

## АРЕСТ ХРОМОСОМ В «БУКЕТЕ» И ЕГО ПОСЛЕДСТВИЯ ДЛЯ АСИНАПТИЧЕСКОГО МЕЙОЗА У ЗЛАКОВ — ГАПЛОИДОВ И ОТДАЛЕННЫХ ГИБРИДОВ ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ

© Н. В. Шамина,<sup>1,\*</sup> Ж. М. Мухина,<sup>2</sup> Е. И. Гордеева,<sup>1</sup> П. С. Орлов<sup>3</sup>

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

<sup>2</sup> Всесоюзный научно-исследовательский институт риса, Краснодар,

и <sup>3</sup> Кафедра цитологии и генетики Новосибирского государственного университета;

\* электронный адрес: [shamina@bionet.nsc.ru](mailto:shamina@bionet.nsc.ru)

Показано, что причиной монополярного транспорта унивалентов в биполярном веретене в первом делении мейоза у ряда гаплоидов и аллогамноидов злаков является сочетание двух аномалий профазы — асинапсиса и ареста хромосом в конфигурации «букета», что может приводить к реституции ядер.

Ключевые слова: асинапсис, «букет», гаплоиды, зиготена, мейоз, отдаленные гибриды, реституция ядер.

Переход от диплоидного спорофита к гаплоидному гаметофиту в мейозе у растений осуществляется за счет точного взаимодействия хромосомного цикла с циклом реорганизации цитоскелета. Эти важнейшие аспекты мейотического деления растительной клетки до сих пор изучены недостаточно, так же как и их взаимодействия. Хорошей моделью для изучения растительного мейоза как процесса внутриклеточных морфологических преобразований являются разнообразными и многочисленными его аномалиями у мейотических мутантов, гаплоидов, отдаленных гибридов, анеуплоидов и т. д. (Шамина, 2005). С помощью этой модели удастся вскрыть новые характеристики изучаемого процесса, выявить его неизвестные стадии, а также определить в нем роль взаимодействующих внутриклеточных морфологических структур.

Сегрегация гомологичных хромосом в первом делении мейоза обеспечивается их конъюгацией в профазе и формированием бивалентов. Для более эффективного осуществления этого процесса в зиготене теломерные концы хромосом локализуются в ограниченной области на ядерной оболочке, что облегчает сближение гомологов и прохождение синапсиса (см. обзоры: Loidl, 1990; Zickler, Kleckner, 1999; Scherthan, 2001). В «букете» хромосомы ориентированы таким образом, что их теломерные районы обращены в одну сторону, а центромеры — в другую. В ходе следующей стадии — пахитены — теломеры уже конъюгированных хромосом вновь распределяются равномерно по поверхности ядерной оболочки (Zickler, Kleckner, 1998). Этот процесс называют выходом из «букета». В результате хромосомы теряют ту внутриядерную ориентацию теломерных и центромерных районов, которую они имели в «букете». В диплоте теломеры отделяются от ядерной оболочки, а сами хромосомы значительно укорачиваются и утолщаются. На стадии диакинеза, завершающей подстадии профазы I, кольцевые биваленты практически не отличаются от метафазных и равномерно распределены в объеме

ядра либо по окружности ядерной оболочки. Показано, что конгрегация теломер в зиготене не зависит ни от синапсиса гомологов, ни от рекомбинационного процесса (Trelles-Sticken et al., 1999).

Фибриллы радиального интерфазного цитоскелета на стадии диакинеза формируют перинуклеарную кольцевую структуру (Шамина, 2003). Одновременно с распадом ядерной оболочки эта структура разделяется на отдельные фибриллы, которые входят в зону бывшего ядра, соединяются с кинетохорами хромосом и друг с другом и формируют веретено деления (Шамина и др., 2003). Центромеры сестринских хроматид каждого гомолога формируют единый кинетохор, что обеспечивает транспорт их к одному полюсу в первом мейотическом делении (Nicklas, 1977).

Задачей настоящего исследования являлось выявление и изучение аномалий веретена деления, информативных с точки зрения его формирования. Проведен анализ мейотического деления, в котором две аномалии хромосомного цикла — асинапсис и блок выхода из «букета» — сочетаются с нормальным ходом цикла цитоскелета. Этот фенотип указывает на независимость формирования центральных фибрилл веретена в прометафазе, а также обнаруживает не описанный ранее механизм реституции ядер.

### Материал и методика

Для цитологического анализа использовали бутоны гаплоидов кукурузы (*Zea mays*) № 4479.4 (Кр640/3 × Кр620) и № 1505 (Кр704 × Кр701)F2; гаплоидов риса (*Oryza sativum*) № C45 (сорт Серпантин × сорт Лиман); пшенично-пырейного гибрида первого поколения (ППГ F1) № 1-2-1 (*Triticum durum* сорта Алтайка × *Agropyron glaucum*). Гаплоиды кукурузы были получены методами гаплоиндукции, гаплоиды риса — методом культуры пыльников. Бутоны на стадии мейоза фиксировали

модифицированным фиксатором Навашина (Wada, Kusunoki, 1964) при комнатной температуре в течение 1 сут и хранили в фиксаторе. Давленные ацетокаминовые препараты пыльников готовили по стандартной методике. Для наблюдений использовали микроскоп Olympus RX50, об. 100×, ок. 10×. Изображения регистрировали на компьютере с помощью CCD-камеры AxioCam HRC и программного обеспечения Axiovision (Carl Zeiss). Изображения в Photoshop не обрабатывали.

## Результаты

В аномальном мейозе материнских клеток пыльцы (МКП) гаплоидов и отдаленных гибридов первого поколения различных видов злаков нам удалось выявить любопытную аномалию в профазе I — неспособность хромосом выйти из конфигурации «букета» при переходе от зиготены к ранней пахитене, а также на последующих подстадиях профазы. Этот фенотип был единообразным во всех изученных нами формах как в первичном морфологическом нарушении (арест хромосом в «букете»), так и в его плейотропных последствиях в виде резко неравномерного расхождения унивалентов к полюсам веретена и неравного деления цитоплазмы. Частота встречаемости МКП с блоком хромосом в конфигурации «букета» в изученных в настоящей работе генотипах варьировала от 30 до 80 %.

В профазе первого мейотического деления МКП среднестатистических, или «контрольных», гаплоидов и аллогампоидов (каковыми являются отдаленные гибриды первого поколения) блокированы процессы синапсиса, но внутриядерные перемещения хромосом, как правило, не нарушены. В зиготене хромосомы консолидируются в ограниченной области ядра, вплотную к ядерной оболочке, в виде плотного конгломерата (рис. 1, д). Затем, в ранней пахитене, этот конгломерат разрушается, и в средней пахитене хромосомы распределяются по всему объему ядра (рис. 1, а). Затем они компактизируются и в диакинезе равномерно распределяются в ядре (рис. 1, б; 2, а, д). Цитоскелет в это время формирует перинуклеарную структуру в виде меридионально ориентированного кольца (рис. 1, б; 2, д). После распада ядерной оболочки, в прометафазе, перинуклеарное кольцо распадается на отдельные фибриллы (рис. 2, е), которые входят в зону бывшего ядра. Там они прикрепляются к кинетохорам хромосом и начинают формирование веретена деления. На этой стадии (средняя прометафаза) хромосомы хаотично разбросаны в центре клетки, так же хаотично ориентированы фибриллы цитоскелета (рис. 2, ж). Затем из этой хаотичной фигуры путем перемещения фибрилл в пространстве клетки формируется биполярное веретено деления (рис. 1, в; 2, з). Униваленты практически всегда ориентированы редуционно, т. е. несут один нерасщепленный кинетохор, так что каждый унивалент соединяется только с одним полюсом веретена. Униваленты случайным образом распределяются между полюсами, но резко неравномерного распределения при этом не наблюдается (рис. 1, з), так что анеуплоидные телофазные группы хромосом и дочерние ядра имеют одинаковые размеры. Цитокinesis происходит на экваторе телофазного веретена, и формируется диада. Клетки — члены диад — делятся уже без всяких затруднений во втором мейотическом делении, и продуктами мейоза являются тетрады с анеуплоидными клетками-членами. Такую схему поведения

хромосом и цитоскелета в мейотическом делении мы неизменно наблюдали в десятках различных генотипов гаплоидов и отдаленных гибридов первого поколения различных видов злаков.

В мейозе у гаплоидов и аллогампоидов различных видов злаков с арестом хромосом в конфигурации «букета» мейотическое деление происходит следующим образом. В мейозе у изученных гаплоидов наблюдается полный асинхронизм; у изученных аллогампоидов число бивалентов на клетку не превышает 0.05. На стадии зиготены формируется морфологически нормальный «букет» (рис. 1, д). Как в пахитене, так и в диакинезе хромосомы не распределяются равномерно внутри ядра, но остаются локализованными в его ограниченной области в виде плотной группы (рис. 1, е; 2, б, и). Наряду с этим в диакинезе встречаются клетки, в которых одна (или несколько) хромосома лежит отдельно от этой группы. Реорганизация цитоскелета из системы радиальных фибрилл в перинуклеарное кольцо происходит нормально (рис. 2, и). После распада ядерной оболочки цитоскелетное кольцо распадается на отдельные фибриллы, которые входят в зону бывшего ядра (рис. 2, к). Распад кольца начинается в области, противоположной той зоне ядра, где находятся хромосомы. Вместо хаотически цитоскелетной фигуры в средней прометафазе в клетках с арестом хромосом в «букете» формируется коническая монополярная фигура в виде полуверетена (рис. 2, к, л). Она представляет собой совокупность кинетохорных фибрилл с присоединенными на одном их конце унивалентами. Противоположные концы фибрилл конвергированы и образуют полюс полуверетена. По краям этой фигуры формируются фибриллы веретена, не соединенные с хромосомами (рис. 2, л). В ходе прометафазы формируется биполярное веретено деления с резко неравномерным распределением унивалентов между полюсами (рис. 1, ж, з; 2, м, н). Сегрегация унивалентов в анафазе соответственно происходит также неравномерно, так что подавляющее их большинство отходит к одному полюсу (рис. 1, ж, з; 2, в, н, п, р). В части клеток к одному из полюсов могут отходить все униваленты (рис. 1, и—м; 2, о). В телофазе на экваторе биполярного веретена формируется клеточная пластинка и начинается центробежное движение фрагмопласта (рис. 1, к). В результате цитокinesis образуется диада с резко разновеликими клетками и ядрами или с различным числом микроядер (рис. 2, п, р). В тех же клетках, где к одному полюсу отошли все хромосомы, диада состоит из клетки с реституционным ядром и безъядерного цитопласта (рис. 1, и—м). Зачастую клеточная пластинка не строится, хотя центробежное движение фрагмопласта может происходить. В результате такого нарушения цитокinesis формируются двуядерные монады с разновеликими ядрами (рис. 1, о; 2, з, р). Второе мейотическое деление само по себе происходит без отклонений, в результате формируются тетрады с разновеликими клетками-членами. Из клеток с реституционными ядрами образуются потенциально жизнеспособные продукты мейоза.

## Обсуждение

Описанный в настоящей работе ход аномального мейоза с монополярной сегрегацией унивалентов в биполярном веретене интересен в двух аспектах. Во-первых, этот фенотип информативен с точки зрения механизмов

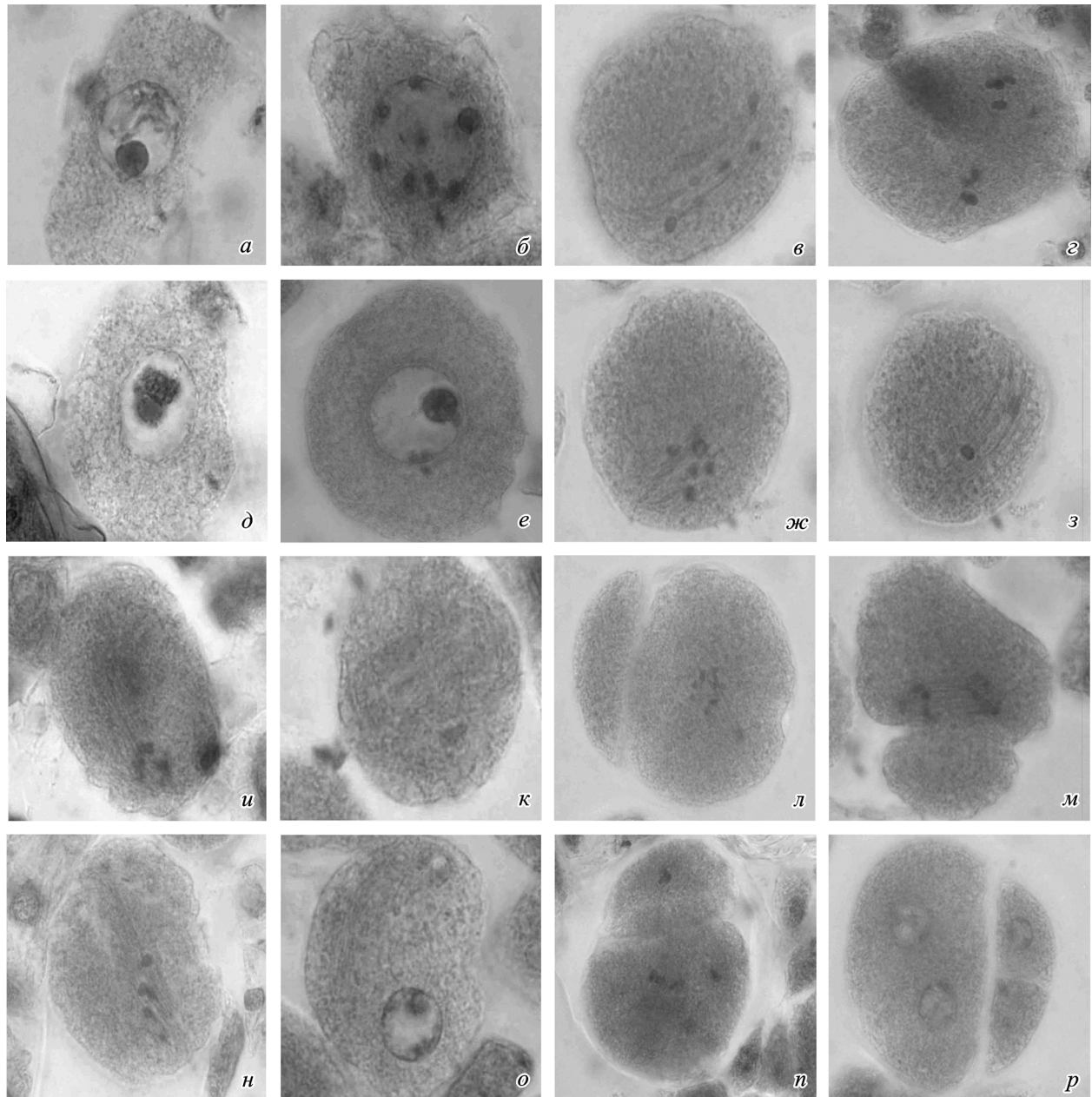


Рис. 1. Мейотическое деление в материнских клетках пыльцы (МКП) гаплоидов кукурузы с обычным поведением хромосом в профазе I (*a–г*, гаплоид № 4479-2) и с арестом хромосом в конфигурации «букета» (*д–р*, гаплоид № 4479.4).

*a* — средняя пахитена; *б* — диакинез; *в* — веретено на стадии условной метафазы; *г* — средняя—поздняя анафаза; *д* — зиготена, конфигурация «букета»; *е* — диакинез с компактно локализованными унивалентами; *ж, з* — два фокусных «среза» одной клетки на стадии анафазы; видно резко неравномерное расхождение хромосом к полюсам; *и* — поздняя анафаза в МКП, где все униваленты отходят к одному полюсу; *к* — телофаза I в клетке с монополярной сегрегацией унивалентов; происходят центробежное движение фрагмента и формирование клеточной пластинки; *л* — anomalous diad — продукт деления МКП с монополярной сегрегацией унивалентов, — состоящая из клетки с реституционным ядром и безъядерного цитопласта; *м* — анафаза II в рассеченной монаде, сформировавшейся в результате монополярной сегрегации унивалентов и неполного цитокинеза; *н* — МКП на стадии анафазы I с резко неравномерным распределением унивалентов между полюсами веретена; *о* — двуядерная монада в интеркинезе с неравными ядрами; *п* — диада с разновеликими клетками-членами и неравным числом микроядер; *р* — anomalous tetrad.

формирования веретена деления в растительной клетке и, кроме того, является основой оригинального механизма мейотической реституции.

Присутствие в клетках высших растений centrosomes — структуры, регулирующей цикл перестроек цитоскелета, — остается до сих пор предметом дискуссий (Mazia, 1987; Baluska et al., 2004). Неопределенность усугубляется недостатком информации о переходных стадиях перестроек цитоскелета из одной структуры в другую в ходе

деления или дифференцировки растительной клетки. В частности, многие этапы построения анастрального веретена остаются до сих пор неизвестными. В этих условиях анализ морфогенеза различных типов anomalous веретен оказывается весьма информативным (Шамина, 2005). В эукариотной клетке веретено деления строится в результате взаимодействия цитоскелета и хромосом, так что аномалии хромосомного цикла могут приводить к формированию anomalous веретен. Так, унивалент-



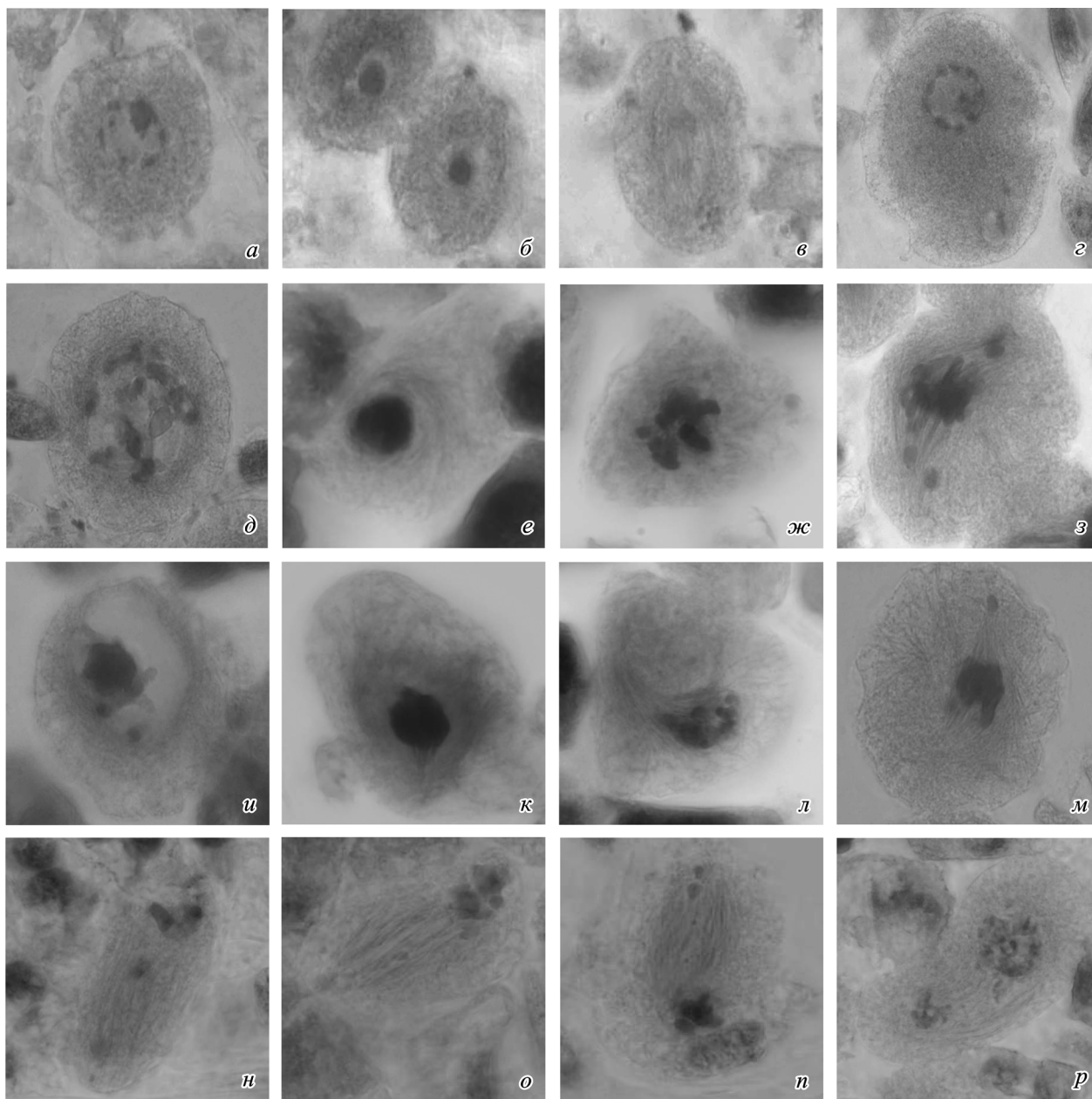


Рис. 2. Мейоз в материнских клетках пыльцы (МКП) гаплоида риса № С45 (б–з) и пшенично-пырейного аллоглоида ППГ F1 № 1-2-1 (и–р) с арестом хромосом в конфигурации «букета».

*a* — МКП обычного гаплоида риса на стадии диакинеза: униваленты равномерно распределены в ядре; *б* — МКП гаплоида С45 в диакинезе: хромосомы консолидированы в плотную группу; *в* — резко неравномерное расхождение унивалентов к полюсам биоплярного веретена; *з* — двуядерная монада с разновеликими ядрами в интеркинезе; *д–з* — первое мейотическое деление в МКП ППГ F1 с обычным поведением хромосом в профазе I; *д* — диакинез; *е* — ранняя прометафаза I; *жс* — средняя прометафаза, или хаотическая стадия; *з* — биоплярное веретено в метафазе I; *и–р* — мейоз в МКП ППГ № 1-2-1 с арестом хромосом в конфигурации «букета»: *и* — диакинез, хромосомы консолидированы в компактную группу; *к, л* — конические монополярные фигуры в прометафазе; *м* — биоплярное веретено в метафазе с резко неравномерным распределением унивалентов между полюсами; *н–п* — неравномерное расхождение унивалентов к полюсам биоплярного веретена; *р* — двуядерная монада в интеркинезе с разновеликими ядрами.

ное состояние хромосом в сочетании с таким нарушением цитоскелетного цикла, как блок соединения (+)-концов микротрубочек (MT), приводит к формированию монополярных веретен в первом мейотическом делении МКП отдаленных гибридов первого поколения (Shamina et al., 2003). Асинхронический мейоз практически всегда характеризуется формированием С- и S-образных изогнутых веретен (Iwanaga, 1984; Шамина и др., 2003). Слипание хромосом в мейотической профазе вызывает формирование повышенного процента трехполюсных фигур

в прометафазе и трехполюсных веретен (Staiger, Cande, 1993; Шамина и др., 2005).

Описанный в настоящей работе аномальный фенотип демонстрирует влияние сохраненной допрометафазной ориентации унивалентов (в конфигурации «букета») на функцию веретена в анафазе. После завершения синапсиса, процесс которого осуществляется в конфигурации «букета», хромосомы вновь равномерно распределяются в пространстве ядра, в результате чего «букет» распадается. Анализ мейоза у триплоидов показал, что в

первую очередь покидают «букет» полностью сформированные биваленты, в то время как унивалентные хромосомы задерживаются в этой конфигурации (Rasmussen, 1977; Oliveira et al., 1995). Согласно нашим наблюдениям, в мейозе у гаплоидов и аллогаплоидов злаков морфологическая стадия «букета» практически всегда продлена, но полностью блокирована лишь у нескольких генотипов, описанных в настоящей работе. Показано, что нарушения синапсиса продлевают стадию «букета» в мейозе у мутантов дрожжей и мышей (Scherthan et al., 1994; Trelles-Sticken et al., 1999), а также приводят к блоку выхода хромосом из этой конфигурации в асинхронном мейозе у дрожжей (Scherthan et al., 1994).

Ряд косвенных данных позволяет предполагать определенную роль цитоскелета в обеспечении синапсиса гомологов и мейотической рекомбинации: показано, что микротрубочковые яды вызывают нарушения этих процессов (Bennett, Smith, 1979; Fussell, 1987). В связи с этим нужно отметить, что мы не наблюдали изменений в поведении цитоскелета в профазе I при зиготенном блоке по сравнению с другими фенотипами гаплоидов и аллогаплоидов злаков.

Наши наблюдения показывают, что ориентированное расположение унивалентов в ранней прометафазе I (кинетохоры обращены в одну сторону, теломеры — в другую) приводит к появлению на этой стадии аномальных прометафазных фигур, в которых все унивалентны присоединены к полюсу монополярного веретена. Однако в дальнейшем во всех таких клетках строятся биполярные веретена. Это объясняется тем, что в средней прометафазе происходит формирование биполярных центральных фибрилл веретена, представляющих собой пучки противоположно направленных МТ, соединенных (+)-концами (Шамина, 2005). В описываемом фенотипе на это указывают промежуточные прометафазные фигуры, в которых монополярный конус сопутствует хаотичной системе свободных фибрилл. Далее центральные фибриллы веретена взаимодействуют друг с другом и с монополярной прометафазной фигурой. В результате включения «конуса» в систему центральных фибрилл формируется биполярное веретено с резко неравномерным распределением хромосом между полюсами. Этот фенотип хорошо иллюстрирует независимость формирования центральных фибрилл анастрального веретена от хромосом и кинетохорных фибрилл. Кроме того, он демонстрирует наличие в поздней прометафазе процесса консолидации элементов цитоскелета (Шамина и др., 2004), благодаря которому в данном фенотипе формируется одно биполярное веретено, а не монополярное и биполярное автономное (лишенное хромосом; Шамина, 2005).

Важнейшими последствиями описанных аномалий для гаметогенеза гаплоидов и аллогаплоидов являются мейотическая реституция ядер и формирование потенциально жизнеспособных продуктов мейоза. Это происходит благодаря транспорту всех унивалентов к одному полюсу биполярного веретена в анафазе I. Этот механизм реституции ядер известен достаточно давно (Bailey, 1940; цит. по: Данжар, 1950), однако причина монополярного транспорта хромосом оставалась неизвестной. Не определена эта причина также в фенотипе мейомутантов *fusolo* и *solofuso* у *Drosophila* (Bucciarelli et al., 2003). Ранее нам удалось показать, что в мейозе у ППГ первого поколения и пшенично-ржаной аллоплазматической линии монополярный транспорт хромосом

в биполярном веретене осуществлялся по причине аномалии в прометафазе — блока формирования кинетохорных фибрилл веретена. Хромосомы при этом перемещались единой группой к одному из полюсов веретена, скользя по его поверхности плечами (Серюкова и др., 2003). В настоящей работе описан еще один механизм монополярного транспорта хромосом в биполярном веретене, на этот раз вызываемый сочетанием двух аномалий мейотической профазы: асинхронным и арестом хромосом в конфигурации букета.

Авторы признательны Л. В. Высоцкой (НГУ), Г. М. Серюкову (ОмГАУ), Э. Р. Забириной, О. А. Шацкой (КНИИ-ИСХ) и И. Ф. Жимулеву (ИЦИГ СО РАН) за содействие в проведении настоящей работы.

### Список литературы

- Данжар П. 1950. Цитология растений и общая цитология. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 647 с.
- 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. 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., Дорогова Н. В., Серюкова Е. Г., Силкова О. Г. 2003. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. III. Стадии ранней прометафазы. Цитология. 45 (7) : 661—667.
- Шамина Н. В., Ковалева Н. М., Шацкая О. А., Гаврилова Е. Д. 2004. Консолидация цитоскелета при формировании веретена деления в растительной клетке. I. Аномалии, затрагивающие целостность веретена в мейозе. Цитология. 46 (7) : 587—591.
- Шамина Н. В., Шацкая О. А., Соловьева Н. В., Блинова Е. А. 2005. Многополюсные веретена в мейозе у высших растений. Цитология. 48 (2) : 114—119.
- Balaska F., Volkman D., Barlow P. W. 2004. Eukaryotic cells and their Cell Bodies: cell theory revised. Ann. Bot. 94 : 9—32.
- Bennett M. D., Smith J. B. 1979. The effect of colchicine on fibrillar material in wheat meiocytes. J. Cell Sci. 38 : 33—47.
- Bucciarelli E., Giansanti M. G., Bonaccorsi S., Gatti M. 2003. Spindle assembly and cytokinesis in the absence of chromosomes during *Drosophila* male meiosis. J. Cell Biol. 160 : 993—999.
- Fussell C. P. 1987. The Rabl orientation: a prelude for synapsis. In: P. B. Moens (Red.). Cell biology, a series of monographs: meiosis. Orlando, F. L.: Acad. Press. 275—299.
- Iwanaga M. 1984. Discovery of a synaptic mutant in potato haploids and its usefulness for potato breeding. Theor. Appl. Genet. 68 : 87—93.
- Loidl J. 1990. The initiating of meiotic chromosome pairing: the cytological view. Genome. 33 : 759—778.
- Mazia D. 1987. The chromosome cycle and the centrosome cycle in the mitotic cycle. Int. Rev. Cytol. 100 : 49—92.
- Nicklas R. B. 1977. Chromosome distribution: experiments on cell hybrids and *in vitro*. Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B. 277 : 267—276.
- Oliveira C., Foresti F., Rigolino M. G., Tabata Y. A. 1995. Synaptonemal complex formation in spermatocytes of the autotriploid rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Pisces, Salmonidae). Hereditas. 123 : 215—220.
- Rasmussen S. W. 1977. Chromosome pairing in triploid females of *Bombix mori* analyzed three dimensional reconstructions of synaptonemal complexes. Carlsberg Res. Commun. 42 : 163—197.

Scherthan H. 2000. Meiotic telomere distribution and Sertoli cell nuclear architecture is altered in *Atm*- and *Atm/p53*-deficient mice. *Mol. Cell. Biol.* 20 : 7773—7783.

Scherthan H. 2001. A bouquet makes ends meet. *Nature Rev.* 2 : 621—627.

Scherthan H., Bahler J., Kohli J. 1994. Dynamics of chromosome organization and pairing during meiotic prophase of fission yeast. *J. Cell Biol.* 127 : 273—285.

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.

Staiger C. J., Cande W. Z. 1993. The dominant meiotic mutation, *Mei025*, uncouples the microtubule cycle from the chromosome cycle. *Maydica.* 38 : 121—126.

Trelles-Sticken E., Loidl J., Scherthan H. 1999. Bouquet formation in budding yeast: initiation of recombination is not required for meiotic telomere clustering. *J. Cell Sci.* 112 : 651—658.

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.

Zickler D., Kleckner N. 1998. The leptorene-zygotene transition of meiosis. *Ann. Rev. Genet.* 32 : 619—697.

Zickler D., Kleckner N. 1999. Meiotic chromosomes: integrating structure and function. *Ann. Rev. Genet.* 33 : 603—754.

Поступила 10 IV 2006

#### BOUQUET ARREST AND ITS CONSEQUENCES FOR ASYNAPTIC MEIOSIS IN CEREALS — HAPLOIDS AND WIDE HYBRIDS F1

N. V. Shamina,<sup>1,\*</sup> Zh. M. Mukhina,<sup>2</sup> E. I. Gordeeva,<sup>1</sup> P. S. Orlov<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of RAS, Novosibirsk, <sup>2</sup> Institute of Rice, Krasnodar, and <sup>3</sup> Novosibirsk State University;  
\* e-mail: shamina@bionet.nsc.ru

Arrest of chromosomes at bouquet configuration at zygotene leads to meiotic restitution in some haploids and allohaploids in cereals: univalents are transported preferentially to one spindle pole in bipolar spindle because of their oriented position in the beginning of prometaphase.