

一氧化氮通过整合多种信号通路调节种子萌发

张悦¹ 杨玲^{1*}

(1. 东北林业大学林学院林木遗传育种全国重点实验室, 哈尔滨 150040)

摘要: 种子萌发对于植物发育和作物产量具有重要意义。最近, 一氧化氮(NO)已被证明不仅是种子发育过程中重要的氮源, 而且还参与植物对高盐、干旱和高温的多种胁迫反应。此外, NO还可以通过整合多种信号通路影响种子萌发过程。然而, 由于NO气体活性的不稳定性, 其精细调控种子萌发的网络机制仍不清楚。因此, 本文旨在总结植物中NO复杂的合成代谢过程, 分析NO触发的信号通路与脱落酸(ABA)、赤霉素(GA)、乙烯(ET)和不同植物激素之间的相互作用机制。探讨NO参与非生物胁迫时种子的生理反应和分子机制, 为解决种子休眠解除、提高植物抗逆性问题提供参考。

关键词: 一氧化氮; 种子休眠; 种子发芽; 植物激素; 非生物胁迫

Nitric Oxide Regulates Seed Germination by Integrating Multiple Signalling Pathways

Abstract: Seed germination is of great significance for plant development and crop yield. Recently, nitric oxide (NO) has been shown to not only serve as an important nitrogen source during seed development but also to participate in a variety of stress responses in plants to high salt, drought, and high temperature. In addition, NO can affect the process of seed germination by integrating multiple signaling pathways. However, due to the instability of NO gas activity, the network mechanism for its fine regulation of seed germination remains unclear. Therefore, this review aims to summarize the complex anabolic processes of NO in plants, to analyze the interaction mechanisms between NO-triggered signaling pathways and different plant hormones such as abscisic acid (ABA) and gibberellic acid (GA), ethylene (ET) and reactive oxygen species (ROS) signaling molecules, and to discuss the physiological responses and molecular mechanisms of seeds during the involvement of NO in abiotic stress, so as to provide a reference for solving the problems of seed dormancy release and improving plant stress tolerance.

Key words: nitric oxide; seed dormancy; seed germination; plant hormones; abiotic stress.

1 前言

植物通过产生种子进行繁殖, 植物生命周期的种子休眠-发芽过程对于幼苗的建立及其在不利外部环境中生存的能力至关重要^[1,2]。种子休眠是指初级休眠的生理过程, 它阻止有活力的种子在有利的条件下发芽^[3-5]。休眠的主要类型包括生理休眠、形态休眠、物理休眠和组合休眠^[6,7]。生理休眠主要发生在裸子植物和被子植物的种子中, 并在拟南芥^[8]和烟草^[9]等模式植物中得到了广泛的研究; 温度层积可以打破这种休眠。形态休眠种子形态分化非常明显, 但内胚发育不完全, 导致发芽延迟。物理休眠主要是由外部种皮的机械阻碍引起的, 种皮的损伤可以在不利条件下诱导种子发芽, 打破种子休眠。大多数种子具有可变的综合休眠状态, 可能同时具有生理和形态休眠, 或者同时具有生理和物理休眠^[6,7]。然而, 种子的综合休眠状态会根据环境条件而变化, 当外部环境变得有利于植物生长时, 种子就会开始发芽以打破休眠^[10]。打破种子休眠和发芽的过程分为三个主要阶段: 最初, 干燥的种子吸收水分(吸胀)。然后, 胚胎开始膨胀, 酶被激活。最后, 胚根的突出和胚轴的伸长完成了萌发过程^[4,11]。因此, 种子从休眠到萌发的转变是一个复杂的过程。此外, 这一过程还受到内部遗传和外部环境因素以及可用氮源的影响^[12]。光、温度、含氮化合物作

基金项目: 国家自然科学基金项目(No.32071757)和黑龙江省自然科学基金项目(C201407)

* 杨玲为通讯作者

为种子休眠和发芽的信号输入, 激活 ABA 和 GA 等内部激素水平的变化。种子休眠主要是由 ABA 诱导的。然而, 种子萌发主要是由 GA 诱导的。ABA 和 GA 之间的动态平衡是打破休眠、促进发芽的重要因素 [12]。

氮是植物生长发育必需的营养物质。活性氮 (RNS) 在植物生理活动中具有重要的调节功能。最近的研究报道植物中 RNS 的主要形式包括一氧化氮 (NO)、二氧化氮 (NO_2)、过氧亚硝酸盐 (ONOO^-)、硝酸盐 (NO_3^-) 和亚硝酸盐 (HNO_2) [13-16]。在这些形式中, NO 是调节种子发芽和提高作物生产力的关键气体分子。它可以通过调节 ABA 代谢和 GA 合成途径促进种子发芽 [11]。越来越多的证据表明 SNP、SNAP 和 GSNO 等 NO 供体可以打破种子休眠。相反, NO 清除剂 cPTIO 抑制种子萌发 [17]。例如, 用 0-250 μM SNP 处理芥菜发现 100 μM SNP 是种子萌发的最佳促进剂 [18]。25 μM 的低 SNP 浓度会减少拟南芥种子的休眠, 而超过 250 μM 的 SNP 浓度则会抑制发芽 [19]。用 3 mM SNAP 熏蒸苹果胚胎可促进发芽, 而 0.3 mM cPTIO 处理则显著抑制发芽 [20]。500 μM SNAP 处理显著加速了鹰嘴豆种子的发芽率 [21]。用 100 μM GSNO 处理的水稻种子的发芽指数显著提高 [22]。

此外, 在不同类型植物的种子萌发过程中, NO 信号可以影响对多种因素的生理反应, 包括光、温度、干旱和盐度 [12, 23, 24]。此外, 大量研究强调 NO 和植物激素之间的相互作用在种子生物学中至关重要 [25]。因此, 本综述旨在总结 NO 与多种途径的相互作用, 以增强对调节种子萌发的生理和潜在分子机制的理解。

2 主要内容

2.1 植物中一氧化氮的合成和分解

氮表现出介于强氧化形式和完全还原形式之间的一系列氧化态, 并且可以通过氧化或还原机制产生 NO^- [26]。目前的研究表明, 植物 NO 合成有两种途径 (图 1)。一种是通过硝酸盐/亚硝酸盐依赖性还原途径, 另一种是通过一氧化氮合酶 (NOS) 介导的氧化途径 [26-29]。

还原途径可由多种还原酶催化, 包括硝酸盐还原酶 (NR)、NO 形成亚硝酸盐还原酶 (NOFNiR) 或线粒体电子传递链 (mETC) 中发生的非酶途径。在这些途径中, mETC 依赖性亚硝酸盐还原为 NO 主要是通过复合物 III 和复合物 IV 之间的电子转移 [27, 28, 30, 31]。最近的一项研究报道, 拟南芥基因组中有两个编码 NR 的基因, NIA1/NR1 和 NIA2/NR2 [31]。NR 介导的亚硝酸盐还原为 NO 是高等植物中 NO 的主要来源, 该反应发生在亚硝酸盐和硝酸盐浓度较高的有氧或酸性条件下 [27, 32]。对于 NR, 硝酸盐首先被还原为亚硝酸盐, 然后亚硝酸盐被还原为 NO [27]。

氧化途径与 L-精氨酸 (Arg) 的氧化有关。与哺乳动物中的 NO 合成类似, 植物利用 NOS 催化精氨酸氧化为瓜氨酸和 NO [33, 34]。此外, 还有一条以精氨酸为前体的多胺合成途径, 研究报道, 精胺 (Spm) 和亚精胺 (Spd) 等多胺 (PA) 水平的增加会导致多种植物释放 NO [35]。在厌氧条件下利用非酶途径产生 NO, 以亚硝酸盐作为电子受体, 维持植物的呼吸作用 [27]。在缺氧条件下, 植物细胞主要通过 mETC 产生 NO [36], 这表明植物可能通过多种途径诱导 NO 产生 (图 1)。因此, 未来需要对 NO 产生的复杂机制进行研究。NO 不稳定, 当它与氧气反应时, 会形成 NO_3^- 或 NO_2^- [26]。NO 可以通过与 ROS 反应以及与超氧阴离子 (O_2^-) 相互作用产生 ONOO^- 来清除 [37, 38]。它还可以与谷胱甘肽 (GSH) 反应形成 GSNO, GSNO 还原酶 (GSNOR) 进一步将其还原为谷胱甘肽二硫化物 (GSSG) 和氨 (NH_3) [39, 40]。此外, NO 的去除可以通过血红蛋白将 NO 氧化成硝酸盐来实现 (图 1)。通过控制 NO 浓度来维持植物细胞中 NO 的稳态是种子萌发过程的重要因素 [41]。

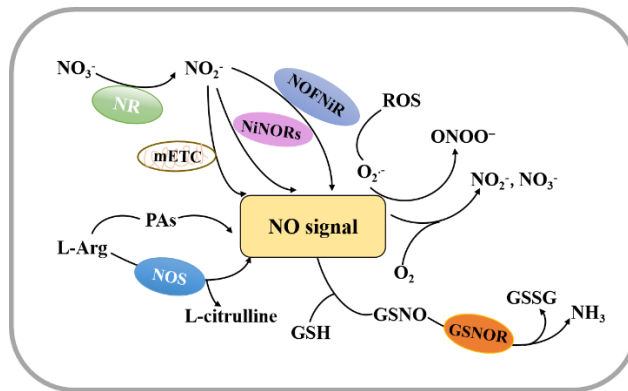


图 1.一氧化氮合成和分解的模型

Figure 1. A model for the synthesis and decomposition of nitric oxide.

2.2 一氧化氮和光敏色素信号通路共同调节种子在光下的萌发

光照是影响植物生存的重要信号；通过光合作用，植物获得能量来维持生长。目前的研究报道植物激活多种光感受器，其中包括蓝光感受器、红光/远红光感受器以及其他对不同波长的光信号做出反应的光感受器^[42,43]。拟南芥中有五种光敏色素（PHY）蛋白；PHYA 和 PHYB 是光感受器，主要负责光诱导种子发芽。PHYA 响应远红光，PHYB 响应红光^[44,45]。Beligni 首次探讨了 NO 对植物光形态建成的影响，揭示 NO 供体 SNP 可以诱导生菜种子依赖光萌发^[46]。最近的研究表明，皇后树具有生理休眠特性，经 SNP 处理并持续光照 12h 后的种子发芽率明显高于未光照的种子^[47]。NO 刺激还导致小麦黄化幼苗，当用 100 μM SNP 处理并在黑暗中生长时，其叶绿素含量比对照多 30-40%^[46]。对 NO 刺激的另一种光反应是抑制下胚轴和节间伸长。用 100 μM SNP 或 100 μM SNAP 处理并给予红光(20 μmol s⁻¹m⁻²)脉冲的生菜种子的发芽率大于 90%。对于在黑暗条件下用 NO 供体处理的拟南芥或在低光强度下处理的马铃薯块茎，下胚轴伸长受到显著抑制，并且节间长度增加^[46]。这些结果表明 NO 依赖性光感受器影响种子发芽、下胚轴伸长和植物绿化。

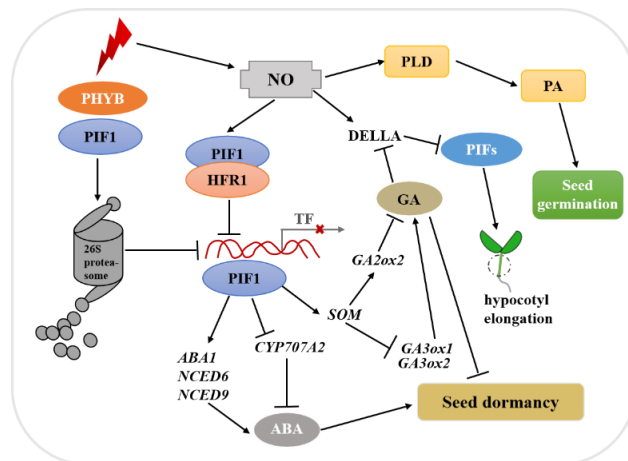


图 2. 一氧化氮对光照下种子发芽的影响

Figure 2. The effect of nitric oxide on seed germination under light.

2.3 种子休眠和萌发中一氧化氮和植物激素信号通路之间的串扰

2.3.1 一氧化氮和脱落酸信号通路共同调节种子萌发

众所周知，植物激素 ABA 在种子休眠诱导中起着关键作用^[6,60]。相比之下，许多研究报道 NO 的存在

可以降低种子对 ABA 的敏感性，并且 NO 和 ABA 在调节种子萌发中的相互作用已在拟南芥、柳枝稷和暖季草 C4 等植物中得到证实^[61-64]。拟南芥的种皮由一层死皮和一层活糊粉细胞组成。作为唯一的胚乳组织，活的、单细胞厚的糊粉层在种子成熟过程中储存脂质和蛋白质^[65,66]。因此，糊粉层是决定种子休眠的最重要的因素。拟南芥和大麦通过在糊粉层储存脂质和蛋白质并增加 NO 氧化物合酶基因 (AtNOS1) 的表达来维持胚胎的生长，而 NO 作用于 ABA 和 GA 的上游，增加 GA 的生物合成并抑制 ABA 的生物合成，它可以保存养分并促进种子的正常发芽^[67]。NCED 酶催化 ABA 生物合成产生黄毒素 (图 3)。然后，黄毒素通过短链脱氢酶还原酶 (SDR1) 转化为脱落醛，然后在 ABA3 的催化下，脱落醛氧化酶 (AAO3) 氧化为 ABA (图 3)。此外，酶 CYP707A 80-羟基化可将 ABA 水解为 PA 和 DPA，被认为是 ABA 分解代谢的主要途径^[68]。在模型植物拟南芥中，NO 诱导萌发早期胚乳层 ABA 快速积累，导致胚中 ABA 浓度降低，从而通过上调 CYP707A2 编码的 ABA 80-羟基化酶的表达并诱导 ABA 分解代谢来促进种子萌发^[61,69]。在模型植物中，NO 通过影响 ABA 代谢相关基因的表达来调节种子萌发，这一点已得到证实。最近的一项研究报道，马铃薯块茎中 NOS 或 NR 产生的 NO 通过促进 ABA 分解代谢基因 StCYP707A1 的表达，同时抑制 ABA 生物合成相关基因 StNCED1 的表达，显著诱导块茎发芽，从而降低 ABA 含量并改变 ABA-GA 平衡^[70]。此外，在从休眠苹果胚胎中分离的胚轴中，NO 通过促进 ABA 分解代谢基因 CYP707A2 的表达并抑制 ABA 合成基因 (NCED3 和 NCED9) 的表达来降低 ABA 浓度^[71]。NO 还会影响种子休眠期间保卫细胞中的 ABA 信号传导^[72]。其机制如图 3 所示：ABA 与其受体 PYR/PYL/RCAR 结合，导致 2C 型蛋白磷酸酶 (PP2C) 失活，从而刺激 SNF1 相关蛋白激酶 2 (SnRK2) 的作用。脱落酸不敏感 5 (ABI5) 是种子萌发的重要抑制因子，磷酸化可促进其转录，从而导致种子休眠。当添加外源 SNP 或内源 NO 积累时，NO 依赖性蛋白质修饰通过 SnRK2 家族两个重要激酶 SnRK2.2 和 SnRK2.3 的 S-亚硝基化抑制 ABA 信号转导，从而打破种子休眠^[73-75]。除了介导 SnRK2 的 S-亚硝基化外，NO 和 ABA 信号传导之间的串扰还通过间接调节 N 端规则途径中 ABI5 的表达，在种子萌发中发挥重要作用 (图 3)。乙烯反应因子 (ERF/AP2) 家族 (ERFVII) 的 V II 组具有保守的 N 末端结构域。在一氧化氮存在的情况下，ERFVII 不稳定暴露的 N 端半胱氨酸 (Cys) 残基容易被氧化，随后被 Arg-tRNA 蛋白转移酶精氨酸化，最后被 E3 连接酶泛素化，导致下游转录因子 ABI5 的抑制，进而促进种子发芽^[76,77]。

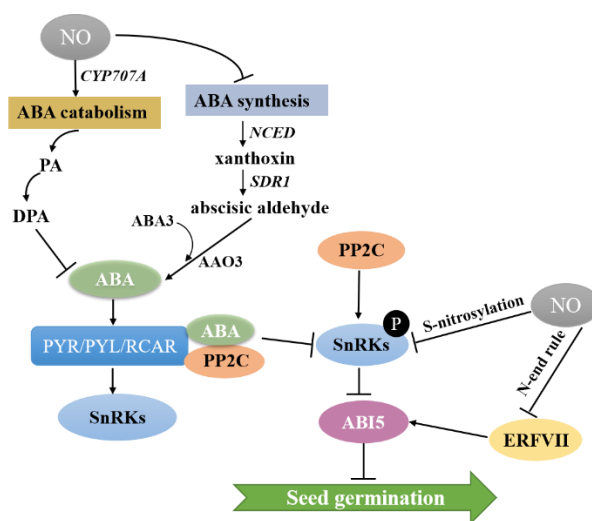


图 3. NO-ABA 对种子萌发的调控模型

Figure 3. A model of NO-ABA regulation on seed germination

2.3.2 一氧化氮和脱落酸信号通路共同调节种子萌发

在高等植物种子萌发过程中, NO 介导的胚胎休眠的释放与乙烯合成呈正相关^[68]。乙烯合成始于 S-腺苷-L-甲硫氨酸合成酶(SAM 合成酶)激活甲硫氨酸(Met), 生成 S-腺苷-甲硫氨酸(S-AdoMet) (图 4)。ACC 合成酶、S-腺苷-L-甲硫氨酸甲硫腺苷裂解酶(ACS)催化转化为 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)和副产物 50-甲硫腺苷(MTA), 然后 ACC 被氧化使用 ACC 氧化酶 (ACO) 生产乙烯、CO₂ 和氰化氢 (HCN) ^[78]。MTA 通过蛋氨酸循环再生 Met^[78]。迄今为止, 已在模式植物拟南芥中鉴定出五种乙烯受体。其中, ETR1 在 NO 介导的乙烯信号转导中发挥着重要作用^[79,80]。乙烯信号传导受 CTR1 调节, 当内质网上的乙烯受体 ETR1 接收到乙烯信号时, 导致受体和 CTR1 失活。CTR1 是 EIN2 的负调节因子, 而 EIN2 通过增加核转录因子 EIN3 的活性, 充当乙烯信号传导的正调节因子, EIN3 反过来又激活下游乙烯反应元件(例如乙烯反应因子)的转录 (ERF) 和其他促进种子萌发的基因^[81]。最近的研究还表明, 乙烯信号通路中的关键因子 EIN2 通过影响 NO 积累参与茉莉酸(JA)诱导的初生根生长^[82]。ETR1、EIN2 和 EIN3 参与 NIA1/2 介导的 NO 生成, 与水杨酸(SA)诱导的气孔关闭相关。所有这些发现证实了 NO 和乙烯信号通路之间的重要联系^[83]。NO-乙烯相互作用促进多种植物的种子发芽。例如, 外源 NO 供体 SNP 或 SNAP 可以增加苹果胚胎的萌发, 而乙烯合成抑制剂氨氧乙酸 (AOA) 则抑制 NO 供体的胚胎萌发^[84]。此外, NO 对乙烯产生的影响与 ROS 的积累有关。用 HCN 或 SNP 预处理苹果胚会导致 ROS (H₂O₂ 和 O²⁻) 的短期积累, 从而打破苹果胚的深度休眠。然而, 外源添加乙二醇或乙烯前体 ACC 可诱导胚胎萌发后胚根的正常生长和子叶的绿化^[85]。Gniazowska 等人研究了乙烯与 NO 和 HCN 在介导种子萌发中的作用之间的关系, 并证明在种子萌发过程的早期, NO 和 HCN 预处理可以直接改变乙烯合成关键酶 ACS 和 ACO 的活性过程。而且, ACC 在种子萌发初期可被 ROS 自由基氧化为乙烯, 导致乙烯含量增加^[86]。此外, 最近的研究发现, 花楸萌发过程中 SNP 的增加与乙烯合成和 ROS 积累有关。NO 通过诱导乙烯生物合成和 ROS 积累、增强抗氧化防御系统能力、降低 ABA 含量来促进下胚轴和胚根生长^[87]。外源 NO 供体增加内源乙烯和 ROS 的浓度, 促进种子发芽。研究表明, 外源乙烯处理可以增加胚轴中 ROS 的产生并打破葵花籽休眠。而且, 外源施用 0.1 mM 甲基紫精 (MV) 这种 ROS 诱导除草剂, 可以减轻 ABA 对葵花籽萌发的抑制作用, 降低胚轴中 ABA 的含量, 减轻对种子萌发的抑制作用^[88]。Karrikin-1 (KAR1) 是一种从烟雾中提取的活性化合物, 可影响不同类型植物的种子发芽^[89]。Sami 等人表明, 用 NO 和 KAR1 处理的甘蓝种子降低了 ABA 含量, 增加了 GA 和 ROS 含量, 但抗氧化系统酶的活性, 包括过氧化氢酶 (CAT) 和谷胱甘肽还原酶 (GR) 增加^[90]。乙烯生物合成基因 (BOACS7、BOACS9 和 BOACS11)、乙烯受体 (BOETR1 和 BOETR2) 和 ACC 氧化酶 ACO 基因 (BOACO1) 在 NO 和 KAR1 的诱导下显著增加^[90]。此外, KAR1 和 HCN 处理降低了二次休眠甘蓝种子的 ABA 含量, 增加了 GA 含量, 并诱导乙烯合成基因和乙烯受体基因的表达, 解除了种子休眠^[91]。然而, NO 与 KAR1 和 HCN 相互作用通过介导乙烯合成解除种子休眠的机制仍需要进一步探索。此外, 直接施用于干燥种子的乙烯、HCN 和 NO 气体可以打破种子休眠^[92]。因此, 除了施用溶液外, 直接施用气体也可以诱导种子休眠的解除; 未来的研究可以揭示不同类型植物种子休眠释放过程的新见解。

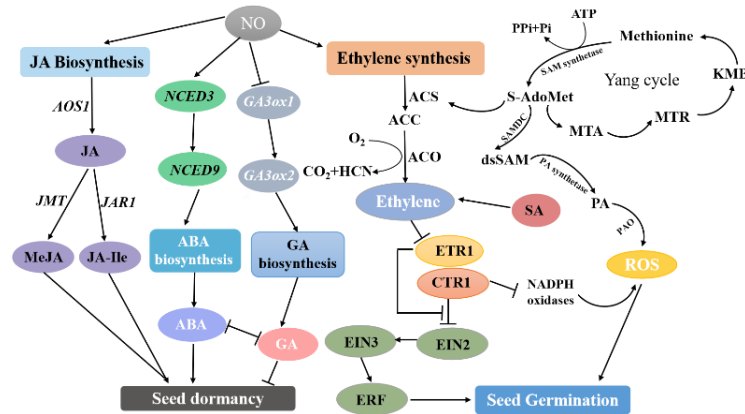


图 4. NO 与各种植物激素在种子萌发调节中的相互作用

Figure 4. Interaction of NO with various phytohormones in the regulation of seed germination

2.3.2 一氧化氮和脱落酸信号通路共同调节种子萌发

NO-GA 相互作用通常与 ABA 在种子萌发过程中的调节作用相反^[25]。外源 SNP 和 GA3 可以提高葡萄树的种子活力和种子发芽率^[93]。在拟南芥中，NO 通过诱导 GA3ox1 和 GA3ox2 的下游转录水平来增加 GA 生物合成，从而促进种子萌发^[67]。NO 不仅调节 GA 信号，还与乙烯相互作用来调节种子萌发。例如，外源激素乙烯利或乙烯前体 ACC 可以释放乙烯和 GA3 来打破种子休眠并诱导种子萌发^[94,95]。此外，种子对干燥环境敏感，干燥储存和分层环境会增强种子对 GA3 和乙烯的生理反应^[95]。Kepczynski 等人进一步研究了种子萌发过程中 NO、GA3 和乙烯之间的相互作用，通过测量胚根伸出种子前的乙烯含量，证实 NO 和 GA3 对种子萌发的刺激与乙烯的产生呈正相关。外源添加 NO 抑制剂 cPTIO 或乙烯受体抑制剂 2,5 降冰片二烯(NBD)抑制 NO 和 GA3 对种子萌发的诱导，而当乙烯与 NBD 联合添加时，抑制作用减轻^[96]。这些结果表明，GA3 和 NO 对种子休眠的解除依赖于乙烯的功能。

2.3.4 一氧化氮与多胺和茉莉酸信号通路共同调节种子萌发

除了诱导 GA 合成促进种子萌发外，NO 还可以通过调节小麦籽粒和苹果胚中 JA 的合成来刺激种子休眠释放^[55,71]。研究发现 NO 可以诱导分别编码 JA 和 JA 衍生物 JA 甲酯 (MeJA) 和 JA 异亮氨酸 (JA-Ile) 的基因 AOS1、JMT 和 JAR1 的表达，促进种子萌发^[71]。多胺 (PA) 是一种重要的植物生长调节剂^[97]。研究表明，PA 可快速诱导南洋杉胚性悬浮培养物中 NO 的释放^[98]。在植物细胞中，PA 的合成与乙烯合成途径有关 (图 4)。SAM 是乙烯合成的核心，然后在 SAM 脱羧酶 (SAMDC) 的作用下产生脱羧 SAM (dcSAM)，最后由 PA 合酶产生 PA。此外，PA 氧化酶 (PAO) 催化 PA 的氧化脱氨，产生 H₂O₂ ^[99-101]。然而，PAs (包括 Spm) 和亚精胺 (Spd) 水平的增加也导致 Arg 依赖性途径释放的 NO 显著增加^[101]。这些结果表明 NO 和 PA 之间存在密切的调控网络，但它们在种子休眠到萌发过渡过程中相互作用的机制尚不清楚。最近的研究报道，在转录水平上，NO 可以增加 PA 生物合成基因 MdPAO、MdSAMDC1 和 MdSPDS2a 的表达，从而解除苹果胚胎休眠并诱导种子萌发^[101,102]。

2.4 一氧化氮对非生物胁迫下种子萌发的调节

2.4.1 盐胁迫下一氧化氮对种子萌发的作用机制

NO 合成蛋白在拟南芥基因组中为 AtNOA1, 在水稻基因组中为 OsNOA1。这两种蛋白在调节植物种子萌发过程中的耐盐性方面的分子机制相似。OsNOA1 可以通过促进 NO 释放来补充 *atnoa1* 突变体表型和叶绿素合成的损失, 并通过降低突变体中 Na^+/K^+ 比率来提高植物种子萌发过程中的耐盐性^[103,104]。磁场也可以促进种子发芽。例如, NO 在磁引发下促进 α -淀粉酶活性和玉米种子萌发的生理反应^[105]。在大豆种子中, GmNOS2 和 GmNR1 可能是参与 NO 产生的理想候选基因。磁引发介导的 NO 产生降低了 Na^+/K^+ 比值, 维持了 ABA、GA 和 IAA 激素的平衡, 从而提高了大豆的耐盐指数^[106]。NO 不仅影响盐胁迫下的离子稳态, 而且还通过上调抗氧化防御系统和维持胁迫条件下的 ROS 稳态来减轻植物的氧化损伤^[107-110]。在番茄中, 番茄谷胱甘肽还原酶 (SUGR) 的过度表达导致在 100 mM NaCl 处理下积累更多的抗氧化物质^[111]。此外, 100 μM SNP 通过释放氰化物, 减少脂质过氧化并增加抗氧化酶的活性, 从而提高发芽速度和发芽率^[112]。最近, Hajihashemi 等人发现 RNS 和 ROS 与 Ca^{2+} 一起调节藜麦种子在盐胁迫下的生理反应。5 mM CaCl_2 、5 mM H_2O_2 和 0.2 mM SNP 联合处理导致淀粉水解, 水溶性糖含量增加, 有效缓解盐胁迫对种子萌发的不利影响^[113]。除了通过 SNP 提供 NO 来促进盐胁迫下的种子萌发外, KNO_3 (硝酸盐的主要形式) 还可用于打破拟南芥^[114]和玉米^[115]等植物的种子休眠。然而, 硝酸盐介导的植物对盐的的具体机制仍不清楚。研究报道, 硝酸盐信号传导的主要调节因子包括氯酸盐抗性 (NRT1.1、CHL1、NPF6.3)、拟南芥硝酸盐调节 1 (ANR1)、(TCP20) 和 NIN 类蛋白 (NLP) ^[116-119]。NRT1.1 是拟南芥中的一种双亲和力硝酸盐转运蛋白, 充当质膜硝酸盐受体来感知外部硝酸盐信号^[120]。据报道, NRT1.1 依赖 NO_3^- 进行 Na^+ 运输。在硝酸盐存在的情况下, *nrt1.1* 突变体中 Na^+ 的积累显著低于野生型^[121]。然而, 当 NH_4^+ 为唯一氮源时, *nrt1.1* 突变体在 25 mM NaCl 胁迫处理后显著减少了 Cl^- 的吸收, 并消除了 NH_4^+ 引起的盐敏感反应^[122]。ANR1 也对非生物胁迫做出反应, ANR1 的过度表达会产生盐敏感表型^[123]。NLP 基因家族编码调节植物硝酸盐信号传导的核心转录因子^[124]。在拟南芥中, 该家族的 9 个成员在 N 末端具有保守的磷酸化位点, 这对于响应硝酸盐信号传导至关重要^[125,126]。NLP8 是一种硝酸盐激活的转录因子, 被发现可以激活拟南芥中 ABA 分解代谢基因 CYP707A2 的表达, 并且对于硝酸盐诱导的种子萌发至关重要^[127]。NR 途径是 NO 产生的主要途径^[128]。NR 下 NO 释放的硝酸盐可以促进种子发芽。在 NaCl 胁迫的拟南芥种子中, 当用 KNO_3 进行外源处理时, 硝酸盐作为氮源, 通过上调编码 GA 合酶的 GA20ox1 基因的表达来抵消 NaCl 对种子萌发的抑制。SPATULA (SPT) 基因编码 bHLH 转录因子, CYP707A2 基因编码 ABA 分解代谢酶^[114]。在用 50 mM NaCl 处理的黄瓜种子发芽过程中, NO 依赖性 NR 活性也显著提高了耐盐性^[129]。OsNR 基因功能缺陷的水稻表现出对盐胁迫敏感的表型, 并显示出发芽延迟。在水稻种子发芽过程中, 硝酸盐响应转录 NLP2 因子通过 NR 途径促进 NO 激活的 ABA 分解代谢基因 ABA8ox1 和 ABAox2 的表达, 从而提高植物的耐盐性^[130]。NLP7 和 TCP20 是拟南芥根部硝酸盐反应基因的主要调节因子, 调节初级硝酸盐反应^[117,131], NLP6 和 NLP7 都与 TCP20 强烈相互作用, 影响调节细胞周期的细胞增殖因子^[132]。最近, NLP7 功能的缺失已被证明会导致 ABA 生物合成基 NCED3 的转录水平显著降低, 从而提高植物的耐盐性^[133]。然而, 其他 NLP 家族转录因子在盐胁迫抑制种子萌发过程中与硝酸盐信号反应基因的相互作用仍需要进一步探索。NO 和乙烯的相互作用也降低了盐胁迫对种子萌发的抑制作用^[134]。研究发现, NO 依赖性乙烯信号因子 EIN3 可以抵抗高盐胁迫, 促进种子萌发^[135]。此外, 最近的研究发现, 在外源乙烯介导的 NaHCO_3 胁迫下, RNS 可以促进坡华山鳅胚胎萌发^[136]。

2.4.2 一氧化氮对干旱胁迫下种子萌发的作用机制

一氧化氮可以显著提高植物对干旱胁迫的耐受性,提高种子活力和作物产量^[137]。例如,外源 NO 供体 SNP 和 GSNO 诱导水稻质膜通道蛋白(OsPIP1;3)的转录,进而诱导水分胁迫条件下的种子萌发^[22]。将单细胞海洋藻类 OtNOS 转化到拟南芥中可显著提高 NO 积累并增强种子对盐胁迫的耐受性^[138]。ABA 是水分胁迫的重要信号分子,通过与 GAP1(编码 NAC 家族转录因子 ANAC089 的基因)相互作用,调节植物在渗透胁迫下对 ABA 的敏感性^[139]。此外,ANAC089 通过调节种子发育过程中的 NO 稳态来抑制非生物胁迫下的 ABA 合成^[139]。此外,ABA 诱导的气孔关闭导致蒸腾速率降低;干旱胁迫下 NO 介导的气孔发育也会影响种子萌发。最近的研究发现,外源 NO 处理介导保卫细胞中的 ABA 合成或诱导(QUAC1/ALMT12)阴离子通道,导致植物气孔关闭并增强耐旱性^[140]。除了外源 NO 影响 ABA 合成外,通过 NR 途径或 NO A1 依赖的 NO 产生对 ABA 信号途径的反应也很重要^[141]。NO 合成基因突变 *nia1nia2* 导致 NR 生物活性低于 1%,并减少保卫细胞中 NO 的积累^[142]。此外,尽管 NIA1 和 NIA2 在功能上是冗余的,但响应 ABA 产生 NO 只需要 NIA1^[143]。据报道, *Atnoa1* 突变体降低了根尖和保卫细胞中对 ABA 的 NO 反应^[103]。此外, *Atnoa1* 突变体中 NO 含量的减少与叶绿体中的蛋白质合成有关^[144]。此外, *nia1nia2noa1-2* 植物的种子发芽潜力降低,并且对 ABA 过度敏感^[137]。因此,在未来种子萌发分子机制的研究中,保卫细胞信号传导中 NR/NIA 和 AtNOA1 介导的 NO-ABA 之间的相互作用值得高度关注。NO 依赖性翻译后修饰在非生物胁迫期间种子萌发的调节中也发挥着重要作用^[77]。NO 通过 GSNO 抑制 SNF1 相关蛋白激酶(SnRK2.6/OST1)的活性,从而抑制保卫细胞中的 ABA 信号传导^[75]。此外,干燥的种子诱导 ABA 诱导的生长抑制剂 ABI5 的表达;然而,NO 和 ABA 对 ABI5 表达具有拮抗作用。种子吸胀早期会产生大量 NO,诱导 ABI5 Cys153 位点 S-亚硝基化,并通过蛋白酶体降解促进种子萌发^[77]。NO 不仅通过 S-亚硝基化影响种子萌发,还调节乙烯反应因子 ERFVII 的降解,ERFVII 是 E3 泛素连接酶 PROTEOLYSIS6 (PRT6)的底物,可通过抑制 ABI5 表达泛素化修饰。拟南芥 *prt6-1nlp7-1* 种子对 ABA 过敏,表明 NLP7 和 PRT6 相互作用增强了种子对 ABA 的耐受性^[76,145,146]。

2.4.3 一氧化氮参与环境温度对种子萌发的调控

种子萌发往往与温度有关,低温层积对于打破大多数种子的休眠具有积极作用。许多研究表明 RNS、ROS 和 HCN 可以诱导种子发育过程中深度休眠的打破。例如, SNP 和冷层积一起显著提高了皇后树种子的发芽率。NO 清除剂 cPTIO 显著抑制经 NO 和 HCN 预处理的苹果胚向幼苗的快速发育^[47,85]。随后,人们发现 NO 或 HCN 在苹果胚胎和向日葵胚胎的萌发增强过程中诱导 ROS 短暂积累,这与 AsA-GSH 系统有关^[147-149]。低温层积 40 d 的种子的 GSH 系统表现出显著较高的谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)和谷胱甘肽还原酶(GR)活性,从而促进种子发芽^[150]。GSNO 是 NO 稳定释放的重要来源^[151,152]。GSNOR 和 GR 酶可以通过在低温层积介导的苹果胚萌发过程中调节 NO 水平来打破种子休眠。GSNOR 还原 GSNO 会导致氧化形式的 GSH 和 NH₂OH 的形成,从而消除 GSNO 以维持细胞 RNS 水平并防止 NO 过度积累。GSSG 在 GR 的作用下进一步还原为 GSH,从而促进种子发芽^[151,153,154]。然而,环境温度过低或过高往往会对植物产生不利影响,导致种子发芽受到抑制,植物生长受到抑制。最近的一项研究发现,对两个油菜品种(ZY15 和 HY49)施用 89.4 mg/L SNP 灌溉显著提高了油菜籽对低温和干旱胁迫的抵抗力,从而提高了种子的发芽率^[155]。温度低于 25°C 时番茄生长受到抑制,低于 6°C 则生长几乎停止。在番茄种子中,10°C 下的 SNP 处理显著提高了淀粉酶活性和可溶性糖含量,并提高了耐低温性^[156]。此外,KNO₃ 对花楸种子的萌发也有重要影响,对于长期冷藏的种子,用 KNO₃ 预处理后在不同温度下(5 °C、25 °C、5 °C)孵育,与 5 °C

或 25 °C 孵育后的种子相比, 发芽率显著提高。降低 5°C [157]。然而, 最近的研究发现甲基乙二醛 (MG) 可以通过降低内源 NO 水平来促进玉米发芽。这一发现表明, 除了 ABA 的降解之外, NO 还可能诱导其他信号通路来增强低温 (13°C) 下玉米的发芽[158]。高温还会降低种子发芽率, 而 1 mM SNP 显著增加暴露于 32°C 高温胁迫的扁豆的荚数和种子数[159]。高温胁迫还导致 GSNO 还原酶 (GSNOR1) 活性降低, 阻止 NO 供体 GSNO 的降解, 从而导致更多 RNS 的积累并降低种子发芽率。遗传分析表明, GSNOR1 的过表达增加了 ABI5 的亚硝化修饰水平, 并诱导下游 ABI5 蛋白的降解, 从而增加了种子的萌发[160]。这些研究为未来研究不同类型的基因修饰以提高植物耐热性提供了方向。

3 结果与分析

过去 10 年, 对不同类型 RNS 的分析表明, 气态 NO 或 NO 供体 (SNP、SNAP 和 GSNO) 预处理可以显著提高种子发芽率。然而, NO 合成和分解代谢途径仍然是一个有争议的话题。虽然 RNS 和 ROS 可以共同影响种子萌发, 据报道, RNS 和 ROS 不稳定, 既能诱导又能阻碍种子发芽。研究表明, 不同浓度的 NO 对种子萌发有不同的影响。低浓度 NO 促进种子萌发, 高浓度 NO 抑制种子萌发[18,20]。此外, 外源 NO 在种子萌发早期与乙烯合成、ABA 分解代谢和 GA 合成等植物激素信号通路相互作用, 通过影响 ROS 的积累和抗氧化系统相关酶的合成来增加种子萌发。然而, H₂O₂ 的过量积累也会对植物产生负面影响。尽管此前人们已经对 NO 对种子生理过程的影响进行了广泛的研究, 但不同植物种子休眠打破过程中不同萌发阶段的作用机制是否相似或不同仍然是一个悬而未决的问题。此外, NO 和不同植物激素信号之间相互作用的复杂网络值得进一步探索。

在非生物胁迫条件下, 通过硝酸盐还原 (NR) 途径或一氧化氮合酶 (NOS) 合成一氧化氮对种子休眠和萌发具有重大影响。在模式植物拟南芥中, ABA 和乙烯信号通路下游基因的表达受到 NO₃⁻信号通路中 NLP 转录因子表达的调控, 这对于提高植物对非生物胁迫的耐受性具有重要作用。该机制也可为非模式植物种子萌发过程中转录因子的研究提供参考。此外, NO 依赖性翻译后修饰 (PTM), 例如 S-亚硝基化或泛素化, 可以调节蛋白质表达以应对应激。然而, 不同类型的 PTM 对 NO 介导的种子萌发的影响需要进一步研究。随着基因组测序的不断发展, 利用多组学手段探索 NO 调控种子休眠和萌发的关键基因和基因相互作用, 将为阐明种子萌发的分子机制提供参考。

参 考 文 献

1. Reed, R.C.; Bradford, K.J.; Khanday, I. Seed germination and vigor: Ensuring crop sustainability in a changing climate. *Heredity* 2022, 128, 450–459.
2. Weitbrecht, K.; Müller, K.; Leubner-Metzger, G. First off the mark: Early seed germination. *J. Exp. Bot.* 2011, 62, 3289–3309.
3. Chahtane, H.; Kim, W.; Lopez-Molina, L. Primary seed dormancy: A temporally multilayered riddle waiting to be unlocked. *J. Exp. Bot.* 2017, 68, 857–869.
4. Bewley, J. Seed germination and dormancy. *Plant Cell* 1997, 9, 1055.
5. Hilhorst, H.W. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Sci. Res.* 1995, 5, 61–73.
6. Finch-Savage, W.E.; Leubner-Metzger, G. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol.* 2006, 171, 501–523.
7. Baskin, J.M.; Baskin, C.C. A classification system for seed dormancy. *Seed Sci. Res.* 2004, 14, 1–16.

8. Deng, G.; Sun, H.; Hu, Y. ; Yang, Y. ; Li, P. ; Chen, Y. ; Zhu, Y. ; Zhou, Y. ; Huang, J.; Neill, S.; et al. A Transcription Factor WRKY36 Interacts with AFP2 to Break Primary Seed Dormancy by Progressively Silencing DOG1 in *Arabidopsis*. *New. Phytol.* 2023, 238,688–704.
9. Grainge, G.; Nakabayashi, K.; Iza, F.; Leubner-Metzger, G.; Steinbrecher, T. Gas-Plasma-Activated Water Impact on Photo-Dependent Dormancy Mechanisms in *Nicotiana tabacum* Seeds. *Int. J. Mol. Sci.* 2022, 23, 6709.
10. Née, G.; Xiang, Y. ; Soppe, W.J. The release of dormancy , a wake-up call for seeds to germinate. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2017, 35,8–14.
11. Shu, K.; Liu, X.D.; Xie, Q.; He, Z.H. Two faces of one seed: Hormonal regulation of dormancy and germination. *Mol. Plant* 2016, 9,34–45.
12. Yan, A.; Chen, Z. The control of seed dormancy and germination by temperature, light and nitrate. *Bot. Rev.* 2020, 86, 39–75.
13. Del Río, L.A. ROS and RNS in plant physiology: An overview. *J. Exp. Bot.* 2015, 66, 2827–2837.
14. Halliwell, B. Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme of aerobic life. *Plant Physiol.* 2006, 141,312–322.
15. Augusto, O.; Bonini, M.G.; Amanso, A.M.; Linares, E.; Santos, C.C.; De Menezes, S.L. Nitrogen dioxide and carbonate radicalanion: Two emerging radicals in biology . *Free Radic. Biol. Med.* 2002, 32, 841–859.
16. Domingos, P. ; Prado, A.M.; Wong, A.; Gehring, C.; Feijo, J.A. Nitric oxide: A multitasked signaling gas in plants. *Mol. Plant* 2015,8, 506–520.
17. Saddhe, A.A.; Malvankar, M.R.; Karle, S.B.; Kumar, K. Reactive nitrogen species: Paradigms of cellular signaling and regulation of salt stress in plants. *Environ. Exp. Bot.* 2019, 161, 86–97.
18. Rather, B.A.; Mir, I.R.; Masood, A.; Anjum, N.A.; Khan, N.A. Nitric Oxide Pre-Treatment Advances Seed Germination and Alleviates Copper-Induced Photosynthetic Inhibition in Indian Mustard. *Plants* 2020, 9, 776.
19. Bethke, P. C.; Libourel, I.G.L.; Jones, R.L. Nitric oxide reduces seed dormancy in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* 2005, 57, 517–526.
20. Krasuska, U.; Ciacka, K.; Orzechowski, S.; Fettke, J.; Bogatek, R.; Gniazdowska, A. Modification of the endogenous NO level influences apple embryos dormancy by alterations of nitrated and biotinylated protein patterns. *Planta* 2016, 244, 877–891.
21. Pandey , S.; Kumari, A.; Shree, M.; Kumar, V. ; Singh, P. ; Bharadwaj, C.; Loake, G.J.; Parida, S.K.; Masakapalli, S. K.; Gupta, K.J.Nitric oxide accelerates germination via the regulation of respiration in chickpea. *J. Exp. Bot.* 2019, 70, 4539–4555.
22. Liu, H.Y. ; Yu, X.; Cui, D.Y. ; Sun, M.H.; Sun, W.N.; Tang, Z.C.; Kwak, S.S.; Su, W.A. The role of water channel proteins and nitric oxide signaling in rice seed germination. *Cell Res.* 2007, 17, 638–649.
23. Shang, J.X.; Li, X.; Li, C.; Zhao, L. The role of nitric oxide in plant responses to salt stress. *Int. J. Mol. Sci.* 2022, 23, 6167.
24. Lopes-Oliveira, P. J.; Oliveira, H.C.; Kolbert, Z.; Freschi, L. The light and dark sides of nitric oxide: Multifaceted roles of nitric oxide in plant responses to light. *J. Exp. Bot.* 2021, 72, 885–903.
25. Sanz, L.; Albertos, P. ; Mateos, I.; Sánchez-Vicente, I.; Lechón, T.; Fernández-Marcos, M.; Lorenzo, O. Nitric oxide (NO) and phytohormones crosstalk during early plant development. *J. Exp. Bot.* 2015, 66, 2857–2868.
26. Astier, J.; Gross, I.; Durner, J. Nitric oxide production in plants: An update. *J. Exp. Bot.* 2018, 69, 3401–3411.
27. León, J.; Costa-Broseta, Á. Present knowledge and controversies, deficiencies, and misconceptions on nitric oxide synthesis, sensing, and signaling in plants. *Plant Cell Environ.* 2020, 43, 1–15.
28. Yu, M.; Lamattina, L.; Spoel, S.H.; Loake, G.J. Nitric oxide function in plant biology: A redox cue in deconvolution. *New. Phytol.*2014, 202, 1142–1156.
29. Besson-Bard, A.; Pugin, A.; Wendehenne, D. New insights into nitric oxide signaling in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2008, 59,21–39.
30. Rockel, P. ; Strube, F.; Rockel, A.; Wildt, J.; Kaiser, W.M. Regulation of nitric oxide (NO) production by plant nitrate reductase in vivo and in vitro. *J. Exp. Bot.* 2002, 53, 103–110.
31. Yamasaki, H. Nitrite-dependent nitric oxide production pathway: Implications for involvement of active nitrogen species in photoinhibition in vivo. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2000, 355, 1477–1488.
32. Sun, C.; Zhang, Y. ; Liu, L.; Liu, X.; Li, B.; Jin, C.; Lin, X. Molecular functions of nitric oxide and its potential applications in horticultural crops. *Hort. Res.* 2021, 8, 71.
33. Zemojtel, T.; Fröhlich, A.; Palmieri, M.C.; Kolanczyk, M.; Mikula, I.; Wyrwicz, L.S.; Wanker, E.E.; Mundlos, S.; Ving

- ron, M.; Martasek, P.; et al. Plant nitric oxide synthase: A never-ending story? *Trends Plant Sci.* 2006, 11, 524–525.
34. Barroso, J.B.; Corpas, F.J.; Carreras, A.; Sandalio, L.M.; Valderrama, R.; Palma, J.; Lupiáñez, J.A.; del Río, L.A. Localization of nitric-oxide synthase in plant peroxisomes. *J. Biol. Chem.* 1999, 274, 36729–36733.
35. Tun, N.N.; Santa-Catarina, C.; Begum, T.; Silveira, V.; Handro, W.; Floh, E.I.; Scherer, G.F. Polyamines induce rapid biosynthesis of nitric oxide (NO) in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Cell Physiol.* 2006, 47, 346–354.
36. Gupta, K.J.; Stoimenova, M.; Kaiser, W.M. In higher plants, only root mitochondria, but not leaf mitochondria reduce nitrite to NO, in vitro and in situ. *J. Exp. Bot.* 2005, 56, 2601–2609.
37. Begara-Morales, J.C.; Sánchez-Calvo, B.; Chaki, M.; Valderrama, R.; Mata-Pérez, C.; López-Jaramillo, J.; Padilla, M.N.; Carreras, A.; Corpas, F.J.; Barroso, J.B. Dual regulation of cytosolic ascorbate peroxidase (APX) by tyrosine nitration and S-nitrosylation. *J. Exp. Bot.* 2014, 65, 527–538.
38. Gaupels, F.; Spiazzi-Vandelle, E.; Yang, D.; Delledonne, M. Detection of peroxynitrite accumulation in *Arabidopsis thaliana* during the hypersensitive defense response. *Nitric Oxide* 2011, 25, 222–228.
39. Kwon, E.; Feechan, A.; Yun, B.W.; Hwang, B.H.; Pallas, J.A.; Kang, J.G.; Loake, G.J. AtGSNOR1 function is required for multiple developmental programs in *Arabidopsis*. *Planta* 2012, 236, 887–900.
40. Leterrier, M.; Chaki, M.; Airaki, M.; Valderrama, R.; Palma, J.M.; Barroso, J.B.; Corpas, F.J. Function of S-nitrosogluthione reductase (GSNOR) in plant development and under biotic/abiotic stress. *Plant Signal. Behav.* 2011, 6, 789–793.
41. Chamizo-Ampudia, A.; Sanz-Luque, E.; Llamas, A.; Galvan, A.; Fernandez, E. Nitrate Reductase Regulates Plant Nitric Oxide Homeostasis. *Trends Plant Sci.* 2017, 22, 163–174.
42. Liu, B.; Yang, Z.; Gomez, A.; Liu, B.; Lin, C.; Oka, Y. Signaling mechanisms of plant cryptochromes in *Arabidopsis thaliana*. *J. Plant Res.* 2016, 129, 137–148.
43. Tripathi, S.; Hoang, Q.T.; Han, Y.J.; Kim, J.I. Regulation of photomorphogenic development by plant phytochromes. *Int. J. Mol. Sci.* 2019, 20, 6165.
44. Quail, P.H. Photosensory perception and signalling in plant cells: New paradigms? *Curr. Opin. Cell Biol.* 2002, 14, 180–188.
45. Seo, M.; Nambara, E.; Choi, G.; Yamaguchi, S. Interaction of light and hormone signals in germinating seeds. *Plant Mol. Biol.* 2009, 69, 463–472.
46. Beligni, M.V.; Lamattina, L. Nitric oxide stimulates seed germination and de-etiolation, and inhibits hypocotyl elongation, three light-inducible responses in plants. *Planta* 2000, 210, 215–221.
47. Liu, J.; Xue, T.; Shen, Y.J.H. Effect of Nitric Oxide on Seed Germination and Dormancy in Empress Trees. *Hort Technol.* 2019, 29, 271–275.
48. Batak, I.; Dević, M.; Gibal, Z.; Grubišić, D.; Poff, K.L.; Konjević, R. The effects of potassium nitrate and NO-donors on phytochrome A- and phytochrome B-specific induced germination of *Arabidopsis thaliana* seeds. *Seed Sci. Res.* 2002, 12, 253–259.
49. Shen, H.; Moon, J.; Huq, E. PIF1 is regulated by light-mediated degradation through the ubiquitin-26S proteasome pathway to optimize photomorphogenesis of seedlings in *Arabidopsis*. *Plant J.* 2005, 44, 1023–1035.
50. Lozano-Juste, J.; León, J. Nitric oxide regulates DELLA content and PIF expression to promote photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2011, 156, 1410–1423.
51. Bai, S.; Yao, T.; Li, M.; Guo, X.; Zhang, Y.; Zhu, S.; He, Y. PIF3 is involved in the primary root growth inhibition of *Arabidopsis* induced by nitric oxide in the light. *Mol. Plant* 2014, 7, 616–625.
52. Kim, D.H.; Yamaguchi, S.; Lim, S.; Oh, E.; Park, J.; Hanada, A.; Kamiya, Y.; Choi, G. Corrigendum to: SOMNUS, a CCCH-Type Zinc Finger Protein in *Arabidopsis*, Negatively Regulates Light-Dependent Seed Germination Downstream of PIL5. *Plant Cell* 2021, 33, 2093–2095.
53. Shi, H.; Zhong, S.; Mo, X.; Liu, N.; Nezames, C.D.; Deng, X.W. HFR1 sequesters PIF1 to govern the transcriptional network underlying light-initiated seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2013, 25, 3770–3784.
54. Li, R.; Jia, Y.; Yu, L.; Yang, W.; Chen, Z.; Chen, H.; Hu, X. Nitric oxide promotes light-initiated seed germination by repressing PIF1 expression and stabilizing HFR1. *Plant Physiol. Biochem.* 2018, 123, 204–212.
55. Jacobsen, J.V.; Barrero, J.M.; Hughes, T.; Julkowska, M.; Taylor, J.M.; Xu, Q.; Gubler, F. Roles for blue light, jasmonate and nitric oxide in the regulation of dormancy and germination in wheat grain (*Triticum aestivum* L.). *Planta* 2013, 238, 121–138.
56. Piterková, J.; Luhová, L.; Hofman, J.; Turecková, V.; Novák, O.; Petrivalský, M.; Fellner, M. Nitric oxide is involved in light-specific responses of tomato during germination under normal and osmotic stress conditions. *Ann. Bot.* 201

- 2, 110, 767–776.
57. Wang, X. Regulatory functions of phospholipase D and phosphatidic acid in plant growth, development, and stress responses. *Plant Physiol.* 2005, 139, 566–573.
 58. Berridge, M.J. Inositol trisphosphate and calcium signalling. *Nature* 1993, 361, 315–325.
 59. An, Z.; Zhou, C.J. Light induces lettuce seed germination through promoting nitric oxide production and phospholipase D-derived phosphatidic acid formation. *S. Afr. J. Bot.* 2017, 108, 416–422.
 60. Freschi, L. Nitric oxide and phytohormone interactions: Current status and perspectives. *Front. Plant Sci.* 2013, 4, 398.
 61. Liu, Y.; Shi, L.; Ye, N.; Liu, R.; Jia, W.; Zhang, J. Nitric oxide-induced rapid decrease of abscisic acid concentration is required in breaking seed dormancy in *Arabidopsis*. *New Phytol.* 2009, 183, 1030–1042.
 62. Zhao, M.G.; Chen, L.; Zhang, L.L.; Zhang, W.H. Nitric reductase-dependent nitric oxide production is involved in cold acclimation and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2009, 151, 755–767.
 63. Sarath, G.; Hou, G.; Baird, L.M.; Mitchell, R.B. ABA, ROS and NO are Key Players During Switchgrass Seed Germination. *PlantSignal. Behav.* 2007, 2, 492–493.
 64. Sarath, G.; Hou, G.; Baird, L.M.; Mitchell, R.B. Reactive oxygen species, ABA and nitric oxide interactions on the germination of warm-season C4-grasses. *Planta* 2007, 226, 697–708.
 65. De Clercq, A.; Vandewiele, M.; de Rycke, R.; van Damme, J.; van Montagu, M.; Krebbers, E.; Vandekerckhove, J. Expression and processing of an *Arabidopsis* 2S Albumin in Transgenic Tobacco. *Plant Physiol.* 1990, 92, 899–907.
 66. Penfield, S.; Rylott, E.L.; Gilday, A.D.; Graham, S.; Larson, T.R.; Graham, I.A. Reserve mobilization in the *Arabidopsis* endosperm fuels hypocotyl elongation in the dark, is independent of abscisic acid, and requires PHOSPHOENOLPYRUVATE CARBOXYKINASE1. *Plant Cell* 2004, 16, 2705–2718.
 67. Bethke, P.C.; Libourel, I.G.; Aoyama, N.; Chung, Y.Y.; Still, D.W.; Jones, R.L. The *Arabidopsis* aleurone layer responds to nitric oxide, gibberellin, and abscisic acid and is sufficient and necessary for seed dormancy. *Plant Physiol.* 2007, 143, 1173–1188.
 68. Arc, E.; Sechet, J.; Corbinau, F.; Rajjou, L.; Marion-Poll, A. ABA crosstalk with ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination. *Front. Plant Sci.* 2013, 4, 63.
 69. Liu, Y.; Zhang, J. Rapid accumulation of NO regulates ABA catabolism and seed dormancy during imbibition in *Arabidopsis*. *PlantSignal. Behav.* 2009, 4, 905–907.
 70. Wang, Z.; Ma, R.; Zhao, M.; Wang, F.; Zhang, N.; Si, H. NO and ABA Interaction Regulates Tuber Dormancy and Sprouting in Potato. *Front. Plant Sci.* 2020, 11, 311.
 71. Andryka-Dudek, P.; Ciacka, K.; Wiśniewska, A.; Bogatek, R.; Gniazdowska, A. Nitric Oxide-Induced Dormancy Removal of Apple Embryos Is Linked to Alterations in Expression of Genes Encoding ABA and JA Biosynthetic or Transduction Pathways and RNA Nitration. *Int. J. Mol. Sci.* 2019, 20, 1007.
 72. Sun, L.R.; Yue, C.M.; Hao, F.S. Update on roles of nitric oxide in regulating stomatal closure. *Plant Signal. Behav.* 2019, 14, e1649569.
 73. Skubacz, A.; Daszkowska-Golec, A.; Szarejko, I. The Role and Regulation of ABI5 (ABA-Insensitive 5) in Plant Development, Abiotic Stress Responses and Phytohormone Crosstalk. *Front. Plant Sci.* 2016, 7, 1884.
 74. Signorelli, S.; Conside, M.J. Nitric Oxide Enables Germination by a Four-Pronged Attack on ABA-Induced Seed Dormancy. *Front. Plant Sci.* 2018, 9, 296.
 75. Wang, P.; Zhu, J.K.; Lang, Z. Nitric oxide suppresses the inhibitory effect of abscisic acid on seed germination by S-nitrosylation of SnRK2 proteins. *Plant Signal. Behav.* 2015, 10, e1031939.
 76. Gibbs, D.J.; Md Isa, N.; Movahedi, M.; Lozano-Juste, J.; Mendiondo, G.M.; Berckhan, S.; Marín-de la Rosa, N.; Vicente Conde, J.; Sousa Correia, C.; Pearce, S.P.; et al. Nitric oxide sensing in plants is mediated by proteolytic control of group VII ERF transcription factors. *Mol. Cell* 2014, 53, 369–379.
 77. Albertos, P.; Romero-Puertas, M.C.; Tatematsu, K.; Mateos, I.; Sánchez-Vicente, I.; Nambara, E.; Lorenzo, O. S-nitrosylation triggers ABI5 degradation to promote seed germination and seedling growth. *Nat. Commun.* 2015, 6, 8669.
 78. Yang, S.F.; Hoffman, N.E. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 1984, 35, 155–189.
 79. Ju, C.; Chang, C. Mechanistic insights in ethylene perception and signal transduction. *Plant Physiol.* 2015, 169, 85–95.
 80. Azhar, B.J.; Zulfiqar, A.; Shakeel, S.N.; Schaller, G.E. Amplification and adaptation in the ethylene signaling pathway. *Small Methods* 2020, 4, 1900452.
 81. Corbinau, F.; Xia, Q.; Bailly, C.; El-Maarouf-Bouteau, H. Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy. *Front. Plant Sci.* 2014, 5, 539.

82. Barrera-Ortiz, S.; Garnica-V ergara, A.; Esparza-Reynoso, S.; García-Cárdenas, E.; Raya-González, J.; Francisco Ruiz-Herrera, L.; López-Bucio, J. Jasmonic acid-ethylene crosstalk via ETHYLENE INSENSITIVE 2 reprograms Arabidopsis root system architecture through nitric oxide accumulation. *J. Plant Growth Regul.* 2018, 37, 438–451.
83. Wang, H.Q.; Sun, L.P .; Wang, L.X.; Fang, X.W.; Li, Z.Q.; Zhang, F.F.; Hu, X.; Qi, C.; He, J.M. Ethylene mediates salicylic-acid-induced stomatal closure by controlling reactive oxygen species and nitric oxide production in Arabidopsis. *Plant Sci.* 2020, 294, 110464.
84. Gniazdowska, A.; Dobrzy ´ nska, U.; Baba ´ nczyk, T.; Bogatek, R. Breaking the apple embryo dormancy by nitric oxide involves the stimulation of ethylene production. *Planta* 2007, 225, 1051–1057.
85. Gniazdowska, A.; Krasuska, U.; Czajkowska, K.; Bogatek, R. Nitric oxide, hydrogen cyanide and ethylene are required in the control of germination and undisturbed development of young apple seedlings. *Plant Growth Regul.* 2010, 61, 75–84.
86. Gniazdowska, A.; Krasuska, U.; Bogatek, R. Dormancy removal in apple embryos by nitric oxide or cyanide involves modifications in ethylene biosynthetic pathway . *Planta* 2010, 232, 1397–1407.
87. Wang, H.; Tang, S.; Wang, J.; Shen, H.; Yang, L. Interaction between reactive oxygen species and hormones during the breaking of embryo dormancy in *Sorbus pohuashanensis* by exogenous nitric oxide. *J. For. Res.* 2022, 33, 435–444.
88. El-Maarouf-Bouteau, H.; Sajjad, Y .; Bazin, J.; Langlade, N.; Cristescu, S.M.; Balzergue, S.; Baudouin, E.; Bailly , C. Reactive oxygen species, abscisic acid and ethylene interact to regulate sunflower seed germination. *Plant Cell Environ.* 2015, 38, 364–374.
89. Dixon, K.; Merritt, D.; Flematti, G.; Ghisalberti, E.L. Karrikinolide—A phytoactive compound derived from smoke with applications in horticulture, ecological restoration and agriculture. *Acta Hort.* 2009, 813, 155–170.
90. Sami, A.; Riaz, M.W.; Zhou, X.; Zhu, Z.; Zhou, K. Alleviating dormancy in Brassica oleracea seeds using NO and KAR1 with ethylene biosynthetic pathway , ROS and antioxidant enzymes modifications. *BMC Plant Biol.* 2019, 19, 577.
91. Sami, A.; Rehman, S.; Tanvir, M.A.; Zhou, X.Y .; Zhu, Z.H.; Zhou, K. Assessment of the germination potential of Brassica oleracea seeds treated with karrikin 1 and cyanide, which modify the ethylene biosynthetic pathway . *J. Plant Growth Regul.* 2021, 40, 1257–1269.
92. Kł epczy ´ nski, J. Gas-priming as a novel simple method of seed treatment with ethylene, hydrogen cyanide or nitric oxide. *Acta Physiol. Plant.* 2021, 43, 117.
93. Kara, Z.; Do ´ gan, O.; V ergili, E. Sodium Nitroprusside and Gibberellin Effects on Seed Germination and Seedling Development of Grapevine (*Vitis vinifera* L.) Cvs. Ek, si Kara and Gök Üzü m. *Erwerbs-Obstbau* 2020, 62, 61–68.
94. Kł epczy ´ nski, J.; Sznigir, P . Response of *Amaranthus retroflexus* L. seeds to gibberellic acid, ethylene and abscisic acid depending on duration of stratification and burial. *Plant Growth Regul.* 2013, 70, 15–26.
95. Kł epczy ´ nski, J.; Sznigir, P . Participation of GA₃, ethylene, NO and HCN in germination of *Amaranthus retroflexus* L. seeds with various dormancy levels. *Acta Physiol. Plant.* 2014, 36, 1463–1472.
96. Kł epczy ´ nski, J.; Cembrowska-Lech, D.; Sznigir, P . Interplay between nitric oxide, ethylene, and gibberellic acid regulating the release of *Amaranthus retroflexus* seed dormancy . *Acta Physiol. Plant.* 2017, 39, 1–13.
97. Matilla, A.J. Polyamines and seed germination. *Seed Sci. Res.* 1996, 6, 81–93.
98. Silveira, V .; Santa-Catarina, C.; Tun, N.N.; Scherer, G.F.; Handro, W.; Guerra, M.P .; Floh, E.I. Polyamine effects on the endogenous polyamine contents, nitric oxide release, growth and differentiation of embryogenic suspension cultures of *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Plant Sci.* 2006, 171, 91–98.
99. Pal Bais, H.; Ravishankar, G.A. Role of polyamines in the ontogeny of plants and their biotechnological applications. *Plant Cell, Tissue Organ Cult.* 2002, 69, 1–34.
100. Cona, A.; Cenci, F.; Cervelli, M.; Federico, R.; Mariottini, P .; Moreno, S.; Angelini, R. Polyamine oxidase, a hydrogen peroxide-producing enzyme, is up-regulated by light and down-regulated by auxin in the outer tissues of the maize mesocotyl. *Plant Physiol.* 2003, 131, 803–813.
101. Krasuska, U.; Ciacka, K.; Bogatek, R.; Gniazdowska, A.J. Polyamines and Nitric Oxide Link in Regulation of Dormancy Removal and Germination of Apple (*Malus domestica* Borkh.) Embryos. *J. Plant Growth Regul.* 2014, 33, 590–601.
102. Krasuska, U.; Ciacka, K.; Gniazdowska, A. Nitric oxide-polyamines cross-talk during dormancy release and germination of apple embryos. *Nitric Oxide* 2017, 68, 38–50.
103. Guo, F.Q.; Okamoto, M.; Crawford, N.M. Identification of a plant nitric oxide synthase gene involved in hormonal si

- gnaling. *Science* 2003, 302, 100–103.
104. Qiao, W.; Xiao, S.; Yu, L.; Fan, L.M. Expression of a rice gene *OsNOA1* re-establishes nitric oxide synthesis and stress-related gene expression for salt tolerance in *Arabidopsis* nitric oxide-associated 1 mutant *Atnoa1*. *Environ. Exp. Bot.* 2009, 65, 90–98.
 105. Patel, P.; Kadur Narayanaswamy, G.; Kataria, S.; Baghel, L. Involvement of nitric oxide in enhanced germination and seedling growth of magnetoprimed maize seeds. *Plant Signal. Behav.* 2017, 12, e1293217.
 106. Kataria, S.; Anand, A.; Raipuria, R.K.; Kumar, S.; Jain, M.; Watts, A.; Brestic, M. Magnetopriming Actuates Nitric Oxide Synthesis to Regulate Phytohormones for Improving Germination of Soybean Seeds under Salt Stress. *Cells* 2022, 11, 2174.
 107. Shi, Q.; Ding, F.; Wang, X.; Wei, M. Exogenous nitric oxide protect cucumber roots against oxidative stress induced by salt stress. *Plant Physiol. Biochem.* 2007, 45, 542–550.
 108. Siddiqui, M.H.; Al-Wahaibi, M.H.; Basalah, M.O. Role of nitric oxide in tolerance of plants to abiotic stress. *Protoplasma* 2011, 248, 447–455.
 109. You, J.; Chan, Z. ROS regulation during abiotic stress responses in crop plants. *Front. Plant Sci.* 2015, 6, 1092.
 110. Ren, Y.; Wang, W.; He, J.; Zhang, L.; Wei, Y.; Yang, M. Nitric oxide alleviates salt stress in seed germination and early seedling growth of pakchoi (*Brassica chinensis* L.) by enhancing physiological and biochemical parameters. *Eco. Toxicol. Environ. Saf.* 2020, 187, 109785.
 111. Zhai, J.; Liang, Y.; Zeng, S.; Yan, J.; Li, K.; Xu, H. Overexpression of tomato glutathione reductase (*SIGR*) in transgenic tobacco enhances salt tolerance involving the S-nitrosylation of GR. *Plant Physiol. Biochem.* 2023, 196, 497–506.
 112. Silva, A.L.D.; Pinheiro, D.T.; Borges, E.E.D.L.; Silva, L.J.D.; Dias, D.C.F.D.S. Effect of cyanide by sodium nitroprusside (SNP) application on germination, antioxidative system and lipid peroxidation of *Senna macranthera* seeds under saline stress. *J. Seed Sci.* 2019, 41, 086–096.
 113. Hajhashemi, S.; Skalicky, M.; Brestic, M.; Pavla, V. Cross-talk between nitric oxide, hydrogen peroxide and calcium in salt-stressed *Chenopodium quinoa* Willd. At seed germination stage. *Plant Physiol. Biochem.* 2020, 154, 657–664.
 114. Ikeya, S.; Aoyanagi, T.; Ishizuka, I.; Takeuchi, A.; Kozaki, A. Nitrate Promotes Germination Under Inhibition by NaCl or High Concentration of Glucose. *Plants* 2020, 9, 707.
 115. Nawaz, F.; Naeem, M.; Akram, A.; Ashraf, M.Y.; Ahmad, K.S.; Zulfiqar, B.; Sardar, H.; Shabbir, R.N.; Majeed, S.; Shehzad, M.A.; et al. Seed priming with KNO₃ mediates biochemical processes to inhibit lead toxicity in maize (*Zea mays* L.). *J. Sci. Food Agric.* 2017, 97, 4780–4789.
 116. Castaigne, L.; Camargo, A.; Pocholle, D.; Gaudon, V.; Texier, Y.; Boutet-Mercey, S.; Taconnat, L.; Renou, J.P.; Daniel-Vedele, F.; Fernandez, E.; et al. The nodule inception-like protein 7 modulates nitrate sensing and metabolism in *Arabidopsis*. *Plant J.* 2009, 57, 426–435.
 117. Guan, P.; Wang, R.; Nacry, P.; Breton, G.; Kay, S.A.; Pruneda-Paz, J.L.; Davani, A.; Crawford, N.M. Nitrate foraging by *Arabidopsis* roots is mediated by the transcription factor TCP20 through the systemic signaling pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2014, 111, 15267–15272.
 118. Zhang, H.; Forde, B.G. An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science* 1998, 279, 407–409.
 119. Konishi, M.; Yanagisawa, S. *Arabidopsis* NIN-like transcription factors have a central role in nitrate signalling. *Nat. Commun.* 2013, 4, 1617.
 120. Fang, X.Z.; Fang, S.Q.; Ye, Z.Q.; Liu, D.; Zhao, K.L.; Jin, C.W. NRT1.1 Dual-Affinity Nitrate Transport/Signalling and its Roles in Plant Abiotic Stress Resistance. *Front. Plant Sci.* 2021, 12, 715694.
 121. Álvarez-Aragón, R.; Haro, R.; Benito, B.; Rodríguez-Navarro, A. Salt intolerance in *Arabidopsis*: Shoot and root sodium toxicity and inhibition by sodium-plus-potassium overaccumulation. *Planta* 2016, 243, 97–114.
 122. Liu, X.X.; Zhu, Y.X.; Fang, X.Z.; Ye, J.Y.; Du, W.X.; Zhu, Q.Y.; Lin, X.Y.; Jin, C.W. Ammonium aggravates salt stress in plants by entrapping them in a chloride over-accumulation state in an NRT1.1-dependent manner. *Sci. Total Environ.* 2020, 746, 141244.
 123. Lin, J.H.; Yu, L.H.; Xiang, C.B. ARABIDOPSIS NITRATE REGULATED 1 acts as a negative modulator of seed germination by activating ABI3 expression. *New Phytol.* 2020, 225, 835–847.
 124. Wang, Y.Y.; Cheng, Y.H.; Chen, K.E.; Tsay, Y.F. Nitrate Transport, Signaling, and Use Efficiency. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2018, 69, 85–122.
 125. Konishi, M.; Okitsu, T.; Yanagisawa, S. Nitrate-responsive NIN-like protein transcription factors perform unique and r

- edundantroles in Arabidopsis. *J. Exp. Bot.* 2021, 72, 5735–5750.
126. Liu, K.H.; Niu, Y.; Konishi, M.; Wu, Y.; Du, H.; Sun Chung, H.; Li, L.; Boudsocq, M.; McCormack, M.; Maekawa, S.; et al. Discovery of nitrate-CPK-NLP signalling in central nutrient-growth networks. *Nature* 2017, 545, 311–316.
127. Yan, D.; Easwaran, V.; Chau, V.; Okamoto, M.; Ierullo, M.; Kimura, M.; Endo, A.; Yano, R.; Pasha, A.; Gong, Y.; et al. NIN-like protein 8 is a master regulator of nitrate-promoted seed germination in Arabidopsis. *Nat. Commun.* 2016, 7, 13179.
128. Gupta, K.J.; Fernie, A.R.; Kaiser, W.M.; van Dongen, J.T. On the origins of nitric oxide. *Trends Plant Sci.* 2011, 16, 160–168.
129. Reda, M.; Golicka, A.; Kabała, K.; Janicka, M. Involvement of NR and PM-NR in NO biosynthesis in cucumber plants subjected to salt stress. *Plant Sci.* 2018, 267, 55–64.
130. Yi, Y.; Peng, Y.; Song, T.; Lu, S.; Teng, Z.; Zheng, Q.; Zhao, F.; Meng, S.; Liu, B.; Peng, Y.; et al. NLP2-NR Module Associated NO Is Involved in Regulating Seed Germination in Rice under Salt Stress. *Plants* 2022, 11, 795.
131. Marchive, C.; Roudier, F.; Castaigns, L.; Bréhaut, V.; Blondet, E.; Colot, V.; Meyer, C.; Krapp, A. Nuclear retention of the transcription factor NLP7 orchestrates the early response to nitrate in plants. *Nat. Commun.* 2013, 4, 1713.
132. Guan, P.; Ripoll, J.J.; Wang, R.; Vuong, L.; Bailey-Steinitz, L.J.; Ye, D.; Crawford, N.M. Interacting TCP and NLP transcription factors control plant responses to nitrate availability. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2017, 114, 2419–2424.
133. Le, Q.T.; Lee, W.J.; Choi, J.H.; Nguyen, D.T.; Truong, H.A.; Lee, S.A.; Hong, S.W.; Lee, H. The Loss of Function of the NODULE INCEPTION-Like PROTEIN 7 Enhances Salt Stress Tolerance in Arabidopsis Seedlings. *Front. Plant Sci.* 2021, 12, 743832.
134. Lin, Y.; Yang, L.; Paul, M.; Zu, Y.; Tang, Z. Ethylene promotes germination of Arabidopsis seed under salinity by decreasing reactive oxygen species: Evidence for the involvement of nitric oxide simulated by sodium nitroprusside. *Plant Physiol. Biochem.* 2013, 73, 211–218.
135. Li, X.; Pan, Y.; Chang, B.; Wang, Y.; Tang, Z. NO Promotes Seed Germination and Seedling Growth Under High Salt May Depend on EIN3 Protein in Arabidopsis. *Front. Plant Sci.* 2015, 6, 1203.
136. Wang, Y.; Zhao, C.; Wang, X.; Shen, H.; Yang, L. Exogenous Ethylene Alleviates the Inhibition of *Sorbus pohuashanensis* Embryo Germination in a Saline-Alkali Environment (NaHCO₃). *Int. J. Mol. Sci.* 2023, 24, 4244.
137. Garcia-Mata, C.; Lamattina, L. Abscisic acid (ABA) inhibits light-induced stomatal opening through calcium- and nitric oxide-mediated signaling pathways. *Nitric Oxide* 2007, 17, 143–151.
138. Foresi, N.; Mayta, M.L.; Lodeyro, A.F.; Scuffi, D.; Correa-Aragunde, N.; García-Mata, C.; Casalongué, C.; Carrillo, N.; Lamattina, L. Expression of the tetrahydrofolate-dependent nitric oxide synthase from the green alga *Ostreococcus tauri* increases tolerance to biotic stresses and influences stomatal development in Arabidopsis. *Plant J.* 2015, 82, 891–903.
139. Albertos, P.; Tatematsu, K.; Mateos, I.; Sánchez-Vicente, I.; Fernández-Arbaizar, A.; Nakabayashi, K.; Nambara, E.; Godoy, M.; Franco, J.M.; Solano, R.; et al. Redox feedback regulation of ANAC089 signaling alters seed germination and stress response. *Cell Rep.* 2021, 35, 109263.
140. Malcheska, F.; Ahmad, A.; Batool, S.; Müller, H.M.; Ludwig-Müller, J.; Kreuzwieser, J.; Randewig, D.; Hänsch, R.; Mendel, R.R.; Hell, R.; et al. Drought-Enhanced Xylem Sap Sulfate Closes Stomata by Affecting ALMT12 and Guard Cell ABA Synthesis. *Plant Physiol.* 2017, 174, 798–814.
141. Lozano-Juste, J.; León, J. Enhanced abscisic acid-mediated responses in *nialnia2noa1-2* triple mutant impaired in NIA/NR- and AtNOA1-dependent nitric oxide biosynthesis in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 2010, 152, 891–903.
142. Desikan, R.; Griffiths, R.; Hancock, J.; Neill, S. A new role for an old enzyme: Nitrate reductase-mediated nitric oxide generation is required for abscisic acid-induced stomatal closure in Arabidopsis thaliana. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2002, 99, 16314–16318.
143. Ribeiro, D.M.; Desikan, R.; Bright, J.; Confraria, A.; Harrison, J.; Hancock, J.T.; Barros, R.S.; Neill, S.J.; Wilson, I.D. Differential requirement for NO during ABA-induced stomatal closure in turgid and wilted leaves. *Plant Cell Environment* 2009, 32, 46–57.
144. Liu, H.; Lau, E.; Lam, M.P.Y.; Chu, H.; Li, S.; Huang, G.; Guo, P.; Wang, J.; Jiang, L.; Chu, I.K.; et al. OsNOA1/RIF1 is a functional homolog of AtNOA1/RIF1: Implication for a highly conserved plant cGTPase essential for chloroplast function. *New Phytol.* 2010, 187, 83–105.
145. Hartman, S.; Liu, Z.; van Veen, H.; Vicente, J.; Reinen, E.; Martopawiro, S.; Zhang, H.; van Dongen, N.; Bosman, F.; Bassel, G.W.; et al. Ethylene-mediated nitric oxide depletion pre-adapts plants to hypoxia stress. *Nat. Commun.* 201

- 9, 10, 4020.
146. Castillo, M.C.; Costa-Broseta, Á.; Gayubas, B.; León, J. NIN-like protein7 and PROTEOLYSIS6 functional interaction enhance tolerance to sucrose, ABA, and submergence. *Plant Physiol.* 2021, 187, 2731–2748.
147. Krasuska, U.; Gniazdowska, A. Nitric oxide and hydrogen cyanide as regulating factors of enzymatic antioxidant system in germinating apple embryos. *Acta Physiol. Plant.* 2012, 34, 683–692.
148. Oracz, K.; El-Maarouf-Bouteau, H.; Kranner, I.; Bogatek, R.; Corbineau, F.; Bailly, C. The mechanisms involved in seed dormancy alleviation by hydrogen cyanide unravel the role of reactive oxygen species as key factors of cellular signaling during germination. *Plant Physiol.* 2009, 150, 494–505.
149. Dębska, K.; Krasuska, U.; Budnicka, K.; Bogatek, R.; Gniazdowska, A. Dormancy removal of apple seeds by cold stratification is associated with fluctuation in H₂O₂, NO production and protein carbonylation level. *J. Plant Physiol.* 2013, 170, 480–488.
150. Ciacka, K.; Tyminski, M.; Gniazdowska, A.; Krasuska, U. Cold stratification-induced dormancy removal in apple (*Malus domestica* Borkh.) seeds is accompanied by an increased glutathione pool in embryonic axes. *J. Plant Physiol.* 2022, 274, 153736.
151. Broniowska, K.A.; Diers, A.R.; Hogg, N. S-nitrosoglutathione. *Biochim. Biophys. Acta* 2013, 1830, 3173–3181.
152. Durner, J.; Klessig, D.F. Nitric oxide as a signal in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 1999, 2, 369–374.
153. Jensen, D.E.; Belka, G.K.; Du Bois, G.C. S-Nitrosoglutathione is a substrate for rat alcohol dehydrogenase class III isoenzyme. *Biochem. J.* 1998, 331, 659–668.
154. Ciacka, K.; Krasuska, U.; Otulak-Kozieł, K.; Gniazdowska, A. Dormancy removal by cold stratification increases glutathione and S-nitrosoglutathione content in apple seeds. *Plant Physiol. Biochem.* 2019, 138, 112–120.
155. Zhu, Z.H.; Sami, A.; Xu, Q.Q.; Wu, L.L.; Zheng, W.Y.; Chen, Z.P.; Jin, X.Z.; Zhang, H.; Li, Y.; Yu, Y.; et al. Effects of seed priming treatments on the germination and development of two rapeseed (*Brassica napus* L.) varieties under the co-influence of low temperature and drought. *PLoS ONE* 2021, 16, e0257236.
156. Amooaghaie, R.; Nikzad, K. The role of nitric oxide in priming-induced low-temperature tolerance in two genotypes of tomato. *Seed Sci. Res.* 2013, 23, 123–131.
157. Bian, L.; Yang, L.; Wang, J.A.; Shen, H.L. Effects of KNO₃ pretreatment and temperature on seed germination of *Sorbus pohuashanensis*. *J. For. Res.* 2013, 24, 309–316.
158. Majláth, I.; Éva, C.; Hamow, K.Á.; Kun, J.; Pál, M.; Rahman, A.; Palla, B.; Nagy, Z.; Gyenesei, A.; Szalai, G.; et al. Methylglyoxal induces stress signaling and promotes the germination of maize at low temperature. *Physiol. Plant.* 2022, 174, e13609.
159. Sita, K.; Sehgal, A.; Bhardwaj, A.; Bhandari, K.; Kumar, S.; Prasad, P.V.; Jha, U.; Siddique, K.H.M.; Nayyar, H. Nitric oxide secures reproductive efficiency in heat-stressed lentil (*Lens culinaris* Medik.) plants by enhancing the photosynthetic ability to improve yield traits. *Physiol. Mol. Biol. Plants* 2021, 27, 2549–2566.
160. Wei, W.; Hu, Y.; Yang, W.; Li, X.; Wei, J.; Hu, X.; Li, P. S-Nitrosoglutathione reductase activity modulates the thermotolerance of seeds germination by controlling ABI5 stability under high temperature. *Phyton-Int. J. Exp. Bot.* 2021, 90, 1075.