

УДК 581.112.6

РАЗВИТИЕ ИДЕЙ Н.Н. ХУДЯКОВА В СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЯХ О ТРАНСПОРТЕ ВОДЫ В РАСТЕНИИ

Н.В. ПИЛЬЩИКОВА, О.Ф. ПАНФИЛОВА

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

В лаборатории В. Пфедфера в Лейпциге Н.Н. Худяков принимал активное участие в исследованиях осмотических явлений, процессов обмена веществ и превращения энергии в клетке. Позже он занялся изучением анаэробноза. Н.Н. Худяков отмечал, что чем лучше мы изучим химические и физические процессы, тем настойчивее будут вставать физиологические проблемы: какова роль превращения энергии в процессах жизнедеятельности клетки. Но в изучении транспорта воды эта мысль не была воспринята. Долгие годы общепринятой была осмотическая гипотеза корневого давления Пристли, согласно которой живым клеткам корня отводится пассивная роль.

Многолетние исследования, начатые на кафедре под руководством академика Н.А. Максимова доцентом Л.В. Можяевой с учениками, показали энергозависимость корневого давления, ведущую роль активного нагнетания воды в сосуды в приспособлении корневой системы к повышению концентрации наружного раствора, импульсную ритмичность и аддитивность корневого давления, участие сократительных белков в его создании.

Современные методы исследования позволили более определенно говорить о возможной роли живой цитоплазмы и сократительных белков в транспорте воды. Активно изучается цитоскелет клетки, его участие во внутриклеточном полярном транспорте и межклеточных транспортных руслах, которые обеспечиваются плазмодесмами — каналами ЭПР, окруженными кольцом сократительных белков, работающих в автоколебательном режиме. Установлено участие аквапоринов, образующих водные поры в мембранах, в регуляции не только водообмена, но и фотосинтетической деятельности растения.

Изучение динамической организации цитоскелета, функционирования водных каналов и надклеточной организации транспортных сетей позволит объединить достижения молекулярной и клеточной биологии в познании механизмов процессов жизнедеятельности, их взаимосвязи и регуляции. Именно такие задачи ставил Н.Н. Худяков перед физиологией растений, и в настоящее время открываются широкие перспективы дальнейших исследований.

Ключевые слова: аквапорины, водные каналы, водный транспорт, гидравлическая проводимость, корневое давление, метаболизм, полярность, плазмодесмы, сократительные белки, цитоскелет.

Работа Н.Н. Худякова у знаменитого к тому времени физиолога растений Вильгейма Пфедфера в Лейпциге совпала по времени с проводимыми в лаборатории исследованиями осмотических явлений, процессов обмена веществ и превращения энергии в растениях. Естественно, Николай Николаевич как ассистент принимал

активное участие в этих исследованиях и работал в открытом в эти годы новом здании библиотеки. Исследования осмотических процессов, по словам Н.А. Максимова, составили эпоху в изучении свойств не только полупроницаемых перепонок, но и водных растворов вообще. Осмометр В. Пфеффера отличался от классического осмометра Дюторше тем, что полупроницаемая пленка из железисто-синеродистой меди создавалась в мельчайших каналах пористого фарфорового цилиндра. Стенки этих каналов давали ей достаточно прочную опору, позволяющую выдержать давление в несколько атмосфер. Наличие полупроницаемости и опоры, ограничивающее растяжение мембраны, обеспечивает сходство осмометра Пфеффера с растительной клеткой, для водообмена которой, кроме осмотического, большое значение имеет тургорное или гидростатическое давление. Изучая зависимость величины осмотического давления от различных условий, Пфеффер нашел, что оно возрастает прямо пропорционально концентрации раствора и абсолютной температуре. Исходя из этих данных, физико-химик Вант-Гофф установил, что осмотическое давление пропорционально числу частиц растворенного вещества в единице объема раствора, а, следовательно, аналогично газовому давлению и подчиняется законам Гей-Люссака и Бойля-Мариотта. Абсолютная величина газового и осмотического давления, обнаруживаемого при концентрации вещества в одну грамм-молекулу на литр объема, оказалась одинаковой, именно 22,4 атм. После проведенных исследований понятие осмотического давления претерпело весьма значительное изменение. Хотя вполне удовлетворительного объяснения осмотических явлений не было. Для объяснения одностороннего тока воды было предложено, а в дальнейшем развито нашими соотечественниками В.В. Лепешкиным и Д.А. Сабининым предположение о различии проницаемости протоплазмы в разных частях клетки [3].

Другим, не менее важным направлением для развития представлений о транспорте воды в растении, было изучение газообмена и энергетики дыхания. Развитием этих работ стала защищенная Н.Н. Худяковым диссертация на степень магистра ботаники «К учению об анаэробнозе» [22]. Он считал, что в основе большинства жизненных явлений лежат химические процессы, а превращение химической энергии в другие формы занимает первое место в жизни клетки. Однако изучение физической или химической природы какого-нибудь процесса, как ни важно оно само по себе, еще не разрешает физиологической проблемы: какова роль превращения энергии в том сложнейшем явлении, которое называется жизнью. Н.Н. Худяков отмечал, что чем лучше мы изучим физические и химические свойства живой клетки, тем настойчивее будет вставать перед нами вопрос об устройстве этого удивительного механизма, имя которому — протоплазма. Исследования физиологических процессов в живой клетке представляет серьезные затруднения, и Николай Николаевич считал это делом будущих исследований [23]. Но в изучении транспорта воды в растении эта мысль не была воспринята и развита. Одна из причин этого состояла в отсутствии необходимых методов исследования. На долгие годы общепринятой стала осмотическая гипотеза транспорта воды в корне Пристли, согласно которой корневое давление возникает вследствие осмотического насыщения воды раствором, находящимся в сосудах ксилемы [3]. В основу этой схемы положено соображение, что корневые волоски, находящиеся в контакте с почвенным раствором, полностью насыщены водой и сами по себе не развивают никакого сосания. Используя понятия термодинамики, можно сказать, что их осмотический потенциал полностью компенсирован гидростатическим давлением и водный потенциал равен нулю. Клетки сосудов ксилемы, представляющие мертвые элементы, не испытывают давления, и поэтому имеют

водный потенциал, равный осмотическому, и отсасывают воду от прилегающих клеток. В результате получается, что воду из почвы поглощают не граничащие с ней корневые волоски, а находящийся в сосудах раствор, и весь ряд живых клеток по радиусу корня лишь пассивно профильтровывает воду через себя по осмотическому градиенту. Гипотеза привлекла своей простотой и долгие годы кочевала из учебника в учебник. Но необходимо отметить, что Н.Н. Худяков ее не принял, он ее не заметил. Об этом можно судить по материалам статьи «Новые успехи в физиологии растений» [24]. Три года спустя после публикации Пристли он говорит, что за последнее время в области физиологии растений не было сенсационных работ и в качестве наиболее интересных разбирает исследования связи деятельности хлорофилла с химическими процессами, проведенные Вильштеттером.

Недостаточность осмотических сил для обеспечения корневого давления отмечалась рядом исследователей. Наиболее разработанной попыткой объяснить этот феномен является представление Дж. Ч. Боса о нагнетании воды вверх по стеблю благодаря перистальтической волновой пульсации клеток корня. По данным Д. Боса, вещества, стимулирующие или подавляющие деятельность сердца у животных (камфора, хлороформ) оказывают аналогичное влияние на электрические сигналы в стебле, пульсацию живых клеток и скорость передвижения воды по растению. Ученый пришел к выводу о сходстве пульсирующих механизмов у растений и животных. Однако представления Дж. Боса были сочтены малообоснованными [3].

Вторую жизнь систематические исследования поглощения воды в связи с жизнедеятельностью клетки получили в начале сороковых годов на нашей кафедре под руководством академика Николая Ивановича Максимова. Доцентом кафедры Л.В. Можаяевой были показаны особенности поступления воды в закончившие рост и растущие клетки, связь с процессом дыхания. Эти работы явились исходным для последующих многолетних исследований по изучению процесса нагнетания воды корневой системой растений. Было показано, что процесс нагнетания воды корнем, обнаруживающийся в явлении плача и гуттации растений, зависит от энергетической эффективности дыхания, что проявляется в его тесной взаимосвязи с окислительным фосфорилированием. Влияние на скорость плача физиологически активных веществ (ИУК, 2,4-Д, аденина) и температуры в значительной мере опосредовано их действием на энергетический обмен в корнях [8, 14].

Дискуссионным оставался вопрос, на что тратится энергия: на сам механизм поступления воды или на поступление в сосуды осмотически действующих веществ, вслед за которыми пассивно передвигается вода. Полученные данные свидетельствовали о том, что именно неосмотические силы обеспечивают активное нагнетание воды в сосуды и играют ведущую роль в приспособлении корневой системы к изменениям концентрации наружного раствора. Осмотическое давление пасоки играет в процессе нагнетания воды вспомогательную роль, обеспечивая удержание воды в сосудах и снижая сопротивление активному нагнетанию воды [13]. Применение компенсационного метода определения корневого давления позволило выявить ряд особенностей активного давления и показать непосредственную его связь со скоростью плача. Показано, что в условиях резкого повышения температуры корнеобитаемой среды ритмы поглощения воды чередуются с ритмами их выделения в сосуды, причем выталкивание воды сопровождается обратимым уменьшением размеров площади сечения корня. Эти изменения подавляются 2,4-динитрофенолом и парахлормеркурибензоатом, ингибитором АТФ-азной активности сократительных белков [10, 12].

В доказательство осмотической гипотезы обычно приводят ход изменений скорости экссудации при переносе корней из воды в раствор: в начале она резко снижается, а затем постепенно увеличивается. Такое увеличение объясняют повышением ОД пасоки. Однако, при увеличении концентрации наружного раствора активное давление возрастает быстрее, чем осмотическое давление пасоки. Выравнивание концентрации пасоки с наружным раствором происходило лишь через 1–5 дней в зависимости от силы воздействия [11]. Что касается активного давления, измеренного мембранным манометром, то оно, наоборот, уже после 3-х часового воздействия на растения значительно превышает ОД наружного раствора. В отсутствие осмотического градиента именно активное давление могло создавать движущую силу, необходимую для нагнетания воды в сосуды.

Активное давление зависит от структурной целостности и избирательной проницаемости мембран. Химические агенты, нарушающие структуру мембран и снижающие водоудерживающую способность клеток, такие, как $Pb(NO_3)_2$, осаждающий белки мембран, пипольфен и этилендиаминтетраацетат, вытесняющие Ca^{2+} из мембран, приводят к снижению активного давления и соответственно ослабляют экссудацию; ОД пасоки при этих воздействиях возрастает. Наоборот, хлористый кальций, стабилизирующий клеточные мембраны, повышает активное давление и экссудацию [9, 13].

Активное давление связано с функционированием сократительных белков, присутствующих в клетках корня. Установлено, что активное давление и экссудация, подобно деятельности сердца животных, увеличивается или снижается под влиянием камфоры в зависимости от ее концентрации [14]. Из корней *Cucurbita pepo* L. и *Helianthus annuus* L. были выделены сократительные белки и показано, что ацетилхолин, медиатор нервного возбуждения, повышает активное давление. Воздействие тубокурарином, антагонистом ацетилхолина, вызывающим расслабление мышц, а также блокирование сократительных белков цитохалазином, разрушающим микрофиламенты, и колхицином, разрушающим микротрубочки, приводит к снижению активного давления и замедлению экссудации при одновременном повышении ОД пасоки [3, 9]. Эти результаты позволили сделать вывод, что корневое давление обеспечивается при участии сократительных белков.

Об участии живых клеток в нагнетании воды корнем свидетельствует насыщенность клеток центрального цилиндра эндоплазматической сетью и митохондриями. [17]. Симпластические связи между клетками стелярной паренхимы, складчатое строение поясков Каспари, которое может быть связано со способностью клеток эндодермы менять свои размеры в процессе функционирования могут благоприятствовать неосмотическому транспорту воды в ксилему.

В последние 2 десятилетия прижизненное наблюдение клеток с помощью конфокальной лазерной сканирующей микроскопии, использование флуоресцентных меток, в том числе зеленого флуоресцентного белка (GFP) из генома морских моллюсков, достижения геномики, а теперь уже и протеомики позволили более определенно говорить о возможной роли живой цитоплазмы и сократительных белков в транспорте воды.

Активно изучается цитоскелет растений, который включает микротрубочки, состоящие из тубулина, и актиновые микрофиламенты, а также миозиноподобные и актин-связывающие белки. Цитоскелет является важнейшей поляризующей структурой, осуществляющей пространственную ориентацию и координацию процессов жизнедеятельности, движение цитоплазмы, перемещение органелл [33, 43]. В основе

формирования и роста растений и его органов лежит растяжение клеток за счет поступления воды. Интенсивная вакуолизация клетки во время растяжения сочетается с возрастанием количества цитоплазмы и накоплением белков цитоскелета в связи с увеличением поверхности слоя цитоплазмы, прилегающего к растущей клеточной стенке. Полимеризация мономеров актина в микрофиламенты является непременным условием для растущих клеток. Вещества, деполаризующие актин (цитохалазины и латринкулины), а также сверхэкспрессия гена, отвечающего за синтез фактора деполимеризации актина, нарушают морфогенез и вызывают карликовость растений, а ингибирование этого гена стимулирует растяжение клеток и рост органов [26]. На возможность достаточно быстрых изменений в цитоскелете указывает способность микрофиламентов актина в течение нескольких секунд деполимеризоваться и перестроить свою структуру [5].

Установлено, что отдельные элементы цитоскелета могут соединяться специальными белками не только между собой, но и с мембранами органелл клетки. Успехи современной протеомики, разработка новых математических и компьютерных подходов позволяют составлять подобные карты белок-белковых взаимодействий в цитоплазме, оценивать их энергозависимость, показать в дополнение к известной роли АТФ и АТФаз, участие ГТФ — связывающих белков [21].

В исследованиях с применением щадящей методики высокоскоростного замораживания-скалывания препаратов при высоком давлении было показано существование близких контактов эндоплазматического ретикулума (ЭР) практически со всеми другими мембранами, включая вакуоли, митохондрии, аппарат Гольджи, пероксисомы, эндосомы и лизосомы, а также с плазмалеммой. Убедительно показаны также белок-белковые взаимодействия в зонах контакта изолированных митохондрий с прикрепленными к ним остатками мембран ЭР, контакты ЭР с ядерной мембраной, тонопластом и плазмалеммой. Сайты близких контактов были выявлены и внутри самого ЭПР, что может обеспечивать динамическое взаимодействие отдельных фрагментов ретикулума. В специфических зонах таких контактов две мембраны находятся в непосредственной близости — на расстоянии около 10 нм [43]. Мембранные контактные сайты как по ультраструктуре, так и по принципу регуляции со стороны метаболизма имеют качественную аналогию с высокопроницаемыми щелевыми контактами у животных. Признание мультимодульности белков контактных сайтов создает основу для понимания природы диффузного единства мембранной системы ЭР, совмещенной с его многофункциональностью, в том числе и с ролью транспортно-распределительного внутри- и межклеточного конвейера [1, 43]. Целостная гипотеза о едином эндопласте как непрерывном сетевом трубопроводе была сформулирована в работах Ю.В. Гамалея на основе изучения закономерностей функционирования транспортной системы у более чем 2000 видов высших растений и обобщения полученных закономерностей на основе эндосимбиотической теории происхождения современных эукариот. Прижизненными наблюдениями цитокинеза установлены первичность локализации трубчатой сети, ориентированной поперек плоскости клеточного деления, и вторичность формирования клеточной пластинки и плазмодесм в местах пересечения пластинки эндоплазматическими трубками. Наблюдаемое GFP-окрашивание десмотрубок плазмодесм, в том числе и вторичных, формируемых дополнительно между уже неделящимися клетками, указывает на их идентичность полостям ЭР [4].

Результатами иммунохимического анализа показано содержание актина, миозина и центрина внутри цитоплазматического кольца плазмодесм. Обнаружение

сократительных белков в цитоплазматическом кольце стало основанием для разработки сфинктерной модели функционирования плазмодесм, предполагающей контроль сфинктером их пропускной способности. Действие блокаторов подвижности актомиозинового скелета (цитохалазин D, латринсулин B) и ингибиторов АТФ-азы указывает на влияние цитоскелета на состояние плазмодесм [25].

Измерения электрического сопротивления плазмодесм подтвердили, что их функционирование можно описать как пульсацию в режиме быстрого перехода от закрытого состояния к открытому. Изменение содержания кальция и электрических характеристик могут быть посредниками в реакциях сокращения плазмодесм в ответ на понижение температуры. Охлаждение приводит к повышению уровня внутрицитоплазматического Ca^{2+} и сокращению актомиозиновых и центриновых фибрилл. Одновременно резко возрастает электрическое сопротивление плазмодесм. Длительность этих реакций исчисляется секундами. Находящееся в противофазе к сокращению плазмодесм их электрическое сопротивление увеличивается в десятки, а иногда и в сотни раз в течение 5 с [25]. Обсуждаемый в литературе каллозный механизм регуляции пропускной способности плазмодесм явно не соответствует скоростям реакций, обнаруживаемым электрофизиологическими методами: для отложения каллозы требуются минуты и часы, а не секунды. Каллозный механизм блокады чаще рассматривается как раневая реакция на повреждение флоэмы [4]. Вклад водной проводимости плазмодесм между растительными клетками зависит как от самой ее величины, так и от частоты встречаемости этих межклеточных структур. Показано их значительно большая встречаемость в клеточных стенках, расположенных по радиусу корня.

Однако имеющиеся данные говорят о том, что закрывание плазмодесм в меньшей степени влияет на кинетику транспорта воды между соседними клетками, чем модуляция активности аквапоринов — интегральных белков, образующих в растительных мембранах водные каналы.

Аквапорины — небольшие мембранные белки (от 21 до 34 кД), состоящие из шести трансмембранных α -спиралей, соединенных пятью петлями, с N- и C-концами в цитозоле. Между 2-й и 3-й, также между 5-й и 6-й α -спиралями гидрофильные домены включают небольшие гидрофобные петли, каждая из которых содержит высоко консервативный мотив Asp-Pro-Ala, так называемый NPA-блок. Эти петли совмещаются в центре липидного бислоя и формируют две полусферические поры, которые вместе создают узкий водный канал. Такого рода двухосевая симметрия обеспечивает ток воды в любом направлении по градиенту водного потенциала, а также селективность водного канала по отношению к воде [29, 37].

У растений аквапорины представляют большие семейства белков, включающие от 30 до более 70 гомологов. На основании сходства последовательности аминокислот их делят на пять подсемейств, так или иначе связанных с определенными мембранами. Аквапорины плазматической мембраны входят в подсемейство PIP (от PlasmamembraneIntrinsicProtein), аквапорины тонопласта — в подсемейство TIP (от TonoplastIntrinsicProtein). Эти аквапорины преобладают в растительных клетках. Через них проходит большая часть водного транспорта. Третье подсемейство составляют нодулин-подобные мембранные белки NIP (от NodulinIntrinsicProtein), названный по аквапорину перибактероидной мембраны симбиотических азотфиксирующих бактерий в корнях бобовых и обнаруженные в плазматической мембране и эндоплазматическом ретикулуме других растений. Четвертое подсемейство — SIP (от SmallIntrinsicProtein), которые в основном локализованы в эндоплазматическом

ретикулуме [37]. Содержание аквапоринов в мембранах растительных клеток сильно варьирует. Оно зависит от вида растений, ткани, условий водного режима и составляет 5-10 % от белка мембран. Считается, что каждый канал пропускает примерно миллион молекул воды в секунду [30].

В геноме кукурузы имеется 31 ген аквапоринов: 14 PIP, 13 TIP, 5 NIP и 3 SIP. Проведен филогенетический анализ этих белков. Шкала расстояний представляет собой эволюционное расстояние, выраженное в количестве замен аминокислот. На топологической модели аквапорина PIP 1,2 кукурузы именно высоко консервативные участки, которые встречаются в 20 случаях из изученных 31 участвуют в образовании водного канала [28].

Большое количество и разнообразие аквапоринов свидетельствуют не только о их широком распространении в растительном мире, но и о их ведущей роли в транспорте воды, поддержании водного гомеостаза на протяжении онтогенеза в меняющихся условиях среды [33]. В последние годы в зарубежной литературе появилось ряд обзоров, свидетельствующих о полифункциональности аквапоринов. Они также образуют специфические селективные каналы для незаряженных растворенных веществ, включающих глицерин, мочевины, аммиак, двуокись углерода, перекись водорода, кремний. Топографически транспорт воды и растворов идет по разным каналам [28, 29, 33].

Аквапорины не только повышают гидравлическую проводимость мембраны, но также дают возможность регулировать водные потоки как внутри клеток, так и между клетками. Эта регуляция осуществляется путем изменения числа водных каналов в мембране и их активности. Содержание водных каналов в мембране зависит от биосинтеза аквапоринов под контролем транскрипционных факторов. Регуляция активности уже сформированных водных каналов осуществляется путем фосфорилирования — дефосфорилирования по аминокислотным остаткам серина [41]. Активно изучается механочувствительность аквапоринов, регуляция их проводимости гидростатическим давлением в условиях меняющейся влагообеспеченности растений [28, 34].

Установлена циркадная ритмичность экспрессии генов аквапоринов плазматической мембраны, осуществляющих межклеточный транспорт воды в корне. Содержание ZmPIP1 и ZmPIP2 колеблется в течение суток с минимальным количеством в ночные часы и максимальным ближе к середине дня. В условиях непрерывного света или темноты циркадный ритм некоторое время сохраняется. В течение суток относительное содержание ZmPIP2 имеет две волны с максимумами днем и в начале ночного периода. Обсуждается особая роль ZmPIP2 в подаче воды в отсутствие транспирации [42].

В настоящее время пристальное внимание уделяется не только новообразованию аквапоринов, но и посттрансляционной регуляции, участию эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи в транспорте и интеграции белков в мембрану, связи количества и активности аквапоринов с гидравлической проводимостью корня. Долю водного транспорта с участием аквапоринов под метаболическим контролем разные исследователи оценивают в 20-80% [28, 40, 41]. Детально изучается участие аквапоринов в самых разнообразных процессах жизнедеятельности растений, в том числе в предотвращении эмболии сосудов, устьичных движениях и транспорте CO₂, то есть в регуляции не только водообмена, но и фотосинтетической деятельности растения [44]. Обсуждается противоречивость данных об изменении пропускной способности аквапоринов и их роли в изменении гидравлической проводимости

при дефиците воды [6, 32, 40]. По-видимому, это противоречие может быть связано с разным относительным вкладом апопластного и трансклеточного путей транспорта воды, а также с тем, что сохранение оводненности тканей может достигаться как за счет ограничения потери воды, так и увеличения способности растения поглощать воду.

В опытах с подрезкой 30-35% корней яблони [16, 20] показано, что скорость плача сразу после подрезки у разных сортов снижалась на 27-34%, что находилось в соответствии с уменьшением протяженности активных корней. Осмотическое давление пасоки при этом повышалось на 5-17%. Уже через 30 мин происходит закрывание устьиц и снижение интенсивности транспирации. В этом проявляется корневое регулирование транспирации за счет самораспространяющейся волны изменения гидростатического давления. Гидравлический сигнал может через осморепторы индуцировать биосинтез АБК не только в устьичных клетках, но и в растущей зоне и мезофилле листа, откуда этот гормон перераспределяется в устьичные клетки, активируя закрытие устьичной щели. Через месяц после подрезки регенерация и омоложение корневой системы обеспечили ее повышенную физиологическую активность, что выразилось в повышении скорости плача и активного корневого давления и снижении осмотического давления пасоки вследствие ее разбавления. При расчете количества пасоки, выделенного корнем на единицу активного давления, этот показатель обнаруживает стабильное постоянство в пределах сорта. Активное давление, как и экссудация, характеризуется аддитивностью: оба показателя возрастают с увеличением размеров молодой всасывающей части корневой системы. Таким же свойством обладает и корневое давление, измеренное манометрически. Осмотическое давление пасоки аддитивностью не обладает. Более того, характер изменений осмотического давления противоположен характеру изменений скорости экссудации. Это свидетельствует о участии живых клеток корня с использованием метаболической энергии в регуляции транспорта воды.

Установлено, что гены аквапоринов экспрессируются уже на самых ранних этапах жизненного цикла растений. Оплодотворение инициирует появление транскриптов гена *PIP2* в семяпочке растений *Solanum chacoense* [38]. В течение раннего эмбриогенеза в крупных суспензорах зиготических и соматических зародышей *Pinus taeda* экспрессируется ген *NIP 1;1* [30]. Этот аквапорин относится к акваглицерополинам, предполагается, что он может принимать участие в питании зародыша.

Представляет интерес смена роли отдельных семейств аквапоринов при прорастании семян, которое начинается при повышении оводненности до порогового уровня. Показано, что водные каналы в набухающих семенах гороха закрыты во избежание слишком быстрого вхождения воды в семена, приводящего к гипоксии и даже гибели семян [2]. Поступившая в клетки за счет диффузии вода далее проникает в белковые тела при участии аквапорина TIP3;1, активная экспрессия которого может происходить в начале набухания семян. Набухание белковых тел и повышение их оводненности до 50–55% приводит к протеолизу запасного белка, реставрации вакуоли и исчезновению TIP3;1. Вероятно, функция TIP3;1 исчерпывается регуляцией гидратации белковых тел. Через сутки после проклевывания семян бурно экспрессируются гены плазмалеммных аквапоринов групп PIP1, а также гены тонопластных аквапоринов TIP1, TIP2 [44].

Рост органов и растяжение клеток связаны с усилением экспрессии генов аквапоринов и накоплением белков аквапоринов как плазмалеммы, так и тонопласта. По окончании роста клеток часть аквапоринов исчезает, но продолжают экспресси-

роваться другие аквапорины, общие функции которых заключаются в поддержании транспорта воды в зрелые клетки и органы [31, 33].

В таблице систематизированы современные данные по участию аквапоринов в формировании и функционировании органов растения.

Участие аквапоринов в формировании и функционировании органов растения

Объект	Экспрессируемый ген и его локализация	Растение	Ссылка
Корневой чехлик	Экспрессия <i>ZmPIP 2,6</i> и <i>ZmPIP 2,4</i>	<i>Zea mays</i>	[32]
Корневые волоски	<i>ZmPIP 2,1</i> и <i>ZmPIP 2,2</i>	<i>Zea mays</i>	[32]
Корень пятидневного проростка	Активная экспрессия <i>RsPIP1</i> , <i>RsPIP2</i> и <i>RsTIP</i> в сосудах и эндодерме, слабее — в перицикле и ксилемной паренхиме; в эпидермисе экспрессируется <i>RsTIP</i>	<i>Raphanus sativus</i>	[42]
Черешок листа пятидневного проростка	Экспрессия <i>RsPIP1</i> , <i>RsPIP2</i> и <i>RsTIP</i> во всех тканях и особенно интенсивно — в тканях сосудистых пучков	<i>Raphanus sativus</i>	[42]
Растущий корнеплод	Интенсивная экспрессия <i>RsTIP</i> во всех тканях; <i>RsPIP1</i> , <i>RsPIP2</i> — в камбии, флоэме и ксилемной паренхиме	<i>Raphanus sativus</i>	[42]
Гипокотиль 6-дневного проростка	Экспрессия <i>ArTIP2</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	[36]
Розетка 2-х недельного растения	Экспрессия <i>ArTIP1</i> в эпикотиле	<i>Arabidopsis thaliana</i>	[36]
Растущий цветонос	Экспрессия <i>ArTIP1</i> в сосудистых пучках и коре	<i>Arabidopsis thaliana</i>	[36]
Почки	Подавление экспрессии <i>PpPIP2</i> и <i>PpTIP2</i> зимой и активизация в связи с выходом из покоя: <i>PpPIP2</i> экспрессируется в базальной части, <i>PpTIP2</i> — в апексе	<i>Prunus persica</i>	[45]
Цветки	Экспрессия <i>ArTIP2</i> в цветоложе, пестике и месте соединения пыльника с тычиночной нитью	<i>Arabidopsis thaliana</i>	[31]
Перикарп растущих ягод	Экспрессия аквапоринов AQ1 и AQ2 соответствовала периодам быстрого роста	<i>Vitis vinifera</i>	[39]

Анализ накопленных данных по распределению аквапоринов в клетках корня позволили Н.В. Обручевой [15] рассмотреть их участие в радиальном транспорте воды из наружной среды в сосуды ксилемы. В зрелых частях корня радиальное продвижение воды затруднено вследствие образования в эндодерме барьера в виде по-

ясков Каспари и позже — в результате опробковения этих клеток. На примере корней кукурузы [35] видно, что во всех тканях корня экспрессируются гены PIP2;4, PIP2;6, причем в эпидермисе и экзодерме отмечена еще и активная экспрессия гена PIP1;1. По сравнению с клетками снаружки от центрального цилиндра в сосудистых пучках интенсивнее экспрессируются гены PIP2;1/2;2 и PIP2;4. Распределение тонопластных аквапоринов имеет обратный характер: слабая экспрессия TIP в эндодерме и очень активная экспрессия в паренхиме, окружающей сосуды ксилемы. Движущей силой продвижения воды является градиент водного потенциала. Добравшись до барьера — эндодермы, движение воды по апопласту затрудняется, но она проникает в эти клетки благодаря аквапоринам PIP2;5, расположенным на наружной поверхности; интенсивная экспрессия аквапоринов в этих клетках облегчает направленное радиальное продвижение воды в стель [33]. Далее ее путь к ксилемной паренхиме происходит при участии аквапоринов обоих типов. Очень интенсивная экспрессия гена TIP1 в ксилемной паренхиме связана с быстрым трансклеточным транспортом воды, что позволяет этим клеткам контролировать движение воды в сосуды ксилемы [27]. Следует добавить, что интенсивная экспрессия генов TIP1 в сосудистых тканях отмечена также в стебле кукурузы [27] и арабидопсиса [36]. Таким образом, в уже нерастающих органах аквапорины облегчают транспорт воды в сосудистые пучки из окружающих тканей благодаря увеличению мембранной проницаемости, вследствие экспрессии и тонкой регуляции активности аквапоринов.

Общепризнанным является их участие в ответе растений на стрессовые воздействия. В соответствии с концепцией Вл.В. Кузнецова о структурно-временной организации адаптационного процесса на начальном этапе стресс-реакции, когда механизмы специализированной адаптации еще не сформированы, принципиальным моментом выживания растений является поддержание их водного статуса [7]. Многочисленные исследования показали участие аквапоринов в регуляции трансмембранного переноса в условиях стресса. Это позволяет рассматривать аквапорины в качестве важных компонентов системы водного баланса в экстремальных условиях.

Транспорту воды принадлежит существенная роль в интеграции отдельных процессов жизнедеятельности. Именно благодаря непрерывной циркуляции водных растворов реализуются взаимосвязи между отдельными клетками, тканями, органами, тем самым обеспечиваются гормональная и трофическая регуляция, поддержание гомеостаза и функционирование организма как единого целого. Непрерывная циркуляция внутренней водной среды является характерной особенностью живых существ и представляет неотъемлемый атрибут жизни [18]. В растении одновременно функционируют два противоположно направленных водных потока. При этом становятся все более очевидными их структурные и функциональные взаимосвязи [19]. Нагнетание воды корнем под действием корневого давления является необходимым для растения жизненным процессом, который наряду с другими физиологическими процессами обеспечивает их нормальную жизнедеятельность.

Проблема интеграции процессов жизнедеятельности и ведущей в ней роли водного транспорта остается перспективным направлением физиологии растений. Изучение динамической организации цитоскелета, функционирования водных каналов и надклеточной организации транспортных сетей позволит объединить достижения молекулярной и клеточной биологии в познании механизмов процессов жизнедеятельности, их взаимосвязи и регуляции. Именно такие задачи ставил Н.Н. Худяков перед физиологией растений, и в настоящее время открываются широкие перспективы дальнейших исследований.

Библиографический список

1. Великанов Г.А. Эндоплазматический ретикулум: мембранные контактные сайты // Цитология. 2013. Т. 55. № 7. С. 445–451.
2. Веселова Т.В., Веселовский В.А. Возможность участия аквапоринов в поглощении воды семенами гороха разного качества // Физиология растений. 2006. Т. 53. С. 106–112.
3. Водный обмен растений Отв. ред. И.А. Тарчевский, В.Н. Жолкевич. / Жолкевич В.Н., Гусев Н.А., Капля А.В., Пахомова Г.И., Пильщикова Н.В., Самуилов Ф.Д., Славный П.С., Шматько И.Г. Научное издание М.: Наука. 1989. 256 с.
4. Гамалей Ю.В. Природа пищевого тракта сосудистых растений // Цитология. 2009. Т. 51. № 5. С. 375–387.
5. Клячко Н.Л. Актин растений: множественные уровни регуляции // Физиология растений. 2006. Т. 53. С. 790–798.
6. Кудоярова Г.Р., Холодова В. П., Веселов Д.С. Современное состояние проблемы водного баланса растений при дефиците воды // Физиология растений. 2013. Т. 60. № 2. С. 155–165.
7. Кузнецов Вл.В. Экологическая физиология растений: современные приоритеты и достижения // Бюлл. ВОФР. 2002. Вып. 5. С. 22–31.
8. Можсаева Л.В., Пильщикова Н.В. Влияние температурных воздействий на скорость плача и некоторые стороны энергетического обмена корней подсолнечника // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1969. № 4. С. 14–30.
9. Можсаева Л.В., Пильщикова Н.В. О природе процесса нагнетания воды корнями растений // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1972. № 3. С. 3–15.
10. Можсаева Л.В., Пильщикова Н.В., Зайцева Н.В. Изучение сократительных свойств клеток корня в связи с ритмичностью плача растений // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1975. № 1. С. 3–12.
11. Можсаева Л.В., Пильщикова Н.В. О неосмотическом поступлении воды в сосуды корня // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1976. № 6. С. 3–11.
12. Можсаева Л.В., Пильщикова Н.В. Соотношение между величинами компонентов корневого давления и скоростью нагнетания воды корнями // Доклады АН СССР. 1978. Т. 239. № 4. С. 1005–1008.
13. Можсаева Л.В., Пильщикова Н.В. О движущей силе плача // Физиология растений. 1979. Т. 26. № 5. С. 994–1000.
14. Можсаева Л.В., Пильщикова Н.В., Кузина В.И. Изучение природы движущей силы плача растений с использованием химических воздействий // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1979. № 1. С. 3–9.
15. Обручева Н.В., Синькевич И. А. Аквапорины и рост клеток // Физиология растений. 2010. Т. 57. № 2. С. 163–174.
16. Пильщиков Ф.Н., Пильщикова Н.В. Регенерация корней различных подвоев яблони // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1978. № 2. С. 145–150.
17. Пильщикова Н.В. Ультраструктура клеток стелярной паренхимы в связи с нагнетательной деятельностью корня // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1988. № 4. С. 66–73.
18. Пильщикова Н.В., Панфилова О.Ф. Транспорт воды как регулятор процессов жизнедеятельности растений: к методике преподавания / Современная физиология растений: от молекул до экосистем. Материалы докладов международной конференции (в трех частях). Часть 3. Сыктывкар: Коми НЦ УРО РАН. 2007. С. 486–488.
19. Пильщикова Н.В., Панфилова О.Ф. Участие воды в регуляторной системе растений / Сб. Влияние физических, химических и экологических факторов на рост и развитие растений Материалы 4-ой Всероссийской научной конференции. Орехово-Зуево: МГОПИ. 2007. С. 48–50.
20. Пильщикова Н.В., Пильщиков Ф.Н. Рост и водообмен яблони при частичной подрезке корней // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1982. № 2. С. 126–131.

21. Терентьев А.А., Молдогазиева Н.Т., Шайтан К.В. Динамическая протеомика в моделировании живой клетки. Белок-белковые взаимодействия. // Успехи биологической химии. 2009 Т. 49. С. 429–480.
22. Худяков Н.Н. К учению об анаэробнозе. Часть 1. М.: Типолитография Т-ва И.Н. Кушнерев и К°. 1896. 116 с.
23. Худяков Н.Н. Ферменты и протоплазма. М.: Университетская типография. Страстной бульвар. 1905. 42 с.
24. Худяков Н.Н. Новые успехи в физиологии растений. Печатается по записи, составленной Д.А. Коневым. /Сб. Новое в агрономии. Ред. А.П. Левицкий. М.: Издательство Центрального товарищества «Кооперативное издательство». 1923. С. 76–81.
25. Alfonso Y. B., Cantrill L., Jackson D. Plasmodesmata: Cell-cell channels in plants. In: cell-cell channels. Eds F. Baluska, D. Volkmann, P. W. Barlow. New York: Springer. 2006. P. 101–112.
26. Barrieu F., Chaumont F., Chrispeels M.J. High Expression of Tonoplast Aquaporin ZmTIP in Epidermal and Conducting Tissues of Maize // Plant Physiol. 1998. V. 117. P. 1153–1163.
27. Bienert G.P., Chaumont F. Plant aquaporins: roles in water homeostasis, nutrition, and signaling processes. In Transporters and Pumps in Plant Signaling, Signaling and Communication in Plants Eds M. Geisler and K. Venema, Berlin, Spinger-Verlag, 2011. P. 3–36.
28. Chaumont F., Tyerman S. D. Aquaporins: Highly Regulated Channels Controlling Plant Water Relations // Plant Physiology. 2014. Vol. 164. P. 1600–1618.
29. Chrispeels M.J., Crawford N.M., Schroeder J.I. Proteins for transport of water and mineral nutrients across the membranes of plant cells // Plant Cell. 1999. V. 11. P. 661–675.
30. Ciavatta V.T., Morillon R., Pullman G.S., Chrispeels M.J., Cairney J. An Aquaglyceroporin Is Abundantly Expressed Early in the Development of the Suspensor and the Embryo Proper of Loblolly Pine // Plant Physiol. 2001. V. 127. P. 1556–1567.
31. Dong C.H., Xia G.X., Hong Y. et al. ADF proteins are involved in the control of flowering and regulate F-actin organization, cell expansion and organ growth in Arabidopsis // Plant Cell. 2001. V. 13. P. 1333–1346.
32. Hachez C., Zelazny E., Chaumont F. Modulating the expression of aquaporin genes in planta: a key to understand their physiological functions? // Biochim Biophys Acta, 2006. Vol. 1758. P. 1142–1156.
33. Hepler P.K. The Cytoskeleton and Its Regulation by Calcium and Protons // Plant Physiology. 2016. Vol. 170. P. 13–22.
34. Kaldenhoff R., Kai L., Uehlein N. Aquaporins and membrane diffusion of CO₂ in living organisms Soulaïman // Biochim Biophys Acta. 2014. 1840(5). P. 1592–1595.
35. Lopez F., Bousser A., Sissoëff I., Gaspar M., Lachaise B., Hoarau J., Mahé A. Diurnal Regulation of Water Transport and Aquaporin Gene Expression in Maize Roots: Contribution of PIP2 Proteins // Plant Cell Physiol. 2003. Vol. 44 (12). P. 1384–1395.
36. Mathura J., Chuab N-H. Microtubule Stabilization Leads to Growth Reorientation in Arabidopsis Trichomes // The Plant Cell. 2000. Vol. 12. No. 4. P. 465–477.
37. Maurel C., Verdoucq L., Luu D.T., Santoni V.P. Plant Aquaporins. Membrane Channels with Multiple Integrated Functions // Annu. Rev. Plant Biol. 2008. V. 59. P. 595–624.
38. O'Brien M., Bertrand C., Matton D.P. Characterization of a Fertilization-Induced and Developmentally Regulated Plasma-Membrane Aquaporin Expressed in Reproductive Tissues, in the Wild Potato Solanum chacoense Bitt. // Planta. 2002. V. 215. P. 485–493.
39. Schlosser J., Olsson N., Weis M., Reid K., Peng F., Lund S., Bowen P. Cellular Expansion and Gene Expression in the Developing Grape (*Vitis vinifera* L.) // Protoplasma. 2008. V. 232. P. 255–265.
40. Singh S. Guttation: Mechanism, Momentum and Modulation // The Botanical Review-June 2016. Vol. 82. Issue 2. P. 149–182.
41. Stefan C. J., Manford A. G., Baird D., Yamada-Hanff J., Mao Y., Emr S. D. 2011. Osh proteins regulate phosphoinositide metabolism at ER — plasma membrane contact sites. // Cell. V. 144. P. 389–401.

42. Takase T., Ishikawa H., Murakami H., Kikuchi J., Sato-Nara K., Suzuki H. The Circadian Clock Modulates Water Dynamics and Aquaporin Expression in Arabidopsis Roots // *Plant Cell Physiol.* 2011. Vol. 52 (2). P. 373–383.

43. Wang Hao, Xiaohong Zhuang, Xiangfeng Wang, Angus Ho Yin Law et al. A Distinct Pathway for Polar Exocytosis in Plant Cell Wall Formation. // *Plant Physiology.* 2016. Vol. 172. P. 1003–1018.

44. Willigen V.C., Postaire O., Tournair-Roux C., Boursiac Y., Maurel C. Expression and Inhibition of Aquaporins in Germinating Arabidopsis Seeds // *Plant Cell Physiol.* 2006. V. 47. P. 1241–1250.

45. Yooyongwech S., Horigane A.K., Yoshida M., Yamaguchi M., Sekozawa Y., Sugaya S., Gemma H. Changes in Aquaporin Gene Expression and Magnetic Resonance Imaging of Water Status in Peach Tree Flower Buds during Dormancy // *Physiol. Plant.* 2008. V. 134. P. 522–533.

DEVELOPMENT OF N.N. KHUDYAKOV'S IDEAS IN MODERN CONCEPTS ABOUT WATER TRANSPORTATION IN PLANTS

N.V. PILSHCHIKOVA, O.F. PANFILOVA

(Russian Timiryazev State Agrarian Universit)

In the laboratory of V. Pfeffer in Leipzig, N.N. Khudyakov took an active part in studies of osmotic phenomena, processes of metabolism and energy transformation in cells. Later he was engaged in the study of anaerobiosis. N. N. Khudyakov noted that the better we study the chemical and physical processes, the closer we will approach to physiological problems relating to the role of energy transformation in cell vital processes. But this idea was not accepted in the study of water transportation. For many years the dominant was the conventional Priestley osmotic hypothesis of root pressure, according to which living cells of the root play only a passive part.

Long-term studies supervised by academician N.A. Maksimov and associate professor L.V. Mozhayeva with their disciples showed the energy dependence of the root pressure, the leading role of active water injection into the vessels in the adaptation of the root system to the increased concentration of the external solution, the pulse rhythm and additive character of the root pressure, and the role of contractile proteins involved in its formation.

Modern research methods ensured more specific understanding of the possible role of the living cytoplasm and the contractile proteins in water transportation. Now there is active research of the cytoskeleton, its participation in the polar intracellular transport and intercellular transport channels provided by plasmodesmata — EPR (endoplasmic reticulum) channels encircled by contractile proteins working in a self-oscillatory mode. The authors have established the participation of aquaporins, which form water pores in membranes, in the regulation of not only water transportation but also the photosynthetic activities of plants.

The study of the dynamic cytoskeleton organization, the functioning of water channels and intercellular organization of transportation chains will allow to combine advances in molecular and cell biology in the study of the mechanisms of life processes, their interrelation and regulation. Such goals were set by N.N. Khudyakov for plant physiology, and this currently opens wide prospects for further research.

Key words: aquaporins, water channels, water transportation, hydraulic conductance, root pressure, metabolism, polarity, plasmodesmata, contractile proteins, cytoskeleton.

References

1. *Velikanov G.A.* Endoplamaticheskiy retikulum: membrannye kontaktnye sayty [Endoplasmic reticulum: membrane contact sites] // *Tsitologiya*. 2013. Vol. 55 No. 7. P. 445–451
2. *Veselova T.V., Veselovskiy V.A.* Vozmozhnost uchastiya akvaporinov v pogloschenii vody semenami goroha raznogo kachestva [On probable participation of aquaporins in the absorption of water by peas seeds of non-uniform quality] // *Fiziologiya rasteniy*. 2006. Vol. 53. P. 106–112.
3. *Vodniy obmen rasteniy* [Water metabolism of plants] / Ed. by I.A. Tarchevskiy, V.N. Zholkevich // *Zholkevich V.N., Gusev N.A., Kaplya A.V., Pakhomova G.I., Pilshchikova N.V., Samuilov F.D., Slavniy P.S., Shmatko I.G.* Nauchnoe izdanie. M.: Nauka. 1989. 256 p.
4. *Gamaley Yu.V.* Priroda pishevogo trakta sosudistyx rasteniy [The essence of the food tract of vascular plants] // *Tsitologiya*. 2009. Vol. 51. No. 5. P. 375–387
5. *Klyachko N.L.* Aktin rasteniy: mnozhestvennye urovni regulyatsii [Actin plants: multiple levels of regulation] // *Fiziologiya rasteniy*. 2006. Vol. 53. P. 790–798.
6. *Kudoyarova G.R., Kholodova V.P., Veselov D.S.* Sovremennoe sostoyanie problemy vodnogo balansa rasteniy pri defitsite vody [The current state of the water balance problem of plants in the period of water shortages] // *Fiziologiya rasteniy*. 2013. Vol. 60. No. 2. P. 155–165.
7. *Kuznetsov V.I.V.* Ekologicheskaya fiziologiya rasteniy: sovremennye priority i dostizheniya [Ecological physiology of plants: modern priorities and achievements] // *Byul. VOFR*. 2002. Vol. 5. P. 22–31.
8. *Mozhayeva L.V., Pilshchikova N.V.* Vliyaniye temperaturnykh vozdeystviy na skorost placha i nekotorye storony energeticheskogo obmena korney podsolnechnika [The influence of temperature on the bleeding rate and some aspects of energy metabolism of sunflower roots] // *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii*. 1969. No. 4. P. 14–30.
9. *Mozhayeva L.V., Pilshchikova N.V.* O prirode protsessa nagnetaniya vody kornyami rasteniy [On the essence of water injection by plant roots] // *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii*. 1972. No. 3. P. 3–155.
10. *Mozhayeva L.V., Pilshchikova N.V., Zajceva N.V.* Izuchenie sokratitelnykh svoystv kletok kornya v svyazi s ritmichnostyu placha rasteniy [The study of the contractile properties of the cells of the root in connection with the rhythm of exudation plants] // *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii*. 1975. No. 1. P. 3–12.
11. *Mozhayeva L.V., Pilshchikova N.V.* O neosmoticheskom postuplenii vody v sosudy kornya [About not osmotic water inflow into the vessels of the root] // *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii*. 1976. No. 6. P. 3–11.
12. *Mozhayeva L.V., Pilshchikova N.V.* Sootnosheniye mezhdu velichinami komponentov kornevogo davleniya i skorostyu nagnetaniya vody kornyami [Correlation between the values of root pressure components and the root water pumping rate] // *Doklady AN SSSR*. 1978. Vol. 239. No. 4. P. 1005–1008.
13. *Mozhayeva L.V., Pilshchikova N.V.* O dvizhuschey sile placha [On the driving force of bleeding] // *Fiziologiya rasteniy*. 1979. Vol. 26. No. 5. P. 994–1000.
14. *Mozhayeva L.V., Pilshchikova N.V., Kuzina V.I.* Izuchenie prirody dvizhuschey sily placha rasteniy s ispolzovaniem himicheskikh vozdeystviy [Studying the nature of the driving force of plant bleeding with the use of chemical effects] // *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii*. 1979. No. 1. P. 3–9.
15. *Obrucheva N.V., Sinkevich I.A.* Akvaporiny i rost kletok [Aquaporins and cell growth] // *Fiziologiya rasteniy*. 2010. Vol. 57. No. 2. P. 163–174.
16. *Pilshchikov F.N., Pilshchikova N.V.* Regeneratsiya korney razlichnykh podvoyev yabloni [Regeneration of roots of various apple rootstocks] // *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii*. 1978. No. 2. P. 145–150.
17. *Pilshchikova N.V.* Ultrastruktura kletok stelyarnoi parenhimi v svyazi s nagnetatelnoi deyatelnostyu kornya [Ultrastructure of stellar parenchyma cells in connection with root pumping action] // *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii*. 1988. No. 4. P. 66–73.

18. *Pilshchikova N.V., Panfilova O.F.* Transport vody kak regulyator protsessov zhiznedeyatelnosti rasteniy: k metodike prepodavaniya. [Transport of water as a regulator of vital processes of plants: to the teaching methodology] / *Sovremennaya fiziologiya rasteniy: ot molekul do ekosistem. Materialy dokladov mezhdunarodnoy konferentsii (v trekh chastyakh)*. Part 3. Syktyvkar: Komi NC UrO RAN. 2007. P. 486–488.
19. *Pilshchikova N.V., Panfilova O.F.* Uchastie vody v regulyatornoy sisteme rasteniy [Participation of water in a plant's regulatory system] / *Sb. Vliyanie fizicheskikh, khimicheskikh i ekologicheskikh faktorov na rost i razvitie rasteniy Materialy 4-oy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii. Orekhovo-Zuyevo: MGOPI. 2007. P. 48–50.*
20. *Pilshchikova N.V., Pilschikov F.N.* Rost i vodoobmen yabloni pri chastichnoy podrezke korney [Growth and water exchange of apple trees with partial pruning of roots] // *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii*. 1982. No. 2. P. 126–131.
21. *Terentyev A.A., Moldogazieva N.T., Shaytan K.V.* Dinamicheskaya proteomika v modelirovanii zhivoy kletki. Belok-belkovye vzaimodeystviya [Dynamic proteomics in modeling a living cell. Protein-protein interactions]. / *Uspehi biologicheskoy himii*. 2009. Vol. 49. P. 429–480.
22. *Khudyakov N.N.* K ucheniyu ob anaerobioze [To the concept of anaerobiosis]. Part 1. M.: Tipolitografiya T-va I.N. Kushnerev i Ko. 1896. 116 p.
23. *Khudyakov N.N.* Fermenty i protoplazma [Enzymes and protoplasm]. M.: Universitetskaya tipografiya. Strastnoy bulvar. 1905. 42 p.
24. *Khudyakov N.N.* Novye uspehi v fiziologii rasteniy. Pechataetsya po zapisi, sostavlennoy D.A. Konevym. [New advances in plant physiology. Published according to the materials compiled by D.A. Konev] / *Sb. Novoe v agronomii*. Ed.by. A.P. Levitskiy. M.: Izdatelstvo Centralnogo tovarischestva "Kooperativnoe izdatelstvo", 1923. P. 76–81.
25. *Alfonso Y. B., Cantrill L., Jackson D.* Plasmodesmata: Cell-cell channels in plants. In: *cell-cell channels*. Eds F. Baluska, D. Volkmann, P.W. Barlow. New York: Springer. 2006. P. 101–112.
26. *Barrieu F., Chaumont F., Chrispeels M.J.* High Expression of Tonoplast Aquaporin Zm-TIP in Epidermal and Conducting Tissues of Maize // *Plant Physiol*. 1998. V. 117. P. 1153–1163.
27. *Bienert G.P., Chaumont F.* Plant aquaporins: roles in water homeostasis, nutrition, and signaling processes. In *Transporters and Pumps in Plant Signaling, Signaling and Communication in Plants* Eds M. Geisler and K. Venema, Berlin, Spinger-Verlag, 2011. P. 3–36.
28. *Chaumont F., Tyerman S. D.* Aquaporins: Highly Regulated Channels Controlling Plant Water Relations. // *Plant Physiology*. 2014. Vol. 164. P. 1600–1618.
29. *Chrispeels M.J., Crawford N.M., Schroeder J.I.* Proteins for transport of water and mineral nutrients across the membranes of plant cells // *Plant Cell*. 1999. V. 11. P. 661–675.
30. *Ciavatta V.T., Morillon R., Pullman G.S., Chrispeels M.J., Cairney J.* An Aquaglyceroporin Is Abundantly Expressed Early in the Development of the Suspensor and the Embryo Proper of Loblolly Pine // *Plant Physiol*. 2001. V. 127. P. 1556–1567.
31. *Dong C.H., Xia G.X., Hong Y. et al.* ADF proteins are involved in the control of flowering and regulate F-actin organization, cell expansion and organ growth in *Arabidopsis* // *Plant Cell*. 2001. V. 13. P. 1333–1346.
32. *Hachez C., Zelazny E., Chaumont F.* Modulating the expression of aquaporin genes in planta: a key to understand their physiological functions? // *Biochim Biophys Acta*, 2006. Vol. 1758. P. 1142–1156.
33. *Hepler P.K.* The Cytoskeleton and Its Regulation by Calcium and Protons // *Plant Physiology*. 2016. Vol. 170. P. 13–22.
34. *Kaldenhoff R, Kai L, Uehlein N.* Aquaporins and membrane diffusion of CO₂ in living organisms Soulaiman // *Biochim Biophys Acta*. 2014. 1840(5). P. 1592–1595.
35. *Lopez F, Bousser A., Sissoëff I, Gaspar M., Lachaise B., Hoarau J., Mahé A.* Diurnal Regulation of Water Transport and Aquaporin Gene Expression in Maize Roots: Contribution of PIP2 Proteins // *Plant Cell Physiol*. 2003. Vol. 44 (12). P. 1384–1395.
36. *Mathura J., Chuab N-H.* Microtubule Stabilization Leads to Growth Reorientation in *Arabidopsis* Trichomes // *ThePlantCell* 2000. Vol. 12. No. 4. P. 465–477.

37. *Maurel C., Verdoucq L., Luu D.T., Santoni V.P.* Plant Aquaporins. Membrane Channels with Multiple Integrated Functions // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2008. V. 59. P. 595–624.
38. *O'Brien M., Bertrand C., Matton D.P.* Characterization of a Fertilization-Induced and Developmentally Regulated Plasma-Membrane Aquaporin Expressed in Reproductive Tissues, in the Wild Potato *Solanum chacoense* Bitt. // *Planta.* 2002. V. 215. P. 485–493.
39. *Schlosser J., Olsson N., Weis M., Reid K., Peng F., Lund S., Bowen P.* Cellular Expansion and Gene Expression in the Developing Grape (*Vitis vinifera* L.) // *Protoplasma.* 2008. V. 232. P. 255–265.
40. *Singh S.* Guttation: Mechanism, Momentum and Modulation // *The Botanical Review-June* 2016. Vol. 82. Issue 2. P. 149–182.
41. *Stefan C. J., Manford A. G., Baird D., Yamada-Hanff J., Mao Y., Emr S. D.* 2011. Osh proteins regulate phosphoinositide metabolism at ER-plasma membrane contact sites. // *Cell.* V. 144. P. 389–401.
42. *Takase T., Ishikawa H., Murakami H., Kikuchi J., Sato-Nara K., Suzuki H.* The Circadian Clock Modulates Water Dynamics and Aquaporin Expression in Arabidopsis Roots // *Plant Cell Physiol.* 2011. Vol. 52 (2). P. 373–383.
43. *Wang Hao, Xiaohong Zhuang, Xiangfeng Wang, Angus Ho Yin Law et al* A Distinct Pathway for Polar Exocytosis in Plant Cell Wall Formation. // *Plant Physiology.* 2016. Vol. 172. P. 1003–1018.
44. *Wilgig V.C., Postaire O., Tournair-Roux C., Boursiac Y., Maurel C.* Expression and Inhibition of Aquaporins in Germinating Arabidopsis Seeds // *Plant Cell Physiol.* 2006. V. 47. P. 1241–1250.
45. *Yooyongwech S., Horigane A.K., Yoshida M., Yamaguchi M., Sekozawa Y., Sugaya S., Gemma H.* Changes in Aquaporin Gene Expression and Magnetic Resonance Imaging of Water Status in Peach Tree Flower Buds during Dormancy // *Physiol. Plant.* 2008. V. 134. P. 522–533.

Пильщикова Наталия Владимировна — к. б. н., доц. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (915) 468-86-22; e-mail: sad200805@mail.ru).

Панфилова Ольга Федоровна — к. с.-х.н., доц. кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (910) 412-04-13; e-mail: panfilova.of@yandex.ru).

Nataliya V. Pilshchikova — PhD (Bio), Associate Professor, the Department of Plant Physiology, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Moscow, Timiryazevskaya str., 49, phone: +7 (915) 468-86-22; e-mail: sad200805@mail.ru).

Olga F. Panfilova — PhD (Ag), Associate Professor, the Department of Plant Physiology, Russian Timiryazev State Agrarian University (127550, Moscow, Timiryazevskaya str., 49, phone: +7 (910) 412-04-13; e-mail: panfilova.of@yandex.ru).