

干旱胁迫下外源氯化钙、水杨酸和一氧化氮对石蒜抗旱性的影响

蒋明敏, 徐晟, 夏冰, 彭峰, 汪仁*

江苏省中国科学院植物研究所, 南京210014

摘要: 通过盆栽试验, 研究了外源氯化钙(CaCl_2)、水杨酸(SA)和NO供体硝普钠(SNP)处理对干旱胁迫下石蒜抗旱性的影响。结果表明, 较低浓度的 CaCl_2 对石蒜抗旱性的影响不显著, 而随着 CaCl_2 预处理浓度的提高, 石蒜的抗旱效果显著增强。较低浓度SA和SNP可显著提高石蒜的抗旱性, 而高浓度则会发生毒害作用。利用模糊隶属函数法综合评价渗透调节物质、膜系统和抗氧化酶活性多项指标可以得出, 喷施 $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{CaCl}_2$ 、 $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{SA}$ 和 $0.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{SNP}$ 对石蒜抗旱性的提高具有显著效果。

关键词: 氯化钙; 水杨酸; 一氧化氮; 干旱胁迫; 石蒜

Effects of Exogenous Calcium Chloride, Salicylic Acid and Nitric Oxide on Drought Resistance of *Lycoris radiata* under Drought Stress

JIANG Ming-Min, XU Sheng, XIA Bing, PENG Feng, WANG Ren*

Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China

Abstract: Pot experiments were conducted to investigate the effects of exogenous calcium chloride (CaCl_2), salicylic acid (SA) and nitric oxide donor sodium nitroprusside (SNP) on drought tolerance of *Lycoris radiata* under drought stress. The results showed that lower concentration of CaCl_2 had no significant effect on drought resistance of *L. radiata*, while the drought resistant effect was more remarkable with the increase of pretreatment with different CaCl_2 . Lower concentration of SA and SNP could significantly improve the drought resistance of *L. radiata*, while higher concentrations would lead poisonous effects. Comprehensive evaluation of osmotic regulation substance, membrane system and antioxidant enzymes activity suggested that $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{CaCl}_2$, $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{SA}$ and $0.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{SNP}$ were the suitable pretreatment to enhance the drought resistance of *L. radiata*.

Key words: calcium chloride; salicylic acid; nitric oxide; drought stress; *Lycoris radiata*

干旱是影响植物生长和生产的最重要的环境因素之一, 它促进活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生, 对植物体内糖类、脂质、蛋白和核酸产生不利影响(Rhizopoulou和Psaras 2003; Srivastava等2010)。 Ca^{2+} 是细胞内重要的第二信使, 其介导的信号转导可缓解逆境胁迫对植物的伤害(Kader和Lindberg 2010)。水杨酸(salicylic acid, SA)是重要的调节植物生长发育的激素(Horvath等2007), 也是介导系统获得性抗性(systemic acquired resistance, SAR)的关键信号物质(Vlot等2009)。一氧化氮(nitric oxide, NO)可以调节细胞中活性氧的水平, 参与植物的防御调节(Tian和Lei 2006)。近年来, 许多研究发现外源物质 Ca^{2+} 、SA及NO处理等能在一定程度上提高植物的抗逆性(Guimarães等2011; Kadioglu等2011; Wu等2011)。

石蒜是单子叶植物纲石蒜科(Amaryllidaceae)

植物, 叶挺拔直立, 花大而颜色艳丽, 极具观赏价值。石蒜含有石蒜碱、加兰他敏等十多种生物碱, 这些物质对小儿麻痹症后遗症和阿尔茨海默病有很好的疗效(Pi等2009)。另外, 石蒜属鳞茎富含淀粉和胶质, 可用作加工酒精和造纸的原料(Liu等2012)。目前对石蒜属植物的研究主要集中在系统分类(Shi等2006; Yoo等2011)和生物碱含量(Wang等2010; Deng等2011)上, 对其在逆境下的生理研究较少有报道。本文以石蒜为材料, 采用外源喷施3种物质(CaCl_2 、SA、SNP)的处理方法, 从渗透调节物质、膜系统和保护酶活性角度, 研究这3种外

收稿 2012-07-02 修定 2012-07-19

资助 江苏省农业科技自主创新资金项目[cx(11)1016]和江苏省科技支撑计划(BE2011440)。

* 通讯作者(E-mail: jswangren@yahoo.com.cn; Tel: 025-84347111)。

源物质在石蒜抵抗干旱胁迫过程中的生理功能及作用机制, 为其在植物生产上的应用提供理论依据。

材料与amp;方法

1 材料

试验材料为石蒜 [*Lycoris radiata* (L'Her.) Herb.], 取自江苏省中国科学院植物研究所苗圃。

2 方法

2.1 试验设计

选取生长状况一致的石蒜鳞茎, 在其处于休眠期时栽种于盆中, 每盆一株, 土壤最大持水量为45.26%, 每盆装干土1 kg (通过计算土壤含水量得到), 采用称重法控水, 正常灌水(维持最大持水量的75%~80%)。出叶后, 选取叶片长势一致的植株, 从控水前7 d开始, 处理组每隔1 d分别用0.1、0.5、2、5、10 mmol·L⁻¹的CaCl₂、SA和SNP溶液(各溶液配制时另加0.5%吐温-20)喷施石蒜叶片表面, 以叶片湿润而不滴水为度, 共喷施4次, 对照组喷施清水。开始控水后对照组和处理组都自然干旱至设定标准(最大持水量的35%~40%), 之后每天下午18:00向盆中补充消耗的水分维持水分保持在设定标准, 各处理在达到胁迫设定标准的第10天取样。

2.2 测定指标与方法

脯氨酸含量用酸性茚三酮法测定(Bates等1973), 可溶性糖含量用蒽酮乙酸乙酯法测定(Yemm和Willis 1954), 可溶性蛋白含量用考马斯亮蓝法测定(Bradford 1976), 细胞膜透性用离子渗透率法测定(Lutts等1996), MDA含量用硫代巴比妥酸法测定(Bates等1973), SOD活性用氮蓝四唑法测定(Beauchamp和Fridovich 1971), POD活性用愈创木酚法测定(Abeles和Biles 1991), CAT活性用H₂O₂紫外吸收法测定(Zhang和Kirkham 1996)。

2.3 抗旱性的综合评价

为了全面准确地评价CaCl₂、SA和SNP(NO供体)预处理对石蒜抗旱性的影响, 我们采用模糊隶属函数法对这3种外源物质对石蒜抗旱性的影响进行了综合评价。其公式为: $X_{(ij)} = (X_{ij} - X_{jmin}) / (X_{jmax} - X_{jmin})$ 。式中: $X_{(ij)}$ 表示*i*种类*j*指标的隶属值; X_{ij} 表示*i*种类*j*指标的测定值; X_{jmax} 表示该指标的最大值;

X_{jmin} 表示该指标的最小值(陈文荣等2012)。

若某一指标与抗旱性呈正相关, 则使用上述公式; 若某一指标与抗旱性呈负相关, 则可以通过反隶属函数计算其抗旱性隶属函数值, 其公式为: $X_{(ij)} = 1 - (X_{ij} - X_{jmin}) / (X_{jmax} - X_{jmin})$ 。

运用隶属函数公式和反隶属函数公式先分别求出各个生理生化指标的隶属值, 再将各个抗旱指标的隶属值累加求平均值, 其公式为: $\bar{X}_i = \sum X_{ij} / n$ 。式中: \bar{X}_i 表示平均抗旱隶属值, n 表示指标数, 平均值越大则抗旱性越强。

实验结果

1 不同外源物质处理对干旱胁迫下石蒜渗透调节物质的影响

1.1 不同外源物质处理对干旱胁迫下石蒜脯氨酸含量的影响

从图1-A可以看出, 干旱胁迫下, 0.1和0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂处理的石蒜叶片脯氨酸含量与对照无显著差异, 随着处理浓度的增加, 5和10 mmol·L⁻¹ CaCl₂处理的脯氨酸含量达到最大值, 分别为对照的136.17%和134.07%, 两者无显著差异。SA处理下的叶片脯氨酸含量随着处理浓度的增加呈现先增加后降低的趋势, 0.1 mmol·L⁻¹ SA处理的叶片脯氨酸含量与对照无显著差异, 而0.5和2 mmol·L⁻¹ SA处理显著增加了脯氨酸的含量, 分别为对照的119.76%和123.77%, 两者之间差异不显著; 随着SA处理浓度的继续增大, 脯氨酸含量则呈现降低的趋势, 10 mmol·L⁻¹ SA处理下的脯氨酸含量已与对照无显著差异。此外, 0.1 mmol·L⁻¹ SNP处理下的脯氨酸含量上升为对照的113.53%; 0.5 mmol·L⁻¹处理效果最明显, 为对照的128.51%; 同样的, 随着SNP处理浓度的增加, 其脯氨酸含量逐渐降低, 10 mmol·L⁻¹ SNP处理的脯氨酸含量则下降为对照的82.13%。

1.2 不同外源物质处理对干旱胁迫下石蒜可溶性糖含量的影响

从图1-B可以看出, 干旱胁迫下, 0.1和0.5 mmol·L⁻¹ CaCl₂处理的石蒜叶片可溶性糖含量与对照无显著差异, 5和10 mmol·L⁻¹ CaCl₂处理下的可溶性糖含量达到最大值, 分别为对照的126.35%和122.77%。SA处理下的可溶性糖含量随着处理浓

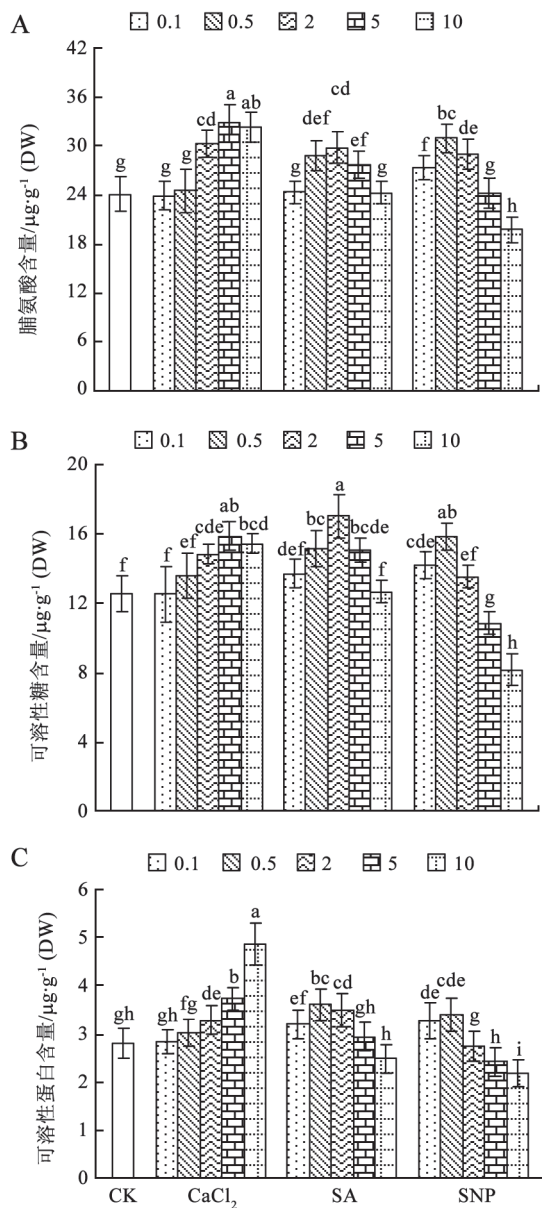


图1 三种外源物质处理对干旱胁迫下石蒜渗透调节物质的影响

Fig.1 Effects of three allogenic material treatments on osmotic regulation substances of *L. radiata* under drought stress

同一测定指标各柱形上不同小写字母表示差异显著($P<0.05$); 下图同。

度的增加呈现先增加后减少的趋势, 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理下达到最大值, 为对照的135.48%, 而10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理下的可溶性糖含量已与对照无显著差异。SNP处理下的可溶性糖含量变化趋势与SA类似, 0.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP处理下的可溶性糖含量达到最大值, 为对照的126.56%, 5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP处

理下的可溶性糖含量已下降为对照的86.28%, 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP处理进一步下降为对照的64.94%。

1.3 不同外源物质处理对干旱胁迫下石蒜可溶性蛋白含量的影响

从图1-C可以看出, 干旱胁迫下, 0.1和0.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理的石蒜叶片可溶性蛋白含量与对照无显著差异, 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理上升为最大值, 为对照的173.10%。SA处理下的可溶性蛋白含量随着处理浓度的增加呈现先增加后减少的趋势, 0.5和2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理下的可溶性蛋白含量最高, 分别为对照的128.19%和124.24%; 5和10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理下的可溶性蛋白含量已与对照无显著差异。SNP的处理效果与SA类似, 0.1和0.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP处理下的可溶性蛋白含量已经达到最大值, 分别上升为对照的116.81%和120.88%, 而10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP处理下的可溶性蛋白含量仅为对照的77.67%。

2 不同外源物质处理对干旱胁迫下石蒜膜系统的影响

2.1 不同外源物质处理对干旱胁迫下石蒜细胞膜透性的影响

从图2-A可以看出, 干旱胁迫下, 0.1和0.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理的细胞膜透性与对照无显著差异, 5和10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理下降为最小值, 分别下降为对照的79.99%和82.34%。SA处理下的细胞膜透性随着处理浓度的增加总体呈现先减少后增加的趋势, 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理下的细胞膜透性达到最小值, 为对照的80.04%, 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理反而比对照升高了9.69%。SNP处理下的细胞膜透性变化趋势与SA类似, 其中0.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP处理下叶片细胞膜透性最低, 为对照的80.69%; 在更高浓度的SNP处理下细胞膜透性反而上升, 到5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP处理下已经上升为对照的104.80%, 10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP处理进一步上升为对照的114.79%。

2.2 不同外源物质处理对干旱胁迫下石蒜MDA含量的影响

从图2-B可以看出, 干旱胁迫下, 0.1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理的石蒜叶片MDA含量与对照无显著差异; 随着 CaCl_2 浓度的增大, 其对细胞膜脂过氧化反应的抑制效果越明显, 5和10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 处理的MDA含量最低, 分别为对照的73.75%和70.41%。

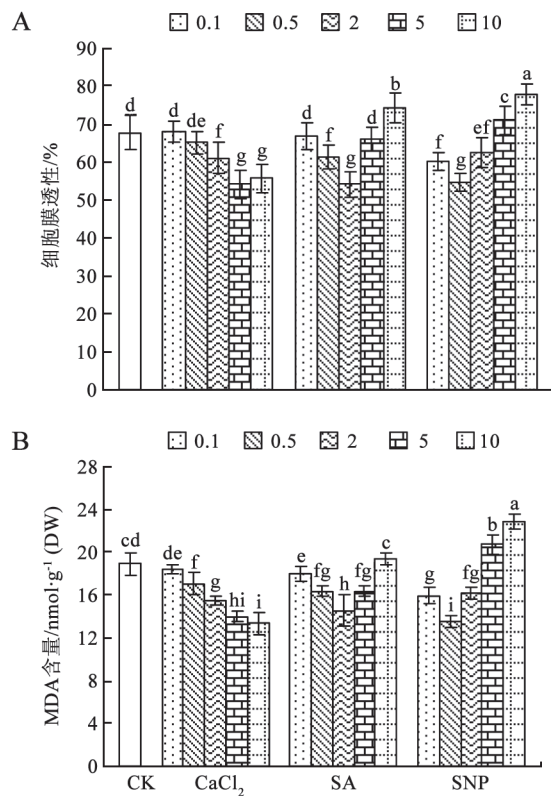


图2 三种外源物质处理对干旱胁迫下石蒜膜系统的影响
Fig.2 Effects of three allogenic material treatments on membrane systems of *L. radiata* under drought stress

SA处理下的MDA含量随着处理浓度的增加总体呈现先减少后增加的趋势, 2 mmol·L⁻¹ SA处理下叶片MDA含量最小, 为对照的76.93%; 而10 mmol·L⁻¹ SA处理下的MDA含量与对照无显著差异。SNP处理下的MDA含量变化趋势与SA类似, 其中0.5 mmol·L⁻¹ SNP处理下叶片MDA含量最低, 为对照的73.39%; 5 mmol·L⁻¹ SNP处理下的MDA含量已经比对照高9.37%, 10 mmol·L⁻¹ SNP处理下进一步上升为对照的120.89%。

3 不同外源物质处理对干旱胁迫下石蒜抗氧化酶活性的影响

3.1 不同外源物质处理对干旱胁迫下石蒜SOD活性的影响

从图3-A可以看出, 干旱胁迫下, 0.1 mmol·L⁻¹ CaCl₂处理的石蒜叶片SOD活性与对照无显著差异; 随着CaCl₂浓度的增大, SOD活性上升的也越高, 10 mmol·L⁻¹ CaCl₂处理下的叶片SOD活性上升为对照的143.07%。SA处理下的SOD活性随着处理浓度的增加总体呈现先增加后减少的趋势, 0.1

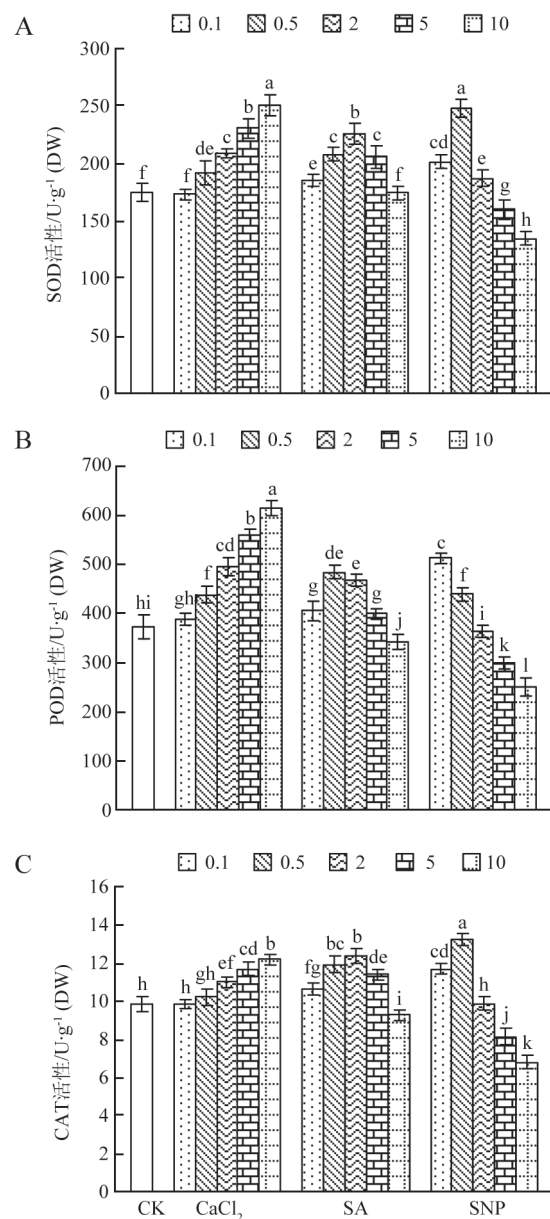


图3 三种外源物质处理对干旱胁迫下石蒜抗氧化酶活性的影响
Fig.3 Effects of three allogenic material treatments on antioxidant enzyme activities of *L. radiata* under drought stress

mmol·L⁻¹ SA处理下的叶片SOD活性已与对照差异显著, 上升为对照的106.08%; 2 mmol·L⁻¹ SA处理下的叶片SOD活性达到最大值, 为对照的129.02%; 随着SA浓度的继续升高, SOD活性逐渐下降, 10 mmol·L⁻¹ SA处理下的叶片SOD活性与对照无显著差异。不同浓度SNP处理下的SOD活性变化趋势与SA类似, 0.1 mmol·L⁻¹ SNP处理下的叶片SOD活性已上升为对照的114.96%; 0.5 mmol·L⁻¹ SNP处理

讨 论

各种各样的非生物胁迫会导致植物生长发育受到一定和特殊的影响。干旱作为其中一种非生物胁迫影响了植物生理和代谢的各个方面。干旱对植物生长的限制主要起因是光合作用下降、渗透胁迫引起的植物进程受阻以及对植物营养获得的影响等(Huang等2012)。理论上讲,植物适应干旱胁迫反应可以分为三个方面:(1)渗透稳态或渗透适应;(2)胁迫损伤控制和修复,或者解毒;(3)生长控制等(Zhu 2002)。

干旱胁迫能干扰植物细胞中活性氧产生与清除之间的平衡,产生过多的活性氧,导致植物细胞遭受氧化胁迫。活性氧主要包括超氧阴离子、过氧化氢、单线态氧和羟自由基。这些自由基的产生会导致生物膜脂过氧化、蛋白质变性、DNA链断裂以及光合受阻等多种有害的细胞学效应,从而使细胞功能失常。另外,干旱胁迫下,植物体细胞膜结构和功能被破坏,表现为选择性功能降低,透性增大,膜内电解质外渗。膜透性的大小作为反映质膜受伤害的程度,被认为是评价植物抗旱性最好的指标之一(Xu等2008)。MDA是膜脂过氧化作用的最终产物,它能抑制细胞抗氧化酶的活性,又可与细胞内的蛋白质、核酸等大分子发生反应,使蛋白质和核酸变性。因此,植物体内MDA的含量是评判植物脂质过氧化的重要指标(Smirnoff 1993)。

植物在长期的进化过程中也相应形成了酶促和非酶促两大类保护系统,减轻或避免活性氧对细胞造成伤害,从而表现出对氧化胁迫的抗性。SOD是活性氧清除反应过程中第一个发挥作用的抗氧化酶,能将超氧阴离子自由基快速歧化为过氧化氢和分子氧,可以有效减少自由基对膜系统的伤害(Sofa等2004)。SOD产生的过氧化氢也会对细胞产生毒害,POD可以使 H_2O_2 还原成 H_2O 而减小植物体内的氧化状态。CAT存在于过氧化物酶体和乙醛酸循环体,它是清除 H_2O_2 的主要酶类,保护细胞避免因 H_2O_2 累积而产生伤害(Tsang等1991)。

植物在干旱条件下细胞失水,为使细胞维持较高的渗透压,细胞中会积累一些低分子量的代谢物,这些渗透调节物质主要有糖类、氨基酸及

其衍生物、多元醇等,它们在细胞中的积累有利于植物在干旱胁迫下对水分的吸收。植物可通过积累可溶性糖来降低细胞渗透势,增强植物的吸水、保水能力,同时可溶性糖也是高等植物的主要光合产物,对环境胁迫的变化比较敏感。此外,干旱胁迫下,植物体蛋白酶活性增强,蛋白质分解加速,形成大量的可溶性蛋白来提高细胞的保水能力。植物细胞中的可溶性蛋白有相当一部分是具有特异性功能的调节代谢的酶,另有一些可以给细胞内的束缚水提供一个结合衬质以增加束缚水含量,从而使细胞结构在脱水时不致遭受更大的破坏(Song等2006)。

脯氨酸作为植物体内重要的渗透调节物质,其含量的增加能提高植物抗渗透胁迫的能力(Kavi Kishor等1995)。在小麦(Nayyar和Walia 2003)、桑树(Reddy等2004)和橄榄(Ahmed等2009)中均发现脯氨酸积累速率较快的品种抗逆性也较强。干旱胁迫下,植物体内脯氨酸含量的增加除了作为渗透调节物质改变细胞的渗透势以防止脱水外,还可与蛋白质分子上的疏水基作用,扩大亲水基的表面,从而增强蛋白质的稳定性,起到保护膜结构的作用(Mcneil 1999)。同时,脯氨酸还具有保护生物大分子以及参与氮代谢和能量代谢等作用(Kavi Kishor等2005)。在甜菜(Choluj等2008)、芒果(Elsheery和Cao 2008)和黑杨(Regier等2009)的研究中发现可溶性糖和可溶性蛋白同样对提高植物抗逆性具有重要作用。

钙是植物生长发育所必需的营养元素,在维持细胞膜磷脂及膜结合蛋白的稳定性中起重要作用(Kim等2009)。目前已知,当植物受到外界胁迫时,细胞内 Ca^{2+} 浓度升高,并与钙调蛋白结合成激活态复合体,激活基因表达,启动一系列反应使植物适应胁迫环境(Xiong等2002; White和Broadley 2003)。但是,有研究发现在用 $CaCl_2$ 处理时,Cl⁻积累会对细胞造成一定程度的毒害(Silva等2003)。尽管如此,积累的 Ca^{2+} 还是可以克服这种不利影响,并提高植物对非生物胁迫的抗性(Nedjimi和Daoud 2009; Khan等2010)。本研究发现,较低浓度的 $CaCl_2$ 溶液(0.1和0.5 mmol·L⁻¹)对石蒜抗旱性的提高不显著,可能是增加的 Ca^{2+} 浓度不足以启动更多的生化反应或被Cl⁻的负效应相抵消;然而,随着

CaCl₂溶液预处理浓度的提高, 积累的Ca²⁺浓度增加, 石蒜的抗旱效果则显著增强。

SA是植物在多种逆境胁迫下重要的信号分子, 它与SA结合蛋白结合, 使植物体内H₂O₂含量水平上升, 过量的H₂O₂激活抗氧化酶活性, 从而提高植物的抗逆性(Klessig等2000; Horvath等2007)。当然, H₂O₂完成其生理作用后必须尽快清除, 细胞不可能长时间容忍超过生理浓度的H₂O₂。因此, 过高浓度的SA会对植物体产生一系列毒害作用(Dat等2000; Landberg和Greger 2002)。本研究也发现较低浓度SA可显著提高石蒜的抗旱性, 而较高浓度则会对石蒜发生毒害作用。

NO作为一种气体信号分子, 不仅参与植物生长和发育等生理代谢过程, 而且对植物的抗逆性也具有一定的作用(Delledonne等1998)。适当浓度的NO能显著缓解胁迫对植物造成的伤害, 这可能与其能提高抗氧化酶的活性有关(Hsu和Kao 2004; Hu等2007)。本研究发现一定浓度的NO供体SNP处理能显著提高干旱胁迫下石蒜抗氧化酶SOD、POD和CAT的活性。随着SNP处理浓度的增加, 处理组的石蒜抗旱性反而比对照组低, 可能是因为高浓度的NO与超氧阴离子作用生成过氧亚硝酸阴离子, 质子化后形成强氧化的过氧亚硝酸, 对植物体造成毒害(Lamattina等2003)。

植物抗旱性是一个受多种因素影响的复杂数量性状, 单一指标难以全面准确地反映抗旱性强弱。本文采用模糊隶属函数法对石蒜的抗旱性进行综合评价, 可以消除个别指标带来的片面性, 使评价结果更为科学和合理。本研究发现3种外源物质预处理均能提高干旱胁迫下石蒜体内渗透调节物质的含量和抗氧化酶活性, 同时降低膜脂过氧化。当然, 更深入的研究植物体的抗旱性, 需要从基因水平、表达调控、信号传导网络等多个方面进行研究, 全面、综合、系统地对于干旱伤害和植物抗旱机理进行更深入的解析, 为从根本上提高植物的抗旱性提供理论指导。

参考文献

陈文荣, 曾玮玮, 李云霞, 李永强, 郭卫东(2012). 高丛蓝莓对于旱胁迫的生理响应及其抗旱性综合评价. 园艺学报, 39 (4): 637~646

Abeles FB, Biles CL (1991). Characterization of peroxidases in ligni-

- fying peach fruit endocarp. *Plant Physiol*, 95: 269~273
- Ahmed CB, Rouina BB, Sensoy S, Boukhris M, Abdallah FB (2009). Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environ Exp Bot*, 67: 345~352
- Bates LS, Waldren RP, Teare ID (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil*, 39: 205~207
- Beauchamp C, Fridovich I (1971). Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Anal Biochem*, 44: 276~287
- Bradford MM (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal Biochem*, 72: 248~254
- Choluj D, Karwowska R, Ciszewska A, Jasinska M (2008). Influence of long-term drought stress on osmolyte accumulation in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) plants. *Acta Physiol Plant*, 30: 679~687
- Dat JF, Lopez-Delgado H, Foyer CH, Scott IM (2000). Effects of salicylic acid on oxidative stress and thermotolerance in tobacco. *J Plant Physiol*, 156: 659~665
- Delledonne M, Xia YJ, Dixon RA, Lamb C (1998). Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance. *Nature*, 394 (6693): 585~588
- Deng BY, Ye L, Yin HH, Liu Y, Hu SY, Li BF (2011). Determination of pseudolycorine in the bulb of *Lycoris radiata* by capillary electrophoresis combined with online electrochemiluminescence using ultrasonic-assisted extraction. *J Chromatogr B*, 879 (13): 927~932
- Elsheery NI, Cao KF (2008). Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiol Plant*, 30: 769~777
- Guimarães FVA, de Lacerda CF, Marques EC, de Miranda MRA, de Abreu CEB, Presco JT, Gomes-Filho E (2011). Calcium can moderate changes on membrane structure and lipid composition in cowpea plants under salt stress. *Plant Growth Regul*, 65: 55~63
- Horvath E, Szalai G, Janda T (2007). Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *J Plant Growth Regul*, 26: 290~300
- Hsu YT, Kao CH (2004). Cadmium toxicity is reduced by nitric oxide in rice leaves. *Plant Growth Regul*, 42: 227~238
- Hu KD, Hu LY, Li YH, Zhang FQ, Zhang H (2007). Protective roles of nitric oxide on germination and antioxidant metabolism in wheat seeds under copper stress. *Plant Growth Regul*, 53: 173~183
- Huang GT, Ma SL, Bai LP, Zhang L, Ma H, Jia P, Liu J, Zhong M, Guo ZF (2012). Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants. *Mol Biol Rep*, 39: 969~987
- Kader MA, Lindberg S (2010). Cytosolic calcium and pH signaling in plants under salinity stress. *Plant Signal Behav*, 5: 233~238
- Kadioglu A, Saruhan N, Sağlam A, Terzi R, Acet T (2011). Exogenous salicylic acid alleviates effects of long term drought stress and delays leaf rolling by inducing antioxidant system. *Plant Growth Regul*, 64: 27~37
- Kavi Kishor PB, Hong Z, Miao GH, Hu CAA, Verma DPS (1995).

- Overexpression of Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiol*, 108: 1387~1394
- Kavi Kishor PB, Sangam S, Amrutha RN, Laxmi PS, Naidu KR, Rao KRSS, Rao S, Reddy KJ, Theriappan P, Sreenivasulu N (2005). Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Curr Sci*, 88 (3): 424~438
- Khan MN, Siddiqui MH, Mohammad F, Naeem M, Khan MMA (2010). Calcium chloride and gibberellic acid protect linseed (*Linum usitatissimum* L.) from NaCl stress by inducing antioxidative defence system and osmoprotectant accumulation. *Acta Physiol Plant*, 32: 121~132
- Kim MC, Chung WS, Yun DJ, Cho MJ (2009). Calcium and calmodulin-mediated regulation of gene expression in plants. *Mol Plant*, 2: 13~21
- Klessig DF, Durner J, Noad R, Navarre A, Wendehenne D, Kumar D, Zhou JM, Shah J, Zhang S, Kachroo P et al (2000). Nitric oxide and salicylic acid signalling in plant defense. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 8849~8855
- Lamattina L, Garcia-Mata C, Graziano M, Pagnussat G (2003). Nitric oxide: the versatility of an extensive signal molecule. *Annu Rev Plant Biol*, 54: 109~136
- Landberg T, Greger M (2002). Differences in oxidative stress in heavy metal resistant and sensitive clones of *Salix viminalis*. *J Plant Physiol*, 159: 69~75
- Liu SP, Ding ZY, Zhang L, Gu ZH, Wang XL, Sun XJ, Shi GY (2012). Ethanol production from *Lycoris radiata* Herbert (Amaryllidaceae) residues as a new resource. *Biomass Bioenerg*, 37: 237~242
- Lutts S, Kinet JM, Bouharmont J (1996). NaCl-induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. *Ann Bot*, 78: 389~398
- Mcneil SD, Nuccio ML, Hanson AD (1999). Betaines and related osmoprotectants. Targets for metabolic engineering of stress resistance. *Plant Physiol*, 120: 945~949
- Nayyar H, Walia DP (2003). Water stress induced proline accumulation in contrasting wheat genotypes as affected by calcium and abscisic acid. *Biol Plant*, 46: 275~279
- Nedjimi B, Daoud Y (2009). Effects of calcium chloride on growth, membrane permeability and root hydraulic conductivity in two *Atriplex* species grown at high (sodium chloride) salinity. *J Plant Nutr*, 32: 1818~1830
- Pi HF, Zhang P, Ruan HL, Zhang YH, Sun HD, Wu JZ (2009). A new alkaloid from *Lycoris aurea*. *Chin Chem Lett*, 20 (11): 1319~1320
- Reddy AR, Chaitanya KV, Jutur PP, Sumithra K (2004). Differential antioxidative responses to water stress among five mulberry (*Morus alba* L.) cultivars. *Environ Exp Bot*, 52: 33~42
- Regier N, Streb S, Coccozza C, Schaub M, Cherubini P, Zeeman SC, Frey B (2009). Drought tolerance of two black poplar (*Populus nigra* L.) clones: contribution of carbohydrates and oxidative stress defence. *Plant Cell Environ*, 32: 1724~1736
- Rhizopoulou S, Psaras GK (2003). Development and structure of drought-tolerant leaves of the Mediterranean shrub *Capparis spinosa* L. *Ann Bot*, 92: 377~383
- Shi SD, Qiu YX, Wu L, Fu CX (2006). Interspecific relationships of *Lycoris* (Amaryllidaceae) inferred from inter-simple sequence repeat data. *Sci Hortic*, 110 (2): 285~291
- Silva JV, Lacerda CF, Costa PHA, Eneas-Filho J, Gomes-Filho E, Prisco JT (2003). Physiological responses of NaCl stressed cowpea plants grown in nutrient solution supplemented with CaCl_2 . *Braz J Plant Physiol*, 15: 99~105
- Smirnoff N (1993). The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytol*, 125: 27~58
- Sofa A, Dichio B, Xiloyannis C, Masia A (2004). Lipoygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees response to drought stress. *Plant Physiol*, 121: 58~65
- Song J, Feng G, Tian CY, Zhang FS (2006). Osmotic adjustment traits of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* in field or controlled conditions. *Plant Sci*, 170: 113~119
- Srivastava AK, Lokhande VH, Patade VY, Suprasanna P, Sjahril R, D'Souza SF (2010). Comparative evaluation of hydro-, chemo-, and hormonal-priming methods for imparting salt and PEG stress tolerance in Indian mustard (*Brassica juncea* L.). *Acta Physiol Plant*, 32: 1135~1144
- Tian X, Lei Y (2006). Nitric oxide treatment alleviates drought stress in wheat seedlings. *Biol Plant*, 50: 775~778
- Tsang EWT, Bowler C, Herouart D, Van Camp W, Villarreal R, Genetello C, Van Montagu M, Inze D (1991). Differential regulation of superoxide dismutases in plants exposed to environmental stress. *Plant Cell*, 3: 783~792
- Vlot AC, Dempsey DA, Klessig DF (2009). Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annu Rev Phytopathol*, 47: 177~206
- Wang L, Yin ZQ, Cai Y, Zhang XQ, Yao XS, Ye WC (2010). Amaryllidaceae alkaloids from the bulbs of *Lycoris radiata*. *Biochem Syst Ecol*, 38 (3): 444~446
- White PJ, Broadley MR (2003). Calcium in plants. *Ann Bot*, 92 (4): 487~511
- Wu XX, Zhu WM, Zhang H, Ding HD, Zhang HJ (2011). Exogenous nitric oxide protects against salt-induced oxidative stress in the leaves from two genotypes of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Acta Physiol Plant*, 33: 1199~1209
- Xiong L, Schumaker KS, Zhu JK (2002). Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *Plant Cell*, 14: 165~183
- Xu ZZ, Zhou GS, Wang YL, Han GX, Li YJ (2008). Changes in chlorophyll fluorescence in maize plants with imposed rapid dehydration at different leaf ages. *J Plant Growth Regul*, 27: 83~92
- Yemm EW, Willis AJ (1954). The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem J*, 57: 508~514
- Yoo YK, Yuan T, Lee JS, Lee AK, Roh MS, Kurita S, Suh JK (2011). Species relationships of *Lycoris* endemic to Korea evaluated by RAPD and SNPs of nrDNA-ITS regions. *Hort Environ Biotechnol*, 52 (2): 145~151
- Zhang J, Kirkham MB (1996). Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seedlings. *New Phytol*, 132: 361~373
- Zhu JK (2002). Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 53: 247~273