

DOI:10.11686/cyxb2025071

http://cyxb.magtech.com.cn

杨寒星, 刘宁戈, 汤钰鏊, 等. 水杨酸对高温、干旱及其复合胁迫下玉米抗氧化系统及光合能力的调控效应. 草业学报, 2026, 35(1): 79—92.

YANG Han-xing, LIU Ning-ge, TANG Yu-lou, *et al.* Effects of salicylic acid on antioxidant and photosynthetic capacity of maize under high temperature, drought and their combined stress. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(1): 79—92.

# 水杨酸对高温、干旱及其复合胁迫下玉米 抗氧化系统及光合能力的调控效应

杨寒星<sup>1</sup>, 刘宁戈<sup>1</sup>, 汤钰鏊<sup>1</sup>, 李欢<sup>1</sup>, 朱一鸣<sup>1</sup>, 郭家萌<sup>1,2</sup>, 王浩<sup>1,2</sup>, 邵瑞鑫<sup>1,2</sup>, 王泳超<sup>1,2,3\*</sup>,  
杨青华<sup>1,2\*</sup>

(1. 河南农业大学农学院, 河南 郑州 450046; 2. 河南省作物化学调控工程研究中心, 河南 郑州 450046; 3. 河南省作物生长发育调控重点实验室, 河南 郑州 450046)

**摘要:** 为了明确高温、干旱及其复合胁迫下水杨酸(SA)对玉米幼苗抗氧化系统和光合能力的调控效应, 本研究以‘先玉335’为试验材料, 于玉米三叶一心期, 采用 $2.5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的SA溶液叶片喷施, 通过人工气候箱模拟高温(昼/夜温度 $40\text{ }^{\circ}\text{C}/28\text{ }^{\circ}\text{C}$ )及20%的PEG-6000诱导干旱(中度)建立复合胁迫模型。结果表明: 1) SA可提高不同胁迫下超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性, 减少丙二醛(MDA)和超氧阴离子( $\text{O}_2^{\cdot-}$ )的积累, 与单一胁迫相比, 复合胁迫下SA可提高抗氧化酶间的正相关性, SOD与POD、CAT的正相关系数均为 $0.93^{**}$ , CAT与POD的正相关系数为 $0.99^{**}$ 。2) 不同胁迫下, SA可提高玉米叶片和根系的可溶性糖(SS)及可溶性蛋白(SP)含量, 提高细胞保水能力, 增加植株水分含量。3) SA可提高不同胁迫下玉米叶片可变荧光( $F_v$ )和最大荧光( $F_m$ ), 降低初始荧光( $F_0$ ), 但对 $F_v/F_m$ 无显著影响。SA可提高不同胁迫下玉米叶片净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )和胞间二氧化碳浓度( $C_i$ ), 胁迫后第5天, 复合胁迫的 $P_n$ 、 $T_r$ 和 $G_s$ 分别升高28.84%、28.43%和34.21%。4) SA可缓解不同胁迫对玉米幼苗生长的抑制作用, 增加干物质积累, 提高根冠比。本研究证实SA更好地促进复合胁迫下抗氧化酶间的协同作用, 从而更高效地清除有害物质, 缓解胁迫对光合作用的抑制, 进而促进全株干物质的积累, 提高玉米幼苗的根冠比。

**关键词:** 玉米; 高温; 干旱; 水杨酸; 抗氧化系统; 光合作用

## Effects of salicylic acid on antioxidant and photosynthetic capacity of maize under high temperature, drought and their combined stress

YANG Han-xing<sup>1</sup>, LIU Ning-ge<sup>1</sup>, TANG Yu-lou<sup>1</sup>, LI Huan<sup>1</sup>, ZHU Yi-ming<sup>1</sup>, GUO Jia-meng<sup>1,2</sup>, WANG Hao<sup>1,2</sup>, SHAO Rui-xin<sup>1,2</sup>, WANG Yong-chao<sup>1,2,3\*</sup>, YANG Qing-hua<sup>1,2\*</sup>

1. College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China; 2. Henan Engineering Research Center of Crop Chemical Control, Zhengzhou 450046, China; 3. Henan Key Laboratory of Regulating and Controlling Crop Growth and Development Ministry, Zhengzhou 450046, China

**Abstract:** The aim of this work was to investigate the regulatory impact of salicylic acid (SA) on the antioxidant system and photosynthetic capacity of maize (*Zea mays*) seedlings under high temperature, drought, and the combination of these stresses. Seedlings of the maize cultivar ‘Xianyu 335’ at the third-leaf stage were treated with a

收稿日期: 2025-03-05; 改回日期: 2025-04-29

基金项目: 河南省重大科技专项(241100110300), 河南省科技攻关项目(252102110179)和河南省博士后科研资助项目(202102058)资助。

作者简介: 杨寒星(2000—), 女, 河南南阳人, 在读硕士。E-mail: 1756687671@163.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: yangqh2000@163.com; wangyongchao723@163.com

2.5 mmol·L<sup>-1</sup> SA solution applied as a foliar spray. High temperature and drought stress conditions were imposed using an artificial climate chamber and polyethyleneglycol-6000, respectively. The results indicate that: 1) SA augmented the activities of antioxidant enzymes, including superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT), under heat stress and drought stress, and reduced the accumulation of malondialdehyde (MDA) and superoxide anions (O<sub>2</sub><sup>-</sup>). Under combined heat and drought stress, the positive correlations among antioxidant enzymes were enhanced in the SA treatment. Specifically, the correlation coefficients between SOD and POD activity, SOD and CAT activity, and CAT and POD activity were 0.93, 0.93, and 0.99, respectively. 2) SA treatment elevated the levels of soluble sugars and soluble proteins in maize leaves and roots, improved cellular water retention, and increased the overall water content in maize seedlings. 3) SA treatment improved the variable fluorescence ( $F_v$ ) and maximum fluorescence ( $F_m$ ) while reducing initial fluorescence ( $F_0$ ) in maize leaves under stress, but did not significantly affect  $F_v/F_m$ . Additionally, the SA treatment increased the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), and intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ). On the 5th day after the stress treatment, the values of  $P_n$ ,  $T_r$ , and  $G_s$  were 28.84%, 28.43%, and 34.21% higher, respectively, in the SA treatment than in the control. 4) SA mitigated the inhibitory effects of stress on maize seedling growth, enhancing dry matter accumulation and the root-shoot ratio. The results of this study show that SA enhances the cooperation among antioxidant enzymes under compound stress conditions. Treatment with SA improves the removal of harmful substances, mitigates the stress-induced inhibition of photosynthesis, increases overall dry matter accumulation in plants, and improves the root-shoot ratio in maize seedlings.

**Key words:** maize; high temperature; drought; salicylic acid; antioxidant system; photosynthesis

玉米(*Zea mays*)是我国重要的粮食和饲料作物。2023年我国玉米总产量达到28884.2万t,单产6532.1 kg·hm<sup>-2</sup>,在保障国家粮食安全、农民稳步增收以及国民经济发展中具有重要的战略地位<sup>[1]</sup>。近年来,随着全球气候变暖,高温、干旱等极端天气频发,严重威胁粮食安全<sup>[2]</sup>。与其他粮食作物如水稻(*Oryza sativa*)、小麦(*Triticum aestivum*)等相比,玉米更容易受到气候变化的负面影响<sup>[3]</sup>。作物对高温或干旱的响应机制不同,所以对高温干旱复合胁迫的响应并不能由单一胁迫进行推测<sup>[4]</sup>,已有研究显示,高温干旱复合胁迫对作物生长发育和产量形成的影响大于高温或干旱单一胁迫<sup>[5]</sup>。关于夏玉米对高温和干旱单一胁迫影响机制的研究已较为系统,但多集中于开花期,并且多限于地上部分的研究。近年来极端天气频发,导致高温和干旱伴随产生,且发生时间前移,夏玉米苗期生长也常受到高温干旱复合胁迫的抑制。植株地上和地下部分对于高温和干旱的反应不同,高温胁迫先是影响地上部分,而干旱胁迫最先影响根系<sup>[6]</sup>。因此,结合不同胁迫的致灾特点,研究高温干旱复合胁迫对玉米幼苗生长的影响,可为生产中培育壮苗提供理论依据。

植物进化出了一系列保护机制来应对不良的环境因子,维持体内稳态,从而缓解胁迫带来的损伤<sup>[7]</sup>。研究表明,当植物遭受胁迫时,体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)会显著增加,并产生毒害作用。在植物抵抗非生物胁迫的机制中,抗氧化酶是清除ROS的关键部分,其主要包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)等。植物通过增强抗氧化酶活性来抵御非生物胁迫引起的氧化应激,减少逆境环境对光系统II(photosynthetic system II, PS II)反应中心的损伤,从而改善植株电子传递和光化学效率,避免过量的激发能导致的ROS产生,进而减弱对光合系统的损伤<sup>[8]</sup>。

水杨酸(salicylic acid, SA)是一种常见的酚类化合物,它作为一种信号分子不仅参与调节植物的生长发育等过程,还能增强对植物光合系统的保护作用、提高植物对环境胁迫的适应性<sup>[9]</sup>。目前,关于SA调控高温或干旱胁迫下玉米生长的研究已有报道<sup>[10]</sup>,而对高温干旱复合胁迫调控的研究较少。此外,对高温胁迫下SA调控作用的研究多集中于玉米散粉吐丝时期<sup>[11]</sup>,虽然干旱胁迫下SA对玉米全生育期调控的研究已有报道,但多集中于地上部分,而鲜有对根系的研究。因此,随着高温干旱复合胁迫发生次数的增加及发生时期的前移,研究高温干旱复

合胁迫下,外源 SA 对玉米幼苗抗氧化系统和光合作用能力的影响,可为农业水资源相对匮乏地区培育壮苗及玉米的稳产、丰产提供简单、高效的手段,也为 SA 在玉米抗逆生产中的应用提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验设计

试验于 2024 年在河南农业大学农学院人工气候箱(生元 ART-20/5,郑州)中进行,以玉米品种‘先玉 335’为试验材料,挑选籽粒饱满的玉米种子,用 0.1% 的次氯酸钠消毒 10 min,蒸馏水冲洗干净后浸种 12 h,28 °C 下在垫有两层滤纸的直径为 20 cm 的培养皿中发芽 3 d。选择生长一致的玉米幼苗,转入幼苗培养盒中,将培养盒置于人工气候箱中(昼/夜温度 28 °C/25 °C,昼/夜光周期 16 h/8 h,光照强度 12000 lx,相对湿度 65%)培养。待玉米生长至三叶一心期,选取长势基本一致的幼苗进行胁迫处理,每个处理设置 3 次生物学重复。

前期在高温干旱复合胁迫下,采用不同浓度 SA 水溶液(0.5~5.0 mmol·L<sup>-1</sup>)全株喷施三叶期玉米幼苗,通过形态、干重及叶片 SPAD(soil and plant analyzer development)值等指标确定 2.5 mmol·L<sup>-1</sup> 的 SA 水溶液调控效果最佳,并用于后续试验。玉米幼苗全株喷施 2.5 mmol·L<sup>-1</sup> 的 SA 水溶液,对照喷施清水,每株 10 mL。24 h 后将部分玉米幼苗进行高温、干旱及其复合胁迫处理,高温处理采用人工培养箱增温方式,干旱处理采用 20% PEG-6000 模拟干旱。设置 8 个处理(表 1),处理期间每 2 d 更换 1/2 霍格兰(Hoagland)营养液。

表 1 不同处理信息及编号

Table 1 Information and numbers of different treatments

处理 Treatment	营养液 Nutrient solution	温度(昼/夜) Temperature (Day/night)	干旱处理 Drought treatment	SA 溶液浓度 SA solution concen- tration (mmol·L <sup>-1</sup> )
对照 Control (CK)	1/2 Hoagland	28 °C/25 °C	无 Nothing	0.0
SA 处理 SA treatment (CKS)	1/2 Hoagland	28 °C/25 °C	无 Nothing	2.5
高温 High temperature (T)	1/2 Hoagland	40 °C/28 °C	无 Nothing	0.0
高温+SA 处理 High temperature+SA treatment (TS)	1/2 Hoagland	40 °C/28 °C	无 Nothing	2.5
干旱 Drought (D)	1/2 Hoagland	28 °C/25 °C	20% PEG-6000	0.0
干旱+SA 处理 Drought+SA treatment (DS)	1/2 Hoagland	28 °C/25 °C	20% PEG-6000	2.5
高温干旱 High temperature and drought (TD)	1/2 Hoagland	40 °C/28 °C	20% PEG-6000	0.0
高温干旱+SA 处理 High temperature and drought+SA treatment (TDS)	1/2 Hoagland	40 °C/28 °C	20% PEG-6000	2.5

### 1.2 测定指标及方法

**1.2.1 形态指标** 胁迫后的第 5 天,选取 3 株长势一致玉米幼苗,株高采用尺量法测量,叶面积采用长宽系数法测量(全展叶:长×宽×0.75;未全展叶:长×宽×0.5)。根系生长指标(根长、根表面积、根体积和根平均直径)采用根系扫描仪(Epson Expression 12000xl,美国)进行根系扫描测定。之后将植株的地上部和地下部用剪刀分开置于信封中,烘箱 105 °C 杀青 30 min,之后 80 °C 烘干至恒重,冷却后测定干重。根冠比=单株根系干重/单株地上部分干重。

**1.2.2 抗氧化酶活性** 胁迫处理后第 3 和 5 天,取各处理叶片倒 3 叶及根尖向上 5 cm 范围的根系,液氮速冻后放置于-80 °C 超低温冰箱中保存,测定抗氧化酶活性。其中 SOD 活性采用氮蓝四唑法(nitro-blue tetrazolium, NBT)测定;POD 活性采用愈创木酚法测定;CAT 活性采用过氧化氢法测定<sup>[12]</sup>。

**1.2.3 氧化损伤** 取样方法同上。丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量用硫代巴比妥酸法(thiobarbituric acid, TBA)测定<sup>[13]</sup>;超氧阴离子(O<sub>2</sub><sup>·-</sup>)含量采用羟胺氧化法测定<sup>[14]</sup>。

**1.2.4 渗透调节物质** 取样方法同上。可溶性糖(soluble sugar, SS)含量参照薄晓培等<sup>[15]</sup>的测定方法;可溶性

蛋白(soluble protein, SP)含量采用G-250方法测定<sup>[16]</sup>。

**1.2.5 植株含水量** 取样方法同上。测定新鲜植物组织重量(fresh weight, FW),之后烘箱中105℃杀青30 min,之后80℃烘干至恒重,冷却后测定干重(dry weight, DW)。含水量(%)=[(FW-DW)/FW]×100。

**1.2.6 叶片光合速率** 选取玉米幼苗倒3叶叶片,采用LI-6400光合测定仪(LI-COR,美国)测定净光合速率(net photosynthetic rate,  $P_n$ )、蒸腾速率(transpiration rate,  $T_r$ )、气孔导度(stomatal conductance,  $G_s$ )和胞间二氧化碳浓度(intercellular CO<sub>2</sub> concentration,  $C_i$ )。

**1.2.7 叶绿素荧光参数** 采用Dual-PAM-100叶绿素荧光仪(WALZ,德国),每处理选5个玉米植株对可变荧光(variable fluorescence,  $F_v$ )、初始荧光(initial fluorescence,  $F_0$ )和最大荧光(maximum fluorescence,  $F_m$ )进行测定。

### 1.3 统计分析

采用Excel 2010进行数据处理和作图,利用SPSS 26软件进行数据分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 水杨酸对玉米生长及干物质积累的影响

在高温、干旱及复合胁迫下,株高、叶面积、茎叶干质量(shoot dry weight, DWS)和根系干质量(root dry weight, DWR)明显下降。株高、叶面积和DWS的3个指标中,不同胁迫影响程度由大到小排序为TD>D>T,而在DWR中排序为TD>T>D。不同胁迫处理均会降低根冠比,与CK相比,T、D和TD处理的根冠比分别下降51.28%、29.49%和46.15%,差异显著( $P<0.05$ )。外源施用SA可缓解不同胁迫对玉米幼苗生长的抑制作用,与T、D和TD处理相比,TS、DS和TDS处理的株高、叶面积、DWS和DWR增幅分别为7.20%~20.54%、10.03%~13.50%、24.56%~24.62%和37.50%~54.54%,其中除了DWS指标外,D与DS处理的其他指标差异显著,T与TS处理的DWR差异显著,TD与TDS处理的DWS和DWR差异显著( $P<0.05$ )。外源施用SA可提高不同胁迫下玉米幼苗根冠比,增幅为11.90%~20.00%,其中D处理下施用SA根冠比增幅最大(表2)。

表2 水杨酸对玉米茎叶生长及全株干重的影响

Table 2 Effects of salicylic acid on growth of the stem and leaf and dry weight of whole plant of maize

处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	叶面积 Leaf area (cm <sup>2</sup> ·plant <sup>-1</sup> )	茎叶干质量 Shoot dry weight (g·plant <sup>-1</sup> )	根系干质量 Root dry weight (g·plant <sup>-1</sup> )	根冠比 Root-shoot ratio
CK	23.90±0.81a	36.79±0.47a	0.095±0.003a	0.074±0.004a	0.780±0.023a
CKS	24.97±1.43a	37.01±0.33a	0.100±0.009a	0.078±0.004a	0.780±0.036a
T	17.23±0.23bc	28.54±1.55bc	0.065±0.002bcd	0.025±0.004de	0.380±0.050d
TS	18.47±0.78b	31.41±0.40b	0.081±0.001b	0.035±0.002c	0.430±0.031cd
D	15.87±0.32c	27.17±1.69c	0.061±0.003cd	0.033±0.003cd	0.550±0.039bc
DS	19.13±0.77b	30.32±0.78b	0.077±0.006bc	0.051±0.003b	0.660±0.075ab
TD	11.60±0.40d	18.66±0.75d	0.057±0.002d	0.024±0.003e	0.420±0.055d
TDS	13.10±0.40d	21.18±0.68d	0.071±0.003bc	0.033±0.001cd	0.470±0.003cd

数据为平均值±标准误差。同列不同小写字母表示不同处理间在 $P<0.05$ 水平差异显著。下同。The data are showed as mean value±standard error. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference among different treatments ( $P<0.05$ ). The same below.

非胁迫环境下,外源施用SA对玉米根长、根表面积和根体积影响不显著,但会显著降低根平均直径( $P<0.05$ )。与CK相比,T处理显著降低根长、根表面积和根体积;D处理增加根长,但不显著;显著降低根表面积、根体积和根系平均直径;TD处理显著降低根体积和根系平均直径,但对根长和根表面积无显著性影响( $P>0.05$ )。外源施用SA可缓解胁迫环境对根系生长的抑制作用,与T、D和TD处理相比,TS、DS和TDS处理的根长、根表面积、根体积和根平均直径增加幅度分别为17.90%~50.35%、17.60%~40.00%、13.58%~48.12%和-6.30%~23.59%(表3)。

## 2.2 水杨酸对玉米含水量的影响

非胁迫下,外源施用SA对玉米叶片及根系含水量影响不显著(CK vs CKS)。不同胁迫均能导致叶片和根系含水量下降,与CK相比,胁迫第5天叶片和根系的T、D、TD处理的含水量分别下降12.14%、12.46%、14.77%和5.14%、9.98%、13.29%,根系受胁迫时含水量下降幅度小于叶片。外源施用SA可提高胁迫处理下玉米幼苗含水量,胁迫第5天,与T、D和TD处理相比,叶片与根系的TS、DS和TDS处理含水量分别提升5.57%、2.53%、3.51%和2.58%、2.41%、3.20%,各胁迫与其施用SA的处理对比差异显著( $P < 0.05$ ,图1)。

表3 水杨酸对玉米根系生长的影响

Table 3 Effects of salicylic acid on growth of maize roots

处理 Treatment	根长 Root length (cm)	根表面积 Root surface area ( $\text{cm}^2 \cdot \text{plant}^{-1}$ )	根体积 Root volume ( $\text{cm}^3 \cdot \text{plant}^{-1}$ )	根平均直径 Root mean diameter (mm)
CK	216±20.3bc	42.2±0.505ab	0.546±0.0291a	0.585±0.0118a
CKS	218±20.0abc	45.8±3.707a	0.593±0.0463a	0.509±0.0184bc
T	141±8.0d	26.0±1.042d	0.382±0.0157c	0.587±0.0176a
TS	212±22.9c	36.4±2.641bc	0.497±0.0508ab	0.550±0.0146ab
D	229±13.6abc	29.5±1.654cd	0.399±0.0321bc	0.479±0.0090cd
DS	270±25.5a	39.4±0.647ab	0.591±0.0182a	0.592±0.0340a
TD	206±6.9c	35.8±1.439bc	0.383±0.0227c	0.429±0.0044d
TDS	266±13.9ab	42.1±3.474ab	0.435±0.0446bc	0.466±0.0177cd

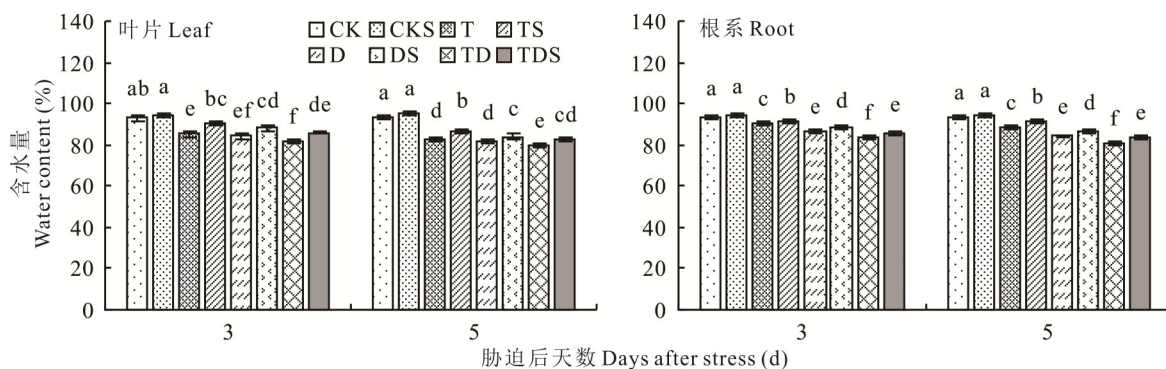


图1 水杨酸对不同胁迫下玉米含水量的影响

Fig. 1 Effects of salicylic acid on water content of maize under different stresses

不同小写字母表示同一胁迫时间不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )。下同。Different lowercase letters indicate significant difference among different treatments for the same stress time ( $P < 0.05$ ). The same below.

## 2.3 水杨酸对玉米氧化损伤指标的影响

随着胁迫天数的增加,玉米幼苗叶片和根系MDA含量呈上升趋势。与CK相比,T、D和TD处理第3和5天叶片和根系的MDA含量显著升高( $P < 0.05$ ),升高幅度排序为TD>D>T。施用SA后,与CK、T、D和TD处理相比,CKS、TS、DS和TDS处理在第3和5天的叶片MDA降低幅度分别为23.45%~30.77%和7.27%~34.37%,除CK与CKS处理间差异不显著,其他处理间差异均显著(图2)。而根系第3和5天的MDA含量降低幅度分别为16.47%~32.48%和25.56%~33.97%,除CK与CKS处理间差异不显著,其他处理间差异显著(图2)。随着胁迫天数的增加,叶片和根系的 $\text{O}_2^-$ 含量呈上升趋势。非胁迫环境下,施用SA对叶片和根系的 $\text{O}_2^-$ 含量影响不显著(CK vs CKS);但胁迫环境下,叶片和根系内的 $\text{O}_2^-$ 含量显著升高,各胁迫处理升高幅度排序为TD>D>T。外源施用SA后,各胁迫处理的 $\text{O}_2^-$ 含量显著降低,胁迫第3和5天,与TD处理相比,TDS的叶片 $\text{O}_2^-$ 含量分别降低29.19%和24.61%,根系下降29.13%和28.64%(图2)。

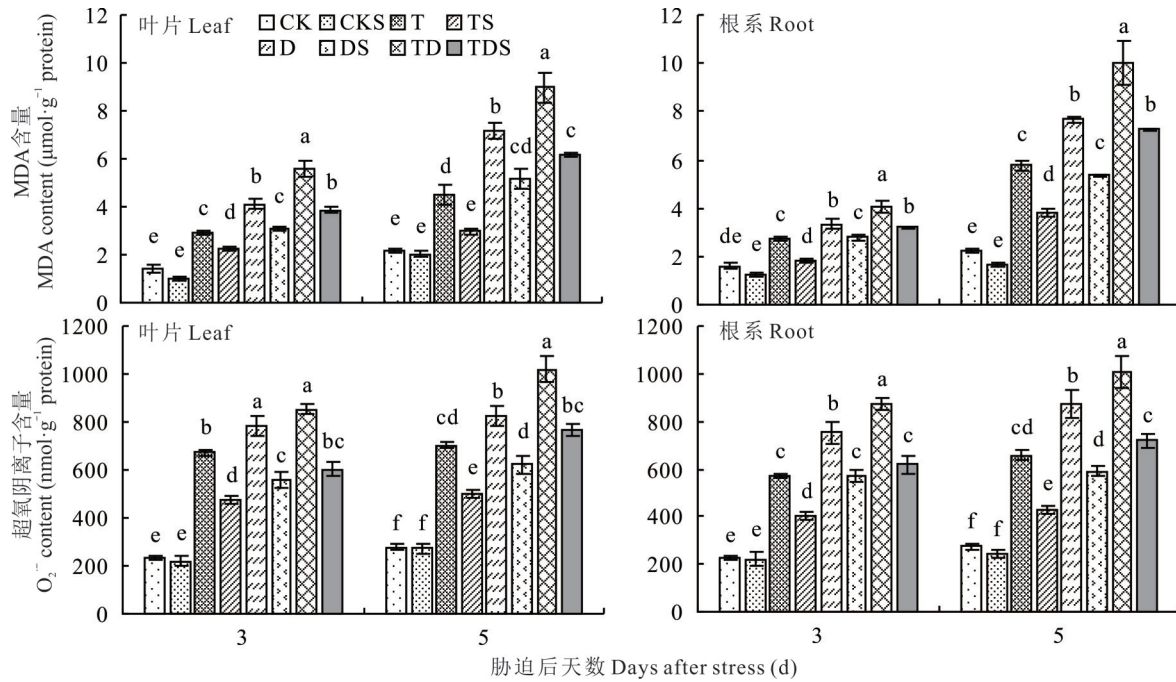


图2 水杨酸对不同胁迫下玉米氧化损伤指标的影响

Fig. 2 Effects of salicylic acid on oxidative damage of maize under different stresses

#### 2.4 水杨酸对玉米抗氧化酶活性的影响

随着胁迫天数的增加,叶片和根系的SOD活性均呈下降趋势。非生物胁迫会提高叶片和根系的SOD活性,但胁迫第5天的叶片和根系TD处理活性与CK相比显著下降( $P < 0.05$ ),分别下降了32.46%和47.29%。外源施用SA可显著提升不同胁迫下叶片和根系的SOD活性,与T、D和TD处理相比,胁迫第5天的叶片和根系的TS、DS、TDS的SOD活性分别提升14.93%、27.08%、66.23%和22.22%、21.05%、86.76%,根系各组间差异显著,叶片仅T和TS处理间差异不显著( $P > 0.05$ ,图3)。

随着胁迫天数的增加,叶片和根系的POD活性均呈下降趋势,其中叶片下降幅度高于根系。与CK相比,叶片与根系CKS处理的POD活性升高,但仅根系的酶活性间差异显著( $P < 0.05$ )。胁迫后第3天,T、D和TD处理的叶片与根系的POD活性均高于CK,但在胁迫后第5天,TD处理的POD活性低于CK。施用SA可不同程度提高非生物胁迫下玉米幼苗的POD活性,叶片POD活性提高20.17%~71.22%,根系提高25.54%~32.22%(图3)。

叶片与根系胁迫第5天的CAT活性与第3天相比明显下降,与CK相比,CKS处理的CAT活性升高,且仅在胁迫第3天差异显著( $P < 0.05$ )。不同的非生物胁迫处理可不同程度提高CAT的活性,处理第3天叶片与根系的CAT活性排序为TD>D>T,在第5天时为D>T>TD,这表明随着胁迫时间的增加复合胁迫对玉米幼苗抗氧化酶活性的抑制作用更明显。外源施用SA后,CAT活性得到不同程度的提高,如叶片在胁迫第5天,与T、D和TD处理相比,TS、DS和TDS处理CAT活性分别提高15.83%、12.84%和34.09%,且差异显著( $P < 0.05$ ,图3)。

#### 2.5 水杨酸对玉米渗透调节物质的影响

CK与CKS相比,除第5天根系的SS含量差异显著( $P < 0.05$ )外,其余差异不显著( $P > 0.05$ )。高温、干旱及其复合胁迫可不同程度提高叶片和根系SS含量,提升幅度为48.68%~379.47%,且差异显著( $P < 0.05$ ),但胁迫后第5天的TD处理SS含量与胁迫后第3天趋势不一致,表现出低于D处理。外源施用SA可不同程度提高叶片与根系的SS含量,但仅有胁迫第5天的TD与TDS处理间差异显著( $P < 0.05$ ),分别提高28.03%和28.87%

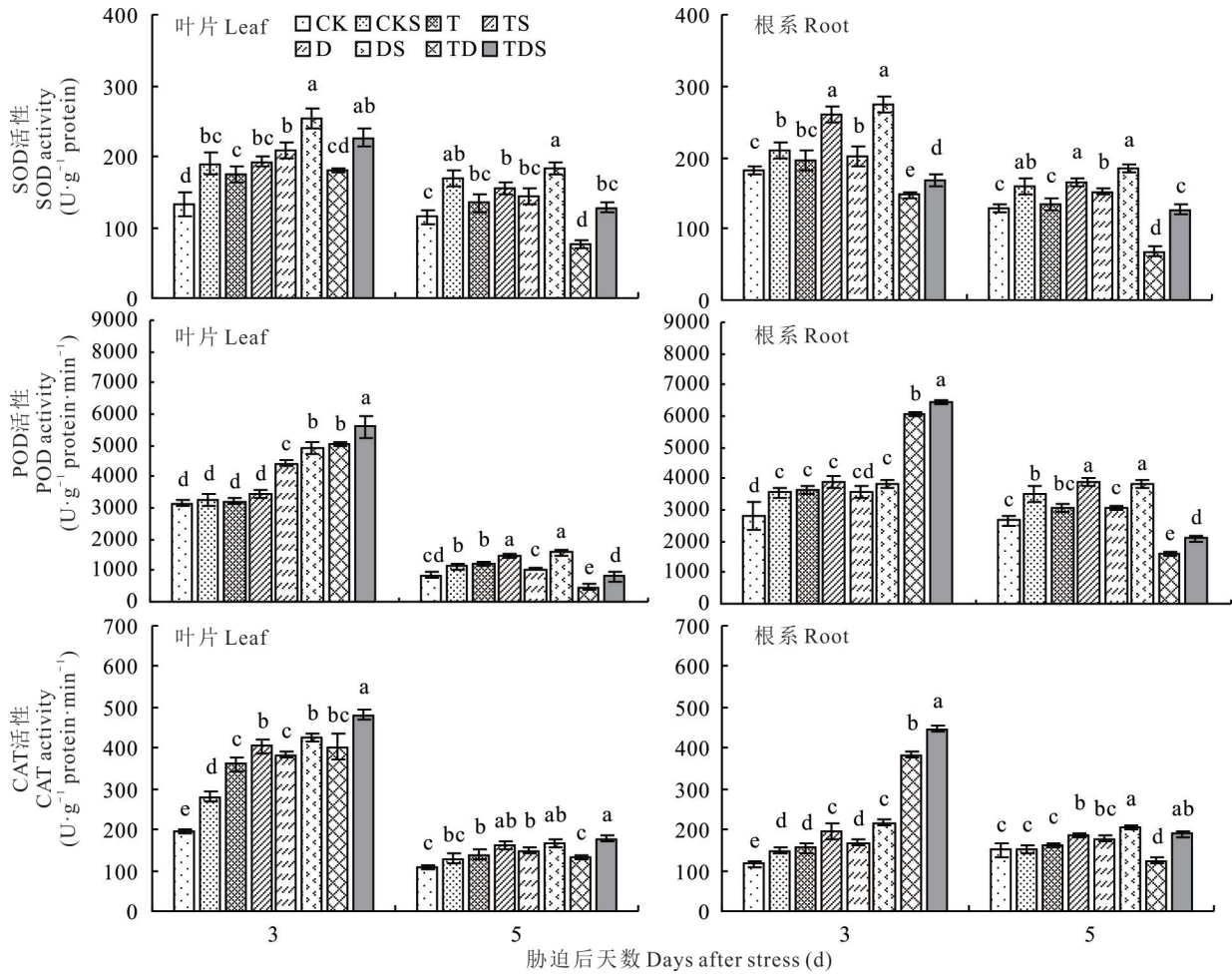


图 3 水杨酸对不同胁迫下玉米抗氧化酶活性的影响

Fig. 3 Effects of salicylic acid on antioxidant enzyme activity of maize under different stresses

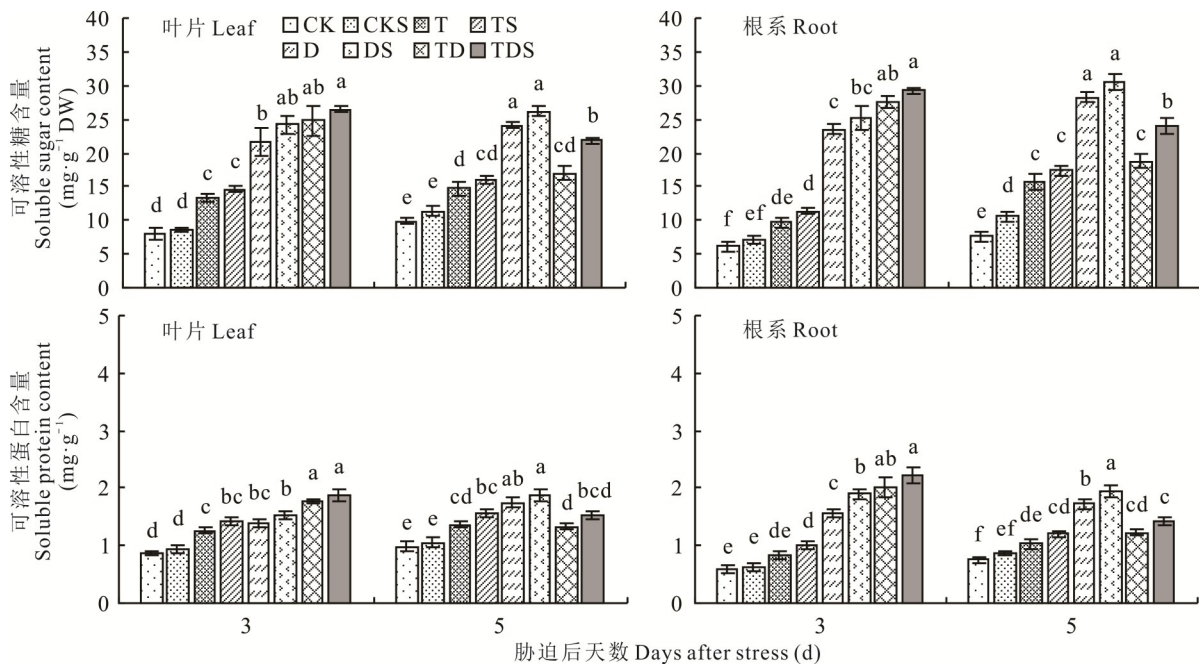


图 4 水杨酸对不同胁迫下玉米可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

Fig. 4 Effects of salicylic acid on soluble sugar and soluble protein content of maize under different stresses

(图4)。随着处理天数的增加,叶片和根系的SP含量没有明显变化。与CK相比,不同胁迫处理均可提高玉米植株SP含量,其中胁迫第3天的TD处理SP含量高于T和D处理,而胁迫第5天的TD处理SP含量低于T或D处理。外源施用SA可不同程度提高各胁迫处理的SP含量,提升幅度在5.65%~15.04%,部分处理差异显著(图4)。

## 2.6 水杨酸对玉米叶片光合能力的影响

随着胁迫天数的增加,叶片叶绿素荧光参数无明显变化。高温、干旱及其复合胁迫会提高 $F_0$ ,降低 $F_v$ 、 $F_m$ 和 $F_v/F_m$ ,胁迫处理强度排序为TD>D>T,与CK相比,部分胁迫处理间差异显著(图5)。外源施用SA可降低 $F_0$ ,提高 $F_v$ 、 $F_m$ 和 $F_v/F_m$ ,其中胁迫第5天的 $F_0$ 和 $F_m$ 的T、D和TD处理与对应的TS、DS和TDS处理相比前者分别降低了8.20%、11.19%和9.30%,后者分别升高11.51%、17.82%和14.68%,且差异显著( $P<0.05$ ,图5)。胁迫第5天,与T、D和TD处理相比,TS、DS和TDS处理的 $F_v$ 分别升高了18.58%、10.81%和16.93%,且差异显著(图5)。SA对胁迫第3天不同处理的 $F_v/F_m$ 无显著影响,但对胁迫第5天的T和D处理有显著影响,与其相比TS和DS处理的 $F_v/F_m$ 分别升高6.34%和3.88%(图5)。

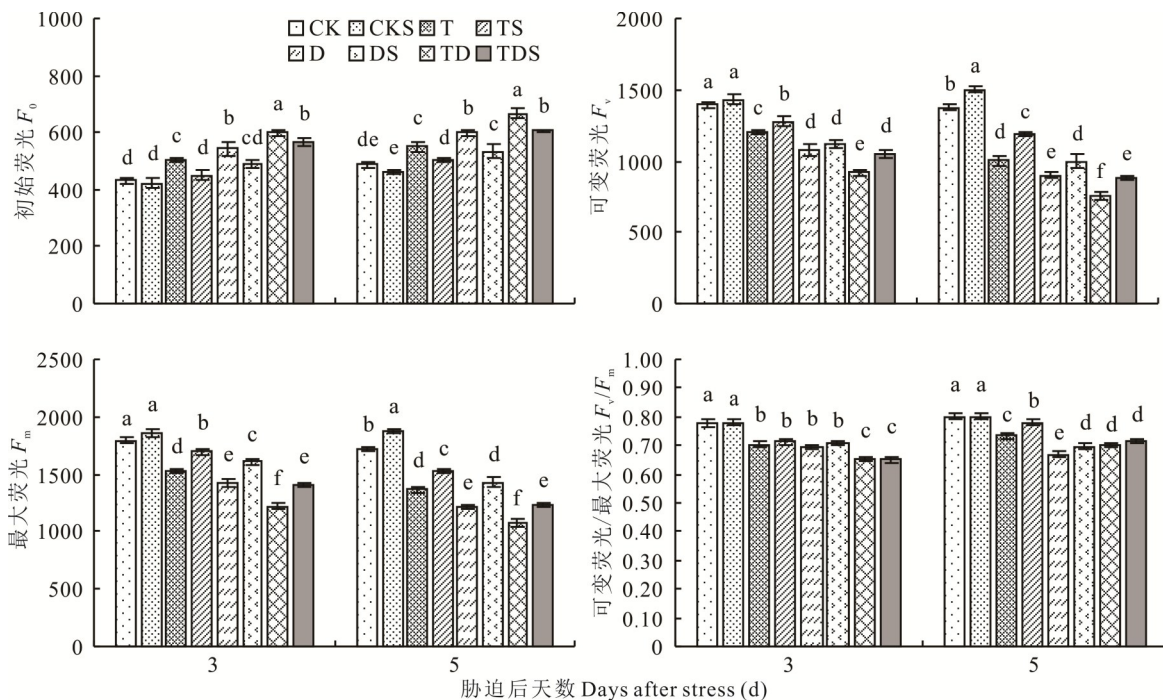


图5 水杨酸对不同胁迫下玉米叶片叶绿素荧光的影响

Fig. 5 Effects of salicylic acid on chlorophyll fluorescence of maize leaves under different stresses

$F_0$ 、 $F_v$ 、 $F_m$ 和 $F_v/F_m$ 分别代表初始荧光、可变荧光、最大荧光和可变荧光/最大荧光。 $F_0$ 、 $F_v$ 、 $F_m$  and  $F_v/F_m$  represent the initial fluorescence, variable fluorescence, maximum fluorescence and variable fluorescence/maximum fluorescence.

随着胁迫天数的增加,CK和CKS处理的光合速率各参数呈上升趋势,而其他处理则呈下降趋势。高温、干旱及其复合胁迫会显著降低 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$ 和 $C_i$ ,下降幅度由大到小排序为TD>D>T(图6)。与T、D和TD处理相比,TS、DS和TDS处理的 $P_n$ 升高,且胁迫第5天的TD和TDS处理差异显著,后者较前者提高28.84%(图6)。外源施用SA提高了不同胁迫下叶片的 $T_r$ ,其中胁迫第3和5天的TD和TDS处理间差异显著,提高幅度分别为16.79%和28.43%(图6)。胁迫第3天,与T和TD处理相比,TS和TDS的 $G_s$ 分别提高33.87%和28.57%,且差异显著( $P<0.05$ )。胁迫第5天,SA处理显著增加了T及TD胁迫下的 $G_s$ ,但D与DS处理间差异不显著( $P>0.05$ ,图6)。施用SA可提高不同处理叶片 $C_i$ ,其中胁迫第3天的D与DS处理、TD与TDS处理和胁迫第5天的D与DS处理间差异显著,分别升高了23.91%、18.03%和32.79%(图6)。

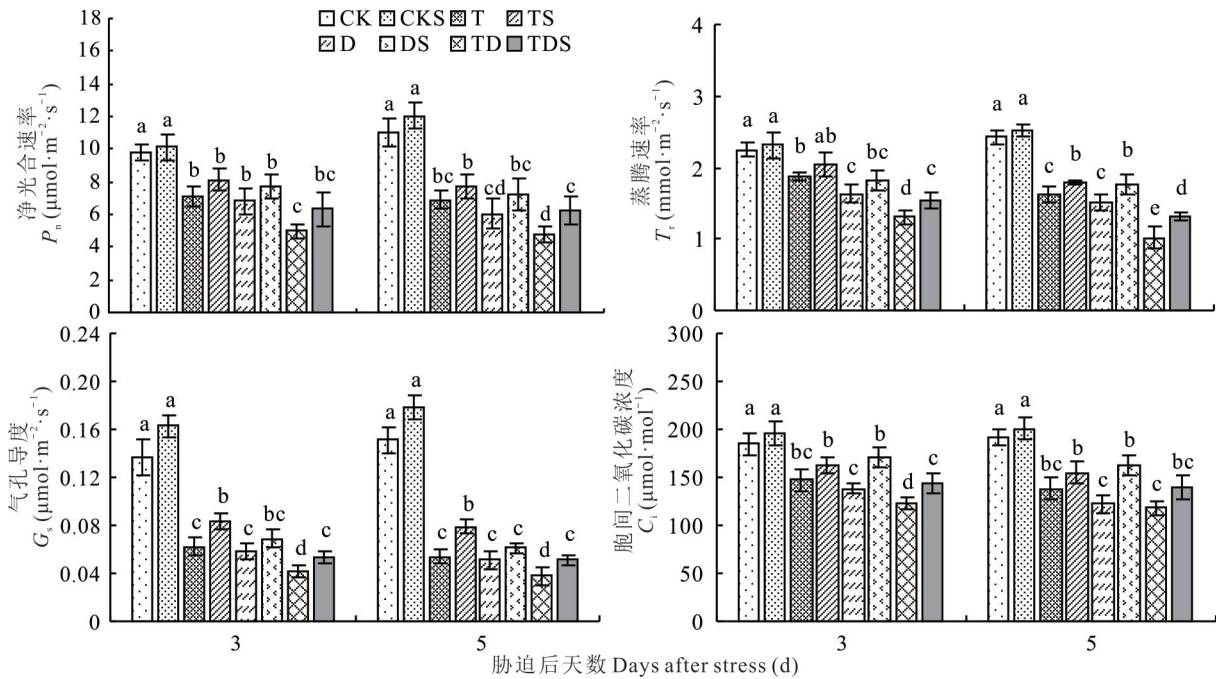


图 6 水杨酸对不同胁迫下玉米叶片光合速率的影响

Fig. 6 Effects of salicylic acid on photosynthetic rate of maize leaves under different stresses

$P_n$ 、 $T_i$ 、 $G_s$ 和 $C_i$ 分别代表净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间二氧化碳浓度。 $P_n$ 、 $T_i$ 、 $G_s$  and  $C_i$  represent the net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration.

## 2.7 不同处理对主要指标相关性的影响

为研究不同处理下施用SA的主要指标相关系数的差异,将T与TS处理、D与DS处理、TD与TDS处理主要指标分别进行相关性分析,光合作用指标与其他指标的相关性在不同处理下不显著,因此在表中未列出。与T和TS组相比,TD和TDS组提高了DWS和DWR与SOD和CAT的正相关性,SOD相关系数分别由0.51和0.44增加到0.93\*\*和0.92\*\*,CAT由0.72和0.63上升到0.88\*\*和0.81\*;降低了DWS与SP的正相关性,相关系数由0.76\*下降到0.56。DWR与SS的正相关性和与MDA的负相关性也呈下降趋势,相关系数分别由0.78\*和-0.85\*下降到0.64和-0.48;TD和TDS组提高了SOD与POD的正相关性,相关系数由0.70增加到0.93\*\*,同时SOD与SS的相关系数由0.66上升到0.84\*\*,此外CAT与MDA的相关系数由-0.76上升到-0.82(表4)。

与D和DS组相比,TD和TDS组提高了DWS与SOD、POD和SS的相关系数,分别由0.52、0.41、0.68升高到0.93\*\*、0.85\*\*、0.96\*\*,与MDA的相关系数由-0.52提高到-0.91\*\*,与SP的相关系数由0.73\*下降到0.56;DWR与MDA、SS和SP的相关系数分别由-0.85\*、0.77\*、0.90\*\*下降到-0.48、0.64、0.33。TD和TDS组提高了抗氧化酶活性之间的相关性,SOD与POD和CAT的相关系数由0.76\*和0.72升高到0.93\*\*和0.93\*\*。与D和DS组相比,TD和TDS组降低了MDA与SOD和POD的负相关系数,但增加了与CAT的相关系数,由-0.77提升到-0.82\*,此外酶活性与SS的正相关性提高,与SP的正相关性下降(表4)。

## 3 讨论

### 3.1 外源SA对不同胁迫下玉米幼苗形态建成的影响

植株苗期高温会导致初生根长度和侧根密度减少,抑制根系的生长,从而减少根系对养分的吸收。同时高温对叶片光合性能造成损伤,从而引起全株物质积累能力下降,根冠比显著减少<sup>[17]</sup>。当干旱胁迫程度较高时玉米根系生长受阻,地上部分干物质积累减少,根冠比下降<sup>[18]</sup>。但也有研究表明,中度干旱胁迫时,玉米幼苗根冠比有所提高<sup>[9]</sup>。高温干旱复合胁迫对植物生物量的负面影响大于单一胁迫,且复合胁迫对根系生物量的影响大于对地

表4 不同胁迫处理下各指标的相关系数

Table 4 Correlation coefficients of various indexes under different stress treatments

指标 Index	处理 Treatment	DWS	DWR	MDA	SOD	POD	CAT	SS
MDA	A	-0.94**	-0.85*					
	B	-0.52	-0.85*					
	C	-0.91**	-0.48					
SOD	A	0.51	0.44	-0.41				
	B	0.52	0.77*	-0.80*				
	C	0.93**	0.92**	-0.70				
POD	A	0.85*	0.75*	-0.92**	0.70			
	B	0.41	0.87*	-0.97**	0.76*			
	C	0.85**	0.84*	-0.81*	0.93**			
CAT	A	0.72	0.63	-0.76	0.85*	0.97**		
	B	0.94**	0.81*	-0.77	0.72	0.63		
	C	0.88**	0.81*	-0.82*	0.93**	0.99**		
SS	A	0.84*	0.78*	-0.92**	0.66	0.99**	0.93**	
	B	0.68	0.77*	-0.83*	0.64	0.68	0.81*	
	C	0.96**	0.64	-0.90**	0.84**	0.87*	0.88**	
SP	A	0.76*	0.60	-0.83*	0.51	0.88*	0.77*	0.90**
	B	0.73*	0.90**	-0.92**	0.85*	0.88**	0.90**	0.80*
	C	0.56	0.33	-0.74	0.53	0.72	0.72	0.60

A、B、C 分别代表 T 与 TS 组、D 与 DS 组、TD 与 TDS 组。A, B, and C represent T and TS groups, D and DS groups, TD and TDS groups, respectively. DWS: 茎叶干质量 Dry weight of shoot; DWR: 根系干质量 Dry weight of root; MDA: 丙二醛 Malondialdehyde; SOD: 超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase; POD: 过氧化物酶 Peroxidase; CAT: 过氧化氢酶 Catalase; SS: 可溶性糖 Soluble sugar; SP: 可溶性蛋白 Soluble protein. \*:  $P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.01$ .

上部分的影响,导致根冠比降低<sup>[19]</sup>。SA可以改善干旱胁迫下藜麦(*Chenopodium quinoa*)的生长,提高其抗旱能力<sup>[20]</sup>,同时也可显著提高多年生黑麦草(*Lolium perenne*)种子发芽力及幼苗的耐热性<sup>[21]</sup>。本研究中,不同胁迫对玉米的地上和地下部的生长均有抑制作用,虽然不同胁迫均导致玉米幼苗根冠比下降,但并未出现复合胁迫根冠比小于单一胁迫现象,根冠比大小表现为D>TD>T。分析原因可能是由两个方面导致,一是在遭受胁迫后,T处理的光合指标下降幅度最小(图6),可能引起相对多的光合产物在叶片积累,从而导致T处理根冠比最低。二是相较于T处理,D处理对根系的抑制作用较小(表1和表2),从而引起根冠比升高。以上分析还需进一步试验数据的支持,但已有研究表明干旱胁迫后叶绿素含量降幅大于高温胁迫<sup>[22]</sup>,这对本研究的推测具有一定支持作用。

SA是一种常见的酚类化合物,常被应用于调控植物生长。外源施用SA可缓解高温、干旱胁迫对玉米生长的抑制作用,促进干物质的分配与积累<sup>[23]</sup>。高温干旱复合胁迫下,SA调控植物生长的研究相对较少,一般集中在紫御谷(*Pennisetum glaucum*)<sup>[24]</sup>、蜜橘(*Citrus reticulata*)<sup>[25]</sup>等作物。虽然作物间有差异,但结果均表明SA可缓解高温干旱复合胁迫对作物生长的抑制作用。本研究显示,在高温、干旱及其复合胁迫下,外源施用SA可显著恢复玉米幼苗生长,促进全株干物质的积累。而通过相关性分析可知,与高温、干旱下喷施SA相比,复合胁迫下喷施SA提高了干重与抗氧化酶活性的正相关性,降低了与SP和SS的正相关性及与MDA的负相关性(表4)。这表明,相对于单一胁迫,SA对高温干旱复合胁迫下玉米幼苗的调控更依赖于抗氧化系统的作用。

### 3.2 外源SA对不同胁迫下玉米幼苗抗氧化系统的影响

高温、干旱及其复合胁迫下,植株体内会产生大量的ROS,这会引起MDA等物质的积累,从而对细胞产生毒

害作用。植物体内的抗氧化系统能有效清除 ROS,其中 SOD、POD 和 CAT 是植物抗氧化系统的重要酶<sup>[26]</sup>。研究表明,在高温、干旱等胁迫下,玉米<sup>[27]</sup>体内 SOD、POD 和 CAT 活性升高,MDA 含量下降。但也有报道显示,干旱等胁迫会抑制 SOD 等酶活性,减弱植物清除 ROS 能力,导致 MDA 含量升高<sup>[28]</sup>。此外,在逆境条件下,植物通过增加 SS 和 SP 含量来提升细胞的渗透压,从而增强植物对不利环境的适应能力<sup>[29]</sup>。本研究表明,单一及复合胁迫下,玉米叶片和根系的 MDA、 $O_2^-$ 、SS 和 SP 含量显著升高,同时 SOD、POD 及 CAT 活性显著增加,但复合胁迫后期抗氧化酶活性明显降低,这可能是长时间的复合胁迫对玉米造成不可逆损伤,导致代谢紊乱。

外源喷施 SA 可以提高干旱胁迫下藜麦<sup>[20]</sup>以及多年生黑麦草<sup>[21]</sup>的抗氧化酶活性,降低植物体内 MDA 和  $O_2^-$  含量,这与 Luo 等<sup>[30]</sup>在水稻和 Huang 等<sup>[31]</sup>在玉米上的研究结果相似。此外,适宜浓度 SA 处理可提高桔梗 (*Platycodon grandiflorus*) 幼苗中脯氨酸、SP 和 SS 的含量,进而增强其渗透调节能力<sup>[32]</sup>。本研究结果表明,高温、干旱及其复合胁迫下施用 SA 会提高抗氧化酶的活性、降低 MDA 等有害物质的积累,同时提高渗透调节物质的含量。与单一胁迫相比,SA 处理可提高复合胁迫下抗氧化酶间的正相关性,增加抗氧化酶之间的紧密程度,使得抗氧化系统运行更高效。此外 SA 降低抗氧化酶与 SP 间的正相关性,由于酶是由蛋白组成,其与 SP 相关性的下降可能也表明 SA 可保护高温干旱复合胁迫下抗氧化酶不被分解,从而保证抗氧化系统的稳定。

### 3.3 外源 SA 对不同胁迫下玉米幼苗光合特性的影响

叶绿素荧光被广泛用于研究非生物胁迫因素对光合性能的影响,可以评估 PS II 电子传递链各部分的损伤程度<sup>[33]</sup>。研究表明高温、干旱等胁迫对植物的 PS II 反应中心会造成损伤,导致电子传递和光化学效率降低<sup>[8]</sup>。本研究中,高温、干旱及其复合胁迫会导致玉米叶片内的  $F_0$  升高,  $F_v$ 、 $F_m$  及其比值下降,这些结果表明叶片 PS II 反应中心已受到损伤,这与 Li 等<sup>[34]</sup>的研究结果相似。外源施用调节剂可提高 PS II 反应中心的光能转换效率、潜在活性和开放比例,改善植株 PS II 性能,提高植株的光能利用率和碳同化能力<sup>[23]</sup>。王凤兰等<sup>[35]</sup>研究表明,干旱胁迫下外源喷施  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  的 SA 可显著提高木槿 (*Hibiscus syriacus*) 的  $F_v$ 、 $F_m$  和  $F_v/F_m$ ,缓解干旱胁迫对 PS II 反应中心的损伤。本研究中,施用 SA 可提高不同胁迫下的  $F_v$ 、 $F_m$  和  $F_v/F_m$ ,降低  $F_0$ ,这表明 SA 可改善 PS II 反应中心的电子传递及光能转换效率,避免过多剩余电子与氧气结合生成 ROS,从而对细胞造成损伤。同时 SA 提高叶片抗氧化酶活性,可及时清除 ROS,对 PS II 反应中心起到保护作用。

高温、干旱等胁迫会导致植物的光合作用受到抑制,而抑制作用主要是多种因素共同作用的结果,如果  $C_i$  和  $G_s$  均下降,  $P_n$  主要受气孔限制作用;如果  $G_s$  下降,但  $C_i$  不变或增加,则  $P_n$  下降可归因于非气孔限制因素的影响<sup>[36]</sup>。本研究发现,单一或复合胁迫下,叶片  $C_i$  和  $G_s$  均下降,这表明  $P_n$  的下降更多的是受到气孔限制的影响,复合胁迫的抑制作用要大于单一胁迫。适宜浓度的 SA 处理可以显著提高热胁迫下白术 (*Atractylodes macrocephala*)、百日草 (*Zinnia elegans*) 叶片的  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  和  $C_i$ <sup>[37]</sup>。在干旱胁迫下,王帆等<sup>[38]</sup>的研究也得出相似结论。但也有研究表明,干旱胁迫下外源施用 SA 会提高木槿叶片的  $P_n$ ,但  $T_r$  和  $G_s$  有所下降,以此减少水分散失,提高水分利用效率。在高温干旱复合胁迫中,前人研究只报道了 SA 可提高  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  和  $C_i$ ,促进干物质积累<sup>[25]</sup>,但并未提出可能的调控途径。本研究中,单一及复合胁迫下外源施用 SA 对光合作用参数的影响与前人结果相似<sup>[38]</sup>。通过对胁迫后期叶片 SS 和抗氧化酶活性分析可知,复合胁迫下 SA 处理对以上指标的提升效果好于单一胁迫,因此认为与单一胁迫相比,复合胁迫下 SA 更可能通过提高植物保水能力和减少叶片氧化损伤来影响气孔开闭,从而调节  $G_s$  和  $C_i$ ,进而影响  $P_n$  和  $T_r$ 。

## 4 结论

高温、干旱及其复合胁迫会显著抑制玉米幼苗生长,复合胁迫抑制作用高于单一胁迫。与单一胁迫相比,SA 可提高复合胁迫下抗氧化酶活性并增加其相关性,同时增加 SS 和 SP 含量,改善细胞保水能力,提高植株含水量,从而更高效地缓解氧化损伤,降低对光合作用的抑制作用,进而促进玉米幼苗生长。

## 参考文献 References:

- [1] Guo Y, Ren H, Wang H Z, *et al.* High temperature and drought combined stress inhibited photosystem II performance and

- decreased grain yield of summer maize. *Scientia Agricultura Sinica*, 2024, 57(21): 4205–4220.
- 郭娅, 任昊, 王洪章, 等. 高温干旱复合胁迫抑制夏玉米光系统 II 性能降低籽粒产量. *中国农业科学*, 2024, 57(21): 4205–4220.
- [2] La M, Jemo M, Datla R, *et al.* Heat and drought stresses in crops and approaches for their mitigation. *Frontiers in Chemistry*, 2018, 6: 26.
- [3] Wang L, Xiong W, Wen X L, *et al.* Effect of climatic factors such as temperature, precipitation on maize production in China. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2014, 30(21): 138–146.
- 王柳, 熊伟, 温小乐, 等. 温度降水等气候因子变化对中国玉米产量的影响. *农业工程学报*, 2014, 30(21): 138–146.
- [4] Rizhsky L, Liang H J, Shuman J, *et al.* When defense pathways collide. The response of *Arabidopsis* to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiology*, 2004, 134(4): 1683–1696.
- [5] Prasad P V V, Pisipati S R, Momcilovic I, *et al.* Independent and combined effects of high temperature and drought stress during grain filling on plant yield and chloroplast EF-Tu expression in spring wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2011, 197: 430–441.
- [6] Zhao X Y. Effects of high temperature and drought on yield and growth of summer maize. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2023.
- 赵新宇. 高温干旱对夏玉米产量和生长发育的影响. 泰安: 山东农业大学, 2023.
- [7] Wang P. The biosynthesis and roles of amino acid bioactive substances in regulating tomato growth and development under high temperature and drought stress. Hangzhou: Zhejiang University, 2023.
- 王萍. 高温干旱逆境应答中番茄氨基酸类生物活性物质的合成响应及其对生长发育的调控作用研究. 杭州: 浙江大学, 2023.
- [8] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 373–399.
- [9] Wang Y C, Zhang Y L, Yan D L, *et al.* Physiological role of  $\gamma$ -aminobutyric acid in protecting the photosynthetic system of maize seedlings under drought stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(6): 191–203.
- 王泳超, 张颖蕾, 闫东良, 等. 干旱胁迫下  $\gamma$ -氨基丁酸保护玉米幼苗光合系统的生理响应. *草业学报*, 2020, 29(6): 191–203.
- [10] Chen Y, Yue L J, Liu Y H, *et al.* Effects of continuous high temperature treatment during vegetative stages on maize leaf transcriptome and biochemical indicators. *Journal of Maize Sciences*, 2022, 30(4): 48–55, 61.
- 陈岩, 岳丽杰, 刘永红, 等. 营养生长期持续高温处理对玉米叶片转录组及生化指标的影响. *玉米科学*, 2022, 30(4): 48–55, 61.
- [11] Wang Z T, Guo J, Luo W X, *et al.* Salicylic acid cooperates with lignin and sucrose signals to alleviate waxy maize leaf senescence under heat stress. *Plant, Cell & Environment*, 2025, 48(6): 4341–4355.
- [12] Wang F, Li Y S, Wang H N, *et al.* Effect of calcium on growth and physiological characteristics of maize seedling under lead stress. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2016, 30(3): 202–207.
- 王芳, 李永生, 王汉宁, 等. 钙对铅胁迫下玉米幼苗生长及生理特性的影响. *水土保持学报*, 2016, 30(3): 202–207.
- [13] Zhao S J. Experimental guidance of plant physiology. Beijing: China Agriculture Press, 2016.
- 赵世杰. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2016.
- [14] Xie Z X, Duan L S, Tian X L, *et al.* Coronatine alleviates salinity stress in cotton by improving the antioxidative defense system and radical-scavenging activity. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(4): 375–384.
- [15] Bo X P, Wang M X, Cui L, *et al.* Evaluation on correlations of three kinds of osmoregulation substances in tea fresh leaves with low temperature during winter and spring respectively and their difference among cultivars. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(19): 3807–3817.
- 薄晓培, 王梦馨, 崔林, 等. 茶树 3 类渗透调节物质与冬春低温相关性及其品种间的差异评价. *中国农业科学*, 2016, 49(19): 3807–3817.
- [16] Monreal J A, Jimenez E T, Remesal E, *et al.* Proline content of sugar beet storage roots: Response to water deficit and nitrogen fertilization at field conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60: 257–267.
- [17] Rehman A, Farooq M, Asif M, *et al.* Supra-optimal growth temperature exacerbates adverse effects of low Zn supply in wheat. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2019, 182: 656–666.
- [18] Yang X Y, Zhou G K, Wang F. Alleviative effect of exogenous melatonin on the root system of maize seedlings under drought

- stress. *Journal of Maize Sciences*, 2025, 33(1):56–65, 76.
- 杨馨仪, 周广阔, 王芳. 外源褪黑素对干旱胁迫下玉米幼苗根系的缓解效应研究. *玉米科学*, 2025, 33(1): 56–65, 76.
- [19] Song Y L, Wang K Q, Wang S, *et al.* Physiological responses of three kinds of cool season turfgrasses under continuous drought stress, heat stress and their interaction. *Acta Agrestia Sinica*, 2018, 26(3): 705–717.
- 宋娅丽, 王克勤, 王莎, 等. 3 种冷季型草坪草对持续干旱、高温及其互作的生理生态响应. *草地学报*, 2018, 26(3): 705–717.
- [20] Kang S Y, Pang C H, Zhang Y Q, *et al.* Effects of spraying salicylic acid on drought-resistance and yield of quinoa. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2022, 36(12): 151–157.
- 康书瑜, 庞春花, 张永清, 等. 干旱胁迫下外源水杨酸对藜麦生理效应及产量的影响. *干旱区资源与环境*, 2022, 36(12): 151–157.
- [21] Yan S B, Cai J B, Wang Y, *et al.* Effects of exogenous salicylic acid on seed germination of perennial ryegrass under high temperature stress. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(3): 968–974.
- 闫三博, 蔡家邦, 汪阳, 等. 外源水杨酸对高温胁迫下多年生黑麦草种子萌发的影响. *草地学报*, 2025, 33(3): 968–974.
- [22] Li L, Liu Y M, Wang M, *et al.* Physiological response mechanism of three kinds of *Acer rubrum* L. under continuous high temperature and drought stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(22): 6471–6480.
- 李力, 刘玉民, 王敏, 等. 3 种北美红枫对持续高温干旱胁迫的生理响应机制. *生态学报*, 2014, 34(22): 6471–6480.
- [23] Xiao X J, Huang Q, Luo C Y, *et al.* Effect of salicylic acid soaking on seed germination and seedling growth of corn under drought stress. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2017, 32(6): 583–586.
- 肖小君, 黄倩, 罗陈勇, 等. 水杨酸浸种对干旱胁迫下玉米种子萌发及幼苗生长的影响. *福建农业学报*, 2017, 32(6): 583–586.
- [24] Yi X L, Li M Y, Chi H, *et al.* Influences of salicylic acid (SA) on the contents of endogenous hormones and osmotic adjustment substances in purple majesty under drought and/or high temperature. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 2014, 36(2): 62–67.
- 易小林, 李名扬, 池浩, 等. 水杨酸缓解干旱、高温及双重胁迫下对紫御谷内源激素及渗透调节物质的影响. *西南大学学报 (自然科学版)*, 2014, 36(2): 62–67.
- [25] Wang L J, Liu Y F, Liu Q J, *et al.* Effects of salicylic acid and  $KCl_2$  on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of citrus under heat and drought stress. *Jiangxi Science*, 2003(3): 201–205.
- 王利军, 刘允芬, 刘琪璟, 等. 高温干旱胁迫下水杨酸和钾对温州蜜柑光合作用和叶绿素荧光的影响. *江西科学*, 2003(3): 201–205.
- [26] He J L, Zhou J T, Wan H X, *et al.* Rootstock-scion interaction affects cadmium accumulation and tolerance of malus. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1264.
- [27] Su X, Fan X, Shao R, *et al.* Physiological and iTRAQ-based proteomic analyses reveal that melatonin alleviates oxidative damage in maize leaves exposed to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 142: 263–274.
- [28] Zhang C M, Shi S L, Liu Z, *et al.* Drought tolerance in alfalfa (*Medicago sativa* L.) varieties is associated with enhanced antioxidative protection and declined lipid peroxidation. *Journal of Plant Physiology*, 2019, 232: 226–240.
- [29] Yancey P H. Organic osmolytes as compatible, metabolic and counteracting cytoprotectants in high osmolarity and other stresses. *The Journal of Experimental Biology*, 2005, 208(15): 2819–2830.
- [30] Luo C, Min W, Akhtasr M, *et al.* Melatonin enhances drought tolerance in rice seedlings by modulating antioxidant systems, osmoregulation, and corresponding gene expression. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23: 12075.
- [31] Huang B, Chen Y E, Zhao Y Q, *et al.* Exogenous melatonin alleviates oxidative damages and protects photosystem II in maize seedlings under drought stress. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 677.
- [32] Sun X C, Huang W J, Li B. Effects of exogenous salicylic acid on physiological and biochemical indexes and related gene expression in *Platycodon grandiflorus* under drought stress. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2022, 24(1): 63–70.
- 孙晓春, 黄文静, 李铂. 水杨酸对干旱胁迫下桔梗幼苗生理生化指标及相关基因表达的影响. *中国农业科技导报*, 2022, 24(1): 63–70.
- [33] Guha A, Senguta D, Reddy R A. Polyphasic chlorophyll a fluorescence kinetics and leaf protein analyses to track dynamics of photosynthetic performance in mulberry during progressive drought. *Journal of Photochemistry Photobiology, B: Biology*, 2013, 119: 71–83.

- [34] Li B, Zhang X, Morita S, *et al.* Are crop deep roots always beneficial for combating drought: A review of root structure and function, regulation and phenotyping. *Agricultural Water Management*, 2022, 271: 107781.
- [35] Wang F L, Huang Z F, Liang S Z, *et al.* Effects of exogenous salicylic acid on physiological characteristics of *Euphorbia pulcherrima* Willd. under drought stress. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition)*, 2016, 41(2): 53–57.  
王凤兰, 黄子锋, 梁淑贞, 等. 外源水杨酸对干旱胁迫下一品红生理特性的影响. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2016, 41(2): 53–57.
- [36] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317–345.
- [37] Cao S H, Li N Y. Effects of salicylic acid on heat resistance of *Zinnia elegans* seedlings under high temperature stress. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2014, 45(1): 91–94.  
曹淑红, 李宁毅. 水杨酸对高温胁迫下百日草幼苗耐热性的影响. *沈阳农业大学学报*, 2014, 45(1): 91–94.
- [38] Wang F, Sang X H, Gu W, *et al.* Effects of salicylic acid on photosynthetic characteristics and physiological indexes of *Atractylodes lancea* (Thunb.) DC. under drought stress. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(9): 3060–3067.  
王帆, 桑晓华, 谷巍, 等. 外源水杨酸对干旱胁迫下茅苍术光合参数和抗氧化酶活性的影响. *分子植物育种*, 2020, 18(9): 3060–3067.