

植物水孔蛋白最新研究进展*

李红梅 万小荣 何生根**

(仲恺农业工程学院生命科学院, 广州 510225)

摘要 水孔蛋白(aquaporin, AQP)是高效转运水分子的膜内在蛋白, 具有丰富的多样性, 在调控植物的水分关系中有重要作用. 介绍了 AQP 的分类、结构特征及其在植物生长发育过程中的多种生理功能和 AQP 活性的各种调控方式. 综述了水分胁迫和盐胁迫等逆境条件及脱落酸、赤霉素和乙烯等植物激素对 AQP 基因表达调控等方面的研究进展.

关键词 水孔蛋白(AQP), 结构特征, 水分运输, 活性调节, 基因表达

学科分类号 Q946.1, Q51

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2009.00295

水孔蛋白(aquaporin, AQP)是指细胞膜上能选择性地高效转运水分子的膜内在蛋白, 属于 MIP (major intrinsic protein)超家族, 分子质量在 23~31 ku^[1]. 1988 年, Agre 研究小组最先从人红细胞质膜中分离得到水孔蛋白 CHIP28 蛋白, 即 AQP1^[2]. 1992 年他们在爪蟾卵母细胞表达系统中对所得蛋白质进行功能鉴定, 第一次从分子水平证实细胞膜上存在蛋白质介导的水分跨膜转运^[3]. 1993 年, Maurel 等^[4]从拟南芥中分离得到第一个植物水孔蛋白 γ -TIP. 迄今, 已在真细菌、古生菌、真菌、动物和植物等几乎所有生物中发现 AQP^[5]. AQP 的发现及其结构和功能的研究, 为人们从分子水平认识和阐明细胞内水分运输及其调控的分子机制奠定了基础. 本文着重就植物 AQP 的多样性与分类、结构特征、生理功能、活性调节及基因表达调控等方面的最新研究进展作简要综述.

1 植物 AQP 的分类

AQP 在植物中分布广泛, 具有丰富的多样性. 到目前为止, 在拟南芥、烟草、菠菜、马铃薯、胡萝卜、玉米、水稻等许多植物中都发现了 AQP^[1,5]. AQP 是由多基因家族编码的. 在拟南芥中已发现有 35 个基因编码 AQP, 而玉米和水稻中也存在 33 个 AQP 基因^[1,6]. 最近在非维管束植物球莴藓(*Physcomitrella patens*)中发现有 23 个 AQP 基因^[7].

根据氨基酸序列的同源性及结构特征, 通常将

植物 AQP 分为 5 类(表 1): 质膜内在蛋白 (plasma membrane intrinsic proteins, PIPs)位于质膜上, 分为 PIP1、2、3 三个亚类; 液泡膜内在蛋白 (tonoplast intrinsic proteins, TIPs)处于液泡膜上, 分为 α 、 β 、 γ 、 δ 和 ε -TIP 五个亚类; 类 Nod26 膜内在蛋白 (nodulin 26-like intrinsic proteins, NIPs)存在于根瘤菌和豆科植物的共生膜上; 小分子碱性膜内在蛋白 (small and basic intrinsic proteins, SIPs), 分为 SIP1 和 SIP2 二个亚类; 以及类 GlpF (glycerol facilitator)膜内在蛋白 (GlpF-like intrinsic proteins, GIPs)^[8-10].

Table 1 Classification, cell localization and transport selectivity of plant aquaporins

表 1 植物 AQP 的分类、细胞定位和运输选择性			
基因类型	亚类	细胞定位	运输选择性
PIPs	PIP1、PIP2 和 PIP3	质膜	水、CO ₂ 、甘油和甘氨酸
TIPs	α 、 β 、 γ 、 δ 和 ε TIP	液泡膜	水、氨水、尿素和 H ₂ O ₂
NIPs	NOD26 和 LIP2	质膜、细胞内膜	水、甘油、尿素、硼酸和硅等
SIPs	SIP1 和 SIP2	内质网	水及其他小分子
GIPs	<i>P_p</i> GIP1-1	可能在质膜	甘油, 对水没有或只有极低的通透性

* 国家自然科学基金资助项目(30771519, 30800077), 教育部留学回国人员科研启动基金资助项目(2007-1108)和广东省自然科学基金资助重点项目(8251022501000002).

** 通讯联系人.

Tel: 020-89013226, E-mail: howtoroot@163.com

收稿日期: 2009-05-06, 接受日期: 2009-11-19

大部分 PIP 和 TIP 都属于水选择性通道蛋白, NIP 则能同时介导水和甘油等多种小分子的跨膜运输. 除了 NOD26, 大部分 NIP 对水的通透性较差^[9]. SIPs 是植物 AQP 中的最小家族, 其 N 端极短, C 端可能存在内质网膜定位信号^[11]. 在酵母中表达时, SIP1 表现出水通道的活性, 而 SIP2 则可能是其他小分子或离子的运输通道^[11]. GIPs 是在苔藓植物球蒴藓中发现的甘油特异性 AQP, 类似于大肠杆菌中的细菌甘油转运通道(*Escherichia coli* glycerol facilitator, *EcGlpF*). 系统发育分析表明^[8], 与 *EcGlpF* 具有高度相似性的 *PpGIP1-1* 是通过细菌的甘油转运通道基因的水平转移而来, 并通过 *PpGIP1-1* 在爪蟾卵母细胞中的表达进一步证实, 其对甘油有很高的通透性, 而对水没有或者只有极低的通透性.

最近, Danielson 和 Johanson^[7]分析苔藓植物球蒴藓全基因组时发现 23 个 AQP 基因, 它们分别属于已知的 PIPs、TIPs、NIPs、SIPs 和 GIPs 五类 AQP 以及 HIP(hybrid intrinsic proteins)和 XIPs(X intrinsic proteins, XIPs)两个新类别. 目前, HIP 仅见于球蒴藓中, 而 XIPs 除存在于球蒴藓中之外, 还在蓖麻(*Ricinus communis*)、毛果杨(*Populus trichocarpa*)、茄属的 *Solanum lycopersicu* 和柑橘属的 *Citrus clementina* 等双子叶植物中发现. 据此, 植物 AQP 的最新分类被扩展到 7 类^[5,7]. 另外, 他们的研究还表明, 早期陆生植物的 MIP 超家族是一个多样性丰富的家族, 祖先植物可能具有在现存苔藓中发现的 MIP 超家族的 7 类 AQP. 高等植物在进化过程中 GIP 和 HIP 丢失, 随后 XIP 在单子叶植物的进化中丢失(图 1).

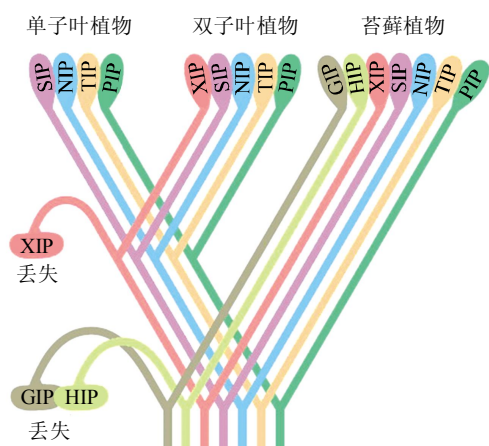


Fig. 1 The evolution of the MIP superfamily in plants^[7]
图 1 植物 MIP 超家族的进化^[7]

2 AQP 的结构特征

AQP 家族都具有高度保守的结构特征^[12-13]. AQP 以四聚体形式存在, 而每个单体形成独立的水通道^[9]. 每个 AQP 单体都含有由 5 个短环(loop)相连的 6 个亲水的跨膜 α 螺旋. N 端和 C 端伸入细胞质, B、D 环位于细胞内, A 环、C 环及 E 环在细胞外^[13](图 2). 其一级结构呈内部同源性, 即它的 N 端及 C 端的氨基酸具同源性, 以对称形式存在, 这被推测为是基因内部扩增而成. B 环和 E 环各含有高度保守的氨基酸序列: 天冬酰胺 - 脯氨酸 - 丙氨酸(Asn-Pro-Ala, NPA). 已知序列的 MIP 蛋白中几乎均具有该结构域. 胞内的 B 环和胞外的 E 环各自形成半个跨膜螺旋, 并围绕成腔型使 NPA 折叠形成狭窄的水孔, 形成“水漏模型”(hour-glass model)参与 AQP 的活性调控^[13]. 大多数 AQP 均有一个对 Hg^{2+} 敏感的残基 Cys189, 其邻近的 NPA 结构域结合 Hg^{2+} 后水孔受阻塞, 因此常用 $HgCl_2$ 研究 AQP 的通透性.

到目前为止, 人们已经获得了 18 个 AQP 的结构特征, 为 AQP 对水和其他溶质的通透机制提供了精细的信息^[9]. Törnroth-Horsefield 等^[13]获得菠菜(*Spinacia oleracea*)SoPIP2;1 在关闭和开放状态下的 X 衍射结构, 分辨率分别为 2.1Å 和 3.9Å. 在关闭构象中 D 环从胞质端盖在通道上方, 从而封闭水通道, 在开放构象中 D 环位移 16Å 而打开水通道.

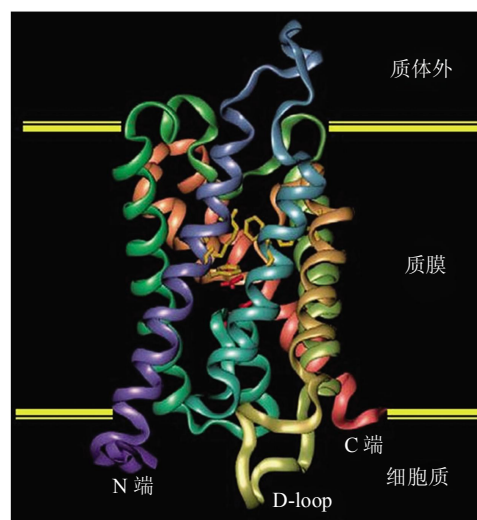


Fig. 2 Structural model of *Arabidopsis* PIP2;1 (Modified from reference [9])

图 2 拟南芥水孔蛋白 PIP2;1 结构示意图 (修改自参考文献[9])

3 AQP 在植物生长发育中的功能

3.1 水分和其他小分子的跨膜转运

迄今, 已发现 AQP 几乎存在于植物各个器官和组织中, 并发现 AQP 优先在维管束组织、导管、木质部薄壁细胞和韧皮部等涉及水分运输的相关细胞和组织中表达, 表明 AQP 对植物体内水分的运输具有重要作用^[1, 14-15]. 根吸收的水分经过凯氏带进入导管, 茎、叶又从导管中获取水分, 这些生理过程都有 AQP 的参与. 目前, 关于 AQP 在水分运输中的重要作用已有较多综述^[1, 5, 9], 这里不再细述.

植物 AQP 除了转运水分进出细胞, 还可以运输许多其他小分子物质^[10]. 与动物、细菌的水甘油通道蛋白相似, 许多植物的 AQP 能够转运中性小分子甘油^[16]、H₂O₂^[17]、尿素^[18]、NH₃^[19]、CO₂^[20]、硅酸^[21]、硼酸^[22]和甲酰胺等^[1] (表 1). NOD26 能够运输水分和甘油, 同时也能运输甲酰胺; 烟草 (*Nicotiana tabacum*) *NtAQP1* 可同时运输水分和甘油^[1]; 豌豆 (*Pisum sativum*) *PsNIP1* 是水甘油通道, 而 *PsPIP1;1* 可能运输甘油和甘氨酸^[16].

3.2 参与光合作用

有证据显示植物 AQP 参与 CO₂ 的跨膜运动, 进而影响光合作用. Uehlein 等^[20]研究发现, 烟草植物 *NtAQP1* 参与 CO₂ 的膜运输, 并在光合作用和气孔开放中具有重要功能. *NtAQP1* 过量表达能提高植株对 CO₂ 和水的通透性, 促进叶片生长. Flexas 等^[23]研究证实, 烟草植物 *NtAQP1* 可介导 CO₂ 在叶肉内运输. 与野生型烟草相比, *NtAQP1* 过量表达植株对叶肉细胞 CO₂ 的导度提高 20%、光合作用速率提高 20%. 在同样条件下, 转反义 *NtAQP1* 植株叶肉细胞对 CO₂ 的导度和光合作用速率比野生型烟草分别下降 13%和 30%.

3.3 参与氮代谢

AQP 运输尿素和 NH₃ 等含氮小分子对于植物氮代谢具有重要作用^[5]. 一些水孔蛋白基因的表达依赖于含 N 化合物, 如硝酸盐强烈地诱导玉米 (*Zea mays*) *ZmPIP1;5b* 的表达, 长期的 N 饥饿或者短期的 NH₄⁺ 供给诱导 *AtTIP2;1* 的表达^[1]. Liu 等^[18]研究表明, N 素缺乏 (不供应尿素) 时拟南芥 *AtTIP2;1*、*AtTIP1;1*、*AtTIP1;2* 和 *AtTIP4;1* 在根部的表达上调.

3.4 参与硅和硼的代谢

Dordas 等^[24]最先报道南瓜根细胞质膜微囊对硼酸的通透性较微粒体膜高 6 倍, 且受 HgCl₂ 部分抑制. 进一步试验表明, *PIP1* 的表达可促进硼的

吸收. Takano 等^[22]研究表明, *AtNIP5;1* 在爪蟾卵母细胞中表达后, 细胞膜对硼酸的通透性增加 5~9 倍, 当培养基中硼酸缺乏时, *AtNIP5;1* 的转录显著上调. T-DNA 插入突变的研究表明, *AtNIP5;1* 突变株在硼缺乏情况下不能正常生长, 只有当外界硼酸浓度不低于 30 μmol/L 时, 突变株表型才正常. 另外, Ma 等^[21]报道, 控制水稻 (*Oryza sativa*) 硅积累的基因 *Lsi1* 和 *Lsi2*, 分别控制硅的流入和流出, 它们均属于 AQP 基因家族 (其中 *Lsi1* 又被命名为 *OsNIP2;1*), 从而特异性地调控根对硅的吸收. 最近, Mitani 等^[25]进一步研究发现, 玉米和大麦根中也存在 *Lsi2* 基因, 当外源供应 Si 时 *Lsi2* 基因的表达下调, 并发现 8 种大麦品种根系吸收 Si 的能力与其 *Lsi2* 的表达水平呈显著正相关.

3.5 参与开花生理

AQP 参与植物的花药开裂、花粉识别、花粉萌发和花朵开放^[9]. Bots 等^[26]利用 *NtPIP2* 基因的 RNA 干扰技术研究表明, *NtPIP2* 的表达为花药发育所必需, RNAi 植株花药脱水减慢, 花药开裂延迟. Ma 等^[27]发现, 月季 (*Rosa hybrida*) *RhPIP2;1* 参与乙烯诱导的花朵开放, *RhPIP2;1* 在花瓣表皮细胞中高度表达, 其表达量在花朵盛开前期随开放进程逐渐升高, 达到盛开后迅速下降. 外源乙烯处理可显著降低 *RhPIP2;1* 的表达, 而 1-MCP 处理可提高其表达, 表明 *RhPIP2;1* 基因在月季花瓣伸长中起着重要作用.

3.6 参与果实的发育与成熟、种子的成熟与萌发

棉花 (*Gossypium hirsutum*) *GhAQP1* 主要在胚珠中表达, 在开花后 9 天的胚珠中表达量最高, 表明其表达不仅具有组织特异性, 而且受到胚珠发育调节^[28]. 对多种植物种子成熟与萌发过程的研究表明, α-TIP 为种子所特有, 在蛋白质贮藏囊泡中表达, 并在种子萌发及幼苗初期消失^[9]. 豌豆 *PsPIP1;1*、*PsPIP2;1* 和 *PsTIP1;1* 在萌发种子中表达, 而未见 *PsNIP-1* 的转录; 在成熟干种子中, 仅见 *PsPIP1;1* 的大量转录, 而未探测到 *PsPIP2;1*、*PsTIP1;1* 和 *PsNIP-1* 的转录, 推测 *PsPIP1;1* 可能参与种子吸水萌发过程^[16].

3.7 参与气孔的运动

一些研究表明 AQP 可能参与气孔的运动. 蚕豆 (*Vicia faba*) *BBAQ1* 在蚕豆保卫细胞中特异表达, 而在其他表皮细胞中几乎不表达^[29]. 菠菜 *SoPIP1;1* 也是定位于保卫细胞上^[14]. 向日葵 (*Helianthus annuus*) 叶片保卫细胞中 *SunTIP7* 的转录丰度存在

昼夜变化, 夜晚气孔关闭时达到峰值, 意味着 *SunTIP7* 在保卫细胞水分流出中起着重要作用^[15].

不过, AQP 在气孔运动的作用机制目前尚不是很清楚, 值得进一步研究.

4 植物 AQP 的调控

4.1 AQP 的活性调控

大量研究表明, 植物 AQP 的活性受到门控 (gating, 即水通道开关) 的调控^[1, 13], 调控方式涉及 AQP 的磷酸化、异聚化、糖基化和甲基化等以及细胞环境的质子梯度 (pH)、Ca²⁺、活性氧和细胞渗透压等.

4.1.1 磷酸化调控. 磷酸化是 AQP 活性门控调节的一种重要方式, 活体试验、质谱分析及免疫检测均表明植物 AQP 的 PIP、TIP 和 NIP 等亚类都能够被磷酸化. 植物 AQP 的磷酸化主要发生于 N 端或 C 端的丝氨酸 (Ser), 某些 PIP2 的 C 端还具有多个磷酸化位点, 且一个特异位点的磷酸化是相邻位点磷酸化所必需的^[12]. 所有植物 PIPs 的 B 环有一个保守的磷酸化位点^[13]. 菠菜叶片 *SoPIP2;1*、大豆 (*Glycine max*) 根瘤 *GmNOD26* 和菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 种子 *PvTIP3;1* 等 3 种不同类型 AQP 的磷酸化门控机制均涉及蛋白激酶和蛋白磷酸酶的参与^[12]. 许多研究表明, 钙依赖蛋白激酶 (calcium-dependent protein kinase, CDPK) 可通过磷酸化作用调控 AQP^[1]. AQP 磷酸化可受到环境胁迫的影响. 大豆 NOD26 的 C 端磷酸化受到水分胁迫和盐胁迫的促进, 并通过 NOD26 的磷酸化作用提高膜的导水性, 从而在胁迫条件下起到快速的渗透调节作用^[30]. Azad 等^[31]研究表明, 当温度降至 5℃ 时, 郁金香花瓣质膜 AQP 去磷酸化, 水通道失活, 并进一步引起花瓣的关闭. 而温度升高至 20℃ 后, 去磷酸化的质膜 AQP 又重新磷酸化, 水通道活性恢复, 花瓣开放.

4.1.2 异聚化作用 (heteromerization). AQP 单体发生异聚化也可调控 AQP 活性. 含羞草 (*Mimosa pudica*) *MpPIP1;1* 缺乏水通道活性, 而 *MpPIP2;1* 具有水通道活性, 但当 *MpPIP1;1* 与 *MpPIP2;1* 共表达时, *MpPIP1;1* 的 Ser131 磷酸化可提高 *MpPIP2;1* 的水通道活性. 免疫沉淀分析表明, *MpPIP1;1* 直接与 *MpPIP2;1* 形成复合物进而影响水通道活性^[32]. 另外, Fetter 等^[33]研究表明, 玉米 *ZmPIP1s* 和不同 *ZmPIP2s* 在爪蟾卵母细胞中共表达时, 两类 AQP 也可形成异聚体. 荧光共振能量转移 (FRET) 技术

进一步证实, 玉米原生质体中共表达 PIP1s 和 PIP2s 是通过直接互作形成异源四聚体来提高 PIP1 的水分通透性^[34].

4.1.3 糖基化和甲基化作用. 植物 AQP 转录后调控除了磷酸化之外, AQP 的糖基化和甲基化作用也可调节活性. Vera 等^[35]运用免疫荧光标记证实, 甘露醇诱导的渗透胁迫可导致冰草 (*Mesembryanthemum crystallinum*) *McTIP1;2* 在液泡膜上重新分布, 并发现 *McTIP1;2* 的重新分布涉及它的糖基化和 cAMP- 依赖的信号转导. 另外, Santoni 等^[36]发现, 在拟南芥 *AtPIP2* 的 N 端上有两个甲基化位点 Lys 和 Glu, 前者发生双甲基化, 后者是单甲基化, 并且这两个相邻的甲基化位点相互影响, 但这些修饰似乎对 *AtPIP2* 的水通透性没有影响, 是否对 AQP 的亚细胞定位起阻碍作用则需要进一步研究^[9].

4.1.4 Ca²⁺ 的调控. Cabañero 等^[37]研究发现, 当辣椒 (*Capsicum annuum*) 处于 Ca²⁺ 饥饿状态时, AQP 无活性, 逐渐增加 Ca²⁺ 浓度, AQP 活性随之增加, 加入 Ca²⁺ 通道阻塞剂 (verapamil) 后, AQP 又失去活性, 表明 Ca²⁺ 与 AQP 活性关系密切. Ca²⁺ 对 AQP 活性的调节主要是通过 CDPK 实现^[1]. Törnroth-Horsefield 等^[13]研究表明, *SoPIP2;1* 的 N 端邻近两个保守的酸性氨基酸残基 Asp 28 和 Glu 31 处有结合 Ca²⁺ 的位点, 可能在 AQP 的门控中起作用.

4.1.5 pH 的调控. 对拟南芥质膜和甜菜根系液泡膜的研究发现, 两者的水分运输均受到 pH 的可逆抑制. 拟南芥 PIP 亚类对胞质 pH 都很敏感, 而对 pH 敏感的 His 残基位于 PIPs 的 D 环胞内部分^[9]. *SoPIP2;1* 的高分辨结构进一步揭示其 D 环在依赖于 pH 的门控中起着关键作用. 在细胞质低 pH 时, *SoPIP2;1* 位于 D 环上的 His193 残基被质子化, His 残基侧链的旋转使它与 Asp28 残基之间形成盐桥. 在此模式下, AQP 的胞质一侧由 D 环以及 Leu197、Pro195 和 Val194 残基组成一个疏水区有效地阻塞水通道^[13].

4.1.6 活性氧的调控. H₂O₂ 在生物体内不仅是活性氧的来源, 也是重要的信号分子. Henzler 等^[38]研究表明, 外源 H₂O₂ 经 Fenton 反应生成的羟自由基 (•OH), 可直接氧化珊瑚轮藻 (*Chara corallina*) 节间细胞 AQP 或者间接地氧化膜脂形成次级自由基而对 AQP 活性起着调控作用. 另外, Ye 等^[39]研究发现, 用含 H₂O₂ 溶液处理玉米根可降低其 AQP 水通透性, 而除去介质中 H₂O₂ 后则可逆恢复 AQP 水

通透性, 进一步证实活性氧可通过 AQP 的氧化门控(oxidative gating)方式来调控其水通道活性。

4.1.7 渗透压的调控. 溶质高浓度时的内聚力和渗透压不仅是水分运输的驱动力, 还可对 AQP 进行门控^[9]. Ye 等^[40]借助细胞压力探针技术研究表明, 珊瑚轮藻 AQP 水通道活性随着溶质浓度的升高和溶质分子质量的增大而降低. 这一现象可用内聚力-张力模型来解释: 存在于膜一侧的溶质因其浓度和分子大小不同而不同程度地被排斥在 AQP 水通道之外, 造成水通道内张力(负压)形成, 最终导致 AQP 分子结构发生异常变化(扭曲或坍塌)而关闭。

4.2 AQP 的表达调控

植物 AQP 的表达受到环境条件和植物激素的调节. 已知, 干旱、高盐、低温和营养亏缺等环境胁迫及脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、乙烯等植物激素均可调控 AQP 的表达. AQP 表达对环境胁迫的响应非常复杂, 一方面, 不同种类的 AQP 在同一种胁迫条件下存在不同的表达模式, 另一方面, 相同植物的同一类 AQP 在不同部位或所受到的胁迫程度不同时其表达方式也显著不同^[4].

4.2.1 水分胁迫. 水分胁迫既可诱导 AQP 的表达, 也可抑制 AQP 的表达. Jang 等^[41]检测 250 mmol/L 甘露醇胁迫下拟南芥根中 PIPs 的表达结果发现, *PIP1;3*、*PIP1;4*、*PIP2;1* 和 *PIP2;5* 被上调, 而 *PIP1;5*、*PIP2;2*、*PIP2;3* 和 *PIP2;4* 被下调. 另外, Martre 等^[42]研究表明, *PIP1* 和 *PIP2* 双反义拟南芥植株的 *PIP1* 和 *PIP2* 表达均减少, 并对水分亏缺显著缺乏适应能力. 复水期间转基因植株叶片萎蔫的恢复要慢于对照植物, 而且转基因植株叶片的水势显著低于对照植物. 最近, Li 等^[6]研究表明, 15% PEG 6000 处理使得水稻根中 *OsTIP1;1*、*OsTIP1;2* 和 *OsTIP4;1* 的表达上调, *OsTIP4;3* 的表达则受到抑制。

4.2.2 盐胁迫. 盐胁迫可降低根的水分输导能力. Zhu 等^[43]研究表明, 200 mmol/L NaCl 盐胁迫处理 24 h 后可抑制玉米 *ZmPIPs* 和 *ZmTIPs* 的表达, 且叶片含水量快速、持续下降. Li 等^[6]最近研究表明, 150 mmol/L NaCl 处理可诱导水稻根中 *OsTIP1;1*、*OsTIP1;2*、*OsTIP2;2* 和 *OsTIP4;3* 的表达, 其中 *OsTIP1;1* 和 *OsTIP1;2* 上调达 3~12 倍. 迄今, 盐胁迫对 AQP 的表达调控研究主要集中在 PIPs 和 TIPs 等亚类, 并推测 PIPs 与 TIPs 可能通过转录调节协同微调水分的跨膜运输, 进而维持盐胁迫和高渗条件下的水分平衡^[6,44].

4.2.3 植物激素. ABA 是逆境胁迫的信号传递分子, 许多对逆境响应的 AQP 基因同时也受到外源 ABA 的调节. 已知外源 ABA 可增强向日葵、大麦、高粱和玉米等许多植物根的水分输导能力^[44]. Li 等^[6]新近研究表明, 100 μmol/L 外源 ABA 处理诱导水稻根和地上部分其 *OsTIP1;1*、*OsTIP1;2* 和 *OsTIP4;1* 的表达增加, *OsTIP4;3* 的表达则下调. 植物 AQP 的表达也受到 GA 和乙烯的调控. Sun 等^[45]研究发现, 水稻 *RWC3* 基因(一种 AQP 基因)的启动子区域具有受 GA 调控的顺式作用元件 CCTTTTCCTTTT 和 TAACAG, GA 处理可提高 *RWC3* 启动子::GUS 转基因水稻的 GUS 活性, 且 GA 合成抑制剂处理也可抑制 GUS 活性, 表明 GA 很可能直接调控 *RWC3* 的表达. 另外, Ma 等^[27]发现, 乙烯对月季花朵开放的影响与质膜 *RhPIP2;1* 的表达变化存在关联. 最近, Li 等^[46]进一步研究表明, GA₃ 可增加月季 *RhPIP2;1* 的启动子活性, 并认为 GA 和乙烯均可能通过该区域调控该基因表达, 该启动子能够响应植物发育过程激素和环境胁迫的调控。

5 结语与展望

近年有关植物 AQP 的大量研究, 使人们对其在植物水分运输及其他生理过程中的作用与分子机制有了更深入的认识. 植物 AQP 既可运输水分也可运输许多其他小分子物质, 并在光合作用、矿质营养、气孔调节、种子萌发、开花生理、果实发育以及环境应答等过程中都具有十分重要的意义. 值得指出的是, AQP 种类繁多, 且在不同细胞、组织及器官中的表达也存在差异, 功能也不尽相同. 为此, 有必要进一步研究 AQP 更多的生理功能, 并将 AQP 的表达定位与其生理功能联系起来. 另外, 把细胞水平和分子水平上获知的 AQP 运输选择性及其活性调控机制尽可能整合到植物生理过程的整体水平研究中, 同时通过探求 AQP 与膜上其他转运蛋白的密切关系以及 AQP 活性调节的信号转导通路等, 进而更深入、系统地研究和阐明 AQP 在植物生长发育过程中的作用机制。

参 考 文 献

- [1] Maurel C, Verdoucq L, Luu D T, et al. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 595-624
- [2] Denker B M, Smith B L, Kuhajda F P, et al. Identification, purification, and partial characterization of a novel M_r 28,000

- integral membrane protein from erythrocytes and renal tubules. *J Biol Chem*, 1988, **263**(30): 15634–15642
- [3] Preston G M, Carroll T P, Guggino W B, *et al.* Appearance of water channels in *Xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein. *Science*, 1992, **256**(5055): 385–387
- [4] Maurel C, Reizer J, Schroeder J I, *et al.* The vacuolar membrane protein γ -TIP creates water specific channels in *Xenopus* oocytes. *EMBO J*, 1993, **12**(6): 2241–2247
- [5] Ludewig U, Dynowski M. Plant aquaporin selectivity: where transport assays, computer simulations and physiology meet. *Cell Mol Life Sci*, 2009, **66**(19): 3161–3175
- [6] Li G W, Peng Y H, Yu X, *et al.* Transport functions and expression analysis of vacuolar membrane aquaporins in response to various stresses in rice. *J Plant Physiol*, 2008, **165**(18): 1879–1888
- [7] Danielson J A H, Johanson U. Unexpected complexity of the aquaporin gene family in the moss *Physcomitrella patens*. *BMC Plant Biol*, 2008, **8**: 45
- [8] Gustavsson S, Lebrun A S, Norden K, *et al.* A novel plant major intrinsic protein in *Physcomitrella patens* most similar to bacterial glycerol channels. *Plant Physiol*, 2005, **139**(1): 287–295
- [9] Postaire O, Verdoucq L, Maurel C. Aquaporins in plants: from molecular structures to integrated functions. *Adv Bot Res*, 2008, **46**: 75–136
- [10] Wudick M M, Luu D T, Maurel C. A look inside: localization patterns and functions of intracellular plant aquaporins. *New Phytol*, 2009, **184**(2): 289–302
- [11] Ishikawa F, Suga S, Uemura T, *et al.* Novel type aquaporin SIPs are mainly localized to the ER membrane and show cell specific expression in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*, 2005, **579** (25): 5814–5820
- [12] Maurel C. Plant aquaporins: novel functions and regulation properties. *FEBS Lett*, 2007, **581**(12): 2227–2236
- [13] Törnroth-Horsefield S, Wang Y, Hedfalk K, *et al.* Structural mechanism of plant aquaporin gating. *Nature*, 2006, **439**(7077): 688–694
- [14] Fraysse L C, Wells B, McCann M C, *et al.* Specific plasma membrane aquaporins of the PIP1 subfamily are expressed in sieve elements and guard cells. *Bio Cell*, 2005, **97**(7): 519–534
- [15] Sarda X, Tusch D, Ferrare K, *et al.* Two TIP-like genes encoding aquaporins are expressed in sunflower guard cells. *Plant J*, 1997, **12**(5): 1103–1111
- [16] Schuurmans J A, van Dongen J T, Rutjens B P W, *et al.* Members of the aquaporin family in the developing pea seed coat include representatives of the PIP, TIP, and NIP subfamilies. *Plant Mol Biol*, 2003, **53**(5): 655–667
- [17] Bienert G P, Møller A L, Kristiansen K A, *et al.* Specific aquaporins facilitate the diffusion of hydrogen peroxide across membranes. *J Biol Chem*, 2007, **282**(2): 1183–1192
- [18] Liu L H, Ludewig U, Gassert B, *et al.* Urea transport by nitrogen-regulated tonoplast intrinsic proteins in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2003, **133**(3): 1220–1228
- [19] Holm L M, Jahn T P, Møller A L, *et al.* NH₃ and NH₄ permeability in aquaporin-expressing *Xenopus* oocytes. *Pflügers Arch*, 2005, **450**(6): 415–428
- [20] Uehlein N, Lovisolo C, Siefritz F, *et al.* The tobacco aquaporin *NtAQPI* is a membrane CO₂ pore with physiological functions. *Nature*, 2003, **425**(6959): 734–737
- [21] Ma J F, Yamaji N, Mitani N, *et al.* An efflux transporter of silicon in rice. *Nature*, 2007, **448**(7150): 209–212
- [22] Takano J, Wada M, Ludewig U, *et al.* The *Arabidopsis* major intrinsic protein NIP5;1 is essential for efficient boron uptake and plant development under boron limitation. *Plant Cell*, 2006, **18**(6): 1498–1509
- [23] Flexas J, Ribas-Carbó M, Hanson D T, *et al.* Tobacco aquaporin *NtAQPI* is involved in mesophyll conductance to CO₂ *in vivo*. *Plant J*, 2006, **48**(3): 427–439
- [24] Dordas C, Chrispeels M J, Brown P H. Permeability and channel-mediated transport of boric acid across membrane vesicles isolated from squash roots. *Plant Physiol*, 2000, **124**(3): 1349–1362
- [25] Mitani N, Chiba Y, Yamaji N, *et al.* Identification and characterization of maize and barley Lsi2-like silicon efflux transporters reveals a distinct silicon uptake system from that in rice. *Plant Cell*, 2009, **21**(7): 2133–2142
- [26] Bots M, Vergeldt F, Wolters-Arts M, *et al.* Aquaporins of the PIP2 class are required for efficient anther dehiscence in tobacco. *Plant Physiol*, 2005, **137**(3): 1049–1056
- [27] Ma N, Xue J Q, Li Y H, *et al.* *Rh-PIP2;1*, a rose aquaporin gene, is involved in ethylene-regulated petal expansion. *Plant Physiol*, 2008, **148**(2): 894–907
- [28] 李登弟, 黄耿青, 谭新, 等. 棉花 *GhAQPI* 基因克隆及其在胚珠发育中的特异表达. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, **32**(5): 543–550
- [29] Li D D, Huang G Q, Tan X, *et al.* *J Plant Physiol Mol Biol*, 2006, **32**(5): 543–550
- [29] Sun M H, Xu W, Zhu Y F, *et al.* A simple method for *in situ* hybridization to RNA in guard cells of *Vicia faba* L.: the expression of aquaporins in guard cells. *Plant Mol Biol Rep*, 2001, **19** (2): 129–135
- [30] Guenther J F, Chanmanivone N, Galetovic M P, *et al.* Phosphorylation of soybean Nodulin 26 on serine 262 enhances water permeability and is regulated developmentally and by osmotic signals. *Plant Cell*, 2003, **15**(4): 981–991
- [31] Azad A K, Sawa Y, Ishikawa T, *et al.* Characterization of protein phosphatase 2A acting on phosphorylated plasma membrane aquaporin of tulip petals. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2004, **68**(5): 1170–1174
- [32] Temmei Y, Uchida S, Hoshino D, *et al.* Water channel activities of *Mimosa pudica* plasma membrane intrinsic proteins are regulated by direct interaction and phosphorylation. *FEBS Lett*, 2005, **579**(20): 4417–4422
- [33] Fetter K, Van Wilder V, Moshelion M, *et al.* Interactions between plasma membrane aquaporins modulate their water channel activity. *Plant Cell*, 2004, **16**(1): 215–228
- [34] Zelazny E, Borst J W, Muylaert M, *et al.* FRET imaging in living

- maize cells reveals that plasma membrane aquaporins interact to regulate their subcellular localization. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, **104**(30): 12359–12364
- [35] Vera-Estrella R, Barkla B J, Bohnert H J, *et al.* Novel regulation of aquaporins during osmotic stress. *Plant Physiol*, 2004, **135** (4): 2318–2329
- [36] Santoni V, Verdoucq L, Sommerer N, *et al.* Methylation of aquaporins in plant plasma membrane. *Biochem J*, 2006, **400**(1): 189–197
- [37] Cabañero F J, Martínez-Ballesta M C, Teruel J A, *et al.* New evidence about the relationship between water channel activity and calcium in salinity-stressed pepper plants. *Plant Cell Physiol*, 2006, **47**(2): 224–233
- [38] Henzler T, Ye Q, Steudle E. Oxidative gating of water channels (aquaporins) in *Chara* by hydroxyl radicals. *Plant Cell Environ*, 2004, **27**(9): 1184–1195
- [39] Ye Q, Steudle E. Oxidative gating of water channels (aquaporins) in corn roots. *Plant Cell Environ*, 2006, **29**(4): 459–470
- [40] Ye Q, Wiera B, Steudle E. A cohesion/tension mechanism explains the gating of water channels (aquaporins) in *Chara* internodes by high concentration. *J Exp Bot*, 2004, **55**(396): 449–461
- [41] Jang J Y, Kim D G, Kim Y O, *et al.* An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 2004, **54**(5): 713–725
- [42] Martre P, Morillon R, Barrieu F, *et al.* Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit. *Plant Physiol*, 2002, **130**(4): 2101–2110
- [43] Zhu C F, Schraut D, Hartung W. Differential responses of maize MIP genes to salt stress and ABA. *J Exp Bot*, 2005, **56**(421): 2971–2981
- [44] Shao H B, Chu L Y, Shao M A, *et al.* Advances in functional regulation mechanisms of plant aquaporins: Their diversity, gene expression, localization, structure and roles in plant soil-water relations (Review). *Mol Membr Biol*, 2008, **25**(3): 179–191
- [45] Sun M H, Zhang M H, Liu H Y, *et al.* Distribution of water channel protein RWC3 and its regulation by GA and sucrose in rice (*Oryza sativa*). *Acta Bot Sin*, 2004, **46**(9): 1056–1064
- [46] Li Y, Wu Z, Ma N, *et al.* Regulation of the rose *Rh-PIP2;1* promoter by hormones and abiotic stresses in *Arabidopsis*. *Plant Cell Rep*, 2009, **28**(2): 185–196

Advances in Plant Aquaporins*

LI Hong-Mei, WAN Xiao-Rong, HE Sheng-Gen**

(College of Life Sciences, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China)

Abstract Aquaporins (AQP), abundant in diversity, are the member of the major intrinsic proteins (MIPs) family with extraordinary ability to transport water, and thus, play important roles in modulation of water relations in plants. The recent advances in classification, structural characteristics, and physiological functions during plant growth and development as well as the various regulation modes of the activity and the effects of several abiotic stresses (water stress and salt stress) and phytohormones (ABA, GA and ethylene) on the gene expression of AQP were reviewed.

Key words aquaporin, structure characteristic, water transportation, activity regulation, gene expression

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2009.00295

*This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (30771519, 30800077), The Project Sponsored by the Scientific Research Foundation for The Returned Overseas Chinese Scholars, State Education Ministry(2007-1108), and The Key Project of the Natural Science Foundation of Guangdong Province (8251022501000002).

**Corresponding author.

Tel: 86-20-89013226, E-mail: howtoroot@163.com

Received: May 6, 2009 Accepted: November 19, 2009