

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ТРАНСПОРТЕ ВОДЫ В РАСТЕНИЯХ: РОЛЬ
АКВАПОРИНОВ**

В обзоре представлены основные сведения об аквапоринах (водных каналах) растений. Приведена их классификация, описано строение и функции. Отмечена важная роль аквапоринов в обеспечении адаптации растений к абиотическим условиям (засуха, засоление) и их стойкости к различным стрессовым влияниям. Даны краткие сведения об аквапоринах винограда.

Ключевые слова: аквапорины, водные каналы, трансмембранный транспорт воды.

Достаточная интенсивность движения воды в тканях и клетках растений является одним из основных условий их выживания, роста и развития, а для культурных растений - и высокой продуктивности. Проблема управления транспортом воды в растениях становится особенно актуальной сейчас, когда глобальные изменения климата создают реальную угрозу уменьшения осадков и расширения засушливых зон в странах с умеренным климатом [3]. Долгое время считали, что вода легко преодолевает биологические мембраны путем простой диффузии, хотя факты и точные расчеты всё более противоречили такой концепции. Открытие трансмембранных водных каналов (аквапоринов), которые обеспечивают быстрый транспорт воды через биологические мембраны всех живых организмов (животных, растений и микроорганизмов) опровергло эту концепцию и явилось выдающимся достижением общей биологии, ботаники, зоологии и медицины [2,5,6,8,9,12]. Особое значение это открытие имеет для выращивания культурных растений, так как аквапорины играют важную роль в адаптации растений к неблагоприятным условиям и, в частности, к недостатку или избытку воды.

Согласно современной композитной модели существуют два пути транспорта воды в растениях от корней до листьев: *внеклеточный* (апопластный) и *межклеточный* (от клетки до клетки) [31]. Следуя апопластным путём, вода перемещается по межклеточникам и клеточным стенкам. Межклеточный путь является композитным и включает *симпластный* путь (через плазматесмы клеток) и *трансцеллюлярный* (через клеточные мембраны). Последний обеспечивают (облегчают) водные каналы – аквапорины.

Первый водный канал, получивший позже название «аквапорин 1» (АКП1, AQP1), был открыт в начале 90-ых годов минувшего столетия в мембране эритроцитов американским ученым Р.Агре, а в 2003 г. ученому была присуждена Нобелевская премия «за открытие водных каналов» [12].

К настоящему времени открыто и исследовано более 450 изоформ аквапоринов (АКП), которые относятся к суперсемейству внутримембранных белков (membrane intrinsic proteins -MIP), насчитывающему более 800 членов) [12,18]. Из них 13 (АКП0-АКП12) – у млекопитающих и несколько сот у других организмов (АКП растений – одни из наиболее многочисленных). В зависимости от селективности проницаемости АКП млекопитающих разделили на: 1) селективные (собственно) аквапорины, проницаемые только для воды ; 2) акваглицеропорины, проницаемые для воды, глицерина, мочевины и некоторых других мелких молекул [9,12]. Позже выделили третье подсемейство АКП - неортодоксальные (субцеллюлярные, супераквапорины) [18,35]. АКП растений и бактерий также можно разделить на собственно АКП и акваглицеропорины. Кроме того, некоторые АКП растений проницаемы и для газов (CO₂, NO, NH₃) [29,31,46].

Классификация аквапоринов растений. Для растений характерно широкое разнообразие изоформ АКП. Так, много видов растений (Arabidopsis, кукуруза, рис, пшеница и др.) содержат более 30 генов различных АКП [12,25,37] а чемпионом среди исследованных растений, по-видимому, является хлопчатник (упланд обыкновенный), в котором выявлен 71 ген АКП, относящихся к пяти разным подсемействам (28 – PIP, 23 - TIP, 12 – NIP, 7 – SIP и 1 – XIP) [51].

По химическому строению (последовательности аминокислот) и субклеточной локализации АКП растений вначале разделили на четыре подсемейства [37]. Далее этот перечень пополнялся и в настоящее время уже выделено семь таких подсемейств [11,24]:

- 1) PIPs (plasma membrane intrinsic proteins) – внутренние белки плазматических мембран;
- 2) TIPs (tonoplast intrinsic proteins) - внутренние белки тонопласта – мембраны клеточных вакуолей;
- 3) NIPs (Nodulin26-like intrinsic proteins) – белки плазматических мембран, подобные выявленным впервые в плазматических (перибактероидных) мембранах узловатых корней сои;
- 4) SIPs (small basic intrinsic proteins) – малые основные внутренние белки, которые локализуются преимущественно в эндоплазматическом ретикулуме;
- 5) GIPs (GlpF-like intrinsic proteins –подобные глицериновым каналам бактерий);
- 6) XIPs (X intrinsic proteins – «нераспознанные»); по последовательности аминокислот они отличаются от пяти ранее известных подсемейств;
- 7) HIPs (Hybrid intrinsic proteins); по строению поры они являются как бы гибридом между PIP и TIP подсемействами.

Аквапорины подсемейства PIP, в свою очередь, подразделили на две подгруппы - PIP1 и PIP2; при этом у второй подгруппы несколько короче N-концевая область и несколько длиннее – С-концевая [12]. Отметим, что АКП подгруппы PIP2 обладают более высокой воднотранспортной активностью по сравнению с АКП PIP1, а последние проявляют способность облегчать транспорт воды через биомембраны главным образом при совместном действии с АКП PIP2 [13,32].

Внутри каждой подгруппы индивидуальные изоформы АКП обозначают по номерам: PIP2;1, PIP2;2, PIP2;3 и т.д. Перед названием подсемейства PIP, TIP, NIP и др. обычно ставят буквы, обозначающие видовую принадлежность АКП. Так АКП ячменя (*Hordeum vulgare*) обозначают: HvPIP2;2, HvPIP2;5, HvTIP;1 и т.д.

NIP (нодулин26-подобные) АКП, в свою очередь, подразделяют на три подгруппы: NIP1, NIP2 и NIP3 [42]. Аквапорины этого подсемейства характеризуются более широкой субстратной специфичностью. Так АКП NIP3 проницаемы также для мышьяковистой, борной и кремниевой кислот [42,47]. А относительно NIP АКП соевых бобов установлено, что они проницаемы для воды, глицерина и аммиака [34].

XIP АКП характеризуются большим полиморфизмом изоформ. Часть из них транспортирует воду. Другие подобно акваглицеропоринам, способствуют транспорту глицерина, мочевины и борной кислоты (мелких незаряженных молекул) [19,43].

Структура аквапоринов. Аквапорины являются трансмембранными белками. Они образуют в мембране гомотетрамеры, но каждый мономер функционирует как отдельный водный канал. Мол. масса мономера составляет около 30 кДа. Белок-мономер состоит из шести α -спиральных доменов, которые пронизывают биологическую мембрану и образуют три внеклеточных (А, С и Е) и две внутриклеточных (В и D) петли. При этом оба (С- и N-) конца белковой молекулы расположены в цитоплазме. Обращает на себя внимание высокая гомологичность (симметричность) строения трёх первых и трёх следующих доменов. Сам канал переноса воды (водную пору) формируют цитозольная петля В (между вторым и третьим доменом) и экстрацеллюлярная петля Е (между пятым и шестым доменом). Обе петли образуют короткие спирали, которые являются относительно гидрофобными и вставлены в мембрану с противоположных сторон. Каждая из двух петель содержит высококонсервативный мотив из трёх аминокислот - Asn-Pro-Ala (NPA- аспарагин, пролин, аланин), формирующий сужение (пору) и расположенный посередине канала [5,6,8,9,12]. Дальнейшие рентгено-кристаллографические исследования показали, что ниже этого «рта» канала расположено еще одно сужение (ещё более узкое, чем центральное), являющееся вторым энергетическим барьером. Оно сформировано четырьмя аминокислотами (Phe, His, Cys и Arg), получило название ароматико-аргининовой поры (ar/R) и функционирует как селективный фильтр [17,47]. Показано, что замена одной аминокислоты в этом фильтре уже меняет его субстратную специфичность в АКП растений семейства TIP [14].

Транспорт воды через АКП осуществляется в двух направлениях, а его направленность определяют осмотический и гидростатический градиенты [9,12,31].

Современная пространственная модель, подтвержденная криоэлектронными и рентгеноструктурными исследованиями, определяет, что АКП имеет форму песочных часов. Каждый конец канала имеет воронкообразное расширение, которое открывается, соответственно во внутриклеточное или внеклеточное пространство. В самом узком месте диаметр канала составляет

около 0,3 нм (0,28 нм у селективных АКП, которые пропускают только воду, и 0,34 нм – у акваглицеропоринов) [9,12].

Функции аквапоринов. Основная функция АКП – облегчение движения воды через клеточные мембраны и поддержка водного гомеостаза клеток. Кроме того, АКП обеспечивают транспорт через биологические мембраны глицерина, мочевины и других мелких неполярных молекул, неполярных газов - CO₂ и NO, полярного газа NH₃, перекиси водорода, а также металлоидов - сурьмы, мышьяка, бора, кремния [29,46]. Следует также отметить, что движение воды в растениях, а, следовательно, функция АКП играет важную роль в регуляции их питания [23]. С движением и испарением воды тесно связан фотосинтез [31]. АКП являются мультифункциональными транспортёрами воды и других растворимых веществ, которые влияют на водную проводимость ксилемы, функцию листьев [39] и играют важную роль в приспособлении растений к неблагоприятным изменениям среды и в их стойкости к разным стрессовым влияниям [29,60].

АКП присутствуют в корнях, листьях, семенах и цветках и играют роль не только в метаболизме воды, но и в минеральном питании растений и фиксации углерода и азота [46]. Они содержатся также в интрацеллюлярных органеллах, включая тонопласты, митохондрии и эндоплазматический ретикулум, и имеют отношение к распределению субстратов в клетках, экспансии и делению клеток [4,36,44,49].

Особое значение для жизни растений принадлежит корням, поскольку корни являются первичным местом поглощения воды растениями и выполняют функцию гидравлических реостатов [45].

Как показали эксперименты с гибридным топодем, перенесение растений из тени на свет (т.е. в условия повышения потребности испарять воду) втрое увеличивает гидравлическую проводимость корней. При этом одновременно повышается экспрессия 15 из 33 исследованных генов АКП [10]. Другие исследования, тоже проведенные на топоде (*Populus alba* × *P. tremula* var. *glandulosa*), выявили, что в корнях и листьях этого растения сильно экспрессируется ген АКП *PatPIP1*. Авторы исследования также показали, что экспрессию этого АКП индуцируют неблагоприятные условия (абиотические факторы) такие как засуха, засоление, низкая температура и ранения, а также растительные гормоны, включая гибберелловую, жасмоновую и салициловую кислоты [15].

Вместе с тем, имеются данные и об участии АКП в приспособлении растений к избытку воды. Известно, что ускорение роста глубоководного риса является важнейшим условием его выживания в сезон дождей. Показано, что быстрому росту этого риса в условиях затопления способствует усиление экспрессии АКП *OsTIP1;1*, *OsTIP2;2*, *OsPIP1;1*, *OsPIP2;1* и *OsPIP2;2*. Одновременно в растениях повышается экспрессия протонных насосов и уменьшается экспрессия АКП, транспортирующих кремниевую и борную кислоты (*OsNIP2;2* *OsNIP3;1*) [48].

В мировой литературе имеется много публикаций об АКП культурных растений (пшеницы, ячменя, риса, кукурузы, цитрусовых и др.) и об их роли в приспособлении растений к неблагоприятным условиям внешней среды. Однако лучше всего изучены АКП резушки (*Arabidopsis thaliana*), которая является наиболее удобным объектом для изучения экспрессии генов. Не случайно именно на основании анализа генов, кодирующих АКП у *Arabidopsis*, выделены первые четыре подсемейства аквапоринов [37].

У *Arabidopsis* исследовали динамику воды (с помощью ядерного магнитного резонанса) и экспрессию двух АКП (*AtPIP1;2* и *AtPIP2;1*) и установили, что содержание воды в корнях (особенно в базальной зоне) является более низким на свету, чем в темноте. У этих же растений наблюдали циркадианные колебания экспрессии обоих исследованных АКП. Вместе с тем, у мутантных растений с ранним цветением 3(*elf 3*) колебания динамики воды в зависимости от длительности освещения были мало выражены, а осцилляции экспрессии АКП вообще не были обнаружены [57].

Известно, что от доступности CO₂ зависит фотосинтез растений. Установлено, что АКП *AtPIP1;2* способствует транспорту CO₂ у *Arabidopsis thaliana*. Мутация гена этого АКП вызывает снижение фотосинтеза в растении, что обусловлено уменьшением проводимости углекислого газа в листьях [30].

В семенах *Arabidopsis* выявлены АКП подсемейства TIP (*tonoplast intrinsic proteins*). Три изоформы (*TIP1;1*, *TIP2;1* и *TIP2;2*) давали четкую экспрессию в материнских тканях (внешний интегумент и плацента-халазальная область). Две другие изоформы (*TIP3;1* и *TIP3;2*) едва определялись в эмбрионах во время созревания семян и на ранних стадиях герминации. На этих

стадиях оба АКП были локализованы в тонопластах вакуолей, накапливающих белок, но выявлялись также в плазматических мембранах [28].

В нормальных условиях АКП играют более важную роль в корнях растений, чем в листьях и потому многие АКП подсемейств PIP и TIP экспрессируются в листьях на более низком уровне, чем в корнях. Однако некоторые АКП экспрессируются в листьях на том же или даже более высоком уровне, чем в корнях [31]. Это свидетельствует о том, что АКП имеют немаловажное значение также для функционирования, роста и развития листьев.

Следует сказать, что регуляция аквапоринами интенсивности обмена воды через клеточные мембраны растений может осуществляться тремя путями: 1) уровнем экспрессии АКП; 2) их перемещением после синтеза в эндоплазматическом ретикулуме; 3) открытым или закрытым состоянием водных каналов [31].

Уровень экспрессии АКП в листьях зависит от стадии их развития. Экспрессия АКП обнаружена во всех тканях листьев, в которых осуществляется интенсивный трансмембранный транспорт воды. Кроме того, АКП облегчают транспорт некоторых растворенных веществ и газов. Особого внимания заслуживает их участие в транспорте CO₂, поступление которого через устьица тесно связано с одновременным испарением воды. Примечательно, что АКП подсемейств PIP и TIP обнаружены как в замыкающих, так и в побочных (субсидиарных) клетках [31]. Обращает на себя внимание также высокая экспрессия АКП в мезофильных клетках, которые являются важным элементом пути, проходимого водой в процессе транспирации и играют серьёзную роль в ассимиляции CO₂ и фотосинтезе [31,38]. Для выяснения функции отдельных АКП в листьях и других органах растений используют методы молекулярной генетики, позволяющие вызывать сверхэкспрессию, сайлесинг или нокаут отдельных генов. При помощи этих методов установлено, что изменение экспрессии АКП оказывает влияние на проницаемость клеток листьев для воды, а в ряде случаев также на водный потенциал, скорость потери воды и проводимость устьиц [31].

Аквапорины винограда

Публикации об АКП винограда (*Vitis vinifera*) немногочисленны. Уже в раннем исследовании [16] в листьях винограда *Vitis hybrid Richter-110* выделено 8 генов, кодирующих АКП подсемейств PIP и TIP. В дальнейшем в геноме винограда (*Vitis vinifera* L.) идентифицировано 28 генов, кодирующих АКП [26,41]. Как и в других растениях, АКП имеют наибольшее значение для функции корней винограда. Вместе с тем, показано, что из 28 генов АКП, идентифицированных в винограде, девять присутствуют в ягодах [26]. Повышение экспрессии двух АКП обнаружено в процессе роста ягод винограда [55].

Как известно, в развитии ягод винограда выделяют три фазы: 1) начальная фаза быстрого деления и экспансии клеток в зеленых ягодах; 2) короткая транзитная фаза очень малого роста; 3) финальная фаза, в которой рост возобновляется и ягоды созревают. Исследования, проведенные на винограде сорта *Chardonnay*, показали, что на последних стадиях созревания ягод наблюдается отчетливое снижение тока воды по ксилеме и повышение её гидравлического сопротивления, которое сочетается с отчетливым снижением экспрессии двух ведущих форм АКП подсемейства VvPIP. Вместе с тем, на предыдущем этапе созревания регистрируется более низкое гидравлическое сопротивление, сочетающееся с пиком экспрессии шести АКП [22]. Ряд работ посвящен роли АКП в приспособлении винограда к изменению доступа воды.

У сорта винограда *Richter-110*, отличающемся высокой устойчивостью против засухи, обнаружили изменения в экспрессии АКП корней и листьев в ответ на водный стресс [27]. В другой работе [58] исследовали сравнительную реакцию на водный стресс двух сортов винограда: изогидричного – *Grenache* и анизогидричного, более засухоустойчивого – *Chardonnay*. Оба сорта имели сходную гидравлическую проводимость корней (Lo; нормализованную по сухому весу корней), которая изменялась на протяжении суток (диурально). В условиях водного стресса оба сорта снижали минимальный уровень Lo в течение суток. При этом у водно-стрессированного и хорошо обводненного *Chardonnay* обнаруживались одинаковые диуральные колебания Lo. В то же время водно-стрессированный *Grenache* обнаруживал снижение дневной амплитуды колебаний Lo по сравнению с хорошо обводненным растением. Гидравлическая проводимость кортикальных клеток корня выросла вдвое у *Chardonnay*, но осталась неизменной у *Grenache*. При помощи экспрессии в ооцитах шпорцевой лягушки авторы установили, что у винограда, как и у других растений АКП PIP₂;2 обладает выраженными свойствами водного канала, а АКП PIP₁;1 обладает такими свойствами только при взаимодействии с АКП PIP₂;2. Оба АКП локализуются совместно в корнях растений, однако экспрессия мРНК АКП PIP₂;2 в корнях не изменяется диурально и в ответ на водный стресс, а экспрессия мРНК PIP₁;1 в обоих случаях обнаруживает отчетливые

изменения. Это свидетельствует о том, что в винограде, как и в других растениях [15], именно АКП подгруппы PIP1 играют решающую роль в приспособлении к изменениям доступа воды. С этим положением согласуются и результаты работы, в которой исследовали роль другого АКП подгруппы PIP2 - VvPIP2;4N, специфичного для корней винограда, и установили, что он отчетливо контролирует гидравлическую проводимость корня и обмен газов листа в условиях хорошего доступа к воде, но не проявляет таких свойств в условиях водного стресса [52].

Регуляция активности аквапоринов. Регуляция активности аквапоринов и их влияния на интенсивность транспорта воды через клеточные мембраны растений может быть транскрипционной и посттрансляционной [59]. Первая осуществляется путем влияния на уровень экспрессии АКП, а вторая – с помощью перемещения АКП после их синтеза в эндоплазматическом ретикулуме, а также путем влияния на структуру белков водных каналов, которая обуславливает их открытое или закрытое состояние [21,31,56,59].

Изменение экспрессии АКП при влиянии на растения неблагоприятных факторов было отмечено в ряде работ, цитированных выше [10,15,48]. Оно осуществляется с участием транскрипционных факторов [53].

Изменения структуры белков водных каналов влияют на запирающие механизмы, регулирующие проницаемость аквапоринов. Важнейшую роль в посттрансляционном изменении структуры белков водных каналов и регуляции активности АКП играет фосфорилирование, происходящее под влиянием ферментов протеинкиназ (протеиновых фосфатаз) [1,21,32,33]. Изменения проницаемости водных каналов возникают также под влиянием их гликозилирования, метилирования и гетеромеризации, концентрации катионов, особенно ионов Ca^{2+} , аниона NO_3^- , оксида азота –NO, изменений pH, активности ряда ферментов, концентрации растворенных веществ и температуры, фитогормонов, синтеза белков теплового шока (шаперонов) [15,21,23,33,50,54]. В частности, закрытие водных каналов медируют ионы Ca^{2+} , а также H-ионы (ацидоз)[11,41]. Известно, что важнейшим ингибитором водных каналов являются ионы ртути, влияющие на тиоловые группы белков [12]. В этом плане заслуживают внимания данные о редокс-модуляции проницаемости водных каналов и её зависимости от содержания тиоловых групп [1].

Методы исследования аквапоринов растений. Открытие и дальнейшее изучение АКП оказалось возможным благодаря применению широкого спектра современных биохимических, биофизических и молекулярно-генетических методов. Часть из них была упомянута по ходу обзора. Ограниченный объём настоящей статьи не позволяет детально рассмотреть этот вопрос. Поэтому мы ограничимся перечислением методов, используемых для изучения структуры и функции АКП.

- 1) Клонирование комплементарной ДНК АКП и перенос их комплементарной РНК в мембрану ооцитов шпорцевой лягушки, дрожжевых клеток или синтетических фосфолипидных везикул для оценки их влияния на водную проницаемость этой мембраны [9,12,13,19,43,50,51].
- 2) Определение экспрессии РНК АКП с использованием полимеразной цепной реакции [12].
- 3) Прямое определение белков АКП методом вестерн-блот анализа, иммунохимическими, радиоиммунными и другими методами [12].
- 4) Применение криоэлектронномикроскопических и рентгеноструктурных методов для изучения трехмерной структуры белков водных каналов [9,12].
- 5) Использование методов молекулярной генетики для осуществления нокаута, сайлесинга или оверэкспрессии генов отдельных АКП [31,40,56].
- 6) Применение ингибиторов АКП (в частности ионов ртути), а также последующее использование восстановителей, снимающих это ингибирование [1,7,12].
- 7) Использование суспензии культивируемых клеток растений для изучения активности и регуляции АКП, в частности, суспензии клеток черной мексиканской сладкой кукурузы [20].
- 8) Исследования на изолированных клеточных мембранах и органеллах клеток растений с применением физико-химических и других методов [1,7].

Теоретическое и практическое значение открытия и исследования АКП. Открытие аквапоринов и изучение их функции имеет неординарное общебиологическое значение для углубления наших знаний о фундаментальных процессах жизни и, в частности, о процессах роста, развития и устойчивости растений. Оно имеет также большое практическое значение, повышая наши возможности целенаправленного влияния не только на водный баланс растений, но и на их питание, рост, развитие и на устойчивость растений к абиотическим факторам и стрессовым воздействиям. Открытие и изучение АКП расширяет возможности использования методов генной

инженерии для селекции новых видов растений, в частности, более устойчивых к действию засухи и засоления почвы, а также для повышения их продуктивности [33,40].

Литература

1. Ампилогова Я.Н., Жесткова И.М., Трофимова М.С. Редокс-модуляция осмотической водной проницаемости плазмалеммы, изолированной из корней и стеблей проростков гороха // Физиология растений.- 2006.- Т.53.- С. 703-710.
2. Корлюк С.С., Сукманский О.И. Аквапорины растений // Тезисы Международной научной конференции «Наука, техника и инновационные технологии в счастливой эпохе могучего государства», TÜRKMENISTANYŇ ÝLYMLAR AKADEMIÝASY, Aşgabat.-2012.-С.83-84.
3. Моргун В.В., Киризий Д.А., Шадчина Т.М. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата // Физиол. и биохим. культ. растений.- 2010.- Т.42.- №1.- С. 3-22.
4. Обручева Н.В., Синькевич И.А. Аквапорины и рост клеток // Физиология растений.- 2010.- Т.57, № 2.-С. 163-176.
5. Сукманский О.И., Гоженко А.И., Колиев В.И., Сукманский И.О. Аквапорины и слюнные железы // Успехи соврем. биологии (Москва).- 2012.- Т.132.- № 2.- С. 167-180.
6. Сукманський О.І., Сукманський І.О. Водні канали (аквапорины)// Аграрний вісник Причорномор'я, Вип.56. Ветеринарні науки. - Одеса, 2010.-С.116-119.
7. Трофимова М.С., Жесткова И.М., Андреев И.М., Свинов М.М., Бобылев Ю.С., Сорокин Е.М. Осмотическая водная проницаемость вакуолярных и плазматических мембран, изолированных из корней кукурузы// Физиология растений.- 2001.- Т.48.- С.341-348.
8. Шапигузов А.Ю. Аквапорины: строение, систематика и особенности регуляции // Физиология растений.-2004.-Т.51.-№1.-С.1-11.
9. Agre P. The aquaporin water channels//Proc. Am. Thorac. Soc.-2006.-V.3.-N1.-P.5-13.
- 10.Almeida-Rodriguez A.M., Hacke U.G., Laur J. Influence of evaporative demand on aquaporin expression and root hydraulics of hybrid poplar // Plant Cell Environ.- 2011.- V.34.- N 8.- P.1318-1331.
- 11.Anderberg H.I., Danielson J.Å.H., Johanson U. Algal MIPs, high diversity and conserved motifs // BMC Evol. Biol.-2011.- V.11.-N 1.-P.110
- 12.Aquaporins. Editor E. Beitz. Handbook of Experimental Pharmacology.- 2009.- V.190. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.-402+XVI p.
- 13.Ayadi M., Cavez D., Miled N., Chaumont F., Masmoudi K. Identification and characterization of two plasma membrane aquaporins in durum wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. durum) and their role in abiotic stress tolerance // Plant Physiol.Biochem.- 2011.- V.49.- N 9.- P. 1029-1039.
- 14.Azad A.K., Yoshikawa N., Ishikawa T., Sawa Y., Shibata H. Substitution of a single amino acid residue in the aromatic/arginine selectivity filter alters the transport profiles of tonoplast aquaporin homologs // Biochim. Biophys. Acta.- 2012.- V.1818.- N 1.-P.1-11.
- 15.Bae E.K., Lee H., Lee J.S., Noh E.W. Drought, salt and wounding stress induce the expression of the plasma membrane intrinsic protein 1 gene in poplar (*Populus alba*×*P. tremula* var. glandulosa) // Gene.- 2011.- V.483.-N 1-2.- P. 43-48.
16. Baiges I., Schäffner A.R., Mas A. Eight cDNA encoding putative aquaporins in *Vitis* hybrid Richter-110 and their differential expression // J. Exp. Bot.- 2001.- V.52.- N 362.- P1949-1951.
17. Beitz E., Wu B., Holm L.M., Schultz J.E., Zeuthen T. Point mutations in the aromatic/arginine region in aquaporin 1 allow passage of urea, glycerol, ammonia, and protons // Proc. Natl. Acad. Sci. USA.- 2006.-V. 103.-N2.- P.269-274.
18. Benga G. Water channel proteins (later called aquaporins) and relatives: past, present, and future // IUBMB Life.- 2009.-V. 61.- N 2.- P.112-133.
19. Bienert G.P., Bienert M.D., Jahn T.P., Boutry M., Chaumont F. Solanaceae XIPs are plasma membrane aquaporins that facilitate the transport of many uncharged substrates // Plant J.-2011.- V.66.- N 2.- P.306-317.
20. Cavez D., Hachez C., Chaumont F. Maize black Mexican sweet suspension cultured cells are a convenient tool for studying aquaporin activity and regulation // Plant Signal. Behav.-2009.- V.4.- N 9.- P. 890-892.
21. Chaumont F., Moshelion M., Daniels M.J. Regulation of plant aquaporin activity // Biol. Cell.- 2005.- V.97.- N 10.- P.749-764.

22. Choat B., Gambetta G.A., Shackel K.A., Matthews M.A. Vascular function in grape berries across development and its relevance to apparent hydraulic isolation // *Plant Physiol.*- 2009.- V.151.-N3.-
23. Cramer M.D., Hawkins H.J., Verboom G.A. The importance of nutritional regulation of plant water flux // *Oecologia.*- 2009.- V.161.- N 1.- P. 15-24.
24. Danielson J.A., Johanson U. Phylogeny of major intrinsic proteins // *Adv.Exp. Med. Biol.*- 2010.- V.679.- P. 19-31.
25. Forrest K.L., Bhawe M. The PIP and TIP aquaporins in wheat form a large and diverse family with unique gene structures and functionally important features // *Funct. Integr. Genomics.*- 2008.- V.8.- N 2.- P.115-133.
26. Fouquet R., Léon C., Ollat N., Barrieu F. Identification of grapevine aquaporins and expression analysis in developing berries // *Plant Cell Rep.*- 2008.- V.27.-N 9.-P.1541-1550.
27. Galmés J., Pou A., Alsina M.M., Tomàs M., Medrano H., Flexas J. Aquaporin expression in response to different water stress intensities and recovery in Richter-110 (*Vitis* sp.): relationship with ecophysiological status // *Planta.*- 2007.- V.226.-N 3.-P.671-681.
28. Gattolin S., Sorieul M., Frigerio L. Mapping of tonoplast intrinsic proteins in maturing and germinating *Arabidopsis* seeds reveals dual localization of embryonic TIPs to the tonoplast and plasma membrane // *Mol. Plant.*- 2011.-V. 4.-N 1 .- P.180-189.
29. Hachez C., Chaumont F. Aquaporins: a family of highly regulated multifunctional channels // *Adv. Exp. Med. Biol.*- 2010.- V.679.- P.1-17.
30. Heckwolf M., Pater D., Hanson D.T., Kaldenhoff R. The *Arabidopsis thaliana* aquaporin AtPIP1;2 is a physiologically relevant CO₂ transport facilitator // *Plant J.*- 2011.- V. 67.- N 5.- P. 795-804.
31. Heinen R.B., Ye Q., Chaumont F. Role of aquaporins in leaf physiology // *J. Exp. Bot.*- 2009.- V.60.- N 11.- P.2971-2985.
32. Horie T., Kaneko T., Sugimoto G., Sasano S., Panda S.K., Shibasaki M., Katsuhara M. Mechanisms of water transport mediated by PIP aquaporins and their regulation via phosphorylation events under salinity stress in barley roots // *Plant Cell Physiol.*- 2011.- V.52.- N 4.- P. 663-675.
33. Hove R.M., Bhawe M. Plant aquaporins with non-aqua functions: deciphering the signature sequences // *Plant Mol. Biol.*- 2011.- V.75.- N 4-5.- P. 413-430.
34. Hwang J.H., Ellingson S.R., Roberts D.M. Ammonia permeability of the soybean nodulin 26 channel // *FEBS Lett.*- 2010.-V.584.- N 20.- P. 4339-4343.
35. Ishibashi K. Aquaporin superfamily with unusual npa boxes: S-aquaporins (superfamily, sip-like and subcellular-aquaporins) // *Cell Mol. Biol. (Noisy-le-grand).*- 2006.-V.52.- N 7.- P.20-27.
36. Ishibashi K., Kondo S., Hara S., Morishita Y. The evolutionary aspects of aquaporin family // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*- 2011.- V.300.- N 3.- P. R566-576.
37. Johanson U., Karlsson M., Johansson I., Gustavsson S., Sjövall S., Fraysse L., Weig A.R., Kjellbom P. The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in *Arabidopsis* provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants // *Plant Physiol.*-2001.-V.126.-N 4.- P.1358-1369.
38. Kaldenhoff R. Mechanisms underlying CO₂ diffusion in leaves // *Curr. Opin. Plant Biol.*- 2012, Jan 31 [Epub. ahead of print].
39. Kaldenhoff R., Ribas-Carbo M., Sans J.F., Lovisolo C., Heckwolf M., Uehlein N. Aquaporins and plant water balance // *Plant Cell Environ.*-2008.-V.31.-N5.-P.658-666.
40. Katsuhara M., Hanba Y.T. Barley plasma membrane intrinsic proteins (PIP Aquaporins) as water and CO₂ transporters // *Pflügers Arch.*- 2008.-Bd.456.-N 4.-P.687-691.
41. Leitão L., Prista C., Moura T.F., Loureiro-Dias M.C., Soveral G. Grapevine aquaporins: gating of a tonoplast intrinsic protein (TIP2;1) by cytosolic pH // *PLoS One.*- 2012.-V.7.-N 3.- e33219 [Epub. ahead of print] .
42. Liu Q., Zhu Z. Functional divergence of the NIP III subgroup proteins involved altered selective constraints and positive selection // *BMC Plant Biol.*- 2010.-V.210.-P.256.
43. Lopez D., Bronner G., Brunel N. et al. Insights into *Populus* XIP aquaporins: evolutionary expansion, protein functionality, and environmental regulation // *J. Exp. Bot.*- 2012.- Jan. 5 [Epub. ahead of print].
44. Maurel C., Santoni V., Luu D.T., Wudick M.M., Verdoucq L. The cellular dynamics of plant aquaporin expression and functions // *Curr. Opin. Plant Biol.*- 2009.-V. 12.- N6.-P.690-698.
45. Maurel C., Simonneau T., Sutka M. The significance of roots as hydraulic rheostats // *J. Exp. Bot.*- 2010.- V. 61.- N 12.- P.3191-3198.
46. Maurel C., Verdoucq L., Luu D.T., Santoni V. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions // *Annu. Rev. Plant Biol.*- 2008.-V. 59.- P. 595-624.

47. Mitani-Ueno N., Yamaji N., Zhao F.J., Ma J.F. The aromatic/arginine selectivity filter of NIP aquaporins plays a critical role in substrate selectivity for silicon, boron, and arsenic // *J. Exp. Bot.*- 2011.- V.62.- N 12.- P. 4391-4398.
48. Muto Y., Segami S., Hayashi H. et al. Vacuolar proton pumps and aquaporins involved in rapid internode elongation of deepwater rice // *Biosci. Biotechnol. Biochem.*- 2011.-V.75.- N 1.- P.114-122.
49. Nozaki K., Ishii D., Ishibashi K. Intracellular aquaporins: clues for intracellular water transport? // *Pflugers Arch.*- 2008.-Bd. 456.- N 4.- P.701-707.
50. Otto B., Uehlein N., Sdorra S. et al. Aquaporin tetramer composition modifies the function of tobacco aquaporins // *J. Biol. Chem.*- 2010.-V. 285.- N 41.- P.31253-31260.
51. Park W., Scheffler B.E., Bauer P.J., Campbell B.T. Identification of the family of aquaporin genes and their expression in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) // *BMC Plant Biol.*- 2010.- V.10.- P.142.
52. Perrone I., Gambino G., Chitarra W. et al. The grapevine root-specific aquaporin VvPIP2;4N controls root hydraulic conductance and leaf gas exchange under well watered conditions but not under water stress // *Plant Physiol.*- 2012, Aug 24. [Epub. ahead of print].
53. Rae L., Lao N.T., Kavanagh T.A. Regulation of multiple aquaporin genes in Arabidopsis by a pair of recently duplicated DREB transcription factors // *Planta.*- 2011.-V.234.- N 3.- P.429-444.
54. Sahr T., Adam T., Fizames C., Maurel C., Santoni V. O-carboxyl- and N-methyltransferases active on plant aquaporins // *Plant Cell Physiol.*- 2010.- V.51.-N 12.- P. 2092-2104.
55. Schlosser J., Olsson N., Weis M., Reid K., Peng F., Lund S., Bowen P. Cellular expansion and gene expression in the developing grape (*Vitis vinifera* L.) // *Protoplasma.*- 2008.- V.232.-N 3-4.-P.255-265.
56. Sorieul M., Santoni V., Maurel C., Luu D.T. Mechanisms and effects of retention of over-expressed aquaporin AtPIP2;1 in the endoplasmic reticulum // *Traffic.*- 2011.-V.12.- N 4.- P.473-482.
57. Takase T., Ishikawa H., Murakami H., Kikuchi J., Sato-Nara K., Suzuki H. The circadian clock modulates water dynamics and aquaporin expression in Arabidopsis roots // *Plant Cell Physiol.*- 2011.- V.52.- N 2.- P.373-383.
58. Vandeleur R.K., Mayo G., Sheldon M.C., Gilliam M., Kaiser B.N., Tyerman S.D. The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine // *Plant Physiol.*- 2009.- V.149.-N 1.-P.445-460.
59. Verkman A.S. Aquaporins at a glance // *J. Cell Sci.*- 2011.-V.124.- Pt. 13.-P.2107-2112.
60. Wang X., Li Y., Ji W., Bai X., Cai H., Zhu D., Sun X.L., Chen L.J., Zhu Y.M. A novel Glycine soja tonoplast intrinsic protein gene responds to abiotic stress and depresses salt and dehydration tolerance in transgenic Arabidopsis thaliana // *J. Plant Physiol.*- 2011.- V.168.- N 11.- P. 1241-1248.

Сукманський О.І., Корлюк С.С.

Сучасні уявлення про транспорт води в рослинах: роль аквапоринів

В огляді представлені основні відомості про аквапорини (водні канали) рослин. Наведена їхня класифікація, описані будова і функції. Відзначена важлива роль аквапоринів у забезпеченні адаптації рослин до абіотичних умов (посуха, засолення) та їх стійкості до різних стресових впливів. Подані короткі дані про аквапорини винограду.

Ключові слова: аквапорини, водні канали, трансмембранний транспорт води

Sukmansky O.I., Korlyuk S.S.

Modern conceptions about the water transport in plants: role of aquaporins

The basic information about plants aquaporins (water channels) is presented in this review. Their classification is given, and their structure and function are described.

The important role of aquaporins in providing of plants adaptation to abiotic conditions (drought, salinity) and their tolerance to different stress influences is noted. Short information about grapevine aquaporins is done.

Key words: aquaporins, water channels, transmembrane water transport.