

Tartu Ülikool

Loodus- ja tehnoloogiateaduskond

Ökoloogia ja Maateaduste Instituut

Botaanika osakond

Angelina Prokofjeva

**Keskkonnafaktorite mõju akvaporinide vahendatud
hüdraulilise juhtivuse regulatsioonile taimedes**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: vanemteadur Priit Kupper

Tartu 2015

Sisukord

Sisukord	2
Sissejuhatus	3
1. Akvaporiinid	4
1.1. Akvaporiinide struktuur	4
1.2. Taimedes esinevad akvaporiinid	4
1.3. Akvaporiinide regulatsioon	5
1.4. Akvaporiinide multifunktsionaalsus	6
1.4.1. Substraatide mitmekesisus	6
1.4.2. Rollid taimede elus	6
2. Vee liikumine taimes	8
2.1. Hüdrauliline juhtivus	8
2.2. Hüdrauliline juhtivus juures (L_p)	9
2.3. Hüdrauliline juhtivus ksüleemis (L_x)	9
2.4. Hüdrauliline juhtivus lehes (K_{leaf})	10
3. Keskkonnafaktorite mõju akvaporiinidele ja hüdraulilisele juhtivusele	11
3.1. Akvaporiinid ja biotilised faktorid	11
3.2. Akvaporiinid ja abiotilised faktorid	11
3.2.1. Valgustingimused	11
3.2.2. Transpiratsiooni nõudlus	14
3.2.2.1. Isohüdrilised ja anisohüdrilised liigid	15
3.2.3. Vee defitsiit (põud)	16
3.2.4. Soolsus ja osmootne stress	17
3.2.5. Madalad temperatuurid	21
3.2.6. Mulla liigniiskus (üleujutus)	22
3.2.7. Teised faktorid	23
Kokkuvõte	26
Summary	27
Tänuavaldused	28
Kasutatud kirjandus	29

Sissejuhatus

Akvaporiinid ehk veekanalid on valgud, mis asuvad erinevate organismide rühmade membraanides. Veekanalite mitmekesisus taimedes on suurim, kuna taimed on sessiilsed organismid ning nemad toetuvad akvaporiinide funktsioneerimisele, et säilitada oma veebilansi erinevates keskkonnatingimustes (Moshelion jt. 2014). Akvaporiinid lasevad vett ja ilma laenguta väikseid molekule raku sisse ja välja. Viimastel aastakümnetel on teadlased intensiivselt uurinud, kuidas keskkonnafaktorid avaldavad oma mõju akvaporiinide poolt vahendatud hüdraulilisele juhtivusele ehk veetranspordivõimele. Akvaporiinide regulatsioonist sõltuvad näiteks taimede veebilanss, põuataluvus ning lehe füsioloogilised protsessid (Kaldenhoff jt. 2008).

Kuna maailma veevarud on vähenemas, siis on see üheks tõsiseks põllumajanduslikuks probleemiks, mis viib taimede saagikuse vähenemiseni. Akvaporiinide tähtsuse uurimist veega seotud protsessides ei saa seetõttu üle hinnata (Moshelion jt. 2014). Perspektiivsed tulevased katsed peavad olema seotud täpsete akvaporiinidele aktivatsiooni või allasuremise mehhanismide ning nendega seotud signaalide väljaselgitamisega. Veeseisundi säilitamise mehhanisme ei ole piisavalt siamaani uuritud (Kaldenhoff jt. 2008). Eeldatavalt on akvaporiini knockout mutatsioon kasulik meetod konkreetse akvaporiini täpse rolli ja lokaliseerimise iseloomustamiseks (Javot ja Maurel 2002). Üheks perspektiiviks on uurida, kuidas akvaporiinid mõjutavad taimede füsioloogiat läbi hüdrauliliste protsesside. Selleks konstrueeritakse sageli transgeenseid taimi, mis üle-ekspressivad veekanaleid (Li jt. 2014).

Käesoleva referatiivse töö eesmärk on anda ülevaade taimedes esinevate akvaporiinide ehitusest, regulatsioonist, talitlusest, nende rollist hüdraulilise juhtivuse mõjutamisel. Töös kirjeldatakse taimede hüdraulikat ning selle iseärasusi. Käsitletakse, kuidas erinevad keskkonnatingimused võivad mõjutada akvaporiine ning nende poolt vahendatud hüdraulilist juhtivust. Käsitletakse nii biootiliste kui ka abiootiliste faktorite (valgus, põud, soolsus jt.) tähtsust akvaporiinide regulatsioonil.

1. Akvaporiniidid

1.1. Akvaporiniide struktuur

Akvaporiin on integraalne membraanivalk, mis kuulub peamiste sisemiste valkude klassi (ingl *major intrinsic proteins, MIP*) ja on omakorda jagatud homoloogilisteks alamgruppideks. Neid on leitud kõikidest peamistest eluvormidest. Nende struktuur koosneb kuuest transmembraanses heeliksist, mis on seotud kolme rakuvälise sõlme ja kahe rakusiseses sõlmega. Aminotermiinaalne ja karboksütermiinaalne jääk paiknevad membraani tsütoplasma poolisel küljel. Tavaliselt on akvaporiniidid esindatud tetrameeridena, mis paiknevad erinevates membraanides. Akvaporiniin poor toimib selektiivselt ja selle tagab kahe filtri olemasolu. Esimseks filtriks on konserveerunud asparigiin–proliin–alaniin (NPA) motiiv, mis paikneb esimeses rakusiseses ning kolmandas rakuvälises sõlmes. B ja E sõlmed on hüdrofoobsed sõlmed, mis tungivad membraanisse ja tekitavad filtri, mis koosneb NPA motiividest. Teiseks filtriks on prootonfilter, mis koosneb aromaatses arginiin regioonist ning limiteerib veeliikumise kiirust (Kaldenhoff jt. 2008; Chaumont ja Tyerman 2014).

1.2. Taimedes esinevad akvaporiniidid

Taimed on sessiilsed organismid, mis tähendab seda, et nad peavad erinevatest ebasoodasatest keskkonnamõjudest efektiivselt üle saama ning kiiresti kohanema. Veebilanssi säilitamine on kriitiliseks eesmärgiks ning põhjuseks, miks akvaporiniidide mitmekesisus taimedes on suurem, kui teistel organismidel. Harilik müürlook (*Arabidopsis thaliana*) omab 35, harilik mais (*Zea mays*) 36, harilik riis (*Oryza sativa*) 33 akvaporiniin järjestust oma genoomis. Akvaporiniin alamperekonnad, mis on esindatud taimedes, on plasmamembraani sisemine valk (PIP), tonoplasti sisemine valk (TIP), noduliin-26-laadne sisemine valk (NIP, NLM) ning väike aluseline sisemine valk (SIP). PIP akvaporiniidid on ekspresseeritud peamiselt rakumembraanis, TIP tonoplastis, NIP plasmamembraanis või endoplasmaatilises retiikulumis ja SIP endoplasmaatilises retiikulumis. On olemas alamperekonnad (GIP ja HIP), mis on esindatud ainult sammaltaimedes. Tudmatu funktsiooniga X sisemine valk (XIP) on esindatud nii taimedes kui ka protistides ja seentes (Li jt. 2014; Moshelion jt. 2014). PIP veekanalid on grupeeritud kaheks alamgrupiks: PIP1 ja PIP2, mis erinevad aminotermiinaalse ja karboksütermiinaalse jäägi pikkuste poolest. Iga alamgrupp on omakorda jagatud isovormideks, näiteks PIP1;1, PIP1;2. PIP1 ja PIP2 näitavad kooperatiivset toimet, see tähendab seda, et veeläbilaskvus on suurem, kui nad

on koekspresseeritud. PIP2 võib seega avaldada mõju PIP1 transpordile või selle inkorporeerimisele membraanisse (Kaldenhoff jt. 2008). Palju akvaporiiine on leitud epidermi ja endodermi rakkudest ning rakkudest, mis ümbritsevad juhtkimpe (Javot ja Maurel 2002).

1.3. Akvaporiiinide regulatsioon

Akvaporiiinide kiire reguleerimine on hädavajalik keskkonnatingimuste muutuste reageerimiseks. Eksisteerib mitu mehhanismi, mis reguleerivad akvaporiiinide toimimist: mehhanismid, mis reguleerivad akvaporiiinide rakusisest lokalisatsiooni (ingl k trafficking), akvaporiiini avanemise ja sulgumise (ingl k gating) mehhanismid ja teised. Fosforüleerimisest võivad sõltuda mõlemad mehhanismid (Pietro jt. 2013; Li jt. 2014). Ko- ja post-translatsioonilised muutused on näiteks akvaporiiinide metüleerimine, glükosüleerimine ja fosforüleerimine.

Akvaporiiini poori avanemine või sulgumine on determineeritud näiteks prootonite ja divalentsete katioonide (näiteks Ca^{2+}) poolt. Akvaporiiini D sõlmel on olemas histidiini jääk, mis reageerib pH muutustele (Li jt. 2014). Ca^{2+} võib inhibeerida veekanalite aktiivsust *in vitro*, ta kinnitub valgu tsütosoolsele küljele ja stabiliseerib selle suletud seisundit. Ca^{2+} -st sõltuv fosforüleerimine töötab vastupidi ehk suurendab veekanalite aktiivsust (Prado ja Maurel 2013).

Põud, soolsus, oksüdatiivne stress ja teised keskkonnatingimused mõjutavad akvaporiiinide fosforüleerimist. Fosforüleerimine akvaporiiinides on fosfaatrühma lisamine kas aminotermiinaalsele või karboksütermiinaalsele jäägile. Fosforüleerimine põhjustab kanali avanemist (Li jt. 2014; Chaumont ja Tyerman 2014).

Akvaporiiinide rakusisene lokalisatsioon sõltub nii teiste akvaporiiinide olemasolust kui ka keskkonnatingimustest. Näiteks, PIP1 akvaporiiinid ei saa jõuda plasmamembraani, kui nad ei moodustunud heterotetrameere koos PIP2 akvaporiiinidega. Soolsus ja oksüdatiivne stress indutseerivad hariliku müürlooga PIP ja TIP veekanalite rakusisese asukoha muutumist. Soolsusest põhjustatud PIP-ide relokalisatsioonis osalevad reaktiivsed hapnikuühendid. Stress kiirendab PIP-ide liikumist rakupinna ja endosoomi vahel. Osmootne stress põhjustab *Mesembryanthemum crystallinum* liigi McTIP1;2 ümberlokalisatsiooni tonoplastist rakusisestesse vesiikulitesse glükosüleerimise abil. Fosforüleerimine mängib oma rolli ka akvaporiiinide lokalisatsioonis (Vera-Estrella jt. 2004; Li jt. 2014).

Deamidatsioon on ka üheks post-translatsiooniliseks nähtuseks. See on amiidrühma vahetamine karboksüülrühma vastu. See esineb hariliku müürlooga juure akvaporiinides. Deamidatsioonist sõltuvad valkude stabiilsus, aktivatsioon ja valkude omavaheline interaktsioon (Pietro jt. 2013).

1.4. Akvaporiinide multifunktsionaalsus

1.4.1. Substraatide mitmekesisus

Funktsionaalne akvaporiinide ekspressioon heteroloogsetes süsteemides näitab, et teatud akvaporiinid lasevad läbi mitte ainult vett, kuid ka teisi aineid, näiteks CO₂. See asjaolu on seotud mesofüllli rakkude CO₂ juhtivusega ning järelkult fotosünteesiga. Tetrameeri keskel paiknev viies poor või lateraalsed poorid tetrameeride vahel võivad vastutada gaasi transpordi eest. Vesi, väikesed ilma laenguta ained, vesinikperoksiid ja lahustatud gaasid (CO₂, NH₃) on ained, mis läbivad akvaporiini, kuid erinev akvaporiini isoform on erineva juhtivusega nende ainete suhtes (Kaldenhoff jt. 2008; Li jt. 2014). Teised substraadid on uurea, glütserool, boorhape B(OH)₃, ränihape Si(OH)₄, arseen ja piimhape (Aroca jt. 2012; Li jt. 2014). Boor mängib olulist rolli taimede kasvus. Akvaporiinid, nagu AtNIP5;1, AtNIP6;1 ja AtNIP7;1 osalevad boorhappe transpordis mullast juurtesse. OsNIP2;1 oli esimene riisitaimest avastatud valk, mis transpordib räni, mille rolliks on kaitse abiootilise ja biootilise stressi eest (Li jt. 2014).

1.4.2. Rollid taimede elus

Akvaporiinid võivad mõjutada fotosünteesi nii otseselt, reguleerides mesofüllli CO₂ juhtivust (g_m) kui ka kaudselt, mõjutades veebilanssi ning õhulõhede tööd. Teatud akvaporiinid on ekspresseeritud sulgrakkudes suures hulgas ning veestressi tingimustes TIP akvaporiinide ekspressioon võib olla suurendatud (Kaldenhoff jt. 2008).

Arvatakse, et TIP3 akvaporiinidel on oma funktsioon seemne arengus. Nende ekspressioon võib olla seotud valkude, oligosahhariidide ja fütiinide säilitamisega seemnete vakuoolides. Geeniuuringud näitasid, et riisi OsPIP1;3 võib osaleda seemne idanemisel (Li jt. 2014).

Akvaporiinid, mis on leitud hübriidpapli (*Populus trichocarpa x deltoides*) juurtest, võivad olla kaasatud kasvuprotsesside regulatsiooni. Nad võivad transportida vett floeemist kasvavasse

juuretippu. Juuretipus on espresseritud palju PtPIP1;4 ja PtTIP2;3 geene (Almeida-Rodriguez jt. 2011).

PIP ja TIP akvaporinid võtavad osa kudede venimiskasvuga seotud protsessidest. PIP, TIP akvaporinid ning nende mRNA on positiivselt seotud embrüo, juurte, hüpokotüüli, generatiivsete organite ja viljade rakkude kasvuga. See viitab, et selleks protsessiks on vaja suurt tonoplasti ja membraani hüdraulilist läbilaskvust (Chaumont ja Tyerman 2014).

Kriitilise tähtsusega on akvaporinide roll taimede veebilanssis, mida tutvustan järgmistes peatükkides.

2. Vee liikumine taimes

Taimedes liigub vesi nii teljesuunaliselt (ksüleemis) kui ka radiaalselt. Radiaalne transport hõlmab endas apoplasti (transport läbi rakukestade fibrillide pooride ning vaheruumide), sümplasti (läbi tsütoplasma ja plasmodesmide) ning transtsellulaarset transporti (läbi membraanide). Kahte viimast transpordi liiki ei ole võimalik teineteisest eristada. Teljesuunalises transpordis osalevad trahheiidid ja trahheed. Väljakujunenud ksüleemi trahheed ei avalda suurt takistust veevoolule, mida saab järeltada Poiseuille'i seadusest. Vee radiaalne liikumise rada juures on suurema takistusega kui vee teljesuunaline liikumine ning on põhjustatud rakkudest, mis on trahheedest väljaspool (Javot ja Maurel 2002).

Mõned protsessid, mis toimuvad taimedes, vajavad suurt veeliikumise kiirust. Sellisteks protsessideks on vee imamine juurtega, rakkude venivuskasv, veetransport kogu taimes, õhulõhede avatuse reguleerimine, lehtede motoorne liikumine, õitsemise ja viljastamise protsessid. Vesi on võimeline difundeerima läbi kaksikmembraani, kuid difundeerunud veekogus ei ole piisav taimede veevarustuseks. Vee liikumise kiirust suurendab akvaporiinide olemasolu. Ksüleemis aga ei ole membraanid vee liikumise takistusteks (Kaldenhoff jt. 2008). Puitunud taimedes võib vee liikumine ksüleemis olla suurema takistusega kavitatsiooni tõttu (Aroca jt. 2012).

2.1. Hüdrauliline juhtivus

Taimede varustus veega sõltub hüdraulilisest juhtivusest, mis on veevoolu takistuse pöördväärtus. Kogu taimede hüdrauliline juhtivus on juurte, ksüleemi ja lehtede hüdrauliliste juhtivuste summa (Kudoyarova jt. 2013).

Hüdraulilise juhtivuse omadused varieeruvad erinevatel taimeliikidel. Näiteks lupiini liikide (*Lupinus sp.*) juurtes vesi liigub peamiselt apoplastis ning juhtivus on suurem membraanide puudumise tõttu võrreldes akvaporiinide poolt vahendatud transpordiga. Kuid transport apoplasti teel ei ole kiiresti muudetav. Veevoo regulatsioon lupiinidel sõltub anatoomilistest ja kasvuga seotud muutustest ning õhulõhede regulatsioonist. Hariliku nisu (*Triticum aestivum*) juurestiku hüdrauliline juhtivus on seevastu kiiresti reguleeritav, kuna vesi liigub peamiselt läbi akvaporiinide (Bramley jt. 2009).

Apoplasti ja sümplasti suhe sõltub liikumapanevatest jõududest (kas hüdrostaatiline või osmootiline) (Javot ja Maurel 2002). Hüdrostaatiline jõud on tekitatud transpiratsiooni voolu poolt, osmootiline – juurerõhu poolt (osmolüütide süntees või lahustatud ainete aktiivne transport) (Aroca jt. 2012). Kui muutuvad transpiratsiooni nõudlus või keskkonnatingimused, siis taimed reguleerivad seda suhet, et muuta juure hüdraulilist juhtivust. Normaalses tingimustes domineerib tavaliselt transport apoplasti teel, veestressi tingimustes aga läbi rakumembraanide kus suurendatakse akvaporinide hulka. Samas, mõnedel liikidel võib hulk ka väheneda (Javot ja Maurel 2002).

2.2. Hüdrauliline juhtivus juures (L_p)

Taimede juurtes liigub vesi nii radiaalselt kui ka teljesuunaliselt. Endodermi rakud on varustatud Caspary joonega, mis isoleerib vett. Et sattuda juure kesksilindrisse, peab vesi sisenema endodermi rakkudesse sümplasti kaudu. Juurte rakkudes on palju akvaporiniid ning nad on olulised juure hüdraulilise juhtivuse moodustamisel (>70%) (Javot ja Maurel 2002). Akvaporiniid on ekspresseeritud näiteks rakkudes, mis on seotud juhtsoonte elementidega ksüleemi parenhüümis, ekso- ja endodermi rakkudes, juure korteksi rakkudes. Need rakud vastutavad vee liikumise eest apoplasti ning sümplasti vahel (Kaldenhoff jt. 2008; Li jt. 2014). Transtsellulaarses transpordis mängivad olulist rolli just PIP veekanalid plasmamembraanis (Javot ja Maurel 2002). Kuid PIP akvaporiniid osalevad hüdraulilises regulatsioonis nii hüdrostaatiliste kui ka osmootiliste jõudude vahendusel ning kogu juure veebilanss on nendest sõltuvuses (Aroca jt. 2012). Juure hüdrauliline juhtivus võib olla positiivselt seotud maapealsete osade suurusega, mida oli näidatud hariliku müürlooga puhul (Li jt. 2014). Veetranspordi võimekus sõltub suuresti ka juurte anatomiast ja morfoloogiast (Aroca jt. 2012).

2.3. Hüdrauliline juhtivus ksüleemis (L_x)

Ksüleemis vesi liigub apoplastselt ning akvaporiniid ei osale selles protsessis, kuid nad võivad reguleerida vee liikumist rakkudes mis ümbritsevad ksüleemi ehk osaleda radiaalses transpordis ja seega mõjutada ksüleemi veeliikumist kaudselt. Akvaporinide suur ekspresseritavuse tase juhtkudede ümbruses osutab nende rollile osaleda veetranspordis ksüleemisoontest lehe mesofüllis rakkudesse. Kreeka päiklipuul (*Juglans regia*) on näidatud, et akvaporinide

ekspressioon tõuseb ksüleemi parenhüümis võimaldamaks kaviteerunud vedelikusammaste parandamist pärast dehüdratatsiooni perioodi. ABA võib olla signaaliks embolismi tingimustes ja mõjutab akvaporiine ning nende kaudu rakkudevahelist radiaalset veeliikumist, aidates õhutühikutega ksüleemitorusid veega täita (Sakr jt. 2003; Kaldenhoff jt. 2008).

2.4. Hüdrauliline juhtivus lehes (K_{leaf})

Veebilanss lehtedes sõltub õhulõhede regulatsioonist ning veetranspordist ksüleemist lehelaba kudedesse. Vesi voolab läbi trahheiidide, siseneb ksüleemi parenhüümi, kimbuümbrise rakkudesse (parenhüümsed rakud veenide ümber), mesofüllli ning lõpuks saabub õhulõhedeni. Lehe hüdrauliline juhtivus iseloomustab lehe veetranspordivõimet ning koondab endas kõiki transporditeid lehes. K_{leaf} on määratletud lehe veevoolu kiiruse ning liikumapaneva jõu (leherootsu ja lehelaba veepotentsiaalide erinevuse) suhtena. Seda sageli normaliseeritakse lehe pinnaühikule. Lehe hüdrauliline juhtivus on varieeruv näitaja ja muutub taime elu jooksul ning sõltub lehe anatoomiast, arengustaadiumist, kasvutingimustest. Lehe panus kogu taime takistusele on umbes üks kolmandik kogu taime hüdraulilisest takistusest. Lehe hüdraulika on seotud akvaporiinide olemasoluga. Akvaporiinide (AQP) panus hüdraulilise juhtivuse moodustamisele lehtedes on umbes 25%. AQP-d on suures koguses ekspresseeritud juhtsoonte kimpudes millest saab järeldada, et nad vahendavad vee transporti lehe ksüleemi juhteteedest mesofüllli. Mõnede taimede kimbuümbrise rakud näitavad PIP ja TIP akvaporiinide ohtrat ekspressiooni. Kaasaegne teadustöö pöörab palju tähelepanu sellele, kuidas erinevad keskkonnatingimused mõjutavad akvaporiine ning lehe hüdraulilist juhtivust (Prado ja Maurel 2013; Li jt. 2014).

3. Keskkonnafaktorite mõju akvaporiiinidele ja hüdraulilisele juhtivusele

3.1. Akvaporiiinid ja biotilised faktorid

Ameerika haava (*Populus tremuloides*) lehtede defoliatsiooni võivad põhjustada nii biotilised (näiteks putukas *Malacosoma disstria*) kui ka abiotilised tegurid (Churchill jt. 1964). Lehtede eemaldamine stimuleerib muutusi juure ja lehe hüdraulilises juhtivuses. Need nähtused on vastastikusel seoses juurte ja lehtede akvaporiiinide geenide ekspressiooniga. Osaline ja täielik lehtede defoliatsioon vähendab veenõudlust. Juure hüdrauliline juhtivus ja juurte PIP1;2 ekspressioon vähenevad. Lp_r langus polnud põhjustatud maapealsetes organites tekkinud keemilistest ühenditest kuna puude rõngastamine (floemitranspordi katkestamise kaudu) ei võimaldanud langust ennetada. Osaline lehtede eemaldamine suurendab järele jäänud lehelabade hüdraulilist juhtivust, mis omakorda suurendab transpiratsiooni nendes 100% võrra. PIP2;4 ekspressioon lehes suureneb viie- kuni kümnekordselt sõltuvalt defoliatsiooni ulatusest (Liu, Equiza jt. 2014). Ka mükoriisa võib mõjutada taimsete akvaporiiinide ekspresseerivust. GmNOD26 on akvaporiiin, mis suurendab ammooniumi assimilatsiooni N₂ fikseerivates juurenoodulites (Li jt. 2014).

3.2. Akvaporiiinid ja abiotilised faktorid

Taimed on sunnitud reageerima paljudele abiootilistele tingimustele. Need vastused on väga keerulised ning varieeruvad liigiti; vastused võivad olla transkriptsiooni või post-translatsiooni tasandil. Nende vastuste uurimine on suur väljakutse. Kahjulikud keskkonnatingimused põhjustavad kudede dehüdratatsiooni, mis on omakorda kasvu ja fotosünteesi vähenemise, hormoonide kontsentratsiooni kõikumise ning reaktiivsete hapnikuühendite akumulatsioonide põhjuseks. Tavaliselt on üheks vastuseks dehüdratatsioonile õhulõhede sulgumine, kuid mõnikord on efektiivsem suurendada veeimamist juurte poolt (Aroca jt. 2012).

3.2.1. Valgustingimused

Valgusel on kriitiline mõju taime funktsioonidele ja morfoloogiale. Näiteks varjus kasvavate puude ksüleem on kavitatsiooni suhtes tundlikum ja väiksema hüdraulilise juhtivusega (Hacke

2014). Tavaliselt kaasneb valguse intensiivsuse kasvuga lehe hüdraulilise juhtivuse kasv, kuid reaktsioonid võivad liigiti varieeruda (Kaldenhoff jt. 2008).

Näiteks, kreeka pähklipuu lehtede hüdrauliline juhtivus suureneb valguse käes (õhulõhede juhtivuse mõju selles uuringus oli välistatud). Pimeduses oli lehtede hüdrauliline juhtivus madal, kuid suurenes 400% valguse käes. Intensiivse valguse käes liigub vesi lehtedes transtsellulaarselt, sest JrPIP2;1 ja JrPIP2;2 ekspresseeritavuse tase suureneb. Kogu taime kõrge hüdraulilise juhtivuse tõttu muutub lehe veepotentsiaal vähem negatiivseks, mille tagajärjel suureneb lehe õhulõhede juhtivus ning netoassimilatsiooni kiirus (Cochard jt. 2007).

Hariliku müürlooga lehekodariku hüdrauliline juhtivus varieerub ööpäeva jooksul ning on kõige suurem öösel. Lehekodariku veetranspordis osalevad pimedal ajal PIP1;2, PIP2;1 ja PIP2;6. Nad on ekspresseeritud kimbuümbrise ja juhtsoonte parenhüümi rakkudes. Uuringust selgus, et kogu lehekodariku hüdrauliline juhtivus ning öine kasv sõltuvad akvaporiniidest, mis paiknevad ksüleemi parenhüümi rakkudes. PIP2;1 akvaporiniil oli suurim panus lehekodariku hüdraulilisse juhtivusse. Kvantitatiivsed proteoomsed analüüsid näitavad, et pimeduses toimub PIP2;1 fosforüleerimine ehk seda reguleeritakse posttranslatsiooniliselt (Prado jt. 2013).

Lopez jt. (2013) uurisid, kuidas muutub *Populus trichocarpa* ja musta papli (*Populus nigra*) lehe hüdrauliline juhtivus intensiivses valguses ning kui vesi ei ole limiteerivaks teguriks. Katses täheldati, et kahe papli klooni lehe hüdrauliline juhtivus suurenes hommikul (6:00-12:00 h); *P. trichocarpa* keskmine lehe hüdraulilise juhtivuse suurenemine oli 107,9% ning mustal paplil 120,9%. Tulemused näitavad, et PIP1 ja PIP2 akvaporiniidid on seotud kõrgema lehe hüdraulilise juhtivusega intensiivsetes valgustingimustes mõlemal liigil. Kella 12:00'st hakkas lehe hüdrauliline juhtivus vähenema. Samuti uuriti PIP ekspressiooni kontrollrühmal ja katserühmal, mida peeti hommikul pimeduse tingimustes, et uurida, kas AQP ekspressioon on indutseeritud valguse poolt või tsirkaadsete rütmide poolt. Hommikune AQP ekspressioon oli nendel rühmadel erinev. Näiteks, kontrollrühmas ekspresseeriti PIP1;1 ja PIP1;3 akvaporiniidid valguse käes tugevasti. Kontrollrühma PIP1;4 ekspressioon oli inhibeeritud, kuid PIP2;1, PIP2;3, PIP2;4 ja PIP2;6 ekspressioon oli suurenenud, mis tähendab, et see sõltus valgusest. Mõnedel akvaporiniididel (PIP2;5, PIP2;8, PIP2;10) oli tsirkaadne regulatsioon, kuna mõlemas rühmas oli nende ekspressioon sama. Selgus, et PIP2;9 on pimeduse poolt indutseeritud isovorm. See uuring näitas, et mõnede akvaporiniidide esinemine on tsirkaadse rütmi kontrolli all, kuid teised on ekspresseeritud ainult valgustingimustes.

Voicu jt. (2009) analüüsisid, kuidas muutub suureviljase tamme (*Quercus macrocarpa*) AQP geenide ekspressioon erinevates valgustingimustes. See on arvatavasti esimene katse, kus uurimise all olid välitingimustest pärit puud. On teada, et selle liigi lehtede hüdrauliline juhtivus suureneb märgatavalt peale 30 minutit valgusele eksponeerimist. Uuriti neli akvaporiiini geeni ning nende seost lehelaba hüdraulilise juhtivusega, kuid selgus, et nende geenide transkriptsiooni produktide hulk ei olnud seotud hüdraulilise juhtivuse kasvuga valgustingimustes. Oletati, et põhjuseks võisid olla teised akvaporiiinid, mida selles uuringus ei käsitletud ja mis vastutasid muutuste eest. Ei saa välistada seda, et uuritud akvaporiiine reguleeritakse posttranslatsiooniliselt, või seda, et selline vastus on liigispetsiifiline. Selles uuringus täheldati lehtede eritiste mõningat hapestumist valguse käes. Intensiivne valgus võib põhjustada prootonite väljapumpamist tsütosoolist ning AQP aktivatsiooni, mille tõttu võib suurened hüdrauliline juhtivus. Akvaporiiinide aktiivsus võib olla alla surutud väga intensiivse valguse käes *in situ* tingimustes ja hüdrauliline juhtivus võib olla vähendatud kõrge transpiratsiooni tõttu. Ühe akvaporiiini (QmPIP2;1) ekspressiooni tase siiski varieerus *in situ* valguse erinevate intensiivsustasemetega juures.

Baaziz jt. (2012) uurimistöö eesmärgiks oli teada saada, kuidas valgus, lehe hüdrauliline juhtivus ja akvaporiiinide transkriptsioon on omavahel seotud viiel puuliigil. Uurimisobjektideks olid kreeka pähklipuu, harilik pöök (*Fagus sylvatica*), harilik tamm (*Quercus robur*), hõberemmelgas (*Salix alba*) ja harilik haab (*Populus tremula*). Teadlased leidsid, et valgus intensiivselt stimuleeris hüdraulilist juhtivust hariliku tamme, hariliku pöögi ja kreeka pähklipuu lehtedes, kuid väiksemas ulatuses hariliku haava lehtedes. Hariliku haava K_{leaf} suurenemine oli akvaporiiinidest sõltumatu. Kreeka pähklipuu ja hariliku pöögi K_{leaf} maksmaalse näitajate varieeruvuse põhjus on tundmatu, kuid oletatakse, et selle põhjuseks võivad olla soonte arhitektuur ning ksüleemi ja ksüleemiväliste teede osakaal lehes. Uuringu põhjal võib järeldada, et kreeka pähklipuu valgusest indutseeritud hüdrauliline juhtivus on seotud erinevate PIP1 ja PIP2 veekanaliite geenide suurenenud ekspressiooniga. Valguse mõju oli tugevam selle puu PIP2 akvaporiiinidele. Leiti seos suurenenud lehe hüdraulilise juhtivuse ja PIP1 ekspressiooni vahel harilikul pöögil ja harilikul tammel. Järeldati ka, et mitte kõikidel puuliikidel ei mõjuta akvaporiiinid lehe hüdraulilist juhtivust. Ilmnes huvitav asjaolu, et teatud kreeka pähklipuu PIP akvaporiiinide geenide ekspressioon ja seetõttu ka hüdrauliline juhtivus sõltuvad sinise valguse olemasolust.

PIP isovormide ööpäevast varjeerumist on täheldatud ka hariliku maisi juurte puhul. Teatud ZmPIP1 ja ZmPIP2 veekanalid põhjustavad suurenenud juurte rakkude vee läbilaskvust päeva jooksul. Suur AQP valkude hulk korreleerus juurerakkude suurema hüdraulilise juhtivusega, samas kui öinel väike AQP hulk korreleerus väiksema hüdraulilise juhtivusega (Hachez jt. 2012).

Samas on olemas uuring, mis näitab, et suur kiirgustihedus suurendab õhulõhede juhtivust ja põhjustab 2-3-kordset kimbuümbrise rakkude hüdraulilise juhtivuse langust nii transgeensel väärstubakal (*Nicotiana tabacum*), mis üle-ekspresseerib PIP2;5 kui ka metsiktüüpi taimedel. Akvaporiniinide poolt vahendatud veetransport lehes oli inhibeeritud suure kiirgustiheduse tõttu. Uuritud akvaporiniinid (PIP1;4 ja PIP 2;5) tõenäoliselt ei oma tähtsust väärstubaka lehtede hüdraulika regulatsioonis, kuna nii transgeensetel taimedel kui ka metsiktüüpi taimedel olid samad kimbuümbrise rakkude hüdraulilise juhtivuse näitajad nii madala ja kõrgema kiirgustiheduse tingimustes (Lee jt. 2009).

Eelmainitud uuringute põhjal saab järeldada, et taimed võivad reageerida erinevatele valguse intensiivsuse tasemetele mitte ainult morfoloogiliste muutuste kaudu, kuid ka reguleerides lehe ja juure hüdraulilist juhtivust. Uuringud, mis keskenduvad valguse mõjule, võivad tulevikus iseloomustada, kuidas toimub signaalide ülekanne juurte ja võrsete vahel.

3.2.2. Transpiratsiooni nõudlus

Valgus võib põhjustada kiireid muutusi transpiratsiooni nõudluses. Kui veekaotus on küllaltki suur, siis juure hüdraulilise juhtivuse maksimeerimine võib aidata säilitada õhulõhesid avatuna, mis takistaks ka ksüleemi kavitatsiooni (Hill jt. 2004).

Hübriidpapli (*Populus trichocarpa x deltoides*) isendid, mis olid 1 kuu jooksul kasvatatud erinevates valgustingimustes, ei erinenud oma juurte hüdrauliliste juhtivuste poolest. Siiski tõi kohanemine erinevate valgustasemetega endaga kaasa muutusi morfoloogias. Kui sama liigi isendid olid teises katses kasvatatud 1 kuu jooksul varjustatult ning seejärel eksponeeritud valgusele, siis nende juurte hüdrauliline juhtivus kasvas rohkem kui kolmekordselt, võrreldes nende taimedega, mis jäid pimedusse. Intensiivne valgus ja evaporatsiooni nõudlus vähendavad juurte veepotentsiaali. Lühiajalised muutused olid 15 AQP geenide ekspressiooni tõusu, kuid mitte morfoloogiliste muutuste, põhjusteks. Suurenenud aktiivsus oli täheldatud näiteks PtPIP1;2, PtPIP2;3, PtTIP2;3, PtSIP1;4 geenidel (Almeida-Rodriguez jt. 2011).

Laur ja Hacke (2013) läksid oma katsega veelgi edasi. Nad asusid uurima, kas muutused hübriidpapi veekanalite ekspressioonis on põhjustatud valgusest *per se* või suhtelise niiskuse langusest valguse pideva juuresolekul. Nende järeldus oli see, et valgusetaseme tõstmine ei ole vajalik juurte veevoolu ja PIP geenide indutseerimiseks ning nende mõjutamiseks piisab muutustest suhtelises niiskuses. Kuidas juured tajuvad maapealseid muutusi, ja seetõttu reguleerivad AQP, ei ole praeguseks täpselt teada. Samuti järeldati, et PIP1 akvaporiinid on keskse rolliga juure veevoolu tõstmises (moodustavad kolm neljandikku kogu transkriptidest) ja reageerivad transpiratsiooni nõudlusele.

Uurijad Jaapanist püstitasid hüpoteesi, et ööpäevased kõikumised juure hüdraulilises juhtivuses on vallandatud transpiratsiooni nõudluse poolt. Nende katses pimeduse pikendamine ei saanud hariliku riisi juurte veetranspordis osalevate AQP-de ekspressiooni kiiresti indutseerida, mis tähendas seda, et hariliku riisi AQP-de regulatsioonis tsirkaadne rütm ei töötanud. PIP ekspressiooni peaks aktiveerima valgus või mingi valgusega seotud tegur, mida tajub võrse. Nende katse järgi valgus ei aktiveerinud AQP-de ekspressiooni kõrge niiskuse käes. Järeldati, et peamiseks vajalikuks signaaliks on just transpiratsiooni nõudlus, mis tekib valguse käes. Transpiratsiooni nõudlus indutseerib juure spetsiifiliste AQP-de (näiteks OsPIP2;4 ja OsPIP2;5) mRNA ja valkude sünteesi, et hoida juure hüdraulilise juhtivuse näitajad kõrged (Sakurai-Ishikawa jt. 2011).

3.2.2.1. Isohüdrilised ja anisohüdrilised liigid

Anisohüdrilised (ingl k anisohydric) on taimed, mis suure transpiratsiooni nõudluse korral ei sulge oma õhulõhesid. Selle strateegia eeliseks on jätkuv CO₂ netoassimileerimine ning sellega kaasnev kasv. Lühiajalise stressi korral on see strateegia eelistatavam, kuid pikaajalise stressi tingimustes see on üsna riskantne hüdraulilise süsteemi ulatusliku kahjustumise tõttu.

Isohüdrilised (ingl k isohydric) taimed vähendavad veestressi ilmnemisel oma õhulõhede juhtivust ja transpiratsiooni ning fotosüntees väheneb lineaarselt. Pikaajaliste stressi korral nende hüdrauliline süsteem on veel korras ning fotosünteesi-aparaat jätkab töötamist, samal ajal kui anisohüdrilised liigid on juba põua tõttu hukkunud. Isohüdriline strateegia on seotud interaktsiooniga hüdrauliliste ja keemiliste (näiteks ABA, mis suleb õhulõhed) signaalide vahel (Moshelion jt. 2014).

Isohüdriline hariliku tomati (*Solanum lycopersicum*) M82 sort oli transformeeritud, et üle-ekspresserida SITIP2;2. Põua korral oli sellistel taimedel transpiratsioon intesiivsem ja kestis kauem kui kontrolltaimedel, mis tähendas seda, et nad muutsid oma isohüdrilise strateegia anisohüdriliseks. Transgeenne taim näitas lõpuks suuremat saagikust kui kontrollrühm nii põua kui ka normaaltingumustes (Sade jt. 2009).

Eelöeldust järeldub, et akvaporinid mängivad rolli nende kahe strateegia ümber vahetamisel. Samuti võivad nad osaleda keemiliste signaalide transduktsioonis hüdraulilisteks (Moshelion jt. 2014).

3.2.3. Vee defitsiit (põud)

Põua tingimused on põhjustatud osmootse stressi, soolsuse, madala atmosfääri niiskuse või vee puuduse poolt. Tavaliselt toimub õhulõhede sulgumine, mis on indutseeritud keemiliste, (näiteks ABA), elektriliste või hüdrauliliste signaalide (näiteks kavitatsioon) poolt. Akvaporinid võivad olla kaasatud sellistesse protsessidesse. Erinevad akvaporinid on ekspresseeritud sõltuvalt erinevatest tingimustest; erinevatel isovormidel on erinev roll ning seetõttu nende ekspressiooni aktiveerimine või inhibeerimine sõltub veepuuduse intensiivsusest, uuringu läbiviimise ajast ning taime varieteedist – kas see on adapteerunud põuale või mitte (Kaldenhoff jt. 2008). Isegi erinevates individuaalsetes uuringutes mõnede PIP akvaporinide ekspressioon on suurendatud, teiste PIP akvaporinide ekspressioon - vähendatud või muutumatu. PIP akvaporinide ja hüdraulilise juhtivuse vahel ei olnud mõnikord sõltuvust leitud – akvaporinide hulk suureneb, aga hüdrauliline juhtivus väheneb. Arvatakse, et sellisel juhul toimub plasmamembraani sissesopistumine. TIP akvaporinid osalevad ka juure veebilassi regulatsioonis. Näiteks, TIP akvaporinid suurendavad vakuoli veeläbilaskvust, mis tagab juureraku pikenemise ning seeläbi on suuremad juured võimelised paremini mullast vett otsima (Aroca jt. 2012). Õhulõhede sulgumine, vähenenud mesofüllilise CO₂ juhtivus ja vähenenud fotosünteesi produktide transport põhjustavad fotosünteesi vähendamist ning sellel juhul taime produktiivsus väheneb. Akvaporinid osalevad veebilansi säilitamisel (Kaldenhoff jt. 2008; Martinez-Ballesta ja Carvajal 2014).

Veestressi varajases staadiumis juurte hüdraulilist juhtivust suurendatakse (näiteks harilikul maisil) eeldatavalt ABA kaudu, hiljem seda vähendatakse (Hose jt. 2000; Javot ja Maurel 2002). Teistel liikidel alguses staadiumis tavaliselt hüdrauliline juhtivus langeb, et vältida vee liikumist

juurest mulda mulla väheneva veepotentsiaali tõttu (Aroca jt. 2012). On vaja läbi viia rohkem uuringuid knockout akvaporinidega, et teha kindlaks nende täpne tähtsus põua tagajärgedest ülesaamisel (Kaldenhoff jt. 2008).

Näiteks, põud põhjustas hariliku viinapuu (*Vitis vinifera*) lehe hüdraulilise juhtivuse langust 30% võrra. Spekuleeritakse, et veestressi varajases staadiumis domineerivad ühed akvaporinid, aga põuast taastumisel voolab vesi teiste akvaporinide kaudu. On näidatud, et VvTIP2;1 ja VvPIP2;1 ekspressioon on positiivselt seotud lehe hüdraulilise juhtivusega (Pou jt. 2013).

Secchi ja Zwieniecki (2013) konstrueerisid *Populus tremula x alba* transgeenseid liine, millel puudus PIP1 akvaporin. Liinide kasvatamine ilma stressita ei põhjusta nendel morfoloogilisi või füsioloogilisi kõrvalekaldeid. See tähendab, et PIP1 akvaporinidel pole tähtsat rolli, kui taimed ei kannata stressi all. Kuid tuvastati, et transgeensete taimede lehe hüdrauliline takistus suurenes 27% võrra, mis osutab sellele, et PIP1 funktsioon on seotud vee transpordiga ning saab oletada, et nad võivad funktsioneerida just veestressi tingimustes. Põua tingimustes PIP1 akvaporinid osalevad varre hüdraulika ja õhulõhede juhtivuse modifitseerimises. Nad aitavad paremini põuastressist üle saada.

Ilmselt *Populus tremula x alba* PIP1 akvaporinid töötavad kavitatsiooni vastu. Transgeensed liinid inaktiveeritud PIP1 akvaporinidega olid altimad embolite moodustumisele ksüleemis, nende õhulõhede juhtivuse regulatsioon oli häiritud. Niisugused liinid kaotavad rohkem vett, kuna õhulõhed sulguvad neil viivitusega. Samuti suurendab PIP1 akvaporinide geenide ekspressioon ksüleemiteede veega täitmise kiirust (Secchi ja Zwieniecki 2014).

Põud põhjustab hariliku riisi (sordid IR64 ja Dular) akvaporinide ekspressiooni allasurumist. Keskpäeval oli juurte AQP-de ekspressioon põua käes kahel sordil sarnane, kuid lehtedes oli IR64 AQP-de ekspressioon 2 korda suurem, kui Dulari lehtedes, mis viitab sortide geneetilisele varieeruvusele. Vaadeldavad akvaporinid olid OsPIP1;1, OsPIP1;3, OsPIP2;3 ja OsPIP2;7. Mustrid akvaporinide ekspressioonis peegeldavad mustreid hüdraulilises juhtivuses, ehkki teised tegurid võivad seda asjaolu komplitseerida (Henry jt. 2012).

3.2.4. Soolsus ja osmootne stress

Soolsus põhjustab ionset ja veestressi. Vee imamine juurte poolt tavaliselt väheneb kui taim kannatab soolusest tingitud stressi all. See võib olla indutseeritud osmootse või toksilise mõju

tõttu. Paljudest uuringutest nähtub, et hüdrauliline juhtivus langeb. Varajases staadiumis akvaporiini konformatsioon muutub negatiivsete rõhkude tõttu. Tekib osmootiline šokk. Naatriumi ioonid võivad ka omada tähtsust akvaporiinide funktsioneerimise mõjutamisel. Kui mulla osmootiline potentsiaal on madalam kui juurtes võib see põhjustada vee liikumist juurtest mulda - hüdraulilise juhtivuse vähendamine võiks seda protsessi takistada. Hüdraulilise juhtivuse langus on seotud PIP geenide deaktivatsiooniga või PIP akvaporiinidega plasmamembraani internalisatsiooniga. Hilisemas staadiumis hüdrauliline juhtivus taastub täiesti või osaliselt. Suberiini kogus juurte ekso- ja endodermi rakkudes suureneb, seega vee liikumine apoplastis väheneb. PIP akvaporiinid hakkavad akumuleeruma ning sümplastne või transtsellulaarne transport intensiivistuvad. Soolsuse tõttu tekivad reaktiivsed hapniku ühendid ning hüdrauliline juhtivus saab taastuda ainult siis, kui need ühendid on eemaldatud. Mõned uuringud näitavad, et mõned taimeliigid ei vähenda oma hüdraulilist juhtivust seoses soolsuse suurenemisega (Aroca jt. 2012).

Uuring hariliku maisi juurte esikoore rakkudega näitas, et soolsus vähendab veeläbilaskvust minutite jooksul ning see toimub mitte ioonse, vaid pigem osmootse efekti tõttu. Mitteelektrolüütsed osmolüüdid nagu sorbitool ja mannitool avaldavad sama mõju. ABA ei võimalda silmapilkselt leevendada soolsusest põhjustatud stressi, kuid kui selle toime on pikaajaline, siis ABA mõjutab akvaporiine ja parandab raku turgorit (Wan 2010). Soolsusest põhjustatud stress või muutused toitainete kogustes võivad kutsuda muutusi hüdraulilises juhtivuses esile vähem kui ühe tunni jooksul. Akvaporiinide geenide transkriptsiooni regulatsioon toimub isegi kiiremini (Javot ja Maurel 2002).

Seni pole akvaporiinide täpset rolli põua ning kõrgeenenud soolsuse tingimustes detailselt uuritud. Kõige rohkem huvi pakuvad uuringud taimedega, mis toidavad inimpopulatsiooni ning mille saagikuse kogus ja kvaliteet sõltuvad abiootilistest teguritest. Olulise tähtsusega on uuringud, mis näitavad, et mingi teatud akvaporiini üle-ekspressioon transgeensetes taimedes aitab neil paremini vastu panna negatiivsete keskkonnateguritele. Näiteks, viigibanaani (*Musa acuminata*) MaPIP1;1 omab nähtavasti selliseid funktsioone. See akvaporiin osaleb taime vastuses põuale ja soolastressile. Transgeensed hariliku müürlooga taimed, mis üle-ekspressivad MaPIP1;1, on tolerantsemad põuale ja soolastressile kui metsiktüübid. Selle põhjuseks on selle akvaporiini võime vähendada membraankahjustusi, mis on tingitud erinevatest reaktiivsetest hapnikuühenditest; samuti suurendada tsütosooli K^+/Na^+ suhet.

Samuti geenide ekspressioon, mida aktiveerib ABA, on vähendatud transgeensetes taimedes. Need geenid põhjustavad kahjustusi, mis on indutseeritud põua poolt (Xu jt. 2014).

On uuritud, kuidas hariliku kurgi (*Cucumis sativus*) noored võsud reageerivad osmootsele ja soolastressile. Selleks kasutati PEG (polüetüleenglükool) või NaCl. Kahe tunni jooksul taimede hüdrauliline juhtivus vähenes nii organi tasemel (leht ja juur) kui ka rakutasandil. Juure CsPIP akvaporiiinide ekspressioonis muutusi ei täheldatud, mis viitab sellele, et muutused on põhjustatud AQP aktiivsuse poolt. On võimalik, et akvaporiiinid reageerisid osmootsele šokile. Lehtedes oli CsPIP1;1, CsPIP2;1 ja CsPIP2;3 ekspressioon suurenenud ning CsPIP1;2 ja CsPIP2;4 vähenenud kahe tunni jooksul PEG ja NaCl indutseerimise tõttu, kuid traskriptide hulk ja valkude hulk ei ole sageli omavahel seotud. 24 tunni jooksul oli lehtede hüdrauliline juhtivus veelgi vähenenud, kui kasutati PEG või NaCl. Juurtes 24-tunnine PEG samuti inhibeeris seda, kuid 24-tunnine NaCl põhjustas juurte veetranspordi taastumist CsPIP geenide suurenenud ekspressiooni tõttu. Taimed reguleerivad CsPIP akvaporiiinide tööd, kuid mehhanismid on erinevad osmootse ja soolsuse stressi puhul ning sõltuvad ka stressi kestvusest ja taime organist (Qian jt. 2014).

Zhou jt. (2014) katsed näitasid, et karvase sojaoa (*Glycine max*) GmPIP1;6 vastutab soolsuse vastase tolerantsuse kujunemise eest nii lehtedes kui ka juurtes. Selle akvaporiiini üleekspressioon põhjustab taime intensiivset kasvu ja saagikuse suurenemist normaalsetes välitingimustes. Metsiktaimede juurte hüdrauliline juhtivus vähenes 50% võrra NaCl lisamise tõttu. Transgeensed taimed olid võimelised sellist tulemust vältima. Nad säilitasid oma võimet imada vett, intensiivselt fotosünteesida ja Na⁺ eksportida. Need tulemused viitavad, et konkreetsed transgeensed sojaoa taimed on soolsuse suhtes tolerantsemad kui metsiktaimed.

Eksperimendid hariliku odraga (*Hordeum vulgare*) on näidanud, et juurtes HvPIP2 akvaporiiinide aktiivsus sõltub fosforüleerimisest ning et soolsus ja osmootne stress (kasutati sorbitooli) on juurte hüdraulilise juhtivuse languse põhjuseks. Akvaporiiinide fosforüleerimise inhibeerimist saab näidata staurosporiini (kinaasi inhibitor) abil. HvPIP2 kanalid sünteesitakse valdavalt juure epidermis ja kesksilindri rakkudes, HvPIP1 – kesksilindri rakkudes. Hüdraulilise juhtivuse vähendamise mehhanism on tõenäoliselt tekkinud taime kaitsmiseks ja stressi talumiseks ning vee imamine on vähendatud ja kasv on aeglustunud (Horie jt. 2011).

Sutka jt. (2011) märkisid oma töös, et hariliku müürlooga juure hüdraulilise juhtivuse liigisisene varieeruvus võib olla kahekordne. Vastus soolsusest põhjustatud stressile varieerub ka liigi

siseselt. Soolsus vähendas juure hüdraulilist juhtivust peaaegu kõikides selles uuringus testitud varieteetidel. Hüdraulilise juhtivuse vähenemine võib takistada soolade passiivset levimist kudede vahel (Maurel jt. 2010). Varieteet Mr-0 juure hüdrauliline juhtivus ei olnud mõjutatud soolastressist, kuid tema AQP geenide ekspressioon oli samasugune nagu teistel varieteetidel. Eeldatakse, et Mr-0 akvaporiniinidel puudub reaktsioon soolasele just post-translatsiooniliste nähtuste tõttu (Sutka jt. 2011).

Harilik aeduba (*Phaseolus vulgaris*) oli võimeline jagu saama lühiaalisest mõõdukast NaCl stressist (30 mM), mis põhjustas juure hüdraulilise juhtivuse langust esimesel ja kolmandal päeval pärast soola kontsentratsiooni tõstmist. Fruktoosi akumulatsioon juurtes ja PIP2 akvaporiniinide ümberpaigaldus korteksi rakkudes aitasid veebilansi säilitada. Siiski, pikaajalise soolastressi tõttu hariliku aedoa kasv aeglustus, kuna ksüleemimahlas oli suur soolaioonide kontsentratsioon (Calvo-Polanco jt. 2014).

Teadlased konstrueerisid transgeense hariliku tomati, mis ekspresseeris väärastubaka NtAQP1 veekanalit, et uurida selle funktsiooni normaalsetes ja soolastressi tingimustes. Kui soola oli lisatud kontrolltaimedele, siis nende juure hüdrauliline juhtivus vähenes kolmekordselt, aga TOM-NtAQP1 taimedel see vähenes ainult 40% võrra. Järeldati, et NtAQP1 aitab taimedel mõõduka soolastressiga toime tulla. Suuremad L_p näitajad stimuleerivad transpiratsiooni ning koos CO₂ assimilatsiooniga parandab see taime saagikust (Sade jt. 2010).

Liu, Yin jt. (2014) analüüsisid, kuidas räni mõjutab hariliku sorgo (*Sorghum bicolor*) akvaporiniine ning seeläbi taime hüdraulilist juhtivust. On teada, et räni leevendab veepuudusest tekitatud stressi ning uuriti, kas see võiks aidata taimi, mis kannatvad osmootse stressi (PEG) all. Räni mõjutas harilikku sorgot nii, et tema transpiratsiooni kiirus oli suurem kui räniga mittetöödeldud isenditel. Suhteline veesisaldus ei vähenenud ning seetõttu võivad räni kaitseomadused olla seotud suurenenud mullavee omastamise või transpordiga. Selgus, et räni lisamine leevendas hariliku sorgo kuivmassi vähenemist lühiajalises osmootse stressi tingimustes. Veepuudus vähendas fotosünteesi intensiivsust, kuid taimedel, millele oli lisatud räni, ei vähenenud see nii drastiliselt. Ka taimede juure hüdrauliline juhtivus vähenes kiiremini räniga mittetöödeldud taimedel. Räniga töödeldud ja mittetöödeldud taimede juurestiku pind ja anatoomilised omadused ei erinenud, mis tähendab seda, et räni neid ei mõjuta. Oletati, et akvaporiniinid võiksid parandada vee omastamist juurte poolt (mõjutades transmembraanset transporti). Räni suurendas juurtes SbPIP geenide ekspressiooni 2 kuni 4 korda. Suuremad

hüdraulilise juhtivuse näitajad on tähtsad vee omastamise ja fotosünteesi jaoks ning seetõttu on räni oluline element taimede osmootse stressi vastase vastupanu kujunemisel.

Hariliku maisi juure esikoore rakkude hüdrauliline juhtivus suurenes kolm korda 2 tundi pärast PEG lisamist. Sellega kaasnes AQP transkriptide hulga suurenemine. Eeldatavasti oli see rakkude reaktsioon stressile, mitte juurte veeimamise parandamise moodus, sest muutusi kogu juurestiku hüdraulilises juhtivuses ei täheldatud (Hachez jt. 2012).

3.2.5. Madalad temperatuurid

Madalad temperatuurid (0 °C kuni 15 °C) on tundlikele taimedele lehtede dehüdratatsiooni üheks põhjuseks. Kui veeauru rõhu erinevus lehe sisemuse ja atmosfääri vahel (VPD) madalatel temperatuuridel kahaneb ning transpiratsiooni kiirus väheneb, siis tolerantsemad liigid sulguvad oma õhulõhed kiiremini kui tundlikumad liigid. Madalatel temperatuuridel on juurtega vee imamine aeglustunud, sest VPD väheneb ja vee viskoossus suureneb. Juure hüdraulilise juhtivuse langust seletatakse ka akvaporiinide funktsioneerimise peatumisega (Aroca jt. 2001; Aroca jt. 2003; Bloom jt. 2004; Aroca jt. 2012). Näiteks, Murai-Hatano jt. (2008) näitasid, et hariliku riisi akvaporiinide hulk ei vähenenud ja püstitasid hüpoteesi, et akvaporiini ava lihtsalt suletakse. Selle üheks põhjuseks võib olla tsütosooli pH langus. Tolerantsemad liigid saavad oma hüdraulilise juhtivuse taastada mõne päeva jooksul pärast madalatele temperatuuridele eksponeerimist, kuid ainuüksi PIP akvaporiinide akumulatsioonist selleks ei piisa - tolerantsemad liigid peavad omama efektiivsemaid mehhanisme, et kaitsta oma plasmamembraane kahjustuste eest. Hüdraulilisele juhtivusele võivad avaldada oma mõju ka suberiini kogus rakkudes ja plasmamembraani kaksiksidemete indeks (Aroca jt. 2012).

Matsumoto jt. (2009) näitasid, et riisi akvaporiin OsPIP1;3 on oluline madalate temperatuuride talumisel, sest transgeenne riis millel OsPIP1;3 oli üle-ekspresseeritud - oli tolerantsem. Seega, harilik riis kohaneb madalate temperatuuridega tõhustades oma veetranspordi võimet. Ahamed jt. (2012) uuringus madal temperatuur vähendas drastiliselt juurte hüdraulilist juhtivust 1 tunni jooksul nendel taimedel, mille juured olid eksponeeritud 10°C temperatuurile, võrreldes soojemas kasvavate kontrolltaimedega. Kuid külmas hoitud taimede $L_{p(r(0s))}$ näitajad suurenesid järkjärguliselt 5 päeva jooksul ning viiendal päeval saavutas $L_{p(r(0s))}$ algsega võrreldes 10 korda suuremad näidud. Selle kohanemise põhjuseks oli tõhus OsPIP2;5 ekspressioon mRNA ja valgu tasemel, mis positiivselt mõjutas vee omastamist juurte poolt. Et tekitada juurte geeni

ekspressiooni madalatel temperatuuridel, on vaja signaali võrselt. Selleks signaaliks on tõenäoliselt võrse veestress.

Madal juure temperatuur (8°C) vähendab järsult veetransporti külmatundlikul harilikul kurgil, kuid ainult väikeseid muutusi on täheldatud külma suhtes tolerantsemal liigil - viigilehisel kõrvitsal (*Cucurbita ficifolia*). Hariliku kurgi juure rakkude hüdrauliline juhtivus vähenes kümnekordselt. Arvatakse, et selle põhjus peitub hariliku kurgi akvaporinide muudetud aktiivsuses. Oletatakse, et muutused viigilehisel kõrvitsal leidsid aset mitte akvaporinide muutunud aktiivsuse, vaid vee voolavuse vähenemise tõttu. Madalate temperatuuride toimet on võimalik leevendada ja ära hoida kasutades abstsiihapet ning see toimib mõlema eelmainitud liigi puhul (Lee jt. 2005).

Transgeensete hariliku müürlooga taimede juure rakkude hüdrauliline juhtivus (L_p) ei muutunud, kui juurte temperatuuri alandati 25°C-st 10°C-ni. Ühed transgeensed liinid üle-ekspresserisid PIP1;4 ja teised transgeensed liinid PIP2;5 akvaporine. Metsiktüüpidel temperatuuri langusega L_p vähenes. Seejärel hoiti taimi 10°C juures 5 päeva jooksul. Selgus, et nimetatud akvaporinid aitasid juure rakkude L_p säilitada. Kuid PIP2;5 akvaporin oli tõhusam stressiga toimetulemises kuna aga PIP1;4 toime kadus viiendaks päevaks. Nende akvaporinide vastus temperatuuri langusele oli tõenäoliselt seotud valkude fosforüleerimise/defosforüleerimisega. Kui taimed ei saa stressiga toime tulla, siis nende võrse ja juurte kasvukiirus väheneb. Seega, PIP1;4 ja eriti PIP2;5 akvaporinidest sõltus hariliku müürlooga veetransport ja kasv madalatel temperatuuridel (Lee jt. 2012).

3.2.6. Mulla liigniiskus (üleujutus)

Üleujutuse tagajärjel tekib mullas hapniku puuduse tõttu anaerobioos ning mullas hakkab akumulereuma CO₂ juurte hingamise tõttu. CO₂-st võib tekkida H₂CO₃ ning seda transporditakse juurte rakkude tsütoplasmasse. Tekib tsütosoolne atsidoos, mis mõjutab akvaporinide talitlust ja vähendab hüdraulilist juhtivust (Aroca jt. 2012; Li jt. 2014). Anaerobioos võib paljudel liikidel juure hüdraulilise juhtivuse ööpäevased kõikumised kustutada (Javot ja Maurel 2002). Üleujutusele tolerantsemad liigid on võimelised elus püsima mõned kuud, kuid tundlikel liikidel tekivad kahjustused juba mõne tunni jooksul hapniku puuduse tekkimise momendist. CO₂ assimilatsioon väheneb, juurte ja võrse kasv aeglustub, koor kahjustub, tekib lehtede dehüdratatsioon, kasvab vastuvõtlikkus seen- ja putukpatogeenide suhtes, intensiivistuvad

fermentatsiooni protsessid. Üleujutuse mõju sõltub selle tüübist, kestvusest, kõrgusest, keskkonnatingimustest, aastaajast, taimeliigist ning O₂ ja CO₂ osarõhust mullas. Üleujutus kutsub tavaliselt esile juure hüdraulilise juhtivuse, veeimamise ja veepotentsiaali vähenemise ning mõnedel liikidel sulguvad õhulõhed. Kuna akvaporiiinid osalevad juurte veetranspordis, siis nende ekspressioonist, hulgast ja aktiivsusest sõltub veeläbilaskvus läbi membraani ja taime veebilanss. Madal pH võib protoneerida PIP-de histidiini jääki ning AQP-d sulguvad ning veetransport on blokeeritud raku ja organi tasemel ning juure hüdrauliline juhtivus väheneb. Õhulõhede juhtivus on madal, kuid taimed tekitavad uusi juuri ning nende rakumembraanides akumulereuvad akvaporiiinid, mille tõttu hüdrauliline juhtivus võib taastuda. Kuid nendel liikidel, millel domineerib transport apoplasti teel, mitte transtsellulaarne transport, juure hüdrauliline juhtivus hapnikuvaeguse tingimustes ei muutu. (Tournaire-Roux jt. 2003; Aroca jt. 2012; Kreuzwieser ja Rennenberg 2014).

Carrizo citrange puu oli eksponeeritud üleujutusele 35 päeva jooksul. Selle tagajärjel oli juure hüdrauliline juhtivus palju madalam kui kontrollrühmal ning see korreleerus PIP1 ja PIP2 geenide ekspressiooni inaktivatsiooniga. Samuti vähenes juure mahla pH, mis põhjustas akvaporiiinide sulgumise ning Lp vähenemise (Rodríguez-Gamir jt. 2011).

Bramley jt. (2010) leidsid, et hapnikuvaegus indutseerib hariliku nisu, kollase lupiini (*Lupinus luteus*) ja *Lupinus angustifolius* liigi juure esikoore rakkude hüdraulilise juhtivuse vähenemist. Ainult harilikul nisul vähenes kogu juure hüdrauliline juhtivus, mis viitab sellele, et nisu, erinevalt lupiini liikidest, kasutab veetranspordiks pigem transtsellulaarset teed. Hapniku reintrodutseerimine hariliku nisu juurtele suurendas juurte hüdraulilist juhtivust ning see oli põhjustatud akvaporiiinide suurenenud aktiivsusest.

3.2.7. Teised faktorid

Sahharoosi lisamine taimedele, mis olid pimeduses, ning fosfaadi lisamine taimedele, mis kannatsid fosfaadi puuduse all, soodustasid hariliku müürlooga juure hüdraulilist juhtivust. Sahharoosi lisamine taimedele, mis olid valguse käes, põhjustas juure hüdraulilise juhtivuse langust 30% võrra. Seega, sõltuvalt valgusest on sahharoosil erinev toime veetranspordile (Pietro jt. 2013).

Lämmastiku kättesaadavus ja kogus mullas avaldavad mõju hariliku riisi veebilansile. Pikaajaline lämmastiku puudus vähendab, aga juurdelisamine taastab juure hüdraulilist juhtivust. Teatud akvaporiiinide ekspressioon (eriti OsPIP2;5 ja OsPIP2;4) muutus erinevatel lämmastiku kontsentratsioonidel ning seda seostatakse juure hüdraulilise juhtivuse muutustega. Teatud akvaporiiinide ekspressioon oli maha surutud lämmastiku puuduse tingimustes. Lämmastiku koguse vähendamine põhjustab ka kuivmassi akumulierumist hariliku riisi juurtesse (Ishikawa-Sakurai jt. 2014). Hübriidpapli (*Populus trichocarpa* × *deltoids*) lämmastikuga väetamine viis ksüleemi erijuhtivuse ja lehepinna suurenemiseni, kuid lehelaba hüdrauliline juhtivus jäi samaks mis kontrollrühmal. Suurema lämmastiku kogusega töödeldud taimed olid altimad kavitatsioonile. Suurenenud ksüleemi erijuhtivus korreleerus trahheede suurema diameetriga lämmastikuga töödeldud taimedes. Spekuleeriti, et viis PIP2 ja kaks TIP veekanalit põhjustavad moodustuvate trahheede laienemist ja osalesid ksüleemi moodustumisel varustades küpsevad sekundaarse ksüleemi rakke veega (Hacke jt. 2010).

Zhang jt. (2008) katses oli sarepta kapsasrohu (*Brassica juncea*) akvaporiiin BjPIP1 introdotseeritud väärstuba rakkudesse. Selle veekanalit üle-ekspressioon suurendas kaadmiumile vastupanuvõimet reguleerides veetasakaalu selles taimes. BjPIP1 võib suurendada ka antioksidatiivset aktiivsust ning kaitsta seeläbi transgeense väärstuba membraani.

Akvaporiiinid on reguleeritud hormoon auksiini poolt ning selle regulatsioon võimaldab taimel lateraalsete juurte teket. Uuringud hariliku müürlooga näitavad, et eksogeenne auksiin lisamine lülitas enamike akvaporiiinide geenid välja. Auksiin vähendas juure hüdraulilist juhtivust raku ja organi tasemel. Juure kudede hüdraulika muutub ajaliselt ja ruumiliselt niimoodi, et see võimaldab lateraalsete juurte teket (Péret jt. 2012).

Fütohormoon salitsüülhape on aktiveeritud patogeeni või abiootilise stressi tõttu ning vähendab hariliku müürlooga juurte PIP hulka ja juure hüdraulilist juhtivust reaktiivsete hapnikuühendite mehhanismi kaudu (Boursiac jt. 2008).

Reaktiivsed hapnikuühendid (ROS), nagu näiteks H_2O_2 , talitlevad väikestes kontsentratsioonides soolsuse, põua, külmuse tingimustes signaalmolekulidena. Eksogeenne H_2O_2 tavaliselt vähendab juure hüdraulilist juhtivust ning inhibeerib veetransporti, kuid sõltuvalt kontsentratsioonist võib seda ka suurendada. Eksogeense H_2O_2 mõju võib üldse puududa.

Reaktiivsete hapnikuühendite tõttu toimub membraanide kahjustus, sulguvad akvaporinide poorid ning tekivad plasmamembraani vesiikulid koos PIP akvaporinidega (Aroca jt. 2012).

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli anda lühiülevaade sellest, kuidas erinevad keskkonnafaktorid mõjutavad taimede hüdraulilist juhtivust, mis on reguleeritav akvaporinide ehk veekanalite poolt. Taimede hüdraulilised omadusi saab seletada akvaporinide funktsioneerimise abil. Taimed imavad vett juurte kaudu ning vesi liigub apoplastis, sümplastis või transtsellulaarselt. Membraanide läbimiseks on vaja akvaporinide olemasolu. Et sattuda ksüleemi juhteteedesse, peab vesi läbima ka juure endodermi rakkude membraanid. Lehtedes ksüleemist väljudes läbib vesi taas rakkude membrane. Looduslikes tingimustes ei ole taimed isoleeritud keskkonnafaktoritest - nad on pidevalt nende mõju all. See omakorda tähendab, et nende veebilanss sõltub suuresti keskkonnast, kuid taimedel on olemas mehhanismid, mis töötavad negatiivse mõju vältimiseks.

Referatiivse töö esimene osa tutvustab akvaporinide ehitust, taimedes esinevate akvaporinide mitmekesisust ja veekanalite regulatsiooni mehhanisme. Samuti kirjeldatakse akvaporinide erinevaid rolle taimede elu jooksul. Töö teises osas vaatlen lähemalt taimesisest vee liikumist. Lisaks tutvustan hüdraulilise juhtivuse mõistet ning iseloomustan kuidas see on seotud akvaporinidega. Töö kolmas osa keskendub keskkonnafaktorite mõjule. Käsitlen erinevate stressitingimuste ja stressi ulatusega uuringuid. Viimastel aastatel avaldatud tööd on näidanud, et geneetilised manipulatsioonid akvaporinidega võivad parandada taime veeseisundit, millest sõltuvad paljud füsioloogilised funktsioonid ning järelikult ka kasv ja saagikus. Peatun ka taimsete hormoonide mõjule veetranspordile.

Meie arusaam akvaporinide olulisusest on eriti kasvanud viimaste aastakümnete jooksul, kuid paljud mehhanismid nagu ka hüdraulilised ja keemilised signaalid on siia maani tundmatud või vähe uuritud.

Summary

Impact of environmental factors on aquaporin-mediated regulation of hydraulic conductivity in plants

The aim of this work was to give a short overview of how different environmental factors impact the hydraulic conductivity of plants which is mediated by aquaporins, or water channels. Hydraulic characteristics of plants can be described by aquaporin functioning. Plants absorb water through the roots, where water moves along the apoplastic path, symplasm or along the transcellular path. Aquaporins are necessary for water passing through membranes. For water to reach xylem conduits, it has to move across the cell membranes of root endodermis. From the leaf xylem water also moves through the cell membranes. Plants are not isolated from environmental factors in their natural habitat; they are constantly affected by them. This in turn means that water balance of plants is highly dependent on the environment, but plants possess mechanisms which help them to avoid negative effects.

The first part of the literature review presents the structure and diversity of plant aquaporins and regulation mechanisms of water channels. In addition, different functions of aquaporins during the plant life cycle are described. In the second part of this work I describe in detail the water transport inside plants. I also present the definition of hydraulic conductivity and illustrate how it is connected to aquaporins. The third part of the work concentrates on the impact of environmental factors. Here I review the studies which examine different stress conditions and stress extent. At the same time, studies published in recent years show that genetic manipulation of aquaporins can improve water status of plants, which affects many physiological functions, and thus the growth and the yield. The impact of some phytohormones on water status is described.

Our understanding of the importance of aquaporins has grown over the last decades. However, many mechanisms, like hydraulic and chemical signals, are still unknown or have not been researched enough.

Tänuavaldused

Olen väga tänulik oma juhendajale Priit Kupperile, kes aitas mul vajalikke materjale leida ning käesolevat bakalaureusetööd valmistada.

Kasutatud kirjandus

- Ahamed, A., Murai-Hatano, M., Ishikawa-Sakurai, J., Hayashi, H., Kawamura, Y., & Uemura, M. 2012. Cold Stress-Induced Acclimation in Rice is Mediated by Root-Specific Aquaporins. *Plant and Cell Physiology* 53: 1445–1456.
- Almeida-Rodriguez, A.M., Hacke, U.G., & Laur, J. 2011. Influence of evaporative demand on aquaporin expression and root hydraulics of hybrid poplar. *Plant, Cell & Environment* 34: 1318–1331.
- Aroca, R., Porcel, R., & Ruiz-Lozano, J.M. 2012. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *Journal of Experimental Botany* 63: 43–57.
- Aroca, R., Tognoni, F., Irigoyen, J.J., Sánchez-Díaz, M., & Pardossi, A. 2001. Different root low temperature response of two maize genotypes differing in chilling sensitivity. *Plant Physiology and Biochemistry* 39: 1067–1073.
- Aroca, R., Vernieri, P., Irigoyen, J.J., Sánchez-Díaz, M., Tognoni, F., & Pardossi, A. 2003. Involvement of abscisic acid in leaf and root of maize (*Zea mays* L.) in avoiding chilling-induced water stress. *Plant Science* 165: 671–679.
- Baaziz, K.B., Lopez, D., Rabot, A., Combes, D., Gousset, A., Bouzid, S., Cochard, H., Sakr, S., & Venisse, J.-S. 2012. Light-mediated Kleaf induction and contribution of both the PIP1s and PIP2s aquaporins in five tree species: walnut (*Juglans regia*) case study. *Tree Physiology* 32: 423–434.
- Bloom, A.J., Zwieniecki, M.A., Passioura, J.B., Randall, L.B., Holbrook, N.M., & St. Clair, D.A. 2004. Water relations under root chilling in a sensitive and tolerant tomato species. *Plant, Cell & Environment* 27: 971–979.
- Boursiac, Y., Boudet, J., Postaire, O., Luu, D.-T., Tournaire-Roux, C., & Maurel, C. 2008. Stimulus-induced downregulation of root water transport involves reactive oxygen species-activated cell signalling and plasma membrane intrinsic protein internalization. *The Plant Journal* 56: 207–218.
- Bramley, H., Turner, N.C., Turner, D.W., & Tyerman, S.D. 2009. Roles of Morphology, Anatomy, and Aquaporins in Determining Contrasting Hydraulic Behavior of Roots. *Plant Physiology* 150: 348–364.

- Bramley, H., Turner, N.C., Turner, D.W., & Tyerman, S.D. 2010. The contrasting influence of short-term hypoxia on the hydraulic properties of cells and roots of wheat and lupin. *Functional Plant Biology* 37: 183–193.
- Calvo-Polanco, M., Sánchez-Romera, B., & Aroca, R. 2014. Mild Salt Stress Conditions Induce Different Responses in Root Hydraulic Conductivity of *Phaseolus vulgaris* Over-Time. *PLoS ONE* 9(3): e90631.
- Chaumont, F., & Tyerman, S.D. 2014. Aquaporins: Highly Regulated Channels Controlling Plant Water Relations. *Plant Physiology* 164: 1600–1618.
- Churchill, G.B., John, H.H., Duncan, D.P., & Hodson, A.C. 1964. Long-Term Effects of Defoliation of Aspen by the Forest Tent Caterpillar. *Ecology* 45: 630–636.
- Cochard, H., Venisse, J.-S., Barigah, T.S., Brunel, N., Herbette, S., Guilliot, A., Tyree, M.T., & Sakr, S. 2007. Putative Role of Aquaporins in Variable Hydraulic Conductance of Leaves in Response to Light. *Plant Physiology* 143: 122–133.
- Hachez, C., Veselov, D., Ye, Q., Reinhardt, H., Knipfer, T., Fricke, W., & Chaumont, F. 2012. Short-term control of maize cell and root water permeability through plasma membrane aquaporin isoforms. *Plant, Cell & Environment* 35: 185–198.
- Hacke, U.G. 2014. Irradiance-induced changes in hydraulic architecture. *Botany* 92: 437–442.
- Hacke, U.G., Plavcová, L., Almeida-Rodriguez, A., King-Jones, S., Zhou, W., & Cooke, J.E.K. 2010. Influence of nitrogen fertilization on xylem traits and aquaporin expression in stems of hybrid poplar. *Tree Physiology* 30: 1016–1025.
- Henry, A., Cal, A.J., Batoto, T.C., Torres, R.O., & Serraj, R. 2012. Root attributes affecting water uptake of rice (*Oryza sativa*) under drought. *Journal of experimental botany* 63: 4751–4763.
- Hill, A.E., Shachar-Hill, B., & Shachar-Hill, Y. 2004. What Are Aquaporins For? *The Journal of Membrane Biology* 197: 1–32.
- Horie, T., Kaneko, T., Sugimoto, G., Sasano, S., Panda, S.K., Shibasaka, M., & Katsuhara, M. 2011. Mechanisms of Water Transport Mediated by PIP Aquaporins and Their Regulation Via Phosphorylation Events Under Salinity Stress in Barley Roots. *Plant & Cell Physiology* 52: 663–675.

- Hose, E., Steudle, E., & Hartung, W. 2000. Abscisic acid and hydraulic conductivity of maize roots: a study using cell- and root-pressure probes. *Planta* 211: 874–882.
- Ishikawa-Sakurai, J., Hayashi, H., & Murai-Hatano, M. 2014. Nitrogen availability affects hydraulic conductivity of rice roots, possibly through changes in aquaporin gene expression. *Plant and Soil* 379: 289–300.
- Javot, H., & Maurel, C. 2002. The role of aquaporins in root water uptake. *Annals of botany* 90: 301–313.
- Kaldenhoff, R., RIBAS-CARBO, M., Sans, J.F., Lovisolo, C., Heckwolf, M., & Uehlein, N. 2008. Aquaporins and plant water balance. *Plant, Cell & Environment* 31: 658–666.
- Kreuzwieser, J., & Rennenberg, H. 2014. Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. *Plant, Cell & Environment* 37: 2245–2259.
- Kudoyarova, G.R., Kholodova, V.P., & Veselov, D.S. 2013. Current state of the problem of water relations in plants under water deficit. *Russian Journal of Plant Physiology* 60: 165–175.
- Laur, J., & Hacke, U.G. 2013. Transpirational demand affects aquaporin expression in poplar roots. *Journal of Experimental Botany* 64: 2283–2293.
- Lee, S.H., Chung, G.C., Jang, J.Y., Ahn, S.J., & Zwiazek, J.J. 2012. Overexpression of PIP2;5 Aquaporin Alleviates Effects of Low Root Temperature on Cell Hydraulic Conductivity and Growth in Arabidopsis. *Plant Physiology* 159: 479–488.
- Lee, S.H., Chung, G.C., & Steudle, E. 2005. Low temperature and mechanical stresses differently gate aquaporins of root cortical cells of chilling-sensitive cucumber and -resistant figleaf gourd. *Plant, Cell & Environment* 28: 1191–1202.
- Lee, S.H., Chung, G.C., & Zwiazek, J.J. 2009. Effects of irradiance on cell water relations in leaf bundle sheath cells of wild-type and transgenic tobacco (*Nicotiana tabacum*) plants overexpressing aquaporins. *Plant Science* 176: 248–255.
- Li, G., Santoni, V., & Maurel, C. 2014. Plant aquaporins: Roles in plant physiology. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects* 1840: 1574–1582.

- Liu, J., Equiza, M.A., Navarro-Rodenas, A., Lee, S.H., & Zwiazek, J.J. 2014. Hydraulic adjustments in aspen (*Populus tremuloides*) seedlings following defoliation involve root and leaf aquaporins. *Planta* 240: 553–564.
- Liu, P., Yin, L., Deng, X., Wang, S., Tanaka, K., & Zhang, S. 2014. Aquaporin-mediated increase in root hydraulic conductance is involved in silicon-induced improved root water uptake under osmotic stress in *Sorghum bicolor* L. *Journal of experimental botany* 65: 4747–56.
- Lopez, D., Venisse, J.-S., Fumanal, B., Chaumont, F., Guillot, E., Daniels, M.J., Cochard, H., Julien, J.-L., & Gousset-Dupont, A. 2013. Aquaporins And Leaf Hydraulics, Poplar Sheds New Light. *Plant and Cell Physiology* 54: 1963–1975.
- Martinez-Ballesta, M. del C., & Carvajal, M. 2014. New challenges in plant aquaporin biotechnology. *Plant Science* 217–218: 71–77.
- Matsumoto, T., Lian, H.-L., Su, W.-A., Tanaka, D., Liu, C. wei, Iwasaki, I., & Kitagawa, Y. 2009. Role of the Aquaporin PIP1 Subfamily in the Chilling Tolerance of Rice. *Plant and Cell Physiology* 50: 216–229.
- Maurel, C., Simonneau, T., & Sutka, M. 2010. The significance of roots as hydraulic rheostats. *Journal of Experimental Botany* 61: 3191–3198.
- Moshelion, M., Halperin, O., Wallach, R., Oren, R., & Way, D.A. 2014. Role of aquaporins in determining transpiration and photosynthesis in water-stressed plants: crop water-use efficiency, growth and yield. *Plant, Cell & Environment*. doi: 10.1111/pce.12410
- Murai-Hatano, M., Kuwagata, T., Sakurai, J., Nonami, H., Ahamed, A., Nagasuga, K., Matsunami, T., Fukushi, K., Maeshima, M., & Okada, M. 2008. Effect of Low Root Temperature on Hydraulic Conductivity of Rice Plants and the Possible Role of Aquaporins. *Plant and Cell Physiology* 49: 1294–1305.
- Péret, B., Li, G., Zhao, J., Band, L.R., Voß, U., Postaire, O., Luu, D.-T., Da Ines, O., Casimiro, I., Lucas, M., Wells, D.M., Lazzerini, L., Nacry, P., King, J.R., Jensen, O.E., Schäffner, A.R., Maurel, C., & Bennett, M.J. 2012. Auxin regulates aquaporin function to facilitate lateral root emergence. *Nature Cell Biology* 14: 991–998.

- Pietro, M. di, Vialaret, J., Li, G.-W., Hem, S., Prado, K., Rossignol, M., Maurel, C., & Santoni, V. 2013. Coordinated Post-translational Responses of Aquaporins to Abiotic and Nutritional Stimuli in *Arabidopsis* Roots. *Molecular & Cellular Proteomics* 12: 3886–3897.
- Pou, A., Medrano, H., Flexas, J., & Tyerman, S.D. 2013. A putative role for TIP and PIP aquaporins in dynamics of leaf hydraulic and stomatal conductances in grapevine under water stress and re-watering. *Plant, Cell & Environment* 36: 828–43.
- Prado, K., Boursiac, Y., Tournaire-Roux, C., Monneuse, J.-M., Postaire, O., Ines, O.D., Schäffner, A.R., Hem, S., Santoni, V., & Maurel, C. 2013. Regulation of *Arabidopsis* Leaf Hydraulics Involves Light-Dependent Phosphorylation of Aquaporins in Veins. *The Plant Cell Online* 25: 1029–1039.
- Prado, K., & Maurel, C. 2013. Regulation of leaf hydraulics: from molecular to whole plant levels. *Frontiers in Plant Science* 4: 255.
- Qian, Z.-J., Song, J.-J., Chaumont, F., & Ye, Q. 2014. Differential responses of plasma membrane aquaporins in mediating water transport of cucumber seedlings under osmotic and salt stresses. *Plant, Cell & Environment*. doi: 10.1111/pce.12319
- Rodríguez-Gamir, J., Ancillo, G., González-Mas, M.C., Primo-Millo, E., Iglesias, D.J., & Forner-Giner, M.A. 2011. Root signalling and modulation of stomatal closure in flooded citrus seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry* 49: 636–645.
- Sade, N., Gebretsadik, M., Seligmann, R., Schwartz, A., Wallach, R., & Moshelion, M. 2010. The Role of Tobacco Aquaporin1 in Improving Water Use Efficiency, Hydraulic Conductivity, and Yield Production Under Salt Stress. *Plant Physiology* 152: 245–254.
- Sade, N., Vinocur, B.J., Diber, A., Shatil, A., Ronen, G., Nissan, H., Wallach, R., Karchi, H., & Moshelion, M. 2009. Improving plant stress tolerance and yield production: is the tonoplast aquaporin SITIP2;2 a key to isohydric to anisohydric conversion? *New Phytologist* 181: 651–661.
- Sakr, S., Alves, G., Morillon, R., Maurel, K., Decourteix, M., Guilliot, A., Fleurat-Lessard, P., Julien, J.-L., & Chrispeels, M.J. 2003. Plasma Membrane Aquaporins Are Involved in Winter Embolism Recovery in Walnut Tree. *Plant Physiology* 133: 630–641.
- Sakurai-Ishikawa, J., Murai-Hatano, M., Hayashi, H., Ahamed, A., Fukushi, K., Matsumoto, T., & Kitagawa, Y. 2011. Transpiration from shoots triggers diurnal changes in root aquaporin expression. *Plant, Cell & Environment* 34: 1150–1163.

- Secchi, F., & Zwieniecki, M.A. 2014. Down-Regulation of Plasma Intrinsic Protein1 Aquaporin in Poplar Trees Is Detrimental to Recovery from Embolism. *Plant Physiology* 164: 1789–1799.
- Secchi, F., & Zwieniecki, M.A. 2013. The physiological response of *Populus tremula* x *alba* leaves to the down-regulation of PIP1 aquaporin gene expression under no water stress. *Frontiers in Plant Science* 4: 507.
- Sutka, M., Li, G., Boudet, J., Boursiac, Y., Doumas, P., & Maurel, C. 2011. Natural Variation of Root Hydraulics in *Arabidopsis* Grown in Normal and Salt-Stressed Conditions. *Plant Physiology* 155: 1264–1276.
- Tournaire-Roux, C. a, Sutka, M. a, Javot, H. a, Gout, E. b, Gerbeau, P. a c, Luu, D.-T. a, Bligny, R. b, & Maurel, C. a. 2003. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins. *Nature* 425: 393–397.
- Vera-Estrella, R., Barkla, B.J., Bohnert, H.J., & Pantoja, O. 2004. Novel Regulation of Aquaporins during Osmotic Stress. *Plant Physiology* 135: 2318–2329.
- Voicu, M.C., Cooke, J.E., & Zwiazek, J.J. 2009. Aquaporin gene expression and apoplastic water flow in bur oak (*Quercus macrocarpa*) leaves in relation to the light response of leaf hydraulic conductance. *Journal of experimental botany* 60: 4063–4075.
- Wan, X. 2010. Osmotic effects of NaCl on cell hydraulic conductivity of corn roots. *Acta Biochimica et Biophysica Sinica* 42: 351–357.
- Xu, Y., Hu, W., Liu, J., Zhang, J., Jia, C., Miao, H., Xu, B., & Jin, Z. 2014. A banana aquaporin gene, MaPIP1;1, is involved in tolerance to drought and salt stresses. *BMC Plant Biol* 14: 59.
- Zhang, Y., Wang, Z., Chai, T., Wen, Z., & Zhang, H. 2008. Indian Mustard Aquaporin Improves Drought and Heavy-metal Resistance in Tobacco. *Molecular Biotechnology* 40: 280–292.
- Zhou, L., Wang, C., Liu, R., Han, Q., Vandeleur, R.K., Du, J., Tyerman, S., & Shou, H. 2014. Constitutive overexpression of soybean plasma membrane intrinsic protein GmPIP1;6 confers salt tolerance. *BMC Plant Biology* 14: 181.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Angelina Prokofjeva,

(autori nimi)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Keskkonnafaktorite mõju akvaporiiinide vahendatud hüdraulilise juhtivuse regulatsioonile taimedes“,

(lõputöö pealkiri)

mille juhendaja on Priit Kupper,

(juhendaja nimi)

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **18.05.2015**