

土壤酶活性对温度和 CO₂ 浓度升高的响应研究

吴秀臣¹, 孙 辉¹, 杨万勤²

(1 四川大学环境科学与工程系, 成都 610065; 2 四川农业大学林学院, 四川雅安 625014)

摘要: 作为土壤生态系统中的重要组成部分及生物元素循环的积极参与者, 土壤酶在陆地生态系统地下生态过程中扮演着十分重要的角色。升高温度和 (或) 大气 CO₂ 浓度可能直接或者间接影响其活性。但目前对温度和 (或) 大气 CO₂ 浓度升高对土壤酶的影响机理、过程及土壤酶对其的响应机制研究相对薄弱。本文初步总结了国内外关于温度和 (或) 大气 CO₂ 浓度升高对土壤酶活性影响研究的现状, 并指出了目前研究中存在的不足。

关键词: 升高大气 CO₂ 浓度; 升高温度; 土壤酶; 土壤微生物

中图分类号: S154.2; X144

近年来, 以全球变暖和大气 CO₂ 浓度升高为主要特征的全球气候变化已引起人们的广泛关注^[1]。升高温度和大气 CO₂ 浓度深刻地影响着陆地生态系统地上和地下部分的生态过程^[2-3], 而土壤酶系统在陆地生态系统地下生态过程中扮演着十分重要的角色, 它是土壤生态系统中的重要组成部分及土壤生物化学过程的积极参与者, 是生态系统中物质循环和能量流动过程中最为活跃的生物活性物质^[4-5]。但是, 目前有关温度和 (或) CO₂ 浓度升高对土壤酶活性的影响以及土壤酶对全球气候变化的响应机理研究还相当薄弱, 因此, 深入研究升高温度和 (或) 大气 CO₂ 浓度对土壤酶活性的影响以及土壤酶的反馈机制, 有利于我们更加深入地了解全球变化背景下土壤-植物这一复合系统中的 C、N 源汇动态、营养元素的循环格局及其反馈机理等。

1 升高温度对土壤酶的影响研究

目前, 关于这方面的研究报道很少且关于升高温度对土壤酶活性的影响及其响应机理并没有明确的认识, 但是大量的研究表明, 温度是土壤酶活性一个非常重要的影响因子^[6]。

升高温度可能通过影响土壤微生物群落的组成结构、微生物多样性、微生物生物量、微生物呼吸作用、土壤有机物质的矿化率、土壤的水热条件、有机物质分解等因素间接影响土壤酶的活性^[7-11]。例如, Waldrop 等^[12]研究指出, 温度的变化能改变土壤微生物群落的组成结构及其功能, 并进一步指出, 升高温度能导致

土壤中真菌和放线菌的数量和丰富度降低; Zogg 等^[7]也指出, 温度的变化能改变有机物质分解模式, 从而影响土壤微生物, 进而间接地影响土壤酶活性。

升高温度也可能通过影响土壤酶动力学直接影响土壤酶的活性^[13]。因为, 有研究表明, 在温度较低的情况下 (< 10 °C), 纤维素酶的反应速率常数受到抑制^[8], 而在一定温度阈值内升高温度可以提高酶动力学常数, 从而提高土壤酶的活性。另外, 升高温度还可能通过影响土壤的水热条件而直接或间接地影响土壤酶的活性, 因为土壤酶活性与土壤水热条件之间有着十分密切的关系^[9]。一般而言, 过高和过低的土壤温度会导致土壤酶活性的钝化和失活, 同样, 过高和过低的土壤水分含量也能引起土壤酶活性的降低^[14]。

一般认为, 升高温度可能提高土壤酶的活性, 但是, 有些研究却没有证明这一点。例如, Tschirko 等^[9]模拟了升高温度对人工生态系统模型的影响, 结果表明升高温度对土壤酶活性和 N 元素循环影响都很弱。这可能是由于土壤酶活性对温度升高的响应还受到其他因子的制约。

升高温度对土壤酶活性的影响与土壤酶的种类有着密切的关系。Waldrop 等^[12]研究发现, 升高温度降低了土壤中水解酶类的活性, 提高了酚氧化酶的活性, 而对氧化酶的活性没有影响。

土壤酶对升高温度的响应与时间尺度之间也存在着非常密切的关系。Bardgett 等^[15]研究指出, 不同的时间尺度下, 升高温度对土壤微生物及土壤酶的影响机制不同。这是因为在短时间内升高温度不能够充分

基金项目: 国家自然科学基金“高寒森林土壤有机层生化特性及其对气候变化的响应”(30471378/C02060106)以及四川大学青年科学基金项目(0030505505012) 共同资助。

作者简介: 吴秀臣 (1981 -), 男, 山东滨州人, 硕士研究生, 主要从事生态学研究。E-mail: wuxiuchen2000@163.com

改变植物的生产力以及土壤中 C、N 元素的有效性来间接地影响土壤微生物，故短时间升高温度可能通过直接作用影响土壤中生长较快的革兰氏阳性细菌，而对生长较慢的真菌和放线菌没有影响。因此，我们假设短时间升高温度能够通过影响某些特定种类的土壤微生物来影响某些特定的土壤酶活性。而长时间升高温度则可能改变植物的生产力以及土壤 C、N 元素动态等，从而间接地影响多种土壤酶的活性。

另外，土壤酶活性对升高温度的响应还可能受土壤理化性质、水热状况、土壤代谢、植物种类及土壤生物（动物和微生物）区系、数量和生物多样性等因子的综合影响^[16-17]。例如，Dick 等^[16]指出，土壤 pH 能够影响土壤中营养元素的有效性、微生物群落的组成结构、微生物多样性、土壤溶液中抑制剂、活性剂以及基质的浓度等因素直接或者间接地影响土壤酶活性对温度升高的响应。Hinojosa 等^[17]也指出，土壤水热条件能够通过影响土壤中生物碳和非生物碳物质的动态以及土壤微生物活性间接地影响土壤酶的活性。可见，土壤酶活性对升高温度的响应是多种因子综合作用的结果。

2 升高 CO₂ 浓度对土壤酶的影响研究

目前关于升高大气 CO₂ 浓度对土壤酶活性的影响并没有达成共识。大量的研究表明，升高 CO₂ 浓度显著提高土壤酶活性^[18-21]。譬如，Larson 等^[19]研究指出 CO₂ 浓度升高显著提高了水解酶的活性；Dhillon 等^[21]研究发现升高大气 CO₂ 浓度显著提高了土壤中脱氢酶、纤维素酶、木聚糖酶以及磷酸酶的活性；Ebersberger 等^[20]研究也指出，升高 CO₂ 浓度显著提高了石灰性草地中的土壤酶活性特别是碱性磷酸酶和脲酶的活性，结果还显示他们分别升高了 32% 和 21%。

但是，也有很多研究指出，升高 CO₂ 浓度对土壤酶活性没有明显的影响，抑或降低了土壤酶的活性^[22-23]。譬如，Mayr 等^[22]研究了阿尔卑斯山区高山草地土壤酶活性对升高 CO₂ 浓度的响应，结果表明，升高 CO₂ 浓度对葡萄糖苷酶的活性没有影响，并降低了亮氨酸氨基肽酶的活性。

究其原因，主要是土壤酶活性对 CO₂ 浓度升高的响应与土壤微生物、土壤酶的种类^[19, 22]、土壤中营养物质的含量及有效性、季节变化^[19]、土壤理化条件^[24]、植物种类、植物群落的演替动态、自然或人为干扰以及土壤酶在土壤中所处的位置等因素有密切的关系，并且很多研究也证实了这一点。

2.1 土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响应与土壤微生物的关系

土壤微生物能产生胞外酶，是土壤酶的主要来源之一，并且不同的土壤微生物以及微生物生长的不同时期能产生不同类型的酶^[4, 25-26]。例如，有些真菌和放线菌能产生酚氧化酶和过氧化物酶，而有些细菌和真菌能释放出淀粉酶、纤维素酶以及半纤维素酶等水解酶类^[25]。可见，土壤微生物群落的组成、结构以及土壤微生物的数量、活性与土壤酶之间存在着十分密切的关系。

大量的研究也已表明，大气 CO₂ 浓度升高可能通过植物-土壤这一复合系统影响土壤微生物群落的结构组成、土壤微生物数量、活性、呼吸作用以及土壤基质利用率等^[27-34]，进而间接地影响土壤酶的活性。大气 CO₂ 浓度升高能增加土壤额外性 C 的输入，改变土壤 C 循环^[35]，引起根生物量以及细根周转（fine-root turnover）^[36-37]的改变，从而刺激土壤微生物的活性^[20]，进而影响土壤酶的数量及活性。Zak 等^[30]研究指出，大气 CO₂ 浓度升高条件下，土壤微生物量、有机物质周转率、N 有效性、植物根长度以及植物根长度增量等都显著增加，从而间接地影响土壤酶活性。Larson 等^[19]也指出，升高大气 CO₂ 浓度可以改变土壤微生物群落的结构组成、土壤微生物活性、基质的数量及化学成分等，进而影响土壤酶的代谢及活性。

可见，土壤酶与土壤微生物之间存在着非常密切的关系，升高温度条件下，土壤微生物数量、活性的动态变化深刻地影响着土壤酶的活性。因此，利用先进的土壤微生物研究技术^[38]、生物化学技术和分子生物学技术来深入探讨土壤微生物与土壤酶活性的关系，将有助于揭示土壤酶的来源、性质^[14]及土壤酶活性对温度和 CO₂ 浓度升高的反馈机理。

2.2 土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响应与植物的关系

植物群落的物种多样性、物种组成以及植物根系活动对土壤酶活性有着显著的影响^[39]，植物根系能分泌多种土壤酶，并且不同种类的植物所分泌的土壤酶也有所不同^[25]。因此，不同植物群落的土壤中拥有不同的酶系统，这可能使得不同植物群落的土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高产生不同的响应。例如 Larson 等^[19]研究指出，非根际土壤磷酸酶活性对升高 CO₂ 浓度的响应与植物种类有密切的关系，结果显示，磷酸酶活性在白杨林和白杨-白桦混交林中没有变化，而在白杨-枫木混交林中则显著降低。

大气 CO₂ 浓度升高还可以改变植物地上组织和地下组织的碳氮比（C/N）^[40]，从而间接地影响土壤中不同类型微生物的数量、活性、组成结构以及基质的特性及利用模式等，进而直接或间接地影响土壤中不同酶的活性。因此，大气 CO₂ 浓度升高条件下，植物

凋落物中的 C/N 及营养元素含量的变化可以影响土壤酶的活性, 从而导致不同的响应模式和结果。

植被还能够影响土壤中有有机物质的含量、pH 等土壤理化性质, 从而间接地影响土壤酶的活性^[41]。例如, 赤杨能固定大量的 N 素, 导致土壤中 N 素营养增加^[42], 还可以增加土壤中有有机物质的含量以及降低土壤的 pH^[43], 从而间接地影响土壤酶的活性, 进而导致土壤酶活性对大气 CO₂ 浓度升高产生不同的响应。

另外, 大气 CO₂ 浓度升高条件下, 不同种类植物的根系分泌物的成分及含量可能不尽相同, 从而引起不同的土壤酶分别产生不同的响应结果。再者, 植物的栽培年限同样影响土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响应^[19]。

2.3 土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响应与土壤有机物质的动态及养分的关系

土壤中 CO₂ 浓度比大气中的浓度高 10~50 倍^[3], 所以大气 CO₂ 浓度升高可能主要通过改变输入土壤的有机物质(如碳水化合物等)的数量和性质间接地影响土壤酶的活性^[8, 28], 土壤酶活性与土壤中可溶性有机碳(DOC)浓度、N 矿化率以及有机物质的分解速率等因子之间有着十分密切的关系。

升高大气 CO₂ 浓度能提高土壤中 C 素的有效性, 从而刺激植物根系、根共生体以及土壤微生物对其他营养物质的吸收并使其活性增加, 进而提高了土壤酶的活性^[8], 但是 Chrost 和 Rai^[44]研究指出, 升高大气 CO₂ 浓度条件下, 植物根区简单碳水化合物的数量及有效性的增加, 降低了纤维素酶的数量及活性。

另外, 土壤酶活性对 CO₂ 浓度升高的响应与土壤中无机、有机营养物质的含量有密切的关系^[33-45]。Tscherno 等^[9]指出, 有机基质的数量和性质是影响土壤微生物群落的一个关键因子, 并且在土壤有机 C、N 含量较低条件下, 有机物质的输入能显著提高微生物活性, 进而影响土壤酶的活性。Kang 等^[18]也指出土壤酶活性对 CO₂ 浓度升高的响应与土壤中无机营养物质的含量有密切的关系。研究结果还表明, 在土壤无机营养物质缺乏的条件下, 这种响应更为显著。

2.4 土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响应与季节动态及植物群落演替动态的关系

季节变化能够影响土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响应^[19]。例如, Larson 等^[19]的研究结果显示, 升高大气 CO₂ 浓度条件下, α -葡萄糖苷酶活性在 5 月份和 10 月份没有变化, 而在 7 月份却显著升高。

植物群落的演替动态显著影响土壤有机物质及养分的含量和有效性, 从而影响土壤酶和微生物的数量及活性^[46], 进而影响土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响

应, 所以在植物群落不同的演替阶段土壤酶可能产生不同的响应结果^[19, 47]。另外, 植物群落的演替动态还通过影响植物根系分泌物、根系凋落物、植物残体和凋落物的种类、数量、质量和凋落时间等因素间接地影响土壤生物多样性、土壤物理结构、化学组成和生物活性^[48], 从而影响土壤酶活性对 CO₂ 浓度升高的响应过程及机理等。

2.5 土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响应与土壤酶种类的关系

土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响应与土壤酶的种类也有非常密切的关系。不同种类的土壤酶在营养素的转化与生物地球化学循环中所扮演的角色不尽相同。例如, Mayr^[22]指出, 纤维素分解酶和葡萄糖苷酶在 C 循环中起着十分重要的作用, 而亮氨酸氨基肽酶则与 N 循环密切相关。另外, Moorhead 等^[49]也提出了一个基于土壤胞外酶活性的植物凋落物分解模型(MARCIÉ), 此模型把土壤酶分为 3 类: 碳获得酶、氮获得酶及磷获得酶, 因此, 不同种类的土壤酶对大气 CO₂ 浓度的升高可能产生不同的响应结果。

大量的研究也证实了这一点, Dhillon 等^[21]和 Shackle 等^[6]研究发现, CO₂ 浓度升高提高了与有机 C 矿化有关的酶(例如木聚糖酶等)的活性。另外, Larson 等^[19]也指出, 升高大气 CO₂ 浓度提高了纤维素水解酶的活性, 而对亮氨酸氨基肽酶和酚氧化酶的活性没有影响。这是因为, 升高 CO₂ 的浓度增加了土壤中纤维素的输入, 从而刺激了纤维素水解酶的活性, 而亮氨酸氨基肽酶和酚氧化酶分别与蛋白质和木质素的分解有关, 故升高 CO₂ 浓度对这两种物质的动态变化影响不明显。

2.6 土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响应与土壤酶在土壤中所处的位置的关系

一般认为, 根际土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高的响应比非根际土壤酶更为显著^[28]。因为, 一方面, 大气 CO₂ 浓度升高使植物光合产物增多, 导致输入到根部的碳水化合物增多, 从而刺激了根系的生长及活性^[50]; 另一方面, 植物根系与土壤酶、土壤微生物之间有着十分密切的关系^[4, 25]。

另外, Montealegre 等^[28]通过磷脂脂肪酸(PLFA)分析还发现, 根际土壤和非根际土壤中的微生物群落不同, 这也可能引起土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高产生不同的响应结果。

再者, 土壤深度也可以影响土壤酶对升高 CO₂ 浓度的响应。Mayr 等^[22]研究指出, 大气 CO₂ 浓度升高将通过不同的机制改变不同层次土壤中的基质特性及其利用模式: 大气 CO₂ 浓度升高能够改变凋落物的化学

特性从而影响表层土壤(0~5 cm)的基质特性及其利用模式,而 CO₂ 浓度升高诱导的植物根系的变化则主要影响较深层次(5~15 cm)的土壤。由大气 CO₂ 浓度升高引起的土壤基质特性及其利用模式的改变能够间接地影响土壤酶的活性,因此,不同土壤层次中的土壤酶对大气 CO₂ 浓度升高可能产生不同的响应机制和结果。

3 温度和 CO₂ 升高对土壤酶活性的影响的研究展望

迄今为止,尽管国内外关于土壤酶的研究较多,但是主要集中在土壤酶活性与植被特征的关系^[51-53],土壤酶活性对营养物质动态变化的响应^[26, 54],季节变化对土壤酶活性的影响^[55],人类活动及自然干扰对土壤酶活性的影响^[56]以及土壤酶和土壤微生物的相关性研究^[57]等方面,而对大气 CO₂ 浓度和(或)温度升高及二者的交互作用对土壤酶的影响研究尚不够深入^[9, 18-20, 58],与关于温度和 CO₂ 浓度对土壤微生物的影响的研究相比,还很不系统,而且研究结果还存在一些争议。因此,有必要对其研究现状及存在的问题进行深入分析,以进一步了解土壤酶对升高温度和(或)大气 CO₂ 浓度等全球变化因子的响应特征等。目前研究中存在的不足及今后应开展的研究主要集中在以下几个方面:

(1) 到目前为止,国内外大量的研究只集中在升高温度和(或)大气 CO₂ 浓度对单个植物种或者简单植物群落的土壤酶活性影响方面,而对更为复杂的生物群落以及植被与土壤酶和微生物过程及其交互作用方面研究的较少。

(2) 在不同的时间尺度上,目前尚缺乏对群落演替过程等较长时间尺度内土壤酶对升高温度和(或)大气 CO₂ 浓度的响应机制、过程及影响因素的相应研究,而这对于土壤质量演变规律及其预测至关重要。

(3) 在升高温度和(或)大气 CO₂ 浓度条件下,土壤 C、N 以及微生物生物量周转与相关土壤酶的关系及其影响机制的研究较少,而这与土壤质量、土壤 N 库、C 库动态以及土壤温室气体的排放密切相关。

(4) 关于升高温度和(或)大气 CO₂ 浓度条件下,多因子交互作用(如时间尺度、CO₂、温度、水分和养分等)对土壤酶的影响研究尚待深入。

(5) 对不同植物种类、不同生态系统以及不同区域土壤酶系统对升高温度和(或)大气 CO₂ 浓度的响应特征应进行更深入的比较研究,以揭示土壤酶对升高温度和(或)CO₂ 浓度升高响应的一般规律以及不同植物种类、不同生态系统和不同区域可能存在的差异性。

(6) 研究植被、土壤微生物和土壤酶系统的相互关系,尤其是植被、土壤微生物对土壤酶系统分异的作用机理以及植被-土壤微生物-土壤酶这一复合系统对升高温度和(或)大气 CO₂ 浓度升高的响应机理。

参考文献:

- [1] 周广胜,张新时,郑元润. 中国陆地生态系统对全球变化的反应模式研究进展. 地球科学进展, 1997, 12(3): 270-275
- [2] Gorissen A, Cotufo MF. Elevated carbon dioxide effects on nitrogen dynamics in grasses, with emphasis on rhizosphere processes. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, 63(6): 1695-1702
- [3] Kandeler E, Tschirko D, Bardgett RD, Hobbs PJ, Kampichler C, Jones TH. The response of soil microorganisms and roots to elevated CO₂ and temperature in a terrestrial model ecosystem. *Plant and Soil*, 1998, 202(2): 251-262
- [4] 关松荫. 土壤酶及其研究方法. 北京: 农业出版社, 1986
- [5] Burns RG, Dick RP. *Enzymes in the Environment: Ecology, Activity and Applications*. New York: Marcel Dekker, Inc., 2001
- [6] Shackle VJ, Freeman C, Reynolds B. Carbon supply and the regulation of enzyme activity in constructed wetlands. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32 (11): 1935-1940
- [7] Zogg GP, Zak DR, Ringelberg DB, MacDonald NW, Pregitzer KS, White DC. Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Science Society of America Journal*, 1997, 61 (2): 475-481
- [8] Moorhead DL, Linkins AE. Elevated CO₂ alters belowground exoenzyme activities in tussock tundra. *Plant and Soil*, 1997, 189(2): 321-329
- [9] Tschirko D, Kandeler E, Jones TH. Effect of temperature on belowground N-dynamics in a weedy model ecosystem at ambient and elevated atmospheric CO₂ levels. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33 (4/5): 491-501
- [10] Verburg PSJ, Van Dam D, Hefting MM, Tietema A. Microbial transformations of C and N in a boreal forest floor as affected by temperature. *Plant and Soil*, 1999, 208 (2): 187-197
- [11] Macdonald NW, Zak DR, Pregitzer KS. Temperature effects on kinetics of microbial respiration and net nitrogen and sulfur mineralization. *Soil Science Society of America Journal*, 1995, 59 (1): 233-240
- [12] Waldrop MP, Firestone MK. Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions. *Biogeochemistry*, 2004, 67 (2): 235-248
- [13] Kang HJ, Freeman C. Phosphatase and arylsulphatase activities in wetland soils: annual variation and controlling factors. *Soil Biology & Biochemistry*, 1999, 31 (3): 449-454
- [14] 杨万勤,王开运. 土壤酶研究动态与展望. 应用与环境生物学

- 报, 2002, 8 (5): 564-570
- [15] Bardgett RD, Kandeler E, Tschirko D, Hobbs PJ, Bezemer TM, Jones TH, Thompson LJ. Below-ground microbial community development in a high temperature world. *Oikos*, 1999, 85 (2): 193-203
- [16] Dick WA, Cheng L, Wang P. Soil acid and alkaline phosphatase activity as pH adjustment indicators. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32 (13): 1915-1919
- [17] Hinojosa MB, Carreira JA, Ruiz RG, Dick RP. Soil moisture pre-treatment effects on enzyme activities as indicators of heavy metal-contaminated and reclaimed soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36(10): 1559-1568
- [18] Kang HJ, Kim SY, Fenner N, Freeman C. Shifts of soil enzyme activities in wetlands exposed to elevated CO₂. *Science of the Total Environment*, 2005, 337 (1/3): 207-212
- [19] Larson JL, Zak DR, Sinsabaugh RL. Extracellular enzyme activity beneath temperate trees growing under elevated carbon dioxide and ozone. *Soil Science Society of America Journal*, 2002, 66 (6): 1848-1856
- [20] Ebersberger D, Niklaus PA, Kandeler E. Long term CO₂ enrichment stimulates N-mineralization and enzyme activities in calcareous grassland. *Soil Biology & Biochemistry*, 2003, 35 (7): 965-972
- [21] Dhillon SS, Roy J, Abrams M. Assessing the impact of elevated CO₂ on soil microbial activity in a Mediterranean model ecosystem. *Plant and Soil*, 1996, 187 (2): 333-342
- [22] Mayr C, Miller M, Insam H. Elevated CO₂ alters community-level physiological profiles and enzyme activities in alpine grassland. *Journal of Microbiological Methods*, 1999, 36 (1/2): 35-43
- [23] Insam H, Baath E, Berreck M, Frostegard A, Gerzabek MH, Kraft A, Schinner F, Schweiger P, Tschuggnall G. Responses of the soil microbiota to elevated CO₂ in an artificial tropical ecosystem. *Journal of Microbiological Methods*, 1999, 36 (1/2): 45-54
- [24] Zhang YM, Zhou GY, Wu N, Bao WK. Soil enzyme activity changes in different-aged spruce forests of the eastern Qinghai-Tibetan plateau. *Pedosphere*, 2004, 14 (3): 305-312
- [25] 周礼恺. 土壤酶学. 北京: 科学出版社, 1987: 129-133
- [26] Allison SD, Vitousek PM. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. *Soil Biology & Biochemistry*, 2005, 37 (5): 937-944
- [27] Montealegre CM, Van Kessel C, Russelle MP, Sadowsky MJ. Changes in microbial activity and composition in a pasture ecosystem exposed to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil*, 2002, 243 (2): 197-207
- [28] Rillig MC, Scow KM, Klironomos JN, Allen MF. Microbial carbon-substrate utilization in the rhizosphere of *Gutierrezia* *Sarothrae* grown in elevated atmospheric carbon dioxide. *Soil Biology & Biochemistry*, 1997, 29 (9/10): 1387-1394
- [29] Zak DR, Pregitzer KS, Curtis PS, Teeri JA, Fogel R, Randlett DL. Elevated atmospheric CO₂ and feedbacks between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil*, 1993, 151 (1): 105-117
- [30] Sowerby A, Blum H, Gray TRG, Ball AS. The decomposition of *Lolium perenne* in soils exposed to elevated CO₂: Comparisons of mass loss of litter with soil respiration and soil microbial biomass. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32 (10): 1359-1366
- [31] Ceulemans R, Janssens IA, Jach ME. Effects of CO₂ enrichment on trees and forests: Lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Annals of Botany*, 1999, 84 (5): 577-590
- [32] Klironomos JN, Rillig MC, Allen MF. Below-ground microbial and microfaunal responses to *Artemisia tridentata* grown under elevated atmospheric CO₂. *Functional Ecology*, 1996, 10 (4): 527-534
- [33] Jones TH, Thompson LJ, Lawton JH, Bezemer TM, Bardgett RD, Blackburn TM, Bruce KD, Cannon PF, Hall GS, Hartley SE, Howson G, Jones CG, Kampichler C, Kandeler E, Ritchie DA. Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems. *Science*, 1998, 280 (5362): 441-443
- [34] Mikan CJ, Zak DR, Kubiske ME, Pregitzer KS. Combined effects of atmospheric CO₂ and N availability on the belowground carbon and nitrogen dynamics of aspen mesocosms. *Oecologia*, 2000, 124 (3): 432-445
- [35] Tate KR, Ross DJ. Elevated CO₂ and moisture effects on soil carbon storage and cycling in temperate grassland. *Glob. Change Biol.*, 1997, 3 (3): 225-235
- [36] Van Groenigen KJ, Gorissen A, Six J, Harris D, Kuikman PJ, Van Groenigen JW, Van Kessel C. Decomposition of C-14-labeled roots in a pasture soil exposed to 10 years of elevated CO₂. *Soil Biology & Biochemistry*, 2005, 37 (3): 497-506
- [37] Van Ginkel JH, Gorissen A, Polci D. Elevated atmospheric carbon dioxide concentration: Effects of increased carbon input in a *Lolium perenne* soil on microorganisms and decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32 (4): 449-456
- [38] 张瑞福, 崔中利, 李顺鹏. 土壤微生物群落结构研究方法进展. *土壤*, 2004, 36 (5): 476-480
- [39] 孙庆业, 任冠举, 杨林章, 安树青. 自然植物群落对铜尾矿废弃地土壤酶活性的影响. *土壤学报*, 2005, 42 (1): 37-43
- [40] 陈改革, 朱建国, 程磊. 高 CO₂ 浓度下根系分泌物的研究进展. *土壤*, 2005, 37 (6): 602-606
- [41] 王开运. 川西亚高山森林群落生态系统过程. 成都: 四川科学技术出版社, 2004: 53-255
- [42] Binkley D, Sollins P, Bell R, Sachs D, Myrold D. Biogeochemistry of adjacent conifer and alder-conifer stands. *Ecology*, 1992, 73 (6): 2022-2033

- [43] Van Miegroet H, Johnson DW, Cole DW. Soil nitrification as affected by N fertility and changes in forest floor C/N ratio in four forest soils. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, 20: 1012-1019
- [44] Chrost RJ, Rai H. Ectoenzyme activity and bacterial secondary production in nutrient-impoverished and nutrient-enriched freshwater mesocosms. *Microbial Ecology*, 1993, 25 (2): 131-150
- [45] Allen AS, Schlesinger WH. Nutrient limitations to soil microbial biomass and activity in loblolly pine forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36 (4): 581-589
- [46] Yang YS, Liu CJ, Kutsch W, Chen GS, Yu XT. Impact of continuous Chinese fir monoculture on soil. *Pedosphere*, 2004, 14 (1): 117-124
- [47] Phillips RL, Zak DR, Holmes WE. Microbial community composition and function beneath temperate trees exposed to elevated atmospheric CO₂ and O₃. *Oecologia*, 2002, 131 (2): 236-244
- [48] 杨万勤, 王开运. 森林土壤酶的研究进展. *林业科学*, 2004, 40 (2): 153-159
- [49] Moorhead DL, Sinsabaugh RL, Linkins AE, Reynolds JF. Decomposition process: modeling approaches and applications. *The Science of Total Environment*, 1996, 183 (1/2): 137-149
- [50] Rogers HH, Runion GB, Krupka SV. Plant response to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and rhizosphere. *Environ. Poll.*, 1994, 83: 115-189
- [51] Caldwell BA, Griffiths RP, Sollins P. Soil enzyme response to vegetation disturbance in two lowland Costa Rican soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 1999, 31 (12): 1603-1608
- [52] Kourtev PS, Ehrenfeld JG, Häggblom M. Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 2003, 35 (7): 895-905
- [53] Chabrierie O, Laval K, Puget P, Desaire S, Alard D. Relationship between plant and soil microbial communities along a successional gradient in a chalk grassland in north-western France. *Applied Soil Ecology*, 2003, 24 (1): 43-56
- [54] 林天, 何园球, 李成亮, 杨芳, 徐江兵. 红壤旱地中土壤酶对长期施肥的响应. *土壤学报*, 2005, 42 (4): 682-686
- [55] Chen CR, Condrón LM, Davis MR, Sherlock RR. Seasonal changes in soil phosphorus and associated microbial properties under adjacent grassland and forest in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 2003, 177 (1-3): 539-557
- [56] 张咏梅, 周国逸, 吴宁. 土壤酶学的研究进展. *热带亚热带植物学报*, 2004, 12 (1): 83-90
- [57] 赵林森, 王九龄. 杨槐混交林生长及土壤酶与肥力的相互关系. *北京林业大学学报*, 1995, 17 (4): 1-8
- [58] 孙辉, 吴秀臣, 秦纪洪, 杨万勤. 川西亚高山针叶林土壤过氧化氢酶活性对升高温度和 CO₂ 浓度的响应. 南京: 第十次全国土壤生物与生物化学学术研讨会论文集, 2005: 207-215

Effects of Elevated Temperature and Atmospheric Carbon Dioxide on Activity of Soil Enzymes

WU Xiu-chen¹, SUN Hui¹, YANG Wan-qin²

(¹ Department of Environmental Science and Engineering, Sichuan University, Chengdu 610065, China;

² College of Forest and Horticulture, Sichuan Agriculture University, Yaan, Sichuan 625014, China)

Abstract: Being an important component of the soil ecosystem and an active participator of material cycling, soil enzymes play a key role in underground ecological process in the terrestrial ecosystem. Elevation of temperature and/or atmospheric CO₂ concentration may impact the activity of soil enzymes directly or indirectly. However, studies on influences of enhanced temperature and/or CO₂ concentrations on feedback mechanism and process of soil enzymes are inadequate. Advancements and progresses of the studies on soil enzymes in relation to temperature and CO₂ are reviewed, and recommendations presented for further systematic researches on relations between soil enzymes and factors of global changes.

Key words: Elevated temperature, Elevated atmospheric CO₂, Soil enzymes, Soil microorganisms