

UDC 635.64: 631.523.575

INFLUENCE OF HIGH MOUNTAIN ECOLOGICAL CONDITIONS ON VARIABILITY OF RECOMBINATION AND CYTOLOGICAL PARAMETERS OF MEIOSIS IN TOMATO F₁ HYBRIDS

Samovol O.P., Kondratenko S.I., Mogilnay O.M.

Institute of Vegetable and Melon Growing of National Academy of Agricultural Sciences of Ukraine
Instytutska str., 1, vill. Seleksiine, Kharkiv rg., Ukraine, 62478

E-mail: ovoch.iob@gmail.com

<https://doi.org/10.32717/0131-0062-2021-69-24-35>

Objective. To identify the influence of extreme factors of three ecological niches of the highlands of the Western Pamirs on the displacement of Mendelian cleavage and variability of recombination parameters by linked and unlinked marker genes, as well as on the frequency of terminal and interstitial chiasms in interspecific F₁ tomato hybrids. **Methods.** Genetic analysis of recombination parameters of meiosis, cytological assessment of chiasm frequency, assessment of pollen fertility and number of formed seeds in the fetus, statistical data processing (Pearson's χ^2 criterion, Student's t-test). **Results.** As part of solving the problem of available recombination and genotypic variability, the influence of ecological conditions of three areas of the high Western Pamirs (Vanch, Khorog and Ishkashim), located at different altitudes (2300, 2320 and 2600 meters) on recombination, as well as on reproductive and converting meiosis functions in interspecific F₁ tomato hybrids. There is a direct relationship between the frequency of interstitial chiasms, the variability of recombination parameters of meiosis and the cumulative effect of the identified factors in these ecological niches, including natural radiation at the soil level of the experimental plot and reproductive organs of hybrid plants, solar radiation intensity by zones of the spectrum of UV, PHAR, IR and average monthly temperature. **Conclusions.** According to the analysis of the results of the research, it was found that the ecological conditions of three alpine regions of the Western Pamirs – Vanch, Khorog and Ishkashim initiated the variability of meiotic and postmeiotic processes in our studied interspecific F₁ hybrids. Therefore, these conditions may be a highly effective exogenous induction factor that can increase the available values of recombination and cytological parameters of meiosis.

Keywords: ecological niches, interspecific hybrids, recombination and cytological parameters of meiosis, ecoelements, ecosystems

ВПЛИВ ВИСОКОГІРНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ УМОВ НА МІНЛИВІСТЬ РЕКОМБІНАЦІЙНИХ І ЦИТОЛОГІЧНИХ ПАРАМЕТРІВ МЕЙОЗА У ГІБРИДІВ F₁ ТОМАТА

Самовол О.П., Кондратенко С.І., Могильна О.М.

Інститут овочівництва і баштанництва НААН

вул. Інститутська, 1, сел. Селекційне, Харківська обл., Україна, 62478

E-mail: ovoch.iob@gmail.com

Мета. Виявити вплив екстремальних чинників трьох екологічних ніш високогірних районів Західного Паміру на зміщення менделівського розщеплення і мінливість рекомбінаційних параметрів за зчепленими і незчепленими маркерними генами, а також на частоту термінальних та інтерстиціальних хіазм у міжвидових гібридів F₁ томата. **Методи.** Генетичний аналіз рекомбінаційних параметрів мейозу, цитологічна оцінка частоти хіазм, оцінка фертильності пилку і кількості сформованого насіння у плоді, статистична обробка даних (критерій χ^2 Пірсона, *t*-критерій Стюдента). **Результати.** В рамках вирішення проблеми доступної рекомбінаційної і генотипової мінливості вивчено вплив екологічних умов трьох районів високогірного Західного Паміру (Ванч, Хорог і Ішкашим), розташованих на різній висоті над рівнем моря (2300, 2320 і 2600 метрів) на рекомбінацію, а також на відтворюючу і перетворюючу функції мейозу у міжвидових гібридів F₁ томата. Встановлено прямий зв'язок між частотою інтерстиціальних хіазм, мінливістю рекомбінаційних параметрів мейозу і сукупною дією виявлених факторів у зазначених екологічних нішах, у тому числі – природної радіації на рівні ґрунту експериментальної ділянки і репродуктивних органів гібридних рослин, інтенсивності сонячної радіації по зонам спектру УФ,

ФАР, ІЧ та середньомісячної температури. **Висновки.** Згідно аналізу результатів проведених досліджень встановлено, що екологічні умови трьох високогірних районів Західного Паміру – Ванч, Хорог і Ішкашим ініціювали мінливість мейотичних і постмейотичних процесів у вивчених нами міжвидових гібридів F₁. Тому ці умови сумарно можуть виявитися високоефективним екзогенним індукційним фактором, який може підвищити наявні значення рекомбінаційних та цитологічних параметрів мейозу.

Ключові слова: екологічні ніші, міжвидові гібриди, рекомбінаційні та цитологічні параметри мейозу, екоелементи, екосистеми

Актуальність. Вважається, що для управління рекомбінаційною і генотиповою мінливістю, крім широкого застосування вже відомих штучно створюваних основних ендегенних (Dolgin, E., 2008; Wu, C. et al., 2008; Naranjo, T., 2015; Wu, H.Y., Burgess, S.M., 2006) і екзогенних (Khlebova, L.P., 2010; Samovol, O.P. et al., 2017; Feller, U. et al., 2015; Gulfishan, V. et al., 2012) факторів, дуже важливо проводити пошук нових інтегрованих підходів і шляхів, які своїм корінням сягають у далеке еволюційне минуле.

З цієї точки зору встановлення можливих причин, які призводили у минулому до “вибухоподібного” протікання еволюційного процесу, дозволить у сучасних умовах намітити нові високогірні екологічні ніші та виміряти у них показники екстремальних факторів природного середовища, які можуть виявитися досить ефективними індукторами мутацій і рекомбінацій (Zhuchenko, A.A., 2010). І у цьому сенсі, на думку автора, значний інтерес представляють гірські умови, які об'єднують величезний спектр факторів (високі коливання температур і УФ-випромінювання, підвищений фон радіації, особливі режими вологості та ін.), які проявляються у біологічній реакції рослин (збільшенні перехресного запилення у самозапилюваних рослин, підвищенні стерильності пилку, формуванні більшого числа мікроекотипів, порушенні кон'югації хромосом, збільшенні швидкості мутаційних і рекомбінаційних змін і, особливо, у прискоренні видоутворення).

Аналіз останніх досліджень. За твердженням Благовіщенського А.В., видоутворення у рослин прискорюються у тих областях, де для них природа створила крайні умови існування (гори або пустелі). Аналогічне висловлювання є у відомого еволюціоніста, систематика, генетика, селекціонера, еколога, географа та великого фахівця з культурних рослин Сінської Е.Н.: «Інтенсивність видоутворюючого процесу збільшується там, де є велика різноманітність екологічних ніш, як це буває у гірських країнах» (Filatenko A.A., 2010). Спонтанні процеси, які змінюють ландшафти і антропогенні навантаження у

високогірній екосистемі Паміро-Алаю, досить швидко формують екоелементи («первинні формують вузли»), які після виходу на самостійну еволюційну арену нерідко формують не тільки екотипи, а й нові екосистеми (Safarov, N.M., 2017).

Згідно з літературними даними, поява за короткий період часу остаточно сформованих пристосувальних груп – екоелементів, часто простежується у рослин в умовах аномальних зон активного тектонічного розлому або у вузлах їх перетину високогірного Алтаю (1588–1713 м над рівнем моря) (Boyarskikh, I.G., Shitov, A.V., 2011). Крім того, рослини, переважно деревинні, наприклад кедр сибірський, у гірських екосистемах Центрального Алтаю (1300–2000 м над рівнем моря) на дію високої інсоляції, низьких температур, жорсткого ультрафіолету, підвищених доз озону відповідає широкою нормою реакції в сторону зменшення довжини хвої (на 30 %) з одночасним збільшенням її товщини (на 10 %) у порівнянні з самою верхньою і нижньою точками закладеного гірського профілю. Підйом у гору супроводжується також зростанням абсолютних значень площі мезофілу, центрального циліндра і смоляних ходів на 23 %, 17 % і 32 % (Bender, O.G. et al., 2013). Наводиться також інформація про те, що високогірні екологічні фактори Західного Паміру істотно впливають: на зростання і інтенсивність транспірації листя у рослин пшениці і ячменю (Khudoyerbekov, F.N. et al., 2016); стерильність пилових зерен (до 85 %) і характер відмінностей у морфології хромосом (величини довгих і коротких плечей, загальної довжини хромосом соматичних клітин) у рослин популяцій місцевих різновидів пшениці (Muminshoeva, Z., 2015); на насінневу продуктивність шавлії мускатної (Satarov, D.S., Murodov, Sh.S., 2017).

Мабуть не дарма робота у Мексиканському міжнародному центрі з селекції пшениці і кукурудзи проводилася переважно у гірських умовах на висоті 2000 м над рівнем моря. Особливий інтерес заслуговують також роботи, виконані з се-

лекції тритікале у США (центр розташований у Каліфорнії у м. Салінас). Обрані умови збільшували ймовірність генетичних рекомбінацій в окремих випадках більш ніж у 100 разів порівняно з умовами теплиці (Bernard M., 1979; Badaeva, E.D. et al., 2010).

У наших дослідженнях, які було проведено у вертикально розташованих екологічних нішах Західного Паміру, природні умови середовища, також зробили певний деканалізуючий вплив не тільки на мінливість морфологічних ознак у рослин гетерозигот F_1 томата, вирощених у цих умовах, але і на мінливість у них рекомбінаційних і цитологічних параметрів мейозу.

Як буде показано нижче, високогірні умови Західного Паміру, де еволюційно склалася максимальна гетерогенність середовища, дестабілізували природне каналізування генетичної програми онтогенезу, в т.ч. і мейозу, у одних і тих же міжвидових гетерозигот F_1 томата після закладання експериментів у трьох різних за висотою над рівнем моря екологічних нішах – Ванч (2300 м), Хорог (2320 м) і Ішкашим (2600 м).

У цілому, Памір характеризується винятковою сухістю повітря, різкими коливаннями температури протягом доби і вегетації, високою інтенсивністю сонячної радіації, надмірно багатою ультрафіолетовими променями, малою хмарністю, великою тривалістю сонячного сяйва.

Унаслідок поєднання цих та інших факторів, Памір називають природною лабораторією підвищених стресів для рослинного і тваринного світу. Іншими словами, природою створено для вищих еукаріотів умови існування на кордоні життєвих можливостей. Своєрідність кліматичних і радіаційних умов Паміру може бути порівняна з деякими гірськими місцевостями, такими як Тибет та окремі райони Південної Америки.

Матеріали та методи. Вивчали вплив екстремальних чинників трьох екологічних ніш високогірних районів Західного Паміру (підвищена природна радіоактивність, температура повітря, сума сонячна радіація, що включає УФ випромінювання), які діяли протягом вегетації рослин на рівень рекомбінаційної мінливості (відсоток кросинговеру і рівень рекомбінації за зчепленими і незчепленими маркерними генами), а також на перетворюючу і відтворюючу функції мейозу (частота хіазм, їх якісна характеристика, фертильність пилку і насиченість плодів насінням) у міжвидових гібридів томата F_1 .

У дослідях в якості материнського компонента (♀) використовували 3 мутантні форми культурної форми томата: дві з них з чотирма маркерними ге-

нами – Мо 628 (**hl** – стебла без опушення, **a** – відсутність антоціану на всіх вегетативних частинах рослин, **ful** – листя жовте в точках росту, **e** – листя з майже суцільнокрайми нечисленними сегментами, центральна жилка листка викривлена), Мо 656 (**a** – відсутність антоціану на всіх вегетативних частинах рослин, **c** – картопляний тип листка, **m-2** – дуже дрібні, хлоротичні плями на листках, **d** – ідентифікується на ранній стадії за коротким гіпокотилем) і одну з двома маркерними генами – Мо 638 (**a** – відсутність антоціану на всіх вегетативних частинах рослин, **c** – картопляний тип листка) (Chetelat, R.T., Rick, C.M., 2005).

Для порівняння у досліді, також, були задіяні 2 сорти на безмаркерній основі – Марьюшка і Слава Молдавії. Батьківськими компонентами (♂) схрещування були віддалені і предкові види і різновиди роду *Lycopersicon* Tourn. – *L. esc.* var. *pimpinellifolium*, *L. esc.* var. *cerasiforme*, *L. cheesmanii typicus* Riley, *L. minutum*, *L. hirsutum* var. *glabratum* і *S. pennellii*, а також лінія АЖМ 15 зі складною китцею. Для проведення цитологічної оцінки бутонів відбирали з п'яти рослин F_1 . Фіксування бутонів і приготування давлених ацетокармінових препаратів проводили за загальноприйнятою методикою (Zhuchenko, A.A. et al., 1980). Частоту сумарних, термінальних та інтерстиціальних хіазм визначали на стадіях діплотени – раннього діакінезу. Відповідно до проведених вимірів, цим стадіям мейозу відповідали бутони розміром 2,1–2,7 мм. На кожен варіант вивчали по 50 мейоцитів. Інтенсивність сонячної радіації по зонам спектру (УФ, ФАР і ІЧ) заміряли за допомогою фітопіранометра Козирева з фільтрами БС-8 і КС-19 (Toming, G.A., Hulyaev, B.I., 1967).

Маркерні гени ідентифікували на рослинах, отриманих в результаті висіву у лізіметри вегетаційних споруд насіння другого покоління (F_2) у кількості 500 шт. для кожної гібридної комбінації. Надалі, отримані і занесені до матриці цифрові результати ідентифікації, обраховували за методикою (Immer, F.R., 1930). Статистичну обробку даних і їх достовірність визначали на основі критерію χ^2 і t-критерію Стюдента (Rokitskyi, P. F., 1978).

Результати досліджень. За нашими спостереженнями, екстремальні умови в обраних екологічних районах Західного Паміру наклали своєрідний відбиток на ріст і розвиток рослин. Так, гібридні рослини F_1 за участю *L. hirsutum* var. *glabratum* і різновиду культурного виду var. *cerasiforme* у природних умовах зони овочівництва Молдови та України проявляли мінливість у напрямку зростання гігантизму, тоді як в еконі-

шах Паміру (Ванч, Хорог і Ішкашим) зазнали сильної депресії вегетативного росту, що призвело до прояву у них пониження габітусу кушта до рівня детермінантного типу і мікрофілії листків. Підтвердилося, висловлене після чергового відвідування нами Паміру припущення про те, що деканалізування онтогенезу рослин, ініційоване дією екстремальних умов в екологічних нішах, ймовірно, спричинить ряд відхилень, як у проходженні фаз мейозу, так і у спрямованості дії природного стабілізуючого відбору на постмейотичних етапах, а також на рівні рекомбінаційної мінливості.

Відтворююча функція мейозу (формування показників фертильності пилку і кількості насіння у плодах гібридів F₁). Дослідження показали, що у більшості вивчених міжвидових гібридів, вирощених в умовах Хорога (2320 м над рівнем моря) відсоток фертильності пилку був

знижений. Особливо це простежувалося у рослин гібридних комбінацій Мо 628 / *L. hirsutum* var. *glabratum* і Марьюшка / *L. esc.* var. *pimpinellifolium* – 65,5 і 57,9 % відповідно (табл. 1). Найнижча фертильність виявилася у рослин внутрішньовидового гібрида F₁ [Слава Молдавії / АЖМ 15 (складна китиця)] – до 55 %. Звертає на себе увагу факт того, що в умовах більш високогірної еконіші Ішкашима (2600 м над рівнем моря) низький відсоток фертильності рослин, зазначених вище комбінацій схрещування, також, зберігається (табл. 2). Тоді як в еконіші Ванча (2300 м над рівнем моря) аналогічний показник цих же гібридних рослин, навпаки, підвищився відповідно до 74,4, 73,4 і 74,3 % (табл. 3).

Таблиця 1 – Вплив екстремальних факторів гірського клімату Західного Паміру (Хорог, 2320 м над рівнем моря) на фертильність пилку і насиченість насінням плодів внутрішньо- та міжвидових гібридів F₁ томата

№ з/п	Комбінація схрещування	Фертильність пилку, %		Кількість, шт.		Ліміти кількості насіння у плодах, шт.
		середня	ліміти	оцінених плодів	насіння на 1 плід	
1	Мо 638 / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i>	78,4	68,2–87,2	32	70,2	10–115
2	Мо 638 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	87,6	80,2–98,3	16	68,3	16–100
3	Мо 638 / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley	80,4	37,2–99,0	25	46,3	8–118
4	Мо 656 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	96,1	94,3–98,4	25	65,7	25–96
5	Мо 628 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	92,3	76,4–97,6	42	59,2	12–93
6	Мо 628 / <i>L. minutum</i>	86,5	77,9–92,8	8	25,4	11–50
7	Мо 628 / <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	65,5	54,5–80,6	7	8,7	3–13
8	Марьюшка / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i>	57,9	37,7–73,5	30	58,5	28–85
9	Марьюшка / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley	70,7	49,7–87,8	22	41,8	8–101
10	Марьюшка / <i>S. pennellii</i>	74,6	55,4–86,6	2	7,5	5–10
11	Слава Молдавії / АЖМ 15 (складна китиця)	54,8	45,5–72,9	10	60,5	28–142

Примітки. У цій та таблицях 2 і 3:

1 – ліміти мінливості рівня природної радіації дослідної ділянки на рівні ґрунту – 19,6–25,2 мр/год., репродуктивних органів – 17,8–21,6 мр / год.;

2 – інтенсивність сонячної радіації за зонами спектру: УФ – 0,63, ФАР – 19,98, ІЧ – 28,3 кал/см² хв.;

3 – середня температура у червні $t = +13,4^{\circ}\text{C}$ ($t_{\min} = +3^{\circ}\text{C}$, $t_{\max} = +28^{\circ}\text{C}$), липні $t = +17,8^{\circ}\text{C}$ ($t_{\min} = +7^{\circ}\text{C}$, $t_{\max} = +23^{\circ}\text{C}$), серпні $t = +16,3^{\circ}\text{C}$ ($t_{\min} = 0^{\circ}\text{C}$, $t_{\max} = +32^{\circ}\text{C}$).

Таблиця 2 – Вплив екстремальних факторів гірського клімату Західного Паміру (Ішкашим, 2600 м над рівнем моря) на фертильність пилку і кількість насіння у плодах внутрішньо- та міжвидових гібридів F₁ томата

№ з/п	Комбінація схрещування	Фертильність пилку, %		Кількість, шт.		Ліміти кількості насіння у плодах, шт.
		середня	ліміти	оцінених плодів	насіння на 1 плід	
1	Мо 638 / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i>	63,6	53,0–73,2	19	81,7	17–107
2	Мо 638 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	83,4	72,0–91,0	20	87,8	6–130
3	Мо 638 / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley	71,1	11,2–98,3	21	89,9	22–157
4	Мо 656 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	93,9	83,8–97,7	33	82,2	8–119
5	Мо 628 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	95,2	79,8–99,5	24	96,8	23–123
6	Мо 628 / <i>L. minutum</i>	80,4	66,5–90,1	19	22,2	11–39
7	Мо 628 / <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	57,9	43,2–70,4	12	14,3	7–22
8	Марьюшка / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i>	69,9	58,0–80,3	29	77,8	9–101
9	Марьюшка / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley	78,5	53,1–99,4	21	95,4	21–124
10	Марьюшка / <i>S. pennellii</i>	76,5	62,0–90,0	12	14,3	7–20
11	Слава Молдавії / АЖМ 15 (складна китиця)	58,8	40,6–68,2	20	89,0	13–147

Примітки.

1 – 19,8–22,8 і 17,8–23,0 мр / год.;

2 – УФ – 2,07, ФАР – 18,5, ІЧ – 19,6 кал/см² хв.;

3 – середньомісячна позитивна температура у червні, липні і серпні у еконіші Ішкашим складала 16,7, 19,5 і 19,5 °С, при цьому в окремі доби серпня температура знижувалася до 12,8 °С (t_{min} = 0 °С, t_{max} = +26,2 °С)

Таблиця 3 – Вплив екстремальних факторів гірського клімату Західного Паміру (Ванч, 2300 м над рівнем моря) на фертильність пилку міжвидових гібридів F₁ томата

№ з/п	Комбінація схрещування	Фертильність пилку, %	
		середня	ліміти
1	Мо 638 / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i>	72,3	59,1–78,9
2	Мо 638 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	90,8	86,5–95,6
3	Мо 638 / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley	81,8	61,0–99,0
4	Мо 656 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	98,3	97,6–98,7
5	Мо 628 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	95,1	80,2–98,4
6	Мо 628 / <i>L. minutum</i>	86,3	–
7	Мо 628 / <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	74,4	61,7–87,2
8	Марьюшка / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i>	73,4	54,5–88,7
9	Марьюшка / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley	74,2	58,4–90,3
10	Марьюшка / <i>S. pennellii</i>	70,9	59,1–79,8
11	Слава Молдавії / АЖМ 15 (складна китиця)	74,3	60,7–80,9

Примітки:

1 – 14,0–19,6 і 12,3–18,3 мр / год.;

2 – УФ – 0,43; ФАР – 19,88, ІЧ – 37,8 (кал / см² хв.);

3 – середньомісячна позитивна температура у червні, липні і серпні у еконіші Ванч складала 19,8, 23,0 і 22,5 °С, при цьому в окремі доби серпня температура знижувалася до 14,4 °С та підвищувалася до 30,7 °С

Зниження або підвищення фертильності рослин можливо було пов'язано з підвищеним фоном природної радіоактивності, яка проявилася на рівні репродуктивних органів. Так, у екониші Хорога її рівень коливався від 17,8 до 21,6 мр / год., Ішкашима – від 17,8 до 23,0 мр / год., тоді як Ванча – нижній поріг прийнятого значення знижувався до 12,3 мр / год. Не виключається вплив на фертильність пилку і інших чинників. Зокрема, в екониші Хорога у період формування репродуктивних органів і цвітіння рослин середньомісячна позитивна температура склала у червні – 13,4 °С, липні – 17,8 °С і відповідно у серпні – 16,3 °С. Причому в окремі доби температура знижувалася до +3, +7 і 0 °С відповідно за вказаними місяцями. Схожі температурні показники проявлялися в екониші Ішкашима. Між показниками інтенсивності сонячної радіації за зонами спектру у робочих еконишах розбіжності були незначними. Виняток становить екониша Ішкашима, де ультрафіолетова частина радіації у 3,5 і 4,5 разів вище, ніж в еконишах Хорога і Ванча відповідно.

За логікою, ступінь насиченості плодів насінням вивчених гібридних рослин повинна образно висловлюючись “сканувати” прояв фертильності пилку, проте реальна ситуація склалася трохи інакше. Наприклад, в екониші Ішкашима у рослин чотирьох гібридних комбінацій схрещування (№№ 1, 3, 6 і 7) фертильність пилку знижувалася на 6,1–14,8 % (див. табл. 2). При цьому кількість насіння в середньому на один плід збільшилася на 5,6–43,6 шт. Більш того, якщо аналізувати всі комбінації, то у десяти з одинадцяти гібридних комбінацій схрещування, вирощених у вищезначених екологічних умовах Ішкашима, кількість насіння на один плід збільшилася в середньому з 5,6 до 54,6 шт. (порівняно з аналогічними гібридними комбінаціями, які вирощувалися в екониші Хорога).

Можна припустити, що у даному випадку різноспрямований вплив екстремальних факторів середовища на етапах проходження мейозу і постмейозу сприяли в екологічній ніші Ішкашима зміні вектора початкового напрямку дії стабілізуючого природного відбору.

Зсув менделівського розщеплення і мінливість рекомбінаційних параметрів мейозу у гібридів F_1 томата. У результаті подальшого аналі-

зу проведених досліджень встановлено, що у всіх трьох еконишах у більшості з розглянутих випадків індукованого зсуву розщеплення фактори діють в напрямку переваги елімінації класу рецесивів (табл. 4). Якщо говорити про кількість зсувів розщеплення, які мали місце в зазначеному вище напрямку, то співвідношення реального дефіциту до надлишку рецесивів можна виразити як 23 : 6. Причому для першого і другого ефектів у 15 і 4 випадках зсув розщеплення за вивченими маркерними генами виявився релевантним (табл. 4, див. χ^2 (3; 1)).

Серед вивчених гетерозигот найбільш “реактивним” геномом володіє гібридна комбінація (Мо 628 / *L. esc.* var. *cerasiforme*), проявляючи при цьому у всіх еконишах специфічність в напрямку зсуву маркерних генів, тобто, по генам *ful*, *a* у бік надлишку рецесивів, тоді як за генами *e*, *hl* – дефіциту. Можливо, це пов'язано зі зміною висоти над рівнем моря спектру прийдешньої сонячної радіації. Особливо це стосується досить активної дії природного УФ-випромінювання, яке спричинило не тільки зсув менделівського розщеплення, а й призвело до зниження відсотку кросинговеру за зчепленими маркерними генами згідно нашого експерименту і його підвищенню згідно карти хромосом (табл. 5).

Важливо ще раз відмітити, що в екониші Хорога у період формування репродуктивних органів і цвітіння рослин середньомісячна температура склала 13,4, 17,8 і 16,3 °С відповідно у червні, липні і серпні. Причому в окрему добу вона знижувалася до +3, +7 і 0 °С. Що стосується ультрафіолетової частини радіації то, як вже зазначалося, в екониші Ішкашима вона проявилася набагато вище, ніж у еконишах Хорога та Ванча, відповідно. Ми не виключаємо досить активної дії зазначених та інших неврахованих факторів на процеси перетворюючої функції мейозу, які призвели до підвищення або зниження відсотка кросинговеру, а також рівня рекомбінації за незчепленими маркерними генами. Сказане підтверджується проявом характеру зчеплених і незчеплених ознак у потомстві F_1 (Мо 628 / *L. esc.* var. *cerasiforme*), вирощеного на висоті 2600 м над рівнем моря (див. табл. 5, табл. 6).

Таблиця 4 – Залежність сегрегації маркерів 2, 4, 6 і 11 хромосом томата від екологічних умов у трьох високогірних районах Західного Паміру

Висота над рівнем моря, м (еконіша)	Маркер (хромосома)	Кількість рослин F ₂ , шт.	Співвідношення розщеплення	χ^2 (3:1)	P
Мо 628 / <i>L. esc. var. cerasiforme</i>					
2300 (Контроль № 1)	<i>ful</i> (4)	330	1,9	17,5	0,001
	<i>a</i> (11)	330	2,5	-	-
	<i>e</i> (4)	330	4,7	9,7	0,01
	<i>hl</i> (11)	330	6,8	26,5	0,001
2320 (Хорог)	<i>ful</i> (4)	334	2,8	-	-
	<i>a</i> (11)	334	2,3	4,4	0,05
	<i>e</i> (4)	334	4,7	9,6	0,01
	<i>hl</i> (11)	334	9,8	44,3	0,001
2600 (Ішкашим)	<i>ful</i> (4)	377	1,7	30,6	0,001
	<i>a</i> (11)	377	2,1	16,0	0,001
	<i>e</i> (4)	377	3,9	4,7	0,05
	<i>hl</i> (11)	377	4,0	6,0	0,05
Мо 638 / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley					
2300 Контроль № 1	<i>a</i> (11)	442	2,9	-	-
	<i>c</i> (6)	442	2,9	-	-
2320 (Хорог)	<i>a</i> (11)	227	2,6	1,48	-
	<i>c</i> (6)	227	3,8	2,44	-
2600 (Ішкашим)	<i>a</i> (11)	323	4,0	4,6	0,05
	<i>c</i> (6)	323	3,7	2,28	-
Мо 638 / <i>L. esc. var. cerasiforme</i>					
2300 (Контроль № 1)	<i>a</i> (11)	110	3,8	-	-
	<i>c</i> (6)	110	3,6	-	-
2320 (Хорог)	<i>a</i> (11)	434	3,7	3,35	-
	<i>c</i> (6)	434	4,3	8,63	0,05
2600 (Ішкашим)	<i>a</i> (11)	449	3,7	3,53	-
	<i>c</i> (6)	449	3,8	3,96	0,05
Мо 638 / <i>L. esc. var. pimpinellifolium</i>					
2300 Контроль № 1	<i>a</i> (11)	298	3,9	3,27	-
	<i>c</i> (6)	298	2,7	-	-
2320 (Хорог)	<i>a</i> (11)	191	3,1	-	-
	<i>c</i> (6)	191	3,7	1,27	-
2600 (Ішкашим)	<i>a</i> (11)	379	2,9	-	-
	<i>c</i> (6)	379	3,4	-	-
Мо 656 / <i>L. esc. var. cerasiforme</i>					
2320 Контроль № 2	<i>a</i> (11)	331	4,5	8,4	0,05
	<i>c</i> (6)	331	2,5	2,1	-
	<i>d</i> (2)	331	5,4	16,3	0,001
	<i>m-2</i> (6)	331	8,4	36,7	0,001
2600 (Ішкашим)	<i>a</i> (11)	342	7,0	28,2	0,001
	<i>c</i> (6)	342	3,3	-	-
	<i>d</i> (2)	342	7,0	28,2	0,001
	<i>m-2</i> (6)	342	5,6	17,5	0,001

Примітки. У цій і наступних таблицях:

1) контроль № 1 (еконіша Ванч, 2300 м над рівнем моря) застосований для експериментів, які проводилися в еконіші Хорогу (2320 м над рівнем моря) і Ішкашіма (2600 м над рівнем моря);

2) контроль № 2 (еконіша Хорог, 2320 м над рівнем моря) застосований для експерименту, який проводився в еконіші Ішкашіма (2600 м над рівнем моря);

3) відхилення від очікуваного співвідношення розщеплення значимі відповідно при $p < 0,05$, $p < 0,01$ і $p < 0,001$

Таблиця 5 – Вплив екологічних умов трьох високогірних районів Західного Паміру на частоту кросингів між зчепленими маркерними генами

Висота над рівнем моря, м (еконіша)	Маркер (хромосома)	Кількість рослин F ₂ , шт.	Генотип F ₁	rf' (%) факт.	t-критерій		rf' (%) згідно карти хромосом
					експеримент	карта хромосом	
Мо 628 / L. esc. var. <i>cerasiforme</i>							
2300 (контроль № 1)	<i>e</i> (4), <i>ful</i> (4)	330	<i>e ful</i> /++	41,0±2,5	-	6,86***	22±1,2
	<i>hl</i> (11), <i>a</i> (11)	330	<i>hl a</i> /++	19,5±1,7	-	0,23	20±1,4
	<i>e</i> (4), <i>ful</i> (4)	334	<i>e ful</i> /++	47,5±2,7	1,62	8,64***	22±1,2
	<i>hl</i> (11), <i>a</i> (11)	334	<i>hl a</i> /++	22,0±1,8	1,0	0,88	20±1,4
2600 (Ішкашим)	<i>e</i> (4), <i>ful</i> (4)	377	<i>e ful</i> /++	49,0±2,8	2,11*	8,85***	22±1,2
	<i>hl</i> (11), <i>a</i> (11)	377	<i>hl a</i> /++	20,5±1,6	0,43	0,23	20±1,4
Мо 656 / L. esc. var. <i>cerasiforme</i>							
2320 (контроль № 2)	<i>e</i> (6), <i>m-2</i> (6)	331	<i>e m-2</i> /++	21,1±1,1	-	2,68*	27±1,9
	<i>e</i> (6), <i>m-2</i> (6)	342	<i>e m-2</i> /++	20,0±1,7	0,55	2,80**	27±1,9

Примітка. Значення t-критерію Стюдента відображає достовірність відмінностей при $p < 0,05$ (*), $0,01$ (**) і $0,001$ (***)

Таблиця 6 – Вплив екологічних умов трьох високірних районів Західного Паміру на рівень рекомбінації між незчепленими маркерними генами

Висота над рівнем моря, м (еконіша)	Маркер (хромосома)	Кількість рослин F ₂ , шт.	Генотип F ₁	rf (%)	χ^2	P
Мо 628 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>						
2300 (контроль № 1)	<i>e</i> (4), <i>a</i> (11)	330	<i>ea</i> /++	48,0±2,8	0,20	
	<i>hl</i> (11), <i>e</i> (4)	330	<i>hle</i> /++	51,5±2,7	0,10	
	<i>hl</i> (11), <i>ful</i> (4)	330	<i>hlful</i> /++	60,6±2,5	10,20	0,001
2320 (Хорог)	<i>e</i> (4), <i>a</i> (11)	334	<i>ea</i> /++	44,5±2,9	1,30	
	<i>hl</i> (11), <i>e</i> (4)	334	<i>hle</i> /++	39,5±3,1	6,50	0,01
	<i>hl</i> (11), <i>ful</i> (4)	334	<i>hlful</i> /++	56,5±2,6	1,50	
2600 (Ішкашим)	<i>e</i> (4), <i>a</i> (11)	377	<i>ea</i> /++	40,0±2,9	5,40	0,05
	<i>hl</i> (11), <i>e</i> (4)	377	<i>hle</i> /++	35,0±3,0	7,40	0,01
	<i>hl</i> (11), <i>ful</i> (4)	377	<i>hlful</i> /++	60,2±2,5	10,20	0,001
Мо 638 / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley						
2300 (контроль №1)	<i>c</i> (6), <i>a</i> (11)	442	<i>ca</i> /++	58,5±2,2	1,27	
2320 (Хорог)	<i>c</i> (6), <i>a</i> (11)	227	<i>ca</i> /++	51,0±3,0	0,05	
2600 (Ішкашим)	<i>c</i> (6), <i>a</i> (11)	323	<i>ca</i> /++	49,0±2,8	0,10	
Мо 638 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>						
2300 (контроль № 1)	<i>c</i> (6), <i>a</i> (11)	110	<i>ca</i> /++	58,5±4,3	1,27	
2320 (Хорог)	<i>c</i> (6), <i>a</i> (11)	434	<i>ca</i> /++	60,0±2,1	12,2	0,001
2600 (Ішкашим)	<i>c</i> (6), <i>a</i> (11)	449	<i>ca</i> /++	52,5±2,3		
Мо 638 / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i>						
2300 (контроль № 1)	<i>c</i> (6), <i>a</i> (11)	298	<i>ca</i> /++	55,0±2,8	2,73	
2320 (Хорог)	<i>c</i> (6), <i>a</i> (11)	191	<i>ca</i> /++	58,5±3,3	2,56	
2600 (Ішкашим)	<i>c</i> (6), <i>a</i> (11)	379	<i>ca</i> /++	49,0±2,1	0,10	
Мо 656 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>						
2320 (контроль № 2)	<i>c</i> (6), <i>a</i> (11)	331	<i>ca</i> /++	47,0±2,9	0,40	
	<i>a</i> (11), <i>m-2</i> (6)	331	<i>am-2</i> /++	36,5±3,2	3,84	0,05
	<i>d</i> (2), <i>m-2</i> (6)	331	<i>dm-2</i> /++	40,0±3,1	1,40	
2600 (Ішкашим)	<i>a</i> (11), <i>m-2</i> (6)	342	<i>am-2</i> /++	51,5±2,7	0,10	
	<i>d</i> (2), <i>m-2</i> (6)	342	<i>dm-2</i> /++	60,1±2,5	7,00	0,01

Примітка. Відхилення від незалежного розщеплення значущі відповідно при $p < 0,05; 0,01; 0,001$

Слід відмітити, що гірські умови еконіш Ванча, Хорога і Ішкашима, які включають головний фактор – УФ-опромінення, сприяли індукуванню частоти кросинговеру за зчепленими маркерними генами *e*, *ful* (хромосоми 4) у бік

його збільшення відповідно у 1,9; 2,1 і 2,2 рази у порівнянні з даними по карті (див. табл. 5, комбінація Мо 628 / *L. esc.* var. *cerasiforme*). Тоді як за іншими зчепленими маркерними генами (*c*, *m-2*) зафіксовано зворотний ефект –

достовірне зниження показника rf в експерименті у порівнянні із прийнятим значенням по карті (див. комбінацію Мо 656 / *L. esc. var. cerasiforme*). Слід вказати на прояв прямої залежності частоти кросинговеру від маркованої зони хромосоми, генотипу та висоти вирощування гетерозигот F_1 над рівнем моря.

За результатами проведених досліджень, високогірні умови виявилися ефективними факторами, які змінюють рівень рекомбінації і між незчепленими маркерними генами. Дані про достовірну відміну rf від 50 % за незчепленими маркерними генами представлені в таблиці 6: менше 50 % – ефект «квазізчеплення» (див. екониші Хорога (контроль № 2) і Ішкашіма по генам *hl e*, *a m-2* та *hl e*); більше 50 % – ефект «квазівідштовхування» (див. екониші Ванча (контроль № 1) по генам *hl ful*, Хорога – *c a* і Ішкашіма – *hl ful*, *d m-2*). Отже, залежність прояву незчеплених маркерних генів від висоти вирощування гетерозигот F_1 томата над рівнем моря, за деякими комбінаціями, близька до поведінки зчеплених генів. Особливо наочно це простежується у гібридній комбінації (Мо 628 / *L. esc. var. cerasiforme*).

Виходячи з вищевикладеного, можна зробити висновок, що “вертикальний” дизруптивний відбір, в основі якого укладено спільна дія ультрафіолету з іншими умовами навколишнього середовища, може виявитися досить ефективним додат-

ковим фактором екзогенного індукування рекомбінації.

Перетворююча функція мейозу. Вважається, що найбільш прямий генетичний метод обліку спадкових відмінностей за частотою і розподілом кросоверних обмінів у хромосомі – це оцінка рівня рекомбінації між маркерними локусами. Разом з тим, підрахунок середньої частоти хізм на клітину і, особливо, їх якісний облік, дозволяють на ранній стадії онтогенезу гібридних рослин F_1 (мейоз) спрогнозувати вектор спрямованості високої або низької рекомбінаційної мінливості у гетерогенній популяції F_2 , що розщеплюється.

Визначення частоти хізм у рослин F_1 , вирощених в умовах високогір'я Західного Паміру показало, що в цілому спостерігається низька їх частота (від 14,1 до 17,7), проте в окремих випадках, зі збільшенням висоти вирощування гетерозигот над рівнем моря, частота хізм проявляє тенденцію до підвищення, а прийняті значення – до меншої мінливості (табл. 7). Крім того, підвищена частота хізм у рослин гібридної комбінації (Мо 628 / *L. esc. var. cerasiforme*) (екониша Ішкашіма, 2600 м над рівнем моря) добре узгоджується зі значним зміщенням розщеплення за маркерними генами, збільшенням частоти кросинговеру і рівня рекомбінації 4 і 11 хромосом (див. табл. 4–6).

Таблиця 7 – Частота хізм (середня на клітину) у гетерозигот F_1 , вирощених в умовах високогірних районів Західного Паміру

№ з/п	Гібридна комбінація	Екониша		
		Ванча (2300 м над р. м.)	Хорога (2320 м над р. м.)	Ішкашіма (2600 м над р. м.)
1	Мо 628 / <i>L. esc. var. cerasiforme</i>	16,0±0,3	16,2±0,2	17,7±0,4
2	Мо 628 / <i>L. hirsutum var. glabratum</i>	16,4±0,2	16,7±0,3	16,4±0,3
3	Мо 656 / <i>L. esc. var. cerasiforme</i>	15,1±0,3	15,7±0,3	16,7±0,2
4	Мо 638 / <i>L. esc. var. cerasiforme</i>	17,3±0,3	15,8±0,3	16,6±0,2
5	Мо 638 / <i>L. esc. var. pimpinellifolium</i>	15,0±0,3	14,1±0,3	16,7±0,3
6	Мо 638 / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley	15,3±0,2	15,8±0,7	16,2±0,2

На теперішній час достовірно підтверджено причинний зв'язок між хізмами і генетичним кросинговером. Йдеться про інтерстиціальні хізми, які відіграють важливу роль у вивільненні додаткової генотипової мінливості, а також збі-

льшення рівня рекомбінації. Так, наприклад, навіть незначне підвищення інтерстиціальних обмінів у рослин гібридних комбінацій (Мо 628 / *L. esc. var. cerasiforme* і Мо 656 / *L. esc. var. cerasiforme*) (місце вирощування – екониша Іш-

кашима; табл. 8) істотно вплинуло на рівень рекомбінації між незчепленими генами *hl*, *e* та *d*, *m*-

2, викликавши відповідно ефект «квазізчеплення» і «квазівідштовхування» (див. табл. 6).

Таблиця 8 – Якісна оцінка частоти хіазм (середня на клітину) у гетерозигот F_1 , вирощених в умовах високогірних районів Західного Паміру

№ з/п	Гібридна комбінація	Еконіша					
		Ванча (2300 м над р. м.)		Хорога (2320 м над р. м.)		Ішкашима (2600 м над р. м.)	
		термінальні	інтерстиціальні	термінальні	інтерстиціальні	термінальні	інтерстиціальні
1	Mo 628 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	14,9±0,2	1,1±0,2	15,7±0,2	0,5±0,2	16,5±0,4	1,5±0,1
2	Mo 628 / <i>L. hirsutum</i> var. <i>glabratum</i>	15,3±0,2	1,1±0,2	16,2±0,3	0,5±0,1	15,1±0,2	1,3±0,1
3	Mo 656 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	14,7±0,2	0,4±0,1	15,0±0,2	0,7±0,1	14,9±0,3	1,8±0,3
4	Mo 638 / <i>L. esc.</i> var. <i>cerasiforme</i>	16,1±0,2	1,2±0,1	14,3±0,2	1,5±0,1	15,7±0,2	0,9±0,1
5	Mo 638 / <i>L. esc.</i> var. <i>pimpinellifolium</i>	13,6±0,2	1,4±0,1	13,9±0,3	0,2±0,1	15,9±0,3	0,8±0,1
6	Mo 638 / <i>L. cheesmanii typicus</i> Riley	14,7±0,2	0,6±0,1	14,8±0,7	1,0±0,2	15,4±0,3	0,8±0,2

Висновок. Згідно з аналізом результатів проведених досліджень встановлено, що екологічні умови трьох високогірних районів Західного Паміру – Ванч, Хорог і Ішкашим (2300, 2320 і 2600 м над рівнем моря відповідно) активно вплинули на мейотичні і постмейотичні процеси у вивчених нами міжвидових гібридів F_1 . Так, досить чітко простежується тенденція у зміні напрямку зсуву розщеплення за маркерними генами залежно від висоти над рівнем моря. У еконіші Ванча по окремих генах простежується невеликий прояв дефіциту класу рецесивів, тоді як в еконішах Хорога та Ішкашима дефіцит рецесивів у більшості комбінацій схрещування значно превалює.

Що стосується зчеплених і незчеплених маркерних генів, то чинний у зазначених нішах «вертикальний» дизруптивний відбір, в основі яких укладено ефект спільного впливу високогірних гетерогенних умов (контрастні температури, висока сонячна радіація, багата ультрафіолетовими променями, бідність ґрунтового покриву), може виявитися високоефективним екзогенним індукуючим чинником для зазначеного типу вивчених генів. Це підтверджується також тим, що вектор мінливості основних параметрів перетворюючої функції мейозу (відсоток кросинговеру, рівень рекомбінації, частота хіазм і їх якісна характеристика), додаткові еле-

менти відтворюючої функції (фертильність пилюку, насиченість плодів насінням), а також процеси елімінації нетрадиційних рекомбінантних гамет і зигот знаходяться, як правило, у прямій залежності від висоти над рівнем моря, де були проведені експерименти з гібридними рослинами F_1 томата.

References

- Badaeva, E.D., Zoshchuk, S.A., Paux, E., Gay, G., Zoshchuk, N.V., Roger, D., Zelenin, A.V., Bernard, M., Feuillet, C. (2010). Fat element-a new marker for chromosome and genome analysis in the *Triticeae*. *Chromosome Research*, 18(6), 697-709 [in English].
- Bender, O.G., Zotikova, A.P., Velisevich, S.N. (2013). Strukturno-funkcionalnye izmeneniya listovogo apparata kedra sibirskogo v vysotnykh i lesobolotnykh populyatsiyakh [Structural and functional changes in the leaf apparatus of Siberian cedar in high-altitude and forest-bog populations]. Materials of the All-Russian scientific conference "Factors of plant resistance in extreme natural conditions and technogenic environment". Irkutsk, SIFIBR SB of RAS, 34-36 [in Russian].
- Bernard, M. (1979). Inbreeding et appariement chromosomique chez le Ble, le Seigle, le Triticale: consequences en matière de sélection et d'introgession [Inbreeding and chromosome pairing in Wheat, Rye, and Triticale: breeding and in-

trogression consequences]. *Ann. Amelion. Plant*, 29(1), 43–62 [in French].

Boyarskikh, I.G., Shitov, A.V. (2011). Osobennosti vnutripopulyatsionnoy izmenchivosti plodov *Lonicera caerulea* L. v svyazi s aktivnymi geologicheskimi protsessami gornogo Altaya [Features of intrapopulational variability of the fruits of *Lonicera caerulea* L. in connection with active geological processes in the Altai Mountains]. *Tomsk State University Journal (Biology)*, 2011, 348, 143–147 [in Russian].

Chetelat, R. T., Rick, C. M. (2005). Revised list of monogenic stock. *Tomato genetics resource center reports*, 55, 48 [in English].

Dolgin, E. (2008). The effects of recombination rate on the distribution and abundance of transposable elements. *Genetics*, 178 (4), 2169–2177 [in English].

Feller, U., Anders, I., and Wei, S. (2015). Effects of PEG-induced water deficit in *Solanum nigrum* Zn and Ni uptake and translocation in split root systems. *Plants (Basel)*, 4(2), 284–297 [in English].

Filatenko, A.A. (2010). Put tvorcheskoy ternist (k 120-letiyu so dnya rozhdeniya professora Evgenii Nikolaevny Sinskoy) [The Creative Thorny Path (to the 120th anniversary of the birth of Professor Eugenia Nikolaevna Sinskaya)]. *VOGiS Bulletin*, 14 (1), 185–199 [in Russian].

Gulfishan, V., Khan, A.H., Jafri, I.F., and Bhat, T.A. (2012). Assessment of mutagenicity induced by MMS and DES in *Capsicum annuum* L. *Saudi J. Biol. Sci.* 19(2), 251–255 [in English].

Immer F.R. (1930). Formulae and tables for calculating linkage intensities. *Genetics*, 15, 81–98 [in English].

Khlebova, L.P. (2010). Vliyanie temperatury na chastotu rekombinatsii u tetraploidnykh pshenits [The Influence of temperature on the recombination frequency of tetraploid wheat]. Scientific journal “The News of Altai State University”, 3(2), 74–77 [in Russian].

Khudoyerbekov, F.N., Safaralikhonov, A.B., Aknazarov, O.A. (2016). Dinamika rosta i intensivnost transpiratsii u rasteniy, vyrashchennykh na raznykh vysotakh Zapadnogo Pamira [Growth dynamics and transpiration intensity in plants grown at different heights of the Western Pamirs]. *News of Acad. Sciences of the Republic of Tajikistan. Department Biological and Medical Sciences (Plant Physiology)*, 3(194), 41–46 [in Russian].

Muminshoeva, Z. (2015). Citogeneticheskiy analiz mestnykh raznovidnostey pshenitsy i ikh selektsionnoye znachenie [Cytogenetic analysis of local varieties of wheat and their selection value]. *Newsletter of the Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan, Department of Biology and Medicine (cytogenetics)*, 4(192), 44–50 [in Russian].

Naranjo, T. (2015). Contribution of structural chromosome mutants to the study of meiosis in plants. *Cytogenet. Genome Res.*, 147(1), 55–69 [in English].

Rokitskiy, P.F. (1978). Vvedeniye v statisticheskuyu genetiku [Introduction to statistical genetics]. Minsk, Vysheishaya shkola, 358 [in Russian].

Samovol, O.P., Kornienko, S.I., Kravchenko, V.A., Kondratenko, S.I. (2017). Change Mendelian meiotic recombination parameters in F₁ hybrids of tomato under the influence of γ -irradiation. *Cytology and genetics*, 51(4), 13–20 [in English].

Safarov, N.M. (2017). Polozhenie centralnogo Pamiro-Alaya v sisteme ekologicheskogo rayonirovaniya [Position of central Pamir-Alay within the system of ecological zoning]. *Newsletter of the Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan, Department of Biology and Medical Sciences (botanics)*, 3(198), 15–25 [in Russian].

Satarov, D.S., Murodov, Sh.S. (2017). Vliyanie ekologicheskikh faktorov na semennuyu produktivnost shalfeya muskatnogo – *Salvia sclarela* (Lamiaceae) [The influence of environmental factors on the seed productivity of nutmeg sage – *Salvia sclarela* (Lamiaceae)]. *News of Acad. Sciences of the Republic of Tajikistan. Department Biological and Medical Sciences (botany)*, 3(198), 27–33 [in Russian].

Toming, G.A., Hulyaev, B.I. (1967). Metodika izmereniya fotosinteticheski aktivnoy radiatsii [Methodology for measuring photosynthetically active radiation]. Moscow, Nauka, 144 [in Russian].

Wu, C., Singaram, V., and McKim, K.S. (2008). Mei-38 is required for chromosome segregation during meiosis in *Drosophila* females *Genetics*, 180(1), 61–72 [in English].

Wu, H.Y., Burgess, S.M. (2006). Ndj1, a telomere-associated protein, promotes meiotic recombination in budding yeast. *Mol. Cell. Biol.*, 26(10), 3683–3694 [in English].

Zhuchenko, A.A. (2010). Ekologicheskaya genetika kulturnykh rasteniy kak samostoyatel'naya nauchnaya distsiplina: teoriya i praktika [Ecological Genetics of Cultivated Plants As an Independent Scientific Discipline: Theory and Practice]. Krasnodar, Education – Souths, 430 [in Russian].

Zhuchenko, A.A., Grati V.G., Andryushchenko V.K., Grati M.I. (1980). Indutsirovaniye hromosomnykh perestroek i lokalizatsiya genov kontroliruyushchih nekotorye hozyajstvenno tsennyye priznaki v genome tomatov [Induction of chromosomal rearrangement and localization of genes controlling several agronomic characters in the tomato genome]. *Newsletter of the Academy of Sciences of the Republic of Moldova. Series: biological and chemical sciences*, 4, 24–30 [in Russian].