

水杨酸对低温胁迫种子萌发及细胞膜稳定性的影响

马 丽,郝文芳,刘德芳,王龙飞,邱 松

(西北农林科技大学 生命科学学院,陕西 杨凌 712100)

【摘要】【目的】研究水杨酸(SA)对 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温胁迫种子萌发及幼苗细胞膜稳定性的影响。【方法】以二色胡枝子、达乌里胡枝子、西农 889、西农 979、小堰 6 号和小堰 22 种子为材料,用浓度为 0(CK),0.005,0.05,0.1,0.5,5 mmol/L 的 SA 浸种,经 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温胁迫处理 24 h 后于室温下培养,4 d 后测定发芽势,8 d 后测定发芽率、发芽指数、活力指数及幼苗电导率和丙二醛(MDA)含量。【结果】随着 SA 处理浓度的增加,种子的发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数均呈现“先上升后降低”的变化趋势,而幼苗的电导率和 MDA 含量则呈现出“先降低后上升”的变化趋势。二色胡枝子、达乌里胡枝子、西农 889、西农 979、小堰 6 号和小堰 22 等 6 种植物种子在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温胁迫后,萌发所需的最适 SA 处理浓度分别为 0.05~0.1,0.1~0.5,0.01~0.5,0.005~0.5,0.005~0.05 和 0.1 mmol/L。【结论】低浓度的 SA 能够抑制细胞膜脂过氧化,保持细胞膜的完整性,减缓植物种子的低温伤害,促进低温胁迫后的种子萌发;而高浓度的 SA 对低温胁迫种子的萌发具有抑制作用,不同植物种子萌发所需要的 SA 处理浓度不同。

【关键词】 水杨酸;低温胁迫;种子萌发;生理特征;小麦;牧草

【中图分类号】 S351.1;Q947.3

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2010)04-0183-06

Effects of SA on the germination of seeds and the stability of cell membrane under cold stress

MA Li,HAO Wen-fang,LIU De-fang,WANG Long-fei,QIU song

(College of Life Science, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Objective】 We studied the effects of SA on the germination of seeds under cold stress($-5\text{ }^{\circ}\text{C}$) and stability of cell membrane of seedlings. 【Method】 The seeds of *Lespedeza bicolor*, *lespedeza davurica*, Xinong 889, Xinong 979, Xiaoyan 6 and Xiaoyan 22 were studied in this paper. The six kinds of plant seeds were soaked in SA and subject to cold stress ($-5\text{ }^{\circ}\text{C}$) for 24 hours, then cultured under normal temperature and the seed germination power was determined four days later and germination rate, germination index, vigor index, relative conductivity and MDA content of seedlings were determined eight days later. 【Result】 As the concentration of SA increased, the germination rate, germination power, germination index and vigor index of seeds increased first but followed by decrease. Relative conductivity and MDA content decreased first and then increased. The most suitable concentrations of SA that would alleviate the strong cold stress($-5\text{ }^{\circ}\text{C}$) to the seeds of *Lespedeza bicolor*, *lespedeza davurica*, Xinong 889, Xinong 979, Xiaoyan 6 and Xiaoyan 22 were 0.05—0.1, 0.1—0.5, 0.01—0.5, 0.005—0.5, 0.005—0.05 and 0.1 mmol/L respectively. 【Conclusion】 SA in low concentration can reduce the lipid peroxidation, keep the integrity and stability of cell membrane to relieve the harm of cold stress and promote the germination of seeds. SA in high concentration can inhibit the germination of seeds under low temperature. Different SA concentrations are appropriate for different kinds of plants.

* [收稿日期] 2009-09-25

[基金项目] 中国科学院“西部之光”人才培养项目(2008DF02);西北农林科技大学科研专项(07ZR031)

[作者简介] 马 丽(1984—),女,河南安阳人,在读硕士,主要从事植物生理学研究。E-mail:mary841005@163.com

[通信作者] 郝文芳(1968—),女,陕西西乡人,副教授,主要从事植被生态学和植物生理研究。E-mail:haowenfang@nwsuaf.edu.cn

Key words: salicylic acid (SA); cold stress; germination; physiological characteristic; wheat; herbage

水杨酸(Salicylic Acid, SA)即邻羟基苯甲酸,是一种普遍存在于植物体内的小分子酚类化合物。SA具有生热效应,内源SA的抗逆境作用已被证实,其可作为信号物质诱导植物体内热应激蛋白(HSPs)的合成^[1-2],使植物保持较高的超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性,增强植物的抗氧化胁迫能力^[3]。外源施用SA,可使天南星科(Araceae)植物成熟花上部佛焰花序温度升高,SA诱导的生热效应是植物对低温环境的一种适应^[4]。种子的萌发是由内部特征和外界环境共同决定的,限制成熟种子萌发的最重要因素是环境胁迫^[5]。已有研究证明,外源SA可提高植物对逆境的抗性,如SA可促进低温条件下水稻(*Oryza glaberrima*)、黄瓜(*Cucumis sativus* Linn.)、玉米(*Zea mays* L.)、茄子(*Solanum melongena* L.)、辣椒(*Capsicum annuum* Linn.)、烟草(*Nicotiana tabacum*)等种子的萌发^[6-11]。低温胁迫常对植物造成很大的伤害,比如倒春寒,在我国北方发生比较普遍,有时温度甚至可以达到0℃以下,对农业生产造成很大的损失。目前关于外源SA对胡枝子和小麦种子低温伤害的缓解效应还鲜有报道,尤其是在强低温胁迫的条件下。为此,本试验以2种牧草(二色胡枝子、达乌里胡枝子)和4个小麦品种(西农889、西农979、小偃6号和小偃22)种子为材料,通过不同浓度SA的浸种试验,以期筛选出提高不同品种植物抗寒性的最佳SA浓度,进而为SA类物质在增加植物抗寒性中的应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试2种牧草为二色胡枝子、达乌里胡枝子,购于北京中畜东方草业科技有限责任公司;供试小麦品种为西农889、西农979、小偃6号和小偃22,由西北农林科技大学生命科学学院提供。

SA为分析纯,购于天津市博迪化工有限公司。

1.2 试验方法

用蒸馏水将SA溶解后分别配成0(CK), 0.005, 0.05, 0.1, 0.5, 5 mmol/L 6个浓度待用。取二色胡枝子和达乌里胡枝子种子各100粒,4个小麦品种种子各取50粒,用1 g/L高锰酸钾溶液消毒10 min后,蒸馏水漂洗3次,再用滤纸吸干水分,然后将种子分别放入不同浓度的SA溶液中,于室温

条件下浸泡24 h后,用蒸馏水将萌动的种子冲洗干净,放入超低温程控冰箱中,在-5℃低温下胁迫处理24 h。将胁迫后的种子均匀置于铺有双层滤纸且加有适量蒸馏水的培养皿中,于室内常温条件下萌发。每处理重复3次。

1.3 测定项目及方法

于培养的第4天测定种子发芽势。于第8天测定发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数,并随机选取20个生长正常的幼苗,用直尺分别测量幼苗的根长(cm),取平均值。各指标的计算公式为:

$$\text{发芽率} = n_1 / N \times 100\%$$

$$\text{发芽势} = n_2 / N \times 100\%$$

$$\text{发芽指数} = \sum G_i / D_i$$

$$\text{活力指数} = GI \times S$$

式中: n_1 为前8 d正常发芽的种子数, N 为供试种子数, n_2 为前4 d正常发芽的种子数, G_i 为在不同时间发芽的种子数, D_i 为相应发芽时间, GI 为发芽指数, S 为根长。

另取二色胡枝子整个植株测定细胞膜相对透性和MDA含量。细胞膜透性用相对电导率来表示,相对电导率=叶片杀死前外渗液电导值/叶片杀死后外渗液电导值 $\times 100\%$,其中电导值用DDS-307型电导率仪^[12]测定。MDA含量采用硫代巴比妥酸比色法测定^[12]。

各项指标均设3个重复,每个重复测定3次,取平均值。

1.4 数据处理

数据用“平均值 \pm 标准误”表示,采用SPSS统计分析软件进行分析处理,采用邓肯氏新复极差法进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 不同浓度SA对低温胁迫种子萌发的影响

2.1.1 发芽率 由表1可以看出,随着SA浓度的增加,供试植物种子的发芽率均呈现出先增加后减少的趋势,但是不同植物种子发芽率达到最高点时的SA浓度并不相同。对于二色胡枝子、达乌里胡枝子而言,SA浓度为0.1 mmol/L时其发芽率均达到最高,与对照相比分别提高了20.63%和40%,差异均达到了显著水平($P < 0.05$);当SA浓度高于0.1 mmol/L时,其发芽率逐渐降低。经0.005~5 mmol/L SA浸种后,西农889和西农979种子的发

芽率均高于对照,其中以 0.5 mmol/L SA 处理的效果最佳,在此处理下西农 889 和西农 979 种子的发芽率较高,与对照相比分别提高了 100% 和

56.52%; 而小偃 6 号和小偃 22 种子发芽的最佳 SA 浓度分别为 0.005 和 0.1 mmol/L。

表 1 不同浓度 SA 对 6 种低温处理植物种子发芽率的影响($n=3$)

Table 1 Effect of SA at different concentrations on seed germination rate of six kinds of plants ($n=3$) %

SA/ (mmol · L ⁻¹)	二色胡枝子 <i>L. bicolor</i>	达乌里胡枝子 <i>L. davurica</i>	西农 889 Xinong 889	西农 979 Xinong 979	小偃 6 号 Xiaoyan 6	小偃 22 Xiaoyan 22
0(CK)	63±3.51 bc	20±2.31 b	14±0.58 d	23±1.53 c	28±2.19 bc	14±0.88 b
0.005	74±3.18 ab	26±1.16 a	15±1.76 d	26±1.20 bc	37±1.20 a	17±1.16 b
0.05	75±3.51 a	27±0.88 a	19±0.33 bc	27±0.88 bc	32±1.86 ab	23±1.76 a
0.1	76±4.06 a	28±1.16 a	21±0.58 b	34±1.86 a	31±2.65 abc	28±2.03 a
0.5	71±2.33 ab	27±0.67 a	28±1.45 a	36±1.53 a	27±1.67 bc	15±1.76 b
5	59±4.33 c	26±0.58 a	17±0.58 cd	29±1.86 b	25±0.67 c	13±1.76 b

注:同列数据后标不同字母者表示差异显著($P<0.05$)。下表同。

Note: Values followed by different letters in the column are significant ($P<0.05$). The same as follow.

尽管提高以上 6 种供试种子发芽率的 SA 浓度并不相同,但均符合一个共同规律,即低浓度的 SA 可以缓解低温对种子发芽率的影响,而高浓度的 SA 浸种对促进种子萌发的作用比较小,有时甚至起到了抑制作用。此外,在 6 个供试品种中,二色胡枝子种子的发芽率明显高于达乌里胡枝子,而小偃 6 号种子的发芽率则相对高于其他 3 个小麦品种。

2.1.2 发芽势 由表 2 可知,经过 SA 处理的 6 种供试植物种子发芽势的变化规律与发芽率相似,即随着 SA 浓度的增加,种子发芽势呈先升高后降低的变化趋势。除小偃 22 之外,经不同浓度 SA 处理的其他植物种子的发芽势均高于对照,但过高浓度的 SA 却降低了种子的发芽势,且与对照差异不显著。二色胡枝子种子的发芽势明显大于其他品种,当 SA 浓度为 0.05 mmol/L 时,其发芽势最高,较对

照提高了 48%,且差异达到了显著水平($P<0.05$)。西农 889 和西农 979 的变化趋势一致,均在 SA 浓度为 0.5 mmol/L 时达到最高值,而且与对照差异显著($P<0.05$),其他浓度 SA 处理对提高西农 889 和西农 979 种子发芽势的作用并不显著。SA 浓度为 0.1 mmol/L 时,达乌里胡枝子和小偃 22 种子的发芽势均达到最高,分别较对照提高了 56.25% 和 91.67%,与对照的差异均达到了显著水平,说明低浓度的 SA 可以提高低温胁迫种子的发芽势,高于一定浓度后反而会起抑制作用。小偃 6 号达到最大发芽势所需的 SA 浓度为 0.005 mmol/L。由以上结果可以看出,二色胡枝子种子的发芽势最高,最适 SA 浓度为 0.05 mmol/L;小偃 6 号次之;小偃 22 和西农 889 种子的发芽势相对较低。

表 2 不同浓度 SA 对 6 种低温处理植物种子发芽势的影响($n=3$)

Table 2 Effect of SA at different concentrations on seed germination power of six kinds of plants ($n=3$) %

SA/ (mmol · L ⁻¹)	二色胡枝子 <i>L. bicolor</i>	达乌里胡枝子 <i>L. davurica</i>	西农 889 Xinong 889	西农 979 Xinong 979	小偃 6 号 Xiaoyan 6	小偃 22 Xiaoyan 22
0(CK)	50±5.77 c	16±1.20 b	12±0.88 b	19±3.51 b	22±1.45 d	12±0.88 b
0.005	68±4.41 a	23±0.58 a	13±1.20 b	22±1.00 ab	32±0.33 a	13±0.33 b
0.05	74±1.86 a	24±0.58 a	15±1.16 b	24±0.33 ab	29±0.88 b	21±1.33 a
0.1	72±4.33 a	25±0.88 a	16±1.76 b	25±3.48 ab	26±1.53bc	23±2.33 a
0.5	65±2.40 ab	23±1.45 a	25±2.73 a	29±2.08 a	24±0.88 cd	13±1.20 b
5	54±4.51 bc	22±0.88 a	14±1.16 b	26±1.73 ab	23±1.33 cd	9±1.53 b

2.1.3 发芽指数和活力指数 由表 3 和表 4 可知,随着 SA 浓度的增加,几种植物种子的发芽指数和活力指数的变化趋势基本一致,即均呈先增加后减少的趋势。当 SA 浓度为 0.5 mmol/L 时,二色胡枝子种子的发芽指数和活力指数与对照相比分别降低了 12.12% 和 3.03%,但差异并不显著;当 SA 浓度为 5 mmol/L 时,小偃 22 种子的发芽指数和活力指数均最低,与对照相比分别降低了 33.33% 和 25%,

但差异并不显著。除了以上 2 个品种外,经过不同浓度 SA 处理后,其他 4 种植物种子的发芽指数和活力指数均高于对照。与发芽率相比,二色胡枝子和达乌里胡枝子种子活力指数达到最高时的 SA 浓度并不相同,分别为 0.1 和 0.5 mmol/L。而西农 889 和西农 979 的发芽指数在 SA 浓度为 0.5 mmol/L 时达到最大,活力指数分别在 SA 浓度为 0.5 mmol/L 和 0.005 mmol/L 时达到最大。在所

有供试品种中,SA 对小堰 22 的作用最明显,其发芽指数和活力指数在 SA 浓度为 0.1 mmol/L 时最大,分别比对照增加了 133.3% 和 332.14%。在 2 种牧草品种中,二色胡枝子种子的活力指数高于达乌里

胡枝子;在供试小麦品种中,小堰 6 号种子的活力指数高于其他品种,说明本试验中二色胡枝子和小堰 6 号的抗寒能力相对较强。

表 3 不同浓度 SA 对 6 种低温处理植物种子发芽指数的影响($n=3$)

Table 3 Effect of SA at different concentrations on seed germination index of six kinds of plants ($n=3$)

SA/ (mmol · L ⁻¹)	二色胡枝子 <i>L. bicolor</i>	达乌里胡枝子 <i>L. davurica</i>	西农 889 Xinong 889	西农 979 Xinong 979	小堰 6 号 Xiaoyan 6	小堰 22 Xiaoyan 22
0(CK)	33±1.77 b	12±1.32 c	9±0.83 d	15±2.40 b	19±1.87 d	9±0.75 de
0.005	40±2.44 a	14±0.61 bc	10±1.31 cd	18±1.69 b	29±1.21 a	12±0.68 cd
0.05	41±1.15 a	21±0.64 a	14±1.25 bc	21±0.86 ab	27±0.90 ab	18±0.94 b
0.1	44±4.97 a	18±0.56 a	15±1.34 b	25±2.48 a	25±1.45 cd	21±1.05 a
0.5	29±1.50 b	17±0.90 ab	20±2.23 a	27±1.78 a	22±0.78 bc	12±1.10 c
5	26±1.57 b	14±1.96 c	13±1.31 bcd	25±1.69 a	20±1.37 d	6±1.49 e

表 4 不同浓度 SA 对 6 种低温处理植物种子活力指数的影响($n=3$)

Table 4 Effect of SA at different concentrations on seed vigor index of six kinds of plants ($n=3$)

SA/ (mmol · L ⁻¹)	二色胡枝子 <i>L. bicolor</i>	达乌里胡枝子 <i>L. davurica</i>	西农 889 Xinong 889	西农 979 Xinong 979	小堰 6 号 Xiaoyan 6	小堰 22 Xiaoyan 22
0(CK)	33±1.77 c	6±0.73 d	29±2.57 c	6±10.46 c	13±13.23 c	28±2.49 d
0.005	42±2.58 b	9±0.37 c	33±4.41 c	82±7.54 c	22±9.11 a	51±3.00 c
0.05	43±1.21 b	14±0.41 a	58±5.10 b	10±4.08 c	190±6.41 b	89±4.74 b
0.1	58±6.63 a	12±0.39 ab	62±5.52 b	17±16.95 b	167±9.80 b	121±6.10 a
0.5	32±1.64 c	11±0.57 b	85±9.57 a	22±14.83 a	134±5.22 c	50±4.53 c
5	26±1.61 c	8±1.21 cd	52±5.16 b	19±12.83 b	107±7.28 c	21±5.10 d

2.2 不同浓度 SA 对二色胡枝子幼苗细胞膜稳定性的影响

2.2.1 相对电导率 表 5 表明,在无 SA 的条件下,经低温胁迫后的二色胡枝子种子萌发幼苗的相对电导率值比较高(34.98%);但随着 SA 浓度的增加,其相对电导率明显降低,于 SA 浓度为 0.1 mmol/L 时降到最低(23.58%),与对照相比降低了

32.59%;当 SA 的浓度小于或等于 1 mmol/L 时,二色胡枝子幼苗的相对电导率低于对照,这表明一定浓度的 SA 浸种有利于其膜破损后的修复,能够有效减少细胞内容物的渗出,使种子萌发期间的渗漏有所下降;之后随着 SA 浓度的升高,细胞膜透性升高,当 SA 浓度为 5 mmol/L 时,细胞膜的相对电导率显著高于对照($P<0.05$)。

表 5 不同浓度 SA 对二色胡枝子幼苗细胞膜稳定性的影响($n=3$)

Table 5 Effect of SA at different concentrations on the cell membrane stability of *Leapedezabicolor*. Turcz. seedling ($n=3$)

SA/ (mmol · L ⁻¹)	相对电导率/% Relative conductivity	丙二醛含量/(mmol · g ⁻¹) MDA content	SA/ (mmol · L ⁻¹)	相对电导率/% Relative conductivity	丙二醛含量/(mmol · g ⁻¹) MDA content
0(CK)	34.98±2.89 bc	3.11±0.14 a	0.5	25.97±1.26 cd	2.99±0.08 a
0.01	27.92±3.03 bcd	2.85±0.30 a	1	31.67±5.80 bcd	3.19±0.20 a
0.1	23.58±0.63 d	2.70±0.45 a	5	45.83±1.59 a	3.79±0.35 a

2.2.2 丙二醛含量 由表 5 可见,低温胁迫的二色胡枝子种子萌发幼苗 MDA 含量的变化,与其相对电导率的变化趋势一致,即均随着 SA 浓度的升高,MDA 含量呈现出“先降低后升高”的变化趋势。当 SA 浓度为 0.01 mmol/L 时,MDA 含量较对照降低 8.3%;当 SA 浓度为 0.1 mmol/L 时,MDA 含量达到最低,比对照降低了 13.18%,但与对照间差异不显著;当 SA 浓度大于 0.5 mmol/L 时,MDA 含量呈逐渐升高趋势,且均高于对照,并于 SA 浓度为 5 mmol/L 时达到最大,较对照提高了 21.86%。

综上所述,本研究认为,低浓度的 SA 能够减小细胞膜脂过氧化的伤害程度,降低细胞膜透性,保持细胞膜的完整性,维持膜的稳定性,减缓植物种子的低温伤害,促进种子在低温胁迫后的萌发;而高浓度 SA 对种子在低温胁迫后的萌发具有抑制作用。二色胡枝子、达乌里胡枝子、西农 889、西农 979、小堰 6 号和小堰 22 等 6 种植物种子经 -5 °C 低温胁迫后,萌发所需的最适 SA 处理浓度分别为 0.05~0.1,0.1~0.5,0.01~0.5,0.005~0.5,0.005~0.05 和 0.1 mmol/L。

3 讨论

关于植物防御信号分子 SA、茉莉酸和乙烯等在植物初级抗性反应中的重要作用,目前已经得到了广泛的研究^[13]。这些信号分子水平的增加,伴随着特定的相关防御基因的激活,外源施加这些化合物通常可导致植物抗性水平的增强^[14-15]。发芽势、发芽指数与活力指数是反映种子活力的综合指标,其中活力指数能最全面地反映种子的活力水平,体现出种子萌发的数量、速度和质量。

本试验发现,用 0.005~0.5 mmol/L 的 SA 溶液预浸种子,可以显著提高供试种子的发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数,而过低浓度或过高浓度 SA 处理的效果并不理想,这与殷全玉等^[10]的报道一致。其原因可能是:(1)过低浓度的 SA 未能激发种子内部抵抗低温的保护系统的活性,而过高浓度的 SA 则破坏了种子内部的生理代谢过程,致使种子活性不但未能大幅度地增加,反而有所下降;(2)对于不同植物种子而言,种子活力最高时所需的 SA 浓度不同,因为不同植物种子的抗寒能力不同。据报道,低温预处理能明显提高种子的活性氧代谢能力,并有助于种子的萌发,提高种子的发芽能力及活力水平^[16-19],但其处理温度一般都在零度以上(3~5℃)。当处理温度在冰点以下时,细胞间隙会结冰,若形成的冰晶体过量,则会使原生质发生机械损伤,对种子造成生理障碍或伤害,进而影响种子的萌发。本研究先用不同浓度的 SA 预浸种,然后再用-5℃的低温条件对萌动的种子进行处理,结果表明,0.005~0.5 mmol/L SA 预浸种能缓解-5℃下的低温伤害,提高种子活力,关于低温处理在促进种子萌发过程中是否发挥了一定的作用,还有待于进一步研究探讨。

植物在逆境或衰老过程中,细胞内自由基代谢平衡被破坏而有利于自由基的产生,过剩自由基的毒害之一是引发或加剧膜脂过氧化,造成细胞膜系统的损伤,导致细胞膜的透性增大,同时使膜脂过氧化产物 MDA 含量增加,而 MDA 是膜脂过氧化作用的最终产物,是膜系统受伤害的重要标志之一^[20-21]。细胞膜受伤害的程度可通过细胞膜的相对透性和 MDA 含量的高低来间接反映。当细胞原生质膜受到破坏时,膜透性就会增加,细胞内部分物质外渗,导致相对电导率增加,相对电导率反映了外渗程度和膜受伤害的程度。通常用 MDA 含量的高低作为膜脂过氧化程度的判断指标,以反映细胞的过

氧化程度和植物对逆境条件反应的强弱^[22]。膜脂过氧化过程中,MDA 含量积累越多,膜系统受伤害越严重。Dhindsars^[23]的研究证实,在种子萌发过程中,物质和能量代谢旺盛,呼吸作用强烈,大量产生活性氧并引起脂质过氧化。本试验发现,二色胡枝子的相对电导率和 MDA 含量,均随 SA 浓度的增加呈先降低后升高的变化趋势。当 SA 的处理浓度为 0.1 mmol/L 时,相对电导率最低,且与对照差异显著($P < 0.05$),而 MDA 含量与对照的差异不显著,表明 SA 对细胞膜完整性的维持可能是通过抑制膜脂过氧化作用来实现的,幼苗体内的 MDA 含量较低,则幼苗细胞膜受低温破坏的程度就较小,细胞结构的稳定性越好,这与前人采用 SA 处理玉米^[7]、辣椒^[9]、茄子^[24]、黄瓜^[25]等种子所得到的结论相同。

[参考文献]

- [1] Clarke S M, Mur L A J, Wood J E, et al. Salicylic acid dependent signaling promotes basal thermotolerance but is not essential for acquired thermotolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 2004, 38: 432-447.
- [2] Tasgin E, Atici O, Nalbantoglu B, et al. Effects of salicylic acid and cold treatments on protein levels and on the activities of antioxidant enzymes in the apoplast of winter wheat leaves [J]. *Phytochemistry*, 2006, 67: 710-715.
- [3] 刘悦萍, 黄卫东, 张俊环. 钙-钙调素对 SA 诱导葡萄幼苗耐热性的影响及与抗氧化的关系 [J]. *园艺学报*, 2005, 32(3): 381-386.
Liu Y P, Huang W D, Zhang J H. Effect of Calcium-Calmodulin on the thermotolerance induced by salicylic acid in young grape seedlings and associated with antioxidant system [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, 32(3): 381-386. (in Chinese)
- [4] 张立军, 梁宗锁. 植物生理学 [M]. 北京: 科学出版社, 2007: 247.
Zhang L J, Liang Z S. *Plant physiology* [M]. Beijing: Science Press, 2007: 247. (in Chinese)
- [5] 张华, 沈文飏, 徐朗莱. 一氧化氮对渗透胁迫下小麦种子萌发及其活性氧代谢的影响 [J]. *植物学报*, 2003, 45(8): 901-905.
Zhang H, Shen W B, Xu L L. Effects of nitric oxide on the germination of wheat seeds and its reactive oxygen species metabolisms under osmotic stress [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(8): 901-905. (in Chinese)
- [6] 向华, 饶力群, 肖立锋. SA 对水稻种子萌发及其生理生化的影响 [J]. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 2003, 29(1): 12-14.
Xiang H, Rao L Q, Xiao L F. Effect of salicylic acid on the seed germination and physiology and biochemistry of the seed of rice [J]. *Journal of Hunan Agricultural University: Natural Science Edition*, 2003, 29(1): 12-14. (in Chinese)
- [7] 黄丽华, 黄晓伟, 麦焕钿. SA 对玉米幼苗抗寒性的影响 [J]. 作

- 物杂志,2005(5):16-18.
- Huang L H,Huang X W,Mai H D. Effects of SA on chill-resistance activity of corn seedlings [J]. *Crops*,2005(5):16-18. (in Chinese)
- [8] 耿广东,程智慧,李建设,等. SA 对茄子幼苗抗寒性的影响 [J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2002,30(6):101-103.
- Geng G D,Cheng Z H,Li J S,et al. Effects of salicylic acid on chill-resistance activity of eggplant seedlings [J]. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry: Natural Science Edition*,2002,30(6):101-103. (in Chinese)
- [9] 张素勤,耿广东,谭玉丽. 水杨酸对辣椒抗寒性的影响 [J]. 华北农学报,2008,23(增刊):118-120
- Zhang S Q,Geng G D,Tan Y L. Effects of salicylic acid on chilling resistance of hot-pepper [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*,2008,23(suppl.):118-120. (in Chinese)
- [10] 殷全玉,张利军,柯油松,等. SA 浸种对低温下烟草种子萌发率和几个与幼苗抗寒性有关的生理生化指标的影响 [J]. 植物生理学通讯,2007,43(1):189-190.
- Yin Q Y,Zhang L J,Ke Y S,et al. Effects of SA on seed germination rate and several physiology and biochemistry characteristics of tobacco seedlings [J]. *Plant Physiology Communications*,2007,43(1):189-190. (in Chinese)
- [11] Sunycui,Hwhur. Physiological effects of salicylic acid(SA) on high quality seedling forming and chilling resistance of cucumber seedling [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*,2000,20(4):616-620.
- [12] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京:高等教育出版社,2006:208-209.
- Gao J F. *Plant physiology experimental guide* [M]. Beijing: Higher Education Press,2006:208-209. (in Chinese)
- [13] 彭金英,黄勇平. 植物防御反应的两种信号转导途径及其相互作用 [J]. 植物生理与分子生物学学报,2005,31(4):347-353.
- Peng J Y,Huang Y P. The signaling pathways of plant defense response and their interaction [J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*,2005,31(4):347-353. (in Chinese)
- [14] Maleck K,Levine A,Eulgem T,et al. The transcriptome of *Arabidopsis thaliana* during systemic acquired resistance [J]. *Nat Genet*,2000,26:403-410.
- [15] Reymond P,Weber H,Damond M,et al. Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*,2000,12:707-719.
- [16] 宰学明,吴国荣,陆长梅,等. 低温预处理对大豆萌芽活力及其活性氧代谢的影响 [J]. 大豆科学,2001,20(3):163-166.
- Zai X M,Wu G R,Lu C M,et al. The effects of prechilling on Vigour Index and active oxygen metabolism of soybean seeds [J]. *Soybean Science*,2001,20(3):163-166. (in Chinese)
- [17] 王永健,姜亦巍,曹宛虹,等. 低温对不同黄瓜种子萌发、过氧化物酶及同工酶的影响 [J]. 华北农学报,1995,10(2):72-76.
- Wang Y J,Jiang Y W,Cao W H,et al. Effects of low temperature on germination and activities of peroxidase and its isozymes in different cucumber cultivars [J]. *Acta Agriculturae Sinica*,1995,10(2):72-76. (in Chinese)
- [18] 顾龚平,吴国荣,陆长梅,等. PEG 处理对大豆幼苗活力及活性氧代谢的影响 [J]. 中国油料作物学报,2000,22(4):26-30.
- Gu G P,Wu G R,Lu C M,et al. Effect of PEG on vigour index and active oxygen metabolism in soybean seeds [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Science*,2000,22(4):26-30. (in Chinese)
- [19] 曹帮华,翟明普,吴丽云. 低温预处理对刺槐种子抗盐萌发的影响 [J]. 北京林业大学学报,2005,27(4):39-42.
- Cao B H,Zhai M P,Wu L Y. Effects of pre-chilling on germination of *Robinia pseudoacacia* under salt stress [J]. *Journal of Beijing Forestry University*,2005,27(4):39-42. (in Chinese)
- [20] Bowler C,Montagu M V,Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular*,1992,43:83-116.
- [21] Sergi M B,Leonor A. Die and let live:leaf senescence contributes to plant survival under drought stress [J]. *Functional Plant Biology*,2004,31:203-216.
- [22] 陈贵,胡文玉,谢甫绶,等. 提取植物体内 DNA 的溶剂及 MDA 作为衰老指标的探讨 [J]. 植物生理学通讯,1991,27(1):44-46.
- Chen G,Hu W Y,Xie F T,et al. Solvent for extracting malondialdehyde in plant as an index of senescence [J]. *Plant Physiology Communications*,1991,27(1):44-46. (in Chinese)
- [23] Dhindsars. Drought stress, enzymes of glutathione metabolism,oxidation injury, and protein synthesis in *tortulia* [J]. *Plant Physical*,1991,95:648.
- [24] 武占会,高志奎,轩淑欣,等. 不同渗透剂对茄子种子的渗透效应研究 [J]. 种子,2001(5):27-28.
- Wu Z H,Gao Z K,Xuan S X,et al. Studies on effects of various osmotic primer in aubergine [J]. *Seed*,2001(5):27-28. (in Chinese)
- [25] 黄爱霞,余小平. SA 对黄瓜幼苗抗冷性的影响 [J]. 陕西师范大学学报:自然科学版,2003(9):107-109.
- Huang A X,She X P. Effect of salicylic acid on resistance of cucumber seedling to chilling injury [J]. *Journal of Shaanxi Normal University: Natural Science Edition*,2003(9):107-109. (in Chinese)