

陆生植物自身能否排放甲烷?

谢锦升*, 杨玉盛, 高玉春, 杨智杰, 刘小飞, 范跃新, 易黎明

(湿润亚热带生态-地理过程省部共建教育部重点实验室;福建师范大学地理科学学院,福州 350007)

摘要:一般认为自然来源的甲烷是在厌氧环境下形成的,而最近研究却发现有氧环境下植物自身也能释放甲烷,这将对全球甲烷收支产生重大影响。但这一发现目前还存在很大争议,一些研究证实植物在有氧环境下能排放甲烷,果胶、聚半乳糖醛酸等含甲氧基官能团的组分是植物产生甲烷的主要来源物质,甚至纤维素、木质素等植物结构组分也能排放甲烷;而另一些研究却发现植物并不能排放甲烷或者排放速率极小,而观测到的植物甲烷排放可能来自于土壤中,即溶解有甲烷的土壤水分被植物吸收并通过蒸腾或蒸发作用而排放到大气中。有氧环境下植物排放甲烷的机制仍不清楚,光照、温度、紫外辐射、机械损伤等环境胁迫可能是导致植物排放甲烷的重要原因,但这些因素的影响作用仍存在很大的不确定性。即使如此,一些研究仍对全球或区域植物甲烷排放的通量进行了估算,估计全球植物甲烷排放通量为 $10 - 236 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$ 。未来研究应在更多地区针对不同生境的各种植物是否排放甲烷进行独立检验,并在此基础上探讨植物排放甲烷的机制。

关键词:甲烷;植物;有氧条件;环境胁迫

Can terrestrial plants emit methane under aerobic conditions?

XIE Jinsheng*, YANG Yusheng, GAO Yuchun, YANG Zhijie, LIU Xiaofei, FAN Yuexin, YI Liming

Key Laboratory of Humid Subtropical Eco-geographical Process (Fujian Normal University), Ministry of Education, Fuzhou 350007, China

School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

Abstract: According to conventional knowledge, methane emission from natural sources is primarily produced by strictly anaerobic methanogen microbes. However, recent findings suggest that terrestrial plants may also emit methane under aerobic conditions, and this has far-reaching implications for the estimation of global methane budget. The findings are still heavily debated. Some research has shown that plants can emit methane under an aerobic environment, and that compounds like pectin or polygalacturaonic acid, which contain methoxyl groups, and other plant structure components such as cellulose and lignin, can function as precursors for the production of methane. Other researchers argued that methane emission by plant materials were zero or very small in quantity, and the measured methane emissions from plants may come from soil water, which contains dissolved methane and plants emit the dissolved methane into the atmosphere through transpiration, or evaporation. The mechanism for the methane emission from plants under aerobic conditions remains unknown, environmental stress such as light, temperature, UV radiation and physical injury may lead to significant methane emissions from plants, but these factors are still uncertain. Even so, fluxes on the global and regional methane emissions from plants were estimated, and the global estimated values vary between 10 and $236 \text{ Tg} \cdot \text{a}^{-1}$. These controversies should be re-examined in independent studies through measuring plant methane emission in different habitats, and examining the mechanisms of methane emissions from plants in the future.

Key Words: methane; plant; aerobic conditions; environmental stress

甲烷(CH_4)是仅次于 CO_2 的第二大温室气体,其百年期间的全球变暖潜势(global warming potential,

基金项目:国家自然科学基金项目(30970486);福建省高等学校新世纪优秀人才支持计划资助项目

收稿日期:2009-06-02; 修订日期:2009-12-09

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

GWP)约是CO₂的25倍,由于人类活动的不断增加,全球大气CH₄浓度值从工业化前的约0.715 μL·L⁻¹增至2005年的1.774 μL·L⁻¹,所增加的辐射强迫已占辐射强迫总增加量的20%^[1]。一般认为,大气CH₄主要来自于湿地、湖泊沉积物等自然排放源(约占1/3)和稻田、反刍动物、生物质燃烧、化石燃料燃烧等人为排放源(约占2/3),而大气CH₄的汇主要包括大气中OH自由基对CH₄的氧化(约占94%)和土壤的吸收氧化(约占6%),而森林土壤是陆地最大的CH₄汇^[2]。然而,最近的研究表明过去对CH₄排放源的认识并不全面。因为通过对卫星高光谱成像仪(SCIAMACHY)观测数据反演的CH₄浓度与大气模式模拟的CH₄浓度比较发现,热带森林地区的CH₄浓度异乎寻常的高^[3-4],而且与基于热带雨林地区地面观测的CH₄浓度基本一致^[5-6],表明热带森林地区存在一个未知的CH₄排放源。

这个未知的排放源最可能来自于生物圈,过去几年中,CH₄气体如何在生物圈和大气圈之间交换的问题已成为全球变化研究的热点。而德国马克斯-普朗克核物理研究所的Keppler等^[7]2006年在Nature报道了惊人的发现:陆地植物在有氧环境下也能排放CH₄,热带地区这个未知的CH₄排放源很可能来自于植物。并估计全球植被排放CH₄量为62—236 Tg·a⁻¹,相当于目前全球CH₄排放的10%—30%。这不仅可解释在热带森林上空观测到的CH₄浓度偏高的现象^[3,5],而且也合理地解释了过去10a间大气CH₄浓度年增长速率降低与热带地区不断毁林之间的联系^[7-9]。显然,这个发现不仅与过去一直认为的“自然排放的CH₄是微生物在厌氧条件下所产生的”的常识相悖,而且CH₄排放量相当惊人,但没有发现可以解释植物排放CH₄的生物化学机制,因此在科学界和公众界中引起了众多争论^[10-13]。显然,如果植物自身确实在有氧环境下能排放CH₄,这个问题不仅对植物学界具有重大影响,而且对重新评估全球CH₄收支,以及进一步理解全球变暖和温室气体排放增加的关系都具有重大科学价值。

1 植物排放CH₄的表现现象

自Keppler等发现植物能排放CH₄之后,一些研究证实烟草^[14]、香蕉^[15]等植物能排放CH₄,而且植物中的果胶以及纤维素、木质素等植物结构组分在紫外(UV)辐射条件下也能排放CH₄^[14,16-17]。委内瑞拉稀树草原CH₄通量野外观测结果也支持了植被排放CH₄的发现^[18]。此外,在海洋有氧环境中亦发现了CH₄排放^[19]。

然而另一些研究则表明,并不是所有植物都排放CH₄。Wang等^[20]在室内黑暗条件下观测到内蒙古草原9种旱生木本植物中有7种植物的离体叶片能排放CH₄,但旱生草本植物的离体叶不排放CH₄;而Cao等^[21]采用密闭箱式法在野外监测了中国青藏高原高寒草甸的CH₄排放速率,发现草本植物会排放CH₄而灌木不排放CH₄。

此外,几个控制条件下的研究却没有观测到植物明显排放CH₄的现象。Dueck等^[22]观测到植物CH₄最大排放速率仅为Keppler等^[7]报道的0.3%(而且其中3种植物与Keppler等研究的植物相同);Beerling等^[23]在有光和黑暗条件下观测了C₃和C₄植物叶片的CH₄通量,结果表明不存在大量的CH₄排放;Kirschbaum和Walcroft^[24]在低光照条件下对几种植物新鲜离体叶片和玉米幼苗的实验结果也表明,植物CH₄排放速率几乎为零。

以上研究结果表明,植物是否排放CH₄依植物种类、植物生长的环境条件和实验条件的不同而不同。因此,对不同的植物是否都排放CH₄需要更多研究进行独立检验。

2 植物排放CH₄的来源

由于植物排放CH₄缺乏明确的机制,因此,目前对植物自身是否排放CH₄存在很大争议。

植物CH₄排放速率非常小,而大气CH₄浓度背景值很高,一些研究者担心实验过程中的很难排除干扰、泄露、扩散、特别是吸附和解吸附的影响,因而首先质疑植物排放CH₄可能仅是一个表观假象^[25]。但此后的研究表明,植物样品对CH₄的吸附和解吸附速率是非常微小的,不会影响观测结果^[24],而在普通大气条件下干扰、泄露、扩散等问题,可以通过空白对照实验得以解决,因此实验过程的干扰基本可以被排除^[20,24]。

由于水生植物在CH₄循环中起着重要的传输作用^[26],传输的CH₄量甚至达到湿地总排放量的90%^[27]。

因此,一种观点认为植物排放的CH₄可能是由于土壤水分中溶解有CH₄而被植物吸收,并通过蒸腾作用或蒸发排放的^[28]。植物通过蒸腾作用运送的CH₄并没有被列入全球CH₄排放清单,因此蒸腾作用产生的CH₄可解释在热带森林上空观测到的CH₄浓度偏高的现象。而且植物蒸腾或蒸发产生的CH₄也能解释Keppler等^[7]和Dueck等^[22]观测结果的矛盾,Nisbet等^[28]认为两者的观测结果都是正确的,Keppler等最初观测到CH₄排放是因为植物叶片中含有CH₄的水分蒸发或蒸腾(活体植物),而Dueck等的实验中植物体内的水分不含有CH₄,因而没有观测到CH₄的排放。因此,Nisbet等^[28]认为正常生长的植物不存在产生CH₄必需的生物化学途径。

另一种观点则认为,植物排放的CH₄起源于甲氧基官能团,果胶(pectin)和聚半乳糖醛酸(polygalacturonic acid)是植物产生CH₄的前体(precursor)^[7,14,16-17,28]。一些研究利用氢同位素分析验证了含有甲氧基官能团的果胶在有氧条件下可以排放CH₄,并验证了温度和UV辐射对试管中的果胶和聚半乳糖醛酸CH₄排放的影响^[16]。McLeod等^[14]的研究结果也进一步证实了在实验灯和太阳光的UV辐射常规范围内(280—400nm),有氧条件下植物果胶可作为CH₄的来源。

尽管死植物体、果胶等在有氧条件下被证明能排放CH₄。但按Keppler等^[7]的研究,室温下单位质量植物排放的CH₄比纯果胶排放的CH₄大约高100倍,而植物含有大约1%的果胶,这表明植物排放CH₄的数量大约比纯果胶的高10 000倍,这意味着即使所有的果胶受破坏而排放CH₄,也不能完全揭示植物排放CH₄的来源^[28]。然而,有研究进一步发现纤维素、木质素、软脂酸等植物结构组分在紫外(UV)辐射条件下也可以排放CH₄^[17]。因此,如何判别观测到的CH₄是来自植物还是土壤,以及寻找植物中排放CH₄的前体已成为近期研究一个重要趋势^[29]。

3 环境胁迫对植物CH₄排放的影响

目前,多数研究认为有氧环境植物排放CH₄是在环境胁迫条件下发生的,这些胁迫因素主要包括光照、温度、UV辐射和机械损伤^[7,14,16-17,28,30-31]。植物排放的CH₄可能是光、高UV辐射、加热和γ辐射等因素引起植物细胞物质降解的一个副产物,因为在发生胁迫期间,植物细胞产生许多化学变化,导致细胞内发生了形态改变和化合物的破坏,这些变化包括自由基的释放,从而引起细胞物质的降解和CH₄的排放^[28]。此外,在UV辐射、机械损伤等环境胁迫下,活性氧的形成或清除可能解释环境胁迫对植物CH₄排放的影响^[30-31]。因此,多样的环境胁迫促进了植物的CH₄排放,但这并不是由植物自身活性所产生的。

然而,这些因素对植物CH₄排放的影响也存在着不确定性。如,一些研究结果表明太阳光照显著增加植物的CH₄排放速率,并提出植物CH₄排放可能是一个光反应过程^[7],特别是太阳光中的UV辐射是引起植物CH₄排放的主要原因^[14,16-17,29],Dueck等^[22]的实验没有观测到CH₄的排放是因为缺少UV辐射^[16,29]。然而,一些研究却在黑暗中观测到了植物的CH₄排放^[20]。而另一些观测结果却显示不管是在太阳光还是黑暗中植物叶片均没有CH₄的排放^[23]。因此,植物材料和生长环境的差异可能影响植物的CH₄排放。

温度的影响也存在着不确定性。如一些研究显示,植物的CH₄排放对温度非常敏感,随温度(加热)升高,CH₄排放速率显著增加,表明植物排放CH₄可能是一个非酶调节过程^[7,16-17];然而,由于在实验中培养温度高达70℃,因此可能导致植物细胞发生许多化学变化、形态改变和化合物的破坏,从而引起细胞物质的分解和CH₄的排放,而在正常生长条件下的植物环境温度不可能如此高^[28]。而且,在热带稀树草原野外观测研究中,30℃以下时,植被的CH₄排放速率为10 ng·m⁻²·s⁻¹,但在30℃以上时,有植被和无植被处理的CH₄排放速率没有差异,意味着此时植被没有CH₄的排放^[18]。因此,完整的活体植物和离体叶片排放CH₄对温度的响应可能是不一致的,两者的排放过程也可能不同,具有不同的排放机制。

显然,由于不同研究者采用的实验植物材料、方法和实验条件的不完全一致,这可能是一些研究结果差异很大并引起争议的重要原因。这些实验条件和结果的差异导致对植物在正常环境下是否排放CH₄的认识还很不全面。目前,CO₂浓度升高、全球变暖、UV辐射增强等全球环境变化已成为现实,这些因素是否影响正常

生长植物的 CH_4 排放仍知之甚少。

4 全球和区域植物 CH_4 排放通量估计

虽然植物排放 CH_4 仍存在争议,但一些研究者还是认可了植物排放 CH_4 的发现,并对全球或区域的植物排放 CH_4 量进行了估计。Keppler 等^[7] 利用其室内实验室测定的植物排放 CH_4 速率,基于全球不同地带植被类型的 NPP、生长季和每天平均日照长度的数据,推算了全球植被的 CH_4 排放量为 $62\text{--}236 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$,相当于目前全球 CH_4 排放的 10%—30%。此后,利用 Keppler 等的研究结果,Kirschbaum 等^[32] 基于叶生物量和光合速率外推的全球植物 CH_4 排放量为 $10\text{--}60 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$,Parsons 等^[12] 基于叶和非叶生物量算的约为 $53 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$,而 Houweling 等^[33] 则基于大气传输模型模拟估计目前全球植被排放 CH_4 的上限为 $125 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$,工业革命前植被排放 CH_4 的上限为 $85 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$ 。由于这些估计大多采用的 CH_4 排放速率是基于一个单一的实验室短期实验,而全球的环境条件和植被类型是极为复杂的,将极大地限制有氧环境下植被排放 CH_4 的估计精度。而 Ferretti 等^[34] 则基于过去 2000 年中冰芯记录的 CH_4 浓度和稳定性碳同位素,利用自上而下的方法确定了过去 2000 年中全球植物排放的 CH_4 可能的范围是 $0\text{--}46 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$,工业革命后植物排放 CH_4 的范围是 $0\text{--}137 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$,这与前述根据实验室数据采用自下而上的估计有很大差异,因此全球植被 CH_4 排放的估计仍存在很大不确定性。

在区域植被 CH_4 排放估计方面,也开展了少量的工作。Carmo 等^[5] 基于林冠层 CH_4 通量的观测和冠层预算模型,估计巴西亚马逊地区森林植物 CH_4 的排放量为 $4\text{--}38 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$;Crutzen 等^[6] 基于大气边界层 CH_4 浓度的观测,估计委内瑞拉稀树大草原和森林植物 CH_4 排放量约为 $30\text{--}60 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$,但这些估计值可能包括厌氧 CH_4 的排放。谢曼等^[35] 基于 Keppler 等的研究数据和方法,估计中国植被 CH_4 排放量为 $11.83 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$,占中国 CH_4 排放的 24%。然而,由于植物自身是否真正排放 CH_4 还存在极大争议,而且现有研究表明不同植物种类、不同生长条件下的植物排放 CH_4 的通量差异也很大,因此这些估计也仅只能作为一个参考。目前,为减少全球或区域 CH_4 排放清单的不确定性,非常需要更多研究者对不同区域各种类型植物特别是森林植物的 CH_4 排放进行深入研究。

5 小结

有氧环境下植物可能排放 CH_4 是最近几年的一个新发现,它可能对已有的 CH_4 收支理论产生重要影响,同时将对全球及地区 CH_4 排放清单的进一步完善有重大的意义。因此,植被排放 CH_4 的研究将成为全球变化研究新的热点方向之一。但这一现象提出仅 3a 多,相关研究还非常有限,植物自身是否排放 CH_4 仍存在极大争议,植物 CH_4 排放问题还需要更多的独立研究来证实。同时有氧环境下植物排放 CH_4 大部分是在胁迫条件下发现的,而考虑到植物主要还是在正常生境下生存这个实际情形,植物排放的 CH_4 量相对于其他排放源可能较小,且排放量大小也存在很大的不确定性。植物排放 CH_4 的机制研究也尚处于起步阶段,影响 CH_4 排放的内因(化学组成)和外部环境因素(光、温、UV 辐射、损伤等)还不明确,CO₂ 浓度、全球变暖等对植物 CH_4 排放的有何影响尚不清楚。因此,目前急需在不同地区针对不同的生态系统深入开展植物 CH_4 排放研究。

References:

- [1] IPCC. Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change//Core Writing Team, Pachauri R K, Reisinger A eds. Geneva, Switzerland: IPCC, 2007.
- [2] Dalal R C, Allen D E, Livesley S J, Richards G. Magnitude and biophysical regulators of methane emission and consumption in the Australian agricultural, forest, and submerged landscapes: a review. *Plant and Soil*, 2008, 309:43-76.
- [3] Frankenberg C, Meirink J F, van Weele M, Platt U, Wagner T. Assessing methane emissions from global space-borne observations. *Science*, 2005, 308:1010-1014.
- [4] 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 chartography of atmospheric methane from SCIAMACHY on board ENVISAT: 2. Evaluation based on inverse model simulations. *Journal of Geophysical Research*. 2007, 112: D02304. doi:10.1029/2006JD007268.

- [5] 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.
- [6] 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, 6: 3093-3097.
- [7] Keppler F, Hamilton J T G, Brass M, Braß M, Röckmann T. Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions. *Nature*, 2006, 439:187-191.
- [8] Dlugokencky E J, Masarie K A, Lang P M, Tans P P. Continuing decline in the growth rate of the atmospheric methane burden. *Nature*, 1998, 393: 447-450.
- [9] Bousquet P, Ciasis 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: 439-443.
- [10] Lelieveld J. Climate change: a nasty surprise from the greenhouse. *Nature*, 2006, 443: 405-406.
- [11] Lowe DC. A green source of surprise. *Nature*, 2006, 439: 148-149.
- [12] Parsons R, Newton P, Clark H, Kelliher F M. Scaling methane emissions from vegetation. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21: 423-424.
- [13] Schiermeier Q. The methane mystery. *Nature*, 2006, 442: 730-731
- [14] 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: 124-132.
- [15] Rodriguez J. Aerobic methane production by banana plant. *Cantaurus*, 2007, 15: 21-23.
- [16] Keppler F, Hamilton J T G, McRoberts W C, Vigano I, Brass M, Röckmann T. Methoxyl groups of plant pectin as a precursor of atmospheric methane: evidence from deuterium labelling studies. *New Phytologist*, 2008, 179: 808-814.
- [17] Vigano I, van Weelden H, Holzinger R, Keppler F, McLeod A, Röckmann T. Effect of UV radiation and temperature on the emission of methane from plant biomass and structural components. *Biogeosciences*, 2008, 5: 937-947.
- [18] Sanhueza E, Donoso L. Methane emission from tropical savanna *Trachypogon* sp. grasses. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2006, 6: 5315-5319.
- [19] 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, 1: 473-478.
- [20] Wang Z P, Han X G, Wang G G, Yang S, Gulledge J. Aerobic methane emission from plants in the Inner Mongolia steppe. *Environmental Science and Technology*, 2008, 42: 62-68.
- [21] Cao G M, Xu X L, Long R J, Wang Q, Wang C, Du Y, Zhao X. Methane emissions by alpine plant communities in the Qinghai-Tibet Plateau. *Biology Letters*, 2008, 4: 681-684.
- [22] Dueck T A, de Visser R, Poorter H, Persijn S T, Gorissen A, de Visser W, Schapendonk A, Verhagen J, Snel J, Harren F J M, Ngai A K Y, Verstappen F, Bouwmeester H, Voesenek L, van der Werf A. No evidence for substantial aerobic methane emission by terrestrial plants: a ¹³C labelling approach. *New Phytologist*, 2007, 175: 29-35.
- [23] 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: 1821-1826.
- [24] Kirschbaum M U F, Walcroft A. No detectable aerobic methane efflux from plant material, nor from adsorption/desorption processes. *Biogeosciences*, 2008, 5: 1551-1558.
- [25] Kirschbaum M U F, Niinemets Ü, Bruhn D, Winters A J. How important is aerobic methane release by plants? *Functional Plant Science and Biotechnology*, 2007, 1: 138-145.
- [26] Wang Z P. Methane cycle in terrestrial ecosystems//Wu J G ed. *Lectures in modern ecology (III) Advances and Key Topics*. Beijing: Higher Education Press, 2007: 180-201.
- [27] Garnett K N, Megonigal J P, Litchfield C, Taylor G E. Physiological control of leaf methane emission from wetland plants. *Aquatic Botany*, 2005, 81: 141-155
- [28] Nisbet R E R, Fisher R, Nimmo R H, Bendall D S, Crill P M, Gallego-Sala A V, Hornbrook E R, López-Juez E, Lowry D, Nisbet P B, 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.
- [29] Dueck T A, Werf A. Are plants precursors for methane?. *New Phytologist*, 2008, 178: 693-695.
- [30] Messenger D J, McLeod A R, Fry S C. The role of UV radiation, photosensitisers, reactive oxygen species and ester groups in mechanisms of methane formation from pectin. *Plant, Cell and Environment*, 2009, 32: 1-9.

- [31] Wang Z P, Gulleedge J, Zheng J Q, Liu W, Li L H, Han X G. Physical injury stimulates aerobic methane emissions from terrestrial plants. *Biogeosciences Discussion*, 2009, 6: 1403-1420.
- [32] 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: 521-530.
- [33] Houweling S, Röckmann T, Aben I, Krol M, Meirink J F, Dlugokencky E J, Frankenberg C. Atmospheric constraints on global emissions of methane from plants. *Geophysical Research Letters*, 2006, 33: L15821, doi:10.1029/2006GL026162.
- [34] Ferretti D, 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 Discussions*, 2007, 7: 237-241.
- [35] Xie M, Li S, Jiang F, Wang T J. Methane emissions from terrestrial plants over China and their effects. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53(19): 2365-2370.

参考文献:

- [26] 王智平, 陆地生态系统甲烷循环//邬建国主编, 现代生态学讲座(Ⅲ)学科进展与热点论题. 北京: 高等教育出版社, 2007: 180-201.
- [35] 谢旻, 李树, 江飞, 王体健. 中国地区陆地植被甲烷排放及其对对流层低层甲烷浓度的影响. *科学通报*, 2008, 53(19): 2365-2370.