

引用本文格式 彭强, 严希, 赖卫, 等. 植物 PIN 基因研究进展[J]. 农业工程, 2025, 15(7): 47-53. DOI: 10.19998/j.cnki.2095-1795.202507307. PENG Qiang, YAN Xi, LAI Wei, et al. Research progress on plant PIN gene family[J]. Agricultural Engineering, 2025, 15(7): 47-53.

## 植物 PIN 基因研究进展

彭强<sup>1</sup>, 严希<sup>2</sup>, 赖卫<sup>2</sup>, 马昔慧<sup>2</sup>, 何建文<sup>2</sup>, 何磊<sup>2</sup>

(1. 修文县乡村振兴服务中心, 贵州 修文 550200; 2. 贵州省农业科学院辣椒研究所, 贵州 贵阳 550025)

**摘要:** 生长素输出载体蛋白 (PIN-FORMED, PINs) 是次级转运体, 促进植物信号分子生长素从细胞中外排。其在植物的多个发育过程中发挥关键作用, 包括胚胎发育、器官形成和组织分化。综述 PIN 蛋白结构、进化和功能方面的研究进展, 旨在为植物 PIN 蛋白功能的进一步研究提供参考, 并通过基因编辑和其他生物育种方法识别作物改良的新靶点。

**关键词:** 生长素; PIN 基因; 蛋白结构; 生物育种

中图分类号: S188 文献标识码: A 文章编号: 2095-1795(2025)07-0047-07

DOI: 10.19998/j.cnki.2095-1795.202507307

### Research progress on plant PIN gene family

PENG Qiang<sup>1</sup>, YAN Xi<sup>2</sup>, LAI Wei<sup>2</sup>, MA Xihui<sup>2</sup>, HE Jianwen<sup>2</sup>, HE Lei<sup>2</sup>

(1. Xiuwen Rural Revitalization Service Center, Xiuwen Guizhou 550200, China; 2. Pepper Research Institute, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang, Guizhou 550025, China)

**Abstract:** Auxin efflux carrier proteins (PIN-FORMED, PINs) are secondary transporters that facilitate efflux of plant signaling molecule auxin from cells. They play pivotal roles in multiple developmental processes in plants, including embryogenesis, organ formation, and tissue differentiation. Research progress in understanding structure, evolution, and functions of PIN proteins was reviewed. It aims to provide insights for further research on plant PIN proteins functional analysis and to identify novel targets for crop improvement through gene editing and other biological breeding approaches.

**Keywords:** auxin, PIN gene, protein structure, biological breeding

## 0 引言

生长素在植物整个生命周期中调控多种生长发育过程<sup>[1-2]</sup>。其空间分布依赖两种跨膜转运机制: 质膜被动扩散 (plasma membrane, PM) 和极性运输 (polar auxin transport, PAT)<sup>[3]</sup>。极性运输通过建立浓度梯度调控细胞伸长、分裂与分化等关键过程, 植物生长素极性运输过程由特化转运蛋白协同介导<sup>[4-5]</sup>。其中, *AUX1/LIKE-AUX1* (*AUX/LAX*) 基因家族编码负责生长素胞内流入的载体蛋白<sup>[6-7]</sup>; 而 *PIN* 基因与 ATP 结合盒 B 亚家族 (*ABCB/PGP*) 基因分别编码介导生长素外排的关键载体<sup>[8-9]</sup>。值得注意的是, *ABCB/PGP* 基因具有独特的双向转运调控功能, 其转运方向可能受亚细胞定位及环境信号的动态调节<sup>[7,10]</sup>。

拟南芥基因组中共鉴定到 8 个 *PIN* 基因家族成员 (*AtPIN1~AtPIN8*), 其编码蛋白长度介于 351~647 个氨基酸<sup>[11-12]</sup>。其中, 定位于质膜上的 *PIN1*、*PIN2*、*PIN3*、*PIN4* 和 *PIN7* 在茎尖分生组织、根系发育、木质部形成及根系向重力性反应中发挥重要作用; 而位于内质网 (ER) 的 *PIN5*、*PIN6* 和 *PIN8* 则在生长素转运过程中起关键作用, 主要负责将生长素从细胞质转运至内质网, 从而调控生长素的稳态平衡<sup>[13-16]</sup>。在辣椒中也证实了 *PIN* 基因参与根系发育<sup>[17]</sup>。*PIN* 基因的功能已在多种植物中得到验证。丹参 (*Salvia miltiorrhiza*) *SmPIN3* 基因的过表达导致根形态显著变化, 表明该基因是侧根发育的正调节因子<sup>[18]</sup>。牡丹 (*Paeonia suffruticosa*) *PsPIN4* 基因过表达能够挽救由 *AtPIN4* 突变导致的花瓣过早脱落, 延长开花时间<sup>[19]</sup>。

收稿日期: 2025-02-27 修回日期: 2025-04-29

基金项目: 贵州省科技计划项目 (黔科合平台 [2025] 027、黔科合基础-ZK [2022] 一般 220); 贵州省农业科学院研究项目 (黔农科院青年基金 [2022] 21 号); 贵州省辣椒产业关键环节技术研发项目

作者简介: 彭强, 硕士, 助理农艺师, 主要从事园艺植物栽培生理研究 E-mail: 1014062641@qq.com

何磊, 通信作者, 硕士, 助理研究员, 主要从事辣椒遗传育种与生物技术研究

E-mail: cahelei955@126.com

在线投稿  
www.d1ae.com

天女木兰 (*Magnolia sieboldii*), *PIN* 基因家族成员参与种子发育和萌发过程<sup>[20]</sup>。水稻 (*Oryza sativa*) 过表达 *OsPIN2* 通过减弱重力作用下生长素不对称分布, 进而削弱地上部重力反应, 最终增大水稻分蘖角度<sup>[21]</sup>。

本研究对 *PIN* 蛋白在发育和生长过程中的作用方面, 以及 *PIN* 蛋白活性在多个层次上的调控机制进行阐述, 重点综述不同植物的 *PIN* 蛋白生物学功能研究进展, 并展望植物 *PIN* 蛋白未来研究方向, 以期能解剖控制蛋白极性的调控机制, 并发现参与这些过程的潜在关键调控因子。

## 1 *PIN* 蛋白结构

拟南芥基因组编码的 8 个 *PIN* 蛋白家族成员具有共同的结构特征: 均包含两个疏水性跨膜结构域, 通过长度可变的胞内亲水环 (hydrophilic loop, HL) 相连接。结构分析表明, 每个跨膜结构域由 5 个高度保守的跨膜螺旋组成, 而中央胞质亲水环区域则呈现较低的序列保守性<sup>[22]</sup>。根据 HL 长度的显著差异, 该家族可分为两个主要亚型: 延伸型 HL 的“长 *PIN*” (long *PIN*, 即经典 *PIN* 亚家族) 和缩短型 HL 的“短 *PIN*” (short *PIN*, 即非经典 *PIN* 亚家族)<sup>[23-24]</sup>。经典 *PIN* 成员在 HL 区域含有 4 个特征性高度保守基序 (HC1~HC4), 这些基序包含多个可被磷酸化修饰的功能位点<sup>[24]</sup>。功能定位研究显示, 经典 *PIN* 亚家族 (含 *PIN1*~*PIN4* 及 *PIN7*) 主要定位于质膜, 作为生长素极性运输的核心介导者, 负责细胞间生长素转运。非经典 *PIN* 亚家族 (含 *PIN5*、*PIN6* 和 *PIN8*) 则主要定位于内质网膜, 介导胞质与内质网之间的生长素交换, 对细胞器内生长素稳态维持至关重要<sup>[25]</sup>。特别需要指出, *PIN6* 呈现独特结构特征: 其 HL 长度介于两类亚型之间, 表现出质膜与内质网双重定位特性, 因缺失关键 HC 保守区域, 通常被独立划分为“中等长度 *PIN*” (intermediate *PIN*) 亚家族<sup>[26]</sup>。

## 2 *PIN* 蛋白进化关系

系统进化分析如图 1 所示, 涵盖 15 个关键演化节点的陆生植物中 119 个 *PIN* 蛋白形成 4 个显著分化的进化分支, 其拓扑结构揭示了生长素转运系统在植物演化中的动态保守模式。茄科物种的辣椒 (*Capsicum annuum*) 和番茄 (*Solanum lycopersicum*) *PIN3* 基因形成独立聚类, 暗示二者在果实发育过程中完整保留了调控生长素极性运输的祖源功能模块。禾本科植物呈现更高保守度, 水稻 (*Oryza sativa*) 与二穗短柄草 (*Brachypodium distachyon*) *PIN* 蛋白形成的单系群聚, 提示该科植物通过强化生长素运输机制的稳定性来适应单子叶植物的特化发育程序。基部植物地钱

(*Marchantia polymorpha*) 和小立碗藓 (*Physcomitrium patens*) 的 *PIN* 蛋白分布于系统树根部, 其结构特征可能编码着早期陆生植物建立组织极性的原始调控密码, 如通过极性膜定位介导的简单生长素梯度形成。而十字花科代表物种拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 与甘蓝 (*Brassica oleracea*) 的紧密聚类, 则揭示该科植物在物种分化后仍维持着叶片极性网络核心元件的严格选择压力。这些发现不仅显示出 *PIN* 蛋白功能模块在植物演化树上的动态保守图谱, 更为解析陆生植物适应不同生态位的生长素调控策略提供了关键演化生物学线索。

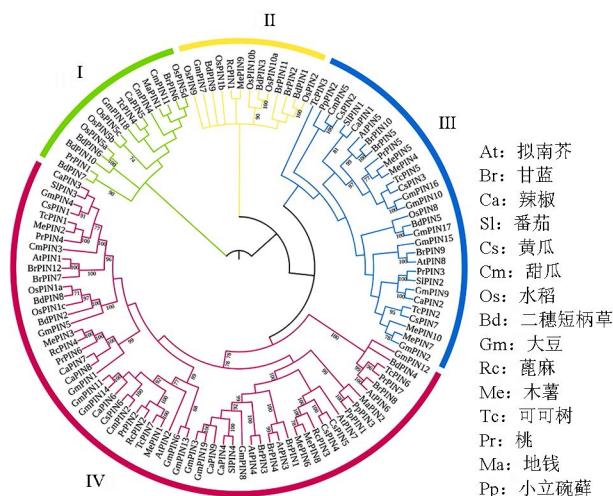


图 1 部分植物的 *PIN* 蛋白进化树

Fig. 1 Phylogenetic tree of *PIN* proteins in selected plant species

## 3 基因功能研究

### 3.1 *PIN* 蛋白结构与亚细胞定位机制

#### 3.1.1 *PIN* 蛋白结构特征与其极性定位的关系

*PIN* 蛋白的典型结构特征表现为两个由 5 个跨膜螺旋构成的疏水结构域, 二者通过具有细胞质取向的亲水性连接区实现空间分隔。进化分析显示, 这两个疏水结构域在物种间呈现高度保守性, 难以容忍插入或缺失突变的产生。与之形成鲜明对比的是, 跨膜螺旋间的连接环区在序列长度和组成上均展现出显著的可塑性。值得关注的是, 中央亲水环的结构特征可能直接影响蛋白的亚细胞定位。关键性试验证据表明, 当将质膜定位型 *PIN2* 的亲水环移植至内质网定位型 *PIN5* 时, 可导致后者发生显著的亚细胞定位转变, 即从内质网迁移至质膜<sup>[27]</sup>。针对“短环”亚家族的研究发现, 虽然 *PIN6* 的亲水环相较于“长环”亚型缺失一个保守基序, 但其仍能通过特异的磷酸化修饰维持质膜定位特性<sup>[28-30]</sup>。近期蛋白质组学研究已系统鉴定出多个保守的磷酸化位点, 这些修饰位点集中分布于中央亲水环区域, 并通过不同激酶介导的磷酸化级联反

应, 动态调控 PIN 蛋白的生长素转运效率及其极性分布模式<sup>[31]</sup>。

### 3.1.2 亚细胞动态定位调控机制

PIN 蛋白的极性定位受亚细胞运输循环系统的精密调控。该蛋白在粗面内质网完成生物合成后, 通过囊泡运输系统经高尔基体转运至质膜。在质膜动态平衡过程中, PIN 蛋白既可经内吞作用进入循环内体进行再利用, 也可被导向液泡降解途径<sup>[32]</sup>。机制研究表明, 网格蛋白介导的内吞作用 (clathrin-mediated endocytosis, CME) 是调控 PIN 胞内转运的核心机制。该过程涉及内吞衔接蛋白 AP-2 (Adaptor protein-2) 复合体及其辅助因子的协同作用<sup>[33]</sup>。从分子机制层面解析, AP-2 复合体通过特异性识别质膜 PIN 蛋白的胞质结构域, 触发网格蛋白包被的形成, 进而通过内吞-再循环通路对错误定位的蛋白进行重定向, 从而维持其极性分布的空间精确性<sup>[34]</sup>。

## 3.2 PIN 蛋白调控机制

### 3.2.1 PIN 基因转录调控机制

PIN 基因的表达受多层级调控网络的精确控制。该基因家族不仅承担生长素转运的生理功能, 其表达水平还受到生长素信号的反馈调节。分子机制研究表明, 除 PIN5 的转录活性受生长素抑制外, 多数 PIN 基因的表达可通过 AUX/IAA 信号通路的组织特异性调控模式被生长素上调<sup>[22,35]</sup>。在根系发育的分子调控层面, 生长素 PIN 调控轴主要依赖 PLT1/PLT2 转录因子模块发挥作用。PLT 蛋白作为含有 AP2 结构域的关键性转录因子, 对维持根尖干细胞稳态具有核心调控功能。遗传学证据显示, 拟南芥 PLT1/PLT2 双突变体表现出干细胞缺失、细胞增殖受阻等表型, 导致根系发育严重缺陷。深入机制解析发现, PLT 蛋白在响应生长素信号后, 可直接结合 PIN 基因启动子区域, 通过建立正向调控环路激活其转录表达<sup>[36-37]</sup>。

### 3.2.2 PIN 蛋白磷酸化调控和磷酸酶对 PIN 蛋白去磷酸化调控

研究表明, 长亲水环 PIN 蛋白亚型的转运活性及极性定位受磷酸化-去磷酸化动态平衡调控, 该过程由蛋白激酶与磷酸酶共同介导<sup>[38-39]</sup>。这类调控生长素极性运输的关键转运体具有特征性拓扑结构: 由 10 个跨膜螺旋及胞质内 320~360 个氨基酸残基构成的亲水环组成, 后者富含多个进化保守的磷酸化修饰位点。拟南芥蛋白质组学研究已系统鉴定出 4 类关键激酶家族参与该调控网络: ①AGCVIII 激酶 (植物特异性 AGC 激酶亚类, 参与极性定位调控<sup>[40-41]</sup>); ②MPK 家族丝裂原活化蛋白激酶; ③CRKs 型钙调素依赖激酶; ④生长素响应型类受体激酶 CAMEL (canalization-related auxin-regulated malectin-type RLK) 及其同源蛋白 CANAR

(canalization-related receptor-like kinase)<sup>[42-44]</sup>。

植物细胞中, 可逆磷酸化过程构成双向调控机制, 其中蛋白磷酸酶通过水解磷酸基团实现去磷酸化<sup>[45]</sup>。PIN 蛋白的去磷酸化调控网络涉及 PP2A、PP1 及 PP6 等多个磷酸酶家族<sup>[46-48]</sup>。遗传学研究表明, PP2A 在胚胎发生和根发育中具有核心作用, 其功能丧失型突变可引发 PIN 蛋白亚细胞极性重排 (由基部向顶端定向偏移), 进而破坏生长素运输梯度<sup>[49]</sup>。生化研究表明, PP1/PP6 与 PIN 蛋白存在直接互作, 通过特异性去磷酸化修饰维持其极性定位的空间构象<sup>[48]</sup>。

### 3.2.3 PIN 蛋白内吞与胞内再循环调控

这类膜蛋白的生物发生始于粗面内质网的多肽链翻译, 经膜泡运输系统通过胞吐途径完成膜整合。在动态平衡维持阶段, 内吞机制介导质膜蛋白的逆向转运至反式高尔基体早期内体 (TGN/EE) 区室, 通过该分选枢纽实现膜蛋白的再循环或液泡靶向降解。最新研究证实, PIN 蛋白的质膜定位呈现动态平衡特征, 通过内吞-再循环机制在质膜与内体区间持续迁移。这种亚细胞定位的动态性受内源发育程序与外源环境信号的协同调控网络共同调节。PIN 蛋白的循环可塑性不仅赋予转运体系快速空间重构能力, 还可动态调控生长素流向量, 从而精确建立生长素的极性分布梯度<sup>[50]</sup>。

### 3.2.4 PIN 蛋白互作调控网络

研究表明, PIN 蛋白与 ABCB/PGP 家族转运体存在功能协同关系。ABCB1 和 ABCB19 可分别与 PIN1、PIN2 形成物理互作复合物, 其中 PIN1 与 ABCB1/ABCB19 的共表达显著增强生长素的外排活性<sup>[51]</sup>。在分子调控层面, 生长素信号核心转录因子 ARF7 (auxin response factor 7) 被证实可直接激活 PIN3 和 PIN7 的转录表达。值得注意的是, 在侧根发育调控网络中, PIN3 与 ARF7 形成正反馈调控模块, 协同调控该发育过程的时空特异性<sup>[52]</sup>。

## 3.3 PIN 基因在植物生长发育过程中的功能

### 3.3.1 胚胎发育

PIN 基因作为植物发育调控的核心枢纽, 通过精密调控生长素的空间分布与极性运输, 参与根系构型建立、器官形态建成及细胞扩展等关键发育事件<sup>[53-54]</sup>。该家族成员具有时空表达特异性, 在发育阶段和组织区域中执行差异化调控功能。

在胚胎发生阶段, PIN7 基因的早期表达介导顶端到基部生长素活性梯度的建立与维持, 该梯度对胚胎极性的形成具有决定性作用, PIN7 基因的突变会导致梯度瓦解, 引发胚胎发育异常<sup>[55]</sup>。在花器官发育调控层面, 拟南芥 PIN1 突变体表现出花瓣膨大、雄蕊缺失和胚珠发育阻滞等典型表型。值得注意的是, 野生型植株经生长素运输抑制剂的药理学干预后, 可重现与

*PIN1* 突变体相似的表型特征, 这从反向遗传学角度验证了 *PIN1* 在花器官形态发生中的核心调控功能<sup>[56]</sup>。

### 3.3.2 器官发生

在叶片形态建成过程中, *PIN* 基因 (特别是 *PIN1*) 通过介导生长素极性流 (auxin flux) 发挥核心调控作用。拟南芥 *unh-1* (*unhinged-1*) 突变体研究揭示, 叶缘区 *PIN1* 表达的时空特异性抑制会扰乱生长素分布模式, 导致叶片窄化及锯齿化形态建成<sup>[57]</sup>。机制研究表明, 叶片三维构型的建立严格依赖于极性运输机制, *PIN* 基因功能缺陷会引发叶片扁平化表型<sup>[58]</sup>。在叶脉模式建成层面, *PIN1* 通过精确调节生长素运输动力学, 主导主脉定位及次生脉序的空间排列<sup>[59]</sup>。根系发育研究体系进一步证实 *PIN* 基因的关键功能。拟南芥 *PIN4* 突变体表现出生长素浓度梯度调控异常, 致使外源生长素无法实现极性递送, 最终破坏根分生组织的细胞分裂周期与极性扩展程序<sup>[60]</sup>。需要注意 *PIN6* 呈现独特的剂量效应, 其过表达导致根长抑制与波形表型, 而敲除突变体则显著促进根伸长及侧根原基形成<sup>[61]</sup>。

### 3.3.3 向性生长

植物向性生长的调控机制中, *PIN* 基因在根部的时空分布异质性决定其功能特异性。*PIN2* 的时空表达特征表现为根尖伸长区皮层组织特异性定位, 并在胚胎发生阶段动态调控向基运输, 其功能缺失会显著削弱根的向重力性响应能力。相比之下, *PIN3* 在根冠-维管组织交界处呈现梯度表达模式, 具有多功能整合特征: 既可介导重力响应与光信号整合, 又能参与荫蔽适应性的动态调节。进一步研究表明, *PIN4* 与 *PIN3* 在向光反应中呈现功能互补性, 而 *PIN7* 在根尖的分布模式与 *PIN3* 存在拓扑重叠, 二者协同调控重力信号感知的分子级联<sup>[62]</sup>。

## 3.4 *PIN* 基因环境响应调控

### 3.4.1 光信号响应

研究表明, *AtPIN1* 在植物光信号转导中具有核心调控功能。蓝光信号可诱导 *AtPIN1* 发生质膜极性重定位, 该动态重分布触发生长素极性梯度形成, 驱动根系背光侧与向光侧的差异性细胞扩展, 最终介导负向光性响应<sup>[63]</sup>。值得注意的是, *AtPIN3* 在红光/远红光介导的荫蔽应激反应中起关键作用, 其通过调控侧根原基密度来增强植物在光竞争环境中的生态适应性。

### 3.4.2 重力响应

在重力响应调控网络中, 拟南芥 *PIN* 基因呈现功能分化特征。作为首个鉴定的生长素外排载体, *AtPIN1* 主要调控地上器官的向重力性弯曲反应。*AtPIN2* 在根尖伸长区及胚发育的皮层-表皮细胞层中特异性表达, 是根向地性响应的关键调节因子<sup>[64]</sup>。此外, *AtPIN7* 虽参与重力信号感知, 但对根系生长表现出负向调控效

应<sup>[65]</sup>。

### 3.4.3 胁迫响应

非生物胁迫响应研究揭示 *PIN* 蛋白的多效性功能。在渗透胁迫 (干旱、盐碱) 及低温条件下, 禾本科模式植物玉米 (*Zea mays*) 根系与茎组织的 *PIN* 基因表达谱发生显著上调<sup>[66]</sup>。研究表明, 高温胁迫可诱导亚麻 (*Linum usitatissimum*) *PIN* 基因动态调控纤维细胞发育, 并通过韧皮部运输网络协调果实形态建成与花器官程序性脱落等生理过程<sup>[67]</sup>。

## 4 结束语

*PIN* 蛋白在发育和生长过程中的作用方面已取得较大的研究进展。*PIN* 蛋白的活性可以在多个层次上进行微调, 包括转录调控、亚细胞运输的转录后修饰、再循环、内吞作用和液泡运输的降解。通过对不同植物物种中 *PIN* 蛋白的鉴定, 更新了对植物界中 *PIN* 蛋白进化史的认识。然而, *PIN* 蛋白的进化史仍存在争议。未来, 一个全面的 *PIN* 蛋白调控网络, 以及调控 *PIN* 蛋白及其分布的磷酸化以外的翻译后修饰, 可能成为热点, 有关这些方面研究还鲜有报道。

虽然已经提出 3 种可能的机制来解释 PID/WAGs 对 *PIN* 蛋白极性的不同影响, 但确切的机制仍不清楚。为了实现这一目标, 遗传学方法与大规模数据集的计算分析相结合, 如转录组、蛋白质组学和代谢组, 可能有助于识别新的调控层和相关的候选层。因此, 本研究提出的 *PIN* 蛋白共表达网络和蛋白相互作用网络可能提供一系列调控 *PIN* 作用的潜在候选基因, 有待发现。这些先进的技术允许更精确地解剖 *PIN* 蛋白的动态定位, 将导致对 *PIN* 蛋白极性定位背后的磷酸化机制的重新理解。此外, 建立的关于 *PIN* 蛋白的调控方法可能是有价值的工具包, 可以解剖控制其他 *PIN* 蛋白极性的调控机制, 并发现参与这些过程的潜在关键调控因子。虽然对 *PIN* 蛋白的理解是基于模型植物拟南芥, 从中获得的知识可能有助于在其他具有新特征的植物中发现这些过程。

## 参考文献

- [1] 刘仑玉. 生长素和过氧化氢对玉米中胚轴生长及基因表达的影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2024.  
LIU Lanyu. Effects of auxin and hydrogen peroxide on the growth and gene expression of maize[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2024.
- [2] 云艳茹. 生长素类物质和复硝酚钠对番茄单性结实和果实糖酸含量的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2024.  
YUN Yanru. Effects of auxin, sodium nitrophenolate on parthenocarp and sugar, acid content of tomato fruit[D]. Shenyang: Shenyang Agri-

- cultural University, 2024.
- [ 3 ] 陈坤. BpPIN3 参与白桦叶片形态建成及根发育的功能解析[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2024.  
CHEN Kun. Functional analysis of BpPIN3 in *Betula platyphylla*×*B. pendula* leaf morphogenesis and root development[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2024.
- [ 4 ] 刘波, 刘欣宇, 李俊倬, 等. 菊属植物 PIN 基因家族的鉴定及生物信息学分析[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2025, 51(1): 39-53.  
LIU Bo, LIU Xinyu, LI Junzhuo, et al. Identification and bioinformatics analysis of PIN gene family in chrysanthemum plants[J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 2025, 51(1): 39-53.
- [ 5 ] 王贤, 彭亚坤, 陈猛, 等. 植物向重力反应中 PIN-FORMED 介导的生长素极性运输调控[J]. *生物技术通报*, 2024, 40(3): 25-40.  
WANG Xian, PENG Yakun, CHEN Meng, et al. Regulation of PIN-FORMED-mediated polar auxin transport in plant gravitropism[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2024, 40(3): 25-40.
- [ 6 ] 张廷忠, 梁康, 陈荟, 等. 油茶 Aux/IAA 基因家族的鉴定与分析[J]. *分子植物育种*, 2024, 22(9): 2847-2855.  
ZHANG Tingzhong, LIANG Kang, CHEN Hui, et al. Identification and analysis of Aux/IAA gene family in *Camellia oleifera*[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2024, 22(9): 2847-2855.
- [ 7 ] LI Y L, MA Y J, GONG H H, et al. Genome-wide investigation of ABCB, PIN, and AUX/LAX gene families and their involvement in the formation of leaf protrusions in *Sesamum indicum*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2025, 15: 1526321.
- [ 8 ] 夏婧. 植物生长素外向转运蛋白 PIN 的分子机制研究[D]. 合肥: 中国科学技术大学, 2023.  
XIA Jing. Mechanistic studies of the plant auxin exporter PIN[D]. Hefei: University of Science and Technology of China, 2023.
- [ 9 ] 唐桃霞, 孔维萍, 任凯丽, 等. 植物 ABC 转运蛋白功能研究进展[J]. *西北农业学报*, 2023, 32(1): 1-10.  
TANG Taoxia, KONG Weiping, REN Kaili, et al. Advance of research in function of plant ABC transporters[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2023, 32(1): 1-10.
- [ 10 ] GEISLER M, DREYER I. An auxin homeostat allows plant cells to establish and control defined transmembrane auxin gradients[J]. *New Phytologist*, 2024, 244(4): 1422-1436.
- [ 11 ] ZHANG L Q, GUO Y F, ZHANG Y J, et al. Regulation of PIN-FORMED protein degradation[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(1): 843.
- [ 12 ] 李敬蕊, 王育博, 解紫薇, 等. 甜瓜 PIN 基因家族的鉴定及高温胁迫表达分析[J]. *生物技术通报*, 2023, 39(5): 192-204.  
LI Jingrui, WANG Yubo, XIE Ziwei, et al. Identification and expression analysis of PIN gene family in melon under high temperature stress[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2023, 39(5): 192-204.
- [ 13 ] WANG X L, YUAN Y F, CHARRIER L, et al. Light-stabilized GIL1 suppresses PIN3 activity to inhibit hypocotyl gravitropism[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(9): 1886-1897.
- [ 14 ] 杨嘉泓, 李婧怡, 吴佳昊, 等. 生长素信号途径参与调控拟南芥雌配子体发育研究进展[J]. *生物技术通报*, 2024, 40(7): 19-27.  
YANG Jiahong, LI Jingyi, WU Jiahao, et al. Research progress in the auxin signaling pathway involved in the regulation of female gametophyte development in *Arabidopsis*[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2024, 40(7): 19-27.
- [ 15 ] 资丽媛, 林浴霞, 傅若楠, 等. 植物激素转运研究进展[J]. *植物生理学报*, 2022, 58(12): 2238-2252.  
ZI Liyuan, LIN Yuxia, FU Ruonan, et al. Research progress in plant hormones transport[J]. *Plant Physiology Journal*, 2022, 58(12): 2238-2252.
- [ 16 ] YANG G, CHEN B X, CHEN T, et al. BYPASS1-LIKE regulates lateral root initiation via exocytic vesicular trafficking-mediated PIN recycling in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2022, 64(5): 965-978.
- [ 17 ] 何磊, 严希, 赖卫, 等. 辣椒 PIN 基因家族鉴定及其在果柄离区和根系发育中的表达分析[J]. *西北植物学报*, 2024, 44(12): 1878-1889.  
HE Lei, YAN Xi, LAI Wei, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the PIN gene family in the pepper pedicel abscission zone and during root development[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(12): 1878-1889.
- [ 18 ] ZHENG Y W, ZHAO Z Y, ZOU H Y, et al. Genomic analysis of PIN-FORMED genes reveals the roles of SmPIN3 in root architecture development in *Salvia miltiorrhiza*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 213: 108827.
- [ 19 ] SUN Y, CHEN J Q, YUAN Y C, et al. Auxin efflux carrier PpPIN4 identified through genome-wide analysis as vital factor of petal abscission[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1380417.
- [ 20 ] 梅梅, 王斯彤, 刘怡菲, 等. 天女木兰 PIN 基因家族的鉴定及在种子萌发过程中的表达[J]. *沈阳农业大学学报*, 2025, 56(1): 29-39.  
MEI Mei, WANG Sitong, LIU Yifei, et al. Identification of PIN genes family and their expression during seed germination in *Magnolia sieboldii* K. Koch[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2025, 56(1): 29-39.
- [ 21 ] 吴佳俊, 涂燃冉, 张秋丽, 等. 过表达水稻 OsPIN2 通过减弱地上部重力反应增大分蘖角度[J]. *作物学报*, 2024, 50(12): 2962-2970.  
WU Jiajun, TU Ranran, ZHANG Qiuli, et al. Overexpression of OsPIN2 increases tiller angle by reducing shoot gravitropic response in rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2024, 50(12): 2962-2970.
- [ 22 ] KRECEK P, SKUPA P, LIBUS J, et al. The PIN-FORMED (PIN) protein family of auxin transporters[J]. *Genome Biology*, 2009, 10(12): 249.
- [ 23 ] 王益成. 槟榔 PIN 和 PILS 基因家族的全基因组鉴定及 AcPIN6 在支持根建成中的功能研究[D]. 海口: 海南大学, 2023.  
WANG Yicheng. Genome-wide identification of PIN and PILS gene families in *Areca catechu* and functional study of AcPIN6 in brace root architecture[D]. Haikou: Hainan University, 2023.
- [ 24 ] CHEN J Y, LI P, XIONG L W, et al. Analysis of PIN gene family in *Cymbidium ensifolium* revealed its potential function in petal development[J]. *Tropical Plant Biology*, 2024, 17(2): 108-119.
- [ 25 ] 樊俐娇. 过表达沙柳 LAZY1a 基因的杨树表型鉴定及其与生长素作用和光响应研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023.  
FAN Lijiao. Phenotypic identification of poplar overexpressing

- SpsLAZY1a* Gene and its interaction with Auxin and light response [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2023.
- [26] BASSUKAS A E L, XIAO Y, SCHWECHHEIMER C. Phosphorylation control of PIN auxin transporters[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2022, 65: 102146.
- [27] GANGULY A, PARK M, KESAWAT M S, et al. Functional analysis of the hydrophilic loop in intracellular trafficking of Arabidopsis PIN-FORMED proteins[J]. *Plant Cell*, 2014, 26(4): 1570-1585.
- [28] JANACEK D P, KOLB M, SCHULZ L, et al. Transport properties of canonical PIN-FORMED proteins from Arabidopsis and the role of the loop domain in auxin transport[J]. *Developmental Cell*, 2024, 59(24): 3259-3271.
- [29] SIMON S, SKUPA P, VIAENE T, et al. PIN6 auxin transporter at endoplasmic reticulum and plasma membrane mediates auxin homeostasis and organogenesis in Arabidopsis[J]. *New Phytologist*, 2016, 211(1): 65-74.
- [30] DITENGOU F A, GOMES D, NZIENGUI H, et al. Characterization of auxin transporter PIN6 plasma membrane targeting reveals a function for PIN6 in plant bolting[J]. *New Phytologist*, 2018, 217(4): 1610-1624.
- [31] BARBOSA I C R, HAMMES U Z, SCHWECHHEIMER C. Activation and polarity control of PIN-FORMED auxin transporters by phosphorylation[J]. *Trends in Plant Science*, 2018, 23(6): 523-538.
- [32] 张玉洁. 棉花生长素运输载体 GhPIN3a 质膜定位调控蛋白的鉴定和功能分析[D]. 重庆: 西南大学, 2023.  
ZHANG Yujie. Identification of GhPIN3a interactors in cotton fibers and their regulatory roles on GhPIN3a localization[D]. Chongqing: Southwest University, 2023.
- [33] 陶林. 硼促进根尖生长素运输和细胞壁果胶内吞缓解铝毒的机理[D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.  
TAO Lin. Mechanisms of boron alleviating aluminum toxicity by promoting auxin transport and cell-wall pectin endocytosis in root apices [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2022.
- [34] 令狐玉婷. 拟南芥磷酸酶 PP2A 调控网格蛋白介导的内吞[D]. 兰州: 兰州大学, 2022.  
LINGHU Yuting. Arabidopsis phosphatase PP2A regulates clathrin-mediated endocytosis[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2022.
- [35] 李艳艳, 齐艳华. 植物 Aux/IAA 基因家族生物学功能研究进展[J]. *植物学报*, 2022, 57(1): 30-41.  
LI Yanyan, QI Yanhua. Advances in biological functions of *Aux/IAA* gene family in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2022, 57(1): 30-41.
- [36] 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.
- [37] AIDA M, BEIS D, HEIDSTRA R, et al. The *PLETHORA* genes mediate patterning of the *Arabidopsis* root stem cell niche[J]. *Cell*, 2004, 119(1): 109-120.
- [38] CHENG S Y, WANG Y Z. Subcellular trafficking and post-translational modification regulate PIN polarity in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 923293.
- [39] PIN phospho-regulation drives gravity-dependent non-vertical growth in *Arabidopsis* roots[J]. *Nature Plants*, 2023, 9(9): 1383-1384.
- [40] PEARCE L R, KOMANDER D, ALESSI D R. The nuts and bolts of AGC protein kinases[J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2010, 11(1): 9-22.
- [41] BAI J S, SONG M J, GUO J, et al. Whole genome duplication and dispersed duplication characterize the evolution of the plant PINOID gene family across plant species[J]. *Gene*, 2022, 829: 146494.
- [42] 纪光昊, 鲁迁里, 余月, 等. 黄瓜丝裂原活化蛋白激酶 CsMPK4 基因的功能鉴定[J]. *生物工程学报*, 2025, 41(2): 857-868.  
JI Guanghao, LU Qianli, YU Yue, et al. Functional identification of the mitogen-activated protein kinase gene *CsMPK4* in cucumber [J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2025, 41(2): 857-868.
- [43] 曹佳佳, 熊涛, 潘亚楠, 等. 茶树 CRKs 基因家族的鉴定与表达分析[J/OL]. 宁夏大学学报(自然科学版), 1-11[2025-03-12]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/64.1006.n.20240327.1101.002.html>.  
CAO Jiajia, XIONG Tao, PAN Yanan, et al. Identification and expression analysis of *CRKs* gene family in tea plant[J]. *Journal of Ningxia University (Natural Science Edition)*, 1-11[2025-03-12]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/64.1006.n.20240327.1101.002.html>.
- [44] HAJNY J, PRÁT T, RYDZA N, et al. Receptor kinase module targets PN-dependent auxin transport during canalization[J]. *Science*, 2020, 370(6516): 550-557.
- [45] HANN C T, RAMAGE S F, NEGI H, et al. Dephosphorylation of the MAP kinases MPK6 and MPK3 fine-tunes responses to wounding and herbivory in Arabidopsis[J]. *Plant Science*, 2024, 339: 111962.
- [46] 王雨璇, 徐晨, 李桂新, 等. PP2C 蛋白磷酸酶家族参与植物多种胁迫应答的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2023, 59(8): 1463-1473.  
WANG Yuxuan, XU Chen, LI Guixin, et al. Research progress of protein phosphatases type 2C family in response to various stresses in plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2023, 59(8): 1463-1473.
- [47] SRIVASTAVA G, BAJAJ R, KUMAR G S, et al. The ribosomal RNA processing 1B: protein phosphatase 1 holoenzyme reveals non-canonical PP1 interaction motifs[J]. *Cell Reports*, 2022, 41(9): 111726.
- [48] GUO X L, QIN Q Q, YAN J, et al. Type-one protein phosphatase4 regulates pavement cell interdigitation by modulating PIN-FORMED1 polarity and trafficking in Arabidopsis[J]. *Plant Physiology*, 2015, 167(3): 1058-1075.
- [49] BALLESTEROS I, DOMÍNGUEZ T, SAUER M, et al. Specialized functions of the PP2A subfamily II catalytic subunits PP2A-C3 and PP2A-C4 in the distribution of auxin fluxes and development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Journal*, 2013, 73(5): 862-872.
- [50] 杨智森. 植物生长素外排载体 PIN1 的结构与功能研究[D]. 合肥: 中国科学技术大学, 2022.  
YANG Zhisen. Structural and functional studies of the plant auxin exporter PIN1[D]. Hefei: University of Science and Technology of China, 2022.
- [51] MELLOR N L, VOSS U, WARE A, et al. Systems approaches reveal that ABCB and PIN proteins mediate co-dependent auxin efflux [J]. *Plant Cell*, 2022, 34(6): 2309-2327.
- [52] MASSON-BOIVIN C. Small is plentiful[J]. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(3): 173-175.
- [53] 董晓山. 胡杨 PePIN 基因家族的鉴定及 PePIN1a 的功能分析[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2023.  
DONG Xiaoshan. Identification of *PePIN* gene family and functional

- analysis of *PePIN1a* in *Populus euphratica*[D]. Alair: Tarim University, 2023.
- [54] 刘锐诚. 生长素与芜菁下胚轴膨大的作用关系的初步研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2023.
- LIU Ruicheng. A preliminary study on the relationship between auxin and turnip hypocotyl enlargement[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2023.
- [55] TOGNACCA R S, LJUNG K, BOTTO J F. Unveiling molecular signatures in light-induced seed germination: insights from PIN3, PIN7, and AUX1 in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plants-Basel*, 2024, 13(3): 408.
- [56] 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]. *Plant Cell*, 1991, 3(7): 677-684.
- [57] PAHARI S, CORMARK R D, BLACKSHAW M T, et al. *Arabidopsis UNHINGED* encodes a VPS51 homolog and reveals a role for the GARP complex in leaf shape and vein patterning[J]. *Development*, 2014, 141(9): 1894-1905.
- [58] LEGRIS M, SZARZYNSKA-ERDEN B M, TREVISAN M, et al. Phototropin-mediated perception of light direction in leaves regulates blade flattening[J]. *Plant Physiology*, 2021, 187(3): 1235-1249.
- [59] SCARPELLA E, MARCOS D, FRIML J, et al. Control of leaf vascular patterning by polar auxin transport[J]. *Genes & Development*, 2006, 20(8): 1015-1027.
- [60] FRIML J, BENKOVÁ E, BLILOU I, et al. AtPIN4 mediates sink-driven auxin gradients and root patterning in *Arabidopsis*[J]. *Cell*, 2002, 108(5): 661-673.
- [61] CAZZONELLI C I, VANSTRAELEN M, SIMON S, et al. Role of the *Arabidopsis* PIN6 auxin transporter in auxin homeostasis and auxin-mediated development[J]. *PLoS One*, 2013, 8(7): e70069.
- [62] 林雨晴, 齐艳华. 生长素输出载体 PIN 家族研究进展[J]. *植物学报*, 2021, 56(2): 151-165.
- LIN Yuqing, QI Yanhua. Advances in auxin efflux carrier PIN proteins[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2021, 56(2): 151-165.
- [63] HUANG F, ZAGO M K, ABAS L, et al. Phosphorylation of conserved PIN motifs directs *Arabidopsis* PIN1 polarity and auxin transport[J]. *Plant Cell*, 2010, 22(4): 1129-1142.
- [64] RIGÓ G, AYAYDIN F, TIETZ O, et al. Inactivation of plasma membrane-localized CDPK-related kinase5 decelerates PIN2 exocytosis and root gravitropic response in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2013, 25(5): 1592-1608.
- [65] ROSQUETE M R, WAIDMANN S, KLEINE-VEHN J. PIN7 auxin carrier has a preferential role in terminating radial root expansion in *Arabidopsis thaliana*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(4): 1238.
- [66] YUE R Q, TIE S G, SUN T, et al. Genome-wide identification and expression profiling analysis of *ZmPIN*, *ZmPILS*, *ZmLAX* and *ZmABC* auxin transporter gene families in maize (*Zea mays L.*) under various abiotic stresses[J]. *PLoS One*, 2015, 10(3): e0118751.
- [67] 鲍亚宁. 高温下亚麻纤维发育相关转录组及生长素信号相关基因的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020.
- BAO Yaning. Transcriptome analysis of fiber development and identification of auxin signaling related genes in flax (*Linum usitatissimum L.*) under high temperature[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020.