

## МНОГОПОЛЮСНЫЕ ВЕРЕТЕНА В МЕЙОЗЕ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

© Н. В. Шамина,<sup>1</sup> О. А. Шацкая,<sup>2</sup> Н. В. Соловьева,<sup>3</sup> Е. А. Блинова<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск,

<sup>2</sup>Краснодарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. П. П. Лукьяненко,

<sup>3</sup>Омский государственный агроуниверситет и <sup>4</sup>Новосибирский государственный университет;  
электронный адрес: shamina@bionet.nsc.ru

Проведен анализ морфогенеза и функциональных особенностей многополюсного веретена деления в аномальном мейозе у высших растений. На основании полученных данных сделан вывод о структуре этой аномалии цитоскелета. Обсуждаются механизмы формирования анастрального веретена.

Ключевые слова: аномальное веретено деления, мейоз, микротрубочки, отдаленные гибриды, прометафаза, цитоскелет.

Для правильного распределения хромосом между двумя дочерними клетками необходима специальная цитоскелетная структура — биполярное веретено деления. В животных клетках биполярность веретена обеспечивается циклом удвоения центросомы, так что дочерние центросомы являются полюсными организаторами веретена. Важнейшей проблемой клеточной биологии является вопрос о механизмах формирования биполярного веретена в тех эукариотных клетках, где центросома не идентифицирована в качестве морфологической структуры, что характерно для клеток высших растений.

Концепция центросомы как ключевого фактора в регуляции основных морфологических процессов деления эукариотной клетки была предложена еще Бовери (Boveri, 1901) и активно поддержана Мэзия (Mazia, 1987). Мэзия предложил для растительной клетки теорию «гибкой центросомы» как совокупности мелких микротрубочкообразующих частиц, линейно соединенных между собой гипотетической лентообразной структурой. Изменение конформации этой структуры и определяет, по мнению Мэзия, переход от одной цитоскелетной структуры к другой. Мэзия полагал также, что обнаружение такой центросомной структуры в растительной клетке — дело будущего и зависит от развития методов цитологического анализа (Mazia, 1987). Существует противоположная точка зрения на регуляцию цикла реорганизации цитоскелета в делении растительной клетки: самосборка стабильных микротрубочковых (МТ) пучков в различные конфигурации посредством активности ассоциированных с ними белков (Smirnova, Vajzer, 1998). Центросома как компонент растительной клетки в этой модели не рассматривается.

Попытки прямой визуализации центросомы в растительной клетке путем иммуноокрашивания на известные центросомные белки оказались безрезультатными. Антитела к центросомным белкам окрашивают МТ по всей длине, и ни один из них достоверно не локализовался на полюсах веретена (Chevrier et al., 1992; Binarova et al., 1998; Canaday et al., 2000). Поскольку современные ме-

тоды визуализации не позволяют прямо обнаружить центросому в растительной клетке, но и не опровергают теорию гибкой центросомы, решить вопрос о наличии или отсутствии клеточного центра (центросомы) могло бы детальное изучение аномальных веретен с нарушениями биполярности. В животных клетках этот класс аномалий веретена является самым распространенным и представляет собой результат нарушения цикла центросомы. Блокировка удвоения или расхождения центросом приводит к формированию монополярных веретен («хоропроводные» мутации) (Sunkel, Glover, 1988; Gonzalez et al., 1990; Lemos et al., 2000), добавочные циклы удвоения — к формированию мультиполярных веретен, число полюсов которых кратно 2.

В делении растительной клетки в естественных условиях (без воздействия химических агентов) в настоящее время описано 6 типов аномалий веретена с нарушениями биполярности: многополюсное (полиаркальное) (Wilson, 1928), монополярное (Shamina et al., 2003), хаотическое (Серюкова и др., 2003), неполярное (Shamina et al., 2000), комбинированное (Шамина и др., 2003) и множественное (Staiger, Cande, 1993; Шамина и др., 2004).

Морфогенез всех этих типов веретен, кроме многополюсного, описан в мейозе у отдаленных гибридов первого поколения и у мейотических мутантов в их так называемых девиантных формах, т. е. в тех фенотипах, где не происходит деполимеризации цитоскелета в профазе—прометафаза (Shamina et al., 2000, 2003; Серюкова и др., 2003; Шамина и др., 2003, 2004). Морфогенез многополюсного веретена до сих пор не описан, поскольку не было найдено девиантных форм с этим фенотипом. Нам удалось их обнаружить в мейозе у отдаленных гибридов первого поколения.

В настоящей работе описан морфогенез многополюсных веретен в мейозе растительных клеток у обнаруженных нами форм с отсутствием деполимеризации цитоскелета на стадиях профазы—прометафазы. Показано, что перестройки цитоскелета в морфогенезе полиаркаль-

ного веретена не отличаются от нормального вплоть до стадии поздней прометафазы, где происходит нарушение процессов биполярной ориентации фибрилл веретена. Исследована структура полиаркальных веретен на основании особенностей их функции. Полученные данные поддерживают гипотезу о самосборке веретена в делящейся растительной клетке и выявляют неизвестные процессы формирования веретена в поздней и средней прометафазе.

### Материал и методика

Для цитологического анализа мейоза использовали пшенично-пырейные гибриды первого поколения: *Triticum aestivum* × *Agropyron glaucum*: АНК26-А × № 260-8, АНК9 × № 257-7, АНК15 × № 257, Новосибирская 67 × № 13-1, × № 52-3, × № 257-7, Альбидум 114 × № 3; *T. aestivum* × *Elytrigia elongatum*: Кормовая 128 × № 15; СП 718 × № 15; *T. durum* × *E. elongatum*: Алтайка × № 15, Алмаз × № 15, Алтайская нива × № 15; *T. dicoccum* × *E. elongatum* и др.; пшенично-ржаные гибриды первого поколения: *T. aestivum* сорта Саратовская 29 × *Secale cereale* сорта Онохойская; *T. aestivum* сорта Альбидум × *S. cereale* сорта Онохойская; *T. ferruginea* × *S. cereale* сорта Онохойская; гаплоиды кукурузы (Кр704 × Кр701) F1 и их дигаплоиды, полученные колхичинированием; трансгенные клоны картофеля *Solanum tuberosum* RX29.2, RX29.3; трансгенные линии табака *Nicotiana tabacum* 10.8, Res91. Всего было проанализировано 29 различных генотипов с многополюсным веретеном в мейозе.

Бутоны с пыльниками на стадии мейоза фиксировали в течение 1 сут при комнатной температуре модифицированным фиксатором Навашина (Wada, Kusunoki, 1964) следующего состава: 1.1 г CdCl<sub>2</sub>, 10 мл ледяной уксусной кислоты и 65 мл дистиллированной воды (раствор А); 40 мл 40%-ного формалина и 35 мл воды (раствор Б). Растворы приготавливали по отдельности и сливали в равных количествах. Материал может храниться в фиксаторе при комнатной температуре до 1 года, а при 4 °С — до 3 лет без потери качества. Пыльники окрашивали на предметном стекле при нагревании в капле 3%-ного ацетокармина и раздавливали покровным стеклом. Часть материала параллельно фиксировали также по Карнуа смесью 96%-ного спирта и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3 : 1.

### Результаты

Многополюсное (полиаркальное) веретено в делящейся растительной клетке представляет собой объемную «звезду» с несколькими конвергентными «лучами» — полюсами. Мы наблюдали многополюсные веретена в мейозе материнских клеток пыльцы (МКП) у 29 различных генотипов: гаплоидов, дигаплоидов, аллогаплоидов (отдаленные гибриды первого поколения), геномно замещенных линий, трансгенных растений различных видов с частотой от 3 до 30 % клеток в пыльнике. Все эти фенотипы характеризовались единообразием с точки зрения структуры многополюсных веретен, которые всегда были только трехполюсными.

В 18 из 29 изученных нами генотипов с полиаркальными веретенами цикл реорганизации цитоскелета в

мейозе проходил без деполимеризации микротрубочковых пучков в профаза—прометафаза, так что его преобразования в ходе формирования полиаркального веретена можно было наблюдать непосредственно. В МКП всех этих генотипов процесс преобразования цитоскелета от интерфазы до поздней прометафазы происходил так же, как и при формировании биполярных веретен в норме. Т. е. в профазе наблюдалось формирование перинуклеарной системы цитоскелета в виде плоского меридиально ориентированного кольца (рис. 1, а); после распада ядерной оболочки кольцо разделялось на отдельные пучки МТ, которые выпрямлялись, поворачивались и проникали в зону бывшего ядра, принимая вид хаотической сети (рис. 1, б, в). В поздней прометафазе из этой внешне нормальной хаотической фигуры цитоскелета формировалось трехполюсное полиаркальное веретено вместо биполярного (рис. 1, г, д).

Хромосомы как в унивалентном, так и в бивалентном состояниях (в зависимости от генотипа) распределялись случайным образом между тремя полюсами. Интересно, что редукционно ориентированные униваленты в мейозе гаплоидов и аллогаплоидов, несущие одну кинетохорную фибриллу, в метафазе скапливались на экваторах полиаркального веретена, формируя подобие тройной метафазной пластинки (рис. 1, е). Согласно нашим наблюдениям, так же ведут себя моноориентированные униваленты в первом мейотическом делении в биполярных веретенах. В анафазе униваленты (или хромосомы/хроматиды) расходятся к полюсам, формируя три телофазные группы (рис. 1, ж, з). В телофазе на экваторе между тремя полюсами закладываются три клеточные пластинки, происходят центробежное движение трех фрагмопластов и цитокинез (рис. 1, з). Фибриллы фрагмопластов демонстрируют такой же изгиб, как в норме, и структура цитоскелетной системы фрагмопластов не отличается от таковой в биполярном веретене. В результате последовательного цитокинеза в МКП однодольных с полиаркальным веретеном в интеркинезе формируются триады вместо диад. У двудольных (линии картофеля RX29) в интеркинезе присутствуют три ядра в общей цитоплазме. Во втором мейотическом делении в каждой клетке триады формируется биполярное веретено, и на стадии тетрад образуется гексада из 6 клеток. Формирование трехполюсных веретен в клетках — членах триады — мы не наблюдали, хотя теоретически это возможно и ведет к формированию полиада с числом клеток выше 6. По-видимому, формирование трехполюсных веретен в одной МКП в обоих делениях мейоза — довольно редкое событие. Мы наблюдали формирование трехполюсных веретен во втором делении мейоза в клетках — членах диад — в ряде генотипов, характеризующихся формированием полиаркальных веретен в некоторых МКП в первом мейотическом делении. В линиях трансгенного картофеля RX29 полиаркальные веретена во втором мейотическом делении формируются значительно чаще, чем в первом (15 и 3 % клеток соответственно). Это приводит к массовому появлению пентад и гексад на стадии тетрад в зависимости от того, в одном или в обоих дочерних ядрах формируются трехполюсные веретена (рис. 2, д—з). Это же наблюдается в МКП гаплоидов кукурузы.

Интересно, что в трехполюсном веретене у дигаплоида кукурузы биваленты, несущие противоположно ориентированные кинетохорные фибриллы, распределяются только между двумя полюсами, а третий остается «пус-

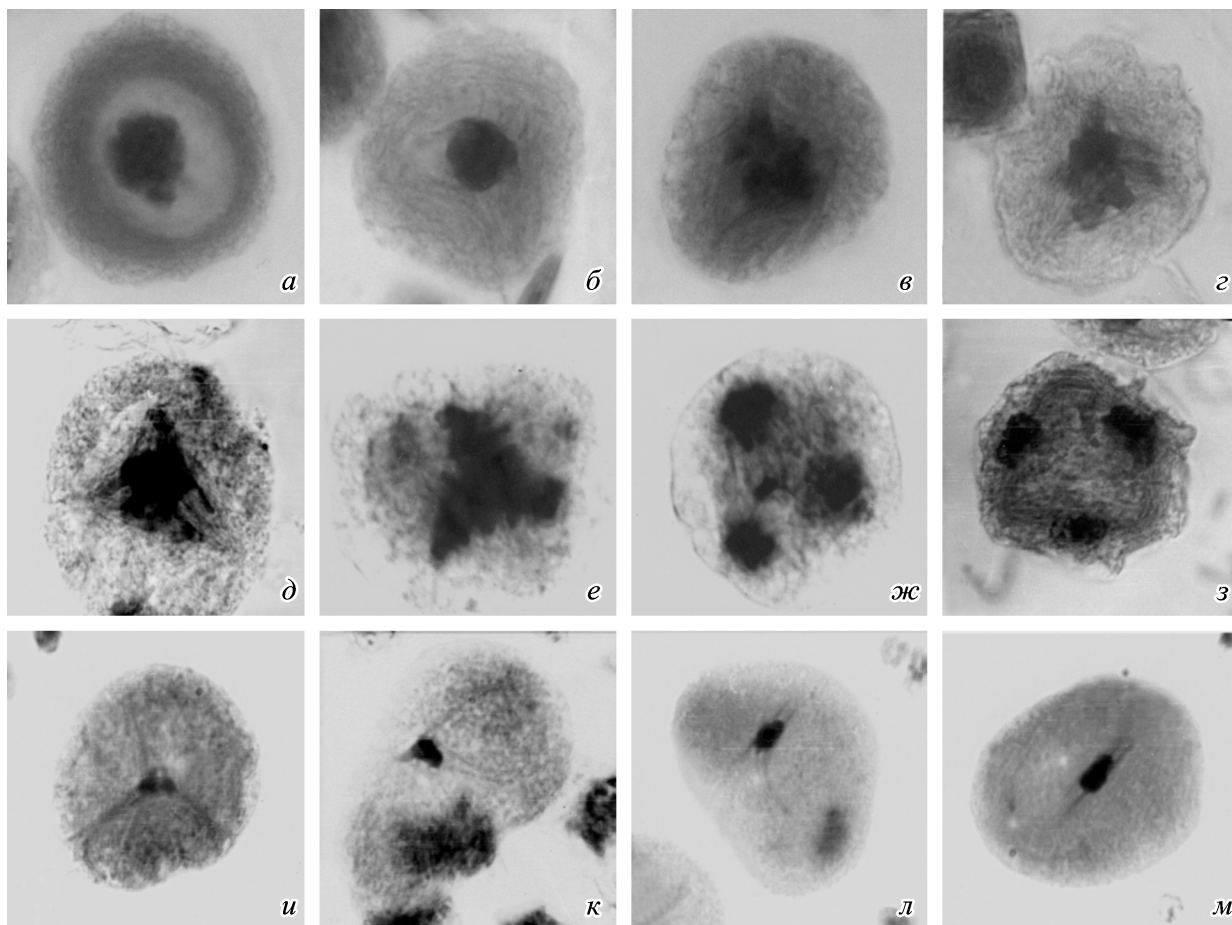


Рис. 1. Формирование и функция многополюсного веретена в материнских клетках пыльцы (МКП).

*a—d* — морфогенез трехполюсного веретена в МКП пшенично-пырейных гибридов первого поколения (ППГ F1): *a* — перинуклеарное цитоскелетное кольцо в профазе I, *b* — вход цитоскелета в зону бывшего ядра после распада ядерной оболочки, *в* — хаотическая фигура цитоскелета в средней прометафазе, *г* — поздняя прометафаза, *д* — трехполюсное веретено в метафазе I. *e—з* — функция многополюсного веретена в ходе мейотического деления МКП ППГ F1: *e* — метафазная пластинка в трехполюсном веретене (фиксация по Карнуа), *ж* — трехполюсное расхождение хромосом в поздней анафазе, *з* — центробежное движение фрагментов и клеточных пластинок в телофазе I в трехполюсном веретене. *и—м* — переход от трехполюсного веретена к биполярному в МКП мейотического мутанта *mei025*: *и* — сформированное трехполюсное веретено с конвергентными полюсами; *к, л* — дивергенция фибрилл на полюсах и перемещение их в биполярное положение; *м* — биполярное веретено в метафазе I. Об. 100×, ок. 10×.

тым», т. е. образован исключительно центральными фибриллами веретена (рис. 2, *a—г*). В результате в трехполюсном веретене происходит биполярная сегрегация хромосом. Этого, впрочем, не наблюдается в данном генотипе при сегрегации хромосом в полиаркальном веретене во втором делении мейоза, когда хромосомы также несут противоположно направленные кинетохорные фибриллы, но распределяются между полюсами равномерно. В мейозе у линий трансгенного картофеля *Solanum tuberosum* RX29 биваленты также распределяются равномерно между тремя полюсами полиаркального веретена. В результате цитокинеза в МКП описанных выше дигаплоидов кукурузы с биполярной ориентацией бивалентов в трехполюсном веретене формируется триада с одним безъядерным членом — цитопластом (рис. 2, *в, г, л, м*).

В некоторых генотипах мы наблюдали отклонения от «нормальной» структуры полиаркального веретена, вызванные дополнительными нарушениями прочих процессов прометафазы, в частности полиаркальные веретена с изогнутыми фибриллами, с двумя конвергентными и одним дивергентным полюсом, множественные и ми-

ни-полиаркальные веретена. Необходимо отметить, что, согласно нашим наблюдениям, клетки с трехполюсными фигурами цитоскелета непременно присутствуют на стадии поздней прометафазы практически в каждом пыльнике в мейозе дикого типа или с асинхронным мейозом, но с нормальным циклом цитоскелета. Эти трехполюсные веретена присутствуют примерно в 3 % МКП, но затем неизменно формируются в биполярные, так что на стадии метафазы трехполюсные веретена отсутствуют. Изучить этот процесс в мейозе дикого типа невозможно по причине малой доли МКП с трехполюсными веретенами в поздней прометафазе. Однако некоторые его детали вскрываются в прометафазе мейоза с фенотипом *stickiness* у мейомутанта кукурузы *mei025*. В этом случае хромосомы в профазе слипаются и после распада ядерной оболочки выступают как единый конгломерат. Цикл реорганизации цитоскелета и функция кинетохоров не нарушаются, так что в метафазе в 100 % МКП формируются биполярные веретена с конгломератом слипшихся хромосом на экваторе (Шамина и др., 1981). Однако прометафаза сильно продлена, и в поздней прометафазе может присутствовать до 30 % МКП с транзитным трехпо-

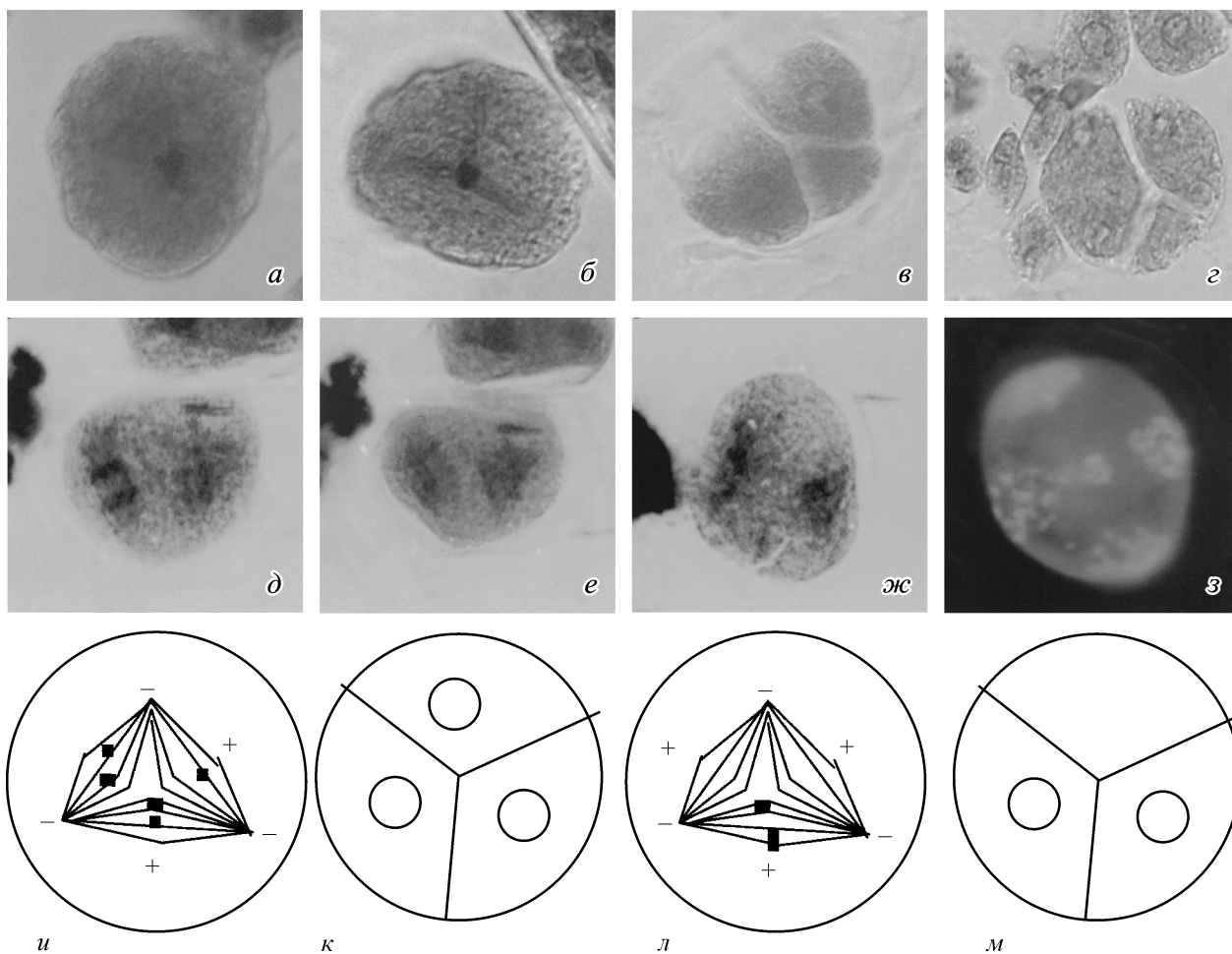


Рис. 2. Результат деления материнских клеток пыльцы (МКП) с многополюсными веретенами.

*a–z* — трехполюсные веретена в МКП дигиплоида кукурузы *Zea mays*: *a* — прометафаза I, *б* — трехполюсное веретено в метафазе I с биполярно ориентированными бивалентами, *в* — триада с цитопластом, *г* — телофаза II в триаде с цитопластом. *д–з* — формирование пентад и гексад в МКП клона картофеля RX29: *д, e* — МКП на стадии метафазы II в двух оптических плоскостях: правое веретено трехполюсное, левое — биполярное; *ж* — два трехполюсных веретена в метафазе II; *з* — результат сегрегации хромосом в МКП с одним три- и одним биполярным веретенами. *и* — схема строения трехполюсного веретена (полярность МТ обозначена сообразно морфофункциональным характеристикам многополюсного веретена). *к* — схема результата деления клетки с трехполюсным веретеном. *л, м* — схема результатов деления МКП дигиплоида кукурузы (*a–г*). Об. 100×, ок. 10×.

люсным веретеном с конвергентными полюсами (рис. 1, *и*). Переход от трехполюсного к биполярному веретену осуществляется на фоне дивергенции фибрилл на полюсах трехполюсного веретена и переориентации фибрилл в биполярное положение (рис. 1, *к–м*). Переход к полной хаотической фигуре в данном фенотипе невозможен по причине слипания хромосом, так что кинетохорные фибриллы в составе полуверетен перемещаются как единое целое. Однако разрушение структуры полюсов (дивергенция) трехполюсного веретена и последующая конвергенция фибрилл на полюсах биполярного веретена хорошо просматриваются (рис. 1, *к, л*).

### Обсуждение

Многополюсные веретена в животных клетках являются результатом несоответствия числа centrosomных циклов числу клеточных делений, а также нарушения структурной целостности centrosомы. Если в клетке в результате этих аномалий присутствует более двух centrosом, то на соответствующей стадии клеточного цикла

в ней будет формироваться многополюсное веретено с числом полюсов, кратным 2. Если в растительной клетке присутствует гибкая centrosома, как полагает Мэзия, то смысл ее функционирования заключается в удвоении перед каждым делением клетки. Поэтому мультиполярные веретена в растительной клетке, возникающие вследствие нарушения centrosомного цикла, должны иметь число полюсов, кратное 2. Однако в десятках различных генотипов с полиаркальными веретенами, охватывающих несколько видов однодольных и двудольных растений, мы видели неизменно только трехполюсные веретена.

Чем это может объясняться? Мы полагаем, что формирование мультиполярных веретен в растительной клетке принципиально отличается от такового в животной и не связано с нарушением цикла или структуры гипотетической centrosомы. Анализ морфогенеза трехполюсного полиаркального веретена указывает на то, что оно строится из внешне нормальной хаотической системы биполярных веретенных фибрилл, которые формируются в средней прометафазе (Shamina et al., 2003; Шамина и др., 2004). При этом кинетохорные фибриллы могут

и не быть биполярными (например, при унивалентном состоянии хромосом в МКП отдаленных гибридов первого поколения). Рассмотрим простейший случай: полиаркальное веретено, сформированное из биполярных центральных и биполярных кинетохорных фибрилл (как в МКП клонов картофеля и табака). Структура трехполюсного веретена и его функции в анафазе (транспорт хромосом к полюсам) и в телофазе (транспорт пластосом к экватору, нормальное строение клеточной пластинки и нормальное центробежное движение фрагмопластов) указывают на то, что (–)-концы биполярных фибрилл находятся на полюсах, а области перекрывания (+)-концов МТ в составе центральных фибрилл — на «экваторах» веретена (см. схему: рис. 2, и, к). Целостность центральных фибрилл в составе полиаркального веретена подтверждается нормальной структурой и нормальным центробежным движением фрагмопластов, поскольку показано, что в МКП функцию фрагмопласта исполняют именно центральные фибриллы веретена (Дорогова, 2004).

Полиаркальные веретена формируются из хаотической сети биполярных веретенных фибрилл в результате нарушения процессов биполярной ориентации фибрилл при осуществлении на этом фоне конвергенции их (–)-концов. Можно предположить простейший механизм такого морфогенеза: (–)-направленный транспорт (–)-концов МТ вдоль тела других МТ. Для этого не нужна параллельная коориентация фибрилл, процесс может осуществляться в их хаотической сети за счет активности соответствующих микротрубочкоассоциированных белков (MAPs). В результате (–)-концы МТ сближаются в точках конвергенции.

Почему полиаркальное веретено практически всегда трехполюсное? По-видимому, ассоциация фибрилл в треугольную фигуру объясняется геометрическими особенностями структуры полюсов, т. е. особенностями конвергенции фибрилл. Угол, под которым сходятся фибриллы на полюсах трехполюсного веретена, ближе всего к структуре нормального полюса в биполярном веретене. Это может определяться характером действия белков, которые «стягивают» (–)-концы МТ на полюсах. Чтобы образовать за счет конвергенции (–)-концов квадрат (четыреполюсное веретено), фибриллы должны сходиться концами под углом 90°. Это возможно, поскольку мы наблюдали аномальные веретена с конвергированными полюсами, где фибриллы сходятся в одну точку под тупым углом и имеют вид моноастера (Shamina et al., 2003). Сочетание этой аномалии структуры полюса с аномалией «полиаркальное веретено» даст, по-видимому, фенотип четырехполюсного веретена. Это событие более редкое. Необходимо отметить, что, для того чтобы из хаотической фигуры цитоскелета за счет конвергенции сформировалось единое полиаркальное веретено (а не несколько), нужно, чтобы в поздней прометафазе осуществился также процесс консолидации фибрилл (Шамина и др., 2004). Этот же процесс, по нашему мнению, может препятствовать формированию полиаркальных веретен с большим числом полюсов, чем 3.

Многополюсное веретено может формироваться также, если процесс конвергенции фибрилл на полюсах происходит не в конце поздней прометафазы, а в начале, до осуществления процессов биполярной ориентации фибрилл. Это постоянно происходит в небольшом числе МКП каждого пыльника с нормальным мейозом. В этих условиях число полюсов корректируется, по-видимому,

за счет возврата к хаотической фигуре и последующей переориентации фибрилл. Подобный процесс (разъединение конвергированных концов фибрилл) происходит в митозе при переходе от профазного веретена с конвергентными полюсами к хаотической прометафазной фигуре (DeMey et al., 1982; Wang et al., 1991). При этом биполярное профазное веретено с конвергентными полюсами распадается на отдельные фибриллы, которые приобретают хаотическую ориентацию. Интересная аномалия цикла реорганизации цитоскелета, могущая служить иллюстрацией нарушения процесса хаотизации, описана в мейозе у *Paspalum*: сформированные метафазные веретена внезапно распадаются и превращаются в хаотическую сеть фибрилл, возвращаясь в конфигурацию средней прометафазы (Pagliarini et al., 1998). Этот феномен можно объяснить действием дополнительного, внеочередного процесса хаотизации, произошедшего не вовремя.

Авторы выражают глубокую благодарность Г. М. Серюкову (Омский государственный агроуниверситет), Э. Р. Забириной (Краснодарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства) и А. М. Орловой (Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск) за содействие в выполнении настоящей работы.

#### Список литературы

- Дорогова Н. В. 2004. Структурная и функциональная организация цитокинеза у высших растений на примере мейотического деления в материнских клетках пыльцы: Автореф. канд. дис. Новосибирск.
- Серюкова Е. Г., Дорогова Н. В., Жарков Н. А., Шамина Н. В. 2003. Нарушения прометафазы, приводящие к реституции ядер. Цитология. 45 (3) : 244—248.
- Шамина Н. В., Голубовская И. Н., Груздев А. Д. 1981. Морфологические нарушения веретена у некоторых мейотических мутантов кукурузы. Цитология. 23 (3) : 275—281.
- Шамина Н. В., Дорогова Н. В., Серюкова Е. Г., Силкова О. Г. 2003. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. III. Стадии ранней прометафазы. Цитология. 45 (7) : 661—667.
- Шамина Н. В., Ковалева Н. М., Шацкая О. А., Гаврилова Е. Д. 2004. Консолидация цитоскелета при формировании веретена деления в растительной клетке. I. Аномалии, затрагивающие целостность веретена в мейозе. Цитология. 46 (7) : 587—591.
- Binarova P., Hause B., Dolezel J., Draber P. 1998. Association of  $\gamma$ -tubulin with kinetochores in *Vicia faba* meristem cells. Plant J. 14 : 751—757.
- Boveri T. 1901. Zellen-studien IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena: Fiesher.
- Caetano-Pereira C. M., Pagliarini M. S. 2001. A new meiotic abnormality in *Zea mays*: multiple spindles associated with abnormal cytokinesis in both divisions. Genome. 44 : 865—871.
- Canaday J., Stoppin-Mellet V., Mutterer J., Lambert A. M., Schmit A. C. 2000. Higher plant cells: gamma-tubulin and microtubule nucleation in the absence of centrosomes. Microsc. Res. Tech. 49 : 487—495.
- Chevrier V., Komesli S., Schmit A. C., Vantard M., Lambert A. M., Job D. 1992. A monoclonal antibody, raised against mammalian centrosomes and screened by recognition of plant microtubule organizing centers, identifies a pericentriolar component in different cell types. J. Cell Sci. 101 : 823—835.
- DeMey J., Lambert A. M., Bajer A. S., Moeremans M., DeBranbender M. 1982. Visualization of microtubules in interphase and mitotic plant cells of *Haemanthus* endosperm with the immunogold staining method. Proc. Nat. Acad. Sic. USA. 79 : 1898—1902.

Gonzalez C., Saunders R. D., Casal J., Molina I., Carmena M., Ripoll P. 1990. Mutation in the *asp* locus of *Drosophila* lead to multiple free centrosomes in syncytial embryos, but restrict centrosome duplication in larval neuroblasts. *J. Cell Sci.* 96 : 605—616.

Lemos C. L., Sampaio P., Maiato H., Costa M., Omel'yanuk L., Liberal V., Sunkel K. 2000. Mast, a conserved microtubule-associated protein required for bipolar mitotic spindle organization. *EMBO J.* 19 : 3668—3682.

Mazia D. 1987. The chromosome cycle and the centrosome cycle in the mitotic cycle. *Int. Rev. Cytol.* 100 : 49—92.

Pagliarini M. S., De Freitas P. M., Takayama S. Y., Batista L. A. R. 1998. An original meiotic mutation in *Paspalum regnellii*. *Sex Plant Reprod.* 11 : 17—21.

Shamina N. V., Dorogova N. V., Trunova T. A. 2000. Radial spindle and the phenotype of maize meiotic mutant, *dv*. *Cell Biol. Int.* 24 : 729—736.

Shamina N. V., Silkova O. G., Serukova E. G. 2003. Monopolar spindles in meiosis of intergeneric cereal hybrids. *Cell Biol. Int.* 27 : 657—664.

Smirnova E. A., Bajer A. S. 1998. Early stages of spindle formation and independence of chromosome and microtubule cycles in *Haemaphysalis* endosperm. *Cell Motil. Cytoskeleton.* 40 : 22—37.

Staiger C. H., Cande W. Z. 1993. Cytoskeletal analysis of maize meiotic mutants. In: *Molecular and cell biology of the plant cell cycle*. Amsterdam: Kluwer Acad. Press. 157—171.

Sunkel C. E., Glover D. M. 1988. *polo*, a mitotic mutant of *Drosophila* displaying abnormal spindle poles. *J. Cell Sci.* 89 : 25—38.

Wada B., Kusunoki F. 1964. Spindle membrane in meiosis of pollen mother cells of *Tradescantia* and in mitosis of endosperm cells of *Zephyranthes*. *Cytologia*. (Tokyo). 29 : 109—111.

Wang H., Cutler A. J., Fowke L. C. 1991. Microtubule organization in cultured soybean and black spruce cells: interphase — mitosis transition and spindle morphology. *Protoplasma.* 162 : 46—54.

Wilson E. B. 1928. *The cell in development and heredity*. New York: Macmillan.

Поступила 23 XII 2004

#### POLYARCHAL SPINDLES IN HIGHER PLANT MEIOSIS

N. V. Shamina,<sup>1</sup> O. A. Shatskaya,<sup>2</sup> N. V. Solovjeva,<sup>3</sup> E. A. Blinova<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk,

<sup>2</sup>Lukyanenko Agricultural Institute, Krasnodar, <sup>3</sup>Omsk Agricultural University, and <sup>4</sup>State University, Novosibirsk;  
e-mail: shamina@bionet.nsc.ru

Morphogenesis and functioning of polyarchal spindles in higher plant meiosis were studied. A mechanism of anastral spindle formation is discussed.

Key words: abnormal spindle, cytoskeleton, plant meiosis, microtubules, PMCs.