

红蓝光质对番茄幼苗氮水平和代谢关键酶及基因表达的影响

王丽伟¹, 李岩^{2,3,*}, 辛国凤², 魏珉^{2,3}, 杨其长^{1,*}, 米庆华^{3,4}

(¹ 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京 100081; ² 山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东泰安 271018; ³ 农业部黄淮海设施农业工程科学观测实验站, 山东泰安 271018; ⁴ 山东农业大学发展规划处, 山东泰安 271018)

摘要: 采用 LED (发光二极管) 精量调制光源, 以番茄品种 ‘SV0313TG’ 为试材, 设置红光、蓝光和红光 (3:1) 组合光处理, 以白光处理为对照, 测定番茄幼苗叶片中主要含氮物质 (全氮、硝态氮、铵态氮、游离氨基酸、可溶性蛋白质) 含量和氮代谢关键酶 [硝酸还原酶 (NR)、亚硝酸还原酶 (NiR)、谷氨酰胺合成酶 (GS)、谷氨酸脱氢酶 (GDH)、天冬酰胺合成酶 (AS) 和谷氨酸合成酶 (GOGAT)] 活性及其基因表达。结果表明, 红蓝光组合光处理下硝态氮含量、NR 和 GDH 活性及 6 种氮代谢关键酶的基因表达量显著高于对照和其他处理, 可溶性蛋白含量明显高于红光和对照处理, 但与蓝光处理无显著差异; 与对照和其他处理相比, 蓝光处理下铵态氮和游离氨基酸含量显著升高, NR、NiR、GS 和 GOGAT 活性及 NR、NiR、GS2、FdGOGAT 和 LEAS1 相对表达量显著高于对照; 与对照相比, 红光显著降低了全氮含量, NiR、GOGAT、GDH 和 AS 活性及 GDH1 表达量均受到抑制。综上, 与对照相比, 红光处理降低了番茄幼苗叶片全氮含量和部分氮代谢酶活性; 蓝光处理则提高了游离氨基酸和铵态氮含量; 红蓝光组合光能够提高氮代谢相关酶转录水平和部分关键酶活性, 进而促进氮素吸收并向可溶性蛋白转化。可见, 适宜比例的红蓝光组合光可促进番茄幼苗氮的同化及转化氮的吸收, 加速物质积累, 进而促进番茄幼苗生长。

关键词: 番茄; 光质; 氮含量; 氮代谢; 氨基酸

中图分类号: S 641.2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2017) 04-0768-09

Effects of Red and Blue Light Quality on Nitrogen Levels, Activities and Gene Expression of Key Enzymes Involved in Nitrogen Metabolism from Leaves of Tomato Seedlings

WANG Liwei¹, LI Yan^{2,3,*}, XIN Guofeng², WEI Min^{2,3}, YANG Qichang^{1,*}, and MI Qinghua^{3,4}

(¹Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ²College of Horticultural Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; ³Scientific Observing and Experimental Station of Environment Controlled Agricultural Engineering in Huang-Huai-Hai Region, Ministry of Agriculture, Tai'an, Shandong 271018, China; ⁴Development and Planning Department, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

收稿日期: 2017-02-20; **修回日期:** 2017-04-10

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31401921); 山东省自然科学基金项目 (ZR2014CQ029); 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-25); ‘十二五’ 国家科技支撑计划课题 (2014BAD05B03; 2012BAD11B01); 国家公益性行业 (农业) 科研专项 (201303108); ‘十三五’ 国家重点研发计划项目 (2016YFB0302403)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: edmonlee@163.com; yangqichang@caas.cn)

Abstract: The light-emitting-diode (LED) as precision modulation light sources were used in this study with 3 treatments comprised of red (R) light, blue (B) light and combination of red and blue light with proportion of 3 : 1 (3R1B), white light as the control. The content of main nitrogenous substances including total nitrogen, nitrate nitrogen, ammonium nitrogen, free amino acids and soluble protein, activities and gene expression of key enzymes from nitrogen metabolism including nitrate reductase(NR), nitrite reductase (NiR), glutamine synthetase (GS), glutamate dehydrogenase (GDH), asparagine synthetase (AS) and glutamate synthase (GOGAT) in leaf of tomato seedlings with ‘SV0313TG’ as experiment material were determined. The results showed that the nitrate nitrogen content and activities of NR and GDH and gene expression levels of 6 key enzymes for nitrogen metabolism under treatment of 3R1B were significantly higher than those of other treatments and the control, and the soluble protein content was also higher under this treatment than that of red and white light. While no significant difference was found between this treatment and blue light. In addition, the content of ammonium nitrogen and free amino acids under blue light was significantly increased compared with those of other treatments and the control, and activities of NR, NiR, GS and GOGAT, as well as relative expression of *NR*, *NiR*, *GS2*, *FdGOGAT* and *LEAS1* were significantly higher than those of the control. Comparing with white light, red light significantly reduced the total nitrogen content, and activities of NiR, GOGAT, GDH and AS and expression of *GDH1* were inhibited as well. In conclusion, in comparison with white light, the total nitrogen content and activities of some nitrogen metabolizing enzymes were reduced by red light. However, the content of free amino acids and ammonium nitrogen were enhanced by blue light. Combination of red and blue light could improve transcription levels of nitrogen metabolism-related enzymes and activities of some key enzymes in this pathway, thereby, promoting nitrogen absorption and converting into soluble protein. It is evidently that the combination of red and blue light with appropriate proportion could promote the nitrogen assimilation and the absorption of transformed nitrogen in tomato seedlings, accelerating substances accumulation, and then, stimulating the growth of tomato seedlings.

Keywords: tomato; light quality; nitrogen content; nitrogen metabolism; amino acid

光作为影响植物生长发育的主要环境因子, 除光强和光周期外, 光质在调控植物生长发育、形态建成和生理代谢等方面的作用十分显著(张欢 等, 2010; 苏娜娜 等, 2013; Hernández & Kubota, 2016)。由于植物对可见光的吸收波长主要集中在 400 ~ 510 nm 的蓝紫光区和 610 ~ 720 nm 的红橙光区, 因此通常使用红色和蓝色光源即可培养植物(Andrew et al., 1997)。前人已在水稻、一品红、番茄、黄瓜、香椿、烟草等作物的研究中发现蓝光处理可有效促进作物氮代谢(史宏志 等, 1999; 江明艳和潘远智, 2006; 张立伟 等, 2010; 郭银生 等, 2011; 唐大为 等, 2011; 孙娜 等, 2016), 提高硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合成酶(GOGAT)活性及总氮、蛋白质和氨基酸含量, 而红光则抑制了NR、GS和GOGAT活性, 降低含氮化合物的含量(孙娜 等, 2016)。近年来一些研究发现采用红蓝组合光更有利于植物生长。吴根良等(2014)对辣椒和孙娜等(2016)对番茄的研究表明, 红蓝组合光明显提高氮代谢相关酶活性和游离氨基酸含量, 进而促进可溶性蛋白的形成。

利用LED光源具有光质纯度高、耗能少、波长固定与低发热的优点(Choi et al., 2003; Guo et al., 2008), 研究其对园艺作物生长发育的影响已成为热点(Morrow, 2008)。番茄(*Solanum*

lycopersicum) 在设施蔬菜生产中占有重要地位, 有关 LED 不同光质, 尤其是红蓝组合光对番茄的生理生化、光合作用以及产量和品质影响的研究已有报道, 且作者前期试验已经筛选出促进番茄幼苗生长, 提高光合速率的红蓝组合光适宜比例, 但红蓝 LED 光源调控番茄幼苗氮代谢途径的机理尚不明确。本试验旨在通过系统研究红蓝 LED 对番茄幼苗叶片中氮代谢关键酶活性及其基因表达、游离氨基酸含量和氮水平的影响, 为 LED 组合光源在番茄壮苗培育中的应用提供理论基础。

1 材料与方 法

1.1 试验材料与试验设计

试验于 2016 年 8—11 月在山东农业大学园艺实验站日光温室及智能人工气候室内进行。供试番茄品种为 ‘SV0313TG’ (*Solanum lycopersicum*, Seminis Vegetable Seeds 公司, 美国), 经温汤浸种、催芽后, 播种于日光温室内 50 孔育苗盘中 (草炭: 蛭石 = 2:1)。子叶展平后每 2 d 用 1/2 剂量山崎番茄专用配方营养液浇灌, 二叶一心期选择形态长势一致的幼苗转入长 6.5 cm、宽 6.5 cm、高 10 cm 的塑料钵中并置于智能人工气候室。根据前期红蓝光质筛选试验的结果, 采用 4 种不同 LED 光源进行培养, 分别为红光 (657.1 nm)、蓝光 (457.2 nm)、红蓝 (3:1, 灯的数量比) 组合光和白光 (对照), 各处理光源光谱相对量子通量见图 1。LED 光源均购自深圳纯英达业集团有限公司。调节光源与幼苗的距离, 使光强均为 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光强用 3415FX 光度计 (Spectrum Technologies 公司, 美国) 进行测定。光照时间 $12 \text{ h} \cdot \text{d}^{-1}$, 昼/夜温度 $28 \text{ }^{\circ}\text{C}/19 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 空气湿度 $70\% \pm 5\%$, 每处理 60 株。于处理 30 d 时, 取生长点下第 1 和第 2 片真叶进行各项指标的测定 (张毅 等, 2013), 试验均重复 3 次。

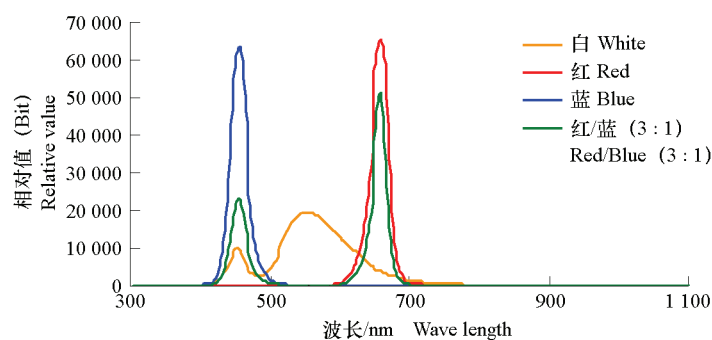


图 1 不同光质的光谱图

Fig. 1 Spectrum figures of different light qualities

1.2 测定项目与测定方法

幼苗叶片游离氨基酸采用 5% 磺基水杨酸提取, 滤膜过滤后用日立 L8800 型氨基酸自动分析仪测定其含量 (Li et al., 2016)。

参照鲍士旦 (2000) 的方法测定番茄幼苗叶片全氮含量; 参照李合生等 (2000) 的方法测定硝态氮、铵态氮和可溶性蛋白质含量。

NR 活性采用磺胺比色法 (李合生 等, 2000) 测定; NiR 活性参照 Scheible 等 (1997) 的方法测定; GS 和 GOGAT 活性参照王小纯等 (2005) 的方法测定; GDH 活性参照张智猛等 (2011) 的

方法测定; AS 活性参照崔振伟 (2007) 的方法测定。

叶片氮代谢相关酶基因 RT-PCR 分析: 采用 Trizol 试剂抽提样品 RNA, 利用 5X All-In-One RT MasterMix (with AccuRT Genomic DNA Removal Kit; ABM, G492, 加拿大) 试剂盒反转录成 cDNA。根据 GenBank 中 *NR*、*NiR*、*GS2*、*GDHI*、*LEAS1* 和 *FdGOGAT1* 基因的全长序列, 利用 Primer 3.0 设计目的基因特异引物 (表 1), 引物由通用生物系统有限公司 (安徽) 合成。以 cDNA 为模板, 以适用于番茄荧光定量 PCR 的 *Actin* 基因为内参, 利用合成的引物, 参考 EvaGreen Express 2X qPCR Master Mix (ABM, Master Mix-ES, 加拿大) 试剂盒的使用步骤进行荧光定量 PCR 扩增检测目的基因的转录水平。反应程序: 95 °C 预热 30 s, 95 °C 变性 5 s, 60 ~ 65 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 20 ~ 30 s, 45 个循环。采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法对荧光定量 PCR 扩增数据进行处理, 目的基因相对于内参基因的相对表达量通过计算 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 值来确定。

表 1 RT-PCR 引物序列
 Table 1 Real-time PCR primer sequence

基因名称 Gene name	登录号 Accession number	正向引物序列 (5'→3') Primer sequence	反向引物序列 (5'→3') Primer sequence
<i>NR</i>	NM_001328498.1	CAACTTCCCTCCTTCATCCAA	CGTCATCGTCATCCTCGTCTT
<i>NiR</i>	NM_001346905.1	CGCAGAAACAGGAAGGATACAG	AACCATACTCATCAGCCAAAACG
<i>GS2</i>	NM_001323669.1	GAATCTATCCCTTCGCCACAA	ACGGTTAGCAACTCCCCATG
<i>FdGOGAT</i>	XM_010319707.2	TGCGGTAAGTGATGAGGACAGT	TTCCCCATTGAACCAAGAGC
<i>GDHI</i>	NM_001246921	GAGGATGGGAGGCGTAAGAA	CTGAGGTCCAAGCCAGTAAACA
<i>LEAS1</i>	NM_001319849	AAAGCTGCTAAGCAATGGGG	ACAGTGAAGTAAACTCGTGGTG
<i>Actin</i>	FJ532351.1	AGAACTATGAATTGCCTGATGGAC	TGAGCACAAATGTTACCGTAGAGG

用 DPS7.05 和 Microsoft Excel 2007 软件对数据进行统计分析和绘图, 并运用 Duncan's 检验法进行多重比较和差异显著性检验 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 红蓝光质对番茄幼苗叶片全氮、硝态氮、铵态氮及可溶性蛋白质含量的影响

由表 2 可知, 与对照相比, 蓝光和红蓝光组合光均显著提高番茄幼苗叶片可溶性蛋白含量, 且蓝光处理下全氮含量明显升高, 红蓝组合光则与对照无显著差异; 红光下全氮含量明显较低, 可溶性蛋白含量与对照无显著差异; 蓝光明显降低幼苗叶片硝态氮含量, 红蓝光组合处理下硝态氮含量明显增多, 铵态氮含量则明显降低。

表 2 光质对番茄幼苗叶片全氮、硝态氮、铵态氮和可溶性蛋白质含量的影响
 Table 2 Effects of light quality on content of total nitrogen, nitrate nitrogen, ammonium nitrogen and soluble protein in leaves of tomato seedlings

光质 Light quality	全氮 / (mg · g ⁻¹ DW) Total nitrogen content	硝态氮 / (mg · g ⁻¹ FW) Nitrate nitrogen	铵态氮 / (mg · g ⁻¹ FW) Ammonium nitrogen	可溶性蛋白质 / (mg · g ⁻¹ FW) Soluble protein
白光 (对照) White (Control)	43.41 b	3.05 b	8.21 b	23.57 b
红光 Red	32.81 c	2.86 b	7.82 b	22.18 b
蓝光 Blue	47.57 a	2.50 c	10.30 a	26.99 a
红/蓝 Red/Blue (3 : 1)	44.68 ab	3.37 a	7.01 c	28.55 a

注: 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different small letters mean significant difference among treatments at 0.05 level.

2.2 红蓝光质对番茄幼苗叶片游离氨基酸含量的影响

在番茄幼苗叶片中共检测出 17 种游离氨基酸 (表 3), 其中, 天冬氨酸、谷氨酸、丙氨酸、缬氨酸、精氨酸和脯氨酸含量较高, 为叶片中主要游离氨基酸。与对照相比, 蓝光下游离氨基酸总含量显著升高, 其中, 主要氨基酸的丙氨酸和脯氨酸含量明显较高; 红蓝组合光下丙氨酸、缬氨酸和脯氨酸含量显著高于对照; 红光下谷氨酸和精氨酸含量则明显降低。

表 3 光质对番茄幼苗叶片游离氨基酸含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$) 的影响
Table 3 Effects of light quality on content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$) of free amino acids in leaves of tomato seedlings

氨基酸 Amino acid	白光(对照) White(Control)		红光 Red		蓝光 Blue		红/蓝 Red/Blue (3:1)	
	含量 Content	比例/% Proportion	含量 Content	比例/% Proportion	含量 Content	比例/% Proportion	含量 Content	比例/% Proportion
天冬氨酸 Asp	9.08 c	15.31	15.96 a	26.64	16.48 a	20.77	10.97b	14.60
苏氨酸 Thr	2.67 a	4.50	0.47 b	0.78	0.12 c	0.15	2.46 a	3.27
丝氨酸 Ser	1.51 c	2.55	0.46 d	0.77	2.55 a	3.21	2.05 b	2.73
谷氨酸 Glu	4.22 a	7.12	2.82 c	4.71	4.15 a	5.23	3.55 b	4.73
甘氨酸 Gly	0.48 c	0.81	0.61 c	1.02	1.24 a	1.56	0.90 b	1.20
丙氨酸 Ala	4.14 c	6.98	4.13 c	6.89	9.18 a	11.57	5.79 b	7.71
缬氨酸 Val	7.64 b	12.88	7.77 b	12.97	7.80 b	9.83	9.65 a	12.84
蛋氨酸 Met	0.42 a	0.71	0.60 a	1.00	0.66 a	0.83	0.54 a	0.72
异亮氨酸 Ile	2.01 a	3.39	1.27 b	2.12	1.38 b	1.74	2.46 a	3.27
亮氨酸 Leu	3.06 b	5.16	2.56 c	4.27	3.72 a	4.69	3.62 a	4.82
酪氨酸 Tyr	1.75 a	2.95	1.23 bc	2.05	0.92 c	1.16	1.53 ab	2.04
苯丙氨酸 Phe	2.39 b	4.03	3.39 a	5.66	2.33 b	2.94	3.40 a	4.53
赖氨酸 Lys	2.62 b	4.42	2.01 c	3.35	1.64 d	2.07	2.97 a	3.95
组氨酸 His	0.64 a	1.08	0.59 a	0.98	0.40 b	0.50	0.62 a	0.83
精氨酸 Arg	4.42 a	7.45	1.70 d	2.84	2.32 c	2.92	3.12 b	4.15
脯氨酸 Pro	12.71 d	21.43	15.17 c	25.32	25.28 a	31.86	22.09 b	29.40
色氨酸 Trp	0.56 a	0.94	0.18 c	0.30	0.18 c	0.23	0.41 b	0.55
总量 Total	59.31 c	100.00	59.92 c	100.00	79.35 a	100.00	75.13 b	100.00

注: 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different small letters mean significant difference among treatments at 0.05 level.

2.3 红蓝光质对番茄幼苗叶片氮代谢关键酶活性的影响

由图 2 可知, 与对照相比, 红蓝组合光显著提高番茄幼苗叶片 NR 和 GDH 活性, 分别增加了 64.60%和 28.60%, 蓝光处理下 GDH 活性最低; 与对照相比, 红蓝组合光下 NiR 活性明显升高, 但与蓝光无显著差异; 蓝光下 GS 和 GOGAT 活性显著高于对照, 红光显著抑制了 GOGAT 活性; 与对照相比, 红光和红蓝组合光明显抑制了 AS 活性, 红光次之。

2.4 红蓝光质对番茄幼苗叶片氮代谢关键酶基因表达的影响

由图 3 可以看出, 与对照和其他处理相比, 红蓝组合光处理下 6 种酶基因表达量均明显上调。蓝光下 NR 表达量低于红蓝组合光, 红光和对照最低, 且两者之间无显著差异; 不同光质处理下 NiR 和 GS2 的表达量变化趋势相似, 均以对照最低, 红光和蓝光处理明显高于对照, 但两者之间无显著差异; 红光下 FdGOGAT 的转录水平明显高于蓝光, 对照最低; 红光和蓝光处理下 GDHI 的相对表达量明显降低, 且以蓝光最低; 其他处理 LEAS1 的相对表达量均显著上调, 红蓝组合光最高, 蓝光次之, 红光较低。

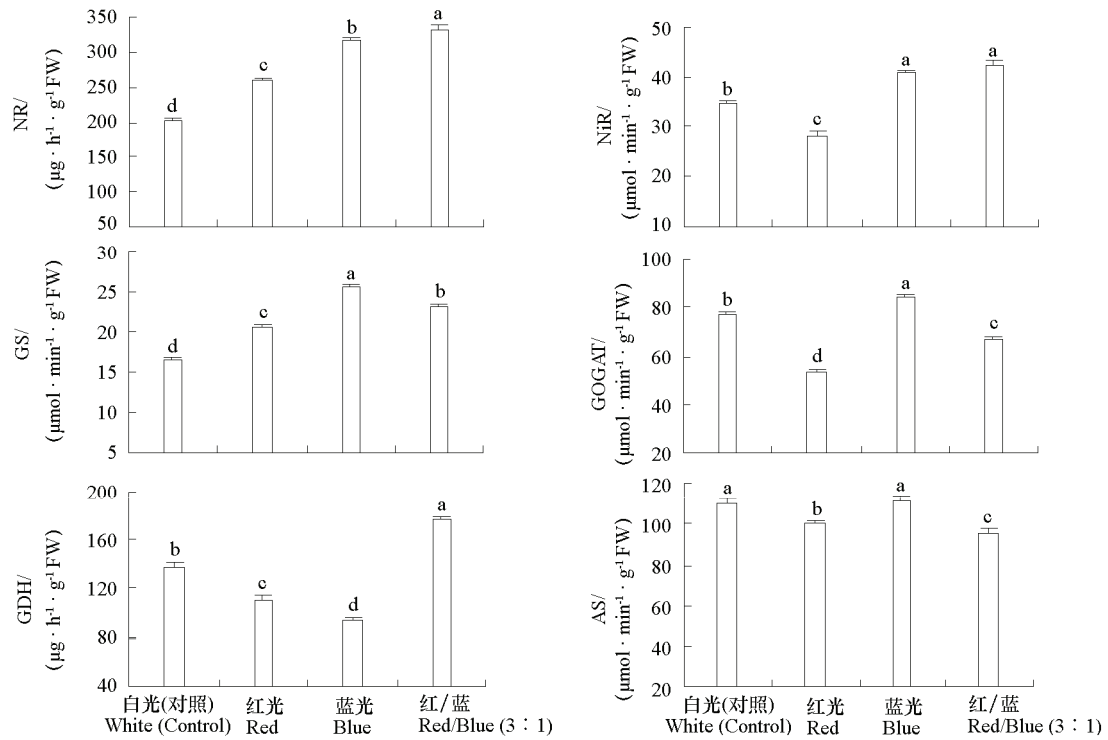


图 2 光质对番茄幼苗叶片氮代谢关键酶活性的影响

Fig. 2 Effects of light quality on activities of key enzymes from nitrogen metabolism in leaves of tomato seedlings

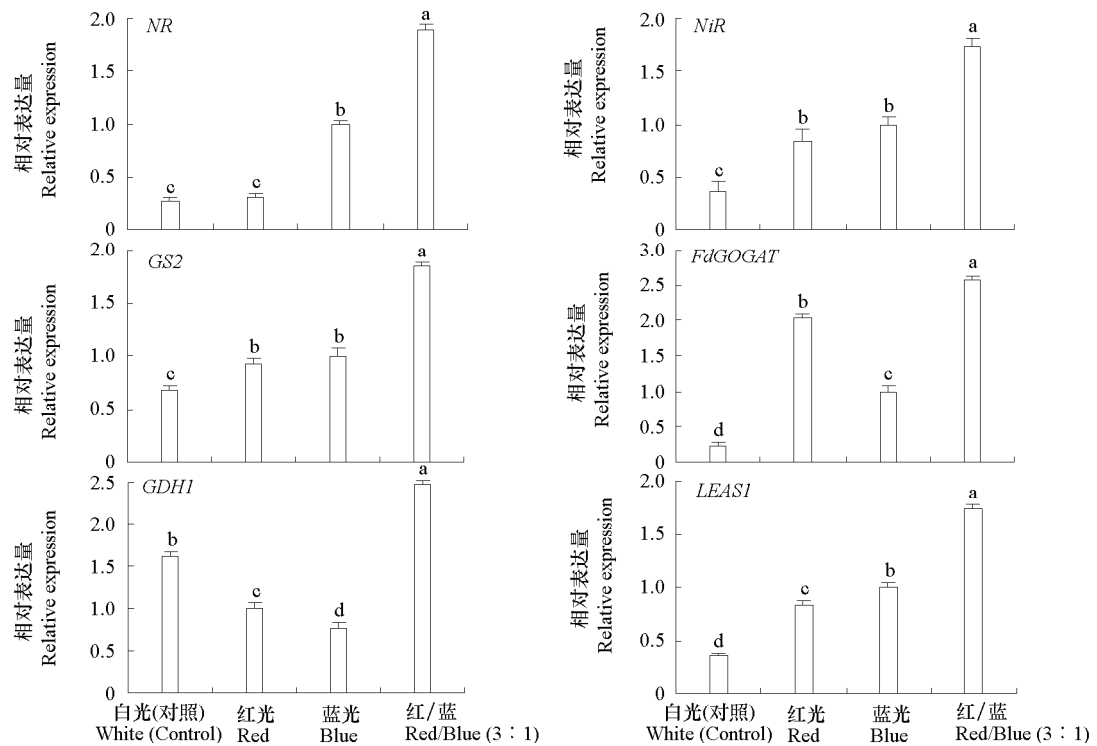


图 3 光质对番茄幼苗叶片氮代谢关键酶基因表达的影响

Fig. 3 Effects of light quality on gene expression of key enzymes from nitrogen metabolism in leaves of tomato seedlings

3 讨论

氮代谢是植株体内合成氨基酸和蛋白质的主要途径(唐秀梅等, 2011)。前人研究认为, 红蓝组合光中蓝光比例增加可提高总氮、游离氨基酸、蛋白质含量, 增强氮代谢(史宏志等, 1999; 郭银生等, 2011)。本试验中, 与对照和单色红光相比, 红蓝组合光处理明显提高总氮和可溶性蛋白质含量, 但与单色蓝光处理无显著差异, 主要原因可能是不同种类植物叶片对各种光的吸收比例不同, 表现出生物对光质反应的复杂性; 红蓝组合光处理下硝态氮含量明显较高, 表明该处理有利于番茄幼苗对硝态氮的吸收, 增强氮代谢。蓝光下游离氨基酸总量较高, 红蓝组合光次之, 可能与蓝光促进线粒体暗呼吸, 为氨基酸的合成提供碳架, 进而促进蛋白质合成有关(Kowallik, 1982)。

植物对氮素的吸收与利用必须经过 NR、GS、GOGAT、GDH 等一系列的氮代谢关键酶参与的反应和转化来完成(Lam et al., 1996; 陆景陵, 2003; 许振柱和周广胜, 2004)。NR 是催化硝态氮转化为铵态氮过程中的限速酶, 其活性大小在一定程度上反映了植物的氮代谢水平(Solomonson & Barber, 1990)。NiR 是氮同化过程中第 2 个关键酶, 在高等植物叶片中, 从 NO_2^- 到 NH_4^+ 的同化在叶绿体中进行, 通过电子供体铁氧还蛋白由 NiR 完成(王剑等, 2016)。本研究结果表明, 红蓝组合光和蓝光处理可显著提高 NiR 活性。同时前者显著提高了 NR 活性, 这与前人研究结果(史宏志等, 1999)一致, 说明这两种处理尤其是红蓝组合光将 NO_2^- 同化为 NH_4^+ 的能力得到提升; GS 和 GOGAT 偶联形成的循环反应是高等植物氮代谢的主要途径, 在无机氮转化为有机氮的过程中起关键作用(莫良玉等, 2001)。红蓝组合光处理下铵态氮含量较低可能与该处理下 GS/GOGAT 活性较高, 进而促进无机氮元素转化为可溶性蛋白质有关。崔振伟(2007)试验表明蓝光有利于提高烤烟叶片 GS 活性。邓江明等(2000)在水稻的试验表明, 蓝光增强水稻幼苗生长初期的氮代谢, 且红光下的 NR、GS 和 GOGAT 活性相对较低, 本试验结果与之类似。本试验中, 红蓝组合光和蓝光下叶片蛋白质、氨基酸含量显著提高, 可能是由于这两种光下 GS 活性提高, 氮同化能力增强, 进而促进氨基酸和可溶性蛋白的合成; GDH 和 AS 是广泛存在于生物体内的氨基转移酶, 以氨根离子或谷氨酰胺及天冬氨酸为底物催化天冬酰胺的生物合成。本试验中, 红蓝组合光处理下番茄幼苗叶片中 GDH 活性较对照和其他处理明显提高, AS 活性变化趋势则相反, 表明该处理主要通过提高 GDH 活性来同化氨根离子合成进而促进蛋白质的积累。

不同光质处理下, NR 和 GDH1 在转录水平和蛋白水平的变化趋势基本一致, 而 NiR、GS2、FdGOGAT 和 LEAS1 的变化趋势表现出了差异, 说明 NR 和 GDH1 在氮素同化和转移过程中发挥主要作用。部分氮素同化关键酶的基因表达及其活性在不同光质下呈现出不尽相同的变化趋势, 一方面表明光质调节着基因转录水平的表达, 并且对部分基因转录水平的调节有一个略微滞后的过程; 另一方面, 说明植物对氮的利用有着多个网络调控, 如 GOGAT 有两种形式, 一种是以 NADH 作为电子供体的 NADH-GOGAT, 另一种则是以铁氧还蛋白作为供体的 Fd-GOGAT(Sechley et al., 1992)。虽然后者在植物叶片中处于主导地位(Lam et al., 1996), 但前者仍然参与了酶的构成。如何让网络中的各个因素很好地协调起来, 从而提高光质调控作物对氮的吸收利用效率, 有待对氮代谢调节机制做更进一步的研究。

References

- Andrew C S, Christopher S B, Elizabeth C S. 1997. Anatomical features of pepper plants (*Capsicum annuum* L.) grown under red light emitting diodes supplemented with blue or far-red light. *Annals of Botany*, 79 (3): 273 - 282.

- Bao Shi-dan. 2000. Agricultural chemistry analysis of soil. Beijing: China Agriculture Press: 263 - 268. (in Chinese)
- 鲍士旦. 2000. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 263 - 268.
- Choi Y W, Ahn C K, Kang J S, Son B G, Choi I S, Kim Y C, Lee Y G, Kim K K, Kim Y G, Son K W. 2003. Growth, photo morphogenesis, and photosynthesis of *Perilla* grown under red, blue light emitting diodes and light intensities. Journal of the Korean Society for Horticultural Science, 44 (3): 281 - 286.
- Cui Zhen-wei. 2007. Effects of different nitrogen forms and different light qualities on enzymes involved in nitrogen assimilation of flue-cured tobacco [M. D. Dissertation]. Zhengzhou: Henan Agricultural University. (in Chinese)
- 崔振伟. 2007. 不同氮源和光质对烤烟氮代谢相关酶活性的影响[硕士论文]. 郑州: 河南农业大学.
- Deng Jiang-ming, Bin Jin-hua, Pan Rui-zhi. 2000. Effects of light quality on the primary nitrogen assimilation of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. Acta Biotanica, 42 (3): 234 - 238. (in Chinese)
- 邓江明, 宾金华, 潘瑞炽. 2000. 光质对水稻幼苗初级氮同化的影响. 植物学报, 42 (3): 234 - 238.
- Guo S, Liu X, Ai W, Tang Y, Zhu J, Wang X, Wei M, Qin L, Yang Y. 2008. Development of an improved ground-based phototype of space plant-growing facility. Advances in Space Research, 41 (5): 736 - 741.
- Guo Yin-sheng, Gu Ai-su, Cui Jin. 2011. Effects of light quality on rice seedlings growth and physiological characteristics. Chinese Journal of Applied Ecology, 22 (6): 1485 - 1492. (in Chinese)
- 郭银生, 谷艾素, 崔 瑾. 2011. 光质对水稻幼苗生长及生理特性的影响. 应用生态学报, 22 (6): 1485 - 1492.
- Hernández R, Kubota C. 2016. Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs. Environmental and Experimental Botany, 121: 66 - 74.
- Jiang Ming-yan, Pan Yuan-zhi. 2006. Effects of light quality on the photosynthetic characteristics and growth of poinsettia. Acta Horticulturae Sinica, 33 (2): 338 - 343. (in Chinese)
- 江明艳, 潘远智. 2006. 不同光质对盆栽一品红光合特性及生长的影响. 园艺学报, 33 (2): 338 - 343.
- Kowallik W. 1982. Blue light effects on respiration. Annual Review of Plant Physiology, 33 (33): 51 - 72.
- Lam H M, Coschigano K T, Oliveira I C, Melo-Oliveira R, Coruzzi G M. 1996. The molecular-genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 47: 569 - 593.
- Li He-sheng, Sun Qun, Zhao Shi-jie, Zhang Wen-hua. 2000. Principles and techniques of plant physiology and biochemical experiment. Beijing: Higher Education Press. (in Chinese)
- 李合生, 孙 群, 赵世杰, 章文华. 2000. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社.
- Li Y, Qi H Y, Jin Y Z, Tian X B, Sui L L, Qiu Y. 2016. Role of ethylene in biosynthetic pathway of related-aroma volatiles derived from amino acids in oriental sweet melons (*Cucumis melo* var. *makuwa* Makino). Scientia Horticulturae, 201: 24 - 35.
- Lu Jing-ling. 2003. Plant nutrition. Beijing: China Agriculture University Press: 23 - 35. (in Chinese)
- 陆景陵. 2003. 植物营养学. 北京: 中国农业大学出版社: 23 - 35.
- Mo Liang-yu, Wu Liang-huan, Tao Qin-nan. 2001. Research advances on GS/GOGAT cycle in higher plants. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 7 (2): 223 - 231. (in Chinese)
- 莫良玉, 吴良欢, 陶勤南. 2001. 高等植物 GS/GOGAT 循环研究进展. 植物营养与肥料学报, 7(2): 223 - 231.
- Morrow R C. 2008. LED lighting in horticulture. HortScience, 43 (7): 1947 - 1950.
- Scheible W R, González-Fontes A, Lauerer M, Müller-Röber B, Caboche M, Stitt M. 1997. Nitrate acts as a signal to induce organic acid metabolism and repress starch metabolism in tobacco. The Plant Cell, 9 (5): 783 - 798.
- Sechley K A, Yamaya T, Oaks A. 1992. Compartment of nitrogen assimilation in higher plants. International Review of Cytology, 134 (6): 85 - 163.
- Shi Zhi-hong, Han Jin-feng, Guan Chun-yun, Yuan Tong. 1999. Effects of red and blue light proportion on leaf growth, carbon-nitrogen metabolism and quality in tobacco. Acta Agronomica Sinica, 25 (2): 215 - 220. (in Chinese)
- 史宏志, 韩锦峰, 官春云, 远 彤. 1999. 红光和蓝光对烟叶生长、碳氮代谢和品质的影响. 作物学报, 25 (2): 215 - 220.
- Solomonson L P, Barber M J. 1990. Assimilatory nitrate reductase: functional properties and regulation. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 41: 225 - 253.

- Su Na-na, Wu Qi, Cui Jin. 2013. Applications and prospects of light environment control technology for vegetable seedling cultivation in factory. *China Vegetables*, (4): 14 - 19. (in Chinese)
- 苏娜娜, 邬奇, 崔瑾. 2013. 光环境调控技术在蔬菜工厂化育苗中的应用及前景. *中国蔬菜*, (4): 14 - 19.
- Sun Na, Wei Min, Li Yan, Wang Xiu-feng, Yang Feng-juan, Shi Qing-hua. 2016. Effects of light quality on carbon and nitrogen metabolism and enzyme activities in tomato seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 43 (1): 80 - 88. (in Chinese)
- 孙娜, 魏珉, 李岩, 王秀峰, 杨凤娟, 史庆华. 2016. 光质对番茄幼苗碳氮代谢及相关酶活性的影响. *园艺学报*, 43 (1): 80 - 88.
- Tang Da-wei, Zhang Guo-bin, Zhang Fan, Pan Xiang-mei, Yu Ji-hua. 2011. Effects of different LED light qualities on growth and physiological and biochemical characteristics of cucumber seedlings. *Journal of Gansu Agricultural University*, 46 (1): 44 - 48. (in Chinese)
- 唐大为, 张国斌, 张帆, 潘香梅, 郁继华. 2011. LED光源不同光质对黄瓜幼苗生长及生理生化特性的影响. *甘肃农业大学学报*, 46 (1): 44 - 48.
- Tang Xiu-mei, Zhong Rui-chun, Jie Hong-ke, Liu Chao, Wang Ze-ping, Han Zhu-qiang, Jiang Jing, He Liang-qiong, Li Zhong, Tang Rong-hua. 2011. Effect of interplanting peanut on metabolites and key enzyme activities of carbon-nitrogen metabolism of cassava. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 27 (3): 94 - 98. (in Chinese)
- 唐秀梅, 钟瑞春, 揭红科, 刘超, 王泽平, 韩柱强, 蒋菁, 贺梁琼, 李忠, 唐荣华. 2011. 间作花生对木薯碳氮代谢产物及关键酶活性的影响. *中国农学通报*, 27 (3): 94 - 98.
- Wang Jian, Li Bing-rui, Li Xiao-peng, Zhu Xu-dong, Zhu Chuan-gen, Jia Hai-feng. 2016. Evaluation of N fertilizers effects based on the expression of N metabolic genes. *Acta Horticulturae Sinica*, 43 (1): 1 - 14. (in Chinese)
- 王剑, 李炳锐, 李晓鹏, 朱旭东, 朱传根, 贾海峰. 2016. 利用葡萄糖氨代谢基因的表达评价不同氮肥肥效. *园艺学报*, 43 (1): 1 - 14.
- Wang Xiao-chun, Xiong Shu-ping, Ma Xin-ming, Zhang Juan-juan, Wang Zhi-qiang. 2005. Effects of different nitrogen forms on key enzyme activities involved in nitrogen metabolism and grain protein content in speciality wheat cultivars. *Acta Ecologica Sinica*, 25 (4): 802 - 807. (in Chinese)
- 王小纯, 熊淑萍, 马新明, 张娟娟, 王志强. 2005. 不同形态氮素对专用型小麦花后氮代谢关键酶活性及籽粒蛋白质含量的影响. *生态学报*, 25 (4): 802 - 807.
- Wu Gen-liang, Zheng Ji-rong, Li Xu-ke. 2014. Effect of different LED sources on the quality and yield of overwintering pepper in the greenhouse. *Journal of Zhejiang A & F University*, 31 (2): 246 - 253. (in Chinese)
- 吴根良, 郑积荣, 李许可. 2014. 不同LED光源对设施越冬辣椒果实品质和产量的影响. *浙江农林大学学报*, 31 (2): 246 - 253.
- Xu Zhen-zhu, Zhou Guang-sheng. 2004. Research advance in nitrogen metabolism of plant and its environmental regulation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15 (3): 511 - 516. (in Chinese)
- 许振柱, 周广胜. 2004. 植物氮代谢及其环境调节研究进展. *应用生态学报*, 15 (3): 511 - 516.
- Zhang Huan, Xu Zhi-gang, Cui Jin, Gu Ai-su, Guo Yin-sheng. 2010. Effects of light quality on the growth and chloroplast ultrastructure of tomato and lettuce seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21 (4): 959 - 965. (in Chinese)
- 张欢, 徐志刚, 崔瑾, 谷艾素, 郭银生. 2010. 光质对番茄和莴苣幼苗生长及叶绿体超微结构的影响. *应用生态学报*, 21 (4): 959 - 965.
- Zhang Li-wei, Liu Shi-qi, Zhang Zi-kun, Yang Ru, Yang Xiao-jian. 2010. Dynamic of different qualities on growth of *Toona sinensis* seedlings. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalia Sinica*, 19 (6): 115 - 119. (in Chinese)
- 张立伟, 刘世琦, 张自坤, 杨茹, 杨晓建. 2010. 不同光质下香椿苗的生长动态. *西北农业学报*, 19 (6): 115 - 119.
- Zhang Yi, Shi Yu, Hu Xiao-hui, Zou Zhi-rong, Cao Kai, Zhang Hao. 2013. Effects of exogenous spermidine on the nitrogen metabolism and main mineral elements contents of tomato seedlings under saline-alkali stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24 (5): 1401 - 1408. (in Chinese)
- 张毅, 石玉, 胡晓辉, 邹志荣, 曹凯, 张浩. 2013. 外源Spd对盐碱胁迫下番茄幼苗氮代谢及主要矿质元素含量的影响. *应用生态学报*, 24 (5): 1401 - 1408.
- Zhang Zhi-meng, Wan Shu-bo, Dai Liang-xiang, Ning Tang-yuan, Song Wen-wu. 2011. Effects of nitrogen application rates on nitrogen metabolism and related enzyme activities of two different peanut cultivars. *Scientia Agricultura Sinica*, 44 (2): 280 - 290. (in Chinese)
- 张智猛, 万书波, 戴良香, 宁堂原, 宋文武. 2011. 施氮水平对不同花生品种氮代谢及相关酶活性的影响. *中国农业科学*, 44 (2): 280 - 290.