



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.03.221>

RESEARCH ARTICLE

Аквапорини в регуляції захисних реакцій рослин на дію посухи

Ірина І. ОВРУЦЬКА* 

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

Abstract. Plasmolemma permeability is an integral indicator of the functional state of plant cells under stress. Aquaporins (AQPs), specialized transmembrane proteins that form water channels and play an important role in the adaptation of plants to adverse conditions and, in particular, to lack or excess of water, are involved in the formation of the response to drought. The main function of AQPs is to facilitate the movement of water across cell membranes and maintain aqueous cell homeostasis. Under stressful conditions, there is both an increase and decrease in the expression of individual aquaporin genes. Analysis of the data revealed differences in the expression of AQPs genes in stable and sensitive plant genotypes. It turned out that aquaporins in different stress-resistant varieties of the same species also respond differently to drought. The review provides brief information on the history of the discovery of aquaporins, the structure and function of these proteins, summarizes the latest information on the role of aquaporins in the regulation of metabolism and the response of plants to stressors, with particular emphasis on aquaporins in drought protection. The discovery and study of AQPs expands the possibilities of using genetic engineering methods for the selection of new plant species, in particular, more resistant to drought and salinization of the soil, as well as to increase their productivity. The use of aquaporins in biotechnology to improve drought resistance of various species has many prospects.

Keywords: aquaporins, gene expression, tolerant and sensitive plant genotypes, water stress

Article history. Submitted 11 March 2021. Revised 20 June 2021. Published 29 June 2021

Citation. Ovrutskaya I.I. 2021. **Aquaporins in regulation of plant protective responses to drought.** *Ukrainian Botanical Journal*, 78(3): 221–234 [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.03.221>

Affiliation. M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

*Corresponding author (e-mail: airin1900@gmail.com)

Посуха є одним із несприятливих факторів, що призводить до екологічних стресів – погіршує ріст і розвиток рослин, зменшує врожай на зрошуваних землях. Проблема управління транспортом води в рослинництві стає особливо актуальною нині, коли внаслідок глобальних змін клімату зменшується кількість опадів та розширюються території посушливих зон в країнах з помірним кліматом (Morgun et al., 2010). У природних умовах зазвичай посуха поєднується з тепловим стресом і наносить серйозні пошкодження рослинам (Rizhsky et al., 2004). Для протидії таким несприятливим умовам у рослин виникли унікальні захисні механізми та процеси для акліматизації, що підвищують їхню толерантність до стресу (Zhu, 2016). Сприйнятливість або толерантність рослин до посухи залежать від

амплітуди стресу, тривалості стресового періоду, таксономічної приналежності рослин, стадії їхнього розвитку та взаємодії між іншими факторами стресу (Demirevska et al., 2009). Зумовлений посухою стрес викликає характерні та різноманітні реакції рослин, які охоплюють фізіологічні, метаболічні та молекулярні зміни. Метою нашого огляду є узагальнення новітніх відомостей щодо ролі аквапоринів у формуванні відповіді та регуляції метаболізму рослин за дії посухи.

Поглинання води та її рух угору в рослин відбувається за різницею потенціалу води: вода рухається від області з більш високим водним потенціалом до області з більш низьким. Постійна втрата води через транспірацію, призводить до зменшення водного потенціалу листків, який

© 2021 I.I. Ovrutskaya. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

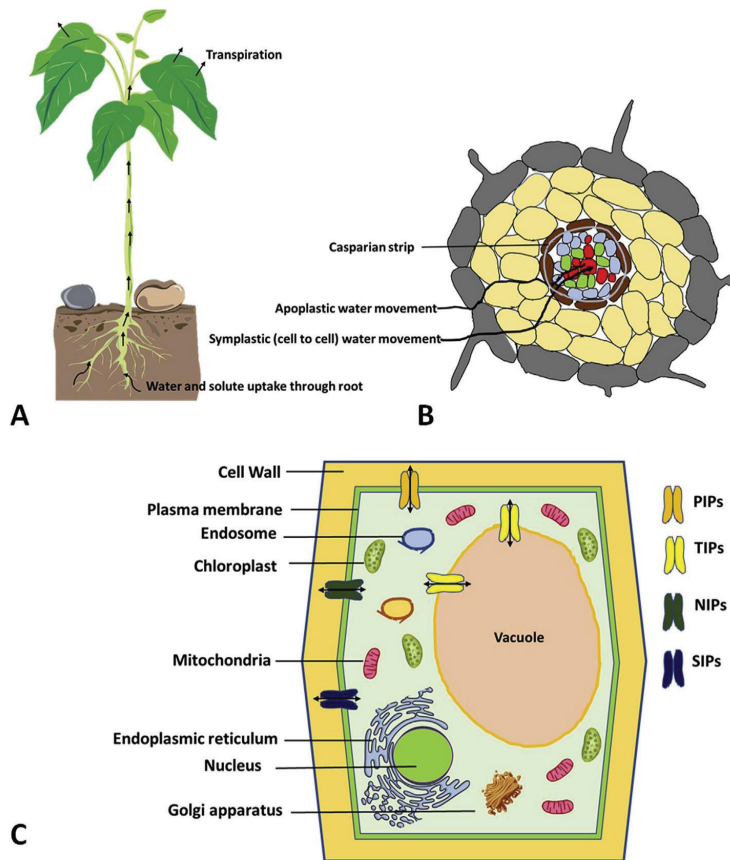


Fig. 1. "Water movement across the plant from soil through roots and subcellular distribution of plant aquaporins. (A) Uptake of water and solutes from plant roots through aquaporins and upward movement through vascular bundle. (B) Transverse section of plant roots showing cell to cell water movement from soil to the vascular bundle. Apoplastic water movement terminated at the endodermis because of the Casparian strip at the cell wall and follows the symplastic pathway further. (C) Subcellular localization of different classes of plant aquaporins" After Singh et al. (2020: 179)

Рис. 1. Рух води з ґрунту через корені та внутрішньоклітинний розподіл аквапоринів у рослині. А: поглинання води та розчинених речовин через корені рослин з участю аквапоринів і рух вгору крізь судинний пучок; В: поперечний розріз коренів рослин, показано рух води від клітини до клітини з ґрунту в судинний пучок. Апопластний рух води припиняється в ендодермі через смуги Каспарі на клітинній стінці, далі продовжується симпластним шляхом; С: субклітинна локалізація різних класів аквапоринів рослин. За Singh et al. (2020)

викликає висхідний рух води з коренів через ксилему. Радіальні та осьові шляхи транспортування послідовно полегшують поглинання води. Вода рухається радіальним шляхом від ґрунту до судин ксилеми, або від судин до сусідніх клітин для підтримки клітинного гомеостазу води трьома різними шляхами: апопластним (крізь клітинну стінку рослин), симпластним (від клітини до клітини, крізь плазмодесми та цитоплазму) і трансцелюлярним, який забезпечується специфічними білками на біологічних мембранах (рис. 1). Ці спеціалізовані трансмембранні білки, що утворюють водні канали, відомі як аквапорини (AQPs), які відіграють важливу

роль в адаптації рослин до несприятливих умов і, зокрема, до нестачі або надлишку води.

Однією з обов'язкових і переважних реакцій рослинної клітини на водний стрес є експресія аквапоринів (Prado, Maurel, 2013). Кілька досліджень вказують на те, що AQPs відповідають за стійкість рослин до посухи, регулюючи рух води (Sutka et al., 2016), а також виконують головну роль у різноманітних біологічних процесах, таких як проростання насіння (Liu et al., 2015), подовження клітин (Obroucheva, Sinkevich, 2010), гідралічна та продихова провідність листків (Pou et al., 2013).

Історія відкриття аквапоринів

Перший водний канал, який отримав пізніше назву "аквапорин 1" (AQP1), був відкритий на початку 1990-х років в мембрані еритроцитів американськими вченими (Preston et al., 1992). У 2003 році Пітер Егр (Peter Agre) отримав Нобелівську премію "за відкриття водних каналів" (Carbrey, Agre, 2009). До теперішнього часу відкрито та досліджено понад 450 ізоформ аквапоринів, які належать до суперродини внутрішньомембранних білків (membrane intrinsic proteins – MIPs), яка налічує понад 800 членів (Benga, 2009; Hub et al., 2009). Серед них 13 (AQP 0–AQP 12) – у ссавців і кілька сотень в інших організмів (AQPs рослин – одні з начислених). Залежно від селективної проникності AQPs ссавців розділили на: (1) селективні (власне) аквапорини, проникні тільки для води; (2) аквагліцеропорини, проникні для води, гліцерину, сечовини і деяких інших дрібних молекул (Agre, 2006; Carbrey, Agre, 2009). Пізніше виділили третю підродину AQPs – неортодоксальні (субцелюлярні, супераквапорини) (Ishibashi, 2006; Benga, 2009). Для рослин характерне широке розмаїття ізоформ AQPs. Так, багато рослин (арабідопсис, кукурудза, рис, пшениця та ін.) містять понад 30 генів різних AQPs (Johanson et al., 2001; Forrest, Bhave, 2008; Carbrey, Agre, 2009), а "чемпіоном" серед досліджених рослин, вірогідно, є бавовник (*Gossypium hirsutum* L.), в якому виявлено 71 ген AQPs, що належать до п'яти різних підродин (28 – PIP, 23 – TIP, 12 – NIP, 7 – SIP і 1 – XIP) (Park et al., 2010).

Структура та функції аквапоринів

Аквапорини – це не просто водні канали, а багатофункціональні трансмембранні білки. Вони утворюють у мембрані гомотетрамери, проте кожний мономер функціонує як окремий водний канал. Молекулярна маса мономера становить близько 30 кДа. Білок-мономер складається з шести α -спіральних доменів, які пронизують біологічну мембрану, утворюючи три позаклітинні (A, C, E) і дві внутрішньоклітинні (B, D) петлі. При цьому обидва (C- та N-) кінці білкової молекули розташовані в цитоплазмі. Домени мають високу гомологічність (симетричність) будови трьох перших і трьох наступних доменів. Сам канал перенесення води (водну пору) формують цитозольна петля B (між

другим і третім доменом) та екстрацелюлярна петля E (між п'ятим і шостим доменом). Обидві петлі утворюють короткі відносно гідрофобні спіралі, які вбудовані в мембрану з протилежних кінців. Кожна з двох петель містить високо консервативний мотив з трьох амінокислот – Asn-Pro-Ala (NPA – аспарагін, пролін, аланін), який формує звуження (пору) і розташований посередині каналу (Agre, 2006; Carbrey, Agre, 2009). Подальші рентгенокристалографічні дослідження показали, що нижче цього "рота" каналу розташоване ще одне звуження (вужче, ніж центральне), що є другим енергетичним бар'єром. Воно сформовано чотирма амінокислотами (Phe, His, Cys і Arg), отримало назву ароматико-аргінінової пори (ar/R) і функціонує як селективний фільтр (Beitz et al., 2006; Mitani-Ueno et al., 2011). Показано, що заміна однієї амінокислоти в цьому фільтрі вже змінює його субстратну специфічність в AQPs рослин TIP родини (Azad et al., 2012). Транспорт води крізь AQPs здійснюється в двох напрямках, а його спрямованість визначають осмотичний і гідростатичний градієнти (Agre, 2006; Carbrey, Agre, 2009; Heinen et al., 2009). Сучасна просторова модель, підтверджена кріоелектронними і рентгеноструктурними дослідженнями, визначає, що AQPs мають форму пісочного годинника. Кожен кінець каналу має лійкоподібне розширення, яке відкривається, відповідно, у внутрішньоклітинний або позаклітинний простір. У найвужчому місці діаметр каналу становить близько 0,3 нм (0,28 нм у селективних AQPs, які пропускають тільки воду, та 0,34 нм – в аквагліцеропоринів) (Agre, 2006; Carbrey, Agre, 2009).

Основна функція AQPs – полегшення руху води крізь клітинні мембрани і підтримка водного гомеостазу клітин. Крім водного транспорту, вони задіяні в обміні газів (O_2 та CO_2), транспортуванні невеликих розчинних речовин (сечовина, гліцерин, NH_3), мобілізації мікроелементів, включаючи кремній (Si), бор (B) або активні форми кисню (АФК), з одного боку, та адгезії клітина до клітини – з іншого (Li et al., 2014; Maurel et al., 2015; Deshmukh et al., 2016). За хімічною будовою (послідовністю амінокислот) і субклітинною локалізацією AQPs рослин розділили на сім підродин (Danielson, Johanson, 2010; Anderberg et al., 2011): (1) Plasma membrane intrinsic proteins (PIPs) – внутрішні білки плазматичних мембран; (2) Tonoplast intrinsic proteins (TIPs) – внутрішні білки тонопласта, мембрани клітинних вакуолей; (3) Nodulin26-like intrinsic proteins (NIPs) – білки

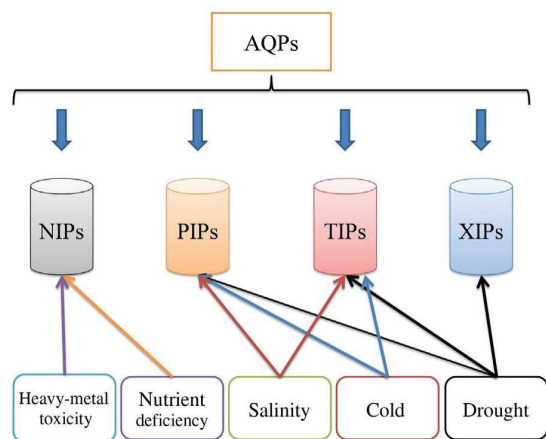


Fig. 2. "Different abiotic stress responses are mediated through different transporters belonging to the AQP family, in an integrated and cooperative pattern. XIPs are induced in drought in a salicylic acid-responsive pathway. However, drought, salinity, and cold stress are together regulated via PIPs and TIPs. The NIPs are involved in environmental stresses like nutrient starvation / deficiency and heavy-metal toxicity. AQPs, aquaporins; NIPs, NODULIN-26 LIKE INTRINSIC PROTEINS; PIPs, PLASMA MEMBRANE INTRINSIC PROTEINS; TIPs, TONOPLAST INTRINSIC PROTEINS; XIPs, uncategorized X intrinsic proteins". After Banerjee et al. (2020: 654)

Рис. 2. Експресія різних підродин AQPs за різних абіотичних стресів. Посуха, засоленість та холодний стрес регулюються разом через PIPs, TIPs та XIPs. NIPs беруть участь у відповіді на екологічні стреси, такі як нестача поживних речовин (голодування/дефіцит) та токсичність важких металів. AQPs, аквапорини; NIPs, нодулін-26, внутрішні білки; PIPs, внутрішні білки плазматичної мембрани; TIPs, внутрішні білки тонопласту; XIPs, не розпізнані X внутрішні білки (Banerjee et al., 2020)

плазматичних мембран, подібні виявленим уперше в плазматичних (перібактероїдних) мембранах вузлуватих коренів сої; (4) Small basic intrinsic proteins (SIPs) – малі основні внутрішні білки, які локалізуються переважно в ER; (5) GlpF-like intrinsic proteins (GIPs) – подібні гліцериновим каналам бактерій; (6) X intrinsic proteins (XIPs) "нерозпізнані", за послідовністю амінокислот вони відрізняються від п'яти раніше відомих підродин; (7) Hybrid intrinsic proteins (HIPs) – за будовою пори вони є ніби гібридом між PIPs і TIPs підродинами (Anderberg et al., 2012). Зазвичай усі зелені рослини містять PIPs, TIPs, NIPs та SIPs. У деяких дводольних трапляються XIPs (Venkatesh et al., 2013), які відсутні в однодольних (Danielson, Johanson, 2008). Повідомлялося, що HIPs та GIPs присутні у *Selaginella moellendorffii* Hieron. з плауноподібних та моху *Physcomitrella patens* (Hedw.)

Bruch & Schimpf. (Kong et al., 2017). Цікаво, що більша кількість та експресія більшості PIPs і TIPs спостерігались у коренях, ніж у листках, однак багато ізоформ теж специфічні для листків (Chaumont, Tuerman, 2014). Абіотичні стреси (обумовлені засоленістю, посухою, екстремальними перепадами температур, нестачею поживних речовин, важкими металами) викликають експресію різних підродин AQPs (рис. 2).

Різні класи аквапоринів жорстко регулюють проходження води та біомолекул крізь мембрани в ліпідному бішарі, що забезпечує селективну проникність для фізіологічно важливих розчинених речовин, таких як сечовина, аміак, гліцерин, CO₂, кремній, бор, H₂O₂. Реакція рослин на коливання доступності води відбувається шляхом змін активності мембраннолокалізованих аквапоринів (Maurel et al., 2015). Аквапорини підродини PIPs розділили на дві підгрупи – PIP 1 і PIP 2, при цьому в другій підгрупі дещо коротша N-кінцева область і трохи довша C-кінцева (Hub et al., 2009). Відзначено, що AQPs підгрупи PIP 2 мають вищу водотransпортну активність порівняно з AQPs PIP 1, а останні виявляють здатність полегшувати транспорт води крізь біомембрани переважно при спільній дії з AQPs PIP 2 (Chaumont et al., 2000; Ayadi et al., 2011; Horie et al., 2011). Усередині кожної підгрупи індивідуальні ізоформи AQPs позначають номерами: PIP 2; 1, PIP 2; 2, PIP 2; 3 і т.д. Потік води крізь клітинну мембрану регулюється активністю та великою кількістю AQPs (Santos, Mazzafera, 2013). Будучи основним водним каналом у рослин, функції та регулювання аквапоринів в умовах дефіциту води завжди були цікаві для вивчення (Bárzana et al., 2014).

Експресія та активність аквапоринів у відповідь на водний стрес

Тривалий вплив дефіциту води в ґрунті на корені призводить до пригнічення активності аквапорину, що запобігає зворотному транспортуванню води з клітин коренів до сухого ґрунту (Alexandersson et al., 2005; Perrone et al., 2012; Maurel et al., 2015; Afzal et al., 2016). На відміну від цього, умови ранньої посухи активізували активність та експресію аквапорину для максимального уловлювання доступної ґрунтової води та боротьби з умовами водного дефіциту (Shekoofa, Sinclair, 2018). Експресія транскриптів аквапоринів під час стресу, спричиненого посухою,

є суперечливою, оскільки спостерігаються як підвищення, так і зниження експресії різних PIPs, TIPs та NIPs (Molina et al., 2008; Aroca et al., 2012; Afzal et al., 2016; Gambetta et al., 2017). Отже, експресія відбувається у відповідь на інтенсивність та характер застосованого стресу (Aroca et al., 2012; Bárzana et al., 2014), але також повинна залежати від різних стратегій, які може виробити певна група рослин. Незважаючи на мінливість, згадану раніше, існує загальна закономірність зниження експресії та активності аквапоринів у відповідь на дефіцит води, особливо в умовах тривалої посухи, що забезпечує менший рівень водозабору та транспорту через рослину. Ця загальна закономірність, у поєднанні зі структурними змінами, такими як відкладення суберину в окремих ділянках кореня переважно на ранній стадії розвитку, супроводжується зниженою гідравлічною провідністю в коренях (Aroca et al., 2012; Cuneo et al., 2020). Таке зниження експресії, ймовірно, запобігає втраті води, а отже зі зниженим водним потенціалом уникає зворотного потоку води з коренів у ґрунт. Однак, первинне збільшення гідравлічної провідності також зафіксовано за короткотривалих (протягом годин) умов посухи (Siemens, Zwiazek, 2004; Ruiz-Lozano et al., 2009). Воно узгоджується з тимчасовим збільшенням абсцизової кислоти (АВА) в умовах посухи та підвищенням рівня регуляції АВА-індукованих аквапоринів (Siefritz et al., 2001; Aroca et al., 2008; Ruiz-Lozano et al., 2009) залежно від концентрації (Beaudette et al., 2007). Таке регулювання можна розуміти як механізм, що дозволяє поглинати воду з ґрунту, коли потенціал ґрунтової води не опускається нижче потенціалу кореневої води. Експресія та трансдукція всіх PIPs аквапоринів зазвичай зменшується під впливом посухи, особливо в коренях (Jang et al., 2004; Alexandersson et al., 2005; Mahdich et al., 2008; Ruiz-Lozano et al., 2009; Bárzana et al., 2014; Martins et al., 2015), хоча, як повідомляється, експресія деяких PIP1 особливо збільшується в листках (Jang et al., 2004; Lian et al., 2004; Aroca et al., 2007; Mahdich et al., 2008; Li et al., 2009; Ruiz-Lozano et al., 2009; Vandeleur et al., 2009; Bárzana et al., 2014; Martins et al., 2015). Таке підвищення експресії специфічних ізоформ підгрупи PIPs в листках може бути пов'язане з їхньою участю в газо- і водообміні та поведінці продихових тканин за стресових умов (Flexas et al., 2006; Cui et al., 2008; Uehlein et al., 2012; Wang et al., 2016; Zwiazek et al., 2017).

Участь PIPs аквапоринів у посухостійкості було продемонстровано на трансгенних рослинах. Ті, які надмірно експресують PIPs аквапорини, були більш толерантними до стресу, зумовленого посухою, оскільки забезпечують збільшення поглинання води (Lian et al., 2004; Sreedharan et al., 2013; Xu et al., 2014; Zhuang et al., 2015; Ayadi et al., 2019), тоді як рослини з низькою експресією PIPs були менш толерантними (Martre et al., 2002; Siefritz et al., 2002; Yu et al., 2005). Така чітка кореляція між аквапоринами та толерантністю до водного стресу змусила деяких авторів запропонувати генетичну модифікацію експресії деяких аквапоринів у певних органах та тканинах як інструмент досягнення більшої посухостійкості рослин (Ding et al., 2018). Аквапорини TIPs та NIPs також можуть брати участь у реакції рослин на посуху (Sade et al., 2009). Однак, дослідження з надмірною експресією TIPs та NIPs показали суперечливі результати. Так, надмірна експресія TIP1 з *Panax ginseng* С.А.Мей. у рослин *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. знижує стійкість до екстремальної посухи, але може бути сприятливою при незначному водному стресі, якщо інші умови є оптимальними (Peng et al., 2007). Також надмірна експресія з *Solanum lycopersicum* L. TIP 2 та з *Thellungiella salsuginea* (Pall.) O.E.Schulz TIP 1 підвищує толерантність *A. thaliana* до втрати води, тоді як TIP 2 з *Glycine soja* Siebold & Zucc. та одного з *Triticum aestivum* L. – ні (Jarzyniak, Jasinski, 2014). Надмірна експресія у *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. NIP 5; 1 забезпечує стійкість до посухи трансгенним рослинам *A. thaliana* (Yu et al., 2015). В інших дослідженнях трансгенні рослини арабідопсісу, що експресують NIPs з *Triticum aestivum*, мали набагато довші корені, що може бути корисним під час посухового стресу, хоча досліджували лише стрес на засоленість (Gao et al., 2010). Раніше було показано, що різні комбінації різних мономерів в активній формі гетеротетрамерів різноманітно впливають на мембранну гідравліку (Fetter et al., 2004; Vandeleur et al., 2009), тому їхній перерозподіл у мембранах може змінити їхнє розташування та активність (Maurel et al., 2008). У зв'язку з цим відмічено, що коли маніпулюють експресією одного ізогену, він може змінити експресію інших ізогенів аквапорину (Jang et al., 2007). Тому, під час досліджень, пов'язаних із надмірною експресією аквапоринів під час посухи, слід враховувати цей факт (Bárzana, Carvajal, 2020).

Порівняльні дослідження транскриптомів у різних рослин показують, що PIPs і TIPs є основними

класами аквапоринів, експресія яких підвищується під час посухи в коренях, листках та квітках (Deshmukh et al., 2016). Експресія декількох *PIPs* та *NIPs* диференційовано регулювалася арбускулярним мікоризним симбіозом за короткочасного та стійкого реагування на посуху в кукурудзи (Bárzana et al., 2014). Активність *PIPs* у коренях впливає на його гідравлічні властивості, такі як гідропровідність та швидкість ексудації соку кореня під час водного дефіциту. Значення експресії аквапорину в гідропровідності кореня та швидкості ексудації його соку значно збільшилося для підтримки осмотичних потоків води під час та після посухи у різних сортів рису (Grondin et al., 2016). Гідравлічна взаємодія між коренями і стеблом також може контролюватися активністю аквапорину. Наприклад, модуляція гідропровідності кореня шляхом застосування інгібіторів аквапорину призводить до зменшення тургору клітин у зоні розтягування листків, а також подальшого значного зниження швидкості розтягування листків у кукурудзи (Ehlert et al., 2009). Передбачається, що функціональна активність аквапоринів суттєво необхідна більше в період відновлення після стресу, ніж унаслідок екологічного стресу. Аквапорини, експресовані в клітинах паренхіми ксилеми, функціонально беруть участь у відновленні гідравлічної провідності ксилеми під час періоду відновлення після водного стресу (Secchi et al., 2017). Надмірна експресія *PIPs* у різних сільськогосподарських культурах призвела до покращення взаємодії у відповідь на стрес від посухи.

Участь аквапоринів у захисті від посухи

Відомо про різну реакцію аквапоринів серед сортів одного і того ж виду (Vandeleur et al., 2009), а також про різницю між тканинами однієї і тієї ж рослини (Martins et al., 2015) або навіть між частинами однієї і тієї ж тканини (Nachez et al., 2006, 2008; Knipfer et al., 2011). При вивченні ролі аквапоринів у економічно важливих врожах чилі (*Capsicum annuum* L.), визначали зумовлену посухою експресію генів 12 аквапоринів у посухостійкого генотипу КСа-4884 та чутливого до посухи генотипу G-4. Одночасно оцінювали вплив посухи на стан води в листках та параметри фотосинтезу. Коли рослини чилі зазнали стресу, спричиненого посухою, у посухостійкого генотипу КСа-4884 спостерігалось підвищення

експресії *PIP1; 1* та *PIP1; 2* (Sahitya et al., 2019). Тривалий та посилений посуховий стрес призвів до підвищення рівня експресії досліджуваних генів *PIPs* (Galmes et al., 2007). У чутливого до посухи генотипу G-4 експресія аквапорину як *PIP1; 1*, так і *PIP1; 2* знижувалась, що було однією з причин чутливості генотипу G-4 (Sahitya et al., 2019). Повідомляється, що зменшення експресії *PIPs* прискорює в'янення при водному дефіциті (Siefert et al., 2002). Існує значна різниця в експресії аквапорину *PIPs*, спричиненою посухою, залежно від тканини, виду, сорту, наявності або відсутності симбіонтів і тяжкості стресу. За комплексними дослідженнями *Arabidopsis thaliana* виявили зниження транскрипції деяких *PIPs* під час посухи, тоді як експресія інших *PIPs* була підвищеною (Jang et al., 2004; Alexandersson et al., 2005, 2008). Збільшення транскриптів *PIP 1; 1* та *PIP 1; 2* виявилось корисним у посухостійкого генотипу чилі, оскільки вони можуть бути пов'язані з поліпшенням гідропровідності та фотосинтезу. Індукована посухою експресія *NIPs* була підвищеною у посухостійкого генотипу КСа4884, тоді як у чутливого генотипу G-4 – зниженою (Sahitya et al., 2019). Встановлено, що експресія *NIP 4; 1* підвищена при впливі стресу, зумовленому посухою (Liu et al., 2009). Крім того, на думку Ma & Yamaji (2008), *NIPs* (*OsNIP 2; 1* та *OsNIP 2; 2*) у рослин рису здатні транспортувати більшу кількість розчиненої кремнієвої кислоти, яка посилює стійкість рослин до абіотичних стресів. Таким чином, підвищення експресії *NIPs*, можливо, забезпечило стійкість до посухи в посухостійкого генотипу КСа-4884 (Sahitya et al., 2019).

Відомо, що члени підродини *TIPs* здійснюють транспорт води крізь вакуолі. Окрім їхньої ролі як водних каналів, ізоформи *TIPs* також здатні транспортувати гліцерин, перекис водню (Maeshima, 2001), аміак (Kirscht et al., 2016) та сечовину (Liu et al., 2003). Диференціальна регуляція експресії генів *TIPs* підтвердила їхню відповідь на посуху, абсцизову кислоту (ABA) та засолення (Boursiac et al., 2005; Rodrigues et al., 2013; Regon et al., 2014). У дослідженні Sahitya et al. (2019) спостерігалось зниження експресії *TIPs* у чилі генотипу G-4, тоді як генотип КСа-4884 показав підвищення експресії всіх *TIPs*. Рівень експресії *OsNIPs* знижується за впливу посухи, засоленості та холоду (Liu et al., 2009). Збільшення рівня експресії *TIPs* сприяло толерантності до різних абіотичних стресів (Wang et al., 2013). Крім того, у трансгенних типів *Arabidopsis* надмірна експресія

TIP1 надала стійкості, перешкоджаючи втратам води порівняно з дикими типами за умов посухи (Martinez-Ballesta, Carvajal, 2014). Толерантність до посухи забезпечується надмірною експресією *TIPs* у трансгенних рослин (Peng et al., 2007; Khan et al., 2015; Li, Cai, 2015). Згідно із вищезазначеними твердженнями, підвищена експресія всіх *TIPs* буде причиною стійкості до посухи в чилі генотипу КСа-4884. У цьому дослідженні стійкий до посухи генотип КСа-4884 демонстрував підвищену експресію всіх досліджених генів *AQPs*. Остання була знижена в генотипу G-4 (Sahitya et al., 2019). Ці дані узгоджуються з результатами Reddy et al. (2017), який повідомив про більшу кількість транскриптів *AQPs* у посухостійкого генотипу шовковиці.

З метою визначення молекулярних ознак посухостійкості вивчали експресію гену аквапорину *PIP2;1* у коренях посухостійких ('Достаток', 'Флагман') та помірно-псухостійких ('Переяславський', 'Яхта') гібридів кукурудзи. Рослини зростали в природних умовах на піщаному субстраті, вологість якого поступово зменшували з контрольної 70% до 30%; рослини 10 діб росли в умовах вологості субстрату 30%. Експресія аквапорину *PIP2;1* у гібридів з високою посухостійкістю ('Достаток' та 'Флагман') підвищувалась за умов водного дефіциту. У гібриду з помірною посухостійкістю 'Переяславський' експресія *PIP2;1* навпаки, дещо знижувалася, а у гібриду 'Яхта' майже не змінювалася. Це свідчить про те, що посилення експресії *PIP2;1* може бути однією із визначальних ознак посухостійких гібридів (Ovrutskaya, Kordeum, 2019). Значну відмінність в експресії генів аквапоринів було виявлено у повітряно-водних *Sium sizaroideum* L. та суходільних рослин *Sium latifolium* L. Експресія *PIP2;1* суходільної форми посилювалася порівняно з повітряно-водними рослинами і не змінювалася протягом онтогенезу (Blüma, 2010). Така тенденція експресії *PIP2;1* вказує на її можливість бути ознакою адаптації рослин до умов водного дефіциту. Незважаючи на довголітню історію досліджень аквапоринів, багато механізмів посухостійкості за їхньою участі досі залишаються нерозкритими. Так, водний стрес, викликаний обробкою рослин *Arabidopsis thaliana* 250 мМ розчину манітолу, по-різному змінював експресію більшості генів *PIP2* родини. Експресія *PIP2;2*, *PIP2;3* та *PIP2;6* швидко знижувалась майже в 10 разів, а експресія *PIP2;7* та *PIP2;8* залишалася незмінною в перші 12 годин стресу, а потім різко знижувалася (Morillon et al., 2001). Така різна реакція

генів аквапоринів родини *PIP2* у відповідь на водний стрес припускає, що різні ізоформи аквапоринів рослин відіграють різну роль у регуляції водного транспорту (Nachez et al., 2006), що забезпечує широкі адаптаційні можливості рослин. Таким чином, підсумовуючи існуючі дані, можна зробити висновок про те, що посилена експресія *PIP2;1* є характерною ознакою посухостійких гібридів кукурудзи 'Достаток' та 'Флагман' і, не виключено, однією з визначальних ознак посухостійкості (Ovrutskaya, Kordeum, 2019).

Разом із тим, є дані про участь *AQPs* у пристосуванні рослин до надлишку води. Відомо, що прискорення росту глибоководного рису є найважливішою умовою його виживання в сезон дощів. Показано, що швидкому його зростанню в умовах затоплення сприяє посилення експресії *AQPs OsTIP1;1*, *OsTIP2;2*, *OsPIP1;1*, *OsPIP2;1* і *OsPIP2;2*. Одночасно в рослинах підвищується експресія протонних pomp і зменшується експресія *AQPs*, що транспортують кремнієву та борну кислоти (*OsNIP2;2*, *OsNIP3;1*) (Muto et al., 2011).

Низка робіт присвячені ролі аквапоринів у пристосуванні винограду до зміни доступу води. У сорту винограду 'Ріхтер-110', що відрізняється високою стійкістю до посухи, виявлені зміни в експресії *AQP* в коренях і листках у відповідь на водний стрес (Galmés et al., 2007). В іншій роботі (Vandeleur et al., 2009) висвітлювали порівняльну реакцію на водний стрес двох сортів винограду 'Grenache' та більш посухостійкого 'Chardonnay'. За допомогою експресії в ооцитах шпорцевої жаби автори встановили, що у винограді, як і в інших рослин, *AQP PIP2;2* володіють вираженими властивостями водного каналу; *AQP PIP1;1* набуває таких властивостей лише при взаємодії з *AQP PIP2;2*. Обидва *AQPs* локалізуються спільно в коренях рослин, однак експресія мРНК *AQP PIP2;2* в коренях не змінюється щоденно і у відповідь на водний стрес, а експресія мРНК *PIP1;1* у обох випадках виявляє значні зміни. Це свідчить про те, що у винограду, як і в інших рослинах (Bae et al., 2011), саме *AQPs* підгрупи *PIP1* відіграють регулюючу роль у пристосуванні до змін доступу води.

Вивчали два толерантних (Co 98014 і Co 0118) і два чутливих (CoJ 85 і Co 89003) генотипи *Saccharum officinarum* L. на антиоксидантну реакцію з подальшою диференціальною експресією трьох генів аквапорину (*ShPIP2;1*, *ShPIP2;5* і *ShPIP2;6*) в умовах дефіциту води. Аналіз експресії *AQPs* виявив підвищення рівня експресії *ShPIP2;5*, тоді

як експресія *ShPIP 2; 1* і *ShPIP 2; 6* знижувалася, коли рослини зазнавали водного дефіциту (Kumar, 2021). Посухостійкість цукрової тростини різна для всіх видів, окрім того, в деяких видів механізми можуть діяти одночасно, викликаючи толерантність за рахунок їхнього сукупного впливу. Три ізоформи *PIP 2* беруть участь у відповіді на стрес, зумовлений посухою у вищих рослин. Дослідження транскриптів трьох *PIP* (*ShPIP 2; 1*, *ShPIP 2; 5* і *ShPIP 2; 6*), на двох генотипах цукрової тростини (IACSP94-2094 і IACSP97-7065) в умовах дефіциту води за допомогою qPCR, показало, що ці ізоформи чутливі до посухи, а характер їхньої експресії змінювався залежно від генотипу та умов експерименту (de-Andrade et al., 2016). Експресія AQPс була підвищена у ізоформи *ShPIP 2; 5* та знижена у *ShPIP 2; 1* і *ShPIP 2; 6*, коли рослини відчували дефіцит води. Отримані нами результати досліджень узгоджуються з повідомленнями інших дослідників (Silva et al., 2013; de Andrade et al., 2016). На основі аналізу існуючих даних про вплив посухи підтверджено розбіжність експресії AQPс у толерантних та чутливих генотипів цукрової тростини. Зазначено, що експресія AQPс є специфічною для генотипу (Silva et al., 2013). Сорти одного виду також по-різному реагують на посуху відповідно до їхньої толерантності (Heinen et al., 2009). Толерантні генотипи продемонстрували вищу антиоксидантну ферментну активність, порівняно більш високу експресію *ShPIP 2; 5* при дефіциті води, ніж чутливі генотипи. Припускають, що ген *ShPIP 2; 5* має механізм, яким рослина може направляти потік води на специфічні тканини, органи або клітини, які є життєво важливими для виживання рослин за дефіциту води. Проте, зниження експресії деяких AQPс може знадобитися, щоб зупинити синтез аквапорину при низькій вологості ґрунту для мінімізації втрат води у рослинах, а також для підтримки тиску тургору в листках (Almeida-Rodriguez et al., 2010; Afzal et al., 2016). Незважаючи на те, що загальне зниження MIPс є засобом зменшення втрати води, підвищення експресії окремих MIP є необхідною умовою спрямування потоку води до клітин, що мають вирішальне значення для виживання рослин під час стресу (Alexandersson et al., 2005).

Таким чином, результати дослідження мультигенної реакції кожної рослини на стрес, зумовлений посухою призведуть до активації тих транспортерів, що, як доведено, регулюють або підтримують на високому рівні експресію

в посухостійких сортів різних рослин. Багато експериментальних даних чітко вказують на різноманітну роль AQPс у формуванні толерантності до численних абіотичних стресів. Дослідженнями доведено, що його надмірна експресія одночасно призводить до поліпшення швидкості транспірації та фотосинтезу, а також збільшує споживання води в умовах стресу. Враховуючи закономірності експресії в різних органах та за різних абіотичних факторів стресу, можна зробити висновок, що мережа AQPс у мембранах рослин являє собою унікальну систему швидкого та точного регулювання водних відносин та ефективності фотосинтезу. Генетична модифікація генів аквапоринів змінює реакцію рослин на стрес на різних рівнях: архітектура кореневої системи, регулювання споживання води, антиоксидантний захист, накопичення іонів. Ці транспортери можуть бути досліджені як потенційні молекулярні мішені, які можуть бути генетично надмірно експресованими для розвитку толерантності фенотипів до абіотичного стресу у видів рослин, поширених у всьому світі, і, можливо, ці алелі можна буде перенести на нетолерантні сорти для поліпшення їхньої посухостійкості. Відкриття та вивчення AQPс розширює можливості використання методів генної інженерії для селекції нових видів рослин, зокрема більш стійких до дії посухи та засолення ґрунту, а також для підвищення їхньої продуктивності. Використання аквапоринів у біотехнологіях для поліпшення стійкості до посухи різних видів є досить перспективним.

Робота виконана в рамках програми "Стійкість онтогенезу рослин, різних за екологією, до водного стресу: клітинні та молекулярні аспекти", фінансованої НАН України з державного бюджету, № ДР 0110U000087 (2015–2019 pp).

Список посилань

- Agre P. 2006. The aquaporin water channels. *Proceedings of the American Thoracic Society*, 3(1): 5–13. <https://doi.org/10.1513/pats.200510-109JH>
- Afzal Z., Howton T.C., Sun Y., Mukhtar M.S. 2016. The roles of aquaporins in plant stress responses. *Journal of Developmental Biology*, 4(1): 9. <https://doi.org/10.3390/jdb4010009>
- Alexandersson E., Frayse L., Sjovald-Larsen S., Gustavsson S., Fellert M., Karlsson M., Johanson U., Kjellbom P. 2005. Whole gene family expression and drought stress regulation of aquaporins. *Plant Molecular Biology*, 59(3): 469–484. <https://doi.org/10.1007/s11103-005-0352-1>

- Alexandersson E., Danielson J.A., Rade J., Moparthy V.K., Fontes M., Kjellbom P., Johanson U. 2008. Transcriptional regulation of aquaporins in accessions of *Arabidopsis* in response to drought stress. *Plant Journal*, 61(4): 650–660. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.04087.x>
- Almeida-Rodriguez A.M., Cooke J.E., Yeh F. Zwiazek J.J. 2010. Functional characterization of drought responsive aquaporins in *Populus balsamifera* and *Populus simonii* × *balsamifera* clones with different drought resistance strategies. *Physiologia Plantarum*, 140(4): 321–333. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2010.01405.x>
- Anderberg H.I., Danielson J.Á.H., Johanson U. 2011. Algal MIPs, high diversity and conserved motifs. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1): 110. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-110>
- Anderberg H.I., Per K., Urban J. 2012. Annotation of *Selaginella moellendorffii* major intrinsic proteins and the evolution of the protein family in terrestrial plants. *Frontiers in Plant Science*, 3: 33. <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00033>
- de-Andrade L.M., Nobile P.M., Ribeiro R.V., de-Oliveira J.F.N.C., Figueira A.V.O., Frigel L.T.M., Nunes D., Perecin D., Brito M.S., Pires R.C.M., Landell M.G.A., Creste S. 2016. Characterization of PIP2 aquaporins in *Saccharum* hybrids. *Plant Gene*, 5: 31–37. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2015.11.004>
- Aroca R., Porcel R., Ruiz-Lozano J.M. 2007. How does arbuscular mycorrhizal symbiosis regulate root hydraulic properties and plasma membrane aquaporins in *Phaseolus vulgaris* under drought, cold or salinity stresses? *New Phytologist*, 173(4): 808–816. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01961.x>
- Aroca R., Vernieri P., Ruiz-Lozano J.M. 2008. Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Lactuca sativa* plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery. *Journal of Experimental Botany*, 59(8): 2029–2041. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern057>
- Aroca R., Porcel R., Ruiz-Lozano J.M. 2012. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, 63 (1): 43–57. <https://doi.org/10.1093/jxb/err266>
- Ayadi M., Cavez D., Miled N., Chaumont F., Masmoudi K. 2011. Identification and characterization of two plasma membrane aquaporins in durum wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. *durum*) and their role in abiotic stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 49(9): 1029–1039. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.06.002>
- Ayadi M., Brini F., Masmoudi K. 2019. Overexpression of a wheat aquaporin gene, *TdPIP 2; 1*, enhances salt and drought tolerance in transgenic durum wheat cv. Maali. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(10): 2389. <https://doi.org/10.3390/ijms20102389>
- Azad A.K., Yoshikawa N., Ishikawa T., Sawa Y., Shibata H. 2012. Substitution of a single amino acid residue in the aromatic/arginine selectivity filter alters the transport profiles of tonoplast aquaporin homologs. *Biochimica et Biophysica Acta*, 818(1): 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2011.09.014>
- Bae E.K., Lee H., Lee J.S., Noh E.W. 2011. 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*, 483(1-2): 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2011.05.015>
- Banerjee A., Roychoudhury A. 2020. *The role of aquaporins during plant abiotic stress responses*. In: Tripathi D.K., Chauhan D.K. et al. (Eds.), *Plant Life under Changing Environment. Responses and Management*. London, etc.: Academic Press / Elsevier, pp. 643–661. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818204-8.00028-X>
- Bárcana G., Aroca R., Bienert G.P., Chaumont F., Ruiz-Lozano J.M. 2014. New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 27(4): 349–363. <https://doi.org/10.1094/MPMI-09-13-0268-R>
- Bárcana G., Carvajal M. 2020. Genetic regulation of water and nutrient transport in water stress tolerance in roots. *Journal of Biotechnology*, 324: 134–142. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2020.10.003>
- Beaudette P.C., Chlup M., Yee J., Emery R. 2007. Relationships of root conductivity and aquaporin gene expression in *Pisum sativum*: diurnal patterns and the response to HgCl₂ and ABA. *Journal of Experimental Botany*, 58(6): 1291–1300. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl289>
- Beitz E., Wu B., Holm L.M., Schultz J.E., Zeuthen T. 2006. Point mutations in the aromatic/arginine region in aquaporin 1 allow passage of urea, glycerol, ammonia, and protons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103(2): 269–274. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507225103>
- Benga G. 2009. Water channel proteins (later called aquaporins) and relatives: past, present, and future. *IUBMB Life*, 61(2): 112–133. <https://doi.org/10.1002/iub.156>
- Bliuma D. 2010. *Scientific Issue Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University Series: Biology*, 45(4): 3–8. [Блюма Д. 2010. Експресія генів аквапоринів підгрупи PIP2 в рослинах *Sium latifolium* L. в умовах різного водного режиму. *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія Біологія*, 45(4): 3–8].
- Boursiac Y., Chen S., Luu D.T., Sorieul M., van den Dries N., Maurel C. 2005. Early effects of salinity on water transport in *Arabidopsis* roots. Molecular and cellular features of aquaporin expression. *Plant Physiology*, 139(2): 790–805. <https://doi.org/10.1104/pp.105.065029>
- Carbrey J. M., P. Agre, 2009. Discovery of the Aquaporins and Development of the Field. In: Beitz E. (Ed.). *Aquaporins* (Series *Handbook of Experimental Pharmacology*, vol. 190). Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 3–28. https://doi.org/10.1007/978-3-540-79885-9_1
- Chaumont F., Barrieu F., Jung R., Chrispeels M.J. 2000. Plasma membrane intrinsic proteins from maize cluster in two sequence subgroups with differential aquaporin activity. *Plant Physiology*, 122(4): 1025–1034. <https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1025>

- Chaumont F., Tyerman S.D. 2014. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiology*, 164(4): 1600–1618. <https://doi.org/10.1104/pp.113.233791>
- Cui X.H., Hao F.S., Chen H., Chen J., Wang X.C. 2008. Expression of the *Vicia faba* *VfPIP1* gene in *Arabidopsis thaliana* plants improves their drought resistance. *Journal of Plant Research*, 121(2): 207–214. <https://doi.org/10.1007/s10265-007-0130-z>
- Cuneo I.F., Barrios-Masias F., Knipfer T., Uretsky J., Reyes C., Lenain P., Brodersen C.R., Walker M.A., McElrone A.J. 2020. Differences in grapevine rootstock sensitivity and recovery from drought are linked to fine root cortical lacunae and root tip function. *New Phytologist*, 229(1): 272–283. <https://doi.org/10.1111/nph.16542>
- Danielson J.A., Johanson U. 2008. Unexpected complexity of the aquaporin gene family in the moss *Physcomitrella patens*. *BMC Plant Biology*, 8(1): 45. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-8-45>
- Danielson J.A., Johanson U. 2010. Phylogeny of major intrinsic proteins. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 679: 19–31. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-6315-4_2
- Demirevska K., Zashva D., Dimitrov R., Simova-Stoilova L., Stamenova M., Feller U. 2009. Drought stress effects on Rubisco in wheat: changes in the Rubisco large subunit. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(6): 11–29. <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0331-2>
- Deshmukh R.K., Sonah H., Bélanger R.R., 2016. Plant Aquaporins: genome-wide identification, transcriptomics, proteomics, and advanced analytical tools. *Frontiers in Plant Science*, 7: 18–96. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01896>
- Ding L., Lu Z., Gao L., Guo S., Shen Q. 2018. Is nitrogen a key determinant of water transport and photosynthesis in higher plants upon drought stress? *Frontiers in Plant Science*, 9: 1143 <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01143>
- Ehlert C., Maurel C., Tardieu F., Simonneau T. 2009. Aquaporin-mediated reduction in maize root hydraulic conductivity impacts cell turgor and leaf elongation even without changing transpiration. *Plant Physiology*, 150(2): 1093–1104. <https://doi.org/10.1104/pp.108.131458>
- Fetter K., Van Wilder V., Moshelion M., Chaumont F. 2004. Interactions between plasma membrane aquaporins modulate their water channel activity. *Plant Cell*, 16(1): 215–228. <https://doi.org/10.1105/tpc.017194>
- Flexas J., Ribas-Carbó M., Hanson D.T., Bota J., Otto B., Cifre J., McDowell N., Medrano H., Kaldenhoff R. 2006. Tobacco aquaporin *NtAQPI* is involved in mesophyll conductance to CO₂ *in vivo*. *Plant Journal*, 48(3): 427–439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2006.02879.x>
- Forrest K. L., Bhavé M. 2008. The TIP and PIP aquaporins in wheat form a large and diverse family with unique gene structures and functionally important features. *Functional and Integrative Genomics*, 8(2): 115–133. <https://doi.org/10.1007/s10142-007-0065-4>
- Galmés J., Pou A., Alsina M.M., Tomas M., Medrano H., Flexas J. 2007. Aquaporin expression in response to different water stress intensities and recovery in Richter-110 (*Vitis* sp.): relationship with ecophysiological status. *Planta*, 226(3): 671–681. <https://doi.org/10.1007/s00425-007-0515-1>
- Gambetta G.A., Knipfer T., Fricke W., McElrone A.J. 2017. Aquaporins and root water uptake. In: Chaumont F., Tyerman S. (Eds.), *Plant Aquaporins, From Transport to Signaling*. Cham: Springer, pp. 133–154. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-49395-4>
- Gao Z., He X., Zhao B., Zhou C., Liang Y., Ge R., Shen Y., Huang Z. 2010. Overexpressing a putative aquaporin gene from wheat, *TaNIP*, enhances salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiology*, 51(5): 767–775. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq036>
- Gronidin A., Mauleon R., Vadez V., Henry A. 2016. Root aquaporins contribute to whole plant water fluxes under drought stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant, Cell & Environment*, 39(2): 347–365. <https://doi.org/10.1111/pce.12616>
- Hachez C., Zelazny E., Chaumont F. 2006. Modulating the expression of aquaporin genes in planta: a key to understand their physiological functions? *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*, 1758(8): 1142–1156. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2006.02.017>
- Hachez C., Heinen R.B., Draye X., Chaumont F. 2008. The expression pattern of plasma membrane aquaporins in maize leaf highlights their role in hydraulic regulation. *Plant Molecular Biology*, 68(4–5): 337–353. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9373-x>
- Heinen R.B., Ye Q., Chaumont F. 2009. Role of aquaporins in leaf physiology. *Journal of Experimental Botany*, 60(11): 2971–2985. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp171>
- Horie T., Kaneko T., Sugimoto G., Sasano S., Panda S.K., Shibasaki M., Katsuhara M. 2011. Mechanisms of water transport mediated by PIP aquaporins and their regulation via phosphorylation events under salinity stress in barley roots. *Plant Cell Physiology*, 52(4): 663–675. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr027>
- Hub J.S., Grubmüller H., de Groot B.L. 2009. Dynamics and energetics of permeation through aquaporins. What do we learn from molecular dynamics simulations? In: Beitz E. (Ed.). *Aquaporins (Series Handbook of Experimental Pharmacology, vol. 190)*. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 57–76. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-79885-9>
- Ishibashi K. 2006. Aquaporin superfamily with unusual npa boxes: S-aquaporins (superfamily, sip-like and subcellular-aquaporins). *Cellular and Molecular Biology (Noisy-le-Grand, France)*, 52(7): 20–27. PMID: 17543217
- Jang J.Y., Kim D.G., Kim Y.O., Kim J.S., Kang H. 2004. An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology*, 54(5): 713–725. <https://doi.org/10.1023/B:PLAN.0000040900.61345.a6>
- Jang J.Y., Lee S.H., Rhee J.Y., Chung G.C., Ahn S.J., Kang H. 2007. Transgenic *Arabidopsis* and tobacco plants overexpressing an aquaporin respond differently to various abiotic stresses. *Plant Molecular Biology*, 64: 621–632. <https://doi.org/10.1007/s11103-007-9181-8>

- Jarzyński K.M., Jasiński M. 2014. Membrane transporters and drought resistance – a complex issue. *Frontiers in Plant Science*, 5: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00687>
- Johanson U., Karlsson M., Johansson I., Gustavsson S., Sjövall S., Fraysse L., Weig A.R., Kjellbom P. 2001. 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 Physiology*, 126(4): 1358–1369. <https://doi.org/10.1104/pp.126.4.1358>
- Khan K., Agarwal P., Shanware A., Sane V.A. 2015. Heterologous expression of two *Jatropha* aquaporins imparts drought and salt tolerance and improves seed viability in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*, 10(6): e0128866. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128866>
- Kirscht A., Kaptan S.S., Bienert G.P., Chaumont F., Nissen P., de Groot B.L., Kjellbom P., Gourdon P., Johanson U. 2016. Crystal structure of an ammonia-permeable aquaporin. *PLoS Biology*, 14(3): e1002411. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002411>
- Knipfer T., Besse M., Verdeil J.L., Fricke W. 2011. Aquaporin-facilitated water uptake in barley (*Hordeum vulgare* L.) roots. *Journal of Experimental Botany*, 62(12): 4115–4126. <https://doi.org/10.1093/jxb/err075>
- Kong W., Shaozong Y., Yulu W., Mohammed B., Xiaopeng F. 2017. Genome-wide identification and characterization of aquaporin gene family in *Beta vulgaris*. *PeerJ*, 5(333): e3747. <https://doi.org/10.7717/peerj.3747>
- Kumar D. 2021. Transcriptional insights into sugarcane aquaporin genes under water deficit conditions. *Plant Cell Report*: 1–12. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-185344/v1>
- Li G., Santoni V., Maurel C. 2014. Plant aquaporins: roles in plant physiology. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1840(5): 1574–1582. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2013.11.004>
- Li D., Wu, Y., Ruan X., Li B., Zhu L., Wang H., Li X. 2009. Expressions of three cotton genes encoding the PIP proteins are regulated in root development and in response to stresses. *Plant Cell Reports*, 28(2): 291–300. <https://doi.org/10.1007/s00299-008-0626-6>
- Li J., Cai W. 2015. A ginseng *PgTIP1* gene whose protein biological activity related to Ser128 residue confers faster growth and enhanced salt stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Science: an International Journal of Experimental Plant Biology*, 234: 74–85. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.02.001>
- Lian H.-L., Yu X., Ye Q., Ding X.-S., Kitagawa Y., Kwak S.-S., Su W.-A., Tang Z.-C. 2004. The role of aquaporin RWC3 in drought avoidance in rice. *Plant Cell Physiology*, 45(4): 481–489. <https://doi.org/10.1093/pcp/pch058>
- Liu L.H., Ludewig U., Gassert B., Frommer W.B., von Wire'n N. 2003. Urea transport by nitrogen-regulated tonoplast intrinsic proteins in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 133(3): 1220–1228. <https://doi.org/10.1104/pp.103.027409>
- Liu Q., Wang H., Zhang Z., Wu J., Feng Y., Zhu Z. 2009. Divergence in function and expression of the NOD26-like intrinsic proteins in plants. *BMC Genomics*, 10(1): 313. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-313>
- Liu Z., Xin M., Qin J., Peng H., Ni Z., Yao Y., Sun Q. 2015. Temporal transcriptome profiling reveals expression partitioning of homeologous genes contributing to heat and drought acclimation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology*, 15(1): 152. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0511-8>
- Ma J.F., Yamaji N. 2008. Functions and transport of silicon in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 65(19): 3049–3057. <https://doi.org/10.1007/s00018-008-7580-x>
- Maeshima M. 2001. Tonoplast transporters: organization and function. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52(1): 469–497. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.52.1.469>
- Mahdieh M., Mostajeran A., Horie T., Katsuhara M. 2008. Drought stress alters water relations and expression of PIP-type aquaporin genes in *Nicotiana tabacum* plants. *Plant Cell Physiology*, 49(5): 801–813. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcn054>
- Martinez-Ballesta M., Carvajal M. 2014. New challenges in plant aquaporin biotechnology. *Plant Science: an International Journal of Experimental Plant Biology*, 217–218: 71–77. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.12.006>
- Martins C.D.P.S., Pedrosa A.M., Du D., Gonçalves L.P., Yu Q., Gmitter F.G., Costa M.G.C. 2015. Genome-wide characterization and expression analysis of major intrinsic proteins during abiotic and biotic stresses in sweet orange (*Citrus sinensis* L. Osb.). *PLoS One*, 10(9): e0138786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138786>
- Martre P., Morillon R., Barrieu F., North G.B., Nobel P.S., Chrispeels M.J. 2002. Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit. *Plant Physiology*, 130: 2101–2110. <https://doi.org/10.1104/pp.009019>
- Maurel C., Verdoucq L., Luu D.-T., Santoni V. 2008. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 595–624. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092734>
- Maurel C., Boursiac Y., Luu D.T., Santoni V., Shahzad Z., Verdoucq L. 2015. Aquaporins in plants. *Physiological Reviews*, 95(4): 1321–1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
- Mitani-Ueno N., Yamaji N., Zhao F.J., Ma J.F. 2011. The aromatic/arginine selectivity filter of NIP aquaporins plays a critical role in substrate selectivity for silicon, boron, and arsenic. *Journal of Experimental Botany*, 62(12): 4391–4398. <https://doi.org/10.1093/jxb/err158>
- Molina C., Rotter B.R., Horres R., Udupa S.M., Besser B., Bellarmino L., Baum M., Matsumura H., Terauchi R., Kahl G., Winter P. 2008. SuperSAGE: the drought stress-responsive transcriptome of chickpea roots. *BMC Genomics*, 9: 553. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-553>
- Morgun V.V., Kiriziy D.A., Shadchina T.M. 2010. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*, 42(1): 3–22. [Моргун В.В., Киризи́й Д.А., Шадчина Т.М. 2010. Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата. *Физиология и биохимия*

- культурных растений, 42(1): 3–22]. Available at: <http://dspace.nbuiv.gov.ua/handle/123456789/66260>
- Morillon R., Maarten J., Chrispeels D. 2001. The role of ABA and the transpiration stream in the regulation of the osmotic water permeability of leaf cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 98(24): 14138–14143. <https://doi.org/10.1073/pnas.231471998>
- Muto Y., Segami S., Hayashi H., Sakurai J., Murai-Hatano M., Hattori Y., Ashikari M., Maeshima M. 2011. Vacuolar proton pumps and aquaporins involved in rapid internode elongation of deep water rice. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 75(1): 114–122. <https://doi.org/10.1271/bbb.100615>
- Obroucheva N.V., Sinkevich I.A. 2010. *Russian Journal of Plant Physiology*, 57(2): 153–165. [Обручева Н.В., Синькевич И.А. 2010. Аквапорины и рост клеток. *Физиология растений*, 57(2): 153–165]. <https://doi.org/10.1134/S1021443710020019>
- Ovrukska I.I., Kordyum E.L. 2019. *PIP 2; 1* aquaporin gene expression in maize hybrids different for drought tolerance to water deficit. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 5: 97–101. <http://dspace.nbuiv.gov.ua/handle/123456789/158112>
- Park W., Scheffler B.E., Bauer P.J., Campbell B.T. 2010. Identification of the family of aquaporin genes and their expression in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *BMC Plant Biology*, 10: 142. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-142>
- Peng Y., Lin W., Cai W., Arora R. 2007. Overexpression of a *Panax ginseng* tonoplast aquaporin alters salt tolerance, drought tolerance and cold acclimation ability in transgenic *Arabidopsis* plants. *Planta*, 226(3): 729–740. <https://doi.org/10.1007/s00425-007-0520-4>
- Perrone I., Gambino G., Chitarra W., Vitali M., Pagliarani C., Riccomagno N., Balestrini R., Kaldenhoff R., Uehlein N., Gribaudo I., Schubert A., Lovisolo C. 2012. The grapevine root-specific aquaporin *VvPIP 2; 4 N* controls root hydraulic conductance and leaf gas exchange under well-watered conditions but not under water stress. *Plant Physiology*, 160(2): 965–977. <https://doi.org/10.1104/pp.112.203455>
- Preston G.M., Carroll T.P., Guggino W.B., Agre P. 1992. Appearance of water channels in *Xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein. *Science*, 256: 385–387. <https://doi.org/10.1126/science.256.5055.385>
- Pou A., Hipolito M., Jaume F., Stephen D.T. 2013. A putative role for *TIP* and *PIP* aquaporins in dynamics of leaf hydraulic and stomatal conductances in grapevine under water stress and rewetting. *Plant, Cell and Environment*, 36(4): 828–843. <https://doi.org/10.1111/pce.12019>
- Prado K., Maurel C. 2013. Regulation of leaf hydraulics: from molecular to whole plant levels. *Frontiers in Plant Science*, 4: 255. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00255>
- Reddy K.S., Sekhar K.M., Reddy A.R. 2017. Genotypic variation in tolerance to drought stress is highly coordinated with hydraulic conductivity–photosynthesis interplay and aquaporin expression in field-grown mulberry (*Morus* spp.). *Tree Physiology*, 37(7): 926–937. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx051>
- Regon P., Panda P., Kshetrimayum E., Panda S.K. 2014. Genome-wide comparative analysis of tonoplast intrinsic protein (*TIP*) genes in plants. *Functional & Integrative Genomics*, 14(4): 617–629. <https://doi.org/10.1007/s10142-014-0389-9>
- Rizhsky L., Liang H., Shuman J., Shulaev V., Davletova S., Mittler R. 2004. When defense pathways collide. The response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiology*, 134(4): 1683–1696. <https://doi.org/10.1104/pp.103.033431>
- Rodrigues M.I., Bravo J.P., Sasaki F.T., Severino F.E., Maia I.G. 2013. The tonoplast intrinsic aquaporin (*TIP*) subfamily of *Eucalyptus grandis*: characterization of *EgTIP2*, a root-specific and osmotic stress-responsive gene. *Plant Science*, 213: 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.09.005>
- Ruiz-Lozano J.M., del Mar Alguacil M., B'árzana G., Vernieri P., Aroca R. 2009. Exogenous ABA accentuates the differences in root hydraulic properties between mycorrhizal and non mycorrhizal maize plants through regulation of *PIP* aquaporins. *Plant Molecular Biology*, 70(5): 565–579. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9492-z>
- Sade N., Vinocur B.J., Diber A., Shatil A., Ronen G., Nissan H., Wallach R., Karchi H., Moshelion M. 2009. Improving plant stress tolerance and yield production: is the tonoplast aquaporin *SlTIP2; 2* a key to isohydric to anisohydric conversion? *The New Phytologist*, 181(3): 651–661. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02689.x>
- Sahitya U. L., Krishna M. S. R., Suneetha P. 2019. Integrated approaches to study the drought tolerance mechanism in hot pepper (*Capsicum annum* L.). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 25(3): 637–647. <https://doi.org/10.1007/s12298-019-00655-7>
- Santos A.B., Mazzafera P. 2013. Aquaporins and the control of the water status in coffee plants. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 25(2): 79–93. <https://doi.org/10.1590/S2197-00252013000200001>
- Secchi F., Pagliarani C., Zwieniecki M.A. 2017. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. *Plant, Cell and Environment*, 40(6): 858–871. <https://doi.org/10.1111/pce.12831>
- Shekoofa A., Sinclair T.R. 2018. Aquaporin activity to improve crop drought tolerance. *Cells*, 7(9): 123. <https://doi.org/10.3390/cells7090123>
- Siefritz F., Biela A., Eckert M., Otto B., Uehlein N., Kaldenhoff R. 2001. The tobacco plasma membrane aquaporin *NtAQPI*. *Journal of Experimental Botany*, 52(363): 1953–1957. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.363.1953>
- Siefritz F., Tyree M.T., Lovisolo C., Schubert A., Kaldenhoff R. 2002. *PIP1* plasma membrane aquaporins in tobacco: from cellular effects to function in plants. *Plant Cell*, 14(4): 869–876. <https://doi.org/10.1105/tpc.000901>
- Siemens J., Zwiazek J. 2004. Changes in root water flow properties of solution culture grown trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings under different intensities

- of water-deficit stress. *Physiologia Plantarum*, 121(1): 44–49. <https://doi.org/10.1111/j.0031-9317.2004.00291.x>
- Silva M.D., Silva R.L.O., Ferreira-Neto J.R.C., Guimarães A.C.R., Veiga D.T., Chabregas S.M., Burnquist W.L., Kahl G., Benko-Iseppon A.M., Kido E.A. 2013. Expression analysis of sugarcane aquaporin genes under water deficit. *Journal of Nucleic Acids*, 2013: 1–14. <https://doi.org/10.1155/2013/763945>
- Sreedharan S., Shekhawat U.K.S., Ganapathi T.R. 2013. Transgenic banana plants overexpressing a native plasma membrane aquaporin *MusaPIP1; 2* display high tolerance levels to different abiotic stresses. *Plant Biotechnology Journal*, 11(8): 942–952. <https://doi.org/10.1111/pbi.12086>
- Sutka M. R., Manzur M.E., Vitali V.A., Micheletto S., Amodeo G. 2016. Evidence for the involvement of hydraulic root or shoot adjustments as mechanisms underlying water deficit tolerance in two *Sorghum bicolor* genotypes. *Journal of Plant Physiology*, 192: 13–20. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.01.002>
- Uehlein N., Sperling H., Heckwolf M., Kaldenhoff R. 2012. The *Arabidopsis* aquaporin *PIP1; 2* rules cellular CO₂ uptake. *Plant Cell Environment*, 35(6): 1077–1083. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02473.x>
- Vandeleur R.K., Mayo G., Shelden M.C., Gilliam M., Kaiser B.N., Tyerman S.D. 2009. 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 Physiology*, 149(1): 445–460. <https://doi.org/10.1104/pp.108.128645>
- Venkatesh J., Yu J.-W., Park S.W. 2013. Genome-wide analysis and expression profiling of the *Solanum tuberosum* aquaporins. *Plant Physiology and Biochemistry*, 73: 392–404. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.025>
- Wang L.L., Chen A.P., Zhong N.Q., Liu N., Wu X.M., Wang F., Yang C.L., Romero M.F., Xia G.X. 2013. The *Thellungiella salsuginea* tonoplast aquaporin *TsTIP1; 2* functions in protection against multiple abiotic stresses. *Plant and Cell Physiology*, 55(1): 148–161. <https://doi.org/10.1093/pcp/pct166>
- Wang C., Hu H., Qin X., Zeise B., Xu D., Rappel W.J., Boron W.F., Schroeder J.I. 2016. Reconstitution of CO₂ regulation of SLAC1 anion channel and function of CO₂-permeable *PIP 2; 1* aquaporin as CARBONIC ANHYDRASE 4 interactor. *Plant Cell*, 28(2): 568–582. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00637>
- Xu Y., Hu W., Liu J., Zhang J., Jia C., Miao H., Xu B., Jin Z. 2014. A banana aquaporin gene, *MaPIP1; 1*, is involved in tolerance to drought and salt stresses. *BMC Plant Biology*, 14: 59. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-59>
- Yu Q.J., Hu Y.L., Li J.F., Wu Q., Lin Z.P. 2005. Sense and antisense expression of plasma membrane aquaporin *BnPIP1* from *Brassica napus* in tobacco and its effect on plant drought resistance. *Plant Science*, 169(4): 647–656. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.04.013>
- Yu G., Li J., Sun X., Zhang X., Liu J., Pan H. 2015. Overexpression of *AcNIP5; 1*, a novel nodulin-like intrinsic protein from halophyte *Atriplex canescens*, enhances sensitivity to salinity and improves drought tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology Reporter*, 33(6): 1–12. <https://doi.org/10.1007/s11105-015-0881-y>
- Zhu J.K. 2016. Abiotic stress signalling and responses in plants. *Cell*, 167(2): 313–324. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>
- Zhuang L., Liu M., Yuan X., Yang Z., Huang B., Burgess P., Jespersen D., Keough J. 2015. Physiological effects of aquaporin in regulating drought tolerance through overexpressing of *Festuca arundinacea* aquaporin gene *FaPIP2; 1*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 140(5): 404–412. <https://doi.org/10.21273/JASHS.140.5.404>
- Zwiazek J.J., Xu H., Tan X., Navarro-Rodenas A., Morte A. 2017. Significance of oxygen transport through aquaporins. *Scientific Reports*, 7: 40411. <https://doi.org/10.1038/srep40411>

Рекомендує до друку І.В. Косаківська

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

Реферат. Проникність плазмолемі є інтегральним показником функціонального стану рослинних клітин за дії стресу. У формуванні реакції-відповіді на посуху задіяні аквапорини (aquaporins, AQP), спеціалізовані трансмембранні білки, що утворюють водні канали та відіграють важливу роль в адаптації рослин до несприятливих умов і, зокрема, до нестачі або надлишку води. Основна функція AQP – полегшити рух води крізь клітинні мембрани і підтримати водний гомеостаз клітин. За стресових умов спостерігається як підвищення, так і зниження експресії окремих генів аквапоринів. Аналіз отриманих результатів виявив розбіжності в експресії генів AQP у стійких і чутливих генотипів рослин. Виявилось, що аквапорини в різних за стресостійкістю сортів одного виду по-різному реагують на посуху. В статті наведені короткі відомості про історію відкриття аквапоринів, структуру та функції цих білків, узагальнені новітні відомості щодо ролі аквапоринів у регуляції метаболізму та формуванні реакції-відповіді рослин на дію стресорів, окрема увага зосереджена на участі аквапоринів у захисті від посухи. Відкриття і вивчення AQP розширює можливості використання методів генної інженерії для селекції рослин, зокрема більш стійких до дії посухи та засолення ґрунту, а також для підвищення їхньої продуктивності. Використання аквапоринів у біотехнологіях для поліпшення стійкості до посухи різних видів є досить перспективним.

Ключові слова: аквапорини, водний стрес, експресія генів, посуха, стійкі та чутливі генотипи рослин