

复合群落土壤微生物和酶活性对大气 CO₂ 浓度和温度升高的响应

孟红娜^{1,2}, 王开运^{1,2*}, 邹春静^{1,3}, 张远彬⁴

(1. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室; 2. 华东师范大学 资源与环境科学学院, 上海 200062;
3. 华东师范大学 生命科学学院, 上海 200062; 4. 中国科学院 成都生物研究所, 成都 610041)

摘要: 应用自控、封闭、独立的生长室系统, 研究川西亚高山林线复合群落根际、非根际土壤微生物数量以及根际、非根际土壤酶活性对大气 CO₂ 浓度升高(环境 CO₂ 浓度 + 350(±25) μmol · mol⁻¹, EC) 和温度升高(环境温度 + 2.0(±0.5) °C, ET) 及其两者同时升高(ECT) 的响应。结果表明: (1) 与对照(CK) 相比, EC、ET 和 ECT 处理能够增加土壤根际微生物数量, 但不同微生物种类对 EC、ET 和 ECT 的反应有所差异。(2) 不同种类的根际土壤酶对 EC、ET 和 ECT 的响应不同。(3) 与 CK 相比, EC、ET 和 ECT 的非根际土壤微生物数量以及非根际土壤酶活性均无显著提高。(4) EC、ET 和 ECT 处理对复合群落土壤微生物总数的根际效应明显; 除 ET 处理的转化酶为负根际效应, 其余处理的过氧化氢酶, 脲酶及转化酶均表现为正根际效应。

关键词: CO₂ 浓度升高; 温度升高; 土壤微生物; 土壤酶; 复合群落

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2007)06-0861-06

Responses of soil microbes and enzyme of compound community to elevated atmospheric CO₂ concentration and temperature

MENG Hong-Na^{1,2}, WANG Kai-Yun^{1,2*},
ZOU Chun-Jing^{1,3}, ZHANG Yuan-Bin⁴

(1. *Shanghai Key Laboratory of Urbanization & Ecological Restoration*; 2. *School of Resources and Environment Sciences, East China Normal University*, Shanghai 200062, China; 3. *School of Life Sciences, East China Normal University*, Shanghai 200062, China; 4. *Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences*, Chengdu 610041, China)

Abstract: With independent and top-enclosed chamber system, this paper studied the responses of rhizospheric microbes number and rhizospheric enzyme activity of compound community to elevated atmospheric CO₂ concentration (ambient + 350(±25) μmol · mol⁻¹, EC), temperature (ambient + 2(±0.5) °C, ET), and their combination (ECT) under high-frigid conditions of West Sichuan Province. The results showed that in comparing with the control, treatments EC, ET and ECT can increase the number of rhizospheric microbes. Highly significant differences were noticed among different treatments in rhizospheric microbes number and rhizospheric enzyme activity. In comparing with the control, treatment EC, ET and ECT had no effect on the number of non-rhizospheric microbes and non-rhizospheric enzyme activity. Rhizospheric effect of soil microbes, catalase and urease for all treatments was significant; rhizospheric effect of intertase of EC and ECT was significant, but rhizospheric effect of intertase of ET was not significant.

收稿日期: 2007-03-05 修回日期: 2007-06-28

基金项目: 国家自然科学基金“重大研究计划”(90202010); 中芬国际合作项目(30211130504); 中国科学院“百人计划”(01200108B) [Supported by the Natural Science Foundation Major Research Program of China(90202010); International Cooperation of China and Finland(30211130504); 100 Talents Program of The Chinese Academy of Sciences(01200108B)]

作者简介: 孟红娜(1982-), 女, 河北石家庄人, 硕士, 主要从事土壤微生物生态学研究, (E-mail) nice_angel@126.com.

* 通讯作者 (Author for correspondence): 教授, 博导, 主要从事植物生态学研究, (E-mail) wangky@cib.ac.cn.

Key words: carbon dioxide enrichment; elevated temperature; soil microbes; soil enzyme; compound community

以大气 CO₂ 浓度增加和温度升高为主要特征的全球气候变化正影响着陆地生态系统的结构和功能,威胁着人类的生存与健康,因而受到各国政府和科学家的普遍关注。过去 20 多年中,有关陆地生态系统对气候变化的响应与适应、全球碳循环等方面的研究广泛开展,特别是有关植物光合作用(Szarek 等,1987)、生长(Murray 等,1955;Idso,1994)、土壤碳循环(Woodward,1998;DeGraaff 等,2004)、土壤氮固定(Arnone,1998;Hungate 等,1999)等对 CO₂ 浓度升高的研究取得了长足进展。

土壤微生物(soil microbes)是生态系统的重要组成部分,土壤微生物的数量直接影响土壤的生物化学活性及土壤养分的组成与转化,是土壤肥力的重要指标之一。而土壤酶(soil enzyme)是土壤中具有生物活性的蛋白质,通过对进入土壤的多种有机物质和有机残体产生的生命化学转化,使生态系统的各组分间有了功能上的联系,从而保持了土壤生物化学的相对稳衡状态(周礼恺,1987)。虽然早在 1981 年 Luxmoore 就认识到 CO₂ 浓度和温度升高时土壤微生物和土壤酶的变化对植被及整个生态系统可能起重要作用,但迄今为止,有关土壤微生物和土壤酶对气候变化响应的研究相对较少,结果尚存在很多不确定性(Rice 等,1994),难以满足有关植被生态系统对气候变化响应研究的需要。

川西亚高山森林位于青藏高原长江上游地区,是全球气候变化的敏感地带(肖玲等,2004;Yang 等,2005)。由于以往的研究大多都只限于 CO₂ 浓度升高条件下对土壤微生物数量和土壤酶活性的影响,而忽略了温度升高以及两者同时升高可能对土壤微生物数量和土壤酶活性的影响。因此,本研究利用封闭式生长室系统对温度升高和两者同时升高下土壤微生物数量及酶活性的变化进行了研究,有望为进一步揭示未来气候变化下亚高山土壤生态学过程提供基础数据。

1 材料与方 法

1.1 材料

2005 年 11 月,在川西亚高山林线复合群落地段,挖取长 50 cm、宽 30 cm、深 30 cm(土壤厚度不足 30 cm,按照实际的厚度取)原状土柱置于用木板

制作的箱中,并放在生长室系统各种处理的生长室内,即环境 CO₂ 浓度 + 330 (± 20) μmol · mol⁻¹ (EC)、环境温度 + 2.5 (± 0.5) °C (ET) 及环境 CO₂ 浓度和环境温度同时升高 (ECT),以正常大气 CO₂ 浓度和环境温度的生长室为对照 (CK)。采样时间为 2006 年 8 月底,收集根系上抖落下来的土壤作为根际土壤,同时取根系范围外 0~20 cm 土样作为非根际土壤,分别混合均匀过 2 mm 孔径的筛后装入保鲜塑料袋。存放在冰箱(4 °C)中供相关分析。

1.2 封闭式生长室系统

自控、封闭、独立生长室系统由 6 个独立、自控、封闭的生长室(chamber)组成。生长室由下部近似圆柱体和上部近似球缺的两部分构成,其体积为 24.5 m³。CO₂ 浓度系统由 CO₂ 传感器、控制模块、电磁阀、流量计、减压阀和 CO₂ 钢瓶构成。空气温度控制是通过与压缩机相连接的热交换器、电阻加热器(2 kW)以及新风流量控制阀等构成。本实验设置的参数分别为数据扫描间隔 15 s,数据采集间隔 5 min,实行 24 h 连续观测(肖玲等,2006)。

1.3 土壤微生物数量的测定

细菌、放线菌、真菌数量的测定采用稀释平板测数法;细菌采用牛肉膏蛋白胨琼脂培养基平板表面涂布法;真菌采用马丁-孟加拉红培养基平板表面涂布法;放线菌采用改良高氏一号合成培养基平板表面涂布法。

1.4 酶活性的测定

转化酶(INV)活性测定采用 3,5-二硝基水杨酸比色法。酶的活性以 1 g 土壤 24 h 内土壤中含有的葡萄糖毫克数表示。过氧化氢酶(CAT)活性测定采用滴定法(0.1 N 的标准 KMnO₄ 液测定)。酶的活性以 1 g 土壤 1h 内消耗 0.1 N KMnO₄ 毫升数表示。脲酶(URE)活性测定采用比色法,可以测定产生的氨量在强酸性溶液中奈氏试剂反应表示脲酶的活性。

2 结果与分析

2.1 CO₂ 浓度和温度升高对复合群落根际土壤微生物的影响

2.1.1 细菌数量的变化 三种处理对复合群落根际细菌数量具有一定的影响(图 1)。EC(133.33)和

ET(139.67)处理的根际细菌数量分别比CK(81.71)高63%和71%,统计分析表明EC和ET对根际细菌数量的影响显著($P < 0.05$),而ECT对根际细菌的影响不显著。结果表明,CO₂浓度和温度升高对复合群落根际可培养细菌数量产生显著影响,这与徐国强等(1993)的结果相似。大气CO₂浓度升高对土壤微生物的影响不是直接的,而是通过光合作用变化引起光合产物及根系的变化并相应导致的根系分泌物的变化所引起的(DeGraff等,2004)。CO₂浓度升高促进了根的生长,使根的质量、数目、长度、根密度以及根系所能伸展的范围都有所提高(Idso等,1991;Rogers等,1994),为根际细菌的代谢提供了更多的有机底物,从而刺激根际细菌的生长。温度升高一方面直接导致进入土壤中的有机残体和中间产物的分解加快,最终改善了土壤中微生物所利用有机质质量,使其数量增加;另一方面,温度升高会造成微生物呼吸的指数上升,加速有机C的矿化,增加了C的有效性,使微生物活性加强,生长加快(Firestone等,1999)。本研究还表明CO₂浓度和温度同时升高对复合群落根际细菌数量影响不大,这可能是因为两者同时升高,影响相互抵消。

2.1.2 放线菌和真菌数量的变化 由图1可知,CO₂浓度和温度升高对根际放线菌和真菌数量的影响不显著。EC和ET下的根际放线菌数量分别是35.33和57.67,均小于CK(59.84)下的根际放线菌数量,说明EC或ET对根际放线菌数量有抑制作用;而ECT却对根际放线菌数量产生显著影响($P < 0.05$)。ECT对根际真菌数量产生显著影响($P < 0.05$),而根际真菌数量在EC下与对照相比增

加幅度不大,表明EC对根际真菌数量具有一定的影响,但不显著($P > 0.05$);此外在ET下根际真菌数量小于CK,表明ET对根际真菌产生抑制。CO₂浓度和温度升高不对复合群落和复合群落下根际放线菌和根际真菌产生影响,可以认为这与放线菌生长缓慢且只有当各类微生物的竞争压力减少时才出现(Chapin等,2002)以及真菌数量相对较少的特性有关。然而,CO₂浓度和温度同时升高却对根际放线菌和根际真菌产生作用,尤其能对根际真菌数量产生显著影响。这主要是因为真菌在分解枯枝落叶的微生物群体中占有较大的优势,它的数量与可利用的有机物的量成正相关(严旭升,1998),因而当CO₂浓度和温度单独升高时所引起的变化并不能对根际真菌数量产生作用,而两者同时升高却在一定程度上加大CO₂浓度或温度单独升高时对根际真菌的作用。

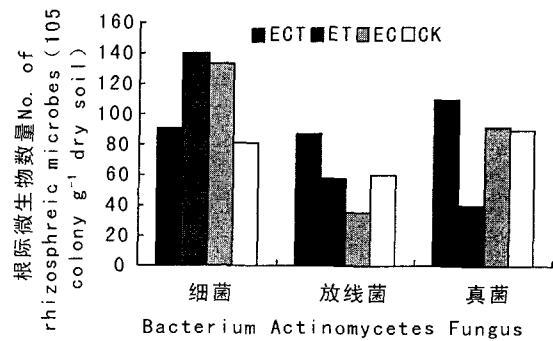


图1 CO₂浓度和温度升高及两者同时升高对根际土壤微生物数量的影响

Fig. 1 Effect of elevated atmospheric CO₂ concentration, temperature and both of the two on rhizospheric soil microbes

表1 不同处理下根际,非根际微生物数量及其根际效应

Table 1 Quantitative composition and rhizospheric effect of microorganisms in rhizospheric and non-rhizospheric soils under different treatment ($\times 10^5$ CFU \cdot g⁻¹ dry soil)

处理 Treatment	细菌 Bacterium			放线菌 Actinomycetes			真菌 Fungus			合计 Total		
	R	S	R/S	R	S	R/S	R	S	R/S	R	S	R/S
ECT	90.78	79.67	1.14	87.33	42.55	2.05	109.53	71.65	1.53	287.64	193.87	1.48
ET	139.67	63.33	2.21	57.67	31.32	1.84	39.96	58.52	0.68	237.3	153.17	1.55
EC	133.33	75.33	1.77	35.33	43.15	0.82	91.24	34.15	2.67	259.9	152.63	1.70

R: 根际微生物 Rhizospheric microorganisms; S: 非根际微生物 Non-rhizospheric microorganisms; R/S: 根际效应 Rhizospheric effect. 下同 The same below

2.1.3 土壤微生物的根际效应 根际效应是指根际对微生物的影响,通常以R/S比率表示。不同处理下细菌、放线菌和真菌的根际效应差异较大(表1)。

在EC、ET和ECT下土壤微生物总数的根际效应明显,其R/S值以EC最大,ET次之,ECT最小,分别为1.70、1.55和1.48(CK为0.97)。各个菌类相

比有所不同,其中细菌在 ET 时的根际效应最大,放线菌在 ECT 时的根际效应最大,而真菌在 EC 时的根际效应最大。细菌总数的 R/S 值均在 1~3 之间,在 EC、ET 和 ECT 下分别为 1.77、2.21 和 1.14,即根际细菌总数量大于非根际细菌总数量。放线菌的根际效应各不相同,在 ECT 和 ET 下的 R/S 均大于 1,但其总数在 EC 下表现为负根际效应,R/S 值为 0.82;真菌的根际效应在不同处理下相差很大。在 CO₂ 浓度升高条件下微生物总数的根际效应最大,这是因为大气 CO₂ 浓度升高条件下绝大多数植物都会分配更多的 C 到地下(Bazzaz, 1990),使植物—土壤系统中的 C 通量发生变化,改变了根际微生物的可利用底物,从而改变了微生物类群的生态分布。

2.2 CO₂ 浓度和温度升高对复合群落根际土壤酶活性的影响

2.2.1 过氧化氢酶活性的变化

根际、非根际过氧化氢酶活性在 EC、ET 和 ECT 下的响应情况不同(图 2)。与 CK(20.98)相比,EC 处理的根际过氧化氢酶活性(29.06)有显著增加($P < 0.05$),而 ET 处理的根际过氧化氢酶活性却比 CK 低,由此说明,ET 降低了根际过氧化氢酶活性。ECT 下根际过氧化氢酶活性(21.83)高于 CK,但两者之间不具有显著性差异($P > 0.05$)。CO₂ 浓度升高能显著提高根际过氧化氢酶活性,这与前人的研究一致(贾夏等, 2004)。在 CO₂ 浓度升高下过氧化氢酶活性的增加可能与根系分泌物的增加有关,因为土壤过氧化氢酶很大一部分来源于植物根系,根系生物量及分泌物的增加,都会引起过氧化氢酶的增加,而根系分泌物的增加势必会导致土壤 pH 值的改变,对复合群落来说,这种变化有利于过氧化氢酶活性的提高。同时,温度升高及两者同时升高均不能提高根际过氧化氢酶活性,这是因为温度升高不能直接对植物根系产生作用,在短期模拟实验中,温度升高所引起的植物根系的变化不大。CO₂ 浓度和温度同时升高对根际过氧化氢酶活性产生抑制效应,这是因为过氧化氢酶活性还受到土壤微生物的影响,而 CO₂ 浓度和温度同时升高对根际细菌产生抑制影响,根际细菌数量又在根际三大类微生物中处于绝对优势的地位。

2.2.2 脲酶活性的变化

复合群落根际脲酶活性在 EC(2.98)下与 CK(1.67)相比显著增加(图 2),EC 和 CK 之间存在显著性差异($P < 0.05$)。ECT 和 ET 与 CK 相比差异不大,说明 ECT 和 ET 未对根

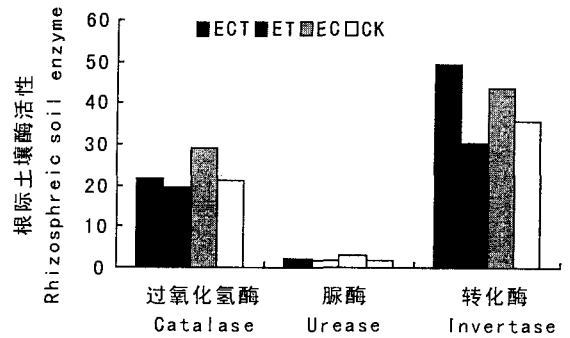


图 2 CO₂ 浓度和温度升高及两者同时升高对根际土壤酶活性的影响
Fig. 2 Effect of elevated atmospheric CO₂ concentration, temperature and both of the two on rhizospheric soil enzyme

际脲酶产生显著影响($P > 0.05$)。由此可见,CO₂ 浓度升高能显著增加根际脲酶活性,这可能是因为土壤脲酶的主要来源物质—植物和微生物,对 CO₂ 浓度升高有直接的响应。相关研究表明,在大气 CO₂ 浓度升高时,植物生理活性发生变化,凋落物进入土壤的生物量增加,土壤微生物活性增强等(Moorhead 等,1997;Ross 等,1995),这些都可增加由植物和微生物分泌、二者残体分解释放的土壤脲酶数量,引起土壤脲酶活性增加。另一方面,产生土壤脲酶的微生物有细菌和真菌(陈利军等,2002),大气 CO₂ 浓度升高能显著增加根际细菌的数量,因此由土壤微生物合成的脲酶含量也可能增多。同时,研究结果还表明 CO₂ 浓度和温度同时升高对根际脲酶活性不产生影响,虽然 CO₂ 浓度和温度同时升高能显著提高根际真菌数量,但是根际真菌数量在根际微生物群落中不占有优势地位,所以 CO₂ 浓度和温度同时升高就不能对根际脲酶活性产生影响。

2.2.3 转化酶活性的变化

由根际转化酶活性在 EC、ET 和 ECT 下的响应情况(图 2)可知,复合群落根际转化酶活性在 ECT(49.47)和 EC(43.84)下均有显著增加($P < 0.05$),而 ET(30.56)处理的根际转化酶活性小于 CK(35.54)。CO₂ 浓度升高及 CO₂ 浓度和温度同时升高能显著提高根际转化酶活性,这是因为转化酶很大一部分来源于植物根系分泌物,CO₂ 浓度增加时,根的生物量尤其细根的生物量有大幅度的增加,引起根系分泌的转化酶增加,使根际转化酶活性提高,与前人的研究一致。温度升高降低复合群落的根际转化酶活性,这是因为在温度升高下,较大的微生物增加量带来了根际转

化酶活性的变化。此外,CO₂ 浓度和温度同时升高显著提高根际转化酶活性,这与 CO₂ 浓度和温度同时升高下植物根系量以及微生物数量不变或减少的结果不相吻合,因此,对于 CO₂ 浓度和温度同时升高的作用机理有待进一步研究与探讨。

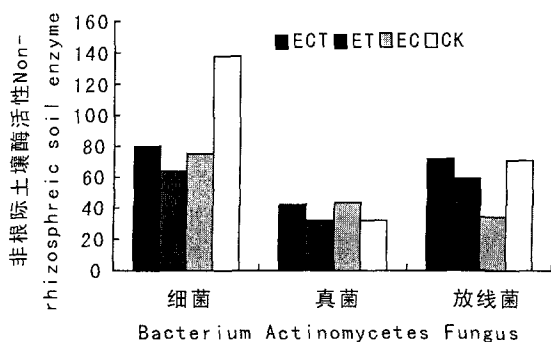


图 3 CO₂ 浓度和温度升高及两者同时升高对非根际土壤微生物数量的影响
Fig. 3 Effect of elevated atmospheric CO₂ concentration, temperature and both of the two on non-rhizospheric soil microbes

2.2.4 CO₂ 浓度和温度升高及两者同时升高对复合群落非根际土壤微生物和酶活性的影响 CO₂ 浓度和温度升高及两者同时升高对复合群落非根际土壤微生物和酶活性是有影响的(图 3,4)。其中,细菌数量、过氧化氢酶、脲酶和转化酶活性在 EC、ET 和 ECT 下均小于 CK;三种处理下的非根

际真菌和放线菌数量变化较大,没有呈现出明显的规律性。非根际土壤微生物的数量、组成以及土壤酶活性受到植物品种与植物生长发育阶段、土壤类型、土壤物理条件和化学性质等多种因素的影响。CO₂ 浓度和温度升高及两者同时升高对复合群落非根际细菌、放线菌和真菌数量的影响均不显著;此外,CO₂ 浓度和温度升高及 CO₂ 浓度和温度同时升高均对非根际过氧化氢酶、脲酶和转化酶活性产生不同程度的抑制作用。说明 CO₂ 浓度和温度升高主要对植物根系产生作用,而对其他因子并不产生直接作用。

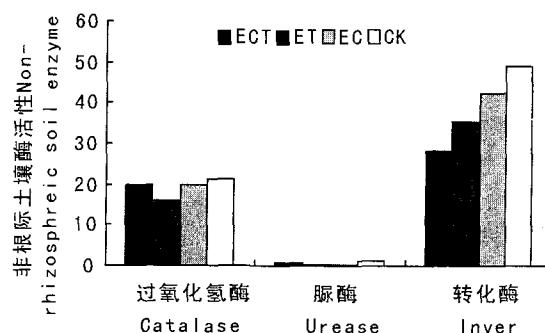


图 4 CO₂ 浓度和温度升高及两者同时升高对非根际土壤酶活性的影响
Fig. 4 Effect of elevated atmospheric CO₂ concentration, temperature and both of the two on non-rhizospheric soil enzyme

表 2 不同处理下土壤酶的根际效应

Table 2 Rhizospheric effect of soils enzyme in treatment EC,ET and ECT

酶类型	ECT			ET			EC		
	R	S	R/S	R	S	R/S	R	S	R/S
脲酶 Urease	2.01	0.92	2.18	1.90	0.57	3.33	2.98	0.63	4.73
转化酶 Invertase	49.47	28.34	1.75	30.56	35.35	0.86	43.84	42.20	1.04
过氧化氢酶 Catalase	21.83	19.83	1.10	19.51	15.91	1.23	29.06	19.79	1.47

2.2.5 土壤酶在 CO₂ 浓度和温度升高下的根际效应 EC、ET 和 ECT 下土壤酶活性的根际效应很明显(表 2)。在 CO₂ 浓度和温度升高及两者同时升高下,根际脲酶活性始终大于非根际过脲酶活性,其根际效应明显,R/S 值总保持在 2.18~4.73 之间,说明根际脲酶活性在任何处理下均大于非根际脲酶活性。在三种处理下,过氧化氢酶的 R/S 值在 1.10~1.47 之间,显示出正的根际效应。在 CO₂ 浓度升高及 CO₂ 浓度和温度同时升高下,转化酶根际效应表现根际转化酶活性大于非根际转化酶活性,而温度升高下根际转化酶活性却低于非根际转化酶活性

(R/S 值为 0.86),出现负根际效应。可见环境因子的差异、酶类型的不同等均是影响土壤酶根际效应得主要因素。CO₂ 浓度和温度升高能作用于植物根系,微生物直接可利用根际环境中的碳源等基质增加,使根系发育旺盛,根系分泌量增多,刺激了根际微生物大量增殖,是根际土壤酶活性增强的重要原因之一。

参考文献:

方精云,唐艳鸿,林俊达,等. 2000. 全球生态学—气候变化和生态响应[M]. 北京:高等教育出版社
中国科学院南京土壤研究所微生物室. 1985. 土壤微生物研究

- 法[M]. 北京:科学出版社
- 严旭升. 1998. 土壤肥力研究方法[M]. 北京:农业出版社:212—233
- 周礼恺. 1987. 土壤酶学[M]. 北京:科学出版社
- 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京:中国农业科技出版社
- Arnone JA III, Bohlen PJ. 1998. Stimulated N₂O flux from intact grassland monoliths after two growing seasons under elevated atmospheric CO₂ [J]. *Oecologia*, **116**:331—335
- Bazzaz F A. 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels[J]. *Annual Review Ecol Systematics*, **21**:167—196
- Chen LJ(陈利军), Wu ZJ(武志杰), Huang ZH(黄国宏), et al. 2002. Effect of elevated atmospheric CO₂ on soil urease and phosphatase activities (大气 CO₂ 增加对土壤脲酶、磷酸酶活性的影响)[J]. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **13**(10):1356—1357
- Cao M, Woodward FI. 1998. Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change[J]. *Nature*, **393**:245—249
- Chomaba B M. 1993. Carbohydrate reserve accumulation and depletion in Engelmann spruce(*Picea engelmannii*): effects of cold storage and prestorage CO₂ enrichment[J]. *Tree Physiol*, **13**:351—364
- Chapin FS III, Pamela A M, Harold A M, et al. 2002. Terrestrial decomposition[M]/F. Stuart C. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Heidelberg: Springer-Verlag, 151—175
- DeGraaff MA, Six J, Harris D, et al. 2004. Decomposition of soil and plant carbon from pasture systems after 9 years of exposure to elevated CO₂: Impact on C cycling and modeling[J]. *Glob Change Bio*, **10**:1922—1935
- Hu S, Firestone MK, Chapin FS III, et al. 1999. Soil microbial feedbacks to atmospheric CO₂ enrichment[J]. *Tree*, **11**(11):433—437
- Hungate B, Dijkstra P, Johnson D, et al. 1999. Elevated CO₂ increases nitrogen fixation and decreases soil nitrogen mineralization in Florida scrub oak[J]. *Glob Change Biol*, **5**:781—789
- Idso S B. 1991. Effects of two and a half years of atmospheric CO₂ enrichment on the root density distribution of three-year-old sour orange trees[J]. *Agri For Meteorol*, **55**:345—349
- Idso KE, Idso SB. 1994. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment in the face of environmental constraints: A review of the past 10 years research[J]. *Agric For Meteorol*, **69**:153—203
- Jia X(贾夏), Han SJ(韩士杰), Zhou YM(周玉梅). 2004. Soil biochemical characters of *Pinus koraiensis* and *Pinus sylvestri-formis* plantations under different elevated CO₂ concentration(不同二氧化碳浓度条件下红松和长白赤松土壤生化特性研究)[J]. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **15**(10):1842—1846
- Luxmoore RJ. 1981. CO₂ and phytomass[J]. *Bio Science*, **31**:626
- Lamber H, Growth. 1987. Respiration, exudation and symbiotic associations: The fate of carbon translocated to the roots[M]/Gregory PJ(eds). Root Development and Function. Cambridge: Cambridge University Press:125—146
- Moorhead DL, Linkins AE. 1997. Elevated CO₂ alters below-ground exoenzyme activities in tussock tundra[J]. *Plant Soil*, **189**:321—329
- Murray DR. 1995. Plant responses to carbon dioxide[J]. *Am J Bot*, **82**:690—697
- O'Neill EG. 1994. Responses of soil biota to elevated atmospheric carbon dioxide[J]. *Plant Soil*, **165**:55—65
- Rice CW, Garcia FO, Hampton CO, et al. 1994. Soil microbial response in tallgrass prairie to elevated CO₂ [J]. *Plant Soil*, **165**:67—74
- Rogers H H, et al. 1994. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere[J]. *Environ Pollut*, **83**:155—189
- Ross DT, Tate KR, Feltham CW, et al. 1995. Elevated CO₂ and temperature effects on soil carbon and nitrogen cycling in ryegrass/white clover turves of an Endoaquept soil[J]. *Plant Soil*, **176**:37—49
- Szarek SR, Holthe PA, Ting IP. 1987. Minor physiological response to elevated CO₂ by the CAM plant *A. graveolens* [J]. *Plant Physiol*, **83**:938—940
- Van Veen J A, et al. 1991. Carbon fluxes in plant-soil systems at elevated atmospheric CO₂ levels[J]. *Ecol Appl*, **1**:175—181
- Wong SC. 1979. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. Interactions of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C₃ and C₄ plants[J]. *Oecologia*, **44**:68—74
- Xiao L(肖玲), Wang KY(王开运), Yang WQ(杨万勤). 2004. Effects of elevated atmospheric CO₂ and temperature on coniferous forest and perspectives to study on the subalpine coniferous forest in Western Sichuan(升高 CO₂ 浓度和温度对针叶林的影响以及在川西亚高山针叶林研究中的展望)[J]. *World Science R & D(世界科技研究与发展)*, **26**(2):55—63
- Xiao L(肖玲), Wang KY(王开运), Zhang YB(张远彬), et al. 2006. Responses of microbes in rhizospheric soil of *Abies faxoniana* to elevated atmospheric CO₂ concentration and temperature (岷江冷杉根际土壤微生物对大气 CO₂ 浓度和温度升高的响应)[J]. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **17**(5):773—774
- Yang WQ, Wang KY, Kellomaki S, et al. 2005. Litter dynamics of three subalpine forest in western Sichuan[J]. *Pedosphere*, **15**:653—659