安徽农业大学学报, 2026, 53(4): 617-631
Journal of Anhui Agricultural University [DOI] 10.13610/j.cnki.1672-352x.20260908.001

杨天元，赵晓滔. 植物水通道蛋白介导的“水-肥-气”跨膜运输功能的研究进展及展望[J]. 安徽农业大学学报, 2026, 53(4): 617-631.
Yang Tianyuan, Zhao Xiaotao. Research progress on biological functions of plant aquaporins in water-fertilizer-gas collaborative transportation[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2026, 53(4): 617-631.

植物水通道蛋白介导的“水–肥–气”跨膜运输功能的研究进展及展望

杨天元[1*]，赵晓滔[2]
(1. 安徽农业大学茶业学院茶树种质创新与资源利用全国重点实验室，安徽 合肥 230036；
2. 安徽农业大学林学与园林学院，安徽 合肥 230036)

摘 要：【意义】植物水通道蛋白（aquaporin，AQP）不仅是水分跨膜运输的关键通道，还参与尿素、NH_3、CO_2 等多种溶质和气体的跨膜转运，是连接植物水分、养分与气体交换的重要分子节点。然而，AQP 在水–肥–气协同运输中的系统整合机制迄今缺乏全面总结，限制了对作物资源高效利用与抗逆调控网络的深入理解。因此，系统梳理 AQP 的多功能分工、组织定位与动态调控机制，对揭示植物水–肥–气一体化运输的分子基础具有重要理论意义和应用价值。【进展】基于 51 种植物基因组中 2 134 个 AQP 家族成员的比较基因组学分析，结合非洲爪蟾卵母细胞、酵母异源表达体系及拟南芥、水稻、玉米等植物的遗传生理证据，发现 AQP 家族规模受全基因组多倍化与生境适应双重驱动；耐旱物种中 PIP 和 TIP 亚家族显著扩张，豆科 NIP 明显富集，而 XIP 在禾本科等支系中完全丢失。结构上，AQP 四聚体中央疏水孔是 CO_2 的优先扩散路径，单体 NPA 孔道负责水和尿素等小分子转运。功能上，质膜定位的 PIP 协同水分吸收与光合 CO_2 供给，液泡膜 TIP 参与尿素贮存与 H_2O_2 解毒，NIP 则介导根系尿素、NH_3 及硼、硅的摄取。磷酸化修饰是动态协调的核心开关：AtOST1/AtBAK1 对 AtPIP2;1 的磷酸化可同步增强气孔 CO_2 导度与水分运输效率；干旱胁迫下 ABA 信号关闭水通道但维持中央孔 CO_2 通透，实现“节水保碳”。过表达 *OsPIP1;3*、*ZmPIP2;5* 等基因可显著提升植株水分利用效率、氮素吸收和净光合速率。综上，植物 AQP 通过亚家族功能分工与磷酸化等动态调控，构成水–肥–气一体化运输网络的分子枢纽。【展望】未来研究应进一步整合冷冻电镜、分子动力学模拟和单细胞时空组学等技术，深入解析 AQP 底物选择性、门控机制及其在细胞和器官尺度的精细调控网络。同时，应加强利用基因编辑与合成生物学等手段对 PIP、TIP、NIP 等关键成员进行精准改造，以创制水–肥–气协同高效、抗逆性强的作物新种质，推动 AQP 功能研究从模式植物向主要作物育种应用转化。

关键词：植物水通道蛋白；水分运输；营养吸收；气体交换；分子机制
中图分类号：Q945 **文献标志码：**A **文章编号：**1672–352X (2026)04–0617–15

Research progress on biological functions of plant aquaporins in water-fertilizer-gas collaborative transportation

Yang Tianyuan[1], Zhao Xiaotao[2]
(1. National Key Laboratory of Tea Tree Germplasm Innovation and Resource Utilization, School of Tea Science, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 2. School of Forestry and Landscape Architecture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China)

Abstract: [**Significance**] Plant aquaporins (AQPs) are not only key channels for transmembrane water transport but also facilitate the transport of urea, NH_3, CO_2, and other nutrients and gases, serving as crucial molecular nodes linking water, nutrient, and gas exchange in plants. However, the systemic integration mechanisms of AQPs in coordinated water–nutrient–gas transport have not been comprehensively summarized, limiting an in-depth understanding of crop resource use efficiency and stress regulatory networks. Therefore, systematically elucidating the multifunctional specialization, tissue localization, and dynamic regulation of AQPs is of great theoretical and applied significance

收稿日期：2026-05-21；**录用日期：**2026-09-01；**网络出版日期：**2026-09-09
基金项目：“十四五”国家重点研发项目（202IYFD1601103）；安徽省自然科学基金面上项目（240808SMC077）
作者简介：杨天元，博士，副教授，E-mail：yangtianyuan@ahau.edu.cn
* **通信作者：**杨天元，博士，副教授，E-mail：yangtianyuan@ahau.edu.cn

for revealing the molecular basis of integrated water–nutrient–gas transport in plants. [**Progress**] Based on a comparative genomic analysis of 2 134 AQP family members identified from 51 plant genomes, combined with evidence from *Xenopus oocyte* and yeast heterologous expression systems and genetic and physiological studies in *Arabidopsis,* rice, maize, and other plants, it has been established that AQP family size is driven by both whole-genome polyploidization and habitat adaptation. In drought-tolerant species, the PIP and TIP subfamilies are significantly expanded; NIPs are markedly enriched in legumes; and XIPs are completely lost in grasses and certain other lineages. Structurally, the central hydrophobic pore of the AQP tetramer is the preferential diffusion pathway for CO_2, whereas the monomeric NPA pore is responsible for the transport of water, urea, and other small molecules. Functionally, plasma membrane-localized PIPs coordinate water uptake and photosynthetic CO_2 supply; tonoplast-localized TIPs participate in urea storage and H_2O_2 detoxification; and NIPs mediate root uptake of urea, NH_3, boron, and silicon. Phosphorylation acts as a core switch for dynamic coordination: phosphorylation of AtPIP2;1 by AtOST1/AtBAK1 can simultaneously enhance stomatal CO_2 conductance and water transport efficiency. Under drought stress, ABA signaling closes water channels while maintaining CO_2 permeability through the central pore, thereby achieving water conservation while sustaining carbon assimilation. Overexpression of *OsPIP1;3*, *ZmPIP2;5,* and other genes significantly improves plant water use efficiency, nitrogen uptake, and net photosynthetic rate. Taken together, through subfamily functional specialization and dynamic regulation such as phosphorylation, plant AQPs constitute molecular hubs of an integrated water–nutrient–gas transport network. [**Prospect**] Future studies should further integrate cryo-electron microscopy, molecular dynamics simulations, and single-cell spatiotemporal omics to dissect AQP substrate selectivity, gating mechanisms, and their fine regulatory networks at cellular and organ scales. Meanwhile, precision engineering of key PIP, TIP, and NIP members through gene editing and synthetic biology should be strengthened to create crop germplasm with coordinated high water–nutrient–gas use efficiency and enhanced stress tolerance, thereby promoting the translation of AQP functional studies from model plants to breeding applications in major crops.

Keywords: plant aquaporin; water transport; nutrient uptake; gas exchange; molecular mechanism

水是植物细胞内物质运输的重要溶剂，植物生长发育及各种生理生化代谢过程都必须在有水的环境中进行，因此，植物与环境之间的水分交换是植物赖以生存的关键。随着生物学研究的发展，人们在认识生物膜基本结构的基础上，发现水分子可经由特定的孔道蛋白穿过生物膜进入细胞，并于 1997 年将这种蛋白命名为水通道蛋白 1（aquaporin 1，AQP1）[1]。近年来，在拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）、陆地棉（*Gossypium hirsutum*）、大白菜（*Brassica rapa*）、毛果杨（*Populus trichocarpa*）、亚麻（*Linum usitatissimum*）、大豆（*Glycine max*）、甘蓝（*Brassica oleracea*）、橡胶树（*Hevea brasiliensis*）等多种植物中均已鉴定到 AQP，其家族成员总数多达 50 余种 [2]，表明 AQP 在高等植物中具有高度的多样性与丰富的种类。

AQP 属于主要内在蛋白超家族 MIPs（major intrinsic proteins）[3]，除了通过特异性孔道转运水分外，还能介导小的中性分子和气体（如甘油、尿素等中性小分子；O_2、CO_2、NH_3 等气体；硼、硅等养分元素）的快速跨膜运输[4]。根据氨基酸序列相似性等特征，可将 AQP 家族划分为 7 个大类，依次为：质膜内在蛋白 PIPs（plasma membrane intrinsic proteins），亚细胞定位于质膜，主要促进尿素、H_3BO_3 的转运[5]；液泡膜内在蛋白 TIPs（tonoplast intrinsic proteins），亚细胞定位于液泡膜，主要参与尿素和 H_2O_2 的转运[6]；类根瘤素 26 膜内在蛋白 NIPs（nodulin 26-like intrinsic proteins），主要定位于质膜，也存在于豆科植物固氮共生根瘤的类菌体周膜上，主要参与尿素、NH_3 的转运[7]；小的碱性膜内在蛋白 SIPs（small basic intrinsic proteins），主要定位于内质网膜，是植物水通道蛋白中分子量最小的成员[8]；X 膜内在蛋白 XIPs（X intrinsic proteins），主要定位于质膜，参与不带电底物的运输[9]；以及混合膜内在蛋白 HIPs（hybrid intrinsic proteins）和类 GlpF 膜内在蛋白 GIPs（glpF-like intrinsic proteins）[10]。

自 2000 年首次解析出 AQP 的原子结构以来[11]，人们对经典 AQP 单体的结构认识逐步深入。经典 AQP 单体的分子量约为 21～32 kDa，其核心结构由 6 个跨膜 α-螺旋（TM1–TM6）和连接这些螺旋的 5 个环区（Loop A–E）构成。该结构包含高度保守的 NPA 基序（天冬酰胺–脯氨酸–丙氨酸，Asn-Pro-Ala），两个 NPA 基序所在环区的二级结构相互靠近，形成狭窄的孔道[12]，构成了广为人知的“沙漏模型”[13]。参与 CO_2 运输的 AQP 在拥有两个保守 NPA 基序的基础上，还具备赋予底物选择性的 ar/R 结构（由 Phe、His、Thr、Arg 组成的 F-H-T-R）和 Froger 位置（特征序列 X-S-A-F-W）[14]。尽管每一个 AQP 单体本身即可作为功能性孔道，但在天然

状态下它们更倾向于组装成四聚体[15]。因此，在植物中，AQP 四聚体内单体间的相对聚拢角度和拓扑结构差异所形成的构象多样性，会赋予 AQP 独特的功能，进而可能导致不同植物对环境产生适应性差异[16]。

因此，AQP 三维结构的解析，尤其是对其选择性过滤器（如芳香族/精氨酸区域和 NPA 基序）的深入认识，为揭示该类蛋白运输水分及多种小分子底物的分子机制提供了关键基础。AQP 是植物应对生物和非生物胁迫（如干旱、盐害、病原侵染）防御反应体系中的重要组分，通过精细调控细胞内外水势、渗透物质及信号分子的跨膜转运，在复杂的环境响应网络中发挥整合性功能，并广泛参与植物的生长发育与代谢调节[17]。近年来，相关研究主要聚焦于 AQP 在水分运输、养分吸收或气体交换等单一方面的作用，而关于 AQP 在水–肥–气协同运输过程中的系统整合功能，尚缺乏全面的总结与评述。本文围绕 AQP 在植物细胞中的水分跨膜运输、养分（如氮、硅、硼等）转运以及气体（如 CO_2、NH_3）交换 3 个核心方面，系统阐述其生物学功能与分子机制，并梳理当前最新研究进展，以期为深入理解 AQP 介导的多物质协同运输网络提供参考。

1　植物水通道蛋白的生物学功能研究进展

1.1　植物水通道蛋白水分运输功能

为全面了解植物 AQP 的全基因组鉴定与分类，我们收集了 51 种植物的 AQP 家族信息。其中，江南卷柏（*Selaginella moellendorffii*）[18]的 AQP 数量最少，仅为 17 个；甘蓝型油菜（*Brassica napus*）[19]最多，达 121 个。不同物种间 AQP 数量的显著差异可能与其演化历史和干旱适应机制相关，PIP 和 TIP 亚家族在高等植物中表现出更为明显的拷贝数扩张和干旱响应特征[20]。拟南芥全基因组序列的公布为深入解析植物基因家族的分布、特征和演化奠定了基础。

在小立碗藓（*Physcomitrella patens*）基因组中共鉴定到 22 个 AQP，该研究还发现了两个新的 AQP 亚家族，即 HIP 和 GIP[10]。小立碗藓是首批完成基因组测序的陆地植物之一，在进化研究中意义重大，相关结果往往能反映早期陆地植物的特征。XIP 是最后被鉴定的 AQP 亚家族，可进一步分为 XIP1、XIP2、XIP3 和 XIP4 亚组[21-22]。XIP 成员在维管和非维管植物中均有发现，例如小立碗藓[23]与江南卷柏[18]分别含有 2 个和 3 个 *XIP* 基因。水稻（*Oryza sativa*）全基因组鉴定共检出 33 个 AQP 基因，分属 PIP、TIP、NIP 和 SIP 四大亚家族，但缺失 XIP 亚家族。基因重复和保守结构域分析表明，这些 AQP 受到进化选择，并在多种激素及非生物胁迫下呈现显著的表达变化，提示它们在水分利用效率和抗逆性中发挥重要作用[24]。目前，多数植物 AQP 家族的全基因组鉴定均以水稻和拟南芥的 AQP 序列为查询序列。鉴于部分 AQP 亚家族在拟南芥和水稻进化过程中发生了丢失，要完整鉴定某一物种的全部 AQP 家族成员，应同时参考其他物种的 AQP 信息[22]。例如，整个 XIP 亚家族在拟南芥、水稻、高粱和谷子等物种中均已缺失（表 1）。值得注意的是，大多数 NIP 和 XIP 水通道蛋白被预测定位于细胞质膜；在非洲爪蟾卵母细胞或酵母模型中的异源表达功能验证显示，它们对不带电荷的中性小分子表现出高转运活性，而非主要负责水分运输[9]。

植物对各种非生物胁迫的生理响应可通过改变 AQP 的表达来实现（表 2），其中提高水分利用效率、增强养分吸收以及促进气体交换具有重要意义。在过表达 *AQP* 基因的植物中，阐明调控 AQP 功能的分子机制十分关键[110]。例如，在盐胁迫下，小麦过表达 *TdPIP2;1* 可提高发芽率和生物量，从而促进植株生长[76]；番茄过表达 *MdPIP1;3* 能通过增加根系导水率，增强对土壤水分亏缺所致渗透胁迫的抗性，并增大果实体积、提高耐水分胁迫能力[62]；玉米过表达 *ZmPIP2;5* 后，在停止浇水 3～4 d 的干旱胁迫下，叶片通过促进气孔关闭减少水分散失，进而维持较大的叶片伸长率，有利于生长[81]。由此可见，过表达不同 AQP 亚型的转基因植物对特定胁迫的响应，取决于其根系吸水能力的增强、AQP 在调控蒸腾失水中的作用以及维持 CO_2 同化的能力。最新研究表明，水通道蛋白 OsPIP2;4 在水稻根系中表达，其功能缺失会显著降低根系水分运输能力，表明 OsPIP2;4 在根系水分吸收和径向运输中发挥基础且不可替代的调控作用[111-112]。

越来越多的证据表明，植物 *AQP* 基因的表达受寒冷、干旱和盐胁迫等多种非生物胁迫的精细调控[13,87,113]。跨物种全基因组分析进一步揭示，*PIP2*、*TIP1* 和 *TIP4* 亚簇在干旱胁迫下呈现显著的表达响应，提示这些亚型在水分运输与环境适应中发挥关键作用[20]。对西瓜 8 个 *ClPIP* 基因在低温和盐胁迫下的表达定量检测显示，*ClPIP1;1*、*ClPIP1;3* 和 *ClPIP2;6* 在两种胁迫下均表达上调，暗示这些 PIP 成员在植物耐寒和耐盐中具有重要功能[39]。类似结果也在小果野蕉（*Musa paradisiaca*）[47]、鹰嘴豆（*Cicer arietinum*）[42]和芜菁（*Brassica rapa*）[51]

表 1 不同植物中水通道蛋白的分类

Table 1 Classification of aquaporins in different plant species

植物种类	拉丁文名	PIP	TIP	NIP	SIP	XIP	AQP	参考文献
江南卷柏	*Selaginella moellendorffii*	3	2	8	1	3	17	[18]
野豌豆	*Vicia sativa*	4	6	7	4	0	21	[25]
大麦	*Hordeum vulgare*	11	7	4	0	0	22	[26]
小立碗藓	*Physcomitrella patens*	9	4	5	2	2	22	[10]
凤梨	*Ananas comosus*	7	8	7	1	0	23	[22]
大叶藻	*Zostera marina*	4	8	8	5	0	25	[27]
毛竹	*Phyllostachys edulis*	10	6	8	2	0	26	[28]
甜菜	*Beta vulgaris*	7	8	9	3	1	28	[29]
二穗短柄草	*Brachypodium distachyon*	10	10	7	1	0	28	[23]
番木瓜	*Carica papaya*	10	7	7	2	2	28	[30]
葡萄	*Vitis vinifera*	8	11	8	2	0	29	[31]
桃	*Prunus persica*	7	8	9	3	2	29	[30]
油棕	*Elaeis guineensis*	9	10	9	2	0	30	[30]
甜瓜	*Cucumis melo*	12	8	8	2	1	31	[32]
玉米	*Zea mays*	13	11	4	3	0	31	[33]
麻风树	*Jatropha curcas*	9	9	7	4	3	32	[34]
水稻	*Oryza sativa*	11	10	10	2	0	33	[35]
大花荠	*Capsella grandiflora*	13	9	9	3	0	34	[36]
柑橘	*Citrus sinensis*	8	11	9	3	3	34	[37]
拟南芥	*Arabidopsis thaliana*	13	10	9	3	0	35	[38]
西瓜	*Citrullus lanatus*	16	8	8	2	1	35	[39]
淡红荠	*Capsella rubella*	14	11	9	3	0	37	[36]
盐芥	*Eutrema salsugineum*	14	11	9	3	0	37	[36]
蓖麻	*Ricinus communis*	10	9	8	4	6	37	[40]
克莱门橙	*Citrus clementine*	14	10	9	3	1	37	[30]
琴叶拟南芥	*Arabidopsis lyrata*	13	12	10	3	0	38	[36]
黄瓜	*Cucumis sativus*	19	8	9	2	1	39	[41]
欧洲云杉	*Picea abies*	18	6	13	2	0	39	[30]
野草莓	*Fragaria vesca*	10	9	14	4	2	39	[30]
鹰嘴豆	*Cicer arietinum*	8	13	15	4	0	40	[42]
木豆	*Cajanus cajan*	12	13	10	4	1	40	[30]
菜豆	*Phaseolus vulgaris*	12	13	10	4	2	41	[43]
高粱	*Sorghum bicolor*	14	13	11	3	0	41	[44]
木薯	*Manihot esculenta*	14	13	9	2	4	42	[45]
甘蔗	*Saccharum officinarum*	24	13	3	2	0	42	[46]
小米	*Setaria italica*	12	15	12	3	0	42	[23]
香蕉	*Musa acuminata*	18	17	9	3	0	47	[47]
番茄	*Solanum lycopersicum*	14	11	12	4	6	47	[48]
马铃薯	*Solanum tuberosum*	15	11	10	3	8	47	[21]
橡胶树	*Hevea brasiliensis*	15	17	9	4	6	51	[34]
亚麻	*Linum usitatissimum*	16	17	13	2	3	51	[49]
毛果杨	*Populus trichocarpa*	15	17	11	6	6	55	[50]
花椰菜	*Brassica oleracea*	24	15	14	4	0	57	[36]
芜菁	*Brassica rapa*	22	16	13	6	0	57	[51]
雷蒙德氏棉	*Gossypium raimondii*	26	13	10	6	3	58	[52]
大豆	*Glycine max*	22	23	13	6	2	66	[53]
柳枝稷	*Panicum virgatum*	21	20	23	4	0	68	[23]
陆地棉	*Gossypium hirsutum*	28	23	12	7	1	71	[54]
烟草	*Nicotiana tabacum*	29	35	3	5	4	76	[55]
油橄榄	*Olea Europaea*	28	25	14	6	5	78	[56]
甘蓝型油菜	*Brassica napus*	43	35	32	11	0	121	[19]

表 2　不同物种水通道蛋白基因的生理功能

Table 2　Physiological roles of aquaporins in different species

物种	水通道蛋白基因	表达系统	处理条件	生理功能	参考文献
拟南芥	*AtTIP5;1*	拟南芥	硼毒性（3 mmol·L^{-1} 硼酸，18 d）	赋予了高硼耐性，并增加了硼在地上部的积累	[57]
油菜	*BnPIP1*	烟草	干旱（停止灌溉，20% PEG8000）	提高了植株对水分胁迫的耐受性	[58]
南瓜	*CfPIP2；1*	拟南芥	干旱（20% PEG8000）	增强了植物的生长性能	[59]
柑橘	*CsTIP2;1*	烟草	温室条件下，使幼苗盆栽逐渐缺水 35 d	干旱胁迫下的转基因植株的株高、根长以及根的鲜、干生物量都显著高于对照	[60]
大麦	*HvPIP2;1*	水稻	盐度（100 mmol·L^{-1} NaCl，14 d）	根的径向导水率（LPR）增加；地上部与根的质量比增加	[61]
苹果	*MdPIP1;3*	番茄	干旱胁迫（土壤体积含水率从 43%～45%到 0.5%～1%，在恢复到 43%～44%）	增加果实大小和耐水分胁迫能力	[62]
水稻	*OsNIP1;1*, *OsNIP3;3*	水稻	5μmol·L^{-1} 亚砷酸盐处理 1 d	减少砷积累	[63]
水稻	*OsPIP1;1*	水稻	盐度（100 mmol·L^{-1} NaCl，14 d）	提高水稻种子产量、抗盐性、根系导水率和种子发芽率	[64]
水稻	*OsPIP2;1*	水稻	干旱胁迫（PEG6000，1 和 10 h）	提高水稻的保水能力，从而积极地调节水稻的抗旱性	[65]
人参	*PgTIP1*	拟南芥	盐度（100 mmol·L^{-1} NaCl，7 d）；干旱（暂停灌溉 10 d，10 cm 深的盆栽）；干旱（停止灌溉 28 d，45 cm 深的盆栽）；寒冷胁迫（−6、−7、−8 和−9 ℃）	有利于提高植株的耐盐性；降低了生长植物的耐水胁迫能力；对水分胁迫的耐受性显著增强；表现出较低的冷驯化能力	[66]
杨树	*PIP2;5*	杨树	低温胁迫（20、15、10、5 ℃在恢复到 20 ℃）	提高了低温应激耐力	[67]
水稻	*RWC3*	水稻	水分胁迫（聚乙二醇处理，10 h）	表现出更高的根系渗透导水率（Lp）、叶片水势和相对累积蒸腾作用	[68]
霍霍巴树	*ScPIP1*	拟南芥	干旱胁迫（停止灌溉 20 d，后恢复灌溉 3 d）	更高的发芽率、更长的根和更高的存活率	[69]
雪莲	*SiPIP1;5A*	雪莲	幼苗置于 4 ℃处理 2 h；0 ℃处理 2 h；−2 ℃处理 2 h；−4 ℃处理 2 h；25 ℃处理 2 d	转基因植株枝条伸长率降低，出现矮化表型，并且增强了低温和冷冻胁迫的抗性	[70]
番茄	*SlPIP2;1*, *SlPIP2;7*, *SlPIP2;5*	番茄	干旱（缺水，15 d）	增强抗旱性	[71]
番茄	*SlTIP2;2*	番茄	盐度（180～200 mmol·L^{-1} NaCl）	液泡膜渗透水透性的增加，并扩大了液泡在胁迫条件下为细胞质提供渗透缓冲的能力	[72]
马铃薯	*StPIP1*	烟草	水分胁迫（25% PEG6000）	导致种子萌发和幼苗生长延迟，加速幼苗枯萎，叶片形态异常	[73]
小麦	*TaAQP7*	烟草	干旱（缺水，20 d）；渗透胁迫（150～300 mmol·L^{-1} 甘露醇，7～12 d）	增强保水能力、减少活性氧（ROS）积累和膜损伤以及增强抗氧化剂的活性	[74]
小麦	*TaNIP*	拟南芥	盐度（100 mmol·L^{-1} NaCl，5 d）	提高了转基因拟南芥的耐盐性	[75]
小麦	*TdPIP2;1*	硬粒小麦	盐度（150 mmol·L^{-1} NaCl，15 d）；渗透胁迫（300 mmol·L^{-1} 甘露醇，7～12 d）	提高高盐和渗透胁迫条件下的发芽率和生物量	[76]
盐芥	*ThPP1*	水稻	As（$NaHCO_3$∶Na_2CO_3=9∶1，pH=9.06）处理 2 周	增强了对碱胁迫的耐受性	[77]
盐芥	*TsPIP1;1*	水稻	盐度（0、100、200 mmol·L^{-1} NaCl）	提高耐盐性	[78]
番茄	*SlTIP2;2*	拟南芥	干旱（保持水分使土壤干燥）	增加了细胞的渗透性和全植物蒸腾作用	[79]
葡萄	*VvPIP2;4N*	葡萄	水分胁迫（土壤保水干燥，14 d）	导致叶片脱落酸含量激增，气孔导度和叶片气体交换减少	[80]
玉米	*ZmPIP2;5*	玉米	停止浇水 3～4 d	增加气孔关闭，实现节水和更大的叶片伸长率	[81]
杨树	*AQUA1* (*TIP*)	杨树	1 μmol·L^{-1} 和 1 mmol·L^{-1} 锌处理	充足的锌浓度下，植物水分利用效率显著提高	[82]
拟南芥	*AtNIP5;1*, *AtNIP6;1*	非洲爪蟾卵母细胞	卵母细胞放在 200 mmol·L^{-1} 尿素等渗溶液监测溶质吸收引起的渗透梯度而导致的卵母细胞膨胀率	直接验证了基因运输尿素的能力	[83]

续表 2 不同物种水通道蛋白基因的生理功能

拟南芥	*AtTIP1;1*, *AtTIP1;2*, *AtTIP2;1*, *AtTIP4;1*	酵母	在含有 2 mmol·L^{-1} 尿素为唯一氮源的培养基上培养	尿素吸收缺陷型酵母突变体（YNVW1）的生长起到回补作用	[84]
拟南芥	*AtTIP1;3*, *AtTIP5;1*	爪蟾卵母细胞	用水或单独注射或联合注射对非洲爪蟾卵母细胞进行尿素渗透试验	具有高渗透性的尿素转运蛋白	[85]
拟南芥	*AtTIP2;1*, *AtTIP2;3*	酵母	加入含或不含 125 mmol·L^{-1} 甲基铵的 YNB 培养液，pH 6.5+0.1% Pro，28 ℃孵育 8 d	对有毒甲铵浓度的生长互补作用	[86]
西葫芦	*CpNIP1*	酵母	在含有以 2 mmol·L^{-1} 尿素为唯一氮源的微量培养基的培养皿上	回补了酵母突变体（ *dur3* ）的生长状态	[87]
柑橘	*CsNIP2;1*	酵母	在含有 2 mmol·L^{-1} 尿素为唯一氮源的培养基上培养	尿素吸收缺陷型酵母突变体（YNVW1）的生长起到回补作用	[88]
烟草	*NtAQP1*	非洲爪蟾卵母细胞	用放射性标记尿素孵育 10 min	尿素摄取量与对照组相比有所增加，水通道蛋白对尿素也具有渗透性	[89]
烟草	*NtTIPa*	非洲爪蟾卵母细胞	注射基因 cRNA 后 3 d，在 20 ℃下测定尿素转运吸收	增加了对于尿素的吸收	[90]
小麦	*TaTIP2;1*	非洲爪蟾卵母细胞	将卵母细胞放在 pH 为 7.4，20 mmol·L^{-1} NH_4Cl 溶液中	水通道蛋白的表达高于相应的天然卵母细胞所引起的酸化	[91]
小麦	*TaTIP2;2*	酵母	基因表达的酵母细胞，加入 25 mmol·L^{-1} NH_4Cl 中	对 NH_3 具有渗透性且具有 pH 依赖性	[92]
玉米	*ZmNIP2;1*, *ZmNIP2;4* *ZmTIP4;4*	酵母	在添加 1 mmol·L^{-1} 精氨酸（作为对照）、2 mmol·L^{-1} 尿素或 1 mmol·L^{-1} Arg+2 mmol·L^{-1} GeO_2 的 YNB 培养基上	水通道蛋白以不依赖于 pH 的方式介导尿素在酵母中的转运	[93]
玉米	*ZmPIP1;5*	非洲爪蟾卵母细胞	注射 50 ng 基因 cRNAs 的非洲爪蟾卵母细胞	比对照卵母细胞对于尿素的渗透性高出约 3 倍	[94]
玉米	*ZmTIP1;1*, *ZmTIP1;2*	酵母	在唯一氮源的 2、3 和 5 mmol·L^{-1} NH_4^+ 培养基上	对 NH_3 具有渗透性	[95]
拟南芥	*AtNIP4;1*, *AtNIP4;2*	拟南芥	记录初生枝全部成熟角果的角果长度	花粉萌发率和花粉管长度降低	[96]
拟南芥	*AtPIP1;b*	烟草	盐度（90 mmol·L^{-1} NaCl，40 d）	促进植物的生长和蒸腾作用	[97]
拟南芥	*AtPIP2;1*	拟南芥	1 μmol·L^{-1} IAA 处理 48 h；10 μmol·L^{-1} 对氯苯氧基异丁酸（PCIB）处理 24 h	基因表达延迟侧根的出现	[98]
西葫芦	*CpPIP2*	烟草	4 种不同表达载体获得的转基因烟草植株的形态变化	转基因烟草植株的毛状体细胞伸长率增加	[99]
棉花	*GmPIP2;9*	大豆	干旱（停止灌溉 21 d，然后重新浇水 7 d）	改善光合作用参数、种子发育和抗旱性	[100]
冰草	*McMIPB*	烟草	幼苗在播种后生长 1 个月	转基因株系增强 CO_2 吸收，促进植株叶片的生长，	[101]
香蕉	*MusaPIP2;6*	香蕉	植物每隔 1 d 用 250 mmol·L^{-1} NaCl 灌溉 1 次，连续 10 d	盐胁迫条件下更高的光合作用效率和更低的膜损伤	[102]
烟草	*NtPIP2*	烟草	采集不同发育阶段的花蕾，称量每朵花的 5 个花药重量	转基因烟草的花药延迟脱水和开裂	[103]
水稻	*OsPIP1;2*	水稻	在环境 CO_2（400 μmol·mol^{-1}）或高浓度 CO_2（800 μmol·mol^{-1}）下生长 4 周	过表达株系吸收 CO_2，促进植株生长，总干重显著增加	[104]
水稻	*OsPIP1;3*	水稻	种子用蒸馏水或 100 μmol·L^{-1} 硝普钠（SNP）吸胀	促进基因的表达，种子萌发时增加对水分的吸收	[105]
水稻	*OsPIP2;3*	水稻	干旱胁迫（停止灌溉 12 d，后恢复灌溉 4 d）	显著促进了植株的生长、组织伸长、鲜重和叶绿素的积累	[106]
玫瑰	*RhPIP1;1*	玫瑰	沉默基因渗透 7 d 测定	转基因玫瑰的花瓣伸展程度降低	[107]
玫瑰	*RhPIP2;1*	玫瑰	沉默基因渗透 8 d 测定	RhPIP1;1 在乙烯调节的月季花瓣扩张过程中起着重要作用	[108]
桉树	*RsPIP1;1*, *RsPIP2;1*	桉树	种植在温室的 22 月龄幼苗进行 *RsPIP1;1* 和 *RsPIP2;1* 过表达转基因	*RsPIP1;1* 的过表达抑制叶片的生长，而过表达 *RsPIP2;1* 的植株叶片长势宽厚	[109]

等植物中被观察到。在寒冷和盐胁迫下，过表达 *MusaPIP1;2* 的转基因香蕉植株抗性显著增强，进一步支持了 PIP 在非生物胁迫适应中的作用[114]。在玉米中，*ZmPIP1* 和 *ZmPIP2* 在根与叶中的组织特异性表达受干旱和菌根共生的调控：干旱使根中 *ZmPIP* 水平下调，却显著诱导叶片中 *ZmPIP1* 的表达；菌根共生可加快胁迫后 *ZmPIP* 表达水平的恢复，从而提升水分导度和光合能力。PIP1-PIP2 异源二聚体的比例直接决定膜透性，凸显出组织特异性 PIP 调控在抗旱与水分利用效率中的核心地位[115]。此外，植物 AQPs 不仅运输水分，还能介导 H_2O_2、CO_2、O_2、尿素、有机小分子及多种金属/类金属元素的跨膜转运，其底物选择性与亚家族类型密切相关。例如，NtAQP1 和 OsPIP1;2/1;3 能显著促进 CO_2 透性并提高光合效率，而 *ZmPIP2;5* 和 *AtPIP2;1* 则参与 H_2O_2 运输及信号调控[116]。这些发现进一步揭示了 AQPs 的多功能性，为“水-肥-气”协同运输机制提供了重要的分子基础。

本文系统梳理了来自 51 个不同植物物种中的 34 个水通道蛋白 AQPs，它们代表了广泛的来源和分布，从进化与生境适应的角度分析该数据集，可以归纳出几条清晰的不同物种中 AQP 分布规律：①进化地位与全基因组复制决定基数。低等植物已具完整的 AQP 亚家族，如小立碗藓（22 个）和江南卷柏（17 个）均含有古老的 XIP 亚家族。被子植物中，AQP 总数与全基因组加倍事件高度吻合。十字花科中，二倍体拟南芥仅有 35 个，而经历三倍化的芜菁达 57 个，异源四倍体欧洲油菜（*Brassica napus*）则增至 1 个；类似规律在棉花（*Gossypium hirsutum*）（二倍体雷蒙德氏棉 58 vs 四倍体陆地棉 71）和大豆（古多倍体，66 个）中均很明显。这表明多倍化是 AQP 数量扩张的主要驱动力。②生境驱动亚家族的特异性扩张与收缩。沉水海草大叶藻（*Zostera marina* ）PIP 仅 4 个，显著低于陆生近缘种，暗示水势生境下对 PIP 多样性的选择压力相对减弱。相反，耐旱作物高粱（*Sorghum bicolor*）、小米（*Setaria italica*）以及耐旱木本油橄榄（*Olea Europaea*）（78 个）等维持了较高的 AQP 数量，利于干旱胁迫下水分快速输导。豆科植物中 NIP 亚家族明显扩张（鹰嘴豆 15 个，大豆（*Glycine max* ）13 个），这可能与 NIP 运输氨、硼等物质、协同根瘤固氮的生理特化有关。③ XIP 的保留与丢失反映演化轨迹。XIP 是祖先亚家族，在苔藓、蕨类及部分双子叶木本植物（如毛果杨、木薯）中保留，但在禾本科与十字花科等草本大支系中完全丢失，体现了谱系特异的基因淘汰。总体而言，AQP 家族容量首先受物种基因组多倍化历史约束，随后在特定生境（水分丰缺、共生固氮）与生活型（木本/草本）压力下，不同亚家族发生谱系特异性的扩张或紧缩。系统梳理不同植物中的 AQP 分布情况，对于理解植物水通道蛋白的进化位置和生境类型提供重要参考。

1.2　植物水通道蛋白养分运输功能

氮素（N）是植物生长发育必需的大量元素之一，也是蛋白质的基本组分和维持细胞代谢过程的核心元素。在现代工业生产中，氮肥主要分为 3 类：以$(NH_4)_2SO4$ 和 NH_4Cl 等为代表的铵态氮肥、以 NH_4NO_3 等为代表的硝态氮肥以及以尿素（Urea）为代表的酰胺态氮肥。然而，由于植物根系对氮素的吸收效率不高且受环境因素制约，氮肥利用率仅维持在 40%左右，导致土壤中氮素的有效性波动较大。同时，为追求高产而过量施用化学氮肥，已引发农田土壤板结、水体富营养化等严重的生态环境问题，进而限制了植物的正常生长。植物从土壤中吸收的氮主要以铵（NH_4^+）或硝酸盐（NO_3^-）的形式存在，其根系吸收氮素主要有 3 种途径：AMT（铵转运蛋白，ammonium transporter）、NRT（硝酸盐转运蛋白，nitrate transporter）和 AQP。其中，AMT 和 NRT 分别是根系吸收 NH_4^+和 NO_3^-的主要途径，AQP 则负责水和小分子中性溶质（如尿素等）的跨膜运输（表 2）。已有研究表明，NH_4^+与尿素同化途径十分相似[117]。由于尿素含氮量高、施用成本较低，目前大多数农田施用的氮肥以尿素为主。尿素施入土壤后，经土壤微生物作用可转化为 NH_4^+和 CO_2；事实上，植物根系也能够直接吸收尿素[84,117-119]。玉米 ZmDUR3 等高亲和力尿素转运蛋白的功能特征证实了植物主动吸收和转运尿素的假说[120]，而烟草（*Nicotiana tabacum*）NtAQP1 在非洲爪蟾卵母细胞中表现出的尿素转运活性，则证明尿素可通过水通道蛋白（AQPs）跨越生物膜[89]。

植物体内的水分流动直接影响根系对土壤氮素的吸收及其在体内的运输，充足的水分供应是氮素在植物体内迁移的关键[121-122]。已有研究表明，过表达 AQP 可显著影响蒸腾速率（T_r）和总氮吸收量；而施加 AQP 抑制剂则会导致蒸腾速率和木质部液流速率降低，从而阻碍土壤溶液中的氮向根系迁移[97,123-125]。凤梨（*Vriesea gigantea*）是研究尿素吸收的良好模型，其叶片具有极强的吸收有机氮源的能力。研究发现，VgTIP2;1 具备转运尿素的能力，成年植株中 VgTIP2;1 的转录本丰度受尿素处理诱导上调，合理施用尿素能有效促进凤梨生长[126]。因此，探究自然

条件下利用有机氮源的野生种的尿素代谢机制，有望为提高作物氮素利用效率提供新的理论依据。黄瓜（*Cucumis sativus*）*CsNIP2;1* 基因被转入尿素吸收缺陷型酵母突变体（YNVW1）后，在以 2 mmol·L^{-1} 尿素为唯一氮源的培养基上，转基因酵母能够正常生长，而突变体生长受阻，表明 CsNIP2;1 在体外具有尿素转运活性；将 *CsNIP2;1* 转入尿素吸收缺陷型拟南芥突变体（*atdur3*）后，在以低浓度尿素为唯一氮源的条件下，转基因拟南芥能够吸收尿素并促进生长[88]。此外，水稻 OsPIP1;3 可特异性转运 NO_3^-，将其转入烟草后，转基因植株通过吸收大量养分有效提高了株高；同时，转基因烟草表现出较高的水分利用效率，且净光合速率（P_n）、叶肉导度（g_m）和叶绿体 CO_2 浓度（C_c）等指标均显著增强[127]。由此可见，植物对尿素态氮的吸收与运输在很大程度上是通过 AQP 实现的。另有研究发现，OsPIP2;4 除介导水分跨膜运输外，还具有非选择性阳离子通道活性，可转运 Na^+和 K^+等离子，并在水稻根系外皮层、内皮层及中柱鞘等部位表达，提示其在根系离子吸收、径向运输及离子稳态调控中具有重要生理功能[128]。

1.3 植物水通道蛋白气体运输功能

气体运输对植物生长发育具有重要作用。AQP 通过参与 CO_2 运输在植物生长中发挥积极作用（表 2），这是因为许多 AQP 具备转运 CO_2 的能力，而 CO_2 浓度是光合作用的直接限制因子之一[113,129]。Uehlein 等在 2003 年首次证实，烟草质膜水通道蛋白 NtAQP1 在非洲爪蟾卵母细胞和植物系统中异源表达时，表现出与人 AQP1 相当的 CO_2 渗透性；过表达 *NtAQP1* 可显著提高气孔导度（G_s），而抑制 *NtAQP1* 表达则显著降低叶绿体内膜的 CO_2 通透性[130-131]。此外，在番茄（*Solanum lycopersicum*）中表达 *NtAQP1* 能通过增强气孔对 CO_2 的导度，缓解由拟南芥己糖激酶 1（AtHXK1）介导的叶片与植株生长抑制[132]。分子动力学模拟进一步表明，CO_2 可经 AQP 的中央孔（central pore）及周边通道自由扩散，且中央孔的疏水特性使其成为 CO_2 的优先通道，这为从分子层面阐释 AQP 对光合作用中 CO_2 传导的调控提供了支持[133]。

叶片在植物光合作用等生理代谢过程中发挥着关键作用。叶片的生长发育在很大程度上依赖于这些代谢过程的顺利进行，而代谢过程需要水分和 CO_2 在叶片细胞中持续跨膜运输，并受水通道蛋白（AQPs）表达与活性的调控[134-135]。Mukherjee 等进一步指出，植物 AQPs 在运输 CO_2 和水分的同时，还可介导 H_2O_2、NO 和 H_2S 等信号分子的跨膜运输，并通过氧化翻译后修饰调控通道活性[136]。这种多底物运输能力与信号整合特性对维持叶片光合效率及水分-气体平衡具有重要意义[136]。Martinez-Alonso 等的研究表明，盐和锌联合胁迫可通过特定 AQP 亚型调节叶肉 CO_2 浓度与光合速率，表明 AQP 的差异表达不仅影响水分运输，还在 CO_2 动态平衡与光合效率调控中发挥重要作用[137]。最新研究进一步揭示，植物 AQPs 不仅能够运输水分和介导 CO_2 转运，其四聚体中心孔还可能是 CO_2 的主要通道；AQPs 的磷酸化及蛋白-蛋白互作可动态调控通道的开放状态，而光照、温度、水分和叶片内相对湿度等环境条件也会显著影响 CO_2 渗透和光合效率[138]。

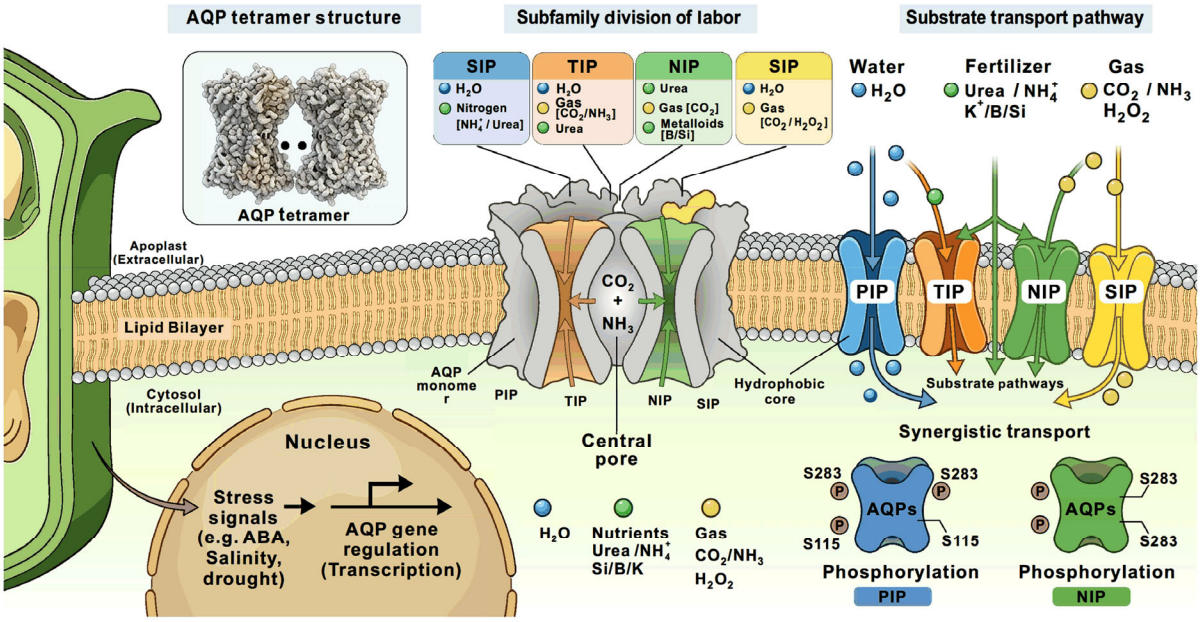
此外，丛枝菌根（AM）真菌对水通道蛋白（AQP）的调控在不同细胞类型中呈现差异表达，这不仅影响水分运输，还可能间接调节 CO_2 及其他气体的跨膜运输，从而为植物在干旱条件下维持光合作用以及水-肥-气协同提供了分子基础[139]。对拟南芥 PIP2 亚型的研究表明，Loop C 中特定氨基酸残基的差异决定了 CO_2 渗透的选择性，但不影响水分通透性。其中，AtPIP2;1、AtPIP2;2、AtPIP2;5 和 AtPIP2;6 可双向运输水和 CO_2；AtPIP2;3、AtPIP2;7 和 AtPIP2;8 主要表现为水选择性；而 AtPIP2;4 则主要介导 CO_2 渗透。这揭示了 AQP 在光合作用和气体交换中发挥多功能调控的分子机制，为“水-肥-气一体化”模型提供了实证支持[140]。在大豆中过表达 *GmPIP2;9*，干旱处理 11 d 后，转基因植株的生物量和根系长度较野生型显著增加，净 CO_2 同化速率（A_n）等气体交换指标也显著提高[100]；在玉米中过表达 *ZmPIP2;5*，水分亏缺胁迫下植株表皮气孔关闭加快，影响 CO_2 信号转导，从而实现节水并维持较高的叶片伸长速率[81]；同样，在烟草中过表达水稻 *OsPIP1;3*，与对照相比，转基因烟草的生物量、株高、净光合速率（P_n）、叶肉导度（g_m）和叶绿体 CO_2 浓度（C_c）均显著提升，促进了植株生长[127]；在烟草中表达冰叶日中花（*Mesembryanthemum crystallinum*）水通道蛋白 McMIPB，则增强了净光合速率和叶肉细胞对 CO_2 的导度[101]。其他具有 CO_2 转运功能的 AQP 还包括：大麦的 HvPIP2;2、HvPIP2;3 和 HvPIP2;5[141-142]，水稻的 OsPIP1;1 和 OsPIP1;2[104,143]，以及玉米的 ZmPIP1;5 和 ZmPIP1;6[144]。已有研究明确，HvPIP2;3 的 Loop E 环 C 末端异亮氨酸（I-254）是大麦 CO_2 渗透性所必需的氨基酸残基[141]。在番茄中，过表达 *SlTIP2;2* 可调节胁迫条件下的蒸腾速率，进而改善 CO_2 吸收，

使水分和养分供应更为平衡[79]。研究还显示，AQP 的磷酸化修饰可直接调控 CO_2 通量。例如，拟南芥 AtPIP2;1 在 AtOST1/AtBAK1 作用下的磷酸化增强了气孔对 CO_2 的导度，提高了光合效率[145-146]；小麦 TaPIP2;10 的磷酸化则调控 H_2O_2 的运输，参与逆境信号转导[145]。最新研究表明，AtPIP2;7 不仅具有传统的水分和小分子转运功能，还作为 H_2O_2 通道参与质膜局部氧化还原信号的建立与放大，在拟南芥应对渗透胁迫的空间特异性信号调控中发挥关键作用[147]。类似地，沙漠苔藓 ScAQP1 可通过调控细胞内 H_2O_2 稳态，将水力调节与氧化还原信号相整合，协同增强保水能力、抗氧化系统及脯氨酸积累，从而减轻干旱引起的氧化损伤，提高植物耐旱性[148]。

如上所述，在水分胁迫条件下，AQP 不仅在减少植物组织水分损失中发挥关键作用，而且在维持 CO_2 动态平衡方面也具有重要意义。

2　植物水通道蛋白在水-肥-气一体化运输中的分子机制模型

以往研究大多聚焦于植物 AQP 的单一或少数生理功能，主要探讨其在水分运输和胁迫响应中的作用，或深入解析其在水分和养分吸收中的功能[13]，而未能将 AQP 在根与叶片中的水分调节、对环境胁迫的快速响应、养分吸收以及光合作用相关过程（包括水的渗透吸收、尿素等中性小分子溶质的运输、气孔开闭和 CO_2 渗透性等）整合起来，从而系统揭示通过调控 *AQP* 基因表达与活性协同提高植物生物量与抗逆性的机制[149]。植物的生命活动离不开水分运输、养分供给与气体交换的紧密协调。如上所述，AQPs 活跃参与上述各类运输过程，表明它们不仅是水选择性通道蛋白，更是集多种生理功能于一体的多功能蛋白[88]。据此，我们提出“水-肥-气一体化”分子机制模型（图 1），从分子层面阐明 AQPs 协同运输各组分、调控植物生长发育的整合机制。



灰色 AQP 四聚体结构代表不同类型的水通道蛋白基因家族成员；AQPs 代表水通道蛋白 PIP 和 NIP 受到磷酸化调控。

图 1　植物水通道蛋白介导的“水-肥-气”跨膜运输分子机制模型

Figure 1　Molecular mechanism model of "water-fertilizer-gas" synergistic transport via APQs

在该分子机制中，AQPs 作为 MIP 超家族的核心成员，凭借其独特的四聚体结构和多底物运输能力，构成植物水-肥-气协同运输网络的关键枢纽。其作用机制模型包含结构基础、功能分工和动态调控 3 个核心层次。在结构层面，AQP 四聚体为水-肥-气协同运输提供了精巧的分子构架。每个单体由 6 个跨膜 α-螺旋和 5 个环区构成，内含由保守 NPA 基序形成的狭小水孔；四聚体中心的疏水性空腔则为 CO_2 等气体分子提供了独立的优先扩散通道。这种“一核多孔”的设计使不同底物在空间上既相对独立又可协同运输。PIP 亚型 Loop C 区域的氨基酸差异与 ar/R 选择性过滤器的组成决定了不同成员对水分与 CO_2 的通透选择性；NIP 和 TIP 亚型则通过特殊的通道结构，分别实现对尿素、NH_3、H_2O_2 等养分和信号分子的高效转运。在功能层面，AQPs 通过亚家族分工实现多物质协同运输。AtPIP1;1 在硝酸盐缺乏条件下被特异性抑制，并作为侧根发育的负调控因子，通过影响硝酸盐积累参与根系构型可塑

性调控，表明水通道蛋白不仅介导水分运输，还在根系水分–养分耦合与侧根发生中发挥重要功能[150]。定位于质膜的 PIP 亚家族（如 AtPIP2;1、OsPIP1;3、ZmPIP2;5）主导水分跨膜运输与 CO_2 传导，将蒸腾流驱动的根系吸水、木质部溶质运输和叶片光合碳同化耦联为一体。定位于液泡膜的 TIP 亚家族负责液泡内尿素储存与 H_2O_2 解毒，维持胞内氮素与氧化还原稳态。NIP 亚家族（如 CsNIP2;1）侧重转运尿素、NH_3、硼和硅等养分元素，在根-土界面养分吸收和根瘤固氮中发挥关键作用[145]。三者通过质膜与液泡膜之间的空间接力，构建起“根系养分吸收—维管长距离运输—叶片光合利用”的完整协同通路。在调控层面，磷酸化修饰是动态协调水-肥-气运输的核心分子开关。AtOST1/AtBAK1 激酶对 AtPIP2;1 的磷酸化可同步增强气孔对 CO_2 的导度和水分运输效率，使 CO_2 吸收、光合固碳与蒸腾失水在气孔尺度上精确匹配。干旱胁迫下，ABA 信号通路通过调节 PIP 磷酸化状态关闭水分通道以保水，同时维持中央孔对 CO_2 的渗透性以保障光合作用顺利进行，从而实现“节水保碳”的适应策略[146]。此外，水通道蛋白基因的表达水平还受转录调控、泛素化及 AMF（丛枝菌根真菌）等的激活或抑制[145]。

综上所述，AQPs 通过上述结构与调控机制，将水分运输产生的蒸腾拉力、养分吸收依赖的质外体-共质体途径以及光合作用所需的 CO_2 供应，在从细胞到整体植株的尺度上整合为一个协调运作的系统。该作用机制模型为理解植物高效利用水肥资源、优化光合生产力的分子调控机制提供了理论框架。

3 展望

未来研究应从“进化差异—功能机制—驯化利用”的整合视角展开。植物 AQP 家族在不同谱系、生态型及驯化阶段表现出显著分化，这些差异既是理解植物环境适应与功能演化的重要线索，也是作物遗传改良可利用的天然变异来源。建议重点围绕以下 5 个方面深化研究：

① AQPs底物选择性及其门控机制的精细解析应置于进化结构生物学框架中。PIP 亚型 Loop C 区域氨基酸差异和 ar/R 选择性过滤器虽然决定了水分与 CO_2 的通透选择性，但同一 AQP 对多种底物的选择性识别机制仍不清晰，且不同谱系中同源 AQP 的底物偏好与门控特性可能存在可遗传差异。未来应比较陆生、水生、盐生及驯化作物等代表性物种的 AQP 序列—结构—功能关系[20]，结合祖先序列重建与定点突变，鉴定底物识别关键残基及其演化路径；借助冷冻电镜、分子动力学模拟以及非洲爪蟾卵母细胞和酵母异源表达系统，揭示四聚体中央孔与单体水孔的协同或竞争关系及其受磷酸化、pH、活性氧动态调控的原子分辨机制，为人工改造 AQPs 底物选择性提供结构进化基础。

② AQPs在植物整体水平上的系统整合功能研究，应重视组织特异性和环境依赖性所蕴含的进化与驯化信息。不同生态型或物种在干旱胁迫下根系 PIP 下调与叶片 PIP 上调的协调模式可能存在差异，反映了根—叶水分利用策略的适应性分化。未来应结合根—叶分区基因操作、嫁接实验和非损伤微测技术，系统比较野生近缘种、地方品种与现代栽培品种在蒸腾速率、木质部液流、气孔导度、叶肉导度和光合速率等多维度参数上的 AQP 协同特征，阐明蒸腾流驱动的木质部溶质运输与叶片 CO_2 同化如何通过 AQPs 实现跨器官匹配。单细胞转录组学和空间蛋白质组学可进一步解析不同细胞类型中 AQP 亚型的精确分布及其在驯化过程中的表达重编程，从而突破群体水平研究的局限。

③ AQPs 介导的信号分子运输与逆境感知机制应从进化权衡与驯化选择角度加以解析。AQPs 对 H_2O_2、NO、H_2S 等信号分子的跨膜运输能力可能在不同谱系和驯化阶段发生分化：野生种或耐逆生态型可能保留较强的信号转运与氧化还原感知能力，而栽培品种在产量选择过程中可能弱化了部分逆境感知功能。未来需利用基因编辑技术构建特定 AQP 亚型中信号分子运输与水分/养分运输功能分离的突变体，比较不同生态型与驯化材料在氧化还原感知阈值、气孔运动、光合调控及系统获得性抗性方面的差异，明确同一通道对不同底物的运输优先级及其对下游生理过程的贡献。这将有助于阐明 AQP 多功能性在自然适应与人工选择中的权衡关系，为恢复或增强作物逆境感知与信号传导能力提供新思路。

④ 从进化差异向作物遗传改良的转化潜力巨大。本文对 51 个物种 2 134 个 AQP 家族成员的分析显示，多倍化和生境适应驱动的谱系特异性扩张并非随机，而是自然选择与人工驯化共同塑造的结果。未来应加强对野生近缘种、地方品种及不同生态型中 AQP 变异的系统挖掘，结合群体遗传学与驯化选择信号分析，鉴定调控水分利用效率、氮素吸收和光合效率的关键氨基酸位点、表达调控元件及优良单倍型。在精准设计育种层面，可通过启动子工程和基因编辑实现 AQPs 在根、叶等特定组织及干旱、低氮等胁迫条件下的时空特异性表达，避免组成型过表达导致的功能误判与适应性代价。同时，

结合丛枝菌根真菌等有益微生物对宿主 AQPs 的调控效应，开发“AQP—微生物—作物”协同调控策略，将自然进化形成的功能差异转化为资源高效型农业的技术路径。

⑤ 多物种 AQP 家族的比较基因组学与进化生物学研究，是联结自然生态适应与农业利用的桥梁。本文观察到 XIP 亚家族在禾本科与十字花科等支系中完全丢失、豆科 NIP 亚家族明显扩张、水生植物 PIP 数量显著减少等现象，这些演化趋势与生境适应、驯化历史之间的因果关系仍需通过祖先序列重建、功能获得与丧失实验、正向选择检测和跨物种互补实验加以验证。应重点关注多倍化与基因组二倍体化过程中 AQP 拷贝的新功能化、亚功能化及平行/趋同进化事件，区分自然适应与人工选择在 AQP 变异固定中的作用。在此基础上，建立“基因型—结构—功能—生态适应—农艺性状”的进化功能预测框架，为跨物种功能预测、基因定向改造和作物设计提供进化理论指导。

总之，植物 AQP 研究正从单一功能解析迈向系统整合与进化功能组学的新阶段。未来需以进化差异为线索，整合结构生物学、系统生理学、单细胞组学、基因编辑、比较基因组学与驯化遗传学等多学科手段，从分子、细胞、器官、个体及进化时间尺度，阐明 AQPs 在水-肥-气一体化运输网络中的调控机制与可塑性，为推动作物高产高效和可持续农业提供理论基础与基因资源。

参考文献：

[1] 鲁雨晴, 崔亚宁, 张原, 等. 植物水通道蛋白 PIPs 亚细胞定位转运的研究进展[J]. 电子显微学报, 2020, 39(6): 779-786.

[2] 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.

[3] 曾黎明, 曾坚. 水通道蛋白在植物抗逆中的功能及调控研究进展[J]. 热带农业科学, 2020, 40(7): 59-65.

[4] 李军, 乙引. 植物水通道蛋白的运输和调节[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(5): 493-498.

[5] Pommerrenig B, Diehn T A, Bienert G P. Metalloido-porins: Essentiality of Nodulin 26-like intrinsic proteins in metalloid transport[J]. Plant Sci, 2015, 238: 212-227.

[6] Maurel C, Verdoucq L, Luu D T, et al. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions[J]. Annu Rev Plant Biol, 2008, 59: 595-624.

[7] Wallace I S, Choi W G, Roberts D M. The structure, function and regulation of the nodulin 26-like intrinsic protein family of plant aquaglyceroporins[J]. Biochim Biophys Acta BBA Biomembr, 2006, 1758(8): 1165-1175.

[8] 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.

[9] 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.

[10] Danielson J A, Johanson U. Unexpected complexity of the aquaporin gene family in the moss *Physcomitrella patens*[J]. BMC Plant Biol, 2008, 8: 45.

[11] Murata K, Mitsuoka K, Hirai T, et al. Structural determinants of water permeation through aquaporin-1[J]. Nature, 2000, 407(6804): 599-605.

[12] Maurel C, Boursiac Y, Luu D T, et al. Aquaporins in plants[J]. Physiol Rev, 2015, 95(4): 1321-1358.

[13] Kapilan R, Vaziri M, Zwiazek J J. Regulation of aquaporins in plants under stress[J]. Biol Res, 2018, 51(1): 4.

[14] Hove R M, Bhave M. Plant aquaporins with non-aqua functions: deciphering the signature sequences[J]. Plant Mol Biol, 2011, 75(4/5): 413-430.

[15] Chaumont F, Tyerman S D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations[J]. Plant Physiol, 2014, 164(4): 1600-1618.

[16] Törnroth-Horsefield S, Wang Y, Hedfalk K, et al. Structural mechanism of plant aquaporin gating[J]. Nature, 2006, 439(7077): 688-694.

[17] Hachez C, Zelazny E, Chaumont F. Modulating the expression of aquaporin genes in planta: a key to understand their physiological functions?[J]. Biochim Biophys Acta BBA Biomembr, 2006, 1758(8): 1142-1156.

[18] Anderberg H I, Kjellbom P, Johanson U. Annotation of *Selaginella moellendorffii* major intrinsic proteins and the evolution of the protein family in terrestrial plants[J]. Front Plant Sci, 2012, 3: 33.

[19] Yuan D, Li W, Hua Y P, et al. Genome-wide identification and characterization of the aquaporin gene family and transcriptional responses to boron deficiency in Brassica napus[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1336.

[20] Li Y, Wen S Q, Li Z H, et al. The evolution of the aquaporin gene family and drought tolerance mechanisms in green plants[J]. Hortic Res, 2025, 12(11): uhaf209.

[21] Venkatesh J, Yu J W, Park S W. Genome-wide analysis and expression profiling of the *Solanum tuberosum* aquaporins[J]. Plant Physiol Biochem, 2013, 73: 392-404.

[22] Bezerra-Neto J P, de Araújo F C, Ferreira-Neto J R C, et al. Plant aquaporins: diversity, evolution and biotechnological applications[J]. Curr Protein Pept Sci, 2019, 20(4): 368-395.

[23] Azad A K, Ahmed J, Alum M A, et al. Genome-wide characterization of major intrinsic proteins in four grass plants and their non-aqua transport selectivity profiles with comparative perspective[J]. PLoS One, 2016, 11(6): e0157735.

[24] Raza Q, Rashid M A R, Waqas M, et al. Genomic diversity of aquaporins across genus *Oryza* provides a rich genetic resource for development of climate resilient rice cultivars[J]. BMC Plant Biol, 2023, 23(1): 172.

[25] Wei X Y, Jin X Y, Ndayambaza B, et al. Transcriptome-wide characterization and functional identification of the aquaporin gene family during drought stress in common vetch[J]. DNA Cell Biol, 2019, 38(4): 374-384.

[26] Hove R M, Ziemann M, Bhave M. Identification and expression analysis of the barley (*Hordeum vulgare* L.) aquaporin gene family[J]. PLoS One, 2015, 10(6): e0128025.

[27] Shivaraj S M, Deshmukh R, Bhat J A, et al. Understanding aquaporin transport system in eelgrass (*Zostera marina* L.), an aquatic plant species[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 1334.
[28] Sun H Y, Li L C, Lou Y F, et al. Genome-wide identification and characterization of aquaporin gene family in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*)[J]. Mol Biol Rep, 2016, 43(5): 437-450.
[29] Kong W L, Yang S Z, Wang Y L, et al. Genome-wide identification and characterization of aquaporin gene family in *Beta vulgaris*[J]. PeerJ, 2017, 5: e3747.
[30] Deshmukh R K, Vivancos J, Ramakrishnan G, et al. A precise spacing between the NPA domains of aquaporins is essential for silicon permeability in plants[J]. Plant J, 2015, 83(3): 489-500.
[31] Shelden M C, Howitt S M, Kaiser B N, et al. Identification and functional characterisation of aquaporins in the grapevine, *Vitis vinifera*[J]. Funct Plant Biol, 2010, 36(12): 1065-1078.
[32] Lopez-Zaplana A, Nicolas-Espinosa J, Carvajal M, et al. Genome-wide analysis of the aquaporin genes in melon (*Cucumis melo* L.)[J]. Sci Rep, 2020, 10(1): 22240.
[33] 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.
[34] Zou Z, Yang L F, Gong J, et al. 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, 2016, 7: 395.
[35] Sakurai J, Ishikawa F, Yamaguchi T, et al. Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function[J]. Plant Cell Physiol, 2005, 46(9): 1568-1577.
[36] Sonah H, Deshmukh R K, Labbé C, et al. Analysis of aquaporins in *Brassicaceae* species reveals high-level of conservation and dynamic role against biotic and abiotic stress in canola[J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 2771.
[37] Martins C D E P, Pedrosa A M, Du D L, et al. 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, 2015, 10(9): e0138786.
[38] 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.
[39] Zhou Y, Tao J J, Ahammed G J, et al. Genome-wide identification and expression analysis of aquaporin gene family related to abiotic stress in watermelon[J]. Genome, 2019, 62(10): 643-656.
[40] Zou Z, Gong J, Huang Q X, et al. Gene structures, evolution, classification and expression profiles of the aquaporin gene family in Castor bean (*Ricinus communis* L.)[J]. PLoS One, 2015, 10(10): e0141022.
[41] Zhu Y X, Yang L, Liu N, et al. Genome-wide identification, structure characterization, and expression pattern profiling of aquaporin gene family in cucumber[J]. BMC Plant Biol, 2019, 19(1): 345.
[42] Deokar A A, Tar'an B. Genome-wide analysis of the aquaporin gene family in chickpea (*Cicer arietinum* L.)[J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 1802.
[43] Ariani A, Gepts P. Genome-wide identification and characterization of aquaporin gene family in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.)[J]. Mol Genet Genomics, 2015, 290(5): 1771-1785.
[44] Reddy P S, Rao T S R B, Sharma K K, et al. Genome-wide identification and characterization of the aquaporin gene family in *Sorghum bicolor* (L.)[J]. Plant Gene, 2015, 1: 18-28.
[45] Zou Z, Yang J H. Genome-wide comparison reveals divergence of cassava and rubber aquaporin family genes after the recent whole-genome duplication[J]. BMC Genom, 2019, 20(1): 380.
[46] da Silva M D, Silva R L, Costa Ferreira Neto J R, et al. Expression analysis of sugarcane aquaporin genes under water deficit[J]. J Nucleic Acids, 2013, 2013: 763945.
[47] Hu W, Hou X W, Huang C, et al. Genome-wide identification and expression analyses of aquaporin gene family during development and abiotic stress in banana[J]. Int J Mol Sci, 2015, 16(8): 19728-19751.
[48] Reuscher S, Akiyama M, Mori C, et al. Genome-wide identification and expression analysis of aquaporins in tomato[J]. PLoS One, 2013, 8(11): e79052.
[49] Shivaraj S M, Deshmukh R K, Rai R, et al. Genome-wide identification, characterization, and expression profile of aquaporin gene family in flax (*Linum usitatissimum*)[J]. Sci Rep, 2017, 7: 46137.
[50] Gupta A B, Sankararamakrishnan R. 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, 2009, 9: 134.
[51] Kayum M A, Park J I, Nath U K, et al. Genome-wide expression profiling of aquaporin genes confer responses to abiotic and biotic stresses in *Brassica rapa*[J]. BMC Plant Biol, 2017, 17(1): 23.
[52] Li W X, Zhang D Y, Zhu G Z, et al. Combining genome-wide and transcriptome-wide analyses reveal the evolutionary conservation and functional diversity of aquaporins in cotton[J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 538.
[53] Zhang D Y, Ali Z, Wang C B, et al. Genome-wide sequence characterization and expression analysis of major intrinsic proteins in soybean (*Glycine max* L.)[J]. PLoS One, 2013, 8(2): e56312.
[54] Park W, Scheffler B E, Bauer P J, et al. Identification of the family of aquaporin genes and their expression in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. BMC Plant Biol, 2010, 10: 142.
[55] De Rosa A, Watson-Lazowski A, Evans J R, et al. Genome-wide identification and characterisation of Aquaporins in *Nicotiana tabacum* and their relationships with other Solanaceae species[J]. BMC Plant Biol, 2020, 20(1): 266.
[56] Faize M, Fumanal B, Luque F, et al. Genome wild analysis and molecular understanding of the aquaporin diversity in olive trees (*Olea europaea* L.)[J]. Int J Mol Sci, 2020, 21(11): 4183.
[57] Pang Y Q, Li L J, Ren F, et al. Overexpression of the tonoplast aquaporin AtTIP5;1 conferred tolerance to boron toxicity in *Arabidopsis*[J]. J Genet Genom, 2010, 37(6): 389-397.
[58] Yu Q J, Hu Y L, Li J F, et al. Sense and antisense expres-

sion of plasma membrane aquaporin BnPIP1 from *Brassica napus* in tobacco and its effects on plant drought resistance[J]. Plant Sci, 2005, 169(4): 647-656.

[59] 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.

[60] Martins C P, Neves D M, Cidade L C, et al. Expression of the Citrus CsTIP2;1 gene improves tobacco plant growth, antioxidant capacity and physiological adaptation under stress conditions[J]. Planta, 2017, 245(5): 951-963.

[61] Katsuhara M, Koshio K, Shibasaka M, et al. Over-expression of a barley aquaporin increased the shoot/root ratio and raised salt sensitivity in transgenic rice plants[J]. Plant Cell Physiol, 2003, 44(12): 1378-1383.

[62] Wang L, Li Q T, Lei Q, et al. Ectopically expressing MdPIP1;3, an aquaporin gene, increased fruit size and enhanced drought tolerance of transgenic tomatoes[J]. BMC Plant Biol, 2017, 17(1): 246.

[63] Sun S K, Chen Y, Che J, et al. Decreasing arsenic accumulation in rice by overexpressing OsNIP1;1 and OsNIP3;3 through disrupting arsenite radial transport in roots[J]. New Phytol, 2018, 219(2): 641-653.

[64] Liu C W, Fukumoto T, Matsumoto T, et al. Aquaporin OsPIP1;1 promotes rice salt resistance and seed germination[J]. Plant Physiol Biochem, 2013, 63: 151-158.

[65] Chen S J, Xu K, Kong D Y, et al. Ubiquitin ligase OsRINGzf1 regulates drought resistance by controlling the turnover of OsPIP2;1[J]. Plant Biotechnol J, 2022, 20(9): 1743-1755.

[66] Peng Y H, Lin W L, Cai W M, et al. Overexpression of a Panax ginseng tonoplast aquaporin alters salt tolerance, drought tolerance and cold acclimation ability in transgenic *Arabidopsis* plants[J]. Planta, 2007, 226(3): 729-740.

[67] Ranganathan K, El Kayal W, Cooke J E K, et al. Responses of hybrid aspen over-expressing a PIP2;5 aquaporin to low root temperature[J]. J Plant Physiol, 2016, 192: 98-104.

[68] Lian H L, Yu X, Ye Q, et al. The role of aquaporin RWC3 in drought avoidance in rice[J]. Plant Cell Physiol, 2004, 45(4): 481-489.

[69] Wang X, Gao F, Bing J, et al. Overexpression of the jojoba aquaporin gene, ScPIP1, enhances drought and salt tolerance in transgenic Arabidopsis[J]. Int J Mol Sci, 2019, 20(1): 153.

[70] Li J, Xia W W, Zang H X, et al. Expression analysis of aquaporin genes in *Saussurea involucrata* rosette leaves and functional analysis of upregulated SiPIP1;5A under low-temperature stress[J]. Environ Exp Bot, 2020, 171: 103958.

[71] Li R, Wang J F, Li S T, et al. Plasma membrane intrinsic proteins SlPIP2;1, SlPIP2;7 and SlPIP2;5 conferring enhanced drought stress tolerance in tomato[J]. Sci Rep, 2016, 6: 31814.

[72] Sade N, Gebremedhin A, Moshelion M. Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait[J]. Plant Signal Behav, 2012, 7(7): 767-770.

[73] Wu W Z, Peng X L, Wang D. Isolation of a plasmalemma aquaporin encoding gene StPIP1 from *Solanum tuberosum* L. and its expression in transgenic tobacco[J]. Agric Sci China, 2009, 8(10): 1174-1186.

[74] Zhou S Y, Hu W, Deng X M, et al. Overexpression of the wheat aquaporin gene, TaAQP7, enhances drought tolerance in transgenic tobacco[J]. PLoS One, 2012, 7(12): e52439.

[75] Gao Z X, He X L, Zhao B C, 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.

[76] Ayadi M, Brini F, Masmoudi K. Overexpression of a wheat aquaporin gene, TdPIP2;1, enhances salt and drought tolerance in transgenic durum wheat cv. maali[J]. Int J Mol Sci, 2019, 20(10): 2389.

[77] He R, Yu G H, Han X R, et al. ThPP1 gene, encodes an inorganic pyrophosphatase in *Thellungiella halophila*, enhanced the tolerance of the transgenic rice to alkali stress[J]. Plant Cell Rep, 2017, 36(12): 1929-1942.

[78] Li W, Qiang X J, Han X R, et al. Ectopic expression of a *Thellungiella salsuginea* aquaporin gene, TsPIP1;1, increased the salt tolerance of rice[J]. Int J Mol Sci, 2018, 19(8): 2229.

[79] Sade N, Vinocur B J, Diber A, et al. Improving plant stress tolerance and yield production: is the tonoplast aquaporin SlTIP2;2 a key to isohydric to anisohydric conversion?[J]. New Phytol, 2009, 181(3): 651-661.

[80] Perrone I, Gambino G, Chitarra W, et al. The grapevine root-specific aquaporin VvPIP2;4N controls root hydraulic conductance and leaf gas exchange under well-watered conditions but not under water stress[J]. Plant Physiol, 2012, 160(2): 965-977.

[81] Ding L, Milhiet T, Parent B, et al. The plasma membrane aquaporin ZmPIP2;5 enhances the sensitivity of stomatal closure to water deficit[J]. Plant Cell Environ, 2022, 45(4): 1146-1156.

[82] Ariani A, Francini A, Andreucci A, et al. Over-expression of AQUA1 in Populus alba Villafranca clone increases relative growth rate and water use efficiency, under Zn excess condition[J]. Plant Cell Rep, 2016, 35(2): 289-301.

[83] Wallace I S, Roberts D M. Distinct transport selectivity of two structural subclasses of the nodulin-like intrinsic protein family of plant aquaglyceroporin channels[J]. Biochemistry, 2005, 44(51): 16826-16834.

[84] Liu L H, Ludewig U, Gassert B, et al. Urea transport by nitrogen-regulated tonoplast intrinsic proteins in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiol, 2003, 133(3): 1220-1228.

[85] Soto G, Alleva K, Mazzella M A, et al. AtTIP1;3 and AtTIP5;1, the only highly expressed *Arabidopsis* pollen-specific aquaporins, transport water and urea[J]. FEBS Lett, 2008, 582(29): 4077-4082.

[86] Loqué D, Ludewig U, Yuan L X, et al. Tonoplast intrinsic proteins AtTIP2;1 and AtTIP2;3 facilitate NH_3 transport into the vacuole[J]. Plant Physiol, 2005, 137(2): 671-680.

[87] Alexandersson E, Fraysse L, Sjövall-Larsen S, et al. Whole gene family expression and drought stress regulation of aquaporins[J]. Plant Mol Biol, 2005, 59(3): 469-484.

[88] Zhang L, Yan J P, Vatamaniuk O K, et al. CsNIP2;1 is a plasma membrane transporter from *Cucumis sativus* that facilitates urea uptake when expressed in *Saccharomyces cerevisiae* and *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell Physiol, 2016, 57(3): 616-629.

[89] Eckert M, Biela A, Siefritz F, et al. New aspects of plant

aquaporin regulation and specificity[J]. J Exp Bot, 1999, 50(339): 1541-1545.
[90] Gerbeau P, Güçlü J, Ripoche P, et al. Aquaporin Nt-TIPa can account for the high permeability of tobacco cell vacuolar membrane to small neutral solutes[J]. Plant J, 1999, 18(6): 577-587.
[91] Holm L M, Jahn T P, Møller A L B, et al. NH_3 and NH_4^+ permeability in aquaporin-expressing *Xenopus oocytes*[J]. Pflügers Arch, 2005, 450(6): 415-428.
[92] Bertl A, Kaldenhoff R. Function of a separate NH_3-pore in aquaporin TIP2;2 from wheat[J]. FEBS Lett, 2007, 581(28): 5413-5417.
[93] Gu R L, Chen X L, Zhou Y L, et al. Isolation and characterization of three maize aquaporin genes, ZmNIP2;1, ZmNIP2;4 and ZmTIP4;4 involved in urea transport[J]. BMB Rep, 2012, 45(2): 96-101.
[94] Gaspar M, Bousser A, Sissoëff I, et al. Cloning and characterization of ZmPIP1-5b, an aquaporin transporting water and urea[J]. Plant Sci, 2003, 165(1): 21-31.
[95] Bárzana G, Aroca R, Bienert G P, et al. New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance[J]. Mol Plant Microbe Interact, 2014, 27(4): 349-363.
[96] di Giorgio J A, Bienert G P, Ayub N D, et al. Pollen-specific aquaporins NIP4;1 and NIP4;2 are required for pollen development and pollination in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell, 2016, 28(5): 1053-1077.
[97] Aharon R, Shahak Y, Wininger S, et al. Overexpression of a plasma membrane aquaporin in transgenic tobacco improves plant vigor under favorable growth conditions but not under drought or salt stress[J]. Plant Cell, 2003, 15(2): 439-447.
[98] Péret B, Li G W, Zhao J, et al. Auxin regulates aquaporin function to facilitate lateral root emergence[J]. Nat. Cell Biol., 2012, 14(10): 991-998.
[99] Aslam U, Khatoon A, Cheema H M, et al. Identification and characterization of plasma membrane aquaporins isolated from fiber cells of *Calotropis procera*[J]. J Zhejiang Univ Sci B, 2013, 14(7): 586-595.
[100] Lu L H, Dong C H, Liu R F, et al. Roles of soybean plasma membrane intrinsic protein GmPIP2;9 in drought tolerance and seed development[J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 530.
[101] Kawase M, Hanba Y T, Katsuhara M. The photosynthetic response of tobacco plants overexpressing ice plant aquaporin McMIPB to a soil water deficit and high vapor pressure deficit[J]. J Plant Res, 2013, 126(4): 517-527.
[102] Sreedharan S, Shekhawat U K S, Ganapathi T R. Constitutive and stress-inducible overexpression of a native aquaporin gene (MusaPIP2;6) in transgenic banana plants signals its pivotal role in salt tolerance[J]. Plant Mol Biol, 2015, 88(1): 41-52.
[103] Bots M, Vergeldt F, Wolters-Arts M, et al. Aquaporins of the PIP2 class are required for efficient anther dehiscence in tobacco[J]. Plant Physiol, 2005, 137(3): 1049-1056.
[104] Xu F Y, Wang K, Yuan W, et al. Overexpression of rice aquaporin OsPIP1;2 improves yield by enhancing mesophyll CO_2 conductance and phloem sucrose transport[J]. J Exp Bot, 2019, 70(2): 671-681.
[105] Liu H Y, Yu X, Cui D Y, et al. The role of water channel proteins and nitric oxide signaling in rice seed germination[J]. Cell Res, 2007, 17(7): 638-649.
[106] Sun J Y, Liu X S, Khan I U, et al. OsPIP2;3 as an aquaporin contributes to rice resistance to water deficit but not to salt stress[J]. Environ Exp Bot, 2021, 183: 104342.
[107] Chen W, Yin X, Wang L, 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.
[108] Ma N, Xue J Q, Li Y H, et al. Rh-PIP2;1 a rose aquaporin gene, is involved in ethylene-regulated petal expansion[J]. Plant Physiol, 2008, 148(2): 894-907.
[109] Tsuchihira A, Hanba Y T, Kato N, et al. Effect of overexpression of radish plasma membrane aquaporins on water-use efficiency, photosynthesis and growth of Eucalyptus trees[J]. Tree Physiol, 2010, 30(3): 417-430.
[110] Zhu C F, Schraut D, Hartung W, et al. Differential responses of maize MIP genes to salt stress and ABA[J]. J Exp Bot, 2005, 56(421): 2971-2981.
[111] Onishi A, Horie T, Ishitsuka R, et al. Knockout of a single aquaporin, OsPIP2;4, decreases root water permeability in rice[J]. J Plant Res, 2026, 139(2): 255-265.
[112] Nada R M, Abogadallah G M. Contrasting root traits and native regulation of aquaporin differentially determine the outcome of overexpressing a single aquaporin (*OsPIP2;4*) in two rice cultivars[J]. Protoplasma, 2020, 257(2): 583-595.
[113] Pawłowicz I, Masajada K. Aquaporins as a link between water relations and photosynthetic pathway in abiotic stress tolerance in plants[J]. Gene, 2019, 687: 166-172.
[114] Sreedharan S, Shekhawat U K, Ganapathi T R. Transgenic banana plants overexpressing a native plasma membrane aquaporin MusaPIP1;2 display high tolerance levels to different abiotic stresses[J]. Plant Biotechnol J, 2013, 11(8): 942-952.
[115] Paluch-Lubawa E, Polcyn W. Tissue-specific accumulation of PIP aquaporins of a particular heteromeric composition is part of the maize response to mycorrhiza and drought[J]. Sci Rep, 2024, 14(1): 21712.
[116] Sun Q, Liu X, Kitagawa Y, et al. Plant aquaporins: Their roles beyond water transport[J]. Crop J, 2024, 12(3): 641-655.
[117] Mérigout P, Lelandais M, Bitton F, et al. Physiological and transcriptomic aspects of urea uptake and assimilation in *Arabidopsis* plants[J]. Plant Physiol, 2008, 147(3): 1225-1238.
[118] Yang H, Menz J, Häussermann I, et al. High and low affinity urea root uptake: involvement of NIP5;1[J]. Plant Cell Physiol, 2015, 56(8): 1588-1597.
[119] Wang W H, Liu G W, Cao F Q, et al. Inadequate root uptake may represent a major component limiting rice to use urea as sole nitrogen source for growth[J]. Plant Soil, 2013, 363(1): 191-200.
[120] Liu G W, Sun A L, Li D Q, et al. Molecular identification and functional analysis of a maize (*Zea mays*) DUR3 homolog that transports urea with high affinity[J]. Planta, 2015, 241(4): 861-874.
[121] Shatil-Cohen A, Attia Z, Moshelion M. Bundle-sheath cell regulation of xylem-mesophyll water transport via aquaporins under drought stress: a target of xylem-borne ABA?[J]. Plant J, 2011, 67(1): 72-80.
[122] Vandeleur R K, Sullivan W, Athman A, et al. Rapid shoot-to-root signalling regulates root hydraulic conduct-

ance via aquaporins[J]. Plant Cell Environ, 2014, 37(2): 520-538.
[123] Sadok W, Sinclair T R. Transpiration response of ‘slow-wilting’ and commercial soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) genotypes to three aquaporin inhibitors[J]. J Exp Bot, 2010, 61(3): 821-829.
[124] McDonald E P, Erickson J E, Kruger E L. Research note: Can decreased transpiration limit plant nitrogen acquisition in elevated CO_2?[J]. Funct Plant Biol, 2002, 29(9): 1115-1120.
[125] Tanguilig V C, Yambao E B, O’toole J C, et al. Water stress effects on leaf elongation, leaf water potential, transpiration, and nutrient uptake of rice, maize, and soybean[J]. Plant Soil, 1987, 103(2): 155-168.
[126] Matiz A, Cambuí C A, Richet N, et al. Involvement of aquaporins on nitrogen-acquisition strategies of juvenile and adult plants of an epiphytic tank-forming bromeliad[J]. Planta, 2019, 250(1): 319-332.
[127] Flexas J, Ribas-Carbó M, Hanson D T, et al. Tobacco aquaporin NtAQP1 is involved in mesophyll conductance to CO_2*in vivo*[J]. Plant J, 2006, 48(3): 427-439.
[128] Tran S T H, Katsuhara M, Mito Y, et al. OsPIP2;4 aquaporin water channel primarily expressed in roots of rice mediates both water and nonselective Na^+ and K^+ conductance[J]. Sci. Rep., 2025, 15: 12857.
[129] Groszmann M, Osborn H L, Evans J R. Carbon dioxide and water transport through plant aquaporins[J]. Plant Cell Environ, 2017, 40(6): 938-961.
[130] Uehlein N, Lovisolo C, Siefritz F, et al. The tobacco aquaporin NtAQP1 is a membrane CO_2 pore with physiological functions[J]. Nature, 2003, 425(6959): 734-737.
[131] Uehlein N, Otto B, Hanson D T, et al. Function of Nicotiana tabacum aquaporins as chloroplast gas pores challenges the concept of membrane CO_2 permeability[J]. Plant Cell, 2008, 20(3): 648-657.
[132] Kelly G, Sade N, Attia Z, et al. Relationship between hexokinase and the aquaporin PIP1 in the regulation of photosynthesis and plant growth[J]. PLoS One, 2014, 9(2): e87888.
[133] Bordin J R, Ilha A V, Côrtes P R B, et al. Molecular modeling of aquaporins and artificial transmembrane channels: a mini-review and perspective for plants[J]. Theor Exp Plant Physiol, 2024, 36(3): 619-634.
[134] Moshelion M, Halperin O, Wallach R, et al. Role of aquaporins in determining transpiration and photosynthesis in water-stressed plants: crop water-use efficiency, growth and yield[J]. Plant Cell Environ, 2015, 38(9): 1785-1793.
[135] Heinen R B, Ye Q, Chaumont F. Role of aquaporins in leaf physiology[J]. J Exp Bot, 2009, 60(11): 2971-2985.
[136] Mukherjee S, Roy S, Corpas F J. Aquaporins: a vital nexus in H_2O_2-gasotransmitter signaling[J]. Trends Plant Sci, 2024, 29(6): 681-693.
[137] Martinez-Alonso A, Nicolás-Espinosa J, Carvajal M, et al. The differential expressions of aquaporins underline the diverse strategies of cucumber and tomato against salinity and zinc stress[J]. Physiol Plant, 2024, 176(1): e14222.
[138] Chen J Y, Yue K, Shen L L, et al. Aquaporins and CO_2 diffusion across biological membrane[J]. Front Physiol, 2023, 14: 1205290.
[139] Romero-Munar A, Muñoz-Carrasco M, Balestrini R, et al. Differential root and cell regulation of maize aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis highlights its role in plant water relations[J]. Plant Cell Environ, 2024, 47(11): 4337-4353.
[140] Tania S S, Utsugi S, Tsuchiya Y, et al. Amino acid substitutions in loop C of *Arabidopsis* PIP2 aquaporins alters the permeability of CO_2[J]. Plant Cell Environ, 2025, 48(9): 6835-6846.
[141] Mori I C, Rhee J, Shibasaka M, et al. CO_2 transport by PIP2 aquaporins of barley[J]. Plant Cell Physiol, 2014, 55(2): 251-257.
[142] Katsuhara M, Hanba Y T. Barley plasma membrane intrinsic proteins (PIP Aquaporins) as water and CO_2 transporters[J]. Pflügers Arch Eur J Physiol, 2008, 456(4): 687-691.
[143] Ding L, Gao L M, Liu W, et al. Aquaporin plays an important role in mediating chloroplastic CO_2 concentration under high-N supply in rice (Oryza sativa) plants[J]. Physiol Plant, 2016, 156(2): 215-226.
[144] Heinen R B, Bienert G P, Cohen D, et al. Expression and characterization of plasma membrane aquaporins in stomatal complexes of Zea mays[J]. Plant Mol Biol, 2014, 86(3): 335-350.
[145] Yang C, Medison M B, Li Y P, et al. Transcriptional and post-translational regulation of aquaporins in plants[J]. Stress Biol, 2026, 6(1): 27.
[146] Grondin A, Rodrigues O, Verdoucq L, et al. Aquaporins contribute to ABA-triggered stomatal closure through OST1-mediated phosphorylation[J]. Plant Cell, 2015, 27(7): 1945-1954.
[147] Poitout A, Ugalde J M, Gorgues L, et al. Nanoscale regulation of ROS signaling at the plasma membrane tunes the plant response to osmotic stress[J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2026, 123(26): e2529740123.
[148] Wang L Y, Yang Q L, Yin F L, et al. The aquaporin ScAQP1 from desert moss confers desiccation resilience by integrating water transport and redox homeostasis[J]. Plant Stress, 2026, 20: 101304.
[149] Wang Y, Zhao Z J, Liu F, et al. Versatile roles of aquaporins in plant growth and development[J]. Int J Mol Sci, 2020, 21(24): 9485.
[150] Schley T R, Zhu T, Geist B, et al. The *Arabidopsis* PIP1;1 aquaporin represses lateral root development and nitrate uptake under low nitrate availability[J]. Plant Cell Environ, 2025, 48(2): 1500-1513.