

ДИНАМИКА МИКРОТРУБОЧКОВОГО ЦИТОСКЕЛЕТА В МЕЙОЗЕ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ. VII. ПРОЦЕССЫ ОДНОВРЕМЕННОГО (СИМУЛЬТАННОГО) ЦИТОКИНЕЗА

© Н. В. Шамина, Н. В. Дорогова

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск;
электронный адрес: shamina@bionet.nsc.ru

Проведено детальное исследование динамики цитоскелета на стадии мейотической телофазы в материнских клетках пыльцы у ряда видов двудольных растений в норме и при различных аномалиях. Установлено, что в телофазе I формируется фрагмопласт, но цитокинеза не происходит ввиду отсутствия клеточной пластинки. Фрагмопласт играет роль интерфазной системы цитоскелета в интеркинезе. Обсуждается роль центров конвергенции микротрубочек в реорганизации цитоскелета в мейозе.

Ключевые слова: микротрубочки, цитокинез, мейоз, дочерние клеточные мембраны, фрагмопласт, мейотические мутации, деление растительной клетки.

Характерными особенностями мейоза у видов двудольных растений являются отсутствие цитокинеза после первого мейотического деления и автономизация четырех дочерних ядер в результате одновременного (симультанного) цитокинеза в телофазе II. Результаты анализа цикла реорганизации цитоскелета в материнских клетках пыльцы (МКП) видов двудольных и однодольных растений с одновременным цитокинезом на стадии телофазы I (Van Lammeren et al., 1985; Traas et al., 1989; Brown, Lemmon, 1996) привели авторов к заключению о том, что причиной отсутствия разделения цитоплазмы на этой стадии является блокировка формирования фрагмопласта. Считается, что цитоскелет в МКП двудольных на стадиях поздней телофазы I — интеркинеза представлен радиальными фибриллами, распространяющимися от дочерних ядер (Traas et al., 1989). Эта особенность (отсутствие формирования важнейшей цитоскелетной структуры — фрагмопласта) весьма любопытна с точки зрения прохождения в делящейся клетке цикла микротрубочкового цитоскелета. Детальное изучение реорганизации цитоскелета в телофазе I в МКП видов с одновременным цитокинезом и сравнение его с изменениями цитоскелета на этой же стадии в МКП однодольных обещают предоставить новую информацию о механизмах формирования фрагмопласта. Весьма информативным для изучения процессов внутриклеточных морфологических преобразований, в том числе цитоскелета, является также анализ возможно более широкого спектра аномалий изучаемого процесса (Шамина и др., 2003а, 2003б).

В настоящей работе предпринято детальное поэтапное исследование динамики реорганизации цитоскелета в телофазе обоих делений мейоза в МКП ряда видов двудольных растений как в норме, так и при различных аномалиях. Изучены переходы цитоскелета от веретена деления к фрагмопласту и затем — к интерфазной и профазной конфигурациям цитоскелета. Показано, что фрагмопласт в телофазе первого мейотического деления в МКП

у изученных видов формируется путем утилизации фибрилл центрального веретена и полимеризации полюсных микротрубочковых пучков. Развитый фрагмопласт, лишенный клеточной пластинки, выполняет в интеркинезе роль интерфазной цитоскелетной системы, которая реорганизуется в перинуклеарные цитоскелетные кольца в профазе II. Выявлена двухэтапность одновременного цитокинеза на стадии телофазы II. Обсуждается роль центров конвергенции микротрубочек (МТ) в ходе мейотического деления у высших растений.

Материал и методика

Для цитологического анализа МКП использовали бутоны на стадии мейоза у томата *Lycopersicon esculentum* сорта Черри, гороха *Pisum sativum* сорта Dippes Gelbe Victoria, бобов *Vicia faba*, сахарной свеклы *Beta vulgaris*, картофеля *Solanum tuberosum*, а также гаплоиды и диплоиды сарептской горчицы *Brassica juncea* Rajat, трансгенные растения табака *Nicotiana tabacum*, клоны картофеля *Solanum tuberosum* 6486.4, CE10, CD1015.

Для визуализации морфологических структур цитоскелета применяли фиксацию пыльников по Навашину (Wada, Kusunoki, 1964) с последующей окраской давленых препаратов ацетокармином.

МТ визуализировали также методом иммуноокрашивания тотальных препаратов клеток. Фиксацию мейоцитов проводили внутри пыльников (кончики которых отрезали для облегчения доступа растворов внутрь) 4 %-ным параформальдегидом в калий-фосфатном буфере (рН 6.8) при комнатной температуре 1—2 ч. Далее фиксированные пыльники ополаскивали в воде или в PBS, помещали их на предметное стекло в каплю ферментной смеси (сок из кишки виноградной улитки) и инкубировали при комнатной температуре в течение 30 мин или в термостате при 37° С до полного исчезно-

вения каллозных оболочек вокруг мейоцитов (с контролем проб под микроскопом). Затем пыльники осторожно промывали на стекле дистиллированной водой, меняя капли пипеткой, и переносили пинцетом на предметное стекло, покрытое полилизинном, распределяя их иглой в небольшой зоне в минимальном количестве дистиллированной воды (10—20 мкл, материал не должен плавать). После этого влажные стекла замораживали при -80°C в течение 15 мин для улучшения проницаемости клеток. Далее каждый препарат инкубировали в 300 мкл 0.5 %-ного Тритона X-100 в течение 10 мин, промывали дважды PBS по 15 мин и блокировали места неспецифического связывания 0.5 %-ным обезжиренным коровьим молоком в течение 30 мин. Препараты обрабатывали антителами к β -тубулину (Sigma, США) в количестве 100 мкл при комнатной температуре 2 ч или в течение ночи во влажной камере при 4°C . После отмывания препараты инкубировали со вторичными антителами GAM Alexa 488 (козы антитела к IgG мыши, конъюгированные с Alexa) в течение 1 ч в темноте; далее все процедуры проводили в темноте. Препараты отмывали и наносили по 20 мкл 1 %-ного DAPI, накрывали покровным стеклом, не придавливая, выдерживали 1.5—2.0 мин и плотно прижимали стеклом.

Методом визуализации цитоскелета по Навашину анализировали мейоз в МКП всех вышеуказанных видов. Иммуоокрашивание на тубулин применяли для анализа цикла цитоскелета в МКП томата, картофеля и табака.

Результаты

В поздней анафазе—ранней телофазе веретено состоит практически из одних центральных фибрилл (рис. 1, а). Короткие отрезки кинетохорных фибрилл сохраняются в районе полюсов, между точкой конвергенции и кенетохорами (рис. 1, а, б). Полюса веретена в ранней телофазе имеют ту же структуру, какую они имели в метафазе: (–)-концы центральных фибрилл и дистальные концы укороченных кинетохорных фибрилл сходятся в одну точку (рис. 1, б, д). Хромосомы располагаются между центральными фибриллами, вблизи точки конвергенции, как бы под полюсами. Этим телофазная фигура в МКП двудольных растений отличается от таковой у однодольных, у которых телофазные группы хромосом располагаются над полюсными районами веретена.

В средней телофазе на полюсах начинается массовая полимеризация новых микротрубочковых пучков. Они отходят от точки конвергенции, т. е. от полюса, проходя между хромосомами (рис. 1, д), и растут по направлению к экватору. Система новообразованных растущих от полюсов МТ имеет форму зонтика, и пучки МТ в ее составе изогнуты (рис. 1, е—е). Постепенно удлиняясь, пучки МТ от противоположных полюсов достигают экватора и объединяются там (+)-концами, формируя таким образом фибриллы (рис. 1, е, ж). Новые МТ полимеризуются и растут по направлению к экватору, распространяясь поверх уже сформированных фибрилл. Точки конвергенции (полюса веретена) становятся при этом более уплощенными и имеют уже не коническую, а дисковидную форму (рис. 1, д). В поздней телофазе эта система образующихся интерзональных фибрилл заполняет всю цитоплазму (рис. 1, з). Состоит она из центральных фибрилл веретена и новообразованных полюсных пучков

МТ. В процессе формирования интерзональной системы МТ вокруг телофазных групп хромосом восстанавливается ядерная оболочка, цитоскелет исключается из области, занимаемой хромосомами, и пучки МТ оказываются отходящими от поверхности ядерной оболочки (рис. 1, ж, з). Такой вид биполярной системы фибрилл, соединяющих дочерние ядра и заполняющих практически всю цитоплазму, имеет цитоскелет в интеркинезе мейоза у исследованных нами видов двудольных: *Nicotiana tabacum*, *Solanum tuberosum*, *Pisum sativum*, *Vicia faba*, *Beta vulgaris* и *Brassica juncea*. Такая цитоскелетная фигура морфологически является полноценным фрагмопластом, поскольку представляет собой биполярную систему противоположно направленных МТ, соединенных (+)-концами на экваторе. В мутантной линии табака *Res91* в МКП мы наблюдали полноценный цитокинез в телофазе I. Интерзональная система МТ была нормально развита (рис. 2, а), а в ее экваториальной зоне формировалась клеточная пластинка и затем дочерние клеточные мембраны (рис. 2, а, б). Второе деление мейоза происходило в диадах, как у однодольных (рис. 2, в, з).

Оригинальная аномалия формирования интерзональной микротрубочковой системы обнаруживается в МКП у гаплоидов *Brassica juncea* Rajat. В части клеток (около 10 %) на стадии интеркинеза интерзональная система МТ не имеет вида гладкого консолидированного расщепленного веретена, как в норме. По бокам из этой веретеновидной фигуры торчат в стороны пучки МТ, не соединенные (+)-концами с МТ, отходящими от противоположного полюса (рис. 2, д, е). Эти свободные (+)-концы перекрещиваются в области экватора, создавая картину «разомкнутого» фрагмопласта. Аномалия иллюстрирует нарушение одного из этапов формирования интерзональной системы — соединения (+)-концов полюсных МТ — и приводит к смещению и сближению дочерних ядер (рис. 2, ж) и к мейотической реституции.

В интеркинезе цитоскелет в МКП двудольных представляет собой максимально развитую систему фибрилл фрагмопласта, которая заполняет всю цитоплазму, а также сравнительно небольшое количество радиальных пучков МТ, отходящих от оболочки дочерних ядер (рис. 1, з). Иными словами, система цитоскелета в интерфазе между двумя мейотическими делениями представлена главным образом фрагмопластом. С началом профазы II эта система претерпевает резкие изменения. Пучки МТ разъединяются на экваторе и начинают укорачиваться по направлению к дочерним ядрам (рис. 1, и—л). Достигнув максимального укорочения, они формируют кольцевые системы вокруг дочерних ядер (рис. 1, м). После распада ядерной оболочки (в прометафазе) МТ перинуклеарной системы проникают в зону бывшего ядра и вступают в контакт с хромосомами.

В телофазе II, как известно, формирование фрагмопластов происходит за счет полимеризации систем МТ от полюсов телофазных веретен и соединения их (+)-концами. Отличием этого процесса от полимеризации полюсных МТ в телофазе I является симметричная звездообразная форма этих систем (рис. 1, и), в то время как в телофазе I они имеют форму открытого зонтика (рис. 1, в, з), а если рассматривать процесс в динамике, то форму постепенно открываемого зонтика. Иными словами, направление распространения пучков полюсных МТ различается в телофазе I и в телофазе II. После формирования оболочек дочерних ядер в телофазе II МТ полимеризуются уже от поверхности ядерных оболочек и представ-

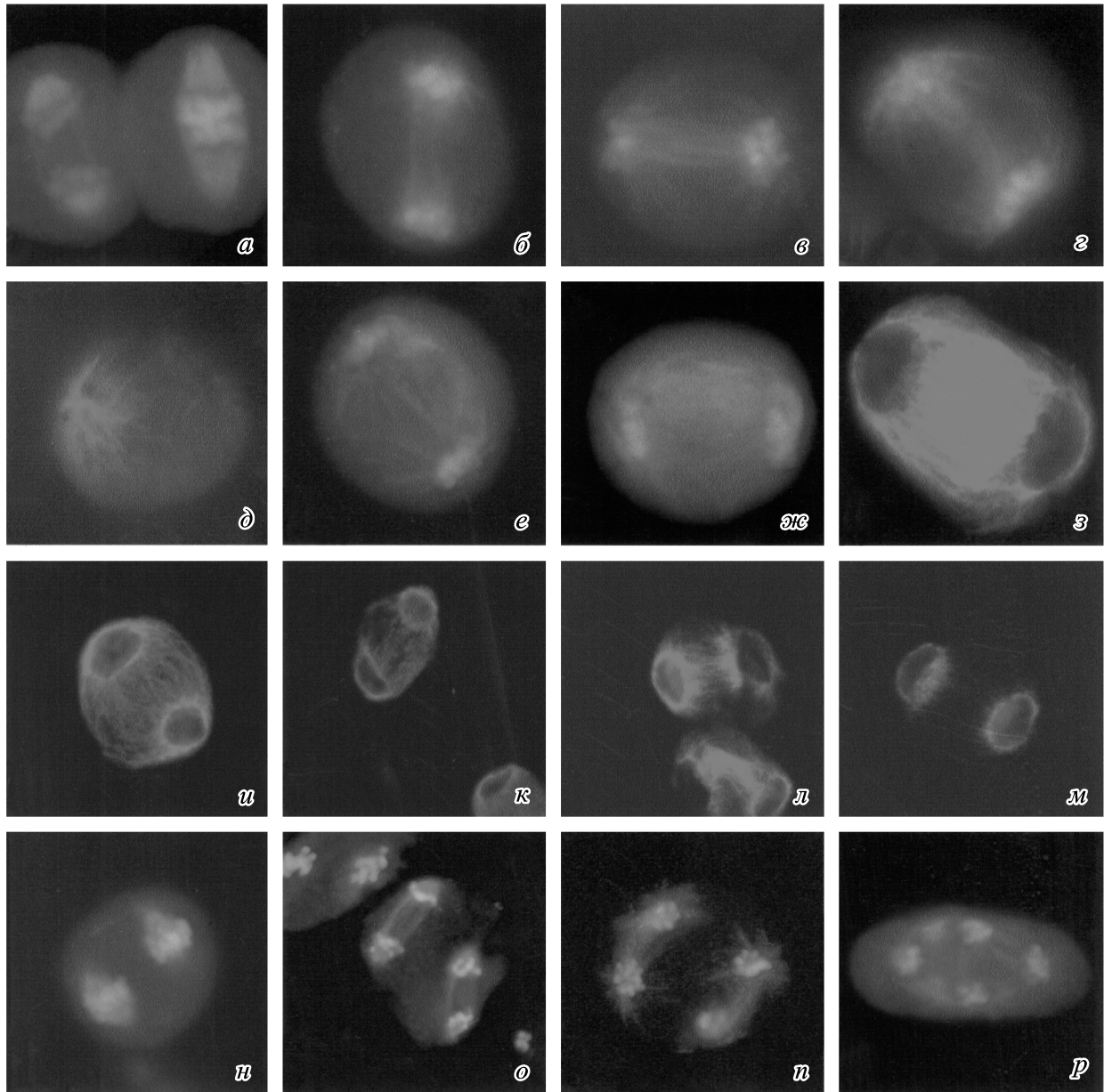


Рис. 1. Телофаза I и формирование интерзональной цитоскелетной системы в мейозе у *Lycopersicon esculentum* сорта Черри.

a — метафаза и анафаза первого мейотического деления; *б, в* — ранняя телофаза I: начало полимеризации интерзональных МТ; *г* — средняя телофаза I; *д* — строение полюсного района телофазного веретена; *е, ж* — поздняя телофаза I, соединение противоположных пучков МТ на экваторе; *з* — интеркинез: полностью развитая интерзональная система микротрубочек; *и-м* — реорганизация цитоскелета в профазе II; *и-л* — укорочение микротрубочек и формирование перинуклеарных колец; *м* — сформированные перинуклеарные кольца в профазе II; *н, о* — динамика МТ цитоскелета во втором мейотическом делении: *н* — метафаза II, *о* — поздняя анафаза II; *п* — полимеризация звездообразных радиальных пучков МТ в телофазе II; *р* — поздняя телофаза II. Иммуноокрашивание на β -тубулин (*a-p*), DAPI (*a-g, e, ж, н-p*). Об. 100 \times , ок. 10 \times .

ляют собой одновременно систему радиального цитоскелета. Сестринские ядра связаны между собой центральными фибриллами веретена, а несестринские — новообразованными радиальными пучками. Процесс полимеризации новых пучков МТ продолжается до тех пор, пока вся цитоплазма мейоцита не оказывается ими заполненной (рис. 1, *р*). Шесть полностью сформированных фрагментов, соединяющих четыре также полностью сформированных дочерних ядра, представляют собой продленную подстадию телофазы до начала формирования клеточных пластинок.

После паузы строится шесть клеточных пластинок, которые и разделяют ядра. Этот процесс происходит до-

вольно быстро и, как считают, одновременно на всех шести фрагментах. Однако при внимательном анализе нам удалось различить, что он состоит из двух этапов. На первом этапе формируются четыре клеточные пластинки, которые, сливаясь, образуют клеточную мембрану седловидной формы. В результате формируется характерной формы диада с двуядерными членами. Приблизительно она имеет форму двух лежащих крестнакрест гантелей (рис. 2, *и, к*). Линия соприкосновения дочерних клеточных мембран с мембранной материнской клетки имеет форму линии на поверхности теннисного мяча. Иногда на давленом препарате такие диады распадаются, что хорошо иллюстрирует двухэтапность

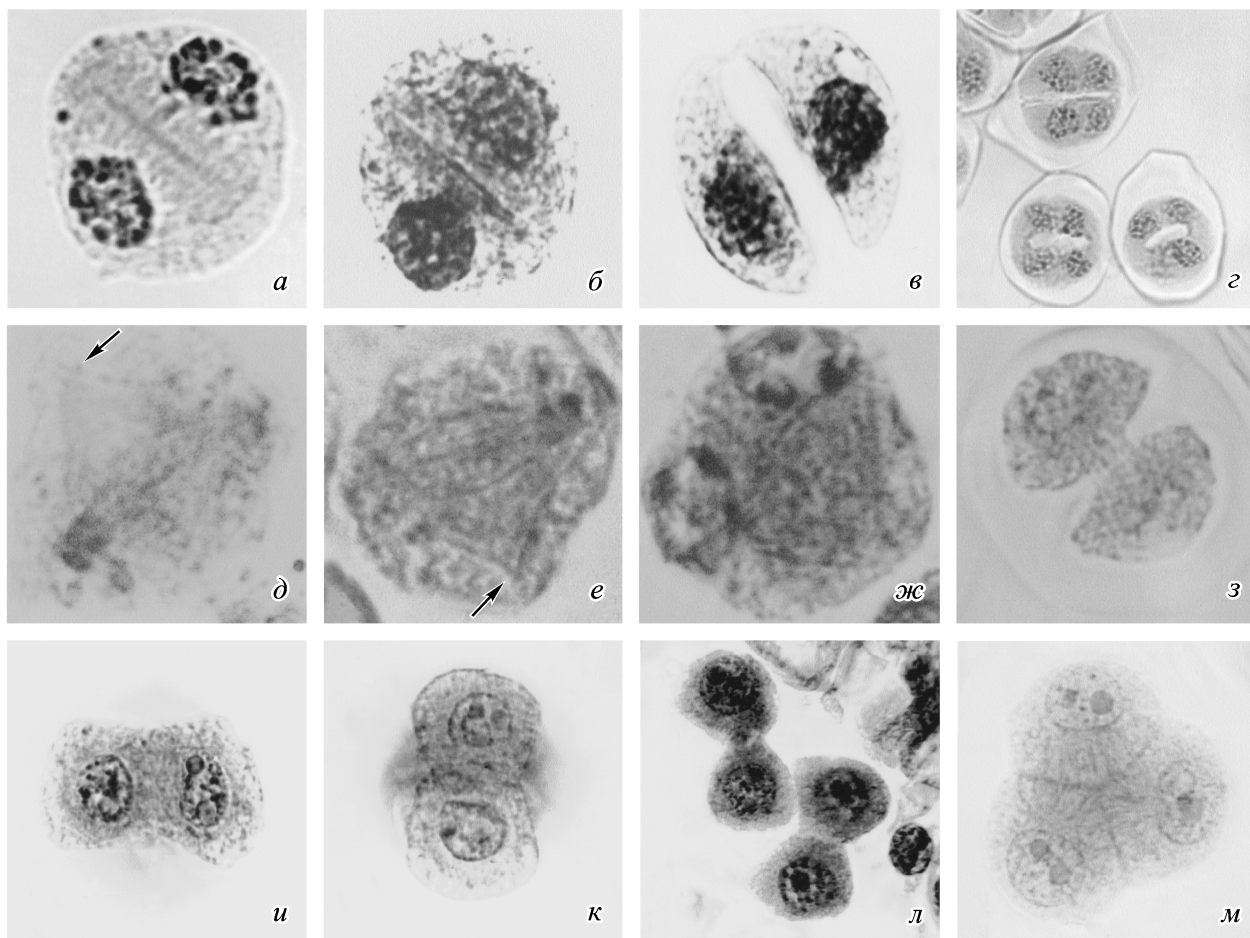


Рис. 2. Особенности цитокинеза в мейозе у видов двудольных в норме и при различных аномалиях.

a—z — разделение цитоплазмы в телофазе I в линии табака Res91; *a, б* — формирование клеточной пластинки в экваториальной зоне интерзональной системы МТ; *в* — полное разделение цитоплазмы в телофазе I: диада в интеркинезе; *г* — неполный цитокинез в телофазе I с дочерними мембранами в виде «туннеля»; *д, е* — аномалии цитоскелета в МКП гаплоидов *Brassica juncea*: разъединенные пучки МТ в интерфазной цитоскелетной системе (показаны стрелками); *ж* — смещение дочерних ядер в общей цитоплазме; *з* — диада на стадии тетрад, соединенная пучками МТ; *и—м* — формирование мембран дочерних клеток в одновременном цитокинезе в мейозе дикого типа у гороха *Pisum sativum* сорта Dippes Gelbe Victoria; *и, к* — два оптических среза пары двуядерных диад на стадии формирования тетрад («гантели»); *л* — двуядерные клетки — члены диады, разъединившиеся при раздавливании пыльника на препарате; *м* — клеточные пластинки и неподвижный фрагмопласт в практически сформированной тетраде (четвертая клетка располагается вне фокуса). Об. 100×, ок. 10×.

одновременного (симультанного) цитокинеза (рис. 2, *л*). Ядра в каждой двуядерной «гантели» соединены телофазным веретеном. На втором этапе в этих веретенах строится клеточная пластинка, а затем формируются дочерние клеточные мембраны. Цитокинез по схеме «4+2» заканчивается. Положение тетрады на препарате изменяется, так что три клетки лежат внизу, а четвертая — сверху, на вершине тетраэдра (рис. 2, *м*). При формировании тетрады может также происходить незначительная инвагинация материнской мембраны по линии соприкосновения с ней клеточной пластинки, но ни у одного из изученных нами видов этот процесс не имел принципиального значения в цитокинезе и зачастую не происходил вовсе. Явление двухстадийности формирования дочерних клеточных мембран в одновременном цитокинезе мы наблюдали у всех изученных нами видов двухдольных растений.

После формирования дочерних клеточных мембран МТ фрагмопластов автоматически становятся радиальным интерфазным цитоскелетом. Для этого необходимо лишь разделение (+)-концов МТ фрагмопластов. Этот

процесс может быть нарушен. Так, у вышеописанного гаплоида *B. juncea* наблюдается также нарушение разъединения (+)-концов МТ после формирования дочерних клеточных мембран в телофазе II. На стадии тетрад клетки — члены тетрад — оказываются соединенными пучками МТ фрагмопласта (рис. 2, *з*).

Обсуждение

Наши наблюдения показывают, что динамика микротрубочкового цитоскелета в телофазе I и в телофазе II у двудольных принципиально не различается. В обоих случаях между телофазными ядрами строится развитая система интерзональных МТ, отходящих от телофазных групп хромосом и соединяющихся друг с другом (+)-концами на экваторе. Разница состоит лишь в том, что в телофазе II происходит синтез мембранных пузырьков, которые транспортируются в экваториальную область интерзональной системы МТ — в область перекрывания (+)-концов — и формируют там клеточную пластинку и

затем — дочерние клетки точные мембраны (Spielman et al., 1997). В телофазе I этого не происходит. В некоторых аномальных случаях, например в описанных нами трансгенных растениях табака *N. tabacum*, мембранные пузырьки синтезируются и клеточная пластинка формируется в телофазе I, что приводит к преждевременному разделению цитоплазмы (Шамина и др., 2000). Иными словами, интерзональная система цитоскелета в телофазе I — интеркинезе у двудольных способна обеспечивать все процессы цитокинеза: транспорт мембранных пузырьков в области перекрывания (+)-концов МТ, формирование клеточной пластинки и дочерних мембран. Это противоречит данным литературы о том, что в интеркинезе у двудольных цитоскелет представлен системой радиально распространяющихся от дочерних ядер пучков МТ, не соединяющихся (+)-концами (Traas et al., 1989). Авторы заключают, что в телофазе I фрагмопласт в мейозе у двудольных не строится. Наши данные, полученные как классическим цитологическим методом, так и с помощью иммуноокрашивания, указывают на то, что цитоскелет в телофазе I — интеркинезе у двудольных представлен не свободными радиальными пучками, а фрагмопластом, в составе которого эти пучки соединены (+)-концами на экваторе клетки. Именно эту структуру мы наблюдали в интеркинезе в мейозе дикого типа у табака *Nicotiana tabacum*, картофеля *Solanum tuberosum*, гороха *Pisum sativum*, бобов *Vicia faba*, мальвы *Malva vulgaris*, арабидопсиса *Arabidopsis thaliana*, сарептской горчицы *Brassica juncea* и сахарной свеклы *Beta vulgaris* (Dorogova et al., 1999; Шамина и др., 2000; Shamina et al., 2000).

Феномен преждевременного цитокинеза после первого мейотического деления у двудольных известен и описан в литературе. Это фенотип мутации *pc* (*premature cytokinesis*) у клонов картофеля, характеризующихся мейотической реституцией (Мок, Peloquin, 1975). Мы наблюдали такой фенотип также в мейозе у естественно-апомикта арабиса *Arabis holboellii*. Однако этот фенотип резко отличается от описанного нами в линии *Res91* табака тем, что и в фенотипе *pc*, и у арабиса второе мейотическое деление отсутствует. Поэтому назвать такой цитокинез «преждевременным» вряд ли можно. У фенотипа же *Res91* построение клеточной пластинки и дочерних клеточных мембран происходит в обоих делениях мейоза (Шамина и др., 2000; Shamina et al., 2000).

Мы показали на примере фенотипа *ps* у сахарной свеклы, что процесс формирования интерзональной системы МТ в телофазе I может нарушаться, что сопровождается изменением взаимного расположения дочерних ядер, их сближением и мейотической реституцией (Dorogova et al., 1999; Шамина и др., 2001). Интересно, что в фенотипе мутантного клона картофеля с параллельными веретенами и мейотической реституцией нарушение формирования радиальных пучков МТ описано в телофазе II (Genualdo et al., 1998).

Итак, полимеризация пучков МТ от полюсных районов телофазных веретен и от дочерних ядер является основным процессом телофазы в цикле динамики цитоскелета в мейозе у двудольных. Этот процесс в телофазе I и в телофазе II различается лишь направлением, в котором растут новообразованные пучки МТ. В телофазе I они распространяются по направлению к экваториальной области (в виде «зонтика»), а в телофазе II — симметрично в разные стороны в виде «звезд». Это объясняется необходимостью формирования фрагмопластов также между несестринскими ядрами в телофазе II. Второе различие заключается в том,

что отброшенные, отдельно лежащие в цитоплазме хромосомы в телофазе I не формируют радиальных пучков МТ, а в телофазе II формируют их. Поэтому при наличии отброшенных хромосом и микроядер в телофазе II у двудольных продуктом мейоза всегда является полиада с числом клеток, соответствующим числу микроядер (Shamina et al., 2000). Монад с микроядрами, как в таком случае бывает у однодольных в обоих делениях, не формируется (Шамина и др., 2000).

Одновременный цитокинез в мейозе у видов двудольных растений осуществляется за счет формирования шести неподвижных фрагмопластов, соединяющих четыре ядра (Tiezzi et al., 1992). Согласно нашим данным, формирование клеточных пластинок и мембран дочерних клеток происходит в два этапа — сначала на четырех фрагмопластах, а затем на оставшихся двух. Это может отражать различие в их этиологии: четыре фрагмопласта в телофазе II сформированы заново, а два представляют собой центральные МТ веретен второго деления. Если предположить, что цитокинез идет вначале именно по четырем «новым» фрагмопластам, то в первую очередь автономизируется материал первого мейотического деления, а только потом — сестринские ядра второго деления. Но это предположение нуждается в проверке. Роль инвагинаций и перетяжек материнской мембраны в процессе цитокинеза у ряда видов двудольных растений, согласно нашим наблюдениям, не является принципиальной.

Динамика микротрубочкового цитоскелета в телофазе мейотического деления у видов двудольных растений предоставляет интересную информацию о роли в реорганизации цитоскелета точек конвергенции МТ. Наиболее разработанная в настоящее время концепция механизмов реорганизации цитоскелета в ходе деления растительной клетки основывается на изучении митоза в клетках эндосперма африканской лилии гемантус *Haemantus katerinae* Вак. (Smirnova, Vajer, 1994, 1998). Согласно этим детальным наблюдениям, центросомальные структуры никак себя не проявляют, в то время как аналогами центров организации МТ (ЦОМТ) и центросомы являются характерные структурные компоненты цитоскелета — центры конвергенции МТ (ЦКМТ). В процессе формирования митотического веретена ЦКМТ, по мнению авторов, функционально замещают центросому. Они представляют собой конусообразные системы МТ, конвергируемых (-)-концами. Реориентация цитоскелета при переходе от радиальной конфигурации к веретену деления происходит посредством активности ЦКМТ (Smirnova, Vajer, 1994, 1998). Неизвестно, за счет какого механизма осуществляется такая реориентация — деполимеризации/реполимеризации МТ в составе ЦКМТ или перемещения в пространстве стабильных МТ, входящих в ЦКМТ.

Проведенные нами исследования процесса реорганизации цитоскелета в мейотическом делении МКП не обнаружили ЦКМТ на стадиях формирования веретена деления. Тем не менее процессы реориентации цитоскелета, происходящие в точках конвергенции МТ, выявляются на отдельных стадиях мейоза у видов двудольных растений. Примером может служить процесс формирования фрагмопласта(ов) в телофазе первого и второго мейотических делений. При этом происходит массовая полимеризация новых пучков МТ от полюсных районов телофазного веретена, которые у двудольных морфологически представляют собой типичные ЦКМТ. Важнейшей характеристикой этого процесса является точная регуляция направления роста новообразованных

МТ, т. е. регуляция реориентации цитоскелета. В телофазе I растущие МТ направлены к экватору, и их совокупность, отходящая от каждого полюса, имеет форму зонтика. В телофазе II МТ распространяются от точки конвергенции симметрично во все стороны и имеют форму звезды. Эти наблюдения говорят о том, что полюса мейотического веретена содержат ЦОМТ, на которых строятся новые МТ, а также содержат факторы, регулирующие пространственное расположение этих МТ. Необходимо отметить, что регулируется также профиль новообразованных МТ. В телофазе I они изогнуты, для того, по-видимому, чтобы облегчить контакт на экваторе с (+)-концами МТ, отходящих от противоположного полюса. В телофазе II МТ в составе «звезд» остаются прямыми.

Таким образом, полюса телофазного веретена в МКП видов двудольных растений морфологически и функционально являются аналогами ЦКМТ, описанных в митотическом делении растительной клетки, и также выполняют функцию реорганизации цитоскелета. По-видимому, в митозе клеток растений этот механизм используется более широко, тогда как в мейозе — лишь эпизодически, что говорит о сложности и многофакторности процесса реорганизации цитоскелета в ходе деления бесцентриолярной клетки, а также указывает на определенную специфику мейотического деления как такового. Очевидно, что для более детального изучения механизмов реориентации цитоскелета посредством ЦКМТ весьма полезным было бы выявление и изучение форм двудольных с аномалиями цикла цитоскелета на стадии мейотической телофазы.

Авторы приносят благодарность д-ру Я. Кестерсу (PRI, Wageningen) и д-ру Е. В. Дейнеко (Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск) за любезно предоставленный для исследования материал гаплоидов *Brassica juncea* и трансгенного табака *Nicotiana tabacum*, а также проф. К. Хейтинг за всемерную поддержку настоящей работы.

Список литературы

- Шамина Н. В., Вейсман Н. Я., Дорогова Н. В., Шаворская О. А., Малецкий С. И. 2001. Интерзональные микротрубочки и мейотическая реституция у двудольных. Цитология. 43 (1) : 33—38.
- Шамина Н. В., Дорогова Н. В., Загорская А. А., Дейнеко Е. В., Шумный В. К. 2000. Аномалии мужского мейоза в сте-

рильной трансгенной линии табака RES91. Цитология. 42 (12) : 1159—1164.

Шамина Н. В., Дорогова Н. В., Серюкова Е. Г. 2003а. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. II. Формирование перинуклеарного кольца микротрубочек. Цитология. 45 (7) : 655—660.

Шамина Н. В., Дорогова Н. В., Серюкова Е. Г., Силкова О. Г. 2003б. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. III. Стадии ранней прометафазы. Цитология. 45 (7) : 661—667.

Brown R. C., Lemmon B. E. 1996. Nuclear cytoplasmic domains, microtubules and organelles in microsporocytes of the slipper orchid *Cypripedium californicum* A. Gray dividing by simultaneous cytokinesis. Sex. Plant Reprod. 9 : 145—152.

Dorogova N. V., Shamina N. V., Maletski S. I. 1999. The mutational variation of a cytoskeleton and formation of unreduced male gametes in sugar beet. Sugar Tech. 1 : 83—85.

Genualdo G., Errico A., Tiezzi A., Conicella C. 1998. α -Tubulin and F-actin distribution during microsporogenesis in a 2n pollen producer of *Solanum*. Genome. 41 : 636—641.

Mok D. W. S., Peloquin S. J. 1975. Three mechanisms of 2n pollen formation diploid potatoes. Can. J. Genet. Cytol. 17 : 217—225.

Shamina N. V., Dorogova N. V., Sidorchuk Iu. V., Zagorskaya A. A., Deineko E. V., Shumny V. K. 2000. Abnormalities of meiotic division caused by T-DNA tagged matation in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.). Cell Biol. Int. 25 : 367—369.

Smirnova E. A., Bajer A. S. 1994. Microtubule converging centers and the reorganization of interphase cytoskeleton and the mitotic spindle in higher plant *Haemanthus*. Cell Motil. Cytoskeleton. 27 : 219—233.

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

Spielman M., Preuss D., Feng-Lan Li, Brown W. E., Scott R. J. 1997. TERASPORE is required for male meiotic cytokinesis in *Arabidopsis thaliana*. Development. 124 : 2645—2657.

Tiezzi A., Bednara J., Del Casino C., Bartalesi A., Cai G., Moscatelli A. 1992. The microtubular cytoskeleton during pollen development and pollen tube growth in *Nicotiana tabacum*. In: Angiosperm pollen and ovules. New York: Springer-Verlag. 224—232.

Traas J. A., Burgain S., Dumas de Vaulx R. 1989. The organization of the cytoskeleton during meiosis in eggplant *Solanum melongena* L.: microtubules and F-actin are both necessary for coordinated meiotic division. J. Cell Sci. 92 : 541—550.

Van Lammeren A. A. M., Keijzer C. J., Willems M. T. M., Kieft H. 1985. Structure and function of the microtubular cytoskeleton during pollen development in *Gasteria verrucosa* (Mill.) H. Duval. Planta. 165 : 1—11.

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.

Поступила 24 II 2005

DYNAMICS OF MICROTUBULAR CYTOSKELETON IN HIGHER PLANT MEIOSIS. VII. MECHANISMS OF THE SIMULTANEOUS CYTOKINESIS

N. V. Shamina, N. V. Dorogova

Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk; e-mail: shamina@bionet.nsc.ru

Rearrangements of microtubular cytoskeleton during telophase in pollen mother cells of some dicotyledon plants with the simultaneous cytokinesis during normal and abnormal meiosis were studied. At telophase I, a potentially functional phragmoplast forms between daughter nuclei, but no cell plate is present. During interkinesis, the phragmoplast plays the role of an interphase cytoskeleton array. Dynamics of microtubule reorganization in polar regions of the telophase spindle is discussed in addition to the role played by microtubule convergence centers in cytoskeleton rearrangements during meiosis.

Key words: microtubules, pollen mother cells, meiosis simultaneous cytokinesis, spindle poles, phragmoplast.