

## 综述 Reviews

## 植物ABP1生物学功能及其分子作用机理

严旭, 王超, 潘建伟\*

浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华321004

**摘要:** 生长素结合蛋白ABP1在植物胚胎发生与发育, 根、下胚轴和叶的生长发育, 以及向性生长中起重要调控作用。ABP1作为可能的生长素受体, 其功能主要通过生长素结合并快速传递信号, 介导生长素早期响应基因转录和膜蛋白内吞, 调控细胞生长、分裂与分化等过程。本文主要介绍ABP1的研究历史、分子结构与亚细胞定位、遗传学研究、细胞生物学功能及其分子作用机理。

**关键词:** 生长素; 生长素结合蛋白1; 生物学功能; 信号转导

## Biological Functions and Molecular Action Mechanisms of ABP1 in Plants

YAN Xu, WANG Chao, PAN Jian-Wei\*

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China

**Abstract:** Auxin binding protein1 (ABP1) plays an essential role in embryogenesis, growth and development of roots, hypocotyls, leaves, and tropic growth. ABP1 as a putative auxin receptor, mediates auxin early response gene transcription and membrane protein endocytosis to regulate cell expansion, cell division and differentiation through binding auxin and triggering rapid signal transduction. This review focused on ABP1's study history, molecular structure and subcellular localization, genetic study, cellular functions, and molecular action mechanisms.

**Key words:** auxin; auxin binding protein1; biological functions; signal transduction

生长素(auxin)是调控植物生长发育和逆境响应最重要的植物激素之一, 生长素对植物发育调控主要体现在三个水平上: 生长素的生物合成、极性运输(polar auxin transport)和信号转导(Benjamins和Scheres 2008; Zhao 2010)。植物生长素在根尖或茎尖分生组织和幼嫩组织合成后, 通过生长素运输载体被运输到生长素作用位点, 然后通过生长素信号转导途径发挥其生物学功能。已知生长素局部合成(local synthesis)和极性运输在胚胎、侧生器官的发生与发育、向性生长(tropism)中起着关键性调控作用(Benjamins和Scheres 2008; Stepanova等2008; Chen等2010; Zhao 2010), 但这些调控作用最后均需要由生长素信号途径来执行。目前已知在植物细胞中存在两套信号途径: (1) TIR1/AFB (transport inhibitor response1/auxin signaling F-Box protein)介导的核信号途径(Dharmasiri和Estelle 2004; Dharmasiri等2005; Kepinski和Leyser 2005), 此信号途径相对较为清楚; (2) ABP1 (auxin binding protein1)介导的胞质信号途径

(Robert等2010; Xu等2010), 尽管此信号途径仍有很大空白, 但最近几年已取得长足的进展。因此, 本文结合本实验室研究工作的基础上, 对ABP1的生物学功能及其分子作用机理作一扼要综述。

## 1 ABP1的研究历史

1971年, 德国科学家利用同位素标记的IAA (indole-3-acetic acid)和1-NAA (naphthalene-1-acetic acid)发现生长素能可逆地结合到玉米胚芽鞘细胞质膜上, 并推测ABP1是质膜定位的生长素受体 (auxin receptor) (Herter等1972)。1985年, 从玉米胚芽鞘中正式分离纯化到ABP1蛋白(Löbler和Klämbt 1985)。1989年, 玉米ABP1全长cDNA (794 bp)和编码序列CDS (630 bp)正式被克隆(Barbier-Brygoo等1989; Inohara等1989; Tillmann等1989)。在接下来的十多年中, 有关ABP1蛋白理化特性的研究获得

收稿 2013-03-26 修定 2013-04-09  
资助 国家自然科学基金(30970255和31171520)和浙江省杰出青年基金 (R3100175)。

\* 通讯作者(E-mail: jwpan@zjnu.cn; Tel: 0579-82287105)。

较大进展(Woo等2002), 但ABP1的生物学功能研究却相对缓慢, 一直到2010年在*Cell*上同时发表了2篇ABP1介导的信号途径研究论文后, 对ABP1的研究又重新被科学家所关注。其实人们对ABP1的研究早于TIR1/AFB, 但其生物学功能研究却远远落后于TIR1/AFB, 究其原因主要有两个: (1) 2000年前后, 利用遗传学方法对TIR1/AFB的生物学功能研究取得巨大进展, 吸引了大批研究人员进入此研究领域; (2) ABP1植物体内表达量过低和敲除突变引起胚胎致死, 成为剖析ABP1生物学功能的主要障碍。

## 2 ABP1的结构与亚细胞定位

玉米ABP1蛋白由201个氨基酸组成, 而拟南芥ABP1比玉米ABP1少3个氨基酸, 两者氨基酸序列相似性达56%。序列分析表明, ABP1蛋白具有3个由13~20个氨基酸组成的高度保守结构域, 分别为A框、B框和C框, 其中A框被认为是主要的生长素结合位点(Woo等2002), 但最近的研究表明, C框也是与生长素结合的重要位点(Dahlke等2009, 2010)。高等植物ABP1的氨基(N)端含有分泌信号肽(signal peptide), 玉米中的信号肽由38个疏水氨基酸残基组成, 推测该信号肽有利于ABP1进入内质网(Hesse等1989)。ABP1羧基(C)端含有一个N-糖基化位点(NXT, X为除脯氨酸外的任意氨基酸)和内质网四肽滞留信号(tetrapeptide retention signal) KDEL (Barbier-Brygoo等1989; Inohara等1989; Tillmann等1989)。ABP1功能结构域如图1所示。

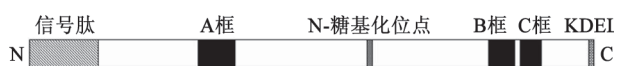


图1 ABP1功能结构域示意图

Fig.1 Functional domains of auxin binding protein1

蔗糖密度梯度离心实验证实ABP1主要定位于内质网(Shimomura等1999)。然而, 胶体金免疫电镜观察表明有少量的ABP1通过分泌途径(高尔基体)定位于质膜和胞外(Jones和Herman 1993; Diekmann等1995; Henderson等1997; Baully等2000; Chen等2012)。这些观察结果表明, ABP1可能在内质网、高尔基体、细胞质、质膜和胞外间隙均有分布。进一步的研究发现, 分泌到胞外的ABP1仍能被KDEL抗体识别, 表明胞外ABP1仍含有内质

网滞留信号(Jones和Herman 1993), 这一特征有别于其他内质网蛋白。当ABP1的C端KDEL序列突变为KEQL或KDELGL时, 抑制ABP1在内质网的滞留, 而突变为HDEL时却促进其滞留(Baully等2000)。当过量表达ABP1时能促进其胞外的分泌量(Shimomura等1999)。这些研究结果暗示ABP1的内质网滞留信号很可能具有调控ABP1胞外分泌量的功能。

由于ABP1对生长素具有高特异性亲和力, 因此, ABP1早就被认为是生长素受体(Hertel等1972; Hesse等1989; Woo等2002)。但不同外源生长素与ABP1的结合效率不同, 体外实验表明, 1-NAA与ABP1的结合效率是最佳的, 其次是IAA, 最差的是2,4-D (Hertel等1972)。在不同pH值条件下, ABP1与生长素的结合效率有很大差别。当pH值为5.5左右时, 即在酸性环境下, 两者结合效率最高, 这与细胞间隙的pH值非常接近; 当pH值接近7.0时, 即在中性环境下, 两者的结合效率接近零(Tian等1995), 这与内质网的pH值非常相似。这些结果暗示ABP1更有可能在细胞表面发挥其生物学功能(Sauer和Kleine-Vehn 2011)。但电镜观察结果表明, 仅少量ABP1定位于质膜和胞外(Jones和Herman 1993; Diekmann等1995)。因此, ABP1究竟在细胞什么部位发挥其生物学功能至今仍没有明确定论。一种可能是ABP1在不同部位执行不同的生物学功能。

## 3 ABP1的遗传学研究

正向或反向遗传学是研究基因功能的最基本的两大策略。利用正向遗传学策略, 在拟南芥或其他植物中至今没有筛选到有关*abp1*突变体的报道。而在*ABP1*反向遗传学研究中, 人们利用各种分子遗传学手段试图突变拟南芥*ABP1*基因, 但至今没有获得特别理想的突变株系, 因而阻碍了ABP1生物学功能的研究。

### 3.1 T-DNA敲除突变体

2001年, Chen等(2001a)运用T-DNA插入突变的方法试图获得拟南芥*ABP1*功能缺失突变体。在筛选纯合体的过程中, 发现*ABP1*完全敲除后引起胚胎致死, 纯合体种子呈白色, 且与正常绿色种子数量之比为1:3。显微镜观察发现纯合体种子内的胚胎无法正常发育, 细胞分裂(cell division)与伸长(cell elongation)受到抑制, 暗示ABP1在植物胚胎

发育中发挥着极其重要的生物学功能。

尽管无法对T-DNA敲除纯合体的胚后发育进行研究,但Effendi等(2011)却发现T-DNA敲除杂合体(*abp1/ABP1*)下胚轴比野生型略长,顶端优势减弱,在长日照条件下(16 h/8 h)有更多的次生花序,在短日照条件下(8 h/16 h)花期比野生型提早5 d且莲座叶较少。同时,杂合体的根和下胚轴的向地性及下胚轴的向光性生长受到明显影响,初生根生长和侧根形成对外源生长素的敏感性下降。这些突变表型表明ABP1参与调控与生长素相关的发育过程。

### 3.2 基因沉默突变体

由于*ABP1*敲除突变引起胚胎致死,多家实验室包括作者所在实验室利用组成型表达的基因沉默(gene silencing)如反义抑制等手段来制备*abp1*突变体植株,均没有获得成功,但在烟草悬浮细胞系却有成功报道(Chen等2001a; David等2007a, b)。因此,推测内源*ABP1*的表达水平调控对植物胚胎或配子发育极为重要。

Perrot-Rechenmann实验室利用免疫遗传学方法从产生ABP1抗体(mAb12)的杂交瘤中制备相应的mRNA,然后构建*scFv12*表达载体,导入烟草BY2 (bright yellow-2)悬浮细胞系中,成功抑制了内源ABP1的蛋白活性(Leblanc等1999; David等2007a, b)。在此基础上,Perrot-Rechenmann和Fleming两家实验室联合又将*scFv12*片段和*ABP1*反义RNA片段分别构建到乙醇诱导表达载体上,并分别导入拟南芥中,成功获得了ABP1免疫抑制*AtSSI2K* (内质网滞留型)、*AtSSI2S* (非共质体型)转基因株系和*ABP1* RNA反义抑制*AtABPIAS*转基因株系(Braun等2008)。结果发现经乙醇蒸气诱导后,ABP1免疫抑制和*ABP1* RNA反义抑制均明显影响了叶的发育,尤其是叶的细胞分裂与扩展受到显著抑制(Braun等2008)。

### 3.3 点突变体

玉米ABP1蛋白晶体结构显示A框中具有一个疏水口袋(hydrophobic pocket),其中H<sub>57</sub>、H<sub>59</sub>、E<sub>63</sub>和H<sub>106</sub>是Zn<sup>2+</sup>结合的关键位点,也被建议是生长素的关键结合位点。在拟南芥中,利用TILLING (targeting induced local lesions in genomes)方法筛选到与玉米H<sub>59</sub>相对应的H<sub>94</sub>突变位点*abp1-5* (H94Y)

(Robert等2010; Xu等2010)。该突变体子叶表皮扁平细胞(pavement cells)的正常发育受到显著抑制(Xu等2010),在*abp1-5*根尖表皮细胞中,外源生长素未能有效调控其极性输出载体PIN (PIN-FORMED)的内吞(endocytosis)和网格蛋白(clathrin)的质膜丰度(Robert等2010; Wang等2013)。

### 3.4 过表达突变体

Jones等(1998)利用四环素诱导启动子获得过表达拟南芥*ABP1*的转基因烟草植株; Baully等(2000)利用35S启动子制备*ABP1*内质网滞留信号不同突变的转基因烟草植株, RNA和蛋白凝胶印迹检测结果表明这些转基因植株中外源*ABP1* RNA水平较高但蛋白水平很低。过表达*ABP1*除了促进保卫细胞对生长素的敏感性外,是否影响植株发育表型却没有报道。过表达*ABP1<sup>AKDEL</sup>*影响了生长素调控其极性输出载体PIN的内吞(Robet等2010)和网格蛋白的质膜丰度(Wang等2013),导致幼苗根、下胚轴和子叶发育受阻(Robet等2010)。至今,已报道的过表达植株并非真正的高表达,这很可能因为真正高水平表达外源*ABP1*会引起胚胎致死,或者植物细胞对ABP1蛋白水平有一个严格的调控机制。但在烟草、玉米和拟南芥悬浮细胞系中,却能获得*ABP1*高表达细胞株系(Jones等1998; Mithila和Hall 2005)。

## 4 ABP1的细胞学功能

人们利用悬浮细胞系和诱导型启动子,在细胞水平上研究了ABP1的生物学功能,目前对ABP1参与调控细胞扩展(cell expansion)、细胞分裂或细胞周期(cell cycle)已经获得较为一致的结果。

### 4.1 ABP1介导生长素诱导的细胞扩展

已知外源生长素能快速诱导原生质体膨大(Keller和Van Volkenburgh 1996)。利用ABP1免疫抑制技术,发现ABP1抗体能显著抑制生长素诱导的原生质体膨大(Steffens等2001)。外源生长素未能有效诱导烟草*ABP1* RNA反义抑制细胞系的细胞伸长(Mithila和Hall 2005)。在拟南芥T-DNA敲除纯合体种子中,胚胎细胞未能正常伸长(Chen等2001a)。ABP1条件诱导突变体(*AtSSI2K*、*AtSSI2S*和*AtABPIAS*)的叶表皮细胞表面积也显著下降(Braun等2008)。这些研究结果暗示ABP1介导植物细胞扩展。在烟草植株中,诱导拟南芥*ABP1*过

表达促进了生长素诱导的叶表皮细胞扩展, 在玉米或烟草悬浮细胞系中, 组成型过表达*ABP1*同样促进了生长素诱导的细胞扩展(Jones等1998)。以上研究结果充分表明, *ABP1*介导生长素诱导的细胞扩展。

#### 4.2 *ABP1*调控细胞周期

外源生长素快速诱导离体悬浮细胞伸长的同时也促进了细胞分裂。*ABP1*免疫失活显著抑制烟草叶肉细胞原生质体和烟草BY2的细胞分裂, 外源生长素未能弥补这一抑制作用(Fellner等1996; David等2007a), 暗示*ABP1*介导生长素诱导其细胞分裂。拟南芥*abp1*功能缺失突变体胚柄和胚体的细胞分裂受阻(Chen等2001a), 表明*ABP1*是细胞分裂所必需的。进一步的研究表明, *ABP1*功能失活引起细胞分裂停滞主要由于细胞周期G1/S转变期和G2/M转变期被抑制所引起(David等2007a, b), 过表达拟南芥*ABP1*引起更多的细胞处于G2期(Chen等2001b)。这些研究结果表明*ABP1*参与调控细胞周期。

#### 5 *ABP1*的分子作用机理

*ABP1*功能缺失引起胚胎致死, *ABP1*基因沉默和过表达也未获得转基因植株。到目前为止, 有关*ABP1*的功能研究主要来自悬浮细胞系过表达、组成型基因沉默和免疫抑制、诱导型转基因植株、点突变体等。已知*ABP1*在植物胚胎发生与发育、根和下胚轴发育、叶的发育、以及向性生长中起重要调控作用。*ABP1*作为生长素受体, 其生物学功能主要通过与生长素结合, 并快速传递生长素信号, 调控生长素早期响应基因的转录和膜蛋白内吞, 从而调控细胞扩展和细胞分裂、生长素的极性输出与反馈调控等等(Chen等2010; Tromas等2010; Effendi和Scherer 2011; Shi和Yang 2011)。

##### 5.1 *ABP1*介导生长素响应基因的转录调控

目前已知植物细胞内有两套生长素信号途径: TIR1/AFB介导的核信号途径和*ABP1*介导的胞质信号途径。已有的研究表明, TIR1/AFB通过泛素化大量阻碍蛋白IAA/AUX和26S蛋白酶体的降解作用, 从而释放核信号途径控制的下游基因表达, 最终调控细胞伸长和细胞分裂(Dharmasiri和Estelle 2004; Dharmasiri等2005; Kepinski和Leyser

2005; Chapman等2012)。最近的研究表明, *ABP1*本身是生长素早期响应基因, 在*abp1/ABP1*杂合体或*ABP1*诱导失活植株*SSI2K*中, 一些重要的生长素早期响应基因包括部分IAA/AUX对外源生长素的响应与野生型相比明显下降(Effendi等2011a), 暗示*ABP1*参与介导生长素早期基因转录调控。进一步的研究表明, *ABP1*诱导失活后, 细胞周期重要调节基因*CYCD3.1*、*CYCD6.1*和*CYCB1.1*的表达下调, 相反, 细胞分裂和分化的负调控基因*RBR* (*RETINOBLASTOMA-RELATED*)的表达上调, 暗示*ABP1*很可能通过CYCD/RBR途径调控细胞周期(Braun等2008; Tromas等2009)。以上研究结果表明, 生长素很可能通过*ABP1*介导的信号途径迅速调控基因转录, 从而快速促进质膜离子流通、细胞扩展和细胞分裂等过程。

##### 5.2 *ABP1*介导的质膜蛋白内吞

生长素的极性流向主要依赖于其输出载体PIN的质膜极性定位(Wisniewska等2006; Grieneisen等2007), 而网格蛋白介导的内吞CME (clathrin-mediated endocytosis)在PIN质膜极性定位建立过程中起着重要调控作用(Dhonukshe等2007, 2008; Chen等2011; Kitakura等2011; Mravec等2011)。因此, CME对生长素极性运输具有重要的调控意义。

已有的研究表明, 外源生长素能快速抑制拟南芥根尖表皮细胞PIN蛋白的内吞, 从而促进自身的极性输出(Paciorek等2005; Pan等2009)。最近的证据表明, 在*abp1-5*的背景下外源生长素未能有效抑制根尖表皮细胞PIN内吞(Robert等2010; Wang等2013)。这些研究结果暗示生长素通过*ABP1*介导的信号途径调控PIN内吞, 但具体的调控机制仍不清楚。Robert等(2010)的研究表明, 外源生长素通过快速诱导网格蛋白重链CHC和轻链CLC质膜丰度下降, 从而抑制网格蛋白介导的PIN内吞; 而我们的观察证明, 外源生长素差异调控CLC和CHC的质膜丰度。进一步的遗传学证据表明, 在CLC2和CLC3功能缺失或过表达*ABP1<sup>AKDEL</sup>*背景下, 外源生长素未能有效快速调控CHC或/和CLC1的质膜丰度(Wang等2013), 导致生长素未能有效地抑制PIN内吞。最近的研究显示, *ABP1*通过激活SPK1 (SPIKE1)和ROP6/RIC1 (Rho-like GTPase6/ROP-interactive CRIB motif-containing protein1)的功能

来调控网格蛋白的质膜定位和PIN的内吞(Chen等2012; Lin等2012)。因此, 以上研究结果表明, 生长素信号依次通过ABP1、SPK1/ROP6/RIC1、CLC/CHC的传递, 最终到达质膜定位的PIN蛋白, 从而调控根尖PIN内吞和自身的极性输出。然而, 目前SPK1/ROP6/RIC1与网格蛋白之间的联系仍缺乏遗传学证据。

拟南芥叶表皮扁平细胞之间通过突起(lobes)和凹陷(indentation)的相互交叉形成拼图形状。这种扁平细胞突起与凹陷的形成与生长素分布、极性运输机制相关(Xu等2010)。Xu等(2010)的研究发现, 胞外生长素通过ABP1迅速将细胞突起区ROP2/RIC4活性和邻近细胞的对应凹陷区ROP6/RIC1活性同时激活, 然后, 由ROP2/RIC4抑制突起质膜定位的PIN内吞, 从而促进突起内的生长素输出和突起向外扩展, 同时抑制胞内附近凹陷区ROP6/RIC1活性; 而ROP6/RIC1通过调节微管骨架同时抑制凹陷区向外扩展和胞内附近突起区ROP2/RIC4活性(Fu等2005)。因此, 生长素通过ABP1介导的两个相互拮抗的信号途径(ROP2/RIC4和ROP6/RIC1)调控扁平细胞的突起区与凹陷区的形成。然而, 在叶表皮细胞中, ROP2/RIC4是否通过调控网格蛋白来抑制PIN内吞仍然缺乏遗传学和细胞学证据。

综上所述, ABP1通过介导不同信号途径调控不同组织或器官的细胞生长与分化。

## 6 展望

近年来, 利用各种遗传、生化和生理等手段, 人们对ABP1生物学功能的研究已取得长足进展, 尤其是ABP1介导的信号转导途径已有了一个基本的轮廓。但要全面剖析ABP1的生物学功能, 人们仍然面临许多问题: (1) 如何从植株水平上研究ABP1的生物学功能? (2) ABP1究竟是在细胞表面行使功能, 还是在胞内起作用? 还是两者兼而有之? 内质网ABP1有何生物学功能, 是否也能传递生长素信号? (3) 在根尖表皮细胞和叶扁平细胞中, ABP1介导的ROP6/RIC1信号途径对PIN内吞的调控作用为何恰好相反? (4) 植株不同器官对外源生长素敏感性截然不同, 外源生长素能快速抑制根尖细胞的伸长但却促进下胚轴细胞的伸长。在此过程中, ABP1和TIR1/AFB介导的信号途径是起

独立、协同还是拮抗作用等等, 要想解答这些问题需要有更新的研究策略和遗传学材料。因此, 全面解析ABP1生物学功能及其信号途径仍有很长的道路。

探索ABP1介导的信号途径及其生物学功能将全面而深入地理解生长素调控植物生长发育与逆境响应的分子机制。迄今为止, 在多种农作物中分离并克隆了ABP1基因, 例如水稻(文春描2008)、棉花(孙建波等2007)、苎麻(黄好等2008)等, 为农作物产量性状的遗传改良与生产提供理论指导和基因资源。

## 参考文献

- 黄好, 刘峰, 郭清泉, 张学文(2008). 苎麻生长素结合蛋白ABP1基因cDNA的克隆及表达. 作物学报, 34 (8): 1358~1365
- 孙建波, 崔百明, 刘德兵, 彭明(2007). 棉花生长素结合蛋白ABP1基因cDNA的克隆及序列分析. 棉花学报, 19 (4): 243~247
- 王超, 潘建伟(2012). 高等动植物网格蛋白介导的内吞. 浙江师范大学学报(自然科学版), 35 (4): 453~458
- 文春描(2008). 水稻ABP cDNA克隆, 原核表达及RNA沉默载体构建[学位论文]. 成都: 四川农业大学
- Barbier-Brygoo H, Ephritikhine G, Klämbt D, Ghislain M, Guern J (1989). Functional evidence for an auxin receptor at the plasmalemma of tobacco mesophyll protoplasts. Proc Natl Acad Sci USA, 86 (3): 891~895
- Baully JM, Sealy IM, Macdonald H, Brearley J, Dröge S, Hillmer S, Robinson DG, Venis MA, Blatt MR, Lazarus CM (2000). Overexpression of auxin-binding protein enhances the sensitivity of guard cells to auxin. Plant Physiol, 124 (3): 1229~1238
- Benjamins R, Scheres B (2008). Auxin: the looping star in plant development. Annu Rev Plant Biol, 59: 443~465
- Braun N, Wyrzykowska J, Muller P, David K, Couch D, Perrot-Rechenmann C, Fleming AJ (2008). Conditional repression of AUXIN BINDING PROTEIN1 reveals that it coordinates cell division and cell expansion during postembryonic shoot development in *Arabidopsis* and tobacco. Plant Cell, 20 (10): 2746~2762
- Chapman EJ, Greenham K, Castillejo C, Sartor R, Bialy A, Sun TP, Estelle M (2012). Hypocotyl transcriptome reveals auxin regulation of growth-promoting genes through GA-dependent and -independent pathways. PLoS ONE, 7 (5): e36210
- Chen D, Deng Y, Zhao J (2012). Distribution and change patterns of free IAA, ABP1 and PM H<sup>+</sup>-ATPase during ovary and ovule development of *Nicotiana tabacum* L. J Plant Physiol, 169 (2): 127~136
- Chen D, Ren Y, Deng Y, Zhao J (2010). Auxin polar transport is essential for the development of zygote and embryo in *Nicotiana tabacum* L. and correlated with ABP1 and PM H<sup>+</sup>-ATPase activities. J Exp Bot, 61 (6): 1853~1867
- Chen JG, Ullah H, Young JC, Sussman MR, Jones AM (2001a). ABP1 is required for organized cell elongation and division in *Arabi-*

- dopsis* embryogenesis. *Genes Dev*, 15 (7): 902~911
- Chen JG, Shimomura S, Sitbon F, Sandberg G, Jones AM (2001b). The role of auxin-binding protein 1 in the expansion of tobacco leaf cells. *Plant J*, 28 (6): 607~617
- Chen X, Irani NG, Friml J (2011). Clathrin-mediated endocytosis: the gateway into plant cells. *Curr Opin Plant Biol*, 14 (6): 674~682
- Chen X, Naramoto S, Robert S, Tejos R, Löffke C, Lin D, Yang Z, Friml J (2012). ABP1 and ROP6 GTPase signaling regulate clathrin-mediated endocytosis in *Arabidopsis* roots. *Curr Biol*, 22 (14): 1326~1332
- Dahlke RI, Lüthen H, Steffens B (2009). The auxin-binding pocket of auxin-binding protein 1 comprises the highly conserved boxes a and c. *Planta*, 230 (5): 917~924
- Dahlke RI, Luethen H, Steffens B (2010). ABP1: an auxin receptor for fast responses at the plasma membrane. *Plant Signal Behav*, 5 (1): 1~3
- David KM, Couch D, Braun N, Brown S, Grosclaude J, Perrot-Rechenmann C (2007a). The auxin-binding protein1 is essential for the control of cell cycle. *Plant J*, 50 (2): 197~206
- David K, Couch D, Perrot-Rechenmann C (2007b). Does auxin binding protein 1 control both cell division and cell expansion? *Plant Signal Behav*, 2 (5): 376~377
- Dharmasiri N, Dharmasiri S, Estelle M (2005). The F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature*, 435 (7041): 441~445
- Dharmasiri N, Estelle M (2004). Auxin signaling and regulated protein degradation. *Trends Plant Sci*, 9 (6): 302~308
- Dhonukshe P, Aniento F, Hwang I, Robinson DG, Mravec J, Stierhof YD, Friml J (2007). Clathrin-mediated constitutive endocytosis of PIN auxin efflux carriers in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 17 (6): 520~527
- Dhonukshe P, Tanaka H, Goh T, Ebine K, Mähönen AP, Prasad K, Blilou I, Geldner N, Xu J, Uemura T (2008). Generation of cell polarity in plants links endocytosis, auxin distribution and cell fate decisions. *Nature*, 456 (7224): 962~966
- Diekmann W, Venis MA, Robinson DG (1995). Auxins induce clustering of the auxin-binding protein at the surface of maize coleoptile protoplasts. *Proc Natl Acad Sci USA*, 92 (8): 3425~3429
- Effendi Y, Rietz S, Fischer U, Scherer GF (2011a). The heterozygous *abp1/ABP1* insertional mutant has defects in functions requiring polar auxin transport and in regulation of early auxin-regulated genes. *Plant J*, 65 (2): 282~294
- Effendi Y, Scherer GF (2011b). Auxin binding-protein1 (ABP1), a receptor to regulate auxin transport and early auxin genes in an interlocking system with PIN proteins and the receptor TIR1. *Plant Signal Behav*, 6 (8): 1101~1103
- Fellner M, Ephritikhine G, Barbier-Brygoo H, Guern J (1996). An antibody raised to a maize auxin-binding protein has inhibitory effects on cell division of tobacco mesophyll protoplasts. *Plant Physiol Biochem*, 34: 133~138
- Fu Y, Gu Y, Zheng Z, Wasteneys G, Yang Z (2005). *Arabidopsis* interdigitating cell growth requires two antagonistic pathways with opposing action on cell morphogenesis. *Cell*, 120 (5): 687~700
- Grieneisen VA, Xu J, Marée AF, Hogeweg P, Scheres B (2007). Auxin transport is sufficient to generate a maximum and gradient guiding root growth. *Nature*, 449 (7165): 1008~1013
- Henderson J, Baully JM, Ashford DA, Oliver SC, Hawes CR, Lazarus CM, Venis MA, Napier RM (1997). Retention of maize auxin-binding protein in the endoplasmic reticulum: quantifying escape and the role of auxin. *Planta*, 202 (3): 313~323
- Hertel R, Thomson KS, Russo V (1972). *In-vitro* auxin binding to particulate cell fractions from corn coleoptiles. *Planta*, 107: 325~340
- Hesse T, Feldwisch J, Balshüsemann D, Bauw G, Puype M, Vandekerckhove J, Löbler M, Klämbt D, Schell J, Palme K (1989). Molecular cloning and structural analysis of a gene from *Zea mays* (L.) coding for a putative receptor for the plant hormone auxin. *EMBO J*, 8 (9): 2453~2461
- Inohara N, Shimomura S, Fukui T, Futai M (1989). Auxin-binding protein located in the endoplasmic reticulum of maize shoots: molecular cloning and complete primary structure. *Proc Natl Acad Sci USA*, 86 (10): 3564~3568
- Jones AM, Herman EM (1993). KDEL-containing auxin-binding protein is secreted to the plasma membrane and cell wall. *Plant Physiol*, 101 (2): 595~606
- Jones AM, Im KH, Savka MA, Wu MJ, DeWitt NG, Shillito R, Binns AN (1998). Auxin-dependent cell expansion mediated by overexpressed auxin-binding protein 1. *Science*, 282 (5391): 1114~1117
- Keller CP, Van Volkenburgh E (1996). Osmoregulation by oat coleoptile protoplasts (effect of auxin). *Plant Physiol*, 110 (3): 1007~1016
- Kepinski S, Leyser O (2005). The *Arabidopsis* F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature*, 435 (7041): 446~451
- 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 (5): 1920~1931
- Löbler M, Klämbt D (1985). Auxin-binding protein from coleoptile membranes of corn (*Zea mays* L.). II. purification by immunological methods and characterization. *J Biol Chem*, 260 (17): 9848~9853
- Leblanc N, David K, Grosclaude J, Pradier JM, Barbier-Brygoo H, Labiau S, Perrot-Rechenmann C (1999). A novel immunological approach establishes that the auxin-binding protein, Nt-abp1, is an element involved in auxin signaling at the plasma membrane. *J Biol Chem*, 274 (40): 28314~28320
- Lin D, Nagawa S, Chen J, Cao L, Chen X, Xu T, Li H, Dhonukshe P, Yamamuro C, Friml J, Scheres B, Fu Y, Yang Z (2012). A ROP GTPase-dependent auxin signaling pathway regulates the subcellular distribution of PIN2 in *Arabidopsis* roots. *Curr Biol*, 22 (14): 1319~1325
- Mithila J, Hall J (2005). Comparison of ABP1 over-expressing *Arabidopsis* and under-expressing tobacco with an auxinic herbicide-resistant wild mustard (*Brassica kaber*) biotype. *Plant Sci*, 169 (1): 21~28
- Mravec J, Petrášek J, Li N, Boeren S, Karlova R, Kitakura S, Pařezová M, Naramoto S, Nodzyński T, Dhonukshe P (2011). Cell plate restricted association of DRP1A and PIN proteins

- is required for cell polarity establishment in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 21 (12): 1055~1060
- Paciorek T, Zazimalová E, Ruthardt N, Petrásek J, Stierhof YD, Kleine-Vehn J, Morris DA, Emans N, Jürgens G, Geldner N (2005). Auxin inhibits endocytosis and promotes its own efflux from cells. *Nature*, 435 (7046): 1251~1256
- Pan J, Fujioka S, Peng J, Chen J, Li G, Chen R (2009). The E3 ubiquitin ligase SCF<sup>TIR1/AFB</sup> 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 (2): 568~580
- Robert S, Kleine-Vehn J, Barbez E, Sauer M, Paciorek T, Baster P, Vanneste S, Zhang J, Simon S, Čovanová M (2010). ABP1 mediates auxin inhibition of clathrin-dependent endocytosis in *Arabidopsis*. *Cell*, 143 (1): 111~121
- Sauer M, Kleine-Vehn J (2011). AUXIN BINDING PROTEIN1: the outsider. *Plant Cell*, 23 (6): 2033~2043
- Shi JH, Yang ZB (2011). Is ABP1 an auxin receptor yet? *Mol Plant*, 4 (4): 635~640
- Shimomura S, Watanabe S, Ichikawa H (1999). Characterization of auxin-binding protein 1 from tobacco: content, localization and auxin-binding activity. *Planta*, 209 (1): 118~125
- Steffens B, Feckler C, Palme K, Christian M, Böttger M, Lüthen H (2001). The auxin signal for protoplast swelling is perceived by extracellular ABP1. *Plant J*, 27 (6): 591~599
- Stepanova AN, Robertson-Hoyt J, Yun J, Benavente LM, Xie DY, Doležal K, Schlereth A, Jürgens G, Alonso JM (2008). *TAA1*-mediated auxin biosynthesis is essential for hormone crosstalk and plant development. *Cell*, 133 (1): 177~191
- Tian H, Klämbt D, Jones AM (1995). Auxin-binding protein 1 does not bind auxin within the endoplasmic reticulum despite this being the predominant subcellular location for this hormone receptor. *J Biol Chem*, 270 (45): 26962~26969
- Tillmann U, Viola G, Kayser B, Siemeister G, Hesse T, Palme K, Löbler M, Klämbt D (1989). cDNA clones of the auxin-binding protein from corn coleoptiles (*Zea mays* L.): isolation and characterization by immunological methods. *EMBO J*, 8 (9): 2463~2467
- Tromas A, Braun N, Muller P, Khodus T, Paponov IA, Palme K, Ljung K, Lee JY, Benfey P, Murray JA (2009). The AUXIN BINDING PROTEIN 1 is required for differential auxin responses mediating root growth. *PLoS ONE*, 4 (9): e6648
- Tromas A, Paponov I, Perrot-Rechenmann C (2010). AUXIN BINDING PROTEIN 1: functional and evolutionary aspects. *Trends Plant Sci*, 15 (8): 436~446
- Wang C, Yan X, Chen Q, Jiang N, Fu W, Ma B, Liu J, Li C, Bednarek SY, Pan J (2013). Clathrin light chains regulate clathrin-mediated trafficking, auxin signaling, and development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25 (2): 499~516
- Wisniewska J, Xu J, Seifertová D, Brewer PB, Ruzicka K, Blilou I, Rouquié D, Benková E, Scheres B, Friml J (2006). Polar PIN localization directs auxin flow in plants. *Science*, 312 (5775): 883
- Woo EJ, Marshall J, Baulcy J, Chen JG, Venis M, Napier RM, Pickersgill RW (2002). Crystal structure of auxin-binding protein 1 in complex with auxin. *EMBO J*, 21 (12): 2877~2885
- Xu T, Wen M, Nagawa S, Fu Y, Chen JG, Wu MJ, Perrot-Rechenmann C, Friml J, Jones AM, Yang Z (2010). Cell surface-and rho GTPase-based auxin signaling controls cellular interdigitation in *Arabidopsis*. *Cell*, 143 (1): 99~110
- Zhao Y (2010). Auxin biosynthesis and its role in plant development. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 49~64