

УДК 635.649:631.52:575.113

**ШИРИН ҚАЛАМПИРНИНГ ОЧИҚ МАЙДОНЛАРДА
ЕТИШТИРИШГА МОС F1 ДУРАГАЙЛАРИНИ ЯРАТИШДА
ГЕНОМИК СЕЛЕКЦИЯ (GENOMIC SELECTION) НИ
ҚЎЛЛАШНИНГ МОҲИЯТИ ВА АФЗАЛЛИКЛАРИ**

Абдуллаев Исмоилжон Ибрахимжонович,

қишлоқ хўжалиги фанлари доктори (PhD), доцент, лаборатория мудури

ORCID ID: 0000-0003-0222-0763

Эсонов Садриддин Олимович,

Сабзавот, полиз экинлари ва картошкачилик илмий-тадқиқот институти

Андижон илмий-тажриба станцияси директори

ORCID ID: 0009-0007-7993-8656

Камилов Муроджон Муқумжонович,

Сабзавот, полиз экинлари ва картошкачилик илмий-тадқиқот институти

Андижон илмий-тажриба станцияси директори ўринбосари

ORCID ID: 0009-0006-9445-4485

Рахмонов Шухратбек Хусанбоевич,

қишлоқ хўжалиги фанлари доктори (PhD), доцент, лаборатория мудури

ORCID ID: 0009-0009-9264-4738

Сабзавот, полиз экинлари ва картошкачилик илмий-тадқиқот

институти Андижон илмий-тажриба станцияси.

Аннотация. Ширин қалампир (*Capsicum annuum* L.) Ўзбекистоннинг очик майдонларида етиштириладиган асосий сабзавот экинларидан бири ҳисобланади. Унинг ҳосилдорлиги, мева йириклиги ва девор қалинлиги, эрта пишарлиги ҳамда иссиқлик, қурғоқчилик ва шўрланишга чидамлилиги кўп сонли, аксарияти кичик таъсирга эга локуслар билан бошқариладиган полиген белгилардир. Анъанавий фенотипик танлаш ва алоҳида маркерларга асосланган селекция (MAS) бундай белгиларни етарли даражада самарали

яхшилаш имконини бермайди. Мазкур мақолада геномик селекциянинг (Genomic Selection, GS) назарий-методологик асослари, башорат моделлари ва генотиплаш платформалари таҳлил қилиниб, технологияни ширин қалампирнинг очик майдон шароитига мослашган F1 дурагайларини яратишда қўллаш имкониятлари асосланган. Жаҳон адабиётлари таҳлили *Capsicum spp.* да мева белгилари бўйича башорат аниқлиги RKHS модели ёрдамида 0,73–0,84 ни, капсаициноидлар миқдори бўйича GWAS маркерлари қатъий эффект сифатида киритилганда 0,69 ни ташкил этишини кўрсатади; ота-она линияларининг генотиби асосида F1 авлод фенотипини имитация қилишда башорат қилинган ва кузатилган қийматлар ўртасидаги корреляция 0,833–0,908 га етган. Бу натижалар n та ота-она линиясидан ҳосил бўлувчи $n(n-1)/2$ та дурагай комбинациясини *in silico* саралаш ва фақат энг истикболли 3–5 фоизини далада синаш имконини беради. GS ни жорий этиш селекция циклини 8–10 йилдан 3–4 йилгача қисқартириб, йиллик генетик ютуқни, селекционер тенгламасидан келиб чиқиб, 1,5–2,5 баробар оширишга хизмат қилади. Мақолада, шунингдек, технологияни Ўзбекистон шароитида босқичма-босқич жорий этиш йўл харитаси ва унинг ташкилий-иқтисодий чекловлари муҳокама этилган.

Калит сўзлар: ширин қалампир, *Capsicum annuum*, геномик селекция, геномик селекция қиймати (GEBV), GBLUP, RKHS, SNP-маркерлар, F1 дурагай, гетерозис, таълим популяцияси, очик майдон, полиген белгилар.

Abstract. Sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) is one of the principal vegetable crops grown in the open fields of Uzbekistan. Its yield, fruit size and pericarp thickness, earliness, and tolerance to heat, drought and salinity are polygenic traits governed by numerous loci of predominantly small effect. Conventional phenotypic selection and single-marker-assisted selection (MAS) are insufficiently effective for improving such traits. This paper analyses the theoretical and methodological foundations of genomic selection (GS), its prediction models and genotyping platforms, and substantiates the opportunities for applying this technology to the development of sweet pepper F1 hybrids

adapted to open-field conditions. A review of the international literature shows that in *Capsicum* spp. prediction accuracies of 0.73–0.84 have been achieved for fruit traits using RKHS models, and up to 0.69 for capsaicinoid content when GWAS-derived markers are fitted as fixed effects; correlations between simulated and observed values reached 0.833–0.908 when F1 phenotypes were simulated solely from parental genotypes. These results make it possible to rank in silico all $n(n-1)/2$ hybrid combinations derived from n parental lines and to field-test only the most promising 3–5 per cent. Implementation of GS shortens the breeding cycle from 8–10 to 3–4 years and, according to the breeder's equation, increases the annual genetic gain by a factor of 1.5–2.5. A stepwise roadmap for introducing the technology under the conditions of Uzbekistan, together with its organisational and economic constraints, is also discussed.

Keywords: sweet pepper, *Capsicum annuum*, genomic selection, genomic estimated breeding value (GEBV), GBLUP, RKHS, SNP markers, F1 hybrid, heterosis, training population, open field, polygenic traits.

КИРИШ. Ширин қалампир (*Capsicum annuum* L.) — Solanaceae оиласига мансуб, дунё сабзавотчилигида етакчи ўринлардан бирини эгаллайдиган экин. FAO маълумотларига кўра, 2020 йилда дунё бўйича хом ҳолдаги қалампир ишлаб чиқариш тахминан 38 млн тоннани, қурилган маҳсулот эса 4,2 млн тоннани ташкил этган [16]. Қалампир меваси С ва Е витаминлари, провитамин А, каротиноидлар ва флавоноидларнинг бой манбаи бўлиб, унинг иқтисодий қиймати нафақат озиқ-овқат, балки фармацевтика ва бўёқ саноатида ҳам эътироф этилган [25].

Ўзбекистон шароитида ширин қалампир асосан очик майдонларда етиштирилади ва ҳимояланган грунт экинларидан фарқли равишда, бу ерда ўсимлик юқори ҳарорат, сув танқислиги, тупроқ шўрланиши ҳамда касаллик ва зараркундаларнинг табиий фониға тўлиқ дуч келади. Шу сабабли очик майдон учун мўлжалланган нав ва дурагайларға қўйиладиган талаблар ҳимояланган грунт учун яратилган генотиплардан сезиларли фарқ қилади:

улар нафақат юқори ҳосилдорлик ва мева сифатини, балки кенг экологик пластиклик, стрессга чидамлилиқ ва механик йиғим-теримга яроқлилиқни ҳам таъминлаши лозим.

Замонавий сабзавотчиликда F1 дурагайлардан фойдаланиш устувор йўналишга айланган. Гетерозис ҳисобига ҳосилдорлиқнинг ошиши, экин майдонининг бир хиллиги, доминант чидамлилиқ генларини бир генотипда тўплаш имконияти ва селекционернинг интеллектуал мулкани ҳимоялаш — булар F1 дурагайларининг асосий устунликларидир [12]. Бироқ анъанавий дурагай селекцияси жиддий методологик чекловга эга: n та ота-она линиясидан $n(n-1)/2$ та дурагай комбинацияси ҳосил бўлади. Масалан, атиги 50 та линия билан ишлаганда 1225 та, 100 та линияда эса 4950 та комбинация вужудга келади. Уларнинг барчасини кўп йиллик ва кўп муҳитли дала синовидан ўтказиш моддий ва вақт жиҳатидан амалда имконсиз бўлганлиги учун селекционер комбинацияларнинг фақат кичик қисмини, кўпинча субъектив мулоҳазалар асосида танлашга мажбур бўлади.

Молекуляр маркерларга асосланган селекция (Marker-Assisted Selection, MAS) бу муаммони қисман ҳал этди. Қалампирда мева шакли, ўлчами ва девор қалинлигини назорат қилувчи бир қатор QTL лар аниқланган [9, 19], вирусларга (TSWV, PVY, TMV, CMV) ва *Phytophthora capsici* га чидамлилиқ генлари учун диагностик маркерлар ишлаб чиқилган. Бироқ MAS фақат таъсири катта бўлган, статистик жиҳатдан ишончли аниқланган якка локуслар учун самарали. Ҳосилдорлик, эрта пишарлик, курғоқчилик ва шўрга чидамлилиқ сингари белгилар эса юзлаб кичик эффектли локуслар билан назорат қилинади; уларнинг ҳар бири умумий фенотипик ўзгарувчанлиқнинг 1–3 фоизидангина ҳисоб беради ва сигнификантлик чегарасидан ўтмайди. Бундан ташқари, чекланган популяцияларда QTL таъсирининг ошиб баҳоланиши (Beavis эффекти) MAS нинг реал самарасини янада пасайтиради [3, 10].

Ушбу зиддиятга ечим сифатида 2001 йилда Meuwissen, Hayes ва Goddard томонидан таклиф этилган геномик селекция (Genomic Selection,

GS) концепцияси илгари сурилди [24]. Унинг моҳияти шундаки, геном бўйлаб зич жойлашган барча маркерлар олдиндан саралашсиз, яъни сигнификантлик чегараси қўлланилмаган ҳолда, ягона статистик моделга киритилади ва улар асосида ҳар бир номзоднинг геномик селекция қиймати (Genomic Estimated Breeding Value, GEBV) ҳисобланади. Бу ёндашув дастлаб чорвачиликда, кейинчалик буғдой, маккажўхори ва шоли селекциясида кенг татбиқ этилиб, кейинги ўн йилликда сабзавот экинларига, жумладан помидор [4, 31], кулупнай [32] ва қалампирга [13, 16, 21] ҳам кириб келди.

Мазкур мақоланинг мақсади — геномик селекциянинг назарий-методологик моҳиятини очиқ бериш, унинг ширин қалампирнинг очиқ майдонга мослашган F1 дурагайлари яратишдаги афзалликларини жаҳон илмий манбалари асосида асослаш ва технологияни Ўзбекистон селекция амалиётига жорий этишнинг илмий-ташкилий йўл харитасини таклиф этишдан иборат.

ТАДҚИҚОТ МАТЕРИАЛЛАРИ ВА УСУЛЛАРИ

Тадқиқот таҳлилий-назарий характерга эга бўлиб, унда тизимли адабиётлар таҳлили (systematic review) усули қўлланилди. Маълумот манбалари сифатида Web of Science Core Collection, Scopus, PubMed, ScienceDirect ва Google Scholar маълумотлар базалари 2001–2025 йиллар оралиғи учун таҳлил қилинди. Қидирув «genomic selection», «genomic prediction», «GEBV», «Capsicum annum», «pepper breeding», «hybrid performance prediction», «training population» калит сўзлари ва уларнинг комбинациялари бўйича амалга оширилди.

Танланган манбалар қуйидаги мезонлар бўйича саралангандир: (1) рецензияланадиган журналларда чоп этилганлиги; (2) геномик башорат аниқлигининг миқдорий кўрсаткичлари келтирилганлиги; (3) сабзавот ёки бошқа дурагай экинларида олиб борилганлиги. Якуний таҳлилга 33 та манба киритилди, шулардан 9 таси бевосита Capsicum авлодида бажарилган тадқиқотларга тегишли.

Селекция самарадорлигини қиёсий баҳолашда селекционер тенгламасининг (breeder's equation) вақт бирлигига келтирилган шакли назарий асос сифатида қабул қилинди. Моделлар қиёси, генотиплаш платформаларини таҳлил қилиш ва белгиларни таснифлашда қиёсий-таҳлилий ҳамда тизимли ёндашув усулларидадан фойдаланилди.

НАТИЖАЛАР ВА УЛАРНИНГ ТАҲЛИЛИ

1. Геномик селекциянинг моҳияти ва математик асоси

Геномик селекциянинг асосий ғояси — фенотипни бевосита кузатмасдан, генотип асосида башорат қилишдир. Технология икки популяция билан ишлайди. Биринчиси — таълим популяцияси (training population, TP): бунда ҳар бир ўсимлик ҳам генотипланади, ҳам батафсил фенотипланади. Иккинчиси — номзодлар популяцияси (test/candidate population): бу ерда фақат генотип маълумоти олинади, фенотип эса модель ёрдамида башорат қилинади.

Таълим популяциясида қуйидаги чизикли аралаш модель қурилади:

$$y = I\mu + X\beta + Zg + e,$$

бу ерда y — фенотипик кузатувлар вектори; μ — умумий ўртача; X ва β — катъий эффектлар (муҳит, такрорийлик, йил) матрицаси ва вектори; Z — маркерлар (генотиплар) матрицаси; g — маркер эффектлари вектори; e — қолдиқ хатолик. Маркерлар сони кузатувлар сонидан кўп бўлганлиги (« $p \gg n$ » муаммоси) сабабли классик энг кичик квадратлар усули қўлланилмайди ва баҳолашда регуляризация ёки байес ёндашуви талаб этилади [24, 30].

Модель ўқитилгандан сўнг ҳар бир номзод i учун геномик селекция қиймати ҳисобланади:

$$GEBV_i = \sum x_{ij} \hat{g}_j, \quad j = 1 \dots m$$

бу ерда m — маркерлар сони, x_{ij} — i -номзоднинг j -маркер бўйича генотиби (одатда 0, 1, 2 кодлашда), $\hat{g}_j$ — ушбу маркернинг баҳоланган эффекти. Моделнинг сифати башорат аниқлиги (prediction accuracy, r) — кросс-валидация шароитида башорат қилинган ва кузатилган қийматлар

орасидаги корреляция коэффиценти орқали баҳоланади.

GS нинг MAS дан принципиал фарқи ана шу нуқтада намоён бўлади: бу ерда «муҳим» ва «муҳим эмас» маркерга бўлиш йўқ. Ҳар бир маркер, гарчи унинг таъсири жуда кичик бўлса-да, умумий башоратга ўз ҳиссасини қўшади. Натижада полиген белгиларнинг генетик ўзгарувчанлиги деярли тўлиқ қамраб олинади [10, 11].

Башорат моделлари ва уларнинг қалампирда синовдан ўтганлиги.

Геномик башоратда қўлланиладиган моделлар маркер эффектларининг тақсимооти ҳақидаги фаразига кўра фарқланади. Уларнинг қиёсий тавсифи ва *Capsicum spp.* да олинган натижалар 1-жадвалда келтирилган.

1-жадвал.

Геномик башорат моделларининг қиёсий тавсифи ва уларнинг *Capsicum spp.* да синовдан ўтган натижалари

Модель	Методологик асоси	Асосий фарази	Қалампирда олинган башорат аниқлиги (r)
RR-BLUP	Барча маркер эффектлари бир хил дисперсияли тасодифий эффектлар сифатида баҳоланади (ridge-регрессия)	Инфинитезимал модель: кўп сонли кичик эффектли локуслар	Капсаициноидлар миқдори — 0,689 (қатъий эффектли маркерлар билан) [16]
GBLUP	Маркерлар асосида геномик қариндошлик матрицаси (G-	Аддитив генетик қариндошлик; RR-BLUP га математик	Ўсимлик кенглиги — 0,62 [21]

	матрица) қурилади	эквивалент	
Bayes A/B/Сп, BayesLASSO, BRR	Маркер эффектлари учун турли априор тақсимо­тлар қабул қилинади	Эффектлар тақсимо­ти бир хил эмас, айрим лоқуслар катта эффектга эга	Биринчи мева туғиш даври — 0,77; ўсимликдаги ялпи ҳосил — 0,33 [21]
RKHS (ядро регрессияси)	Ядро (kernel) функцияси орқали ночизиқли муносабатлар ҳисобга олинади	Аддитивдан ташқари доминант ва эпистатик таъсирлар мавжуд	Мева эни — 0,84; мева массаси — 0,83; девор калинлиги — 0,82; мева узу­н­ли­ги — 0,75 [13]
GBLUP-GAUSS	Гаусс ядроси билан кенгайтирилган GBLUP	Ота-она геноти­пи асосида F1 геноти­пини тиклаш мумкин	F1 да имитация ва кузатув корреляцияси — 0,833–0,908 [18]
Машинали ўқитиш (RF, MLP, CNN)	Ночизиқли боғланишлар маълумотлардан бевосита ўрганилади	Катта ҳажмли ва хилма-хил таълим популяцияси талаб этилади	Гуллаш даври — 0,76; ўсимлик бўйи — 0,73 (MLP) [21]

Изоҳ: башорат аниқлиги қийматлари муаллифлар томонидан кросс-валидация шароитида олинган.

Жадвалдан кўринадики, қалампирда универсал «энг яхши модель» мавжуд эмас. Lozada ва ҳаммуаллифлари 204 та генотип ва 14 922 та SNP-

маркер асосида олти хил модельни синаб, ҳеч бир модель барча белгилар бўйича устун чиқмаганини кўрсатган [21]. Шу боис амалиётда бир нечта модель параллел синаб кўрилиб, ҳар бир белги учун энг мақбули танланиши тавсия этилади.

Айниқса эътиборга молик натижа шуки, GWAS орқали аниқланган маркерларни моделга қатъий эффект (fixed effect) сифатида киритиш башорат аниқлигини сезиларли оширади: Kim ва ҳаммуаллифлари капсаиноидлар бўйича 3294 та SNP-маркер билан ўртача 0,550 аниқликка эришган бўлса, GWAS дан олинган 4–5 та маркерни қатъий эффект сифатида қўшгандан кейин RKHS модели 0,696, RR-BLUP эса 0,689 кўрсаткичини берган [16]. Бу — GS ва MAS ни рақобатчи эмас, балки бир-бирини тўлдирувчи ёндашувлар сифатида бирлаштиришнинг амалий исботидир.

Генотиплаш платформалари ва маркерлар зичлиги. Capsicum геноми йирик — тахминан 3,5 Гб бўлиб, унинг 76–81 фоизини такрорланувчи кетма-кетликлар ташкил этади [17, 27]. Бу ҳолат тўлиқ геном секвенирлашни оммавий селекция мақсадида қўллашни иқтисодий жиҳатдан мақсадга номувофиқ қилади. Шу сабабли амалиётда камситилган (редукцияланган) репрезентация усуллари устунлик қилади:

— GBS (Genotyping-by-Sequencing) — рестрикция ферментлари ёрдамида геномнинг бир қисми секвенирланади; арзон ва мослашувчан [5]. Қалампирдаги асосий GS тадқиқотлари айнан шу платформада бажарилган [13, 19];

— SNP-микрочиплар — Capsicum annuum учун махсус яратилган 16К зичликдаги Infinium массиви селекция дастурларида такрорланувчанлиги юқори натижа беради [14];

— DArTseq ва MIG-seq — арзонлашган, юқори унумли платформалар бўлиб, кейинги йилларда қалампир селекциясида қўлланилмоқда [18].

Маркерлар сони масаласида адабиётларда муҳим хулоса шаклланган: башорат аниқлиги маркерлар сони ортиши билан ошади, аммо маълум чегарадан кейин барқарорлашади. Hong ва ҳаммуаллифлари мева белгилари

учун аниқликнинг маркерлар сони билан мусбат боғлиқлигини кўрсатган [13], Kim ва ҳаммуаллифлари эса боғланиш номувозанати (linkage disequilibrium, LD) асосида саралашдан кейин атиги 3294 та SNP билан оптимал натижага эришган [16]. Демак, ортиқча маркер эмас, балки геном бўйлаб текис тақсимланган ва LD ни қоплайдиган маркерлар тўплами муҳимдир. Бу — ресурслари чекланган селекция марказлари учун жуда амалий хулоса.

F1 дурагайлар кучини башорат қилишда геномик селекциянинг ўзига хослиги. Дурагай селекциясида GS ни қўллаш соф линиялар селекциясидан методологик жиҳатдан фарқ қилади. F1 дурагай фенотиби фақат аддитив эффектлар билан эмас, балки доминантлик ва эпистаз билан ҳам белгиланади. Шу боис дурагайлар учун модель кенгайтирилади:

$$y_{ij} = \mu + a_i + a_j + d_{ij} + e_{ij},$$

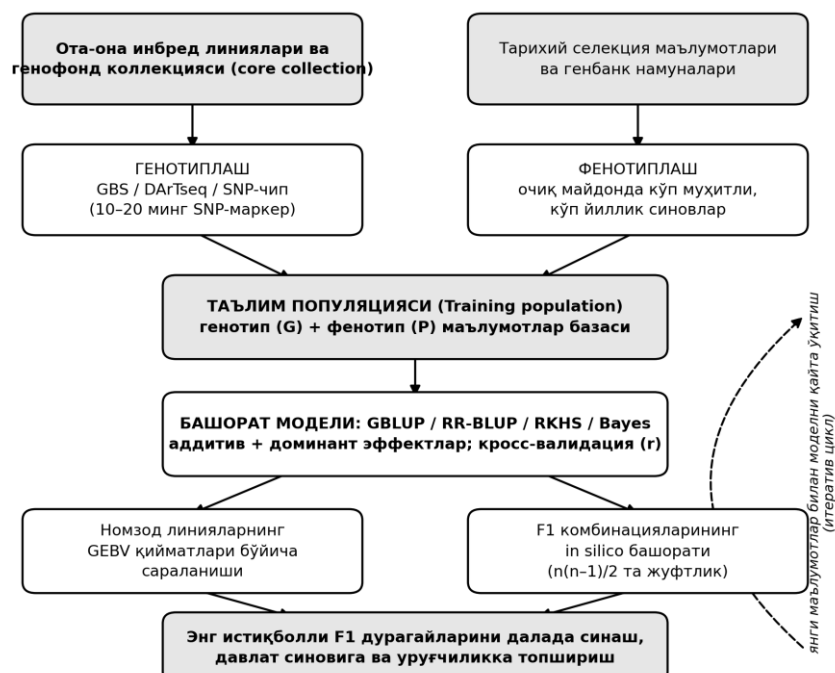
бу ерда a_i ва a_j — ота ва она линияларининг аддитив (умумий комбинацион қобилят, УКҚ билан боғлиқ) эффектлари; d_{ij} — доминант эффект, яъни хусусий комбинацион қобилят (ХКҚ) нинг генетик асоси. González-Diéguez ва ҳаммуаллифлари зич маркерлар ёрдамида GBLUP таҳлилида ХКҚ ни доминантлик ва гуруҳлараро эпистаз ташкил этувчиларига ажратиш мумкинлигини назарий ва амалий жиҳатдан асослаб берган [8]. Ishimori ва ҳаммуаллифлари сорго дурагайларида доминант эффектларни моделга киритиш башорат аниқлигини оширишини кўрсатган [15].

Ширин қалампир селекцияси учун энг аҳамиятли натижа Kondo ва ҳаммуаллифлари томонидан 2025 йилда олинган. Тадқиқотда 291 та C. annuum намунаси, жумладан 20 та инбред ота-она линиясидан олинган F1 намуналари ўрганилган. Муаллифлар F1 авлоднинг генотипини фақат ота-она линияларининг генотиби асосида тиклаб, GBLUP-GAUSS модели ёрдамида мева узунлиги, эни, шакл индекси, массаси ва девор қалинлигини имитация қилишган. Имитация қилинган ва реал кузатилган фенотипик қийматлар ўртасидаги корреляция барча белгилар бўйича $r = 0,833\text{--}0,908$ ни

ташкил этган [18]. Бу — қалампир селекциясида фенотипик имитациянинг амалий яроқлилигини кўрсатган биринчи ишдир.

Ушбу натижанинг амалий маъноси беқиёс. Агар селекционер 50 та ота-она линиясини бир марта генотиплаган бўлса, у 1225 та потенциал F1 комбинациянинг ҳар бирини компьютерда яратиб, мева белгилари бўйича рейтинглаши мумкин. Кейин фақат энг юқори 3–5 фоиз (яъни 40–60 та комбинация) реал чатиштирилиб, далада синовдан ўтказилади. Бу дала синови ҳажмини 20–30 баробар қисқартиради ва айнаи вақтда энг истиқболли комбинациялар қўлдан бой берилмаслигини таъминлайди.

Шунга ўхшаш ёндашув кулупнайда F1 дурагай селекцияси учун [32], помидорда селекция популяциясини лойиҳалашда [31], буғдой дурагайларида [33] муваффақиятли синовдан ўтган, бу эса методологиянинг турли биологияга эга экинларда универсаллигини тасдиқлайди.



1-расм. Ширин қалампирнинг F1 дурагайларини яратишда геномик селекция циклининг умумий схемаси

Геномик селекциянинг асосий афзалликлари. Жаҳон тажрибаси таҳлили GS нинг ширин қалампир дурагай селекциясидаги афзалликларини

қуйидаги саккиз йўналишда умумлаштириш имконини беради.

Биринчидан, селекция циклининг қисқариши ва йиллик генетик ютуқнинг ошиши. Селекционер тенгламасининг вақт бирлигига келтирилган шакли $\Delta G = (i \cdot r \cdot \sigma A) / L$ кўринишида ифодаланади, бу ерда i — селекция интенсивлиги, r — селекция аниқлиги, σA — аддитив генетик стандарт оғиш, L — битта селекция циклининг давомийлиги. Анъанавий фенотипик селекцияда $L = 8-10$ йилни ташкил этса, GS да номзодларни ниҳол босқичидаёқ, гуллашдан олдин баҳолаш мумкин бўлганлиги учун $L = 3-4$ йилга қисқаради. Аниқлик r фенотипик баҳолашга нисбатан бирмунча пасайса-да, L нинг 2,5–3 баробар қисқариши натижасида йиллик генетик ютуқ 1,5–2,5 баробар ортади [1, 10, 23]. Бу боғлиқлик 2-расмда график тарзда келтирилган.

Иккинчидан, полиген белгиларни танлаш имконияти. Ҳосилдорлик, эрта пишарлик, курғоқчилик ва шўрланишга чидамлилиқ каби, MAS учун «кўринмас» бўлган белгилар GS да тўлиқ қамраб олинади, чунки бу ерда сигнификантлик чегараси қўлланилмайди [11, 24].

Учинчидан, фенотиплаш харажатларининг қисқариши. Мукаммал фенотиплаш фақат таълим популяциясида, яъни бир марта амалга оширилади. Кейинги циклларда номзодлар фақат генотипланади. Ҳосилдорлик ва мева сифати каби меҳнатталаб белгиларда бу иқтисодий самара айниқса сезиларли, зеро қалампир ҳосили асосан қўлда йиғилади ва бу фенотиплаш унумдорлигини кескин чеклайди [21].

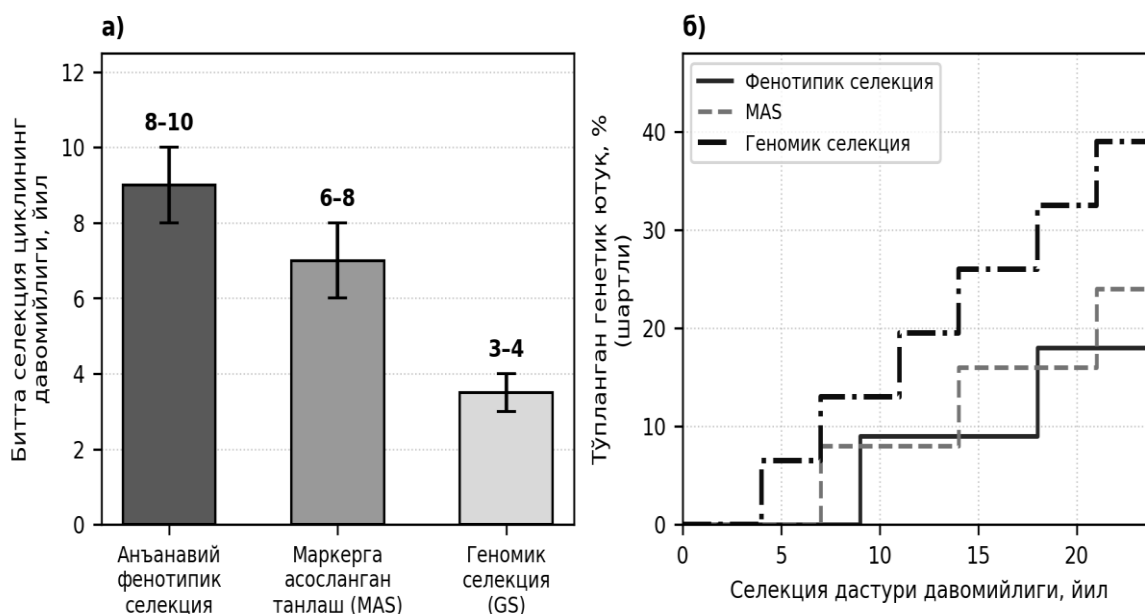
Тўртинчидан, ота-она жуфтликларини *in silico* танлаш. Юқорида кўрсатилганидек, барча мумкин бўлган комбинациялар компьютерда баҳоланиб, дала синови учун фақат энг истиқболлилари танланади [18, 32].

Бешинчидан, кўп белгили (multi-trait) индекс селекция. GS доирасида бир нечта белгини бир вақтда, уларнинг генетик корреляцияларини ҳисобга олган ҳолда, иқтисодий вазн коэффицентлари билан жамлаб танлаш мумкин. Бу «ҳосилдорлик — мева сифати — чидамлилиқ» учбурчагида мувозанат топишни осонлаштиради [2, 11].

Олтинчидан, генотип × муҳит ўзаро таъсирини (G×E) башорат қилиш. Кўп муҳитли башорат моделлари ёрдамида генотипнинг маълум минтақага мослашувчанлигини олдиндан баҳолаш мумкин. Ўзбекистоннинг Фарғона водийси, Мирзачўл ва Хоразм каби агроиклимий жиҳатдан кескин фарқ қилувчи минтақалари учун махсус дурагайлар яратишда бу имконият алоҳида аҳамиятга эга [22].

Еттинчидан, генетик ресурслардан самарали фойдаланиш. Генбанк намуналари (core collection) таълим популяцияси сифатида хизмат қилиши мумкин; шу тариқа ҳозиргача селекцияга жалб этилмаган генофонд қисми амалий айланмага киритилади [13, 22].

Саккизинчидан, дурагай уруғчилигини бошқариш ва интеллектуал мулкни ҳимоя қилиш. Генотиплаш маълумотлари бир вақтнинг ўзида навнинг ДНК-паспортини, дурагай уруғининг генетик софлигини назорат қилиш ва оталик–оналик линияларининг ҳақиқийлигини тасдиқлаш имконини беради [20].



2-расм. Селекция усуллариининг қиёсий баҳоси: а) битта селекция циклининг давомийлиги; б) тўпланган генетик ютуқнинг вақт бўйича динамикаси (селекционер тенгламаси асосида қурилган принципиал схема)

Фенотипик селекция, MAS ва GS нинг қиёсий таҳлили. Уч ёндашувнинг асосий мезонлар бўйича қиёси 2-жадвалда келтирилган.

2-жадвал.

Анъанавий фенотипик селекция, MAS ва геномик селекциянинг қиёсий таҳлили

Мезон	Фенотипик селекция	MAS	Геномик селекция (GS)
Танлаш асоси	Кузатилган фенотип	Айрим QTL билан боғланган маркерлар	Геном бўйлаб барча маркерлар (GEBV)
Маркерлар сони	—	1–20 та	3 000 – 20 000 ва ундан кўп
Полиген белгилар учун самараси	Ўртача, муҳит таъсирига боғлиқ	Паст	Юқори
Моно- ва олигоген белгилар учун самараси	Ўртача	Жуда юқори	Юқори (маркерлар қатъий эффект сифатида киритилганда)
Танлаш муддати	Ҳосил йиғилгандан кейин	Ниҳол босқичида	Ниҳол босқичида
Битта циклнинг давомийлиги	8–10 йил	6–8 йил	3–4 йил
Муҳит таъсиридан ҳимояланганлик	Паст	Юқори	Юқори
Ота-она	Мумкин эмас	Чекланган	Тўлиқ (in silico)

жуфтликларини олдиндан баҳолаш			
Дастлабки сарф- харажат	Паст	Ўртача	Юқори
Такрорий циклдаги харажат	Юқори (хар циклда тўлик фенотиплаш)	Ўртача	Паст (фақат генотиплаш)
Асосий чеклови	Вақт ва майдон танқислиги	Кичик эффектли локусларни қамрай олмаслиги	Таълим популяциясининг сифати ва ҳажмига боғлиқлиги

Очиқ майдон шароити учун устувор белгилар ва танланадиган ёндашув. Очиқ майдон учун мўлжалланган дурагайларда белгиларнинг генетик назорат тури турлича бўлганлиги учун улар учун ягона усул эмас, балки интеграциялашган ёндашув тавсия этилади (3-жадвал).

3-жадвал.

Ширин қалампирнинг очиқ майдонга мослашган F1 дурагайлари учун устувор белгилар ва тавсия этиладиган селекция ёндашуви

Белгилар гуруҳи	Асосий белгилар	Генетик назорат тури	Тавсия этилган ёндашув
Ҳосилдорлик	Ўсимликдаги ялпи ҳосил, мева сони, товар ҳосил улуши	Полиген, ирсийланиши паст–ўртача	GS (кўп муҳитли модель)
Мева сифати	Мева массаси,	Полиген,	GS (RKHS ёки

	узунлиги, эни, девор қалинлиги, шакл индекси	ирсийланиши юқори	GBLUP) — аниқлиги 0,73– 0,84 [13]
Фенология	Гуллаш даври, биринчи мева туғиш даври, эрта пишарлик	Полиген, ирсийланиши юқори	GS (BRR, MLP) — аниқлиги 0,73–0,77 [21]
Абиотик стрессга чидамлилиқ	Иссиқликка, қурғоқчиликка ва тупроқ шўрланишига чидамлилиқ, қуёш қуйишига бардошлиқ	Полиген, ирсийланиши паст, G×E юқори	GS + фенотиплашнинг юқори унумли усуллари (HTP)
Вирусларга чидамлилиқ	TSWV (Tsw), PVY (pvr), TMV (L), CMV	Моно- ёки олигоген	MAS; GS моделига қатъий эффект сифатида қиритиш
Замбуруғ ва бактерияларга чидамлилиқ	Phytophthora capsici, Xanthomonas spp.	Олигоген + полиген қисм	MAS + GS интеграцияси [16]
Технологик белгилар	Сақланувчанлик, транспортабеллик, механик йиғимга яроқлилиқ	Полиген	GS (кўп белгили индекс)

Технологияни Ўзбекистон шароитида жорий этиш йўл харитаси.

Мавжуд илмий-моддий базадан келиб чиқиб, геномик селекцияни ширин қалампир селекциясига жорий этишни беш босқичда амалга ошириш мақсадга мувофиқ.

I bosqich (1–2-йиллар) — таълим популяциясини шакллантириш. Маҳаллий нав ва линиялар, интродукция қилинган намуналар ва генбанк материалларидан 250–400 та генотипдан иборат хилма-хил (core) коллекция яратилади. Адабиётларда таълим популяцияси ҳажми 200 тадан кам бўлганда башорат аниқлиги кескин пасайиши таъкидланади [13, 21, 28].

II bosqich (2–4-йиллар) — фенотиплаш ва генотиплаш. Коллекция камида 2 йил ва 2–3 та агроиклимий нуқтада (масалан, Андижон, Тошкент вилояти ва Хоразм) такрорийликли схемада синалади. Параллел равишда GBS ёки SNP-чип платформасида генотиплаш амалга оширилади. Генотиплаш хизмати халқаро шартнома асосида олиб борилиши мумкин, бу дастлабки босқичда ўз лабораториясини ташкил этишдан арзонроқдир.

III bosqich (4–5-йиллар) — модель қуриш ва валидация. Ҳар бир белги учун бир нечта модель (GBLUP, RR-BLUP, RKHS, BRR) синовдан ўтказилиб, 5 ёки 10 каррали кросс-валидация асосида энг мақбули танланади. Ҳисоблашлар R муҳитида rrBLUP [6], BGLR [26] ва sommer пакетлари ёрдамида бажарилиши мумкин; булар очик кодли ва бепул дастурий воситалардир.

IV bosqich (5–6-йиллар) — амалий татбиқ. Ота-она линиялари генотипланиб, барча мумкин бўлган F1 комбинациялари in silico рейтинглананади. Энг юқори GEBV га эга 3–5 фоиз комбинация реал чатиштирилиб, дала синовига қўйилади. Синов натижалари таълим популяциясига қўшилиб, модель қайта ўқитилади.

V bosqich (6-йилдан бошлаб) — итератив цикл ва институционаллаштириш. Ҳар бир цикл натижалари маълумотлар базасини бойитади ва башорат аниқлигини оширади. Ушбу босқичда селекция дастурининг доимий фаолият юритувчи биоинформатика гуруҳи шакллантирилиши, докторантлар ва магистрлар учун махсус ўқув модуллари ишлаб чиқилиши лозим.

Чекловлар ва рисклар. Обьективлик нуқтаи назаридан GS нинг чекловларини ҳам эътироф этиш зарур. Биринчидан, башорат аниқлиги

таълим ва номзодлар популяциялари ўртасидаги генетик қариндошликка кучли боғлиқ. Hong ва ҳаммуаллифлари генетик жиҳатдан узок бўлган рекомбинант инбред линиялар популяциясида башорат аниқлиги 0,32–0,50 гача пасайганини кўрсатган [13]. Демак, хорижда қурилган моделни маҳаллий материалга тўғридан-тўғри кўчириш мумкин эмас — ҳар бир селекция дастури ўз таълим популяциясига эга бўлиши шарт.

Иккинчидан, популяция структураси башоратда сохта корреляцияларга олиб келиши мумкин; уни ADMIXTURE ёки бош компоненталар таҳлили орқали аниқлаб, моделда ҳисобга олиш талаб этилади [13]. Учинчидан, GS нинг сифати фенотипик маълумотлар сифатидан юқори бўла олмайди: тажриба схемасидаги хатолар, такрорийликнинг етишмаслиги ёки ўлчов услубиятидаги номувофиқлик моделни бузади [11, 23].

Тўртинчидан, дастлабки капитал харажатлар сезиларли, аммо улар бир марталик характерга эга ва кейинги циклларда фақат генотиплаш харажати сақланиб қолади. Ниҳоят, технология биоинформатика ва микдорий генетика соҳасида тайёргарликка эга кадрларни талаб қилади; бу — Ўзбекистон селекция мактаби учун ҳал этилиши зарур бўлган стратегик вазифадир [28].

ХУЛОСА.

1. Геномик селекция — геном бўйлаб зич жойлашган барча маркерларни олдиндан саралашсиз ягона статистик моделга киритиб, номзоднинг геномик селекция қиймати (GEBV) ни ҳисоблашга асосланган методология бўлиб, у полиген белгиларни танлашда MAS нинг принципиал чекловларини бартараф этади.

2. *Capsicum* spp. да ўтказилган тадқиқотлар технологиянинг амалий яроқлилигини тасдиқлайди: мева белгилари бўйича башорат аниқлиги RKHS модели ёрдамида 0,73–0,84 ни, фенологик белгилар бўйича 0,73–0,77 ни ташкил этган; универсал энг яхши модель мавжуд эмас, шу боис ҳар бир белги учун модель алоҳида танланиши лозим.

3. Дурагай селекциясида модель аддитив эффектлар билан бирга

доминант ва эпистатик ташкил этувчиларни ҳам қамраб олиши шарт; шундагина у умумий ва хусусий комбинацион қобилятни генетик даражада ажрата олади.

4. Фақат ота-она линияларининг генотиби асосида F1 авлод фенотипини имитация қилиш имконияти ($r = 0,833-0,908$) ширин қалампир дурагай селекциясида энг катта амалий аҳамиятга эга: у $n(n-1)/2$ та комбинацияни *in silico* рейтинглаш ва дала синови ҳажмини 20–30 баробар қисқартириш имконини беради.

5. Селекционер тенгламасидан келиб чиқиб, GS битта селекция циклини 8–10 йилдан 3–4 йилгача қисқартиради ва йиллик генетик ютуқни 1,5–2,5 баробар оширади.

6. Очiq майдон учун дурагай яратишда GS ва MAS ни қарама-қарши қўйиш эмас, балки интеграциялаш зарур: вирусларга чидамлилиқ каби моноген белгилар учун диагностик маркерлар моделга қатъий эффект сифатида киритилганда башорат аниқлиги 10 фоизгача ошади.

7. Технологияни Ўзбекистон шароитида жорий этиш беш босқичли йўл харитаси асосида, 250–400 та генотипдан иборат маҳаллий таълим популяциясини яратишдан бошланиши ва кўп муҳитли фенотиплаш билан таъминланиши лозим. Хорижда қурилган моделларни маҳаллий материалга тўғридан-тўғри кўчириш илмий жиҳатдан асосланмаган.

АДАБИЁТЛАР РЎЙХАТИ / REFERENCES

1. Bernardo R., Yu J. Prospects for genomewide selection for quantitative traits in maize // Crop Science. – 2007. – Vol. 47, No. 3. – P. 1082–1090.

2. Crossa J., Pérez-Rodríguez P., Cuevas J. et al. Genomic selection in plant breeding: methods, models, and perspectives // Trends in Plant Science. – 2017. – Vol. 22, No. 11. – P. 961–975.

3. Desta Z.A., Ortiz R. Genomic selection: genome-wide prediction in plant improvement // Trends in Plant Science. – 2014. – Vol. 19, No. 9. – P. 592–601.

4. Duangjit J., Causse M., Sauvage C. Efficiency of genomic selection for

tomato fruit quality // Molecular Breeding. – 2016. – Vol. 36. – Article 29.

5. Elshire R.J., Glaubitz J.C., Sun Q. et al. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species // PLoS ONE. – 2011. – Vol. 6, No. 5. – e19379.

6. Endelman J.B. Ridge regression and other kernels for genomic selection with R package rrBLUP // The Plant Genome. – 2011. – Vol. 4, No. 3. – P. 250–255.

7. Gianola D., van Kaam J.B.C.H.M. Reproducing kernel Hilbert spaces regression methods for genomic assisted prediction of quantitative traits // Genetics. – 2008. – Vol. 178, No. 4. – P. 2289–2303.

8. González-Diéguez D., Legarra A., Charcosset A. et al. Genomic prediction of hybrid crops allows disentangling dominance and epistasis // Genetics. – 2021. – Vol. 218, No. 1. – iyab026.

9. Han K., Jeong H.J., Yang H.B. et al. An ultra-high-density bin map facilitates high-throughput QTL mapping of horticultural traits in pepper (*Capsicum annuum*) // DNA Research. – 2016. – Vol. 23, No. 2. – P. 81–91.

10. Heffner E.L., Sorrells M.E., Jannink J.-L. Genomic selection for crop improvement // Crop Science. – 2009. – Vol. 49, No. 1. – P. 1–12.

11. Heslot N., Jannink J.-L., Sorrells M.E. Perspectives for genomic selection applications and research in plants // Crop Science. – 2015. – Vol. 55, No. 1. – P. 1–12.

12. Hochholdinger F., Baldauf J.A. Heterosis in plants // Current Biology. – 2018. – Vol. 28, No. 18. – P. R1089–R1092.

13. Hong J.P., Ro N., Lee H.Y. et al. Genomic selection for prediction of fruit-related traits in pepper (*Capsicum* spp.) // Frontiers in Plant Science. – 2020. – Vol. 11. – Article 570871.

14. Hulse-Kemp A.M., Ashrafi H., Zheng X. et al. A HapMap leads to a *Capsicum annuum* SNP Infinium array: a new tool for pepper breeding // Horticulture Research. – 2016. – Vol. 3. – Article 16036.

15. Ishimori M., Hattori T., Yamazaki K. et al. Impacts of dominance effects

on genomic prediction of sorghum hybrid performance // *Breeding Science*. – 2020. – Vol. 70, No. 5. – P. 605–616.

16. Kim G.W., Hong J.P., Lee H.Y. et al. Genomic selection with fixed-effect markers improves the prediction accuracy for capsaicinoid contents in *Capsicum annuum* // *Horticulture Research*. – 2022. – Vol. 9. – uhac204.

17. Kim S., Park M., Yeom S.-I. et al. Genome sequence of the hot pepper provides insights into the evolution of pungency in *Capsicum* species // *Nature Genetics*. – 2014. – Vol. 46, No. 3. – P. 270–278.

18. Kondo F., Kumanomido Y., D'Andrea M. et al. Phenotypic simulation for fruit-related traits in F1 progenies of chili peppers (*Capsicum annuum*) using genomic prediction based solely on parental information // *Molecular Genetics and Genomics*. – 2025. – Vol. 300. – Article 15.

19. Lee H.Y., Ro N.Y., Patil A. et al. Uncovering candidate genes controlling major fruit-related traits in pepper via genotype-by-sequencing based QTL mapping and genome-wide association study // *Frontiers in Plant Science*. – 2020. – Vol. 11. – Article 1100.

20. Lozada D.N., Nunez G., Losoya P. et al. Chile pepper (*Capsicum*) breeding and improvement in the multi-omics era // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – Vol. 13. – Article 879182.

21. Lozada D.N., Sandhu K.S., Bhatta M. Ridge regression and deep learning models for genome-wide selection of complex traits in New Mexican chile peppers // *BMC Genomic Data*. – 2023. – Vol. 24, No. 1. – Article 80.

22. McLeod L., Barchi L., Tumino G. et al. Multi-environment association study highlights candidate genes for robust agronomic quantitative trait loci in a novel worldwide *Capsicum* core collection // *The Plant Journal*. – 2023. – Vol. 116, No. 5. – P. 1508–1528.

23. Merrick L.F., Herr A.W., Sandhu K.S. et al. Optimizing plant breeding programs for genomic selection // *Agronomy*. – 2022. – Vol. 12, No. 3. – Article 714.

24. Meuwissen T.H.E., Hayes B.J., Goddard M.E. Prediction of total genetic

value using genome-wide dense marker maps // Genetics. – 2001. – Vol. 157, No. 4. – P. 1819–1829.

25. Naves E.R., de Ávila Silva L., Sulpice R. et al. Capsaicinoids: pungency beyond Capsicum // Trends in Plant Science. – 2019. – Vol. 24, No. 2. – P. 109–120.

26. Pérez P., de los Campos G. Genome-wide regression and prediction with the BGLR statistical package // Genetics. – 2014. – Vol. 198, No. 2. – P. 483–495.

27. Qin C., Yu C., Shen Y. et al. Whole-genome sequencing of cultivated and wild peppers provides insights into Capsicum domestication and specialization // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. – 2014. – Vol. 111, No. 14. – P. 5135–5140.

28. Spindel J.E., McCouch S.R. When more is better: how data sharing would accelerate genomic selection of crop plants // New Phytologist. – 2016. – Vol. 212, No. 4. – P. 814–826.

29. Tong H., Nankar A.N., Liu J. et al. Genomic prediction of morphometric and colorimetric traits in Solanaceous fruits // Horticulture Research. – 2022. – Vol. 9. – uhac072.

30. VanRaden P.M. Efficient methods to compute genomic predictions // Journal of Dairy Science. – 2008. – Vol. 91, No. 11. – P. 4414–4423.

31. Yamamoto E., Matsunaga H., Onogi A. et al. Efficiency of genomic selection for breeding population design and phenotype prediction in tomato // Heredity. – 2017. – Vol. 118, No. 2. – P. 202–209.

32. Yamamoto E., Kataoka S., Shirasawa K. et al. Genomic selection for F1 hybrid breeding in strawberry (*Fragaria × ananassa*) // Frontiers in Plant Science. – 2021. – Vol. 12. – Article 645111.

33. Zhao Y., Zeng J., Fernando R., Reif J.C. Genomic prediction of hybrid wheat performance // Crop Science. – 2013. – Vol. 53, No. 3. – P. 802–810.