

非生物逆境对植物水孔蛋白表达调控的研究进展

王文铖, 崔克辉*

作物遗传改良国家重点实验室, 主要粮食作物产业化湖北省协同创新中心, 农业部长江中游作物生理生态与耕作重点实验室, 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉430070

摘要: 水孔蛋白是介导水分跨膜运输的重要蛋白, 在植物水分吸收与运输、体内水分平衡中起重要作用。植物水孔蛋白的表达受生长发育及外界环境因素的影响。本文综述了水孔蛋白表达的时空和日变化特性等方面的研究进展, 结合非生物逆境综述了外因对水孔蛋白表达的影响, 并从作物栽培管理角度对水孔蛋白的研究进行了展望。

关键词: 水孔蛋白; 水分吸收运输; 表达特性; 非生物逆境

水孔蛋白(aquaporin, AQP)是指能选择性、高效运输水分子的一类膜内在蛋白。根据氨基酸序列同源性的不同, AQPs通常分为五大类, 即质膜内在蛋白(PIPs)、液泡膜内在蛋白(TIPs)、类Nod26膜内在蛋白(NIPs)、小分子碱性膜内在蛋白(SIPs)和X-膜内在蛋白(XIPs)。PIPs和TIPs具有高的水分运输活性, 而大部分NIPs和SIPs除运输少量水分子外, 对甘油、尿素、氨、二氧化碳、过氧化氢、硅、硼、砷等小分子也有良好的通透能力(Chaumont和Tyerman 2014)。

1 水孔蛋白在植物水分运输中的作用

1.1 根系水分吸收和运输

质外体途径、共质体途径和跨细胞途径是根径向运输水分的主要途径, 其中共质体途径和跨细胞途径又合称为细胞-细胞途径(Steudle和Peterson 1998; Steudle 2000)。Ranathunge等(2005)用不溶性的盐复合物阻碍水稻根系质外体途径后, 水力导度下降3~4倍。不同途径对水分运输的贡献依赖于发育阶段和环境因子。Yang等(2012)研究表明, 水分胁迫条件下供应铵态氮时水稻根系水分运输可能主要通过细胞-细胞途径进行, 供应硝态氮时则主要以质外体途径为主。水分亏缺条件下, 水稻和玉米的质外体途径受抑制, 细胞-细胞途径起主导作用(徐爱华2013; Wan 2010); 然而, 白杨幼苗重度干旱后质外体途径运输的水分所占比例增加(Siemens和Zwiazek 2003)。

植物根部对水分的吸收也受地上部水分需求的影响。植物蒸腾强度大时(如白天和正常水分条件下), 土壤溶液与根木质部汁液之间的静水压梯度大, 水分吸收量随着地上部蒸腾散水量增加而增加, 此时质外体途径是水分吸收主要途径(Steudle和Peterson 1998)。然而, 根质外体屏障(如凯氏

带、厚壁细胞)的存在一定程度上限制水分向根中柱运输。当蒸腾强度很弱时(如夜间或者缺水条件下), 植物一方面通过增加根系水流阻力阻止水分返回土壤溶液, 另一方面依赖水孔蛋白介导的细胞-细胞途径吸收和运输水分(Steudle和Peterson 1998)。

1.2 水孔蛋白在水分吸收和运输中的作用

一般认为, 水分跨膜运输主要通过经膜间隙的单分子扩散和水通道集流两种方式, 水孔蛋白在细胞-细胞途径中发挥重要作用(Hachez等2008; Sakurai等2008; Sakurai-Ishikawa等2011; Ding等2015)。目前, 采用化学抑制剂抑制水孔蛋白活性进而影响水力导度或蒸腾速率的方法被用于诸多研究。常见的化学抑制剂主要有重金属盐(Hg、Ag、Au等)和有毒试剂[环己酰亚胺(CHX)、乙酰唑胺、双氧水等]两大类。重金属离子是通过与AQP的Cys或His残基结合影响AQP构象, CHX则抑制肽链从头合成进而影响水分通透性(Cochard等2007; Sadok和Sinclair 2010)。不同浓度的重金属盐溶液及不同的处理时间均可不同程度降低根系水力导度或蒸腾速率, 如用HgCl₂分别处理大麦(100 μmol·L⁻¹)和仙人掌(50 μmol·L⁻¹) 10 min后水力导度分别降低90% (Tazawa等1997)和32% (Martre等2001), 200 μmol·L⁻¹的HAuCl₄和AgNO₃分别处理导致花生蒸腾速率降低30%~50% (Devi等2012)。抑制剂CHX处理也导致大豆蒸腾速率和胡桃叶片水力导度下降60%左右(Cochard等2007; Sadok和Sinclair 2010)。然而, 化学抑制剂的高毒性及作用

收稿 2016-02-01 修定 2016-03-23

资助 国家科技支撑计划(2013BAD07B10)和国家自然科学基金(31371548)。

* 通讯作者(E-mail: cuikehui@mail.hzau.edu.cn)。

机理的复杂性导致其对不同作物、同一作物不同品种产生的抑制效应也不同,甚至出现相反的结果。例如, Frick等(2013)发现汞仅结合了3/4的Cys残基, HgCl_2 处理反而增加了菠菜SoPIP2;1的水分运输速率; Devi等(2012)也观察到 AgNO_3 处理使花生蒸腾速率增加10%~20%。

近年来一些研究表明含水量、水势和水力导度的变化与水孔蛋白表达变化直接相关。水孔蛋白AqpZ缺失的集胞藻(*Synechocystis* sp. PCC 6803)突变体细胞胞质容积在 $0.5 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl溶液中几乎不变,而野生型细胞在15 min时下降70% (Sinetova等2015)。随着水孔蛋白基因下调表达,棉花短纤维突变体中棉纤维细胞液的渗透物质和可溶性糖浓度均下降,表明水孔蛋白参与棉纤维细胞水分运输和调节渗透势变化(Naoumkina等2015)。Parent等(2009)发现,与零转化植株(null transformants)相比,转NCED/VP14基因的玉米正义植株(sense plants)的水孔蛋白mRNA和蛋白表达量增加,水势和水力导度上升,反义植株(antisense plants)则表现出相反的变化趋势。可见,改变水孔蛋白表达可直接影响植株水分吸收。然而, Bi等(2015)使用RNA干扰技术显著降低白杨叶片PIPs的转录丰度及蛋白质含量时,却发现叶片气孔开度和水力导度增加,这表明水孔蛋白调节叶片水分流动和气孔运动。

2 水孔蛋白的表达特征及调控机理

2.1 水孔蛋白表达的空间特异性

一方面,植物根和叶片的同一水孔蛋白表达模式不同。玉米根中ZmPIP1;1、ZmPIP1;2、ZmPIP2;5的表达量和水稻根中OsPIP1;3、OsPIP2;3、OsPIP2;4、OsPIP2;5、OsTIP2;1、OsNIP2;1的表达量均显著高于其在叶片中的表达量(Chaumont等2000; Sakurai等2005),郁金香TgPIP2;1、TgPIP2;2的表达量则在叶片中相对较高(Azad等2008)。然而,水稻中8个基因(OsPIP1;1、OsPIP1;2、OsPIP2;1、OsPIP2;2、OsPIP2;6、OsTIP2;2、OsTIP4;1和OsSIP1;1)在根和叶片中表达量相当(Sakurai等2005)。另一方面,植物同一器官不同部位中水孔蛋白表达量不同。Hachez等(2006)发现玉米不同根段ZmPIP1;5和ZmPIP2;5表达量不同,在根尖0~5 mm根段中表达量较低,其余根段中表达量逐渐增

加,二者占总PIPs表达量的比例分别从6%和5%增加到23%和27%。Sakurai等(2008)观察到水稻根中,OsPIP1s和OsTIP2;2分别主要分布在内皮层和中柱,OsTIP1;1特异分布在根被皮和外皮层;OsPIP2;1、OsPIP2;3和OsPIP2;5在所有根细胞中都有分布,但在内皮层细胞积累量比其他细胞高。可见,水孔蛋白表达表现出器官、组织和细胞水平的特异性。

2.2 水孔蛋白表达的昼夜变化特性

水孔蛋白表达与昼夜光照变化的关系表现不一。第一,水孔蛋白表达在光照的某一时段表达量高,如Henzler等(1999)发现百脉根水孔蛋白基因LjPIP1在光照4~9 h时段的表达量相对较高;第二,水孔蛋白表达量随着一天中光照强度和蒸腾作用的变化而变化,如雨树(*Samanea saman*)叶片运动组织(Moshelion等2002)、水稻根和叶片(Sakurai-Ishikawa等2011)、烟草和玉米叶片(Siefritz等2004; Hachez等2008)水孔蛋白的表达表现出昼夜周期性,与其蒸腾作用和水分变化的昼夜规律一致(Moshelion等2002; Sakurai-Ishikawa等2011)。此外,不同水孔蛋白基因对日变化响应也不同,如OsPIP2;4和OsPIP2;5在光照诱导下表达量迅速升高,OsPIP2;1和OsPIP2;2表达量变化相对缓慢,但OsPIP2;6、OsTIP1;1和OsTIP2;2表达量在光诱导下没有明显变化(Sakurai-Ishikawa等2011)。总体上,PIPs和TIPs在白天的表达量高于夜间,而地上部蒸腾需求的变化可能是触发水孔蛋白具有昼夜节奏性的重要因素(Sakurai-Ishikawa等2011; Takase等2011)。

3 非生物逆境对水孔蛋白表达的影响

已有诸多研究表明非生物逆境(包括水分亏缺、高温、低温、盐胁迫、 CO_2 浓度升高、养分缺乏)等环境因子均改变水孔蛋白的表达,进而影响水力导度(Aroca等2012; Hachez等2012; Ding等2015; Kaneko等2015; Locke和Ort 2015)。

3.1 干旱对水孔蛋白表达的影响

植物受到干旱胁迫时,水孔蛋白的表达和活性发生变化,从而调节植株吸水和失水。一方面,从水分胁迫对水孔蛋白基因表达丰度来看,不同水孔蛋白对干旱胁迫反应不同,部分基因表现出上升或下降表达,部分基因表达较稳定(表1)。另一方面,从水孔蛋白活性或蛋白丰度变化来看,干旱显著降低了水孔蛋白的活性(North等2004;

表1 水分亏缺对不同植物水孔蛋白基因表达的影响

Table 1 Effects of water deficit on AQP gene expressions in different plants

植物	处理	基因	表达调节	参考文献
水稻	30%~40%田间持水量	<i>OsPIP1;3</i>	上调	Grondin等2016
		<i>OsPIP1;2, OsPIP2;1, OsPIP2;2, OsPIP2;4, OsPIP2;6</i>	不变	
		<i>OsPIP1;1, OsPIP2;8</i>	下调	
玉米	28°C和150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照下2 h诱导干旱发生 停止灌溉4 d诱导干旱发生	<i>OsTIP1;2, OsTIP3;1, OsTIP3;2, OsTIP4;1</i>	上调	Nguyen等2013
		<i>OsPIP2;5, OsPIP2;7, OsNIP2;2, OsNIP3;1, OsSIP1;1</i>	下调	
		<i>ZmPIP1;1</i>	上调	
玉米	10% PEG处理8 h	<i>ZmPIP2;5, ZmPIP2;6</i>	下调	Ruiz-Lozano等2009
		<i>ZmPIP1;2, ZmPIP1;5, ZmPIP2;1, ZmPIP2;2</i>	不变	
		<i>ZmPIP1;3, ZmPIP2;1, ZmPIP2;5, ZmPIP2;6</i>	上调	
拟南芥	250 mmol L^{-1} 甘露醇溶液处理4~48 h 干旱处理8~11 d	<i>ZmPIP1;1, ZmPIP1;5</i>	下调	Hachez等2012
		<i>AtPIP1;3, AtPIP1;2, AtPIP2;1, AtPIP2;5</i>	上调	
		<i>AtPIP1;1, AtPIP1;5, AtPIP2;2, AtPIP2;3</i>	下调	
拟南芥	干旱处理8~11 d	<i>AtPIP1;4, AtPIP2;5</i>	上调	Alexandersson等2010
		<i>AtPIP2;6</i>	不变	
		<i>AtPIP1;1, AtPIP1;2, AtPIP1;3, AtPIP1;5, AtPIP2;1, AtPIP2;2, AtPIP2;3, AtPIP2;4, AtPIP2;7, AtPIP2;8</i>	下调	
陆地棉	干旱处理5 d	<i>GhPIP2;7</i>	上调	Zhang等2013
烟草	PEG处理(溶液水势为-0.35 MPa) 24 h	<i>NtPIP1;1, NtPIP2;1</i> <i>NtAQP1</i>	下调 上调	Mahdieh等2008

Grondin等2016), 但是不同的干旱处理对水孔蛋白丰度的影响情况不一。例如, 10% PEG诱导的干旱下玉米水孔蛋白ZmPIP1;2、ZmPIP2;1、ZmPIP2;2和ZmPIP2;5丰度上调(Hachez等2012); 然而, Ruiz-Lozano等(2009)发现停止灌溉4 d所诱导的干旱条件下玉米水孔蛋白ZmPIP2;1和ZmPIP2;5丰度下调, ZmPIP1;2丰度无变化。因此, 干旱胁迫条件下不同水孔蛋白可能表现功能特异性, 或者对不同干旱处理的响应机制不相同。然而, 值得注意的是, 这些研究也表明干旱条件下基因表达的变化与蛋白丰度的变化并不完全一致。第三, 从水孔蛋白表达与植株吸水能力关系来看, 正常水分条件下水稻水孔蛋白对水力导度的贡献为79%, 而干旱条件下水孔蛋白对水力导度的贡献增加至85% (Grondin等2016)。干旱条件下, 根系水孔蛋白活性与根水力导度、细胞膜水分通透能力同步下降(North等2004)或同步增加(Hachez等2012)。可见, 植株在水分胁迫发生时可能通过协同调节水孔蛋白活性和表达量, 进而实现一定时间内或一定程度上对植株水分状况的调节。然而, 如表1所示, 这些研究也仅仅发现水力导度或水分通透能力的变化与部分水孔蛋白的变化紧密联系。

3.2 低温对水孔蛋白表达的影响

植株吸水和失水不平衡是植物低温冷害的一个原因。低温处理常常导致水稻根水力导度、伤流速率、蒸腾速率、叶片含水量不同程度下降, 由低温恢复到对照温度后伤流速率、根系水力导度逐渐增加并恢复到原水平(Murai-Hatano等2008; Kuwagata等2012; Sakurai等2005)。另一方面, Ahamed等(2012)观察到根系水力导度随着低温处理时间延长而逐渐增加, 如低温处理5 d的水力导度是处理3 d水力导度的3倍。可见, 低温处理的确降低了植株吸水能力, 但长时间低温处理也可诱导植株自身的适应能力(Ahamed等2012)。总体上, 大部分水孔蛋白基因的表达量变化趋势与水力导度的变化一致(Sakurai等2005; Ahamed等2012; Kuwagata等2012)。

Ahamed等(2012)还发现整个低温处理过程中(10°C分别处理1、2、3、5 d), 根际低温处理下OsPIP2;5蛋白丰度均显著高于高温对照处理, 其他检测的5个水孔蛋白丰度无明显变化。然而, Murai-Hatano等(2008)却观察到10°C低温处理1、2、3、5 h后包括OsPIP2;5在内的8个水孔蛋白丰度并没有显著增加或下降。因此, 不同水孔蛋白丰度对低温的响应不一致, 与水孔蛋白种类有关。

3.3 高温对水孔蛋白表达的影响

有关高温对水孔蛋白表达影响的研究相对较少。最近, Hayashi等(2015)发现正常温度下水稻灌浆过程中籽粒*OsPIP2;1*和*OsTIP3;1*表达量显著高于其他基因的表达量, 而灌浆中后期连续高温处理显著抑制了*OsPIP2;1*的表达, 对*OsTIP3;1*的表达量没有影响。另外, 全基因组分析发现在37°C条件下覆盆子水孔蛋白基因*RiPIP1*和*RiTIP2*在品种‘Autumn Bliss’中下调, 而在品种‘Autumn Ireasure’、‘Polka’和‘Erika’中上调(Gotame等2014)。这些研究结果表明水孔蛋白基因表达对高温的响应除具有亚类的特异性外, 还具有品种特异性。

3.4 盐胁迫对水孔蛋白表达的影响

盐胁迫影响根系吸水可能与渗透失调或离子毒害有关, 能否造成胁迫很大程度上取决于盐胁迫时间和盐浓度, 短时间处理时通过离子效应或渗透冲击(osmotic shock)、长时间处理时通过离子效应或渗透调节(osmotic adjustment)等两种方式调控水孔蛋白活性或基因表达, 进而改变水力导度(Aroca等2012)。从处理时间上看, Qian等(2015)观察到70 mmol·L⁻¹ NaCl处理黄瓜幼苗2 h后根水力导度降低46.9%, 而处理24 h后仅降低39.7%; 同时大部分水孔蛋白基因的表达情况和水孔蛋白丰度的变化规律一致, 即处理2 h后无显著变化, 而处理24 h后显著增加。综合前人的研究, 盐胁迫影响水力导度的可能途径如图1所示。在盐浓度影响水孔蛋白方面, Wan等(2010)发现尽管在25 mmol·L⁻¹ NaCl处理下玉米根皮层细胞水力导度不

受影响, 然而当NaCl浓度增加到50 mmol·L⁻¹时显著下降并在处理2 d后又逐渐增加。可见长时间盐处理或高浓度盐处理下, 植物可能通过渗透调节或离子效应来减缓短时间盐处理所导致的渗透冲击。

3.5 氮素营养对水孔蛋白表达的影响

氮素与水分吸收的关系主要有两方面, 一是供氮可促进根系生长, 有利于水分吸收; 二是根系表面富集的硝酸根或铵根有利于土壤水分向根际流动(Gorska等2008a)。供氮多少显著影响水力导度, 氮供应增加时, 向日葵(Gloser等2007)、水稻(Ishikawa-Sakurai等2014)、西红柿和黄瓜(Gorska等2008a)、玉米(Gorska等2008b)的根水力导度均增加。低氮时根水孔蛋白活性和基因表达量低, 增加供氮量水孔蛋白活性和基因表达量增加(Gloser等2007; Gorska等2008a; Ishikawa-Sakurai等2014)。可见, 水孔蛋白参与水力导度对氮的响应过程。此外, 水分胁迫条件下, 与供应硝态氮相比, 供应铵态氮时水稻的水通道蛋白活性和表达量均相对较高, 从而具有较高的根系水力导度和木质部伤流流速(Yang等2012; Ding等2015)。可见不同氮形态也会影响水孔蛋白活性和表达, 进而影响水分吸收和运输。然而, 其影响的内在机理不清。

4 展望

近年来, 水孔蛋白表达特征及其与外界环境的关系报道日益增多, 表明了水孔蛋白所介导水分吸收和运输与植物适应环境的紧密关系。(1)主要农业逆境, 如干旱、低温、高温、盐胁迫等非生物胁迫常常导致作物出现水分亏缺, 故水孔蛋

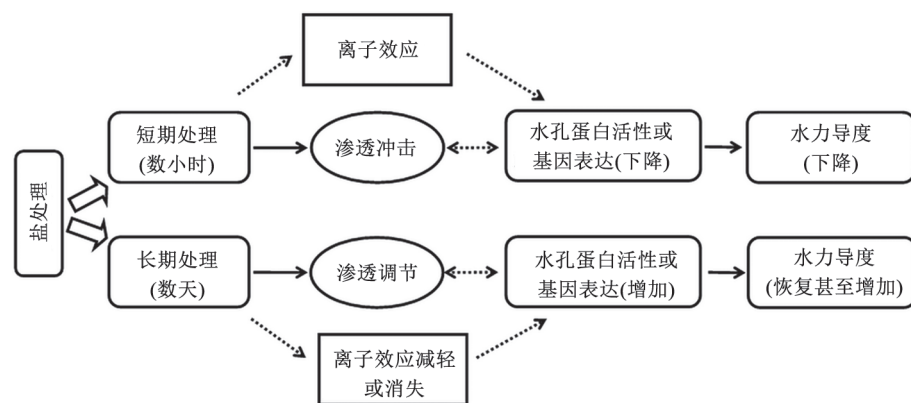


图1 水力导度对盐胁迫的响应

Fig.1 Responses of hydraulic conductivity to salt stress

参考Aroca等(2012)文献并根据近年来研究结果修改补充。虚线表示没有确定的信号途径。

白的调控作用是可以预期的。然而, 研究也表明同一作物中同一水孔蛋白基因在不同环境条件下表达不一致, 响应模式也不尽相同。水孔蛋白基因表达和蛋白丰度与特异环境的内在关系, 及其与作物响应(如渗透调节)、逆境条件下水分状况间的关系仍然不清。最近, Lee和Zwiazek (2015)观察到 $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl处理拟南芥30~60 min后野生型拟南芥的细胞水力导度和大部分*AtPIP*s表达量迅速显著下降, 但是过表达*OsPIP2;5*的拟南芥植株则不受影响。总体上, 水孔蛋白表达变化能否解释逆境条件下水力导度迅速变化仍需进一步验证。此外, 水孔蛋白的逆境响应及其信号传导途径等方面的研究还较弱。(2)研究表明逆境条件下水孔蛋白基因表达表现出组织、器官、时间上的特异性, 这种特异性是如何协同应对环境变化, 如何调控作物水分吸收与运输过程等方面有待研究。(3)一直以来, 水孔蛋白的相关研究主要集中在PIP和TIP类, 近年来才陆续有其他三类水孔蛋白(NIP、SIP、XIP)的相关研究(Hanaoka等2014; Venkatesh等2015)。此外, 各大类对同一逆境的响应模式也表现出差异, 这种差异与其应对逆境条件下作物水分吸收运输和其他生理响应过程的关系仍不清楚。(4)水孔蛋白参与作物的一些生长发育过程, 如种子成熟和萌发(Gattolin等2011; Liu等2005)、开花(Ma等2008; Azad等2004)、果实成熟(Mut等2008)等, 这些生长发育过程均涉及到水分状况的改变。植物体内生理代谢网络复杂, 需要进一步探究水孔蛋白与特定生理与发育过程间的关系。

近年来, 农学家们研发了一些灌溉新技术、优化施肥和作物种植模式, 如干湿交替灌溉、精确灌溉、肥水耦合、薄膜覆盖、垄作、水稻旱直播等, 从而减少农业用水并提高了水分吸收利用效率。营养亏缺、不同养分形态也影响作物水分吸收与利用。Vandeleur等(2005)很早前就认为干湿交替或雨养等灌溉条件下, 水孔蛋白快速调节作物体内水分平衡并影响土壤水分重新分配, 对维持作物生产力十分重要。改变作物氮供应量或氮形态, 可以改变根水孔蛋白表达和水力导度, 进而影响作物吸水(Gloser等2007; Gorska等2008a; Ishikawa-Sakurai等2014; Ding等2015), 这也可能是

作物肥水耦合的一个机理。然而, 在栽培管理技术与模式如何影响水孔蛋白表达、如何调控作物水分吸收与利用等方面, 我们仍然知之甚少, 其生理与分子水平机理研究有待加强。此外, 通过基因工程改变作物水孔蛋白的表达量和活性, 甚至通过改变其结构与特性, 进而提高作物在实际生产中的抗性也值得探索。

参考文献

- Ahamed A, Murai-Hatano M, Ishikawa-Sakurai J, Hayashi H, Kawamura Y, Uemura M (2012). Cold stress-induced acclimation in rice is mediated by root-specific aquaporins. *Plant Cell Physiol*, 53 (8): 1445–1456
- Alexandersson E, Danielson JÅH, Råde J, Moparthy VK, Fontes M, Kjellbom P, Johanson U (2010). Transcriptional regulation of aquaporins in accessions of *Arabidopsis* in response to drought stress. *Plant J*, 61 (4): 650–660
- Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano JM (2012). Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *J Exp Bot*, 63 (1): 43–57
- Azad AK, Katsuhara M, Sawa Y, Ishikawa T, Shibata H (2008). Characterization of four plasma membrane aquaporins in tulip petals: a putative homolog is regulated by phosphorylation. *Plant Cell Physiol*, 49 (8): 1196–1208
- Azad AK, Sawa Y, Ishikawa T, Shibata H (2004). Characterization of protein phosphatase 2A acting on phosphorylated plasma membrane aquaporin of tulip petals. *Biosci Biotechnol Biochem*, 68 (5): 1170–1174
- Bi Z, Merl-Pham J, Uehlein N, Zimmer I, Mühlhans S, Aichler M, Walch AK, Kaldenhoff R, Palme K, Schnitzler JP, Block K (2015). RNAi-mediated downregulation of poplar plasma membrane intrinsic proteins (PIPs) changes plasma membrane proteome composition and affects leaf physiology. *J Proteomics*, 128: 321–332
- Chaumont F, Barrieu F, Jung R, Chrispeels MJ (2000). Plasma membrane intrinsic proteins from maize cluster in two sequence subgroups with differential aquaporin activity. *Plant Physiol*, 122 (4): 1025–1034
- Chaumont F, Tyerman SD (2014). Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiol*, 164 (4): 1600–1618
- Cochard H, Venisse JS, Barigah TS, Brunel N, Herbette S, Guillot A, Tyree MT, Sakr S (2007). Putative role of aquaporins in variable hydraulic conductance of leaves in response to light. *Plant Physiol*, 143 (1): 122–133
- Devi MJ, Sadok W, Sinclair TR (2012). Transpiration response of de-rooted peanut plants to aquaporin inhibitors. *Environ Exp Bot*, 78: 167–172
- Ding L, Gao CM, Li YR, Li Y, Zhu YY, Xu GH, Shen QR, Kaldenhoff R, Kai L, Guo SH (2015). The enhanced drought tolerance of rice plants under ammonium is related to aquaporin (AQP). *Plant Sci*, 234: 14–21
- Frick A, Järvå M, Ekvall M, Uzdavinyus P, Nyblom M, Törn-

- roth-Horsefield S (2013). Mercury increases water permeability of a plant aquaporin through a non-cysteine-related mechanism. *Biochem J*, 454 (3): 491–499
- Gattolin S, Sorieul M, Frigerio L (2011). Mapping of tonoplast intrinsic proteins in maturing and germinating *Arabidopsis* seeds reveals dual localization of embryonic TIPs to the tonoplast and plasma membrane. *Mol Plant*, 4 (1): 180–189
- Gloser V, Zwieniecki MA, Orians CM, Holbrook NM (2007). Dynamic changes in root hydraulic properties in response to nitrate availability. *J Exp Bot*, 58 (10): 2409–2415
- Gorska A, Ye Q, Holbrook NM, Zwieniecki MA (2008a). Nitrate control of root hydraulic properties in plants: translating local information to whole plant response. *Plant Physiol*, 148 (2): 1159–1167
- Gorska A, Zwieniecka A, Holbrook NM, Zwieniecki MA (2008b). Nitrate induction of root hydraulic conductivity in maize is not correlated with aquaporin expression. *Planta*, 228: 989–998
- Gotame TP, Cullen DW, Graham J, Hedley PE, Smith K, Morris J, Andersen L, Petersen KK (2014). Effect of short-term exposure to high-temperature on total gene expression in the leaves of four raspberry (*Rubus idaeus* L.) cultivars. *J Hort Sci Biotechnol*, 89 (5): 532–541
- Grondin A, Mauleon R, Vadez V, Henry A (2016). Root aquaporins contribute to whole plant water fluxes under drought stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Environ*, 39 (2): 347–365
- Hachez C, Heinen RB, Draye X, Chaumont F (2008). The expression pattern of plasma membrane aquaporins in maize leaf highlights their role in hydraulic regulation. *Plant Mol Biol*, 68 (4-5): 337–353
- Hachez C, Moshelion M, Zelazny E, Cavez D, Chaumont F (2006). Localization and quantification of plasma membrane aquaporin expression in maize primary root: a clue to understanding their role as cellular plumbers. *Plant Mol Biol*, 62 (1-2): 305–323
- Hachez C, Veselov D, Ye Q, Reinhardt H, Knipfer T, Fricke W, Chaumont F (2012). Short-term control of maize cell and root water permeability through plasma membrane aquaporin isoforms. *Plant Cell Environ*, 35 (1): 185–198
- Hanaoka H, Uraguchi S, Takano J, Tanaka M, Fujiwara T (2014). OsNIP3;1, a rice boric acid channel, regulates boron distribution and is essential for growth under boron-deficient conditions. *Plant J*, 78 (5): 890–902
- Hayashi H, Ishikawa-Sakurai J, Murai-Hatano M, Ahamed A, Uemura M (2015). Aquaporins in developing rice grains. *Biosci Biotechnol Biochem*, 79 (9): 1422–1429
- Henzler T, Waterhouse RN, Smyth AJ, Carvajal M, Cooke DT, Schäffner AR, Steudle E, Clarkson DT (1999). Diurnal variations in hydraulic conductivity and root pressure can be correlated with the expression of putative aquaporins in the roots of *Lotus japonicus*. *Planta*, 210: 50–60
- Ishikawa-Sakurai J, Hayashi H, Murai-Hatano M (2014). Nitrogen availability affects hydraulic conductivity of rice roots, possibly through changes in aquaporin gene expression. *Plant Soil*, 379 (1-2): 289–300
- Jang JY, Kim DG, Kim YO, Kim JS, Kang H (2004). An expression analysis of a gene family encoding plasma membrane aquaporins in response to abiotic stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 54 (5): 713–725
- Kaneko T, Horie T, Nakahara Y, Tsuji N, Shibasaki M, Katsuhara M (2015). Dynamic regulation of the root hydraulic conductivity of barley plants in response to salinity/osmotic stress. *Plant Cell Physiol*, 56 (5): 875–882
- Kuwagata T, Ishikawa-Sakurai J, Hayashi H, Nagasuga K, Fukushi K, Ahamed A, Takasugi K, Katsuhara M, Murai-Hatano M (2012). Influence of low air humidity and low root temperature on water uptake, growth and aquaporin expression in rice plants. *Plant Cell Physiol*, 53 (8): 1418–1431
- Lee SH, Zwiasek JJ (2015). Regulation of aquaporin-mediated water transport in *Arabidopsis* roots exposed to NaCl. *Plant Cell Physiol*, 56 (4): 750–758
- Locke AM, Ort DR (2015). Diurnal depression in leaf hydraulic conductance at ambient and elevated [CO₂] reveals anisohydric water management in field-grown soybean and possible involvement of aquaporins. *Environ Exp Bot*, 116: 39–46
- Liu P, Yin LN, Wang SW, Zhang MJ, Deng XP, Zhang SQ, Tanaka K (2015). Enhanced root hydraulic conductance by aquaporin regulation accounts for silicon alleviated salt-induced osmotic stress in *Sorghum bicolor* L. *Environ Exp Bot*, 111: 42–51
- Ma N, Xue JQ, Li YH, Liu XJ, Dai FW, Jia WS, Luo YB, Gao JP (2008). *Rh-PIP2;1*, a rose aquaporin gene, is involved in ethylene-regulated petal expansion. *Plant Physiol*, 148 (2): 894–907
- Mahdieh M, Mostajeran A, Horie T, Katsuhara M (2008). Drought stress alters water relations and expression of PIP-type aquaporin genes in *Nicotiana tabacum* plants. *Plant Cell Physiol*, 49 (5): 801–813
- Martre P, North GB, Nobel PS (2001). Hydraulic conductance and mercury-sensitive water transport for roots of *Opuntia acanthocarpa* in relation to soil drying and rewetting. *Plant Physiol*, 126 (1): 352–362
- Moshelion M, Becker D, Biela A, Uehlein N, Hedrich R, Otto B, Levi H, Moran N, Kaldenhoff R (2002). Plasma membrane aquaporins in the motor cells of *Samanea saman*: diurnal and circadian regulation. *Plant Cell*, 14 (3): 727–739
- Murai-Hatano M, Kuwagata T, Sakurai J, Nonami H, Ahamed A, Nagasuga K, Matsunami T, Fukushi K, Maeshima M, Okada M (2008). Effect of low root temperature on hydraulic conductivity of rice plants and the possible role of aquaporins. *Plant Cell Physiol*, 49 (9): 1294–1305
- Mut P, Bustamante C, Martínez G, Alleva K, Sutka M, Civello M, Amodeo G (2008). A fruit-specific plasma membrane aquaporin subtype PIP1;1 is regulated during strawberry (*Fragaria × ananassa*) fruit ripening. *Physiol Plant*, 132 (4): 538–551
- Naoumkina M, Thyssen GN, Fang DD (2015). RNA-seq analysis of short fiber mutants ligon-lintless-1 (*Li₁*) and -2 (*Li₂*) revealed important role of aquaporins in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) fiber elongation. *BMC Plant Biol*, 15: 65
- Nguyen MX, Moon S, Jung KH (2013). Genome-wide expression analysis of rice aquaporin genes and development of a functional gene network mediated by aquaporin expression in roots. *Planta*,

- 238: 669–681
- North GB, Martre P, Nobel PS (2004). Aquaporins account for variations in hydraulic conductance for metabolically active root regions of *Agave deserti* in wet, dry, and rewetted soil. *Plant Cell Environ*, 27 (2): 219–228
- Parent B, Hachez C, Redondo E, Simonneau T, Chaumont F, Tardieu F (2009). Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: a trans-scale approach. *Plant Physiol*, 149 (4): 2000–2012
- Qian ZJ, Song JJ, Chaumont F, Ye Q (2015). Differential responses of plasma membrane aquaporins in mediating water transport of cucumber seedlings under osmotic and salt stresses. *Plant Cell Environ*, 38 (3): 461–473
- Ranathunge K, Steudle E, Lafitte R (2005). Blockage of apoplastic bypass-flow of water in rice roots by insoluble salt precipitates analogous to a Pfeffer cell. *Plant Cell Environ*, 28 (2): 121–133
- Ruiz-Lozano JM, Alguacil MD, Bárzana G, Vernieri P, Aroca R (2009). Exogenous ABA accentuates the differences in root hydraulic properties between mycorrhizal and non mycorrhizal maize plants through regulation of PIP aquaporins. *Plant Mol Biol*, 70 (5): 565–579
- Sadok W, Sinclair TR (2010). Transpiration response of ‘slow-wilting’ and commercial soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) genotypes to three aquaporin inhibitors. *J Exp Bot*, 61 (3): 821–829
- Sakurai J, Ahamed A, Murai M, Maeshima M, Uemura M (2008). Tissue and cell-specific localization of rice aquaporins and their water transport activities. *Plant Cell Physiol*, 49 (1): 30–39
- 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 (9): 1568–1577
- Sakurai-Ishikawa J, Murai-Hatano M, Hayashi H, Ahamed A, Fukushi K, Matsumoto T, Kitagawa Y (2011). Transpiration from shoots triggers diurnal changes in root aquaporin expression. *Plant Cell Environ*, 34 (7): 1150–1163
- Siefritz F, Otto B, Bienert GP, van der Krol A, Kaldenhaff R (2004). The plasma membrane aquaporin NtAQP1 is a key component of the leaf unfolding mechanism in tobacco. *Plant J*, 37 (2): 147–155
- Siemens JA, Zwiazk JJ (2003). Effects of water deficit stress and recovery on the root water relations of trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings. *Plant Sci*, 165 (1): 113–120
- Sinetova MA, Mironov KS, Mustardy L, Shapiguzov A, Bachin D, Allakhverdiev SI, Los DA (2015). Aquaporin-deficient mutant of *Synechocystis* is sensitive to salt and high-light stress. *J Photochem Photobiol B*, 152: 377–382
- Steudle E, Peterson CA (1998). How does water get through roots? *J Exp Bot*, 49 (322): 775–788
- Steudle E (2000). Water uptake by roots: effects of water deficit. *J Exp Bot*, 51 (350): 1531–1542
- Takase T, Ishikawa H, Murakami H, Kikuchi J, Sato-Nara K, Suzuki H (2011). The circadian clock modulates water dynamics and aquaporin expression in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell Physiol*, 52 (2): 373–383
- Tazawa M, Ohkuma E, Shibasaki M, Nakashima S (1997). Mercurial-sensitive water transport in barley roots. *J Plant Res*, 110 (4): 435–442
- Vandeleur R, Niemietz C, Tilbrook J, Tyerman SD (2005). Roles of aquaporins in root responses to irrigation. *Plant Soil*, 274 (1-2): 141–161
- Venkatesh J, Yu JW, Gaston D, Park SW (2015). Molecular evolution and functional divergence of X-intrinsic protein genes in plants. *Mol Genet Genomics*, 290 (2): 443–460
- Wan XC (2010). Osmotic effects of NaCl on cell hydraulic conductivity of corn roots. *Acta Biochim Biophys Sin*, 42 (5): 351–357
- Xu AH (2013). Effects of water deficit on yield and water uptake (Master’s thesis). Wuhan: Huazhong Agricultural University [徐爱华(2013). 水分亏缺对产量和水分吸收的影响(硕士论文). 武汉: 华中农业大学]
- Yang XX, Li Y, Ren BB, Ding L, Gao CM, Shen QR, Guo SW (2012). Drought-induced root aerenchyma formation restricts water uptake in rice seedlings supplied with nitrate. *Plant Cell Physiol*, 53 (3): 495–504
- Zhang J, Li DD, Zou D, Luo F, Wang XL, Zheng Y, Li XB (2013). A cotton gene encoding a plasma membrane aquaporins is involved in seedling development and in response to drought stress. *Acta Biochim Biophys Sin*, 45 (2): 104–114

Research progress in the expression and regulation of aquaporins under abiotic stresses

WANG Wen-Cheng, CUI Ke-Hui*

National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement; Hubei Collaborative Innovation for Grain Industry; Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in the Middle Reaches of the Yangtze River, Ministry of Agriculture; College of Plant Science & Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract: Water transport across cell membranes is facilitated by aquaporins (AQPs). The expression of aquaporins varies rapidly at different developmental stages, and in response to different environmental conditions. The present review focuses on the recent findings concerning the spatial and temporal-specific expression profiles of aquaporins, and adaptive responses of the aquaporin expressions to abiotic stresses.

Key words: aquaporins; water uptake and transport; expression profiles; abiotic stresses

Received 2016-02-01 Accepted 2016-03-23

This work was jointly supported by the National Key Technology Program R&D of China (Project No. 2013BAD07B10) and the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31371548).

*Corresponding author (E-mail: cuikehui@mail.hzau.edu.cn).