

外源水杨酸对高温胁迫下牡丹幼苗耐热性的影响

吴莎¹,金晓玲^{1,2*},张旻桓¹,张方静¹,罗峰¹

(1. 中南林业科技大学,湖南 长沙 410004;

2. 湖南省环境资源植物开发与利用工程技术研究中心,湖南 长沙 410004)

摘要:为明确外源水杨酸(SA)提高牡丹幼苗耐热性的作用机制,以牡丹品种凤丹(*Paeonia ostii* Fengdan)幼苗为试材,研究了不同浓度SA对高温胁迫后牡丹幼苗热害指数和叶片电解质渗透率的影响,最适浓度SA对高温胁迫下牡丹幼苗生长和叶片生理指标的影响。结果表明,100.0 μmol/L为SA提高牡丹幼苗耐热性的最适浓度。与单纯高温处理相比,100.0 μmol/L的SA处理能显著增加牡丹幼苗干质量,降低热害指数、电解质渗透率、丙二醛(MDA)含量;提高超氧化物歧化酶(SOD)活性,显著增加可溶性蛋白含量;在高温胁迫后期(≥4 d),显著增加游离脯氨酸和叶绿素含量。说明外源SA可以通过提高牡丹幼苗抗氧化能力和渗透调节能力来诱导牡丹幼苗耐热性,缓解高温伤害。

关键词:牡丹;水杨酸;高温胁迫;耐热性;生理特性

中图分类号:S667.4 **文献标志码:**A **文章编号:**1004-3268(2018)06-0098-06

Effects of Exogenous Salicylic Acid on Heat Tolerance of Tree Peony Seedlings under High Temperature Stress

WU Sha¹, JIN Xiaoling^{1,2*}, ZHANG Minhuan¹, ZHANG Fangjing¹, LUO Feng¹

(1. Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China; 2. Hunan Research Center of Engineering Technology for Utilization of Environmental and Resources Plant, Changsha 410004, China)

Abstract: To elucidate the mechanism underlying treatment of exogenous salicylic acid (SA) in enhancing heat tolerance of tree peony seedling, *Paeonia ostii* Fengdan seedlings were used in the study. We studied the effects of SA at different concentrations on heat injury index of the seedlings and leakage rate of electrolyte in the leaves after the seedlings exposed to high temperature, and the effects of SA at optimum concentration on the growth and physiological index of leaves under high temperature stress. The results showed that 100.0 μmol/L was the most effective concentration for enhancing heat tolerance of tree peony seedlings. Compared with sole high temperature treatment, the application of 100.0 μmol/L SA increased dry weight of seedlings significantly, lowered its heat injury index, leakage rate of electrolyte and malondialdehyde (MDA) content, increased superoxide dismutase (SOD) activity, soluble protein content, chlorophyll content and soluble proline content significantly at the late period of heat treatment (≥4 d). The results suggested that exogenous SA could enhance heat tolerance and relieve high temperature damage of tree peony through improving its ability of antioxidant and osmotic adjustment.

Key words: *Paeonia suffruticosa*; Salicylic acid; High temperature stress; Thermotolerance; Physiological characteristics

收稿日期:2017-12-20

基金项目:国家林业局重点学科项目(林人发[2016]21号);国家林业局“十三五”重点学科项目([2015]44号);湖南省科技计划项目(2016TP2007,2016NK2162);湖南省教育厅“十二五”重点学科资助项目(2011-76);湖南省教育厅优秀青年项目(16B279);长沙市科技局重点项目(K1406010-21);中南林业科技大学青年基金重点项目(QJ2012008A)

作者简介:吴莎(1993-),女,湖南娄底人,在读硕士研究生,研究方向:牡丹的栽培与生理。

E-mail:305711387@qq.com

* 通讯作者:金晓玲(1963-),女,浙江东阳人,教授,博士,主要从事植物新品种选育及植物引种驯化方面的研究。

E-mail:121191638@qq.com

牡丹(*Paeonia suffruticosa* Andr.)为芍药科芍药属落叶灌木,原产于我国北部及中部,喜光、耐寒、喜凉爽、不耐热,素有“花中之王”的美誉,具有极高的观赏价值,为我国传统名花。此外,牡丹根皮可入药,有清热凉血、活血散淤、抗菌消炎等功效,为我国传统中药^[1]。近年来,随着牡丹产业链的发展,牡丹的深加工产品在粮油、保健、美容、生物医药等领域广泛应用,从而使牡丹综合利用价值得以提升,牡丹产业在地方经济中的作用日益凸显,牡丹的栽培面积不断扩大^[2]。但南方地区夏季的高温天气,使得牡丹茎叶热害严重,植株提早枯萎,有机物积累有限,地下根系发育不良,最终导致牡丹的产量和品质降低^[3-4]。因此,缓解高温对牡丹的伤害是亟待解决的问题。

水杨酸(Salicylic acid, SA)是植物体内普遍存在的一种酚类生长调节剂,是重要的能够激活植物过敏反应和系统获得抗性的内源信号分子;在诱导植物抗病性、抗热性、抗寒性、抗盐性等抗性中发挥着重要的作用^[5]。已有研究表明,SA能通过提高叶片渗透调节物质含量和抗氧化酶活性,减少细胞膜脂过氧化作用来有效提高皖贝母^[6]、西洋杜鹃^[7]的耐热性。薛建平等^[8]研究表明,SA可通过保护半夏叶片光合机构来提高其抗高温能力。目前,国内外关于牡丹耐热性方面的研究较少,尤其是有关SA对高温胁迫下牡丹耐热性影响的研究还未见报道。因此,确认SA对牡丹幼苗耐热性的调控效果,找到能有效提高牡丹幼苗耐热性的适宜SA浓度,研究SA对高温胁迫下牡丹幼苗生长和生理的影响,探讨SA提高牡丹幼苗耐热性的机制,为缓解牡丹热害提供理论依据和思路。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试牡丹品种为凤丹(*P. ostii* Fengdan)1年生幼苗。凤丹种子采购自湖南省邵阳县郦家坪镇凤丹种植基地。SA为分析纯,购自国药集团化学试剂有限公司。主要仪器:中器PQX-450HPL人工气候箱、756P紫外可见分光光度计(上海光谱仪器有限公司)、雷磁 DDSJ-308A电导率仪、AR423CN电子天平(奥豪斯仪器有限公司)。

1.2 试验设计

试验于2016年8月至2017年6月于中南林业科技大学内进行。牡丹种子经沙藏生根发芽后,种

植于7 cm×10 cm×8 cm(底直径×上口直径×高)规格的营养钵中(1苗/盆),栽培基质为泥炭:蛭石:河砂=3:1:1(V:V:V)。幼苗置于湖南省环境资源植物开发与利用工程技术研究中心的温室内常规栽培管理。待幼苗复叶的3个小叶发育成熟后,选取高度和长势一致、健康的植株用于试验。

本研究分为2个试验,试验1确定提高牡丹幼苗耐热性的最适外源SA浓度。方法如下:将试验苗用蒸馏水冲洗3遍后移入人工气候箱中预处理,箱内温度设为25℃/20℃(昼/夜);光照强度为3 000 lx,光周期为14 h/10 h;湿度为80%。5 d后对上述植株叶面喷施不同浓度的SA溶液:0.1、10.0、100.0、1 000.0、10 000.0 μmol/L,以喷施蒸馏水作为对照。用于喷施的SA溶液和蒸馏水均用NaOH溶液调节pH值至7。每株喷施约10 mL,每天17:00进行喷施,连续喷施3 d。随后将幼苗置于40℃的高温下暗胁迫2 d,湿度设为80%。为减轻高温引起的水分胁迫伤害,高温胁迫期间对幼苗进行补水保湿。每个浓度梯度处理9株苗,3次重复。高温胁迫后测定幼苗的热害指数及叶片电解质渗透率。

试验2是在试验1结果基础上,探讨外源SA提高牡丹幼苗耐热性的作用机制。方法如下:将用于试验的牡丹幼苗预处理后,喷施蒸馏水或100.0 μmol/L SA溶液,方法同试验1。共设置3个试验组:空白对照(CK),蒸馏水+常温(25℃/20℃,昼/夜);单纯高温处理(T1):蒸馏水+高温(40℃/30℃,昼/夜);SA处理(T2):SA+高温。每个试验组各处理15株苗,3次重复。3个试验组的光照条件、湿度均同预处理。高温胁迫期间每天对幼苗进行补水保湿。高温胁迫6 d后,将植株移入日光温室内恢复,温室内温度约为25℃/18℃(昼/夜),自然光照,常规管理。在高温胁迫的0、2、4、6 d及恢复7 d后(R7),观测幼苗热害指数,并采取同等大小的功能叶片测定叶绿素含量、电解质渗透率、丙二醛(MDA)含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、可溶性蛋白含量、游离脯氨酸含量;此外,恢复7 d后测定幼苗的干质量。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 热害指数 热害指数的观测参考张佳平等^[9]的方法。热害分级如下。0级:茎叶几乎无热害;1级:少于1/4的茎叶萎蔫或焦尖;2级:1/4~1/2的茎叶焦边;3级:1/2~3/4的茎叶穿孔或枯焦;4级:3/4以上的茎叶枯焦;5级:植株枯萎或枯死。

热害指数 = $\Sigma(\text{某级别数值} \times \text{该级别的株数}) / (\text{最高级数值} \times \text{该品种观察总株数}) \times 100\%$ 。其数值越小,表明植株耐热性越强。

1.3.2 干质量 将幼苗用蒸馏水快速冲洗干净,吸干表面水分。随后分为地上部分和根系,置于 105 ℃烘箱中杀青 10 min 后转至 60 ℃烘干至恒质量,用天平称质量。

1.3.3 生理指标 叶绿素含量采用丙酮乙醇混合液法测定^[10]。电解质渗透率采用电导仪法测定;MDA 含量采用硫代巴比妥酸(TBA)比色法测定;SOD 活力采用氮蓝四唑(NBT)法测定;可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定;游离脯氨酸含量采用茚三酮显色法测定^[11]。所有指标测定均重复 3 次。

1.4 数据处理

采用 SPSS 20.0 软件对数据进行差异显著性检验(LSD 法),Origin Pro 9.1 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 不同浓度 SA 对牡丹幼苗耐热性的影响

由表 1 可以看出,0.1~1 000.0 μmol/L 的 SA 处理与蒸馏水处理相比,均能显著降低高温胁迫后牡丹幼苗的热害指数和叶片电解质渗透率,其中以 100.0 μmol/L SA 处理效果最好。10 000.0 μmol/L SA 处理使得牡丹幼苗热害加重。

表 1 不同浓度 SA 对高温胁迫后牡丹幼苗热害指数和叶片电解质渗透率的影响

SA 浓度/(μmol/L)	热害指数/%	电解质渗透率/%
0	46.67 ± 2.22b	84.87 ± 2.14b
0.1	37.78 ± 4.44c	77.69 ± 1.96c
10.0	17.78 ± 3.85d	69.12 ± 1.36d
100.0	5.19 ± 3.40e	63.06 ± 2.44e
1 000.0	17.04 ± 3.40d	67.71 ± 3.60d
10 000.0	77.04 ± 1.28a	96.26 ± 1.64a

注:同列不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$),下同。

2.2 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗生长的影响

由表 2 可知,在单纯高温胁迫下,随着时间的延长,牡丹幼苗热害程度加深;恢复 7 d 后,部分受损程度大的植株死亡,热害指数稍有上升。牡丹幼苗经 SA 处理后,在胁迫期间植株的热害程度明显低于单纯高温处理,且在胁迫第 2 天时,植株热害现象不明显;恢复 7 d 后,胁迫后萎蔫的叶片、植株表现

出恢复趋势,热害指数稍有下降。以上结果说明 SA 处理能缓解高温对牡丹幼苗的伤害。

表 2 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗热害指数的影响 %

处理	处理时间/d				
	0	2	4	6	R7
CK	0	0	0	0	0
T1	0	5.37	38.24	50.43	53.75
T2	0	0.49	10.00	30.67	29.00

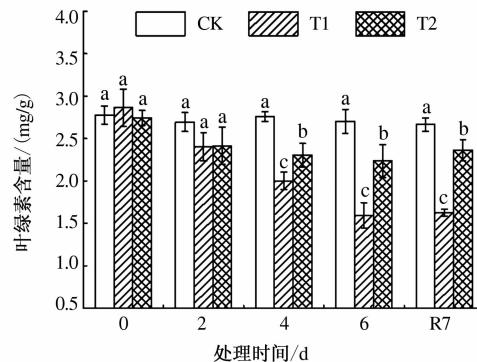
由表 3 可以看出,牡丹幼苗经单纯高温处理后,茎叶、根、总干质量均显著低于 CK,相对 CK 分别减少了 38.10%、89.29%、67.35%。经 SA 处理后,幼苗的茎叶、根、总干质量显著高于单纯高温处理,分别是单纯高温处理的 1.31、5.67、2.19 倍。以上结果说明高温胁迫抑制牡丹幼苗干物质的积累,而 SA 处理能明显缓解高温的抑制作用。

表 3 SA 对高温胁迫后牡丹幼苗干质量的影响 g

处理	茎叶干质量	根干质量	总干质量
CK	0.21 ± 0.02a	0.28 ± 0.02a	0.49 ± 0.02a
T1	0.13 ± 0.01c	0.03 ± 0.01c	0.16 ± 0.01c
T2	0.17 ± 0.02b	0.17 ± 0.01b	0.35 ± 0.03b

2.3 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗叶片叶绿素含量的影响

由图 1 可以看出,牡丹幼苗在单纯高温处理后期(≥ 4 d),叶片中叶绿素含量显著低于 CK,并随着胁迫时间的延长,下降幅度增加。SA 处理后,与单纯高温处理相比,在高温胁迫后期(≥ 4 d),叶绿素含量下降幅度明显减缓,并随着时间的延长,减缓幅度增加,在胁迫的第 4 天、第 6 天时叶绿素含量分别是单纯高温处理的 1.15、1.41 倍;恢复培养 7 d 后叶片叶绿素含量稍有回升,显著高于单纯高温处理。以上结果说明,SA 能有效缓解高温对牡丹幼苗叶片光合色素合成的抑制作用。



不同小写字母表示不同处理间差异达到显著水平($P < 0.05$),下同。

图 1 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗叶片叶绿素含量的影响

2.4 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗叶片电解质渗透率和 MDA 含量的影响

由图 2 可以看出,高温胁迫下,SA 处理和单纯高温处理的牡丹幼苗叶片电解质渗透率均随胁迫时间延长而增加。但 SA 处理的牡丹幼苗电解质渗透率在胁迫第 2、4、6 天时均显著低于单纯高温处理,相对单纯高温处理分别减少了 33.07%、31.50%、33.79%,且胁迫第 2 天时与 CK 无显著差异。恢复正常条件培养 7 d 后,SA 处理仍显著低于单纯高温处理,但二者均显著高于 CK。以上结果说明,SA 处理能有效减轻高温胁迫下牡丹幼苗电解质的渗出。

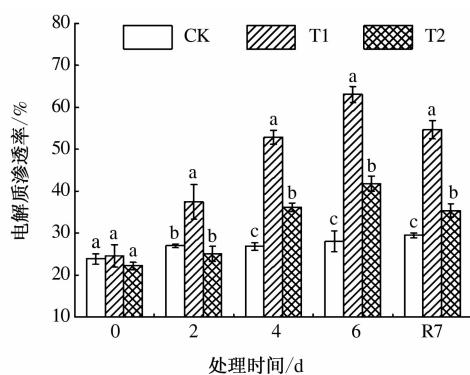


图 2 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗叶片电解质渗透率的影响

由图 3 可以看出,高温胁迫下,SA 处理和单纯高温处理的牡丹幼苗叶片 MDA 含量均随胁迫时间的延长而增加。但 SA 处理与单纯高温处理相比,MDA 含量上升趋势明显减缓,在胁迫第 2、4、6 天时均显著低于单纯高温处理,相对单纯高温处理分别减少了 23.84%、35.23%、32.84%。SA 处理在胁迫第 2 天和第 4 天时 MDA 含量与 CK 无显著差异。恢复 7 d 后,SA 处理的牡丹幼苗 MDA 含量恢复到正常水平,显著低于单纯高温处理。说明 SA 有助于缓解高温胁迫下 MDA 的积累,从而降低高温对细胞膜的过氧化伤害。

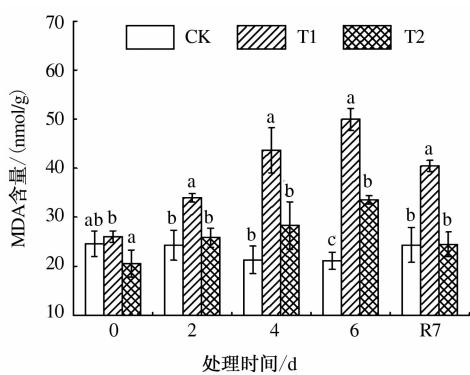


图 3 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗叶片 MDA 含量的影响

2.5 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗叶片 SOD 活性的影响

由图 4 可以看出,牡丹幼苗在单纯高温处理下,叶片 SOD 活性变化呈先降后升再降的趋势。在胁迫的第 2 天、第 6 天时,叶片 SOD 活性显著低于对照,在胁迫第 4 天 SOD 活性达到最大值,与对照相比未有显著差异。牡丹幼苗经 SA 处理后,在胁迫的第 2 天、第 6 天,叶片 SOD 活性显著高于单纯高温处理,相对单纯高温处理分别增加了 59.02%、118.65%;在胁迫第 4 天,叶片 SOD 活性高于单纯高温处理,但差异不显著;恢复 7 d 后,SA 处理的牡丹幼苗 SOD 活性回升,达到对照水平,显著高于单纯高温处理。说明在高温胁迫下,SA 有助于牡丹幼苗维持较高的 SOD 活性,减少活性氧对细胞的伤害。

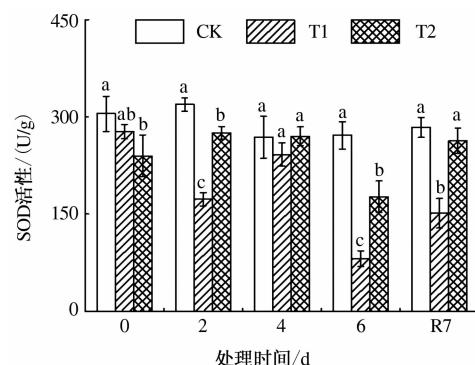


图 4 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗叶片 SOD 活性的影响

2.6 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗叶片渗透调节物质的影响

由图 5 可以看出,高温胁迫过程中,SA 处理和单纯高温处理的牡丹幼苗叶片可溶性蛋白含量均随胁迫时间的延长而增加。但 SA 处理的植株可溶性蛋白含量显著高于单纯高温处理,在第 2、4、6 天相对单纯高温处理分别增加了 33.57%、17.55%、19.17%;正常条件培养 7 d 后,SA 处理和单纯高温处理的牡丹幼苗可溶性蛋白含量有所回落,但 SA 处理仍显著高于单纯高温处理。

由图 6 可以看出,高温胁迫过程中,SA 处理和单纯高温处理的牡丹幼苗叶片游离脯氨酸含量均随胁迫时间的延长而增加。但 SA 处理的牡丹幼苗游离脯氨酸含量在胁迫后期 (≥ 4 d) 显著高于单纯高温处理,且随着时间的延长增加幅度加大;在胁迫第 4 天、第 6 天较单纯高温处理分别增加了 22.92%、44.96%。恢复 7 d 后,SA 处理的牡丹幼苗游离脯

氨酸含量仍显著高于单纯高温处理。说明 SA 有助于提高高温胁迫下可溶性蛋白含量和游离脯氨酸含量,从而降低细胞渗透势,提高牡丹幼苗耐热性。

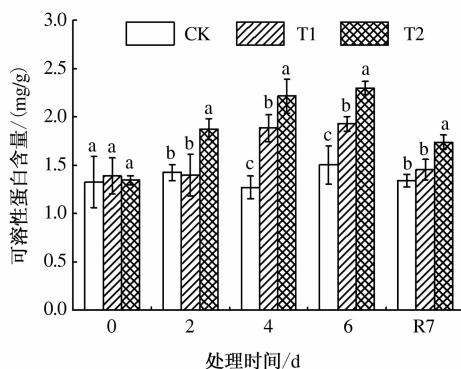


图 5 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗叶片可溶性蛋白含量的影响

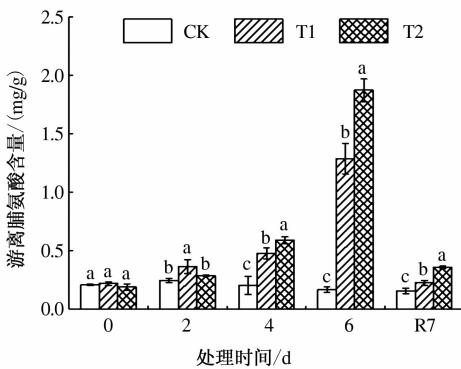


图 6 SA 对高温胁迫下牡丹幼苗叶片游离脯氨酸含量的影响

3 结论与讨论

SA 提高植物耐热性的有效浓度随试验设计的不同而不同。本研究中,SA 浓度在 $0.1 \sim 1000.0 \mu\text{mol/L}$ 时均有提高牡丹幼苗耐热性的效果,其中以 $100.0 \mu\text{mol/L}$ 的 SA 处理效果最好。这与在水稻^[12]和葡萄^[13]上的研究结果一致。但申惠翡翠等^[7]的研究结果则表明,有效提高西洋杜鹃耐热性的 SA 浓度相对较低,为 $0.05 \mu\text{mol/L}$ 。由此推测,有效提高植物耐热性的 SA 浓度与植物种类及苗龄相关。

幼苗时期是植物生长的关键阶段,幼苗时期的生长情况影响植株后期的生长发育,进而影响产量和品质。外源施用 SA 能够影响植物的多种生理过程,包括幼苗生长、胁迫响应等^[5]。Kumar 等^[14]在小麦上的研究表明,SA 能增加高温胁迫后小麦幼苗的叶鲜质量。Shi 等^[15]在黄瓜上的研究发现,SA 能使锰胁迫后黄瓜幼苗的根系干质量增加。本研究表

明,高温胁迫使得牡丹幼苗的生长受到抑制,茎叶、根、总干质量均显著低于正常生长的幼苗。而 $100.0 \mu\text{mol/L}$ SA 溶液处理能有效缓解高温抑制作用,促进牡丹幼苗干物质的积累。这可能与 SA 能调节植物叶绿素合成,提高光合效率有关^[5]。本试验中对叶绿素的测定结果也证实了这种可能性。

高温胁迫下,植物细胞内活性氧产生和清除的动力平衡遭到破坏,过量产生的活性氧引发膜脂过氧化作用,对植物造成伤害。MDA 是膜脂过氧化产物之一,随着膜伤害的发生,膜内的可溶性物质、电解质大量渗漏。前人研究表明,MDA 含量和电解质渗透率是鉴定牡丹耐热性的可靠指标^[16]。本研究表明,在整个高温胁迫期间,SA 处理的植株电解质渗透率和 MDA 含量均显著低于单纯高温处理。说明 SA 能减缓牡丹幼苗电解质的渗出,减少膜脂过氧化作用,这与李同根等^[6]的研究结果一致。

SOD 是抗氧化酶系统的核心酶^[17]。一般情况下,SOD 活性随高温胁迫时间的延长呈先上升后下降的趋势^[13]。徐艳等^[16]认为 SOD 活性可作为鉴定牡丹耐热性的指标。本研究表明,高温胁迫下,牡丹幼苗叶片中 SOD 活性变化无稳定规律,这与前人对高温胁迫下芍药 SOD 活性变化趋势的研究结果一致^[9]。因此,SOD 能否作为评价牡丹耐热性的可靠指标还有待进一步研究。牡丹幼苗经 SA 处理后,SOD 活性呈先上升后下降的趋势,且高于单纯高温处理,说明在高温条件下 SA 有助于维持较高的 SOD 活性,这与 Gunce 等^[18]对洋地黄的研究结果一致。

渗透调节是植物抗逆境胁迫的一种重要方式,而可溶性蛋白和游离脯氨酸是重要的渗透调节物质。可溶性蛋白具有保护酶活性的作用,游离脯氨酸具有清除活性氧、防止细胞脱水及解除氨毒害等作用^[19]。本研究表明,高温胁迫下 SA 处理的植株可溶性蛋白含量显著高于单纯高温处理,这与何亚丽等^[20]的研究结果一致。这可能与高温下 SA 促进细胞中热激蛋白的合成有关,而大量热激蛋白富集在膜组分中,有可能担当了阻止膜蛋白变性和防止生物膜热破碎的功能^[17]。本试验中对电解质渗透率的测定结果也证实了这种可能性。但关于高温胁迫下植物叶片可溶性蛋白含量的变化趋势仍存在争议^[9, 21]。相关研究表明,SA 处理能提高高温胁迫下葡萄^[22]、桔梗^[23]等植物的游离脯氨酸含量。本研究结果表明,高温胁迫后期(≥ 4 d) SA 处理的植

株游离脯氨酸含量显著高于单纯高温处理,证实高温胁迫下SA可以促进游离脯氨酸的积累和大量合成,有助于降低细胞渗透势,提高植株耐热性。

综上所述,外源SA通过提高高温胁迫下牡丹幼苗叶片叶绿素含量,降低细胞质膜透性,减少膜脂过氧化作用,提高抗氧化酶活性和渗透调节物质含量,从而提高牡丹幼苗耐热性,缓解高温伤害,增加幼苗干物质的积累。在今后的研究中还应开展大量田间试验,深入探讨在大田条件下SA对牡丹耐热性提高的效果及相应的施用周期和施用量,从而有助于生产上的应用推广,有利于南方地区牡丹品质和产量的提高。

参考文献:

- [1] 中国牡丹全书编纂委员会.中国牡丹全书(上)[M].北京:中国科学技术出版社,2002.
- [2] 吴晓莹,吕长平,张秀新,等.我国牡丹产业发展现状及对策[J].现代农业科技,2017(12):156-157.
- [3] 张曼桓,金晓玲,成仿云,等.湖南产牡丹遗传多样性的ISSR分析[J].中草药,2016,47(7):1193-1198.
- [4] 卢惊鸿,金晓玲,张曼桓,等.湖南牡丹种质资源多样性及适应性分析[J].中南林业科技大学学报,2016,36(3):123-128.
- [5] 王林华,梁书荣,吕淑敏,等.外源水杨酸与植物非生物胁迫抗性的关系及其作用机制[J].河南农业科学,2010,39(8):160-164.
- [6] 李同根,王康才,罗春红,等.水杨酸对高温胁迫下皖贝母生理生化特性的影响及其时效性研究[J].西北植物学报,2012,32(6):1179-1184.
- [7] 申惠鹏,赵冰,徐静静,等.外源水杨酸对西洋杜鹃耐热性的影响[J].东北林业大学学报,2016,44(7):40-50.
- [8] 薛建平,王兴,张爱民,等.水杨酸对高温胁迫下半夏抗氧化系统的影响[J].中国中药杂志,2008,33(23):2847-2849.
- [9] 张佳平,李丹青,聂晶晶,等.高温胁迫下芍药的生理生化响应和耐热性评价[J].核农学报,2016,30(9):1848-1856.
- [10] 牟建梅,张国芹,刘凤军,等.白菜叶绿素含量的测定方法筛选[J].江苏农业科学,2014,42(9):289-290.
- [11] 陈建勋,王晓峰.植物生理学实验指导[M].广州:华南理工大学出版社,2006.
- [12] 符冠富,张彩霞,杨雪芹,等.水杨酸减轻高温抑制水稻颖花分化的作用机理研究[J].中国水稻科学,2015,29(6):637-647.
- [13] Wang L J, Li S H. Thermotolerance and related antioxidant enzyme activities induced by heat acclimation and salicylic acid in grape (*Vitis vinifera* L.) leaves [J]. Plant Growth Regulation, 2006, 48(2):137-144.
- [14] Kumar R R, Sharma S K, Goswami S, et al. Salicylic acid alleviates the heat stress-induced oxidative damage of starch biosynthesis pathway by modulating the expression of heat-stable genes and proteins in wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Acta Physiol Plant, 2015, 37(8):143.
- [15] Shi Q H, Zhu Z J. Effects of exogenous salicylic acid on manganese toxicity, element contents and antioxidative system in cucumber [J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 63:317-326.
- [16] 徐艳,吕长平,成明亮,等.几个牡丹品种的抗热性比较研究[J].湖南农业科学,2007(4):180-183.
- [17] Asthir B. Mechanisms of heat tolerance in crop plants [J]. Biologia Plantarum, 2015, 59(4):620-628.
- [18] Gunce S C, Ekrem G. Effects of salicylic acid on thermotolerance and cardenolide accumulation under high temperature stress in *Digitalis trojana* Ivanina [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 105:145-149.
- [19] 马英姿,张慧,宋荣,等.高温胁迫对蛇足石杉生理特性的影响[J].中草药,2013,44(2):224-228.
- [20] 何亚丽,刘友良,陈权,等.水杨酸和热锻炼诱导的高羊茅幼苗的耐热性与抗氧化的关系[J].植物生理与分子生物学学报,2002,28(2):89-95.
- [21] 李云,张钢,杨际双.热激锻炼对高温胁迫下菊花生理代谢的影响[J].武汉植学研究,2008,26(2):175-178.
- [22] 孙军利,赵宝龙,郁松林.外源水杨酸(SA)对高温胁迫下葡萄幼苗耐热性诱导研究[J].水土保持学报,2014,28(3):290-294,299.
- [23] 李柯妮,王康才,李丽,等. Ca^{2+} 和SA对高温胁迫下桔梗抗逆及光合生理指标影响研究[J].中国中药杂志,2015,40(10):1908-1913.