

## 低钾胁迫对烟草幼苗碳氮代谢基因表达谱的影响

鲁黎明, 陈 勇, 鲁逸飞, 李立芹\*

(四川农业大学农学院, 成都 611130)

**摘 要:** 为探索烟草响应低钾胁迫的分子机制, 对 K326 烟草幼苗进行了 0、6、12 和 24 h 的低钾胁迫处理, 并利用定制的烟草全基因组芯片, 分析了烟草幼苗基因表达谱的变化。结果表明, 与 0 h 相比, 6、12 和 24 h 的 3 个时间点差异表达在 2 倍以上 ( $p < 0.05$ ) 的基因总数为 3790 个。从功能方面看, 这些差异表达基因广泛参与了烟草的各种生物学过程, 包括抗氧化活性、应激反应、运输活性、发育过程、催化活性、生物调节、代谢过程等。其中包括了硝酸还原酶基因 *NIA2* 等 10 个参与烟草氮代谢的基因, 以及 *UGP* 等 44 个参与烟草碳水化合物与糖代谢的基因。本研究结果说明, 低钾胁迫对烟草的基因表达产生了广泛的影响, 进而可能影响到烟草的碳氮等基础代谢。

**关键词:** 烟草; 低钾胁迫; 基因表达谱; 基因芯片; 碳氮代谢

中图分类号: S572.01

文章编号: 1007-5119 (2015) 04-0012-06

DOI: 10.13496/j.issn.1007-5119.2015.04.002

## The Impact of Low Potassium Stress on Tobacco Gene Expression Profiles of Carbon and Nitrogen Metabolism

LU Liming, CHEN Yong, LU Yifei, LI Liqin\*

(Agronomy College of Sichuan Agriculture University, Chengdu 611130, China)

**Abstract:** In order to explore the molecular mechanism of tobacco potassium nutrition, tobacco seedlings of K326 were treated with low potassium stress for 0, 6, 12 and 24 h. Gene expression profiles of tobacco seedlings at each time point were analyzed. The results showed that a total of 3790 genes were detected with a change of two folds or more in expression level ( $p < 0.05$ ). GO analysis showed that these differentially expressed genes can be divided into functional classifications including antioxidant activity, stress response, transport activity, development process, catalytic activities, biological regulation, metabolism, etc. Among them, 10 genes, including the nitrate reductase gene *NIA2*, were involved in nitrogen metabolism, and 44 genes, such as *UGP*, were involved in the metabolism of carbohydrate and sugar. The results of this study indicate that low potassium stress has a broad impact on gene expression of tobacco, and it may affect the metabolism of carbon and nitrogen in tobacco.

**Keywords:** tobacco; low potassium stress; gene expression profiling; gene chips; carbon and nitrogen metabolism

钾是烟草的一个重要品质元素。然而, 与国外优质烟叶相比, 我国烟叶中的钾含量较低<sup>[1-2]</sup>。研究表明, 由于植物生长对钾的需求量较大, 土壤中含钾量往往不足以满足植物生长发育的需要<sup>[3]</sup>。为适应这种低钾环境, 植物产生了一整套调节机制, 如功能基因的诱导表达<sup>[4-9]</sup>、信号转导与调节途径的运作<sup>[10-11]</sup>。近年来, 基因芯片技术以其高通量、全方位的特点, 在植物响应非生物胁迫的机制研究方面得到了广泛的应用<sup>[12]</sup>。如拟南芥<sup>[13-15]</sup>

及水稻<sup>[16-20]</sup>分别响应低氮、低磷的研究均表明, 在胁迫条件下, 拟南芥及水稻的基因表达谱均发生了较大的变化。其中, Ma 等<sup>[11]</sup>对水稻响应低钾胁迫的研究证实, 编码碳氮代谢、信号蛋白、转录因子及矿质元素转运蛋白的基因, 均参与了这种胁迫响应。在烟草的生长发育后期, 也经常遇到土壤中有有效钾含量不足的问题。所以, 探索烟草响应低钾胁迫的分子机制, 对于提高烟叶钾含量具有重要的意义。因此, 本研究利用基因芯片技术,

基金项目: 国家自然科学基金“E3参与植物响应低磷胁迫的分子机制”(31070244)

作者简介: 鲁黎明, 男, 博士, 副教授, 研究方向为烟草钾遗传育种。E-mail: luliming@sicau.edu.cn。\*通信作者, E-mail: lilq88@126.com

收稿日期: 2015-05-05

修回日期: 2015-07-14

分析低钾胁迫下烟草参与碳氮代谢的基因表达谱的变化。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料及处理

试验材料为烤烟品种 K326 (*Nicotiana tabacum* cv. K326), 基因芯片为美国安捷伦公司烟草全基因组芯片。

烟草种子表面消毒后, 播种于MS培养基上, 并放于光照培养室进行全光照培养, 培养温度为28℃。无菌苗培养4周后, 进行低钾胁迫处理(0、6、12和24h), 重复3次。将烟草幼苗移到低钾培养基<sup>[21]</sup>上, 并在上述4个时间点进行取样, 迅速于液氮中冷冻备用。

### 1.2 基因表达谱芯片分析

烟草样品总RNA的抽提采用TRIZOL法, 按照试剂盒说明书的要求进行。使用QIAGEN RNeasy® Kit 纯化总RNA。然后, 使用Nanodrop ND-1000及Agilent BioAnalyzer 2100进行总RNA质检。

芯片杂交:cDNA的合成、cRNA的制备、Cy3单色荧光标记、标记产物的片段化等均按照美国安捷伦公司的基因芯片杂交标准流程进行。芯片杂交过程与数据采集由上海伯豪生物技术有限公司芯片杂交平台完成。

### 1.3 数据处理与分析

基因表达信号经归一化后, 各处理与对照信号值进行比对, 若foldchange变化的比值 $\geq 2$ 为该基因表达上调, 比值 $\leq -2.0$ 则该基因表达下调, 以此筛选出每组对比中的差异表达基因。登陆上海伯豪生物公司的SAS分析系统(<http://www.shanghaibiotech.com>)进行数据分析, 并对差异表达基因进行GO(Gene Ontology)功能分析。

Cluster聚类分析使用Cluster3.0软件进行。差异基因的表达趋势分析采用STEM(Short Time-series Expression Miner)软件进行。

### 1.4 RT-qPCR 验证

随机挑选出3个上调表达和3个下调表达基因作为验证基因, 引物采用primer 3.0软件进行设计, 由生工生物工程有限公司合成。RT采用Invitrogen的反转录试剂盒, 按照说明书进行。SYBR Green qPCR采用10μL反应体系(2×SYBR Green PCR buffer 5μL, 正反向引物各0.2μL, 模板DNA 5ng, 用ddH<sub>2</sub>O加至10μL), 反应条件为95℃, 5min, 95℃, 10s, 60℃, 30s, 40个循环。

## 2 结果

### 2.1 差异表达基因总体特征

利用上海伯豪生物公司的SAS分析系统, 对芯片数据进行了分析。以 $P < 0.05$ 且变化倍数在2倍以上为条件, 梳理了差异表达的基因。3个时间点共计富集到3790个差异表达基因(DEGs)。与0h相比, 6h时间点差异表达基因达2277个, 其中, 上调表达1270个, 下调表达1007个; 12h为1954个, 其中, 上调表达1159个, 下调表达795个; 24h为1835个, 其中, 上调表达1023个, 下调表达812个。6h时间点差异表达基因数量较多, 同时, 在3个时间点, 上调基因的数量总是比下调基因多。在上调表达的DEGs中, 3个处理时间点一直都处于上调的基因有300个; 在下调表达的DEGs中, 3个处理时间点一直都处于下调的基因有257个, 共计557个。该类基因在低钾胁迫后一直处于活跃状态, 可能与低钾胁迫有着密切的联系。

差异表达基因可以分为8种表达趋势(图1, A-H), 趋势中各基因的表达一致性较强, 变化动态较一致。这些表达趋势相似的基因, 可能在某些生理生化过程中处于协同关系, 或者具有类似的功能。

### 2.2 RT-qPCR 验证

为检验基因芯片检测结果的准确性, 在差异表达基因中, 随机挑选了3个上调和3个下调基因作为验证基因, 进行RT-qPCR的验证。结果表

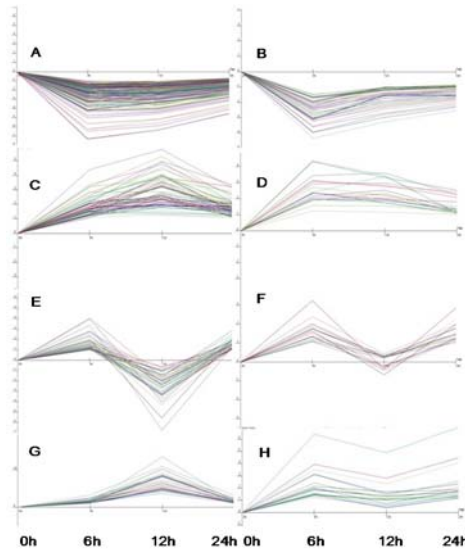
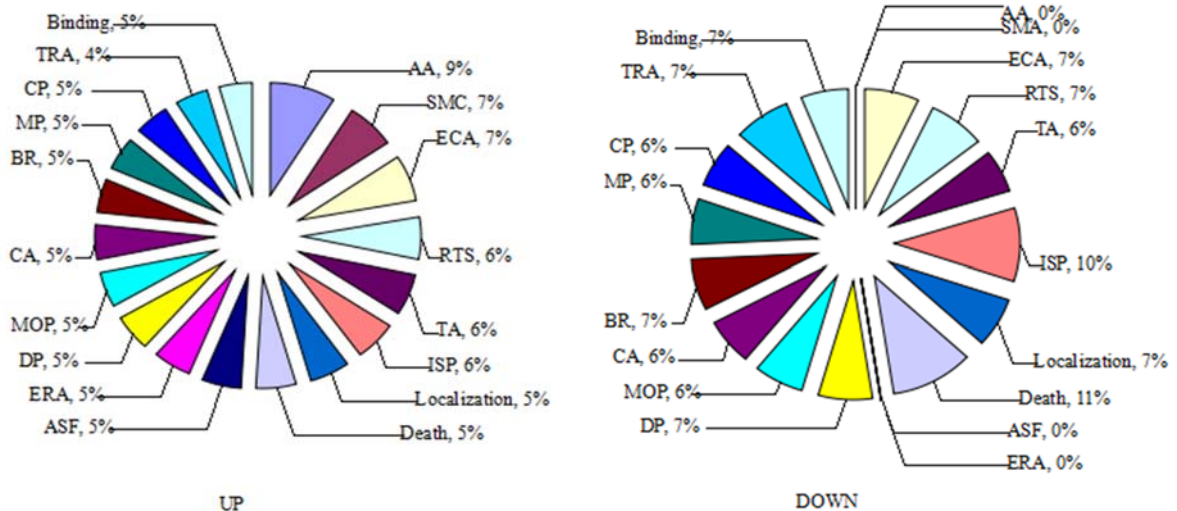


图1 烟草响应低钾胁迫的基因表达模式分析  
Fig. 1 Expression profiles of tobacco seedlings under potassium deficiency

明基因芯片技术对基因表达检测的准确性较高。

### 2.3 差异表达基因的功能分析

在  $P(0.05)$  显著水平下, 这些差异表达基因可以归纳为 18 种功能, 如抗氧化活性、结构分子活性、电子载体活性、应激反应等 (图 2)。说明低钾胁迫引发了烟草幼苗多种生理生化反应。



注: 图中: AA-antioxidant activity, 抗氧化活性; SMC-structural molecule activity, 结构分子活性; ECA-electron carrier activity, 电子载体活性; RTS-response to stimulus, 刺激响应; TA-transporter activity, 转运体活性; ISP-immune system process, 免疫系统过程; Localization, 定位; Death, 死亡; ASF-anatomical structure formation, 解剖结构形成; ERA-enzyme regulator activity, 激酶调节活性; DP-developmental process, 发育过程; MOP-multicellular organismal process, 多细胞生物过程; CA-catalytic activity, 催化活性; BR-biological regulation, 生物调节; MP-metabolic process, 代谢过程; CP-cellular process, 细胞过程; TRA-transcription regulator activity, 转录调节活性; Binding-结合。

图2 差异表达基因的功能分析

Fig. 2 GO analysis of DEGs

表1 RT-qPCR 所用引物

Table1 Primers for RT-qPCR

基因名称	引物序列	引物序列
<i>PIP1;4</i>	正向引物	CCTATTGGATTGCTGTGTTCTTG
	反向引物	GACTCCTAGCTGGGTTGATACCA
<i>AT5G09960</i>	正向引物	TCTATCCCTATTTCTCCAAGCACAT
	反向引物	CCACACTTTTTTCCATCTATTATTCTC
<i>PP2-A12</i>	正向引物	CATGTCCACGGATGGGATAAA
	反向引物	GGGTTGTGGCTTGCTGCTT
<i>PDR5</i>	正向引物	GCAAAGGTGAAGAAGTGCATGTT
	反向引物	GCAACTAGTCCAAGTATGCTCTTGA
<i>PYL4</i>	正向引物	CATCTCCGCCCAATCG
	反向引物	TGTATGCTTGGCGGTTATCG
<i>AT4G25780</i>	正向引物	TTAATGCTTGGGCTGATGAACA
	反向引物	TCCTGTACTTTCCACACAATTTG
<i>Actin(内参)</i>	正向引物	CGGTGTCTCACATACAGTACCAATT
	反向引物	TCACGACCAGCAAGATCCAA

### 2.4 氮代谢过程相关基因

氮代谢是植物体内的基础代谢过程, 直接影响植物的生长发育, 也是植物产量形成的主要影响因素<sup>[22-24]</sup>。在本研究中, 低钾引起了氮代谢过程中的相关基因的变化 (表 2)。如硝酸还原酶 *NIA2*、谷氨酸合成酶 *GLT1*、谷氨酰胺合成酶 *AtGSRI* 等。这些基因均集中于植物氮代谢的起点, 即无机氮同化为有机氮的过程。

表 2 氮代谢途径中的重要基因

Table 2 Nitrogen metabolic genes

基因编号	基因名称	P 值	变化倍数	基因功能
823888	<i>ASNI</i>	0.003	-21.90	天冬酰胺合成酶
829911	<i>AT4G37560</i>	0.004	-2.01	乙酰胺酶/甲酰胺酶家族蛋白
833738	<i>AtGSR1</i>	0.010	2.58	谷氨酰胺合成酶 1;1
831599	<i>GAD</i>	0.019	7.99	谷氨酸脱羧酶 1
831935	<i>GDH1</i>	0.013	-2.67	谷氨酸脱氢酶 1
830635	<i>GDH2</i>	0.002	2.05	谷氨酸脱氢酶 2
821050	<i>GLN1.3</i>	0.008	-2.59	谷氨酰胺合成酶同工酶 1-3
835427	<i>GLT1</i>	0.017	-2.31	谷氨酰胺合成酶 1
833738	<i>GSR</i>	0.010	2.58	谷氨酰胺合成酶同工酶 1-1
840630	<i>NIA2</i>	0.000	-3.92	硝酸还原酶 2

注：表中“-”表示基因下调表达。

## 2.5 碳水化合物代谢相关基因

碳水化合物及糖类代谢是植物的最基本的初生代谢,直接影响着植物的基本生命活动<sup>[25-26]</sup>。本研究发现,在低钾胁迫下,烟草幼苗参与碳水化合物代谢的基因中,有 44 个基因的表达发生了显著变化,其中上调 28 个,下调 16 个(表 3)。这些差异表达基因主要参与了光合作用碳同化、呼吸作用之糖酵解与 PPP 途径、蔗糖合成以及淀粉代谢等生化过程。本结果说明,低钾胁迫可能导致了烟草幼苗光合作用与呼吸作用发生改变。

## 3 讨 论

### 3.1 低钾对氮代谢的影响

本试验结果表明,低钾胁迫导致了烟草编码硝酸还原酶、谷氨酸合成酶与谷氨酰胺合成酶等基因的表达均发生了明显变化。此结果与拟南芥及水稻的研究结果相一致<sup>[10-11]</sup>。在本研究中,硝酸还原酶基因的表达在 3 个时间点均处于下调,而谷氨酰胺合成酶基因则均上调表达。由于这些基因在根部参与无机氮同化过程,因此,可以推测,在外界环境缺钾时,烟草氮同化会受到抑制,从而可能会抑制烟草的生长。

### 3.2 低钾对碳代谢的影响

研究表明,低钾环境中,拟南芥根中碳氮代谢酶基因的表达发生了明显的改变,丙酮酸、苹果酸及硝酸盐等的含量也明显下降<sup>[27]</sup>。供钾恢复正常时,其含量又回归正常。MA 等<sup>[11]</sup>在水稻的研究也得到了类似的结果,有两个 *PEPCK* 基因表达

显著下调。本研究也发现,低钾条件下,烟草有 44 个差异表达基因参与了糖及碳水化合物的代谢。它们参与了碳固定、EMP、PPP、蔗糖合成以及淀粉代谢等途径。其中,有 5 个丙酮酸激酶基因的表达上调。由此可见,低钾胁迫时,烟草通过改变基础碳代谢基因的表达,调整基础代谢,以适应外界的胁迫环境,保证植株的正常生长。

## 4 结 论

在低钾胁迫下,烟草幼苗众多基因的表达发生了显著的改变。其中,包括了硝酸还原酶基因 *NIA2* 等参与无机氮同化的基因,以及 *UGP* 等参与碳水化合物代谢的基因。说明烟草在低钾胁迫时,可能通过调节基因的表达,影响到碳氮等基础代谢。本研究的结果为烟草响应低钾胁迫的分子机制研究提供了参考。

### 参考文献

- [1] 郭清源,丁松爽,刘国顺,等. 钾用量与灌溉量对不同土层钾素及烟叶钾含量的积累效应[J]. 中国烟草科学, 2015, 36(1): 61-67.
- [2] 杨铁钊,鲁黎明,夏巍,等. 烤烟富钾基因型钾吸收积累与内向钾电流特性[J]. 中国农业科学, 2008, 41(8): 2392-2399.
- [3] Ashley M, Grant M, GRABOV A. Plant responses to potassium deficiencies: a role for potassium transport proteins [J]. Journal Experimental Botany, 2006, 57: 425-436.
- [4] Gierth M, MÄSER P, Schroeder J I. The potassium transporter AtHAK5 functions in K(+) deprivation-induced high-affinity K(+) uptake and AKT1 K(+) channel contribution to K(+) uptake kinetics in

表3 参与碳水化合物及糖代谢相关差异表达基因

Table 3 DEGs involved in carbohydrate and sugar metabolism of tobacco seedlings under low potassium stress

基因编号	基因名称	P 值	变化倍数	基因功能
817395	BGAL8	0.006	2.06	$\beta$ -半乳糖苷酶 8
820584	BGAL1	0.006	-4.02	$\beta$ -半乳糖苷酶 1
829788	BGAL3	0.001	2.05	$\beta$ -半乳糖苷酶 3
832194	BGAL7	0.039	-13.86	$\beta$ -半乳糖苷酶 7
842747	GH9C2	0.003	-2.12	内葡聚糖酶 6
821313	UGP	0.050	2.85	似 UTP-葡萄糖-1-磷酸尿苷酰基转移酶 2
822590	AT3G29320	0.003	-2.51	糖基转移酶家族蛋白
823850	PHS2	0.000	2.36	$\alpha$ -葡聚糖磷酸化酶同工酶 H
823853	AT3G47000	0.002	2.61	$\beta$ -葡萄糖苷酶
823858	AT3G47050	0.000	2.20	$\beta$ -葡萄糖苷酶
826603	AtSPS4F	0.001	2.28	蔗糖磷酸合成酶
827419	CT-BMY	0.004	-17.30	$\beta$ -淀粉酶 3
828603	AMY1	0.008	2.27	$\alpha$ -淀粉酶
829940	HKL3	0.009	3.26	己糖激酶
830056	AtGH9B18	0.028	2.46	内葡聚糖酶 24
831584	AT5G17200	0.032	3.89	多聚半乳糖醛酸酶
832206	SUS1	0.002	-3.58	蔗糖合成酶 1
834883	ADG1	0.032	2.92	葡糖-1-磷酸腺苷酰基转移酶小亚基
837152	AtTPS7	0.011	-5.24	似 $\alpha$ , $\alpha$ -海藻糖-磷酸合成酶 7
838927	AT1G23190	0.002	-4.08	类葡萄糖磷酸变位酶
839382	AtSPS3F	0.041	2.62	蔗糖磷酸合成酶
844194	AtTPS1	0.010	2.26	$\alpha$ , $\alpha$ -海藻糖-磷酸合成酶
816672	AT2G21330	0.040	-2.02	果糖-二磷酸醛缩酶
816962	ALDH11A3	0.001	2.99	NADP-依赖磷酸甘油醛脱氢酶
818231	AT2G36580	0.004	2.46	类丙酮酸激酶蛋白
819567	GAPC1	0.001	2.33	3-磷酸甘油醛脱氢酶
821870	PKP-ALPHA	0.006	2.35	丙酮酸激酶家族蛋白
823934	AT3G47800	0.003	2.49	1-醛糖异构酶
823955	ALDH2B4	0.005	2.40	乙醛脱氢酶 2B4
824077	AT3G49160	0.026	2.28	丙酮酸激酶
824465	AT3G52990	0.021	-2.08	丙酮酸激酶
828733	PFK3	0.000	-2.51	6-磷酸果糖激酶 3
829573	ALDH3I1	0.000	2.17	乙醛脱氢酶 3I1
835735	AT5G56350	0.002	2.13	丙酮酸激酶
838199	GAPCP-2	0.013	3.14	3-磷酸甘油醛脱氢酶
838991	ALDH2B7	0.001	2.92	乙醛脱氢酶 2B7
840172	AT1G32780	0.008	-2.93	乙醇脱氢酶 3
842284	At-E1ALPHA	0.027	2.47	丙酮酸脱氢酶 E1 复合体 $\alpha$ -亚基
825246	AT3G60750	0.010	-3.50	转酮醇酶
830052	AT4G38970	0.001	-2.59	果糖-二磷酸醛缩酶
833559	G6PD1	0.025	-2.18	6-磷酸葡萄糖脱氢酶 1
834076	G6PD6	0.007	2.68	6-磷酸葡萄糖脱氢酶 6
834832	PFK2	0.008	2.35	6-磷酸果糖激酶 2
835257	PGM	0.000	-4.15	葡萄糖磷酸变位酶

注：表中“-”表示基因下调表达。

- Arabidopsis roots[J]. Plant Physiology, 2005, 137(3): 1105-1114.
- [5] SANTA-MARÍA G E, RUBIO F, DUBCOVSKY J, et al. The HAK1 gene of barley is a member of a large gene family and encodes a high-affinity potassium transporter[J]. Plant Cell, 1997, 9(12): 2281-2290.
- [6] FULGENZI F R, PERALTA M L, MANGANO S, et al. The Ionic Environment Controls the Contribution of the Barley HvHAK1 Transporter to Potassium Acquisition[J]. Plant Physiology, 2008, 147(1): 252-262.
- [7] BAÑUELOS M A, GARCIADEBLAS B, CUBERO B, et al. Inventory and functional characterization of the HAK potassium transporters of rice[J]. Plant Physiology, 2002, 130(2): 784-795.
- [8] BUSCHMANN P H, VAIDYANATHAN R, GASSMANN W, et al. Enhancement of Na(+) uptake currents, time-dependent inward-rectifying K(+) channel currents, and K(+) channel transcripts by K(+) starvation in wheat root cells[J]. Plant Physiology, 2000, 122(4): 1387-1397.
- [9] CELLIER F, CONÉJÉRO G, RICAUD L, et al. Characterization of AtCHX17, a member of the cation/H<sup>+</sup> exchangers, CHX family, from Arabidopsis thaliana suggests a role in K<sup>+</sup> homeostasis[J]. The Plant

- Journal, 2004, 39(6): 834-846.
- [10] Armengaud P, Breitling R, Amtmann A. The Potassium-Dependent Transcriptome of Arabidopsis Reveals a Prominent Role of Jasmonic Acid in Nutrient Signaling[J]. *Plant Physiology*, 2004, 136(1): 2556-2576.
- [11] MA T L, WU W H, WANG Y. Transcriptome analysis of rice root responses to potassium deficiency[J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12: 161-173.
- [12] 许志茹, 李玉花. 基因芯片技术在植物研究中的应用[J]. *生物技术*, 2004, 14(6): 70-72.
- [13] KRAPP A, BERTHOME R, ORSEL M, et al. Arabidopsis Roots and Shoots Show Distinct Temporal Adaptation Patterns toward Nitrogen Starvation[J]. *Plant Physiology*, 2011, 157(3): 1255-1282.
- [14] MISSION J, RAGHOTHAMA K G, JAIN A, et al. A genome-wide transcriptional analysis using Arabidopsis thaliana Affymetrix gene chips determined plant responses to phosphate deprivation[J]. *Proceeding National Academy Science USA*, 2005, 102(33): 11934-11939.
- [15] WOO J, MACPHERSON C R, LIU J, et al. The response and recovery of the Arabidopsis thaliana transcriptome to phosphate starvation[J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12: 62-83.
- [16] WANG D, PAN Y, ZHAO X, et al. Genome-wide temporal-spatial gene expression profiling of drought responsiveness in rice[J]. *BMC Genomics*, 2011, 12: 149-163.
- [17] LIAN X, WANG S, ZHANG J, et al. Expression profiles of 10,422 genes at early stage of low nitrogen stress in rice assayed using a cDNA microarray[J]. *Plant Molecular Biology*, 2006, 60(5): 617-631.
- [18] WASAKI J, YONETANI R, KURODA S, et al. Transcriptomic analysis of metabolic changes by phosphorus stress in rice plant roots[J]. *Plant Cell & Environment*, 2003, 26(9): 1515-1523.
- [19] WASAKI J, SHINANO T, ONISHI K, et al. Transcriptomic analysis indicates putative metabolic changes caused by manipulation of phosphorus availability in rice leaves[J]. *Journal Experimental Botany*, 2006, 57(9): 2049-2059.
- [20] LI L, LIU C, LIAN X. Gene expression profiles in rice roots under low phosphorus stress[J]. *Plant Molecular Biology*, 2010, 72(4-5): 423-432.
- [21] XU J, LI H D, CHEN L Q, et al. A protein kinase, interacting with two calcineurin B-like proteins, regulates K<sup>+</sup> transporter AKT1 in Arabidopsis[J]. *Cell*, 2006, 125: 1347-360.
- [22] 杨志晓, 史跃伟, 林世峰, 等. 烤烟碳氮代谢关键酶活性动态及其与类胡萝卜素关系研究[J]. *中国烟草科学*, 2014, 35(2): 59-63.
- [23] 武云杰, 杨铁钊, 张小全. 谷氨酰胺合成酶抑制剂对衰老期烟叶氮代谢的影响[J]. *中国烟草科学*, 2014, 35(1): 37-42.
- [24] 刘国顺, 何永秋, 杨永锋, 等. 不同钾肥施肥对烤烟质体色素和碳氮代谢及品质的影响[J]. *中国烟草科学*, 2013, 34(6): 49-55.
- [25] 史宏志, 韩锦峰, 赵鹏, 等. 不同氮量与氮源下烤烟淀粉酶和转化酶活性动态变化[J]. *中国烟草科学*, 1999, 20(3): 5-8.
- [26] 岳红宾. 不同氮素水平对烟草碳氮代谢关键酶活性的影响[J]. *中国烟草科学*, 2007, 28(1): 18-20.
- [27] ARMENGAUD P, SULPICE R, MILLER A J, et al. Multilevel analysis of primary metabolism provides new insights into the role of potassium nutrition for glycolysis and nitrogen assimilation in Arabidopsis roots[J]. *Plant Physiol*, 2009, 150: 72-85.