

РОЛЬ АКВАПОРИНІВ ТА КАРБОНОВИХ НАНОМАТЕРІАЛІВ ПРИ АБІОТИЧНОМУ СТРЕСІ У РОСЛИН

С.В. ПРИЛУЦЬКА¹, Т.А. ТКАЧЕНКО^{1*}, В.В. ТКАЧЕНКО¹, А.І. ЄМЕЦЬ²

¹ Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. Героїв Оборони, 15, Київ, 03041, Україна

² ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України», вул. Байди-Вишневецького, 2а, Київ, 04123, Україна

E-mail: tttkach82@gmail.com

Автор для кореспонденції – Ткаченко Т.А., e-mail: tttkach82@gmail.com

Гомеостаз і виживання рослинної клітини визначається стабільністю її внутрішнього середовища за рахунок контрольованого руху різних молекул та іонів в клітину та в міжклітинний простір, що забезпечується плазматичною мембраною. Одним із важливих компонентів рослинних клітин є мембранні каналні білки аквапорини. Для рослин притаманна велика чисельність та різноманітність цих білків, які мають не лише різну локалізацію, а і властивості. Функції аквапоринів не обмежуються транспортом води, іонів та окремих малих молекул, ці мембранні білки також відіграють важливу роль у розвитку реакції-відповіді рослин на дію біотичних та абіотичних стресових чинників. Неприятливі умови зростання викликають зміну активності аквапоринів на транскрипційному, трансляційному і посттранскрипційному рівнях. В огляді проаналізовано наукові дослідження про роль аквапоринів в реалізації захисної реакції рослин на дію різних абіотичних факторів, що змінюють осмотичну рівновагу та внутрішньоклітинний гомеостаз. Охарактеризовано також вплив карбонових наноматеріалів (графену, одношарових та багатшарових нанотрубок, фулерену) на регуляцію функціональної активності аквапоринів різних підродин та експресію відповідних генів за дії абіотичних стресів на рослини.

Ключові слова: аквапорини, стрес, рослини, C₆₀ фулерен, графен, одно- та багатшарові нанотрубки.

Вступ

Наразі існує гостра проблема продовольчої безпеки у Європі і світі цілому, яка спричинена глобальними змінами клімату, погіршенням якості ґрунтів, а також бойовими діями в Україні. Тому виробництво сільськогосподарської продукції потребує використання нових підходів, а саме максимально ефективних та мінімально екологічно загрозливих. Перспективним у агротехнологіях є використання на-

номатеріалів різної природи, оскільки вони відповідають вищеперерахованим критеріям та показали багатообіцяючі результати у вирішенні ряду питань, а саме в боротьбі з хворобами рослин (Rajwade et al, 2020; Alghuthaymi et al, 2021; Lv et al, 2023; Shelar et al, 2023); грибами-продуцентами мікотоксинів (Spadola et al, 2020; Kovač et al, 2021); у доставці генетичних матеріалів у рослини (Burlaka et al, 2015; Tanasienko et al., 2015; Finiuk et al, 2017; Rohatgi et al, 2022); стійкості до абіотичного стресу (Aguirre-Becerra et al, 2022; Прилуцька et al, 2023); антимікробній активності (Borovaaya et al, 2020); покращенні проростання насіння (Haghighi et al, 2014; Rao et al, 2014; Sun et al, 2022; Kong et al, 2023), тощо.

Особливості функціонування організму рослин пов'язані з їх нездатністю до переміщення, тому зміна умов довкілля миттєво змінює перебіг ряду фізіологічних процесів, що залучені до відповіді на абіотичні стреси (Plokhovska et al, 2019; Kolupaev et al, 2022; 2023), серед яких підтримка водного гомеостазу рослинних клітин. Не останню роль в цьому відіграє регуляція функціональної активності аквапоринів, що забезпечується зміною активності відповідних генів, посттрансляційними модифікаціями, гетеромеризацією ізоформ аквапорину (Kaldenhoff R, 2006).

Характеристика і роль аквапоринів

Аквапорини (AQP) є висококонсервативними мембранними білками, які формують канали у зовнішній та внутрішніх клітинних мембранах і забезпечують транспорт води. Окремі представники різних підродин рослинних аквапоринів полегшують транспорт через біомембрани гліцерину, пероксиду водню, сечовини, металоїдів (кремнію (Si) у формі кремніє-

вої кислоти, бору (В) у формі борної кислоти), CO₂, амонію, сечовини, молочної кислоти (Maurel, 2007; Kapilan et al, 2018; Bezerra-Neto et al, 2019; Wang, 2020).

Аквапорини зазвичай існують у вигляді тетрамерів, у яких кожен мономер утворює незалежний водний канал (Chaumont et al, 2005). За даними досліджень у ссавців описано 15 типів AQP, тоді як лише один вид рослин може мати більше 120 ізоформ цих білків, забезпечуючи транспорт різних типів розчинених речовин (Maurel et al, 2015). Аналіз Blastx показав, що ген аквапорину пшениці *TaAQP7* має високий ступінь схожості послідовностей з генами аквапоринів інших видів рослин: *HvPIP2-1* ячменю звичайного *Hordeum vulgare* – 99 %, *OsPIP2-2* рису посівного *Oryza sativa* – 94 % і *ZmPIP2-2* кукурудзи звичайної *Zea mays* – 91 % (Zhou et al, 2012). Як зазначають автори (Maurel et al, 2015; Bezerra-Neto et al, 2019; Weig et al, 1997), аквапорини можуть бути присутніми у різних органах рослини водночас, але є і такі, що специфічні для окремих тканин чи активно функціонують при певних умовах вирощування рослини, зокрема за абіотичного стресу (посуха, засолення, забруднення ґрунтів важкими металами).

Характеристика AQP є надзвичайно складною, враховуючи наявність кількох підродин, які далі поділяються на підгрупи, кожна з численними ізоформами. Номенклатура підродин не є чітко структурованою, оскільки частково враховує основну клітинну локалізацію (PIP, TIP), частково – вперше ідентифіковану тканинну експресію (NIP), структуру білка (SIP, HIP), філогенетичний зв'язок з попередньо ідентифікованими аквапоринами (GIP) чи взагалі є неохарактеризованими (XIP) (Groszmann et al, 2017). Загальногеномне дослідження аквапоринів, в якому було проведено аналіз понад 20 видів рослин, що належать до однодольних, дводольних, водоростей, мохів, лікофітів, свідчить про існування восьми різних типів підродин цих білків (GIP, LIP, HIP, XIP, SIP, TIP, PIP і NIP). Одні з цих родин є більш поширеними серед рослин різних видів (зокрема, такі, як PIP, TIP), інші є більш специфічними. Так, великі внутрішньоклітинні білки LIP є досить унікальними і притаманні діатомовим водоростям (Laloux et al, 2018;

Weig et al, 1997). Функція білків XIP (X Intrinsic Proteins) є наразі мало вивченою, через що підродина і отримала таку назву (Danielson et al, 2008).

Найбільш поширеними аквапоринами, які в процесі еволюції збереглися в різних живих організмах, в тому числі і бактеріях, є внутрішні білки плазматичної мембрани (PIP). Ця підродина аквапоринів збережена у багатьох видах рослин. PIP беруть участь у транспортуванні вуглекислого газу та води в рослинах (Kapilan et al, 2018; Shivaraj et al, 2019; Zhu et al, 2019). Підродина PIP включає дві групи білків PIP1 і PIP2, які різняться довжиною та амінокислотним складом N- і C-кінців та А петлі. Переміщення білків PIP по секреторному шляху до відповідної мембрани залежить від складних детермінант сортування, а на їх динаміку в цільовій мембрані впливають умови довкілля (Kaldenhoff et al, 2006).

За даними авторів (Scochera et al, 2022), на відкриття/закриття каналів PIP впливає ступінь цитозольного підкислення. Відкриття гомотетрамерних каналів PIP2 відбувається за досить кислих значень рН, тоді як закриття гетотетрамерних PIP2-PIP1 або гомотетрамерних PIP2 каналів – за помірно кислих умов. Внутрішні білки тонопласту (TIP) утворюють в ньому канали, основною функцією яких є регулювання внутрішньоклітинного руху води. Окрім того, TIP забезпечують переміщення молекул гліцерину, сечовини, аміаку, перекису водню та формаміду (Kurowska, 2021; Kapilan et al, 2018). TIP3 може бути єдиним аквапорином, який опосередковує споживання води насінням, і його присутність на плазматичній мембрані компенсує відсутність (або низьку концентрацію) PIP (Gattolin et al, 2011). Ген аквапоринів огірка *CsTIP1;1* разом з кількома генами підродини PIP (*CsPIP1;2*, *CsPIP2;4*, *CsPIP1;3*) мають виражену експресію в генеративних органах (квіти, зав'язь, плоди), що вказує на їх важливу роль у транспорті води, розчинених речовин при розвитку плодів (Zhu, et al, 2019).

Деякі ізоформи TIP виконують функцію протеолізу, інші зустрічаються в плазматичній мембрані, як правило, на ранній стадії проростання та дозрівання насіння. TIP також є високовидоспецифічними і можуть мати різно-

манітну функцію в різних видах рослин (Kurowska, 2021). Доведена важлива роль білків TIP у дозріванні насіння *Brassica napus*, що належить до олійних культур, а відповідно і вмісту в ньому олії (Sonah et al, 2017), а також розвитку насіння льону (Shivaraj et al 2017).

Основні внутрішні білки (SIP) характеризуються різною первинною структурою, функціональною регуляцією, транспортними субстратами та внутрішньоклітинною локалізацією (Maeshima et al, 2008). У *Arabidopsis thaliana* білки SIP були виявлені в усіх тканинах, крім насіння. За допомогою гістохімічного аналізу встановлено клітинно-специфічну експресію SIP: SIP1;1 і SIP1;2, що можуть функціонувати як канали води в ендоплазматичному ретикулумі, тоді як SIP2;1 може діяти як канал ендоплазматичного ретикулуму для інших малих молекул (Ishikawa et al, 2005).

Внутрішньоклітинні білки нодуліну NIP є важливими у забезпеченні водного балансу рослин за умов посухи та сольового стресу, а у кореневих бульбочках відповідають за транспортування води між рослиною-господарем та бактеріями, лактату у рослин, що ростуть в болотистих місцевостях чи за інших умов низької аерації (Kapilan et al, 2018; Ponnu J, 2021). Окремі внутрішні білки NIP забезпечують у рослинах поглинання, перенесення та екструзію металоїдів (Pommerrenig et al, 2015; Shivaraj et al, 2019). За даними (Shivaraj et al, 2021) дефіцит води змінює активність аквапоринів, яка може регулюватися факторами транскрипції, фітогормонами та посттрансляційними модифікаціями, зокрема фосфорилуванням, глікозилюванням та гетеротетрамеризацією. Окрім того існують дані про регуляцію проникності аквапорину концентрацією Ca^{2+} та/або протонів; високими концентраціями осмотично-активних розчинених речовин, що впливають на сили когезії/натягу, внаслідок чого осмотичний тиск всередині каналу призводить до структурного колапсу та закриття білкового каналу (Chaumont et al, 2005); короткочасна зміна дифузійних властивостей AQP3 може відбуватися під дією цАМФ (Arnspang et al, 2019).

Таким чином, рослини містять велику кількість ізоформ трансмембранних білків аквапоринів, що належать до різних підродин і регулюють транспорт води та інших молекул.

Зважаючи на особливості функціонування організму рослин, аквапорини є важливою ланкою в підтриманні водного гомеостазу, а також інших процесах життєдіяльності рослини, багато з яких є не повністю вивченими та можуть мати перспективи практичного застосування.

Модуляція активності аквапоринів за дії абіотичних стресових чинників

Абіотичний стрес є серйозним випробуванням для виживання рослин. Одним із механізмів, що напрацьовались рослинами в процесі еволюції задля адаптації до несприятливих умов існування, є модуляція активності білків аквапоринів (Shivaraj et al, 2021; Weig et al, 1997). Доведеною є зміна експресії аквапоринів також внаслідок біотичного стресу, зокрема при інфікуванні *B. napus* рослинопатогенним грибом *Sclerotinia sclerotiorum* (Sonah et al, 2017). Зміна активності білків аквапоринів визначається складними процесами і сигнальними шляхами, а також комплексом транскрипційних, трансляційних і посттранскрипційних факторів. Вона реалізується за допомогою різних механізмів, таких як фосфорилування, тетрамеризація, рН, катіони, активні форми кисню, фітогормони та інші хімічні агенти, може відігравати ключову роль у реакції рослин на екологічні стреси, підтримуючи поглинання та рух води в організмі рослини (Kapilan et al, 2018; Bordin et al, 2023; Sun et al, 2022).

Помірний водний стрес швидко збільшує експресію гена аквапорину пшениці *TaAQP7*, а надмірна його експресія в трансгенних рослин тютюну зменшує накопичення H_2O_2 у тканинах та посилення активності SOD і CAT під час посухи/осмотичного стресу (Zhou et al, 2012). Моделювання сольового стресу за використання 100 мМ NaCl у рослин *A. thaliana* призводило до швидкого зниження гідралічної провідності коренів L_p в межах 70 %, яке тривало близько доби. В коренях відмічали зміни експресії аквапорину на багатьох рівнях, а саме узгоджене пригнічення транскрипції зі зміною субклітинної локалізації PIP і TIP (Boursiac et al, 2005). Згідно дослідження Chevalier et al (2015) доведено, що зміни умов довкілля впливають на субклітинний транспорт PIP шляхом посттрансляційних модифі-

кацій цих білків. Фосфорилювання сприяє їх експорту, а убіквітинування, навпаки, гальмує переміщення PIP по секреторному шляху.

Встановлено, що трансгенні рослини *A. thaliana*, що експресують ген аквапорину VfPIP1, виділений з епідермісу листя боба кінського (*Vicia faba*), порівняно з дикоростучими контрольними рослинами, характеризуються інтенсивнішим ростом, вищою посухостійкістю та нижчою швидкістю транспірації за рахунок закриття продихів під час посухового стресу (Cui et al, 2008). Дослідження гена аквапорину підгрупи PIP1 в цінній кормовій рослині *Galega orientalis*, показало вищий рівень його транскрипції у коренях, порівняно з листям і стеблом. Моделювання абіотичного стресу (засолення, посуха) підвищує рівень експресії *GoPIP1* порівняно з рослинами, що знаходяться в фізіологічних умовах. У трансгенних рослин *A. thaliana* така надмірна експресія *GoPIP1* збільшує співвідношення розмірів розетка/корінь і знижує посухостійкість, що, на думку авторів, може бути обумовлене посиленою транспірацією, зміною синтезу абсцизової кислоти та зменшенням накопичення осмоліту проліну (Li et al, 2015).

Разом з тим надмірна експресія *PIP2;5* у трансгенної осики (*Populus tremula* × *alba*) знижує вплив низької температури на гідралічну провідність і газообмін в корені (Ranganathan et al, 2016). Ген аквапорину *ThPIP2;5* кашгарського тамариску (*Tamarix hispida*) підвищує стійкість рослин до абіотичного стресу, зменшує накопичення активних форм кисню і пошкодження мембран за рахунок збільшення активності ензимів антиоксидантного захисту та посиленого біосинтезу проліну під час сольового та осмотичного стресів (Wang et al, 2018). Насіння трансгенних ліній пшениці, що надекспресують ген аквапорину *TdPIP2;1* мають кращі показники проростання та накопичення біомаси, при цьому зберігають у пагонах низьку концентрацію Na^+ і високу концентрацію K^+ в умовах штучно змодельованих сольового (150 мМ NaCl) та осмотичного (300 мМ манітол) стресів. В умовах тривалого експерименту трансгенні лінії пшениці за дії зазначених стресових факторів формували наповнене зерно, тоді як рослини дикого типу (WT) гинули у стадії вегетації (при сольо-

вому стресі) або мали ненаповнені зерна (при дефіциті води) (Ayadi et al, 2019).

В умовах гіпоксії в рослинах *A. thaliana* відбувається індукція експресії генів, які забезпечують розвиток адаптивної відповіді. Серед них ген *NIP2;1*, що, за твердженням авторів, здатен забезпечувати відтік утвореної молочної кислоти з цитозолу в апопласт до ризосфери, таким чином зменшуючи токсичність лактату (Beamer et al, 2021). Згідно дослідження Bienert et al (2014) специфічні ізоформи аквапоринів сприяють пасивній дифузії H_2O_2 через біомембрани, завдяки чому його потоки всередині клітини та між клітинами змінюється, що впливає на передачу сигналів у живому організмі. Ген білка тонопласту ячменю *HvTIP3;1*, який є транспортним для перекису водню, збільшує свою активність (приблизно 5000 разів) за посухового стресу, що вказує на важливість цього аквапорину у відповіді рослини на дефіцит води (Kurowska et al, 2019). За даними (Song et al, 2016) рівень експресії семи генів TIP знижується у повільно в'янутих лініях сої, але зростає у швидко в'янутих лініях сої після посухового стресу. Разом з тим експресія генів TIP знижена чи не змінена у сортах, стійких до заболочування, та підвищена у рослин чутливих до цього стрес-фактора. Відповідь евкаліпта на осмотичний стрес відбувається за рахунок скоординованої регуляції транскрипції більшості EgTIP, що підтверджується існуванням цис-регуляторних елементів, пов'язаних з відповіддю на фітогормони (ABA) та абіотичний стрес у промоторних областях гена (Rodrigues et al, 2016).

На противагу попереднім дослідженням, за даними (Wang et al, 2011), надмірна експресія виділеного з сої (*Glycine soja*) гена *GsTIP2*, індукованого абіотичним стресом (засолення, холод) у трансгенних рослин *A. thaliana*, навпаки, підвищує чутливість до засолення і дегідратації. Інші автори відмічали підвищення експресії гена аквапорину підродино SIP банана (*MaSIP2-1*) за впливу осмотичного, соляного та холодного стресів. Надмірна експресія цього гена у трансгенних рослин позначилася на морфометричних показниках (зменшення довжини пагонів та площі листя), порівняно з диким типом, що не піддавався ніяким впливам. Водночас такі рослини характеризувались

збільшеним вмістом хлорофілу, проліну, абсцизової кислоти і нижчим вмістом пероксиду водню, малонового діальдегіду, гіберелінів, що, ймовірно, обумовлювало їх вищу стійкість до посухи та холоду (Xu et al, 2020).

Ізоформи аквапорину виступають своєрідними репрезентативними маркерами поглинання води та водного статусу рослини в цілому. Окремі автори проаналізувавши дані різних досліджень, прийшли до висновку, що деякі аквапорини TIP і PIP, найімовірніше, є незабезпечуваними за сприятливих умов вирощування рослин, але є необхідними за вирощування в умовах абіотичного стресу (Martinez-Ballesta et al, 2014). Таким чином, аквапорини є важливими білками, що регулюють транспорт води в органи рослини із задіянням різних внутрішньоклітинних механізмів та оптимізують його. Особливо важливим є дослідження функції цих білків в несприятливих умовах зростання, оскільки розуміння шляхів регуляції їх активності допоможе розробити способи оптимізації руху води задля отримання стабільних врожаїв культурних рослин за дії абіотичного стресу.

Вплив наночастинок карбону на активність аквапоринів у рослин

Наночастинки різної природи є перспективними засобами для підвищення толерантності

сільськогосподарських рослин до абіотичного (Zulfiqar et al, 2021; Mukarram et al, 2023; Khan et al, Prylutska et al, 2022) та біотичного стресу, зокрема і як носії, що забезпечують таргентну доставку пестицидів (Wang et al, 2022; Adeel et al, 2021). Наноматеріали порівняно з органічними сполуками, характеризуються суттєвими перевагами, а саме ціленаправленим транспортом і повільним вивільненням, що сприяє їх здатності пом'якшувати посуху та тепловий стрес у рослин (Aguirre-Becerra et al, 2022; Prylutska et al, 2023). Крім того, наноматеріали регулюють окисний стрес у рослин, рівень фітогормонів, активність специфічних генів, пов'язаних зі стресом, експресія яких підвищує ефективність білків теплового шоку та аквапоринів (табл.1), що є ключовим моментом у забезпеченні стійкості рослин до абіотичного стресу (Zhao et al, 2023; Bárzana et al, 2022).

Введення одношарових нанотрубок або графену в середовище вирощування рослин сорго, рису і томатів зі штучно створеними умовами посухи та засолення, призводить, як було виявлено, до відновлення експресії більшості пригнічених стресом генів (Rezaei Cherati et al, 2021). До таких генів належать гени відповіді на стрес і основні транскрипційні фактори (аквапорини, дегідрини, білки теплового шоку,

Вплив карбонових наноматеріалів на аквапорини у рослин

Тип наночастинок	Рослина	Доза та спосіб застосування	Ефект впливу	Джерело
Одношарові вуглецеві нанотрубки Графен	Сорго Рис	Внесення наночастинок в середовище культивування з модельованим сольовим стресом	Відновлення експресії генів відповіді на стрес та основних транскрипційних факторів (аквапоринів, дегідринів, білків теплового шоку)	Rezaei et al, 2021
Одношарові вуглецеві нанотрубки	Блекота чорна (<i>Hyoscyamus niger</i>)	Обробка насіння наноматеріалом (50 і 100 мкг/мл) за дії на них різних рівнів посухового стресу впродовж 14 діб	Зниження стресу від дії посухи помірного рівня на проростання насіння за рахунок посиленого поглинання води, активації гідролізу крохмалю, зниження вмісту пероксиду водню, вмісту малонового діальдегіду, витоку електроліту	Natami et al, 2017

Продовження таблиці

Тип наночастинок	Рослина	Доза та спосіб застосування	Ефект впливу	Джерело
Багатошарові вуглецеві нанотрубки	Тютюн	Внесення в середовище культивування культури клітин у концентраціях 0,1, 5, 100 і 500 мкг/мл	Експресія гена аквапорину NtPIP1 з відповідним збільшенням синтезу відповідних нодуліноподібних внутрішніх білків	Khodakovskaya et al, 2012
Багатошарові вуглецеві нанотрубки	Броколі	Обробка коренів проростків багатошаровими карбоновими нанотрубками за паралельного моделювання засолення (100 mM NaCl)	Посилення експресії генів аквапоринів PIP1s і PIP2s в клітинах коренів та збільшення їх рівня в мембрані; збільшення гідравлічної провідності кореня	Martinez-Ballesta, 2020
Багатошарові вуглецеві нанотрубки	Ячмінь Соя Кукурудза	Додавання 0, 25, 50, 100 мкг/мл в стерильне агаризоване середовище, на якому пророщували насіння	Проникнення в оболонки насіння, підвищення експресії генів, що кодують кілька типів білків водних каналів, активація проростання насіння	Lahiani et al, 2013
Багатошарові вуглецеві нанотрубки	Виноград	Обробка саджанців і насіння 90 мкг/мл в умовах модельованого засолення	Покращення проростання насіння винограду; у коренях саджанців стабілізується відносний вміст води, у листі — знижується утворення маломовного діальдегіду, збільшується активність антиоксидантних ензимів	Li et al, 2022
Фулерен	Кукурудза	Обробка 100, 250, 500 мг/л фулерену в умовах впливу Со-стресу (300 мкМ $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$)	Регуляція експресії аквапоринів NIP1-1 і TIP2-1, підвищення стійкості рослин та зменшення проявів окисного стресу	Ozfidan-Konakci et al, 2022
Гіпергармонізований гідроксил-модифікований фулерен	Томати черрі	Внесення 1 раз на тиждень в субстрат 200 мг/л для вирощування рослин	Підвищення експресії генів аквапоринів PIP1;3, PIP1;5, PIP2;4 у листі	Subotić et al, 2022
Фулерол	Горох	Дія на зародки гороху, обробленого манітом (осмотичний реагент)	Підвищення експресії генів аквапоринів PsTIP2-2, PsTIP4-1, PsNIP1-5 і PsSIP1-3	Pandey et al, 2023
Фулеренол	Буряк цукровий	Позакореневе внесення 142 мг водного розчину на 10000 мм ² площі листя	Зменшення стресу від посухи, міжклітинне депонування води	Borišev et al, 2016
Вуглецеві точки з L-цистеїном і глюкозою	Салат Томати	Додавання наночастинок у гідропонний живильний розчин	Стимулювання проростання насіння, подовження коренів і гіпокотилу проростків, активація експресії генів, що кодують білки аквапорину, підвищення врожайності рослин	Kou et al, 2021

Тип наночастинок	Рослина	Доза та спосіб застосування	Ефект впливу	Джерело
Оксид графену	Рис	Додавання 0,01–1,0 мг/л в гідропонний живильний розчин впродовж 7 діб	Зниження гідравлічної провідності коренів та експресії гена аквапорину (PIP1–3 і PIP2–2), зниження рівня саліцилової кислоти та біосинтезу лігніну	Zhou et al, 2017
Оксид графену	Соя	Обробка рослин 100 мкг/мл впродовж 3 діб, потім одноразова обробка 15 % PEG-6000 для моделювання посухового стресу	Підвищення відносного вмісту води у стеблах і листках, активності антиоксидантних ензимів, вмісту гормонів та експресії пов'язаних із посухою генів GmP5CS, GmGOLS, GmDREB1, GmNCED1	Zhao et al, 2022

НАС, WRKY) та ті, що забезпечують передачу сигналів про стрес.

Було показано, що одношарові карбонові нанотрубки у концентрації 50 і 100 мкг/мл значно знижують стрес, викликаний посухою помірного рівня, при проростанні насіння блекоти чорної (*Hyoscyamus niger*) (Natami et al, 2017). Виявлений ефект досягався шляхом підвищення поглинання води насінням, активізації механізмів гідролізу крохмалю за рахунок активації α -амілази, зниження показників окисного пошкодження (H_2O_2 , вмісту малонового діальдегіду, витоку електроліту). Іншими авторами (Khodakovskaya et al, 2012), які досліджували ріст культури клітин тютюну за умови дії багатошарових вуглецевих нанотрубок, також відмічено експресію гена аквапорину тютюну NtPIP1 з відповідним збільшенням синтезу відповідних нодуліноподібних білків в клітинах, порівняно з необробленими клітинами та клітинами тютюну, що піддавались впливу активованого карбону.

В протопластах коренів броколі (*Brassica oleracea* var. *italica*) багатошарові нанотрубки посилювали експресію генів аквапоринів PIP1s і PIP2s (Martinez-Ballesta, 2020). При цьому у клітинах коренів броколі, вирощеної в умовах штучно змодельованого сольового стресу (100 mM NaCl), за умови обробки багатошаровими карбоновими нанотрубками, кіль-

кість аквапоринів PIP1 і PIP2 в мембрані збільшувалася та зростала гідравлічна провідність кореня (Martinez-Ballesta, 2016). Після внесення багатошарових карбонових нанотрубок у стерильне агаризоване середовище активувалося проростання насіння ячменю, сої, кукурудзи та подальший ріст і розвиток рослин (Lahiani et al, 2013). Ця наноформа карбону проникала в оболонки насіння вказаних культур, що доведено раманівською спектроскопією та просвічуючою електронною мікроскопією за наявності агрегатів нанотрубок всередині насіння, паралельно відмічали підвищення експресії генів, що кодують кілька типів білків водних каналів, порівняно з контрольним необробленим насінням. Обробка насіння винограду багатошаровими карбоновими нанотрубками в концентрації 90 мкг/мл покращувала його здатність до проростання за умов сольового стресу. При цьому обробка саджанців винограду аналогічною дозою наночастинок стабілізувала відносний вміст води в коренях, у листі знижувала утворення малонового діальдегіду, ушкодження клітинних мембран та сприяла збільшенню активності антиоксидантних ензимів (Li et al, 2022).

Аквапорини, які забезпечують ефективне опріснення води, стали прототипами для створення відповідних каналів в штучних мембранах, що на відміну від аквапоринів для свого

функціонування не потребують амфіфільного середовища та є стійкими до дії тиску та температур (Güvensoy-Morkoyun et al, 2022; Bordin et al, 2023). Внутрішня порожнина вуглецевих нанотрубок є подібною каналам аквапорину та забезпечує швидкий транспорт води з відштовхуванням аніонів хлору, що обумовлює її високу селективністю та ефективність опріснення води (Li et al, 2020). Окрім вказаної наноформи карбону швидке транспортування води, співставне з аквапоринами і карбоновими нанотрубками, забезпечують динамічні графенові бульбашки, які постійно трансформуються з надутого в спущений стан, що обумовлює контроль потоку вологи та можуть слугувати штучними каналами (Li et al, 2020). Такі мембрани створено на основі поліамідних мембран з інтегрованими карбоновими нанотрубками, функціоналізованими аспарагіном через його полярність і високу здатність до утворення водневих зв'язків. Функціоналізація карбонових нанотрубок аспарагіном покращувала продуктивність опріснення води за рахунок підвищення селективності самого каналу та сприяла його взаємодії з навколишньою полімерною матрицею (Güvensoy-Morkoyun et al, 2022).

Наночастинки фулерену також знижували індукований кобальтом стрес на рослини (Ozfidan-Konakci et al, 2022). Одним з таких механізмів, згідно дослідження авторів Ozfidan-Konakci et al. (2022), є регуляція експресії двох аквапоринів, NIP1-1 і TIP2-1 у кукурудзи, що в комплексі з іншими ефектами призводить до підвищення стійкості рослин. Тривала обробка рослин томату черрі (*Solanum lycopersicum* L.), які вирощували на кокосовому субстраті, водорозчинним гіпергармонізованим гідроксил-модифікованим фулереном в концентрації 200 мг/л призводила до підвищення експресії генів аквапорину PIP1;3, PIP1;5, PIP2;4 порівняно з контрольними рослинами. Відносна експресія усіх досліджуваних генів аквапорину у зразках листя була вищою у кілька разів, порівняно з листям необроблених рослин, і особливо виражене зростання експресії (на 500 %) автори фіксували для гена PIP1;5 (Subotić et al, 2022). Нещодавно було показано, що фулерол обумовлював підвищення експресії генів аквапо-

ринів PsTIP2-2, PsTIP4-1, PsNIP1-5 і PsSIP1-3 у зародках гороху обробленого манітом (осмотичний реагент) (Pandey et al, 2023). Автори припускають, що підвищення/зниження специфічних AQP, що належать до різних підродин і розташованих в різних субклітинних компартментах, узгоджується одне з одним, що допомагає забезпечувати водний баланс і зміцнювати стійкість проростаючого насіння гороху до осмотичного стресу за рахунок зменшення накопичення АФК і підвищення рівня антиоксидантних ензимів.

За умови позакореневого внесення наночастинки фулерену можуть також і безпосередньо зменшувати стрес від посухи, оскільки здатні зв'язувати молекули води і, таким чином, виконувати роль її додаткового міжклітинного депо (Boriljev et al, 2016). Цікавим є те, що наночастинки фулерену здатні регулювати експресію генів аквапорину і у тварин. Так, за набряку головного мозку в експериментальній моделі ішемічного інсульту у щурів карбонові наночастинки інгібували експресію аквапорину-1, та аналогічно до більшості досліджень, проведених на рослинах, наночастинки зменшували окисне пошкодження та вміст в тканинах малонового діальдегіду (Darabi et al, 2017).

Карбонові точки є відносно новою формою карбонових наноматеріалів, які мають низьку токсичність, високу біосумісність, хімічну інертність та хорошу розчинність у воді (Liu et al, 2020). Карбонові точки можуть прискорювати проростання насіння, сприяти подовженню коренів і гіпокотилу проростків шляхом активації експресії генів, що кодують білки аквапорину, а також підвищувати врожайність рослин (Kou et al, 2021). Разом з тим, за даними інших авторів, вплив оксиду графену в концентраціях 0,01–1,0 мг/л на рослини рису при гідропонному вирощуванні провокував зниження гідралічної провідності коренів та експресії гена аквапоринів (PIP1–3 і PIP2–2). При цьому поглинання оксиду графену коренями опосередковувалося інгібуванням функцій аквапорину (Zhou et al, 2017).

Оксид графену в концентрації 100 мкг/мл, який вносили шляхом поливу, за дії посухового стресу на рослини сої (*Glycine max* L.) підвищував відносний вміст води у стеблах і листках, підвищував активність антиоксидант-

них ензимів, кспресію пов'язаних із посухою генів *GmP5CS*, *GmGOLS*, *GmDREB1* та *GmNCED1*, а також вміст гормонів (Zhao et al, 2022).

Таким чином, дослідження впливу абіотичних стресових факторів на зміну проникності мембран у клітинах рослин реалізується різними механізмами впливу на аквапорини. Розуміння процесів регуляції водного гомеостазу в рослинах за участю аквапоринів та вплив на цей процес різних наноформ карбону дозволить в подальшому використати цю інформацію з метою створення засобів корекції водного балансу в рослинних клітинах в несприятливих умовах зростання.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

Фінансування. Роботу виконано в рамках проекту МОН України «Регуляція внутрішньоклітинних механізмів стресостійкості сільськогосподарських рослин за використання вуглецевих наноматеріалів» (2023–2025 рр.) та частково за фінансової підтримки НАН України (бюджетна програма КПКВК 6541030, 2024–2028 рр, державний реєстраційний номер: 0124U002424).

THE ROLE OF AQUAPORINS AND CARBON NANOMATERIALS IN ABIOTIC STRESS IN PLANTS

S.V. Prylutska, T.A. Tkachenko,
V.V. Tkachenko, A.I. Yemets

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Heroiv Oborony Str., 15, Kyiv, 03041, Ukraine

Institute of Food Biotechnology and Genomics, National Academy of Sciences of Ukraine, Baidy-Vyshnevetskoho str., 2a, Kyiv, 04123, Ukraine

E-mail: tttkach82@gmail.com

The homeostasis and survival of a plant cell is determined by the stability of its internal environment due to the controlled movement of various molecules and ions into the cell and intercellular space and are provided the plasma membrane. Aquaporin membrane channel proteins are one of the important components of the plant cells. Plants are characterized by a large number and variety of these proteins, which have different localization, properties and specificity. The functions of aquaporins are not limited to the transport of water, ions, and individual small molecules, these membrane proteins also play an important role in the development of the reaction-response of plants to the action of

biotic and abiotic stress factors. Unfavorable growth conditions cause a change in the activity of aquaporins at transcriptional, translational, and posttranscriptional levels. In the review was analyzed modern scientific date at the role of aquaporins in the implementation of the plant's protective response to the action of various abiotic factors that change the osmotic balance and intracellular homeostasis. Also it was characterized the effect of carbon nanomaterials (graphene, single- and multi-walled nanotubes, fullerene) on the regulation of the functional activity of aquaporins of various subfamilies and the expression of relevant genes under the influence of abiotic stresses on plants.

REFERENCES

- Adeel M, Farooq T, White JC, Hao Y, He Z, Rui Y (2021) Carbon-based nanomaterials suppress tobacco mosaic virus (TMV) infection and induce resistance in *Nicotiana benthamiana*. J Hazard Mater. 404(Pt A):124167. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.124167>
- Aguirre-Becerra H, Feregrino-Pérez AA, Esquivel K, Perez-Garcia CE, Vazquez-Hernandez MC, and Mariana-Alvarado A (2022) Nanomaterials as an alternative to increase plant resistance to abiotic stresses. Front Plant Sci 13:1023636. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1023636>
- Alghuthaymi MA, CR, PR, Kalia A, Bhardwaj K, Bhardwaj P, Abd-Elsalam KA, Valis M, Kuca K (2021) Nanohybrid antifungals for control of plant diseases: current status and future perspectives. J Fungi7(1):48. <https://doi.org/10.3390/jof7010048>
- Arnsparng, EC, Sengupta P, Mortensen KI, Jensen HH, Hahn U, Jensen EBV, Lippincott-Schwartz J, Nejsun LN (2019) Regulation of plasma membrane nanodomains of the water channel aquaporin-3 revealed by fixed and live photoactivated localization microscopy. Nano Lett 19(2):699–707. <https://doi.org/10.1021/acs.nanolett.8b03721>
- Ayadi M, Brini F, Masmoudi K(2019) Overexpression of a wheat aquaporin gene, *TdPIP2;1*, enhances salt and drought tolerance in transgenic durum wheat cv. Maali. Int J Mol Sci 20(10):2389. <https://doi.org/10.3390/ijms20102389>
- Beamer ZG, Routray P, Choi WG, Spangler MK, Lokdarshi A, Roberts DM (2021) Aquaporin family lactic acid channel NIP2;1 promotes plant survival under low oxygen stress in *Arabidopsis*. Plant Physiol 187(4):2262–2278. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab196>
- Bezerra-Neto JP, de Araújo FC, Ferreira-Neto JRC, da Silva MD, Pandolfi V, Aburjaile FF, Sakamoto T, de Oliveira Silva RL, Kido EA, Barbosa Amorim LL, Ortega JM, Benko-Iseppon AM (2019) Plant

- aquaporins: diversity, evolution and biotechnological applications. *Curr Protein Peptide Sci* 20(4):368–395. <https://doi.org/10.2174/1389203720666181102095910>
- Bienert GP, Chaumont F (2014) Aquaporin-facilitated transmembrane diffusion of hydrogen peroxide. *Biochim Biophys Acta* 1840(5):1596–1604. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2013.09.017>
- Bordin JR, Ilha AV, Côrtes PRB, Oliveira WDS, Pinheiro LA, de Moraes EE, Grison TG, Köhler MH (2023) Molecular modeling of aquaporins and artificial transmembrane channels: a mini-review and perspective for plants. *Theor Exp Plant Physiol*. <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00284-2>
- Borišev M, Borišev I, Župunski M, Arsenov D, Pajević S, Ćurčić Ž, Vasin J, Djordjević A (2016) Drought impact is alleviated in sugar beets (*Beta vulgaris* L.) by foliar application of fullerene nanoparticles. *PloS one* 11(11):e0166248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166248>
- Borovaya M, Naumenko A, Horiunova I, Plo-khovska S, Blume Y, Yemets A (2020) «Green» synthesis of Ag₂S nanoparticles, study of their properties and bioimaging applications. *Appl Nanosci* 10(12):4931–4940. <https://doi.org/10.1007/s13204-020-01365-3>
- Boursiac Y, Chen S, Luu DT, Sorieul M, van den Dries N, Maurel C (2005) Early effects of salinity on water transport in *Arabidopsis* roots. Molecular and cellular features of aquaporin expression. *Plant Physiol* 139 (2):790–805. <https://doi.org/10.1104/pp.105.065029>
- Burlaka OM, Pirkov YV, Yemets AI, Blume YaB (2015) Plant genetic transformation using carbon nanotubes for DNA delivery. *Cytol Genet* 49:349–357. <https://doi.org/10.3103/S009545271506002X>
- Chaumont F, Moshelion M, Daniels MJ (2005) Regulation of plant aquaporin activity. *Biol Cell* 97(10):749–764. <https://doi.org/10.1042/BC20040133>
- Chevalier A, Chaumont F (2015) Trafficking of plant plasma membrane aquaporins: multiple regulation levels and complex sorting signals. *Plant Cell Physiol* 56(5):819–829. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu203>
- Cui XH, Hao FS, Chen H, Chen J, Wang XC (2008) Expression of the *Vicia faba* *VjPIPI* gene in *Arabidopsis thaliana* plants improves their drought resistance. *J Plant Res* 121(2):207–214. <https://doi.org/10.1007/s10265-007-0130-z>
- Danielson JA, Johanson U (2008) Unexpected complexity of the aquaporin gene family in the moss *Physcomitrella patens*. *BMC Plant Biol* 8:45. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-8-45>
- Darabi S, Mohammadi MT (2017) Fullerene nanoparticles decrease ischaemia-induced brain injury and oedema through inhibition of oxidative damage and aquaporin-1 expression in ischaemic stroke. *Brain Injury* 31(8):1142–1150. <https://doi.org/10.1080/02699052.2017.1300835>
- Finiuk N, Buziashvili A, Burlaka O, Zaichenko A, Mitina N, Miagkota O, Lobachevska O, Stoika R, Blume Ya, Yemets A (2017) Investigation of novel oligoelectrolyte polymer carriers for their capacity of DNA delivery into plant cells. *Plant Cell Tiss Org Culture* 131(1):27–39. <https://doi.org/10.1007/s11240-017-1259-7>
- Gattolin S, Sorieul M, Frigerio L (2011) Mapping of tonoplast intrinsic proteins in maturing and germinating *Arabidopsis* seeds reveals dual localization of embryonic TIPs to the tonoplast and plasma membrane. *Mol Plant* 4(1):180–189. <https://doi.org/10.1093/mp/ssq051>
- Groszmann M, Osborn HL, Evans JR (2017) Carbon dioxide and water transport through plant aquaporins. *Plant Cell Environ* 40(6):938–961. <https://doi.org/10.1111/pce.12844>
- Güvensoy-Morkoyun A, Velioglu S, Ahunbay MG, Tantekin-Ersolmaz ŞB (2022) Desalination potential of aquaporin-inspired functionalization of carbon nanotubes: bridging between simulation and experiment. *ACS Appl Mater Interfaces* 14(24):28174–28185. <https://doi.org/10.1021/acsami.2c03700>
- Haghighi M, Teixeira da Silva JA (2014) The effect of carbon nanotubes on the seed germination and seedling growth of four vegetable species. *J Crop Sci Biotechnol* 17:201–208. <https://doi.org/10.1007/s12892-014-0057-6>
- Hatami M, Hadian J, Ghorbanpour M (2017) Mechanisms underlying toxicity and stimulatory role of single-walled carbon nanotubes in *Hyoscyamus niger* during drought stress simulated by polyethylene glycol. *J Hazard Mater* 324(Pt B):306–320. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2016.10.064>
- Ishikawa F, Suga S, Uemura T, Sato MH, Maeshima M (2005) Novel type aquaporin SIPs are mainly localized to the ER membrane and show cell-specific expression in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett* 579(25):5814–5820. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2005.09.076>
- Kaldenhoff R, Fischer M (2006) Aquaporins in plants. *Acta Physiol* 187(1–2):169–176. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.2006.01563.x>
- Kaldenhoff R, Fischer M (2006) Functional aquaporin diversity in plants. *Biochim Biophys Acta* 1758(8):1134–1141. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2006.03.012>
- Kapilan R, Vaziri M, Zwiazek JJ (2018) Regulation of aquaporins in plants under stress. *Biol Res* 51(4). <https://doi.org/10.1186/s40659-018-0152-0>

- Khan MN, Mobin M, Abbas ZK, AlMutairi KA, Siddiqui ZH (2017) Role of nanomaterials in plants under challenging environments. *Plant Physiol Biochem* 110:194–209. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.05.038>
- Khodakovskaya MV, de Silva K, Biris AS, Dervishi E, Villagarcia H (2012) Carbon nanotubes induce growth enhancement of tobacco cells. *ACS Nano* 6(3):2128–2135. <https://doi.org/10.1021/nn204643g>
- Kolupaev YE, Yemets AI, Yastreb TO, Blume YB (2023) The role of nitric oxide and hydrogen sulfide in regulation of redox homeostasis at extreme temperatures in plants. *Front Plant Sci* 14:1128439. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1128439>
- Kolupaev YuE, Karpets YuV, Shkliarevskiy MA, Yastreb TO, Plohovska SH, Yemets AI, Blume YaB (2022) Gasotransmitters in plants: mechanisms of participation in adaptive responses. *Open Agr J* 16(Suppl 1, M5):e187433152207050. <https://doi.org/10.2174/18743315-v16-e2207050>
- Kong H, Meng X, Akram NA, Zhu F, Hu J, Zhang Z (2023) Seed priming with fullerol improves seed germination, seedling growth and antioxidant enzyme system of two winter wheat cultivars under drought stress. *Plants* 12(6):1417. <https://doi.org/10.3390/plants12061417>
- Kou E, Yao Y, Yang X, Song S, Li W, Kang Y, Qu S, Dong R, Pan X, Dongna Li, Zhang H, Lei B (2021) Regulation mechanisms of carbon dots in the development of lettuce and tomato. *ACS Sustain Chem Engin* 9(2):944–953. <https://doi.org/10.1021/acssuschemeng.0c08308>
- Kovač T, Marček T, Šarkanj B, Borišev I, Ižaković M, Jukić K, Lončarić A, Krska T, Sulyok M, Krska R (2021) Fullerol C₆₀(OH)₂₄ Nanoparticles and drought impact on wheat (*Triticum aestivum* L.) during growth and infection with *Aspergillus flavus*. *J Fungi* 7(3):236. <https://doi.org/10.3390/jof7030236>
- Kurowska MM (2021) Aquaporins in cereals-important players in maintaining cell homeostasis under abiotic stress. *Genes* 12(4):477. <https://doi.org/10.3390/genes12040477>
- Kurowska M (2021) TIP Aquaporins in Plants: Role in Abiotic Stress Tolerance. *IntechOpen*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.94165>
- Kurowska MM, Wiecha K, Gajek K, Szarejko I (2019) Drought stress and re-watering affect the abundance of TIP aquaporin transcripts in barley. *PloS one* 14(12):e0226423. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226423>
- Lahiani MH, Dervishi E, Chen J, Nima Z, Gaume A, Biris AS, Khodakovskaya MV (2013) Impact of carbon nanotube exposure to seeds of valuable crops. *ACS Appl Mater Interfaces* 5(16):7965–7973. <https://doi.org/10.1021/am402052x>
- Laloux T, Junqueira B, Maistriaux LC, Ahmed J, Jurkiewicz A, Chaumont F (2018) Plant and mammal aquaporins: same but different. *Int J Mol Sci* 19(2):521. <https://doi.org/10.3390/ijms19020521>
- Li J, Ban L, Wen H, Wang Z, Dzyubenko N, Chapurin V, Gao H, Wang X (2015) An aquaporin protein is associated with drought stress tolerance. *Biochem Biophys Res Commun* 459(2):208–213. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2015.02.052>
- Li T, Sun W, Wang X, Feng J, Ma D (2020) Cell-like behaviors of dynamic graphene bubbles with fast water transport. *ACS Omega* 5(43):28249–28254. <https://doi.org/10.1021/acsomega.0c04150>
- Li Y, Li Z, Aydin F, Quan J, Chen X, Yao YC, Zhan C, Chen Y, Pham TA, Noy A (2020) Waterion permselectivity of narrow-diameter carbon nanotubes. *Sci Advances* 6(38):eaba9966. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba9966>
- Li Y, Liu M, Yang X, Zhang Y, Hui H, Zhang D, Shu J (2022) Multi-walled carbon nanotubes enhanced the antioxidative system and alleviated salt stress in grape seedlings. *Scientia Horticulturae* 293:110698. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110698>
- Liu J, Li R, Yang B (2020) Carbon dots: a new type of carbon-based nanomaterial with wide applications. *ACS Central Sci* 6:2179–2195. <https://doi.org/10.1021/acscentsci.0c01306>
- Lv X, Sha H, Ye Z, Wang Y, Mao B (2023) Nanomaterials in plant management: functions, mechanisms and prospects. *Environ Sci Nano* 10:3232–3252. <https://doi.org/10.1039/D3EN00014A>
- Maeshima M, Ishikawa F (2008) ER membrane aquaporins in plants. *Pflugers Archiv : Europ J Physiol* 456(4):709–716. <https://doi.org/10.1007/s00424-007-0363-7>
- Martinez-Ballesta MC, Carvajal M (2014) New challenges in plant aquaporin biotechnology. *Plant Sci* 217–218:71–77. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.12.006>
- Martinez-Ballesta MC, Chelbi N, Lopez-Zaplana A, Carvajal M (2020) Discerning the mechanism of the multiwalled carbon nanotubes effect on root cell water and nutrient transport. *Plant Physiol Biochem* 146:23–30. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.11.008>
- Martínez-Ballesta MC, Zapata L, Chalbi N, Carvajal M (2016) Multiwalled carbon nanotubes enter broccoli cells enhancing growth and water uptake of plants exposed to salinity. *J Nanobiotechnol* 14(1):42. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.12.00610.1186/s12951-016-0199-4>
- Maurel C (2007) Plant aquaporins: novel functions

- and regulation properties. *FEBS Lett* 581(12): 2227–2236. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.03.021>
- Maurel C, Boursiac Y, Luu DT, Santoni V, Shahzad Z, Verdoucq L (2015) Aquaporins in plants. *Physiol Rev* 95(4):1321–1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
- Mukarram M, Khan MMA, Kurjak D, Lux A, Corpas FJ (2023) Silicon nanoparticles (SiNPs) restore photosynthesis and essential oil content by upgrading enzymatic antioxidant metabolism in lemongrass (*Cymbopogon flexuosus*) under salt stress. *Front Plant Sci* 14:1116769. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1116769>
- Ozfidan-Konakci C, Alp FN, Arikan B, Balci M, Parmaksizoglu Z, Yildiztugay E, Cavusoglu H (2022) The effects of fullerene on photosynthetic apparatus, chloroplast-encoded gene expression, and nitrogen assimilation in *Zea mays* under cobalt stress. *Physiol Plant* 174(3):e13720. <https://doi.org/10.1111/ppl.13720>
- Ozfidan-Konakci C, Alp FN, Arikan B, Elbasan F, Cavusoglu H, Yildiztugay E (2022) The biphasic responses of nanomaterial fullerene on stomatal movement, water status, chlorophyll a fluorescence transient, radical scavenging system and aquaporin-related gene expression in *Zea mays* under cobalt stress. *Sci Total Environ* 826:154213. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154213>
- Pandey AK, Sun T, Wu X, Wang Z, Jiang R, Zhang P, Fang P, Xu P (2023) Aquaporin genes in garden pea and their regulation by the nano-antioxidant fullerol in imbibing embryos under osmotic stress. *Vegetable Res* 3:10. <https://doi.org/10.48130/VR-2023-0010>
- Plohovska SH, Krasilenko YA, Yemets AI (2019) Nitric oxide modulates actin filament organization in *Arabidopsis thaliana* primary root cells at low temperatures. *Cell Biol Int* 43(9):1020–1030. <https://doi.org/10.1002/cbin.10931>
- Pommerrenig B, Diehn TA, Bienert GP (2015) Metalloido-porins: Essentiality of Nodulin 26-like intrinsic proteins in metalloid transport. *Plant Sci* 238: 212–227. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.06.002>
- Ponnu J (2021) Surviving hypoxia: aquaporin-like protein NIP2;1 mediates lactic acid transport. *Plant Physiol* 186(4):1767–1769. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab254>
- Prylutska SV, Franskevych DV, Yemets AI (2022) Cellular biological and molecular genetic effects of carbon nanomaterials in plants. *Cytol Genet* 56(4):351–360. <https://doi.org/10.3103/S0095452722040077>
- Prylutska SV, Tkachenko TA, Tkachenko VV (2023) Application of carbon nanomaterials for the regulation of stress resistance in agricultural plants. *Nanosistemi, Nanomateriali, Nanotehnologii* 21(4): 923–944. (In Ukrainian)
- Rao DP, Srivastava A (2014) Enhancement of seed germination and plant growth of wheat, maize, peanut and garlic using multiwalled carbon nanotubes. *Eur Chem Bull* 3(5):502–504. <https://doi.org/10.17628/ECB.2014.3.502>
- Rezaei Cherati S, Shanmugam S, Pandey K, Khodakovskaya MV (2021) Whole-transcriptome responses to environmental stresses in agricultural crops treated with carbon-based nanomaterials. *ACS Appl Bio Mater* 4(5):4292–4301. <https://doi.org/10.1021/acsabm.1c00108>
- Rodrigues MI, Takeda AA, Bravo JP, Maia IG (2016) The eucalyptus Tonoplast Intrinsic Protein (TIP) gene subfamily: genomic organization, structural features, and expression profiles. *Front Plant Sci* 7: 1810. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01810>
- Rohatgi V, Challagulla NV, Pudake RN (2022) Current status and future prospects of nanoparticles as plant genetic materials carrier. In: *Nano-enabled Agrochemicals in Agriculture*, Eds: M. Ghorbanpour, M. A. Shahid, Academic Press Chapter 23:407–424. <https://doi.org/10.1016/b978-0-323-91009-5.00028-8>
- Scochera F, Zerbetto De Palma G, Canessa Fortuna A, Chevrier J, Toriano R, Soto G, Zeida A, Alleva K (2022) PIP aquaporin pH-sensing is regulated by the length and charge of the C-terminal region. *FEBS J* 289(1):246–261. <https://doi.org/10.1111/febs.16134>
- Shelar A, Nile SH, Singh AV, Rothenstein D, Bill J, Xiao J, Chaskar M, Kai G, Patil R (2023) Recent advances in nano-enabled seed treatment strategies for sustainable agriculture: challenges, risk assessment, and future perspectives. *Nanomicro Lett* 15(1):54. <https://doi.org/10.1007/s40820-023-01025-5>
- Shivaraj SM, Deshmukh RK, Rai R, Bélanger R, Agrawal PK, Dash PK (2017) Genome-wide identification, characterization, and expression profile of aquaporin gene family in flax (*Linum usitatissimum*). *Sci Rep* 7:46137. <https://doi.org/10.1038/srep46137>
- Shivaraj SM, Deshmukh R, Sonah H, Bélanger RR (2019) Identification and characterization of aquaporin genes in *Arachis duranensis* and *Arachis ipaensis* genomes, the diploid progenitors of peanut. *BMC Genomics* 20(1):222. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5606-4>
- Shivaraj SM, Sharma Y, Chaudhary J, Rajora N, Sharma S, Thakral V, Ram H, Sonah H, Singla-Pareek SL, Sharma TR, Deshmukh R (2021) Dynamic role of aquaporin transport system under drought stress in plants. *Environ Exp Botany* 184:104367. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2020.104367>
- Sonah H, Deshmukh RK, Labbé C, Bélanger RR (2017) Analysis of aquaporins in Brassicaceae species reveals

- high-level of conservation and dynamic role against biotic and abiotic stress in canola. *Sci Rep* 7(1): 2771. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-02877-9>
- Song L, Nguyen N, Deshmukh RK, Patil GB, Prince SJ, Valliyodan B, Mutava R, Pike SM, Gassmann W, Nguyen HT (2016) Soybean TIP gene family analysis and characterization of GmTIP1;5 and GmTIP2;5 water transport activity. *Front Plant Sci* 7:1564. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01564>
- Spadola G, Sanna V, Bartoli J, Carcelli M, Pelosi G, Bisceglie F, Restivo FM, Degola F, Rogolino D (2020) Thiosemicarbazone nano-formulation for the control of *Aspergillus flavus*. *Environ Sci Pollut Res Int* 27(16):20125–20135. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-08532-7>
- Subotić A, Jevremović S, Milošević S, Trifunović-Momčilov M, Đurić M, Koruga Đ (2022) Physiological response, oxidative stress assessment and aquaporin genes expression of cherry tomato (*Solanum lycopersicum* L.) exposed to hyper-harmonized fullerene water complex. *Plants* 11(21):2810. <https://doi.org/10.3390/plants11212810>
- Sun X, Chen J, Fan W, Liu S, Kamruzzaman M (2022) Production of reactive oxygen species via nanobubble water improves radish seed water absorption and the expression of aquaporin genes. *Langmuir* 38(38): 11724–11731. <https://doi.org/10.1021/acs.langmuir.2c01860>
- Tanasienko IV, Yemets AI, Finiuk NS, Stoika R, Blume YB (2015) DMAEM-based cationic polymers as novel carriers for DNA delivery into cells. *Cell Biol Int* 39(3):243–245. <https://doi.org/10.1002/cbin.10381>
- Wang L, Zhang C, Wang Y, Wang Y, Yang C, Lu M, Wang C (2018) Tamarix hispida aquaporin ThPIP2;5 confers salt and osmotic stress tolerance to transgenic Tamarix and Arabidopsis. *Environ Exper Botany* 152:158–66. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.05.018>
- Wang Y, Tian J, Wang Z, Li C, Li X (2022) Crop-safe pyraclostrobin-loaded multiwalled carbon nanotube delivery systems: higher fungicidal activity and lower acute toxicity. *ACS Agric Sci Technol* 2(3):534–545. <https://doi.org/10.1021/acsagascitech.1c00293>
- Wang Y, Zhao Z, Liu F, Sun L, Hao F (2020) Versatile roles of aquaporins in plant growth and development. *Int J Mol Sci* 21(24):9485. <https://doi.org/10.3390/ijms21249485>
- Weig A, Deswarte C, Chrispeels MJ (1997) The major intrinsic protein family of Arabidopsis has 23 members that form three distinct groups with functional aquaporins in each group. *Plant Physiol* 114(4):1347–1357. <https://doi.org/10.1104/pp.114.4.1347>
- Zhao L, Wang W, Fu X, Liu A, Cao J, Liu J (2022) Graphene oxide, a novel nanomaterial as soil water retention agent, dramatically enhances drought stress tolerance in soybean plants. *Front Plant Sci* 13: 810905. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.810905>
- Zhao W, Wu Z, Amde M, Zhu G, Wei Y, Zhou P, Zhang Q, Song M, Tan Z, Zhang P, Rui Y, Lynch I (2023) Nanoenabled enhancement of plant tolerance to heat and drought stress on molecular response. *J Agric Food Chem* 71(51):20405–20418. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.3c04838>
- Zhou Q, Hu X (2017) Systemic stress and recovery patterns of rice roots in response to graphene oxide nanosheets. *Environ Sci Technol* 51(4):2022–2030. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b05591>
- Zhou S, Hu W, Deng X, Ma Z, Chen L, Huang C, Wang C, Wang J, He Y, Yang G, He G (2012) Overexpression of the wheat aquaporin gene, TaAQP7, enhances drought tolerance in transgenic tobacco. *PloS One* 7(12):e52439. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052439>
- Zhu YX, Yang L, Liu N, Yang J, Zhou XK, Xia YC, He Y, He YQ, Gong HJ, Ma DF, Yin JL (2019) Genome-wide identification, structure characterization, and expression pattern profiling of aquaporin gene family in cucumber. *BMC Plant Biol* 19(1):345. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1953-1>
- Zulfikar F, Ashraf M (2021) Nanoparticles potentially mediate salt stress tolerance in plants. *Plant Physiol. Biochem* 160:257–268. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.01.028>

Надійшла в редакцію 02.06.2024
Після доопрацювання 18.06.2024
Прийнята до друку 18.09.2024