

水杨酸在植物抗环境胁迫中的作用

康国章¹, 孙谷畴¹, 王正询^{2*}

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广东广州 510650; 2. 广州大学生物系, 广东广州 510405)

摘要: 水杨酸在植物的抗病方面发挥着重要作用。近年来的研究还表明, 水杨酸在植物的抗冷、热、盐、干旱、臭氧、重金属等环境胁迫方面也有明显的作用。该文介绍近年来有关水杨酸在植物抗环境胁迫方面的研究进展, 并探讨了其作用机理。

关键词: 水杨酸; 植物; 环境胁迫; H_2O_2

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2004)02-0178-06

Salicylic acid and its environmental stress tolerance in plants

KANG Guo-zhang¹, SUN Gu-chou¹, WANG Zheng-xun^{2*}

(1. South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Department of Biology, Guangzhou University, Guangzhou 510405, China)

Abstract: Salicylic acid is an important endogenous signal molecule in inducing plant's resistance to biotic stress. It can enhance the resistance of plants against environmental stresses, such as cold, heat, salt, drought, zone and heavy metals. Studies of SA on the many environmental stresses were reviewed and its mechanism was explored in this paper.

Key words: salicylic acid; plants; environmental stress resistance; H_2O_2

水杨酸(Salicylic acid, SA)是一种能调节动植物许多生长发育过程的小分子酚类物质, 现已把它作为一种新型激素进行了大量研究(Rasin, 1992a, b)。最早发现 SA 在植物体内的功能是它在一些被子植物开花过程中的产热性(Rasin 等, 1987), 随后又发现它可作为信号分子, 诱导一些病程相关蛋白(PR)基因的表达, 在许多植物抵御病原菌入侵的防卫反应中起重要作用((Rasin, 1992a)。以往有关 SA 的研究多集中在抗病方面。在抗病过程中, 人们发现 SA 在超敏反应(HR)中能介导导致细胞死亡的氧化迸发(oxidative burst), 诱导病程相关蛋白(PR)基因的表达, 引发系统获得性抗性(SAR)的产生; 它介导的 HR 和 SAR 被认为是由于它抑制了

CAT(过氧化氢酶)等 H_2O_2 清除酶的活性, 使胞内 H_2O_2 浓度上升, 随后 H_2O_2 作为第二信使, 诱导一些防卫基因(如 PR)的激活或表达(Rasin, 1992a)。最近, 人们又发现 SA 还具有促进植物体细胞胚胎发育(Luo 等, 2001), 延迟果实成熟(Srivastava 和 Dwivedi, 2000), 尤其是在抗环境胁迫(如冷、热、盐、干旱、重金属等)方面具有明显作用(Hamada, 1998; Janda 等, 1999; Mishrat 和 Choudhuri, 1999; Dat 等, 2000; Al-Kakimi 等, 2001)。不像其它三唑类物质虽能提高植物抗环境胁迫能力, 但具有高的土壤残留毒性及延迟植物生长发育等副作用, 但至今未发现 SA 在调控植物生长发育方面的副作用, 这有利于其在植物中广泛使用(Senaratna 等,

收稿日期: 2003-05-19 修订日期: 2003-07-16

基金项目: 广州市重点资助项目(1999-11); 中国科学院研究生院研究生科技创新项目。

作者简介: 康国章(1971-), 男, 河南伊川人, 博士生, 植物生理学专业, 从事植物抗逆分子生理研究。* 为通讯联系人

2000)。SA 的功能类似物——乙酰水杨酸(MeSA)因生产简便,成本低,且性质与 SA 几乎完全类似,除已在医疗方面广泛应用外,也适宜在植物抗环境胁迫中大量使用。因此,深入研究 SA 在抗环境胁迫方面的作用与机理具有重要的理论与实际意义。本文介绍 SA 在植物抗环境胁迫方面的进展,并探讨其作用机理。

1 水杨酸在植物抗环境胁迫方面的效应

1.1 抗冷性

在马铃薯等产热植物上,SA 可促进线粒体交替呼吸途径,增加产热量,提高马铃薯的抗冷性(文江祁等,1995)。Janda 等(1999)报道,0.5 mmol/L SA 预处理增强了玉米幼苗的抗低温能力。常温处理 1 d 后,过氧化氢酶(CAT)活性下降,PAGE 电泳显示,过氧化物同工酶(POX)比无 SA 处理的对照新增一条酶带,表明 SA 可能通过诱导抗氧化酶类产生而导致抗冷力增加。康国章等(2003a,b)的研究结果表明,SA 可提高香蕉幼苗的抗寒性,在低温胁迫期间,SA 能提高香蕉幼苗的光合能力,减少电解质的泄漏,提高 CAT、APX(抗坏血酸过氧化物酶)和 SOD(超氧化物歧化酶)等保护酶的活性。

在其分子水平上,Ding 等(2002)报道,MeSA 显著诱导了番茄细胞 PR-2b(编码胞内 β -1,3-葡聚糖酶)和 PR-3a(编码胞外几丁质酶)mRNA 量的增加,稍微增加了 PR-3b(编码胞内几丁质酶)mRNA 水平;在冷胁迫条件下,MeSA 预处理的番茄细胞内,除 PR-2b 与 PR-3a 维持在较高水平外,PR-3b 的 mRNA 量也显著升高,但同时 CAT 基因的 mRNA 量下降。同时,Ding 等(2001)还报道了 MeSA 能诱导番茄果实许多 HSPs(热激蛋白)基因 mRNA 水平的上升。因此,他们认为 MeSA 预处理能诱导一些抗胁迫蛋白如 PR、HSP 等的合成,提高植物的抗冷性,减少冷害的发生。

康国章等(2003a)与 Ding 等(2003)的研究还发现高浓度的 SA 能增加低温胁迫期间电解质的泄漏,加剧冷害。这表明,SA 的抗冷作用可能不是直接的,而是间接的,通过诱导某种防卫反应来提高植物的抗冷性。

1.2 抗盐性

在 100 μ mol/L NaCl 的胁迫下,水杨酸缺失型拟南芥突变体 NahG(含有能催化 SA 形成邻苯二酚

的水杨酸羟化酶)内的 GSH/GSSG(还原型谷胱甘肽与氧化型谷胱甘肽的比值)(反映 GSH 的还原水平)远高于野生型拟南芥(Ler)植株体内。细胞内的 GSH 还原状态与细胞的抗氧化能力有关。GSH 含量愈高,抗氧化能力愈强;反之抗氧化能力愈低。因此,SA 可能通过提高细胞内的 GSH 水平以减轻盐胁迫下活性氧对植物细胞的伤害。张士功等(1999a,b)报道,1.2%的 NaCl 胁迫下,小麦叶和根中 ATP 含量明显下降;盐胁迫下外施 0.10 g/L SA 或 MeSA 使处理幼苗叶内 ATP 含量显著高于仅用盐处理的植株,有的甚至高于未经盐胁迫处理的对照。在盐胁迫条件下,0.10 g/L SA 和 0.20 g/L MeSA 能显著提高小麦种子发芽率、发芽指数和活力指数,降低幼苗叶片质膜透性,减轻盐胁迫对细胞膜的伤害,提高幼苗体内 SOD、POX 等细胞保护酶的活性,减少膜脂过氧化产物—MDA(丙二醛)的积累。

但 Borsani 等(2001)在水杨酸的抗性研究中发现,野生型拟南芥(Ler)和水杨酸缺失型拟南芥突变体 NahG 的种子培养在 100 mmol/L NaCl 溶液中,野生型种子的幼苗不能展开,不出现子叶和第一真叶,茎上出现因氧化胁迫造成的枯斑;而 NahG 幼苗能正常萌发,子叶展开,并出现第一真叶,茎上不出现枯斑,表明水杨酸加剧了盐害。盐胁迫下野生型植株体内出现的盐害症状可能与其体内 SA 积累过高有关。

1.3 抗旱性

水分亏缺环境下,0.05%的 MeSA 明显降低小麦幼苗超氧阴离子(O_2^-)的含量,MeSA 能直接清除 O_2^- 的作用,又可通过提高 SOD 活性来清除 O_2^- (姜晶和张宪政,2000)。中度水分胁迫(10% PEG 处理 48 h)导致小麦幼苗叶片质膜显著受损,SOD 活性下降,MDA 含量明显上升,在胁迫期间外施 250 μ mol/L SA 不能阻止叶片质膜受损,但在小麦种子吸胀和萌发期间,经 250 μ mol/L 的 SA 预处理,则同样强度的水分胁迫不会对幼苗质膜造成损伤(许明丽等,2000),表明干旱前外施水杨酸可以增强植物的抗旱性。Hamada(1998)用不同浓度的 MeSA 浸泡小麦种子,发现可以减轻干旱的抑制效应,增加光合速率,抑制暗呼吸,进而促进幼苗的生长。Senaratna 等(1999)用 0.1~0.5 mmol/L SA 或 MeSA 浇灌豌豆和番茄幼苗,发现除提高植株的抗冷热性外,还增强植株对干旱的抵抗能力。

Nemeth 等(2002)发现,0.5 mmol/L SA 虽能提高玉米幼苗的抗冷性,但在干旱胁迫条件下,经 SA 预处理幼苗的电解质泄漏率甚至高于无 SA 处理的对照,表明其加剧了干旱危害。

1.4 抗热性

在含有 10 μ mmol/L SA 培养介质中生长的拟南芥植株经历 40 $^{\circ}$ C、1 h 的热激胁迫后,比不经 SA 处理的植株生存率提高 5 倍,电解质泄露率降低 50%;用 37 $^{\circ}$ C 处理水杨酸缺失型拟南芥突变体 NahG 1 h,其生存率接近于零,远低于野生型的 80%生存率,表明 SA 与植物的抗热性有关,SA 能提高植物的抗热性。

高温驯化使黄瓜叶片内游离态 SA 增加 2.5 倍以上(马德华等,1998)。1~100 μ mol/L 水杨酸类(包括 SA 和 MeSA)均可保护某些植物幼苗及组织免受热激伤害(Dat 等,1998a)。喷施 10~500 μ mol/L SA 的芥菜幼苗,其耐受 55 $^{\circ}$ C 高温的能力可延长 1.5 h;在此浓度范围内,耐热性随 SA 浓度增加而增强,但高于 500 μ mol/L 则不能诱导耐热性;而且 100 μ mol/L SA 对芥菜幼苗耐热性诱导的时序变化与预先使幼苗在 45 $^{\circ}$ C 适应 1 h(热驯化)后的效果相似(Dat 等,1998b)。

1.5 抗重金属性

Mishra 和 Choudhuri(1999)发现在 Pb²⁺ 或 Hg²⁺ 胁迫下,水稻叶片脂氧合酶(LOX)活性升高,质膜解体;外施 100 μ mol/L SA 可部分减轻由脂氧合酶介导的质膜解体。张玉秀和柴团耀(1999)用 mRNA 差异显示法分离出一个 Hg²⁺ 胁迫响应蛋白基因 PrSR₄,其基因产物 PR₂ 是一种 PR 蛋白。进一步研究发现,PR₂ 在正常生长条件下的菜豆叶片中未表达;叶片外施 10 mmol/L SA 可强烈诱导 PR₂ 表达,6 h 即达最大值。由于苜蓿花叶病毒(AMV)侵染及外源 SA 均可诱导 PR₂ 积累,暗示病毒可能通过提高内源 SA 水平调节 PR₂ 基因转录。

1.6 抗臭氧能力

烟草经臭氧处理后积累 SA,对 TMV 侵染的抗性增强(Yalpani 等,1994)。臭氧也可诱导拟南芥细胞内 SA 和葡萄糖苷迅速而短暂的积累,诱导水平和时序与病原菌侵染诱导过程相似(Sharma 等,1996)。与野生型拟南芥植株(Ler)相比,水杨酸缺失型突变体 NahG 更易受臭氧伤害,但植株体内 SA 的高水平积累也比野生型植株易受臭氧的伤害,表明 SA 在植物抗臭氧方面的双重作用(Rao 和 Da-

vis,1999)。

2 水杨酸提高植物抗环境胁迫的可能机理

2.1 活性氧(包括 H₂O₂)可能介导了 SA 的抗环境胁迫能力

人们在抗病研究中发现,SA 通过调控信号分子 H₂O₂ 代谢酶的活性而积累 H₂O₂,H₂O₂ 作为第二信使,诱导一系列防卫反应的发生,如 PR 基因的表达、SAR 的建立等,认为 H₂O₂ 介导了 SA 诱导的抗病反应(Rasin,1992a)。在抗热方面,Dat 等(2002)报道 SA 如同热驯化,能提高植物抗热能力,外施 SA 后,CAT 活性减少的同时,细胞内的 H₂O₂ 水平上升;康国章等(2003a)发现常温下 SA 处理不影响 H₂O₂ 产生酶——SOD 的活性,而显著降低 H₂O₂ 清除酶——CAT 和 APX 的活性,导致 H₂O₂ 的积累;并且他们还发现用适度 H₂O₂ 处理也能诱导保护酶活性,提高植物的抗冷性(Kang 等,2002);在施用 SA 的同时,加入 H₂O₂ 的捕捉剂——DM-TU(二甲基硫脲),能抑制 SA 诱导的抗冷性。据此,他们认为 H₂O₂ 介导了 SA 诱导的抗冷性。

Rao 和 Davis(1999)也认为 SA 在植物抗臭氧方面的作用与 H₂O₂ 有关。他们研究了细胞内高度水平 SA 积累的拟南芥野生种(Cvi-0)、中度积累 SA 的拟南芥野生种(Col-0)及从 Col-0 筛选出来的水杨酸缺失型拟南芥突变体 NahG 对臭氧胁迫(300 p.p.b,3 h)敏感性。发现 Col-0 叶片上不出现枯斑,Cvi-0 和 NahG 则分别在胁迫恢复 6 h 和 24 h 后出现枯斑;除枯斑外,臭氧伤害的另 3 种表现形式:离子泄露、膜脂过氧化和 CabmRNA(Chlorophyll a/b (CAB) protein levels)也表现出 Cvi-0>NahG>Col-0;Col-0 和 Cvi-0 暴露在臭氧胁迫 6 h 后,细胞内的 SA 水平显著上升(分别为 350→1 510 ng·g⁻¹FW 和 390→5 216 ng·g⁻¹FW),而 NahG 体内则无 SA 积累。这表明 SA 与植物的抗臭氧能力有关,植物体内缺失 SA 或 SA 含量过高均使植物对臭氧的敏感性增加。他们还发现,在臭氧胁迫下,Cvi-0 内 GSH 还原水平低于 Col-0,并且抗氧化反应也低于后者,表明 Col-0 抗氧化能力较强。他们认为,SA 能明显提高植物对臭氧的抵抗力,并且在植物的抗臭氧胁迫方面扮演着双重作用:高水平的 SA 导致细胞内活性氧(AOS)的高水平积累,这种高水平积累的 AOS 虽引起了抗氧化反应,但超过

细胞程序性死亡(PCD)的阈值,因而引起 PCD 反应,出现枯斑;在臭氧胁迫下,Col-0 体内 SA 的低水平上升,使胞内 AOS 的积累水平在适度水平,AOS 积累水平在诱导 PCD 反应的阈值以下,但也诱发了抗氧化反应,因此提高了植株的抗臭氧能力。他们进一步发现,用 DP₁ (NADP 氧化酶的抑制剂,能抑制活性氧的产生)能减少臭氧对 Cvi-0 造成的伤害,这与表明臭氧对 Cvi-0 造成的伤害是由体内积累过高活性氧的原故。

由此可见,SA 在植物抗环境胁迫过程中的效应与信号分子 H₂O₂ 有关。Prasad 等(1994)证明无论冷害还是冷驯化都是给植物施加一个氧化胁迫过程,并证明常温适量的 H₂O₂ 处理,可以模拟冷驯化而提高植物的抗冷力。由于 H₂O₂ 在植物抗逆胁迫中具有双重作用:低浓度的 H₂O₂ 如同环境胁迫驯化,使植物细胞预先经受适度的氧化胁迫驯化,进而提高其对随后环境胁迫带来的重度氧化胁迫的抵抗力;而高浓度的 H₂O₂ 已使植物细胞受到较重的氧化胁迫伤害,因此加剧了环境胁迫伤害程度(Prasad 等,1994;Schreck 等,1991)。因此,我们推测,SA 在抗环境胁迫方面的正负效应可能与其诱导的 H₂O₂ 水平有关:低浓度的 SA 可能诱导适度 H₂O₂ 的积累,进而诱导防卫反应的产生;而高浓度的 SA 或细胞内高水平的 SA 均可能诱导细胞内高水平的 H₂O₂ 积累,产生重度氧化胁迫,加剧了环境胁迫伤害。

2.2 与 Ca²⁺ 信使系统有关

在抗病反应上,Kawana 等(1998)报道,SA 处理后,烟草悬浮细胞内 O₃⁻水平迅速上升,随后胞内 Ca²⁺ 水平升高,表明 SA 的信号转导很可能通过 Ca²⁺ 信使系统。另外,Ca²⁺ 也可能参与 SA 介导的 PR 基因激活:不加 Ca²⁺ 的 SA 处理的烟草悬浮细胞未能诱导酸性几丁质酶的表达;而加入 Ca²⁺ 后,可以诱导此酶的表达;同时 Ca²⁺ 通道抑制剂——钆红也抑制了 SA 诱导的 PR-1 基因的表达(Raz 和 Fluhr,1998)。这些结果表明,SA 诱导的防卫反应可能有 Ca²⁺ 的参与。

2.3 蛋白质的磷酸化与去磷酸化反应也参与了 SA 诱导的抗环境胁迫过程

Mikolajczyk(2000)报道,植物在渗透胁迫下,SA 诱导的蛋白激酶活性迅速升高。业已证明,SA 诱导的 PR-1 基因的表达需蛋白质磷酸化和去磷酸化反应的参与,一种 SA 诱导的分子量为 48 kD 的

蛋白激酶(SIPK)在烟草悬浮细胞中得到分离,它是烟草细胞促分裂原活化蛋白(mitogen-activated protein,MAP)家庭中的一员(Conrath 等,1997)。在 SA 诱导的 SAR 信号转导途径中,至少有两类磷酸蛋白质参与 SAR 信号转导,一类位于 SA 作用位置的下游,另一类在 SA 作用位置的上游,可能调控 SA 信号分子的合成和生物学功能(Prasad 等,1994)。

在植物的抗环境胁迫(如抗冷)信号研究中,已发现 H₂O₂ 可作为信使物质,开启膜上 Ca²⁺ 通道,或通过促进胞内 Ca²⁺ 贮体的释放,使胞内 Ca²⁺ 浓度上升,诱发蛋白质的磷酸化与去磷酸化反应,从而启动一系列生理生化反应的发生(Kratsch 和 Wise,2000)。基于此,我们推测,SA 通过诱导 H₂O₂ 的积累而引发胞内 Ca²⁺ 水平上升,通过一系列磷酸化和去磷酸化反应,提高了细胞对环境胁迫的抵抗能力。

但在 SA 促进体细胞胚胎发生研究中发现,H₂O₂ 如同 SA 一样,也能促进胚胎发生,但其促进效应低于 SA,表明 H₂O₂ 不能替代 SA,除 H₂O₂ 外,SA 还可能通过其它途径来提高体细胞胚胎的发生(Luo 等,2001)。康国章等(2003a)在研究 SA 的抗冷性中也发现,H₂O₂ 的抗冷性也低于 SA,因此,SA 的抗环境胁迫能力除通过 H₂O₂ 途径外,还可能有其它途径的参与。最近,Nemeth 等(2002)发现,SA 在玉米上的抗冷性与促进多胺合成有关。多胺能与抗氧化酶(如 SOD)结合,使它们转运到细胞内的氧化胁迫位点,清除活性氧(Bouchereau 等,1999)。

2.4 SA 抗环境胁迫信号转导与其它信号转导途径的交叉性

SA 在植物的抗生物(病原菌)胁迫和抗环境胁迫的信号转导均有活性氧的积累、Ca²⁺ 浓度的上升、蛋白质的磷酸化和去磷酸化的产生和抗氧化酶的诱导等反应的发生,表明 SA 在抗病原菌和抗环境胁迫方面有很大的相似性。但 SA 在抗病胁迫和抗环境胁迫中应有许多不同的反应,如在抗冷过程中,SA 诱导的抗冷蛋白需维持质膜的结构,并防止脱水造成的伤害;而在抗病过程中,SA 诱导的蛋白需具有抑制病原菌的扩散和降低病毒的复制等功能。因此,SA 的抗病途径与抗环境胁迫的途径可能有一定差别。细胞信号转导途径呈网络状,即交叉互连的,而不是直线型的;许多信号元件不只在—个信号系统中起作用,或在特定的信号系统中对不

同的刺激起不同的响应。据此,我们推测,SA 抗生物胁迫信号转导途径与抗环境胁迫元件可能有许多是相同的,以诱导许多相似的反应;但也有不同的元件,以诱导不同的反应抵御不同胁迫造成的伤害;或通过相同的系统但对抗生物胁迫与非生物胁迫作出不同的反应。

3 展望

虽然研究者已在 SA 抗环境胁迫方面做了大量工作,但还远未达到揭示其抗环境胁迫的机理。如 SA 具有逆境锻炼功能,但需进一步研究其与逆境锻炼在细胞代谢方面(光合、呼吸作用等)的异同;SA 诱导的逆境蛋白的分离鉴定及结构分析;SA 抗环境胁迫信号转导途径组分(受体蛋白、激酶、调节蛋白等)的鉴定,抗环境胁迫信号转导途径与抗病反应信号转导途径的异同。由于 SA 及其功能类似物的高效、低成本、无毒、无残留等特点(Senaratna 等, 2000),使得其在生产应用中显出广阔的前景,如果利用分子生物技术,特别是 mRNA 差异显示技术,分离克隆出 SA 诱导的相关基因,并导入作物中,将有可能培育出遗传上稳定的、对多种病原菌和非生物胁迫有理想抗性的品种,因此,深入研究 SA 的抗环境胁迫机理具有重要意义。

参考文献:

- 文江祁,王俊,邸焯,等. 1995. 陈化马铃薯切片交替途径运行与产热的关系[J]. 科学通报, 40(22): 2 086—2 087.
- Al-Hakimi AMA, Hamada AM. 2001. Counteraction of salinity stress on wheat plants by grain soaking in ascorbic acid, thiamin or sodium salicylate[J]. *Biol Plant*, 44: 253—261.
- Borsami O, Valpuesta V, Botella MA. 2001. Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in Arabidopsis seedlings [J]. *Plant Physiol*, 126: 1 024—1 030.
- Bouchereau A, Azia A, Larher F, et al. 1999. Polyamines and environmental challenges: recent development [J]. *Plant Sci*, 140: 103—125.
- Conrath U, Silva H, Klesslg DF. 1997. Protein dephosphorylation mediates salicylic acid-induced expression of PR-1 genes in tobacco[J]. *Plant J*, 11: 747—757.
- Dat JF, Foyer CH, Scott IM. 1998a. Changes in salicylic acid and antioxidants during induced thermotolerance in mustard seedlings[J]. *Plant Physiol*, 118: 1 455—1 461.
- Dat JF, Lopez-Delgado H, Foyer CH, et al. 1998b. Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings[J]. *Plant Physiol*, 116: 1 351—1 357.
- Dat JF, Lopez-Delgado H, Foyer CH, et al. 2000. Effects of salicylic acid on oxidative stress and thermotolerance in tobacco[J]. *J Plant Physiol*, 156: 659—665.
- Ding CK, Wang CY, Gross KC, et al. 2001. Reduction of chilling injury and transcript accumulation of heat shock proteins in tomato fruit by methyl jasmonate and methyl salicylate[J]. *Plant Sci*, 161: 1 153—1 159.
- Ding CK, Wang CY, Gross KC. 2002. Jasmonate and salicylate induce the expression of pathogenesis-related-protein genes and increase resistance to chilling injury in tomato fruit[J]. *Planta*, 214: 895—901.
- Hamada AM. 1998. Effects of exogenously added ascorbic acid, thiamin or aspirin on photosynthesis and some related activities of drought-stressed wheat plants[A]. In: Garab G, et al. *Photosynthesis: Mechanisms and Effects*[C]. Kluwer Academic Publisher, Kordrecht, 4: 2 581—1 584.
- Janda T, Szalai G, Tari I, et al. 1999. Hydroponic treatment with salicylic acid decreases the effects of chilling injury in maize (*Zea mays* L.) plants[J]. *Planta*, 208: 175—180.
- Jiang J(姜晶), Zhang XZ(张宪政). 2000. The study on scavenging superoxide anion radicals of wheat seedling by acetosalicylic acid under water deficiency (水分亏缺下乙酰水杨酸清除小麦幼苗中 O₂⁻的研究)[J]. *Plant Physiol Commun*(植物生理学通讯), 36(1): 33—35.
- Kang GZ(康国章), Tao J(陶均), Sun GC(孙谷畴), et al. 2002. Physiological effects H₂O₂ and Ca²⁺ on cold-stressed banana seedlings(H₂O₂ 和 Ca²⁺ 对受低温胁迫香蕉幼苗抗冷性的影响)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), 29(2): 119—122.
- Kang GZ, Wang ZX, Sun GC. 2003a. Participation of H₂O₂ in enhancement of cold chilling by salicylic acid in banana seedlings[J]. *Acta Bot Sin*, 45(5): 567—573.
- Kang GZ(康国章), Ou ZY(欧志英), Wang ZX(王正询), et al. 2003b. Salicylic acid alleviated the damage caused by low temperature to cell membrane and some photosynthetic functions of banana seedlings(水杨酸诱导提高香蕉幼苗耐寒性的机制研究)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报), 30(2): 141—146.
- Kawano T, Sahashi N, Takahashi K, et al. 1998. Salicylic acid induces extracellular superoxide generation followed by an increase in cytosolic calcium ion in tobacco suspension culture; the earliest events in salicylic acid signal transduc-

- tion[J]. *Plant Cell*, **39**: 721—730.
- Kratsch HA, Wise RR. 2000. The ultrastructure of chilling stress[J]. *Plant Cell Environ*, **23**: 337—350.
- Luo JP, Jiang ST, Pan LJ. 2001. Enhanced somatic embryogenesis by salicylic acid of *Astragalus adsurgens* Pall: relationship with H₂O₂ production and H₂O₂-metabolizing enzyme activities[J]. *Plant Sci*, **161**: 125—132.
- Ma DH(马德华), Pang JA(庞金安), Li SJ(李淑菊), et al. 1998. Effects of temperature stress acclimation on some physiological characters in leaves of cucumber seedlings(温度逆境锻炼对高温下黄瓜幼苗生理的影响)[J]. *Acta Hort Sin*(园艺学报), **25**(4): 350—355.
- Mikolajczyk G. 2000. Osmotic stress induced rapid activation of a salicylic acid induced protein kinase and a homolog of protein kinase ASK1 in tobacco cells[J]. *Plant Cell*, **12**: 165—178.
- Mishra A, Choudhuri MA. 1999. Effects of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration mediated by lipoxygenase in rice[J]. *Biol Plant*, **42**: 409—415.
- Nemeth M, Janda T, Horvath E, et al. 2002. Exogenous salicylic acid increases polyamine content but may decrease drought tolerance in maize[J]. *Plant Sci*, **162**: 569—574.
- Prasad TK, Anderson MP, Martin BA. 1994. Evidence for chilling induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide[J]. *Plant Cell*, **6**: 65—74.
- Rao MV, Davis KR. 1999. Ozone-induced cell death occurs via two distinct mechanisms in Arabidopsis: the role of salicylic acid[J]. *Plant J*, **17**: 603—614.
- Rasin I, Ehmann A, Melander WR, et al. 1987. Salicylic acid: a natural inducer of heat production in Arum lilies [J]. *Science*, **237**: 1 601—1 602.
- Rasin I. 1992a. Role of salicylic acid in plants [J]. *Ann Rev Plant Physiol Mol Biol*, **43**: 439—463.
- Rasin I. 1992b. Salicylate, a new plant hormone[J]. *Plant Physiol*, **99**: 799—803.
- Raz V, Fluhr R. 1998. Calcium requirement for ethylene-dependent responses [J]. *Plant Cell*, **4**: 1 123—1 130.
- Schreck R, Rieber P, Bauerle PA. 1991. Reactive oxygen intermediates as apparently widely used messengers in the activation of the NF- κ B transcription factor and HIV-1[J]. *EMBO J*, **10**: 2 247—2 258.
- Senaratna T, Touchell D, Bunn E, et al. 2000. Acetyl salicylic acid (Aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants [J]. *Plant Growth Regul*, **30**: 157—161.
- Sharma YK, Leon J, Raskin I. 1996. Ozone-induced responses in Arabidopsis thaliana: The role of salicylic acid in accumulation of defence-related transcripts and induced resistance[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **93**: 5 099—5 014.
- Srivastava MK, Dwivedi UN. 2000. Delayed ripening of banana fruit by salicylic acid [J]. *Plant Sci*, **158**: 87—96.
- Xu ML(许明丽), Sun XY(孙晓艳), Wen JQ(文江祁). 2000. Protection of salicylic acid on membrane damage by water stress(水杨酸对水分胁迫下小麦幼苗叶片膜损伤的保护作用)[J]. *Plant Physiol Commun*(植物生理学通讯), **36**(1): 35—36.
- Yalpani N, Enyedi AJ, Leon J. 1994. Ultraviolet light and ozone stimulate accumulation of salicylic acid, pathogenesis-related proteins and virus resistance in tobacco [J]. *Planta*, **193**: 372—376.
- Zhang YX(张玉秀), Cai TY(柴团耀). 2000. Expression analysis of pathogenesis-related protein gene under heavy metals in bean(菜豆病程相关蛋白基因在重金属胁迫下的表达分析)[J]. *Chin J Biochem Mol Biol*(中国生物化学与分子生物学报), **16**(1): 46—50.
- Zhang SG(张士功), Gao JY(高吉寅), Song JZ(宋景芝). 1999a. Effects of salicylic acid and aspirin of the ATP contents in wheat seedlings under NaCl stress (NaCl胁迫下水杨酸和阿司匹林对小麦幼苗体内 ATP 含量的影响)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **41**: 675—676.
- Zhang SG(张士功), Gao JY(高吉寅), Song JZ(宋景芝). 1999b. Mitigative effects of salicylic acid and aspirin on salt stress-induced injuries in wheat (*Triticum aestivum* L.) (水杨酸和阿司匹林对小麦盐害的缓解作用)[J]. *Acta Phytophysiol Sin*(植物生理学报), **25**(2): 159—164.