

氮代谢相关酶的研究进展

徐洪超¹, 商靖¹, 刘铭荟¹, 张飞^{2*}, 李玥莹^{1*}

(1. 沈阳师范大学生命科学院, 辽宁沈阳 110034; 2. 辽宁省农业科学院高粱研究所, 辽宁沈阳 110161)

摘要 氮代谢是植物体内的基本生理代谢过程之一, 包括氮素同化、积累和蛋白质合成等过程, 与植物的生长发育、产量和品质的联系非常密切。氮代谢的生理过程在酶的催化下完成, 与氮代谢的生理过程密切相关的酶有: 硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、转氨酶(谷氨酸草酰乙酸转氨酶、谷氨酸丙酮酸转氨酶)、谷氨酰合酶、谷氨酰脱氢酶等关键酶。这5种酶在植物氮代谢过程中具有重要的作用, 简要介绍这几种酶的基本结构与特性、对作物生长发育的调控等, 为进一步探究氮代谢研究机制提供有益的参考。

关键词 硝酸还原酶; 谷氨酰胺合成酶; 谷氨酰合酶; 转氨酶; 谷氨酰脱氢酶

中图分类号 Q945.1 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2022)04-0017-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.04.005



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress of Enzymes Related to Nitrogen Metabolism

XU Hong-chao, SHANG Jing, LIU Ming-hui et al (College of Life Sciences, Shenyang Normal University, Shenyang, Liaoning 110034)

Abstract Nitrogen metabolism is one of the basic physiological metabolic processes in plants, including processes such as nitrogen assimilation, accumulation and protein synthesis. It is closely related to plant growth, yield and quality. The physiological process of nitrogen metabolism is completed under the catalysis of enzymes. The enzymes closely related to the physiological process of nitrogen metabolism are: nitrate reductase, glutamine synthetase, transaminase (glutamate oxaloacetate transaminase, glutamate pyruvate transaminase), glutamate synthase, glutamate dehydrogenase and other key enzymes. These five enzymes play an important role in the process of plant nitrogen metabolism. The basic structure and characteristics of these enzymes and the regulation of crop growth and development are briefly introduced to provide a useful reference for further exploring the research mechanism of nitrogen metabolism.

Key words Nitrate reductase; Glutamine synthetase; Glutamate synthase; Transaminase; Glutamate dehydrogenase

氮素是植物代谢过程所需要的重要营养元素之一, 植物吸收的氮主要分为有机氮化物和无机态氮两类。植物不能直接把空气中的氮气转化为自身利用, 它们一般吸收利用土壤或者环境中的 NO_3^- 或者 NH_4^+ , 在相关酶的作用下合成谷氨酰胺和谷氨酸, 然后经过转氨作用形成不同的氨基酸, 再合成蛋白质。氮代谢与植物的生长发育以及产量等方面有着密切的联系。在植物体内, 与氮代谢密切相关的酶主要有5种, 这5种酶对作物的生长发育、氮素同化与积累、应对逆境等情况都起着调控作用, 因此, 笔者针对植物氮代谢过程中的几种酶的研究进展进行概述, 以期为进一步探究氮代谢研究机制提供有益的参考。

1 硝酸还原酶

1.1 硝酸还原酶的结构与性质 硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)是一种氧化还原酶, 存在于细胞质内或细胞膜外。该酶的活性最适 pH 为 7.9 左右, 最适温度为 20~25 °C。该酶发生作用的平衡常数为 $10^{25} \sim 10^{40}$, 反应进行的方向倾向于生成亚硝态氮, 所以将硝酸盐还原为亚硝酸盐的反应几乎是单向的^[1]。

NR 属于二聚体结构, 组成 NR 的每个亚基含有 3 个辅助因子, 即血红素、FAD 和钼辅因子, 3 个区域通过铰链区域连接^[2]。不同生物中, NR 的分子量是有很大不同的。植物体内与 NR 的相关基因主要有 Nial 和 Nia2 两个基因。在衣

藻属中已证实 NR 可以将电子从 NAD(P)H 转移到 ARC^[3], 除此之外, NAD(P)H-NR 还可以将电子转移到 THB1 上, THB1 通过其双加氧酶活性催化 NO 转化为硝酸盐^[4]。

NR 属于多结构域蛋白中的一种。由于 NR 蛋白产量低、体积大、结构灵活和复杂等特性, 通过 X 射线衍射分析来了解 NR 蛋白结构一直没有实现。经过长时间的研究试验, 玉米 NR 的 NADH/FAD 和血红素结构域以及烟草的血红素结构域蛋白质结构模型被成功建立^[5]。

NR 还是一种光合自养生物体内的诱导酶, 它的活性与植物体内代谢过程的关系十分密切^[6]。NR 的活性受到环境因素和生长调节物质等因素的影响, 比如光照、硝酸盐、生物节律等因素都能影响 NR 的表达效果。其中光和硝酸盐浓度对 NR 的影响尤为明显。目前, NR 已相继从茶树^[7]、菠菜^[8]、甜菜^[9]、水稻^[10] 等多种植物中被克隆出来。

1.2 NR 对作物生长发育的影响 NR 是植物氮素同化过程中的第一个酶, 也是整个硝态氮同化过程的关键酶、限速酶, 在植物代谢调控中具有非常重要的地位^[11]。该酶可以通过硝酸盐来影响氮代谢, 并且与碳代谢也会有一定的联系。

王雷山等^[12] 研究表明, 推迟棉花的播种期, 棉花初花期后叶片 NR 活性与产量呈正相关。杨忠良等^[13] 对水稻的研究表明, 蛋白质含量高的品种幼苗 NR 活性高于蛋白质含量低的品种, 这表明 NR 活性可以影响作物的质量。张浩玮等^[14] 对草地早熟禾的研究中发现, 氮积累量与 NR 活性呈显著正相关。在施肥条件相同的情况下, 蔬菜中的 NR 活性提高了肥料的利用率, 同时蔬菜的产量也有所增加^[15]。这些研究均表明, 高活性的 NR 对植物的生长发育及产量等都有着积极的作用。

基金项目 辽宁省教育厅重点攻关项目(LZD201901); 辽宁省自然科学基金面上项目(2019-MS-197)。

作者简介 徐洪超(1998—), 女, 辽宁朝阳人, 硕士研究生, 研究方向: 植物基因工程。*通信作者: 张飞, 副研究员, 博士, 从事高粱育种与栽培生理研究; 李玥莹, 博士, 从事植物基因工程研究。

收稿日期 2021-05-28

1.3 NR对植物抗逆性的调控 植物受到胁迫时,NO 可以作为第二信使作出响应,减少伤害。NR 可以催化亚硝酸盐还原成 NO,从而在植物逆境中发生响应。

俞珊等^[16]对苦草进行研究发现,在较低浓度铅胁迫下,较高的 NR 的活性植物表现出对重金属胁迫的耐性。潘玲玲^[17]将黄瓜的 NR 基因转入到烟草植株内,获得转基因的烟草植株,与野生型相比较,转基因植株可以减少逆境胁迫下产生的生理伤害、提高抗氧化酶活性,缓解 NO₃⁻ 胁迫。谢寅峰等^[18]对针叶树幼苗进行研究发现,在干旱胁迫下,NR 活性较强的树种抗旱能力也比较强。以上研究均表明 NR 涉及一些生物和非生物胁迫的响应,可以提高作物的抗性。

2 谷氨酰胺合成酶

2.1 谷氨酰胺合成酶的结构与性质 谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase,GS)是“GS-GOGAT 循环”的第一酶^[19],广泛存在于高等植物、动物、微生物中。该酶主要的作用是催化谷氨酰胺的合成,是氮代谢的关键酶。谷氨酰胺是植物体内氮的运输形式,可以起到解除氨毒害的作用。在 ATP 发挥活性的条件下,谷氨酸在 GS 的催化下可以合成谷氨酰胺^[20]。GS 还能够与谷氨酸合成酶相偶联,将氨基供给 α -氨基酸,所以说 GS 与植物蛋白质的合成也有着重要的联系。

根据分子量、基因序列等的不同,GS 同工酶分为 3 类,分别为 GS I、GS II 和 GS III,3 类同工酶的分布范围有所不同^[21]。高等植物的器官中分布着多种 GS 的同工酶(属 GS II 类),分为 GS1、GS2、GSx 3 类。其中 GS1、GS2 发挥的作用比较多,而 GSx 含量较少,GS1 与储存氮源、氮素的转移再利用有关,GS2 主要参与硝酸还原产生的氨的同化以及光呼吸过程^[22]。GS 同工酶的亚基组成的数量和结构有所差别,种类和功能也有所不同。

GS 基因的表达受氮素水平、植物发育程度、光照、胁迫因子及氮源形式等多种因素的影响,其中氮素形态及水平的影响是比较重要的^[23]。GS 基因已经从甜瓜^[24]、甜菜^[25]、小麦^[26]等作物中被克隆。

2.2 GS对作物逆境的调控 氮素是作物生长发育所需要的主要营养元素之一,GS 是氮素代谢过程中重要的关键酶。GS 可以对逆境中的作物进行调控,提高抗性。

逆境条件可以刺激植物体内 GS 的活性和相应基因的表达。孙辉等^[27]以水稻为研究对象,将 GS1 和 GS2 基因整合到转基因水稻的基因组中发现,转基因水稻的抗逆性有所增加。黄其满等^[28]在对转基因小麦的研究中发现,GS 基因在小麦植株中有效表达,可以使其表现出抗草胺膦特性,相比于对照植株叶片逐渐变黄,转基因小麦植株能正常结实。

2.3 GS对作物氮素同化的调控作用 GS 与作物氮的同化吸收和再利用关系密切,该酶可以提高植物对氮素的利用效率,从而影响植株的产量。

旗叶是小麦的主要营养器官,可以进行氮储存和氮同化,与籽粒的产量与品质密切相关,王小纯等^[29]对不同专用型小麦进行研究时发现,小麦旗叶 GS 活性与籽粒蛋白质含量呈显著正相关。Cai 等^[30]在水稻中的试验发现,在温室中

培养超表达 GS1 的转基因水稻,转基因植株体内可溶蛋白和氮含量均提高。Cruz 等^[31]在以拟南芥为试验材料进行研究时发现,GS1 基因家族中 2 个基因可以对 NH₄⁺ 刺激作出响应,提高植物根中氮的同化利用效率。

3 谷氨酸合酶

3.1 谷氨酸合酶的结构与性质 谷氨酸合酶(glutamate synthase,GOGAT)是氨同化途径中关键酶,能够与 GS 偶联,共同完成氨同化的过程。此酶可催化谷氨酰胺的氨基还原转移于 α -酮戊二酸,生成谷氨酸。根据电子供体的不同,GOGAT 主要分为 3 种类型:NADH-GOGAT 型、Fd-GOGAT 型和 NADPH-GOGAT 型^[32]。在高等植物中,前两种形式是比较普遍的。NADH-GOGAT 主要与氮类物质的转移运输相关联。

GOGAT 基因的表达受氮素、光照、作用部位等的影响^[33]。陈阳等^[34]对草地早熟禾的研究发现,氮浓度较低时,NADH-GOGAT 基因的表达量更多。NADH-GOGAT 还受水分、环境等因素的影响。Fd-GOGAT 在叶绿体中的活性比较高。Fd-GOGAT 基因已经从水稻^[35]、马铃薯^[36]、大豆^[37]等作物中克隆出来。

3.2 GOGAT对氮素积累起调控作用 GOGAT 是 GS/GOGAT 循环同化途径的关键酶之一,GOGAT 活性还与氮素积累密切相关。张玮琦^[38]在对水稻的研究中发现,在分蘖期,氮素积累量与 GOGAT 活性呈显著正相关。朱静等^[39]对灵芝进行试验研究,推测灵芝 GOGAT 的缺失是通过影响胞内 ROS 的稳态来影响灵芝三萜的生物合成,从而影响氮源调控灵芝次级代谢的分子机制。

3.3 GOGAT对作物产量与品质的作用 GOGAT 对作物的产量和品质起着积极作用。陈展宇等^[40]在对大豆根系的研究试验中发现,大豆苗期、鼓粒期、成熟期,GOGAT 活性与产量呈正相关,盛花期和结荚期呈显著正相关。赵全志等^[41]在对水稻叶色的研究中发现,GOGAT 酶与叶色变化的关系相对密切,影响作物碳氮代谢的强度和产量的形成。刘业丽等^[42]对不同基因型的大豆进行研究表明,在 R4 期的叶片与茎秆中,GOGAT 的活性与籽粒蛋白质含量呈正相关。滕祥勇^[43]在以甜菜作为研究材料时发现,甜菜叶片中随着 Fd-GOGAT 活性的提高,产量呈极显著的增加,并且 GOGAT 的活性与作物中的含糖率关系也十分紧密。

4 谷氨酸脱氢酶

4.1 谷氨酸脱氢酶的结构与性质 谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase,GDH)是一种多聚酶,广泛存在于生物界中^[44]。根据辅酶的特异性,可以将 GDH 分为 NADP 依赖型、NAD 依赖型和非依赖型 NAD(P)3 类。GDH 的相对分子量为 255~270 kD,一般由 6 个亚基组成,分为 α 和 β 两种类型,并且含有多种形式的同工酶^[45]。在 GDH 的催化下可以生成谷氨酸,GDH 易受外部因素如温度、光照、pH、NO₃⁻、NH₄⁺ 等影响^[46]。到目前为止,GDH 基因已经在小麦^[47]、玉米^[48]、花生^[49]等作物中被克隆出来。

4.2 GDH在作物抗逆条件下的响应 GDH 是研究植物氮

代谢的重要指标之一,可以在植物的衰老过程及逆境等状况下发挥作用。

张彩生^[50]在研究水稻抗旱品种过程中,将稻瘟病菌 GDH 基因在水稻中进行表达时发现,该基因可以改变气孔的开放和增加脯氨酸等小分子的量,使水稻具有较高的抗旱能力。Kumar 等^[51]在对水稻进行盐胁迫试验时发现,耐盐水稻 GDH 的氨同化活性比较高。Valliyodan 等^[52]发现, GDH 可以催化谷氨酸合成,使脯氨酸的含量增加,增强了植物的耐逆性。由此可见, GDH 可以在逆境条件下发生响应。

4.3 GDH 对作物氮素利用率的调控作用 GDH 还与作物的氮素利用率关系非常紧密。周香城^[53]将真菌埃伦柱孢 GDH 基因表达达到水稻中发现,转基因水稻苗期的氮素利用率有所提高。Egami 等^[54]将构巢曲霉的 NADP(H)-GDH 基因在马铃薯中进行过量表达,发现马铃薯的块茎干物质增加,并且在低氮条件下,转基因马铃薯块茎的氮素利用率也有所提高。以上研究均表明, GDH 对作物氮素利用率有积极的调控作用。

5 转氨酶

5.1 转氨酶的结构与性质 转氨基作用是植物进行氮代谢的重要过程之一,可以促进氨基酸的合成和分解。植物体内最普遍的转氨酶主要包括 2 种:谷氨酸草酰乙酸转氨酶(GOT)和谷氨酸丙酮酸转氨酶(GPT)。

GOT 又称天门冬氨酸转氨酶,是天门冬氨酸合成的关键酶,在该酶的催化下, L-谷氨酸和草酰乙酸可以反应生成 L-天门冬氨酸和 α -酮戊二酸。GOT 是存在于所有真核细胞的胞内酶,该酶最适生长温度为 37 °C,徐凡等^[55]对烟草的试验表明, Mn^{2+} 、 Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 对 GOT 激活作用的程度不同, Ca^{2+} 对 GOT 有抑制作用。

GPT 的辅酶为磷酸吡哆醛,是丙氨酸合成的关键酶。根据物种的不同, GPT 可分为 2~6 个亚型,细胞质、线粒体和过氧化物体中均可以发现其亚型的存在^[56]。GPT 可以催化 L-谷氨酸和丙酮酸生成 L-丙氨酸和 α -酮戊二酸。郭旭舜等^[57]对大豆下胚轴进行试验发现, GPT 最适温度为 35 °C, 最适 pH 7.0, Co^{2+} 、 Mg^{2+} 和 Ca^{2+} 对其有激活效应, $EDTA^{2-}$ 、尿素、 Mn^{2+} 和 Fe^{2+} 对其有抑制效应。

5.2 转氨酶在氮素固定方面的作用 转氨基作用可以促进丙酮酸、 α -酮戊二酸与氨基酸的互变,对糖和蛋白质代谢产物的相互转变具有重要意义。转氨酶是一种转移酶,该酶可以催化转氨基反应,还能反映叶片氮同化、氨转运和贮藏状态,从而协调氮代谢与碳代谢。

江立庚等^[58]对水稻研究发现, GPT 活性的变化对氮素吸收利用的影响比较大。提高剑叶 GPT 活性可以显著增加氮素积累总量,并且硅肥可通过提高叶片中 GPT 酶活性,促进水稻对氮素的吸收作用。王显等^[59]在对水稻的研究中发现,施用氮肥或者硅肥能提高叶片中转氨酶的活性,促进水稻氮代谢水平,提高蛋白质含量。稻米的种类不同, GPT、GOT 活性的变化规律也不完全一致。另外, Farnham 等^[60]在以苜蓿根瘤菌作为试验材料时也发现, GOT 在作物氮素固定

和吸收方面起着重要的作用。

5.3 转氨酶在抵御非生物胁迫方面发挥的作用 转氨酶不仅在植物的碳氮代谢过程中有着不可或缺的作用,还可以在抵抗非生物胁迫方面发挥重要的调控作用。

Miyashita 等^[61]在拟南芥研究中发现,缺氧情况下会诱导植物中 GPT 基因的表达量增加。说明 GPT 可以在缺氧的情况下发挥调控作用。崔新等^[62]在对茶树的试验中发现,高温胁迫下茶树中的 GPT 可以累积较多的丙氨酸。GOT 还有多种同工酶,分布的位置不同使得其功能与活性也不相同。瞿绍熠^[63]在以寒地粳稻为试验材料时发现,在冷水胁迫下,该植株根系的酶活性上升,且增幅逐渐增加。

6 结语

植物的氮代谢过程对植物的抗逆作用以及生长发育等方面有着非常重要的意义。植物体内的氮代谢过程是一个需要多种酶相互配合、协调的复杂过程。对氮代谢过程进行详细的探究可以了解植物体内的生理机制,从而培养出符合期望的理想品种。目前对氮代谢相关酶的研究是比较广泛的,并且在很多作物的研究中取得了很大进展。在许多作物中已经克隆出了相关的酶的基因,揭示其影响氮代谢的本质,有助于指导作物改良的过程。

但是仍有一些问题有待解决,例如转氨酶在作物中的研究报道相对较少,在氮代谢和抗逆过程的作用机理也有待深入研究。对于 GDH 而言, GDH 多用于低等植物的研究,高等生物优质 GDH 的发掘和鉴定还有待研究,这也为下一步的研究提供了方向。

参考文献

- [1] 洪华生,王玉珏,王立志.海洋浮游植物硝酸还原酶研究进展[J].海洋科学,2007,31(10):4-10.
- [2] 田华,段美洋,王兰.植物硝酸还原酶功能的研究进展[J].中国农学通报,2009,25(10):96-99.
- [3] CHAMIZO-AMPUDIA A, SANZ-LUQUE E, LLAMAS Á, et al. A dual system formed by the ARC and NR molybdoenzymes mediates nitrite-dependent NO production in *Chlamydomonas* [J]. Plant, cell & environment, 2016, 39(10):2097-2107.
- [4] SANZ-LUQUE E, OCAÑA-CALAHORRO F, DE MONTAIGU A, et al. THB1, a truncated hemoglobin, modulates nitric oxide levels and nitrate reductase activity [J]. The plant journal, 2015, 81(3):467-479.
- [5] CAMPBELL W H. Nitrate reductase biochemistry comes of age [J]. Plant physiology, 1996, 111(2):355-361.
- [6] 汤玉玮,林振武,陈敬祥.硝酸还原酶活力与作物耐肥性的相关性及其在生化育种上应用的探讨[J].中国农业科学,1985,18(6):39-45.
- [7] 周月琴,庞磊,李叶云,等.茶树硝酸还原酶基因克隆及表达分析[J].西北植物学报,2013,33(7):1292-1297.
- [8] 程祖铨,何海华,黄志伟,等.菠菜硝酸还原酶基因的克隆与原核表达[J].江苏农业科学,2012,40(12):19-22.
- [9] 曾彦达.甜菜亚硝酸还原酶基因克隆及生物信息学分析[D].哈尔滨:东北农业大学,2011.
- [10] 胡静,吴文华.水稻硝酸还原酶基因 5' 上游序列的克隆与序列分析[J].华中师范大学学报(自然科学版),2009,43(2):284-288.
- [11] 张华珍,徐恒玉.植物氮素同化过程中相关酶的研究进展[J].北方园艺,2011(20):180-183.
- [12] 王雷山, KHAN AZIZ, 宋兴虎,等.棉花主茎叶与根系硝酸还原酶活性分布对播期和密度的响应[J].棉花学报,2017,29(1):88-98.
- [13] 杨忠良,刘海英,刘会,等.氮素对水稻幼苗氮代谢相关酶活性及相关基因表达的影响[J].黑龙江农业科学,2017(10):26-31.
- [14] 张浩玮,白小明,陈辉,等.草地早熟禾(*Poa pratensis*) N 积累、分配和硝酸还原酶活性对氮、磷肥的响应[J].中国沙漠,2019,39(5):222-231.
- [15] MOROZKINA E V, ZVYAGILSKAYA R A. Nitrate reductases: Structure,

- functions, and effect of stress factors[J]. *Biochemistry (Moscow)*, 2007, 72(10): 1151-1160.
- [16] 俞珊, 张光生, 成小英. 铅胁迫对苦苣菜生理生化及氮、磷代谢关键酶的影响[J]. *安全与环境学报*, 2016, 16(1): 372-376.
- [17] 潘玲玲, 黄瓜 *CsNR* 基因的克隆、遗传转化及在硝酸盐胁迫下的功能分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2017.
- [18] 谢寅峰, 沈惠娟. 水分胁迫下3种针叶树幼苗抗旱性与硝酸还原酶和超氧化物歧化酶活性的关系[J]. *浙江林学院学报*, 2000, 17(1): 24-27.
- [19] FORDE B G, LEA P J. Glutamate in plants: Metabolism, regulation, and signalling[J]. *Journal of experimental botany*, 2007, 58(9): 2339-2358.
- [20] 刘芸菲, 薛栋升, 官春杰. 谷氨酰胺合成酶研究进展[J]. *山东化工*, 2021, 50(5): 97-99, 101.
- [21] 赵凯琴, 罗延青, 昝峰, 等. 谷氨酰胺合成酶及其在植物基因工程中的应用研究进展[J]. *南方农业学报*, 2012, 43(4): 435-438.
- [22] 王小纯, 张同勋, 李高飞, 等. 小麦谷氨酰胺合成酶基因克隆与其表达特性分析[J]. *河南农业大学学报*, 2012, 46(5): 487-492.
- [23] 孙敏红, 吴炼, 谢深喜. 铵硝营养对枳椇幼苗谷氨酰胺合成酶活性及相关基因表达的影响[J]. *植物生理学报*, 2018, 54(11): 1703-1710.
- [24] 管閃青. 甜瓜谷氨酰胺合成酶基因的克隆及其表达分析研究[D]. 上海: 上海交通大学, 2007.
- [25] 王淑春. 甜菜谷氨酰胺合成酶基因的克隆[D]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2007.
- [26] 李高飞. 小麦谷氨酰胺合成酶基因克隆及其苗期表达调控[D]. 郑州: 河南农业大学, 2011.
- [27] 孙辉, 黄其满, 苏金. 谷氨酰胺合成酶基因 *GS1* 和 *GS2* 的高效表达增强转基因水稻对氮素缺乏的耐性(英文)[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31(5): 492-498.
- [28] 黄其满, 刘伟华, 孙辉, 等. 农杆菌介导的转谷氨酰胺合成酶基因小麦的抗除草剂特性研究(英文)[J]. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 338-344.
- [29] 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籽粒蛋白质含量的影响[J]. *生态学报*, 2005, 25(4): 802-807.
- [30] CAI H M, ZHOU Y, XIAO J H, et al. Overexpressed glutamine synthetase gene modifies nitrogen metabolism and abiotic stress responses in rice[J]. *Plant cell reports*, 2009, 28(3): 527-537.
- [31] CRUZ C, BIO A F M, DOMÍNGUEZ-VALDIVIA M D, et al. How does glutamine synthetase activity determine plant tolerance to ammonium? [J]. *Planta*, 2006, 223(5): 1068-1080.
- [32] OLIVER G, GOSSET G, SANCHEZ-PESCADOR R, et al. Determination of the nucleotide sequence for the glutamate synthase structural genes of *Escherichia coli* K-12[J]. *Gene*, 1987, 60(1): 1-11.
- [33] 牛超, 刘关君, 曲春浦, 等. 谷氨酰胺合成酶基因及其在植物氮代谢中的调节作用综述[J]. *江苏农业科学*, 2018, 46(9): 10-16.
- [34] 陈阳, 孙华山, 王玉书, 等. 草地早熟禾 *NADH-GOGAT* 基因的克隆及表达分析[J]. *草地学报*, 2019, 27(2): 459-465.
- [35] 孙立亭. 水稻类病斑基因 *Fd-GOGAT* 的功能分析和白条纹突变体 *K170* 的基因定位[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [36] 赵艳菲, 张嘉越, 韩玉珠. 马铃薯氮代谢途径中 *Fd-GOGAT* 基因的克隆及生物信息学分析[C]//金黎平, 吕文河. 马铃薯产业与美丽乡村(2020). 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2020: 309-313.
- [37] 陈丽华, 刘丽君, 刘页丽, 等. 不同基因型大豆 *Fd-GOGAT* 基因 cDNA 序列的克隆与分析[J]. *大豆科学*, 2011, 30(3): 374-378.
- [38] 张玮琦. 氮肥对水稻氮代谢酶活性和氮素利用的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- [39] 朱静, 岳思宁, 陈琛, 等. 谷氨酰胺合成酶在灵芝中生物学功能的研究[J]. *南京农业大学学报*, 2019, 42(6): 1073-1079.
- [40] 陈展宇, 房晓琨, 孙帆, 等. 不同年代大豆品种根系氮代谢关键酶活性变化的研究[J/OL]. *吉林农业大学学报*, 2020-12-25 [2021-05-25]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/22.1100.s.20201225.0934.002.html>.
- [41] 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.
- [42] 刘业丽, 栾怀海, 何琳, 等. 不同基因型大豆 *NADH-GOGAT* 活性动态规律研究[J]. *大豆科学*, 2014, 33(2): 199-202.
- [43] 滕祥勇. 甜菜谷氨酰胺合成酶(*GOGAT*)酶学特性及氮素对其酶活性的调控[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012.
- [44] 龚茵茵, 燕璐, 林建中, 等. 低等生物谷氨酰胺脱氢酶基因用于作物遗传改良的研究进展[J]. *生命科学研究*, 2021, 25(1): 31-38.
- [45] 黄国存, 田波. 高等植物中的谷氨酰胺脱氢酶及其生理作用[J]. *植物学通报*, 2001, 36(4): 396-401.
- [46] 邱旭华. 水稻氮代谢基础研究: 谷氨酰胺脱氢酶作用的分子机理[D]. 武汉: 华中农业大学, 2009.
- [47] 李冰. 小麦氮利用效率相关基因 *TaGDH* 的克隆与功能分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2014.
- [48] 曹爽. 玉米抗冷基因 *ZmGDH2* 的功能分析及遗传转化的研究[D]. 长春: 吉林大学, 2017.
- [49] 陈湘瑜, 徐日荣, 林栩松, 等. 花生谷氨酰胺脱氢酶基因 *AhGDH1* 的克隆与生物信息学分析[J]. *福建农业学报*, 2016, 31(3): 217-224.
- [50] 张彩生. 异源表达稻瘟病菌 *MgGDH* 基因对水稻干旱胁迫影响的研究[D]. 长沙: 湖南大学, 2015.
- [51] KUMAR R G, SHAH K, DUBEY R S. Salinity induced behavioural changes in malate dehydrogenase and glutamate dehydrogenase activities in rice seedlings of differing salt tolerance[J]. *Plant science*, 2000, 156(1): 23-34.
- [52] VALLIYODAN B, NGUYEN H T. Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants[J]. *Current opinion in plant biology*, 2006, 9(2): 189-195.
- [53] 周香城. 异源表达埃伦柱孢谷氨酰胺脱氢酶基因 *CeGDH* 对水稻氮素利用的影响[D]. 长沙: 湖南大学, 2014.
- [54] EGAMI T, WAKAYAMA M, AOKI N, et al. The effects of introduction of a fungal glutamate dehydrogenase gene (*gdhA*) on the photosynthetic rates, biomass, carbon and nitrogen contents in transgenic potato[J]. *Plant biotechnology*, 2012, 29(1): 57-64.
- [55] 徐凡, 吴媚. 烟草草苣转氨酶纯化及部分酶学性质分析[J]. *广东农业科学*, 2013, 40(10): 146-148, 175.
- [56] LIEPMAN A H, OLSEN L J. Genomic analysis of aminotransferases in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Critical reviews in plant sciences*, 2004, 23(1): 73-89.
- [57] 郭旭舜, 林裕添, 贺敬东, 等. 大豆下胚轴谷丙转氨酶酶学性质分析[J]. *大豆科学*, 2021, 40(1): 82-88.
- [58] 江立庚, 曹卫星, 甘秀芹, 等. 水稻氮素吸收、利用与硅素营养的关系[J]. *中国农业科学*, 2004, 37(5): 648-655.
- [59] 王显, 张国良, 霍中洋, 等. 氮硅配施对水稻叶片光合作用和氮代谢酶活性的影响[J]. *扬州大学学报(农业与生命科学版)*, 2010, 31(3): 44-49.
- [60] FARNHAM M W, DEGENHART N R, VANCE C P, et al. Molecular and whole-plant responses to selection for enzyme activity in alfalfa root nodules: Evidence for molecular compensation of aspartate aminotransferase expression[J]. *Theoretical and applied genetics*, 1992, 84(3/7): 355-361.
- [61] MIYASHITA Y, DOLFERUS R, ISMOND K P, et al. Alanine aminotransferase catalyses the breakdown of alanine after hypoxia in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The plant journal*, 2007, 49(6): 1108-1121.
- [62] 崔新, 刘志薇, 吴致君, 等. 茶树谷丙转氨酶基因的克隆及其表达分析[J]. *西北植物学报*, 2016, 36(12): 2361-2369.
- [63] 瞿昭珺. 孕穗期冷水胁迫对寒地粳稻根系生长及氮代谢的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2019.