

10-мавзу. Карталаштириш дастурлари, генларнинг филогенетик шажараларини ўрганиш дастурлари.

Режа:

1. Ғўзада миқдорий белгилар локусларини QTL карталаштириш.
2. Ғўзада нотенг бирикканлик (LD) асосида ассоциатив карталаштириш (АК).
3. Ўсимликларда уяли ассоциатив карталаштириш (УАК) стратегияси.

1. Ғўзада миқдорий белгилар локусларини QTL карталаштириш

Ғўза текстил саноати учун тола маҳсулотини етказиб берувчи асосий кишлоқ хўжалиги экинларидан ҳисобланади. Дунё бўйича пахта толасини етиштиришнинг тахминан 95% улуши ўрта толали *Gossypium hirsutum* L. турига тўғри келади. Ғўза навларини такомиллаштириш бутун дунёда барча селекция дастурларининг асосий мақсади ҳисобланади. Ғўзада тола сифат белгилари ва ҳосилдорлик каби хусусиятлар кўп сонли генлар ёки миқдорий белгилар локуслари (QTL – quantitative trait locus) томонидан полиген тарзда бошқарилади. QTL ларни таҳлил қилиш ушбу белгилар учун фенотипик ҳамда генотипик маълумотларни ўзаро боғловчи геном ҳудудларини аниқлаш ва мураккаб белгилардаги генетик хилма-хилликлар асосини тушунишда муҳим ўрин тутаяди. Карталаштириш учун қулай популяциялар бошланғич намуналарида тегишли молекуляр маркерларни ривожлантириш, генетик бирикканлик карталарини тузиш ва QTL идентификация қилишда статистик дастурлардан фойдаланиш QTL карталаштиришнинг муҳим омилларидан саналади.

Бутун дунё ғўза селекционер олимларининг асосий мақсади - ҳосилдорлик ҳамда тола сифатларини генетик жиҳатдан такомиллаштиришга қаратилган. Бироқ, шу кунгача ўтказилган тадқиқотлардан шу нарса маълумки, ғўзанинг ушбу икки хусусиятлари ўртасида ўзаро салбий корреляция мавжуд бўлиб, улар ташқи омилларга таъсирчан бўлган кўп сонли генлар томонидан бошқарилади.

Ғўза селекцияси дастурларининг мақсади ҳосилдорлиги ҳамда тола сифати юқори бўлган навларни яратиш ҳисоблансада, анъанавий селекция усулларида бу каби салбий корреляцияларни бартараф этишнинг имкони жуда паст саналади. Анъанавий селекцияда, тола сифати ҳақида фақатгина ҳосилни йиғиб олгач, уни таҳлилдан ўтказилгандан сўнг маълумотларга эга бўлиш мумкин. Бу эса, ўз навбатида жараёни мураккаблаштиради ва бундай навларни яратиш учун кўп вақт талаб этилиб, иқтисодий жиҳатдан самарадорлиги паст ҳисобланади.

Анъанавий селекция усуллари молекуляр маркерлар деб номланувчи биотехнологик воситалар (Маркерларга асосланган селекция технологияси)дан фойдаланиш туфайли жадаллашди. ДНК маркерлардан фойдаланиб генетик бирикканлик карталарини тузиш, уларнинг нейтраллик хусусияти, эпистаз таъсирининг йўқлиги ва белгиларнинг авлоддан-авлодга Мендель қонуниятлари асосида содда узатилиши боис ўсимликлар молекуляр селекцияси учун муҳим восита сифатида танилди. Шу сабабли, “Маркерларга асосланган селекция”да муҳим белгилар билан юқори даражада бириккан ДНК маркерларидан фойдаланиш селекция мақсадларига эришишда муҳим ёндашув бўлади. Ғўзада RFLP (*ингл.* Restriction Fragment Length Polymorphism – рестрикцияланган фрагмент узунлиги полиморфизми), ПЗР га асосланган ДНК маркерлари хусусан, AFLP (*ингл.* Amplified Fragment Length Polymorphism – амплификацияланган фрагмент узунлиги полиморфизми), RAPD (*ингл.* Random amplified polymorphic DNA - тасодикий амплификацияланган ДНК полиморфизми), SSR (*ингл.* Simple Sequence Repeat – такрорланувчи оддий кетма-кетликлар), STS ва EST-SSR каби хилма-хил ДНК маркерлари ва SNP маркерлари кенг қўлланилади.

Молекуляр маркерларнинг ривожланиши учун самарадорлик, натижаларнинг такрорланиши ва сарф харажатларнинг қисқариши асосий стимул бўлди. Барча молекуляр маркерлар, ишлаб чиқариш ва аниқлаш усулига қараб учта асосий гуруҳга бўлинади: 1) паст кўрсаткичли (RFLP каби дурагайлашга асосланган) маркерлар; 2) ўртача самарадорликка эга маркерлар, тасодикий амплификацияланган ДНК полиморфизми (RAPD), амплификацияланган фрагмент узунлиги полиморфизми (AFLP) ва микросателлит (SSR) маркерларни ўз ичига олган; 3) юқори самарали (ДНК секвенирланишига асосланган ягона нуклеотид полиморфизми (SNP)) маркерлари.

RAPD, AFLP ва SSR маркерлари тадқиқотчилар томонидан турли хил ўсимлик турларида ишлатиладиган ДНК маркерларининг асосий турлари ҳисобланади. RAPD маркерлари бир вақтнинг ўзида геномнинг турли ҳудудларидаги полиморфик локусларни аниқлашнинг имконини беради. RAPD маркерларида, ДНК фрагментлари тасодикий праймерлардан (одатда 10 нж) фойдаланиб ПЗР реакцияси орқали амплификацияланади. Полиморфизм геном кетма-кетлигидаги ўзгаришлар туфайли юзага келади. RAPD маркерлар тизими қўлланилиши жуда осон, секвенс маълумотлари зарур эмас ва ДНК жуда кам миқдорда талаб этилади ҳамда автоматлаштиришга тўлиқ жавоб беради. Бироқ, ушбу усул паст такрорланувчанликка эга.

RAPD маркерларидан ғўзада кўплаб мақсадлар учун фойдаланилган хусусан, хилма-хилликни баҳолаш, геном карталаштириш, филогенетик

тадқиқотлар, популяцияда генетик ўзгарувчанлик, ДНК асосида молекуляр паспорт яратиш ҳамда тур ичи ва турлар аро генотиплар ўртасидаги қариндошликни аниқлаш. Ғўзада RAPD дан оққанот, шира ва каналарга чидамли навларни фарқлаб олиш учун фойдаланилган. Ғўзада эркак стериллиги гени учун RAPD маркери (R6592) аниқланган. RAPD усули ғўза генотиплари ўртасидаги генетик алоқаларни баҳолашда, ғўзада бирикиш картасини тузиш ва стоматал (устига) ўтказувчанлик QTL ларини идентификация қилишда фойдаланилган.

AFLP маркерлари юқори даражада такрорланувчанлик ва юқори сезувчанлиги боис кам ўрганилган ёки умуман ўрганилмаган геномларга эга тўқималарнинг молекуляр генетикасини ўрганишда кенг қўлланилади [116; 2825-2832-6]. Бу усул RFLP нинг ишончилиги ва RAPD нинг қулайлиги билан уйғунлаштирилган усул ҳисобланади. Жараён оддий уч босқични ўз ичига олади: 1) геном ДНКни кесиш ва олигонуклеотид адаптерни улаш; 2) рестрикция фрагментларининг олдиндан ва селектив амплификацияси; 3) амплификацияланган фрагментнинг гел электрофорез таҳлили. Полиморф фрагментлар гелда намоён бўлиши ёки бўмаслигининг аниқланиши билан AFLP ни доминант маркер тизимига айлантиради. Ушбу усул автоматлаша олади ва бир вақтнинг ўзида ҳар бир тажриба бўйича кўплаб генетик локусларни таҳлил қилиш имконини беради. AFLP ҳар бир праймер учун RFLP, SSR ёки RAPD маркерларига қараганда кўпроқ полиморф локусларни ҳосил қилади. AFLP генетик хилма-хилликни тадқиқ этиш, молекуляр паспортлаш тадқиқотлари ҳамда агрономик муҳим, чигит ва тола сифат белгиларини маркерлашда самарали воситадир. AFLP геном бўйлаб тасодифий ва жуда кўп тарқалганлиги туфайли генларни карталаштириш тадқиқотларида катта аҳамиятга эга бўлган услуб ҳисобланади. AFLP ва RAPD маркерларидан фойдаланиб, ғўзанинг бирикканлик картаси яратилган. AFLP маркерлари шунингдек, ғўзанинг генетик хилма-хиллигини ўрганиш ва ғўза генетик картасини бойитиш учун ишлатилган.

AFLP маркерларидан ташқари ғўза геномини тадқиқ этишда SSR маркерларидан ҳам кенг фойдаланилмоқда. XXI асрга келиб SSR маркерлари “Энг оммабоп маркерлар” га айланди. SSR маркерлари ўта такрорланувчан, юқори даражада полиморф, RAPD ва AFLP дан фарқли равишда автоматлашади ҳамда аксарият ҳолларда аноним маркерлар ҳисобланмайди. Бугунги кунда SSR маркерлари молекуляр генетика ва селекциянинг барча соҳаларига кириб келди. Бироқ, охириги пайтларда SNP маркерларининг соҳага кириб келиши билан, SSR маркерларининг ҳукмронлиги ниҳоят бузилди.

Геномнинг ҳар иккала кодлайдиган ва кодламайдиган ҳудудларида жуда кўп тарқалган нуклеотидларнинг икки, уч, тўрт ёки бешта тасодифий

такрорлари мавжуд. Микросателлит маркерлар геномнинг қисқа такрорланувчи ДНК кетма-кетлиги асосида яратилган. Ушбу маркерларнинг локуслари турлар бўйича юқори даражада, тахминан 50% ўтказилиши мумкин. Қисқа такрорланувчан ДНК кетма-кетликлари кўп аллели, ко-доминант ПЗРга асосланган молекуляр маркерлар учун асос яратади ва бошқа ДНК маркерларига таққослаганда юқори полиморф ҳисобланади. SSR маркерлари ўзларининг юқори полиморфизми туфайли молекуляр паспортлаш, генетик хилма-хилликнинг таҳлили, молекуляр карталаштириш ва маркерларга асосланган селекцияда жуда муҳим маркерлар тизими ҳисобланади. Ёўза тадқиқотчилари такрорланувчи оддий кетма-кетликлар (SSR)дан полиморфик ва хилма-хиллик таҳлилари, генетик карталаштириш ва ассоциатив карталаштириш тадқиқотларида фойдаланишди.

Бундан ташқари, SSR маркерларидан фойдаланиб ёўзада қимматли хўжалик белгиларига генетик боғланган ДНК маркерларини идентификация қилишда олимлар томонидан кўплаб тадқиқотлар олиб борилган. Жумладан, Chengqi Li бошчилигидаги бир гуруҳ хитой олимлари АҚШлик ҳамкасблари билан ҳамкорликда ёўзада ҳосилнинг эрта пишишига жавобгар бўлган 54 та QTL аниқлашди ҳамда MAC дастурида фойдаланиш учун тақдим этишди. Яна бир гуруҳ хитой олимлари Hantao Wang ва бошқалар томонидан ёўзанинг SSD усулида яратилган 178 та рекомбинант инбред линиялари (РИЛ) яратилаб, уларда 644 полиморф локуслардан фойдаланиб генетик карта тузилди. РИЛлар 8 та турли муҳитларда фенотипланиб, 134 та QTL идентификация қилишди. Тадқиқот натижасида шулардан 64 таси тола сифатига ва қолган 70 таси ҳосилдорликка алоқадор QTL лар эканлиги аниқланди.

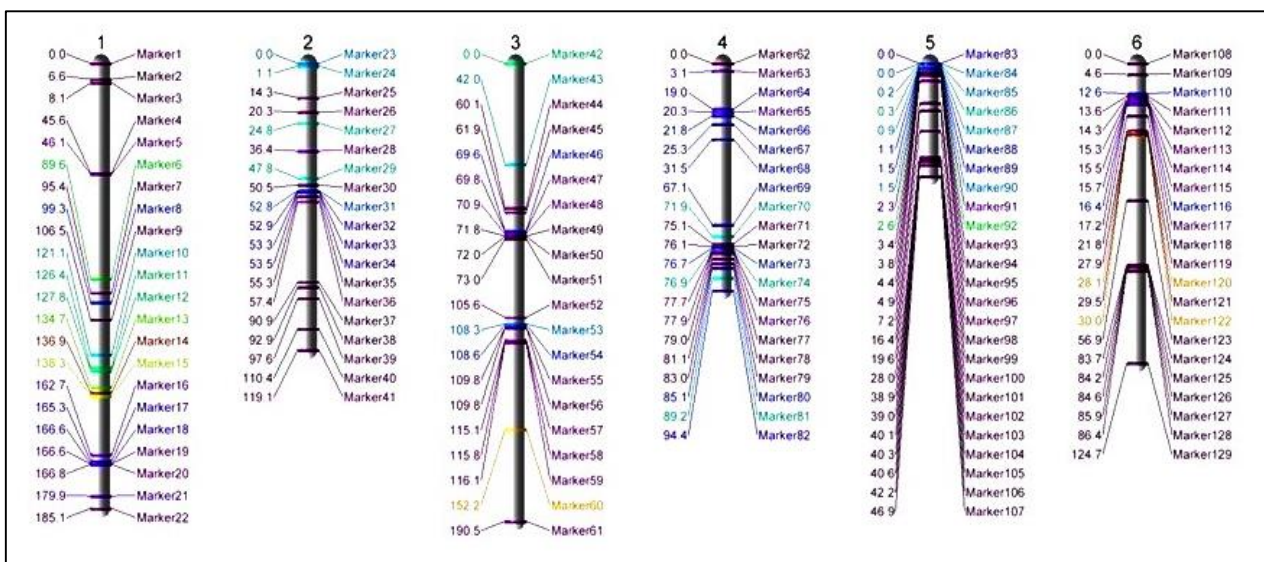
Ягона нуклеотид полиморфизми (SNP) маркерларининг тадқиқотларда фойдаланилиши SSR маркерларининг ҳукмронлигига яқин ясади. Дастлаб, инсон геномини тадқиқ қилиш жараёнида ишлаб чиқилган SNP маркерлар тизими ўзининг универсаллигини намоён этди ва бир турдаги индивидлар орасида генетик ўзгаришларнинг энг кенг тарқалган шакли эканлигини исботлади. Биаллель табиатга эга SNP маркерларининг полиморфизм хусусияти SSR маркерлариникига нисбатан пастроқдир. Шундай бўлсада, SNP ҳудудлари геномда кўп учраши ва кенг тарқалганлиги боис ушбу маркер тизимининг самарадорлиги юқори бўлиб, асосий қулайлик томони юқори даражада автоматлаштирилганлигидадир. Шу сабабли ҳам ҳозирги кунда SNP маркерлари, ўсимликлар молекуляр генетикаси ва селекциясида кенг қўлланилмоқда.

SNP маркерларининг асосий афзалликлари уларнинг мослашувчанлиги, тезлиги ва иқтисодий самарадорлиги билан бирга маълумотларни бошқаришнинг қулайлиги билан боғлиқ. Индивидуал геномдаги ягона

нуклеотид фарқлари (А, Т, Г ва Ц) ягона нуклеотид полиморфизми ёки SNPлар деб юритилади. Бу, геномнинг кодламайдиган, кодлайдиган ва генлар аро худудларида бўлиши мумкин, шу сабабли нуклеотидлар кетма-кетлигидаги ўзгаришларга қараб генларни аниқлашга имкон беради. SNP маркерлари бирикканликни карталаштириш, картага асосланган клонлаш ва маркерларга асосланган селекция учун ўзларининг юқори даражадаги полиморфизми туфайли жуда муҳим воситага айланди.

SNP ларнинг ко-доминант табиати ушбу маркерларни аллелларнинг гомозигота ва гетерозигота ҳолатини фарқлаш имкониятини юзага чиқарди. Ёўзада, *Gossypium* геномининг нуклеотид кетма-кетликларидаги SNP ларнинг хилма-хиллигини кузатиш, тавсифлаш ва карталаштириш бўйича кўплаб тадқиқотлар ўтказилган. Ҳалқаро ҳамкорликда Illumina Infinium генотиплаш таҳлили платформаси асосида 70 минг SNP чип ишлаб чиқилди. Бу каби юқори самарали платформалар селекционерлар, генетиклар ва бошқа тадқиқотчилар учун ёўза геномни секвенирлаш таҳлилларида, генетик ва селекцион дастурларда қимматли манба бўлади.

Барча турдаги ДНК маркерларини ишлаб чиқиш одатда икки босқичдан, яъни маркерларни аниқлаш ҳамда уларнинг ишончлилигини текширишдан иборат. Агар ДНК маркерлари бирон-бир белгига бирикканлиги тасдиқланса, улар қимматли маркерлар ҳисобланади. Бундай маркерлар молекуляр генетика ва ўсимликлар селекциясининг турли йўналишларида хусусан, миқдорий белгилар ген/локусларини (QTL) карталаштириш, нотенг бирикканлик (*ингл.* Linkage Disequilibrium - LD) асосидаги ассоциатив карталаштириш (АК), ген/QTL ларни клонлаш, гермоплазма хусусиятларини баҳолаш, генетик диагностика, белгиларни маркерларга асосланган селекция (МАС) усули орқали интрогрессия қилишда фойдаланилиши мумкин. Тадқиқотчилар юқорида таъкидлаб ўтилган маркерлардан фойдаланишлари учун, уларнинг рекомбинацияга асосланган генетик бирикканлик карталарини яратиш (1.1-расмга) орқали хромосомалардаги жойлашиш тартиби аниқ бўлиши лозим.



1.1-расм. Бирикканлик картасида маркерларнинг жойлашувига мисол

Ҳозирги вақтда, асосий қишлоқ хўжалиги экинларининг молекуляр маркерлар билан зич тўйинган кўплаб генетик карталари яратилган. Умумфойдаланиш учун SNP маркерлари асосида тузилган генетик бирикканлик карталари эса фақатгина шоли ва маккажўхори экинларида мавжуд. Арпа, буғдой, жўхори ва соя каби бошқа қишлоқ хўжалик экинлари учун ҳам SSR ва RFLP маркерлари билан биргаликда SNP маркерлари асосида ишлаб чиқилган генетик карталари мавжуд.

Информатив (маълум бир белгига боғланган) ДНК маркерлар билан тўйинган бирикканлик карталарининг мавжудлиги, ген ва миқдорий белгилар локусларини (QTL) аниқлаш имконини беради. Ғўзада кўп сонли тадқиқотлар қимматли хўжалик белгиларининг бошқарилишида иштирок этувчи QTL ларни карталаштиришга йўналтирилган. Бугунги кунга келиб айни шу йўналишда чоп этилган илмий мақолалар сони Google Scholar интернет ресурси бўйича 24000 дан зиёдни ташкил этади.

Бироқ, турли вазиятларда хусусан, молиявий манбаларнинг етишмаслиги, геном ресурслари танқислиги, фенотипик маълумотларни тўплашда методологиянинг етарли даражада ривожланмаганлиги, режалаштирилган тажрибалар аниқлик даражасининг паст эканлиги ва ниҳоят, геном ва белгиларнинг мураккаблиги – ушбу тадқиқотларнинг кўпчилигида изланишлар карталаштириш босқичидаёқ якунланганлигидан ва якуний мақсадга эришилмаганлигидан далолат беради. Мазкур муаммолар туфайли, қишлоқ хўжалиги йўналишида QTL клонлаш жуда мушкул жараён ҳисобланади. “Ўсимликларда QTL клонлаш керакми ёки йўқ?” деган саволига жавоб беришдан олдин, тадқиқотчилар катта меҳнат, вақт ва молиявий харажатларни талаб этадиган кўплаб босқичларни енгиб ўтишлари лозим.

Клонлашнинг генетик картага асосланган ҳар бир тажрибасида дастлабки кадам, унчалик катта бўлмаган популяциядан (200-300 индивид) фойдаланиб QTL карталаштириш ва ёндош маркерларни идентификация қилишдан иборат. Тадқиқотчининг фенотипик маълумотларни тўплаш ҳамда тажрибаларни тўғри режалаштириши дастлабки босқичда дуч келадиган асосий чекловлар, яъни QTL учун ишончлилик интервали (CI - confidence interval) тор бўлиб қолишининг олдини олади. Агар тажриба тўғри олиб борилса CI жуда кенг, тахминан 10-30 сМ оралиғида бўлиши мумкин. Аммо, ҳатто CI бир неча сантиморган билан чекланган бўлса ҳам, ушбу генетик масофани изоҳловчи мутлақ ишончли усули ҳисобланмайди. Бунга сабаб эса, генетик масофа ДНК ҳудудидаги рекомбинация частотаси ва бирикканлик картасини яратишда фойдаланилган карталаштириш популяцияси ўлчамига кучли даражада боғлиқлигидадир. Кўпгина ҳолатларда, ёндош QTL маркерлар масофавий жиҳатдан нишондан бир мунча узоқ жойлашган бўлсада, ушбу маркер ва нишон орасидаги ҳудудда кўплаб генлар мавжуд бўлади.

QTL ни камраб олган ДНК сегментининг узунлигига қараб, маркер ва QTL орасидаги масофани қисқартириш учун стратегиялар ишлаб чиқилади. CИни қисқартириш стратегияларидан бири бу QTL карталаштириш учун молекуляр маркерларни тўғри танлаш ҳисобланади. QTL карталаштириш бўйича кўпгина тадқиқотларда икки ота-она ўсимликлари ўртасида алоҳида чатиштириш учун доим ҳам информатив бўламаган умумий маркерлардан фойдаланилади. QTL карталаштириш ва кейинчалик уни клонлашнинг муваффақиятини белгиловчи энг муҳим омиллардан бири ота-она генотиплари ўртасидаги мавжуд барча аллель ўзгаришларини билишдир. Мисол учун, умумфойдаланиш учун очик бўлган SNP маркерларининг катта қисми маккажўхорининг В73 ва Мо17 линиялари геномлари асосида ишлаб чиқилган.

Маккажўхорининг инбред линиялари ўртасидаги кенг тур ичи хилма-хилликни ҳисобга олган ҳолда, QTL ни ўрганиш учун чатиштиришда фойдаланилган ота-она намуналари ўртасида учрайдиган аллель ўзгаришларининг фақатгина кичик қисмини ўз ичига олган бир неча линиялар учун SNP маркерлари ишлаб чиқилган. Шу сабабли, чатиштириш ўтказиладиган ота-она намуналари ўртасидаги мутация сабабли кўп аллелли ўзгаришларнинг юқори эҳтимоли мавжуд. Бундай вазиятлардан қочиш учун ҳар иккала ота-она геномини қайта секвенирлаш ҳамда уларнинг қуйи ва бир нусхали ҳудудларидаги аллель ўзгаришларини аниқлаш керак. Бунга эса геном мураккабликларини бартараф этиш усулларини ўз ичига олган янги авлод секвенирлаш (*ингл.* new generation sequencing - NGS) технологиялари ёрдамида амалга ошириш мумкин. Муайян чатиштиришлар учун ўзига хос

полиморфизмларни аниқлаш, кейинчалик уларни SNP генотиплашга оид ва шунга ўхшаш ҳар қандай замонавий таҳлилларни ўтказиш амалга оширишда учун уларни осонлик билан ўзгартириш мумкин. Мисол учун, CroPS ёки RAD технологиялари ҳар бир чатиштириш учун специфик SNP ларни олиш учун муваффақиятли ишлатилиши қўлланилиши мумкин. Бундай усул организмга боғлиқ ҳолда 1000 га яқин ишончли маркерларни олиш имконини беради.

Шундай қилиб, ғўзада фойдали хусусиятларга генетик боғланган QTLларни идентификация қилиш, анъанавий селекция жараёнларига замонавий маркерларга асосланган селекция дастурини жорий этиш ҳамда маркерланган QTL ларни чуқурроқ ўрганиш ва номзод генларни излаб топиш орқали уларни мақсадли бошқаришга имкон берувчи асосий восита ҳисобланади.

2. Ғўзада нотенг бирикканлик (LD) асосида ассоциатив карталаштириш (АК)

Анъанавий Бирикканликни карталаштиришга (*ингл.* Linkage mapping) таққослаганда нотенг бирикканликни (LD) карталаштириш, гаплотипларда локусларнинг тасодифий бўлмаган ассоциацияларини қўллайди, бу эса мураккаб микдорий белгиларни юқори аниқликда карталаштиришнинг имконини беради. Ўсимликлар популяцияси учун Ассоциатив карталаштириш усулидаги сўнгги ютуқларнинг кўпгина экин турларида бир қанча, оддийдан то мураккаб белгиларгача таҳлил қилишда муваффақиятли қўлланилиши, XXI аср - “Ўсимликлар геномикаси эраси”да қишлоқ хўжалиги экинлари учун “генларни юқори аниқликда белгилаш” (*powerful gene tagging*) воситаси сифатида ёндашувнинг гуллаб яшнашини намоён этади.

Ассоциатив карталаштириш номи билан маълум нотенг бирикканликни карталаштириш (*ингл.* Linkage Disequilibrium Mapping - LD), икки ота-онали (бидурагай) популяцияларда амалга ошириладиган анъанавий QTL карталаштиришнинг кучли муқобили ҳисобланади. Чунки бу усул рекомбинация жараёнларининг етишмаслиги билан боғлиқ муаммоларни ҳал этиш имконини беради. Ассоциатив карталаштириш учун популяциялар ўтмишда содир бўлган кўп микдордаги тарихий рекомбинация жараёнлари тўплами ва келиб чиқиши номаълум, генетик жиҳатдан тўғридан-тўғри алоқадор бўлмаган индивидлардан таркиб топган бўлади.

Рекомбинация ҳодисалари сонининг ортиши ўз навбатида QTL билан ассоциация бўлган маркерлар блокларинининг парчаланишига ҳамда QTL ҳудуди аниқлик даражасининг ошишига олиб келади. Белги билан геном ёки молекуляр маркерлар, ёхуд нотенг бирикканликдаги мавжуд маркер блоклари ўртасидаги муҳим ассоциацияларни аниқлаш ассоциатив карталаштириш усулининг асосий функциясидир.

Шундай қилиб, Ассоциатив карталаштириш назарий жиҳатдан анъанавий QTL карталаштиришга таққосланганда бир қанча афзалликларга эга эканлигини таъкидлаш мумкин: 1) карталаштиришнинг аниқлигини ошириш; 2) маркерни белги билан ўзаро боғлашда кенг генетик ўзгарувчанликнинг мавжудлиги ва бир вақтнинг ўзида кўплаб аллелларни аниқлаш; 3) вақт ва молиявий харажатларни сезиларли даражада қисқартирадиган юқори аниқликда карталаштириш учун катта ҳажмдаги популяция яратиш заруратини бартараф этиш; 4) ассоциатив карталаштириш бир вақтнинг ўзида кўплаб белгиларни тадқиқ этиши (бидурагай чатиштиришда эса бу нарса бироз имконсиз саналади ва кўп ҳолларда улардан фақат битта хусусиятни ўрганиш учун фойдаланиш мумкин); 5) кўп йиллар давомида йиғилган, тарихий фенотипик маълумотлардан фойдаланиш имкониятининг мавжудлиги.

Шундай бўлсада, Ассоциатив карталаштириш усулидан фойдаланишда барчаси ҳам осон бўлавермайди. Ушбу ёндашув кўпинча бир қанча сабабларга кўра танқид қилинади: 1) популяция аралашувидан келиб чиққан таъсир туфайли кўп сонли сохта ижобий (ижобийдек кўринган) QTLларнинг аниқланиши; 2) ассоциацияларни аниқлаш имконини берувчи функционал полиморфизм аллеллари (кичик ва ноёб аллеллар) частота тақсимланишининг таъсири. Тажриба сохта ижобий натижалардан холи бўлиши учун бир неча омилларни эътиборга олиш лозим. Популяция тузилиши турли хил ҳисоблаш усуллари ёрдамида диққат билан таҳлил қилиниши керак. Катта миқдордаги кичик гуруҳларга эга бўлган ҳаддан ортиқ популяция тузилиши аслида бир-бирига боғланмаган локуслар орасидаги “псевдо” - LD ларни аниқлашга олиб келиши мумкин, бу эса ўз навбатида маркер ва белги ўртасида сохта-ижобий ассоциацияни келтириб чиқаради. Шундай қилиб, АК ни амалга оширишдан олдин, популяция ундаги мавжуд яширин субструктураси тадқиқ этилган бўлиши талаб этилади. Ассоциатив карталаштиришда сохта-ижобий натижаларни камайтириш учун ноёб аллелларни чиқариб ташлаш энг тўғри танлов ҳисобланади. Бироқ тадқиқотлар шуни кўрсатадики, фенотипик ўзгаришларнинг катта қисми ноёб аллеллар туфайли юзага келади ва ушбу ноёб аллеллар биологик маънога эга ассоциацияларни маркерлаш учун муҳим аҳамиятга эга бўлади. Функционал полиморфизмга эга аллеллар частотаси билан маълум, бир неча референс популяциялар ўртасида генетик чатиштириш ўтказиш орқали сегрегацияланган популяцияларни яратиш, структурали популяция муаммолари ва ноёб аллелларнинг частотасини сезиларли даражада камайтириши мумкин. Бундай ёндашув ўсимликларда ассоциатив карталаштириш имкониятларини сезиларли даражада оширувчи уяли ассоциатив карталаштириш (УАК) популяцияси деб аталади.

Нотенг бирикканликка асосланган ассоциатив карталаштиришнинг яна бир муҳим омили, қишлоқ хўжалиги экинлари геномида LDнинг ўрганилганлик даражаси ҳисобланади. Бутун геном бўйлаб LD структураси тўлиқ геномни ўрганиш учун маркерларнинг тўғри зичлигини аниқлашга имкон беради. Гаплотип ичидаги барча маркерлар ўзларини бир хилда намоён этиши сабабли, гаплотип қанчалик узун бўлса, маркер зичлиги шунчалик кам талаб этилади. Аксинча, агар хромосома бўлаги қисқа гаплотиплар мавжудлиги билан ҳарактерланса, унда маркерларнинг зичлиги мос равишда ортади. Ўз навбатида, гаплотип узунлиги геномдаги идентификация қилинган локуслар сони ва популяциядаги репродукция жараёнига боғлиқ. Физик ва генетик масофалар ҳудудидаги LD даражаси, ассоциатив карталаштиришда эришиш мумкин бўлган максимал аниқликка етиш учун муҳим ҳисобланади. Маккажўхорида LD даражасини аниқлаш бўйича тадқиқотлар, ундаги ўртача LD 2000 жуфт асос атрофида эканлигини кўрсатган. Кейинчалик, инбред линиялари устидада олиб борилган тадқиқотларда эса, улардаги LD даражаси тахминан 100-500 кб га тенг эканлиги кўрсатиб берилган. Маданийлаштирилган арпада LD даражаси 1-10 сМ оралиғида бўлиши аниқланган. LDнинг узун ёки қисқалиги фойдаланилаётган молекуляр маркерларнинг турларига ҳам бевосита боғлиқдир. Шоли (*Oryza sativa* L.) геноми SNP маркерлари ёрдамида тадқиқ қилинганда LD даражаси 1 сМ ёки ундан ҳам қисқа, SSR маркерлари билан ўтказилган бошқа тадқиқотларда эса 20-30 сМ эканлиги аниқланган. Абдурахмонов ва бошқалар томонидан ғўза геноми ва Ўзбекистон ғўза гермоплазма коллекциясини ўрганиш бўйича ғўзада нотенг бирикканлик даражаси аниқланган. Унга кўра, тегишли равишда гермоплазма коллекциясининг экзотик намуналарида <10 сМ, $r^2>0,1$ бўлганда такомиллашган навлар гермоплазмасида 25-30 сМ ни ташкил этган. $r^2>0,2$ бўлганда эса такомиллашган навлар гермоплазмасида LD нинг геном даражаси $\sim 5-8$ сМ гача ва экзотик гермоплазмада $\sim 1-2$ сМ гача қисқарган. Бу эса нисбатан кам сонли маркерлар билан ғўзанинг қимматли хўжалик белгиларини карталаштириш (максимал 500-1000) имконини яратди. Ўсимликлар орасида LD даражаси унинг фарқланиши ифода этилган бирликнинг табиати билан тушунтирилиши мумкин. Сантиморган - рекомбинация бирлиги бўлиб, геномдаги ҳар бир рекомбинация частотаси турличадир. Шу сабабли, шоли геномининг 30 сМ га чўзиладиган бир ҳудудидаги LD, физик жиҳатдан худди шу геномнинг бошқа ҳудудида тарқаладиган 1 см LD билан бир хил ўлчамга эга бўлиши мумкин. LD даражасини белгилашнинг янада аниқроқ йўли бу физик масофа ҳисобланади. Шундай бўлсада, баъзи экинлар учун геном кетма-кетлиги маълумотининг йўқлиги тадқиқотчини фақатгина сантиморган бирлигидан фойдаланиш билан

чегаралайди. Бугунги кунга келиб, тадқиқотчилар Ассоциатив карталаштириш усулидан деярли барча асосий қишлоқ хўжалиги экинларида, жумладан, шоли, маккажўхори, арпа, соя, рапс ва бошқа экинларда мураккаб белгиларни тадқиқ этиш учун фойдаланишган.

Айнан ғўзада (*Gossypium hirsutum* L) Ассоциатив карталаштириш усули дунёда биринчи бўлиб, академик Абдурахмонов томонидан қўлланилган. Абдурахмонов ўз тадқиқотларида Ўзбекистон ғўза гермоплазмаси коллекциясининг 1000 дан ортиқ намуналаридан фойдаланган. Натижада, ғўзада тола сифатини бошқарувчи ўнлаб QTL локуслари аниқланиб, тавсифланган ҳамда Ўзбекистон ғўза селекцион дастурлари қаторига маркерларга асосланган селекция дастурни жорий этган. Бугунги кунга келиб, тадқиқотчилар томонидан ғўзада қимматли хўжалик белгиларни карталаштиришда Ассоциатив карталаштириш усули кенг қўлланилмоқда. Хусусан, Ademe M.S. ва бошқалар томонидан толанинг чиқими ва сифат белгиларини Ассоциатив карталаштириш таҳлилларини амалга оширди. Тадқиқотчилар 302 та маҳаллий ғўза намуналарини “Yellow River” ва “Yangtze River” дарёларининг 12 та худудида экиб, уларнинг геномини 198 та SSR маркерлари билан скрининг қилишди. Ассоциатив карталаштириш таҳлили натижасида, геном бўйлаб LD даражаси $r^2 = 0,1$ бўлганда $\sim 30 - 32$ сМ, $r^2 = 0,2$ бўлганда 1-2 сМ га қисқаргани аниқланган. Аралаш чизикли модель таҳлили асосида 57 та маъноли ($p < 0.01$) маркер-белги ассоциацияси хусусан, 7 та тола узунлигига, 10 та тола микропейрига, 9 та тола пишиқлигига, 7 та тола элонгациясига, 5 та толанинг бир хиллик индексига, 5 та толанинг бир хиллиги нисбатига, 6 та кўсак оғирлигига ва 7 та тола чиқими, шунингдек, 11 та маркер бир неча хил белгиларга ассоциация бўлагани аниқланди. Xinhui Nie бошчилигидаги яна бир гуруҳ олимлар Хитой миллий ғўза навларида SSR маркерларга асосланган Ассоциатив карталаштиришни амалга оширишди. Тадқиқотда жами 179 та полиморф маркерлар 426 та аллель локусларини намоён этган. LDнинг зичлик масофаси 0-5 сМ гачани ташкил этган. Тола сифатини Ассоциатив карталаштириш шуни кўрсатдики, 216 маркер локуслари тола сифат белгилари билан ассоциация бўлган ($P < 0.05$) ва бу 0.58 % дан 5.12 % гача, ўртача 2,70 % фенотипик вариация билан изоҳланади. 13 та маркер локуслари бошқа тадқиқотларда қўлга киритилган натижалар билан бир хил бўлди, 3 та маркер локуси эса бир хил белгига боғланган. 7 та микдорий белгилар локуслари толанинг ривожланишида иштирок этувчи номаълум генга боғланган. Yinhua Jia бошчилигидаги олимлар гуруҳи ғўзада кўсак сони, очилган кўсакдаги пахтанинг вазни ва тола чиқими белгиларини тадқиқ этишда Ассоциатив карталаштириш усулидан фойдаланишди. Улар ўз тадқиқотларида ғўза гермоплазмасининг 323 та намуналарини 9 та худудда

экиб, мазкур белгиларни ўрганиш учун 651 та SSR маркерларидан фойдаланишди. Ушбу маркерлар ҳосил қилган локусларнинг 251 таси маъноли эканлиги аниқланиб, юқоридаги учта белгига генетик боғланган. Шулардан 69 та локус индивидуал таъсирга эга бўлиб, ўзаро эпистатик таъсирларда иштирок этиши аниқланган. Покистонлик Muhammad Saeed хитойлик ҳамкасблари билан ғўзанинг *Gossypium hirsutum* L. турида Ассоциатив карталаштиришни амалга оширдилар. Олимлар ўз тадқиқотларида ғўза гермоплазмасининг 109 та асосан АҚШ ва Хитой намуналаридан фойдаланишди ҳамда уларни 250 та SSR маркерлари билан скрининг қилишди. Ушбу маркерларнинг 98 таси полиморф эканлиги аниқланди. Тадқиқот намуналари шўрланган (100 ва 200 mM NaCl) тупрок муҳитида, иссиқхона шароитида ўстирилди ҳамда ўсимликларнинг ниҳоллик давридан бошлаб фенотипик кузатувлар олиб борилди. Намуналарнинг туз стрессига таъсири баҳоланди ва ушбу намуналарда BNL3103 (D6), NAU478 (D8) ва BNL3140 (D9) ДНК маркерлари шўрга чидамлилиқ билан кучли даражада боғланганлиги аниқланди.

Бундан ташқари, ғўзанинг *Gossypium barbadense* L. турида илк бор Ассоциатив карталаштиришни А.Абдуллаев бошчилигидаги яна бир ўзбек олимлари гуруҳи амалга оширди. Ушбу тадқиқотда ғўзанинг *Gossypium barbadense* L. тури гермоплазмасининг 288 та дунёнинг турли минтақаларига мансуб намуналари икки турли муҳит АҚШ ва Ўзбекистон шароитида ўрганилди. Ушбу намуналарда 108 та бутун геном SSR маркерларидан фойдаланиб тола сифат белгилари генетик хилма-хиллиги, популяция структураси, нотенг бирикканлик даражаси ва LDга асосланган Ассоциатив карталаштириш тадқиқотлари амалга оширилди. LD даражаси $r^2=0,05$ бўлганда ўртача 24,8 cM, $r^2=0,1$ бўлганда 3,36 cM га тенг бўлгани аниқланган.

Икки хилма-хил муҳитда фенотипик баҳолаш асосида Ассоциатив карталаштиришнинг Аралаш чизикли модель ёндашуви қўлланилиб, 100 та маркер локуслари толанинг асосий сифат белгиларига кучли ассоциациялангани аниқланди. Шулардан 14 таси бундан олдинги олимлар тадқиқотлари натижалари билан ўхшаш ва қолган 86 та QTL янги аниқлангани маълум бўлди. Ушбу олинган натижалар молекуляр селекция ва геном технологияларидан фойдаланиб ғўза навларини янада такомиллаштиришга хизмат қилади.

3. Ўсимликларда уяли ассоциатив карталаштириш (УАК) стратегияси

XX асрнинг 90 йилларига келиб ДНК маркерлари ўсимликлар устида олиб бориладиган молекуляр-генетик тадқиқотларда марказий ўринни эгаллади. Хусусан, ДНК маркерлари молекуляр генетиканинг тегишли соҳаларида жумладан, гермоплазма хусусиятларини баҳолаш, улардаги

қимматли локус/генларни QTL карталаштириш, уларни клонлаш ҳамда шу асосда қимматли белгиларни маркерларга асосланган селекция технологияси ёрдамида керакли генотипга интрогрессия қилиш каби тадқиқотларда кенг қўлланила бошлади.

Генотиплар хилма-хиллигини тадқиқ этиш, молекуляр паспорлаш, генларни белгилаш, генетик карта тузиш ва QTL идентификация қилиш, буларнинг барчаси тегишли карталаштириш популяцияларини талаб этади бу QTL карталаштириш лойиҳасининг муваффақияти учун жуда муҳимдир. Ушбу популяциялар қизиқтираётган белги бўйича бир-биридан кескин фарқ қилувчи икки намунани чапиштириш йўли билан яратилади. Ўсимликларда QTL карталаштириш тадқиқотлари асосан F_2 , беккросс ва рекомбинант инбред линиялар (РИЛ) ёки қўш-гаплоидлар (геноми икки ҳисса орттирилган) каби сегрегацияланувчи (генетик ажралувчи) популяциялардан фойдаланган ҳолда амалга оширилади. Ҳар иккала F_2 ва беккросс популяциялари уларни яратишнинг осонлиги ва кам вақт талаб этганлиги боис карталаштириш популяцияларининг энг оддий кўриниши ҳисобланади. F_2 рессессив QTL ларни аниқлашда ишончлироқ ҳисобланади бироқ, аниқланган QTL лар учун доминантлик ҳолатини баҳолашда ҳам фойдаланиш мумкин. Ғўзада кўпгина тадқиқотлар карталаштириш популяцияси сифатида F_2 да амалга оширилган. Доминантлик намоён бўганда, беккросслар рессессив ва доминант таъсирларни самарали баҳолаш имконини беради. Бироқ, F_2 ва беккросслар учта чеклов (камчилик)ларга эга. Биринчидан, ушбу популяцияларнинг ривожланиши нисбатан камроқ миозни талаб этади, шунинг учун ҳатто QTL дан узоқ бўлган маркерлар ҳам у билан кучли боғлиқликда бўлиб кўринади. Бундай узоқ масофали ассоциациялар QTL ни аниқ жойлашувига тўсқинлик қилади. Иккинчидан, F_2 ва беккросс популяциялари вақтинчалик популяциялар бўлиб, юқори даражада гетерозигота ва уларни уруғлари орқали бир неча муддат тадқиқ этиб бўлмайди (ушбу популяцияларни турли муҳитларда, ҳудудларда ва йилларда бир неча бор баҳолаб бўлмайди). Ниҳоят, F_2 ва беккросс популяцияларда ўзаро эпистаз таъсирларни ўрганиш жуда мураккаб ҳисобланади. Рекомбинант инбред линиялар F_2 популяцияни ўз-ўзи билан чапиштириш орқали авлодини оширил йўли билан олинади. Рекомбинант инбред линиялар бир неча яқин қариндошлар тўпламидан иборат етук гомозигота линиялар саналади. Ғўзада рекомбинант инбред линиялардан фойдаланиб ҳосилдорлик ва тола сифатига алоқадор белгиларни карталаштириш борасида кўплаб тадқиқотлар амалга оширилган. Қўш-гаплоидлардан ҳам кўплаб ўсимлик турларида QTL карталаштиришда фойдаланилган.

Қўш-гаплоид методологияси фақатгина икки авлодда 100 фоиз соф ва генетик бир хил рекомбинант инбред линияларни шакллантириш орқали селекция самарадорлигини оширади. Қўш-гаплоид линиялари генетик тадқиқотларни осонлаштиради ва селекция вақтини сезиларли даражада қисқартиради. Қўш-гаплоид популяциялари рекомбинант инбред линиялар ва яқин изоген линияларга қараганда тезроқ яратилади бироқ, уларни яратишнинг фақатгина гаплоидларни яратиш бўйича яхши ўрганилган турлардагина имкони мавжуд. Рекомбинант инбред линиялар, яқин изоген линиялар ва қўш-гаплоидлар доимий популяциялар бўлиб, улар генетик ўзгариш юзага келмасдан кўпайиши ва кўпайтирилиши мумкин бўлган гомозигота ёки “ҳақиқий-селекцион” линиялар ҳисобланади.

Шунга қарамай, юқорида таъкидлаб ўтилган карталаштириш популяциялари маълум даражада камчилиларга эга. Бундан ташқари, QTL карталаштириш тадқиқотлари асосида аниқланган ўсимликлардаги қимматли хўжалик белгилари билан ассоциацияланган ДНК маркерларининг селекция жараёнларидаги самарадорлиги пасайиб кетиши кузатилмоқда. Бунинг асосий сабаби эса икки ота-она генотипларидан фойдаланиб яратилган популяция асосида QTL карталаштириш бўлиб, бундай ҳолатда аниқлик даражаси бироз пастлиги туфайли бир нечта аллелни баҳолашда узоқ муддат талаб этади. Шунингдек, идентификация қилинган ДНК-маркерлари ушбу генотиплар учун специфик бўлиб, бошқа географик экосистемага тегишли популяция ёки гермоплазмада кўзланган натижани бермаслиги мумкин. Бундан ташқари, QTL ларнинг ишончлилиқ даражаси карталаштириш усуллариға ҳам бевосита боғлиқ.

Ҳозирда, ғўза генларини карталаштиришда юқори потенциалға эга бўлган Ассоциатив карталаштириш усули кенг қўлланилади. Ғўза генларини Ассоциатив карталаштиришнинг фундаментал муаммоларидан бири бу белги ва маркер ўртасидаги сохта ассоциацияни келтириб чиқарувчи популяция структураси ва унинг геномидаги ноёб аллеллар частотаси ҳисобланади. Бу каби муаммоларни ҳал этишнинг кўплаб эмпирик (тажрибаға асосланган) йўллари мавжуд бўлиб, буларнинг энг самаралиси аллелларнинг тақсимланиши ва аниқ структураға эга бўлган бир қанча ҳарактерли генотипларни танлаш орқали УАК популяциясини яратиш ҳисобланади.

УАК-карталаштиришнинг бошқа усуллардан афзалликлари шундан иборат-ки, бундай популяцияни яратишда рекомбинацион блокларнинг бўлинишиға, популяция структурасининг қисқаришиға ва ноёб аллелларни минималлашувига эришилади. Бироқ, ғўзада миқдорий белгилар локусларини карталаштиришнинг ушбу тури ҳозирға қадар умуман қўлланилмаган. Бу турдаги популяцияларнинг генетик хилма-хиллиги кенг фенотипик хилма-

хилликни юзага чиқариш билан бир қаторда гермоплазмадаги мавжуд кўпгина муҳим генетик локусларни ўта аниқликда молекуляр карталаштиришнинг имконини беради.

УАК стратегияси биринча марта тадқиқотчилар Edward Buckler, James Holland, Jianming Yu ва Michael McMullen ҳамкорлигида маккажўхори (*Zea mays* L.) экиннинг мураккаб белгилари генетик архитектурасини ўрганиш мақсадида ишлаб чиқилди. Шунинг алоҳида таъкидлаш жоизки, оддий ассоциатив карталаштиришдан фарқли равишда УАК фақатгина ўсимликларнинг махсус ишлаб чиқилган популяциясида амалга ошириладиган ўзига хос усул ҳисобланади.

УАК усулининг асосий мақсади ҳам оддий QTL карталаштириш стратегиясидаги каби ўрганилаётган фенотипик белгиларни специфик генотип билан боғлашдан иборат. УАК усули бирикканлик таҳлили (Linkage analysis) ҳамда Ассоциатив карталаштиришдаги афзалликларни ўзида мужассам этибгина қолмай, балки бу усулларда учрайдиган камчилик ва муаммоли жараёнларни бартараф этиш учун ҳам хизмат қилади. УАК усули тадқиқотларда кўп маркер талаб этмаслиги, аллелларга бойлиги, юқори аниқлик ҳамда юқори статистик аниқлик каби афзалликлари билан Ассоциатив карталаштириш ва Бирикканлик таҳлилида учрайдиган камчиликларни бартараф этиб, ҳар иккала усулнинг афзалликларини олган.

УАК стратегияси тадқиқотчиларга генетика ва геномиканинг тизимли усулларини самарали қўллаш имконини берадиган умумий карталаштириш популяциялари каби манбаларни яратиш ва шу асосда ўсимликларнинг фундаментал даражадаги мураккаб белгиларини кенгроқ ўрганишга қаратилган.

УАК жараёни қуйидаги босқичларни ўз ичига олади:

1) хилма-хиллик даражаси юқори бўлган бошланғич материалларни танлаш ва катта ҳажмдаги карталаштириш популяциясини ишлаб чиқиш (барқарор фенотипик белгилар тўпламига эга рекомбинант инбред линиялар самаралироқдир);

2) бошланғич материалларни секвенирлаш (ДНК кетма-кетликларини аниқлаш) ёки юқори зичликда генотиплаш;

3) юқори зичликдаги маркер маълумотлари асосида бошланғич материаллардан хромосома сегментларининг уларнинг авлодларига ирсийланишини тавсифлаш учун ҳар иккала, бошланғич материаллар ҳамда рекомбинант инбред линияларни тегишли маркерлар билан генотиплаш;

4) рекомбинант инбред линияларни турли-хил мураккаб белгилар учун генотиплаш;

5) рекомбинант инбред линияларнинг юқори зичликдаги маркерлари билан фенотипик белгилари асосида геном бўйлаб кенг ассоциация таҳлилларини ўтказиш.

Шу кунга қадар бир қанча устувор қишлоқ хўжалиги экинларида УАК популяциясини яратилган. Хусусан, АҚШ олимлари томонидан маккажўхорининг ажойиб хилма-хиллигини жамлаш ва нотенг бирикканликнинг эволюцион жараёнини асраб қолиш мақсадида 25 та хилма-хил линиялар асосида маккажўхори УАК популяцияси яратилди. Бунда, 24 линиянинг ҳар бири В73 линияси билан чапиштирилиб, F_1 дурагай авлоди олинган. 24 та оиланинг ҳар бирида 200 тадан (жами УАК популяцияси ичида эса 5000 та) F_1 дурагайлар гомозигота ҳолатидаги рекомбинант инбред линиялар яратиш мақсадида олтинчи авлодга қадар ўз-ўзи билан чанглантришга йўналтирилган. Ҳозирда ушбу УАК популяцияси АҚШ Қишлоқ хўжалиги Департаменти - Қишлоқ хўжалигига илмий хизмат кўрсатиш ташкилоти Маккажўхори захира марказида (USDA-ARS Maize Stock Center) сақланмоқда ва ундан бутун дунё тадқиқотчилари ўз тадқиқотларида фойдаланишмоқда.

2009 йилда УАК усулидан фойдаланиб QTL локусларини идентификация қилиш бўйича Buckler муаллифлигида “Маккажўхори гуллаш даврининг генетик архитектураси” мавзусидаги дастлабки илмий мақола чоп этилди. Ушбу тадқиқотда УАК популяцияси ҳар бир линияси рекомбинация блокларни идентификация қилиш мақсадида 1000 дан ортиқ молекуляр маркерлар билан генотипланган. Натижада, УАК популяцияси 5000 та РИЛ ларнинг барчасини ўзаро таққослаш ва бирга таҳлил қилишнинг имкони вужудга келди.

Маккажўхори УАК популяцияси ота-она линияларининг секвенирланиши (геном даражасида тадқиқ қилиниши) бу усулнинг яна бир ёрқин хусусиятидан далолат беради. Ушбу экин турида олиб борилган геном таҳлили ҳозирги кунга қадар юз берган рекомбинация жараёни ҳамда популяция таркибидаги табиий хилма-хиллик бўйича маълумотлар олиш имконини берди. Gore ва бошқалар таъкидлашганидек геном кетма-кетликларини тадқиқ қилишда янги авлод секвенирлаш технологияларидан фойдаланиш, маккажўхорида белгиларнинг кенг кўламли таҳлилларини осонлаштираётган 1,6 миллион ўзгарувчан ҳудудларнинг ўрганилишига имкон берди.

Klaus Pillen бошчилигидаги бир гуруҳ немис олимлари томонидан арпанинг (*Hordeum vulgare*) автогамия (ўз-ўзи билан чангланувчи) турида *Barke* нави асосида УАК популяцияси яратилди. Яратилган 25 та УАК оиласининг 1420 та линиялари устида қатор дала тажрибалари ҳамда бутун

геном бўйича ассоциацияларни ўрганиш (*ингл.* Genome Wide Association Study, GWAS) асосида арпа гулаш даврининг бошқарилишида асосий роль ўйнайдиган саккизта QTL локуслари идентификация қилинган. Энг юқори QTL эффекти фотопериодизмга жавобгар бўлган *Ppd-H1* генига тегишли эканлиги аниқланган. Ушбу геннинг асосий қисми секвенирлангандан сўнг 25 та УАК оиласи ичида гуллаш даври тезлашган 12 та энг кучли экзотик гаплотиплар аниқланган. Белгиларнинг ирсийланишидаги асосий эффектлар ва эпистаз таъсирларни ўз ичига олган бутун геном бўйича башорат моделининг (*ингл.* whole genome prediction model) қўлланилиши популяцияда юқори аниқлик билан гуллаш даврини башорат қилиш имконини берди. Мазкур тадқиқот арпада гуллаш вақтини изоҳлашда муҳим фундаментал қадам бўлиб, агрономик белгиларнинг генетик архитектурасини тадқиқ этиш учун экзотик биохилма-хилликни юзага келтирди.

Бугунги кунда қатор устувор килоқ хўжалиги экинлари (буғдой, арпа, шоли, соя ва жўхори) да УАК популяциялариси яратилган бўлиб, улар устида молекуляр генетик ва геном тадқиқотлари амалга оширилмоқда.

Маккажўхорида гуллаш даврини ўрганиш бўйича дастлабки тадқиқот натижаларига кўра қишлоқ хўжалиги экинларининг муҳим агрономик белгиларни ўрганишда УАК потенциали жуда юқори ҳисобланади. УАК қимматли хўжалик белгилар билан бириккан QTL локусларни идентификация қилиш ва бошқа ўсимлик турларида ушбу QTL ларнинг гомологлари ҳамда номзод генлар билан боғлашда алоҳида ўрин тутади. Ҳозирги кунда кўпгина қишлоқ хўжалиги экинлари УАК популяциялари линиялари тегишли қишлоқ хўжалиги экинлари ассоциациялари учун жамоатчиликнинг қимматли манбасига (захирасига) айланди ва ушбу экинларнинг гермоплазмасини бутун дунёга улашиш учун имконият туғилди. Шу билан бирга УАК тадқиқотлари бўйича олинган натижалар умумий маълумотлар баъзаси орқали келгусида тегишли қишлоқ хўжалиги экинларида олиб бориладиган қимматли хўжалик белгиларни ўрганиш ишларини осонлаштиради. Ғўза, маккажўхори ва арпа дунё бўйича муҳим қишлоқ хўжалиги экинлари ҳисобланганлиги сабабли, бундай тадқиқотлар экинларнинг генетик такомиллашиши ва келгусида дунё озиқ-овқат хавфсизлиги учун муҳим аҳамиятга эга.