

水杨酸(SA)通过抑制拟南芥中PIN3的表达影响顶端弯钩的形成和下胚轴对向光性的响应

王愿, 唐玉梅, 王晓坤, 戈海曼, 杨磊*

南京大学生命科学院, 南京210093

摘要: 水杨酸(SA)是植物体内一种很重要的植物激素,它能够调控植物对逆境的响应和影响植物的很多生长发育过程,但是其对双子叶植物顶端弯钩的发育和下胚轴对单侧光的响应的影响,从来没有被报道。本文以模式植物拟南芥为材料,用高浓度外源的SA处理后,我们发现SA会抑制拟南芥黄化苗顶端弯钩的形成,而且导致下胚轴向光生长存在缺陷。进一步研究发现,SA会导致生长素在顶端弯钩内侧的分布减弱,在单侧光刺激下生长素向背光侧的极性转运过程也受到了抑制。结合我们的实验结果和生长素输出转运体PIN3的生理功能,我们认为SA通过抑制PIN3的表达来影响由生长素所介导的顶端弯钩的发育和下胚轴对单侧光的响应过程。这一发现,有助于加强我们对SA在植物体内所发挥的生理作用的了解。

关键词: 顶端弯钩; 向光性; 生长素; 水杨酸

水杨酸(SA)化学名为邻羟基苯甲酸,是原核生物及植物等真核生物的次生代谢产物,同时也是植物体内普遍存在的一种小分子酚类内源信号分子,具有重要的生理功能。SA可以通过改变转录因子以及信号分子(如:一氧化氮)的活性影响众多基因的表达(Kopp和Ghosh 1994)。在植物中,施加外源SA会影响种子萌发(Rajou等2006)、幼苗建立(Alonso-Ramírez等2009)、细胞生长(Vanacker等2001)和衰老(Rao等2001)等许多生理过程。众多的研究表明,SA调节各种生物学应答通过和其他激素的信号交联来完成,如生长素(Iglesias等2011; Wang等2007)、赤霉素(Alonso-Ramírez等2009)、细胞分裂素(Peleg等2011)、脱落酸(Szepesi等2009)、乙烯(Khan等2013, 2014)、一氧化氮(Kong等2014)和油菜素内脂(Divi等2010)等。

生长素是植物生长发育所需的且非常重要的一种激素。研究表明,在植物体内过量积累SA所显现出来的形态表型让人们想起生长素缺乏或生长素不敏感突变体的表型,表明SA可能干扰生长素的应答(Wang等2007)。进一步通过基因芯片分析拟南芥中SA对生长素信号影响表明,SA导致生长素相关基因的抑制,导致减少了Aux/IAA阻遏蛋白的降解因此抑制了生长素应答(Wang等2007)。几个SA过量累积的突变体(如*cpr5*、*cpr6*和*snc1*)表现出顶端优势减弱和生长发育延迟等表型,其生长素含量也明显缺乏(Bowling等1997; Clarke等1998; Li等2001)。

种子萌发后面临的重要挑战是:保障幼苗经受住来自土壤的机械压力,成功破土,然后朝向阳

光,进行光合作用。为了应对挑战,双子叶幼苗的下胚轴顶端会产生曲折,将幼嫩的子叶和顶端分生组织弯向下生长,这种弯曲的构造称为“顶端弯钩”,它的形成有效地防止了子叶与顶端分生组织在出土过程中与土壤直接碰触而造成的机械伤害。而当植物破土而出以后,其下胚轴会向光弯曲,以获得更多的阳光。因此,顶端弯钩的形成和下胚轴的向光生长,是植物从黑暗走向光明的过程中两个十分关键的环节。植物激素,特别是生长素在这两个环节中发挥了主导作用。顶端弯钩的维持和打开由内源植物激素相互调控来完成,如生长素(De Grauwe等2005)、乙烯(Achard等2003; De Grauwe等2005)、赤霉素(Vriezen等2004)和油菜素内酯(De Grauwe等2005)等,但是导致弯钩起始形成的生长素梯度分布的分子机制还不是完全清楚(Vandenbussche等2010)。外源生长素或者生长素的外向转运抑制剂NPA(N-1-naphthylphthalamic acid)会导致没有顶端弯钩的表型,表明在顶端弯钩形成过程中,生长素梯度分布是非常重要的(Lehman等1996)。植物的向光生长涉及到光的感知和植物激素(如:生长素)的不对称分布,有研究表明,光可以使生长素流出载体PIN3在下胚轴内皮细胞的极性分布,从而影响生长素的分布,导致向光弯曲(Ding等2011)。

本文研究发现,外源处理SA会抑制拟南芥顶

收稿 2016-11-01 修订 2016-12-02

资助 江苏省自然科学基金青年基金(BK2012306)。

* 通讯作者(E-mail: leiyang@nju.edu.cn)。

端弯钩的形成, 而且导致下胚轴的向光生长存在缺陷。这一发现有助于加强我们对SA在植物体内所发挥的生理作用的了解。

材料与方法

1 实验材料

本研究所用的野生型拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh]以及DR5::*GFP*转基因株系和PIN3*pro*:PIN3:*GFP*转基因株系的背景均为哥伦比亚0生态型(Col-0)。野生型为本实验室自己保存的种子。拟南芥DR5::*GFP*转基因株系和PIN3*pro*:PIN3:*GFP*转基因株系的来源见文献(Ottenschlager等2003; Blilou等2005)。

2 子叶下胚轴、顶端弯钩和胚轴向光弯曲的表型观察与测量

对于子叶下胚轴、弯钩角度和下胚轴向光弯曲的观察, 我们使用的是奥林巴斯体式显微镜, 显微镜上安装有DP27型相机, 用于捕捉表型图像。用Image J软件测量子叶下胚轴长和顶端弯钩的角度, 每个样品选取5份材料进行测量。关于顶端弯钩角度的计算方法见Vandenbussche等(2010)文献。对于单侧光实验, 先将野生型种子分别点在正常的1/2MS固体培养基(1/2MS盐, 1%蔗糖, 1%琼脂, pH为5.7)和含有200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA的1/2MS固体培养基上黑暗培养2 d, 然后在150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的单侧白光下继续培养2 d, 再用Image J测量下胚轴偏离水平方向的角度, 至少统计100株幼苗。我们将幼苗的弯曲情况分为3组, 分别为弯曲角度小于20°组、弯曲角度介于20°和40°组以及弯曲角度大于40°组。

3 激光共聚焦显微镜的观察

将DR5::*GFP*黄化苗置于载玻片上, 滴加40 μL 液体1/2MS培养基, 盖上盖玻片, 置于激光共聚焦显微镜(蔡司LSM-710型号)下使用488 nm激发光观察。每次拍照都必须在相同拍摄参数下进行, 主要参数有: 激光强度(laser power)、光电倍增管(photomultiplier)、偏移(offset)、放大系数(zoom factor)和分辨率(resolution)。荧光强度使用Image J软件进行统计。

实验结果

1 外源SA处理影响顶端弯钩的发育

将野生型拟南芥种子分别在含有0、100、

150、200和250 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的SA的1/2MS固体培养基上黑暗培养3 d, 我们发现在不含SA的培养基上生长的黄化苗能够形成完全闭合的顶端弯钩结构, 而在含SA的培养基上生长的黄化苗则不能形成闭合的顶端弯钩, 而且随着SA浓度的升高, 弯钩张开的程度也逐渐增大(图1-A、B)。另外, 我们也发现SA能够抑制子叶下胚轴的伸长(图1-C)。

2 外源SA处理抑制乙烯介导的“三重反应”

植物激素乙烯能够促使黄化苗形成加剧的弯钩结构、抑制茎的伸长和促进其横向加粗, 称之为“三重反应”。氨基环丙烷羧酸(ACC)是乙烯的合成前体, 它能在ACC氧化酶的催化作用下生成乙烯。因此, 在1/2MS培养基中加入10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ACC, 黑暗条件下培养3 d, 能观察到加剧的弯钩结构(图2-A、B)。在实验过程中我们发现, 在1/2MS培养基中同时加入200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA和10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ACC, 则不能形成加剧的顶端弯钩结构(图2-A、B)。而且与单独用10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ACC处理相比, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA和10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ACC共同处理条件下的子叶下胚轴的长度也明显较长(图2-C)。这说明SA能够抑制乙烯所介导的“三重反应”。

3 外源SA抑制生长素在顶端弯钩内侧的积累

顶端弯钩的形成, 其根本的原因是生长素在弯钩的内侧和外侧分布不均衡导致的差异化生长(Abbas等2013)。生长素被植物体内的各种生长素转运体以极性转运的方式转运至顶端弯钩内侧, 导致生长素在弯钩内侧过度积累, 当生长素的浓度超过一定阈值, 则会抑制细胞的伸长, 这样会导致内侧细胞的伸长速度没有外侧的细胞快, 这种不均衡的生长最终导致了顶端弯钩的形成。利用人工的生长素反应元件DR5作为启动子能够检测生长素在体内的分布(Ulmasov等1997)。将DR5连上报告基因GUS或者GFP, 构建二元表达载体后转入要研究的植物材料, 这样就可以可视化地观察到生长素的响应信号。DR5::GUS和DR5::GFP现在被普遍用来指示植物体内生长素的分布情况。我们利用拟南芥DR5::*GFP*转基因材料来观察SA处理条件下生长素在顶端弯钩处的分布变化。我们发现在200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理条件下, DR5::GFP在顶端弯钩内侧的荧光强度明显减弱了许多(图3), 这说明SA抑制了生长素向顶端弯钩内侧的转运。

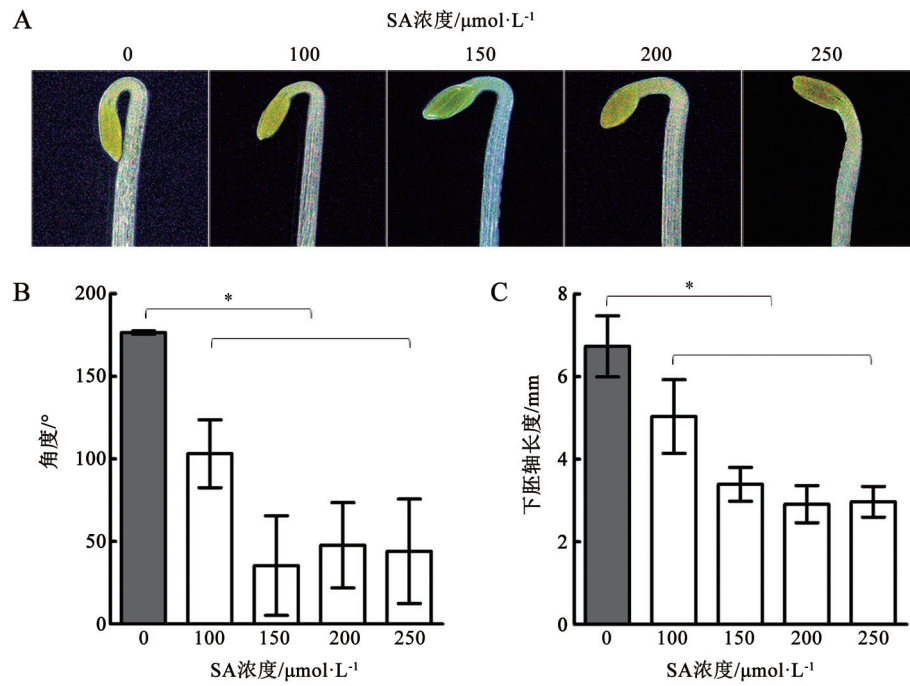


图1 黑暗条件下生长3 d时SA对顶端弯钩和子叶下胚轴伸长的影响

Fig.1 Effect of apical hook and cotyledon and hypocotyl elongation by treatment with different concentrations of exogenous SA under darkness conditions for 3 days

A: 不同浓度的外源SA处理后顶端弯钩的表型; B: 顶端弯钩弯曲角度数据统计(设完全展开的弯钩, 角度为 0° , 完全闭合的弯钩, 角度为 180° , 下图同); C: 下胚轴长度数据统计。数据为均值 \pm 标准差($n=5$), *表示差异达到显著水平($P<0.05$), Student's *t*-test。

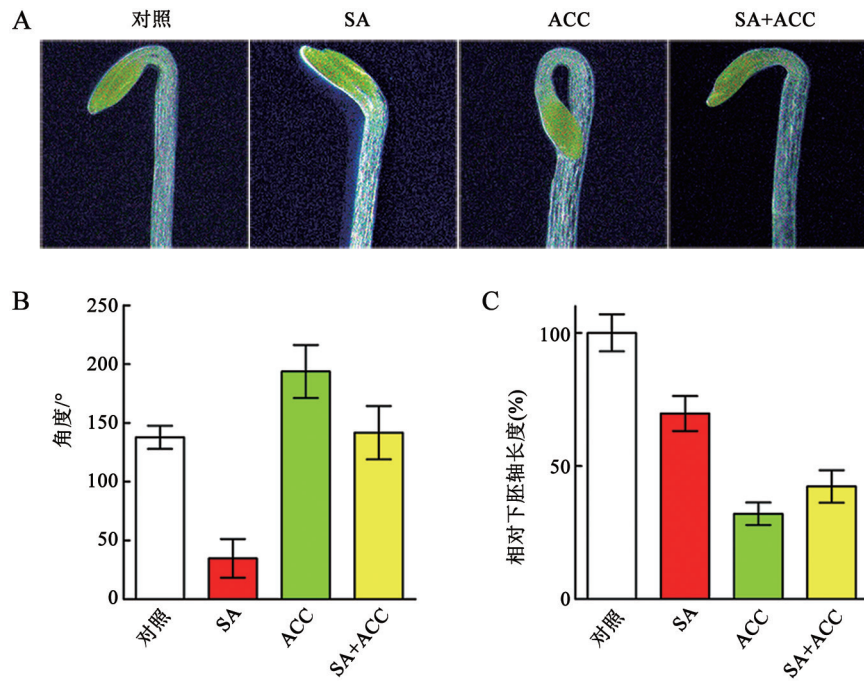


图2 暗培养3 d时SA抑制乙烯所介导的“三重反应”

Fig.2 Exogenous SA inhibits the “triple response” of ethylene mediated after germination 3 days

A: 外源SA和乙烯处理后顶端弯钩的表型; B: 顶端弯钩的角度数据统计; C: 相对下胚轴长度数据统计。数据为均值 \pm 标准差($n=5$)。

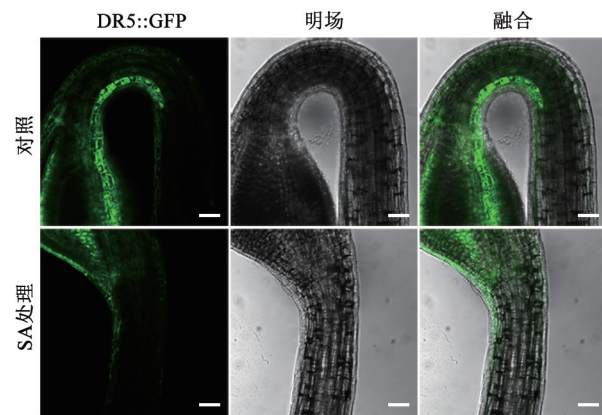


图3 分别用0和200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理后3 d对黄化苗顶端弯钩处生长素积累的影响

Fig.3 The effects on the accumulation of auxin in apical hook of 3 days etiolated seedlings after treatment with 0 or 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ exogenous SA
标尺=50 μm 。

4 外源SA抑制拟南芥下胚轴的向光弯曲生长

向光性是植物的向性运动之一,是指植物生长器官受单方向光照射而引起生长弯曲的现象。如茎叶的向光性,能使叶子尽量处于吸收光能的最适位置进行光合作用。将野生型种子分别点在正常的1/2MS培养基和含有200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA的1/2MS培养基上暗培养2 d,然后在150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的单侧白光下继续培养2 d,我们发现SA处理组的幼苗向光弯曲的程度没有对照组强烈(图4),说明SA抑制了拟南芥下胚轴的向光弯曲生长。

5 外源SA影响单侧光处理下生长素在下胚轴处的极性转运

单侧光照射后,会使生长素向胚轴的背光侧

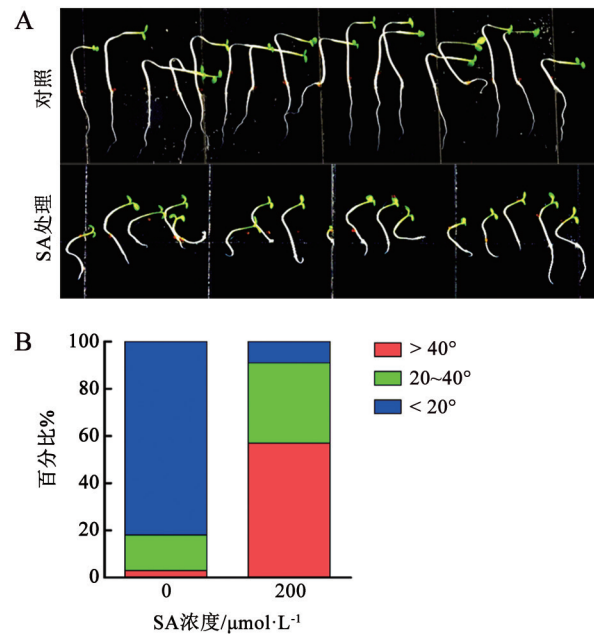


图4 SA对拟南芥下胚轴向光反应的影响

Fig.4 Effect of exogenous SA on phototropic response of hypocotyl in *Arabidopsis*

A: 黑暗处理2 d然后单侧光处理2 d的向光反应表型图; B: 向光弯曲角度数据统计。

积累,从而促使胚轴的背光侧的细胞伸长速率快于向光侧的细胞伸长速率,最终导致了植物的弯曲生长(Ding等2011)。将生长了2 d的拟南芥DR5::GFP黄化苗置于150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的单侧白光下8 h,以诱导向光弯曲生长。在对照组的下胚轴的背光侧,我们可以观察到明显的生长素的富集(图5)。而在生长素的外向转运抑制剂NPA处理条件下,则观察不到明显的向光生长,在背光侧也观察不到生长素的富集,这验证了胚轴的向光生长与生长

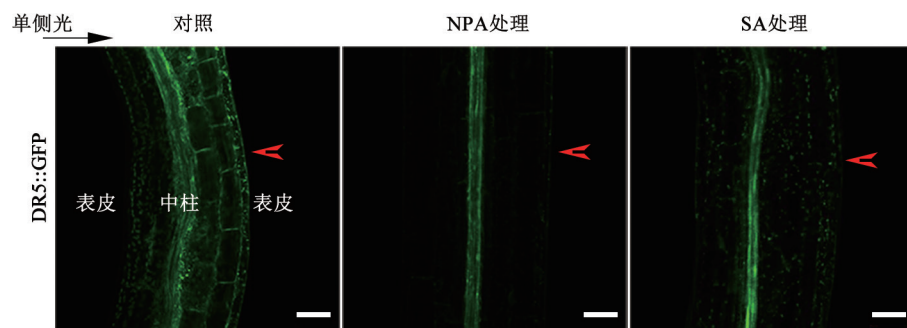


图5 SA对单侧光处理下生长素在下胚轴处的极性转运的影响

Fig.5 Effect of exogenous SA on polar transport of auxin in hypocotyl in unilateral light (8 h)

将生长了2 d的黄化苗置于1/2MS (对照)和含有5 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NPA (NPA处理)或者200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA (SA处理)的1/2MS的培养基中,单侧光(箭头处)照射8 h。小图中红色箭头示背光侧,标尺=50 μm 。

素的极性转运有关。同样, 在 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的SA处理条件下, 我们也观察不到胚轴的向光弯曲生长, 在背光侧也观察不到生长素的富集, 这说明SA能够抑制生长素的极性转运过程(图5)。

6 外源SA能够抑制生长素外向转运体PIN3的表达

PIN3是存在于拟南芥中的一种生长素外向转运体。PIN3主要分布在根的中柱细胞和根冠小柱细胞、下胚轴的内皮层以及黄化苗的顶端弯钩处, 在胚胎发育的心型胚时期也能够检测到PIN3的表达。PIN3主要参与植株的向性生长, 单侧光照射拟南芥幼苗, PIN3的表达在下胚轴的内皮层的背光侧比向光侧强, 生长素侧向累积到背光侧, 进而促进背光侧的细胞伸长, 导致植株向光生长(Ding等2011)。PIN3敲除掉后还能导致拟南芥黄化苗的顶端弯钩发育缺陷, *pin3*突变体的黄化苗不能形成完全闭合的顶端弯钩结构, 而且形成弯钩后不能正常地维持一段时间(Friml等2002)。将转基因株系PIN3*pro*:PIN3:GFP分别在含有 $0 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 或者 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA的1/2MS培养基上培养4 d, 然后通过激光共聚焦显微镜观察PIN3-GFP的表达情况。我们发现, 在 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA的处理条件下, PIN3的表达明显减弱(图6)。

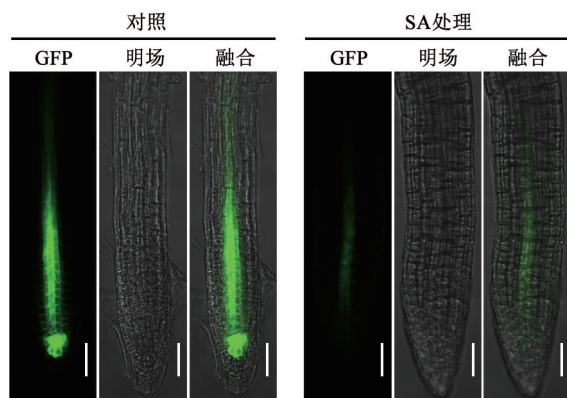


图6 SA抑制了生长素外向转运体PIN3的表达

Fig.6 Exogenous SA inhibits the expression of auxin efflux transporter PIN3

分别用 0 和 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理后4 d的幼苗根中PIN3-GFP的表达情况。标尺=50 μm 。

讨 论

SA在动物和植物中都具有重要的生理作用。SA的衍生物乙酰水杨酸, 又称阿司匹林, 具有抗血

栓的作用, 临床上用于预防心脑血管疾病的发作。在植物中, SA的生理作用也十分广泛。例如, 在植物抗病过程中, 作为信号分子来激活植物防御保护机制。此外, SA的生理作用还表现在对植物的生长、发育、成熟和衰老的调控和参与各种抗逆(抗盐、抗旱、抗冻和抗重金属胁迫等)过程(孟雪娇等2010)。SA作为一种植物激素, 能够与其他植物激素交互应答, 调控各种生理反应(An和Mou 2011)。

我们的研究发现, 用较高浓度的SA处理拟南芥幼苗, 会抑制其顶端弯钩的形成和向光性生长。进一步的研究发现, SA能够抑制生长素在顶端弯钩内侧的积累和单侧光刺激下生长素在下胚轴处的极性转运过程。而且, SA能够抑制生长素外向转运体PIN3的表达。已有的研究表明, PIN3在顶端弯钩的发育和向光性生长过程中发挥了关键作用, *pin3*突变体不能产生完全闭合的顶端弯钩结构, 其向光性生长也表现出明显的缺陷(Žádníková等2010; Ding等2011)。因此, 我们认为SA可以通过抑制PIN3的表达, 影响生长素的极性转运过程, 最终抑制了顶端弯钩的形成和向光性生长。

生长素被质膜上的生长素转运体转运至细胞, 然后进入细胞核与生长素受体TIR1结合, TIR1是一种参与泛素化降解的F-box蛋白, 结合了生长素的TIR1蛋白能够降解一类Aux/IAAs蛋白。Aux/IAAs蛋白能与一类生长素反应因子ARFs形成异源二聚体, 抑制ARFs作为转录因子发挥作用。Aux/IAAs被降解后, ARFs被激活, ARFs作为转录因子, 调控生长素响应基因的转录。在拟南芥中, 有6种TIR1/AFB蛋白、29种Aux/IAA蛋白和23种ARF蛋白, 这些蛋白相互组合, 形成了一个庞大的信号转导网络, 使得生长素能够调控植物生长发育的各个方面。有研究表明, 外源施加SA处理拟南芥幼苗, 能够抑制TIR1蛋白的表达(Wang等2007)。外源施加SA处理拟南芥幼苗48 h后, PIN3的转录受到抑制(Armengot等2014)。我们因此推测, SA通过抑制生长素受体TIR1的表达, 进而会在转录水平抑制PIN3的表达。

在拟南芥中, NPR3和NPR4是SA的受体蛋白, 其含有BTB (broad complex/tramtrack/bric-a-brac) 结构域, 因此能够与泛素连接酶Cullin 3结合, 介导

蛋白的降解。NPR3是低亲和性的SA受体($K_d=1\ 000\ \text{nmol}\cdot\text{L}^{-1}$), 而NPR4是高亲和性的SA受体($K_d=50\ \text{nmol}\cdot\text{L}^{-1}$)。在高浓度的SA条件下, NPR3与NPR1相互作用, 介导NPR1的降解, 进而启动细胞凋亡。在低浓度的SA条件下, SA与NPR4结合, 使得NPR4不能与NPR1相互作用, 而此时的NPR3由于较低的亲和性, 不能与NPR1相互作用, 进而NPR1能够积累, 有利于细胞的存活和植物的抗逆性(Yan和Dong 2014)。因此, 在高浓度SA处理条件下, 能诱导细胞凋亡, 包括PIN3在内的蛋白发生了降解。这也可能是高浓度SA处理后PIN3的表达降低的一个原因。高浓度的SA还能抑制网格蛋白介导的膜蛋白的内吞过程(Du等2012), 因此SA还可能通过影响PIN3的内吞, 影响PIN3的功能。

综上所述, SA可能通过抑制PIN3的转录、促进PIN3的降解和调控PIN3的内吞等方式调控PIN3的表达, 进而影响了顶端弯钩的形成和胚轴的向光性生长。

参考文献

- Abbas M, Alabadi D, Blazquez MA (2013). Differential growth at the apical hook: all roads lead to auxin. *Front Plant Sci*, 4: 441
- Achard P, Vriezen WH, Van Der Straeten D, Harberd NP (2003). Ethylene regulates *Arabidopsis* development via the modulation of DELLA protein growth repressor function. *Plant Cell*, 15: 2816–2825
- Alonso-Ramirez A1, Rodríguez D, Reyes D, Jiménez JA, Nicolás G, López-Climent M, Gómez-Cadenas A, Nicolás C (2009). Crosstalk between gibberellins and salicylic acid in early stress responses in *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant Signal Behav*, 4: 750–751
- An CF, Mou ZL (2011). Salicylic acid and its function in plant immunity. *J Integr Plant Biol*, 53: 412–428
- Armengot L, Marques-Bueno1 MM, Soria-Garcia A, Muller M, Munne-Bosch S, Martinez MC (2014). Functional interplay between protein kinase CK2 and salicylic acid sustains *PIN* transcriptional expression and root development. *Plant J*, 78: 411–423
- 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 (7021): 39–44
- Bowling SA, Clarke JD, Liu Y, Klessig DF, Dong X (1997). The *cpr5* mutant of *Arabidopsis* expresses both NPR1-dependent and NPR1-independent resistance. *Plant Cell*, 9: 1573–1584
- Clarke JD, Liu Y, Klessig DF, Dong X (1998). Uncoupling PR gene expression from NPR1 and bacterial resistance: characterization of the dominant *Arabidopsis cpr6-1* mutant. *Plant Cell*, 10: 557–569
- De Grauwe L, Vandenbussche F, Tietz O, Palme K, Van Der Straeten D (2005). Auxin, ethylene and brassinosteroids: tripartite control of growth in the *Arabidopsis* hypocotyl. *Plant Cell Physiol*, 46: 827–836
- Ding ZJ, Galván-Ampudia CS, Demarsy E, Langowski L, Kleine-Vehn J, Fan YW, Morita MT, Tasaka M, Fankhauser C, Offringa R, Friml J (2011). Light-mediated polarization of the PIN3 auxin transporter for the phototropic response in *Arabidopsis*. *Nat Cell Biol*, 13 (4): 447–453
- Divi UK, Rahman T, Krishna P (2010). Brassinosteroid-mediated stress tolerance in *Arabidopsis* shows interactions with abscisic acid, ethylene and salicylic acid pathways. *BMC Plant Biol*, 10: 151
- Du YL, Tejos R, Beck M, Himschoot E, Li HJ, Robatzek S, Vanneste S, Friml J (2012). Salicylic acid interferes with clathrin-mediated endocytic protein trafficking. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110 (19): 7946–7951
- Friml J, Wisniewska J, Benkova E, Mendgen K, Palme K (2002). Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*. *Nature*, 415 (6873): 806–809
- Iglesias MJ, Terrile MC, Casalongué CA (2011). Auxin and salicylic acid signalling counteract during the adaptive response to stress. *Plant Signal Behav*, 6: 452–454
- Khan MIR, Asgher M, Khan NA (2014). Alleviation of salt-induced photosynthesis and growth inhibition by salicylic acid involves glycinebetaine and ethylene in mungbean (*Vigna radiata* L.). *Plant Physiol Biochem*, 80: 67–74
- Khan MIR, Iqbal N, Masood A, Per TS, Khan NA (2013). Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline product ion and ethylene formation. *Plant Signal Behav*, 8: e26374
- Kong J, Dong Y, Xu L, Liu S, Bai X (2014). Effects of foliar application of salicylic acid and nitric oxide in alleviating iron deficiency induced chlorosis of *Arachis hypogaea* L. *Bot Stud*, 55: 9
- Kopp E, Ghosh S (1994). Inhibition of NF-kappa B by sodium salicylate and aspirin. *Science*, 265: 956–959
- Lehman A, Black R, Ecker JR (1996). *HOOKLESS1*, an ethylene response gene, is required for differential cell elongation in the *Arabidopsis* hypocotyl. *Cell*, 85: 183–194
- Li X, Clarke JD, Zhang Y, Dong X (2001). Activation of an EDS1-mediated *R*-gene pathway in the *snc1* mutant leads to constitutive, NPR1-independent pathogen resistance. *Mol Plant Microbe Interact*, 14: 1131–1139
- Meng XJ, Di K, Ding GH (2010). Progress of study on the physiological role of salicylic acid in plant. *Chin Agric Sci Bull*, 26 (15): 207–214 [孟雪娇, 邸昆, 丁国华(2010). 水杨酸在植物体内的生理作用研究进展. *中国农学通报*, 26 (15): 207–214]
- Ottenschlager I, Wolff P, Wolverson C, Bhalerao RP, Sandberg G, Ishikawa H, Evans M, Palme K (2003). Gravity-regulated differential auxin transport from columella to lateral root cap cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (5): 2987–2991
- Peleg Z, Reguera M, Tumimbang E, Walia H, Blumwald E (2011). Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought

- tolerance and increase grain yield in rice under water-stress. *Plant Biotech J*, 9: 747–758
- Rajou L, Belghazi M, Huguet R, Robin C, Moreau A, Job C, Job D (2006). Proteomic investigation of the effect of salicylic acid on *Arabidopsis* seed germination and establishment of early defense mechanisms. *Plant Physiol*, 141: 910–923
- Rao MV, Davis KR (2001). The physiology of ozone-induced cell death. *Planta*, 213: 682–690
- Szepesi Á, Csiszár J, Gémes K, Horváth E, Horváth F, Simon ML, Tari I (2009). Salicylic acid improves acclimation to salt stress by stimulating abscisic aldehyde oxidase activity and abscisic acid accumulation, and increases Na⁺ content in leaves without toxicity symptoms in *Solanum lycopersicum* L. *Plant Physiol*, 166: 914–925
- Ulmasov T, Murfett J, Hagen G, Guilfoyle TJ (1997). Aux/IAA proteins repress expression of reporter genes containing natural and highly active synthetic auxin response elements. *Plant Cell*, 9 (11): 1963–1971
- Vanacker H, Lu H, Rate DN, Greenberg JT (2001). A role for salicylic acid and NPR1 in regulating cell growth in *Arabidopsis*. *Plant J*, 28: 209–216
- Vandenbussche F, Petrasek J, Zadnikova P, Hoyerova K, Pesek B, Raz V, Swarup R, Bennett M, Zazimalova E, Benkova E, Van Der Straeten D (2010). The auxin influx carriers AUX1 and LAX3 are involved in auxin-ethylene interactions during apical hook development in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Development*, 137 (4): 597–606
- Vriezen WH, Achard P, Harberd NP, Van der Straeten D (2004). Ethylene-mediated enhancement of apical hook formation in etiolated *Arabidopsis thaliana* seedlings is gibberellin dependent. *Plant J*, 37: 505–516
- Wang D, Pajerowska-Mukhtar K, Culler AH, Dong XN (2007). Salicylic acid inhibits pathogen growth in plants through repression of the auxin signaling pathway. *Curr Biol*, 17: 1784–1790
- Yan SP, Dong XN (2014). Perception of the plant immune signal salicylic acid. *Curr Opin Plant Biol*, 20: 64–68
- Žádníková P, Petrásek J, Marhavy P, Raz V, Vandenbussche F, Ding Z, Schwarzerová K, Morita MT, Tasaka M, Hejátko J, et al (2010). Role of PIN-mediated auxin efflux in apical hook development of *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 137: 607–617

Salicylic acid (SA) inhibits the expression of auxin efflux transporter PIN3 to control the establishment of apical hook and phototropic response of hypocotyl

WANG Yuan, TANG Yu-Mei, WANG Xiao-Kun, GE Hai-Man, YANG Lei*

School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, China

Abstract: Salicylic acid (SA) plays an important role in multiple physiological processes including response to environment stresses and many development processes. It's still not clear whether SA affects the development of apical hook and the response to unilateral light. In this study, we used the model plant *Arabidopsis thaliana* to examine the effect of high level exogenous SA on the development of apical hook and the response to unilateral light. We found that exogenous SA treatment could inhibit the formation of apical hook of *A. thaliana*, and cause defect in the phototropic growth of hypocotyl. We further found that the auxin accumulation in the concave side of apical hook was decreased and the auxin can not move toward to the side of backlight upon treatment with SA. Based on the function of auxin efflux transporter PIN3 in *Arabidopsis*, a clear explanation for our findings is that SA inhibits the expression of auxin efflux transporter PIN3 to control the establishment of apical hook and phototropic response of hypocotyl. Our results provide insights on the physiological role of SA in plants.

Key words: apical hook; phototropic; auxin; salicylic acid

Received 2016-11-01 Accepted 2016-12-02

This work was supported by the Youth Natural Science Fund of Jiangsu Province of China (Grant No. BK2012306).

*Corresponding author (E-mail: leiyang@nju.edu.cn).