

植物水孔蛋白

朱 珠 郑海雷*

(厦门大学生命科学学院, 厦门 361005)

摘要 水孔蛋白的发现丰富了人们对水分跨膜转运机制的认识, 植物水孔蛋白在水分吸收、渗透调节、细胞的伸长和气孔运动等方面都有重要作用。现对植物水孔蛋白的结构特征、多样性、生理学功能、活性调节以及水孔蛋白与环境因子的关系等方面的研究进展进行综述。

关键词 植物水孔蛋白; 结构特征; 生理学功能; 活性调节

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水通道蛋白^[1], 它的发现改变了人们对于水分进出细胞膜是通过自由扩散的传统看法。Preston 等^[2]最早从人红细胞质膜中分离出第一个 AQP——CHIP28(28 kDa channel-forming integral membrane protein), 即 AQP1, 他们还完成了对 CHIP28 的分子克隆, 阐明了其 cDNA 的分子组成, 并于 2000 年公布了世界上第一张 AQP 的三维结构高分辨率图像。由于 Agre 的出色工作, 他获得了 2003 年度诺贝尔化学奖。在植物中, Maurel 等^[3]最早从拟南芥中分离出第一个植物 AQP—— γ -TIP, 之后, 在大量植物中都发现了 AQP^[4]。本文介绍了植物 AQP 的结构特征、多样性、生理功能、活性调节以及植物 AQP 与环境因子的关系等方面的最新研究进展。

1 AQP 的结构特征

AQP 属于主要膜内蛋白(major intrinsic protein, MIP)家族, 分子量在 25~31 kDa 之间。氨基酸序列分析表明, MIP 分子都含 6 个亲水的跨膜螺旋, 由 5 个短环相连, N 末端、C 末端以及 B、D 环位于细胞内, A 环、C 环及 E 环在细胞外^[5]。其中, C 环和 D 环只是起连接作用的, 而 B 环和 E 环才具有运输水分的作用。B 环和 E 环上各存在一段由天冬酰胺-脯氨酸-丙氨酸组成的高度保守的结构域: 天冬酰胺-脯氨酸-丙氨酸模体(asparagine-proline-alanine motif, NPA 模体)^[5]。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(hour-glass model)”^[6]。因此, NPA 模体也随之被折叠进膜内, 并相互作用, 形成功能性水孔(water pore)。在 NPA 模体外侧 0.8 nm 处存在一个

收缩的芳香族化合物/精氨酸(aromatic/Arg, 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)上各一个氨基酸残基以及 E 环上的两个氨基酸残基组成^[7, 8]。ar/R 模体是影响 MIP 转运选择性的一个重要位点。

演绎的氨基酸序列的拓扑学分析^[9]和三维结构分析^[10]都表明, 在活体生物膜中 AQP1 以四聚体形式存在。它的四级结构是由 4 个对称排列的各长 5 nm、直径 3.2 nm 的圆筒状亚基包围而成的四聚体, 每一个单体上有一个独立的水通道。其中, Cys191 和 His182 突出进水通道内, 水通道长 2 nm, 内部直径最窄部分为 0.28 nm^[8]。这个水通道在胞外部分较窄, 而在细胞质这边较宽。水通道的收缩区域形成了一个选择性过滤器, 它对水的运转具有选择作用。AQP 的这些结构特征非常保守。在 AQP 的 B 环和 E 环的末端部分含有 α 螺旋结构, 该结构可以在细胞膜中产生正电位, 尿素等大分子将被排斥而不能通过。Siefritz 等^[11]研究还发现对重金属敏感的 AQP 可能都具有较短的 N 末端和较长的 A 环, 且在水孔附近有一个 Cys。

2 植物 AQP 的分类及其多样性

植物 AQP 根据其氨基酸序列的同源性以及其他结构特征可以分为 4 类: 质膜膜内蛋白(plasma membrane intrinsic proteins, PIPs)、液泡膜膜内蛋白(tonoplast membrane intrinsic proteins, TIPs)、类

收稿日期: 2004-07-28 接受日期: 2005-04-12

国家自然科学基金(No.30271065, No.39970438, No.39870630)和福建省自然科学基金(No.D0210001)资助项目

*通讯作者。Tel: 0592-2181005, Fax: 0592-2181015, E-mail: hailei2002@tom.com

Nodulin26(NOD26)膜内蛋白(Nodulin26-like MIPs, NIPs)和小的基本膜内蛋白(small and basic intrinsic proteins, SIPs)^[4]。PIP分为PIP1和PIP2两个亚类, TIP可分为5个亚类^[4]。大豆的NOD26是NIP的原型, NOD26主要存在于大豆根瘤与细菌的共生膜上, NOD26与AQP1相比具有较短的胞外氨基酸环, 因此水通道比较宽, 并且水通道的胞外部分带有较高的负电荷^[12], Biswas^[12]还发现NOD26具有特殊的Ser207和Phe96残基, 这可能与NIP家族的配体结合与转运机制有关。NIP可能与细菌和动物中的水与甘油通道蛋白(aquaglyceroporins)有关(水与甘油通道蛋白是MIP家族的另一成员, 它与经典AQP的不同之处在于, 它除了对水有高通透性之外, 同时也能通透甘油、尿素和其他小分子^[13]), 因为已研究的所有NIP都具有运输水分和甘油的功能。SIP的膜定位和转运功能还完全不清楚。以拟南芥为例, 对其PIP和TIP都有较为详细的了解, 但其NIP和SIP的生理功能以及细胞内的定位还不清楚^[4]。

Wallace等^[14]对拟南芥的MIP做了更进一步的分类。依据预测的水分子通道周围ar/R模体特征的不同, 他们将拟南芥在PIPs、TIPs、NIPs和SIPs的基础上细分成8种: PIP, TIP组I、II、III, NIP组I、II和SIP组I、II。由于ar/R模体对于MIP的功能特征具有重要的作用, 因此根据ar/R模体特征对MIP分类对于研究植物MIP的多样性以及多样性的结构基础有重要的意义。

Reizer等^[5]曾猜想所有的MIP家族成员都有一个共同的祖先。X射线晶体学对AQP1^[8]和大肠杆菌甘油通道蛋白(glyceroporin, GlpF)^[7]的原子分析表明, 这两种典型的MIP家族成员具有十分相似的拓扑结构, 这在一定程度上支持了Reizer的假说。然而MIP家族成员的分化可能出现在比较早的时期。植物AQP的多肽分析表明^[15], 单子叶植物和双子叶植物都有属于PIP和TIP的AQP, 这暗示了在大约2亿年前单子叶植物和双子叶植物发生趋异之前, AQP已分成PIP和TIP两种类型了。也就是说, 这两种内含子的位置已经继承并且完整地保存了至少2亿年。轮藻(Charophytes)中AQP的鉴定表明, 在海藻祖先入侵陆地之前植物AQP已具有一定的多样性^[16]。对球莴藓(*Physcomitrella*)AQP的研究证实了在苔藓植物和维管植物分化之前, PIP、TIP、NIP和SIP这几个种类的多样性已经出现, PIP1和PIP2

的区别也出现, 而 α -TIPs、 γ -TIPs和 δ -TIPs的分化应当发生在维管植物进化过程中^[16]。

MIP在高等植物中的多样性特别丰富, 仅拟南芥中就有35种^[4], 如 α -TIP在拟南芥种子贮藏囊泡中特异表达^[17]; PIP1b参与拟南芥细胞的伸长与分化^[18]。对烟草NtAQP1的研究发现, NtAQP1几乎在烟草的所有器官中表达^[19], 区别只是此基因在茎、叶中表达低, 而在花和根中表达高^[11], 且主要存在于根的外皮层和内皮层、维管束周围、木质部薄壁细胞以及气孔附近的细胞中^[20]。NtAQP1在气孔边缘的薄壁组织中大量表达可能与蒸腾作用引起的大量水分流动有关, 还可能与运转CO₂有关^[11]。AQP的表达在植物的不同生长阶段也有差异。比如, 在幼茎中, NtAQP1可在生长中的木质部导管和韧皮部伴胞中表达; 而在老茎中, NtAQP1则集中在木质部外边缘和韧皮部内部细胞中表达^[11]。

3 植物AQP的生理学功能

植物体内的水分运输有3种不同的途径: 共质体途径、质外体途径和跨细胞途径。根据组织类型及发育状况的不同, 不同的途径对组织整体水透性的贡献不一样。AQP在跨细胞途径中起主要作用, 它负责水分的快速跨膜转运, 也可能参与长距离或短距离的胞间水分流动, 以及液泡与胞质间、胞质与质外体间的渗透调节。研究表明, AQP除了介导水分的跨膜运输外, 还与许多植物生理学过程有关。在大多数成熟的植物细胞中都有一个体积较大的液泡, 这使得细胞质被挤压在质膜与液泡膜之间, 在整个细胞中只占有很小的体积, 这种结构很容易使细胞质处于急剧的渗透变化之中, 而质膜和液泡膜AQP的存在, 为水分运输提供了方便, 对于调节细胞质渗透压具有关键的作用。植物AQP参与种子的成熟与萌发。研究表明^[21], 在种子成熟晚期大量 α -TIP积累, 但在种子萌发及幼苗初期, α -TIP消失, 而 γ -TIP积累。 α -TIP与 γ -TIP协同地在种子的萌发过程中精细地调控着细胞的渗透势。植物AQP与气孔的运动有关, 研究发现, 烟草NtAQP1^[20]和拟南芥AthH2^[18]在气孔附近的细胞中大量表达, 这说明NtAQP1和AthH2可能参与了气孔的运动。据推测, 植物AQP还可能参与栓塞的修复。因为, 许多树木管状分子细胞的细胞壁在冰冻期间会产生栓塞, 进而导致树木内水分运输受阻。而冬季, 胡桃树的PIP2主要定位于同导管相连的细

胞中, 从而调节溶液在薄壁细胞和木质部导管之间的流动, 在栓塞修复的过程中起了重要作用^[22]。

AQP除了可以转运水分进出细胞, 还可以运输其他物质, 比如, 烟草的NtAQP1和NtTIPa都能运输甘油和尿素^[23], 南瓜的CpNIP1^[24]、拟南芥的 δ -TIP和 γ -TIP都能运输尿素^[24]。然而拟南芥和玉米的PIPs不具有运输尿素的功能。这可能是因为PIPs和TIPs在水通道上具有不同的结构, 比如PIPs和TIPs的ar/R模体由H2和H5上不同的氨基酸残基构成^[14]。Dordas等^[25]还发现在爪蟾卵母细胞中表达的南瓜PIP1可以提高对硼酸的吸收能力。Niemietz等^[26]发现大豆与细菌共生膜上的NIP可能有运输氮的作用。

尽管对AQP是否具有跨膜运输CO₂的作用存在争议^[27], 但也有许多研究认为AQP能促进CO₂的跨膜运动。Uehlein等^[28]的研究就发现不仅在爪蟾卵母细胞中表达的烟草NtAQP1能促进CO₂跨膜运动, 在烟草植株中表达的NtAQP1也有此作用。该蛋白质的表达在依赖CO₂的细胞和生理过程(比如在植物光合作用和气孔开放)中有着重要作用。NtAQP1的超表达能提高植株对水和CO₂的通透性, 促进了植物体内水分及CO₂交换, 从而提高了烟草叶片的增长率, 也增强了光合作用。对AQP是否具有跨膜运输CO₂的作用这一点还有待于进一步研究。

4 植物AQP的活性调节

AQP的调节机制可以大致分为两种, 转录水平的调控和转录后水平的调控。转录水平的调控通过改变蛋白质的合成速率来实现, 但这种调节方式很慢, 很难使细胞在几分钟内对外界刺激作出灵敏的快速反应。植物AQP转录水平上的调节与植物所处的生长发育阶段、激素水平或各种刺激相关。转录后水平的调控主要是磷酸化作用, 其活性受磷酸化调控^[29]。比如, 大豆NOD26的Ser262能被磷酸化, 并且无论是在活体中还是在爪蟾卵母细胞中表达, 其Ser262的磷酸化都能促进水分的运输。运用一种磷特异性抗体还发现活体NOD26的磷酸化受不同发育时期的调控。水分胁迫和盐胁迫都能促进NOD26的磷酸化, 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, 提高植株的抗胁迫能力^[30]。菠菜PM28A的磷酸化发生在C端的Ser274, Ser274被磷酸化后其水分转运活性也得到很大提高^[29]。PM28A也可以

被钙依赖蛋白激酶(CDPK)磷酸化。一般认为CDPK作用的模体在P-3/P-4(7,14,15)位点上有碱性氨基酸残基, 若P-3位点上有Arg则最易被识别。然而最近发现在P-3/P-4缺失的情况下, 如果同时存在C端(P+2)和N端(P-6到P-9), Ser也能被有效磷酸化^[31]。

AQP除了受磷酸化作用调控以外, 可能还受pH的调控。Gerbeau等^[32]和Amodeo等^[33]分别研究了pH对拟南芥质膜和甜菜根液泡膜的影响, 研究发现两者的水分运输都受到H⁺的可逆抑制, 而这种可逆抑制作用表明, pH可能对质膜和液泡膜结构或是它们的渗透特性都没有影响, 对AQP的结构也没有破坏。Tournaire-Roux等^[34]则较为深入地从生理到分子各个层次验证了胞质pH对拟南芥AQP的调控作用。在拟南芥离体根水平的研究发现, 胞内水分流动的减少会伴随着胞质pH的降低而发生, 这暗示了胞质pH的降低可能抑制由AQP介导的水分运输。而运用爪蟾卵母细胞表达AQP的分子水平上的研究发现, 胞外pH对AQP没有直接影响, 而且只有特定的AQP才对胞质pH的改变敏感, 尤其PIP2(PIP2;1, PIP2;2, PIP2;3)对胞质pH都敏感。突变体的运用揭示了拟南芥PIP上受pH调控的结构: 拟南芥根PIP2;2对pH敏感主要由于His197位点的作用, 该位点位于PIP2;2上D环的胞内部分。同时, D环上的一段带电氨基酸也可能同His197一起参与PIP2;2对pH的反应。PIP2;2上这些受pH作用的结构(如His)在所有PIP中都是很保守的。

NaCl对AQP的表达调控也有影响。NaCl处理会提高萝卜根中RsPIP2-1的蛋白质水平^[35], 也能促进大豆NOD26的磷酸化^[30]。无论是RsPIP2-1的蛋白质水平的增加还是NOD26磷酸化水平的提高, 可能都与细胞快速吸收水分以稀释进入细胞内的NaCl有关。快速吸收水分以及增加根压可能促进水分及NaCl从根部转运到其他器官, 这可以有效地稀释植物体内的NaCl, 缓解高浓度Na⁺对植物的伤害。然而, NaCl胁迫下超表达大麦HvPIP2;1的水稻会变得对盐更敏感, 生长受到抑制^[36]。这可能是因为该实验中水稻表达的是外源AQP基因, 这与胁迫下自身基因的表达调控存在一定差异。

一般认为汞化合物能抑制AQP的活性, 从而减少水分运输^[33,36], 如Martínez-Ballesta等^[37]对辣椒的研究结果表明, Hg能减少气孔导度, 并迅速降低导水率。但Hg对不同AQP的作用是不完全相同的。在爪蟾卵母细胞中表达AQP, TIPs对Hg都是敏感

的,但有些 PIPs 对 Hg 不敏感^[23]。通常认为汞化合物是大多数 AQP 的专一性阻塞剂,在使用汞化合物抑制 AQP 活性的实验中,为避免伤害其他蛋白质,通常采用 50 $\mu\text{mol/L}$ 甚至 5 $\mu\text{mol/L}$ 浓度及短时间处理去抑制 AQP 的活性。一般认为 AQP 的水孔及其他区域的 Cys 残基是汞作用的位点,比如,在拟南芥 γ -TIP 中,第三个跨膜结构域上的 Cys118 对汞敏感^[3];拟南芥 δ -TIP 中汞敏感位点为 Cys116^[38]。汞通过共价修饰 AQP 的水孔以及其他区域的 Cys 残基,从而阻塞水孔或者使之发生构像变化,以此抑制水的运输^[39]。汞除了对 AQP 的直接抑制作用以外,也有可能是因为汞引起了大量的次级效应^[40]。

Niemietz 等^[10]研究发现金和银的化合物具有抑制 AQP 的作用,并且比起正在广泛运用的 AQP 抑制剂——汞化合物来说具有更强的抑制效果。银则是迄今为止最强的 AQP 抑制剂,浓度为 5 $\mu\text{mol/L}$ 的 AgNO_3 或是磺胺嘧啶银处理,能抑制含 NOD26 的大豆与细菌共生膜的导水性以及含 PIPs 的根部质膜的导水性。 HAuCl_4 对 AQP 的抑制作用相对较弱,但仍能抑制大豆与细菌共生膜的导水性(半抑制浓度为 10 $\mu\text{mol/L}$)。银的抑制作用十分快速,但它的抑制作用是不可逆的。金和银对 AQP 的抑制被认为可能由于它们与蛋白质的巯基相互作用。虽然银的抑制效果很显著,但是很少用在实验系统中鉴定 AQP 存在。

5 环境因子与植物 AQP 的关系

5.1 水分胁迫

AQP 对于植物的作用最主要就是体现在水分运输上,因此,在水分缺乏的情况下,AQP 在植物应对水分胁迫的响应机制中有着重要作用。Aharon 等^[41]通过对正常烟草和转入拟南芥 PIP1b 的转基因烟草的研究发现,在水分充足的生长条件下,PIP1b 的超表达显著地提高了植株生长的速率、蒸腾速率、气孔密度和光合速率;然而,在盐胁迫下,PIP1b 超表达没有起到对植株有利的作用,PIP1b 超表达的植株快速萎蔫;在干旱胁迫下,PIP1b 超表达更是只有负作用,植株萎蔫的速度更快。他们认为,可能的原因是转入烟草的 35S-PIP1b 基因并非烟草自身的基因,它在烟草内的表达可能是异常的时空表达。Comparot 等^[42]认为,植物在干旱和盐胁迫下要保持胞内一定的水分状况,以维持植株正常的生理功能,这可能就需要在一些细胞和组织中

提高 AQP 的表达,以促进由 AQP 介导的共质体水份运输途径;而在另一些细胞和组织中则要降低 AQP 的表达以降低这种水分运输。因此,PIP1b 若在不当的时间空间超表达则会产生对植株有害的作用。

与以上 Aharon 的实验结果不一致的是,在适宜的生长环境下,烟草 NtAQP1 的表达对植株吸收水分没有十分重要的作用,但在水分胁迫(聚乙烯乙二醇即 PEG 处理)下,反义株快速萎蔫;而正常烟草体内的 NtAQP1 大量表达,从而使细胞导水性和根系导水率得到提高,渗透压力得到缓解,维持了植物在缺水条件下的生存^[20]。Lian 等^[43]的报道也表明,水分胁迫下,抗旱性相对较高的旱稻的 RWC3 mRNA 表达增加,而抗旱性相对较弱的水稻的 RWC3 mRNA 的表达没有明显变化。超表达 RWC3 的转基因水稻,根渗透水导度、根水势及蒸腾等都得到提高。可见 RWC3 的表达能缓解水分胁迫对水稻的影响。冰晶松叶菊 McTIP1;2 在水分胁迫(甘露醇处理)下数量增加^[44]。同时,也有实验结果表明水分胁迫负调控 AQP,比如,NaCl 胁迫下,超表达大麦 HvPIP2;1 的水稻,生长、枝的水分含量以及根和枝的生物量都受到抑制,该水稻变得对盐更敏感^[36]。冰晶松叶菊的 MIPA 受盐胁迫负调控^[45]。还有一些结论认为 AQP 的表达在水分胁迫下没有明显变化,比如,拟南芥 PIP1^[46]和大麦根部的 HvPIP1;3 和 HvPIP1;5^[47]。因而,AQP 基因的表达调控与 AQP 在植物水分调节中的作用之间的关系还不清楚。

由于 AQP 在植物水分运输中有重要作用,所以目前对于 AQP 水分运输机制的研究很多,而研究水分胁迫下 AQP 的表达调控就是一种很好的方法。但是,就以上那么多不同的实验结论来看,水分胁迫下 AQP 的表达调控存在很大差异,这可能是因为植物种间差异或者是所选择的水分胁迫方式的不同而造成的。比如,Aharon 等^[41]所选择的水分胁迫方式是干旱,Siefritz 等^[20]和 Lian 等^[43]则选择了 PEG 处理,甚至有的选择了盐胁迫^[36,45](离子毒害也是盐胁迫对植物伤害的重要原因),可能这对于植物来说会表现出不同的调节方式。另外 AQP 在植物体内是以较大的家族出现的,个别 AQP 的表现可能不足以影响整体植物的水分状况。

关于水分胁迫下 AQP 的调控还有一种磷酸化调控的看法。许多研究表明,CDPK 通过磷酸化作用来调控 AQP,而磷酸化作用依赖于质外体的水势^[48]。

有研究证实水分缺乏负调控 CDPK, 从而影响 AQP 的活性, 并以此来调控植物体内的水分状况^[49]。Johansson 等^[29]提出了菠菜 PM28A 对细胞水分平衡调节的模式, 该模式指出: 当质外体水势高时, AQP 磷酸化, 水通道开放, 水分穿过质膜的流动也不受限制; 当植物受到水分胁迫时, 细胞的膨压开始下降, Ca^{2+} 通道关闭, 蛋白激酶也失活, AQP 去磷酸化, 由 AQP 介导的水分流动也受到限制。AQP 在细胞水分平衡中有重要作用, 它阻止细胞在失水条件下水分流失, 使植物有充足的时间合成渗透调节物质以应对失水状况。比如说, 在水分缺乏下生长的菠菜, 蛋白磷脂酶被激活, 从而使 AQP 的活性受到抑制^[29]; 在水分胁迫下萝卜幼苗的 RsPIP2-1 表现出较低的转录或快速的降解^[35]。

AQP 与水分胁迫有密切关系已得到证实, 但水分胁迫下 AQP 的表达调控机制还有待于进一步研究。

5.2 温度

AQP 可能与环境温度变化有密切关系。Aroca 等^[50]研究了两种对低温耐受能力不同的玉米: 耐低温的 Z7 和对低温敏感的 Penjalinan。对它们离体根的研究表明, 低温处理会导致 Penjalinan 根的导水性显著降低, 而 Z7 根的导水性则显著提高。在低温处理的同时再加入 HgCl_2 处理, Penjalinan 根导水性受低温抑制的程度得到缓解, 而低温处理对 Z7 根导水性的提高则被 HgCl_2 抑制。这可能是因为耐低温 Z7 根导水性的提高是由于 AQP 介导的, 而 HgCl_2 的处理正是抑制了 AQP 的活性, 从而使根导水性降低。通过增加 AQP 的表达量, 以此提高植物根系导水率, 使植物逐渐适应低温环境, 这可能是植物适应低温胁迫的一种机制。Azad 等^[51]推测低温胁迫与 AQP 磷酸化调控有关。当温度降至 5 °C 时, 在郁金香花瓣中预测的质膜 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 °C 后, 去磷酸化的预测的质膜 AQP 又重新磷酸化, 水通道活性恢复, 花瓣开放。

5.3 昼夜变化

在百脉根属植物(*Lotus japonicus*)的根中, AQP mRNA 的表达有很明显的昼夜周期性, 在光照时转录水平达到最高, 而在黑暗开始时就降至最低, 黑暗刚结束转录水平又开始提高^[52], 也就是在白天蒸腾作用最旺盛、植物最需水的时候, AQP 表达也最强。Siefritz 等^[53]对烟草叶柄的研究也发现 AQP 的

表达可能随昼夜变化: 早上叶片展开时, 叶柄原生质体导水性高, 叶柄 PIP1 的表达量也高; 而晚上则很低。AQP 的表达不仅受昼夜变化中光因子的影响, 还可能受生物钟的调控。对雨豆树(*Samanea saman*) 叶片运动细胞质膜 AQP(SsAQP)的研究发现, SsAQP2 的表达不仅随昼夜变化而呈规律性变化, 在光周期被改变后仍能看到 SsAQP2 的表达受生物钟调控的现象^[54]。

6 展望

植物 AQP 的发现使人们对水分在植物体内的快速跨膜运输有了新的认识, 大量的研究表明, AQP 在植物与水分关系中有十分重要的作用。虽然 AQP 介导的水分跨膜运输并不是植物体内水分运输的惟一途径, 但是在某些特殊的器官和组织(如气孔、根伸长区等)、特定的发育阶段(如种子萌发、花粉管伸长等)或特殊的外界环境条件下(如水分胁迫、盐胁迫等) AQP 介导的水分跨膜运输具有十分重要的意义。

从第一次分离出植物 AQP 至今已经 10 多年了, 对于植物 AQP 的研究也取得了很大成果, 许多植物的 AQP 已得到分离、鉴定, 对植物 AQP 的结构及其功能也有了初步了解。但是, 由于植物 AQP 存在于不同的细胞膜和微域上, 还要受到不同细胞结构和环境的影响, 对于植物 AQP 的研究仍是一个艰巨的问题。比如前文提到的 AQP 在逆境胁迫下有不同的反应, 在水分和 Na^+ 胁迫下 AQP 的表达可能增加也可能减少, 超表达 AQP 的植株可能生长得到促进也可能受阻。除了前面分析的胁迫方式不同以及植物种的差异等原因, 可能在植株响应机制上存在本质的区别, 因此, 植物 AQP 在植物对逆境的适应中所起的作用及其机制需要进一步的研究。另外, 在各种研究中都发现 AQP 表达的变化能引起植株宏观水平上的变化, 比如生长速率、生物量、光合等。这很有可能是 AQP 作为一种信号分子, 由它的表达水平的变化来激活下一级以及更下游的信号转导途径, 从而调控了植物的生长发育, 而 AQP 信号转导途径的研究工作还开展得不够深入。虽然对 MIP 家族成员的结构有了初步的了解, 但是在整个生物界只有 3 个 MIP 获得结晶, 做过 X 衍射结构分析, 分别是哺乳动物的 AQP1、大肠杆菌的 GlpF 和大豆的 NOD26, 其余的都是推测, 在活体的磷脂双分子膜上它们的动态结构可能需要在几十年后

才能被了解! 对植物 AQP 四种类型中的 PIP 和 TIP 的研究开展得十分广泛, 对 NOD26 的研究已取得很大进展, 但绝大多数 NIPs 和 SIPs 在细胞内的定位和它们的生理功能还不太清楚, 只有对所有四种类型的 AQP 都有了深入的认识才能真正地了解 AQP 在植物中的作用。

参考文献 (References)

- [1] Agre P *et al.* *Curr Opin Cell Biol*, 1995, **7**: 472
- [2] Preston GM *et al.* *Science*, 1992, **256**: 385
- [3] Maurel C *et al.* *EMBO J*, 1993, **12**: 2241
- [4] Johanson U *et al.* *Plant Physiol*, 2001, **126**: 1358
- [5] Reizer J *et al.* *Crit Rev Biochem Mol Biol*, 1993, **28**: 235
- [6] Jung JS *et al.* *J Biol Chem*, 1994, **269**: 14648
- [7] Fu D *et al.* *Science*, 2000, **290**: 481
- [8] Sui H *et al.* *Nature*, 2001, **414**: 872
- [9] Kozono D *et al.* *J Clin Invest*, 2002, **109**: 1395
- [10] Walz T *et al.* *Nature*, 1997, **387**: 624
- [11] Siefritz F *et al.* *J Exp Bot*, 2001, **52**: 1953
- [12] Biswas S. *FEBS Lett*, 2004, **558**: 39
- [13] Agre P *et al.* *J Biol Chem*, 1998, **273**: 14659
- [14] Wallace IS *et al.* *Plant Physiol*, 2004, **135**: 1059
- [15] Laroche J *et al.* *Mol Biol Evol*, 1995, **12**: 1151
- [16] Borstlap AC. *Trends Plant Sci*, 2002, **7**: 529
- [17] Ludevid D *et al.* *Plant Physiol*, 1992, **100**: 1633
- [18] Kaldenhoff R *et al.* *Plant J*, 1995, **7**: 87
- [19] Otto B *et al.* *Planta*, 2000, **211**: 167
- [20] Siefritz F *et al.* *Plant Cell*, 2002, **14**: 869
- [21] Johnson KD *et al.* *Plant Physiol*, 1989, **91**: 1006
- [22] Sakr S *et al.* *Plant Physiol*, 2003, **133**: 630
- [23] Biela A *et al.* *Plant J*, 1999, **18**: 565
- [24] Klebl F *et al.* *FEBS Lett*, 2003, **547**: 69
- [25] Dordas C *et al.* *Plant Soil*, 2001, **235**: 95
- [26] Niemietz CM *et al.* *FEBS Lett*, 2000, **465**: 110
- [27] Verkman AS. *J Physiol*, 2002, **542**: 31
- [28] Uehlein N *et al.* *Nature*, 2003, **425**: 734
- [29] Johansson I *et al.* *Plant Cell*, 1998, **10**: 451
- [30] Guenther JF *et al.* *Plant Cell*, 2003, **15**: 981
- [31] Huang JZ *et al.* *Arch Biochem Biophys*, 2001, **393**: 61
- [32] Gerbeau P *et al.* *Plant J*, 2002, **30**: 71
- [33] Amodeo G *et al.* *J Membr Biol*, 2002, **187**: 175
- [34] Tournaire-Roux C *et al.* *Nature*, 2003, **425**: 393
- [35] Suga S *et al.* *Plant Cell Physiol*, 2002, **43**: 1229
- [36] Katsuhara M *et al.* *Plant Cell Physiol*, 2003, **44**: 1378
- [37] Martínez-Ballesta MC *et al.* *J Plant Physiol*, 2003, **160**: 1487
- [38] Daniels MJ. *Plant Cell*, 1996, **8**: 587
- [39] Preston GM *et al.* *J Biol Chem*, 1993, **268**: 17
- [40] Eckert M *et al.* *J Exp Bot*, 1999, **50**: 1541
- [41] Aharon R *et al.* *Plant Cell*, 2003, **15**: 439
- [42] Comparot S *et al.* *Plant Cell Physiol*, 2000, **41**: 114
- [43] Lian HL *et al.* *Plant Cell Physiol*, 2004, **45**: 481
- [44] Vera-Estrella R *et al.* *Plant Physiol*, 2004, **135**: 2318
- [45] Yamada S *et al.* *Plant Cell*, 1995, **7**: 1129
- [46] Grote K *et al.* *Protoplasma*, 1998, **204**: 139
- [47] Katsuhara M *et al.* *Plant Cell Physiol*, 2002, **43**: 885
- [48] Johansson I *et al.* *Plant Cell*, 1996, **8**: 1181
- [49] Urao T *et al.* *Mol Gen Genet*, 1994, **244**: 331
- [50] Aroca R *et al.* *Plant Physiol Biochem*, 2001, **39**: 1067
- [51] Azad AK *et al.* *Plant Cell Physiol*, 2004, **45**: 608
- [52] Clarkson DT *et al.* *J Exp Bot*, 2000, **51**: 61
- [53] Siefritz F *et al.* *Plant J*, 2004, **37**: 147
- [54] Moshelion M *et al.* *Plant Cell*, 2002, **14**: 727

Plant Aquaporins

Zhu Zhu, Hai-Lei Zheng*

(College of Life Science, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Abstract The discovery of aquaporins shows a new sight about the mechanism of water-transmembrane transportation. Plant aquaporins play an important role in water uptake, osmosis regulation, cell elongation and stoma movement. This paper reviews the structure, species diversity, physiology function, regulation of plant aquaporins, and the relation between environmental factors and plant aquaporins.

Key words plant aquaporins; structure; physiology function; regulation

Received: July 28, 2004 Accepted: April 12, 2005

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No.30271065, No.39970438, No.39870630) and the Natural Science Foundation of Fujian Province (No.D0210001)

*Corresponding author. Tel: 86-592-2181005, Fax: 86-592-2181015, E-mail: hailei2002@tom.com