

## 22种植物水孔蛋白理化性质及其结构特征的生物信息学分析

冉昆, 魏树伟, 王宏伟, 张勇, 王少敏\*

山东省果树研究所, 山东泰安271000

**摘要:** 水孔蛋白(aquaporins, AQPs)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。本研究采用Blast、ProtParam、SignalP和Swiss-Model等生物信息学软件, 对梨、苹果、黄瓜和番茄等22种植物AQP的理化性质、蛋白结构、系统发生树和功能域等进行了分析。结果表明, AQP蛋白氨基酸长度在284~295 aa之间, 理论等电点在7.67~9.30之间, 主要定位于质膜上, 除红叶藜外均为稳定性蛋白。二级结构由 $\alpha$ 螺旋、 $\beta$ 折叠、无规则卷曲和延伸链等结构元件组成, 空间结构高度相似, 属于主要内在蛋白(MIP)家族。

**关键词:** 水孔蛋白; 理化性质; 系统进化; 结构特征

## Bioinformatics Analysis of Physical and Chemical Properties and Structure Characteristics of Aquaporins in 22 Kinds of Plants

RAN Kun, WEI Shu-Wei, WANG Hong-Wei, ZHANG Yong, WANG Shao-Min\*

Shandong Institute of Pomology, Tai'an, Shandong 271000, China

**Abstract:** Aquaporins (AQPs), which are abundant in diversity, are the member of the major intrinsic proteins (MIPs) family with extraordinary ability to transport water, and play important roles in modulation of water relations in plants. In this study, the sequences characteristic, physical and chemical properties, protein structures, phylogenetic trees and functional domains of AQPs from *Pyrus communis*, *Malus domestica*, *Cucumis sativus*, *Solanum lycopersicum*, as well as other 18 plant species were analyzed and investigated using bioinformatics methods, such as Blast, ProtParam, SignalP and Swiss-Model. The results showed that the length of AQPs proteins were between 284–295 amino acids, and the isoelectric point was between 7.67–9.30. The AQPs proteins were mainly localized in the plasma membrane and belonged to stable proteins except *Oxybasis rubra*. The secondary structure of AQPs proteins were mainly composed of  $\alpha$ -helix,  $\beta$ -turn, extended strand and random coil, and had highly similar spatial structures.

**Key words:** aquaporins; physical and chemical properties; phylogenetic; structure characteristic

水孔蛋白, 又称水通道蛋白(aquaporin, AQP)是植物中定位于特定的细胞核膜区域的一类高效转运水分子的小分子跨膜蛋白, 属于MIP (major intrinsic protein)超家族(Zardoya 2005), 分子量23~31 kDa (Maurel等2008)。除水分子外, AQP还允许一些小的溶质经过细胞膜, 如甘油、CO<sub>2</sub>、NH<sub>3</sub>、尿素、硼和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>等(Kjelbom等1999)。根据序列同源性和定位的不同, AQP可分成4类, 包括液泡膜内在蛋白(tonoplast intrinsic protein, TIP)、质膜内在蛋白(plasma membrane intrinsic protein, PIP)、NOD26-like内在蛋白(NOD26-like intrinsic protein, NIP)和小的内在蛋白(small and basic intrinsic protein, SIP) (Maurel等2008)。

AQP在调控植物的水分关系及生长发育过程中起着重要的作用, 可参与矿质营养运输, 花粉开

裂, 非生物胁迫响应以及碳、氮的固定等生理活动(Sade等2010; Hove和Bhave 2011)。目前对AQP的研究主要集中在AQP与植物激素、种子萌发、果实成熟和植物的抗逆性等方面(Kaldenhoff和Fischer 2006; Bienert等2006; Horie等2011)。植物能够通过调节AQP的活性响应各种逆境胁迫, 在许多植物中, AQP在植物发育过程中有独特的表达模式并且响应环境的刺激, 在植物中过量表达AQP能够提高转基因植物对干旱等逆境胁迫的耐受性(Hu等2012; Zhou等2012)。

利用生物信息学对蛋白进行序列分析, 从而

收稿 2014-09-12 修定 2014-12-22

资助 国家现代农业(梨)产业技术体系(CARS-29)。

\* 通讯作者(E-mail: sdipwsm@163.com; Tel: 0538-8298262)。

推断并预测其结构和功能, 已成为初步确定基因结构及功能的一种捷径。本研究采用生物信息学分析的方法, 对梨、苹果、黄瓜和番茄等22种植物AQP的理化性质、结构特征和功能域等进行分析, 以期为进一步揭示植物AQP的结构和功能奠定基础。

## 材料与方法

### 1 序列来源

从NCBI GenBank数据库(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>)中下载已登录的22种不同植物AQP的核苷酸及其氨基酸序列(表1)。

### 2 序列分析工具

利用ProtParam (<http://web.expasy.org/prot-param/>)分析核酸及氨基酸序列的组成成分及理化性质。利用Compute pI/Mw tool ([http://web.expasy.org/compute\\_pi/](http://web.expasy.org/compute_pi/))计算相对分子量及理论等电点。利用TMHMM 2.0 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/TMHMM-2.0/>)、ProtScale (<http://web.expasy.org/cgi-bin/protscale/protscale.pl>)、SignalP 4.1 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP/>) (Petersen等2011)

和Plant-mPLoc (<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/plant-multi/>) (Chou和Shen 2010)分析蛋白跨膜结构域、亲水性/疏水性、信号肽和亚细胞定位。利用NPS ([http://npsa-pbil.ibcp.fr/cgi-bin/npsa\\_automat.pl?page=/NPSA/npsa\\_hnn.html](http://npsa-pbil.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=/NPSA/npsa_hnn.html))分析蛋白质的二级结构。蛋白磷酸化位点分析采用KinasePhos (<http://kinasephos.mbc.nctu.edu.tw/>) (Huang等2005)。采用WebLogo (<http://weblogo.berkeley.edu/logo.cgi>)产生序列logo图谱。利用SWISS-MODEL (<http://swissmodel.expasy.org/>) (Biasini等2014)分析蛋白质的三级结构。利用SMART (<http://smart.embl-heidelberg.de/>) (Letunic等2012)预测蛋白的功能域。

### 3 系统进化树的构建

应用多序列比对工具Clustal X 1.83, 以氨基酸全序列联配的结果为基础, 采用MEGA 6.0.5软件中的邻接法(neighbor-joining, NJ)构建系统发育树。通过随机逐步比较的方法搜索最佳系统进化树, 对生成的系统树进行Bootstrap校正(Tamura等2013)。

表1 22种植物AQP的核苷酸及其氨基酸序列的登录号

Table 1 The accession No. of nucleotide sequences and their amino acid sequences of AQP in 22 kinds of plants

植物种类	拉丁文学名	核酸登录号	蛋白登录号
小麦	<i>Triticum aestivum</i> L.	HQ650110.1	AEO13899.1
谷子	<i>Setaria italica</i> (L.) P. Beauv.	XM_004976426.1	XP_004976483.1
甘蔗	<i>Saccharum officinarum</i> L.	EU585602.1	ACC59097.1
玉米	<i>Zea mays</i> L.	NM_001111464.1	NP_001104934.1
黑麦草	<i>Lolium perenne</i> L.	JX569791.1	AFV92901.1
大麦	<i>Hordeum vulgare</i> L.	AB286964.1	BAF41978.1
短花稻	<i>Oryza brachyantha</i> A. Chev. et Roehr	XM_006652569.1	XP_006652632.1
拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	NM_116268.3	NP_567178.1
葡萄	<i>Vitis vinifera</i> L.	NM_001280989.1	NP_001267918.1
甘蓝	<i>Brassica oleracea</i> L.	AF299051.1	AAG23180.1
草莓	<i>Fragaria ananassa</i> (Weston) Duchesne	GQ390798.1	ACU81080.1
桃	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	AB303644.1	BAF62342.1
梨	<i>Pyrus communis</i> L.	AB058679.1	BAB40142.1
苹果	<i>Malus domestica</i> Borkh.	NM_001293993.1	NP_001280922.1
胡桃	<i>Juglans regia</i> L.	FJ970489.1	ACR54285.1
黄瓜	<i>Cucumis sativus</i> L.	XM_004149195.1	XP_004149243.1
番茄	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	XM_004235208.1	XP_004235256.1
茶树	<i>Camellia sinensis</i> (L.) O. Kuntze	KC215410.1	AGG39695.1
豌豆	<i>Pisum sativum</i> L.	KF770828.1	AHG32322.1
红叶藜	<i>Oxybasis rubra</i> (L.) S. Fuentes	AJ699398.2	CAG27864.2
橄榄	<i>Olea europaea</i> L.	DQ202708.1	ABB13429.1
菠萝	<i>Ananas comosus</i> (L.) Merr.	EU563266.1	ACB56912.1

## 实验结果

### 1 AQP基因序列理化性质的分析

用ProtParam在线工具分析梨、苹果、番茄、黄瓜等22种植物AQP基因的核苷酸及其氨基酸序列。结果(表2)表明,氨基酸序列长度在284~295 aa之间,分子量在30 463.60~31 432.37 Da之间,理论等电点在7.67~9.30之间,除红叶藜外,其他均为稳定性蛋白。该蛋白均不存在信号肽,不是分泌性蛋白,均存在6个跨膜区,属于跨膜蛋白。亚细胞定位分析表明AQP蛋白主要定位在质膜上。亲水性/疏水性分析显示疏水区域明显大于亲水区域,说明AQP蛋白疏水性较强,为疏水性蛋白。蛋白磷酸化位点分析表明,不同植物AQP蛋白具有2~4个丝氨酸位点,其中多数蛋白具有相对保守的3个丝氨酸位点。利用SMART分析AQP蛋白的功能域,结果表明AQP蛋白均具有一个MIP (membrane intrinsic protein)功能域,属于MIP蛋白家族。

### 2 AQP蛋白同源性比较

以梨AQP蛋白序列(BAB40142.1)为query,利

用NCBI Blast程序对不同植物AQP的蛋白序列进行同源性比对。结果表明,梨的AQP蛋白序列与苹果(NP\_001280922.1)的同源性最高,达98%,与桃(BAF62342.1)的同源性高达95%,与橄榄(ABB-13429.1)、茶树(AGG39695.1)和草莓(ACU81080.1)的同源性为89%,与拟南芥(NP\_567178.1)、葡萄(NP\_001267918.1)的同源性为87%,与胡桃(ACR54285.1)、番茄(XP\_004235256.1)、菠萝(ACB56912.1)的同源性为86%,与谷子(XP\_004976483.1)、甘蔗(ACC-59097.1)、黑麦草(AFV92901.1)、甘蓝(AAG-23180.1)、黄瓜(XP\_004149243.1)、豌豆(AHG-32322.1)的同源性为85%,与小麦(AEO13899.1)、玉米(NP\_001104934.1)、大麦(BAF41978.1)、短花稻(XP\_006652632.1)的同源性为84%,与红叶藜(CAG27864.2)的同源性为83%。采用CLC Combined Workbench 6观察图形化的多重序列比对结果(图1),证实了上述同源性比对的结果。

WebLogo基于多序列比对信息,把多序列的保守信息通过图形表示出来。每个logo由一系列

表2 22种植物AQP蛋白的理化性质分析

Table 2 Analysis of physical and chemical properties of AQPs in 22 kinds of plants

植物种类	氨基酸数目/aa	分子量/Da	分子式	等电点	不稳定系数	亚细胞定位	丝氨酸位点
小麦	288	30 668.60	C <sub>1416</sub> H <sub>2171</sub> N <sub>361</sub> O <sub>381</sub> S <sub>10</sub>	8.97	28.35 (稳定)	质膜	82, 111, 130
大麦	288	30 656.59	C <sub>1415</sub> H <sub>2171</sub> N <sub>361</sub> O <sub>381</sub> S <sub>10</sub>	8.97	27.94 (稳定)	质膜	82, 111, 130
黑麦草	288	30 732.61	C <sub>1415</sub> H <sub>2171</sub> N <sub>363</sub> O <sub>384</sub> S <sub>10</sub>	8.83	31.71 (稳定)	质膜	80, 111, 130
谷子	287	30 711.69	C <sub>1412</sub> H <sub>2176</sub> N <sub>366</sub> O <sub>380</sub> S <sub>11</sub>	9.13	34.53 (稳定)	质膜	80, 82, 111, 130
甘蔗	289	30 754.73	C <sub>1420</sub> H <sub>2185</sub> N <sub>365</sub> O <sub>381</sub> S <sub>9</sub>	9.00	29.23 (稳定)	质膜	83, 112, 131
玉米	289	30 795.78	C <sub>1422</sub> H <sub>2188</sub> N <sub>366</sub> O <sub>381</sub> S <sub>9</sub>	9.00	30.03 (稳定)	质膜	83, 112, 131
短花稻	295	31 274.11	C <sub>1436</sub> H <sub>2206</sub> N <sub>372</sub> O <sub>394</sub> S <sub>9</sub>	8.61	28.83 (稳定)	质膜	80, 111, 130
菠萝	288	30 651.89	C <sub>1414</sub> H <sub>2184</sub> N <sub>362</sub> O <sub>379</sub> S <sub>10</sub>	8.99	31.95 (稳定)	质膜	27, 80, 111, 130
葡萄	286	30 579.49	C <sub>1407</sub> H <sub>2160</sub> N <sub>362</sub> O <sub>380</sub> S <sub>11</sub>	8.53	25.73 (稳定)	质膜	81, 110, 129
番茄	286	30 722.78	C <sub>1419</sub> H <sub>2189</sub> N <sub>361</sub> O <sub>381</sub> S <sub>10</sub>	8.96	32.70 (稳定)	质膜	81, 110, 129
橄榄	285	30 463.60	C <sub>1412</sub> H <sub>2181</sub> N <sub>356</sub> O <sub>375</sub> S <sub>10</sub>	9.18	33.08 (稳定)	质膜	27, 81, 110, 129
胡桃	292	31 232.39	C <sub>1444</sub> H <sub>2224</sub> N <sub>370</sub> O <sub>384</sub> S <sub>10</sub>	8.76	29.78 (稳定)	质膜	27, 116, 135
豌豆	289	30 866.90	C <sub>1440</sub> H <sub>2201</sub> N <sub>357</sub> O <sub>383</sub> S <sub>7</sub>	8.36	32.59 (稳定)	质膜	112, 131
茶树	287	30 684.64	C <sub>1415</sub> H <sub>2179</sub> N <sub>359</sub> O <sub>384</sub> S <sub>10</sub>	8.29	30.87 (稳定)	质膜	110, 129
草莓	290	31 061.12	C <sub>1448</sub> H <sub>2219</sub> N <sub>365</sub> O <sub>383</sub> S <sub>6</sub>	8.95	29.76 (稳定)	质膜	27, 112, 131, 172
桃	289	30 768.89	C <sub>1430</sub> H <sub>2203</sub> N <sub>359</sub> O <sub>387</sub> S <sub>4</sub>	9.20	26.94 (稳定)	质膜	81, 130, 170
梨	289	30 865.81	C <sub>1435</sub> H <sub>2206</sub> N <sub>362</sub> O <sub>388</sub> S <sub>5</sub>	9.21	32.06 (稳定)	质膜	112, 131, 171
苹果	289	30 849.79	C <sub>1432</sub> H <sub>2210</sub> N <sub>362</sub> O <sub>387</sub> S <sub>5</sub>	9.30	30.41 (稳定)	质膜	27, 112, 131, 171
黄瓜	292	31 432.37	C <sub>1451</sub> H <sub>2228</sub> N <sub>370</sub> O <sub>395</sub> S <sub>8</sub>	7.67	30.99 (稳定)	质膜	27, 116, 135
红叶藜	284	30 604.63	C <sub>1411</sub> H <sub>2171</sub> N <sub>363</sub> O <sub>377</sub> S <sub>11</sub>	9.13	43.21 (不稳定)	质膜	27, 107, 126
拟南芥	287	30 692.71	C <sub>1420</sub> H <sub>2179</sub> N <sub>361</sub> O <sub>379</sub> S <sub>10</sub>	9.00	32.46 (稳定)	质膜	110, 129
甘蓝	286	30 567.62	C <sub>1417</sub> H <sub>2176</sub> N <sub>364</sub> O <sub>373</sub> S <sub>9</sub>	9.16	29.88 (稳定)	质膜	27, 109, 128

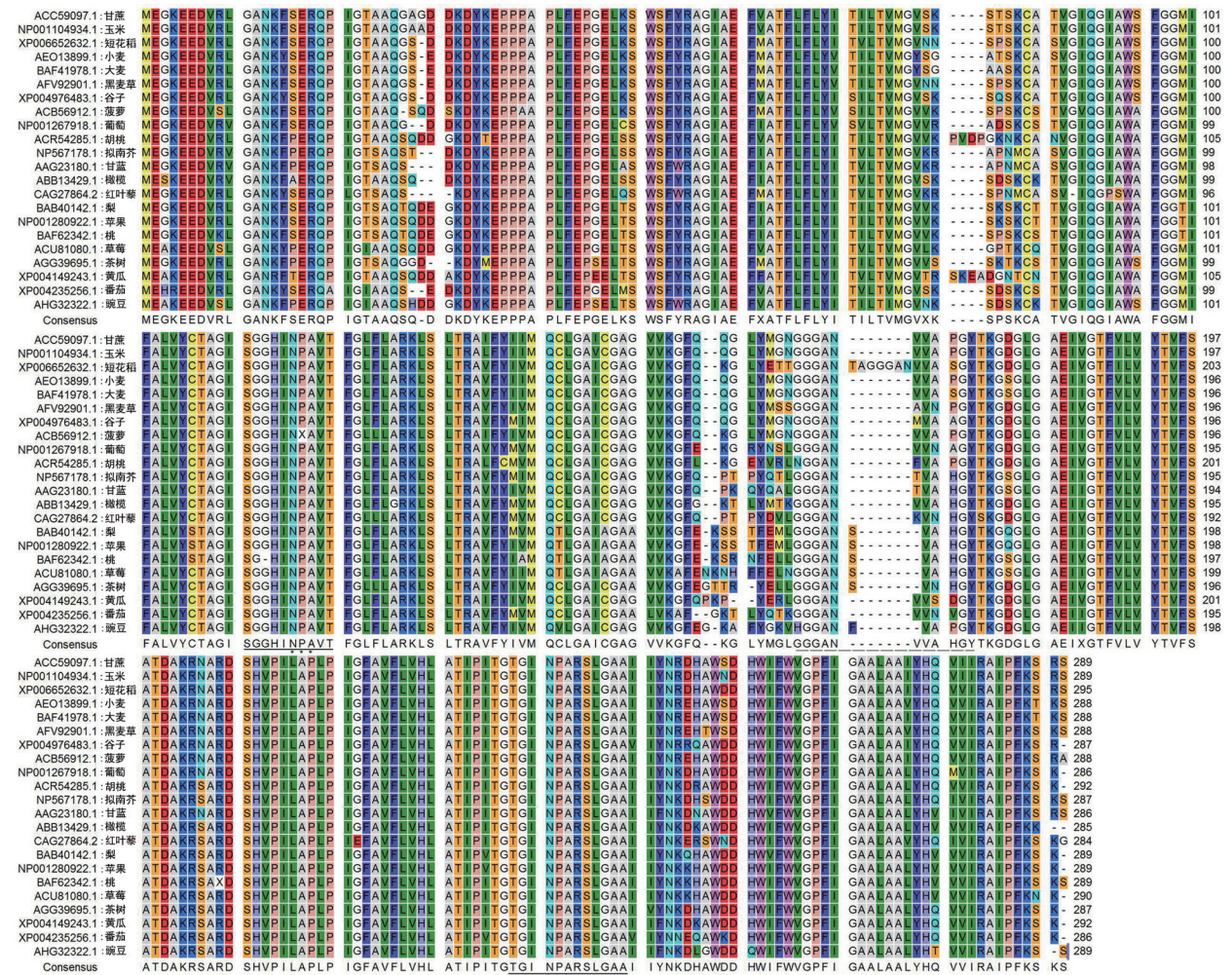


图1 22种植物AQP氨基酸序列比对

Fig.1 Alignment of AQPs amino acid sequences in 22 kinds of plants

下划线表示MIP超家族的保守结构域SGXHXNPAVT以及质膜水孔蛋白的保守序列GGGANXXXXGY和TGINPARSLGAA; \*\*\*表示NPA保守结构域。

氨基酸组成, 在每一个序列位置上用总高度表示此位置上的序列保守性, 用氨基酸字母的高度表示出现的频率。分析表明, 不同植物AQP蛋白具有保守结构域SGXHXNPAVT、GGGANXXXXGY和TGINPARSLGAA (图2)。在蛋白功能区域, 氨基酸序列高度一致, 且在多肽N端和C端对称地分布着AQP高度保守的NPA基序(图1)。

3 AQP蛋白系统进化树分析

用Clustal X 1.83和MEGA 6.0.5软件对上述22种植物的AQP氨基酸序列构建系统进化树, 采用默认参数, 自检举1 000次, 对生成的系统树进行Bootstrap校正。结果(图3)表明, 单子叶植物和双

子叶植物能够分别聚类在一起。其中, 梨和苹果在同一个进化分支上, 同源性最高, 其次为桃, 这与同源性比较的结果相一致。

4 AQP蛋白结构分析

4.1 AQP蛋白二级结构分析

通过NPS程序对22种植物AQP蛋白序列进行二级结构分析表明, AQP蛋白均由α螺旋、β折叠、无规则卷曲和延伸链等结构元件组成, 其中无规则卷曲所占比例最高, 在32.52%~43.66%之间, 其次为α螺旋或延伸链, β折叠所占比例最小(表3)。在不同植物的AQP中, 上述4种元件的比例和分布存在差异, 这暗示AQP在不同植物中可能具有独

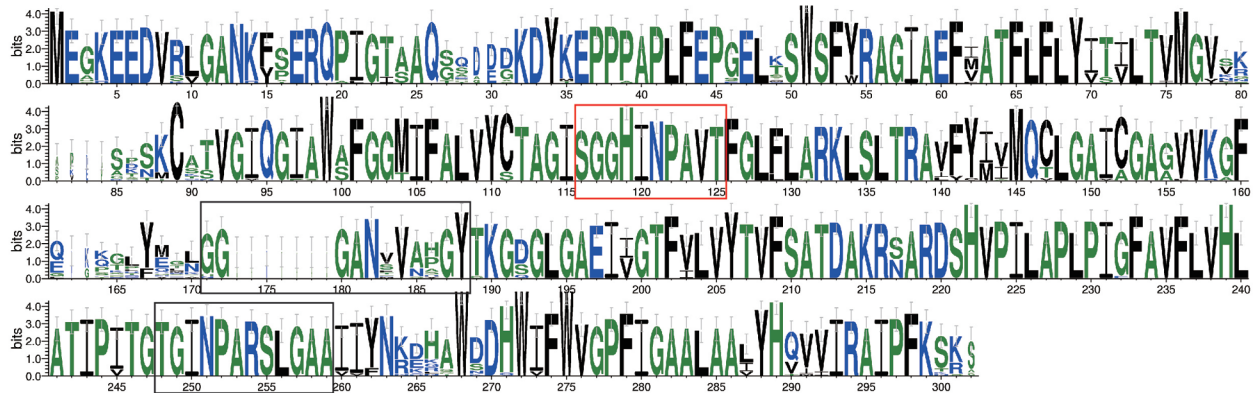


图2 22种植物AQP氨基酸序列Logo图谱

Fig.2 The sequence logos of AQPs in 22 kinds of plants by WebLogo

红框表示MIP超家族的保守结构域SGXHXNPAVT, 黑框表示质膜水孔蛋白的保守序列GGGANXXXGY和TGINPARSLGAA。

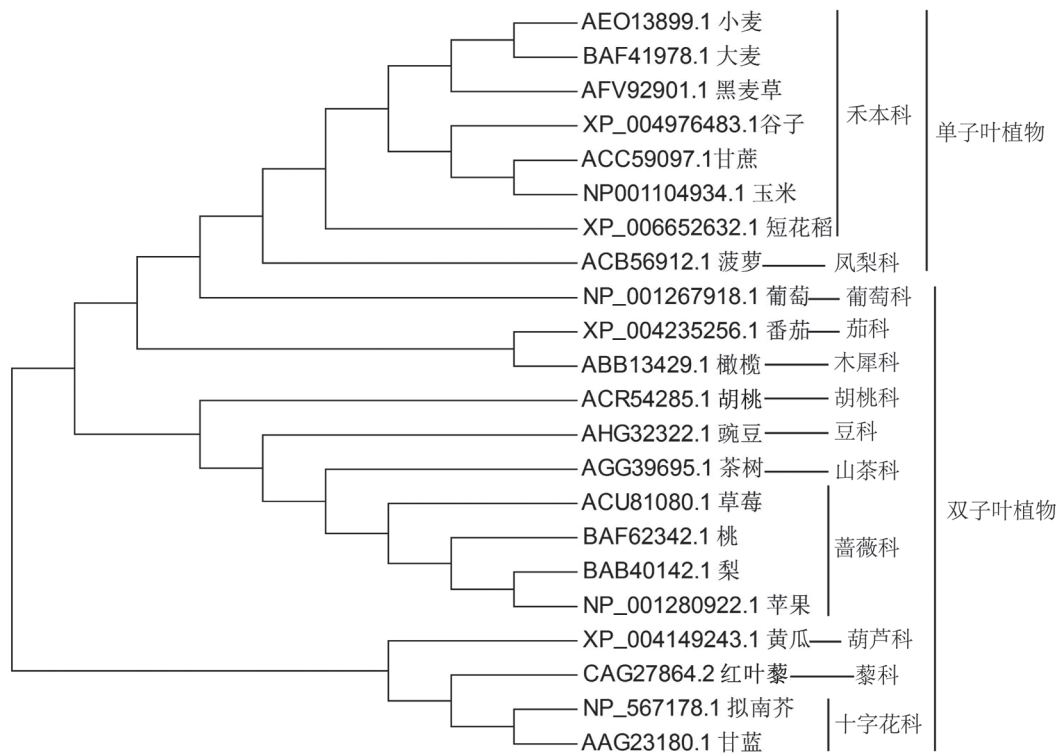


图3 22种植物AQP蛋白的系统进化分析

Fig.3 The phylogenetic analysis of AQPs proteins in 22 kinds of plants

特的功能。

#### 4.2 AQP蛋白三级结构分析

利用Swiss-Model采用同源建模的方法预测不同植物AQP蛋白的三级结构。从图4可以看出, 三级结构主要是由 $\alpha$ 螺旋、无规则卷曲和延伸链等二级结构元件组成, 其空间结构高度相似, 具有

高度保守的结构特征, 在活体膜中以四聚体结构存在, 每个水孔蛋白单体都可形成独立的水通道, 表明它们可能具有相似的生物学功能; 但不同植物水孔蛋白单体的拓扑结构和聚合角度也存在差异, 表明每种植物AQP蛋白可能具有自己独特的功能。

表3 22种植物AQP蛋白的二级结构分析

Table 3 The secondary structure analysis of AQPs in 22 kinds of plants

植物种类	二级结构元件比例/%				二级结构元件分布
	$\alpha$ 螺旋	$\beta$ 折叠	无规则卷曲	延伸链	
小麦	21.18	13.89	38.89	26.04	
大麦	22.22	13.19	37.15	27.43	
黑麦草	23.26	10.07	41.32	25.35	
谷子	25.09	12.89	35.89	26.13	
甘蔗	21.45	11.07	39.45	28.03	
玉米	23.88	11.76	37.72	26.64	
短花稻	21.36	10.85	41.02	26.78	
菠萝	24.65	11.46	39.58	24.31	
葡萄	26.92	11.54	38.46	23.08	
番茄	34.97	7.69	32.52	24.83	
橄榄	23.51	9.82	38.25	28.42	
胡桃	26.03	10.96	38.36	24.66	
豌豆	21.80	10.38	39.10	28.72	
茶树	28.57	9.76	38.33	23.34	
草莓	27.24	10.00	37.59	25.17	
桃	25.26	8.65	40.48	25.61	
梨	26.64	9.69	38.75	24.91	
苹果	24.91	10.38	38.75	25.95	
黄瓜	26.71	9.25	41.10	22.95	
红叶藜	27.46	9.15	43.66	19.72	
拟南芥	23.69	10.10	42.51	23.69	
甘蓝	23.08	11.54	41.61	23.78	

二级结构元件分布图中蓝色代表 $\alpha$ 螺旋, 绿色代表 $\beta$ 折叠, 红色代表延伸链, 紫色代表无规则卷曲。

## 讨 论

AQP在植物中分布广泛, 目前已在拟南芥、水稻、番茄、菠菜、烟草、荔枝和唐菖蒲等植物中发现许多AQP基因(Johansson等2000; Chaumont等2001; Sakurai等2005; 林燕飞等2013; 王凌云等2013)。AQP可以有效调节水分的快速跨膜运输、保持细胞内外的渗透平衡, 保证细胞内水分的有效利用和快速调节, 这对于植物的生理活动起着关键作用(Johansson等2000)。

一般认为, 蛋白质的一级结构决定二级结构, 二级结构决定三级结构。蛋白质的生物学功能在很大程度上取决于其空间结构, 蛋白质结构构象多样性导致了不同的生物对环境适应性的不同。本研究发现不同植物AQP蛋白均具有6个跨膜区, 通过亚细胞定位预测定位于细胞质膜上, 这很可能与AQP调控细胞内水分的运输密切相关, 同时对于调控细胞水分更为有效和方便。序列分析发现, 其具有的保守结构域SGXHXNPAVT和保守序



图4 22种植物AQP蛋白的三级结构分析

Fig.4 The tertiary structure analysis of AQPs proteins in 22 kinds of plants

列GGGANXXXXGY、TGINPARSLGAA (图1和图2), 符合MIP家族典型的保守序列及PIPs的特征信号序列(Park和Saier 1996)。序列的N端和C端分布着高度保守的NPA基序, 这是水孔蛋白家族的特征基序, 其与水孔蛋白的功能密切相关(Törnroth-Horsefield等2006)。这些特征序列是鉴别植物水孔蛋白及其类别划分的重要标准之一, 也是执

行和调控植物水孔蛋白功能的重要基序(李红梅等2010)。

二级结构分析表明, AQP蛋白均由 $\alpha$ 螺旋、 $\beta$ 折叠、无规则卷曲和延伸链等结构元件组成, 但不同植物中不同元件的比例和分布存在差异, 这暗示AQP在不同植物中虽然具有相似的功能, 但每种植物的AQP可能具有自身独特的功能(表3)。

另外, 2个NPA基序与6个跨膜螺旋形成了一个可双向运输水分子的孔道, 参与了AQP活性的调控。虽然每个水孔蛋白单体都可形成独立的水通道, 但三维结构分析表明, AQP在活体膜中是以四聚体结构存在的, 这一结构对于蛋白质的结构稳定和功能行使的正确性有重要作用(图4)。

蛋白质磷酸化是最重要的蛋白质翻译后修饰方式之一, 可有效调控蛋白质活性和功能, 并在细胞信号转导过程中起重要作用。研究表明, 磷酸化是AQP活性调节的一种重要方式, 很多AQP在生物体内都会发生磷酸化, 植物AQP的磷酸化主要发生于N端或C端的丝氨酸(Ser)残基上(Maurel等2008; Van Wilder等2008)。而本研究中的磷酸化位点分析表明主要分布在丝氨酸上, 丝氨酸位点一般2~4个(表2)。多个磷酸化位点的存在可能在植物胁迫和亚细胞定位中起着重要作用, 可增强AQP调控途径的多样性。

作为重要的膜功能性蛋白, 近年来植物AQP的研究备受关注, 随着越来越多的植物AQP分离、功能鉴定以及调控机理的深入解析, 人们逐步对其在物质跨膜转运和生理代谢过程中的重要作用有了深入了解。在系统进化方面, 植物AQP中新成员(XIPs和HIPs)的序列分析及功能鉴定可帮助我们更好地理解植物AQP的进化过程。另外, 通过研究AQP与膜上其他转运蛋白的关系, 可以更深入地阐明AQP在植物生长发育过程中的作用机制。

### 参考文献

- 李红梅, 万小荣, 何生根(2010). 植物水孔蛋白最新研究进展. 生物化学与生物物理进展, 37 (1): 29~35
- 林燕飞, 李红梅, 丁岳练(2013). 唐菖蒲质膜水孔蛋白基因*Gh-PIP1;1*的克隆及表达分析. 园艺学报, 40 (1): 145~154
- 王凌云, 孙进华, 刘保华, 王家保(2013). 荔枝水孔蛋白基因*LcPIP*的克隆与组织特异性表达研究. 园艺学报, 40 (8): 1456~1464
- Biasini M, Bienert S, Waterhouse A, Arnold K, Studer G, Schmidt T, Kiefer F, Cassarino TG, Bertoni M, Bordoli L et al (2014). SWISS-MODEL: modelling protein tertiary and quaternary structure using evolutionary information. *Nucleic Acids Res*, doi: 10.1093/nar/gku340
- Bienert GP, Schjoerring JK, Jahn TP (2006). Membrane transport of hydrogen peroxide. *Biochim Biophys Acta*, 1758: 994~1003
- Chauumont F, Barrieu F, Wojcik E, Chrispeels MJ, Jung R (2001). Aquaporins constitute a large and highly divergent protein family in maize. *Plant Physiol*, 12: 1206~1215
- Chou KC, Shen HB (2010). Plant-mPLoc: a top-down strategy to augment the power for predicting plant protein subcellular localization. *PLoS ONE*, 5: e11335
- Horie T, Kaneko T, Sugimoto G, Sasano S, Panda SK, Shibasaki 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 Physiol*, 52: 663~675
- Hove RM, Bhavne M (2011). Plant aquaporins with non-aqua functions: deciphering the signature sequences. *Plant Mol Biol*, 75: 413~430
- Hu W, Yuan Q, Wang Y, Cai R, Deng X, Wang J, Zhou S, Chen M, Chen L, Huang C et al (2012). Overexpression of a wheat aquaporin gene, *TaAQP8*, enhances salt stress tolerance in transgenic tobacco. *Plant Cell Physiol*, 53: 2127~2141
- Huang HD, Lee TY, Tzeng SW, Horng JT (2005). KinasePhos: a web tool for identifying protein kinase-specific phosphorylation sites. *Nucleic Acids Res*, 33: 226~229
- Johansson J, Karlsson M, Johanson U, Larsson C, Kjellbom P (2000). The role of aquaporins in cellular and whole plant water balance. *Biochim Biophys Acta*, 1465: 324~342
- Kaldenhoff R, Fischer M (2006). Aquaporins in plants. *Acta Physiol*, 187: 169~176
- Kjellbom P, Larsson C, Johansson I, Karlsson M, Johanson U (1999). Aquaporins and water homeostasis in plants. *Trends Plant Sci*, 4 (8): 308~314
- Letunic I, Doerks T, Bork P (2012). SMART 7: recent updates to the protein domain annotation resource. *Nucleic Acids Res*, 40: 302~305
- Maurel C, Verdoucq L, Luu DT (2008). Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 595~624
- Park JH, Saier MH Jr. (1996). Phylogenetic characterization of the MIP family of transmembrane channel protein. *J Membrane Biol*, 153: 171~180
- Petersen TN, Brunak S, von Heijne G, Nielsen H (2011). SignalP 4.0: discriminating signal peptides from transmembrane regions. *Nat Methods*, 8: 785~786
- 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 Physiol*, 152: 245~254
- Sakurai J, Ishikawa F, Yamaguchi T, Uemura M, Maeshima M (2005). Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function. *Plant Cell Physiol*, 46: 1568~1577
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipinski A, Kumar S (2013). MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol Biol Evol*, 30: 2725~2729
- Törnroth-Horsefield S, Wang Y, Hedfalk K (2006). Structural mechanism of plant aquaporin gating. *Nature*, 439 (7077): 688~694
- Van Wilder V, Miecielica U, Degand H, Derua R, Waelkens E, Chauumont F (2008). Maize plasma membrane aquaporins belonging to the PIP1 and PIP2 subgroups are in vivo phosphorylated. *Plant Cell Physiol*, 49: 1364~1377
- Zardoya R (2005). Phylogeny and evolution of the major intrinsic protein family. *Biol Cell*, 97: 397~414
- Zhou S, Hu W, Deng X, Ma Z, Chen L, Huang C, Wang C, Wang J, He Y, Yang G et al (2012). Overexpression of the wheat aquaporin gene, *TaAQP7*, enhances drought tolerance in transgenic tobacco. *PLoS One*, 7 (12): e52439