

# 氮素水平对花生氮素代谢及相关酶活性的影响

张智猛<sup>1</sup> 万书波<sup>2\*</sup> 宁堂原<sup>3</sup> 戴良香<sup>1</sup>

(1 山东省花生研究所,山东青岛 266100)(2 山东省农科院,济南 250100)  
(3 山东农业大学农学院,作物生物学国家重点实验室,山东泰安 271018)

**摘要** 在大田高产条件下研究了氮素水平对花生(*Arachis hypogaea*)可溶性蛋白质、游离氨基酸含量及氮代谢相关酶活性的影响,结果表明,适当提高氮素水平既能增加花生各器官中可溶性蛋白质和游离氨基酸的含量,又能提高硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶和谷氨酸脱氢酶等氮素同化酶的活性,使其达到同步增加;氮素水平过高虽能提高硝酸还原酶和籽仁蛋白质含量,但谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸脱氢酶(GDH)的活性下降;N素施肥水平不改变花生植株各器官中可溶性蛋白质、游离氨基酸含量以及硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶、谷氨酸脱氢酶活性的变化趋势,但适量施N(A2和A3处理)使花生各营养器官中GS、GDH活性提高;氮素水平对花生各叶片和籽仁中GS、GDH活性的高低影响较大,但对茎和根中GDH活性大小的影响较小。

**关键词** 花生 氮素水平 氮素代谢 硝酸还原酶 谷氨酰胺合成酶 谷氨酸脱氢酶

## EFFECTS OF NITROGEN LEVEL ON NITROGEN METABOLISM AND COR-RELATING ENZYME ACTIVITY IN PEANUT

ZHANG Zhi-Meng<sup>1</sup>, WAN Shu-Bo<sup>2\*</sup>, NING Tang-Yuan<sup>3</sup>, and DAI Liang-Xiang<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Peanut Research Institute of Shandong Province, Qingdao, Shandong 266100, China, <sup>2</sup>Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China, and <sup>3</sup>State Laboratory of Crop Biology, College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China

**Abstract Aims** Nitrogen is very important for improving the yield and quality of peanut. Nitrate reductase (NR), glutamine synthetase (GS) and glutamate dehydrogenase (GDH) are the main enzymes of nitrogen metabolism that would be affected by nitrogen level. Our objective was to study the effects of nitrogen level on soluble protein content, free amino acid content and correlating enzyme activities of nitrogen metabolism in peanut.

**Methods** We carried out a field experiment of two cultivars under four nitrogen levels (0, 45, 90 and 180 N kg·hm<sup>-2</sup>) and investigated the soluble protein content and free amino acid content in leaf, stem, root and pod of peanut, as well as the activities of the nitrate reductase (NR), glutamine synthetase (GS) and glutamate dehydrogenase (GDH) in these organs.

**Important findings** With the nitrogen application, the soluble protein content and free amino acid content were increased, and the activities of the nitrate reductase (NR), glutamine synthetase (GS) and glutamate dehydrogenase (GDH) also increased. When excessive nitrogen was used, the NR activity and kernel protein content were increased, while the activities of GS and GDH were decreased. Soluble protein content, free amino acid content, NR, GS and GDH along with the growth periods were not affected by nitrogen level, but with suitable nitrogen the activities of NR and GS in different organs could be increased. Also, nitrogen level affected GDH activities in leaf and kernel, with lower effect on the GDH activities in stalk and root. In conclusion, nitrogen level could affect the correlating enzyme activities of nitrogen metabolism in peanut, which resulted in changes of soluble protein content and free amino acid content in organs. The best nitrogen level for peanut was 90 N kg·hm<sup>-2</sup>.

**Key words** peanut, nitrogen level, nitrogen metabolism, nitrate reductase, glutamine synthetase, glutamate dehydrogenase

收稿日期: 2007-03-29 接受日期: 2007-05-17  
基金项目: 农业科技成果转化资金(03EFN213710259)和“948”项目(2003-T12)  
\* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: zhimengz@sohu.com

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.06.022

氮素是影响植物生长发育及产量和品质的重要因素,花生(*Arachis hypogaea*)植株氮素营养的来源除根系吸收外,还有相当一部分来自根瘤的共生固氮作用。氮素进入植物体后的代谢是一个相当重要的生理过程,它直接影响到花生的产量和品质。蛋白质作为氮素代谢的终极产物,与花生品质呈正相关关系。花生籽仁蛋白质含量在26%~30%之间,远高于淀粉类植物小麦(*Triticum aestivum*)、玉米(*Zea mays*)等。蛋白质的生物合成主要在硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸脱氢酶(GDH)等一系列酶催化下完成。近年来,对小麦、玉米、水稻(*Oryza sativa*)稻等禾本科作物受基因型、栽培措施及生态条件等因素的影响,体内NR、GS、GDH等氮代谢酶活性、蛋白质含量及其相关关系的研究报道较多(Van Beusichem *et al.*, 1988; Alloush *et al.*, 1990; 柴小清等, 1996; 黄勤妮等, 1995; 王月福等, 2002; 王小纯等, 2005; 张智猛等, 2005; 王宪泽等, 1994; Rhodes *et al.*, 1976),有关大豆(*Glycine max*)、黄瓜(*Cucumis sativus*)、甜菜(*Beta vulgaris*)、向日葵(*Helianthus annuus*)、菠菜(*Spinacia oleacea*)等双子叶植物中氮代谢酶活性及受环境栽培措施的影响亦有报道(曹云等, 2005; 张宏纪等, 2001; 朱长甫等, 1992; 李彩凤等, 2003; 王云华等, 2004),但有关氮素水平对花生生长期內氮代谢及关键酶活性影响的研究报道极少。因此,作者于2005~2006年以两大粒型花生品种为材料,在大田条件下,系统地研究了氮素水平对花生植株不同生育时期、不同器官中氮代谢关键酶活性、可溶性蛋白质和游离氨基酸含量的影响,旨在为花生的优化栽培和合理的氮素运筹提供理论依据与技术支持。

## 1 材料方法

### 1.1 供试材料

试验在山东省花生研究所莱西试验站进行,试验地土壤类型为褐土,表层土壤质地沙壤土,0~20 cm土壤肥力状况:有机质含量12.7 g·kg<sup>-1</sup>、水解N 89.3 mg·kg<sup>-1</sup>、速效P (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>) 49.6 mg·kg<sup>-1</sup>、速效K (K<sub>2</sub>O) 93.6 mg·kg<sup>-1</sup>。供试花生品种为‘花育22号’和‘花育19号’,两品种生育期均为130

d左右。于5月8日播种,9月26日收获。

施肥处理设为0 (A1)、45 (A2)、90 (A3)、180 (A4) N kg·hm<sup>-2</sup>,各处理同时施用磷钾肥(过磷酸钙4 500 kg·hm<sup>-2</sup>、硫酸钾300 kg·hm<sup>-2</sup>),于播种前基施于土壤。小区面积为30 m<sup>2</sup>,随机排列,重复3次,穴播,行距40 cm,穴距18 cm,每穴2粒,密度12万穴·hm<sup>-2</sup>,其它田间管理同大田。

自出苗开始,观察植株生长发育状况,于开花期挂牌标记同一天开花的植株,每小区标记80株,开花期前按生育期采样;开花期以后每隔10 d采集标记的植株样品至成熟期。采集时间在9:00~11:00进行。每小区分别采取有代表性的植株2株,共6株,用蒸馏水洗净并吸干,然后将各器官按要求分开,迅速放入液氮罐中带回室内,于-40 ℃低温冰箱内保存,备测定相关生理生化指标。成熟期每小区取10株,共计30株收获,考种并测定单株产量。

植株分器官样品的制备:叶片样品采集部位为主茎和分枝上倒数第3~4片复叶;茎样品为剪取倒数第2~4叶腋间的主茎与分枝;根系样品采自主根顶端2~3 cm处;果实样品的采集制备依花生果实发育状况,幼果时采取整果、当果壳与籽仁分离后则采取籽仁作为分析样本。

实验数据为两品种2年的平均数。由于试验选用的两大粒型花生品种的生育期、生育性状和品质很相近,采样时间、部位均一致,试验数据较多,两品种两年对氮肥的反应基本一致,故采取了两年数据平均的方法。

### 1.2 测定项目及方法

**1.2.1 硝酸还原酶(NR)活性测定** 参照中国科学院上海植物生理研究所和上海植物生理学会(1999)的方法。

**1.2.2 谷氨酰胺合成酶(GS)活性测定** 参照Cren and Hirel (1999)的方法。

**1.2.3 谷氨酸脱氢酶(GDH)活性测定** 参照Cren and Hirel (1999)的方法。

**1.2.4 可溶性蛋白质含量测定** 采用Lowry法,用考马斯亮兰G250显色,测定OD<sub>595</sub>,并用凯氏定氮法校正。

**1.2.5 氨基酸含量的测定** 采用茚三酮法(中国科学院上海植物生理研究所和上海植物生理学

会, 1999)。

## 2 结果分析

### 2.1 可溶性蛋白质含量

图1可见, 各处理叶片中可溶性蛋白质含量以苗期较高, 结荚期达最大值。氮肥用量不影响叶片中可溶性蛋白质含量的变化态势, 但各生育

时期其含量的高低有差异。A1、A2两处理全生育期差异不显著, 但与A4间差异显著, 且A4显著低于其它3个处理。施用高量氮肥使花生叶片可溶性蛋白质含量降低。茎中可溶性蛋白质含量随生育期的推进呈逐渐降低的趋势, A2、A3处理较高, A1最低, A4介于A2、A3和A1之间。

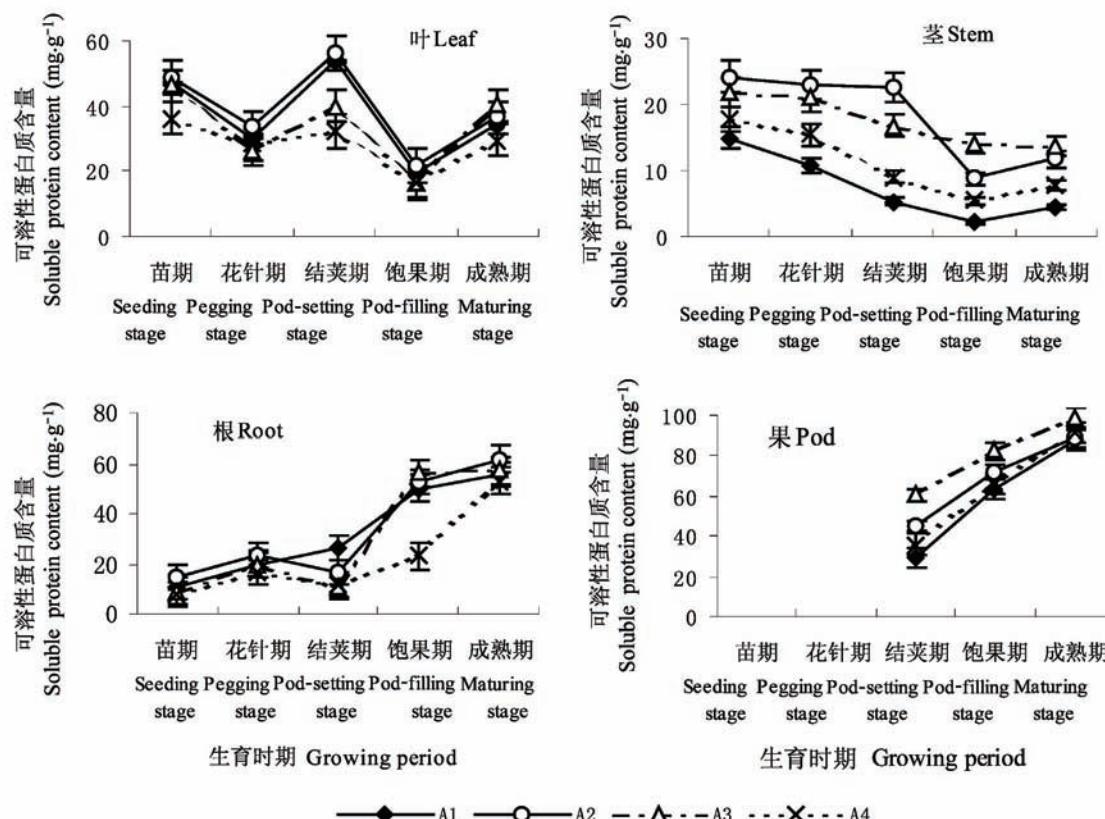


Fig. 1 The soluble protein content in organs at different growing periods  
A1, A2, A3, A4: 0、45、90和180 kg N·hm<sup>-2</sup> treatment 0、45、90 and 180 kg N·hm<sup>-2</sup> treatments

地下部根中可溶性蛋白质含量随生育期推进而呈上升态势, 施肥量处理不影响其中可溶性蛋白质含量的变化趋势。除结荚期外, A1、A2、A3处理各时期可溶性蛋白质含量数值较为接近, 差异不显著, A4处理显著或极显著的低于其它3个处理, 氮肥用量表现出对花生根系可溶性蛋白质含量的影响, 过量施氮不利于根中蛋白质的合成与运输。但根中可溶性蛋白质含量后期较高, 可能与花生植株地上部光合同化产物的运输方向有关, 花生生育后期的光合同化产物的绝大部分运

向地下荚果中, 因此, 自结荚期开始, 根中可溶性蛋白质的含量均呈上升态势, 成熟期均最高。

籽仁中可溶性蛋白质含量均随生育期的推进逐渐升高, 但不同处理间可溶性蛋白质含量存在较大差异, A3处理在籽仁充实期间始终维持较高水平。A1、A4两处理的含量较低, 尤其在结荚期, 两处理较A3分别低51.16%和26.25%。

各器官中可溶性蛋白质含量的变化态势表明, 氮素水平不影响可溶性蛋白质含量的变化趋势, 但影响其绝对含量的高低。氮素不足或过量

施氮对蛋白质运转均不利，适宜的氮素水平是花生体内氮代谢的生理基础。

## 2.2 氨基酸含量的变化

游离氨基酸是植物体内氮素同化物的主要运输形式。图2所示，各处理叶片中氨基酸含量的变

化态势一致，均呈单峰曲线，峰值出现在结荚期，然后，随植株衰老而下降。花针期以前各处理叶片氨基酸含量差异不大，之后各处理差异明显，A3处理极显著地高于其它处理，至成熟期，A3处理降至最低。

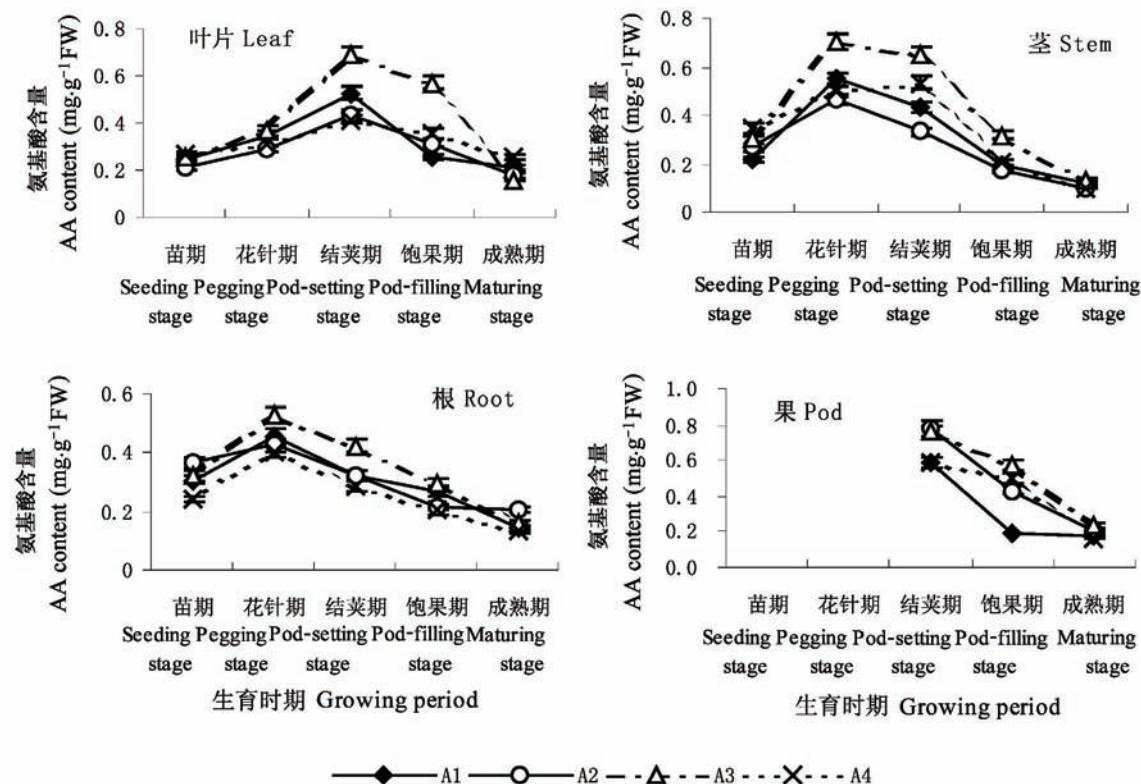


图2 各生育期各器官中游离氨基酸变化  
Fig. 2 The free amino content in organs at different growing periods  
AA: Amino acid A1、A2、A3、A4: 同图1 See Fig. 1

各处理茎中氨基酸含量的变化态势相同，均呈单峰曲线，A1、A2、A3处理的峰值出现在花针期，A4处理则出现在结荚期。比较各时期各处理茎中氨基酸含量，苗期和成熟期差异不大，其余各时期各处理间差异明显，达显著或极显著水平。A3处理极显著地高于其它处理。

根中氨基酸含量变化态势与茎相同，亦呈单峰曲线态势，峰值均出现在花针期，各生育期各处理间差异明显，A3最高，A4最低。

随生育期推进花生籽仁中氨基酸含量表现渐降趋势，除成熟期外，各处理籽仁中氨基酸含量差异较大，且以A3处理较高，A1 处理较低。施肥

量对生育过程中光合物质的合成运输的影响并未保持至成熟期。

## 2.3 NR活性变化

硝酸还原酶(NR)是植物 $\text{NO}_3^-$ -N同化体系中的第一个酶，也是 $\text{NO}_3^-$ -N吸收利用的一个限速酶，而氨的初始同化又发生在GS/GOGAT循环中，它承担着氮代谢即无机氮转化为有机氮的中心作用。NR活性及变化动态与作物生长发育特点及其对氮的需求相吻合，其活性大小反映着作物生长发育的兴衰，对作物产量和品质影响较大。

由图3可知，施用氮肥不改变花生各器官中硝酸还原酶活性的变化趋势，各器官中NR活性

均随生育时期的推进逐渐降低,且受氮肥用量的影响程度相似,均以A1处理最低,生育前期A2、A3、A4处理NR活性相近,生育后期以A3、A4处理较高,表明,氮肥用量影响花生各器官中NR活性的高低。

表1表明,各器官中NR活性与氮肥用量间的相关关系在不同生育时期并不明显,只是茎中NR活性与氮肥用量间的相关关系在结荚期呈极

显著相关,在成熟期呈显著相关;根中NR活性与氮肥用量间的相关关系在结荚期和饱果期均呈显著相关。叶片和果实中的NR活性与氮肥用量间的相关关系在任何生育时期均未表现出显著相关性。可见,叶片受环境因素影响较为直接,土壤施氮对其中的NR活性的影响反应相对迟缓,果实发育时间相对较短,基施氮肥对其NR活性的影响亦未延续至生育后期。

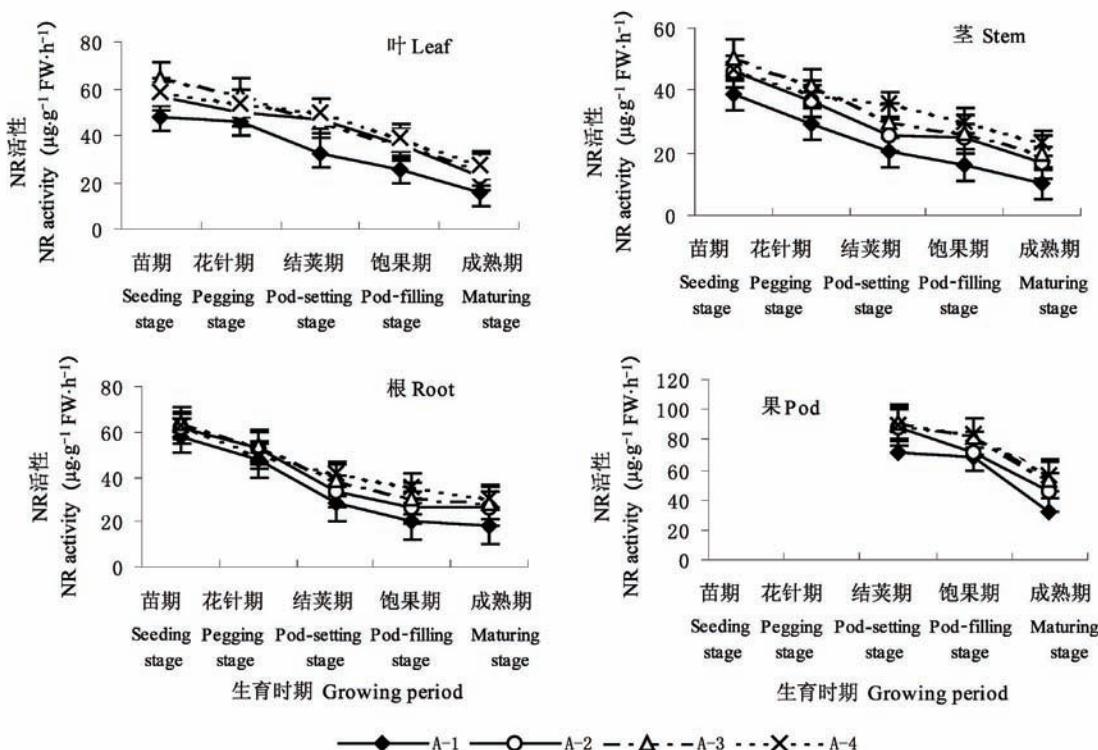


图3 各生育期各器官中NR活性  
Fig. 3 The NR activity in organs at different growing periods  
A1、A2、A3、A4: 同图1 See Fig. 1

表1 不同生育时期各器官中NR活性与施氮量间的相关系数  
Table 1 Correlation coefficients of the NR activity and N supply levels in organs at different growing periods

	苗期 Seeding stage	花针期 Pegging stage	结荚期 Pod-setting stage	饱果期 Pod-filling stage	成熟期 Maturing stage
叶 Leaf	0.626 0	0.675 4	0.817 9	0.806 3	0.883 7
茎 Stem	0.629 7	0.712 9	0.985 7**	0.914 4	0.940 3*
根 Root	0.698 0	0.084 6	0.945 0*	0.978 8*	0.897 6
果 Pod			0.682 4	0.922 1	0.900 4

“\*”、“\*\*”分别代表显著性水平为0.05和0.01 Denote significance at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

#### 2.4 GS活性变化

谷氨酰胺合成酶(GS)是处于氮代谢中心的多

功能酶,参与多种氮代谢的调节,其活性的高低可以反映氮素同化能力的强弱(王月福等,2003a),

它在高等植物的各个发育阶段氨的同化及氮素的利用中起着重要的作用, GS和谷氨酸合酶(GOGAT)构成的循环反应是高等植物氨同化的主要途径, GS催化无机氮转变成有机氮的第一步反应。

由图4可以看出, 氮素水平对各器官中GS活性的变化态势均无影响, 随生育期的推进, 均呈单峰曲线变化态势。叶片中GS活性的峰值出现在结荚期或饱果期; 茎中GS活性除A4处理外, 其余各处理的峰值均出现在花针期; 根出现在结荚期, 而籽仁则在饱果期。

氮素水平对花生各器官中GS活性的影响较大, 表现为营养器官叶、茎和根中A2、A3处理的GS活性显著高于A1和A4处理; 但籽仁中GS活性

以A4最高, 其次为A2处理, A1和A3处理相近。

## 2.5 GDH活性变化

由图5可以看出, 氮素水平对各器官中GDH活性的变化态势均无影响, 随生育期的推进, 叶片GDH活性表现为先降后升的趋势, 最大峰值出现在结荚期或饱果期; 茎、根和籽仁中GDH活性的变化态势均表现为“V”字型曲线, 茎的峰谷出现在花针期, 根出现在饱果期, 而籽仁则在饱果期。

氮素水平对花生叶片和籽仁中GDH活性的高低影响较大, 基本表现为A2、A3处理高于A1和A4处理; 但氮素水平对茎和根中GDH活性大小的影响较小。

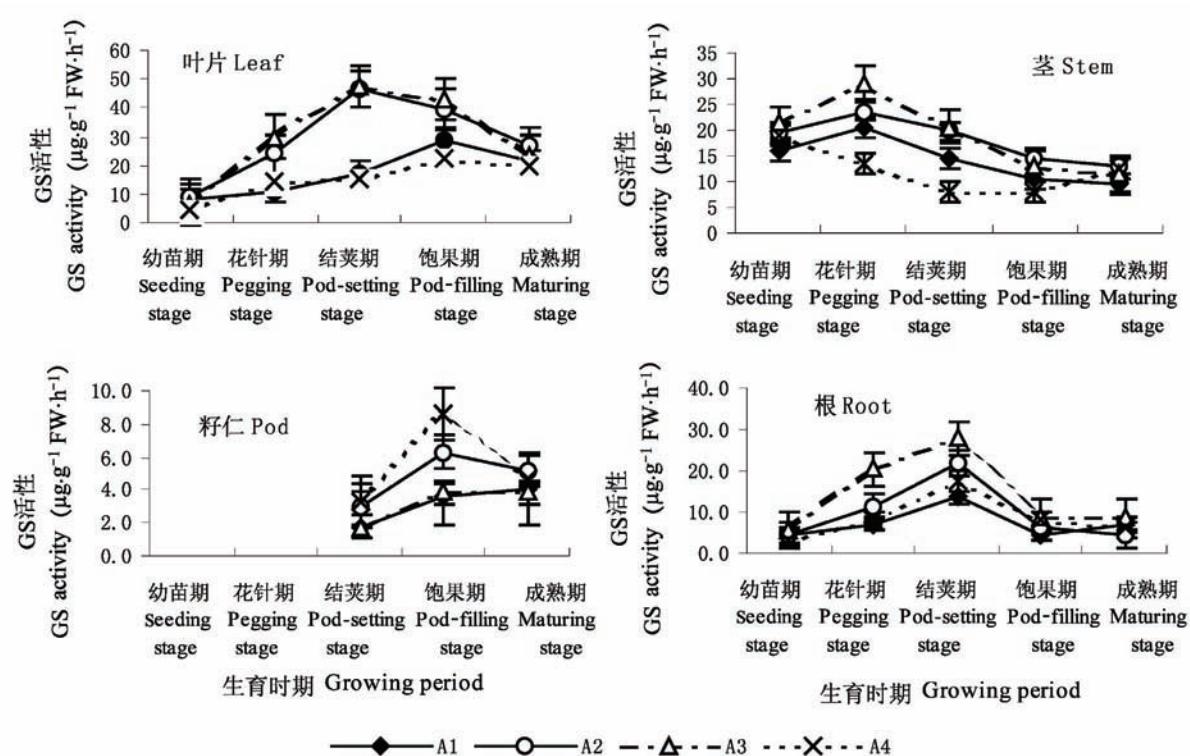


图4 各生育期各器官中GS活性变化  
Fig. 4 The GS activity in organs at different growing periods  
A1, A2, A3, A4: 同图1 See Fig. 1

## 3 讨论

不同形态N素及N素营养水平对小麦、玉米、水稻等禾本科作物籽粒氨基酸、蛋白质含量的影

响已有很多研究(van Beusichem *et al.*, 1988; Al-loush *et al.*, 1990; 柴小清等, 1996; 黄勤妮等, 1995; 王月福等, 2002; 王小纯等, 2005; 张智猛等, 2005; 王宪泽等, 1994; Rhodes *et al.*, 1976),

结果大致相同。由于不同N素形态影响了植株的N素利用率及N收获指数,从而影响了不同作物的蛋白质含量。增加氮素营养可明显提高小麦、水稻、玉米等植株的吸氮能力和叶片及根系中可溶性蛋白质的含量(荆奇等,1999),增加氨基酸含量(王月福等,2003a);增施氮肥能提高地上各器官中游离氨基酸含量,进而促进蛋白质合成,提高籽粒蛋白质含量和蛋白质产量,但氮素营养水平过高导致新合成的碳流向氮代谢的多。

关于N素营养对花生蛋白质、氨基酸含量影响的研究表明,施肥可不同程度地提高花生籽仁

脂肪、粗蛋白和游离氨基酸含量,改善花生籽仁品质(张翔等,2003)。长期施用N肥可以提高花生籽粒产量和籽粒中蛋白质含量(甄志高等,2006)。本试验结果表明,适宜的N素水平可提高花生营养器官中可溶性蛋白质和氨基酸的含量,但两者因N素水平其含量不同,A2处理可溶性蛋白质含量较高,而花生叶片、茎和根等营养器官中游离氨基酸含量以A3处理较高,两者在果实中的含量均以A3处理为高。因此,要保持花生高效的氨同化作用和光合作用,必须配合适宜的施肥措施,以获得较高的品质和产量。

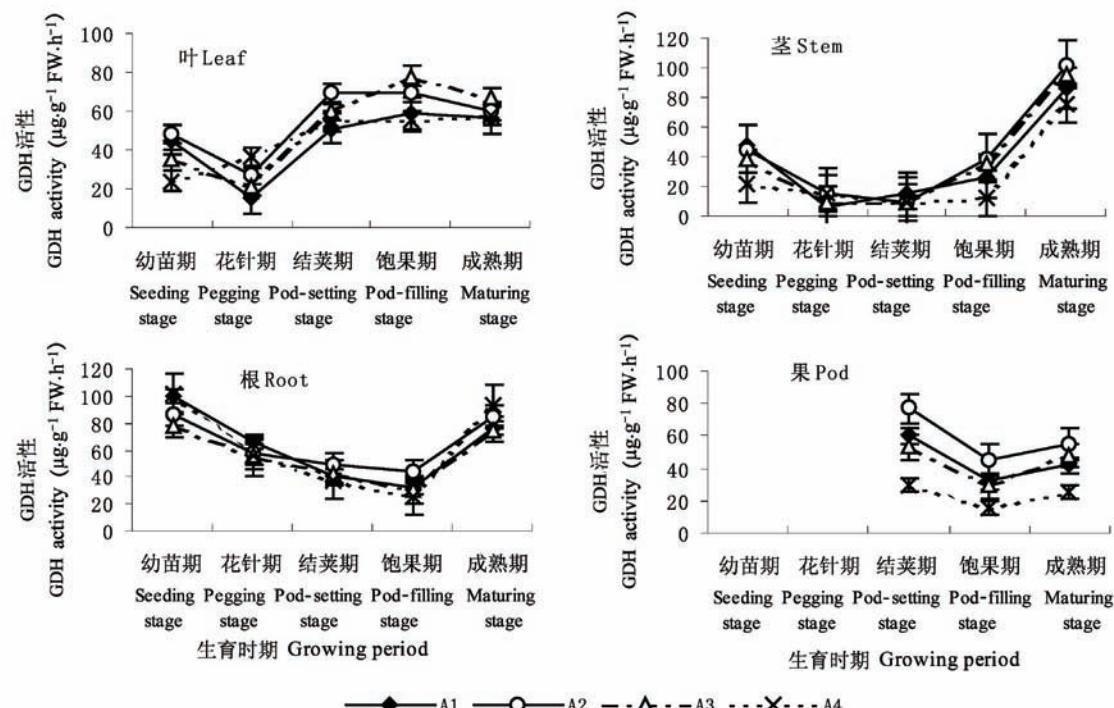


图5 各生育期各器官GDH活性变化  
Fig. 5 The GDH activity in organs at different growing period  
A1、A2、A3、A4: 同图1 See Fig. 1

硝酸还原酶(NR)是植物氮素同化的关键酶,其活性的高低影响植物氮水平,也与植物的耐肥性有密切关系。研究表明,介质供氮状况、光照等其它环境条件的改变均影响各器官中NR活性,小麦、玉米灌浆初期旗叶NR活性与作物籽粒产量、籽粒含氮量呈显著正相关(张智猛等,2005;范雪梅等,2006)。增加施氮量可促进小麦根系的生长发育,提高小麦根系活力和硝酸还原酶活性

(王月福等,2003a),亦提高小麦旗叶NR活性,使叶氮能维持较高水平且衰退缓慢;有利于小麦对氮素的吸收同化,促进氮素在植株体内的积累,进而提高小麦子粒蛋白质含量(王月福等,2003b)。本试验条件下,施N量的高低并未影响花生植株各器官中NR活性的变化趋势,但高量施N提高了各器官中NR活性,尤其是茎和根中的NR活性与施氮量间在结荚期呈极显著或显著相关,

根中NR活性与氮肥用量间的关系在饱果期均呈显著相关，茎在成熟期呈显著相关。其余器官在其它生育期均未达到显著相关。可见，花生各器官中NR活性受施氮量的影响，但有差异。本试验条件下，随花生生育进程推进，NR活性的降低，在花生生育中后期，不施N肥处理各器官中NR活性最低，这可能是较高量施N导致后期土壤中氮素含量仍较高，花生对N仍有同化能力的缘故。亦表明合理施氮会提高花生成熟过程中各器官碳氮代谢的生理机能，延缓衰老时间，提高花生光合效率和产量。

处于氨同化中心作用的谷氨酰胺合成酶具有转化酶和合成酶2种酶功能活性，其活性的提高有利于植物铵同化和氮素转运(Becker *et al.*, 2000)。GS在不同发育阶段的时空表达对于植物生长发育起着重要的作用，而发育上的表达又受到许多因素诸如氮素类型、光质、碳代谢物以及某些逆境因素等的影响。GS活性的提高可带动氮代谢运转增强，促进氨基酸的合成和转化。外源氮对高等植物氮素同化酶表达的影响因植物种类、组织器官、环境差异以及氮源的不同而有差别(曹云等, 2005; 张宏纪等, 2001; 朱长甫等, 1992)，关于单一氮素形态NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N或NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N对植株氮代谢的影响研究表明，NH<sub>4</sub><sup>+</sup>对植株叶片GS活性几乎无促进作用，而对根中的GS活性具有显著的促进作用；NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N可促进小麦、水稻叶片和根部GS活性提高(曹云等, 2005)，增加小麦叶片NR的活性，而NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N对其具有抑制作用。

GS活性与GDH活性在植物发育的初期阶段活性较低，但是，随着生长发育，GDH活性逐渐升高，这既反映了发育后期随植株衰老，光合能力下降，氮素在组织内积累，C/N下降，植物碳素受限，使GDH的重要性表现出来(Miflin & Hrabash, 2002; 王云华等, 2004)。Rhodes等在对*Lemna minor*的研究中，同样观察到GDH与GS活性间的类似相反关系(欧吉权等, 2003; Leon *et al.*, 1990)。这可能是由于谷氨酰胺作为GDH的阻遏物，并同时作为GDH诱导物。另一方面，组织或器官在发育后期或者在逆境胁迫下，植株表现衰老，贮存的蛋白质降解，GS活性降低，导致NH<sub>4</sub><sup>+</sup>水平升高，因而促进GDH活性升高。但是，GDH在植物氨同化中的作用一直是有争议的(欧吉权等, 2003; Becker *et al.*, 2000)。本试验结果表明，

适宜的氮素水平A2、A3使花生各营养器官中GS活性显著提高，N素施肥水平不改变花生植株各器官中GS、GDH活性的变化趋势，且两者的活性在花生生长发育过程中表现出类似相反的关系，GS表现为抛物线型，而GDH为倒抛物线型，这与前人的研究结果一致；同时施氮量多少对GS活性有明显的影响，适宜的施氮量明显促进花生植株叶片、茎和根中GS活性的提高，但高量施N反而使其中的GS活性降低，而果实中的GS活性则以高量施N较高。营养器官中GDH活性受施N量的影响不大，但高量施N处理的花生籽仁中GDH活性反而最低。这可能是由于GDH的双向调节作用所致，谷氨酰胺作为GDH的阻遏物和诱导物，在花生生长发育后期，籽仁中贮存的蛋白质降解，GS活性降低，导致NH<sub>4</sub><sup>+</sup>水平升高，因而促进GDH活性升高。但高量供N，氮素在组织内积累，C/N下降，植物碳素受限，使GDH的重要性表现出来。

## 参 考 文 献

- Alloush GA, Le Bot J, Sanders FE, Kirkby EA (1990). Mineral nutrition of chickpea plants supplied with NO<sub>3</sub> or NH<sub>4</sub>-N ionic balance in relation to iron stress. *Journal of Plant Nutrition*, 13, 1575–1590.
- Becker TW, Carayol E, Hirel B (2000). Glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase isoforms in maize leaves: localization, relative proportion and their role in ammonium assimilation or nitrogen transport. *Planta*, 211, 800–806.
- Cao Y (曹云), Fan XR (范晓荣), Jia LJ (贾莉君), Yin XM (尹晓明), Shen QR (沈其荣) (2005). Comparison of nitrate utilization by four different rice (*Oryza sativa L.*) cultivars. *Journal of Nanjing Agriculture University* (南京农业大学学报), 28 (1), 52–56. (in Chinese with English abstract)
- Chai XQ (柴小清), Yin LP (印莉萍), Liu XL (刘祥林), Yu BX (于宝霞), Han QE (韩秋娥), Hong JM (洪剑明), Qiu ZS (邱泽生) (1996). Influence of different concentrations of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> on the activity of glutamine synthetase and other relevant enzymes of nitrogen metabolism in wheat roots. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 38, 803–808. (in Chinese with English abstract)
- Cren M, Hirel B (1999). Glutamine synthetase in higher plant: regulation of gene and protein expression from

- the organ to the cell. *Plant Cell Physiology*, 40, 1187–1193.
- Fan XM (范雪梅), Jiang D (姜东), Dai TB (戴廷波), Jing Qi (荆奇), Cao WX (曹卫星) (2006). Effects of nitrogen supply on nitrogen metabolism and grain protein in accumulation of wheat under different water treatments. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 25, 149–154. (in Chinese with English abstract)
- Huang QN (黄勤妮), Yin LP (印莉萍), Chai XQ (柴小清), Liu XL (刘祥林), Hong JM (洪剑明), Zhao WP (赵微平) (1995). Influence of nitrogen sources on glutamine synthetase in wheat seedling. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 37, 856–868. (in Chinese with English abstract)
- Jing Q (荆奇), Cao WX (曹卫星), Dai TB (戴廷波) (1999). Advances in research on formation of wheat grain qualities and its regulation. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 19(4), 46–50. (in Chinese with English abstract)
- Leon E, de la Haba P, Maldonado JM (1990). Changes in the levels of enzymes involved in ammonia assimilation during the development of *Phaseolus vulgaris* seedlings. Effects of exogenous ammonia. *Physiologia Plantarum*, 80, 20–26.
- Li CF (李彩凤), Ma FM (马凤鸣), Zhao Y (赵越), Li WH (李文华) (2003). Effects of nitrogen forms on key enzyme activities and related products in sugar and nitrogen metabolism of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 29, 128–132. (in Chinese with English abstract)
- Miflin BJ, Habash DZ (2002). The role of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase in nitrogen assimilation and possibilities for improvement in the nitrogen utilization of crops. *Journal of Experimental Botany*, 53, 979–987.
- Ou JQ (欧吉权), Wei GW (魏国威), Zhang CF (张楚富), Zhang J (张吉), Lin QH (林清华) (2003). Change of level of protein and activities of enzymes involved in ammonium assimilation during development of melon (*Cucumis melo* L.) cotyledons. *Journal Wuhan University (Natural Science Edition)* (武汉大学学报(理学版)), 49, 538–542. (in Chinese with English abstract)
- Rhodes D, Rendon GA, Stewart GR (1976). The regulation of ammonia assimilating enzymes in *Lemna minor*. *Planta*, 129, 203–210.
- Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences (中国科学院上海植物生理研究所), The Shanghai Society of Plant Physiology (上海市植物生理学会) (1999). *Experimental Guide of Modern Plant Physiology* (现代植物生理学实验指南). Science Press, Beijing, 1115–1501. (in Chinese)
- Van Beusichem ML, Kirkby EA, Baas R (1988). Influence of nitrate and ammonium nutrition on the uptake, assimilation and distribution of nutrients in *Ricinus communis*. *Plant Physiology*, 86, 914–921.
- Wang XC (王小纯), Xiong SP (熊淑萍), Ma XM (马新明), Zhang JJ (张娟娟), Wang ZQ (王志强) (2005). Effects of different nitrogen forms on key enzyme activity involved in nitrogen metabolism and grain protein content in specialty wheat cultivars. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 802–807. (in Chinese with English abstract)
- Wang XZ (王宪泽), Tian JC (田纪春), Zhang ZY (张忠义) (1994). Study on accumulation laws of the wheat grain protein and its composition. *Journal of Shandong Agricultural University* (山东农业大学学报), 25(4), 93–98. (in Chinese with English abstract)
- Wang YF (王月福), Yu ZW (于振文), Li SX (李尚霞), Yu SL (余松烈) (2002). Effect of nitrogen nutrition on the change of key enzyme activity during the nitrogen metabolism and kernel protein content in winter wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 28, 743–748. (in Chinese with English abstract)
- Wang YF (王月福), Jiang D (姜东), Yu ZW (于振文), Cao WX (曹卫星) (2003a). Effects of nitrogen rates on grain yield and protein content of wheat and its physiological basis. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 36, 513–520. (in Chinese with English abstract)
- Wang YF (王月福), Yu ZW (于振文), Li SX (李尚霞), Yu SL (余松烈) (2003b). Effects of nitrogen rates and soil fertility levels on root nitrogen absorption and assimilation and grain protein content of winter wheat. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 9, 39–44. (in Chinese with English abstract)
- Wang YH (王云华), Wang ZQ (王志强), Zhang CF (张楚富), Zhou ZX (周忠新), Ma JK (马敬坤), O JQ (欧吉权) (2004). Effect of nitrate nitrogen on activities of

- glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase during development of cucumber cotyledon. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 22, 534–538. (in Chinese with English abstract)
- Zhang HJ (张宏纪), Ma FM (马凤鸣), Li WH (李文华), Yan GP (闫桂萍) (2001). Effect of different nitrogen forms on glutamate synthetase activities in sugar beet (*Beta vulgaris L.*). *Heilongjiang Agricultural Sciences* (黑龙江农业科学), (6), 7–10. (in Chinese with English abstract)
- Zhang X (张翔), Jiao Y (焦有), Sun CH (孙春河), Meng XF (孟祥峰), Guo ZY (郭中义), Liu ZQ (刘志强) (2003). Influence of different fertilization treatment on yield and quality of peanut. *Soils and Fertilizers* (土壤肥料), (2), 30–32. (in Chinese with English abstract)
- Zhang ZM (张智猛), Dai LX (戴良香), Hu CH (胡昌浩), Dong ST (董树亭), Wang KJ (王空军) (2005). Effects of nitrogen on the protein constituents and relevant enzymes activity of maize. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 11, 320–326. (in Chinese with English abstract)
- Zhen ZG (甄志高), Duan Y (段莹), Wang XL (王晓林), Zhao XH (赵晓环) (2006). Effect of long-term fertilization on yield and quality of peanut. *Chinese Journal of Soil Science* (土壤通报), 37, 323–325. (in Chinese with English abstract)
- Zhu CF (朱长甫), Miao YN (苗以农), Yang WJ (杨文杰), Li XM (李雪梅), Xu SM (许守民), Liu XJ (刘学军), Xu B (徐豹), Zheng HY (郑惠玉) (1992). Correlation between soybean seed protein content and nitrogenase activity and nitrate reductase activity. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences* (中国油料作物学报), 14 (2), 29–32. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 骆世明 责任编辑: 李敏