

# 不同花生品种氮代谢相关酶活性的研究

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 山东省农业科学院, 山东济南 250100;

3 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018)

**摘要:** 为研究不同品种花生各器官中氮代谢酶活性的差异及与籽仁蛋白质含量间的关系, 采用田间小区试验, 利用高产大花生品种(花育 22 号)和小花生品种(白沙 1016)研究了两品种不同生长发育时期植株各器官中可溶性蛋白质(Pro)含量、硝酸还原酶(NRase)、谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸脱氢酶(GDH)活性的变化。结果表明, 两粒型花生品种各器官的 Protein、NRase、GS、GDH 活性变化态势大致相同, 但其含量的高低各异; 各器官中的各指标含量均以小花生品种“白沙 1016”较高。各器官中 NRase 活性随生育期的推进呈渐降趋势, 籽仁中 NRase 活性远高于其他营养器官; 两粒型品种叶片、茎和根中 GS 活性的变化趋势均呈单峰曲线, 其峰值均出现在结荚期; 叶片 GDH 活性以苗期较高, 花针期最低, 之后又迅速升高。茎和根中 GDH 活性均呈“V”字型曲线变化, 根中峰谷滞后于茎, 出现在饱果期, 而籽仁中 GDH 活性成熟期略有升高。各器官中蛋白质含量与 GS 和 GDH 活性间的相关关系不明显, 但与其相应器官中的 NRase 活性表现显著或极显著相关。

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

中图分类号: S565.2.01

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2007)04-0707-07

## Enzyme activities responsible for nitrogen metabolization in different peanut cultivars

ZHANG Zhi-meng<sup>1</sup>, WAN Shu-bo<sup>2\*</sup>, NING Tang-yuan<sup>3</sup>, DAI Liang-xiang<sup>1</sup>

(1 Peanut Research Institution of Shandong Province, Qingdao 266100, China; 2 Shandong Academy

of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China; 3 College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Taian 271018, China)

**Abstract:** Two peanut cultivars, Huayu 22 (high yield big peanut) and Baisha 1016 (small peanut), were used for investigating the changes of activities of nitrate reductase (NRase), glutamine synthetase (GS) and glutamate dehydrogenase (GDH), and soluble protein contents in different organs. The results showed that the change trends of NRase, GS, GDH and protein contents of two type peanut cultivars were similar. But the protein contents of different organs of Baisha 1016 were higher than those of Huayu 22. The NRase activities of different organs were gradually depressed with growth. The NRase activity of nutlet was higher compared to the other organs. The changes of GS activities in stem and root showed a single peak curve with the peak appeared at grouting stage. The GDH activities in leaves were relatively higher at seedling stage, then reached lowest at pod-pin stage, and increased rapidly afterward. The changes of GDH activities both in stem and root presented a “V” type curve. The peak GDH in root appeared later than that in stem, which was observed at pod-maturing stage. GDH activities in nutlet at mature stage were higher than that of pod-maturing stage. No significant relationships were found between protein contents and the activities of GS and GDH in organs, while protein contents were significant correlated with the NRase activities in corresponding organs.

**Key words:** peanut; nitrogen metabolization; nitrate reductase; glutamine synthetase; glutamate dehydrogenase

收稿日期: 2006-04-04

修改稿收到日期: 2006-07-15

基金项目: 国家农业科技成果转化资金项目(03EFN213710259)资助。

作者简介: 张智猛(1963—), 男, 河北衡水市人, 博士, 研究员, 主要从事作物栽培生理、植物营养生理科研工作。

Tel: 0532-87629711, E-mail: zmengzhang@sohu.com. \* 通讯作者 Tel: 0531-83178127, E-mail: wansb@saas.ac.cn

花生植株氮素营养的来源除根系吸收外,还有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。不同粒型花生品种品质的形成存在固有的差异,其不同之处由自身的遗传基础决定,同时也受基因所表达出的生理生化特性及环境因素的影响<sup>[1]</sup>。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,远高于淀粉类作物小麦、玉米等。蛋白质的生物合成主要在硝酸还原酶(NRase)、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。谷氨酰胺合成酶是处于氮代谢中心的多功能酶,其活性的降低可使细胞内多种氮代谢酶和部分糖代谢受到严重影响;谷氨酸脱氢酶催化 $\alpha$ -酮戊二酸加氨生成谷氨酸和谷氨酸脱氢生成 $\alpha$ -酮戊二酸此对可逆反应<sup>[2]</sup>。酶活性受品种自身遗传特性及光照、氮素形态、温度等环境因素的影响,栽培管理措施和生态环境条件亦具有十分重要的作用<sup>[3-11]</sup>。近年来,对小麦、玉米、水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 NRase、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<sup>[3-11]</sup>;有关大豆、黄瓜、甜菜、向日葵、菠菜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<sup>[12-16]</sup>。对花生在干旱胁迫、氮肥用量及其种类、植物生长调节剂以及微量元素等条件影响下,花生叶片硝酸还原酶及根瘤固氮酶活性虽进行了研究<sup>[17-21]</sup>,但有关不同粒型花生全生育期内各器官氮代谢酶活性的研究未见报道。因此,本试验以大果型花生品种和小果型花生品种为材料,在田间试验条件下,比较研究了全生育期内两粒型花生各器官氮代谢酶活性和蛋白质含量的变化情况,旨在为花生优质、高产栽培提供理论依据。

## 1 材料方法

### 1.1 试验方法

试验在山东省花生研究所莱西试验站进行。供试花生品种为大花生品种花育 22 号(HY22)和小花生品种“白沙 1016”(BS1016),两品种生育期为 110~120 d。均于 5 月 8 日播种,10 月 6 日收获。试验地土壤类型为褐土,表层土壤质地为沙壤土,0—20 cm 土壤基础肥力:有机质 12.7 g/kg、水解 N 89.3 mg/kg、速效 P 21.7 mg/kg、速效 K 77.7 mg/kg。小区面积为 30 m<sup>2</sup>,随机排列,重复 6 次,穴播,行距 40

cm,穴距 18 cm,每穴 2 粒,密度 12 万穴/hm<sup>2</sup>。播种前基施三元复合肥料(15-15-15)600 kg/hm<sup>2</sup>,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 60 株,并分别于幼苗期(5 月 24 日)、花针期(6 月 24 日)、结荚期(7 月 8 日)、饱果期(8 月 25 日)和成熟期(9 月 30 日)采集标记的植株样品,采集时间在上午 9:00~11:00 进行。在其中 3 个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,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。然后将样品迅速放入液氮罐中带回室内,于 -40℃ 低温冰箱内保存,备用测定相关生理生化指标。另外 3 个小区分别收获,考种计产。

### 1.2 测定项目及方法

硝酸还原酶(NRase)活性参照上海植物生理学会<sup>[22]</sup>的方法测定;谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸脱氢酶(GDH)活性参照 Cren 和 Hirel<sup>[23]</sup>的方法测定;可溶性蛋白质含量(Protein)采用 Lowry 法,用考马斯亮兰 G250 显色,测定 OD<sub>595</sub> 值,并用凯氏定氮法校正。

## 2 结果分析

### 2.1 可溶性蛋白质的变化

两种类型花生品种各器官可溶性蛋白质含量的变化趋势均表现一致,但其含量的高低有异。各器官中可溶性蛋白质含量均以小花生品种 BS1016 较高。

植株叶片中可溶性蛋白质含量的变化较大,苗期较高,花针期有所下降,至结荚期升到全生育期的最高峰,之后又迅速下降(图 1A)。茎中可溶性蛋白质含量自幼苗期开始逐渐下降,至饱果期降至最低,之后又略有升高,但其含量在所有器官中最低,在其最高的幼苗期,两品种茎中可溶性蛋白质含量分别为 15.02 和 18.11 mg/g, FW(图 1B)。

整个生育期中,两品种根中可溶性蛋白质含量均呈逐渐升高的趋势,只是在结荚期前变化较小且较平稳;之后,两品种根中可溶性蛋白质含量上升迅速,至成熟期达最大,分别达到 61.86 和 69.59 mg/g, FW(图 1C)。HY22 和 BS1016 两品种籽仁中的可溶性蛋白质含量自结荚期开始便呈上升态势,至成熟期,BS1016 略高于 HY22(图 1D)。

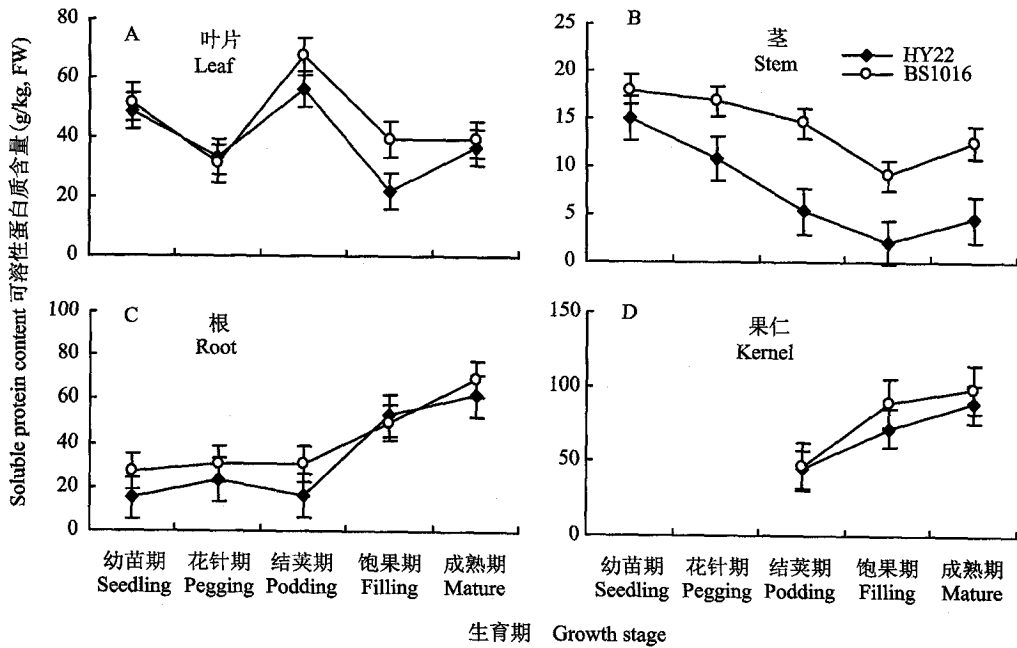


图 1 不同生育期各器官可溶性蛋白质含量的变化  
Fig.1 Changes of protein content in organs of different growth stages

2.2 NRase 活性的变化

硝酸还原酶是  $\text{NO}_3^-$ -N 同化的限速酶,是植物氮代谢的关键酶,所以叶片中硝酸还原酶活性的高低控制着整个同化过程,其强弱在一定程度上反映了光合、呼吸及蛋白质合成和氮代谢活性。图 2 表明,整个生育期中,两粒型花生品种各器官 NRase 活

性的变化趋势一致,只是两品种间 NRase 活性的高低略有差异。小果型花生品种 BS1016 的叶片、茎和根中的 NRase 活性均较显著地高于大果型花生品种 HY22,籽仁中的 NRase 活性在结果初期以 BS1016 为高,之后其活性显著低于 HY22。

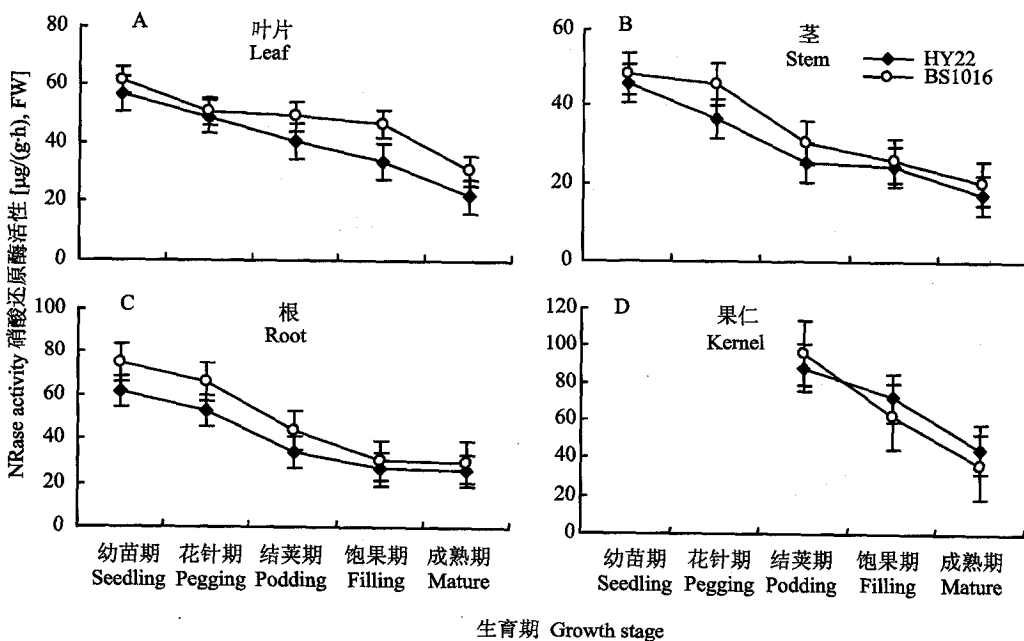


图 2 不同生育期各器官硝酸还原酶活性的变化  
Fig.2 Changes of NR activity in organs of different growth stages

### 2.3 GS 活性的变化

在整个生长期内, HY22 和 BS1016 两花生品种各器官中 GS 活性的变化态势相同, 且 BS1016 各器官 GS 活性均高于 HY22。

两品种叶片 GS 活性的变化趋势均呈单峰曲线, 其峰值均出现在结荚期, 此期之前 HY22 叶片 GS 活性明显低于白沙, 结荚期两品种叶片 GS 活性较为接近, 分别为 46.39 和 48.93  $\mu\text{g}/(\text{g}\cdot\text{h})$ , FW。之后均逐渐下降且相差不明显, 至成熟期, 两品种叶片 GS 活性降至最低(图 3A)。说明结荚期前, BS1016 的叶片同化氨的能力强于 HY22。

两品种茎中 GS 活性变化趋势相同, 花针期达

一高峰, 之后降低, 成熟期又略有升高。HY22 茎中 GS 活性明显低于 BS1016(图 3B)。根中 GS 活性变化与叶片相同, 呈单峰曲线, 峰值出现在结荚期, 此期两品种根中 GS 活性值分别为 21.86 和 24.27  $\mu\text{g}/(\text{g}\cdot\text{h})$ , FW, 远低于叶片中的 GS 活性; 且在整个生育过程中, HY22 根中 GS 活性明显低于 BS1016(图 3C)。籽仁中 GS 活性较其他营养器官中 GS 活性低得多, 仅为 2.91—9.27  $\mu\text{g}/(\text{g}\cdot\text{h})$ , FW, 且 HY22 明显低于 BS1016(图 3D)。从两品种各器官中 GS 活性可以看出, 花育 22 号均较明显低于白沙 1016, 其对  $\text{NH}_4^+$  同化为氨基酸的能力也低于白沙 1016。

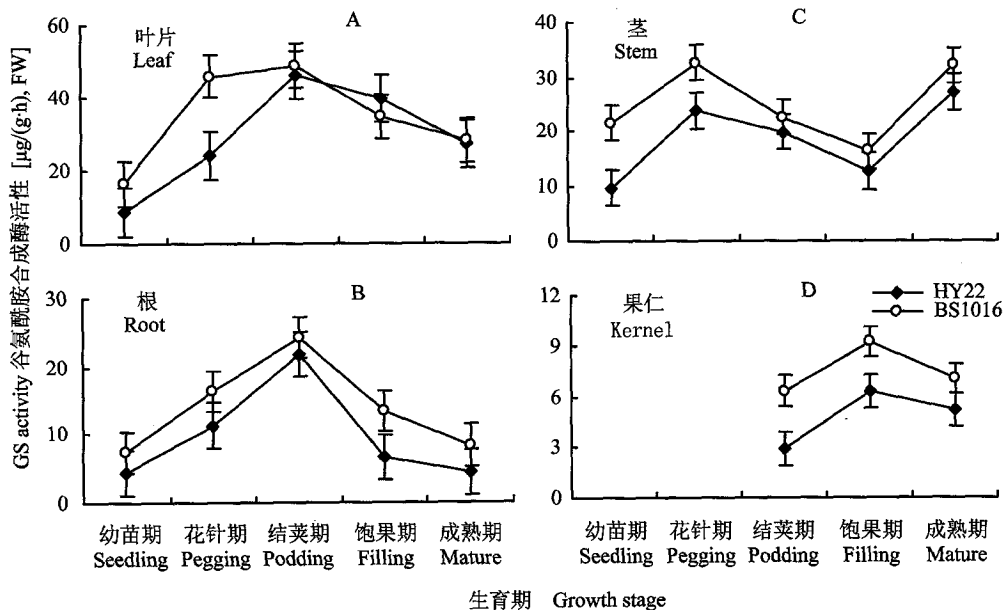


图 3 两粒型品种各器官中 GS 活性的变化

Fig. 3 Changes of GS activity in organs of different growth stages

### 2.4 GDH 活性变化

在整个生长期内, 两花生品种各器官中 GDH 活性的变化态势大致相同, 且 BS1016 根和果实中 GDH 活性均高于 HY22。

叶片 GDH 活性变化趋势相同, 苗期较高, 花针期最低, 之后又迅速升高至饱果期。HY22 叶片 GDH 活性上升较快, BS1016 则上升较慢。HY22 叶片 GDH 活性从 27.01 上升至 69.16  $\mu\text{g}/(\text{g}\cdot\text{h})$ , FW, 而 BS1016 从 20.12 仅上升至 54.01  $\mu\text{g}/(\text{g}\cdot\text{h})$ , FW, 但其上升持续时期较长, 直至饱果期(图 4A)。

茎中 GDH 活性变化趋势相同, 均呈“V”字型曲线, 但峰谷出现的时期有所不同。BS1016 出现在花

针期, 花育出现在结荚期。饱果期前, HY22 茎中 GDH 活性明显低于 BS1016, 而到成熟期则相反(图 4B)。根中 GDH 活性两品种变化趋势相同, 亦均呈“V”字型曲线, 且峰谷均出现在饱果期。整个生育期中, HY22 根中 GDH 活性均低于 BS1016(图 4C)。籽仁中 GDH 活性两品种变化趋势相同, 均呈下降趋势, 但两品种的 GDH 活性非常接近(图 4D)。

### 2.5 各器官蛋白质含量与酶活性间的相关

表 1 表明, 各器官中蛋白质含量与 GS 和 GDH 活性间的相关关系不明显, 茎中蛋白质含量与其中 GS 活性间和根中蛋白质含量与其 GDH 活性间的相关为正相关外, 其余器官间相关均为负相关且未达

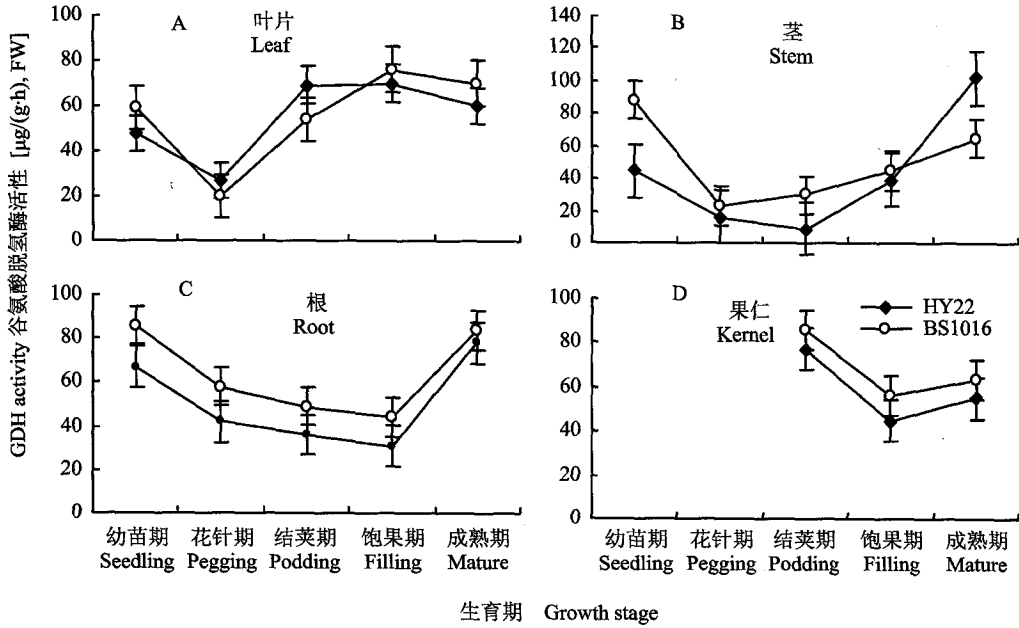


图 4 两粒型品种各器官中 GDH 活性的变化

Fig.4 Changes of GDH activity in organs of different growth stages

表 1 各器官蛋白质含量与酶活性及其之间的相关系数

Table 1 The correlation coefficient among protein content, the activity of GS, GDH and NRase in organs

项目 Item	器官 Organs	Protein	GS	GDH
GS	叶 Leaf	-0.0062		
	茎 Stem	0.4077		
	根 Root	-0.4910		
GDH	叶 Leaf	-0.0356	0.0846	
	茎 Stem	-0.0086	-0.8167*	
	根 Root	0.1866	-0.6865*	
NRase	叶 Leaf	0.7031*	-0.3617	-0.5373
	茎 Stem	0.8757**	0.3798	-0.1796
	根 Root	-0.7908*	-0.1021	0.2429

显著水平;但各器官中蛋白质含量与其中的 NRase 活性间的相关均达显著或极显著水平,叶片和茎两器官间均为正相关关系,而根中的蛋白质含量与其中的 NRase 活性间的为负相关,相关系数  $-0.7908$ 。茎和根中 GS 活性与 GDH 活性间的相关关系均表现为负相关,且达显著水平。各器官中 NRase 活性与 GDH 活性间的相关关系不明显。

## 2.6 不同粒型花生品种产量情况

表 2 看出, HY22 根系和荚果干物重远高于 BS1016,但其叶片干物重低于 BS1016,全株生物产量明显高于 BS1016,荚果产量达  $6298.58 \text{ kg/hm}^2$ ,而 BS1016 仅为  $4230.15 \text{ kg/hm}^2$ 。

表 2 不同粒型花生品种产量情况

Table 2 The yield of different peanut cultivars

品种 Cultivar	生物产量(g/plant) Biomass					荚果产量 Pod yield	
	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	果 Pod	全株 Plant	g/plant	kg/hm <sup>2</sup>
HY22	3.640 a	8.710 a	9.620 a	21.840 a	43.810 a	48.00 a	6298.58 a
BS1016	1.395 b	8.845 a	10.950 b	11.480 b	32.670 b	28.75 b	4230.15 b

注 (Note): 不同字母表示差异达 5% 显著水平。Different letters mean significant at 5% level.

## 3 讨论

花生植株叶片中可溶性蛋白质含量结荚期最高以后逐渐降低的结果表明,花生叶片从结荚期开始

表现出某种程度的衰老,这与以往的研究结果大体一致<sup>[17-18,12]</sup>。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,根和茎中可溶性蛋白质的含量均呈上升态势,成熟期均最高。

硝酸还原酶是植物氮素代谢中十分重要的限速酶,其活性高低直接影响花生对无机氮的利用。生长初期,两花生品种根系吸收的  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  主要在根系中还原,此期根中的 NRase 活性略高于其他组织器官,随着硝酸盐吸收数量的增加,  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  运往地上部被还原的数量也明显提高,同时,根中  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  的还原需要从地上部输送大量的碳水化合物作为能源。因此,花生生长盛期,根系中 NRase 活性逐渐降低,此期  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  的还原主要在光合同化作用的主要场所—叶片中进行。至结荚期,花生叶片作为植株同化硝态氮的主要部位,其中的 NRase 活性与根中较为相近且高于根。表明花生各器官中 NRase 活性的变化特性与花生生长发育进程密切相关。幼嫩组织中的含量较高,而衰老组织中的活性较低,同时介质供氮状况、光照等其它环境条件的改变均影响各器官中 NRase 活性<sup>[12,19-21]</sup>。

NRase、GS 和 GDH 是植物氮素代谢的关键酶,特别是 GS 参与多种氮代谢的调节,是氮代谢中心的多功能酶<sup>[4,8]</sup>。对小麦、玉米、水稻等单子叶植物的研究表明,子粒灌浆过程中氮代谢关键酶的活性呈现有规律的变化<sup>[3,4,6-10,12]</sup>,并且具有一定的协同性;NRase 活性的增加可以诱导 GS 和 GDH 酶活性的增加。对黄瓜、向日葵、大豆等双子叶植物的研究结果也得到相同结果<sup>[13-14]</sup>。本试验结果表明,花生植株各营养器官中 GS 活性生育前期较高,对氮的同化较为活跃,结荚期后其活性逐渐降低,表明随花生生育进程的推进,各器官逐渐衰老,其中的 GS 活性明显降低,各营养器官中氮的同化利用效率下降,使更多的氮向荚果中运转,使荚果中的 GS 活性略有升高。

花生植株各器官中 GDH 活性的变化动态与 GS 活性变化不同,且除叶片外均相逆而行。由于 GDH 催化  $\alpha$ -酮戊二酸与氨合成氨基酸的一对可逆反应,并且可能在限制谷氨酸的代谢中起作用<sup>[2,16]</sup>,其作用结果产生的  $\alpha$ -酮戊二酸为三羧酸循环提供碳骨架,在植物 C/N 较低时,其催化脱氨方向的反应,氨基酸脱氨产生碳骨架。花生植株随生育期递进,除叶片外,各器官 GDH 活性的变化均呈“V”字形趋势,只是峰谷出现的时期和数值的高低略有不同,基本表现为 BS1016 高于 HY22。表明在花生发育前期,种子中贮存的糖和蛋白质等有机物降解,碳素和氮素输出为新的蛋白质的合成提供碳源和氮源。随

植株发育至后期,叶片和茎“源”器官的衰老,光合能力下降,氮素在组织内积累合成新的蛋白质运往果实等“库”器官,BS1016 对此过程的调控更为有效。

对小麦、玉米、水稻等单子叶植物的研究表明,子粒中蛋白质与 NRase、GS 和 GDH 酶活性的相关关系的研究结论很不一致。有人认为硝酸还原酶与子粒蛋白质含量呈正相关关系;也有人认为其间的相关关系不显著<sup>[4]</sup>,但一致认为, NRase 活性的增加可以诱导 GS 和 GDH 酶活性的增加。对黄瓜、向日葵、大豆等双子叶植物的研究结果也很不一致。朱长甫等<sup>[14]</sup>认为,大豆种子蛋白质含量与叶片硝酸还原酶活性呈显著负相关,陈煜等<sup>[12]</sup>通过相关分析表明,大豆叶片 NRase 活性与子粒蛋白质含量之间呈极显著正相关( $r = 0.663$ )。本试验结果表明,各器官中 NRase 活性与其中蛋白质含量间的相关均达显著或极显著水平,叶片和茎两器官间均为正相关关系, $r = 0.703 \sim 0.876$ ;而根中的蛋白质含量与其中的 NRase 活性呈负相关, $r = -0.7908$ ,与上述结果基本一致。但各器官中蛋白质含量与 GS 和 GDH 活性间的相关关系不明显,茎和根中 GS 活性与 GDH 活性间的相关关系均表现为负相关,且达显著水平;各器官中 NRase 活性与 GDH 活性间的相关关系不明显。

不同花生各器官中, NRase、GS 和 GDH 的活性的变化动态基本一致但其高低有别,表现为小果型品种高于大果型品种,说明小果型花生品种 BS1016 较大果型品种 HY22 对  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  的利用效率和氮的同化效率较高。但生长盛期,BS1016 叶片中的 GDH 活性和籽仁中的 NRase 活性低于 HY22,最终荚果产量也低。因此,今后还应从能量消耗、物质转移、源—库—流的协调性等方面进行深入的研究。

#### 参考文献:

- [1] 肖昌珍,吴渝,甘冬生,等.中国花生种质主要生化品质分析[J].花生科技,1999(增):161-167.  
Xiao C Z, Wu Y, Gan D S *et al.* An analysis of peanut idiomatic mostly biochemistry quality in China [J]. Peanut Sci., 1999(Suppl.): 161-167.
- [2] El-Shorn H M, Abo-Kassem E M. Kinetic characterization of glutamate dehydrogenase of marrow cotyledons[J]. Plant Sci., 2001, 161: 1047-1053.
- [3] 柴小清,印莉萍,刘祥林,等.不同浓度  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  对小麦谷氨酰胺合成酶及其相关酶活性的影响[J].植物学报,1996, 38(10):803-806.  
Chai X Q, Yin L P, Liu X L *et al.* Influence of different concentrations of  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  on the activity of glutamine synthetase and other relevant enzymes of nitrogen metabolism in wheat roots [J]. Acta Bot. Sin., 1996, 38(10): 803-806.

- [4] 王月福,于振文,李尚霞,余松烈.氮素营养水平对冬小麦氮代谢关键酶活性变化和子粒蛋白质含量的影响[J].作物学报,2002,28(6):743-748.  
Wang Y F, Yu Z W, Li S X *et al.* Effect of nitrogen nutrition on the change of key enzyme activity during the nitrogen metabolism and kernel protein content in winter wheat[J]. Acta Agron. Sin., 2002, 28(6):743-748.
- [5] 王小纯,熊淑萍,马新明,等.不同形态氮素对专用型小麦花后氮代谢关键酶活性及子粒蛋白质含量的影响[J].生态学报,2005,215(4):802-807.  
Wang X C, Xiong S P, Ma X M *et al.* Effects of different nitrogen forms on key enzyme activity involved in nitrogen metabolism and grain protein content in speciality wheat cultivars [J]. Acta Ecol. Sin., 2005, 215(4):802-807.
- [6] 张智猛,戴良香,胡昌浩,等.氮素对不同类型玉米蛋白质及其组分和相关酶活性的影响[J].植物营养与肥料学报,2005,11(3):320-326.  
Zhang Z M, Dai L X, Hu C H *et al.* Effects of nitrogen on the protein constituents and relevant enzymes activity of maize[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2005, 11(3):320-326.
- [7] 王宪泽,田纪春,张忠义.不同品种小麦子粒蛋白质及其组分积累规律的研究[J].山东农业大学学报,1994,25(4):93-98.  
Wang X Z, Tian J C, Zhang Z Y. Study on accumulation laws of the wheat grain protein and its composition [J]. J. Shandong Agric. Univ., 1994, 25(4):93-98.
- [8] 赵俊峰,于振文.施氮量对小麦强势和弱勢子粒氮素代谢及蛋白质合成的影响[J].中国农业科学,2005,38(8):1547-1554.  
Zhao J Y, Yu Z W. Effect of nitrogen fertilizer rate on nitrogen metabolism and protein synthesis of superior and inferior wheat kernel [J]. Sci. Agric. Sin., 2005, 38(8):1547-1554.
- [9] 刘开昌,胡昌浩,董树亭,等.高油、高淀粉玉米子粒主要品质成分积累及其生理生化特性[J].作物学报,2002,28(4):492-498.  
Liu K C, Hu C H, Dong S T *et al.* Accumulation of main quality components in kernels of high oil and high starch maize and their physiological and biochemical characteristics [J]. Acta Agron. Sin., 2002, 28(4):492-498.
- [10] 曹云,范晓荣,贾莉君,等.不同水稻品种对  $\text{NO}_3^-$  同化差异的比较[J].南京农业大学学报,2005,28(1):52-56.  
Cao Y, Fan X R, Jia L J *et al.* Comparison of nitrate utilization by four different rice (*Oryza sativa* L.) cultivars [J]. J. Nanjing Agric. Univ., 2005, 28(1):52-56.
- [11] 朱德群,朱退龄,王雁.影响冬小麦子粒蛋白质的几个生理参数[J].作物学报,1991,17(2):135-144.  
Zhu D Q, Zhu X L, Wang Y. Several physiological parameters in relation to grain protein content in winter wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Acta Agron. Sin., 1991, 17(2):135-144.
- [12] 陈煜,朱保葛,张敬,等.不同氮源对大豆硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性及蛋白质含量的影响[J].大豆科学,2004,23(4):143-146.  
Chen Y, Zhu B G, Zhang J *et al.* Effects of different nitrogens on activities of nitrate reductase, glutamine synthetase and seed protein contents in soybean cultivars [J]. Soybean Sci., 2004, 23(4):143-146.
- [13] 张宏纪,马凤鸣,李文华,闫桂萍.不同形态氮素对甜菜谷氨酰胺合成酶活性的影响[J].黑龙江农业科学,2001(6):7-10.  
Zhang H J, Ma F M, Li W H *et al.* Effect of different nitrogen forms on glutamate synthetase activities in sugar beet (*Beta Vulgaris* L.) [J]. Heilongjiang Agric. Sci., 2001(6):7-10.
- [14] 朱长甫,苗以农,杨文杰,等.大豆种子蛋白质含量与固氮酶活性和硝酸还原酶活性的关系[J].中国油料作物学报,1992,14(2):29-32.  
Zhu C F, Miao Y N, Yang W J *et al.* Correlation between soybean seed protein content and nitrogenase activity and nitrate reductase activity [J]. Chin. J. Oil Crop Sci., 1992, 14(2):29-32.
- [15] 李彩凤,马凤鸣,赵越,等.氮素形态对甜菜蔗糖代谢关键酶活性及相关产物的影响[J].作物学报,2003,29(1):128-132.  
Li C F, Ma F M, Zhao Y *et al.* Effects of nitrogen forms on key enzyme activities and related products in sugar and nitrogen metabolism of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) [J]. Acta Agron. Sin., 2003, 29(1):128-132.
- [16] 王云华,王志强,张楚富,等.硝态氮对黄瓜子叶谷氨酰胺合成酶和谷氨酰脱氢酶活性的影响[J].武汉植物学研究,2004,22(6):534-538.  
Wang Y H, Wang Z Q, Zhang C F *et al.* Effect of nitrate nitrogen on activities of glutamine synthetase and glutamate dehydrogenase during development of cucumber cotyledon [J]. J. Wuhan Bot. Res., 2004, 22(6):534-538.
- [17] 李向东,王晓云,张高英,等.花生衰老进程的研究[J].西北植物学报,2001,21(6):1169-1175.  
Li X D, Wang X Y, Zhang G Y *et al.* Studies on senescence process of peanut (*Arachis hypogaea*) [J]. Acta Bot. Boreali-Occident. Sin., 2001, 21(6):1169-1175.
- [18] 王才斌,孙彦浩,牛振荣,等.高产花生叶片和荚果谈碳氮化合物代谢规律的研究[J].莱阳农学院学报,1996,13(2):99-104.  
Wang C B, Sun Y H, Niu Z R *et al.* Study on the carbon and nitrogen metabolism in leaves and nutlets of high yield peanut [J]. J. Laiyang Agric. Coll., 1996, 13(2):99-104.
- [19] 姜慧芳,任小平.干旱胁迫对花生叶片 SOD 活性和蛋白质的影响[J].作物学报,2004,30(2):169-174.  
Jiang H F, Ren X P. The effect on SOD activity and protein content in groundnut leaves by drought stress [J]. Acta Agron. Sin., 2004, 30(2):169-174.
- [20] 李尚霞,封海胜,宫清轩,等.不类型花生品种根系生育特性的研究[J].花生学报,2005,34(3):26-30.  
Li S X, Feng H S, Gong Q X *et al.* Study on root growth characteristic of different type peanut varieties [J]. J. Peanut Sci., 2005, 34(3):26-30.
- [21] 杜应琼,廖新荣,黄志尧,等.硼、钼对花生氮代谢的影响[J].作物学报,2001,27(5):612-616.  
Du Y Q, Liao X R, Huang Z Y *et al.* Effect of boron and molybdenum on nitrogen Metabolism of peanut [J]. Acta Agron. Sin., 2001, 27(5):612-616.
- [22] 上海植物生理学会.植物生理学实验手册[M].上海:上海科学技术出版社,1999.115-150.  
Shanghai Society for Plant Physiology. Experimental manual on plant physiology [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1999. 115-150.
- [23] Cren M, Hirel B. Glutamine synthetase in higher plant: regulation of gene and protein expression from theorgan to the cell [J]. Plant Cell Physiol., 1999, 40:1187-1193.