

根施水杨酸对铅胁迫下小麦根系生长发育的影响

巴青松¹,宋瑜龙²,张兰兰¹,李桂萍¹,刘远¹,陈楚¹,傅兆麟¹

(1.淮北师范大学生命科学学院,资源植物生物学安徽省重点实验室,安徽 淮北 235000;
2.西北农林科技大学,旱区作物逆境生物学国家重点实验室,陕西 杨凌 712100)

摘要:以小麦品种“轮选 988”为材料,采用溶液培养法,研究了 $80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 水杨酸 (SA) 对铅 ($50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Pb^{2+}) 胁迫下小麦幼苗生长及生理特性的影响。结果表明:根施 SA 后,铅胁迫下的小麦幼苗株高、根长、株鲜重、根鲜重、株干重和根干重较对照 (铅胁迫下未根施 SA) 分别上升了 17.67%、24.85%、23.46%、18.69%、18.95% 和 25.41%,根系超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性分别上升了 215.73%、98.92%、137.45% 和 111.47%,根中超氧阴离子 (O_2^-) 和过氧化氢 (H_2O_2) 含量分别降低了 23.82% 和 28.99%;同时,根施 SA,铅胁迫下小麦根系中可溶性糖含量上升了 13.59%,而 Pro 含量下降了 40.11%,根系中丙二醛 (MDA) 含量降低了 16.78%,小麦根系活力增加了 694.52%。因此,根施 SA 在一定程度上提高了小麦根系的抗氧化能力,缓解了铅离子对小麦根系的毒害。

关键词:铅胁迫;小麦根系;根施水杨酸;生理特性

中图分类号:S512.1 文献标志码:A

Effects of root-applying salicylic acid on the growth and development of wheat roots under lead stress

BA Qing-song¹, SONG Yu-long², ZHANG Lan-lan¹, LI Gui-ping¹, LIU Yuan¹, CHEN Chu¹, FU Zhao-lin¹

(1. College of Life Science, Huaibei Normal University, Anhui Key Laboratory of Plant Resources and Biology, Huaibei, Anhui 235000, China;

2. Northwest A&F University, State Key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In order to explore the role of salicylic acid (SA) in alleviating lead (Pb) toxicity on wheat (*Triticum aestivum L.*), wheat seedlings exposed to $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Pb as $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ were treated with $80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ SA. The physiological and biochemical indexes of wheat seedlings were measured by solution culture method. The results showed that Pb exposure depressed plant growth. However, after root-applying SA, the plant height, root length, fresh and dry weights of plant and root were increased by 17.67%, 24.85%, 23.46%, 18.69%, 18.95%, and 25.41%, respectively. In addition, SOD, POD, CAT, and APX increased by 215.73%, 98.92%, 137.45%, and 111.47%, respectively. The contents of O_2^- and H_2O_2 in the roots decreased by 23.82% and 28.99%, respectively. Whereas the contents of soluble sugar increased by 13.59% while the content of proline decreased by 40.11%. The content of MDA in the roots decreased by 16.78% and root activity increased by 694.52% after root-application of SA under Pb stress. Therefore, root-applying SA significantly improved the antioxidation capability of wheat roots, which could, in turn, enhance the resistance of wheat roots to Pb stress and alleviate Pb toxic effects.

Keywords: lead stress; wheat root system; root-applying salicylic acid; physiological characteristics

土壤重金属污染与防治已经成为国内外普遍关注的环境问题之一,2014 年 4 月 17 日国家环境

保护部和国土资源部联合发布的《全国土壤污染状况调查公报》^[1]显示,铅是土壤污染最严重、对作物

危害最大的重金属元素之一。铅离子(Pb^{2+})进入土壤后直接被植物根系吸收,当其在植物体内累积到一定水平时,植物就会受到伤害。 Pb^{2+} 胁迫导致内源激素紊乱^[2],改变了很多代谢途径^[3],限制了光合作用^[4],显著抑制了植物地上和地下部的生长^[5]。而且, Pb^{2+} 胁迫下植物在萌发期和出苗阶段死亡率较高,苗期也是植物对 Pb^{2+} 胁迫反应的耐受性和敏感性的重要时期。因此,研究植物苗期对 Pb^{2+} 胁迫的响应机理以及如何缓解 Pb^{2+} 胁迫对植物的影响具有重要意义。

通过添加外源物质调控植物体内代谢是应对 Pb^{2+} 胁迫对植物伤害的有效方法。水杨酸(SA)是信号传递分子,能够诱导植物对非生物胁迫产生一定的抗性^[6],如提高植物的抗盐性^[7]、抗旱性^[8]、抗寒性^[9]和抗热性^[10];对重金属的抗性研究主要集中在镉^[11]、镍^[12]和铜胁迫^[13], Pb^{2+} 胁迫下,根施SA对小麦幼苗根系生长发育的研究还少见报道。因此,本试验研究根施SA对 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗理化的生理影响,探究SA对提高小麦耐铅的生理机理,为SA应用于提高小麦耐铅性提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 材料与试验设计

选取均匀、饱满的小麦品种‘轮选988’种子,0.1% $HgCl_2$ 消毒后,蒸馏水浸泡24 h,平铺在放有滤纸的直径90 mm培养皿上,每个培养皿上30株。培养皿置于 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光照强度、昼夜交替时间12 h/12 h、25℃的培养箱中,每天加入适量蒸馏水进行培养。

培养7 d后进行第一轮试验,用 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Pb^{2+} (在预试验中,此处理浓度是与蒸馏水对照相比幼苗根系长度大约减少一半的浓度; Pb 离子由 $Pb(NO_3)_2$ 提供)分别与不同浓度(1, 5, 10, 20, 40, 80, 120, 160, 200 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)SA混合液共20 mL处理小麦幼苗,以蒸馏水处理作为对照(CK),处理5 d后,

每个重复选取30株测定小麦幼苗形态指标。根据试验结果,筛选出 $80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ SA对 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Pb^{2+} 胁迫下小麦的生长恢复效果最好,被确定为最适的SA浓度。在第二轮实验中,分别以CK、Pb、SA和Pb+SA代表蒸馏水处理、 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Pb^{2+} 处理、 $80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ SA和 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ $Pb^{2+} + 80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ SA,相同条件培养小麦幼苗,培养7 d后,设置CK、Pb、SA和Pb+SA处理,3次重复,处理9 d后,每个重复选取30株测定小麦幼苗形态与生理指标。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 生长指标 随机取30株小麦幼苗,测定其株高、根长、单株根鲜重和单株根干重,重复3次。

1.2.2 根系生理指标 SOD活性通过氮蓝四唑(NBT)法测定,POD活性通过愈创木酚比色法测定,CAT活性和APX活性通过紫外分光光度法测定, O_2^- 含量通过羟胺氧化法测定, H_2O_2 含量通过氯化钛法测定,MDA含量通过硫代巴比妥酸反应法测定^[14-15];根系活力通过氯化三苯基四氮唑(TTC)法测定^[16];可溶性糖含量通过蒽酮比色法测定,游离脯氨酸含量通过酸性茚三酮法测定^[17]。所有指标均是在鲜重下测定的,3次生物学重复。

1.3 数据分析

采用SPASS 19.0进行数据的单因素方差分析(one-way ANOVA)和显著性检验,利用SigmaPlot 10.0软件作图。

2 结果与分析

2.1 根施SA对 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗形态指标的影响

在 Pb^{2+} 胁迫下,小麦幼苗形态指标发生了明显变化,植株和根系的生长受到了明显的抑制;然而,根施SA后,其形态指标得到了缓解,其株高,根长,株鲜重,株干重,根鲜重和根干重依次增加了17.67%,24.85%,23.46%,18.95%,18.69%和25.41%(表1)。

表1 根施SA对 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗形态指标的影响

Table 1 Effects of root applying SA on morphology index of wheat seedlings under Pb^{2+} stress

处理 Treatment	株高/cm Shoot height	株干重/(g·株 ⁻¹) Dry shoot weight (g·plant ⁻¹)	株鲜重/(g·株 ⁻¹) Fresh shoot weight (g·plant ⁻¹)	根长/cm Root length	根干重/(g·株 ⁻¹) Dry root weight (g·plant ⁻¹)	根鲜重/(g·株 ⁻¹) Fresh root weight (g·plant ⁻¹)
CK	10.26±0.19a	0.0107±0.0004b	0.0815±0.0022b	6.84±0.41b	0.0061±0.0003b	0.0603±0.0027a
Pb	8.46±0.53b	0.0089±0.0003c	0.0670±0.0021c	5.96±0.34c	0.0046±0.0002c	0.0447±0.0013b
SA	10.44±0.19a	0.0121±0.0004a	0.0841±0.0021b	7.06±0.41b	0.0071±0.0003b	0.0624±0.0026a
Pb+SA	10.49±0.24a	0.0127±0.0005a	0.0915±0.0033a	9.99±0.43a	0.0083±0.0005a	0.0669±0.0039a

注:不同字母表示处理间差异达显著水平($P<0.05$),下同。

Note: Different letters indicate significant differences between treatments at $P<0.05$. The same below.

2.2 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系保护酶 SOD、POD、CAT 和 APX 活性的影响

图 1 表明,与对照组(CK)相比,Pb 单独处理组小麦根系 SOD 活性降低了 35.54%,而 SA 处理组小麦根系 SOD 活性却上升了 59.07%;与 Pb 处理组相比,SA+Pb 处理组的小麦根系 SOD 活性上升了 215.73%。因此,根施 SA 增强了 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗根系分解 O_2^- 的能力。

图 2 表明,与对照组(CK)相比,Pb 处理组的 POD 活性降低了 31.74%,SA 处理组 POD 活性增加了 34.37%;与 Pb 处理组相比,SA+Pb 处理组小麦幼苗根系 POD 活性上升了 98.92%。因此,根施 SA 增强了 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗根系分解 H_2O_2 的能力。

图 3 表明,与对照组(CK)相比,Pb 处理组小麦根系的 CAT 活性降低了 34.46%,而 SA 组小麦根系的 CAT 活性仅仅上升了 0.34%;与 Pb 处理组相比,SA+Pb 处理组的小麦根系 CAT 活性上升了 137.45%。

图 4 表明,与对照组(CK)相比,Pb 处理组小

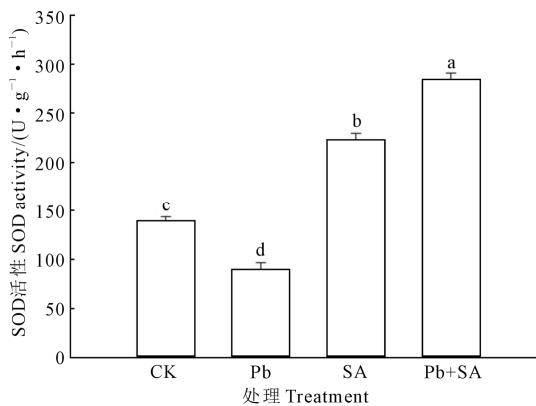


图 1 外源 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系 SOD 活性的影响

Fig.1 Effects of exogenous SA on SOD activities of wheat seedlings under Pb^{2+} stress

麦根系 APX 活性降低了 29.07%,SA 处理组小麦根系 APX 活性上升了 311.63%;与 Pb 处理组比,SA+Pb 处理组小麦根系 APX 活性提高了 111.47%。

2.3 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系脯氨酸和可溶性糖含量的影响

图 5 表明,与对照组(CK)相比,Pb 处理组 Pro 含量升高了 31.25%,SA 处理组小麦根系 Pro 含量升高了 12.85%;与 Pb 处理组相比,SA+Pb 处理组 Pro 含量降低了 40.11%。因此,根施 SA 通过增强小麦幼苗根系的渗透能力以缓解 Pb^{2+} 胁迫的毒害。

植物细胞内的可溶性糖用来降低植物的细胞液凝固点,防止细胞液凝结成冰晶对植物造成伤害,起到保水作用。图 6 表明,与对照组(CK)相比 Pb 处理组可溶性糖含量降低了 8.72%,而 SA 组可溶性糖含量却升高了 18.59%;而与 Pb 处理组相比,SA+Pb 处理组小麦根系的可溶性糖含量提高了 13.59%。因此,根施 SA 提高了 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系中可溶性糖含量,增强了渗透势,增加了保水能力,降低了 Pb^{2+} 对小麦根系的毒害。

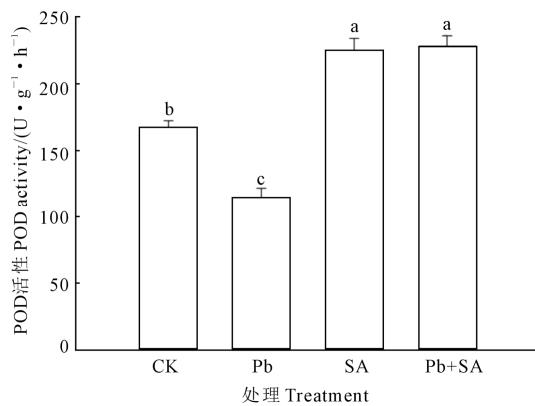


图 2 外源 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系 POD 活性的影响

Fig.2 Effects of exogenous SA on POD activities of wheat seedlings under Pb^{2+} stress

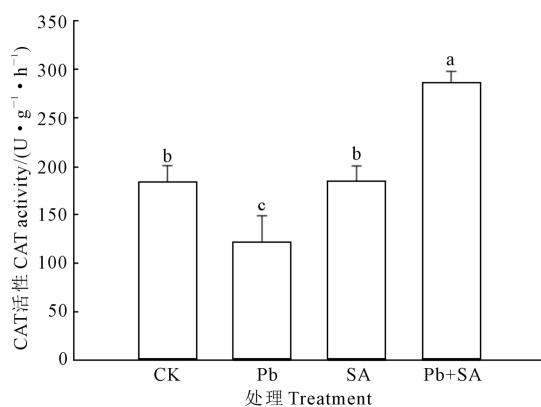


图 3 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系 CAT 活性的影响

Fig.3 Effects of root applying SA on CAT activities of wheat seedlings under Pb^{2+} stress

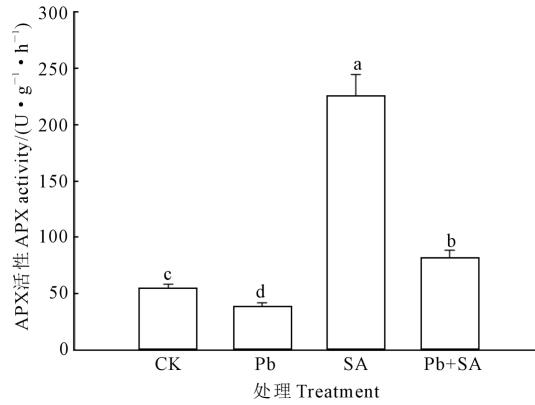


图 4 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系 APX 活性的影响

Fig.4 Effects of root applying SA on APX activities of wheat seedlings under Pb^{2+} stress

2.4 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系 O_2^- 、 H_2O_2 和 MDA 含量的影响

图 7 表明,与对照组(CK)相比,Pb 处理组 O_2^- 含量增加了 400.16%,SA 处理组小麦根系 O_2^- 含量却升高了 162.03%。然而,与 Pb 处理组相比,SA+Pb 处理组小麦根系 O_2^- 含量减少了 23.82%。由此可见,根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗 O_2^- 过量积累具有明显的抑制作用。

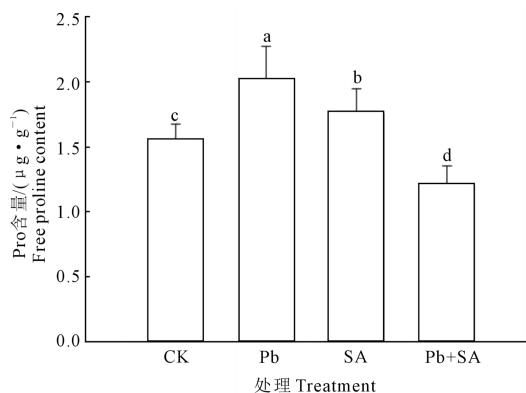


图 5 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系游离脯氨酸(Pro)含量的影响

Fig.5 Effects of root applying SA on the contents of proline of wheat seedlings roots under Pb^{2+} stress

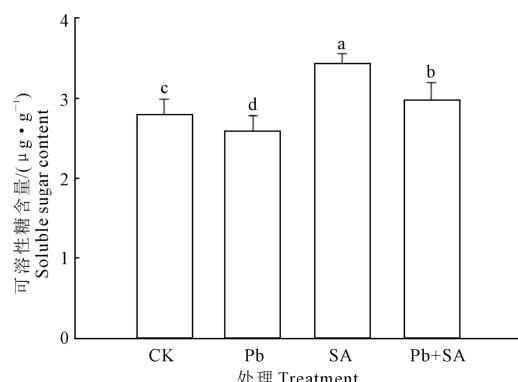


图 6 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系可溶性糖含量的影响

Fig.6 Effects of root applying SA on the contents of soluble sugar of wheat seedlings roots under Pb^{2+} stress

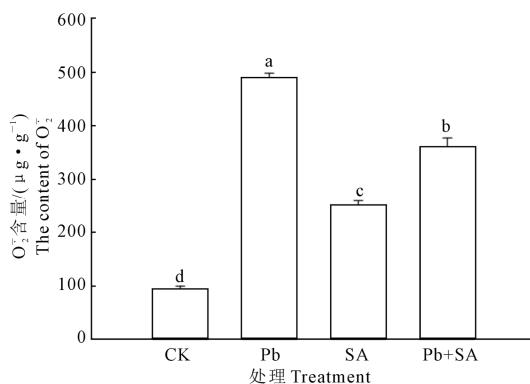


图 7 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗根系超氧根阴离子的影响

Fig.7 Effects of root applying SA on the contents of O_2^- in roots of wheat seedlings under Pb^{2+} stress

H_2O_2 具有很强的氧化性,其含量过多,对植物细胞造成危害。与对照组(CK)相比,Pb 处理组的过氧化氢含量增加了 43.73%;与 Pb 处理组相比,SA+Pb 处理组根系的过氧化氢含量降低了 28.99%(图 8)。

由图 9 可知,与对照组(CK)相比,Pb 处理组丙二醛含量提高了 13.81%,而 SA 处理组的 MDA 含量却降低了 26.88%;与 Pb 处理组相比,SA+Pb 处理组 MDA 含量降低了 16.78%。由此可见,根施 SA 降低了丙二醛含量,有效地缓解了 Pb^{2+} 胁迫造成的膜脂氧化作用。

2.5 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系活力的影响

图 10 表明,与对照组(CK)相比,Pb 处理组根系活力降低了 53.63%,而 SA 处理组的根系活力却上升了 17.79%;与 Pb 处理组相比,SA+Pb 处理组的根系活力提高了 694.52%。由此可见,根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫的小麦根系具有促进作用。

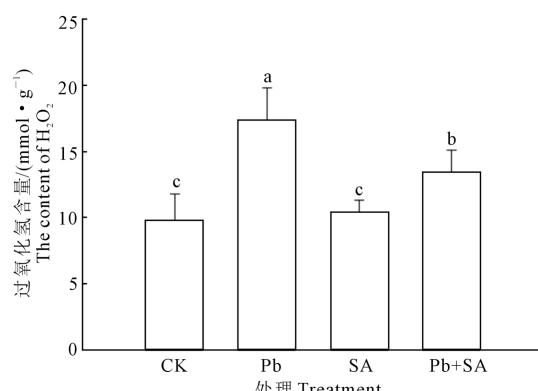


图 8 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗根系过氧化氢含量的影响

Fig.8 Effects of root applying SA on the contents of H_2O_2 in roots of wheat seedlings under Pb^{2+} stress

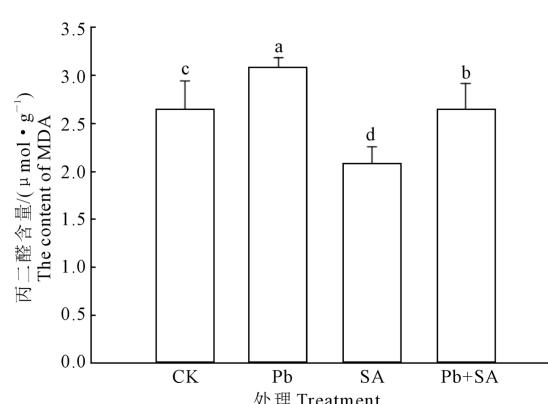


图 9 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦根系丙二醛的影响

Fig.9 Effects of root applying SA on the contents of MDA in roots of wheat seedlings under Pb^{2+} stress

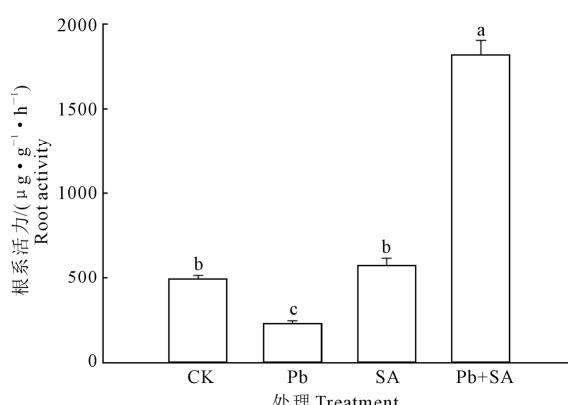


图 10 根施 SA 对 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗根系活力的影响

Fig.10 Effects of root applying SA on the root activity of wheat seedlings under Pb^{2+} stress

3 讨 论

原永兵等^[18]研究认为, 叶面喷施水杨酸 24 h 后, 苹果叶片中 SOD 活性显著升高, O_2^- 含量则明显降低。同时, 在 NaCl 胁迫下, SA 能提高番茄幼苗体内 SOD 活性^[19]。而且, SA 还能激活 SOD 基因的表达^[20]。SA 处理的玉米, 其叶片 CAT 活性显著升高^[21]。外施 SA 可显著地提高水分胁迫条件下扁豆 POD 和 CAT 活性^[22]。本研究表明, SA 提高了 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗根系 SOD、POD、CAT 和 APX 活性, 有效清除了活性氧, 减少了膜脂过氧化程度, 显著减少了丙二醛含量, 从而降低了 Pb^{2+} 胁迫对小麦幼苗根系的毒害。然而, Dat 等^[23]报道, 100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA 培养的烟草植株, 其 H_2O_2 含量比不加 SA 的提高 140%, 而 CAT 活性却降低 49%。Lopez-Delgado 等^[24]研究表明, 含有乙酰水杨酸培养的马铃薯外植体内 H_2O_2 含量显著升高, CAT 活性也受到抑制。APX 是植物体内重要的抗氧化酶, 对 H_2O_2 的亲和力远大于 CAT, 直接负责清除 H_2O_2 。Dat 等^[25]报道, 在 SA 处理白芥苗 1 h 后, APX 活性水平显著降低, 处理后 2 h, 又显著升高。由此可见, SA 的处理效果因处理浓度、处理时间、种植环境、发育阶段和植物种类等处理条件的差异而表现不同。然而, 适宜浓度的外源水杨酸却可以提高胁迫下植物的抗氧化能力, 从而增强植物抗逆性。由于水杨酸对植物生长发育影响具有剂量效应及环境效应, 使得水杨酸在农业生产中的有效应用受到限制, 寻求特定条件下 SA 的处理浓度, 是水杨酸投入生产实践的前提条件。

细胞内脯氨酸变化是植物应对环境变化的一种适应性机制, 脯氨酸在植物组织中可以作为酶保

护剂从而减轻逆境胁迫对植物的不利影响。施用外源物质调控脯氨酸的生物合成, 能够增强植物在不利环境中的生存能力; 同时, 植物不同的信号分子互相影响调控逆境胁迫下的脯氨酸合成^[26]。外源 Ca^{2+} 能够诱导逆境胁迫植物组织脯氨酸积累^[27], 而且, Ca^{2+} 信号和 SA 信号存在偶联机制^[28], SA、 Ca^{2+} 单独作用或者共同作用都能明显提高植物组织脯氨酸的含量^[29]。因此, SA 可以通过增加脯氨酸含量来提高植物抗逆境胁迫的能力。研究发现, 外源 SA 能显著提高高温胁迫下葡萄幼苗脯氨酸的积累量, 并降低丙二醛 MDA 含量, 提高葡萄的耐热性^[30]。SA 增强了氮和硫的同化作用, 并提高了脯氨酸合成酶活性, 促进了脯氨酸合成^[31]。而且, 外源 SA 增强了脯氨酸代谢中的 Δ^1 -吡咯啉-5-羧酸还原酶(P5CR)活性及基因表达, 并抑制了其脯氨酸脱氢酶(ProDH)的活性, 来促进脯氨酸的积累^[32]。

可溶性糖也是植物细胞渗透调节的重要物质之一。当植物处于逆境时, 植物通过增加可溶性糖的含量, 增大其渗透势, 增强其保水能力, 保持酶分子的活性构象, 以便维持正常生理代谢, 增强植物的抗逆能力^[33]。本试验表明, 根施 SA 提高了 Pb^{2+} 胁迫下小麦幼苗根系的脯氨酸和可溶性糖含量, 增强了小麦幼苗的抗逆能力。因此, 外源 SA 会增加细胞可溶性糖和游离氨基酸含量, 继而发挥对植物细胞的渗透调节作用, 通过这种方式, 保持小麦幼苗在 Pb^{2+} 逆境中的继续生长。

综上, Pb^{2+} 胁迫在一定程度上抑制了小麦幼苗根系的生长, 而根施 SA 能在一定程度上缓解 Pb^{2+} 胁迫, 同时提高了抗氧化酶活性, 有效地降低了活性氧水平, 减少了膜脂过氧化程度, 从而缓解了 Pb^{2+} 胁迫对小麦幼苗的毒害, 促进小麦幼苗正常的生理代谢功能。

参 考 文 献:

- [1] 环境保护部, 国土资源部. 全国土壤污染状况调查公报 [EB/OL]. [2014-04-17]. http://www.gov.cn/xinwen/2014-04-17/content_2661765.htm
- [2] 刘素纯, 萧浪涛, 廖柏寒, 等. 铅胁迫与黄瓜幼苗生长及内源激素关系的研究 [J]. 农业环境科学学报, 2006, 25 (3): 592-596.
- [3] Bah A M, Sun H, Chen F, et al. Comparative proteomic analysis of *Typha angustifolia* leaf under chromium, cadmium and lead stress [J]. Journal of Hazardous Materials, 2010, 184(1-3):191.
- [4] Krantev A, Yordanova R, Janda T, et al. Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants [J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(9):920-925.

- [5] Piotrowska-Niczyporuk A, Bajguz A, Talarek M, et al. The effect of lead on the growth, content of primary metabolites, and antioxidant response of green alga *Acutodesmus obliquus*, (Chlorophyceae) [J]. Environmental Science Pollution Research International, 2015, 22(23):19112-19123.
- [6] Wani A B, Chadar H, Wani A H, et al. Salicylic acid to decrease plant stress[J]. Environmental Chemistry Letters, 2016, 15(1):1-23.
- [7] Li G, Peng X, Wei L, et al. Salicylic acid increases the contents of glutathione and ascorbate and temporally regulates the related gene expression in salt-stressed wheat seedlings[J]. Gene, 2013, 529(2):321-325.
- [8] Saruhan N. Salicylic acid pretreatment induces drought tolerance and delays leaf rolling by inducing antioxidant systems in maize genotypes [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2012, 34(1):97-106.
- [9] Mutlu S, Ö. Karadağoglu, Ö. Atici, et al. Protective role of salicylic acid applied before cold stress on antioxidative system and protein patterns in barley apoplast [J]. Biologia Plantarum, 2013, 57(57):507-513.
- [10] Khan M I, Iqbal N, Masood A, et al. Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation [J]. Plant Signaling & Behavior, 2013, 8(11):e26374.
- [11] Zhang Y, Xu S, Yang S, et al. Salicylic acid alleviates cadmium-induced inhibition of growth and photosynthesis through upregulating antioxidant defense system in two melon cultivars (*Cucumis melo*, L.) [J]. Protoplasma, 2015, 252(3):911-924.
- [12] Idrees M, Naeem M, Aftab T, et al. Salicylic acid restrains nickel toxicity, improves antioxidant defence system and enhances the production of anticancer alkaloids in *Catharanthus roseus* (L.) [J]. Journal of Hazardous Materials, 2013, 252-253(10):367-369.
- [13] El-Tayeb M A, El-Enany A E, Ahmed N L. Salicylic acid-induced adaptive response to copper stress in sunflower (*Helianthus annuus*, L.) [J]. Plant Growth Regulation, 2006, 50(2-3):191-199.
- [14] Luna C M, Pastori G M, Driscoll S, et al. Drought controls on H_2O_2 accumulation, catalase (CAT) activity and CAT gene expression in wheat[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(411):417-423.
- [15] Du B, Nian H, Zhang Z, et al. Effects of aluminum on superoxide dismutase and peroxidase activities, and lipid peroxidation in the roots and calluses of soybeans differing in aluminum tolerance [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2010, 32(5):883-890.
- [16] Benasher J, Ephrath J E, Cardon G E, et al. Determining root activity distribution by measuring surface carbon dioxide fluxes[J]. Soil Science Society of America Journal, 1994, 58(3):926-928.
- [17] Sanchez F J, Manzanares M, Efde A, et al. Turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress.[J]. Field Crops Research, 1998, 59(3):225-235.
- [18] 原永兵, 李兆亮. 水杨酸对苹果叶片中过氧化氢水平的调节及其机制[J]. 园艺学报, 1997, (3):220-224.
- [19] He Y, Zhu Z J. Exogenous salicylic acid alleviates NaCl toxicity and increases antioxidative enzyme activity in *Lycopersicon esculentum*[J]. Biologia Plantarum, 2008, 52(4):792-795.
- [20] Elesawi M A, Elansary H O, Elshahroey N A, et al. Salicylic acid-regulated antioxidant mechanisms and gene expression enhance rosemary performance under saline conditions. [J]. Frontiers in Physiology, 2017, 8:716-723.
- [21] Saruhan N, Saglam A, Kadioglu A. Salicylic acid pretreatment induces drought tolerance and delays leaf rolling by inducing antioxidant systems in maize genotypes [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2012, 34(1):97-106.
- [22] 崔秀妹, 刘信宝, 李志华, 等. 不同水分胁迫下水杨酸对分枝期扁豆生长及光合生理的影响[J]. 草业学报, 2012, 21(6):82-93.
- [23] Dat J D H, Foyer C H, Scott I M. Effects of salicylic acid on oxidative stress and thermotolerance in tobacco.[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 156(5):659-665.
- [24] Lopezdelgado H, Dat J F, Foyer C H, et al. Induction of thermotolerance in potato microplants by acetylsalicylic acid and H_2O_2 [J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(321):713-720.
- [25] Foyer CH. Changes in salicylic acid and antioxidants during induced thermotolerance in mustard seedlings [J]. Plant Physiol, 1998, 118(4):1455-61.
- [26] Iqbal N, Umar S, Khan N A, et al. A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: Regulation of proline metabolism[J]. Environmental & Experimental Botany, 2014, 100(2):34-42.
- [27] Cheng T S, Hung M J, Cheng Y I, et al. Calcium-induced proline contributes to amelioration of NaCl injury and expression of glutamine synthetase in greater duckweed (*Spirodela polyrhiza* L.)[J]. Aquatic Toxicology, 2013, (145):265-274.
- [28] Du L Q, Ali G S, Simons K A, et al. Ca^{2+} /calmodulin regulates salicylic-acid-mediated plant immunity[J]. Nature, 2009, 457(7233):1154-1158.
- [29] Al-Whaibi M H, Siddiqui M H. Salicylic acid and calcium-induced protection of wheat against salinity[J]. Protoplasma, 2012, 249(3):769-778.
- [30] 孙军利, 赵宝龙, 郁松林. 外源水杨酸(SA)对高温胁迫下葡萄幼苗耐热性诱导研究[J]. 水土保持学报, 2014, 28(3):290-294.
- [31] Nazar R, Umar S, Khan N A, et al. Salicylic acid supplementation improves photosynthesis and growth in mustard through changes in proline accumulation and ethylene formation under drought stress[J]. South African Journal of Botany, 2015, 98:84-94.
- [32] Neelam M, Preeti S. Effect of salicylic acid on proline metabolism in lentil grown under salinity stress[J]. Plant Science, 2009, 177(3):181-189.
- [33] 刘凤荣, 陈火英, 刘杨, 等. 盐胁迫下不同基因型番茄可溶性物质含量的变化[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(1):99-104.