

有机态氮甘氨酸浓度对水培普通白菜光合系统和生长的影响

杨丹妮 王小丽 黄丹枫*

(上海交通大学农业与生物学院, 上海 200240)

摘要: 在无菌水培条件下, 以普通白菜品种华王、五月慢为试材, 设置 4 个有机态氮甘氨酸浓度 (2.5、5.0、10.0、20.0 mmol · L⁻¹), 以无氮处理作对照, 测定普通白菜植株鲜质量、叶绿素含量、净光合速率及荧光参数等, 探讨有机态氮甘氨酸浓度对普通白菜光合生理的影响。结果表明: 两个普通白菜品种的植株鲜质量、光合色素含量在 0~5.0 mmol · L⁻¹ 浓度范围内均随甘氨酸浓度增加而升高, 而后呈现降低趋势; 华王净光合速率在 2.5~10.0 mmol · L⁻¹ 甘氨酸处理下较高, 五月慢净光合速率在 2.5 mmol · L⁻¹ 甘氨酸处理下最高; 荧光参数各浓度甘氨酸处理间差异不显著, 与对照相比华王的 Fv/Fm、ΦPS II 及 qP 值各浓度甘氨酸处理下均显著升高, Fo 值在适宜浓度下显著降低, 表现出更高光化学效率, 而五月慢的光化学效率提高程度较低。

关键词: 普通白菜; 甘氨酸氮源; 植株鲜质量; 光合作用; 叶绿素荧光参数

中图分类号: S634.3 文献标识码: A 文章编号: 1000-6346 (2013) 16-0055-06

Effects of Organic Nitrogen Glycine Concentration on Photosynthesis System and Growth of Hydroponic Pakchoi

YANG Dan-ni, WANG Xiao-li, HUANG Dan-feng*

(College of Agriculture & Biology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China)

Abstract: Taking ‘Huawang’ and ‘Wuyueman’ cultivars under sterile hydroponic conditions as test material, this paper studies the effects of organic nitrogen glycine concentration on photosynthetic physiology of pakchoi [*Brassica campestris* L. spp. *chinensis* (L.) Makino var. *communis* Tsen et Lee]. The pakchoi photosynthetic responses to glycine concentration were evaluated by fresh weight, chlorophyll content, net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence, with 4 concentration gradients (2.5, 5.0, 10.0, 20.0 mmol · L⁻¹) set up and non-nitrogen as the contrast. The results showed that fresh weight and leaf photosynthetic pigment contents increased at 0-5 mmol · L⁻¹, but then decreased over this range. The relatively higher net photosynthetic rate of ‘Huawang’ was observed at 2.5-10.0 mmol · L⁻¹, while that of ‘Wuyueman’ was at 2.5 mmol · L⁻¹. No significant differences of chlorophyll fluorescence were observed among 4 glycine gradients. Compared to non-nitrogen contrast, ‘Huawang’ showed higher Fv/Fm, ΦPS II, qP and lower Fo at every treatment, indicating a higher

收稿日期: 2013-04-23; 接受日期: 2013-06-08

基金项目: 国家“863”计划项目 (2012AA101903), 上海市科委安全项目 (09391910400), 上海市农委项目 (沪农推字 20090102), 农业部公益性行业 (农业) 科研专项 (200903056)

作者简介: 杨丹妮, 女, 专业方向: 植物营养与生态研究, E-mail: yangdanni09sjtu@gmail.com

* 通讯作者 (Corresponding author): 黄丹枫, 女, 教授, 博士生导师, 专业方向: 设施园艺技术与蔬菜生理生态, E-mail: hdf@sjtu.edu.cn

photochemical efficiency than 'Wuyueman'.

Key words: Pakchoi; Glycine nitrogen source; Fresh weight; Photosynthesis; Chlorophyll fluorescence parameters

氮素是酶的主要成分,广泛参与到植物光合作用的各个环节,氮素形态及供氮水平直接影响植株的光合效率,进而影响产量和品质(Güsewell, 2004; 吴巍和赵军, 2010)。随着现代农业的发展,植物生长中有机氮源的研究对促进农业生产可持续发展的效益逐渐凸显。大量研究认为植物能够吸收利用有机态氮,尤其是小分子氨基酸态氮。普通白菜、菠菜、番茄等蔬菜能直接吸收利用氨基酸态氮(高秀瑞和陈贵林, 2003; 葛体达等, 2009),而比较水稻、小麦、绿豆等无茵苗采用甘氨酸态氮和铵态氮培养后的生物量、植株全氮含量及各种生长性状,甘氨酸态氮均表现出显著优势(吴良欢和陶勤南, 2000; 莫良玉等, 2002; 岳李心等, 2010)。土壤中丰富的有机氮含量也为有机氮作为植物氮素营养来源提供了可能性(Näsholm et al., 2009)。

甘氨酸(glycine)是土壤中含量较高的游离氨基酸,也是分子量最小、结构最简单的氨基酸,是植物有机态氮研究的理想模式氮源(Ge et al., 2009)。本试验以普通白菜(小白菜)为研究对象,通过无茵水培试验,探讨不同甘氨酸浓度对普通白菜光合作用及叶绿素参数的影响,以期补充有机氮源营养效应理论,为提高植物有机氮光合利用效率及开发利用有机肥料提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2012年10~12月在上海交通大学农业与生物学院智能温室内进行。以普通白菜[*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* (L.) Makino var. *communis* Tsen et Lee]品种华王和五月慢为试验材料。种子播于穴盘中,基质为蛭石,培养液为自来水。待幼苗长至两叶一心时,洗净根部,移栽于10 L水培箱中,用1/2 Hoagland-Amon营养液培养2 d,以适应水培环境。

1.2 试验方法

试验设4个不同水平的甘氨酸(Gly, L型)浓度:2.5、5.0、10.0、20.0 mmol·L⁻¹,以无氮处理为对照,分别记为2.5 Gly、5.0 Gly、10.0 Gly、20.0 Gly和CK。Fe以Fe-EDTA配入,其他营养元素按照1/2 Hoagland-Amon配方施入。试剂均为分析纯。试验采用无茵水培环境,在以上各溶液中均加入10 mg·L⁻¹氨苄青霉素(优级纯),以抑制微生物活性(Okamoto & Okada, 2004)。24 h通气水培,每3 d换1次营养液。每处理重复3次,处理第10天采样,每重复4株,测定相关指标。

取植株地上部进行鲜质量、叶绿素含量及类胡萝卜素含量测定。鲜质量采用分析天平测定,叶绿素含量及类胡萝卜素含量测定参考李合生等(2000)的方法。

叶片净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间CO₂浓度(Ci)、蒸腾速率(Tr)采用Ci-ras-2便携式光合作用测定仪(英国PP-systems公司生产)测定,测定温度为25℃,光照强度为600 μmol·m⁻²·s⁻¹,CO₂浓度为350 μL·L⁻¹。叶片PS II光化学效率(Fv/Fm)和PS II光合电子传递量子效率(ΦPS II)、初始荧光(Fo)、光化学淬灭系数(qP)等参数采用FMS2型便携式荧光仪(英国Hansatech公司生产)测定。测定前暗适应20 min,测定时先照射检测光(<0.05 μmol·m⁻²·s⁻¹),再照射饱和脉冲光(12 000 μmol·m⁻²·s⁻¹)。

1.3 数据处理

采用SAS 9.1软件进行数据处理,采用LSD法进行差异显著性分析,并利用Excel软件进行一般计算和作图。

2 结果与分析

2.1 甘氨酸浓度对普通白菜植株鲜质量的影响

随着营养液中甘氨酸浓度的增加,两个普通白菜品种的植株鲜质量与对照相比均呈现低浓度增加多高浓度增加少甚至低于对照的现象(图1)。与对照相比,2.5 Gly、5.0 Gly和10.0 Gly处理下,华王植株鲜质量依次增加了19.8%、38.2%和30.5%,但3个处理间差异不显著,5.0 Gly处理与对照差异显著,2.5 Gly、10.0 Gly处理与对照差异不显著;20.0 Gly处理下华王的植株鲜质量较对照降低了12.1%,但差异不显著。5.0 Gly处理的五月慢植株鲜质量较对照增加了18.9%,差异达显著水平;20.0 Gly处理显著降低了五月慢植株鲜质量,2.5 Gly、10.0 Gly处理的五月慢植株鲜质量与对照差异不显著。

2.2 甘氨酸浓度对普通白菜叶绿素含量及类胡萝卜素含量的影响

与对照相比,随着营养液中甘氨酸浓度的增加,两个普通白菜品种的叶绿素含量及类胡萝卜素含量均呈现先升高后降低的趋势(图2)。2.5 Gly、5.0 Gly处理下的华王总叶绿素、叶绿素a、叶绿素b含量及类胡萝卜素含量均显著高于对照,其中总叶绿素含量分别增加153.4%、

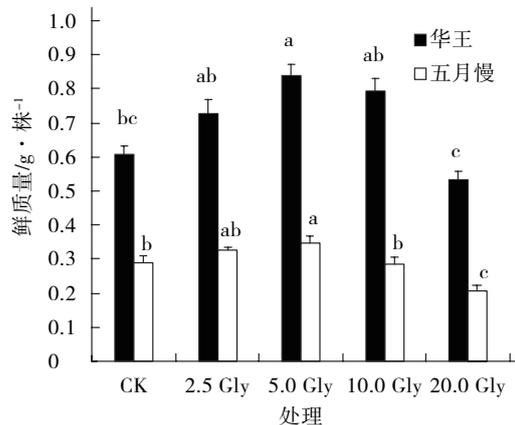


图1 甘氨酸浓度对普通白菜植株鲜质量的影响
相同颜色图柱上不同小写字母表示差异显著 ($\alpha=0.05$), 下同。

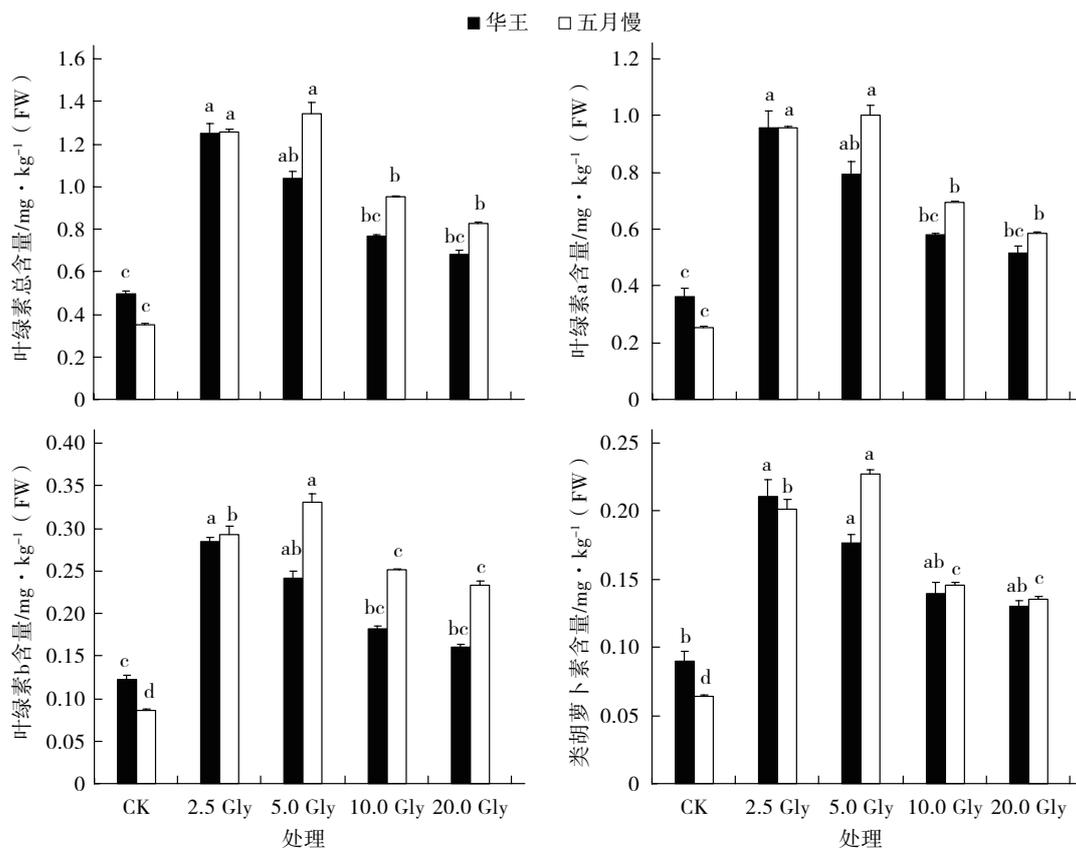


图2 甘氨酸浓度对普通白菜叶绿素含量及类胡萝卜素含量的影响

110.8%，叶绿素 a 含量分别增加 162.9%、117.4%，叶绿素 b 含量分别增加 133.2%、97.7%，类胡萝卜素含量分别增加 135.2%、97.3%；10.0 Gly、20.0 Gly 处理下华王各光合色素含量与对照差异不显著。与对照相比，2.5 Gly、5.0 Gly、10.0 Gly 及 20.0 Gly 处理下五月慢的总叶绿素、叶绿素 a、叶绿素 b 含量及类胡萝卜素含量均显著高于对照，其中总叶绿素含量分别增加 261.2%、286.4%、173.1%、138.1%，叶绿素 a 含量分别增加 274.9%、294.3%、171.9%、130.3%，叶绿素 b 含量分别增加 237.8%、280.8%、189.2%、168.8%，类胡萝卜素含量分别增加 214.3%、254.0%、126.1%、111.2%；且 2.5 Gly、5.0 Gly 处理下五月慢各色素含量显著高于 10.0 Gly、20.0 Gly 处理。

2.3 甘氨酸浓度对普通白菜光合作用的影响

由表 1 可知，随着甘氨酸处理浓度的增加，两个普通白菜品种的净光合速率（Pn）均先升高后降低；胞间 CO₂ 浓度（Ci）则刚好相反，表现为先降低后升高。气孔导度（Gs）随甘氨酸处理浓度的变化趋势不明显，高浓度下显著降低。蒸腾速率（Tr）在所有处理间变化不显著。与对照相比，华王在 2.5 Gly、5.0 Gly、10.0 Gly 处理下 Pn 较高，相比对照依次增加了 200.0%、195.9%、245.6%；20.0 Gly 处理亦比对照增加了 119.5%，差异达显著水平。五月慢的 Pn 在 2.5 Gly 处理下最高，比对照增加了 105.8%，差异达显著水平；5.0 Gly 处理与对照无显著差异，10.0 Gly、20.0 Gly 处理反而显著低于对照。

表 1 甘氨酸浓度对普通白菜光合作用的影响

品种	处理	净光合速率 (Pn)	气孔导度 (Gs)	胞间 CO ₂ 浓度 (Ci)	蒸腾速率 (Tr)
		$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
华王	CK	4.10 ± 0.91 c	450.00 ± 23.52 a	322.00 ± 5.03 a	3.17 ± 0.03 a
	2.5 Gly	12.30 ± 0.68 a	313.00 ± 20.58 bc	269.67 ± 6.64 b	2.30 ± 0.04 a
	5.0 Gly	12.13 ± 0.22 a	251.33 ± 9.67 c	206.33 ± 6.23 c	2.15 ± 0.33 a
	10.0 Gly	14.17 ± 0.38 a	418.33 ± 9.16 ab	260.67 ± 5.21 b	2.95 ± 0.25 a
	20.0 Gly	9.00 ± 0.71 b	185.67 ± 5.89 c	213.00 ± 7.23 c	2.57 ± 0.26 a
五月慢	CK	6.43 ± 0.29 b	276.67 ± 6.18 a	290.67 ± 3.18 a	2.15 ± 0.52 a
	2.5 Gly	13.23 ± 0.09 a	212.00 ± 8.66 a	208.33 ± 13.62 b	2.72 ± 0.56 a
	5.0 Gly	5.73 ± 0.22 b	232.67 ± 8.90 a	224.00 ± 14.15 b	3.75 ± 0.08 a
	10.0 Gly	2.73 ± 0.26 c	206.33 ± 13.59 a	281.33 ± 6.39 a	4.00 ± 0.12 a
	20.0 Gly	1.76 ± 0.21 c	160.33 ± 11.47 b	292.67 ± 12.26 a	2.30 ± 0.27 a

注：表中同列数据后不同小写字母表示差异显著（ $\alpha=0.05$ ），下表同。

2.4 甘氨酸浓度对普通白菜叶绿素荧光参数的影响

由表 2 可知，与对照相比，甘氨酸处理显著提高了华王的 PS II 光化学效率（Fv/Fm）、PS II 光合电子传递量子效率（ $\Phi\text{PS II}$ ）及光化学淬灭系数（qP），其中 $\Phi\text{PS II}$ 在 2.5 Gly、5.0

表 2 甘氨酸浓度对普通白菜叶绿素荧光参数的影响

品种	处理	初始荧光 (Fo)	PS II 光化学效率 (Fv/Fm)	PS II 光合电子传递量子效率 ($\Phi\text{PS II}$)	光化学淬灭系数 (qP)
华王	CK	529.33 ± 97.78 a	0.662 3 ± 0.060 3 b	0.298 3 ± 0.141 4 b	0.753 7 ± 0.032 5 b
	2.5 Gly	221.33 ± 14.25 c	0.849 7 ± 0.002 3 a	0.768 7 ± 0.004 5 a	0.986 8 ± 0.004 9 a
	5.0 Gly	280.33 ± 3.18 bc	0.793 3 ± 0.020 1 a	0.711 2 ± 0.024 6 a	0.984 3 ± 0.004 7 a
	10.0 Gly	220.33 ± 10.73 c	0.847 7 ± 0.007 1 a	0.771 3 ± 0.014 2 a	0.986 9 ± 0.003 6 a
	20.0 Gly	393.00 ± 61.33 ab	0.782 0 ± 0.026 1 a	0.541 8 ± 0.089 0 a	0.964 0 ± 0.008 9 a
五月慢	CK	599.67 ± 67.15 a	0.787 0 ± 0.183 4 a	0.282 6 ± 0.072 2 b	0.853 9 ± 0.063 6 b
	2.5 Gly	531.33 ± 54.32 a	0.811 9 ± 0.037 9 a	0.567 7 ± 0.064 6 a	0.923 9 ± 0.014 6 a
	5.0 Gly	517.33 ± 41.53 a	0.804 3 ± 0.083 9 a	0.484 9 ± 0.030 9 a	0.983 9 ± 0.019 7 a
	10.0 Gly	427.67 ± 95.18 a	0.806 6 ± 0.090 7 a	0.540 1 ± 0.063 8 a	0.950 5 ± 0.035 3 a
	20.0 Gly	445.33 ± 54.80 a	0.798 3 ± 0.076 7 a	0.612 0 ± 0.085 9 a	0.922 8 ± 0.020 6 a

Gly、10.0 Gly 和 20.0 Gly 处理下相比对照依次增加 157.7%、138.4%、158.6%、81.6%；而甘氨酸处理降低了华王的初始荧光 (F_0) 水平，且 2.5 Gly、5.0 Gly 及 10.0 Gly 处理与对照差异显著。甘氨酸处理同样显著提高了五月慢叶片的 $\Phi PS II$ 及 qP ，其中 $\Phi PS II$ 在 2.5 Gly、5.0 Gly、10.0 Gly 和 20.0 Gly 处理下相比对照依次增加 100.9%、71.6%、91.1%、116.6%；但各浓度甘氨酸处理 F_0 、 F_v/F_m 与对照无显著差异。

3 结论与讨论

单株鲜质量在一定程度上反映了植株净光合作用的累积，是光合能力的直观体现。根据养分报酬递减规律，所有营养元素对作物生长都有一个适宜的范围。本试验中 0~5.0 mmol·L⁻¹ 甘氨酸浓度范围内，两个普通白菜品种的植株鲜质量均随甘氨酸浓度的增加而增加，高于 5.0 mmol·L⁻¹ 则呈下降趋势，说明在一定浓度范围内甘氨酸可作为氮源促进普通白菜的生长，浓度过高 (> 10.0 mmol·L⁻¹) 反而抑制普通白菜的生长，这与王华静等 (2004) 的试验结果一致，在无菌条件下随营养液中谷氨酰胺态氮浓度的增加普通白菜地上部鲜质量、干质量以及根鲜质量、干质量都是先升高后降低，过高浓度的有机氮 (10 mmol·L⁻¹) 会抑制植株的生长。

甘氨酸浓度不仅影响普通白菜的生长，还影响叶绿素的合成。氮素是叶绿素的主要成分，叶绿素含量与氮肥浓度呈显著正相关 (肖时运 等, 2006)。本试验中，低浓度时增加甘氨酸浓度确实能提高叶绿素含量，但过高浓度 (10.0、20.0 mmol·L⁻¹) 甘氨酸处理叶绿素含量却降低。叶绿素含量随甘氨酸浓度增加呈先升高后降低的变化趋势与 P_n 的变化趋势一致。叶绿素含量的变化可能是普通白菜光合速率变化的原因之一。本试验中，甘氨酸浓度为 5.0、10.0、20.0 mmol·L⁻¹ 处理的五月慢叶绿素含量高于华王，而相应处理下五月慢的净光合速率却低于华王，这可能与五月慢生长较慢光合色素出现浓缩效应有关，相比光合色素含量，植株鲜质量更能体现光合效率。

除叶绿素含量外，气孔导度等因素也能调控植物的光合速率。Farquhar 和 Sharkey (1982) 认为， C_i 值的大小是评判气孔限制和非气孔限制的依据， P_n 、 G_s 和 C_i 值同时下降时， P_n 的下降为气孔限制；相反，如果叶片 P_n 的降低伴随着 C_i 值的升高，说明光合作用的限制因素是非气孔限制。本试验中， P_n 和 C_i 的变化趋势相反，说明非气孔因素是甘氨酸处理下 P_n 变化的主要原因。低浓度甘氨酸处理， C_i 下降而 P_n 升高，表明普通白菜对 CO_2 的利用较高，甘氨酸处理能提高普通白菜的光合利用效率，这可能是由于光合暗反应碳同化过程中以氮素为主要成分的相关酶类的含量增加引起的 (Dali et al., 1992)。 G_s 的下降一般来说与叶片水势 (Ψ_p) 降低、气孔保卫细胞失水有关。但本试验中，各处理间的蒸腾速率差异不显著，说明水分因子不是高浓度甘氨酸处理下 G_s 下降的主要原因。氮供应不足或过量都不利于光合作用，甘氨酸最适浓度在品种间存在差异，华王的最适浓度为 2.5~10.0 mmol·L⁻¹，而五月慢的最适浓度为 2.5 mmol·L⁻¹ 左右，说明华王具有更广的浓度适应范围。

可变荧光和最大荧光之比 (F_v/F_m) 被称为 PS II 光化学效率，在逆境条件下这一效率值明显降低 (Bjorkman & DERNING, 1987)。PS II 光合电子传递量子效率 ($\Phi PS II$) 正比于非环式电子传递速率，反映 PS II 反应中心的活性 (Krall & EDWARD, 1992)，也是 PS II 功能的指标之一。Lu 和 Zhang (2000) 认为，不同氮浓度对玉米叶片叶绿素荧光参数无显著影响。本试验中，不同浓度甘氨酸处理的 $\Phi PS II$ 值均显著高于无氮对照；华王的 F_v/F_m 值显著高于无氮对照，而五月慢的 F_v/F_m 值与对照差异不显著，说明甘氨酸态氮对普通白菜光化学效率的影响因品种而异，且在甘氨酸供应条件下，华王较五月慢具有更高的 PS II 光化学效率。

逆境胁迫会诱导植株叶片初始荧光 F_0 水平的增加，因此可以通过 F_0 水平的增加预测

PS II 反应中心受抑制的程度 (Krall & Edward, 1992)。本试验中, 华王的 F_o 值在无氮对照及 $20.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 甘氨酸处理下显著高于 2.5 、 $10.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 甘氨酸处理。推测适宜甘氨酸浓度 ($2.5 \sim 10.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 下普通白菜的 PS II 反应中心生理功能可以维持正常, 但过低 ($0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 或高浓度 ($20.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 甘氨酸处理导致普通白菜反应中心活性降低, 光合电子传递链受到抑制, 影响光合作用。五月慢各浓度甘氨酸处理 F_o 值与无氮对照差异不显著, 表明各处理下五月慢均发生了光抑制, 这可能是五月慢各处理下植株鲜质量水平较低的原因。荧光光化学淬灭系数 (qP) 是衡量 PS II 天线色素捕获的光能用于光化学电子传递的份额 (乔新荣等, 2007)。两个普通白菜品种叶片的 qP 在无氮处理下均显著低于各甘氨酸浓度处理, 说明甘氨酸作为氮源能增加捕获光能的利用率, 降低热耗散损失, 提高光化学效率。

综上所述, 甘氨酸能作为维持普通白菜叶绿素功能以及光合作用的良好氮源。以甘氨酸为氮源的普通白菜叶片叶绿素含量、光合速率、PS II 功能存在浓度效应, 随甘氨酸浓度的增加呈现先升高后降低的趋势; 适宜的甘氨酸浓度有利于提高普通白菜叶绿素含量、光合速率、PS II 功能, 有利于光合作用, 从而促进植物生长、增加植株鲜质量。过低或过高的甘氨酸浓度不利于植物的光合作用。此外, 甘氨酸浓度对普通白菜光合生理的影响存在品种间差异, 甘氨酸各浓度处理下华王较五月慢表现出更高的鲜质量、光合作用及光化学效率, 说明华王较五月慢更能适应以甘氨酸为氮源的培养环境。

参考文献

- 高秀瑞, 陈贵林. 2003. 甘氨酸部分替代硝态氮对不结球白菜和生菜生长及硝酸盐积累的影响. 河北农业大学学报, 26 (1): 40-43.
- 葛体达, 宋世威, 姜武, 唐东梅, 黄丹枫. 2009. 不同甘氨酸浓度对无菌水培番茄幼苗生长和氮代谢的影响. 生态学报, 29 (4): 1994-2002.
- 李合生, 孙群, 赵世杰, 章文华. 2000. 植物生理生化实验原理与技术. 北京: 高等教育出版社: 248-249.
- 莫良玉, 吴良欢, 陶勤南. 2002. 高等植物对有机氮吸收和利用研究进展. 生态学报, 22 (1): 119-126.
- 乔新荣, 郭桥燕, 刘国顺, 王芳. 2007. 光强对烤烟生长发育及光合特性的影响. 华北农学报, 22 (3): 72-75.
- 王华静, 吴良欢, 陶勤南. 2004. 氨基酸部分取代硝态氮对小白菜硝酸盐累积的影响. 中国环境科学, 24 (1): 19-23.
- 吴良欢, 陶勤南. 2000. 水稻氨基酸态氮营养效应及其机理研究. 土壤学报, 37 (4): 464-472.
- 吴巍, 赵军. 2010. 植物对氮素吸收利用的研究进展. 中国农学通报, 26 (13): 75-78.
- 肖时运, 刘强, 荣湘民, 谢桂先, 廖育林. 2006. 不同施氮水平对茼蒿产量、品质及氮肥利用率的影响. 植物营养与肥料学报, 12 (6): 913-917.
- 岳李心, 莫良玉, 范稚莲, 刘朝晖. 2010. 氨基酸态氮对水稻幼苗的效应研究. 广西农业科学, 41 (3): 240-243.
- Bjorkman O, Demming B. 1987. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170: 489-504.
- Dali N, Michaud D, Yelle S. 1992. Evidence for the involvement of sucrose phosphate synthase in the pathway of sugar accumulation in sucrose-accumulating tomato fruits. *Plant Physiology*, 99: 434-438.
- Farquhar G D, Sharkey T D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol*, 33: 317-345.
- Ge T D, Song S W, Roberts P, Jones D L, Huang D F, Iwasaki K. 2009. Amino acids as a nitrogen source for tomato seedlings: the use of dual-labeled (^{13}C , ^{15}N) glycine to test for direct uptake by tomato seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 66 (3): 357-361.
- Güsewell S. 2004. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164 (2): 243-266.
- Krall J P, Edward G E. 1992. Relationship between photosystem II activities and CO_2 fixation in leaves. *Physiol Plant*, 86: 180-187.
- Lu C, Zhang J. 2000. Photosynthetic CO_2 assimilation, chlorophyll fluorescence and photo inhibition as affected by nitrogen deficiency in maize plants. *Plant Science*, 151: 135-143.
- Näsholm T, Kielland K, Ganeteg U. 2009. Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytologist*, 182 (1): 31-48.
- Okamoto M, Okada K. 2004. Differential responses of growth and nitrogen uptake to organic nitrogen in four gramineous crops. *Journal of Experimental Botany*, 55 (402): 1577.