

姚悦梅, 孙德举, 李建斌, 等. 低温对羽衣甘蓝幼苗氮代谢的影响[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(5): 1191-1196.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.05.027

低温对羽衣甘蓝幼苗氮代谢的影响

姚悦梅¹, 孙德举¹, 李建斌², 山 溪¹, 张振超¹, 戴忠良¹

(1. 江苏丘陵地区镇江农业科学研究所, 江苏 句容 212400; 2. 江苏省农业科学院蔬菜研究所, 江苏 南京 210014)

摘要: 以不同叶色、叶形、耐寒性的羽衣甘蓝幼苗(Y3、Y4、Y5、Y7)为试材,研究了不同时间低温(4℃)处理对羽衣甘蓝幼苗氮代谢的影响。结果表明,随着低温处理时间的延长,植株中可溶性蛋白质含量、脯氨酸含量、不同形态氮含量及相关酶活性都有不同程度的变化。随低温处理时间的延长,植株中硝态氮含量呈降低的趋势,但铵态氮含量呈增加的趋势,氮代谢相关酶活性均有不同程度的降低。但是当植株中谷氨酰胺合成酶(GS)/谷氨酸合酶(GOGAT)循环受到损伤时,谷氨酸脱氢酶(GDH)可能会参与NH₄⁺的同化,从而完成铵同化。总之,在低温胁迫下,羽衣甘蓝幼叶中氮代谢受到不同程度的损伤,这可能会影响植株后期的生长。

关键词: 羽衣甘蓝; 低温胁迫; 氮代谢

中图分类号: S635.9 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2019)05-1191-06

Effects of low temperature on nitrogen metabolism in kale seedlings

YAO Yue-mei¹, SUN De-ju¹, LI Jian-bin², SHAN Xi¹, ZHANG Zhen-chao¹, DAI Zhong-liang¹

(1. Zhenjiang Institute of Agricultural Sciences of the Ning-Zhen Hilly District, Jurong 212400, China; 2. Institute of Vegetable Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract: The effects of low temperature treatment (4℃) on the nitrogen metabolism in *Brassica oleracea* seedlings (Y3, Y4, Y5, Y7) with different leaf color, leaf shape and cold tolerance were studied. The results showed that the contents of soluble protein, proline and different forms of nitrogen and the activity of related enzymes changed with the prolongation of low temperature treatment time. With the extension of low temperature treatment time, the content of nitrate nitrogen decreased, the content of ammonium nitrogen increased, and the activity of enzymes related to nitrogen metabolism decreased in varying degrees. However, when the glutamine synthetase (GS)/glutamate synthase (GOGAT) cycle in the plant was damaged, glutamic acid dehydrogenase (GDH) would participate in the assimilation of NH₄⁺ and complete ammonia assimilation. In a word, nitrogen metabolism in young leaves of *Brassica oleracea* is damaged in different degree under low temperature stress, which may affect the growth of plant in later stage.

Key words: kale; low temperature stress; nitrogen metabolism

氮在植物生长中起着重要的作用,它是构成叶绿素分子、许多其他代谢物和细胞成分的关键元

素^[1-2]。植物对大量氮的需求主要体现在植物光合器官中的大量氮投入,CO₂、水和氮是生物量积累的基本组成部分^[3]。胁迫条件下,氮的有效性对于植物的光合能力和植株生长至关重要^[4]。无机氮的同化需要能量和碳骨架,当硝酸盐(NO₃⁻)作为植物氮的主要来源时,硝酸盐被硝酸还原酶(NR)和亚硝酸还原酶还原为铵(NH₄⁺)^[5]。NH₄⁺和α-酮戊二酸结合,由谷氨酰胺合成酶(GS)/谷氨酸合酶(GOGAT)

收稿日期:2019-04-08

基金项目:江苏省农业科技自主创新基金项目[CX(18)3075]

作者简介:姚悦梅(1974-),女,新疆石河子人,本科,副研究员,主要从事羽衣甘蓝种质创新利用与栽培技术研究工作,(E-mail) 1045714975@qq.com

通讯作者:戴忠良, (E-mail) daizhongliang2008@126.com

转化为谷氨酰胺,或者 NH_4^+ 在谷氨酸脱氢酶 (*GDH*) 的途径中被转化为谷氨酸。氨同化中 *GS/GOGAT* 循环生成的谷氨酸在谷氨酸-丙酮酸转氨酶 (*GPT*) 和谷氨酸-草酰乙酸转氨酶 (*GOT*) 等转氨酶的作用下转化为其他氨基酸,进而合成其他含氮化合物。

低温是限制植物生长发育和地域分布的主要因子,对植物的影响显著大于其他环境因子^[6-7]。低温不仅影响植物茎叶的形态变化,还会引起植株体内新陈代谢的紊乱,长时间低温胁迫可能会导致植株死亡^[8]。低温会破坏植物光合作用的重要组成元件,通过降低光合电子传递速率及相关酶活性来抑制酶促反应,从而限制植株的生长^[9]。由于氮代谢过程需要多种复杂的酶协调反应,低温会抑制酶活性进而影响植物氮代谢进程,从而对植株生长造成影响。

羽衣甘蓝 (*Brassica oleracea* L. var. *acephala* DC) 是十字花科芸薹属甘蓝类的一个变种,属于两年生草本植物,有“叶牡丹”的美称。羽衣甘蓝不仅观赏价值高,而且因其富含花青素和类胡萝卜素,具有很高的食用价值^[10]。低温影响羽衣甘蓝的生长和变

色时间,进而影响其观赏效果。因此,探讨低温下羽衣甘蓝幼苗氮代谢的作用机理,可以为羽衣甘蓝育种及生产实践提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及低温处理

试验材料为不同耐寒性的羽衣甘蓝品系(表 1、图 1)。幼苗长至四叶一心时,选取生长整齐的幼苗移到人工气候箱中进行低温处理(温度 4 ℃,相对湿度 80%,光照度 3 000 lx,光照时间 12 h/d),分别在处理 0 d、1 d、3 d、5 d 时取样,样品迅速投入液氮冷冻,然后在 -80 ℃ 超低温冰箱中保存,用于指标测定。

表 1 羽衣甘蓝品系及来源

Table 1 The varieties and origins of kale

品系	心叶色	叶形	来源
Y3	红色	裂叶	镇江农业科学院
Y4	红色	皱叶	镇江农业科学院
Y5	白色	裂叶	镇江农业科学院
Y7	白色	皱叶	镇江农业科学院

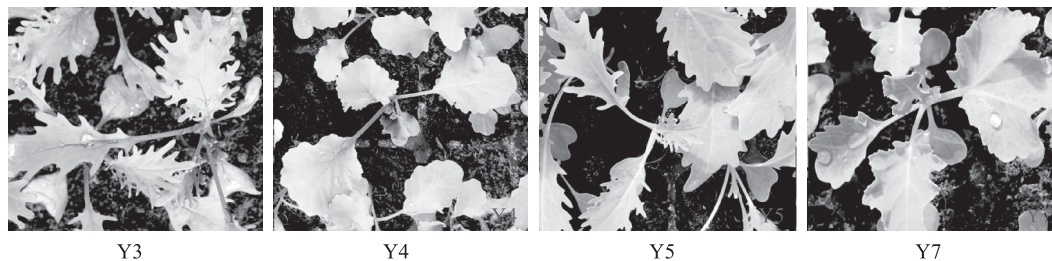


图 1 幼苗期各个品系羽衣甘蓝

Fig.1 Kale seedlings of the four varieties

1.2 测定方法

可溶性蛋白质含量参照邹琦^[11]的方法测定,游离脯氨酸含量参照张立军等^[12]的方法测定, NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 含量参照陈因^[13]的方法测定,*NR* 活性参照 Cervilla 等^[14]的方法测定,*GS* 和 *GOGAT* 活性参照赵全志等^[15]的方法测定,*GDH* 活性参照叶利庭等^[16]的方法测定。

1.3 数据处理

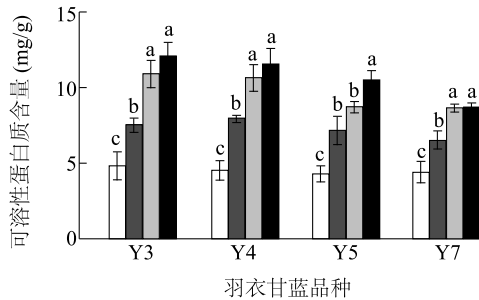
利用 SPSS (IBM SPSS Statistic 19.0.1) 软件对数据进行统计分析,采用 Duncan's 法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫下羽衣甘蓝幼苗可溶性蛋白质和脯氨酸含量的变化

低温胁迫下,可溶性蛋白质含量是植株抗寒性的重要指标,一般情况下,抗寒能力比较强的植株可溶性蛋白质含量比较高。试验结果(图 2)显示,随着低温处理时间的延长,4 个品系羽衣甘蓝幼叶中可溶性蛋白质含量呈逐渐增加的趋势。在低温处理 5 d 时,品系 Y3 和 Y4 中可溶性蛋白质含量较高,分

别达到 12.11 mg/g、11.55 mg/g。

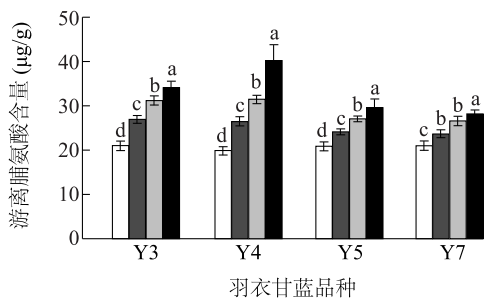


□ 低温处理0 d; ■ 低温处理1 d; ▨ 低温处理3 d; ■ 低温处理5 d
同一品系不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图2 低温胁迫对羽衣甘蓝幼苗可溶性蛋白质含量的影响

Fig.2 Effect of low temperature stress on soluble protein content of kale seedlings

由图3可以看出,在常温(22℃)对照条件下,4个品系羽衣甘蓝幼苗中脯氨酸含量差异并不明显。随着低温处理时间的延长,脯氨酸含量亦呈增加的趋势,其中Y3、Y4和Y5变化显著。在5 d时各个品系脯氨酸含量达到最高水平,Y3和Y4中脯氨酸含量明显高于Y5和Y7,其中Y4最高(40.19 μg/g),Y7最低(28.13 μg/g)。



□ 低温处理0 d; ■ 低温处理1 d; ▨ 低温处理3 d; ■ 低温处理5 d
同一品系不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

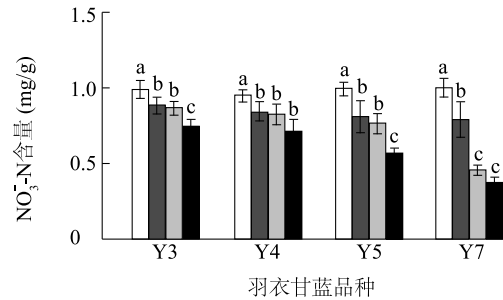
图3 低温胁迫对羽衣甘蓝幼苗脯氨酸含量的影响

Fig.3 Effect of low temperature stress on proline content of kale seedlings

2.2 低温胁迫下羽衣甘蓝幼苗硝态氮和铵态氮含量的变化

低温胁迫对羽衣甘蓝幼苗叶片中 NO_3^- -N 含量的影响见图4,常温条件下,4个品系羽衣甘蓝幼苗中 NO_3^- -N 含量无明显差异。随着低温处理时间的延长, NO_3^- -N 含量呈降低的趋势,在低温处理5 d时,均达到最低水平,其中Y3和Y4中 NO_3^- -N 含量分别为0.75 mg/g、0.71 mg/g,Y5为0.57 mg/g,Y7

为0.38 mg/g。

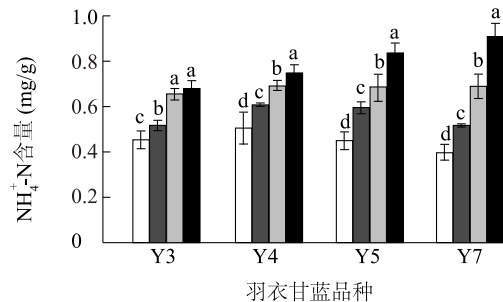


□ 低温处理0 d; ■ 低温处理1 d; ▨ 低温处理3 d; ■ 低温处理5 d
同一品系不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图4 低温胁迫对羽衣甘蓝幼苗硝态氮含量的影响

Fig.4 Effect of low temperature stress on nitrate nitrogen contents of kale seedlings

图5显示,在常温对照中4个品系羽衣甘蓝幼苗中 NH_4^+ -N 含量差异不明显,随着低温处理时间的延长,各个品系羽衣甘蓝中 NH_4^+ -N 含量均呈增加的趋势。在低温处理1 d时Y4和Y5中 NH_4^+ -N 含量明显高于其他2个品系,3 d时 NH_4^+ -N 含量维持在相似的水平,5 d时Y7中 NH_4^+ -N 含量为0.91 mg/g,Y5和Y4中 NH_4^+ -N 含量分别为0.84 mg/g、0.75 mg/g,Y3为0.68 mg/g。



□ 低温处理0 d; ■ 低温处理1 d; ▨ 低温处理3 d; ■ 低温处理5 d
同一品系不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

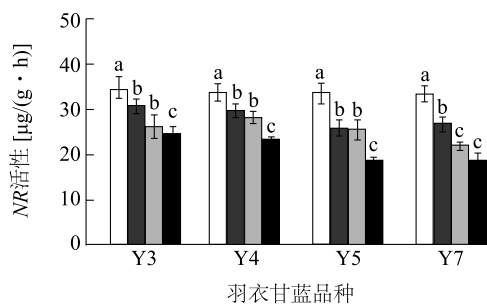
图5 低温胁迫对羽衣甘蓝幼苗铵态氮含量的影响

Fig.5 Effect of low temperature stress on ammonium nitrogen content of kale seedlings

2.3 低温胁迫下羽衣甘蓝幼苗NR活性的变化

从图6可以看出,在常温对照中各品系羽衣甘蓝幼苗中NR活性差异并不大。低温处理1 d时,羽衣甘蓝幼苗中NR活性均显著降低。与处理1 d相比较,低温处理3 d时Y3、Y4和Y5中NR活性无显著变化,而Y7中NR活性显著降低。低温处理5 d时Y5和Y7中NR活性达到最低水平,分别为

18.70 $\mu\text{g}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 、18.57 $\mu\text{g}/(\text{g} \cdot \text{h})$,明显低于Y3、Y4中NR活性。

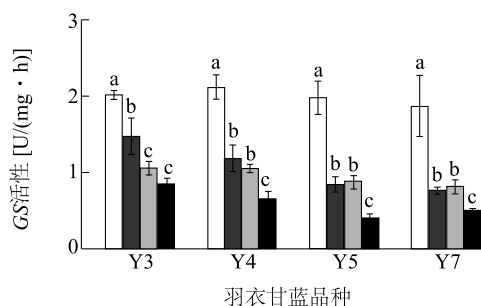


□ 低温处理0 d; ■ 低温处理1 d; ▨ 低温处理3 d; ■ 低温处理5 d

同一品系不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图6 低温胁迫对羽衣甘蓝幼苗硝酸还原酶(NR)活性的影响

Fig.6 Effect of low temperature stress on nitrate reductase (NR) activity of kale seedlings



□ 低温处理0 d; ■ 低温处理1 d; ▨ 低温处理3 d; ■ 低温处理5 d

同一品系不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图7 低温胁迫对羽衣甘蓝幼苗谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合酶(GOGAT)活性的影响

Fig.7 Effect of low temperature stress on glutamine synthetase (GS)/glutamate synthase (GOGAT) activity of kale seedlings

2.5 低温胁迫下羽衣甘蓝 GDH 活性的变化

由图8可以看出,低温处理后,羽衣甘蓝幼叶中GDH活性呈现不同程度的降低。低温处理1 d时,4个品系羽衣甘蓝GDH活性均显著性降低。与低温处理3 d时相比较,低温处理5 d时,除了Y4,其他品系羽衣甘蓝GDH活性均显著降低,Y3和Y4中GDH活性分别为0.20 $\text{U}/(\text{mg} \cdot \text{h})$ 、0.17 $\text{U}/(\text{mg} \cdot \text{h})$,明显高于Y5[0.12 $\text{U}/(\text{mg} \cdot \text{h})$]和Y7[0.10 $\text{U}/(\text{mg} \cdot \text{h})$]。

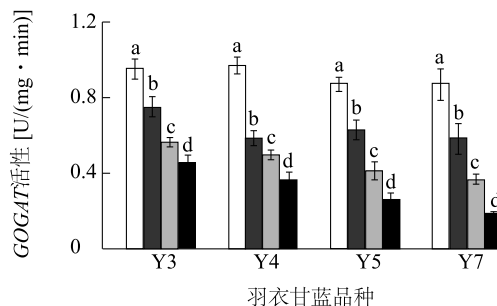
2.6 低温胁迫下羽衣甘蓝 GPT 和 GOT 活性的变化

由图9可知,随低温处理时间的延长,4个羽衣甘蓝幼叶中GPT活性表现为不断降低的趋势。低温处理1 d时,GPT活性均显著降低。与低温处理3 d时相比较,在低温处理5 d时,Y4和Y7中GPT活性没有显著性变化,Y3和Y5中GPT活性显著降低。

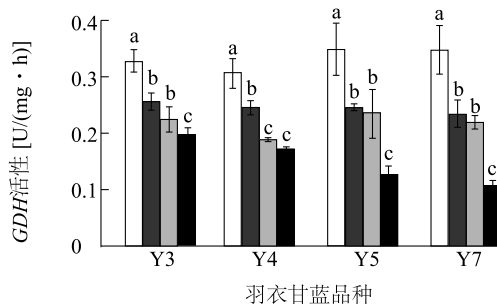
2.4 低温胁迫下羽衣甘蓝幼苗 GS 活性的变化

GS是GS/GOGAT循环中重要的酶,催化氨基酸生成谷氨酰胺,所以GS活性与铵同化密切相关。由图7可知,随着低温处理时间的延长,GS活性呈现降低的趋势。低温处理1 d时,各品系羽衣甘蓝幼叶中GS活性均显著降低。与低温处理1 d时相比较,低温处理3 d时,Y4、Y5和Y7中GS活性变化不显著。处理5 d时GS活性达到最低水平,但品种之间有差异,其中Y3最高[0.84 $\text{U}/(\text{mg} \cdot \text{h})$],Y5最低[0.38 $\text{U}/(\text{mg} \cdot \text{h})$]。

从图7可以看出,在常温对照下,各品系羽衣甘蓝幼叶中GOGAT活性相近。随着低温处理时间的延长,各个品系的GOGAT活性均显著降低。低温处理5 d时,GOGAT活性达到最低值,但Y3和Y4中GOGAT活性明显高于Y5和Y7。



羽衣甘蓝品种



羽衣甘蓝品种

□ 低温处理0 d; ■ 低温处理1 d; ▨ 低温处理3 d; ■ 低温处理5 d

同一品系不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

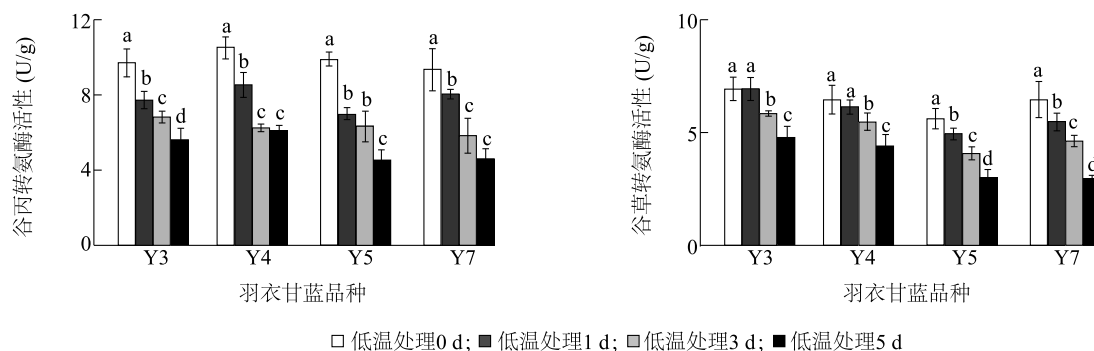
图8 低温胁迫对羽衣甘蓝幼苗谷氨酸脱氢酶(GDH)活性的影响

Fig.8 Effect of low temperature stress on glutamic acid dehydrogenase (GDH) activity of kale seedlings

常温对照下,4个品系羽衣甘蓝GOT活性相近。随着低温处理时间的延长,GOT活性不断降低。其

中,Y3和Y4在低温处理1 d时变化不显著,但低温处理3 d、5 d时显著降低;Y5和Y7中GOT活性随

着处理时间的延长,均显著降低。



同一品系不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图9 低温胁迫对羽衣甘蓝幼苗谷氨酸-丙酮酸转氨酶(GPT)和谷氨酸-草酰乙酸转氨酶(GOT)活性的影响

Fig.9 Effect of low temperature stress on glutamic acid pyruvate transaminase (GPT) and glutamic acid oxaloacetic acid transaminase (GOT) activity of kale seedlings

3 讨论

植物体内许多参与催化反应的酶是可溶性蛋白质,低温胁迫下,植物体内蛋白质能调节一部分耐寒基因的表达,增加植株低温耐性。有研究表明,低温胁迫下,植物通过增加可溶性蛋白质含量提高其抗寒性。朱慧霞等^[17]对油菜的研究结果表明,低温下,植物细胞内可溶性蛋白质含量与植株的耐寒性呈显著正相关关系。而脯氨酸在植物逆境胁迫中也有重要的作用,游离脯氨酸可以促进蛋白质水合作用,使植株具有一定的抗性。低温下,羽衣甘蓝幼叶中可溶性蛋白质和脯氨酸逐渐积累,其中耐寒性较强的品系Y3和Y4中的积累量明显高于Y5和Y7。

NR是硝酸盐同化途径中的限速酶,其活性很容易被底物 NO_3^- 影响^[18]。低温胁迫导致 NO_3^- 含量降低^[19],同时NR也对 H_2O_2 非常敏感,低温会诱导 H_2O_2 积累在植株叶片中,因此,随着低温处理时间的延长,羽衣甘蓝叶片中NR活性呈递减的趋势。在低温处理5 d时,羽衣甘蓝中 NH_4^+-N 含量达到最高,这可能是由于GS/GOGAT途径受到了抑制,而植株积累高水平内源 NH_4^+ 对高等植物是有害的^[20]。影响大多数植物铵耐受性的一个关键因素就是根部^[21]或叶片^[22]GS的解毒作用。已证明具有较高GS活性的植物更耐铵营养^[23]。虽然现在普遍认为高等植物中95%以上的 NH_4^+ 是通过GS/GOGAT途径同化的,但也有人认为当植物细胞中 NH_4^+ 含量显著增加或胁迫引起代谢紊乱时^[24-26],GDH就会参与铵同化^[27-28]。有研究结果表明,在 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下,GS/GOGAT系统不能完

全运转时,GDH活性就会被诱导,这表明铵同化可能从GS/GOGAT途径转移到了GDH途径。抗寒能力比较强的羽衣甘蓝可能是因为自身的抗氧化能力比较强,因为GS和GOGAT蛋白可以被氧化修饰^[29]。虽然GS/GOGAT途径是高等植物中铵同化的主要途径,对于GDH在植株体内的铵同化作用仍有争议。有研究表明在非生物胁迫下,GDH主要催化谷氨酸转化为氨和 α -酮戊二酸^[30]。也有研究表明,在番茄^[30]和烟草^[31-32]中,细胞内存在过量氨时,或GS被抑制时,GDH可能会参与铵同化。我们的结果也表明在低温胁迫期间,GDH可能在铵同化方向上产生谷氨酸。植物中生成的谷氨酸会在GPT和GOT等转氨酶的作用下转化为其他氨基酸,进而合成其他含氮化合物。本试验中,低温显著抑制了GPT和GOT的活性,阻碍了植株中的转铵过程。但是耐寒性较强的Y3和Y4中GPT和GOT活性明显高于Y5和Y7。

综上所述,在低温处理期间,羽衣甘蓝幼叶中可溶性蛋白质、游离脯氨酸、硝态氮、铵态氮和相关酶活性与植株的耐寒性关系密切。随着低温处理时间的增加,Y3和Y4中硝态氮含量高于Y5和Y7,同时Y5和Y7中出现铵态氮富集。低温伤害氮代谢相关酶活性,但GS/GOGAT循环受到损伤时,GDH可能会参与 NH_4^+ 的同化。低温显著降低了转氨酶的活性,影响了植株的转铵过程。

参考文献:

- [1] SUN W, HUANG A, SANG Y, et al. Carbon-nitrogen interaction modulates plant growth and expression of metabolic genes in rice [J]. J Plant Growth Regul, 2013, 32:575-584.

- [2] NUNES-NESI A, FERNIE A R, STITT M. Metabolic and signaling aspects underpinning the regulation of plant carbon nitrogen interactions[J]. *Mol Plant*, 2010, 3:973-996.
- [3] AGREN G I, WETTERSTEDT J A M, BILLBERGER M F K. Nutrient limitation on terrestrial plant growth-modeling the interaction between nitrogen and phosphorus[J]. *New Phytol*, 2012, 194: 953-960.
- [4] FOYER C H, NOCTOR G, VERRIER P. Photosynthetic carbon nitrogen interactions: modelling inter-pathway control and signaling [M]//PLAXTON W, MCMANUS M T. *Annual plant reviews: control of primary metabolism in plants*. Blackwell: Oxford, 2006: 325-347.
- [5] 王晓丽, 鲁晓燕, 涂文文, 等. 外源 CaCl_2 对 NaCl 胁迫下酸枣幼苗氮代谢的影响[J]. *西北植物学报*, 2018, 38(9): 1683-1691.
- [6] 黄玉辉, 梁家作, 黄熊娟, 等. 低温胁迫下苦瓜幼苗差异蛋白的表达与分析[J]. *南方农业学报*, 2017, 48(4): 594-600.
- [7] YANG Y, YAO N, ZHONGKUI J, et al. Effect of exogenous abscisic acid on cold acclimation in two *Magnolia* species[J]. *Biologia Plantarum*, 2016, 60(3): 555-562.
- [8] XIANGDONG Z, CHUNHAN L, ZHAOYONG G. Weakened cyclones, intensified anticyclones and recent extreme cold winter weather events in Eurasia [J]. *Environmental Research Letters*, 2012, 7(4): 44.
- [9] MELODIE S, ETIENNE J, VANESSA C, et al. Adaptation of grapevine flowers to cold involves different mechanisms depending on stress intensity[J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(10): 469-476.
- [10] PENG FANG Z, MINGMING C, XIN F, et al. Mapping of *Pi*, a gene conferring pink leaf in ornamental kale (*Brassica oleracea* L. var. *acephala* DC) [J]. *Euphytica*, 2016, 2(207): 377-385.
- [11] 邹琦. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [12] 张立军, 樊金娟. 植物生理学实验教程[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2007.
- [13] 陈因. 氨态氮和硝态氮的测定[M]//中国科学院上海植物生理研究所上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 138-140.
- [14] CERVILLA L M, BLASCO B, RIOS J J, et al. Response of nitrogen metabolism to boron toxicity in tomato plants[J]. *Plant Biol*, 2009, 11(5): 671-677.
- [15] 赵全志, 陈静蕊, 刘辉, 等. 水稻氮素同化关键酶活性与叶色变化的关系[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(9): 2607-2616.
- [16] 叶利庭, 吕华军, 宋文静, 等. 不同氮效率水稻生育后期氮代谢酶活性的变化特征[J]. *土壤学报*, 2011, 48(1): 132-140.
- [17] 朱惠霞, 孙万仓, 邓斌, 等. 白菜型冬油菜品种的抗寒性及其生理生化特性[J]. *西北农业学报*, 2007, 16(4): 34-38.
- [18] 扈雪欢, 宁欢欢, 刘光照, 等. 外源 SA 对盐胁迫下颠茄生理生化、氮代谢及次生代谢的影响[J]. *草业学报*, 2017, 26(11): 147-156.
- [19] 孙娜, 魏珉, 李岩, 等. 光质对番茄幼苗氮代谢及相关酶活性的影响[J]. *园艺学报*, 2016, 43(3): 80-88.
- [20] 王小丽, 周倩, 黄丹枫. 甘氨酸浓度对普通白菜幼苗生长及氮代谢关键酶活性的影响[J]. *中国蔬菜*, 2016(7): 68-74.
- [21] OMARI E L, RUEDALOPEZ M, ÁVILA C, et al. Ammonium tolerance and the regulation of two cytosolic glutamine synthetases in the roots of *Sorghum* [J]. *Funct Plant Biol*, 2010, 37: 55-63.
- [22] LI B, SHI W, SU Y. The differing responses of two *Arabidopsis* ecotypes to ammonium are modulated by the photoperiod regime [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33: 325-340.
- [23] 徐春梅, 陈丽萍, 王丹英, 等. 低氧胁迫对水稻幼苗根系功能和氮代谢相关酶活性的影响[J]. *中国农业科学*, 2016, 49(8): 1625-1634.
- [24] 杨夕, 郁松林, 赵丰云, 等. 水分胁迫下硝酸钠对葡萄幼苗氮代谢酶活性的影响[J]. *北方园艺*, 2018(12): 27-35.
- [25] SKOPELITIS D S, PARANYCHIANIKIS N V, KOUVARAKIS A, et al. The isoenzyme 7 of tobacco NADH-dependent glutamate dehydrogenase exhibits high deaminating and low aminating activity [J]. *Plant Physiol*, 2007, 145: 1-9.
- [26] 曹雄军, 卢晓鹏, 熊江, 等. 干旱胁迫对枳的氮含量及氮代谢相关基因表达的影响[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2018, 44(5): 500-505.
- [27] FONTAINE J X, TERCE-LAFORGUE T, ARGEMENGAUD P, et al. A characterization of a NADH-dependent glutamate dehydrogenase mutant of *Arabidopsis* demonstrates the key role of this enzyme in root carbon and nitrogen metabolism [J]. *Plant Cell*, 2012, 24: 4044-4065.
- [28] LEA P J, MIFLIN B J. Nitrogen assimilation and its relevance to crop improvement [M]//FOYER C H, ZHANG H. *Nitrogen metabolism in plants in the Post-Genomic Era*. Chichester: Wiley-Blackwell, 2011: 1-40.
- [29] BALESTRASSE K B, GALLEGO S M, TOMARO M L. Oxidation of the enzymes involved in nitrogen assimilation plays an important role in the cadmium-induced toxicity in soybean plants [J]. *Plant Soil*, 2006, 284: 187-194.
- [30] HORCHANI F, HAJRI R, ASCHI-SMITI S. Effect of ammonium or nitrate nutrition on photosynthesis, growth, and nitrogen assimilation in tomato plants [J]. *J Plant Nutr Soil Sci*, 2010, 173: 610.
- [31] TERCE-LAFORGUE T, DUBOIS F, FERRARIO-MERY S, et al. Glutamate dehydrogenase of tobacco is mainly induced in the cytosol of phloem companion cells when ammonia is provided either externally or released during photorespiration [J]. *Plant Physiol*, 2004, 136(43): 8-17.
- [32] TERCE-LAFORGUE T, MACK G, HIREL B. New insights towards the function of glutamate dehydrogenase revealed during source-sink transition of tobacco (*Nicotiana tabacum*) plants grown under different nitrogen regimes [J]. *Physiol Plantarum*, 2004b, 120: 220-228.

(责任编辑: 张震林)