

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201705032

引文格式: 江林娟, 陈春华, 颜旭, 等. 植物水通道蛋白的干旱应答机制研究进展 [J]. 广西植物, 2018, 38(5): 672-680
JIANG LJ, CHEN CH, YAN X, et al. Research progress on responsive mechanism of aquaporins to drought stress in plants [J]. *Guihaia*, 2018, 38(5): 672-680

植物水通道蛋白的干旱应答机制研究进展

江林娟¹, 陈春华¹, 颜旭², 杨世民^{1*}

(1. 四川农业大学 农学院, 成都 611130; 2. 成都市农林科学院, 成都 611130)

摘要: 干旱胁迫是严重影响全球作物生产的非生物胁迫之一, 研究植物耐旱机制已成为一个重要领域。水通道蛋白是一类特异、高效转运水及其它小分子底物的膜通道蛋白, 在植物中具有丰富的亚型, 参与调节植物的水分吸收和运输。近 10 年来, 水通道蛋白在植物不同生理过程中的作用, 一直受到研究人员的关注, 特别是在非生物胁迫方面, 而研究表明水通道蛋白在干旱胁迫下对植物的耐旱性起着至关重要的作用, 能维持细胞水分稳态和调控环境胁迫快速响应。水通道蛋白在植物耐旱过程中的调控机制及功能较复杂, 而关于其应答机制和不同亚型功能性研究的报道甚少。该文综述了植物水通道蛋白的分类、结构、表达调控和活性调节, 分别从植物水通道蛋白响应干旱表达调控机制、水通道蛋白基因表达的时空特异性、水通道蛋白基因的表达与蛋白丰度, 水通道蛋白基因的耐旱转化四个方面阐明干旱胁迫下植物水通道蛋白的表达, 重点阐述其参与植物干旱胁迫应答的作用机制, 并提出水通道蛋白研究的主要方向。

关键词: 水通道蛋白, 干旱胁迫, 功能, 水分平衡, 调控机制

中图分类号: Q945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2018)05-0672-09

Research progress on responsive mechanism of aquaporins to drought stress in plants

JIANG Linjuan¹, CHEN Chunhua¹, YAN Xu², YANG Shimin^{1*}

(1. *College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China*; 2. *Chengdu Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Chengdu 611130, China*)

Abstract: As the whole growth process of plants is closely related to water conduction in plants, drought stress is one of the abiotic stresses severely affecting global crop production, and it is necessary to study drought tolerance mechanism of plants. Aquaporins (AQPs), major intrinsic proteins (MIPs) present in plasma and intracellular membranes, are ubiquitously present in all kingdoms of life, and show their highest diversities in plants. Their roles in facilitating the transport of small neutral molecules across cell membranes in higher plants are now well established. Rich in subfamilies, AQPs regulate water absorption and transport in plants and count much in maintaining water balance in plants. During

收稿日期: 2017-09-28

基金项目: 国家重点研发计划项目子课题(2016YFD0300908-03); 四川省科技创新苗子工程项目(2015120) [Supported by the Sub-program of State Key Research and Development Program (2016YFD0300908-03); Seedling Program for Scientific and Technological Innovation of Sichuan Province (2015120)]。

作者简介: 江林娟(1985-), 女, 浙江嘉善人, 硕士研究生, 主要从事植物逆境生理和分子生物学研究, (E-mail) juan498@163.com。

*通信作者: 杨世民, 博士, 副教授, 硕士研究生导师, 主要从事作物生理和分子生物学研究, (E-mail) yangshimin1@163.com。

the recent decade, researchers have focused on the role of AQPs in different physiological processes of plants, especially in abiotic stress. According to the previous research, AQPs are critical for drought tolerance of plants under drought stress. The regulation via AQPs is reported as an important way for plants to keep cell water stable and maintain rapid response to environmental stresses. Numerous studies have identified AQPs as important targets for improving plant performance under drought stress. However, the regulation mechanism and function of AQPs are quite complicated in the process of drought tolerance. In addition, the response mechanism and the function of different subfamilies have rarely been reported. In this review, we provide a brief synopsis of the classification, structure, expression and activity regulation of AQP superfamily across the green plants. Specifically, the expression of AQPs under drought stress is expounded from the following four aspects: The expression regulation mechanism of response to drought, the temporal and spatial specificity, the gene expression and protein abundance, and the gene transformation for drought tolerance. Numerous studies of plant AQPs under osmotic stress conditions have revealed their importance in regulating plant stress responses. With emphasis placed on the mechanism of AQPs involved in response to drought stress in plants, the author tentatively proposed a main research direction. Responsive mechanism of AQPs in plants exposing to drought stress should be further investigated in the coming exploration to provide scientific supports and molecular materials for application of AQPs in molecular breeding.

Key words: aquaporin, drought stress, function, water balance, regulation mechanism

干旱胁迫是导致作物减产的非生物胁迫之一,通常干旱等各种逆境胁迫会使植物水分失衡而导致逆境伤害,因此逆境胁迫下植物维持水分平衡的机理一直是抗逆研究的热点。水通道蛋白(aquaporins, AQPs),又称水孔蛋白,主要的内在蛋白(major intrinsic proteins, MIPs),位于细胞膜上的一类膜通道蛋白(26~34 kDa),具有底物特异双向通透能力,能通透水、不带电小分子(硅酸、尿素、甘油、硼酸)或气体(CO₂、氨气)等。Maurel et al(1993)从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中分离出第1个植物水通道蛋白,并证明其转运水分的功能。在共质体途径,水分通过细胞质和细胞膜进入细胞。流经根中的水有70%~90%是通过细胞膜上的AQPs来传输的(Barrowclough et al, 2000)。在1MPa压力下,AQPs每秒能运输109个水分子(Fujiyoshi et al, 2002)。AQPs能依赖渗透势高效介导水分跨膜转运,是细胞内和细胞间水分运输的主要通道,在维持细胞渗透平衡和调节植物生理过程中发挥重要作用(Maurel et al, 2008)。

本研究从分类、结构、表达调控与活性调节及干旱胁迫下植物AQPs的表达四个方面详细介绍植物AQPs。此外,还重点概述了与AQPs相关的植物干旱胁迫应答机制的最新研究进展,并探讨

了一些转AQPs基因植物的抗旱试验结果。

1 植物AQPs分类

迄今已发现100多种AQPs(Srivastava et al, 2016),根据AQPs序列同源性、亚细胞定位及结构特征,可归纳为七类:质膜内在蛋白PIPs(plasma membrane intrinsic proteins)、液泡膜内在蛋白TIPs(tonoplast intrinsic proteins)、类NOD26膜内在蛋白NIPs(nodulin 26-like intrinsic proteins)、小分子碱性膜内在蛋白SIPs(small basic intrinsic proteins)、类GlpF膜内在蛋白GIPs(glycerol facilitator-like intrinsic proteins)(Gustavsson et al, 2005)、混合内在蛋白HIPs(hybrid intrinsic proteins)及X内在蛋白XIPs(uncategorized X intrinsic proteins)(Danielson & Johanson, 2008; Javot, 2002; Siefritz et al, 2002)。目前除苔藓和卷柏外,其它植物的AQPs都无GIPs,苔藓和卷柏存在GIPs是否与其喜欢生长在潮湿环境有关,可进一步研究。某些双子叶植物、原核生物及真菌存在XIPs,但在高等植物中至今未发现HIPs(表1)。植物AQPs(XIPs、HIPs和GIPs)在系统进化过程中丢失,需进一步通过序列分析及鉴定XIPs、HIPs和GIPs功能,为系统研

表 1 高等植物中水孔蛋白的多样性
Table 1 Aquaporin diversity across green plants (Viridiplantae) kingdom

物种 Species	PIPs	TIPs	NIPs	SIPs	XIPs	HIPs	GIPs	合计 Total	参考文献 Reference
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	13	10	9	3	0			35	Quigley et al, 2001
玉米 <i>Zea mays</i>	13	12	5	3	0			33	Chaumont et al, 2001
水稻 <i>Oryza sativa</i>	11	10	10	2	0			33	Sakurai et al, 2005
葡萄 <i>Vitis vinifera</i>	7	11	8	2	2			30	Shelden et al, 2009
小麦 <i>Triticum aestivum</i>	20	11	4	2	0			37	Forrest & Bhawe, 2008; Pandey et al, 2013
苔藓 <i>Physcomitrella patens</i>	8	4	5	2	2	1	1	23	Danielson et al, 2008
陆地棉 <i>Gossypium hirsutum</i>	28	23	12	7	1			71	Park et al, 2010
湿地白杨 <i>Populus trichocarpa</i>	15	17	11	6	6			55	Gupta & Sankararamkrishnan, 2009
卷柏 <i>Selaginella moellendorffii</i>	3	2	8	1	3		2	19	Anderberg et al, 2012
马尾 <i>Equisetum arvense</i>	2	2	9	0	0			13	Grégoire et al, 2012
西红柿 <i>Solanum lycopersicum</i>	14	11	12	4	6			47	Reuscher et al, 2013
马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i>	15	11	10	3	8			47	Venkatesh et al, 2013
大豆 <i>Glycine max</i>	22	23	13	6	2			66	Da et al, 2013
大白菜 <i>Brassica rapa</i>	21	14	15	6	0			56	Diehn et al, 2015; Tao et al, 2014
白云杉 <i>Picea glauca</i>	16	9	4	1	0			30	Laur & Hacke, 2014
甜橙 <i>Citrus sinensis</i>	8	11	9	3	3			34	Martins et al, 2015
卷心菜 <i>Brassica oleracea</i>	24	18	15	5	0			62	Diehn et al, 2015
菜豆 <i>Phaseolus vulgaris</i>	12	13	10	4	2			41	Ariani & Gepts, 2015
蓖麻子 <i>Ricinus communis</i>	10	9	8	4	6			37	Ariani & Gepts, 2015
橡胶树 <i>Hevea brasiliensis</i>	15	17	9	4	6			51	Zou et al, 2015
香蕉 <i>Musa acuminata</i>	18	17	9	3	0			47	Hu et al, 2015
高粱 <i>Sorghum bicolor</i>	14	13	11	3	0			41	Hu et al, 2015
大麦 <i>Hordeum vulgare</i>	19	11	8	2	0			40	Hove et al, 2015
麻风树 <i>Hevea brasiliensis</i>	9	9	8	4	2			32	Zhi et al, 2016
亚麻 <i>Linum usitatissimum</i>	16	17	13	2	3			51	Shivaraj et al, 2017

究 AQP 的生物多样性及进化过程提供依据。

2 植物 AQP 结构特点

AQP 的一级结构包含 6 个 α 跨膜螺旋 (TM1-

TM6), 且有 5 个环 (LA-LE) 相连, 其中有 2 个胞内环 (LB、LD) 和 3 个胞外环 (LA、LC、LE), 分别位于膜的两侧 (图 1:A)。疏水性环 LB 和 LE 各含有一段高度保守的氨基酸序列 Asn-Pro-Ala, 即 NPA 盒, 直接参与运输水的通道形成, 是植物 AQP 的

重要序列特征, E 环对外界环境敏感, 能启动 AQP 的功能, 同时 B 环和 E 环各形成半个跨膜螺旋 (HB、HE) 参与 AQPs 活性调控, 其余环是亲水性环。AQP 的双向运输水分子孔道是由 2 个 NPA 基序与 6 个跨膜螺旋形成, 其收缩芳香族化合物/精氨酸 (aromatic/Arg, ar/R) 四聚体结构存在于 NPA 盒外侧 0.8 nm 处, 分别由 LE 上的 2 个氨基酸残基和 HB、HE 上各 1 个氨基酸残基组成, 有 1 个 AEF (Ala-Glu-Phe) 或 AEFXXT 在 N 端结构域 (Sui et al, 2001)。一些 AQPs 的 N 端存在“DXE”基序是其从内质网外运的信号, 而 C 端存在负责 AQPs 内化的保守磷酸化位点 (师恭曜等, 2012)。AQPs 的选择性主要来源于排阻效应, 由 NPA 序列、ar/R 结构、弱相互作用 3 个因素决定 (De et al, 2003; Fujiyoshi et al, 2002; Robinson et al, 1996)。每个 AQP 单体都可形成独立的水通道 (Fetter et al, 2004)。AQPs 的四聚体结构, 对于形成 AQPs 的稳定结构和准确的功能表达起重要作用 (图 1: B, C)。蛋白质结构构象多样性可导致不同的生物体对环境适应性差异。Berny et al (2016) 认为相比于细胞单独表达 PIP2s, 推测可能是异聚化引起的玉米原生质体上共表达 ZmPIP1 和 ZmPIP2s 的直接互作, 导致细胞导水率的增加。因此, 不同植物水通道蛋白单体的拓扑结构和聚合角度存在差异, 导致每种植物 AQPs 具有其独特的功能。

3 植物 AQPs 表达调控与活性调节

植物 AQPs 调节方式分为转录水平和转录后水平调节。转录过程中, AQPs 活性受 AQPs 合成速度调节, 这种方式调节速度较慢, 调节方式受植物生长因素影响。转录后水平调控主要包括 AQPs 活性的门控机制和蛋白酶的降解。影响 AQPs 门控行为包括磷酸化 (Törnroth-Horsefield et al, 2005)、去磷酸化 (Yaaran & Moshelion, 2016)、基因异源化、pH、Ca²⁺、活性氧 (ROS) 等因素。目前对植物 AQPs 表达调控与活性调节的研究多集中在 PIPs 上。调控 PIPs 表达与活性主要表现在转录水平受环境因素 (干旱等) 和内源性信号 (脱

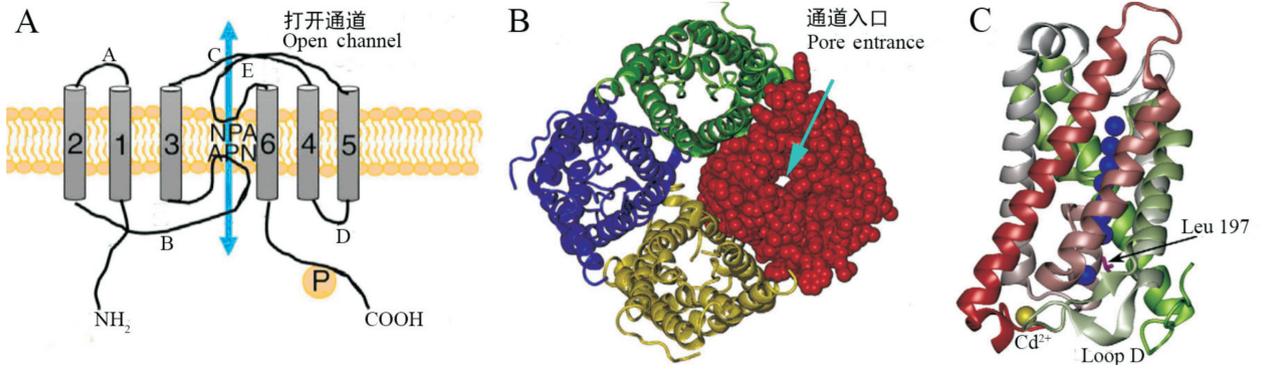
落酸等) 影响, 在转录后水平受翻译后膜转运水平和门控水平影响。PIP_s 翻译后膜转运水平包括翻译后修饰、再循环利用 (内吞和外排)、自噬降解、蛋白酶降解。PIP_s 门控水平包括胞质酸化、Ca²⁺、活性氧 (ROS), 最终调节膜的导水率 (Zargar et al, 2017)。

4 干旱胁迫下植物 AQPs 的表达

干旱下, 植物气孔关闭, 胞间 CO₂ 分压降低, 光合作用减弱, 增加气孔导度来补偿细胞间 CO₂ 可用性 (Groszmann et al, 2016), 大部分 AQPs 基因表达量下调, 使 AQPs 活性降低, 植物抗旱性提高, 从而稳定植物体水分含量, 提高植物水分利用率。干旱下植物木质部薄壁组织细胞增加大量 AQPs, 加强质外体和共质体间的水分交换来响应水分胁迫 (Secchi et al, 2017)。AQPs 在植物根、茎、叶中均有表达, 一般根中表达量最高, 且不同基因家族、不同基因间的组织表达模式存在差异, 具有透水能力的 AQPs 多集中于 PIPs 和 TIPs。在细胞水平, PIPs 负责水分的吸收与外排, TIPs 负责调节膨压, 使细胞结构的完整性得以维持 (Fotiadis et al, 2001)。干旱破坏细胞渗透平衡时, PIPs 和 TIPs 调节根系导水率和蒸腾速率。PIP1 和 PIP2 亚型高度表达主要集中在根和叶的维管组织, 且 PIP2 亚家族似乎比 PIP1 运输水分的效率更高 (Šurbanovski et al, 2013), 表明 PIP2 家族在胁迫条件下受到异位蛋白影响比 PIP1 家族大。

4.1 植物 AQPs 响应干旱表达调控机制

迄今为止, 植物耐旱过程中调控机制研究最为广泛的一类 AQPs 是 PIPs。干旱下, PIPs 膜转运调控 PIPs 表达和活性, 从而减少植物水分流失和提高植物水势。干旱诱导脱落酸 (abscisic acid, ABA) 直接或间接调控多数 PIPs 活性, 但 ABA 对 PIPs 的调控有争议。有研究提出 ABA 能使 PIPs 表达上调, 但也有研究者认为 ABA 会抑制 PIPs 的表达。本研究 ABA 和 HgCl₂ 预处理下, 启动子中 AuxRE 和 ABRE 元件可能是诱导番茄叶片 AQPs 上调表达的主要因素 (Liu et al, 2016)。ABA 分别通过自噬降解途径 (Hachez et al, 2014) 和蛋白



注: 关闭状态 Cd^{2+} 在氨基末端(红色), D 环固定到尾端。亮氨酸 197 残基(箭头所指)充当疏水闸门, 中断孔隙中蓝色水分子的连续性。
 Note: In the closed state, binding of a Cd^{2+} ion on the N-terminal tail (red) is shown, loop D is anchored to this tail. Leu 197 residue (arrow) acts as a hydrophobic gate and interrupts the continuity of water molecules (blue) in the pore.

图 1 AQP 一级结构 (A) (Zargar et al, 2017) 和 AQP 打开构象 (B) 及 AQP 封闭构象 (C) (Maurel, 2007)
 Fig. 1 Primary structure of AQP (A) (Zargar et al, 2017), opened conformation of AQP (B) and closed conformation of AQP (C) (Maurel, 2007).

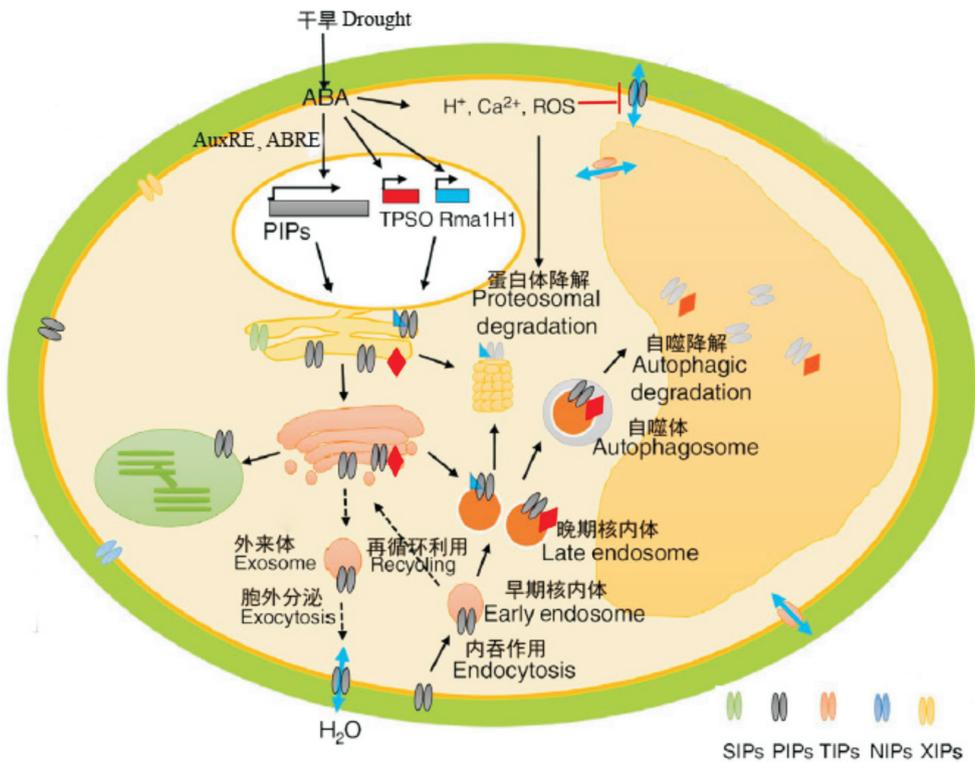


图 2 PIPs 干旱应答调控的初步模型 (Zargar et al, 2017)

Fig. 2 A tentative model of PIPs regulation in response to drought stress (Zargar et al, 2017)

体降解途径 (Liu et al, 2016) 减少富含色氨酸的感受蛋白或转运蛋白 (tryptophan-rich sensory protein/

translocator, TSPO) 和膜锚定泛素连接酶 E_3 (a RING membrane anchor E3 ubiquitin ligase, Rma1H1), 调控

某些 PIPs 表达。ABA 同时能调节 Ca^{2+} 、胞质 pH 值,活性氧,通过引导内化或封闭构象作用于 PIPs 膜转运调控 (Prado & Maurel, 2013) (图 2)。Vinnakota et al (2016) 研究发现水稻耐旱与不耐旱品种保卫细胞的 *PIP1* 和 *PIP2* 基因表达一致,而两个耐旱品种的气孔保卫细胞渗透性存在明显差异。气孔保卫细胞利用磷酸化,调节 ABA 引起气孔关闭的水通道蛋白显著 (Assmann & Jegla, 2016)。暗示可从不同抗旱品种气孔保卫细胞 PIPs 来研究 AQP 有效门控机制。

4.2 AQPs 表达的时空特异性

植物 AQPs 的表达不仅与植物的种类有关,还与干旱时间、发育阶段以及环境条件有关。在干旱胁迫下,拟南芥和水稻叶片中 AQPs 的转录调控较复杂,大多数 AQPs 的表达有下降的趋势,但有些却增加。拟南芥 *AtPIP2;1* 和 *AtPIP2;2* 在干旱胁迫下表达下调 (Jin, 2015),但也有 *AtPIP1;3*、*AtPIP1;4* 等少数 *AtPIP*s 表达量增加 (Alexandersson et al, 2010, 2005)。绝大多数被抑制拟南芥 AQPs 表达会逐渐恢复到胁迫前水平,但缺乏功能性 PIP 明显复苏缓慢 (Secchi & Zwieniecki, 2014)。AQPs 有利于植物适应干旱环境,特别是促进植物干旱后的复水,但仍不清楚其具体作用机制。AQPs 是水稻水分利用效率的主要决定因素 (Nada & Abogadallah, 2014)。Grondin et al (2016) 发现干旱胁迫下 6 个水稻品种根中 *PIP2;1*, *PIP1;3*, *PIP2;2*, *PIP1;1*, *PIP1;2*, *PIP2;8* 表达量明显降低。Li et al (2008) 用 15% PEG-6000 处理水稻,发现 *OsTIP1;1*、*OsTIP1;2* 和 *OsTIP4;2* 在叶子部分初始上调,而在 10 h 时开始下调;*OsTIP2;2*, *OsTIP4;1* 初始下调,之后升高,*OsTIP4;2* 也先升后降。可见水稻 TIPs 基因表达比 PIPs 更复杂,推测干旱下水稻 AQPs 表达增强,可能与干旱初期根能够生成大量 ABA, ABA 能调节 Ca^{2+} 、胞质 pH 值,活性氧,通过引导内化或封闭构象作用于 PIPs 膜转运调控,从而根系土壤中吸收更多水分。

4.3 AQPs 的表达和蛋白丰度

植物 AQPs 的表达与蛋白丰度对干旱胁迫会产生不同的应答。Jang et al (2017) 认为拟南芥 AQPs 丰度的调控对干旱条件下的吸水能力没有

明显的影响。一般来说,在干旱条件下,PIP2 丰度会下降,同时 PIP1 蛋白会积累,但 PIP 蛋白丰度与吸水能力没有明显联系。然而,*NtTIP1* 在烟草中的表达丰度与烟草的抗旱性密切相关,其表达量在干旱敏感品种中明显下调,而在耐旱品种中明显上调 (夏宗良等, 2013)。在干旱条件下,耐旱和干旱敏感品种中的 *NtTIP1* 表现出不同的响应模式,表明每个水通道蛋白基因有不同的作用。*NtTIP1* 在耐旱品种中能提高植物抗旱性,可能是因为其表达上调使通道活性增强,从而促进细胞或液泡的水分运输,平衡体内外的渗透压。转录水平上的基因表达调控主要受转录因子与启动子的影响。在不同耐旱品种中, AQPs 对干旱胁迫的响应有差异,暗示该基因的转录调控因子或启动子在敏感品种、耐旱品种中可能存在不同,有待进一步研究。当使用不同 AQPs 抑制剂处理时, AQPs 的表达和蛋白丰度影响植物导水率 (Devi et al, 2016)。可见 AQPs 基因表达和蛋白丰度与逆境条件下的水分状况间的内在联系尚不明确。

4.4 AQPs 基因的耐旱转化

通过转 AQPs 基因来改善植物逆境下的表现,观察到大部分 AQPs 过表达可提高植物的耐旱性,但其效应在不同植物和不同 AQPs 基因并不一致。干旱胁迫时, *NtPIP1;1* 和 *NtPIP2;1* 在烟草 (*Nicotiana tabacum*) 中表达下调,使烟草根部渗透导水率下降。而在体外表达中,各自单独表达的水通道活性明显低于两者共表达的水通道活性,表明 *NtPIP1;1* 和 *NtPIP2;1* 以异源四聚体的形式组成水通道 (Mahdieh et al, 2008)。说明可能异源水通道蛋白基因在植物中过表达,它在植物中不能准确调控,甚至有可能影响自身环境胁迫应答机制。Lian et al (2006) 发现将响应胁迫的启动子和表达显著地受到水分胁迫诱导山地抗旱水稻中的 *OsPIP1;3* 基因一起转化低地不抗旱水稻品种,可明显提高水稻抗旱性,表明在干旱胁迫下,相同物种的不同植物品种 AQPs 基因的表达可能不同。Zhuang et al (2015) 研究发现 *FaPIP2;1* 在拟南芥中过表达,干旱下转基因植物比野生型保持更高的叶片相对含水量、叶绿素含量、净光合速率和更低的叶片质膜透性,其抗旱性提高。Martins et al

(2017)研究发现柑橘 *CsTIP2;1* 在烟草中过表达,转基因植物在干旱胁迫下的抗氧化和适应环境生长能力提高。但 Li et al (2015) 研究发现 *AcPIP2* 在拟南芥中过表达,反而加剧其抗旱性。Lee et al (2009) 研究发现干旱胁迫诱导转基因拟南芥 *Rma1H*,膜锚定泛素连接酶 *E3*,通过泛素调节 *AQPs* 表达水平。干旱下大部分 *AQPs* 过表达能观察到提高植物耐旱性,可能由于 *AQPs* 提高根系水分运输,稳定光合作用。可见 *AQPs* 基因的耐旱转化调控机制比预想的要复杂。

5 展望

近年来,*AQPs* 表达特征及其与干旱环境的关系报道日益增多,是未来的研究焦点。*AQPs* 干旱应答机制研究,可考虑以下几点:(1) 迄今对于干旱胁迫下 *AQPs* 的研究多数在转录调控上,而聚合调控、门控机制及重新定位等对其活性影响更直接的作用机制的认识,尚不十分明确,阐明这些机理将有助于进一步认识 *AQPs*。例如,*AQPs* 参与保卫细胞气孔关闭,可从抗旱品种气孔保卫细胞 *AQPs* 来研究门控功能。(2) 迄今干旱条件下,*AQPs* 研究主要集中在 *PIPs* 和 *TIPs*,其它亚型基因功能研究甚少,比如只在苔藓和卷柏中存在的 *GIPs* 与抗旱机制有无关系。(3) 通常逆境条件下,*AQPs* 只能短暂平衡植物细胞水分,如果能把 *AQPs* 基因工程与抗旱渗透调节物质(甘露糖醇、6-磷酸海藻糖)结合起来研究,可能会提高作物抵御严重干旱和长期干旱的能力,将有助于改良和调控非抗旱植物的抗旱性。(4) 研究启动子的顺式作用元件和反式作用因子相互作用调控基因时空表达模式差异化机制。(5) 随着测序技术的发展,在基因组、转录组和蛋白质组水平上的探求,将为转基因技术培育优良抗旱作物提供依据,对于深入认识、系统阐述 *AQPs* 在植物干旱胁迫下的生理功能及其作用机制具有重要意义。

参考文献:

AFZAL Z, HOWTON T, SUNY, et al, 2016. The roles of aqua-

- porins in plant stress responses [J]. *J Dev Biol*, 4(1): 9.
- ALEXANDERSSON E, DANIELSON JÅH, RÅDA J, et al, 2010. Transcriptional regulation of aquaporins in accessions of *Arabidopsis* in response to drought stress [J]. *Plant J*, 61(4): 650-660.
- ALEXANDERSSON E, FRAYSSE L, SJOVALL-LARSEN S, et al, 2005. Whole gene family expression and drought stress regulation of aquaporins [J]. *Plant Mol Biol*, 59(3): 469-484.
- ANDERBERG HI, KJELLBOM P, JOHANSON U, 2012. Annotation of *Selaginella moellendorffii* major intrinsic proteins and the evolution of the protein family in terrestrial plants [J]. *Front Plant Sci*, 3: 33.
- ARIANI A, GEPTS P, 2015. Genome-wide identification and characterization of aquaporin gene family in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) [J]. *Mol Genet Genom*, 290(5): 1771-1785.
- ASSMANN SM, JEGLA T, 2016. Guard cell sensory systems: recent insights on stomatal responses to light, abscisic acid, and CO₂ [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 33: 157-167.
- BARROWCLOUGH DE, PETERSON CA, STEUDLE E, 2000. Radial hydraulic conductivity along developing onion roots [J]. *J Exp Biol*, 51(51): 547-557.
- BERNY MC, GILIS D, ROOMAN M, et al, 2016. Single mutation in the transmembrane domains of maize plasma membrane aquaporins affect the activity of monomers within a heterotetramer [J]. *Mol Plant*, 9(7): 986-1003.
- CHAUMONT F, BARRIEU F, WOJCIK E, et al, 2001. Aquaporins constitute a large and highly divergent protein family in maize [J]. *Plant Physiol*, 125(3): 1206-1215.
- CHRISPEELS MJ, 1997. The major intrinsic protein family of *Arabidopsis* has 23 members that form three distinct groups with functional aquaporins in each group [J]. *Plant Physiol*, 114(4): 1347-1357.
- DANIELSON J, JOHANSON U, 2008. Unexpected complexity of the aquaporin gene family in the moss *Physcomitrella patens* [J]. *BMC Plant Biol*, 8(1): 45.
- DA YZ, ALI Z, CHANG BW, et al, 2013. Genome-wide sequence characterization and expression analysis of major intrinsic proteins in soybean (*Glycine max* L.) [J]. *PLoS ONE*, 8(2): e56312.
- DIEHN TA, POMMERRENING B, BERNHARDT N, et al, 2015. Genome-wide identification of aquaporin encoding genes in *Brassica oleracea* and their phylogenetic sequence comparison to *Brassica* crops and *Arabidopsis* [J]. *Front Plant Sci*, 6: 166.
- DEVI MJ, SINCLAIR TR, JAIN M, et al, 2016. Leaf aquaporin transcript abundance in peanut genotypes diverging in expression of the limited-transpiration trait when subjected to differing vapor pressure deficits and aquaporin inhibitors [J]. *Physiol Plant*, 156(4): 387-396.
- FETTER K, WILDER VV, MOSHELION M, et al, 2004. Interactions between plasma membrane aquaporins modulate their water channel activity [J]. *Plant Cell*, 16(1): 215-228.
- FORREST KL, BHAVE M, 2008. The PIP and TIP aquaporins

- in wheat form a large and diverse family with unique gene structures and functionally important features [J]. *Funct Integr Genom*, 8(2): 115–133.
- FOTIADIS D, JENO P, MINI T, et al, 2001. Structural characterization of two aquaporins isolated from native spinach leaf plasma membranes [J]. *J Biol Chem*, 276(3): 1707–1714.
- FUJIYOSHI Y, MITSUOKA K, DEGROOT BL, et al, 2002. Structure and function of water channels [J]. *Curr Opin Struct Biol*, 12(4): 509–515.
- GRÉGOIRE C, RÉMUS-BOREL W, VIVANCOS J, et al, 2012. Discovery of a multigene family of aquaporin silicon transporters in the primitive plant *Equisetum arvense* [J]. *Plant J*, 72(2): 320–330.
- GRONDIN A, MAULEON R, VADEZ V, et al, 2016. Root aquaporins contribute to whole plant water fluxes under drought stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Cell Environ*, 39(2): 347–365.
- GROOT BL, FRIGATO T, HELMS V, et al, 2003. The mechanism of proton exclusion in the aquaporin-1 water channel [J]. *J Mol Biol*, 333(2): 279–293.
- GROZSMANN M, OSBORN HL, EVANS JR, 2016. Carbon dioxide and water transport through plant aquaporins [J]. *Plant Cell Environ*, 40(6): 938–961.
- GUPTA AB, SANKARARAMAKRISHNAN R, 2009. Genome-wide analysis of major intrinsic proteins in the tree plant *Populus trichocarpa*: characterization of XIP subfamily of aquaporins from evolutionary perspective [J]. *BMC Plant Biol*, 9(1): 134.
- GUSTAVSSON S, LEBRUN AS, NORDEN K, et al, 2005. A novel plant major intrinsic protein in *Physcomitrella patens* most similar to bacterial glycerol channels [J]. *Plant Physiol*, 139(1): 287–295.
- HACHEZ C, VELJANOVSKI V, REINHARDT H, et al, 2014. The *Arabidopsis* abiotic stress-induced TSPO-related protein reduces cell-surface expression of the aquaporin PIP2;7 through protein-protein interactions and autophagic degradation [J]. *Plant Cell*, 26(12): 4974–4990.
- HOVE RM, ZIEMANN M, BHAVE M, 2015. Identification and expression analysis of the barley (*Hordeum vulgare* L.) aquaporin gene family [J]. *PLoS ONE*, 10(6): e0128025.
- HU W, HOU X, HUANG C, et al, 2015. Genome-wide identification and expression analyses of aquaporin gene family during development and abiotic stress in banana [J]. *Int J Mol Sci*, 16(8): 19728–19751.
- JAVOT H, 2002. The role of aquaporins in root water uptake [J]. *Ann Bot*, 90(3): 301–313.
- JANG JY, LEE SH, RHEE JY, et al, 2007. Transgenic *Arabidopsis* and tobacco plants over expressing an aquaporin respond differently to various abiotic stresses [J]. *Plant Mol Biol*, 64(6): 621–632.
- JIN M, 2015. The role of PIP aquaporins in response to various environmental scenarios in *Arabidopsis thaliana* [D]. Hohhot: Inner Mongolia University: 1–191.
- LAUR J, HACKE UG, 2014. Exploring *Picea glauca* aquaporins in the context of needle water uptake and xylem refilling [J]. *New Phytol*, 203(2): 388–400.
- LEE HK, CHO SK, SON O, et al, 2009. Drought stress-induced Rma1H1, a RING membrane-anchor E3 ubiquitin ligase homolog, regulates aquaporin levels via ubiquitination in transgenic *Arabidopsis* plants [J]. *Plant Cell*, 21(2): 622–641.
- LI G, PENG Y, YU X, et al, 2008. Transport functions and expression analysis of vacuolar membrane aquaporins in response to various stresses in rice [J]. *J Plant Physiol*, 165(18): 1879–1888.
- LI J, YU G, SUN X, et al, 2015. *AcPIP2*, a plasma membrane intrinsic protein from halophyte *Atriplex canescens*, enhances plant growth rate and abiotic stress tolerance when overexpressed in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Rep*, 34(8): 1401–1415.
- LIAN HL, YU X, LANE D, et al, 2006. Upland rice and lowland rice exhibited different PIP expression under water deficit and ABA treatment [J]. *Cell Res*, 16(7): 651–660.
- LIU X, DONG X, LIU Z, et al, 2016. Repression of ARF10 by microRNA160 plays an important role in the mediation of leaf water loss [J]. *Plant Mol Biol*, 92(3): 313–336.
- LIU J, ZHANG C, WEI C, et al, 2016. The RING finger ubiquitin E3 ligase OsHTAS enhances heat tolerance by promoting H₂O₂-induced stomatal closure in rice [J]. *Plant Physiol*, 170(1): 429–443.
- MAHDIEH M, MOSTAJERAN A, HORIE T, et al, 2008. Drought stress alters water relations and expression of PIP-type aquaporin genes in *Nicotiana tabacum* plants [J]. *Plant Cell Physiol*, 49(5): 801–813.
- MARTINS CPS, PEDROSA AM, DU D, et al, 2015. Genome-wide characterization and expression analysis of major intrinsic proteins during abiotic and biotic stresses in sweet orange (*Citrus sinensis* L. Osb.) [J]. *PLoS ONE*, 10(9): e138786.
- MARTINS CPS, NEVES DM, CIDADE LC, et al, 2017. Expression of the citrus *CsTIP2;1* gene improves tobacco plant growth, antioxidant capacity and physiological adaptation under stress conditions [J]. *Planta*, 245(5): 951–963.
- MAUREL C, REIZER J, SCHROEDER JI, et al, 1993. The vacuolar membrane protein gamma-TIP creates water specific channels in *Xenopus* oocytes [J]. *Embo J*, 12(6): 2241–2247.
- MAUREL C, 2007. Plant aquaporins: Novel functions and regulation properties [J]. *Febs Lett*, 581(12): 2227–2236.
- MAUREL C, VERDOUCQ L, LUU DT, et al, 2008. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 59: 595–624.
- NADA RM, ABOGADALLAH GM, 2014. Aquaporins are major determinants of water use efficiency of rice plants in the field [J]. *Plant Sci*, 227: 165–180.
- PANDEY B, SHARMA P, PANDEY DM, et al, 2013. Identification of new aquaporin genes and single nucleotide polymorphism in bread wheat [J]. *Evol Bioinform Onl*, 9(9): 437–452.

- PARK W, SCHEFFLER BE, BAUER PJ, et al, 2010. Identification of the family of aquaporin genes and their expression in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. BMC Plant Biol, 10(1): 142.
- PRADO K, MAUREL C, 2013. Regulation of leaf hydraulics: from molecular to whole plant levels [J]. Front Plant Sci, 4(2): 58–60.
- QUIGLEY F, ROSENBERG JM, SHACHAR-HILL Y, et al, 2001. From genome to function: the *Arabidopsis* aquaporins [J]. Genome Biol, 3(1): 858–871.
- REDDY PS, RAO TSRB, SHARMA KK, et al, 2015. Genome-wide identification and characterization of the aquaporin gene family in *Sorghum bicolor* (L.) [J]. Plant Gene, 1: 18–28.
- REUSCHER S, AKIYAMA M, MORI C, et al, 2013. Genome-wide identification and expression analysis of aquaporins in tomato [J]. PLoS ONE, 8(11): e79052.
- ROBINSON DG, SIEBER H, KAMMERLOHER W, et al, 1996. PIP1 aquaporins are concentrated in plasmalemmas of *Arabidopsis thaliana* mesophyll II [J]. Plant Physiol, 111: 645–649.
- SAKURAI J, 2005. Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function [J]. Plant Cell Physiol, 46(9): 1568–1577.
- SECCHI F, PAGLIARANI C, ZWIENIECKI MA, 2017. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress [J]. Plant Cell Environ, 40(6): 858–871.
- SECCHI F, ZWIENIECKI MA, 2014. Down-regulation of plasma intrinsic protein1 aquaporin in poplar trees is detrimental to recovery from embolism [J]. Plant Physiol, 164(4): 1789–1799.
- SHELDEN MC, HOWITT SM, KAISER BN, et al, 2009. Identification and functional characterisation of aquaporins in the grapevine, *Vitis vinifera* [J]. Funct Plant Biol, 36: 1065–1078.
- SHIVARAJ SM, DESHMUKH RK, RAI R, et al, 2017. Genome-wide identification, characterization, and expression profile of aquaporin gene family in flax (*Linum usitatissimum*) [J]. Sci Rep, 7: 46137.
- SIEFRITZ F, TYREE MT, LOVISOLO C, et al, 2002. PIP1 plasma membrane aquaporins in tobacco: from cellular effects to function in plants [J]. Plant Cell, 14(4): 869–876.
- SRIVASTAVA AK, PENNA S, DONG VN, et al, 2016. Multifaceted roles of aquaporins as molecular conduits in plant responses to abiotic stresses [J]. Crit Rev Biotechnol, 36(3): 389–398.
- SUI H, HAN BG, LEE JK, et al, 2001. Structural basis of water-specific transport through the AQP1 water channel [J]. Nature, 414(6866): 872–878.
- ŠURBANOVSKI N, SARGENT DJ, ELSE MA, et al, 2013. Expression of *Fragaria vesca* PIP aquaporins in response to drought stress; PIP down-regulation correlates with the decline in substrate moisture content [J]. PLoS ONE, 8(9): e74945.
- TAO P, ZHONG X, LI B, et al, 2014. Genome-wide identification and characterization of aquaporin genes (*AQPs*) in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) [J]. Mol Genet Genom, 289(6): 1131–1145.
- TORNROTH-HORSEFIELD S, WANG Y, HEDFALK K, et al, 2005. Structural mechanism of plant aquaporin gating [J]. Nature, 439(7077): 688–694.
- SHI GY, WANG YM, HUA JP, 2012. Aquaporins and salt tolerance of higher plants [J]. J Agric Sci Technol, 14(4): 31–38. [师恭曜, 王玉美, 华金平, 2012. 水通道蛋白与高等植物的耐盐性 [J]. 中国农业科技导报, 14(4): 31–38.]
- VENKATESH J, YU J, PARK SW, 2013. Genome-wide analysis and expression profiling of the *Solanum tuberosum* aquaporins [J]. Plant Physiol Biochem, 73(6): 392–404.
- VINNAKOTA R, RAMAKRISHNAN AM, SAMDANI A, et al, 2016. A comparison of aquaporin function in mediating stomatal aperture gating among drought-tolerant and sensitive varieties of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Protoplasma, 253(6): 1593–1597.
- XIA ZL, LI JQ, LIU JJ, et al, 2013. Cloning of an aquaporin gene *NtTIP1* from tobacco and its expression under drought stress [J]. J Henan Agric Univ, 47(5): 509–513. [夏宗良, 李军旗, 刘剑君, 等, 2013. 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, 47(5): 509–513.]
- YAARAN A, MOSHELION M, 2016. Role of aquaporins in a composite model of water transport in the leaf [J]. Int J Mol Sci, 17(7): 1045.
- ZARGAR SM, NAGAR P, DESHMUKH R, et al, 2017. Aquaporins as potential drought tolerance inducing proteins: toward instigating stress tolerance [J]. J Proteomics: 233–238.
- ZHI Z, YANG L, GONG J, et al, 2016. Genome-wide identification of *Jatropha curcas* aquaporin genes and the comparative analysis provides insights into the gene family expansion and evolution in *Hevea brasiliensis* [J]. Front Plant Sci, 7: 395.
- ZHUANG L, LIU M, YUAN X, et al, 2015. Physiological effects of aquaporin in regulating drought tolerance through overexpressing of *Festuca arundinacea* aquaporin gene *FaPIP2;1* [J]. J Am Soc Hortic Sci, 140(5): 404–412.
- ZOU Z, GONG J, FENG A, et al, 2015. Genome-wide identification of rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) aquaporin genes and their response to ethephon stimulation in the laticifer, a rubber-producing tissue [J]. BMC Genom, 16: 1001.
- ZOU Z, GONG J, HUANG Q, et al, 2015. Gene structures, evolution, classification and expression profiles of the aquaporin gene family in castor bean (*Ricinus communis* L.) [J]. PLoS ONE, 10(10): e141022.