl. Acids Res.* 32:2023-2030.
-