

УДК 561.143.6

ПЕРЕБІГ МЕЙОЗУ В ГЕНЕТИЧНО МОДИФІКОВАНИХ РОСЛИН ПШЕНИЦІ, ОТРИМАНИХ ЗА *AGROBACTERIUM*-ОПОСЕРЕДКОВАНОЇ ТРАНСФОРМАЦІЇ

А.В. БАВОЛ, І.І. ЛЯЛЬКО, С.С. ВОРОНОВА, О.М. ГОНЧАРУК, О.В. ДУБРОВНА

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: dubrovny@ukr.net*

Досліджено перебіг мейозу в генетично модифікованих рослин пшениці, отриманих за *Agrobacterium*-опосередкованої трансформації клітин калюсних культур сорту Зимоярка. Трансгенні форми характеризувались більшою частотою порушень мейозу порівняно з нетрансгенними рослинами. Відсоток клітин із порушеннями мейозу був найбільшим у трансгенних рослин ліній із низькою насінневою продуктивністю. Рівень цитологічної стабільності ліній, отриманих за використання штаму AGLO з векторною конструкцією pVi2E, вищий порівняно з лініями, трансформованими штамом AGLO з векторною конструкцією pVi-OAT.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., мейоз, трансгенні рослини.

Мейоз — складний, багатоступінчастий процес, який контролюється значною кількістю мейозоспецифічних генів. У нормі мейоз у рослин відбувається практично без порушень. Нормальний перебіг мейозу може порушуватися мутаціями мей-генів, які зумовлені різноманітними чинниками. Одним із них може бути *Agrobacterium*-опосередкована трансформація, за якої фрагменти ДНК (Т-ДНК) інтегруються у рослинний геном, що може призводити до різноманітних мутацій [15, 17]. Виявлено, що виникнення мутацій у трансгенних рослин зумовлене не тільки безпосередньою інтеграцією Т-ДНК і порушенням цілісності генів, а й складним процесом перенесення Т-ДНК в рослинну клітину [3].

Встановлено, що вбудовування Т-ДНК може призвести до появи всього спектра мутацій, описаних класичною генетикою — від точкових мутацій до крупних хромосомних перебудов [13, 14, 18, 19, 22]. За взаємодії агробактерій з рослинними тканинами Т-ДНК здатна вбудовуватися в будь-який ген, у результаті отримують значну кількість мутантів з різними ознаками, у тому числі господарсько-цінними. Водночас, залежно від місця інтеграції Т-ДНК інсерції можуть спричинити ембріональність, чоловічу стерильність, а також часто призводять до стерильності рослин [7, 16, 20].

Відомо, що за трансгенезу інсерція Т-ДНК у функціонально значущі ділянки геному здатна негативно впливати на мейоз і фертильність пилку [11, 16, 21], позначатися на репродуктивній здатності рослин-трансформантів [10, 20]. Описано мутації, що відбуваються на різних стадіях мікро- та макроспорогенезу, а також гаметогенезу [7]. Порушення нормального перебігу мейозу в рослин виявляються у змінах синапсису, заміні першого мейотичного поділу на мітотичний, передчасному

цитокінезі, зміні конденсації хроматину, злипанні й фрагментації хромосом, нездатності хромосом до кон'югації, в утворенні різної кількості унівалентів, неодноточасному й нерівномірному розходженні хромосом до полюсів, формуванні діад і тетрад з мікроядрами, появи поліад [5, 6, 10, 20]. Спостерігаються також аномалії мейозу, пов'язані з апаратом веретена поділу [10]. Порушення перебігу мейозу призводять до зниження насінневої продуктивності генетично модифікованих рослин.

Метою нашої роботи було дослідження перебігу мейозу в генетично модифікованих рослин пшениці, отриманих методом *Agrobacterium*-опосередкованої трансформації клітин калюсних культур *in vitro*.

Методика

Досліджували сучасний високоврожайний сорт м'якої пшениці Зимоярка, який характеризується доволі високим морфогенним потенціалом *in vitro* [2]. Для генетичної трансформації брали калюси, індуковані з апікальних меристем тридобових стерильних проростків, попередньо вирощених *in vitro*. Калюсні культури культивували на середовищі МС з додаванням 2 мг/л 2,4-Д.

Agrobacterium-опосередковану трансформацію проводили згідно з методикою [1] із використанням штаму AGLO і двох векторних конструкцій, одна з яких містить ген синтезу, друга — катаболізму проліну. Векторна конструкція рVi2E містила дволанцюговий РНК-супресор гена проліндегідрогенази (*pdh*), отриманий на основі гена *Arabidopsis* (*dsRNA* suppressor *ProDHI*), а також селективний ген неоміцинофосфотрансферази II (*npt II*) *E. coli*, друга конструкція — бінарний вектор рVi-OAT із цільовим геном — орнітинамінотрансферази *Medicago truncatula* і селективний ген неоміцинофосфотрансферази II (*npt II*) *E. coli*. Обидві конструкції люб'язно надав д-р біол. наук О.В. Кочетов (Інститут цитології і генетики СВ РАН, м. Новосибірськ). Трансгенний статус регенерантів підтверджували методом ПЛР [1].

Матеріалом для досліджень були трансгенні рослини пшениці T₂, 4 лінії сорту Зимоярка (Зимоярка 1, 11, 43, 59), отримані методом *Agrobacterium*-опосередкованої трансформації за використання векторної конструкції рVi2E, та 4 лінії (Зимоярка 154, 161, 169, 175), отримані за використання векторної конструкції рVi-OAT, рослини яких були фертильними в поколінні T₀ і мали нормальний хромосомний набір ($2n = 6x = 42$). У поколіннях T₀ і T₁ лінії зав'язали різні кількості насінин, їх розділили на дві групи: в першу увійшли трансгенні форми, з яких отримано від 20 до 50 насінин на рослину (Зимоярка 43, 59, 161, 175); другу — сформували рослини з числом насінин більш як 50 (Зимоярка 1, 11, 154, 169).

Цитологічний аналіз мейотичних фенотипів проводили на материнських клітинах пилку (МКП). Для кожного варіанта брали по 3—4 колоси, які ще не вийшли з трубки. Фіксували в суміші етанол : льодяна оцтова кислота (3 : 1). Після фіксування пиляки відмивали кілька разів у дистильованій воді і фарбували 2 %-м ацетокарміном. Тимчасові давлені препарати готували за загальноприйнятою методикою [9]. Аналізували всі пиляки, МКП яких знаходилися на стадіях профазі I (П1), метафаз 1 і 2 (М1, М2), анафаз 1 і 2 (А1, А2) та формування тетрад. У діакінезі та метафазі мейозу I вивчали по 15—20 чітких метафазних пластинок, на стадіях ана- й телофаз — не менш як 50 клітин на колос. Стадію тетрад аналізували за використання мікроядерного тесту, на одну рослину аналізували по 150—200 тетрад, визначали мейотичний

індекс. Контролем слугували рослини вихідного сорту Зимоярка (K1) й нетрансгенні рослини R₁ того ж сорту, отримані в культурі *in vitro* (K2). Препарати аналізували за допомогою мікроскопа Amplival (Zeiss) зі збільшеннями 15×40 і 15×100.

Результати та обговорення

Цитологічним аналізом мікроспорогенезу в контрольних рослин сорту Зимоярка встановлено, що мейоз відбувався практично без порушень. Усі рослини мали стандартний хромосомний набір ($2n = 6x = 42$). Хромосомні асоціації в метафазі мейозу I (M1) представлені в основному закритими бівалентами (21_3^m). У нетрансгенних рослин R₁ тільки в шести клітинах виявлено відкриті біваленти ($20_3^p + 1_3^m$; $19_3^p + 2_3^m$) (табл. 1). Усі біваленти розміщувались на екваторі мікроспороцитів, а їх центромери орієнтувались до полюсів веретена поділу. Клітин з унівалентами у рослин вихідного сорту не спостерігали, у нетрансгенних рослин R₁ виявлено лише 1 клітину з унівалентами ($20_3^p + 2^1$), що відповідало нормальному перебігу мейозу. На стадіях ана- й телофаз обох мейотичних поділів лише в окремих клітинах були одиничні фрагменти, частота яких у сорту становила 0,5 % (табл. 2), у нетрансгенних рослин R₁ — 1,7 %, що втричі вище порівняно з рослинами сорту, проте не перевищує норму для цитологічно стабільних форм. Нормальні тетради формувались у гніздах пиляків синхронно, кількість клітин із мікроядрами не перевищувала 1,5 %. Отже, отримані дані підтвердили, що мейоз у контрольних рослин відбувався без порушень.

Дослідження перебігу мейозу у генетично модифікованих рослин пшениці дало змогу встановлювати рівень їх цитологічної стабільності. Для визначення асоціацій хромосом аналіз проводили на стадіях діакінезу й метафазі мейозу I, відмічали наявність відкритих бівалентів, уні- й мультівалентів. На стадіях анафаз I і 2 визначали характер розходження хромосом до полюсів веретена поділу. Аномалії мейозу на цих стадіях виявлялись відставанням окремих хромосом, утворенням мостів і фрагментів. На останній стадії досліджували тетради за наявністю мікроядер чи інших порушень і визначали мейотичний індекс, що є показником нормального перебігу мейозу та стабільності генотипів [8].

Результати вивчення поведінки хромосом у метафазі мейозу I у генетично модифікованих ліній наведено в табл. 1. З'ясовано, що в усіх генотипів утворювались бівалентні асоціації, представлені переважно закритими бівалентами (21^m), що свідчить про високу інтенсивність кон'югації гомологічних хромосом. Відкриті біваленти ($20_3^p + 1_3^m$ або $19_3^p + 2_3^m$) в кількості від 1 до 3 (рисунок, а) траплялися практично усіх генотипів. Поява відкритих бівалентів свідчила про ослаблення синапсису, проте доведено, що десинапсис не чинив негативного впливу на перебіг мейозу [5]. Дослідники зазначали, що в наступних поколіннях мейоз стабілізувався і кількість відкритих бівалентів могла зменшуватись [12].

Основним типом порушень на стадії M1 є наявність унівалентних хромосом, що вказує на асинапсис (відсутність кон'югації) між гомологічними хромосомами, це призводить до аномалій мейозу на подальших стадіях [5]. У наших дослідженнях ми спостерігали в основному мікроспороцити з двома ($20^p + 2^1$) і тільки у лінії Зимоярка 169 — клітини з чотирма унівалентами ($19^p + 4^1$) (див. рисунок, б). Як правило, унівалентні хромосоми розміщувались за межами метафазної пластинки

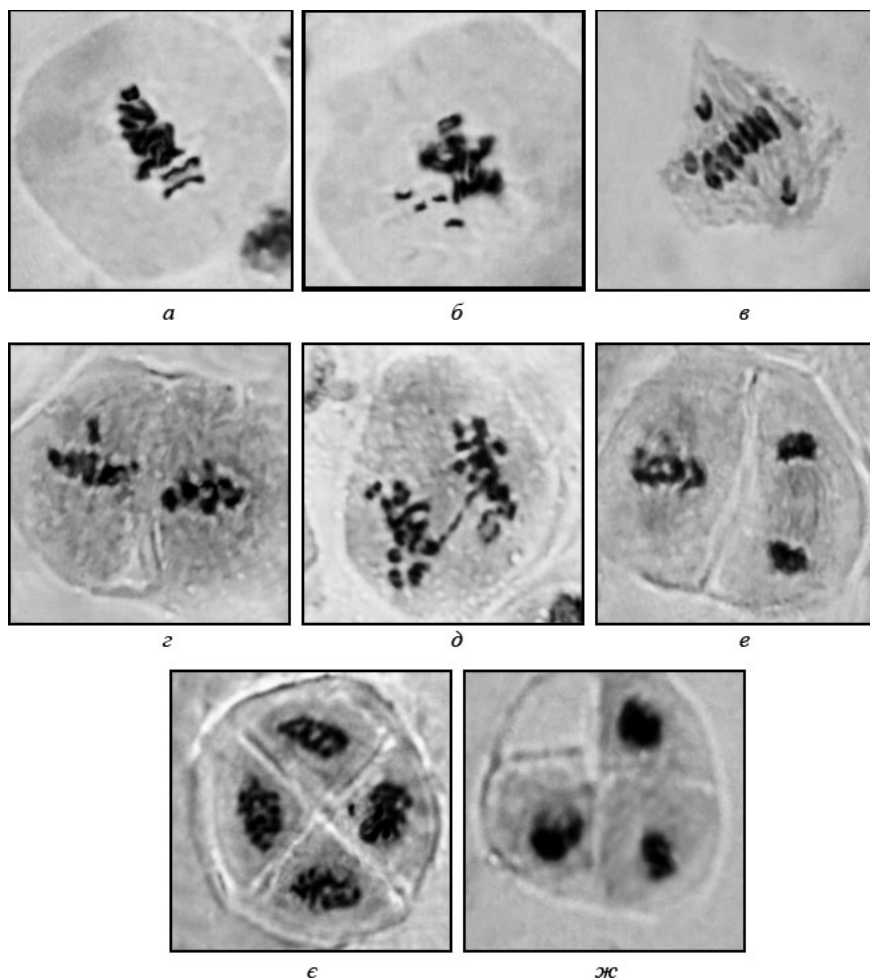
ТАБЛИЦА 1. Тип конъюгации хромосом в М1 у трансгенных линий пшеницы

Генотип	Кількість рослин, шт.	Кількість метафаз, шт.	Метафаза 1			
			Клітини з бівалентами, шт.		Клітини з унівалентами	
			закритими	відкритими	шт.	%
Контроль 1	5	55	—	—	—	—
Контроль 2	5	58	$20^{n_3} + 1^{n_3}$ (5)	$19^{n_3} + 2^{n_3}$ (1)	$20^{n_3} + 2^1$ (1)	1,7
Векторна конструкція рВі2Е						
Зимоярка 1	4	49	$20^{n_3} + 1^{n_3}$ (9)	$19^{n_3} + 2^{n_3}$ (1)	—	—
Зимоярка 11	3	45	$20^{n_3} + 1^{n_3}$ (8)	$19^{n_3} + 2^{n_3}$ (3)	$19_3 + 1^{n_3} + 2^1$ (3)	6,7
Зимоярка 43	3	47	$19^{n_3} + 2^{n_3}$ (12)	—	$19^{n_3} + 1^{n_3} + 2^1$ (9)	19,2
Зимоярка 59	4	51	$20^{n_3} + 1^{n_3}$ (6)	$19^{n_3} + 2^{n_3}$ (7)	$20^{n_3} + 2^1$ (7)	13,7
Векторна конструкція рВі-ОАГ						
Зимоярка 154	3	41	$20^{n_3} + 1^{n_3}$ (11)	—	$20^{n_3} + 2^1$ (3)	7,3
Зимоярка 161	3	46	$19^{n_3} + 2^{n_3}$ (5)	$18^{n_3} + 3^{n_3}$ (9)	$20^{n_3} + 2^1$ (9)	19,6
Зимоярка 169	3	48	$19^{n_3} + 2^{n_3}$ (14)	—	$19^{n_3} + 4^1$ (5), $19^{n_3} + 1^{n_3} + 2^1$ (2)	14,6
Зимоярка 175	4	49	$20^{n_3} + 1^{n_3}$ (9)	$19^{n_3} + 2^{n_3}$ (9)	$20^{n_3} + 2^1$ (10)	20,4

Примітка. В дужках — кількість клітин, проаналізованих із даною асоціацією; n_3 — закриті біваленти; n_3 — відкриті біваленти; 2^1 — два уніваленти.

ТАБЛИЦЯ 2. *Порушення мейозу на стадіях А1 та А2*

Генотип	Кількість клітин, шт.	Клітини з порушеннями, %	З них, %					Асинхронний поділ
			Відсталі хромосоми	Фрагменти	Мости	Викид хромосом	Викид хромосом	
Контроль 1	370	0,5	—	—	0,5	—	—	—
Контроль 2	350	1,7	—	—	1,7	—	—	—
Векторна конструкція рВі2Е								
Зимоярка 1	250	2,0	—	1,2	—	—	—	0,8
Зимоярка 11	260	6,5	—	4,6	1,9	—	—	—
Зимоярка 43	290	7,2	1,0	3,1	1,4	—	—	1,7
Зимоярка 59	300	17,4	2,3	9,7	3,7	1,7	—	—
Векторна конструкція рВі-ОАТ								
Зимоярка 154	240	3,7	—	2,9	0,8	—	—	—
Зимоярка 161	250	11,6	2,4	5,6	3,2	0,4	—	—
Зимоярка 169	250	9,2	—	3,6	2,8	1,6	—	1,2
Зимоярка 175	230	10,4	0,4	4,4	2,2	—	—	3,4



Порушення мейозу в клітинах генетично модифікованих рослин пшениці:

a — відкриті біваленти; *б* — наявність 4 унівалентів; *в* — метафаза I з викидом хромосом; *г* — метафаза 2 з викидом хромосом; *д* — множинні порушення в анафазі I (міст, викид хромосом, відстала хромосома); *е* — анафаза 2 з асинхронним поділом; *є* — тетрада з мікроядром; *жс* — тетрада з відсутньою мікроспорою

і не брали участі в її формуванні. Іншим порушенням на стадіях метафаз 1 і 2 була наявність клітин із викидом хромосом (див. рисунок, *в, г*).

Порушення, що спостерігали на стадіях A1, представлені відсталими хромосомами, фрагментами, мостами, викидом хромосом (див. рисунок, *д*). Кількість таких клітин у різних ліній змінювалась від 2,0 до 17,4 % (див. табл. 2). З фрагментів та (або) цілих відсталих хромосом, що не відходили разом з іншими до полюсів і залишалися в цитоплазмі, в тетрадах на стадії T2 утворювались мікроядра. Основними порушеннями на стадії A2 також було відставання або викид хромосом. Крім того, на стадіях ана- й телофаз виявляли клітини з асинхронним поділом, коли в одній клітині проходила пізня анафаза/рання телофаза, а в другій — метафаза (див. рисунок, *е*). Частота таких клітин у ліній була різною і змінювалась від 0,8 до 3,4 % (див. табл. 2).

На останній стадії мейозу утворювались тетради, що з часом розпадались на окремі одноядерні мікроспори, з яких у подальшому формувалась пилок. Порушення на стадіях M1, A1, A2 призводять до утворен-

ня мікроядер (див. рисунок, ε) чи інших аномалій у тетрадах, появи пентад, іноді — поліад. Тетради з мікроядрами виявляли з різною частотою в усіх проаналізованих лініях (табл. 3). Найбільша кількість таких клітин (28,1 %) була у лінії Зимоярка 175, найменша (0,7 %) — у лінії Зимоярка 1. Крім того, в окремих ліній (Зимоярка 161, 169) статистично достовірно визначено тетради, в яких одна чи дві мікроспори були відсутні (див. рисунок, ж). Кількість таких клітин не перевищувала 3 %. Появу в тетрадах без'ядерних мікроспор деякі дослідники пояснюють наявністю в М1 або М2 автономного веретена, відсутністю кінетохорних фібрил чи аномальним передчасним цитокінезом у профазі 2 [4, 12]. У кінцевому результаті це може призводити до зниження фертильності або повної стерильності пилку.

В результаті дослідження мейотичного індексу встановлено, що три з проаналізованих ліній мають високий індекс — 90—99 % (лінії Зимоярка 1, 11, 154); дві — знижений (75—78 %, лінії Зимоярка 43, 59) і три — низький (68—72 %, лінії Зимоярка 161, 169, 175) (див. табл. 3). Високий мейотичний індекс властивий цитологічно стабільним формам із нормальним перебігом мейозу, формуванням тетрад без порушень, що зумовлює в подальшому утворення життєздатного пилку. За роками відтворення трансгенні рослини цих ліній за тривалістю фенологічних стадій росту практично не відрізнялися від контрольних рослин пшениці сорту Зимоярка. Це свідчить на користь стабілізації функціонування геному в цілому в потомства первинних трансформантів уже в наступному поколінні. Знижений індекс характерний для стабільних форм із певною кількістю порушень у метафазі, низький — свідчить про підвищений рівень порушень на стадіях М1—А2 і є показником нестабільності таких генотипів.

Доведено, що інтеграція Т-ДНК у геном рослин за *Agrobacterium*-опосередкованої трансформації не є сайтспецифічною і носить випадко-

ТАБЛИЦЯ 3. Аналіз стадії тетрад і визначення мейотичного індексу

Генотип	Стадія тетрад				Мейотичний індекс, %
	Кількість клітин, шт.	З них			
		норма	з мікроядрами, %	відсутні мікроспори, %	
Контроль 1	563	561	0,3±0,2	—	99,6±0,2
Контроль 2	593	586	1,2±0,4	—	98,8±0,5
Векторна конструкція pVi2E					
Зимоярка 1	579	572	0,7±0,4	0,2±0,2	99,1±0,4
Зимоярка 11	498	455	7,6±1,2	1,0±0,4	91,4±1,3
Зимоярка 43	501	393	19,8±1,8	1,8±0,6	78,4±1,8
Зимоярка 59	495	376	21,2±1,8	2,8±0,7	75,9±1,9
Векторна конструкція pVi-OAT					
Зимоярка 154	505	459	8,3±1,2	0,8±0,4	90,9±1,3
Зимоярка 161	496	337	30,2±2,1	1,8±0,6	67,9±4,4
Зимоярка 169	537	387	26,1±1,9	1,9±0,6	72,1±1,9
Зимоярка 175	598	418	28,1±1,8	2,0±0,6	69,9±1,9

вий характер, що призводить до різного роду мутацій і хромосомних перебудов геному рослин, які можуть позначатися на репродуктивній здатності рослин трансформантів [10, 15, 17, 20]. Вбудовування в геном трансформантів пшениці генетичних конструкцій з використанням *Agrobacterium*-опосередкованої трансформації також позбавлене специфічності і може призводити до різних структурних змін їх хромосом. Ці зміни незначно позначаються на морфології рослин, але різною мірою порушують перебіг мейозу, що призводить до різного ступеня зниження зав'язування насіння. Так, у ліній відсоток клітин із порушеннями в рази перевищує контрольні показники.

Отже, аналіз перебігу мейозу в генетично модифікованих рослин пшениці засвідчив, що трансгенні форми характеризуються більшою частотою порушень мейозу порівняно з нетрансгенними рослинами. Проаналізовані лінії різняться за рівнем цитологічної стабільності: 37,5 % (3) ліній цитологічно стабільні, характеризуються нормальним перебігом мейозу; 25 % (2) також стабільні, але з незначними порушеннями мейозу; 37,5 % (3) — генетично нестабільні, зі значними порушеннями мейозу. Встановлено, що відсоток клітин із порушеннями мейозу найбільший у трансгенних рослин ліній, які характеризувались низькою насінневою продуктивністю. Результати досліджень підтвердили, що рівень цитологічної стабільності ліній, отриманих за використання штаму AGLO з векторною конструкцією pVi2E, вищий порівняно з лініями, трансформованими штамом AGLO з векторною конструкцією pVi-OAT. Можливо, це пов'язано з неспецифічним вбудовуванням генетичної конструкції за використанням *Agrobacterium*-опосередкованої трансформації в геном пшениці, що різною мірою порушує перебіг мейозу та є основною причиною неоднакової відтворюваності трансгенних ліній [5].

1. Бавол А.В., Воронова С.С., Дубровна О.В. Оптимізація *Agrobacterium*-опосередкованої трансформації калюсних культур пшениці // Физиология растений и генетика. — 2015. — 47, № 1. — С. 58—65.
2. Гончарук О.М., Бавол А.В., Дубровна О.В. Морфогенетичний потенціал високопродуктивних сортів озимої пшениці в культурі апікальних меристем пагонів // Фактори експериментальної еволюції організмів: Зб. наук. праць. — К.: Логос, 2011. — Т. 11. — С. 237—242.
3. Дейнеко Е.В., Загорская А.А., Шумный В.К. Т-ДНК-индуцированные мутации у трансгенных растений // Генетика. — 2007. — 43, № 1. — С. 5—17.
4. Жарков Н.А. Аномалии мейоза у пшеницы Мильтурум 553, моносомной по хромосоме 3D // Цитология и генетика. — 1990. — 24, № 5. — С. 7—10.
5. Лемеш В.А., Саматадзе Т.Е., Гузенко Е.В. и др. Особенности развития и репродукции трансгенных растений льна-долгунца // Онтогенез. — 2014. — 45, № 6. — С. 406—411.
6. Лісовська Т.П., Кузьмішина Г.І., Коцун Л.О. та ін. Мейотична мутація томату, що порушує конденсацію хроматину // Фактори експериментальної еволюції організмів. Зб. наук. праць. — К.: Логос, 2014. — Т. 14. — С. 125—129.
7. Миляева Э.Л., Гурко Н.Ф., Баврина Т.В. и др. Особенности развития мужской репродуктивной сферы инсерционного мутанта табака TPD1 с продолжительным периодом цветения // Физиология растений. — 2002. — 42, № 4. — С. 526—534.
8. Орловская О.А., Леонова И.Н., Салина Е.А., Хотылева Л.В. Особенности поведения хромосом в мейозе у линий мягкой пшеницы с интрогрессией генетического материала тетраплоидных видов рода *Triticum* // Экол. генетика. — 2015. — XIII, № 1. — С. 16—22.
9. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М.: Колос, 1988. — 280 с.
10. Сидорчук Ю.В., Дорогова Н.В., Дейнеко Е.В., Шумный В.К. Преждевременный цитокinesis в материнских клетках пыльцы трансгенных растений табака (*Nicotiana tabacum* L.) // Цитология. — 2008. — 50, № 5. — С. 447—451.
11. Сидорчук Ю.В., Загорская А.А., Дейнеко Е.В. и др. Т-ДНК-индуцированные аномалии цветков и мужская стерильность у трансгенных растений табака: морфологический и цитологический анализ // Цитология и генетика. — 2000. — 34, № 6. — С. 3—8.

12. Шамина Н.В. Диагностикум аномалий растительного мейоза по его продуктам // Цитология. — 2006. — **48**, № 6. — С. 486—494.
13. Шахбазов А.В., Яковлева Г.А., Родькина И.А., Картель Н.А. Плейотропные эффекты гена хитиназы из *Serratia plymuthica* в трансгенном картофеле // Цитология и генетика. — 2008. — **42**, № 2. — С. 3—9.
14. Castle L.A., Errampalli D., Atherton T.L. et al. Genetic and molecular characterization of embryonic mutants identified following seed transformation in *Arabidopsis* // Mol. Gen. Genet. — 1993. — **241**, N 5/6. — P. 504—514.
15. Choi H.W., Lemaux P.G., Cho M. High frequency of cytogenetic aberration in transgenic oat (*Avena sativa* L.) plants // Plant Sci. — 2000. — **156**, N 1. — P. 85—94.
16. Errampalli D., Patton D., Castle L. et al. Embryonic lethals and T-DNA insertional mutagenesis in *Arabidopsis* // Plant Cell. — 1991. — **3**, N 2. — P. 149—157.
17. Latham J.R., Wilson A.K., Steinbrecher R.A. The mutational consequences of plant transformation // J. Biomed. Biotech. — 2006. — **2006** (Article ID 25376). — P. 1—7.
18. Laufs P., Autran D., Traas J. A chromosomal paracentric inversion associated with T-DNA integration in *Arabidopsis* // Plant J. — 1999. — **18**, N 2. — P. 131—139.
19. Negruk V., Eisner G., Lemieux B. Addition-deletion mutations in transgenic *Arabidopsis thaliana* generated by the seed co-cultivation method // Genome. — 1996. — **39**, N 6. — P. 1117—1122.
20. Peirson B.N., Bowling S.E., Makaroff Ch. A defect in synapsis causes male sterility in a T-DNA-tagged *Arabidopsis thaliana* mutant // Plant J. — 1997. — **11**, N 4. — P. 659—669.
21. Shamina N.V., Dorogova N.V., Sidorchuk I.V. et al. Abnormalities of meiotic division caused by T-DNA taget mutation in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) // Cell Biol. Int. — 2001. — **25**, N 4. — P. 367—369.
22. Tax F.E., Vernon D.M. T-DNA-associated duplication/translocations in *Arabidopsis*. Implications for mutant analysis and functional genomics // Plant Physiol. — 2001. — **126**, N 4. — P. 1527—1538.

Отримано 05.10.2015

ПРОТЕКАНИЕ МЕЙОЗА У ГЕНЕТИЧЕСКИ МОДИФИЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ, ПОЛУЧЕННЫХ ПРИ *AGROBACTERIUM*-ОПОСРЕДОВАННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ

А.В. Бавол, И.И. Лялько, С.С. Воронова, О.М. Гончарук, О.В. Дубровная

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Исследовано протекание мейоза у генетически модифицированных растений пшеницы, полученных при *Agrobacterium*-опосредованной трансформации клеток каллюсных культур сорта Зимоярка. Трансгенные формы характеризовались большей частотой нарушений мейоза по сравнению с нетрансгенными растениями. Процент клеток с нарушениями мейоза был наибольшим у трансгенных растений линий с низкой семенной продуктивностью. Уровень цитологической стабильности линий, полученных при использовании штамма AGLO с векторной конструкцией pBi2E, выше по сравнению с линиями, трансформированными штаммом AGLO с векторной конструкцией pBi-OAT.

THE PASSING OF MEIOSIS IN GENETICALLY MODIFIED WHEAT PLANTS OBTAINED BY *AGROBACTERIUM*-MEDIATED TRANSFORMATION

A.V. Baval, I.I. Lyalko, S.S. Voronova, O.M. Goncharuk, O.V. Dubrovna

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The passing of meiosis in genetically modified wheat plants obtained by *Agrobacterium*-mediated transformation of cells of callus cultures Zimoyarka variety has been investigated. It is found that transgenic forms are characterized by a higher frequency of meiosis disturbances in comparison with non-transgenic plants. It is shown that the percentage of cells with impaired meiosis was highest in transgenic plants of lines that have low seed productivity. The level of cytological stability in the lines obtained by using strain AGLO with a vector construct pBi2E, higher than in lines transformed by strain AGLO with the vector construct pBi-OAT.

Key words: *Triticum aestivum* L., meiosis, transgenic plants.