

# 植物 NO 研究进展

吴雪霞, 陈建林, 查 石, 朱为民

(上海市农业科学院园艺研究所, 上海市设施园艺技术重点实验室, 上海 201106)

**摘要:** 阐述了一氧化氮(NO)的产生途径(即一氧化氮合酶途径、硝酸还原酶途径和非酶促途径), NO 在植物生长发育、植物抗逆反应中的作用以及 NO 的信号转导途径和 NO 与其他信号分子的协同作用, 并对以后的研究做了一些展望。

**关键词:** 一氧化氮; 生物合成途径; 生长发育; 信号转导

中图分类号: Q81 文献标识码: A 文章编号: 1000- 7091( 2007) 增刊- 0013- 04

## Progress in the Studies of Nitric Oxide in Plant

WU Xue-xia, CHEN Jian-lin, ZHA Ding-shi, ZHU Wei-min

(Horticulture Research Institute, Shanghai Academy Agricultural Sciences, Key  
Laboratory of Protected Horticulture Technology, Shanghai 201106, China)

**Abstract:** In the article, it describes the producing process of nitric oxide (NO) (possibly via NO synthase, nitrate reductases, and nonenzymatic reactions), and the influence of NO on plant growth and development and responses to stress condition, and NO signaling transduction processes and synergistic effects with other signaling molecular. Moreover, it probes the prospects in the future research.

**Key words:** Nitric oxide; Biosynthetic pathway; Growth and development; Signal transduction

一氧化氮(Nitric oxide, NO) 是一种重要的生物活性分子, 它较早被应用于血管松弛、神经转导及先天免疫等医学研究, 1992 年被 Science 评为“年度明星分子”。而有关 NO 在植物中的作用, 20 世纪 90 年代才开始引起科学家的关注, 现已成为植物生物学领域的一个研究热点。NO 能够调节植物的生长、发育, 并参与植物对各种生物和非生物胁迫反应的信息传递, 尤其在植物抗病反应中起重要作用<sup>[1-4]</sup>。

## 1 NO 的化学性质

NO 是高脂溶性、结构简单、极不稳定的小分子气体, 易溶于水及脂肪, 极易通过扩散方式快速透过细胞膜, 在细胞之间发挥生物学作用。NO 的半衰期很短, 大约为几秒钟, 它能迅速与 O<sub>2</sub> 反应生成 NO<sub>2</sub>, 在水环境中 NO<sub>2</sub> 容易歧化成 NO<sub>2</sub><sup>-</sup> 和 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>。另外, NO 还能与其他的信号分子发生反应, 例如, NO 可以与超氧阴离子(O<sub>2</sub><sup>-</sup>)、过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) 等活性氧反

应, 该反应在植物的抗病过程中起重要作用。

## 2 植物体内 NO 的来源

### 2.1 一氧化氮合酶(NOS)途径

在哺乳动物体内, 主要通过 NOS 形成 NO, NOS 以 L-精氨酸、O<sub>2</sub> 及 NADPH 为底物催化而成, FAD、FMN、血红素、四氢叶酸、Ca<sup>2+</sup>/CaM 和 Zn<sup>2+</sup> 为 NOS 的辅基<sup>[5]</sup>, 其反应过程为: L-精氨酸 + NADPH + O<sub>2</sub> → NO + L-胍氨酸 + NADP。根据细胞类型, 动物中 NOS 可分为: 神经型 NOS(nNOS)、诱导型 NOS(iNOS) 和内皮型 NOS(eNOS), 三种 NOS 的氨基酸序列同细胞色素 P450 有相当程度的同源性。nNOS 和 eNOS 属于组成型 cNOS 并依赖于 Ca<sup>2+</sup>, 而 iNOS 不依赖于 Ca<sup>2+</sup>。

植物体中也已证实有 NOS 存在, 大豆细胞提取物中的 NOS 活性对 Ca<sup>2+</sup> 有依赖性, 且主要位于细胞质中<sup>[1]</sup>。利用 NOS 抗体检测或者活性测定<sup>[2,6]</sup> 发

收稿日期: 2007- 09- 10

基金项目: 沪农科攻字(2006) 第2- 1 号

作者简介: 吴雪霞(1978- ), 女, 博士, 主要从事蔬菜育种和生物技术研究

通讯作者: 查丁石(1966- ), 男, 江苏张家港人, 研究员, 主要从事茄子育种研究工作。

现,植物体内 NOS 蛋白与细胞色素 P-450 还原酶具有很高的同源性,而动物 NOS 抑制剂也同样抑制植物 NO 的产生。但是在植物体内一直未寻找到与动物 NOS 同源性相近的基因。

2003 年 5 月,Chandok 等<sup>[6]</sup>首次报道了 TMV 诱导的烟草 iNOS 基因的表达,并鉴定其是甘氨酸脱羧酶(GDC)P 蛋白的变体形式。而且,从活性大小、所需的辅助因子、抑制剂的敏感性来看,该 iNOS 与动物 iNOS 具有许多明显的相似性。同年 10 月,在拟南芥中也克隆到了与植物生长和激素信号转导有关 NOS 基因和相应的 cDNA(命名为 *AtNOS1*)<sup>[7]</sup>,通过研究 *AtNOS1* 在第一个外元处产生变异的突变体,发现受 ABA 调控的 NO 产生和气孔关闭被明显阻断,具体表现为失绿、苗、根和花序的生长迟缓,而导入外源 *AtNOS1* 或用 NO 供体处理后上述性状均得以恢复。至此植物 NOS 及其编码基因终于在植物中发现。

## 2.2 硝酸还原酶(NR)途径

NR 是位于胞浆的以 NAD(P)H 为电子供体催化硝酸盐还原生成亚硝酸盐,具有内部电子传递链,是高等植物体内控制碳代谢和氮代谢的关键酶和限速酶<sup>[8,9]</sup>。Yamasaki 等<sup>[10]</sup>、Yamasaki 和 Sakihama<sup>[11]</sup>报道在生理 pH(pH 7.0)和 NADH 存在条件下,玉米幼苗中纯化的硝酸还原酶可催化  $\text{NO}_2^-$  和  $\text{NO}_3^-$  还原产生 NO,且以  $\text{NO}_2^-$  为底物的 NO 产率高于底物  $\text{NO}_3^-$ ,此过程可被叠氮化钠、谷胱甘肽或无氧条件所抑制。硝酸还原酶催化产生 NO 的研究在大豆叶片<sup>[12,13]</sup>、菠菜叶片<sup>[14]</sup>、烟草根系<sup>[15]</sup>中已经展开。

## 2.3 非酶促途径

一般来说,在酸性环境中,亚硝酸盐与还原剂在有未解离的  $\text{NO}_2^-$  ( $\text{HNO}_2$ ,  $\text{PK} = 3.2$ )的条件下很容易产生 NO,它可能是生物组织在特定条件下 NO 的合成途径<sup>[16]</sup>。总之,植物多途径形成 NO 的事实显示植物体中产生 NO 的调控机制非常复杂。

# 3 NO 在植物体中的生理效应

## 3.1 NO 与植物生长发育

NO 供体硝普钠(SNP)和 S-亚硝基-N-乙酞青霉胺(SNAP)能代替光照使莴笋种子在黑暗条件下萌发,并且种子的萌发率与 SNP 和 SNAP 的剂量成正比<sup>[4]</sup>。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皇后树种子的萌发,而 SNP 和 SNAP 可促使该植物种子的萌发<sup>[17]</sup>。Caro 和 Puntarulo<sup>[18]</sup>观察到大豆种子的 NO 产生率和 NOS 活性随萌发进程上升,暗示其在种子萌发过程中可能具

有某种重要作用。NO 对植物叶片和根系的生长也具有重要的调节作用<sup>[19,20]</sup>。在植株的光形态建成方面,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<sup>[4]</sup>。Leshem<sup>[21]</sup>的研究表明,外源 NO 可明显促进豌豆叶片的生长,并抑制乙烯的产生。用一些果实、花卉和蔬菜等材料进行实验时发现,随着植物组织的成熟和衰老其 NO 释放量显著下降,而施用 NO 释放剂(如 SNP, SNAP 等)可明显延缓植物组织的成熟和衰老进程<sup>[22]</sup>,表明 NO 可能是一种可延缓植物衰老的天然植物生长调节物质,其作用机制与抑制乙烯产生相关。

## 3.2 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,非生物胁迫主要是指干旱、盐胁迫、重金属和机械损伤等。

3.2.1 NO 与生物胁迫 NO 参与植物抗病反应的途径有多种。NO 可通过第二信使 cGMP 介导植物 PAL 和 PR-1 等抗病基因的表达,参与植物的抗病反应<sup>[1,2]</sup>。NO 也可与  $\text{H}_2\text{O}_2$  和 SA 相互调节,通过抑制或激活各自信号途径导致基因表达和蛋白水平的改变,参与植物的抗病防御反应<sup>[23,24]</sup>。NO 还可以通过改变活性氧代谢,降低叶绿素降解等途径来减轻病虫害对植物的伤害<sup>[25]</sup>。

3.2.2 NO 与非生物胁迫 NO 对生物体的作用具有双重性:在低浓度下,它有保护作用,而高浓度 NO 则对细胞带来严重伤害。各种非生物胁迫如水分、盐胁迫等都可以诱导 ROS 形成,而低浓度 NO 可通过各种方式与 ROS 作用,发挥抗氧化功能<sup>[26]</sup>。在拟南芥中,干旱通常首先影响根系,导致 NO 释放增加,外源和内源 NO 均可促进对 ABA 依赖的气孔关闭<sup>[27]</sup>。Zhao 等<sup>[28]</sup>研究表明,水分胁迫下 NO 和 NOS 参与植物胁迫激素 ABA 的合成。Ruan 等<sup>[29]</sup>报道,0.1, 1 mmol/L NO 供体 SNP 可以显著减轻由 150 和 300 mmol/L NaCl 分别处理所诱导小麦叶片的氧化性损伤,Zhao 等<sup>[30]</sup>研究发现 SNP 可以显著提高耐盐生态型芦苇 DR 和非耐盐生态型芦苇 SR 的质膜  $\text{H}^+$ -ATP 酶活性,提高 K/Na 值,增强耐盐性。

## 4 植物 NO 信号转导

### 4.1 植物 NO 信号转导途径

在自然条件下植物经常受到生物逆境(虫害、病害等)和非生物逆境(高温、水分、盐分等)的胁迫。植物有一套完整的防御机制,许多实验表明,NO 是重要的能够激活植物过敏反应和系统性获得抗性

的内源信号分子。Klessig 等<sup>[23]</sup>通过烟草试验,认为植物具有一套同动物高度相似的 NO 介导的防御信号机制。在植物体内,NO 主要依赖于 cGMP 和不依赖于 cGMP 两条途径介导信号传导。

在依赖于 cGMP 的信号途径中,NO 与其可溶性的受体鸟苷酸环化酶(Guanylate cyclase, GC) 结合并激活其活性,导致 cGMP 生成增加,激活依赖于 cGMP 的蛋白激酶,最终诱导植物 PAL 和 PR-1 等抗病相关基因的表达<sup>[2]</sup>。此外,NO 还可能通过 cGMP 诱导的 cADPR 合成来调节植物体内钙离子而参与植物体抗病<sup>[23]</sup>。

在不依赖于 cGMP 的信号途径中,NO 通过抑制顺乌头酸酶等含非血红素铁类酶活性来参与植物抗逆反应。一方面是由于线粒体顺乌头酸酶被 NO 失活后,降低经线粒体的电子传递链电子流,从而减少活性氧(ROS)的生成;另一方面由于顺乌头酸酶活性被抑制所导致细胞内柠檬酸浓度的升高,可以诱导与抗病有关的交替氧化酶(AOX)活性的上升,而后者也可以减少 ROS 的产生<sup>[31]</sup>。NO 除直接抑制顺乌头酸酶活性外,还可能经 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的介导而间接发生抑制作用<sup>[32]</sup>。

#### 4.2 NO 与信号分子之间的关系

生物和非生物胁迫(如干旱、盐害、冷害和病原菌侵染)下,NO 与其他信号分子共同参与调控多种生理过程,发生相互联系(图 1)。

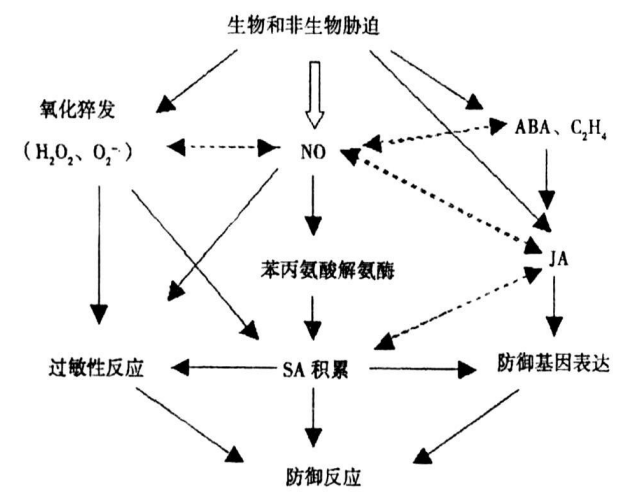


图 1 NO 与植物生长调节剂之间的相互作用  
Fig. 1 Interaction between NO and plant regulators

4.2.1 NO 与水杨酸(SA) 水杨酸(SA)是植物天然产生的生长调节物质之一。NO 和 SA 相互关系的研究主要集中在抗病反应上。一方面,NO 导致植物内源性 SA 的积累。PAL 是植物体内合成 SA 所必需的,而 NO 可以诱导 PAL 和甲壳胺(Chitosan, CHS)基因的表达,并且这种诱导作用因 NO 的清除

而消失<sup>[33]</sup>。Durner 等<sup>[2]</sup>还发现 NO 可引起 SA 水平增加,经 NOS 处理的烟草叶片中总 SA 水平明显上升。NO 还可以通过激活苯丙氨酸解氨酶合成更多的 SA<sup>[34]</sup>。另一方面 SA 还能通过改变顺乌头酸酶、过氧化物酶和过氧化氢酶参与 NO 的生理效应<sup>[23]</sup>。

4.2.2 NO 与活性氧(ROS) 植物细胞对病原体侵入的反应之一是氧爆,即产生 ROS。Delledonne 等<sup>[1]</sup>的实验证实 NO 和 ROS 在促进大豆悬浮细胞死亡中有协同效应,用 NOS 抑制剂处理则阻止了拟南芥和烟草植株的过敏抗病反应。此外,NO 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的生理效应相似具有协同性,同时也相互依赖。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。如 NO 能诱导单子叶植物紫露草(*Tradescantia reflexa*)和双子叶植物蚕豆(*Vicia faba*)的气孔孔径减少<sup>[27,35]</sup>,在激活防御反应中 NO 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 之间还有互补作用<sup>[36]</sup>。

4.2.3 NO 与植物激素 Gouvea 等<sup>[37]</sup>研究发现,NO 能诱导玉米幼根的伸长,推测 IAA 与 NO 可能有共同的信号转导途径。Pagnussat 等<sup>[20]</sup>发现 NO 可能介导 IAA 诱导的黄瓜不定根的发生。Neill 等<sup>[27]</sup>发现用 ABA 处理豌豆后 NO 含量显著增加,用 ABA 和 NO 合酶抑制剂共同处理,可降低 ABA 诱导的 NO 的合成。Garcia-Mata 和 Lamattina<sup>[38]</sup>和 Neill 等<sup>[27]</sup>的研究表明:单独用外源 ABA 和 NO 处理都能引起蚕豆保卫细胞的气孔关闭,而同时使用 ABA 及 NO 则能够使保卫细胞气孔关闭的百分率达到最大,说明这两种信号分子之间可能存在相互作用及功能互补。Leshem 等<sup>[22]</sup>检测了植物的不同组织器官以及在植物老化过程中 NO 含量的变化情况,发现未成熟的植物器官中 NO 的释放量明显高于成熟或老化的器官,而同时检测的乙烯含量变化恰好与此相反,进一步分析表明两者呈显著负相关,说明 NO 抑制成熟和老化过程中乙烯的合成。Tun 等<sup>[39]</sup>认为 NO 延缓植物成熟和衰老的作用机制与抑制乙烯形成有关。

#### 5 展望

目前 NO 在植物领域的研究正在展开。作为一种信号分子,NO 能够调控植物对生物和非生物胁迫下的应急反应,然而现阶段人们对于植物在生物和非生物胁迫下 NO 功能的理解仅限于利用外源 NO 供体进行的研究,而对于植物体内源 NO 产生的机制,NO 在不同的植物细胞、组织、器官之间如何进行信息传递、转运,以及 NO 作用的靶位点等方面仍需要进一步的研究。如果能从调节体内 NOS 和 NR 等

NO 合成酶的活性入手,适当提高内源 NO 的水平,研究 NO 对逆境胁迫下植物各种生理调节机制,揭示 NO 在植物中的功能及作用机制,对于有效缓解逆境胁迫的氧化伤害将更具有实践意义。

## 参考文献:

- [1] Delledonne M, Xia Y, Dixon R A, *et al.* Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance[ J ]. *Nature*, 1998, 394 ( 6693 ): 585– 588.
- [2] Dumer J, Wendehenne D, Klessig D F. Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP, and cyclic ADP2 ribose[ J ]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95 ( 17 ): 10328– 10333.
- [3] Clarke A, Desikan R, Hurst R D, *et al.* NO wayback: Nitric oxide and programmed cell death in *Arabidopsis thaliana* suspension cultures[ J ]. *Plant J*, 2000, 24 ( 5 ): 667– 677.
- [4] Beligni M V, Lamattina L. Nitric oxide stimulate sseed germination and deetiolation, and inhibits hypocotyls elongation, three light inducible responses in plants[ J ]. *Planta*, 2000, 210 ( 2 ): 215– 221.
- [5] Marietta M A. Nitric oxide synthase structure and mechanism [ J ]. *J Bio Chem*, 1993, 268: 12231– 12234.
- [6] Chandok M R, Ytterberg A J, VanWijk K J, *et al.* The pathogen-inducible nitric oxide synthase ( iNOS ) in plant is a variant of the P protein of the glycine decarboxylase complex [ J ]. *Cell*, 2003, 113: 469– 482.
- [7] Guo F Q, Okamoto M, Crawford N M. Identification of a plant nitric oxide synthase gene involved in homonal signaling[ J ]. *Science*, 2003, 302: 100– 103.
- [8] Huber S C, Bachmann M, Huber J L. Post-translation regulation of nitrate reductase activity: a role for  $Ca^{2+}$  and 14-3-3 proteins[ J ]. *Trends Plant Sci*, 1996, 1: 432– 438.
- [9] Kaiser W M, Weiner H, Huber S C. Nitrate reductase in higher plants: a case study for transduction of environmental stimuli into control of catalytic activity[ J ]. *Physiol Plant*, 1999, 105: 385– 390.
- [10] Yamasaki H, Sakihama Y, Takahashi S. An alternative pathway for nitric oxide production in plant: new feather of an old enzyme[ J ]. *Trends Plant Sci*, 1999, 4: 128– 129.
- [11] Yamasaki H, Sakihama Y. Simultaneous production of nitric oxide and peroxynitrite by plant nitrate reductase: in vitro evidence for the NR-dependent formation of active nitrogen species[ J ]. *FEBS Lett*, 2000, 468 ( 1 ): 89– 92.
- [12] Dean J, Harper J. Nitric oxide and nitrous oxide production by soybean and winged bean during the in vivo nitrate reductase assay[ J ]. *Plant Physiol*, 1986, 82: 718– 723.
- [13] Klepper L. Nitric oxide emissions from Soybean leaves during in vivo nitrate reductase assays[ J ]. *Plant Physiol*, 1987, 85: 96– 99.
- [14] Rockel P, Strube F, Rockel A, *et al.* Regulation of nitric oxide ( NO ) production by plant nitrate reductase *in vivo* and *in vitro* [ J ]. *J Exp Bot*, 2002, 53: 103– 110.
- [15] Stohr C, Strube F, Marx G, *et al.* A plasma membrane-bound enzyme of tobacco roots catalyses the formation of nitric oxide from nitrite[ J ]. *Planta*, 2001, 212: 835– 841.
- [16] Weizberg E, Lunberg J O N. Nonenzymatic nitric oxide production in humans[ J ]. *Nitric oxide*, 1998, 2: 1– 7.
- [17] Giba Z, Grubisic D, Todorovic S, *et al.* Effect of nitric oxide-releasing compounds on phytochrome-controlled germination of *Empress* tree seeds [ J ]. *Plant Growth Regul*, 1998, 26: 175– 181.
- [18] Caro A, Puntarulo S. Nitric oxide generation by soybean embryonic axes: possible effect on mitochondrial function[ J ]. *Free Radic Res*, 1999, 31: 205– 212.
- [19] Leshem Y Y, Haramaty E. The characterization and contrasting effects of the nitric oxide free radical in vegetative stress and senescence of *Pisum sativum* Linn foliage[ J ]. *J Plant Physiol*, 1996, 148: 258– 263.
- [20] Pagnussat G C, Simontacchi M, Puntarulo S, *et al.* Nitric oxide is required for root organogenesis[ J ]. *Plant Physiol*, 2002, 129: 954– 956.
- [21] Leshem Y Y. Nitric oxide in biological systems[ J ]. *Plant Growth Regul*, 1996, 18: 155– 169.
- [22] Leshem Y Y, Willis R B H, Ku V V V. Evidence for the function of the free radical gas-nitric oxide ( NO ) as an endogenous maturation and senescence regulating factor in higher plant[ J ]. *Plant Physiol Biochem*, 1998, 36: 825– 833.
- [23] Klessig D F, Dumer J, Noad R, *et al.* Nitric oxide and salicylic acid signaling in plant defense[ J ]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 8849– 8855.
- [24] Ishikawa S, Wagatsuma T. Plasma membrane permeability of root-tip cells following temporary exposure to Al ions is a rapid measure of Al tolerance among plant species[ J ]. *Plant Cell Physiol*, 1998, 39: 516– 525.
- [25] 史庆华, 赖齐贤, 朱祝军, 等. 一氧化氮在植物中的生理功能[ J ]. *细胞生物学杂志*, 2005, 27: 39– 42.
- [26] Sutherland M W. The generation of oxygen radicals during host plant responses to infection [ J ]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 1991, 39: 79– 93.
- [27] Neill S J, Desikan R, Clarke A. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells[ J ]. *Plant Physiol*, 2002, 128: 13– 16.
- [28] Zhao Z, Chen G, Zhang C. Interaction between reactive oxygen species and nitric oxide in drought-induced abscisic acid synthesis in root tips of wheat seedlings[ J ]. *Aust J Plant Physiol*, 2001, 28: 1055– 1061.
- [29] Ruan H H, Shen W B, Ye M B. Protective effects of nitric oxide on salt stress-induced oxidative damage to wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves[ J ]. *Chin Sci Bull*, 2002, 7 ( 8 ): 677– 681.
- [30] Zhao L Q, Zhang F, Guo J K, *et al.* Nitric oxide functions as a signal in salt resistance in the calluses from two ecotypes of reed[ J ]. *Plant Physiol*, 2004, 134: 849– 857.
- [31] Valerberghe G C, Mccinosh L. Singal regulating the expression of the nuclear gene alternative oxidase of plant mitochondria[ J ]. *Plant Physical*, 1996, 111: 589– 595.
- [32] 张文利, 沈文飏, 叶茂炳, 等. 小麦叶片顺乌头酸酶对 NO 和  $H_2O_2$  的敏感性[ J ]. *植物生理与分子生物学学报*, 2002, 28 ( 2 ): 99– 104.
- [33] Levine A, Tenhaken R, Dixon R A, *et al.*  $H_2O_2$  from the oxidative burst orchestrates the plant hypersensitive disease resistance response as a local trigger of programmed cell death and a diffusible inducer of cellular protectant genes [ J ]. *Cell*, 1994, 79: 583– 593.
- [34] Dang I J. Plants just say NO to pathogens[ J ]. *Nature*, 1998, 394: 525– 257.
- [35] Wild J, Kley D, Rockel A, *et al.* Emission of NO from several higher plant species[ J ]. *J Geo Res*, 1997, 102: 5919– 5927.
- [36] Camp W V, Montagu V M.  $H_2O_2$  and NO: redox signals in disease resistance[ J ]. *Trends Plant Sci*, 1998, 3: 330– 334.
- [37] Gouvea C M C P, Souza J F, Magalhaes A C N, *et al.* NO-releasing substances that induce growth elongation in maize root segments[ J ]. *Plant Growth Regul*, 1997, 21: 183– 187.
- [38] Garcia- Mata C, Lamattina L. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress[ J ]. *Plant Physiol*, 2001, 126: 1196– 1204.
- [39] Tun N N, Holk A, Scherer G F E. Rapid increase of NO release in plant cell cultures induced by cytokinin[ J ]. *FEBS Lett*, 2001, 509 ( 2 ): 174– 176.