

植物释放甲烷研究进展

邓永翠, 杜岩功, 吴伊波, 谭红朝, 崔骁勇*

(中国科学院研究生院资源与环境学院, 北京 100049)

摘要: 植物是否在有氧条件下自身产生甲烷、其产生机制和释放速率等问题目前还存在很大争议, 如果确证植物在有氧条件下产生较大量的甲烷, 就必须重新认识和计算全球甲烷的源汇及其收支平衡。已有研究表明, 植物排放的甲烷有一部分是由土壤或木本植物的根和树干内部产甲烷微生物产生, 再通过植物传输进入大气中的; 植物本身产生甲烷的机制可能主要是在活性氧自由基的作用下, 将植物细胞壁成分果胶、木质素等中的甲氧基转化为甲烷, 这一过程受到高温、强光和 UV 辐射等环境胁迫的刺激。根据植物排放速率或大气甲烷浓度与碳同位素组成的实测值, 对区域和全球植物源甲烷排放率做出的估算还存在相当大的不确定性, 需要对更多植物和更多地点开展实测研究, 深入了解植物产甲烷的机制和过程, 并结合大气传输模型才能进一步提高估算准确性。

关键词: 植物; 甲烷; 果胶; UV

Methane emissions from plants: a review

DENG Yongcui, DU Yangong, WU Yibo, TAN Hongchao, CUI Xiaoyong*

College of Resources and Environment, Graduated University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: The pioneering work by Keppler's group on large aerobic methane production from plants (AMP) made it an urgent requirement to re-evaluate atmospheric methane sinks and sources and its global budget. However, there is still considerable controversy on the existence of AMP, the underlying mechanisms and its emission rate. Recent researches demonstrated that a fraction of methane emitted from plants is actually produced by methanogenic archaea in soil or/and in the anaerobic tissues of roots and trunks of woody plants. Plants transport methane to the atmosphere by molecular diffusion and pressure-difference-driven convective flow. There are also evidences that methane produced in plants is probably through reactive oxygen species (ROS), which generates methane from methoxyl groups in pectin, lignin and other cell wall constituents. Since ROS production is stimulated by environmental stresses, higher AMP was expected and has been observed under high temperature, intense light, UV radiation and other stress conditions. The estimated emission rate of phytogenic methane, either by extrapolation from leaf level measurement or by inverse analysis based on atmospheric methane concentration and carbon isotope composition monitoring, varies largely in different biomes at regional and global scales. Further field studies covering more species and communities are needed to improve the estimation of aerobic methane emission rate and evaluation of global CH₄ budget, as well as to deepen our understanding of AMP mechanisms.

Key Words: plant; methane; pectin; UV

2006 年初, Keppler 等^[1]研究发现很多类植物会在有氧条件下释放大量的甲烷气体 (aerobic methane production from plants, AMP), 并估算得出这部分甲烷占全球甲烷排放总量的 10%—40%, 这一研究结果引起了很大的争论^[2-8], 也引发了对植物释放甲烷的研究热潮。本文从全球甲烷的源/汇、植物是否产生甲烷、产生甲烷的途径以及产生甲烷的量这四个方面对已有的研究进行了综述, 以分析植物产生甲烷的可能途径和过

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (kzcx2-yw-418); 中国科学院研究生院院长基金

收稿日期: 2009-05-18; **修订日期:** 2009-06-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cuixy@gucas.ac.cn

程,为全面理解全球甲烷的生物地球化学循环、陆地生态系统碳循环和温室气体收支等提供参考。

1 对甲烷产生机制和甲烷源/汇的传统认识

1.1 甲烷的产生机制

自 1750 年以来,大气甲烷浓度已经增长了 156%^[9]。甲烷分子具有很强的红外吸收能力,单分子的增温潜势是 CO₂ 的 15—30 倍^[10],它贡献了温室气体增温效应的 20%^[11],是在大气中浓度和辐射强迫都仅次于 CO₂ 的长寿命温室气体^[12]。以往的研究根据甲烷的生成机制将其源分为非生物源和生物源,其中化石燃料的使用是大气甲烷重要的非生物源^[13]。

甲烷的生物源来自复杂的生物化学反应,有机质在厌氧细菌作用下被分解,产生乙酸、H₂ 和 CO₂,这些分解产物在厌氧条件下可被产甲烷菌利用并生成甲烷^[14-15]。产甲烷菌是严格的厌氧菌(属于原核生物中的古细菌,Archaea),必须在 Eh 低于 -200 mV 的环境中才能产生甲烷^[16]。植物会影响生物源甲烷的产生和排放^[17-19]:一方面通过根系分泌物和凋落物为产甲烷菌提供底物,影响甲烷的产生^[20-21];另一方面植物根系释放的 O₂ 在根际形成高 Eh 的氧化区域,为甲烷氧化菌氧化甲烷提供了有利的微环境,从而增加了甲烷的消耗^[22-23]。另外,植物的通气组织是土壤微生物产生的甲烷进入大气的主要途径之一^[24-27]。而 Keppler 等^[1]及其后的不少研究表明很多种植物可以在有氧条件下自身产生甲烷,这不同于以往对植物与甲烷生物源关系的认识。

1.2 甲烷的源和汇

根据受人类活动影响的大小,将大气甲烷源分为自然源和人为源。大气中约 40% 的甲烷来自于自然源,主要包括湿地、白蚁和海洋。主要的人为源是反刍动物、能源开采和利用过程、垃圾填埋场、废弃物处理、水稻田和生物质燃烧^[11, 28-29]。大气甲烷的主要汇是对流层中羟基自由基的清除反应,占总汇的 87.8%;向平流层输送甲烷占总汇的 7%;土壤微生物每年从大气中移除大约 30 Tg CH₄,相当于总汇的 5.2%^[11, 29]。

在全球变化背景下,研究全球碳循环中与甲烷有关的过程,特别是鉴别重要的甲烷源对建立全球甲烷排放清单具有重要的意义。而精确估算各个甲烷源的强度和贡献率是准确计算全球甲烷收支、理解和预测甲烷对全球变暖效应贡献比例和调控甲烷排放总量的基础。新发现的植物甲烷源如果确实存在,那么它就是目前已知的自然源中唯一的非微生物产生的甲烷源^[30],这不仅加深了对甲烷自然产生过程的认识,而且也将促进对其它非微生物甲烷源的探索性研究。Keppler 等^[1]估算植物甲烷源占全球甲烷排放的 10%—40%,如果这一估计准确,那么如此巨大的甲烷源将改变对原有的甲烷源/汇贡献的认识,必须重新估算全球的甲烷收支^[3, 31-32]。例如,如果植物确实能够排放大量甲烷,那么原来对非洲和南美洲热带森林上空测到的大量甲烷就必须重新进行源解析,现有源/汇的贡献率也必将随之修正。

2 植物本身是否产生甲烷?

2.1 植物本身能排放甲烷的证据

Keppler 等^[1]首次发现许多植物能在正常生活条件下释放甲烷,而且用 γ 射线杀菌后的植物叶片仍然能够释放甲烷,他们据此断定甲烷来源于植物本身而非植物上的细菌。直接测定植被冠层大气甲烷浓度的时间动态,也支持了植物本身产生甲烷的观点^[33-35]。在 Keppler 等的研究发表之后,Crutzen 等^[34]对 1988 年在委内瑞拉稀树大草原上观测的甲烷浓度进行了再分析,间接证明了植物排放甲烷的理论。Sanhueza 和 Donoso^[35]分析了同一地点静态箱法测定的甲烷通量数据,发现地上部未剪除的草地,其甲烷净通量远远大于地上部分被剪除的相同草地。用同样的方法 Cao 等^[36]观测到青藏高原高寒草甸排放甲烷而高寒灌丛吸收甲烷。

对离体组织的一些研究也支持植物本身产生甲烷。例如 Wang 等^[37]看到中国内蒙古草原部分植物的离体叶片有释放甲烷的能力,离体茎段不释放甲烷。但是与 Cao 等^[36]的结果不同的是,他们观测到灌木排放甲烷,而草本植物并没有检测到明显的甲烷排放。Whiticar 和 Ednie^[38]用玉米和小麦等的新鲜和风干叶片做实验材料,在不同光照条件下培养 3—97 h,也都检测到了甲烷的产生。Brüggemann 等^[39]在无菌条件下培养微

繁得到的银灰杨(*Populus canescens*)茎尖,用 $^{13}\text{CO}_2$ 标记后的第7天和第33天都检测到 $^{13}\text{CH}_4$ 的排放,用PCR方法从培养基里没有检测出产甲烷菌的 *mcrA* 基因,因而排除了微生物污染的可能性,证明了有氧条件下植物甲烷源的存在。另外,在热带雨林地区检测到高的大气甲烷浓度^[40-44],也是植物排放甲烷的间接证据。

2.2 植物本身不能释放甲烷的证据

Dueck 等^[45]采用碳同位素示踪和激光检测技术精确测量了6种不同陆生植物(包括Keppler等^[1]发现的3种高甲烷释放速率的植物)在有氧条件下甲烷的释放,发现不论是瞬时检测还是6d连续监测,任何一种植物都没有明显的甲烷释放,最高释放速率仅为 $0.4\text{ ng g}^{-1}\text{ h}^{-1}$,相当于以前报道值的0.3%。因此他们推断,在全球尺度上有氧条件下陆生植物并非甲烷的重要来源,其释放的甲烷量几乎可以忽略不计。玉米是Keppler等^[1]报道中甲烷释放速率高的植物之一,Kirschbaum和Walcroft^[46]将完整的玉米苗和其它一些植物的新鲜叶片置于密闭箱中,在有氧和低光照条件下培养并监测甲烷的释放,结果显示这些植物材料的甲烷释放速率近乎为零。Beerling^[47]也以C4植物玉米和C3植物烟草为实验材料,发现无论是光照还是黑暗条件下植物都没有明显的甲烷释放,表明即使植物在有氧条件下能释放甲烷,那也与光合及呼吸过程无关。另外,Nisbet等^[48]采用生物信息学的方法,通过BLAST检索,在植物基因组中没有发现存在微生物产甲烷相关基因,并且也没有控制分解甲基磷酸酯(methylphosphonate)产生甲烷(海洋中有氧条件下产生甲烷的途径^[49])的 *phn* 基因,表明植物体内缺乏甲烷生成的生物化学途径,因此认为植物不是全球甲烷的一个重要源。

3 植物排放甲烷的机制

现在还不清楚植物体的哪些器官(根、茎、叶)和哪种组织排放甲烷,排放甲烷的速率,以及甲烷排放与环境因子的关系^[50]。如果植物能在有氧条件下产生甲烷,那么产生甲烷的机制是什么?Keppler等^[1]研究表明不同植物种类间甲烷的排放速率有很大的差异,有些植物的甲烷排放速率是其它植物的4000多倍,其它的研究也有类似的结果,这暗示不同的植物种类可能存在不同的产甲烷机制^[51]。

3.1 植物传输并释放土壤微生物产生的甲烷

湿地土壤甲烷向大气的传输主要包括液相传输、气泡传输和植物传输3种方式。在无植物生长的湿地中,气泡传输途径占90%以上^[52];有植物生长时,大约50%—90%是通过植物传输的。为维持根的呼吸功能,湿地植物往往形成输导组织向根部输送氧气,这些输导组织也成为了湿地甲烷植物传输的通道。植物传输甲烷的机制可分为分子扩散和对流传输^[53],前者依赖于植物根与地上部以及植物体内和大气之间的甲烷气体浓度差,扩散的能力主要受温度影响^[19];后者则是由气体(主要为水汽)的压力差驱动的,甲烷随气体的流动而输送。气孔稀少的幼嫩叶片向内蒸腾导致其输导组织有很高的压强,而年老的叶片由于多孔或破裂其输导组织的压强与大气压相近,因此形成了从幼嫩叶片经根部到年老叶片的压力差,并驱动气体流动,幼嫩叶片光合产生的氧随之输送到地下,甲烷也随之从地下传输到年老叶和大气中^[54]。不同种类植物的甲烷传输机制有所不同,对流传输的甲烷输送效率一般高于分子扩散传输途径^[55]。

Wang等^[37]对比了9种植物的完整叶片和剪碎叶片的甲烷释放,根据 ^{13}C 同位素分馏效应认为这些植物排放的甲烷是土壤微生物产生后进入并储存在植物茎组织中的。Nisbet等^[48]在植物生长的水中充入高浓度甲烷后,看到原来没有排放甲烷的植物也表现出了甲烷排放,这说明存在高浓度差的时候植物确实可以通过分子扩散机制排放根部生成的甲烷,但在实际条件下甲烷扩散运输的强度可能并不大。除了气相中的分子扩散外,溶解于土壤水中的甲烷也可以随着蒸腾流传输到地上部并从植物体中释放到大气中^[25-56]。为了避免相对高甲烷含量的背景大气对植物甲烷产生速率测定的影响,Keppler等^[1]在不含甲烷的空气中培养植物并测定甲烷的排放量,但是这样就不能排除他们测得的甲烷是土壤微生物产生、通过气体扩散从植物体中释放出来的可能性^[48]。

3.2 木本植物体内的产甲烷菌在厌氧条件下产生甲烷

木材的一个重要特点是气体渗透性差,这就会在木材内部形成缺氧环境,给厌氧细菌和产甲烷古菌提供了适宜的生长条件。Mukhin和Voronin^[57]检测到木本植物树干部有显著的甲烷产生量,这一现象在枯死植物

的树干部位更为明显。他们^[58]进一步研究发现在担子菌群分解木头的过程中伴随着甲烷的产生和释放,因此提出北方针叶林在自然条件下产生甲烷的原因最有可能是由于真菌、厌氧细菌和产甲烷古菌之间的共生关系^[59],真菌分解树木的碳水化合物和木质素,其产物被厌氧细菌发酵利用并产生 CO_2 和 H_2 ,这些又是产甲烷古菌合成甲烷所需的底物,实测结果也显示北方针叶林植物甲烷产生的速率与这类生态系统巨大的朽木体积相一致。热带雨林也存在大量的枯死树木和凋落物,这可能是导致该地区植被冠层上部高浓度甲烷富集的重要原因。Mukhin 和 Voronin 的研究^[57]虽然支持 Keppler 等^[1]的结果,证明森林树木是大气甲烷的一个源,但其机制还是来自微生物的产甲烷过程。

3.3 植物本身产生甲烷

3.3.1 植物产生甲烷的底物

Keppler 等^[1]测定发现果胶与死的或离体的叶片释放的甲烷量相近,间接说明果胶可能在植物释放甲烷中起了重要的作用。果胶是一组结构复杂的酸性多聚糖,它富含 α -D-半乳糖醛酸残基,其中部分甲基酯化^[60],它是植物细胞壁的组成成分,占叶片细胞壁干物质总量的 7%—35%,在初生细胞壁中能占到一半以上。Keppler 等^[61]在 2004 年就指出陆地植物的果胶和木质素中富含一碳单位(C_1 unit,指含有一个碳原子的基团,如甲氧基),这些基团的显著特征是¹³C 贫化。研究看到由植物一碳单位生成的挥发性有机物(VOCs)相对于多碳基团生成的 VOCs 也是¹³C 贫化的,显示植物细胞壁的甲氧基库是大气中包括甲烷在内的植物源单碳 VOCs 的主要来源,这个库大约占植物生物量碳的 2.5%,暗示植物源甲烷可能有较大的产生量。氢同位素分析再次证明植物果胶中的甲氧基是产生甲烷的前体^[62],UV 辐射能促进甲氧基产生甲烷,也能促进其它糖基化碳基团产生甲烷,因此木质素和纤维素在 UV 辐射作用下都能释放甲烷^[50]。Messenger 等^[51]的研究表明在果胶的各种含甲基基团中,甲基脂可以生成甲烷,乙酰脂也是一种潜在的甲烷源,但鼠李糖中的甲基并不能转化为甲烷。

3.3.2 影响植物产生甲烷的因子

已有的研究显示高温和紫外辐射(UV)是促进植物释放甲烷的主要环境因子^[1],植物叶片和凋落物甲烷的释放速率随着温度升高而增大,温度每提高 10℃ 甲烷排放速率增加一倍。进一步研究显示高温促进了细胞壁组分果胶和多聚半乳糖醛酸释放甲烷,UV 辐射也有相似的作用^[62],植物材料或其组分如果胶质、木质素和纤维素,暴露在 UV 射线或高于 80℃ 的高温下会释放大量的甲烷^[50, 63]。不同波长的 UV 辐射对植物释放甲烷的作用效果相当,释放速率与 UV 辐射强度线性相关,没有 UV 辐射时甚至观察不到甲烷的产生^[50]。虽然 Brüggemann 等^[39]检测到低光照($100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)的银灰杨茎段排放甲烷,但是有研究表明植物或者其凋落物的甲烷释放速率随光照强度的提高而增加^[1, 38], γ 射线照射剂量提高也能促进甲烷释放^[1, 38]。

上述刺激植物有氧甲烷释放的环境因子水平对植物而言都是胁迫条件,这暗示活性氧(ROS)可能在其中发挥了一定作用。Sharpatyi^[64]指出植物多糖转化产生甲烷是一个自由基作用的过程,包括 UV 辐射、干旱、营养缺乏、病虫害感染、高温、重金属和臭氧等在内的环境胁迫都会诱导 ROS 生成^[65-66],因此也会刺激多糖转化为甲烷。McLeod 等^[63]使用活性氧清除剂三乙烯二胺(DABCO)处理受 UV 射线(280—400 nm)照射的植物果胶材料,发现 ROS 在果胶释放甲烷的过程中扮演了重要角色,该研究同时指出凡是引起 ROS 累积的胁迫条件都可能刺激植物产生和释放甲烷,乃至 CO_2 和乙烷、乙烯等二碳烃类,从而对温室气体平衡产生深远影响。Messenger 等^[51]采用了 3 种 ROS 清除剂:甘露醇——羟基自由基($\cdot\text{OH}$)清除剂,DABCO——单线态氧($^1\text{O}_2$)清除剂^[66]和 KI 处理果胶,看到都能显著降低 UV 作用下的甲烷释放速率,而向果胶溶液中添加羟基自由基会在黑暗中诱导甲烷释放,但是添加过氧化物和过氧化氢则没有甲烷排放;UV 辐射的光敏剂色氨酸则可以恢复和增强甲烷的释放。基于此,他们提出一个假说,认为 UV 射线是通过诱导产生活性氧自由基(ROS)来间接刺激果胶释放甲烷的。有研究看到即使在黑暗条件下也检测到植物释放甲烷,这可能就是因为植物在自然条件下也有少量 ROS 生成,进而产生甲烷。物理损伤(剪切叶片)和低氧促进植物排放甲烷^[67]的机制可能也与 ROS 有关。

4 全球尺度植物甲烷排放量的估测

Keppler 等^[1]估计热带草原和热带森林的甲烷排放量分别为 $30 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$ 和 $80 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$ 。根据 Keppler 等^[1]对多种植物的实测结果,其他研究者对区域植物的甲烷排放量进行了估测。Crutzen 等^[34]人在重新分析了 1988 年测定的委内瑞拉稀树大草原群落冠层大气的甲烷浓度后认为植被有氧排放是最主要的甲烷源;并据此计算出全球热带稀树草原的甲烷排放量为 $30\text{—}60 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$,这与 Keppler 等^[1]的估计一致,需要指出的是,这部分源不但包含植物甲烷源,也包括少量淹水土壤和白蚁释放的甲烷。Sanhueza^[68]分析了该地区距地表 2 m 高度处的大气甲烷浓度变化以及静态箱法实测的甲烷通量,在忽略太阳辐射的激发效应的情况下外推到全球,得出热带稀树草原的植物甲烷排放量约 $5 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$,森林的植物甲烷排放量低于 $22 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$ 。Xie 等^[69]建立了适用于中国地区的陆地植被 CH_4 排放模式,并定量估计了该地区的植被 CH_4 排放总量和空间分布,结果显示中国植被 CH_4 排放量为 $11.83 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$,约占该地区 CH_4 排放总量的 24%,是全球植物总排放量的 7.8%。Cao 等^[36]研究认为青藏高原地区高山植物贡献的排放量至少是 $0.13 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$ 。

Keppler 等^[1]根据试验测得的植物 CH_4 排放速率、全球不同植被的年净初级生产力(NPP)、植物生长季长度和平均日照时间等参数估算出全球植物的甲烷排放量为 $62\text{—}236 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$ 。这部分新发现的植物甲烷源占全球每年甲烷生成量($500\text{—}600 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$ ^[11,31])的 10%—40%^[32]。采用与 Keppler 等^[1]相同的研究方法,对热带植物甲烷排放量的估测值为 $10\text{—}260 \text{ Tg a}^{-1}$ ^[1,70-71]。Keppler 等^[1]的估计引起了广泛的争议^[41,70-74]。Keppler 等^[1]的实验数据是以叶片干重为基础的(即单位叶片干重每天的排放量),外推时直接与 NPP 以及生长季长度相乘来计算全球植被的排放量。由于 NPP 本身就是生长季累积的结果,因此 Keppler 等^[1]的算法相当于将生长季长度乘了两次。另外 NPP 是生长速率而不是生物量,从全球植被总体上看,NPP 的大部分被分配到植物的根,以及照光弱、代谢惰性的茎,NPP 高于叶片生物量,因此会高估甲烷的排放总量^[3,75]。Kirschbaum 等^[71]用叶的生物量代替植被 NPP 或用光合速率修正 NPP,两种方法估算出的全球植物甲烷排放量范围在 $10\text{—}60 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$;同样地,Parsons 等^[75]根据植被的叶片和其他器官的生物量及相应的排放速率进行估算,得到的全球植物甲烷排放量为 $52.7 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$;Houweling 等^[70]人利用大气传输模型 TM3 模拟研究了不同植物源排放强度下的模拟值与实际观测结果(包括大气甲烷浓度及其碳同位素组成)之间的吻合度,得到植物甲烷源的上限是 $125 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$;而 Ferretti 等^[73]根据冰芯甲烷浓度及其碳同位素特征,采用自上而下的分析法估计出全球植物甲烷排放量为 $0\text{—}176 \text{ Tg CH}_4 \text{ a}^{-1}$ 。由于森林等植被中根和茎杆的生物量很大,Mukhin 和 Voronin^[57]根据树木茎杆的甲烷排放速率的测定结果认为 Keppler 等^[1]对全球植物甲烷源的估计过低,需要调高。由此可见,有氧条件下全球植物甲烷排放量的估算还存在相当大的不确定性,虽然尺度上推法计算出的植被排放量可能比较低,但其在全球甲烷收支平衡中扮演的角色不容忽视^[42,76]。

5 总结与展望

Keppler 等人^[1]研究的发表,带动了对植物排放甲烷的研究,植物本身是否产生甲烷、植物排放甲烷的机制等重要问题逐渐明了。活性氧自由基可能在植物源甲烷的生成中起着关键作用,自然条件下植物总是处于不同程度的环境胁迫中,体内会有 ROS 生成,ROS 与植物细胞壁的果胶等物质中的甲氧基作用会产生甲烷;环境胁迫(UV 辐射、高温、物理伤害等)程度加深会刺激植物体内 ROS 的积累和植物源甲烷的生成和释放。

目前对植物本身排放甲烷的争论在很大程度上源于测定方法的差异,由于测定植物甲烷排放速率还没有标准的方法,不同研究采用的方法和植物所处的环境条件相差很大,这也导致了测定结果的巨大分歧。很多间接的实地检测证明植物释放甲烷的实验,并没有考虑土壤温度和湿度对甲烷产生和氧化过程的影响,所以测到得植物甲烷源有可能是土壤温度和含水孔隙不同造成的植物排放甲烷的假象^[77]。因此一方面需要建立标准的测定方法,另一方面需要深入研究植物甲烷排放对光照、温度和叶片的生理状态变化的响应,以及与光合、呼吸和生物质的化学组成的关系等。

热带地区植物释放大量的 VOCs,这些挥发性物质在植物甲烷排放中的作用如何? 它们对甲烷在大气中

的转化和寿命有何影响? 既然 UV 辐射和环境胁迫刺激植物源甲烷的产生,那么在胁迫生境下生长的植物是否具有更高的甲烷排放速率呢? 如果这样,对植物的碳平衡和环境适应有何意义? 甲烷释放是否具有清除自由基的功能? 这些问题还需深入研究,青藏高原具有强光照、强紫外、低温等极端环境,也为研究环境胁迫与植物排放甲烷的关系提供了条件。此外,估算当前大气甲烷的源与汇、预测其未来的变化趋势已经成为国内外研究的一个热点。在植物产生甲烷现象提出以后,必须重新评估已有的研究结果。但是由于不同植物之间甲烷排放量存在显著的差异,所以需要对更多植物在多种条件下开展实测研究;即便如此,外推到区域和全球尺度时仍然需要十分慎重。

今后的研究将集中在甲烷释放的测定方法的改进,原位测定和比较不同植物种类、受胁迫和没有受胁迫情形下、黑暗和光照条件下的甲烷释放速率和释放量^[67],以及刺激或抑制有氧甲烷释放的环境和生理条件,估算区域和全球尺度上有氧甲烷排放的量及其在甲烷收支中的贡献等方面。

References:

- [1] Keppler F, Hamilton J T G, Röckmann M B T. Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions. *Nature*, 2006, 439(12):187-191.
- [2] Schiermeier Q. Methane finding baffles scientists. *Nature*, 2006, 439:128.
- [3] Schiermeier Q. The methane mystery. *Nature*, 2006, 442(7104):730-731.
- [4] Schiermeier Q. Methane mystery continues. *Nature News*, 2007, doi:10.1038/news.2007.307.
- [5] Van Noorden R. Scientists clash over methane mystery. *Chemistry World*, 2007, 4(6):23-23.
- [6] Dueck T, van der Werf A. Are plants precursors for methane?. *New Phytologist*, 2008, 178(4):693-695.
- [7] Crow J M. Plants really do make methane. *Chemistry World*, 2008, 5(1):31-31.
- [8] Schiermeier Q. Study fails to catch plants making methane. *Nature News*, 2009, doi:10.1038/news.2009.25.
- [9] Braathen G O, Barrie L A, Butler J H, Dlugokencky E, Hofmann D J, Tans P, Tsutsumi Y. The state of greenhouse gases in the atmosphere using global observations through 2007. *Geophysical Research Abstracts*, 2009, 11.
- [10] Rodhe H. A comparison of the contribution of various gases to the greenhouse effect. *Science*, 1990, 248(4960):1217-1219.
- [11] Houghton J T, Ding Y. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001:239-287.
- [12] Forster P, Ramaswamy V, Artaxo P, Bernsten T, Betts R, Fahey D W, Haywood J, Lean J, Lowe D C, Myhre G, Nganga J, Prinn R, Raga G, Schulz M, Van Dorland R, 2007; Changes in Atmospheric Constituents and in Radiative Forcing. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- [13] Zhu M, Tian H H, Li J L, Tang X Y. The major sources and sinks for atmospheric methane. *Environmental Protection Science*, 1996, 22(76):5-9.
- [14] Peters V, Conrad R. Sequential reduction processes and initiation of CH₄ production upon flooding of oxic upland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(3):371-382.
- [15] Segers R. Methane production and methane consumption: a review of process underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemistry*, 1998, 41:23-51.
- [16] ShangGuan X J, Wang M X. Advances in the research on the affecting factors of methane emission from paddy fields. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 1993, 14(4):48-53.
- [17] Joabsson A, Christensen T R, Wallén B. Vascular plant controls on methane emissions from northern peatforming wetlands. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14(10):385-388.
- [18] 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.
- [19] Duan X N, Wang X K, Ouyang Z Y. Effects of vascular plants on methane emissions from natural wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(12):3375-3382.
- [20] Chidthaisong A, Watanabe I. Methane formation and emission from flooded rice soil incorporated with ¹³C-labeled rice straw. *Soil Biology and Biochemistry*, 1997, 29(8):1173-1181.
- [21] Lena Ström A E, Mastepanov M, Christensen T R. The effect of vascular plants on carbon turnover and methane emissions from a tundra wetland. *Global Change Biology*, 2003, 9:1185-1192.
- [22] Bosse U, Frenzel P. Activity and distribution of methane – oxidizing bacteria in flooded rice soil microcosms and in rice plants (*Oryza sativa*). *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63(4):1199-1207.
- [23] Calhoun 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.
- [24] Nouchi I, Mariko S, Aoki K. Mechanism of methane transport from the rhizosphere to the atmosphere through rice plants. *American Society of Plant Biologists*, 1990, 94:9459-9466.

- [25] Terazawa K, Ishizuka S, Sakata T, Yamada K, Takahashi M. Methane emissions from stems of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* trees in a floodplain forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 2007, 39(10):2689-2692.
- [26] Schimel J P. Plant transport and methane production as controls on methane flux from arctic wet meadow tundra. *Biogeochemistry*, 1995, 28183-28200.
- [27] Chen H, Zhou S, Wu N, Wang Y F, Luo P, Shi F S. Advance in studies on production, oxidation and emission flux of methane from wetlands. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* 2006, 15(5):726-733.
- [28] Wuebbles D J, Hayhoe K. Atmospheric methane and global change. *Earth-Science Reviews*, 2002, 57177-57210.
- [29] Wang C R, Huang G H, Liang Z B, Wu J, Xu G Q, Yue J, Shi Y. Advances in the research on sources and sinks of CH_4 and CH_4 oxidation (uptake) in soil. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(12):1707-1712.
- [30] Conrad R. The global methane cycle: recent advances in understanding the microbial processes involved. *Environmental Microbiology Reports*, 2009, doi:10.1111/j.1758-2229.2009.00038.x.
- [31] Lelieveld J. Climate change-A nasty surprise in the greenhouse. *Nature*, 2006, 443(7110):405-406.
- [32] Lowe D C. Global change: A green source of surprise. *Nature*, 2006, 439(7073):148-149.
- [33] Sinha V, Williams J, Crutzen P J, Lelieveld J. Methane emissions from boreal and tropical forest ecosystems derived from *in-situ* measurements. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*, 2007, 714011-14039.
- [34] Crutzen P J, Sanhueza E, Brenninkmeijer C A M. Methane production from mixed tropical savanna and forest vegetation in Venezuela. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*, 2006, 63093-3097.
- [35] Sanhueza E, Donoso L. Methane emission from tropical savanna *Trachypogon* sp. grasses. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*, 2006, 65315-5319.
- [36] Cao G M, Xu X L, Long R J, Wang Q L, Wang C T, Du Y G, Zhao X Q. Methane emissions by alpine plant communities in the Qinghai-Tibet Plateau. *Biology Letters*, 2008, 4(6):681-684.
- [37] Wang Z P, Han X G, Wang G G, Song Y, Gullledge J. Aerobic methane emission from plants in the Inner Mongolia steppe. *Environmental Science and Technology*, 2008, 42(1):62-68.
- [38] Whitticar M J, Ednie A C. Aerobic methane generation from plants (AMP)? Yes, mostly! American Geophysical Union, Fall Meeting 2007, abstract, 2007B53A-0939.
- [39] Brüggemann N, Meier R, Steigner D, Zimmer I, Louis S, Schnitzler J P. Nonmicrobial aerobic methane emission from poplar shoot cultures under low-light conditions. *New Phytologist*, 2009, 182(4):912-918.
- [40] Frankenberg C, Meirink J F, Weele M, Platt U, Wagner T. Assessing methane emissions from global space-borne observations. *Assessing Methane Emissions from Global Space-Borne Observations. Science*, 2005, 308(5724):1010-1014.
- [41] Miller J B, Gatti L V, d'Amelio M T S, Crowell A M, Dlugokencky E J, Bakwin P, Artaxo P, Tans P P. Airborne measurements indicate large methane emissions from the eastern Amazon basin. *Geophysical Research Letters*, 2007, 34(10).
- [42] Bergamaschi P, Frankenberg C, Meirink J F, Krol M, Dentener F, Wagner T, Platt U, Kaplan J O, Körner S, Heimann M, Dlugokencky E J, Goede A. Satellite cartography of atmospheric methane from SCIAMACHY on board ENVISAT: 2. Evaluation based on inverse model simulations. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 2007, 112, D02304, doi:10.1029/2006JD007268.
- [43] Carmo J B do, Keller M, Dias J D, Camargo P B de, Crill P. A source of methane from upland forests in the Brazilian Amazon. *Geophysical Research Letters*, 2006, 33, L04809, doi:10.1029/2005GL025436.
- [44] Frankenberg C, Bergamaschi P, Butz A, Houweling S, Meirink J F, Notholt J, Petersen A K, Schrijver H, Warneke T, Aben I. Tropical methane emissions: A revised view from SCIAMACHY onboard ENVISAT. *Geophysical Research Letters*, 2008, 35(15).
- [45] Dueck T A, de Visser R, Poorter H, Persijn S, Gorissen A, de Visser W, Schapendonk A, Verhagen J, Snel J, Harren F J M, Ngai A K Y, Verstappen F, Bouwmeester H, Voesenek Lacj, van der Werf A. No evidence for substantial aerobic methane emission by terrestrial plants: a C-13-labelling approach. *New Phytologist*, 2007, 175(1):29-35.
- [46] Kirschbaum M U F, Walcroft A. No detectable aerobic methane efflux from plant material, nor from adsorption/desorption processes. *Biogeosciences*, 2008, 5(6):1551-1558.
- [47] Beerling D J, Gardiner T, Leggett G, McLeod A, Quick W P. Missing methane emissions from leaves of terrestrial plants. *Global Change Biology*, 2008, 14(8):1821-1826.
- [48] Nisbet R E R, Fisher R, Nimmo R H, Bendall D S, Crill P M, Gallego-Sala A V, Hornibrook E R C, Lopez-Juez E, Lowry D, Nisbet P B R, Shuckburgh E F, Sriskantharajah S, Howe C J, Nisbet E G. Emission of methane from plants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2009, 276(1660):1347-1354.
- [49] Karl D M, Beversdorf L, Björkman K M, Church M J, Martinez A, Delong E F. Aerobic production of methane in the sea. *Nature Geoscience*, 2008, 1473-478.
- [50] Vigano I, van Weelden H, Holzinger R, Keppler F, McLeod A, Rockmann T. Effect of UV radiation and temperature on the emission of methane from plant biomass and structural components. *Biogeosciences*, 2008, 5(3):937-947.
- [51] Messenger D J, McLeod A R, Fry S C. The role of ultraviolet radiation, photosensitizers, reactive oxygen species and ester groups in mechanisms of methane formation from pectin. *Plant Cell and Environment*, 2009, 32(1):1-9.
- [52] Keller M, Stallard R F. Methane emission by bubbling from Gatun Lake, Panama. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 1994, 99(D4):8307-8319.
- [53] Chanton J P, Whiting G J, Happrill J D, Gerard G. Contrasting rates and diurnal patterns of methane emission from emergent aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 1993, 46(2):111-128.

- [54] Sorrell B K, Boon P I. Convective gas flow in *Eleocharis sphacelata* R. Br.: methane transport and release from wetlands. *Aquatic Botany*, 1994, 47(3/4):197-212.
- [55] Whitinga G J, Chanton J P. Control of the diurnal pattern of methane emission from emergent aquatic macrophytes by gas transport mechanisms. *Aquatic Botany*, 1996, 54(2/3):237-253.
- [56] Rusch H, Rennenberg H. Black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) trees mediate methane and nitrous oxide emission from the soil to the atmosphere. *Plant and Soil* 1998, 201(1):1-7.
- [57] Mukhin V A, Voronin P Y. Methanogenic activity of woody plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2009, 56(1):138-140.
- [58] Mukhin V A, Voronin P Y. Methane emission during wood fungal decomposition. *Doklady Biological Sciences*, 2007, 413(6):159-160.
- [59] Mukhin V A, Voronin P Y. A new source of methane in boreal forests *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2008, 44(3):297-299.
- [60] Seymour G B, Knox J P. Pectins and their manipulation. Blackwell Publishing, 2007.
- [61] Keppler F, Kalin R M, Harper D B, McRoberts W C, Hamilton J T G. Carbon isotope anomaly in the major plant C1 pool and its global biogeochemical implications. *Biogeosciences Discussions*, 2004, 1393-412.
- [62] Keppler F, Hamilton J T G, McRoberts W C, Vigano I, Brass M, Rockmann T. Methoxyl groups of plant pectin as a precursor of atmospheric methane: evidence from deuterium labelling studies. *New Phytologist*, 2008, 178(4):808-814.
- [63] McLeod A R, Fry S C, Loake G J, Messenger D J, Reay D S, Smith K A, Yun B W. Ultraviolet radiation drives methane emissions from terrestrial plant pectins. *New Phytologist*, 2008, 180(1):124-132.
- [64] Sharpatyi V A. On the mechanism of methane emission by terrestrial plants. *Oxidation Communications*, 2007, 30(1):48-50.
- [65] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55:373-399.
- [66] Wang Y B, Feng H Y, Qua Y, Cheng J Q, Zhao Z G, Zhang M X, Wang X L, An L Z. The relationship between reactive oxygen species and nitric oxide in ultraviolet-B-induced ethylene production in leaves of maize seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 57:51-61.
- [67] Wang Z P, Gullledge J, Zheng J Q. Physical injury stimulates aerobic methane emissions from terrestrial plants. *Biogeosciences*, 2009, 6: 615-621.
- [68] Sanhueza E. Methane soil-vegetation-atmosphere fluxes in tropical ecosystems. *Interciencia*, 2007, 32(1):30-34.
- [69] Xie M, Li S, Jiang F, Wang T J. Methane emissions from terrestrial plants over China and their effects on methane concentrations in lower troposphere. *Chinese Science Bulletin*, 2009, 54(2):304-310.
- [70] Houweling S, Rockmann T, Aben I, Keppler F, Krol M, Meirink J F, Dlugokencky E J, Frankenberg C. Atmospheric constraints on global emissions of methane from plants. *Geophysical Research Letters*, 2006, 33(15).
- [71] Kirschbaum M U F, Bruhn D, Etheridge D M, Evans J R, Farquhar G D, Gifford R M, Paul K I, Winters A J. A comment on the quantitative significance of aerobic methane release by plants. *Functional Plant Biology*, 2006, 33(6):521-530.
- [72] Bousquet P, Ciais P, Miller J B, Dlugokencky E J, Hauglustaine D A, Prigent C, Van der Werf G R, Peylin P, Brunke E G, Carouge C, Langenfelds R L, Lathiere J, Papa F, Ramonet M, Schmidt M, Steele L P, Tyler S C, White J. Contribution of anthropogenic and natural sources to atmospheric methane variability. *Nature*, 2006, 443(7110):439-443.
- [73] Ferretti D F, Miller J B, White J W C, Lassey K R, Lowe D C, Etheridge D M. Stable isotopes provide revised global limits of aerobic methane emissions from plants. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2007, 7:237-241.
- [74] Kirschbaum M U F, Niinemets Ü, Bruhn D, Winters A J. How important is aerobic methane release by plants. *How Important Is Aerobic Methane Release by Plants. Functional plant science and biotechnology*, 2007, 1138-145.
- [75] Parsons A J, Newton P C D, Clark H, Kelliher F M. Scaling methane emissions from vegetation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(8): 423-424.
- [76] Butenhoff C L, Khalil M A K. Global methane emissions from terrestrial plants. *Environmental Science & Technology*, 2007, 41(11):4032-4037.
- [77] Wang S P, Yang X X, Lin X W, Hu Y G, Luo C Y, Xu G P, Zhang Z H, Su A L, Chang X F, Chao Z G, Duan J C. Methane emission by plant communities in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau: a new experimental study of alpine meadows and oat pasture *Biology Letters*, 2009, doi: 10.1098/rsbl.2009.0123.

参考文献:

- [13] 朱玫, 田洪海, 李金龙, 唐孝炎. 大气甲烷的源和汇. *环境保护科学*, 1996, 22(76):5-9.
- [16] 上官行健, 王明星. 稻田甲烷排放影响因子的研究进展. *中国农业气象*, 1993, 14(4):48-53.
- [18] 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.
- [19] 段晓男, 王效科, 欧阳志云. 维管植物对自然湿地甲烷排放的影响. *生态学报*, 2005, 25(12):3375-3382.
- [27] 陈槐, 周舜, 吴宁, 王艳芬, 罗鹏, 石福孙. 湿地甲烷的产生、氧化及排放通量研究进展. *应用与环境生物学报*, 2006, 15(5):726-733.
- [29] 王琛瑞, 黄国宏, 梁战备, 吴杰, 徐国强, 岳进, 史奕. 大气甲烷的源和汇与土壤氧化(吸收)甲烷研究进展. *应用生态学报*, 2002, 13(12):1707-1712.