

张文,王普昶,李世歌,等. 岩溶土无机碳微生物转化过程与机制研究进展[J]. 江苏农业科学,2017,45(23):14-17.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.23.004

岩溶土无机碳微生物转化过程与机制研究进展

张文,王普昶,李世歌,丁磊磊,莫本田

(贵州省草业研究所,贵州贵阳 550006)

摘要:土壤无机碳在全球碳平衡中具有举足轻重的作用,介绍土壤无机碳循环过程的研究进展,回顾总结国内外岩溶作用与无机碳微生物转化过程研究结果,并结合西南岩溶碳研究的现状,提出岩溶土无机碳微生物转化过程及相关机制的研究将是今后岩溶碳研究的重要方向,为科学认识和预测不同石漠化强度下岩溶山区土壤无机碳转化与迁移趋势,有效制定提高土壤碳库平衡的技术和战略提供了科学依据。

关键词:岩溶土;转化与迁移;微生物;土壤无机碳循环

中图分类号: S181 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)23-0014-04

随着全球气候的不断变化,人类赖以生存的环境受到了极大的威胁,减少温室气体排放,促进温室气体固定,成为当今生态环境领域所必须面对的难题。土壤碳库储量巨大且相

对活跃,其较小幅度的变化就会影响土壤与大气间的 CO_2 交换,从而引起大气 CO_2 浓度的变化,最终影响全球气候变化^[1]。因此,土壤碳循环对全球碳循环贡献的研究越来越受到学术界的关注。

收稿日期:2016-08-03

基金项目:国家自然科学基金(编号:31602005);贵州省自然科学基金(编号:黔科合J字[2012]2197号)。

作者简介:张文(1982—),女,贵州大方人,硕士,副研究员,主要从事草地生态研究。Tel:(0851)83763059;E-mail:zhangwen0708@163.com。

通信作者:王普昶,博士,研究员,主要从事草地生态经营与管理研究。E-mail:wangpuchang@163.com。

参考文献:

- [1]侯伟,付仲文,张冬. 农业转基因作物南繁试验管理现状及安全性分析[J]. 中国种业,2014(11):17-19.
- [2]康乐,王海洋. 我国生物技术育种现状与发展趋势[J]. 中国农业科技导报,2014,16(1):16-23.
- [3]我科学家成功绘制小麦D基因组草图[J]. 中国食品学报,2013,13(4):27.
- [4]新型水稻全基因组育种芯片研发成功[J]. 农业科技与信息,2013(10):14.
- [5]Jia G Q, Huang X H, Zhi H, et al. A haplotype map of genomic variations and genome-wide association studies of agronomic traits in foxtail millet (*Setaria italica*) [J]. Nature Genetics, 2013, 45(8): 957-961.
- [6]Tan L B, Li X R, Liu F X, et al. Control of a key transition from prostrate to erect growth in rice domestication[J]. Nature Genetics, 2008, 40(11):1360-1364.
- [7]Hou J, Jiang Q Y, Hao C Y, et al. Global selection on sucrose synthase haplotypes during a century of wheat breeding[J]. Plant Physiology, 2014, 164(4):1918-1929.
- [8]Wang W B, He Q Y, Yang H Y, et al. Development of a chromosome segment substitution line population with wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) as donor parent[J]. Euphytica, 2013, 189(2): 293-307.

1 土壤无机碳循环过程研究现状

1.1 土壤无机碳库研究现状

土壤碳库是陆地生态系统中最大的碳储库,包括土壤有机碳库(SOC pool)和土壤无机碳库(SIC pool)(主要是土壤碳酸盐)^[2]。目前探讨土壤对大气 CO_2 的影响、土壤碳储量、密度分布的研究多集中在土壤有机碳(SOC)方面,对碳酸盐

- [9]张伟,赵海军,刘开昌,等. 以主导品种的推广促进种业的健康发展[J]. 农业科技管理,2012,31(5):80-82.
- [10]陈健鹏. 亟待开展转基因作物商业化整体战略研究[J]. 农业科技管理,2009,28(6):20-23,30.
- [11]刘海礁,刘德畅,孙虎,等. 议作物育种技术与中国种业安全[J]. 农业科技管理,2013,32(3):76-79.
- [12]Morrell P L, Buckler E S, Ross-Ibarra J. Crop genomics: advances and applications[J]. Nature Reviews Genetics, 2011, 13(2):85-96.
- [13]闫绍鹏,杨瑞华,冷淑娇,等. 高通量测序技术及其在农业科学研究中的应用[J]. 中国农学通报,2012,28(30):171-176.
- [14]黎裕,李英慧,杨庆文,等. 基于基因组学的作物种质资源研究:现状与展望[J]. 中国农业科学,2015,48(17):3333-3353.
- [15]盖钧铨,刘康,赵晋铭. 中国作物种质资源科学发展的评述[J]. 中国农业科学,2015,48(17):3303-3315.
- [16]马晓岗. “十二五”我省作物种质资源保护和利用研究发展构想[J]. 青海科技,2009,16(6):38-40.
- [17]付深造. 我国作物种质资源保护利用刻不容缓[J]. 中国农村科技,2014(3):32-35.
- [18]付春杰,付深造,唐文东,等. 种质资源流动机制亟待破题——育种家材料共享平台建设[J]. 中国种业,2014(5):7-8.
- [19]李芳财,严永峰,孙强. 我国种质资源保护利用现状及发展策略浅析[J]. 科技致富向导,2014(36):268-268.
- [20]秦丹丹,董静,许甫超,等. 分子育种时代的作物种质资源创新与利用[J]. 大麦与谷类科学,2016,33(3):1-4,19.

形式的土壤无机碳(SIC)的研究相对较薄弱^[3-4]。然而,作为全球最大的碳库,碳酸盐岩含有 6.1×10^8 亿 t 碳,占全球碳库总量的 99.55%,其面积达 2 200 万 km²,占全球陆地面积的 12%,是全球碳库最重要的组成部分^[5]。虽然现有的研究对土壤无机碳还缺乏足够的认识,但学者们普遍认为这部分碳在大气、植被、土壤碳库间的动态变化中起着重要作用^[6-8]。特别是近年来,国际地质对比计划 IGCP 379“全球岩溶与碳循环”(1995—1999)作了因岩溶作用回收大气 CO₂ 通量的估算,初步测定了全球岩溶作用消耗大气 CO₂ 量达 6.08 亿 t/年^[7]。因此,越来越多的学者认为土壤无机碳库的研究可能是解释当前“失踪”碳汇的关键。

1.2 岩溶土壤无机碳研究现状

岩溶生态系统中土壤无机碳主要通过岩溶作用积极参与全球碳循环。岩溶作用消耗 CO₂ 的过程,其实质是碳酸盐的溶解作用及其可逆过程——碳酸盐的溶解与沉积作用($\text{CaCO}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^-$),通常发生在 CaCO₃(固) - CO₂(气) - H₂O(液)3 相不平衡系统中^[9]。岩溶生态系统表层土壤 CO₂ 是岩溶发育的主要驱动力之一,在 CaCO₃(固) - CO₂(气) - H₂O(液)3 相系统中,无机碳的固定或转化取决于气候条件、土壤类型、土地利用方式以及土壤微生物等内部特征的相互作用^[9]。其中土壤微生物可通过直接参与 CO₂ 的固定,改变环境的酸碱度、吸收 HCO₃⁻ 和络合/螯合 Ca²⁺ 等形式实现土壤无机碳的转化和迁移,这在我国西南岩溶脆弱生态系统碳循环中表现得更加明显^[6,10-11]。

土地利用方式可使土壤理化性质及微生物特性产生一系列变化,影响岩溶作用的方向和强度,促使土壤无机碳发生转化和迁移,在岩溶生态脆弱区,人类不合理的土地利用方式导致了石漠化(人为因素→林退、草毁→陡坡开荒→土壤侵蚀→石山、半石山裸露→土壤侵蚀→完全石漠化)^[10-12]。石漠化属于土地利用变化范畴,随着土地利用方式的改变,土壤微生物组成与活性必然改变,这也会影响其对土壤无机碳的转化与迁移作用。因此,不同土地利用方式下土壤无机碳转化与迁移的微生物过程是在地球系统科学理论指导下将岩溶作用、生物作用与系统碳转移作用相结合的重要方向。

1.3 岩溶土壤无机碳循环特点

中国岩溶面积占国土面积的 1/3,广阔的岩溶地区,同青藏高原、黄土高原一样,为主要地域优势之一,其中西南岩溶区就占其岩溶类型总面积的近 1/3,它的岩溶类型齐全、资源丰富、环境复杂、区位重要,在国内外连片岩溶区都是难有能与之比拟的,堪称为世界级的“岩溶宝库”,极具研究、开发价值^[13]。在该区域,人口的快速增长导致人地矛盾激化,引起大量的林地、草地被开垦为农田;据统计,中国西南地区的贵州省约 20% 的农田由坡度大于 25° 的山地开垦而来,经过数年利用后常因土壤质量下降而被迫弃耕,农牧业用地处于“开垦—退化—弃耕—再开垦”的恶性循环之中^[14]。如此大面积的林地、草地、农田、弃耕地等土地利用方式之间的频繁转变,在引起土地石漠化发生的同时,也必将引起岩溶生态系统土壤碳库的剧烈变化,从而影响土壤碳库在全球碳素平衡中的作用。因此,分析不同石漠化强度土壤微生物生物量、微生物活性、微生物群落结构、土壤无机碳贮量和分布及微生物特性与无机碳转化的关系,明晰岩溶区表层土壤无机碳微生

物转化过程及其对石漠化强度的响应机制,可为科学认识和预测不同石漠化强度下土壤无机碳转化与迁移趋势、有效制定提高土壤碳库平衡的技术和战略提供科学依据。

2 无机碳微生物转化过程研究现状

2.1 土壤微生物与碳循环研究进展

陆地生态系统碳循环是全球生态系统碳循环的重要组成部分,微生物驱动的土壤碳循环(输入、分配、稳定等过程)的生物地球化学过程是土壤碳循环过程研究的核心^[15]。在土壤碳循环中,土壤微生物既是土壤有机质的主要分解者,微生物同化大气 CO₂,也是碳的固持者;此外,微生物还是土壤碳库的重要组成部分,据统计死亡微生物碳约占土壤有机碳的 80% 以上,因此,土壤碳的微生物转化被认为是影响全球碳平衡的重要指标之一^[16-18]。许多研究表明,土壤理化性质是影响土壤微生物群落结构最直接的因子,在土壤营养物质变化对土壤微生物生物量及土壤碳循环影响的研究中发现,碳磷比和有机碳的增加会引起土壤微生物生物量的增多^[19-22]。通过控制降水、氮沉降、不同林型等处理条件,进行土壤微生物生物量碳、氮含量的研究,由此反映出在不同处理下土壤微生物群落结构的变化,从而判断出土壤微生物在物质循环中发挥的作用^[23-24]。进一步研究表明,土壤微生物能够调控土壤碳、氮循环,并且会受到土壤湿度、土壤基础肥力和植物群落等环境因素的强烈影响^[25]。土地利用方式改变会显著影响土壤微生物群落的结构和功能,如沼泽湿地开垦为农田,会使湿地的冷湿效应减弱甚至丧失,土壤环境由厌氧向好氧转变,土壤好氧微生物活性增高导致湿地由碳汇转变为碳源^[26]。微生物对有机碳的利用和转化主要包括细菌和真菌分别主导的途径,而真菌占优势的微生物群落比细菌占优势的微生物群落更有利于有机碳的积累和其稳定性的提高,主要原因可能是微生物对基质的利用程度和代谢产物的差异^[27-28]。总之,在土壤微生物与碳循环研究中,土壤微生物与有机碳转化的研究日趋成熟,而土壤微生物参与无机碳转化的关系也愈加受到关注。

2.2 岩溶作用与土壤碳循环研究进展

地球系统的碳循环是指碳在岩石圈、水圈、大气圈和生物圈之间,以各种有机、无机形式相互转换和运移的过程^[1]。岩溶作用消耗 CO₂ 的过程,实质是碳酸盐岩的溶蚀过程。途径主要有 2 种:一是裸露的碳酸盐岩溶蚀消耗的 CO₂ 直接来源于大气;二是土壤覆盖下的碳酸盐岩溶蚀消耗土壤 CO₂,降低土壤 CO₂ 向大气的释放,因而岩溶作用与岩溶生态系统碳循环互作关系的研究被广泛关注^[28]。在岩溶作用与土壤 CO₂ 的关系方面,目前的研究普遍认为土壤中的 CO₂ 是形成喀斯特景观的原始动力,CO₂ 主要来源于植物根系的呼吸和微生物对有机质的氧化分解^[29-30]。中国南方岩溶地区参与岩溶作用的 CO₂ 属于土壤生物成因,即岩溶过程中碳移动主要受到土壤碳库活性的影响。通过在全国 12 个气候区开展表层土壤碳酸盐岩溶蚀速度的观测试验发现,岩溶作用受到土壤中 CO₂ 气体、水分的影响,同时还受到 Ca²⁺、HCO₃⁻、H⁺ 浓度的制约^[31]。对桂林毛村石灰土剖面 CO₂ 浓度和土壤呼吸长期监测发现,土下碳酸盐岩溶解会大量消耗土壤中的 CO₂,将其转化为水体中的 HCO₃⁻^[32-33]。不同的土地覆盖类

型对土壤生物活动的促进作用不同,进而影响土壤层下的岩溶作用,最后表现为土壤岩溶系统中碳循环的加速。在岩溶作用与土地利用方式方面,土地利用可使土壤理化性质产生一系列变化,从而影响岩溶作用的方向和强度,而且原始林地土下岩溶作用碳汇量是次生林地的 3 倍,是灌丛的 9 倍。从灌丛到次生林地再到原始林地,岩溶作用产生的碳汇通量可增加 2~8 倍。土壤有机碳含量和土壤 CO_2 浓度对土下碳酸盐岩溶蚀速率的影响程度不同,林地和园地土下溶蚀作用主要受土壤有机碳含量的影响,而耕地与灌丛溶蚀量主要受土壤 CO_2 浓度影响^[30,34-35]。通过对打狗河下游广西壮族自治区境内东、西两岸地下河流域的土地覆盖条件和水化学调查表明,植被和土壤覆盖差异导致地下水地球化学指标的明显差异,东岸地下河补给区的植被覆盖率高,化学溶蚀力和排碳能力强,其平均碳汇强度也比西岸的高出 14%^[36]。目前岩溶作用与土壤碳循环的研究工作主要集中在土壤中的 CO_2 及土地利用方式方面,而系统分析岩溶作用的重要因子(CO_2 、水分及 Ca^{2+} 、 HCO_3^- 、 H^+ 浓度)之间关系的研究还不多见。

2.3 土壤无机碳转化的微生物调控研究进展

在岩溶生态系统土壤无机碳转化过程中,微生物最重要的作用是参与 CO_2 的固定、改变环境的酸碱度、吸收 HCO_3^- 和络合/螯合 Ca^{2+} ^[6]。关于微生物参与 CO_2 转化无机碳方面普遍认为,土壤微生物的呼吸作用是土壤中 CO_2 产生的主要途径,土壤中较高浓度的 CO_2 容易形成碳酸从而与碳酸盐岩发生化学反应。这个过程消耗了土壤中的 CO_2 ,降低了向大气中排放的 CO_2 ,成为岩溶地区大气 CO_2 的一个重要碳汇,特别是碳酸盐岩分布地区土壤中 CO_2 的浓度能达到大气中 CO_2 浓度的数十甚至上百倍^[37-39]。研究桂林毛村流域岩溶区林地、灌木丛、草丛土壤微生物数量与土壤 CO_2 关系发现,不同植被类型土壤生物数量表现为林地 > 灌木丛 > 草丛,这与其土壤 CO_2 含量呈正相关,土壤 CO_2 中的 68% 来自土壤中微生物的呼吸排放^[40-41]。

关于微生物参与有机酸转化无机碳方面则普遍认为,细菌和真菌的代谢作用会产生和释放各种酶类,对土壤碳酸盐的转化产生影响,在众多岩溶酶类中,微生物碳酸酐酶是最重要的一类。它与 Zn^{2+} 相连的 H_2O 在一定生理条件下去质子化形成 EZnOH^- ,对疏水袋中的反应底物 CO_2 具有极强的亲核性(形成 EZnHCO_3^-),其中的 HCO_3^- 会被溶剂中的 H_2O 取代而生成 EZnH_2O 与 HCO_3^- 。同时,该水合反应产生的 H^+ 也会影响 CaCO_3 的电离平衡,对碳酸盐岩的溶蚀产生驱动作用^[42-43]。碳酸酐酶不仅广泛分布于真菌、细菌与古生菌中,在部分放线菌中也检测到了该酶的存在^[44]。岩溶环境中放线菌的胞内碳酸酐酶活性较低,而真菌的胞外碳酸酐酶活性较高,且真菌对土壤碳酸盐转化效果相对放线菌更好^[45]。在石灰岩和白云岩的溶解试验中加入牛碳酸酐酶发现,对于石灰岩,其溶解速率在高 CO_2 分压时可增加 10 倍,而对于白云岩,其溶解速率增加主要在低 CO_2 分压时,可达 3 倍左右,微生物及其胞外碳酸酐酶不仅对石灰岩溶解具有显著的促进作用,同时能加速石岩溶解,提高成土速率,增强岩溶碳汇效应^[46-50]。

关于微生物参与吸收 HCO_3^- 和络合/螯合 Ca^{2+} 转化无机碳方面,普遍认为微生物通过改变土壤有机质产生腐殖酸,最

终影响土壤无机碳的转化^[51]。腐殖酸对无机碳的溶解作用实质上是对其金属离子的络合、吸附和还原作用的综合结果,吸附在碳酸钙表面的腐殖酸通过解离的羧基和酚羟基与碳酸钙表面 Ca^{2+} 的络合作用以及未解离酸性官能团 CO_3^{2-} 和 HCO_3^- 的结合来促进碳酸钙的溶解。有些腐殖酸表面官能团密度较高,具有较强的与阳离子结合的能力,电解质离子对碳酸盐溶解的促进能力不同,对于阳离子来说: $\text{Mg}^{2+} > \text{Na}^+ > \text{Ca}^{2+}$, Ca^{2+} 促进能力最低是同离子效应作用的结果;对于阴离子: $\text{SO}_4^{2-} > \text{Cl}^-$,其原因是 SO_4^{2-} 比 Cl^- 产生的盐效应强^[52]。

3 岩溶土无机碳微生物转化过程与机制研究展望

土壤无机碳转化的微生物调控,多集中在培养基或纯培养条件下研究微生物对碳酸盐转化的影响或特定微生物类群功能等方面,而以不同石漠化退化系统为背景,以土壤无机碳转化与迁移为主线,开展土壤无机碳转化与迁移的微生物学研究将具有重要的理论和实践价值。在土地利用方式转变引起的石漠化退化生态系统中,微生物群落与结构的改变已受到持续关注,微生物过程显著地制约着土壤无机碳的转化与迁移。研究岩溶山区土地利用方式转变对土壤微生物的影响及其变化规律与趋势;不同土地利用方式土壤微生物生物量、群落结构及其活性差异,以及这种差异对土壤碳酸盐转化的影响;土壤碳酸盐沉淀-溶解平衡状况的综合等问题对深入探讨岩溶区表层土壤无机碳微生物转化过程及其对石漠化强度的响应机制具有重要的理论和实践意义。

参考文献:

- [1] 许乃政,刘红樱,魏峰. 土壤碳库及其变化研究进展[J]. 江苏农业科学,2011,39(2):1-5.
- [2] Janzen H H. Carbon cycling in earth systems—A soil science perspective[J]. Agriculture Ecosystems & Environment,2004,104(3):399-417.
- [3] Yang Y H, Chen Y N, Li W H. Soil organic carbon distribution of different vegetation types in the Ili river valley[J]. Acta Geographica Sinica,2010,65(5):605-612.
- [4] 梁二,蔡典雄,张丁辰,等. 中国陆地土壤有机碳储量估算及其不确定性分析[J]. 中国土壤与肥料,2010(6):75-79.
- [5] 张春来,黄芬,杨慧,等. 岩溶生态系统中的碳循环特征与碳汇效应[J]. 地球与环境,2013,41(4):378-387.
- [6] 杨钙仁,童成立,张文菊,等. 陆地碳循环中的微生物分解作用及其影响因素[J]. 土壤通报,2015,36(4):606-611.
- [7] 袁道先,蒋忠诚. IGCP 379“岩溶作用与碳循环”在中国的研究进展[J]. 水文地质工程地质,2000,27(1):49-51.
- [8] 余健,房莉,卞正富,等. 土壤碳库构成研究进展[J]. 生态学报,2014,34(17):4829-4838.
- [9] 王海荣,杨忠芳. 土壤无机碳研究进展[J]. 安徽农业科学,2011,39(35):21735-21739.
- [10] 杨黎芳,李贵桐. 土壤无机碳研究进展[J]. 土壤通报,2011,42(4):986-990.
- [11] Han W, Kemmitt S J, Brookes P C. Soil microbial biomass and activity in Chinese tea gardens of varying stand age and productivity[J]. Soil Biology & Biochemistry,2007,39(7):1468-1478.
- [12] 李阳兵,王世杰,容丽. 关于中国西南石漠化的若干问题[J]. 长江流域资源与环境,2003,12(6):593-598.

- [13] 刘丛强. 生物地球化学过程与地表物质循环——西南喀斯特土壤—植被系统生源要素循环[M]. 北京:科学出版社,2009.
- [14] 万 军,蔡运龙,张惠远,等. 贵州省关岭县土地利用/土地覆被变化及土壤侵蚀效应研究[J]. 地理科学,2004,24(5):573–579.
- [15] You Y M, Wang J, Huang X M, et al. Relating microbial community structure to functioning in forest soil organic carbon transformation and turnover[J]. Ecology & Evolution, 2014, 4(5):633–647.
- [16] Liang C, Balser T C. Microbial production of recalcitrant organic matter in global soils: implications for productivity and climate policy [J]. Nature Reviews Microbiology, 2011, 9(1):75.
- [17] Prescott C E, Grayston S J. Tree species influence on microbial communities in litter and soil: current knowledge and research needs [J]. Forest Ecology & Management, 2013, 309(4):19–27.
- [18] Schmidt M W, Torn M S, Abiven S, et al. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property [J]. Nature, 2011, 478(7367):49–56.
- [19] Angel R, Soares M I M, Ungar E D, et al. Biogeography of soil archaea and bacteria along a steep precipitation gradient[J]. Isme Journal, 2010, 4(4):553–563.
- [20] Castro H F, Classen A T, Austin E E, et al. Soil microbial community responses to multiple experimental climate change drivers [J]. Applied & Environmental Microbiology, 2010, 76(4):999–1007.
- [21] Brockett B F T, Prescott C E, Grayston S J. Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2012, 44(1):9–20.
- [22] Spohn M, Chodak M. Microbial respiration per unit biomass increases with carbon – to – nutrient ratios in forest soils[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 81(9):128–133.
- [23] de Deyn G B, Cornelissen J H C, Bardgett R D. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes [J]. Ecology Letters, 2008, 11(5):516–531.
- [24] Jassey V E, Chiapusio G, Binet P, et al. Above – and below – ground linkages in *Sphagnum peatland*: climate warming affects plant – microbial interactions[J]. Global Change Biology, 2013, 19(3):811–823.
- [25] Katsalirou E, Deng S, Nofziger D L, et al. Spatial structure of microbial biomass and activity in prairie soil ecosystems[J]. Journal of Soil Science, 2010, 46(3):181–189.
- [26] Franklin R B, Mills A L. Importance of spatially structured environmental heterogeneity in controlling microbial community sition at small spatial scales in an agricultural field[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(9):1833–1840.
- [27] Cusac K D F, Silver W L, Torn M S, et al. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests[J]. Ecology, 2011, 92(3):621–632.
- [28] Wardle D A, Jonsson M, Bansal S, et al. Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long – term natural experiment[J]. Journal of Ecology, 2012, 100(1):16–30.
- [29] 刘再华. 岩石风化碳汇研究的最新进展和展望[J]. 科学通报, 2012, 57(2):95–102.
- [30] 章程. 不同土地利用下的岩溶作用强度及其碳汇效应[J]. 科学通报, 2011, 56(26):2174–2180.
- [31] 何师意, 潘根兴, 曹建华, 等. 表层岩溶生态系统碳循环特征研究[J]. 第四纪研究, 2000, 20(4):383–390.
- [32] 袁道先, 刘再华, 蒋忠诚, 等. 碳循环与岩溶地质环境[M]. 北京:科学出版社, 2002:36–78.
- [33] 曹建华, 周 莉, 杨 慧, 等. 桂林毛村岩溶区与碎屑岩区林下土壤碳迁移对比及岩溶碳汇效应研究[J]. 第四纪研究, 2011, 31(3):431–437.
- [34] 章程, 谢运球, 吕 勇, 等. 不同土地利用方式对岩溶作用的影响——以广西弄拉峰丛洼地岩溶系统为例[J]. 地理学报, 2006, 24(11):1181–1188.
- [35] 蒋忠诚, 袁道先, 曹建华, 等. 中国岩溶碳汇潜力研究[J]. 地球学报, 2012, 33(2):129–134.
- [36] 覃小群, 蒙荣国, 莫日生. 土地覆盖对岩溶地下河碳汇的影响——以广西打狗河流域为例[J]. 中国岩溶, 2011, 30(4):372–378.
- [37] 刘长礼, 张 云, 宋 超, 等. 施用农肥对岩溶溶蚀作用的影响及其生态环境意义[J]. 中国地质, 2009, 36(6):1395–1404.
- [38] 梁福源, 宋林华, 唐 涛, 等. 路南石林土壤微生物含量及其对土壤 CO₂ 浓度的影响[J]. 中国岩溶, 2003, 22(1):6–10.
- [39] 陶 娜, 张馨月, 曾 辉, 等. 积雪和冻结土壤系统中的微生物碳排放和碳氮循环的季节性特征[J]. 微生物学通报, 2013, 40(1):146–157.
- [40] 陈家瑞, 曹建华, 李 涛, 等. 西南典型岩溶区土壤微生物数量研究[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2010, 28(4):96–100.
- [41] 周运超, 张平究, 潘根兴. 表层岩溶系统中土 – 气 – 水界面碳流通的短尺度效应——以贵州茂兰国家喀斯特森林公园的秋季日动态监测为例[J]. 第四纪研究, 2002, 5(3):258–262.
- [42] 张 捷, 李升峰, 周游游. 细菌、真菌对喀斯特作用的影响研究及其意义[J]. 中国岩溶, 1997, 16(4):82–89.
- [43] 吴雁雯, 张金池. 微生物碳酸酐酶在岩溶系统碳循环中的作用与应用研究进展[J]. 生物学杂志, 2015, 32(3):78–84.
- [44] 孙新建, 罗生军, 范晓蕾, 等. 产油藻株 *Scenedesmus* sp. 胞外碳酸酐酶活性及光合作用活性的研究[J]. 可再生能源, 2012, 30(11):99–103.
- [45] 李 为, 贾丽萍, 余龙江, 等. 不同种类微生物及其碳酸酐酶对土壤 – 灰岩系统钙镁锌元素迁移作用的土柱模拟实验研究[J]. 土壤, 2007, 39(3):453–459.
- [46] 刘再华, Dreybrodt W. 不同 CO₂ 分压条件下的白云岩溶解动力学机理[J]. 中国科学(B 辑), 2001, 31(4):377–384.
- [47] Li W, Yu L J, Wu Y, et al. Enhancement of Ca²⁺ release from limestone by microbial extracellular carbonic anhydrase [J]. Bioresource Technology, 2007, 98(4):950–953.
- [48] Li W, Yu I J, Yuan D, et al. A study of the activity and ecological significance of carbonic anhydrase from soil and its microbes from different karst ecosystems of Southwest China[J]. Plant and Soil, 2005, 272(1/2):133–141.
- [49] Li W, Zhou P P, Jia L P, et al. Limestone dissolution induced by fungal mycelia, acidic materials, and carbonic anhydrase from fungi [J]. Mycopathologia, 2009, 167(1):37–46.
- [50] 李 强, 何媛媛, 曹建华, 等. 植物碳酸酐酶对岩溶作用的影响及其生态效应[J]. 生态环境学报, 2011, 20(12):1867–1871.
- [51] 李 忠, 孙 波, 林心雄. 我国东部土壤有机碳的密度及转化的控制因素[J]. 地理科学, 2001, 21(4):301–307.
- [52] 闫志为, 张志卫. 氯化物对方解石和白云石矿物溶解度的影响[J]. 水文地质工程地质, 2009, 36(1):113–118.