

文章编号: 1004-0374(2010)08-0723-06

植物 NADPH 氧化酶研究进展

丁坤峰, 谭晓荣*

(河南工业大学生物工程学院, 郑州 450001)

摘要: 植物 NADPH 氧化酶又被称为 Rboh(respiratory burst oxidase homologue), 是动物巨噬细胞 NADPH 氧化酶主要功能亚基 gp91^{phox} 的同源物。在受到外来信号的刺激时, 该酶能通过自身的激活或失活迅速引起活性氧(reactive oxygen species, ROS)的升高或降低, 进而在植物生长发育及应答生物或非生物胁迫中发挥重要作用。该文总结了近兼来植物中 NADPH 氧化酶的结构和功能, 以及信号调节机制等方面的研究进展。

关键词: NADPH 氧化酶; ROS; 信号调节

中图分类号: Q946.5 **文献标识码:** A

Research advances in NADPH oxidative enzymes of plant

DING Kun-feng, TAN Xiao-rong*

(Bioengineering Department, Henan University of Technology, Zhengzhou 450001, China)

Abstract: Plant NADPH oxidasetive Enzyme was called Rboh (respiratory burst oxidase homologue), is a homologue of phagocytic cell gp91^{phox}, the major functional subunit of animal. When exposed to external stimulation signals, the enzyme rapidly increases or decreases reactive oxygen species (ROS) through self-activation or inactivation. Thus Rboh then plays an important role in the biological response and no-living stress in plant. This article which is based on existing new reports searched those related literatures in of recent years both at home and abroad, and briefly introduced the progress in study of its structure and function, as well as regulation mechanism in plants.

Key words: NADPH oxidase; ROS; signal regulation

1 NADPH 氧化酶概述

NADPH 氧化酶全称烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸氧化酶, 主要存在于哺乳动物嗜中性粒细胞、植物细胞和丝状真菌细胞中。NADPH 氧化酶最早在吞噬细胞中发现, 是一种多酶复合物, 位于吞噬细胞质膜上, 由 gp91^{phox}、p22^{phox}、p47^{phox}、p67^{phox}、p40^{phox} 和 Rac 六种亚基组成的复合体, 并带有细胞色素 C 和 FAD 基团^[1, 2]。

p22^{phox}和gp91^{phox}以异二聚体(即细胞色素b 558)存在于质膜中, 其中 gp91^{phox} 是 β 亚基, p22^{phox} 是 α 亚基。gp91^{phox} 为大分子的糖蛋白, 是 NADPH 氧化酶主要的功能亚基, 包括六个跨膜的 α 螺旋结构域, 含有辅基 FAD、血红素、电子载体, 以及

NADPH 的结合位点。p22^{phox} 为小分子蛋白, 含有至少两个(可能是三个)跨膜的螺旋结构。在静息状态下, NADPH 氧化酶无活性, 当受到胞外信息, 如细胞因子、激素, 甚至细菌等一些物质的刺激时, 胞浆中的 p47^{phox}、p67^{phox}、p40^{phox} 和 Rac 就会通过 p22^{phox} 上富含脯氨酸的尾巴与之结合形成有活性的酶复合体, 这种结合能够使得 gp91^{phox} 的构像发生变化, 并通过诱导电子的跨膜运动激活该酶, 短时间内产生大量的活性氧(reactive oxygen species,

收稿日期: 2010-01-04; 修回日期: 2010-03-05

基金项目: 河南省教育厅自然科学基金项目(2006210002)

*通讯作者: Email: tanxr2000@yahoo.com.cn; Tel: 0371-67756928

ROS), 即氧化猝发, 进而发挥生物学作用^[3-6]。

植物 NADPH 氧化酶被称为 Rboh (respiratory burst oxidase homologue), 是巨噬细胞 NADPH 氧化酶 gp91^{phox} 的同源物, 目前已经在多种植物体内分离出来, 并检测到了其转录产物^[7]。Rboh 模拟结构如图 1 所示^[8]。

当植物或悬浮细胞受到病菌感染时, 同样会出现类似于人嗜中性粒细胞的氧化猝发现象, 该现象能够被嗜中性粒细胞 NADPH 氧化酶专一抑制剂碘二苯 (DPI) 有效抑制。植物 NADPH 氧化酶与动物 NADPH 氧化酶结构上有很多相似之处, 但差异也十分明显, 尤其在调节方式上与动物相比截然不同。动物 NADPH 氧化酶需要以磷酸化为起始, 使胞质组分与质膜组分结合调节酶活性。而目前在植物中尚未发现胞质组分 p47^{phox}、p67^{phox} 和 p40^{phox} 的同源物, 但在拟南芥中已得到 10 个与 gp91^{phox} 同源的 Rboh 基因, 其 N 端具有哺乳动物 gp91^{phox} 中残缺的 300 个左右氨基酸延长区域, 该区域含有 2 个保守的 Ca²⁺ 结合 EF 手性模体结构^[9,10]。体外离子结合实验证明, 该钙离子结合结构域能同钙离子结合, 这向我们显示 NADPH 氧化酶活性调节的一种重要方式——钙离子调控^[6]。

2 植物 NADPH 氧化酶的功能

2.1 植物 NADPH 氧化酶在生物胁迫中的作用

近年来, ROS 因其在生物体内广泛存在并具有

多种生理功能而日益受到人们重视。在植物体内 ROS 主要包括: 超氧阴离子(O₂⁻)、单线态氧(¹O₂)、过氧化氢(H₂O₂)、羟自由基(-OH·)等, 这些细胞新陈代谢的副产品对植物是有毒性的, 但是低浓度时它们也可以作为信号分子在许多植物生理活动中起重要的作用, 如直接杀伤病原物、强化细胞壁、诱导植保素合成、诱导超敏反应(HR)与细胞程序性死亡、诱导防卫基因的表达等过程^[11]。ROS 作为逆境胁迫的次级胁迫, 它的释放是植物细胞应答病原菌入侵的早期主要反应之一。该过程 ROS 的主要来源是 NADPH 氧化酶。1989 年, Keppler 和 Bakor^[12] 发现在接种丁香假单胞菌的烟草叶片中有大量的 ROS 产生, 细菌数量明显下降, 但喷施外源 O₂⁻ 清除剂细菌恢复活性且数量增加, 证明了 ROS 对病菌的抑制作用。基因遗传学研究显示植物 Rboh 是 ROS 产生的关键调节者, 并在植物体内发挥多效性功能^[12]。一定浓度的嗜中性粒细胞 NADPH 氧化酶专一抑制剂 DPI 能阻断植物细胞活性氧爆发^[13]。Yoshioka 等^[14] 发现本塞姆氏烟草(*Nicotiana benthamiana*) gp91^{phox} 同源物 NbrbohA 和 NbrbohB 参与 H₂O₂ 积累抵抗致病霉菌(*Phytophthora infestans*)。Torres 等^[15] 发现马铃薯块茎组织中 StrbohA 和 StrbohB 主要定位于质膜上并调控防御信号中 ROS 的产生; 拟南芥 *AtrbohD* 突变体在受到病原菌感染时产生的 ROS 减少, 而在 *AtrbohF* 突变体中细胞过敏反应(HR)增强, 且对病原菌的抵抗能力提高^[15]。在本瑟姆烟草中 NbrbohA 和 NbrbohB 沉默导致 ROS 产生减少且抗马铃薯病毒的能力下降^[16]。以上研究表明, 植物中 NADPH 氧化酶是植物与病菌互作中 ROS 的主要来源, 为活性氧爆发所必需, 且通过调节 ROS 产生在植物抵抗生物胁迫中发挥重要作用。

2.2 NADPH 氧化酶与非生物胁迫

2.2.1 水分胁迫与 NADPH 氧化酶

水分胁迫是一种影响植物生长发育、限制植物产量的重要胁迫因子, 许多植物在感应到干旱胁迫时能迅速积累脱落酸(ABA)^[17,18]。赵宇等^[19] 利用定量和半定量 PCR 方法检测了玉米野生型及 ABA 缺失突变体 *vp5* 的 ZmrbohA/B/C/D 基因在水分胁迫下的表达情况, 结果发现, 水分胁迫能诱导玉米野生型 ZmrbohA/B/C/D 基因表达, ABA 参与了该过程。许树成等^[20] 在玉米叶片中克隆了 NADPH 氧化酶 Zmrboh (Zeamays respiratory burst oxidase homologue) 的 3 个基因, 并发现其表达均可因 ABA 和水分胁迫而增强。郝福顺等^[21] 用 RT-PCR 和蛋白质印迹技术

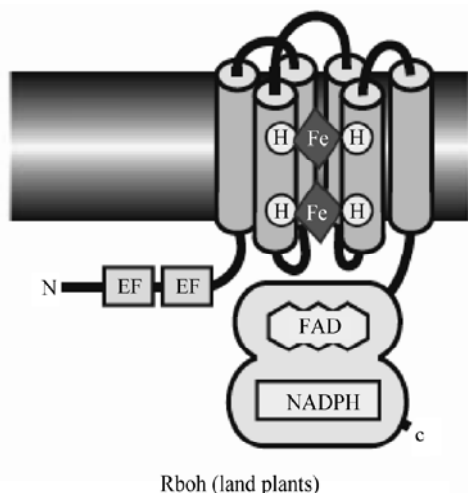


图1 植物Rboh结构模型^[8]

注: 圆柱体代表六个跨膜的 α 螺旋结构域, 其 N 端含有 2 个保守的 Ca²⁺ 结合 EF 手性模体结构

分析了烟草质膜NADPH氧化酶基因NtrbohD的表达水平,发现该基因在mRNA和蛋白水平的表达受ABA上调,表明NtrbohD参与ABA诱导的烟草悬浮细胞H₂O₂快速产生过程。综上所述,水分胁迫及其诱导的ABA均能诱导NADPH氧化酶基因表达和ROS累积。

2.2.2 重金属胁迫与NADPH氧化酶

重金属是主要的环境污染物,对植物种子萌发、生长发育、植物细胞膜透性、光合作用、土壤微生物活性及植物体内化学成分都有影响。NADPH氧化酶与Cu、Fe、Zn、Cd及Cr等重金属胁迫关系密切。Cu缺乏或过量能导致NADPH氧化酶依赖的ROS升高^[22]。郝福顺等^[23]用1 mmol/L的铜处理小麦根,其NADPH氧化酶活性显著提高,比未经铜处理的增高2.6倍,说明高浓度铜可提高质膜NADPH氧化酶活性。有关Fe和Zn缺乏诱导植物NADPH氧化酶增加以及ROS水平提高的研究有过报道^[1]。重金属镉是植物非必需元素,镉进入植物体内并积累到一定浓度,植物便会受到毒害。镉诱导植物细胞快速产生H₂O₂已在烟草BY-2细胞中得到证实,通过细胞化学方法证明H₂O₂产生定位在细胞质膜上,用DPI处理细胞能阻止镉诱导的H₂O₂产生,说明NADPH氧化酶在此过程中起关键作用^[24]。最近,Pandey等^[25]在研究六价Cr诱导豌豆生长改变及根质膜氧化还原活性时发现Cr处理豌豆根引起NADPH氧化酶的迅速增加,过度的Cr能破坏豌豆根质膜的结构和功能,导致光合作用降低且生长受阻。上述研究表明,重金属胁迫能导致NADPH氧化酶活性增加,并通过ROS累积产生多种生物学效应。

2.2.3 盐胁迫与NADPH氧化酶

关于ROS参与盐胁迫诱导的植物伤害和生长抑制很早就有报道。Mazel等^[26]用200 mmol/L的NaCl过夜处理野生型植物和转*AtRabG3e*基因(一种囊泡转运调节基因,该基因在高浓度H₂O₂处理时被诱导表达)植物,发现野生型植物中有大量ROS产生,且该过程受DPI的有效抑制,说明盐胁迫诱导NADPH氧化酶并产生ROS。杨颖丽等^[27]以小麦“陇春20”为实验材料,用两相法分离根质膜微囊,证明NaCl处理增强小麦根质膜NADPH氧化酶的活性。在烟草叶片中低浓度短时间NaCl胁迫下NADPH氧化酶的活性升高,高浓度长时间NaCl胁迫下烟草叶片中NADPH氧化的活性降低,同时过量表达NADPH氧化酶可以降低烟草对长时间盐胁迫的耐受

性,而干扰NADPH氧化酶表达能增强植物对长时间盐胁迫的耐受性^[6]。拟南芥中SOS1(salt overly sensitive)是质膜Na⁺/H⁺的反向转运体,在盐胁迫下维持离子动态平衡,决定植物对盐的耐受性。在正常生长条件下SOS1mRNA是不稳定的,但在盐胁迫或其他离子胁迫及干旱胁迫下其稳定性会明显提高。H₂O₂处理增加SOS1mRNA的稳定性,NADPH氧化酶也提高SOS1mRNA的稳定表达,且此过程可能是由胞外ROS的产生控制的。以上研究结果表明,盐胁迫调节NADPH氧化酶活性,而NADPH氧化酶可通过产生ROS调控植物的耐盐性^[28]。

2.2.4 高温胁迫与NADPH氧化酶

膜流动性的改变是植物应答外界环境温度胁迫的早期事件,Königshofer等^[29]研究烟草中高温诱导的H₂O₂与Bright Yellow 2 (BY2)细胞膜流动性改变之间的关系,通过监控热信号级联最终指示剂——小分子热休克蛋白sHSPs的合成发现,温度提高到32~38℃能导致烟草细胞H₂O₂快速而短暂的产生,在低温28~32℃条件下施加外源苯甲醇(BA)使质膜液化,同样能发生类似的H₂O₂猝发,且这两种现象均能被DPI有效抑制;而sHSPs的合成在BA和DPI处理时同样受到抑制。以上研究表明,高温胁迫能诱导NADPH氧化酶产生ROS,该过程可能通过膜流动性的改变及sHSPs的激活来完成。

2.3 NADPH氧化酶与植物生长发育

ROS参与植物细胞的生长发育调节。拟南芥的*rhd2*突变体的根系和根毛都非常短小,而且钙离子摄入缺陷,Foreman等^[9]在研究该突变体时发现,在野生型植株的根系中抑制NADPH氧化酶的活性可抑制ROS的积累及根毛的伸长,这与*rhd2*突变体的表型是一致的。反过来将ROS加入到*rhd2*突变植株中促进了根毛的生长,并且在这些植株的根系中同时发生了钙离子的摄入增加。胞外ATP调节质膜NADPH氧化酶AtrbohC产生ROS,导致质膜Ca²⁺离子通道激活,从而使胞液自由Ca²⁺离子浓度上升,进而调节根的生长^[30]。以上研究表明:NADPH氧化酶通过生成ROS激活Ca²⁺通道调节根生长发育。

梅文倩等^[31]发现活性氧在棉花纤维细胞起始和伸长期大量产生,用DPI和ClassIII过氧化物酶(一个由多基因编码的大家族,一般含有血红素,参与ROS的产生或消除)抑制剂SHAM处理体外培养的野生型棉花胚珠,发现DPI和SHAM均能有效地抑制纤维细胞伸长,而这种抑制作用是由于降低了O₂⁻的含量所致,说明NADPH氧化酶参与了棉花纤维

细胞伸长^[31]。

3 NADPH 氧化酶的信号调节

3.1 Ca^{2+} 协同磷酸化激活 NADPH 氧化酶

胞质游离 Ca^{2+} 是植物细胞信号转导中最基本的第二信使，它几乎介导植物生长发育的所有反应。前面提到，植物 NADPH 氧化酶类似物结构的显著特征是 N 末端含有 2 个保守的 Ca^{2+} 结合 EF 手性模体结构，这表明钙离子在调节 NADPH 氧化酶活性方面起着重要作用。拟南芥 *rhd2* 突变体为 Ca^{2+} 吸收缺陷性，且根系和根毛都非常短小。为研究 Ca^{2+} 的获得在生长的根细胞中的调节作用，Foreman 等^[9] 克隆了 *rhd2* 基因（该基因与哺乳动物中催化 ROS 产生的 NADPH 氧化酶的 gp91^{phox} 亚基有同源性），发现 ROS 能在生长的野生型 (WT) 根毛中积累，但是在 *rhd2* 突变体中它们的积累水平显著降低，且 DPI 抑制 ROS 产生类似 *rhd2* 表型。ROS 处理能部分抑制 *rhd2* 突变体的表现型，同时 Ca^{2+} 通道激活。该研究表明，NADPH 氧化酶生成的 ROS 可以促进根毛细胞膜表面内向整流的钙离子通道开放导致胞内 Ca^{2+} 浓度升高，进而调节根的生长。

很早就有研究表明，植物氧化猝发被磷酸化和去磷酸化调节。在植物中，CDPK (calcium-dependent and calmodulin-independent protein kinase, 一类钙依赖钙调素不依赖的蛋白激酶) 或类钙调素蛋白激酶 (calmodulin-like protein kinase) 可能参与了 NADPH 氧化酶的激活。 H_2O_2 能激活 CDPK，并增强其基因表达^[32,33]。Ogasawara 等^[34] 发现 *AtrbohD* 产生 ROS 受离子霉素的诱导，而离子霉素是 Ca^{2+} 内流的载体，且该过程需要 EF 手性模体结构构象改变使 Ca^{2+} 与 EF 手性模体结构结合。同时该研究组还发现 *AtrbohD* 被直接磷酸化，此过程被蛋白磷酸酯酶抑制剂 calyculin A (CA) 增强，此外，CA 本身同样诱导 ROS 产生，尤其增强离子霉素诱导的 *AtrbohD* 产生 ROS 过程。以上结果表明， Ca^{2+} 的结合与磷酸化相互协作参与 NADPH 氧化酶的激活。

3.2 ABA 增强 NADPH 氧化酶活性

ABA 作为一种胁迫信号，在调节植物对水分胁迫的反应中起着重要的作用，作为植物中的生长调节物质，ABA 可以增加植物对病原菌的抵抗作用，是防御基因诱导表达信号转导过程中的主要组分^[35]。通过组织化学染色和电镜观察并结合酶活性分析表明，ABA 可通过诱导玉米 (*Zeamays* L.) 叶片质膜 NADPH 氧化酶、细胞壁 POD 及质外体 PAO 活性的

升高，使其质外体产生 H_2O_2 ；其中质膜 NADPH 氧化酶最为显著^[36]。ABA 诱导 H_2O_2 产生，进而激活 Ca^{2+} 通道，这可能是 ABA 诱导的气孔关闭中一个非常重要的机制^[37]。Kwak 等^[38] 发现在拟南芥中破坏编码 NADPH 氧化酶的两个基因 *AtrbohD* 和 *AtrbohF*，可削弱 ABA 信号。在 *AtrbohD* 和 *AtrbohF* 的双突变体中，ABA 诱导的气孔关闭，ROS 积累及 Ca^{2+} 通道的活跃程度均受到削弱。加入外源 H_2O_2 可恢复由 *AtrbohD* 和 *AtrbohF* 所造成的 Ca^{2+} 通道活性和气孔关闭。上述研究表明：ABA 通过增强植物 NADPH 氧化酶活性诱导 ROS 产生，进一步调控其他生理过程。

3.3 MAPK 级联调节 NADPH 氧化酶

有丝分裂蛋白激酶 (MAPK) 最早是在酵母和哺乳动物中发现，在植物中也存在着 MAPK 级联反应，其中的类似成分基因已从多种不同植物中克隆。第一例植物 MAPK 基因的报道来自豌豆，之后大量 MAPK 同源 cDNA (来自拟南芥、烟草、苜蓿、矮牵牛、豌豆)^[39]。MAPK 参与激素信号、神经信号和细胞分裂信号的传递过程。随着近年来人们对植物体内 MAPK 作用的关注，越来越多的实验证据表明，它在植物体信号转导中的重要性。MAPK 在生物体内的生理功能是通过 MAPK 级联完成的^[32,40]。关于 MAPK 对植物 NADPH 氧化酶激活作用的研究尚很有限，但在动物细胞中的研究近年已见报道。为了解 MAPK 参与 NADPH 氧化酶激活的机理，崔玉东等^[41] 利用 p38MAPK 抑制剂 SB203580，在甲酰甲硫氨酰-亮氨酰-苯丙氨酸 (FMLP) 刺激的分化为中性粒细胞样的 HL-60 细胞中研究 p38 MAPK 对 O_2^- 产生和 NADPH 氧化酶胞浆成分 p47^{phox} 的磷酸化作用。实验发现，p38 MAPK 的激活过程与 NADPH 氧化酶的激活过程一致，在 FMLP 刺激的 HL-60 细胞中，p38 MAPK 可以通过磷酸化 p47^{phox} 而参与 NADPH 氧化酶激活。Asai 等^[16] 发现 MEK2-SIPK/NTF4 级联参与控制激发子诱导的 NOA1-介导的 NO 爆发，MAPK 级联 MEK2-SIPK/NTF4 和 MEK1-NTF6 参与调节激发子诱导的 NADPH 氧化酶依赖的 ROS 爆发^[16]，其调控机制如图 2。

除上述因素外，也有 NO、 Zn^{2+} 、 Mn^{2+} 、G 蛋白 Rac、渗透胁迫、乙烯及 pH 等对 NADPH 氧化酶调节作用的相关报道。

4 展望

NADPH 氧化酶是植物细胞 ROS 产生的主要酶

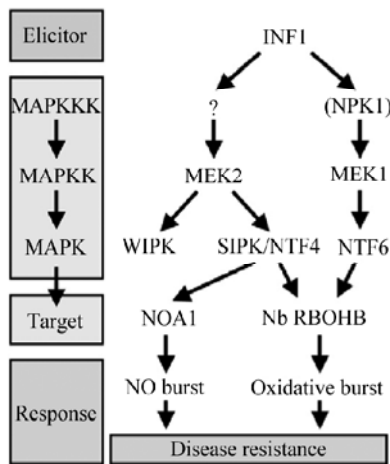


图2 MAPK级联的NO爆发和ROS爆发途径模拟图

类之一, 该酶以其在生物胁迫及非生物胁迫中重要的生理功能越来越受到人们重视。随着分子生物学及各种实验技术的发展, 对该酶的研究也逐步深入; 但在某些方面尚未能完全阐明, 如其酶活性的具体调控机制及与其他信号分子间的交互作用等, 都还需要做进一步的深入研究。

[参 考 文 献]

[1] 郝福顺, 陈珈. 植物NADPH氧化酶研究进展. 植物学通报, 2005, 22(增刊): 1-10

[2] 张锦广. NADPH氧化酶参与盐胁迫诱导的烟草悬浮细胞活性氧的产生[D]. 中国优秀博硕士学位论文全文数据库(硕士), 2005, (05)

[3] 李玲娜, 周崧, 易静. 质膜上的活性氧制造者——NOX家族. 生命科学, 2005, 17(5): 414-8

[4] 冷丽丽. NADPH氧化酶NOX家族的组织分布及生理功能. 国际病理科学与临床杂志, 2008, 28(1): 19-23

[5] 葛勤敏, 边帆, 苏青. NADPH氧化酶在氧化应激中的作用. 国际内分泌代谢杂志, 2007, 27(6): 395-8

[6] 于中连. 烟草NADPH氧化酶在Na⁺、Cu²⁺胁迫中的活性变化及其作用[D]. 中国优秀博硕士学位论文全文数据库(博士). 2005. (05)

[7] Yoshioka H, Sugie K, Maeda H, et al. Induction of plant gp91^{phox} homolog by fungal cell wall, arachidonic acid, and salicylic acid in potato. Mol Plant Microbe Interact, 2001, 14(6): 725-36

[8] Sumimoto H. Structure, regulation and evolution of Nox-family NADPH oxidases that produce reactive oxygen species. FEBS J 2008, 275(13): 3249-77

[9] Foreman J, Demichik V, Bothwell J, et al. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth. Nature 2003, 422(6930): 442-6

[10] Kobayashi M, Kawakita K, Maeshima M, et al. Subcellular localization of Strboh proteins and NADPH-dependent O₂⁻-generating activity in potato tuber tissues. J Exp Bot, 2006,

57(6): 1373-9

[11] 吴庆丽, 谭晓荣. 活性氧在农作物抗病中的作用. 河南工业大学学报, 2008, 29(3): 81-6

[12] Keppler LD, Bakor JC. O₂⁻-initiated lipid peroxidation in a bacteria-induced hypersensitive reaction in tobacco cell suspensions. Phytopathology, 1989, 79: 555-62

[13] Torres MA, Jones JD, Dangl JL. Pathogen-induced, NADPH oxidase-derived reactive oxygen intermediates suppress spread of cell death in *Arabidopsis thaliana*. Nat Genet, 2005, 37(10): 1130-4

[14] Yoshioka H, Numata N, Nakajima K, et al. *Nicotiana benthamiana* gp91^{phox} homologs NbrbohA and NbrbohB participate in H₂O₂ accumulation and resistance to *Phytophthora infestans*. Plant Cell, 2003, 15(3): 706-18

[15] Torres MA, Dangl JL, Jones JD. *Arabidopsis* gp91^{phox} homologues *AtrbohD* and *AtrbohF* are required for accumulation of reactive oxygen intermediates in the plant defense response. Proc Natl Acad Sci USA, 2002, 99(1): 517-22

[16] Asai S, Ohta K, Yoshioka H. MAPK signaling regulates nitric oxide and NADPH oxidase-dependent oxidative bursts in *Nicotiana benthamiana*. Plant Cell, 2008, 20(5): 1390-406

[17] 胡秀丽, 刘瑞侠, 毛训甲. 水分胁迫积累的ABA诱导抗氧化防护系统的信号级联. 西北植物学报, 2007, 27(5): 0859-63

[18] Jakab G, Ton J, Flors V, et al. Enhancing *Arabidopsis* salt and drought stress tolerance by chemical priming for its abscisic acid responses. Plant Physiol, 2005, 139(1): 267-74

[19] 赵宇, 蒋明义, 张阿英, 等. 水分胁迫诱导玉米Zmrbob基因表达及ABA在其中的作用. 南京农业大学学报, 2008, 31(3): 26-30

[20] 许树成, 丁海东, 鲁锐, 等. ABA在植物细胞抗氧化防护过程中的作用. 中国农业大学学报, 2008, 13(2): 11-9

[21] 郝福顺, 张锦广, 于中连, 等. NADPH氧化酶NtrbohD参与烟草悬浮细胞ABA诱导的H₂O₂快速产生过程. 自然科学进展, 2008, (03): 350-4

[22] Quartacci MF, Cosi E, Navari-Izzo F. Lipids and NADPH-dependent superoxide production in plasma membrane vesicles from roots of wheat grown under copper deficiency or excess. J Exp Bot, 2001, 52: 77-84

[23] 郝福顺, 孙立荣, 崔香环. 钙参与铜诱导的小麦根中NADPH氧化酶活性的升高. 植物生理学通讯, 2007, 43(5): 827-30

[24] Olmos E, Martínez-Solano JR, Piqueras A, et al. Early steps in the oxidative burst induced by cadmium in cultured tobacco cells (BY-2 line). J Exp Bot, 2003, 54: 291-301

[25] Pandey V, Dixit V, Shyam R. Chromium (VI) induced changes in growth and root plasma membrane redox activities in pea plants. Protoplasma 2009, 235(1-4): 49-55

[26] Mazel A, Leshem Y, Tiwari BS, et al. Induction of salt and osmotic stress tolerance by overexpression of an intracellular vesicle trafficking protein AtRab7 (AtRabG3e). Plant Physiol, 2004, 134(1): 118-28

[27] 杨颖丽, 安黎哲, 张立新. NaCl对小麦根质膜NADPH氧化酶活性的影响. 西北植物学报, 2006, 26(12): 2463-2467

[28] Chung JS, Zhu JK, Bressan RA, et al. Reactive oxygen species mediate Na⁺-induced SOS1 mRNA stability in

- Arabidopsis*. Plant J, 2008, 53(3): 554-65
- [29] Königshofer H, Tromballa HW, Löppert HG. Early events in signalling high-temperature stress in tobacco BY2 cells involve alterations in membrane fluidity and enhanced hydrogen peroxide production. Plant Cell Environ, 2008, 31(12): 1771-80
- [30] Demidchik V, Shang Z, Shin R, et al. Plant extracellular ATP signalling by plasma membrane NADPH oxidase and Ca^{2+} channels. Plant J, 2009, 158(6): 963-13
- [31] 梅文倩, 秦咏梅, 宋文强, 等. 棉花 Class III 过氧化物酶 GhPOX1 参与棉纤维伸长过程中高水平活性氧的产生. 遗传学报, 2009, 36(3): 141-50
- [32] Yamamizo C, Kuchimura K, Kobayashi A, et al. Rewiring mitogen-activated protein kinase cascade by positive feedback confers potato blight resistance. Plant Physiol, 2006, 140(2): 681-92
- [33] Chico JM, Raíces M, Téllez-Inón MT, et al. Calcium-dependent protein kinase is systemically induced upon wounding in tomato plants. Plant Physiol, 2002, 128(1): 256-70
- [34] Ogasawara Y, Kaya H, Hiraoka G, et al. Synergistic activation of the *Arabidopsis* NADPH oxidase AtrbohD by Ca^{2+} and phosphorylation. J Biol Chem, 2008, 283(14): 8885-92
- [35] Mauch-Mani B, Mauch F. The role of abscisic acid in plant-pathogen interactions. Curr Opin Plant Biol, 2005, 8(4): 409-14
- [36] Zhu D, Ming-Yi Jiang MY, Tan MP. The mechanism of ABA-induced apoplastic H_2O_2 accumulation in *Maize Leaves*. J Plant Physiol Mol Biol, 2006, 32(5): 519-26
- [37] 刘子会, 郭秀林, 王刚, 等. 干旱胁迫与 ABA 的信号转导. 植物学通报, 2004, 21(2): 228-234
- [38] Kwak JM, Mori IC, Pei ZM, et al. NADPH oxidase *AtrbohD* and *AtrbohF* genes function in ROS-dependent ABA signaling in *Arabidopsis*. EMBO J, 2003, 22(11): 2623-33
- [39] 孙大业, 郭艳林, 马力耕, 等. 细胞信号转导[M]. 3版. 北京: 科学出版社, 2001, 239-240
- [40] 肖文娟, 宾金华, 武波. 植物体中的 MAPK. 植物学通报, 2004, 21(2): 205-215
- [41] 崔玉东. FMLP 刺激的 HL-60 中 p38 MAPK 对 NADPH 氧化酶 p47^{phox} 成分的磷酸化作用. 中国生物化学与分子生物学报, 2002, 18(1): 1-4