

## ДИАГНОСТИКУМ АНОМАЛИЙ РАСТИТЕЛЬНОГО МЕЙОЗА ПО ЕГО ПРОДУКТАМ

© Н. В. Шамина

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

В обзоре представлены сведения о нарушениях мейотического деления у высших растений, приводящих к формированию тех или иных аномальных продуктов мейоза на стадии тетрад. Рассмотрены причины появления монад, диад, триад, полиад и т. д. в мейозе как у однодольных видов с последовательным цитокинезом, так и у двудольных с одновременным. Настоящая систематизированная сводка содержит новые данные о процессах аномального мейоза, а также может служить справочным руководством для анализа нарушений растительного мейоза.

Ключевые слова: мейоз, растительная клетка, веретено деления, фрагмопласт, клеточная пластинка, монада, полиада.

Анализ разнообразных аномалий мейотического деления используется в настоящее время все шире не только в области цитогенетики, как это делалось традиционно, но и для решения многих задач клеточной биологии. В первую очередь это относится к такой перспективной модели исследования, как мейотические мутации, применяющиеся для изучения разнообразных внутриклеточных процессов — клеточного деления, дифференцировки и т. д. При анализе мутантного фенотипа необходимо определить первичный морфологический эффект мутации, т. е. первую появляющуюся по ходу мейоза аномалию, и отделить ее от вторичных последствий этого эффекта (Simchen, 1978). В свою очередь эти плеiotропные последствия важно отличать от возможного множественного эффекта мутантного гена на ход мейотического деления. Все это обуславливает известную сложность морфологического анализа аномального фенотипа и требует от исследователя определенного опыта в данной области. Необходимо отметить также, что в последние годы во всем мире по различным причинам наблюдается сокращение числа работ чисто морфологического характера. Это приводит к утрате навыков цитологического анализа, который тем не менее продолжает оставаться важной составляющей большинства методологических подходов в области биологии клетки.

Поэтому мы решили суммировать наш многолетний опыт изучения аномальных фенотипов в растительном мейозе, сопоставив измененные продукты мейотического деления с теми причинами, которые вызывают их формирование. Такой обзор значительно облегчит цитологический анализ аномального мейоза у тех видов, которые трудны для цитологического анализа (арабидопсис, а также иные самоопылители с низким числом и малыми размерами материнских клеток пыльцы — МКП). Стадия тетрад — продуктов мейоза — является одной из длительных в гаметогенезе, а потому самой доступной для изучения у любых организмов, в то время как стадии мейоза, на которых осуществляются сегрегация хромосом и цитокинез, сравнительно кратковременны. Воз-

можность с помощью настоящего обзора постановки, так сказать, предварительного диагноза причин появления аномальных продуктов мейоза повышает эффективность анализа аномального фенотипа как при выборе конкретных методов визуализации, так и при интерпретации результатов. Особенно желательна такая диагностика при применении методов иммуноокрашивания в анализе хода мейотического деления, поскольку эти методы не позволяют в настоящее время анализировать достаточно большое число клеток одновременно, что весьма и весьма затрудняет изучение аномального процесса.

Сама структура настоящего руководства — от продуктов мейотического деления к вызывающим их причинам — соответствует ходу анализа аномальных фенотипов. Согласно нашему опыту, наиболее эффективным является ход анализа от более поздних стадий мейоза к более ранним. Первоначальным этапом изучения является тщательный анализ продуктов мейотического деления, а затем, двигаясь «вспять», анализируют причины, приведшие к появлению именно таких продуктов. Для того чтобы избежать пространственных пояснений и описаний нарушений веретена деления, встречающихся в настоящем обзоре, автор отсылает читателя к каталогу аномалий растительного веретена, опубликованному ранее (Шамина, 2005а). Число возможных аномалий веретена деления и структур цитогенеза в растительной клетке столь велико, что настоящая сводка ни в коем случае не может претендовать на полноту, хотя и включает в себя, по представлению автора, все известные к настоящему моменту нарушения деления растительного мейоцита.

### Монады

Монадами называются продукты клеточного деления, произошедшего без разделения цитоплазмы. Появление монад объясняется отсутствием формирования дочерних клеточных мембран или различными нарушениями их формирования. Причины этого могут лежать как в нару-

Т а б л и ц а 1

Монады в мейозе у видов однодольных растений с последовательным цитокинезом








Тип монады	Причина формирования в интеркинезе	Причина формирования в тетрадах	Объект, в котором наблюдали	Литературный источник	Примечания
1. Одноядерная нерассеченная (т. е. без следов цитокинеза) 	Блокирование цикла цитоскелета в профазе; монополярное, хаотическое, неполярное, автономное веретено в МI; отсутствие клеточной пластинки	Те же аномалии, что и в предыдущем разделе, если они происходят в обоих делениях мейоза	Гаплоиды <i>Zea mays</i> , пшенично-пырейные и пшенично-ржаные гибриды F1, мутация <i>dv</i> ( <i>Zea mays</i> )	Shamina et al., 1999; Шамина и др., 2000б; Shamina et al., 2000b; Shamina et al., 2003; Шамина и др., 2003а	
2. Одноядерная рассеченная 	Монополярное, хаотическое, неполярное, автономное веретено в МI	То же в обоих делениях мейоза	ППГ F1; меймутация <i>dv</i> ( <i>Zea mays</i> )	Shamina et al., 2000b	Неполный цитокинез в виде насечек иногда происходит за счет формирования множества мини-клеточных пластинок на случайных пучках МТ
3. Двухядерная нерассеченная 	Полное блокирование всех процессов в телофазе I; блокирование центробежного движения фрагмопласта; изогнутое С-образное веретено	Реституция ядер в первом делении и блокирование центробежного движения фрагмопласта в ТII	ППГ F1	Shamina et al., 1999	При резко замедленной анафазе в С-веретене его изгиб возрастает в ТI, а цитокинез блокируется (Shamina et al. In press)
4. Двухядерная симметрично рассеченная 	Неравномерное центробежное движение фрагмопласта (предпочтительно в латеральном направлении)	Не наблюдали в количестве, достаточном для анализа причин	То же	Shamina et al., 2006	МКП с таким фенотипом встречаются в виде примеси к МКП с фенотипом б
5. Двухядерная с «туннельным» цитокинезом 	Неравномерное центробежное движение фрагмопласта (предпочтительно в сагиттальном, т. е. передне-заднем, направлении)	Реституция ядер в первом делении и туннельный цитокинез в ТII	ППГ F1; ПРГ F1; пшенично-эгилопсные геномно-замещенные линии	Шамина и др., 2006а	Довольно широко распространенная аномалия мейоза у отдельных гибридов злаков
6. Двухядерная несимметрично рассеченная монада («с насечкой») 	Изогнутое С-образное веретено с МII; ацентрически расположенное веретено в МII; неравномерное движение фрагмопласта; нарушение слияния пластосом	Ацентрическое положение общего веретена в МII	Меймутации <i>ms28</i> , <i>pam1</i> и <i>ms43</i> ( <i>Zea mays</i> ); ПППГ F1; ПРГ F1	Шамина и др., 1981; Шамина, 1988; Шамина и др., 2003б	Иногда изгиб веретена компенсируется при формировании фрагмопласта, и цитокинез идет нормально; блокирование слияния пластосом может давать кольцевую, опоясывающую МКП насечку
7. Трехъядерная нерассеченная монада 	Полиаркальное (многополюсное) трехполюсное веретено в МI и блокирование цитокинеза в ТI	Не наблюдали	ППГ F1	Шамина и др., 2006б	

Таблица 1 (продолжение)















Тип монады	Причина формирования в интеркинезе	Причина формирования в тетрадах	Объект, в котором наблюдали	Литературный источник	Примечания
8. Трехъядерная рассеченная монада 	Полиаркальное веретено в МІ и частичное блокирование цитокинеза в ТІ	Дезориентированные веретена в МІІ в общей цитоплазме в двуядерной монаде	ППГ F1; меймутация <i>ms43</i> ( <i>Zea mays</i> ); линия сахарной свеклы СОАН-112 ( <i>B. vulgaris</i> )	Шамина и др., 2006б	Аномальное положение веретен в МІІ в общей цитоплазме приводит к совмещению двух полюсов из четырех
9. Четырехъядерная нерассеченная монада 	Множественные веретена в МІІ (два веретена вместо одного) и блокировка формирования клеточной пластинки	Блокирование цитокинеза в обоих мейотических делениях (отсутствие клеточной пластинки, блокирование слияния пузырьков в клеточной пластинке)	Гаплоиды <i>Zea mays</i> ; меймутант <i>pam1</i> ( <i>Zea mays</i> ); ППГ F1; ПРГ F1	Дорогова, Шамина, 2001	Описана также на стадии тетрад у двудольных с одновременным цитокинезом в фенотипе мутанта <i>ts</i> ( <i>Arabidopsis</i> ) (Spielman et al., 1997)
10. Четырехъядерная рассеченная монада 	Множественные веретена в МІ (два веретена)	Блокирование цитокинеза в ТІ и хаотически ориентированные веретена в МІІ	ППГ F1; ПРГ F1; гаплоиды <i>Zea mays</i> ; меймутант <i>ms43</i> ( <i>Zea mays</i> )	Шамина и др., 1981	Является вариантом фенотипа мутации <i>ts</i> ( <i>Arabidopsis</i> ) (Spielman et al., 1997)
11. Многоядерная (с микроядрами) нерассеченная монада 	Хаотическое веретено в МІ; непольярное веретено в МІ; расширенное веретено в МІ; множественные веретена и блокировка цитокинеза; дивергентное веретено и блокировка цитокинеза; асинхронный мейоз с блокированием цитокинеза; моноастер в МІ	Перечисленные аномалии, осуществляющиеся в обоих мейотических делениях; реституция ядер в первом делении и аномалии сегрегации хромосом и цитокинеза во втором	ППГ F1; ПРГ F1; меймутанты <i>dv</i> , <i>ms43</i> ( <i>Zea mays</i> ); гаплоиды кукурузы	Shamina et al., 2000b; Серюкова и др., 2003	Будут ли в МКП с хаотичным или непольярным веретеном формироваться микроядра или реституционное ядро, зависит от условий выращивания растения
12. Многоядерная рассеченная монада 	Множественные веретена в МІ; автономное веретено в МІ; все веретена с нарушениями биполярности; комбинированные веретена; асинхронный мейоз	Нарушения сегрегации хромосом различной этиологии и блокирование цитокинеза в МІ; аномалии, перечисленные для стадии интеркинеза, осуществляющиеся в обоих делениях	Гаплоиды <i>Zea mays</i> ; ППГ F1; ПРГ F1; меймутация <i>ms43</i> ( <i>Zea mays</i> )	Шамина и др., 1981; Шамина, Дорогова, 1995	Неполный цитокинез в виде насечек иногда происходит за счет формирования множества мини-клеточных пластинок на случайных пучках МТ без фрагмопласта
13. Двухъядерная монада с аномальным расположением ядер (одно над другим) 	Чрезмерное центробежное движение фрагмопласта, вызванное блокировкой формирования дочерних клеточных мембран (отсутствие клеточной пластинки, блокировка слияния пласто-сом)	То же в обоих делениях мейоза	Меймутация <i>pam1</i> ( <i>Zea mays</i> ); ППГ F1; ПРГ F1	Дорогова, Шамина, 2001; Шамина и др., 2006б	Отсутствие клеточной пластинки — довольно широко распространенная аномалия в мейозе у отдаленных гибридов злаков первого поколения

Таблица 2

Монады в мейозе у видов двудольных растений с одновременным цитокинезом

Тип монады	Причины формирования в интеркинезе	Причины формирования в тетрадах	Объект наблюдения	Литературный источник
1. Двухъядерная нерассеченная монада 	Нормальный фенотип	Общее веретено в МП (fused spindle) и блокировка формирования клеточной пластинки в ТП	Клон картофеля BE52 ( <i>Solanum tuberosum</i> )	
2. Двухъядерная рассеченная (перфорированная) 	Аномальный преждевременный цитокинез в ТП	Не наблюдали	Гибриды картофеля; линии гороха и сахарной свеклы; линия трансгенного табака	Genualdo et al., 1998; Шамина и др., 2000б; Shamina et al., 2000a
3. Одноядерная нерассеченная 	Хаотическое веретено в МП; блокировка формирования веретена в МП	Реституция ядер в обоих мейотических делениях по различным причинам	Меймутация <i>ms3</i> у гороха <i>Pisum sativum</i> ; меймутация <i>ps</i> у сахарной свеклы <i>Beta vulgaris</i>	Шамина и др., 2000б; Шамина, Дорогова, 2000
4. Трехъядерная нерассеченная 	Полиаркальное трехполюсное веретено в МП	Аномальная ориентация веретен в МП на фоне блокирования цитокинеза	Клоны трансгенного картофеля RX29 ( <i>Solanum tuberosum</i> ); линии трансгенного табака RH95, 10.8 ( <i>Nicotiana tabacum</i> ); линия сахарной свеклы СОАН-112 ( <i>B. vulgaris</i> )	Шамина и др., 2006а
5. Четырехъядерная нерассеченная 	Не наблюдали; возможна при аномалии «множественных веретен» в МП	Аномалии фрагмопласта в ТП; блокировка формирования клеточной пластинки	Меймутация <i>ts</i> ( <i>Arabidopsis thaliana</i> )	Spielman et al., 1997
6. Четырехъядерная рассеченная 	Не наблюдали; можно предсказать как результат сочетания аномалии «множественных веретен» и преждевременного цитокинеза	Аномалии формирования фрагмопластов в ТП	То же	То же
8. Многоядерная нерассеченная 	Хаотическое веретено в МП; отсутствие веретена в МП	Блокирование цитокинеза на фоне аномалий сегрегации хромосом	Меймутация гороха <i>ms3</i> ( <i>Pisum sativum</i> ); линия сахарной свеклы СОАН-112	Шамина и др., 2000б; Дорогова, Шамина, 2000
9. Пяти- или шестиядерная 	Не наблюдали как регулярное явление	Одно или оба веретена в МП трехполюсные на фоне блокировки цитокинеза	Клоны трансгенного картофеля RX ( <i>Solanum tuberosum</i> )	Шамина и др., 2006б

шениях цикла цитоскелета (аномалии веретена деления и(или) фрагмопласта), так и в нарушениях цикла клеточных мембран (аномалии клеточной пластинки). В табл. 1, 2 рассмотрены все известные нам причины появления различных типов монад в обоих мейотических делениях у видов с последовательным и одновременным цитокинезом.

В мейозе у видов двудольных растений с одновременным цитокинезом двуядерная монада является нормальным продуктом деления МКП в первом мейозе. Аномальными продуктами первого мейотического деления у видов двудольных с одновременным цитокинезом можно назвать диаду, перфорированную монаду, трехъядерную, одноядерную и многоядерную монады. Причиной формирования диад и перфорированных монад является преждевременное формирование клеточной пластинки в телофазе I (Mok, Peloquin, 1975). Причинами появления монад с числом ядер, отличным от двух, являются соответствующие нарушения веретена деления в метафазе I. Трехъядерные монады формируются в МКП с полиаркальным веретеном в MI (Шамина и др., 2006б), одноядерные — при блокировке формирования веретена в MI (Шамина и др., 2006б), многоядерные — при формировании хаотического веретена в MI (Шамина и др., 2006б; Серюкова и др., 2003).

### Диады

В интеркинезе в мейозе у видов с последовательным цитокинезом диады являются нормальным продуктом первого мейотического деления. Напротив, в МКП видов с одновременным цитокинезом (большинство двудольных) диады в интеркинезе представляют собой отклонение от нормы и результат преждевременного цитокинеза в TI (Mok, Peloquin, 1975). На стадии тетрад в мейозе любого типа диады представляют собой аномальное явление и означают формирование  $2n$  гамет в результате мейотической реституции. Причины появления диад в тетрадах и механизмы мейотической реституции подробно описаны в обзоре (Шамина, 2005б), поэтому здесь они рассматриваться не будут.

Информативную с точки зрения механизмов растительного цитокинеза группу аномалий представляют собой диады с различными нарушениями своей морфологии, появляющиеся в интеркинезе у видов с последовательным цитокинезом.

### Триады

Триада — это продукт деления клетки, состоящий из трех дочерних клеток. В мейозе у видов с последовательным (большинство однодольных) и одновременным (большинство двудольных) цитокинезом причины этой аномалии могут быть различными. Клетки — члены триады — всегда являются анеуплоидными. Формирование триад происходит независимо от бивалентного или унивалентного состояния хромосом.

### Тетрады с морфологическими аномалиями

Четверка микроспор, образовавшаяся в результате двух последовательных мейотических делений, также может нести на себе следы аномалий, произошедших на различных этапах этих делений. Анализ лучше всего

вести на стадии, когда клетки — члены тетрады — окружены общей каллозной оболочкой, в которую была заключена МКП.

### Пентады и гексады на стадии тетрад

Пентадой называется продукт мейотического деления МКП, состоящий из пяти дочерних клеток — анеуплоидных микроспор. В некоторых фенотипах доля пентад может быть довольно высокой — до 15 % примеси к нормальным тетрадам. Эта эффективная аномалия наблюдается в мейозе как с последовательным, так и с одновременным цитокинезом. Согласно нашим наблюдениям, причиной появления пентад является формирование трехполюсных полиаркальных веретен во втором мейотическом делении (Шамина и др., 2006б). При этом трехполюсным должно быть только одно веретено в диаде (однодольные) или в двуядерном симпласте (двудольные). Такие продукты мейоза мы наблюдали у трансгенных клонов картофеля *Solanum tuberosum* RX29.2, 29.3, у пшенично-эгилопсных геномно-замещенных линий Аврозис и Авролата и у ППГ F1.

Гексада — продукт мейотического деления МКП, состоящий из шести равновеликих клеток. Гексады всегда присутствуют в виде минорной примеси в фенотипах с пентадами, что вполне закономерно. Если в MI в обеих клетках диады или на основе обоих ядер симпласта сформируются трехполюсные веретена, то в результате получится шесть дочерних клеток (Шамина и др., 2006б). Другой механизм появления гексады — формирование трехполюсного веретена в метафазе первого мейотического деления с образованием триады в интеркинезе у видов с последовательным цитокинезом и трехъядерной монады у видов с одновременным цитокинезом. В результате второго мейотического деления в обоих случаях получается гексада. Аномалия наблюдается в трансгенных клонках картофеля и в геномно-замещенных линиях злаков.

### Октады и нонады на стадии тетрад

Октада представляет собой восемь клеток, окруженных общей каллозной оболочкой, и получается из нормальной тетрады, клетки-члены которой претерпевают дополнительное митотическое деление. Это фенотип известной мейотической мутации *polymitotic* (Golubovska, 1979).










Продукт мейотического деления, состоящий из девяти микроспор, нам пока наблюдать не удавалось. Тем не менее теоретически такой фенотип вполне возможен при формировании трехполюсных веретен последовательно в обоих делениях мейоза.

### Полиады

Полиадами принято называть продукты мейотического деления, состоящие из нерегулярного числа разновеликих клеток количеством больше четырех. Главная причина появления полиад — нарушения сегрегации хромосом, приводящие к образованию вместо двух дочерних ядер нескольких, всю совокупность которых мы будем называть здесь микроядрами. Поскольку меха-

Таблица 3

Аномальные диады на стадии интеркинеза в мейозе у видов с последовательным цитокинезом

Тип аномалии	Причины	Объект	Литературный источник	Примечания
1. Двухядерная диада 	Множественные веретена (два) в МІ, ориентированные взаимно параллельно	Гаплоиды <i>Zea mays</i> ; ПРГ F1	Шамина и др., 2004	В МІ в одноядерной МКП формируются два веретена
2. Диада с микроядрами 	Асиноптический мейоз с редукционной сегрегацией унивалентов; дивергентное веретено в МІ; полиаксиальное биполярное веретено в МІ	Отдаленные гибриды злаков F1; гаплоиды ( <i>Zea</i> ); меймутанты <i>dv</i> ( <i>Zea mays</i> ); <i>mei10</i> ( <i>Secale cereale</i> )	Clark, 1940; Staiger, Cande, 1991; Шамина и др., 1994	Продукты асиноптического мейоза далеко не всегда содержат микроядра
3. Диада с безъядерной клеткой 	Отсутствие кинетохорных фибрилл в биполярном веретене	ППГ F1; моносомные линии пшеницы; аллоплазматик СуANK9	Серюкова и др., 2003; Shamina et al., 2003	Лишенные кинетохорных МТ хромосомы скользят единой группой по поверхности веретена к одному из полюсов
4. Диада с насечками 	Разомкнутые веретено и фрагмопласт; преждевременный цитокинез в профазе II	ППГ F1; моносомные линии пшеницы	Жарков, 1990; Шамина и др., 2006а	
5. «Рваные» диады 	Аномальное продолжение синтеза пластосом по завершении цитокинеза (после формирования дочерних мембран)	ППГ F1		Пластосомы продолжают поступать в область (+)-концов МТ фрагмопласта
6. Диада с безъядерным цитопластом 	Разъединение фибрилл фрагмопласта в зоне экватора в ходе центростремительного движения и соответственно раздвоение клеточной пластинки	ППГ F1; меймутация <i>ms43</i> ( <i>Zea mays</i> )		Пластосомы строят клеточную пластинку на дистальных концах МТ разомкнутых фибрилл фрагмопласта
7. Диада с цитопластом, содержащим микроядро 	Хромосома misdivision, остающаяся на экваторе в ТІ	ППГ F1; ПРГ F1; естественные триплоиды вольного глаза ( <i>Paris quadrifolia</i> )	Шамина и др., 2006а	Растущая клеточная пластинка раздваивается, подойдя к «застывшей» на экваторе хромосоме
8. Диада с тремя ядрами 	Комбинированное Y-образное веретено в МІ	ППГ F1	Шамина и др., 2003б	
9. Диада с резко неравным расхождением хромосом 	Блокировка формирования кинетохорных фибрилл и скольжение хромосом к полюсам биполярного веретена по его поверхности	ППГ F1; ПРГ F1 с фенотипом «комета» и «автотомное веретено»	Серюкова и др., 2003; Shamina et al., 2003	Интересно, что резко неравная сегрегация никогда не наблюдается, например в асиноптическом мейозе с редукционно ориентированными унивалентами

**Причины формирования триад в обоих делениях мейоза у высших растений с последовательным и одновременным цитокинезом**

Причины формирования в интеркинезе у однодольных	Причины формирования в тетрадах у однодольных	Объект (однодольные)	Причины формирования в тетрадах у двудольных	Объект (двудольные)	Литературный источник	Примечания
Полиаркальное трехполюсное веретено в МI; несколько хромосом misdivision (один кинетохор соединен одновременно с двумя полюсами биополярного веретена)	Блокирование цитокинеза в одной из клеток диады в ТII;	ППГ F1;	Аномальное взаимное расположение веретен в МII (tps);	Клоны картофеля <i>Solanum tuberosum</i> ;	Mok, Peloquin, 1975	В мейозе у полигаплоидов <i>Zea mays</i> все хромосомы распределены между двумя полюсами трехполюсного веретена; в результате триада содержит одну клетку без ядра
	трехполюсное веретено в однойядерной монаде в МII;	ПРГ F1;	трехполюсное общее веретено в МII	линии трансгенного табака <i>Nicotiana tabacum</i> ;	Шамина и др., 2006б	
	блокирование сегрегации хромосом в одной из клеток диады в АII	пшенично-эгилопсные геномно-замещенные линии; гаплоиды кукурузы		линии сахарной свеклы <i>Beta vulgaris</i>		

Таблица 5

**Аномальные тетрады в мейозе у высших растений**




Тип аномалии	Причины аномалии у однодольных	Объект (однодольные)	Причины аномалии у двудольных	Объект (двудольные)	Литературный источник
1. Измененное взаиморасположение клеток в тетраде	Изменение ориентации веретен в МII	Пшенично-эгилопсные геномно-замещенные линии; интрогрессивные линии пшеницы	Изменение ориентации веретен в МII	Линия сахарной свеклы СОАН-112; линии трансгенного табака <i>Nicotiano tabacum</i> ; клоны трансгенного картофеля	Шамина, Дорогова, 2000; Shamina et al., 2000a; Шамина и др., 2000a
2. Тетрада с неравновеликими клетками 	Резко неравное расхождение хромосом в АI в фенотипах «комета» и «автономное веретено»	ППГ F1; ПРГ F1; гаплоиды риса <i>Oryza sativa</i>	Резко неравное расхождение хромосом в АI	Клоны трансгенного картофеля <i>Solanum tuberosum</i>	Серюкова и др., 2003; Shamina et al., 2003
3. Тетрада с добавленным цитопластом 	Продукт деления диады с цитопластом	Триплоиды <i>P. quadrifolia</i> ; ППГ F1; ПРГ F1	Хромосома misdivision в анафазе I	Клоны трансгенного картофеля; ППГ F1; ПРГ F1	Шамина и др., 2006a
4. Тетрада с безъядерными клетками 	Автономное веретено в МI или в МII, отсутствие кинетохорных фибрилл; аномальный преждевременный цитокинез в профазе II	ППГ F1; интрогрессивные линии пшеницы	Не наблюдали		Жарков, 1990

Таблица 5 (продолжение)

Тип аномалии	Причины аномалии у однодольных	Объект (однодольные)	Причины аномалии у двудольных	Объект (двудольные)	Литературный источник
5. Тетрада с микроядрами 	Асинаптический мейоз; дивергентное веретено в МП; полиаксиальное биполярное веретено в МП	Отдаленные гибриды злаков F1; гаплоиды <i>Zea mays</i> ; меймутанты <i>dv</i> ( <i>Zea mays</i> ), <i>mei10</i> ( <i>Secale cereale</i> )	Невозможны по причине механизмов одновременного цитокинеза		Chark, 1940; Staiger, Cande, 1991; Шамина и др., 1994
6. Тетрада с насечками 	Продукт деления диады с насечками (см. табл. 3, № 4); разомкнутый фрагмопласт в ТП	Моносомные линии злаков; отдаленные гибриды злаков первого поколения	Не наблюдали		Жарков, 1990

низ формирования веретена деления в растительном мейозе высококонсервативен, его аномалии, приводящие к нарушениям структуры и функции веретена, единообразны. Поэтому механизмы формирования микроядер в мейозе у видов однодольных и двудольных растений одинаковы. Тем не менее механизмы формирования полиад у них принципиально различаются. Это происходит из-за различий в ходе цитокинеза в мейозе у видов однодольных и двудольных растений (последовательный и одновременный цитокинез соответственно).

Поскольку основой фрагмопласта в последовательном цитокинезе является система центральных фибрилл веретена деления и цитокинез совершается посредством центростремного движения фрагмопласта/клеточной пластинки, автономизироваться в результате цитокинеза могут в этом случае только сестринские группы хромосом, находящиеся на полюсах одного и того же веретена. Несестринские ядра отделиться друг от друга при таком механизме цитокинеза не могут. В результате значительных нарушений структуры биполярного веретена, приводящих к формированию микроядер в мейозе у однодольных, формируются монады с микроядрами. Полиады в этом случае образуются крайне редко за счет формирования множества случайно ориентированных «мини»-клеточных пластинок на хаотических фибриллах цитоскелета. Преобразуясь затем в дочерние клеточные мембраны, они рассекают клетку совершенно случайным образом вне зависимости от того, как в ней располагаются микроядра. Пожалуй, это можно назвать единственным механизмом формирования полиад (нерегулярных) в аномальном мейозе у однодольных.

Если в результате нарушений сегрегации хромосом микроядра появляются в телофазе второго мейотического деления у двудольных, это неизбежно заканчивается формированием полиады, при условии что цитокинез сам по себе не нарушен. Радиальные микротрубочки (МТ) — основа неподвижного фрагмопласта у двудольных — формируются от поверхности каждого микроядра, так что в результате цитокинеза каждое из них автономизируется. Число клеток в полиаде у двудольных всегда равно числу микроядер. Можно утверждать, что максимальное число клеток — членов полиады у двудольных — может равняться числу хромосом.

### Цитопласты в составе продуктов мейоза

Цитопластами называются фрагменты цитоплазмы, чаще всего безъядерные либо содержащие микроядро. Цитопласт значительно меньше по размеру, чем остальные продукты деления данной материнской клетки пыльцы. Целые клетки, по каким-либо причинам лишившиеся ядра (например, донорские клетки в процессе цитомиксиса), также называются цитопластами, однако они здесь рассматриваться не будут. Формирование цитопластов в ходе мейоза может служить ценным источником информации о предшествующих нарушениях деления клетки, а также о неизвестных процессах и механизмах нормального деления. В предыдущих разделах описаны причины формирования цитопластов в различных типах аномальных мейотических продуктов. Тем не менее для удобства пользования настоящим руководством суммируем, что причинами образования цитопластов в растительном мейозе являются: 1) монополярное расхождение хромосом в биполярном автономном веретене при блокировке формирования кинетохорных фибрилл веретена (безъядерный цитопласт или цитопласт с микроядром) (табл. 3, фенотип 3; табл. 5, фенотип 4); 2) хромосомы *misdivision* (цитопласт с микроядром) (табл. 3, фенотип 7); 3) преждевременный цитокинез в профазе II (безъядерный цитопласт) (табл. 5, фенотип 6); 4) трехполюсное веретено с биполярной ориентацией в нем хромосом (безъядерный) (Шамина и др., 2006б) (табл. 4, примечание); 5) расщепление фрагмопласта: разъединение (+)-концов его антипараллельных МТ в ходе центростремного движения (безъядерный фрагмент) (табл. 3, фенотип 6); 6) множественные клеточные пластинки на фибриллах хаотического или неполярного веретена (табл. 1, фенотип 2); 7) отброшенная хромосома или ее бесцентромерный фрагмент в ТП у двудольных (цитопласт с микроядром).

Анализ аномального мейоза особенно эффективен, если параллельно с «Диагностикумом» использовать в виде справочника «Каталог аномалий растительного веретена» (Shamina, 2005a). Полезно также пользоваться приведенной в этом каталоге «формулой веретена», при помощи которой можно прогнозировать множество неизвестных еще аномалий веретена деления растительной клетки. Предложенная в настоящее время схема реорганизации цитоскелета в мейотическом делении у высших



растений (Shamina, 2005b) также рекомендуется в качестве пособия для цитологического анализа растительного мейоза.

### Список литературы

Дорогова Н. В., Шамина Н. В. 2001. Феномен чрезмерного цитокинеза в фенотипе мейотической мутации *rat* у кукурузы. Цитология. 43 (5) : 471—476.

Жарков Н. А. 1990. Аномалии мейоза у пшеницы Мильтурум 553, моносомной по хромосоме 3D. Цитология и генетика. 24 : 7—10.

Серюкова Е. Г., Дорогова Н. В., Жарков Н. А., Шамина Н. В. 2003. Нарушения прометафазы, приводящие к реституции ядер. Цитология. 45 (3) : 244—248.

Шамина Н. В. 1988. Изучение генетического контроля построения и функции веретена с использованием мутаций, нарушающих расхождение хромосом в мейозе у кукурузы. Цитология. 30 (12) : 1301—1305.

Шамина Н. В. 2005a. Аномалии веретена деления растительной клетки. Цитология. 47 (7) : 584—594.

Шамина Н. В. 2005b. Аномалии цитоскелета и мейотическая реституция в мейозе у высших растений. Цитология. 47 (8) : 692—697.

Шамина Н. В., Голубовская И. Н., Груздев А. Д. 1981. Морфологические нарушения веретена у некоторых мейотических мутантов кукурузы. Цитология. 23 (3) : 275—281.

Шамина Н. В., Дорогова Н. В. 1995. Изучение ультраструктуры аномального мейоза у мутанта *ms43* у кукурузы. Цитология. 37 (7) : 561—566.

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., Загорская А. А., Дейнеко Е. В., Шумный В. К. 2000a. Аномалии мужского мейоза в стерильной трансгенной линии табака RES91. Цитология. 42 (12) : 1159—1164.

Шамина Н. В., Дорогова Н. В., Перельман П. Л. 2000b. 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. 2003a. 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. 2003b. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. III. Стадии ранней прометафазы. Цитология. 45 (7) : 661—667.

Шамина Н. В., Ковалева Н. М., Гордеева Е. И., Серюкова Е. Г. 2006a. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. VI. Механизмы последовательного цитокинеза. Цитология. 48 (2) : 000—000.

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.

Шамина Н. В., Рузанкина Я. С., Соснихина С. П. 1994. Нарушение структуры веретена деления мутацией *mei10* в мужском мейозе у ржи. Цитология. 36 (2) : 189—194.

Шамина Н. В., Шацкая О. А., Соловьева Н. В., Блинова Е. А. 2006b. Многополюсные веретена в мейозе у высших растений. Цитология. 48 (2) : 000—000.

Clark F. J. 1940. Cytogenetic studies of divergent meiotic spindle formation in *Zea mays*. Amer. J. Bot. 27 : 547—559.

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

Golubovskaya I. N. 1979. Genetical control of meiosis. Int. Rev. Cytol. 58 : 247—290.

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

Shamina N. V. 2005a. Catalogue of division spindle abnormalities in higher plants. Cell Biol. Int. 29 : 384—391.

Shamina N. V. 2005b. Formation of division spindle in higher plant meiosis. Cell Biol. Int. 29 : 309—318.

Shamina N. V., Dorogova N. V., Orlova A. G., Trunova S. A., Gontcharov N. P. 1999. Abnormalities of spindle and cytokinesis behavior leading to meiotic restitution in cereals. Cell Biol. Int. 23 : 863—870.

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

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

Shamina N. V., Gordeeva E. I., Kovaleva N. M., Seriuikova E. G., Dorogova N. V. 2006. Formation of phragmoplast during successive cytokinesis in higher plant meiosis. Cell Biol. Int. (In press).

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

Simchen G. 1978. Cell cycle mutants. Ann. Rev. Genet. 12 : 161—191.

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.

Staiger C. H., Cande W. Z. 1991. Microfilament distribution in maize meiotic mutants correlates with microtubule organization. Plant Cell. 3 : 637—644.

Поступила 19 IX 2005

### DIAGNOSTICUM OF ABNORMALITIES OF PLANT MEIOTIC DIVISION

N. V. Shamina

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

Abnormalities of plant meiotic division leading to abnormal meiotic products are summarized schematically in the paper. Causes of formation of monads, abnormal diads, triads, pentads, polyads, etc. have been observed in meiosis with both successive and simultaneous cytokinesis.

Key words: meiosis, cytoskeleton, division spindle, phragmoplast, cell plate, plant cell division, monads, polyads.