

水杨酸对缓解葡萄苗铝毒害的生理机制

张永福^{1,2}, 任 禛^{1,2}, 陈泽斌^{1,2}, 彭声静^{1,2}, 牛燕芬^{1,2}, 董翠莲^{1,2}, 陈 瑞^{1,2}

(1. 昆明学院 农学院, 云南 昆明 650214; 2. 云南省高校都市型现代农业工程研究中心, 云南 昆明 650214)

摘要:为了探明水杨酸对缓解葡萄苗铝毒害的生理机制,解决葡萄在酸性土壤中发生铝毒害的问题。以水晶葡萄为材料,采用水培的方法,在培养液中加入 0.4 mmol/L 氯化铝和不同浓度的水杨酸共培养 5 周,之后测定葡萄根系、茎干和叶片的生长状况、叶绿素含量、叶片和根系的活性氧清除系统及膜脂过氧化等指标,分析铝胁迫下水杨酸对葡萄苗生长及生理的影响。结果表明,铝胁迫下,葡萄植株生长受抑,嫩叶黄化,根系变黑;老叶叶绿素含量上升,嫩叶叶绿素含量下降;叶片和根系的 SOD、POD 活性和 MDA 含量上升,氧自由基产生速率也上升,而根系活力则下降。25, 50 $\mu\text{mol/L}$ 水杨酸处理明显促进了葡萄苗枝干的生长,根系颜色为微红色,但 100 $\mu\text{mol/L}$ 水杨酸处理却明显抑制了葡萄苗的生长,有少量根系变黑。水杨酸处理对葡萄苗缓解铝毒害的生理效应明显,25 和 50 $\mu\text{mol/L}$ 水杨酸使老叶叶绿素和类胡萝卜素含量显著高于 CK 和单独铝胁迫,使嫩叶叶绿素 a、叶绿素 a + b 和类胡萝卜素含量比单独铝处理显著升高,水杨酸处理使叶片的 SOD、POD 活性和根系的 SOD 活性低于单独铝处理,而根系 POD 活性显著高于单独铝处理,叶片和根系氧自由基产生速率和丙二醛含量比单独铝处理有所下降;此外,50 $\mu\text{mol/L}$ 水杨酸处理还显著提高了铝胁迫下的根系活力。可见,铝胁迫对葡萄植株生长的抑制作用明显,表现出较大的毒害作用,而水杨酸处理对缓解葡萄铝毒害具有一定的效果,其中以 50 $\mu\text{mol/L}$ 水杨酸处理对缓解葡萄苗铝毒害的生理效应最明显。

关键词:水杨酸;葡萄;铝胁迫;生理;机制

中图分类号:S663.01 文献标识码:A 文章编号:1000-7091(2015)01-0182-06

doi:10.7668/hbxb.2015.01.031

Physiological Mechanism of Salicylic Acid on Alleviating Aluminum Toxicity in Grape Seedlings

ZHANG Yong-fu^{1,2}, REN Zhen^{1,2}, CHEN Ze-bin^{1,2}, PENG Sheng-jing^{1,2},
NIU Yan-fen^{1,2}, DONG Cui-lian^{1,2}, CHEN Rui^{1,2}

(1. College of Agriculture, Kunming University, Kunming 650214, China; 2. Engineering Research Center for Urban Modern Agriculture of High Education in Yunnan Province, Kunming 650214, China)

Abstract: In order to study the physiological mechanism of salicylic acid on alleviating aluminum toxicity of grape seedlings, solve the problem of aluminum toxicity in acid soil. Shuijing grape as material, using hydroponic method, in addition to the culture medium of 0.4 mmol/L aluminum chloride and different concentrations of salicylic acid were co-cultured for 5 weeks, after determination the indices of root, stem and leaf growth status, chlorophyll content, and active oxygen scavenging system and membrane lipid peroxidation of leaf and root. Effects of salicylic acid on the growth physiology of grape seedlings were analyzed under aluminum stress. The results show that under aluminum stress, plant growth was inhibited, leaf yellowing new leaves, root black. Chlorophyll content increased in old leaves and decreased in new leaves. SOD, POD and MDA contents increased in leaf and root and oxygen free radical production rate also increased, while root activity decreased. 25, 50 $\mu\text{mol/L}$ salicylic acid treatment significantly promoted the growth of grape seedling shoot stem, root color reddish, but 100 $\mu\text{mol/L}$ salicylic acid treatment could inhibit the growth of grape seedlings, a small amount of root black. Salicylic acid treatment on the physiological effects of alleviate aluminum toxicity was obviously in grape seedlings. 25, 50 $\mu\text{mol/L}$ Salicylic acid treatment made chlorophyll and carotenoid contents were significantly higher than that of CK and single aluminum stress in old

收稿日期:2014-11-23

基金项目:云南省教育厅科学研究基金项目(2012Z097;2012Z096);昆明学院引进人才科研项目(YJL11030;YJL12002;YJL12007)

作者简介:张永福(1981-),男,云南弥勒人,讲师,副教授,主要从事植物抗性生理研究。

leaves, and the contents were significantly lower than single aluminum treatment. The SOD and POD activity in leaf and root were lower than single aluminum treatment, whereas the root POD activity was significantly higher. Production rate of oxygen free radical and malondialdehyde content treatment were lower than the single aluminum in leaf and root. In addition, 50 $\mu\text{mol/L}$ salicylic acid treatment also significantly increased root vigor under aluminum stress. Thus, aluminum stress inhibition on the growth of grape plant significantly, showed strong poison, while salicylic acid treatment, had a certain effect on the remission of grape aluminum toxicity, among which 50 $\mu\text{mol/L}$ salicylic acid treatment to the most obvious physiological effects alleviated aluminum toxicity in grape seedlings.

Key words: Salicylic acid; Grape; Aluminum stress; Physiological; Mechanism

铝是地壳中含量最丰富的金属元素,占地壳总质量的 7.5%~8.0%^[1],但铝不是植物生长发育的必需元素,如果被植物大量吸收,势必对其造成毒害作用。土壤中的铝以硅酸盐或氧化物的形式存在,对植物无毒,但当土壤 pH 值降至 5.0 以下时,土壤中可溶性铝含量增加,会对植物的生长发育造成严重影响,因此成为酸性土壤中限制作物产量最主要的因子^[2]。我国南方土壤以酸性红壤为主,且由于工业的发展使酸雨发生的频率增高,加之农药化肥等的滥施滥用,加剧了土壤的酸化,铝毒害日趋严重。水杨酸(Salicylic acid, SA)是一种简单的酚类化合物,广泛存在于植物体内,已被证明能够调节植物许多抗逆生理过程,如抗病性、抗盐性、抗冷性、抗旱性以及抗热性^[3]。葡萄原产西亚,为目前世界广泛栽培的大宗果树,其营养丰富,具有抗癌、抗衰老等功效。水晶葡萄鲜食和酿酒皆宜,口感好,香味浓郁,成熟期早,深受消费者的喜爱。葡萄在南方酸性土壤中栽培,同其他作物一样面临着铝的毒害。

近年来,通过水杨酸处理来缓解金属离子对植物的毒害作用已经引起了研究者的注意^[4]。高培培等^[5]发现,水杨酸通过提高栝楼抗氧化酶活性及光合作用来增强栝楼抗铝毒的能力,但水杨酸并不能消除铝胁迫对植株生长的抑制作用。外源水杨酸也可减轻玉米和印度芥菜 Cd 毒害^[6-7]和水稻 Hg 和 Pb 毒害^[8-9]作用,但高浓度水杨酸的解毒效果不如低浓度的明显。Krantev 等^[6]认为,在抗金属毒害方面水杨酸的作用是清除活性氧类物质,提高植物的抗逆性。铝能诱导活性氧的产生,而活性氧的产生和清除可以通过抗氧化系统相关酶来控制。水杨酸在调控受胁迫的植物体内氧化还原内稳态上起了十分重要的作用,然而水杨酸如何调控植物耐铝机理尚不清楚。为了进一步探讨水杨酸对缓解葡萄铝毒害的效果,本研究对叶绿素及抗氧化系统的相关生理指标进行了测定,探讨水杨酸缓解铝毒害的途径,为葡萄抗铝栽培提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

选用云南省弥勒市的主栽品种水晶葡萄(*Vitis vinifera* × *V. labrusca*)扦插苗为材料。插条由云南省弥勒市东风管理局提供,扦插成活后给予正常的水肥管理,选择生长健壮一致的葡萄苗洗干净根部泥土后移植于 30 cm × 30 cm 的营养钵中,每钵种植 1 株,基质为草炭:蛭石:珍珠岩 = 2:2:1,每 3 d 更换 1 次 Hoagland's 营养液(pH 值 4.8)。

1.2 试验设计

在营养液中加入不同浓度的水杨酸和氯化铝进行共培养。水杨酸浓度设置为 0, 25, 50, 100 $\mu\text{mol/L}$, $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 的浓度为 0.4 mmol/L,以不加氯化铝为对照,每天调整 pH 值 4.8,采用通气泵通气,每 3 d 更换一次营养液,共培养 5 周后进行采样分析。设置 5 个处理:T1 完全营养液(CK),T2 营养液 + 0.4 mmol/L Al^{3+} ,T3 营养液 + 25 $\mu\text{mol/L}$ 水杨酸 + 0.4 mmol/L Al^{3+} ,T4 营养液 + 50 $\mu\text{mol/L}$ 水杨酸 + 0.4 mmol/L Al^{3+} ,T5 营养液 + 100 $\mu\text{mol/L}$ 水杨酸 + 0.4 mmol/L Al^{3+} 。每个处理 4 株,重复 3 次。采样后整个植株用去离子水洗净表面污垢,老叶和嫩叶用于测定叶绿素含量,其余叶和根用于测定相对电导率、相对含水量、丙二醛含量、抗氧化酶活性、自由氧及根系活力等。

1.3 试验方法

叶绿素含量的测定采用酒精提取法;根系活力的测定采用 TTC 法;相对含水量的测定采用烘干称量法;超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用 NBT 光还原法;相对电导率的测定采用电导仪法;丙二醛(MDA)含量的测定采用双组分分光光度法;过氧化氢(H_2O_2)含量的测定采用丙酮提取法;过氧化物酶(POD)活性的测定采用愈创木酚显色法^[10];氧自由基产生速率的测定采用羟胺法^[11]。每个样品每个指标重复 3 次,取平均值。

用 Excel 2003 进行数据的计算及绘图,用 SPSS 17.0 软件进行 Duncan 氏新复极差检测($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 水杨酸对铝胁迫下葡萄植株生长发育的影响

经过5周的培养,5个处理对水晶葡萄的影响十分明显。T2处理的植株嫩叶明显发黄,根系变黑,木质化加剧;T3处理的植株茎长度明显长于T1,虽嫩叶微黄,但老叶颜色比T1深,根系微红,仍然能够保持较强的活力;T4处理植株的情况与T3处理类似,但茎干短于T3处理,而根系则比T3处理发达;T5处理的植株地上部生长受到明显抑制,嫩叶黄化,成熟叶较少且偏小,茎干较短,根系颜色略发黑(图1)。

2.2 水杨酸对铝胁迫下葡萄植株叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

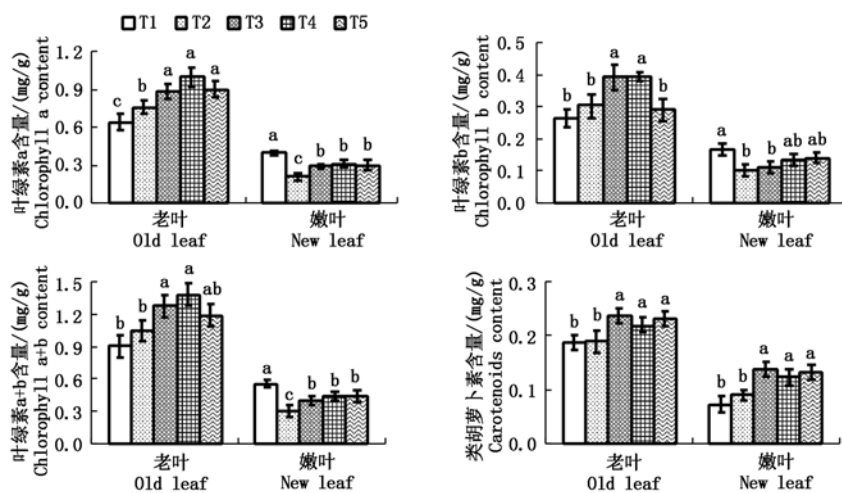
从图2可看出,铝胁迫显著增加葡萄老叶中的叶绿素a含量,显著降低嫩叶中叶绿素a含量,水杨酸和铝共处理使得老叶中叶绿素a的含量增加幅度更大,且与T2相比,还显著提高了嫩叶中的叶绿素a含量。各处理还增加了老叶中的叶绿素b和叶绿素a+b含量,降低了嫩叶中叶绿素b和叶绿素a+b含量,但只有T3和T4处理使老叶叶绿素b和叶绿素a+b的增加量达到差异显著水平。此外,T3、T4、T5处理均显著增加了老叶和嫩叶的类胡萝卜素含量。与T1处理相比,T2、T3、T4和T5处理老叶叶绿素a含量分别上升17.19%、37.50%、54.69%、40.62%,嫩叶叶绿素a含量分别下降48.72%、

28.20%、23.07%、25.64%;老叶叶绿素b含量分别上升12.78%、46.62%、46.62%、9.40%,嫩叶叶绿素b含量分别下降39.75%、29.52%、19.88%、15.06%;老叶叶绿素a+b含量分别上升15.89%、41.28%、52.98%、31.35%,嫩叶叶绿素a+b含量分别下降45.14%、28.78%、21.58%、20.68%;老叶类胡萝卜素含量分别上升1.60%、26.74%、17.11%、24.06%,嫩叶类胡萝卜素含量分别上升21.62%、85.14%、66.22%、78.38%。



图1 水杨酸对铝胁迫下葡萄地上部和地下部生长的影响

Fig.1 Effects of salicylic acid on the growth of shoot and root in grape under aluminum stress



不同字母表示不同处理间差异达5%显著水平。图3~6同。

Different letters above the bars indicate a significant difference at the 5% level between different treatments. The same as Fig. 3 ~6.

图2 水杨酸对铝胁迫下葡萄叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

Fig.2 Effects of salicylic acid on chlorophyll and carotenoid in grape under aluminum stress

2.3 水杨酸对铝胁迫下葡萄叶片相对电导率和相对含水量的影响

图3所示,T2和T3处理均能使葡萄叶片相对电导率略有升高,但未达到差异显著水平,T4和T5

处理使叶片相电导率略有降低,但同样未达到差异显著性水平。T2、T3、T4和T5处理均使葡萄叶片相对含水量略有降低,但与T1处理差异不显著。

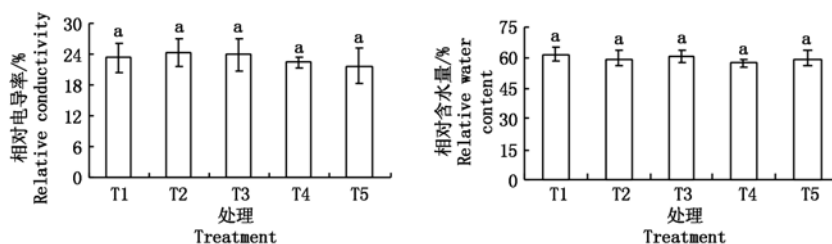


图3 水杨酸对铝胁迫下葡萄叶片相对电导率和相对含水量的影响

Fig.3 Effects of salicylic acid on relative conductivity and relative water content in grape under aluminum stress

2.4 水杨酸对铝胁迫下葡萄植株 SOD 和 POD 活性的影响

从图4可看出,铝处理显著增强了葡萄叶片SOD和POD活性,同时也显著增强根系SOD活性。其中,T2处理使葡萄叶片和根系SOD活性升高了7.22倍和58.97%,使葡萄叶片POD活性升高了40.00%。T3处理使叶片和根系SOD活性升高了1.55倍和53.42%,根系POD活性上升了2.32倍;T4处理使叶片SOD活性升高了4.45倍,使根系POD活性上升了1.13倍;T5处理使叶片SOD活性

升高了6.61倍,使根系POD活性上升了1.32倍,达到差异显著性水平。SOD是植物体内清除自由基的酶,在维持活性氧代谢平衡中起着重要作用,POD是植物体内广泛存在的一类酶,能够反映植物生长发育的特点及对外界环境的适应性。SOD和POD活性的升高能够提高植物对环境胁迫的适应性。说明铝胁迫导致SOD大幅度上升以适应环境胁迫,但水杨酸处理能够或多或少地降低铝胁迫下葡萄植物SOD活性,可见,水杨酸能够减缓铝胁迫下活性氧的产生速率,减轻铝胁迫对植物的伤害。

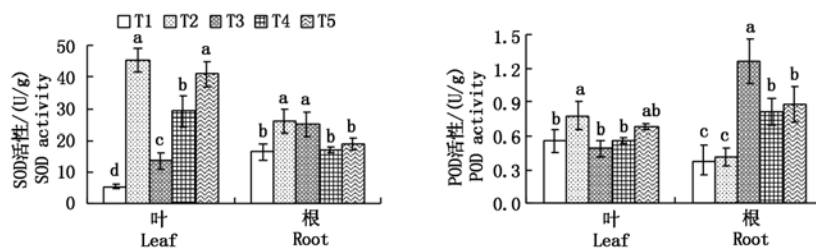


图4 水杨酸对铝胁迫下葡萄植株 SOD 和 POD 活性的影响

Fig.4 Effects of salicylic acid on SOD and POD activity in grape under aluminum stress

2.5 水杨酸对铝胁迫下葡萄植株氧自由基产生速率和过氧化氢含量的影响

从图5可以看出,各处理均没有对葡萄叶片过氧化氢含量造成显著影响,仅T2和T3处理使根系过氧化氢含量略有下降。铝胁迫造成葡萄植物产生大量的氧自由基,而水杨酸处理则能够使氧自由基的产生速率显著降低。其中,T2处理使叶片氧自由基产生速率提高了34.00%,T4处理使葡萄叶片氧

自由基产生速率降低了38.70%,T5处理使葡萄叶片氧自由基产生速率降低了60.22%和使根系氧自由基产生速率降低了46.24%,均达到显著性差异水平。植物体内产生的过氧化氢和氧自由基等活性氧大量积累时,会导致膜脂过氧化,进而造成膜系统的损伤。本试验并未发现铝胁迫导致大量过氧化氢的积累,此外铝胁迫虽然导致氧自由基产生速率加快,但加入水杨酸后使这种情况得到逆转。

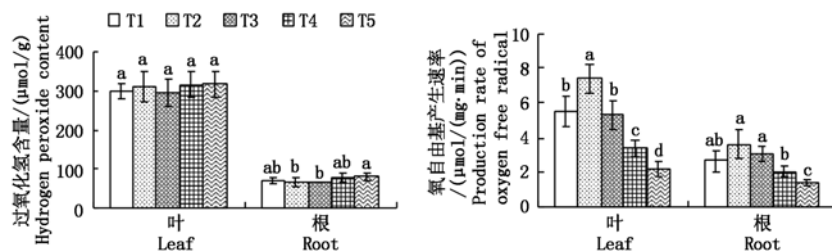


图5 水杨酸对铝胁迫下葡萄植株过氧化氢含量和氧自由基产生速率的影响

Fig.5 Effects of salicylic acid on hydrogen peroxide content and production rate of oxygen free radical in grape under aluminum stress

2.6 水杨酸对铝胁迫下葡萄植株丙二醛含量和根系活力的影响

MDA 为膜脂氧化的最终产物,其含量直接反应植物受胁迫的程度。图 6 显示,铝胁迫导致了葡萄叶片和根系 MDA 含量的显著上升,而铝 + 水杨酸共培养则使 MDA 含量有所下降。其中,T2 处理使葡萄叶片 MDA 含量上升了 28.17%,使根系 MDA 含量上升了 15.81%,差异显著;而 T3 处理使叶片

MDA 含量下降了 18.51%,使根系 MDA 含量下降了 14.88%;T4 处理使叶片 MDA 含量下降了 13.48%,使根系 MDA 含量下降了 34.42%,达到差异显著性水平;而 T5 处理对叶片和根系 MDA 含量影响较小。此外,T2 和 T5 处理使葡萄根系活力有所降低,而 T4 处理却能够使根系活力上升,但差异均未达到显著性水平。

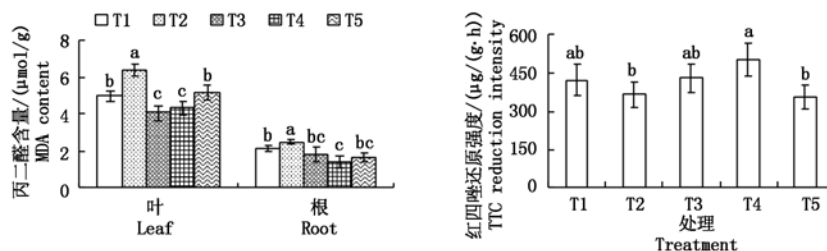


图 6 水杨酸对铝胁迫下葡萄植株丙二醛和根系活力的影响

Fig. 6 Effects of salicylic acid on MDA content and root activity in grape under aluminum stress

3 结论与讨论

叶绿素是植物进行光合作用的重要色素,其含量直接影响光合作用的强弱和植物的生长状况。高培培等^[5]报道,铝处理显著降低 2 个栝楼品种叶片中叶绿素 a、叶绿素 a + b 含量,加入外源水杨酸使 2 个栝楼品种叶片中叶绿素 a 和叶绿素 a + b 含量显著升高。于翠平等^[12]也发现,加入铝后 2 个茶树品种的叶绿素含量均有不同程度的升高,显然铝可以促进叶绿素的合成。铝对植物毒性之一是严重阻碍根尖细胞分裂和伸长,导致根系变短变脆,根毛发育不良,根尖膨胀受损,结果使养分和水分吸收能力下降^[13]。水杨酸刺激植物生长的一个重要原因是提高根尖细胞分裂,水杨酸处理 24 h 根尖分生区细胞有丝分裂指数增加 70%^[14]。Shakirova 等^[15]研究发现,水杨酸预处理能显著恢复盐胁迫对根尖分生区细胞有丝分裂活性的抑制。本研究结果表明,铝胁迫导致葡萄根系变黑,木质化加剧,活力有所下降;嫩叶变黄,叶绿素含量显著降低;老叶颜色变深,叶绿素含量上升,其中叶绿素 a 含量上升幅度最大,且具有显著性差异,添加水杨酸后,老叶和嫩叶的叶绿素和类胡萝卜素含量较 T2 处理有不同程度上升,其中 T3 和 T4 处理达到差异显著性水平,与前人的研究结果相似。

SOD、POD、CAT 等是植物体内重要的抗氧化酶,对清除活性氧起着重要作用。SOD 负责催化 2 个超氧阴离子发生歧化反应,生成过氧化氢和氧气;POD 和 CAT 可以清除植物体内的过氧化氢。研究表明,不同植物的抗氧化酶在铝诱导下会出现不同

的变化趋势,铝胁迫能够提高小麦^[16]和黄瓜^[17]的 CAT 活性,而其 SOD 活性在低铝浓度下升高,在高铝浓度下则降低。Mutlu 等^[18]研究发现盐胁迫下,水杨酸处理能抑制 CAT 的活性,增加 POD 和 SOD 的活性。高培培等^[5]报道外源水杨酸的加入不同程度地提高了栝楼 SOD、POD、CAT 活性,使其除活性氧自由基的能力增强,能有效缓解铝毒对膜脂的破坏作用及铝毒对栝楼生长的抑制作用。本研究结果表明,铝胁迫下葡萄叶片和根系的 SOD 和 POD 活性均呈现显著上升趋势,这与于翠平等^[12]的研究结果相似,但添加不同浓度的水杨酸后,叶片和根系的 SOD 活性及叶片 POD 活性均比 T2 处理有不同程度的降低,而根系 POD 活性则呈现出大幅度的上升,这与前人的研究结果有不一致之处。

铝胁迫造成植株体内氧化胁迫的发生,产生超氧阴离子和过氧化氢等活性氧类物质,Yamamoto 等^[19]认为铝胁迫影响了线粒体功能,导致活性氧的产生。短时间铝处理小麦^[16]和花生^[17]等作物后,根内过氧化氢含量均显著提高。MDA 作为质膜氧化的产物,其含量是检测质膜完整性的重要指标^[20]。重金属胁迫能够诱导不同植物体内 MDA 含量的升高,而添加水杨酸后均能使 MDA 含量有所降低^[7,21],本试验结果也与之相似,这表明水杨酸能够缓解金属胁迫给植物造成的质膜氧化损伤。本研究还发现,无论是 T2 处理还是 T3、T4、T5 处理,对葡萄叶片过氧化氢含量的影响甚微,其中 T2 和 T3 处理使根系过氧化氢含量有所降低,但各处理之间差异并未达到显著性水平;铝胁迫还显著提高了葡萄叶片和根系的氧自由基产生速率,而添加水杨酸

却能使氧自由基产生速率显著降低。Popova 等^[22]认为,水杨酸作为一种启动抗氧化系统的信号触发抗氧化反应,进而保护了质膜的完整性,从本研究的结果来看,该观点具有一定的合理性。

根系是植物最先感受胁迫信号的器官,根系接收到胁迫信号后会做出相应的反应以适应逆境。李德华等^[23]发现,根系红四唑(TTC)相对还原强度与植物耐铝性具有很强的一致性,铝处理下玉米耐铝性自交系能够表现出较强的 TTC 还原强度。根系活力是根系生长状况和活力水平的重要指标,本研究显示,T2 处理使葡萄根系活力降低,但 T3 和 T4 处理却能使根系活力有所上升,这与刘国栋等^[24]的研究结果相似。从本试验的结果可看出,铝处理对葡萄植株生长具有较大的影响,但葡萄植株自身也具有一定的抗铝能力,而添加水杨酸后使铝的毒害效应降低,综合本试验的形态及生理指标来看,50 $\mu\text{mol/L}$ 水杨酸处理对缓解葡萄铝毒害的效果最好。

参考文献:

- [1] Lindsay W L. Chemical equilibria in soils [M]. New York: John Wiley and Sons, 1979.
- [2] Kochian L V, Hoekenga O A, Piñeros M A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency [J]. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55: 459–493.
- [3] 尹玲莉, 侯晓杰. 植物抗性信号分子-水杨酸研究进展 [J]. 中国农学通报, 2007, 23(1): 338–342.
- [4] Pal M, Szalai G, Horvath E. Effect of salicylic acid during heavy metal stress [J]. Acta Biologica Szegediensis, 2002, 46(3/4): 119–120.
- [5] 高培培, 章 艺, 吴玉环, 等. 外源水杨酸对铝胁迫下栎类光合特性及耐铝性的影响 [J]. 水土保持学报, 2012, 26(6): 268–273.
- [6] 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): 920–931.
- [7] Ahmad P, Nabi G, Ashraf M. Cadmium-induced oxidative damage in mustard (*Brassica juncea* (L.) Czern. & Coss.) plants can be alleviated by salicylic acid [J]. South African Journal of Botany, 2011, 77: 36–44.
- [8] Mishra A, Choudhuri M A. Effects of salicylic acid on heavy metal-induced membrane degradation mediated by lipoxygenase in rice [J]. Biologia Plantarum, 1999, 42: 409–415.
- [9] Chen J, Zhu C, Li L P, et al. Effects of exogenous salicylic acid on grow and H_2O_2 metabolizing enzyme in rice seedlings under lead stress [J]. J Environ Sci, 2007, 19(1): 44–49.
- [10] 邹 琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [11] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导 [M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [12] 于翠平, 潘志强, 陈 杰, 等. 铝对茶树生长与生理特性影响的研究 [J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(1): 182–187.
- [13] Barceló J, Poschenricder C. Fast root growth responses, root exudates and internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminum toxicity and resistance [J]. Environ Exp Bot, 2002, 48: 75–92.
- [14] Shakirova F M. Salicylic acid as a defense-related plant hormone: Role of hormonal system in the manifestation of growth promoting and antistress action of salicylic acid [M]//Hayat S, Ahmad A. Salicylic acid: a plant hormone, 1st edn. Springer; Netherlands, 2007: 69–89.
- [15] Shakirova F M, Sakhabutdinova A R, Bezrukova M V, et al. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity [J]. Plant Science, 2003, 164(3): 317–322.
- [16] 杨 野, 郭再华, 耿明建, 等. 铝胁迫下不同耐铝小麦品种活性氧代谢差异及与小麦耐铝性的关系 [J]. 生态环境学报, 2010, 19(1): 177–182.
- [17] 蒋永涛, 董现义, 刘传兰, 等. 铝胁迫对黄瓜种子发芽及抗氧化酶活性的影响 [J]. 山东农业科学, 2010(7): 32–35.
- [18] Mutlu S, Atici Ö, Nalbantoglu B. Effects of salicylic acid and salinity on apoplastic antioxidant enzymes in two wheat cultivars differing in salt tolerance [J]. Biologia Plantarum, 2009, 53(2): 334–338.
- [19] Yamamoto Y, Kobayashi Y, Rama Devi S, et al. Oxidative stress triggered by Aluminum in plant roots [J]. Plant and Soil, 2003, 255(1): 239–243.
- [20] Taulavuori E, Hellström E K, Taulavuori K, et al. Comparison of two methods used to analyse lipid peroxidation from *Vaccinium myrtillus* (L.) during snow removal, re-acclimation and cold acclimation [J]. Journal of Experimental Botany, 2001, 52(365): 2375–2380.
- [21] Wang C, Zhang S, Wang P, et al. Salicylic acid involved in the regulation of nutrient elements uptake and oxidative stress in *Vallisneria spiralis* (L.) Hara under Pb stress [J]. Chemosphere, 2011, 84(1): 136–142.
- [22] Popova L P, Maslenskova L T, Yordanova R Y, et al. Exogenous treatment with salicylic acid attenuates Cadmium toxicity in pea seedlings [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2009, 47(3): 224–231.
- [23] 李德华, 贺立源, 刘武定. 玉米根系活力与耐铝性的关系 [J]. 中国农学通报, 2004, 20(1): 161–164.
- [24] 刘国栋, 董任瑞. 玉米耐铝性研究 II. 玉米耐铝机理及培养条件对其耐性的影响 [J]. 湖南农学院学报, 1994, 20(1): 13–20.