

## ДИНАМИКА МИКРОТРУБОЧКОВОГО ЦИТОСКЕЛЕТА В МЕЙОЗЕ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ. VIII. ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫЙ И ОДНОВРЕМЕННЫЙ ЦИТОКИНЕЗ В СРАВНЕНИИ

© Н. В. Шамина,<sup>1</sup> Е. И. Гордеева,<sup>1</sup> Е. Г. Серюкова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, и <sup>2</sup> Омский государственный агроуниверситет; электронный адрес: [shamina@bionet.nsc.ru](mailto:shamina@bionet.nsc.ru)

На основании цитологического анализа ряда фенотипов с аномальным циклом цитоскелета в мейозе показано, что процессы, лежащие в основе формирования подвижного фрагмопласта (в последовательном цитокинезе в мейозе у видов однодольных растений и неподвижного фрагмопласта(ов) в одновременном мейозе у двудольных, принципиально не различаются и включают в себя участие фибрилл центрального веретена и формирование новых пучков микротрубочек (МТ) от полюсных районов телофазного веретена. Полюса телофазного веретена в этих случаях регулируют не только полимеризацию, но также пространственное распределение и профиль новосинтезированных МТ. Различия между процессами последовательного и одновременного цитокинеза заключаются в некоторых различиях пространственной организации цитоскелета (подвижный и неподвижный фрагмопласты) и временной регуляции цитокинеза (различия во времени формирования клеточной пластинки).

Ключевые слова: клеточное деление, мейоз, микротрубочки, фрагмопласт, последовательный и одновременный цитокинез.

Основная функция цитоскелета в телофазе — автономизация дочерних геномов путем разделения цитоплазмы, т. е. осуществление процессов цитокинеза. В ходе эволюции растения выработали способ цитокинеза, представляющий собой модифицированный экзоцитоз. При этом мембранные пузырьки из аппарата Гольджи транспортируются в экваториальную зону цитоплазмы, образуют там монослой (клеточную пластинку), затем сливаются и формируют мембраны дочерних клеток (Stachelin, Hepler, 1996). Поскольку весь внутриклеточный дистанционный транспорт осуществляется микротрубочковым цитоскелетом, именно он играет центральную роль в цитокинезе растительной клетки (Gunning, 1982; Baskin, Cande, 1990). В растительной клетке для этого формируется специальная цитоскелетная структура — фрагмопласт. Цитокинез в мейотических делениях может осуществляться последовательно после каждого деления (как у большинства видов однодольных растений) или только в телофазе второго мейотического деления, одновременно автономизируя четыре дочерних ядра (как у большинства видов двудольных растений). Фрагмопласты в материнских клетках пыльцы (МКП) у двудольных и однодольных видов принципиально не различаются по строению: это система длинных пучков микротрубочек (МТ), отходящих от области расположения дочерних групп хромосом и перекрывающихся (+)-концами на экваторе, как и в митотическом фрагмопласте (Euteneuer, McIntosh, 1980; Wick, 1991). По направлению к (+)-концам МТ осуществляется транспорт мембранных пузырьков аппарата Гольджи (пластосом) для формирования их монослоя — клеточной пластинки (Hepler, 1982). В двух предыдущих статьях данного цикла «Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе

у высших растений» были представлены результаты наших исследований механизмов формирования фрагмопласта в МКП ряда видов однодольных и двудольных растений (Шамина, Дорогова, 2006; Шамина и др., 2006).

Настоящая статья посвящена сравнению процессов реорганизации цитоскелета в МКП на стадии телофазы в ходе последовательного и одновременного цитокинеза в свете уже опубликованных и некоторых новых полученных нами данных.

### Материал и методика

Для цитологического исследования брали бутоны на стадии мейоза у пшенично-пырейных гибридов первого поколения (ППГ F1) № 9-262, 9-263, 9-264 и 9-265 от скрещивания *Triticum aestivum* L. сорта Новосибирская 67 × *Agropyron glaucum* L. и № 578 от скрещивания *T. aestivum* сорта Алтайская Нива × *Elytrigia elongatum*. Материал фиксировали модифицированным фиксатором Навашина (Wada, Kusunoki, 1964), давленные препараты пыльников окрашивали ацетокармином по общепринятой методике. Для наблюдений использовали микроскоп Olympus 50X.

### Результаты

Потомки варианта скрещивания ППГ F1 № 9-262, 9-263, 9-264 и 9-265 характеризуются единообразным фенотипом. Процесс разделения цитоплазмы в МКП ППГ F1 № 9 происходит без аномалий, но цитокинез сопровождается некоторыми отклонениями цикла цитоскелета от дикого типа. До наступления цитокинеза в мейо-

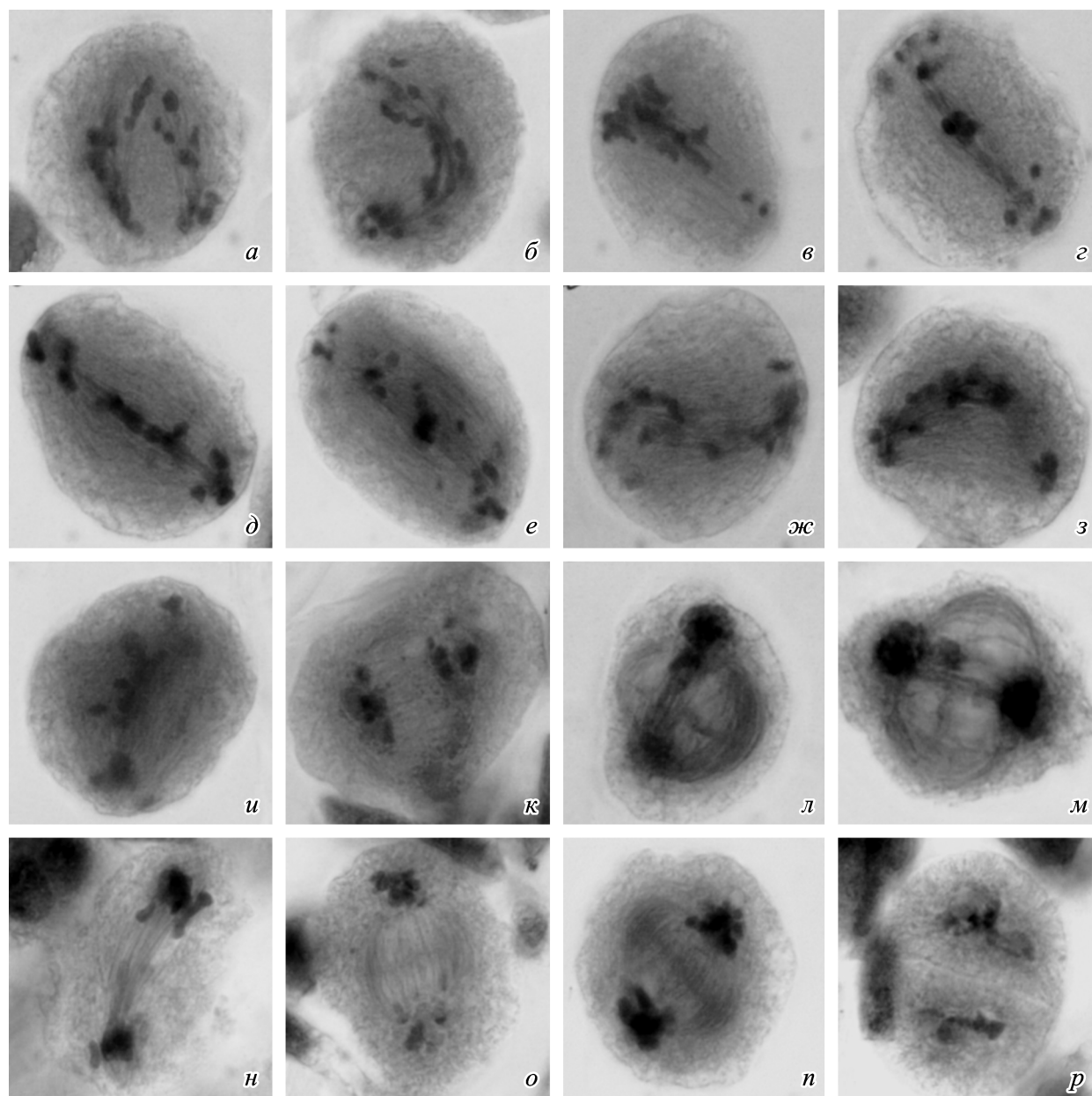


Рис. 1. Аномалии мейотического деления в МКП ППГ F1 № 9.

*a* — множественные веретена в метафазе I; *б* — изогнутое веретено в метафазе—анафазе I; *в* — асимметричное веретено с одним дивергентным полюсом; *г* — веретено на стадии ранней телофазы I; *д, е* — появление дополнительных фибрилл по краям веретена в средней телофазе; *ж, з* — дополнительные фибриллы в изогнутых веретенах на стадии телофазы; *и* — пучки полюсных МТ, часть из которых еще не соединилась дистальными концами на экваторе; *к* — сформированный фрагмопласт; *л, м* — неконсолидированные фрагмопласты; *н—р* — ход цитокинеза в МКП ППГ с нормальным циклом цитоскелета в телофазе I. Об. 100 ×, ок. 10 ×.

зе у данных гибридов наблюдаются следующие особенности: множественные веретена в 3—5 % МКП (рис. 1, *a*) и изогнутые веретена в 30—50 % МКП (рис. 1, *б*) в метафазе I. Кроме того, в единичных клетках наблюдаются асимметричные веретена, у которых один полюс дивергентный, а другой — конвергентный (рис. 1, *в*). Хромосомы находятся в унивалентном состоянии, разбросаны вдоль тела веретена и ориентированы редукционно (рис. 1, *г*); анафазное движение сильно замедлено. При достижении хромосомами полюсов обнаруживаются аномалии строения телофазных групп: хромосомы в телофазе не минуют полюс, как в норме, а не доходят до него, оставаясь соединенными с ним короткими кинетохорными

фибриллами (рис. 1, *г*). На стадии телофазы многие униваленты остаются в теле веретена между экватором и полюсом. Возможно, по этой причине формирование клеточной пластинки на экваторе веретена и центробежное движение фрагмопласта тормозятся. Вместо этого по сторонам узкого телофазного веретена появляются новые фибриллы (рис. 1, *д, е*). Они формируются из пучков МТ, полимеризующихся от полюсных районов веретена и соединяющихся дистальными концами на экваторе с МТ, отходящими от противоположного полюса (рис. 1, *и*). Эти фибриллы образуют фрагмопласт, который вскоре начинает центробежное движение вместе с формируемой им клеточной пластинкой (рис. 1, *к*). Фибриллы цент-

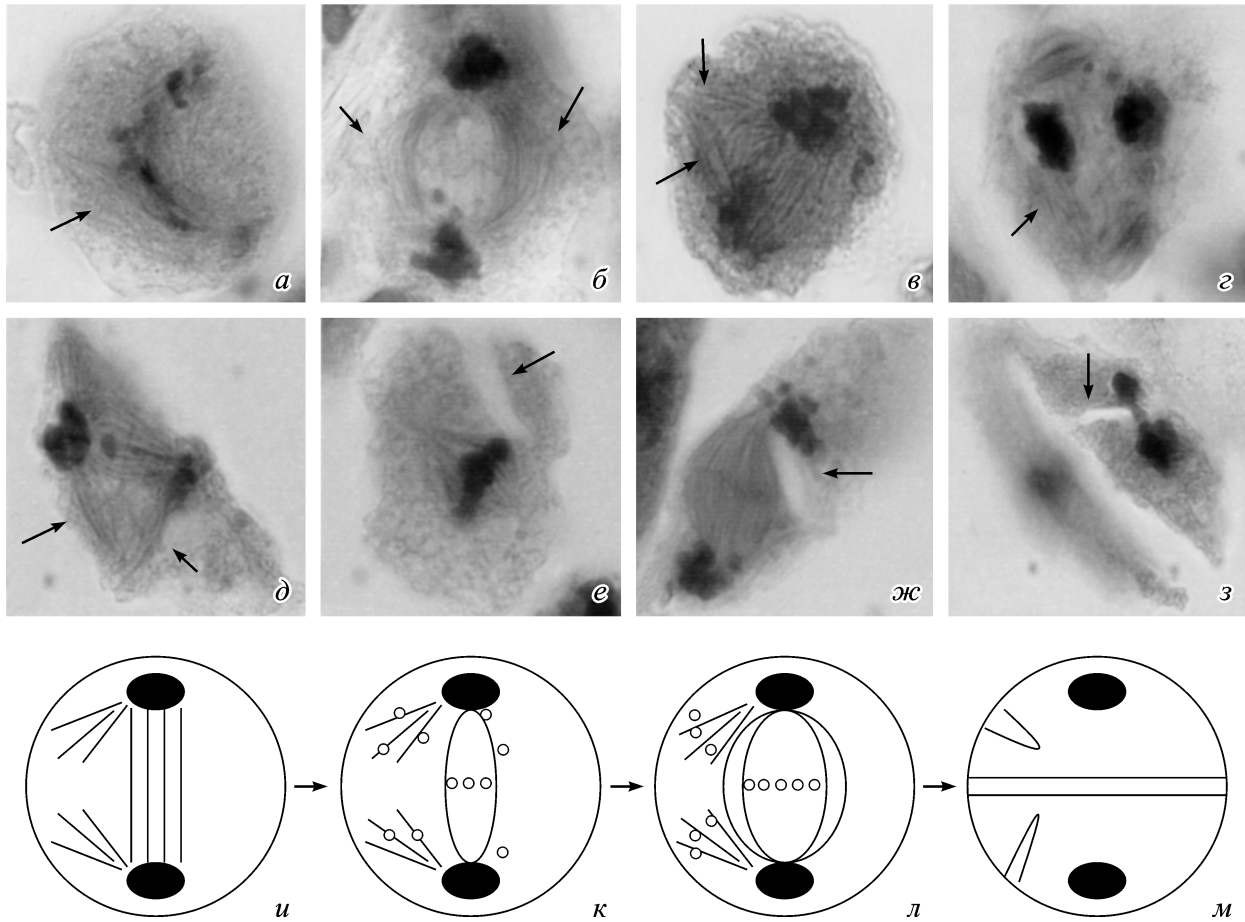


Рис. 2. Аномалии мейотического деления в МКП ППГ F1 № 578.

*a* — анафаза—телофаза I; веретено содержит пучок свободных полюсных МТ; *б* — фрагмопласт со свободными пучками МТ, не соединенными (+)-концами на экваторе (*стрелка*); *в—д* — утолщение свободных пучков полюсных МТ в процессе цитокинеза (указано *стрелками*); *е—з* — аномальные дочерние клеточные мембраны в виде насечек (указаны *стрелками*); *и—м* — схема аномального цитокинеза в мейозе у ППГ № 578: *и* — ранняя телофаза, начало формирования полюсных МТ; *к* — средняя телофаза, синтез пластосом, центробежное движение фрагмопласта/клеточной пластинки; *л* — поздняя телофаза, формирование добавочных «мини»-клеточных пластинок на свободных пучках МТ; *м* — продукты аномального мейоза: диада с дочерними мембранами в виде насечек. Об. 100 ×, ок. 10 ×.

рального веретена находятся в его составе. В некоторых клетках центральное веретено с разбросанными в нем унивалентами отстает от новосинтезированной части фрагмопласта и остается в центре клетки, тогда как часть фрагмопласта, состоящая из полюсных МТ, отодвигается к периферии в ходе центробежного движения (рис. 1, *л, м*). Эти Ф-образные телофазные фигуры весьма характерны для описываемого фенотипа; в норме или в других аномальных фенотипах они не встречались (рис. 1, *н—р*).

Особенно демонстративны процессы формирования полюсных МТ в клетках с изогнутыми веретенами (рис. 1, *ж, з*). В таких клетках в результате полимеризации полюсных МТ фрагмопласт формируется в стороне от веретена, т. е. в центре клетки. Цитокинез происходит поэтому симметрично и полностью, а не в виде насечки, как это происходит в С-веретенах в других генотипах (Шамина и др., 2006).

Интересная аномалия цитокинеза наблюдается в МКП ППГ F1 № 578. В телофазе в 10 % МКП этого гибрида формируются и функционируют aberrantные фрагмопласты. В начале телофазы веретена содержат пучки МТ, отходящие от полюсов (рис. 2, *a*). Часть пучков МТ в составе фрагмопластов нормально изогнута, соединена (+)-концами на экваторе и совершает центробежное дви-

жение, а часть — выпрямлена и отходит от полюса в виде веерообразных свободных пучков, не соединяясь с МТ, отходящими от противоположного полюса (рис. 2, *б—д*). В процессе центробежного движения эти пучки значительно утолщаются (рис. 2, *в—д*). В ходе формирования клеточной пластинки пластосомы (мембранные пузырьки клеточной пластинки) транспортируются не только в область экватора, но и к (+)-концам свободных пучков МТ. В результате пластосомы накапливаются у дистальных концов этих пучков, при этом и образуются дополнительные «мини»-клеточные пластинки, зачастую неправильной формы. Из них затем формируются аномальные дочерние мембраны в виде насечек. Эти насечки образуются наряду с основными дочерними клеточными мембранами и хаотично рассекают дочерние клетки (рис. 2, *д—з*). Схема аномалий цитокинеза в данном фенотипе приведена на рис. 2, *и—м*.

## Обсуждение

В формировании фрагмопласта в МКП видов однодольных растений, так же как у двудольных, участвуют полюсные МТ. В ранее



опубликованной нами работе (Шамина и др., 2006) мы сообщали о том, что основой фрагмопласта в последовательном цитокинезе в МКП однодольных являются фибриллы центрального веретена, совершающие центробежное движение из центра к периферии клетки, а также нами было показано, что в ходе этого движения происходит увеличение количества фибрилл во фрагмопласте. Умножение «массы цитоскелета» в ходе центробежного движения фрагмопласта необходимо, так как его окружение при этом многократно увеличивается. Каким образом происходит увеличение количества МТ во фрагмопласте, нам в то время установить не удалось, поскольку ни в норме, ни в исследованных аномалиях цитокинеза признаков дополнительных синтезов МТ в каких-либо определенных областях телофазной цитоскелетной фигуры не обнаруживалось. Увеличение количества МТ при формировании фрагмопласта показано также в мейозе клеток тычиночных волосков традесканции, однако и в этом случае не удалось установить, откуда полимеризуются новые МТ (Zang et al., 1993). Предполагают, что МТ митотического фрагмопласта в меристематических клетках могут полимеризоваться либо от области перекрывания (+)-концов предшествующих фибрилл фрагмопласта и центрального веретена (Lambert, 1993), либо от проксимальных районов оболочек дочерних ядер (Baskin, Cande, 1990; Lambert, 1993), либо от растущего края клеточной пластинки (Nishihama, Machida, 2001). Но до сих пор механизмы формирования митотического фрагмопласта остаются невыясненными. Исключением является митоз в клетках эндосперма африканской лилии гемантус. В этих клетках в формировании первичного фрагмопласта принимают участие полюсные МТ (De-Mey et al., 1982; Bajer, Smirnova, 1999).

Что касается мейотического фрагмопласта, механизмы его формирования установлены лишь для телофазы II у двудольных в одновременном цитокинезе. Считается, что в телофазе I у двудольных фрагмопласт не формируется вообще (Waterkein, 1962; Van Lammeren et al., 1985; Hogan, 1987). Механизмы развития фрагмопласта в последовательном мейозе у однодольных не были описаны.

В мейозе дикого типа появление новых МТ в составе фрагмопласта происходит в весьма тесной ассоциации с фибриллами веретена, так что изучить морфологические характеристики процесса в этом случае практически невозможно. Новополимеризованные МТ, включающиеся в состав мейотического фрагмопласта, обнаруживают тесную ассоциацию с предшествующими им фибриллами фрагмопласта, производными от фибрилл веретена деления. Так, кинетохорные фибриллы заблокированного на экваторе биполярно ориентированного унивалента утолщаются в ходе телофазы во много раз, и это указывает на то, что появление новых МТ происходит именно внутри и в составе фибриллы (Шамина и др., 2006). В клетках с изогнутыми С- или S-образными веретенами центробежно расширяющийся фрагмопласт имеет точно такую же изогнутую форму, как центральные фибриллы этих веретен (Шамина и др., 2006).

Обнаружить новосинтезированные МТ отдельно от фибрилл центрального веретена и установить район их полимеризации оказывается возможным лишь в фенотипах с соответствующими аномалиями. Фенотип ППГ F1 № 9-622, 9-623, 9-624 и 9-625 позволил прояснить этот вопрос для мейотического фрагмопласта. Описанный фенотип демонстрирует, что увеличение количества МТ

во фрагмопласте в ходе его расширения происходит за счет полимеризации новых МТ от полюсных районов телофазного веретена. По-видимому, пространственное разобщение центральных фибрилл веретена и новообразованных полюсных МТ в фенотипе ППГ № 9-622, 9-623, 9-624 и 9-625 происходит по причине нарушения консолидации элементов цитоскелета в единую структуру. Аномалия этого процесса обычно приводит к формированию нескольких веретен вместо одного (Шамина и др., 2004). В фенотипе ППГ № 9 множественные веретена в метафазе I в некоторой доле клеток наблюдаются, а следовательно, тенденция к нарушению консолидации элементов цитоскелета налицо, и можно ожидать таких нарушений также при построении фрагмопласта. Ф-образные телофазные фигуры, обнаруживаемые в данном фенотипе, демонстрируют нарушение его целостности и также подтверждают нарушения консолидации цитоскелета во фрагмопласте. Такие фигуры характерны также для мейоза в ППГ F1 с множественными веретенами.

Вероятно, что нарушение структуры телофазных групп хромосом, также характерное для данного гибрида, свидетельствует о возможности нарушения структуры полюсных районов веретена. На эту тенденцию указывают также характерные для данного фенотипа асимметричные дивергентные веретена. По-видимому, нарушение структуры полюсных районов веретена, от которых происходит полимеризация полюсных МТ, также может являться причиной пространственного разобщения последних с фибриллами центрального веретена.

Очевидно, что консолидация пучков МТ в единую структуру особенно важна именно в подвижном фрагмопласте, поскольку новосинтезированные МТ должны каждый раз попадать именно в то место, где в данный момент находится фрагмопласт, иначе неизбежны аберрации формирования клеточной пластинки. Аномалии цитокинеза, вызываемые разомкнутым фрагмопластом, это подтверждают. Поэтому, по-видимому, полюсные МТ распространяются к экватору в тесной ассоциации с предшествующими фибриллами фрагмопласта. Кроме того, поскольку фибриллы фрагмопласта меняют свой изгиб в ходе центробежного движения (Шамина и др., 2006), профиль новых МТ должен ему полностью соответствовать. Видимо, поэтому фрагмопласт в S-образном изогнутом веретене имеет также S-форму и сохраняет ее в ходе центробежного движения (Шамина и др., 2003, 2006).

Тот факт, что фрагмопласт, сформированный на фоне описанных отклонений в фенотипе ППГ № 9, функционирует нормально, совершая центробежное движение и формируя клеточную пластинку, говорит о том, что наблюдающийся синтез полюсных МТ в телофазе является атрибутом нормального последовательного цитокинеза.

Последовательный и одновременный цитокинез в сравнении. Согласно нашим результатам и данным литературы, фрагмопласты в последовательном и одновременном цитокинезе у видов однодольных и двудольных растений различаются по взаимному расположению составляющих их пучков МТ и способу построения этими фрагмопластами клеточной пластинки. Фрагмопласт у однодольных в последовательном цитокинезе представляет собой систему длинных фибрилл, окружающих в виде слоя растущий край клеточной пластинки и перемещающихся центробежно (подвижный фрагмопласт). У двудольных в последовательном цито-



кинезе фрагмопласт представляет собой множество фибрилл, пронизывающих всю цитоплазму между дочерними ядрами (неподвижный фрагмопласт). Фибриллы представляют собой пучки противоположно направленных МТ, соединенных (+)-концами на экваторе фрагмопласта. Механизм формирования подвижного и неподвижного фрагмопластов сходен: в построении обоих типов фрагмопластов принимают участие фибриллы центрального веретена и новосинтезированные полюсные МТ. Однако у двудольных в образовании неподвижного фрагмопласта принимают участие также МТ, полимеризующиеся от поверхности оболочек дочерних ядер после их формирования (радиальные МТ). В телофазе I у двудольных эти системы (МТ центрального веретена, полюсные и радиальные) совмещены в одном фрагмопласте (интерзональной системе цитоскелета), а в телофазе II они пространственно разделены (4 фрагмопласта между несестринскими ядрами являются производными полюсного и радиального цитоскелета, а 2 между сестринскими включают в себя также фибриллы центрального веретена). В принципе цитокинез у двудольных может происходить и при отсутствии организованной системы фибрилл центрального веретена, на фрагмопластах, образованных исключительно радиальным цитоскелетом (Brown, Lemmon, 1991a, 1991b). Именно этим объясняется феномен формирования в МКП у двудольных полиад с числом членов, равным числу микроядер, в фенотипе с отсутствием биполярного веретена (Шамина и др., 2000б; Shamina et al., 2000). Участие радиального интерфазного цитоскелета в формировании фрагмопластов в одновременном цитокинезе у двудольных может являться механизмом приспособления к неблагоприятным внешним влияниям. Например, если в результате падения температуры фрагмопласт разрушится, МТ могут вновь восстановиться от оболочек дочерних ядер и образовать фрагмопласт. У однодольных при отсутствии биполярного веретена цитокинез не происходит, и формируются монады с микроядрами. Пучки радиального цитоскелета отходят при этом от каждого микроядра (Staiger, Cande, 1990), но они не формируют фрагмопластов. При разрушении подвижного фрагмопласта различными воздействиями его восстановления после удаления ингибитора не происходит, и процессы цитокинеза не возобновляются. В мейозе дикоидного типа у однодольных видов с последовательным цитокинезом оболочка дочерних ядер и радиальный интерфазный цитоскелет формируются после окончания цитокинеза, а у двудольных — до его начала, точнее, до начала формирования клеточной пластинки (Шамина, Дорогова, 2006).

Функция фрагмопласта, состоящая в транспортировке мембранных пузырьков в область перекрытия фибрилл для формирования клеточной пластинки, у однодольных и двудольных не различается принципиально. Однако формирование самой клеточной пластинки осуществляется различными способами. У однодольных фрагмопласт движется центробежно вместе с растущей клеточной пластинкой, причем, по нашим данным, структуры цитоскелета перемещаются самостоятельно (Шамина и др., 2006). У двудольных фрагмопласт неподвижен. Точки, в которые должны поступить пластосомы в процессе формирования монослоя (клеточной пластинки), определяются точками перекрытия (+)-концов МТ фрагмопласта. Точки перекрытия (+)-концов МТ подвижного фрагмопласта вычерчивают в ходе своего центробежного движения плоскость клеточной пластин-

ки (Шамина и др., 2006), а у неподвижного просто присутствуют во всей плоскости экваториальной зоны (Шамина, Дорогова, 2006).

С точки зрения основных этапов цикла цитоскелета телофаза в МКП однодольных и двудольных видов принципиально не различается и представляет собой утилизацию центрального веретена для построения фрагмопласта и полимеризацию дополнительных полюсных МТ. Различие состоит лишь во времени появления радиальных МТ в ходе телофазы (в поздней телофазе у однодольных и в ранней телофазе у двудольных), а также в том, что у двудольных радиальные МТ являются составной частью фрагмопласта. Появление радиальных пучков, не входящих в состав фрагмопласта, в ранней и средней телофазе у однодольных приводило бы, по-видимому, к aberrациям цитокинеза в виде транспорта части пластосом вдоль радиальных пучков МТ по направлению к их (+)-концам в кортикальную зону цитоплазмы.

Конвергентные полюса телофазного веретена у двудольных являются центрами, от которых происходит полимеризация полюсных пучков МТ. По-видимому, они регулируют не только полимеризацию, но и направление роста этих МТ, поскольку ориентация МТ резко различается в телофазах I и II. Это заставляет вспомнить центры конвергенции микротрубочек (ЦКМТ) — морфологические структуры цитоскелета, которым приписывается основная роль в регуляции перестроек цитоскелета в митозе эндосперма гемантуса (Smirnova, Bajer, 1992, 1994). Ориентация МТ в ЦКМТ резко изменяется при переходе от интерфазной конфигурации к прометафазной (Smirnova, Bajer, 1998), что указывает на активные процессы реорганизации цитоскелета в этих точках. Полюсные районы веретена в мейотической телофазе у однодольных также демонстрируют такую способность.

Важнейшее отличие одновременного цитокинеза от последовательного состоит в отсутствии деления цитоплазмы после первого мейотического деления. Мы считаем, что остановка цитокинеза происходит не за счет блокирования формирования фрагмопласта, а, по-видимому, за счет отключения одного из основных процессов растительного цитокинеза — продукции мембранных пузырьков клеточной пластинки (пластосом) (Шамина и др., 2006). Если этого отключения не происходит, как в фенотипе трансгенной линии табака *Res91* (Шамина и др., 2000а), то цитокинез в телофазе I мейоза у двудольных осуществляется за счет построения клеточной пластинки и формирования дочерних клеточных мембран.

Таким образом, согласно нашим данным, цикл реорганизации цитоскелета в телофазе обоих делений мейоза в МКП у видов однодольных и двудольных растений проходит одинаковые основные этапы. Фрагмопласт является неременным этапом цикла цитоскелета и формируется в телофазе обоих мейотических делений как у однодольных, так и у двудольных видов. Процесс формирования фрагмопласта также в основном одинаков и включает в себя утилизацию системы центральных фибрилл веретена и полимеризацию полюсных МТ. Различия между процессами последовательного и одновременного цитокинеза заключаются в некоторых различиях пространственной организации цитоскелета (подвижный и неподвижный фрагмопласты) и временной регуляции цитокинеза (различия во времени формирования клеточной пластинки).

Авторы выражают глубокую благодарность И. Ф. Жимулеву (Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск) и Г. М. Серюкову (Омский государственный агроуниверситет) за содействие в выполнении настоящей работы.

### Список литературы

- Шамина Н. В., Дорогова Н. В. 2006. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. VII. Процессы одновременного (симультианного) цитокинеза. Цитология. 48 (2) : 000—000.
- Шамина Н. В., Дорогова Н. В., Загорская А. А., Дейнеко Е. В., Шумный В. К. 2000а. Аномалии мужского мейоза в стерильной трансгенной линии табака RES91. Цитология. 42 (12) : 1159—1164.
- Шамина Н. В., Дорогова Н. В., Перельман П. Л. 2000б. Нарушения мужского мейоза у гороха *Pisum sativum* L., вызываемые мутацией *ms3*. Цитология. 42 (4) : 404—411.
- Шамина Н. В., Дорогова Н. В., Серюкова Е. Г., Силкова О. Г. 2003. Динамика микротрубочкового цитоскелета у высших растений. III. Стадии ранней прометафазы. Цитология. 45 (7) : 661—667.
- Шамина Н. В., Ковалева Н. М., Гордеева Е. И., Серюкова Е. Г. 2006. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. VI. Механизмы последовательного цитокинеза. Цитология. 48 (2) : 120—126.
- 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.
- Bajer A. S., Smirnova E. A. 1992. Reorganization of microtubular cytoskeleton and formation of cellular processes during post-telophase in *Haemanthus* endosperm. Cell Motil. Cytoskeleton. 44 : 96—109.
- Baskin T. I., Cande W. Z. 1990. The structure and function of the mitotic spindle in flowering plants. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 41 : 27—315.
- Brown R. S., Lemmon B. E. 1991a. The cytokinetic apparatus in meiosis: control of division plane in the absence of a preprophase band microtubules. In: The cytoskeletal basis of plant growth and form. London: Acad. Press. 259—273.
- Brown R. S., Lemmon B. E. 1991b. Pollen development in orchids. I. Cytoskeleton and the control of division plane in irregular patterns of cytokinesis. Protoplasma. 163 : 9—18.
- DeMey J., Lambert A. M., Bajer A. S., Moeremans M., DeBlander M. 1982. Visualization of microtubules in interphase and mitotic plant cells of *Haemanthus* endosperm with the immunogold staining method. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 79 : 1898—1902.
- Euteneuer U., McIntosh J. R. 1980. Polarity of midbody and phragmoplast microtubules. J. Cell Biol. 87 : 509—515.
- Gunning B. E. S. 1982. The cytokinetic apparatus: its development and spatial regulation. In: The cytoskeleton in plant growth and development. London: Acad. Press. 229—292.
- Hepler P. K. 1982. Endoplasmic reticulum in formation of the cell plate and plasmodesmata. Protoplasma. 111 : 121—133.
- Hogan C. 1987. Microtubule patterns during meiosis in two higher plant species. Protoplasma. 138 : 126—136.
- Lambert A.-M. 1993. Microtubule-organizing centers in higher plants. Curr. Biol. 5 : 116—122.
- Nishihama R., Machida Y. 2001. Expansion of the phragmoplast during plant cytokinesis: a MAPK pathway may MAP it out. Curr. Opin. Plant Biol. 4 : 507—512.
- 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.
- Smirnova E. A., Bajer A. S. 1992. Spindle poles in higher plant mitosis. Cell Motil. Cytoskeleton. 23 : 1—7.
- 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. A., 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.
- Staehelein L. A., Hepler P. K. 1996. Cytokinesis in higher plants. Cell. 84 : 821—824.
- Staiger C. H., Cande W. Z. 1990. Microtubule distribution in *dv*, a maize meiotic mutant defective in the prophase to metaphase transition. Develop. Biol. 138 : 231—242.
- Van Lammeren A. A. M., Keijzer C. J., Willemse 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.
- Waterkeim L. 1962. Les parois microsporocytaires de nature callosique chez *Helleborus* et *Tradescantia*. Cellule. 62 : 225—255.
- Wick S. M. 1991. Spatial aspects of cytokinesis in plant cells. Curr. Opin. Cell Biol. 3 : 253—260.
- Zang D., Wadsworth P., Hepler P. K. 1993. Dynamics of microfilaments are similar, but distinct from microtubules during cytokinesis in living dividing plant cells. Cell Motil. Cytoskeleton. 24 : 151—155.

Поступила 30 III 2005 г.

### DYNAMICS OF MICROTUBULAR CYTOSKELETON IN HIGHER PLANT MEIOSIS. VIII. COMPARISON BETWEEN SUCCESSIVE AND SIMULTANEOUS CYTOKINESIS

N. V. Shamina,<sup>1</sup> E. I. Gordeeva,<sup>1</sup> E. G. Serukova<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk, and <sup>2</sup> Omsk State Agricultural University; e-mail: shamina@bionet.nsc.ru

The abnormal cytoskeleton cycle in meiosis in pollen mother cells of cereal wide hybrids F1 reveals the role of polar microtubules in phragmoplast formation during successive cytokinesis. The cytoskeletal rearrangements during successive and simultaneous cytokinesis in higher plant meiosis are compared.

Key words: plant cell division, successive and simultaneous cytokinesis, phragmoplast.