

紫花苜蓿 || 玉米间作对玉米氮代谢相关酶活性的影响

赵雅姣, 刘晓静, 童长春, 吴 勇

(甘肃农业大学 草业学院/草业生态系统教育部重点实验室/甘肃省草业工程实验室/中-美草地畜牧业可持续发展研究中心, 甘肃 兰州 730070)

摘要:通过营养液砂培模拟试验,对紫花苜蓿 || 玉米间作在不同氮素水平、不同种植方式下玉米氮代谢相关酶活性和氮代谢产物进行研究。结果表明:玉米在不同氮素水平下地上部和地下部的 NR、NiR、GS 和 GOGAT 活性、干物质重和氮积累量均随生育时期的推进而不断增加。玉米氮代谢酶活性和氮代谢产物的各指标在 N210 下均高于 N21,并且不同种植方式下其均表现为不分隔>尼龙网分隔>塑料分隔>玉米单作。NR、NiR、GS 和 GOGAT 活性以及氮含量在各生育期均表现为不分隔时显著大于塑料分隔与玉米单作($P<0.05$)。干物质重及氮积累量在拔节期和孕穗期表现为不分隔显著大于塑料分隔和玉米单作($P<0.05$)。紫花苜蓿 || 玉米间作可以提高玉米氮代谢相关酶活性以及氮代谢产物的积累。紫花苜蓿 || 玉米中根系互作越紧密、氮素浓度越高,越有利于玉米的氮代谢相关酶活性的提高以及氮代谢产物的积累;氮代谢相关酶活性可以直接反应其氮代谢的能力。

关键词:玉米;间作;氮代谢相关酶;氮代谢产物

中图分类号:S513 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2019)03-0063-09

豆科 || 禾本科间作可以通过种间竞争提高豆科作物固氮能力,减少氮素的投入及降低土壤中硝酸盐含量等^[1],因此,不论是从资源利用方面还是对环境贡献等方面,豆科 || 禾本科间作种植方式被研究者越来越重视^[2]。豆科 || 非豆科间作在发达国家已成为优质牧草生产的重要发展方向,有利于改善牧草的蛋白含量。有关多年生豆科牧草与一年生禾本科牧草间作的研究也较多。例如,三叶草(*Trifolium repens*)与黑麦草(*Lolium multiflorum*)和燕麦(*Avena sativa*)混种后

获得营养平衡的饲草^[3];柱花草(*Stybsanthes guianensis*)与扭黄茅(*Heteropogon contortus*)间作可提高单位面积牧草产量和禾本科牧草氮磷的吸收,有利于改善牧草品质^[4];紫花苜蓿(*Medicago sativa*)和玉米(*Zea mays*)间作下,经济产出大于单作紫花苜蓿和单作玉米^[5]。玉米是需氮量较大的 C₄ 作物,适量的供氮有利于促进其叶绿体合成。玉米为须根系,将其与豆科植物间作会增加玉米根系水平和垂直尺度的生态位,增加玉米对氮素的吸收,减少氮的损失^[6]。紫花苜蓿与玉米间作体系中玉米为优势种,因此其竞争养分能力较强,营养状况得到改善。玉米与紫花苜蓿的间作复合群体与单作群体比较,粗蛋白质和粗脂肪含量及鲜草和干草产量差异达到显著或极显著水平^[7]。

氮素的吸收及利用与玉米体内氮代谢及氮代谢相关酶有密切关系。氮代谢为作物体内最基本代谢途径,其不仅影响作物的生长发育,而且也决定着作物产量和品质^[8]。影响氮代谢的相关酶主要有硝酸还原酶(NR)、亚硝酸还原酶(NiR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合酶(GOGAT)。植物从土壤中吸收氮素后,通过 NR、NiR、GS、GOGAT 等的作用转运氮素到储藏

收稿日期:2019-05-05; **修回日期:**2019-05-31

基金项目:甘肃省草原技术推广总站项目(XMXZG-SNDXY201802);甘肃省现代农业产业技术体系-草食畜产业体系(GARS-CS-3);国家自然科学基金项目(31460622)资助

作者简介:赵雅姣(1990-),女,江苏铜山人,在读博士。研究方向为饲草学。

E-mail:546885174@qq.com

刘晓静为通讯作者。

E-mail:liuxj@gsau.edu.cn

器官中供植物生长发育的需要。NR 和 GS 作为高等植物氮代谢途径中氮素初始同化中的关键酶,是一切无机氮素进入高等植物体内的“门户”,影响着植物氮素营养的吸收、同化及利用效率,对作物的生长发育、产量、品质等农艺性状具有决定性作用^[9]。植物体中的氮素在氮代谢相关酶的催化作用下合成有机氮,成为蛋白质的重要组分。因此,植物的氮代谢产物及相关酶活性的变化,对牧草的产量及品质的高低及优劣起着重要调节作用^[10]。有研究发现玉米花生间作能够提高玉米功能叶片的 NR 和 GS 活性,促进了无机氮向蛋白质转化^[11]。王春丽^[12]研究发现,间作玉米穗部叶片的 NR 活性受生长空间和资源竞争的改善比单作有所提高,豆科和禾本科间作下禾本科的氮吸收能力和氮代谢酶活性普遍高于单作^[13]。为了探明玉米间作中氮素的高效利用,需对玉米本身氮代谢相关酶的变化规律进行认识^[14]。目前,有关豆 || 禾间作在粮食作物中的研究较多,而在牧草作物中的研究较少;间作对氮代谢差异的研究较多,而有关氮代谢酶活性在间作中的变化研究较少;间作对地上氮代谢差异研究较多,而对地下氮代谢差异研究较少。因此,通过根系分隔技术及玉米单作研究,地上互作和地下互作对玉米地上地下氮代谢产物及关键酶活性的影响,了解间作紫花苜蓿对玉米氮代谢产物及关键酶活性的变化规律及联系,揭示间作对禾本科作物氮代谢促进作用的实质,为该领域相关研究提供参考。

1 材料和方法

1.1 供试材料

紫花苜蓿为 LW6010,由北京猛犸种业有限公司提供;玉米为 KD-3,由河南省农业科学院提供;根瘤菌为中华根瘤菌 12531,由甘肃农业大学提供。

1.2 试验设计

采用营养液砂培法于甘肃农业大学植物生长室中进行,材料种植于塑料桶中(直径 32 cm,高 20 cm)。试验设置 2 个氮素水平,4 种植方式,每个处理重复 3 次。2 个氮素水平是(1)N21,低 N 水平,21 mg N/L,(2)N210,正常 N 水平(紫花苜蓿适宜氮水平),210 mg N/L。N21 和 N210 营养液均使用 Hoagland-Arnon 营养液为基本营养液, NO_3^- -N: NH_4^+ -N 的比例为 1:1。4 种植方式为(1)玉米单作,(2)紫花苜蓿 || 玉米间作根系不分隔,简称不分隔(3)紫花苜蓿 || 玉

米间作根系尼龙网分隔,简称尼龙网分隔,(4)紫花苜蓿 || 玉米间作塑料分隔,简称塑料分隔。玉米单作每桶留 8 株玉米,均匀种植于塑料桶中。不分隔、尼龙网分隔和塑料分隔每桶各留 10 株紫花苜蓿和 4 株玉米分别均匀种植于屏障的两侧。其中,根系分隔的种植方式参考李隆等^[15]团队的相关研究。

紫花苜蓿 2018 年 3 月 1 日播种,玉米为 2018 年 5 月 5 日播种。试验设 3 个取样日期,2018 年 6 月 13 日,6 月 28 日和 7 月 13 日进行各指标的测定,紫花苜蓿的 3 个取样时期分为分枝期、现蕾期和初花期,而玉米分别为苗期、拔节期和孕穗期。在紫花苜蓿出苗后 7 d,向桶中加入 N 营养液(每桶 1 000 mL),然后接种根瘤菌(每桶 25 mL),后每周更换 1 次营养液,共换 17 次营养液。取玉米植株功能叶片(穗位叶)及根尖部位进行氮代谢酶活性的测定。

1.3 测定指标

硝酸还原酶(NR):采用邹琦^[16]的方法,单位: $\mu\text{g}/(\text{g FW} \cdot \text{h})$ 。

亚硝酸还原酶(NiR):参照 Rajasekhar^[17]的方法,单位: $\mu\text{g}/(\text{g} \cdot \text{h})$ 。

谷氨酰胺合成酶(GS):参照邹琦^[16]的方法,单位: $\mu\text{mol}/(\text{g FW} \cdot \text{h})$ 。

谷氨酸合酶(GOGAT):参考郑朝峰等^[18]方法,单位: $\mu\text{mol}/(\text{L} \cdot \text{min})$ 。

地上干物质重:采用烘干法测定。

地上氮积累量:采用半微量凯式定氮法测定全氮含量^[19],地上氮积累量为地上干物质重与地上氮含量的乘积。

1.4 数据分析

试验数据使用 Excel 2007 软件整理后,采用 SPSS 19.0 软件进行单因素方差分析(ANOVA)和 pearson 相关性分析(双侧检验),并用 LSD 法进行差异显著性测验,显著性水平设定为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 玉米 NO_3^- 相关酶活性的变化

随着生育期的推进,玉米地上、地下的 NR、NiR、GS 和 GOGAT 活性均随着生育期的推进不断增加,并且其不同种植方式下均表现为不分隔>尼龙网分隔>塑料分隔和玉米单作。玉米地上部和地下部的 NR 活性在不同氮素水平和不同种植方式下均差异极

显著($P<0.01$)(表 1)。氮素水平×种植方式互作,除苗期玉米的地上部分 NR 活性差异极显著外($P<0.01$),其余均差异不显著。玉米地上部 NR 活性,在 2 个氮素水平下均表现为不分隔显著大于塑料分隔和玉米单作($P<0.05$);在 N210 水平下,塑料分隔和玉米单作差异不显著;而在 N21 水平下,塑料分隔显著大于玉米单作($P<0.05$)。

玉米的 NiR 活性在氮素水平和种植方式下均表现为差异极显著($P<0.01$),氮素水平×种植方式互

作在苗期的地下部分表现为差异显著($P<0.05$),而苗期的地上部、拔节期和孕穗期的地上部及地下部均表现为差异不显著(表 2)。玉米的地上部 NiR 活性在 N210 和 N21 下均表现为不分隔显著大于尼龙网分隔,显著大于塑料分隔,显著大于玉米单作($P<0.05$)。而玉米地下部 NiR 活性表现为不分隔显著大于尼龙网分隔,显著大于塑料分隔($P<0.05$)。N21 下,玉米地下部 NiR 活性在尼龙网分隔和塑料分隔下差异显著。

表 1 不同种植方式及氮素水平处理下玉米的 NR 活性

Table 1 Effect of different cropping patterns and nitrogen levels on NR of maize		$\mu\text{g}/(\text{g}\cdot\text{h})\text{FW}$					
氮素水平	种植方式	苗期		拔节期		孕穗期	
		地上	地下	地上	地下	地上	地下
N210	单作	27.59±0.46 ^c	24.69±0.31 ^d	30.92±0.74 ^b	26.92±0.19 ^d	36.85±0.33 ^c	29.45±0.56 ^d
	不分隔	33.88±0.24 ^a	31.65±0.39 ^a	39.54±1.34 ^a	34.34±0.4 ^a	47.59±0.57 ^a	39.89±0.72 ^a
	尼龙网分隔	31.8±0.16 ^b	29.03±0.44 ^b	36.86±0.9 ^a	30.85±0.42 ^b	43.9±0.44 ^b	35.26±1.1 ^b
	塑料分隔	26.69±0.44 ^c	26.52±0.47 ^c	31.68±0.58 ^b	28.42±0.5 ^c	38.65±0.99 ^c	32.42±0.29 ^c
N21	单作	24.25±0.58 ^c	21.41±0.47 ^d	28.48±0.58 ^d	23.37±0.21 ^d	32.9±0.88 ^d	25.11±0.62 ^d
	不分隔	32.08±0.34 ^a	28.3±0.26 ^a	37.98±0.95 ^a	30.65±0.37 ^a	45.08±0.98 ^a	34.85±0.55 ^a
	尼龙网分隔	29.17±0.24 ^b	26.36±0.32 ^b	33.85±0.18 ^b	28.11±0.2 ^b	39.81±0.74 ^b	31.43±0.26 ^b
	塑料分隔	25.74±0.58 ^c	23.25±0.35 ^c	30.76±0.54 ^c	25.27±0.49 ^c	35.86±0.61 ^c	27.93±0.54 ^c
LSD _{0.05}		1.141	1.237	2.150	1.502	2.042	2.034
显著性检验							
氮素水平		0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}
种植方式		0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}
N×C		0.008 ^{**}	0.459	0.263	0.173	0.391	0.287

注：* 和 **表示差异显著和差异极显著,下同

表 2 不同种植方式及氮素水平处理下玉米的 NiR

Table 2 Effect of different cropping patterns and nitrogen levels on NiR of maize		$\mu\text{g}/(\text{g}\cdot\text{h})$					
氮素水平	种植方式	苗期		拔节期		孕穗期	
		地上	地下	地上	地下	地上	地下
N210	单作	1.34±0.03 ^c	1.23±0.02 ^c	2.40±0.05 ^c	2.18±0.03 ^c	4.04±0.04 ^c	3.40±0.04 ^c
	不分隔	1.82±0.04 ^a	1.73±0.04 ^a	3.18±0.02 ^a	2.91±0.09 ^a	5.22±0.04 ^a	4.45±0.06 ^a
	尼龙网分隔	1.68±0.03 ^b	1.51±0.05 ^b	2.90±0.02 ^b	2.44±0.06 ^b	4.75±0.08 ^b	3.78±0.1 ^b
	塑料分隔	1.42±0.04 ^c	1.29±0.02 ^c	2.48±0.05 ^c	2.14±0.02 ^c	4.17±0.05 ^c	3.42±0.03 ^c
N21	单作	1.32±0.03 ^c	1.20±0.02 ^c	1.84±0.05 ^c	1.63±0.03 ^c	2.59±0.1 ^c	2.26±0.07 ^c
	不分隔	1.77±0.02 ^a	1.65±0.02 ^a	2.44±0.05 ^a	2.15±0.03 ^a	3.46±0.04 ^a	2.97±0.05 ^a
	尼龙网分隔	1.63±0.02 ^b	1.37±0.03 ^b	2.18±0.04 ^b	1.87±0.09 ^b	3.10±0.02 ^b	2.56±0.03 ^b
	塑料分隔	1.39±0.02 ^c	1.26±0.03 ^c	1.85±0.06 ^c	1.75±0.03 ^{bc}	2.61±0.13 ^c	2.41±0.06 ^{bc}
LSD _{0.05}		2.034	0.175	0.103	0.072	0.148	0.158
显著性检验							
氮素水平		0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}
种植方式		0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}	0.000 ^{**}
N×C		0.690	0.013 [*]	0.145	0.222	0.078	0.119

2.2 玉米 NH₄⁺ 相关酶活性的变化

玉米地上部和地下部 GS 活性在氮素水平和种植方式下均表现为差异极显著($P<0.01$),而在氮素水平 $\times$ 种植方式互作下各时期 GS 活性均差异不显著(表 3)。玉米地上部 GS 活性在 N210 下表现为不分隔显著大于尼龙网分隔,显著大于塑料分隔,显著大于玉米单作($P<0.05$)。而玉米地上部 GS 活性在 N21 下表现为不分隔显著大于尼龙网分隔,显著大于塑料分隔和玉米单作($P<0.05$),塑料分隔和玉米单作差

异不显著。玉米地下部 GS 活性表现在 N210 和 N21 下均表现为不分隔显著大于尼龙分隔,显著大于塑料分隔和玉米单作($P<0.05$)。其中,拔节期时塑料分隔和玉米单作差异不显著,而孕穗期时塑料分隔显著大于玉米单作($P<0.05$)。

玉米 GOGAT 活性在氮素水平和种植方式下均表现为差异极显著($P<0.01$)(表 4)。玉米地上部 GOGAT 活性在拔节期和孕穗期时,氮素水平 $\times$ 种植方式互作差异极显著,而在地上部的苗期及地下部的

表 3 不同种植方式及氮素水平处理下玉米的 GS

Table 3 Effect of different cropping patterns and nitrogen levels on GS of maize								$\mu\text{g}/(\text{g}\cdot\text{h})$	
氮素水平	种植方式	苗期		拔节期		孕穗期			
		地上	地下	地上	地下	地上	地下		
N210	单作	3.02±0.05 ^d	2.40±0.02 ^c	3.82±0.05 ^d	2.89±0.03 ^c	5.23±0.03 ^d	3.79±0.09 ^c		
	不分隔	3.65±0.05 ^a	3.00±0.02 ^a	4.72±0.05 ^a	3.73±0.06 ^a	6.50±0.08 ^a	5.02±0.08 ^a		
	尼龙网分隔	3.41±0.01 ^b	2.77±0.06 ^b	4.46±0.04 ^b	3.38±0.02 ^b	6.10±0.07 ^b	4.54±0.04 ^b		
	塑料分隔	3.16±0.02 ^c	2.36±0.04 ^c	3.98±0.02 ^c	2.85±0.06 ^c	5.55±0.05 ^c	3.86±0.04 ^c		
N21	单作	2.96±0.00 ^c	2.20±0.01 ^c	3.84±0.06 ^c	2.90±0.07 ^c	5.27±0.03 ^d	4.06±0.03 ^d		
	不分隔	3.42±0.02 ^a	2.99±0.04 ^a	4.67±0.06 ^a	4.04±0.09 ^a	6.62±0.08 ^a	5.54±0.08 ^a		
	尼龙网分隔	3.23±0.02 ^b	2.67±0.04 ^b	4.32±0.05 ^b	3.66±0.06 ^b	6.18±0.08 ^b	5.05±0.05 ^b		
	塑料分隔	2.88±0.04 ^d	2.23±0.04 ^c	3.90±0.02 ^c	3.08±0.05 ^c	5.48±0.03 ^c	4.32±0.06 ^c		
LSD _{0.05}		0.216	0.193	0.109	0.090	0.133	0.181		
显著性检验									
氮素水平		0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**		
种植方式		0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**		
N $\times$ C		0.076	0.000**	0.148	0.076	0.240	0.717		

表 4 不同种植方式及氮素水平处理下玉米的 GOGAT

Table 4 Effect of different cropping patterns and nitrogen levels on GOGAT of maize								$\mu\text{mol}/(\text{L}\cdot\text{min}^{-1})$	
氮素水平	种植方式	苗期		拔节期		孕穗期			
		地上	地下	地上	地下	地上	地下		
N210	单作	4.10±0.04 ^c	3.70±0.01 ^b	5.73±0.05 ^c	5.09±0.06 ^c	7.37±0.03 ^d	6.23±0.06 ^d		
	不分隔	4.33±0.04 ^a	4.20±0.12 ^a	6.35±0.04 ^a	6.15±0.07 ^a	8.36±0.04 ^a	7.87±0.04 ^a		
	尼龙网分隔	4.23±0.02 ^{ab}	3.88±0.06 ^b	6.13±0.06 ^b	5.68±0.06 ^b	8.02±0.05 ^b	7.37±0.03 ^b		
	塑料分隔	4.17±0.03 ^{bc}	3.69±0.04 ^b	5.89±0.06 ^c	5.18±0.06 ^c	7.55±0.08 ^c	6.45±0.06 ^c		
N21	单作	3.70±0.04 ^b	3.18±0.02 ^b	5.34±0.07 ^c	4.52±0.08 ^b	7.14±0.08 ^c	5.82±0.05 ^c		
	不分隔	4.03±0.06 ^a	3.68±0.06 ^a	6.14±0.05 ^a	5.48±0.07 ^a	8.44±0.12 ^a	7.38±0.06 ^a		
	尼龙网分隔	3.82±0.01 ^b	3.55±0.06 ^a	5.72±0.07 ^b	5.29±0.04 ^a	7.95±0.04 ^b	7.13±0.04 ^b		
	塑料分隔	3.72±0.04 ^b	3.24±0.03 ^b	5.33±0.06 ^c	4.62±0.05 ^b	7.23±0.06 ^c	5.99±0.09 ^c		
LSD _{0.05}		0.174	0.150	0.164	0.126	0.172	0.187		
显著性检验									
氮素水平		0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**		
种植方式		0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**	0.000**		
N $\times$ C		0.037*	0.032*	0.002**	0.044*	0.000**	0.014*		

各生育期均表现为差异显著($P<0.05$)。玉米地上部 GOGAT 活性除苗期的 N210 水平,其余均表现为不分隔显著大于尼龙网分隔($P<0.05$)。玉米地上部 GOGAT 活性在苗期和拔节期,塑料分隔和玉米单作差异均不显著,而孕穗期塑料分隔显著大于玉米单作($P<0.05$)。玉米地下部 GOGAT 活性,在 N210 下不分隔均显著大于尼龙网分隔;而在 N21 下,苗期和拔节期不分隔和尼龙网分隔差异不显著,孕穗期不分隔显著大于尼龙网分隔($P<0.05$)。玉米地下部 GOGAT 活性在 2 个氮素水平和各生育期时,塑料分隔和玉米单作差异均不显著。

2.3 玉米干物质重的变化

玉米干物质重随生育期的推进而增大,苗期到拔节期的增长速度较小,而拔节期到孕穗期的增长速度较大。玉米地上地下干物质重在各分隔方式中表现为不分隔>尼龙网分隔>塑料分隔>玉米单作。其中,

玉米地上干物质重在 N210 和 N21 下,苗期时,各种种植方式间均差异不显著;拔节期时,不分隔显著大于尼龙网分隔,显著大于玉米单作($P<0.05$),塑料分隔和玉米单作差异不显著;孕穗期时,不分隔显著大于塑料分隔和玉米单作($P<0.05$),塑料分隔和玉米单作差异不显著。玉米地下干物质重在 2 个氮素水平和各生育期下表现为不分隔显著大于塑料分隔和玉米单作($P<0.05$),不分隔和尼龙网分隔差异不显著,塑料分隔和玉米单作差异不显著(图 1)。

2.4 玉米氮含量的变化

不同种植方式玉米氮含量随着生育期的推进而不断下降(图 2)。玉米氮含量在各种种植方式下的变化规律与干物质重的变化规律相似,均为不分隔>尼龙网分隔>塑料分隔>玉米单作。玉米地上氮含量在 N210 下,苗期时不分隔显著大于玉米单作($P<0.05$),

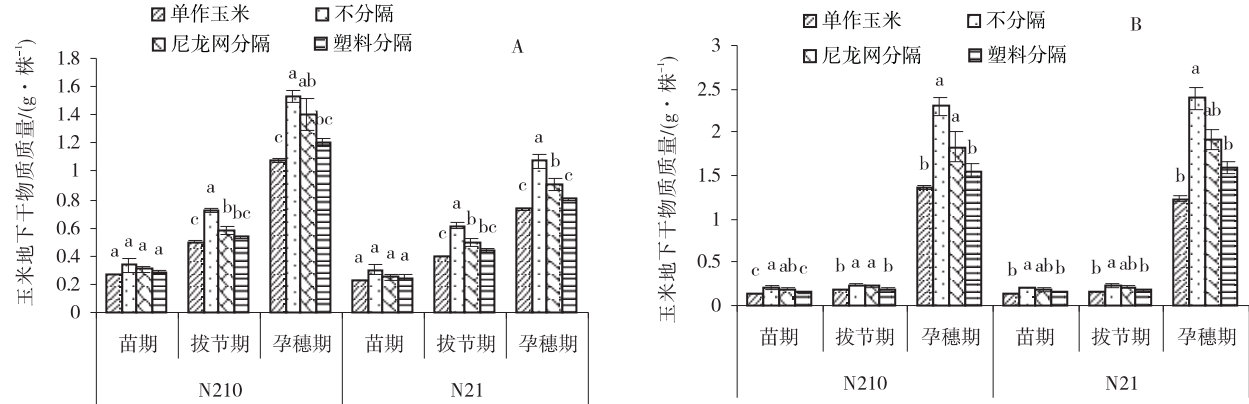


图 1 不同种植方式及氮水平处理下玉米的干物质

Fig. 1 Effect of different cropping patterns and nitrogen levels on dry matter yield of maize

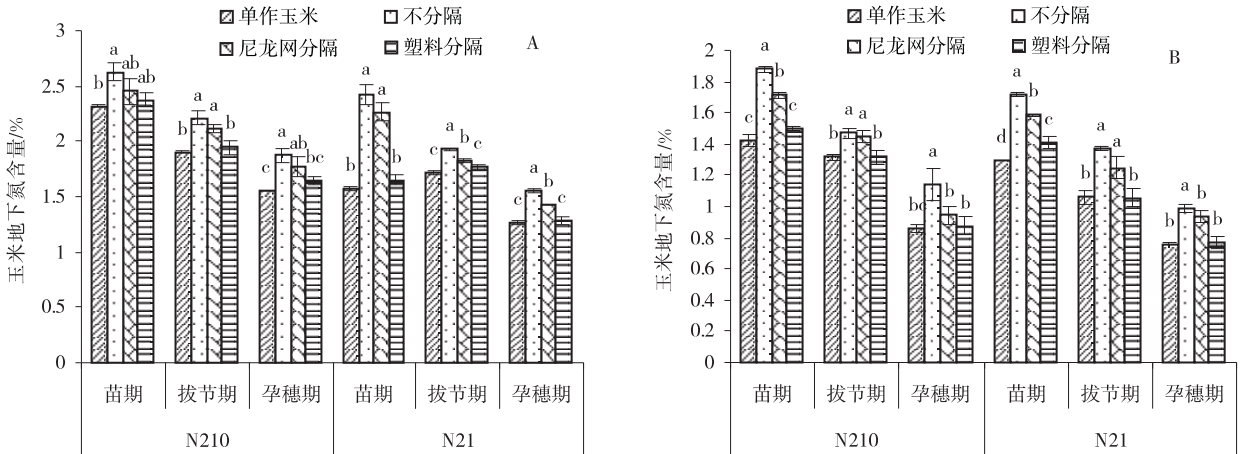
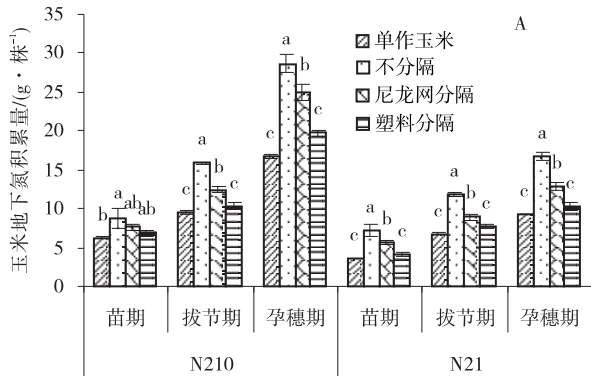


图 2 不同种植方式及氮水平处理下玉米的氮含量

Fig. 2 Effect of different cropping patterns and nitrogen levels on N content of maize

而与尼龙网分隔和塑料分隔差异不显著;拔节期和孕穗期时,不分隔显著大于塑料分隔和玉米单作($P < 0.05$),而不分隔和尼龙网分隔、塑料分隔和玉米单作差异不显著。玉米地上部氮含量在 N21 下,各生育期均表现为不分隔显著大于塑料分隔和玉米单作($P < 0.05$)。玉米地下部氮含量在 N210 和 N21 下,各生育期的不分隔时显著大于塑料分隔和玉米单作($P < 0.05$);苗期和孕穗期时不分隔显著大于尼龙网分隔($P < 0.05$);而在拔节期时不分隔与尼龙网分隔差异不显著。



2.4 玉米氮积累量的变化

玉米氮积累量随生育期的推进不断增大。玉米地上氮积累量除苗期的 N210 水平外,其余均表现为不分隔显著大于尼龙网分隔,显著大于塑料分隔和玉米单作($P < 0.05$),塑料分隔和玉米单作差异不显著。玉米地下部氮积累量在 N210 和 N21 下,苗期和孕穗期表现为不分隔显著大于尼龙网分隔,显著大于塑料分隔和玉米单作($P < 0.05$);而在拔节期不分隔显著大于塑料分隔和玉米单作($P < 0.05$),不分隔和尼龙网分隔差异不显著(图 3)。

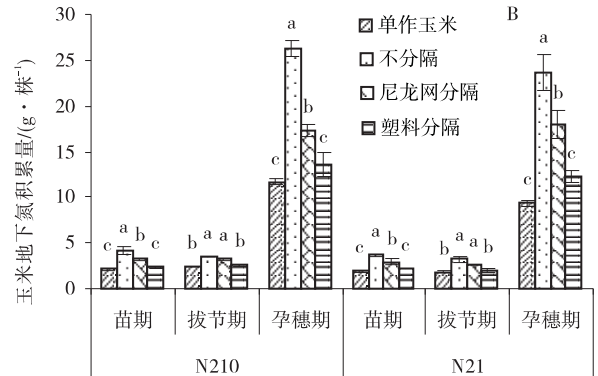


图 3 不同种植方式及氮水平处理下玉米的氮积累量

Fig. 3 Effect of different cropping patterns and nitrogen levels on N accumulation of maize

3 讨论

NR、NiR、GS、GOGAT 是从无机氮变为有机氮过程中最重要氮代谢相关酶^[20]。玉米地上部、地下部 NR、NiR、GS 和 GOGAT 活性在不同生育期和氮素水平下均表现为不分隔>尼龙网分隔>塑料分隔>玉米单作。在 3 种分隔方式中,不分隔、尼龙网分隔和塑料分隔无地上互作差异,而有地下互作差异,而出现 4 种氮代谢相关酶活性在 3 种分隔方式下的活性不同是由于玉米与紫花苜蓿地下互作的强度不一样,因而玉米对氮素的竞争也不一样,从而导致氮代谢相关酶活性的差异。不分隔时,玉米和紫花苜蓿根部相互交叉重叠,从而增大了玉米对紫花苜蓿氮素的竞争;而尼龙网分隔时,两种作物的根系无相互交叉重叠,但玉米依然可以竞争紫花苜蓿周围的氮素,然而其在尼龙网分隔时的竞争能力弱于其在不分隔时的竞争能力;而玉米在塑料分隔时,玉米无法竞争紫花苜蓿根系的氮素。因此,玉米的 4 种氮代谢相关酶活性在不分隔时竞争到的氮素高于尼龙网分隔,塑料分隔。而氮代谢相关酶活性主要受氮浓度的影响^[21],刘胜波^[22]研究表明,

NR 活性与其底物的氮素浓度呈正相关;其他研究学者也证实 NR 和 GS 活性随氮浓度的增高而增高^[23-26];研究中,不同种植模式下正常氮处理的玉米氮代谢相关酶活性均高于低氮处理,进一步证明提高氮素水平有利于提高玉米氮代谢相关酶活性。因此,得出紫花苜蓿与玉米根系互作越紧密,玉米对氮素的竞争越大,玉米氮含量越高,其氮代谢酶活性也越大。唐秀梅等^[27]对木薯 || 花生间作研究发现,间作下木薯叶片 NR 和 GS 活性显著增加,并且根系间的相互作用越大其 NR 和 GS 活性越高,说明两种作物互作提高了 NR 和 GS 活性,这与本研究结果一致。

玉米的 4 种氮代谢相关酶活性在塑料分隔时大于玉米单作,主要是由于地上互作引起的。玉米在塑料分隔和单作时,均与紫花苜蓿无地下互作,而塑料分隔时玉米与紫花苜蓿有地上互作,玉米作为高位作物可以获得更多的光照,并可以加快碳水化合物和氮代谢产物的转化,因而提高氮代谢相关酶活性;而玉米单作时,地上部无光合优势。因此,玉米 4 种氮代谢相关酶活性也受地上条件的影响,从而表现为塑料分隔大于玉米单作。关义新等^[28]研究报道弱光下玉米幼苗叶

片中 NR 活性较低,不利于植株的氮同化作用。全晓艳^[29]研究报道弱光下水稻籽粒 GS 活性低于正常光照下的,且遮光程度越大,酶活性越低,不利于植株对氮素的吸收和同化。试验中玉米不同氮代谢相关酶活性在不分隔和尼龙网分隔时均显著大于塑料分隔和单作,而塑料分隔与单作之间的差异较小。孕穗期时, NR 的地下部、GS 的地下部和 GOGAT 的地上部在塑料分隔下显著大于玉米单作,说明氮代谢的酶活性随生育期的增加,其差距也在增加。由此可见,地下互作对氮代谢相关酶活性的影响程度较大,不分隔可增加作物根系对土壤养分的吸收,进而提高作物的氮代谢水平,同时提高了作物的氮代谢相关酶活性,加速了蛋白质的合成,提高了氮含量和氮积累量;而地上互作对氮代谢相关酶活性的影响相对较小,但由于玉米与紫花苜蓿株高间差距不断增大,其影响也逐渐增大。宋航也有类似研究,即遮光使玉米穗位叶 NR 和 GS 活性降低;而增氮肥使玉米 NR 和 GS 活性升高;弱光下随施氮量增加玉米的 NR 和 GS 活性同样增强^[30]。

玉米的地上部和地下部的干物质重、氮含量和氮积累量在不同氮水平和种植方式下的表现与 4 种氮代谢相关酶一致。表明氮代谢相关酶活性的增高有利于提高作物的生物量及氮积累量,这是由于氮代谢产物的形成与 4 种氮代谢相关酶对氮素的转化途径有关,并且 NR 与 NiR 之间,GS 与 GOGAT 之间均具有耦合关系。秦永梅等^[31]研究报道,GS 活性的变化趋势与 NR 活性基本相似,进一步说明了该 2 种酶共同完成氮同化途径。并且,由于玉米在间作体系中表现出较强的竞争能力,玉米在不分隔时根系可以有效地促进紫花苜蓿地根瘤固氮,因而吸收利用较多的氮素,提高体内氮素含量,从而促进氮代谢相关酶的活性,最终增加其生物量及氮积累量。不同种植模式中正常氮处理时玉米氮代谢产物均高于低氮处理,这与氮代谢相关酶活性在 2 个氮水平下的表现也一样,说明氮代谢相关酶活性与氮代谢产物有着密切的关系。肖焱波等^[32]报道了小麦与蚕豆间作中含氮量,发现小麦含氮量在不分隔时最高,根系相互作用改善了小麦生长。因此,可以得到,玉米的氮代谢相关酶活性可以直接反应其氮代谢的能力。

4 结论

紫花苜蓿 || 玉米在不同氮素水平及不同种植方式

下,其氮代谢相关酶活性及氮代谢产物均表现为常氮水平>低氮水平,不分隔>尼龙网分隔大于塑料分隔和玉米单作。因此,紫花苜蓿 || 玉米间作可以提高玉米氮代谢相关酶活性以及氮代谢产物的积累。说明紫花苜蓿 || 玉米中根系互作越紧密、氮素浓度越高,越有利于玉米的氮代谢相关酶活性的提高以及氮代谢产物的积累;氮代谢相关酶活性可以直接反应其氮代谢的能力。

参考文献:

- [1] 姜圆圆,郑毅,汤利,等. 豆科禾本科作物间作的根际生物过程研究进展[J]. 农业资源与环境学报,2016,33(5):407—415.
- [2] 刘忠宽,曹卫东,秦文利,等. 玉米-紫花苜蓿间作模式与效应研究[J]. 草业学报,2009,18(6):158—163.
- [3] 李隆. 间套作强化农田生态系统服务功能的研究进展与应用展望[J]. 中国生态农业学报,2016,24(4):403—415.
- [4] 张德,龙会英,金杰,等. 豆科与禾本科牧草间作的生长互作效应及对氮、磷养分吸收的影响[J]. 草业学报,2018,27(10):15—22.
- [5] 张桂国,董树亭,杨在宾. 苜蓿+玉米间作系统产量表现及其种间竞争力的评定[J]. 草业学报,2011,20(1):22—30.
- [6] Duchene O, Vian J F, Celette F. Intercropping with legume for agroecological cropping systems: Complementarity and facilitation processes and the importance of soil microorganisms. A review [J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2017, 240: 148—161.
- [7] 师尚礼,祁娟. 苜蓿间作系统的生理生态效应研究进展[J]. 草原与草坪,2010,30(6):89—93.
- [8] 刘兵,王程,金剑,等. 生殖生长期光富集及遮阴对大豆产量及其构成特性的影响[J]. 大豆科学,2008,27(5):764—772.
- [9] 熊淑萍,吴克远,王小纯,等. 不同氮效率小麦品种苗期根系氮代谢及其吸收能力差异分析[J]. 麦类作物学报,2016,36(3):325—331.
- [10] 杨何宝,李继泉,王俊娟,等. 有机肥施用水平对紫花苜蓿粗蛋白含量及氮代谢关键酶活性的影响[J]. 河北农业大学学报,2015,38(5):22—27.
- [11] 焦念元,李吉明,汪江涛,等. 氮磷对玉米花生间作蛋白质与氮代谢特点的影响[J]. 作物杂志,2014,30(6):99—105.
- [12] 王春丽. 不同间套作模式的小麦花生玉米间的互补竞争效应及对产量品质的影响[D]. 泰安:山东农业大学,2006.

- [13] 冯晓敏. 燕麦 || 大豆、燕麦 || 绿豆系统生理生态机制研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2015.
- [14] 宗学凤, 孙年喜, 王三根, 等. 玉米苗对氮素吸收和利用效率的研究[J]. 西南农业大学学报, 2004, 26(2): 206—209.
- [15] 李隆, 杨思存, 孙建好, 等. 春小麦大豆间作条件下作物养分吸收积累动态的研究[J]. 植物营养与肥料学报 1999, 5(2): 163—171.
- [16] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [17] Rajasekhar V K, Mohr H. Appearance of nitrite in cotyledons of the mustard (*Sinapis alba* L.) seedling as affected by nitrate, phytochrome and photooxidative damage of plastids[J]. Planta, 1986, 168: 369—376.
- [18] 郑朝峰, 林振武. 谷氨酸合酶活力的快速测定[J]. 植物生理学通讯, 1985(4): 43—46.
- [19] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [20] Lee Y H, Foster J, Chen J, *et al.* High affinity amino acid transporters specifically expressed in xylem parenchyma and developing seeds of Arabidopsis[J]. Journal of Biological Chemistry, 2002, 277(47): 45338—45346.
- [21] 段云佳, 谭玲, 张巨松, 等. 枣棉间作下氮素对棉花不同部位叶片生理特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2013, 31(2): 89—94.
- [22] 刘胜波. 行距配置对两种稻穗型冬小麦品种碳氮代谢及产量的调控效应研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2008: 27—29.
- [23] 申丽霞, 王璞. 玉米穗位叶碳氮代谢的关键指标测定[J]. 中国农学通报, 2009, 25(24): 155—157.
- [24] 王俊忠, 黄高宝, 张超男, 等. 施氮量对不同肥力水平下夏玉米碳氮代谢及氮素利用率的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(4): 2045—2052.
- [25] 赵宏伟, 马凤鸣, 李文华. 氮肥施用量对春玉米硝酸还原酶活性及产量的影响[J]. 东北农业大学学报, 2004, 35(3): 276—281.
- [26] Kechey T, Hirel B, Heumez E. I winter wheat (*Triticum aestivum* L.), post-anthesis nitrogen uptake and remobilization to the grain correlates with agronomic traits and nitrogen physiological markers [J]. Field Crops Research, 2007, 102(1): 22—32.
- [27] 唐秀梅, 钟瑞春, 揭红科, 等. 间作花生对木薯碳氮代谢产物及关键酶活性的影响[J]. 中国农学通报, 2011, 27(3): 94—98.
- [28] 关义新, 林葆, 凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响[J]. 作物学报, 2000, 26: 806—812.
- [29] 全晓艳. 光氮互作对水稻干物质生产和碳、氮代谢的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2013.
- [30] 宋航, 周卫霞, 袁刘正, 等. 光、氮及其互作对玉米氮素吸收利用和物质生产的影响[J]. 作物学报, 2016, 42(12): 1844—1852.
- [31] 秦永梅, 伊六喜, 赵小庆, 等. 硝酸盐胁迫对玉米幼苗氮同化相关酶的影响[J]. 华北农学报, 2015, 30(4): 105—109.
- [32] 肖焱波, 李隆, 张福锁. 小麦 || 蚕豆间作中的种间氮营养差异比较研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(4): 396—400.

Effect of alfalfa || maize intercropping on nitrogen metabolism related enzyme activity of maize

ZHAO Ya-jiao, LIU Xiao-jing, TONG Chang-chun, WU Yong

(College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University/Key Laboratory Pratacultural Ecosystem, Ministry of Education/Pratacultural Engineering Laboratory of Gansu Province / Sino-US Center for Grazingland Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, China)

Abstract: In order to explore the effects of different intercropping systems on nitrogen metabolism enzymes activities and nitrogen metabolites of maize, the changes of nitrogen metabolism enzymes activities and nitrogen metabolites at different nitrogen levels were studied. The results showed that NR, NiR, GS, GOGAT, dry matter and nitrogen accumulation of the shoot and root of maize were increased along with the growth stage. Under dif-

ferent nitrogen levels, NR, NiR, GS, GOGAT, dry matter, nitrogen content and nitrogen accumulation of the shoot and root of maize with no-barrier were significantly larger than those of plastic barrier and sole maize ($P < 0.05$). NR, NiR, GS and GOGAT under normal nitrogen level were larger than those under low nitrogen level, and those with under-ground interaction were larger than those with above-ground interaction. Dry matter weight of maize at seeding stage had no significant difference between no barrier, nylon barrier and plastic barrier. Dry weight at jointing stage and booting stage, nitrogen content and nitrogen accumulation at 3 growth stages with no barrier were higher than those with plastic barrier and sole maize. It could be concluded that alfalfa || maize intercropping system could increase the nitrogen metabolism enzymes activities and nitrogen metabolites. And higher nitrogen level promoted the nitrogen metabolism enzymes activities and nitrogen metabolites accumulation of maize in alfalfa || maize intercropping. The activity of nitrogen metabolism enzymes directly reflected the nitrogen metabolic capability.

Key words: maize; intercropping; nitrogen metabolism enzyme; nitrogen metabolites

.....
(上接 62 页)

Relationship between invertebrate distribution and environmental variables under the disturbance of plateau zoker (*Eospalax baileyi*)

YE Guo-hui, CHU Bing, ZHOU Rui, ZHANG Fei-yu,
HUA Xian-ze, HUA Li-min

(College of Grassland Science, Gansu Agricultural University/Key Laboratory for Grassland Ecosystem of Ministry of Education/Pratacultural Engineering Laboratory of Gansu Province/Sino-U. S. Centers for Grazing Land Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, China)

Abstract: In order to clarify the effect of plateau zoker disturbance on invertebrate, the community structure and population quantity of both plant and invertebrate, and soil properties were studied in Tianzhu County, located in the eastern Qilian Mountain region. And by using the number of zoker mound as the disturbance factor, three plots with different zoker mound numbers were selected to conduct the investigation. RDA was used to analyze the response factors of invertebrate groups to the changes of habitat conditions. A total of 317 larger soil animal individuals belonged to 9 orders were collected in the study area. There were 9 orders, 8 orders and 8 orders of invertebrate respectively existing in zoker disturbance plots with high intensity, medium intensity and low intensity. Coleoptera, Stylommatophora and Lepidoptera (larvae) were the common dominant groups in three plots, and Coleoptera (larvae) only appeared in the plot of high and medium zoker disturbance intensity. Dipterahr (larvae) only appeared in the plot of medium and low pika disturbance intensity. Along with the zoker disturbance intensity, the density of invertebrate increased significantly, similarly, the density of phytophagous increased significantly. The RDA analyses revealed that soil compaction and soil moisture were the environmental driving factors for invertebrate distribution under zoker disturbance in alpine meadow. Zoker disturbance affected soil properties, and then affected invertebrate and its population number.

Key words: *Eospalax baileyi*; invertebrate; environmental fact; RDA