

ДИНАМИКА МИКРОТРУБОЧКОВОГО ЦИТОСКЕЛЕТА В МЕЙОЗЕ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ. X. ОБЩАЯ СХЕМА ЦИТОСКЕЛЕТНОГО ЦИКЛА

© Н. В. Шамина, Ю. В. Сидорчук

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

Статья представляет собой заключительный обзор цикла работ, посвященных изучению процессов реорганизации цитоскелета в ходе деления растительной клетки на примере мейоза в материнских клетках пыльцы. В результате анализа цитоскелета в нормальном, девиантном и аномальном мейозе большого количества видов и форм высших растений его реорганизация представлена в виде непрерывного и замкнутого цикла морфологических преобразований. Выявлены некоторые клеточные механизмы, лежащие в основе перехода цитоскелета от одной структуры к другой. Обозначены перспективы применения метода морфологической диссекции в цитологическом анализе.

Ключевые слова: деление клетки, веретено, мейоз, микротрубочки, материнские клетки пыльцы, фрагмопласт, цитоскелет.

В девяти предыдущих статьях настоящего цикла были представлены результаты исследования процессов реорганизации цитоскелета в делении растительной клетки. В качестве модели использовали мейотическое деление материнских клеток пыльцы (МКП) у различных видов и форм высших растений как однодольных, так и двудольных. Особое место в этом исследовании занимал анализ аномалий мейотического деления, который позволил получить новую информацию о характеристиках изучаемого нормального процесса реорганизации цитоскелета в (МКП) у различных видов и форм высших растений как однодольных, так и двудольных в МКП (метод морфологической диссекции). Морфологический анализ аномальных клеточных процессов — весьма информативный подход к решению разнообразных задач клеточной биологии. Мы убедились, что анализ аномалий самих по себе, безотносительно их генетической подоплеки, биологической или физиологической значимости, является конструктивным подходом к изучению процессов внутриклеточных преобразований на уровне морфологических структур, особенно в клеточном делении и клеточной дифференцировке (Шамина и др., 2003а). В ходе клеточного деления элементы микротрубочкового (МТ) цитоскелета (пучки МТ) реориентируются на 180° , так что (–)-концы МТ, в интерфазе находившиеся в центре клетки, в метафазе оказываются на периферии, на полюсах веретена деления. В животной клетке такая реориентация происходит благодаря удвоению и расхождению centrosом.

Детальному анализу цикла реорганизации цитоскелета в растительном мейозе препятствует отсутствие в клетках высших растений морфологически идентифицируемой centrosомы, а также деполимеризация фибрилл цитоскелета на переходных стадиях от одной цитоске-

летной структуры к другой (Peirson et al., 1997; Chan, Cande, 1998). Каким образом происходит реориентация пучков МТ на 180° в делящейся растительной клетке, в настоящее время неизвестно. Мы обнаружили, что у ряда видов и форм в мейозе деполимеризации структур цитоскелета на переходных стадиях не происходит, в то время как циклические изменения цитоскелета протекают нормально, т. е. формируются и функционируют все цитоскелетные структуры и нормально осуществляется клеточное деление. Мы назвали такие фенотипы девиантными и использовали их для визуализации не описанных ранее этапов цитоскелетного цикла в мейозе (Шамина, 2003). Такие девиации возникают спонтанно в небольшом количестве МКП (3—5 %) в мейозе дикого типа и наблюдаются в МКП у большинства изученных нами отдаленных гибридов F1, а главное — нам удалось обнаружить, что без деполимеризации цитоскелета проходит мейоз в 100 % МКП у дикого типа пырея удлиненного и мягкой пшеницы сорта Альбидум.

Результаты, полученные нами при изучении цикла цитоскелета как в ходе нормального мейоза, так и при аномалиях методом морфологической диссекции, позволили описать неизвестные ранее промежуточные этапы переходов цитоскелета из одной системной структуры в другую, а также выявить морфологические механизмы этих переходов. В настоящей, заключительной, статье обобщены полученные данные, и ход реорганизации цитоскелета в делении МКП рассматривается как целое, в виде полного, непрерывного и замкнутого процесса внутриклеточных морфологических преобразований. Обсуждаются клеточные и молекулярные процессы, лежащие в основе цикла реорганизации цитоскелета, как выявленные в результате наших исследований, так и описанные в литературе.

Материал и методика

Проанализированный нами в ходе настоящего цикла работ материал представлен в таблице. Цитологический анализ мейоза проводили на световом уровне, с визуализацией структур цитоскелета классическим методом — фиксацией по Навашину и окраской ацетокармином (Wada, Kusunoki, 1964), а также иммуноокрашиванием на тубулин на тотальных препаратах пыльников (Shamina et al., 2003).

Результаты и обсуждение

Ход цикла реорганизации цитоскелета в МКП видов однодольных и двудольных растений. Всего в ходе исследования нами был проанализирован цитоскелет в мейозе у более 300 форм высших растений: отдаленных гибридов, мейотических мутантов, гаплоидов, полиплоидов, анеуплоидов, геномнозамещенных и аллоплазматических линий, демонстрирующих аномалии мейотического деления (см. таблицу). Был также проанализирован мейоз дикого типа у соответствующих родительских форм. Циклические изменения цитоскелета в мейозе происходили единообразно у всех изученных видов и форм как в тривиальных, так и в девiantiных фенотипах.

На рис. 1, 2 представлены этапы реорганизации цитоскелета в ходе мейотического деления в девiantiных МКП пырея удлиненного *Elytrigia elongatum* и табака *Nicotiana tabacum*. Обнаружившийся высокий консерватизм цикла цитоскелета в мейозе у исследованных нами видов и форм позволил свести этот процесс в общую схему для МКП видов однодольных и двудольных растений. Это обобщение было сделано с учетом второстепенных вариаций между ними на стадии телофазы в ходе последовательного и одновременного цитокинеза. Согласно нашим данным, интерфазный ретикулярный радиальный цитоскелет в средней—поздней профазе преобразуется в систему радиальных пучков, ориентированных в плоскости будущего деления, меридионально. Иными словами, на этой стадии совершается плоскостная ориентация цитоскелета (рис. 1, а, б; 2, а, б; 3, а) (Шамина, 2003). Затем происходит поворот МТ на 90° и приближение их к поверхности ядерной оболочки, т. е. переориентация из радиального положения в тангенциальное (рис. 1, в, г; 2, в, г; 3, б, в) (Шамина и др., 2003а). После этого пучки МТ изгибаются, опоясывая ядро, ориентируются в виде концентрических дуг или окружностей и формируют перинуклеарную профазную систему — меридиональное околядерное кольцо МТ (рис. 1, д; 2, г; 3, г) (Шамина, 2003). После распада ядерной оболочки или одновременно с этим перинуклеарное кольцо распадается на отдельные пучки МТ (рис. 1, е, ж; 2, д; 3, д), которые выпрямляются (рис. 1, з, и; 2, д, е; 3, е), поворачиваются еще на 90° и входят в зону бывшего ядра (рис. 1, и, к; 2, е; 3, ж) (Шамина и др., 2003б). Таким образом, на этом этапе (ранняя прометафаза) завершается переориентация пучков МТ на 180° по сравнению с их интерфазным расположением. Начинается хаотическая стадия (средняя прометафаза), во время которой происходит соединение (+)-концов пучков МТ с кинетохорами хромосом и друг с другом, т. е. формирование кинетохорных и центральных биполярных фибрилл веретена (рис. 1, и, к; 2, е; 3, з, и) (Shamina et al.,

2003). Эти процессы трудно визуализировать в мейозе дикого типа, они выявляются в результате анализа соответствующих аномалий (Шамина и др., 2005а). Сформированные биполярные фибриллы веретена в поздней прометафазе поворачиваются и ориентируются биполярно вдоль оси будущего деления (рис. 1, л; 2, ж; 3, к). Затем они коориентируются параллельно (рис. 1, л; 2, з; 3, л), конвергируют (–)-концами и формируют метафазное веретено деления (рис. 1, м; 2, и; 3, н) (Шамина и др., 2005б). В анафазе кинетохорные пучки деполимеризуются, и веретено в ранней телофазе состоит из полюсных районов с телофазными группами хромосом и центральных фибрилл, идущих от полюса к полюсу (рис. 1, и; 2, к—м; 3, н). В ранней телофазе в мейозе у видов однодольных растений на экваторе телофазного веретена закладывается клеточная пластинка и формируется фрагмопласт в виде центральных фибрилл веретена, окружающих растущий край клеточной пластинки (рис. 1, о; 3, о) (Шамина и др., 2005б). После этого начинается центробежное движение фрагмопласта. В ходе этого процесса фибриллы фрагмопласта удлиняются, утолщаются и изгибаются (рис. 1, н; 3, о) (Шамина и др., 2005а). В поздней телофазе от групп хромосом и от оболочки дочерних ядер происходит полимеризация пучков МТ радиального цитоскелета (рис. 1, п; 3, н) (Шамина и др., 2005в). Цикл цитоскелета во втором мейотическом делении в МКП у видов однодольных растений с последовательным цитокинезом происходит так же, как в первом.

В мейозе у видов двудольных растений в телофазе I клеточная пластинка не формируется, а происходят полимеризация МТ радиального цитоскелета от полюсных районов веретена по направлению к экватору (рис. 2, и; 3, с), соединение их (+)-концов и формирование интерзональной цитоскелетной системы (рис. 2, о—р; 3, м) (Шамина, Дорогова, 2006). Она одновременно играет роль фрагмопласта и интерфазного радиального цитоскелета в интеркинезе (Шамина и др., 2006в). Цитокинез не происходит из-за блокирования формирования клеточной пластинки. В профазе II интерзональная система цитоскелета деполимеризуется с укорочением пучков МТ в ее составе (рис. 4, а—д). Вокруг ядер формируются профазные перинуклеарные кольца (рис. 4, е—з). После формирования в общей цитоплазме веретен (рис. 4, и—л) и сегрегации хромосом (рис. 4, и) от полюсов отходят радиальные пучки МТ и образуется единая тетраэдрическая система цитоскелета в телофазе II (рис. 4, о, п). Формирование клеточных пластинок и дочерних клеточных мембран происходит в два этапа (Шамина, Дорогова, 2006), и формируется тетрада микроспор (рис. 4, р). Фибриллы фрагмопластов оказываются радиальным интерфазным цитоскелетом (Шамина и др., 2006в), при этом происходит и полимеризация радиальных пучков МТ от поверхности оболочек дочерних ядер.

Таким образом, завершение цитоскелетного цикла в мейотическом делении происходит как за счет перемещения пучков МТ (центробежное движение фрагмопласта), так и за счет новой полимеризации МТ от полюсных районов веретена в виде компенсации деполимеризации цитоскелета в анафазе.

Системными структурами цитоскелета в МКП, сменяющими друг друга в ходе мейотического деления и выполняющими определенные функции по его осуществлению, мы считаем радиальный интерфазный цитоскелет и веретено деления. Интересно, что эти структуры

Использованный материал

Отдаленные гибриды первого поколения	Мейотические мутанты
<i>Trifolium aestivum</i> × <i>Elytrigia elongatum</i> : Иртышанка 10 × № 15 Кормовая 128 × № 15 СП 718 × № 15	Меймутации кукурузы <i>ms28</i> , <i>divergent spindle (dv)</i> , <i>mei025</i> , <i>pam1</i> , <i>ms43</i> (<i>Zea mays</i> L.) и ржи <i>mei10</i> (<i>Secale cereale</i>)
<i>E. elongatum</i> × <i>T. aestivum</i> № 15 × Лютеценс 132	Меймутанты гороха <i>ms3</i> , <i>ms2</i> , <i>as1</i> , <i>as2</i> , <i>as3</i> , <i>as4</i> , <i>as5</i> , <i>as7</i> , <i>dsy1</i> , <i>dsy3</i> (<i>Pisum sativum</i> L.) сорта Dippes Gelbe, томата <i>as6</i> (<i>L. esculentum</i>)
<i>Triticum durum</i> × <i>Elytrigia elongatum</i> : Алмаз × № 15 Алтайка × № 15 Алтайская нива × № 15	Трансгенные стерильные линии табака
<i>Triticum dicoccum</i> × <i>Elytrigia elongatum</i>	<i>Nicotiana tabacum</i> Res47, Res73, Res79, Res91, 10.8, 121.57, 121.83, 121.86, 121.92
<i>Triticum aestivum</i> × <i>Agropyron glaucum</i> : АНК26-А × № 260-8; АНК260-А × № 257-7 АНК9 × № 257-7; АНК9 × № 52-3; АНК 15 × № 257-7 Новосибирская 67 × № 13-1; Новосибирская 67 × № 20; Новосибирская 67 × № 52-3; Новосибирская 67 × № 260-8; Новосибирская 67 × № 267-7; Альбидум 114 × № 3; СП718 × № 17	Линия сахарной свеклы <i>Beta vulgaris</i> L. с нарушениями мейоза СОАН-112
<i>T. aestivum</i> сорта Саратовская 29 × <i>S. cereale</i> сорта Онохойская; <i>T. palmovae</i> G. Iv.	Линия В-24 (<i>Beta vulgaris</i>), продуцент 2n-гамет, мутация <i>ps</i>
Межвидовые гибриды картофеля F1: <i>Solanum tuberosum</i> сорта Kathadin × <i>Solanum fureja</i> P1243462; <i>Solanum tuberosum</i> сорта Chiprewa × <i>Solanum fureja</i> P1225696	Трансгенные стерильные клоны картофеля <i>S. tuberosum</i> CD29.14, CD29.21, CD29.22, CD29.23, CD29.26, CR29.09, CR29.10, CR29.18, CR29.19, B92.7015, HB29-12, HB29.17, R29.02, R29.03, R29.10, X12.02, X12.04, 6486.04
Томатно-картофельные гибриды: <i>Lycopersicon esculentum</i> × <i>S. tuberosum</i> ; <i>L. esculentum</i> × <i>S. commersonii</i>	Прочие формы с аномальным мейозом
Картофельно-томатные аллотриплоиды: <i>S. tuberosum</i> × <i>Lycopersicon esculentum</i> × <i>L. pennellii</i>	Гаплоиды сарептской горчицы <i>Brassica juncea</i>
	Гаплоиды кукурузы <i>Zea mays</i>
	Полиплоидный ряд люцерны <i>Medicago sativa</i> от 4n до 8n
	Клоны картофеля <i>Solanum tuberosum</i> L., продуценты 2n-гамет CD1015, CD1045, CE10, BE62, BE1050, RH95-237-03, RH95-237-06, RH95-237-14, RH95-273-20; RH96-2013-03, HZ94DTA, HE096-959; естественный апомикт <i>Arabis holboellii</i>
	Моносомные линии пшеницы <i>Triticum aestivum</i> L. сорта Мильтурум 553 по хромосомам 1А и 3D
	Аллоплазматическая пшенично-ржаная линия СуАНК-1А (<i>T. aestivum</i> сорта Новосибирская 67 × <i>S. cereale</i>)
	Естественные триплоиды вороньего глаза <i>Paris quadrifolia</i>
	Дикий тип вышеозначенных аномальных и родительских форм, а также дикий тип чины <i>Lathyrus sativus</i> L., люцерны <i>Medicago sativa</i> L., бобов <i>Vicia faba</i> L., дикой мальвы <i>Malva vulgaris</i> и арабидопсиса <i>Arabidopsis thaliana</i>

аналогичны основным структурам цитоскелета в делящейся животной клетке, за исключением того, что в животной клетке в центре радиальной интерфазной системы и на полюсах веретена находятся centrosomes. Согласно нашим данным, в мейоцитах фрагмент как специальная самостоятельная цитоскелетная структура не строится, а для осуществления цитокинеза утилизируются центральное веретено (у однодольных видов) и(или) радиальный цитоскелет (у двудольных) (Шамина и др., 2005а). Переход цитоскелета от радиальной конфигурации в интерфазе к веретену деления в метафазе осуществляется посредством переориентации пучков МТ на 180°. В МКП в ходе этих изменений формируется промежуточная конфигурация — профазное перинуклеарное кольцо.

Профазную перинуклеарную систему в виде кольца МТ (Шамина, 2003) можно отнести к системным структурам цитоскелета лишь условно, так как ее функция в мейотическом делении пока не установлена. Тем не менее высокая степень структурной организации кольца, его специальная ориентация относительно оси деления, собственная динамика при слиянии колец (Conicella et al., 2003) и измененный относительно предыдущей и последующей структур профиль пучков МТ заставляют предполагать, что перинуклеарное кольцо играет в мейозе более значимую роль.

Основные процессы цитоскелетного цикла в ходе мейотического деления у высших растений. Исследование цикла цитоскелета в делении растительной клетки методом морфологической диссекции позволило также обнаружить те внутриклеточные механизмы, за счет которых осуществляются выявленные этим методом промежуточные стадии перехода из одной структуры в другую. Согласно нашим данным, процесс перехода микротрубочкового цитоскелета из одной системы в другую в растительном мейозе осуществляется посредством двух основных механизмов: перемещением стабильных пучков МТ в пространстве клеточной цитоплазмы и деполимеризацией—реполимеризацией МТ. Эти процессы мы определяем как основные, поскольку они осуществляют переход цитоскелета от одной системной структуры к другой, т. е. реориентацию МТ относительно центра клетки, необходимы при формировании всех системных цитоскелетных структур в ходе клеточного деления, не зависят друг от друга и от второстепенных процессов перестроек систем МТ.

Перемещение стабильных микротрубочковых пучков в цитоплазме. Реориентация стабильных элементов цитоскелета при переходе от одной структуры к другой наблюдается при формировании перинуклеарного цитоскелетного кольца в поздней профазе (рис. 5). При этом

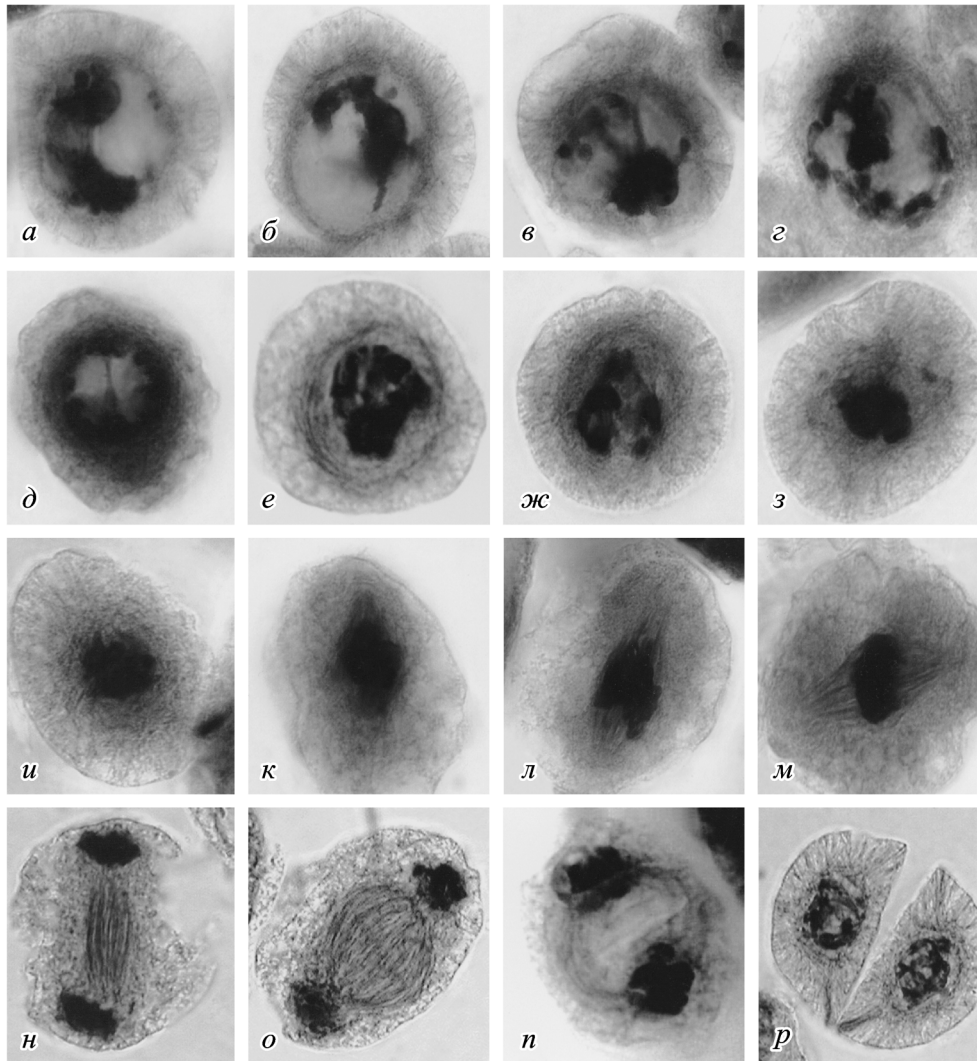


Рис. 1. Цикл реорганизации цитоскелета в первом делении мейоза в МКП пырея удлиненного *Elytrigia elongatum*.

a, б — радиальный цитоскелет в пахитене; *в, з* — формирование перинуклеарного кольца в диплотене—диакинезе, пучки МТ поворачиваются в тангенциальное положение; *д* — сформированное перинуклеарное кольцо в диакинезе; *е, жс* — дезинтеграция перинуклеарного кольца после распада ядерной оболочки (ранняя прометафаза); *з* — вход МТ в зону бывшего ядра и формирование хаотической фигуры цитоскелета (ранняя—средняя прометафаза); *и, к* — хаотическая фигура цитоскелета в средней прометафаза; *л* — поздняя прометафаза; *м* — метафаза I; *н* — поздняя анафаза—ранняя телофаза I; *о* — средняя телофаза I; *п* — диада с радиальным цитоскелетом (интеркинез). Фиксация по Навашину, окраска давленых препаратов ацетокармином. Об. 100×, ок. 10×.

происходит постепенное перемещение пучков МТ из радиального положения в тангенциальное путем их поворота в цитоплазме клетки (рис. 5, *a—в*). В результате после изгиба тангенциально ориентированных МТ формируется перинуклеарное кольцо цитоскелета (рис. 5, *з*). Приведенная на рис. 5, *a—з* последовательность изменения ориентации цитоскелета в профазе наблюдается в девиантном мейозе дикого типа, в МКП пырея удлиненного *E. elongatum*. Аналогичный ход реорганизации цитоскелета в профазе характерен для всех изученных нами девиантных фенотипов у различных видов и форм высших растений. Перемещение фибрилл цитоскелета в цитоплазме при формировании перинуклеарного кольца не нуждается в присутствии ядерной оболочки, т. е. осуществляется независимо от этой клеточной структуры. На это указывает аномальный фенотип ППГ F1 № 9-625. В телофаза II в части МКП (около 30 %) нарушается реформация ядерной оболочки вокруг дочерних групп хромосом. Радиальный цитоскелет тем не менее формирует-

ся нормально. В результате в интеркинезе конденсированные хромосомы лежат в цитоплазме в центре дочерних клеток, а радиальные пучки МТ отходят радиально от занимаемой ими зоны (рис. 5, *д*). На стадии, соответствующей профазе II, фибриллы цитоскелета начинают перемещаться в цитоплазме, поворачиваются (рис. 5, *е, жс*) и формируют кольцевую фигуру вокруг группы хромосом (рис. 5, *з*).

Полученные нами данные о формировании автономной перинуклеарной системы при ацентрическом положении ядра (Шамина и др., 2003а), проникновении МТ в зону ядра в ранней прометафаза (Шамина и др., 2003б), о выходе цитоскелета из хаотической стадии в поздней прометафаза (Шамина и др., 2005б), о движении в цитоплазме хаотических прометафазных фигур цитоскелета (Шамина и др., 2004а) также указывают на то, что переходы от одной цитоскелетной структуры к другой в мейозах растений осуществляются посредством перемещения в цитоплазме стабильных пучков МТ. Вследствие

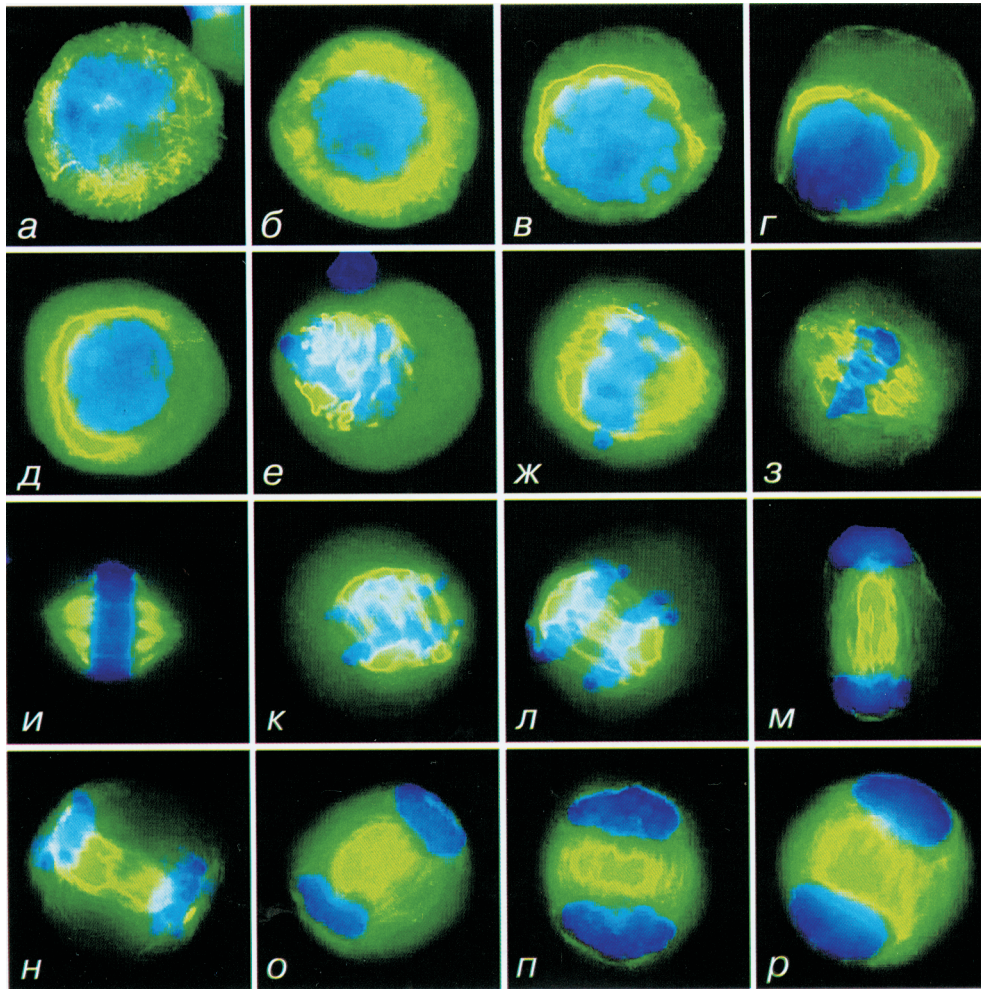


Рис. 2. Цикл реорганизации цитоскелета в первом мейотическом делении в МКП дикого типа *Nicotiana tabacum* (девиантный фенотип).

a — ретикулярный цитоскелет в ранней профазе, МТ отходят от всей поверхности ядерной оболочки; *b* — радиальный цитоскелет на стадии плоскостной реориентации; *v* — формирование перинуклеарного меридионального цитоскелетного кольца в диакинезе; *z* — сформированное кольцо; *d* — дезинтеграция цитоскелетного кольца в ранней прометафазе; *e* — вход цитоскелета в зону бывшего ядра, хаотическая фигура в средней прометафазе; *ж, з* — поздняя прометафаза; *и* — метафазное веретено деления; *к, л* — анафаза I; *м* — поздняя анафаза—ранняя телофаза I; *н* — полюсные МТ в ранней телофаза I; *o, п* — формирование интерзональной системы цитоскелета (неподвижный фрагмопласт) в телофаза I; *p* — развитая интерзональная цитоскелетная система на стадии интеркинеза. Иммуноокрашивание на α -тубулин; DAPI. Об. 100 \times , ок. 10 \times .

таких перемещений пучки МТ ориентируются с поворотом на 180° при переходе от радиального интерфазного цитоскелета к веретену деления. Это происходит в два этапа: на 90° до распада ядерной оболочки (в профазе) и на 90° после (в прометафазе). Результатом первого этапа реориентации является формирование перинуклеарной системы, результатом второго — хаотическая (+)-концов МТ из кортикальной зоны цитоплазмы в центр клетки, для прикрепления к кинетохорам хромосом и формирования веретена. Кроме этого, передвижение стабильных пучков МТ в пространстве клетки происходит в поздней прометафазе при построении биполярного веретена деления (аксиальная ориентация фибрилл).

Перемещение стабильных пучков МТ в пространстве клеточной цитоплазмы описано для нейронов с активно растущими аксонами. МТ при этом формируются на нейрональной центросоме, расположенной в теле клетки, и оттуда перемещаются в аксон (Baas, Joshi, 1992; Mitchison, 1992; Ahmad, Baas, 1995). Перемещение стабильных пучков МТ описано также при движении фибробластов

(Mikhailov, Gundersenn, 1995). Молекулярные механизмы этих перемещений неизвестны.

Изменение ориентации пучков МТ является естественным процессом в ходе дифференцировки растительных клеток (Hardham, 1982; Palevitz, 1982; Iwata, Hogetsu, 1988), а также происходит в результате различных физиологических воздействий (Yuan et al., 1994; Himmelspach et al., 1999). При действии света на этиолированные проростки ориентация кортикальных МТ изменяется на 90° (Ueda, Matsuyama, 2000). Поскольку МТ являются весьма лабильными структурами и находятся в динамическом равновесии с пулом неполимеризованных субъединиц тубулина, была высказана гипотеза о том, что именно это их свойство лежит в основе процесса реориентации (Cyr, Palevitz, 1995). Предполагалось, что полимеризация МТ происходит на множестве хаотично ориентированных центров организации МТ (ЦОМТ) и при этом стабилизируются и удлиняются лишь «правильно» ориентированные МТ, а остальные нестабильны и деполимеризуются (Himmelspach et al., 1999). Проверка гипотезы избирательной стабилизации МТ на модели ре-

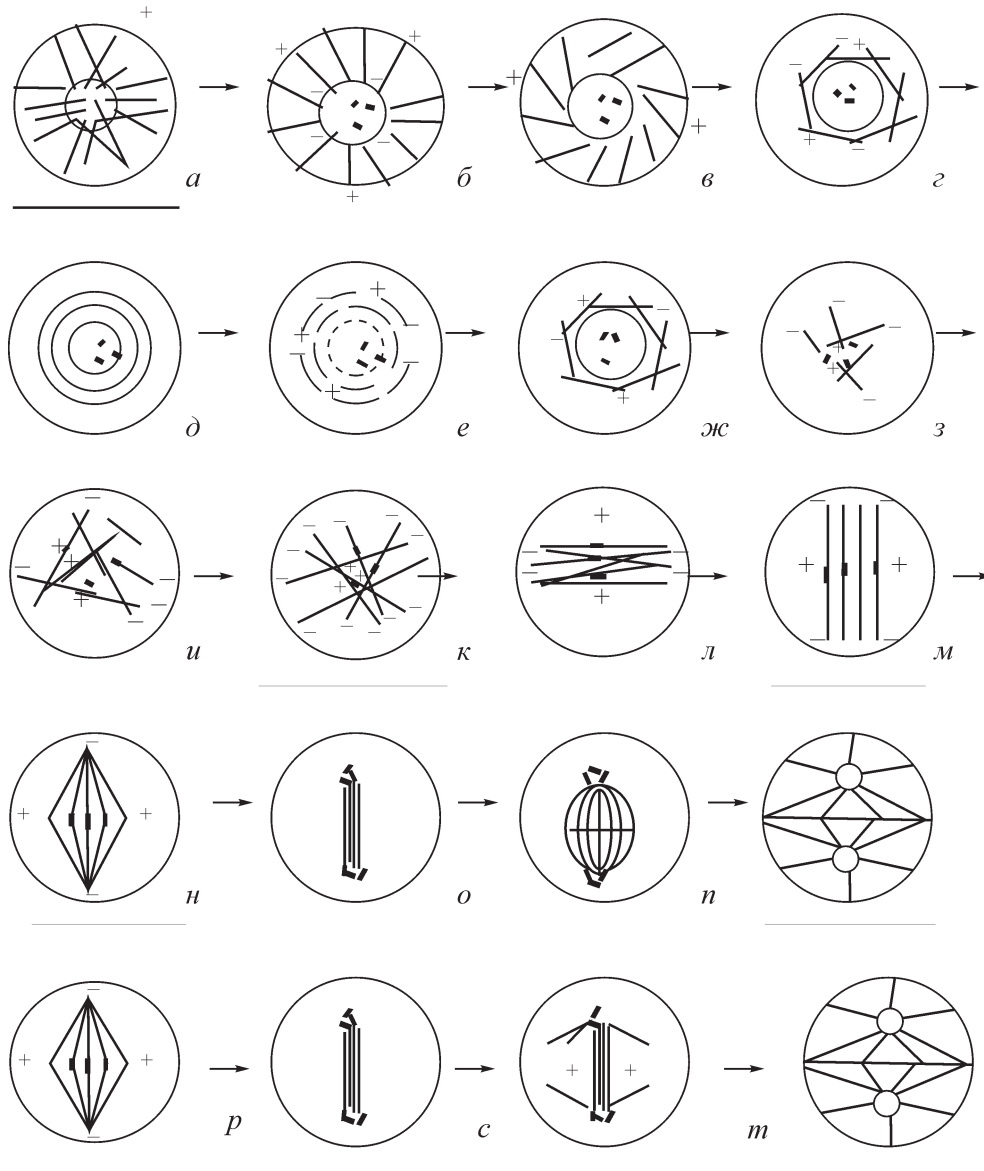


Рис. 3. Сводная схема динамики микротрубочкового цитоскелета в мейотическом делении МКП видов однодольных ($a-n$) и двудольных ($a-m, p-t$) растений.

a — плоскостная реориентация цитоскелета; b — перемещение пучков МТ; $в$ — тангенциальная ориентация пучков МТ; $г$ — изгиб МТ и формирование перинуклеарного цитоскелетного кольца; $д$ — распад ядерной оболочки и дезинтеграция перинуклеарного кольца; e — выпрямление МТ; $ж$ — вход МТ в зону ядра; $з, u$ — хаотическая стадия прометафазы, формирование биполярных фибрилл веретена; $к$ — биполярная ориентация фибрилл в веретене; $л$ — коориентация фибрилл в веретене; $м$ — конвергенция фибрилл на полюсах веретена; $н, p$ — деполимеризация МТ в анафазе; o — цитокинез в подвижном фрагмопласте; n, t — интеркинез с формированием дочерних мембран и без них соответственно; c — формирование неподвижного фрагмопласта. Подчеркнуты стадии, описанные в литературе.

ориентации кортикальных МТ в протопластах в присутствии таксола тем не менее не подтвердила ее (Kuss-Wymer, Cug, 1992; Cug, 1994). Было показано, что процесс деполимеризации не играет роли в реориентации МТ и что реориентируются стабильные пучки МТ, перемещаясь в цитоплазме под действием неизвестного механизма (Wymer et al., 1996). Эти результаты согласуются с нашими, полученными посредством анализа аномалий цикла цитоскелета в делении МКП (Шамина, 2003; Шамина и др., 2003а, 2003б).

Молекулярные механизмы, осуществляющие перемещение стабильных МТ в пространстве клеточной цитоплазмы, неизвестны. В особенности это касается поворота МТ. Согласно нашим данным, эти перемещения

происходят не за счет взаимодействия МТ (самосборка), а в результате действия на МТ каких-то внешних по отношению к ним агентов. Кандидатом на роль такого агента может быть актин. Имеются противоречивые данные о роли актина в перемещении пучков МТ и целых веретен в ходе дифференцировки соматических клеток (Wymer et al., 1996). Можно было бы отнести сюда также результаты по блокированию формирования биполярного веретена так называемыми хаотропными агентами, такими как хлоралгидрат и гризеофулвин (Mole-Bajer, 1969; Clayton, Lloyd, 1984; Смирнова и др., 2002), но молекулярный механизм их действия неизвестен.

Полимеризация—деполимеризация микротрубочек в цикле деления растительной клетки. Мы относим про-

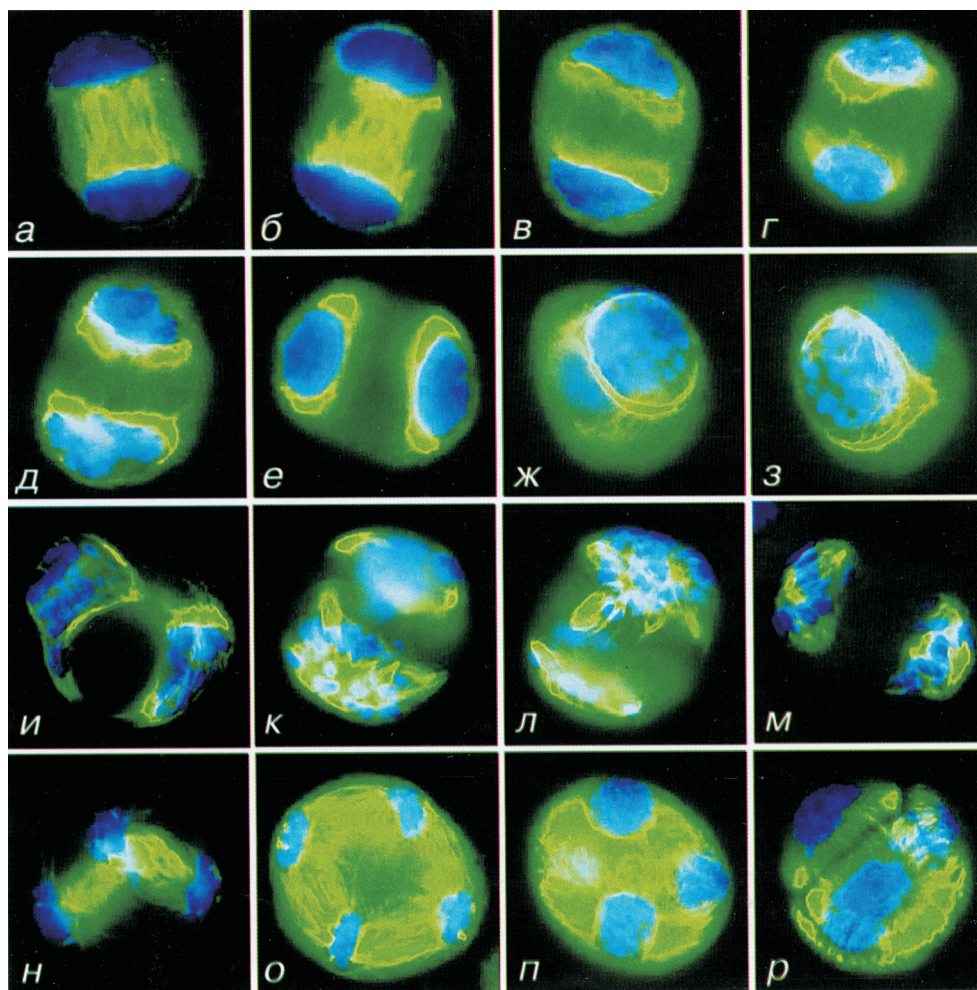


Рис. 4. Ход цитоскелетного цикла во втором мейотическом делении в МКП *Nicotiana tabacum*.

a–г — дезинтеграция интерзональной системы цитоскелета в профазе II; *а, б* — разъединение (+)-концов МТ на экваторе клетки; *в, г* — укорочение МТ интерзональной системы по направлению к ядру; *д, е* — формирование перинуклеарных цитоскелетных колец вокруг дочерних ядер; *ж, з* — два фокусных «среза» МКП в профазе II с полностью сформированными перинуклеарными кольцами; *и* — дезинтеграция перинуклеарных колец в прометафазе II; *к, л* — хаотические фигуры в общей цитоплазме в средней прометафазе II; *м* — поздняя прометафаза II; *н* — поздняя анафаза—ранняя телофаза II; *о, п* — тетраэдрическая система цитоскелета в поздней телофазе II; *р* — тетрада с радиальным цитоскелетом. Иммуноокрашивание на α -тубулин; DAPI. Об. 100 \times , ок. 10 \times .

цесс деполимеризации—реполимеризации МТ к основным процессам динамики цитоскелета в растительной клетке, поскольку он является главным при формировании такой системной структуры цитоскелета, как радиальные интерфазные пучки. В клетках эукариот, содержащих centrosому, реориентация МТ и переход их из одной конфигурации в другую осуществляются путем деполимеризации МТ предыдущей цитоскелетной системы и реполимеризации их на новых ЦОМТ (Desai, Mitchison, 1997). В бесцентросомных клетках высших растений на определенных стадиях деления деполимеризация—реполимеризация МТ также происходит (Chan, Cande, 1998), причем на различных стадиях она может носить обязательный или необязательный характер. Обязательной для правильного осуществления деления клетки является деполимеризация кинетохорных МТ в ходе их укорочения в анафазе и формирования фрагмопласта. Вслед за этим в телофазе происходит реполимеризация микротрубочек от полюсных районов веретена, а в интеркинезе — от поверхности ядерной оболочки (Шамина и др., 2006в). Массовая деполимеризация МТ цитоскелета в делящейся растительной клетке происходит в про-

фазе (Peirson et al., 1997; Franklin, Cande, 1999). Однако на этой стадии в отличие от анафазы деполимеризация не является обязательной и не может происходить без ущерба для процесса деления клетки и хода цитоскелетного цикла (Шамина, 2003). Согласно нашим данным, в мейотической профазе в мейозе дикого типа большинства видов (с недевиантным фенотипом) деполимеризация МТ происходит не полностью, в том смысле что сохраняются их короткие проксимальные концы на ядерной оболочке (рис. 4, *и–м*). По-видимому, реориентируя пучки МТ в профазе, клетка может оперировать как длинными, так и короткими пучками. В зависимости от этого и перинуклеарная система в профазе может иметь вид или широкого развитого кольца (Шамина, 2003) или весьма узкого (Traas et al., 1989).

В настоящее время для растительной клетки известно несколько молекулярных агентов, участвующих в процессах полимеризации—деполимеризации МТ. Это белки MOR1 и КСВР/ZWI, осуществляющие стабилизацию кортикальных МТ у арабидопсиса (Wasteneys, 2002), гамма-тубулин, обнаруживаемый в составе гаммасом у кукурузы (Stoppin-Mellet et al., 2000), а также гомологи

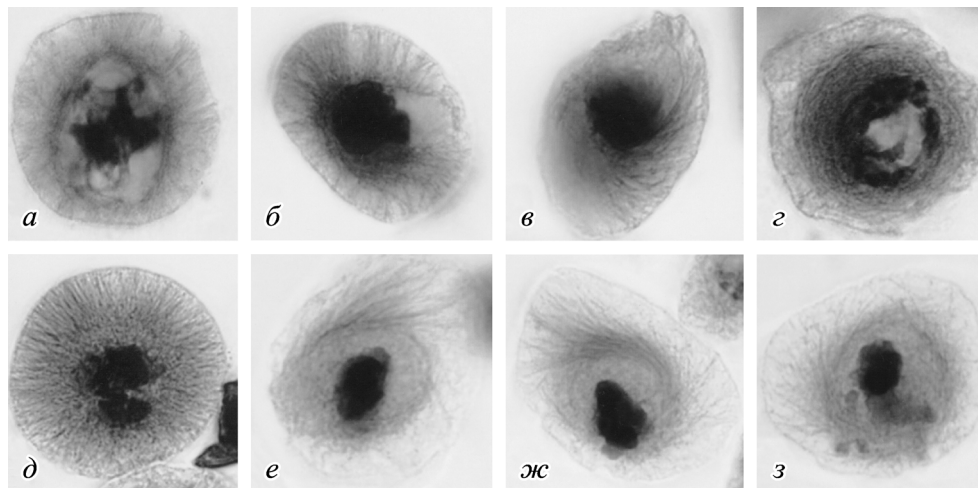


Рис. 5. Перемещения стабильных элементов цитоскелета (пучков МТ) в пространстве клеточной цитоплазмы при переходе цитоскелета от радиальной системы к перинуклеарному кольцу.

a—z — формирование перинуклеарного кольца в профазе I в МКП пырея удлиненного *Elytrigia elongatum*. *a* — радиальный цитоскелет; *б, в* — промежуточные стадии формирования кольца; *г* — сформированное перинуклеарное кольцо. *д—z* — формирование перинуклеарного кольца в профазе II в МКП ППГ № 9-625 в отсутствие ядерной оболочки; *д* — радиальный цитоскелет в клетке — члене диады в интеркинезе — ранней профазе II; *е, ж* — поворот МТ в тангенциальное положение; *з* — кольцевая система цитоскелета в профазе II в отсутствие ядерной оболочки. Фиксация по Навашину, окраска ацетокармином. Об. 100×, ок. 10×.

взаимодействующих с гамма-тубулином белков Spc97p и Spc98p, идентифицированные в геноме арабидопсиса (the *Arabidopsis* genome initiative, 2000). Известен также фактор элонгации МТ, обнаруженный в клетках моркови (Durso et al., 1996). Интенсивно изучается группа белков, соединяющихся с (+)-концами МТ (+TIPs) и регулирующих стабильность, а значит, удлинение/укорочение МТ (Bisgrove et al., 2004).

Второстепенные процессы динамики микротрубочкового цитоскелета в ходе деления растительной клетки. Изменение пространственного расположения пучков МТ в клетке при переходе от одной цитоскелетной структуры к другой осуществляется посредством их перемещения и(или) полимеризации—деполимеризации. Собственно же формирование определенных цитоскелетных структур происходит при участии дополнительных процессов, которые мы называем второстепенными, или вспомогательными, в цитоскелетном цикле. Это латеральная ассоциация пучков МТ, взаимодействие концов МТ (перекрывание (+)-концов, конвергенция (–)-концов), взаимное скольжение антипараллельных МТ, изменение профиля пучков МТ (их изгиб или выпрямление) и консолидация элементов цитоскелета в единую структуру. Согласно нашим наблюдениям, второстепенные процессы осуществляются независимо друг от друга и от основных процессов реорганизации цитоскелета (Шамина, 2005).

На основании результатов, полученных в системе *in vitro*, а также ряда косвенных данных в настоящее время считается, что латеральная ассоциация пучков МТ, осуществляемая посредством MAP (microtubule associated proteins: белки ассоциированные с МТ), лежит в основе формирования биполярного веретена в бесцентросомной клетке (Human, Karsenti, 1996; Smirnova, Bajer, 1998; Franklin, Cande, 1999). Молекулярными агентами, осуществляющими латеральную ассоциацию МТ, могут быть моторные и структурные MAP. Определяемые на эту роль моторные MAP представляют собой кинезин-подобные белки (Matthies et al., 1996). Так, кинезин-по-

добный кальмодулинсвязывающий белок КСВР, выделенный в арабидопсисе, объединяет МТ в пучки *in vitro* (Kao et al., 2000). Такой же эффект оказывает структурный MAP65, выделенный из моркови (Chan et al., 1999). Наши данные указывают на то, что аксиальная ориентация пучков МТ путем их перемещения в цитоплазме и латеральная ассоциация пучков МТ являются, по-видимому, компенсаторными механизмами цикла цитоскелета в поздней прометафазе. Оба они независимо друг от друга приводят к формированию биполярного веретена деления из хаотической сети фибрилл. При нарушении аксиальной ориентации формируются аномально ориентированные (Шамина, Дорогова, 2000), а при нарушении латеральной ассоциации — аномально расширенные биполярные веретена (Шамина и др., 1994; Дорогова, Шамина, 1995).

Взаимодействие концов МТ (перекрывание (+)-концов, конвергенция (–)-концов). Эти процессы приводят к формированию биполярных элементов и структур цитоскелета, а также к формированию полюсов веретена в бесцентросомной клетке (Merdes, Cleveland, 1997). В растительной клетке в зоне перекрывания (+)-концов МТ анафазного веретена и фрагмопласта обнаруживаются моторные белки KatAp (Liu et al., 1996), TKRP125 (Asada et al., 1997), DcKRP120-2 (Barroso et al., 2000) и At-PAKRP1 (Lee, Liu, 2000). Предполагается, что они принимают участие в организации и функции фрагмопласта. По современным данным, в конвергенции (–)-концов МТ в растительной клетке принимают участие ядерно-полюсный белок NuMa (Cassimeris, Spittle, 2001) и упоминавшийся выше КСВР (Smirnova et al., 1998).

Взаимное скольжение антипараллельных МТ обеспечивается моторными MAP (Lee, Liu, 2004) и приводит, как полагают, к формированию биполярных элементов цитоскелета в бесцентросомной клетке (Heald et al., 1996; Human, Karsenti, 1996). В растительной клетке в настоящее время выявлены десятки моторных MAP и показана функция некоторых из них в осуществлении ряда процессов реорганизации цитоскелета — формиро-

вания веретена деления и функции фрагмопласта (Chen et al., 2002; Marcus et al., 2003).

Изменение профиля пучков МТ. По-видимому, изменение профиля пучков МТ может осуществляться специальными МТ-ассоциированными белками (МАР). Так, изменение профиля пучков МТ с изменением шага спирали в ходе онтогенеза описано для спиральных кортикальных МТ (Lloyd et al., 1996). У дрозофилы известны мутации, изменяющие профиль пучков МТ в делящейся клетке и приводящие к формированию изогнутых веретен (Inoue et al., 2000; Klein-Smith, Walczak, 2000).

Консолидация элементов цитоскелета в единую структуру. Анализ морфогенеза множественных веретен, формирующихся в аномальном мейозе у ряда отдаленных гибридов в одноядерных МКП, позволил обнаружить особый процесс поздней прометафазы — объединение всех элементов цитоскелета (фибрилл веретена) в единую структуру. При нарушении этого процесса формируется не одна цитоскелетная структура (веретено), а несколько (Шамина и др., 2004б). Молекулярные механизмы процесса консолидации неизвестны. Можно предположить определенную роль в нем «матрикса веретена», но эта структура сама по себе весьма мало изучена (Wells, 2001).

Связь девиантного и тривиального фенотипов. В зависимости от соотношения процесса деполимеризации—реполимеризации МТ с основными процессами цикла цитоскелета наблюдаются различные фенотипические картины в профазе мейоза в МКП. Первый вариант, преобладающий в мейозе дикого типа у большинства видов и описанный в литературе (Chan, Cande, 1998), осуществляется на фоне деполимеризации пучков МТ, т. е. их укорочения по направлению к (–)-концам. По нашим данным, меридионально ориентированное перинуклеарное кольцо при этом формируется, но имеет истонченный вид (Shamina, 2005). О сохранении антитубулинового окрашивания в виде тонкого перинуклеарного кольца в МКП баклажана сообщалось ранее (Traas et al., 1989). Однако деполимеризация цитоскелета, происходящая в профазе в МКП этого вида, не позволила авторам связать эту структуру с предыдущими и последующими. Это наблюдение не обсуждалось и было забыто. Второй вариант нормальной цитоскелетной структуры в профазе — мы назвали его девиантным — представляет собой реорганизацию стабильных пучков МТ в отсутствие их деполимеризации. Кроме того, в МКП различных видов и форм можно наблюдать промежуточные между вышеописанными фенотипы: формирование радиальной системы МТ и ее деполимеризацию с сохранением тонкого кольца, деполимеризацию ретикулярного цитоскелета, приближение его к поверхности ядра и формирование развитого кольца без выраженной стадии плоскостной ориентации, формирование развитых перинуклеарных колец после деполимеризации цитоскелета в случае задержки распада ядерной оболочки (Shamina, 2005).

Согласно нашим данным, вышеописанные фенотипы могут встречаться среди МКП одного и того же организма и даже в одном и том же пыльнике, что говорит о единой природе происходящего процесса перестроек цитоскелета в профазе. Различия в описанных фенотипах вызваны различиями во времени «включения» процесса деполимеризации МТ. Сам по себе процесс укорочения МТ на ход цикла не влияет. По-видимому, перемещение укороченных пучков МТ более оправданно с энергетической точки зрения.

Разработанный и примененный нами подход к изучению процессов внутриклеточных морфологических преобразований — морфологическая диссекция — оказался весьма действенным при анализе цикла морфологических структур цитоскелета в делении растительной клетки. Мы также получили обнадеживающие предварительные результаты, демонстрирующие эффективность этого подхода для анализа циклов других внутриклеточных структур, например хромосомного цикла и цикла ядерной оболочки. Многообещающим является этот подход также для изучения процессов перемещения хромосом в мейотическом ядре на стадии профазы I, в период синхронизации гомологичных хромосом. Этот процесс практически не изучен и представляет собой важную проблему цитогенетики (Zickler, Kleckner, 1997). Такой комплексный процесс в делении клетки, как цитокинез, включающий в себя кроме активности цитоскелета динамику мембранных структур и весьма слабо изученный в растительной клетке, также может быть подвергнут «морфологической диссекции» и разделен на элементарные морфологические события. Выявленные на морфологическом уровне механизмы реорганизации цитоскелета позволяют сделать обоснованные предположения о молекулярных механизмах этих перестроек и целенаправленно вести их поиск.

Авторы настоящего цикла статей выражают глубокую благодарность коллегам-растениеводам — создателям коллекций интереснейшего материала, послужившего источником нового знания о механизмах деления растительной клетки: А. М. Орловой, Г. М. Серюкову, Е. Г. Серюковой, А. И. Шаповой, Н. П. Гончарову, Н. М. Ковалевой, А. С. Машенкову, И. Н. Голубовской, С. П. Соснихиной, А. Н. Жаркову, С. Ф. Ковалю, А. А. Козловой, Э. Р. Забириной, О. А. Шацкой, С. И. Малецкому, С. Г. Вепреву, Е. В. Дейнеко, Р. О. Давояну, И. М. Бебякиной, С. В. Зеленцову, Я. Кестерсу, М. Раманне, К. Хейтингу, Х. де Йонгу, Х. ван Экку, Д. Хайхену, Р. Хеттену, К. Бутелье, К. Коничелле.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке программы «Динамика генофондов растений, животных и человека», направление «Фундаментальные проблемы транспорта растений и животных».

Список литературы

- Дорогова Н. В., Шамина Н. В. 1995. Ультраструктура аномального мейоза у мутанта *ms43* у кукурузы. Цитология. 37 (6) : 561—566.
- Смирнова Е. А., Светлицкая О. М., Ченцов Ю. С. 2002. Нарушение организации митотических микротрубочек в клетках меристемы корешков *Allium cepa* при действии хлоралгидрата. Цитология. 44 (2) : 120—130.
- Шамина Н. В. 2003. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. I. Околоядерное кольцо микротрубочек и построение мейотического веретена. Цитология. 45 (7) : 650—654.
- Шамина Н. В. 2005. Аномалии веретена деления растительной клетки. Цитология. 47 (7) : 584—594.
- Шамина Н. В., Гордеева Е. И., Серюкова Е. Г. 2006а. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. VIII. Последовательный и одновременный цитокинез в сравнении. Цитология. 48 (3) : 000—000.
- Шамина Н. В., Дорогова Н. В. 2000. Аномалии микротрубочкового цитоскелета в мутантной линии сахарной свеклы. Цитология. 42 (4) : 372—379.

- Шамина Н. В., Дорогова Н. В. 2006. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. VII. Процессы одновременного (симультианного) цитокинеза. Цитология. 48 (2) : 127—132.
- 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.
- Шамина Н. В., Дорогова Н. В., Чередниченко А. Е. 2004а. Консолидация цитоскелета при формировании веретена деления в растительной клетке. II. «Слившися веретена». Цитология. 46 (8) : 685—689.
- Шамина Н. В., Ковалева Н. М., Гордеева Е. И., Серюкова Е. Г. 2006б. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. VI. Механизмы последовательного цитокинеза. Цитология. 48 (2) : 120—126.
- Шамина Н. В., Ковалева Н. М., Соловьева Н. В. 2005а. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. IV. Средняя прометафаза. Цитология. 47 (9) : 760—765.
- Шамина Н. В., Ковалева Н. М., Соловьева Н. В., Гордеева Е. И. 2005б. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. V. Поздняя прометафаза. Общая схема формирования веретена деления. Цитология. 47 (10) : 889—897.
- Шамина Н. В., Ковалева Н. М., Шацкая О. А., Гаврилова Е. Д. 2004б. Консолидация цитоскелета при формировании веретена деления в растительной клетке. I. Аномалии, затрагивающие целостность веретена в мейозе. Цитология. 46 (7) : 587—591.
- Шамина Н. В., Рузанкина Я. С., Соснихина С. П. 1994. Нарушение структуры веретена деления мутацией *mei10* в мужском мейозе у ржи. Цитология. 36 (3) : 189—194.
- Шамина Н. В., Сидорчук Ю. В., Дорогова Н. В. 2006в. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. IX. Завершение цикла. Переход от фрагмента к интерфазной системе цитоскелета. Цитология. 48 (5) : 418—426.
- Ahmad F. J., Baas P. W. 1995. Microtubules released from the neuronal centrosome are transported into axon. J. Cell Sci. 108 : 2761—2769.
- Asada T., Kuriyama R., Shibaoka H. 1997. TKRP125, a kinesin-related protein involved in the centrosome-independent organization of the cytokinetic apparatus in tobacco. J. Cell Sci. 110 : 179—189.
- Baas P. W., Joshi H. C. 1992. γ -Tubulin distribution in the neuron: implications for the origin of neuritic microtubules. J. Cell Biol. 119 : 171—178.
- Barroso C., Chan J., Allan V., Doonan J., Hussey P., Lloyd C. W. 2000. Two kinesin-related proteins associated with the cold-stable cytoskeleton of carrot cells: characterization of a novel kinesin, DcKRP120-2. Plant J. 24 : 859—868.
- Bisgrove S. R., Hable W. E., Kropf D. L. 2004. +TIPs and microtubule regulation: the beginning of the plus end in plants. Plant Physiol. 136 : 3855—3863.
- Cassimeris L., Spittle C. 2001. Regulation of microtubule-associated proteins. Int. Rev. Cytol. 210 : 163—226.
- Chan A., Cande W. Z. 1998. Maize meiotic spindles assemble around chromatin and do not require paired chromosomes. J. Cell Sci. 111 : 3507—3515.
- Chan J., Jensen L. C. W., Bush M., Lloyd C. W. 1999. The 65-kDa carrot microtubule-associated protein forms regularly arranged filamentous cross-bridges between microtubules. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 96 : 14 931—14 936.
- Chen C., Marcus A., Li W., Hu Y., Grossniklaus U., Cyr R., Ma H. 2002. The *Arabidopsis* ATK-1 gene is required for spindle morphogenesis in male meiosis. Development. 129 : 2401—2409.
- Clayton L., Lloyd C. W. 1984. The relationship between the division plane and spindle geometry in *Allium* cells treated with CIPC or griseofulvin: an anti-tubulin study. Eur. J. Cell Biol. 34 : 248—253.
- Conicella C., Capo A., Cammareri M., Shamina N., Errico A., Monti L. 2003. Elucidation of meiotic nuclear restitution mechanisms in potato through analysis of microtubular cytoskeleton. Euphytica. 133 : 107—115.
- Cyr R. J. 1994. Microtubules in plant morphogenesis: role of the cortical array. Ann. Rev. Cell Biol. 10 : 153—180.
- Cyr R. J., Palevitz B. A. 1995. Organization of cortical microtubules in plant cells. Curr. Opin. Cell Biol. 7 : 65—71.
- Desai A., Mitchison T. J. 1997. Microtubule polymerization dynamics. Ann. Rev. Cell Develop. Biol. 13 : 83—117.
- Durso N. A., Leslie J. D., Cyr R. J. 1996. In situ immunocytochemical evidence that a homolog of protein translation elongation factor EF-1a is associated with microtubules in carrot cells. Protoplasma. 190 : 141—150.
- Franklin A. E., Cande W. Z. 1999. Nuclear organization and chromosome segregation. Plant Cell. 11 : 523—534.
- Hardham A. R. 1982. Regulation of polarity in tissues and organs. In: The cytoskeleton in plant growth and development. London: Acad. Press. 377—403.
- Heald R., Tourbize R., Blank T., Sandaltzopoulos R., Becker P., Hyman A., Karsenti E. 1996. Self-organization of microtubules into bipolar spindles around artificial chromosomes in *Xenopus* egg extracts. Nature. 382 : 420—425.
- Himmelspach R., Wymer C. L., Lloyd C. W., Mick P. 1999. Gravity-induced reorientation of cortical microtubules observed *in vivo*. Plant J. 18 : 449—453.
- Hyman A. A., Karsenti E. 1996. Morphogenetic properties of microtubules and mitotic spindle assembly. Cell. 84 : 401—410.
- Inoue Y. H., do Carmo Avides M., Shiraki M., Deak P., Yamaguchi M., Nishimoto Y., Matsukage A., Glover D. M. 2000. Orbit, a novel microtubule-associated protein essential for mitosis in *Drosophila*. J. Cell Biol. 149 : 153—165.
- Iwata K., Hogetsu T. 1988. Arrangement of cortical microtubules in *Avena* coleoptiles and mesocotyls and *Pisum* epicotils. Plant Cell Physiol. 29 : 807—815.
- Kao Y. L., Deaovurs B. E., Phelps K. K., Walker R. A., Reddy A. S. 2000. Bundling of microtubules by motor and tail domains of a kinesin-like calmodulin-binding protein from *Arabidopsis*: regulation by Ca²⁺/calmodulin. Biochem. Biophys. Res. Commun. 267 : 201—207.
- Kline-Smith S. L., Walczak C. E. 2000. Microtubules in orbit. J. Cell Biol. 149 : 5—6.
- Kuss-Wymer C. L., Cyr R. J. 1992. Tobacco protoplasts differentiate into elongate cells without net microtubule depolymerization. Protoplasma. 168 : 64—72.
- Lee Y. R., Liu B. 2000. Identification of a phragmoplast-associated kinesin-related protein in higher plants. Curr. Biol. 10 : 797—800.
- Lee Y. R., Liu B. 2004. Cytoskeletal motors in *Arabidopsis*. Sixty-one kinesins and seventeen myosins. Plant Physiol. 136 : 3877—3883.
- Liu B., Cyr R. J., Palevitz B. A. 1996. A kinesin-like protein, KatAp, in the cells of *Arabidopsis* and other plants. Plant Cell. 8 : 119—132.
- Lloyd C. W., Shaw P. J., Warn R. M., Yuan M. 1996. Gibberellic acid induced reorientation of cortical microtubules in living plant cells. J. Microsc. 181 : 140—144.
- Marcus A. I., Li W., Ma H., Cyr R. J. 2003. A kinesis mutant with an atypical bipolar spindle undergoes normal mitosis. Mol. Biol. Cell. 14 : 1717—1726.
- Matthies H. J. G., McDonald H. B., Goldstein L. S. B., Theurkauf W. E. 1996. Anastral meiotic spindle morphogenesis: role of the non-claret disjunctional kinesin-like protein. J. Cell Biol. 134 : 455—464.
- Merdes A., Cleveland D. W. 1997. Pathways of spindle pole formation: different mechanisms; conserved components. J. Cell Biol. 138 : 953—956.
- Mikhailov A. V., Gundersenn G. G. 1995. Centripetal transport of microtubules in motile cells. Cell Motil. Cytoskeleton. 32 : 173—186.

- Mitchison T. J.* 1992. Self-organization of polymer-motor systems in the cytoskeleton. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 336 : 99—106.
- Mole-Bajer J.* 1969. Fine structural studies of apolar mitosis. *Chromosoma.* 26 : 427—448.
- Palevitz B. A.* 1982. The stomatal complex as a model of cytoskeletal participation in cell differentiation. In: *Cytoskeleton in plant growth and development.* London: Acad. Press. 345—376.
- Peirson I. H., Bowling S. E., Makaroff C. A.* 1997. A defect in synapsis causes male sterility in a T-DNA-tagged *Arabidopsis thaliana* mutant. *Plant J.* 11 : 659—669.
- Shamina N. V.* 2005. Formation of division spindle in higher plant meiosis. *Cell Biol. Int.* 29 : 309—318.
- 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. 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.
- Smirnova E. A., Reddy A. S. N., Bowser J., Bajer A. S.* 1998. Minus end-directed kinesin-like motor protein, KCBP, localizes to anaphase spindle poles in *Haemanthus* endosperm. *Cell Motil. Cytoskeleton.* 41 : 271—280.
- Stoppin-Mellet V., Peter C., Lambert A.-M.* 2000. Distribution of γ -tubulin in higher plant cells: cytosolic γ -tubulin is part of high molecular weight complexes. *Plant Biol.* 2 : 290—296.
- The Arabidopsis genome initiative: analysis of the genome sequence of the flowering plant Arabidopsis thaliana.* 2000. *Nature.* 408 : 796—815.
- 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.
- Ueda K., Matsuyama T.* 2000. Rearrangement of cortical microtubules from transverse to oblique or longitudinal in living cells of transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Protoplasma.* 213 : 28—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.
- Wasteneys G. O.* 2002. Microtubule organization in the green kingdom: chaos or self-order? *J. Cell Sci.* 115 : 1345—1354.
- Wells W. A.* 2001. Searching for a spindle matrix. *J. Cell Biol.* 154 : 1102—1104.
- Wymer C. L., Fisher D. D., Moore R. C., Cyr R. J.* 1996. Elucidating the mechanism of cortical microtubule reorientation in plant cells. *Cell Motil. Cytoskeleton.* 35 : 162—173.
- Yuan M., Shaw P. J., Warn R. M., Lloyd C. W.* 1994. Dynamic reorientation of cortical microtubules, from transverse to longitudinal, in living plant cells. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 91 : 6050—6053.
- Zickler D., Kleckner N.* 1997. Meiotic chromosomes: integrating structure and function. *Ann. Rev. Genet.* 33 : 603—754.

Поступила 21 VII 2005

DYNAMICS OF MICROTUBULAR CYTOSKELETON IN HIGHER PLANT MEIOSIS. X. GENERAL SCHEME OF CYTOSKELETAL CYCLE

N. V. Shamina, Yu. V. Sidorchuk

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

An overview of a set of our previous papers titled «Dynamics of microtubular cytoskeleton in higher plant meiosis» is presented, in addition to some data on subcellular mechanisms underlying cytoskeleton reorganization during meiotic division in pollen mother cells. An illustrated scheme of cytoskeleton rearrangements during plant meiosis, both with successive and simultaneous cytokinesis, is given.

Key words: cytoskeleton, meiosis, microtubules, division spindle, phragmoplast.