

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen637037>

Обзорная статья



Роль транспортирующих воду аквапоринов подсемейств PIP и TIP в онтогенезе растений и адаптации к стрессовым факторам

Г.В. Данелия, В.В. Емельянов, М.Ф. Шишова

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

АННОТАЦИЯ

В обзоре приведен анализ современных представлений о многообразии аквапоринов у покрытосеменных растений. Рассмотрено их строение, кодирование и разнообразие путей регуляции. Особое внимание уделено аквапоринам, ответственным за транспорт воды. Приведены данные об участии различных изоформ аквапоринов в адаптации растений к абиотическим факторам, вызывающим гидратацию и дегидратацию. Достаточно подробно рассмотрены данные об участии аквапоринов в процессах роста и развития растений от прорастания до формирования семян. Представленные в обзоре данные указывают на основные направления исследований по расшифровке механизмов регуляции работы аквапоринов, основная функция которых заключается в трансмембранном переносе воды. Отмечено особое значение уже начатых исследований на системном транскриптомном и протеомном уровнях. Они позволят выявить специфичность изоформ аквапоринов, участвующих в развитии адаптационного ответа или на различных этапах развития растений.

Ключевые слова: аквапорины; адаптация; стресс; рост; развитие.

Как цитировать

Данелия Г.В., Емельянов В.В., Шишова М.Ф. Роль транспортирующих воду аквапоринов подсемейств PIP и TIP в онтогенезе растений и адаптации к стрессовым факторам // Экологическая генетика. 2024. Т. 22. № 4. С. 343–368. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen637037>

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen637037>

Review Article

The role of water-transporting aquaporins of the PIP and TIP subfamilies in plant development and adaptation to stress factors

Georgii V. Daneliia, Vladislav V. Yemelyanov, Maria F. Shishova

Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

ABSTRACT

The comparative analyses of current knowledge of the diversity of aquaporins in angiosperms are presented in the review. Their structure, coding, and diversity of regulatory pathways are considered. Special attention is paid to aquaporins responsible for water transport. Data on the participation of various aquaporins in plant adaptation to abiotic factors causing hydration and dehydration are presented. The participation of aquaporins in the processes of plant growth and development from germination to seed formation are considered in sufficient detail. The data presented in the review indicate the main directions of further research important for elucidation of the mechanisms involved in regulation of aquaporins, mainly responsive for transmembrane water transport. The special significance of the studies at the omics level — transcriptomic and proteomic is noted. They will allow identifying the specificity of aquaporin isoforms involved in the development of the adaptive response or at different stages of plant development.

Keywords: aquaporins; adaptation; stress; growth; development.

To cite this article

Daneliia GV, Yemelyanov VV, Shishova MF. The role of water-transporting aquaporins of the PIP and TIP subfamilies in plant development and adaptation to stress factors. *Ecological genetics*. 2024;22(4):343–368. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen637037>

Received: 15.10.2024

Accepted: 07.11.2024

Published online: 30.12.2024

ВВЕДЕНИЕ

Основопологающее свойство живых клеток состоит в создании и активном поддержании градиентов ионов и водорастворимых биологически активных соединений между внутренним содержимым и окружающей средой. Реализация этого свойства тесно связана с избирательной проницаемостью для большого числа соединений, ионов и воды, что обусловлено свойствами биологических мембран. Исследование механизмов транспорта воды имеет особое значение в связи с тем, что вне- и внутриклеточные среды являются водными. Биологические мембраны представляют собой липидный бислой и обладают собственной пассивной проницаемостью для воды. Использование различных моделей показало, что интенсивность пассивного потока H_2O может меняться в диапазоне $5-15 \times 10^{-3}$ см/с в зависимости от липидного состава мембраны, асимметричности липидного бислоя и др. [1–3]. Однако жизнедеятельность любой клетки тесно связана с изменениями интенсивности потоков воды через мембраны (в том числе резким усилением), необходимыми для осморегуляции, которые невозможно полностью объяснить пассивной проницаемостью липидного бислоя.

Аквапорины — обширное семейство мембранных транспортных белков, функционирующих как селективные каналы для транспорта воды, а также некоторых других молекул, в том числе газов, через клеточные мембраны по градиенту концентрации в обоих направлениях [4]. Они характеризуются высокой скоростью транспорта, превосходящей таковую у многих других транспортеров, включая ионные каналы. В ряде случаев скорость транспорта может достигать более миллиарда молекул воды в секунду [5]. Аквапорины относят к высококонсервативному семейству MIP (major intrinsic proteins, основные внутренние белки), представители которого обнаружены у всех живых организмов, кроме термофильных архей и ряда бактерий [6].

Наибольшее разнообразие аквапоринов характерно для зеленых растений (*Viridiplantae*), особенно для высших растений (*Embryophyta*). Считается, что *Embryophyta* характеризуются наибольшим числом изоформ аквапоринов в результате произошедшей в ходе эволюции этого таксона полиплоидизации [7]. Значение этого феномена подтверждается тем, что по крайней мере 35 % существующих видов цветковых являются недавними полиплоидами [8, 9]. Последующее сохранение такого большого числа генов, кодирующих эти транспортеры, обусловлено необходимостью эффективно регулировать водный гомеостаз в изменяющихся условиях окружающей среды при прикрепленном образе жизни [6, 10]. В геноме арабидопсиса обнаружено 35 генов, кодирующих аквапорины, у риса — 33, у апельсина — 34, у кукурузы и сорго — по 41, у томата — 47, у банана — 50, у тополя — 55, у сои — 66, у хлопчатника — 71, у рапса — 120 [6, 11, 12].

В последние годы накоплено большое число данных о физиологическом значении аквапоринов не только в ходе развития, но и в процессе адаптации к стрессовым факторам [10, 13–16]. Однако представления о механизмах такового еще весьма ограничены. Данный обзор нацелен на сравнительный анализ основных механизмов вовлечения аквапоринов в процессы развития и адаптации к ряду абиотических стрессовых факторов. Особое внимание уделено сравнению адаптации к дегидрированию и реализации процессов роста.

ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ АКВАПОРИНОВ

Еще в 1953 г. было выдвинуто предположение, что в биологических мембранах существуют специализированные поры для транспорта воды [17], но лишь через 17 лет данное предположение было подтверждено экспериментально с использованием эритроцитов человека [18]. В 1988 г. был выделен, очищен и частично охарактеризован белок с молекулярной массой 28 кДа из эритроцитов и почечных канальцев (CHIP28, AQP1) [19]. Гены этих белков были клонированы, а их транспортная функция была доказана посредством гетерологичной экспрессии соответствующих генов в ооцитах *Xenopus* [20, 21]. В растениях первый представитель аквапоринов Nodulin-26 (GmNOD26) был обнаружен в ризобияльных клубеньках сои [22]. С тех пор исследования растительных аквапоринов позволили достаточно детально охарактеризовать большое число этих мембранных транспортеров и существенно расширить представления о водном режиме.

В растениях, включая водоросли и высшие растения, в том числе мхи, плауны, двудольные и однодольные, выделяют до 8 подсемейств аквапоринов: белки плазматической мембраны (plasma membrane intrinsic proteins, PIPs); белки тонопласта (tonoplast intrinsic proteins, TIPs); нодулин-26-подобные мембранные белки (NOD26-like intrinsic proteins, NIPs); малые основные интегральные белки (small basic intrinsic proteins, SIPs); неохарактеризованные интегральные белки (uncharacterized X intrinsic proteins, XIPs); большие интегральные белки (large intrinsic proteins, LIPs); GlpF-подобные интегральные мембранные белки (GlpF-like intrinsic proteins, GIPs); гибридные интегральные мембранные белки (hybrid intrinsic proteins, HIPs) [10, 23]. Белки последних двух групп встречаются только у прокариотов и некоторых низших растений и были полностью утрачены у семенных растений, причем число изоформ в этих группах невелико (1–3). У зеленых водорослей были выявлены гомологи семейств PIP и GIP, отнесенные к подклассам MIP A-E [14]. На основании данных анализа 82 растений (суммарное содержание анализируемых изоформ аквапоринов составило 5200) самой многочисленной по числу изоформ считается подсемейство PIPs (1807 изоформ). Близкими по разнообразию изоформ являются подсемейства TIPs и NIPs [24].

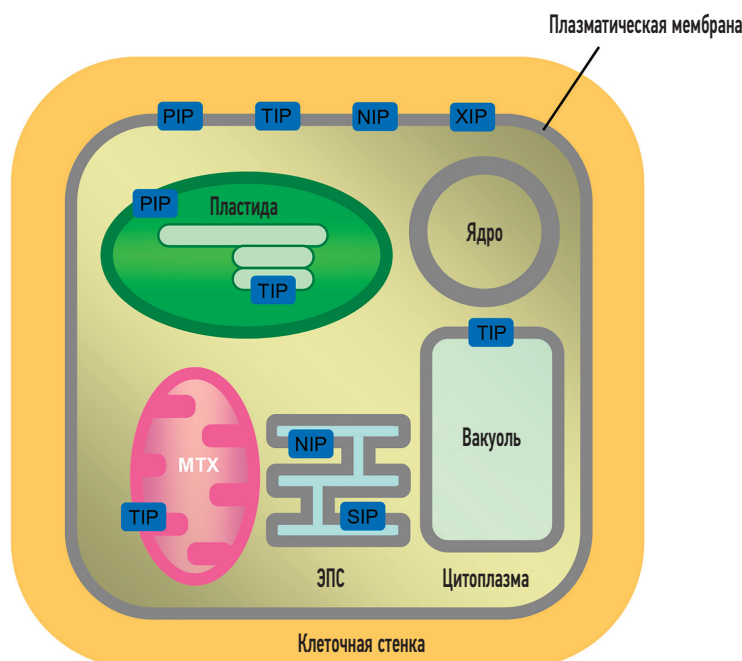


Рис. 1. Клеточная локализация аквапоринов. PIP-, TIP-, NIP- и XIP-аквапорины локализуются преимущественно в плазматической мембране и присутствуют на всей поверхности клетки. SIP-аквапорины и некоторые NIP-аквапорины были обнаружены в мембране эндоплазматической сети (ЭПС). TIP-аквапорины локализуются в тонопласте — мембране вакуоли. Было предсказано, что некоторые PIP- и TIP-аквапорины локализуются во внутренней мембране хлоропласта и мембране тилакоидов. Ряд представителей TIP-аквапоринов выявлен в мембранах митохондрий (МТХ)

Fig. 1. Cellular localization of aquaporins. PIP, TIP, NIP, and XIP aquaporins are localized primarily in the plasma membrane and are present on the entire cell surface. SIP aquaporins and some NIP aquaporins were found in the endoplasmic reticulum (ЭПС) membrane. TIP aquaporins are localized in the tonoplast, the vacuole membrane. Some PIP and TIP aquaporins were predicted to be localized in the inner chloroplast membrane and the thylakoid membrane. A number of TIP aquaporins were found in mitochondrial (МТХ) membranes

Общая схема внутриклеточной локализации аквапоринов у растений представлена на рис. 1. Следует отметить, что представители разных семейств могут быть идентифицированы или предсказана их локализация в других клеточных мембранах независимо от первичной локализации. Вопреки существовавшей точке зрения об отсутствии аквапоринов в составе мембран митохондрий [14], последние данные протеомного анализа позволили идентифицировать эти белки, предположительно относящиеся к подсемейству TIPs [25, 26].

Приведенная схема представляется неокончательной еще и в связи с тем, что распределение аквапоринов в клеточных мембранах может различаться в клетках различных тканей побега и корня, а также в зависимости от стадии развития растительного организма и воздействия на растение стрессовых факторов [24, 27]. Этот феномен достаточно хорошо известен на примере локализации и внутриклеточного перераспределения представителей подсемейств PIP- и TIP-аквапоринов.

СТРУКТУРА И ТРАНСПОРТНЫЕ СВОЙСТВА АКВАПОРИНОВ

Аквапорины, как и все представители суперсемейства MIP, имеют следующие структурные особенности (рис. 2):

- наличие 6 трансмембранных альфа-спиральных доменов [6];
- локализация N- и C-концов в цитозоле;
- наличие 5 петель, соединяющих трансмембранные домены (A–E: причем, A, C, и E — обращены наружу, B и D — обращены в цитозоль).

Предполагают, что классическая структура аквапоринов (6 трансмембранных доменов) появилась в результате тандемной внутригенной дупликации кодирования белка с тремя трансмембранными доменами, который, возможно, функционировал как гомодимер [10].

Четыре мономера аквапоринов собираются с образованием гомо- или гетеротетрамерных комплексов [4]. Каждый мономер комплекса функционирует как независимый водный канал, активность которого определяется его аминокислотным составом, взаимодействием с соседними мономерами, посттрансляционной модификацией и действием различных сигнальных молекул [10, 27]. Две консервативные петли (цитоплазматическая петля B и наружная петля E) содержат в своем составе NPA-мотив (Asn-Pro-Ala), чрезвычайно важный для выполнения аквапоринами их функций. Именно он определяет проницаемость транспортера для субстрата, в том числе для воды [4]. Петли B и E формируют полуспирали, которые направлены внутрь мембраны и сближаются в середине с образованием поры. В точке их сближения

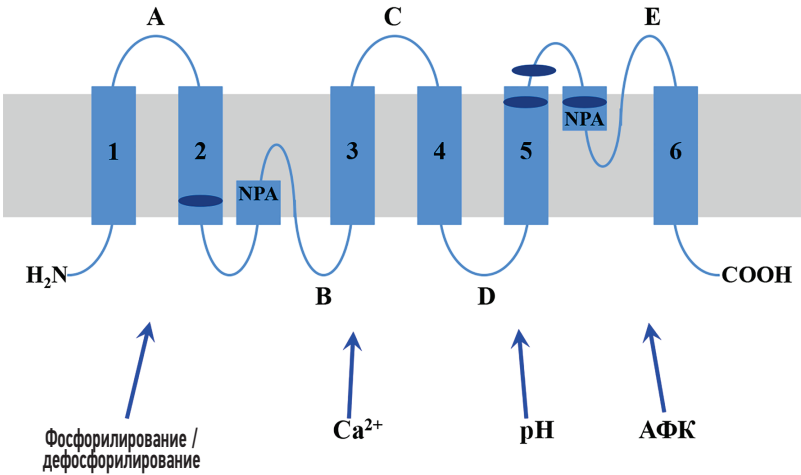


Рис. 2. Структура аквапорина растений. Трансмембранные домены (1–6), петли (A–E), мотивы NPA (Asn-Pro-Ala) находятся в петлях В и Е. Посттрансляционная модификация возможна в результате изменения фосфорилирования, зависит от pH, ионов Ca²⁺, а также присутствия активных форм кислорода (АФК). Темный эллипс — ароматический/аргининовый фильтр — ar/R filter (по: [4], с изменениями)

Fig. 2. The structure of plant aquaporin. Transmembrane domains (1–6), loops (A–E), NPA (Asn-Pro-Ala) motifs are located in loops B and E. Posttranslational modification is possible as a result of changes in phosphorylation, depends on pH, Ca²⁺ ions, and the presence of reactive oxygen species (АФК). Dark ellipse — aromatic/arginine filter — ar/R filter (from [4], with alterations)

Таблица 1. Транспортные функции подсемейств аквапоринов покрытосеменных растений

Table 1. Transport functions of aquaporin subfamilies in angiosperms

Подсемейство аквапоринов	Транспортная специфичность по [10]
PIP (plasma membrane intrinsic proteins)	Транспорт воды, перекиси водорода, углекислого газа (разные функции у разных представителей подсемейства)
TIP (tonoplast intrinsic proteins)	Транспорт воды, перекиси водорода, аммония, мочевины
NIP (Nodulin26-like intrinsic proteins)	Проницаемы для большого числа субстратов, включая как полезные, так и токсичные металлоиды, но слабо проницаемы для воды (разные функции у разных представителей подсемейства)
SIP (small basic intrinsic proteins)	Слабо проницаемы для воды
XIPs (uncharacterized/X intrinsic proteins)	Слабо проницаемы для воды

и расположены 2 NPA-мотива, которые, вместе с четырьмя аминокислотными (АК) остатками, расположенными на апопластной стороне второй (Phe81) и пятой (His210) трансмембранных спиралей и в пределах петли Е (Thr, Arg; известной как ароматический/аргининовый фильтр — ar/R filter), участвуют в определении субстратной специфичности поры [10]. Еще одной характерной особенностью аквапоринов являются AEF- (Ala-Glu-Phe) или AEFXHT- (Ala-Glu-Phe – любая АК – любая АК-Thr) мотивы в N-концевом домене [6].

Приведенные данные свидетельствуют о сложной структуре канала, которая определяет его проницаемость. Несмотря на то что изначально аквапорины были охарактеризованы как транспортеры воды, это свойство проявляется не у всех групп растительных аквапоринов. Более того, внутри одного подсемейства могут наблюдаться различия в проницаемости для различных субстратов, как это было показано для PIP- [10], TIP- и NIP-аквапоринов [28]

и даже для SIP- [29] и XIP-аквапоринов [30]. Особенности транспортной функции аквапоринов покрытосеменных представлены в табл. 1.

Для определения транспортных свойств аквапоринов в отношении тех или иных субстратов применяют следующие модельные системы: (1) изолированные ткани (например, листовые диски); (2) протопласты; (3) мембранные везикулярные фракции, выделенные из клеток растений дикого типа или трансгенных растений с рекомбинантными аквапоринами; (4) ооциты шпорцевой лягушки *Xenopus*; (5) дрожжевые клетки; (6) липосомы с очищенными и встроенными в них белками-аквапоринами (протеолипосомы) или плоские липидные бислои [10, 31]. Однако данные, полученные для одного и того же белка в разных модельных системах, могут различаться [32], поэтому переносить результаты, полученные на протеолипосомах, ооцитах или дрожжах, на условия *in planta* следует с осторожностью.

КОДИРОВАНИЕ АКВАПОРИНОВ
У РАЗНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Как уже было сказано выше, *Viridiplantae* отличаются большим количеством генов, кодирующих аквапорины. В табл. 2 представлен ряд примеров кодирования аквапоринов пяти основных подсемейств у разных видов высших растений. Можно видеть, что число генов, кодирующих аквапорины, может в значительной степени отличаться даже у близкородственных видов. Обращает на себя внимание наличие 120 генов у рапса по сравнению с 35 генами у арабидопсиса. Как уже было сказано, предполагают, что такое увеличение числа генов является результатом полногеномной дупликации в ходе эволюции [11, 33].

Полагают, что PIP-аквапорины дивергировали на две высококонсервативные группы (PIP1 и PIP2) еще до возникновения наземных растений, и, хотя число групп далее не увеличивалось, имело место существенное увеличение числа изоформ PIP1 и PIP2-аквапоринов [10]. TIP-аквапорины сформировали обособленное подсемейство только у наземных растений (причем TIP2, TIP3 и TIP4 представляют собой основные группы, тогда как TIP1 и TIP5 появляются у цветковых растений сестринскими группами к TIP3 и TIP2, соответственно). Следует отметить, что и подсемейство NIP отличается высокой вариабельностью представителей у разных видов. Еще один интересный феномен связан с кодированием подсемейства XIP. Утрата всего подсемейства XIP характерна для однодольных и некоторых двудольных, например, для многих видов, принадлежащих к *Brassicaceae*.

Таблица 2. Кодирование аквапоринов у некоторых видов цветковых растений

Table 2. Coding of aquaporins in some species of angiosperms

Вид растения	Всего генов AQP	PIP1	PIP2	Всего PIP	TIP1	TIP2	TIP3	TIP4	TIP5	Всего TIP	NIP1	NIP2	NIP3	NIP4	NIP5	NIP6	NIP7	Всего NIP	SIP1	SIP2	Всего SIP	XIP1	XIP2	XIP3	Всего XIP	Литературный источник*
Резуховидка Таля <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	35	5	8	13	3	3	2	1	1	10	2	1	1	2	1	1	1	9	2	1	3	0	0	0	0	[34]
Рапс <i>Brassica napus</i> L. (canola)**	120	19	24	43	9	13	10	1	2	35	4	4	6	6	5	4	2	31	6	5	11	0	0	0	0	[11]
Брокколи <i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i>	65	8	15	23	6	7	5	1	1	20	2	2	3	5	3	2	1	18	2	2	4	0	0	0	0	[35]
Хлопчатник обыкновенный <i>Gossypium hirsutum</i> L.**	71	15	13	28	14	7	0	2	0	22	3	1	0	0	2	6	0	12	7	0	7	1	0	0	1	[36]
Тополь волосистоплодный <i>Populus trichocarpa</i> Torr.& A.Gray ex Hook.	55	5	10	15	8	4	2	1	2	17	5	1	5	0	0	0	0	11	4	2	6	5	1	0	6	[37]
Соя культурная <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	66	8	14	22	9	7	4	2	1	23	5	2	0	1	1	2	2	13	6	0	6	2	0	0	2	[38]
Дыня <i>Cucumis melo</i> L.	31	2	10	12	3	2	1	1	1	8	1	2	0	1	2	1	1	8	1	1	2	1	0	0	1	[25]
Морковь посевная <i>Daucus carota</i> subsp. <i>sativus</i> (Hoffm.) Arcang	47	6	8	14	4	5	2	1	2	14	6	1	1	2	2	1	0	13	2	2	4	2	0	0	2	[39]
Рис посевной <i>Oryza sativa</i> L.	33	3	8	11	2	2	2	3	1	10	4	2	3	1	0	0	0	10	1	1	2	0	0	0	0	[40]
Ячмень <i>Hordeum vulgare</i> L.	40	5	14	19	2	3	2	3	1	11	2	3	2	1	0	0	0	8	1	1	2	0	0	0	0	[41]
Сорго <i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench.	41	4	10	14	2	3	3	3	2	13	5	2	3	1	0	0	0	11	2	1	3	0	0	0	0	[42]
Кукуруза <i>Zea mays</i> L.	41	4	9	13	2	4	4	4	1	15	3	4	2	1	0	0	0	10	2	1	3	0	0	0	0	[12]

Примечание. Полужирным шрифтом выделено общее количество генов, кодирующих аквапорины или их подсемейства. *Авторы приведенных здесь статей использовали не только аминокислотные последовательности белков, но и информацию о геномах и транскриптомах изучаемых растений, поэтому в таблице речь идет именно о генах, кодирующих полноразмерные белки. **Эволюционно молодые полиплоиды.

Note. The total number of genes encoding aquaporins or their subfamilies is shown in bold. *The authors of references cited here used not only the amino acid sequences of proteins, but also information about the genomes and transcriptomes of the plants studied, so the table specifically refers to genes encoding full-length proteins. **Evolutionarily young polyploids.

РЕГУЛЯЦИЯ РАБОТЫ АКВАПОРИНОВ

В последние два десятилетия были проведены многочисленные исследования, в которых оценивалось изменение активности растительных аквапоринов на уровне экспрессии генов и накопления белков в качестве адаптации к действию стрессовых факторов, вызывающих изменение водного режима [15]. Наиболее часто анализируют действие факторов, приводящих к обезвоживанию (засуха, засоление или высокие и низкие температуры). Факторы, приводящие к избыточному увлажнению окружающей среды для наземных растений (кратковременные стрессовые условия — затопление, или продолжительные — для высших растений, перешедших к жизни в водной среде), исследованы гораздо хуже, с точки зрения вовлечения аквапоринов при формировании ответной реакции.

Перечисленные процессы сопровождаются изменением потоков воды как через плазмалемму, так и через ряд внутриклеточных мембран. Это предположение согласуется с данными об изменении паттернов экспрессии генов, кодирующих различные аквапорины, спектров накопления соответствующих белков, а также модификации их функциональной активности. Многочисленные данные свидетельствуют о формировании сложной системы регуляции на транскрипционном и на посттрансляционном уровнях. К механизмам, реализуемым на уровне белка, относят фосфорилирование и дефосфорилирование, изменение восстановленности белков (рис. 2), функциональную тетрамеризацию мономеров аквапоринов, а также

интенсивность встраивания/замены различных изоформ аквапоринов в составе клеточных мембран [4].

Рассмотрим более подробно современные представления об этих механизмах, позволяющих регулировать интенсивность транспорта воды через различные мембраны растительной клетки.

Регуляция на транскрипционном уровне в условиях обезвоживания

В целом ряде исследований было показано, что экспрессия генов, кодирующих аквапорины, тканеспецифична и сильно подвержена влиянию факторов внешней среды, включая засуху, засоление и воздействие высоких/низких температур. Данные, суммированные в табл. 3, наглядно свидетельствуют, что исследованные гены, кодирующие аквапорины подсемейств PIP и TIP, специализирующихся на транспорте воды, в значительной степени меняют профиль экспрессии. При этом можно отметить, что наиболее существенным изменением отличаются уровни накопления транскриптов генов аквапоринов семейства PIP.

Приведенные в табл. 3 данные о стресс-индуцируемом изменении экспрессии позволяют заключить: (1) не все гены аквапоринов одного подсемейства изменяют интенсивность экспрессии однонаправленно в ответ на воздействие стрессора; (2) транскрипционное воздействие одного и того же стрессора может иметь противоположный эффект на накопление продуктов экспрессии в зависимости от исследуемого органа (в корнях или в листьях) и/или его возраста; (3) изменение экспрессии генов ряда

Таблица 3. Регуляция аквапоринов на транскрипционном уровне в условиях обезвоживания

Table 3. Regulation of aquaporins at the transcriptional level under dessication stress

Анализируемый ген, видовая и тканевая специфичность	Действующий фактор	Как менялось обилие транскрипта	Литературный источник
<i>FaPIP1;2</i> , <i>FaPIP2;1</i> и <i>FaTIP1;1</i> в листьях <i>Festuca arundinacea</i> Vill.	Засуха	Экспрессия <i>FaPIP1;2</i> и <i>FaTIP1;1</i> снизилась у обоих анализируемых генотипов (с высокой и низкой засухоустойчивостью), экспрессия <i>FaPIP2;1</i> снизилась только у генотипа с высокой засухоустойчивостью	[43]
	Засоление	Снижение экспрессии <i>FaPIP1;2</i> у генотипа с высокой солеустойчивостью; экспрессия <i>FaTIP1;1</i> увеличилась у обоих генотипов	
<i>FpPIP1;2</i> , <i>FpPIP2;1</i> и <i>FpTIP1;2</i> в листьях <i>F. pratensis</i> Huds.	Низкие положительные температуры	Снижение экспрессии у обоих генотипов (с высокой и низкой холодоустойчивостью)	
<i>TaPIP1-1</i> , <i>TaPIP1-4</i> , <i>TaPIP2-26</i> в зоне удлинения третьего настоящего листа <i>Triticum aestivum</i> L.; <i>TaPIP1-2</i> , <i>PutTaPIP2-2</i> , <i>TaPIP2-2C3</i> , <i>TaPIP2-3C1</i> , <i>TaPIP2-4C1</i> , <i>TaAQP2</i> в зрелой зоне второго настоящего листа	Засоление	<i>TaPIP2-26</i> — увеличение по сравнению с контролем ночью. <i>TaPIP1-2</i> — снижение по сравнению с контролем и днем, и ночью. <i>PutTaPIP2-2</i> — снижение по сравнению с контролем днем. <i>TaPIP2-3C1</i> — снижение по сравнению с контролем ночью. <i>TaPIP2-4C1</i> — увеличение по сравнению с контролем днем. <i>TaAQP2</i> — снижение по сравнению с контролем и днем, и ночью	[44]

Окончание таблицы 3 / Table 3 (continued)

Анализируемый ген, видовая и тканевая специфичность	Действующий фактор	Как менялось обилие транскрипта	Литературный источник
13 <i>AtPIP</i> генов (<i>PIP1</i> — 5 генов, <i>PIP2</i> — 8 генов) в корнях и надземных частях <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	Засуха (маннитол 250 мМ)	В надземных частях — резкое снижение экспрессии <i>PIP1;5</i> , <i>PIP2;2</i> , <i>PIP2;3</i> и <i>PIP2;6</i> . Экспрессия <i>PIP1;1</i> вначале увеличилась, затем постепенно снизилась. Уровень экспрессии <i>PIP1;2</i> , <i>PIP2;7</i> и <i>PIP2;8</i> вначале оставался на одном уровне, затем постепенно снизился. Экспрессия <i>PIP1;3</i> , <i>PIP1;4</i> , <i>PIP2;1</i> и <i>PIP2;5</i> сильно увеличивалась как в корнях, так и в надземных частях, а экспрессия <i>PIP1;5</i> , <i>PIP2;2</i> , и <i>PIP2;3</i> снижалась как в корнях, так и в надземных частях. Уровень экспрессии <i>PIP2;4</i> в корнях снизился гораздо сильнее, чем в надземных частях. Уровень экспрессии <i>PIP2;6</i> в корнях снизился слабее, чем в надземных частях.	[45]
	Засоление (150 мМ NaCl)	В надземных частях: <i>PIP1;2</i> , <i>PIP1;5</i> — вначале повышение, затем снижение экспрессии; <i>PIP2;6</i> — снижение; остальные протестированные гены — повышение. В корнях: <i>PIP1;5</i> — снижение, остальные гены — повышение.	
	Низкие положительные температуры (4 °C)	В надземных частях — увеличение экспрессии <i>PIP2;5</i> и <i>PIP2;6</i> , снижение экспрессии всех остальных генов. В корнях — увеличение экспрессии <i>PIP1;4</i> , <i>PIP2;1</i> , <i>PIP2;5</i> и <i>PIP2;6</i> , экспрессия <i>PIP2;8</i> сначала увеличилась, затем снизилась (в сумме без изменений), снижение экспрессии всех остальных генов.	
12 <i>CmPIP</i> генов (<i>PIP1</i> — 2 гена, <i>PIP2</i> — 10 генов) в корнях и листьях <i>Cucumis melo</i> L.	Засоление (50 мМ NaCl в растворе Хогланда)	В корнях: <i>PIP2.1</i> , <i>PIP2.5</i> , <i>PIP2.6</i> — заметное снижение экспрессии. В листьях: <i>PIP1.1</i> — заметное увеличение	
	Воздействие высоких температур (40 °C)	В корнях: <i>PIP1.1</i> , <i>PIP1.2</i> , <i>PIP2.2</i> — заметное увеличение, <i>PIP2.1</i> , <i>PIP2.5</i> , <i>PIP2.6</i> , <i>PIP2.9</i> , <i>PIP2.10</i> — заметное снижение. В листьях: <i>PIP2.6</i> — заметное увеличение	[46]
8 <i>CmTIP</i> генов (<i>TIP1</i> — 3 гена, <i>TIP2</i> — 3 гена, <i>TIP3.1</i> , <i>TIP4.1</i> , <i>TIP5.1</i>) в корнях и листьях <i>C. melo</i>	Засоление (50 мМ NaCl в растворе Хогланда)	В корнях: <i>TIP1.1</i> — слабое увеличение экспрессии, <i>TIP2.2</i> , <i>TIP4.1</i> — нет достоверных отличий от контроля, остальные гены — снижение	
	Воздействие высоких температур (40 °C)	В корнях: <i>TIP1.1</i> — заметное увеличение экспрессии, остальные гены — снижение. В листьях: <i>TIP1.1</i> — заметное снижение, <i>TIP1.3</i> — заметное увеличение, <i>TIP2.1</i> — увеличение	
<i>AcAQP2</i> (из группы <i>PIP1</i>) в корнях, луковичах и листьях <i>Allium cepa</i> L.		В корнях — снижение для всех концентраций, кроме 75 мМ NaCl	
<i>AcAQP1</i> (из группы <i>PIP2</i>) в корнях, луковичах и листьях <i>A. cepa</i>	Засоление (25, 50, 75 и 100 мМ NaCl)	В корнях выявлено статистически достоверное снижение экспрессии при концентрации 100 мМ NaCl, в луковичах — статистически достоверное снижение для всех концентраций, кроме 75 мМ NaCl	[47]
<i>AcAQP3</i> из группы <i>TIP2</i> в корнях, луковичах и листьях <i>A. cepa</i>		В листьях — снижение экспрессии для концентраций 50 и 100 мМ NaCl, в корнях — снижение для всех концентраций, но наиболее заметно для 50 мМ NaCl, в луковичах — снижение для концентраций 50, 75 и 100 мМ NaCl	
<i>ZmPIP2;2</i> и <i>ZmPIP2;6</i> в корнях <i>Zea mays</i> L.	Засуха	Без изменений по сравнению с контролем	[48]
10 <i>PIP</i> -генов (<i>PIP1</i> — 4 гена, <i>PIP2</i> — 6 генов) в листьях <i>Brassica oleracea</i> L. var. <i>italica</i>	Засоление	<i>PIP1-2</i> — увеличение экспрессии почти в три раза по сравнению с листьями в контрольном варианте	[49]

протестированных аквапоринов имеет сложную динамику во времени. Эти данные доказывают существование регуляции на транскрипционном уровне, но механизмы таковой еще далеки от своего понимания. В ближайшее время, очевидно, следует ожидать нового всплеска интереса к этой форме регуляции в связи с расшифровкой промотерных областей генов и идентификации транскрипционных факторов. В результате, в настоящий момент невозможно охарактеризовать закономерности выявленных различий и оценить, насколько изменение транскрипции различных аквапоринов следует отнести к неспецифичной или, напротив, к специфичной ответной реакции на воздействие стрессового фактора.

Регуляция на посттрансляционном уровне в условиях обезвоживания

Результаты проведенных исследований неоспоримо указывают на возможность регуляции активности аквапоринов не только на уровне генов, но и на белковом уровне. Один из очевидных механизмов последних заключается в изменении спектра изоформ аквапоринов, что очень хорошо сочетается с охарактеризованным выше изменением транскрипции генов, кодирующих аквапорины. Однако возможно существование механизмов, приводящих к изменению активности уже имеющихся аквапоринов в составе тех или иных мембран. Рассмотрим, каковы механизмы, лежащие в основе регуляции работы аквапоринов на посттрансляционном уровне. Мембранные транспортеры, в том числе и аквапорины, характеризуются конформационными изменениями, что является одним из механизмов контроля проницаемости. Анализ трехмерной структуры ряда аквапоринов позволил сделать вывод, что воротный механизм находится в постоянном динамическом равновесии, которое сдвигается в ответ на изменения внешних условий. Важную роль в этом ответе играют фосфорилирование, протонирование и связывание бивалентных катионов. Фосфорилирование и дефосфорилирование остатков серина и треонина аквапоринов контролируется целым рядом протеинкиназ, что приводит к изменению третичной структуры и, в результате, размера поры [50–53]. Особое значение для транспорта воды через плазматическую мембрану имеет фосфорилирование Ser256, по сравнению с фосфорилированием Ser264 и Ser269 [54]. Еще одним механизмом снижения активности аквапоринов является разрушение дисульфидных мостиков с участием тяжелых металлов (ртуть, серебро) [55, 56]. Сходное действие оказывают и активные формы кислорода (АФК) [57]. Тем не менее высокий уровень АФК тормозит работу аквапоринов, а низкий — стимулирует [58].

Для аквапоринов выявлен еще ряд способов регуляции на уровне белка. Примером одного из таких способов может служить изменение скорости транспорта аквапоринов от места синтеза в ЭПС к соответствующим мембранам [59, 60]. Этим можно, по-видимому, объяснить

выявленное в ряде работ несоответствие между стресс-индуцированным изменением накопления продуктов транскрипции и пулом кодируемых белков [61]. Механизмы данного процесса окончательно неясны. В качестве гипотезы рассматривают возможность участия двукислотных мотивов в аминокислотных последовательностях PIP-аквапоринов, которые, вероятно, задействованы в механизме выхода из ЭПС. Другой возможный способ — за счет регуляции SNARE-белков семейства синтаксинов, участвующих в слиянии мембран при везикулярном транспорте. Оба способа могут обуславливать выявленную для аквапоринов постоянную «рециклизацию» между мембранами, скорость которой может меняться. Помимо перераспределения между клеточными мембранами, аквапорины могут быть быстро удалены из состава соответствующих мембран при осмотическом и солевом стрессе, что впоследствии сокращает мембранную проницаемость для воды. Полагают, что наблюдаемый быстрый ответ частично определяется степенью фосфорилирования С-концевого домена [4, 10]. Таким образом, сложная система изменения пула аквапоринов в составе мембран, в том числе плазмалеммы и тонопласта, опосредует динамическое равновесие их проницаемости для воды как в нормальных условиях, так и при действии стрессоров [27].

Рассмотренные в этом разделе примеры неоспоримо указывают на множественность путей регуляции участия аквапоринов в ходе развития адаптационных механизмов растительного организма. Они реализуются на уровне как транскриптов, так и белка. Причем выявленные изменения различаются по своей направленности и скорости в зависимости не только от типа стрессора, но и от рассматриваемого аквапорина. К настоящему времени наиболее изученными являются аквапорины семейства PIP, что, по-видимому, обусловлено большим интересом исследователей к данной группе за счет важности проницаемости плазмалеммы для воды. В то же время эти данные свидетельствуют и о необходимости продолжения и расширения исследований, направленных на дальнейшее выявление множественности путей регуляции активности аквапоринов на разных уровнях организации и при действии обезвоживания. Целесообразно дальнейшее повышение точности идентификации близкородственных генов, кодирующих аквапорины, и изоформ этих транспортеров. Большое значение может иметь сопоставление скорости и направленности транспорта аквапоринов в клетке со скоростью их синтеза/деградации.

Роль аквапоринов при затоплении и у водных высших растений

Большое число данных указывает на изменение спектра аквапоринов и их активности при возникновении риска обезвоживания (засоление, засуха, высокие и низкие температуры). Однако очень мало известно о том, каким образом аквапорины участвуют в развитии адаптационного

ответа при действии факторов, которые, ожидаемо, могли бы вызвать усиление потока воды в клетки. К такому можно отнести затопление (кратковременный ответ) и произрастание в водной среде вторичноводных высших растений (длительная адаптация).

Следует заметить, что исследования по выявлению роли аквапоринов при затоплении ведутся не одно десятилетие, но их фокус преимущественно направлен на расшифровку действия на транспорт воды недостатка кислорода, развивающегося при затоплении. Снижение гидравлической проводимости представляется одним из первых эффектов, регистрируемых при затоплении [62]. Такой эффект можно объяснить быстрым снижением проницаемости аквапоринов. В качестве регуляторных механизмов можно рассматривать обусловленное гипоксией быстрое снижение pH и последующее протонирование остатка гистидина [63]. Еще один механизм может быть обусловлен накоплением АФК, рассматриваемых в качестве регуляторов активности аквапоринов [57]. Однако накопленные данные не позволяют четко разделить действие недостатка кислорода или собственно избытка воды. Частично эта проблема могла бы быть решена исследованием изменения активности аквапоринов в условиях хорошо аэрируемой гидропоники. К сожалению, нам не удалось найти такие исследования, но некоторую информацию можно получить из статей, в которых приведены данные о контрольных растениях, выращенных в гидропонике. Приведем несколько примеров.

Ранее было показано, что снижение экспрессии генов, кодирующих аквапорины HvPIP2;1, HvPIP2;2 и HvPIP2;5, сопровождается снижением поглощения воды корнями ячменя [64]. Однако сравнительный анализ аквапоринов подсемейства PIP в составе корневых волосков проростков ячменя дикого типа и мутантов *brb*, характеризующихся полным отсутствием волосков, выращенных в условиях гидропоники, не выявило никаких различий [65]. В результате был сделан вывод об отсутствии специфичных для корневых волосков изоформ аквапоринов, участвующих в поглощении воды.

В качестве второго примера можно привести еще одно исследование, в котором сравнивали корни проростков сои, произрастающих в условиях гидропоники (аэрируемых и гипоксических). Показано, что экспрессия четырех тестируемых генов, кодирующих аквапорины PIP2, в контроле существенно менялась, но, по мнению авторов, соответственно суточным ритмам [66]. Тем самым в настоящее время невозможно сделать заключение о существовании эффекта затопления на активность аквапоринов в отсутствие недостатка кислорода при кратковременном воздействии.

В отличие от высших растений, произрастающих на суше, вторичноводные высшие растения поглощают растворимые вещества преимущественно через листья, а не через корни [67]. Полученные данные указывают на то, что в геноме *Zostera marina* L. было идентифицировано всего 25 генов аквапоринов, в том числе лишь 4 гена *PIP* — гораздо меньше, чем у наземных покрытосеменных. Можно лишь предположить, что этот феномен связан с меньшей необходимостью в белках, отвечающих за поглощение воды и минеральных элементов, при жизни в водной среде [67].

Изучение тканевой локализации и активности аквапоринов у таких растений в настоящее время только начинается. Интерпретация данных, полученных на однодольных покрытосеменных из родов *Zostera* и *Posidonia*, осложняется тем, что эти растения произрастают в морях, и необходимость предотвращать чрезмерное обводнение тканей у них сочетается с необходимостью справляться с засолением (в отличие от гликофитных покрытосеменных). Тем не менее данные, приведенные в табл. 4, свидетельствуют о большем накоплении транскриптов генов, кодирующих представителей PIP аквапоринов, в побегах в клетках апикальных меристем и эпидермисе, в то время как транскрипты генов TIP белков отмечены при усилении эффекта засоления и увеличении размера вакуоли. Данные табл. 4 свидетельствуют о важности продолжения исследований, посвященных возможному изменению роли аквапоринов и механизмов их регуляции у водных растений.

Таблица 4. Аквапорины PIP и TIP у морских покрытосеменных растений

Table 4. PIP and TIP aquaporins in marine angiosperms

Вид растения	Экспрессируемый ген, накапливаемый белок	Литературный источник
<i>Zostera marina</i> L.	В отличие от наземных растений, экспрессия генов <i>PIP</i> в побегах была выше, чем в корнях. Специфическая экспрессия генов <i>TIP1</i> и <i>TIP5</i> наблюдалась в мужских цветках	[67]
	Показана роль PIP белков в регуляции оводненности в ходе роста, при прорастании семян и во время приливно-отливного цикла	[68]
<i>Posidonia oceanica</i> (L.) Delile	Транскрипты <i>PoPIP1;1</i> выявлены в меристематических областях апикальных меристем побега и корня, эпидермальных и субэпидермальных клетках листьев и сосудистых тканях. Транскрипты <i>PoTIP1;1</i> выявлены в тканях, клетки которых имеют хорошо выраженную вакуоль. При воздействии повышенной солености экспрессия <i>PoTIP1;1</i> сильно увеличилась по сравнению с <i>PoPIP1;1</i>	[69]
	Иммунолокализация белка <i>PoPIP1;1</i> на поперечном срезе листьев выявила его наличие в эпидермисе и в меньшей степени в сосудистых пучках и в мезофилле; при воздействии повышенной солености накопление данного белка усиливалось.	[70]

РОЛЬ АКВАПОРИНОВ В ХОДЕ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Любая адаптация к неблагоприятным факторам внешней среды возникает на базе генетически детерминированных программ, обеспечивающих индивидуальное развитие живого организма в нормальных условиях. В онтогенезе цветковых растений есть этапы, схожие с обезвоживанием или усиленным оводнением. Примером может послужить очень хорошо известный процесс дегидратации в ходе формирования семян, позволяющий увеличить время покоя. Столь же хорошо известны и процессы, в ходе которых происходит интенсивная гидратация, приводящая к резкому увеличению объема клетки: прорастание семян; уникальный для растительных клеток рост растяжением; апикальный рост пыльцевой трубки и корневого волоска; изодиаметрический рост клеток, наблюдаемый, например, при развитии листьев. Эти процессы подразумевают усиление транспортных потоков воды и растворенных в ней соединений через плазмалемму и тонопласт. Однако представленные в литературе данные о роли PIP- и TIP-белков в перечисленных процессах еще достаточно фрагментарны. Рассмотрим ряд примеров их участия на различных этапах развития, о котором свидетельствуют изменения транскрипционных и белковых профилей аквапоринов.

Аквапорины при прорастании семян

Первичным этапом развития покрытосеменных растений представляется набухание семян, предполагающее гидратацию эндосперма и зародыша, сопровождающуюся активацией метаболизма, в том числе формированием литических вакуолей [16]. На примере семян арабидопсиса было показано, что содержание воды возрастает с 11 % в сухих семенах до 82 % через 24 ч после начала прорастания [71]. Отмечают, что в ходе прорастания поток воды усиливается и регистрируется рост растяжением клеток проростка, сопровождающийся вакуолизацией [72, 73].

На примере семян арабидопсиса показано, что после проклевывания начинается активная экспрессия генов аквапоринов, относящихся к подсемействам PIP1 (*PIP1;1*, *PIP1;2*, *PIP1;4*) и PIP2 (*PIP2;1*, *PIP2;2*, *PIP2;6*, *PIP2;7*), а также генов тонопластных аквапоринов (*TIP1;1*, *TIP1;2*, *TIP2;1*). Сходное усиление накопления транскриптов генов аквапоринов PIP и TIP выявлено у риса, бобов и конского каштана. Участие аквапоринов в интенсификации поглощения воды подтверждается ингибиторным анализом (ионы ртути), а также исследованиями, проведенными на трансгенных растениях и мутантах риса, арабидопсиса и табака. Например, нокаутные мутанты по гену *OsPIP1;3* характеризовались резким снижением скорости прорастания и, напротив, повышение экспрессии этого гена усиливало процесс прорастания [74]. С использованием мутантов по генам

аквапоринов *TIP3* была продемонстрирована роль этих белков в регуляции прорастания и лежкости семян арабидопсиса [75]. Тем самым четко прослеживается интенсификация транспорта воды как через плазмалемму, так и через тонопласт.

После наклеивания происходит формирование проростков, их ювенильных органов, клетки которых растут преимущественно за счет роста растяжением, определяющего полярность формирующегося растительного организма. Этот начальный этап развития переходит в фазу вегетативного роста. Рассмотрим, как при этом меняется роль аквапоринов.

Аквапорины и рост осевых органов

Аквапорины корня

Первичные корни образуются из зародышевых корешков в семенах. Имеются свидетельства в пользу того, что аквапорины PIP и TIP важны для роста клеток первичных корней [72]. Если аквапорины PIP определяют интенсивность поступления воды извне, то белки TIP1 и TIP2 участвуют в биогенезе провакуолей и развитии литических вакуолей, обеспечивая перенос воды внутрь вакуолей в течение роста клеток корня. Эта гипотеза подтверждается усилением экспрессии генов *VfTIP2;1* и *VfTIP2;2* во время роста корней после прорастания у конских бобов [76].

Данные о роли аквапоринов PIP и TIP в ходе дальнейшего развития корня представлены в табл. 5. Например, очень подробно она была охарактеризована на проростках кукурузы [77]. Показано, что спектр транскрипции генов *ZmPIP1;1*, *ZmPIP1;5*, *ZmPIP2;1* и *ZmPIP2;5* и представленность кодируемых изоформ имеет определенную зональность при движении от кончика главного корня к зоне появления боковых корней. С использованием *in situ* гибридизации, а также иммуноцитохимических подходов изоформы аквапоринов были локализованы в различных зонах (например, коре, эпидермисе) и в зависимости от стадии развития корня. Наиболее полные исследования на данный момент представлены для риса, винограда (*Vitis vinifera* L.), кукурузы, арабидопсиса и ячменя. В корне кукурузы наблюдалось изменение экспрессии генов *ZmPIP1;1*, *ZmPIP1;5*, *ZmPIP2;1* и *ZmPIP2;5* при движении от кончика главного корня к зоне появления боковых корней (табл. 5) [77]. Специфичность распределения изоформ аквапоринов была показана и для зон корня проростков риса [78]. Авторы предположили, что специфичность распределения различных представителей аквапоринов связана с различиями в механизмах межклеточного транспорта воды, а также с развитием аэренхимы, свойственной для гидрофитов. Для корней винограда было показано, что экспрессия генов и уровень белков VvPIP1s и VvPIP2s равномерно распределены в коре и сосудистой ткани в кончике корня, но их количество снижено в клетках коры зрелых зон корня [79].

Таблица 5. Аквапорины в корнях**Table 5.** Root aquaporins

Объект	Экспрессируемый ген, накапливаемый белок	Растение	Литературный источник
Корень 7–8-суточных проростков (0–5 мм от кончика)	Наибольший вклад в экспрессию вносят <i>ZmPIP1;1</i> , <i>ZmPIP2;1</i> и <i>ZmPIP2;6</i> (экспрессия последнего во всех зонах корня стабильно невысокая, однако именно белок <i>ZmPIP2;6</i> хорошо детектируется)	<i>Zea mays</i> L.	[77]
Корень 7–8-суточных проростков (5–10 мм от кончика)	Преобладает экспрессия <i>ZmPIP1;1</i> , <i>ZmPIP2;1</i> , <i>ZmPIP2;5</i> ; по сравнению с кончиком усиливается экспрессия <i>ZmPIP1;5</i> . Из белков детектируются <i>ZmPIP2;1/2;2</i> и в небольшом количестве — <i>ZmPIP1;2</i> и <i>ZmPIP2;6</i>	<i>Z. mays</i>	[77]
Корень 7–8-суточных проростков (10–20 мм от кончика)	Преобладает экспрессия <i>ZmPIP1;1</i> , <i>ZmPIP1;2</i> и <i>ZmPIP2;5</i> , чуть меньше вклад <i>ZmPIP1;5</i> . Достигает первого максимума накопление белка <i>ZmPIP1;2</i> , также обнаруживаются белки <i>ZmPIP2;1/2;2</i> , <i>ZmPIP2;5</i> , <i>ZmPIP2;6</i>	<i>Z. mays</i>	[77]
Корень 7–8-суточных проростков (30–40 мм от кончика)	Преобладает экспрессия <i>ZmPIP1;5</i> , <i>ZmPIP2;1</i> и <i>ZmPIP2;5</i> и накопление белка <i>ZmPIP2;5</i> ; белок <i>ZmPIP1;2</i> присутствует в меньшем количестве, чем в предыдущей зоне	<i>Z. mays</i>	[77]
Корень 7–8-суточных проростков (50–60 мм от кончика)	Преобладает экспрессия <i>ZmPIP1;5</i> и <i>ZmPIP2;5</i> и накопление белков <i>ZmPIP1;2</i> (второй максимум), <i>ZmPIP2;1/2;2</i> , <i>ZmPIP2;5</i> и <i>ZmPIP2;6</i>	<i>Z. mays</i>	[77]
Корень 7–8-суточных проростков (100–110 мм от кончика)	Преобладает экспрессия <i>ZmPIP1;5</i> и <i>ZmPIP2;5</i> и накопление белков <i>ZmPIP1;2</i> (второй максимум), <i>ZmPIP2;1/2;2</i> и <i>ZmPIP2;5</i>	<i>Z. mays</i>	[77]
Корень 38-суточных растений, зона 4 мм от кончика корня	<i>OsPIP1s</i> , <i>OsPIP2;1</i> , <i>OsPIP2;3</i> и <i>OsPIP2;5</i> и <i>OsTIP2;1</i> были локализованы преимущественно в эндодерме кончика корня	<i>Oryza sativa</i> L.	[78]
Корень 38-суточных растений, зона 35 мм от кончика корня	Белки были распределены между тканями довольно равномерно, но их встречаемость была низкой	<i>O. sativa</i>	[78]
Корень 5-дневного проростка (выше зон роста)	Активная экспрессия <i>RsPIP1</i> , <i>RsPIP2</i> и <i>RsTIP</i> в сосудах и эндодерме, слабее — в перicycle и ксилемной паренхиме; в эпидермисе экспрессируется <i>RsTIP</i>	<i>Raphanus sativus</i> L.	[80]
Кончик корня винограда	<i>VvPIP1s</i> и <i>VvPIP2s</i> распределены равномерно, но уровень экспрессии в 100–1000 раз больше в меристеме и зоне элонгации	<i>Vitis vinifera</i> L.	[79]
Зрелые зоны корня	Экспрессию <i>VvPIP1-1</i> преимущественно наблюдали в перидерме; накопление <i>VvPIP2</i> было относительно равномерным в разных тканях корня	<i>V. vinifera</i>	[79]
Растущие зоны корня	Интенсивное накопление транскриптов генов <i>HvPIP1;2</i> , <i>HvPIP2;2</i> , <i>HvPIP2;5</i> , <i>HvTIP1;1</i> и <i>HvTIP2;3</i>	<i>Hordeum vulgare</i> L.	[81]
Корни проростков	Почти все из изученных PIP-аквапоринов показывали самый высокий уровень экспрессии в зонах быстрого удлинения корней у 4-дневных проростков, в отличие от 7-дневных	<i>Z. mays</i>	[12]
Корневые волоски (в водном растворе)	Экспрессия <i>PIP2;2</i> не выявлена	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	[82]
Корневые волоски растений в гидропонной культуре	Не выявлено различий в экспрессии (протестированы транскрипты генов <i>HvPIP1;1-4</i> , <i>HvPIP2;1-2</i> , <i>HvPIP2;4-5</i> , <i>HvTIP1;1-2</i> , <i>HvTIP2;3</i>) между растениями дикого типа и мутантами, в эпидермисе корней которых нет корневых волосков; не выявлено генов аквапоринов, которые бы специфически экспрессировались в корневых волосках	<i>H. vulgare</i>	[65]

Сравнение зональности экспрессии генов, кодирующих изоформы аквапоринов, в корнях винограда с их гомологами у арабидопсиса позволило заключить, что большинство изоформ аквапоринов распределялись сходным образом у этих двух видов. Экспрессия генов аквапоринов PIP была гораздо выше в кончике корня по сравнению с более зрелыми областями вдоль главной оси корня [79].

У ячменя была протестирована тканевая локализация накопления транскриптов генов шести изоформ аквапоринов (*HvPIP2;2*, *HvPIP2;5*, *HvPIP2;7*, *HvPIP1;2*, *HvTIP1;1*, *HvTIP2;3*) [81]. В целом отмечено интенсивное накопление продуктов экспрессии генов аквапоринов в эпидермисе и протоксилеме. Экспрессия в эндодерме и стебле наблюдалась в первую очередь в менее зрелых придаточных корнях, что подчеркивает возможную роль аквапоринов в регуляции радиального транспорта воды. Из всех протестированных генов аквапоринов у ячменя *HvTIP1;1* экспрессировался практически повсеместно, в то время как *HvPIP2;5* — преимущественно в коре.

Тем самым, неоднократно была продемонстрирована активность экспрессии и накопления белков аквапоринов в наиболее молодых зонах корня, зачастую примыкающих к меристемам. Отметим, что клетки этих зон характеризуются ростом растяжением, приводящим к резкому увеличению длины клетки вдоль ее вертикальной оси. Интересным представляется, что при ином типе клеточного роста — верхушечном, наблюдаемом при образовании корневого волоска, такой прямой зависимости от наличия аквапоринов выявлено не было (табл. 5).

В ходе дальнейшего развития растения и, в том числе, корня все больше проявляется необходимость усиления поглощения воды и водных растворов, а также их транспорта в надземные органы. Данные ингибиторного анализа свидетельствуют о том, что вклад аквапоринов в гидравлическую проводимость корней составляет до 64 % у арабидопсиса, 70–80 % — у пшеницы, 60–70 % — у кукурузы, 57 % — у томата, более 90 % — у ячменя [16]. При этом мутанты с нарушениями кодирования ряда генов *PIP1* и *PIP2* характеризовались 20–30 % снижением проницаемости. Тем не менее полагают, что вклад аквапоринов в определение проницаемости может меняться в ходе развития. Так, для корней винограда было показано, что в меристематической зоне и зоне растяжения она почти в 1000 раз больше, чем в зоне сформированного корня.

Приведенные данные позволяют сделать вывод, что роль аквапоринов подсемейств PIP1 и PIP2 существенно меняется в ходе развития корня. Наибольшее их разнообразие выявляется в самых молодых растущих зонах. Тем не менее на данном этапе трудно предположить, что именно определяет выявляемую тканевую и видовую специфичность транскрипционных и белковых профилей аквапоринов.

Аквапорины побега

Интенсивные процессы роста характерны и для развития побега. Они начинаются еще на этапе формирования проростка (такие ювенильные органы, как гипокотиль/эпикотиль и coleoptиль) и продолжают при развитии стебля и листьев. Рост и развитие стебля, так же как и в случае корня, предполагают изменение интенсивности транспорта воды, причем и на уровне отдельных клеток, и на уровне всего побега. К сожалению, данных о динамике представленности изоформ аквапоринов в ходе развития стебля значительно меньше по сравнению с таковыми в корне.

Аквапорины гипокотилей и стеблей

Гипокотиль представляет собой часть зародыша, которая при прорастании анатомически занимает промежуточное положение между зародышевыми корнем и стеблем. Этот ювенильный орган используется в качестве модельного при исследовании ряда физиологических процессов, в том числе регуляции роста с участием аквапоринов. Еще в конце 1990-х годов с помощью ингибиторного анализа были получены данные об участии аквапоринов в обеспечении поглощения воды в ходе роста клеток гипокотилей подсолнечника [83]. Причем в нерастущих тканях гипокотилей действие ингибиторов было значительно слабее, что указывало на изменение вклада аквапоринов. Последующее изучение роста гипокотилей таких растений, как арабидопсис, редис посевной, клевер и др., выявило участие различных представителей подсемейств PIP и TIP аквапоринов. Основные результаты этих исследований приведены в табл. 6.

Дифференциальное накопление различных изоформ аквапоринов семейства PIP и TIP проиллюстрировано и на примере редиса [84, 85]. В гипокотилеях наибольшим накоплением отличались мРНК *RsPIP1-2* и соответствующий белок. А для большинства протестированных генов и кодируемых белков групп *RsPIP1*, *RsPIP2* и *RsTIP2* накопление было значительно слабее. В то же время накопление транскриптов и белка *TIP2* было показано на примере гипокотилей арабидопсиса [86, 87].

Достаточно детальное исследование было проведено на растущих гипокотилеях клеверины [88]. В случае этиолированного развития в период 6–8 сут накопление аквапорина *RcPIP2-1* соответствовало интенсивности удлинения гипокотилей. Торможение роста (при действии освещения), напротив, тормозило накопление данной изоформы. Выявленная зависимость не была характерна для остальных протестированных аквапоринов (*RcTIP1-1* и *RcPIP1-1*).

Аквапорины указанных семейств принимают участие в регуляции роста стеблей и на более поздних сроках развития растений. На примере проростков гороха посевного показано, что экспрессия генов аквапоринов PIP1, PIP2 и TIP2 определялась в гипокотилеях и далее продолжалась уже в молодых стеблях [89]. Данный эффект был свойственен и на более поздних этапах развития растений,

Таблица 6. Аквапорины в гипокотылях и стеблях
Table 6. Aquaporins in hypocotyls and stems

Объект	Экспрессируемый ген, накапливаемый белок	Растение	Литературный источник
Гипокотили 6-дневных проростков клеверины обыкновенной	Наличие RcPIP2-1 коррелировало с интенсивностью роста. Содержание RcPIP1-1 и RcTIP1-1 не менялось	<i>Ricinus communis</i> L.	[88]
Гипокотили 4-дневных проростков	Интенсивное накопление продуктов транскрипции и синтез кодируемых белков аквапоринов RsPIP1;2, RsPIP1;1, RsPIP1;3 и RsTIP1;1, тогда как RsPIP2;1, RsPIP2;3 и RsTIP2;1 — слабее	<i>Raphanus sativus</i> L.	[84, 85]
Гипокотили 6-дневных проростков	Интенсивно накапливается TIP2 (δ-TIP)	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	[87]
Гипокотили 2-дневных проростков	Активная экспрессия <i>AtTIP1</i> (γ-TIP) в зоне роста; через сутки исчезает	<i>A. thaliana</i>	[86]
Гипокотили и стебли этиолированных проростков (0–7 дней)	Экспрессию <i>PsPIP1;1</i> , <i>PsPIP2;1</i> и <i>PsTIP1;1</i> наблюдали все 7 дней; экспрессия <i>PsPIP2;1</i> постепенно усиливается	<i>Pisum sativum</i> L.	[89]
Молодые стебли	Экспрессия <i>SvPIP2;1</i>	<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	[90]
Быстрорастущие междоузлия	Усиление экспрессии <i>OsTIP1;1</i> , <i>OsTIP2;2</i> , <i>OsPIP1;1</i> , <i>OsPIP2;1</i> , <i>OsPIP2;2</i>	<i>Oryza sativa</i> L. var. <i>indica</i> (глубоководный рис)	[91]
Стебли	Экспрессия генов, кодирующих аквапорины PIP1-3, PIP1-4, PIP1-5, PIP2-1 и PIP2-2, PIP2-4, PIP2-5, PIP2-11	<i>Linum usitatissimum</i> L.	[92]
Молодые стебли	Экспрессия генов, кодирующих аквапорины PIP1-1, PIP1-3, PIP1-6, PIP2-1 и PIP2-9, а также TIP1-8, TIP1-11, TIP2-3	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	[36]

стебли которых сохраняют/поддерживают возможность интенсивного роста. Особо следует отметить, что накопление транскриптов *PsPIP2;1* постепенно усиливалось с удлинением стебля. Экспрессия генов, кодирующих различные изоформы аквапоринов подсемейств PIP1, PIP2 и TIP2, выявлена в стеблях двух видов злаков (щетинник зеленый и глубоководный рис) и льна, характеризующихся ростом междоузлий (табл. 6).

Ряд данных, полученных на различных видах растений, показал, что изменение (усиление или снижение) экспрессии генов аквапоринов подсемейств PIP1, PIP2 и TIP2 приводит к соответствующему изменению интенсивности роста гипокотилей и стеблей, а также отношения стебель/корень [16].

Тем самым, на транскрипционном и белковом уровнях продемонстрировано вовлечение аквапоринов подсемейств PIP1, PIP2 и TIP2 в реализацию роста побегов как на этапе ювенильного развития, так и на этапе вегетативного роста.

Аквапорины колеоптиля и листа

Неотъемлемая часть побега — листья. Физиологическое развитие этих органов можно условно разделить на два процесса: (1) собственно рост и формирование листовой пластинки и (2) обеспечение процесса фотосинтеза. Оба процесса зависят от доступности воды и ряда

других соединений, которые могут транспортироваться аквапоринами. Мы сфокусируемся преимущественно на процессах роста.

На самых ранних этапах развития проростка цветкового растения из семядоли (первый зародышевый лист) формируются первые эмбриональные листья, которые затем замещаются настоящими листьями. Они выполняют как функцию питания, осуществляя процесс фотосинтеза, так и защитную функцию при прорастании через слой почвы (особенно эта функция выражена у колеоптилей — зародышевых органов ряда однодольных растений, видоизмененных из второго листа). Клетки семядолей характеризуются очень интенсивным ростом, в реализации которого могут принимать участие аквапорины, что, к сожалению, подтверждено лишь ограниченным числом данных. Например, при росте черешков семядолей и в самих семядолях арабидопсиса идентифицирована экспрессия гена *AtTIP1* (γ-TIP; табл. 7) [86].

Интенсивный рост характерен и для такого ювенильного органа, как колеоптиль. Для паренхимных клеток колеоптиля — видоизмененного листа злаков со специализированной функцией защиты — характерен рост растяжением. Исследования, проведенные на колеоптилях кукурузы, неоспоримо указывают на роль аквапоринов

Таблица 7. Аквапорины в листьях и coleoptiles**Table 7.** Aquaporins in leaves and coleoptiles

Объект	Экспрессируемый ген, накапливаемый белок	Растение	Литературный источник
Растущие семядоли 3–5-дневных проростков	<i>AtTIP1</i> (γ -TIP) экспрессируется в черешках семядолей и в самих семядолях; затем в сосудистых пучках и слабее в мезофилле; на 5-й день экспрессия прекращается, сначала в сосудистых пучках	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	[86]
Колеоптили проростков (96 ч после набухания семени)	Экспрессия: <i>PIP1-1</i> , <i>PIP1-2</i> , <i>PIP1-3</i> , <i>PIP1-5</i> , <i>PIP2-1</i> , <i>PIP2-2</i> , <i>PIP2-3</i> , <i>PIP2-4</i> , <i>PIP2-5</i> , <i>PIP2-6</i> , <i>TIP1-1</i> , <i>TIP1-2</i>	<i>Zes mays</i> L.	[12]
Черешок листа 5-дневного проростка	Экспрессия <i>RsPIP1</i> , <i>RsPIP2</i> и <i>RsTIP</i> во всех тканях, особенно интенсивно — в тканях сосудистых пучков	<i>Raphanus sativus</i> L.	[80]
Первичный лист 5-дневного проростка	<i>HvTIP1</i> особенно интенсивно экспрессируется в зоне растяжения, в полностью растянувшихся клетках — нет (как в диком типе, так и в мутанте)	<i>Hordeum vulgare</i> L.	[95]
Листья проростков на стадии 3-го листа	Экспрессия <i>HvPIP1;6</i> в растущей зоне листа составляет до 85 % от суммарной <i>PIP1</i> . Сопоставляется с накоплением белков	<i>H. vulgare</i>	[96]
Молодой лист 6-дневного проростка	<i>AtTIP2</i> интенсивно экспрессируется в семядолях и молодых листьях	<i>A. thaliana</i>	[87]
Молодые листья 14–16-дневных проростков	Экспрессия генов <i>HvPIP1;1</i> , <i>HvPIP1;5</i> , <i>HvPIP2;2</i> , <i>HvPIP2;5</i> , <i>HvTIP1;1</i> , <i>HvTIP2;3</i> в зонах роста; <i>HvPIP2;5</i> специфично экспрессируется в мезофилле, а <i>HvPIP1;1</i> и <i>HvPIP2;2</i> — в эпидермисе	<i>H. vulgare</i>	[93]
Лист (возле листового влагалища)	Интенсивная экспрессия <i>ZmTIP1</i> в сосудистом пучке — в паренхиме между ксилемой и флоэмой	<i>Z. mays</i>	[97]
Молодые листья 2-недельных растений	Экспрессия <i>BnTIP1</i> и <i>BnPIP1</i> в мезофилле и обкладке пучка, слабая — в дифференцирующихся клетках пучка	<i>Brassica napus</i> L.	[98]
Розеточное растение	Экспрессия <i>AtTIP1</i> в растущих прилистниках и сосудистых пучках черешков, а также в молодых листьях; не было экспрессии в апексе стебля и зачатках листьев	<i>A. thaliana</i>	[86]
Зрелые листья	Экспрессия генов, кодирующих аквапорины <i>PIP1-1</i> , <i>PIP1-6</i> , <i>PIP2-1</i> и <i>PIP2-9</i> , а также <i>TIP2-3</i> ; накопление транскриптов увеличивается по сравнению с молодыми листьями	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	[36]

семейства PIP (табл. 7) [12]. Показано накопление мРНК генов *PIP1-1*, *PIP1-2*, *PIP1-3*, *PIP1-5*, *PIP2-1*, *PIP2-2*, *PIP2-3*, *PIP2-5*, *PIP2-6*, *TIP1-1*, *TIP1-2*. Отмечено, однако, что интенсивность накопления большинства продуктов транскрипции была значительно слабее, чем в мезоко-тилях, других ювенильных органах — частях зародыше-вого стебля (табл. 7) [12]. К исключениям можно отнести *PIP2-3*, *PIP2-6*, *TIP1-1* и *TIP1-2*.

Получены данные о роли аквапоринов указанных двух подсемейств и в последующем развитии листовой пластинки (табл. 7). В ряде работ проведено детальное исследование экспрессии генов аквапоринов в ходе развития листьев. Одно из таких исследований было прове-дено на растущих листьях ячменя [93]. Из 23 проанали-зированных генов 17 отличались накоплением продуктов транскрипции у молодых растущих тканей и в хорошо развитых фотосинтезирующих зонах. Тем не менее была выявлена тканевая и возрастная специализация. Семь из протестированных генов преимущественно экспрес-сировались в зонах роста (табл. 7). *HvPIP2;5* специфично

экспрессировался в мезофилле, а *HvPIP1;1* и *HvPIP2;2* — в эпидермисе. В зоне удлинения листьев ячменя транскрип-ты *HvPIP1;1* и *HvPIP2;5* составляли 90 % от общего числа транскриптов генов *PIP1* и *PIP2*. Их ближайшие гомологи у кукурузы — *ZmPIP1;1* и *ZmPIP2;1* — так же составляли большую часть всех транскриптов генов *PIP1* и *PIP2* в зоне удлинения листьев кукурузы (вместе с *ZmPIP2;2*) [94]. Полученные данные о роли аквапоринов PIP не ис-ключают значение представителей подсемейства TIP. В табл. 7 приведены результаты, полученные на араби-допсисе, ячмене, кукурузе и рапсе. Усиление экспрес-сии генов аквапоринов TIP указывает на их значение в вакуолизации клеток листа.

В зрелых листьях хлопчатника также отмечено нако-пление транскриптов генов *PIP1-1*, *PIP1-6*, *PIP2-1* и *PIP2-9*, а также *TIP2-3*, причем оно усиливалось с возрастом ли-ста [36]. Можно предположить, что кодируемые этими ге-нами белки принимают участие в обеспечении снабжения листа водой и питательными веществами, необходимыми для метаболических процессов.

Значение аквапоринов подсемейств PIP1, PIP2 и TIP1, TIP2 было продемонстрировано и с использованием трансгенных растений. Индуцированное в этих моделях, в том числе гетерологических, увеличение накопления транскриптов генов перечисленных подсемейств аквапоринов приводило к интенсификации роста листьев [16]. Таким образом, накоплены данные об усилении транскрипции генов аквапоринов подсемейств PIP1, PIP2 и TIP в ходе развития листа. В то же время нет четкого представления о специфичности накопления транскриптов этих генов в зависимости от возраста — на этапе ювенильного развития и на этапе зрелого листа, а также о тканевой специфичности.

Роль аквапоринов при формировании репродуктивных органов

Репродуктивный процесс у покрытосеменных растений можно условно разделить на несколько этапов: формирование цветочной почки, развитие цветка, процесс оплодотворения, формирование зародыша, развитие семян и плодов. Очевидно, что каждый из этапов зависит от поступления воды и питательных веществ. Следовательно, логично предположить участие аквапоринов в реализации перечисленных процессов. К сожалению, число исследований по данной тематике ограничено. Большая их часть посвящена роли аквапоринов в формировании плодов и семян. Именно этот аспект был наиболее интересен при подготовке данного обзора.

Тем не менее приведем ряд данных, которые раскрывают участие аквапоринов в ходе других этапов. Например, показано увеличение транскрипции *PpTIP1* и *PpPIP2* при развитии цветочных почек у персиковых деревьев [99]. Интересно, что аквапорины PIP2;2 участвуют в регуляции обратимого открывания лепестков тюльпанов и горечавки шероховатой [100, 101]. Экспрессия *NtPIP2;1*, но не *NtPIP1;1*, продемонстрирована в растениях табака при прорастании пыльцы на рыльце пестика [102]. В пыльце арабидопсиса при формировании и последующем прорастании выявлена экспрессия генов *AtTIP1;3* и *AtTIP5;1* [103, 104].

Аквапорины плодов

Рост и развитие плодов происходит благодаря делению клеток и, особенно, благодаря растяжению клеток. Последнее в значительной степени зависит от опосредованного аквапоринами транспорта воды через плазмалемму и тонопласт с последующим накоплением в вакуоли. Движущей силой этого потока воды является высокое осмотическое давление, создаваемое накапливаемыми метаболитами, в первую очередь сахарами. В табл. 8 представлены данные об изменении уровня экспрессии генов, кодирующих аквапорины, в ходе развития и созревания плодов различных видов растений.

Одним из первых примеров связи между ростом развивающихся плодов и экспрессией генов аквапоринов тонопласта был получен на плодах арабидопсиса. Причем

накопление продуктов транскрипции регистрировали уже на самых ранних этапах развития плода, в то время как в самом зародыше оно не было выявлено [86]. В дальнейшем экспрессия генов аквапоринов TIP1 была продемонстрирована на горохе и была максимальной также в самом начале формирования семян [106]. Роль TIP1 была продемонстрирована и при развитии ягод винограда, причем уровень экспрессии возрастал в ходе созревания [108]. При формировании плодов огурца была выявлена специфичная экспрессия генов *CsTIP1;1*, *CsTIP2;1* [114].

Еще больше данных указывает на роль аквапоринов семейства PIP в ходе развития плодов (табл. 8). Она была продемонстрирована для растений фасоли, винограда, томата, яблока и др. Преимущественно отмечали усиление аккумуляции продуктов транскрипции генов группы PIP1. Установлено, что это накопление в значительной степени зависело от фазы созревания плодов, при завершении созревания оно снижалось [109, 113, 114]. В то же время, профиль генов, кодирующих разные изоформы аквапоринов PIP1, в значительной степени различался. У ряда изученных растений при формировании плодов и их созревании была продемонстрирована экспрессия генов группы PIP2 [108, 110].

Тем самым, на примере формирования плодов показана роль аквапоринов семейств PIP и TIP. Наиболее часто в исследованиях была отмечена специфическая экспрессия генов аквапоринов PIP1 и TIP1, которая зависела от фазы созревания и от интенсивности вакуолизации плода.

Роль аквапоринов при формировании семян

Завершающим этапом жизненного цикла высших растений можно считать формирование семени. На ранних этапах развития семян в различных тканях отмечена интенсивная экспрессия генов, кодирующих аквапорины групп PIP1 и PIP2. В серии работ начала 2000-х годов для разных растений наиболее часто упоминалось накопление транскриптов аквапоринов PIP1;1, PIP1;2 и PIP2;1, PIP2;2, а также TIP2;1 и TIP2;2. В число этих растений вошли арабидопсис, соя, томат, рис и др. [115]. Увеличение числа экспрессируемых генов аквапоринов и повышение интенсивности их транскрипции связывают с обеспечением процесса фотосинтеза, а также транспорта водного раствора сахарозы, что способствует развитию семян. Еще один аквапорин — TIP3 — рассматривают в качестве маркера зрелых семян [12]. Он был выявлен в мембранах белковых тел, берущих свое начало из вакуолярной системы, в клетках созревающих семян фасоли [116, 117]. Позже этот аквапорин был выявлен и у семян целого ряда растений, в том числе арабидопсиса, гороха, кукурузы, конского каштана и др. [115]. Однако процесс накопления TIP3 в мембранах белковых тел характерен для высушающихся ортодоксальных семян, в то время как в рекальцитрантных семенах (неустойчивых к дегидратации, как у дуба и конского каштана), он сохранялся в тонопласте [13]. В то же время было показано, что

Таблица 8. Аквапорины плодов**Table 8.** Fruit aquaporins

Объект	Экспрессируемый ген, накапливаемый белок	Растение	Литературный источник
Растущий стручок	Экспрессия <i>AtTIP1</i> (γ -TIP) при превращении завязи в плод; позднее — в створках стручков; зародыши семян не экспрессируют	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	[86]
Семенная кожура растущих бобов	<i>PvPIP2;3</i> в зоне разгрузки флоэмы участвует в поступлении воды из флоэмы	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	[105]
Перикарп растущих бобов (до 5 дней после цветения)	Максимальная экспрессия <i>PsTIP1</i> (γ -TIP) у плодов наблюдается на 4-й день	<i>Pisum sativum</i> L.	[106]
Перикарп растущих ягод	Экспрессия генов аквапоринов AQ1 и AQ2 соответствовала периодам быстрого роста	<i>Vitis vinifera</i> L.	[107]
Созревание ягод	Экспрессия генов <i>VvTIP1;2</i> , <i>VvTIP1;3</i> , <i>VvPIP2;3</i> и <i>VvPIP2;5</i> увеличивалась при созревании	<i>V. vinifera</i>	[108]
Растущие плоды томата	Экспрессия <i>LePIP1;1</i> , <i>LePIP1;4</i> и <i>LePIP1;5</i>	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	[109]
Растущие плоды (15 дней после цветения)	Очень сильная экспрессия <i>ScPIP2a</i>	<i>Solanum chacoense</i> Bitter	[110]
Зрелые плоды (40 дней после цветения)	Почти отсутствует экспрессия <i>ScPIP2a</i>	<i>S. chacoense</i>	[110]
Волокно на коробочке хлопчатника	Гены аквапоринов TIP экспрессируются в период максимального удлинения волокна	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	[111]
Растущие плоды яблок	Экспрессия генов <i>MdPIP1a</i> и <i>MdPIP1b</i>	<i>Malus domestica</i> Baumg.	[112]
Кожура и мякоть созревающих яблок	Экспрессия генов <i>MdAQP</i> изменялась на климактерической стадии в зависимости от тканевой принадлежности и от сорта яблок	<i>M. domestica</i>	[113]
Плоды огурца	Экспрессия <i>CsTIP1;1</i> , <i>CsTIP2;1</i> и <i>CsPIP1;3</i> была специфичной для плодов	<i>Cucumis sativus</i> L.	[114]

TIP3 может быть локализован и в плазмалемме. Было высказано предположение, что, при резком снижении содержания аквапоринов PIP1 и PIP2 при созревании, TIP3 частично компенсирует транспортные процессы на плазмалемме [118].

На более поздних этапах созревания семян, особенно ортодоксальных, AQP играют роль в быстром оттоке воды при высыхании семян [71, 75]. В сухих семенах арабидопсиса найдено 11 изоформ PIP-аквапоринов, при практически полном отсутствии накопления транскриптов соответствующих генов. В сухих семенах риса отмечена активная экспрессия только гена *PIP2;7*, тогда как для генов *PIP1;1*, *PIP1;2* и *PIP2;1* экспрессия была очень низкой [74].

Полученные данные указывают на то, что функционирование различных изоформ аквапоринов на разных стадиях развития семян приводит сначала к увеличению размеров семени и накоплению в нем питательных веществ, а в дальнейшем к его высыханию и развитию состояния покоя. Тем самым происходит инициация разнонаправленных потоков воды через различные клеточные мембраны. Механизм этой инициации на сегодняшний день неясен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог обзору литературных данных, следует отметить, что аквапорины представляют собой достаточно обширную группу мембранных белков, отвечающих за проницаемость плазмалеммы и внутриклеточных мембран для воды и ряда других соединений. Накоплена обширная экспериментальная база данных, позволяющая судить о разнообразии механизмов регуляции их активности (от транскрипционного до посттрансляционного). Особый интерес представляют данные о физиологической роли аквапоринов — участии в реализации роста и развития растительного организма. Один из базовых процессов, лежащих в основе этих явлений, заключается в росте растяжением. Не вызывает сомнения участие в этом процессе H^+ -АТФаз, локализованных на плазмалемме и тонопласте [119, 120]. Представленные в настоящем обзоре данные однозначно свидетельствуют об активном вовлечении и представителей аквапоринов подсемейств PIP и TIP, локализованных на плазмалемме и тонопласте, в реализацию этого типа роста. Эти аквапорины наиболее консервативны в ходе эволюции [23]. Именно они преимущественно участвуют в регуляции интенсивности роста самых

разнообразных органов растений, начиная с ювенильных (табл. 5–8). Кроме того, считается, что интенсивность транспорта воды посредством TIP в значительной степени превосходит таковую у PIP. Этот факт хорошо согласуется с ролью аквапоринов плазмалеммы и тонопласта. Первые отвечают за поступление воды в клетку извне, а вторые — за быструю транспортировку воды в вакуоль во избежание повреждения клетки. Такое соотношение функций очень эффективно обеспечивает реализацию процессов роста в ходе развития. Интересно, что аквапорины тех же подсемейств участвуют и в обратном процессе — дегидратации при формировании семян. Причем ее интенсивность определяет лежкость формирующихся семян.

Можно предположить, что отобранный механизм в дальнейшем используется растениями и при адаптации к неблагоприятным условиям, в первую очередь связанным с недостатком воды: засолением, засухой, пониженными температурами. В табл. 3 приведены данные о роли аквапоринов PIP1 и PIP2 в регуляции потоков воды через плазмалемму в этих условиях. «Обратный» стрессовый фактор — затопление, приводящий к избытку воды, — по-видимому, так же требует активного вовлечения аквапоринов TIP, однако данные слишком ограничены. Большая часть приведенных в обзоре данных получена на транскрипционном уровне, в ряде случаев изменение экспрессии подтверждено на уровне белка. Требуется детальный анализ белковых профилей плазмалеммы и тонопласта, так как не всегда учитываются разнообразие изоформ аквапоринов и множественность механизмов посттрансляционной регуляции. В целом, накопленные к настоящему времени данные еще слишком фрагментарны для того, чтобы охарактеризовать роль этих аквапоринов в норме и при действии стрессовых факторов, обладающих способностью стимулировать или же, напротив, ингибировать рост, а также определять интенсивность адаптационных процессов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Krylov A.V., Pohl P., Zeidel M.L., Hill W.G. Water permeability of asymmetric planar lipid bilayers: leaflets of different composition offer independent and additive resistances to permeation // *J Gen Physiol.* 2001. Vol. 118, N 4. P. 333–340. doi: 10.1085/jgp.118.4.333
2. Mathai J.C., Tristram-Nagle S., Nagle J.F., Zeidel M.L. Structural determinants of water permeability through the lipid membrane // *J Gen Physiol.* 2008. Vol. 131, N 1. P. 69–76. doi: 10.1085/jgp.200709848
3. Shinoda W. Permeability across lipid membranes // *Biochim Biophys Acta Biomembr.* 2016. Vol. 1858, N 10. P. 2254–2265. doi: 10.1016/j.bbamem.2016.03.032
4. Kapilan R., Vaziri M., Zwiazek J.J. Regulation of aquaporins in plants under stress // *Biol Res.* 2018. Vol. 51, N 1. ID 4. doi: 10.1186/s40659-018-0152-0
5. Inden T., Hoshino A., Otagaki S., et al. Genome-wide analysis of aquaporins in Japanese Morning Glory (*Ipomoea nil*) // *Plants.* 2023. Vol. 12, N 7. ID 1511. doi: 10.3390/plants12071511
6. Afzal Z., Howton T.C., Sun Y., Mukhtar M.S. The roles of aquaporins in plant stress responses // *J Dev Biol.* 2016. Vol. 4, N 1. ID 9. doi: 10.3390/jdb4010009
7. Singh S., Bhatt V., Kumar V., et al. Evolutionary understanding of aquaporin transport system in the basal eudicot model species *Aquilegia coerulea* // *Plants.* 2020. Vol. 9, N 6. ID 799. doi: 10.3390/plants9060799
8. Wood T.E., Takebayashi N., Barker M.S., et al. The frequency of polyploid speciation in vascular plants // *PNAS USA.* 2009. Vol. 106, N 33. P. 13875–13879. doi: 10.1073/pnas.0811575106
9. Stuessy T., Weiss-Schneeweiss H. What drives polyploidization in plants? // *New Phytol.* 2019. Vol. 223, N 4. P. 1690–1692. doi: 10.1111/nph.15929
10. Groszmann M., Osborn H.L., Evans J.R. Carbon dioxide and water transport through plant aquaporins // *Plant Cell Environ.* 2017. Vol. 40, N 6. P. 938–961. doi: 10.1111/pce.12844
11. Sonah H., Deshmukh R.K., Labbé C., Bélanger R.R. Analysis of aquaporins in Brassicaceae species reveals high-level of conserva-

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, сбор и анализ литературных источников и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией. Личный вклад каждого автора: Г.В. Дanelia — сбор и обработка материала, написание основной части текста; В.В. Емельянов — концепция и идея статьи, рисунки, внесение окончательной правки; М.Ф. Шишова — концепция и идея статьи, написание основной части текста, внесение окончательной правки, привлечение финансирования.

Источник финансирования. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-00096, <https://rscf.ru/project/22-14-00096/>.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

ADDITIONAL INFO

Authors' contribution. All authors made a substantial contribution to the conception of the study, acquisition, analysis, interpretation of data for the work, drafting and revising the article, final approval of the version to be published and agree to be accountable for all aspects of the study. Personal contribution of each author: G.V. Danelia — collection and processing of the material, writing the main part of the text; V.V. Yemelyanov — concept and idea of the study, figure preparation, making final edits; M.F. Shishova — concept and idea of the study, writing the main part of the text, making final edits, funding acquisition.

Funding source. This research was funded by the Russian Science Foundation, grant number 22-14-00096, <https://rscf.ru/en/project/22-14-00096/>

Competing interests. The authors declare no conflict of interests.

- tion and dynamic role against biotic and abiotic stress in canola // Sci Rep. 2017. Vol. 7, N 1. ID 2771. doi: 10.1038/s41598-017-02877-9
12. Su Y., Liu Z., Sun J., et al. Genome-wide identification of maize aquaporin and functional analysis during seed germination and seedling establishment // Front Plant Sci. 2022. Vol. 13. ID 831916. doi: 10.3389/fpls.2022.831916
13. Obroucheva N.V., Sin'kevich I.A. Aquaporins and cell growth // Russ J Plant Physiol. 2010. Vol. 57, N 2. P. 153–165. doi: 10.1134/S1021443710020019
14. Maurel C., Boursiac Y., Luu D.-T., et al. Aquaporins in plants // Physiol Rev. 2015. Vol. 95, N 4. P. 1321–1358. doi: 10.1152/physrev.00008.2015
15. Plant aquaporins: From transport to signaling / F. Chaumont, S.D. Tyerman, editors. New York: Springer, 2017. 353 p. doi: 10.1007/978-3-319-49395-4
16. Wang Y., Zhao Z., Liu F., et al. Versatile roles of aquaporins in plant growth and development // Int J Mol Sci. 2020. Vol. 21, N 24. ID 9485. doi: 10.3390/ijms21249485
17. Koefoed-Johnsen V., Ussing H.H. The contributions of diffusion and flow to the passage of D₂O through living membranes: Effect of neurohypophyseal hormone on isolated anuran skin // Acta Physiol Scand. 1953. Vol. 28, N 1. P. 60–76. doi: 10.1111/j.1748-1716.1953.tb00959.x
18. Macey R.L., Farmer R.E.L. Inhibition of water and solute permeability in human red cells // Biochim Biophys Acta Biomembr. 1970. Vol. 211, N 1. P. 104–106. doi: 10.1016/0005-2736(70)90130-6
19. Denker B.M., Smith B.L., Kuhajda F.P., Agre P. Identification, purification, and partial characterization of a novel Mr 28,000 integral membrane protein from erythrocytes and renal tubules // J Biol Chem. 1988. Vol. 263, N 30. P. 15634–15642. doi: 10.1016/s0021-9258(19)37635-5
20. Preston G.M., Carroll T.P., Guggino W.B., Agre P. Appearance of water channels in *Xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein // Science. 1992. Vol. 256, N 5055. P. 385–387. doi: 10.1126/science.256.5055.385
21. Fushimi K., Uchida S., Harat Y., et al. Cloning and expression of apical membrane water channel of rat kidney collecting tubule // Nature. 1993. Vol. 361, N 6412. P. 549–552. doi: 10.1038/361549a0
22. Fortin M.G., Morrison N.A., Verma D.P.S. Nodulin-26, a peribacteroid membrane nodulin is expressed independently of the development of the peribacteroid compartment // Nucleic Acids Res. 1987. Vol. 15, N 2. P. 813–824. doi: 10.1093/nar/15.2.813
23. Hussain A., Tanveer R., Mustafa G., et al. Comparative phylogenetic analysis of aquaporins provides insight into the gene family expansion and evolution in plants and their role in drought tolerant and susceptible chickpea cultivars // Genomics. 2020. Vol. 112, N 1. P. 263–275. doi: 10.1016/j.ygeno.2019.02.005
24. Rabeh K., Sallami A., Gaboun F., et al. Genome-wide analysis of aquaporin and their responses to abiotic stresses in plants: A systematic review and meta-analysis // Plant Stress. 2024. Vol. 11. ID 100362. doi: 10.1016/j.stress.2024.100362
25. Lopez-Zaplana A., Nicolas-Espinosa J., Carvajal M., Bárzana G. Genome-wide analysis of the aquaporin genes in melon (*Cucumis melo* L.) // Sci Rep. 2020. Vol. 10, N 1. ID 22240. doi: 10.1038/s41598-020-79250-w
26. Møller I.M., Rao R.S.P., Jiang Y., et al. Proteomic and bioinformatic profiling of transporters in higher plant mitochondria // Biomolecules. 2020. Vol. 10, N 8. ID 1190. doi: 10.3390/biom10081190
27. Kudoyarova G., Veselov D., Yemelyanov V., Shishova M. The role of aquaporins in plant growth under conditions of oxygen deficiency // Int J Mol Sci. 2022. Vol. 23, N 17. ID 10159. doi: 10.3390/ijms231710159
28. Lopez-Zaplana A., Bárzana G., Ding L., et al. Aquaporins involvement in the regulation of melon (*Cucumis melo* L.) fruit cracking under different nutrient (Ca, B and Zn) treatments // Environ Exp Bot. 2022. Vol. 201. ID 104981. doi: 10.1016/j.envexpbot.2022.104981
29. Ishikawa F., Suga S., Uemura T., et al. Novel type aquaporin SIPs are mainly localized to the ER membrane and show cell-specific expression in *Arabidopsis thaliana* // FEBS Lett. 2005. Vol. 579, N 25. P. 5814–5820. doi: 10.1016/j.febslet.2005.09.076
30. Lopez D., Bronner G., Brunel N., et al. Insights into *Populus* XIP aquaporins: evolutionary expansion, protein functionality, and environmental regulation // J Exp Bot. 2012. Vol. 63, N 5. P. 2217–2230. doi: 10.1093/jxb/err404
31. Luang S., Hrmova M. Structural basis of the permeation function of plant aquaporins. В кн.: Plant aquaporins: From transport to signaling / F. Chaumont, S.D. Tyerman, editors. New York: Springer, 2017. P. 1–28. doi: 10.1007/978-3-319-49395-4_1
32. Noronha H., Agasse A., Martins A.P., et al. The grape aquaporin VvSIP1 transports water across the ER membrane // J Exp Bot. 2014. Vol. 65, N 4. P. 981–993. doi: 10.1093/jxb/ert448
33. Shivaraj S.M., Deshmukh R., Sonah H., Bélanger R.R. Identification and characterization of aquaporin genes in *Arachis duranensis* and *Arachis ipaensis* genomes, the diploid progenitors of peanut // BMC Genom. 2019. Vol. 20. ID 222. doi: 10.1186/s12864-019-5606-4
34. Quigley F., Rosenberg J.M., Shachar-Hill Y., Bohnert H.J. From genome to function: the *Arabidopsis* aquaporins // Genome Biol. 2001. Vol. 3, N 1. ID research0001.1. doi: 10.1186/gb-2001-3-1-research0001
35. Nicolas-Espinosa J., Carvajal M. Genome-wide identification and biological relevance of broccoli aquaporins // Plant Genome. 2022. Vol. 15, N 4. ID e20262. doi: 10.1002/tpg2.20262
36. 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. Vol. 10. ID 142. doi: 10.1186/1471-2229-10-142
37. Gupta A.B., Sankaramakrishnan R. Genome-wide analysis of major intrinsic proteins in the tree plant *Populus trichocarpa*: characterization of XIP subfamily of aquaporins from evolutionary perspective // BMC Plant Biol. 2009. Vol. 9. ID 134. doi: 10.1186/1471-2229-9-134
38. Zhang D.Y., Ali Z., Wang C.B., et al. Genome-wide sequence characterization and expression analysis of major intrinsic proteins in soybean (*Glycine max* L.) // PLoS One. 2013. Vol. 8, N 2. ID e56312. doi: 10.1371/journal.pone.0056312
39. Rajora N., Thakral V., Geetika, et al. Understanding aquaporins regulation and silicon uptake in carrot (*Daucus carota*) // J Plant Biochem Biotechnol. 2023. Vol. 32, N 1. P. 51–62. doi: 10.1007/s13562-022-00780-7
40. Sakurai J., Ishikawa F., Yamaguchi T., et al. Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function // Plant Cell Physiol. 2005. Vol. 46, N 9. P. 1568–1577. doi: 10.1093/pcp/pci172
41. Hove R.M., Ziemann M., Bhave M. Identification and expression analysis of the barley (*Hordeum vulgare* L.) aquaporin gene family // PLoS One. 2015. Vol. 10, N 6. ID e0128025. doi: 10.1371/journal.pone.0128025
42. Reddy P.S., Bhadra Rao T.S.R., Sharma K.K., Vadez V. Genome-wide identification and characterization of the aquaporin gene family in *Sorghum bicolor* (L.) // Plant Gene. 2015. Vol. 1. P. 18–28. doi: 10.1016/j.plgene.2014.12.002
43. Pawłowicz I., Rapacz M., Perlikowski D., et al. Abiotic stresses influence the transcript abundance of PIP and TIP aquaporins in

- Festuca* species // J Appl Genet. 2017. Vol. 58. P. 421–435. doi: 10.1007/s13353-017-0403-8
44. Lu Y., Jeffers R., Raju A., et al. Does night-time transpiration provide any benefit to wheat (*Triticum aestivum* L.) plants which are exposed to salt stress? // Physiol Plant. 2023. Vol. 175, N 1. ID e13839. doi: 10.1111/ppl.13839
45. Jang J.Y., Kim D.G., Kim Y.O., et al. An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stresses in *Arabidopsis thaliana* // Plant Mol Biol. 2004. Vol. 54, N 5. P. 713–725. doi: 10.1023/b:plan.0000040900.61345.a6
46. Lopez-Zaplan A., Martinez-Garcia N., Carvajal M., Bárzana G. Relationships between aquaporins gene expression and nutrient concentrations in melon plants (*Cucumis melo* L.) during typical abiotic stresses // Environ Exp Bot. 2022. Vol. 195. ID 104759. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104759
47. Solouki A., Berna-Sicilia J.Á., Martinez-Alonso A., et al. Onion plants (*Allium cepa* L.) react differently to salinity levels according to the regulation of aquaporins // Heliyon. 2023. Vol. 9, N 3. ID e13815. doi: 10.1016/j.heliyon.2023.e13815
48. Quiroga G., Erice G., Ding L., et al. The arbuscular mycorrhizal symbiosis regulates aquaporins activity and improves root cell water permeability in maize plants subjected to water stress // Plant Cell Environ. 2019. Vol. 42, N 7. P. 2274–2290. doi: 10.1111/pce.13551
49. Nicolas-Espinosa J., Yepes-Molina L., Martinez-Bernal F., et al. Deciphering the effect of salinity and boron stress on broccoli plants reveals that membranes phytosterols and PIP aquaporins facilitate stress adaptation // Plant Sci. 2024. Vol. 338. ID 111923. doi: 10.1016/j.plantsci.2023.111923
50. Verdoucq L., Rodrigues O., Martinière A., et al. Plant aquaporins on the move: Reversible phosphorylation, lateral motion and cycling // Curr Opin Plant Biol. 2014. Vol. 22. P. 101–107. doi: 10.1016/j.pbi.2014.09.011
51. Li C., Wang W. Molecular biology of aquaporins. В кн.: Aquaporins. Advances in experimental medicine and biology. Vol. 969 / B. Yang, editor. Dordrecht: Springer, 2017. P. 1–34. doi: 10.1007/978-94-024-1057-0_1
52. Wu X.N., Rodriguez C.S., Pertl-Obermeyer H., et al. Sucrose-induced receptor kinase S1RK1 regulates a plasma membrane aquaporin in *Arabidopsis* // Mol Cell Proteom. 2013. Vol. 12, N 10. P. 2856–2873. doi: 10.1074/mcp.M113.029579
53. Bellati J., Champeyroux C., Hem S., et al. Novel aquaporin regulatory mechanisms revealed by interactomics // Mol Cell Proteom. 2016. Vol. 15, N 11. P. 3473–3487. doi: 10.1074/mcp.M116.060087
54. Fushimi K., Sasaki S., Marumo F. Phosphorylation of serine 256 is required for cAMP-dependent regulatory exocytosis of the aquaporin-2 water channel // J Biol Chem. 1997. Vol. 272, N 23. P. 14800–14804. doi: 10.1074/jbc.272.23.14800
55. Javot H., Maurel C. The role of aquaporins in water uptake // Ann Bot. 2002. Vol. 90, N 3. P. 301–313. doi: 10.1093/aob/mcf199
56. Przepielska-Wasowicz E.M., Wierzbicka M. Gating of aquaporins by heavy metals in *Allium cepa* L. epidermal cells // Protoplasma. 2011. Vol. 248, N 4. P. 663–671. doi: 10.1007/s00709-010-0222-9
57. Henzler T., Ye Q., Steudle E. Oxidative of water channels (aquaporins) in *Chara* by hydroxyl radicals // Plant Cell Environ. 2004. Vol. 27, N 9. P. 1184–1195. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01226.x
58. Aroca R. Exogenous catalase and ascorbate modify the effects of abscisic acid (ABA) on root hydraulic properties in *Phaseolus vulgaris* L. plants // J Plant Growth Regul. 2006. Vol. 25, N 1. P. 10–17. doi: 10.1007/s00344-005-0075-1
59. Luu D.-T., Maurel C. Aquaporin trafficking in plant cells: an emerging membrane-protein model // Traffic. 2013. Vol. 14, N 6. P. 629–635. doi: 10.1111/tra.12062
60. Sun Q., Liu X., Kitagawa Y., et al. Plant aquaporins: Their roles beyond water transport // Crop J. 2024. Vol. 12, N 3. P. 641–655. doi: 10.1016/j.cj.2024.04.005
61. Yepes-Molina L., Bárzana G., Carvajal M. Controversial regulation of gene expression and protein transduction of aquaporins under drought and salinity stress // Plants. 2020. Vol. 9, N 12. ID 1662. doi: 10.3390/plants9121662
62. Jackson M.B., Davies W.J., Else M. Pressure-flow relationships, xylem solutes and root hydraulic conductance in flooded tomato plants // Ann Bot. 1996. Vol. 77, N 1. P. 17–24. doi: 10.1006/anbo.1996.0003
63. Törnroth-Horsefield S., Wang Y., Hedfalk K., et al. Structural mechanism of plant aquaporin gating // Nature. 2006. Vol. 439, N 7077. P. 688–694. doi: 10.1038/nature04316
64. Gitto A., Fricke W. Zinc treatment of hydroponically-grown barley (*H. vulgare*) plants causes a reduction in root and cell hydraulic conductivity and isoform-dependent decrease in aquaporin gene expression // Physiol Plant. 2018. Vol. 164, N 2. P. 176–190. doi: 10.1111/ppl.12697
65. Burke S., Sadaune E., Rognon L., et al. A redundant hydraulic function of root hairs in barley plants grown in hydroponics // Funct Plant Biol. 2020. Vol. 48, N 4. P. 448–459. doi: 10.1071/fp20287
66. Matsuo N., Nanjo Y., Tougo M., et al. Identification of putative aquaporin genes and their expression analysis under hypoxic conditions in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] // Plant Prod Sci. 2012. Vol. 15, N 4. P. 278–283. doi: 10.1626/pp.15.278
67. Shivaraj S.M., Deshmukh R., Bhat J.A., et al. Understanding aquaporin transport system in eelgrass (*Zostera marina* L.), an aquatic plant species // Front Plant Sci. 2017. Vol. 8. ID 1334. doi: 10.3389/fpls.2017.01334
68. Yanada K.-i., Kondo K., Ino N., et al. Plasma membrane aquaporins function in moisture regulation during seed germination and leaf hydration in eelgrass // Aquat Bot. 2024. Vol. 192. ID 103760. doi: 10.1016/j.aquabot.2024.103760
69. Cozza R., Pangaro T. Tissue expression pattern of two aquaporin-encoding genes in different organs of the seagrass *Posidonia oceanica* // Aquat Bot. 2009. Vol. 91, N 2. P. 117–121. doi: 10.1016/j.aquabot.2009.03.007
70. Serra I.A., Nicastro S., Mazzuca S., et al. Response to salt stress in seagrasses: PIP1;1 aquaporin antibody localization in *Posidonia oceanica* leaves // Aquat Bot. 2013. Vol. 104. P. 213–219. doi: 10.1016/j.aquabot.2011.05.008
71. Hoai P.T.T., Tyerman S.D., Schnell N., et al. Deciphering aquaporin regulation and roles in seed biology // J Exp Bot. 2020. Vol. 71, N 6. P. 1763–1773. doi: 10.1093/jxb/erz555
72. Obroucheva N.V., Sinkevich I.A., Lityagina S.V., Novikova G.V. Water relations in germinating seeds // Russ J Plant Physiol. 2017. Vol. 64, N 4. P. 625–633. doi: 10.1134/s102144371703013x
73. Nonogaki H. Seed germination and dormancy: The classic story, new puzzles, and evolution // J Integr Plant Biol. 2019. Vol. 61, N 5. P. 541–563. doi: 10.1111/jipb.12762
74. Liu H.-Y., Yu X., Cui D.-Y., et al. The role of water channel proteins and nitric oxide signaling in rice seed germination // Cell Res. 2007. Vol. 17, N 7. P. 638–649. doi: 10.1038/cr.2007.34
75. Footitt S., Clewes R., Feeney M., et al. Aquaporins influence seed dormancy and germination in response to stress // Plant Cell Environ. 2019. Vol. 42, N 8. P. 2325–2339. doi: 10.1111/pce.13561

76. Novikova G.V., Tournaire-Roux C., Sin'kevich I.A., et al. Vacuolar biogenesis and aquaporin expression at early germination of broad bean seeds // *Plant Physiol Biochem.* 2014. Vol. 82. P. 123–132. doi: 10.1016/j.plaphy.2014.05.014
77. Hachez C., Moshelion M., Zelazny E., et al. Localization and quantification of plasma membrane aquaporin expression in maize primary root: a clue to understanding their role as cellular plumbers // *Plant Mol Biol.* 2006. Vol. 62, N 1–2. P. 305–323. doi: 10.1007/s11103-006-9022-1
78. Sakurai J., Ahamed A., Murai M., et al. Tissue and cell-specific localization of rice aquaporins and their water transport activities // *Plant Cell Physiol.* 2008. Vol. 49, N 1. P. 30–39. doi: 10.1093/pcp/pcm162
79. Gambetta G.A., Fei J., Rost T.L., et al. Water uptake along the length of grapevine fine roots: Developmental anatomy, tissue-specific aquaporin expression, and pathways of water transport // *Plant Physiol.* 2013. Vol. 163, N 3. P. 1254–1265. doi: 10.1104/pp.113.221283
80. Suga S., Murai M., Kuwagata T., Maeshima M. Differences in aquaporin levels among cell types of radish and measurement of osmotic water permeability of individual protoplasts // *Plant Cell Physiol.* 2003. Vol. 44, N 3. P. 277–286. doi: 10.1093/pcp/pcg032
81. Knipfer T., Besse M., Verdel J.-L., Fricke W. Aquaporin-facilitated water uptake in barley (*Hordeum vulgare* L.) roots // *J Exp Bot.* 2011. Vol. 62, N 12. P. 4115–4126. doi: 10.1093/jxb/err075
82. Javot H., Lauvergeat V., Santoni V., et al. Role of a single aquaporin isoform in root water uptake // *Plant Cell.* 2003. Vol. 15, N 2. P. 509–522. doi: 10.1105/tpc.008888
83. Hejnowicz Z., Sievers A. Reversible closure of water channels in parenchymatic cells of sunflower hypocotyl depends on turgor status of the cells // *J Plant Physiol.* 1996. Vol. 147, N 5. P. 516–520. doi: 10.1016/s0176-1617(96)80040-x
84. Suga S., Imagawa S., Maeshima M. Specificity of the accumulation of mRNAs and proteins of the plasma membrane and tonoplast aquaporins in radish organs // *Planta.* 2001. Vol. 212, N 2. P. 294–304. doi: 10.1007/s004250000396
85. Suga S., Komatsu S., Maeshima M. Aquaporin isoforms responsive to salt and water stresses and phytohormones in radish seedlings // *Plant Cell Physiol.* 2002. Vol. 43, N 10. P. 1229–1237. doi: 10.1093/pcp/pcf148
86. Ludevid D., Höfte H., Himmelblau E., Chrispeels M.J. The expression pattern of the tonoplast intrinsic protein γ -TIP in *Arabidopsis thaliana* is correlated with cell enlargement // *Plant Physiol.* 1992. Vol. 100, N 4. P. 1633–1639. doi: 10.1104/pp.100.4.1633
87. Daniels M.J., Chaumont F., Mirkov T.E., Chrispeels M.J. Characterization of a new vacuolar membrane aquaporin sensitive to mercury at a unique site // *Plant Cell.* 1996. Vol. 8, N 4. P. 587–599. doi: 10.2307/3870337
88. Eisenbarth D.A., Weig A.R. Dynamics of aquaporins and water relations during hypocotyl elongation in *Ricinus communis* L. seedlings // *J Exp Bot.* 2005. Vol. 56, N 417. P. 1831–1842. doi: 10.1093/jxb/eri173
89. Schuurmans J.A.M.J., van Dongen J.T., Rutjens B.P.W., et al. Members of the aquaporin family in the developing pea seed coat include representatives of the PIP, TIP, and NIP sub-families // *Plant Mol Biol.* 2003. Vol. 53, N 5. P. 655–667. doi: 10.1023/b:plan.0000019070.60954.77
90. McGaughey S.A., Osborn H.L., Chen L., et al. Roles of aquaporins in *Setaria viridis* stem development and sugar storage // *Front Plant Sci.* 2016. Vol. 7. ID 1815. doi: 10.3389/fpls.2016.01815
91. 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. Vol. 75, N 1. P. 114–122. doi: 10.1271/bbb.100615
92. Shivaraj S.M., Deshmukh R.K., Rai R., et al. Genome-wide identification, characterization, and expression profile of aquaporin gene family in flax (*Linum usitatissimum*) // *Sci Rep.* 2017. Vol. 7, N 1. ID 46137. doi: 10.1038/srep46137
93. Besse M., Knipfer T., Miller A.J., et al. Developmental pattern of aquaporin expression in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves // *J Exp Bot.* 2011. Vol. 62, N 12. P. 4127–4142. doi: 10.1093/jxb/err175
94. Fricke W., Knipfer T. Plant aquaporins and cell elongation. В кн.: Plant aquaporins: From transport to signaling / F. Chaumont, S.D. Tyerman, editors. New York: Springer, 2017. P. 107–131. doi: 10.1007/978-3-319-49395-4_5
95. Schünmann P.H.D., Ougham H.J. Identification of three cDNA clones expressed in the leaf extension zone and with altered patterns of expression in the slender mutant of barley: A tonoplast intrinsic protein, a putative structural protein and protochlorophyllide oxidoreductase // *Plant Mol Biol.* 1996. Vol. 31, N 3. P. 529–537. doi: 10.1007/bf00042226
96. Wei W., Alexandersson E., Golldack D., et al. HvPIP1;6, a barley (*Hordeum vulgare* L.) plasma membrane water channel particularly expressed in growing compared with non-growing leaf tissues // *Plant Cell Physiol.* 2007. Vol. 48, N 8. P. 1132–1147. doi: 10.1093/pcp/pcm083
97. Barrieu F., Chaumont F., Chrispeels M.J. High expression of the tonoplast aquaporin *ZmTIP1* in epidermal and conducting tissues of maize // *Plant Physiol.* 1998. Vol. 117, N 4. P. 1153–1163. doi: 10.1104/pp.117.4.1153
98. Frangne N., Maeshima M., Schäffner A.R., et al. Expression and distribution of a vacuolar aquaporin in young and mature leaf tissues of *Brassica napus* in relation to water fluxes // *Planta.* 2001. Vol. 212, N 2. P. 270–278. doi: 10.1007/s004250000390
99. Yooyongwech S., Horigane A.K., Yoshida M., et al. Changes in aquaporin gene expression and magnetic resonance imaging of water status in peach tree flower buds during dormancy // *Physiol Plant.* 2008. Vol. 134, N 3. P. 522–533. doi: 10.1111/j.1399-3054.2008.01143.x
100. Azad A.K., Sawa Y., Ishikawa T., Shibata H. Characterization of protein phosphatase 2A acting on phosphorylated plasma membrane aquaporin of tulip petals // *Biosci Biotechnol Biochem.* 2004. Vol. 68, N 5. P. 1170–1174. doi: 10.1271/bbb.68.1170
101. Nemoto K., Niinae T., Goto F., et al. Calcium-dependent protein kinase 16 phosphorylates and activates the aquaporin PIP2;2 to regulate reversible flower opening in *Gentiana scabra* // *Plant Cell.* 2022. Vol. 34, N 7. P. 2652–2670. doi: 10.1093/plcell/koac120
102. Bots M., Feron R., Uehlein N., et al. PIP1 and PIP2 aquaporins are differentially expressed during tobacco anther and stigma development // *J Exp Bot.* 2005. Vol. 56, N 409. P. 113–121. doi: 10.1093/jxb/eri009
103. Soto G., Fox R., Ayub N., et al. TIP5;1 is an aquaporin specifically targeted to pollen mitochondria and is probably involved in nitrogen remobilization in *Arabidopsis thaliana* // *Plant J.* 2010. Vol. 64, N 6. P. 1038–1047. doi: 10.1111/j.1365-313x.2010.04395.x
104. Wudick M.M., Luu D.-T., Tournaire-Roux C., et al. Vegetative and sperm cell-specific aquaporins of *Arabidopsis* highlight the vacuolar equipment of pollen and contribute to plant reproduction // *Plant Physiol.* 2014. Vol. 164, N 4. P. 1697–1706. doi: 10.1104/pp.113.228700

105. Zhou Y., Setz N., Niemietz C., et al. Aquaporins and unloading of phloem-imported water in coats of developing bean seeds // *Plant Cell Environ.* 2007. Vol. 30, N 12. P. 1566–1577. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01732.x
106. Ozga J.A., van Huizen R., Reinecke D.M. Hormone and seed-specific regulation of pea fruit growth // *Plant Physiol.* 2002. Vol. 128, N 4. P. 1379–1389. doi: 10.1104/pp.010800
107. Schlosser J., Olsson N., Weis M., et al. Cellular expansion and gene expression in the developing grape (*Vitis vinifera* L.) // *Protoplasma.* 2008. Vol. 232, N 3–4. P. 255–265. doi: 10.1007/s00709-008-0280-9
108. Fouquet R., Léon C., Ollat N., Barrieu F. Identification of grapevine aquaporins and expression analysis in developing berries // *Plant Cell Rep.* 2008. Vol. 27, N 9. P. 1541–1550. doi: 10.1007/s00299-008-0566-1
109. Shiota H., Sudoh T., Tanaka I. Expression analysis of genes encoding plasma membrane aquaporins during seed and fruit development in tomato // *Plant Sci.* 2006. Vol. 171, N 2. P. 277–285. doi: 10.1016/j.plantsci.2006.03.021
110. O'Brien M., Bertrand C., Matton D.P. Characterization of a fertilization-induced and developmentally regulated plasma-membrane aquaporin expressed in reproductive tissues, in the wild potato *Solanum chacoense* Bitt. // *Planta.* 2002. Vol. 215, N 3. P. 485–493. doi: 10.1007/s00425-002-0770-0
111. Smart L.B., Vojdani F., Maeshima M., Wilkins T.A. Genes involved in osmoregulation during turgor-driven cell expansion of developing cotton fibers are differentially regulated // *Plant Physiol.* 1998. Vol. 116, N 4. P. 1539–1549. doi: 10.1104/pp.116.4.1539
112. Hu C.-G., Hao H.-J., Honda C., et al. Putative *PIP1* genes isolated from apple: Expression analyses during fruit development and under osmotic stress // *J Exp Bot.* 2003. Vol. 54, N 390. P. 2193–2194. doi: 10.1093/jxb/erg238
113. Lv J., Cao Y., Tai R., et al. Comparative study of expression patterns of aquaporin (AQP) genes in apple fruits with contrasting ripening behavior // *Sci Hortic.* 2023. Vol. 318. ID 112133. doi: 10.1016/j.scienta.2023.112133
114. Zhu Y.-X., Yang L., Liu N., et al. Genome-wide identification, structure characterization, and expression pattern profiling of aquaporin gene family in cucumber // *BMC Plant Biol.* 2019. Vol. 19. ID 345. doi: 10.1186/s12870-019-1953-1
115. Chinnasamy G.P., Sundareswaran S., Subramanian K.S., et al. *Aquaporins* and their implications on seeds: A brief review // *J Appl Nat Sci.* 2021. Vol. 13, N 3. P. 970–980. doi: 10.31018/jans.v13i3.2830
116. Maurel C., Kado R.T., Guern J., Chrispeels M.J. Phosphorylation regulates the water channel activity of the seed-specific aquaporin α -TIP // *EMBO J.* 1995. Vol. 14, N 13. P. 3028–3035. doi: 10.1002/j.1460-2075.1995.tb07305.x
117. Hunter P.R., Craddock C.P., Di Benedetto S., et al. Fluorescent reporter proteins for the tonoplast and the vacuolar lumen identify a single vacuolar compartment in *Arabidopsis* cells // *Plant Physiol.* 2007. Vol. 145, N 4. P. 1371–1382. doi: 10.1104/pp.107.103945
118. 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. Vol. 4, N 1. P. 180–189. doi: 10.1093/mp/ssq051
119. Kirpichnikova A., Chen T., Teplyakova S., Shishova M. Proton pump and plant cell elongation // *Biol Commun.* 2018. Vol. 63, N 1. P. 32–42. doi: 10.21638/spbu03.2018.105
120. Кирпичникова А.А., Кудоярова Г.Р., Емельянов В.В., Шишова М.Ф. Особенности роста растяжением клеток coleoptилей злаков в норме и при затоплении // *Экологическая генетика.* 2023. Т. 21, № 4. С. 401–417. EDN: QWDPWQ doi: 10.17816/ecogen623901

REFERENCES

1. Krylov AV, Pohl P, Zeidel ML, Hill WG. Water permeability of asymmetric planar lipid bilayers: leaflets of different composition offer independent and additive resistances to permeation. *J Gen Physiol.* 2001;118(4):333–340. doi: 10.1085/jgp.118.4.333
2. Mathai JC, Tristram-Nagle S, Nagle JF, Zeidel ML. Structural determinants of water permeability through the lipid membrane. *J Gen Physiol.* 2008;131(1):69–76. doi: 10.1085/jgp.200709848
3. Shinoda W. Permeability across lipid membranes. *Biochim Biophys Acta Biomembr.* 2016;1858(10):2254–2265. doi: 10.1016/j.bbamem.2016.03.032
4. Kapilan R, Vaziri M, Zwiazek JJ. Regulation of aquaporins in plants under stress. *Biol Res.* 2018;51(1):4. doi: 10.1186/s40659-018-0152-0
5. Inden T, Hoshino A, Otagaki S, et al. Genome-wide analysis of aquaporins in Japanese Morning Glory (*Ipomoea nil*). *Plants.* 2023;12(7):1511. doi: 10.3390/plants12071511
6. Afzal Z, Howton TC, Sun Y, Mukhtar MS. The roles of aquaporins in plant stress responses. *J Dev Biol.* 2016;4(1):9. doi: 10.3390/jdb4010009
7. Singh S, Bhatt V, Kumar V, et al. Evolutionary understanding of aquaporin transport system in the basal eudicot model species *Aquilegia coerulea*. *Plants.* 2020;9(6):799. doi: 10.3390/plants9060799
8. Wood TE, Takebayashi N, Barker MS, et al. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *PNAS USA.* 2009;106(33):13875–13879. doi: 10.1073/pnas.0811575106
9. Stuessy T, Weiss-Schneeweiss H. What drives polyploidization in plants? *New Phytol.* 2019;223(4):1690–1692. doi: 10.1111/nph.15929
10. Groszmann M, Osborn HL, Evans JR. Carbon dioxide and water transport through plant aquaporins. *Plant Cell Environ.* 2017;40(6):938–961. doi: 10.1111/pce.12844
11. Sonah H, Deshmukh RK, Labbé C, Bélanger RR. Analysis of aquaporins in Brassicaceae species reveals high-level of conservation and dynamic role against biotic and abiotic stress in canola. *Sci Rep.* 2017;7(1):2771. doi: 10.1038/s41598-017-02877-9
12. Su Y, Liu Z, Sun J, et al. Genome-wide identification of maize aquaporin and functional analysis during seed germination and seedling establishment. *Front Plant Sci.* 2022;13:831916. doi: 10.3389/fpls.2022.831916
13. Obroucheva NV, Sin'kevich IA. Aquaporins and cell growth. *Russ J Plant Physiol.* 2010;57(2):153–165. doi: 10.1134/S1021443710020019
14. Maurel C, Boursiac Y, Luu D-T, et al. Aquaporins in plants. *Physiol Rev.* 2015;95(4):1321–1358. doi: 10.1152/physrev.00008.2015
15. Chaumont F, Tyerman SD, editors. *Plant aquaporins: From transport to signaling.* New York: Springer; 2017. 353 p. doi: 10.1007/978-3-319-49395-4
16. Wang Y, Zhao Z, Liu F, et al. Versatile roles of aquaporins in plant growth and development. *Int J Mol Sci.* 2020;21(24):9485. doi: 10.3390/ijms21249485

17. Koefoed-Johnsen V, Ussing HH. The contributions of diffusion and flow to the passage of D₂O through living membranes: Effect of neurohypophyseal hormone on isolated anuran skin. *Acta Physiol Scand*. 1953;28(1):60–76. doi: 10.1111/j.1748-1716.1953.tb00959.x
18. Macey RL, Farmer REL. Inhibition of water and solute permeability in human red cells. *Biochim Biophys Acta Biomembr*. 1970;211(1):104–106. doi: 10.1016/0005-2736(70)90130-6
19. Denker BM, Smith BL, Kuhajda FP, Agre P. Identification, purification, and partial characterization of a novel Mr 28,000 integral membrane protein from erythrocytes and renal tubules. *J Biol Chem*. 1988;263(30):15634–15642. doi: 10.1016/s0021-9258(19)37635-5
20. Preston GM, Carroll TP, Guggino WB, Agre P. Appearance of water channels in *Xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein. *Science*. 1992;256(5055):385–387. doi: 10.1126/science.256.5055.385
21. Fushimi K, Uchida S, Harat Y, et al. Cloning and expression of apical membrane water channel of rat kidney collecting tubule. *Nature*. 1993;361(6412):549–552. doi: 10.1038/361549a0
22. Fortin MG, Morrison NA, Verma DPS. Nodulin-26, a peribacteroid membrane nodulin is expressed independently of the development of the peribacteroid compartment. *Nucleic Acids Res*. 1987;15(2):813–824. doi: 10.1093/nar/15.2.813
23. Hussain A, Tanveer R, Mustafa G, et al. Comparative phylogenetic analysis of aquaporins provides insight into the gene family expansion and evolution in plants and their role in drought tolerant and susceptible chickpea cultivars. *Genomics*. 2020;112(1):263–275. doi: 10.1016/j.ygeno.2019.02.005
24. Rabeh K, Sallami A, Gaboun F, et al. Genome-wide analysis of aquaporin and their responses to abiotic stresses in plants: A systematic review and meta-analysis. *Plant Stress*. 2024;11:100362. doi: 10.1016/j.stress.2024.100362
25. Lopez-Zaplana A, Nicolas-Espinosa J, Carvajal M, Bárzana G. Genome-wide analysis of the aquaporin genes in melon (*Cucumis melo* L.). *Sci Rep*. 2020;10(1):22240. doi: 10.1038/s41598-020-79250-w
26. Møller IM, Rao RSP, Jiang Y, et al. Proteomic and bioinformatic profiling of transporters in higher plant mitochondria. *Biomolecules*. 2020;10(8):1190. doi: 10.3390/biom10081190
27. Kudoyarova G, Veselov D, Yemelyanov V, Shishova M. The role of aquaporins in plant growth under conditions of oxygen deficiency. *Int J Mol Sci*. 2022;23(17):10159. doi: 10.3390/ijms231710159
28. Lopez-Zaplana A, Bárzana G, Ding L, et al. Aquaporins involvement in the regulation of melon (*Cucumis melo* L.) fruit cracking under different nutrient (Ca, B and Zn) treatments. *Environ Exp Bot*. 2022;201:104981. doi: 10.1016/j.envexpbot.2022.104981
29. Ishikawa F, Suga S, Uemura T, et al. Novel type aquaporin SIPs are mainly localized to the ER membrane and show cell-specific expression in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*. 2005;579(25):5814–5820. doi: 10.1016/j.febslet.2005.09.076
30. Lopez D, Bronner G, Brunel N, et al. Insights into *Populus* XIP aquaporins: evolutionary expansion, protein functionality, and environmental regulation. *J Exp Bot*. 2012;63(5):2217–2230. doi: 10.1093/jxb/err404
31. Luang S, Hrmova M. Structural basis of the permeation function of plant aquaporins. In: Chaumont F, Tyerman SD, editors. *Plant aquaporins: From transport to signaling*. New York: Springer; 2017. P. 1–28. doi: 10.1007/978-3-319-49395-4_1
32. Noronha H, Agasse A, Martins AP, et al. The grape aquaporin VvSIP1 transports water across the ER membrane. *J Exp Bot*. 2014;65(4):981–993. doi: 10.1093/jxb/ert448
33. Shivaraj SM, Deshmukh R, Sonah H, Bélanger RR. Identification and characterization of aquaporin genes in *Arachis duranensis* and *Arachis ipaensis* genomes, the diploid progenitors of peanut. *BMC Genom*. 2019;20:222. doi: 10.1186/s12864-019-5606-4
34. Quigley F, Rosenberg JM, Shachar-Hill Y, Bohnert HJ. From genome to function: the *Arabidopsis* aquaporins. *Genome Biol*. 2001;3(1):research0001.1. doi: 10.1186/gb-2001-3-1-research0001
35. Nicolas-Espinosa J, Carvajal M. Genome-wide identification and biological relevance of broccoli aquaporins. *Plant Genome*. 2022;15(4):e20262. doi: 10.1002/tpg2.20262
36. Park W, Scheffler BE, Bauer PJ, Campbell BT. Identification of the family of aquaporin genes and their expression in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *BMC Plant Biol*. 2010;10:142. doi: 10.1186/1471-2229-10-142
37. Gupta AB, Sankararamakrishnan R. Genome-wide analysis of major intrinsic proteins in the tree plant *Populus trichocarpa*: characterization of XIP subfamily of aquaporins from evolutionary perspective. *BMC Plant Biol*. 2009;9:134. doi: 10.1186/1471-2229-9-134
38. Zhang DY, Ali Z, Wang CB, et al. Genome-wide sequence characterization and expression analysis of major intrinsic proteins in soybean (*Glycine max* L.). *PLoS One*. 2013;8(2):e56312. doi: 10.1371/journal.pone.0056312
39. Rajora N, Thakral V, Geetika, et al. Understanding aquaporins regulation and silicon uptake in carrot (*Daucus carota*). *J Plant Biochem Biotechnol*. 2023;32(1):51–62. doi: 10.1007/s13562-022-00780-7
40. Sakurai J, Ishikawa F, Yamaguchi T, et al. Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function. *Plant Cell Physiol*. 2005;46(9):1568–1577. doi: 10.1093/pcp/pci172
41. Hove RM, Ziemann M, Bhavé M. Identification and expression analysis of the barley (*Hordeum vulgare* L.) aquaporin gene family. *PLoS One*. 2015;10(6): e0128025. doi: 10.1371/journal.pone.0128025
42. Reddy PS, Bhadra Rao TSR, Sharma KK, Vadez V. Genome-wide identification and characterization of the aquaporin gene family in *Sorghum bicolor* (L.). *Plant Gene*. 2015;1:18–28. doi: 10.1016/j.plgene.2014.12.002
43. Pawłowicz I, Rapacz M, Perlikowski D, et al. Abiotic stresses influence the transcript abundance of PIP and TIP aquaporins in *Festuca* species. *J Appl Genet*. 2017;58:421–435. doi: 10.1007/s13353-017-0403-8
44. Lu Y, Jeffers R, Raju A, et al. Does night-time transpiration provide any benefit to wheat (*Triticum aestivum* L.) plants which are exposed to salt stress? *Physiol Plant*. 2023;175(1):e13839. doi: 10.1111/ppl.13839
45. Jang JY, Kim DG, Kim YO, et al. An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*. 2004;54(5):713–725. doi: 10.1023/b: plan.0000040900.61345.a6
46. Lopez-Zaplana A, Martinez-Garcia N, Carvajal M, Bárzana G. Relationships between aquaporins gene expression and nutrient concentrations in melon plants (*Cucumis melo* L.) during typical abiotic stresses. *Environ Exp Bot*. 2022;195:104759. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104759
47. Solouki A, Berna-Sicilia JÁ, Martinez-Alonso A, et al. Onion plants (*Allium cepa* L.) react differently to salinity levels according to the regulation of aquaporins. *Heliyon*. 2023;9(3):e13815. doi: 10.1016/j.heliyon.2023.e13815
48. Quiroga G, Erice G, Ding L, et al. The arbuscular mycorrhizal symbiosis regulates aquaporins activity and improves root cell

- water permeability in maize plants subjected to water stress. *Plant Cell Environ.* 2019;42(7):2274–2290. doi: 10.1111/pce.13551
49. Nicolas-Espinosa J, Yepes-Molina L, Martinez-Bernal F, et al. Deciphering the effect of salinity and boron stress on broccoli plants reveals that membranes phytosterols and PIP aquaporins facilitate stress adaptation. *Plant Sci.* 2024;338:111923. doi: 10.1016/j.plantsci.2023.111923
50. Verdoucq L, Rodrigues O, Martinière A, et al. Plant aquaporins on the move: Reversible phosphorylation, lateral motion and cycling. *Curr Opin Plant Biol.* 2014;22:101–107. doi: 10.1016/j.pbi.2014.09.011
51. Li C, Wang W. Molecular biology of aquaporins. In: Yang B, editor. *Aquaporins. Advances in experimental medicine and biology. Vol. 969.* Dordrecht: Springer; 2017. P. 1–34. doi: 10.1007/978-94-024-1057-0_1
52. Wu XN, Rodriguez CS, Pertl-Obermeyer H, et al. Sucrose-induced receptor kinase SIRK1 regulates a plasma membrane aquaporin in *Arabidopsis*. *Mol Cell Proteom.* 2013;12(10):2856–2873. doi: 10.1074/mcp.M113.029579
53. Bellati J, Champeyroux C, Hem S, et al. Novel aquaporin regulatory mechanisms revealed by interactomics. *Mol Cell Proteom.* 2016;15(11):3473–3487. doi: 10.1074/mcp.M116.060087
54. Fushimi K, Sasaki S, Marumo F. Phosphorylation of serine 256 is required for cAMP-dependent regulatory exocytosis of the aquaporin-2 water channel. *J Biol Chem.* 1997;272(23):14800–14804. doi: 10.1074/jbc.272.23.14800
55. Javot H, Maurel C. The role of aquaporins in water uptake. *Ann Bot.* 2002;90(3):301–313. doi: 10.1093/aob/mcf199
56. Przedpelska-Wasowicz EM, Wierzbicka M. Gating of aquaporins by heavy metals in *Allium cepa* L. epidermal cells. *Protoplasma.* 2011;248(4):663–671. doi: 10.1007/s00709-010-0222-9
57. Henzler T, Ye Q, Steudle E. Oxidative of water channels (aquaporins) in *Chara* by hydroxyl radicals. *Plant Cell Environ.* 2004;27(9):1184–1195. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01226.x
58. Aroca R. Exogenous catalase and ascorbate modify the effects of abscisic acid (ABA) on root hydraulic properties in *Phaseolus vulgaris* L. plants. *J Plant Growth Regul.* 2006;25(1):10–17. doi: 10.1007/s00344-005-0075-1
59. Luu D-T, Maurel C. Aquaporin trafficking in plant cells: an emerging membrane-protein model. *Traffic.* 2013;14(6):629–635. doi: 10.1111/tra.12062
60. Sun Q, Liu X, Kitagawa Y, et al. Plant aquaporins: Their roles beyond water transport. *Crop J.* 2024;12(3):641–655. doi: 10.1016/j.cj.2024.04.005
61. Yepes-Molina L, Bárzana G, Carvajal M. Controversial regulation of gene expression and protein transduction of aquaporins under drought and salinity stress. *Plants.* 2020;9(12):1662. doi: 10.3390/plants9121662
62. Jackson MB, Davies WJ, Else M. Pressure-flow relationships, xylem solutes and root hydraulic conductance in flooded tomato plants. *Ann Bot.* 1996;77(1):17–24. doi: 10.1006/anbo.1996.0003
63. Törnroth-Horsefield S, Wang Y, Hedfalk K, et al. Structural mechanism of plant aquaporin gating. *Nature.* 2006;439(7077):688–694. doi: 10.1038/nature04316
64. Gitto A, Fricke W. Zinc treatment of hydroponically-grown barley (*H. vulgare*) plants causes a reduction in root and cell hydraulic conductivity and isoform-dependent decrease in aquaporin gene expression. *Physiol Plant.* 2018;164(2):176–190. doi: 10.1111/ppl.12697
65. Burke S, Sadaune E, Rognon L, et al. A redundant hydraulic function of root hairs in barley plants grown in hydroponics. *Funct Plant Biol.* 2020;48(4):448–459. doi: 10.1071/fp20287
66. Matsuo N, Nanjo Y, Tougo M, et al. Identification of putative aquaporin genes and their expression analysis under hypoxic conditions in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. *Plant Prod Sci.* 2012;15(4):278–283. doi: 10.1626/pp.15.278
67. Shivaraj SM, Deshmukh R, Bhat JA, et al. Understanding aquaporin transport system in eelgrass (*Zostera marina* L.), an aquatic plant species. *Front Plant Sci.* 2017;8:1334. doi: 10.3389/fpls.2017.01334
68. Yanada K-i, Kondo K, Ino N, et al. Plasma membrane aquaporins function in moisture regulation during seed germination and leaf hydration in eelgrass. *Aquat Bot.* 2024;192:103760. doi: 10.1016/j.aquabot.2024.103760
69. Cozza R, Pangaro T. Tissue expression pattern of two aquaporin-encoding genes in different organs of the seagrass *Posidonia oceanica*. *Aquat Bot.* 2009;91(2):117–121. doi: 10.1016/j.aquabot.2009.03.007
70. Serra IA, Nicastro S, Mazzuca S, et al. Response to salt stress in seagrasses: PIP1;1 aquaporin antibody localization in *Posidonia oceanica* leaves. *Aquat Bot.* 2013;104:213–219. doi: 10.1016/j.aquabot.2011.05.008
71. Hoai PTT, Tyerman SD, Schnell N, et al. Deciphering aquaporin regulation and roles in seed biology. *J Exp Bot.* 2020;71(6):1763–1773. doi: 10.1093/jxb/erz555
72. Obroucheva NV, Sinkevich IA, Lityagina SV, Novikova GV. Water relations in germinating seeds. *Russ J Plant Physiol.* 2017;64(4):625–633. doi: 10.1134/s102144371703013x
73. Nonogaki H. Seed germination and dormancy: The classic story, new puzzles, and evolution. *J Integr Plant Biol.* 2019;61(5):541–563. doi: 10.1111/jipb.12762
74. Liu H-Y, Yu X, Cui D-Y, et al. The role of water channel proteins and nitric oxide signaling in rice seed germination. *Cell Res.* 2007;17(7):638–649. doi: 10.1038/cr.2007.34
75. Footitt S, Clewes R, Feeney M, et al. Aquaporins influence seed dormancy and germination in response to stress. *Plant Cell Environ.* 2019;42(8):2325–2339. doi: 10.1111/pce.13561
76. Novikova GV, Tournaire-Roux C, Sinkevich IA, et al. Vacuolar biogenesis and aquaporin expression at early germination of broad bean seeds. *Plant Physiol Biochem.* 2014;82:123–132. doi: 10.1016/j.plaphy.2014.05.014
77. Hachez C, Moshelion M, Zelazny E, et al. Localization and quantification of plasma membrane aquaporin expression in maize primary root: a clue to understanding their role as cellular plumbers. *Plant Mol Biol.* 2006;62(1–2):305–323. doi: 10.1007/s11103-006-9022-1
78. Sakurai J, Ahamed A, Murai M, et al. Tissue and cell-specific localization of rice aquaporins and their water transport activities. *Plant Cell Physiol.* 2008;49(1):30–39. doi: 10.1093/pcp/pcm162
79. Gambetta GA, Fei J, Rost TL, et al. Water uptake along the length of grapevine fine roots: Developmental anatomy, tissue-specific aquaporin expression, and pathways of water transport. *Plant Physiol.* 2013;163(3):1254–1265. doi: 10.1104/pp.113.221283
80. Suga S, Murai M, Kuwagata T, Maeshima M. Differences in aquaporin levels among cell types of radish and measurement of osmotic water permeability of individual protoplasts. *Plant Cell Physiol.* 2003;44(3):277–286. doi: 10.1093/pcp/pcg032
81. Knipfer T, Besse M, Verdel J-L, Fricke W. Aquaporin-facilitated water uptake in barley (*Hordeum vulgare* L.) roots. *J Exp Bot.* 2011;62(12):4115–4126. doi: 10.1093/jxb/err075
82. Javot H, Lauergerat V, Santoni V, et al. Role of a single aquaporin isoform in root water uptake. *Plant Cell.* 2003;15(2):509–522. doi: 10.1105/tpc.008888

83. Hejnowicz Z, Sievers A. Reversible closure of water channels in parenchymatic cells of sunflower hypocotyl depends on turgor status of the cells. *J Plant Physiol.* 1996;147(5):516–520. doi: 10.1016/s0176-1617(96)80040-x
84. Suga S, Imagawa S, Maeshima M. Specificity of the accumulation of mRNAs and proteins of the plasma membrane and tonoplast aquaporins in radish organs. *Planta.* 2001;212(2):294–304. doi: 10.1007/s004250000396
85. Suga S, Komatsu S, Maeshima M. Aquaporin isoforms responsive to salt and water stresses and phytohormones in radish seedlings. *Plant Cell Physiol.* 2002;43(10):1229–1237. doi: 10.1093/pcp/pcf148
86. Ludevid D, Höfte H, Himmelblau E, Chrispeels MJ. The expression pattern of the tonoplast intrinsic protein γ -TIP in *Arabidopsis thaliana* is correlated with cell enlargement. *Plant Physiol.* 1992;100(4):1633–1639. doi: 10.1104/pp.100.4.1633
87. Daniels MJ, Chaumont F, Mirkov TE, Chrispeels MJ. Characterization of a new vacuolar membrane aquaporin sensitive to mercury at a unique site. *Plant Cell.* 1996;8(4):587–599. doi: 10.2307/3870337
88. Eisenbarth DA, Weig AR. Dynamics of aquaporins and water relations during hypocotyl elongation in *Ricinus communis* L. seedlings. *J Exp Bot.* 2005;56(417):1831–1842. doi: 10.1093/jxb/eri173
89. Schuurmans JAMJ, van Dongen JT, Rutjens BPW, et al. Members of the aquaporin family in the developing pea seed coat include representatives of the PIP, TIP, and NIP subfamilies. *Plant Mol Biol.* 2003;53(5):655–667. doi: 10.1023/b:plan.0000019070.60954.77
90. McGaughey SA, Osborn HL, Chen L, et al. Roles of aquaporins in *Setaria viridis* stem development and sugar storage. *Front Plant Sci.* 2016;7:1815. doi: 10.3389/fpls.2016.01815
91. Muto Y, Segami S, Hayashi H, et al. Vacuolar proton pumps and aquaporins involved in rapid internode elongation of deep-water rice. *Biosci Biotechnol Biochem.* 2011;75(1):114–122. doi: 10.1271/bbb.100615
92. Shivaraj SM, Deshmukh RK, Rai R, et al. Genome-wide identification, characterization, and expression profile of aquaporin gene family in flax (*Linum usitatissimum*). *Sci Rep.* 2017;7(1):46137. doi: 10.1038/srep46137
93. Besse M, Knipfer T, Miller AJ, et al. Developmental pattern of aquaporin expression in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves. *J Exp Bot.* 2011;62(12):4127–4142. doi: 10.1093/jxb/err175
94. Fricke W, Knipfer T. Plant aquaporins and cell elongation. In: Chaumont F, Tyerman SD, editors. *Plant aquaporins: From transport to signaling*. New York: Springer; 2017. P. 107–131. doi: 10.1007/978-3-319-49395-4_5
95. Schünmann PHD, Ougham HJ. Identification of three cDNA clones expressed in the leaf extension zone and with altered patterns of expression in the slender mutant of barley: A tonoplast intrinsic protein, a putative structural protein and protochlorophyllide oxidoreductase. *Plant Mol Biol.* 1996;31(3):529–537. doi: 10.1007/bf00042226
96. Wei W, Alexandersson E, Golldack D, et al. HvPIP1;6, a barley (*Hordeum vulgare* L.) plasma membrane water channel particularly expressed in growing compared with non-growing leaf tissues. *Plant Cell Physiol.* 2007;48(8):1132–1147. doi: 10.1093/pcp/pcm083
97. Barrieu F, Chaumont F, Chrispeels MJ. High expression of the tonoplast aquaporin *ZmTIP1* in epidermal and conducting tissues of maize. *Plant Physiol.* 1998;117(4):1153–1163. doi: 10.1104/pp.117.4.1153
98. Frangne N, Maeshima M, Schäffner AR, et al. Expression and distribution of a vacuolar aquaporin in young and mature leaf tissues of *Brassica napus* in relation to water fluxes. *Planta.* 2001;212(2):270–278. doi: 10.1007/s004250000390
99. Yooyongwech S, Horigane AK, Yoshida M, et al. Changes in aquaporin gene expression and magnetic resonance imaging of water status in peach tree flower buds during dormancy. *Physiol Plant.* 2008;134(3):522–533. doi: 10.1111/j.1399-3054.2008.01143.x
100. Azad AK, Sawa Y, Ishikawa T, Shibata H. Characterization of protein phosphatase 2A acting on phosphorylated plasma membrane aquaporin of tulip petals. *Biosci Biotechnol Biochem.* 2004;68(5):1170–1174. doi: 10.1271/bbb.68.1170
101. Nemoto K, Niinae T, Goto F, et al. Calcium-dependent protein kinase 16 phosphorylates and activates the aquaporin PIP2;2 to regulate reversible flower opening in *Gentiana scabra*. *Plant Cell.* 2022;34(7):2652–2670. doi: 10.1093/plcell/koac120
102. Bots M, Feron R, Uehlein N, et al. PIP1 and PIP2 aquaporins are differentially expressed during tobacco anther and stigma development. *J Exp Bot.* 2005;56(409):113–121. doi: 10.1093/jxb/eri009
103. Soto G, Fox R, Ayub N, et al. TIP5;1 is an aquaporin specifically targeted to pollen mitochondria and is probably involved in nitrogen remobilization in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 2010;64(6):1038–1047. doi: 10.1111/j.1365-313x.2010.04395.x
104. Wudick MM, Luu D-T, Tournaire-Roux C, et al. Vegetative and sperm cell-specific aquaporins of *Arabidopsis* highlight the vacuolar equipment of pollen and contribute to plant reproduction. *Plant Physiol.* 2014;164(4):1697–1706. doi: 10.1104/pp.113.228700
105. Zhou Y, Setz N, Niemietz C, et al. Aquaporins and unloading of phloem-imported water in coats of developing bean seeds. *Plant Cell Environ.* 2007;30(12):1566–1577. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01732.x
106. Ozga JA, van Huizen R, Reinecke DM. Hormone and seed-specific regulation of pea fruit growth. *Plant Physiol.* 2002;128(4):1379–1389. doi: 10.1104/pp.010800
107. Schlosser J, Olsson N, Weis M, et al. Cellular expansion and gene expression in the developing grape (*Vitis vinifera* L.). *Protoplasma.* 2008;232(3–4):255–265. doi: 10.1007/s00709-008-0280-9
108. Fouquet R, Léon C, Ollat N, Barrieu F. Identification of grapevine aquaporins and expression analysis in developing berries. *Plant Cell Rep.* 2008;27(9):1541–1550. doi: 10.1007/s00299-008-0566-1
109. Shiota H, Sudoh T, Tanaka I. Expression analysis of genes encoding plasma membrane aquaporins during seed and fruit development in tomato. *Plant Sci.* 2006;171(2):277–285. doi: 10.1016/j.plantsci.2006.03.021
110. O'Brien M, Bertrand C, Matton DP. Characterization of a fertilization-induced and developmentally regulated plasma-membrane aquaporin expressed in reproductive tissues, in the wild potato *Solanum chacoense* Bitt. *Planta.* 2002;215(3):485–493. doi: 10.1007/s00425-002-0770-0
111. Smart LB, Vojdani F, Maeshima M, Wilkins TA. Genes involved in osmoregulation during turgor-driven cell expansion of developing cotton fibers are differentially regulated. *Plant Physiol.* 1998;116(4):1539–1549. doi: 10.1104/pp.116.4.1539
112. Hu C-G, Hao H-J, Honda C, et al. Putative *PIP1* genes isolated from apple: Expression analyses during fruit development and under osmotic stress. *J Exp Bot.* 2003;54(390):2193–2194. doi: 10.1093/jxb/erg238
113. Lv J, Cao Y, Tai R, et al. Comparative study of expression patterns of aquaporin (AQP) genes in apple fruits with

contrasting ripening behavior. *Sci Hortic.* 2023;318:112133. doi: 10.1016/j.scienta.2023.112133

114. Zhu Y-X, Yang L, Liu N, et al. Genome-wide identification, structure characterization, and expression pattern profiling of aquaporin gene family in cucumber. *BMC Plant Biol.* 2019;19:345. doi: 10.1186/s12870-019-1953-1

115. Chinnasamy GP, Sundareswaran S, Subramanian KS, et al. Aquaporins and their implications on seeds: A brief review. *J Appl Nat Sci.* 2021;13(3):970–980. doi: 10.31018/jans.v13i3.2830

116. Maurel C, Kado RT, Guern J, Chrispeels MJ. Phosphorylation regulates the water channel activity of the seed-specific aquaporin α -TIP. *EMBO J.* 1995;14(13):3028–3035. doi: 10.1002/j.1460-2075.1995.tb07305.x

117. Hunter PR, Craddock CP, Di Benedetto S, et al. Fluorescent reporter proteins for the tonoplast and the vacuolar lumen identify

a single vacuolar compartment in *Arabidopsis* cells. *Plant Physiol.* 2007;145(4):1371–1382. doi: 10.1104/pp.107.103945

118. 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;4(1):180–189. doi: 10.1093/mp/ssq051

119. Kirpichnikova A, Chen T, Teplyakova S, Shishova M. Proton pump and plant cell elongation. *Biol Commun.* 2018;63(1):32–42. doi: 10.21638/spbu03.2018.105

120. Kirpichnikova AA, Kudoyarova GR, Yemelyanov VV, Shishova MF. The peculiarities of cell elongation growth of cereal coleoptiles under normal and flooding conditions. *Ecological genetics.* 2023;21(4):401–417. EDN: QWDPWQ doi: 10.17816/ecogen623901

ОБ АВТОРАХ

Георгий Вадимович Данелия; ORCID: 0009-0005-9330-4840; e-mail: georgdanelia@gmail.com

Владислав Владимирович Емельянов, канд. биол. наук, доцент; ORCID: 0000-0003-2323-5235; eLibrary SPIN: 9460-1278; e-mail: bootika@mail.ru

***Мария Федоровна Шишова,** д-р биол. наук, профессор; адрес: Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9; ORCID: 0000-0003-3657-2986; eLibrary SPIN: 7842-7611; e-mail: mshishova@mail.ru

AUTHORS' INFO

Georgii V. Danelia; ORCID: 0009-0005-9330-4840; e-mail: georgdanelia@gmail.com

Vladislav V. Yemelyanov, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor; ORCID: 0000-0003-2323-5235; eLibrary SPIN: 9460-1278; e-mail: bootika@mail.ru

***Maria F. Shishova,** Dr. Sci. (Biology), Professor; address: 7/9 Universitetskaya emb., Saint Petersburg, 199034, Russia; ORCID: 0000-0003-3657-2986; eLibrary SPIN: 7842-7611; e-mail: mshishova@mail.ru

* Автор, ответственный за переписку / Corresponding author