

一氧化氮通过调控水分和抗氧化酶活性参与脱落酸延缓切花月季衰老

方 华, 王春蕾, 廖伟彪*, 张 静, 霍建强, 黄登静, 牛丽娟, 王 波
(甘肃农业大学园艺学院, 兰州 730070)

摘 要: 以切花月季‘坦尼克’(*Rosa hybrida* ‘Tineke’)为材料, 研究了脱落酸(ABA)和一氧化氮(NO)对其衰老的影响及其相互关系。结果表明: 0.5 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 溶液瓶插处理的切花月季瓶插寿命和花径明显高于蒸馏水处理(对照), 而 1.0 和 2.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 处理的花径显著小于对照。150 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NO 供体硝普钠(SNP)溶液瓶插处理的瓶插寿命明显高于对照, 比对照高 70.7%。NO 合成抑制剂钨酸钠(Na_2WO_4)抑制了 ABA 对瓶插寿命和花径的促进作用, 说明 ABA 延缓切花衰老需要 NO 的参与。进一步分析表明, ABA 处理保持了切花月季叶片的相对含水量, 而 NO 合成抑制剂钨酸钠抑制了 ABA 对含水量的保持。此外, ABA 处理明显提高了切花月季超氧化物歧化酶、过氧化物酶和抗坏血酸过氧化物酶的活性, 相反, 钨酸钠抑制了 ABA 这一作用, 表明 ABA 提高切花月季抗氧化能力需 NO 的参与。综上, NO 参与了 ABA 通过保持水分和提高抗氧化酶活性来延缓切花月季衰老的过程。

关键词: 月季; 切花; 一氧化氮; 脱落酸; 含水量; 抗氧化酶

中图分类号: S 685.12

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2019) 05-0901-09

NO is Involved in ABA-regulated Senescence of Cut Roses by Maintaining Water Content and Increasing Antioxidant Enzyme Activities

FANG Hua, WANG Chunlei, LIAO Weibiao*, ZHANG Jing, HUO Jianqiang, HUANG Dengjing, NIU Lijuan, and WANG Bo

(College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Cut roses (*Rosa hybrida* ‘Tineke’) were used to investigate the effects of abscisic acid (ABA) and nitric oxide (NO) on cut flower senescence and the interaction between NO and ABA during postharvest freshness. The results show that 0.5 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA significantly increased the vase life and flower diameter compared with distilled water (the control). However, 1.0 and 2.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA significantly reduced flower diameter in comparison with the control. 150 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NO donor SNP increased vase life by 70.7% compared with the control. NO synthesis inhibitor sodium tungstate significantly inhibited the promotive effects of ABA on vase life and flower diameter, showing that NO was required for ABA-regulated senescence of cut roses. Moreover, ABA kept the relative water content of

收稿日期: 2018-09-27; **修回日期:** 2019-04-23

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFD1000800); 国家自然科学基金项目(31860568, 31560563, 31160398); 中国博士后科学基金项目(20100470887, 2012T50828); 甘肃省自然科学基金项目(1606RJZA073, 1606RJZA077)。

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: liaowb@gsau.edu.cn)

cut rose leaves, while sodium tungstate inhibited the positive effects of ABA. Furthermore, ABA significantly increased the activities of superoxide dismutase, peroxidase and ascorbate peroxidase in cut rose leaves. However, the promotive effect of ABA on the activities of antioxidant enzymes was reversed by sodium tungstate, indicating that NO is involved in ABA-induced antioxidant capacity during postharvest freshness. Together, our results show that NO might be involved in ABA-delayed senescence of cut flowers by maintaining water content and increasing activities of antioxidant enzymes.

Keywords: rose; cut roses; nitric oxide; abscisic acid; water content; antioxidant enzyme

脱落酸 (ABA) 在植物体内具有多重功能 (Huang et al., 2018)。干旱胁迫会使植物合成 ABA, 保卫细胞中一系列复杂的信号网络也随之启动, 使得气孔关闭 (Borohov et al., 1976)。ABA 含量的增加有利于提高干旱条件下叶片的保水性, 减轻细胞膜的破损程度; 但过量增加会引起叶片脱落, 植株衰老 (张明生 等, 2002)。一氧化氮 (NO) 是植物中普遍存在的关键信号分子 (张少颖 等, 2007), 内源 NO 具有显著的抗衰老作用 (屠洁 等, 2003)。研究表明, 外源 NO 可诱导植物气孔关闭, 增强光合作用, 提高果实采后品质和抗氧化酶活性 (Neill et al., 2002; Bowyer et al., 2003; Zhang et al., 2016)。Bowyer 等 (2003) 发现外源 NO 可以提高康乃馨切花的观赏价值。在植物生长发育过程中, NO 通常与其他内源激素相互作用 (Sanz et al., 2015)。研究证实, NO 是 ABA 诱导豌豆和蚕豆气孔关闭的重要信号中间体 (Garcia-Mata & Lamattina, 2002; Seo & Koshiba, 2002), 所以 NO 可能是参与 ABA 诱导气孔闭合的关键信号分子。

切花月季采后储运和瓶插过程中水分和养分失调严重影响了其观赏品质和经济价值 (唐雪梅和高俊平, 1999)。ABA 和 NO 在切花采后保鲜中的相互关系尚未见报道。本研究中以切花月季 ‘坦尼克’ (*Rosa hybrida* ‘Tineke’) 为试验材料, 探讨 NO 在 ABA 调节切花采后保鲜中的作用, 以期作为切花月季保鲜试剂的开发提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料与处理

新鲜的 ‘坦尼克’ 月季购自于甘肃省兰州市西部花卉市场。选择无病虫害, 花枝长短、粗细、花朵颜色、开放程度基本一致的花材, 迅速转移至实验室。花枝 45° 角斜剪去基部, 留茎秆 35 cm, 保留顶部 2~3 片复叶, 茎基部插入盛有蒸馏水的瓶中复水 2 h 后放入不同处理液的花瓶中。温度保持在 (20 ± 1) °C, 相对湿度为 60% ± 5%, 每天荧光灯照射 10 h (7: 00—17: 00), 光照强度为 15 μmol · m⁻² · s⁻¹。

花枝分别用蒸馏水 (对照) 和 0.5、1.0、和 2.0 μmol · L⁻¹ ABA 溶液; 蒸馏水和 50、100、150、200 μmol · L⁻¹ 硝普钠 (SNP, NO 供体) 溶液瓶插, 并选出最适宜浓度。进一步设置蒸馏水和 ABA 0.5 μmol · L⁻¹、SNP 150 μmol · L⁻¹、ABA 0.5 μmol · L⁻¹ + SNP 150 μmol · L⁻¹、ABA 0.5 μmol · L⁻¹ + 钨酸钠 (Na₂WO₄, NO 合成抑制剂) 100 μmol · L⁻¹, 共 5 个瓶插处理。

每个处理 3 个重复, 每个重复 12 枝花。瓶插期间每天定时更换瓶插处理液。各指标分别在瓶插 0、2 和 4 d 时测定。

1.2 测定指标与处理方法

瓶插寿命为从瓶插第 1 天到花瓣萎蔫或花头弯曲的天数。最大花径测量参照 Ren 等 (2017) 的方法, 每天 9:30—10:30 测定, 并于瓶插第 3 天拍摄切花。

每个处理各剪下 0.5 g 的叶片, 参照 Ren 等 (2017) 的方法测定叶片相对含水量。每隔 2 d 测量 1 次。

叶片 SOD 活性采用氮蓝四唑(NBT)光还原法检测; POD 活性和 APX 活性参照 Shah 和 Nahakpam (2012) 的方法测定。

采用 Duncan's 检验对各处理间的差异显著性进行分析 ($P < 0.05$)。试验结果用 3 个重复的平均值 \pm 标准误表示。

2 结果与分析

2.1 ABA 处理适宜浓度的选择

研究结果 (图 1) 显示, 0.5 和 2 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 处理的切花月季瓶插寿命明显高于对照, 分别比对照高 57.0% 和 37.8%, 1 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 处理的寿命与对照差异不显著。切花的花径, 瓶插 2 d 时, 0.5 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 处理与对照无显著差异, 而 1.0 和 2.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 的花径显著小于对照。4 d 时, 0.5 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 ABA 的花径显著增大, 而 1.0 和 2.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 的花径显著小于对照。

从图 2 也明显看出, 4 d 时 0.5 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 处理保鲜效果明显的好于对照及其他浓度处理。

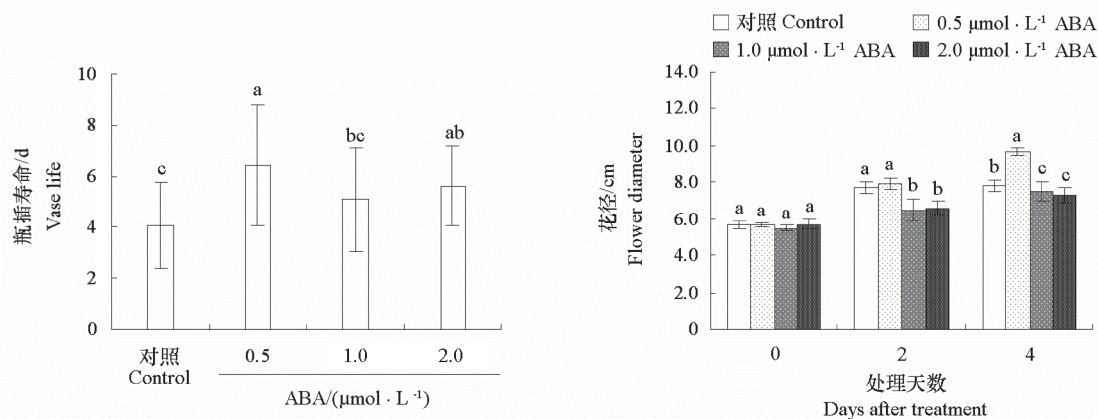


图 1 不同浓度 ABA 对切花月季瓶插寿命和花径的影响

Fig. 1 Effect of different concentrations of abscisic acid on vase life and flower diameter in cut roses

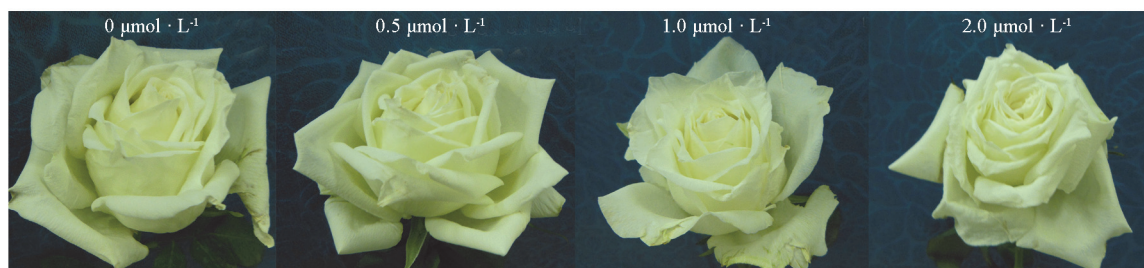


图 2 不同浓度 ABA 对切花月季观赏品质的影响 (照片拍摄于处理 4 d)

Fig. 2 Effects of different concentrations of ABA on ornamental quality of cut rose photographs were taken after 4 d of treatments

可见, $0.5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 显著延长了切花月季的瓶插寿命, 增加了花径, 所以用该浓度进行后续的试验。

2.2 NO 供体 SNP 处理适宜浓度的选择

研究结果 (图 3) 显示, NO 供体 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的切花月季瓶插寿命明显高于对照, 比对照高出 70.7%, 而 100 和 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理与对照差异不显著。处理 2 d 和 4 d 时, 均是 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的花径显著高于对照。

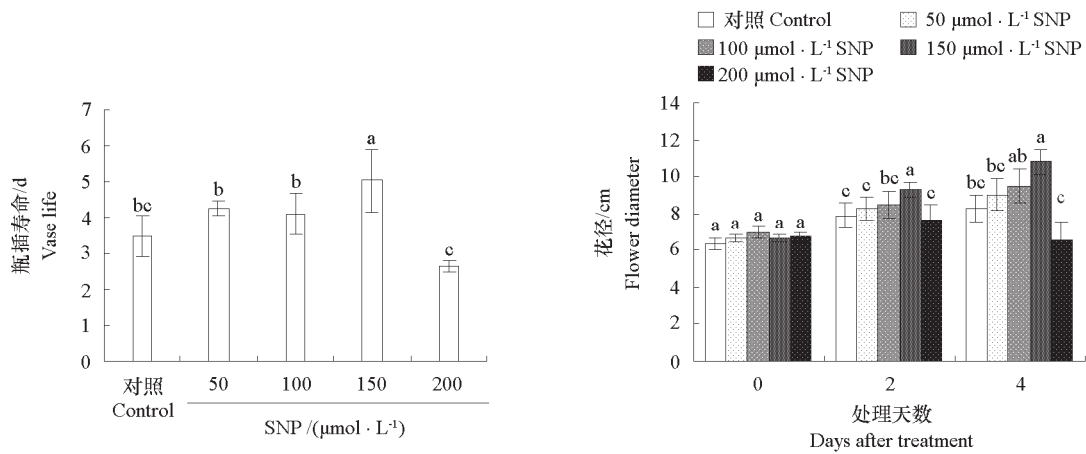


图 3 不同浓度 SNP 对切花月季瓶插寿命和花径的影响

Fig. 3 Effect of different concentrations of SNP on vase life and flower diameter in cut roses

从图 4 也明显看出, 4 d 时 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理观赏品质明显高于对照及其他浓度处理。可见, $150 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 显著延长了切花月季的瓶插寿命, 增加了花径, 可作后续的试验。



图 4 不同浓度 SNP 对切花月季观赏品质的影响

Fig. 4 Effects of different concentrations of SNP on ornamental quality of cut rose

2.3 ABA、SNP 和 NO 抑制剂对切花月季瓶插寿命及花径的影响

如图 5 所示, ABA + 钨酸钠 (Na_2WO_4) 处理的切花月季瓶插寿命最短, ABA、SNP、ABA + SNP 处理的切花月季瓶插寿命均显著高于对照。所有花径均在处理 2 d 后达到最大, ABA 处理显著高于对照, 其他处理与对照无显著差异; 4 d 时, ABA、SNP 和 ABA + SNP 处理的花径无显著差异, ABA + 钨酸钠处理显著低于对照 50% 左右。

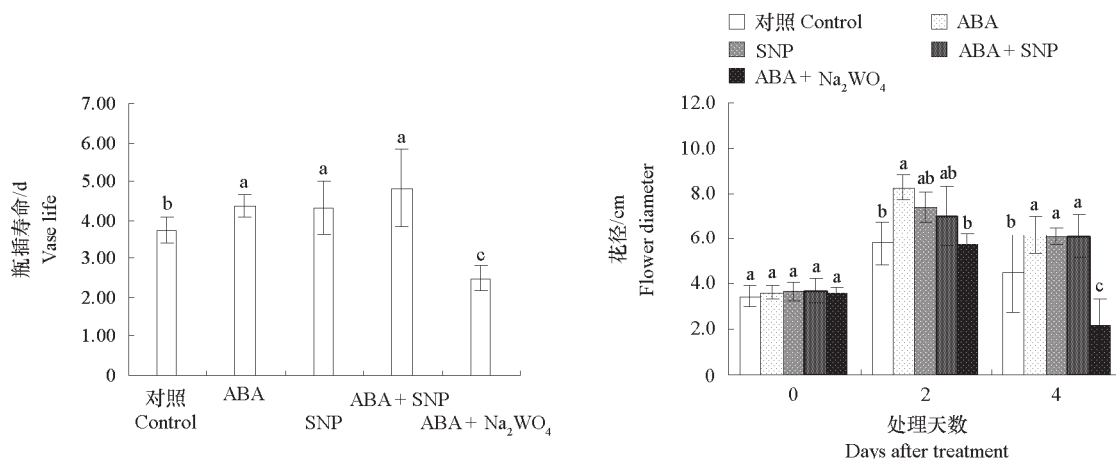


图 5 不同处理液对切花月季瓶插寿命和花径的影响

Fig. 5 Effect of various treatments on vase life and flower diameter in cut roses

2.4 ABA、SNP 和钨酸钠对切花月季叶片相对含水量的影响

如图 6 所示, 对照和各处理的相对含水量随处理天数的增加逐渐降低。4 d 时, ABA + SNP 处理的切花相对含水量最高, 分别比对照、ABA 和 SNP 处理高 9.7%、5.1% 和 3.7%。ABA + 钨酸钠处理的切花相对含水量最低, 分别比对照、ABA 和 SNP 处理低 4.2%、7.9% 和 10.2%。

2.5 ABA、SNP 和钨酸钠对切花月季抗氧化酶活性的影响

由图 7 可知, 2 d 时, ABA + SNP 处理切花的 SOD 酶活性最高, 分别比对照、ABA 和 SNP 处理高 19%、5.2% 和 13.8%。ABA + 钨酸钠的 SOD 酶活性最低。4 d 时, ABA + SNP 处理的切花 SOD 酶活性显著高于对照和其他各处理, ABA + 钨酸钠处理的切花酶活性显著低于对照和其他各处理。

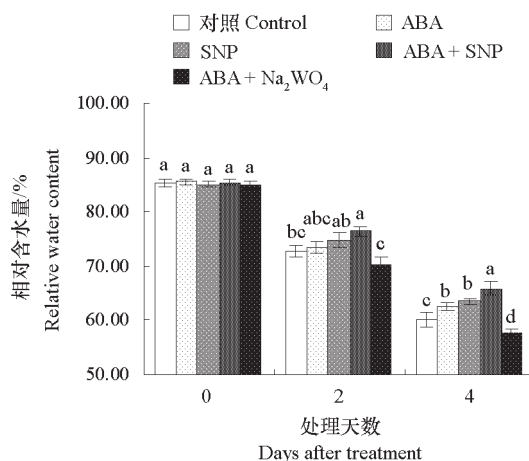


图 6 不同处理液对切花月季相对含水量的影响

Fig. 6 Effect of various treatments on relative water content in cut roses

0 d时, 对照和各处理切花的 POD 酶活性无显著差异 (图 7)。2 d 时, ABA + SNP 处理切花的 POD 酶活性显著高于对照及其他处理, ABA + 钨酸钠处理的 POD 酶活性最低。4 d 时, ABA + SNP 处理的 POD 酶活性最高, 分别比对照、ABA 和 SNP 处理高 35.1%、8.5% 和 29.7%。ABA + 钨酸钠处理的酶活性显著低于对照和其他各处理。

由图 7 可知, 对照和各处理切花的 APX 酶活性在 0 d 时无显著差异。2 d 时, ABA + SNP 处理切花的 APX 酶活性最高, 比对照高 56.3%, 且差异显著, 比 ABA 和 SNP 处理高 12.2% 和 17.2%, 但差异不显著。ABA + 钨酸钠处理的 APX 酶活性最低。4 d 时, ABA + SNP 处理的 APX 酶活性显著高于对照及 ABA、SNP 处理, 分别高 67.6%、19.9% 和 17.1%。ABA + 钨酸钠的 APX 酶活性最低, 分别比对照、ABA 和 SNP 处理的低 15.7%、61.6% 和 67.6%。

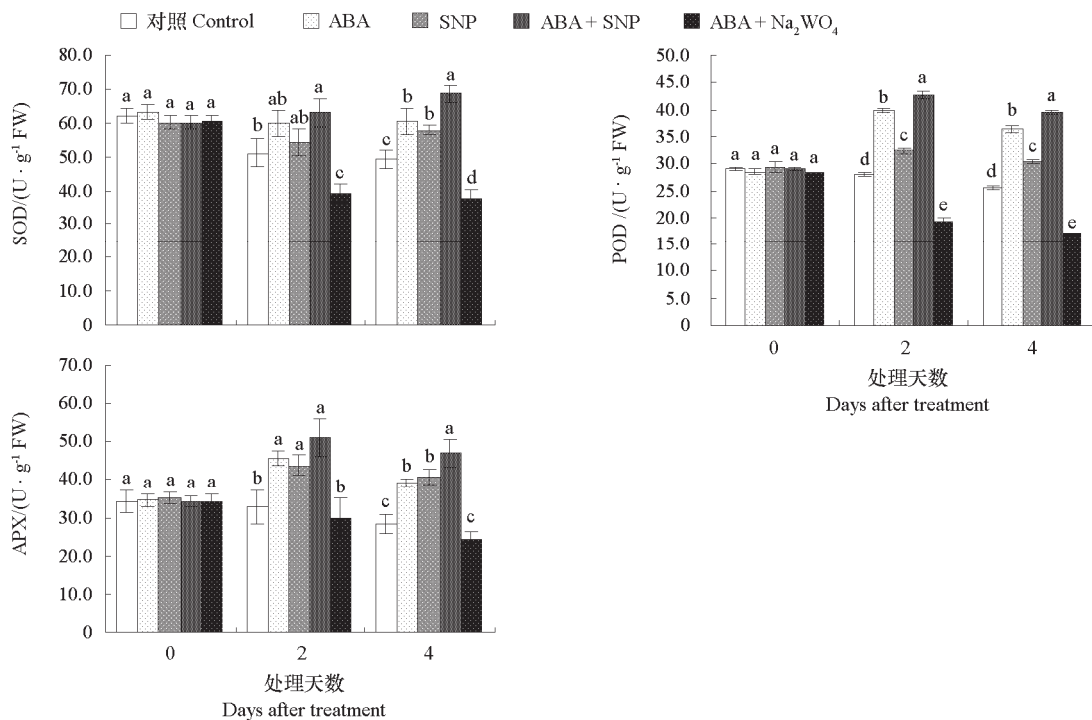


图 7 不同处理液对切花月季 SOD、POD 及 APX 酶活性的影响
 Fig. 7 Effect of various treatments on the activities of SOD, POD and APX in cut roses

3 讨论

植物生长调节剂通过改变植物的内源激素水平, 调节植物生理代谢 (Sanz et al., 2015)。ABA 具有调节种子休眠和萌发、气孔运动、叶片衰老和逆境胁迫等作用 (Huang et al., 2018)。高浓度 ABA 抑制了拟南芥根毛的生长, 低浓度 ABA 则促进根毛生长 (Schnall & Quatrano, 1992)。本试验结果表明, 0.5 μmol·L⁻¹ 的 ABA 相比于其他处理显著增加了切花月季的花径和瓶插寿命, 所以, 适宜浓度的 ABA 有利于切花保鲜。Geng 等 (2015) 发现外源 ABA 可缓解早期采收的切花百合叶片萎黄症状。同样, ABA 也有利于切花非洲菊的保鲜 (Huang et al., 2018)。NO 作为一种有激素效应的信号分子, 对植物的呼吸作用、种子萌发、不定根形成和叶片的生长发育、气孔运动、胁迫响应和衰老调节等过程都有作用 (Garcia-Mata & Lamattina, 2002; Pagnussat et al., 2002; Manjunatha et

al., 2012; He et al., 2014; Laxalt et al., 2016; 徐晓婷 等, 2017; Zhang et al., 2018)。通常情况下, NO 能够与其他内源激素互作调控植物生长发育 (Sanz et al., 2015), 如参与 ABA 下游的调控 (León et al., 2013)。本试验中, NO 参与 ABA 延缓切花月季的衰老, 表明 NO 和 ABA 在切花保鲜方面具有协同效应。Garcia-Mata 等 (2002) 指出, 低浓度的 ABA 和 NO 以剂量依赖的方式诱导蚕豆表皮的气孔关闭。在拟南芥中, NO 可以通过降低内源 ABA 浓度从而打破种子的休眠 (Liu et al., 2009)。最近研究发现, 在钼诱导的小麦氧化耐受性中 NO 作用于 ABA 的下游 (Wu et al., 2018)。这些研究表明许多情况下 NO 参与 ABA 信号调控。可见, NO 合成抑制剂钨酸钠抑制了 ABA 对切花月季的保鲜效果, 表明 NO 可能在 ABA 延缓切花衰老中起关键作用。

水分是影响植物生长发育的要因之一, 水分亏缺影响切花品质。通过气孔的运动调节蒸腾速率从而提高水分利用率, 使植物体内水分代谢保持平衡是细胞维持正常代谢活动的基础 (Yoo et al., 2010)。ABA 参与调节逆境胁迫, 其中包括水分胁迫 (Li et al., 2016)。研究表明, NO 参与 ABA 信号传导, 适应植物响应水分胁迫 (Desikan et al., 2004), 这在蚕豆和拟南芥中已得到证实 (Desikan et al., 2002; Garcia-Mata & Lamattina, 2002)。本研究中发现, NO 抑制剂钨酸钠降低了 ABA 诱导的切花月季相对含水量的增加, 推测 NO 可能参与了 ABA 通过保持水分来延长切花月季的瓶插寿命。Neill 等 (2002) 发现 NO 抑制剂 L-NAME 和清除剂 PTIO 预处理减弱了 ABA 诱导的豌豆表皮的气孔关闭。这在一定程度上解释了本研究的结果, 即 ABA 在 NO 参与下有效的保持了切花月季相对含水量。

抗氧化酶系统是植物在遭受干旱胁迫时的重要防御体系之一, 可减轻环境胁迫带来的伤害 (Shah & Nahakpam, 2012), 包括 POD、SOD、APX 等。Dwivedi 等 (2016) 研究发现, ABA 显著提高了切花剑兰的 SOD 和 APX 活性, 延长了瓶插寿命。本试验中, ABA 在 NO 参与下提高了切花月季的抗氧化酶 POD、SOD、APX 的活性, 从而达到切花保鲜效果, 提高抗氧化酶活性有利于切花采后品质 (Shaheen et al., 2015)。研究表明, ABA 能诱导酶及一些蛋白编码基因的表达, 参与细胞脱水过程增强抗旱性 (Zhu, 2002); 还可以诱导抗氧化酶基因的表达, 从而增强植物体内的抗氧化系统 (Bari & Jones, 2009)。外源 ABA 增加了白术 (*Atractylodes macrocephala* Koidz) 中 SOD、POD、APX 和 CAT 活性, 缓解了氧化应激和铅 (Pb) 诱导造成的毒害, 减少了植物对 Pb 的吸收 (Wang et al., 2013)。NO 也可通过其他的途径抑制切花的水分丧失, 提高保水能力, 如提高组织的抗氧化能力等。NO 诱导盐胁迫下小麦叶片 SOD 和 CAT 活力的上升, 从而减轻小麦叶片的氧化损伤 (阮海华 等, 2001)。本试验中, NO 合成抑制剂钨酸钠显著降低了 ABA 诱导的切花月季的抗氧化酶活性, 表明 ABA 提高切花月季抗氧化能力需 NO 参与。此外, Zhou 等 (2005) 发现 NO 参与了 ABA 诱导的柱花草 (*Stylosanthes guianensis*) 抗氧化酶活性的增加。在弱光胁迫下, 内源 NO 可能参与了 ABA 提高高羊茅 (*Festuca arundinacea* Schreb.) 幼苗的光合速率和抗氧化系统活性 (Zhang et al., 2018)。

综上, 适宜浓度的 ABA 增加了切花月季的最大花径和瓶插寿命。ABA 在外源 NO 的参与下, 通过增加相对含水量和抗氧化酶活性延长了切花月季瓶插寿命。可见, NO 参与了 ABA 延缓切花的衰老。但其相关分子机制需进一步研究, 为 NO 应用于切花保鲜提供理论依据。

References

- Bari R, Jones J D G. 2009. Role of plant hormones in plant defence responses. *Plant Molecular Biology*, 69 (4): 473 - 488.
- Borohov A, Tirosh T, Halevy A H. 1976. Abscisic acid content of senescing petals on cut rose flowers as affected by sucrose and water stress. *Plant Physiology*, 58 (2): 175 - 178.

- Bowyer M C, Wills R B H, Badiyan D, Ku V V V. 2003. Extending the postharvest life of carnations with nitric oxide—comparison of fumigation and in vivo delivery. *Postharvest Biology and Technology*, 30 (3): 281 - 286.
- Desikan R, Cheung M K, Bright J, Henson D, Hancock J T, Neill S J. 2004. ABA, hydrogen peroxide and nitric oxide signalling in stomatal guard cells. *Journal of Experimental Botany*, 55 (395): 205 - 212.
- Desikan R, Griffiths R, Hancock J, Neill S. 2002. A new role for an old enzyme: nitrate reductase-mediated nitric oxide generation is required for abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99 (25): 16314 - 16318.
- Dwivedi S K, Arora A, Singh V P, Sairam R, Bhattacharya R C. 2016. Effect of sodium nitroprusside on differential activity of antioxidants and expression of SAGs in relation to vase life of gladiolus cut flowers. *Scientia Horticulturae*, 210: 158 - 165.
- García-Mata C, Lamattina L. 2002. Nitric oxide and abscisic acid cross talk in guard cells. *Plant Physiol*, 128 (3): 790 - 792.
- Geng X M, Li M, Lu L, Okubo H, Ozaki Y. 2015. ABA improves postharvest quality of cut *Lilium* ‘Sorbonne’ harvested in late period. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University*, 60 (1): 81 - 86.
- He J Y, Ren Y F, Chen X L, Chen H. 2014. Protective roles of nitric oxide on seed germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.) under cadmium stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 108: 114 - 119.
- Huang X M, Lin S Q, He S G, Lin X H, Liu J P, Chen R Y, Li H M. 2018. Characterization of stomata on floral organs and scapes of cut ‘Real’ gerberas and their involvement in postharvest water loss. *Postharvest Biology and Technology*, 142: 39 - 45.
- Laxalt A M, García-Mata C, Lamattina L. 2016. The dual role of nitric oxide in guard cells: promoting and attenuating the ABA and phospholipid-derived signals leading to the stomatal closure. *Frontiers in Plant Science*, 7: 476.
- León J, Castillo M C, Coego A, Lozano-Juste J, Mir R. 2013. Diverse functional interactions between nitric oxide and abscisic acid in plant development and responses to stress. *Journal of Experimental Botany*, 65 (4): 907 - 921.
- Li X P, Xu Q Q, Liao W B, Ma Z J, Xu X T, Wang M, Ren P J, Niu L J, Jin X, Zhu Y C. 2016. Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid-induced adventitious rooting in cucumber (*Cucumis sativus* L.) under drought stress. *Journal of Plant Biology*, 59 (5): 536 - 548.
- Liu Y G, Shi L, Ye N H, Liu R, Jia W S, Zhang J H. 2009. Nitric oxide - induced rapid decrease of abscisic acid concentration is required in breaking seed dormancy in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, 183 (4): 1030 - 1042.
- Manjunatha G, Gupta K J, Lokesh V, Mur L A, Neelwarne B. 2012. Nitric oxide counters ethylene effects on ripening fruits. *Plant Signaling & Behavior*, 7 (4): 476 - 483.
- Neill S J, Desikan R, Clarke A, Hancock J T. 2002. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells. *Plant Physiology*, 128 (1): 13 - 16.
- Pagnussat G C, Simontacchi M, Puntarulo S, Lamattina L. 2002. Nitric oxide is required for root organogenesis. *Plant Physiology*, 129 (3): 954 - 956.
- Ren P J, Jin X, Liao W B, Wang M, Niu L J, Li X P, Xu X T, Zhu Y C. 2017. Effect of hydrogen-rich water on vase life and quality in cut lily and rose flowers. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 58 (6): 576 - 584.
- Ruan Hai-hua, Shen Wen-biao, Ye Mao-bing, Xu Lang-lai, 2001. Protective effect of nitric oxide on oxidative damage of wheat leaves under salt stress. *Chinese Science Bulletin*, 46 (23): 1993 - 1997. (in Chinese)
- 阮海华, 沈文彪, 叶茂炳, 徐朗莱. 2001. 一氧化氮对盐胁迫下小麦叶片氧化损伤的保护效应. *科学通报*, 46 (23): 1993 - 1997.
- Sanz L, Albertos P, Mateos I, Sánchez-Vicente I, Lechón T, Fernández-Marcos M, Lorenzo O. 2015. Nitric oxide (NO) and phytohormones crosstalk during early plant development. *Journal of Experimental Botany*, 66 (10): 2857 - 2868.
- Seo M, Koshiba T. 2002. Complex regulation of ABA biosynthesis in plants. *Trends Plant Sci*, 7 (1): 41 - 48.
- Schnall J A, Quatrano R S. 1992. Abscisic acid elicits the water-stress response in root hairs of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, 100 (1): 216 - 218.
- Shah K, Nahakpam S. 2012. Heat exposure alters the expression of SOD, POD, APX and CAT isozymes and mitigates low cadmium toxicity in seedlings of sensitive and tolerant rice cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 57: 106 - 113.
- Shaheen R, Hassan I, Hafiz I A, Jilani G, Abbasi N A. 2015. Balanced zinc nutrition enhances the antioxidative activities in Oriental lily cut-flower leading to improved growth and vase quality. *Scientia Horticulturae*, 197: 644 - 649.

- Tang Xue-mei, Gao Jun-ping. 1999. Preliminary study on difference and critical value of tolerance to water stress in cut rose cultivars. *Acta Horticulturae Sinica*, 26 (1): 43 - 48. (in Chinese)
唐雪梅, 高俊平. 1999. 切花月季品种水分胁迫耐性差异及忍耐极限初探. *园艺学报*, 26 (1): 43 - 48.
- Tu Jie, Shen Wenbiao, Ye Maobing, Xu Langlai. 2003. Regulation of nitric oxide on the aging process of wheat leaves. *Acta Botanica Sinica*, 45 (9): 1055 - 1062. (in Chinese)
屠 洁, 沈文彪, 叶茂炳, 徐朗莱. 2003. 外源 NO 供体对小麦离体叶片过氧化氢代谢的影响. *植物学报*, 45 (9): 1055 - 1062.
- Wang J C, Chen J, Pan K. 2013. Effect of exogenous abscisic acid on the level of antioxidants in *Atractylodes macrocephala* Koidz under lead stress. *Environmental Science and Pollution Research*, 20 (3): 1441 - 1449.
- Wu S W, Hu C X, Tan Q L, Zhao X H, Xu S J, Xia Y T, Sun X C. 2018. Nitric oxide acts downstream of abscisic acid in molybdenum-induced oxidative tolerance in wheat. *Plant Cell Reports*, 37 (4): 599 - 610.
- Xu Xiao-ting, Jin Xin, Liao Wei-biao. 2017. Nitric oxide is involved in ethylene-induced adventitious root development in cucumber explants. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (1): 53 - 61.
徐晓婷, 金 鑫, 廖伟彪. 2017. 一氧化氮参与乙烯诱导黄瓜不定根的形成. *园艺学报*, 44 (1): 53 - 61.
- Yoo C Y, Pence H E, Jin J B, Miura K, Gosney M J, Hasegawa P M, Mickelbart M V. 2010. The *Arabidopsis* GTL1 transcription factor regulates water use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density via transrepression of SDD1. *The Plant Cell*, 22 (12): 4128 - 4141..
- Zhang J, Fang H, Huo J, Huang D, Wang B, Liao W. 2018. Involvement of calcium and calmodulin in nitric oxide-regulated senescence of cut lily flowers. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1284.
- Zhang L, Li X, Li X, Wei Z, Han M, Zhang L, Li B. 2016. Exogenous nitric oxide protects against drought-induced oxidativestress in *Malus* rootstocks. *Turkish Journal of Botany*, 40 (1): 17 - 27.
- Zhang Ming-sheng, Xie Bo, Tan feng. 2002. Relationship between changes on endogenous hormone of sweet potato under water stress and drought resistance. *Scientia Agricultura Sinica*, 35 (5): 498 - 501. (in Chinese)
张明生, 谢 波, 谈 锋. 2002. 水分胁迫下甘薯内源激素的变化与品种抗旱性的关系. *中国农业科学*, 35 (5): 498 - 501.
- Zhang Shao-ying, Rao Jing-ping, Ren Xiao-lin. 2007. Effects of nitric oxide on respiration and enzymatic activity of cut rose during vase. *Acta Horticulturae Sinica*, 34 (1): 183 - 188. (in Chinese)
张少颖, 饶景萍, 任小林. 2007. 一氧化氮对瓶插月季呼吸作用及相关酶活性的影响. *园艺学报*, 34 (1): 183 - 188.
- Zhang X H, Liu Y H, Liu Q, Zong B, Yuan X P, Sun H E, Wang J, Zang L, Ma Z Z, Liu H M, He S B. 2018. Nitric oxide is involved in abscisic acid-induced photosynthesis and antioxidant system of tall fescue seedlings response to low-light stress. *Environmental and Experimental Botany*, 155: 226 - 238.
- Zhou B Y, Guo Z F, Xing J P, Huang B R. 2005. Nitric oxide is involved in abscisic acid-induced antioxidant activities in *Stylosanthes guianensis*. *Journal of Experimental Botany*, 56 (422): 3223 - 3228.
- Zhu J K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 53 (1): 247 - 273.