

· 综 述 ·

拟南芥根中生长素极性运输的研究进展

孔 静, 王伯初*, 王益川, 杨兴艳

(重庆大学 生物工程学院, 中国 重庆 400044)

摘 要: 生长素极性运输影响植物的生长和发育, 在植物器官形态建成、发育等过程中发挥重要的调控作用. 生长素极性运输是一个依赖于生长素运输载体来完成的复杂过程. 近年来生长素极性运输载体 AUX/LAX 蛋白、PIN 蛋白家族和 MDR/PGP 蛋白家族在生长素极性运输中作用的研究日益深入, 并且在植物激素联系和转运方面取得了重大发现——PILC 蛋白.

关键词: 生长素; 植物; 极性运输; 运输载体

中图分类号: Q947.8

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2013)05-0452-06

Advances in Carriers of Plant Polar Auxin Transport in the Root of *Arabidopsis*

KONG Jing, WANG Bo-chu*, WANG Yi-chuan, YANG Xing-yan

(College of Bioengineering, Chongqing University, Chongqing 400044, China)

Abstract: The physiological and development process of plants are affected by the polar transport of auxin, which plays an important role in the regulation of plant organ formation and development. And the polar transport of auxin, a complex process, is depended on auxin transport carriers. In recent years, more and more researches are focused on the effect of different carriers on the polar transport of auxin, including AUX/LAX proteins, PIN (PIN-PORMED) protein families and MDR/PGP protein families. In addition, a new carrier-PILC protein was discovered, which influence the plant hormones contact and transporter.

Key words: auxin; plant; polar transport; transport carrier

(*Life Science Research*, 2013, 17(5): 452~457)

高等植物在生命过程中通过不断改变自身的生长发育形式来适应外界环境刺激, 从而规避不利环境. 这种适应外界环境变化的可塑性是植物生长发育的一个显著特点^[1]. 生长素的极性运输和浓度梯度分布在植物可塑性的适应外界环境变化中起着决定性的作用. 生长素极性运输调节器官的生长、发育、向光性、向重性和对外界刺激的适应性^[2].

早期通过经典胚芽鞘实验提出在植物体内存在一种能调节植物向性的信号物质. 后来 Okada 逐步完善了人们对生长素的认识^[3]. 植物中的生长

素主要是吲哚乙酸 IAA (indole-3-acetic acid), 它是一种 pH=4.75 的弱酸^[4], 在茎尖分生组织、幼叶和萌发的种子中合成, 具有促进生长, 调节植物生长发育的作用. 如: 调节细胞分裂和分化、果实发育、插条时根的形成和叶片脱落等. 可见生长素在植物的生长和发育中是必不可少的调节物质, 在植物生长发育中起着重要的作用. 早期生长素的研究主要是通过添加外源抑制剂的方法进行^[5]. 随着分子生物学等学科的发展和基因技术的改进, 以及相关突变体的获得^[6, 9], 使得生长素的研究在分子方面取得了重大突破. 比利时根特大学

收稿日期: 2013-02-15; 修回日期: 2013-05-11

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(11172337); 重庆市自然科学基金资助项目(cstc2011jjA80008)

作者简介: 孔静 (1986-), 女, 黑龙江哈尔滨人, 硕士研究生, 主要从事植物发育调控的研究; * 通讯作者: 王伯初 (1962-), 男, 江苏宜兴人, 重庆大学教授, 博士, 博士生导师, 主要从事生物力学(植物)、生物制药工程等方面的研究, Tel: 023-65112840, E-mail: wangbc2000@126.com.

的最新研究发现了生长素运输过程中的一个重要蛋白——PILS 蛋白^[7]。PILS 蛋白对生长素在整个植物体中的运输起着重要的作用, 在植物生长素依赖性植物的生长调节过程中, PILS 蛋白调节并最终导致了生长激素在植物特异位点的储存^[8]。

1 生长素及运输特点

生长素的极性运输维持着生长素在植物组织内的不同浓度梯度, 使得生长素在植物中表现出广泛的生理效应。而极性运输正是生长素有别于其他植物内源激素的最大特征^[9]。生长素的运输主要有两种形式, 一种是通过成熟的维管束组织进行的“源”(合成生长素的器官)到“库”(已经存在的器官原基)的长距离运输, 这种运输速度快, 但过程难以精确调控, 运输方式与其他营养物质的运输相同^[10]。另一种为速度较慢的短距离运输, 是在细胞间生长素依赖特定载体完成的跨膜运输^[2]。这种运输是生长素特有的极性运输(polar transport), 需要消耗能量, 通常发生在维管形成层和韧皮部薄壁细胞中。根据极性运输合成的位置和运输的目的地不同可以分为向顶式运输和向基式运输^[11, 12]。生长素在茎尖合成经中央维管组织运输到茎基部的作用位点后进入根部, 在根中的运输情况比较复杂: 在中柱细胞中由根基向根尖进行的向顶式运输, 生长素到达根尖后, 一部分通过表皮和皮层细胞再运向根基的向基式运输, 流向根伸长区。其后, 生长素再从伸长区表层重新流入中柱细胞, 向下流动至根尖, 如此循环, 形成一种类似于倒喷泉式循环^[13, 14]。

2 生长素输入载体 AUX/LAX

在细胞中, 生长素可以通过被动扩散或质膜上极性分布的载体进行主动运输两种方式进入细胞^[5]。由输入载体介导的方式可以使得生长素逆浓度梯度运输, 同时可以减少生长素被动扩散进入邻近的细胞, 从而保证了植物不同组织中生长素的不同浓度和生长素浓度梯度。生长素通过浓度梯度实现对植物不同发育过程的调节, 生长素输入和输出载体的共同协调是生长素极性运输和形成浓度梯度的必备条件。而生长素输入载体又是形成细胞生长素浓度梯度的基本条件。

生长素输入载体 AUX/LAX 蛋白家族能够促进细胞中生长素的输入, 其中 AUX1 和 LAX1、LAX3 发挥着主要作用。AUX1 在控制根向地性反

应的根尖组织中的韧皮部、维管柱及根尖表皮细胞均有表达。定位于原生韧皮部细胞的质膜上, 呈现一种不对称排列^[16]。在重力敏感型中柱细胞中 AUX1 的定位呈现实时的动态调整, 载体的重新定位决定了根中生长素的分布形式, 生长素的重新分布保证了根对重力的改变及时做出反应。在 *aux1* 突变体的根尖中生长素积累发生紊乱, 同时根的生长对生长素的敏感性降低, 并且根的向地性反应丧失^[17]。用生长素输入抑制剂 1-NOA 处理野生型, 可以得到与突变体相同的表型。

LAX1、LAX2 和 LAX3 主要在根部和中空的维管组织中表达, 通过促进一种高亲和力生长素流入载体的编码, 调控多种细胞壁重组酶的空间表达, 在覆盖侧根原基的细胞上发挥作用, 促进新的侧根原基细胞出现, 同时使得侧根更加容易发生发育。已有研究证实 *lax3* 突变体的侧根在侧根原基形成后发育过程中停止生长, 同时侧根原基数目相较野生型有所增多^[18]。

3 生长素输出载体 PIN

3.1 生长素输出蛋白的结构和功能

大量实验表明生长素的浓度梯度的维持和极性运输依赖于生长素输出载体的分布。PIN 蛋白家族是植物生长素主要的输出载体。从 *pin* 突变体的针状花序, 花、微管组织发育缺陷中等性状的研究中发现了 PIN1 蛋白^[19]。目前, 先后从拟南芥和他物种中分离了 *PIN1*、*PIN2*、*PIN3*、*PIN4* 和 *PIN7* 等基因。并且验证了相关蛋白参与植物器官发育、根的向性生长、根的伸长生长等生理过程。细胞膜上动态变化的 PIN 蛋白和数量, 宏观上决定了生长素的极性分布^[20]。

PIN 蛋白是膜内在蛋白, 由疏水区和亲水区构成。两个疏水区皆由 5 个跨膜螺旋构成, 疏水区之间是亲水区。由亲水结构的不同可分为两类: 一类具有较短的亲水区, 由 C1 和 V1 构成; 一类具有较长的亲水区, 由 C1、C2、C3 和 V1、V2 结构域构成。实验表明, 亲水区对 PIN 蛋白的调控功能和 PIN 蛋白的定位有着重要的作用。在 V2 区和羧基端疏水区之间有一个保守的内在结构 IM, 其在网格蛋白依赖的内吞作用中, 跨膜蛋白与接头蛋白相互作用时起重要作用。在 PIN 蛋白的亲水区还有对 PINs 翻译后修饰起重要作用的糖基化和磷酸化位点, 这些结构在 PIN 蛋白的调控和定位中起重要作用。

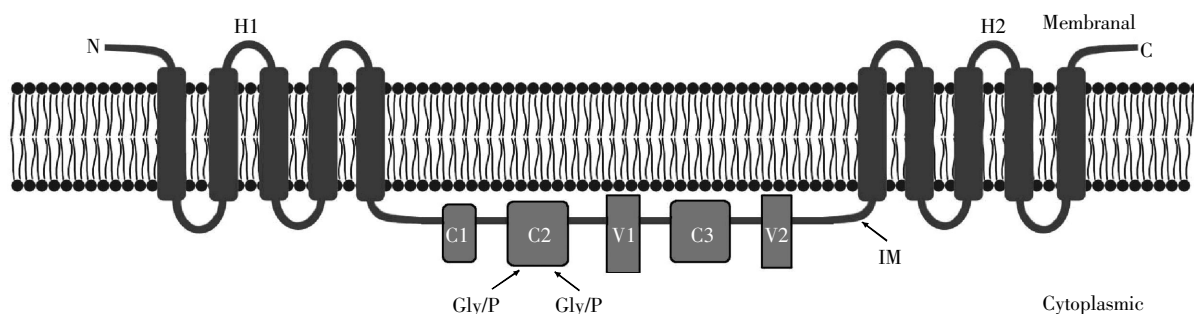


图1 PIN 蛋白结构^[21]

H1、H2: 疏水区; C1、C2、C3: 亲水区; V1、V2: 亲水结构可变区; Gly/P: 糖基化位点或磷酸化位点; IM: 内在构型; N: 氨基端; C: 羧基端.

Fig.1 Structure of PIN proteins^[21]

H1, H2: hydrophobic domains; C1, C2, C3: conserved domains of the hydrophilic loop; V1, V2: variable regions of the hydrophilic loop; Gly/P: the cluster of glycosylation and two phosphorylation sites; IM: internalization motif; N: amino-terminus; C: carboxy-terminus.

PIN1 蛋白位于维管组织中负责生长素极性运输的细胞基部, 同化学渗透偶联学说假设的负责生长素向基式输出载体的定位一致. PIN1 主要存在于根或地上部分的维管组织及胚胎中, 主要功能是参与根系和分蘖等多种器官的发育调控^[22]. *pin1* 缺陷型突变体的主要表型是一种花序的缺失, 另一方面在侧生器官方面也表现出异常的性状^[23].

PIN2 蛋白特异性表达在植物的根部, 定位于伸长区和分生区组织的表皮细胞. *PIN2* 的转录定位于根因重力刺激发生弯曲的区域. 免疫组织化学手段研究发现 PIN2 蛋白在侧根根冠和表皮细胞背离根尖的一侧有大量分布, 此种分布与 PIN1 的分布截然相反, 但从根尖中生长素的循环方面分析并不矛盾, 因为在根部皮层和表皮细胞中, 生长素是从根尖运向根基, “输出”的方向即为形态学下部^[19]. 另一方面根毛细胞中 *PIN2* 的超表达阻止根毛顶端生长, 进一步的研究表明是其促使细胞内生长素水平显著低于根毛生长的临界水平, 最终抑制了根毛的生长. 通过实验可以在根毛的生长区域明确观测到大量相关蛋白的表达^[19]. *pin2* 的缺陷型突变体在根中表现出无向地性生长. PIN2 主要是在根尖处的生长素回流和根的向地性中发挥作用^[24], 并且调节着生长素在根分生组织中的不对称分布.

PIN3 蛋白主要呈对称性分布在根的中柱鞘、下胚轴的内皮层细胞中, 是生长素横向运输系统中的重要部分. 大部分分布在细胞的侧向, 调节生长素的侧向运输进而引起生长素的不同浓度分布^[16]. 正常生长中 PIN3 蛋白均匀分布在根冠细

胞质膜两侧, 肌动蛋白能够快速响应重力的刺激调节 PIN3 蛋白在质膜和囊泡之间进行转移, 重新定位 PIN3 蛋白, 通过控制细胞中生长素的侧向分配从而控制植物的向性生长^[25]. *pin3* 突变体向地性和向光性性状部分缺失, 同时植株生长减弱^[26].

PIN4 蛋白主要存在于根尖静止中心区域, 主要呈极性分布, 与根尖的分生组织起着稳定分生组织细胞内生长素的最大浓度的作用, 对生长素的浓度梯度的维持至关重要^[27]. *pin4* 的缺陷型突变体无法维持内源性生长素的浓度梯度, 同时不能运用外源生长素, 其表型与 NPA 处理的野生型表型相似, 都表现为静止中心的顶端根冠的起始细胞分裂异常, 表明 PIN4 蛋白参与根静止中心区的分生组织中生长素浓度梯度的建成.

PIN5 定位在细胞液到内质网腔上, 调节细胞内部生长素的代谢和平衡. 在生长过程中不同植物组织中生长素有相应的位置信息, 目前研究推测 PIN5 通过跨膜运输和代谢过程来调节某些特定细胞中的生长素水平, 调节内部生长素的可用性^[28]. *PIN7* 表达在植物胚胎形成的早期和根冠, 参与生长素调节的胚轴的形成. *PIN7* 在细胞中维持生长素的向基式运输, 在分生组织中向基式浓度梯度的维持中起着非常重要的作用^[29]. *PIN6* 和 *PIN8* 的功能目前研究得不是很清楚, *ATPIN6* 在侧根原基时期大量表达, 位于原分生组织中, 从而暗示 *PIN6* 蛋白参与组织或器官的分化, 但 *pin6* 突变体植株并未出现明显的生长受阻现象, 这些家族成员功能的认识还有待进一步研究^[30].

3.2 PIN 蛋白的调控

PIN 蛋白的活性调节着生长素的浓度和梯度,

从而影响着植物体的生长发育, 其蛋白功能的调控与其结构中的磷酸化位点有着密不可分的关系。

3.2.1 基因表达的调控

PIN 蛋白影响生长素运输的同时自身的基因表达也受生长素的分布和信号的共同调节. 在高浓度生长素条件下, *PIN* 基因的表达量在一定程度上将增加, 但反馈调节的存在使得细胞内生长素浓度过高时 PIN 蛋白的特异表达减少^[31].

3.2.2 磷酸化调节

PIN 蛋白的结构显示亲水区存在磷酸化位点, 则磷酸化也可能是 PIN 蛋白的一种调控方式. 同时 PIN 的极性定位也受 PID(丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶)的调控, PID 受激酶 PDK1 的磷酸化调节的, 这表明磷酸化调节影响着 PIN 蛋白极性定位, 它在生长素极性运输中是一种普遍存在的调节机制^[13].

3.2.3 生长素运输抑制剂调节

通过在野生型拟南芥培养过程中抑制剂的添加可以得到与 *pin* 突变体相似的表型, 则表明抑制剂是通过 PIN 的作用来阻止生长素的运输的. NPA 为广泛使用的生长素运输抑制剂, 其主要通过对细胞的肌动蛋白进行调节从而影响 PIN 蛋白的囊泡运输和极性定位^[6]. 但是生长素并不与 NPA 竞争结合位点, 生长素的输出是由蛋白复合体所介导的, 包括独立的输出载体和调控元件. 调控元件为 NPA 结合蛋白(NPA binding proteins, NBP). NBP 具有与 NPA 高亲和力的结合位点, 在 PIN 蛋白和激动蛋白间起连接作用, 调节囊泡运输^[32].

3.2.4 极性定位的调节

PIN 蛋白合成主要发生在进入囊泡运输系统的过程中, 此过程保证了生长素输出蛋白能够进行重新定位. PIN 的极性变化分为两种: PIN 蛋白未在细胞膜上定位, 在胞质中分布; 或者 PIN 蛋白在细胞膜的分布发生紊乱.

肌动蛋白在 PIN 蛋白的极性分布中也起着重要的作用, 因为囊泡运输过程需要肌动蛋白提供能量. 不同 PIN 蛋白极性分布的因素不同, 所以不同 PIN 蛋白的胞间运输采用的机制也不完全相同^[33]. SFC(SCARFACE)参与 AtPIN1 的极性分布, SFC 对囊泡运输起调节作用, 编码 ADP 核糖化因子 GTP 酶激活蛋白 (6-GAP). AtPIN 在胚胎发育和侧根形成过程中需要其他相关蛋白的参与^[34]. 在生长发育的不同阶段 PIN1 的极性也有所不同^[35].

PINS 蛋白在植物的遗传发育、向重性和根分生组织的作用与生长素浓度的维持方面的研究目

前已趋向成熟, 但 PINS 蛋白在向光性和侧根的发育中的作用的研究依然不够深入^[36].

4 生长素运输载体 MDR/PGP 家族

在生长素的极性运输中除了 AUX/LAX 和 PIN 家族外, 研究还发现另一种基因家族, 多重抗药性/磷酸糖蛋白家族 (multi-drug-resistant/P-glycoprotein, MDR/PGP, ABCB) 同样参与了生长素的极性运输. ATP 结合盒 (ATP binding cassette, ABC) 是在原核生物和真核生物中发现的一个大的基因家族, ABC 蛋白超级家族可分为若干个亚家族. ABCB 就是其中的一种, 属于 B 型. 磷酸糖蛋白 (PGPs) 是 ABC 子组中最大的一组亚家族^[37]. 有实验显示, PGP/ABCB 转运蛋白可能是韧皮部中生长素快速运输的载体^[38], 主要在生长素的长距离运输和生长素在顶端组织的流出过程中发挥作用^[39]. PGP/ABCB 转运蛋白的缺陷型导致与生长素信号和分布相关的生长发育发生缺陷, 并能导致异常的生长素极性运输发生^[40]. 目前研究对其中的 PGP1 (ABCB1)、PGP4 和 PGP19(MDR/ABCB19) 的研究较为深入和成熟. 研究表明 PGP1、PGP19 参与生长素的输出, 而对于 PGP4 的功能研究则显示相反的结果. *PGP4* 在根冠和根表皮细胞中表达, *pgp4* 突变体从茎到根的生长素运输减少, 同时根部生长素向基式运输也减少以致主根变短. 超表达的 *PGP4* 生长素运输增强, 表明 PGP4 与生长素的输出相关. 而在哺乳动物细胞和酵母细胞中的研究结果显示 PGP4 参与了生长素的输入^[36].

与 PIN 蛋白不同的是 PGP/ABCB 转运蛋白对生长素的运输不依赖质子浓度梯度, 而是需要 ATP 直接提供能量^[41]. 同时, *pgps* 基因缺陷型性状与 *pin* 基因缺陷性的表型有很大差异^[42]. 这点显示 PGP 蛋白的功能可能不仅仅表现在生长素的运输方面. 因此, PGP(ABCB)蛋白家族的功能和作用途径还有待进一步研究.

5 新型生长素运输载体 PILS 蛋白

在植物激素研究方面, 比利时根特大学的研究人员近期鉴定了一类新型的生长素运输载体——PIN-LIKES(PILS)家族. 通过电子模拟的方法, Elke Barbez 等发现了一类具有转运生长素潜能的蛋白, 此种蛋白能形成与 PIN 蛋白类似的空间结构但是序列上与 PIN 无显著同源性, 并将其命名为 PIN-LIKE 家族.

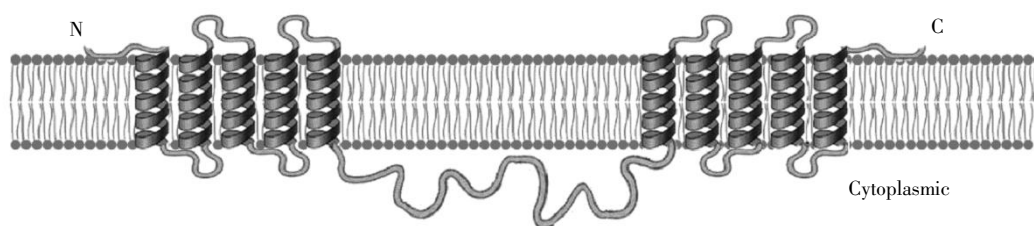


图2 PILS 蛋白结构

N: 氨基端; C: 羧基端

Fig.2 Structure of PILS proteins

N: amino-terminus; C: carboxy-terminus.

5.1 生长素运输载体 PILS 蛋白结构

PILS 蛋白与 PIN 蛋白分属不同的蛋白质家族,但是具有 10%~18%的同源性^[43],因此结构上具有一定的相似性,都具有特定的生长素载体结构域.相对于 PIN 蛋白, PILS 蛋白的载体结构域更长,几乎与 PIN 蛋白具有相同的长度,由于 PILS 载体结构域冗长和复杂的结构因此其功能性残基相关功能还未完全确定^[7].对 PILS 蛋白的拓扑结构进行预测,发现所有 PILS 蛋白结构都具有高度的相似性. PILS 蛋白在膜上特点是 N/C 两个疏水的跨膜结构侧面与细胞质基质的亲水性区域相接. PILS 蛋白中每个疏水的区域都由 5 个跨膜螺旋组成,跨膜螺旋之间有着高度保守的结构.与此相反,亲水性区域是非保守的,并且在 PILS 序列中表现得最为发散.由上可以推测跨膜区域在生长素运载过程中起着核心作用,而胞内亲水区可能起着调控的功能^[7].

5.2 生长素运输载体 PILS 蛋白功能

PILS 蛋白家族共有 7 种蛋白,在内质网上都有表达.实验表明 PILS 超表达植株或缺陷型植株对生长素的敏感性均有改变.根毛中 *PILS1*、*PILS3*、*PILS5* 特异性启动子的特异性表达显著降低了根毛的长度. *pils2* 和 *pils5* 单突变体和 *pils2 pils5* 双突变体的主根长度均长于野生型,并且 *pils2* 和 *pils5* 单突变体主根明显长于 *pils2 pils5* 双突变体, *pils2* 和 *pils5* 单突变体侧根密度也高于 *pils2 pils5* 双突变体.进一步的研究显示, PILS 蛋白决定了细胞对生长素的敏感性,因此 PILS 蛋白对于依赖生长素调节的植物生长来说是必不可少的.通过 *PILS3*、*PILS5*、*PILS7* 在酵母中的表达研究表明 PILS 蛋白可增加外源生长素在酵母中的积累,与在植物细胞中实验所得结果相一致.研究表明 PILS 蛋白能够特定调节细胞生长素的积累. PILS 蛋白通过调控胞内生长素在内质网上的积累来调控核内生长素信号.以上结论充分揭

示了在细胞内分区储存的运输机制上,生长素在功能上对于各种发育过程有着极其重要的作用^[43].

6 结语

综上所述,近年来随着遗传学和分子生物学研究方法的发展,生长素运输载体及植物生长发育方面的研究取得了更大的进步,主要研究成果有以下几个方面:1) 生长素运输载体 MDB/PGP 蛋白家族的鉴定和相关功能的研究,从多方面证实了生长素输入载体 AUX 和生长素输出载体 PIN 在生长素极性运输中的相关功能;2) 新的生长素运输蛋白 PILS 的蛋白活性可能是通过胞内积累及代谢而影响内源性生长素的水平.

根据上述生长素运输载体及植物生长发育方面的研究,以下问题应给予足够的重视:1) 生长素输入蛋白 AUX1 结构的重要残基和结构域,以及与生长素结合的构象变化的研究有利于 AUX1 的结构和功能的进一步认识;2) 生长素输出蛋白 PIN6、PIN8 的功能研究依然缓慢,对其功能的进一步研究有助于生长素输出蛋白功能的全面分析和生长素运输整体模型的建立;3) 生长素极性运输的作用机制以及各个生长素运输载体之间如何相互协作还不清楚;4) 生长素极性运输载体的定位对生长素运输方向至关重要,载体定位机理和影响载体定位的因素更有待进一步研究;5) 基因家族 *PGPs* 其他成员的分离及功能鉴定,以及 *AUX1/LAX*、*PIN* 及 *PGP* 3 个基因家族之间是如何相互协调以完成生长素极性运输的调控依然不是很明确,这是生长素运输进一步研究的一个重要方向.

参考文献(References):

- [1] RAVEN J A. Transport of indoleacetic acid in plant cells in relation to pH and electrical potential gradients, and its significance for polar IAA transport[J]. *New Phytologist*, 1975, 75(2): 163-172.

- [2] DAVIE S, PETER J. Plant hormones and their role in plant growth and development[M]. Dordrecht/Boston/Lancaster: Martinus Nijhoff Publishers, 1987. 341-362.
- [3] OKADA K, UEDA J, KOMAKI M K, *et al.* Requirement of the auxin polar transport system in early stages of *Arabidopsis* floral bud formation[J]. *The Plant Cell*, 1991, 3(7): 677-684.
- [4] OVERVOORDE P, FUKAKI H, BEECKMAN T. Auxin control of root development[J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 2010, 2(6): a001537.
- [5] RUBERY P H, SHELDRAKE A R. Carrier-mediated auxin transport[J]. *Planta*, 1974, 118(2): 101-121.
- [6] FRIML J, PALME K. Polar auxin transport-old questions and new concepts[J]. *Plant Molecular Biology*, 2002, 49(3): 273-284.
- [7] FERARU E, VOSOLSOBE S, FERARU M I, *et al.* Evolution and structural diversification of PLS putative auxin carriers in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2012, (3): 227.
- [8] MUDAY G K, MURPHY A S. An emerging model of auxin transport regulation[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(2): 293-299.
- [9] VANNESTE S, FRIML J. Auxin: a trigger for change in plant development[J]. *Cell*, 2009, 136(6): 1005-1016.
- [10] TROMAS A, PERROT-RECHENMANN C. Recent progress in auxin biology[J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2010, 333(4): 297-306.
- [11] JONES A M. Auxin transport: down and out and up again[J]. *Science*, 1998, 282(5397): 2201-2202.
- [12] PETRASEK J, FRIML J. Auxin transport routes in plant development[J]. *Development*, 2009, 136(16): 2675-2688.
- [13] MORRIS D A, FRIML J, ZAZIMALOVA E. The Transport of Auxins. *Plant Hormones*[M]. Berlin: Springer Netherlands, 2010. 451-484.
- [14] CANDE W Z, RAY P M. Nature of cell-to-cell transfer of auxin in polar transport[J]. *Planta*, 1976, 129(1): 43-52.
- [15] SWARUP R, FRIML J, MARCHANT A, *et al.* Localization of the auxin permease AUX1 suggests two functionally distinct hormone transport pathways operate in the *Arabidopsis* root apex[J]. *Genes & Development*, 2001, 15(20): 2648.
- [16] PARRY G, MARCHANT A, MAY S, *et al.* Quick on the uptake: Characterization of a family of plant auxin influx carriers: Recent advances in auxin biology[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2001, 20(3): 217-225.
- [17] SWARUP K, BENKOV E, SWARUP R, *et al.* The auxin influx carrier LAX3 promotes lateral root emergence[J]. *Nature Cell Biology*, 2008, 10(8): 946-954.
- [18] MULLER A, GUAN C, GALWEILER L, *et al.* AtPIN2 defines a locus of *Arabidopsis* for root gravitropism control[J]. *The EMBO Journal*, 1998, 17(23): 6903-6911.
- [19] GRUNEWALD W, FRIML J. The march of the PINs: developmental plasticity by dynamic polar targeting in plant cells[J]. *The EMBO Journal*, 2010, 29(16): 2700-2714.
- [20] ZAZIMALOVA E, KRECEK P, SKUPA P, *et al.* Polar transport of the plant hormone auxin-the role of PIN-FORMED (PIN) proteins[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2007, 64(13): 1621-1637.
- [21] GALWEILER L, GUAN C, MULLER A, *et al.* Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue[J]. *Science*, 1998, 282(5397): 2226-2230.
- [22] OKADA K, UEDA J, KOMAKI M K, *et al.* Requirement of the auxin polar transport system in early stages of *Arabidopsis* floral bud formation[J]. *The Plant Cell*, 1991, 3(7): 677-684.
- [23] RAHMAN A, TAKAHASHI M, SHIBASAKI K, *et al.* Gravitropism of *Arabidopsis thaliana* roots requires the polarization of PIN2 toward the root tip in meristematic cortical cells[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22(6): 1762-1776.
- [24] VANNESTE S, FRIML J. Auxin: a trigger for change in plant development[J]. *Cell*, 2009, 136(6): 1005-1016.
- [25] KEUSKAMP D H, POLLMANN S, VOESENEK L A, *et al.* Auxin transport through PIN-FORMED 3 (PIN3) controls shade avoidance and fitness during competition[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, 107 (52): 22740-22744.
- [26] FRIML J, BENKOV A E, BLILOU I, *et al.* AtPIN4 mediates sink-driven auxin gradients and root patterning in *Arabidopsis*[J]. *Cell*, 2002, 108(5): 661-673.
- [27] JOZE F MRAVEC P S. Subcellular homeostasis of phytohormone auxin is mediated by the ER-localized PIN5 transporter[J]. *Nature*, 2009, 459(7250): 1136-1140.
- [28] FRIML J, VIETEN A, SAUER M, *et al.* Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of *Arabidopsis*[J]. *Nature*, 2003, 426(6963): 147-153.
- [29] GANGULY A, LEE S H, CHO M, *et al.* Differential auxin-transporting activities of PIN-FORMED proteins in *Arabidopsis* root hair cells[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(3): 1046-1061.
- [30] WILLIGE B C, ISONO E, RICHTER R, *et al.* Gibberellin regulates PIN-FORMED abundance and is required for auxin transport-dependent growth and development in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(6): 2184-2195.
- [31] 刘士平, 王璐, 王继荣, 等. 高等植物的 PIN 基因家族[J]. *植物生理学通讯* (LIU Shi-ping, WANG Lu, WANG Ji-rong, *et al.* PIN gene family in higher plants[J]. *Plant Physiology Communications*), 2009, (8): 833-841.
- [32] JAILLAIS Y, FOBIS-LOISY I, MIEGE C, *et al.* AtSNX1 defines an endosome for auxin-carrier trafficking in *Arabidopsis*[J]. *Nature*, 2006, 443(7107): 106-109.
- [33] SANTOS F, TEALE W, FLECK C, *et al.* Modelling polar auxin transport in developmental patterning[J]. *Plant Biology*, 2010, 12(S1): 3-14.
- [34] BLILOU I, XU J, WILDWATER M, *et al.* The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in *Arabidopsis* roots[J]. *Nature*, 2005, 433(7021): 39-44.
- [35] PEER W A, BLAKESLEE J J, YANG H, *et al.* Seven things we think we know about auxin transport[J]. *Molecular Plant*, 2011, 4(3): 487-504.
- [36] VERRIER P J, BIRD D, BURLA B, *et al.* Plant ABC proteins-a unified nomenclature and updated inventory[J]. *Trends in Plant Science*, 2008, 13(4): 151-159.
- [37] TITAPIWATANAKUN B, BLAKESLEE J J, BANDYOPADHYAY A, *et al.* ABCB19/PGP19 stabilises PIN1 in membrane microdomains in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2009, 57(1): 27-44.
- [38] TITAPIWATANAKUN B, MURPHY A S. Post-transcriptional regulation of auxin transport proteins: cellular trafficking, protein phosphorylation, protein maturation, ubiquitination, and membrane composition[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(4): 1093-1107.
- [39] KANG J, PARK J, CHOI H, *et al.* Plant ABC Transporters[J]. *The Arabidopsis book/American Society of Plant Biologists*, 2011, 9: e0153.
- [40] CHO M, LEE S H, CHO H T. P-Glycoprotein4 displays auxin efflux transporter-like action in *Arabidopsis* root hair cells and tobacco cells[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(12): 3930-3943.
- [41] VIETEN A, SAUER M, BREWER P B, *et al.* Molecular and cellular aspects of auxin-transport-mediated development[J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(4): 160-168.
- [42] HILLIS D M, DIXON M T. Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference[J]. *Quarterly Review of Biology*, 1991, 66(4): 411-453.
- [43] BARBEZ E, KUBES M, ROLCIK J, *et al.* A novel putative auxin carrier family regulates intracellular auxin homeostasis in plants[J]. *Nature*, 2012, 485(7396): 119-122.