

葡萄叶片饲喂的¹⁴C-水杨酸对高温胁迫的应激反应

刘悦萍, 黄卫东, 王利军

(中国农业大学园艺学院, 北京 100094)

摘要: 采用具 8 片功能叶的葡萄幼苗, 摘除第 1、2、8 片叶, 在中部第 5 片叶(L 5)上饲喂¹⁴C-SA, 分别对 L 5 对侧上方叶(L 4)和下方叶(L 6)进行 40 ± 0.5℃ 高温处理。结果发现, 高温处理增加了饲喂叶¹⁴C-SA 的向外运转量, 改变了¹⁴C-SA 在各器官的分配比例。高温处理 L 4 或 L 6 叶后, 处理叶片中的¹⁴C-SA 积累量至少为对照的 3 倍以上, 植株其余叶片(L 3 或 L 7)中的¹⁴C-SA 积累量则低于对照; ¹⁴C-SA 向茎段的分配量与高温处理叶的位置相关。另外, 高温改变了¹⁴C-SA 向饲喂叶上侧和下侧的分配比例, 最终均表现为向高温处理部位一侧的运输量增加。直接用仪器测得的¹⁴C 比放射强度至少有 70% 以上是¹⁴C-SA, 表明 SA 在运转中的代谢不多。

关键词: 葡萄; 高温胁迫; ¹⁴C-水杨酸

Response of ¹⁴C-salicylic Acid to Heat Stress After Being Fed to Leaves of Grape Seedlings

LIU Yue-ping, HUANG Wei-dong, WANG Li-jun

(College of Horticulture Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094)

Abstract: All leaves of grape (*Vitis vinifera* × *V. labrusca* L. cv. Jingxiu) seedlings were removed except the 3rd, 4th, 5th, 6th, and 7th ones. The 5th leaf was fed with ¹⁴C-SA, and the 4th or 6th leaf was at a high temperature of 40 ± 0.5℃. There were more ¹⁴C-SA being transported out from the 5th leaf at high temperature than at normal temperature and changed the ratio of ¹⁴C-SA distribution in each organ. The accumulation of ¹⁴C-SA in 4th or 6th leaf treated at high temperature was at least three times as much as that at normal temperature. The distribution of ¹⁴C-SA in other leaves (the 3rd and 7th leaves) decreased; more ¹⁴C-SA accumulated in stems which adjacent to the 4th or 6th leaf treated at high temperature. In addition, more ¹⁴C-SA transported upwards or downwards while one of its leaf treated at high temperature. The ratio of radioactivity of ¹⁴C assayed after SA being extracted to direct assay with apparatus was more than 70%.

Key words: Grape; Heat stress; ¹⁴C-salicylic acid

随着全球环境的恶化, 植物对逆境的反应日益受到人们的关注。研究植物如何感受逆境信号, 传导逆境刺激, 最终获得抗性, 即植物细胞对逆境信息的传递已成为现代植物生物学的研究热点。水杨酸(salicylic acid, SA)是植物界普遍存在的酚类化合物, 它不但参与植物的许多生理过程, 而且是一种重要的信息传递物质^[1]。目前的研究表明, SA 在植物抗病方面具有很重要的作用, 被认为是启动植物防御机制的信号分子^[2]。Dat 等^[3]首次报告了外施

SA 可提高芥子苗的抗热性, 随后在烟草^[4]、番茄^[5]、葡萄^[6]上也证明了 SA 具有提高植物抗热性的功能, 而高温逆境驯化亦使黄瓜^[7]、芥子苗^[8]、葡萄^[6]叶片内游离态 SA 的含量增加。这些研究结果说明 SA 与高温逆境之间具有密切关系。因此, 本试验在葡萄幼苗叶片上饲喂¹⁴C-SA 后, 对其邻近叶进行高温处理, 研究 SA 对高温刺激的反应, 探讨在高温逆境信号的识别及信息传递中, SA 的作用及其作用的机制。

收稿日期: 2002-11-08

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30070531)

作者简介: 刘悦萍(1974-), 女, 内蒙古锡林郭勒人, 博士研究生, 主要从事水杨酸对高温胁迫的响应及其胞内信号传导途径的研究, E-mail: caufei@263.net. 黄卫东为通讯作者, Tel: 010-62343863; E-mail: huangwd@263.net

1 材料与方法

1.1 试材的培养

供试材料为京秀葡萄(*Vitis vinifera* × *V. labrusca* L. cv. Jingxiu),于2001年6月下旬购买葡萄小苗,栽于塑料钵,盆栽用土为园土:草炭土:蛭石=1:1:1,常规管理。

1.2 喷施水杨酸钠($\text{Na}_2\text{-SA}$)并进行高温处理

于2001年7月上旬,选择生长一致的葡萄植株(具有8片功能叶),每株喷施相同量的 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{Na}_2\text{-SA}$ 各150 ml,然后分别在光照培养箱中进行 $40 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 的高温处理2、6、12 h,光照强度为 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,相对湿度为50%~70%,以喷施去离子水作为对照,每种处理3株幼苗。处理后,采用张宪政^[9]的方法测定叶片的电解质渗出率(用相对电解质外渗率表示)。

1.3 $^{14}\text{C-SA}$ 的饲喂及高温处理

2001年7月上旬,选择生长一致的葡萄植株(具有8片功能叶),从上到下留第3、4、5、6、7片叶,去除其它叶,分别命名为L3、L4、L5、L6、L7,以中间叶(L5)作为饲喂叶(图1)。在饲喂 $^{14}\text{C-SA}$ 前一天将L5叶用去离子水冲洗干净,取 $50 \mu\text{l}$ $^{14}\text{C-SA}$ ($^{14}\text{C-SA}$ 购自中国同位素总公司,购回的 $^{14}\text{C-SA}$ 用乙醇和水(2:8, v/v)稀释是最终溶液比放射强度为 $0.05 \mu\text{Ci}\cdot\mu\text{l}^{-1}$)均匀涂抹在L5叶上,试验设计处理:I.全部叶置于室温(27°C)下,作为对照。II.将L4叶置于 $40 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 的高温下,其它叶置于室温下(27°C);III.将L6叶置于 $40 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 的高温下,其它叶置于室温下(27°C)下;每种处理3株幼苗,光照

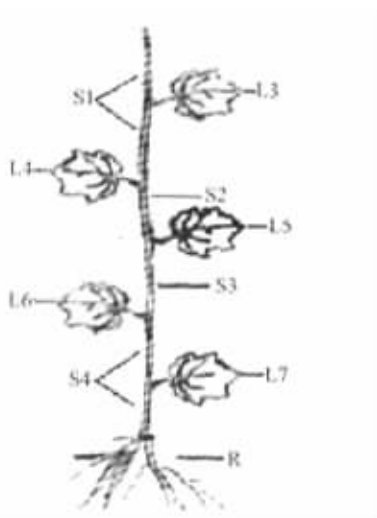


图1 葡萄幼苗示意图

Fig.1 Scheme of grape seedling

强度均为 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,在分别处理2、6、12 h后取样。

1.4 $^{14}\text{C-SA}$ 的测定

按图1所示,将处理完毕后的植株迅速分解为L3、S1、L4、S2、L5、S3、L6、S4、L7和R,然后将对照和高温处理L4叶植株的L3、L4、L6、L7各个叶片剪成均等的两半,分别称鲜重,将其中一半进行混合,用液氮速冻,留待以后提取SA;另一半与植株的其它部分,以及L6叶高温处理植株的各部分在 105°C 下杀青, 80°C 下烘干,磨碎制样,用BH1216低本底 α 、 β 测量装置(北京核仪器厂产品)测定 ^{14}C 活度^[10]。

1.5 SA的提取及分离纯化

参照李兆亮等^[11]的方法提取SA。取每个样品的叶片称重,然后加入4倍体积的研磨提取液。最后将提取的游离态和结合态的SA粗样进行混合。参照Rasmusen等^[12]的方法纯化SA。层析用GF254(10 cm × 20 cm)商品硅胶板,板的厚度为0.5 mm。层析完毕后,刮下含有SA的硅胶,直接用BH1216低本底 α 、 β 测量装置(北京核仪器厂产品)测定 ^{14}C 比放射强度^[10],以没有点样的硅胶作为仪器的本底。

2 结果与分析

2.1 喷施 $\text{Na}_2\text{-SA}$ 对葡萄幼苗抗热性的影响

高温处理后的电解质渗出率直接反映叶片细胞受热程度和细胞膜的热稳定性。从图2可以看出,随着高温处理时间的延长,葡萄叶片的电解质渗出率逐渐加大,但喷施 $\text{Na}_2\text{-SA}$ 的叶片,其相对电解质

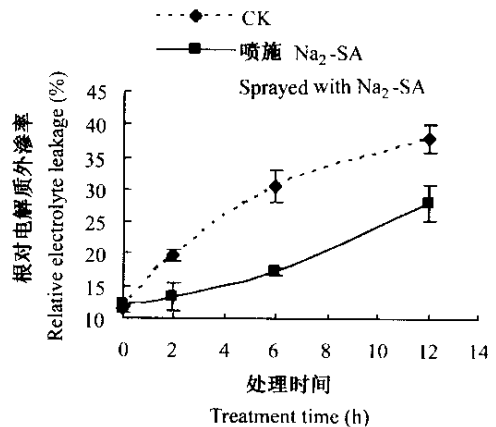


图2 $\text{Na}_2\text{-SA}$ 喷施葡萄幼苗后叶片相对电解质外渗率的变化

Fig.2 Change of relative electrolyte leakage of leaves after grape seedlings were sprayed with $\text{Na}_2\text{-SA}$

质渗出率在处理 2、6、12 h 时, 分别低于对照 6.5%、13.5%、9.9%。可见, 外源喷施 $\text{Na}_2\text{-SA}$ 可以保护葡萄叶片细胞膜的热稳定性, 提高叶片的抗热性, 这与王利军等^[13]的结果相同。

2.2 高温处理饲喂叶的对侧上方叶 L4 或下方叶 L6 对 L5 叶 ^{14}C -SA 向外输出率的影响

高温处理饲喂叶的对侧上方叶 L4 或下方叶 L6 之后, L5 饲喂叶 ^{14}C -SA 向外输出率在快速增加, 处理 2 h 后即明显高于对照, 表明 SA 对高温逆境的应激反应是快速的, 虽然对照 ^{14}C -SA 向外输出率也缓慢上升, 但高温处理的 ^{14}C -SA 向外输出率始终高于对照。处理 12 h 时, 对照 L5 饲喂叶有 8.8% 向外转运, 而处理则分别达到 12.7% 和 15.4%。可见, ^{14}C -SA 有向高温逆境叶快速转移的特点, 而且向上和向下转移无明显差异, 只是高温处理下方叶 L6 的 ^{14}C -SA 向外输出率稍高于上方叶 L4 处理(图 3)。

2.3 L5 叶中 ^{14}C -SA 对高温胁迫的应答反应

从图 4 可以看出, 分别对饲喂叶的上方叶 L4

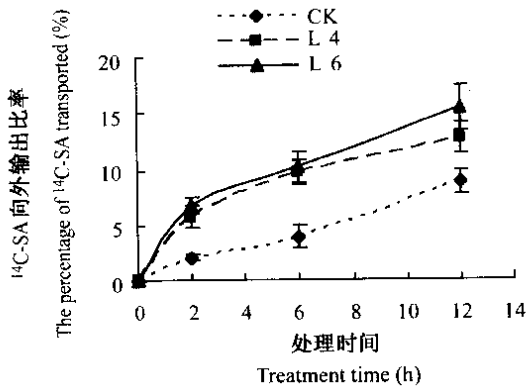


图 3 L4 或 L6 叶高温处理对饲喂叶 L5 中 ^{14}C -SA 向外输出比例的影响

Fig. 3 Effect of heat stress in leaf (L4 or L6) on the percentage of ^{14}C -SA transported out after being fed to leaf L5

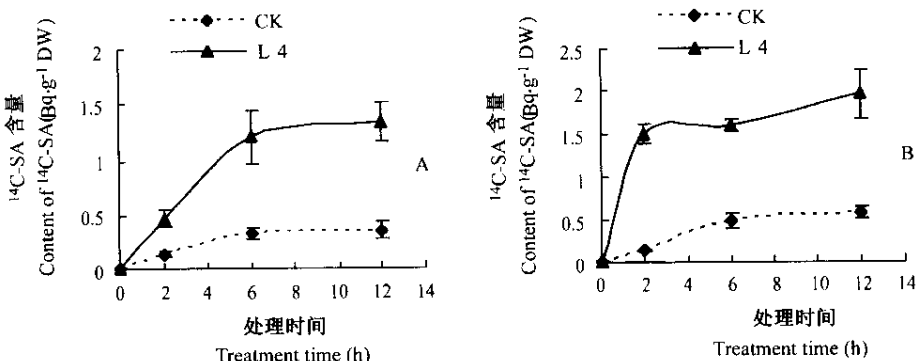


图 4 L5 叶中 ^{14}C -SA 向高温处理叶 L4 或 L6 的运输积累

Fig. 4 The accumulation of ^{14}C -SA in leaf L4 or L6 stressed by high temperature

或下方叶 L6 高温处理之后, L5 叶中的 ^{14}C -SA 迅速运往这 2 个高温处理的叶片, 处理 2、6、12 h 时, 处理上方叶 L4 内的 ^{14}C -SA 含量分别是对照的 3.70、3.81 和 3.87 倍(图 4 A); 处理下方叶 L6 内的 ^{14}C -SA 含量分别是对照的 11.89、3.31 和 3.40 倍(图 4B)。可见, ^{14}C -SA 对高温可以迅速地作出应答反应, 快速地向高温胁迫部位运输积累, 下方叶 L6 高温处理 2 h 时表现尤为突出, 其含量比对照高 1.37 $\text{Bq}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}$ 。在整个处理时间内, 对照 L4、L6 叶片内的 ^{14}C -SA 含量也在持续升高, 但始终低于高温处理叶。

2.4 对侧上方叶 L4 或下方叶 L6 对 L5 ^{14}C -SA 向植株其它部位运输的影响

为研究高温处理饲喂叶的对侧上方叶 L4 或下方叶 L6 之后, L5 叶中的 ^{14}C -SA 向植株其它叶片、茎段和根运输分配的差异, 在高温处理之后, 将植株分割为不同的部分, 然后测定每部分的 ^{14}C 比放射强度, 结果如表 1 所示。

2.4.1 L5 叶中的 ^{14}C -SA 向其它叶片的运输

饲喂叶的对侧上方叶 L4 或下方叶 L6 高温处理之后, 其同侧上方叶 L3 中的 ^{14}C -SA 含量均低于对照。处理 2、6 h 时, 两处理之间无明显差异, 处理 12 h 时, 上方叶 L4 处理的植株, 其 L3 叶内 ^{14}C -SA 含量高于下方叶 L6 处理。

饲喂叶的对侧上方叶 L4 高温处理之后, 其同侧下方叶 L7 中 ^{14}C -SA 含量始终低于对照, 饲喂叶对侧下方叶 L6 高温处理之后, 其同侧 L7 叶中 ^{14}C -SA 含量与对照没有明显差异。另外上方叶 L4 处理的植株, 其 L7 叶内 ^{14}C -SA 含量低于下方叶 L6 处理。

总之, 上方叶 L4 或下方叶 L6 高温处理之后, 饲喂叶 L5 中 ^{14}C -SA 向植株其它叶片的分配量降低。

表 1 L 4 或 L 6 叶中高温处理对 L 5 叶中¹⁴C-SA 向植株其它部位运输的影响¹⁾Table 1 Effect of heat stress in leaf L 4 or L 6 on the distribution of ¹⁴C-SA in other parts of grape seedlings

时间 Time(h)	处理 Treatment	¹⁴ C-SA 含量 Content of ¹⁴ C-SA (Bq·g ⁻¹ DW)						
		L 3	L 7	S1	S2	S3	S4	R
2	I	0.070a	0.103a	0.051a	0.561a	0.896a	0.360a	0.150a
	II	0.010b	0.010b	0.050a	0.610a	0.910a	0.290a	0.060b
	III	0.014b	0.105a	0.042a	0.497a	1.154a	0.300a	0.162a
6	I	0.121a	0.131a	0.195b	2.684b	5.300a	0.420b	0.260a
	II	0.048b	0.062b	1.135a	3.665a	2.196b	0.200b	0.180c
	III	0.039b	0.137a	0.135b	0.840c	6.560a	1.432a	0.234b
12	I	0.150a	0.307a	0.288b	3.650a	5.921ab	0.526a	0.440a
	II	0.097b	0.110b	0.747a	5.174a	4.417b	0.220b	0.285b
	III	0.052c	0.250a	0.134b	1.117b	8.088a	0.559a	0.280b

¹⁾ I ——对照 In normal temperature; II —— L 4 叶高温处理 Heat stress in leaf L 4; III —— L 6 叶高温处理 Heat stress in leaf L 6. 不同字母表示 5% 显著性差异 The different letters show significant difference at $P < 0.05$ level

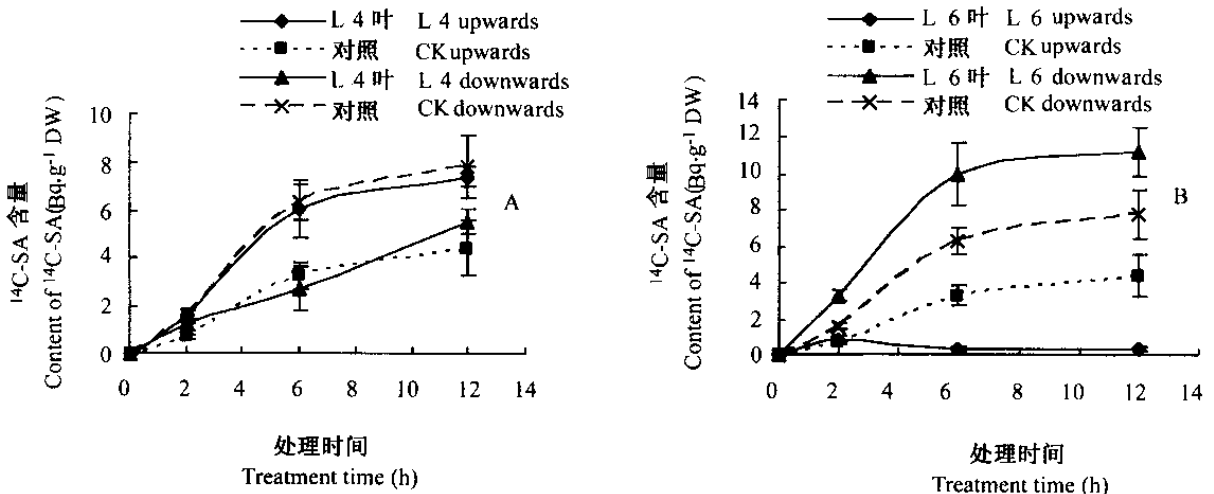
2.4.2 L 5 叶中的¹⁴C-SA 向茎段的运输 高温处理饲喂叶的对侧上方叶 L 4 或下方叶 L 6 2 h 时, 2 个高温处理和对照各茎段中, 分配的¹⁴C-SA 没有明显差异。上方叶 L 4 处理 6、12 h 时, 上方茎段(S1 和 S2)中的¹⁴C-SA 含量高于对照, 而下方茎段(S3 和 S4)中的¹⁴C-SA 含量低于对照。相反, 下方叶 L 6 处理 6、12 h 时, 上方茎段(S1 和 S2)中的¹⁴C-SA 含量低于对照, 而下方茎段(S3 和 S4)中的¹⁴C-SA 含量高于对照。从以上结果可以得出, 饲喂叶中¹⁴C-SA 向茎段的分配量与高温处理叶位置相关。

2.4.3 饲喂叶中的¹⁴C-SA 向根的运输 从表 1 可以看出, 在整个处理时间内, 高温处理饲喂叶的对侧上方叶 L 4 根中的¹⁴C-SA 含量始终低于对照, 而高温处理下方叶 L 6 2 h 时, 根中的¹⁴C-SA 含量与对照没有明显差异, 处理 6、12 h 时则明显的低于对

照。

2.5 高温处理对¹⁴C-SA 向饲喂叶以上和以下部位运输的影响

从图 5 可以看出, 在常温对照下, ¹⁴C-SA 的向下分配量始终高于向上分配量, 这与王利军等的研究结果相同^[13]。高温处理饲喂叶的对侧上方叶 L 4 或下方叶 L 6, ¹⁴C-SA 的向上和向下运输分配都发生了较大的变化。对上方叶 L 4 高温处理 2 h 时, 处理和对照没有明显差异, 但处理 6、12 h 时, ¹⁴C-SA 向上运输的量远远高于对照, 分别是对照的 1.82 和 1.66 倍, 并与常温对照向下运输的量相近, 而向下运输的量却明显低于对照(图 5A); 对下方叶 L 6 高温处理 2、6、12 h 时, ¹⁴C-SA 向下运输的量始终高于对照, 分别是对照的 2.04、1.58 和 1.44 倍; 处理 2 h 后, 向上运输量明显的低于对照(图 5B)。



A : L 4 叶高温处理 A : Heat stress in leaf L 4 ; B : L 6 叶高温处理 B : Heat stress in leaf L 6

图 5 L 4 或 L 6 叶高温处理对 L 5 叶中¹⁴C-SA 向饲喂叶以上或以下部位运输的影响Fig.5 Effect of heat stress in leaf L 4 or L 6 on the transportation of ¹⁴C-SA from fed leaf to upwards or downwards parts

2.6 ¹⁴C-SA 的代谢

为了判断¹⁴C-SA 在运转时的代谢变化,以及试验所测得的¹⁴C 比放射强度中,¹⁴C-SA 所占的比例,将对照和高温处理饲喂叶的上方叶 L 4 植株中的 L 3、L 4、L 6 和 L 7 叶的一半进行了提取 SA 试验,比较其¹⁴C 比放射强度(用 A 表示)和用仪器直接测定¹⁴C 比放射强度(用 B 表示)的差异。从表 2 的结果

可以看出,不同的处理时间,对照和处理的 A 均低于 B。随着处理时间的延长,对照和处理 A/B 的值逐渐下降。处理从 2 h 延长到 12 h 时,对照 A/B 值从 81.07% 降到 70.46%,处理 A/B 值从 80.20% 降到 71.99%,但始终高于 70%。表明¹⁴C-SA 约有 20%~30% 发生了代谢。在整个处理时间内,对照和处理的 A/B 值没有明显差异。

表 2 提取 SA 再测定和仪器直接测定¹⁴C 比放射强度的比较

Table 2 The comparison of radioactivity of ¹⁴C between assay after SA being extracted and direct assay with apparatus

时间 Time(h)	提取 SA 再测定 ¹⁴ C 比放射强度(A) Radioactivity of ¹⁴ C after SA being extracted (Bq·g ⁻¹ DW)			仪器直接测定 ¹⁴ C 比放射强度(B) Radioactivity of ¹⁴ C by direct assay with apparatus (Bq·g ⁻¹ DW)			A/B (%)		
	CK	高温胁迫 Heat stress		CK	高温胁迫 Heat stress		CK	高温胁迫 Heat stress	
	2	8.25 ± 1.34	20.61 ± 3.25		10.18 ± 3.10	25.69 ± 4.19		81.07 ± 2.96	80.20 ± 2.63
6	21.18 ± 2.04	48.39 ± 4.19		27.91 ± 4.20	68.67 ± 5.12		75.91 ± 4.01	70.47 ± 3.42	
12	24.31 ± 3.79	61.03 ± 4.21		34.50 ± 6.38	84.77 ± 5.89		70.46 ± 3.88	71.99 ± 4.75	

3 讨论

目前,有关 SA 信号能否转移的研究,国内外学者做了大量工作,如 Malamy 等^[14]研究报告,烟草品种 Xanthi-n(NN)接种 TMV 后,同株非侵染部位的 SA 增加先于病程相关蛋白的诱导。另外有人研究证明,在 TMV 侵染的烟草韧皮部汁液中存在 SA^[15]。这些试验表明,SA 是可转移的信号分子,可从侵染部位运输到非侵染部位,诱导产生系统获得性抗性。但 Vernooij 等^[16]认为,病原侵染植物并诱导了某种未知信号,这种信号通过维管组织运输到非侵染部位,在 SA 的参与下诱导系统获得性抗性,而 Metraux 等^[17]认为,外源施加的 SA 很难从处理部位运输到非处理部位,但内源合成的 SA 可以通过维管组织向外运输。因此,目前在 SA 的抗病反应研究中,对于 SA 能否从侵染部位运到非侵染部位仍然是争论的焦点。本试验在葡萄幼苗叶片上饲喂¹⁴C-SA,并对其上、下邻近叶进行高温处理的试验结果表明,在常温对照情况下,¹⁴C-SA 有 8.82% 向外运转;而高温处理,¹⁴C-SA 的向外运转分别达到 12.69% 和 15.36%(图 2)。可见,¹⁴C-SA 从饲喂叶向外运转较少,但¹⁴C-SA 能够对高温作出应答反应。在高温胁迫情况下,向外运转量增加,并快速向高温处理部位运输积累,而且不同的处理时间,高温处理叶中的¹⁴C-SA 含量均为对照的 3 倍以上(图 3)。因此认为,SA 可以长距离运输,并对高温刺激作出应答反应。

高温处理,¹⁴C-SA 既向上运输,又向下运输,但以向下运输为主。本试验对¹⁴C-SA 的邻近叶进行高温处理,发现¹⁴C-SA 向饲喂叶上侧和下侧的分配情况发生了变化。对饲喂叶上侧的叶片进行高温处理,¹⁴C-SA 则以向上运输为主,向上的运输量显著高于向下的运输量(图 5A);对饲喂叶下侧的叶片高温处理,则¹⁴C-SA 向下运输量显著增加,明显高于对照,而向上的运输量则显著低于对照(图 5B)。可见,高温可以改变¹⁴C-SA 向饲喂叶上侧和下侧的分配比例,导致¹⁴C-SA 向高温处理部位一侧的运输量增加。另外,高温处理饲喂叶的邻近叶,¹⁴C-SA 向植株其余部位的分配量也发生了变化(表 1),表现为分配到植株其余两叶片(L 3 和 L 7)的¹⁴C-SA 含量降低,茎段中的¹⁴C-SA 含量与高温处理叶的位置同步变化,而植株根部的含量只在处理的后期明显低于对照。结合前人的研究结果^[6-8],即叶片在高温逆境中,向其运输的 SA 量增加,表现出典型的信号分子的特征。笔者认为,SA 是响应高温逆境的信号分子,并可以长距离运输,在植物对高温逆境的应答反应中,SA 具有十分重要的作用。

用同位素标记某一种物质,同位素容易从被标记物上脱落,或被标记物发生代谢变化,为了验证试验测得的¹⁴C 比放射强度是否为¹⁴C-SA,笔者比较了提取 SA 之后再测定和仪器直接测定的¹⁴C 比放射强度的差异。结果发现,不同的处理时间,提取 SA 之后测得的¹⁴C 比放射强度低于仪器直接测定的,前者与后者的比值从处理 2 h 到 12 h,对照降低了 10.61%,处理降低了 8.21%,但在整个处理时间

王利军等^[13]的研究表明,对¹⁴C-SA 饲喂叶进行

内,两者的比值都在 70% 以上(表 2)。也就是说,仪器测得的 ^{14}C 比放射强度,大约有 20% ~ 30% 并不是和 SA 结合的。分析出现这一情况的原因可能有以下 3 个方面,即在提取纯化 SA 的过程中,会丢掉一部分 SA;SA 在植株体内运转时,会转化为其它物质; ^{14}C -SA 转运到植株体内后, ^{14}C 从 SA 上脱落。但总的来说,试验中测定的 ^{14}C 比放射强度约有 70% ~ 80% 均为 ^{14}C -SA,因而在本试验中,SA 在运转中的代谢是不多的。

References

- [1] Raskin I. Role of Salicylic acid in plants. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 99: 799.
- [2] 林忠平, 胡鸢雷. 植物抗逆性与水杨酸介导的信号转导途径的关系. *植物学报*, 1997, 39(2): 185 - 188.
Lin Z P, Hu Y L. Stress resistance of plants induced via the salicylic acid-mediated signal transduction pathway. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39(2): 185 - 188. (in Chinese)
- [3] Dat J F, Lopez-Delgado H, Foyer C H, Scott I M. Parallel changes in H_2O_2 and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings. *Plant Physiology*, 1998, 116: 1351 - 1357.
- [4] Dat J F, Lopez-Delgado H, Foyer C H, Scott I M. Effects of salicylic acid on oxidative stress and thermotolerance in tobacco. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 156: 659 - 665.
- [5] Senaratna T, Touchell D, Bunn E, Dixon K. Acetyl salicylic acid (aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants. *Plant Growth Regulation*, 2000, 30: 157 - 161.
- [6] 王利军, 黄卫东, 战吉成. 水杨酸与植物抗逆性. *植物生理学通讯*, 2002, 38(6): 619 - 624.
Wang L J, Huang W D, Zhan J C. The study of signal transduction of salicylic acid in heat acclimation of grape seedlings. *Plant Physiology Communications*, 2002, 38(6): 619 - 624. (in Chinese)
- [7] 马德华, 庞金安, 李淑菊, 霍振荣. 温度逆境锻炼对高温下黄瓜幼苗生理的影响. *园艺学报*, 1998, 25(4): 350 - 355.
Ma D H, Pang J A, Li S J, Huo Z R. Effect of temperature stress acclimation on some physiological characters in leaves of cucumber seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 1998, 25(4): 350 - 355. (in Chinese)
- [8] Dat J F, Foyer C H, Scott I M. Changes in salicylic acid and antioxidants during induced thermotolerance in mustard seedlings. *Plant Physiology*, 1998, 118: 1455 - 1461.
- [9] 张宪政. 作物生理研究法. 北京: 农业出版社, 1992: 195 - 197.
Zhang X Z. *The Way of Crop Physiological Study*. Beijing: Agricultural Press, 1992: 195 - 197. (in Chinese)
- [10] 彭根元. 同位素技术. 北京: 北京农业大学出版社, 1991: 50 - 52.
Peng G Y. *Technology of Isotope*. Beijing: Peking Agricultural University Press, 1991: 50 - 52. (in Chinese)
- [11] 李兆亮, 原永兵, 李冬梅. 薄层层析和高效液相层析技术结合测定植物叶片水杨酸含量. *植物生理学通讯*, 1997, 33(2): 130 - 132.
Li Z L, Yuan Y B, Li D M. Determination of salicylate in plant leaves by combination with TLC and HPLC. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33(2): 130 - 132. (in Chinese)
- [12] Rasumssaen J B, Hammerschmidt R, Zook M N. Systemic induction of salicylic acid accumulation in cucumber after inoculation with *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*. *Plant Physiology*, 1991, 97: 1342 - 1347.
- [13] 王利军, 黄卫东, 于凤义. 高温胁迫对 ^{14}C -水杨酸在葡萄苗中运转分配的影响. *植物生理学报*, 2001, 27(2): 129 - 134.
Wang L J, Huang W D, Yu F Y. Effect of elevated temperature on transportation and distribution of ^{14}C -salicylic acid in grape seedlings. *Acta Phytophysiological Sinica*, 2001, 27(2): 129 - 134. (in Chinese)
- [14] Malamy J, Carr J P, Klessing D F, Raskin I. Salicylic acid — a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science*, 1990, 250: 1001 - 1004.
- [15] Yalpani N, Silverman P, Wilson T M, Raskin I. Salicylic acid is a systemic signal and an inducer of pathogenesis-related proteins in virus-infected tobacco. *Plant Cell*, 1993, 3: 809 - 818.
- [16] Vernooij B, Friedrich L, Morse A. Salicylic acid is not the translocated signal responsible for inducing systemic resistance but is required in signal transduction. *Plant Cell*, 1994, 6: 959 - 965.
- [17] Metraux J P, Signer H, Ryals J. Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber. *Science*, 1990, 250: 1004 - 1006.

(责任编辑 曲来娥)