

## 以桉树皮为原料的有机基质对植物苗期生长酶活性的影响

黎书会<sup>1,2</sup>, 童清<sup>3</sup>, 唐红燕<sup>3</sup>, 杨建荣<sup>4</sup>, 唐永奉<sup>4</sup>, 李金才<sup>3</sup>, 张建珠<sup>3</sup>, 张燕平<sup>1</sup>, 吴疆翀<sup>1\*</sup>, 贺思腾<sup>1</sup>, 孙启涛<sup>5</sup>

1. 中国林业科学研究院高原林业研究所, 云南昆明 650233; 2. 凉山彝族自治州林业草原科学研究院, 四川西昌 615000; 3. 普洱市林业科学研究所, 云南普洱 665099; 4. 临沧市林业科学院, 云南临沧 677099; 5. 景谷傣族彝族自治县林涛木业有限责任公司, 云南景谷 665499

**摘要:** 尾巨桉为巨桉(父本)和尾叶桉(母本)的杂交种。具有生长迅速, 干形通直, 出材量高, 轮伐期短, 萌芽力强, 适应性强等优点, 现已成为云南省重点林区、重要的商品用材林基地和林产工业基地的主要栽培树种。因其含有内源植物生长抑制物, 其木材加工剩余物的处理问题至今仍未得到有效解决。通过添加尿素、鸡羊粪、EM 菌和酵素菌于桉树皮中进行腐熟发酵, 促进其内源抑制物降解, 使其成为理化性质与泥炭土相似的有机基质。为揭示 3 种不同腐熟程度(未腐熟, 腐熟 40 d, 腐熟 60 d)桉树皮复配 3 种体积比(10%, 20%, 30%)珍珠岩对植物苗期生长酶活性的影响, 采用两因素三水平对 4 种作物(番茄、青花、生菜、辣木)进行大棚育苗盒育苗, 在生长 6~8 周后测定叶片中 6 种与碳、氮代谢相关的酶(SS, SPS, Rubisco, GS, GOGAT, NR)活性。结果表明, 腐熟程度与复配珍珠岩比例对番茄、青花、生菜的 SPS 酶活性存在极显著交互作用( $P<0.01$ ), 整体而言氮代谢相关酶的活性受腐熟程度的影响比碳代谢相关酶大。3 种蔬菜在腐熟 60 d 桉树皮中的酶活性均显著高于对照泥炭土、桉树皮生料与腐熟 40 d 桉树皮( $P<0.05$ ), 其中, 生菜在复配 30%珍珠岩中的酶活性显著更高( $P<0.05$ ); 此外, 3 种蔬菜在复配 20%珍珠岩的腐熟 40 d 桉树皮基质中的酶活性显著高于泥炭土( $P<0.05$ )。而辣木在泥炭土中的酶活性显著高于桉树皮基质( $P<0.05$ ), 且在生料中显著高于经腐熟的桉树皮( $P<0.05$ )。桉树皮内源化合物对植物生长过程中碳、氮代谢相关酶活性的影响机理有待进一步研究。

**关键词:** 桉树皮; 育苗; 腐熟程度; 珍珠岩; 酶活性

中图分类号: S311 文献标识码: A

## Effects of *Eucalyptus* Bark as Seedling Substrate on Enzyme Activity at Plant Seedling Stage

LI Shuhui<sup>1,2</sup>, TONG Qing<sup>3</sup>, TANG Hongyan<sup>3</sup>, YANG Jianrong<sup>4</sup>, TANG Yongfeng<sup>4</sup>, LI Jincai<sup>3</sup>, ZHANG Jianzhu<sup>3</sup>, ZHANG Yanping<sup>1</sup>, WU Jiangchong<sup>1\*</sup>, HE Siteng<sup>1</sup>, SUN Qitao<sup>5</sup>

1. Institute of Highland Forest Science, Chinese Academy of Forestry, Kunming, Yunnan 650233, China; 2. Liangshan Academy of Forestry and Grassland, Xichang, Sichuan 615000, China; 3. Pu'er Forestry Research Institute, Pu'er, Yunnan 665099, China; 4. Lincang Academy of Forestry Sciences, Lincang, Yunnan 677099, China; 5. Lintao Wood Industry Co., Ltd., Jinggu, Yunnan 665499, China

**Abstract:** *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* is a hybrid of *Eucalyptus grandis* (♂) and *Eucalyptus urophylla* (♀). It has the advantages of rapid growth, straight trunk, high yield, short rotation period, easy to germinate, strong adaptability and so on. So it has become the main cultivated tree species in the key forest areas, important commercial timber forest bases and forest products industrial bases of Yunnan Province. Due to its endogenous plant growth inhibitors, the disposal of wood processing residues has not yet been effectively solved. In this study, urea, manure from chicken and

收稿日期 2022-05-10; 修回日期 2022-06-29

基金项目 云南省科技计划项目(No. 202004AC100001-A08-3); 云南省技术创新人才培养对象项目(No. 202005AD160016)。

作者简介 黎书会(1995—), 女, 硕士, 林业助理工程师, 研究方向: 工业原料林定向培育。\*通信作者(Corresponding author): 吴疆翀(WU Jiangchong), E-mail: jcwu\_caf@163.com。

sheep, EM bacteria and enzyme bacteria were added to *Eucalyptus* bark for decomposing fermentation to promote the degradation of its endogenous inhibitors, making it an organic substrate with similar physical and chemical properties to peat. In order to reveal the effects of three levels of decomposed *Eucalyptus* bark (raw/40-day/60-day) compounding with three volume ratios (10%, 20% and 30%) of perlite on the enzymatic activity at plant seedling stage, four crops (*Lycopersicon esculentum*, *Brassica oleracea*, *Lactuca sativa* and *Moringa oleifera*) were cultivated in a greenhouse using the two-factor and three-level experimental design. After 6–8 weeks of growth, the activity of six enzymes associated with carbon and nitrogen metabolism (SS, SPS, Rubisco, GS, GOGAT, NR) in the leaves was determined. The results showed that the decomposition level and the proportion of perlite had the extremely significant interaction on the SPS activities of *L. esculentum*, *B. oleracea* and *L. sativa* ( $P < 0.01$ ). On the whole, the activity of enzymes related to nitrogen metabolism was more affected by the decomposition level than those related to carbon metabolism. The enzymatic activity of the three vegetables in 60-day-decomposed *Eucalyptus* bark were significantly higher than those in the control peat, raw *Eucalyptus* bark and 40-day-decomposed *Eucalyptus* bark ( $P < 0.05$ ). Among them, the enzyme activity of *L. sativa* in compound 30% perlite was significantly higher ( $P < 0.05$ ). In addition, the enzymatic activity of the three vegetables in 40-day-decomposed *Eucalyptus* bark compounding with 20% perlite were significantly higher than those in peat ( $P < 0.05$ ). The enzymatic activity of *M. oleifera* in peat was significantly higher than that in *Eucalyptus* bark substrate ( $P < 0.05$ ), and that in raw *Eucalyptus* bark was significantly higher than that in decomposed *Eucalyptus* bark. Besides, the mechanism of endogenous compounds in *Eucalyptus* bark influence on the activity of enzymes related to carbon and nitrogen metabolism during plant growth needs to be further studied.

**Keywords:** *Eucalyptus* bark; nursery; decomposition; perlite; enzymatic activity

**DOI:** 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.03.014

目前最常使用、需求旺盛的有机基质泥炭土属于天然不可再生资源，其形成需要特殊的湿地条件和漫长的过程<sup>[1]</sup>。由于“地球之肾”——湿地环境具有不可替代的生态功能，对其保护也愈发广泛和深入，开采愈发受限，价格日益攀升<sup>[2]</sup>。反之，农林废弃物价格低廉、材料普遍易得且理化性质稳定，可作为原料用于批量加工有机育苗基质。以桉树皮及木屑为原料的有机育苗基质中含有大量纤维素、木质素以及内源生根抑制物质<sup>[3-4]</sup>，经过堆肥技术以及特殊微生物的有效转化在释放养分的同时可促进抑制物的分解，使其理化性质与泥炭土相似，且养分含量不低于泥炭土，肥力优良，具有代替传统不可再生资源泥炭土用于育苗的潜力<sup>[5]</sup>。

碳氮代谢作为作物体内最基本的代谢途径<sup>[6]</sup>，直接影响作物的生长发育、产量及品质<sup>[7]</sup>。碳氮代谢包括无机碳的同化、转运和积累，无机氮的还原、同化及有机含氮化合物的转化、合成等<sup>[8]</sup>，在这一系列过程中碳氮代谢关键酶起着决定性作用<sup>[9]</sup>。目前，腐熟桉树皮多被用于某些菌菇的生长培育以及仅用作少量添加辅料<sup>[10-12]</sup>，而用于作物的栽培育苗还较少，课题组前期研究表明腐熟桉树皮用于部分作物的育苗在生长量和生物量指标上可取得替代泥炭土的效果<sup>[5]</sup>，而在桉树皮基质对作物碳氮代谢关键酶活性的影响方面尚无研

究。本研究旨在揭示不同腐熟程度桉树皮复配不同比例珍珠岩对作物苗期育苗的生理影响，期为有机育苗基质的后续发展积累经验和提供技术储备，以及变废为宝，减少木材加工剩余物对环境的破坏和污染，提高种苗品质，促进生态农林业的发展。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

1.1.1 试验区概况 试验区设置在中国林业科学研究院高原林业研究所（原资源昆虫研究所）大棚内。大棚位于 102°76'E, 25°6'N, 海拔 1919.2 m。大棚育苗试验开始于 2019 年 9 月初，止于 11 月中旬，棚内日最高温度 43℃，最低温度 19℃，平均温度 31℃，平均相对湿度 64%，平均日光照时长 11.4 h。

1.1.2 供试品种 3 种供试蔬菜植物种子购买自中国种子集团有限公司，分别为青花（碧玉西兰花 *Brassica oleracea* L. var. *italic* Planch.）、生菜（奶油生菜 *Lactuca sativa* L. var. *ramosa* Hort.）和番茄（‘粉冠 2 号’ *Lycopersicon esculentum* Mill.）。多用途经济作物辣木（辣木良种 *Moringa oleifera* Lam. cv. ‘中林 3 号’）种子收集自中国林业科学研究院高原林业研究所经济林栽培研究组种质圃。

1.1.3 供试材料 （1）栽培基质。作为本试验栽

培基质的原材料为尾巨桉 (*Eucalyptus urophylla* × *E. grandis*) 树皮粉碎后纤维长 2~8 mm 的生料, 分别腐熟 40 d 和 60 d 的腐熟尾巨桉树皮基质, 3 种不同腐熟程度桉树皮均由云南省景谷县林涛木业有限责任公司提供。腐熟发酵方法参见本课题组前期国家发明专利“以思茅松树皮为原料的有机育苗轻基质加工方法”(ZL 201210498290.8), 如图 1。

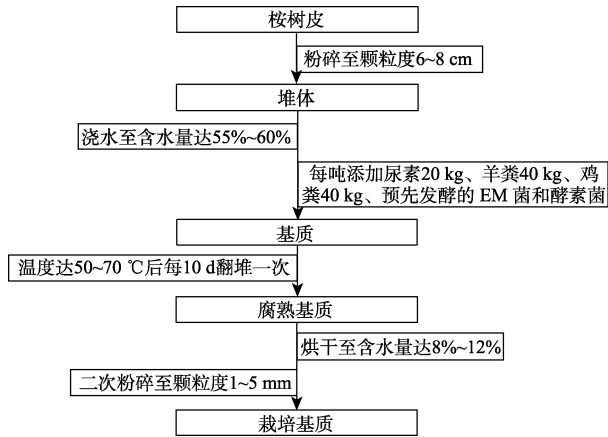


图 1 桉树皮主要腐熟发酵流程

Fig. 1 Main decomposing processes of *Eucalyptus* bark

(2) 其他。粒径为 3~6 mm 的珍珠岩, 市售市场占有率高且育苗效果口碑好的泥炭土 (丹麦品氏 Pindstrup, 购自昆明斗南花卉农资市场)。

## 1.2 方法

1.2.1 试验设计 采用两因素三水平完全随机设计, 共设 10 个处理, 5 次重复。如表 1 所示, 其中 T<sub>1</sub>~T<sub>3</sub> 为桉树皮生料, T<sub>4</sub>~T<sub>6</sub> 为腐熟 40 d 桉树皮, T<sub>7</sub>~T<sub>9</sub> 为腐熟 60 d 桉树皮。试验设 1 个对照, 为 CK (泥炭土)。育苗方式采用 12 孔漂浮育苗盒育苗, 将以上充分拌匀的各个处理基质装入育苗盒内。将 4 种供试植物: 生菜 (2 粒), 番茄 (2 粒), 青花 (2 粒), 辣木 (1 粒) 以不同粒数播入育苗盒的每个孔中, 其中辣木播种前需要浸种 15 h。每种植物各处理重复播种 5 盒。每天进行浇水等日常管理。

1.2.2 采样 在生菜、番茄和青花播种后 6 周, 辣木播种后 8 周开始取样, 采样时间在上午 9:00—10:00 进行, 采样时用消毒剪随机摘取每个处理的 30 株植株从顶叶往下的第 3 至第 5~8 片功能叶, 立即用湿润的试纸擦拭干净后装入编号的自封袋, 每个处理重复取样 3 次。取完后放入 -80 °C 超低温冰箱。

表 1 大棚育苗不同腐熟程度基质配方 (体积比)  
Tab. 1 Substrate formulations of different decomposition level in greenhouses (volume ratio)

处理 Treat- ment	桉树皮生料 Raw <i>Euca- lyptus</i> bark	腐熟 40 d 桉树皮 40-day-decompo- sed <i>Eucalyptus</i> bark	腐熟 60 d 桉树皮 60-day-decompo- sed <i>Eucalyptus</i> bark	珍珠岩 Perlite
T <sub>1</sub>	9	0	0	1
T <sub>2</sub>	8	0	0	2
T <sub>3</sub>	7	0	0	3
T <sub>4</sub>	0	9	0	1
T <sub>5</sub>	0	8	0	2
T <sub>6</sub>	0	7	0	3
T <sub>7</sub>	0	0	9	1
T <sub>8</sub>	0	0	8	2
T <sub>9</sub>	0	0	7	3
CK		泥炭土		

1.2.3 磨样 将冷藏的叶片剔除叶脉, 置于已冷却的研钵中, 加入液氮, 将叶片研磨 (加入少量石英砂) 成粉末, 后用 5 mL 的离心管进行分装, 分装时用万分之一的电子天平精确称取叶片粉末到相应质量, 标记后保存于液氮中。

蔗糖合成酶 (SS) 和蔗糖磷酸合成酶 (SPS): 每份样品磨样 0.2 g; 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco): 每份样品磨样 0.5 g; 谷氨酰胺合成酶 (GS) 和谷氨酸合成酶 (GOGAT): 每份样品磨样 0.5 g; 硝酸合成酶 (NR): 每份样品磨样 0.2 g。

1.2.4 指标测定 (1) SS 和 SPS 活性: 参考 ZHU 等<sup>[13]</sup>与 MIRAJKAR 等<sup>[14]</sup>的方法测定。(2) Rubisco 活性: 参考 CHENG 等<sup>[15]</sup>与 CRISTINA 等<sup>[16]</sup>的方法测定。(3) GS 和 GOGAT 活性: 参考 CHUAN 等<sup>[17]</sup>的方法测定。(4) NR 活性: 参考 YU 等<sup>[18]</sup>的方法测定。

## 1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 软件对实验数据进行统计和处理; 采用 SPSS Statistics 23 软件进行方差分析和差异显著性检验 (最小显著性差异法 LSD); 用 SigmaPlot 12.5 和 Adobe Photoshop CC 2018 软件制图。

## 2 结果与分析

### 2.1 腐熟程度与珍珠岩对植物苗期 6 种酶活性的影响

如表 2 所示, 以 3 种不同腐熟程度桉树皮为

原料的有机基质用于番茄、辣木、青花与生菜育苗,对这 4 种植物苗期叶片中的 6 种与碳氮代谢相关酶活性的影响均具有极显著差异 ( $P<0.01$ )。而添加不同比例珍珠岩于基质中,仅对番茄叶片中的 SS、NR 活性,青花叶片中的 SS、GS、GOGAT 活性以及生菜叶片中的 SPS、Rubisco、NR 活性产生极显著影响 ( $P<0.01$ )。桉树皮的不同腐熟程度与不同配比珍珠岩对番茄、青花与生菜的部分酶活性具交互影响,其中对这 3 种蔬菜的 SPS 活性均具极显著的交互影响 ( $P<0.01$ )。

表 2 腐熟程度与珍珠岩对 4 种植物 6 种酶活性的双因素方差分析 ( $F$  值)

Tab. 2 Two-way ANOVA of decomposition level and perlite on the activity of six enzymes of four plants ( $F$  value)

植物 Plant	指标 Index	腐熟程度 Decomposition level	珍珠岩 Perlite	腐熟程度×珍珠岩 Decomposition level × Perlite
番茄	SS	150.52**	11.09**	2.49
	SPS	244.64**	4.43*	4.78**
	Rubisco	458.84**	3.72	0.46
	GS	1107.72**	0.31	1.54
	GOGAT	728.08**	0.60	4.34
	NR	522.26**	20.20**	19.30**
辣木	SS	233.01**	0.91	4.86
	SPS	135.06**	2.13	0.10
	Rubisco	247.42**	2.10	0.14
	GS	768.39**	0.95	0.09
	GOGAT	463.44**	6.07*	2.04
	NR	291.74**	0.93	1.99
青花	SS	412.12**	19.44**	13.26**
	SPS	404.48**	4.97*	15.07**
	Rubisco	143.69**	0.17	2.88
	GS	636.11**	41.13**	29.85**
	GOGAT	586.92**	43.90**	43.21**
	NR	1075.79**	3.72*	2.11
生菜	SS	338.13**	6.01*	17.04**
	SPS	1316.41**	18.88**	27.62**
	Rubisco	1177.72**	15.72**	6.44*
	GS	232.95**	1.62	0.36
	GOGAT	807.60**	0.32	0.40
	NR	939.67**	7.76**	6.84*

注: \*表示显著相关 ( $P<0.05$ ), \*\*表示极显著相关 ( $P<0.01$ )。

Note: \* indicates significant correlation ( $P<0.05$ ), \*\* indicates extremely significant correlation ( $P<0.01$ ).

## 2.2 不同处理对碳代谢相关酶活性的影响

### 2.2.1 不同处理对 SS 和 SPS 活性的影响 番茄、

辣木、青花与生菜叶片中 SS 和 SPS 活性对 10 种处理基质的响应如图 2。

番茄在 10 种处理基质中 SS 活性为 0.057~0.107 U/mg, SPS 活性为 0.003~0.015 U/mg。其中,番茄在  $T_8$  中的 SS 和 SPS 活性均显著高于除  $T_7$  之外的其他处理 ( $P<0.05$ ),  $T_8$  与  $T_7$  差异不显著。其次, SS 在  $T_9$  与  $T_5$  中的活性差异不显著,而 SPS 在  $T_9$  中的活性显著高于  $T_5$  ( $P<0.05$ )。这 2 种酶在腐熟 60 d 桉树皮中的活性均显著高于泥炭土 ( $P<0.05$ )。

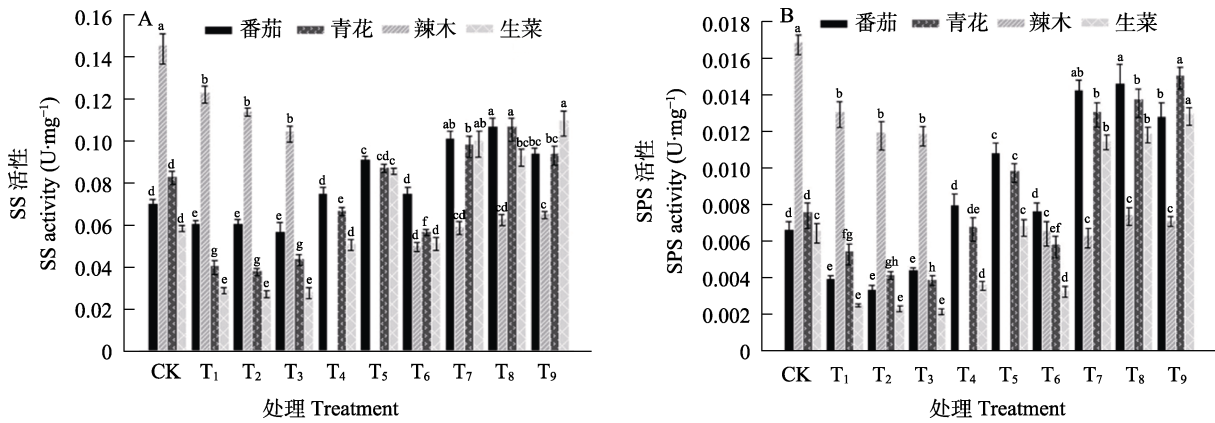
辣木在 10 种处理基质中 SS 活性为 0.050~0.146 U/mg, SPS 活性为 0.006~0.017 U/mg。辣木在泥炭土与生料中的这 2 种酶活性均显著高于  $T_6$  和 3 种腐熟 60 d 桉树皮处理基质 ( $P<0.05$ ), 3 个不同生料配比处理间无显著差异,但均显著低于泥炭土 ( $P<0.05$ )。辣木在腐熟 40 d 桉树皮中生长不良,在  $T_4$  与  $T_5$  中未生长出足够检测这 2 种酶活性的叶片。

青花在 10 种处理基质中 SS 活性为 0.038~0.107 U/mg, SPS 活性为 0.004~0.015 U/mg。其中在  $T_8$  中的 SS 活性显著高于其他处理 ( $P<0.05$ ),而在其他处理中的 SPS 活性显著低于  $T_9$  ( $P<0.05$ )。其次, SPS 在 3 种腐熟 60 d 桉树皮处理基质和  $T_5$  中的活性均显著高于泥炭土 ( $P<0.05$ ),而 SS 在  $T_5$  与泥炭土中的活性无显著差异。

生菜在 10 种处理基质中 SS 活性为 0.028~0.110 U/mg, SPS 活性为 0.002~0.013 U/mg。其中,生菜在  $T_9$  中的 SS 活性显著高于除  $T_7$  外的其他处理 ( $P<0.05$ ),而在  $T_9$  中的 SPS 活性显著高于其他处理 ( $P<0.05$ )。其次, SS 在 3 种腐熟 60 d 桉树皮处理基质和  $T_5$  中的活性均显著高于泥炭土 ( $P<0.05$ ),而 SPS 在  $T_5$  与泥炭土中的活性无显著差异。

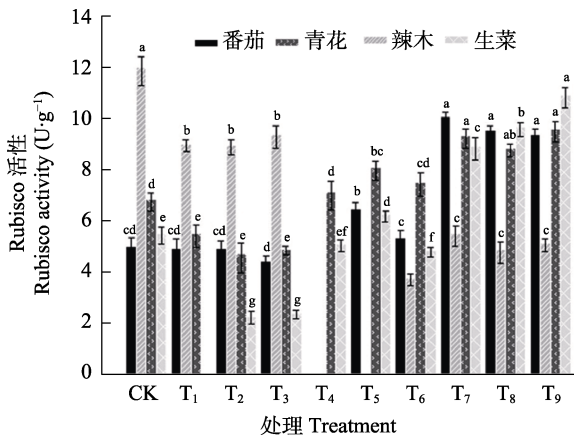
### 2.2.2 对 Rubisco 活性的影响 10 种处理对 4 种植物叶片中 Rubisco 活性的影响如图 3。

番茄在 10 种处理基质中 Rubisco 活性为 4.44~10.12 U/g,在 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理基质和  $T_5$  中的 Rubisco 活性均显著高于泥炭土 ( $P<0.05$ ),且 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理间无显著差异。其次,  $T_6$  和 3 个不同生料配比处理基质与泥炭土间无显著差异。 $T_4$  对番茄生长影响较大,未生长出足够检测 Rubisco 活性的叶片。



同种植物中不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。  
Different lowercase letters in the same plant indicate significant difference ( $P < 0.05$ ).

图 2 不同处理基质中 4 种植物叶片的 SS 和 SPS 活性  
Fig. 2 SS and SPS activities in leaves of four plants in treatments



同种植物中不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。  
Different lowercase letters in the same plant indicate significant difference ( $P < 0.05$ ).

图 3 不同处理基质中 4 种植物叶片的 Rubisco 活性  
Fig. 3 Rubisco activity in leaves of four plants in treatments

辣木在 10 种处理基质中 Rubisco 活性为 3.80~12.04 U/g。在泥炭土与生料中的活性均显著高于腐熟 40 d 和腐熟 60 d 桉树皮 ( $P < 0.05$ )。3 个不同生料配比处理间无显著差异, 但均显著低于泥炭土 ( $P < 0.05$ ), 其次腐熟 60 d 桉树皮显著优于 T<sub>6</sub> ( $P < 0.05$ )。T<sub>4</sub> 与 T<sub>5</sub> 中缺少足够检测该酶活性的辣木叶片。

青花在 10 种处理基质中 Rubisco 活性为 4.74~9.65 U/g。在 T<sub>7</sub> 与 T<sub>9</sub> 中的活性显著高于除 T<sub>8</sub> 外的其他处理 ( $P < 0.05$ ), 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理间无显著差异。T<sub>8</sub> 与 T<sub>5</sub> 无显著差异, 且均显著优于生料与泥炭土 ( $P < 0.05$ )。

生菜在 10 种处理基质中 Rubisco 活性为 2.30~10.98 U/g。在 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理基质

中的活性存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), T<sub>9</sub> 显著优于 T<sub>8</sub> ( $P < 0.05$ ), T<sub>8</sub> 显著优于 T<sub>7</sub> ( $P < 0.05$ )。其次, 泥炭土中的活性显著低于腐熟 60 d 桉树皮和 T<sub>5</sub> ( $P < 0.05$ )。生菜在生料中生长不良, 其叶片中的 Rubisco 活性均较低。

### 2.3 对氮代谢相关酶活性的影响

2.3.1 对 GS 和 GOGAT 活性的影响 4 种植物叶片中 GS 和 GOGAT 活性对 10 种处理基质的响应如图 4。

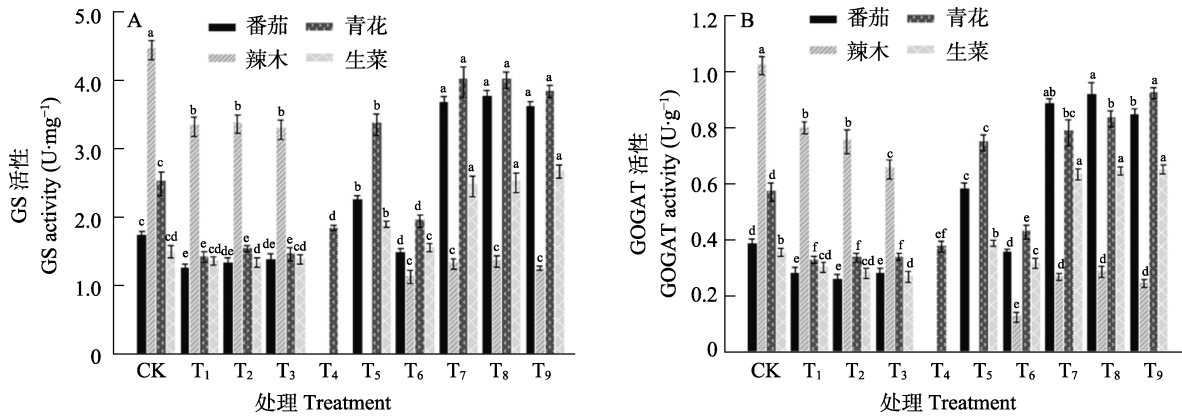
番茄在 10 种处理基质中 GS 活性为 1.275~3.778 U/mg, GOGAT 活性为 0.264~0.921 U/g。其中在 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理基质及 T<sub>5</sub> 中的这 2 种酶活性均显著高于泥炭土与其他处理基质 ( $P < 0.05$ )。GS 在 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理间的活性无显著差异, 在 3 个不同生料配比处理与 T<sub>6</sub> 中的活性显著低于泥炭土 ( $P < 0.05$ ); 而 GOGAT 在 T<sub>8</sub> 中的活性显著高于 T<sub>9</sub> ( $P < 0.05$ ), 且在 T<sub>6</sub> 中的活性与泥炭土无显著差异。

辣木在 10 种处理基质中 GS 活性为 1.161~4.483 U/mg, GOGAT 活性为 0.130~1.030 U/g。在泥炭土中的这 2 种酶活性均显著高于所有桉树皮基质处理 ( $P < 0.05$ ), 其中生料显著优于腐熟 40 d 和腐熟 60 桉树皮 ( $P < 0.05$ )。GS 在 3 个不同生料配比处理中的活性无显著差异; 而 GOGAT 在 T<sub>3</sub> 中的活性显著低于另外 2 个生料处理 ( $P < 0.05$ ), 且在 T<sub>6</sub> 中的活性显著偏低 ( $P < 0.05$ )。

青花在 10 种处理基质中 GS 活性为 1.448~4.039 U/mg, GOGAT 活性为 0.333~0.930 U/g。这 2 种酶在 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理基质和 T<sub>5</sub> 中的

活性均显著高于泥炭土 ( $P<0.05$ )。其中, GS 活性在 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理间无显著差异, 且均显著高于  $T_5$  ( $P<0.05$ )。而 GOGAT 在  $T_9$  中的活性显著高于  $T_8$  与  $T_7$  ( $P<0.05$ ), 且  $T_7$  与  $T_5$  无显著差异。生菜在 10 种处理基质中 GS 活性为 1.359~

2.696 U/mg, GOGAT 活性为 0.275~0.655 U/g。其中, GS 在 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理基质和  $T_5$  中的活性显著高于泥炭土和其他桉树皮处理 ( $P<0.05$ ), 且 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理间无显著差异; 而 GOGAT 在  $T_5$  中的活性与泥炭土无显著差异。



同种植物中不同小写字母表示差异显著 ( $P<0.05$ )。

Different lowercase letters in the same plant indicate significant difference ( $P<0.05$ ).

图 4 不同处理基质中 4 种植物叶片的 GS 和 GOGAT 活性

Fig. 4 GS and GOGAT activity in leaves of four plants in treatments

2.3.2 对 NR 活性的影响 10 种处理基质对 4 种植物叶片中 NR 活性的影响如图 5。

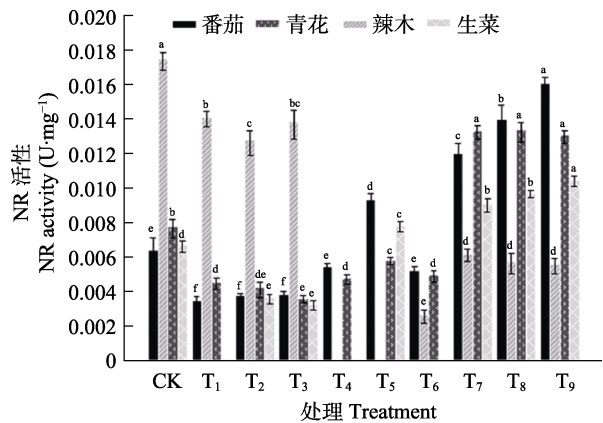
番茄在 10 种处理基质中 NR 活性为 0.003~0.016 U/mg。在 3 个腐熟 60 d 桉树皮处理和  $T_5$  中的活性均显著高于泥炭土 ( $P<0.05$ )。其中在  $T_9$  中的活性显著高于其他 9 个处理 ( $P<0.05$ ), 其次  $T_8$  显著高于  $T_7$  ( $P<0.05$ ),  $T_7$  显著高于  $T_5$  ( $P<0.05$ )。  $T_4$ 、 $T_6$  与 CK 间差异不显著, 但均显著高于 3 个生料处理 ( $P<0.05$ )。

辣木在 10 种处理基质中 NR 活性为 0.003~0.018 U/mg。在泥炭土中的活性显著高于所有桉树皮基质 ( $P<0.05$ ), 其中在 3 个不同生料配比处理中的活性均显著高于腐熟 40 d 和腐熟 60 d 桉树皮处理 ( $P<0.05$ )。3 个不同腐熟 60 d 桉树皮配比处理之间无显著差异, 但显著优于  $T_6$  ( $P<0.05$ )。

青花在 10 种处理基质中 NR 活性为 0.004~0.013 U/mg。在腐熟 60 d 桉树皮与腐熟 40 d 桉树皮中的活性差异与在这 2 种腐熟程度桉树皮中的 GS 活性差异大致相同, 不同的是, 在 CK 中的 NR 活性显著高于  $T_5$  ( $P<0.05$ )。

生菜在 10 种处理基质中 NR 活性为 0.003~0.011 U/mg。在  $T_9$  中的 NR 活性显著高于其他所有处理 ( $P<0.05$ ), 而  $T_7$  与  $T_8$  的差异不显著, 但均显著优于  $T_5$ 、CK 及生料 ( $P<0.05$ ), 其次  $T_5$  显

著优于 CK 和生料 ( $P<0.05$ ), 而 CK 优于生料 ( $P<0.05$ ), 3 个不同生料配比处理之间无显著差异。



同种植物中不同小写字母表示差异显著 ( $P<0.05$ )。

Different lowercase letters in the same plant indicate significant difference ( $P<0.05$ ).

图 5 不同处理基质中 4 种植物叶片的 NR 活性

Fig. 5 NR activity in leaves of four plants in treatments

### 3 讨论

蔗糖合成酶 (SS) 与蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 是反映植物碳代谢强度的重要指标。SS 是蔗糖合成途径中的一个重要控制点, 其活性反映蔗糖生物合成途径的能力<sup>[19-20]</sup>, 也是唯一能使蔗糖参与到组织构建、物质贮藏 (淀粉合成) 和植物细胞

新陈代谢（糖酵解）等多种路径的酶<sup>[21]</sup>。而 SPS 主要作用于诱导蔗糖的合成，并在一定程度上反映“源”端供给能力<sup>[22-23]</sup>。核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶（Rubisco）是光合作用中决定碳同化速率的关键酶，同时也是植物光呼吸的关键酶，其活性的高低反映了净光合速率的大小<sup>[24]</sup>。谷氨酰胺合成酶（GS）、谷氨酸合成酶（GOGAT）和硝酸还原酶（NR）等被称为植株体氮素代谢的关键酶<sup>[25]</sup>。GS/GOGAT 循环是高等植物氮同化的代谢中心，二者的活性均能反映植物氮素同化能力的强弱<sup>[26]</sup>。NR 是植物氮代谢的首个限速酶，其活性可反映植物的氮利用率<sup>[27]</sup>。

本研究中，桉树皮生料中的 3 种蔬菜叶片中的 6 种与碳、氮代谢相关酶活性均显著低于腐熟处理基质，其形态表现在：3 种蔬菜生长至 2~3 周后叶片颜色发生变化，生菜叶片发黄近白色；部分青花和番茄幼苗不能长出真叶，且子叶由绿色转变为紫红色。这主要因生料中的主要养分（NPK）含量仅为腐熟 40 d 桉树皮中的 62%，腐熟 60 d 桉树皮中的 23%<sup>[5]</sup>。植株缺乏养分的供给，叶片中与碳、氮代谢相关酶活性偏低，从而表征到叶片上，这与前人的研究结果一致<sup>[28-29]</sup>。此外，生料中并未添加尿素、鸡羊粪以及菌种进行腐熟处理，其添加物对植株苗期相关酶活性是否存在直接影响有待进一步研究。而辣木由于具有发达胚乳给植株提供养分<sup>[30]</sup>，且不耐受桉树皮经腐熟后释放的内源抑制物，如辣木的部分种子腐烂<sup>[5]</sup>，因此生料中的 6 种酶活性显著高于腐熟 40 d 和 60 d 桉树皮。3 种耐受桉树皮内源抑制物的蔬菜在腐熟 60 d 桉树皮中与碳、氮代谢相关的 6 种酶活性均显著高于泥炭土，这主要与二者的肥力与肥效有关，泥炭土中的主要养分（NPK）含量仅为腐熟 60 d 桉树皮中的 50%<sup>[5]</sup>，番茄生长 5 周后缺肥致叶片发黄，且泥炭土的肥效快而短暂，生菜与青花在泥炭土中播种后 2~3 周出现茎的徒长现象，而腐熟 60 d 桉树皮肥力高且肥效长，3 种蔬菜在其中生长良好，其中生菜又以复配 30% 珍珠岩的 T<sub>9</sub> 处理效果更佳，说明较大的基质孔隙度更有利于生菜的营养生长。

有研究表明部分酚酸类化合物有促进种子萌发与幼苗生长的作用<sup>[31-34]</sup>，本研究亦发现，3 种蔬菜在 T<sub>4</sub> 和 T<sub>6</sub> 中的 6 种酶活性大部分相比泥炭土不显著，而在 T<sub>5</sub> 中的酶活性显著高于泥炭土，因复配不同比例珍珠岩对部分酶活性亦产生显著

影响，因此桉树皮内源酚酸类物质与养分含量以及基质的物理特性都可能是致使 T<sub>5</sub> 中酶活性高于泥炭土的原因。在泥炭土和不同腐熟程度处理组间，3 种氮代谢相关酶活性差异比 3 种碳代谢相关酶活性差异大，说明氮代谢相关酶的活性受基质中养分含量以及桉树皮内源化合物的影响比碳代谢相关酶的影响更大，而桉树皮内源化合物对碳、氮代谢相关酶活性的影响机理有待进一步的研究。

## 参考文献

- [1] 索琳娜. 几种农林生物质废弃物再利用生产无土栽培基质技术及应用[D]. 北京: 北京林业大学, 2012. SUO L N. The conversion and application of several agro-forestry biomass residues into growing media[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2012. (in Chinese)
- [2] 刘畅, 王继富. 5 个时期黑龙江省天然湿地动态及其影响因素研究[J]. 湿地科学, 2017, 15(1): 80-84. LIU C, WANG J F. Dynamic of natural wetlands in Heilongjiang province in five periods and influence factors[J]. Wetland Science, 2017, 15(1): 80-84. (in Chinese)
- [3] BARBOSA L, FILOMENO C, TEIXEIRA R. Chemical variability and biological activities of *Eucalyptus* spp. essential oils[J]. Molecules, 2016, 21: 1671-1705.
- [4] BENCHAA S, HAZZITB M, ABDELKRIMA H. Allelopathic effect of *Eucalyptus citriodora* essential oil and its potential use as bioherbicide[J]. Chemistry & Biodiversity, 2018, 15(8): 522-531.
- [5] 黎书会, 吴疆翀, 贺思腾, 孙恒, 郑益兴, 张燕平, 张体坤, 刘剑金, 童清, 唐红燕, 孙启涛. 以桉树皮为原料的有机基质育苗效果[J]. 热带作物学报, 2021, 42(8): 2313-2323. LI S H, WU J C, HE S T, SUN H, ZHENG Y X, ZHANG Y P, ZHANG T K, LIU J J, TONG Q, TANG H Y, SUN Q T. Effect of *Eucalyptus* bark as seedling substrate[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(8): 2313-2323. (in Chinese)
- [6] 戴明宏, 赵久然, 杨国航, 王荣焕, 陈国平. 不同生态区和不同品种玉米的源库关系及碳氮代谢[J]. 中国农业科学, 2011, 44(8): 1585-1595. DAI M H, ZHAO J R, YANG G H, WANG R H, CHEN G P. Source-sink relationship and carbon-nitrogen metabolism of maize in different ecological regions and varieties[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(8): 1585-1595. (in Chinese)
- [7] 梁晓艳, 郭峰, 张佳蕾, 孟静静, 李林, 万书波, 李新国. 适宜密度单粒精播提高花生碳氮代谢酶活性及荚果产量与籽仁品质[J]. 中国油料作物学报, 2016, 38(3): 336-343. LIANG X Y, GUO F, ZHANG J L, MENG J J, LI L, WAN

- S B, LI X G. Effects of single-seed sowing density on characteristics related to yield and quality of peanut (*Arachis hypogaea* L.)[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2016, 38(3): 336-343. (in Chinese)
- [8] 宁宇, 邓惠惠, 李清明, 米庆华, 韩宾, 艾希珍. 红蓝光质对芹菜碳氮代谢及其关键酶活性的影响[J]. 植物生理学报, 2015, 51(1): 112-118.  
NING Y, DENG H H, LI Q M, MI Q H, HAN B, AI X Z. Effects of red and blue light quality on the metabolites and key enzyme activities of carbon-nitrogen metabolism in celery[J]. Plant Physiology Journal, 2015, 51(1): 112-118. (in Chinese)
- [9] 王淑君, 刘金荣, 王素英, 刘海萍, 闫宏山, 宋中强. 豫谷 18 功能叶碳氮代谢关键酶活性研究[J]. 中国种业, 2021(6): 59-62.  
WANG S J, LIU J R, WANG S Y, LIU H P, YAN H S, SONG Z Q. Activities of key enzymes of carbon-nitrogen metabolism in functional leaves of Yugu 18[J]. China seed industry, 2021(6): 59-62. (in Chinese)
- [10] 刘纪霜, 亢希然, 李雪枝, 陈超, 庞健. 桉树皮栽培秀珍菇配方筛选试验[J]. 中国食用菌, 2016, 35(6): 73-75.  
LIU J S, KANG X R, LI X Z, CHEN C, PANG J. Screening test on the formula of *Pleurotus geesteranus* cultivated by *Eucalyptus* bark[J]. Edible Fungi of China, 2016, 35(6): 73-75. (in Chinese)
- [11] 陈丽新, 黄卓忠, 陈振妮, 王灿琴, 韦仕岩, 吴圣进. 桉树皮、桉树屑栽培平菇营养成分和重金属分析[J]. 南方农业学报, 2015, 46(10): 1883-1886.  
CHEN L X, HUANG Z Z, CHEN Z N, WANG C Q, WEI S Y, WU S J. Analysis on nutritive component and heavy metal of *Pleurotus ostreatus* cultivated with bark and sawdust of eucalyptus[J]. Journal of Southern Agriculture, 2015, 46(10): 1883-1886. (in Chinese)
- [12] 亢希然, 刘纪霜, 谢日禄, 莫良玉, 李雪枝, 庞健. 桉树皮栽培姬菇试验[J]. 食用菌, 2013, 35(6): 31-32.  
KANG X R, LIU J S, XIE R L, MO L Y, LI X Z, PANG J. Experiment of *Pleurotus ostreatus* with *Eucalyptus* bark[J]. Acta Edulis Fungi, 2013, 35(6): 31-32. (in Chinese)
- [13] ZHU Y J, KOMOR E, MOORE P H. Sucrose accumulation in the sugarcane stem is regulated by the difference between the activities of soluble acid invertase and sucrose phosphate synthase[J]. Plant Physiology, 1997, 115: 609-616.
- [14] MIRAJKAR S J, SUPRASANNA P, VAIDYA E R. Spatial distribution and dynamics of sucrose metabolising enzymes in radiation induced mutants of sugarcane[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 100: 85-93.
- [15] CHENG L, FUCHIGAMI L H. Rubisco activation state decreases with increasing nitrogen content in apple leaves[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(351): 1687-1694.
- [16] CRISTINA R G S, GUSTAF E D, ANABELA B S, ELIZABETE C S. Spectrophotometric determination of rubisco activity and activation state in leaf extracts[J]. Photosynthesis: Methods and Protocols, 2018, 1770: 239-250.
- [17] CHUAN C L, CHING H K. Disturbed ammonium assimilation is associated with growth inhibition of roots in rice seedlings caused by NaCl[J]. Plant Growth Regulation, 1996, 18: 233-238.
- [18] YU X Z, ZHANG F. Activities of nitrate reductase and glutamine synthetase in rice seedlings during cyanide metabolism[J]. Journal of Hazardous Materials, 2012, 225: 190-194.
- [19] FUKUDA A, YOSHINAGA S, NAGATA K, SHIRATSUCHI H. Rice cultivars with higher sucrose synthase activity develop longer coleoptiles under submerged conditions[J]. Plant Production Science, 2008, 11(1): 67-75.
- [20] VERMA A K, UPADHYAY S K, VERMA P C, SOLOMON S, SINGH S B. Functional analysis of sucrose phosphate synthase (SPS) and sucrose synthase (SS) in sugarcane (*Saccharum*) cultivars[J]. Plant Biology, 2011, 13(2): 325-329.
- [21] 陈俊伟, 张上隆, 张良诚, 徐昌杰, 陈昆松. 柑橘果实遮光处理对发育中的果实光合产物分配、糖代谢与积累的影响[J]. 植物生理学报, 2001(6): 499-504.  
CHEN J W, ZHANG S L, ZHANG L C, XU C J, CHEN K S. Effects of fruit shading on photosynthate partitioning, sugar metabolism and accumulation in developing satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) fruit[J]. Acta Phytophysiological Sinica, 2001(6): 499-504. (in Chinese)
- [22] 胡博文, 谷娇娇, 贾琰, 沙汉景, 张君颜, 黄书勤, 赵宏伟. 盐胁迫对寒地粳稻籽粒淀粉形成积累及产量的影响[J]. 华北农学报, 2019, 34(1): 115-123.  
HU B W, GU J J, JIA Y, SHA H J, ZHANG J Y, HUANG S Q, ZHAO H W. Effect of salt stress on starch formation and yield of *Japonica* rice in cold-region[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2019, 34(1): 115-123. (in Chinese)
- [23] 甘彩霞, 吴楚. 蔗糖代谢中 3 类关键酶的研究进展[J]. 长江大学学报(自科版)农学卷, 2007(1): 74-78.  
GAN C X, WU C. Research progress of three key enzymes in sucrose metabolism[J]. Journal of Yangtze University (Nat Sci Edit) Agri Sci V, 2007(1): 74-78. (in Chinese)
- [24] 姜振升. 黄瓜 Rubisco 与 Rubisco 活化酶对低温弱光的响应与适应[D]. 泰安: 山东农业大学, 2010.  
JIANG Z S. Response to low temperature and low light intensity of Rubisco and Rubisco activase in cucumber[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2010. (in Chinese)
- [25] 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.
- QUAN X Y. Interactive effects of light intensity and nitrogen supply on dry matter production and carbon-nitrogen metabolism of rice[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2013. (in Chinese)
- [26] KISHOREKUMAR R, BULLE M, WANY A, GUPTA K J. An overview of important enzymes involved in nitrogen assimilation of plants[J]. Nitrogen Metabolism in Plants, 2020: 1-13.
- [27] CHAMIZO A A, SANZ L E, LLAMAS A, GALVAN A, FERNANDEZ E. Nitrate reductase regulates plant nitric oxide homeostasis[J]. Trends in Plant Science, 2017, 22(2): 163-174.
- [28] 岳俊芹. 不同氮素形态配比对烤烟叶片碳氮代谢的影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2004.
- YUE J Q. Effect of different nitrogen forms and ratios on carbon-nitrogen metabolism of flue-cured tobacco leaves[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2004. (in Chinese)
- [29] 杜伦静. 密度和氮肥对川中丘区夏玉米生育后期叶片衰老及碳氮代谢的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2020.
- DU L J. Effects of density and nitrogen fertilizer on leaf senescence and carbon and nitrogen metabolism of summer maize at later growth stages in hilly region of Sichuan[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2020. (in Chinese)
- [30] LEONE A, SPADA A, BATTEZZATI A, SCHIRALDI A, ARISTIL J, BERTOLI S. *Moringa oleifera* seeds and oil: characteristics and uses for human health[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2016, 17(2141): 1-14.
- [31] LI P D, WANG X X, LI Y L, WANG H W, LANG F Y, DAI C C. The contents of phenolic acids in continuous cropping peanut and their allelopathy[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30 (8): 2128-2134.
- [32] ZHANG W, MA Y Q, WANG Z, YE X X, SHUI J F. Some soybean cultivars have ability to induce germination of sunflower broomrape[J]. PLoS One, 2013, 8(3): e59715.
- [33] 余蕊, 马永清. 大麻对瓜列当和向日葵列当种子萌发诱导作用研究[J]. 中国农业大学学报, 2014, 19(4): 38-46.
- YU R, MA Y Q. Melon broomrape and sunflower broomrape seeds germination induced by hemp (*Cannabis sativa* L.) plants[J]. Journal of China Agricultural University, 2014, 19(4): 38-46. (in Chinese)
- [34] 郎明, 马永清, 董淑琦, 肖恩时. 苗期棉花对向日葵列当种子萌发诱导作用初探[J]. 生态环境学报, 2011, 20(1): 79-83.
- LANG M, MA Y Q, DONG S Q, XIAO E S. Allelopathic effect of cotton in seedling stage on sunflower broomrape[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2011, 20(1): 79-83. (in Chinese)