

Cell Biology, Biol 360, ! "##\$%&' \$

W

()\$"+, -. #)/0)\$", /\$1)23)*4\$45)\$#6+7696, \$3)-3#)2\$-, \$. 5-2)\$41"/:4:-, "#\$4)11:4-1;\$
45)\$<, :=)12:4;\$->\$?:*4-1:"\$24", /2\$, /\$45)\$A-, 05))2\$B2CD:E"#4\$", /\$(FAGHBI \$3)-3#)2\$
. 5-2)\$5:24-1:*"\$1)#"4:-, 25:32\$. :45\$45)\$#" /\$*- , 4:, D)\$4-\$45:2\$/"; J\$()\$"1)\$45", +>D#\$4-\$
K)\$"K#)\$4-\$#"1, \$4-0)45)1\$-, \$45:2\$#" /\$, /\$241:=)\$4-\$E"+)\$45)\$. -1#/\$"K)44)1\$3#"*)J\$

()\$.)#*-E)\$=)1; -,)\$4-\$#"1, \$, \$45:2\$*-D12)\$", /\$.)\$1)23)*4\$=)1; \$5DE", \$K):, 0\$
:, *#D/;, 0\$"#3)-3#)\$1-E\$"#45, :*\$K"+01-D, /2\$1)#:0:-D2\$K)#:>2\$2)LD"#
-1:), 4"4:-, 2\$0), /)12\$2-*:-)*-, -E:*\$K"+01-D, /2\$", /\$"K:#:4:)2J\$

()\$. ", 4\$4-\$.)#*-E)\$3"1), 42\$

ZS:-*

I R\$D R a Ga \$
R\$1; ", 0". 1; #D+` D=:*J*"\$
R\$="a--E\$3#)"2)\$E":#\$4-\$"11", 0)\$"\$4:E)\$

D B a a a E \$Zb-D12)\$*--1/;, "4-1[\$
R\$K)5#4:, 0` D=:*J*"\$
->:*)\$5-D12R\$="a--E\$3#)"2)\$E":#\$4-\$"11", 0)\$"\$4:E)\$

\$
c-D\$*", \$:, /\$-D4\$E-1)\$"K-D4\$D2\$-, \$45)\$S1:05423"*\$IV))4\$; -D1\$:, 241D*4-1e\$2:4)0\$
P>>:*)\$5-D12\$"1)\$-1\$; -D4-\$*- , ,)*\$\$. :45\$D2\$/:2*D22\$#)*4D1)\$E"4)1:"\$#, /\$-1\$D2\$4-\$0)4\$
4-\$+, -. \$)"*5\$-45)1J\$

C a a R\$V-, /"; \$O\$^5D12/" ; '\$ \$3E\$]%%&\$3E\$; , \$B##' fgJ\$\$
b#"22)2\$24"14\$^5D12/" ; \$

0:=), \$-, \$T a N ", /\$24D/), 42\$1)\$\$. -1+.; 0\$; \$01-D32\$4-\$", 2.)1\$"/, /\$ 2DKE:4\$45)\$", 2.)12\$2\$01-D3\$-, \$H-=\$' n \$%&%' J\$

A a \$Z-1R\$45)\$D, D2D"#"\$22:0, E), 4[RS \$3"14:*:3"4:-, J\$K)4\$*1)"4:=)R\$. 1:4)\$"\$3-)E\$. :45\$2*:.), 4:>:*\$. -1/2\$D2)/\$; , \$45)\$*\$#"22@/1". "\$3:*4D1)\$1)#"4)/\$4-\$-D1\$ 4-3:*2@/" , *)\$"/, /\$1)*-1/\$; -D1\$="-1:4)\$2*:.), 4:>:*\$3"45. " ; \$-1\$*-E)\$D3\$. :45\$; -D1\$-. , \$ *1)"4:=)\$:/)"\$"/, /\$1)#"4)\$:4\$4-\$*\$#"22\$*- , 4), 4J\$i --+\$-\$-1\$45)\$2DKE:22:-, /\$1-3\$K-L\$-, \$ S1:05423"*)J\$b", \$K)\$/\$-,)\$", ; 4:E)\$KD4\$, -#"4)1\$45", \$T a D th J\$

J\$E a \$()\$. :##\$. 1:4)\$451))\$)L"E2\$-, \$S1:05423"*)R\$

E a O th
E a N th
F a D

()\$. :##\$->>)1\$:,]*#"22\$ Q A "\$4\$' \$3E\$>-1\$T&\$E:, \$:, \$45)\$#"24\$*#"22\$K)>-1)\$)"*5\$->\$45)\$)L"E2R\$P*4\$O @H-=\$o "\$, /\$X)*\$F J\$ \$

c-D\$*", \$. 1:4)\$45)\$)L"E\$:, \$45)\$*\$#"221--E\$-1\$; -D\$*", \$. 1:4)\$45)\$)L"E\$4\$5-E)J\$^5)\$)L"E2\$. :##\$K)\$-3), \$K--+\$@; -D\$"1)\$"##-.)/\$4-\$***)22\$; -D1\$, -4)2_K1:, 0\$"\$5)"4]25))4@ KD4\$; -D\$5"=)\$4-\$4"+)\$45)\$)L"E\$2\$", \$:, /:=:/D"#"\$, /\$; -D\$"1)\$HP^\$"##-.)/\$4-\$*- , 4"*4\$ " ; \$3)12-, \$/D1:, 0\$45)\$)L"EJ\$

\$ A4D/), 42\$. 5-\$"1)\$\$. 1:4:, 0\$)L"E2\$:, \$45)\$*\$#"221--E\$"1)\$)L3)*4)/\$4-\$K1:, 0\$45):1\$-. , \$ E-K:#)\$/)=-.*)2\$4-\$\$. 1:4)\$45)\$)L"EJ\$I>\$; -D\$5"=)\$, -\$E-K:#)\$/)=-.*)@3#)"2)\$*- , 4"*4\$45)\$ * -D12)\$*- -1/; , "4-1\$ZSB["\$4\$45)\$K)0:, , , 0\$->\$4)1E\$", /\$.)\$. :##\$>:, /\$"\$2-#D4:-, \$->-1\$; -DJ\$ U)E)EK)1R\$I\$*", \$-, #; \$5)#3\$; -D@:>\$; -D\$:, >-1E\$E)\$"K-D4\$", ; \$3-4), 4:"#\$:22D)0\$

\$ I>\$; -D\$E:22\$-,)\$)L"E45)\$-45)1\$4. -\$)L"E2\$. :##\$*-D, 4\$E-1)\$>:\$; -D\$E:22\$4. -\$-1\$E-1)\$)L"E2\$; -D\$. :##\$0)4\$", \$HJ\$c-D\$5"=)\$4-\$\$. 1:4)\$45)\$:, "#\$)L"EJ

i :>)*\$", \$5"33), "\$, /\$:4\$*", \$5"33), \$4-\$)=)1; \$-,)\$->\$D2J\$I>\$45)1)\$:2\$", ; \$2:4D"4:-, "\$1:2:, 0\$ 45"\$4\$E" +)2\$:4\$/>>:*D#4\$-1\$; -D\$4-\$K)\$2D**))22>D#\$, \$45:2\$*#"22@3#)"2)\$*-E)\$", /\$4"#+\$4-\$E)\$ ZSB[J\$I\$E2D1)\$45"4\$4-0)45)1\$.)\$*", \$>:, /\$2-#D4:-, 20\$

G a a

k1"/:, 0\$2; 24) ER\$\$ \$

I, \$/)4)1E:, :, 0\$>:, "#\$01"/)2\$>-1\$45)\$*-D12)@-D1\$231)"/25))4\$. :##\$1-D, /\$; -D1\$*-D12)\$
2*-1)\$4-\$45)\$,)"1)24\$. 5-#)\$3)1*), 4J\$^5"4\$:2@45)\$->>:."#\$*-D12)\$01"/)\$45"4\$. :##\$K)\$

