

综述 Review

植物血红素加氧酶研究进展

徐晟¹, 武明珠¹, 韩斌¹, 谢贵水², 沈文彪^{1,*}¹南京农业大学生命科学学院, 南京210095; ²中国热带农业科学院橡胶研究所, 海南儋州571737

摘要: 本文综述了血红素加氧酶(HO)的催化机理、结构特征、遗传学突变体以及在光敏色素发色团合成、调控根形态发生和参与植物对非生物胁迫应答中的作用及信号转导。同时, 介绍了紫外线和盐胁迫等逆境条件以及生长素和脱落酸等植物激素对HO基因表达调控等方面的研究进展。

关键词: 植物血红素加氧酶; 结构; 功能; 信号转导; 一氧化碳

Recent Progress in Plant Heme Oxygenase

XU Sheng¹, WU Ming-Zhu¹, HAN Bin¹, XIE Gui-Shui², SHEN Wen-Biao^{1,*}¹College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Danzhou, Hainan 571737, China

Abstract: The recent advances in heme oxygenase (HO) catalytic metabolism, structural characteristics, genetic mutants, and physiological functions during plant phytochrome chromophore synthesis, root morphogenesis as well as participating in plant responses against abiotic stresses and corresponding signaling transduction were reviewed. Meanwhile, recent progress in the regulation of plant HO gene expression conferred by many stimuli and phytohormones, such as UV-B and salt stress, auxin and abscisic acid (ABA) was also summarized preliminarily.

Key words: plant heme oxygenase; structure; function; signal transduction; carbon monoxide

血红素加氧酶(heme oxygenase, HO; EC1. 14. 99. 3)是催化血红素(heme)降解的起始酶和限速酶, 其代谢产物为一氧化碳(carbon monoxide, CO)、胆绿素(biliverdin, BV)和Fe²⁺。Tenhunen等(1968)首次在大鼠(*Rattus norvegicus*)的脾脏、肝脏、肾脏和骨髓微粒体中检测到HO活性, 并认为其是降解血红素的关键酶。随后, Yoshida和Kikuchi (1978)发现猪(*Sus scrofa*)脾脏HO蛋白在自然状态下并不是以单体形式存在, 而是与正铁血黄素形成1:1的复合体, 这种复合体的吸收光谱与肌球蛋白和血红蛋白的十分相似。例如, 在中性pH条件下, 该复合体处于6个协同的高旋状态; 而在碱性pH下, 则转变成6个协同的低旋状态(Takahashi 等1994)。动物HO存在3种同工酶: 分子量为32 kDa的诱导型HO1、36 kDa的组成型HO2及分子量为33 kDa且具有较低催化活性的HO3 (Maines 1988)。之后, 哺乳动物HO信号系统参与调控氧化还原稳态和生

长发育的现象越来越引起人们的关注。最近, 相关的研究也开始探讨植物HO是否具有类似或特殊的功能。

已经知道, 与动物HO相类似, 大部分植物的HO都能在 α -内消旋碳处特异性地切开血红素环, 从而生成BVIX α 的异构体。但也有证据表明其他一些生物的HO可以切割血红素非 α -内消旋碳(Wegele等2004; Paiva-Silva等2006), 据此推测自然界可能存在不同的BV异构体(α 、 β 、 γ 和 δ)。本文着重就植物HO的催化机理、结构特征、遗传学突变体、生理功能以及信号转导等方面的最新研究进展作简要综述。

收稿 2010-09-13 修定 2010-11-19

资助 国家自然科学基金(30971711)、江苏省自然科学基金(BK2009309)和农业部橡胶树生物学重点开放实验室/省部共建国家重点实验室培育基地-海南省热带作物栽培生理重点实验室开放课题(KLOF0907)。

* 通讯作者(E-mail: wshenh@njau.edu.cn; Tel: 025-84396542)。

1 HO的催化机理

HO的催化反应机理非常复杂。通常, 1个完整的HO代谢循环共需7个电子和3个氧分子(Sato等2007; 图1)。其中作为一种含铁卟啉环的小分子, 血红素在自身的降解过程中既是底物又是辅基。此外, 血红素不仅参与植物许多氧化还原酶辅基的合成, 同时也在蛋白质的稳定性中发挥作用。在动物体内, HO反应所需的电子由NADPH-细胞色素P450还原酶(NADPH-cytochrome P450 reductase, CPR)提供, 而在藻类、蓝细菌和高等植物中则由铁氧还蛋白(ferredoxin, Fd)提供(Cornejo和Beale 1988; Cornejo等1998; Muramoto等2002; Zhang等2005; Gohya等2006)。除电子供体不同外, 植物HO催化的单加氧反应机理与哺乳动物HO相似, 其具体反应过程均包括如下3个连续的氧化步骤。

(1) 血红素生成 α -羟基血红素。该步反应需要2个电子和1个氧分子, 反应从正铁血红素-HO复合体的形成开始。首先, 来自CPR或Fd的第一个电子将正铁血红素还原成亚铁血红素并与1个分子氧结合形成亚稳态的氧合形式(oxy-form)。其

次, 第二个电子进攻卟啉大环的 α -内消旋碳并最终生成正铁 α -内消旋羟基血红素(α -羟基血红素)。通过对血红素与大鼠HO1复合体的研究表明, 血红素中三价铁的还原反应所需的第一个电子是由FMNH提供(Higashimoto等2006)。

(2) α -羟基血红素生成 α -胆绿血红素并伴随CO的释放。该步反应也是一个氧依赖反应, 研究表明反应中有正铁 α -内消旋羟基血红素-HO复合体的形成, 但该复合体在厌氧条件下也是稳定的(Liu等2000)。不过在此步反应中, 是否需要额外的电子依然存在争议。Liu等(1997)认为单独的氧分子可以将 α -内消旋羟基血红素转化成正铁胆绿血红素, 并伴随有CO的释放, 而电子则参与还原正铁胆绿血红素, 从而形成 α -胆绿血红素。相反, Sakamoto等(1999)则认为 α -内消旋羟基血红素生成亚铁胆绿血红素只需要1个分子氧而不需要电子。因此在电子供体存在时, 该步反应可能具有以下两种可能的途径: ①正铁 α -内消旋羟基血红素生成正铁胆绿血红素, 接着将其还原成亚铁状态; ②正铁 α -内消旋羟基血红素被还原成亚铁状态, 随后转变生成亚铁胆绿血红素(Sakamoto等2005)。另有报

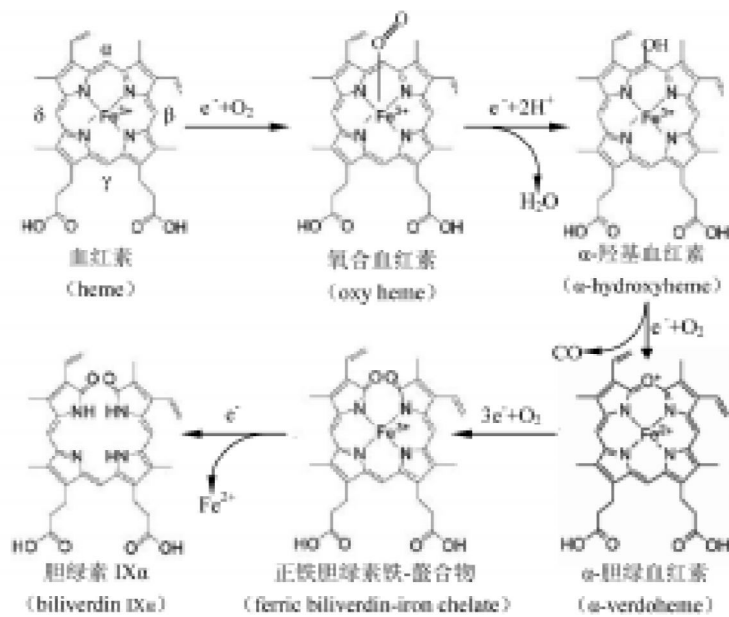


图1 HO催化降解血红素生成BVIX α (Sato等2007)

Fig. 1 The degradation of heme to biliverdin IX α catalyzed by HO (Sato et al 2007)

图中血红素中间位的碳分别用 α 、 β 、 γ 和 δ 表示。

道认为,从 α -内消旋羟基血红素到胆绿血红素的速度快于还原三价铁的速度(Unno等2007)。因此,途径①有可能在该步反应中占主导地位(Sakamoto等2005)。

(3) α -胆绿血红素生成正铁胆绿素铁-螯合物并最终生成BVIX α 。该反应是H0代谢的3步连续氧化反应中最慢的步骤。一般认为, α -胆绿血红素生成正铁胆绿素铁-螯合物的转化反应需要1个分子氧和3个电子。Ortiz de Montellano(1998)认为H₂O₂并不参与H0代谢中的胆绿血红素降解,但目前的研究发现H0通过双重途径来降解胆绿血红素,即依赖于O₂或依赖于H₂O₂的途径(Matsui等2005)。其中在O₂依赖的反应中,胆绿血红素-H0复合体先与分子氧生成中间产物A,然后经正铁胆绿素复合物还原生成BVIX α 。但也有研究表明,胆绿血红素-H0复合体与H₂O₂的反应也有中间产物B的积累,其反应速度比复合体与O₂的反应快50倍(Sakamoto等2005)。另外,光谱特征分析表明中间产物A与中间产物B结构相似(Matsui等2005)。

与动物中不同的是,许多植物的H0还对还原性物质(如抗坏血酸等,作为第二还原力)具有很高的依赖性。例如,当添加抗坏血酸与Fd时,拟南芥H01活性提高了10倍(Muramoto等2002)。植物H0催化BV合成的另一个不同于动物的特点是需要铁螯合剂,其中以去铁敏素(desferrioxamine)最为典型(Muramoto等2002)。此外,在蓝细菌和海生病毒T4-类似噬蓝藻体中还发现了仅依赖于Fd的H0(Sugishima等2004; Dammeyer等2008),并推测电子可能是直接来自光系统I,然后经Fd传递给H0。

2 H0的分子结构及特征

2.1 H0序列及其特征 Troxler等(1979)首先克隆了红藻(*Cyanidium caldarium*) H01基因,并发现其体外重组表达的蛋白可以催化降解血红素并产生藻胆蛋白(phycobiliprotein)。随后,人们相继从紫红紫菜(*Porphyra purpurea*)、单细胞红藻(*Rhodella violacea*)、蓝藻(*Synechosystis* sp. PCC 6803)和金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)等材料(Reith和Munholland 1995; Richaud和Zabulon 1997;

Cornejo等1998; Skaar等2004)中克隆了H01基因。高等植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的H01基因则是以光敏色素突变体 $hy1$ 为材料,通过图位克隆得到的(Davis等1999; Muramoto等1999)。目前,在GenBank数据库上登陆的植物H0序列包括拟南芥、大豆(*Glycine max*)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)、水稻(*Oryza sativa*)、高粱(*Sorghum bicolor*)、苜蓿(*Medicago sativa*)、油菜(*Brassica napus*)、小麦(*Triticum aestivum*)和豌豆(*Pisum sativum*)等物种。此外,包括大麦(*Hordeum vulgare*)和玉米(*Zea mays*) H01蛋白基因的相关EST序列均已在NCBI数据库上登陆。

通过Clustal X及TreeView软件对已报道的一些植物H0蛋白序列进行比对分析,并构建相应的系统发生树(图2)。结果发现在拟南芥、水稻、番茄、豌豆和高粱的H01中有超过60%的氨基酸残基是保守的,表明这些物种的H01蛋白具有高度的相似性。拟南芥中4个已确定的H0可以划分为2个亚家族:H01和H02(Linley等2006; Davis等2001; Gisk等2010),其中H01(HY1)、H03和H04为H01亚家族。体外重组蛋白的生化特性研究表明,三者均具有H0活性且差异不显著,其中HY1(Muramoto等2002)、H03和H04的最适pH值(Gisk等2010)分别为7.2、7.0和7.25,同时酶活性随温度的升高(10~45℃)均呈现出递增的现象(Gisk等2010)。表1列举了拟南芥H01亚家族成员的一些生化参数。此外,属于H02亚家族的拟南芥H02不能结合或者降解血红素,因而不是真正的H0(Gisk等2010)。番茄和水稻的H02与拟南芥H02蛋白的同源性也较高,因此被归为H02亚家族(Linley等2006),但这些物种的H02蛋白是否具有H0的催化活性还有待于进一步的验证。

2.2 H0蛋白晶体结构及特征 利用X衍射分析的方法,现已确定了7种H0蛋白的晶体结构,分别是哺乳动物中的人(*Homo sapiens*) H01、大鼠H01、3个细菌源的H0[脑膜炎奈瑟菌(*Neisseria meningitidis*)中的Hem0、白喉杆菌(*Corynebacterium diphtheriae*)中的Hmu0、绿脓假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)中的PigA]、来源于蓝细

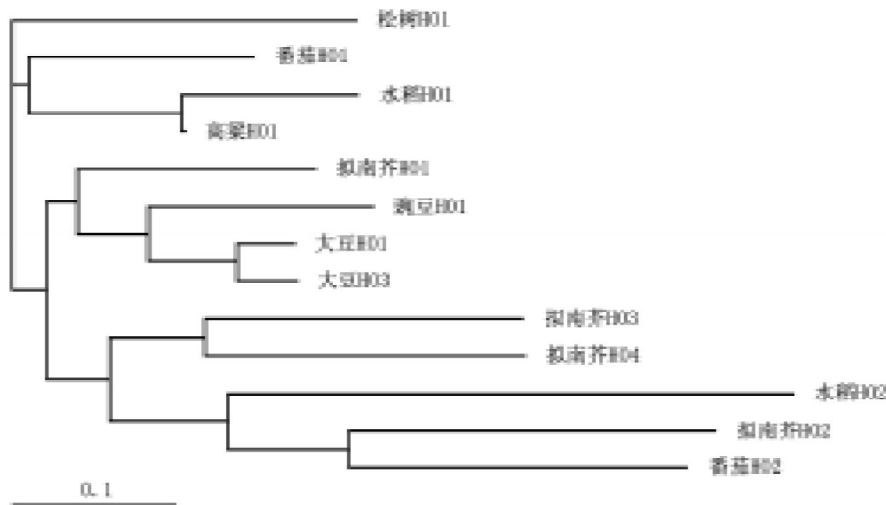


图2 植物H0蛋白的系统发生树

Fig. 2 Phylogenetic tree of plant H0s

表1 拟南芥HY1、H03和H04的生化参数(Gisk等2010)

Table 1 Biochemical parameters of HY1, H03 and H04 from *A. thaliana* (Gisk et al 2010)

	消光系数/ $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$	K_m 值/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	K_m 值/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	活化能(E_a)/ $\text{J}\cdot\text{mol}^{-1}$
HY1	303	1.6	1.3	36.60
H03	271	2.3	2.7	14.78
H04	175	2.8	5.7	10.76

菌 *Synechocystis* sp. PCC 6803 的 2 个 H0 (SynH01 和 SynH02)。利用上述结构的数据, 豌豆 H01 (PsH01) 的 3-D 结构模型也得到了初步预测 (Linley 等 2006), 但真正的高等植物 H0 相关晶体及其结构仍未见报道。此外, 病原菌大肠杆菌 (*Escherichia coli*) 0157:H7 的 ChuS 的结构也已经被解析, 并被推测为 H0 同源蛋白 (Suits 等 2006)。但 Lansky 等 (2006) 进一步比较 ChuS 与来源于绿脓假单胞菌的 H0 同源蛋白 PhuS 后发现, ChuS 虽能降解血红素但并不通过 H0 的催化反应步骤。

富含 α -螺旋的动物和微生物 H0 蛋白空间结构很相似, 预测的植物 H0 蛋白同样富含 α -螺旋。除 SynH02 是通过多出来的 C-端片段的互作来形成同源二聚体外, 其余的 H0 蛋白都是以单体的形式存在。人 H01 蛋白由 288 个氨基酸残基组成, 并具有关闭和开放两种空间形态。当其处于关闭形态时, 末端 α -螺旋被血红素严密地遮盖; 当其处于

开放形式时, 血红素则远离末端 α -螺旋。人 H01 蛋白的核心区如果缺少了由 55 个氨基酸残基组成的 C-端膜结合域, 其催化活性会有一定程度的降低 (Schuller 等 1998)。此外, 尽管豌豆 PsH01 蛋白与已经解析的动物 H0 蛋白一级序列同源性不高, 但其预测的空间结构与动物 H0 蛋白相比还是具有高度的保守性。同时, PsH01 中结合血红素的位点处可能存在着更大的空间来结合抗坏血酸 (Linley 等 2006)。

3 植物 H0 突变体

光是重要的信号物质。生物体通过吸收可见光的光子产生起始信号, 经复杂的代谢途径进行传递并最终影响自身的行为。光可以影响生物的发育、形态和代谢等许多重要的方面。已经知道, 光影响生物的行为是通过其直接被光受体 (photoceptor) 蛋白分子吸收来实现的 (Moglich 等 2010)。在植物光反应中, 光受体包括以下 3 种: 吸

收红光(red light, R)/远红光(far red light, FR)的光敏色素(phytochrome) (Nagy和Schafer 2002)、吸收蓝光/UV-A的向光色素(phototropin) (Briggs和Christie 2002; Ulm和Nagy 2005)和吸收蓝光/UV-A的隐花色素(cryptochrome) (Poppe等2001)。其中, 光敏色素对植物的作用最为明显, 而且对它的研究也比较清楚(Quail 2002a)。光敏色素对R和FR非常敏感(Smith 1982), 在包括种子萌发(Shinomura等1994)、去黄化作用(Khanna等2003)、茎的伸长(Quail 2002b)、叶的扩展(Van Volkenburgh 1999)、避荫作用(Franklin和Whitelam 2005)以及开花(Devlin等1999)等植物整个生长发育过程中都起重要的调节作用。另外, 光敏色素还参与了昼夜节律的生物钟调控(Somers等1998; Toth等2001)。

光可以抑制植物下胚轴的伸长。至今在拟南芥中已经分离了5个不同的下胚轴伸长突变体 $hy1 \sim hy5$ 。与野生型一样, 所有的 hy 突变体在黑暗条件下均表现出下胚轴伸长的现象; 但在光下, hy 突变体的下胚轴则比野生型要长, 其中 $hy1$ 和 $hy2$ 均表现为下胚轴在R和FR下伸长, 但在蓝光下则不伸长。 $hy2$ 是藻蓝胆素合酶(phytochromobilin synthase, PΦB synthase; HY2)突变体。已知HY2蛋白催化BV还原形成PΦB, PΦB作为光敏色素的发色团, 在植物感受R与FR中起作用(Kohchi等2001)。 $hy3$ 的下胚轴只在R下伸长, 最终鉴定是光敏色素 $phyB$ 的突变体(Nagatani等1991); $hy4$ 表型是下胚轴只在蓝光下伸长, 在R和FR下不伸长, 最终鉴定是蓝光受体 $cry1$ 突变体(Bruggemann等1998); $hy5$ 则表现其下胚轴在R、FR及蓝光下均伸长, 经鉴定是HY5基因(编码涉及光受体信号转导的bZIP转录因子)突变体(Chattopadhyay等1998)。植物中第一个HO基因就是从拟南芥 $hy1$ 中鉴定得到的(Davis等1999; Muramoto等1999), 并被命名为 $AtH01$ 。蛋白序列比对结果显示, $AtH01$ 与哺乳动物和蓝细菌的H01序列具有较高的相似性, 且其体外表达产物具有H0活性。 $AtH01$ 基因编码282个氨基酸残基的蛋白, 该蛋白包含了由55个氨基酸残基组成的叶绿体转运肽, 预测分子量为32.6 kDa。Muramoto等(1999)利用绿色荧光报告蛋白(green fluorescent protein, GFP)发现 $AtH01$ 定

位在质体, 免疫印记研究则证明 $AtH01$ 主要分布在叶绿体基质中。对水稻光周期敏感突变体 $se5$ (*photoperiod sensitivity 5*)的研究表明, $SE5$ 编码与拟南芥HY1高度相似的HO (Izawa等2000), 且 $se5$ 突变体表现出在长日照和短日照下都提前开花的特性。Andres等(2009)进一步的研究发现, $SE5$ 抑制 $Ehd1$ (*early heading date 1*)的表达, 并通过调节 $Hd1$ (*heading date 1*, 编码一个与拟南芥CONSTANS同源的锌指转录激活蛋白(Yano等2000))赋予水稻对光周期的敏感性。此外, 番茄H01突变体 $yellow-green-2$ ($yg-2$)的叶片呈现出明显的黄绿色(Terry等1996); 豌豆*chromophore deficient 1* ($pcd1$)突变体则表现为在白光下叶片明显缺绿和节间伸长(Weller等1996)。已知编码一个F-box蛋白的 $COI1$ (*coronatine insensitive 1*)基因控制拟南芥中大多数茉莉酸(jasmonic acid, JA)调节的应答反应, Zhai等(2007)发现拟南芥光敏色素发色团突变体($hy1-100$ 和 $hy2$)缺失不仅导致JA的过量生成, 上调茉莉酸甲酯应答基因的表达, 同时还激活了依赖于COI1的JA信号响应, 暗示依赖于JA信号的植物防御途径与光敏色素发色团调控的光信号之间可能存在拮抗效应。同样, 光缺失突变体也会表现出与JA相关的表型(Moreno等2009)。新近的研究表明, JA与 $phyA$ 之间的信号交互是通过JAZ1蛋白的降解来实现的(Robson等2010)。此外, H0突变体还有苔藓 $ptr116$ 等(Brucker等2000)。表2列举了已报道的部分与植物H0代谢有关的光敏色素发色团突变体, 其中还包括了后胆素合酶的突变体($hy2$ 、 $pcd2$ 、 au 和 $elm1$)。

表2 与植物H0代谢有关的光敏色素发色团突变体

Table 2 Phytochrome chromophore mutants related to H0 metabolism

物种	突变体
拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	$hy1$, $hy2$, $ho3$, $ho4$
水稻(<i>Oryza sativa</i>)	$se5$
豌豆(<i>Pisum sativum</i>)	$pcd1$, $pcd2$
苔藓(<i>Ceratodon purpureus</i>)	$ptr116$
番茄(<i>Solanum lycopersicum</i>)	$yg-2$, au
玉米(<i>Zea mays</i>)	$elongated\ mesocotyl\ 1$ ($elm1$)

4 HO 的生理功能

4.1 参与光敏色素发色团的合成 后胆色素类物质 (bilins) 是开环四吡咯物质的统称, 自然界中包括 BV、胆红素 (bilirubin, BR)、藻胆青素 (phycocyanobilin, PCB)、藻胆红素 (phycoerythrobilin, PEB) 和植物色素后胆素 (phytyochromobilin, PΦB) 等。其中, PΦB 代谢形成的开环四吡咯复合物 (光敏色素) 能参与感受 R 和 FR, 从而调节植物的生长和发育。完整的 PΦB 与叶绿素合成途径均是在质体中进行的, 5-氨基乙酰丙酸 (5-aminolaevulinic acid, ALA) 是它们共同的前体 (Terry 等 2002; 图 3)。因此, 植物 HO 氧化血红素生成的 BV 是光敏色素发色团合成所必需的, 并已经在拟南芥 HY1 的功能研究中得到了初步证明 (Davis 等 1999; Muramoto 等 1999)。

Emborg 等 (2006) 还发现, 尽管拟南芥 HO3/4 的特征和功能仍然不是很清楚, 但 *ho3/4* 分别与 *hy1* 的双或三突变则进一步降低了植物对 R 和 FR 的敏感性, 从而使植物开花时间提前得更快。当 HO 基因

的启动子与 β-葡萄糖醛酸酶 (β-glucuronidase, GUS) 基因的编码区进行融合, 并转入野生型拟南芥中时, 相应的 GUS 组织化学染色结果表明: *HY1* 和 *HO2* 基因在整个植株中都有表达, 相应的 GUS 活性在茎顶端、子叶、叶脉及下胚轴与根的连接处最高。同时, 尽管 RT-PCR 和 DNA 芯片的结果显示 *HO3* 和 *HO4* 基因的表达量很低, 但其启动子的表达特性却与 *HY1* 和 *HO2* 基因的较为相似 (Davis 等 2001; Emborg 等 2006; Kohchi 等 2005)。因此推测 *HO3/4* 在光敏色素发色团的生物合成及血红素降解中也具有一定的作用。此外, 尽管 *HO2* 缺失了与血红素结合有关的重要保守氨基酸组氨酸 (His) 残基, 但是, T-DNA 插入突变株的结果显示, *HO2* 和 *HY1* 一样, 可能参与了 PΦB 的合成 (Davis 等 2001)。同样, Gisk 等 (2010) 发现, 虽然拟南芥 *HO2* 不表现出 HO 的催化活性, 但由于其具有较强的结合原卟啉 IX (protoporphyrin IX) 的能力, 暗示 *HO2* 可能参与了四吡咯生物合成途径的调节。

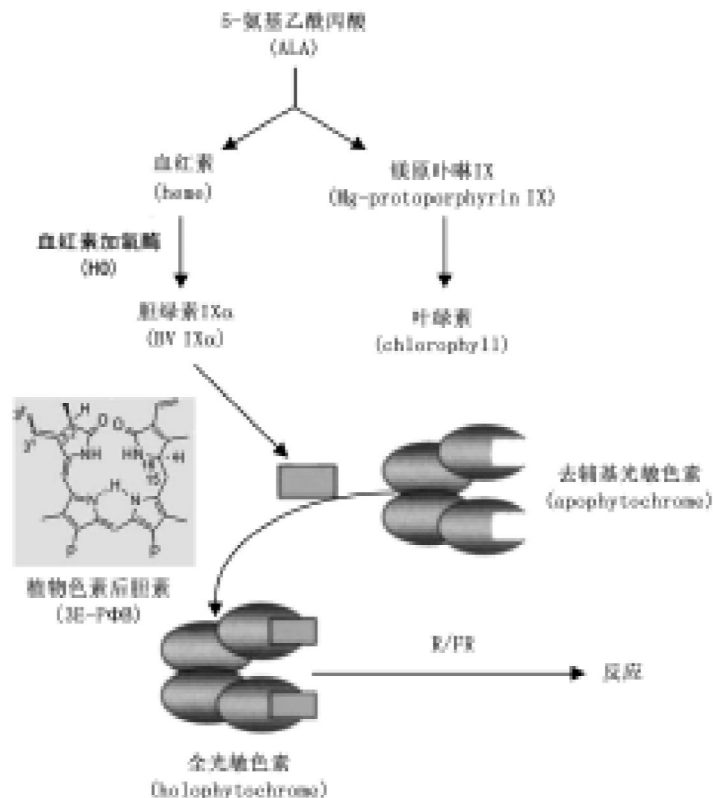


图3 HO在植物光受体光敏色素家族合成中的作用 (Terry 等 2002)

Fig. 3 Role of HO in the synthesis of the phytochrome family of plant photoreceptors (Terry et al 2002)

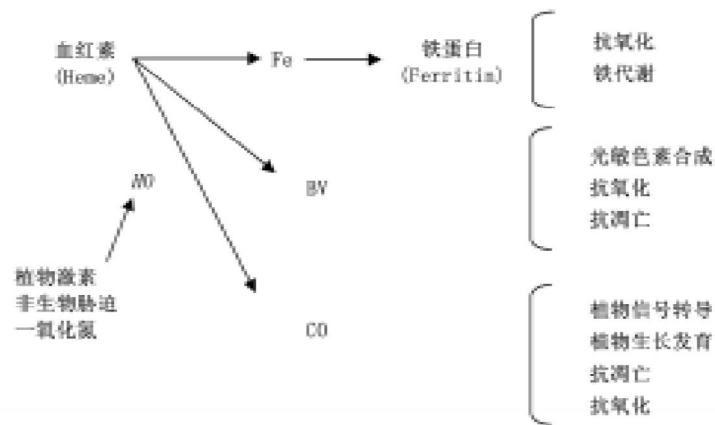
4.2 调控根形态发生 早在1959年, Wilks就发现在幼苗生长过程中存在CO释放的现象。另外, Tarr等(1995)发现植物存在CO的光依赖性合成现象, 且CO释放速率与植物衰老程度成反比, 而与光强和CO₂/O₂成正比。对水稻和玉米叶片的研究却表明, 光照诱导产生的CO与CO₂浓度和湿度没有关系(Yonemura等1999)。有趣的是, 最近的研究表明植物HO可能还具有其他重要的生理功能, 并与其催化产物CO有关。Xuan等(2008)研究表明, 生长素以浓度依赖性上调黄瓜HO1蛋白的表达, 外源CO供体及CO气体能诱导黄瓜不定根的发生, 同时生长素极性运输阻断剂1-萘氨甲酰苯甲酸(1-naphthylphthalamic acid, NPA)对黄瓜不定根的抑制效应可以被外加生长素和CO所恢复, 并有可能与CO上调细胞周期循环基因*CDPK-1/5*及*DNAJ-1*的表达有关。而NPA及HO1抑制剂锌原卟啉(zinc protoporphyrin IX, ZnPPIX)处理则阻断了上述基因的表达, 提示内源HO/CO信号系统参与了生长素诱导的黄瓜不定根发生。与一氧化氮(nitric oxide, NO)的作用相类似, 外源CO处理可以诱导绿豆下胚轴不定根(Xu等2006)、油菜和番茄侧根的发生(Cao等2007b; Guo等2008), 以及根毛的形成(Guo等2009); 促进小麦根切段伸长(Xuan等2007); 破除苹果种子休眠(Gniazdowska等2010); 缓解渗透胁迫(Liu等2010)和盐胁迫(Liu等2007; 袁星星等2009)对植物幼苗根生长的抑制; 并可能与生长素和NO信号存在一定的互作效应。

4.3 参与植物对非生物胁迫的应答 在外加氯化血红素(hemin)、高铁血红素(hematin)和血红蛋白(hemoglobin)的情况下, 动物HO1表达被明显诱导(Shibahara等1978)。通过与转录因子Bach1的结合, 血红素解除了Bach1的阻遏作用, 诱导了HO1基因表达(Ogawa等2001)。此外, 动物HO1还可以被一些非血红素因素如内毒素、溴苯、激素、谷胱甘肽耗竭(GSH depletion)、NO、活性氧(reactive oxygen species, ROS)和金属离子诱导。与普通人相比, HO1缺陷型病人对氧化刺激的敏感性更高, 氧化胁迫导致的内皮细胞损伤也比普通人更严重, 表明HO1在人体内具有抗氧化防护作用

(Maines等1995)。

与动物体相类似, 重金属、UV-B、NO、渗透胁迫和盐胁迫等非生物胁迫条件下也可以诱导植物HO1转录本或蛋白的表达, 因此至少存在转录和翻译两个水平的调节过程; 提高HO1的表达可以增强植物对非生物胁迫的耐性, 并与其催化产物CO和BV有关(Noriega等2004, 2007; Yannarelli等2006; Zilli等2008), 暗示植物HO在缓解非生物胁迫引起的细胞氧化损伤中可能具有重要的作用(Shekhawat和Verma 2010)。例如, Cao等(2007a)研究发现, 与植物胁迫应答有关的ABA能诱导蚕豆幼苗离体叶片中内源CO释放和HO活性的上升过程, HO产生的CO可以参与ABA诱导的蚕豆表皮细胞的气孔关闭, NO和环鸟苷酸(3', 5'-cyclic guanosine monophosphate, cGMP)可能是其信号转导的媒介分子。此外, 大豆HO1的mRNA和编码蛋白在重金属镉(cadmium, Cd)和UV-B胁迫下受到明显的诱导, 并在一定范围内呈浓度依赖性效应, 这可能与缓解过量ROS导致氧化伤害的保护机制有关(Noriega等2004; Yannarelli等2006; Shekhawat和Verma 2010)。但是, 也有报道认为在过氧化氢(H₂O₂)、百草枯(paraquat)以及NO供体硝普钠(sodium nitroprusside, SNP)处理下, 紫花苜蓿HO1基因并没有受到明显的诱导(Baudouin等2004)。

值得注意的是, 动植物中的BV以及存在于动物中的BR在体外均具有很强的抗氧化特性(Platt和Nath 1998; Otterbein等2003)。同样, HO产生的CO在缓解非生物胁迫伤害中也起到重要的调节作用。例如, Cd胁迫不仅导致苜蓿HO1的上调表达, 而且还伴随着CO气体的释放; 外源CO溶液预处理则上调了谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)、谷胱甘肽硫转移酶(glutathione S-transferase, GST)、谷氨酰半胱氨酸合成酶(glutamylcysteine synthetase, GCS)和谷胱甘肽合成酶(glutathione synthetase, GS)等GSH相关代谢酶基因的转录本, 提高了GR和GST的活性, 并由此推测苜蓿HO产生的内源CO可能是通过调节ROS代谢以及GSH稳态以缓解镉胁迫导致的氧化伤害(Han等2008)。Xie等(2008)研究还发现, 盐胁迫处理能使小麦幼苗

图4 植物H₂O₂及其产物可能的多元作用Fig. 4 Possible multiple functions of plant H₂O₂ and its catalytic products

的H₂O₂活性和CO释放产生双峰诱导效应；外源CO能通过NO来调节离子稳态及抗氧化防御，从而增强小麦幼苗根部对盐胁迫的耐受性。Ling等(2009)的研究发现，H₂O₂代谢产生的CO可以通过上调超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)及NADPH氧化酶的表达来降低盐胁迫导致的小麦根部超氧化物阴离子(superoxide anion)的积累，从而缓解盐胁迫引起的根生长抑制。此外，H₂O₂介导了GA对小麦糊粉层中 α -淀粉酶的诱导表达(武明珠等2009)，外源CO还能缓解铁胁迫下离体水稻叶片的氧化伤害(吴亭亭等2010)。总之，H₂O₂及其催化产物在植物应答非生物胁迫时可能具有多元作用(图4)，同时CO和NO以及ROS信号之间也可能存在密切的互作关系(陈坚等2009)。

5 结语

与一氧化氮合酶/一氧化氮(nitric oxide synthase/nitric oxide, NOS/NO)的系统性研究相比，尽管H₂O₂发现的时间相对较早，但在发现H₂O₂的最初30年内，由H₂O₂产生的内源CO的功能并未受到重视。相反，由于高浓度的CO可以引起体内组织缺氧并导致死亡，所以H₂O₂的代谢副产物CO在长时间内被认为是有毒物质。随着研究的深入，有关动物H₂O₂/CO的生理功能研究取得了许多重要成果。不过植物体H₂O₂的研究则相对较少(徐珏2007)，尤其是在深入理解植物体H₂O₂调控和表达的分子机制方面。尽管目前许多体外研究证明高等植物H₂O₂在

非生物胁迫下具有保护作用，但是植物体H₂O₂/CO系统可能存在的信号转导途径，以及与各种植物激素之间的“交谈”机制仍然不清楚。可以预测，随着未来研究的深入，通过筛选并获得相关的H₂O₂突变体，结合运用正反向遗传学、蛋白质组学、功能基因组学及代谢组学等研究技术，将进一步揭示植物H₂O₂/CO系统在参与光形态建成(photomorphogenesis)等生长发育以及逆境生理等方面的分子机理。

参考文献

- 陈坚, 耿贝贝, 沈文飏, 黄丽琴(2009). 一氧化碳在植物体内的信号转导作用. 生命的化学, 29 (2): 283~286
- 徐珏(2007). 植物体内血红素加氧酶研究进展. 安徽农学通报, 13 (10): 40~41
- 武明珠, 徐晟, 崔为体, 张博, 刘雅辉, 凌腾芳, 沈文飏(2009). 血红素加氧酶介导GA对小麦糊粉层中 α -淀粉酶的诱导表达. 植物生理学通讯, 45 (5): 483~486
- 吴亭亭, 徐晟, 孙永刚, 吴洪洪, 沈文飏(2010). 外源一氧化碳对铁胁迫下的离体水稻叶片氧化伤害的缓解作用. 植物生理学通讯, 46 (2): 120~124
- 袁星星, 王娟, 谢彦杰, 沈文飏(2009). 外源一氧化碳对小麦幼苗耐盐性以及根中脯氨酸含量的影响. 植物生理学通讯, 45 (6): 567~570
- Andres F, Galbraith DW, Talon M, Domingo C (2009). Analysis of *PHOTOPERIOD SENSITIVITY5* sheds light on the role of phytochromes in photoperiodic flowering in rice. *Plant Physiol*, 151: 681~690
- Baudouin E, Frenedo P, Le Gleuher M, Puppo A (2004). A *Medicago sativa* haem oxygenase gene is preferentially expressed in

- root nodules. *J Exp Bot*, 55 (394): 43~47
- Briggs WR, Christie JM (2002). Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci*, 7 (5): 204~210
- Brucker G, Zeidler M, Kohchi T, Hartmann E, Lamparter T (2000). Microinjection of heme oxygenase genes rescues phytochrome-chromophore-deficient mutants of the moss *Ceratodon purpureus*. *Planta*, 210: 529~535
- Bruggemann EP, Doan B, Handwerker K, Storz G (1998). Characterization of an unstable allele of the *Arabidopsis HY4* locus. *Genetics*, 149: 1575~1585
- Cao ZY, Huang BK, Wang QY, Xuan W, Ling TF, Zhang B, Chen X, Ni L, Shen WB (2007a). Involvement of carbon monoxide produced by heme oxygenase in ABA-induced stomatal closure in *Vicia faba* and its proposed signal transduction pathway. *Chin Sci Bull*, 52 (17): 2365~2373
- Cao ZY, Xuan W, Liu ZY, Li XN, Zhao N, Xu P, Wang Z, Guan RZ, Shen WB (2007b). Carbon monoxide promotes lateral root formation in rapeseed. *J Integr Plant Biol*, 49 (7): 1070~1079
- Chattopadhyay S, Ang LH, Puente P, Deng XW, Wei N (1998). *Arabidopsis* bZIP protein HY5 directly interacts with light-responsive promoters in mediating light control of gene expression. *Plant Cell*, 10: 673~683
- Cornejo J, Beale SI (1988). Algal heme oxygenase from *Cyanidium caldarium*. Partial purification and fractionation into three required protein components. *J Biol Chem*, 263 (24): 11915~11921
- Cornejo J, Willows RD, Beale SI (1998). Phytyobilin biosynthesis: cloning and expression of a gene encoding soluble ferredoxin-dependent heme oxygenase from *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant J*, 15 (1): 99~107
- Dammeyer T, Bagby SC, Sullivan MB, Chisholm SW, Frankenberg-Dinkel N (2008). Efficient phage-mediated pigment biosynthesis in oceanic cyanobacteria. *Curr Biol*, 18: 442~448
- Davis SJ, Bhoo SH, Durski AM, Walker JM, Vierstra RD (2001). The heme-oxygenase family required for phytochrome chromophore biosynthesis is necessary for proper photomorphogenesis in higher plants. *Plant Physiol*, 126: 656~669
- Davis SJ, Kurepa J, Vierstra RD (1999). The *Arabidopsis thaliana* *HY1* locus, required for phytochrome-chromophore biosynthesis, encodes a protein related to heme oxygenases. *Proc Natl Acad Sci*, 96: 6541~6546
- Devlin PF, Robson PRH, Ratel SR, Goosey L, Sharrock RA, Whitelam GC (1999). Phytochrome D acts in the shade-avoidance syndrome in *Arabidopsis* by controlling elongation growth and flowering time. *Plant Physiol*, 119: 909~915
- Emborg TJ, Walker JM, Noh B, Vierstra RD (2006). Multiple heme oxygenase family members contribute to the biosynthesis of the phytochrome chromophore in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 140: 856~868
- Franklin KA, Whitelam GC (2005). Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Ann Bot*, 96: 169~175
- Gisk B, Yasui Y, Kohchi T, Frankenberg-Dinkel N (2010). Characterization of the haem oxygenase protein family in *Arabidopsis thaliana* reveals a diversity of functions. *Biochem J*, 425: 425~434
- Gniazdowska A, Krasuska U, Debska K, Andryka P, Bogatek R (2010). The beneficial effect of small toxic molecules on dormancy alleviation and germination of apple embryos is due to NO formation. *Planta*, 232: 999~1005
- Gohya T, Zhang X, Yoshida T, Migita CT (2006). Spectroscopic characterization of a higher plant heme oxygenase isoform-1 from *Glycine max* (soybean)-coordination structure of the heme complex and catabolism of heme. *FEBS J*, 273: 5384~5399
- Guo K, Kong WW, Yang ZM (2009). Carbon monoxide promotes root hair development in tomato. *Plant Cell Environ*, 32: 1033~1045
- Guo K, Xia K, Yang ZM (2008). Regulation of tomato lateral root development by carbon monoxide and involvement in auxin and nitric oxide. *J Exp Bot*, 59 (12): 3443~3452
- Han Y, Zhang J, Chen X, Gao Z, Xuan W, Xu S, Ding X, Shen W (2008). Carbon monoxide alleviates cadmium-induced oxidative damage by modulating glutathione metabolism in the roots of *Medicago sativa*. *New Phytol*, 177: 155~166
- Higashimoto Y, Sato H, Sakamoto H, Takahashi K, Palmer G, Noguchi M (2006). The reactions of heme- and verdoheme-heme oxygenase-1 complexes with FMN-depleted NADPH-cytochrome P450 reductase: electrons required for verdoheme oxidation can be transferred through a pathway not involving FMN. *J Biol Chem*, 281 (42): 31659~31667
- Izawa T, Oikawa T, Tokutomi S, Okuno K, Shimamoto K (2000). Phytochromes confer the photoperiodic control of flowering in rice (a short-day plant). *Plant J*, 22 (5): 391~399
- Khanna R, Kikis EA, Quail PH (2003). *EARLY FLOWERING 4* functions in phytochrome B-regulated seedling de-etiolation. *Plant Physiol*, 133: 1530~1538
- Kohchi T, Kataoka H, Linley PJ (2005). Biosynthesis of chromophores for phytochrome and related photoreceptors. *Plant Biotechnol*, 22: 409~413
- Kohchi T, Mukougawa K, Frankenberg N, Masuda M, Yokota A, Lagarias LC (2001). The *Arabidopsis HY2* gene encodes phytychromobilin synthase, a ferredoxin-dependent biliverdin reductase. *Plant Cell*, 13: 425~436
- Lansky IB, Lukat-Rodgers GS, Block D, Rodgers KR, Ratliff M, Wilks A (2006). The cytoplasmic heme-binding protein

- (PhuS) from the heme uptake system of *Pseudomonas aeruginosa* is an intracellular heme-trafficking protein to the δ -regioselective heme oxygenase. *J Biol Chem*, 281 (19): 13652~13662
- Ling TF, Zhang B, Cui WT, Wu MZ, Lin JS, Zhou WT, Huang JJ, Shen WB (2009). Carbon monoxide mitigates salt-induced inhibition of root growth and suppresses programmed cell death in wheat primary roots by inhibiting superoxide anion overproduction. *Plant Sci*, 177: 331~340
- Linley PJ, Landsberger M, Kohchi MT, Kooper JB, Terry MJ (2006). The molecular basis of heme oxygenase deficiency in the *pcdl* mutant of pea. *FEBS J*, 273: 2594~2606
- Liu KL, Xu S, Xuan W, Ling TF, Cao ZY, Huang BK, Sun YG, Fang L, Liu ZY, Zhao N et al (2007). Carbon monoxide counteracts the inhibition of seed germination and alleviates oxidative damage caused by salt stress in *Oryza sativa*. *Plant Sci*, 172: 544~555
- Liu Y, Moenne-Loccoz P, Loehr TM, Ortiz de Montellano PR (1997). Heme oxygenase-1, intermediates in verdoheme formation and the requirement for reduction equivalents. *J Biol Chem*, 272 (11): 6909~6917
- Liu Y, Ortiz de Montellano PR (2000). Reaction intermediates and single turnover rate constants for the oxidation of heme by human heme oxygenase-1. *J Biol Chem*, 275 (8): 5297~5307
- Liu Y, Xu S, Ling T, Xu L, Shen W (2010). Heme oxygenase/carbon monoxide system participates in regulating wheat seed germination under osmotic stress involving the nitric oxide pathway. *J Plant Physiol*, 167: 1371~1379
- Maines MD (1988). Heme oxygenase: function, multiplicity, regulatory mechanisms, and clinical applications. *FASEB J*, 2: 2557~2568
- Maines MD, Eke BC, Weber CM, Ewing JF (1995). Corticosterone has a permissive effect on expression of heme oxygenase-1 CA1-CA3 neurons of hippocampus in thermal-stressed rats. *J Neurochem*, 64: 1769~1779
- Matsui T, Nakajima A, Fujii H, Matera KM, Migita CT, Yoshida T, Ikeda-Saito M (2005). O_2 - and H_2O_2 -dependent verdoheme degradation by heme oxygenase: reaction mechanisms and potential physiological roles of the dual pathway degradation. *J Biol Chem*, 280 (44): 36833~36840
- Moglich A, Yang X, Ayers RA, Moffat K (2010). Structure and function of plant photoreceptors. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 21~47
- Moreno JE, Tao Y, Chory J, Ballare CL (2009). Ecological modulation of plant defense via phytochrome control of jasmonate sensitivity. *Proc Natl Acad Sci*, 106 (12): 4935~4940
- Muramoto T, Kohchi T, Yokota A, Hwang I, Goodman HM (1999). The *Arabidopsis* photomorphogenic mutant *hy1* is deficient in phytochrome chromophore biosynthesis as a result of a mutation in a plastid heme oxygenase. *Plant Cell*, 11: 335~348
- Muramoto T, Tsurui N, Terry MJ, Yokota A, Kohchi T (2002). Expression and biochemical properties of a ferredoxin-dependent heme oxygenase required for phytochrome chromophore synthesis. *Plant Physiol*, 130: 1958~1966
- Nagatani A, Chory J, Furuya M (1991). Phytochrome B is not detectable in the *hy3* mutant of *Arabidopsis*, which is deficient in responding to end-of-day far-red light treatments. *Plant Cell Physiol*, 32: 1119~1122
- Nagy F, Schafer E (2002). Phytochromes control photomorphogenesis by differentially regulated, interacting signaling pathways in higher plants. *Annu Rev Plant Biol*, 53: 329~355
- Noriega GO, Balestrasse KB, Batlle A, Tomaro ML (2004). Heme oxygenase exerts a protective role against oxidative stress in soybean leaves. *Biochem Biophys Res Commun*, 323: 1003~1008
- Noriega GO, Yannarelli GG, Balestrasse KB, Batlle A, Tomaro ML (2007). The effect of nitric oxide on heme oxygenase gene expression in soybean leaves. *Planta*, 226: 1155~1163
- Ogawa K, Sun J, Taketani S, Nakajima O, Nishitani C, Sassa S, Hayashi N, Yamamoto M, Shibahara S, Fujita H et al (2001). Heme mediates derepression of Maf recognition element through direct binding to transcription repressor Bach1. *EMBO J*, 20 (11): 2835~2843
- Ortiz de Montellano PR (1998). Heme oxygenase mechanism: evidence for an electrophilic, ferric peroxide species. *Acc Chem Res*, 31: 543~549
- Otterbein LE, Soares MP, Yamashita K, Bach FH (2003). Heme oxygenase-1: unleashing the protective properties of heme. *Trends Immunol*, 24 (8): 449~455
- Paiva-Silva GO, Cruz-Oliveira C, Nakayasu ES, Maya-Monteiro CM, Dunkov BC, Masuda H, Almeida IC, Oliveira PL (2006). A heme degradation pathway in a blood-sucking insect. *Proc Natl Acad Sci*, 103 (21): 8030~8035
- Platt JL, Nath KA (1998). Heme oxygenase: protective gene or Trojan horse. *Nat Med*, 4 (12): 1363~1365
- Poppe C, Sweere U, Drumm-Herrel H, Schafer E (2001). The blue light receptor cryptochrome 1 can act functional independently of phytochrome A and B in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 16 (4): 465~471
- Quail PH (2002a). Phytochrome photosensory signaling networks. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 3: 85~93
- Quail PH (2002b). Photosensory perception and signaling in plant cells: new paradigms? *Curr Opin Cell Biol*, 14: 180~188
- Reith M, Munholland J (1995). Complete nucleotide sequence of

- the *Porphyra purpurea* chloroplast genome. *Plant Mol Biol Rep*, 13 (4): 333~335
- Richaud C, Zabulon G (1997). The heme oxygenase gene (*pbsA*) in the red alga *Rhodella violacea* is discontinuous and transcriptionally activated during iron limitation. *Proc Natl Acad Sci*, 94: 11736~11741
- Robson F, Okamoto H, Patrick E, Harris SR, Wasternack C, Brearley C, Turner JG (2010). Jasmonate and phytochrome A signaling in *Arabidopsis* wound and shade responses are integrated through JAZ1 stability. *Plant Cell*, 22: 1143~1160
- Sakamoto H, Omata Y, Palmer G, Noguchi M (1999). Ferric α -hydroxyheme bound to heme oxygenase can be converted to verdoheme by dioxygen in the absence of added reducing equivalents. *J Biol Chem*, 274 (26): 18196~18200
- Sakamoto H, Takahashi K, Higashimoto Y, Harada S, Palmer G, Noguchi M (2005). A kinetic study of the mechanism of conversion of α -hydroxyheme to verdoheme while bound to heme oxygenase. *Biochem Biophys Res Commun*, 338: 578~583
- Sato H, Higashimoto Y, Sakamoto H, Sugishima M, Takahashi K, Palmer G, Noguchi M (2007). Electrochemical reduction of ferrous α -verdoheme in complex with heme oxygenase-1. *J Inorg Biochem*, 101: 1394~1399
- Schuller DJ, Wilks A, Ortiz de Montellano P, Poulos TL (1998). Crystallization of recombinant human heme oxygenase-1. *Protein Sci*, 7: 1836~1838
- Shekhawat GS, Verma K (2010). Haem oxygenase (HO): an overlooked enzyme of plant metabolism and defence. *J Exp Bot*, 61: 2255~2270
- Shibahara S, Yoshida T, Kikuchi G (1978). Induction of heme oxygenase by hemin in cultured pig alveolar macrophages. *Arch Biochem Biophys*, 188: 243~250
- Shinomura T, Nagatani A, Chory J, Furuya M (1994). The induction of seed germination in *Arabidopsis thaliana* is regulated principally by phytochrome B and secondarily by phytochrome A. *Plant Physiol*, 104: 363~371
- Skaar EP, Gaspar AH, Schneewind O (2004). IsdG and IsdI, heme-degrading enzymes in the cytoplasm of *Staphylococcus aureus*. *J Biol Chem*, 279 (1): 436~443
- Smith H (1982). Light quality, photoperception, and plant strategy. *Ann Rev Plant Physiol*, 33: 481~518
- Somers DE, Devlin PF, Kay SA (1998). Phytochromes and cryptochromes in the entrainment of the *Arabidopsis* circadian clock. *Science*, 282: 1488~1490
- Sugishima M, Migita CT, Zhang X, Yoshida T, Fukuyama K (2004). Crystal structure of heme oxygenase-1 from cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 in complex with heme. *Eur J Biochem*, 271: 4517~4525
- Suits MDL, Jaffer N, Jia ZC (2006). Structure of the *Escherichia coli* O157:H7 heme oxygenase ChuS in complex with heme and enzymatic inactivation by mutation of the heme coordinating residue His-193. *J Biol Chem*, 281 (48): 36776~36782
- Takahashi S, Wang J, Rousseau DL, Ishikawa K, Yoshida T, Host JR, Ikeda-saito M (1994). Heme-heme oxygenase complex. Structure of the catalytic site and its implication for oxygen activation. *J Biol Chem*, 269 (2): 1010~1014
- Tarr MA, Miller WL, Zepp RG (1995). Direct carbon monoxide photoproduction from plant matter. *J Geophys Res*, 100: 11403~11413
- Tenhunen R, Marver HS, Schmid R (1968). The enzymatic conversion of heme to bilirubin by microsomal heme oxygenase. *Proc Natl Acad Sci*, 61: 748~755
- Terry MJ, Kendrick RE (1996). The *aurea* and *yellow-green-2* mutants of tomato are deficient in phytochrome chromophore synthesis. *J Biol Chem*, 271 (35): 21681~21686
- Terry MJ, Linley PJ, Kohchi T (2002). Making light of it: the role of plant haem oxygenases in phytochrome chromophore synthesis. *Biochem Soc Trans*, 30: 604~609
- Toth R, Kevei E, Hall A, Millar AJ, Nagy F, Kozma-Bogar L (2001). Circadian clock-regulated expression of phytochrome and cryptochrome genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 127: 1607~1616
- Troxler RF, Brown AS, Brown SB (1979). Bile pigment synthesis in plants. *J Biol Chem*, 254 (9): 3411~3418
- Ulm R, Nagy F (2005). Signaling and gene regulation in response to ultraviolet light. *Curr Opin Plant Biol*, 8: 477~482
- Unno M, Matsui T, Ikeda-Saito M (2007). Structure and catalytic mechanism of heme oxygenase. *Nat Prod Rep*, 24: 553~570
- Van Volkenburgh E (1999). Leaf expansion—an integrating plant behaviour. *Plant Cell Environ*, 22: 1463~1473
- Wegele R, Tasler R, Zeng Y, Rivera M, Frankenberg-Dinkel N (2004). The heme oxygenase(s)-phytochrome system of *Pseudomonas aeruginosa*. *J Biol Chem*, 279 (44): 45791~45802
- Weller JL, Terry MJ, Rameau C, Reid JB, Kendrick RE (1996). The phytochrome-deficient *pcd1* mutant of pea is unable to convert heme to biliverdin IX α . *Plant Cell*, 8: 55~67
- Wilks SS (1959). Carbon monoxide in green plants. *Science*, 129: 964~966
- Xie Y, Ling T, Han Y, Liu K, Zheng Q, Huang L, Yuan X, He Z, Hu B, Fang L et al (2008). Carbon monoxide enhances salt tolerance by nitric oxide-mediated maintenance of ion homeostasis and up-regulation of antioxidant defence in wheat seedling roots. *Plant Cell Environ*, 31: 1864~1881
- Xu J, Xuan W, Huang B, Zhou Y, Ling T, Xu S, Shen W (2006). Carbon monoxide-induced adventitious rooting of hypocotyl

- cuttings from mung bean seedling. *Chin Sci Bull*, 51 (6): 668~674
- Xuan W, Huang L, Li M, Huang B, Xu S, Liu H, Gao Y, Shen W (2007). Induction of growth elongation in wheat root segments by heme molecules: a regulatory role of carbon monoxide in plants? *Plant Growth Regul*, 52: 41~51
- Xuan W, Zhu FY, Xu S, Huang BK, Ling TF, Qi JY, Ye MB, Shen WB (2008). The heme oxygenase/carbon monoxide system is involved in the auxin-induced cucumber adventitious rooting process. *Plant Physiol*, 148: 881~893
- Yannarelli GG, Noriega GO, Batlle A, Tomaro ML (2006). Heme oxygenase up-regulation in ultraviolet-B irradiated soybean plants involves reactive oxygen species. *Planta*, 224: 1154~1162
- Yano M, Katayose Y, Ashikari M, Yamanouchi U, Monna L, Fuse T, Baba T, Yamamoto K, Umehara Y, Nagamura Y et al (2000). *Hd-1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS*. *Plant Cell*, 12: 2473~2483
- Yonemura S, Morokuma M, Kawashima S, Tsuruta H (1999). Carbon monoxide photoproduction from rice and maize leaves. *Atmos Environ*, 33: 2915~2920
- Yoshida T, Kikuchi G (1978). Purification and properties of heme oxygenase from pig spleen microsomes. *J Biol Chem*, 253: 4224~4229
- Zhai Q, Li CB, Zheng W, Wu X, Zhao J, Zhou G, Jiang H, Sun J, Lou G, Li C (2007). Phytochrome chromophore deficiency leads to overproduction of jasmonic acid and elevated expression of jasmonate-responsive genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 48 (7): 1061~1071
- Zhang X, Migita CT, Sato M, Sasahara M, Yoshida T (2005). Protein expressed by the *ho2* gene of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 is a true heme oxygenase. Properties of the heme and enzyme complex. *FEBS J*, 272: 1012~1022
- Zilli CG, Balestrasse KB, Yannarelli GG, Polizio AH, Santa-Cruz DM, Tomaro M (2008). Heme oxygenase up-regulation under salt stress protects nitrogen metabolism in nodules of soybean plants. *Environ Exp Bot*, 64: 83~89