

外源水杨酸对锰污染红壤中玉米的生长与抗氧化酶活性的调节作用

彭喜旭, 冯 涛, 严明理, 王海华

(湖南科技大学生命科学学院, 湖南 湘潭 411201)

摘 要:采用盆栽实验方法研究了外源水杨酸(SA)对锰污染红壤中玉米的生长、脂质过氧化程度、活性氧水平以及抗氧化酶活性的影响。结果表明,过量锰明显降低玉米植株干重,显著提高了茎叶和根中锰的含量。SA 促进锰胁迫下玉米的生长,但对植株中锰的含量与分布无影响。过量锰处理下,玉米叶片超氧阴离子(O_2^-)和过氧化氢积累显著增加,脂质过氧化、电解质渗透率和脯氨酸含量显著升高;而 SA 和过量锰复合处理下,这些指标则显著降低。过量锰诱导超氧化物歧化酶(SOD, EC 1.15.1.1)、过氧化物酶(POD, EC 1.11.1.7)活性升高,抑制过氧化氢酶(CAT, EC 1.11.1.6)和抗坏血酸过氧化物酶(APX, 1.11.1.11)活性;SA 处理促进锰胁迫下 SOD 和 POD 活性进一步升高,减小 CAT 和 APX 活性下降的程度。这些结果提示,SA 调节抗氧化酶活性,保护组织细胞免遭氧化损伤,是 SA 缓解过量锰对玉米毒害作用的重要生理原因。

关键词:玉米;过量锰;水杨酸;抗氧化酶;红壤

中图分类号:X503.231 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2009)05-0972-06

Modulation of Growth and Antioxidative Enzyme Activities of *Zea mays* L. in Manganese-contaminated Red Soil by Exogenous Salicylic Acid

PENG Xi-xu, FENG Tao, YAN Ming-li, WANG Hai-hua

(School of Life Sciences, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan 411201, China)

Abstract: Pot experiment was employed to investigate the effects of salicylic acid(SA) on the growth, lipid peroxidation, electrolyte leakage rate, reactive oxygen species(ROS) accumulation and antioxidative enzyme activities of maize plants(*Zea mays* L.) in a red soil contaminated with excess manganese(Mn). The results indicated that excess Mn dramatically reduced the dry weight of maize plants, and significantly increased the Mn content in both shoots and roots. Treatment with SA promoted the growth of maize plants under Mn stress, demonstrating alleviating effects of Mn toxicity in maize plants by SA treatment, but had no obvious effects on the distribution and content of Mn in plants. The accumulation of superoxide anion and H_2O_2 , proline production, lipid peroxidation and electrolyte leakage significantly increased in maize leaves exposed to excess Mn, whereas the values of these parameters were much lower in the plants treated with SA and excess Mn. Treatment with excess Mn enhanced the activities of superoxide dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) and guaiacol peroxidase (POD, EC 1.11.1.7), while inhibited the ones of catalase(CAT, EC 1.11.1.6) and ascorbate peroxidase(APX, EC 1.11.1.11). However, SA application increased further the activities of SOD and POD, and diminished the decrease in the activities of CAT and APX in the plants exposed to excess Mn. It is concluded that SA modulates the activities of antioxidative enzymes to protect maize plants from oxidative damages may be an important physiological reason for SA-induced alleviation of Mn toxicity.

Keywords: *Zea mays* L.; excess manganese; salicylic acid; antioxidative enzyme; red soil

锰是植物生长和发育的必需微量元素,直接参与植物光合作用中电子传递系统的氧化还原过程及 PS II

系统中水的光解;锰还是植物组织中超氧化物歧化酶(SOD)等多种酶或蛋白的重要组成元素^[1]。然而,过量的锰对植物产生毒害效应。过量锰抑制植物生长,降低作物产量;抑制叶绿素蛋白的合成,降低光合和呼吸作用效率;扰乱营养元素的平衡,导致体内 Fe、Mg 和 Ca 的缺失;以及扰乱植物体内抗氧化系统和活性氧(Reactive oxygens, ROS)代谢平衡^[2-4]。

收稿日期:2008-07-18

基金项目:国家 863 计划资助项目(2005AA219040)

作者简介:彭喜旭(1977—),女,湖南湘乡人,硕士,讲师,主要从事植物生理与环境生态学研究。

通讯作者:王海华 E-mail: haihuawxt@163.com

ROS 代谢失衡,由此引起的氧化损伤是植物遭受逆境,包括重金属在内的普遍生理反应。ROS 氧化生物大分子、攻击生物膜,从而扰乱细胞正常的生理代谢。植物在长期的进化中,形成了一套复杂的 ROS 清除系统,使植物免遭氧化损伤,包括抗氧化酶,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等,以及非酶性的抗氧化剂,如抗坏血酸、谷胱甘肽等。抗氧化酶在避免细胞发生氧化损伤的过程中发挥重要作用。在正常的生理条件下,它们协同作用,维持细胞中低水平的 ROS 动态平衡;另一方面,在逆境下,往往有一种或几种抗氧化酶的活性被诱导,而酶活性的提高与植物抗逆性密切相关^[3-5]。已有的证据表明,植物在过量锰作用下,尽管有一种或几种抗氧化酶的活性水平提高,但抗氧化系统的协调被打破,不可避免地导致 ROS 积累、膜脂过氧化水平升高^[4-6],这可能是植物锰毒发生的生理机制之一。

水杨酸(SA)是植物中一类重要的信号分子,在植物对病原的防御反应中起关键作用^[7]。SA 还参与植物对非生物胁迫的应答,外源 SA 处理能诱导冬小麦对低温、拟南芥对盐和渗透胁迫的适应性^[8-9]。另外,SA 能缓解重金属 Cd、Pb 和 Hg 对植物的毒害效应^[3, 10-13]。然而,SA 改善植物对非生物胁迫的适应能力取决于植物种类、发育阶段、SA 施用方式、浓度以及植物中内源 SA 水平^[14]。目前多数实验采用水培法,在 SA 施用方式上采用浸种处理或者直接加入培养液中,要证明 SA 减轻重金属对植物毒害作用是否具有某种普遍性,以及探求在农业生产和土壤污染治理方面的应用,还得进一步扩大植物和重金属种类的调查范围,特别是要采用更接近生产实际的土壤培养法。最近,Shi 和 Zhu 报道,培养液中添加 SA 能缓解过量的锰对黄瓜的毒害^[4]。土培条件下,SA 喷施能否减轻锰污染对单子叶作物的毒害,还未见报道。多数研究表明,SA 通过 H₂O₂ 介导的信号途径调节植物抗氧化系统的活性,进而减轻重金属胁迫所造成的氧化损伤^[4, 13-14],是 SA 缓解重金属毒害的重要生理原因。不同的是,在大麦中 SA 同样能降低了 Cd 诱导的氧化损伤程度,但与抗氧化酶系统无关^[10]。

土壤酸化加速了土壤中有效锰的释放,锰毒已成为作物生长和产量的重要限制性因素^[15]。锰的植物可利用性与土壤 pH 值密切相关,土壤 pH 低,其可利用性强。南方地区普遍分布的红壤存在锰富集的现象。湖南长株潭地区有著名的湘潭锰矿,冶金、电解工业

发达,又是酸雨频发的地区,土壤中锰的污染尤为严重。玉米是锰耐性较强的作物^[15],在南方的旱土中广泛种植。本文用土培法,研究了外源 SA 对红壤中锰污染下玉米生长的调节作用及其与抗氧化酶之间的可能联系,为作物锰毒的治理和阐明 SA 缓解植物金属毒害的机理提供依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料的培养与处理

土壤采自湖南科技大学校园,红壤土,理化性质见表 1。土壤晾干,碾碎,过 2 mm 筛。每个塑料盆盛土 4 kg,按每 kg 土施 N 0.15 g、P₂O₅ 0.10 g、K₂O 0.15 g 作为底肥。土壤共设 3 个锰浓度:0(对照)、250(Mn1)、500 mg·kg⁻¹(Mn2)。按锰污染的水平,每盆添加相应的 MnSO₄,充分混匀,稳定老化 4 周。

表 1 土壤的基本理化性质

Table 1 Selected properties of the soil

土壤名称	pH	有机质/ g·kg ⁻¹	全 N/ g·kg ⁻¹	全 P/ g·kg ⁻¹	全 K/ mg·kg ⁻¹	有效锰/ mg·kg ⁻¹
红壤	4.83	17.6	1.69	0.51	94.8	76.2

玉米(*Zea mays* L., 鲁玉 13)在人工气候室中培养,24~26 °C/18~20 °C,相对湿度 70%±5%,光周期 14 h/10 h,光照强度 100 mol·m⁻²·s⁻¹。种子经 0.1%HgCl₂ 消毒 15 min,用蒸馏水浸泡 12 h 后,播种于蛭石中。出苗后 7 d,移栽至装有对照土壤和人工锰污染土壤的塑料盆中,每盆移栽长势一致的苗 5 株,生长过程中用蒸馏水浇灌,以保持土壤湿度。10 d 后,用 1 mmol·L⁻¹ SA 溶液(pH6.8)加 0.01%(V/V)Tween-20 喷施,直至植株全部润湿;对照用 0.01% Tween-20 喷施;初次喷施后 3 d,再用 SA 强化喷施 1 次。

1.2 植物生长与矿质元素测定

SA 强化处理后 12 d,分根、地上部(茎叶)收获,用去离子水冲洗,于 105 °C 杀青 30 min,70 °C 烘干至恒重,称重。干样粉末用 HNO₃-HClO₄(2:1)消化,用等离子体原子发射光谱仪(ICP-7510,岛津公司)测定锰含量。

1.3 生理指标的测定

SA 强化处理后 3、6、9、12 d,测定第二完全展叶(自上而下)SOD、POD、CAT、APX 活性;第 12 d,测定 MDA 和 H₂O₂ 含量、超氧阴离子(O₂⁻)产生速率、电解质渗透率和游离脯氨酸(Pro)含量。电解质渗透率用电导率法测定^[16],Pro 含量采用 Bates 等的方法^[17]测定,其余的测定参照文献[18]。

1.4 数据统计与分析

结果为 6 次重复实验的平均值。统计分析采用 SPSS(Windows version 11.5)软件。

2 结果与分析

2.1 SA 和锰对玉米生长和锰含量的影响

土壤中添加 250 mg·kg⁻¹(Mn1)锰时,玉米植株未发生可见的锰毒症状;添加 500 mg·kg⁻¹(Mn2)锰时,叶片轻微失绿,有时出现细微的黄褐色斑点。两种浓度的锰处理导致玉米幼苗的生长明显受阻。地上部和根的干物质量随土壤锰污染程度的增大而降低(表 2),如土壤中添加 500 mg·kg⁻¹时,地上部、根的干重分别比对照减少了 41.3%、29.7%。同时,地上部与根的干重比减小,表明过量锰对茎叶的毒害效应大于根。在对照土壤中,SA 喷施对植株的生长无明显影响,但显著增加锰胁迫下玉米的地上部和根部的干物质量($P<0.05$),表明 SA 减轻了过量锰对玉米生长的抑制作用。

元素测定结果表明,植株地上部锰的含量比根高。过量锰明显增加了叶和根中锰的含量($P<0.01$),同时锰浓度越大,植株中锰含量越高。但无论锰处理与否,SA 对锰的含量以及锰在叶和根中的分布无明显影响(表 2)。

2.2 SA 和锰对 MDA、Pro 含量和电解质渗透率的影响

MDA 是脂质过氧化的产物,其含量可指示细胞

遭受氧化胁迫和脂质过氧化的程度。土壤中过量锰导致玉米叶片中 MDA 水平和质膜电解质渗透率显著升高($P<0.01$),且呈明显的剂量-效应关系(表 3),表明叶组织发生明显的氧化损伤。单一的 SA 处理后,叶片 MDA 含量轻微上升,但 SA 显著减低了锰胁迫下叶片 MDA 含量和质膜电解质渗透率($P<0.01$)。如土壤中添加 500 mg·kg⁻¹锰时,MDA 含量为对照的 219.0%,而 SA 处理使 MDA 含量恢复至对照的 143.7%。

Pro 积累是植物对逆境的一种适应性反应。过量锰导致叶片 Pro 水平显著提高,最大增幅出现在 Mn2 处理下,与对照比上升了近 1.5 倍。单一的 SA 处理对 Pro 含量影响不大,但显著降低了锰处理下叶片的 Pro 含量($P<0.01$)。

2.3 SA 和锰对 O₂⁻产生速率、H₂O₂ 含量的影响

图 1 反映了玉米叶片中 O₂⁻产生速率、H₂O₂ 含量在 SA 或/和锰处理下的变化情况。与对照相比,单一的 SA 处理降低了叶片中 O₂⁻产生速率,提高了 H₂O₂ 含量,但都未达到显著水平。过量锰导致叶片中 O₂⁻产生速率和 H₂O₂ 含量显著升高($P<0.05$);而 SA 喷施明显降低了锰胁迫下两者的上升幅度($P<0.05$)。

2.4 SA 和锰对抗氧化酶活性的影响

SA 和锰处理下抗氧化酶的活性变化趋势不同(图 2)。过量锰诱导叶片 SOD 活性,这种效应在处理 6~9 d 内非常明显($P<0.01$),Mn2 诱导的 SOD 上升幅度大于 Mn1。单一的 SA 处理下,SOD 在 3~6 d 期间活性迅速升高,然后缓慢降低,至第 12 d 仍比对照高 20.6%(图 2A)。与单一的锰或 SA 处理比,组合处理下 SOD 活性上升的幅度更大。

同样,SA 和过量锰显著提高 POD 活性($P<0.05$),其中 Mn2>SA>Mn1;在 SA 和过量锰组合处理的植株中,POD 活性升高幅度更大(图 2B)。与 SOD 不同,SA 和过量锰均导致 CAT 活性明显下降($P<0.01$),且两者对 CAT 活性的抑制作用具有部分叠加效应(图 2C)。

过量锰导致 APX 活性明显降低($P<0.05$)(图 2D)。总体而言,在 Mn1 和 Mn2 胁迫下,APX 活性分别比对照下降了 20.2%和 39.2%。SA 诱导叶片 APX 活性,

表 2 SA 和过量锰处理下玉米的生长和锰积累
Table 2 The growth and Mn accumulation of maize treated with SA and excess Mn

指标	对照	SA	Mn1	Mn2	SA+Mn1	SA+Mn2
茎叶重/gDW·株 ⁻¹	4.11a	4.09a	3.06b	2.41c	3.75a	3.07b
根重/g·株 ⁻¹	0.37a	0.38a	0.31b	0.26c	0.35a	0.30b
茎叶 DW/根 DW	11.1a	10.8a	9.9a	9.3b	10.7a	10.2a
茎叶锰/mg·g ⁻¹ DW	0.12A	0.12A	2.73B	3.34C	2.63B	3.27C
根锰/mg·g ⁻¹ DW	0.07A	0.07A	1.05B	1.72C	1.16B	1.69C

注:不同的小写和大写字母分别表示在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 水平有显著差异。下表、图同。

表 3 SA 和锰处理下玉米叶片 MDA、脯氨酸含量和电解质渗透率的变化
Table 3 Changes in the contents of MDA, proline and electrolyte leakage percentage in leaves of maize treated with SA and excess Mn

指标	对照	SA	Mn1	Mn2	SA+Mn1	SA+Mn2
MDA/nmol·g ⁻¹ FW	12.6A	13.2A	20.4B	27.6C	14.9A	18.1B
电解质渗透率/%	9.2A	9.6A	18.5B	29.4C	13.1A	20.3B
Pro/nmol·min ⁻¹ ·g ⁻¹ FW	1.2A	1.3A	2.0B	3.2C	1.4A	2.2B

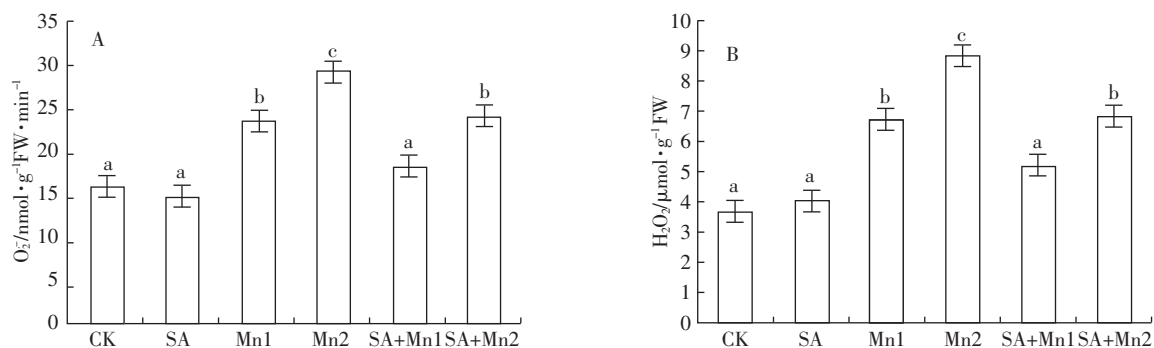
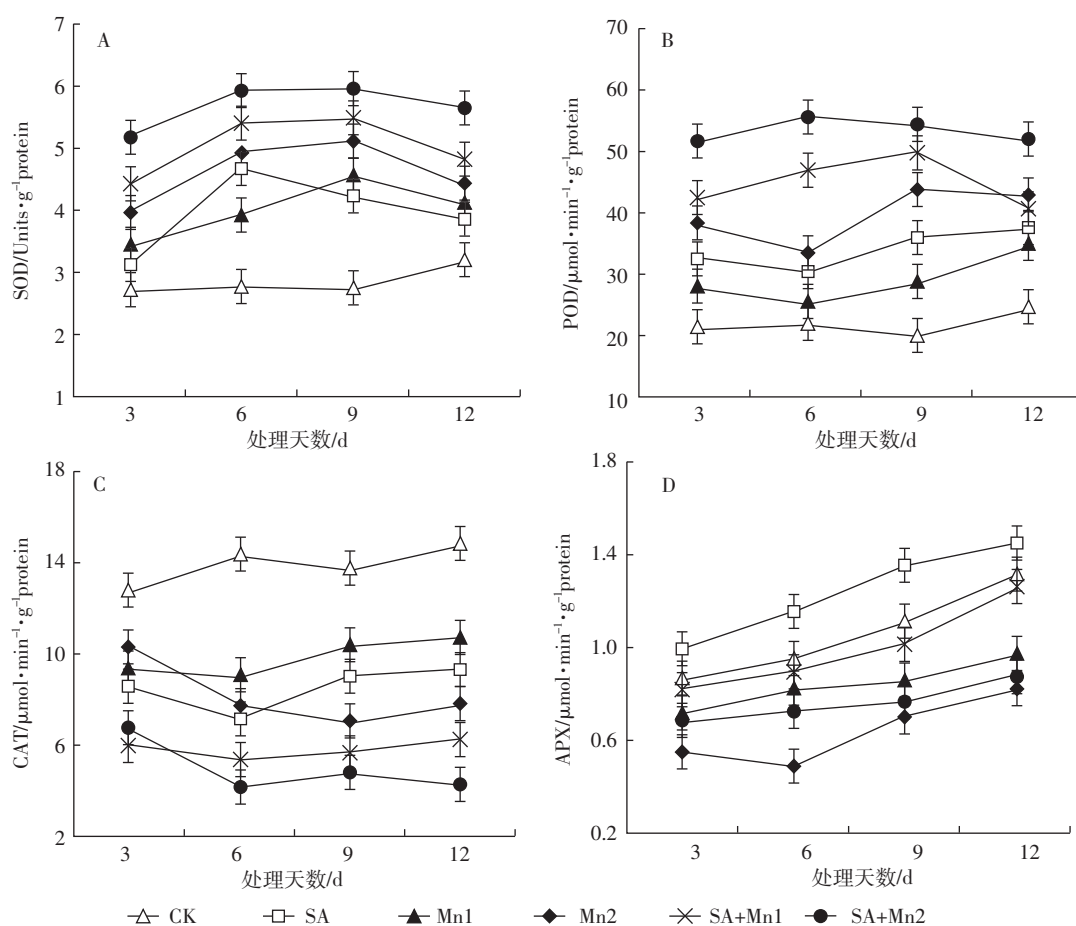
图 1 SA 对锰处理下玉米叶片 O_2^- 产生速率(A)、 H_2O_2 含量(B)的影响Figure 1 Effects of SA on the generation rate of O_2^- (A) and H_2O_2 content (B) in the leaves of maize plants subjected to excess Mn

图 2 SA 对锰处理下玉米叶片 SOD(A)、POD(B)、CAT(C)和 APX(D)活性的影响

Figure 2 Effects of SA on the activities of SOD(A), POD(B), CAT(C) and APX(D) in the leaves of maize plants subjected to excess Mn

减小了锰胁迫下 APX 活性下降的幅度。

3 讨论与结论

土壤酸化引起的锰毒害,是继铝毒以后的影响作物产量和品质的第二大限制性因素^[15]。本文探讨了外

施 SA 对不同锰污染水平的酸性红壤中玉米生长的影响。土壤中添加 $250 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $500 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 锰时,玉米生长明显受阻,这可从植株干物质量的减少反映出来;而且茎叶/根(干重)随锰污染程度的增加而减小,说明尽管根部是直接并且一直接触土壤锰的部

位,但锰对茎叶部分的毒害作用要大于根部。锰与根部重金属吸附位点的结合能力相对较弱,大部分锰能通过木质部快速运输至地上部^[9]。因此,一般情况下,锰胁迫的植物地上部锰含量大于根部。本研究中,不论处理与否,叶部的锰含量始终比根部高,这可能是玉米茎叶部遭受锰毒的效应大于根部的原因。Shi和Zhu^[4]用水培法发现,加入SA能减轻黄瓜遭受的锰毒害。我们进一步证明,在模拟不同锰污染水平的红壤中,喷施SA同样可以缓解锰对单子叶植物——玉米的毒害效应。这种缓解作用显然不是由于植物组织中锰含量的变化引起,因为SA处理前后叶片和根部锰的含量没有明显差异。另外,培养液中添加SA能维持锰胁迫下黄瓜K、Ca、Mg和Zn等离子的平衡^[4,20],而喷施SA后,这些离子在玉米植株中的水平无明显变化(结果未显示),提示SA缓解玉米锰毒害有另外的机制。

Pro积累是植物在逆境下的一种适应性反应。越来越多的证据显示,Pro积累是植物在重金属胁迫下的普遍现象。因此,Pro积累可以作为植物遭受重金属胁迫的一个合适的生理指标^[3]。锰胁迫下,SA处理明显降低Pro水平,反映了SA部分缓解了锰对玉米的毒害。另一方面,锰引起的MDA积累和质膜电解质渗透水平在SA处理的植株中也显著降低,说明SA参与了对锰诱导氧化损伤的保护过程。在外源SA减轻玉米Cd毒害^[11]和水稻Hg、Pb毒害^[12]中也有类似的结果。

当植物遭受逆境时,比如盐、干旱、低温、紫外和重金属,活性氧积累常常直接或间接引起氧化胁迫。 $O_2\cdot$ 和 H_2O_2 是活性氧重要类型,它们在体内通过Harber-Weiss产生更具反应活性的OH,攻击蛋白质、脂类、核酸和叶绿体色素等生物大分子,从而导致膜质过氧化和代谢失调。本研究中,锰诱导玉米叶片 $O_2\cdot$ 产生速率和 H_2O_2 含量升高,而SA处理显著抑制这种上升的趋势,提示SA缓解植株的锰毒害,是由于降低了锰胁迫下玉米中 $O_2\cdot$ 和 H_2O_2 含量,减轻了由此引起的氧化损伤所致。Metwally等^[10]认为,尽管SA处理降低了Cd诱导的脂质过氧化程度,SA减轻大麦Cd毒害的机制并不在于抗氧化保护,而可能是SA诱导了植物络合素(PC)等小分子代谢物的合成,降低了胞质中自由Cd的浓度,或者SA增强了细胞中的修复机制。这些结果提示,SA缓解重金属毒害的机理可能与植物和金属种类有关。

一般情况下,植物的活性氧水平处于动态平衡,

细胞不会出现氧化损伤的情况。这是因为植物中存在诸如SOD、CAT、POD和APX等抗氧化酶以及一些小分子的抗氧化剂。当植物遭受逆境时,活性氧代谢被扰乱,活性氧产生与降解的平衡随即被打破,从而导致活性氧在细胞中的积累。SOD催化 $O_2\cdot$ 产生 H_2O_2 ,是抗氧化反应链条的第一环。在Cu胁迫下的印度芥菜^[21]、Cd胁迫下的玉米^[11]以及锰胁迫下的黄瓜^[4]中,SOD活性均上升,这可能是植物在一定程度上的一种应急响应。过量锰刺激玉米叶片SOD活性,SA处理进一步提高了锰胁迫下SOD活性,有利于 $O_2\cdot$ 转变成 H_2O_2 。CAT、APX是植物中分解 H_2O_2 的重要抗氧化酶,过量锰抑制玉米中这两种酶的活性,因此锰胁迫下玉米中 H_2O_2 积累,一方面是由于其产生加快,另一方面是由于其降解减慢所致。SA抑制玉米叶片CAT活性,这与大多数的报道一致^[4,11];SA刺激APX活性,相似的结果出现在大麦^[10]中,但与黄瓜中的结果^[4]不同,提示SA对APX活性的影响与植物种类、取样部位和时间以及所用浓度有关。本文的实验还表明,SA和锰对玉米叶片CAT的抑制作用具有部分叠加效应,而SA缓和了锰胁迫下APX下降趋势,提示APX在锰胁迫下玉米 H_2O_2 降解过程扮演重要角色。另外,POD是降解 H_2O_2 的另一重要酶类。SA处理致使锰胁迫下POD活性进一步升高,推测其在SA处理和锰胁迫下的 H_2O_2 降解中,也扮演了重要的角色。植物中POD种类多,底物范围广,锰胁迫下它的作用可能更为复杂。Fecht-Christoffers提出,豇豆锰毒症状(老叶上出现棕褐色斑点)的发生,正是由POD氧化 Mn^{2+} 的产物沉积在细胞壁上形成的,而这种POD存在于外质体中,而非细胞内^[5]。在锰胁迫下,SA可能改变植物中POD的分布^[4],或者SA并不刺激外质体POD活性;抑或SA降低外质体中 H_2O_2 含量,从而降低POD催化 Mn^{2+} 形成更高价态锰氧化物的底物浓度,有待进一步证实。

总之,本文通过土培实验,证明外施SA能明显减轻过量锰对玉米的毒害效应;这种缓解效应可能通过SA调节锰胁迫下抗氧化酶活性,降低ROS的积累,从而避免氧化损伤来实现。

参考文献:

- [1] Mukaopadhyay M J, Sharma A. Manganese in cell metabolism of higher plants[J]. *Bot Rev*, 1991, 51:117-149.
- [2] 任立民, 刘 鹏. 锰毒及植物耐性机理研究进展[J]. *生态学报*, 2007, 27(1):357-367.
REN Li-min, LIU Peng. Review of manganese toxicity & the mechanisms of plant tolerance[J]. *Acta Ecol Sin*, 2007, 27(1):357-367.

- [3] Lei Y, Chen K, Tian X, et al. Effect of Mn toxicity on morphological and physiological changes in two *Populus cathayana* populations originating from different habitats[J]. *Trees*, 2007(21):569–580.
- [4] Shi Q, Zhu Z. Effects of exogenous salicylic acid on manganese toxicity, element contents and antioxidative system in cucumber[J]. *Environ Exp Bot*, 2008(In press, Available online).
- [5] Fecht-Christoffers M M, Maier P, Horst W J. Apoplastic peroxidases and ascorbate are involved in manganese toxicity and tolerance of *Vigna unguiculata*[J]. *Physiol Plant*, 2003, 117:237–244.
- [6] Lidon F C, Teixeira M G. Oxygen radical production and control in the chloroplast of Mn-treated rice[J]. *Plant Sci*, 2000, 152:7–15.
- [7] Durner J, Shah, J, Klessig D F. Salicylic acid and disease resistance in plants[J]. *Trends Plant Sci*, 1997(2):266–274.
- [8] Tasgin E, Attici O, Nalbantogly B. Effect of salicylic acid and cold on freezing tolerance in winter wheat leaves[J]. *Plant Growth Regul*, 2003, 41:231–236.
- [9] Borsani O, Valpuesta V, Botella M A. Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in *Arabidopsis* seedlings[J]. *Plant Physiol*, 2001, 126:1024–1030.
- [10] Metwally A, Finkemeier I, Georgi M, et al. Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedlings[J]. *Plant Physiol*, 2003, 132:272–281.
- [11] Krantev A, Yordanova R, Janda T, et al. Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants[J]. *J Plant Physiol*, 2008(In Press, Available online).
- [12] Mishra A, Chudhuri M A. Effect of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration in rice[J]. *Biol Plant*, 1999, 42:409–415.
- [13] Chen J, Zhu C, Li L P, et al. Effects of exogenous salicylic acid on growth and H_2O_2 -metabolizing enzymes in rice seedlings under lead stress[J]. *J Environ Sci*, 2007, 19:44–49.
- [14] Horváth E, Szalai G, Janda T. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling[J]. *J Plant Growth Regul*, 2007, 26:290–300.
- [15] Englestad O P. Fertilizer technology and use(2nd ed). Lime-fertilizer-plant interactions in acid soils [M]. Kamprath E J, Foy C D. Madison, Wisconsin, USA: Soil Science Society America, 1985: 91–95.
- [16] Jiang M, Zhang J. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings[J]. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42:1265–1273.
- [17] Bates L S, Waldren R P, Teare I B. Rapid determination of free proline for water stress studies[J]. *Plant Soil*, 1973, 39:205–207.
- [18] 王海华, 彭喜旭, 严明理, 等. 模拟酸雨和镍复合污染红壤中茼蒿的生长与抗氧化反应[J]. 水土保持学报, 2007, 21(3):99–102.
WANG Hai-hua, PENG Xi-xu, YAN Ming-li, et al. Growth and antioxidant responses of lettuce subjected to combined pollution of simulated acid rain and nickel in red soil[J]. *J Soil Water Conser*, 2007, 21(3):99–102.
- [19] Reichman S M. The responses of plants to metal toxicity: a review focusing on Copper, Manganese and Zinc[M]//Melbourne, Australian: Australian Minerals and Energy Environment Foundation, 2002: 19.
- [20] Drazic G, Mihailovic N. Modification of cadmium toxicity in soybean seedlings by salicylic acid[J]. *Plant Sci*, 2005, 168:511–517.
- [21] Wang S H, Yang Z M, Yang H. Copper-induced stress and antioxidative responses in roots of *Brassica juncea* L.[J]. *Bot Bull Acad Sin*, 2004, 45:203–212.