

UDK 581.1:577.21

Abdug'afforov Azamat Tojiboy o'g'li

O'zR FA Genomika va bioinformatika markazi tayanch doktoranti.

Shermatov Shuxrat Ermatovich

O'zR FA Genomika va bioinformatika markazi Katta ilmiy xodimi, b.f.n.

Usmanov Dilshod Erkinbayevich

O'zR FA Genomika va bioinformatika markazi, katta ilmiy xodimi, PhD.

Abdulkarimov Sharofiddin Sayfidinovich

O'zR FA Genomika va bioinformatika markazi k.i.x

Mirzo Ulug'bek nomidagi O'zbekiston Milliy Universiteti o'qituvchi

Xusanbayeva Shahnoza Rustamjon qizi

O'zR FA Genomika va bioinformatika markazi tayanch doktoranti

Shamuxutdinova Umida Xasanovna

Islom Karimov nomidagi Toshkent Davlat Texnika Universiteti talabasi

Buriyev Zabardast Tojibayevich

O'zR FA Genomika va bioinformatika markazi Professor, b.f.d.

e-mail: azamatabdugafforov86@gmail.com

O'SIMLIKLARDA SUBERIN BIOPOLIMERINING BIOSINTEZI VA

TASHILISH MEXANIZMLARI

Annotatsiya. *Suberin o'simliklarda himoya va selektiv transport jarayonlarini ta'minlovchi murakkab gidrofob biopolimer bo'lib, asosan endoderma va periderma hujayralari devorlarida to'planadi. Suberin monomerlarining biosintezi plastidlarda uzun zanjirli yog' kislotalari sintezlanishidan boshlanib, endoplazmatik to'rdagi fermentlar orqali ω -gidroksi va α,ω -dikarbon kislotalarga aylantiriladi. Hosil bo'lgan monomerlar maxsus tashuvchi oqsillar yordamida plazma membranasi orqali hujayra devoriga yo'naltiriladi va u yerda polimerlanadi. Suberin to'planishi o'simliklarning suv rejimini saqlash, patogenlarga qarshi himoya hamda qurg'oqchilik va sho'rlanish kabi abiotik stresslarga chidamliligini oshirishda muhim ahamiyatga ega ekanligini ko'rsatadi.*

Ushbu maqqolada suberinning biosintezi mexanizmlari va uning hujayra ichidagi transporti haqidagi zamonaviy tasavvurlar umumlashtirilgan.

Kalit soʻzlar: *suberin, biopolymer, yogʻ kislotalari, biosintez SPAD, SPPD, GPAT, KCS2 (DAISY), ABCG2, ABCG6.*

Abdugafforov Azamat Tojiboy ugli

AS RUz, Center for genomics and bioinformatics

Shermatov Shukhrat Ermatovich

AS RUz, Center for genomics and bioinformatics Senior scientist, PhD

Usmanov Dilshod Erkinbaevich

AS RUz, Center for genomics and bioinformatics Senior scientist, PhD

Abdulkarimov Sharofiddin Sayfidinovich

AS RUz, Center for genomics and bioinformatics, junior researcher

Khusanbayeva Shakhnoza Rustamjon qizi

AS RUz, Center for genomics and bioinformatics

Shamukhtdinova Umida Khasanovna

Tashkent State Technical University named after Islam Karimov, student

Buriev Zabardast Tojibaevich

AS RUz, Center for genomics and bioinformatics Professor, DSc

BIOSYNTHESIS AND INTRACELLULAR TRANSPORT MECHANISMS OF THE SUBERIN BIOPOLYMER

Annotation. *Suberin is a complex hydrophobic biopolymer that plays a crucial role in plant protection and selective transport processes, and it predominantly accumulates in the cell walls of endodermal and peridermal tissues. The biosynthesis of suberin monomers begins with the synthesis of long-chain fatty acids in plastids, followed by their conversion into ω -hydroxy and α,ω -dicarboxylic acids by enzymes localized in the endoplasmic reticulum. The resulting monomers are transported across the plasma membrane to the cell wall by specific carrier proteins, where they undergo polymerization. Suberin deposition contributes significantly to the maintenance of plant water balance, protection against pathogens, and enhanced tolerance to abiotic stresses such as*

drought and salinity. This paper summarizes current understanding of the mechanisms of suberin biosynthesis and its intracellular transport.

Key words: *suberin, biopolymer, fatty acids, biosynthesis, SPAD, SPPD, GPAT, KCS2 (DAISY), ABCG2, ABCG6.*

Абдугаффоров Азамат Тожибой угли

АН РУз Центр геномики и биоинформатики, м.н.с.

Шерматов Шухрат Эрматович

АН РУз Центр геномики и биоинформатики, с.н.с, к.б.н.

Усманов Дилшод Эркинбаевич

АН РУз Центр геномики и биоинформатики, с.н.с, PhD

Абдукаримов Шарофиддин Сайфидинович

АН РУз Центр геномики и биоинформатики, м.н.с.

Хусанбаева Шахноза Рустамжон кизи

АН РУз Центр геномики и биоинформатики, стажёр исследователь

Шамухутдинова Умида Хасановна

Ташкентский государственный технический университет имени Ислама

Каримова

Буриев Забардаст Тожибаевич

АН РУз Центр геномики и биоинформатики, Профессор, д.б.н.

МЕХАНИЗМЫ БИОСИНТЕЗА И ВНУТРИКЛЕТОЧНОГО ТРАНСПОРТА СУБЕРИНА

Аннотация. *Суберин представляет собой сложный гидрофобный биополимер, обеспечивающий защитные и селективные транспортные процессы у растений и преимущественно накапливающийся в клеточных стенках эндодермальных и перидермальных тканей. Биосинтез мономеров суберина начинается с синтеза длинноцепочечных жирных кислот в пластидах, после чего под действием ферментов эндоплазматического ретикулума они превращаются в ω -гидрокси- и α,ω -дикарбоновые кислоты. Образующиеся мономеры с участием специфических транспортных белков переносятся через плазматическую мембрану в клеточную стенку, где*

происходит их полимеризация. Накопление суберина играет важную роль в поддержании водного баланса растений, защите от патогенов, а также в повышении устойчивости к абиотическим стрессам, таким как засуха и засоление. В данной статье обобщены современные представления о механизмах биосинтеза суберина, его внутриклеточного транспорта.

Ключевые слова: суберин, биополимер, жирные кислоты, биосинтез, SPAD, SPPD, GPAT, KCS2 (DAISY), ABCG2, ABCG6.

Kirish. O'simliklar evolyutsiya jarayonida dengiz muhitidan quruqlikka chiqib, nisbatan tajovuzkor va o'zgaruvchan muhit sharoitlarida rivojlana boshlaganida, ular suv yo'qotilishini cheklash, keskin iqlim o'zgarishlaridan himoyalaniş hamda turli abiotik stress omillariga qarshi turish kabi jiddiy muammolariga duch kelgan. Ushbu muammolarga moslashuv sifatida o'simliklar tanasining tashqi qismini qoplaydigan, himoya va to'siq vazifasini bajaruvchi maxsus to'qimalarni shakllantirdi. Himoya funktsiyalarini samarali bajarish uchun epidermis va periderma hujayralari devorlarida maxsus biomakromolekulalar - kutin va suberin to'planadi. Ushbu biomakromolekulalar o'simlik tanasining suv o'tkazuvchanligini kamaytirish, mexanik mustahkamlikni ta'minlash hamda tashqi stress omillaridan himoyalanişda muhim rol o'ynaydi [1].

O'simliklarga atrof-muhitning turli stress omillari ta'sir etganida ularda bir qator fiziologik javob mexanizmlarini faollashadi, shulardan biri endoderma xujayralarida suberin lamellalarining ko'payishidir. Suberin hujayra devorini spetsifik tarzda modifikatsiyalovchi murakkab biopolimer bo'lib, fenilpropanoid va yog' kislotalari biosintetik yo'llaridan kelib chiqadigan fenolik va alifatik komponentlardan tashkil topgan [2]. Hujayra devorlarida suberinning hosil bo'lishi va to'planishi biotik va abiotik stress omillari ta'sirida faollashishi mumkin [3]. Suberin asosan ixtisoslashgan to'qima qatlamlarida, jumladan kurtaklar peridermasida hamda ildizlarning rizodermasi, gipodermasi va endodermasida uchraydi [4]. Endodermal hujayralarda to'plangan suberin apoplastik transportni cheklab, ionlarning plazma membranasi orqali selektiv ravishda simplastik yo'l bilan o'tishini ta'minlovchi samarali to'siq sifatida faoliyat yuritadi [5].

Turli xil stress omillariga javoban suberinning funksional roli hamda suberizatsiya jarayonini tartibga soluvchi molekulyar va fiziologik mexanizmlar haqidagi fundamental bilimlarning chuqurlashuvi qishloq xo'jaligi mahsuldorligini oshirishga qaratilgan tadqiqotlar uchun muhim ahamiyat kasb etadi. Xususan, bu bilimlar ildizmevalarni saqlash muddatini uzaytirish, o'simliklarning qurg'oqchilik stressiga chidamliligini oshirish hamda patogen infeksiyalarga qarshilikni kuchaytirishga xizmat qilishi mumkin [6]. Bundan tashqari, suberizatsiyalangan hujayralar mexanik shikastlanishlardan so'ng hosil bo'ladigan yara to'qimalarining shakllanishida, shuningdek, o'simlik organlarining to'kilishi jarayonida yuzaga keladigan abstsissiya qatlamida himoyalovchi struktura vazifasini bajaradi.

Suberinning tuzilishi va kimyoviy xossalari. Suberin haqidagi dastlabki ilmiy ma'lumotlar XIX asr boshlariga borib taqaladi. 1815-yilda fransuz kimyogari Mishel Ejen Chevreul birinchi marta mantar qobig'ida uchraydigan erimaydigan moddalarni tavsiflab, ular uchun "subérin" atamasini kiritgan. suberin biopolimeri ikki asosiy strukturaviy domendan tashkil topgan.

Birinchisi — polialifatik domen bo'lib, (Suberin PolyAliphatic Domain – SPAD) u asosan uzun zanjirli yog' kislotalari, ularning oksidlangan hosilalari (masalan, ω -gidroksi yog' kislotalari va α,ω -dikarboksilik kislotalar) hamda glitserol asosidagi efir birikmalaridan iborat. Ushbu domen suberinning gidrofob xususiyatlarini belgilab, uning suv o'tkazuvchanligini keskin kamaytiradi.

Ikkinchisi — poliaromatik domen bo'lib, (Suberin PolyPhenolic Domain – SPPD) u fenilpropanoid yo'li orqali sintezlanadigan fenolik birikmalar, jumladan ferulik kislota, kumarik kislota va ularning hosilalari asosida shakllanadi. Poliaromatik domen suberinning mexanik mustahkamligi va hujayra devori bilan bog'lanishida muhim rol o'ynaydi.

Ushbu ikki domen kovalent bog'lanishlar orqali o'zaro birikib, uch o'lchamli murakkab makromolekulyar tuzilmani hosil qiladi. Aynan shu xususiyati tufayli suberin kimyoviy jihatdan murakkab biopoliestер sifatida tasniflanadi [7].

Poliaromatik komponent (fenolik domen, ligninga o'xshash tuzilma). Suberinning poliaromatik domeni asosan monolignollar va gidroksisinnamik

kislotalardan tashkil topgan bo'lib, uning aniq kimyoviy tabiati hozirgacha ilmiy bahs-munozaralarga sabab bo'lib kelmoqda. Ushbu aromatik fraksiyaning asosiy komponentlari sifatida ferulik va kumarik kislotalar qayd etiladi, biroq ferulik kislota ko'pincha suberin polimerining 1 % dan kam qismini tashkil etadi. Suberinning fenolik domeni kimyoviy tarkibi va strukturaviy tuzulishi jihatidan polialifatik domenga nisbatan kamroq o'rganilgan. Hozirgi kunga qadar eng batafsil tavsiflangan modellar qatorida kartoshka (*Solanum tuberosum*) suberini alohida o'rin egallaydi. Ushbu turda suberinning fenolik (SPPD) fraksiyasi asosan gidroksisinnamik kislotalar va ularning hosilalari, jumladan gidroksisinnamoil amidlari hamda monolignollardan iboratligi aniqlangan. Mazkur birikmalarning barchasi fenilpropanoid biosintetik yo'li orqali sintezlanadi [8].

Polialifatik komponent (SPAD – uzun zanjirli yog' kislotalari va ularning hosilalari). Suberinning polialifatik domeni turli xil uzun zanjirli yog' kislotalari va ularning hosilalaridan tashkil topgan bo'lib, ular to'yingan yoki to'yinqmagan shakllarda uchrashi mumkin. Ushbu fraksiya tarkibiga mono- va bifunksional yog' kislotalari, ω -gidroksi yog' kislotalari, α,ω -dikarboksilik kislotalar, o'rta zanjirli oksigenlangan yog' kislotalari, 2-gidroksi kislotalar hamda C_{16} dan C_{20} gacha va undan yuqori bo'lgan birlamchi spirtlar kiradi [9]. Monomerlarning zanjir uzunligi va ularning nisbiy miqdori suberinning fizik-kimyoviy xossalarini belgilovchi muhim omillardan hisoblanadi. Polialifatik domen (SPAD) tarkibida juda uzun zanjirli yog' kislotalari (VLCFA) muhim o'rin tutadi. Ular orasida ω -gidroksi kislotalar, dikarboksilik kislotalar va birlamchi spirtlar ustunlik qiladi [8].

Suberinning biosintezi. Suberin polialifatik va polifenolik domenlardan tashkil topgan murakkab, yuqori darajada gidrofob biopolimer hisoblanadi. Polialifatik domen juda uzun zanjirli yog' kislotalaridan (VLCFA) tashkil topgan bo'lib, uning asosiy komponentlariga ω -gidroksi yog' kislotalari, α,ω -dikarboksilik kislotalar hamda birlamchi spirtlar kiradi. Ushbu alifatik komponentlar glitserin skeleti orqali kovalent bog'lanib, polimer matritsaga integratsiyalanadi.

Polifenolik domen esa p-gidroksitsinnamik kislota hosilalaridan, asosan ferulik kislotadan iborat bo'lib, u suberin polimerining domenlararo o'zaro bog'lanishini ta'minlaydi. Ushbu fenolik komponentlar suberinning qayta kaltsitrant (recalcitrant) xususiyatlariga hissa qo'shib, uning kimyoviy va biologik parchalanishga nisbatan chidamliligini oshiradi [10].

Suberinning polialifatik domeni (SPAD) monomerlarining shakllanishi bir qator muhim biosintetik modifikatsiyalar orqali amalga oshadi. Bular jumlasiga: (i) yog' kislotalarining elongatsiya jarayoni orqali uzun va juda uzun zanjirli yog' kislotalarga (C20–C32) aylanishi; (ii) elongatsiyalangan yog' kislotalarining birlamchi spirtlarga qaytarilishi; (iii) yog' kislotalarining ω -gidroksillanishi hamda hosil bo'lgan ω -gidroksi yog' kislotalarining α,ω -dikarboksilik kislotalarga oksidlanishi kiradi.

Suberin biosintezi o'simlik hujayralarida yog' kislotalari sintezi jarayoni bilan boshlanadi. O'simliklarda asosiy to'yingan va qisman to'yinmagan yog' kislotalari, jumladan C16:0, C18:0 va C18:1, plastidlarda yog' kislota sintaza (fatty acid synthase, FAS) kompleksi tomonidan sintezlanadi. Ushbu yog' kislotalari keyinchalik koenzim A (CoA) bilan faollashtirilib, endoplazmatik retikulumga (ER) yo'naltiriladi va suberin biosintezining keyingi bosqichlarida ishtirok etadi.

Endoplazmatik retikulumda C16:0-CoA, C18:0-CoA va C18:1-CoA substratlari yog' kislota elongatsiya (fatty acid elongation, FAE) kompleksi orqali ketma-ket ikki uglerodli birliklar (C_2) qo'shilishi natijasida juda uzun zanjirli yog' kislotalariga (very-long-chain fatty acids, VLCFA) aylantiriladi. Ushbu elongatsiya jarayonida β -ketoatsil-CoA sintaza (KCS) fermentlari markaziy rol o'ynaydi. KCS fermentlari elongatsiyaning tezlikni cheklovchi bosqichini katalizlab, hosil bo'layotgan VLCFA zanjirlarining uzunligi va tarkibini belgilaydi. *Arabidopsis thaliana* model o'simligida KCS2 (DAISY) va KCS20 fermentlarining suberin polialifatik domeni monomerlarining biosintezida muhim ahamiyatga ega ekani ko'rsatilgan. Kartoshkada (*Solanum tuberosum*) tuganak peridermasida *StKCS6* ini susaytirish C28 dan uzun bo'lgan VLCFA darajalarining sezilarli kamayishiga olib kelgan. Ushbu tadqiqotlar KCS fermentlari oilasi suberin

lamellalarini tashkil etuvchi yog' kislotalari monomerlarining elongatsiyasi bilan bevosita va chambarchas bog'liq ekanini yaqqol namoyon etadi [11].

KCS tomonidan katalizlangan elongatsiya bosqichidan so'ng hosil bo'lgan β -ketoatsil-CoA oraliq mahsuloti yog' kislotalari elongaza (FAE) kompleksining keyingi fermentlari orqali ketma-ket modifikatsiyalanadi. Dastlabki qaytarilish bosqichida β -ketoatsil-CoA β -ketoatsil-CoA reduktaza (KCR) tomonidan gidroksiatsil-CoA ga aylantiriladi. *Arabidopsis thaliana* da AtKCR1 fermenti C18 dan uzun zanjirli yog' kislotalarining hosil bo'lishi uchun zarur bo'lib, suberin polialifatik domeni (SPAD) tarkibiga kiruvchi alifatik monomerlar biosintezida muhim rol o'ynaydi.

Oddiy modifikatsiyalanmagan yog' kislotalari va birlamchi spirtlardan farqli ravishda, ω -gidroksi kislotalar va α,ω -dikarboksilik kislotalar suberin polimerining kengayishi va uch o'lchamli tuzilmasini shakllantirishda alohida ahamiyatga ega. Ushbu birikmalar α,ω -bifunksional yog' kislotalari bo'lib, molekulaning har ikki uchida oksidlangan funksional guruhlariga ega ekanligi sababli suberin polimer matritsada samarali kovalent o'zaro bog'lanishni ta'minlaydi. Suberin tarkibidagi ω -gidroksi yog' kislotalari asosan sitoxrom P450 monooksigenazalarining CYP86A, CYP86B va CYP94B kichik oilalariga mansub fermentlar tomonidan hosil qilinadi. α,ω -dikarboksilik kislotalar ω -gidroksi yog' kislotalardan kelib chiqib, ω -gidroksi va ω -okso oraliq mahsulotlar orqali ketma-ket ikki degidrogenaza reaksiyasi natijasida hosil bo'ladi [12].

Suberin polialifatik domeni (SPAD) biosintezining keyingi muhim bosqichi glitserin skeletining polimer matritsaga integratsiyasidir. Glitserin-3-fosfat asiltransferaza *GPAT5* asil-CoA substratlarini glitserin-3-fosfatga o'tkazib, glitserillangan monomer prekursorlarini hosil qiladi. *GPAT5* C16–C22 yog' kislotalari, ω -gidroksi kislotalar va α,ω -dikarboksilik kislotalarning CoA-hosillari uchun keng substrat spetsifikligiga ega. *atgpat5* mutantida ildizlarda alifatik suberin miqdorining taxminan 50 % ga kamayishi hamda urug' qobig'ida ω -gidroksi va dikarboksilik kislotalarning keskin pasayishi *GPAT5* ning suberin biosintezidagi markaziy rolini yaqqol tasdiqlaydi.

Suberinning asosiy aromatik monomeri ferul kislotasi bo'lib, u fenilpropanoid biosintetik yo'li orqali sintezlanadi. Fenilpropanoid yo'lining farmakologik yoki genetik ingibirlanishi suberin cho'kmasining sezilarli darajada kamayishiga yoki to'liq blokklanishiga olib keladi. Ushbu jarayonning ekzogen ferul kislotasi bilan tiklanishi ferulatning suberin biosintezida muhim va ajralmas rolga ega ekanini yaqqol tasdiqlaydi [1].

Alifatik suberin feruloyl transferaza (ASFT) fermenti feruloyl-CoA ni ω -gidroksi yog' kislotalari va birlamchi spirtlarga ko'chirish orqali alifatik va fenolik biosintetik yo'llar o'rtasida muhim molekulyar bog'lanishni ta'minlaydi. Shu orqali ASFT suberin polimerining polialifatik va polifenolik domenlari o'rtasidagi kovalent integratsiyani amalga oshiradi. *Arabidopsis thaliana* da *AtASFT* mutantlarida suberin tarkibida ferul kislotasining deyarli to'liq yo'qligi aniqlangan bo'lib, bu ASFT ning suberin aromatik domeni shakllanishidagi markaziy rolini ko'rsatadi [12].

Suberin monomerlarining tashilishi. Suberin monomerlarining sintezi va dastlabki kimyoviy modifikatsiyasi ko'p hollarda endoplazmatik retikulumda (ER) amalga oshadi. Bunga qarama-qarshi ravishda, suberin lamellalarining to'planishi asosan plazma membranasi yuzasida va hujayra devorida sodir bo'ladi. Shu sababli, suberin monomerlarining ER dan plazma membranasi yetkazilishi hamda ularning transmembran tashilishi suberin lamellalarining shakllanishidagi muhim, biroq hozirgacha to'liq tushuntirib berilmagan bosqichlardan biri hisoblanadi [14].

Suberin monomerlari plazma membranasi yetib kelgach, apoplastga eksport qilinadi va ushbu jarayonda ATP-binding cassette G kladasiga mansub (ABCG) tashuvchilari markaziy rol o'ynaydi. *Arabidopsis thaliana* da *DSO/ABCG11* dastlab kutin metabolizmi bilan bog'liq deb tavsiflangan bo'lsa-da, keyinchalik ildizlardagi suberin miqdoriga ham sezilarli ta'sir ko'rsatishi aniqlangan. Bundan tashqari, *ABCG2*, *ABCG6* va *ABCG20* genlari ildizlar va urug' qobig'ida suberin metabolizmi uchun zarur bo'lib, ushbu genlarning uch karra mutantlari suberin lamellalarining tuzilishi, kimyoviy tarkibi va funksional

xususiyatlarida jiddiy buzilishlarni namoyon qiladi [12]. Ushbu tashuvchilarning boshqa o'simlik turlaridagi gomologlari ham xuddi shunday funksiyani bajaradi. Jumladan, kartoshkada *StABCG1* va guruchda *OsABCG5/RCN1* suberin prekursorlarining hujayra ichidan hujayra devoriga tashilishini ta'minlashi aniqlangan [15].

Muhokama. Ushbu ishda suberin biosintezi, uning kimyoviy tuzilishi, monomerlar sintezi, tashilishi va to'planishi hamda ushbu jarayonlarning transkripsion va gormonal darajada regulyatsiyasi haqidagi zamonaviy ilmiy ma'lumotlar tizimli ravishda muhokama qilindi. Yig'ilgan dalillar suberin oddiy strukturaviy komponent emas, balki rivojlanish va stress signalizatsiyasi bilan chuqur integratsiyalashgan, yuqori darajada moslashuvchan himoya biopolimeri ekanini ko'rsatadi. Suberin polialifatik (SPAD) va polifenolik (SPPD) domenlardan tashkil topgan murakkab makromolekula bo'lib, uning funksional xususiyatlari ushbu domenlarning miqdoriy va sifat nisbatiga bevosita bog'liq.

Suberin monomerlarining biosintezi plastid va endoplazmatik retikulum o'rtasida bo'linib, yog' kislotalari elongatsiyasi, ω -gidroksillanish, dikarboksillanish, feruloyllanish va glitserillanish kabi bir nechta ketma-ket va parallel bosqichlarni o'z ichiga oladi. KCS, fermentlari orqali VLCFA hosil bo'lishi SPAD biosintezining markaziy bosqichi hisoblanadi. Ayniqsa, KCS izofermentlarining (masalan, *KCS2*, *KCS20*, *StKCS6*) zanjir uzunligini aniqlovchi roli suberin xossalari to'qima va turga xosligini tushuntirishda muhim ahamiyatga ega. ω -gidroksillanish va α,ω -dikarboksilik kislotalar hosil bo'lishi suberin polimerining kengayishi uchun hal qiluvchi bosqich bo'lib, bu jarayonda CYP86 va CYP94 oilalariga mansub sitoxrom P450 fermentlari asosiy rol o'ynaydi. Suberin monomerlarining hujayra ichidan hujayra devoriga tashilishi suberin biosintezidagi eng kam o'rganilgan, ammo konseptual jihatdan muhim bosqichlardan biridir. ABCG tashuvchilari suberin prekursorlarining ER-plazma membranasi-apoplast yo'nalishida harakatlanishini ta'minlaydi. Ushbu tashuvchilarning mutant fenotiplari suberin lamellalarining nafaqat miqdori, balki funksional yaxlitligi ham tashish jarayoniga bog'liq ekanini ko'rsatadi.

Xulosa. Suberin o'simliklarning quruqlik muhitiga moslashuvida hal qiluvchi rol o'ynaydigan, murakkab himoya biopolimeridir. Uning biosintezi yog' kislotalari metabolizmi, fenilpropanoid yo'li, lipid tashilishi va hujayra devori modifikatsiyasi kabi bir nechta fundamental metabolik tizimlarning o'zaro muvofiqlashgan faoliyati natijasida amalga oshadi.

Mavjud tadqiqotlar suberin biosintezining molekulyar asoslari borasida sezilarli yutuqlarga erishilganini ko'rsatsa-da, monomerlarning tashilishi, polimerlanish mexanizmlari hamda g'o'za o'simliklarida hali ham to'liq o'rganilmagan. Ayniqsa, turga xos va organ-spetsifik suberizatsiya mexanizmlarini ochib berish kelajakdagi muhim tadqiqot yo'nalishlaridan biri bo'lib qolmoqda. Amaliy nuqtai nazardan, suberin biosintezini genetik va transkripsion darajada boshqarish qurg'oqchilik, sho'rlanish va patogenlarga chidamli o'simlik navlarini yaratishda katta salohiyatga ega. Shu bois, suberin bilan bog'liq genlar va regulyator tarmoqlarni chuqur o'rganish o'simlik biotexnologiyasi va barqaror qishloq xo'jaligi rivoji uchun muhim ilmiy asos bo'lib xizmat qiladi.

FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR.

1. José Graça Suberin: the biopolyester at the frontier of plants Front. Chem., 2015 Sec. Polymer Chemistry Volume 3 - 2015 [|https://doi.org/10.3389/fchem.2015.00062](https://doi.org/10.3389/fchem.2015.00062)
2. Kathlyn N Woolfson 1, Mina Esfandiari 1, Mark A Bernards Suberin Biosynthesis, Assembly, and Regulation Plants (Basel). 2022 Feb 19;11(4):555. doi: 10.3390/plants11040555
3. A Chen, T Liu, Plant root suberin: A layer of defence against biotic and abiotic stresses Front. Plant Sci., Crop and Product Physiology V 13 - 2022 | <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1056008>
4. Ranathunge K, Schreiber L (2011) Alifatik suberin miqdori va tarkibiga nisbatan Arabidopsis ildizlarining suv va erigan moddalar o'tkazuvchanligi . J Exp Bot 62: 1961–1974. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq389>
5. Barberon, M. (2017). The endodermis as a checkpoint for nutrients. New Phytol. 213 (4), 1604–1610. doi: 10.1111/nph.14140

6. Tanios S., Thangavel T., Suberin deposition in potato periderm: A novel resistance mechanism against tuber greening. *New Phytol.* 2020;225:1273–1284. doi: 10.1111/nph.16334.
7. Rains MK, G Silva ND, Molina I (2017) Reconstructing the suberin pathway in poplar by chemical and transcriptomic analysis of bark tissues. *Tree Physiol* 38:340–361. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx060>
8. P Gryunhofer ,L Shrayber va T Kreszies Suberin in Monocotyledonous Crop Plants: Structure and Function in Response to Abiotic Stresses *Rhizobiology: Molecular Physiology of Plant Roots* 08 December 2021 pp 333–378 https://doi.org/10.1007/978-3-030-84985-6_25
9. Kolattukudy PE (2002) Suberin from Plants. In: Doi Y, Steinbüchel A (eds) *Biopolymers (Polyesters I)*. Wiley-VCH, Weinheim, Germany
10. Nomberg, G., Marinov, O., (2022). The key enzymes in the suberin biosynthetic pathway in plants: an update. *Plants (Basel)* 11(3):392. doi:10.3390/plants11030392
11. Lee, S. B., Jung, S. J., et al. (2009). Two Arabidopsis 3-ketoacyl CoA synthase genes, KCS20 and KCS2/DAISY, are functionally redundant in cuticular wax and root suberin biosynthesis, but differentially controlled by osmotic stress. *Plant J.* 60, 462–475. doi:10.1111/j.1365-3113X.2009.03973.x
12. R Chen Pengrui Wang Jianing LiuXue YangXiaoying GongHongliang ZhouNing Han Zhen Yang Suberin in plants: biosynthesis, regulation, and its role in salt stress resistance *Front. Plant Sci.*, 30 June 2025 Sec. Plant Abiotic Stress Volume 16 - 2025 | <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1624136>
13. Andersen, T. G., Molina, D., (2021). Tissue-autonomous phenylpropanoid production is essential for establishment of root barriers. *Curr. Biol.* 31, 965–977.e5. doi:10.1016/j.cub.2020.11.070
14. Olga Serra, Niko Geldner The making of suberin First published: *New Phytologist* 2022 V.235, Issue3 P.848-866 <https://doi.org/10.1111/nph.18202>

15. Landgraf, R., Smolka, U., et al. (2014). The ABC transporter ABCG1 is required for suberin formation in potato tuber periderm. *Plant Cel* 26, 3403–3415. doi:10.1105/tpc.114.124776