

植物液泡硝态氮累积的营养和生理学意义^①

黄彩变, 王朝辉*, 李生秀

(西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100)

摘 要: 液泡是一个多功能而又复杂的细胞器。成熟植物茎叶的液泡占细胞体积的 90% 左右。细胞中的 NO_3^- -N 有 58% ~ 99% 存在于液泡中。因此, 液泡被称为 NO_3^- -N 的贮存库。研究植物细胞液泡的 NO_3^- -N 累积引起了人们的重视, 但是由于液泡中 NO_3^- -N 测定技术的困难, 这方面的研究目前并不很多。本文结合国内外相关研究结果, 从以下几方面分析了 NO_3^- -N 在液泡的累积: ①植物液泡中 NO_3^- -N 的累积数量; ② NO_3^- -N 在细胞质与液泡间的转运; ③液泡累积 NO_3^- -N 的营养学意义; ④液泡 NO_3^- -N 累积的生理作用; ⑤有关液泡中 NO_3^- -N 累积研究的展望。

关键词: 液泡; 硝态氮; 细胞质; 液泡膜

中图分类号: Q945.12

硝态氮 (NO_3^- -N) 是植物的主要 N 源, 在植物体内可大量累积。极端状态下, NO_3^- -N 累积量可超过植株鲜重的 2%, 干重的 17% ~ 24%^[1]。虽然过量的 NO_3^- -N 累积对植物本身没有危害^[2-3], 并且有人认为对人体也无害^[4]。但是有不少研究证明, 过量的 NO_3^- -N 累积, 尤其是累积在叶菜类蔬菜中的 NO_3^- -N, 会对人体健康带来严重危害, 引起食道癌、胃癌、肝癌等疾病^[5]。因此, NO_3^- -N 含量成了蔬菜及各种绿色食品的一项重要品质指标。关于 NO_3^- -N 累积的研究, 国内外已做了不少工作。研究发现蔬菜是极易累积 NO_3^- -N 的一类植物, 而人体摄入的 NO_3^- -N 约有 81.2% 来自蔬菜^[6]; NO_3^- -N 含量因植物种类和品种而异, 例如菠菜的光滑叶型和皱叶型之间相差 74%^[7]; 叶柄是 NO_3^- -N 的主要累积器官^[8], 其含量通常超过叶片和根部。然而关于 NO_3^- -N 累积原因、调控措施等还没有取得理想的研究结果, 主要原因是对 NO_3^- -N 在植物体内的累积机制及调配规律还不完全清楚。

早在 20 世纪 70 年代, 人们就发现 NO_3^- -N 在细胞内呈区域化分布, 大部分存在于液泡, 小部分在细胞质。由于植物的硝酸还原酶 (NR) 主要位于细胞膜内侧, NO_3^- -N 还原在细胞质中进行, 细胞质被称为 NO_3^- -N 代谢库^[9]; 液泡不含 NR, 被称为 NO_3^- -N

的贮存库^[10-11]。在叶片细胞液泡的提取实验中发现, 液泡中的 NO_3^- -N 占叶片细胞 NO_3^- -N 总量的 99%^[1]。因此, 液泡是植物 NO_3^- -N 累积的主要部位, 研究植物 NO_3^- -N 积累就不能忽视液泡所起的作用。明确 NO_3^- -N 在液泡和细胞质中分布与累积关系, 查明 NO_3^- -N 代谢库和贮存库间的相互作用机制, 有利于发掘植物有效利用 N 素的潜力, 避免其在植物体内的过量累积。本文基于已有的研究工作, 分析了 NO_3^- -N 在植物组织细胞的液泡中累积的生理和营养学意义, 以期深入揭示植物累积 NO_3^- -N 的原因, 降低 NO_3^- -N 在植物体内的累积提供有益借鉴。

1 植物液泡中的硝态氮累积数量

被植物吸收的 NO_3^- -N 会有部分在根部被还原为 NO_2^- -N, 并被同化为氨基酸、蛋白质; 但大部分则通过蒸腾拉力作用以 NO_3^- 的形式经木质部输送到地上部, 分布在茎、叶等器官^[9,12]。成熟植物茎叶的液泡占细胞体积的 90% 左右^[13], 在细胞中的 NO_3^- -N 有 58% ~ 99% 存在于液泡中^[14]。对一般植物来说, 液泡和细胞质中的 NO_3^- 浓度通常在 30 ~ 50 mol/m³ 和 3 ~ 5 mol/m³^[15], 但有些植物组织液泡累积的 NO_3^- 浓度可高达 300 mol/m³^[16]。对大麦和玉米根表皮细胞的测定表明, 细胞质中的 NO_3^- 浓度

①基金项目: 国家自然科学基金项目 (30370843, 30230230)、国家自然科学基金青年基金项目 (40201028) 和农业部“948”重大研究项目 (2003-Z53) 共同资助。

* 通讯作者 (w-zhaohui@263.net)

作者简介: 黄彩变 (1982—), 女, 河南南阳人, 硕士研究生, 主要从事氮素营养生理生态研究。E-mail: huangcaibian@tom.com

分别为 4.9 mol/m^3 和 3.1 mol/m^3 ，而液泡中的浓度则分别是 39 mol/m^3 和 26 mol/m^3 ^[17]；用双阻离子选择性微电极测定的不结球小白菜叶片细胞发现，细胞质和液泡中的 NO_3^- 活度分别是 $0.24 \sim 10 \text{ mol/m}^3$ 和 $20 \sim 110 \text{ mol/m}^3$ ^[18]。可见，植物所吸收的 NO_3^- 主要集中于液泡内，液泡 NO_3^- 浓度的高低决定着植物体 NO_3^- -N 累积的多少。

细胞质和液泡累积 NO_3^- -N 的速度也因植物种类而异。如在 N 源充足条件下，豌豆叶片细胞在测定开始后 $0 \sim 14 \text{ h}$ 内所吸收的 NO_3^- -N 都累积在代谢库中， $14 \sim 62 \text{ h}$ 代谢库才逐渐达到饱和并有 NO_3^- -N 进入液泡；但是甜菜叶片的代谢库和贮存库却在同一时间段内达到饱和^[19]。当然，这可能与甜菜的代谢库较小有关。

对 NO_3^- -N 含量差异较大的两个小白菜品种的测定表明，高累积品种叶片、叶柄和根系液泡中的 NO_3^- 浓度也较高，且各器官的 NO_3^- -N 含量差异达到显著水平 ($P < 0.01$) 但不同器官的液泡内 NO_3^- 浓度差异却不显著^[20]。在水稻根部和地上部液泡的 NO_3^- -N 测定时也得到了同样的结果^[21]。可见，液泡 NO_3^- 浓度高低不能解释不同器官的 NO_3^- -N 累积差异，但可以反映品种间 NO_3^- -N 累积差异。根系和叶柄均主要由导管与薄壁细胞构成，叶片则主要由叶肉组织构成，薄壁细胞的液泡大于叶肉组织的液泡^[8]。这可能是不同器官 NO_3^- -N 累积差异的原因。

2 硝态氮在细胞质与液泡间的转运

NO_3^- -N 进入尤其是离开液泡的速率要比代谢库中 NO_3^- -N 流转的速度慢得多^[22]。在 N 素缺乏时，用选择性双阻微电极法测定大麦根部液泡，也发现皮层细胞液泡中的 NO_3^- -N 再利用过程相当慢^[23]。此外，对两个品种拟南芥属和西红柿叶片的测定还发现，NR 并不能很快地被液泡中贮存的 NO_3^- -N 所诱导^[24-25]。这说明 NO_3^- -N 在液泡和细胞质间的转运受到某种机制的调控。

就细胞内 NO_3^- -N 向液泡的运输过程而言，热力学研究发现，当细胞质中的 NO_3^- 累积浓度超过 12 mol/m^3 时，液泡膜上会出现一种 NO_3^- 从细胞质进入液泡的主动运输机制^[21, 26-27]。Schumaker 等^[28]提出这种主动运输机制是一种发生在液泡膜上的 H^+/NO_3^- 反向转运 (antiport)。Miller 等^[27]分析了这一机制中 NO_3^- 运输的热力学过程，指出在 H^+/NO_3^- 反向转运体的化学计量值达到 1:1 时，可以形成穿过皮层细胞和表皮细胞液泡膜的 NO_3^- 反向转运梯

度，且发现 NO_3^- 从细胞质进入液泡的同时， H^+ 从液泡中出来而进入细胞质。后来 Katarzyna^[29]的研究结果也证实了这一点，并再一次提出了 H^+ 反向转运机制的存在，即 NO_3^- 从细胞质进入液泡主要靠液泡膜上的 H^+/NO_3^- 反向转运机制来完成。

有人认为，液泡膜上存在着两种功能和物理特性完全不同的质子泵，即 H^+ -ATPase 和 H^+ -PPase。这两种质子泵分别以 Mg-ATP 和 Mg-PPi 为底物，水解得到的 H^+ 被泵进液泡中，造成细胞质与液泡之间的 H^+ 电化学梯度，形成主动运输的质子动力，从而推动离子的跨膜运转，这在很大程度上决定着 NO_3^- -N 离开液泡进入细胞质的过程^[28, 30-31]。细胞质中高浓度的 NO_3^- 对液泡膜 H^+ -ATPase 有抑制作用^[32]，随着细胞质内 NO_3^- 趋于耗尽，抑制作用被解除， H^+ -ATPase 活性恢复，建立起新的质子梯度，从而推动 NO_3^-/H^+ 共运转，使液泡内的 NO_3^- 外调至细胞质。因此在 N 素胁迫条件下，液泡中的 NO_3^- -N 可以通过 NO_3^-/H^+ 共运转机制进入细胞质。此外，液泡膜上的 H^+ -ATPase 还受到一些阴离子，如 Cl^- 的刺激， Cl^- 可间接调运液泡内的 NO_3^- 至细胞质，增强 NR 活性，降低体内游离 NO_3^- 含量^[32]。所以，液泡膜上 NO_3^- 与其他阴离子构成的共运转 (symport) 有利于液泡中的 NO_3^- -N 向细胞质转移。

进一步研究发现，在植物液泡膜上存在着 NO_3^- 诱导性转运蛋白。一些研究者在玉米根的液泡膜和内质网上分离到了这种诱导转运蛋白，并发现这种诱导蛋白有可能是液泡膜上 NO_3^- 与其他阴离子共运的运输蛋白^[33-34]。Pope 等^[35]发现所分离得到的液泡膜囊体有很高的阴离子传导率，说明液泡膜上存在着活跃的 NO_3^- 运输系统。这个运输系统可能就是与储存在液泡中的 NO_3^- 活化有关的阴离子通道，穿过液泡膜的这一阴离子通道，贮存在液泡中的 NO_3^- 有可能发生活化。

3 植物液泡累积硝态氮的营养学意义

不少研究表明，液泡中的 NO_3^- -N 在特殊条件下可以作为补给 N 源，离开液泡进入细胞质，参与 N 素营养代谢，维持植物 N 素代谢平衡和正常生长需要^[36]。黑麦草培养试验表明，N 饥饿数天后，整个组织的 NO_3^- -N 可逐渐耗竭，并发现 NO_3^- -N 从液泡向细胞质的转移净速率与液泡内 NO_3^- 浓度成比例^[37]。大麦根部细胞在缺 N 24 h 后，液泡中的 NO_3^- -N 可调动出来进入细胞质，并将细胞质中的 NO_3^- 浓度稳定在一定范围^[23]。豌豆和甜菜的 N 缺乏试验也

发现, 贮存库中的 NO_3^- -N 能外流进入代谢库, 以补充其中 NO_3^- -N 减少, 诱导 NR 活性。豌豆在 N 缺乏 3 天、甜菜在 N 缺乏 4 天后液泡的 NO_3^- -N 被耗竭^[19]。可见, 液泡内的 NO_3^- -N 在 N 素胁迫条件下可被调动出来再利用, 但这种补充作用是有限度的。

液泡中累积的 NO_3^- -N 并不是都能很快转运至细胞质, 转运的速度因作物种类和品种而异。一些学者根据外界环境 N 素缺乏或供应不足时, NO_3^- -N 进入液泡和离开液泡进入细胞质的速度关系, 将植物分为耐低 N (N 素利用高效) 基因型和低 N 敏感 (N 素利用低效) 基因型^[15]。前者指外界 N 素不足时, 液泡储存的 NO_3^- -N 会很快进入细胞质而被同化, 并在液泡中维持很低的 NO_3^- -N 水平; 后者指 N 素供应缺乏或不足时, 液泡的 NO_3^- -N 仍维持较高水平, 而细胞质中因 NO_3^- -N 含量微乎其微而发生植物缺 N 现象。液泡中 NO_3^- -N 再利用与其在液泡和细胞质中的转运有关, 不同的植物表现也不相同。

4 植物液泡硝态氮累积的生理作用

细胞中 NO_3^- -N 与 NR 存在的非一致性, 可能是造成 NO_3^- -N 在植物体积累的一个重要原因^[13, 38], 但液泡中累积一定量的 NO_3^- -N 也有其重要的生理意义。在营养充足的情况下, 植物过量 (超过还原能力) 吸收 NO_3^- -N 是为了保证在介质中的 NO_3^- -N 供应下降时, 叶柄及根系中的 NO_3^- -N 可被运往叶片, 同时, 贮存于液泡中的 NO_3^- -N 可流出液泡, 透过液泡膜进入细胞质, 以维持其中 NO_3^- -N 同化作用的进行^[39]。此外, NO_3^- -N 在液泡内还是重要的渗透调节物质, 尤其在弱光下, 植物体内碳水化合物合成减少, 液泡内有机物含量下降, NO_3^- -N 可以替代它们起到渗透调节作用, 而且需要的能量也更低^[40]。 NO_3^- -N 的这种渗透调节作用, 在植物的昼夜变化过程中体现得尤为明显。有研究发现, 进入夜间后, 液泡中的可溶性碳水化合物和苹果酸会被 NO_3^- 替代, 离开液泡进入细胞质被同化; 到白天, 液泡中的 NO_3^- 又被新合成的有机物质所替代, 而进入细胞质中被还原^[41]。随着光照的增强, NO_3^- -N 的渗透调节作用降低^[42]。液泡中的 NO_3^- -N 累积还有利于叶片的伸长。在夜间, 由于水分与 NO_3^- -N 吸收, 以及淀粉降解使细胞膨压恢复正常, 在此过程中叶片的鲜重增加, 因此水分和 NO_3^- -N 的同时吸收促使叶片不断伸长^[43]。而在液泡内, 除含有 NO_3^- 外, 还含有糖、有机酸、次生物质及许多阳离子如 K^+ 、 Ca^{2+} 等, 所以液泡内的 NO_3^- 还具

有电荷平衡作用^[44]。

5 有关植物液泡中硝态氮累积研究的展望

综上所述, NO_3^- -N 在液泡中大量贮存, 且贮存的 NO_3^- -N 不能及时进入细胞质还原, 是造成植物大量累积 NO_3^- -N 的主要原因。代谢库细胞质中的 NO_3^- -N 通过调节 NR 活性来调节 NO_3^- -N 的同化速率^[26, 45-46], 因此 NO_3^- -N 在代谢库和贮存库中的分配, 尤其是代谢库的大小可作为植物 NO_3^- -N 供应估算的一个很好指标。或者说, 细胞质中的 NO_3^- 浓度变化也可作为引发液泡 NO_3^- -N 贮存和释放的一种信号^[24], 这种依赖于 NR 的 NO_3^- -N 信号, 可使植物通过调节代谢变化来适应各种环境条件。当前有关液泡 NO_3^- -N 累积的研究, 已开始借助于硝酸盐选择性微电极法。这项技术在大麦、玉米、水稻和小白菜等一些作物上已有应用。不过, 大多研究主要集中在根部细胞, 叶片细胞也有涉及, 但由于测定技术限制, 关于 NO_3^- -N 的主要累积贮存器官—叶柄细胞的研究却几乎没有。此外, 目前虽能测定叶片细胞的 NO_3^- -N 活度 (浓度) 变化情况, 但这并不能反映其中贮存库或代谢库的大小, 今后的研究应在这方面有所突破。

国内外不少学者对 NO_3^- -N 在液泡膜上的转运机制提出了各种假设。随着测定方法和技术的改进, 开始了对这些假设的实验验证。例如, NO_3^- 从细胞质进入液泡的主动运输过程; 液泡膜上 H^+ / NO_3^- 反向转运体的存在, 已得到多方面的证实。进一步的工作, 对查明 NO_3^- -N 在贮存库和代谢库间的转运机制, 提高液泡中 NO_3^- -N 的再利用率有着相当重要的作用。但这些研究都主要集中在生理生化方面, 要想取得突破性的进展还需从液泡膜上硝酸盐转运系统的分子生物学机制进行研究, 这方面的研究在我国还尚未见报道。希望今后通过对 NO_3^- -N 在亚细胞水平累积的生理生化和分子生物学方面的研究, 能明确造成 NO_3^- -N 在植物, 尤其是蔬菜中过量累积的确切原因, 为提出有效且可行的 N 素利用措施, 调控 NO_3^- -N 累积提供理论依据。

参考文献:

- [1] Martinoia E, Heck U, Wiemken A. Vacuoles as storage compartments for nitrate in barley leaves. *Nature*, 1981, 289: 292-294
- [2] Dich J, Jrvinen R, Knekt P, Penttil PL. Dietary intakes of nitrate, nitrite and NDMA in the finish mobile clinic

- health examination survey. Food Add. Contam., 1996, 13: 541-552
- [3] Walker R. Nitrate, nitrite and N-nitroso compounds: A review of the occurrence in food and diet and the toxicological implications. Food Add. Contam., 1990, 7: 717-768
- [4] J I Hirondel, J-L I Hirondel. Nitrate and Man. Toxic, Harmless or Beneficial? CABI Publishing, 2001
- [5] 申秀英, 许晓路. 蔬菜硝酸盐积累机制及影响因素. 农业环境与发展, 1998 (3): 4-6
- [6] 沈明珠, 翟宝杰, 东惠茹. 蔬菜硝酸盐累积的研究. I. 不同蔬菜硝酸盐、亚硝酸盐含量评价. 园艺学报, 1982, 9 (4): 41-48
- [7] Cantliffe DJ. Nitrate accumulation in spinach growth at different temperatures. J. Am. Soc. Hort. Sci., 1972, 97: 674-676
- [8] 王朝辉, 李生秀. 蔬菜不同器官的硝态氮与水分、全氮、全磷的关系. 植物营养与肥料学报, 1996, 2(2): 144-152
- [9] Campbell WH. Nitrate reductase and its role in nitrate assimilation in plants. Plant Physiol., 1988, 74: 214-219
- [10] Ferrari TE, Yoder OC, Filner P. Anaerobic nitrate production by plant cells and tissues: Evidence for two nitrate pool. Plant Physiol., 1973, 51: 423-431
- [11] Heimer YM, Filner P. Regulation of the nitrate assimilation path-way in cultured tobacco cells. III. The nitrate uptake system. Biochim. Biophys. Acta., 1971, 230: 362-372
- [12] 许长蔼. 植物体内 NO_3^- 可给性对硝酸还原酶活性的调节. 植物生理学通讯, 1991, 27 (3): 173-177
- [13] 贺文爱, 龙明华, 白厚义, 于文进. 蔬菜硝酸盐积累机制研究的现状与展望. 长江蔬菜, 2003: 30-33
- [14] Granstedt RC, Huffaker RC. Identification of the leaf vacuole as a major nitrate storage pool. Plant Physiol., 1982, 70: 410-413
- [15] 沈其荣, 汤利, 徐阳春. 植物液泡中硝酸盐行为的研究概况. 土壤学报, 2003, 40 (3): 465-470
- [16] Hewitt EJ, Hucklebury DP, Mann AF, Notton BA, Rucklidge GJ. Regulation of nitrate assimilation in plants // Hewitt EJ, Cutting CV. Nitrogen Assimilation of Plants. London: Academic Press, 1979: 255-287
- [17] Miller AJ, Zhen RG. Measurement of intracellular nitrate concentrations in Chara using nitrate-selective microelectrodes. Planta, 1991, 184: 47-52
- [18] 贾莉君, 范晓荣, 尹晓明, 曹云, 沈其荣. 双阻离子选择性微电极测定活体不结球小白菜叶片细胞中硝酸根离子的活度. 土壤学报, 2005, 42 (3): 447-452
- [19] Izmailov SF. Saturation and utilization of nitrate pools in pea and sugar beet leaves. Russian Journal of Plant Physiology, 2004, 51 (2): 189-193
- [20] 陈巍, 罗金葵, 尹晓明, 贾莉君, 张攀伟, 沈其荣. 硝酸盐在两个小白菜品种体内的分布及调配. 中国农业科学, 2005, 38 (11): 2277-2282
- [21] 贾莉君, 范晓荣, 尹晓明, 曹云, 沈其荣. 微电极法测定水稻叶片液泡中硝酸根离子的再调动. 中国农业科学, 2005, 38 (7): 1379-1385
- [22] Sokolov OA. The role of nitrate pools in the nitrogen nutrition of plants. Agrokimiya, 1998, 7: 87-93
- [23] Martina VDL, Susan JS, Anthony JM. Remobilisation of vacuolar stored nitrate in barley root cells. Planta, 1998, 205: 64-72
- [24] Sarah JC, Lorraine EW, Anthony JM. Light-dark changes in cytosolic nitrate pools depend on nitrate reductase activity in arabidopsis leaf cells. Plant Physiol., 2005, 138: 1097-1105
- [25] Lea US, ten Hoopen F, Provan F, Kaiser WM, Meyer C, Lillo C. Mutation of the regulatory phosphorylation site in tobacco nitrate reductase results in high nitrite excretion and NO emission from leaf and root tissue. Planta, 2004, 219: 59-65
- [26] Miller AJ, Smith SJ. Nitrate transport and compartmentation in cereal root cells. Journal of Experimental Botany, 1996, 47: 843-854
- [27] Miller AJ, Smith SJ. The mechanism of nitrate transport across the tonoplast of barley root cells. Planta, 1992, 187: 554-557
- [28] Schumaker KS, Sze H. Decrease of pH gradients in tonoplast vesicles by NO_3^- and Cl^- : Evidence for a H^+ -coupled anion transport. Plant Physiol., 1987, 83: 490-496
- [29] Katarzyna K, Grazyna K, Malgarzata J. Nitrate transport across the tonoplast of *Cucumis sativus* L. root cells. Journal of Plant Physiology, 2003, 5: 523-530
- [30] Blumwald E, Poole RJ. Nitrate storage and retrieval in *Beta vulgaris*: Effects of nitrate and chloride on proton gradients in tonoplast vesicles. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1985, 82: 3683-3687
- [31] Lew RR, Spanswick RM. Characterization of anion effects on the nitrate sensitive ATP-dependent proton pumping activity of soybean seedling root microsomes.

- Plant Physiol., 1985, 77:352-357
- [32] Sze H. H^+ -translocating ATPase: Advances using membrane vesicles. Ann. Rev. Plant Physiology, 1985, 36: 175-208
- [33] McClure PR, Omholt TE, Pace GM, Bouthyette PY. Nitrate-induced changes in protein synthesis and translation of RNA in maize roots. Plant Physiol., 1987, 84: 52-57
- [34] Ni M, Beever L. Nitrate-induced polypeptides in membranes from corn seedling roots. J. Exp. Bot., 1994, 45: 355-365
- [35] Pope AJ, Leigh RA. Some characteristics of anion transport at the tonoplast of oat roots, determined from the effects of anions on pyrophosphate-dependent proton pumping. Planta, 1987, 172: 91-100
- [36] Jackson WA, Volk RJ. Nitrate transport processes and compartmentation in root systems // Lyons JM, Valinitine RC, Phillips DA, Rains DW, Huaker RC. Genetic Engineering of Symbiotic Nitrogen Fixation and Conversion of Fixed Nitrogen. New York: Plenum Press, 1981: 517-532
- [37] Macduff JH, Jarvis SC, Masquera A. Nitrate nutrition of grasses from steady-state supplies in flowing solution culture following nitrate deprivation and/or defoliation. II. Assimilation of NO_3^- and short-term effects on NO_3^- uptake. J. Exp. Bot., 1989, 40: 977-984
- [38] Datta R, Sharma R. Temporal and spatial regulation of nitrate reductase and nitrite reductase in greening maize leaves. Plant Sci., 1999, 144: 77-83
- [39] Koch GNW, Schulbi ED, Percival F, Mooney HA, Chu C. The nitrogen balance of *Raphanus sativ* ax *Pahanistrum* Plant. II. Growth, nitrogen redistribution and photosynthesis under NO_3^- deprivation. Plant Cell Environ., 1988, 11: 755-767
- [40] Aslan M, Travis RI, Huffaker RC. Comparative Kinestics and reciprocal inhibition of nitrate and nitrate in roots of uninduced and induced barley seedings. Plant Physiol., 1992, 199: 1124-1133
- [41] Eveliene S, Pieter R, Johan S. Daily changes in uptake, reduction and storage of nitrate in spinach grown at low light intensity. Plant Physiol., 1986, 66: 550-556
- [42] Blom-Zandstra M, Lampe EM. The role of nitrate in the osmoregulation of lettuce (*Lactuca sativa* L.) grown at different light intensities. J. Exp. Bot., 1985, 36: 1043-1052
- [43] Eveliene S, Juultje W, Lolke S. Nitrate accumulation and its relation to leaf elongation in sponach leaves. Journal of Experimental Botany, 1986, 37(181): 1093-1102
- [44] 杜红斌, 王秀峰, 崔秀敏. 植物 NO_3^- 积累的生理机制研究. 中国蔬菜, 2001, 2: 49-51
- [45] Campbell WH. Nitrate reductase structure, function and regulation: Bridging the gap between biochemistry and physiology. Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology, 1999, 50: 277-303
- [46] Solomonson LP, Barber MJ. Assimilatory functional and regulation. Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology, 1990, 41: 225-233

Nutritional and Physiological Significance of Nitrate Accumulation in Plant Vacuolar

HUANG Cai-bian, WANG Zhao-hui, LI Sheng-xiu

(College of Resources and Environmental Sciences, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Vacuole is a multifunctional and complex organelle in plant cell, which occupies about 90% of total volume of stem and blade cells of mature plants. Nitrate in vacuole accounts for almost 58% ~ 99% of total of plant cell, thus, vacuole is considered as a nitrate storage pool, and more and more attentions have been paid to nitrate accumulation in plant vacuole. However, information in this field is still lack and insufficient due to difficulties in measuring nitrate in plant vacuole. Based on relevant work conducted in recent years, nitrate accumulation in plant vacuolar was discussed in this paper, which including: ① Amount of nitrate accumulated in plant vacuole; ② Mechanism of nitrate transportation between cytoplasm and vacuole in plant cell; ③ Nutritive significance of nitrate accumulation in vacuolar; ④ Physiological functions of nitrate accumulated in vacuolar; ⑤ Issues that need further research on vacuolar nitrate accumulation.

Key words: Vacuole, Nitrate, Cytoplasm, Tonoplast