

植物一氧化氮(NO)研究进展^①

赵志光 谭玲玲 王锁民^② 陈国仓 张承烈

(兰州大学生命科学学院 兰州 730000)

摘要 一氧化氮(NO)是植物的重要生物活性分子,它参与植物生长发育的许多过程,如种子萌发、下胚轴伸长、叶扩展、根生长、侧根形成、细胞凋亡以及植物抗逆反应等。大量的证据表明,植物可以通过与动物 NO 合酶类似的酶产生 NO。此外,植物还可通过硝酸还原酶产生 NO。NO 在植物中的信号传递途径仍不十分清楚,植物有可能采用与动物相类似的机制。由于植物的大多数生长发育现象都受到植物激素的调节和控制,NO 与植物激素之间的关系也受到越来越多的关注。通过激素起作用可能是植物内源 NO 作用的机理之一。

关键词 一氧化氮, 植物激素, 生长发育, 信号传递

Progress in the Studies of Nitric Oxide in Plants

ZHAO Zhi-Guang TAN Ling-Ling WANG Suo-Min^②

CHEN Guo-Cang ZHANG Cheng-Lie

(School of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000)

Abstract Nitric oxide (NO) is one of the most important signalling molecules of plant. It is involved in many processes of plant development, such as seed germination, hypocotyl elongation, leaf expansion, root growth, lateral roots initialation, apoptosis, and resistance to adverse environments. A great deal of evidence suggested that plant can produce NO by enzymes similar to the nitric oxide synthases in mammalian. In addition, plant can also produce NO by nitrate reductase. Although the signalling pathways through which NO functioned in plants are still vague at present, plant might adopte the similar mechanisms of NO signalling in animals. Since most processes of plant development are regulated by plant hormones, more and more attentions have been drawn to reveal the relationships between NO and plant hormones. Regulating hormones banlance seems to be a possible mode of action of endogenous NO in plants.

Key words Nitric oxide, Plant hormone, Development, Signal transduction

氮氧化物(NO_x, 包括 NO 和 NO₂ 等)作为一类温室效应气体对植物的生长发育具有广泛的影响。然而,与其他活性氧一样, NO_x 长期以来被当作毒性分子看待(Hufton *et al*, 1996; Wellburn, 1990)。自从 Delledonne 等(1998)和 Durner 等(1998)发现 NO 可以作为植

① 国家重点基础研究专项经费资助(G01999011705)。

② 通讯作者。Author for correspondence. E-mail: smwangbg@lzu.edu.cn

作者简介 赵志光,男,1975 年 10 月生,博士研究生,从事植物抗性生理及植物一氧化氮研究。王锁民,男,1965 年 9 月生。1990 年毕业于北京师范学院,获植物生理生化专业硕士学位;1998 年毕业于甘肃农业大学,获博士学位。现为兰州大学副教授,硕士生导师,研究方向为植物抗逆生理。张承烈,男,1937 年 7 月-2002 年 4 月。教授,博士生导师,植物生理学家。毕生从事植物逆境生理及植物生态的研究。先后承担完成国家自然科学基金项目 5 项,甘肃省自然科学基金项目 2 项,甘肃省九五攻关项目 1 项,国家博士点基金 1 项,国家攀登计划和国家“973”重大研究项目各 1 项,西部资源研究中心项目 1 项,兰州大学重点研究项目 1 项,在 SCI 及国内核心期刊上发表论文 70 余篇。

收稿日期 2002-03-11

接受日期 2002-06-10

责任编辑 孙冬花

物抗病反应的信号分子后,NO 植物学的研究引起了国际植物学界的密切关注,一些有关 NO 在植物中作用的文章也相继出现。本文对这些研究作一综述,以有助于对 NO 植物学研究的开展。

1 植物一氧化氮的来源

在哺乳动物中,NO 是由 L-精氨酸、NADPH 和氧分子通过一氧化氮合酶(NOS)催化形成的,该反应需要辅因子四氢生物素喋呤,反应的终产物为 L-瓜氨酸、NO 和 NADP^+ 。最早表明植物中可能存在类似于哺乳动物的 NOS 的证据是 Ninnemann 和 Maier(1996)在豆科植物 *Mucuna hassjoo* 中检测到 NOS 的活性。同时,Cueto 等(1996)在 *Lupinus albus* 的根和茎节中也发现了 NOS 的活性。随后,Delledonne 等(1998)和 Durner 等(1998)分别在烟草和大豆中也检测到 NOS 的活性,这种活性受到动物 NOS 抑制剂 NMMA (N^G -monomethyl-L-arginine)和 LNNA (N^o -nitro-L-arginine)等的抑制,他们还进一步证明了 NO 作为信号参与了植物的抗病反应。在小麦(Zhao *et al*, 2001)、玉米(Ribeiro *et al*, 1999)、大豆(Caro and Puntarulo, 1999)、*Kalanchoë daigremontiana*、*Taxus brevifolia* 等(Pedroso and Durzan, 2000)植物中也发现了类似的 NOS 活性。

然而,植物中存在类似于哺乳动物的 NOS 仍然只是一个推测。虽然在多种植物中检测到 NOS 活性(Ninnemann and Maier, 1996; Cueto *et al*, 1996; Zhao *et al*, 2001; Ribeiro *et al*, 1999; Caro and Puntarulo, 1999),并且在使用抗动物 NOS 的单克隆抗体检测植物组织时也发现专一的免疫反应蛋白(Pedroso and Durzan, 2000),但至今尚未得到植物的 NOS 基因或蛋白。由于已有众多的实验证据表明植物 NOS 的存在,植物 NOS 相关基因和蛋白的分离或许只是技术和时间的问题。

除了 NOS 以外,植物还可以通过多种途径产生 NO,硝酸还原酶(NR)介导的 NO 产生是最重要的途径之一。植物的 NR 包含有两个辅基(FAD 和血红素)和一个钼-喋呤中心,它将电子从 NAD(P)H 转移到 NO_3^- (Crawford, 1995)。早在 1981 年,Harper 在分析大豆叶片组织 NR 活性时就检测到 NO_x 的产生(Harper, 1981),其主要成分是 NO 及少量的 N_2O 和 NO_2 (Dean and Harper, 1986)。Dean 和 Harper 进一步将组成型 NR(cNR)纯化并证实 NO_x 是硝酸还原酶释放的,反应的位点可能在钼-喋呤中心。cNR 的这种活性可被其专一抑制剂叠氮化钠完全抑制。由于 cNR 是豆科植物特有的酶,通过 NR 产生 NO 曾一度被认为是豆科植物特有的现象(Dean and Harper, 1986)。但后来发现一些非豆科植物如太阳花、甘蔗、玉米、葡萄、云杉、菠菜和烟草等植物在一定的条件下也能释放出 NO 气体(Wildt *et al*, 1997),这些植物可以通过诱导型的 NR(iNR)产生 NO 。

在动物中,NO 的重要作用与 NOS 广泛分布于各种细胞以及细胞 NOS 的复杂调节机制有关。植物对硝酸还原酶也具有复杂的调节机制。豆科以外的大多数植物的 NR 属于诱导型,即 iNR。iNR 可被其底物 $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$ 和多种环境条件迅速诱导,而 NR 活性的消失速度也非常之快,黑暗中放置 6 小时可使其活性丧失一半(Yamasaki and Sakihama 2000)。因此,NR 具备有充当植物信号传递成分的条件。

虽然以 NO_3^- 为底物 NR 也能产生 NO,但直接的底物应是 NO_2^- (Yamasaki and Sakihama 2000)。在正常情况下,植物产生的 NO_2^- 必需转运到叶绿体中由亚硝酸还原酶还原为氨

(Crawford, 1995)。NO₂⁻ 从细胞质转运到叶绿体中的动力来源于跨类囊体膜的质子梯度 (ΔpH), 而叶绿体 NO₂⁻ 的还原需要还原型铁氧还蛋白, 两者均由光合电子传递链产生 (Yamasaki and Sakihama, 2000) 因此, 光合电子传递链受阻时就可以检测到 NO₂⁻ 积累和 NO 释放, 如黑暗条件和使用光合电子传递抑制剂等。

植物还可以转化 NO 以外的氮氧化合物产生 NO。NO₂⁻ 是存在于大气中的污染气体, 植物叶片吸收后在光和类胡萝卜素的作用下将它还原为 NO (Wildt *et al*, 1997)。硝酸还原酶也可将 NO₂⁻ 还原为 NO (Wildt *et al*, 1997)。

2 NO 与植物生长发育

2.1 NO 与种子萌发

有些植物如莴笋、泡桐等种子的萌发需要一定的光照。使用 NO 供体硝普钠(SNP)和 N-亚硝基-乙酰青霉胺(SNAP)能使莴笋种子在黑暗条件下也能萌发, 并且种子的萌发率与 SNP 和 SNAP 的剂量成正比, 而 NO₂⁻ 和 NO₃⁻ 对种子萌发毫无影响 (Beligni and Lamattina, 2000)。皇后树(Empress tree, *Paulownia tomentosa* Steud.) 种子的萌发也受光敏色素的调节。用自旋捕集和顺磁共振技术可以直接检测到种子在萌发时释放 NO; NO 清除剂及鸟苷酸环化酶抑制剂亚甲基蓝可以抑制光刺激的种子萌发, 而 SNP 和 SNAP 可促使该植物种子萌发 (Giba *et al*, 1998)。

2.2 NO 与植物生长发育

NO 对植物生长发育的影响较为广泛, 最早发现的是植物叶片的生长受到 NO 的调节 (Leshem and Haramaty, 1996)。此外, NO 还影响植物根的生长。使用多种释放 NO 的化学药品对玉米离体培养的根进行处理时发现, 根尖的生长与药品的浓度成正相关, 而亚甲基蓝能阻断这种作用 (Gouvêa *et al*, 1997)。

NO 在植物光形态建成中具有重要的作用。NO 不仅能刺激光依赖性的莴笋种子的萌发, 而且参与了黄化苗的脱黄化作用和下胚轴伸长的抑制作用 (Beligni and Lamattina, 2000)。

2.3 NO 与植物衰老

大气污染气体 NO 和 NO₂⁻ 对植物叶片衰老的诱导作用很早就有报道, NO 的作用与乙烯相关 (Leshem and Haramaty, 1996)。最近的报道表明, 高速离心等处理诱导植物细胞衰老也是通过 NO 作用的, 在细胞发生凋亡之前可以检测到 NO 爆发高峰, NOS 抑制剂可以抑制细胞衰老 (Pedroso *et al*, 2000a; Pedroso *et al*, 2000b; Pedroso and Durzan, 2000)。而在植物抗病反应中 NO 诱导被感染细胞凋亡的作用更是众所周知的 (Delledonne *et al*, 1998; Durner *et al*, 1998)。但是, 以上 NO 对植物细胞凋亡的作用都是在非正常情况下产生的, 植物器官、组织和细胞的正常衰老是否也涉及 NO 的作用呢? 有待进一步揭示。

3 NO 与植物抗逆性

植物的抗逆性包括抵抗生物胁迫和非生物胁迫, 其中生物胁迫主要是指病虫害作用。NO 在植物抗病反应中的作用已有详细的研究, 也正因为 NO 在植物抗病反应中信号作用的证明使得 NO 引起了植物学界的广泛的关注。

植物在受到病菌感染后发生许多防御反应(Klessig *et al*, 2000),按时间顺序大致是:(1)感染部位活性氧水平大大上升,即氧化性爆发,细胞壁蛋白交联,蛋白激酶的激活,植物多种保护和防御基因的表达上升。(2)感染部位细胞的局部死亡,即过敏性细胞死亡(hypersensitive cell death),植物的这种反应称为过敏反应(hypersensitive response, HR)。在HR发生之前或同时,植物被感染组织中有几个家族的病程相关蛋白(PR)的合成上升。(3)PR蛋白在非感染组织中表达,同时植物产生长效的、广谱的抵抗能力,即系统获得性抗性(SAR)。由于PR蛋白和SAR的这种相关性的存在,常常把PR蛋白的表达当作SAR产生的标志。

NO参与植物抗病反应的途径有多种(Delledonne *et al*, 1998; Durner *et al*, 1998; Durner and Klessig, 1999)。首先,NO直接或间接杀灭病菌。抗性植物在受到病菌侵染后,迅速产生大量的活性氧(ROS),同时NO也会迅速产生。一些证据表明NO的杀菌作用可能是通过与 O_2^- 反应形成 $ONOO^-$ 进行的,但是这种作用仍有待证实。NO的间接杀菌作用表现在它可独立诱导植物防御反应初期表达的一些基因,如苯丙氨酸氨解酶(PAL)基因。PAL是phenylpropanoid合成途径中的第一个酶,它参与许多低分子量抗菌物质如植保素的合成。其次,NO诱导被感染部位细胞凋亡,避免病菌扩散。氧化性爆发产生的ROS是植物细胞凋亡的启动信号之一,然而ROS不足以诱导植物产生足够强的抗病力,ROS必须和NO协同作用。NO诱导感染细胞死亡可能也是由 $ONOO^-$ 执行的。第三,诱导植物系统获得性抗性(SAR)的形成。水杨酸SA是植物SAR形成的关键信号分子。NO在植物抗病反应中的作用至少有一部分是依赖于SA的。例如,NO处理烟草叶片可诱导SA的含量显著上升,而这种变化是PR-1基因表达必需的。在大豆中,NO不仅可以与ROS协同作用强化细胞的抗病反应,它与SA同样也具有类似的作用。

NO参与植物抗逆性还表现在非生物胁迫上。在水分胁迫下,植物释放的NO与乙烯有较为复杂的关系(Magalhaes *et al*, 2000)。干旱胁迫减少拟南芥菜NO释放和乙烯产生,而溺水则增加乙烯释放和减少NO产生。在这些情况下NO是通过硝酸还原酶途径产生的,与NOS无关,因为NOS抑制剂N^G-甲基-L-精氨酸对NO释放无影响,硝酸还原酶缺失突变体只产生少量的NO。使用NO气体处理可使植株大量释放乙烯,说明NO参与了乙烯的合成诱导。而乙烯也可能参与了NO的产生,因为乙烯不敏感突变体*etr-1*和乙烯过量合成突变体*eto*产生的NO均比野生型植株少得多。本实验室的研究表明(Zhao *et al*, 2001),水分胁迫下NO和NOS参与了植物胁迫激素脱落酸(ABA)的合成。水分胁迫诱导小麦根尖合成的ABA能被NO清除剂PTIO(2-phenyl-4,4,5,5-tetramethyl-imidazoline-1-oxyl 3-oxide)或NOS抑制剂LNNA完全抑制。与此同时,使用产生NO的试剂SNP可诱导根尖积累ABA,而SNP的作用能为ROS所加强。由于ABA在植物适应逆境胁迫中具有重要的作用,并且ABA积累是植物响应干旱环境非常迅速的反应,这些研究可能暗示NO可能是植物感受逆境胁迫的关键信号分子。NO对整体植株水分含量的保持作用已为最新的实验结果所证实。另一方面,在水分胁迫下NO还可作为ABA信号传递的关键组分,参与ABA调节气孔的过程(Neill *et al*, 2002)。

4 植物NO信号传递途径

目前已经在植物中检测到在动物中存在的NO信号传递成分均可在植物中发挥作

用,这些结果暗示植物可能采用与哺乳动物类似的途径来传递 NO 信号。

在动物细胞中,NO 作用的重要途径之一是激活鸟苷酸环化酶产生 cGMP,现在已经证实 NO 的这种信号传递方式广泛存在于植物中。例如,用 NO 处理烟草叶片后可以检测到 cGMP 水平迅速而短暂的上升,cGMP 的这种变化参与了抗病反应中 *PR-1* 和 *PAL* 基因的诱导(Durner *et al*, 1998)。cGMP 的下游信号分子环-ADP-核糖(cADPR)和 Ca^{2+} 也参与了植物 NO 信号的传递。植物在抗病反应中的超敏细胞死亡属于细胞程序死亡,NO 可以通过不依赖 ROS 的方式诱导拟南芥菜悬浮细胞程序死亡(Clarke *et al*, 2000)。NO 的作用不仅被动物 caspase-1 抑制剂 Ac-YVAD-CMK 所抑制,也可被鸟苷酸环化酶的抑制剂消除。其他使用鸟苷酸环化酶抑制剂的实验还暗示 cGMP 参与了植物种子萌发和根尖生长。

顺乌头酸酶不仅是动物细胞中一个重要的氧化还原和 NO 感受子,它与 NO 反应后还能转变为调节细胞铁状态的 mRNA 结合蛋白(IRP, iron-regulatory protein)。烟草细胞质中的顺乌头酸酶基因编码的蛋白质氨基酸序列与人 IRP-1 具有 61% 的序列同源性,而且含有保守的 mRNA 结合残基。象动物中的同源蛋白一样,烟草顺乌头酸酶的活性也可被 NO 供体抑制(Navarre *et al*, 2000)。这些结果说明,在 NO 信号传递机制上动物和植物具有很大的相似性。

5 NO 与植物激素

已有大量的实验证明 NO 参与了植物生长发育的各个方面以及植物的抗逆反应,从这些研究中不难看出 NO 与植物激素有着千丝万缕的关系。事实上,由于植物生长发育及对环境反应等各个方面均受到激素的调节,NO 作用于植物系统就不可能不涉及植物激素,这也许是在 NO 作用方式上植物与动物的最大区别。

有关 NO 与植物激素的最早报道是在植物衰老领域的研究,Leshem 和 Haramaty(1996)发现 NO 参与了乙烯的释放。在水分胁迫下,小麦根尖 NOS 活性迅速上升,产生的 NO 是诱导 ABA 积累的关键信号分子(Zhao *et al*, 2001)。水杨酸(SA)也是植物天然产生的生长调节物质之一。SA 在植物抗病反应中的积累可以抑制过氧化氢酶而使细胞积累 H_2O_2 ,它也是植物系统获得性抗性建立的关键信号分子(Chen *et al*, 1993)。NO 与 SA 的关系较为复杂,不仅 NO 可以作为信号诱导 SA 合成,而且 SA 也可以激活植物 NO 合成途径(Klessig *et al*, 2000)。NO 与 SA 复杂的关系还表现在它们的信号传递途径上,一些基因的表达仅需要 NO 或 SA,而另一些基因则需要 NO 和 SA 的协同作用(Durner *et al*, 1998)。

NO 对植物的其他作用也可能与激素有某些关系,例如玉米根尖的生长既可能被生长素促进,也可被多种释放 NO 的药品处理所刺激。NO 的作用位点应处于生长素的上游,因为 NO 清除剂不能抑制生长素的作用(Gouvêa *et al*, 1997),但目前仍然不知道 NO 是否参与生长素合成。现已证明植物的种子萌发、下胚轴生长、叶片生长及脱黄化等光敏色素调节的光控发育过程也涉及 NO 的作用(Beligni and Lamattina, 2000; Giba *et al*, 1998; Leshem and Haramaty, 1996),深入研究这些过程中的 NO 与各种植物激素的关系将有助于阐明 NO 在植物中的作用方式。

6 研究前景与展望

NO 的生物功能最初是作为一种内皮细胞舒张因子而被发现,NO 的信号传递途径也首先在哺乳动物细胞中阐明,而植物 NO 的研究则起步较晚。从目前的现状来看,有关植物 NO 的大部分研究均试图探讨植物是否具有与动物类似的机制,尤其是在植物抗病反应和 NO 信号传递途径的研究方面(Klessig *et al*, 2000)。这种类比研究的方法为揭示植物 NO 的功能及作用机理提供了简便途径,它也是未来植物 NO 研究所采用的主要方法和思路之一。

然而,植物毕竟不同于动物,在类比研究的同时应当注意植物体的特殊性。在动物细胞中,线粒体的细胞色素氧化酶是 NO 的作用靶位之一,而植物线粒体比动物多一条末端氧化途径即交替氧化途径。最近,研究者发现植物线粒体中细胞色素氧化酶对 NO 敏感,而交替氧化酶对 NO 具有抗性(Millar and Day, 1996; Yamasaki *et al*, 2001)。在胁迫条件下,植物呼吸作用产生大量的活性氧而且 NO 也会通过 NR 产生,交替氧化酶的存在可能为电子传递提供了额外的途径以减轻电子积累对细胞造成的损伤。另外,早在 1997 年, Haramaty 和 Leshem (1997)就曾提出植物内源 NO 可能通过植物激素作用的假设。该假设已经获得越来越多的研究结果的支持,或许这也正是植物在 NO 作用机制上区别于动物的主要方面。NO 与各种植物激素之间的关系也将得到植物和植物生理研究者的关注而成为未来植物 NO 研究的另一个重要方向。

总的说来,虽然植物 NO 的研究在植物病理学上取得了较大的成就并已渐成体系,但与动物中的研究相比差距仍十分大,大多数领域的研究仍处于起步阶段,很多问题仍有待研究者的进一步努力。例如,植物 NOS 蛋白的分离和 NOS 基因的克隆,NO 参与植物生长发育的信号传递途径等。

参 考 文 献

- Beligni M V, Lamattina L, 2000. Nitric oxide stimulates seed germination and de-etiolation, and inhibits hypocotyl elongation, three light-inducible responses in plants. *Planta*, **210**: 215 ~ 221
- Caro A, Puntarulo S, 1999. Nitric oxide generation by soybean embryonic axes: possible effect on mitochondrial function. *Free Rad Res*, **31**: S205 ~ 12
- Chen Z, Silva H, Klessig D F, 1993. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid. *Science*, **262**: 883 ~ 1886
- Clarke A, Desikan R, Hurst R D, Hancock J T, Neill S J, 2000. NO way back: nitric oxide and programmed cell death in *Arabidopsis thaliana* suspension cultures. *Plant J*, **24**: 667 ~ 677
- Crawford N M, 1995. Nitrate: nutrient and signal for plant growth. *Plant Cell*, **7**: 859 ~ 868
- Cueto M, Hernández-Perera O, Martín R, Bentura M L, Rodrigo J, Lamas S, Golvano M P, 1996. Presence of nitric oxide synthase activity in roots and nodules of *Lupinus albus*. *FEBS Lett*, **398**: 159 ~ 164
- Dean J V, Harper J E, 1986. Nitric oxide and nitrous oxide production by soybean and winged bean during the *in vivo* nitrate reductase assay. *Plant Physiol*, **82**: 718 ~ 723
- Delledonne M, Xia Y J, Dixon R A, Lamb C, 1998. Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance. *Nature*, **394**: 585 ~ 588
- Durner J, Klessig D F, 1999. Nitric oxide as a signal in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, **2**: 369 ~ 374
- Durner J, Wendehenne D, Klessig D F, 1998. Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP, and cyclic ADP-ribose. *Proc Natl Acad Sci USA*, **95**: 10328 ~ 10333
- Giba Z, Grubišić, Todorovic S, Sajc L, Stojakovic D, Konjecić R, 1998. Effect of nitric oxide-releasing compounds on phy-

- tochrome-controlled germination of Empress tree seeds. *Plant Growth Reg*, **26**:175 ~ 181
- Gouvêa C M C P, Souza J F, Magalhães A C N, Martins I S, 1997. NO⁻-releasing substances that induce growth elongation in maize root segments. *Plant Growth Reg*, **21**: 183 ~ 187
- Haramaty E, Leshem Y Y, 1997. Ethylene regulation by nitric oxide (NO) free radical: a possible mode of action of endogenous NO. In: Kanellis ed. Biology and biotechnology of the plant hormone ethylene. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 253 ~ 258
- Harper J E, 1981. Evolution of nitrogen oxide(s) during *in vivo* nitrate reductase assay of soybean leaves. *Plant Physiol*, **68**:1488 ~ 1493
- Huften C A, Besford R T, Wellburn R A, 1996. Effects of NO (+ NO₂) pollution on growth, nitrate reductase activities and associated protein contents in glasshouse lettuce grown hydroponically in winter CO₂ enrichment. *New Phytol*, **133**: 495 ~ 501
- Klessig D F, Durner J, Noad R, Navarre D A, Wendehenne D, Kumar D, Zhou J M, Shah J, Zhang S Q, Kachroo P, Trifa Y, Pontier D, Lam E, Silva H, 2000. Nitric oxide and salicylic acid signaling in plant defense. *Proc Natl Acad Sci USA*, **97**:8849 ~ 55
- Leshem Y Y, Haramaty E, 1996. Plant aging: the emission of NO and ethylene and the effect of NO-releasing compounds on growth of pea (*Pisum sativum*) foliage. *J Plant Physiol*, **148**:258 ~ 263
- Magalhaes J R, Monte D C, Durzan D, 2000. Nitric oxide and ethylene emission in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Mol Biol Plant*, **6**: 117 ~ 127
- Millar A H, Day D A, 1996. Nitric oxide inhibits the cytochrome oxidase but not the alternative oxidase of plant mitochondria. *FEBS Lett*, **398**:155 ~ 158
- Navarre D A, Wendehenne D, Durner J, Noad R, Klessig D F, 2000. Nitric oxide modulates the activity of tobacco aconitase. *Plant Physiol*, **122**:573 ~ 582
- 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 Physiol*, **128**:13 ~ 16
- Ninnemann H, Maier J, 1996. Indications for occurrence of nitric oxide synthases in fungi and plants and involvement in photocondensation of *Neurospora crassa*. *Photochem Photobiol*, **64**: 393 ~ 398
- Pedroso M C, Durzan D J, 2000. Effect of different gravity environments on DNA fragmentation and cell death in Kalanchoe leaves. *Ann Bot*, **86**: 983 ~ 994
- Pedroso M C, Magalhaes J R, Durzan D, 2000a. Nitric oxide induces cell death in taxus cells. *Plant Sci*, **157**: 173 ~ 180
- Pedroso M C, Magalhaes J R, Durzan D, 2000b. A nitric oxide burst precedes apoptosis in angiosperm and gymnosperm and foliar tissues. *J Exp Bot*, **51**: 1027 ~ 1036
- Ribeiro E A Jr, Cunha F Q, Tamashiro W M S C, Martins I S, 1999. Growth phase-dependent subcellular localization of nitric oxide synthase in maize cells. *FEBS Lett*, **445**:283 ~ 286
- Wellburn A R, 1990. Why are atmospheric oxides of nitrogen usually phytotoxic and not alternative fertilizers? *New Phytol*, **115**: 395 ~ 429
- Wildt J, Kley D, Rockel A, Rockel P, Segschneider H J, 1997. Emission of NO from higher plant species. *J Geo Res*, **102**: 5919 ~ 5927
- Yamasaki H, Sakihama Y, 2000. Simultaneous production of nitric oxide and peroxynitrite by plant nitrate reductase: in vitro evidence for the NR-dependent formation of active nitrogen species. *FEBS Lett*, **468**:89 ~ 92
- Yamasaki H, Shimoji H, Ohshiro Y, Sakihama Y, 2001. Inhibitory effects of nitric oxide on oxidative phosphorylation in plant mitochondria. *Nitric Oxide*, **5**:261 ~ 270
- Zhao Z, Chen G, Zhang C, 2001. Interaction between reactive oxygen species and nitric oxide in drought-induced abscisic acid synthesis in root tips of wheat seedlings. *Aust J Plant Physiol*, **28**:1055 ~ 1061