

## 评述与展望

### Reviews and Progress

## 植物中 NO 的研究进展

陈平波<sup>1,2</sup>, 李霞<sup>1</sup>, 夏凯<sup>2</sup>

1.江苏省农业科学院粮食作物研究所, 江苏省优质水稻工程技术研究中心, 南京, 210014

2.南京农业大学生命科学学院, 南京, 210095

✉ 通讯作者: [jsplx@jaas.ac.cn](mailto:jsplx@jaas.ac.cn) ✉ 作者

分子植物育种, 2011 年, 第 9 卷, 第 62 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0062

收稿日期: 2011 年 03 月 12 日

接受日期: 2011 年 04 月 28 日

发表日期: 2011 年 05 月 18 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式:

陈平波等, 2011, 植物中 NO 的研究进展, 分子植物育种 Vol.9 No.62 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0062)

**摘要** NO 是一个重要的信号分子作用在许多组织中调节不同的生理过程。自 20 世纪 80 年代, 在植物中发现一氧化氮(nitric oxide, NO), 这种气体化合物, 已成为一个重要信号分子参与多种生理功能。尤其是近年来, 越来越多的研究表明: NO 是植物中关键的信号分子, 参与各种生长发育和逆境的响应。为了对植物体内的 NO 生理功能的阐明提供新的新思路 and 线索, 本文综述了 NO 的合成, 包括植物中 NO 的生化合成和去除途径、它在生长、发育以及信号转导途径中的作用以及与 ROS 的关系等方面内容, 并对 NO 信号与 Ca<sup>2+</sup>、cGMP、蛋白激酶及细胞程序性死亡间作用也做了讨论, 最后对植物中 NO 的研究做了简要的分析和展望, 期望对利用 NO 提高植物抗逆性提供理论基础。

**关键词** NO; NO 合酶; 硝酸还原酶; cGMP; 信号转导

## Research of Nitric Oxide in Plants

Chen Pingbo<sup>1,2</sup>, Li Xia<sup>1</sup>, Xia Kai<sup>2</sup>

1. Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Jiangsu High Quality Rice R&D Center, Nanjing Branch of China National Center for Rice Improvement, Nanjing, 210014, P.R. China

2. College of Life Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing, 210095, P.R. China

✉ Corresponding author, [jsplx@jaas.ac.cn](mailto:jsplx@jaas.ac.cn); ✉ Authors

**Abstract** Nitric oxide (NO) is an important molecule that acts in many tissues to regulate a diverse range of physiological processes. Since the discovery of NO emission by plants in the 1970s, this gaseous compound has emerged as a major signalling molecule involved in multiple physiological functions. Especially, recent increased researches exhibited that the molecule plays as a key-signalling molecule involving in various responses of growth and stress in plants. In order to provide new ideas and new clues for clarify the physiological functions of NO, this article reviewed the recent advances such as NO synthesis including the biochemical synthesis, removal pathway, physiological functions, signal transduction and the relationship with the ROS and so on. Besides, NO signalling relation with Ca<sup>2+</sup>, cGMP, protein kinases and programmed cell death were also discussed. Finally, we made a brief analysis and prospected on the research of NO in plants and expect to provide a theoretical basis on NO application for improving the stress tolerance of the plant.

**Keywords** Nitric Oxide; Nitric Oxide Synthase; Nitrate Reductase; cGMP; Signal transduction

### 研究背景

一氧化氮(nitric oxide, NO)在植物的许多组织生理过程中是一个重要的信号分子(Palavan-Unsal and Arisan, 2009)。长期以来, NO都被认为是一种大气污染物, 直到20世纪80年代美国药理学家Furchgott等发现血管内皮细胞在乙酰胆碱等作用下产生了一种新型血管内皮细胞松弛因子(endothelium-derived relaxing factor, EDRF)以来(Furchgott and Zawadzki, 1980), 有关NO信号分子作

用的研究得到了快速的发展。其中, 1992年NO被Science杂志评选为“年度分子”; 1998年, Furchgott、Ignarro和Murad 3位科学家由于发现了NO的生物合成和作用机制的研究工作而获得诺贝尔生理学或医学奖, 均显示了NO在生命过程中的非凡意义。

在动物中与NO牵连的包括神经传递, 血管平滑肌松弛, 免疫防御、细胞凋亡等多种生物学过程(Moncada et al., 1991; Jaffrey and Synder, 1995; Llyod-Jones and Bioch, 1996; Wink and Mitchell,

1998; Ignarro, 2000)。而植物NO研究工作则相对滞后。大约在20世纪初、中期, NO就被发现具有类似植物激素的作用, 但由于当时人们的知识水平和技术手段的限制, 植物NO的生理功能并未得到深入研究和阐释。1998年, 意大利Delledonne发现NO作为信号分子参与植物抗病反应, 开拓了植物NO研究的新领域。此后, 植物NO研究成果如雨后春笋般地大量涌现, 例如在植物的防御反应中NO调节防卫基因与活性氧(ROS)的相互作用, 从而产生细胞死亡, 以抵御病原体的攻击(Klessig et al., 2000; Wende-henne et al., 2001; Neillet et al., 2003; Romero-Puertas and Delledonne, 2003)。

本文重点讨论植物中NO的不同来源、合成及清除机制、生理功能以及与信号分子互作的信号传导途径研究进展。一方面为深入了解NO在信号传导途径的作用提供新线索, 另一方面为利用NO、NO合成酶类, 以及通过基因修饰手段适当提高作物内源NO含量或维持稳态等植物生长调节剂的研制, 进而应用于提高作物抗逆等农业生产方面, 都具有重要的实践意义。

## 1 植物体内NO的合成和清除机制

### 1.1 植物体内NO的合成

#### 1.1.1 L-精氨酸途径

在动物系统中, NO主要通过NO合成酶(nitric oxide synthases, NOS)催化精氨酸产生。含有三种编码一氧化氮合酶分别是内皮型NOS (eNOS)、神经元NOS (nNOS)和诱导型NOS (iNOS)。除了NOS产生NO外, 动物中的黄嘌呤氧化酶(xanthine oxidase, XO)也可以产生NO, 主要表现在XO可以通过催化还原硝酸、亚硝酸以及有机硝酸产生NO (Li et al., 2008)。在植物和真菌的实验中, Ninnemann and Maier首次提出植物中也有NOS活性(Ninnemann and Maier, 1996), 和动物体系一样, 植物也可以产生NO, 并存在类似的合成途径, 在植物组织和各种细胞器如细胞核、线粒体和过氧化物酶体中都检测到NOS活性(Corpas et al., 2006), 此外有研究表明, 多胺中的精胺和亚精胺也可以刺激拟南芥幼苗不同组织快速合成NO (Tun et al., 2006), 因此推测在植物中还可能存在尚未发现的酶类能将多胺直接转化为NO (Yamasaki and Cohen, 2006)。尽管在拟南芥中克隆到*AtNOS1*基因(Guo et al., 2003), 该基因编码的

蛋白与蜗牛中参与NO合成的蛋白有相似序列, 但这一蛋白与典型的动物NOSs在结构上没有相似性。最近实验发现在海洋生物中*Ostreococcus tauri*中蛋白和人类中的NOS有45%的相似序列, 其结构模型与动物的反应区域高度相似, NO在海洋生态系统中也发挥重要的作用(Eckardt, 2010)。但是植物中产生NO的机理和途径与动物体系相比要复杂的多。

Guo等2003年的研究还发现, 在大肠杆菌中表达*AtNOS1*或其蜗牛中同源蛋白, 可使依赖L-Arg途径的NO合成增加, 过表达*AtNOS1*的拟南芥转基因植株叶片提取物中NOS的活性较野生型的高, 同时在*AtNOS1*突变的植株中仅检测到少量的NO, 这些结果暗示*AtNOS1*与蜗牛中的同源蛋白可能属于另一类新的NOS。进一步的研究发现, *AtNOS1*并不具有NOS活性, *AtNOS1*又被重新命名为*AtNOA1* (NO associated 1) (Zemojtel et al., 2006; Crawford et al., 2006), 它实际上编码的是一个质体GTPase, 该蛋白可能是核糖体发挥正常功能所必需的, 由于其在代谢GTP时会消耗 $H_2O_2$ , 而后者可以清除NO, 因此当*AtNOS1*缺失时, 由于 $H_2O_2$ 积累而导致NO下调的假象(Moreau et al., 2008; Gas et al., 2009), 因此, 今后从植物中仔细探查和鉴定出真正的NOS蛋白以及编码基因, 才能为L-Arg依赖的植物NO合成途径提供强有力的直接证据。

#### 1.1.2 亚硝酸盐/硝酸盐( $NO_2^-$ / $NO_3^-$ )合成途径

除了NOS外, 其他的酶也能产生NO。在植物体内, 细胞质的硝酸还原酶(NR)和根部特有的质膜亚硝酸盐-NO还原酶(Ni-NOR)也参与NO的生成, 其中Ni-NOR是在烟草根系证明的(Stöhr and Ullrich, 2002)。NR和Ni-NOR将 $NO_2^-$ 还原生成NO, 其中NR以NAD(P)H作为电子供体进行还原反应产生NO, 上述过程产生的NO可能有助于保持叶片和根中NO的基础水平; 根中的Ni-NOR与NR同时作用, 将 $NO_3^-$ 还原为 $NO_2^-$ 。 $NO_2^-$  /  $NO_3^-$ 依赖途径中的非酶促途径主要还包括如下机制: 如线粒体中通过线粒体电子传递链使 $NO_2^-$ 还原为NO, 大豆叶绿体中硝酸盐调控NO合酶, 调节NO产生(Jasid et al., 2006), 质膜上通过Ni-NOR还原 $NO_2^-$ 为NO, 类胡萝卜素和光也可以催化 $NO_2^-$ 至NO的转变(Cooney et al., 1994), 质外体中通过非酶促反应在酸性条件下可将亚硝酸盐还原为NO。进一步的研究表明, NR的抑制剂叠氮化

钠和氰化钾可以有效阻止NO的产生(Wu et al., 2009), 而NR的缺失型将导致氮同化障碍, 从而影响初级和次级代谢。例如拟南芥NR-缺乏型 $nia1$ ,  $nia2$ 双突变株中的亚硝酸盐和氨基酸水平降低, 且不能合成NO, 同时脱落酸(ABA)诱导的气孔关闭也受到明显的抑制(Bright et al., 2006), 说明NR介导的NO合成是ABA诱导气孔关闭信号转导途径的关键步骤。除了硝酸盐影响NR转录外, 光合作用调节糖水平和植物色素也能通过诱导NR合成NO (Werner et al., 2011)。

### 1.1.3 其它途径合成NO

黄嘌呤氧化还原酶, 或者被称为黄嘌呤氧化酶(XOR), 黄嘌呤氧化还原酶(XO)或黄嘌呤脱氢酶(XDH)也能产生NO (Harrison, 2002)。不同植物中XOR的形式不同, 研究表明在豌豆叶中高水平的NOR过氧化物酶体酶形式是XO (Sandalio et al., 1988; Corpas et al., 1997)。近年来, 研究辣根过氧化物酶能使羟基脲和过氧化氢产生NO (Huang et al., 2002b)。这种NO来源表明: 过氧化物酶在植物细胞重要的生理过程中普遍存在的(Veitch, 2004)。此外, 另一种NO的生成酶是色素P450, 这些蛋白质通过NADPH和 $O_2$ 在植物体内氧化NOHA产生NO (Mansuy and Boucher, 2002)。最近实验发现, 在烟草中羟胺(R-NHOH)通过过氧化物生成NO, 这可能是NO的另一个氧化生成途径(Rumer et al., 2009)。此外, 磷脂酸(PA)参与NO的合成, 也是另一个要考虑的重要方面(Distéfano et al., 2010)。

### 1.2 NO的清除机制

植物中生成NO的清除, 主要根据不同的产生部位通过4条途径进行转化(Leitner et al., 2009), 从而形成不同种类的活性氮(reactive nitrogen species, RNS)传向不同相关的信号通路。一是NO与血红素(Hb)依赖NAD(P)H转化成 $NO_3^-$ 。如拟南芥Hb1能以NADPH为电子供体, 合成 $NO_3^-$ , 从而降低NO的生物活性。二是NO与还原型谷胱甘肽(GSH)反应, 形成S-基谷胱甘肽(GSNO), 代谢变化受GSNO还原酶调节(Diaz et al., 2003), GSNO能释放NO, 同时也可作为转亚硝基的中间物, 因此它被认为是一种RNS和NO的天然贮藏器。GSNO介导的亚硝酸还原在根的生长和抗病原的细胞过程中起作用(Gupta et al., 2011)。三是NO与超氧阴离子( $O_2^-$ )迅速反应, 形成

过氧亚硝酸阴离子( $ONOO^-$ )。ONOO<sup>-</sup>是一种有效的氧化剂和硝化剂, 这一非酶反应受其前体物合成(需酶催化)效率的严格控制。四是NO的清除定位在线粒体、质体和细胞质中, 以ROS作为底物(Gupta et al., 2011)与 $O_2$ 反应生成 $NO_3^-$ 和 $NO_2^-$ 。

在植物生理过程中, NO的累积不仅依赖它的生成途径, 还依赖其去除途径。因此, 细胞内NO信号的作用必须保持合成和去除上的平衡(Wilson et al., 2008)。迄今为止, 我们对它们间的竞争过程和NO与cAMP或其他分子在时间和空间上的作用考虑的还很少(Zaccolo, 2006), 在以后的研究中, 阐明其间的复杂性是需要重视的研究方向。

## 2 NO的生理功能

### 2.1 NO可打破休眠, 刺激萌发和根的伸长

NO影响植物的新陈代谢, 贯穿了植物生长发育的每一个阶段。NO首先能刺激多种植物种子的萌发。如在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、大麦(*Hordeum vulgare*)和莴苣(*Lactuca sativa*)等植物中均发现NO能够抑制种子休眠, 促进萌发(Bethke et al., 2006)。NO对苹果胚的破眠作用还与乙烯的产生呈正相关, 乙烯的合成抑制剂氨基氧乙酸(aminooxy acetic acid, AOA)则可逆转NO的诱导作用, 推测NO在破眠中的调节作用是通过刺激乙烯的合成介导的(Gniazdowska et al., 2007)。采用ABA的相关突变体还发现, 打破拟南芥种子的休眠还与NO诱导的ABA水平的下降有关(Liu et al., 2009), 而且这种促进作用在某些逆境条件下更加明显, 如NO供体硝普钠(SNP)处理能明显促进渗透胁迫下小麦种子萌发、胚根及胚芽伸长。

NO还能通过与其它植物激素的相互作用来影响根的形态建成(不定根和侧根发生以及根毛的形成等)。如在主根系统中, 根的向地性受NO积累量的影响(Hu et al., 2005)。吲哚乙酸(IAA)或NO均能诱导黄瓜外植体不定根的形成, 但如果加入NO清除剂cPTIO则能抑制不定根的发生(Pagnuussat et al., 2003), 提示NO是IAA诱导不定根发生信号转导途径中的重要组成部分。进一步研究证明, NO处于IAA信号的下游, 并通过鸟苷酸环化酶催化环鸟苷酸的合成来促进不定根的生长(Pagnuussat et al., 2003)。萘乙酸可以诱导侧根的生长, 除了可以被生长素极性运输的抑制剂1-萘氨甲酰苯甲酸(NPA)削

弱外, 还可以被NO专一性清除剂(cPTIO)抑制, 这表明NO可能参与了植物侧根的发生(Corra-Aragunde et al., 2004)。最近在拟南芥中发现NO介导氨基醇信号在根系统构架中起重要的作用(Méndez-Bravo et al., 2010)。可见, NO可与植物生长调节剂相互作用, 来调节不同物种的种子休眠、萌发、根的伸长等生长发育过程。

## 2.2 NO调节气孔的关闭

NO作为信号分子也参与气孔运动的过程。水分胁迫、ABA处理及黑暗等条件均会促进保卫细胞内NO的合成。在保卫细胞膨压不足时ABA合成也会增加, 刺激NO的合成(Palavan-Unsal and Arisan, 2009), 调节气孔关闭。蚕豆保卫细胞的NO和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>水平在光照条件下都明显低于黑暗条件下的水平, 光/暗通过影响保卫细胞内NO和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的水平来调控气孔运动, 使气孔于光照时开放、黑暗时关闭(She et al., 2004)。而从黑暗转至光照的拟南芥幼苗, 其气孔开放会因添加ABA或NO供体而被逆转, 其中ABA的信号起关键的作用(Neill et al., 2002a)。用L-NAME处理拟南芥叶片后能抑制L-精氨酸诱导产生的NO, 从而阻止保卫细胞气孔的关闭。利用NR缺失双突变体*nia1*、*nia2*的研究表明, 在保卫细胞ABA诱导的气孔关闭过程中, NO的产生位于H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的下游, 调节气孔的关闭(Bright et al., 2006)。Garcia和Lamattina (2001)报导小麦幼苗在水分胁迫后, 用SNP处理与未处理相比, 前者气孔明显关闭, 蒸腾速率显著下降; 延长SNP处理时间, 也能得到较好的效果。可见NO通过调节气孔的关闭, 在提高植物的耐旱性方面起重要的作用。

## 2.3 NO与程序性细胞死亡

关于程序性细胞死亡(PCD)与细胞凋亡(Apoptosis)有它们之间是有明显区别的, PCD强调的是其分子生物学和生理功能, 它涉及一系列基因的启动、表达以及调控等, 因而具有生理性和选择性; 而Apoptosis是能量依赖的细胞内死亡程序活化而导致的细胞自杀, 由基因控制的细胞自主的有序的死亡。PCD是动植物生长发育过程及应对不同胁迫作出防御反应以优化生长状态时细胞过程的综合表现。

NO在植物PCD过程中扮演了不同的角色。

Delledonne等(1998)发现用丁香假单孢菌处理过的大豆细胞悬浮体系通过产生NO, 积累ROS, 发生过敏反应(hypersensitive response, HR), 并诱导细胞死亡。但是外源供给该水平的NO也可诱导拟南芥悬浮细胞PCD, 此过程则与ROS无关, 且能诱导拟南芥细胞核染色质的凝聚, 从而具有哺乳动物中细胞凋亡的特征(Clarke et al., 2000), 可见体内和体外产生NO的生理功能是不同的。最近研究表明NO诱导的PCD是通过线粒体介导的途径和Ca<sup>2+</sup>调节的(Wang et al., 2010)。外源NO处理还能够诱导苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia lyase, PAL)、病程相关蛋白(pathogenesis-related 1, PR-1)、谷胱甘肽硫S-转移酶(Glutathione S-transferase, GST)和查尔酮合酶(Chalcone synthase, CHS)等有关基因的表达, 通过诱导植物的防御反应, 提高其抗病性(Polverari et al., 2003); 此外, 水杨酸(salicylic acid, SA)受NO的调节, 进一步加强其防御信号, 增强植物生物胁迫的抗性(Klessig et al., 2000)。

## 2.4 NO延缓植物的衰老

现在普遍认为, NO通过抑制乙烯的合成来延缓植物衰老。使用NO供体可减少衰老豌豆叶片中内源激素乙烯的产生(Leshem and Haramaty, 1996), 果实、蔬菜和花卉等在使用NO供体后也可使乙烯的生物合成受抑而延长贮存和销售时间(Leshem, 2001)。Mishina等(2007)发现, 在拟南芥中表达NO降解酶基因NOD可使植株表现出与衰老类似的症状, 其光合作用相关基因的表达减弱, 衰老相关基因(SAGs)和乙烯合成途径中的ACC合成酶基因ACS-6表达明显增加。最近的研究表明, 拟南芥中环核苷酸门控通道-2 (CNGC2)有助于钙的吸收和衰老的信号, 和野生型(WT)相比, 在该CNGC2功能突变体*dnd1*中则显示减少叶片钙离子和内源性NO积累, 出现一系列的早期衰老表型, 而且NO供体可以有效的挽救了*dnd1*植物的早期衰老表型(Ma et al., 2010)。

此外, NO可能通过降低植物体内ROS的水平而延缓衰老。NO处理可明显延缓花椰菜叶绿素的降解和幼苗黄化(Eum et al., 2009), Tu等(2003)对小麦叶片老化过程的研究表明, 低浓度外源SNP处理可减缓叶绿素、可溶性叶蛋白尤其是核酮糖1,5二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)的降解, 有效延缓了叶片的衰老进程。NO引起的这些变化与ROS和脂质过氧化水

平的降低、SOD活性的提高, 在缓解细胞的氧化损伤中起重要的作用。

## 2.5 NO其它的调节作用

NO对植物的生理效应还表现在其他方面。NO会影响植物对光周期的响应, 能够促进植物的营养生长, 延迟开花, 抑制植物由营养生长向生殖生长的转变(He et al., 2004); 还参与诱导花粉管向雌蕊的定向生长(Prado et al., 2004)和根的向地性生长(Hu et al., 2005)。例如在水平放置根的向下一侧由于NO分布较多, 导致依赖生长素的cGMP含量的不对称积累, 进而使根向下弯曲生长。此外, NO信号分子在不少生物和非生物胁迫, 例如, 干旱、盐胁迫, 冷害等其他胁迫起重要作用。有实验表明在玉米叶中油菜素内酯能诱导NO的产生, NO能够启动ABA的合成, 增加抗旱性(Zhang et al., 2011), 并在缓解植物重金属胁迫的信号通路中也起重要的作用(Xiong et al., 2010)。

## 3 NO在植物中的信号转导途径

### 3.1 环鸟苷酸(cGMP)途径

可溶性的鸟苷酸环化酶(guanylatecyclase, sGC)在受外界刺激时浓度变化的非常快(Palavan-Unsal and Arisan, 2009)。NO与sGC的亚铁血红素基团中的Fe<sup>2+</sup>共价结合后, 使sGC的构型发生改变而被启动, 促使GTP转化为第二信使环鸟苷酸(cGMP), 导致cGMP含量增加, 启动许多依赖于cGMP反应途径, 与此同时, 植物组织中cGMP的合成也可受NO的诱导(Desikan et al., 2004), Durner等(1998)用NO处理烟草叶片或悬浮细胞, 发现引起内源性cGMP瞬间增加, 而sGC的抑制因子会阻断NO诱导的PAL的基因表达与PAL的活性, 抑制NO和生长素介导的根形态发生(Pagnussat et al., 2003)。但目前对连接NO-cGMP信号途径的组成因子还不清楚, 还需进一步的实验证明。

### 3.2 Ca<sup>2+</sup>的转换机制途径

最近的实验表明NO能诱导胞质中Ca<sup>2+</sup>的增加, Ca<sup>2+</sup>是胞内一个重要的离子, 在植物体内, 多种胁迫、生长发育信号或激素都能够增加Ca<sup>2+</sup>的含量(王鹏程等, 2009)。在植物中, 在Ca<sup>2+</sup> (或CaM)作辅助因子情况下, NO合成酶类才能表现出活性, 而胞质Ca<sup>2+</sup>浓度和动物NOS类似蛋白调节的NO合成, 在

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、SA和乙醛处理下均有显著增加(Zottini et al., 2007), Ca<sup>2+</sup>和NO相互交叉影响, 共同作用植物的许多生理过程。

实验表明NO是一个参与胞内的Ca<sup>2+</sup>浓度的变化的化合物, NO通过启动(或抑制)Ca<sup>2+</sup>内流, 调节胞内Ca<sup>2+</sup>平衡。Garcia Mata等(2003)发现胁迫诱导的NO能够引起植物细胞内Ca<sup>2+</sup>浓度的增加。此外, Ca<sup>2+</sup>浓度的变化在NO下游信号转导途径中也起重要的作用, NO上调烟草SA诱导的蛋白激酶(salicylic acid (SA)-induced protein kinase, SIPK)时, 胞外Ca<sup>2+</sup>瞬间内流是一个前提条件(Courtois et al., 2008)。在绿豆幼苗不定根的形成过程中Ca<sup>2+</sup>起重要的作用, 是H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>/NO和MAPK/cGMP信号途径的下游原件(Li et al., 2010)。虽然上述研究提供了很多有用的信息, 但是在植物中NO通过Ca<sup>2+</sup>介导的整体的作用过程并不清楚。

### 3.3 环腺苷二磷酸核糖(cADPR)途径

环腺苷二磷酸核糖(cyclic ADP-ribose, cADPR)是cGMP下游的一个关键中间信号, 动物中的研究发现, NO通过依赖于cGMP的途径启动cADPR的合成, cADPR作为一种第二信使, 通过胞内Ca<sup>2+</sup>通透性的莱恩素受体(ryanodine receptor, RYR)通道促进Ca<sup>2+</sup>的释放(Wendehenne et al., 2001)。在植物中可能有NO类似的信号途径, 虽然植物中还没有证据表明NO诱导cADPR的合成(Lamotte et al., 2005), 但对烟草的研究发现cADPR通过一个对RYR抑制剂敏感的信号级联网络诱导PAL和PR-1基因的表达(Garcia-Mata et al., 2003)。可知, NO反应可能通过cGMP、cADPR、Ca<sup>2+</sup>信号来完成的(Wilson et al., 2008)。

### 3.4 促有丝分裂素蛋白激酶(MAPK)途径

最近研究显示植物NO的生成受MAPK的调节, NO和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>在调节气孔的关闭中可能汇集MAPK信号(Li et al., 2010)。在植物蛋白激酶可启动响应如干旱, 寒冷, 植物激素, 病原体攻击和渗透胁迫的细胞外信号(Hirt, 1997)。NO处理烟草能够诱导SIPK的活性, Clark等(2000)发现在细胞PCD过程中NO也能够启动MAPK。ABA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>能够诱导玉米叶片中NO的产生, 从而使一个46 KDa的MAPK被激活, 最终诱导抗氧化酶类基因的表达增加与酶活性提高(Zhang et al., 2007)。目前发现的NO依赖的蛋白激

酶还有: 拟南芥悬浮培养细胞和根系中的MAPK或钙依赖型蛋白激酶(Ca<sup>2+</sup>-dependent protein kinase, CDPK) (Clarke et al., 2000; Capone et al., 2004)、黄瓜外植体的CDPK (Lanteri et al., 2006)、烟草叶片和悬浮细胞的SIPK (Klessig et al., 2000)等。目前初步的研究结果表明植物细胞形成的NO可能参与传递外界信号进入蛋白质激酶级联网络, 其中的分子机制还有待进一步研究。

### 3.5 蛋白质翻译后修饰(PTMs)途径

NO对蛋白质修饰主要是半胱氨酸残基或酪氨酸的S-亚硝基化。因为NO敏感的GC在植物中还没有发现, 到目前为止, 大多数的NO的信号通过蛋白质的翻译后修饰S-亚硝基化来体现(Moreau et al., 2010)。

实验分析, 谷胱甘肽(GSNO)是NO的一种存储和运输形式, 在敲除其基因的突变体中, NO的生成减少, 证明了亚硝基在植物的抗病性, 耐热性和植物生长中的重要性(Chaki et al., 2009; Feechan et al., 2005; Lee et al., 2008)。NO与一种植物抗病的关键因子NPR1有关, 通过GSNO有助于NPR1的基因Cys156的S-亚硝基化形成寡聚体, 维持蛋白的动态平衡和SA的诱导(Tada et al., 2008)。最近越来越多的证据表明在植物中, 酪氨酸的硝基化可能与生物和非生物胁迫下的生理反应相关(Chaki et al., 2009)。最近的证据表明, 酪氨酸硝基化可能是一个可逆的过程, 作为一个信号机制服务的(Souza et al., 2008)。

### 3.6 磷脂酸(PA)信号途径

在植物中, NO和PA已经独立视为普遍的、多功能、胁迫信号分子, 在植物中有可能参与共同的途径(Distéfano et al., 2010)。早在2003年, 有实验发现NO和PA存在植物中, 在植物防御、气孔关闭、不定根的生成(AR)起作用(Distéfano et al., 2010)。

近年来, NO依赖IP<sub>3</sub>和cADPR能产生Ca<sup>2+</sup>已经被证实(Garcia-Mata et al., 2003; Lanteri et al., 2006)。Ca<sup>2+</sup>能调节磷脂酶D(PLD)、磷脂酶C(PLC)和其他酶的活性, NADPH氧化酶其中的一个酶, 它能够作用ROS的产生, ROS又能够在植物的生理过程中作用NO的生成(Delledonne et al., 2001)。此外, PLC和二酰甘油激酶(DAG kinase, DGK)也是三磷酸腺苷(ATP)诱导NO生产时所需的(Sueldo et al.,

2010)。这表明在植物中NO、Ca<sup>2+</sup>、PA和ROS间有信号交叉途径。NO和PA能共同作用下游的效应物, 作为内在的修复K<sup>+</sup>通道, 磷酸酶ABII、MAPK、Ca<sup>2+</sup>依赖的蛋白激酶(CDPK) (Distéfano et al., 2010)。在正丁醇和NaCl作用过的玉米幼苗后, NO作用抑制了液泡中H<sup>+</sup>-ATP酶(Zhang et al., 2006)。因此, 在植物的生长过程中, NO和PA间的信号途径可能是生理过程中需要的, 假设NO是PA信号的上游调节物, 在不同的生理过程中起作用, 有关推测需进一步的研究加以证实。

## 4 NO与ROS间的关系

近年来, 活性氧(Reactive oxygen species, ROS)和一氧化氮(Nitric oxide, NO)是生物体内普遍存在的信号分子, 参与多种生理功能的调控, 对生物体正常生长发育有重要意义, NO可以作用过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)和抗坏血酸过氧化物(APX)的活性调节内源H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量。NO和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>可能是胁迫信号转导的中心环节, 介导多种信号途径。NO和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的生理效应相似并具有协同性。二者都参与调控气孔运动, 促进细胞编程性死亡, 诱导防御基因的表达等(王超和侍福梅, 2009)。此外, 细胞中不同部位产生的NO和ROS自由基相互转换, 是通过多种化学反应来调节的(Neill et al., 2003), 植物在受病菌感染, NO的杀菌作用可能是通过与O<sub>2</sub><sup>-</sup>反应形成ONOO<sup>-</sup>进行的。有实验表明, 低浓度的NO可有效缓解水分胁迫下小麦叶片中ROS的伤害, 减少膜脂过氧化产物MDA的产量, 使叶片相对含水量升高; 而高浓度的NO则起相反作用(王罗霞等, 2006)。最近发现黄素合酶是NO和ROS在的过敏反应的植物防御反映中起重要的作用(Asai et al., 2010)。

ROS和NO是近年来生命科学研究的热点之一, 但对活性氧和一氧化氮在逆境反应中的具体关系、产生的信号传递机制等还不十分清楚, 还需进一步的探讨。

## 5 展望

最近几年结合使用的药理, 生化和遗传的方法, NO的合成起源, 内源性代谢物以及NO在植物信号的研究已取得了一定的进展。但是仍还有以下一些问题尚需深入研究: 一、在植物中, NO在生物反应中是如何感知和传播的? NO虽然能通过亚

硝酸硝化合成, 但类似哺乳动物NOS生成NO途径尚未得到证实, 尤其需要对一氧化氮合成酶的认识和基因编码需要进一步调查。二、不同来源的NO是如何诱导植物内外的各种途径的? 虽然目前有不少NO参与植物各种途径的研究结果, 如程序性细胞死亡, 气孔运动和根的伸长, 内源性NO如何与细胞内信号反应因子cGMP和cADPR和细胞内钙离子互作, 介导生长和外部刺激反应, 还不确定。同样, 蛋白激酶和蛋白磷酸酶, 转录因子, 离子通道蛋白和其它信号的激活或抑制需NO来识别和表征。三、NO-cGMP和NO-Ca<sup>2+</sup>信号关联途径中的组成因子(包括相关的转录因子等)还需要鉴别, 以期认识这些途径是如何引起植物细胞产生特定反应的。这些需要依赖正/反向遗传学手段筛选合适的突变体, 并鉴定相关调控基因表达产物的生理功能。四、NO与其他信号分子关系, 特别是与水杨酸, 茉莉酸和乙烯的相互作用也需要阐明。五、NO的研究体系需要推广到整株植物: 许多NO的研究多以细胞悬浮培养为实验体系, 缺乏不同的细胞和组织中传输提供证据。六、NO在植物中的作用靶标由于NO是非常活泼的信号分子, 参与植物多种生理过程, 植物中缺乏一个特异性地受NO调控的生理表型作为指标, 可能用于蛋白质的亚硝基化诊断分析的新技术, 有助于发现在植物中NO作用目标。

显然有许多关于NO在植物中的许多作用的精细过程我们还不知道, 但是通过这简短论述, 显示了一个有趣的和富有挑战性的课题在植物生物学领域的巨大生命力。

### 作者贡献

李霞是本项目的构思者及负责人, 指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改, 陈平波完成文稿的总结和写作, 夏凯参与本稿件的设计, 并指导写作。全体作者都阅读并同意最终的文本。

### 致谢

本研究由国家自然科学基金项目(No.30871459)资助。

### 参考文献

Asai S., Mase K., and Yoshioka H., 2010, A key enzyme for flavin synthesis is required for nitric oxide and reactive oxygen species production in disease resistance, *Thnal.*, 62(6): 911-924

- Besson-Bard A., Courtois C., Gauthier A., Dahan J., Dobrowolska G., Jeandroz S., Pugin A., and Wendehenne D., 2008a, Nitric oxide in plants: production and cross-talk with Ca<sup>2+</sup> signaling, *Molecular Plant*, 1(2): 218-228
- Bethke P.C., Libourel G.L., and Jones R.L., 2006, Nitric oxide reduces seed dormancy in *Arabidopsis*, *J. Exp. Bot.*, 57(3): 517-526
- Bright J., Desikan R., Hancock J.T., Weir I.S., and Neill S.J., 2006, ABA-induced NO generation and stomatal closure in *Arabidopsis* are dependent on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> synthesis, *Plant J.*, 45(1): 113-122
- Capone R., Tiwari B.S., and Levine A., 2004, Rapid transmission of oxidative and nitrosative stress signals from roots to shoots in *Arabidopsis*, *Plant Physiol. Biochem.*, 42(5): 425-428
- Chaki M., Fernández-Ocaña A.M., Valderrama R., Carreras A., Esteban F.J., Luque F., Gámez-Rodríguez M.V., Begara-Morales J.C., Corpas F.J., and Barroso J.B., 2009, Involvement of reactive nitrogen and oxygen species (RNS and ROS) in sunflower-mildew interaction, *Plant Cell Physiol.*, 50(2): 265-279
- Clarke A., Desikan R., Hurst R.D., Hancock J.T., and Neil S.J., 2000, NO way back: Nitric oxide and programmed cell death in *Arabidopsis thaliana* suspension cultures, *Plant J.*, 24(5): 667-677
- Cooney R.V., Harwood P.J., Custer L.J., and Franke A.A., 1994, Light-mediated conversion of nitrogen dioxide to nitric oxide by carotenoids, *Enciron. Health Perspect.*, 102(5): 460-462
- Corpas F.J., Barroso J., Carreras A., Valderrama R., Palma J., León A., Sandalio L., and del Río L., 2006, Constitutive arginine-dependent nitric oxide synthase activity in different organs of pea seedlings during plant development, *Planta*, 224(2): 246-254
- Corpas F.J., Colina C.D., Sanchez-Rasero F., and del Rio L.A., 1997, A role for leaf peroxisomes in the catabolism of purines, *Journal of Plant Physiology*, 151: 246-250
- Correa-Aragunde N., Graziano M., and Lamattina L., 2004, Nitric oxide plays a central role in determining lateral root development in tomato, *Planta*, 218(6): 900-905
- Courtois C., Besson A., Dahan J., Bourque S., Dobrowolska G., Pugin A., and Wendehenne D., 2008, Nitric oxide signaling in plants: interplays with Ca<sup>2+</sup> and protein kinases, *J. Exp. Bot.*, 59(2): 155-163
- Crawford N.M., Galli M., Tischner R., Heimer Y.M., Okamoto M., and Mack A., 2006, Response to Zemojtel et al.: plant nitric oxide synthase: baktosquareone, *Trends in Plant*

- Science, 11: 526-527
- Delledonne M., Zeier J., Marocco A., and Lamb C., 2001, Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98(23): 13454-13459
- Desikan R., Cheung M.K., Bright J., Henson D., Hancock J.T., and Neill S.J., 2004, ABA, hydrogen peroxide and nitric oxide signaling in stomatal guard cells, *J. Exp. Bot.*, 55(395): 205-212
- Diaz M., Achkor H., Titarenko E., and Martinez M.C., 2003, The gene encoding glutathione-dependent formaldehyde dehydrogenase/GSNO reductase is responsive to wounding, jasmonic acid and salicylic acid, *FEBS Letters*, 543(1-3): 136-139
- Distéfano A.M., Luciana Lanteri M., Have A.T., Garc ía-Mata C., Lamattina L., and Laxalt A.M., 2010, Nitric oxide and phosphatidic acid signaling in plants, *Plant Cell Monographs*, 16: 223-242
- Eckardt N.A., 2010, A functional nitric oxide synthase in *ostreococcus tauri*, *The Plant Cell*, 22(11): 3507
- Eum H.L., Hwang D.K., and Lee S.K., 2009, Nitric oxide reduced chlorophyll degradation in Broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*) florets during senescence, *Food Sci. Technol. Int.*, 15(3): 223-228
- Feechan A., Kwon E., Yun B.W., Wang Y., Pallas J.A., and Loake G.J., 2005, A central role for S-nitrosothiols in plant disease resistance, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102(22): 8054-8059
- Furchgott R.F., and Zawadzki J.V., 1980, The obligatory role of endothelial cells in the relaxation of arterial smooth muscle by acetylcholine, *Nature*, 28(5789): 372-376
- García-Mata C., Gay R., Sokolovskis S., Hills A., Lamattina L., and Blatt M.R., 2003, Nitric oxide regulates K<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> channels in guard cells through a subset of abscisic acid-evoked signaling pathways, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100(19): 11116-11121
- Gas E., Flores-Perez U., Sauret-Gueto S., and Rodríguez-Concepción M., 2009, Hunting for plant nitric oxide synthase provides new evidence of a central role for plastids in nitric oxide metabolism, *Plant Cell*, 21(1): 18-23
- Gniazdowska A., Dobrzynska U., Babanczyk T., and Bogatek R., 2007, Breaking the apple embryo dormancy by nitric oxide involves the stimulation of ethylene production, *Planta*, 225(4): 1051-1057
- Guo F.Q., Okamoto M., and Crawford N.M., 2003, Identification of a plant nitric oxide synthase gene involved in hormonal signaling, *Science*, 302(5642): 100-103
- Gupta K.J., Fernie A.R., Kaiser W.M., and Dongen J.T.V., 2011, On the origins of nitric oxide, *Trends in Plant Science*, 16(3): 160-168
- Harrison R., 2002, Structure and function of xanthine oxidoreductase: Where are we now? *Free Radical Biology Medicine*, 33(6): 774-797
- He Y., Tang R.H., Hao Y., Stevens R.D., Cook C.W., Ann S.M., Jing L.F., Yang Z.G., Chen L., Guo F.Q., Fiorani F., Jackson R.B., Crawford N.M., and Pei Z.M., 2004, Nitric oxide represses the Arabidopsis floral transition, *Science*, 305(5692): 1968-1971
- Hirt H., 1997, Multiple roles of MAP kinases in plant signal transduction, *Trends in Plant Science*, 2(1): 11-15
- Hu X.Y., Neill S.J., Tang Z.C., and Cai W.M., 2005, Nitric oxide mediates gravitropic bending in soybean roots, *Plant Physiol.*, 137(2): 663-670
- Huang J.M., Sommers E.M., Kim-Shapiro D.B., and King S.B., 2002a, Horseradish peroxidase catalyzed nitric oxide formation from hydroxyurea, *Journal American Chemistry Society*, 124(13): 3473-3480
- Ignarro L.J., 2000, Nitric oxide, biology and pathobiology, academic, San Diego (Ed. Ignarro L.J.): 3-13
- Jaffrey S.R., and Snyder S.H., 1995, Nitric oxide: a neural messenger, *Annuals Reviews of Cellular and Developmental Biology*, 11: 417-440
- Jasid S., Simontacchi M., Bartoli C.G., and Puntarulo S., 2006, Chloroplasts as a nitric oxide cellular source, effect of reactive nitrogen species on chloroplastic lipids and proteins, *Plant Physiol.*, 142(3): 1246-1255
- Klessig D.F., Durner J., Noad R., Navarre D.A., Wendehenne D., Kumar D., Zhou J.M., Shah J., Zhang S., Kachroo P., Trifa Y., Pontier D., Lam E., and Silva H., 2000, Nitric oxide and salicylic acid signaling in plant defense, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 97(16): 8849-8855
- Lamotte O., Courtois C., Barnavon L., Pugin A., and Wendehenne D., 2005, Nitric oxide in plants: the biosynthesis and cell signaling properties of a fascinating molecule, *Planta*, 221(1): 1-4
- Lanteri M.L., Pagnussat G.C., and Lamattina L., 2006, Calcium and calcium-dependent protein kinases are involved in nitric oxide and auxin-induced adventitious root formation in cucumber, *J. Exp. Bot.*, 57(6): 1341-1351
- Lee U., Wie C., Fernandez B.O., Feelisch M., and Vierling E.,



- 2008, Modulation of nitrosative stress by s-nitrosoglutathione reductase is critical for thermotolerance and plant growth in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, 20(3): 786-802
- Leitner M., Vandelle E., Gaupels F., Bellin D., and Delledonne M., 2009, NO signals in the haze: nitric oxide signalling in plant defence, *Current Opinion in Plant Biology*, 12(4): 451-458
- Leshem Y.Y., and Haramaty E., 1996, Plant aging: the emission of NO and ethylene and effect of NO-releasing compounds on growth of pea (*Pisum sativum*) foliage, *J. Plant Physiol.*, 148: 258-263
- Li H.T., Cui H.M., Kundu T.K., Cui H.M., Alzawahra W., and Zweier J.L., 2008, Nitric oxide production from nitrite occurs primarily in tissues not in the blood-critical role of xanthine oxidase and aldehyde oxidase, *J. Biol. Chem.*, 283(26): 17855-17863
- Li S.W., and Xue L.G., 2010, The interaction between H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and NO, Ca<sup>2+</sup>, cGMP, and MAPKs during adventitious rooting in mung bean seedlings, *Plant Physiology*, 46(2): 142-148
- Liu Y., Shi L., Ye N., Liu R., Jia W., and Zhang J., 2009, Nitric oxide-induced rapid decrease of abscisic acid concentration is required in breaking seed dormancy in *Arabidopsis*, *New Phytol.*, 183(4): 1030-1042
- Lloyd-Jones D.M., and Bloch K.D., 1996, The vascular biology of nitric oxide and its role in atherogenesis, *Annual Reviews Medicine*, 47: 365-375
- Mansuy D., and Boucher J.L., 2002, Oxidation of N-hydroxyguanidines by cytochromes P450 and NO-synthases and formation of nitric oxide, *Drug Metabolism Reviews*, 34(3): 593-606
- Ma W., Smigel A., Walker R.K., Moeder W., Yoshioka K., Berkowitz G.A., 2010, Leaf senescence signaling: The Ca<sup>2+</sup>-conducting *Arabidopsis* cyclic nucleotide gated channel2 acts through nitric oxide to repress senescence programming, *Plant Physiol.*, 154(2): 733-743
- Méndez-Bravo A., Raya-González J., Herrera-Estrella L., and López-Bucio J., 2010, Nitric oxide is involved in alkamide-induced lateral root development in *Arabidopsis*, *Plant Cell Physiol.*, 51(10): 1612-1626
- Moncada S., Palmer R.M., and Higgs E.A., 1991, Nitric oxide: physiology, pathophysiology and pharmacology, *Pharmacological Reviews*, 43(2): 109-142
- Moreau M., Lee G.I., Wang Y., Crane B.R., and Klessig D.F., 2008, AtNOS/AtNOS1 is a functional *Arabidopsis thaliana* CGTPase and not a nitric-oxide synthase, *J. Biol. Chem.*, 283(47): 32957-32967
- Moreau M., Lindermayr C., Durner J., and Klessig D.F., 2010, NO synthesis and signaling in plants-where do we stand? *Physiologia Plantarum.*, 138(4): 372-383
- Neill S.J., Desikan R., Clarke A., and Hancock J.T., 2002a, Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells, *Plant Physiology.*, 128(1): 13-16
- Neill S.J., Desikan R., and Hancock J.T., 2003, Nitric oxide signaling in plants, *New Phytol.*, 159(1): 11-35
- Ninnemann H., and Maier J., 1996, Indications for occurrence of nitric oxide synthases in fungi and plants and involvement in photoconidiation of *Neurospora crassa*, *Photochem. Photobiol.*, 64(2): 393-398
- Pagnussat G.C., Lanteri M.L., and Lamattina L., 2003, Nitric oxide and cyclic GMP are messengers in the indole acetic acid-induced adventitious rooting process, *Plant Physiol.*, 132: 1241-1248
- Palavan-Unsal N., and Arisan D., 2009, Nitric oxide signalling in plants, *Bot. Rev.*, 75(2): 203-229
- Polverari A., Molesini B., Pezzotti M., Buonauro R., Marte M., and Delledonne M., 2003, Nitric oxide-mediated transcriptional changes in *Arabidopsis thaliana*, *Mol. Plant Microbe Interact.*, 16(12): 1094-1105
- Prado A.M., Porterfields D.M., and Fejjo J.A., 2004, Nitric oxide is involved in growth regulation and re-orientation of pollen tubes, *Development*, 131(11): 2707-2714
- Romero-Puertas M.C., and Delledonne M., 2003, Nitric oxide signalling in plant-pathogen interactions, *International Union of Biochemistry and Molecular Biology Life.*, 55(10-11): 579-583
- Rumer S., Gupta K.J., and Kaiser W.M., 2009, Plant cells oxidize hydroxylamines to NO, *J. Exp. Bot.*, 60(7): 2065-2072
- Sandalio L.M., Fernandez V.M., Ruperez F.L., and del Rio L.A., 1988, Superoxide free radicals are produced in glyoxysomes, *Plant Physiology*, 87(1): 1-4
- She X.P., Song X.G., and He J.M., 2004, Role and relationship of nitric Oxide and hydrogen peroxide in light/dark-regulated stomatal movement in *Vicia faba*, *Acta Bot. Sin.*, 46(11): 1292-1300
- Souza J.M., Peluffo G., and Radi R., 2008, Protein tyrosine nitration-functional alteration or just a biomarker? *Free Radic. Biol. Med.*, 45(4): 357-366
- Stöhr C., and Ullrich W.R., 2002, Generation and possible roles of NO in plant roots and their apoplastic, *J. Exp. Bot.*, 53(379): 2293-2303
- Sueldo D.J., Foresi N.P., Casalonguó C.A., Lamattina L., and

- Laxalt A.M., 2010, Phosphatidic acid formation is required for extracellular ATP-mediated nitric oxide production in suspension-cultured tomato cell, *New Phytologist*, 185(4): 909-916
- Tada Y., Spoel S.H., Pajerowska-Mukhtar K., Mou Z.L., Song J.Q., Wang C., Zuo J.R., and Dong X.N., 2008, Plant immunity requires conformational changes of NPR1 via S-nitrosylation and thioredoxins, *Science*, 321(5891): 952-956
- Tun N.N., Santa-Catarina C., Begum T., Silveira V., Handro W., Floh E.L.S., and Scherer G.F.E., 2006, Polyamines induce rapid biosynthesis of nitric oxide (NO) in *A. thaliana* seedlings, *Plant Cell Physiol.*, 47(3): 346-354
- Veitch N.C., 2004, Horseradish peroxidase: a modern review of a classic enzyme, *Phytochemistry*, 65(3): 249-259
- Wang C., and Shi F.M., 2009, Relationship between ROS and NO under adversity stress, *Anhui Nongye Kexue (Journal of Anhui. Agri. Sci.)*, 37(5): 1903-1904, 1908 (王超, 侍福梅, 2009, 活性氧与一氧化氮在逆境胁迫下的相互关系, *安徽农业科学*, 37(5): 1903-1904, 1908)
- Wang L.X., Zhao Z.G., and Wang S.M., 2006, Effect of nitric oxide on metabolism of reactive oxygen species and membrane lipid peroxidation in *Triticum aestivum* leaves under water stress, *Caoye Xuebao (Acta Prataculturae Sinica)*, 15(4): 104-108 (王罗霞, 赵志光, 王锁民, 2006, 一氧化氮对水分胁迫下小麦叶片活性氧代谢及膜脂过氧化的影响, *草业学报*, 15(4): 104-108)
- Wang Y., Lin J.S., and Wang G.X., 2010, Role of calcium in nitric oxide-induced programmed cell death in tobacco protoplasts, *Biologia Plantarum*, 54(3): 471-476
- Wang P.C., Du Y.Y., and Song C.P., 2009, Research progress on nitric oxide signaling in plant cells, *Zhiwu Xuebao (Chinese Bulletin of Botany)*, 44(5): 517-525 (王鹏程, 杜艳艳, 宋纯鹏, 2009, 植物细胞一氧化氮信号转导研究进展, *植物学报*, 44(5): 517-525)
- Wendehenne D., Pugin A., Klessig D.F., and Durner J., 2001, Nitric oxide: comparative synthesis and signaling in animal and plant cells, *Trend Plant Sci.*, 6(4): 177-183
- Wendehenne D., Pugin A., Klessig D.F., and Umer J.D., 2001, Nitric oxide: comparative synthesis and signalling in animal and plant cells, *Trends in Plant Sciences*, 6(4): 177-183
- Werner M.K., Planchet E., and Rumer S., 2010, Nitrate reductase and nitric oxide, *plant re42, Annual plant reviews*, 42: 127-145
- Wilson L.D., Neill S.J., and Hancock J.T., 2008, Nitric oxide synthesis and signalling in plants, *Plant Cell and Environment*, 31(5): 622-631
- Wink D.A., and Mitchell J.B., 1998, Chemical biology of nitric oxide: insights into regulatory, cytotoxic, and cytoprotective mechanisms of nitric oxide, *Free Radical Biology and Medicine*, 25(4-5): 434-456
- Wu S.J., Qi J.L., Zhang W.J., Liu S.H., Xiao F.H., Zhang M.S., Xu G.H., Zhao W.G., Shi M.W., Pang Y.J., Shen H.G., and Yang Y.H., 2009, Nitric oxide regulates shikonin formation in suspension-cultured *Onosma paniculatum* cells, *Plant Cell Physiol.*, 50(1): 118-128
- Xiong J., Fu G.F., Tao L.X., and Zhu C., 2010, Roles of nitric oxide in alleviating heavy metal toxicity in plants, *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 497(1-2): 13-20
- Yamasaki H., and Cohen M.F., 2006, NO signal at the crossroads: polyamine-induced nitric oxide story, *Trends Plant Sci.*, 11(11): 522-524
- Zaccolo M., 2006, Phosphodiesterases and compartmentalized cAMP signalling in the heart, *European Journal of Cell Biology*, 85(7): 693-697
- Zemojtel T., Frohlich A., Palmieri M.C., Kolanczyk M., Mikula I., Wyrwicz L.S., Wanker E.E., Mundlos S., Vingron M., Martasek P., and Durner J., 2006, Plant nitric oxide synthase: a never-ending story, *Trends plant Sci.*, 11(11): 524-525
- Zhang A.Y., Jiang M.Y., Zhang J.H., Ding H.D., Xu S.C., Hu X.L., and Tan M.P., 2007, Nitric oxide induced by hydrogen peroxide mediates abscisic acid-induced activation of mitogen-activated protein kinase cascade involved in antioxidant defense in maize leaves, *New Phytol.*, 175(1): 36-50
- Zhang A.Y., Zhang J., Zhang J.H., Ye N.H., Zhang H., Tan M.P., and Jiang M.Y., 2011, Nitric oxide mediates brassinosteroid-induced ABA biosynthesis involved in oxidative stress tolerance in maize leaves, *Plant Cell Physiol.*, 52(1): 181-192
- Zhang Y.Y., Wang L.L., Liu Y.L., Zhang Q., Wei Q.P., and Zhang W.H., 2006, Nitric oxide enhances salt tolerance in maize seedlings through increasing activities of proton-pump and  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiport in the tonoplast, *Planta*, 224(3): 545-555
- Zottini M., Costa A., Michle R.D., Ruzzene M., Carimi F., and Schiavo F.L., 2007, Salicylic acid activates nitric oxide synthesis in *Arabidopsis*, *J. Exp. Bot.*, 58(6): 1397-1405