

Е. С. Зубей, В. Г. Реуцкий

Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Республика Беларусь

**ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА НА ПАРАМЕТРЫ ВОДООБМЕНА
МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ МОДИФИЦИРОВАННЫХ ПО ГЕНАМ PIP АКВАПОРИНОВ
РАСТЕНИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.**

Аннотация. Исследованы особенности водообмена листьев растений *Arabidopsis thaliana*, генетически модифицированных по PIP аквапоринам, при разном водном потенциале субстрата. Показано, что аквапорины PIP1 подгруппы оказывают существенное влияние на скорость устьичной водоотдачи, а вклад аквапоринов подгруппы PIP2 в поступление воды в клетки мезофилла более значим.

Показано, что модифицированные растения менее устойчивы к водному стрессу, чем растения дикого типа. Повышенная экспрессия PIP аквапоринов приводит к увеличению гигроморфности структуры листа, наименее устойчив к водному стрессу сверхэкспрессор *pip2;2-23*. В условиях водного стресса у растений *knockout pip2;1-2* повышается устойчивость ткани мезофилла к обезвоживанию.

Ключевые слова: водообмен, PIP аквапорины, водный стресс, генетически модифицированные растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

Для цитирования: Зубей, Е. С. Влияние водного дефицита на параметры водообмена мезофилла листьев модифицированных по генам PIP аквапоринов растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. / Е. С. Зубей, В. Г. Реуцкий // Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2017. – № 4. – С. 88–96.

Е. S. Zubei, V. G. Reutskiy

V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus

**IMPACT OF WATER DEFICIT ON THE PARAMETERS OF THE WATER EXCHANGE
OF LEAVE MESOPHYLL OF MODIFIED ON THE PIP AQUAPORINS GENES
ARABIDOPSIS THALIANA (L.) HEYNH. PLANTS**

Abstract. The characteristics of water exchange of leaves of *Arabidopsis thaliana* plants, genetically modified on PIP aquaporins, at different substrate water potential. It is assumed that aquaporins PIP1 subgroup have a significant impact on the rate of stomatal water loss, the contribution of PIP2 aquaporins subgroup in a more significant flow of water into the mesophyll cells.

It is shown that the modified plants are less resistant to water stress than the wild-type plant. Increased expression of PIP aquaporins increases hygromorphic leaf structure, less resistant to water stress were overexpressor *pip2; 2-23*. Under the conditions of water stress in plants *knockout pip2; 1-2* increases resistance to mesophyll tissue dehydration.

Keywords: water exchange, PIP aquaporins, water stress, genetically modified plants *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

For citation: Zubei E. S., Reutskiy V. G. Impact of water deficit on the parameters of the water exchange of leave mesophyll of modified on the PIP aquaporins genes *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. plants. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2017, no. 4, pp. 88–96.

Введение. Трансклеточный путь движения воды в растениях контролируется деятельностью водных каналов – аквапоринов, что позволяет растениям быстро и обратимо регулировать водную проницаемость. Это осуществляется путем изменения количества аквапоринов и их активности в мембране за счет посттрансляционных модификаций, регуляции открытия и закрытия каналов [1].

Растения с измененной экспрессией аквапоринов являются удобным инструментом для определения вклада этих структур в эффективность водного обмена ткани или органа растения.

У растений *Arabidopsis thaliana* известно 35 гомологов аквапоринов. В группе аквапоринов плазматической мембраны (the plasma membrane intrinsic proteins, PIPs) входит 5 белков PIP1 и 8 PIP2 [2].

Исследование генномодифицированных растений *Arabidopsis* показало участие аквапорина PIP2b в водопроницаемости клеточных мембран растения [3]. При помощи knockout-растений *A. thaliana* установлено, что три изоформы аквапоринов, экспрессируемые в сосудах листьев (PIP1;2, PIP2;1 и PIP2;6) способствуют транспорту воды в розетке листьев, а PIP2;1 отвечает за регуляцию транспорта воды в условиях темноты [4]. Установлено, что нокаут AtPIP1;2 снижает водную проводимость розетки листьев примерно на 30 %, а осмотическую водную проницаемость протопластов мезофилла – почти на 50 % [5].

Данные о стрессоустойчивости растений с генетически измененной экспрессией аквапоринов неоднозначны. Сообщается, что сверхэкспрессия аквапорина PIP2;5 снижает негативный эффект низкой температуры на гидравлическую проводимость клеток корня и рост растений *Arabidopsis* [6]. Сверхэкспрессия AtPIP1;2 (PIP1b) из *Arabidopsis* в трансгенных растениях табака увеличивала темпы роста растений в контрольных условиях, но в условиях водного стресса трансгенные растения табака теряли тургор быстрее, чем дикий тип [7]. Другие исследователи сообщают, что трансгенные растения табака с выключенным геном аквапорина NtAQP1 показали более высокую чувствительность к водному стрессу [8].

Цель данной работы – охарактеризовать параметры водообмена мезофилла листьев растений *Arabidopsis thaliana* с генетически модифицированной экспрессией PIP аквапоринов в условиях нормального водообеспечения и при воздействии водного стресса.

Материалы и методы исследования. Объектами служили растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (резуховидка Таля):

дикого типа (Wt);

knockout PIP1 (аллель *pip1;4-2* и *pip1;2-2*) и PIP2 (аллель *pip2;2-4* и *pip2;1-2*);

сверхэкспрессоры PIP1 (аллель *pip1;1-1* и *pip1;1-4*) и PIP2 (аллель *pip2;2-23* и *pip2;2-33*).

Семена *Arabidopsis* были любезно предоставлены Ботаническим институтом университета г. Кельна (Botanical Institute University of Cologne). Для исследования параметров водообмена мезофилла листьев растения всех линий выращивали в почвогрунте на основе торфа при фотопериоде 16 ч, температуре 22–24°C, освещенности 150 мкмоль/м²·с.

Для создания мягкого водного стресса семена дикого типа и 4 модифицированных линий высеивали на субстратах с пониженным водным потенциалом (ВП). В почвогрунт на основе торфа добавляли слабощитый полиэлектrolитный гидрогель Гисинар. Это осмотически активное вещество обладает высокой водопоглощающей способностью, нерастворимо в воде и устойчиво к вымыванию [9].

Почвогрунт влажностью около 55 % смешивали с водными растворами гидрогеля с концентрацией 6, 8, 10 % в соотношении 3:1 по массе. Влажность полученных субстратов составляла около 65 %, ВП – –16, –20, –30 кПа. Контролем служили растения, выращенные в почвогрунте без гидрогеля с величиной ВП около –4 кПа и аналогичной влажностью. Полив осуществляли водой в тарированных емкостях с целью сохранения уровня влажности. Величину ВП измеряли при помощи почвенного влагомера DM-8 производства компании Nieuwkoop Aalsmeer (Нидерланды).

Водный обмен листьев оценивали по методике мониторинга водообмена в системе апопласт-протопласт клеток мезофилла листа, разработанной в лаборатории водного обмена и фотосинтеза растений Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси [10, 11].

Для исследований использовали растения 6-й недели вегетации в стадии розетки из 10–11 листьев. Высечки из листьев диаметром 9 мм под небольшим давлением насыщали водой с целью придания ткани максимального тургора и заполнения межклетников водой, затем помещали в электронно-измерительную компьютеризированную установку. Фиксировали динамику изменений толщины и массы исследуемого образца в процессе его дегидратации (при температуре 25 °C и влажности воздуха 70 %).

По кривым дегидратации вычисляли следующие параметры: толщину и влагосодержание ткани мезофилла при максимальном тургоре; объем воды в ткани листа, связанный и не связанный с изменением тургора клеток мезофилла; показатели эластичности и жесткости ткани листа; объем межклетников; относительное содержание сухого вещества в ткани листа; время сохранения максимального тургора клеток; скорость изменения массы образца в период сохранения максимального

тургора мезофилла (скорость устьичной водоотдачи); скорости изменения массы и объема образца в диапазоне от максимального тургора до начала циторриза.

Измерения проводили в 6–9-кратной повторности, данные представлены как среднее арифметическое и стандартная ошибка среднего. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента [12].

Результаты и их обсуждение. Генетически модифицированные растения *Arabidopsis thaliana* не отличались от дикого типа по количеству листьев и размеру розетки, что согласуется с данными литературы [1, 13]. Сверхэкспрессоры PIP характеризовались более низкими темпами роста в начале вегетации, но к 5-й неделе вегетации по развитию не уступали контролю.

Согласно полученным данным, время сохранения максимального тургора мезофилла у всех модифицированных растений отличалось от дикого типа (табл. 1). У растений-сверхэкспрессоров этот параметр превышал контрольный на 12–78 %, максимальное его значение ($10,7 \pm 0,33$ мин) наблюдалось у растений с повышенной экспрессией *pip2;2-23*. У knockout растений время сохранения максимального тургора было ниже, чем у растений дикого типа, на 28–55 %, минимальное его значение ($2,7 \pm 0,33$ мин) отмечалось у knockout *pip2;1-2*.

Т а б л и ц а 1. Параметры дегидратации мезофилла листьев растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. с модифицированной экспрессией генов PIP аквапоринов

Table 1. Parameters of dehydration of leaf mesophyll *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. plants with modified expression of PIP aquaporin genes

Объект	Название линии	Время сохранения максимального тургора мезофилла, мин	Скорость устьичной водоотдачи, мкг/мин	Скорость водоотдачи в диапазоне от макс. тургора до начала циторриза, мкг/мин	Скорость изменения объема мезофилла в диапазоне от макс. тургора до начала циторриза, $\times 10^{-3}$ мм ³ /мин
Дикий тип	Wt	$6,0 \pm 0,37$	$117,2 \pm 6,60$	$55,1 \pm 5,65$	$91,2 \pm 3,31$
Сверхэкспрессоры	<i>pip1;1-1</i>	$6,7 \pm 0,33$	$88,6 \pm 5,95^*$	$54,6 \pm 0,72$	$104,8 \pm 8,26$
	<i>pip1;1-4</i>	$8,0 \pm 0,58^*$	$65,7 \pm 3,30^*$	$47,0 \pm 4,53$	$92,3 \pm 7,58$
	<i>pip2;2-33</i>	$9,1 \pm 0,99^*$	$108,3 \pm 4,81$	$59,0 \pm 5,89$	$90,5 \pm 2,94$
	<i>pip2;2-23</i>	$10,7 \pm 0,33^*$	$128,8 \pm 5,05$	$53,6 \pm 2,80$	$85,4 \pm 8,07$
Нокауты (knockout)	<i>pip1;4-2</i>	$3,3 \pm 0,33^*$	$87,5 \pm 8,02^*$	$49,7 \pm 1,60$	$85,7 \pm 2,45$
	<i>pip1;2-2</i>	$4,3 \pm 0,46^*$	$114,2 \pm 11,50$	$69,4 \pm 4,57^{**}$	$105,2 \pm 6,53^{**}$
	<i>pip2;1-2</i>	$2,7 \pm 0,33^*$	$105,6 \pm 8,22$	$53,4 \pm 4,99$	$70,7 \pm 2,15^*$
	<i>pip2;2-4</i>	$4,3 \pm 0,33^*$	$90,0 \pm 5,77^*$	$56,1 \pm 1,02$	$74,2 \pm 6,15^*$

П р и м е ч а н и е. Достоверность отличий параметра от контроля (Wt): * – при $\alpha = 0,05$; ** – при $\alpha = 0,1$. То же в табл. 2.

Время сохранения максимального тургора мезофилла листа в процессе дегидратации характеризует период, в течение которого потоки воды из клеток и внутрь клеток из насыщенного водой апопласта равны, а объем мезофилла стабилен. Следовательно, чем дольше поддерживается период стабильного тургора, тем выше активность аквапоринов, осуществляющих поступление воды из апопласта в клетки. Согласно полученным данным, вклад аквапоринов подгруппы PIP2 в поступление воды в клетки мезофилла более значимый, чем вклад аквапоринов подгруппы PIP1.

Скорость устьичной водоотдачи у растений со сверхэкспрессией PIP1 была ниже, чем у дикого типа, на 24 и 44 %, наименьшей ($65,7 \pm 3,30$ мкг/мин) она была у растений с повышенной экспрессией *pip1;1-4*. Для растений, сверхэкспрессирующих PIP2, отличия от дикого типа были статистически не достоверны. Также более низкой скоростью устьичной водоотдачи обладали knockout-растения *pip1;4-2* и *pip2;2-4*.

Можно предположить, что активность PIP1 аквапоринов вносит наибольший вклад в регуляцию тургора замыкающих клеток устьиц, причем разные изоформы регулируют поступление либо выход воды. Согласно данным литературы, в листьях фасоли обыкновенной повышение количества белка PIP1 коррелировало со снижением скорости транспирации в условиях засухи [14].

Скорость водоотдачи в диапазоне от максимального тургора мезофилла до начала циторриза у растений-сверхэкспрессоров и knockout PIP2 отличалась несущественно от таковой у растений

дикого типа. У knockout-растений по PIP1 аквапоринам этот параметр изменился разнонаправленно, у knockout *pip1;2-2* он статистически значимо превышал значение у дикого типа на 26 %. Можно предположить участие аквапорина *pip1;2-2* в удержании воды в ткани при увядании (дегидратации).

Скорость изменения объема мезофилла в диапазоне от максимального тургора до начала цитоторриза у мутантов с выключенной экспрессией PIP2 аквапоринов была достоверно ниже, чем у дикого типа: на 22 % у knockout *pip2;1-2* и на 19 % у knockout *pip2;2-4*. У растений с выключенной экспрессией *pip1;2-2* этот параметр возрастал на 15 % относительно дикого типа, однако сверхэкспрессия другого гена, *pip1;1-1*, привела к аналогичному результату.

Для второй серии экспериментов было отобрано по одному knockout-мутанту и сверхэкспрессору PIP1 и PIP2 аквапоринов, наиболее отличающихся от дикого типа по параметрам дегидратации мезофилла. Параметры морфоструктуры и водообмена листа этих растений, выращенных в условиях нормального водообеспечения (при ВП субстрата –4 кПа), приведены в табл. 2.

Таблица 2. Параметры морфоструктуры и водообмена мезофилла листьев растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. с модифицированной экспрессией генов PIP аквапоринов

Table 2. Parameters of morphostructure and water exchange of leaf mesophyll *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. plants with modified expression of PIP aquaporin genes

Параметр	Wt (дикий тип)	Knockout <i>pip1;4-2</i>	Knockout <i>pip2;1-2</i>	Сверхэкспрессор <i>pip1;1-4</i>	Сверхэкспрессор <i>pip2;2-23</i>
Влажность ткани мезофилла при максимальном тургоре, мг/мм ³	0,76 ± 0,068	0,70 ± 0,045	0,73 ± 0,043	0,80 ± 0,051	0,87 ± 0,055
Содержание сухого вещества в ткани листа, мг/см ²	1,2 ± 0,07	1,8 ± 0,10*	1,2 ± 0,07	1,2 ± 0,01	1,4 ± 0,08**
Эластичность ткани листа, %	75 ± 3,3	78 ± 1,8	78 ± 2,0	81 ± 3,6	83 ± 3,1
Объем воды, контролируемый тургором, мг/мм ³	0,56 ± 0,037	0,58 ± 0,041	0,56 ± 0,049	0,78 ± 0,052*	0,85 ± 0,050*
Объем воды, не контролируемый тургором, мг/мм ³	0,21 ± 0,015	0,13 ± 0,010**	0,17 ± 0,012	0,02 ± 0,001*	0,02 ± 0,001*
Объем межклетников, %	18,0 ± 1,45	14,2 ± 1,39**	14,3 ± 1,39**	17,6 ± 1,12	17,8 ± 1,81
Показатель жесткости ткани листа, отн. ед.	3,6 ± 0,33	2,9 ± 0,17**	3,1 ± 0,50	3,0 ± 0,27	2,6 ± 0,28**
Толщина листа при максимальном тургоре, мкм	221 ± 11,0	235 ± 16,4	223 ± 7,1	248 ± 11,6	232 ± 15,6

Растения-сверхэкспрессоры *pip2;2-23* характеризовались самым высоким показателем влажности ткани листа при максимальном тургоре – 0,87 ± 0,055 мг/мм³, что на 14 % выше, чем у дикого типа. У сверхэкспрессора *pip1;1-4* этот параметр незначительно превышал, а у knockout-растений был ниже, чем у дикого типа, на 4 и 8 %.

В ткани мезофилла knockout-растений доля воды, находящейся под контролем тургора, была идентичной таковой у растений дикого типа, однако снизилась доля воды, не контролируемой тургором. У растений-сверхэкспрессоров доля воды, не контролируемой тургором, была в 10 раз меньше, чем у дикого типа. Такое распределение фракций воды характерно для ткани листа гигрофитов [15].

Эластичность ткани листа у knockout-растений была на 4 % выше, чем у растений дикого типа, а у растений-сверхэкспрессоров эластичность ткани у *pip1;1-4* и *pip2;2-23* возросла на 8 и 10 % соответственно. Этот параметр определяется диапазоном изменений толщины ткани мезофилла от состояния максимального до минимального тургора. При сверхэкспрессии PIP аквапоринов эластичность ткани мезофилла возрастала, для такого листа период установления осмотического равновесия снижался, ткань быстрее теряла и восстанавливала тургор.

Объем межклетников мезофилла у сверхэкспрессоров отличался от аналогичного показателя у растений дикого типа незначительно, в то время как у knockout-растений он был на 21 % ниже, чем у дикого типа, что характерно для более гигроморфной структуры ткани [15].

Отмечено также, что у растений с выключенной экспрессией *pip1;4-2* количество сухого вещества на единицу площади листа достоверно увеличивалось на 50 % по сравнению с таковым у растений дикого типа. При сверхэкспрессии *pip2;2-23* этот показатель был выше контрольного

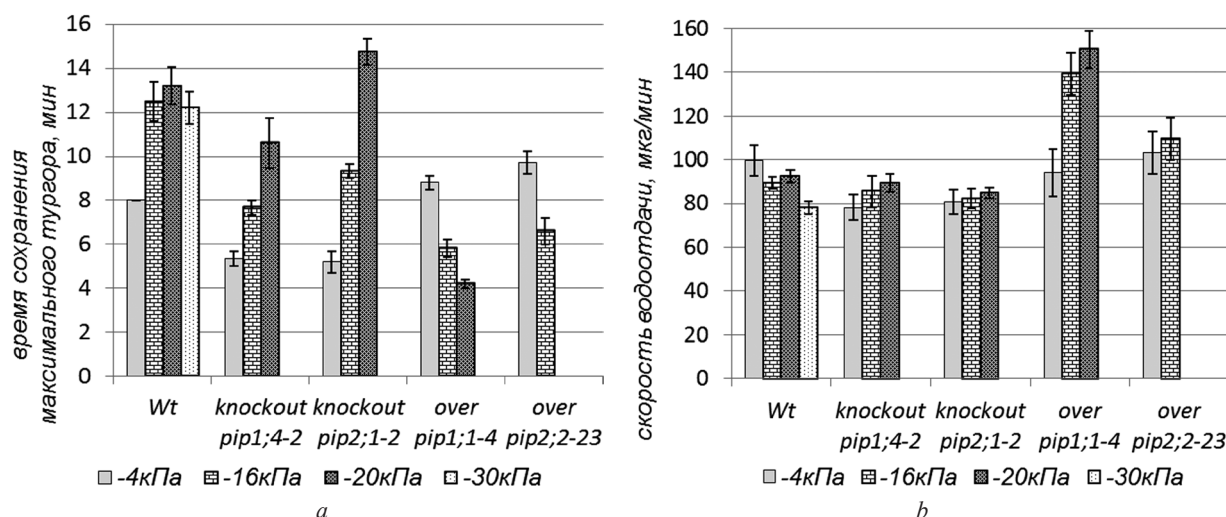


Рис. 1. Время сохранения максимального тургора мезофилла ткани (а) и скорость устьичной водоотдачи (б) листьев *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. при выращивании на субстратах с различным водным потенциалом (Wt – дикий тип, knockout – растения с выключенной экспрессией гена аквапорина, over – сверхэкспрессоры)

Fig. 1. The time of maximum conservation mesophyll tissue turgor (a) and stomatal water loss rate (b) leaves *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. when grown on substrates with different water potentials (Wt – wild type, knockout – plants with exclusion of aquaporin gene expression, over – overexpressors)

на 17 %. Вероятно, работа каналов аквапорина *pip1;4-2* увеличивает оводненность ткани листа, либо увеличение доли аквапоринов подгруппы PIP2 по отношению к PIP1 приводит к снижению оводненности мезофилла.

Наибольшей толщиной листа в состоянии максимального тургора ($248 \pm 11,6$ мкм) обладал сверхэкспрессор *pip1;1-4* (на 12 % выше, чем у дикого типа), у сверхэкспрессора *pip2;2-23* и knockout *pip1;4-2* толщина листа незначительно превышала этот параметр у дикого типа.

У модифицированных по аквапоринам растений показатель жесткости ткани листа был снижен, минимальным он был у сверхэкспрессора *pip2;2-23* (на 28 % ниже, чем у дикого типа).

В целом растения с измененной экспрессией аквапоринов обладали более гигроморфной структурой мезофилла листа, наибольшая степень гигроморфности была у растений-сверхэкспрессоров PIP1 аквапоринов.

Как и следовало ожидать, согласно параметрам морфоструктуры и водообмена листа, модифицированные растения показали различную толерантность к водному стрессу. При ВП субстрата -30 кПа развивались только растения дикого типа, семена мутантов теряли всхожесть. Растения сверхэкспрессора *pip2;2-23* сохраняли жизнеспособность только в субстрате с ВП -16 кПа.

Выращивание в условиях пониженного ВП вызвало изменения параметров дегидратации ткани листа растений *Arabidopsis*. Время сохранения максимального тургора мезофилла ткани у растений дикого типа увеличивалось на 52–65 % с понижением ВП, причем максимального значения ($13,2 \pm 0,85$ мин) этот показатель достиг при -20 кПа (рис. 1, а).

У knockout-растений при выращивании в условиях водного стресса период сохранения максимального тургора мезофилла был в 2–2,8 раза выше, чем в условиях контрольного режима. Наибольшим ($14,8 \pm 0,67$ мин) этот параметр был у knockout *pip2;1-2* при ВП -20 кПа, превышая показатель у дикого типа, выращенного при таком же ВП. Вероятно, в условиях водного дефицита отсутствие или снижение количества некоторых изоформ PIP аквапоринов приводит к увеличению водоудерживающей функции ткани листа либо к снижению оводненности ткани, что способствует большей устойчивости растений к водному стрессу.

У растений-сверхэкспрессоров период сохранения максимального тургора мезофилла при воздействии водного стресса сокращался на 32 и 34 % при ВП -16 кПа и на 52 % при ВП -20 кПа.

При понижении ВП скорость устьичной водоотдачи у растений дикого типа снижалась до 20 % (при -30 кПа), у knockout *pip2;1-2* не изменялась, у knockout *pip1;4-2* повышалась на 14 % при -20 кПа, однако разница статистически недостоверна (рис. 1, б). У растений-сверхэкспрессоров в условиях

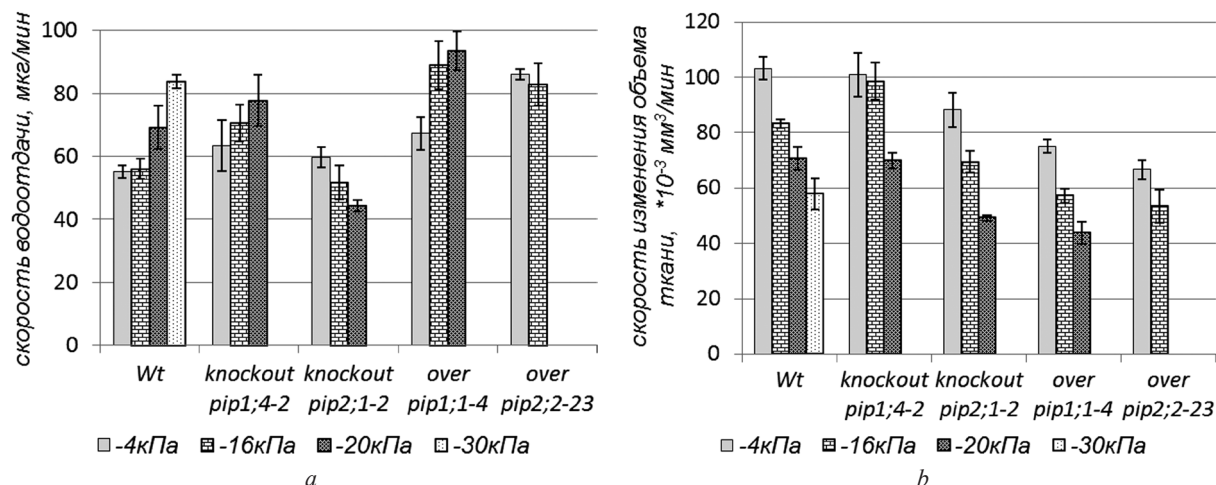


Рис. 2. Скорость водоотдачи (а) и скорость изменения объема (б) в диапазоне от максимального тургора до начала циторриза ткани листьев *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. при выращивании на субстратах с различным водным потенциалом (Wt – дикий тип, knockout – растения с выключенной экспрессией гена аквапорина, over – сверхэкспрессоры)

Fig. 2. The rate of fluid loss (a) and the rate of change in volume (b) in the range from the maximum turgor to the beginning of cytorrhiza of the leaf tissue of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. when grown on substrates with different water potentials (Wt – wild type, knockout – plants with exclusion of aquaporin gene expression, over – overexpressors)

водного стресса скорость устьичной водоотдачи увеличивалась. Максимально (на 60 %) по сравнению с растениями, выращенными при контрольных условиях, этот параметр возрос у сверхэкспрессора pip1;1-4 при ВП –20 кПа. Это также свидетельствует в пользу участия PIP1 аквапоринов в регуляции работы устьичного аппарата.

Дифференцированно изменялся параметр скорости водоотдачи в диапазоне от максимального тургора до начала циторриза ткани мезофилла (рис. 2, а). У растений дикого типа, knockout pip1;4-2 и сверхэкспрессора pip1;1-4 этот параметр возрастал при понижении ВП субстрата, у растений-сверхэкспрессоров pip2;2-23 изменялся незначительно. У knockout pip2;1-2 скорость водоотдачи в диапазоне от максимального тургора до начала циторриза снижалась, а при ВП –20 кПа была на 26 % ниже, чем у растений, выращенных в контрольных условиях (ВП –4 кПа). Следовательно, у растений с выключенной экспрессией аквапорина pip2;1-2 в условиях водного стресса повысилась устойчивость ткани мезофилла к обезвоживанию.

Скорость изменения объема мезофилла в диапазоне от максимального тургора до начала циторриза ткани мезофилла при нарастании водного стресса снижалась как у растений дикого типа, так и у генетически модифицированных (рис. 2, б). Это может быть связано с повышением жесткости ткани листа, которая закономерно возрастает при выращивании растений в условиях пониженного водного потенциала по мере ксерофитизации ткани мезофилла [15].

Заключение. В связи с множеством изоформ PIP аквапоринов и их способностью образовывать гетеротетрамеры [1] идентифицировать роль одной изоформы белка в водообмене растения сложно. Модификация экспрессии единичных генов аквапоринов не приводит к появлению выраженных фенотипов растений *Arabidopsis thaliana*, однако обнаружены различия в характере водообмена и в морфоструктуре мезофилла.

Изменение экспрессии аквапоринов подгруппы PIP1 играет роль в регуляции работы устьичного аппарата, а вклад аквапоринов подгруппы PIP2 в поступление воды в клетки мезофилла более значимый.

Генетически модифицированные по PIP аквапоринам растения *Arabidopsis thaliana* менее устойчивы к низкому водному потенциалу субстрата, чем растения дикого типа.

Сверхэкспрессия PIP аквапоринов увеличивает степень гигроморфности структуры листа, а наименее устойчивы к водному стрессу растения-сверхэкспрессоры pip2;2-23.

Полагаем, что снижение количества аквапоринов PIP2 подгруппы при воздействии водного стресса у растений *Arabidopsis* дикого типа должно повышать их засухоустойчивость за счет интенсификации водоудерживающей функции ткани листа.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Chaumont, F. Aquaporins : highly regulated channels controlling plant water relations / F. Chaumont, S. D. Tyerman // *Plant Physiol.* – 2014 – Vol. 164, iss. 4. – P. 1600–1618.
2. The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in Arabidopsis provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants / U. Johanson [et al.] // *Plant Physiol.* – 2001. – Vol. 126, N 4. – P. 1358–1369.
3. Barrieu, F. Modulation of aquaporin gene expression in Arabidopsis leads to altered membrane water permeability / F. Barrieu, R. Morillon, M. J. Chrispeels // *Molecular Biology and Physiology of Water and Solute Transport* / S. Hohmann, S. Nielsen. – New York, 2000. – P. 255–259.
4. Regulation of Arabidopsis leaf hydraulics involves light-dependent phosphorylation of aquaporins in veins / K. Prado [et al.] // *Plant Cell.* – 2013. – Vol. 25, iss. 3. – P. 1029–1039.
5. A PIP1 aquaporin contributes to hydrostatic pressure-induced water transport in both the root and rosette of Arabidopsis / O. Postaire [et al.] // *Plant Physiol.* – 2010. – Vol. 152. – P. 1418–1430.
6. Overexpression of PIP2;5 aquaporin alleviates effects of low root temperature on cell hydraulic conductivity and growth in Arabidopsis / S. H. Lee [et al.] // *Plant Physiol.* – 2012. – Vol. 159, iss. 1. – P. 479–488.
7. Overexpression of a plasma membrane aquaporin in transgenic tobacco improves plant vigor under favorable growth conditions but not under drought or salt stress / R. Aharon [et al.] // *Plant Cell.* – 2003. – Vol. 15. – P. 439–447.
8. PIP1 plasma membrane aquaporins in tobacco: from cellular effects to functions in plants / F. Siefritz [et al.] // *Plant Cell.* – 2002. – Vol. 14. – P. 869–876.
9. Новые пленкообразующие биотехнические средства сельскохозяйственного назначения на основе химически сшитых функционализированных полиакриламидов / Е. В. Гринюк [и др.] // Свиридовские чтения = Sviridov Readings : сб. ст. / Белорус. гос. ун-т, Науч.-исслед. ин-т физ.-хим. проблем. – Минск, 2012. – Вып. 8. – С. 194–201.
10. Методика электронного мониторинга водного обмена ассимиляционной ткани листа / Е. С. Зубей [и др.] // Ботаника : (исследования) : сб. науч. тр. / Нац. акад. наук Беларуси, Отд-ние биол. наук, Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Белорус. ботан. о-во, Белорус. обществ. об-ние физиологов растений ; редкол.: Н. А. Ламан [и др.]. – Минск, 2016. – Вып. 45. – С. 299–308.
11. Особенности водообмена в системе апопласт-протопласт клеток мезофилла листа как фактор стрессоустойчивости растений / В. Г. Реуцкий [и др.] // Ботаника: (исследования) : сб. науч. тр. / Нац. акад. наук Беларуси, Отд-ние биол. наук, Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Белорус. ботан. о-во, Белорус. обществ. об-ние физиологов растений ; редкол. : Н. А. Ламан [и др.]. – Минск, 2010. – Вып. 39. – С. 375–388.
12. Гланц, С. Медико-биологическая статистика / С. Гланц. – М. : Практика, 1998. – С. 88–95.
13. Aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions / C. Maurel [et al.] // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2008. – Vol. 59. – P. 595–624.
14. Drought, abscisic acid and transpiration rate effects on the regulation of PIP aquaporin gene expression and abundance in *Phaseolus vulgaris* plants / R. Aroca [et al.] // *Annals of Botany.* – 2006. – Vol. 98. – iss. 6. – P. 1301–1310.
15. Телюк, Н. А. Водный режим ассимиляционной ткани листьев растений различных экологических групп / Н. А. Телюк, В. Г. Реуцкий, П. А. Родионов // Проблемы экспериментальной ботаники : к 100-летию со дня рождения В. Ф. Купревича / Акад. наук Беларуси, Ин-т эксперим. ботаники им. В. Ф. Купревича ; науч. ред. В. И. Парфенов. – Минск, 1997. – С. 436–448.

References

1. Chaumont F., Tyerman S. D. Aquaporins : highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiology*, 2014, vol. 164, iss. 4, pp. 1600–1618. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.113.233791>
2. Johanson U., Karlsson M., Johansson I. Gustavsson S., Sjövall S., Fraysse L., Weig A. R., Kjellbom P. The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in Arabidopsis provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants. *Plant Physiology*, 2001, vol. 126, no. 4, pp. 1358–1369.
3. Barrieu F., Morillon R., Chrispeels M. J. Modulation of aquaporin gene expression in Arabidopsis leads to altered membrane water permeability. *Molecular Biology and Physiology of Water and Solute Transport*. New York, 2000, pp. 255–259.
4. Prado K., Boursiac Y., Tournaire-Roux C., Postaire O., Da Ines O., Schäffner A. R., Hem S., Santoni V., Maurel C. Regulation of Arabidopsis leaf hydraulics involves light-dependent phosphorylation of aquaporins in veins. *The Plant Cell*, 2013, vol. 25, iss. 3, pp. 1029–1039. DOI: 10.1105/tpc.112.108456
5. Postaire O., Tournaire-Roux C., Grondin A., Boursiac Y., Morillon R., Schäffner A. R., Maurel C. PIP1 aquaporin contributes to hydrostatic pressure-induced water transport in both the root and rosette of Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2010, vol. 152, no. 3, pp. 1418–1430. DOI: 10.1104/pp.109.145326
6. Lee S. H., Chung G. C., Jang J. Y., Ahn S. J., Zwiazek J. J. Overexpression of PIP2;5 aquaporin alleviates effects of low root temperature on cell hydraulic conductivity and growth in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 2012, vol. 159, iss. 1, pp. 479–488.
7. Aharon R., Shahak Y., Winger S. Bendov R., Kapulnik Y., Galili G. Overexpression of a plasma membrane aquaporin in transgenic tobacco improves plant vigor under favorable growth conditions but not under drought or salt stress. *Plant Cell*, 2003, vol. 15, pp. 439–447.
8. Siefritz F., Tyree M. T., Lovisolo C., Schubert A., Kaldenhoff R. PIP1 plasma membrane aquaporins in tobacco: from cellular effects to functions in plants. *Plant Cell*, 2002, vol. 14, pp. 869–876. DOI: 10.1074/mcp.M113.028241

9. Grinyuk E. V., Fomina E. K., Yakimtsova L. B., Krul L. P. New film-forming biotechnical preparations of agricultural purpose based on chemically cross-linked functionalized polyacrylamides. *Sviridovskie chtenija* = Sviridov's readings, Belarusian State Institute, Research Institute of Physical and Chemical Problems, Faculty of Chemistry, Chair of Inorganic Chemistry, in Ivashkevich O. A. (ed.), et al. Minsk, 2012, iss. 8, pp. 194–201 (in Russian).

10. Zubej E. S., Rodionov P. A., Teljuk N. A., Reuckij V. G. Method of electronic monitoring of water exchange of leaf assimilation tissue. *Botanika: (issledovanija)* [Botanica: (research)], National Academy of Sciences of Belarus, Department of Biological Sciences, Institute of Experimental Botany of V. F. Kuprevich National Academy of Sciences of Belarus, Belarusian Botanical Society, Belarusian Society of Plant Physiologists, in Laman N. A. (ed.), et al. Minsk, 2016, iss. 45, pp. 299–308 (in Russian).

11. Reuckij V. G., Zubej E. S., Skuratovich T. A., Rodionov P. A. Features of water exchange in the apoplast-protoplast system of mesophyll leaf cells as a stress-resistance factor of plants. *Botanika: (issledovanija)* [Botanica: (research)], National Academy of Sciences of Belarus, Department of Biological Sciences, Institute of Experimental Botany of V. F. Kuprevich National Academy of Sciences of Belarus, Belarusian Botanical Society, Belarusian Society of Plant Physiologists, in Laman N. A. (ed.), et al. Minsk, 2010, iss. 39, pp. 375–388 (in Russian).

12. Glanc S. *Medico-biological statistics*. Moscow, Practica Publ., 1998. 459 p. (in Russian).

13. Maurel C., Verdoucq L., Luu D., Santoni V. Aquaporins: Membrane Channels with Multiple Integrated Functions. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, vol. 59, pp. 595–624. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092734

14. Aroca R., Ferrante A., Vernier P., Chrispeels M. J. Drought, abscisic acid and transpiration rate effects on the regulation of PIP aquaporin gene expression and abundance in *Phaseolus vulgaris* plants. *Annals of Botany*, 2006, vol. 98, iss. 6, pp. 1301–1310. DOI:10.1093/aob/mcl219

15. Teljuk N. A., Reuckij V. G., Rodionov P. A. Water regime of assimilating leaf tissue of plants of different ecological groups. *Problemy jeksperimental'noj botaniki : k 100-letiju so dnja rozhdenija V. F. Kuprevicha* [Problems of experimental botany: to the 100th anniversary of the birth of V. F. Kuprevich], Academy of Sciences of Belarus, Institute of Experimental Botany named after V. F. Kuprevich, in Parfenov V. I. (ed.). Minsk, 1997, pp. 436–448 (in Russian).

Информация об авторах

Зубей Екатерина Сергеевна – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: katya.zubej@yandex.by.

Реуцкий Владимир Григорьевич – д-р биол. наук, профессор. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Information about the authors

Ekaterina S. Zubei – Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: katya.zubej@yandex.by.

Vladimir G. Reutskiy – D. Sc. (Biol.), Professor. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).