

ХАОТИЗАЦИЯ ВЕРЕТЕНА ДЕЛЕНИЯ, ФРАГМОПЛАСТА И ТЕЛОФАЗНЫХ ГРУПП ХРОМОСОМ В МЕЙОЗЕ У ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ

© Н. В. Шамина,¹ Н. С. Илющенко² Т. О. Пыльник,² М. Ю. Соловьева,² Ю. Е. Спицына²

¹ Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН, Новосибирск,
и ² Кафедра цитологии и генетики Новосибирского государственного университета;
электронный адрес: shamina@mcb.nsc.ru

Описан феномен распада полностью сформированных системных структур цитоскелета — веретена деления и фрагмопласта — на составляющие элементы и превращение их в сеть дезориентированных фибрилл в ходе клеточного деления. Описано также явление распада и дисперсии в цитоплазме полностью сформированных телофазных групп хромосом, не связанное с хаотизацией структур цитоскелета. Такие аномалии обнаружены в мейозе материнских клеток пыльцы пшенично-пырейных гибридов первого поколения. Хаотизация цитоскелетных структур является нормальным явлением в делении растительной клетки лишь в поздней профазе — ранней прометафазе. На стадиях же метафазы и телофазы она может указывать на нарушение временной регуляции цикла цитоскелета в ходе мейотического деления. Распад телофазных групп хромосом и их возвратное движение к экватору веретена могут указывать на несвоевременное включение процессов прометафазы, в частности активацию хромокинезинов.

Ключевые слова: мейоз, деление клетки, фрагмопласт, материнские клетки пыльцы, веретено деления, телофаза, цитокинез, цитоскелет.

В ходе деления растительной клетки цитоскелет претерпевает серию существенных перестроек из одной системной структуры в другую в зависимости от функций, выполняемых им на различных этапах митоза или мейоза. В отличие от животной клетки растительная клетка характеризуется гораздо большим разнообразием структур цитоскелета, сменяющих друг друга в ходе клеточного деления. Это объясняется прежде всего наличием клеточной стенки, тесно связанной в своем формировании с цитоскелетом, а также определяющей иной, чем в животной клетке, тип разделения цитоплазмы. Выделяют несколько основных структур цитоскелета в делении растительной клетки: радиальные фибриллы, распространяющиеся от поверхности ядерной оболочки, кортикальные интерфазные спирали, препрофазный пучок, перинуклеарная профазная система цитоскелета, веретено деления и фрагмопласт (Goddard et al., 1994). Среди перечисленных структур единственной, общей с животной клеткой структурой является веретено деления, но и оно отличается морфологически структурой полюсов. Механизмы, осуществляющие ход цитоскелетного цикла в делении растительной клетки, изучены недостаточно, в том числе из-за отсутствия в ней морфологически идентифицируемых центросомальных структур (Mazia, 1987; Baluska et al., 2001).

Ряд исследователей в настоящее время считают, что цикл реорганизации цитоскелета в делении растительной клетки осуществляется посредством самоорганизации пучков микротрубочек (МТ) за счет активности ассоциированных с ними белков (Smirnova, Bajer, 1994, 1998;

Franklin, Cande, 1999; Шамина, Сидорчук, 2006). Многие аномалии цитоскелетного цикла, обнаруживаемые в мейозе у высших растений, служат подтверждением этой точки зрения (Шамина, 2005). На некоторых этапах деления клетки последующие структуры цитоскелета строятся после (и в результате) разборки предыдущих, т. е. превращения их в хаотическую сеть фибрилл. Так происходит в поздней профазе — ранней прометафазе, когда распадается профазное веретено в митозе (DeMey et al., 1982; Wang et al., 1991; Smirnova, Bajer, 1994, 1998) или перинуклеарное кольцо в мейозе (Шамина, 2003; Шамина и др., 2003). Из хаотической системы пучков МТ строится затем, после распада ядерной оболочки, bipolarное веретено деления.

В настоящей статье описан аномальный распад на пучки МТ (с их одновременной дезориентацией) двух ключевых для деления растительной клетки структур цитоскелета — веретена деления и фрагмопласта. Можно предположить, что эта аномалия является результатом несвоевременного «включения» гипотетического сигнала к разборке системной структуры цитоскелета. Обсуждается значимость процесса хаотизации цитоскелета в биологии растительной клетки.

Материал и методика

Проведен цитологический анализ хода аномального мужского мейоза в материнских клетках пыльцы пшенично-пырейных гибридов первого поколения (ППГ F1) № 27-511, 27-513, 27-587, 27-537 и 27-645 (*T. aestivum*

сорта Алтайская Нива \times *E. elongatum*), мейотического мутанта *ms4* кукурузы *Zea mays*.

Бутоны на стадии мейоза фиксировали модифицированным фиксатором Навашина (Wada, Kusunoki, 1964), давленые ацетокарминовые препараты пыльников приготавляли по обычной методике. Наблюдения вели с использованием микроскопа Olympus при увеличении 10×100 . Ретуши изображений с помощью графических редакторов не проводили.

Результаты

Ход цитоскелета в тривиальном фенотипе мейоза у отдаленных гибридов злаков. В мейозе у подавляющего большинства исследованных нами отдаленных гибридов злаков первого поколения цикл цитоскелета происходит аналогично тому, как он происходит в мейозе дикого типа. Встречаются же вариации поведения цитоскелета, например формирование развитого перинуклеарного цитоскелетного кольца в поздней профазе (фенотип, характерный для мейоза у пырея) или же редукция перинуклеарной системы (мейоз у пшеницы) (Шамина, 2003). Для того чтобы облегчить понимание аномальных фенотипов, описываемых в дан-

ной статье, мы поместили иллюстрацию хода цикла цитоскелета в обычном фенотипе материнских клеток пыльцы (МКП) пшенично-пырейного гибрида первого поколения (рис. 1). В поздней профазе (хромосомы сохраняют более раннюю морфологию из-за контрольной точки в стадии пахитены) вокруг ядра в меридиональной плоскости строится цитоскелетное кольцо (рис. 1, *a*). После распада ядерной оболочки эта хорошо организованная структура распадается на отдельные пучки МТ, которые превращаются в хаотичную сеть в прометафазе (рис. 1, *b*—*c*). Затем фибрillы цитоскелета с присоединившимися хромосомами (в данном случае — с редукционно ориентированными унивалентами) приобретают биполярную ориентацию, и формируется веретено деления (рис. 1, *d*), которое производит сегрегацию хромосом в анафазе (рис. 1, *e*, *жс*). Центральные фибрillы веретена в телофазе становятся базой для формирования фрагмопласта, на экваторе строится клеточная пластинка (рис. 1, *з*), и фрагмопласт-клеточная пластинка совершают центробежное движение (рис. 1, *и*, *к*). После того как цитокинезный аппарат достигнет мембранны материинской клетки и соприкоснется с ней, формируются дочерние клеточные мембранны. Продукт первого деления мейоза в МКП отдаленных гибридов злаков первого поколения с обычным фенотипом — диада с анеуплоидными ядрами (рис. 1, *л*, *м*).

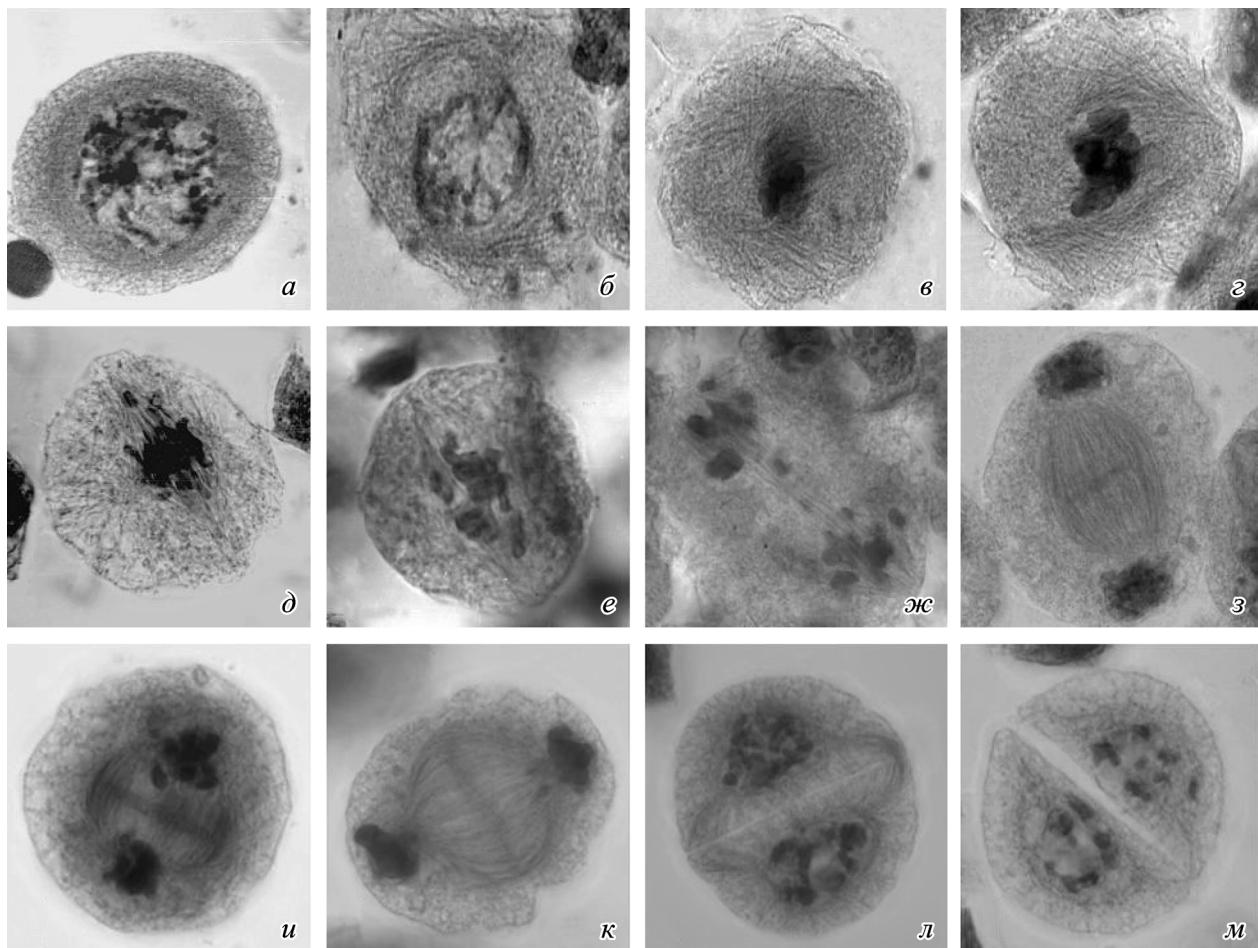


Рис. 1. Ход цитоскелета в тривиальном фенотипе мейоза у пшенично-пырейного гибрида первого поколения.
а — перинуклеарное кольцо цитоскелета в профазе I; *б* — распад перинуклеарного кольца на составляющие пучки МТ; *в* — хаотическая подстадия прометафазы I; *г* — поздняя прометафаза I; *д* — метафаза I; *е* — ранняя анафаза I; *жс* — поздняя анафаза I; *з* — ранняя телофаза I; *и, к* — центробежное движение фрагмопласта/клеточной пластинки; *л* — поздняя телофаза I; *м* — диада.

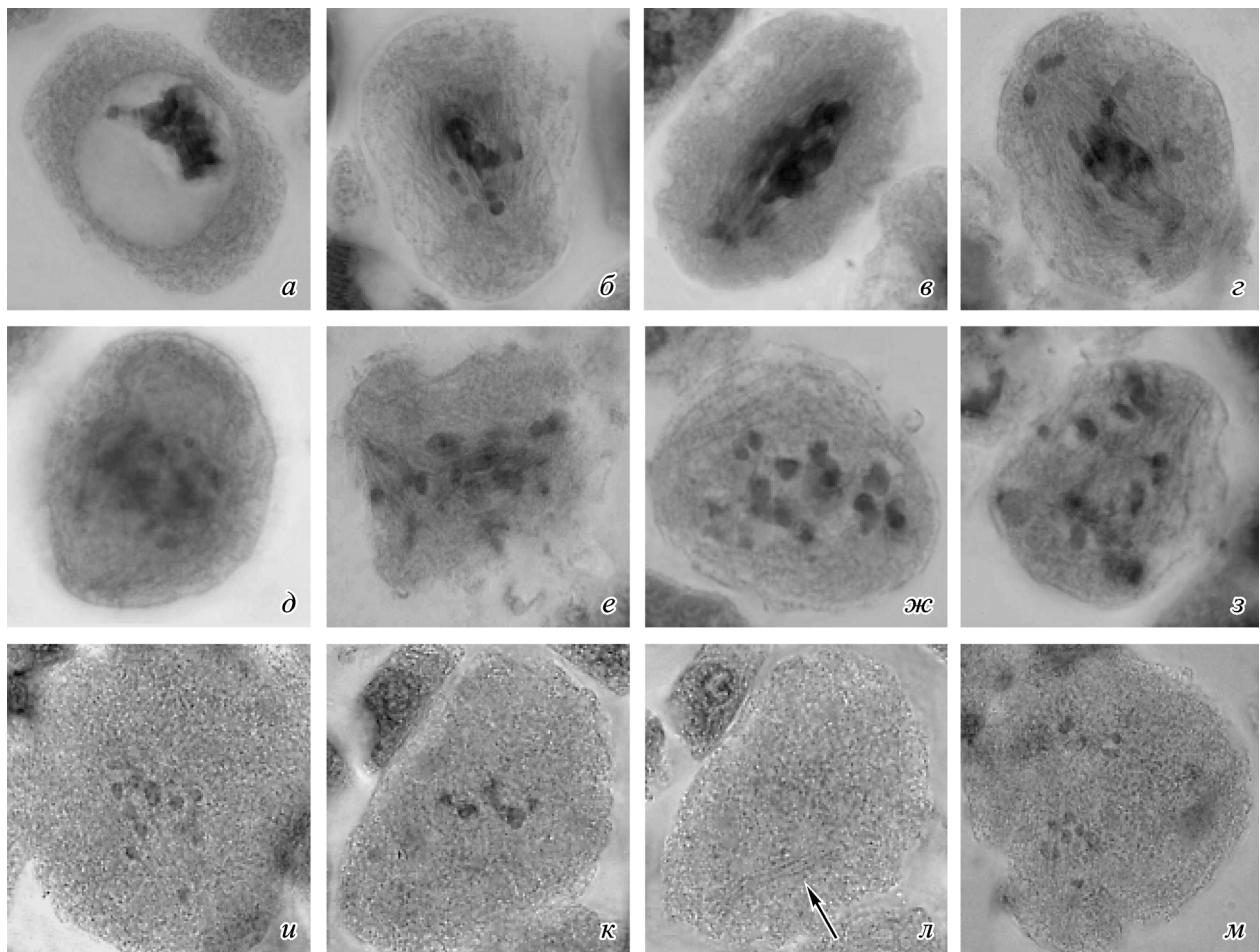


Рис. 2. Распад и хаотизация сформированного веретена деления.

a—з — ход первого деления мейоза в материнских клетках пыльцы (МКП) у ППГ F1 № 27-511; *а* — профаза I; *б* — прометафаза I; *в, г* — сформированное биполярное веретено деления на стадиях условных метафазы I-анафазы I; *д, е* — хаотизация веретена в ходе анафазы I; *ж* — последствия хаотизации веретена в телофазе I; *з* — монада с микроядрами в интеркинезе; *и—м* — хаотизация анафазного веретено в МКП меймутанта *ms4*; *и* — некоординированная анафаза I; *к, л* — два оптических «среза» одной клетки с распавшимся анафазным веретеном; стрелкой отмечен пучок центральных фибрелл веретена; *м* — разбросанные хромосомы в телофазе I.

Распад и хаотизация веретена деления. Ход первого деления мейоза в МКП у ППГ F1 № 27-511, 27-513 (*T. aestivum* и Алтайская Нива×*E. elongatum*) проходит без видимых на световом уровне аномалий лишь до стадии пахитены. Синапсис хромосом, как обнаруживается затем в диакинезе, полностью нарушен, биваленты не формируются. По-видимому, по этой причине в МКП на стадии пахитены происходит арест хромосом в конфигурации букета вплоть до наступления стадии диакинеза (рис. 2, *а*). Перинуклеарное кольцо цитоскелета в данном фенотипе редуцировано (т. е. фенотип не девиантный). Девиантными фенотипами по цитоскелету мы называем те, у которых не происходит укорочения фибрелл радиального цитоскелета при переходе к перинуклеарной системе (рис. 1, *а, б*). После распада ядерной оболочки строится внешне нормальное биполярное веретено деления (рис. 2, *б, в*). Униваленты, как и в прочих случаях асинаптического мейоза, вначале концентрируются в области экваториальной зоны веретена, а затем оказываются разбросанными вдоль веретена на условных стадиях метафазы I—анафазы I (рис. 2, *в, г*). Затем веретено начинает разрыхляться, его фибреллы постепенно теряют биполярную ориентацию, и в условной поздней анафазе веретено приобретает вид хаотичной сети фибрелл с

разбросанными внутри нее унивалентами (рис. 2, *д, е*). В результате телофаза как морфологическая стадия не идентифицируется: отсутствуют телофазные группы хромосом, не наблюдается никаких признаков цитокинеза (фрагмопласт и клеточная пластинка отсутствуют даже в аномальной форме) (рис. 2, *ж*). Результатом такого деления являются монады с микроядрами (рис. 2, *з*). Второе деление мейоза в таких клетках протекает с формированием общего веретена в цитоплазме монады либо нескольких автономных веретен. Частота аномалии — от 40 до 60 % МКП в различных пыльниках.

Аналогичный (если не считать синапсиса гомологичных хромосом) аномальный фенотип обнаружен нами в МКП мейотического мутанта *ms4* кукурузы *Zea mays*. До стадии метафазы I включительно мейоз у мутанта проходит нормально. Формируется биполярное веретено с метафазной пластинкой. Однако с наступлением анафазы во многих клетках (до 25 %) наблюдаются резкие нарушения процесса сегрегации хромосом. Вначале они выражаются в некоординированном движении хромосом, которые перемещаются с разной скоростью, не формируют анафазных групп и оказываются разбросанными в теле веретена (рис. 2, *и*). Затем веретено распадается на отдельные фибреллы, как свободные (фибреллы центрального верете-

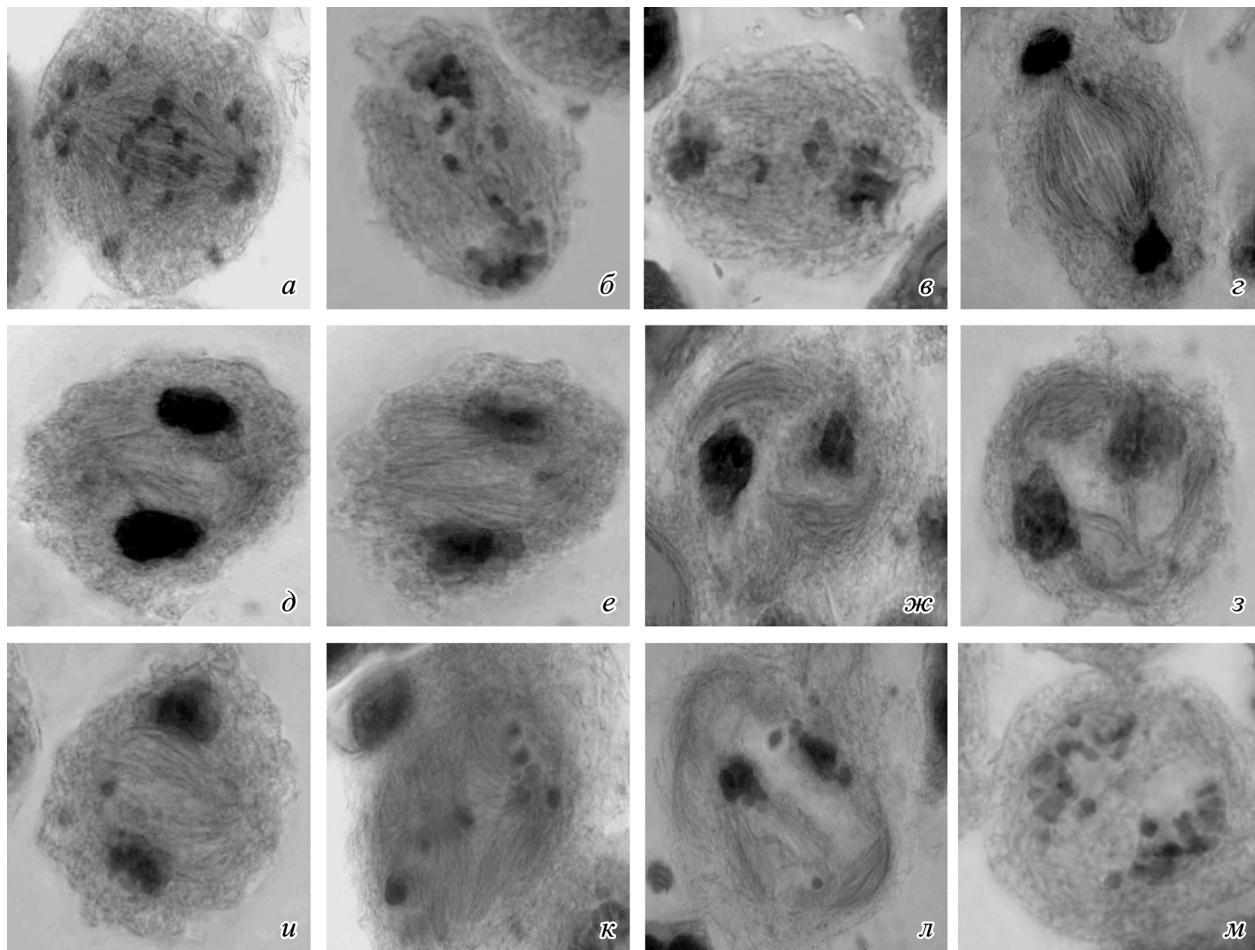


Рис. 3. Распад и хаотизация сформированного фрагмопласта в процессе его центробежного движения в мейозе у ППГ F1 №27-587. *a—в* — ход анафазы I в нормально сформированном биполярном веретене; *г* — нормально сформированный фрагмопласт в телофазе I в начале центробежного движения; *д—л* — хаотизация фрагмопласта в процессе центробежного движения, распад его на отдельные фибрillы и их дезориентация; *м* — монада.

на), так и с прикрепленными хромосомами (рис. 2, *к, л*). Фибрillы теряют параллельную коориентацию в составе веретена, дезориентируются и превращаются в хаотичную сеть. Хромосомы оказываются разбросанными по всему объему клетки (рис. 2, *м*). Продуктом такого деления является монада с микроядрами. Во втором делении мейоза в таких монадах формируется либо несколько веретен деления, либо одно общее. Аномальный распад веретена происходит и во втором делении мейоза с той же частотой, что и в первом. Это может происходить и в тех МКП, которые нормально прошли первое мейотическое деление.

Распад и хаотизация фрагмопласта. В МКП ППГ F1 № 27-587 (*T. aestivum* сорта Алтайская Нива \times *E. elongatum*) мейоз происходит так же, как в обычном фенотипе отдаленных гибридов злаков первого поколения (см. рис. 1), вплоть до стадии средней телофазы (рис. 3, *а—г*). На этой стадии начинается центробежное движение фрагмопласта — клеточной пластинки (рис. 3, *г*).

После начала центробежного движения фрагмопласт теряет целостность, распадаясь на фрагменты (рис. 3, *д—л*). Эти фрагменты могут состоять как из групп целых фибрill фрагмопласта (рис. 3, *д, е, и*), так и из составляющих их пучков МТ (рис. 3, *ж, з, л*). Во втором случае фибрillы разделяются пополам в зоне перекрывания (+)-концов МТ. Фрагменты, на которые распадается фраг-

мопласт, приобретают случайную ориентацию, и фрагмопласт как целостная цитоскелетная структура исчезает, заменяясь хаотичной сетью фибрill. Клеточная пластинка в этом случае не строится или имеет аномальную форму. Дочерние клеточные мембранны либо аномальны (в виде насечек на мембране материнской клетки), либо не формируются. Телофазные группы хромосом также могут распадаться (рис. 3, *к*). Продукт деления клетки с таким фенотипом — двудерная монада или монада с микроядрами, иногда с туннельным цитокинезом (дочерние клеточные мембранны имеют вид сквозного отверстия, рассекающего цитоплазму материнской клетки) (рис. 3, *м*). Во втором делении мейоза в таких клетках формируется общее веретено либо два веретена в общей цитоплазме. Частота аномалии — до 20 %.

Распад и хаотизация телофазных групп хромосом. В мейозе у ППГ F1 № 27-537 и 27-645 (*T. aestivum* сорта Алтайская Нива \times *E. elongatum*) первое деление происходит без аномалий (если не считать унивалентного состояния хромосом) вплоть до ранней телофазы (рис. 4, *а, б*). На этой стадии, как и в тривиальном фенотипе, хромосомы формируют на полюсах веретена компактные анеуплоидные группы. Центральные фибрillы веретена преобразуются во фрагмопласт. Вслед за этим телофазные группы хромосом начинают разрываться, хромосомы отходят друг от друга (рис. 4, *в—д*), чего не

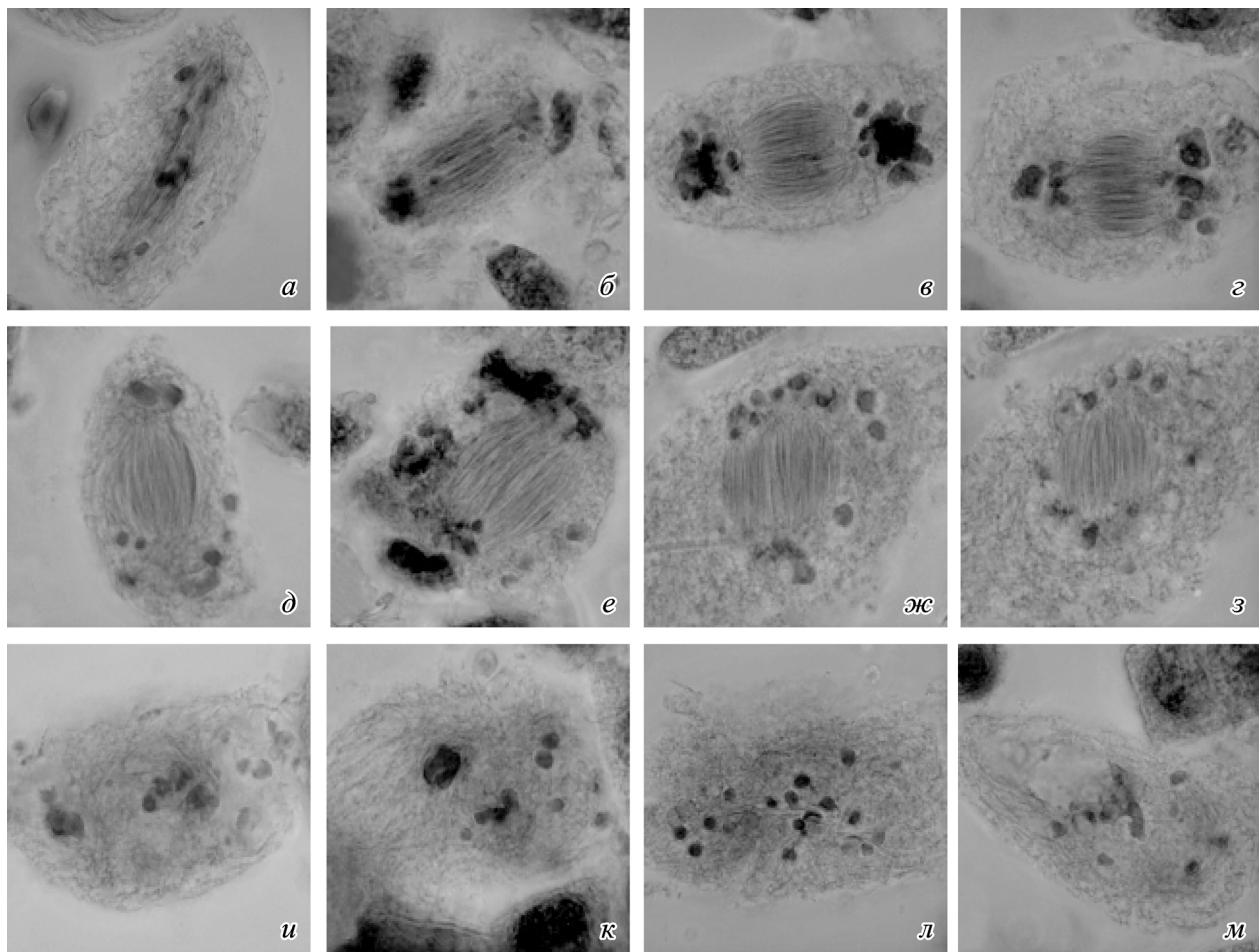


Рис. 4. Распад и хаотизация сформированных телофазных групп хромосом в аномальном мейозе у ППГ F1 № 27-645.
а—анапаза I в биполярном веретене; б—телофаза I с нормально сформированными телофазными группами хромосом; в—д—разрыхление и распад телофазных групп в телофазе I; е—з—возвратное движение унивалентов от полюсов к экватору клетки в телофазе I; и—л—дезорганизация фрагмопласта; м—монада с микронуклеями.

наблюдается в мейозе дикого типа или в тривиальном фенотипе ППГ F1. Чаще всего хромосомы движутся вдоль фибрill фрагмопласта назад, к экваториальной области клетки (рис. 4, е—з). При этом они не соединены с кинетохорными фибрillами, а скользят по поверхности фрагмопласта, взаимодействуя с ним, по-видимому, своими плечами. Фрагмопласт не движется центробежно и не формирует клеточной пластиинки, хотя его фибрillы увеличиваются в числе (рис. 4, е—з). После того как телофазные группы полностью распадаются и хромосомы случайным образом распределяются в цитоплазме, фрагмопласт также распадается и превращается в хаотичную сеть фибрill (рис. 4, и—л). Продуктом такого аномального деления являются монады с микронуклеями (рис. 4, м). Частота аномалии — до 30 % МКП. Этот же аномальный фенотип мы наблюдали также в мейозе у пшениечно-ржаного гибрида первого поколения D-143-6.

Обсуждение

Аномалии деления МКП, обнаруживающиеся в мейозе у отдаленных гибридов, мейотических мутантов, гаплоидов и анеуплоидов высших растений, служат хорошей моделью для изучения морфологических механизмов процесса деления растительной клетки. Весьма информа-

тивен подход, заключающийся в анализе аномалий мейоза для выявления неизвестных стадий цикла реорганизации цитоскелета (Shamina, 2005). Наилучшим методом для такого анализа является фиксация по Навашину с последующей окраской давленых препаратов пыльников ацетокармином или иным общим красителем на белок. Этот метод визуализирует одновременно хромосомы, цитоскелет, ядерную оболочку, зону ядра, клеточную пластиинку и мембранные структуры. Это совершенно необходимо не только для возможно более полного описания фенотипа, но и для определения стадии аномального деления в МКП. Весьма важным преимуществом этого метода для детального анализа хода аномального деления является отсутствие так называемой методической проблемы (*sampling problem*), т. е. потери материала и информации в процессе приготовления препарата. Ацетокарминовые давленые препараты позволяют анализировать все МКП внутри одного пыльника. Это дает важные сведения о самых кратковременных промежуточных стадиях деления синхронизированных клеток, позволяет правильно представить себе последовательность этапов аномального деления, а также анализировать мейоз с низким процентом аномалий. Весьма ценным преимуществом, особенно для анализа аномального клеточного деления, является единообразная ориентация всех МКП на классическом давленом препарате, так что ось деления клетки всегда

располагается параллельно поверхности предметного стекла. Этого невозможно достичь при изготовлении препаратов на полилизиновых стеклах. Итак, информативность классических методов цитологического анализа в данном случае и для данных задач значительно превышает таковую при использовании электронной микроскопии и иммуноокрашивания, у которых методическая проблема весьма ощутима.

Представленные в настоящей статье аномальные фенотипы демонстрируют одинаковый феномен: распад полностью сформированной структуры цитоскелета до того, как она осуществит свою функцию и будет заменена другой в ходе клеточного деления. Что может означать это явление, происходящее в двух различных структурах (веретена и фрагмопласте), которые в нормальном делении сменяют одна другую, но не претерпевают при этом разрушения в виде хаотизации?

В биологии растительной клетки известны процессы, связанные с разборкой сформированных систем или структур цитоскелета на составляющие элементы (фибриллы или пучки МТ) в тех случаях, когда возникает потребность создания новой структуры или необходимость изменения ориентации элементов цитоскелета внутри клетки. Так, хаотизация или рандомизация пучков МТ кортикального цитоскелета происходит при их переориентации в результате различных физиологических воздействий (Yuan et al., 1994; Wymer et al., 1996), под влиянием гормонов (Takahashi et al., 2003b), изменения светового режима (Ueda, Matsuyama, 2000), в ответ на поранение. Вслед за этим из набора случайно ориентированных пучков МТ формируется система кортикальных МТ иной ориентации. Хаотизация кортикальных МТ происходит при морфогенезе ряда органов (Mathur, Chua, 2000; Takahashi et al., 2003a); молекулярные механизмы, лежащие в ее основе, изучаются (см. обзор: Dixit, Суг, 2004).

В делении растительной клетки описаны процессы распада и хаотизации профазных перинуклеарных систем цитоскелета перед построением веретена деления (DeMey et al., 1982; Wang et al., 1991; Smirnova, Bajer, 1994, 1998). В мейозе МКП обнаружено, что элементы хаотизированного перинуклеарного кольца используются для построения следующей за ним цитоскелетной структуры — веретена деления (Шамина, 2003; Шамина и др., 2003).

Хаотизация цитоскелетных структур является одним из условий реорганизации цитоскелета в цикле деления растительной клетки, в онтогенезе или при ответе на различные внешние и внутренние воздействия. Наличие этого процесса в растительной клетке подтверждает гипотезу о том, что в ней реорганизация цитоскелета происходит посредством самосборки его элементов. Эта более высокая «степень свободы» динамики цитоскелета по сравнению с клетками, обладающими центросомой, может объясняться образом жизни организма растения. Отсутствие температурного гомеостаза приводит к частому разрушению цитоскелета под действием пониженных температур и к необходимости его восстановления при повышении температуры. Механические травмы, изменения фоторежима и многие другие факторы вызывают необходимость быстрой переориентации элементов цитоскелета. Повидимому, для решения всех этих задач используется единый механизм — формирование нужной конфигурации цитоскелета из хаотической фигуры.

Таким образом, если хаотизация систем цитоскелета является обычным процессом в ходе его реорганизации, то описанные нами аномалии можно объяснить несво-

временным действием сигнала, запускающего процесс распада цитоскелетной структуры и дезориентацию ее элементов. В норме этот процесс происходит, как отмечено выше, в поздней профазе — ранней прометафазе при распаде перинуклеарных систем цитоскелета — профазного веретена или полярных шапок в митозе (Lambert, Bajer, 1975; DeMey et al., 1982; Wang et al., 1991) либо перинуклеарного кольца в мейозе (Шамина и др., 2003) перед формированием из их элементов (микротрубочковых пучков) веретена деления.

Нарушения последовательности событий в ходе деления растительной клетки были описаны, например несвоевременный запуск цитокинеза (Mok, Peloquin, 1975; Жарков, 1990). Хаотизация метафазного веретена описана в аномальном мейозе у злака *Paspalum*; правда, цитологический анализ авторы провели без визуализации цитоскелета, основывая свои выводы лишь на аномальном поведении хромосом (Pagliarini et al., 1998).

Распад телофазных групп хромосом и возвратное движение хромосом от полюсов к экватору веретена деления, наблюдающиеся в МКП ППГ № 27-537 и 27-645, также весьма любопытны. Движение хромосом в область формирования метафазной пластинки — конгрессия — происходит в поздней прометафазе. Помимо активности кинетохорных фибрил веретена в этом процессе существует также компенсаторный механизм, перемещающий хромосомы и их фрагменты к экватору веретена посредством активности белков — хромокинезинов. Эти транспортные белки локализуются на плечах хромосом и транспортируют их по направлению к (+)-концам микротрубочек (Mazumdar, Misteli, 2005). Результат действия этого механизма конгрессии мы многократно наблюдали в прометафазе асинаптического мейоза, когда редукционно ориентированные униваленты, несущие только одну кинетохорную фибрillу, постепенно группировались на экваторе веретена в подобие метафазной пластинки. Таким образом, распад телофазных групп в аномальном фенотипе ППГ F1 также можно объяснить нарушением временной регуляции мейотического деления, «внеочередной прометафазой» — по аналогии с внеочередным цитокинезом.

Выявление большего количества аномальных фенотипов, затрагивающих временную регуляцию мейоза, их детальный анализ и сопоставление дадут возможность изучить эти процессы и их закономерности. Такая успешная попытка была сделана, в частности, в изучении временной регуляции цитокинеза растительной клетки (Shamina et al., 2009).

Список литературы

- Жарков Н. А. 1990. Аномалии мейоза у пшеницы Мильтурум 553, моносомной по хромосоме 3D. Цитология и генетика. 24 : 7—10.
- 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., Сидорчук Ю. В. 2006. Динамика микротрубочкового цитоскелета в мейозе у высших растений. X. Общая схема цитоскелетного цикла. Цитология. 48 (5) : 427—437.

- Baluska F., Volkmann D., Barlow P. W. 2001. Motile plant cell body: a «bug» within a «cage». *Trends Plant Sci.* 6 : 104—111.
- DeMey J., Lambert A. M., Bajer A. S., Moeremans M., DeBrabander M. 1982. Visualization of microtubules in interphase and mitotic plant cells of *Haemanthus* endosperm with the immunogold staining method. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 79 : 1898—1902.
- Dixit R., Cyr R. 2004. The cortical microtubule array: from dynamics to organization. *Plant Cell.* 16 : 2546—2552.
- Franklin A. E., Cande W. Z. 1999. Nuclear organization and chromosome segregation. *Plant Cell.* 11 : 523—534.
- Goddard R. H., Wick S. M., Silflow C. D., Snustad D. P. 1994. Microtubule components of the plant cell cytoskeleton. *Plant Physiol.* 104 : 1—6.
- Lambert A. M., Bajer A. 1975. Fine structure dynamics of the prometaphase spindle. *J. Microscope Biol. Cell.* 23 : 181—194.
- Mathur J., Chua N. H. 2000. Microtubule stabilization leads to growth reorientation in *Arabidopsis trichomes*. *Plant Cell.* 12 : 465—477.
- Mazia D. 1987. The chromosome cycle and the centrosome cycle in the mitotic cycle. *Int. Rev. Cytol.* 100 : 49—92.
- Mazumdar M., Misteli T. 2005. Chromokinesins: multitalented players in mitosis. *Trends Cell Biol.* 15 : 349—355.
- Mok D. W. S., Peloquin S. J. 1975. Three mechanisms of 2n pollen formation in diploid potatoes. *Can. J. Genet. Cytol.* 17 : 217—225.
- Pagliarini M. S., De Freitas P. M., Takayama S. Y., Batis ta L. A. R. 1998. An original meiotic mutation in *Paspalum regnelli*. *Sex Plant Reprod.* 11 : 17—21.
- Shamina N. V. 2005. Formation of division spindle in higher plant meiosis. *Cell Biol. Internat.* 29 : 309—318.
- Shamina N. V., Zharkov N. A., Omelyanchuk L. V. 2009. Feed-back control of successive meiotic cytokinesis. *Cell Biol. Internat.* 33 : 393—401.
- Smirnova E. A., Bajer A. S. 1994. Microtubule converging centers and the reorganization of interphase cytoskeleton and the mitotic spindle in higher plant *Haemanthus*. *Cell Motil. Cytoskeleton.* 27 : 219—233.
- Smirnova E. A., Bajer A. S. 1998. Early stages of spindle formation and independence of chromosome and microtubule cycles in *Haemanthus* endosperm. *Cell Motil. Cytoskeleton.* 40 : 22—37.
- Takahashi H., Hirota K., Kawahara A., Hayakawa E., Inoue Y. 2003a. Randomization of cortical microtubules in root epidermal cells induces root hair initiation in lettuce (*Lactuca sativa* L.) seedlings. *Plant Cell Physiol.* 44 : 350—359.
- Takahashi H., Kawahara A., Inoue Y. 2003b. Ethylene promotes the induction by auxin of the cortical microtubule randomization required for low-pH-induced root hair initiation in lettuce (*Lactuca sativa* L.) seedlings. *Plant Cell Physiol.* 44 : 932—940.
- 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.
- Wang H., Cutler A. J., Fowke L. C. 1991. Microtubule organization in cultured soybean and black spruce cells: interphase — mitosis transition and spindle morphology. *Protoplasma.* 162 : 46—54.
- 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.

Поступила 28 XI 2009

CHAOTIZATION OF DIVISION SPINDLE, PHRAGMOPLAST, AND TELOPHASE CHROMOSOME GROUPS IN WHEAT×WHEATGRASS F1 HYBRIDS MEIOSIS

N. V. Shamina,¹ N. S. Ilyushchenkova,² T. O. Pyl'nik,² M. Yu. Solov'eva,² Yu. E. Spitsina²

¹ Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine of SB RAS, Novosibirsk,
and ² Department of Cytology and Genetics of Novosibirsk State University;
e-mail: shamina@bionet.nsc.ru

The paper describes the phenomenon of disorganization of completely formed subcellular structures: division spindle, phragmoplast and chromosome telophase groups. These structures disintegrate into their elements (cytoskeletal fibers, chromosomes) that transform into chaotic system. Chaotization of cytoskeleton structures such as prophase spindle in mitosis or perinuclear ring in meiosis is a normal step of wild type plant cell division. Disintegration of division spindle and phragmoplast presumably indicate the abnormality of temporal regulation of cytoskeleton cycle during meiosis. Disintegration of telophase chromosome groups and the migration of the chromosomes backward to the equatorial area might mean the abnormal start of some prometaphase mechanisms, in particular, chromokinesins activation.

Key words: cytokinesis, cytoskeleton, division spindle, meiosis, phragmoplast, plant cell division, pollen mother cells (PMCs).