

专题介绍 Special Topics

水杨酸在植物抗重金属元素胁迫中的作用

陈珍¹, 朱诚^{2,*}¹台州学院生命科学学院, 浙江临海 317000; ²浙江大学生命科学院植物生理生化国家重点实验室, 杭州 310058

Role of Salicylic Acid in Resistance on Heavy Metal Element in Plant

CHEN Zhen¹, ZHU Cheng^{2,*}¹Faculty of Life Sciences, Taizhou College, Linhai, Zhejiang, 31700, China; ²State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, 310058, China

摘要: 本文介绍了水杨酸(SA)在缓解重金属胁迫中的作用研究进展, 并就这一领域今后的研究作了展望。

关键词: 水杨酸; 重金属胁迫

随着环境污染的日益加重, 重金属不断释放到生物圈中, 造成不可逆的污染, 并在作物的可食部位过量积累后通过食物链传递给人或动物, 最终给人类健康带来严重危害。重金属污染的研究受到了人们的重视, 重金属污染物影响植物生长的研究已较为深入。镉(Cd)、钴(Co)、铬(Cr)、铜(Cu)、汞(Hg)、锰(Mn)、铅(Pb)和锌(Zn)等重金属污染在遗传、生物化学、生理学等方面引起植物体内种种复杂的变化, 从而影响植物的生长发育和代谢(Clemens 2006; 孙瑞莲和周启星 2005; 唐东民等 2008)。外源物质如 Ca^{2+} 、硅、腐殖酸钠、有机酸和脱落酸(abscisic acid, ABA)等协同处理, 能改善重金属胁迫下植物的生长状况, 增强植物的抗逆性(蒋廷惠等 2005; 张丽娜等 2007; 马建军等 2005; 夏小燕等 2007; 赵鹏等 2008)。

水杨酸(salicylic acid, SA)是植物体内普遍存在的一种酚类化合物, 是细胞内的信号传递分子, 对植物的生长发育具有多种生理调节效应, 不仅能增强植物抵抗真菌、细菌和病毒等生物胁迫的能力, 而且还影响植物对重金属、臭氧、紫外辐射、低温、热激、水分亏缺和盐害等非生物胁迫的抗性(Senaratna 等 2000; Loake 和 Grant 2007)。近几年来, SA在对植物抗重金属胁迫中的作用, 已有了一些研究, 但其中的机制还不清楚(Mishra 和 Choudhuri 1999; Pál 等 2002; Wang 等 2004; 王晓玲等 2008)。SA的作用可能是直接的, 作为重金属的抗氧化剂, 它可以清除活性氧类物质(active oxygen species, AOS), 可提高植物的抗逆性(Krantev

等 2008); 但也可能是间接的, 它通过激活抗氧化反应调节植物体内的氧化还原平衡, 或增加 H_2O_2 含量触发信号转导网络, 抑或是改变植物体内钾和镁等矿质元素的含量与分布, 来减轻重金属的毒害作用(Guo 等 2007; Drazic 和 Mihailovic 2005)。本文就近年来有关这方面的研究进展作简要介绍。

1 SA 在缓解重金属胁迫中的作用

重金属胁迫会对植物造成一系列的伤害, 如抑制种子的萌发和幼苗的生长(Munzuroglu 和 Geckil 2002; 付世景等 2007), 影响细胞膜的透性(王正秋等 2002), 引起活性氧代谢失调而造成氧化胁迫(林冬等 2006; 徐勤松等 2006), 抑制根尖细胞核的分裂而影响根的伸长生长和营养元素的吸收(李锋民等 2001), 影响光合作用和呼吸作用(丁小余和施国新 1998; 张建平等 2007), 甚至细胞和整个植株的生长受到强烈抑制而使生物产量下降。而外源 SA 可在一定程度上缓解重金属对植物造成的伤害。0.5 mol·L⁻¹ SA 可提高铬毒害下白菜种子的发芽指数、活力指数、苗鲜重与幼苗叶绿素含量, 促进主根和侧根生长(赵雨云等 2008)。Krantev 等(2008)研究表明, 10、15 和 25 μmol·L⁻¹ 镉处理 14 d 的玉米幼苗鲜重逐渐下降, 苗高和根长逐渐减小。而 Cd^{2+} 浓度达 25 μmol·L⁻¹ 时, 茎叶鲜重降低

收稿 2008-12-31 修定 2009-04-23

资助 国家自然科学基金(NO30671255)和台州学院校立青年资助项目(07QN11)。

* 通讯作者(E-mail: pzhch@zju.edu.cn; Tel: 0571-88206482)。

了76%, 根干重降低了18%, 植株可见坏死症状。若以 $0.5 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA 浸种6 h后再以上述各浓度镉处理, 这些症状即不出现。 Cd^{2+} 胁迫下, 水稻根系生长显著受抑制, 大豆幼苗叶片严重失水, 而同时施用 SA 这种抑制作用却不出现(Guo 等 2007; Drazic 和 Mihailovic 2005)。此外, Pb^{2+} 或 Hg^{2+} 胁迫会引起水稻叶中脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)活性升高, 外施 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA 可部分减轻由 LOX 介导的膜解体, 从而缓解 Pb 或 Hg 胁迫对水稻幼苗生长的伤害(Mishra 和 Choudhuri 1999; Chen 等 2007)。 Cu^{2+} 胁迫时, SA 能明显提高小麦叶中抗氧化酶活性, 减缓其中活性氧(reactive oxygen species, ROS)水平的增加(孙立荣等 2007)。 Al^{3+} 引起的决明(*Cassia tora*)根系氧化胁迫也可为外施的 $5 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA 所缓解(Wang 等 2004)。邱海杰等(2006)的试验结果显示, SA 不但缓解重金属 Cd 的毒害, 而且还可部分提高大白菜的营养品质。苏亚南等(2007)的实验结果也表明, 浓度达到 $50 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的外源 SA 可以缓解 Cd 对月季叶胁迫作用, 降低活性氧的含量, 并削弱月季叶片延迟发光的强度, 显示植物体内活性氧的含量改变与植物延迟发光的衰减趋势有着直接的联系。

2 SA 缓解重金属毒害的可能机制

2.1 内源 SA 在抗重金属胁迫中的作用

铅、镉胁迫下黄瓜幼苗内源 SA 含量增加(刘素纯等 2006a)。Freeman 等(2005)报道, 拟南芥中自由态 SA 含量升高, 可激发丝氨酸乙酰转移酶的活性, 从而提高拟南芥体内谷胱甘肽的含量, 进而增加其对 Ni 的抗性。Krantev 等(2008)在检测 Cd 胁迫下 SA 浸种与否对 14 d 玉米幼苗内源 SA 含量的影响时观察到, 未添加 SA 和 Cd 处理的植株叶片中自由态 SA 为 $272.2 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW), 结合态 SA 为 $217.0 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW); $25 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd 处理后, 自由态 SA 为 $217.5 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW), 比对照植株略有下降, 而结合态 SA 却达到 $2778.7 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW), 比未作处理的植株提高 10 倍以上; 当玉米种子用 $0.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA 浸种 6 h 后再以 10、15 和 $25 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ Cd 处理, 叶片中自由态 SA 并不明显受影响, 而结合态 SA 则分别达到 2581.7、1090.0 和 $1601.5 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW), 都远远高于未做任何处理的植株。这暗示增加的 SA 可能与 Cd 形成复合物而降低 Cd 的毒性。Cd 处理后, SA 和其前体(2-羟基肉桂酸和苯甲酸)含量增加, 我们据此推测

SA 生物合成的增加可能处于重金属胁迫的早期反应中(Pál 等 2002; Metwally 等 2003)。

虽然大部分实验都表明 SA 在缓解重金属胁迫中起作用, 但 Zawoznik 等(2007)的实验却得出相反的结果。他们将假单胞菌(*Pseudomonas*) ND6 菌株中编码水杨酸羟化酶的 *nahG* 基因转入拟南芥, 研究 Cd 胁迫影响野生型植株和 SA 缺失的转基因植株的结果表明, Cd 处理 5 d 后的野生型植株出现毒害症状, 叶绿素含量下降, H_2O_2 含量显著积累, 内源 SA 含量增加, H_2O_2 清除系统[抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、谷胱甘肽过氧化物酶(glutathion reductase, GR)、愈创木酚过氧化物酶(guaiacol peroxidase, GuPX)和过氧化氢酶(catalase, CAT)]活性都下降, 还原型谷胱甘肽(GSH)与氧化型谷胱甘肽(GSSG)比例也下降; 而转基因植株的生长正常, 叶绿素、硫代巴比妥酸反应物(thiobarbituric acid reactive substances, TRARS)和 H_2O_2 含量也未受 Cd 的影响, 氯化硝基四氮唑蓝液(nitroblue tetrazolium, NBT)染色进一步显示 Cd 处理后 SA 缺失的转基因植株积累最少的 O_2^- , 可见 SA 缺失的转基因植株并不显著受 Cd 的影响。由此可以推测, 一定水平的内源 SA 是作为保证或加强 Cd 诱导的氧化伤害的必要信号分子。

2.2 SA 影响下植物重金属离子和营养元素的吸收与转运

重金属易被植物吸收, 并结合在细胞壁上, 或累积于体内, 与功能蛋白形成复合物, 置换质膜中的必需金属离子, 改变抗氧化系统引起 ROS 的积累, 导致氧化胁迫, 从而干涉细胞内的各种代谢反应(Schützendübel 和 Polle 2002)。Chen 等(2007)报道, SA 预处理能显著降低水稻根、茎和叶中 Pb 的含量。Drazic 和 Mihailovic (2005)则报道 SA 抑制 Cd 毒害作用并不是通过阻止大豆幼苗对 Cd 的吸收显现的, 在 $3 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的 Cd 胁迫下, SA 能促进 Cd 的吸收; 而 $6 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ Cd 胁迫下, 添加的 SA 对 Cd 的吸收并没有明显影响。于是他们认为 SA 可能是通过一些特殊的机制, 如与 Cd 结合成复合物导致 Cd 钝化, 或通过与植物螯合肽(phytochelatin, PC)的结合作用, 或是通过小泡吞噬 Cd 离子等途径, 这和 Metwally 等(2003)的研究结果相吻合, Krantev 等(2008)的研究也证实了这点。

有研究证实, 营养液中的离子种类和含量会影响重金属在植物体内的积累。Cd 可以导致植物体

内大量元素和微量元素的缺乏,这可能是用Cd胁迫后植物体内发生其他一系列变化的原因之一,而 Ca^{2+} 或 Mg^{2+} 都能阻挠 Cd^{2+} 进入植物根系以免抑制根的生长(Drazic和Mihailovic 2005; 蒋廷惠等2005)。SA可降低Cd胁迫下大豆根中K的含量,促进Fe的吸收,增加叶片中Mg的浓度和根中Ca的含量,从而稳定根、茎和叶中这些元素之间的动态平衡,增强植物抗胁迫反应能力(Drazic和Mihailovic 2005)。Metwally等(2003)研究SA对大麦体内矿质元素含量影响的结果表明,与单独Cd处理的相比,SA预处理可降低根中Mn、Fe和Mg的含量而提高K、Zn和S的含量,但对芽中这些矿质元素的含量并无显著影响。在过量Mn胁迫下,SA能减少Mn从根到芽的运输,缓解Mn胁迫引起的黄瓜对Ca、Mg和Zn吸收的抑制,从而减轻毒害症状,促进了植物的生长(Shi和Zhu 2008)。至于SA是通过何种方式影响矿质元素吸收和分布的,还需要进一步以实验阐明。

2.3 SA影响下受重金属胁迫的植物光合作用 重金属胁迫可造成叶绿素含量降低,影响PS II活性、叶绿素荧光特性和能量分配,进而影响光合功能(杨丹慧 1991; 江行玉和赵可夫2001; 徐红霞等2005)。外源SA对Pb胁迫造成的叶中叶绿素含量下降有明显的缓解作用。在0.15和0.25 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Pb^{2+} 处理下,同时以SA处理的水稻幼苗叶中叶绿素含量分别提高23.1% ($P<0.05$)和31.3% ($P<0.01$),在一定程度上缓解了Pb胁迫对叶片的伤害(Chen等2007)。Drazic和Mihailovic (2005)也证实,镉可降低大豆叶中叶绿素含量,而SA则可减轻镉的不良影响。但SA与叶绿素含量之间的真正关系还不清楚,是与增强根系吸收 Mg^{2+} 的能力有关,还是与叶绿素的生物合成有关,尚待探讨。

为进一步阐明SA的作用机制, Pál等(2002)、李彩霞等(2006)、张芬琴等(2006)和Kranterev等(2008)相继研究了SA对镉胁迫下玉米幼苗生长影响的结果表明, Cd胁迫下, SA处理或预处理都能促进植物的生长,降低质膜透性,减少丙二醛(malondialdehyde, MDA)的积累,提高玉米幼苗叶中的脯氨酸和可溶性糖的含量,激活抗氧化反应;促进根系生长,并促使其能正常发挥吸收功能,缓解镉引起的镁等营养元素吸收量的下降,从而稳定叶绿素含量,并提高 CO_2 固定速率,保护磷酸烯醇式

丙酮酸(phosphoenol pyruvate carboxylase, PEPC)和1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(1,5-bisphosphate carboxylase, RuBPC)活性,保护光合作用;或增加植物螯合肽合成酶的活性,从而减轻镉对植物的毒害。由此推测SA可能参与调节光合作用速率和效率。

2.4 重金属胁迫下SA诱导抗氧化系统的解毒机制

一般认为SA是在生物胁迫反应中与氧化水平相关的内源信号。当病原体侵染时,SA在受感染部位都有高水平的积累,增加超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)等 H_2O_2 产生酶类的活性,抑制CAT或APX等降解酶类的活性,从而导致内源 H_2O_2 水平的升高,而 H_2O_2 可作为第二信使诱发病程相关蛋白的表达,启动系统获得性抗性(王晓玲等2008; Harfouche等2008)。而在非生物胁迫中,可能有不同的机制。

已有的研究表明,SOD是应答于胁迫而最先产生的抗性蛋白,它可以催化 O_2^- 形成 H_2O_2 和 O_2 。Cho和Seo(2005)认为,SOD和CAT活性的下降,可能是Cd诱导氧化毒害的主要原因。芥菜(*Nymphoides peltatum*)在Cd浓度小于 $5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 条件下,能有效启动这种保护作用,随活性氧的升高,SOD等的活性相应升高,于是活性氧的形成与清除在新的水平上达到新的动态平衡。超过植物的耐受性限度时,SOD活性有下降趋势,这种平衡就不能建立,细胞就不可避免地受超氧自由基的攻击,成为Cd胁迫下机体中毒损伤的内在机制之一(Wu等2003)。外源SA能明显提高重金属胁迫下小麦(王松华等2005; 孙立荣等2006)、玉米(李彩霞等2006)、水稻(Guo等2007)等植物体内的SOD活性,清除活性氧,进而诱导抗氧化系统的反应。

CAT可专一性地清除 H_2O_2 ,而SA是羟自由基和螯合铁复合物的直接清除者。Kranterev等(2008)的研究表明,重金属胁迫下SA预处理会引起SOD的进一步增加,抑制CAT活性,这和Chen等(2007)、Shi和Zhu(2008)的研究结果吻合。原因可能有二:(1)SA通过螯合铁离子从而专一性地抑制诸如CAT、APX、顺乌头酸酶和氧化酶等含铁的酶类;(2)SA可能作为一个单电子供体,促使逆境下猛增的CAT循环转向相对慢(低约1000倍)的过氧化循环(Durner和Klessig 2008)。

抗坏血酸-谷胱甘肽氧化还原途径(又称

Halliwell-Asada途径)也是植物清除 H_2O_2 的一种方式,其中后者直接负责清除 H_2O_2 的酶是APX,它对 H_2O_2 的亲合力远大于CAT。Zhou等(2009)证实,Hg胁迫下紫花苜蓿体内APX和GR活性下降,而SA预处理能逆转这种作用。孙立荣等(2008)也报道SA有促进小麦叶中APX和GR升高的作用。

但也有人认为Pb或Cd胁迫下SA预处理抑制APX活性(Chen等2007; Shi和Zhu 2008),而增加了SOD、POD、脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)、GR和非蛋白硫醇(non-protein thiols, NPT)等活性。DHAR活性的增加可促进抗氧化剂抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)的生成,GR则以还原型辅酶II(NADPH)为还原力催化GSSG还原为GSH,从而促使植物体内GSH/GSSG维持较高的比值,抵御氧化胁迫(Guo等2007; Zhou等2009)。同时,高等植物中,GSH是合成PC的前体。GR活性的上升,还可促进PC与重金属的结合,减缓重金属造成的氧化损伤。

过氧化物酶(peroxidase, POD)以愈创木酚作为受体,能清除各种生物和非生物胁迫过氧化产生的 H_2O_2 。Wang等(2004)认为,SA可能会激活一条由 H_2O_2 介导的、依赖于POD的抗氧化机制来缓解铝胁迫诱导的决明(*Cassia tora*)脂质过氧化作用。而在小麦(王松华等2005)、玉米(李彩霞等2006b)和水稻(Guo等2007)中也发现SA可以促进重金属胁迫下植物体内POD活性增加。但刘素纯等(2006)的研究结果却与此相反,SA可引起Pb胁迫下黄瓜幼苗叶片中POD活性下降。Krantev等(2008)则认为POD活性并不受SA预处理的影响。可见,SA处理后,不同植物应对不同重金属胁迫所激发的抗氧化反应体系中,各种抗氧化酶的敏感性和所起的主导作用不尽相同,甚至互相矛盾。这可能是由于不同植物和同一植物的不同时期或不同器官对SA的敏感性不同所致,而且即使是同一浓度的重金属若采用不同处理方式也会产生不同的效果。植物对重金属胁迫的氧化反应是复杂的,氧化胁迫的程度主要取决于整个抗氧化防御系统和ROS清除酶系统的相互协调作用。

有关重金属胁迫下SA诱导植物抗氧化防御反应的研究尚属起步阶段,迄今其中关键过程仍停留在推测和假说阶段,这意味着将来需要进一步用遗传学的、染色体的和生物化学甚至分子生物学的

方法来对SA整个作用网络,以及它在植物抵御生物的和非生物的胁迫中的作用进行深入研究。

2.5 重金属胁迫下SA诱导的相关蛋白表达

2.5.1 诱导PR2蛋白的表达 张玉秀和柴团耀(2000)用差别筛选法分离到一个HgCl₂胁迫响应蛋白基因PrSR4,其基因产物PR2是一种PR蛋白,它在正常条件下生长的菜豆叶片中不表达,叶外施10 mmol·L⁻¹ SA可强烈诱导PR2的表达。

2.5.2 诱导重金属胁迫下抗氧化酶同工酶谱的变化 高等植物体内存在各种抗氧化酶的多种同工酶。迄今已知拟南芥中有3种CAT同工酶基因(CAT1、CAT2和CAT3)。有研究表明,Cd胁迫下,重金属超积累植物芸薹属植物(*Brassica juncea*)中CAT3表达强烈增加(Lang等2005)。Zawoznik等(2007)则报道内源SA会诱导拟南芥中CAT1的表达,但CAT含量的增加是何种异构体作用的结果,还需进一步检测CAT2和CAT3等其它同工酶的表达。

SA抑制Hg胁迫下紫花苜蓿体内SOD活性的增加。PAGE电泳显示,3种异构体中,SOD II浓度最高。Hg可增加SOD II活性,降低SOD III活性,而SOD I活性未见有明显的变化。SA主要是通过影响SOD II的表达而影响总的SOD活性(Zawoznik等2007)。

SA预处理后,POD总活性进一步增加。在检测得到的POD同工酶10条谱带中,Hg处理时的I、II、III、IV、V、VI增加,SA预处理的除了V之外这种增加都受到削弱;VII、VIII、IX、X在Hg处理时没有明显变化,SA预处理后的都下降(Zawoznik等2007)。

业已证明,高等植物的APX有多种同工酶,一类是光合器官型,包括位于叶绿体基质中的APX(sAPX)和与类囊体膜结合的APX(tAPX);另一类是非光合器官型,在胞浆、线粒体和乙醛酸循环体中都有发现,而且上述两类APX的酶学特性又明显不同。Zhou等(2009)研究结果表明,检测到的4条APX同工酶谱带中,只有条带II最清晰,而且其变化趋势与总酶的活性变化一致,SA能逆转Hg胁迫所引起的酶含量下降。但至于这四种同工酶的具体类型,还需进一步研究。

3 结束语

综上所述,已有的研究均证实SA预处理或处理能在一定程度上缓解重金属对植物的毒害,但不

同植物或相同植物的不同组织在SA诱导抗重金属的机制可能有所不同,甚至互相矛盾,其中有许多问题亟待解决。近几年在这方面的研究主要集中在SA与H₂O₂及其代谢酶类的相互作用上,而SA是否也激发Ca-CaM系统或蛋白质磷酸化和去磷酸化反应的参与,尚缺少实验研究。H₂O₂起作用时到底是处于SA介导的抗逆反应的上游还是下游,以及其间的动态进程如何,也是很有意义的问题。作为生长调节物质的SA在抗重金属胁迫中是否可能通过影响体内生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯等植物激素的合成、运输和代谢,从而间接调控植物的生长发育,以及SA在植物交叉反应中的地位问题,也不应忽视。根系分泌物以及根系环境在植物抵御或吸收重金属离子过程中担负着重要作用,而SA是否也通过改变根系pH值等来改变土壤或溶液中的重金属有效态含量问题有待探讨。在分子水平上,SA是否参与调控耐重金属有关的基因表达,它与不同金属转运蛋白之间的相互关系与调控途径又是如何的呢?SA受体蛋白的研究虽然有过报道,但其中存在的多样性,还需进一步分离和验证。今后,可综合采用遗传学的、生理生化的和基因工程方法,寻找SA在抗重金属胁迫中的关键性的基础物质、关键酶和代谢过程以及抗性表达部位,以解决重金属的污染毒害,显然是亟待考虑的。

参考文献

- 丁小余, 施国新(1998). Cd²⁺污染对莼菜叶片形态学伤害反应的研究. 西北植物学报, 18 (3): 417~422
- 付世景, 宗良纲, 张丽娜, 孙静克(2007). 镉、铅对板蓝根种子发芽及抗氧化系统的影响. 种子, 26 (3): 14~17
- 蒋廷惠, 占新华, 徐阳春, 周立祥, 宗良纲(2005). 钙对植物抗逆能力的影响及其生态学意义. 应用生态学报, 16 (5): 971~976
- 江行玉, 赵可夫(2001). 植物重金属伤害及其抗性机理. 应用与环境生物学报, 7 (1): 92~99
- 李彩霞, 李鹏, 苏永发, 郑普勤, 张芬琴, 张勇(2006). 水杨酸对镉胁迫下玉米幼苗质膜透性和保护酶活性的影响. 植物生理学通讯, 42 (5): 882~884
- 李锋民, 熊治廷, 王狄, 王新力(2001). 铜铁铅单一及复合污染对铜草幼苗生长的影响. 农业环境保护, 20 (2): 71~73, 77
- 林冬, 朱诚, 孙宗修(2006). 镉敏感水稻突变体在镉胁迫下活性氧代谢的变化. 环境科学, 7 (3): 561~566
- 刘素纯, 萧浪涛, 廖柏寒, 匡逢春, 黄运湘(2006a). 铅、镉胁迫对黄瓜幼苗内源水杨酸的影响. 湖南农业科学, (3): 25~28
- 刘素纯, 萧浪涛, 廖柏寒, 鲁旭东, 匡逢春, 王惠群(2006b). 水杨酸对铅胁迫下黄瓜幼苗叶片膜脂过氧化氧化的影响. 生态环境, 15 (1): 45~49
- 马建军, 邹德文, 吴贺平(2005). 腐植酸钠对镉胁迫小麦幼苗生物效应的研究. 中国生态农业学报, 13 (2): 91~93
- 邱海杰, 熊治廷, 费利西泰(2006). 水杨酸对Cd胁迫下两种大白菜主要营养品质的影响. 农业环境科学学报, 25 (4): 871~874
- 苏亚南, 魏振林, 姚翠鸾, 焦传珍(2007). 外源水杨酸对镉胁迫下月季叶片超弱发光的影响. 北方园艺, (12): 117~118
- 孙立荣, 崔香环, 廖立冰, 吕建州, 郝福顺(2008). 外源水杨酸对Cu²⁺胁迫下小麦幼苗中活性氧和抗氧化酶的影响. 河南大学学报(自然科学版), 38 (2): 176~180
- 孙瑞莲, 周启星(2005). 高等植物重金属耐性与超积累特性及其分子机理研究. 植物生态学报, 29 (3): 497~504
- 唐东民, 伍钧, 唐勇, 宗贵仪, 曾容(2008). 重金属胁迫对植物的毒害及其抗性机理研究进展. 四川环境, 27 (5): 79~83
- 王松华, 储卫红, 周正义, 陈庆榆(2005). 水杨酸对小麦镉毒害的缓解效应. 种子, 24 (10): 15~17
- 王晓玲, 张玉星, 刘鸿儒(2008). 水杨酸对植物的抗性诱导. 北方园艺, (9): 48~50
- 王正秋, 江行玉, 王长海(2002). 铅、镉和锌污染对芦苇幼苗氧化胁迫和抗氧化能力的影响. 过程工程学报, 2 (6): 558~562
- 夏小燕, 杨丽琴, 翟福勤, 汪晓丽, 华佳敏, 封克(2007). 有机酸对小麦幼苗镉毒的缓解作用. 农业环境科学学报, 26 (3): 990~995
- 徐红霞, 翁晓燕, 毛伟华, 杨勇(2005). 镉胁迫对水稻光合、叶绿素荧光特性和能量分配的影响. 中国水稻科学, 19 (4): 338~342
- 徐勤松, 施国新, 王学, 吴国荣(2006). 镉、铜和锌胁迫下黑藻活性氧的产生及抗氧化酶活性的变化研究. 水生生物学报, 30 (1): 107~112
- 杨丹慧(1991). 重金属离子对高等植物光合膜结构与功能的影响. 植物学通报, 8 (3): 26~29
- 张芬琴, 李晓利, 马斌山, 李彩霞(2006). 水杨酸对镉胁迫下玉米幼苗生理特性的影响. 湖北农业科学, 45 (5): 566~569
- 张建平, 陈娟, 胡一鸿, 莫亿伟(2007). 镉胁迫对浮萍叶片光合功能的影响. 农业环境科学学报, 26 (6): 2027~2032
- 张丽娜, 宗良纲, 任德, 沈振国(2007). 硅对低镉污染水平下水稻幼苗生长及吸收镉的影响. 26 (2): 494~499
- 张玉秀, 柴团耀(2000). 菜豆病程相关蛋白基因在重金属胁迫下的表达分析. 中国生物化学与分子生物学报, 16 (1): 46~50
- 赵鹏, 夏更寿, 李莉萍(2008). 外源ABA预处理对Pb胁迫下水稻种子萌发的影响. 上海交通大学学报(农业科学版), 26 (2): 153~156
- 赵雨云, 周剑红, 骆鹰, 郭晓贤, 李常健(2008). 外源水杨酸对白菜种子镉毒害的缓解效应. 中国种业, (8): 43~44
- Chen J, Zhu C, Li LP, Sun ZY, Pan XB (2007). Effects of exogenous salicylic acid on growth and H₂O₂-metabolizing enzymes in rice seedlings under lead stress. J Environ Sci, 19: 44~49
- Cho UH, Seo NH (2005). Oxidative stress in *Arabidopsis thaliana* exposed to cadmium is due to hydrogen peroxide accumulation. Plant Sci, 168: 113~120
- Clemens S (2006). Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants. Biochimie, 88: 1707~1719
- Drazic G, Mihailovic N (2005). Modification of cadmium toxicity in soybean seedlings by salicylic acid. Plant Sci, 168: 511~517
- Durner J, Klessig DF (1996). Salicylic acid is a modulator of tobacco

- and mammalian catalases. *J Biol Chem*, 271: 28492~28501
- Freeman JL, Garcia D, Kim D, Hopf A, Salt DE (2005). Constitutively elevated salicylic acid signals glutathione-mediated nickel tolerance in *Thlaspi nickel hyperaccumulators*. *Plant Physiol*, 137: 1082~1091
- Guo B, Liang YC, Zhu YG, Zhao FJ (2007). Role of salicylic acid in alleviating oxidative damage in rice roots (*Oryza sativa*) subjected to cadmium stress. *Environ Pollut*, 147: 743~749
- Harfouche AL, Rugini E, Mencarelli F, Botondi R (2008). Salicylic acid induces H₂O₂ production and endochitinase gene expression but not ethylene biosynthesis in *Castanea sativa in vitro* model system. *J Plant Physiol*, 165: 734~744
- Krantev A, Yordanova R, Janda T, Gabriella S, Popova L (2008). Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants. *J Plant Physiol*, 165: 920~931
- Lang M, Zhang Y, Chai T (2005). Identification of genes up-regulated in response to Cd exposure in *Brassica juncea* L. *Gene*, 363: 151~158
- Loake G, Grant M (2007). Salicylic acid in plant defence—the players and protagonists. *Curr Opin Plant Biol*, 10: 466~472
- Metwally A, Finkemeier I, Georgi M, Dietz KJ (2003). Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedlings. *Plant Physiol*, 132: 272~281
- Mishra A, Choudhuri MA (1999). Effects of salicylic acid on heavy metal-induced membrane degradation mediated by lipoxigenase in rice. *Biol Plantum*, 42: 409~415
- Munzuroglu O, Geckil H (2002). Effects of metals on seed germination, root elongation, and coleoptile and hypocotyl growth in *Triticum aestivum* and *Cucumis sativus*. *Arch Environ Contam Toxicol*, 43: 203~213
- Pál M, Szalai G, Horvath E, Janda T, Páldi E (2002). Effect of salicylic acid during heavy metal stress. *Acta Biologica Szegediensis*, 46 (3~4): 119~120
- Schützendübel A, Polle A (2002). Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. *J Exp Bot*, 53: 1351~1365
- Senaratna T, Touchell D, Bunn T, Dixon K (2000). Acetyl salicylic acid (aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants. *Plant Growth Regul*, 30: 157~161
- Shi QH, Zhu ZJ (2008). Effects of exogenous salicylic acid on manganese toxicity, element contents and antioxidative system in cucumber. *Environ Exp Bot*, 63: 317~326
- Wang YS, Wang J, Yang ZM, Wang QY, Lv B, Li SQ, Lu YP, Wang SH, Sun X (2004). Salicylic acid modulates aluminum-induced oxidative stress in roots of *Cassia tora*. *Acta Bot Sin*, 46 (7): 819~828
- Wu FB, Zhang GP, Dominy P (2003). Four barley genotypes respond differently to cadmium: lipid peroxidation and activities of antioxidant capacity. *Environ Exp Bot*, 50: 67~78
- Zawoznik MS, Groppa MD, Tomaro ML, Benavides MP (2007). Endogenous salicylic acid potentiates cadmium-induced oxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Sci*, 173: 190~197
- Zhou ZS, Guo K, Elbaz AA, Yang ZM (2009). Salicylic acid alleviates mercury toxicity by preventing oxidative stress in roots of *Medicago sativa*. *Environ Exp Bot*, 65 (1): 27~34