

维管植物对自然湿地甲烷排放的影响

段晓男, 王效科*, 欧阳志云

(中国科学院生态环境研究中心系统生态重点实验室, 北京 100085)

摘要: 综合评述了维管植物在自然湿地甲烷产生、氧化、传输和排放过程中的作用。维管植物光合作用的产物是甲烷产生的主要碳源, 植物根系的周转和碳物质的分泌为产甲烷细菌提供底物; 维管植物根际氧化是甲烷氧化最主要的途径, 在植物的生长期占到总氧化量的 80% 左右。植物传输 O₂ 的能力和根际 O₂ 的需求是影响根际氧化的主要因素; 维管植物通气组织的传输促进了甲烷从土壤向大气的输送, 但所采用的传输机制影响着气体的输送效率。此外, 自然湿地甲烷排放的各个过程均受到维管植物形态和植被类型的影响。维管植物在甲烷排放中的作用可以部分解释自然湿地甲烷在排放的时间(季节性变化、日变化)和空间尺度上的差异。维管植物对于自然湿地甲烷排放具有指示意义, 可以用于大尺度自然湿地甲烷排放量的估算。

关键词: 维管植物; 甲烷; 自然湿地; 产生; 氧化; 传输

文章编号: 1000-0933(2005)12-3375-08 中图分类号: X171 文献标识码: A

Effects of vascular plants on methane emissions from natural wetlands

DUAN Xiao-Nan, WANG Xiao-Ke*, OU YANG Zhi-Yun (Key Laboratory of System Ecology, Research Center for Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China). Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(12): 3375~ 3382

Abstract The presence of vascular plants was recently recognized as one of the key factors controlling methane emissions from natural wetlands because it affects all the processes coupled to production, oxidation, and transport of methane. This paper is a literature summary and study on the progression of research concerning the effects of vascular plants on methane emissions from natural wetlands.

Carbon fixed by photosynthesis can be allocated below ground and supplied as decomposable carbon to the soil/sediment through root exudation and plant litter for CH₄-producing bacteria (methanogen). So, the intensity of photosynthesis rate and root density, especially in the presence of the finest roots and root hairs, have important effects on methane production.

Rhizosphere, roots, and rhizomes of emergent aquatic macrophytes are habitats for CH₄-oxidizing bacteria (methanotrophs). Vascular plants transport atmospheric O₂ to the rhizosphere for methanotrophs, where rhizospheric oxidation accounts for about 80% of the total methane oxidation, which, during the growing stage, is a much more important process for the consumption of CH₄ than soil surface oxidation. The oxidation of methane may be influenced by environmental factors such as light intensity, nitrogen available, etc.

Methane transport through vascular plants is frequently mentioned as one of the major pathways for soil-atmosphere CH₄ fluxes in wetlands. Transport through plants typically accounts for 50~ 90% of the total methane flux from sediment to the atmosphere, and the magnitude of the contribution is controlled by species-specific differences. Different transport mechanisms, such as diffusion and convective transport, are deployed in different species, which lead to variations of transport efficiency. The role of stomatal control of ventilation on methane transport is a controversy issue discussed in this paper.

Methane emissions from wetlands are highly variable, both temporally and spatially. Vascular plants are an important

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30070149, 30230090); 中国科学院知识创新资助项目(KZCX1-SW-01-17)

收稿日期: 2005-01-11; 修订日期: 2005-10-19

作者简介: 段晓男(1979~), 男, 山东人, 博士生, 主要从事湿地碳循环研究 E-mail: duanxn79@sina.com

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: wangxk@mail.rcees.ac.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30070149 and 30230090); The Project of Knowledge Innovation of CAS (No. KZCX1-SW-01-17)

Received date: 2005-01-11; Accepted date: 2005-10-19

Biography: DUAN Xiao-Nan, Ph. D. candidate, mainly engaged in carbon cycle of wetland E-mail: duxnxn79@sina.com

factor, mediating seasonal methane variations from natural wetlands. Different transport mechanisms of vascular plants lead to various diurnal trends of methane. Spatial variations in methane emission can also be connected with characteristics of vascular plants, such as NEE (Net Ecosystem Exchange). Thus some researchers regard vegetation as an important indicator of spatial variations, and that it has predictive value for CH₄ emissions at a large scale. However, to get more accurate evaluation, abiotic factors should be considered.

Key words: vascular plant; methane; natural wetland; production; oxidation; transport

由于甲烷对全球气候和对流层臭氧具有重要的影响,所以得到越来越多的关注^[1]。在过去的 300a 中,大气中的甲烷浓度持续上升,现在大约为 $1.8 \text{ m}^3/\text{m}^3$ 。这种增长趋势在 1992 年接近于 0,但在 20 世纪 90 年代末期重新攀升^[2]。虽然大气甲烷的主要来源是人类控制的系统,但自然源排放量仍然占到总排放量的 26%~40%^[3]。其中在自然湿地生态系统中,大约净初级生产力的 3% 以甲烷的形式进入大气^[4],估计年排放量在 115~239Tg 之间,占到了全球甲烷自然源排放量的 75% 左右^[2]。甲烷从土壤进入大气的过程是一个包括甲烷产生、氧化和传输的生物地球化学过程,而这些过程的动态变化直接导致了湿地甲烷排放的不确定性。最近的研究认为植物,特别是维管植物是影响自然湿地甲烷循环和释放的重要因素,对这 3 个过程都有重要的作用^[5,6]。一般认为,植物提供碳源促进甲烷的产生,通过通气组织促进气体的传输,同时也输送 O₂ 到根部加剧甲烷的氧化。但具体的机制比较复杂,甚至其中有的科学问题至今仍未得到很好的解决。本文综述了国内外相关研究进展,探讨维管植物类型、形态以及群落分布对自然湿地甲烷排放各个过程的影响。

1 对甲烷产生的影响

维管植物的光合作用对产甲烷细菌的底物供给有重要的影响。植物通过光合作用所固定的碳,其中的 40%~50% 会转移到地下组织。在 Alaska 冻原,47%~92% 的生物量是在地下器官^[6]。植物根系则不断向周围分泌大量不稳定的碳化合物包括胞外酶、有机酸、糖、酚醛和氨基酸^[7]。这些化合物进入土壤,可以直接被土壤微生物利用进行生物合成并产生能量。对冻原 *Carex aquatilis* 生态系统进行¹⁴C 脉冲标记的结果表明产甲烷细菌所利用的有机质大多来自新固定的碳,并且转化成甲烷的过程非常迅速,12h 内就从植物传递到产甲烷细菌^[9],24h 内就以甲烷的形式释放到大气^[10]。所以虽然泥炭中超过 90% 的成分是有机碳,但由于含有较少的新鲜植物分泌物,所以泥炭湿地甲烷的排放量相对较低^[11]。在 *T. distichum* 和 *O. aquaticum* 的 CO₂ 倍增实验中发现,在提高植物光合速率的同时,也提高了甲烷的排放速率^[12]。所以光合速率的强度是控制地下碳分配和土壤甲烷产生量的主要因素。此外,光合产物对甲烷产生的贡献率还可能受植物物候学特征的影响^[9]。

维管植物根系在甲烷产生中也起着重要的作用。植物通过根系的周转和分泌碳物质,为产甲烷细菌提供了原料。所以根系密度被认为可以反映不同土层提供产甲烷菌可利用碳的情况^[13]。根系分泌物可能主要发生在细根和根毛部分,因为它们具有最高的周转速率。细根,特别是生长的根尖,被认为是具有最强的碳物质分泌能力^[14]。印度 *Pichavaram* 红树林群落的甲烷排放量受到植物根的调节,甲烷排放的季节性变化和随着植物生长变化的植物根数量显著相关 ($p < 0.01$)^[15]。此外,根本身死亡后的分解释放到土壤中的碳,也被产甲烷菌所利用。

植物的凋落物在一些研究中被认为是产甲烷细菌利用的重要原料,特别是在植物幼期。应用¹⁴CO₂ 同位素示踪方法发现,自然湿地 *O. rontium aquaticum* 幼体的光合产物对甲烷排放的贡献不足 0.1%^[16],而植物的凋落物在土壤甲烷产生中起着重要的作用。关于根系分泌物和植物凋落物对甲烷产生的贡献率的认识上还存在着分歧,这可能和植物类型^[17],植物所处的生长期^[18]等有关。

土壤中产甲烷细菌利用两种方式制造甲烷。一种是将 CO₂ 转化成甲烷,另一种是把甲基分子,主要是乙酸作为底物进行反应。当利用植物根系分泌的新鲜碳源化合物的时候,乙酸发酵是主要的甲烷产生方式^[19]。通过对 *E. scheuchaeeri* 的研究发现,乙酸主要来源于植物的根系分泌物,并且光合速率越高,合成乙酸的速率也就越高。此外,根部周围的乙酸数量受植物类型的影响^[20]。随着土层的深入,新鲜碳物质逐渐减少,甲烷产生机制就由乙酸发酵转化成利用 CO₂ 的方式为主^[21]。

在特定环境中,植物也会对产甲烷细菌的活动产生负面影响。当其他还原性物质,包括 Fe²⁺、Mn²⁺、H₂S、NH₄ 存在的时候,植物根系释放的 O₂ 对 Fe²⁺、Mn²⁺ 的氧化降低了土壤水中溶解的 Fe、Mn 含量,增加了相应的固态金属氧化物的含量^[22],于是在大型挺水植物的根部表面和附近的底质出现相对多量的 Fe(III)、Mn(IV) 氧化物^[23]。由于产甲烷菌相对于其他异养微生物的竞争底物的能力比较弱^[24],所以在碳源有限的环境中,比如 S^[25] 或者 Fe³⁺ 比较丰富^[22] 的盐沼生态系统,主要是其他异养微生物抑制产甲烷菌活动的强弱决定甲烷的产生量。通过和非植物覆盖的样地比较发现,微生物对 Fe³⁺ 的还原作用明显抑制了湿地 *Juncus effuses*^[26] 和 *Scirpus lacustris*^[27] 群落甲烷的排放。在滨海湿地底质,微生物对 Mn⁴⁺ 的还原作用也有类似的效果^[28]。

2 对甲烷氧化的影响

甲烷氧化是甲烷氧化菌在严格好氧条件下进行的一种生物过程,同时也是控制湿地甲烷排放的重要过程,30%~90% 厌氧

环境产生的甲烷在到达大气前就已经被氧化^[29]。挺水植物需要把 O_2 输送到根系, 保持根系生存和维持功能所需的氧化条件。而根部生有具有大的胞间空隙的通气组织, 便利气体传输^[30]。于是根尖渗漏的 O_2 在根部周围形成氧化区域, 被认为成为甲烷氧化菌活动的重要场所^[31]。此外挺水植物的根系和地下茎也是甲烷氧化菌存在和活动的重要生境^[32, 33]。在非植物覆盖区, 甲烷氧化只能在淹水的条件下, 发生在土壤-水交接面上。所以由于植物根围甲烷氧化菌的存在, 植被覆盖地区的甲烷氧化要高于非植被覆盖区域^[32, 34, 35]。

对甲烷的氧化活动包括土壤表层氧化和植物根际氧化, 其中根际氧化是更加重要的氧化过程。因为在植物的生长期中, 根围的氧化约占总甲烷氧化量的 80%, 并且根围氧化能力具有季节性变化规律, 随着植物的生长, 氧化速率升高, 植物成熟后氧化能力降低^[35]。植物根际氧化能力的季节性变化规律可能由于植物的光合活动导致传输到的根际氧气浓度的不同所导致^[36]。此外, 植物幼体根系有较强的向周围环境释放氧气的能力, 而衰老的植株则没有^[37]。

通过对不同植物根围甲烷氧化观测数值的分析, 发现差异相当显著。有的观测发现植物根围甲烷氧化的量非常低, 甚至没有^[38, 39]。而有的结果表明根围氧化可以消耗 90% 的甲烷产生量^[40, 41], 这种现象可能与不同植物传输氧的能力有关, 也可能由于可利用碳的损失和根部呼吸活动造成的根围需氧量不同所导致^[35]。造成观测结果差异的另外一个重要因素是所采用的观测方法不同^[42]。通常采用的方法是对泥炭或者土壤进行实验室培养法和生物抑制剂法。前者的实验室结果可能高估了实际的氧化能力; 后者是更加直接的方法, 但得到的结果低于前者, 甚至有的研究认为, 生物抑制剂在抑制甲烷氧化菌的同时, 也抑制了产甲烷菌^[43], 从而使对观测结果的分析变的更加复杂。

一般来说, 甲烷和氧气共同影响植物根围对甲烷的氧化^[44], 但氧化速率主要受由氧气从植物的根系进入根围造成的氧化区域和甲烷氧化菌所需氧气的可获得性的影响^[45]。在产生甲烷丰富的土壤中, 氧气是影响甲烷氧化菌的分布和活动的重要因素^[45, 46]。所以甲烷氧化菌的存在和活动受到挺水植物的氧气传输和根系氧气释放能力的影响^[47, 48]。在缺氧或者是碳源不足的情况下, 甲烷氧化菌采取休眠机制, 使自身存活。但当条件好转, 可以迅速的恢复活动^[49]。所以在连续, 完全缺氧的时候, 植物根围依然有甲烷氧化的潜力。

影响根围甲烷氧化的因素很多, 其中之一就是氮素。在泥炭土中, 加入氮素会对甲烷消耗产生抑制作用^[50, 51]。但有的研究者发现无机氮是甲烷氧化菌生长和活动的限制因子, 加入氮素可以对甲烷氧化起到促进作用^[52]。在温带泥沼, Cacex 群落甲烷的排放量和加入 NH_4NO_3 的量成反比, 认为氮素刺激植物的生长, 增强了传输 O_2 的能力^[53]。而澳大利亚洪泛平原的研究表明, 不管氨氮, 还是硝态氮对甲烷氧化速率都没有影响^[54]。所以氮素在土壤甲烷消耗中的调节作用十分复杂, 需要结合土壤的理化性质和生物条件(比如甲烷氧化菌与植物, 其他微生物对氮的竞争等)进行分析^[52]。

由于光照影响着维管植物光合速率和传输 O_2 的能力, 所以它被认为是影响根系 O_2 浓度的一个重要因素^[55]。但也有学者发现改变光照条件, *Phragmites australis* 和 *Scirpus lacustris* 根围的氧化能力没有明显的改变。影响根围甲烷氧化的其他因素包括温度^[50, 56], pH^[56] 等。

3 对甲烷传输的影响

湿地土壤中产生的甲烷进入大气的途径有 3 种: 气泡, 液相扩散和植物传输。气泡传输是非植物区域最主要的传输方式, 而植物传输是有植物生长的区域甲烷传输的主要形式, 可以将 50% ~ 90% 土壤中产生的甲烷传输到大气, 但不同植物群落之间的传输量有较大的差异^[57]。并且植物传输和气泡传输是一个相互排斥的过程, 植物样地通过气泡方式传输的甲烷通量要小于非植物样地^[58]。虽然植物传输可以增强甲烷释放, 但对甲烷排放的贡献率受植被类型的限制^[59]。并且在植物不同的生长期, 传输能力会有所变化^[60]。

3.1 传输机制

湿地植物采取不同的方式将气体输送到地下, 支持根部的呼吸。在植物传输氧气的同时, 甲烷被释放到大气中。虽然维管植物通常是让土壤中产生的甲烷通过体内的维管束进入大气, 但不同类型植物采取的传输甲烷的机制是不同的, 主要分为分子扩散和对流传输^[61]。

Oryza sativa, *Peltandra virginica*, *Carex gracilis*, *Cladium jamaicense*, *Scirpus lacustris* 等维管植物采用分子扩散为主的传输机制^[62, 63, 64], 植物体内和大气的甲烷气体浓度差是输送的主要驱动力, 主要的影响因素是温度。

现在发现采用对流传输的维管植物包括 *A lnu s glutinosa*, *Eleocharis sphacelata*, *L ecocharis sphacelata*, *M enyanthes trifoliata*, *N elumbo nucifera*, *N uphar luteum*, *N ymphaea odorata*, *N ymphoides peltatum*, *Phragmites australis*, *Spartina alterniflora*, *Typha angustifolia*, *Typha daningensis*, *Typha latifolia*, and *V ictoria amazonica*^[62, 63, 65~ 68]。在采用对流传输的植物中, 甲烷气体从高分压区域向低分压区域传送, 导致压力差的一系列机制包括经过植物有空隙器官的湿度、热、或者风速的差异^[66, 69]。压力将气流通过“输入叶(年幼、少孔的叶子)”进入根围, 通过“输出叶(年老、多孔的叶子)”将土壤中产生的气体传输到大气中以维持压力平衡。但对流机制是由同一根围的不同植株共同完成, 还是单一植株就可以完成还有待于进一步研究^[70]。

压力传输是一个动态过程,随着环境条件的变化,在很短的时间内就会有大的改变^[71],但对流传输机制对甲烷的输送有重要的影响。成熟的 *Phragmites* 可以将超过 90% 的产生的甲烷输送到大气^[35];滨海湿地的 *Typha latifolia* 群落中,超过 50% 的进入大气的甲烷是通过植物的对流输送^[72]。一般来说,采用对流传输的植物的甲烷输送效率要高于基于分子扩散的植物^[67, 73]。

3.2 气孔因素

植物传输是否受气孔控制是一个充满争议的科学问题。有些学者认为甲烷排放不受 CO₂ 分压、光照、蒸腾速率、光合速率的影响,从而认为甲烷排放与气孔活动无关^[73, 74]。Harden 和 Chanton 发现在 *Pontederia cordata* 和 *Sagittaria lancifolia* 群落,植物出水后,CH₄ 是通过植物叶柄传输的^[75]。而 Tom 和 Chapin 发现在黑暗条件下,气孔活动的变化对湿地植物 CH₄ 排放量没有影响^[76]。Kelker 和 Chanton 对温带湿地 *Carex aquatilis* 的研究则表明地上部分对 CH₄ 传输的影响十分有限,控制步骤主要是地下部分把甲烷从土壤传输到植物体内空隙的过程^[77]。Kiki 发现气孔关闭后, *Phragmites australis*, *Typha latifolia* 腔内甲烷浓度仍然存在日变化规律,并且认为植株茎干下端(从土壤-水的界面到 10cm 区域),是甲烷输送的主要通道,因为此处腔内甲烷浓度一直是最高^[78]。

但在 *Typha latifolia* 群落的研究发现,通过绿叶传输 CH₄ 的过程受到气孔活动的影响^[79]。对 *Carex* 群落而言,减少气孔导度,甲烷排放受到限制^[80]。*Eriophorum angustifolium* 和 *Carex aquatilis* 群落植物传输甲烷的通道虽然不止一个,但主要是通过叶片上的气孔输送。并且刈伤实验表明,虽然采用扩散传输,但通过叶子气孔的传输是 *Carex aquatilis* 群落甲烷排放的限速步骤^[58]。所以植物类型以及生长环境都可能对传输过程产生影响。

关于植物传输甲烷机制还有待于研究的科学问题还包括如何解释植物体不同器官的甲烷浓度的高度差异;对甲烷从土壤中产生,经过根围、植株直到进入进入大气的过程进行更加系统和量化的描述。

4 对甲烷排放过程的影响

植物对甲烷排放的影响,是根系分泌物的释放能力、泌氧引起的甲烷氧化能力和传输甲烷能力三者综合作用的结果^[81]。通过上面的分析发现,维管植物对甲烷产生、氧化和传输过程的季节性变化都有重要的影响。很多地点发现甲烷的季节性变化和生态系统净交换(Net Ecosystem Exchange, NEE)存在相关关系^[6, 15, 59, 72]。所以维管植物是控制自然湿地甲烷季节性排放的重要因素^[27]。

4.1 对甲烷日变化排放的影响

植物区和非植物区的甲烷日排放规律是不同的。在没有植物的区域,甲烷传输的主要形式是液相扩散和气泡传输,温度是影响日变化进程的主要因素^[82],排放峰值出现在土壤温度最高的 16:00~20:00 之间^[63]。

在植物生长的区域,甲烷日变化规律主要和植物所采取的甲烷传输机制有关。*Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *Typha damingensis* 有两种传输方式,在低光照或夜间的时候,采用扩散输送机制,在日间光照充足的条件下,以对流传输为主。通量峰值出现在上午中段,是因为夜间积累的甲烷在白天通过对流输送所导致的^[73]。光合有效辐射被认为是影响甲烷排放日变化的重要因素,表现在完成扩散主导向对流主导的传输方式的转换^[61, 73],增加气孔导度^[63, 80],以及提高和甲烷产生密切相关的光合能力^[4, 83]。在植物生长的区域,温度对日变化的影响就小的多,不会超过 35%^[64]。

而 *Peltandra virginica*^[73], *Scirpus lacustris*^[64], *C. lasiocarpa*, *D. angustifolia*^[84] 等植物,只有扩散输送一种传输方式,受光照变化的影响比较小,日变化的差异明显小于采用两种传输方式的挺水植物。

此外,在北美中纬度和芬兰的研究发现, *Phragmites australis* 在不同的生长期表现出不同的日变化规律。植株出水前,日变化几乎保持恒定;植物分蘖后,日变化出现差异,峰值出现在上午中段或中午^[60, 78]。植株体内对流量很大程度上决定 *Phragmites* 群落甲烷排放日变化^[85]。在生长期,植株对对流的抗性比较小,随着植物的衰老抗性增强^[86]。

4.3 对甲烷排放空间差异的影响

不管大尺度微气象观测,还是小尺度的箱法测量,都发现从土壤向大气排放的甲烷通量具有高度空间异质性^[87, 88],排放量甚至在几米范围内都有差异^[89]。最近,有些研究者认识到植物因素对于甲烷排放空间差异的重要性^[5, 81]。首先,有无植物的分布对自然湿地甲烷排放量有重要影响。在小的尺度上,在湿生环境中出现维管植物意味着较高的甲烷排放量^[90]。Hudson 湾深水无植物区与相邻湿生植物生长区相比,CH₄ 释放量相差 3~30 倍^[91]。在美国 Michigan,没有植物的森林湿地有甲烷吸收现象,而有植被的区域表现为甲烷排放^[92]。在冻原生态系统,没有植物覆盖的区域,没有发现甲烷气体的排放,说明没有植物的传输,表层土壤成了底层土壤中产生甲烷的吸收源^[93]。再者,甲烷排放速率与湿地植物类型也有相关关系。湿地甲烷排放的空间差异,被认为是由采用不同气体传输机制的植物的空间分布所导致^[27, 73]。

影响植物群落甲烷产生、氧化、传输过程的非生物因素包括水位变化、营养状况、气象条件等。而且这些因素也是决定植物类型分布、生长和群落特征的重要环境因子,所以植被信息对于湿地甲烷排放具有指示意义^[59]。一些研究者认为其相对于其他因子的优势在于植物群落特征更容易确定;植物特征在一年时间里比较稳定,不像其他环境因子变化剧烈;大尺度的植物群落

特征可以通过遥感确定^[59, 89], 通过遥感信息所反映的湿地植物景观分带, 结合样点的观测数据可以对大面积自然湿地甲烷排放量进行估算。Amazon 盆地的湿地甲烷排放量的估算发现, 遥感数据造成的不确定性只是观测数据的 50%^[94]。Whiting 和 Chanton 发现纬度梯度上的不同类型湿地生态系统甲烷通量和 NEE 成线性相关关系, 认为这种关系为全球尺度的甲烷排放估算提供了重要的工具^[41]。

但非生物因素会让植物和甲烷排放之间的关系变得复杂。在不同的气候带, 光合速率和呼吸速率随着温度的升高而增长, 但 NEE 并没有相应的增加。在相对温暖的 Southern Siberian 低地和寒冷的泥炭地长期碳固定速率没有显著差别, 不能用来解释甲烷排放量的差异^[95], 所以 NEE-CH₄ 关系不能完全适用于大的气候尺度。此外, 在高寒苔原生态系统, 甲烷在 *Cacex* 群落的产生量由于冬天覆盖冰雪层厚度不同而不同。在 *A. conostylis* 草地, 由于冰雪融化造成的湿度变化, 导致甲烷氧化量的差异, *Kobresia* 草地的甲烷排放量受到降水的影响^[96]。此外, 全球变化包括大气中的 CO₂ 浓度继续升高, 可能出现的干旱, N 沉降等都对湿地植物群落和初级生产力有重要的影响, 从而对自然湿地的甲烷释放量起着间接的作用。所以为了提高湿地甲烷排放量的估算精度, 要综合考虑非生物因素和植被之间的相互关系以及在甲烷排放中的作用。

5 结语

湿地甲烷排放过程受到许多物理、化学、生物因素的共同影响, 单因子关系不足以解释甲烷排放的差异。通过分析, 发现在湿地分布广泛的维管植物对自然湿地甲烷排放的产生、氧化、传输过程都有重要的影响。由于植物对底质的生物地化循环既有直接影响, 还有间接影响, 并且这些过程紧密相连。加之目前研究方法不足, 区分和定量这些过程依然是机制研究的难点^[27]。特别是控制甲烷排放各个过程的微生物群落和植物之间的相互作用, 有待于进一步的研究。在区域或全球尺度自然湿地甲烷排放量估算方面, 需要进行更多尤其是不同植物类型的通量观测, 需要对遥感数据中植被覆盖信息进行更精确的提取, 需要发展更完善的综合气候、环境和植被因素的生物过程模型。

References

- [1] Jugsujinda A, Delaune R D, Lindau C W, et al. Factors controlling carbon dioxide and methane production in acid sulfate soils. *Water Air and Soil Pollution*, 1996, **87**: 345~ 355.
- [2] IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). *Climate Change 2001, The Scientific Basis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- [3] Houweling S, Kaminski T, Dentener F J, et al. Inverse modeling of methane sources and sinks using the adjoint of a global transport model. *J. Geophys. Res.*, 1999, **104**(d21): 26137~ 26160.
- [4] Whiting G J, Chanton J P. Primary production control of methane emission from wetlands. *Nature*, 1993, **364**: 794~ 795.
- [5] Whiting G J, Chanton J P. Plant-dependent CH₄ emission in a subarctic Canadian fen. *Global Biogeochemical Cycles*, 1992, **6**: 225~ 231.
- [6] Joabsson A, Christensen T R. Methane emissions from wetlands and their relationship with vascular plants: an Arctic example. *Global Change Biology*, 2001, **7**: 919~ 932.
- [7] Shaver G R, Kummerow J. Phenology, resource allocation, and growth of arctic vascular plants. In: Chapin III F S, Jefferies R L, Reynolds J F, et al. eds. *Arctic ecosystems in a changing climate: An ecophysiological perspective*. San Diego: Academic Press, 1992. 193~ 212.
- [8] Joabsson A, Christensen T R, Wallen B. Vascular plant controls on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trees*, 1999, **14**(10): 385~ 388.
- [9] Chanton J P, Bauer J E, Glaser P A, et al. Radiocarbon evidence for the substrates supporting methane formation within northern Minnesota peatlands. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1995, **59**: 3663~ 3668.
- [10] King J Y, Reeburgh W S. A pulse-labeling experiment to determine the contribution of recent plant photosynthates to net methane emission in arctic wet sedge tundra. *Soil Biology & Biochemistry*, 2002, **34**: 173~ 180.
- [11] Christensen T R, Joabsson S, Callaghan T V, et al. On the potential CO₂ releases from tundra soils in a changing climate. *Applied Soil Ecology*, 1999, **11**: 127~ 134.
- [12] Vann C D, Megonigal J P. Elevated CO₂ and water depth regulation of methane emissions: Comparison of woody and non-woody wetland plant species. *Biogeochemistry*, 2003, **63**: 117~ 134.
- [13] Panikov N S. Fluxes of CO₂ and CH₄ in high latitude wetlands: measuring, modeling and predicting response to climate change. *Polar Research*, 1999, **18**: 237~ 244.
- [14] Jones D L. Organic acids in the rhizosphere—a critical review. *Plant and Soil*, 1998, **205**: 25~ 44.
- [15] Purvaja R, Ramesh R, Frenzel P. Plant-mediated methane emission from an Indian mangrove. *Global Change Biology*, 2004, **10**: 1825~ 1834.
- [16] Megonigal J P, Whalen S C, Tissue D T, et al. The use ¹⁴CO₂ to trace carbon metabolism from photosynthesis through methanogenesis in

- a wetland plant-soil-atmosphere microcosm. *Fourth symposium on Biogeochemistry of Wetlands*, New Orleans, U.S.A., 1996
- [17] Ding W X, Cai Z C, Tsuruta H. Plants species on methane emissions from freshwater marshes. *Atmospheric Environment*, 2005, **39**: 3199~ 3207.
- [18] Juutinen S, Lamola T, Renus R, *et al*. The contribution of *Phragmites australis* litter to methane emission in planted and non-planted fen microcosms. *Biol. Fertil. Soils*, 2003, **38**: 0~ 14.
- [19] Bellisario L M, Bubier J L, Moore T R. Controls on CH₄ emissions from a northern peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 1999, **13**: 81~ 91.
- [20] Ström L S, Ekberg A, Mastepanov M, *et al*. The effect of vascular plants on carbon turnover and methane emissions from a tundra wetland. *Global Change Biology*, 2003, **9**: 1185~ 1192.
- [21] Hornibrook E R C, Longstaffe W S, Fyfe W S. Spatial distribution of microbial methane production pathways in temperate zone wetland soils: stable carbon and hydrogen isotope evidence. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1997, **61**: 745~ 753.
- [22] Burdige D J. The biogeochemistry of manganese and iron reduction in marine sediments. *Earth-Science Reviews*, 1993, **35**: 249~ 284.
- [23] Sundby B, Vale C, Cacador I, *et al*. Metal-rich concretions on the roots of salt-marsh plants: mechanisms and rate of formation. *Limnology and Oceanography*, 1998, **43**: 245~ 252.
- [24] Achnich C F, Rude P D. Competition for electron donors among nitrate reducers, ferric iron reducers, sulfate reducers, and methanogens in anoxic paddy soil. *Biol. Fertil. Soils*, 1988, **19**: 65~ 72.
- [25] Middelburg J J, Klaver G, Nieuwenhuize J, *et al*. Organic matter mineralization in intertidal sediments along an estuarine gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1996, **132**: 157~ 168.
- [26] Rodden E E, Wetzel R G. Organic carbon oxidation and suppression of methane production by microbial Fe(III) oxide reduction in vegetated and unvegetated freshwater wetland sediments. *Limnology and Oceanography*, 1996, **41**: 1733~ 1748.
- [27] Van der Nat F J W A, Middelburg J J. Effects of two common macrophytes on methane dynamics in freshwater sediments. *Biogeochemistry*, 1998, **43**: 79~ 104.
- [28] Aller R C. The sedimentary Mn cycle in Long Island Sound: Its role as intermediate oxidant and the influence of bioturbation, O₂ and Corg flux on diagenetic reaction balances. *J. Mar. Res.*, 1994, **52**: 259~ 295.
- [29] Kludze H K, DeLaune R D. Straw application effects on methane and oxygen exchange and growth in rice. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1995, **59**: 824~ 830.
- [30] Thomas K L, Benstead J, Davies K L, *et al*. The role of wetland plants in the diurnal control of methane and carbon dioxide fluxes in peat. *Soil Biology & Biochemistry*, 1996, **28**: 17~ 23.
- [31] Curl R, Truelove B. *The Rhizosphere*. New York: Springer, 1986.
- [32] King G M. A association of methanotrophs with the roots and rhizomes of aquatic vegetation. *Applied and Environmental Microbiology*, 1994, **60**: 3220~ 3227.
- [33] Schipper L A, Reddy K R. Methane oxidation in the rhizosphere of *Dagittaria lancifolia*. *Soil. Soc. Am. J.*, 1996, **40**: 611~ 616.
- [34] Van der Gon, H A C D, Neue, H U. Oxidation of methane in the rhizosphere of rice plants. *Biol. Fertil. Soils*, 1996, **22**: 359~ 366.
- [35] Van der Nat F J W A, Middelburg J J. Seasonal variation in methane oxidation by the rhizosphere of *Phragmites australis* and *Scirpus lacustris*. *Biogeochemistry*, 1998, **43**: 79~ 104.
- [36] Caffrey J M, Kemp W M. Seasonal and spatial patterns of oxygen production, respiration and root-rhizome release in *Potamogeton perfoliatus* L. and *Zostera marina* L. *Aquatic Botany*, 1991, **40**: 109~ 128.
- [37] Gilbert B, Frenzel P. Rice roots and CH₄ oxidation: the activity of bacteria, their distribution and the microenvironment. *Soil Biology & Biogeochemistry*, 1998, **30**: 1903~ 1916.
- [38] Happell J D, Chanton J P, Whiting G J, *et al*. Stable isotopes as tracers of methane dynamics in Everglades marshes with and without active populations of methane oxidizing bacteria. *Journal of Geophysical Research*, 1993, **98**: 14771~ 14782.
- [39] Lombardi J E, Epp M A, Chanton J P. Investigation of the methyl fluoride technique for determining rhizosphere methane oxidation. *Biogeochemistry*, 1997, **36**: 153~ 172.
- [40] Sass R L, Fisher F M, Harcombe P A, *et al*. Methane production and emission in a Texas rice field. *Global Biogeochemistry Cycles*, 1990, **4**: 47~ 68.
- [41] Gerard G, Chanton J P. Quantification of methane oxidation in the rhizosphere of emergent aquatic macrophytes. *Biogeochemistry*, 1993, **23**: 79~ 97.
- [42] Popp T J, Chanton J P, Whiting G J, *et al*. Evaluation of methane oxidation in the rhizosphere of a *Carex* dominated fen in north central Alberta, Canada. *Biogeochemistry*, 2000, **51**: 259~ 281.
- [43] Frenzel P, Bosse U. Methyl fluoride, an inhibitor of methane oxidation and methane production. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 1996, **21**: 25~ 36.
- [44] Gilbert B, Frenzel P. Methanotrophic bacteria in the rhizosphere of rice microcosms and their effect on pore water methane concentration.

- and methane emission. *Biol Fertil Soils*, 1995, **20**: 93~ 100
- [45] Epp M A, Chanton J P. Application of the methyl fluoride technique to the determination of rhizospheric methane oxidation. *Journal of Geophysical Research*, 1993, **98**: 18413~ 18422
- [46] King G M. Ecological aspects of methane oxidation, a key determinant of global methane dynamics. In: Marshall K C ed. *Advances in Microbial Ecology*. New York: Plenum Press, 1992. 431~ 468
- [47] Schipper L A, Reddy K R. Methane oxidation in the rhizosphere of *Dagittaria lancifolia*. *Soil Soc Am. J.*, 1996, **40**: 611~ 616
- [48] Callhoun A, King G M. Regulation of root-associated methanotrophy by oxygen availability in the rhizosphere of two aquatic macrophytes. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, **63**(8): 3051~ 3058
- [49] Roslev R, King G M. Regulation of methane oxidation in a freshwater wetland by water table changes and anoxia. *FEMS Microbiology Ecology*, 1996, **19**: 105~ 155
- [50] Crill P M, Martikainen P J, Nykanen H, et al. Temperature and N fertilization effects on methane oxidation in a drained peatland soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, **26**(10): 1331~ 1339
- [51] Van der Nat F J W A, deBrouwer J F C, Middelburg J J, et al. Spatial distribution and inhibition by ammonium of methane oxidation in intertidal freshwater marshes. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, **63**(12): 4734~ 4740
- [52] Bodelier P L E, Laanbroek H J. Nitrogen as a regulatory factor of methane oxidation in soils and sediments. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, **47**: 265~ 277.
- [53] Granberg G, Sundh I, Svensson B H, et al. Effects of temperature and sulfur deposition on methane emission from a boreal mire. *Ecology*, 2001, **82**: 1982~ 1998
- [54] Boon P I, Kee K. Methane oxidation in sediments of a floodplain wetland in south-eastern Australia. *Letters in Applied Microbiology*, 1997, **25**: 138~ 142
- [55] Ding W X, Cai Z C, Tsuruta H. Summer time variation of methane oxidation in the rhizosphere of a *Carex* dominated freshwater marsh. *Atmospheric Environment*, 2004, **38**: 4165~ 4173
- [56] Dunfield P, Knowles R, Dumont R, et al. Methane production and consumption in temperate and subarctic peat soils: Response to temperature and pH. *Soil Biology and Biochemistry*, 1993, **25**(3): 321~ 326
- [57] Holzapfel-Pschorn A, Conrad R, Seiler W. Effects of vegetation on the emission of methane from submerged paddy soil. *Plant and Soil*, 1986, **92**: 223~ 322
- [58] Schimel J P. Plant transport and methane production as controls on methane flux from arctic wet meadow tundra. *Biogeochemistry*, 1995, **28**: 183~ 200
- [59] Kim J, Vema S B, Billebach D P. Seasonal variation in methane emission from a temperate *Phragmites*-dominated marsh, effect of growth stage and plant-mediated transport. *Global Change Biology*, 1998, **5**: 433~ 440
- [60] Chanton J P, Whiting G J. Methane stable isotopic distributions as indicators of gas transport mechanisms in emergent aquatic plants. *Aquatic Botany*, 1996, **54**: 227~ 236
- [61] Chanton J P, Whiting G J, Happell J D, et al. Contrasting rates and diurnal patterns of methane emission from emergent aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 1993, **46**: 111~ 128
- [62] Fyre J P, Mills A L, Odum W E. Methane flux in *Peltandra virginica* wetlands: comparison of field data with a mathematical model. *Am. J. Bot.*, 1994, **81**: 407~ 413
- [63] Van der Nat F J W A, Middelburg J J, van Meeteren D, et al. Diel methane emission patterns from *Scirpus lacustris* and *Phragmites australis*. *Biogeochemistry*, 1998, **41**: 1~ 22
- [64] Chanton J P, Decay J W H. Effects of vegetation on methane flux, reservoirs, and carbon isotopic composition. In: Sharkey T, Holland E, Mooney H, eds. *Trace Gas Emissions by Plants*. San Diego: Academic Press, 1991. 65~ 92
- [65] Armstrong J, Armstrong W, Beckett P M. *Phragmites australis*: Venturi- and Humidity- induced pressure flows enhance rhizome aeration and rhizosphere oxidation. *New Phytol.*, 1992, **120**: 197~ 207.
- [66] Sorrel B K, Boon P I. Convective gas flow in *Eleocharis sphacelata* R. Br.: methane transport and release from wetlands. *Aquatic Botany*, 1994, **47**: 197~ 212
- [67] Bendix M, Tornbjerg T, Brix H. Internal gas transport in *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* L. I. Humidity-induced pressurization and convective throughflow. *Aquatic Botany*, 1994, **49**: 75~ 89.
- [68] Brix H, Sorrel B K, Schierup H. Internal pressurization and convective gas flow in some emergent freshwater macrophytes. *Limnology and Oceanography*, 1992, **37**: 1420~ 1433
- [69] Arkebauer T J, Chanton J P, Vema S B, et al. Field measurements of internal pressurization in *Phragmites australis* (Poaceae) and implications for regulation of methane emissions in a midlatitude Prairie Wetland. *American Journal of Botany*, 2001, **88**(4): 653~ 658
- [70] Yavitt J B, Knapp A K. Aspects of methane flow from sediment through emergent cattail (*Typha latifolia*) plants. *New Phytologist*, 1998, **139**: 495~ 503

- [71] Arkebauer T J, Chanton J P, Vema S B, *et al*. Field measurements of internal pressurization in *Phragmites australis* (Poaceae) and implications for regulation of methane emissions in a midlatitude Prairie Wetland. *American Journal of Botany*, 2001, **88**(4): 653~ 658
- [72] Sebacher D I, Harriss R C, Bartlett K B. Methane emissions to the atmosphere through aquatic plants. *Journal of Environmental Quality*, 1985, **14**: 40~ 46
- [73] Whiting G J, Chanton J P. Control of the diurnal pattern of methane emission from emergent aquatic macrophytes by gas transport mechanism. *Aquatic Botany*, 1996, **54**: 237~ 253
- [74] Nouchi I, Mariko S, Aoki K. Mechanism of methane transport from the rhizosphere to the atmosphere through rice plants. *Plant Physiology*, 1990, **94**: 59~ 66
- [75] Harden H S, Chanton J P. Locus of methane release and mass-dependent fractionation from two wetland macrophytes. *Limnology and Oceanography*, 1994, **39**: 148~ 154
- [76] Torn M S, Chapin F S. Environmental and biotic controls over methane flux from arctic tundra. *Chemosphere*, 1993, **26**: 357~ 368
- [77] Kelker D, Chanton J. The effect of clipping on methane emissions from *Carex*. *Biogeochemistry*, 1997, **39**: 37~ 44
- [78] Kikiti T, Ojala A, Kankaala P. Diel variation in methane emissions from stands of *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud and *Typha latifolia* L. in a boreal lake. *Aquatic Botany*, 2001, **71**: 259~ 271
- [79] Knapp A K, Yavitt J B. Evaluation of a closed-chamber method for estimating emissions from aquatic plants. *Tellus*, 1992, **44**: 64~ 71
- [80] Morrissey L A, Zobel D B, Livingston G P. Significance of stomatal control on methane release from *Carex*-dominated wetlands. *Chemosphere*, 1993, **26**: 339~ 355
- [81] Ding W X, Cai Z C. Effect of plants on methane production, oxidation and emission. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, **14**(8): 1379~ 1384
- [82] Fechner-Lévy E J, Hémond H F. Trapped methane volume and potential effects on methane ebullition in a northern peatland. *Limnology and Oceanography*, 1996, **41**(7): 1375~ 1383
- [83] Minoda T, Kimura M. Contribution of photosynthesized carbon to the methane emitted from paddy fields. *Geophys Res Lett*, 1994, **21**: 2007~ 2010
- [84] Ding W D, Cai Z C, Tsuruta H. Diel variation in methane emissions from the stands of *Carex lasiocarpa* and *Decussata angustifolia* in a cool temperate freshwater marsh. *Atmospheric Environment*, 2004, **38**: 181~ 188
- [85] Gröndel S, Brix H. Methanogenesis and methane emissions, effects of water table, substrate type and presence of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 1999, **64**: 63~ 75
- [86] Kohl J G, Henze R, Köhl H. Evaluation of the ventilation resistance to convective gas-flow in the rhizomes of natural reed beds of *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud. *Aquatic Botany*, 1996, **54**: 199~ 210
- [87] Bartlett K B, Harriss R C. Review and assessment of methane emissions from wetlands. *Chemosphere*, 1993, **26**: 261~ 320
- [88] Waddington J M, Roulet N T. Atmosphere-wetland carbon exchange: Scale dependency of CO₂ and CH₄ exchange on the developmental topography of a peatland. *Global Biogeochemical Cycles*, 1996, **10**: 233~ 245
- [89] Van den Pol van Dasselaar A, van Beusichem M L, Oenen A O. Methane emissions from wet grasslands on peat soil in a nature preserve. *Biogeochemistry*, 1998, **44**: 205~ 220
- [90] Bubier J L, Moore T R, Roulet N T, *et al*. Methane emissions from wetlands in the midboreal region of northern Ontario, Canada. *Ecology*, 1993, **74**: 2240~ 2254
- [91] Hamilton J D, Kelly C A, Rudd J W M, *et al*. Flux to the atmosphere of CH₄ and CO₂ from wetland ponds on the Hudson Bay (HbIs), *J. Geophys Res Atmos*, 1994, **99**: 1495~ 1510
- [92] Shannon R D, White J R. 3-year study of controls on methane emissions from Michigan peatlands. *Biogeochemistry*, 1994, **27**: 35~ 60
- [93] King J Y, Reeburgh W S, Regli S K. Methane emission and transport by arctic sedges in Alaska: Results of a vegetation removal experiment. *Journal of Geophysical Research*, 1998, **103**: 29083~ 29092
- [94] Melack J M, Hess L, Gastil M, *et al*. Regionalization of methane emissions in the Amazon Basin with microwave remote sensing. *Global Change Biology*, 2004, 530~ 544
- [95] Turunen J, Pitkänen A, Tahvanainen T, *et al*. Carbon accumulation in West Siberian mires, Russia. *Global Biogeochemical Cycles*, 2001, **15**: 285~ 296
- [96] West A E, Brooks P D, Fisk M C, *et al*. Landscape patterns of CH₄ fluxes in an alpine tundra ecosystem. *Biogeochemistry*, 1999, **45**: 243~ 264

参考文献:

- [81] 丁维新, 蔡祖聪. 植物在 CH₄ 产生、氧化和排放中的作用. *应用生态学报*, 2003, **14**(8): 1379~ 1384