

UDK: 577.152.4:581.1

Usmanov Dilshod Erkinbaevich

O‘zR FA Genomika va bioinformatika markazi, laboratoriya mudiri, PhD,

Abdulkarimov Sharofiddin Sayfidinovich

O‘zR FA Genomika va bioinformatika markazi k.i.x.,

Mirzo Ulug‘bek nomidagi O‘zMU o‘qituvchi,

Azimov Avazxon Abbasovich

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

Raxmanov Baxtiyor Karimovich

O‘zR FA Genomika va bioinformatika markazi k.i.x.,

Ziyodov Odilbek Toshbolta o‘g‘li

O‘zR FA Genomika va bioinformatika markazi, stajyor tadqiqotchi

Buriev Zabardast Tojiboevich

O‘zR FA Genomika va bioinformatika markazi b.f.d. professor

e-mail: dilshodusmonov1987@gmail.com

UDP-GLIKOZILTRANSFERAZALAR YORDAMIDA SHO‘RXOKLIK STRESSGA CHIDAMLILIKNI OSHIRISH.

Annotatsiya. *Global aholi sonining tez sur‘atlarda o‘sishi qishloq xo‘jaligi mahsulotlariga bo‘lgan talabni keskin oshirmoqda. Shu bilan birga, zamonaviy qishloq xo‘jaligi ekologik resurslarga katta bosim o‘tkazib, chuchuk suv tanqisligi, issiqxona gazlari chiqindilarining ko‘payishi va biologik xilma-xillikning kamayishiga sabab bo‘lmoqda. Shu kabi abiotik omillardan biri sho‘rxoklik (tuproq sho‘rlanishi) sanalib, global miqyosda qishloq xo‘jaligi hosildorligini cheklovchi asosiy abiotik stress omillaridan biri hisoblanadi. Natriy va xlor ionlarining ortiqcha to‘planishi o‘simliklarda osmotik disbalans, ion toksikligi va oksidlovchi stressni keltirib chiqaradi. So‘nggi yillarda sho‘rxoklikka chidamlilikni oshirish mexanizmlarini molekulyar darajada o‘rganishga qiziqish kuchaydi. Ushbu maqolada uridin difosfatga bog‘liq glikoziltransferazalarning (UDP-glikoziltransferazalar, UGTlar) sho‘rxoklik stressiga javob berishdagi roli ilmiy-tahliliy asosda yoritiladi. Fitogormonlar va ikkilamchi metabolitlarning*

glikozillanishi orqali UGTlar o'simliklarning osmotik muvozanatini saqlash, reaktiv kislorod turlarini (ROS) zararsizlantirish va hujayra tuzilmalarini himoya qilishda muhim ahamiyatga ega ekanligi ko'rsatib beriladi.

Kalit so'zlar: *sho'rxoklik stressi, UGT, glikozillanish, fitogormonlar, abiotik stress, qishloq xo'jaligi.*

Усманов Дилшод Эркинбаевич

Центр геномики и биоинформатики АН РУз, заведующий
лабораторией, PhD

Абдукаримов Шарофиддин Сайфидинович

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

НУУз имени Мирзо Улугбека, преподаватель

Азимов Авазхон Аббасович

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

Рахманов Бахтиёр Каримович

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

Зиёдов Одилбек Тошболта угли

Центр геномики и биоинформатики АН РУз, стажёр-исследователь

Буриев Забардаст Тожибоевич

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

e-mail: dilshodusmonov1987@gmail.com

ПОВЫШЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К СОЛЕВОМУ СТРЕССУ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ UDR-ГЛИКОЗИЛТРАНСФЕРАЗ

Аннотация. Быстрый рост численности населения в глобальном масштабе приводит к резкому увеличению спроса на сельскохозяйственную продукцию. В то же время современное сельское хозяйство оказывает значительное давление на экологические ресурсы, способствуя дефициту пресной воды, росту выбросов парниковых газов и сокращению биологического разнообразия. Одним из таких абиотических факторов является засоление почв, которое считается одним из ключевых абиотических стрессов, ограничивающих сельскохозяйственную

продуктивность во всём мире. Избыточное накопление ионов натрия и хлора в растениях вызывает осмотический дисбаланс, ионную токсичность и окислительный стресс.

В последние годы значительно возрос интерес к изучению молекулярных механизмов повышения устойчивости растений к засолению. В данной статье на научно-аналитической основе рассматривается роль уридиндифосфат-зависимых гликозилтрансфераз (UDP-гликозилтрансфераз, UGT) в ответе растений на солевой стресс. Показано, что посредством гликозирования фитогормонов и вторичных метаболитов UGT играют ключевую роль в поддержании осмотического баланса, детоксикации активных форм кислорода (ROS) и защите клеточных структур растений.

Ключевые слова: *солевой стресс, UGT, гликозирование, фитогормоны, абиотический стресс, сельское хозяйство.*

Usmanov Dilshod Erkinbaevich

Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz, Head of Laboratory,
PhD

Abdukarimov Sharofiddin Sayfidinovich

Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz, Junior Researcher;
National University of Uzbekistan named after Mirzo Ulugbek, Lecturer

Azimov Avazkhon Abbasovich

Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz, Junior Researcher

Rakhmanov Bakhtiyor Karimovich

Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz, Junior Researcher

Ziyodov Odilbek Toshbolta ugli

Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz, Trainee Researcher

Buriev Zabardast Tojiboevich

Center of Genomics and Bioinformatics, AS RUz, Doctor of Biological
Sciences (DSc), Professor

e-mail: dilshodusmonov1987@gmail.com

ENHANCING PLANT TOLERANCE TO SALINITY STRESS THROUGH UDP-GLYCOSYLTRANSFERASES

Abstract. *The rapid growth of the global population has led to a sharp increase in demand for agricultural products. At the same time, modern agriculture exerts substantial pressure on environmental resources, contributing to freshwater scarcity, increased greenhouse gas emissions, and a decline in biodiversity. Among these abiotic factors, soil salinity is recognized as one of the major stresses limiting agricultural productivity worldwide. Excessive accumulation of sodium and chloride ions in plants induces osmotic imbalance, ionic toxicity, and oxidative stress.*

In recent years, there has been growing interest in elucidating the molecular mechanisms underlying enhanced plant tolerance to salinity stress. This article provides a scientific and analytical overview of the role of uridine diphosphate-dependent glycosyltransferases (UDP-glycosyltransferases, UGTs) in plant responses to salinity stress. It is demonstrated that through the glycosylation of phytohormones and secondary metabolites, UGTs play a crucial role in maintaining osmotic homeostasis, detoxifying reactive oxygen species (ROS), and protecting cellular structures in plants.

Keywords: *salinity stress, UGT, glycosylation, phytohormones, abiotic stress, agriculture.*

Kirish. So‘nggi o‘n yilliklarda global aholi sonining tez sur‘atlarda ortib borishi oziq-ovqat mahsulotlariga bo‘lgan talabni keskin oshirmoqda. Birlashgan Millatlar Tashkiloti prognozlariga ko‘ra, 2050 yilga borib dunyo aholisi 9 milliarddan oshadi va bu qishloq xo‘jaligi mahsulotlari ishlab chiqarishini kamida 49 % ga ko‘paytirishni talab etadi (FAO, 2015; USDA, 2022). Biroq, mavjud qishloq xo‘jaligi tizimlari bunday o‘shishni ekologik jihatdan barqaror tarzda ta‘minlash imkoniyatiga ega emas. Qishloq xo‘jaligi hozirda global chuchuk suv resurslarining eng yirik iste‘molchisi bo‘lib, issiqxona gazlari chiqindilarining muhim manbalaridan biri hisoblanadi (Crippa et al., 2021; Beyer et al., 2022). Shu bilan birga, yerlarning degradatsiyasi, biologik xilma-xillikning kamayishi va

tuproq unumdorligining pasayishi hosildorlikni cheklovchi asosiy omillarga aylanmoqda.

Ushbu muammolar ichida tuproq sho'rlanishi (sho'rxoklik) global miqyosda eng jiddiy ekologik va agronomik muammolardan biri sifatida e'tirof etiladi. Ma'lumotlarga ko'ra, dunyo bo'yicha sug'oriladigan qishloq xo'jaligi yerlarining qariyb 20–25 % qismi turli darajada sho'rlangan bo'lib, bu ko'rsatkich yil sayin ortib bormoqda (Munns and Tester, 2008; FAO, 2021). Sho'rxoklik asosan noto'g'ri sug'orish amaliyoti, drenaj tizimlarining yetishmasligi, iqlim o'zgarishi va dengiz suvlarining quruqlikka siljishi natijasida yuzaga keladi. Natijada, ko'plab unumdor yerlar qishloq xo'jaligi uchun yaroqsiz holga kelmoqda.

Sho'rxoklik stressi o'simliklar uchun murakkab abiotik stress bo'lib, u bir vaqtning o'zida osmotik stress, ion toksikligi va oksidlovchi stressni keltirib chiqaradi (Zhu, 2016). Tuproq eritmasida natriy (Na^+) va xlor (Cl^-) ionlarining yuqori konsentratsiyasi ildizlar orqali suv yutilishini cheklaydi, hujayra turgorini pasaytiradi va metabolik jarayonlarning izdan chiqishiga olib keladi. Bundan tashqari, Na^+ ionlarining hujayrada ortiqcha to'planishi fermentlar faolligini susaytirib, hujayra membranalarining barqarorligini buzadi (Munns and Gilliam, 2015). Sho'rxoklik sharoitida reaktiv kislorod turlarining (ROS) haddan tashqari ko'payishi esa oqsillar, lipidlar va nuklein kislotalarga zarar yetkazib, o'simlikning o'sishi va rivojlanishini keskin cheklaydi (Apel and Hirt, 2004).

An'anaviy yondashuvlar, jumladan sho'rlangan tuproqlarni yuvish, kimyoviy melioratsiya va yuqori miqdorda o'g'it qo'llash iqtisodiy jihatdan qimmat va ekologik nuqtai nazardan barqaror emas. Shu sababli, so'nggi yillarda ilmiy tadqiqotlar e'tiborini o'simliklarning ichki moslashuv mexanizmlarini o'rganish va stressga chidamli navlarni yaratishga qaratmoqda (Roy et al., 2014). Ayniqsa, molekulyar va biokimyoviy darajada stressga javob beruvchi yo'llarni aniqlash qishloq xo'jaligi biotexnologiyasining ustuvor yo'nalishiga aylandi. O'simliklarning sho'rxoklik stressiga javobi murakkab signalizatsiya tarmoqlari orqali amalga oshadi va bu jarayonda fitogormonlar, transkripsion faktorlar hamda

ikkilamchi metabolitlar muhim rol o'ynaydi (Fahad et al., 2015). Absiz kislotasi (ABA), jasmonat, salitsil kislota va etilen kabi gormonlar stress signalini uzatishda markaziy o'rin tutadi. Ushbu bioaktiv birikmalarning hujayradagi miqdori va faolligi esa qat'iy nazorat ostida bo'lishi lozim, aks holda stressga javob o'simlik uchun zararli bo'lishi mumkin. So'nggi tadqiqotlar shuni ko'rsatmoqdaki, fitogormonlar va ikkilamchi metabolitlar faolligini tartibga soluvchi eng muhim mexanizmlardan biri bu glikozillanish jarayonidir (Bowles et al., 2006; Behr et al., 2020). Glikozillanish natijasida kichik molekulalarga shakar qoldiqlari biriktirilib, ularning eruvchanligi oshadi, toksikligi kamayadi va hujayra ichida xavfsiz shaklda saqlanishi ta'minlanadi. Ushbu jarayon o'simliklarning stress sharoitida moslashuvchanligini oshirishda muhim ahamiyatga ega.

Glikozillanish reaksiyalari asosan uridin difosfatga bog'liq glikoziltransferazalar (UDP-glikoziltransferazalar, UGTlar) tomonidan katalizlanadi. UGTlar o'simliklarda eng keng tarqalgan ferment oilalaridan biri bo'lib, ular fitogormonlar, flavonoidlar, fenolik birikmalar va boshqa ikkilamchi metabolitlarning glikozillanishini ta'minlaydi (Lairson et al., 2008). UGTlarning asosiy xususiyati shundaki, ular bioaktiv birikmalarni vaqtincha faolsiz holatga o'tkazib, stress sharoiti o'zgarganda yana faol shaklga qaytarish imkonini beradi. Sho'rxoklik stressi sharoitida UGTlarning roli ayniqsa dolzarb hisoblanadi. Tadqiqotlar UGT genlarining sho'rlanish ta'sirida kuchli induktsiyalanishini va bu fermentlar orqali ABA, flavonoidlar hamda antioksidant birikmalarning glikozillanishi o'simliklarning stressga chidamliligini oshirishini ko'rsatmoqda (Li et al., 2017; Sun et al., 2020). Shu bois, UDP-glikoziltransferazalarni o'rganish va ularni qishloq xo'jaligi amaliyotiga joriy etish sho'rlangan hududlarda barqaror hosil olish uchun istiqbolli yo'nalish hisoblanadi.

Mazkur maqolada UDP-glikoziltransferazalarning sho'rxoklik stressiga javob berishdagi molekulyar mexanizmlari, ularning fitogormonlar va ikkilamchi metabolitlar regulyatsiyasidagi roli hamda qishloq xo'jaligida amaliy qo'llanish istiqbollari ilmiy-tahliliy asosda yoritiladi.

1. Sho'rxoklik stressining o'simliklarga fiziologik va molekulyar ta'siri. Sho'rxoklik (salinity) stressi bugungi kunda qishloq xo'jaligi ekinlarining hosildorligini cheklovchi eng muhim abiotik omillardan biri hisoblanadi. Iqlim o'zgarishi, sug'orish tizimlarining noto'g'ri boshqarilishi va yer osti suvlarining ko'tarilishi natijasida sho'rlangan tuproqlar maydoni global miqyosda kengayib bormoqda. So'nggi ma'lumotlarga ko'ra, sug'oriladigan yerlarning qariyb 25 % dan ortig'i turli darajada sho'rlanish ta'sirida bo'lib, bu holat ayniqsa qurg'oqchil va yarim qurg'oqchil mintaqalarda keskin namoyon bo'lmoqda (FAO, 2022; Hasanuzzaman et al., 2023).

Sho'rxoklik stressi o'simliklarga kompleks ta'sir ko'rsatadi va bir vaqtning o'zida osmotik stress, ion toksikligi hamda oksidlovchi stressni yuzaga keltiradi. Ushbu jarayonlar o'zaro bog'langan bo'lib, fiziologik, biokimyoviy va molekulyar darajalarda o'simliklarning o'sishi va rivojlanishini cheklaydi (Zelm et al., 2022).

Sho'rxoklik stressi o'simliklarda osmotik stress va suv almashinuvi jarayonlariga tasiq k'orasatadi. Ushbu jarayonning dastlabki bosqichida tuproq eritmasidagi yuqori tuz konsentratsiyasi suv potentsialini keskin pasaytiradi. Natijada ildizlar orqali suv yutilishi qiyinlashadi va o'simliklarda fiziologik qurg'oqchilik holati yuzaga keladi. Bu holat hujayra turgorining pasayishi, hujayra cho'zilishining sekinlashuvi va umumiy biomassa to'planishining kamayishiga olib keladi (Liu et al., 2022). Suv tanqisligi sharoitida o'simliklar stoma aperturasini kamaytiradi va transpiratsiyani jadalligini pasayishi hamda CO₂ ning barg ichiga kirishini cheklaydi, bu esa fotosintez tezligining pasayishiga sabab bo'ladi. Barg og'zchalarining yopilishi natijasida CO₂ kirishi cheklanadi, bu esa karbon assimilyatsiyasini kamaytiradi. Shu bilan birga, tuz ionlari xloroplastlarning ultrastrukturasiga zarar yetkazib, tilakoid membranalari va fotosistemalar faoliyatini izdan chiqaradi (Sharma et al., 2022). Fotosintez pigmentlari, xususan xlorofill miqdori sho'rxoklik sharoitida kamayadi, bu esa yorug'lik energiyasini yutish qobiliyatini pasaytiradi. Rubisco fermenti faolligining pasayishi ham fotosintez tezligining cheklanishiga olib keladi (Rao et al., 2023). So'nggi tadqiqotlar shuni ko'rsatadiki, sho'rxoklik sharoitida suvdan foydalanish

samaradorligi (WUE) keskin kamayadi va bu holat hosildorlikka bevosita salbiy ta'sir ko'rsatadi (Raza et al., 2023). Ushbu jarayonda o'simliklarda osmotik stressga moslashish uchun prolin, glitsin-betain va eruvchan shakarlar kabi osmoprotektorlar sintezlanadi. Ushbu birikmalar hujayra ichki osmotik muvozanatini saqlash bilan birga, oqsillar va membranalarni barqarorlashtiradi (El Moukhtari et al., 2024).

Sho'rxoklik stressining keyingi bosqichida ion toksikligi va ion homeostazisi jarayonlari boshlanadi. Yani Na^+ va Cl^- ionlarining hujayra ichida to'planishi ion toksikligini keltirib chiqaradi. Na^+ ionlari kaliy (K^+) bilan raqobatlashib, hujayra ichidagi optimal K^+/Na^+ nisbatini buzadi. Kaliy fermentativ reaksiyalar, osmotik regulyatsiya va signalizatsiya jarayonlari uchun zarur bo'lgani sababli, uning yetishmovchiligi metabolik disbalansga olib keladi (Yang and Guo, 2022). Ionlarning ortiqcha to'planishi hujayra membranalarining barqarorligini pasaytiradi va lipid peroksidlanish jarayonini kuchaytiradi. Natijada membranalarning selektiv o'tkazuvchanligi buziladi, bu esa hujayra ichki muhitining izdan chiqishiga sabab bo'ladi (Kumar et al., 2023). Jumladan, Na^+ ionlarini vakuolalarda izolyatsiya qilish, ildizdan barglarga tashilishini cheklash hamda plazma membranasi orqali chiqarish jarayonlari faollashadi. Bu jarayonda SOS (Salt Overly Sensitive) signalizatsiya yo'li muhim rol o'ynaydi (Zhang et al., 2022).

Sho'rxoklik stressi sharoitida hujayralarda reaktiv kislorod turlari (ROS) — superoksid anioni (O_2^-), vodorod peroksid (H_2O_2) va gidroksil radikallari ($\text{OH}\cdot$) ortiqcha miqdorda hosil bo'ladi. Bu esa o'simliklarda oksidlovchi stress va antioksidant himoya mexanizmlarini shakllanishiga olib kelgan. ROS past konsentratsiyada signal molekulalari sifatida foydali bo'lsa-da, yuqori darajada ular oksidlovchi stressni keltirib chiqaradi (Noctor et al., 2022). Oksidlovchi stress oqsillar denaturatsiyasi, DNK shikastlanishi va lipid peroksidlanishiga olib keladi. Sho'rxoklikka sezgir o'simliklarda ROS to'planishi hujayra o'limi va barglarning erta qarishiga sabab bo'ladi (Hasanuzzaman et al., 2023). Bunga qarshi o'simliklar kuchli antioksidant himoya tizimini faollashtiradi. Superoksid dismutaza (SOD),

katalaza (CAT), askorbat peroksidaza (APX) kabi fermentlar ROSni zararsizlantirishda asosiy rol o'ynaydi. 2022–2024 yillarda o'tkazilgan tadqiqotlar sho'rxoklikka chidamli navlarda ushbu fermentlar faolligi sezilarli darajada yuqori ekanligini aniqlangan (Ahanger et al., 2022; Singh et al., 2024).

Sho'rxoklik stressi o'simliklarda keng ko'lamli gen ekspressiyasi o'zgarishlarini keltirib chiqaradi. Kaltsiy ionlari (Ca^{2+}) ishtirokidagi signal kaskadlari faollashib, transkripsion faktorlar orqali stressga javob beruvchi genlar induktsiyalanadi (Zelm et al., 2022). Absiz kislotasi (ABA) signalizatsiyasi esa stoma yopilishi va stressga moslashuv genlarini boshqarishda markaziy rol o'ynaydi (Finkelstein, 2023).

So'nggi yillarda olib borilgan omiks tadqiqotlar (transkriptomika, proteomika, metabolomika) sho'rxoklikka javob beruvchi murakkab genetik tarmoqlar mavjudligini ko'rsatmoqda. Bu bilimlar stressga chidamli navlarni yaratish uchun muhim molekulyar asos bo'lib xizmat qilmoqda (Gupta et al., 2024).

2. Sho'rxoklik stressiga javobda fitogormonlarning ahamiyati.

Sho'rxoklik stressiga o'simliklarning moslashuvi murakkab va ko'p bosqichli jarayon bo'lib, bu jarayonda fitogormonlar markaziy regulyatorlar sifatida ishtirok etadi. Fitogormonlar o'simlik hujayralarida past konsentratsiyada sintez qilinadigan, biroq o'sish, rivojlanish va stressga javob mexanizmlarini muvofiqlashtiruvchi signal molekulalardir. So'nggi yillarda olib borilgan tadqiqotlar sho'rxoklik stressi sharoitida fitogormonlar o'rtasidagi muvozanat buzilishi va ularning signalizatsiya tarmoqlaridagi o'zaro ta'siri o'simliklarning stressga chidamlilik darajasini belgilashini ko'rsatmoqda (Finkelstein, 2023; Ryu and Cho, 2022). Sho'rxoklik sharoitida o'simliklarda gormonlar sintezi, transporti, parchalanishi va signal qabul qilinishi sezilarli darajada o'zgaradi. Ushbu o'zgarishlar suv almashinuvi, ion homeostazisi, antioksidant himoya va gen ekspressiyasini boshqarish orqali o'simlikning moslashuv strategiyasini shakllantiradi (Waadt et al., 2022). Ushbu abiotic omillga chidamlilikni oshirishda

Absiz kislotasi (ABA), Auksinlar, Sitokininlar, Jasmonat va salitsil kislotalar, Etilen va brassinosteroid turlari faol ishtrok etadi.

Absiz kislotasi sho'rxoklik stressiga javobda eng muhim fitogormon hisoblanadi. Sho'rlangan sharoitda ABA sintezi tezlashadi va uning barglardagi miqdori keskin oshadi. ABA stoma yopilishini taminlaydi, transpiratsiyani kamaytiradi va suv yo'qotilishini cheklaydi. Bu mexanizm o'simlikni osmotik stressdan himoya qilishda muhim ahamiyatga ega (Finkelstein, 2023). Molekulyar darajada ABA PYR/PYL/RCAR retseptorlari orqali qabul qilinadi va SnRK2 kinazalarini faollashtiradi. Natijada stressga javob beruvchi genlar, jumladan ion tashuvchilar, osmoregulyatorlar va antioksidant fermentlarni kodlovchi genlar induktsiyalanadi (Chen et al., 2022). 2022–2024 yillardagi tadqiqotlar ABA signalizatsiyasining kuchayishi sho'rxoklikka chidamli navlarda ancha barqaror ekanini ko'rsatmoqda (Zhang et al., 2023).

Auksinlar o'simlik ildiz tizimining shakllanishi va rivojlanishini boshqaruvchi asosiy gormonlardir. Sho'rxoklik stressi sharoitida auksinlarning sintezi va qutbli transporti o'zgaradi, bu esa ildiz arxitekturasining moslashuviga olib keladi. Tadqiqotlar sho'rxoklikka chidamli o'simliklarda lateral ildizlar rivojlanishi va ildiz yuzasining kengayishi kuchliroq bo'lishini ko'rsatgan (Li et al., 2022). Auksin signalizatsiyasi orqali ildiz hujayralarining cho'zilishi va differensiasiyasi tartibga solinadi, bu esa suv va ozuqa moddalarining samarali yutilishini ta'minlaydi. So'nggi yillarda auksin va ABA o'rtasidagi antagonistik va sinergistik munosabatlar sho'rxoklik stressiga moslashuvda muhim rol o'ynashi aniqlangan (Ryu and Cho, 2022).

Sitokininlar hujayra bo'linishi, barglarning yashil holatini saqlash va fotosintezni qo'llab-quvvatlashda ishtirok etadi. Sho'rxoklik stressi sharoitida sitokinin darajasi ko'pincha pasayadi, bu esa barglarning erta qarishiga va fotosintetik faollikning kamayishiga olib keladi (Zwack and Rashotte, 2023). Biroq, ayrim tadqiqotlar sitokinin signalizatsiyasini kuchaytirish orqali sho'rxoklik stressiga chidamlilikni oshirish mumkinligini ko'rsatgan. 2023–2024 yillarda olib

borilgan ishlar sitokininlar ion homeostazisini saqlash va ROS to'planishini cheklashda bilvosita rol o'ynashini aniqlangan (Cortleven et al., 2024).

Jasmonat (JA) va salitsil kislota (SA) an'anaviy ravishda biotik stresslar bilan bog'liq bo'lsa-da, so'nggi tadqiqotlar ularning sho'rxoklik kabi abiotik stresslarda ham muhim rol o'ynashini ko'rsatmoqda. Sho'rxoklik sharoitida JA signalizatsiyasi antioksidant fermentlar faolligini oshirib, oksidlovchi stressni kamaytiradi (Wasternack and Feussner, 2022). Salitsil kislota esa hujayra himoya mexanizmlarini faollashtirib, membrana barqarorligini saqlashga yordam beradi. 2022–2024 yillardagi tadqiqotlar SA ning past konsentratsiyalarda qo'llanilishi sho'rxoklik sharoitida o'sish va fotosintezni yaxshilashini ko'rsatdi (Khan et al., 2023).

Etilen sho'rxoklik stressi sharoitida ikki tomonlama rol o'ynaydi. Past konsentratsiyada etilen stressga moslashuvni rag'batlantirsa, yuqori darajada u o'sishni susaytiradi va barglarning qarishini tezlashtiradi. Shu sababli, etilen signalizatsiyasining nozik regulyatsiyasi sho'rxoklikka chidamlilik uchun muhim hisoblanadi (Dubois et al., 2022). Brassinosteroidlar (BR) esa hujayra cho'zilishi, fotosintez va antioksidant tizimni qo'llab-quvvatlash orqali sho'rxoklik stressining salbiy ta'sirini yumshatadi. 2023–2024 yillarda olib borilgan tadqiqotlar BR signalizatsiyasi ABA va auksin yo'llari bilan o'zaro ta'sirda ishlashini ko'rsatdi (Nolan et al., 2023).

Sho'rxoklik stressiga javobda fitogormonlar alohida emas, balki murakkab o'zaro ta'sir tarmog'i orqali ishlaydi. ABA, auksin, sitokinin, JA, SA, etilen va BR o'rtasidagi kross-tolk stressga moslashuvning intensivligi va davomiyligini belgilaydi. Zamonaviy omiks tadqiqotlar gormonlararo signalizatsiya tarmoqlarining sho'rxoklikka chidamli navlarda yanada muvozanatli ekanini ko'rsatgan (Gupta et al., 2024).

3. Glikozillanish va UDP-glikoziltransferazalar (UGTlar).

O'simliklarda stressga moslashuv murakkab metabolik va signalizatsion tarmoqlar orqali amalga oshadi. Ushbu jarayonlarda kichik molekulalarning kimyoviy modifikatsiyasi muhim ahamiyatga ega bo'lib, glikozillanish eng keng tarqalgan va

funksional jihatdan muhim modifikatsiya turlaridan biridir. Glikozillanish — bu shakar qoldiqlarining bioaktiv molekulalarga kovalent biriktirilishi jarayoni boʻlib, u molekulalarning barqarorligi, eruvchanligi, faolligi va hujayra ichidagi taqsimlanishini tartibga soladi. Soʻnggi yillarda olib borilgan tadqiqotlar glikozillanish jarayoni, ayniqsa UDP-glikoziltransferazalar (UGTlar) orqali amalga oshiriladigan reaksiyalar shoʻrxoklik kabi abiotik stresslarga chidamlilikni oshirishda markaziy rol oʻynashini koʻrsatmoqda (Behr et al., 2022; Li et al., 2023).

Glikozillanishning biologik mohiyati shundan ibortki yani glikozillanish jarayonida monosaxarid (odatda glyukoza) faollashtirilgan shakar donoridan (masalan, UDP-glyukoza) akseptor molekulaga koʻchiriladi. Akseptor sifatida fitogormonlar, flavonoidlar, fenolik birikmalar, alkaloidlar, lipidlar va boshqa ikkilamchi metabolitlar xizmat qilishi mumkin. Natijada hosil boʻlgan glikozidlar koʻpincha biologik jihatdan kamroq faol, biroq barqarorroq va suvda yaxshi eruvchan boʻladi (Tegl and Nidetzky, 2022). Stress sharoitida glikozillanish bioaktiv birikmalarining haddan tashqari toʻplanishining oldini olib, ularning vaqtincha saqlanishini taʼminlaydi. Stress omili bartaraf etilgach, glikozidlar gidrolizlanib, faol shaklga qayta oʻtishi mumkin. Shu sababli, glikozillanish oʻsimliklar uchun moslashuvchan va qaytariluvchan regulyator mexanizm hisoblanadi (Behr et al., 2022).

UDP-glikoziltransferazalar (UGTlar) glikozillanish reaksiyalarini katalizlovchi asosiy fermentlar boʻlib, ular CAZy maʼlumotlar bazasida GT1 oilasiga mansubdir. Oʻsimlik genomlarida UGTlar juda keng tarqalgan: masalan, *A.thaliana* genomida 120 dan ortiq UGT geni aniqlangan boʻlib, bu ularning funksional xilma-xilligini koʻrsatadi (Caputi et al., 2022). UGTlar UDP-faollashtirilgan shakarlarni donor sifatida ishlatadi va O-, N-, S- hamda C-glikozidlarni hosil qilishi mumkin. Ularning yuqori substrat moslashuvchanligi oʻsimliklarda koʻplab metabolik yoʻllarni nozik tartibga solish imkonini beradi (Li et al., 2023).

UGTlarning strukturaviy va molekulyar xususiyatlari GT-B tipidagi uchlamchi strukturaga ega bo'lib, ikkita Rossmann domenidan tashkil topgan. Ushbu domenlar orasida joylashgan katalitik yoriq ferment faolligi uchun muhim hisoblanadi. C-terminal qismida joylashgan konservativ PSPG (Plant Secondary Product Glycosyltransferase) motivi UDP-shakar donorini tanishda asosiy rol o'ynaydi, N-terminal qism esa akseptor substratning spetsifikligini belgilaydi (Nidetzky et al., 2022). So'nggi strukturaviy biologiya tadqiqotlari (kriogen elektron mikroskopiya va rentgen kristallografiya asosida) UGTlarning substrat tanlash mexanizmlarini yanada chuqurroq tushunishga imkon berdi. Bu bilimlar UGTlarni maqsadli ravishda modifikatsiya qilish va stressga chidamli navlar yaratish uchun muhim asos bo'lib xizmat qilmoqda (Tegl et al., 2023).

Sho'rxoklik stressida UGTlarning funksional roli. Sho'rxoklik stressi sharoitida ko'plab UGT genlarining ekspressiyasi kuchayishi aniqlangan. Bu fermentlar orqali amalga oshiriladigan glikozillanish bir nechta muhim yo'nalishda stressga chidamlilikni oshiradi.

Birinchidan, UGTlar fitogormonlarni, xususan absiz kislotasi (ABA), auksinlar va brassinosteroidlarni glikozillash orqali ularning faolligini tartibga soladi. Masalan, ABA-glikozidlarning hosil bo'lishi ABA signalining haddan tashqari kuchayib ketishini oldini oladi va stress javobining muvozanatini saqlaydi (Zhang et al., 2022; Chen et al., 2023).

Ikkinchidan, flavonoidlar va fenolik birikmalarning glikozillanishi ularning antioksidant xususiyatlarini kuchaytiradi. Glikozillangan flavonoidlar vakuolalarda samarali saqlanib, reaktiv kislorod turlarini (ROS) zararsizlantirishda muhim rol o'ynaydi. Bu esa sho'rxoklik stressi bilan bog'liq oksidlovchi zararlarni kamaytiradi (Sun et al., 2023).

Uchinchidan, ayrim UGTlar toksik metabolitlar va ionlarning bilvosita zararsizlantirilishiga xizmat qiladi. Glikozillangan birikmalar hujayra sitoplazmasidan vakuolalarga transport qilinib, hujayra metabolizmining izdan chiqishining oldi olinadi (Li et al., 2024).

So'nggi yillarda olib borilgan tadqiqotlar UGTlar faqat metabolik fermentlar emas, balki stress signalizatsiya tarmoqlarining faol ishtirokchilari ekanini ko'rsatmoqda. UGTlar orqali glikozillangan gormonlar va signal molekulalari o'zaro signal uzatish intensivligini belgilaydi va gen ekspressiyasining vaqtinchalik dinamikasini boshqaradi (Gupta et al., 2024). Transkriptomik tahlillar sho'rxoklikka chidamli navlarda ma'lum UGT genlari doimiy ravishda yuqori ekspressiya qilinishini ko'rsatdi. Bu holat UGTlarning stressga chidamlilikning molekulyar markerlari sifatida ham ahamiyatli ekanini anglatadi (Rao et al., 2023).

UGT genlarini o'simliklarda faoliyatini kuchaytrilishi (overexpression) orqali o'simliklarda sho'rxoklikka chidamlilikni oshirish bo'yicha so'nggi yillarda muvaffaqiyatli tajribalar o'tkazilgan. Bunday o'simliklar sho'rlangan sharoitda yuqori yashovchanlik, yaxshilangan ildiz rivoji va kamroq oksidlovchi zarar namoyon etishi qayd qilingan (Li et al., 2023). Bundan tashqari, CRISPR/Cas texnologiyasi yordamida UGT genlarining regulyator qismlarini tahrirlash orqali stressga sezgirlikni kamaytirish istiqbollari ham keng o'rganilmoqda. Ushbu yondashuvlar ekologik xavfsiz bo'lib, an'anaviy kimyoviy usullarga nisbatan barqarorroq ekanligini ko'rsatgan (Zhao et al., 2024).

4. UDP-glikoziltransferazalarning tuzilishi va funksional xususiyatlari.

UDP-glikoziltransferazalar (UGTlar) o'simliklarda glikozillanish jarayonining asosiy katalizatorlari bo'lib, ular metabolitlar, fitogormonlar va xenobiotik moddalarni modifikatsiya qilish orqali o'simlikning stressga chidamliligini oshiradi. So'nggi tadqiqotlar UGTlarning molekulyar tuzilishi va funksional xilma-xilligini chuqur tushunish stressga chidamli navlar yaratish va biotexnologik yondashuvlar uchun muhim ekanligini ko'rsatmoqda (Li et al., 2023; Tegl et al., 2023).

UGTlar oilasi va umumiy molekulyar xususiyatlari o'simlik genomlarida UGTlar juda ko'p uchraydi va ular ko'plab gen oilalarini tashkil qiladi. Masalan, *A.thaliana* genomida 120 dan ortiq UGT geni aniqlangan bo'lsa, *O.sativa* (guruch) genomida 140 dan ortiq UGT geni mavjud. Bu UGTlar turli substratlar va

sharoitlar uchun yuqori moslashuvchanlikni ta'minlaydi (Caputi et al., 2022; Li et al., 2024). UGTlar GT1 oilasiga mansub bo'lib, ular odatda 45–60 kDa massaga ega. Fermentlarning katalitik faoliyati shakar donorini (odatda UDP-glyukoza) akseptor molekulaga transfer qilishga qaratilgan. Shu bilan birga, UGTlar substratga yuqori spesifiklik bilan javob beradi, bu esa metabolik yo'llarning aniq regulyatsiyasini ta'minlaydi (Behr et al., 2022).

Ushbu oila vakillari Struktura va domenlar tuzilishi jixatidan GT-B tipidagi uchlamchi strukturaga ega bo'lib, ikkita Rossmann domeni bilan ajralib turadi. N-terminal domen akseptor molekulani aniqlashda, C-terminal domen esa UDP-shakar donorini tanishda muhim rol o'ynaydi. C-terminal domenning konservativ PSPG (Plant Secondary Product Glycosyltransferase) motivi shakar donorini tanlash va katalitik jarayonni amalga oshirishda markaziy ahamiyatga ega (Nidetzky et al., 2022; Tegl et al., 2023). Kriogen elektron mikroskopiya va rentgen kristallografiyasi tadqiqotlari UGTlarning substrat moslashuvchanligi va katalitik yoriqlarining molekulyar tuzilishini batafsil ochib berdi. Shu bilan birga, turli UGTlar o'rtasidagi kichik struktura farqlari substrat selektivligini belgilashda hal qiluvchi rol o'ynaydi (Sun et al., 2023).

UGTlar glikozillanish reaksiyasini UDP-shakar donoridan akseptor molekulaga monosaxaridni ko'chirish orqali amalga oshiradi. Bu jarayonda UGTlar substratni katalitik yoriqqa joylashtiradi va shakar donorining aktivizatsiyasini ta'minlaydi. Reaksiya natijasida O-, N-, S- yoki C-glikozidlar hosil bo'ladi, bu esa metabolitlarning bioaktivligi va eruvchanligini o'zgartiradi (Li et al., 2023). Sho'rxoklik stressi sharoitida UGTlar fitogormonlar, flavonoidlar, fenolik birikmalar va toksinlarni glikozillash orqali o'simlikning stressga chidamliligini oshiradi. Masalan, ABA-glikozidlarining hosil bo'lishi ABA signalizatsiyasining optimal balansini ta'minlaydi, flavonoid glikozidlari esa ROSni zararsizlantirishda muhim rol o'ynaydi (Zhang et al., 2022; Chen et al., 2023). UGTlarning birinchi darajali vazifasi ularning substratga bog'liqligidir. So'nggi tadqiqotlar UGTlarning bir nechta metabolitlarni glikozillash qobiliyati mavjudligini ko'rsatmoqda. Masalan, ba'zi UGTlar bir vaqtning o'zida

fitogormonlar va fenolik birikmalarni modifikatsiya qila oladi, bu esa stress sharoitida murakkab javoblarni uygʻotadi (Li et al., 2024; Gupta et al., 2024). Substrat moslashuvchanligi UGTlarning stress sharoitlariga tez moslashishini taʼminlaydi. Shoʻrlangan sharoitlarda faollashgan UGTlar metabolitlar darajasini optimallashtirib, oʻsimlikning yashovchanligini oshiradi.

UGTlarning gen ekspressiyasi va regulyatsiya mexanizmlarini boshqarishda ham markaziy oʻrinlarni egallaydi. Shoʻrxoklik stressi UGT genlarining ekspressiyasini dinamik tarzda oʻzgartiradi. Transkriptomik tahlillar shoʻrxoklikka chidamli navlarda maʼlum UGT genlari doimiy ravishda yuqori darajada ifodalanganini koʻrsatadi. Bu holat UGTlar stressga javob mexanizmlarida muhim markaziy roldan dalolat beradi (Rao et al., 2023). Regulyatsiya mexanizmlari orasida promotör elementlar, transkripsion faktorlar (MYB, bZIP va WRKY oilalari) va epigenetik modifikatsiyalar mavjud. Shu bilan birga, post-translyatsion modifikatsiyalar, masalan fosforillanish, UGTlarning faoliyatini stress sharoitida moslashtiradi (Li et al., 2023; Sun et al., 2023). Bundan tashqari UGTlar hujayra ichida turli joylarda lokalizatsiya qilinadi: sitoplazma, endoplazmatik retikulum va vakuolalarga taqsimlangan. Substratlarning glikozillanishi va saqlanishi joylashuvga bogʻliq boʻlib, hujayra ichidagi metabolik balansni taʼminlaydi. Masalan, flavonoid glikozidlari vakuolalarda saqlanadi, bu esa ularning oksidlovchi stressga qarshi himoya xususiyatini oshiradi (Tegl et al., 2023).

5. UDP-glikoziltransferazalarning shoʻrxoklik stressiga chidamlilikdagi molekulyar mexanizmlari. Shoʻrxoklik stressi oʻsimliklarda murakkab fiziologik va molekulyar javoblarni uygʻotadi, jumladan osmolyitlar yigʻilishi, ion homeostazisi, antioksidant tizimning faollashuvi va stressga javob beruvchi genlarning ekspressiyasi. UDP-glikoziltransferazalar (UGTlar) ushbu javoblar tizimida markaziy rol oʻynaydi, chunki ular metabolitlar va fitogormonlarni glikozillash orqali stress signalizatsiyasi va metabolik balansni optimallashtiradi (Behr et al., 2022; Li et al., 2023). Shoʻrxoklik stressi sharoitida hujayralar yuqori ion konsentratsiyasiga va suv yetishmovchiligiga duch keladi. Bu

o'simliklarda reaktiv kislorod turlarining (ROS) hosil bo'lishini rag'batlantiradi, membrana barqarorligini kamaytiradi va hujayra metabolizmini izdan chiqarishi mumkin. UGTlar glikozillanish orqali fitogormonlar, flavonoidlar va fenolik birikmalarning bioaktivligini va barqarorligini oshiradi, bu esa hujayra himoyasini kuchaytiradi (Sun et al., 2023). Glikozillangan birikmalar hujayra ichida suvda eruvchan va xavfsiz shaklda saqlanadi, shu bilan birga ular vakuola va boshqa subcellulyar organellalarda to'planib, toksik effektini kamaytiradi. Shu tarzda UGTlar sho'rxoklik stressining fiziologik va biokimyoviy ta'sirlarini kamaytiradi (Li et al., 2024).

UGTlar stressga javob beruvchi fitogormonlarni glikozillash orqali ularning faolligini nozik regulatsiya qiladi. Absiz kislotasi (ABA) sho'rxoklik stressining asosiy signal molekulasini hisoblanadi. UGTlar ABAni glikozillash orqali ABA-glikozidlarini hosil qiladi, bu esa uning hujayra ichidagi bioaktivligini me'yorlash va signal intensivligini tartibga solishga yordam beradi (Zhang et al., 2022). Bundan tashqari, auksinlar va sitokininlar kabi boshqa fitogormonlar ham UGTlar tomonidan glikozillanish orqali modifikatsiya qilinadi. Auksin glikozidlari ildiz arxitekturasini va suv yutilishini optimallashtiradi, sitokinin glikozidlari esa barglarning fotosintez faolligini va antioksidant himoyani saqlashga yordam beradi (Gupta et al., 2024). Brassinosteroidlar va jasmonat kislotasi (JA) ham UGTlar tomonidan glikozillanishi mumkin bo'lgan stress javob molekulalariga kiradi. Brassinosteroidlar membrana barqarorligini oshiradi, JA esa antioksidant tizimni faollashtiradi va ROSni kamaytiradi (Chen et al., 2023).

Sho'rxoklik stressida ROS darajasi oshadi, bu hujayra membranalariga zarar yetkazadi. UGTlar glikozillangan flavonoidlar va fenolik birikmalarni hosil qilib, ROSni zararsizlantirishda asosiy rol o'ynaydi. Shu bilan birga, glikozillangan metabolitlar osmolyit sifatida ishlay olib, hujayra ichidagi osmotik bosimni barqarorlashtiradi (Sun et al., 2023; Li et al., 2024). Osmolyitlar va glikozillangan metabolitlarning kombinatsiyalangan harakati suv yetishmovchiligi va sho'rxoklik stressining fiziologik ta'sirini kamaytiradi, bu esa o'simlikning yashovchanligini

o'shiradi. Tadqiqotlar shuni ko'rsatadiki, sho'rxoklikka chidamli navlarda UGTlar va osmolyit yig'ilishining kuchli uyg'unligi kuzatiladi (Rao et al., 2023).

UGTlar hujayra ichida turli joylarda faoliyat ko'rsatadi: sitoplazma, ER (endoplazmatik retikulum) va vakuolalarda. Substratlar glikozillangach, ular vakuolalarga yoki sitoplazmik mikrodomenga transport qilinadi. Bu hujayra ichidagi metabolik balansni saqlashga yordam beradi va toksik birikmalarning to'planishini oldini oladi (Tegl et al., 2023). Transport mexanizmlari, masalan ATP-transportyorlar va tonoplastik tashuvchilar, glikozillangan birikmalarni hujayra ichida xavfsiz tarzda taqsimlaydi. Sho'rxoklik sharoitida bu mexanizmlar faollashadi va UGTlar bilan birgalikda o'simlikni stressdan himoya qiladi (Li et al., 2024). Sho'rxoklik stressi UGT genlarining transkripsiyasini kuchaytiradi. Transkriptomik tahlillar shuni ko'rsatdiki, sho'rxoklikka chidamli navlarda ma'lum UGT genlari doimiy ravishda yuqori ekspressiya qiladi. Bu, o'z navbatida, gormon signalizatsiyasi va metabolit balansining optimallashtirishiga yordam beradi (Gupta et al., 2024). UGTlar MYB, bZIP va WRKY transkripsion faktorlar tomonidan regulyatsiya qilinadi. Shu bilan birga, epigenetik mexanizmlar va post-translyatsion modifikatsiyalar (fosforillanish, asetillanish) UGTlarning faolligini stress sharoitida moslashtiradi. Bu mexanizmlar UGTlarning sho'rxoklik stressiga tez va samarali javob berish imkoniyatini oshiradi (Sun et al., 2023; Li et al., 2023).

Xulosa va istiqbollar. Sho'rlanish omili qishloq xo'jaligi uchun jiddiy tahdid bo'lib qolmoqda. Tuproq sho'rlanishi o'simliklarning suv va mineral moddalarni so'rib olish qobiliyatini pasaytiradi, hujayra metabolizmini buzadi va hosildorlikni sezilarli darajada kamaytiradi. Shu nuqtai nazardan, sho'rlanish stressiga chidamli navlarni yaratish qishloq xo'jaligi barqarorligini ta'minlashda muhim ahamiyat kasb etadi. UDP-glikoziltransferazalar (UGTlar) orqali amalga oshiriladigan glikozillanish jarayoni o'simliklarning sho'rlanish stressiga moslashuvda markaziy mexanizmlardan biri hisoblanadi. UGTlar fitogormonlar (masalan, abskizik kislota, sitokininlar) va ikkilamchi metabolitlar (flavonoidlar, fenolik birikmalar) regulyatsiyasi orqali hujayra ichki muvozanatini saqlashga,

reaktiv kislorod turlarini neytrallashtirishga va stressdan kelib chiqadigan zararlarni kamaytirishga xizmat qiladi. Shu bilan birga, UGTlar turli o'simlik to'qimalarida sho'rlanishga javob beruvchi signal yo'llarini modulyatsiya qilish orqali umumiy stress chidamliligini oshiradi.

Shunday qilib, UGTlar sho'rlanish stressiga qarshi kurashda markaziy o'rin tutadi va ularning imkoniyatlarini amaliy qishloq xo'jaligida qo'llash kelajakda barqaror, yuqori sifatli va ekologik xavfsiz hosil olishga xizmat qiladi.

FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR

1. Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction // *Annual Review of Plant Biology*. – 2004. – Vol. 55. – P. 373–399.
2. Ahanger M. A., Alyemeni M. N., Wijaya L., et al. Potential of salinity tolerant plants in improving antioxidant defense system and ion homeostasis // *Environmental and Experimental Botany*. – 2022. – Vol. 198. – Article No. 104873.
3. Behr M., Bhatia S., Sauter M., et al. Plant UDP-glycosyltransferases: Role in secondary metabolism and abiotic stress tolerance // *Phytochemistry Reviews*. – 2020. – Vol. 19. – P. 1363–1385.
4. Behr M., Tegl G., Nidetzky B. Glycosylation as a key regulatory mechanism in plant stress adaptation // *Trends in Plant Science*. – 2022. – Vol. 27, No. 4. – P. 418–432.
5. Beyer R., Manica A., Rademacher T. T. Environmental impacts of global agricultural expansion and intensification // *Nature Sustainability*. – 2022. – Vol. 5. – P. 597–606.
6. Bowles D., Lim E. K., Poppenberger B., Vaistij F. E. Glycosyltransferases of lipophilic small molecules in plants // *Annual Review of Plant Biology*. – 2006. – Vol. 57. – P. 567–597.
7. Caputi L., Goremykin V., Martens S. Genome-wide phylogenetic analysis of family 1 UDP-glycosyltransferases in plants // *The Plant Journal*. – 2022. – Vol. 110. – P. 1504–1519.

8. Chen K., Li G. J., Bressan R. A., et al. Absciscic acid signaling and abiotic stress responses in plants // *Plant Physiology*. – 2022. – Vol. 189. – P. 102–116.
9. Chen Y., Zhang D., Li H. UDP-glycosyltransferase-mediated regulation of hormone homeostasis under salt stress // *Frontiers in Plant Science*. – 2023. – Vol. 14. – Article No. 1189045.
10. Cortleven A., Schmülling T. Cytokinin signaling in plant responses to environmental stress // *Journal of Experimental Botany*. – 2024. – Vol. 75. – P. 1123–1137.
11. Crippa M., Solazzo E., Guizzardi D., et al. Food systems are responsible for a third of global anthropogenic greenhouse gas emissions // *Nature Food*. – 2021. – Vol. 2. – P. 198–209.
12. Dubois M., Van den Broeck L., Inzé D. The dual role of ethylene in plant stress tolerance // *Plant Science*. – 2022. – Vol. 315. – Article No. 111136.
13. El Moukhtari A., Cabassa-Hourton C., Farissi M. Osmoprotectants and their role in plant salinity tolerance // *Plant Stress*. – 2024. – Vol. 7. – Article No. 100123.
14. FAO. World Agriculture towards 2030/2050: The 2015 Revision. – Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2015. – 147 p.
15. FAO. Global Map of Salt-Affected Soils. – Rome: FAO, 2021. – 120 p.
16. FAO. The Future of Irrigation and Salinity Management. – Rome: FAO, 2022. – 98 p.
17. Fahad S., Hussain S., Bano A., et al. Phytohormones and plant responses to salinity stress // *Plant Growth Regulation*. – 2015. – Vol. 75. – P. 391–404.
18. Finkelstein R. Absciscic acid synthesis and response pathways in plants // *Annual Review of Plant Biology*. – 2023. – Vol. 74. – P. 259–284.

19. Gupta B., Huang B. Omics approaches to understand salinity tolerance mechanisms in crops // *Critical Reviews in Biotechnology*. – 2024. – Vol. 44. – P. 245–263.
20. Hasanuzzaman M., Bhuyan M. H. M. B., et al. Mechanisms of salinity tolerance in plants // *Plants*. – 2023. – Vol. 12. – Article No. 2014.
21. Khan M. I. R., Fatma M., Per T. S. Salicylic acid-mediated regulation of abiotic stress tolerance // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2023. – Vol. 195. – Article No. 107635.
22. Kumar S., Singh R., et al. Salinity-induced membrane damage and lipid peroxidation in plants // *Plant Physiology Reports*. – 2023. – Vol. 28. – P. 221–234.
23. Lairson L. L., Henrissat B., Davies G. J., Withers S. G. Glycosyltransferases: Structures, functions, and mechanisms // *Annual Review of Biochemistry*. – 2008. – Vol. 77. – P. 521–555.
24. Li Y., et al. Glycosylation of abscisic acid improves plant salt tolerance // *Plant Physiology*. – 2017. – Vol. 174. – P. 2421–2435.
25. Li X., et al. Auxin-mediated root architecture adaptation under salinity stress // *Plant Cell Reports*. – 2022. – Vol. 41. – P. 567–580.
26. Li Z., et al. Functional characterization of UDP-glycosyltransferases involved in abiotic stress tolerance // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2023. – Vol. 24. – Article No. 9876.
27. Li Z., et al. UGT-mediated metabolic homeostasis under salinity stress in plants // *Plant Biotechnology Journal*. – 2024. – Vol. 22. – P. 455–469.
28. Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // *Annual Review of Plant Biology*. – 2008. – Vol. 59. – P. 651–681.
29. Munns R., Gilliham M. Salinity tolerance of crops – what is the cost? // *New Phytologist*. – 2015. – Vol. 208. – P. 668–673.
30. Nidetzky B., Tegl G. Structure–function relationships of plant glycosyltransferases // *Biotechnology Advances*. – 2022. – Vol. 60. – Article No. 107991.

31. Noctor G., et al. Reactive oxygen species signaling in plants // *Journal of Experimental Botany*. – 2022. – Vol. 73. – P. 3981–3997.
32. Nolan T., et al. Brassinosteroid signaling integration under abiotic stress // *The Plant Cell*. – 2023. – Vol. 35. – P. 215–232.
33. Roy S. J., Negrão S., Tester M. Salt resistant crop plants // *Journal of Experimental Botany*. – 2014. – Vol. 65. – P. 343–356.
34. Sun Y., et al. UDP-glycosyltransferases in plant abiotic stress responses // *Plant Science*. – 2020. – Vol. 298. – Article No. 110573.
35. Tegl G., Nidetzky B. Enzymology and structure of plant UDP-glycosyltransferases // *FEBS Journal*. – 2022. – Vol. 289. – P. 5672–5690.
36. USDA. Agricultural Projections to 2050. – Washington, DC: United States Department of Agriculture, 2022. – 130 p.