

CO₂ 浓度和温度升高对谷子各生育期土壤氧化还原酶活性的影响

王雪松¹, 郑粉莉^{1,2*}, 王 婧¹, 焦健宇¹, 赵苗苗¹, 魏晗梅¹

(1. 西北农林科技大学水土保持研究所, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;

2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘 要: 研究 CO₂ 浓度和温度升高对作物各生育期土壤氧化还原酶活性的影响, 有助于分析气候变化对土壤养分循环过程的影响。本研究结合人工气候室和盆栽控制实验, 模拟 3 种气候情景(当前环境 CO₂ 浓度和温度、仅 CO₂ 浓度升高、CO₂ 浓度和温度均升高)和 2 种水分条件(充分供水和轻度干旱), 研究了谷子 (*Setaria italica*) 开花期、开花后 10 d、灌浆期和收获期 4 个生育期土壤氧化还原酶活性对 CO₂ 浓度升高和增温的响应。结果表明, CO₂ 浓度由 400 μmol mol⁻¹ 升至 700 μmol mol⁻¹ 显著抑制了土壤过氧化氢酶和多酚氧化酶活性, 二者降幅分别为 2.86%~7.99% 和 8.63%~27.00%; 而温度由 22 °C 增加到 26 °C 显著增加了土壤过氧化氢酶和多酚氧化酶活性, 二者增幅分别为 2.10%~9.83% 和 10.03%~24.96%; CO₂ 浓度升高和增温的交互作用对两种土壤酶活性的影响在谷子 4 个生育期均无显著影响。谷子生育期对土壤氧化还原酶活性有显著影响, CO₂ 浓度升高与生育期的交互作用对两种土壤氧化还原酶活性均有显著影响, 但增温与生育期交互作用仅对土壤多酚氧化酶活性有显著影响。冗余分析(RDA)结果显示, 土壤 NH₄⁺ 和 MBN 对土壤多酚氧化酶活性的变化有较高的解释度。CO₂ 浓度升高抑制土壤氧化还原酶活性, 增温提高土壤氧化还原酶活性, 两者在多数谷子生育期表现为拮抗作用; 谷子生育期影响土壤氧化还原酶活性对气候变化的响应; 土壤有效 N 含量是影响土壤多酚氧化酶活性的重要因素。

关键词: CO₂ 浓度升高; 增温; 生育期; 土壤多酚氧化酶; 土壤过氧化氢酶

中图分类号: S154 **文献标识码:** A **文章编号:** 0564-3945(2021)05-1140-09

DOI: 10.19336/j.cnki.trtb.2021031602

王雪松, 郑粉莉, 王 婧, 焦健宇, 赵苗苗, 魏晗梅. CO₂ 浓度和温度升高对谷子各生育期土壤氧化还原酶活性的影响 [J]. 土壤通报, 2021, 52(5): 1140-1148

WANG Xue-song, ZHENG Fen-li, WANG Jing, JIAO Jian-yu, ZHAO Miao-miao, Wei Han-mei. Effects of CO₂ and Temperature Elevation on Soil Oxidoreductase Enzyme Activities During Different Millet Growth Periods[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2021, 52(5): 1140-1148

大气 CO₂ 浓度急剧上升导致的气候变暖以及极端气候事件增多, 是人类在 21 世纪面对的重要挑战^[1]。过去数十年中, 各类生态系统对气候变化的响应成为了生态学的研究热点^[2-3]。对于陆地生态系统而言, 土壤酶活性的高低是表征土壤肥力、生态环境稳定性甚至土壤修复状况的重要指标^[4-6], 而研究土壤酶活性对气候变化驱动因子的响应, 有助于深入了解陆地生态系统物质循环和能量流动在全球气候变化背景下的变化趋势^[7]。

土壤酶作为陆地生态系统的重要组成部分, 参与土壤有机质的转化和分解, 调节土壤养分循环, 主要来源于土壤微生物和植物根系的分泌物以及动植物

残体分解释放。土壤酶包括存在于活细胞内的胞内酶和释放于土壤中的胞外酶, 土壤胞外酶相关的研究最为广泛^[5,7], 而土壤胞外酶功能上可以分为水解酶和氧化还原酶两类^[8]。土壤氧化还原酶对底物特异性较低, 一般分为以 O₂ 为电子受体的酚氧化酶和以 H₂O₂ 为电子受体的过氧化物酶, 二者驱动土壤中芳香族化合物以及过氧化物的分解, 降解土壤中的木质素和腐殖质, 为植物与土壤微生物提供碳和其他营养物质, 也减轻土壤中酚类化合物和金属离子的毒性^[9]。此外, Sinsabaugh *et al.*^[5] 的研究表明, 土壤氧化还原酶活性的时空变异性明显大于土壤水解酶, 且外界环境条件的改变对土壤氧化还原酶活性的影

收稿日期: 2021-03-18; 修订日期: 2021-07-06

基金项目: 中国科学院国际合作局国际伙伴计划项目(161461KYSB20170013)

作者简介: 王雪松(1996-), 男, 湖北武汉人, 在读硕士研究生, 主要从事气候变化和土壤生态方面的研究。Email: wxs@nwfufu.edu.cn

*通讯作者: Email: flzh@ms.iswc.ac.cn

响更为强烈；同时，土壤氧化还原酶对土壤碳和氮含量的变化敏感，其活性与土壤中非稳定性有机碳的含量呈负相关；此外，土壤氧化还原酶的活性直接影响土壤有机碳稳定性以及其在环境中的贮存^[9]。因此，明确气候变化对农田系统土壤氧化还原酶活性的影响将为评估未来气候情景下农田土壤有机碳稳定性以及土壤肥力潜在变化提供科学依据。

由于气候变化对土壤的直接作用与可能的间接作用相互混淆，其对土壤氧化还原酶活性的影响机制尚不明确^[10]。普遍认为，CO₂ 浓度升高对土壤氧化还原酶活性的影响受到植物种类^[11]、土壤养分^[2, 12]以及季节变化^[13]等因素的影响，这些因素均能通过改变土壤真菌活性和组成，间接影响真菌对土壤酚氧化酶的分泌，因此，在不同生态系统模拟 CO₂ 升高的试验结果存在较大差异^[12-14]。与之相比，增温对土壤氧化还原酶活性的影响机制更为复杂，一方面因为土壤氧化还原酶的温度敏感性存在较大的空间异质性^[14]和明显的季节变化^[15]，因而不同试验条件下增温对其酶促反应速率的直接影响不尽相同；另一方面增温的间接作用也极大影响了模拟试验结果，例如增温能够加速土壤水分散失，改善土壤水分较高地区的土壤厌氧环境，使土壤氧化还原酶活性增加^[9, 16]，但在干旱半干旱地区，增温加剧了土壤水分限制，抑制土壤氧化还原酶活性^[10]。此外，目前大多研究仅涉及单一气候因子变化对土壤氧化还原酶的影响，但气候变化驱动因子（如 CO₂ 浓度升高、增温、干旱）往往相互作用，这些因子间复杂的相互作用

可能导致与单因子不同或不可预测的结果^[17]。因此，深入研究多因子交互作用下土壤氧化还原酶对气候变化的响应，能够完善土壤养分的相关研究，有助于评估未来气候条件下土壤养分循环过程。

目前，关于土壤酶活性对气候变化响应的研究主要侧重森林^[18]、草地^[19]、湿地^[9]等生态系统，对农田生态系统的研究鲜见报道，尤其是气候变化对作物不同生育期土壤氧化还原酶活性的影响研究还十分缺乏。因此，本研究通过盆栽控制试验，利用人工气候室模拟 CO₂ 浓度和温度升高，研究谷子（*Setaria italica*）各生育期土壤氧化还原酶活性对 CO₂ 升高和增温的响应，以期对未来农业生产策略的制定提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计及依据

基于当前环境 CO₂ 浓度和温度的监测数据，以及 IPCC 对本世纪末大气 CO₂ 浓度和温度的预测数据，本试验共设置当前环境 CO₂ 浓度和温度、仅 CO₂ 浓度升高、CO₂ 浓度和温度均升高 3 种气候情景，且在每种气候情景下均设置充分供水和轻度干旱两种水分条件，总计 6 种处理。具体试验设计及依据见表 1。基于李明哲等^[20]对谷子生育期划分的结果，分别在谷子开花期、开花后 10 d、灌浆期和收获期 4 个谷子生育期采样，测定土壤氧化还原酶活性及其他作物和土壤指标，每次采样各处理设置 4 个重复，所需盆栽共计 96 盆。

表 1 CO₂ 浓度、温度和土壤水分梯度设计依据
Table 1 Design basis of CO₂ concentration, temperature and soil moisture gradient

气候情景 Climate scenario	设置水平 Setting level	水分条件 Water condition	设计依据 Design basis
当前环境 CO ₂ 浓度和温度 (CO _{2c} +T _c)	400 μmol mol ⁻¹ CO ₂ 浓度+日均温 22 °C	充分供水 轻度干旱	世界温室气体数据中心 (WDCGG) 2017 年大气 CO ₂ 浓度监测数据 ^[21] 和国家气象科学数据中心 (武功站) 1981—2010 年 6—9 月的累年日平均气温 ^[22]
CO ₂ 浓度升高和当前环境温度 (CO _{2c} +T _c)	700 μmol mol ⁻¹ CO ₂ 浓度+日均温 22 °C	充分供水 轻度干旱	IPCC CMIP5 预测 21 世纪末的 CO ₂ 浓度 ^[1] 和国家气象科学数据中心 (武功站) 1981—2010 年 6—9 月的累年日平均气温
CO ₂ 浓度和温度均升高 (CO _{2c} +T _c)	700 μmol mol ⁻¹ CO ₂ 浓度+日均温 26 °C	充分供水 轻度干旱	IPCC CMIP5 预测 21 世纪末的 CO ₂ 浓度和 IPCC CMIP5 预测 21 世纪后期的增温幅度 ^[1] (+4 °C)

注：土壤水分设置基于前人研究成果^[23-24]。充分供水（70%田间持水量即18.0%质量含水量）；轻度干旱（50%田间持水量即13.0%质量含水量）

1.2 试验步骤

气候模拟试验于西北农林科技大学人工气候室进行。供试作物为黄土高原典型旱作作物谷子（*S. italica*），品种为晋谷 21，全生育期 120~140 d。供试土壤采集自陕西省杨陵区农田 0~20 cm 耕层，土

壤类型为壤土。土壤有机质、全氮、全磷含量分别为 31.03、1.51 和 0.97 g kg⁻¹，速效磷含量为 26.59 mg kg⁻¹，土壤 pH 值（土水比 1: 2.5）为 8.3，土壤容重为 1.26 g cm⁻³，土壤田间持水量为 26% 质量含水量。土壤颗粒组成为：黏粒 22.67% (<0.002 mm)、

粉粒 44.07% (0.002 ~ 0.02 mm), 砂粒 33.26% (0.02 ~ 2 mm)。

2019 年 4 月 19 日进行播种。供试土壤风干过 5 mm 筛, 然后装入内径和深度分别为 21 cm 和 27 cm 的圆柱形桶, 具体是依据田间测定的土壤容重计算每盆装土质量 (7.00 kg), 装填深度为 20 cm; 同时每盆施入 100 mg kg⁻¹ 纯氮, 并将肥料与土充分混匀后装盆。

播种前测定土壤含水量 (4% 质量含水量), 将土壤含水量补充至 100% 田间持水量 (即 26% 质量含水量), 静置 24 h 后播种, 每盆 5~7 穴, 每穴 1~2 粒, 并封上保鲜膜保持土壤湿度直至出苗; 在谷子三叶期间苗, 保留长势大小相近的 3 株幼苗, 并使其在盆内均匀分布。播种后至拔节前均将盆栽放置于室外培养, 每周供水 1~2 次, 用称重法控制土壤含水量, 使所有盆栽土壤水分保持在 60% 田间持水量 (即 15.6% 质量含水量)。进入拔节期后, 于 2019 年 6 月 5 日将所有盆栽全部转移至人工模拟气候室中进行气候情景模拟。采用随机抽样原则将盆栽分为 3 组, 并分别放入 3 个气候室中。第一组为对照组, 试验条件为 CO₂ 浓度为 400 μmol mol⁻¹ 和日均温度为 22 °C; 第二组为 CO₂ 浓度升高而保持温度不变的试验处理, 即 CO₂ 浓度为 700 μmol mol⁻¹ 和日均温度为 22 °C; 第 3 组为 CO₂ 浓度和温度均升高的试验处理, 即 CO₂ 浓度为 700 μmol mol⁻¹ 和日

均温度为 26 °C。同一气候室中盆栽再随机分为两组, 分别设置充分供水和轻度干旱 2 种水分条件, 模拟试验过程中每日采用称重法控制土壤含水量; 并在每个生育期, 根据植株地上部分鲜重校正控水量。此外, 人工气候室其他条件设置模拟谷子大田环境, 光周期为 12 h/12 h, 光照时间为 8:00—20:00, 最大光强为 600 μmol m⁻² s⁻¹, 空气相对湿度设置为 60%, 温度依据武功县温度日变化数据^[22] 设置 24 h 周期变化, 昼升夜降, 12:00—14:00 为日最高温, 0:00 为日最低温。另外, 试验过程中每周调整各气候室内的盆栽位置, 避免由于局部光照、温度与湿度差异而产生的影响。

1.3 样品采集

由于 CO₂ 浓度、温度及土壤水分条件的不同, 试验处理间谷子进入各生育期的时间存在一定差别, 故而采样时间也存在一定差异, 具体采样日期详见表 2。采样时, 先分别收集植株地上部分 (叶、茎和穗), 再将植株根系与土壤分离, 并用去离子水将所有根系冲洗干净。样品采集后将地上部分与根系在 105 °C 杀青 30 min, 然后 60 °C 烘干至恒重, 即为植株地上部分生物量以及地下生物量。剩余盆栽土壤均匀混合后过 2 mm 筛, 一部分样品保存于 4 °C 冰箱, 用于测定土壤铵态氮和土壤微生物生物量碳氮; 一部分样品风干后过 1 mm 和 0.15 mm 筛, 用于土壤氧化还原酶活性和其他土壤养分的测定。

表 2 采样时间
Table 2 Sampling date

试验处理 Treatment	开花期 (m/d) Anthesis	开花后 (m/d) 10 d 10 d after anthesis	灌浆期 (m/d) Grain filling	收获期 (m/d) Maturity
CO ₂ +T _c +AW	7/20	7/30	8/9	9/19
CO ₂ +T _c +MD	7/20	7/30	8/9	9/19
CO _{2e} +T _c +AW	7/9	7/19	7/31	9/11
CO _{2e} +T _c +MD	7/9	7/19	7/31	9/11
CO _{2e} +T _e +AW	7/7	7/17	7/29	9/10
CO _{2e} +T _e +MD	7/7	7/17	7/29	9/10

注: CO_{2c}表示当前环境CO₂浓度; T_c表示当前环境温度; CO_{2e}表示CO₂浓度升高; T_e表示温度升高; AW表示充分供水; MD表示轻度干旱。

1.4 测定方法

土壤氧化还原酶活性测定: 参考关松荫^[25] 的方法测定土壤氧化还原酶活性。其中, 土壤过氧化氢酶活性的测定采用高锰酸钾滴定法, 活性单位以 1 g 干土加入 10 ml 0.3% 过氧化氢溶液培养 0.5 h 后, 所消耗的 0.1 mol L⁻¹ KMnO₄ 溶液的毫升数表示; 土壤多酚氧化酶活性的测定采用邻苯三酚 (焦性没食子酸) 比色法, 活性单位以 1 g 干土加入 10 ml 1% 邻

苯三酚溶液培养 2 h 后生成的紫色没食子素的毫克数表示。

土壤其他指标测定: 土壤微生物生物量碳氮 (MBC/N) 采用氯仿熏蒸法-K₂SO₄ 溶液浸提-multi N/C3100 分析仪测定; 土壤有机碳 (SOC) 的测定采用 H₂SO₄-K₂Cr₂O₇ 外加热法; 土壤全氮 (TN) 的测定采用半微量开式法 (FOSS-Kjeltec 8400 凯氏定氮仪); 土壤全磷 (TP) 的测定采用 H₂SO₄-HClO₄ 消

煮—钼锑抗比色法（岛津-UV2600 紫外分光光度计）；土壤铵态氮（NH₄⁺）采用 KCl 溶液浸提-AA3 流动分析仪测定；土壤速效磷（AP）的测定采用 NaHCO₃ 浸提—钼锑抗比色法（UV2600 紫外分光光度计）；土壤 pH 的测定采用国标法（NY/T 1377—2007），使用雷磁 E-201 型复合电极测定。

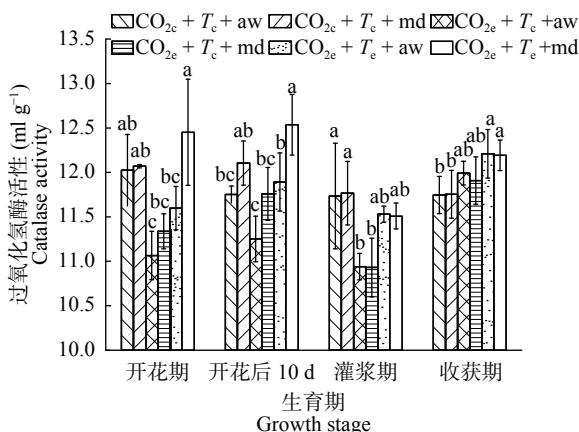
1.5 数据分析

采用 SAS 9.4 统计分析软件对谷子各生育期不同处理间的土壤氧化还原酶活性进行多重比较（Duncan 法， $P < 0.05$ ），以及重复测量方差分析（Repeated measures ANOVA），用 Origin 2018 软件作图。采用 Canoco5.0 软件对土壤氧化还原酶活性和其他变量进行冗余分析（Redundancy analysis, RDA），排序图在 Canoco5.0 完成后利用 AI 软件（Adobe illustrator）软件进行拼图和美化。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 浓度升高和增温对土壤氧化还原酶活性的影响

2.1.1 土壤过氧化氢酶活性对 CO₂ 浓度升高和增温的响应 由图 1 可知，CO₂ 浓度升高和增温对土壤过氧化氢酶活性的影响在两种水分条件下具有相一致的结果。在充分供水条件下，CO₂ 浓度升高（由 400 μmol mol⁻¹ 升至 700 μmol mol⁻¹）较之当前 CO₂ 浓度情景使土壤过氧化氢酶活性在开花期、开花后 10 d 和灌浆期分别下降 7.99%、4.26% 和 6.77%；而在轻



注:CO_{2c} 表示当前环境 CO₂ 浓度; T_c 表示当前环境温度; CO_{2e} 表示 CO₂ 浓度升高; T_e 表示温度升高; aw 表示充分供水; md 表示轻度干旱。同一生育期内不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($p < 0.05$)。下同

图 1 CO₂ 浓度升高和增温对谷子不同生育期土壤过氧化氢酶活性的影响

Fig.1 Effects of elevated CO₂ concentration and warming on soil catalase activities at different millet growth stages

度干旱条件下，土壤过氧化氢酶活性在 3 个生育期分别下降 6.07%、2.86% 和 7.10%。在 4 个谷子生育期，增温 4 °C（由 22 °C 升至 26 °C）对土壤过氧化氢酶活性均有促进作用，但仅在开花后 10 d 作用显著。与仅 CO₂ 浓度升高相比，在充分供水条件下，CO₂ 浓度和温度同时升高使土壤过氧化氢酶活性在谷子 4 个生育期分别上升 4.81%、5.69%、5.40% 和 2.10%；在轻度干旱条件下，其在 4 个生育期分别上升 9.83%、6.60%、5.29% 和 2.38%。对于开花期和开花后 10 d，相同气候情景下轻度干旱处理的土壤过氧化氢酶活性显著高于充分供水条件，而在灌浆期和收获期土壤过氧化氢酶活性在两种水分条件下基本相同。

2.1.2 土壤多酚氧化酶活性对 CO₂ 浓度升高和增温的响应 图 2 表明，在开花期 CO₂ 浓度升高和增温对土壤多酚氧化酶活性基本没有影响，而在其他 3 个生育期，CO₂ 浓度升高显著抑制土壤多酚氧化酶活性，而增温则显著提升了土壤多酚氧化酶活性。在充分供水条件下，与当前 CO₂ 浓度相比，CO₂ 浓度升高使土壤多酚氧化酶活性在开花后 10 d、灌浆期、收获期分别下降 8.07%、18.6% 和 19.05%；而在轻度干旱条件下，其在 3 个生育期分别下降 27.00%、8.63% 和 23.5%。与仅 CO₂ 浓度升高相比，在充分供水条件下，CO₂ 浓度和温度同时升高使开花后 10 d、灌浆期和收获期土壤多酚氧化酶活性分别上升 15.87%、10.03% 和 17.30%；而在轻度干旱条件下，其在 3 个时期分别上升 23.88%、9.88% 和 24.96%。相同气候情景下，两种充分供水和轻度干旱处理的

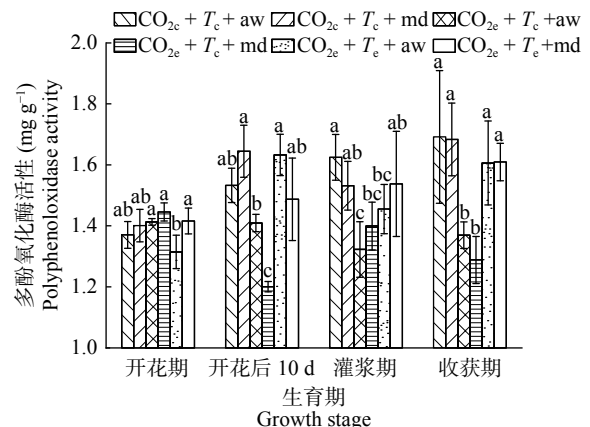


图 2 CO₂ 浓度升高和增温对谷子不同生育期土壤多酚氧化酶活性的影响

Fig.2 Effects of elevated CO₂ concentration and warming on soil polyphenol oxidase activities at different millet growth stages

土壤多酚氧化酶活性在 4 个生育期均无显著差异。

2.1.3 CO₂ 浓度升高、增温和生育期的交互作用对土壤过氧化氢酶和多酚氧化酶活性的影响 目前有关农田土壤酶活性影响的研究均表明, 作物不同生育阶段的生理过程和养分需求会影响土壤中水解酶和氧化酶的含量和活性^[26-27]。重复测量方差分析的结果(表 3)显示, 谷子生育期对过氧化氢酶和土壤多酚氧化酶活性均有显著影响 ($P < 0.05$), 且在轻度干

旱条件下其对土壤过氧化氢酶活性的影响达到极显著水平 ($P < 0.01$)。CO₂ 浓度升高与生育期的交互作用对土壤过氧化氢酶和多酚氧化酶活性均产生显著影响 ($P < 0.05$), 而增温与生育期的交互作用仅对土壤多酚氧化酶活性有显著影响 ($P < 0.05$), 表明作物生育期是影响土壤氧化还原酶活性对气候变化响应的重要因素。

表 3 CO₂、温度和谷子生育期对土壤氧化还原酶活性影响的重复测量方差分析

Table 3 Repeated measures ANOVA for the effects of CO₂, temperature, millet growth stage and their interaction on soil oxidoreductase activities

	水分条件 Water condition	因子 Factor						
		GS	CO ₂	Tem	CO ₂ × GS	Tem × GS	CO ₂ × Tem	CO ₂ × Tem × GS
过氧化氢酶	充分供水	0.0166*	0.0285*	0.0037**	0.013*	0.5978	0.9655	0.1214
	轻度干旱	0.0023**	0.0915	0.0140*	0.0151*	0.2493	0.1774	0.3457
多酚氧化酶	充分供水	0.0327*	0.0498*	0.0118*	0.0482*	0.0293*	0.6118	0.4127
	轻度干旱	0.0412*	0.006*	0.0538*	< 0.0001**	0.016*	0.2637	0.0920

注: GS: 生育期; Tem: 增温; *表示具有显著影响, **表示具有极显著的影响。

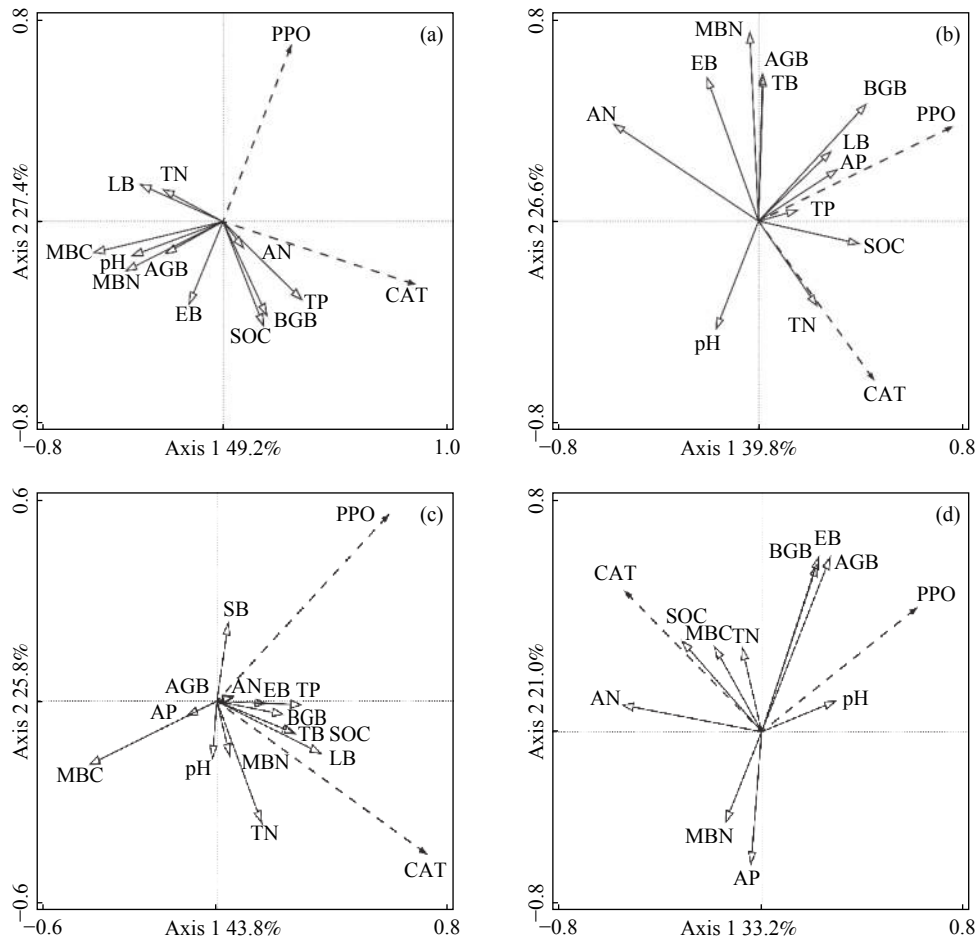
2.2 影响土壤氧化还原酶活性对 CO₂ 浓度升高和增温响应的作物和土壤因子分析

作物生物量指标和土壤理化指标(详见附表 1)作为解释变量参与冗余分析, 利用前项选择方法(Forward selection of expl.variables)对 14 个解释变量进行筛选, 并通过蒙特卡罗检验(Monte Carlo permutation test)评价它们对土壤氧化还原酶活性变化的解释度和显著性。图 3 和表 4 的结果显示, 所选解释变量在 4 个生育期的总解释度分别为 68.62%, 66.42%, 69.58%, 54.27%, 能够较为全面反映土壤氧化还原酶活性与环境因素之间的关系。开花期(图 3a), 环境因子与土壤氧化还原酶活性均呈不显著的负相关关系, 其中 MBC 和 SOC 对土壤氧化酶活性的变化具有较高的解释量; 开花后 10 d(图 3b), 地下生物量与 NH₄⁺具有较高的解释度, 其中地下生物量与土壤多酚氧化酶活性呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), 而 NH₄⁺与土壤过氧化氢酶和多酚氧化酶呈显著负相关关系 ($P < 0.05$); 灌浆期(图 3c), MBC、MBN 和 TP 对土壤氧化酶活性的变化有较高的解释量, 其中 MBN 对第二轴有主要贡献; 收获期(图 3d), 穗生物量与土壤氧化还原酶呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), 而 NH₄⁺与土壤多酚氧化酶呈显著的负相关关系。NH₄⁺和 MBN 在开花后 10 d-收获期具有较高的解释度, 表明在这一阶段

土壤中有效态 N 的含量和分配是影响土壤氧化还原酶活性的关键因素。

3 讨论

本研究结果显示, CO₂ 浓度升高对谷子土壤氧化还原酶活性主要表现为抑制作用, 且 CO₂ 浓度与谷子生育期的交互作用对土壤过氧化氢酶和多酚氧化酶活性均具有显著影响。普遍认为 CO₂ 浓度升高对土壤酶活性影响主要通过改变植物生理活动实现^[28-29], 邓红章等^[30]的研究显示当 CO₂ 浓度超出其适宜范围时土壤氧化还原酶活性会受到抑制, 而作物不同生育阶段适宜的 CO₂ 浓度范围不同^[31], 土壤氧化还原酶活性受抑制程度也不同。增温不仅可以通过植物生长过程间接影响土壤酶活性, 还可以直接影响土壤酶促反应速率^[32]。本研究中, 增温对 2 种土壤氧化还原酶活性主要表现为促进作用, 且增温与谷子生育期的交互作用对土壤多酚氧化酶活性的影响更为显著, 这可能是因为土壤过氧化氢酶的含量较高, 其受其他因素间接作用的影响较小。泥炭地的研究^[9]发现, 土壤过氧化物酶活性比土壤酚氧化酶活性高出 1000 倍, 土壤过氧化物酶活性仅受增温影响, 但土壤酚氧化酶同时受到增温、土壤 pH 和酚类物质含量的共同作用。由图 1 和图 2 可知, CO₂ 浓度升高和增温对土壤氧化还原酶活性的影响在多数



注: PPO: 多酚氧化酶; CAT: 过氧化氢酶; LB: 叶生物量; SB: 茎生物量; EB: 穗生物量; AGB: 地上生物量; BGB: 地下生物量; TB: 总生物量; (a)、(b)、(c)、(d) 分别为开花期、开花后 10 d、灌浆期和收获期 RDA 排序结果。

图 3 不同谷子生育期土壤氧化还原酶活性与环境因子的 RDA 排序图

Fig.3 RDA sequence of soil oxidoreductase activities and environment factors at different millet growth stages

时期表现出拮抗作用, 因此两者交互作用对两种土壤酶活性的影响在谷子 4 个生育期均无显著差异,

Tscherk et al^[33] 的研究也显示相似的结果。两种水分条件下土壤氧化还原酶活性对 CO₂ 浓度升高和增温

表 4 作物和土壤各因子的解释度和显著性检验结果

Table 4 Explanatory degree and significant test results of environmental factors

因子 Factor	开花期 Anthesis		开花后 10 d 10 d after anthesis		灌浆期 Grain filling		收获期 Maturity	
	解释度 (%) Explain	P	解释度 (%) Explain	P	解释度 (%) Explain	P	解释度 (%) Explain	P
LB	5.7	0.230	3.3	0.318	4.6	0.268	-	-
SB	-	-	-	-	6.8	0.144	-	-
EB	5.9	0.210	4.3	0.296	6.9	0.104	10.0	0.046*
AGB	2.2	0.580	5.7	0.174	3.3	0.332	2.1	0.534
BGB	6.5	0.220	13.3	0.026*	1.0	0.744	1.7	0.512
TB	-	-	0.9	0.740	2.2	0.478	-	-
MBC	13.9	0.080	-	-	9.4	0.116	2.9	0.418
MBN	4.1	0.360	7.0	0.114	13.1	0.038*	0.2	0.934
TN	6.5	0.286	1.4	0.638	4.4	0.262	6.2	0.168
TP	4.1	0.378	3.0	0.388	9.1	0.118	-	-
SOC	11.6	0.088	1.2	0.672	1.9	0.498	7.4	0.126
AP	-	-	5.1	0.250	2.4	0.436	8.5	0.106
NH ₄ ⁺	3.2	0.400	16.9	0.026*	1.1	0.732	10.0	0.032*
pH	5.0	0.314	4.2	0.280	3.6	0.326	5.1	0.258

注: LB: 叶生物量; SB: 茎生物量; EB: 穗生物量; AGB: 地上生物量; BGB: 地下生物量; TB: 总生物量。被剔除的因子不参与分析, 以-表示; 具有显著相关性的因子用*标明。

的响应无明显差异,这可能是因为水分条件对土壤氧化还原酶活性的影响主要通过改变土壤有氧条件;湿地和泥炭地等土壤水分较高生态系统的研究结果表明,干旱显著增加了土壤氧化还原酶活性^[14,34],而本研究供试土壤较为疏松,透气性较好,故而轻度干旱对土壤氧化还原酶活性无显著影响。

微生物—植物—土壤是一个十分复杂的体系,它们之间相互影响,相互制约,因此土壤氧化还原酶活性对 CO₂ 浓度升高和增温的响应受到土壤养分条件、土壤微生物、土壤结构以及植被条件等多种因素的影响^[14,35]。RDA 分析结果显示在不同生育期环境因子与土壤氧化还原酶活性的关系和解释度不同。谷子地上部分生物量对各生育期土壤氧化还原酶活性变化的解释度较低,这说明土壤氧化还原酶对 CO₂ 浓度升高和增温的响应受谷子地上生物量积累的影响较小;而谷子地下生物量在开花后 10 d 对土壤氧化还原酶活性的变化具有较高的解释度,这可能是因为在这一阶段谷子根系的生长较快,产生更多的根系分泌物而增加土壤氧化还原酶活性^[36]。CO₂ 浓度升高和增温会影响土壤中 N 的有效性以及植物对土壤 N 的吸收^[12,37],有研究表明土壤有效态 N 的增加抑制了土壤真菌对分泌氧化还原酶基因的表达^[38],Grandy et al^[39] 的研究也表明土壤中有效态 N 含量与土壤酚氧化酶活性呈负相关关系。本研究中,开花期土壤 MBC 和 SOC 对土壤氧化还原酶活性变化有较高的解释度,而在开花后至收获期土壤 NH₄⁺ 和 MBN 有较高的解释度,这可能是由于开花后谷子叶和茎的生长减缓而穗的生长十分迅速,其需要从土壤中获取更多的 N^[40],因此收获期谷子穗生物量与土壤多酚氧化酶活性呈显著的正相关关系。

4 结论

综上所述,CO₂ 浓度升高对土壤氧化还原酶活性具有负向作用,增温对土壤氧化还原酶活性具有正向作用,两者表现出拮抗作用。CO₂ 浓度和温度升高对谷子农田的影响土壤氧化还原酶活性的作用不受水分条件影响,土壤氧化还原酶活性对 CO₂ 浓度升高的响应受作物生育期的影响较大。CO₂ 浓度和温度升高主要通多影响土壤有效 N 来影响土壤酚氧化酶活性。本研究为探究未来气候变化下土壤养分循环机制的研究提供了数据支持,也为评估未来气候变

化下农田土壤肥力潜在变化提供科学依据。

参考文献:

- [1] IPCC 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[R]. IPCC, Geneva, Switzerland, 2014.
- [2] Heimann M, Reichstein M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks[J]. *Nature*, 2008, 451(7176): 289 – 292.
- [3] Berdugo M, Delgado-Baquerizo M, Soliveres S, et al. Global ecosystem thresholds driven by aridity[J]. *Science*, 2020, 367(6479): 787 – 790.
- [4] Moreno J L, Garcia C, Landi L, et al. The ecological dose value (ED50) for assessing Cd toxicity on ATP content and dehydrogenase and urease activities of soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(4 – 5): 483 – 489.
- [5] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(11): 1252 – 1264.
- [6] 关松荫. 土壤酶与土壤肥力[J]. *土壤通报*, 1980, (6): 41 – 44.
- [7] Xiao W, Chen X, Jing X, et al. A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 123: 21 – 32.
- [8] Allison S D, Gartner T B, Holland K, et al. Soil enzymes: Linking proteomics and ecological processes. In: *Manual of Environmental Microbiology*. 3th ed[M]. Washington DC: American Society of Microbiology, 2007: 704-711.
- [9] Jassey V E J, Chiapusio G, Gilbert D, et al. Phenoloxidase and peroxidase activities in sphagnum-dominated peatland in a warming climate[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 46: 49 – 52.
- [10] Henry H A L. Reprint of “Soil extracellular enzyme dynamics in a changing climate” [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 56: 53 – 59.
- [11] 任欣伟,唐景毅,柳静臣,等. 不同氮水平下 CO₂ 升高及增温对幼苗土壤酶活性的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2014, 36(5): 44 – 53.
- [12] Phillips R P, Finzi A C, Bernhardt E S. Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(2): 187 – 194.
- [13] Zheng J Q, Han S J, Ren F R, et al. Effects of long-term CO₂ fumigation on fungal communities in a temperate forest soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(10): 2244 – 2247.
- [14] Sinsabaugh R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(3): 391 – 404.
- [15] Jing X, Wang Y, Chung H, et al. No temperature acclimation of soil extracellular enzymes to experimental warming in an alpine grassland ecosystem on the Tibetan Plateau[J]. *Biochemistry*,

- 2014, 117(1): 39 – 54.
- [16] Seo J, Jang I, Jung J Y, et al. Warming and increased precipitation enhance phenol oxidase activity in soil while warming induces drought stress in vegetation of an Arctic ecosystem[J]. *Geoderma*, 2015, 259-260: 347 – 353.
- [17] Gutknecht J L M, Henry H A L, Balsler T C. Inter-annual variation in soil extra-cellular enzyme activity in response to simulated global change and fire disturbance[J]. *Pedobiologia*, 2010, 53(5): 283 – 293.
- [18] 马志良, 赵文强, 刘 美. 高寒灌丛生长季根际和非根际土壤多酚氧化酶和过氧化氢酶活性对增温的响应[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3681 – 3688.
- [19] Puissant J, Jasse J, Mills R T E, et al. Seasonality alters drivers of soil enzyme activity in subalpine grassland soil undergoing climate change[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 266 – 274.
- [20] 李明哲, 郝洪波, 崔海英. 谷子规模化高效栽培技术研究[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2016: 15-17.
- [21] World Data Centre for Greenhouse Gases [OL]. (2019-02-19) [2021-01-05]. <https://gaw.kishou.go.jp/>.
- [22] 国家气象数据中心[OL]. [2021-01-05]http://data.cma.cn/order/list/show_value/normal.html.
- [23] 王永丽, 王 珏, 杜金哲, 等. 不同时期干旱胁迫对谷子农艺性状的影响[J]. *华北农学报*, 2012, 27(6): 125 – 129.
- [24] 袁 蕊, 郝兴宇, 胡晓雪, 等. 干旱对谷子灌浆期光合生理及生长发育的影响[J]. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 2017, 37(6): 396 – 401.
- [25] 关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1986: 320-337.
- [26] 刘 磊, 谷 洁, 高 华, 等. 不同施肥水平对小麦生长期土壤氧化还原酶活性的影响[J]. *水土保持通报*, 2010, 30(6): 12 – 16.
- [27] 李奕霏, 肖谋良, 袁红朝, 等. CO₂倍增对稻田土壤碳氮水解酶活性的影响[J]. *中国环境科学*, 2018, 38(09): 3474 – 3480.
- [28] Kelley A M, Fay P A, Polley H W, et al. Atmospheric CO₂ and soil extracellular enzyme activity: A meta-analysis and CO₂ gradient experiment[J]. *Ecosphere*, 2011, 2(8)
- [29] 冯瑞芳, 杨万勤, 张 健, 等. 模拟大气CO₂浓度和温度升高对亚高山冷杉(*Abies faxoniana*)林土壤酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2007, (10): 4019 – 4026.
- [30] 邓红章, 张慧慧, 李春荣, 等. 人工模拟地质封存CO₂泄漏对土壤酶活性的影响[J]. *应用化工*, 2017, 46(1): 4 – 9.
- [31] 马 婷, 李如楠, 王 斌, 等. 双季稻不同生育期净同化速率对大气CO₂浓度和温度升高的响应[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(3): 872 – 882.
- [32] 林 娜, 刘 勇, 李国雷, 等. 森林土壤酶研究进展[J]. *世界林业研究*, 2010, 23(4): 21 – 25.
- [33] Tschermo D, Kandeler E, Jones T H. Effect of temperature on below-ground N-dynamics in a weedy model ecosystem at ambient and elevated atmospheric CO₂ levels[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(4 – 5): 491 – 501.
- [34] Yan Z, Li Y, Wu H, et al. Different responses of soil hydrolases and oxidases to extreme drought in an alpine peatland on the Qinghai-Tibet Plateau, China[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2020, 99: 103195.
- [35] 吴秀臣, 孙 辉, 杨万勤. 土壤酶活性对温度和CO₂浓度升高的响应研究[J]. *土壤*, 2007, (3): 358 – 363.
- [36] 王理德, 王方琳, 郭春秀, 等. 土壤酶学研究进展[J]. *土壤*, 2016, 48(1): 12 – 21.
- [37] Stark S, Yläne H, Tolvanen A. Long-term warming alters soil and enzymatic N:P stoichiometry in subarctic tundra[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 184 – 188.
- [38] Hassett J E, Zak D R, Blackwood C B, et al. Are basidiomycete laccase gene abundance and composition related to reduced lignolytic activity under elevated atmospheric NO₃⁻ deposition in a northern hardwood forest?[J]. *Microbial Ecology*, 2009, 57(4): 728 – 739.
- [39] Grandy A S, Sinsabaugh R L, Neff J C, et al. Nitrogen deposition effects on soil organic matter chemistry are linked to variation in enzymes, ecosystems and size fractions[J]. *Biogeochemistry*, 2008, 91(1): 37 – 49.
- [40] 解文艳, 周怀平, 关春林, 等. 旱地春谷子不同生育期吸收氮、磷、钾养分的特点[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(3): 158 – 163.

Effects of CO₂ and Temperature Elevation on Soil Oxidoreductase Enzyme Activities During Different Millet Growth Periods

WANG Xue-song¹, ZHENG Fen-li^{1,2*}, WANG Jing¹, JIAO Jian-yu¹,
ZHAO Miao-miao¹, Wei Han-mei¹

(1. Institute of Soil and Water Conservation, State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A & F University, Yangling 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences & Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China)

Abstract: Studying the effects of CO₂ concentration and temperature elevation on soil oxidoreductase enzyme activities during different crop periods is helpful to analyze the effects of climate change on soil nutrient cycle processes. This study investigated the response of soil oxidoreductase enzyme activities to CO₂ concentration increase and temperature increase at four millet (*Setaria italica*) growth stages, including anthesis, 10 d after anthesis, grain filling and maturity stages, respectively, by combining artificial climate chamber and pot control experiments, simulating three climate scenarios (current environmental CO₂ concentration and temperature, only elevated CO₂ concentration, CO₂ concentration and temperature elevation) and two water conditions (adequate water supply and mild drought). The results showed that the increase of CO₂ concentration from 400 to 700 μmol·mol⁻¹ significantly inhibited soil catalase and polyphenol oxidase activities, they were respectively reduced 2.86%-7.99% and 8.63%-27.00%. Temperature increased 4 °C significantly promoted soil catalase and polyphenol oxidase activities, they were respectively increased 2.10%-9.83% and 10.03%-24.96%. Interaction between increased CO₂ concentration and warmth had no significant effect on the activity of two soil enzymes during the four growth stages of millet. The growth periods of millet had a significant effect on soil oxidoreductase activities. Moreover, the interaction between increased CO₂ concentration and growth stages had a significant effect on the soil oxidoreductase activities, but it between temperature increase and growth stages only had a significant effect on soil polyphenol oxidase activity. The results of redundant analysis (RDA) showed that soil NH₄⁺ and MBN had high degree of explanation for changes of soil polyphenol oxidase activity. Elevated CO₂ concentration inhibited soil oxidoreductase enzyme activities, while elevated temperature increased soil oxidoreductase activities. The effects of the CO₂ concentration and temperature elevation on soil oxidoreductase activity presented an antagonism in most millet growth stages. Millet growth stages affected the response of soil oxidoreductase enzyme activity to climate change. Soil available N content was an important factor affecting the activity of soil polyphenol oxidase.

Key words: CO₂ Elevation; Warming; Millet growth stage; Soil polyphenol oxides; Soil catalase

[责任编辑: 刘轶飞]