

植物水通道蛋白研究综述

吴 雪¹, 杜长霞^{1,2}, 杨冰冰¹, 樊怀福^{1,2}

(1. 浙江农林大学 农业与食品科学学院, 浙江 临安 311300; 2. 浙江农林大学 浙江省农产品品质改良技术研究重点实验室, 浙江 临安 311300)

摘要: 植物所有的生长发育过程都与水分传导息息相关, 而植物水通道蛋白(AQPs)在维持植物体内水分平衡中有着重要意义。植物水通道蛋白通过改变质膜的水分渗透性促进了水在细胞间的流动。植物水通道蛋白不仅是水选择性通道蛋白, 同时还具有许多生理生化功能, 是一类多功能蛋白。它在水分及其他物质运输、细胞伸长与分化、气孔运动等生理过程中均扮演着重要角色。植物水通道蛋白基因在植物所有的组织中都能够表达, 有些是受环境因子或激素诱导表达的, 还有一些是植物组织或器官特异表达的。从结构、生理功能和基因表达等方面综述了植物水通道蛋白研究领域最新进展。参 52

关键词: 植物生物化学; 水通道蛋白; 综述; 结构; 生理功能; 表达

中图分类号: S718.3; Q946.1 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2015)05-0789-08

Research progress in plant aquaporins

WU Xue¹, DU Changxia^{1,2}, YANG Bingbing¹, FAN Huaifu^{1,2}

(1. School of Agriculture and Food Science, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. The Key Laboratory for Quality Improvement of Agricultural Products of Zhejiang Province, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: The entire growth and development process of plants are closely related to water conduction, and the aquaporins (AQPs) are significant in maintaining water balance of plants. AQPs promote the water flow among cells by changing the water permeability of plasma membrane. AQPs are not only the water selective channel proteins but also a type of multifunctional proteins which have many other physiological functions. AQPs play important roles in the physiological processes including transport of water and other substance, cell elongation and differentiation, stomatal movement. AQP genes can be expressed in all plant tissues: some expressions are induced by environmental factors or phytohormones; and others are organ specific expression or tissue specific expression. This paper reviewed the research advances in the structure, physiological function and gene expression of plant AQPs. [Ch, 52 ref.]

Key words: plant biochemistry; aquaporins; review; structure; physiological function; expression

水通道蛋白(也称水孔蛋白, AQPs)促使着水分的双向跨膜运动, 它所介导的自由水快速被动地跨生物膜转运, 是水进出细胞的主要途径。第1次从分子水平上证实细胞膜上存在水转运通道蛋白是Peter Agre 研究小组^[1]于1988年从血红细胞和肾小管中分离纯化出的CHIP28蛋白, 并由实验证明了CHIP28蛋白具有允许水分子进入的功能。CHIP28蛋白也因此被重新命名为1号水通道蛋白(AQP₁)。第一个植物水通道蛋白—— γ 2-TIP是Maurel等^[2]于1993年从拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中分离出来的。目前, 已经从细菌、酵母、植物、动物中分离出多种水通道蛋白的同源基因, 并且证明水通道蛋白除了担

收稿日期: 2014-10-02; 修回日期: 2015-02-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31101539; 31201658)

作者简介: 吴雪, 从事园艺植物栽培研究。E-mail: xuewu827@outlook.com。通信作者: 樊怀福, 副教授, 博士, 从事设施园艺与无土栽培研究。E-mail: wwghff@126.com

负细胞间或细胞内外水分子输导的功能，还参与细胞伸长与分化、气孔运动等生理过程。本文主要从水通道蛋白家族成员组成、结构、生理功能及表达等方面对植物水通道蛋白的研究进展进行系统介绍。

1 水通道蛋白家族成员

植物水通道蛋白的结构与动物水通道蛋白同属于一个古老的跨膜通道蛋白MIP超家族。已经测序的植物基因组揭示植物水通道蛋白是一个超家族：拟南芥中有38个水通道蛋白基因编码的35种水通道蛋白同源蛋白，其中10个属于液泡膜水通道及其类似蛋白，13个为质膜水通道及其类似蛋白，12个属于NLM类。此外，玉米*Zea mays*和水稻*Oryza sativa*中分别有35个和33个水通道蛋白基因^[3]。Johansson等^[4]根据氨基酸序列同源性和亚细胞定位将水通道蛋白划分为5个家族：质膜内在蛋白(PIPs)，液泡膜内在蛋白(TIPs)，类Nodulin26(NOD26)膜内在蛋白(NIPs)，小的碱性膜内在蛋白(SIPs)和类GlpF膜内在蛋白(GIPs)。比较特殊的是，球蒴藓*Sphaerotheciella sphaerocarpa*中除了有上述5类水通道蛋白以外，还具有XIPs和HIPs等2个新类别^[5]。并且，PIPs，TIPs，NIPs和SIPs亚家族存在于包括苔藓类植物小立碗藓*Physcomitrella patens*在内的所有陆地植物中，然而存在于多种维管植物和非维管植物中的XIPs亚家族蛋白却只在十字花科Brassicaceae植物和单子叶植物中被发现，而HIPs至今未在高等植物中被发现。所有PIPs均高度保守，孔道狭窄，为典型的高水分选择性通道蛋白，它包含PIP1，PIP2和PIP3等3类；TIPs定位于液泡膜或液泡形成体上，它包含α，β，γ，δ和ε等5个亚类^[4]；大豆*Glycine max*的NOD26是NIPs的原型，它定位于大豆根瘤和细菌的共生体膜上，分为NIPⅠ，NIPⅡ和NIPⅢ等3类^[6]；SIPs是植物水通道蛋白中的最小家族，定位于内质网膜上，分为SIP1和SIP2等2类^[7]。这些水通道蛋白种类的发现为更加系统性地研究水通道蛋白的生物多样性提供了重要的参考依据。

2 水通道蛋白的结构

水通道蛋白具有MIP家族结构的典型特征，是一种小而高度疏水的跨膜蛋白。这些膜蛋白的单体分子量为23~30 kD，每个水通道蛋白分子具有5个环(A环，B环，C环，D环和E环)和6个跨膜区域，并且在膜上形成类似桶状的构象。5个环中包含2个胞内环(B环和D环)和3个胞外环(A环，C环和E环)，其中B环和D环位于膜细胞质一侧，A环、C环和E环位于膜另一侧。B环和E环疏水性，其余环为亲水性^[8]。E环对外界环境非常敏感，可激活水通道蛋白功能，E环NPA序列前的半胱氨酸是水通道蛋白的汞抑制部位。A环有N连接糖基化位点；水通道蛋白的N端和C端结构域均伸入细胞质，肩负着水通道蛋白活性的特异调控。三维结构分析发现，胞内的B环和胞外的E环折叠进膜内，形成“水漏模型”，并且B环和E环各存在一段高度保守的结构域：NPA模体，在已经测序的多个MIP基因中，大多数基因都具有该模体。NPA模体由3个氨基酸(Asn-Pro-Ala)组成，也叫NPA盒，NPA模体的一半以相反的方向嵌入膜中，参与形成水通道蛋白^[9]。在NPA模体外侧0.8 nm处存在1个收缩的芳香族化合物/精氨酸(ar/R)模体结构，这是一个四聚体结构，分别由螺旋2(H2)和螺旋5(H5)上各1个氨基酸残基以及E环上的2个氨基酸残基组成^[10]，ar/R模体是影响MIP转运选择性的一个重要位点。上述各种参与水通道蛋白形成的结构都非常保守，这些结构对于形成水通道蛋白的稳定结构和准确的功能表达起至关重要的作用。

3 植物水通道蛋白的生理功能

伴随着大量水通道蛋白的分离和鉴定，人们发现水通道蛋白不仅是水选择性通道蛋白，同时还具有许多其他生理生化功能，是一类多功能蛋白。植物水通道蛋白在长途和跨膜水分运输、除水以外的物质运输、细胞渗透调节、细胞的伸长与分化、气孔运动等生理过程中都扮演着重要角色。

3.1 水通道蛋白在植物体内水分运输中的作用

许多植物不同部位都分布有水通道蛋白，流经根中的水有70%~90%通过水通道蛋白来运输，该途径是水进出细胞的主要途径。尤其是原生质膜上的水通道蛋白在控制水分的跨膜运输中扮演着“细胞的水管工”的角色。水通道蛋白具有很高的水分运输效率，在1 MPa压力下1 s能运输10⁹个水分子。通常，水通道蛋白通过转录调控门控机制、聚合互作调控、重新定位等多种活性调控方式影响细胞膜系统

的通透性，参与调节植物水分的吸收和运输^[11-12]。实时荧光定量 PCR 和免疫组织化学法检测表明：除 ZmPIP2;7 以外的玉米 ZmPIPs 在叶片生长区的表达量要比在生熟叶片中的表达量大得多，说明该蛋白可能参与了叶尤其是维管束和叶肉组织中水分的径向运输^[13]；杨树 *Populus tomentosa* PtXIPs 在爪蟾卵母细胞体系中表达并呈现出不同的水分转运能力^[14]；拟南芥 δ -TIP 主要在发育中的维管组织表达，它的作用可能是在幼嫩的维管细胞中形成水流，在成熟的维管束组织中维持细胞的水渗透性^[15]。

3.2 水通道蛋白参与一些小分子溶质、气体和重金属的运输

植物水通道蛋白不仅可以高效转运水分子，还可作为一种离子选择性透过膜有效介导其他小分子物质、营养元素以及金属离子的运输^[16]。小麦 *Triticum aestivum* 和拟南芥的 TIPs 能通透 $\text{NH}_4^+/\text{NH}_3^-$ ^[17]；西葫芦 *Cucurbita pepo* CpNIP1 以及拟南芥 δ -TIP 和 γ -TIP 能够转运尿素^[18]；一些 NIPs 除了通透水外，多种植物的 NIPs 还可双向转运亚砷酸盐，如拟南芥 AtNIP5;1 和 AtNIP6;1，水稻 OsNIP2;1 和 OsNIP3;2^[19-20]；HvPIP1;3 和 HvPIP1;4 能运输硼^[21]；大豆与细菌共生体膜上的 Nodulin-26 具有运输甘油和氨气的作用；南瓜 *Cucurbita moschata* 的 CpNIP1 具有运输尿素的能力^[15]。

3.3 水通道蛋白与根的水分吸收密切相关

提高植物根系对水分的吸收是植物体能够在胁迫条件下保证体内水分含量的重要机制，同时，水通道蛋白与根系水分传导性的密切关联最终又影响植物摄取水分的能力，也正是由于这个原因，转基因植物根部对水通道蛋白的超表达能够明显地提高植物的抗胁迫能力^[22]。研究表明：水稻 OsPIP1;1 的超表达提高了根的导水性，因此，水稻产生了抵抗盐胁迫的能力^[23]。但是，水通道蛋白基因的超表达不总是提高植物的抗胁迫能力的。例如，与正常植株相比，拟南芥 PIP1;4 或是 PIP2;5 在转基因拟南芥和烟草中的超表达加快了在严寒胁迫下根部皮层细胞的水分流动，再加上植株本身发芽，这些过程加快了植株在干旱环境下的水分流失，并导致植物生长减缓、降低了发芽率^[22]。

3.4 水通道蛋白对细胞的渗透调节作用

水通道蛋白不仅参与了植物体内的水分流动，它在液泡与胞质间、胞质与质外体间的渗透调节中也扮演者十分重要的角色，帮助细胞能够正常地进行各种生理活动。液泡膜上无限制的水分运输可以使植物细胞有效地利用巨大的液泡空间来缓冲细胞质内的渗透波动，这样就可以避免细胞质的坍塌或膨胀，尤其是在细胞间隙的某些变化引起细胞内渗透发生突然变化的时候，这种作用更为突出^[24]。TIPs 介导细胞质和液泡腔室之间的水分交换，缓解细胞质渗透波动；在拟南芥细胞中，质膜体深深地插入到液泡中，而原生质膜水通道蛋白恰恰聚集于质膜体上，这可能有利于液泡和质外体之间进行水分交换，而细胞质的渗透波动却保持很小^[8]；对拟南芥 TIP1 的功能研究表明，AtTIP1;1 定位在多液泡连接处，参与大小液泡融合过程，可以将物质运输至液泡，敲除 AtTIP1;1 并不影响拟南芥正常生长，但其对渗透胁迫敏感^[25]；研究发现：转入番茄 *Lycopersicon esculentum* SlMIP 基因后的拟南芥在盐胁迫下，细胞膜损伤程度较轻，组织渗透势明显降低，并保持较高的含水量，表现出明显高于野生型的耐盐性^[26]。

3.5 水通道蛋白参与细胞的伸长与分化

植物的生长源于细胞的分裂和增长，这就需要源源不断地摄取水分以保持细胞的膨压。这个过程是受水势梯度控制的，而水势梯度本身是由于溶质的积累产生的^[27]。TIPs 类和 PIPs 类的水通道蛋白在植物组织伸长生长方面的重要意义已经被 mRNA 与蛋白的表达以及胚胎、根、胚轴、叶片、生殖器官、果实的细胞扩增之间的正相关性所验证，这种正相关性过程的产生则需要质膜和液泡膜有很强的水力特性^[19,28]。有研究表明：玉米的 ZmTIP1 在细胞旺盛分裂和急剧伸长的部位(初级根和次级根的根尖、叶原基、雌雄花序的分生组织)优势表达，并且通过免疫细胞化学定位显示 ZmTIP1 在分生组织的小泡中大量积累^[15]；最近，对 PIPs 家族基因表达模式和葡萄 *Vitis berlandieri* × *Vitis rupestris* 藤细根生长的研究表明，水通道蛋白的表达量在根尖部位最高，而在根部的成熟区域的表达量有所降低^[29]。

3.6 水通道蛋白参与植物叶片气孔运动及光合作用

水通道蛋白在改变叶片气孔中起到一定作用。在质膜和叶绿体内膜上表达的烟草 NtAQP1(PIP1)会对植物中的二氧化碳电导率及光合作用效率产生影响，这就证明了 NtAQP1 参与调节叶肉细胞内二氧化碳的运输^[30]；有研究显示：PIP_s 能促进叶组织二氧化碳的跨膜运动^[31]；大麦 *Hordeum vulgare* HvPIP2;1 的超量表达能提高植株对水和二氧化碳的通透性，促进植物体内水分及二氧化碳的交换，从而最终增强

了光合作用。

3.7 水通道蛋白在植物生殖生长中起着重要的作用

在植物种子萌发与成熟、开花、果实成熟的过程中植物细胞质渗透系统会发生不断变化，其中果实和种子则需要进行迅速的渗透平衡以提供植物组织最适的发育环境。例如，在种子成熟晚期蛋白 α -TIP大量积累在液泡膜内，但在种子萌发及幼苗发育的初期， α -TIP表达逐渐减弱，取而代之的是它的同源物 γ -TIP， α -TIP与 γ -TIP在种子的萌发过程中协同作用，精细调控细胞的渗透势；在烟草 *Nicotiana tabacum* 中，PIP1 和 PIP2 在花药和柱头发育过程中特异表达，其中烟草 NtPIP2;1 对花粉粒附着在子房上的水合作用很重要，它促进了水分在细胞间或组织间的运动^[32]；月季 *Rosa hybrida* Rh-PIP2;1 在花瓣表皮细胞中大量表达，而 Rh-PIP2;1 表达使得花瓣展开明显受抑制，并且解剖学特征与乙烯处理的花朵很相似^[33]。这说明，Rh-PIP2;1 参与花瓣细胞伸长和乙烯抑制花瓣展开的过程；Ikeda 等^[34]利用传统 mRNA 差异显示技术从油菜 *Brassica napus* 中克隆出 1 个水通道蛋白的同源序列。该基因在野生型植株的柱头中表达，而在自交亲和的突变体中不表达，因此，推测该基因参与控制植株自身花粉的吸水作用，从而参与了十字花科 Brassicaceae 的自交不亲和反应；草莓 *Fragaria ananassa* FaPIP1;1 与果实发育密切相关，它可以增加果实细胞质膜的水通透性^[35]。

3.8 水通道蛋白可以有效抵御各种逆境胁迫

各种非生物胁迫都会造成植物体细胞的水分失衡，而水通道蛋白可以控制逆境条件下植物体内以及细胞内部水分和养分的运输。植物水通道蛋白通过影响离子等小分子溶质、气体和重金属在植物体内的运转有效地提高了植物的抗逆性^[22]。*TaNIP* 基因促进钠离子(Na^+)从细胞质流向细胞外的基质，并且提高植物组织内钾离子(K^+)和钙离子(Ca^{2+})的含量，因此，转基因拟南芥的抗盐能力要比野生型的强^[35]。此外，不同种类的水通道蛋白基因的超表达通过与植物体内生的水通道蛋白基因的相互合作也能提高植物的抗逆性^[22]。例如，OsPIP2;6 过表达能提高植株的抗亚砷酸盐能力^[36]；过量表达烟草 NtPIP1 能提高植物盐胁迫下的水分利用效率和生物产量^[37]；硬质小麦 *TdPIP1* 基因在烟草中的超表达加快了烟草根系的生长并增大了叶片面积，因此提高了烟草的抗逆能力^[38]。同样，欧洲油菜 *Brassica napus* 的 *BnPIP1* 基因在转基因烟草中的超表达由于提高了分子水平上的水分传导力，从而增强了整个植株体的抗旱能力^[39]。除此之外，由于胁迫响应，来自不同物种的同种水通道蛋白基因在一个植株体上会在不同程度上对基因的表达模式和植物体内生水通道蛋白分布产生影响，这个过程主要是取决于目标 *PIP* 基因与外源蛋白质特性。例如，黑籽南瓜 *Cucurbita ficifolia* 基因 *CfPIP2;1* 的表达提高了拟南芥在干旱环境下的成活率^[40]；黄瓜 *Cucumis sativus* 基因 *CsPIP1;1* 或 *CfPIP2;1* 都能提高黑籽南瓜种子在高盐胁迫下的发芽率。但是，虽然基因间相互合作对植物体产生积极的作用可能与异四聚体的形成有关，但是外源水通道蛋白与内生水通道蛋白之间是否存在物质联系还仍旧不清楚^[40]。

4 水通道蛋白的表达

早先关于植物水通道蛋白功能的研究线索主要来自水通道蛋白在处于不同生长阶段和环境中的各种植物器官、组织、细胞中的时空表达特性^[27]。已有研究表明：水通道蛋白基因在植物体上所有的组织中都能够表达，并且其时空表达特征取决于发育时期和环境条件，即有些是受激素、盐害、酸碱度等环境因子诱导表达的，还有一些水通道蛋白是植物组织器官特异表达的。

4.1 激素调节

水稻基因 *OsPIP2;6* 经赤霉素诱导后表达量均增加，且表达量以 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 赤霉素处理时增加最为明显^[41]；实验证明：6 d 和 9 d 苗龄的月季叶片基因 *RhPIP1;1* 在受到赤霉素处理后，其表达量分别升高了 24% 和 19%，但在脱落酸处理后，其表达量分别下降了 50% 和 70%^[42]。

4.2 环境诱导

Gao 等^[35]研究显示： $170 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 盐酸处理大麦幼苗 72 h 中，*TaNIP* 在根中的表达量增加，且 *TaNIP* 转基因植株的根长增加较野生型更快；再者，pH 值和钙离子(Ca^{2+})对水通道蛋白也具有调控作用：在添加自由钙离子(Ca^{2+})或降低 pH 值的条件下，拟南芥悬浮培养细胞的质膜对水的通透性明显下降^[43]；当表达拟南芥基因 *AtPIP2;1*, *AtPIP2;2*, *AtPIP2;3* 和 *AtPIP1;2* 的卵母细胞从 pH 7.0 移入 pH 6.0 的

培养液时, 其水通道就会关闭; *OsPIP2;6* 在水稻成熟植株的所有组织中都有表达, 其中以根中表达量最高^[41]; 黄瓜经过 24 h 聚乙二醇处理后其根部的 *CsPIP2* 基因表达量降低了 33.4%, 但是在受到 24 h 盐酸处理后其 *CsPIP2* 表达量却提高了 57.9%^[44]。最新研究显示: 对水稻进行持续的氮缺乏与再供给处理, 使得水稻根部的 *OsPIP2;4* 等多个水通道蛋白表达量随之降低与升高, 同时, 也相应地影响了水稻根部的水分传导性^[45]; 施硅处理 4 h 之后, 高粱 *Sorghum bicolor* 根部 *SbPIP1;3*, *SbPIP1;4*, *SbPIP1;6*, *SbPIP2;2* 和 *SbPIP2;6* 的表达量都有所提高, 相应的也提高了组织抗渗透胁迫的能力^[46]。

4.3 器官或组织表达特异性

PIP 和 TIP 家族的水通道蛋白在植株根部的表达量要比在叶片中的表达量高^[47]。拟南芥 γ -TIP 和 PIPb 主要表达于伸长和分化细胞; 而 γ -TIP 和 α -TIP 均可在种子薄壁细胞和根尖细胞中表达, 但是 γ -TIP 主要在蛋白储藏细胞中, 而 α -TIP 主要表达于新生的营养液泡中^[26]; *OsPIP2;6* 在水稻成熟植株的所有组织中都有表达, 其中以根中表达量最高^[41]; 黄瓜叶片中 *CsPIP2;4* 的表达量最高占到所有 CsPIPs 表达量的 73%, 而根部中的 *CsPIP1;2* 的表达量占到所有 CsPIPs 表达量的 80%^[44]; 荧光定量 PCR 结果显示, *NtTIP1* 在烟草花和蒴果中表达较低, 在根、茎、叶等营养器官中的表达丰度相对较高, 特别是茎中的 *NtTIP1* 基因相对表达量分别是花的 5.7 倍^[48]。

5 存在的问题和研究热点

水通道蛋白参与了植物体多种重要的生理过程, 是生物界中重要的膜功能性蛋白。正如本综述介绍的那样, 越来越多的实验成果都凸显了水通道蛋白在维持植物体水分状态中的重要作用。但是, 植物体内的水分调节机制依然很复杂还需要更深层次的研究, 因为它涉及到多种激素和水分的信号传导, 而这些物质的信号传导恰恰通过改变水通道蛋白的表达和活性对细胞和组织的通透性起到调节作用^[27]。

虽然有研究者证实, PIP2 家族的水通道蛋白基因在胁迫条件下受到异位蛋白的影响程度要比 PIP1 家族的水通道蛋白基因大。但是, 依然没有很清楚地证明: 到底是外源水通道蛋白直接调控内生水通道蛋白对于胁迫的响应, 还是外源水通道蛋白先是改变内生水通道蛋白的基因表达, 再由基因表达的改变做出相应的胁迫反应^[22]。

如今, 对于新型纳米材料对生物学研究的热潮越来越高涨, 新型纳米材料的研究给植物生物技术带来了令人惊喜的帮助。纳米材料和植物细胞之间可以相互作用, 纳米材料通过渗入细胞膜和细胞壁或是允许其他生物分子进入细胞来完成与细胞间的互动, 因此, 这些纳米材料为解决植物水通道蛋白生理学方面的难题也提供了一定帮助^[49]。碳纳米管(carbon nanotubes)因为其独特的物理、化学和电学特性在生物技术上的应用, 已经受到广泛研究, 例如: 生物分子的传递和组织工程学。虽然植物-纳米分子之间的相互作用非常复杂, 还值得进一步的研究, 但是, 已经有研究可以证明, 纳米分子对植物基因转录有一定的影响, 而这种影响有助于植株在响应胁迫环境时的生长^[50]。例如, 含有多壁碳纳米管(multiple-walled carbon nanotubes)的番茄植株其体内所有基因表达量都提高了, 尤其是水通道蛋白基因 *NtPIP1* 的表达量, 进而增加其细胞水通道蛋白的含量^[51]。这些科研成果开辟了一片新的研究领域, 那就是纳米材料与植物之间的相互作用。然而, 相关实验的安全性需要进一步确定, 并且在考虑将纳米管延伸到农产品领域之前要考虑其在环境和食品健康方面的风险^[52]。总的来说, 纳米技术在提高农作物对不同环境胁迫的响应能力方面的运用呈现出一片全新的研究领域, 成为新的科学的研究热点。

6 参考文献

- [1] DENNKE B M, SMITH B L, KUHAIDA F P, et al. Identification, purification and partial characterization of a novel Mr 28 000 integral membrane protein from erythrocytes and renal tubules [J]. *J Biol Chem*, 1998, **263**(30): 15634 – 15642.
- [2] MAUREL C, REIZER J, SCHROEDER J I, et al. The vacuolar membrane protein γ -TIP creates water specific channels in *Xenopus oocytes* [J]. *EMBO J*, 1993, **12**(6): 2241 – 2247.
- [3] CHAUMONT F, BARRIEU F, WOJCIK E, et al. Aquaporins constitute a large and highly divergent protein family in maize [J]. *Plant Physiol*, 2001, **125**(3): 1206 – 1215.
- [4] JOHANSON U, KARLSSON M, JOHANSSON I, et al. The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in

- Arabidopsis* provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants [J]. *Plant Physiol*, 2001, **126**(4): 1358 – 1369.
- [5] BIENERT G P, BIENERT M D, JAHN T P, et al. Solanaceae XIPs are plasma membrane aquaporins that facilitate the transport of many uncharged substrates [J]. *Plant J*, 2011, **66**(2): 306 – 317.
- [6] MITANI-UENO N, YAMAJI N, ZHAO F J, et al. The aromatic/arginine selectivity filter of NIP aquaporins plays a critical role in substrate selectivity for silicon, boron, and arsenic [J]. *J Exp Bot*, 2011, **62**(12): 4391 – 4398.
- [7] 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* [J]. *FEBS Lett*, 2005, **579**(25): 5814 – 5820.
- [8] 李兵. 植物水通道蛋白生理作用的研究进展[J]. 现代农业科技, 2006(7): 143 – 145.
- LI Bing. Research advances in plant physiological role of aquaporins [J]. *Mod Agric Sci Technol*, 2006(7): 143 – 145.
- [9] GOMES D, AGASSE A, THIEBAUD P, et al. Aquaporins are multifunctional water and solute transporters highly divergent in living organisms [J]. *Biochim Biophys Acta Biomembr* 2009, **1788**(6): 1213 – 1228.
- [10] SUI H, HAN B G, LEE J K, WALIAN P, JAP B K. Structural basis of water-specific transport through the AQP1 water channel [J]. *Nature*, 2001, **414**(6866): 872 – 878.
- [11] LUDEWIG U, DYNOWSKI M. Plant aquaporin selectivity: where transport assays, computer simulations and physiology meet [J]. *Cell Mol Life Sci*, 2009, **66**(19): 3161 – 3175.
- [12] 庞永奇, 王高奇, 王旭初, 等. 植物水孔蛋白的亚细胞分布与生理功能研究浅析[J]. 生物化学与生物物理进展, 2012, **39**(10): 962 – 971.
- PANG Yongqi, WANG Gaoqi, WANG Xuchu, et al. A brief analysis of subcellular distribution and physiological functions of plant aquaporins [J]. *Prog Biochem Biophys*, 2012, **39**(10): 962 – 971.
- [13] HACHEZ C, HEINEN R B, DRAYE X, et al. The expression pattern of plasma membrane aquaporins in maize leaf highlights their role in hydraulic regulation [J]. *Plant Mol Biol*, 2008, **68**(4/5): 337 – 353.
- [14] LOPEZ D, BRONNER G, BRUNEL N, et al. Insight into *Popul* XIP aquaporins: evolutionary expansion, protein functionality, and environmental regulation [J]. *J Exp Bot*, 2012, **63**(5): 2217 – 2230.
- [15] 刘迪秋, 王继磊, 葛锋, 等. 植物水通道蛋白生理功能的研究进展[J]. 生物学杂志, 2009, **26**(5): 63 – 66.
- LIU Diqu, WANG Jilei, GE Feng, et al. Advances in the physiological functions of plant aquaporins [J]. *J Biol*, 2009, **26**(5): 63 – 66.
- [16] YOOL A J, CAMPBELL E M. Structure, function and translational relevance of aquaporin dual water and ion channels [J]. *Mol Aspects Med*, 2012, **33**(5): 553 – 561.
- [17] HOLM L M, JAHN T P, MOLLER A L B, et al. NH₃ and NH₄⁺ permeability in aquaporin-expressing *Xenopus oocytes* [J]. *Pflügers Archiv*, 2005, **450**(6): 415 – 428.
- [18] KLEBL F, WOLF M, SAUER N. A defect in the yeast plasma membrane urea transporter Dur3p is complemented by CpNIP1, a Nod26-like protein from zucchini (*Cucurbita pepo* L.) and by *Arabidopsis thaliana* δ-TIP or γ-TIP [J]. *FEBS Lett*, 2003, **547**(1): 69 – 74.
- [19] MA Jianfeng, YAMAJI N, MITANI N, et al. Transporters of arsenite in rice and their role in arsenic accumulation in rice grain [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2008, **105**(29): 9931 – 9935.
- [20] BIENERT G P, THORSEN M, SCHÜSSLER M D, et al. A subgroup of plant aquaporins facilitate the bi-directional diffusion of As(OH)₃ and Sb(OH)₃ across membranes [J]. *BMC Biol*, 2008, **6**(1): 26.
- [21] FITZPATRICK K L, REID R J. The involvement of aquaglyceroporins in transport of boron in barley roots [J]. *Plant Cell Environ*, 2009, **32**(10): 1357 – 1365.
- [22] del CARMEN MARTINEZ-BALLESTA M, CARVAJAL M. New challenges in plant aquaporin biotechnology [J]. *Plant Sci*, 2014, **217 – 218**: 71 – 77.
- [23] LIU Chengwei, FUKUMOTO T, MATSUMOTO T, GENA P, et al. Aquaporin OsPIP1;1 promotes rice salt resistance and seed germination [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2013, **63**: 151 – 158.
- [24] 杨淑慎, 山仑, 郭嵩光, 等. 水通道蛋白与植物的抗旱性[J]. 干旱地区农业研究, 2005, **23**(6): 214 – 218.
- YANG Shusheng, SHAN Lun, GUO Aiguang, et al. Aquaporins and drought resistance of the plant [J]. *Agric Res Arid Areas*, 2005, **23**(6): 214 – 218.
- [25] BEEBO A, THOMAS D, DER C, et al. Life with and without AtTIP1;1, an *Arabidopsis* aquaporin preferentially lo-

- calized in the apposing tonoplasts of adjacent vacuoles [J]. *Plant Mol Biol*, 2009, **70**(1/2): 193 – 209.
- [26] 徐娜, 辛士超, 强晓晶, 等. 番茄 *SlMIP* 基因参与转基因拟南芥的渗透调节[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, **20**(1): 195 – 204.
XU Na, XIN Shichao, QIANG Xiaojing, et al. Tomato *SlMIP* gene is involved in osmotic adjustment in the transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Plant Nutr Fert*, 2014, **20**(1): 195 – 204.
- [27] CHAUMONT F, TYERMAN S D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations [J]. *Plant Physiol*, 2014, **164**(4): 1600 – 1618.
- [28] CHEN Wen, YIN Xia, WANG Lei, et al. Involvement of rose aquaporin RhPIP1;1 in ethylene-regulated petal expansion through interaction with RhPIP2;1 [J]. *Plant Mol Biol*, 2013, **83**(3): 219 – 233.
- [29] GAMBETTA G A, FEI J, ROST T L, et al. Water uptake along the length of grapevine fine roots: developmental anatomy, tissue-specific aquaporin expression, and pathways of water transport [J]. *Plant Physiol*, 2013, **163**(3): 1254 – 1265.
- [30] UEHLEIN N, OTTO B, HANSON D T, et al. Function of *Nicotiana tabacum* aquaporins as chloroplast gas pores challenges the concept of membrane CO₂ permeability [J]. *Plant Cell*, 2008, **20**(3): 648 – 657.
- [31] UEHLEIN N, LOVISOLI C, SIEFRITZ F, et al. The tobacco aquaporin NtAQP1 is a membrane CO₂ pore with physiological functions [J]. *Nature*, 2003, **425**(6959): 734 – 737.
- [32] BOTS M, FERON R, UEHLEIN N, et al. PIP1 and PIP2 aquaporins are differentially expressed during tobacco anther and stigma development [J]. *J Exp Bot*, 2005, **56**(409): 113 – 121.
- [33] MA Nan, XUE Jingqi, LI Yunhui, et al. *Rh-PIP2;1*, a rose aquaporin gene, is involved in ethylene-regulated petal expansion [J]. *Plant Physiol*, 2008, **148**(2): 894 – 907.
- [34] IKEDA S, NASRALLAH J B, DIXIT R. An aquaporin-like gene required for the *Brassica* self-incompatibility response [J]. *Science*, 1997, **276**(5318): 1564 – 1566.
- [35] GAO Zhenxian, HE Xiaoliang, ZHAO Baocun, et al. Overexpressing a putative aquaporin gene from wheat, TaNIP, enhances salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2010, **51**(5): 767 – 775.
- [36] MOSA K A, KUMAR K, CHHIKARA S, et al. Members of rice plasma membrane intrinsic proteins subfamily are involved in arsenite permeability and tolerance in plants [J]. *Transgenic Res*, 2012, **21**(6): 1265 – 1277.
- [37] SADE N, GEBRETSADIK M, SELIGMANN R, et al. The role of tobacco Aquaporin1 in improving water use efficiency, hydraulic conductivity, and yield production under salt stress [J]. *Plant Physiol*, 2010, **152**(1): 245 – 254.
- [38] AVADI M, CAVEZ D, MILED N, et al. Identification and characterization of two plasma membrane aquaporins in durum wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. *durum*) and their role in abiotic stress tolerance [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2011, **49**(9): 1029 – 1039.
- [39] YU Qiuju, HU Yuanlei, LI Jingfu, et al. Sense and antisense expression of plasma membrane aquaporin BnPIP1 from *Brassica napus* into tobacco and its effects on plant drought resistance [J]. *Plant Sci*, 2005, **169**(4): 647 – 656.
- [40] JANG J Y, RHEE J Y, KIM D G, et al. Ectopic expression of a foreign aquaporin disrupts the natural expression patterns of endogenous aquaporin genes and alters plant responses to different stress conditions [J]. *Plant Cell Physiol*, 2007, **48**(9): 1331 – 1339.
- [41] 李嵘, 牛向丽, 苗雁文, 等. 水通道蛋白基因 *OsPIP2;6* 的功能分析[J]. 中国农业科学, 2013, **46**(15): 3079 – 3086.
LI Rong, NIU Xiangli, MIAO Yanwen, et al. Functional characterization of the plasma intrinsic protein gene *OsPIP2;6* in rice [J]. *Sci Agric Sin*, 2013, **46**(15): 3079 – 3086.
- [42] 阴霞, 陈雯, 王磊, 等. 激素和非生物胁迫对月季 *RhPIP1;1* 启动子活性的调节作用[J]. 园艺学报, 2014, **41**(1): 107 – 117.
YIN Xia, CHEN Wen, WANG Lei, et al. Regulation of the rose *RhPIP1;1* promoter activity by hormones and abiotic stresses [J]. *Acta Hortic Sin*, 2014, **41**(1): 107 – 117.
- [43] TOURNAIRE-ROUX C, SUTKA M, JAVOT H, et al. Cytosolic pH regulates root water transport during anoxic stress through gating of aquaporins [J]. *Nature*, 2003, **425**(6956): 393 – 397.
- [44] QIAN Zhengjiang, SONG Juanjuan, CHAUMONT F, et al. Differential responses of plasma membrane aquaporins in mediating water transport of cucumber seedlings under osmotic and salt stresses [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, **38**

- (3): 461 – 473.
- [45] ISHIKAWA-SAKURAI J, HAYASHI H, MURAI-HATANO M. Nitrogen availability affects hydraulic conductivity of rice roots, possibly through changes in aquaporin gene expression [J]. *Plant Soil*, 2014, **379**(1/2): 2623 – 2813.
- [46] LIU Peng, YIN Lina, DENG Xiping, et al. Aquaporin-mediated increase in root hydraulic conductance is involved in silicon-induced improved root water uptake under osmotic stress in *Sorghum bicolor* L. [J]. *J Exp Bot*, 2014, doi: 10.1093/jxb/eru220.
- [47] BESSE M, KNIPFER T, MILLER A J, et al. Developmental pattern of aquaporin expression in barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves [J]. *J Exp Bot*, 2011, **62**(12): 4127 – 4142. doi: 10.1093/jxb/err175.
- [48] 夏宗良, 李军旗, 刘剑君, 等. 烟草水通道蛋白 *NtTIP1* 基因的克隆及其在干旱胁迫下的表达分析[J]. 河南农业大学学报, 2013, **47**(5): 509 – 513.
- XIA Zongliang, LI Junqi, LIU Jianjun, et al. Cloning of an aquaporin gene *NtTIP1* from tobacco and its expression under drought stress [J]. *J Henan Agric Univ*, 2013, **47**(5): 509 – 513.
- [49] MORILLON R, CHRISPEELS M J. The role of ABA and the transpiration stream in the regulation of the osmotic water permeability of leaf cells [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2001, **98**(24): 14138 – 14143.
- [50] KHODAKOVSKAYA M V, de SILVA K, BIRIS A S, et al. Carbon nanotubes induce growth enhancement of tobacco cells [J]. *Acs Nano*, 2012, **6**(3): 2128 – 2135.
- [51] LAHIANI M H, DERVISHI E, CHEN Jihua, et al. Impact of carbon nanotubes exposure to seeds of valuable crops [J]. *ACS Appl Mater Inter*, 2013, **5**(16): 7965 – 7973.
- [52] KHODAKOVSKAYA M V, de SILVA K, NEDOSEKIN D A, et al. Complex genetic, photothermal, and photoacoustic analysis of nanoparticle-plant interactions [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2011, **108**(3): 1028 – 1033.