

· 特邀综述 ·

生长素输出载体PIN家族研究进展

林雨晴¹, 齐艳华^{1, 2*}

¹浙江大学生命科学学院植物生物学研究所, 植物生理学与生物化学国家重点实验室, 杭州 310058

²内蒙古大学生命科学学院, 牧草与特色作物生物技术教育部重点实验室, 呼和浩特 010000

摘要 生长素极性运输调控植物的生长发育。生长素极性运输主要依赖3类转运蛋白: AUX/LAX、PIN和ABCB蛋白家族。生长素在细胞间流动的方向与PIN蛋白在细胞上的极性定位密切相关。PIN蛋白由1个中心亲水环和2个由中心亲水环隔开的疏水区组成。中心亲水环上含多个磷酸化位点, 其为一些蛋白激酶的靶点。PIN蛋白受多方面调控, 包括转录调控、转录后修饰以及胞内循环与降解, 以响应内源和外源信号。目前, 利用全基因组测序方法在禾谷类作物水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)和高粱(*Sorghum bicolor*)中分别鉴定出12、15和11个PIN基因, 但仅有少数PIN基因的功能被报道。该文从蛋白结构、活性调控和功能验证等方面综述了PIN蛋白在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和禾谷类作物中的研究进展, 以期探究PIN蛋白家族介导的生长素极性运输过程提供新的思路与线索。

关键词 PIN蛋白, 生长素极性运输, 拟南芥, 禾谷类作物

林雨晴, 齐艳华 (2021). 生长素输出载体PIN家族研究进展. 植物学报 56, 151–165.

生长素是最早被发现的植物激素, 参与植物生长发育的各个阶段(Enders and Strader, 2015)。生长素在植物组织和器官中建立的不对称分布是其行使功能的重要基础。例如, 调控根分生组织的活性、器官的形成和维管组织分化等, 是长期适应的结果(Sabatini et al., 1999; Benková et al., 2003; Mattsson et al., 2003)。生长素从合成部位(如幼叶和顶芽)运输到作用部位主要有2条途径: 一是在整个植株范围内, 以不固定方向被动运输的方式, 通过韧皮部完成长距离运输; 二是需要载体参与的细胞与细胞之间短距离极性运输, 包括从茎尖向根的单向运输和组织间的局部单向运输(Petrášek and Friml, 2009)。极性运输对建立和维持生长素的浓度梯度至关重要, 进而特异性调节植物的生长发育及其对外界环境变化的响应。

生长素的极性运输需要载体, 目前已证实有家族蛋白具有生长素转运功能(Rubery and Sheldrake, 1974; Bennett et al., 1996; Gälweiler et al., 1998; Sidler et al., 1998)。生长素在细胞间的运输主要依赖3种膜定位蛋白, 分别为生长素输入载体AUX/LAX

(AUXIN1/LIKE-AUX1)、生长素输出载体PIN (PIN-FORMED)以及ABCB/PGP (ATP-Binding Cassette subfamily B/P-glycoprotein)转运体(Péret et al., 2012; Geisler et al., 2017; Zhou and Luo, 2018)。此外, 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中, 硝酸盐转运体NRT1.1也具有转运生长素的能力, 低氮条件下其通过促进生长素的向基运输抑制侧根的生长(Krouk et al., 2010)。生长素在细胞内的运输则依赖定位于胞内的PILS (PIN-Like)蛋白家族、液泡生长素转运蛋白WAT1 (WALLS ARE THIN 1)以及具有短亲水环结构的部分PIN蛋白(Barbez et al., 2012; Ranocha et al., 2013)。

根据化学渗透偶联学说, 生长素输出载体在细胞膜上的不对称分布是生长素极性运输的关键(Friml, 2010; Peer et al., 2011)。已有研究表明, PIN蛋白在质膜上的极性定位关系到生长素的运输方向, 是生长素在植物体内不对称分布的重要原因(Benková et al., 2003; Wiśniewska, 2006; Vieten et al., 2007)。运用全基因组关联分析(genome wide association

收稿日期: 2020-12-03; 接受日期: 2021-01-18

基金项目: 国家自然科学基金地区项目(No.32060451)和浙江省自然科学基金重点项目(No.LZ19C020001)

* 通讯作者。E-mail: qyhjp@zju.edu.cn

study, GWAS)方法, 目前已在30多种植物中鉴定出不同数量的PIN基因(Zhou and Luo, 2018)。例如, 在咖啡(*Coffea arabica*)、玉米(*Zea mays*)以及高粱(*Sorghum bicolor*)中分别发现了17、15和11个PIN基因(Shen et al., 2010; Yue et al., 2015; Huang et al., 2020)。模式植物拟南芥中有8个PIN蛋白成员, 其生物学功能已有相关报道。然而对水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)和番茄(*Solanum lycopersicum*)等作物以及裸子植物中的PIN基因功能还知之甚少, 尚待进一步研究和探索(Křeček et al., 2009)。本文主要综述了PIN蛋白的分子结构、极性定位的分子调控机理及其在拟南芥和禾谷类作物中的研究进展。

1 PIN蛋白的发现和分子结构

PIN家族最早被发现的基因是PIN1。该突变体的特征是花序茎上几乎无叶和花等器官, 形状类似大头针, 因此命名为pin1 (*pin-formed1*)突变体(Goto et al., 1987)。研究发现, 在添加生长素极性运输抑制剂培养基上生长的野生型拟南芥会表现出与pin1突变体相似的表型, 且pin1突变体中生长素的极性运输降低, 因此推测PIN1参与花序发育中生长素的极性运输(Okada et al., 1991)。1998年, PIN1基因被克隆出来, 进一步研究表明, PIN1的蛋白结构类似于细菌和真核生物中的载体蛋白, 且极性定位于维管组织细胞的细胞膜基部, 与化学渗透假说推测的生长素输出载体相符(Gälweiler et al., 1998)。

EIR1基因的克隆早于PIN1, Luschnig等(1998)研究发现, 表达EIR1蛋白的酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)能将有毒的IAA类似物5-氟-吲哚运出细胞, 从而表现出对该化合物的抗性, 表明EIR1蛋白具有生长素输出功能。在此之前, 通过不同途径鉴定到的根向地性缺失突变体agr1和wavy6、根特异的乙烯不敏感突变体eir1的突变基因, 以及同年由其它3个实验室从根向地性缺失突变体中分离克隆的基因, 经序列分析表明为同一基因, 该基因与PIN1同源, 命名为PIN2 (Bell and Maher, 1990; Okada and Shimura, 1990; Roman et al., 1995; Chen et al., 1998; Müller et al., 1998; Utsuno et al., 1998)。不同角度的研究结果共同证实了PIN的生长素输出功能, 最直接的证据

是当在植物细胞(如烟草(*Nicotiana tabacum*) BY-2细胞和拟南芥悬浮细胞)和异源表达系统(如爪蟾(*Xenopus laevis*)卵母细胞和酵母)中表达PIN蛋白时, 其均能表现出外排生长素的能力(Petrásek et al., 2006; Yang and Murphy, 2009)。

膜定位的载体蛋白PIN, 其分子结构上具有一段明显的中心亲水环(hydrophilic loop, HL), 将2个疏水区(hydrophobic domains, HD)隔开, 每个疏水区均有3–5个跨膜结构域(图1)。根据亲水环的长度可将PIN分为2个亚家族, 即具有长亲水环的“长”PIN蛋白和具有短亲水环的“短”PIN蛋白, 它们在细胞水平也具有不同的定位和功能(Ganguly et al., 2014)。例如, 在拟南芥中, 具有长亲水环的PIN1–PIN4和PIN7蛋白极性定位在细胞膜上, 介导细胞间的生长素运输; 而具有短亲水环的PIN5和PIN8定位于内质网膜, 通过促进胞内生长素的运输来调控生长素的区室化和内稳态, 从而参与细胞生长素的响应; PIN6的亲水环较其它“长”PIN蛋白少了一段保守区域, 因此它能够通过磷酸化调节而定位在质膜和内质网膜(Křeček et al., 2009; Mravec et al., 2009; Ditengou et al., 2018)。PIN蛋白的亲水环上包含3个保守域(C1–C3)和2个可变域(V1–V2), 而疏水区上的保守位点远多于亲水环。按照亲水环的不同可将所有植物的“长”PIN蛋白分为7组, 同组内的PIN蛋白亲水环具有显著的同源性(Křeček et al., 2009)。Bennett等(2014)对PIN蛋白的分子结构进一步研究后提出, 根据中心亲水环上是否具有4个高度保守区域(HC1–HC4)其可分为“典型”和“非典型”PIN蛋白。目前发现的“典型”PIN蛋白均是具有4个保守区域的“长”PIN蛋白, 但也不排除有“短典型”PIN蛋白存在的可能, 其余则为“非典型”PIN蛋白。这些高度分化的少数“非典型”分支的存在说明, PIN在植物的进化过程中经历了亚功能化和新功能化, 并对其蛋白质结构进行了实质性修饰。

在长亲水环上还含有多个保守的磷酸化位点, 它们是调节PIN转运和亚细胞极性的某些激酶的靶点(图1)。对拟南芥的研究表明, 在3个高度保守的TPRXS基序中, 丝氨酸残基S1–S3 (S231、S252和S290)是PIDs (PINOID)激酶和D6蛋白激酶(D6PKs)的靶点, 与S1–S3相邻的3个苏氨酸残基(T227、T248

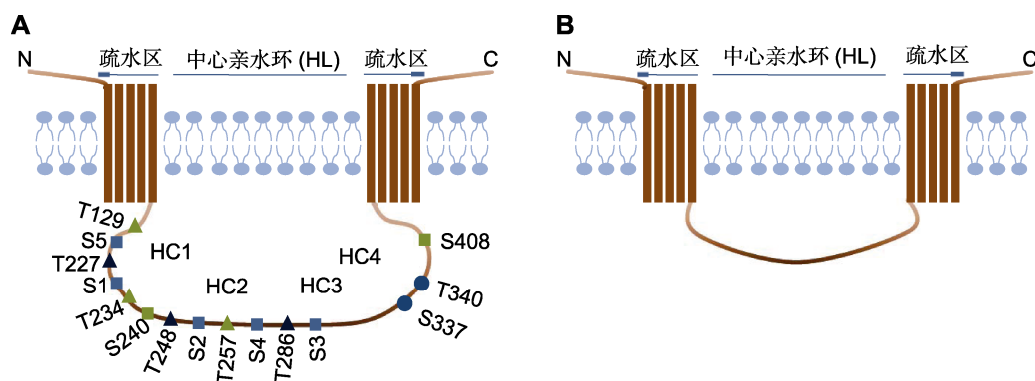


图1 PIN蛋白结构模型

(A) 以拟南芥PIN1为代表的长亲水环PIN蛋白结构模型及亲水环上的磷酸化位点; (B) 短亲水环PIN蛋白结构模型。

Figure 1 Structural model of PIN proteins

(A) Structural model of PIN protein with a long hydrophilic loop (HL) and the phosphorylation sites on the HL (with AtPIN1 as an example); (B) Structural model of PIN protein with a short HL.

和T286)是促分裂素原活化激酶(mitogen activated protein kinases, MAPK)的靶点(Huang et al., 2010; Zourelidou et al., 2014; Dory et al., 2018)。此外, 在长亲水环上不保守的丝氨酸残基S337和苏氨酸残基T340也被证明参与PIN的磷酸化调控。MAPK能通过磷酸化S337来调节拟南芥初生茎中生长素的极性运输, 但靶向T340位点的激酶目前未知(Ganguly et al., 2012; Jia et al., 2016)。

2 PIN的极性定位调控机制

PIN蛋白发挥生物学作用必须经历转录翻译后修饰。对PIN蛋白分子上磷酸化位点的磷酸化是调控PIN蛋白极性定位和活性的重要机制之一。此外, PIN的极性定位还由去磷酸化、极性定位的维持锚定和胞内循环等共同调控, 从而快速响应内源信号, 准确完成生长素的运输、PIN的再循环和周转等过程(潘建伟等, 2018)。

2.1 PIN的磷酸化/去磷酸化

参与PIN磷酸化过程的激酶家族主要有AGC、MAPK蛋白和钙调蛋白激酶(Ca^{2+} /calmodulin-dependent protein kinases, CDPK) 3类。拟南芥基因组编码的39个AGC激酶隶属AGCVI、AGCVII、AGCVIII、PDK1及其它AGC激酶5个亚族, AGCVIII亚族的23个激酶进一步细分为AGC1、AGC2、AGC3和AGC4四类, PIDs属于AGCVIII激酶的AGC3类, D6PKs属于

AGC1类(Bögre et al., 2003; Galván-Ampudia and Offringa, 2007)。PIDs通过磷酸化S1–S3位点调节PIN的极性定位, 过表达PID促进PIN蛋白从细胞基部定位到顶部, 导致一定范围内的生长素不具有浓度梯度; *pid*突变体茎分生组织分化过程必需的PIN基部到顶部的极性转换受阻, 导致器官发育缺陷(Friml et al., 2004)。有研究表明, 磷脂酸(phosphatidic acid, PA)能增强PID介导的PIN2磷酸化, 从而激活生长素外排, 促进盐胁迫下拟南芥的根系生长, 说明AGCVIII激酶可从多方面调控PIN的功能(Wang et al., 2019)。D6PKs在大部分细胞中与PIN蛋白共定位于细胞基部, 其磷酸化位点除了S1–S3外, 还包括丝氨酸残基S4和S5(S271和S215), 这2个位点在PIN3、PIN4和PIN7中保守, 但在PIN1和PIN2中不完全保守。*d6pk*功能缺失突变体中PIN蛋白的磷酸化和生长素运输速率均降低, 然而与PIDs不同的是, 过表达D6PK并不改变细胞中PIN的极性。PAX是一种D6PKL (D6PK-LIKE)蛋白激酶, 通过磷酸化S1位点激活PIN蛋白活性, 促进生长素流出。在初生韧皮部中, PAX与BRX因子互作调节生长素的含量, 从而在时间上精确控制原生韧皮分子(proto-phloem sieve elements, PPSE)的分化(Marhava et al., 2018)。D6PKs与PIDs共享PIN上的磷酸化靶点, 但它们对这些靶点有不同的选择偏好, 因此其在调控PIN极性上的作用不同(Zourelidou et al., 2014; Barbosa et al., 2018)。其它AGCVIII激酶也被证明能够在体内或体外通过磷酸化PIN蛋白参与植物生长的调控, 但具体机

理尚不清楚(Galván-Ampudia and Offringa, 2007; Haga et al., 2018)。

拟南芥基因组共编码20个MAPK和10个MAPK激酶(MKKs), MKK-MAPK信号级联参与多种植物发育进程的调控。MKK7-MAPK3/6级联通过磷酸化S337位点使PIN在下胚轴和茎中去极化, 从而影响茎中生长素的极性运输(Jia et al., 2016)。MAPK4和MAPK6能够磷酸化T227、T248和T286, 这3个位点与S1-S3相邻, 说明AGCVIII和MAPK蛋白激酶很可能通过磷酸化PIN蛋白上的丝氨酸和苏氨酸位点介导PIN的极性(Dory et al., 2018)。

CPKs/CDPKs作为Ca²⁺的感受器参与Ca²⁺的信号转导。CRK (CDPK-related kinase)是一类丝/苏氨酸蛋白激酶, 是Ca²⁺信号转导的主要调控因子。拟南芥有8个CRK成员, 大部分与植物激素的合成和应答过程有关(Xu and Huang, 2017)。体外实验表明, 马铃薯(*S. tuberosum*)的StCDPK1受miR390转录后调控, 能够磷酸化StPIN4且在维管组织中表现出与StPIN2和StPIN4相似的表达模式, 说明CDPK可能通过介导磷酸化StPIN来调节生长素的转运(Santin et al., 2017)。拟南芥AtCRK5在体外能直接磷酸化AtPIN2, 而*crk5*突变体的重力响应延迟表型可能是体内PIN2磷酸化受损, 导致生长素水平降低的结果, 但该激酶具体的靶点未知(Rigó et al., 2013)。Li等(2019a)研究表明, 对茎尖分生组织的机械性刺激会引起胞内Ca²⁺浓度的瞬时变化, 从而引发PIN1极性变化, 该过程与CDPK介导的PIN磷酸化是否有关尚待进一步探索。

此外, Hajný等(2020)研究发现了PIN1亲水环上的另外5个磷酸化位点(T129、T234、S240、T257和S408), 这些位点不能被PID、D6PK和MAPK等激酶共用, 并且这5个氨基酸残基能被生长素受体激酶CAMEL (canalization-related auxin-regulated Malectin-type RLK)磷酸化, 以调控PIN在细胞膜上的极性(图1)。CAMEL和CANAR (canalization-related receptor-like kinase)复合体与PIN互作, 通过调节PIN的胞内运输参与生长素介导的维管束发生, 宏观上表现为*camel*和*canar*突变体损伤后叶脉与叶片维管结构再生缺陷。

PIN的磷酸化过程可逆。由PP2AA (PP2AA1-PP2AA3)、SAL (SAPS domain-like)和FYPP1/3

(phytochrome-associated serine/threonine protein phosphatase 1/3)形成的PP2As (protein phosphatase 2A类似物)全酶复合物调控PIN的去磷酸化。因此, 各蛋白激酶协同其它参与蛋白(如Pin1-AT), 通过磷酸化/去磷酸化机制使PIN在细胞上具有动态的极性定位(Dai et al., 2012; Xi et al., 2016) (图2)。

2.2 PIN极性的维持

质膜上PIN蛋白呈不均匀分布, 横向扩散受到限制而相对集中在一些点上, 与鞘脂和固醇形成直径为100–200 nm的簇状聚合物(cluster), 即PIN一旦富集到质膜的某个区域便无法移动。因此, 簇化实际上维持着PIN蛋白的极性定位。固醇结合剂(filipin)会削弱PIN的簇化结构, 另外一些专一定位于质膜顶部或者基部的磷脂酰肌醇也影响PIN和PIDs的质膜定位(Kleine-Vehn et al., 2011; Tejos et al., 2014)。

植物的细胞壁能通过郝式丝(Hechtian strands)与质膜相连, 从而抑制质膜上蛋白的横向扩散; 通过化学或遗传学手段抑制细胞壁形成可使PIN1的极性快速消失; 质壁分离可加快PIN2在质膜上的横向扩散(Feraru et al., 2011; Martinière et al., 2012)。上述结果表明, 细胞壁参与PIN蛋白极性定位的维持, 然而具体分子机制有待进一步探索。

2.3 PIN蛋白的胞内循环

当外界环境发生改变或内源传来发育信号时, PIN需要快速改变定位以响应这些信号。簇化作用将已定位在细胞膜上的PIN固定, 质膜的流动性只能略微改变部分离散分布PIN蛋白的极性, PIN极性定位的调整主要依赖更高效的胞内运输(邹纯雪和门淑珍, 2013) (图2)。蛋白在粗面内质网合成后通过囊泡运输, 经高尔基体到达细胞膜, 先通过胞吞作用进入内吞小泡, 再通过循环小泡回到膜上或者进入液泡被降解。PIN蛋白首次到达质膜是随机分布的, 将错误定位的PIN蛋白内吞和再循环是PIN极性定位调控的重要机制(Kleine-Vehn et al., 2011)。

网格蛋白介导的内吞作用(clathrin-mediated endocytosis, CME)将PIN从质膜上转移至胞内, 该过程还需要AP-2 (adaptor protein-2)和一些辅助蛋白

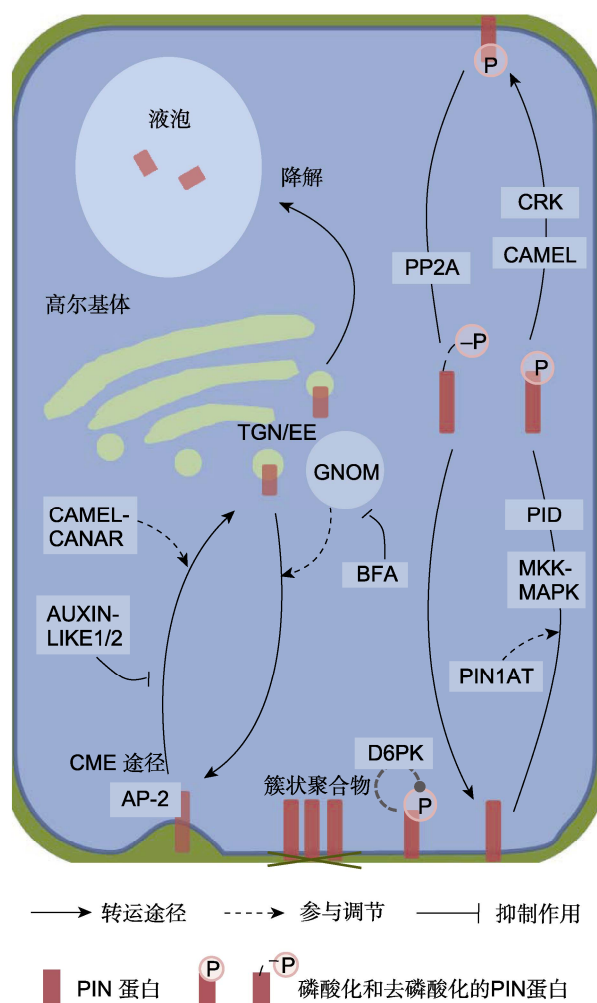


图2 PIN蛋白极性定位和胞内转运的调控

TGN/EE: 反面高尔基管网状结构/初级内体; GNOM: ADP核糖基化因子的鸟苷酸交换因子; CME: 网格蛋白介导的内吞作用; CRK: 钙依赖性蛋白激酶相关激酶; CAMEL: 生长素调控的管道化相关Malectin型类受体激酶; PP2A: 蛋白磷酸酶2A; BFA: 布雷菲尔德菌素A; PIDs: 丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶; MKK-MAPK: 促分裂素原活化蛋白激酶-促分裂素原活化蛋白激酶信号级联; CANAR: 管道化相关类受体激酶; AP-2: 接头蛋白2

Figure 2 Regulation of PIN polarity and subcellular trafficking

TGN/EE: *Trans* Golgi network/early endosome; GNOM: ADP-ribosylation factor guanine-nucleotide exchange factors; CME: Clathrin-mediated endocytosis; CRK: CDPK-related kinase; CAMEL: Canalization-related auxin-regulated Malectin-type RLK; PP2A: Protein phosphatase 2A; BFA: Brefeldin A; PIDs: PINOID; MKK/MAPK: MAPK kinase/mitogen activated protein kinases; CANAR: Canalization-related receptor-like kinase; AP-2: Adaptor protein-2

(AP180和epsin等)的协助(Kitakura et al., 2011)。AP-2先与质膜上的目的蛋白结合, 然后改变构象, 将网格蛋白吸引到目的蛋白所在区域, 进而发生内吞作用。CME途径的调控机制非常复杂, 有研究表明拟南芥中AUXIN-LIKE 1和AUXIN-LIKE 2可作为CME途径的调节因子抑制AP-2招募网格蛋白, 使其过表达株系幼苗的发育停滞(Adamowski et al., 2018)。此外, PIN蛋白上与AP-2对接的氨基酸基序发生突变等因素也会影响内吞的发生(Sancho-Andrés et al., 2016)。

内吞小泡的囊泡运输受ARF小G蛋白的GDP/GTP交换因子GNOM (ADP-ribosylation factor guanine-nucleotide exchange factors)调节, 其将PIN从胞内再循环到质膜上。GNOM蛋白主要定位于TGN/EE (*trans* Golgi network/early endosome), *gnom*突变体中PIN蛋白的运输受到影响, 侧根原基中的PIN1在质膜上的位置发生改变, 导致幼苗根和顶部结构明显缺陷(Geldner et al., 2004)。PIN蛋白磷酸化后极性定位改变, 也是由于对GNOM介导的向细胞基部再循环的亲合力下降, 对向顶运输的亲合力升高所致(Li et al., 2011)。囊泡运输抑制剂BFA (Brefeldin A)处理下, 内质网-高尔基体/内体-质膜的运输被抑制, 基于此, Geldner等(2003)阐明了PIN1具有胞内循环。BFA处理使PIN被限制在细胞内的囊泡聚集体(BFA compartment)中, 抗氧化剂BHT (butylated hydroxytoluene)抑制PIN1从BFA小体中的胞吐释放, 这一发现为PIN胞内转运的药理分析提供了新策略(Paponov et al., 2020)。

植物固醇、生长素和其它植物激素等也参与PIN的胞内循环调控, 其中有些植物激素通过反馈调节影响PIN的循环运输。生长素处理可在短时间内维持PIN定位在膜上, 依赖TIR1介导的信号途径抑制PIN进入内吞小泡; 长时间处理则会导致PIN蛋白降解(Pan et al., 2009)。植物固醇合成途径的关键基因*CPI1*突变后, 突变体中的胞吞作用被抑制, 使PIN2的极性定位改变(Men et al., 2008)。低浓度茉莉酸甲酯(MeJA)处理抑制PIN2的内吞也依赖TIR1信号途径; 细胞分裂素则促进PIN1从质膜到液泡的降解; 独脚金内酯(SLs)干扰生长素对PIN极性的反馈调节过程(包括对CME途径的干扰), 从而影响维管组织的形成和再生(Sun et al., 2011; Marhavý et al., 2011;

Zhang et al., 2020)。

3 拟南芥中PIN家族研究进展

相较于其它植物, PIN家族在模式植物拟南芥中的研究最为透彻, 前述有关PIN分子结构和极性调控等的研究结果大部分以拟南芥为实验材料。拟南芥基因组编码的8个PIN蛋白中, PIN1–PIN4和PIN7属于“典型”PIN蛋白; PIN5、PIN6和PIN8属于“非典型”类PIN蛋白。“典型”PIN蛋白在植物组织中的分布有明显重叠, 在功能上存在一定的冗余, 以保证生长素极性运输的稳定(Vieten et al., 2005)。

3.1 拟南芥PIN家族的生物学功能

拟南芥PIN家族在植物整个生长发育和形态建成中发挥重要作用已有大量报道, 但对PIN1的报道最多。PIN1在整个维管组织和发育的器官中均有表达, 且是唯一能在茎尖生长点检测到的PIN家族成员。Gälweiler等(1998)和Blilou等(2005)研究发现, PIN1在根中柱表达, 将地上部合成的生长素输送至根尖, 并参与茎尖分生组织环流、器官分化、叶和花芽的形成、茎的重力响应和维管发育。PIN2主要在根尖伸长区的皮层和胚胎发生过程中表达, 参与根中生长素的向基运输和调节根的向重力性(Chen et al., 1998)。PIN3主要在根冠和维管组织中表达, 调节根尖生长素的再分配, 参与侧根的早期形成、根尖钩的形成和维持, 以及调控向重力性和向光性, 参与植物的向光生长和荫蔽反应(Keuskamp et al., 2010; Chen et al., 2015)。与PIN3类似, PIN4也在植物的向光反应和根尖钩发育中起作用, PIN4在成熟或发育中的根分生组织表达, 定位于根尖静止中心(quiescent center, QC)区域, 参与生长素的向QC运输(Friml et al., 2002)。PIN5定位于内质网, 主要在下胚轴伸长部位、子叶维管组织和保卫细胞中表达, 在植物发育后期表达较弱, 它通过调控细胞内生长素的动态平衡, 参与一系列发育过程(包括侧根的发生、子叶扩张、下胚轴和根的生长等)(Mravec et al., 2009)。PIN6定位于质膜和内质网膜, 在生长素信号介导的发育过程(如侧根和不定根的发生、根毛生长和根尖优势)中起作用。组织定位结果显示, PIN6在侧根发生原基的边缘和根茎结合处表达(Ditengou et al., 2018)。PIN7在根尖中

的定位与PIN3有部分重叠, 且也参与根的重力响应过程(Rosquete et al., 2018)。PIN8定位于内质网, 在花药中特异性表达, 控制花粉、雄配子体和孢子体的发育。Ding等(2012)和Lee等(2020)研究表明, 在侧根发生后期可检测到PIN8在根尖分生组织基部和伸长/成熟区的韧皮部中呈点状表达, 表明其也参与侧根的发生, 但与质膜定位的PIN引导胞间生长素回流的机制不同, PIN8很可能通过调节细胞内生长素的转运来影响侧根的发育过程。虽然PIN家族成员均有各自功能, 但它们在植物生理过程中相互协调、分工合作来调节生长素的分布与流向(Leyser, 2006; Křeček et al., 2009)。

3.2 拟南芥PIN基因的表达调控

PIN的活性和分布受多重水平的调控, 包括PIN基因的转录水平、转录和翻译后修饰水平以及PIN蛋白的亚细胞转运与降解等, 是一个精细且复杂的过程。前文提及的调控PIN极性定位的磷酸化/去磷酸化与胞内循环等均属于转录翻译后调控水平(Löfke et al., 2013)。

在转录水平上, 有些上游转录因子作用于PIN基因的启动子区, 调节其表达以响应生长素内源以及外源信号变化。在生长素响应因子ARF (AUXIN RESPONSE FACTOR)家族中, ARF7与受其调控的FLP转录因子共同形成前馈基序以调控PIN3的转录, 介导侧根形成的早期阶段(Chen et al., 2015); 细胞分裂素响应因子CRF2和CRF6作用于PIN1和PIN7启动子上的PIN特异性细胞分裂素响应元件(PCRE), 激活PIN1和PIN7的表达, 并且CRF2受ARF5的调控, 该研究表明生长素的极性运输受生长素和细胞分裂素的交叉信号调控(Šimášková et al., 2015)。参与脂肪酸生物合成的AP2转录因子WRI1 (WRINK-LED1)直接靶向PIN4和PIN5的启动子, 并导致wri1-1突变体中某些PIN基因(如PIN1、PIN3和PIN5-6)的表达水平降低, 为阐明脂肪酸和PIN蛋白的关系提供了思路(Kong et al., 2017)。此外, 近期研究发现, NAC转录因子AtNAC2 (ANAC092)与ARF8和PIN4的启动子结合, 通过生长素途径负调控拟南芥根的生长(Xi et al., 2019)。此外, IBR5也影响PIN的转录活性, 表现为ibr5-3突变体中, PIN1在表皮细胞质膜和叶脉周边细胞中的分布受到影响, 叶片锯齿形成受阻(Kong et

al., 2019)。MAKR2 (MEMBRANE ASSOCIATED KINASE REGULATOR2)作为跨膜激酶TMK1 (TRANSMEMBRANE KINASE1)的负调控因子, 影响PIN2在根两侧的动态分布, 进而参与根的向重力性调控(Marquès-Bueno et al., 2021)。表观遗传方面, SWI/SNF的染色质重塑ATP酶BRM (BRAHMA)直接靶向根部“长”PIN蛋白(PIN1–PIN4和PIN7)的染色质, 功能丧失突变体 brm 表现为根干细胞生态位维持缺陷, 根生长发育不良, 干细胞中一些PIN基因的局部表达量降低, 从而影响生长素的分布(Yang et al., 2015)。生长素转运蛋白ABCB家族与PIN蛋白的互作也会调控其表达活性。有研究表明, ABCB1、ABCB19可与PIN1、PIN2互作, 共表达PIN1-ABCB1和PIN1-ABCB19的植株生长素输出速率升高(Blakeslee et al., 2007; 贺祯媚等, 2019)。

PIN基因的表达还受多种植物激素的影响(包括生长素自身的诱导)。除了PIN5的表达受生长素负调节外, 其余PIN的表达均由生长素通过Aux/IAA信号转导途径正反馈调控(Mravec et al., 2009)。乙烯合成前体ACC处理可使PIN1、PIN2和PIN4的表达上调; 细胞分裂素则通过抑制PIN1–PIN3的表达调节根分生区活性; 外施油菜素内酯(BL)可提高PIN1和PIN2的转录水平, BL合成突变体中PIN1和PIN2的转录水平下降; 茉莉酸(JA)处理可使PIN7的表达水平下调, 并由此控制生长素的极性运输, 调节根中木质部的发育(Li et al., 2005; Ruzicka et al., 2007, 2009; Jang et al., 2019)。上述结果表明, 各植物激素信号对植物生长发育的调控之间存在很重要的调控网络, 但这些网络互作的具体机理尚需进一步探索。

表1 水稻PIN基因的生物学功能
Table 1 Biofunctions of PIN genes in rice

基因名称	功能	参考文献
OsPIN1	调控不定根发育、分蘖及地下部和地上部的比例; Os-PIN1a和OsPIN1b参与根和茎的发育; OsPIN1c和OsPIN1d参与穗的形成; OsPIN1a也在根的负趋光性调控中起作用	Xu et al., 2005, 2014; Li et al., 2019b
OsPIN2	介导生长素从地上部向根茎结合部的转运; 调控分蘖、分蘖角度和株高	Chen et al., 2012
OsPIN5b	定位于内质网上参与胞内生长素转运, 调控株型和产量	Lu et al., 2015; Zeng et al., 2020
OsPIN9	调控分蘖数	Hou et al., 2021
OsPIN10a/OsPIN3t/OsPIN3a	参与抗旱响应过程	Zhang et al., 2012

4 禾谷类作物中PIN家族研究进展

单子叶植物中的禾谷类作物(包括水稻、小麦、玉米和高粱等)是人类最重要的粮食作物。虽然禾谷类作物中PIN蛋白的结构与拟南芥具有相似性, 但其在形态和生长习性方面有很大差别(Wang et al., 2009)。因此, 单/双子叶植物中PIN介导的生长素极性运输调节植株发育可能具有不同的调控机制。阐明这些机理及深入研究禾谷类作物中的PIN家族, 对分子设计育种和粮食增产均具有重要意义。

4.1 水稻PIN家族研究进展

现已在单子叶模式植物水稻中克隆了12个PIN基因, 包括4个PIN1 (PIN1a–d)、PIN2、3个PIN5 (PIN5a–c)、PIN8、PIN9和2个PIN10 (PIN10a–b)。其中, PIN9和PIN10为单子叶植物所特有, 而拟南芥的AtPIN3、AtPIN4、AtPIN6和AtPIN7在水稻基因组中未发现同源基因。目前已明确水稻PIN家族的系统发育、基因结构和组织定位, 但仅有部分基因的表达调控和功能研究报道(Wang et al., 2009) (表1)。

OsPIN1与AtPIN1类似, 主要在维管组织和不定根原基中表达, 对水稻不定根发育、分蘖、地下部和地上部的比例具有重要调控作用, 下调OsPIN1的表达明显抑制水稻的分蘖数和不定根发生(Xu et al., 2005)。对OsPIN1的4个基因研究发现, OsPIN1a–d在根中的表达量相对高于其它组织, 它们的单突变体较野生型不具有明显表型, 而pin1a/pin1b双突变体表现出地上部和初生根变短、根毛变长, 以及重力性缺失表型, pin1c/pin1d双突变植株则表现出类似拟南

芥 *pin1* 突变体的针状花序表型, 说明 *OsPIN1a* 和 *OsPIN1b* 主要参与水稻根和茎的发育, 而 *OsPIN1c* 和 *OsPIN1d* 参与穗的形成, 并且它们之间存在功能冗余(Li et al., 2019b)。也有研究表明, *OsPIN1a* 在水稻根的负趋光性调控中起作用(Xu et al., 2014)。*OsPIN2* 主要在根中分布, 极性分布于根尖的表皮和皮层区, 过表达 *OsPIN2* 可增强生长素从地上部向根茎结合部的转运, 从而促进水稻分蘖, 并使分蘖角度增大、株高降低(Chen et al., 2012)。*OsPIN5b* 在多种组织中均有表达, 亚细胞定位于内质网, 参与生长素的胞内转运和平衡, 其过表达株系的分蘖数、株高、穗长和产量均降低, 而 *ospin5b* 突变体的穗长变长, 说明 *OsPIN5b* 通过生长素信号调控水稻的株型和产量(Lu et al., 2015; Zeng et al., 2020)。*OsPIN9* 主要在分蘖芽及其维管组织中表达, 其亲水环长度介于“长”PIN蛋白与“短”PIN蛋白之间。*ospin9* 突变体的分蘖数减少, 过表达株系的表型则相反。大田试验结果显示, 低氮条件下 *OsPIN9* 过表达株系的分蘖数和产量均高于高氮条件(Hou et al., 2021)。*OsPIN10a* (*OsPIN3t/OsPIN3a*) 主要在维管组织中表达, 亚细胞定位于质膜, 其过表达株系的抗旱能力增强, 说明 *OsPIN10a* 所介导的生长素极性运输与植株抗旱响应有关(Miyashita et al., 2010; Zhang et al., 2012)。*OsPIN8* 基因的功能尚未见报道, 系统发育分析表明其与拟南芥的 *AtPIN8* 相近, 蛋白结构上缺少中心亲水环, 推测与拟南芥的 *PIN8* 一样定位于内质网, 介导生长素的胞内运输, 但尚需实验验证。对比水稻和拟南芥 *PIN* 家族的生物学功能, 发现 *PIN* 在水稻地上部株型的相关性状(如分蘖数、分蘖角和株高)调控中发挥重要作用, 并且影响作物的产量性状, 继续推进水稻等禾谷类作物中 *PIN* 蛋白的研究具有重要意义。

水稻 *PIN* 基因的表达受多种途径调控, 尽管目前已有一些研究报道, 但大部分并未阐明具体调控机制。Sun等(2018)研究发现, 低磷、低氮和GR24 (类似于SLs)等处理下, *OsPIN1b* 的表达明显下调。进一步研究发现, *OsPIN1b* 作为NO和SLs的下游介质, 在低磷和低氮条件下通过调节生长素的运输来激活水稻根尖分生区的活性。此外, 铵态氮(NH_4^+)在RNA和蛋白水平上诱导 *OsPIN9* 的表达来影响分蘖数量, 说明水稻分蘖以及根尖生长受生长素运输和氮磷等营养元素供应的协同调控(Hou et al., 2021)。*osiaa11*

突变体的侧根原基发育受阻, 且 *OsPIN1b* 和 *OsPIN10a* 的表达下调, 暗示 *OsIAA11* 可能通过调节生长素运输载体的表达来影响植株的发育(Zhu et al., 2012)。

在水稻 *PIN* 蛋白的极性定位和胞内循环调控方面, Lin等(2020)研究发现, 磷脂酸(PA)与内质体调节蛋白SNX1结合, 促进SNX1在质膜上积累, 进而抑制 *OsPIN2* 的内吞作用和液泡降解, 最终促进低磷条件下水稻根毛的发育。生长素响应因子 *OsARF23* 和 *OsARF24* 作为肌动蛋白结合蛋白RMD (rice morphology determinant)的上游转录因子调控其表达, 而RMD通过影响囊泡运输, 控制 *OsPIN1b* 和 *OsPIN2* 在细胞膜上的极性定位, 以确保生长素信号转导的稳定运行(Li et al., 2014)。此外, *OsGNOM1* 功能丧失导致水稻侧根数量减少, 生长素极性运输受阻, 其突变体中 *OsPIN2* 的表达下调, *OsPIN5b* 和 *OsPIN9* 表达上调, 说明 *OsGNOM1* 通过 *PIN* 家族介导的生长素运输来调控侧根的形成, 但是该过程是否与拟南芥中 *GNOM* 的作用机理一致尚待深入研究(Liu et al., 2009)。Wu等(2020)研究发现, *OsPID* 可能与 *OsPIN1a* 和 *OsPIN1b* 相互作用, 通过生长素运输途径控制花器官发育, 为探究水稻 *PIN* 蛋白极性定位的磷酸化调控指明了方向。

4.2 玉米和高粱中PIN家族研究进展

目前, 玉米中发现有15个 *PIN* 家族成员, 其可分为3个亚族。第I亚族为: *ZmPin1* (*ZmPIN1a-d*)、*ZmPIN8* 和 *ZmPIN10* (*ZmPIN10a-b*); 第II亚族为 *ZmPIN5* (*ZmPIN 5a-d*); 第III亚族为: *ZmPIN9*、*ZmPIN13*、*ZmPIN14* 和 *ZmPIN15*。大部分 *ZmPIN* 基因与水稻 *PIN* 家族基因同源, 而 *ZmPIN13* 和 *ZmPIN15* 的分支为玉米所特有(Yue et al., 2015)。*ZmPIN* 优先在根地上部表达, *ZmPIN1d* 在雄蕊、穗和成株的第5节中特异表达, *ZmPIN9* 在根内皮层和中柱鞘特异表达, 系统发育分析和 *ZmPIN* 基因家族表达模式表明, 玉米某些 *PIN* 蛋白的亚功能化可能与单子叶植物的特定器官、组织分化和发育有关(Forestan et al., 2012)。尽管全基因组测序使我们对玉米 *PIN* 家族有了宏观的了解, 但还缺乏对单个基因的生物学功能以及表达调控等的认识。已有研究表明, *ZmPIN1a* 和 *ZmPIN1b* 可能在玉米分生组织中起基础性作用, *ZmPIN1* 以极性和非极性两

种方式定位于某些组织的细胞质膜,或聚集在胚乳的一种特殊组织细胞的内膜上,是玉米胚胎发生、胚乳发育以及生殖发育过程中细胞和组织分化所必需的蛋白(Carraro et al., 2006; Forestan and Varotto, 2012)。

高粱中共发现11个PIN蛋白,命名为SbPIN1–SbPIN11。按亲水环的长度将其分为2个亚家族(即“长”PIN蛋白和“短”PIN蛋白)。“长”PIN蛋白包括SbPIN2、SbPIN4、SbPIN6、SbPIN7和SbPIN9–SbPIN11,“短”PIN蛋白包括SbPIN1、SbPIN3、SbPIN5和SbPIN8。大部分SbPIN在所有组织中均有表达,且SbPIN3和SbPIN9在花中的表达量高于其它组织(Shen et al., 2010)。对SbPIN蛋白的亚细胞定位预测结果显示, SbPIN2、5、6、7、8、10很可能定位在质膜上,而SbPIN1、3、4、9、11更可能定位于液泡膜上(Wang et al., 2011)。目前,尚无关于玉米和高粱PIN家族介导生长素运输调控植株发育的报道。但Shen等(2010)和Yue等(2015)研究发现,大部分ZmPIN和SbPIN受IAA诱导,且响应盐和干旱等非生物胁迫。

5 总结与展望

生长素极性运输的3大载体蛋白中, PIN家族研究得最为深入。PIN的蛋白结构、表达模式以及在植物生长发育中行使的功能在模式植物拟南芥中已被揭示。PIN蛋白受多重水平的调控,包括转录调控和转录后的极性定位、胞内循环和降解过程的调节,对这些分子调控机制已有一些报道,但仍有许多关键问题尚未解决。例如,还有哪些潜在的激酶和极性调节因子参与磷酸化对PIN极性定位的建立?胞吞过程对PIN蛋白的选择及起始的信号转导机制是什么?定位于内质网上的PIN在胞内生长素的转运与稳态调节中行使怎样的功能? PIN蛋白有怎样的晶体结构?这些均是揭示PIN蛋白如何介导生长素极性运输的关键问题。尽管利用生物信息学手段已在越来越多的植物中鉴定出不同数量的PIN蛋白,并对它们的基因结构和组织定位有了宏观的认识。但总体来说,现在关于PIN蛋白的研究成果还主要集中在双子叶植物拟南芥,单子叶植物只有少许PIN基因的功能被阐明。单子叶禾本科植物中有很多非常重要的粮食作物,它们在组织

结构(如不定根、分蘖和维管束的结构)、器官构成和生长环境等多方面与双子叶植物完全不同。研究发现,玉米和水稻茎尖分生组织中的PIN蛋白均倾向于在最外层细胞表达,介导生长素从顶端流向发生分枝的基部,因此可以推测单子叶植物的PIN基因在分枝发生过程中起一定作用,这与PIN在拟南芥中行使的功能存在差异(Miyashita et al., 2010)。此外,单子叶植物中存在与拟南芥非同源的PIN蛋白,表明单子叶植物中可能存在某些独有的PIN基因功能和调控模式,尚待后续实验验证。Li等(2019b)对水稻OsPIN1四个基因研究的结果表明, PIN蛋白之间存在功能冗余,这也使PIN蛋白功能验证难度增大(Li et al., 2019b)。目前,CRISPR-Cas9基因敲除技术已广泛应用于多种植物的研究中,一定程度上推动了PIN基因功能的解析,相信在不久的将来有关PIN蛋白运输生长素的调控机理会越来越清晰。

参考文献

- 贺祯媚, 李东明, 齐艳华 (2019). 植物ABCB亚家族生物学功能研究进展. 植物学报 **54**, 688–698.
- 潘建伟, 张晨燕, 周戟材 (2018). 生长素极性输出载体PIN的研究进展. 浙江师范大学学报(自然科学版) **41**, 436–443.
- 邹纯雪, 门淑珍 (2013). 生长素的外输载体PIN蛋白家族研究进展. 中国细胞生物学学报 **35**, 574–582.
- Adamowski M, Narasimhan M, Kania U, Glanc M, De Jaeger G, Friml J (2018). A functional study of AUX-ILIN-LIKE1 and 2, two putative clathrin uncoating factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **30**, 700–716.
- Barbez E, Kubeš M, Rolčík J, Béziat C, Pěňčík A, Wang BJ, Rosquete MR, Zhu JS, Dobrev PI, Lee Y, Zažímalová E, Petrášek J, Geisler M, Friml J, Kleine-Vehn J (2012). A novel putative auxin carrier family regulates intracellular auxin homeostasis in plants. *Nature* **485**, 119–122.
- Barbosa ICR, Hammes UZ, Schwechheimer C (2018). Activation and polarity control of PIN-FORMED auxin transporters by phosphorylation. *Trends Plant Sci* **23**, 523–538.
- Bell CJ, Maher EP (1990). Mutants of *Arabidopsis thaliana* with abnormal gravitropic responses. *Mol Gen Genet* **220**, 289–293.
- Benková E, Michniewicz M, Sauer M, Teichmann T, Seifertová D, Jürgens G, Friml J (2003). Local, ef-

- flux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation. *Cell* **115**, 591–602.
- Bennett T, Brockington SF, Rothfels C, Graham SW, Stevenson D, Kutchan T, Rolf M, Thomas P, Wong GKS, Leyser O, Glover BJ, Harrison CJ** (2014). Paralogous radiations of PIN proteins with multiple origins of noncanonical PIN structure. *Mol Biol Evol* **31**, 2042–2060.
- Bennett MJ, Marchant A, Green HG, May ST, Ward SP, Millner PA, Walker AR, Schulz B, Feldmann KA** (1996). *Arabidopsis AUX1* gene: a permease-like regulator of root gravitropism. *Science* **273**, 948–950.
- Blakeslee JJ, Bandyopadhyay A, Lee OR, Mravec J, Titapiwatanakun B, Sauer M, Makam SN, Cheng Y, Bouchard R, Adamec J, Geisler M, Nagashima A, Sakai T, Martinoia E, Friml J, Peer WA, Murphy AS** (2007). Interactions among PIN-FORMED and P-Glycoprotein auxin transporters in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **19**, 131–147.
- Blilou I, Xu J, Wildwater M, Willemsen V, Paponov I, Friml J, Heidstra R, Aida M, Palme K, Scheres B** (2005). The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in *Arabidopsis* roots. *Nature* **433**, 39–44.
- Bögre L, Okrészl L, Henriques R, Anthony RG** (2003). Growth signaling pathways in *Arabidopsis* and the AGC protein kinases. *Trends Plant Sci* **8**, 424–431.
- Carraro N, Forestan C, Canova S, Traas J, Varotto S** (2006). *ZmPIN1a* and *ZmPIN1b* encode two novel putative candidates for polar auxin transport and plant architecture determination of maize. *Plant Physiol* **142**, 254–264.
- Chen Q, Liu Y, Maere S, Lee E, Van Isterdael G, Xie ZD, Xuan W, Lucas J, Vassileva V, Kitakura S, Marhavý P, Wabnik K, Geldner N, Benková E, Le J, Fukaki H, Grotewold E, Li CY, Friml J, Sack F, Beeckman T, Vanneste S** (2015). A coherent transcriptional feed-forward motif model for mediating auxin-sensitive *PIN3* expression during lateral root development. *Nat Commun* **6**, 8821.
- Chen R, Hilson P, Sedbrook J, Rosen E, Caspar T, Masson PH** (1998). The *Arabidopsis thaliana* AGRATROPIC 1 gene encodes a component of the polar-auxin-transport efflux carrier. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**, 15112–15117.
- Chen YN, Fan XR, Song WJ, Zhang YL, Xu GH** (2012). Over-expression of *OsPIN2* leads to increased tiller numbers, angle and shorter plant height through suppression of *OsLAZY1*. *Plant Biotechnol J* **10**, 139–149.
- Dai MQ, Zhang C, Kania U, Chen F, Xue Q, McCray T, Li G, Qin GJ, Wakeley M, Terzaghi W, Wan JM, Zhao YD, Xu J, Friml J, Deng XW, Wang HY** (2012). A PP6-type phosphatase holoenzyme directly regulates PIN phosphorylation and auxin efflux in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **24**, 2497–2514.
- Ding ZJ, Wang BJ, Moreno I, Dupláková N, Simon S, Carraro N, Reemmer J, Pěnčík A, Chen X, Tejos R, Skůpa P, Pollmann S, Mravec J, Petrášek J, Zajímalová E, Honys D, Rolčík J, Murphy A, Orellana A, Geisler M, Friml J** (2012). ER-localized auxin transporter PIN8 regulates auxin homeostasis and male gametophyte development in *Arabidopsis*. *Nat Commun* **3**, 941.
- Ditengou FA, Gomes D, Nziengui H, Kochersperger P, Lasok H, Medeiros V, Paponov IA, Nagy SK, Nádaí TV, Mészáros T, Barnabás B, Ditengou BI, Rapp K, Qi LL, Li XG, Becker C, Li CY, Dóczy R, Palme K** (2018). Characterization of auxin transporter PIN6 plasma membrane targeting reveals a function for PIN6 in plant bolting. *New Phytol* **217**, 1610–1624.
- Dory M, Hatzimasoura E, Kállai BM, Nagy SK, Jäger K, Darula Z, Nádaí TV, Mészáros T, López-Juez E, Barnabás B, Palme K, Bögre L, Ditengou FA, Dóczy R** (2018). Coevolving MAPK and PID phosphosites indicate an ancient environmental control of PIN auxin transporters in land plants. *FEBS Lett* **592**, 89–102.
- Enders TA, Strader LC** (2015). Auxin activity: past, present, and future. *Am J Bot* **102**, 180–196.
- Feraru E, Feraru MI, Kleine-Vehn J, Martinière A, Mouille G, Vanneste S, Vernhettes S, Runions J, Friml J** (2011). PIN polarity maintenance by the cell wall in *Arabidopsis*. *Curr Biol* **21**, 338–343.
- Forestan C, Farinati S, Varotto S** (2012). The maize *PIN* gene family of auxin transporters. *Front Plant Sci* **3**, 16.
- Forestan C, Varotto S** (2012). The role of PIN auxin efflux carriers in polar auxin transport and accumulation and their effect on shaping maize development. *Mol Plant* **5**, 787–798.
- Friml J** (2010). Subcellular trafficking of PIN auxin efflux carriers in auxin transport. *Eur J Cell Biol* **89**, 231–235.
- Friml J, Benková E, Blilou I, Wisniewska J, Hamann T, Ljung K, Woody S, Sandberg G, Scheres B, Jürgens G, Palme K** (2002). AtPIN4 mediates sink-driven auxin gradients and root patterning in *Arabidopsis*. *Cell* **108**, 661–673.
- Friml J, Yang X, Michniewicz M, Weijers D, Quint A, Tietz**

- O, Benjamins R, Ouwerkerk PBF, Ljung K, Sandberg G, Hooykaas PJJ, Palme K, Offringa R (2004). A PINOID-dependent binary switch in apical-basal PIN polar targeting directs auxin efflux. *Science* **306**, 862–865.
- Galván-Ampudia CS, Offringa R (2007). Plant evolution: AGC kinases tell the auxin tale. *Trends Plant Sci* **12**, 541–547.
- Gälweiler L, Guan CH, Müller A, Wisman E, Mendgen K, Yephremov A, Palme K (1998). Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue. *Science* **282**, 2226–2230.
- Ganguly A, Park M, Kesawat MS, Cho HT (2014). Functional analysis of the hydrophilic loop in intracellular trafficking of *Arabidopsis* PIN-FORMED proteins. *Plant Cell* **26**, 1570–1585.
- Ganguly A, Sasayama D, Cho HT (2012). Regulation of the polarity of protein trafficking by phosphorylation. *Mol Cells* **33**, 423–430.
- Geisler M, Aryal B, Di Donato M, Hao PC (2017). A critical view on ABC transporters and their interacting partners in auxin transport. *Plant Cell Physiol* **58**, 1601–1614.
- Geldner N, Anders N, Wolters H, Keicher J, Kornberger W, Muller P, Delbarre A, Ueda T, Nakano A, Jürgens G (2003). The *Arabidopsis* GNOM ARF-GEF mediates endosomal recycling, auxin transport, and auxin-dependent plant growth. *Cell* **112**, 219–230.
- Geldner N, Richter S, Vieten A, Marquardt S, Torres-Ruiz RA, Mayer U, Jürgens G (2004). Partial loss-of-function alleles reveal a role for GNOM in auxin transport-related, post-embryonic development of *Arabidopsis*. *Development* **131**, 389–400.
- Goto N, Starke M, Kranz AR (1987). Effect of gibberellins on flower development of the *pin-formed* mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis Inf Serv* **23**, 66–71.
- Haga K, Frank L, Kimura T, Schwechheimer C, Sakai T (2018). Roles of AGCVIII kinases in the hypocotyl phototropism of *Arabidopsis* seedlings. *Plant Cell Physiol* **59**, 1060–1071.
- Hajný J, Prát T, Rydza N, Rodriguez L, Tan ST, Verstraeten I, Domjan D, Mazur E, Smakowska-Luzan E, Smet W, Mor E, Nolf J, Yang BJ, Grunewald W, Molnár G, Belkhadir Y, De Rybel B, Friml J (2020). Receptor kinase module targets PIN-dependent auxin transport during canalization. *Science* **370**, 550–557.
- Hou MM, Luo FF, Wu DX, Zhang XH, Lou MM, Shen DF, Yan M, Mao CZ, Fan XR, Xu GH, Zhang YL (2021). Os-PIN9, an auxin efflux carrier, is required for the regulation of rice tiller bud outgrowth by ammonium. *New Phytol* **229**, 935–949.
- Huang F, Zago MK, Abas L, Van Marion A, Galván-Ampudia CS, Offringa R (2010). Phosphorylation of conserved PIN motifs directs *Arabidopsis* PIN1 polarity and auxin transport. *Plant Cell* **22**, 1129–1142.
- Huang X, Bai XH, Guo TY, Xie ZL, Laimer M, Du DX, Gbokie T Jr, Zhang ZR, He CP, Lu Y, Wu WH, Yi K (2020). Genome-wide analysis of the PIN auxin efflux carrier gene family in coffee. *Plants* **9**, 1061.
- Jang G, Yoon Y, Choi YD (2019). Jasmonic acid modulates xylem development by controlling expression of *PIN-FORMED 7*. *Plant Signal Behav* **14**, 1637664.
- Jia WY, Li BH, Li SJ, Liang Y, Wu XW, Ma M, Wang JY, Gao J, Cai YY, Zhang YY, Wang YC, Li JY, Wang YH (2016). Mitogen-activated protein kinase cascade MKK7-MPK6 plays important roles in plant development and regulates shoot branching by phosphorylating PIN1 in *Arabidopsis*. *PLoS Biol* **14**, e1002550.
- Keuskamp DH, Pollmann S, Voesenek LACJ, Peeters AJ, Pierik R (2010). Auxin transport through PIN-FORMED 3 (PIN3) controls shade avoidance and fitness during competition. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 22740–22744.
- Kitakura S, Vanneste S, Robert S, Löffke C, Teichmann T, Tanaka H, Friml J (2011). Clathrin mediates endocytosis and polar distribution of PIN auxin transporters in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **23**, 1920–1931.
- Kleine-Vehn J, Wabnik K, Martinière A, Łangowski Ł, Willig K, Naramoto S, Leitner J, Tanaka H, Jakobs S, Robert S, Luschnig C, Govaerts W, Hell SW, Runions J, Friml J (2011). Recycling, clustering, and endocytosis jointly maintain PIN auxin carrier polarity at the plasma membrane. *Mol Syst Biol* **7**, 540.
- Kong Q, Ma W, Yang HB, Ma GJ, Mantyla JJ, Benning C (2017). The *Arabidopsis* WRINKLED1 transcription factor affects auxin homeostasis in roots. *J Exp Bot* **68**, 4627–4634.
- Kong XZ, Huang GQ, Xiong YL, Zhao CY, Wang J, Song XY, Giri J, Zuo KJ (2019). IBR5 regulates leaf serrations development via modulation of the expression of *PIN1*. *Int J Mol Sci* **20**, 4429.
- Křeček P, Skůpa P, Libus J, Naramoto S, Tejos R, Friml J, Zažímalová E (2009). The PIN-FORMED (PIN) protein family of auxin transporters. *Genome Biol* **10**, 249.
- Krouk G, Lacombe B, Bielach A, Perrine-Walker F, Malinska K, Mounier E, Hoyerova K, Tillard P, Leon S, Ljung K, Zazimalova E, Benkova E, Nacry P, Gojon A

- (2010). Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Dev Cell* **18**, 927–937.
- Lee H, Ganguly A, Lee RD, Park M, Cho HT (2020). Intracellularly localized PIN-FORMED8 promotes lateral root emergence in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci* **10**, 1808.
- Leyser O (2006). Dynamic integration of auxin transport and signaling. *Curr Biol* **16**, R424–R433.
- Li G, Liang WQ, Zhang XQ, Ren HY, Hu JP, Bennett MJ, Zhang DB (2014). Rice actin-binding protein RMD is a key link in the auxin-actin regulatory loop that controls cell growth. *Proc Natl Acad Sci USA* **111**, 10377–10382.
- Li HJ, Lin DS, Dhonukshe P, Nagawa S, Chen DD, Friml J, Scheres B, Guo HW, Yang ZB (2011). Phosphorylation switch modulates the interdigitated pattern of PIN1 localization and cell expansion in *Arabidopsis* leaf epidermis. *Cell Res* **21**, 970–978.
- Li L, Xu J, Xu ZH, Xue HW (2005). Brassinosteroids stimulate plant tropisms through modulation of polar auxin transport in *Brassica* and *Arabidopsis*. *Plant Cell* **17**, 2738–2753.
- Li T, Yan A, Bhatia N, Altinok A, Afik E, Durand-Smet P, Tarr PT, Schroeder JI, Heisler MG, Meyerowitz EM (2019a). Calcium signals are necessary to establish auxin transporter polarity in a plant stem cell niche. *Nat Commun* **10**, 726.
- Li Y, Zhu JS, Wu LL, Shao YL, Wu YR, Mao CZ (2019b). Functional divergence of *PIN1* paralogous genes in rice. *Plant Cell Physiol* **60**, 2720–2732.
- Lin DL, Yao HY, Jia LH, Tan JF, Xu ZH, Zheng WM, Xue HW (2020). Phospholipase D-derived phosphatidic acid promotes root hair development under phosphorus deficiency by suppressing vacuolar degradation of PINFORMED2. *New Phytol* **226**, 142–155.
- Liu SP, Wang JR, Wang L, Wang XF, Xue YH, Wu P, Shou HX (2009). Adventitious root formation in rice requires OsGNOM1 and is mediated by the OsPINs family. *Cell Res* **19**, 1110–1119.
- Löffke C, Luschnig C, Kleine-Vehn J (2013). Posttranslational modification and trafficking of PIN auxin efflux carriers. *Mech Dev* **130**, 82–94.
- Lu GW, Coneva V, Casaretto JA, Ying S, Mahmood K, Liu F, Nambara E, Bi YM, Rothstein SJ (2015). *OsPIN5b* modulates rice (*Oryza sativa*) plant architecture and yield by changing auxin homeostasis, transport and distribution. *Plant J* **83**, 913–925.
- Luschnig C, Gaxiola RA, Grisafi P, Fink GR (1998). EIR1, a root-specific protein involved in auxin transport, is required for gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev* **12**, 2175–2187.
- Marhava P, Bassukas AEL, Zourelidou M, Kolb M, Moret B, Fastner A, Schulze WX, Cattaneo P, Hammes UZ, Schwechheimer C, Hardtke CS (2018). A molecular rheostat adjusts auxin flux to promote root protophloem differentiation. *Nature* **558**, 297–300.
- Marhavý P, Bielach A, Abas L, Abuzeineh A, Duclercq J, Tanaka H, Pařezová M, Petrášek J, Friml J, Kleine-Vehn J, Benková E (2011). Cytokinin modulates endocytic trafficking of PIN1 auxin efflux carrier to control plant organogenesis. *Dev Cell* **21**, 796–804.
- Marquès-Bueno MM, Armengot L, Noack LC, Bareille J, Rodriguez L, Platre MP, Bayle V, Liu MY, Opdenacker D, Vanneste S, Möller BK, Nimchuk ZL, Beeckman T, Caño-Delgado AI, Friml J, Jaillais Y (2021). Auxin-regulated reversible inhibition of TMK1 signaling by MAK2 modulates the dynamics of root gravitropism. *Curr Biol* **31**, 228–237.
- Martinière A, Lavagi I, Nageswaran G, Rolfe DJ, Maneta-Peyret L, Luu DT, Botchway SW, Webb SED, Mongrand S, Maurel C, Martin-Fernandez ML, Kleine-Vehn J, Friml J, Moreau P, Runions J (2012). Cell wall constrains lateral diffusion of plant plasma-membrane proteins. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 12805–12810.
- Mattsson J, Ckurshumova W, Berleth T (2003). Auxin signaling in *Arabidopsis* leaf vascular development. *Plant Physiol* **131**, 1327–1339.
- Men SZ, Boutté Y, Ikeda Y, Li XG, Palme K, Stierhof YD, Hartmann MA, Moritz T, Grebe M (2008). Sterol-dependent endocytosis mediates post-cytokinetic acquisition of PIN2 auxin efflux carrier polarity. *Nat Cell Biol* **10**, 237–244.
- Miyashita Y, Takasugi T, Ito Y (2010). Identification and expression analysis of *PIN* genes in rice. *Plant Sci* **178**, 424–428.
- Mravec J, Skůpa P, Bailly A, Hoyerová K, Křeček P, Bielach A, Petrášek J, Zhang J, Gaykova V, Stierhof YD, Dobrev PI, Schwarzerová K, Rolčík J, Seifertová D, Luschnig C, Benková E, Zažímalová E, Geisler M, Friml J (2009). Subcellular homeostasis of phytohormone auxin is mediated by the ER-localized PIN5 transporter. *Nature* **459**, 1136–1140.
- Müller A, Guan C, Gälweiler L, Tänzler P, Huijser P, Marchant A, Parry G, Bennett M, Wisman E, Palme K (1998). *AtPIN2* defines a locus of *Arabidopsis* for root

- gravitropism control. *EMBO J* **17**, 6903–6911.
- Okada K, Shimura Y** (1990). Reversible root tip rotation in *Arabidopsis* seedlings induced by obstacle-touching stimulus. *Science* **250**, 274–276.
- Okada K, Ueda J, Komaki MK, Bell CJ, Shimura Y** (1991). Requirement of the auxin polar transport system in early stages of *Arabidopsis* floral bud formation. *Plant Cell* **3**, 677–684.
- Pan JW, Fujioka S, Peng JL, Chen JH, Li GM, Chen RJ** (2009). The E3 ubiquitin ligase SCF^{TIR1/AFB} and membrane sterols play key roles in auxin regulation of endocytosis, recycling, and plasma membrane accumulation of the auxin efflux transporter PIN2 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **21**, 568–580.
- Paponov IA, Budnyk V, Paponov M, Teale W, Palme K** (2020). Butylated Hydroxytoluene (BHT) inhibits PIN1 exocytosis from BFA compartments in *Arabidopsis* roots. *Front Plant Sci* **11**, 393.
- Peer WA, Blakeslee JJ, Yang HB, Murphy AS** (2011). Seven things we think we know about auxin transport. *Mol Plant* **4**, 487–504.
- Péret B, Swarup K, Ferguson A, Seth M, Yang YD, Dhondt S, James N, Casimiro I, Perry P, Syed A, Yang HB, Reemmer J, Venison E, Howells C, Perez-Amador MA, Yun J, Alonso J, Beemster GTS, Laplace L, Murphy A, Bennett MJ, Nielsen E, Swarup R** (2012). *AUX/LAX* genes encode a family of auxin influx transporters that perform distinct functions during *Arabidopsis* development. *Plant Cell* **24**, 2874–2885.
- Petrášek J, Friml J** (2009). Auxin transport routes in plant development. *Development* **136**, 2675–2688.
- Petrášek J, Mravec J, Bouchard R, Blakeslee JJ, Abas M, Seifertová D, Wisniewska J, Tadele Z, Kubeš M, Čovanová M, Dhonukshe P, Skůpa P, Benková E, Perry L, Křeček P, Lee OR, Fink GR, Geisler M, Murphy AS, Luschnig C, Zažímalová E, Friml J** (2006). PIN proteins perform a rate-limiting function in cellular auxin efflux. *Science* **312**, 914–918.
- Ranocha P, Dima O, Nagy R, Felten J, Corratgé-Faillie C, Novák O, Morreel K, Lacombe B, Martinez Y, Pfrunder S, Jin X, Renou JP, Thibaud JB, Ljung K, Fischer U, Martinoia E, Boerjan W, Goffner D** (2013). *Arabidopsis* WAT1 is a vacuolar auxin transport facilitator required for auxin homeostasis. *Nat Commun* **4**, 2625.
- Rigó G, Ayaydin F, Tietz O, Zsigmond L, Kovács H, Páy A, Salchert K, Darula Z, Medzihradszky KF, Szabados L, Palme K, Koncz C, Cséplő Á** (2013). Inactivation of plasma membrane-localized CDPK-RELATED KINASE5 decelerates PIN2 exocytosis and root gravitropic response in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **25**, 1592–1608.
- Roman G, Lubarsky B, Kieber JJ, Rothenberg M, Ecker JR** (1995). Genetic analysis of ethylene signal transduction in *Arabidopsis thaliana*: five novel mutant loci integrated into a stress response pathway. *Genetics* **139**, 1393–1409.
- Rosquete MR, Waidmann S, Kleine-Vehn J** (2018). PIN7 auxin carrier has a preferential role in terminating radial root expansion in *Arabidopsis thaliana*. *Int J Mol Sci* **19**, 1238.
- Rubery PH, Sheldrake AR** (1974). Carrier-mediated auxin transport. *Planta* **118**, 101–121.
- Růžicka K, Ljung K, Vanneste S, Podhorská R, Beeckman T, Friml J, Benková E** (2007). Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution. *Plant Cell* **19**, 2197–2212.
- Růžicka K, Šimášková M, Duclercq J, Petrášek J, Zažímalová E, Simon S, Friml J, Van Montagu MCE, Benková E** (2009). Cytokinin regulates root meristem activity via modulation of the polar auxin transport. *Proc Natl Acad Sci USA* **106**, 4284–4289.
- Sabatini S, Beis D, Wolkenfelt H, Murfett J, Guilfoyle T, Malamy J, Benfey P, Leyser O, Bechtold N, Weisbeek P, Scheres B** (1999). An auxin-dependent distal organizer of pattern and polarity in the *Arabidopsis* root. *Cell* **99**, 463–472.
- Sancho-Andrés G, Soriano-Ortega E, Gao CJ, Bernabé-Orts JM, Narasimhan M, Müller AO, Tejos R, Jiang L, Friml J, Aniento F, Marcote MJ** (2016). Sorting motifs involved in the trafficking and localization of the PIN1 auxin efflux carrier. *Plant Physiol* **171**, 1965–1982.
- Santin F, Bhogale S, Fantino E, Grandellis C, Banerjee AK, Ulloa RM** (2017). *Solanum tuberosum* StCDPK1 is regulated by miR390 at the posttranscriptional level and phosphorylates the auxin efflux carrier StPIN4 *in vitro*, a potential downstream target in potato development. *Physiol Plant* **159**, 244–261.
- Shen CJ, Bai YH, Wang SK, Zhang SN, Wu YR, Chen M, Jiang DA, Qi YH** (2010). Expression profile of PIN, AUX/LAX and PGP auxin transporter gene families in *Sorghum bicolor* under phytohormone and abiotic stress. *FEBS J* **277**, 2954–2969.
- Sidler M, Hassa P, Hasan S, Ringli C, Dudler R** (1998). Involvement of an ABC transporter in a developmental

- pathway regulating hypocotyl cell elongation in the light. *Plant Cell* **10**, 1623–1636.
- Šimášková M, O'Brien JA, Khan M, Van Noorden G, Ötvös K, Vieten A, De Clercq I, Van Haperen JMA, Cuesta C, Hoyerová K, Vanneste S, Marhavý P, Wabnik K, Van Breusegem F, Nowack M, Murphy A, Friml J, Weijers D, Beeckman T, Benková E (2015). Cytokinin response factors regulate PIN-FORMED auxin transporters. *Nat Commun* **6**, 8717.
- Sun HW, Tao JY, Bi Y, Hou MM, Lou JJ, Chen XN, Zhang XH, Luo L, Xie XN, Yoneyama K, Zhao QZ, Xu GH, Zhang YL (2018). *OsPIN1b* is involved in rice seminal root elongation by regulating root apical meristem activity in response to low nitrogen and phosphate. *Sci Rep* **8**, 13014.
- Sun JQ, Chen Q, Qi LL, Jiang HL, Li SY, Xu YX, Liu F, Zhou WK, Pan JW, Li XG, Palme K, Li CY (2011). Jasmonate modulates endocytosis and plasma membrane accumulation of the *Arabidopsis* PIN2 protein. *New Phytol* **191**, 360–375.
- Tejos R, Sauer M, Vanneste S, Palacios-Gomez M, Li HJ, Heilmann M, Van Wijk R, Vermeer JEM, Heilmann I, Munnik T, Friml J (2014). Bipolar plasma membrane distribution of phosphoinositides and their requirement for auxin-mediated cell polarity and patterning in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **26**, 2114–2128.
- Utsuno K, Shikanai T, Yamada Y, Hashimoto T (1998). *AGR*, an *Agravitropic* locus of *Arabidopsis thaliana*, encodes a novel membrane-protein family member. *Plant Cell Physiol* **39**, 1111–1118.
- Vieten A, Sauer M, Brewer PB, Friml J (2007). Molecular and cellular aspects of auxin-transport-mediated development. *Trends Plant Sci* **12**, 160–168.
- Vieten A, Vanneste S, Wisniewska J, Benková E, Benjamins R, Beeckman T, Luschnig C, Friml J (2005). Functional redundancy of PIN proteins is accompanied by auxin-dependent cross-regulation of PIN expression. *Development* **132**, 4521–4531.
- Wang JR, Hu H, Wang GH, Li J, Chen JY, Wu P (2009). Expression of PIN genes in rice (*Oryza sativa* L.): tissue specificity and regulation by hormones. *Mol Plant* **2**, 823–831.
- Wang PP, Shen L, Guo JH, Jing W, Qu YN, Li WY, Bi RR, Xuan W, Zhang Q, Zhang WH (2019). Phosphatidic acid directly regulates PINOID-dependent phosphorylation and activation of the PIN-FORMED2 auxin efflux transporter in response to salt stress. *Plant Cell* **31**, 250–271.
- Wang SK, Shen CJ, Zhang SN, Xu YX, Jiang DA (2011). Analysis of subcellular localization of auxin carriers PIN, AUX/LAX and PGP in *Sorghum bicolor*. *Plant Signal Behav* **6**, 2023–2025.
- Wiśniewska J, Xu J, Seifertová D, Brewer PB, Růžicka K, Blilou I, Rouquié D, Benková E, Scheres B, Friml J (2006). Polar PIN localization directs auxin flow in plants. *Science* **312**, 883.
- Wu HM, Xie DJ, Tang ZS, Shi DQ, Yang WC (2020). PINOID regulates floral organ development by modulating auxin transport and interacts with MADS16 in rice. *Plant Biotechnol J* **18**, 1778–1795.
- Xi DD, Chen X, Wang YX, Zhong RL, He JM, Shen JB, Ming F (2019). *Arabidopsis* ANAC092 regulates auxin-mediated root development by binding to the *ARF8* and *PIN4* promoters. *J Integr Plant Biol* **61**, 1015–1031.
- Xi WY, Gong XM, Yang QY, Yu H, Liou YC (2016). Pin1At regulates PIN1 polar localization and root gravitropism. *Nat Commun* **7**, 10430.
- Xu HW, Mo YW, Wang W, Wang H, Wang Z (2014). *OsPIN1a* gene participates in regulating negative phototropism of rice roots. *Rice Sci* **21**, 83–89.
- Xu M, Zhu L, Shou HX, Wu P (2005). A *PIN1* family gene, *OsPIN1*, involved in auxin-dependent adventitious root emergence and tillering in rice. *Plant Cell Physiol* **46**, 1674–1681.
- Xu WW, Huang WH (2017). Calcium-dependent protein kinases in phytohormone signaling pathways. *Int J Mol Sci* **18**, 2436.
- Yang HB, Murphy AS (2009). Functional expression and characterization of *Arabidopsis* ABCB, AUX1 and PIN auxin transporters in *Schizosaccharomyces pombe*. *Plant J* **59**, 179–191.
- Yang SG, Li CL, Zhao LM, Gao SJ, Lu JX, Zhao ML, Chen CY, Liu XC, Luo M, Cui YH, Yang CW, Wu KQ (2015). The *Arabidopsis* SWI2/SNF2 chromatin remodeling ATPase BRAHMA targets directly to PINs and is required for root stem cell niche maintenance. *Plant Cell* **27**, 1670–1680.
- Yue RQ, Tie SG, Sun T, Zhang L, Yang YJ, Qi JS, Yan SF, Han XH, Wang HZ, Shen CJ (2015). Genome-wide identification and expression profiling analysis of *ZmPIN*, *ZmPILS*, *ZmLAX* and *ZmABCB* auxin transporter gene families in maize (*Zea mays* L.) under various abiotic stresses. *PLoS One* **10**, e0118751.
- Zeng YF, Wen JY, Zhao WB, Wang Q, Huang WC (2020). Rational improvement of rice yield and cold tolerance by

- editing the three genes *OsPIN5b*, *GS3*, and *OsMYB30* with the CRISPR-Cas9 system. *Front Plant Sci* **10**, 1663.
- Zhang J, Mazur E, Balla J, Gallei M, Kalousek P, Medved'ová Z, Li Y, Wang YP, Prát T, Vasileva M, Reinöhl V, Procházka S, Halouzka R, Tarkowski P, Luschnig C, Brewer PB, Friml J (2020). Strigolactones inhibit auxin feedback on PIN-dependent auxin transport canalization. *Nat Commun* **11**, 3508.
- Zhang Q, Li JJ, Zhang WJ, Yan SN, Wang R, Zhao JF, Li YJ, Qi ZG, Sun ZX, Zhu ZG (2012). The putative auxin efflux carrier *OsPIN3t* is involved in the drought stress response and drought tolerance. *Plant J* **72**, 805–816.
- Zhou JJ, Luo J (2018). The PIN-FORMED auxin efflux carriers in plants. *Int J Mol Sci* **19**, 2759.
- Zhu ZX, Liu Y, Liu SJ, Mao CZ, Wu YR, Wu P (2012). A gain-of-function mutation in *OsIAA11* affects lateral root development in rice. *Mol Plant* **5**, 154–161.
- Zourelidou M, Absmann B, Weller B, Barbosa IC, Willige BC, Fastner A, Streit V, Port SA, Colcombet J, De La Fuente Van Bentem S, Hirt H, Kuster B, Schulze WX, Hammes UZ, Schwechheimer C (2014). Auxin efflux by PIN-FORMED proteins is activated by two different protein kinases, D6 PROTEIN KINASE and PINOID. *eLife* **3**, e02860.

Advances in Auxin Efflux Carrier PIN Proteins

Yuqing Lin¹, Yanhua Qi^{1,2*}

¹State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, Institute of Plant Biology, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; ²Key Laboratory of Herbage and Endemic Crop Biotechnology, Ministry of Education, School of Life Sciences, Inner Mongolia University, Huhehot 010000, China

Abstract Auxin polar transport regulates plant growth and development. The polar transport of auxin mainly depends on three transporters: AUX/LAX, PIN and ABCB protein families. The direction of auxin flow between cells is closely related to the polar localization of PIN proteins in cells. The PIN protein contains a central hydrophilic loop (HL) and two separated hydrophobic regions, and the multiple phosphorylation sites on HL are the targets of protein kinases. The PIN proteins are fine-tuned at multiple levels, including transcriptional regulation, post-transcriptional modification, intracellular recycling and vacuolar trafficking for degradation, in response to endogenous and exogenous signals. Using genome-wide analysis, 12, 15 and 11 PIN like genes have been identified in rice, maize and sorghum, respectively, but the functions of only a few genes have been reported. Here we reviewed the research progress of PIN protein in *Arabidopsis thaliana* and cereal crops from the aspects of protein structure, activity regulation and functional verification to provide new ideas and clues for exploring the auxin polar transport mediated by PIN protein family.

Key words PIN protein, auxin polar transport, *Arabidopsis thaliana*, cereal crops

Lin YQ, Qi YH (2021). Advances in auxin efflux carrier PIN proteins. *Chin Bull Bot* **56**, 151–165.

* Author for correspondence. E-mail: qyhjp@zju.edu.cn

(责任编辑: 孙冬花)