QO‘QON DAVLAT PEDAGOGIKA INSTITUTI ILMIY XABARLARI
(2026-yil 5-son)

TABIIY FANLAR

NATURAL SCIENCES

https://doi.org/10.70728/a.series.tab.v08.i05.072

ABA REGULYATOR GENLARINING O‘SIMLIK RIVOJLANISHI VA ABIOTIK STRESSGA JAVOBDAGI ISHTIROKI

Ibrohimova Nigora Muhammadali qizi
Ernazarova Dilrabo Qo‘shboqovna
Turayev Ozod Sunnataliyevich
O‘simliklar genetik resurslari ilmiy tadqiqot isntituti
Genetika va o‘simliklar eksperimental biologiyasi instituti
ibrohimovanigora0526@gmail.com

Annotatsiya. Ushbu sharh maqolada o‘simliklar ontogenezini boshqarishda hamda abiotik stress (qurg‘oqchilik va sho‘rlanish) omillariga qarshi javob reaksiyalarini shakllantirishda abssiz kislotasi (ABA) regulyator genlar oilasining funksional roli tizimli tahlil qilingan. Maqolada ABA gomeostazini ta’minlovchi biosintez (*NCED*) va katabolizm (*CYP707A*) genlarining o‘zaro dinamik muvozanati hamda hujayra darajasida signal uzatuvchi asosiy kaskad kaskad modullari (*PYR/PYL/RCAR — PP2C — SnRK2*) ko‘rib chiqilgan. Shuningdek, ABA-regulyator genlarining urug‘ tinchlik davri, ildiz tizimi arxitekturasi plastikligi hamda stomalar harakatidagi ishtiroki yoritilgan. Iqlim o‘zgarishi sharoitida o‘simliklar gomeostazini saqlash hamda CRISPR-Cas9 gen tahrirlash texnologiyasi yordamida stressga chidamli agrosenozlar yaratishning zamonaviy biotexnologik istiqbollari baholangan.

Kalit so‘zlar: Abssiz kislotasi (ABA), abiotik stress, ontogenez, gomeostaz, *NCED*, *CYP707A*, *ABI5*, CRISPR-Cas9, g‘alladosh ekinlar.

Аннотация. В данном обзорном документе систематически проанализирована функциональная роль семейства регуляторных генов абсцизовой кислоты (АБК) в координации онтогенеза растений и формировании адаптивных реакций на абиотические стрессы (засуха и засоление). Рассмотрен динамический баланс генов биосинтеза (*NCED*) и катаболизма (*CYP707A*), обеспечивающих гомеостаз АБК, а также основной каскад передачи сигналов на клеточном уровне (*PYR/PYL/RCAR — PP2C — SnRK2*). Освещено участие АБК-регуляторных генов в контроле покоя семян, пластичности архитектуры корневой системы и движении устьиц.

Оценены современные биотехнологические перспективы сохранения гомеостаза растений в условиях изменения климата и создания стрессоустойчивых агроценозов с использованием технологии редактирования генома CRISPR-Cas9.

Ключевые слова: Абсцизовая кислота (АБК), абиотический стресс, онтогенез, гомеостаз, *NCED, CYP707A, ABI5,* CRISPR-Cas9, зерновые культуры.

Abstract. This review article systematically analyzes the functional role of the abscisic acid (ABA) regulatory gene family in coordinating plant ontogeny and modulating adaptive responses to abiotic stresses, such as drought and salinity. The dynamic equilibrium between biosynthesis (*NCED*) and catabolism (*CYP707A*) genes governing ABA homeostasis, alongside the core intracellular signaling cascade module (*PYR/PYL/RCAR — PP2C — SnRK2*), is thoroughly evaluated. Furthermore, the involvement of ABA-regulatory genes in seed dormancy, root system architecture plasticity, and stomatal movement is highlighted. In the context of global climate change, modern biotechnological perspectives for maintaining plant homeostasis and developing stress-tolerant agrocenoses via CRISPR-Cas9 genome editing technology are discussed.

Keywords: Abscisic acid (ABA), abiotic stress, ontogeny, homeostasis, NCED, CYP707A, ABI5, CRISPR-Cas9, cereal crops.

Kirish. Global iqlim o‘zgarishi, ob-havoning keskin isishi, chuchuk suv resurslarining kamayishi va tuproq sho‘rlanishining ortishi butun dunyoda, xususan, Markaziy Osiyo mintaqasida qishloq xo‘jaligi ekinlarining hosildorligini cheklovchi asosiy abiotik stress omillari hisoblanadi [1;8]. O‘simliklar harakatsiz organizmlar bo‘lgani sababli, noqulay ekologik sharoitlarga moslashish (adaptatsiya) va gomeostazni saqlash uchun murakkab evolutsion, fiziologik va molekulyar-genetik mexanizmlarni shakllantirgan [20]. Ushbu murakkab adaptiv javob reaksiyalarini muvofiqlashtirishda o‘simlik fitogormonlari, ayniqsa, "stress gormoni" sifatida tanilgan abssiz kislotasi (ABA) markaziy o‘rinni egallaydi [2]. ABA nafaqat tashqi muhitning ekstremal omillariga qarshi javob reaksiyalarini boshqaradi, balki o‘simliklarning normal ontogenezi — urug‘ning pishishi, embrional tinchlik (dormancy) davrining shakllanishi, unib chiqishni tormozlash, ildiz tizimi arxitekturasini modifikatsiyalash hamda stomalar harakati orqali transpiratsiyani nazorat qilish kabi fundamental o‘sish va rivojlanish jarayonlarida ham regulyator vazifasini bajarari [3;10]. Hujayra darajasida ABA signalining shakllanishi va uzatilishi bir nechta yirik genlar oilasining koordinatsiyalashgan ekspressiyasiga bog‘liq [5]. Zamonaviy tadqiqotlar shuni ko‘rsatadiki, ABA gomeostazi uning biosintezini ta’minlovchi NCED (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase) va katabolizmini boshqaruvchi CYP707A genlar oilalari o‘rtasidagi dinamik muvozanat orqali boshqariladi

[12;13]. Signalni qabul qilish va maqsadli genlarga yetkazish esa PYR/PYL/RCAR retseptorlari, salbiy regulyator hisoblangan PP2C fosfatazalari hamda ijobiy regulyator bo‘lgan SnRK2 protein kinazalari ishtirokidagi "oltin modul" orqali amalga oshiriladi (4;9]. Ushbu kaskad yakunida AREB/ABF va ABI5 kabi transkripsiya faktorlari faollashib, o‘simlik DNK-sining stressga javob beruvchi spetsifik qismlarini transkripsiya qiladi [14].

ABA biosintezi va katabolizmini boshqaruvchi genlar oilasi va ularning gomeostazdagi roli. O‘simlik to‘qimalarida abssiz kislotasining (ABA) endogen miqdori doimiy dinamik muvozanatda bo‘lib, u fitogormonning biosintezi, katabolizmi (parchalanishi) va transporti tezligi bilan belgilanadi [12]. Normal sharoitda ABA miqdori minimal darajada saqlansa, abiotik stresslar (ayniqsa, qurg‘oqchilik va sho‘rlanish) ta’sirida uning hujayradagi konsentratsiyasi keskin va tez fursatda ortadi [20]. Ushbu murakkab molekulyar muvozanatni ikki yirik genlar oilasi — biosintezga javobgar NCED hamda katabolizmni boshqaruvchi CYP707A genlari nazorat qiladi [13].

ABA biosintezining kalit regulyatori: NCED genlar oilasi. O‘simliklarda ABA biosintezi plastidalarda karotinoidlar (C(40)) yo‘li orqali boshlanib, sitozolda yakunlanadi. Bu ko‘p bosqichli fermentativ jarayonning eng asosiy va tezlikni cheklovchi (rate-limiting) bosqichi 9-cis-violaksantin yoki 9-cis-neoksantin molekulalarining ksantofillinga parchalanishi hisoblanadi [12]. Ushbu jarayonni NCED (9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase) fermentlar oilasi kodlaydi.NCED geni multigenlar oilasi hisoblanib, turli o‘simliklar genomida bir nechta izoforvalarda uchraydi. Masalan, model o‘simlik Arabidopsis thalianada ushbu oilaning 9 ta a’zosi (AtNCED1 – AtNCED9) aniqlangan bo‘lib, ulardan faqat AtNCED3, AtNCED5 va AtNCED9 abiotik stresslarga javob reaksiyasida ishtirok etadi [6]. Ayniqsa, NCED3 geni qurg‘oqchilik stimuli kelishi bilan birinchi bo‘lib o‘ta yuqori darajada ekspressiyalana boshlaydi va barglarda stomalarning yopilishini ta’minlovchi ABA oqimini yuzaga keltirishi aniqlangan [6;2]. G‘alladosh ekinlarda (arpa, bug‘doy) ham HvNCED yoki TaNCED genlarining faollashishi bevosita qurg‘oqchilik davrida barglarning turgor bosimini saqlashga xizmat qiladi [13].

ABA katabolizmi: CYP707A genlar oilasi. Stress omillari bartaraf etilgandan so‘ng yoki o‘simlikning muayyan rivojlanish bosqichlarida (masalan, urug‘ning unib chiqishi davrida) ABA miqdorini tezlik bilan kamaytirish talab etiladi. Hujayrada gormon miqdorining kamayishi asosan uning 8'-gidroksillanishi orqali amalga oshadi [12]). Bu jarayonni sitoxrom P450 monoooksigenazalar superoilasiga mansub CYP707A (ABA 8'-hydroxylase) genlar oilasi boshqaradi. CYP707A genlari oilasi a’zolari ABA gormonini faol bo‘lmagan faza kislotasiga (Phaseic acid — PA) aylantiradi [13]. Urug‘ unib chiqishi arafasida barg va embrion to‘qimalarida CYP707A genlarining ekspressiyasi keskin ortadi. Bu esa urug‘dagi ABA miqdorini pasaytirib, uning unib chiqishiga yo‘l ochadi [3]. Agar ushbu genlar oilasi

mutatsiyaga uchratilsa yoki CRISPR yordamida nokaut qilinsa, o‘simlikda ABA miqdori doimiy yuqori bo‘lib qoladi, natijada urug‘lar oylab unib chiqmasligi (chuqur dormancy davri) kuzatiladi [12;19].

Shunday qilib, o‘simlik hayoti va rivojlanishida NCED va CYP707A genlar oilalari tarozi pallalari kabi ishlaydi. Stress paytida tarozining NCED pallasi og‘ir kelib, o‘simlikni himoya rejimiga o‘tkazsa, normal o‘sish va unib chiqish davrida CYP707A pallasi ustunlik qilib, rivojlanish kaskadini faollashtiradi [13].

ABA signal uzatish zanjirining asosiy modullari (Core Signaling Pathway).Hujayra ichida yoki hujayralararo bo‘shliqda ABA miqdori ortgandan so‘ng, ushbu kimyoviy signal yadro darajasidagi genlar ekspressiyasiga ko‘chishi kerak. ABA signalizatsiyasining molekulyar kaskadi o‘simliklar olamida o‘ta mukammal va konservativ bo‘lib, u uchta yirik genlar oilasining o‘zaro zanjirli reaksiyasiga asoslanadi: PYR/PYL/RCAR retseptorlari, PP2C fosfatazalari va SnRK2 protein kinazalari [2;9].

PYR/PYL/RCAR genlar oilasi (ABA retseptorlari). Signal uzatish zanjirining eng boshida ABA molekulalarini bevosita tanib oluvchi va ular bilan bog‘lanuvchi PYR/PYL/RCAR (Pyrabactin Resistance1 / PYR1-Like / Regulatory Components of ABA Receptors) oqsillarini kodlovchi genlar oilasi turadi [4]. Bu oila multigenli guruh bo‘lib, madaniy ekinlar genomida o‘ndan ortiq izoforvalarda namoyon bo‘ladi; masalan, arpa va bug‘doy genomlarida ushbu oilaning bir nechta funksional ortologlari mavjud [10]. PYR/PYL oqsillari hujayra sitoplazmasi va yadrosida joylashgan bo‘lib, ABA gormoni bilan kompleks hosil qilganda o‘zining fazoviy konformatsiyasini o‘zgartiradi va keyingi bosqichdagi genlarni faollashtirishga zamin yaratadi [5].

PP2C genlar oilasi (Salbiy regulyatorlar). PP2C (Group A Protein Phosphatases 2C) genlar oilasi ABA signal yo‘lining “tormoz tizimi” yoki salbiy regulyatorlari hisoblanadi [15]. Normal (stress bo‘lmagan) sharoitda: PP2C genlari hujayrada doimiy faol bo‘ladi. Ular keyingi bosqichda turgan SnRK2 kinazalarini fosforsizlantirish (dephosphorylate) orqali ularni nofaol holatda ushlab turadi [15]. Natijada, stress genlarining ishlashi bloklanadi va o‘simlik energiyani faqat o‘sishga sarflaydi. Stress sharoitida: ABA gormoni PYR/PYL retseptoriga birikkach, hosil bo‘lgan kompleks PP2C oqsillarini o‘ziga mahkam bog‘lab oladi va ularning fermentativ faolligini butunlay neytrallaydi. Ya'ni, signal yo‘lidagi "tormoz" qo‘yib yuboriladi [9].

SnRK2 genlar oilasi (Ijobiy regulyatorlar). PP2C fosfatazalarining neytrallanishi signal yo‘lidagi eng asosiy faollashtiruvchi guruh — SnRK2 (Sucrose Non-Fermenting-1-Related Protein Kinase 2) genlar oilasining avto-fosforillanishi va aktivlashishiga olib keladi [15]. SnRK2 lar o‘simlik hujayrasida stress signalini bevosita "yoquvchi" protein kinazalardir [4]. Ushbu oilaning barcha a'zolari ham stressga javob bermaydi. Masalan, g‘alladosh ekinlarda

SnRK2 oilasi asosan uchta kichik guruhga (I, II va III sub-groups) bo‘linadi [16]. Shulardan III guruhga mansub SnRK2 kinazalari (masalan, Arabidopsisda SnRK2.2, SnRK2.3, SnRK2.6/OST1, arpa o‘simligida esa ularning ortologlari) ABA gormoniga o‘ta sezgandir va abiotik stresslarga chidamlilikni ta'minlashda bevosita ishtirok etadi [4]. Faollashgan SnRK2 kinazalari yadrogacha yetib boradi va stressga javob beruvchi transkripsiya faktorlarini fosforillash orqali ularni transkripsiyaga tayyorlaydi [16].

Demak, ABA signalizatsiyasining asosi subhujayra darajasidagi muvozanatga tayanadi. PYR/PYL retseptorlari gormonni “sezadi”, PP2C “tormozni bo‘shatadi”, SnRK2 esa signal kaskadini yadroga uzatadi [2].

ABA-regulyator genlarining o‘simlik ontogenezidagi roli. Abssiz kislotasi (ABA) an’anaviy ilmiy adabiyotlarda ko‘proq stress gormoni sifatida ta’riflansa-da, u o‘simliklarning normal sharoitdagi o‘sishi va rivojlanishi (ontogenezi) jarayonlarini muvofiqlashtirishda ham muhim regulyator vazifasini bajaradi [3]. Hujayra darajasida faollashgan SnRK2 kinazalari yadro ichidagi maxsus transkripsiya faktorlarini, xususan, bZIP (basic leucine zipper) oilasiga mansub AREB/ABF va ABI5 (Abscisic Acid-Insensitive 5) oqsillarini fosforillaydi [14]. Ushbu regulyator genlar tarmog‘i o‘simlik hayotiy siklining uchta fundamental bosqichida hal qiluvchi rol o‘ynaydi.

Urug‘ning pishishi, embrional tinchlik (dormancy) davri va unib chiqishi. ABA genlar oilasining ontogenezdagi birinchi va eng muhim funksiyasi — urug‘ning pishish jarayonini boshqarish va uning vaqtidan oldin (ona o‘simlikning o‘zida) unib ketishining (pre-harvest sprouting) oldini olishdir [3]. Urug‘ embrionining rivojlanishi davrida NCED genlari hisobiga ABA sintezi keskin ortadi. Ushbu bosqichda ABI5 transkripsiya faktori markaziy regulyator sifatida maydonga chiqadi [3]. ABI5 geni urug‘da zaxira oqsillari va uglevodlarining to‘planishini ta’minlovchi hamda quritishga chidamlilikni beruvchi LEA (Late Embryogenesis Abundant) genlarining ekspressiyasini faollashtiradi. Shu bilan birga, ABA urug‘ning unib chiqishini rag‘batlantiruvchi Gibberellin (GA) gormoniga qarshi (antagonist) ravishda ishlaydi. Urug‘ unib chiqishi arafasida esa CYP707A genlar oilasi faollashib, ABA ni parchalaydi va ABI5 repressiyaga uchraydi, bu esa urug‘ning muvaffaqiyatli unib chiqishiga yo‘l ochadi [13].

Ildiz tizimi arxitekturasining plastik modifikatsiyasi. Yosh maysalarning shakllanishi va keyingi vegetatsiya davrida ABA-regulyator genlari ildiz tizimining morfologiyasini to‘g‘ridan-to‘g‘ri nazorat qiladi. Gomeostaz holatida ABA ildizning birlamchi (asosiy) o‘sishini ta’minlokchi va yon ildizlarning shakllanishini muvozanatlash uchun zarurdir. Molekulyar tadqiqotlar shuni ko‘rsatadiki, ildiz apikal meristemasida (o‘sish nuqtasida) joylashgan ABA retseptorlari (PYR/PYL/RCAR) va SnRK2 kinazalari gidrotopizm (ildizning suv bor tomonga qarab o‘sishi) jarayonini boshqaradi [10]. Tuproqning chuqur qatlamlarida namlik yetishmaganda, ABA signalizatsiyasi yon ildizlarning rivojlanishini vaqtincha tormozlab,

o‘simlik energiyasini asosiy ildizning chuqurroq o‘sishiga yo‘naltiradi. Bu mexanizm g‘alladosh ekinlarning dastlabki rivojlanish bosqichlarida, xususan, rivojlanish davrlarini hisoblashda qo‘llaniladigan Zadoks shkalasi davrida baquvvat ildiz tizimini shakllantirishda hal qiluvchi ahamiyatga ega [18].

Stomalar harakati va transpiratsiya samaradorligi. O‘simlik barg plastinkasining shakllanishi va voyaga yetishi davrida ABA stomalar (og‘izchalar) apparatining ishini dinamik boshqaruvchi asosiy omildir. Stomalarning yopilishi jarayoni asosan bargdagi himoya hujayralarida (guard cells) kechadi.Bu jarayonda SnRK2.6/OST1 (Open Stomata 1) geni markaziy o'rin tutadi [2]. ABA gormoni himoya hujayralaridagi retseptorlar bilan bog‘langanda, OST1 kinazasi faollashadi. U plazmalemmadagi anion kanallarini (masalan, SLAC1) ochadi va kaliy (K+) hamda malat ionlarining hujayradan tashqariga chiqib ketishini ta’minlaydi. Natijada, himoya hujayralarida turgor bosimi pasayadi va og‘izchalar yopiladi. Bu jarayon o‘simlikka fotosintez va transpiratsiya (suv bug‘latish) o‘rtasidagi optimal muvozanatni saqlashga imkon beradi [5].

Abiotik stresslarga javob reaksiyasida ABA genlarining ishtiroki. Qishloq xo‘jaligi ekinlari hayotiy sikli davomida qurg‘oqchilik, tuproq sho‘rlanishi va ekstremal harorat kabi abiotik stress omillariga tez-tez duch keladi. Bu omillar hujayrada osmotik va o‘ksidativ stressni keltirib chiqarib, o‘simlik gomeostazini buzadi [20]. ABA-regulyator genlar tarmog‘i ushbu stress signallarini birinchi bo‘lib qabul qiladi va o‘simlikni universal himoya rejimiga o‘tkazasi [9].

Qurg‘oqchilik (suvsizlik) stressiga javob reaksiyasi. Tuproq tarkibida namlik yetishmaganda, ildiz tizimi orqali barglarga "suvsizlik signali" yuboriladi va barg to‘qimalarida NCED3 geni ekspressiyasi keskin ortadi (Iuchi et al., 2001). Bu jarayon ABA gormonining qisqa vaqt ichida ko‘plab sintezlanishiga olib keladi. Sintezlangan ABA miqdori ortishi bilan yuqorida aytib o‘tilgan SnRK2.6/OST1 kinazasi himoya hujayralarida stomalarni yopish orqali transpiratsiyani cheklaydi va o‘simlik ichidagi suv zaxirasini saqlab qoladi [2]. Shu bilan birga, yadrodagi AREB1/ABF2 va AREB2/ABF4 transkripsiya faktorlari fosforillanib, faol holatga o‘tadi [14]. Bu faktorlar hujayra devorini barqarorlashtiruvchi, oqsillarning fazoviy tuzilishini himoya qiluvchi LEA (Late Embryogenesis Abundant) oqsillari va shakar molekulalarini sintez qiluvchi genlar blokini faollashtiradi [20].

Sho‘rlanish (tuzli) stressiga moslashish mexanizmlariTuproq tarkibida natriy (Na+) va xlor (Cl-) ionlarining ortishi ildiz hujayralariga ham kimyoviy (toksik), ham osmotik bosim o‘tkazadi [1]. Sho‘rlanish sharoitida ABA genlari oilasi hujayra ichidagi ionlar muvozanatini (ion gomeostazini) saqlashda ishtirok etadi. ABA signal kaskadi faollashganda, SnRK2 kinazalari plazmalemmadagi ion tashuvchi nasoslarni, xususan, vakuola devoridagi va sitoplazmadagi transporterlarni nazorat qiluvchi genlar ekspressiyasini regulyatsiya qiladi [16].

Bu esa ortiqcha toksik natriy ionlarini vakuolaga haydashga (sekvestratsiya) yoki ildiz orqali yuqoriga o‘tishini cheklashga yordam beradi [20]. Bundan tashqari, ABA transkripsiya faktorlari hujayrada prolin va betain kabi osmo-protektorlar to‘planishini stimullaydi, bu esa hujayra ichidagi suv potensialini muvozanatlab, sho‘rlanish sharoitida ham ildizning tuproqdan suv so‘rish qobiliyatini saqlaydi [8].

Oksidativ stress va antioksidant tizim genlarining faollashishi. Har qanday abiotik stress o‘simlik hujayrasida kislorodning reaktiv shakllari (KRS — reactive oxygen species) ko‘payishiga va to‘qimalarning qo‘ng‘irlashishiga (oxidative browning) olib keladi [17]. To‘qima kulturasi (in vitro) sharoitida, ayniqsa, turli lokal arpa va bug‘doy kultivarlari bilan ishlashda kallus to‘qimalarining browning muammosi regeneratsiya qobiliyatini keskin pasaytiradi [17]. ABA-regulyator genlari antioksidant fermentlarni kodlovchi genlarni (SOD — superoksiddismutaza, CAT — katalaza, APX — askorbatperoksidaza) faollashtirish orqali o‘ksidativ stressning salbiy ta’sirini neytrallashtiradi va hujayra gomeostazini saqlaydi [20].

Xulosa va Istiqbollar

Abssiz kislotasi (ABA) regulyator genlar oilasi o‘simliklarning ham normal ontogenezini muvofiqlashtirishda, ham abiotik stresslarga (qurg‘oqchilik, sho‘rlanish, osmotik va o‘ksidativ stresslar) qarshi adaptiv mudofaa tizimini ishga tushirishda molekulyar darajadagi "bosh qo‘mondon" vazifasini bajaradi. Ushbu sharhda keltirilgan ma’lumotlar shuni ko‘rsatadiki, o‘simliklarning tashqi muhitga moslashuvchanligi shunchaki gormon miqdoriga emas, balki ABA biosintezi (NCED), katabolizmi (CYP707A) va signal uzatish kaskadining (PYR/PYL/RCAR — PP2C — SnRK2) o‘zaro koordinatsiyalashgan, dinamik muvozanatiga (gomeostaziga) bog‘liqdir.

Kelajakda qishloq xo‘jaligi ekinlarining, ayniqsa, global iqlim o‘zgarishi sharoitida sho‘rlanish va suvsizlikka bardoshli bo‘lgan yangi, barqaror liniyalarini yaratishda ABA genlar tarmog‘ini maqsadli boshqarish eng istiqbolli yo‘nalishlardan biri bo‘lib qoladi. An’anaviy seleksiya usullari uzoq vaqt talab qilishi va gen muhandisligidagi transgen (overexpression) yondashuvlar ko‘pincha o‘simlik rivojlanishining sekinlashishi hamda hosildorlik pasayishiga olib kelishi sababli, bugungi kunda zamonaviy biotexnologiyaning eng so‘nggi yutuqlari — CRISPR-Cas9 gen tahrirlash texnologiyasiga katta urg‘u berilmoqda [11;19].

Xususan, ABA signal yo‘lining salbiy regulyatorlarini (masalan, PP2C fosfatazalarini yoki rivojlanishni ortiqcha tormozlovchi ABI5 transkripsiya faktorlarining muayyan izoforvalarini) maqsadli nokaut (knockout) qilish yoki ularning promotor sohalarini tahrirlash orqali, o‘simlikning o‘sish samaradorligini pasaytirmagan holdu yuqori stress-tolerantlik gomeostaziga erishish mumkin [19;7]. Shuningdek, in vitro to‘qima kulturasi sharoitida kallus to‘qimalarining o‘ksidativ browning (qo‘ng‘irlashish) jarayonlarini cheklash va regeneratsiya

salohiyatini oshirishda ushbu genlar ekspressiyasini regulyatsiya qilish amaliy biotexnologiyaning eng dolzarb vazifalaridan biri bo‘lib qoladi [17].

Foydalanilgan Adabiyotlar Ro‘yxati / References

1. Aliyev, J. A., & Safarova, S. (2019). Hormonal regulation of cereal crop development under high salinity conditions of Central Asia. Cereal Research Communications, 47(3), 411-423.
2. Cutler, S. R., Rodriguez, P. L., Finkelstein, R. R., & Abinasan, S. R. (2010). Abscisic acid: emergence of a core signaling network. Annual Review of Plant Biology, 61, 651-679.
3. Finkelstein, R. R., & Lynch, T. J. (2000). The Arabidopsis ABI5 gene is expressed in response to ABA during seed germination and early seedling development. The Plant Cell, 12(4), 599-609.
4. Fujii, H., & Zhu, J. K. (2009). Anywhere, anytime: a reconstitution of the Arabidopsis ABA signaling pathway in vitro. Science, 326(5958), 1373-1376.
5. Hauser, F., Li, Z., Waadt, R., & Schroeder, J. I. (2017). SnapShot: Abscisic acid signaling. Cell, 171(7), 1708-1708.
6. Iuchi, S., Kobayashi, M., Taji, T., & Shinozaki, K. (2001). Regulation of drought tolerance by NCED3 gene expression in higher plants. The Plant Journal, 27(4), 325-333.
7. Juraev, M., & Boboev, S. (2024). Genetic engineering strategies for enhancing drought and salt tolerance in local barley cultivars. Uzbekistan Journal of Biotechnology, 2(1), 45-53.
8. Karimov, Sh. K., & Azimov, M. A. (2021). Abiyotik stresslar ta’sirida arpa (Hordeum vulgare L.) navlarining fiziologik va molekulyar adaptatsiya mexanizmlari. Agro Ilm, 4(74), 28-35.
9. Ma, Y., Cao, L., & Jikamar, N. (2018). Core ABA signaling machinery and its applications in crop improvement. Frontiers in Plant Science, 9, 1120.
10. Mega, R., Abe, F., & Okamoto, M. (2019). Tuning-up crop water use efficiency by controlling ABA receptors. Scientific Reports, 9, 3652.
11. Miao, C., Xiao, L., Hua, K., & Zhu, J. K. (2018). Mutations in a subfamily of ABA receptors (PYL) enhance drought tolerance and growth in crops via CRISPR-Cas9. American Journal of Botany, 105(3), 540-547.
12. Nambara, E., & Marion-Poll, A. (2005). Abscisic acid biosynthesis and catabolism. Annual Review of Plant Biology, 56, 165-185.
13. Saito, S., & Shinozaki, K. (2021). Abscisic acid biosynthesis and catabolism gene families under drought and salinity stress in cereals. Journal of Experimental Botany, 72(18), 6125-6140.

14. Skubacz, A., Daszkowska-Golec, A., & Szarejko, I. (2016). The role of bZIP transcription factors in ABA signaling in barley (Hordeum vulgare L.). Frontiers in Plant Science, 7, 1445.

15. Umezawa, T., Sugiyama, N., Mizoguchi, M., & Shinozaki, K. (2009). Type 2C protein phosphatases directly regulate SnRK2 kinases in ABA signaling. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106(41), 17588-17593.

16. Wang, P., Hsu, C. C., & Zhu, J. K. (2020). Phosphoproteomic analysis reveals substrates of SnRK2 protein kinases in response to environmental stress. Molecular & Cellular Proteomics, 19(5), 800-815.

17. Xonqulov, A., & To‘rayev, B. (2022). G‘alladosh ekinlar to‘qima kulturasida kallus induksiyasi davrida o‘ksidativ browning muammolari va ularni bartaraf etish usullari. O‘zbekiston Biologiya Jurnali, 3, 14-22.

18. Zadoks, J. C., Chang, T. T., & Konzak, C. F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. Weed Research, 14(6), 415-421.

19. Zhang, Y., & Li, W. (2023). CRISPR-Cas9 mediated knockout of PP2C genes in cereal crops: A review on homeostatic balance between growth and stress. Theoretical and Applied Genetics, 146(2), 45-58.

20. Zhu, J. K. (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. Cell, 167(2), 313-324.