

# 低氮胁迫对不同耐瘠性苦荞土壤氮转化酶活性的影响

王佳<sup>1,3</sup>, 陈伟<sup>1,3</sup>, 张强<sup>2</sup>, 王红阳<sup>1,3</sup>, 李亚新<sup>1,3</sup>

(1.山西师范大学 地理科学学院, 山西 临汾 041004; 2.山西师范大学 生命科学学院, 山西 临汾 041004; 3.山西省资源环境信息化管理院士工作站, 山西 临汾 041004)

**摘要:**为研究低氮胁迫对不同耐瘠性苦荞土壤氮转化酶活性的影响,以迪庆苦荞(DQ,耐低氮品种)和‘黑丰1号’(HF,不耐低氮品种)为研究对象,设置3个施氮水平:对照(CK,尿素 0 mg/kg)、低氮量( $N_1$ ,尿素 80 mg/kg)、正常施氮量( $N_2$ ,尿素 160 mg/kg),对不同耐瘠性苦荞品种土壤的水肥状况及氮转化相关酶活性进行测定分析。结果表明:低氮胁迫对苦荞土壤的水肥状况有显著影响( $p < 0.05$ )。在低氮胁迫下,DQ的土壤含水量、pH、全氮、全磷、 $NO_3^-$ -N及产量比HF高。低氮胁迫对苦荞土壤氮转化相关酶活性亦有显著影响( $p < 0.05$ ),在低氮胁迫下,HF的铵氧化酶活性、蛋白酶活性比DQ高37.61%,253.27%。同时,冗余分析表明品种( $p = 0.002$ ),土壤含水量( $p = 0.002$ ), $NO_3^-$ -N( $p = 0.012$ ),全钾( $p = 0.016$ ),是影响土壤中氮转化过程关键酶活性最重要的环境因子。综上所述,迪庆苦荞对根际土壤水肥的保持度及产量高于黑丰,且成熟期迪庆苦荞氮转化酶活性较低,可能是迪庆苦荞通过对土壤中 $NH_4^+$ -N和 $NO_3^-$ -N的选择性吸收来改变根际土壤中的pH值从而影响氮转化酶的活性来调节环境中氮素的供给。因此,建议黄土高原土地养分贫瘠地区选用耐瘠性强苦荞品种,该结果可为黄土高原等土地养分贫瘠地区农业发展提供理论依据和实践参考。

**关键词:**低氮胁迫;氮转化酶活性;耐瘠性苦荞

中图分类号:S154.2

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2021)05-0047-07

## Effects of Low Nitrogen Stress on Soil Nitrogen Converting Enzyme Activities Under Different Kinds of Tartary Buckwheat

WANG Jia<sup>1,3</sup>, CHEN Wei<sup>1,3</sup>, ZHANG Qiang<sup>2</sup>, WANG Hongyang<sup>1,3</sup>, LI Yaxin<sup>1,3</sup>

(1.College of Geographical Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China;

2.College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China; 3.Academician's Workstation for Information Management of Resources and Environment in Shanxi Province, Linfen, Shanxi 041004, China)

**Abstract:** In order to study the effect of low nitrogen stress on the soil nitrogen invertase activities of different kinds of barren-tolerant buckwheat, Diqing tartary buckwheat (DQ, low nitrogen-tolerant cultivar) and ‘Heifeng 1’ (HF, low nitrogen-tolerant cultivar) were used as research subjects, three levels of nitrogen application: control (CK, urea 0 mg/kg), low nitrogen ( $N_1$ , urea 80 mg/kg), normal nitrogen application ( $N_2$ , urea 160 mg/kg) were set, soil water and fertilizer status and nitrogen conversion related enzyme activities of different barren-tolerant buckwheat cultivars were analyzed. The results show that low nitrogen stress has the significant effect on the soil water and fertilizer status of soil planted to tartary buckwheat ( $p < 0.05$ ). Under low nitrogen stress, the soil water content, pH, total nitrogen, total phosphorus,  $NO_3^-$ -N and yield of DQ are higher than those of HF. Low nitrogen stress also has a significant effect on the enzyme activities related to nitrogen conversion in soil planted to tartary buckwheat ( $p < 0.05$ ). Under low nitrogen stress, the activities of ammonia oxidase and protease of HF are 37.61% and 253.27% higher than those of DQ. At the same time, redundant analysis shows that cultivars ( $p = 0.002$ ), soil water content ( $p = 0.002$ ),  $NO_3^-$ -N ( $p = 0.012$ ), total potassium ( $p = 0.016$ ) affect soil the most important environmental factor for key enzyme activities in the nitrogen conversion process. In summary, compared with HF, DQ has higher water

收稿日期:2020-10-26

修回日期:2020-11-03

资助项目:山西省研究生教改项目(2019JG123);山西省留学人员科技活动择优资助项目(2020020);山西省回国留学人员科研资助项目(2020-092)山西省高校科技创新项目(2020L0238,2020L0240);国家青年资助项目(41601317)

第一作者:王佳(1994—),女,山西省运城市人,在读研究生,主要从事土壤养分及土壤酶学的研究。E-mail:jiawang1716@163.com

通信作者:陈伟(1987—),女,辽宁省铁岭市人,副教授,博士,主要从事土壤酶学及微生物学方面的研究。E-mail:wan\_xin\_chen@126.com

and fertilizer retention and yield, but has lower soil enzyme activities because selective way of absorption nitrogen of the form of  $\text{NO}_3^-$ -N and  $\text{NH}_4^+$ -N affects the soil pH and controls the soil enzyme activities for the nitrogen usability and the selected characters cultivar and moisture had the greatest effect on soil nitrogen invertase activities. Therefore, it is recommended to select buckwheat cultivars with strong barren tolerance in the limited soil nutrient areas of the Loess Plateau. These results can provide theoretical basis and practical reference for agricultural development in the poor soil nutrient areas of the Loess Plateau.

**Keywords:** low nitrogen stress; nitrogen invertase activities; Tartary Buckwheat with different tolerance

“缺氮、少磷、钾充足”是黄土高原瘠薄地区土壤养分含量的共同特点。苦荞因生育期短和耐瘠性好被广泛种植在黄土高原生态环境较严酷的地区,也是中西部经济相对落后地区的主要粮食作物、经济作物和避灾救荒作物,有着其他大宗作物无法替代的区位优势<sup>[1]</sup>。有些地区没有苦荞的种植,就“人无粮、畜无草、家无钱”,苦荞在构建中西部粮食安全和贫困地区社会发展中起着不可或缺的作用。苦荞还具有医食同源的独特营养价值,随着人们健康意识的提升与苦荞功能性价值的推广,近年来关于苦荞的研究大部分集中在地上部分植株的养分价值<sup>[1-3]</sup>、品种选育<sup>[4-6]</sup>和逆境胁迫对苦荞化学成分及生理机能的影响<sup>[7-8]</sup>的研究,对于不同耐瘠性苦荞对土壤低氮胁迫的响应机制鲜有报道。

面对低氮胁迫时,根系分泌物的成分和数量会发生急剧变化来适应环境<sup>[9]</sup>,并且作物品种间对养分的吸收存在差异性。张楚等<sup>[10]</sup>在试验中研究了苦荞基因型耐性与敏感性之间的相互作用,发现低氮胁迫下耐低氮苦荞根部可溶性糖和游离脯氨酸含量增加,苦荞叶片的最大荧光产量( $F_m$ )和效率( $F_v/F_m$ )显著降低,耐低氮品种根吸收活力更高,抗氧化能力的降低幅度更大,根冠比降低也明显。苦荞遭遇养分胁迫时,根系也可以通过增加有机酸的分泌量改变根际微环境来增强养分的吸收<sup>[11]</sup>,但是土壤中氮源的供给数量和差异对苦荞根系分泌物量和种类却有不同的影响<sup>[12]</sup>。在农业生态系统中土壤酶来源于植物和微生物,是氮转化过程的关键因子<sup>[13-14]</sup>,它们直接参与营养矿化和有机物分解并且控制土壤中氮素供给的数量和形态。有研究发现,低氮胁迫下,迪庆苦荞根际土壤的草酸和酒石酸的含量高于黑丰 1 号<sup>[15]</sup>,苦荞可以通过根际土壤纤维素酶活性<sup>[16]</sup>, $\beta$ -葡萄糖苷酶,蔗糖酶的活性升高来调节根际土壤中养分有效性来增加抵抗环境逆境的风

险<sup>[17]</sup>,耐低氮品种的苦荞根际土壤酶在低氮胁迫的环境下更倾向于消耗结构简单的碳源,而氮敏感的品种倾向于利用结构复杂的碳源<sup>[18]</sup>。

为此,本文以迪庆苦荞和黑丰 1 号两种不同耐氮性苦荞为试验对象,通过盆栽试验,研究低氮胁迫下苦荞氮转化酶对土壤中氮素形态和含量的调节,探究不同耐瘠性苦荞品种在低氮胁迫下的响应机制,以期对黄土高原等土地养分贫瘠地区苦荞氮肥的优化管理提供参考依据。

# 1 材料与方法

## 1.1 试验地概况与试验设计

试验地位于山西省临汾市山西师范大学塑料大棚内,其种植前的土壤采自山西省乡宁县水土保持监测站长期撂荒地 0—20 cm 土层,为黄土母质上发育的褐土,供试土壤理化性状见表 1。将土壤过 2 mm 筛,丢弃土壤中的土块和石头,并在种植盆栽前充分均质化,每盆中装 10 kg 土壤,种植两种不同苦荞品种:迪庆苦荞(DQ,耐低氮品种)和黑丰 1 号(HF,不耐低氮品种),苦荞的种子分别由迪庆藏族自治州农业科学研究所和山西省农业科学院高寒作物研究所提供<sup>[16]</sup>。试验设置 3 个处理:(1)对照(以下简称 CK,不施氮肥);(2)低氮量(以下简称  $\text{N}_1$ ,尿素 80 mg/kg);(3)正常施氮量(以下称为  $\text{N}_2$ ,尿素 160 mg/kg),每个处理重复三次。每种处理都使用相同的磷酸盐肥料( $\text{P}_2\text{O}_5$ , 150 mg/kg)和钾肥( $\text{K}_2\text{O}$ , 60 mg/kg)作为基础肥料,同时,在每个盆中选择 12 粒种子,在去离子水中浸泡 24 h,均匀播种,最终定植为每盆 8 株植物,每盆每天浇 400 ml 水。在苦荞生长到成熟时期(8 月 31 日)采用“抖土法”收集土壤根际样品,同时收集苦荞的籽粒。

表 1 供试土壤基本理化性质

指标	全氮/ ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	全磷/ ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	全钾/ ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	有机质/ ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	速效磷/ ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	速效钾/ ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	pH	铵态氮/ ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	硝态氮/ ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )
含量	0.222	0.122	2.47	2.3	0.05	0.21	7.58	1.79	2.04

## 1.2 测定指标及方法

土壤含水量采用 105℃ 烘干法测定,pH 用水土比

(2.5 : 1)浸提 pH 计测定,有效磷用 0.52 mol/L  $\text{NaHCO}_3$ 浸提—钼锑抗比色法;有机碳用重铬酸钾加热法测

定;速效钾用 1 mol/L 中性醋酸铵浸提—火焰光度法测定;全钾的测定采用高氯酸硫酸消煮—火焰光度计法;全氮的测定用凯氏定氮仪法;全磷的测定用高氯酸硫酸消煮—分光光度计法;土壤铵态氮、硝态氮在 25℃ 条件下用 2 mol/L 氯化钾浸提后用全自动间断化学分析仪 (SmartChem140) 测定<sup>[19]</sup>。苦荞的成熟期收集籽粒,并带回实验室记录结实数,在 105℃ 杀青 30 min 后 65℃ 烘干之恒重并称干重,用以计算千粒重。

土壤铵氧化酶:以硫酸铵作底物,土壤样品在 25℃ 下培养 5 h,培养期间释放的亚硝态氮的用氯化钾提取,并在 520 nm 下比色测定<sup>[20]</sup>;土壤蛋白酶:用酪蛋白作为底物,土样在 50℃、pH8.1 条件下培养 2 h,浸提出培养过程中释放的氨基酸,剩余的底物用三氯乙酸沉淀。芳香族氨基酸与 FolinCiocalteu's 酚试剂在碱溶液中反应形成蓝色化合物,在 700 nm 比色下测定<sup>[21]</sup>。

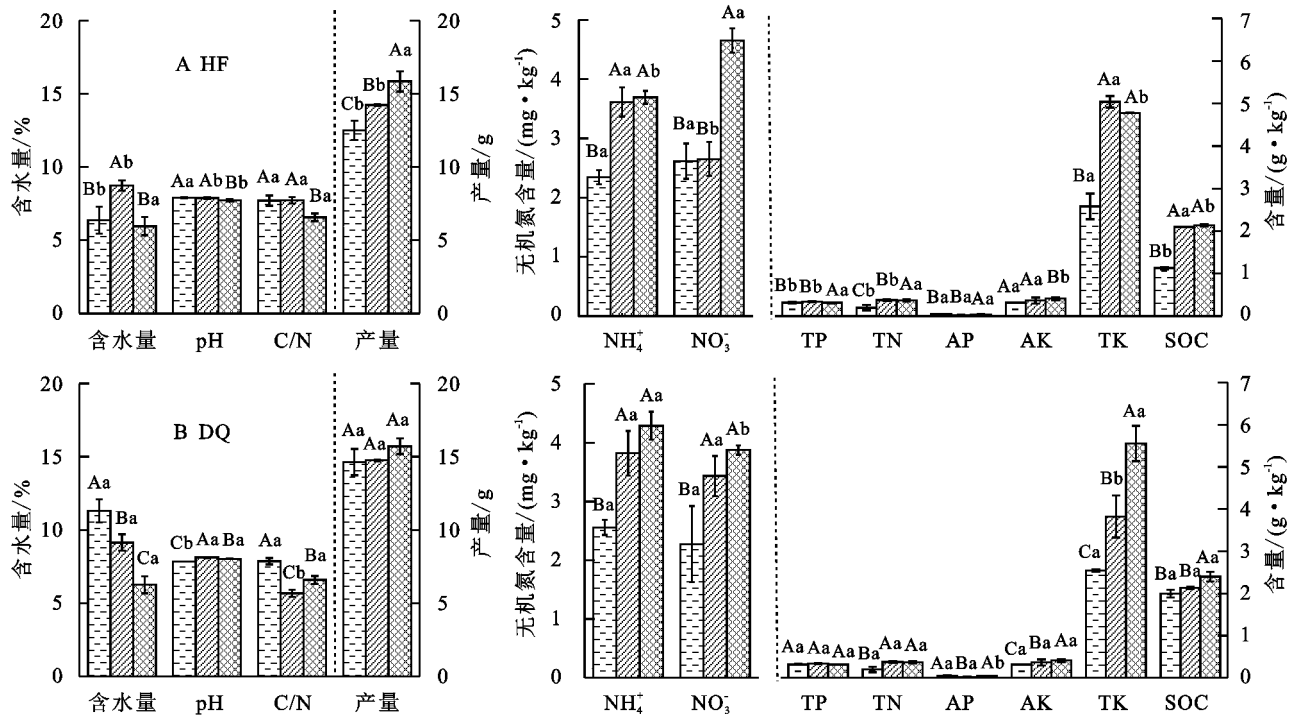
### 1.3 数据处理

采用 Excel 2010 软件进行数据处理,用 Origin 8 软件画图,利用 SPSS 21.0 统计软件对数据进行单因素方差分析、裂区分析、以及独立样本 T 检验进行差异显著性检验;CANOCO 4.5 软件进行酶活性与环境因素间的 RDA 分析,其中对坐标轴采用蒙特卡罗置换检验,得出对酶作用的环境因子的排序。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同施氮量及品种对土壤理化性质的影响

除了全磷和速效钾,施氮量对土壤理化性质产生了极显著差异( $p < 0.01$ );除了全钾、有效磷、速效钾和硝态氮,品种均对土壤理化性质产生了极显著差异( $p < 0.01$ );除了全氮和铵态氮外,品种和施氮量之间的交互作用也对土壤理化性质影响显著( $p < 0.05$ )。图 1 表明,对照处理下,HF 的 pH 比 DQ 显著高 0.77%,而 DQ 的土壤含水量、全氮、全磷、有机碳及产量均较 HF 高 77.39%,33.30%,9.28%,76.97%,17.06%;在低氮量下,DQ 的土壤含水量、pH、全氮、全磷、 $\text{NO}_3^-$ -N 及产量比 HF 高 4.52%,2.87%,42.77%,16.27%,29.55%和 3.65%,而 HF 的全钾和 C/N 比 DQ 高 31.81%和 36.48%;在常氮处理下,DQ 的 pH、全钾、速效钾、有机碳、 $\text{NH}_4^+$ -N 比 HF 高 3.71%,16.30%,36.39%,12.43%,16.11%,但 HF 的速效磷、 $\text{NO}_3^-$ -N 较 DQ 高 72.62%,20.05%。HF 的全氮随施氮量的增加而增加,其  $\text{N}_1$ 、 $\text{N}_2$  处理下分别较 CK 高 79.70%和 121.36%。DQ 的土壤含水量在  $\text{N}_1$ 、 $\text{N}_2$  处理下分别较 CK 低 23.66%和 80.85%。另外,在  $\text{N}_1$  处理下 DQ 的 pH 值达到最高,而 C/N 出现最小值。

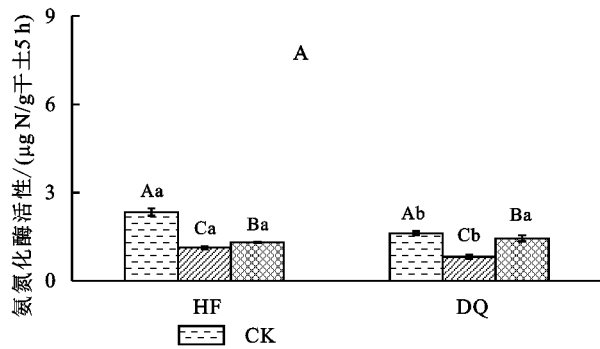


注: SOC: 有机碳(g/kg); C/N: 碳氮比; TN: 全氮(g/kg); TP: 全磷(g/kg); TK: 全钾(g/kg); AP: 速效磷(g/kg); AK: 速效钾(g/kg);  $\text{NH}_4^+$ : 铵态氮(mg/kg);  $\text{NO}_3^-$ : 硝态氮(mg/kg)其上大写字母表示同一品种的不同氮处理在( $p < 0.05$ )概率水平差异显著,小写字母表示同一氮处理在不同品种在( $p < 0.05$ )概率水平差异显著,下同。

图 1 不同施氮量及品种对土壤理化性质的影响

## 2.2 不同施氮量及品种对氮转化相关酶活性的影响

裂区分析显示,品种、施氮量以及品种和氮处理的交互作用对铵氧化酶产生了极显著的影响( $p < 0.01$ )。图 2A 的结果表明, HF 的铵氧化酶活性在 CK 处理下分别较  $N_1$ ,  $N_2$  处理高 107.22% 和 78.18%, 同时 DQ 亦在 CK 处理下分别较  $N_1$ ,  $N_2$  处理高 97.53% 和 11.90%, HF 和 DQ 的铵氧化酶活性均在  $N_1$  处理下最低。在  $N_1$  处理下, HF 的铵氧化酶活性较 DQ 高 37.61%。而在



$N_2$  处理下, 两个品种没有明显的差异。

品种和氮处理对土壤蛋白酶活性有极显著的影响( $p < 0.01$ ), 但是品种和氮处理之间的交互作用并没有对蛋白酶产生影响。HF 的蛋白酶含量在  $N_2$  处理下分别比 CK,  $N_1$  高 46.52%, 24.58%, DQ 则在  $N_1$ ,  $N_2$  处理下分别比 CK 高 153.95%, 186.70%; 不同施氮量下, HF 的蛋白酶活性均比 DQ 高 253.27%, 63.61% 和 80.54% (图 2B)。

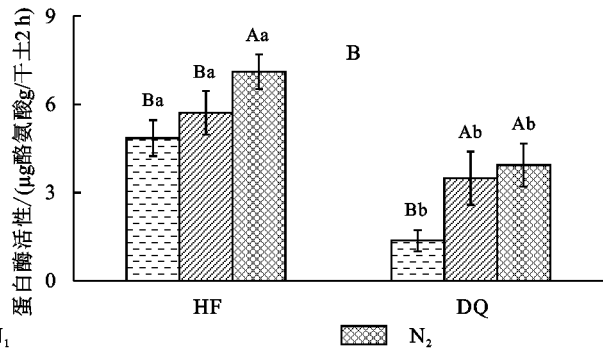


图 2 不同氮处理和品种对氮转化相关酶活性的影响

## 2.3 土壤理化性质与氮转化相关酶活性的关系

2.3.1 土壤理化性质与氮转化相关酶活性 RDA 排序 冗余分析(RDA 分析)显示土壤氮转化相关酶活性受环境因子影响的程度。图 3 显示一二主轴分别解释了总变量的 79.0%, 17.0%, 即前两轴的土壤理化性质累计解释土壤酶活性特征的 96.0%, 表明前两轴能够反映土壤酶活性与理化性质关系的绝大部分信息, 并且主要是由第一轴决定。通过对土壤理化性质进行蒙特卡洛检验及排序, 品种( $p = 0.002$ ), 土壤含水量( $p = 0.002$ ),  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  ( $p = 0.012$ ) 和全钾 ( $p = 0.016$ ) 是对酶活性的影响最大的环境因子。这 4 个环境因子对土壤酶活性的影响均达到极显著水平( $p < 0.01$ )。由图 3 可知, 两个品种的 CK,  $N_1$ ,  $N_2$  处理可以沿着二轴明显区分, 说明两个品种在不同施氮量下有着明显的差异。

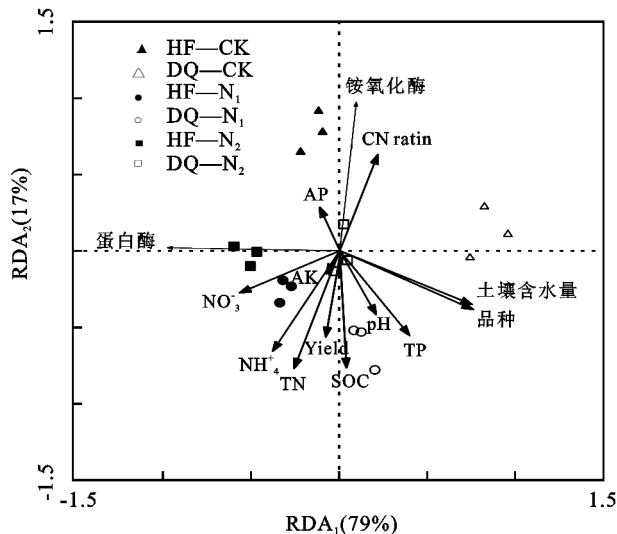
### 2.3.2 单一理化性质对氮转化相关酶活性的影响

采用 Canoco 4.5 中的 T-value 双序图进一步对品种, 土壤含水量,  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  和全钾对氮转化相关酶活性的影响进行分析。结果表明: 品种对铵氧化酶有正向的影响, 对蛋白酶活性产生负向影响。同理, 土壤含水量对铵氧化酶、蛋白酶活性有负影响;  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  对蛋白酶活性有正影响, 对铵氧化酶产生负影响; 全钾对蛋白酶活性有正影响, 对铵氧化酶有负影响。

## 3 讨论与结论

氮素是植物生长的必需元素也是影响作物产量

的关键因素, 而土壤氮素转化的过程是在植物、土壤酶以及土壤非生物条件相互作用下驱动的<sup>[22]</sup>。



注: TN: 全氮; SOC: 有机碳; TP: 全磷; TK: 全钾; AP: 速效磷; AK: 速效钾;  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ : 铵态氮;  $\text{NO}_3^- - \text{N}$ : 硝态氮; pH: 土壤酸碱度。

图 3 环境因子与氮转化相关酶活性的冗余分析

植物在养分亏缺时会通过自身调节来维持正常的生命活动, 例如产生胞外酶催化土壤中物质的分解来获取养分<sup>[23]</sup>, 而这种产生胞外酶的物质消耗可能是以降低植物自身的生长(如产量)<sup>[24]</sup>, 而不同作物品种之间亦存在差异<sup>[25]</sup>。氮处理间相比较, 两个品种的土壤含水量在正常氮量下最小; 且在低氮量下, 耐低氮的苦荞(DQ)的土壤含水量大于氮敏感的苦荞(HF), 说明低氮胁迫下, 敏感性的苦荞通过根系吸收的水分更多, 可能是因为对氮敏感的植株在低氮胁迫

是需要吸收更多的水分和养分进行营养生长来抵抗外界胁迫,例如增加主根的长度来增加养分的吸收范围<sup>[10]</sup>。同时,土壤含水量是影响酶活性的重要因素之,且 T-value 双序图显示土壤含水量对铵氧化酶和蛋白酶活性有负影响,可能是因为土壤水分相对较高时植物可通过根系吸收了较多的矿质态氮和小分子氨基酸,导致土壤中铵氧化酶和蛋白酶的底物减少,所以活性降低。氨氧化过程被认为是限制土壤硝化速度的限速步骤,对土壤中氮素的可用形态产生影响。本研究中裂区分析的结果表明在成熟期时品种对铵态氮产生了显著的影响,但是并没有影响硝态氮,但是对 2 种氮转化酶均产生了影响,这可能是因为由于植物对氮素的选择性吸收有关<sup>[26]</sup>,苦荞通过增加对根际土壤铵态氮的消耗,可以引起阳离子/阴离子吸收比率大于 1,为保持电荷平衡, $H^+$  被排放到土壤中引起根际 pH 下降<sup>[27]</sup>,同时释放大量的有机酸来增加土壤中氮素的供给,这与本团队之前的研究结果相一致,低氮胁迫下可以增加土壤中有机酸的含量<sup>[15]</sup>,来抵抗外界环境的养分胁迫,但是当土壤中氮素以  $NO_3^-$  的形态被吸收时,引起阳离子/阴离子吸收比率小于 1,根系  $OH^-$  被释放到土壤中引起根际 pH 上升<sup>[26]</sup>,苦荞可能通过对土壤中  $NH_4^+$  和  $NO_3^-$  选择性吸收改变了根际土壤的 pH,而 pH 能够改变土壤中氨( $NH_3$ )的存在状态,对土壤硝化作用的底物产生影响<sup>[27]</sup>进而影响土壤中铵氧化酶的活性,这与我们的 RDA 结果相一致。作物产量往往受环境因素的影响,所以可以通过调节土壤中微生物的活性、酶的活性或者对品种的筛选等方式提高作物的产量。土壤中特定细菌通过代谢产物及酶活性的调节对植物产生刺激作用,促进根的生长,或者分析有机酸等物质来增加磷酸盐的溶解性,通过营养元素之间的协同效应间接增加对氮的利用<sup>[28]</sup>。由于铵氧化酶活性和蛋白酶活性被认为是土壤中氮转化的关键参与者<sup>[29]</sup>,因此酶活性的变化可能会对作物的产量产生潜在的影响。同时,全钾对土壤中酶活性也起到显著的作用,土壤中钾元素能够促进氮素的吸收,提高氮的利用效率,对作物增产有正向作用<sup>[30]</sup>。

低氮胁迫还可以通过改变土壤的化学性质间接影响土壤酶的活性。我们发现低氮显著影响土壤的 C/N, pH 和 SOC,间接影响土壤酶活性,特别是在耐低氮的苦荞中,C/N 与铵氧化酶活性之间呈正相关,Geisseler 和 Horwath 的研究表明<sup>[31]</sup>,C/N 维持在 10 左右时,会导致胞外纤维素酶增加。Wang 等<sup>[32]</sup>

研究发现,土壤 C/N 低于 10 时,会在土壤微生物中形成氮限制。土壤 pH 也是影响酶活性的主要驱动力。本团队以发表的研究结果得出,低氮条件下,苦荞品种中有机酸的含量有所不同,例如耐氮性苦荞中的草酸和酒石酸含量高于敏感性苦荞品种<sup>[15]</sup>。根系分泌物和有机酸引起的这种差异可能会影响植物和养分获取的分子信号<sup>[33-34]</sup>。最近的一项研究表明,土壤颗粒中的表面酸度而不是整体 pH 值控制着土壤中氮的吸收<sup>[35]</sup>。因此,低氮胁迫改变了根系分泌物的质量和数量,而且这种改变都有可能改变微生物碳的利用效率<sup>[36]</sup>。植物需要采取策略来避免氮限制,并在其生命周期内优化氮的使用。有研究表明植物根系直接暴露于稀缺或营养过剩的状态,还可以响应氮缺乏的环境而调节基因表达来调节氮的吸收<sup>[37]</sup>。我们的 RDA 结果表明,品种是土壤中氮转化过程关键酶活性最重要的影响因子。而在耐氮品种中,低氮胁迫对土壤酶的影响更大,许多研究人员发现,在植物地上症状的表现没有地下过程敏感,因为植物对环境的反应受到养分有效性的影响并且会采取策略来避免氮限制<sup>[38]</sup>。Pivato 等<sup>[39]</sup>研究表明,在农田生态系统中,低氮胁迫下,某些种间植物混合物的根际微生物丰富度显著不同,而在正常氮量下,这种差异消失了。先前的研究还表明,在耐氮和对氮敏感的苦荞品种之间,酶活性和有机酸发生了显著变化<sup>[15-17]</sup>。张楚等<sup>[10,40]</sup>研究表明耐低氮品种苦荞的叶绿素含量,最大荧光效率( $F_v/F_m$ )和可溶性蛋白质的降低幅度均比低氮敏感品种小。我们的发现还表明,农作物品种对于确定酶对低氮胁迫的响应非常重要。植物物种对氮转化关键过程的响应反过来又可以反馈给植物群落<sup>[41]</sup>。因此,我们发现迪庆苦荞可以通过对土壤中酶的调节来对低氮条件下的资源进行有效的利用,增加氮的可用量来保证获得更大的产量。

低氮的环境下会影响地下过程及养分转化。苦荞品种在低氮胁迫下对氮转化关键过程的影响起着重要作用。与氮敏感的苦荞相比,耐氮苦荞中土壤酶对低氮响应更为敏感,这可能反过来影响农业生态系统中的分解过程和养分循环,进而影响氮的有效性以及苦荞的产量。

总之,在苦荞的成熟期,迪庆苦荞对根际土壤的水肥的保持度及产量高于黑丰,而迪庆苦荞氮转化相关酶活性均比黑丰一号低,可能是迪庆苦荞通过对土壤中的铵态氮和硝态氮的选择性的吸收来改变根际

土壤中的 pH 值从而调节环境中氮素的供给,并且冗余分析表明品种和水分对土壤氮转化酶活性影响最大。因此,建议黄土高原土地养分贫瘠地区选用耐瘠性强苦荞品种来增加收益。

致谢:非常感谢迪庆藏族自治州农业科学研究所与山西省农业科学院高寒作物研究所对本课题提供的种子资源。

#### 参考文献:

- [1] Jiang S, Liu Q, Xie Y, et al. Separation of five flavonoids from tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn) grains via off-line two dimensional high-speed counter-current chromatography[J]. Food Chemistry, 2015,186:153-159.
- [2] Peng W, Hu C, Shu Z, et al. Antitumor activity of tatariside F isolated from roots of *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn against H22 hepatocellular carcinoma via up-regulation of p53[J]. Phytomedicine, 2015,22(7/8):730-736.
- [3] 黄兴富,赵声定,孙浩岩,等.荞麦中黄酮类化合物的研究进展[J].中国民族民间医药,2010,19(7):24-25.
- [4] Irvin N A, Bistline-East A, Hoddle M S. The effect of an irrigated buckwheat cover crop on grape vine productivity, and beneficial insect and grape pest abundance in southern California[J]. Biological Control, 2016,93:72-83.
- [5] 王鹏科,高金锋,高小丽,等.苦荞地方种质资源的遗传多样性分析[J].西北植物学报,2010,30(2):255-261.
- [6] 王慧,杨媛,杨明君,等.晋北地区旱作苦荞麦品种筛选[J].山西农业科学,2013,41(4):321-323.
- [7] Jeong H L, Kee J P, Bum K K, et al. Effect of salinity stress on phenolic compounds and carotenoids in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* M.) sprout [J]. Food Chemistry, 2012,135(3):1065-1070.
- [8] Yao Y, Xuan Z, Yuan L, et al. Effects of ultraviolet-B radiation on crop growth, development, yield and leaf pigment concentration of tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) under field conditions [J]. European Journal of Agronomy, 2006,25(3):215-222.
- [9] 张锡洲,李廷轩,王永东.植物生长环境与根系分泌物的关系[J].土壤通报,2007,38(4):785-789.
- [10] 张楚,张永清,路之娟,等.低氮胁迫对不同苦荞品种苗期生长和根系生理特征的影响[J].西北植物学报,2017,37(7):1331-1339.
- [11] 赵涛,高小丽,高扬,等.轮作及连作条件下荞麦功能叶片衰老特性的比较[J].西北农业学报,2015,24(11):87-94.
- [12] 刘拥海,俞乐,彭新湘.不同氮素形态培养下荞麦叶片中草酸积累的变化[J].广西植物,2007,27(4):616-621.
- [13] Shi B, Zhang J, Wang C, et al. Responses of hydrolytic enzyme activities in saline-alkaline soil to mixed inorganic and organic nitrogen addition [J]. Scientific Reports, 2018,8(1):1-12.
- [14] Jia X, Li X D, Zhao Y H, et al. Soil microbial community structure in the rhizosphere of *Robinia pseudoacacia* L. seedlings exposed to elevated air temperature and cadmium-contaminated soils for 4 years[J]. Science of the Total Environment, 2019,650:2355-2363.
- [15] 陈伟,崔亚茹,杨洋,等.苦荞根系分泌有机酸对低氮胁迫的响应机制[J].土壤通报,2019,50(1):149-156.
- [16] 陈伟,孙从建,李卫红.低氮胁迫下苦荞根际土壤纤维素酶活性的响应机制:荧光光谱法测定[J].光谱学与光谱分析,2018,38(10):3159-3162.
- [17] 陈伟,杨洋,崔亚茹,等.低氮对苦荞苗期土壤碳转化酶活性的影响[J].干旱地区农业研究,2019,37(4):132-138.
- [18] Poirout A, Crabos A, Petrik I, et al. Responses to systemic nitrogen signaling in Arabidopsis roots involve trans-Zeatin in Shoots [J]. The Plant Cell, 2018,30(6):1243-1257.
- [19] 鲍士旦.土壤农化分析[M].3版.北京:中国农业出版社,2007.
- [20] Kandeler. Methods in Soil Biology[M]. Springer-Verlag, 1996:426.
- [21] Ladd J N, Butler J H A. Short-term assays of soil proteolytic enzyme activities using proteins and dipeptide derivatives as substrates[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1972,4(1):19-30.
- [22] Wardle D A. Communities and Ecosystems:linking the aboveground and belowground components [M]. Princeton: Princeton University Press, 2013.
- [23] Bradley J A, Amend J P, Larowe D E. Bioenergetic controls on microbial ecophysiology in marine sediments[J]. Frontiers in Microbiology, 2018,9:180, doi:10.3389/fmicb.2018.00180.
- [24] Hall E K, Bernhardt E S, Bier R L, et al. Understanding how microbiomes influence the systems they inhabit[J]. Nature Microbiology, 2018,3(9):977-982.
- [25] Chen W, Hou H X, Sun C J, et al. The effect of elevated ozone concentration on enzymes increases  $\text{NO}_3^-$  content in the soil at the jointing stage of wheat field [J]. European Journal of Soil Biology, 2018,89:14-19.
- [26] Knoepp J D, Turner D P, Tingey D T. Effects of ammonium and nitrate on nutrient uptake and activity of nitrogen assimilating enzymes in western hemlock [J]. Forest Ecology and Management, 1993,59(3/4):179-191.
- [27] Eliis S, Howe M T, Goulding K W T, et al. Carbon

- and nitrogen dynamics in a grassland soil with varying pH: effect of pH on the denitrification potential and dynamics of the reduction enzymes[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30(3):359-367.
- [28] Geddes B A, Paramasivan P, Joffrin A, et al. Engineering transkingdom signalling in plants to control gene expression in rhizosphere bacteria [J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1):1-11.
- [29] 陈伟,皇甫倩华,孙从建,等.大气 O<sub>3</sub> 升高对小麦根际土壤微生物量和氮素转化酶活性的影响[J].*土壤通报*, 2017, 48(3):623-630.
- [30] 任如冰.不同施肥方式对土壤钾素有效性及番茄产量品质的影响[D].沈阳:沈阳农业大学, 2018.
- [31] Geisseler D, Horwath W R. Relationship between carbon and nitrogen availability and extracellular enzyme activities in soil[J]. *Pedobiologia*, 2009, 53(1):87-98.
- [32] Wang C, Liu D W, Bai E. Decreasing soil microbial diversity is associated with decreasing microbial biomass under nitrogen addition[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 120:126-133.
- [33] Crowther T W, Van den Hoogen J, Wan J, et al. The global soil community and its influence on biogeochemistry[J]. *Science*, 2019, 365(6455), DOI:10.1126/science. aav0550.
- [34] Berendsen R L, Pieterse C M J, Bakker P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(8):478-486.
- [35] Donaldson M A, Bish D L, Raff J D. Soil surface acidity plays a determining role in the atmospheric-terrestrial exchange of nitrous acid[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111(52):18472-18477.
- [36] Fish M A, Fahey T. Microbial biomass and nitrogen cycling responses to fertilization and litter removal in young northern hardwood forests [J]. *Biogeochemistry*, 2001, 53(2):201-223.
- [37] 陈伟,崔亚茹,孙从建,等.低氮胁迫下不同苦荞品种开花前土壤养分含量特征[J].*水土保持研究*, 2019, 26(4):151-156.
- [38] Utriainen J, Holopainen T. Nitrogen availability modifies the ozone responses of Scots pine seedlings exposed in an open-field system[J]. *Tree Physiology*, 2001, 21(16):1205-1213.
- [39] Pivato B, Bru D, Busset H, et al. Positive effects of plant association on rhizosphere microbial communities depend on plant species involved and soil nitrogen level [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 114:1-4.
- [40] 张楚,张永清,路之娟,等.苗期耐低氮基因型苦荞的筛选及其评价指标[J].*作物学报*, 2017, 43(8):1205-1215.
- [41] Dennis P G, Miller A J, Hirsch P R. Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? [J]. *Fems Microbiol Ecol.*, 2010, 72(3):313-327.
- ~~~~~
- (上接第 46 页)
- [30] 秦川,何丙辉,蒋先军.三峡库区不同土地利用方式下土壤养分含量特征研究[J].*草业学报*, 2016, 25(9):10-19.
- [31] 葛玮健,常艳丽,刘俊梅,等.长期施肥对小麦—玉米轮作体系钾素平衡与钾库容量的影响[J].*植物营养与肥料学报*, 2012, 18(3):629-636.
- [32] 陈银萍,罗永清,李玉强,等.兰州地区农田土壤速效磷与速效钾含量的变化特征[J].*水土保持通报*, 2014, 34(4):46-52.
- [33] 张晓东,刘志刚,热沙来提·买买提.不同开垦年限对新疆绿洲农田土壤理化性质的影响[J].*水土保持研究*, 2016, 23(3):13-18.
- [34] 苏永中,杨荣,刘婷娜.施肥对新垦绿洲风沙土肥力及碳积累的影响[J].*中国沙漠*, 2019, 39(3):1-6.
- [35] Matson P A, McDowell W H, Townsend A R, et al. The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments[J]. *Biogeochemistry*, 1999, 46(1):67-83.
- [36] Slessarev, E W, Bing Y, et al. Water balance defines a threshold in soil chemistry at a global scale [J]. *Nature*, 2016, 540:567-569.
- [37] Bowman W D, Cleveland C C, Halada U, et al. Negative impact of nitrogen deposition on soil buffering capacity[J]. *Nature Geoscience*, 2008, 1(11):767-770.
- [38] 陈继辉,李炎朋,熊雪,等.氮磷添加对草地土壤酸度和化学计量学特征的影响[J].*草业科学*, 2017, 34(5):33-39.