


doi 10.18699/vjgb-25-27

## Аквапорины и их роль в растительно-микробных системах

Т.Р. Кудряшова , А.А. Крюков , А.И. Горенкова , А.П. Юрков 

Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия

 t.kudryashova@arriam.ru

**Аннотация.** Мировые потери сельскохозяйственной продукции из-за дефицита воды, вероятно, более значительны, чем от других причин, вместе взятых. Причины дефицита воды у растений могут быть связаны с недостатком атмосферных осадков, высокой температурой воздуха и другими факторами, которые могут привести к снижению содержания доступной для растений воды в почве. Большинство наземных растений способно вступать в симбиоз с грибами арбускулярной микоризы. Такой симбиоз выполняет ключевую роль в минеральном питании многих видов наземных растений. Транспорт воды в растениях, ее использование регулируются, в первую очередь, с участием трансмембранных белков – аквапоринов. С помощью аквапоринов растение может «экономить» воду, что является важным элементом стратегии адаптации растения к условиям дефицита воды. По некоторым сведениям, грибы арбускулярной микоризы в условиях засухи способны снижать экспрессию генов аквапоринов растения, тем самым уменьшая транспорт воды внутри тканей растения-хозяина, что приводит к ее «экономии». С другой стороны, в настоящее время в научной литературе информации о механизмах взаимодействия растения и грибов арбускулярной микоризы при регуляции работы аквапоринов недостаточно. Кроме того, имеющиеся в различных источниках сведения о работе аквапоринов у разных видов растений могут противоречить друг другу. Аквапорины в растениях представлены несколькими подсемействами, и их число для разных видов варьирует. Изучение этого семейства транспортеров важно для понимания водного транспорта в растениях и оценки влияния на него со стороны грибов арбускулярной микоризы. В обзоре собраны данные об истории изучения, структуре, локализации, филогении, функциях аквапоринов. Развитие знаний о функционировании симбиотических систем будет способствовать созданию биоудобрений на основе микробной биомассы для использования в сельском хозяйстве Российской Федерации.

**Ключевые слова:** аквапорины; AQP; арбускулярная микориза; засуха; транспорт воды в растениях; симбиоз

**Для цитирования:** Кудряшова Т.Р., Крюков А.А., Горенкова А.И., Юрков А.П. Аквапорины и их роль в растительно-микробных системах. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(2):238-247. doi 10.18699/vjgb-25-27

**Финансирование.** Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 22-16-00064.

## Aquaporins and their role in plant-microbial systems

T.R. Kudriashova , A.A. Kryukov , A.I. Gorenkova , A.P. Yurkov 

All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, Pushkin, St. Petersburg, Russia

 t.kudryashova@arriam.ru

**Abstract.** Global losses of agricultural products from water scarcity could be greater than from all other causes combined. Water deficiency in plants can result from insufficient precipitation, elevated air temperatures, and other factors that reduce the water available in the soil. Most terrestrial plants are able to form symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi. Arbuscular mycorrhiza plays a key role in the mineral nutrition of many terrestrial plant species. Water transport in plants is regulated primarily by aquaporins, transmembrane proteins. Aquaporins help plants save water, which is an important component of the plant's adaptation strategy to water scarcity. Some studies suggest that arbuscular mycorrhizal fungi can decrease the expression of aquaporin genes in plants under drought conditions, which reduces water transport within host plant tissues and conserves available water. On the other hand, there is little scientific evidence of the interaction mechanisms between plants and arbuscular mycorrhizal fungi during aquaporin regulation. In addition, the information in different sources on the aquaporin functions in different plant species may be contradictory. Plant aquaporins are represented by several subfamilies; their number varies for different species. A more comprehensive study of these transporters can enhance our understanding of water transport in plants and assess how arbuscular mycorrhizal fungi can influence it. This review contains data on the history of studies of the structure, localization, phylogeny, and functions of aquaporins. Advancing the study of the symbiotic system functioning may contribute to the development of biofertilizers based on soil microorganisms for agricultural uses in the Russian Federation.

**Key words:** aquaporins; AQP; arbuscular mycorrhiza; drought; water transport in plants; symbiosis

**For citation:** Kudriashova T.R., Kryukov A.A., Gorenkova A.I., Yurkov A.P. Aquaporins and their role in plant-microbial systems. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2025;29(2):238-247. doi 10.18699/vjgb-25-27

## Введение

Стрессовые условия при засухе влияют на жизнь растений во многих аспектах. Например, при нехватке воды снижается скорость поступления питательных веществ в растение из почвы, что влияет на рост биомассы и отражается на урожайности сельскохозяйственных культур (Ahanger, Agarwal, 2017). В транспорте воды в растении участвуют белки из семейства аквапоринов (AQP). Это семейство является составной частью более крупного семейства MIP (major intrinsic proteins) (Nielsen et al., 2002; Zhou Y., MacKinnon, 2003). Семейство MIP названо по первому открытому транспортеру воды, найденному в волокнах хрусталика млекопитающих, в том числе и человека (впоследствии назван «Аквапорин 0» – Aquaporin 0). Аквапорины представлены интегральными мембранными белками, которые формируют трансмембранные поры в клетках. В ходе геномного исследования семейства AQP у ряда растений (24 вида, включая водоросли, мхи, плауновидные, двудольные и однодольные) аквапорины были разделены на восемь подсемейств с эволюционным развитием, от LIP (большие внутренние белки, обнаруженные у диатомовых водорослей) к TIP (интегральные белки тонопласта) (Hussain et al., 2020). Пять из восьми подсемейств MIP встречаются у семенных растений, включая однодольные и двудольные: интегральные белки плазматической мембраны (PIP), белки тонопласта (TIP), интегральные нодулин-26-подобные белки (NIP), малые основные интегральные белки (SIP) и неохарактеризованные интегральные белки (XIP) (Danielson, Johanson, 2008). Гибридные внутренние белки (HIP) и GLpF-подобные внутренние белки (GIP) встречаются только у мхов (Abascal et al., 2014; Singh et al., 2020).

Известно, что грибы арбускулярной микоризы (АМГ) способствуют поглощению растением-хозяином ряда питательных веществ (в основном фосфора), нормализуют водный баланс растения, а также регулируют водный транспорт (Schachtman et al., 1998; Huey et al., 2020). При этом в растениях при микоризации меняется регуляция генов AQP. При арбускулярно-микоризном (АМ) симбиозе кортикальные клетки корня создают периабускулярную мембрану, окутывающую каждую арбускулу АМ-гриба, тем самым отделяя гриб от цитоплазмы растения. Этот процесс устанавливает симбиоз между растениями и грибами, помогая растению-хозяину получать воду, питательные вещества и улучшая его устойчивость к засухе (Kakouridis et al., 2022). В консорциуме с другими микроорганизмами арбускулярная микориза потенциально может вытеснить классические химические удобрения, оказывающие негативное влияние на экосистемы, а также уменьшать деградацию земель, вызванную в том числе засухой (Kuila, Ghosh, 2022; Seka et al., 2022). Существует гипотеза о том, что снижение экспрессии аквапоринов при недостатке воды может быть способом минимизации ее потерь (Quiroga et al., 2017). Настоящий обзор направлен на раскрытие вопросов влияния АМ на водообмен растений, участия семейства AQP в устойчивости растений к засухе.

## История изучения и структура аквапоринов

Транспорт воды в растении опосредуется тремя путями: апопластическим, симпластическим и трансмембранным.

Последний путь осуществляется с участием аквапоринов, присутствующих на биологических мембранах и образующих каналы (Singh et al., 2020). Такие каналы обеспечивают движение воды двунаправленно (Chrispeels, Agre, 1994).

История открытия аквапоринов началась в 1980-х годах, когда исследователи изучали механизмы транспорта воды через клеточные мембраны. В 1988 г. Питер Агре (Peter Agre) из университета Джона Хопкинса начал изучать белки красных кровяных телец. Он обнаружил белок, который связывался с антителами против гликофорина. Этот белок был назван CHIP28 (белок каналов воды) (Agre et al., 1993).

Несмотря на то что основная концепция о движении воды через биологическую мембрану была сформирована в начале 1950-х годов, первый водный канал CHIP28 был обнаружен лишь в 1992 г. Г.М. Престоном (Preston et al., 1992) в эритроцитах человека и назван впоследствии «аквапорин-1» (AQP-1). Позже аналогичный белок был также идентифицирован в *Escherichia coli* и назван «акваглицеропорин» (GLP-F).

В 1992 г. П. Агре и его коллеги клонировали ген *AQP1* и определили его структуру. AQP1 представляет собой трансмембранный белок с четырьмя трансмембранными доменами, образующими узкий канал, через который могут передвигаться молекулы воды (Agre et al., 1993). Первым зарегистрированным растительным аквапорином стал трансмембранный белок AtTIP1;1, обнаруженный на вакуолярной мембране у *Arabidopsis thaliana* (Maurel et al., 1993). Уже в 1999 г. белки MIP насчитывали 150 представителей, которые были идентифицированы на клеточных мембранах организмов, начиная с бактерий и заканчивая человеком (Lagrée et al., 1999). На сегодняшний день открыто более 7541 гомолога MIP у 484 видов эукариот (Irisarri et al., 2024). Подтверждено, что белки семейства MIP локализованы на клеточных мембранах всех живых организмов. Плазматические и внутренние мембраны, а также вирусные оболочки являются ключевыми локализациями MIP. С 2003 г., благодаря вручению Нобелевской премии П. Агре за открытие аквапоринов и Р. Маккиннону за открытие трехмерной молекулярной структуры бактериального калиевого канала и раскрытие природы его селективности, человечеству стало широко известно о семействе белков AQP (Кнеппер, Nielsen, 2004). Это открытие показало, как вода может быстро и эффективно проходить через клеточные мембраны, несмотря на их гидрофобную природу.

Участие аквапоринов в схеме поглощения и транспортировки воды микоризованными растениями изучается с 1997 г. В ходе начальных исследований была выявлена экспрессия генов аквапоринов подсемейства TIP у люцерны (*Medicago truncatula*) и петрушки (*Petroselinum crispum*), инокулированных АМ-грибами. Анализ транспортных свойств впервые был проведен на примере *MAQP1* (Krajinski et al., 2000). Считается, что первый AQP АМ-гриба в *Rhizophagus irregularis*, *RiAQP1*, был открыт в 2009 г. *RiAQP1* дифференциально экспрессировался во время стресса от холода и засухи в корнях растения-хозяина (Aroca et al., 2009). На сегодняшний день в области генетики, биотехнологии, медицины, сельского хозяйства отечественными и зарубежными учеными ак-

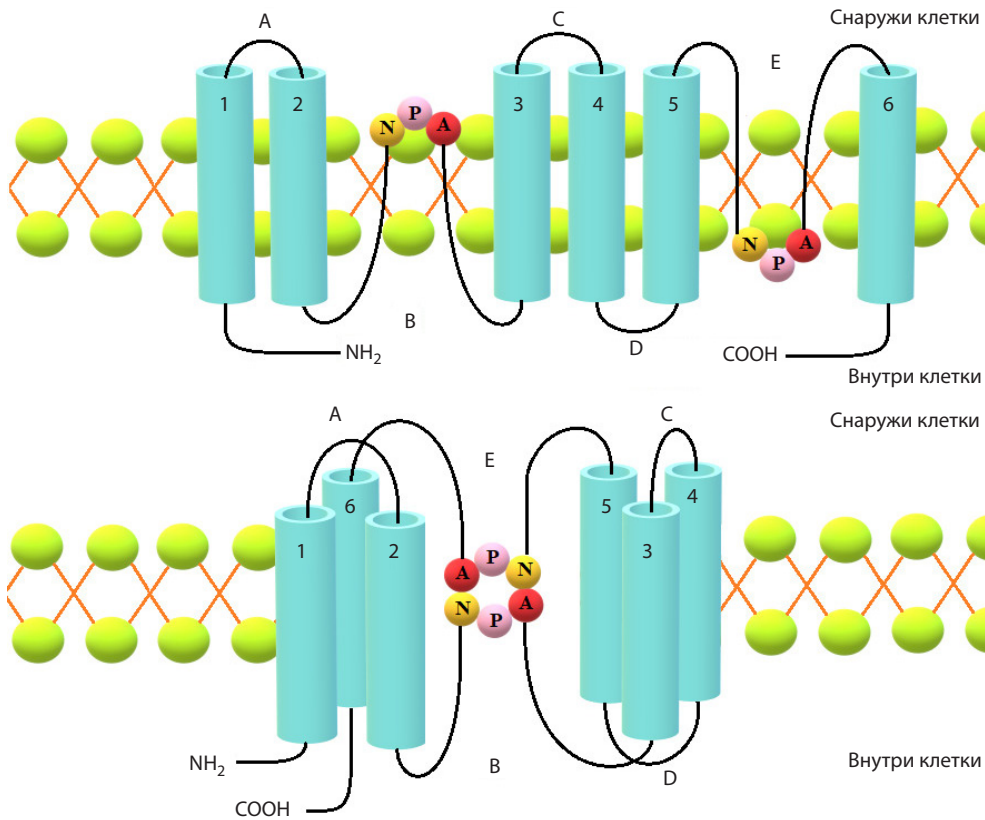


Схема структуры белка аквапорина, согласно (Karilan et al., 2018) с изменениями.

тивно продолжают исследования по изучению функций аквапоринов в различных тканях и органах.

Все представители семейства аквапоринов растений имеют сходную структуру. Она представляет собой тетрамер, состоящий из мономеров, каждый из которых имеет шесть трансмембранных доменов (1–6) и пять соединительных петель (A–E), локализованных на внутри- (B, D) или внецитозольной (A, C, E) стороне мембраны. Петли A и D имеют последовательность аспарагин-пролин-аланин (мотив NPA) и складываются в виде гидрофобных  $\alpha$ -спиралей. Каждая из последовательностей NPA направлена в центр поры AQP. Последовательности способствуют сужению центральной поры и в сочетании с дипольным моментом двух  $\alpha$ -спиралей, охватывающих мембрану, предотвращают проникновение протонов ( $H^+$ ) (см. рисунок).

Оба конца, N и C, аквапоринов обращены к цитоплазматической стороне мембраны, и с их помощью осуществляется специфическая регуляция активности аквапорина. Кроме того, четыре консервативные последовательности образуют рядом с внецитозольным устьем поры типичную ароматическую аргининовую перетяжку, функционирующую как основной селективный фильтр (Hussain et al., 2020). Активность аквапорина контролируется посттрансляционными модификациями (фосфорилированием и метилированием), pH,  $Ca^{2+}$ , взаимодействиями между мономерами аквапоринов, в то время как субстратная специфичность AQP регулируется его строением (Wang Y. et al., 2020).

## Филогения и подсемейства аквапоринов

Гены семейства MIP, в том числе аквапорины, у растений характеризуются большим количеством изоформ по сравнению с животными, так как растительные клетки более компартментализованы. AQP в растениях отличаются не только по видам, но и по субклеточной локализации, водопроводимости растворенных веществ и функциям (Chaumont, Tyerman, 2014; Afzal et al., 2016).

Исходя из структурных особенностей и функционального разнообразия AQP-белки, можно условно разделить на четыре подсемейства. Первое подсемейство функционирует как водонепроницаемый канал и называется классическим AQP-белком (C-AQP). Следующее подсемейство – акваглицеропорины (AQGP) – транспортируют глицерин. В третье подсемейство включены белки с сильно деградировавшими мотивами NPA, функции которых до сих пор не изучены. Это подсемейство названо супераквапорины или субклеточными аквапорины (SAQP). Его представители могут участвовать в трансмембранном переносе аммиака и некоторых других молекул. Это подсемейство называется “AQP-8” (Jia, Liu, 2020).

У модельных растений семейство аквапоринов представлено разным количеством транспортеров: *Avena sativa* имеет 45 генов AQP, *A. thaliana* – 38, *Solanum lycopersicum* – 47, *Physcomitrella patens* – 35, *Gossypium hirsutum* – 74, *Zea mays* – 41, *Oryza sativa* – 33, *Populus trichocarpa* – 54, *Glycine max* – 66 AQP. У рапса (*Brassica napus*) обнаружено наибольшее количество AQP – 121, из них: PIP – 43, TIP – 35, NIP – 32 и SIP – 11 (Hussain et al., 2020; Zhou X. et al., 2024).



У широко известного модельного растения *M. truncatula* было выявлено 46 предполагаемых локусов, кодирующих гены из пяти подсемейств аквапоринов: 10 PIP, 12 TIP, 18 NIP, 4 SIP и 2 XIP. Первые четыре подсемейства были далее разделены на 2 (PIP1-PIP2), 5 (TIP1-TIP5), 7 (NIP1-NIP7) и 2 (SIP1-SIP2) подгруппы соответственно, подсемейство XIP имело одну подгруппу с двумя представителями (Min et al., 2019). Подсемейство PIP-аквапоринов разделено на две подгруппы, PIP1 и PIP2. Различия между этими двумя подгруппами заключаются в водопроводимости этих белков, а также PIP1 имеют более длинные N-концевые, но более короткие C-концевые хвосты по сравнению с PIP2 (C-концевые концы имеют дополнительный участок из 4–10 аминокислот, расположенный в первой экстрацитозольной петле). PIP1 и PIP2 имеют 5 и 8 изоформ соответственно. Эти две подгруппы взаимодействуют путем гетероолигомеризации, при которой два мономера PIP2 образуют гетеротетрамеры с двумя мономерами PIP1 (Wang Y. et al., 2020).

Аквапорины подсемейства TIP в сравнении с PIP имеют больше изоформ и разделяются на пять подгрупп белков. Так, для *P. trichocarpa* показано, что среди 55 последовательностей белка MIP присутствует 17 TIP (Kapilan et al., 2018). У *Cicer arietinum* L. все TIP филогенетически разделены на 14 подгрупп. В результате построения филогенетического древа отмечено, что из 21 ветви только 4 – межвидовые, остальные – внутривидовые. В связи с этим расширяется их функциональность для видов растений (Hussain et al., 2020).

Белки NIP у растений имеют также много изоформ и делятся на пять подгрупп. Подгруппы NIP встречаются у всех высших растений, при этом NIP3 наблюдается в основном у однодольных (Lu et al., 2018). В частности, у тополя (*P. trichocarpa*) открыто 11 NIP (Gupta, Sankaramakrishnan, 2009). NIP обнаружены у *G. max*, *C. arietinum* и *Phaseolus vulgaris* в связи с симбиозом с азотфиксирующими бактериями. Последовательности NIP значительно различаются как внутри вида, так и между видами (Hussain et al., 2020). Большинство белков NIP имеют сходство с белком нодулином-26, который экспрессируется на мембране симбиосомы, когда корень бобового растения заражается ризобактериями (Kapilan et al., 2018).

Белки SIP небольшие, как и TIP. Основная причина их небольшого размера – очень короткая цитозольная N-концевая область по сравнению с другими AQP растений. На основе мотива NPA SIP1 делится на SIP1;1 и SIP1;2. Различные изоформы SIP-белков могут иметь разную водопроводимость для растворенных веществ (Kapilan et al., 2018).

Первая идентификация сравнительно недавно открытого подсемейства XIP была проведена у горного хлопчатника (*G. hirsutum*) в 2010 г. (Park et al., 2010). Известно 19 представителей XIP, в том числе 5 XIP у *P. trichocarpa*. Остальные 10 представителей XIP были описаны у других двудольных растений, 3 – у мхов и 1 – у простейших. Гомологи XIP отсутствовали у однодольных растений. Анализ экспрессии у *P. trichocarpa* показывает, что XIP у тополя не демонстрируют какого-либо обилия тканеспецифичных транскриптов (Gupta, Sankaramakrishnan, 2009; Kapilan et al., 2018).

Большое количество изоформ AQP в пределах подсемейств может способствовать расширению функций транспортеров и адаптации растений к изменяющимся условиям. Анализ молекулярной структуры AQP *M. truncatula* показал, что среди аквапоринов у 7 генов (15.2 %) выявляется тандемная дупликация, а у 10 генов (21.7 %) – сегментированная (Min et al., 2019). Соответственно, наличие большого количества изоформ и отдельных подгрупп различных подсемейств аквапоринов указывает на их высокую значимость для живых организмов.

### Локализация и функции аквапоринов растений

В работе (Maurel et al., 2015) показано, что некоторые члены суперсемейства MIP, включая аквапорины, помимо воды, также могут транспортировать через мембраны глицерин, углекислый газ, мочевины, аммиак, перекись водорода, бор, кремний, мышьяк, антимонит, молочную кислоту и кислород. Некоторые AQP способны проводить одновалентные катионы (Burt et al., 2017). Аквапорины могут участвовать в передаче сигналов гормонов, таких как ауксин, гиббереллины, этилен и абсцизовая кислота (АБК) в растениях (Wang C. et al., 2016). Локализация и функции подсемейств аквапоринов указаны в таблице.

Известно, что высшие растения эволюционировали с особенно высокой степенью субклеточной компартиментализации. В связи с чем, в отличие от животных, растительные аквапорины демонстрируют более широкий спектр субклеточных локализаций (на плазматической мембране, тонопласте, хлоропласте, эндоплазматическом ретикулуме, аппарате Гольджи и митохондриях), при этом AQP способны одновременно иметь локализацию в различных клетках и на разных мембранах. Представители одного и того же подсемейства могут иметь разные субклеточные локализации (Zhou X. et al., 2024).

Белки PIP в основном локализируются на плазматической мембране, как правило, в тканях, характеризующихся высоким транспортом воды, например в проводящих тканях (Yanef et al., 2014). У *A. sativa* транспортеры PIP обнаружены и на эндоплазматическом ретикулуме (Zhou X. et al., 2024). Транспортеры подгруппы PIP1 обычно имеют локализацию на плазматической мембране (Kaldenhoff, Fischer, 2006) и обладают низкой водопроводимостью (Kapilan et al., 2018). Часть белков PIP1 не способна действовать независимо, и они должны образовывать гетеротетрамеры с мономерами PIP2, чтобы иметь возможность увеличивать водопроводимость (Schuurmans et al., 2003). У растений табака (*Nicotiana tabacum*) снижение уровня экспрессии *NtAQP1*, члена семейства PIP1, вызывало снижение транспорта воды в корнях. У гороха (*Lathyrus oleraceus*) было продемонстрировано, что PIP1 играют важную роль при снабжении семян водой (Kaldenhoff, Fischer, 2006).

Некоторые исследователи отмечают дополнительную функцию подгруппы PIP1 в растительных клетках, заключающуюся в способности транспортировать CO<sub>2</sub> (Kapilan et al., 2018). Повышенная экспрессия *OsPIP2;7* в рисе улучшает выживаемость риса в условиях низкотемпературного стресса и влияет на уровни экспрессии других генов AQP в рисе (Zhou X. et al., 2024).

Клеточная локализация и функции аквапоринов растений\*

Подсемейство	Локализация	Транспорт веществ
Plasma membrane intrinsic proteins (PIPs)	Плазматическая мембрана, внутренняя мембрана хлоропласта, мембрана тилакоидов, мембрана эндоплазматической сети (ЭПС)	Транспорт воды, перекиси водорода, глицерина, углекислого газа
Tonoplast intrinsic proteins (TIPs)	Тонoplast, плазматическая мембрана, внутренняя мембрана хлоропласта, мембрана тилакоидов, митохондрии	Транспорт воды, перекиси водорода, аммония, мочевины, глицерина
Nodulin26-like intrinsic proteins (NIPs)	Мембрана ЭПС, плазматическая мембрана	Проницаемы для большого числа субстратов, включая металлоиды, но слабо проницаемы для воды. Предполагается, что белки NIP участвуют в обмене метаболитами между растением-хозяином и симбионтом
Small basic intrinsic proteins (SIPs)	Мембрана ЭПС	Транспорт воды
Uncharacterized/ X intrinsic proteins (XIPs)	Плазматическая мембрана	Транспорт воды, перекиси водорода, металлоидов, мочевины, борной кислоты

\* Согласно (Ishikawa et al., 2005; Kruse et al., 2006; Ma et al., 2006; Maurel et al., 2015; Pommerrenig et al., 2015; Lopez et al., 2016; Noronha et al., 2016; Wang C. et al., 2016; Byrt et al., 2017; Kapilan et al., 2018; Zhou X. et al., 2024).

Считается, что подгруппы PIP1 и PIP2, как правило, локализованы почти во всех частях растения, включая корни и листья (Maurel et al., 2015). Аквапорины подсемейства PIP2 более эффективны в качестве водных каналов, чем представители группы PIP1, и различные изоформы PIP2 считаются основными транспортерами воды через клеточную мембрану (Kaldenhoff, Fischer, 2006). Паттерны экспрессии гена *AQP* у *A. thaliana* существенно отличались при стрессе от засухи (например, экспрессия *AtPIP2;1* и *AtPIP2;2* снижалась при стрессе). Анализ экспрессии *OsPIP1* у риса в условиях засушливого стресса показал, что экспрессия этих двух генов была повышена, тогда как экспрессия всех генов *OsPIP2s* была снижена. Эти результаты указывают на то, что экспрессия *AQP* в растениях при засухе регулируется сложной сигнальной сетью, а механизм регуляции *AQP* в устойчивости растений к засухе требует дальнейшего изучения (Zhou X. et al., 2024).

Белки TIP локализованы на вакуолярных мембранах (Johnson et al., 1990). Пять подгрупп аквапоринов TIP (у арабидопсиса, кукурузы и риса) расположены в тонопластах, но некоторые изоформы TIP обнаружены и на плазматической мембране клеток. У овса семь представителей TIP локализованы в цитоплазме и пять – на вакуолях (Zhou X. et al., 2024). Из-за высокой концентрации аквапоринов на вакуолярных мембранах водопроницаемость тонопласта считается намного выше, чем у плазматической мембраны. Это способствует поддержанию тургорного давления внутри клетки (Luo et al., 2022). Известно, что TIP, помимо функции переноса воды, участвуют в транспорте мочевины, глицерина и аммиака, а также в реакции растения на абиотический стресс (Loque et al., 2005). Некоторые изоформы TIP показывают важную роль в реакции растения на засуху. В работе A. Lopez-Zaplana с коллегами отмечено присутствие TIP на мембранах митохондрий (Lopez-Zaplana et al., 2020). Считается, что изоформы *TIP1* и *TIP2* экспрессируются в тканях вегетативных органов растений, изоформы *TIP3* экспрессируются в семенах, а

изоформы *TIP5* связаны с пылевыми зёрнами (Hussain et al., 2020). TIP являются высокоспецифичным подсемейством и могут выполнять разнообразные функции у разных видов растений.

Интегральные нодулин-26-подобные белки, NIP, впервые были идентифицированы в перибактериоидной мембране клубеньков сои (*G. max*). Например, GmNOD26 стал первым описанным белком NIP (Fortin et al., 1987). Предполагается, что белки подсемейства NIP участвуют в обмене метаболитами между растением-хозяином и симбионтом (Kruse et al., 2006). Хотя продукт гена *GmNOD26* локализовался исключительно в перибактериоидной мембране азотфиксирующих симбиотических клубеньков бобовых, NOD26-подобные белки (NIP), образующие третье подсемейство, также могут встречаться у видов растений, не относящихся к бобовым, у которых они локализируются на плазматической мембране (Ma et al., 2006) или мембране ЭПС (Mizutani et al., 2006).

Таким образом, NIP широко распространены не только у бобовых растений (образующих бобово-ризобиальный симбиоз), что указывает на то, что они могут работать в отсутствие симбиотических отношений (Wayne, Tazawa, 1990). Например, в работе X. Zhou с коллегами показано, что у *A. sativa* L. ген подсемейства NIP – *6Ag0000836.1* – значительно повышал экспрессию при различных абиотических стрессах. Предполагается, что этот ген может быть геном-маркером при ответе на абиотический стресс (Zhou X. et al., 2024). И хотя в сравнении с другими аквапоринами NOD26 и другие NIP имеют более низкую водопроводимость, они обладают также транспортной функцией по отношению к глицерину (Kaldenhoff, Fischer, 2006). Это может свидетельствовать о том, что общий предок различных групп растительных аквапоринов не имел функции транспорта глицерина (Zhang et al., 2020).

Субклеточная локализация большинства транспортеров NIP пока не ясна. Известно, что NIP могут локализоваться на мембране эндоплазматического ретикулума (Lopez et

al., 2016). У *A. thaliana* член подсемейства NIP5;1 обнаружен в плазматической мембране, в то время как другой член подсемейства, NIP2;1, расположен на мембране эндоплазматического ретикулума (Zhou X. et al., 2024). Кроме того, NIP способны транспортировать аммиак, молочную кислоту, бор и кремний (Danielson, Johanson, 2008). Также NIP являются транспортерами металлоидов (Pommettenig et al., 2015), причем NIP не только облегчают диффузию металлоидов из почвы, но также играют ключевую роль в их транспорте внутри растения. Поэтому можно предположить, что семейство NIP способствует поглощению и транслокации металлоидов, тем самым регулируя их количество.

Группа малых белков SIP локализована на мембране эндоплазматического ретикулума (Ishikawa et al., 2005). Подсемейство SIP у растений структурно и функционально изучено недостаточно (Hussain et al., 2020). Строение SIP отличается от других подсемейств AQP благодаря тому, что их цитозольная N-концевая область сравнительно короче (Kapilan et al., 2018). В связи с их укороченным мотивом NPA SIP также могут транспортировать иные молекулы, а не только воду. На сегодняшний день нет единого мнения по поводу роли SIP в транспорте веществ у растений. Например, при исследовании *A. thaliana* из трех аквапоринов этого подсемейства только SIP1.1 и SIP1.2 показали незначительную водопроводимость, в то время как у SIP2.1 этой функции не было (Ishikawa et al., 2005). Белки SIP1 переносят воду через мембрану эндоплазматического ретикулума, тогда как белок SIP2 действует как канал эндоплазматического ретикулума для небольших молекул или ионов (Hussain et al., 2020). На сегодняшний день известно, что у *A. sativa* два гена SIP, *4Dg0000047.3* и *5Ag0000631.1*, показали экспрессию в тканях надземных органов растения (Zhou X. et al., 2024).

Представители подсемейства XIP встречаются у простейших, грибов и растений, но их функции пока недостаточно изучены (Kapilan et al., 2018). У растений табака продукты генов семейства XIP, *NtXIP1;1α* и *NtXIP1;1β*, локализованы на плазматической мембране. А *NtXIP1;1* показал экспрессию во всех растительных тканях. Известно, что это подсемейство отсутствует у таких растений, как арабидопсис, кукуруза и рис. Последовательности белков подсемейства XIP короче, чем у других MIP. Но при этом их структура остается высококонсервативной и схожа с другими подсемействами (Wang C. et al., 2016). У различных видов растений XIP демонстрирует контрастные транспортные функции. Например, у виноградной лозы *VvXIP1* играет роль в осмотической регуляции в дополнение к транспорту  $H_2O_2$  и регулировании концентрации металлоидов (Nogonha et al., 2016). Гетерологичная экспрессия генов семейства XIP у пасленовых в ооцитах *Xenopus laevis* и различных штаммах дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* показала, что эти изоформы способствуют переносу крупных молекул, таких как глицерин, мочевины и борная кислота. Но водопроводимость для них не показана. Эти данные свидетельствуют о том, что XIP в отдельных растительных тканях принимают участие в переносе незаряженных молекул через плазматическую мембрану клетки (Kapilan et al., 2018).

## Аквапорины в растительно-микробных системах

Микробно-растительные взаимодействия являются основой жизни на планете. Взаимодействия могут быть: специфические, эволюционно закрепленные и неспецифические, временные, случайные. Известно, что высшие растения могут вступать в симбиотические отношения с микроорганизмами. Это отношения различных видов – мутуализм, комменсализм, аменсализм, паразитизм и нейтрализм (Яценко-Степанова и др., 2014). Симбиотические отношения зависят от условий, в которых они существуют. То есть одна и та же комбинация хозяина и симбионта может быть взаимовыгодной в одном случае, но паразитической в другом (Chiu, Paszkowski, 2019). Например, для *A. thaliana* гриб *Colleotrichum toefieldiae* оказался полезным только в условиях недостатка фосфора, в других же случаях гриб становился паразитом (Hiruma et al., 2016).

Растения постоянно подвергаются атаке патогенов, включая вирусы, бактерии и грибы. Это приводит к различным заболеваниям сельскохозяйственно важных растений и, соответственно, к значительным продовольственным потерям (Savary et al., 2019). Все больше данных свидетельствует о том, что AQP играют роль в защите растения от патогенов, модулируя иммунитет растений и устойчивость к инвазиям (Li et al., 2020). Индуцированный бактериальным патогеном AtPIP1;4 транспортирует воду из апопласта в цитоплазму для активации системной приобретенной устойчивости и иммунных реакций у *A. thaliana* (Tian et al., 2016). Растения обладают способностью закрывать свои устьица, сохраняя влагу, после восприятия молекулярных паттернов, ассоциированных с патогеном, чтобы ограничить инвазию. Известно, что гормон стресса АБК участвует в регуляции смыкания устьиц. Было показано, что AtPIP1;2 облегчает транспорт воды через плазматическую мембрану, вызывая АБК- и патоген-индуцированное закрытие устьиц у *A. thaliana* (Exposito-Rodriguez et al., 2017).

На начальных этапах заражения грибные патогены регулируют свое развитие для проникновения специализированных инфекционных гиф в организм хозяина и получения питательных веществ. У *Fusarium graminearum* белок FgAQP1, локализованный на ядерной мембране в конидиях, имеет значение для роста гиф, развития и вторичного метаболизма. Делеция в *FgAQP1* влияет на экспрессию генов, что снижает эффективность заражения растений, это указывает на то, что *FgAQP1* может играть ключевую роль во взаимодействии *F. graminearum* с хозяином (Ding et al., 2018).

В то же время известны бактерии, стимулирующие рост растений как в благоприятных условиях, так и в условиях стресса (*Pseudomonas mandelii*, *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* и др.). В исследованиях Е. Martynenko с коллегами была показана связь между активностью AQP и образованием апопластических барьеров в растительно-микробной системе “*Pisum sativum*+*Pseudomonas mandelii*”. *Pseudomonas mandelii* повышает активность аквапоринов, что компенсирует возможное снижение водопроводимости в корнях гороха (Martynenko et al., 2023).



В сравнении с патогенами, АМГ в кортексе корня не нарушают целостность клеток растения-хозяина (Mosse et al., 1981; Spatafora et al., 2016). Обмен питательными веществами и транспорт воды между симбионтами происходит в арбускулах (Zhang et al., 2019). Кроме того, колонизация растений АМ-грибами способствует плавному закрытию устьиц растений при засухе. АМ-симбиоз улучшает устьичную проводимость и транспирацию в листьях для адаптации к засушливым условиям среды (Ni et al., 2024). Выступая в качестве «расширенных корней» растений, АМГ улучшают эффективность фотосинтеза, осморегуляцию и усиливают антиоксидантный метаболизм растений (Evelin et al., 2019). Гены *AQP* могут разнонаправленно экспрессироваться в ответ на микоризацию (Asadollahi et al., 2023). В условиях стресса для растения АМГ влияют на экспрессию *AQP* на транскрипционном, трансляционном и посттранскрипционном (фосфорилирование, мультимеризация, циклирование и интернализация *AQP*) уровнях, что способствует активной регуляции экспрессии *AQP* и обилия белка, тем самым улучшая эффективность транспорта  $H_2O$ ,  $CO_2$ , глицерина,  $NH_3$  и пр. (Kakouridis et al., 2022).

В растительно-микробной системе (РМС) “*Triticum aestivum* + *Rhizophagus irregularis* (ранее известный как *Glomus intraradices* Schenck & Smith)” было показано, что колонизация растений АМ-грибами активирует гены, участвующие в пути биосинтеза фенилпропаноидов, и факторов транскрипции, которые играют жизненно важную роль в защите растений от биотических и абиотических стрессов (Mashini et al., 2022).

АМ-колонизация связана с модификациями мембранных транспортеров, особенно белков аквапоринов. Например, в РМС “*Triticum aestivum* + *Funneliformis mosseae*” были проанализированы гены, экспрессия которых изменяется при дефиците воды, а именно: из подсемейства *PIP* подгруппы *PIP1* – *TaPIP1-6* и *TaPIP1-8*; из *PIP2* – *TaPIP2-2C1*, *TaPIP2-2C3*, *TaPIP2-3C1*, *TaPIP2-7*, *TaPIP2-22*; из *NIP3* – только *TaNIP3-1*; из *TIP4* – *TaTIP2-5*, *TaTIP4-1*, *TaTIP4-2*, *TaTIP4-6*. Гены *AQP* с понижением экспрессии относились к подсемействам *PIP1*, *PIP2*, *TIP2*, *TIP4* и *NIP*. Продукты генов были локализованы на плазматической мембране или тонопласте. В отличие от других *AQP*, помимо функции переносчика воды, у *TaNIP3-1* также выявлена активность в трансмембранной передаче арсенита и солей борных кислот. В данной РМС “*T. aestivum* + *F. mosseae*” дефицит воды не влиял на экспрессию *SIP*. У пшеницы 25 генов аквапоринов из 96 известных при инокуляции АМ-грибом меняли свою экспрессию. При этом только четыре гена, *TaNIP1-10*, *TaNIP3-3*, *TaNIP3-4* и *TaTIP1-5*, показали повышенную экспрессию. Половина анализируемых *AQP* пшеницы с пониженной экспрессией генов была локализована на плазматической мембране, остальные – на тонопласте (*TIP1*, *TIP2*, *TIP4*, *PIP1*, *PIP2*, *NIP2*, *SIP2* и *NIP3*). Интересно, что экспрессия *TaPIP2-2C3*, *TaPIP2-2C1*, *TaTIP4-6*, *TaPIP1-6* и *TaPIP2-3C1* подавлялась в микоризованных растениях при дефиците воды, а экспрессия *TaNIP1-10*, *TaNIP3-3*, *TaNIP3-4*, *TaNIP1-5* и *TaPIP2-7* повышалась при тех же условиях (Asadollahi et al., 2023).

Известно, что у кукурузы АМ-симбиоз подавлял несколько аквапоринов, включая *ZmPIP1-1*, *ZmPIP1-3*, *ZmPIP1-4*, *ZmPIP1-6*, *ZmPIP2-2*, *ZmPIP2-4*, *ZmTIP1-1* и *ZmTIP2-3*, но усиливал экспрессию *TIP4-1*. В то же время у засухоустойчивого сорта кукурузы показаны другие результаты. Только три из изученных генов *AQP*, *ZmPIP1;6*, *ZmPIP2;2* и *ZmTIP4;1*, меняли экспрессию при симбиозе с АМГ. Результаты эксперимента с засухоустойчивым сортом кукурузы согласуются с гипотезой о том, что понижение экспрессии генов аквапоринов при недостатке воды может быть способом минимизации ее потери (Quiroga et al., 2017).

В РМС “*Daucus carota* + *Rhizophagus irregularis*” в условиях засухи была оценена экспрессия генов *GiAQP1*, *RiAQP1* и *RiAQP2*. Дифференциально экспрессировался только *RiAQP2* (Keller-Pearson et al., 2023).

При совместной колонизации кукурузы *R. irregularis* и *Exophiala pisciphila* (DSE, темный септированный эндофит) отмечены высокая водопроводимость через устьица в листьях растения и понижение экспрессии генов *ZmPIP1;1*, *ZmPIP1;2*, *ZmPIP2;1*, *ZmPIP2;5* и *ZmPIP2;6* относительно контрольных растений без заражения микроорганизмами и с их присутствием по отдельности. Показано, что экспрессия *GintAQP1* и *GintAQP2* у *R. irregularis* достоверно меняется в условиях стресса от засухи. В ходе эксперимента наблюдались конкурентные отношения при микоризации между АМГ и DSE. С другой стороны, для АМГ и DSE также известны и синергетические отношения при регуляции транспорта электролитов из мембран, окислительного стресса, фотосинтеза и экспрессии аквапоринов, например у проростков кукурузы (Gong et al., 2023).

В работе D. Wang с коллегами показано, что экспрессия гена *ZmTIP2;3* в РМС “*Zea mays* + *Rhizophagus irregularis* (ранее относимый к *Glomus intraradices*)” значительно повышалась в условиях засухи за счет симбиоза с АМГ. *ZmTIP2;3* представляет собой аквапорин с шестью трансмембранными доменами и двумя высококонсервативными мотивами NPA. Его промоторная область содержит много цис-действующих элементов, связанных с индукцией АМ-симбиоза. В опыте мутация в гене *ZMTIP2;3* приводила к снижению биомассы, скорости колонизации, фотосинтеза, содержания пролина и уровней экспрессии нескольких генов, связанных с засухой (*LEA3*, *P5CS4* и *NECD1*) по сравнению с диким типом после инокуляции АМ-грибом в условиях засухи. Это позволило предположить, что *ZmTIP2;3* повышает засухоустойчивость кукурузы за счет симбиоза с АМ-грибом (Wang D. et al., 2024).

## Заключение

Открытие аквапоринов стало значительным событием в биологии и медицине. Важная функция аквапоринов – регулирование трансмембранного водного транспорта как между клетками, так и внутри клеток (Maloy, Hughes, 2013). Количество изоформ аквапоринов может сильно различаться в зависимости от вида организма и условий его существования. В зависимости от условий окружающей среды может варьироваться активность работы аквапоринов, изменяться их регуляторная функция в транспор-

те воды. Такие стратегические модели экспрессии генов аквапоринов и их функционального разнообразия являются инструментом для адаптации к меняющимся факторам окружающей среды, в том числе стрессовым (Jia, Liu, 2020). В симбиозе с АМГ регулируется значительное количество аквапоринов растения-хозяина. Регуляция их генов может, в частности, зависеть от силы стресса, вызванного засухой. Некоторые из этих аквапоринов, кроме транспорта воды, могут переносить и другие молекулы, имеющие физиологическое значение для жизни растений. Результаты исследований в самых разных условиях подтверждают, что микоризованные растения растут и развиваются лучше, чем растения без микоризы. При этом у микоризованных растений эффективнее сохраняется и осуществляется перенос воды между тканями, а также повышаются эффективность мобилизации соединения азота, накопления глицерина, синтез сигнальных молекул, накопление металлов, играющих роль в устойчивости к абиотическим стрессам.

Будущие исследования должны расширить знания о специфических функциях изоформ аквапоринов, регулируемых АМ-симбиозом, для понимания того, как этот симбиоз изменяет приспособленность растений к стрессовым условиям. Мониторинг транскрипционных реакций генов аквапоринов на различные факторы окружающей среды может повысить наши знания для разработки программ биотехнологического улучшения сельскохозяйственных культур.

## Список литературы / References

- Яценко-Степанова Т.Н., Немцева Н.В., Игнатенко М.Е. Многообразие симбиозов и их роль в эволюции органического мира. *Вестник Оренбургского государственного университета*. 2014; 13(174):142-147
- [Yatsenko-Stepanova T.N., Nemtseva N.V., Ignatenko M.E. The diversity of symbioses and their part in the evolution of the organic world. *Vestnik Orenburgskogo Gosudarstvennogo Universiteta = Vestnik of the Orenburg State University*. 2014;13(174):142-147 (in Russian)]
- Abascal F., Irisarri I., Zardoya R. Diversity and evolution of membrane intrinsic proteins. *Biochim Biophys Acta*. 2014;1840(5):1468-1481. doi 10.1016/j.bbagen.2013.12.001
- Agre P., Preston G.M., Smith B.L., Jung J.S., Raina S., Moon C., Guggino W.B., Nielsen S. Aquaporin CHIP: the archetypal molecular water channel. *Am J Physiol*. 1993;265(4):F463-F476. doi 10.1152/ajprenal.1993.265.4.F463
- Afzal Z., Howton T., Sun Y., Mukhtar M. The roles of aquaporins in plant stress responses. *J Dev Biol*. 2016;4(1):9. doi 10.3390/jdb 4010009
- Ahanger M.A., Agarwal R.M. Salinity stress induced alterations in antioxidant metabolism and nitrogen assimilation in wheat (*Triticum aestivum* L.) as influenced by potassium supplementation. *Plant Physiol Biochem*. 2017;115:449-460. doi 10.1016/j.plaphy.2017.04.017
- Aroca R., Bago A., Sutka M., Paz J.A., Cano C., Amodeo G., Ruiz-Lozano J.M. Expression analysis of the first arbuscular mycorrhizal fungi aquaporin described reveals concerted gene expression between salt-stressed and nonstressed mycelium. *Mol Plant Microbe Interact*. 2009;22(9):1169-1178. doi 10.1094/MPMI-22-9-1169
- Asadollahi M., Iranbakhsh A., Ahmadvand R., Ebadi M., Mehregan I. Synergetic effect of water deficit and arbuscular mycorrhizal symbiosis on the expression of aquaporins in wheat (*Triticum aestivum* L.) roots: insights from NGS RNA-sequencing. *Physiol Mol Biol Plants*. 2023;29(2):195-208. doi 10.1007/s12298-023-01285-w
- Byrt C.S., Zhao M., Kourghi M., Bose J., Henderson S.W., Qiu J., Gilliam M., Schultz C., Schwarz M., Ramesh S.A., Yool A., Tyerman S. Non-selective cation channel activity of aquaporin AtPIP2;1 regulated by Ca<sup>2+</sup> and pH. *Plant Cell Environ*. 2017;40(6):802-815. doi 10.1111/pce.12832
- Chaumont F., Tyerman S.D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiol*. 2014;164(4):1600-1618. doi 10.1104/pp.113.233791
- Chiu C.H., Paszkowski U. Mechanisms and impact of symbiotic phosphate acquisition. *Cold Spring Harb Perspect Biol*. 2019;11(6):a034603. doi 10.1101/cshperspect.a034603
- Chrispeels M.J., Agre P. Aquaporins: water channel proteins of plant and animal cells. *Trends Biochem Sci*. 1994;19(10):421-425. doi 10.1016/0968-0004(94)90091-4
- Danielson J.A., Johanson U. Unexpected complexity of the aquaporin gene family in the moss *Physcomitrella patens*. *BMC Plant Biol*. 2008;8(1):45. doi 10.1186/1471-2229-8-45
- Ding M., Li J., Fan X., He F., Yu X., Chen L., Zou S., Liang Y., Yu J. Aquaporin1 regulates development, secondary metabolism and stress responses in *Fusarium graminearum*. *Curr Genet*. 2018; 64(5):1057-1069. doi 10.1007/s00294-018-0818-8
- Evelin H., Devi T.S., Gupta S., Kapoor R. Mitigation of salinity stress in plants by arbuscular mycorrhizal symbiosis: current understanding and new challenges. *Front Plant Sci*. 2019;10:470. doi 10.3389/fpls.2019.00470
- Exposito-Rodriguez M., Laissie P.P., Yvon-Durocher G., Smirnov N., Mullineaux P.M. Photosynthesis-dependent H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> transfer from chloroplasts to nuclei provides a high-light signalling mechanism. *Nat Commun*. 2017;29;8(1):49. doi 10.1038/s41467-017-00074-w
- 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;15(2): 813-824. doi 10.1093/nar/15.2.813
- Gong M., Bai N., Wang P., Su J., Chang Q., Zhang Q. Co-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes under drought stress: synergistic or competitive effects on maize growth, photosynthesis, root hydraulic properties and aquaporins? *Plants*. 2023;12(14):2596. doi 10.3390/plants12142596
- Gupta A., 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;9(1):134. doi 10.1186/1471-2229-9-134
- Hiruma K., Gerlach N., Sacristán S., Nakano R.T., Hacquard S., Kracher B., Neumann U., Ramirez D., Bucher M., O'Connell R.J., Schulze-Lefert P. Root endophyte *Colletotrichum tofieldiae* confers plant fitness benefits that are phosphate status dependent. *Cell*. 2016;165(2):464-474. doi 10.1016/j.cell.2016.02.028
- Huey C.J., Gopinath S.C.B., Uda M.N.A., Zulhaimi H.I., Jaafar M.N., Kasim F.H., Yaakub A.R.W. Mycorrhiza: a natural resource assists plant growth under varied soil conditions. *3 Biotech*. 2020;10(5): 204. doi 10.1007/s13205-020-02188-3
- Hussain A., Tanveer R., Mustafa G., Farooq M., Amin I., Mansoor S. 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
- Irisarri I., Lorente-Martínez H., Strasser J.F.H., Agorreta A., Zardoya R., San Mauro D., De Vries J. Early diversification of membrane intrinsic proteins (MIPs) in eukaryotes. *Genome Biol Evol*. 2024;16(8):evae164. doi 10.1093/gbe/evae164
- Ishikawa F., Suga S., Uemura T., Sato M.H., Maeshima M. 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
- Jia Y., Liu X. Polyploidization and pseudogenization in allotetraploid frog *Xenopus laevis* promote the evolution of aquaporin family in higher vertebrates. *BMC Genomics*. 2020;21(1):525. doi 10.1186/s12864-020-06942-y



- Johnson K.D., Höfte H., Chrispeels M.J. An intrinsic tonoplast protein of protein storage vacuoles in seeds is structurally related to a bacterial solute transporter (GIpF). *Plant Cell*. 1990;2(6):525-532. doi 10.1105/tpc.2.6.525
- Kakouridis A., Hagen J.A., Kan M.P., Mambelli S., Feldman L.J., Herman D.J., Weber P.K., Pett-Ridge J., Firestone M.K. Routes to roots: direct evidence of water transport by arbuscular mycorrhizal fungi to host plants. *New Phytol*. 2022;236(1):210-221. doi 10.1111/nph.18281
- Kaldenhoff R., Fischer M. Functional aquaporin diversity in plants. *Biochim Biophys Acta*. 2006;1758(8):1134-1141. doi 10.1016/j.bbame.2006.03.012
- Kaplan R., Vaziri M., Zwiazek J.J. Regulation of aquaporins in plants under stress. *Biol Res*. 2018;51(1):4. doi 10.1186/s40659-018-0152-0
- Keller-Pearson M., Bortolazzo A., Willems L., Smith B., Peterson A., Ané J.-M., Silva E.M. A dual transcriptomic approach reveals contrasting patterns of differential gene expression during drought in arbuscular mycorrhizal fungus and carrot. *Mol Plant Microbe Interact*. 2023;36(12):821-832. doi 10.1094/MPMI-04-23-0038-R
- Knepper M.A., Nielsen S. Peter Agre, 2003 Nobel Prize winner in chemistry. *J Am Soc Nephrol*. 2004;15(4):1093-1095. doi 10.1097/01.ASN.0000118814.47663.7D
- Krajinski F., Biela A., Schubert D., Gianinazzi-Pearson V., Kaldenhoff R., Franken P. Arbuscular mycorrhiza development regulates the mRNA abundance of *Mtaqpl* encoding a mercury-insensitive aquaporin of *Medicago truncatula*. *Planta*. 2000;211(1):85-90. doi 10.1007/s004250000263
- Kruse E., Uehlein N., Kaldenhoff R. The aquaporins. *Genome Biol*. 2006;7(2):206. doi 10.1186/gb-2006-7-2-206
- Kuila D., Ghosh S. Aspects, problems and utilization of Arbuscular Mycorrhizal (AM) application as bio-fertilizer in sustainable agriculture. *Curr Res Microb Sci*. 2022;3:100107. doi 10.1016/j.crmicr.2022.100107
- Lagrée V., Froger A., Deschamps S., Hubert J.-F., Delamarque C., Bonnee G., Thomas D., Gouranton J., Pellerin I. Switch from an aquaporin to a glycerol channel by two amino acids substitution. *J Biol Chem*. 1999;274(11):6817-6819. doi 10.1074/jbc.274.11.6817
- Li G., Chen T., Zhang Z., Li B., Tian S. Roles of aquaporins in plant-pathogen interaction. *Plants*. 2020;9(9):1134. doi 10.3390/plants9091134
- Lopez D., Amira M.B., Brown D., Muries B., Brunel-Michac N., Bourgerie S., Porcheron B., Lemoine R., Chrestin H., Mollison E., Di Cola A., Frigerio L., Julien J.-L., Gousset-Dupont A., Fumana B., Label P., Pujade-Renaud V., Auguin D., Venisse J.-S. The *Hevea brasiliensis* XIP aquaporin subfamily: genomic, structural and functional characterizations with relevance to intensive latex harvesting. *Plant Mol Biol*. 2016;91(4-5):375-396. doi 10.1007/s11103-016-0462-y
- 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
- Loque D., Ludewig U., Yuan L., von Wirén N. Tonoplast intrinsic proteins AtTIP2;1 and AtTIP2;3 facilitate NH<sub>3</sub> transport into the vacuole. *Plant Physiol*. 2005;137(2):671-680. doi 10.1104/pp.104.051268
- Lu L., Dong C., Liu R., Zhou B., Wang C., Shou H. Roles of soybean plasma membrane intrinsic protein GmPIP2;9 in drought tolerance and seed development. *Front Plant Sci*. 2018;9:530. doi 10.3389/fpls.2018.00530
- Luo Y., Ma L., Du W., Yan S., Wang Z., Pang Y. Identification and characterization of salt- and drought-responsive *AQP* family genes in *Medicago sativa* L. *Int J Mol Sci*. 2022;23(6):3342. doi 10.3390/ijms23063342
- Ma J.F., Tamai K., Yamaji N., Mitani N., Konishi S., Katsuhara M., Ishiguro M., Murata Y., Yano M. A silicon transporter in rice. *Nature*. 2006;440(7084):688-691. doi 10.1038/nature04590
- Maloy S., Hughes K. (Eds) Brenner's Encyclopedia of Genetics. London: Elsevier, 2013
- Martynenko E., Arkhipova T., Akhiyarova G., Sharipova G., Galin I., Seldimirova O., Ivanov R., Nuzhnaya T., Finkina E., Ovchinnikova T., Kudoyarova G. Effects of a *Pseudomonas* strain on the lipid transfer proteins, appoplast barriers and activity of aquaporins associated with hydraulic conductance of pea plants. *Membranes*. 2023;13(2):208. doi 10.3390/membranes13020208
- Mashini A.G., Oakley C.A., Grossman A.R., Weis V.M., Davy S.K. Immunolocalization of metabolite transporter proteins in a model cnidarian-dinoflagellate symbiosis. *Appl Environ Microbiol*. 2022;88(12):e00412-22. doi 10.1128/aem.00412-22
- Maurel C., Reizer J., Schroeder J.I., Chrispeels M.J. The vacuolar membrane protein gamma-TIP creates water specific channels in *Xenopus* oocytes. *EMBO J*. 1993;12(6):2241-2247. doi 10.1002/j.1460-2075.1993.tb05877.x
- Maurel C., Boursiac Y., Luu D.-T., Santoni V., Shahzad Z., Verdoucq L. Aquaporins in plants. *Physiol Rev*. 2015;95(4):1321-1358. doi 10.1152/physrev.00008.2015
- Min X., Wu H., Zhang Z., Wei X., Jin X., Ndayambaza B., Wang Y., Liu W. Genome-wide identification and characterization of the aquaporin gene family in *Medicago truncatula*. *J Plant Biochem Biotechnol*. 2019;28(3):320-335. doi 10.1007/s13562-018-0484-4
- Mizutani M., Watanabe S., Nakagawa T., Maeshima M. Aquaporin NIP2;1 is mainly localized to the ER membrane and shows root-specific accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*. 2006;47(10):1420-1426. doi 10.1093/pcp/pc1004
- Mosse B., Stribley D.P., LeTacon F. Ecology of mycorrhizae and mycorrhizal fungi. In: Alexander M. (Ed.) Advances in Microbial Ecology, vol. 5. Boston, MA: Springer US, 1981;5137-5210. doi 10.1007/978-1-4615-8306-6\_4
- Ni Y., Bao H., Zou R., Wang Y., Xie K., Cheng B., Li X. Aquaporin ZmPIP2;4 promotes tolerance to drought during arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis. *Plant Soil*. 2024. doi 10.1007/s11104-024-06778-5
- Nielsen S., Frøkiær J., Marples D., Kwon T.-H., Agre P., Knepper M.A. Aquaporins in the kidney: from molecules to medicine. *Physiol Rev*. 2002;82(1):205-244. doi 10.1152/physrev.00024.2001
- Noronha H., Araújo D., Conde C., Martins A.P., Soveral G., Chaumont F., Delrot S., Gerós H. The grapevine uncharacterized intrinsic protein 1 (VvXIP1) is regulated by drought stress and transports glycerol, hydrogen peroxide, heavy metals but not water. *PLoS One*. 2016;11(8):e0160976. doi 10.1371/journal.pone.0160976
- 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;10(1):142. doi 10.1186/1471-2229-10-142
- Pommerrenig B., Diehn T.A., Bienert G.P. Metalloido-porins: essentiality of Nodulin 26-like intrinsic proteins in metalloid transport. *Plant Sci*. 2015;238:212-227. doi 10.1016/j.plantsci.2015.06.002
- 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;256(5055):385-387. doi 10.1126/science.256.5055.385
- Quiroga G., Erice G., Aroca R., Chaumont F., Ruiz-Lozano J.M. Enhanced drought stress tolerance by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in a drought-sensitive maize cultivar is related to a broader and differential regulation of host plant aquaporins than in a drought-tolerant cultivar. *Front Plant Sci*. 2017;8:1056. doi 10.3389/fpls.2017.01056
- Savary S., Willocquet L., Pethybridge S.J., Esker P., McRoberts N., Nelson A. The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nat Ecol Evol*. 2019;3(3):430-439. doi 10.1038/s41559-018-0793-y
- Schachtman D.P., Reid R.J., Ayling S.M. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiol*. 1998;116(2):447-453. doi 10.1104/pp.116.2.447

- Schuurmans J.A.M.J., Van Dongen J.T., Rutjens B.P.W., Boonman A., Pieterse C.M.J., Borstlap A.C. 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
- Seka A.M., Zhang J., Prodhan F.A., Ayele G.T., Finsa M.M., Sharma T.P.P., Melesse A.M. Hydrological drought impacts on water storage variations: a focus on the role of vegetation changes in the East Africa region. A systematic review. *Environ Sci Pollut Res.* 2022;29(53):80237-80256. doi 10.1007/s11356-022-23313-0
- Singh R.K., Deshmukh R., Muthamilarasan M., Rani R., Prasad M. Versatile roles of aquaporin in physiological processes and stress tolerance in plants. *Plant Physiol Biochem.* 2020;149:178-189. doi 10.1016/j.plaphy.2020.02.009
- Spatafora J.W., Chang Y., Benny G.L., Lazarus K., Smith M.E., Berbee M.L., Bonito G., Corradi N., Grigoriev I., Gryganskyi A., James T.Y., O'Donnell K., Roberson R.W., Taylor T.N., Uehling J., Vilgalys R., White M.M., Stajich J.E. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia.* 2016;108(5):1028-1046. doi 10.3852/16-042
- Tian S., Wang X., Li P., Wang H., Ji H., Xie J., Qiu Q., Shen D., Dong H. Plant aquaporin AtPIP1;4 links apoplastic H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> induction to disease immunity pathways. *Plant Physiol.* 2016;171(3):1635-1650. doi 10.1104/pp.15.01237
- Wang C., Hu H., Qin X., Zeise B., Xu D., Rappel W.-J., Boron W.F., Schroeder J.I. Reconstitution of CO<sub>2</sub> regulation of SLAC1 anion channel and function of CO<sub>2</sub> – permeable PIP2;1 aquaporin as CARBONIC ANHYDRASE4 interactor. *Plant Cell.* 2016;28(2):568-582. doi 10.1105/tpc.15.00637
- Wang D., Ni Y., Xie K., Li Y., Wu W., Shan H., Cheng B., Li X. Aquaporin ZmTIP2;3 promotes drought resistance of maize through symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi. *Int J Mol Sci.* 2024;25(8):4205. doi 10.3390/ijms25084205
- Wang Y., Zhao Z., Liu F., Sun L., Hao F. Versatile roles of aquaporins in plant growth and development. *Int J Mol Sci.* 2020;21(24):9485. doi 10.3390/ijms21249485
- Wayne R., Tazawa M. Nature of the water channels in the internodal cells of *Nitellopsis*. *J Membrin Biol.* 1990;116(1):31-39. doi 10.1007/BF01871669
- Yanef A., Sigaut L., Marquez M., Alleva K., Pietrasanta L.I., Amodeo G. Heteromerization of PIP aquaporins affects their intrinsic permeability. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2014;111(1):231-236. doi 10.1073/pnas.1316537111
- Zhang X., Han C., Gao H., Cao Y. Comparative transcriptome analysis of the garden asparagus (*Asparagus officinalis* L.) reveals the molecular mechanism for growth with arbuscular mycorrhizal fungi under salinity stress. *Plant Physiol Biochem.* 2019;141:20-29. doi 10.1016/j.plaphy.2019.05.013
- Zhang X., Zhuang L., Liu Y., Yang Z., Huang B. Protein phosphorylation associated with drought priming-enhanced heat tolerance in a temperate grass species. *Hortic Res.* 2020;7(1):207. doi 10.1038/s41438-020-00440-8
- Zhou X., Yi D., Ma L., Wang X. Genome-wide analysis and expression of the aquaporin gene family in *Avena sativa* L. *Front Plant Sci.* 2024;14:1305299. doi 10.3389/fpls.2023.1305299
- Zhou Y., MacKinnon R. The occupancy of ions in the K<sup>+</sup> selectivity filter: charge balance and coupling of ion binding to a protein conformational change underlie high conduction rates. *J Mol Biol.* 2003;333(5):965-975. doi 10.1016/j.jmb.2003.09.022

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 14.10.2024. После доработки 09.12.2024. Принята к публикации 10.12.2024.