

DOI: 10.20103/j.stxb.202403150533

樊陈启 陈骥 张怡晅 项兴佳 张锋. CO_2 浓度升高对土壤碳降解酶活性和有机碳的影响. 生态学报 2025, 45(7): 3192–3203.

Fan C Q , Chen J , Zhang Y X , Xiang X J , Zhang F. Effects of elevated CO_2 concentration on soil carbon degrading enzyme activity and soil organic carbon. Acta Ecologica Sinica 2025, 45(7): 3192–3203.

CO_2 浓度升高对土壤碳降解酶活性和有机碳的影响

樊陈启¹ 陈 骥² 张怡晅² 项兴佳¹ 张 锋^{3,*}

1 安徽大学资源与环境工程学院, 合肥 230601

2 中国科学院地球环境研究所黄土与第四纪地质国家重点实验室, 西安 710075

3 中国科学院西双版纳热带植物园, 西双版纳 666303

摘要: 二氧化碳(CO_2)浓度的升高影响了土壤微生物过程, 微生物分泌的胞外酶又会介导土壤生物化学反应, 从而影响土壤碳循环。然而, 当前尚不清楚当 CO_2 浓度升高时, 土壤胞外酶中的碳降解酶活性和土壤碳含量将如何变化。基于 2002—2021 年全球野外实验数据, 通过整合分析法探讨了 CO_2 浓度升高对酶活性和土壤有机碳的影响, 并进一步分析了酶活性变化与土壤有机碳之间的关系。结果表明: (1) CO_2 浓度升高使纤维素酶和木质素酶的活性分别提高了 12.51% 和 9.88%, 有机碳含量增加了 8.04%。 (2) 有机碳含量变化与木质素酶活性变化呈现正相关($P<0.01$), 但与纤维素酶活性变化无显著相关。 (3) 模型选择分析表明, 实验方法显著影响两种酶的活性, 特别是 FACE 实验。此外, 土壤有机氮含量和年均降雨量对木质素酶活性的提高也具有显著影响。由此得出结论: CO_2 浓度升高使碳降解酶活性增强; 外界环境因素以及实验因素对酶活性的增强也有一定的刺激作用, 而有机碳含量的增加可能与木质素酶的“酶锁”作用有关。总之, CO_2 浓度升高增加了土壤有机碳量, 促进土壤碳循环; 此外, 土壤氮含量、实验方法、年平均降雨量以及 CO_2 浓度增量的影响也不能忽视。

关键词: CO_2 浓度升高; 纤维素酶; 木质素酶; 土壤有机碳; 碳-气候反馈

Effects of elevated CO_2 concentration on soil carbon degrading enzyme activity and soil organic carbon

FAN Chenqi¹ , CHEN Ji² , ZHANG Yixuan² , XIANG Xinjia¹ , ZHANG Feng^{3,*}

1 School of Resource and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China

2 State Key Laboratory of Loess and Quaternary Geology, Institute of Earth Environment, Chinese Academy of Sciences, Xi'an 710075, China

3 Xi Shuang Ban Na Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China

Abstract: Elevated atmospheric carbon dioxide (e CO_2) concentrations are affecting soil microbial processes. Extracellular enzymes secreted by microorganisms will mediate soil biochemical reactions, thus affecting soil carbon cycling. However, it is not clear how the soil carbon degrading enzyme activity included in soil extracellular enzymes and soil carbon content change when CO_2 concentration increases. In this paper, global field experimental data (2002—2021) were collected, and the effects of elevating CO_2 concentration on enzyme activity and soil organic carbon were investigated by meta-analysis, and the relationship between enzyme activity and soil organic carbon was further studied. The results showed that: (1) the activity of cellulase and ligninase under e CO_2 treatment was increased by 12.51% and 9.88%, respectively. The organic carbon content was increased by 8.04%. (2) The change of organic carbon content was significantly positively correlated with the change of ligninase activity ($P<0.01$), but not significantly correlated with the change of cellulase activity. (3) Model selection analysis showed that the experimental method had a significant impact in activity of the two enzymes, in

基金项目: 国家自然科学基金项目(U2102221)

收稿日期: 2024-03-15; 采用日期: 2024-11-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fzhang188@163.com

particular the FACE experiment; Soil organic nitrogen content and mean annual precipitation had significant effects on ligninase activity enhancement. It is concluded that the activity of carbon degrading enzyme is enhanced with eCO₂. External environmental factors and experimental factors also stimulated the enhancement of enzyme activity, and the increase of organic carbon content may be related to the “enzyme locking” effect of ligninase. In conclusion, eCO₂ increased soil organic carbon content and promoted soil carbon cycle. In addition, the effects of soil nitrogen content, experimental methods, mean annual precipitation and the elevation of atmospheric carbon dioxide concentration can not be ignored.

Key Words: elevated CO₂; cellulase; ligninase; SOC; carbon-climate feedback

人类活动对土地用途的改变以及大量使用化石燃料,导致大气二氧化碳(CO₂)浓度急剧增加,根据联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)的评估显示,预计在当前高排放情景下,21世纪末CO₂浓度将达到630至1370 μmol/mol,并可能会导致严重的自然灾害^[1]。大气CO₂浓度的升高加速了土壤碳周转,改变了土壤碳含量和植被生态系统碳平衡^[2-3],影响了土壤碳循环和生态系统的稳定性^[4]。虽然土壤有机碳库对大气CO₂浓度升高的基本响应机制已经相对明确,但其具体响应的程度和速率仍存在不确定性。因此,本文将重点探讨这种响应的具体表现及其潜在影响。一方面,大气CO₂浓度升高促进植物生长^[5-7],微生物分泌胞外酶继而分解植物凋落物中的有机质,从而产生土壤有机碳(SOC)^[4-8],导致地下生态系统的碳含量增加^[9-11];另一方面,碳含量增加促进微生物生长和土壤呼吸^[12-14],从而加速土壤的碳周转,使得土壤中的碳以气体的形式释放到大气,在一定程度上造成土壤碳含量的损失^[15-16],进一步导致大气CO₂浓度升高^[17]。因此,探究大气CO₂浓度升高对土壤碳循环的影响极其重要。

土壤既是大气CO₂的碳源,也是其碳汇,对气候调节具有重要作用^[18-19],研究表明全球约有1400—1500Gt的碳以有机质形式储存于土壤中^[20],约为陆地植物中有机碳的四倍。土壤微生物分泌的胞外酶对CO₂浓度的变化极度敏感,尤其是作用于碳循环过程的碳降解酶;碳降解酶可以分为不稳定碳酶(如纤维素酶)和稳定碳酶(如木质素酶),在土壤碳循环中起着至关重要的作用^[21-24],基于此科学家们做了大量的野外实验以研究CO₂升高对土壤碳降解酶的影响,有研究表明,CO₂浓度升高普遍提高了碳降解酶的活性^[25-28],也有研究表明,土壤碳降解酶活性变化并不受CO₂浓度升高的影响^[29]。而导致这些不一致情况出现的原因,可能是土壤深度的改变、地域条件的限制、土壤环境的差异、实验方法的差异^[30-33],例如,随着土壤深度的增加,降解酶活性逐渐减弱^[34];土壤的养分、水分条件对酶活性有一定的限制作用^[35-36];此外,土壤粘粒含量的变化还可能导致酶活性的差异^[37-38]等。

土壤碳降解酶是连接大气CO₂和土壤碳循环的重要介质,其活性变化用于追踪土壤微生物中主要碳源的变化,鉴定碳在土壤中主要的流失途径^[20],对研究碳含量变化具有重要的参考价值。实验研究表明,CO₂浓度升高下,碳降解酶活性的增强将导致有机碳加速分解^[30-32]。然而,也有研究表明,在草原生态类型上,土壤碳含量随着大气CO₂的增加而增加,而在森林生态系统中,碳含量并不随之发生变化^[39]。由于具体研究背景存在差异,有必要使用整合分析的方法对已发表的实验研究进行收集再分析。

本文通过整合分析的方法在全球尺度上探寻气候变化对土壤碳的影响,从土壤环境、实验环境等方面综合研究CO₂浓度升高对酶活性变化的影响,并在此基础上探索酶活性改变与SOC变化的关系。目的是探索CO₂浓度升高的背景下纤维素酶、木质素酶活性以及SOC的响应机理,以及影响纤维素酶和木质素酶活性变化的其他因子,试图探究土壤胞外酶活性与SOC含量变化的潜在关系。

1 材料与方法

1.1 文献检索

本文通过检索2002年到2021年的实验研究文献,收集了野外模拟升高CO₂浓度实验条件下与碳循环有

关的胞外酶(纤维素酶和木质素酶)的活性数据。纤维素酶包括葡萄糖苷酶(BG)、木聚糖酶(BX)、外切葡聚糖酶(CBH)；木质素酶包括过氧化物酶(PER)、酚氧化酶(PO)、多酚氧化酶(PPO)(表1)。根据以往整合分析的标准,若原文报道了酶系的两个以上组分酶,则用组分酶的活性之和表示该酶系的活性^[20]。文献检索网站包括中国知网(<https://www.cnki.net/>)、Web of Science (<http://www.Web.of.knowledge.com/>)、谷歌学术(<https://scholar.google.com/>)。英文检索词“eCO₂”OR“elevated CO₂”OR“increased CO₂”OR“elevated carbon dioxide”OR“enrich CO₂”OR“increased carbon dioxide”OR“CO₂”；“cellulase”OR“ligninase”OR“glucosidase”OR“xylosidase”OR“cellobiosidase”OR“peroxidase”OR“phenol oxidase”OR“polyphenol oxidase”OR“enzyme”；“soil”。中文检索词“二氧化碳”、“升高二氧化碳”、“纤维素酶”、“木质素酶”、“葡萄糖酶”、“木聚糖酶”、“过氧化物酶”、“酚氧化酶”、“多酚氧化酶”、“酶”、“土壤”等。

表1 与碳循环相关的酶

Table 1 Enzymes associated with the carbon cycle

酶的分类 Classification of enzymes	酶 Enzymes	酶(英文) Enzymes(English)	EC 号 Number of EC	功能 Function	简写 Abbreviation
碳降解酶 Carbon degrading enzyme	葡萄糖苷酶	β-1,4-Glucosidase	3.2.1.21	水解纤维素	BG
	木聚糖酶	β-1,4-Xylosidase	3.2.1.37	水解半纤维素	BX
	外切纤维素酶	β-D-Cellobiosidase	3.2.1.91	水解纤维素	CBH
	过氧化物酶	Peroxidase	1.11.1.7	氧化木质素	PER
	酚氧化酶	Phenol oxidase	1.10.3.2	氧化木质素	PO
	多酚氧化酶	Polyphenol oxidase	1.14.18.1	氧化木质素	PPO

EC 是酶学委员会(Enzyme Commission) 制作的酶编号分类法,以每种酶所催化的化学反应为分类基础

1.2 数据筛选

根据本文研究的目的,所筛选的文献须满足以下几个条件:(1)研究实验需为野外实验而非盆栽实验;(2)采样地的地理位置,采样日期,采样地周围的植被信息明确;(3)控制组和实验组之间的植被、土壤类型以及气候条件一致;(4)研究论文所提供的酶的数据包括实验的平均值、标准差、重复组数;(5)对于多因素(如添加氮、升温、干旱等)控制实验,只选取含有CO₂浓度变化的观测数据(如对照与仅升高二氧化碳);(6)若同一篇文献报道了多个土壤层的测量数据,只选取0—20cm的土壤层。

除了纤维素酶和木质素酶的活性,还收集了每项研究的环境变量数据,包括经度(Longitude)、纬度(Latitude)、海拔(Elevation)、年均降雨量(MAP)、年均气温(MAT)、土壤类型(Acrisol、Alisol、Cambisol、Fluvisol、Gleysol、Gypsisol、或 Oxisol)、土壤pH、土壤原始有机碳和有机氮含量、土壤黏粒含量;还记录了模拟CO₂浓度增加的实验方法(Method, FACE: 自由空气CO₂富集实验; OTC: 开顶室实验)、实验的持续时间(单位: a)、CO₂浓度的变化值。

数据一般直接从文献的表格或文本中提取,当数据以图形方式呈现时,使用Grapher软件提取数据。有机碳数据主要是从文献中提取,如若文献未报道,则在作者所在课题组其他成员的文章中查找,或者通过在线数据库搜集^[39]。对于缺失的数据,例如年平均气温(MAT)、年平均降雨量(MAP)、根据地理信息(经、纬度),从WorldClim数据库查询。当土壤的基本理化性质(如土壤pH、土壤原始SOC含量) 报道不完整时,根据实验的地理信息(经纬度) 从Soilgril250中提取。

按上述条件,总共筛选了2002年到2021年国内外发表的32篇文献报道,记录了160余条数据记录(观测值)、根据酶的种类进行样点的标记,共计32个样点。数据集含有一个总表格,含有354条数据记录以及各类碳降解酶;三个子表格:纤维素酶,木质素酶以及SOC,分别含有101条,62条,30条数据记录。

1.3 数据分析

利用整合分析(Meta analysis) 评估实验模拟升高CO₂浓度对纤维素酶和木质素酶活性的影响,及其对SOC含量影响^[40—44]。首先,通过计算实验组相对于对照组的响应比对数(记为lnR,整合分析中常用的数据

处理方法) 量化 CO₂浓度升高的影响程度:

$$\ln R = \ln \left(\frac{\bar{X}_T}{\bar{X}_C} \right) = \ln(\bar{X}_T) - \ln(\bar{X}_C) \quad (1)$$

其中 \bar{X}_T 和 \bar{X}_C 分别为实验组和对照处理中观测值的算术平均。 $\ln R$ 的方差 (v) 为:

$$v = \frac{S_T^2}{n_T \bar{X}_T^2} + \frac{S_C^2}{n_C \bar{X}_C^2} \quad (2)$$

n_T 和 n_C 作为实验和对照处理的重复次数, S_T 和 S_C 分别为实验和对照组的标准差。据此可以计算每个实验的纤维素酶活性、木质素酶活性、SOC 含量的响应比对数及其方差。用总体效应量(平均效应)和置信区间评估实验模拟升高 CO₂浓度对纤维素酶和木质素酶活性及 SOC 含量的影响; 用模型选择方法评估影响它们变化的因素。

具体用 R 语言 metafor 程序包中的 rma.mv 函数进行整合分析。rma.mv 函数是多变量多水平的整合分析方法^[45], 可以用来计算总体效应及其置信区间, 其中效应值 (lnR) 及其方差为输入量, 并通过函数中的“random”参数指定文献编号为随机因素^[44], 用 summary 函数查看模型的结果。用公式 $100 \times (e^{\ln R} - 1)$ 把总体效应及其置信区间转换为百分比。这样总体效应量反映了 CO₂浓度升高下酶活性以及 SOC 含量变化的百分比, 置信区间反映了它们变化的显著程度。如果置信区间包括零, 认为 CO₂浓度升高对这三个量没有显著影响; 相反, 如果它不包括零, 则认为有显著影响, 其中大于零表示它们增加, 小于零则表示减少。用 R 语言 glmulti 程序包进行模型选择, 将数据集中的环境因子和实验变量: 实验方法 (Method)、CO₂浓度的增值 (eCO₂)、土壤平均深度 (Depth)、土壤原始总氮含量 (STN)、土壤粘度 (Clay)、土壤原始有机碳含量 (C.SOC)、实验周期 (Duration)、经度 (Latitude)、年均降雨量 (MAP)、年均气温 (MAT)、土壤酸碱度 (pH)、土壤类型 (Soil.type) 作为模型参数, 使用的 R 语言中的 ggplot2、metafor、rJava、glmulti 等作图、数据分析包, 并用“Akaike”模型权重评估升高 CO₂浓度下这些变量对酶活性变化的影响程度, 并设定 0.8 为临界值以区分重要的变量^[46]。

由于本文的研究旨在研究大气 CO₂浓度升高下酶活性的变化, 针对 SOC 含量变化的数据较少, 做模型选择时容易导致过拟合的现象, 因此分析 SOC 含量的变化时, 本文通过线性拟合的方法分析有机碳含量和酶活性变化之间的相关性, 并通过 rma.mv 函数找出对有机碳含量变化有显著影响的变量, 以此探讨大气 CO₂浓度升高下影响 SOC 含量变化的潜在机制。

2 结果

土壤有机氮含量和平均降雨量是影响木质素酶活性的重要环境因子。土壤有机氮作为重要的营养来源, 能够促进微生物的生长和代谢活动, 进而影响木质素酶的表达和活性。同时, 降雨量通过调节土壤湿度, 间接影响土壤微生物的活性和土壤酶的功能。在自由空气 CO₂富集 (FACE) 实验中, 持续的 CO₂浓度升高环境增强了植物的生长和土壤有机质的积累, 与土壤有机氮和水分状况的变化相结合, 共同作用于酶的活性变化。总体上, CO₂浓度升高使得纤维素的酶活性增强了 12.51% ($P < 0.001$)、木质素酶的活性提高了 9.88% ($P < 0.05$)、SOC 含量增加了 8.04% ($P < 0.01$) (图 1)。这表明 CO₂浓度升高对 SOC 含量的总体影响概览, 展示了纤维素酶和木质素酶活性对 SOC 含量变化的综合效应。模型选

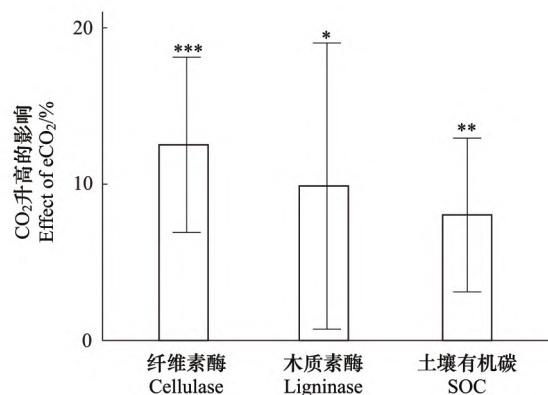


图 1 CO₂升高总体上对纤维素酶、木质素酶活性, 土壤有机碳含量的影响

Fig.1 The overall effect of eCO₂ on cellulase, ligninase activity, and organic carbon content

误差线代表 95% 的置信区间, * 代表总体效应的显著性; ***: $P < 0.001$; **: $P < 0.01$; * : $P < 0.05$

择结果显示揭示了不同环境和实验条件对酶活性的差异化影响: 实验方法和 CO_2 浓度的增值对纤维素酶活性的影响最为显著, 而土壤有机氮含量和年均降雨量则是影响木质素酶活性的关键因素(图 2)。鉴于不同实验方法对两种酶活性的显著影响, 本研究进一步计算了其效应值, 以明确这些实验方法在提高 CO_2 浓度条件下对纤维素酶和木质素酶活性的具体影响。

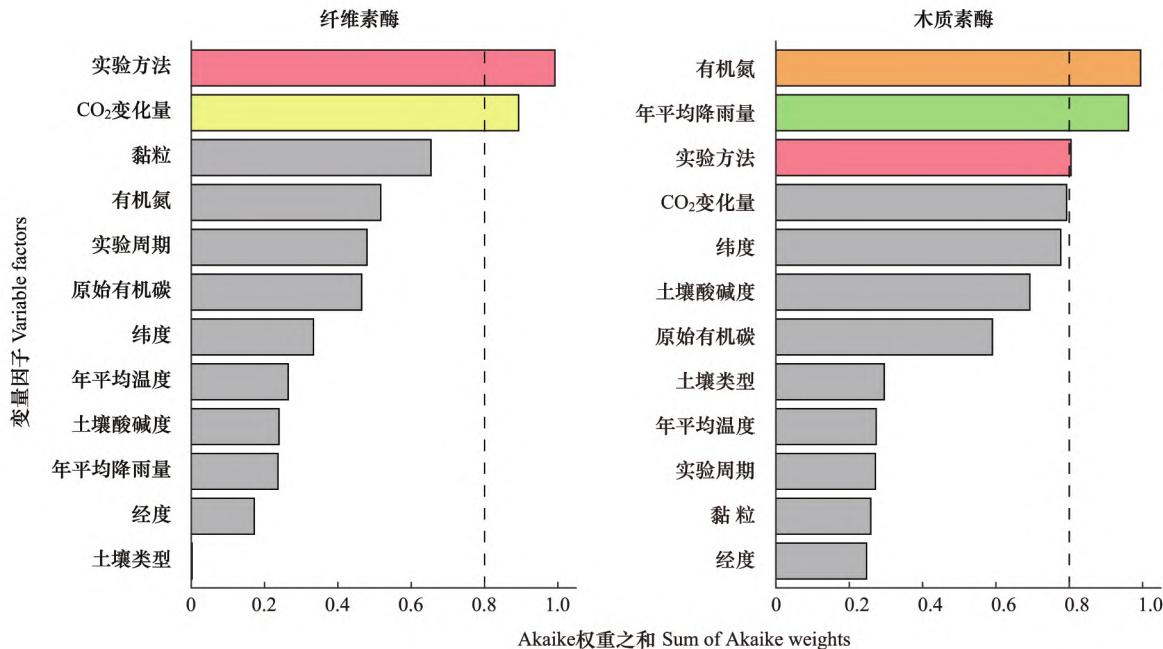


图 2 CO_2 浓度升高下 不同的变量因子对纤维素酶活性、木质素酶活性变化的重要性程度

Fig.2 Under the eCO_2 , with the sum of Akaike weights, ranking the importance of different variable factors on cellulase activity, ligninase activity

实验方法; CO_2 变化量; 土壤黏粒含量; 土壤有机氮含量; 原始土壤有机碳含量; 实验周期; 纬度; 经度; 年平均温度; 年平均降雨量; 土壤酸碱度; 土壤类型

本研究发现年降雨量为 500—1000mm 时, 年降雨量的增加显著提高了土壤木质素酶活性。此外, 通过线性回归分析, 进一步确认了降雨量在 500—1000mm 时与木质素酶活性之间存在正相关关系(图 3, 图 4)。这表明在 CO_2 浓度升高的背景下, 一定程度的年降雨量的增加可能是提高木质素酶活性的重要环境因子。研究结果显示, 自由空气 CO_2 富集实验(Free air CO_2 Enrichment, FACE) 对纤维素酶和木质素酶的活性均有增强作用($P<0.05$), 而开顶式实验(Open-top chamber, OTC) 对木质素酶活性并无显著影响(图 5)。

通过 SOC 含量变化的数据和酶活性变化的线性拟合分析, 可以发现在 CO_2 浓度升高下, 木质素酶活性变化却与 SOC 含量变化呈正相关, 而纤维素酶活性变化与 SOC 含量变化之间没有关系(图 6)。然而 SOC 的数据记录仅有 30 条, 所涉及的实验研究仅为 13 篇, 数据量较小, 对其做模型选择分析可能出现过拟合的现象,

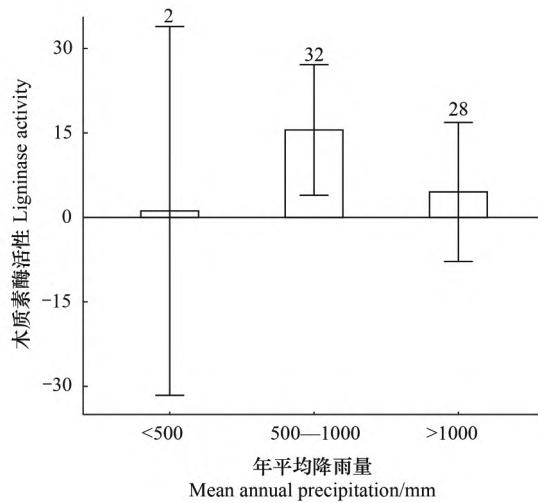


图 3 不同等级年降雨量与木质素酶活性的关系

Fig.3 Relationship between amount of different-class MAP and Ligninase Activity

因此通过 rma.mv 函数计算其他因子对 SOC 含量变化的影响。由于实验方法、 CO_2 浓度的增量、土壤有机氮含量、年平均降雨量对酶的活性变化都有影响,因此在 rma.mv 函数计算中将这四个变量作为参数,求各个参数对 SOC 含量变化的效应值。结果显示,唯有实验方法中的 FACE 实验对 SOC 含量变化有显著影响(图 6)。该图针对不同实验方法如 FACE 和 OTC,详细分析了它们对 SOC 含量变化的具体影响,并探讨了酶活性与 SOC 含量之间的线性关系。这种分层分析帮助本研究更准确地理解在不同实验条件下,环境变量如何影响土壤有机碳的存储和循环。

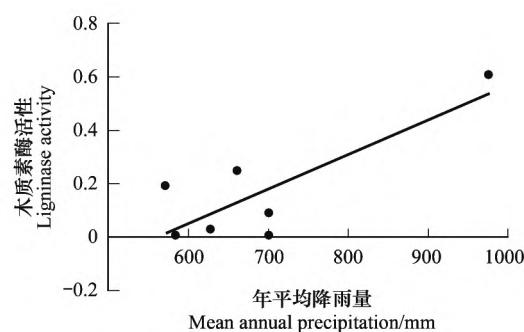


图 4 年降雨量与木质素酶活性变化的线性关系

Fig.4 Linear relationship between Mean annual precipitation and lignin enzyme activity

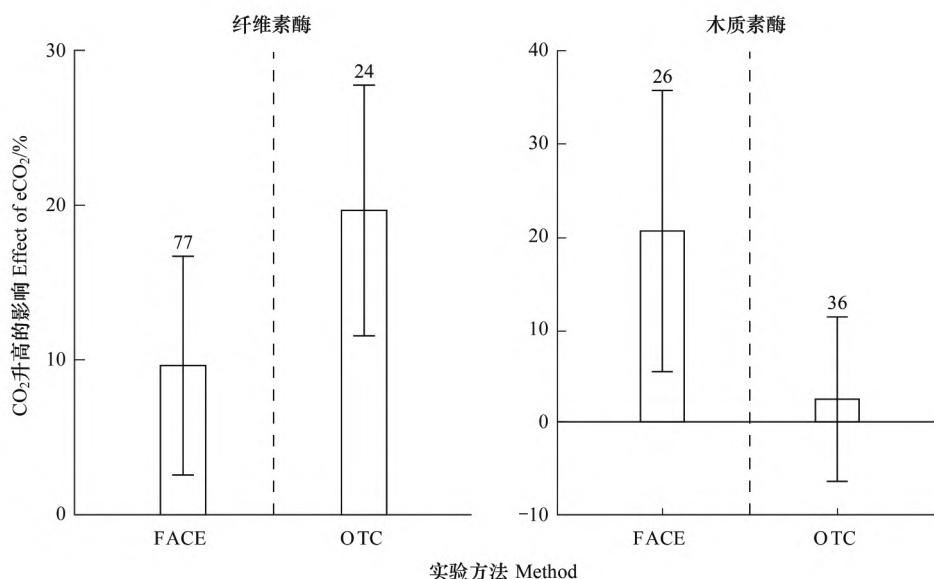


图 5 不同实验方法对纤维素酶活性和木质素酶活性变化的影响

Fig.5 The effects of different experimental methods on cellulase activity and ligninase activity

FACE: 自由空气 CO_2 富集实验; OTC: 开顶室实验

3 讨论

3.1 CO_2 浓度升高对纤维素酶和木质素酶活性的影响

植物残体在土壤中的分解过程通常有两个阶段:第一阶段,主要包含可溶性有机化合物和部分易分解的有机化合物的植物残体被快速矿化,如淀粉、糖类、纤维素等^[47-48];第二阶段,植物残体分解变缓,其中主要包含木质素、蜡质等有机物以及未被分解的残体。在碳循环过程中:纤维素酶参与相对不稳定的碳库(即纤维素)的分解,木质素酶参与分解相对稳定的碳库(即木质素)^[49]。因此在 CO_2 浓度升高下,植物的光合作用加速,产生更多的植物残体,提供大量不稳定碳,刺激微生物分泌大量的纤维素酶,纤维素酶活性增强^[50],并随着土壤不稳定碳的消耗殆尽, CO_2 的持续通入激发土壤层中的稳定碳的分解,导致催化土壤木质素的分解酶活性增强。本研究认识到,植被类型及其管理方式如施肥、灌溉和耕作等,对土壤酶活性具有重要影响。不同植被类型可能因其特有的根系分泌物和凋落物组成差异,导致土壤微环境和微生物活性的变化,进而影响酶活性。在未来的研究中,将重点分析这些因素如何具体影响纤维素酶和木质素酶的活性。此外,还计划通过实验设计控制和变化这些管理方式,以详细探究它们对土壤碳循环过程中酶活性的具体作用机制。这将有助于

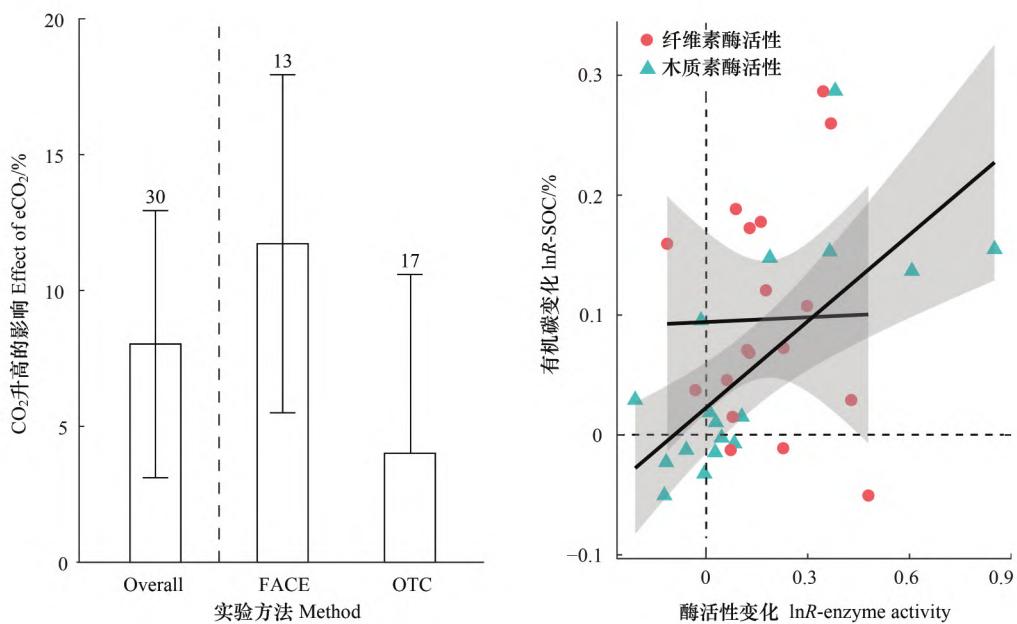


图6 不同的实验方法对 CO₂浓度升高下有机碳含量变化的影响以及有机碳含量和纤维素酶活性、木质素酶活性变化的线性关系

Fig.6 The effect of different experimental methods on the change of SOC under eCO₂, The linear relationship between SOC and cellulase activity, the linear relationship between SOC and ligninase activity

$y = 0.02254 + 0.24066x$, $R = 0.72$, $P < 0.01$, $n = 17$; lnR-SOC 表示有机碳含量; lnR-enzyme activity 表示纤维素酶活性(红色)以及木质素酶活性(绿色)变化, 阴影部分代表 95% 的置信区间

于更全面地理解大气 CO₂浓度升高对土壤碳动态的影响。

模型选择的结果显示实验方法对两种酶活性增强均有显著影响, 通过对比两种实验方法发现 OTC 实验周期较短, 不能连续通入 CO₂, 还与外界的土壤环境有一定的隔离, 存在着根部屏障^[51-52], 因此推测在一定程度上 OTC 实验影响植物的生长发育, 短周期的实验研究对纤维素酶活性的影响明显, 而难降解的木质素则需要更长的周期才可被分解^[20], 因此在 OTC 系统中木质素酶活性变化不显著。此外, 在总计 32 篇的文献报道中包含 OTC 实验的研究仅占 11 篇, 而 FACE 实验的文献量约为 OTC 实验的两倍, 在数据统计上有一定的误差。

3.2 环境变量对酶活性变化的影响

有实验研究表明, 土壤微生物对土壤氮敏感, 实验中添加氮给予了土壤一定的养分, 并需要更多的碳以满足自身的生长发育, 因此添加氮不仅促进了碳降解酶活性的增强, 还将导致土壤中的不稳定碳库含量增加, 减少稳定碳库的碳含量^[53]。氮作为植物生长的营养元素, 氮含量的多少直接影响植物的生长发育, CO₂浓度升高和氮含量增加的相互作用, 不仅促进着凋落物分解、刺激着微生物生长, 还会提高酶的活性、土壤有机质的矿化、并加速稳定碳库的分解, 在一定程度上影响有机碳的固存, 对土壤微生物群落有显著影响^[54]。

本文收集的实验文献中 CO₂浓度的增量范围在 70—400 μmol/mol, 其浓度变化将导致植物的氮含量变化以及影响植物对氮素的利用^[55], 并有实验研究表明, 适当地增加 CO₂浓度将有助于植物叶片对氮素的吸收, 从而促进光合效率^[56], 而高浓度的 CO₂将会影响植物对氮素的利用, 形成氮限制, 从而减弱光合作用, 影响酶的分泌以及其活性变化^[57]。

年平均降雨量主要通过影响土壤的含水量来作用, 研究表明, 降水格局的改变通过增加土壤水分, 进而影响生态系统并加速土壤中各种营养物质的溶解, 从而提高土壤中有机碳含量^[58]; 也有文献研究表明, 含水量增加将导致根生物量减少^[59], 进而影响根部微生物对土壤中碳氮磷的利用。例如, 降雨量增加会提高土壤中

的氮矿化速率,从而增强微生物对氮的利用效率,这种变化可能导致土壤中碳氮比例的调整,间接影响土壤酶的活性变化^[60—61]。此外,随着降雨量的增加,土壤氧化酶(如木质素酶)活性显著增强,SOC含量也明显增加,这表明降雨量在调节土壤碳动态中起着重要作用^[62];有研究显示, eCO_2 和增加降雨的共同作用可能对某些酶活性产生负面影响,这可能与实验设置和具体生态系统特征有关^[30]。具体而言,降雨量的增加可能通过以下几种途径影响木质素酶活性:(1)提高土壤湿度,增强微生物活动,促进木质素酶的分泌;(2)通过改变土壤的氮矿化速率,影响微生物对氮的利用,从而调节酶的活性;(3)增加土壤有机质的溶解度,提供更多的底物供酶作用。通过这些途径,降雨量多的地方土壤的木质素酶活性对 CO_2 升高的响应更强。本研究的新发现表明, CO_2 浓度升高不仅增加了纤维素酶和木质素酶的活性,同时也显著提高了土壤有机碳含量。此外,通过详细分析降雨量和土壤有机氮含量对酶活性变化的影响,本研究发现这些环境因子在不同生态系统中的作用存在显著差异。这些结果有助于加深对 CO_2 浓度升高对土壤酶活性和碳循环影响的理解,提供了新的视角和理论依据。在本研究中,虽然数据显示年降雨量为 500—1000mm 时酶活性的变化显著,但是还缺乏大量数据的支撑。

3.3 CO_2 浓度升高对有机碳含量的影响

在 CO_2 浓度升高的背景下,有机碳含量呈现显著上升的趋势,由于碳降解酶介导着土壤碳循环^[21],纤维素酶主要分解不稳定的碳,而木质素酶分解稳定的碳,因此从碳降解酶的角度出发,认为有机碳含量增多可能有以下几点原因:

CO_2 浓度升高刺激植物生长发育,产生大量凋落物,当大量的凋落物进入土壤后,首先形成不稳定的易降解的有机碳,由纤维素酶的水解作用分解,使得大量有机碳分解并释放出碳,为微生物提供生长发育所需要的的能量^[20, 63—65],而木质素酶活性的变化与有机碳含量变化呈正相关可能是由于木质素酶将难降解的木质素解聚^[44, 66—67]。随后,这些分解产物可能参与更复杂的化学和微生物作用,最终转化为土壤腐殖质。腐殖质的形成是一个涉及有机物质降解和复杂化学过程的综合结果,这一过程通常涉及土壤有机质与无机颗粒(如粘土矿物和氧化物)的相互作用,而非简单的与‘无机复合体’结合。

在本研究中,木质素酶分为酚氧化酶,多酚氧化酶以及过氧化物酶,其中只有酚氧化酶活性增强最为显著(图 7, $P < 0.0001$),而当年降雨量达到一定程度时,该地区土壤水含量增加,易形成厌氧环境^[58],而在厌氧环境中,酚氧化酶将充当“酶锁”的作用^[68]:通过氧化含酚化合物从而抑制水解酶的活性^[69—71],进而抑制有机碳的分解,并且酚氧化酶还能够将土壤中的芳香族化合物氧化成醌类,与土壤中的蛋白质、糖类等物质反应生成复杂的有机物^[64, 72—73],从而在一定程度上提高有机碳的稳定性。此外,也有研究发现酚氧化酶活性的增强有利于减缓土壤有机质的矿化速度^[74],抑制有机碳的分解,在一定程度上增加有机碳含量。

尽管有机碳含量与木质素酶活性呈现正相关,表明木质素酶的活性增强可能促进了有机碳的积累,这初看似乎与木质素酶的‘酶锁’作用相矛盾,后者理论上应减少有机碳的分解。然而,这种表面上的矛盾实际上揭示了一个更复杂的相互作用机制:在 CO_2 浓度升高的环境下,木质素酶的‘酶锁’作用可能有助于保持部分有机碳的稳定,而同时植物生物量的整体增加导致总体有机碳输入量增多,这不仅促进了木质素的分解,也增加了土壤中的有机碳储存。此外,高 CO_2 条件下植物生物

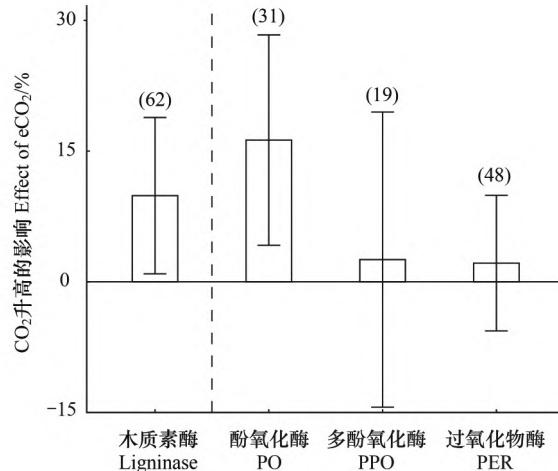


图 7 CO_2 浓度升高下,木质素酶以及其主要组分的活性变化

Fig.7 The activity of ligninase and their main components changed under eCO_2

PO: Phenol oxidase 酚氧化酶; PPO: Polyphenol oxidase, 多酚氧化酶; PER: Peroxidase 过氧化物酶; 括号里的数代表酶的观测组数

量的增加为微生物活动提供了更多的基质,进一步复杂化了土壤中的碳动态。

4 结论展望与不足

总体而言,CO₂浓度的升高普遍提高了纤维素酶和木质素酶的活性,促使有机碳含量增加;具体而言,CO₂浓度升高刺激植物生长并产生大量凋落物,给予土壤更多的养分以及有机碳,促进纤维素酶和木质素酶的活性增强,与此同时,纤维素酶的水解作用催化着有机碳分解,加速土壤不稳定有机碳的流失。本研究观察到随着CO₂浓度升高,土壤中木质素酶的活性有所增强。本研究数据显示,尽管通常预期木质素酶活性的增加会加速有机碳的分解,但实际上有机碳含量也出现了增加。这表明在特定的实验条件下,木质素酶可能通过尚未完全了解的机制影响有机碳的循环。未来的研究应进一步探索木质素酶活性增强与土壤有机碳含量变化之间的关系,并且需要对可能涉及的生物地球化学过程进行更深入的研究。同时,大量的研究也表明CO₂浓度升高,带来的间接环境变化以及实验时的土壤环境、地理环境以及人为因素带来的影响也不能忽视,这些因素与气候变化一同影响着土壤生态系统酶活性以及SOC含量的变化。说明在CO₂浓度升高下土壤碳降解酶在调控土壤碳循环中具有关键作用,对SOC的分解具有一定的限制作用。

CO₂浓度升高影响土壤对碳的固定,本文的研究结果也为气候变化有利于土壤固碳提供一定的理论依据。但是还应该考虑肥料的大量添加以及氮沉降等人为影响对土壤碳固存的影响,以及CO₂浓度升高和氮沉降的交互影响^[36]。因此,在土壤碳的研究上还需要从环境因子的交互性影响深入探讨;另一方面,FACE系统被认为是最接近自然的一种模拟大气气体浓度增加对生态系统影响的研究平台,但建设成本高,因此还需要更多低成本的FACE系统建设技术^[75],通过模拟实验的方法可以有效观测土壤对气候变化的反馈,并在此基础上延长实验周期,将各种环境因素均纳入实验系统,通过完善FACE实验以探索气候变化对地下生态环境的长期影响,以期模拟出更加精准的实验结果,以预测未来土壤生态系统的响应以及反馈。然而,本文的研究仅在已发表的实验研究的基础上,文献数量有限,局限性强,还需要通过更多的实验检验:延长实验周期,控制环境变量,考虑微生物的季节节律,纳入土壤营养水平等,以预测气候变化对土壤碳循环的长期动态影响,以及土壤环境对气候变化的具体响应、反馈。此外,本文研究中使用的数据量有限,所用的统计方法并不能解释每一个环境因子以及实验因子对酶活性变化以及有机碳含量变化的具体影响,因此,还应该多学习不同的统计学方法,使得研究内容不局限于研究方法,可以更加全面高效的探索环境变化对生态系统的影响。未来研究中还将寻求扩大样本量,以便更准确地验证和深化本研究的发现。通过集成更多的数据和采用更先进的统计分析技术,本研究期待能够提供更全面的关于CO₂浓度升高对土壤碳循环影响的理解。

本研究的新发现揭示了CO₂浓度升高对土壤碳降解酶活性和有机碳含量的显著影响。本研究发现,CO₂浓度升高不仅增加了纤维素酶和木质素酶的活性,同时显著提高了土壤有机碳含量。这一发现为碳降解酶在CO₂浓度升高背景下的动态变化机制提供了新的视角。此外,通过详细分析降雨量和土壤有机氮含量对酶活性变化的影响,本研究发现这些环境因子在不同生态系统中的作用存在显著差异。这些结果不仅加深了对CO₂浓度升高对土壤酶活性和碳循环影响的理解,还为未来的土壤碳动态研究提供了理论依据。总之,本研究的新发现和新认知有助于科学家和研究人员更全面地理解气候变化背景下土壤碳循环的复杂性。通过揭示CO₂浓度升高对土壤碳降解酶和有机碳含量的影响机制,本研究为制定更有效的环境保护和碳管理策略提供了科学支持。这不仅丰富了现有的科学知识体系,也为应对未来的气候变化挑战提供了重要的参考依据。

参考文献(References):

- [1] 联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC).第六次评估报告第一工作组报告:气候变化2021:物理科学基础. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/>. (2021).
- [2] Nie M, Lu M, Bell J, Raut S, Pendall E. Altered root traits due to elevated CO₂: a meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(10): 1095-1105.
- [3] Benlloch-Gonzalez M, Berger J, Bramley H, Rebetzke G, Palta J A. The plasticity of the growth and proliferation of wheat root system under

- elevated CO₂. *Plant and Soil*, 2014, 374(1): 963-976.
- [4] 骆亦其, 夏建阳. 陆地碳循环的动力学平衡假说. *生物多样性*, 2020, 28(11): 1405-1416.
- [5] Eamus D, O'Grady A P, Hustley L. Dry season conditions determine wet season water use in the wet-tropical savannas of northern Australia. *Tree Physiology*, 2000, 20(18): 1219-1226.
- [6] Gamage D, Thompson M, Sutherland M, Hirotsu N, Makino A, Seneweera S. New insights into the cellular mechanisms of plant growth at elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(6): 1233-1246.
- [7] Malik A A, Puissant J, Goodall T, Allison S D, Griffiths R I. Soil microbial communities with greater investment in resource acquisition have lower growth yield. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 132: 36-39.
- [8] Kelley A M, Fay P A, Polley H W, Gill R A, Jackson R B. Atmospheric CO₂ and soil extracellular enzyme activity: a meta-analysis and CO₂ gradient experiment. *Ecosphere*, 2011, 2(8): art96.
- [9] Kong A Y Y, Six J, Bryant D C, Denison R F, van Kessel C. The relationship between carbon input, aggregation, and soil organic carbon stabilization in sustainable cropping systems. *Soil Science Society of America Journal*, 2005, 69(4): 1078-1085.
- [10] Williams M A, Rice C W, Owensby C E. Natural 15N abundances in a tallgrass prairie ecosystem exposed to 8-y of elevated atmospheric CO₂. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(2): 409-412.
- [11] 王树涛, 门明新, 刘微, 许皞. 农田土壤固碳作用对温室气体减排的影响. *生态环境*, 2007, 16(6): 1775-1780.
- [12] Luo Y Q, Hui D F, Zhang D Q. Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: a meta-analysis. *Ecology*, 2006, 87(1): 53-63.
- [13] 曹宏杰, 倪红伟. 大气CO₂升高对土壤碳循环影响的研究进展. *生态环境学报*, 2013, 22(11): 1846-1852.
- [14] Kuzyakov Y, Horwath W R, Dorodnikov M, Blagodatskaya E. Review and synthesis of the effects of elevated atmospheric CO₂ on soil processes: No changes in pools, but increased fluxes and accelerated cycles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 66-78.
- [15] Butterly C R, Phillips L A, Wiltshire J L, Franks A E, Armstrong R D, Chen D L, Mele P M, Tang C X. Long-term effects of elevated CO₂ on carbon and nitrogen functional capacity of microbial communities in three contrasting soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 97: 157-167.
- [16] 张彦军, 党水纳, 任媛媛, 梁婷, 郁科科, 邹俊亮, 刘方. 基于Meta分析的土壤呼吸对凋落物输入的响应. *生态环境学报*, 2020, 29(3): 447-456.
- [17] 刘树伟, 纪程, 邹建文. 陆地生态系统碳氮过程对大气CO₂浓度升高的响应与反馈. *南京农业大学学报*, 2019, 42(5): 781-786.
- [18] Bailey V L, Bond-Lamberty B, DeAngelis K, Stuart Grandy A, Hawkes C V, Heckman K, Lajtha K, Phillips R P, Sulman B N, Todd-Brown K E O, Wallenstein M D. Soil carbon cycling proxies: Understanding their critical role in predicting climate change feedbacks. *Global Change Biology*, 2018, 24(3): 895-905.
- [19] Amelung W, Bossio D, de Vries W, Kögel-Knabner I, Lehmann J, Amundson R, Bol R, Collins C, Lal R, Leifeld J, Minasny B, Pan G, Paustian K, Rumpel C, Sanderman J, van Groenigen J W, Mooney S, van Wesemael B, Wander M, Chabbi A. Towards a global-scale soil climate mitigation strategy. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 5427.
- [20] Chen J, Elsgaard L, van Groenigen K J, Olesen J E, Liang Z, Jiang Y, Laerke P E, Zhang Y F, Luo Y Q, Hungate B A, Sinsabaugh R L, Jørgensen U. Soil carbon loss with warming: new evidence from carbon-degrading enzymes. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 1944-1952.
- [21] Cusack D F, Silver W L, Torn M S, Burton S D, Firestone M K. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests. *Ecology*, 2011, 92(3): 621-632.
- [22] Xiao Y, Huang Z G, Lu X G. Changes of soil labile organic carbon fractions and their relation to soil microbial characteristics in four typical wetlands of Sanjiang Plain, NorthEast China. *Ecological Engineering*, 2015, 82: 381-389.
- [23] Li X F, Han S J, Guo Z L, Shao D K, Xin L H. Changes in soil microbial biomass carbon and enzyme activities under elevated CO₂ affect fine root decomposition processes in a Mongolian oak ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(7): 1101-1107.
- [24] 许森平, 任成杰, 张伟, 陈正兴, 付淑月, 刘伟超, 杨改河, 韩新辉. 土壤微生物生物量碳氮磷与土壤酶化学计量对气候变化的响应机制. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2445-2454.
- [25] 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. *Ecology Letters*, 2011, 14(2): 187-194.
- [26] Bhattacharyya P, Roy K S, Neogi S, Dash P K, Nayak A K, Mohanty S, Baig M J, Sarkar R K, Rao K S. Impact of elevated CO₂ and temperature on soil C and N dynamics in relation to CH₄ and N₂O emissions from tropical flooded rice (*Oryza sativa* L.). *Science of the Total Environment*, 2013, 461: 601-611.
- [27] Fang H J, Cheng S L, Lin E D, Yu G R, Niu S L, Wang Y S, Xu M J, Dang X S, Li L S, Wang L. Elevated atmospheric carbon dioxide concentration stimulates soil microbial activity and impacts water-extractable organic carbon in an agricultural soil. *Biogeochemistry*, 2015, 122(2): 253-267.

- [28] Meier I C , Pritchard S G , Brzostek E R , Luke McCormack M , Phillips R P. The rhizosphere and hyphosphere differ in their impacts on carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂. *The New Phytologist* , 2015 , 205(3) : 1164-1174.
- [29] Guenet B , Lenhart K , Leloup J , Giusti-Miller S , Pouteau V , Mora P , Nunan N , Abbadie L. The impact of long-term CO₂ enrichment and moisture levels on soil microbial community structure and enzyme activities. *Geoderma* , 2012 , 170: 331-336.
- [30] Henry H A L , Juarez J D , Field C B , Vitousek P M. Interactive effects of elevated CO₂ , N deposition and climate change on extracellular enzyme activity and soil density fractionation in a California annual grassland. *Global Change Biology* , 2005 , 11(10) : 1808-1815.
- [31] Hasegawa S , MacDonald C A , Power S A. Elevated carbon dioxide increases soil nitrogen and phosphorus availability in a phosphorus-limited *Eucalyptus* woodland. *Global Change Biology* , 2016 , 22(4) : 1628-1643.
- [32] Ochoa-Hueso R , Hughes J , Delgado-Baquerizo M , Drake J E , Tjoelker M G , Piñeiro J , Power S A. Rhizosphere-driven increase in nitrogen and phosphorus availability under elevated atmospheric CO₂ in a mature *Eucalyptus* woodland. *Plant and Soil* , 2017 , 416(1) : 283-295.
- [33] Singh A K , Rai A , Kushwaha M , Chauhan P S , Pandey V , Singh N. Tree growth rate regulate the influence of elevated CO₂ on soil biochemical responses under tropical condition. *Journal of Environmental Management* , 2019 , 231: 1211-1221.
- [34] Kandeler E , Mosier A R , Morgan J A , Milchunas D G , King J Y , Rudolph S , Tscherko D. Response of soil microbial biomass and enzyme activities to the transient elevation of carbon dioxide in a semi-arid grassland. *Soil Biology and Biochemistry* , 2006 , 38(8) : 2448-2460.
- [35] Kang H , Kim S Y , Fenner N , Freeman C. Shifts of soil enzyme activities in wetlands exposed to elevated CO₂. *Science of the Total Environment* , 2005 , 337(1/2/3) : 207-212.
- [36] Luo R Y , Fan J L , Wang W J , Luo J F , Kuzyakov Y , He J S , Chu H Y , Ding W X. Nitrogen and phosphorus enrichment accelerates soil organic carbon loss in alpine grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment* , 2019 , 650: 303-312.
- [37] Liu J X , Zhou G Y , Zhang D Q , Xu Z H , Duan H L , Deng Q , Zhao L. Carbon dynamics in subtropical forest soil: effects of atmospheric carbon dioxide enrichment and nitrogen addition. *Journal of Soils and Sediments* , 2010 , 10(4) : 730-738.
- [38] Rakhsh F , Golchin A. Carbohydrate concentrations and enzyme activities as influenced by exchangeable cations , mineralogy and clay content. *Applied Clay Science* , 2018 , 163: 214-226.
- [39] Terrer C , Phillips R P , Hungate B A , Rosende J , Pett-Ridge J , Craig M E , van Groenigen K J , Keenan T F , Sulman B N , Stocker B D , Reich P B , Pellegrini A A , Pendall E , Zhang H , Evans R D , Carrillo Y , Fisher J B , Van Sundert K , Vicca S , Jackson R B. A trade-off between plant and soil carbon storage under elevated CO₂. *Nature* , 2021 , 591(7851) : 599-603.
- [40] Hedges L V , Gurevitch J , Curtis P S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* , 1999 , 80(4) : 1150.
- [41] van Groenigen K J , Qi X , Osenberg C W , Luo Y Q , Hungate B A. Faster decomposition under increased atmospheric CO₂ Limits soil carbon storage. *Science* , 2014 , 344(6183) : 508-509.
- [42] García-Palacios P , Vandegehuchte M L , Shaw E A , Dam M , Post K H , Ramirez K S , Sylvain Z A , de Tomasel C M , Wall D H. Are there links between responses of soil microbes and ecosystem functioning to elevated CO₂ , N deposition and warming? A global perspective. *Global Change Biology* , 2015 , 21(4) : 1590-1600.
- [43] Zhao F Z , Ren C J , Shelton S , Wang Z T , Pang G W , Chen J , Wang J. Grazing intensity influence soil microbial communities and their implications for soil respiration. *Agriculture , Ecosystems & Environment* , 2017 , 249: 50-56.
- [44] Chen J , Luo Y Q , García-Palacios P , Cao J J , Dacal M , Zhou X H , Li J W , Xia J Y , Niu S L , Yang H Y , Shelton S , Guo W , van Groenigen K J. Differential responses of carbon-degrading enzyme activities to warming: Implications for soil respiration. *Global Change Biology* , 2018 , 24(10) : 4816-4826.
- [45] Viechtbauer W. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software* , 2010 , 36(3) : 1-48
- [46] Calcagno V , de Mazancourt C. glmulti: An R Package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software* , 2010 , 34(12) : 1-29.
- [47] Schimel J P , Weintraub M N. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry* , 2003 , 35(4) : 549-563.
- [48] Ma W W , Li G , Wu J H , Xu G R , Wu J Q. Response of soil labile organic carbon fractions and carbon-cycle enzyme activities to vegetation degradation in a wet meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Geoderma* , 2020 , 377: 114565.
- [49] Wu J J , Zhang Q , Zhang D D , Jia W , Chen J , Liu G H , Cheng X L. The ratio of ligninase to cellulase increased with the reduction of plant detritus input in a coniferous forest in subtropical China. *Applied Soil Ecology* , 2022 , 170: 104269.
- [50] Weintraub S R , Wieder W R , Cleveland C C , Townsend A R. Organic matter inputs shift soil enzyme activity and allocation patterns in a wet tropical forest. *Biogeochemistry* , 2013 , 114(1) : 313-326.
- [51] Long S P , Ainsworth E A , Rogers A , Ort D R. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annual Review of Plant Biology* , 2004 , 55: 591-628.

- [52] Mauri A. Field experiments using CO₂ enrichment: a comparison of two main methods. *IForest-Biogeosciences and Forestry*, 2010, 3(4): 109-112.
- [53] Luo X Z, Hou E Q, Zang X W, Zhang L L, Yi Y F, Wen D Z. Effects of elevated atmospheric CO₂ and nitrogen deposition on leaf litter and soil carbon degrading enzyme activities in a Cd-contaminated environment: a mesocosm study. *Science of the Total Environment*, 2019, 671: 157-164.
- [54] Xiao L, Liu G B, Li P, Xue S. Elevated CO₂ and nitrogen addition have minimal influence on the rhizospheric effects of *Bothriochloa ischaemum*. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 6527.
- [55] Pettersson R, McDonald A J. Effects of nitrogen supply on the acclimation of photosynthesis to elevated CO₂. *Photosynthesis Research*, 1994, 39(3): 389-400.
- [56] 王佳佳, 张明如, 高磊, 金迪, 何云核. 遮荫和氮素添加对芒草光合特性与抗氧化酶活性的影响. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2019, 39(6): 24-32.
- [57] 王晓, 韦小丽, 吴高殷, 梁娟. 不同CO₂浓度下闽楠幼苗光合作用及氮素分配的响应机制. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2022, 42(4): 24-30.
- [58] 闫钟清, 齐玉春, 李素俭, 董云社, 彭琴, 贺云龙, 李兆林. 降水和氮沉降增加对草地土壤微生物与酶活性的影响研究进展. *微生物学通报*, 2017, 44(6): 1481-1490.
- [59] McDaniel M D, Kaye J P, Kaye M W. Increased temperature and precipitation had limited effects on soil extracellular enzyme activities in a post-harvest forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 56: 90-98.
- [60] Aranibar J N, Otter L, Macko S A, Feral C J W, Epstein H E, Dowty P R, Eckardt F, Shugart H H, Swap R J. Nitrogen cycling in the soil-plant system along a precipitation gradient in the Kalahari sands. *Global Change Biology*, 2004, 10(3): 359-373.
- [61] Ollivier J, Töwe S, Bannert A, Hai B, Kastl E M, Meyer A, Su M X, Kleineidam K, Schloter M. Nitrogen turnover in soil and global change. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 78(1): 3-16.
- [62] Ren C J, Zhao F Z, Shi Z, Chen J, Han X H, Yang G H, Feng Y Z, Ren G X. Differential responses of soil microbial biomass and carbon-degrading enzyme activities to altered precipitation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 1-10.
- [63] Wickings K, Stuart Grandy A, Reed S C, Cleveland C C. The origin of litter chemical complexity during decomposition. *Ecology Letters*, 2012, 15(10): 1180-1188.
- [64] Liang Q, Gao R T, Xi B D, Zhang Y, Zhang H. Long-term effects of irrigation using water from the river receiving treated industrial wastewater on soil organic carbon fractions and enzyme activities. *Agricultural Water Management*, 2014, 135: 100-108.
- [65] Yang S, Yao F, Ye J, Fang S, Wang Z R, Wang R Z, Zhang Q L, Ma R A, Wang X G, Jiang Y, Dorodnikov M, Li H, Zou H T. Latitudinal pattern of soil lignin/cellulose content and the activity of their degrading enzymes across a temperate forest ecosystem. *Ecological Indicators*, 2019, 102: 557-568.
- [66] Sinsabaugh R L. Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(3): 391-404.
- [67] 刘佳, 张杰, 秦文婧, 杨成春, 谢杰, 项兴佳, 曹卫东, 徐昌旭. 红壤旱地毛叶苔子不同翻压量下腐解及养分释放特征. *草业学报*, 2016, 25(10): 66-76.
- [68] Freeman C, Ostle N, Kang H. An enzymic 'latch' on a global carbon store. *Nature*, 2001, 409(6817): 149.
- [69] Zibilske L M, Bradford J M. Oxygen effects on carbon, polyphenols, and nitrogen mineralization potential in soil. *Soil Science Society of America Journal*, 2007, 71(1): 133-139.
- [70] Li S, Zhang S R, Pu Y L, Li T, Xu X X, Jia Y X, Deng O P, Gong G S. Dynamics of soil labile organic carbon fractions and C-cycle enzyme activities under straw mulch in Chengdu Plain. *Soil and Tillage Research*, 2016, 155: 289-297.
- [71] Esiana B O I, Coates C J, Adderley W P, Berns A E, Bol R. Phenoloxidase activity and organic carbon dynamics in historic Anthrosols in Scotland, UK. *PLoS One*, 2021, 16(10): e0259205.
- [72] 边雪廉, 赵文磊, 岳中辉, 王慧一, 焦浩, 隋海霞. 土壤酶在农业生态系统碳、氮循环中的作用研究进展. *中国农学通报*, 2016, 32(4): 171-178.
- [73] 李增强, 张贤, 王建红, 曹凯, 徐昌旭, 曹卫东. 化肥减施对紫云英还田土壤活性有机碳和碳转化酶活性的影响. *植物营养与肥料学报*, 2019, 25(4): 525-534.
- [74] 房蕊, 于镇华, 李彦生, 谢志煌, 刘俊杰, 王光华, 刘晓冰, 陈渊, 刘居东, 张少庆, 吴俊江, Stephen J H, 金剑. 大气CO₂浓度和温度升高对农田土壤碳库及微生物群落结构的影响. *中国农业科学*, 2021, 54(17): 3666-3679.
- [75] 冯兆忠, 徐彦森, 尚博. FACE实验技术和方法回顾及其在全球变化研究中的应用. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 340-349.