

小麥葉의 Glutamine Synthetase 活性도에 관한 研究

I. 葉位別 GS活性도의 差異 및 출수후 “V”字型 變化現象

孫 尙 穆*

Studies on the Activity of Glutamine Synthetase (GSA) in Wheat Leaves

I. Variation of GSA by Different Leaf Position and its Depression Phenomenon after Inflorescence Emerged

Sang Mok Sohn*

ABSTRACT

The examination to find out how the activity of glutamine synthetase (GSA) develop in each wheat leaves during the growth period was carried out.

GSA/g FW/leaf were very low at leaf differentiation stage and increased highly several times by unfolding and development of leaf, and declined deeply with the advance of senescence in each leaves. GSA/g FW/leaf were risen gradually from the every lower leaves to the every upper leaves, in consequence activity level and maximum peak per g fresh weight of 7th-flag leaves were two or three times higher than those at the 1st-4th leaves in all of 12 applied nitrogen treatments, thereupon, the highest activities per g fresh weight showed in the 8th leaves.

GSA/g FW/leaf was shown two peaks in the 6th-flag leaves and one peak in 1st-4th leaves, respectively. GSA/g FW/leaf (except for senescence leaves) and GSA/plant were increased gradually to the inflorescence emerging stage and were shown the first maximum peak at 13 days before anthesis, then were declined rapidly to the milk ripe stage (7 days after anthesis), and were shown the second maximum peak at the early dough ripe stage (22 days after anthesis).

緒 言

作物體가 외부로부터 吸收한 NO_3^- 는 먼저 NH_4^+ 로 환원되고 NH_4^+ 同化의 主酵素인 glutamine synthetase(GS)의 觸媒로 glutamine 으로 合成되어 진다^{14,34)} 는 것은 이미 주지의 사실이다.

分子量, 細胞内 分布場所, 機能的 差異 등에 따라 同位酵素 GS_1 , GS_2 로 區分되는바^{7, 12, 15, 16, 25)}, 細胞質에 存在하는 GS_1 은 光呼吸 과정에서 유리되는

NH_4^+ ^{14, 20)} 및 暗黑狀態에서의 glutamine 合成 過程에서 生成되는 NH_4^+ 의 reassimilation에 作用^{8, 21)} 하고, 葉綠體내에 存在하는 GS_2 는 NO_3^- 환원과정에서 유래하는 NH_4^+ 의 assimilation에^{14, 30)} 주로 關여하는 것으로 알려져 있으나 이와는 달리 첫째, C_4 作物에 存在하는 GS중 GS_1 의 비율이 45~80%, C_3 作物에 GS_2 의 비율이 70~90%인점²⁸⁾ 둘째, GS_1 活性도와 光呼吸 과정에서 유리되는 NH_4^+ 의 reassimilation간에 전혀 相關關係가 없다는 점¹⁷⁾ 셋째, 葉綠體에 存在한다고 알려진 GS_2 역시 光呼

* 檀國大學校 農科大學 (Coll. of Agriculture, Dankook University, Cheonan 330-714, Korea) <'89. 2. 20. 接受>

吸과정에서 유리되는 NH_4^+ 를 직접 re-assimilation 시킨다는 점^{6,37)} 등을 들어 두 同位酵素 GS_1 과 GS_2 는 동일한 기능을 갖고 있다고 보는 見解^{18,28)}도 있다. 어쨌든 GS 가 無機能 窒素의 同化 및 全般的인 窒素同化的 進行·調整에 中樞的 役割을 담당한다는 사실과 이를 통해 glutamine의 合成速度를 制御하고 窒素同化和 炭素同화를 均衡있게 한다는 데는 異論이 없다.³³⁾

그러나 窒素同化作用過程 및 作物生理學상 차지하는 GS 의 重要性에도 불구하고 순수 酵素學의 特性 研究 이외의 農學的 利用側面에서의 研究는 극히 微微하며 水稻, 사탕무우에서의 研究報告^{3,35)}가 다소 있을 뿐이다.

따라서 本 試驗에서는 窒素施肥水準別, 生育時期別 및 葉位別로 GS 活性度の 變異樣相을 추적하여 GS 活性度の 農學的 實際利用 可能性 檢討를 위한 基礎資料를 얻고자 하였다.

材料 및 方法

1. 植物材料栽培

本 試驗은 西獨 Göttingen 大學校 農科大學 野外 pot 試驗場에서 Mitscherlich pot 를 利用하여 實施하였다. pot 當 土壤 7 kg (壤土 4 kg, 모래 3 kg 混合, 壤土: pH(CaCl_2) 7.8, 全窒素 0.01%, 腐植 1.22%, 磷酸(CAL) 4.54 mg $\text{P}_2\text{O}_5/100\text{g}$, 加里 11.8 mg $\text{K}_2\text{O}/100\text{g}$)를 잘 섞어 넣은 후 3월 28일 장려小麥品種 “Kolibri”를 35粒씩 파종하고 發芽 10일 후 25株를 남기고 除去하였다.

基肥로서 表 1의 各種 無機成分을 土壤에 混合處理하였으며 窒素는 3回 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 의 形態로 分施하되(表 2 참조), 基肥는 pot 當 0.5, 1.5 g N을,

1차 追肥는 0, 0.5, 1.0 g N을, 2차 追肥는 0, 0.5 g N을 各各 施用하였다. 기타 栽培管理方法은 Göttingen 大學校 農科大學 pot 栽培管理方法에 準하였다.

2. 酵素分析試料의 採取 및 前處理

GS 分析用 試料採取는 播種後 50日부터 121日 사이에 9回 實施(表 2 참조)하였는데, 植物代謝生理의 均一性 및 酵素의 日周 週期性³⁴⁾을 考慮하여 採取前日 저녁에 網室溫室로 pot wagon을 밀어 넣은 후翌日 13~14時 사이에 採取하였다. 試料는 植物體로부터 各葉을 分離 採取한 즉시 액체질소를 이용하여 急速凍結시켜 -35°C 의 低溫冷凍庫에 保管하였다. 이후 액체질소를 넣은 막자사발을 이용하여 粉碎·均質化시킨 다음 약 0.7 g 정도를 秤量하여 4°C 에서 30ml HEPES puffer(0.05 mol/l HEPES, 0.01 mol/l cystein, 5% polyvinylpyrrolidone, pH 7.0 with NaOH)로 2分間 抽出한 후 무명 머슬린봉대(4겹)로 濾過시켰다. 濾過液은 冷凍高速遠心分離機(0°C)를 이용하여 $27 \times 1,000\text{g}$ 로 30分間 遠心分離시켜 그 上騰液을 酵素試料液으로 사용하였다.

3. 酵素分析

GS 活性度는 hydroxylamine dependent synthetase reaction에 의한 γ -glutamylhydroxamate를 측정하여 分析하였다. Incubation medium³⁴⁾(0.6 ml HEPES puffer, 0.2 ml 0.6 mol/l MgSO_4 , 0.8 ml 1.2 mole/l L-glutamate pH 7.0, 0.2 ml 0.7 mol/l $\text{NH}_2\text{OH} \cdot \text{HCl}$ 과 1.0 mol/l NaOH 혼합액(1:1), 0.4 ml 0.06 mol/l ATP)의 混合液에 0.8 ml 효소시료액을 투입한 다음 40°C Water bath에서

Table 1. Basal fertilization at sowing in Mitscherlich pot with summer wheat “Kolibri”.

Macro mineral elements			Micro mineral elements		
Elements	g/pot	Chemical form	Elements	g/pot	Chemical form
P	0,65	$\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$	Fe	10,3	$\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$
K	1,00	KCl	Mn	4,5	$\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$
Mg	0,12	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	B	3,5	H_3BO_3
			Cu	0,5	$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$
			Zn	0,2	$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$
			Mo	1,1	$(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$
				68,9	EDTA

Table 2. Growth and development stage of summer wheat at sampling and fertilizing, and weather in isolation glasshouse at sampling.

Date	Days after sowing	Difference fertilizing	Sampling time	Growth stage (Zadok's-scale) ⁴⁰⁾	Weather in glasshouse
28 March	0	A			
17 May	50		I	Main shoot and 2 tillers (22)	cloudy 15°C
20 May	53	B			
28 May	61		II	1st node detectable (31)	cloudy 13°C
7 June	71		III	Flag leag just visible (37)	cloudy 15°C
15 June	79		IV	1st spikelet of inflorescence just visible (51)	cloudy 14°C
15 June	79	C			
28 June	92		V	Anthesis half-way (64/65)	light cloudy and sunny 19°C
5 July	99		VI	Caryopsis water ripe (71/72)	cloudy 4.5°C
13 July	107		VII	Medium milk (75/76)	cloudy 15.5°C
20 July	114		VIII	Early dough (83)	cloudy 17.5°C
27 July	121		IX	Hard dough (87)	sunny 19°C

A : N-fertilization at sowing.

B : N-fertilization at active tillering stage.

C : N-fertilization at panicle initiation stage.

15分, 45分동안 反應시켜 0.8ml stop solution (Ⓐ 10% FeCl₃ · H₂O in 0.2 mol/l HCl, Ⓑ 24% TCA, Ⓒ 50% HCl, Ⓐ:Ⓑ:Ⓒ = 1:1:1) 을 넣어 發色시킨 후 spectral photometer (540 nm) 로 測定하였다.

結果 및 考察

葉位別 生體重 1g 당 GS 活性度 (U/g FW) 는 그림 1 에서 보는 바와 같이 대체적으로 아랫쪽으로부터 上位葉次順으로 높아져 가는 傾向이었다. 그리고 最上位葉群에 속하는 제 7-8 葉의 경우 제 1-5 葉까지의 中·下位葉群과 비교할 때 그 peak 가 약 2 배 이상이나 되는 높은 수준의 GS 活性度 (U/g FW) 를 나타냈다.

GS 活性度는 GS 반응 기질의 하나인 窒素施肥量의 差異에 따라 induction 되거나 repression 되는 傾向을 보였다. 즉 基肥만을 0.5g 施用한 低窒素區 (그림 1 상단)에서는 生育前半期에 조금 낮았으나 開花 이후 生育後半期에 이르러 各葉의 生體重 1g 당 GS 活性도가 낮았고 급격히 하락하는 傾向을 보

인 반면, 基肥 1.5g 을 施用하고 窒素追肥를 계속한 高窒素區에서는 그림 1 의 하단에서와 같이 幼穗形成期까지의 生育前半期에 各葉의 生體重 1g 당 GS 活性도가 상대적으로 낮았으나 出穗期 이후의 後半期부터는 오히려 현저히 높은 수준이 노화기까지 높게 유지되었다. 즉 GS 活性도는 上位葉이 下位葉에 비하여 높은 傾向이었으나 基肥 施用量の 多少, 追肥施用 有無 및 施用量の 多少에 따라 影響을 받는 것으로 나타났다.

窒素處理 12개 區에서의 各葉位別 生體重 1g 당의 GS 活性도의 平均値를 經時的으로 나타낸 것이 表 3 이다. GS 活性도와 葉齡의 增加는 대단히 밀접하게 關聯되는 듯 하다. 各葉의 分化期에 生體重 1g 당의 GS 活性도는 극히 낮으나, 葉의 展開, 伸長에 따라 수배까지 增加하였다 (물론, 例外的으로 開花후 上位 제 5 葉~止葉에서 V 字型 陷沒現象이 있음), 各葉의 老化和 더불어 낮아져 갔다. 小麥 生育期間中 제 1 葉~4 葉의 下位 4 個葉은 단 1 回の activity peak 를 보였으나 제 6 葉~止葉 (8 葉) 은 2 回の activity peak 를 보였다. 즉 出穗期 이후 下位 4 個葉은 GS 活性도가 계속 감소하였으나

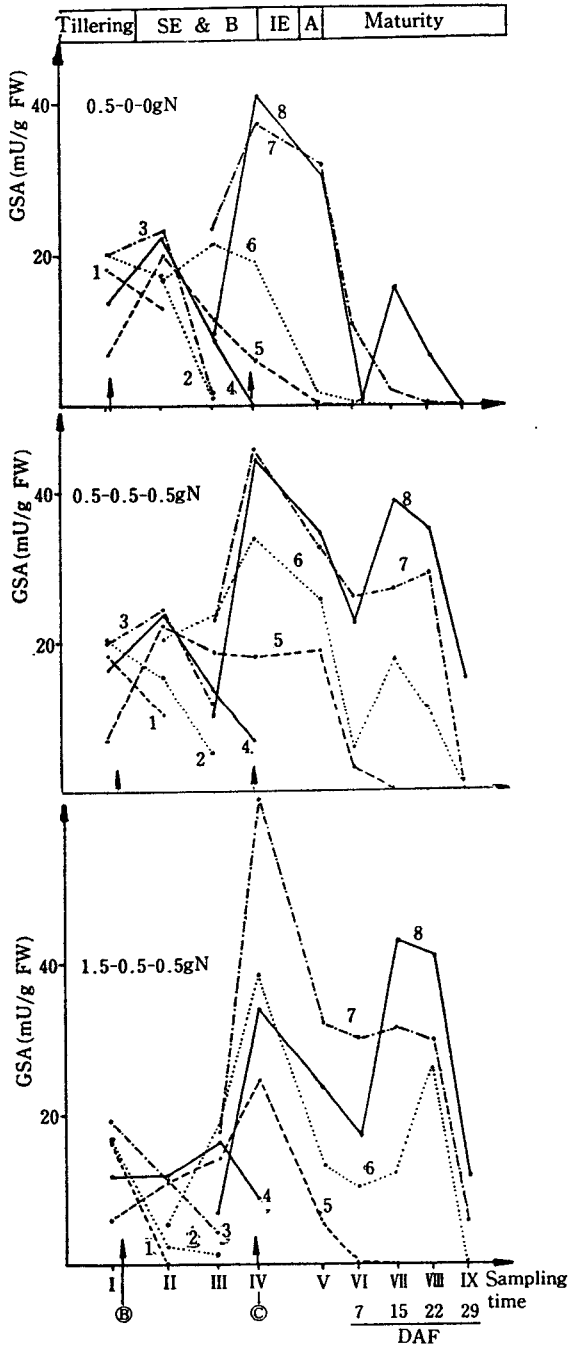


Fig. 1. Comparison of GS activity in leaves by different N-fertilization (IE : inflorescence emerged, SE & B : stem elongation & booting, A : anthesis, DAF : days after flowering), 1st numeral N-fertilization at sowing (gN/pot), 2nd numeral \textcircled{B} N-fertilization at active tillering stage (gN/pot), 3rd numeral \textcircled{C} N-fertilization at panicle initiation stage (gN/pot).

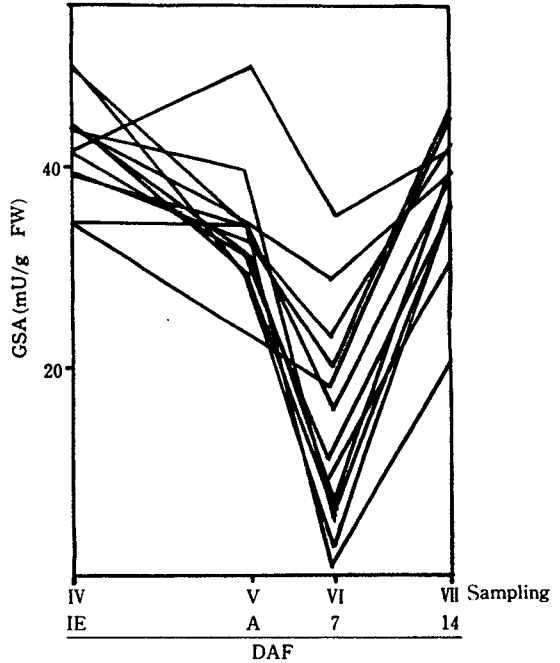


Fig. 2. GS activity (U/g FW) of flax leaves in RN treatments from inflorescence emerged stage (IE) & medium milk stage.

A : anthesis, DAF : days after flowering

上位 4 個葉(제 5 ~ 止葉)은 出穗 直前に 첫번째 activity peak 를 나타낸 후 特異하게도 下落하기 始作하여 開花 7 日후 GS 活性度(U/g FW)가 가장 낮은 수준에까지 下落하였다가 이 時期에 이미 老熟期에 도달한 제 5 葉을 除外하고 아직 生理的으로 機能이 活發한 나머지 제 6 ~ 止葉은 糊熟期경에 다시 增加하여 두번째 activity peak 를 보여 주었다. 出穗期로부터 開花後 14 日 사이에 나타나는 이러한 GS 活性도의 V 字型 變化現象은 12 個 各 窒素施肥 處理區에서의 葉位別 平均 GS 活性도의 經時的 變異를 나타낸 表 3 에서 뿐만 아니라, 各 處理區에서의 제 8 葉의 生體重 1 g 當 GS 活性度(그림 2) 및 植物體當 平均 GS 活性度(U/plant)의 經時的 變異(그림 3)에서 모두 동일한 경향이였다.

GS 活性도와 實際 NH_4^+ 의 同化轉換량과 어떤 關係가 있는냐의 檢討는 다음 報文으로 미루기로 하고 小麥生育期間中 나타나는 GS 活性도의 經時的 變異樣狀은 그림 3 에서와 같이 3 個의 相으로 區分할 수 있다고 생각된다.

Table 3. Mean of GS activity (mU/g FW) in each leaves of summer wheat "Kolibri".

Leaf No. (from low)	Sampling time									Mean
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
	mU/g FW									
1st	17.1	5.6								11.4
2nd	18.5	10.7	3.1							10.8
3rd	19.6	16.8	7.0							14.5
4th	14.2	17.8	11.3	9.0						13.1
5th	6.4	16.6	12.9	20.9	11.2	3.7	2.4			10.6
6th		11.8	20.4	33.2	20.5	9.3	12.4	14.3	1.0	15.4
7th			21.0	50.7	32.5	20.1	30.1	28.4	9.2	27.4
Flag leaf			10.6	41.8	33.3	14.3	35.6	35.8	18.2	27.1
Mean	15.2	13.2	12.3	31.1	24.4	11.9	20.4	26.2	9.5	

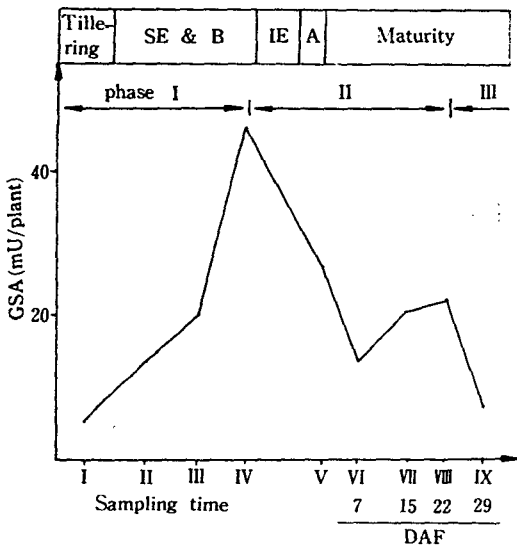


Fig. 3. Potential GS capacity of wheat leaves during plant growth period (mean of 12 N treatments).

IE : inflorescence emerged
A : anthesis, SE & B : stem elongation & booting, DAF : days after flowering

第1相 : 發芽後 出穗期까지 GS活性度는 계속적으로 增加하는데 이는 各葉의 生體重 增加와 뒤늦게 分化·展開되는 上位葉이 갖는 生體重 1g當의 높은 GS活性度 수준에 起因하는 것으로 思料된다(그림 1 참조).

第2相 : 出穗期 이후 乳熟期(開花後 7일)까지 GS活性度가 急落하였는데 이는 葉重의 減少나 葉의 老化에 起因하는 것이 아니라 上位 各葉의 生體重 1g當 GS活性度의 下落에서 비롯되었다(그림 1 참조).

조). 그러나 乳熟期 이후부터 糊熟期(開花後 22일)까지 GS活性度는 다시 增加하였다.

第3相 : 黃熟期 末期 이후 GS活性度는 各葉의 老化에 따라 減少되었다.

이상은 水稻에서 開花後부터 乳熟期 사이에 GS活性度가 일시적으로 急落하였다는 報告³⁵⁾와 대개 一致하는데, 이러한 V字型 陷沒現象은 GS活性抑制의 要因^{10,11,24,30,31)} 중 다음 3가지 原因에 의한 것으로 思料된다.

1) 生殖生長期間중의 窒素再分配移動時 氨基노산 濃度의 增加 ; 水稻¹⁹⁾, 밀³⁴⁾, 해바라기³⁶⁾ 등에서 glutamine 대사의 最終產物인 여러 氨基노산들에 의해 GS活性度가 예민하게 억제된다. 生殖生長期에는 葉에 貯藏되어 있던 蛋白質의 대부분이 s-link로 轉流케 되는데³⁹⁾ 먼저 氨基노산이나 아미이드 形態로 分解되어져야만²⁹⁾ 한다. 老葉에서의 蛋白質 分解와 轉流 그리고 生理적으로 活力이 旺盛한 成葉에서 蛋白質이 分解된 氨基노산의 急激한 量的 增加는 結果적으로 GS活性을 억제한 것으로 보인다. 토마토¹¹⁾와 小麥幼苗에서 몇개 氨基노산이 GS活性을 억제하는 점과 아미이드類, 氨基노산, peptide, NH₄⁺ 등의 低分子窒素化合物 量이 生殖生長期²⁹⁾ 또는 開花 10일 후²²⁾에 最高值에 到達함은 이를 뒷받침하는 것으로 思料된다.

2) NH₄⁺의 過度한 濃度 ; GS活性度는 glutamine 合成의 基質인 NH₄⁺가 適正濃度일 때 最高值를 나타내며, 이를 超過하는 濃度에서 repression 되어 低下한다.^{9,24,31)} 窒素再分配 移動時 窒素의 轉流形態化合物의 合成은 NH₄⁺의 一時的인 유리라는 과정(NH₄⁺ - re-assimilation)을 통해서만이 가능하므로^{14,23,29)}, 이 時期의 小麥葉 細胞에는 窒素

還元の 産物인 NH_4^+ , 光呼吸 과정에서 유래하는 NH_4^+ (6, 14, 17, 18, 20, 37), 그리고 窒素再移動 과정의 NH_4^+ 등이 適正濃度 範圍를 超過하게 되었을 可能性이 높으며 따라서 追肥量이 많은 處理區에서 (그림 1 참조) repression 정도가 심하였다.

3) Adenylate Energy Charge (A.E.C)의 低下: A.E.C²⁾ ($ATP + 1/2 ADP/ATP + ADP + AMP$)의 수준이 완두³⁰⁾, 해바라기³⁰⁾ 등의 GS 活性度에 영향을 주고, ADP · AMP 施用時 A.E.C 수준이 低下되어 GS 活性度가 낮아지며²⁾, 그 施用濃度가 높을수록 억제 정도가 심해 짐은³⁰⁾ A.E.C. 수준의 變化가 NH_4^+ 대사와 直結¹⁾되어 있으며 이는 바로 glutamine 合成 반응과정 자체가 ATP를 要求하는 生合成 過程이기 때문^{1, 36)}이다. 또한 最大營養生長 期에 最高에 到達했던 A.E.C.가 開花後 低下되기 시작하여^{24, 26, 32)} 最大幼穗長 到達 이후 急落하는데²⁶⁾, 이는 이 時期에 最大의 活性度를 보이는 C-assimilation⁴⁾ 및 PEP-carboxylase가 에너지의 대부분을 受容하기 때문²⁴⁾이며, 결국 第2相의 A.E.C. 저하로 또한 GS 活性度도 repression 되었을 것으로 思料된다.

그러나 小麥生育期 第2相에서 나타나는 V字型 陷沒現象에 대한 原因은 앞으로 生體內 이들 含量 分析을 통한 具體的인 檢討를 必要로 하는 것으로 思料된다.

摘 要

小麥生育期間중의 GS 活性度의 經時的 變異樣相을 알고저 小麥品種 Kolibri의 施肥水準別, 葉位別 活性度를 分析한 결과,

1. 各葉에 있어서 生體重 1g當 GS 活性度는 葉分化 초기에 극히 낮으나 葉의 展開, 伸長에 따라 수배까지 增加하며 葉의 老化 進展과 더불어 下落하였다.
2. 生體重 1g當 GS 活性度는 葉의 分化初期를 제외하면 아래로부터 上位葉 次順으로 높았으며, 最高의 活性度는 止葉에서 나타났다.
3. 最上位 2個葉은 最下位葉(제 1-4 葉) 보다 活性度와 活性 peak가 全 處理區에서 모두 2-3 배 높았다.
4. 生體重 1g當 GS 活性度는 제 1-4 葉에서 1回의 活性 peak를 보인 반면 제 6-止葉에서는 2回의 peak를 나타냈다.
5. GS 活性度는 出穗期까지 增加하여 첫번째 活

性 peak에 이르고 그 이후 開花後 7日의 乳熟期까지 急落하였다가 다시 增加하여 開花後 22日인 糊熟期에 두번째 peak에 이르는 V字型 陷沒現象을 나타냈다.

引 用 文 獻

1. Akimova, N.I., Z.G. Evstigeeva and V.L. Kretovich. 1977. Regulation of the glutamine metabolism in *Chlorella pyrenoidosa*: Regulation of the glutamine synthetase activity by components of the adenylic system. Biochem. (a translation of Biokhimiya) 42: 739-743.
2. Atkinson, D.E. 1969. Regulation of enzyme function. Ann. Rev. Microbiol. 23: 46-68.
3. Altay, H. 1984. Morphophysiological Untersuchung ueber den Stickstoff-Stoffwechsel der Zuckerruebe in Abhaengigkeit von der Stickstoffduengung. Diss. University of Goettingen, FRG.
4. Below, F.E., L.E. Christensen, A.J. Reed and R.H. Hageman. 1981. Availability of reduced N and carbohydrates for ear development of maize. Plant Physiol. 68: 1186-1190.
5. Berger, M.G., K.C. Woo, S.C. Wong and H. P. Fock. 1985. Nitrogen metabolism in senescent flag leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.) in the light. Plant Physiol. 78: 779-783.
6. Bergman, A., P. Gardestrom and I. Ericson. 1981. Release and refixation of ammonia during photorespiration. Physiol. Plant. 53: 528-532.
7. Beudeker, R.F. and F.R. Tabita. 1984. Glycolate metabolism is under nitrogen control in *Chlorella*. Plant Physiol. 75: 516-520.
8. Beudeker, R.F. and F.R. Tabita. 1985. Characterization of glutamine synthetase isoforms from *Chlorella*. Plant Physiol. 77: 791-794.
9. Brassart, C., S. Rambour and R. Bouriquet. 1984. Activites glutamate dehydrogenase et glutamine synthetase d'une suspension cellulaire de *Silene alba* cultivee en presence de differentes sources d'azote. Physiol. Veg. 22:

- 801-809.
10. Breteler, H. and M. Siegerist. 1984. Effect of ammonium on nitrate utilization by roots of dwarf bean. *Plant Physiol.* 75 : 1099-1103.
 11. Canovas, F., V. Valpuesta and I.N. de Castro. 1984. Characterization of tomato leaf glutamine synthetase. *Plant Sci. Letters* 37 : 79-85.
 12. Cullimore, J.V., M. Lara and P.J. Miflin. 1983. Purification and properties of two forms of glutamine synthetase from the plant fraction of phaseolus root nodules. *Planta* 157 : 245-253.
 13. Delistraty, D.A. 1989. personal communication.
 14. Hartmann, T. 1982. Die Ammonium-Assimilation im N-Stoffwechsel der Pflanze. *Biologie in unserer Zeit* 12 : 9-19.
 15. Hirel, B. and P. Gadal. 1981. Glutamine synthetase isoforms in pea leaves: Intracellular localization. *Z. Pflanzenphysiol.* 102 : 303-314.
 16. Hirel, B. and P. Gadal. 1982. Glutamine synthetase isoforms in leaves of a C₄ Plant: *Sorghum vulgare*. *Physiol. Plant.* 54 : 69-74.
 17. Hirel, B., D. Lavergne, S.F. McNally and P. Gadal. 1983 a. Some regulatory properties of glutamine synthetase isoforms in a C₄ plant: *Pennisetum americanum* (L.) Leeke. *Plant Sci. Letters* 32 : 169-175.
 18. Hirel, B., D.B. Layzell, B. McCashin, S.F. McNally and D.T. Canvin. 1983 b. Isoforms of glutamine synthetase in *Panicum* species having C₃, C₄, and intermediate photosynthetic pathways. *Can. J. Bot.* 61 : 2257-2259.
 19. Kanamori, T. and H. Matsumoto. 1972. Glutamine synthetase from rice plant roots. *Arch. Biochem. Biophys.* 125 : 404-412.
 20. Keys, A.J., I.F. Bird, M.J. Cornelius, P.J. Lea, R.M. Wallsgrove and B.J. Miflin. 1978. Photorespiratory nitrogen cycle. *Nature (London)* 275 : 741-742.
 21. Keys, A.J. 1980. Synthesis and interconversion of glycine and serine. In: *The biochemistry of plants* Vol. 5 : 359-374. ed. Miflin, B. J. Academic Press, New York, USA.
 22. Kuecke, M. 1985. Nitrat-Reduktion und Stickstoff-Akkumulation im Vegetationsablauf von Weizen als Faktoren der N-Versorgung des Korns. Diss. University of Goettingen, FRG.
 23. Lea, P.J. and B.J. Miflin. 1980. Transport and metabolism of asparagine and other nitrogen compounds within the plant. In: *The biochemistry of plants* Vol. 5 : 569-607. ed. Miflin, B.J. Academic Press, New York, USA.
 24. Maeck, G., R. Tischner and H. Lorenzen. 1984. The activity of nitrate reductase, glutamine synthetase and phosphoenolpyruvate carboxylase in leaf blades of developing *Zea mays*. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 179 : 445-454.
 25. McCormack, D.K., K.J.F. Farnden and M. J. Boland. 1982. Purification and properties of glutamine synthetase from the plant cytosol fraction of lupin nodules. *Arch. Biochem. Biophys.* 218 : 561-571.
 26. McKee, K.L. and I.A. Mendelsohn. 1984. The influence of season on adenine nucleotide concentrations and energy charge in four marsh plant species. *Physiol. Plant.* 62 : 1-7.
 27. McMaster, B.J. and V.L. Dunham. 1981. Regulation of two forms of glutamine synthetase of soybean hypocotyls. *Plant Sci. Letters* 21 : 41-50.
 28. McNally, S. and B. Hirel. 1983. Glutamine synthetase isoforms in higher plants. *Physiol. Veg.* 21 : 761-774.
 29. Miflin, B.J. 1980. Nitrogen metabolism and amino acid biosynthesis in crop plants. In: *The Biology of crop productivity.* 255-295. ed. Carlson, P.S., Academic Press, New York, USA.
 30. O'Neal, D. and K.W. Joy. 1975. Pea leaf glutamine synthetase. Regulatory properties. *Plant Physiol.* 55 : 968-974.
 31. Paul, J.H. and K.E. Cooksey. 1981. Regulation of asparaginase, glutamine

- synthetase, and glutamate dehydrogenase in response to medium nitrogen concentrations in a Euryhaline *Chlamydomonas* species. *Plant Physiol.* 68 : 1364-1368.
32. Quebedeaux, B. 1981. Adenylate and nicotinamide nucleotides in developing soybean seeds during seed-fill. *Plant Physiol.* 68 : 23-27.
 33. Rhodes, D. and A.S.Sims. 1979. Glutamine synthetase and the control of nitrogen assimilation in *Lemna minor* L.. In: Nitrogen assimilation of plants. 501-520. eds. Hewitt, E.J. and C.V. Cutting, Academic Press, New York, USA.
 34. Sohn, S.M. 1986. Ueber die Aktivitaet der Glutaminsyntheyase in den Blaettern von Weizen im Vegetationsverlauf and in Abhaengigkeit von der N-Ernaehrung. Diss. University of Goettingen. FRG.
 35. Van Berkum, P. and C.Sloger. 1981. Ontogenetic variation of nitrogenase, nitrate reductase, and glutamine synthetase activities in *Oryza sativa*. *Plant Physiol.* 68 : 722-726.
 36. Weissmann, G.S. 1976. Glutamine synthetase regulation by energy charge in sunflower roots. *Plant Physiol.* 57 : 339-343.
 37. Woo, K.C. and C.B. Osmond. 1982a. Evidence for the glutamine synthetase/ glutamate synthase pathway during photorespiratory nitrogen cycle in spinach leaves. *Plant Physiol.* 70 : 1514-1517.
 38. Woo, K.C. and C.B.Osmond. 1982b. Stimulation of ammonia and 2-oxoglutarate-dependent O₂ evolution in isolated chloroplasts by dicarboxylates and the role of the chloroplast in photorespiration nitrogen recycling. *Plant Physiol.* 69 : 591-596.
 39. Yoneyama, T. and C.Sano. 1978. Nitrogen nutrition and growth of the rice plant. II. Consideration concerning the dynamics of nitrogen in rice seedlings. *Soil Sci. Plant Nutr.* 24 : 191-198.
 40. Zadoks, J.C., T.T.Chang and C.F.Konzak. 1974. A decimal code for the growth stagesof cereals. *Weed Research (Oxford)* 14 : 415-421.