

••• ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН ••• PHYSIOLOGY OF PLANTS •••

УДК: 581.1

Транспорт води в рослинах
О.І.Жук*Інститут фізіології рослин і генетики НАН України (Київ, Україна)*
zhuk_bas@voliacable.com

Проаналізовано значення та відносний внесок в транспорт води симпластного, апопластного та внутрішньоклітинного шляхів. Розглянуто роль аквапоринових водних каналів в забезпеченні водою клітин та рослин на різних етапах їх онтогенезу.

Ключові слова: вода, транспорт, апопласт, симпласт, аквапорини.

Транспорт воды в растениях
О.И.Жук

Проанализировано значение и относительный вклад в транспорт воды симпластного, апопластного и внутриклеточного путей. Рассмотрена роль аквапориновых водных каналов в снабжении водой клеток и растений на различных этапах их онтогенеза.

Ключевые слова: вода, транспорт, апопласт, симпласт, аквапорини.

Water transport in plants
O.I.Zhuk

The significance and relative contribution of symplast, apoplast and intracellular ways of water transport are analyzed. The role of aquaporine water channels in water supplying of cells and plants at different ontogenesis stages is considered.

Key words: water, transport, apoplast, symplast, aquaporine.

Дослідження транспорту води в рослинах дозволяє зрозуміти регуляцію водних потоків та водного обміну в інтактному рослинному організмі.

У 90-ті роки сформована композитна модель транспорту води, яка включає два головних шляхи, що відрізняються за гідравлічним опором (Steudle, 1994; Steudle, Henzler, 1995). До першого шляху віднесено апопластний, по якому вода рухається в судинах ксилеми, клітинних стінках, має високу гідравлічну провідність (Steudle, Peterson, 1998). Другий шлях – міжклітинний – включає рух води через мембрани та плазмодесми живих клітин і відзначається значно меншою гідравлічною провідністю. Рух води через корінь відбувається одночасно апопластним та симпластним шляхами. Вважають, що в корі кореня потік води є апопластним до поясків Каспарі, які затримують рух води і спрямовують його через ендодерму. В стелі кореня до судин потік води спрямовується апопластним шляхом.

Градiєнт водного потенціалу в системі ґрунт-корінь-листок обумовлює інтенсивність транспірації рослин (Turgre, 1997). У рослин з активною транспірацією радіальний потік води в корені регулюють гідростатичні сили. В умовах низької транспірації ці сили переважно осмотичні, а водний потік поєднується з шляхом активного руху іонів та низькомолекулярних сполук в ксилемі кореня. В таких умовах формується позитивний тиск в ксилемі.

Більшість попередніх моделей транспорту води розглядали корінь як осмометр, який відділяє ксилему від зовнішнього середовища мембраноподібною структурою (Passioura, 1988). В складних моделях передбачено кілька бар'єрів для води в кореновому циліндрі, а також поздовжній транспорт розчинів в ксилемі (Frensch, Steudle, 1989). В таких моделях уже об'єднане активне надходження елементів мінерального живлення та потоку води в корінь з транспірацією рослин. В цих моделях не розглядають ендодерму кореня як важливу перешкоду на шляху води, однак визнають її значимість в транспортних процесах. Петерсон (Peterson, 1988) показав, що ендодерма ефективно видаляє гідрофільні речовини з кори кореня. Однак інші дослідники вважають, що ендодерма проникна для

значної кількості низькомолекулярних сполук (Clarkson et al., 1987). Дослідження руху води фізичними методами свідчать, що шляхи транспорту залежать від природи прикладеної сили. Так, при використанні осмотиків переважав рух води від клітини до клітини, а за дії гідростатичних сил переважав потік води по апопласту (Frensch, Steudle, 1989; Steudle et al., 1987). Ці експериментальні дані інтерпретовано з використанням моделі осмометра. Гідростатичний градієнт, прикладений між ксилемою кореня та середовищем, спричиняв швидкий потік навколо клітин. Незначний буферний ефект спричиняло зменшення проникності клітин кори для води в осмотичних експериментах. В апопласті клітин ендодерми надходження води залежало від розвитку кореня та виду рослин. Так, для коренів ячменю і бобів ніяких відмінностей між гідравлічним та осмотичним опорами коренів не знайдено (Steudle, Jeschke, 1983; Steudle, Brinckmann, 1989). Для коренів бавовника відзначено значну проникність в них води та NaCl (Radin, Matthews, 1989). У коренів кукурудзи переважав апопластний потік води, розподіл гідравлічного опору відзначався збільшенням від зовнішнього шару кори до внутрішніх з 2 до 23%. Відмінність в проникненні води та іонів в коренях різних рослин пов'язують з розвиненістю поясів Каспарі.

Кореневий тиск вважають рушійною силою для забезпечення пагонів водою та водорозчинними речовинами (Жолкевич, Чугунова, 1987). Тривалий час його вважали осмотичним, роль розчину виконував ксилемний сік, а напівпроникної перетинки – клітини ендодерми. Однак природа кореневого тиску виявилась більш складною і мала дві частини – метаболічну та осмотичну. Метаболічна складова залежить від енергозабезпечення, роботи скорочувального апарату, має автоколивальний характер та температурний коефіцієнт швидкості ексудації більший, ніж три. Осмотична складова має коефіцієнт швидкості ексудації близький до одиниці і переважно відзначається фізичними процесами. У функціонуванні метаболічної складової задіяні паренхімні клітини, по яких направлено потік води симпластним шляхом. Радіальний рух води в корені переважно здійснюється по симпласту, а осмотична складова водного току проходить по апопласту, мимо вмісту живих клітин.

На внутрішньоклітинному шляху вода долає дві мембрани – плазмалему та тонопласт (Андреев, 2001). Домінуюча роль вакуолі в регуляції клітинного осмотичного тиску обумовлена необхідністю підтримання осмотичної рівноваги між компартментами. У вакуолі відзначають накопичення осмолітів, іонів, цукрів, амінокислот, нітратів. Осмотична функція вакуолі не обмежується її участю в регуляції клітинного тургору, вона також пов'язана з регуляцією об'єму та обводнення цитозолю рослинних клітин. Встановлено, що в клітинах вищих рослин мембрана тонопласту значно більш проникла для води, ніж плазмалема, що пов'язують із суттєвими відмінностями у вмісті та активності в цих мембранах аквапоринів – інтегральних білків, що полегшують трансмембранний рух води (Yokota et al., 1999). Вклад трансмембранного шляху руху води стає значним, коли головний транспіраційний потік її по судинах ксилеми та апопласту клітин пригнічений в умовах водного стресу або коли транспорт води відбувається в лігніфікованих та суберинізованих тканинах (Ампілова и др., 2006; Ионенко, Анисимов, 2008; Steudle, Henzler, 1995). Головною характеристикою транспорту води через мембрани є величина осмотичної водної проникності, яка включає інтенсивність потоку води через ліпідний матрикс та аквапорини, що функціонують як водні канали (Verkman, Mitra, 2000).

У клітинних мембранах ідентифікована велика родина аквапоринів – інтегральних білків, які здатні прискорювати пасивний транспорт молекул води та низькомолекулярних нейтральних сполук (Блюма, 2006; Шапигузов, 2004; Chrispeels, Maurel, 1994; Maurel, 1997). В рослинах знайдено ряд генів, які кодують аквапорини плазмалеми (Chaumont et al., 2001; Johanson et al., 2001). Їх топографічна модель включає шість трансмембранних доменів, які об'єднані петлями із залишків переважно гідрофільних амінокислот. Дві петлі, кожна з яких містить консервативну послідовність з аспарагіну, проліну та аденіну, знаходяться в ліпідному бішарі і формують подібну до «пісочного годинника» структуру, що утворює водний канал. Вважають, що так організовані всі аквапорини. Поблизу водного каналу локалізується консервативний залишок цистеїну, який пов'язаний з активністю аквапоринів та їх чутливістю до ряду сполук, таких як SH-реагенти та ртуть-вмісні речовини (Daniels et al., 1996; Lu, Maurel, 2005). Цистеїнові залишки в молекулах аквапоринів локалізовані біля каналу і в петлеподібних структурах, які обернені в цитозоль та апопласт (Kukulski et al., 2005). Вважають, що існує одне або більше місць, де цистеїни наближені настільки, що стає можливою взаємодія їх SH-груп між собою. Збільшення кількості S–S-зв'язків між окремими молекулами аквапоринів та їх асоціаціями стабілізує комплекси в умовах, що відмінні від оптимальних (Tuerman et al., 2002). Вважають, що аквапорини належать до редокс-регульованих компонентів мембран (Berczi, Moller, 2000).

Методом вестерн-блот-аналізу білків плазмалеми етіолованих проростків гороху вивчено вплив окислювачів та відновлювачів SH-груп на олігомеризацію аквапоринів (Ампілова и др., 2006). Показано, що в плазмалемі клітин коренів містилось більше аквапоринів родини PIP порівняно з

плазмалею клітин стебла. Вивчення впливу HgCl_2 та AgNO_3 , які блокують водний потік шляхом зв'язування з сульфгідрильними групами цистеїнових залишків, на осмотичну водну проникність плазмалеми коренів та стебла показало, що швидкість осмотичного стискання везикул плазмалеми під впливом інгібіторів зменшувалась, що свідчить про зменшення їх водної проникності.

Аквапорини існують в мембрані у вигляді тетрамерів, мономери яких взаємодіють через дисульфідні містки. За даними аналізу структурного тетрамеру аквапорину SoPIP2;1 молекули аквапоринів PIP-типу містять чотири висококонсервативних цистеїнових залишки, два з яких локалізовані на тому місці поліпептиду, де петля А переходить у другий трансмембранний домен (Kukulski et al., 2005). Саме висока консервативність розташування цих цистеїнів дозволяє їм виконувати регуляторні функції, у тому числі здійснювати структурні переходи між мономерами та олігомерами в мембрані (Murata et al., 2000). Два інших залишки цистеїну включені в послідовність CLGAIС на N-кінці петлі С, орієнтованої в апопласт. Відстань між цими цистеїнами, яка складає чотири амінокислотних залишки, дозволяє взаємодію та редокс-переходи між SH-групами цієї пари цистеїнових залишків. Такі редокс-зміни у петлі С можуть супроводжуватись переходом молекули аквапорину з неактивної конформації, яка відповідає закритому стану водного каналу, в активну з відкритим водним каналом. Аквапорини PIP-типу можуть регулюватись фосфорилуванням серину, депротонуванням консервативного гістидину петлі D, зміною статусу SH-груп (Gerbeau et al., 2002). Цей спосіб регулювання може бути реалізований за участю компонентів ендогенної системи редокс-регуляції, такої як глутатіон, тіоредоксин, протеїн-дисульфід-ізомераза.

Встановлено, що у регуляції водного потоку рослин пшениці значне місце займають аквапоринові водні канали (Carvajal et al., 1996). Так, у фазі початку колосіння у пшениці суттєво зростає потік води по рослинах і значна частина її рухається саме аквапориновими водними каналами, що доведено з використанням специфічного інгібітору аквапоринів HgCl_2 (Ruggiero et al., 2007). Показано, що чутливість водного транспорту по аквапоринових каналах протягом росту рослин пшениці не була постійною і прогресивно зростала в період від появи колосу до молочної стиглості зерна. Найбільша чутливість рослин пшениці до інгібітору активності аквапоринів HgCl_2 відзначена в період колосіння рослин, і вона не співпадала з фенофазою, під час якої відзначено найбільше поглинання води коренями, – молочної стиглості зерна.

Показано, що аквапорини транспортують воду з клітини в клітину в інтактних рослинах за градієнтом водного потенціалу, а осмотична водна проникність для мембран коренів пшениці становить $8,6 \times 10^{-5}$ м/с (Niemietz, Tyerman, 1997). Кількість води, яка транспортується аквапориновими водними каналами, залежить від природи рушійної сили, віку рослин, умов навколишнього середовища. Посуха та сольовий стрес індують зменшення кореневого гідравлічного опору (Galarado et al., 1996; Lu, Maurel, 2005; Lu, Neuman, 1999). Вважають, що функція аквапоринів координується з продиговою функцією регулювання водного гомеостазу рослин (Henzler et al., 1999; Martinez-Ballesta et al., 1996). В умовах посухи гідравлічний сигнал про дефіцит доступної води в ґрунті стає найбільш важливим, коли зменшується водний потенціал листків і листки зав'ядають (Fu et al., 2000). Однак на ранніх стадіях водного стресу домінує хімічний сигнал (Schachtman, Goodger, 2008). До складових хімічного сигналу, який транспортується з током води по ксилемі до листків, відносять абсцизову кислоту, етилен, цитокініни, пептиди, специфічні мікроРНК. Відомості про наявність в ксилемному соку сигнальних пептидів та мікроРНК з'явилися недавно, і їх функції все ще остаточно не з'ясовані (Neumann, 2007). Зміна гідравлічного опору ґрунту індукує регуляцію продигового опору клітин листків, зменшення втрат води та інтенсивності ростових процесів в пагонах, але не в коренях (Черкодьянова и др., 2005; Wilkinson, Davies, 2002). Вважають, що відносна активація росту коренів пов'язана зі зниженням гідравлічної провідності коренів та є результатом реакції мембран на зменшення вмісту іонів в оточуючому середовищі (Tang, Boyer, 2002).

Таким чином, транспорт води в рослинах відбувається одночасно кількома шляхами, які взаємодіють між собою і регулюються метаболічними процесами, інтенсивністю та спрямованістю росту, умовами навколишнього середовища, залежать від специфіки водного статусу видів рослин.

Список літератури

- Ампілова Я.Н., Жесткова И.М., Трофимова М.С. Редокс-модуляція осмотической водной проницаемости плазмалеммы из стеблей гороха // Физиология растений. – 2006. – Т.53, №5. – С. 703–710.
- Андреев И.М. Функции вакуоли в клетках растений // Физиология растений. – 2001. – Т.48, №3. – С. 777–787.
- Блюма Д.А. Аквапорини рослин // Физиология и биохимия культ. растений. – 2006. – Т.38, №5. – С. 396–404.

- Жолкевич В.Н., Чугунова Т.В. Об участии паренхимных клеток в нагнетающей деятельности корня // Доклады АН СССР. – 1987. – Т.297, №3. – С. 758–761.
- Ионенко И.Ф., Анисимов А.В. Различие чувствительности диффузного транспорта воды в коре и стели корней кукурузы к действию блокатора аквапоринов $HgCl_2$ // Физиология растений. – 2008. – Т.55, №3. – С. 362–367.
- Шапигузов А.Ю. Аквапорины: строение, систематика и особенности регуляции // Физиология растений. – 2004. – Т.51, №1. – С. 142–152.
- Черкодьянова А.В., Высоцкая Л.Б., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Гормональная регуляция соотношения массы побег/корень не связана с водным обменом при дефиците минерального питания у растений пшеницы // Физиология растений. – 2005. – Т.52, №5. – С. 708–714.
- Berczi A., Moller J.M. Redox enzymes in the plant plasma membrane and their possible roles // Plant Cell Environ. – 2000. – Vol.23, №11. – P. 1287–1302.
- Carvajal M., Cooke D.T., Clarkson D.T. Responses of wheat plants to nutrition deprivation may involve the regulation of water channel function // Planta. – 1996. – Vol.199, №2. – P. 372–384.
- Chaumont F., Barrieu F., Wojcik E. et al. Aquaporins constitute a large and highly divergent protein family in maize // Plant Physiol. – 2001. – Vol.125, №10. – P. 1206–1215.
- Clarkson D.T., Robards A.W., Stephens J.E., Stars M. Suberine lamellae in the hypodermis of maize (*Zea mays*) roots, development and factors affecting the permeability of hypodermal layers // Plant Cell Environ. – 1987. – Vol.10, №1. – P. 83–93.
- Chrispeels M.J., Maurel C. Aquaporins: the molecular basis of facilitated water movement through living plant cells // Plant Physiol. – 1994. – Vol.105, №1. – P. 9–15.
- Daniels M.J., Chaumont F., Mirkov T.E., Chrispeels M.J. Characterization of new vacuolar membrane aquaporin sensitive to mercury at unique site // Plant Cell. – 1996. – Vol.8, №2. – P. 587–599.
- Frensch J., Steudle E. Axial and radial hydraulic resistance too roots of maize (*Zea mays* L.) // Plant Physiol. – 1989. – Vol.91, №3. – P. 719–726.
- Fu D., Libson A., Miercke L.J.W. et al. Structure of a glycerol-conducting channel and basis for its selectivity // Science. – 2000. – Vol.290. – P. 481–486.
- Galardo M., Eastham J., Gregory P.J., Turner N.C. A comparison of plant hydraulic conductances in wheat and lupin // J. Exp. Bot. – 1996. – Vol.47, №2. – P. 233–239.
- Gerbeau P., Amodeo G., Henzler T. et al. The water permeability of Arabidopsis plasma membrane is regulated by divalent cation and pH // Plant J. – 2002. – Vol.30, №1. – P. 71–81.
- Henzler T., Waterhouse R.N., Smyth A.J. et al. Diurnal variations in hydraulic conductivity and root pressure can be correlated with the expression of putative aquaporins in the roots of *Lotus japonicus* // Planta. – 1999. – Vol.210, №1. – P. 50–60.
- Johanson U., Karlsson M., Johansson I. et al. The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in Arabidopsis provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants // Plant Physiol. – 2001. – Vol.126, №11. – P. 1358–1369.
- Kukulski W., Schenk A.D., Johanson U. et al. The 5A structure of heterologously expressed plant aquaporin SoPIP2;1 // J. Mol. Biol. – 2005. – Vol.350. – P. 611–616.
- Lu D.T., Maurel C. Aquaporins in a challenging environment: molecular gears for adjusting plant water status // Plant Cell Environ. – 2005. – Vol.28, №1. – P. 85–96.
- Lu Z.J., Neuman P.M. Water stress inhibits hydraulic conductance and leaf growth in rice seedlings but not the transport of water via mercury sensitive water channels in the root // Plant Physiol. – 1999. – Vol.120, №1. – P. 143–151.
- Martinez-Ballesta M.C., Aparicio F., Pallas V. et al. Influence of saline stress on root hydraulic conductance and PIP expression in Arabidopsis // J. Exp. Bot. – 1996. – Vol.47, №2. – P. 233–239.
- Maurel C. Aquaporins and water permeability of plant membranes // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1997. – Vol.48. – P. 399–429.
- Murata K., Mitsuoka K., Hirai T. et al. Structural determinants of water permeation through aquaporin-1 // Nature. – 2000. – Vol.407. – P. 599–605.
- Niemietz C., Tyerman S. Characterization of water channels in wheat root membrane vesicles // Plant Physiol. – 1997. – Vol.115, №2. – P. 561–567.
- Neumann P.M. Evidence for long-distance xylem transport of signal peptide activity from tomato roots // J. Exp. Bot. – 2007. – Vol.58. – P. 2217–2223.
- Passioura J.B. Water transport in and to roots // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1988. – Vol.39. – P. 245–265.
- Peterson C.A. Exodermal Casparian bands: their significance for ion uptake by roots // Physiol. plantarum. – 1988. – Vol.72, №2. – P. 204–208.

- Radin J., Matthews M. Water transport properties of cortical cells in roots of nitrogen- and phosphorus-deficient cotton seedlings // *Plant Physiol.* – 1989. – Vol.89, №1. – P. 264–268.
- Ruggiero C., Angelino G., Maggio A. Developmental regulation of water uptake in wheat // *J. Plant Physiol.* – 2007. – Vol.164, №9. – P. 1170–1178.
- Schachtman D.P., Goodger J.Q.D. Chemical root to shoot signaling under drought // *Trends Plant Sci.* – 2008. – Vol.13, №6. – P. 281–287.
- Steudle E. Water transport across roots // *Plant Soil.* – 1994. – Vol.167, №1. – P. 79–90.
- Steudle T., Henzler T. Water channels in plants: do basic concepts of water transport change // *J. Exp. Bot.* – 1995. – Vol.46, №292. – P. 1067–1076.
- Steudle E., Peterson C.A. How does water get through roots? // *J. Exp. Bot.* – 1998. – Vol.49, №322. – P. 775–788.
- Steudle E., Jeschke W.D. Water transport in barley roots. Measurement of root pressure and hydraulic conductivity of roots in parallel with turgor and hydraulic conductivity of root cells // *Planta.* – 1983. – Vol.158, №2. – P. 237–248.
- Steudle E., Oren R., Schulze E.D. Water transport in maize roots. Measurement of hydraulic conductivity, solute permeability and of reflection coefficients of excised roots using the root pressure probe // *Plant Physiol.* – 1987. – Vol.84, №10. – P. 1220–1232.
- Steudle E., Brinckmann E. The osmometer model of the root water and soluble relation of roots of *Phaseolus coccineus* // *Bot. Acta.* – 1989. – Vol.102, №1. – P. 85–95.
- Tang A.C., Boyer J.S. Growth-induced water potentials and growth of maize leaves // *J. Exp. Bot.* – 2002. – Vol.53. – P. 489–503.
- Tyerman S.D., Niemietz C.M., Bramley H. Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles // *Plant Cell Environ.* – 2002. – Vol.25, №2. – P. 173–194.
- Tyrre M.T. Cohesion-tension theory of sap ascent: current controversions // *J. Exp. Bot.* – 1997. – Vol.48, №315. – P. 1753–1765.
- Verkman A.S., Mitra A.K. Structure and function of aquaporin water channels // *Am. J. Physiol.* – 2000. – Vol.278. – P. S13–S28.
- Wilkinson S., Davies W.J. ABA-based chemical signaling: the coordination of responses to stress in plants // *Plant Cell Environ.* – 2002. – Vol.25, №1. – P. 195–210.
- Yokota E., Muto S., Shimmon T. Inhibitory regulation of higher-plant myosin by Ca^{2+} ions // *Plant Physiol.* – 1999. – Vol.119, №2. – P. 231–239.

Представлено: Б.І.Чорним / Presented: B.I.Chorny

Рекомендовано до друку: В.В.Жмурком / Recommended for publishing by: V.V.Zhmurko

Подано до редакції / Received: 22.02.2010.

© О.І.Жук, 2010

© O.I.Zhuk, 2010