

低温胁迫下外源水杨酸对玉米幼苗生理特性的影响

杨德光, 秦东玲, 李 钊, 杨文一, 鞠 然,
徐密林, 唐莉娜, 张 倩
(东北农业大学农学院, 哈尔滨 150030)

摘 要: 采用叶面喷施外源水杨酸(SA)0、25、50、100、150 mg/L不同浓度处理, 比较分析低温胁迫下玉米幼苗株高、根长、地上部和地下部干重等农艺指标和相对含水量、相对电导率、 F_v/F_m 、 P_n 、MDA含量、SOD和POD活性等生理生化指标的变化。结果表明, 在低温抑制玉米幼苗生长条件下, 低浓度SA(25~50 mg/L)减缓玉米幼苗生长抑制程度, 其中, 50 mg/L SA处理效果最佳, 与对照比较, 玉米自交系B125和昌7-2株高分别增加12.9%、14.5%, 相对含水量分别提高60.4%、64.5%, 相对电导率分别降低47.6%、57.5%, POD活性分别增加29.6%、35.6%。适宜浓度的SA在常温条件下可促进玉米幼苗的生长和缓解低温胁迫对玉米幼苗造成的伤害。

关键词: 玉米; 水杨酸; 低温胁迫; 生理特性

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Physiological Effects of Exogenous Salicylic Acid on Maize Seedlings under Low Temperature Stress

YANG De-guang, QIN Dong-ling, LI Zhao, YANG Wen-yi, JU Ran,
XU Mi-lin, TANG Li-na, ZHANG Qian

(College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: SA solutions were sprayed on the leaf surface at the concentration of 0, 25, 50, 100 and 150 mg/L separately and changes of agronomic indexes (plant height, root length, dry weight of aboveground and underground) and physiological and biochemical indexes (relative water content, relative electric conductivity, F_v/F_m , P_n , MDA content, SOD and POD activity) were studied. The results showed that under the condition of low temperature, low concentrations of SA (25–50 mg/L) relieved the growth inhibition degree of maize seedlings, with the concentration of 50 mg/L having the best effect. Under low temperature conditions, exogenous SA of 50 mg/L increased the plant height of B125 and Chang7-2 by 12.9% and 14.5%, respectively; increased the relative water content by 60.4% and 64.5%; reduced the relative electric conductivity by 47.6% and 57.5%; increased the POD activity by 29.6% and 35.6%. However, high concentration SA (150 mg/L) had lower effects in relieving the growth inhibition. In conclusion, exogenous SA of appropriate concentrations can promote the growth of maize seedlings under normal temperatures and relieve the low temperature-injuries.

Key words: Maize; Salicylic acid; Chilling resistance; Physiological property

收稿日期: 2016-06-07

基金项目: 中国博士后科学基金(2015M571383)、黑龙江省博士后资金(LBH-Z14028)、农业部农业科研杰出人才及创新团队项目(2015)

作者简介: 杨德光(1967-), 教授, 研究方向为玉米逆境生理。

Tel: 0451-55191642 E-mail: deguangyang@sina.com

张 倩为本文通讯作者。

E-mail: zhangqian1983102@163.com

水杨酸(SA)是一种广泛存在植物体内的酚类植物激素, 可被作物的叶、茎和花吸收, 能够调节植物的生长发育、矿物质的吸收运输、光合和蒸腾作用, 还能诱发叶片解剖结构和叶绿体结构的特定变化, 抑制顶端分生组织的生长, 矮化植株, 改进株型^[1]。SA被认为是植物的一种内源信号物质, 它作为一种信号分子调节植物的防御系统, 尤其是能够诱导植物对真菌、细菌和病毒等产生抗性^[2]。大量研究表

明,SA能够提高植物对多种非生物逆境的抗性如紫外线、干旱胁迫、盐胁迫和极端温度等^[3~6]。低浓度SA能够缓解作物对非生物胁迫的敏感性,0.1~0.5 mmol/L SA处理提高了玉米、水稻、大豆和马铃薯的抗冷性^[7~9],高浓度的SA可以诱导产生高水平的氧化胁迫,这种氧化胁迫可以降低作物对非生物胁迫的耐性。SA衍生物对羟基苯甲酸、乙酰水杨酸(ASA)和甲基水杨酸酯(MeSA)在植物体内转化为SA发挥作用。

玉米在我国粮食安全中起着极其重要的作用,是重要的饲料作物,又是食品、化工、燃料、医药等行业的重要原料。对于作物来说,温度是非常重要环境因子,适宜的温度有利于作物的生长发育和形态建成,而低温则会引起喜温作物的生理障碍,使作物减产,甚至死亡。玉米是典型的喜温作物,并且整个生育期对低温高度敏感^[10]。本试验以抗冷玉米自交系B125和冷敏感玉米自交系昌7-2为材料,研究不同浓度SA对玉米幼苗农艺性状、光合指标和生理指标的影响,为研究玉米苗期的抗冷性提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试品种为抗冷玉米自交系B125和冷敏感玉米自交系昌7-2,由黑龙江省农科院玉米所提供。

水杨酸:供试的水杨酸为天津市永大化学试剂有限公司产品,分析纯。

1.2 试验设计

种子处理:选择大小一致、子粒饱满的种子,置于25℃恒温培养箱中用蒸馏水浸种24 h,然后在33℃恒温培养箱中催芽24 h。

播种育苗:采用室外盆栽播种,取100个花盆(直径19 cm、高20 cm),装入土壤进行点播(每处理5盆),每盆保苗4株,苗期正常管理。

SA不同浓度及低温处理:玉米3叶1心时于上午9:00,用不同浓度SA进行叶面喷施处理1次,其浓度分别为0(CK)、25、50、100、150 mg/L。为增强SA吸收效果,喷施液中加0.1%(v/v)的吐温-80,对照只喷施等量的吐温-80和清水,每株喷施量10 mL。24 h后放入RXZ-0450型人工智能气候箱进行低温培养,4℃条件下处理2 d,白天光强为100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,光照时数12 h,相对湿度80%。以室外正常生长幼苗为对照(CK),CK在处理期间的日平均温度为25℃。

1.3 测定指标与方法

农艺指标的测定:各处理结束后立即取样,取新

鲜叶片进行相关指标测定。每个指标的测定都选择玉米幼苗的完全展开同位叶。株高是指从根基部到生长点之间的高度,根长是指从根基部到根尖生长点之间的长度,株高和根长均随机选取5株用刻度为1 mm的直尺测量,最后5株求平均值;植株地上部和地下部干重用精度为0.001的JA2603B型电子天平测定,105℃杀青15 min,80℃烘至恒重测定干重。

生理指标的测定:相对含水量根据 $\text{RWC} = (\text{Wf} - \text{Wd}) / (\text{Ws} - \text{Wd}) \times 100\%$ 方法测定;相对电导率采用DDS-IIAGA型电导仪测定;叶绿素含量采用丙酮-乙醇提取法测定^[11],选取距离生长点第2片完全展开叶;用LI-6400便携式光合仪于09:00~12:00对玉米幼苗叶片进行叶片净光合速率(P_n)的测定,每个处理重复3次。 F_v/F_m 用德国生产的便携式PAM-2100叶绿素荧光参数仪测定;丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸(TBA)法测定^[12];SOD活性采用氮蓝四唑法测定^[13];POD活性采用愈创木酚法测定^[14]。

1.4 数据处理与分析

所有数据均取3次重复的平均值,采用SPSS 17.0和Microsoft Excel 2003软件进行数据统计分析,采用最小显著差数法(LSD)检验平均数,采用Duncan多重比较法进行方差分析和差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 SA处理对玉米幼苗农艺性状的影响

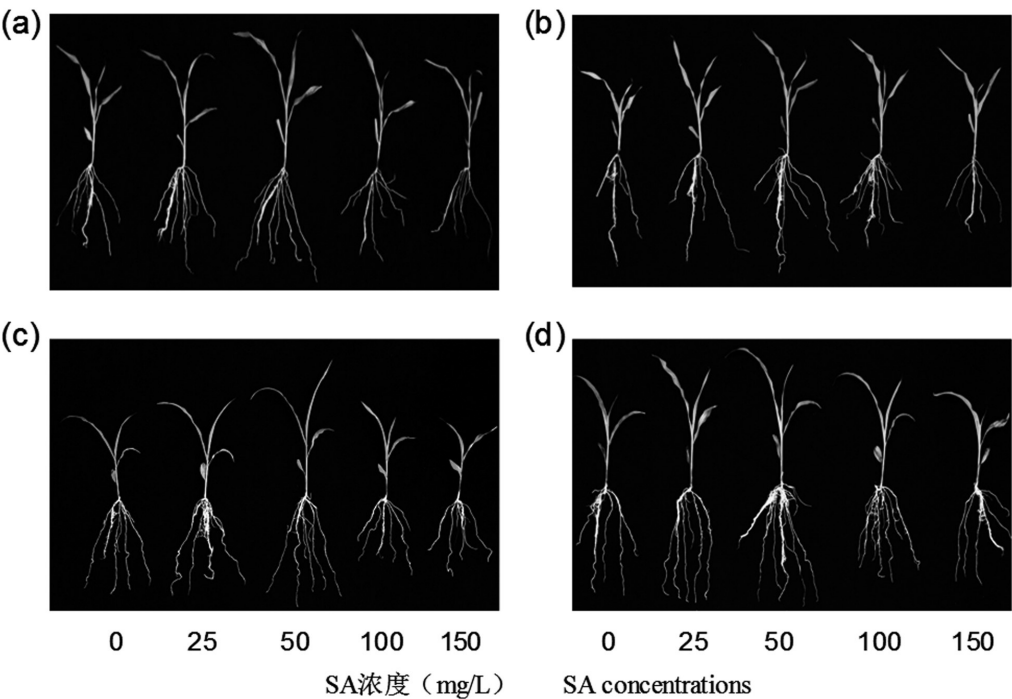
由表1可知,两个玉米品种在两个温度下经SA处理后,玉米幼苗株高、根长及地上部和地下部干重大体都呈现先升高后下降的趋势,SA浓度为50 mg/L时的处理效果最显著。低温胁迫下,玉米幼苗株高显著低于常温对照,当50 mg/L SA处理时,B125、昌7-2株高比低温对照分别增加12.9%、14.5%;根长分别增加34.2%、24.3%;地上部干重增加39.5%、24.9%;地下部干重增加24.9%、32.1%。低温胁迫下,喷施低浓度SA可以缓解玉米幼苗株高、根长及地上部和地下部干重的降低,浓度低于或者高于50 mg/L时,玉米幼苗株高、根长及地上部和地下部干重减小。常温条件下,低浓度SA(25~100 mg/L)处理提高了两个玉米品种幼苗株高、根长及地上部和地下部干重。50 mg/L SA处理B125、昌7-2株高较常温对照分别增加10.4%、18.9%;根长增加12.1%、12.2%;地上部干重增加28.1%、26.5%;地下部干重增加15%、19.7%。

2.2 SA处理对玉米幼苗相对含水量的影响

由图2可知,不同浓度SA处理均增加了常温和

低温条件下两个玉米品种的相对含水量,并且在50 mg/L SA 处理时相对含水量最高。低温胁迫下,50 mg/L SA 处理时 B125、昌 7-2 相对含水量比低温对照分别增加 60.4%、64.5%。两个玉米品种 SA 各

处理浓度均与低温对照差异显著。低温与常温对照比较,B125 和昌 7-2 相对含水量分别降低 63.8%、68.5%。常温条件下,SA 各处理之间与常温对照比较差异不显著。



注:(a)为抗冷型玉米品种 B125 在不同浓度 SA 处理下 25℃处理 2 d,(b)为 4℃处理 2 d;(c)为冷敏感型玉米品种昌 7-2 在不同浓度 SA 处理下 25℃处理 2 d,(d)为 4℃处理 2 d。

Note: (a), anti-cold maize varieties B125 at different concentrations of SA, at 25℃ treatment for 2 d; (b), 4℃ treatment for 2 d; (c), cold-sensitive maize varieties Chang7-2 at different concentrations of SA, 25℃ for 2 d; (d), 4℃ treatment for 2 d.

图 1 不同浓度 SA 处理的玉米幼苗表型

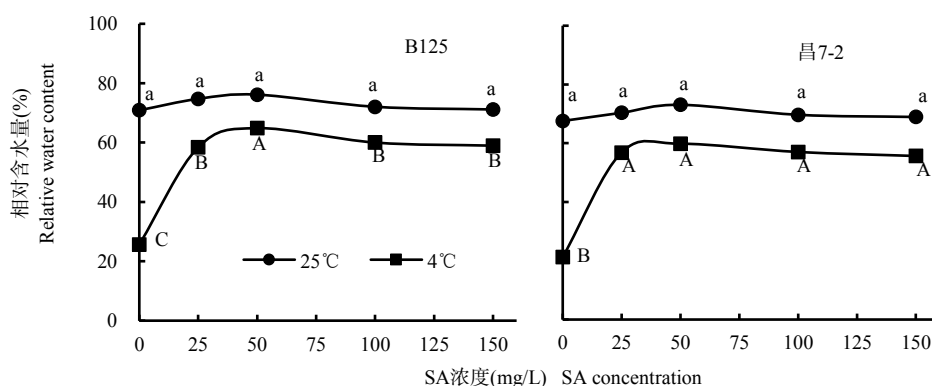
Fig.1 Maize seedling phenotypes treated with different concentrations of SA

表 1 不同浓度水杨酸处理对玉米幼苗农艺指标影响

Table 1 The effects of different concentrations of salicylic acid on plant height, root length, shoot and root dry weight

品 种 Variety	SA 浓度(mg/L) SA concentration	株高(cm) Plant height		地上部干重(mg) Seedling dry weight		地下部干重(mg) Root dry weight		根长(cm) Root length	
		25℃	4℃	25℃	4℃	25℃	4℃	25℃	4℃
B125	0	22.4 ab	20.3 ab	125.6 f	106.5 d	61.9 d	46.4 d	22.5 b	19.4 c
	25	23.9 ab	22.1 a	154.3 b	161.4 b	68.1 b	58.2 b	24.1 ab	25.1 b
	50	25.0 a	23.3 a	174.8 a	176.1 a	72.8 a	61.8 a	25.6 a	29.5 a
	100	22.6 ab	21.7 ab	146.0 c	156.3 b	69.2 b	55.4 bc	23.8 ab	26.3 b
	150	20.9 b	18.5 b	138.9 d	113.5 c	65.2 c	53.5 c	22.8 b	21.1 c
昌 7-2	0	23.6 C	24.7 BC	145.5 F	116.0 D	92.7 C	70.1 F	23.8 C	23.7 C
	25	27.0 AB	26.0 B	174.2 B	144.0 B	103.3 B	92.8 B	25.4 B	26.4 B
	50	29.1 A	28.9 A	198.0 A	154.4 A	115.4 A	103.2 A	27.1 A	31.3 A
	100	24.5 CD	26.0 B	180.2 C	140.2 B	99.9 B	86.6 C	25.0 B	25.9 B
	150	22.4 D	23.3 C	160.2 D	125.3 C	94.6 C	80.3 D	24.4 C	24.1 C

注:不同品种,同一列数据后不同字母分别表示处理间在 0.05 水平上差异显著。
Note: Different varieties, the same column of data after different letters indicated significantly different at $P<0.05$ level, respectively.



注:同一温度下,不同字母,如25℃(A、B、C、D),4℃(a、b、c、d)表示处理间在0.05水平上差异显著。下图同。

Note: At the same temperature, different letters, such as 25℃(A, B, C and D), 4℃(a, b, c and d) indicated that the treatment was significantly different at the 0.05 level. The same below.

图2 不同浓度水杨酸处理对幼苗相对含水量的影响

Fig.2 The effects of different concentrations of salicylic acid on relative water content

2.3 SA处理对玉米幼苗相对电导率的影响

由图3可知,常温和低温条件下,两个玉米品种的相对电导率均随SA浓度的增加呈先下降后上升的趋势,SA浓度为50 mg/L时的处理效果最显著,且昌7-2相对电导率的变化幅度大。低温胁迫下,SA浓度在50 mg/L时B125、昌7-2相对电导率比低温对

照分别下降47.6%、57.5%。两个玉米品种SA各处理浓度均与低温对照差异显著。低温与常温对照比较,B125和昌7-2相对电导率分别增加56.5%、68.3%。常温条件下,50 mg/L SA处理B125和昌7-2相对电导率比常温对照分别下降25.1%、50.2%。

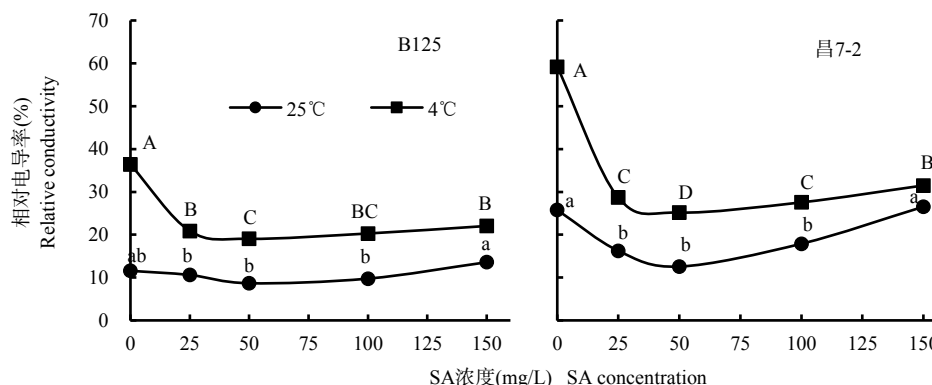


图3 不同浓度水杨酸处理对幼苗相对电导率影响

Fig.3 The effects of different concentrations of salicylic acid on relative conductivity

2.4 SA处理对玉米幼苗叶绿素含量的影响

由图4可知,两个温度条件下,两个玉米品种均随着SA浓度的增加叶绿素含量呈先上升后下降的趋势,当SA浓度为50 mg/L时的处理效果最显著,并且昌7-2玉米品种叶绿素含量变化幅度大。低温胁迫下,50 mg/L SA处理B125、昌7-2叶绿素含量比低温对照分别增加21.3%、42.8%。低温与常温对照比较,B125和昌7-2叶绿素含量分别降低34.5%、40.6%。常温条件下,50 mg/L SA处理B125和昌7-2叶绿素含量较常温对照分别增加15.1%、34.4%。B125玉米品种SA各浓度处理与常温对照差异显著。

2.5 SA处理对玉米幼苗叶片Fv/Fm的影响

F_v/F_m 表示PS II的最大光能转换效率,非光化学猝灭效率能够引起其变化。由图5可知,随着SA浓度的增加,两个玉米品种在两个温度条件下均呈现先升高后降低的趋势,具体表现为25~50 mg/L处理时 F_v/F_m 呈上升趋势,50 mg/L时达到最大,100~150 mg/L处理开始下降。低温胁迫下,50 mg/L SA处理B125、昌7-2 F_v/F_m 比低温对照分别增加7.0%、15.7%。低温与常温对照比较,B125和昌7-2 F_v/F_m 分别降低3.6%、18.2%。常温条件下,两个玉米品种 F_v/F_m 随处理浓度的增加变化幅度不明显。

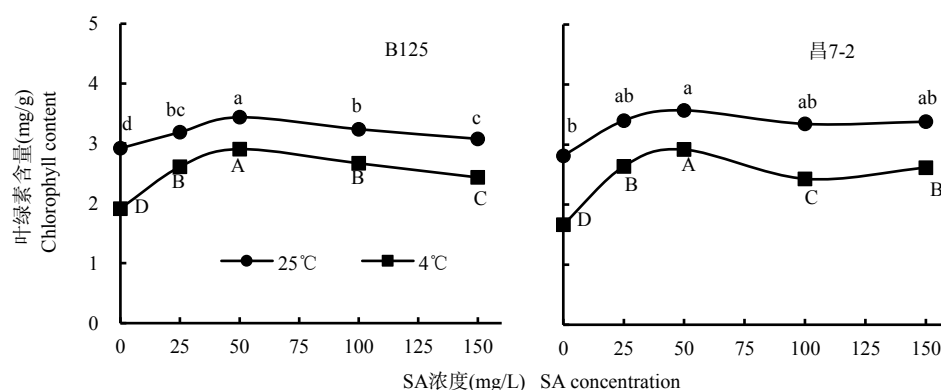
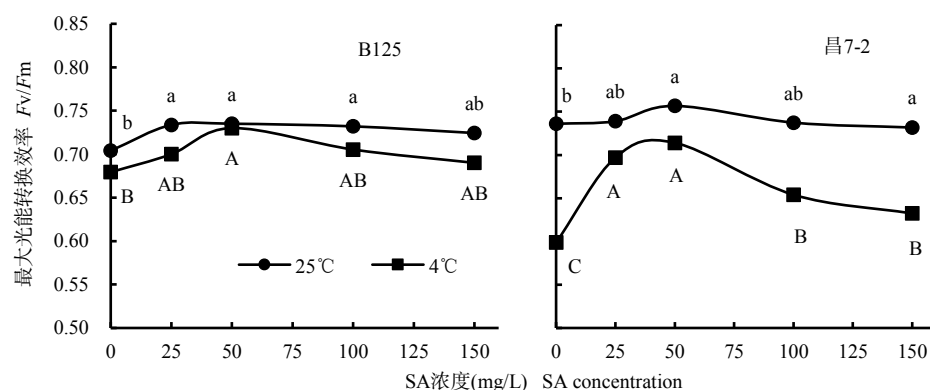


图4 不同浓度水杨酸处理对幼苗叶绿素含量的影响

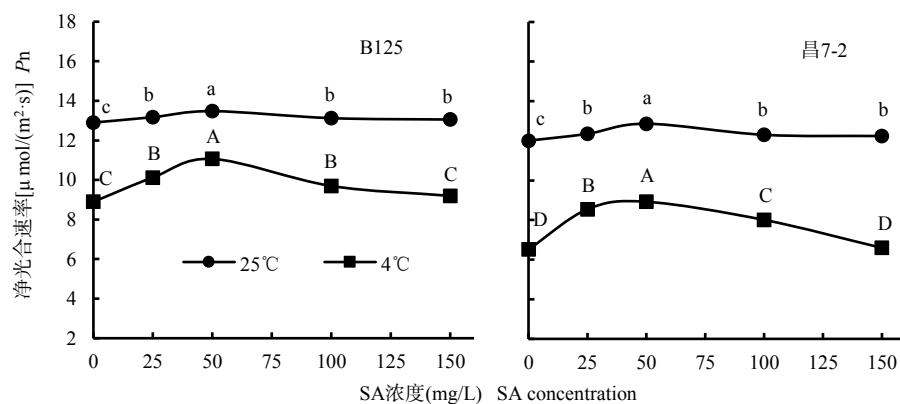
Fig.4 The effects of different concentrations of salicylic acid on chlorophyll content

图5 不同浓度水杨酸处理对幼苗叶片 F_v/F_m 的影响Fig.5 The effects of different concentrations of salicylic acid on F_v/F_m

2.6 SA处理对玉米幼苗叶片净光合速率的影响

由图6可知,两个温度条件下,两个玉米品种均随着SA浓度的增加 P_n 呈先升高后下降的趋势,其中,50 mg/L SA处理时 P_n 达到最大值,并且昌7-2玉米品种 P_n 的变化幅度大。低温胁迫下,50 mg/L SA处理B125、昌7-2玉米幼苗 P_n 比低温对照分别升高

19.6%、27.0%。低温与常温对照比较,B125和昌7-2 P_n 分别降低31.0%、45.8%。常温条件下,50 mg/L SA处理B125和昌7-2 P_n 较常温对照分别增加4.3%、6.9%。两个玉米品种各SA处理浓度均与常温对照差异显著。

图6 不同浓度水杨酸处理对幼苗叶片 P_n 的影响Fig.6 The effects of different concentrations of salicylic acid on P_n

2.7 SA处理对玉米幼苗丙二醛含量的影响

由图7可知,两个温度条件下,两个玉米品种均随着SA浓度的增加MDA含量呈先下降后升高的趋势,其中50 mg/L SA处理效果最显著,且昌7-2玉米品种MDA含量下降的幅度大。低温胁迫下,与低温对照比较,B125和昌7-2玉米幼苗的MDA含量分别

降低24.4%、27.0%。两个玉米品种各SA处理浓度均与低温对照差异显著。低温与常温对照比较,B125和昌7-2 MDA含量增加42.4%、44.0%。常温条件下,50 mg/L SA处理B125和昌7-2 MDA含量较常温对照分别降低26.4%、32.7%。两个玉米品种各SA处理浓度均与常温对照差异显著。

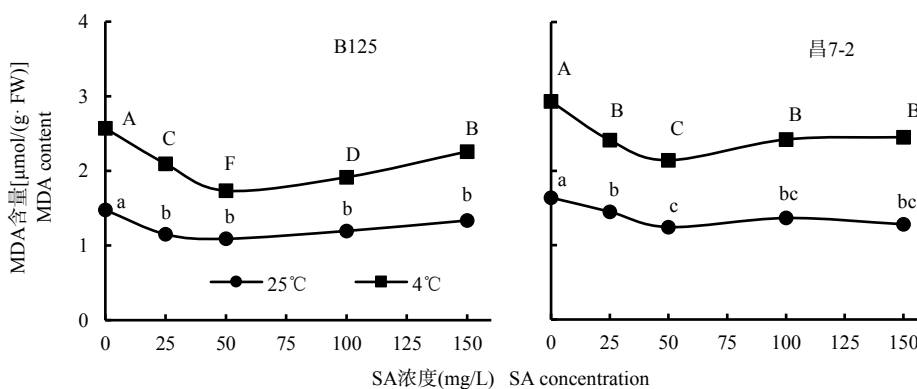


图7 不同浓度水杨酸处理对幼苗相丙二醛含量的影响

Fig.7 The effects of different concentrations of salicylic acid on MDA content

2.8 SA处理对玉米幼苗POD活性的影响

由图8可知,两个温度条件下,SA叶喷处理均不同程度地提高了两个玉米品种的POD活性,其中50 mg/L SA处理效果最好,并且冷敏感玉米自交系昌7-2活性增加幅度大。低温胁迫条件下,随着SA浓度的增大,POD活性也加大,50 mg/L SA处理时B125、昌7-2分别比低温对照增加29.6%、35.6%。当SA浓度进一步增大时,POD活性则表现为下降趋势。两个玉米品种各SA处理浓度均与低温对照呈

显著差异。低温胁迫与常温对照比较,B125、昌7-2玉米幼苗的POD活性分别提高37.3%、29.1%。常温条件下,两个玉米品种随着SA浓度的增加都呈现不断上升的趋势,而低浓度SA(25~50 mg/L)处理POD活性增加幅度比较大,高浓度SA(100~150 mg/L)处理POD活性变化幅度变小。两个品种各处理SA浓度均与低温对照呈显著差异。处理过程中POD活性一直表现为B125>昌7-2。

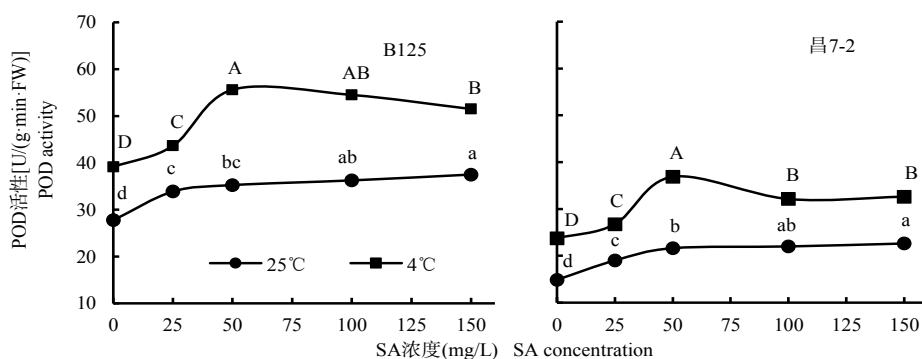


图8 不同浓度水杨酸处理对幼苗POD活性的影响

Fig.8 The effects of different concentrations of salicylic acid on POD activity

2.9 SA处理对玉米幼苗SOD活性的影响

由图9可知,两个温度条件下,SA叶喷处理均不同程度提高了两个玉米品种的SOD活性,其中50 mg/L SA处理时SOD活性达到最大,并且抗冷性玉米品种B125 SOD活性增加的幅度大。低温胁迫

条件下,随着SA浓度的增大,SOD活性也随之加大,当50 mg/L SA处理时B125、昌7-2分别比低温对照升高22.8%、19.8%。当SA浓度进一步增大时,SOD活性则表现为下降趋势。两个品种各SA处理浓度与低温对照均呈显著差异。低温胁迫与常温对照比

较,B125、昌7-2玉米幼苗的SOD活性分别升高12.2%、10.3%。常温条件下,两个玉米品种随着SA浓度的增加均呈不断上升的趋势,而低浓度SA

(25~50 mg/L)处理SOD活性增加幅度比较大,高浓度SA(100~150 mg/L)处理SOD活性变化幅度变小。处理过程中SOD活性一直表现为B125>昌7-2。

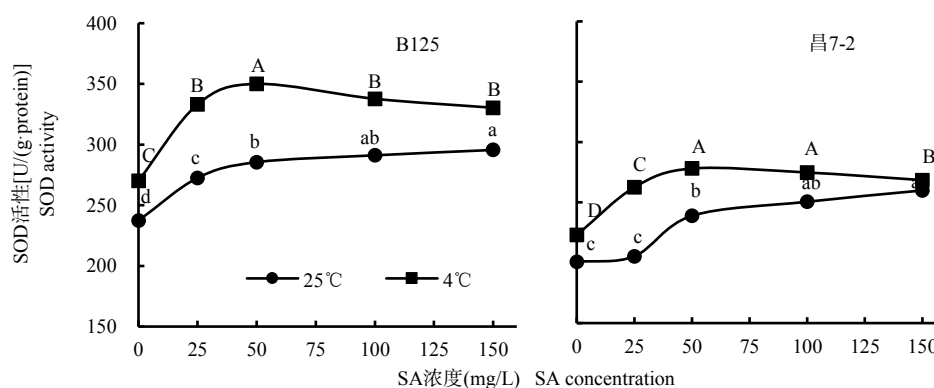


图9 不同浓度水杨酸处理对幼苗SOD活性的影响

Fig.9 The effects of different concentrations of salicylic acid on SOD activity

3 结论与讨论

水杨酸(SA)是普遍存在于植物体内的信号传递分子,对植物的一些重要代谢过程起调控作用。利用SA提高作物抗冷性的研究及应用越来越广泛。SA对植株的形态结构也有一定的影响,根系是植物吸收水分和营养并进行物质转化与储存的重要器官,其生长状态直接影响着植株地上部分的生长发育和形态建成^[15]。本试验研究发现,常温和低温胁迫条件下,较低浓度SA溶液处理有利于玉米幼苗的生长,能够有效增加幼苗植株高度、根长及地上部和地下部干重,并且以50 mg/L SA浓度处理效果最显著,高于或者低于此浓度均抑制了玉米幼苗农艺指标的增加。

Lyons^[16]研究认为,最先感受到低温胁迫的是细胞膜系统,这是低温胁迫伤害的原初机制。当温度下降到一定程度,细胞膜透性变大,受伤害的组织离子外渗,电导率增大,打破了原来细胞膜间的离子平衡,使植物细胞受到伤害。外源SA降低了低温和高湿胁迫条件下的电解质外渗率,表明SA通过保持相对较高的抗氧化酶活性诱导植株固有的抗冷和抗热性^[17]。低温胁迫下,细胞膜透性增加引起外界钙大量进入细胞质基质中,细胞内自由基代谢平衡被打破,过量的活性氧自由基使细胞膜产生膜脂过氧化物(MDA)。由于低温胁迫还会通过影响作物根系吸收水分和水分在体内的运输,引起作物的水分胁迫^[18],所以低温胁迫下相对含水量减少。SA主要是通过渗透调节或改变细胞壁弹性来提高叶片的相对含水量^[19]。Ahmad^[20]等研究发现,叶喷SA提高了玉

米幼苗的相对含水量,膜稳定性指数和抗氧化酶活性,从而促进低温下玉米幼苗的生长。本试验研究表明,SA处理降低了低温胁迫条件下玉米幼苗的相对电导率和丙二醛含量,提高了相对含水量、SOD和POD活性,且50 mg/L SA处理的效果最显著,其中昌7-2相对含水量分别增加60.4%、64.5%。常温条件下,SOD和POD活性随着SA浓度的增加呈不断上升的趋势,100~150 mg/L处理时上升幅度小。细胞膜透性的变化受外界低温作用时间的长短和强度以及不同品种耐低温能力影响,昌7-2的相对电导率和MDA受低温影响变化幅度大。玉米的抗冷性与其体内SA水平相关,正常生长条件下SA可能为植株提供一定程度的抗性,当植物遭遇低温逆境时SA的合成和累积进一步导致抗冷性的提高。

C₄植物光合作用对低温比较敏感,玉米是典型的C₄植物,所以玉米光合作用易受低温胁迫伤害^[21]。叶绿体又是植物进行光合作用的主要器官,所以植株体内叶绿素含量的变化在一定程度上影响着玉米叶片净光合速率的变化。本试验结果表明,低温胁迫条件下,低浓度SA处理能够维持较高的叶绿素含量、Fv/Fm和Pn水平。低温胁迫下,叶绿体含量降低的可能原因是POD等保护酶活性和含量的降低引起的,导致其无法保护叶绿体不受自由基的伤害,从而使得叶绿素含量降低。低温引起玉米幼苗叶片净光合速率下降,其原因可能与玉米幼苗叶片叶绿素含量降低、叶片气孔阻力增加和同化CO₂能力降低,导致胞间二氧化碳浓度升高,从而表现出Pn降低。

低温胁迫能够引起植物各种生理生化变化,包

括大量基因的表达,可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸的积累,膜脂质成分和抗氧化酶活性的变化^[22, 23]。前人研究表明,甲基SA和茉莉酸甲酯处理作物后能够诱导交替氧化酶(AOX)基因表达的增加,缓解植株的冷胁迫伤害^[24]。*DEARI*过量表达增加了SA的积累,提高了植株的耐冷性^[25]。*OsWRKY13*能够增强水稻的耐盐性、耐病性和耐冷性^[26]。本研究低温胁迫下外源水杨酸对玉米幼苗生理特性的调控,水杨酸信号和冷信号可能是相互关联的,水杨酸对冷胁迫的影响与组织特异性、植物体耐受性、SA浓度、施用时间和植株基因型等有关。将进一步探究SA诱导抗冷基因的表达及分析。

参考文献:

- [1] Farooq M, Aziz T, Basra S M A, et al. Chilling tolerance in hybrid maize induced by seed priming with salicylic acid[J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2008, 194(2): 161–168.
- [2] Hayat S, Ali B, Ahmad A. Salicylic acid: biosynthesis, metabolism and physiological role in plants[M]. Springer Netherlands, 2007.
- [3] He Y, Liu Y, Cao W, et al. Effects of salicylic acid on heat tolerance associated with antioxidant metabolism in Kentucky Bluegrass[J]. Crop Science, 2005, 45(3): 988–995.
- [4] Daisuke O, Nobuyoshi N, Tomoharu S, et al. Salicylic acid accumulation under O₃ exposure is regulated by ethylene in tobacco plants[J]. Plant & Cell Physiology, 2005, 46(7): 1062–1072.
- [5] Horváth E, Pál M, Szalai G, et al. Exogenous 4-hydroxybenzoic acid and salicylic acid modulate the effect of short-term drought and freezing stress on wheat plants[J]. Biologia Plantarum, 2007, 51(3): 480–487.
- [6] Gunes A, Inal A, Alpaslan M, et al. Salicylic acid induced changes on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress and mineral nutrition in maize(*Zea mays* L.) grown under salinity[J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(164): 728–736.
- [7] Miura K, Tada Y. Regulation of water, salinity, and cold stress responses by salicylic acid[J]. Plant Physiology, 2014, 5(2): 4.
- [8] Klára K, Ilja Tom P, Pavel V, et al. Complex phytohormone responses during the cold acclimation of two wheat cultivars differing in cold tolerance, winter Samanta and spring Sandra[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169(6): 567–576.
- [9] Pouramirdashtian F, Khajehhosseini M, Esfahani M. Improving chilling tolerance of rice seedling by seed priming with salicylic acid [J]. Archives of Agronomy & Soil Science, 2014, 60(9): 1291–1302.
- [10] Singh I, Kumar U, Singh S K, et al. Physiological and biochemical effect of 24-epibrassinolide on cold tolerance in maize seedlings [J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2012, 18(3): 229–236.
- [11] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [12] 李合生. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [13] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants[J]. Plant Physiology, 1977, 59(2): 309–314.
- [14] Kochba J, Lavee S, Spiegelroy P. Differences in peroxidase activity and isoenzymes in embryogenic and non-embryogenic ‘Shamouti’ orange ovular callus lines[J]. Plant & Cell Physiology, 1977, 18(2): 463–467.
- [15] Cheng J F, Dai T B, Jing Q, et al. Root morphological and physiological characteristics in relation to nitrogen absorption efficiency in different rice genotypes[J]. Acta Pedologica Sinica, 2007, 44(2): 266–272.
- [16] Lyons J M. Chilling injury in plants[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1973, 24(1): 445–466.
- [17] Wang L J, Li S H. Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca²⁺, homeostasis and antioxidant systems in young grape plants[J]. Plant Science, 2006, 170(4): 685–694.
- [18] Melkonian J, Yu L X, Setter T L. Chilling responses of maize(*Zea mays* L.) seedlings: root hydraulic conductance, abscisic acid, and stomatal conductance[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(403): 1751–1760.
- [19] Nahar K, Hasanuzzaman M, Alam M M, et al. Exogenous spermidine alleviates low temperature injury in Mung Bean (*Vigna radiata* L.) seedlings by Modulating Ascorbate–Glutathione and Glyoxalase Pathway[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2015, 16(12): 30117–30132.
- [20] Ahmad I, Basra S M A, Wahid A. Exogenous application of ascorbic acid, salicylic acid and hydrogen peroxide improves the productivity of hybrid maize at low temperature stress[J]. International Journal of Agriculture & Biology, 2014, 16(4): 1560–1563.
- [21] Aroca R, Vernieri P, Irigoyen J J, et al. Involvement of abscisic acid in leaf and root of maize (*Zea mays* L.) in avoiding chilling-induced water stress[J]. Plant Science, 2003, 165(3): 671–679.
- [22] Guy C L. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1990, 41(1): 187–223.
- [23] Park M R, Yun K Y, Mohanty B, et al. Supra-optimal expression of the cold-regulated *OsMyb4* transcription factor in transgenic rice changes the complexity of transcriptional network with major effects on stress tolerance and panicle development[J]. Plant Cell & Environment, 2010, 33(12): 2209–2230.
- [24] Fung R W M, Wang C Y, Smith D L, et al. MeSA and MeJA increase steady-state transcript levels of alternative oxidase and resistance against chilling injury in sweet peppers(*Capsicum annuum* L.) [J]. Plant Science, 2004, 166(3): 711–719.
- [25] Tsutsui T, Kato W, Asada Y, et al. *DEARI*, a transcriptional repressor of DREB protein that mediates plant defense and freezing stress responses in Arabidopsis[J]. Journal of Plant Research, 2009, 122(6): 633–643.
- [26] Qiu D, Xiao J, Xie W, et al. Rice gene network inferred from expression profiling of plants overexpressing *OsWRKY13*, a positive regulator of disease resistance[J]. Molecular Plant, 2008, 1(3): 538–551.

(责任编辑:高 阳)