

水杨酸对菊芋耐高氯酸盐胁迫的影响

张佩佩¹, 李文文¹, 吴玉环^{2,3}, 任晴雯¹,
陈瑞¹, 周蜜¹, 王熙予¹, 陈茹洁¹, 刘鹏¹

(1.浙江师范大学植物学实验室,浙江 金华 321004;2.杭州师范大学生命与环境科学学院,
杭州 310036;3.中国科学院沈阳应用生态研究所,沈阳 110016)

摘要:为探究 ClO_4^- 胁迫下外源水杨酸(salicylic acid, SA)对菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)的生理调节作用,以徐州、潍坊和南京3个不同产地耐盐菊芋为试材,进行液培处理,研究 NaClO_4 胁迫条件下(50 mmol/L),SA不同时间间隔喷施处理对菊芋幼苗的形态学指标、根系活力和光合作用及抗氧化能力的影响。结果表明, ClO_4^- 对菊芋幼苗的生长发育可产生不同程度的毒害作用,喷施SA可有效减轻其对植株的胁迫损伤,且不同产地菊芋的变化趋势相似,植物鲜重、叶面积、株高和根长明显改善,叶片中叶绿素含量及荧光参数显著升高,且每天喷施缓解效果最大;而根系活力在间隔1天喷施效果最佳。同时, H_2O_2 含量呈现出随SA喷施频率的增加而上升趋势,当喷施间隔为2天时,平均增加47.69%,喷施间隔为1天时平均增量为50.93%,每天喷施时平均增幅达到最大值56.80%;且超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)的活力得到提高,丙二醛(MDA)及游离脯氨酸含量显著降低($P < 0.05$)。表明SA可通过诱导 H_2O_2 作为信号分子增强植株耐受 ClO_4^- 的能力。通过灰色关联度分析可知,喷施SA对 ClO_4^- 胁迫下叶绿素荧光参数和根系活力影响最大。综上所述,叶面喷施50 $\mu\text{mol/L}$ SA主要是通过影响菊芋叶片和根系,激发 H_2O_2 调控抗氧化酶活性的变化,参与体内渗透调节来保护植株光合系统和根系活力,降低 ClO_4^- 胁迫对菊芋的伤害,且每天喷施处理的缓解效果最佳,这为菊芋在 ClO_4^- 污染土壤中的栽培提供理论指导。

关键词: 菊芋; 水杨酸; ClO_4^- 胁迫; H_2O_2 ; 抗氧化酶活性

中图分类号:Q945.78

文献标识码:A

文章编号:1009-2242(2020)04-0376-09

DOI:10.13870/j.cnki.stbcxb.2020.04.054

Effect of Exogenous Salicylic Acid on the Tolerance of *Helianthus tuberosus* L. to ClO_4^- Stress

ZHANG Peipei¹, LI Wenwen¹, WU Yuhuan^{2,3}, REN Qingwen¹, CHEN Rui¹,

ZHOU Mi¹, WANG Xiyu¹, CHEN Rujie¹, LIU Peng¹

(1.Botany Laboratory, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004;

2.College of Life and Environmental Science, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036;

3.Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016)

Abstract: To explore the physiological regulation of exogenous salicylic acid (SA) on *Helianthus tuberosus* under ClO_4^- stress, salt-tolerant *Helianthus tuberosus* L. from three different sites in Xuzhou, Weifang, and Nanjing were used as materials. The effects of exogenous SA on growth, root vitality, photosynthesis, and antioxidant capacity under 50 mmol/L NaClO_4 stress were studied by using foliar application and nutrient solution culture to cultivate plants. The results showed that ClO_4^- stress had different degrees of toxic effects on the growth and development of *Helianthus tuberosus* seedlings. Spraying exogenous SA could effectively reduce the stress damage to the plants, with similar change trend in *Helianthus tuberosus* L. from different sites. The biomass content, leaf area, plant height, and root length, as well as the chlorophyll content and fluorescence parameters of the leaves increased significantly, and achieved the maximum

收稿日期:2019-12-02

资助项目:国家自然科学基金项目(41571049,41461010)

第一作者:张佩佩(1997—),女,浙江金华人,硕士研究生,主要从事逆境植物营养研究。E-mail:975209891@qq.com

通信作者:刘鹏(1965—),男,湖南冷水江人,博士,教授,主要从事植物逆境生理、植物生理生态和环境污染与保护研究。E-mail:sky79@zjnu.cn

alleviation effect under SA spraying every day, while the root activity was better under the SA treatment every two days. At the same time, the content of H_2O_2 showed an increasing trend with the increases of SA spraying frequency. The increase in H_2O_2 content of each species was 47.69% when spraying SA every three days, while the increase rate was 50.93% for every two day, and 56.80% for every day. The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) were increased, and the content of both malondialdehyde (MDA) and free proline were significantly decreased ($P < 0.05$), indicating that SA induced H_2O_2 to act as a signaling molecule to enhance the tolerance of plants in the ClO_4^- environment. The grey correlation analysis showed that the application of SA had the greatest influence on the chlorophyll fluorescence parameters and root activity of perchlorate stress. In summary, foliar application of 50 $\mu\text{mmol/L}$ SA mainly affected the leaves and roots of *Helianthus tuberosus*. The ClO_4^- stress damage could be relieved by stimulating H_2O_2 to participate in the changes of antioxidant enzymes, and regulating the osmotic adjustment ability of plants to protect the photosynthesis and root activity. Spaying SA every day had the best effect. These findings would provide a basis for the further exploration of *Helianthus tuberosus* in ClO_4^- contaminated soil.

Keywords: *Helianthus tuberosus* L.; salicylic acid; ClO_4^- stress; H_2O_2 ; antioxidant enzyme activity

高氯酸盐(ClO_4^-)是一种新兴的持久性污染物,在生态系统中具有扩散速度快、稳定性高、水溶性大等特点^[1]。微量 ClO_4^- 即可干扰甲状腺的功能,影响人体稳定的新陈代谢,从而阻碍人体正常生长发育,尤其对孕妇和儿童的危害大,它在环境中含量超标现象引起了人们的高度关注,进而成为近年环境科学和分析化学的热点问题^[2]。目前,在我国下水道淤泥及河流小溪中均有检测到不同程度的 ClO_4^- 超标现象^[3]。有不少研究证明了 ClO_4^- 对植物生理过程的干扰作用,如抑制水稻(*Oryza sativa* L.)幼苗株高生长^[4],导致空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.)叶面结构破坏及光合系统的损伤^[5];也有报道^[6]证实, ClO_4^- 在体内的积累和代谢存在着植物间的差异性。而作为当前受污染土地治理的研究热点之一,通过外源生长调节物质来增强作物的抗逆能力是一个简单而有效的方法^[7]。

水杨酸(salicylic acid, SA)即邻羟基苯甲酸,是一种小分子酚类物质,作为植物激素和信号分子,调控植物水分代谢、矿物质吸收和光合作用^[8],并参与调节抗氧化防御系统,减轻膜脂过氧化,引发产生系统获得性抗性,如抗病性、抗盐性、抗寒性和抗旱性等^[9]。目前,SA在植物抗盐胁迫中的作用广受关注。Nazar等^[10]探索证明,SA调节盐胁迫下绿豆(*Vigna radiata* (Linn.) Wilczek.)的最大光化学量子产量(F_v/F_m)和净光合速率(P_n),保护植株在盐害中免受胁迫损伤;同时,Chao等^[11]也发现,在高浓度的NaCl下SA能激活水稻叶片的抗氧化酶活性,减轻高盐导致的氧化伤害。

菊芋(*Helianthus tuberosus* L.)为菊科向日葵属(*Helianthus*)多年生草本植物,因耐贫瘠、抗逆性强

等特性而具有巨大的生态价值,不仅是一种优良的能源作物,还可作为生物修复植物被应用于盐碱地的开发使用^[12]。阎秀峰等^[13]在退化的松嫩盐碱地上种植菊芋发现,菊芋可以在中度盐碱及重度盐碱地顺利完成生活史且生长良好。同时菊芋已成为吉林改良西部盐碱沙地最具产业化前景的耐盐高效能源植物之一,并开始品种示范及推广^[14]。虽然菊芋应用于盐碱地的研究不少,但它与 ClO_4^- 污染胁迫及通过外源水杨酸来增强菊芋在 ClO_4^- 胁迫下耐受性探究还未见相关报道。本文以生长在徐州、潍坊、南京3个不同产地耐盐菊芋为材料,比较 ClO_4^- 胁迫下外源SA喷施菊芋叶面对植株幼苗的生长特性、光合特性及抗氧化酶系统等方面的影响及各指标间的变化关系,以探究外源SA在 ClO_4^- 胁迫下对不同产地菊芋抗逆能力的影响,为 ClO_4^- 污染地区的菊芋选种栽培及开发利用污染土壤提供一定的科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2016年6月至2018年10月在浙江师范大学生物园和植物逆境生物学实验室内进行,前期以购于生长在四川、浙江、山东、江苏、河北及湖北等地区的菊芋块茎为材料进行耐盐性筛选试验。通过筛选试验之后,移栽耐盐性高的徐州、潍坊、南京3个不同产地菊芋块茎作为试材,进行 ClO_4^- 盐胁迫及外源SA叶面喷施缓解试验。

1.2 试验设计

2017年10月20号选取芽眼较多且饱满的菊芋块茎20~30 g,用自来水及蒸馏水冲洗干净,经0.05%杀真菌剂进行表面灭菌,然后切取大小一致且带有芽眼部分

播种于装有石英砂的周转箱。将周转箱置于光照培养箱内,设置光照和黑暗 2 个时段,分别为温度 31℃,光强 8 000 lx 处理 12 h 和 22℃暗处理 12 h,交替循环。10 天后选取长势相近的幼苗转移至恒温 27℃室内的具孔土培塑料盆,采用 1/2 Hongland 的完全营养液浇灌,每 2 天换 1 次营养液。20 天后待菊芋幼苗长至 3 叶期时,进行 ClO_4^- 胁迫和外源 SA 叶面喷施处理,设有空白对照 CK 组(1/2 Hongland 培养液)、T1 组(1/2 Hongland 培养液 + 50 mmol/L NaClO_4)、T2 组(1/2 Hongland 培养液 + 50 mmol/L NaClO_4 + 每天喷施 50 $\mu\text{mol/L}$ SA)、T3 组(1/2 Hongland 培养液 + 50 mmol/L NaClO_4 + 间隔 1 天喷施 50 $\mu\text{mol/L}$ SA)和 T4 组(1/2 Hongland 培养液 + 50 mmol/L NaClO_4 + 间隔 2 天喷施 50 $\mu\text{mol/L}$ SA),共 5 个处理组,所有处理组均设置 3 个重复,共 45 盆。处理液于每天早晨 8:00 浇灌,SA 喷施时间则固定在下午 14:00。SA 喷施于叶片正反两面,且以每片叶片附着一层小液珠为准,每次只喷施 1 次。置于之前设定好的光照培养箱 21 天后,测定植株生长指标、抗氧化酶活性、叶片叶绿素含量(SPAD 值)和荧光参数等相关指标。试验材料及试验所用浓度均为前期大量预试验所得。

1.3 测定方法

(1)生长指标的测定:从各处理组中取 3 株幼苗,用去离子水冲净后吸干,选取植株顶部几片功能叶,分别量取叶长和叶宽,用精度为 0.1 cm 的直尺测量株高和最大根长,用分析天平称量幼苗的鲜重,所测各项指标均重复 3 次取平均值。叶面积计算公式参照胡林^[15]的方法:叶面积 = 叶长 × 叶宽 × 校正系数(K)。其中,卵圆形叶 K 为 0.67。

(2)丙二醛(MDA)、脯氨酸和 H_2O_2 含量:采用硫代巴比妥酸(TBA)比色法测定丙二醛(MDA)含量^[7], $\text{MDA} = [6.45 \times (\text{D}_{532} - \text{D}_{600}) - 0.56\text{D}_{450}] / 100 \times$ 样品鲜重;采用酸性茚三酮染色法测定游离脯氨酸含量^[16];利用南京建成生物科技有限公司生产的试剂盒检测 H_2O_2 含量。

(3)叶片抗氧化酶活性:在相同叶位上取菊芋叶片 0.2 g 于预冷的研钵中,加 1 mL 磷酸缓冲液在冰浴下研磨成浆,加缓冲液使终体积为 2 mL 用于愈创木酚法测定 POD 酶的活性^[17],NBT 法测定 SOD 酶的活性^[17],紫外吸收法测定 CAT 酶的活性^[17]。

(4)叶绿素荧光特性:叶绿素仪(SPAD-502 PLUS)测定叶绿素含量^[18];叶绿素荧光仪(PAM-210)测定光反应下的稳定荧光(F_s)、最小荧光(F_0')和最大荧光(F_m'),暗反应的初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m)。参照 Oxborough 等^[19]的方法,PSII 有效光

化学电子产量 $F_v'/F_m' = (F_m' - F_s)/F_m'$,光化学猝灭系数 $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$,非光化学猝灭系数 $qN = (F_m - F_m')/(F_m - F_0')$,光合相对电子传递速率 $\text{ETR} = [(F_m' - F_s)/F_m'] \times \text{PAR} \times 0.5 \times 0.84$ 。

(5)根系活力:称取洗净鲜根 0.3 g,放置于试管中,加入浓度为 0.4% TTC 5 mL 和磷酸(H_3PO_4)缓冲液(pH 7.5) 5 mL,恒温 37℃下反应 3 h,注入 2 mL 含量为 2 mol/L 的硫酸(H_2SO_4)终止反应;将根取出,擦干,并倒入 3 mL 乙酸乙酯($\text{CH}_3\text{COOC}_2\text{H}_5$)和少量石英砂于研钵中研磨,溶解后倒入 10 mL 容量瓶中,加入乙酸乙酯定容、摇匀,静置至完全沉淀,将滤液置于 485 nm 处比色,记录其光密度,对照标准曲线查出转铁蛋白(TRF)含量。TRF 可作为根系活力的指标,因为其代表 TTC 还原量,即能表示脱氢酶活性^[20]。

1.4 数据处理

利用 Microsoft Excel 2016 进行数据整理、计算与绘图,采用 SPSS 24.0 统计软件对数据进行相关性分析及显著性分析,多重比较采用最小显著差异法(LSD),显著性水平设定为 0.05,关联度分析通过 DPS 9.50 统计软件进行。

2 结果与分析

2.1 外源 SA 对 ClO_4^- 胁迫下 3 个产地菊芋幼苗生长的影响

由表 1 可知, ClO_4^- 处理 21 天后,T1 与 CK 组相比,3 个地区菊芋幼苗叶长、叶宽、叶面积、株高、根长和鲜重均显著减小,徐州菊芋分别下降 43.55%,36.45%,64.14%,16.45%,40.90%,26.49%;潍坊菊芋的降幅各为 44.69%,48.02%,71.27%,35.41%,30.93%,32.93%;南京菊芋则分别降低 48.05%,55.59%,76.93%,30.34%,42.11%,32.70%,结果表明 ClO_4^- 胁迫严重阻碍了菊芋幼苗的生长,且受影响部位主要是叶片和根系,同时发现南京菊芋较其余 2 个地区生长的幼苗对高氯酸盐更敏感。喷施外源 SA 后,徐州、潍坊、南京菊芋根长在 T4 组处理下达到最大,较 T1 组各增加 45.45%,41.52%,58.43%,3 个地区生长的菊芋株高在 T2 组长势最佳,分别是 T1 组的 1.18,1.22,1.14 倍。并且生长在同一地区菊芋,在各 SA 处理组下,叶长、叶宽、叶面积和鲜重的缓解程度也各有所不同,其中 T2 处理下的南京菊芋鲜重达最大值,比 T1 组高 38.14%,叶长在 T3 处理下较 T1 组加大 58.72%,叶宽和叶面积在 T4 组分别上升 87.02%,196.84%。该结果证明,适量的 SA 可缓解 ClO_4^- 胁迫对菊芋幼苗的损伤,且 SA 不同喷施频率下对各地区菊芋及植株不同部位都存在一定的缓解差异性,以南京菊芋恢复的效果最好。

2.2 外源 SA 对 ClO₄⁻ 胁迫下 3 个产地菊芋幼苗根系活力的影响

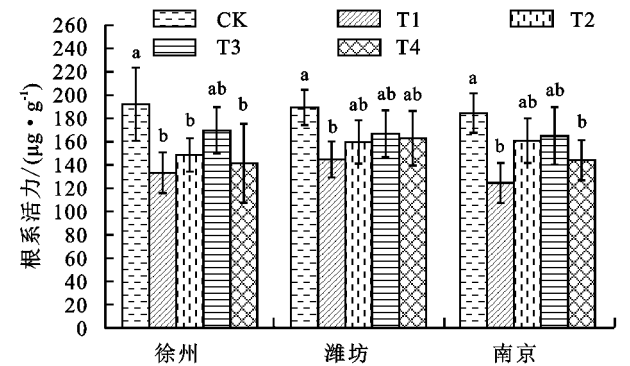
3 个地区菊芋的根系活力均呈现先降低后升高再降低的变化规律。ClO₄⁻ 胁迫 21 天后,徐州、潍坊、南京菊芋的根系活力显著下降,分别为 CK 组的 69.37%,76.48%,67.48%,表明潍坊菊芋对 ClO₄⁻ 具有更强的耐受性。在外源 SA 处理下各组菊芋根系活力较胁迫组均有不同程度的增强,且徐州、潍坊、

南京菊芋根系活力呈随 SA 喷施时间间隔扩大而表现出先上升后减缓的变化趋势,在 T3 处理时达到最大,与 T1 组相比分别增大 27.36%,15.21%,20.65%,且为 CK 组的 88.34%,89.24%和 89.29%,而 T3 与 CK 间无显著性差异($P>0.05$),说明 SA 可抑制 ClO₄⁻ 盐环境对菊芋根系活力的损伤,并在间隔 1 天喷施 SA(T3)对胁迫下菊芋根活伤害的减缓效果最大(图 1)。

表 1 外源 SA 对 NaClO₄ 处理下菊芋生长的影响

产地	组别	叶长/cm	叶宽/cm	叶面积/cm ²	株高/cm	根长/cm	鲜重/g
徐州	CK	7.44±0.33a	3.10±0.28a	15.45±0.79a	16.23±1.04a	16.16±2.53a	11.78±1.05a
	T1	4.20±0.71c	1.97±0.25c	5.54±0.93d	13.56±0.89b	9.55±2.68c	8.66±2.03b
	T2	5.16±0.78bc	2.06±0.12c	7.12±0.76c	15.94±0.97ab	12.67±0.86b	10.96±1.06ab
	T3	5.76±0.87b	2.97±0.23ab	11.46±0.57b	13.47±1.17b	12.26±1.04b	9.05±0.62b
	T4	6.94±0.86ab	2.56±0.18b	11.90±1.08b	13.53±0.77b	13.89±1.84a	10.88±0.87ab
潍坊	CK	8.10±0.93a	3.04±0.23a	16.50±1.12a	15.76±1.24a	15.42±1.24a	11.57±0.94a
	T1	4.48±0.56c	1.58±0.22d	4.74±1.06d	10.18±0.32c	10.65±1.15b	7.76±0.79b
	T2	5.42±0.66bc	2.02±0.11c	7.33±0.87c	12.37±0.63b	15.25±1.32a	9.14±0.85ab
	T3	6.37±0.87b	2.47±0.17b	10.54±1.13b	10.63±0.54c	13.55±2.43ab	9.86±0.89ab
	T4	4.83±0.63c	1.99±0.18c	6.44±1.34c	10.55±0.97c	15.07±2.23a	9.89±0.39ab
南京	CK	6.95±0.36a	2.95±0.26a	13.74±1.30a	15.26±0.95a	14.96±1.87a	11.65±1.52a
	T1	3.61±0.97c	1.31±0.17d	3.17±0.69d	10.63±0.89c	8.66±1.67c	7.84±1.30c
	T2	5.28±0.68b	1.98±0.21c	7.00±1.45bc	12.07±0.62b	11.74±0.28b	10.47±1.07ab
	T3	4.75±0.47bc	1.85±0.37c	5.89±0.82c	11.69±0.99bc	13.75±1.96ab	9.59±0.50b
	T4	5.73±0.33b	2.45±0.13b	9.41±0.99b	11.88±1.00bc	13.72±1.87ab	9.84±1.30ab

注:表中数据为平均值±标准差;同列数据后不同字母表示各处理间差异显著($P<0.05$)。下同。



注:误差线表示标准差,其上标注的不同字母表示同一生育期内处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

图 1 外源 SA 对 NaClO₄ 胁迫下菊芋根系活力的影响

2.3 外源 SA 对 ClO₄⁻ 胁迫下 3 个产地菊芋幼苗光合变化的影响

表 2 为 ClO₄⁻ 处理均使不同产地菊芋的 SPAD 含量降低,徐州、潍坊和南京菊芋分别为 CK 组的 97.92%,95.92%,73.21%,其中南京菊芋的降幅最大,表现出其对 ClO₄⁻ 较低的耐受性。T2 和 T3 组中,3 个地区菊芋体内 SPAD 含量均有增多,但在不同产地间变化幅度有所起伏,徐州和南京菊芋在 T2 组达到最大加增量,较 T1 组分别增长 2.12%和 17.07%,而潍坊菊芋体内的 SPAD 值在 T3 组上升到最大,为 T1 组的 1.02 倍。T4 处理后,徐州、潍坊、南京菊芋的 SPAD

分别为 T1 组的 99.87%,99.86%,99.93%,2 个处理组间无显著性差异,表明每隔 2 天喷施 SA(T4)对菊芋幼苗叶绿素基本无减缓作用。本结果揭示了外源 SA 有减轻 ClO₄⁻ 对不同产地菊芋体内叶绿素生成的抑制效应,且缓解效果与 SA 喷施间隔和菊芋产地有关。

ClO₄⁻ 胁迫处理均不同程度减少了 3 个产地菊芋体内的 F_o 、 F_v'/F_m' 、ETR、 qP 的含量,而非化学猝灭系数(qN)却明显提高。外源 SA 处理下增高了植株幼苗的 F_o 值, F_v'/F_m' 在每个 SA 处理下的变化趋势与 F_o 基本一致,整体趋势为随 SA 喷施时间间隔的扩大浓度逐渐降低,于 T4 组达到最小值,徐州、潍坊和南京菊芋体内的 F_o 和 F_v'/F_m' 分别较 T2 组减少 22.9%和 15.9%,39.5%和 47.6%及 8.7%和 32.0%。而 qN 在不同产地菊芋间的变化趋势存在差异,在潍坊和南京菊芋中随 SA 喷施时间间隔的增大而减小,而在徐州菊芋中则与之相反。喷施 SA 后,ETR 和 qP 在不同地区菊芋间的变化不一致,徐州菊芋在 T3 组处理下体内 ETR 和 qP 浓度最高,较 T1 组分别升高 21.42%,36.45%;潍坊菊芋的 ETR 和 qP 在 T4 组达到最大值,分别是 T1 的 1.37,1.35 倍;南京菊芋 ETR 在 T3 组至最佳缓解效果,增加 57.05%, qP 在 T4 组影响最好,加强了 19.75%。多重比较证实,

ClO₄⁻处理会阻抑菊芋的 PSII 反应中心电子传递活性,造成光合机构的损伤,每天喷施 SA(T2)能在最大程度上减轻 ClO₄⁻对菊芋的光合特性的毒害作用。

2.4 外源 SA 对 ClO₄⁻胁迫下 3 个产地菊芋体内丙二醛、脯氨酸和 H₂O₂ 含量的影响

由表 3 可知,徐州、潍坊、南京菊芋幼苗在 ClO₄⁻处理下叶苗 H₂O₂ 含量均有大幅上涨,分别较 CK 组增加 26.27%,28.57%,20.51%,数据分析得出潍坊

菊芋体内的 H₂O₂ 含量升高幅度最大。外源 SA 喷施下,3 个地区菊芋体内 H₂O₂ 含量进一步升高,并且随着喷施次数的加增而增多,相比于 T1 组处理下,间隔 2 天喷施下其含量平均增长为 47.69%,间隔 1 天喷施平均加大 50.93%,每天喷施平均提高率为 56.80%,但各地区菊芋之间的增量差异不大,反映出随着外源 SA 喷施次数的增多,菊芋体内 H₂O₂ 的含量也随之增长的变化趋势。

表 2 外源 SA 对 NaClO₄ 胁迫下菊芋光合特性的影响

产地	组别	<i>F</i> _o	<i>F</i> _v '/ <i>F</i> _m '	ETR	<i>qP</i>	<i>qN</i>	SPAD
徐州	CK	0.093±0.007d	0.465±0.017b	14.400±0.912b	0.125±0.011b	0.263±0.038c	48±0.011a
	T1	0.083±0.013d	0.350±0.096c	14.367±0.907b	0.107±0.008c	0.378±0.005b	47±0.008b
	T2	0.144±0.021a	0.572±0.056a	16.933±1.618a	0.131±0.013ab	0.395±0.014b	48±0.013a
	T3	0.121±0.006b	0.474±0.047ab	17.067±1.189a	0.146±0.010a	0.396±0.037b	46±0.010c
	T4	0.111±0.004c	0.481±0.032ab	13.333±1.506b	0.132±0.023ab	0.490±0.028a	46±0.023c
潍坊	CK	0.100±0.022bc	0.412±0.101bc	14.330±1.037a	0.129±0.028ab	0.349±0.014c	49±0.028a
	T1	0.093±0.010c	0.307±0.011d	10.833±0.580c	0.097±0.006c	0.419±0.028b	47±0.006c
	T2	0.157±0.003a	0.647±0.020a	13.030±0.267b	0.127±0.003b	0.515±0.011a	47±0.003c
	T3	0.118±0.051b	0.525±0.005b	14.305±1.000a	0.128±0.008b	0.414±0.026b	48±0.008b
	T4	0.095±0.020c	0.399±0.067c	14.867±1.360a	0.131±0.009a	0.347±0.020c	46±0.020d
南京	CK	0.134±0.008b	0.473±0.006b	13.000±0.500b	0.096±0.002c	0.356±0.012b	56±0.002a
	T1	0.111±0.010d	0.289±0.018d	10.867±0.333c	0.126±0.006b	0.432±0.012a	41±0.006d
	T2	0.138±0.057a	0.525±0.050a	14.300±1.050ab	0.148±0.008ab	0.414±0.026ab	48±0.008b
	T3	0.127±0.006c	0.464±0.010b	17.067±1.189a	0.146±0.010ab	0.396±0.037ab	46±0.010c
	T4	0.126±0.009c	0.357±0.054c	16.046±1.407a	0.157±0.006a	0.396±0.037ab	41±0.017d

表 3 外源 SA 对 NaClO₄ 处理下菊芋叶片丙二醛、脯氨酸和 H₂O₂ 含量的影响

产地	组别	MDA 含量/ (mmol·g ⁻¹ FW)	脯氨酸含量/ (μg·mL ⁻¹)	H ₂ O ₂ 含量/ (g·L ⁻¹)
徐州	CK	25.37±0.95c	54.47±4.38c	0.41±0.03c
	T1	32.59±0.89a	83.55±4.25a	0.53±1.04b
	T2	26.13±0.97c	63.26±5.67bc	0.80±0.13a
	T3	28.17±0.93b	70.63±5.01b	0.75±0.28a
	T4	29.67±0.87ab	76.31±4.32ab	0.74±0.29a
潍坊	CK	27.53±1.12c	48.39±3.99c	0.40±0.04c
	T1	34.58±0.76a	66.73±5.11a	0.56±0.19b
	T2	29.98±1.11bc	53.48±4.53bc	0.80±0.15a
	T3	31.34±0.99b	56.72±4.78b	0.79±0.10a
	T4	32.68±1.21ab	63.46±4.28ab	0.77±0.18a
南京	CK	28.14±1.34c	41.36±4.07d	0.39±0.02d
	T1	36.43±1.03a	81.38±3.57a	0.47±0.11c
	T2	29.45±0.98c	50.95±6.43c	0.83±0.09a
	T3	32.84±0.98b	62.37±6.04bc	0.80±0.12ab
	T4	34.46±1.05ab	70.39±6.00b	0.78±0.09b

ClO₄⁻处理下使得 3 个产地菊芋叶片中的丙二醛和脯氨酸含量均上涨,其中南京菊芋增量最大,分别达 28.57%和 92.85%,较少的为潍坊菊芋,仅多了 25.60%和 37.90%。但在外源 SA 处理下,3 个地区菊芋体内丙二醛和脯氨酸含量减少,且呈现随 SA 喷施间隔的缩小而下降的变化规律。其中 T2 组处理

抑制效果最好,徐州、潍坊、南京菊芋体内的丙二醛和脯氨酸含量较 T1 组分别减少 9.8%和 24.3%,13.3%和 19.9%,19.2%和 37.4%,各产地菊芋间的变化幅度不大,说明外源 SA 可以降低 ClO₄⁻胁迫下 3 个地区菊芋体内丙二醛和脯氨酸含量,强化菊芋的抗逆性,且每天叶面喷施 SA(T2)效果最好。

2.5 外源 SA 对 ClO₄⁻胁迫下 3 个菊芋幼苗抗氧化酶活性的影响

徐州、潍坊和南京菊芋在 ClO₄⁻胁迫处理下,SOD、POD 和 CAT 活性均减弱(图 2),其中 SOD 和 CAT 变化显著,较 CK 组分别减少 12.92%和 13.00%(徐州),14.11%和 8.84%(潍坊),15.44%和 13.00%(南京),结果阐明 ClO₄⁻对不同地区生长的菊芋体内抗氧化酶变化无显著性差异。在盐胁迫处理下,适当喷施外源 SA 使得菊芋叶片的 3 种抗氧化酶活性上升。在 T4 组中,3 个地区菊芋酶活性变化并不明显,但 3 种抗氧化酶活随着施用 SA 频率的变多而加强,T2 较 T3 处理下,徐州菊芋体内 SOD 和 POD 变化相同均增加 1.03 倍,CAT 升高 1.17 倍;潍坊菊芋体内 SOD、POD 和 CAT 分别增多 1.03,1.12,1.20 倍,南京菊芋为 1.06,1.12,1.32 倍。试验数据表明,外源 SA 进一步激活了菊芋体内的抗氧化酶系统,并在每天喷施 SA(T2)处理下达到了对 ClO₄⁻毒害作

用的最大抵御,且 SA 对不同产地菊芋的作用效果无明显差别。

2.6 光合参数、抗氧化酶活性与菊芋鲜重的相关性分析

SA 处理后,不同产地菊芋的生理指标与生长指标之间的相关性有明显的差异(表 4~表 6)。对徐州菊芋而言,按相关性由大到小排列前三者依次为叶面积与根系活力(0.799 1)、鲜重与 ETR(0.774 4)、鲜重与 CAT(0.723 0);而对潍坊菊芋则为鲜重与根系活力(0.845 9)、鲜重与 ETR(0.820 0)、株高与 CAT (0.769 5);对于南京菊芋则为鲜重与 ETR(0.867 3)、株高与 POD(0.694 2)、株高与根系活力(0.654 5)。从试验结果可以明显看出,3 个产地菊芋在喷施 SA 后植株的生长发育与植株根系活力、光合参数和抗氧化酶均有密切联系,反映出菊芋幼苗抗盐性与本身利用光能的能力和营养吸收有一定关系,即 PSII 天线色素吸收光能用于光化学电子传递的份额越大,根系活力的明显提高,体现植株将具有较强的抗胁迫能力。同时喷施 SA 可促使体内的抗氧化酶活性升高,也会降低高氯酸盐对菊芋生长的毒害作用。

3 讨论

3.1 SA 对 ClO₄⁻ 胁迫下菊芋生长特性和根系活力的影响

植株作为一个有机个体,叶片生长与根系活力密切相关,它通过正常发育供应根系有机质,一旦生长受到制约,其光合产物的形成和转运速率减慢,进而阻碍根系生长;而根生长不良、根系活力下降又反过来影响养分的吸收和运输,从而反作用于地上部的光合作用等生理过程^[21]。

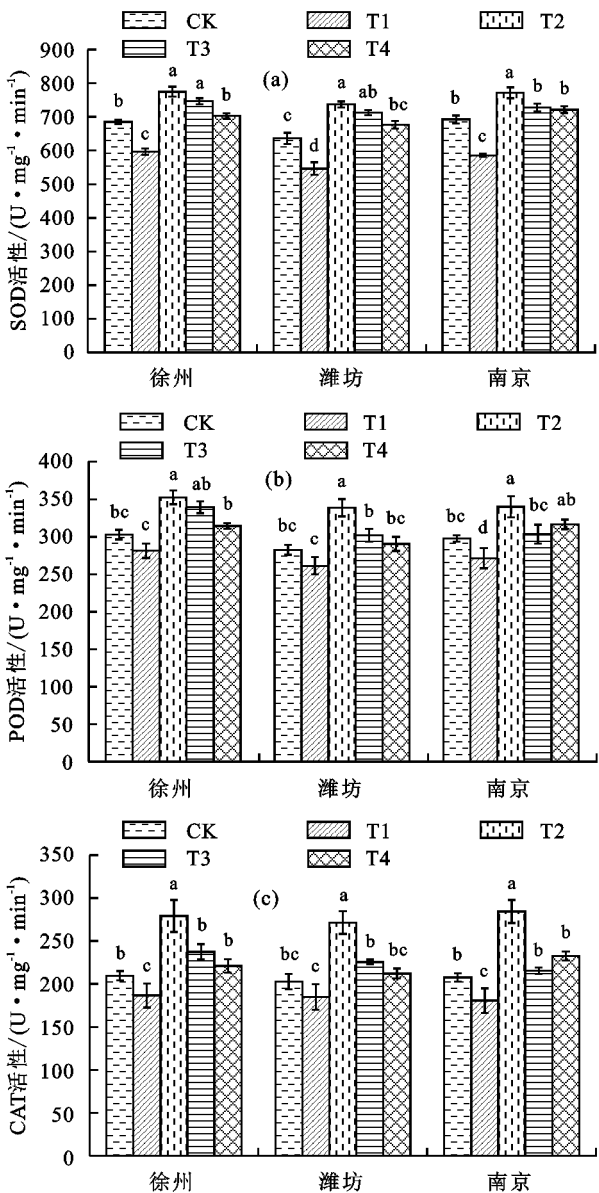


图 2 外源 SA 对 NaClO₄ 胁迫下菊芋幼苗抗氧化酶活性的影响

表 4 徐州菊芋不同指标之间的相关分析

项目	株高	鲜重	叶面积	根长	F_o	F_v'/F_m'	ETR	qP	qN	SPAD	CAT	POD	SOD	根系活力
株高	1													
鲜重	0.5640 *	1												
叶面积	0.5627 *	0.5799 *	1											
根长	0.5107 *	0.6152 *	0.5978 *	1										
F_o	-0.3091	-0.4094	-0.3715	-0.3556	1									
F_v'/F_m'	0.3765	0.2567	0.5176 *	0.3830	0.5804 *	1								
ETR	0.2640	0.7744 *	0.3740	0.4109	0.2854	0.3214	1							
qP	0.3087	0.2661	0.3421	0.5161 *	0.2985	0.2815	0.5900 *	1						
qN	-0.5899 *	-0.4513	-0.4659	-0.4312	-0.3226	-0.2783	-0.2879	-0.3058	1					
SPAD	0.3095	0.3622	0.2682	0.2347	0.4144	0.2061	0.2115	0.2018	-0.4182	1				
CAT	0.5677 *	0.7230 *	0.6778 *	0.3390	0.3976	0.4035	0.4000	0.2990	-0.2666	0.4093	1			
POD	0.4736	0.5935 *	0.6896 *	0.5359 *	0.3595	0.2706	0.3597	0.3906	-0.2703	0.3625	0.5863 *	1		
SOD	0.5738 *	0.3500	0.5955 *	0.5113 *	0.2865	0.2283	0.2949	0.3306	-0.2591	0.2931	0.4327	0.5307 *	1	
根系活力	0.5184 *	0.6155 *	0.7991 *	0.5014 *	0.3126	0.3221	0.4656	0.3540	-0.4176	0.3332	0.5198 *	0.4903	0.5174 *	1

注: * 表示差异显著($P<0.05$); ** 表示差异极显著($P<0.01$)。下同。

本试验中,3 个地区菊芋的生长在高氯酸盐胁迫下均受到抑制,其中对叶片和根系的损害最大,随之

鲜重和根活出现降低的变化;喷施 SA 削弱了 ClO_4^- 对根长、根系活力、叶面积、株高和鲜重等的损伤,表现出 SA 具有减轻高氯酸盐对菊芋生长的毒害作用,且各 SA 喷施处理组的数据分析得出其对南京菊芋的缓解效果最佳(表 1)。不过外源 SA 不同处理下的缓解存有差别,具体表现为每天喷施 SA 后植株叶片光合作用出现最大增进效应,而根系活力在 SA 间隔 1 天喷施时达到最大活性;这与陈良等^[22]探究菊芋在 Cd 胁迫的过程中,施用相同浓度的 SA 对幼苗地上及地下部干重的促升作用存在差异有一定的相似性。

表 5 淮坊菊芋不同指标之间的相关分析

项目	株高	鲜重	叶面积	根长	F_o	F_v'/F_m'	ETR	qP	qN	SPAD	CAT	POD	SOD	根系活力
株高	1													
鲜重	0.7323 *	1												
叶面积	0.5051 *	0.5129 *	1											
根长	0.6597 *	0.6197 *	0.2750	1										
F_o	-0.3282	-0.3538	-0.3138	-0.3805	1									
F_v'/F_m'	0.3728	0.4125	0.6619 *	0.4611	0.7273 *	1								
ETR	0.3721	0.8200 * *	0.2446	0.3052	0.1975	0.1928	1							
qP	0.3970	0.4217	0.2575	0.3223	0.1992	0.1959	0.6006 *	1						
qN	-0.5793 *	-0.4054	-0.3853	-0.4654	-0.6182 *	-0.5511 *	-0.2519	-0.2556	1					
SPAD	0.1448	0.1334	0.1234	0.1851	0.3071	0.2298	0.0975	0.1008	-0.1975	1				
CAT	0.7695 *	0.5340 *	0.4123	0.3892	0.3036	0.3107	0.1922	0.1999	-0.3805	0.2053	1			
POD	0.4614	0.5414 *	0.5751 *	0.4245	0.4164	0.3341	0.3378	0.3595	-0.5041 *	0.1492	0.2643	1		
SOD	0.5316 *	0.6168 *	0.4437	0.4764	0.5089 *	0.5104 *	0.2616	0.2723	-0.5010 *	0.1673	0.3680	0.5075 *	1	
根系活力	0.7599 *	0.8459 * *	0.5199 *	0.6038 *	0.2976	0.3257	0.4196	0.4230	-0.3589	0.1534	0.2639	0.4784	0.5563 *	1

表 6 南京菊芋不同指标之间的相关分析

项目	株高	鲜重	叶面积	根长	F_o	F_v'/F_m'	ETR	qP	qN	SPAD	CAT	POD	SOD	根系活力
株高	1													
鲜重	0.5667 *	1												
叶面积	0.5881 *	0.6407 *	1											
根长	0.5077 *	0.5321 *	0.5679 *	1										
F_o	-0.2629	-0.2440	-0.2157	-0.2558	1									
F_v'/F_m'	0.5021 *	0.3814	0.6545 *	0.4427	0.4181	1								
ETR	0.4392	0.8673 * *	0.2988	0.2809	0.1756	0.2125	1							
qP	0.4470	0.4755	0.3017	0.3481	0.1951	0.2456	0.6388 *	1						
qN	-0.5142 *	-0.4678	-0.3111	-0.6177 *	-0.3417	-0.6185 *	-0.2680	-0.2992	1					
SPAD	0.2215	0.2884	0.1809	0.4069	0.1964	0.2283	0.2390	0.2745	-0.2731	1				
CAT	0.5482 *	0.5401 *	0.6312 *	0.2600	0.5728 *	0.3776	0.1750	0.1832	-0.3099	0.2319	1			
POD	0.6942 *	0.5465 *	0.2485	0.3493	0.4095	0.3340	0.3883	0.4020	-0.4208	0.2129	0.2658	1		
SOD	0.4934	0.4824	0.3268	0.5912 *	0.3436	0.6273 *	0.2674	0.2984	-0.6117 *	0.3193	0.3335	0.3849	1	
根系活力	0.6545 *	0.5264 *	0.5892 *	0.6200 *	0.3298	0.3191	0.4289	0.3429	-0.4150	0.2661	0.2849	0.1631	0.4261	1

3.2 SA 对 ClO_4^- 胁迫下菊芋叶绿素含量与荧光参数的影响

作为植物体内的光合色素,叶绿素参与光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递和转化等过程,其含量及荧光参数的变化可反映环境中各种因素对光合作用某些过程的影响^[24]。本研究结果显示, ClO_4^- 胁迫处理使得 3 个产地菊芋体内的叶绿素含

一方面主要在于 SA 喷施叶面后,由叶片直接吸收大量的 SA,再通过茎向下运输达到根部,传递期间引起菊芋内源 SA 含量提升,即少量外源 SA 即可增强根系活力^[23];另一方面主要由于高氯酸盐和重金属被植物根部吸收,再经导管向上运输至叶片,随蒸腾作用水分散失引起大量有毒物质吸附集中在叶肉细胞中,而在植株维管组织的木质部和韧皮部中只存有少量成分^[10]。由此可见,SA 在减弱难溶污染物作用于植物地上和地下部分的胁迫过程中具有一定的差异性,因而在处理过程中要掌握好最佳施用方式与过程。

量及叶绿素荧光参数 F_o 、 F_v'/F_m' 、ETR 和 qP 显著下降, qN 明显增高,综合叶片的外部生长症状,表明高氯酸盐影响了叶绿素合成能力和 PSII 反应中心的电子传递速率,使光合作用受到抑制,这与张丽等^[25]盐碱胁迫阻碍番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)幼苗叶片叶绿素合成中间产物的生成,造成净光合速率降低的研究结果一致。只是当叶片喷施外源 SA

后会增加植株体内的 SPAD、 F_o 、 F_v'/F_m' 、ETR、 qP ,由此体现出 SA 在高氯酸盐胁迫下具有恢复菊芋光合能力的作用。曹林等^[26]也发现,在酸铝胁迫下喷施 500 $\mu\text{mol/L}$ SA 后,能有效加大 PSII 光化学反应的最大光化学量子产量(F_v/F_m)和电子转移速率(ETR),减小铝毒对光合作用的光抑制效应。综合上述高氯酸盐胁迫及外源 SA 喷施后的结果对比分析,SA 强化菊芋光合作用主要有 2 个方面的影响:一方面是 SA 能够部分削弱 ClO_4^- 对叶绿素合成的胁迫,它进入植物体内有效减少 ClO_4^- 胁迫对植物叶片光合色素的降解^[24],同时作为信号分子可启动光合作用过程中某些功能蛋白的表达^[27],以此来恢复叶片的光合能力,改善植物叶片光合作用,促进植物抗逆能力;另一方面在于 SA 还可加快 PSII 活性和光化学进程,增大 PSII 开放部分的比例和光合电子传递速率及 PSII 总光化学量子产额,减小非辐射能耗散^[28],从而使植物叶片吸收的光能充分用于光合作用中,加强菊芋在逆境胁迫下叶片的光合能力。

3.3 SA 对 ClO_4^- 胁迫下菊芋抗氧化系统及渗透调节物质的影响

植株在受到程度较低的逆境胁迫时,植物体内的抗氧化酶系统及具有抗性特征的生理活动被诱导,SOD、POD 和 CAT 活性逐渐增强;但胁迫程度加深时,超过了抗氧化酶对自身的保护能力极限,从而使组织细胞多种功能膜及酶系统破坏^[29]。本试验发现,3 个产地菊芋在 ClO_4^- 胁迫下体内 MDA 和脯氨酸含量较对照组均显著上涨,SOD、POD 和 CAT 活性明显下降,反映出在 21 天较长时间的毒害积累下,该 ClO_4^- 浓度对菊芋幼苗的生长具有阻碍作用,叶片细胞内膜系统逐渐被解体,膜质过氧化程度加深,抵御 ClO_4^- 能力减弱。而外源 SA 喷施后,SOD、POD 和 CAT 3 种抗氧化酶活性较胁迫处理均显著上升,体内 MDA 及脯氨酸有不同程度减少,结果阐释 SA 可促进抗氧化酶活性,调控菊芋体内 MDA 和脯氨酸代谢,从而有效缓解高氯酸盐对膜质的破坏及对菊芋的生理生长的抑制作用。有研究^[30]表明,适量浓度的 H_2O_2 可作为一种重要的信号分子,参与多种生理调节,能够通过诱导细胞内防御基因表达和提高抗氧化酶活性来清除活性氧,防止其在逆境下的过多积累从而起到保护植物的作用。已知 SA 和 H_2O_2 是诱导植物获得抗逆性的重要信号,SA 不但可促进胞内 H_2O_2 的累积,还可作用于细胞质膜 NADPH 氧化酶激发 H_2O_2 的产生^[31]。本研究中, H_2O_2 在 SA 喷施处理下其含量显著提高,并随 SA 喷施次数的增多而上升,表明 SA 能够促进 H_2O_2 的积累,且 H_2O_2 含量与 SA 喷施后的抗氧化酶变化趋势一致,

推测此时菊芋体内的 H_2O_2 作为信号分子;与此同时,喷施外源 SA 后菊芋的光合作用及生长状况与单独胁迫处理相比均有所改善,进一步表明本试验中的 H_2O_2 增加并未对植物造成毒害,而是被外源 SA 激活在菊芋体内作为第二信使介导信息传递,编码抗氧化酶基因的表达,使 SOD、POD 和 CAT 活性得到提高,进而增进菊芋对 ClO_4^- 的抗性。

4 结论

(1)在 50 mmol/L ClO_4^- 胁迫下喷施外源 SA 主要影响菊芋叶片和根系,但相同 SA 处理下对植株地上和地下部分具有不同的缓解效果,每天叶片喷施 50 $\mu\text{mol/L}$ 浓度 SA 可最大程度缓解胁迫对植株叶片光系统的伤害,促进植株叶片生长,而徐州、潍坊、南京菊芋的根系活力在间隔 1 天施用下达到最大增量,分别提高 27.36%,15.21%,20.65%,这与 SA 和重金属在植物体各部分的转运和富集差异性有关。

(2) ClO_4^- 胁迫下抑制了 3 个产地菊芋的光合作用,喷施外源 SA 后,徐州、潍坊和南京菊芋体内的 SPAD、 F_o 、 F_v'/F_m' 、ETR、 qP 均有显著提高($P<0.05$),最大增幅分别达 17.07%,73.49%,110.75%,57.05%和 36.45%,说明 SA 可通过促进菊芋叶片叶绿素的合成并调节 PSII 活性和光化学进程来缓解逆境对植株的毒害效应,加快自身光合作用速率。

(3) ClO_4^- 处理下阻碍了植株幼苗的活性氧清除过程,施用外源 SA 后,3 个产地菊芋体内 H_2O_2 含量随施用频率的增加分别提高 47.69%,50.93%和 56.80%,同时 SOD、POD 和 CAT 的变化趋势与 H_2O_2 基本一致,体内 MDA 和脯氨酸含量均有显著下降($P<0.05$),表明 SA 通过诱导 H_2O_2 作为信号分子,提高抗氧化酶活性,从而清除细胞内过量的活性氧,减少膜脂过氧化程度,其中以 50 $\mu\text{mol/L}$ SA 每天叶面喷施处理对 ClO_4^- 的缓解效应最好。

参考文献:

- [1] Ashraf M, Akram N A, Arteca R N, et al. The physiological, biochemical and molecular roles of brassinosteroids and salicylic acid in plant processes and salt tolerance[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2010, 29(3): 162-190.
- [2] An C F, Mou Z L. Salicylic acid and its function in plant immunity[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2011, 53(6): 412-428.
- [3] Stetson S J, Wanty R B, Helsel D R, et al. Stability of low levels of perchlorate in drinking water and natural water samples[J]. Analytica Chimica Acta, 2006, 567(1): 108-113.
- [4] Leung A M, Pearce E N, Braverman L E. Perchlorate,

- iodine and the thyroid[J]. Best Practice and Research Clinical Endocrinology and Metabolism, 2010, 24(1): 133-141.
- [5] Shi Y L, Zhang P, Wang Y W, et al. Perchlorate in sewage sludge, rice, bottled water and milk collected from different areas in China[J]. Environment International, 2007, 33(7): 955-962.
 - [6] 杨杰峰, 陈桂葵, 黎华寿. 高氯酸盐与铬复合污染对水稻幼苗生长的影响[J]. 农业环境科学学报, 2010, 29(2): 223-228.
 - [7] Grantz D A, Burkey K O, Jackson W A, et al. Perchlorate content of plant foliage reflects a wide range of species-dependent accumulation but not ozone-induced biosynthesis[J]. Environment Pollution, 2014, 184(1): 690-696.
 - [8] 沙汉景, 胡文成, 贾琰, 等. 外源水杨酸、脯氨酸和 γ -氨基丁酸对盐胁迫下水稻产量的影响[J]. 作物学报, 2017, 43(11): 1677-1688.
 - [9] Dat J F, Foyer C H, Scaevola I M. Changes in salicylic acid and antioxidants during induced thermo tolerance in mustard seedlings[J]. Plant Physiology, 1998, 118(4): 1455-1461.
 - [10] Nazar R, Iqbal N, Sybal S, et al. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under salt stress by enhancing nitrogen and sulfur assimilation and antioxidant metabolism differentially in two mungbean cultivars[J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168(8): 807-815.
 - [11] Chao Y Y, Chen C Y, Huang W D, et al. Salicylic acid-mediated hydrogen peroxide accumulation and protection against Cd toxicity in rice leaves[J]. Plant and Soil, 2010, 329(1/2): 327-337.
 - [12] Qiu Y B, Lei P, Zhang Y T, et al. Recent advances in bio-based multi-products of agricultural Jerusalem artichoke resources[J]. Biotechnology for Biofuels, 2018, 11(1): 151-165.
 - [13] 阎秀峰, 李一蒙, 王洋. 改良松嫩盐碱草地的优良植物: 菊芋[J]. 黑龙江大学自然科学学报, 2008, 25(6): 812-816.
 - [14] 王彦靖, 刘鹏, 高海, 等. 吉林省能源植物菊芋的综合利用现状及前景展望[J]. 安徽农业科学, 2017, 45(21): 75-76, 112.
 - [15] 胡林. 植物叶面积系数法改进研究[J]. 中国农学通报, 2014, 31(5): 228-233.
 - [16] 邹琦. 植物生理学试验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
 - [17] Pinheiro H A, Damatta F M, Arm C, et al. Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of coffea canephora subjected to long-term drought[J]. Plant Science, 2004, 167(6): 1307-1314.
 - [18] Alonso R, Berli F J, Fontana A, et al. Malbec grape (*Vitis vinifera* L.) responses to the environment: Berry phenolics as influenced by solar UV-B, water deficit and sprayed abscisic acid[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 109(12): 84-90.
 - [19] Oxborough K, Baker N R. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components-calculation of qP and F_v'/F_m' without measuring F_o' [J]. Photosynthesis Research, 1997, 54(2): 135-142.
 - [20] 张志勇, 卜晶晶, 王素芳, 等. 冠菌素对不同钾水平下 TTC 法测定的棉花根系活力的影响[J]. 植物生理学报, 2015, 51(5): 695-701.
 - [21] 郭数进, 杨凯敏, 霍瑾, 等. 干旱胁迫对大豆鼓粒期叶片光合能力和根系生长的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(5): 1419-1425.
 - [22] 陈良, 隆小华, 晋利, 等. 外源水杨酸对镉胁迫下两种菊芋品系幼苗的缓解作用[J]. 生态学杂志, 2011, 30(10): 2155-2164.
 - [23] Metraux J P, Signer H, Ryals J, et al. Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber[J]. Science, 1990, 250(4983): 1004-1006.
 - [24] Gadallah M A A, Sayed S A. Impacts of different water pollution sources on antioxidant defense ability in three aquatic macrophytes in assiut province, Egypt[J]. Journal of Stress on Physiology and Biochemistry, 2014, 10(3): 47-50.
 - [25] 张丽, 徐志然, 胡晓辉, 等. 叶面喷施亚精胺对盐碱胁迫下番茄幼苗生长及其叶绿素合成前体含量的影响[J]. 西北植物学报, 2015, 35(1): 125-130.
 - [26] 曹林, 吴玉环, 章艺, 等. 外源水杨酸对铝胁迫下菊芋光合特性及耐铝性的影响[J]. 水土保持学报, 2015, 29(4): 260-266.
 - [27] Wang L J, Fan L, Loescher W, et al. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under heat stress and accelerates recovery in grapevine leaves[J]. BMC Plant Biology, 2010, 10(1): 34-40.
 - [28] Allakhverdiev S I, Hayashi H, Fujimura Y, et al. Inactivation of photosynthetic oxygen evolution by ophenanthroline and LiClO_4 in Photosystem 2 of the pea[J]. Photosynthesis Research, 1993, 35(3): 345-349.
 - [29] Turan M, Güllüce M, Çakmak R, et al. Effect of plant growth-promoting rhizobacteria strain on freezing injury and antioxidant enzyme activity of wheat and barley[J]. Journal of Plant Nutrition, 2013, 36(5): 731-748.
 - [30] Desikan R, Mackerness S A H, Hancock J T, et al. Regulation of the *Arabidopsis* transcriptome by oxidative stress[J]. Plant Physiology, 2001, 127(1): 159-172.
 - [31] Ghoulé I A, Frazziano G, Csanyi G, et al. Pathophysiological concentrations of H_2O_2 induce NADPH oxidase 1 (Nox1)- and apoptosis signal regulating kinase 1 (ASK1)-dependent smooth muscle hypertrophy[J]. Free Radical Biology and Medicine, 2011, 51(11): 35-36.