

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

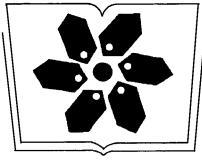
Acta Ecologica Sinica



第 31 卷 第 13 期 Vol.31 No.13 **2011**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 13 期

2011 年 7 月 (半月刊)

目 次

我国东部北亚热带植物群落季相的时空变化	陈效速, 亓孝然, 阿 杉, 等 (3559)
华北低丘山地人工林蒸散的季节变化及环境影响要素	黄 辉, 孟 平, 张劲松, 等 (3569)
东北东部 14 个温带树种树干呼吸的种内种间变异	许 飞, 王传宽, 王兴昌 (3581)
RS 和 GIS 支持的洪河地区湿地生态健康评价	王一涵, 周德民, 孙永华 (3590)
应用光合色素研究广西钦州湾丰水期浮游植物群落结构	蓝文陆, 王晓辉, 黎明民 (3601)
基于不可替代性的青海省三江源地区保护区功能区划研究	曲 艺, 王秀磊, 栾晓峰, 等 (3609)
融雪时间对大卫马先蒿生长和繁殖特性的影响	陈文年, 吴 彦, 吴 宁, 等 (3621)
巴郎山刺叶高山栎叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 对海拔高度的响应	冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 等 (3629)
宁南半干旱与半干旱偏旱区苜蓿草地土壤水分与养分特征	任晶晶, 李 军, 王学春, 等 (3638)
南岭小坑藜蒴栲群落地上部分生物量分配规律	李 根, 周光益, 王 旭, 等 (3650)
放牧对五台山高山、亚高山草甸牧草品质的影响	章异平, 江 源, 刘全儒, 等 (3659)
短期增温对贡嘎山峨眉冷杉幼苗生长及其 CNP 化学计量学特征的影响	羊留冬, 杨 燕, 王根绪, 等 (3668)
锰胁迫对垂序商陆叶片形态结构及叶绿体超微结构的影响	梁文斌, 薛生国, 沈吉红, 等 (3677)
土荆芥挥发油对蚕豆根尖细胞的化感潜力	胡琬君, 马丹炜, 王亚男, 等 (3684)
喀斯特城市杨树人工林微量元素的生物循环	王新凯, 田大伦, 闫文德, 等 (3691)
大兴安岭林区多孔菌的区系组成与种群结构	崔宝凯, 余长军 (3700)
铜绿微囊藻和斜生栅藻非稳态营养盐限制条件下的生长竞争特性	赵晓东, 潘 江, 李金页, 等 (3710)
陆地棉萌发至三叶期不同生育阶段耐盐特性	王俊娟, 王德龙, 樊伟莉, 等 (3720)
基于模式生物秀丽隐杆线虫的三丁基锡生态毒性评价	王 云, 杨亚楠, 简风雷, 等 (3728)
大庆油田石油开采对土壤线虫群落的影响	肖能文, 谢德燕, 王学霞, 等 (3736)
若尔盖高寒草甸退化对中小型土壤动物群落的影响	吴鹏飞, 杨大星 (3745)
洞庭湖湿地土壤环境及其对退田还湖方式的响应	刘 娜, 王克林, 谢永宏, 等 (3758)
渭北旱塬苹果园地产量和深层土壤水分效应模拟	张社红, 李 军, 王学春, 等 (3767)
黄土丘陵区不同土地利用下土壤释放 N_2O 潜力的影响因素	祁金花, 黄懿梅, 张 宏, 等 (3778)
东北中部地区水稻不同生育时期低温处理下生理变化及耐冷性比较	宋广树, 孙忠富, 孙 蕾, 等 (3788)
硫对成熟期烤烟叶绿素荧光参数的影响	朱英华, 屠乃美, 肖汉乾, 等 (3796)
高温强光对温州蜜柑叶绿素荧光、D1 蛋白和 Deg1 蛋白酶的影响及 SA 效应	邱翠花, 计玮玮, 郭延平 (3802)
覆膜对土壤-莴苣体系氮素分布和植物吸收的影响	李丽丽, 李非里, 刘秋亚, 等 (3811)
基于空间分带的崇明东滩水鸟适宜生境的时空动态分析	范学忠, 张利权, 袁 琳, 等 (3820)
驯鹿对苔藓植物的选择食用及其生境的物种多样性	冯 超, 白学良 (3830)
北京城市绿地调蓄雨水径流功能及其价值评估	张 彪, 谢高地, 薛 康, 等 (3839)
专论与综述	
冻土甲烷循环微生物群落及其对全球变化的响应	倪永清, 史学伟, 郑晓吉, 等 (3846)
哺乳动物毛被传热性能及其影响因素	郑 雷, 张 伟, 华 彦 (3856)
期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 304 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 33 * 2011-07	



封面图说: 滇金丝猴是我国特有的世界珍稀动物之一, 属国家一级重点保护物种。仅生活在滇藏交界处的高寒云冷杉林中, 是我国川、滇、黔三种金丝猴中唯一具有和人类一样美丽红唇的金丝猴。手中的松萝是它最喜爱的食物之一。

彩图提供: 陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

倪永清, 史学伟, 郑晓吉, 顾燕玲, 徐宇丽, 程国栋. 冻土甲烷循环微生物群落及其对全球变化的响应. 生态学报, 2011, 31 (13): 3846-3855.

Ni Y Q, Shi X W, Zheng X J, Gu Y L, Xu Y L, Cheng G D. Advances in methane-cycling microbial communities of permafrost and their response to global change. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31 (13): 3846-3855.

冻土甲烷循环微生物群落及其对全球变化的响应

倪永清^{1,2}, 史学伟², 郑晓吉², 顾燕玲², 徐宇丽², 程国栋^{1,*}

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所冻土工程国家重点实验室, 兰州 730000; 2. 石河子大学食品学院, 石河子 832000)

摘要: 冻土是陆地生态系统中最容易受到全球气候变化影响的碳库, 既发挥着碳源又起着碳汇的作用。人们非常关注贮存于冻土中有机碳的最终归宿, 是因为全球气候变暖会加快冻土的解冻, 释放更多的温室气体(二氧化碳和甲烷)到大气中, 从而进一步加剧温室效应。据估计每年从北半球冻原陆地生态系统释放进入大气的甲烷约占全球自然界释放甲烷总量的 25%。研究证实冻土生物源甲烷的产生和消耗分别由耐(嗜)低温的产甲烷菌(methanogens)和甲烷氧化菌(methanotrophs)介导。鉴于冻土甲烷循环对全球甲烷平衡的显著作用以及在冻土生物地球化学循环中的重要功能, 对介导冻土甲烷循环的产甲烷菌和甲烷氧化菌的研究将有助于更好地评估冻土生态系统对全球气候变化的响应和影响, 就冻土甲烷循环过程、产甲烷菌、甲烷氧化菌的群落结构、活动、生态功能及其对气候和环境变化的响应机制的最新研究进行综述, 以期为我国开展冻土甲烷循环机理研究提供支持。

关键词: 冻土; 甲烷循环; 产甲烷古菌; 甲烷氧化细菌

Advances in methane-cycling microbial communities of permafrost and their response to global change

NI Yongqing^{1,2}, SHI Xuewei², ZHENG Xiaoj², GU Yanling², XU Yuli², CHENG Guodong^{1,*}

1 Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 School of Food Sciences, Shihezi University, Shihezi 832000, China

Abstract: A better understanding of the global terrestrial carbon cycle has become a policy imperative, both nationally and worldwide. About one third of the global soil carbon is preserved in northern latitudes, mainly in huge layers of frozen ground, which underlie around 24% of the exposed land area of the northern hemisphere. Terrestrial and sub-marine permafrost is one of the most vulnerable carbon pools of the Earth system. Permafrost soils can function as both a source and a sink for carbon dioxide and methane. Under aerobic conditions permafrost soil organic matter (SOM) is respired to CO₂, whereas under anaerobic conditions SOM is decomposed to CH₄ via a sequence of microbial processes. Thawing of permafrost could release large quantities of greenhouse gases into the atmosphere, thus further increasing global warming and transforming tundra ecosystems from a carbon sink to a carbon source. The atmospheric input of methane from permafrost soils in high latitudes of the northern hemisphere has been estimated to correspond to about 25% of methane emissions from natural sources. It is well known that methane fluxes in permafrost habitats are influenced by a number of biotic and abiotic parameters, including water regime, temperature, type of substrate, and vegetation as well as the availability of organic carbon. The biological formation and consumption of methane are carried out by very specialized microorganisms; methanogens and methanotrophs. Microbial methane production (methanogenesis) is a prominent process during the anaerobic decomposition of organic matter. Methanogenesis is solely driven by a small group of strictly anaerobic organisms

基金项目: 国家自然科学基金项目(40961002/D010104); 中国博士后科学基金特别资助项目(201003339); 中国博士后科学基金面上项目(20090450848); 冻土工程国家重点实验室开放基金项目(SKLFSE200903); 教育部科学技术研究重点项目(210250)

收稿日期: 2010-09-10; **修订日期:** 2011-04-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gdccheng@lzb.ac.cn

called methanogenic archaea, which belong to the kingdom *Euryarchaeota*. In permafrost environments two main pathways of energy-metabolism by methanogens dominate: (i) the reduction of CO_2 to CH_4 using H_2 as a reductant (hydrogenotrophic methanogenesis) and (ii) the fermentation of acetate to CH_4 and CO_2 (acetoclastic methanogenesis). Methane transport from anaerobic soil horizons to the atmosphere is carried out via three major pathways: diffusion (slow), ebullition (fast), and plant-mediated transport. In contrast, methane-oxidizing bacteria, which belong to the γ - (type I methanotrophs) and α - (type II methanotrophs) *Proteobacteria*, are using methane as their sole carbon source, with consequent energy production by the oxidation of CH_4 to CO_2 . Microbial methane oxidation in the oxic zones of the permafrost active layer is of great importance to the control of methane releases from permafrost environments. Most of the methane produced in the soil is oxidized by aerobic methane oxidizing bacteria before reaching the atmosphere. Hence, the biological oxidation of methane by methane-oxidizing bacteria is the major sink for methane in permafrost habitats. Currently, methanogenic archaea and methane-oxidizing bacteria have received a great deal of attention in permafrost studies, because of their pronounced distribution in permafrost soils and their consequent significance for the global methane budget. In this review, we examine the processes of methane cycling in permafrost soils. We also describe the methane-cycling microorganisms, including the possible impacts of global warming on their structure and function, and possible responses of the microbial communities to a changing environment.

Key Words: permafrost; methane-cycling; methanogen; methanotroph

甲烷作为仅次于 CO_2 的全球第二大温室气体,吸收太阳远红外光的能力比 CO_2 高 22—30 倍,对全球温室效应的贡献值约为 18%。近几十年对甲烷的产生、转运和循环以及调控的研究表明,大气中 70%—80% 的甲烷是由微生物介导的生物地球化学循环过程产生的^[1]。地球不同生态系统产生的生物源甲烷在进入大气前大部分被土-水界面有氧环境或根际有氧环境中的甲烷氧化菌(methanotrophs)氧化,释放到大气中的甲烷是甲烷产生、氧化和传输的最终结果,在该代谢过程中,产甲烷菌(methanogens)和甲烷氧化菌起到关键的作用^[1]。

地球生物圈四分之三属于永久冷冻环境,其中冻土占了较大比例。冻土是陆地生态系统中最容易受到全球气候变化影响的碳库,发挥着重要的碳源和碳汇的作用。全球土壤碳素的三分之一储存在北半球高纬度地区,大部分储存在约占北半球陆地面积 24% 的冻土地带^[2-3]。在全球气候持续变暖的大环境下,人们非常关注储存在冻土中的碳素的最终归宿。目前研究表明全球大气变暖会加快冻土的解冻,释放更多的温室气体(二氧化碳、甲烷)到大气中,使冻土由碳汇转化为碳源,进一步加剧了地球的温室效应^[4]。冻土中甲烷的产生和消耗分别由耐(嗜)低温的产甲烷菌和甲烷氧化菌介导。据估计每年从北半球冻原陆地生态系统释放进入大气的甲烷约为 17×10^6 — 42×10^6 t, 占全球自然界年释放甲烷总量的 22%—25%^[5]。鉴于冻土中甲烷循环对全球 CH_4 平衡的重要性以及对温室效应的显著作用,对介导冻土甲烷循环的产甲烷菌和甲烷氧化菌群落结构及其生态功能的研究将有助于更好地评估冻土生态系统未来对全球气候变化的影响,本文就冻土甲烷循环、产甲烷菌、甲烷氧化菌的群落结构、活动、生态功能及其对气候和环境变化的响应机制的最新研究进行综述,以期为我国开展冻土甲烷循环机理研究提供支持。

1 冻土中甲烷的循环

对于大气二氧化碳和甲烷来说,冻土既发挥碳汇的作用又起着碳源的功能。根据估算,依据冻土土壤类型的不同、深度的不同,冻土作为碳库储存的碳量差异显著(4 — 110 kg C/m^2)^[6]。在有氧条件下,土壤有机物(soil organic matter, SOM)通过有氧呼吸产生二氧化碳;而在高纬度冻原湿地等无氧条件下,冻土有机物被逐渐矿化分解产生中间化合物,最终在产甲烷古菌的介导下,通过氢还原二氧化碳和乙酸发酵两种主要途径产生甲烷(图 1)^[7]。在冻土低温缺氧条件下,虽然微生物以土壤有机物的厌氧发酵产甲烷作用为主要的碳素循环途径,但相对于利用土壤中有机物直接进行有氧呼吸的氧化作用,由产甲烷古菌介导的碳素循环过程要缓

慢得多,从而逐渐造成冻土中碳素的大量积累,成为地球上重要的碳源,对维持全球碳素平衡发挥至关重要的作用。此外,冻土有机质的组成决定了其中的各种底物能否被微生物作为碳源和能源代谢利用,因此冻土有机质组成和有机质总量一样对碳素循环有显著的影响。通常以腐殖化指数作为一个可靠的有机质指标来反应冻土中微生物的代谢作用,随着腐殖化指数的增加,冻土中甲烷循环菌群可利用的有机碳量降低^[8]。研究显示随着深度的增加,冻土土壤腐殖化指数增加,也就意味着随着冻土深度的增加甲烷循环菌群获得的可利用有机物总量减少,甲烷产生的量也减少^[9]。

由于土壤上层和植被根际含氧量相对丰富,冻土中产生的甲烷能够被甲烷氧化细菌进一步氧化为二氧化碳,因此甲烷氧化细菌对冻土释放进入大气的甲烷起着很关键的控制作用。对冻土环境中产生的甲烷来说,甲烷氧化细菌的氧化作用就是其最主要的汇。据估计,一般湿地生态系统产生的甲烷在进入大气之前,大约有 76%—90% 被甲烷细菌氧化^[1]。而根据环境条件的不同,有研究表明以莎草为优势植被的冻土生态系统产生的甲烷被氧化率为 58%—92%^[10]。

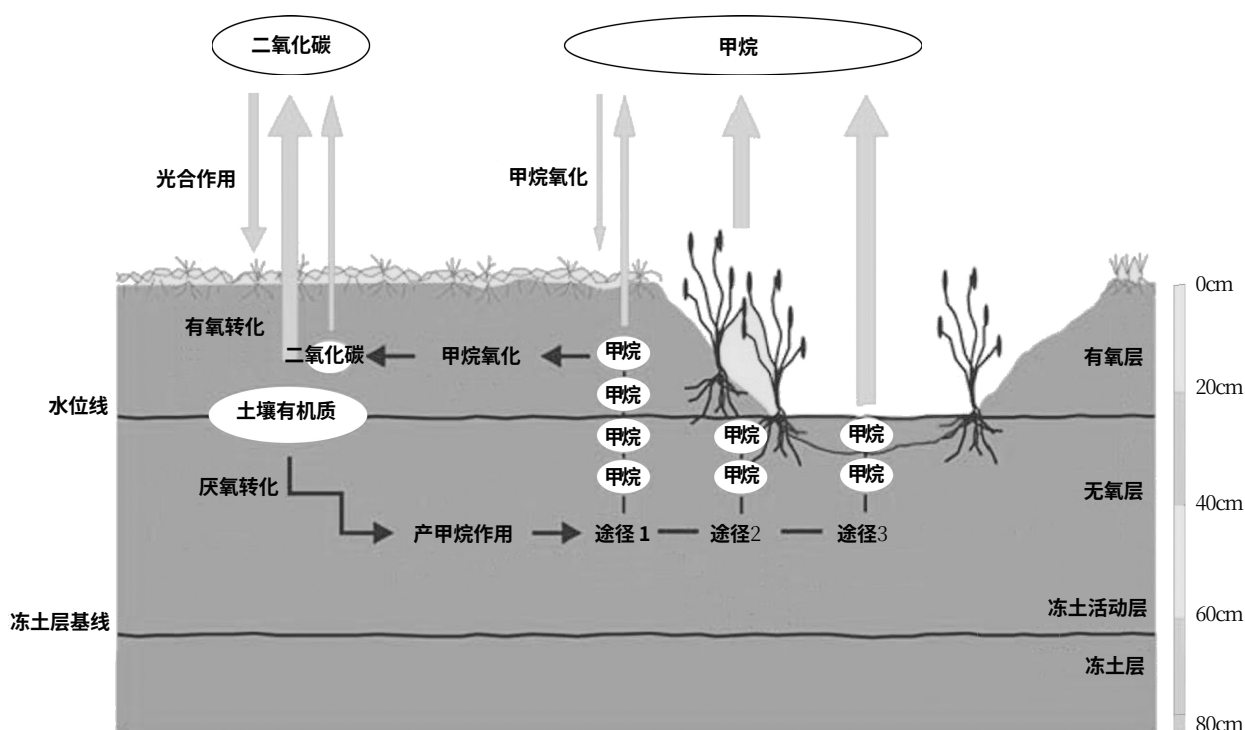


图1 冻土碳素循环及甲烷产生过程(冻土即发挥碳汇的作用又起着碳源的功能)^[6]

Fig. 1 The carbon cycle of permafrost soils (Permafrost soils can be both a source and a sink for CO_2 and CH_4)^[6]

除了甲烷氧化细菌的作用之外,冻土中产生甲烷的转运方式也会影响到含氧土层中被氧化的甲烷量,从而影响冻土层最终释放进入大气的甲烷量。一般认为,冻土湿地泥沼厌氧土层中产生的甲烷可以通过三种途径进入大气,即较慢的扩散途径(途径1)、微管植物传输途径(途径2)和较快的气泡转运途径(途径3,图1)。因此植被对于冻土中甲烷的直接转运和微生物介导的碳素地球化学循环过程也发挥着重要作用^[6]。但植被既可以加速也可以减缓甲烷的释放,一方面,微管植物的通气组织将氧气输送到植物根际会促进微氧环境甲烷的氧化作用,另一方面植物组织又可以避开有氧土层将厌氧环境产生的甲烷直接转运到大气。研究发现,西伯利亚泥沼湿地冻土带释放甲烷总量的 68% 是通过莎草类植物释放的。此外,植物凋落形成的腐殖质和根系分泌物为产甲烷菌提供了作用底物从而促进甲烷的释放^[11]。

在低温环境下,产甲烷古菌代谢土壤有机物矿化作用产生的中间化合物产生甲烷的途径主要有两条:其一是利用氢气作为还原剂还原 CO_2 为 CH_4 ,即氢营养型产甲烷途径^[12];另一种是厌氧发酵乙酸产生 CH_4 ,即乙

酸营养型产甲烷途径^[13]。模式研究表明,从理论上计算以碳水化合物作为底物约有三分之二的甲烷来自于乙酸^[14],但是实际在一些低温环境中, H_2/CO_2 途径产甲烷要比理论计算高许多。尤其在酸性泥沼的低 pH 值环境,研究发现产甲烷作用最主要的生化途径是 H_2/CO_2 产甲烷作用^[15]。此外,放射性示踪研究揭示了一个明显的趋势,即不同环境的冻土样品随着保温温度的下降,氢营养产甲烷与乙酸营养产甲烷量的比值明显降低。在 15 °C 以下,乙酸营养途径对产甲烷作用的贡献明显增大。其原因解释为在更低的温度条件下,同型乙酸细菌 (*Homoacetogen*) 比氢营养产甲烷古菌对冻土中的共同底物具有更强的竞争力,导致有机物降解终产物中最多的是乙酸而不是 H_2 和产氢相关的其它中间物,为乙酸营养产甲烷古菌提供了更多的代谢底物^[16]。对近北极地区冻土活动层产甲烷作用的原位研究表明,每克土壤每小时甲烷产生的平均速率约为 39 nmol^[17-19]。同时研究显示西伯利亚勒拿河三角洲冻原低地坑洼区域甲烷产生速率是边缘地势较高区域的 10 倍,其原因归结为产甲烷古菌和甲烷氧化细菌群落结构、活动的差异以及介导甲烷转运的植物不同^[11,17]。但是目前对于低温环境条件下,参与产甲烷作用的底物及其最主要的生化途径仍不是太清楚,尤其对哪些微生物类群具体参与某个特殊途径的产甲烷生物地球化学过程仍需开展深入研究。

2 冻土甲烷循环菌群及其对环境变化的响应

自从 20 世纪早期从西伯利亚冻土中首次报道冻土中存在可以复活的微生物以来,科学家对陆地生态系统典型冻土环境中的微生物开展了许多研究工作^[20-21]。近 10 多年来,研究发现全球气候变暖对冰川、冻土有显著的影响,冻土微生物介导的碳素转化循环对全球气候变化也有显著的影响,各国科学家非常重视对冻土微生物及其生态系统功能的研究^[22-24]。由于产甲烷古菌和甲烷氧化细菌对全球甲烷平衡和甲烷循环的重要作用,近 10a 来这些微生物的多样性、群落结构、地理分布以及在生物地球化学循环中的作用成为冻土研究关注的热点,尤其对高纬度环北极地区(包括北美、北欧、俄罗斯西伯利亚广大的近北极地区)的冻土甲烷循环菌群进行了较深入的研究。目前预测,全球气候变暖将导致冻土解冻,参与冻土不同生物地球化学循环的微生物活动会加剧,尤其是碳素温室气体的释放与吸收,而这种作用将依赖于冻土中产甲烷古菌和甲烷氧化细菌的种群活动和群落结构^[6]。

2.1 产甲烷古菌

冻土极端的气候条件虽然不利于生命的生存,但研究发现冻土中产甲烷菌群的群落结构和丰度类似于温带土壤生态系统。冻土中的产甲烷作用主要由严格厌氧的广古菌 (*Euryarchaeota*) 介导^[25]。荧光探针原位杂交对西伯利亚冻土活动层土壤产甲烷古菌检测表明其数量最高可达每克干重 3×10^8 个细胞,约占细胞总数的 0.5% 到 22.4%^[26]。研究发现,冻土活动层中的产甲烷古菌在系统发育上大多隶属于 4 个科(图 2),即 *Methanobacteriaceae*、*Methanomicrobiaceae*、*Methanosaetaceae*、*Methanosarcinaceae*,其中前两类参与氢营养代谢产甲烷途径,第三类参与乙酸营养代谢产甲烷途径,第四类属于混合营养产甲烷途径^[18-19,27]。来自西伯利亚近海岸冻土环境的 16S RNA 基因序列可以被划分为 4 个群,群 I 来自于冻土活动层低温土层(低于 4 °C),与 *Methanosarcinaceae* 亲缘关系较近;群 II 和 III 与 *Methanomicrobiaceae* 关系较近,群 IV 属于温带水稻田常见的第二群(Rice Clusters II)^[27]。为适应在严寒的环境条件下生存,有人认为不同系统发育类群的古菌很可能具有不同的生理适应性而占据不同的环境生态位,但没有定论。目前报道最多的是耐冷古生菌,其中分离自西伯利亚勒拿河冻土土壤的 *Methanosarcina* sp. SMA-21 与 *Methanosarcina mazei* 亲缘关系很近,虽然最适生长温度为 28 °C,但在 4 °C 低温下仍然能够活跃生长,而且具有极强的低温耐受性(-78.5 °C)、耐高盐度(6 mol/L)、耐饥饿能力^[28]。近几年报道了一些可培养的专性嗜冷产甲烷古菌,其中报道最早、研究较深入的耐冷菌 *Methanogenium frigidum* 分离自南极湖泊,氢营养产甲烷代谢途径,最适生长温度 15 °C,在 18—20 °C 温度时就不能生长^[29]。中国科学院微生物研究所东秀珠课题组在青藏高原若尔盖湿地冻土中分离到一株专性嗜冷产甲烷古菌 *Methanlobus psychrophilus* R15,最适生长温度 18 °C,但研究表明该菌以甲醇、甲基硫化物为底物产生甲烷,即甲基化合物营养型产甲烷作用,而不是氢营养型产甲烷^[30]。虽然该菌种目前还没有被正式有效认可,一旦确认,将有助于进一步了解低温生态系统微生物的产甲烷途径,对科学评价全球变暖的微生物学作用

Trichococcus pasteurii 是优势种群,对 *T. pasteurii* 的一个可培养物的研究表明,在 15℃ 下该菌将甲醇转化为乙酸的速率很高^[34]。虽然有实验室研究发现增加温度对产甲烷古菌群落结构影响较小,但最近研究发现温度升高会导致挪威北极泥沼产甲烷古菌多样性及相对丰度增加,产甲烷速率也相应增加。而且令人意外的是一些产甲烷菌群的相对丰度受温度变化的直接影响较大,而另一些类群却对温度变化响应微弱^[35]。此外发现,与冻土的原位地表温度相比,冻土土壤可溶解有机碳(DOC)结构及含量对产甲烷作用的影响更显著^[8,27]。而另一个研究发现冻土土壤的水分状况也是一个很重要的参数,沿着一个自然的土壤湿度梯度,产甲烷古菌群落结构差异与土壤的水文变化、甲烷释放量显著差异结果相吻合^[36]。以上说明产甲烷菌群的地理分布与功能代谢途径受梯度环境变量的影响可能存在某种梯度变化趋势。

2.2 甲烷氧化细菌

目前对甲烷氧化细菌的多样性及群落结构的研究报道大多来自淡水沉积层、垃圾填埋场、稻田土壤、酸性冻原泥沼等生态系统。相对而言,自然界能够以甲烷作为唯一碳源和能源生长的甲烷氧化细菌群落结构要比产甲烷古菌复杂,包括隶属于变形细菌门(Proteobacteria)和新近发现的疣微菌门(Verrucomicrobiae)的专性好氧细菌,以及海洋环境中新近发现的在厌氧条件下能够氧化甲烷的古菌^[37-38]。此外发现在淡水生态系统存在高浓度硝酸盐和甲烷时,存在一类能够氧化甲烷的未确定分类归属的细菌,这些细菌可以通过独特的甲烷单氧化酶将 CH_4 氧化为 CO_2 ^[39]。

目前发现的甲烷氧化细菌大多隶属于变形细菌,在分类上隶属于 3 个科,即 Methylococcaceae、Methylocystaceae、Beijerinckiaceae^[40]。其中 Methylococcaceae 科由 *Methylobacter*、*Methylomonas*、*Methylomicrobium*、*Methylosarcina*、*Methylosphaera*、*Methylohalobius*、*Methylosoma*、*Methylothermus*、*Methylococcus*、*Methylocaldum* 10 个属组成,在系统发育上隶属于 γ -Proteobacteria,通常被称为 type I;Methylocystaceae 和 Beijerinckiaceae 包括 *Methylosinus*、*Methylocystis*、*Methylocella*、*Methylocapsa* 4 个属,在系统发育上隶属于 α -Proteobacteria,通常被称为 type II(图 2)。除了系统进化上的差别外,type I 和 type II 两类甲烷氧化细菌在细胞形态、甲烷代谢路径、G+Cmol%、甲烷单加氧酶组成、磷脂脂肪酸指纹图谱(PLFAs)存在明显差异。

研究发现,冻土中报道的 type I 型甲烷氧化细菌既有专性嗜冷菌(Psychrophiles)也有耐冷菌(Psychrotrophes),譬如分离自西伯利亚冻原的 *Methylobacter psychrophilus*^[41]、分离自北极泥沼湿地的 *Methylobacter tundripaludum*^[42]、分离自南极盐水湖的 *Methylosphaera hansonii*、分离自火成岩深层地下水的 *Methylomonas scandinavica*,其中在高纬度的北极冻土中发现以 type I 型甲烷氧化细菌占优势。相反,另一些研究中报道了较多的 type II 型甲烷氧化细菌,但这些细菌都属于耐冷菌,譬如北极泥沼湿地的 *Methylocystis rosea* 以及嗜酸的两个属 *Methylocella* 和 *Methylocapsa* 的菌株。研究还显示无论究竟是 type I 型还是 type II 型甲烷菌占优势,隶属于 type I 型的 *Methylobacter* 和 type II 型 *Methylosinus* 两个属细菌在所有冻土研究报道中均存在^[9,43-44]。2010 年对加拿大北极圈冻土活动层土壤采用定量 PCR 和稳定同位素探针技术的研究显示,冻土活动层中活跃的甲烷氧化细菌多样性较低,type I 型甲烷氧化细菌 *Methylobacter*、*Methylosarcina* 比 type II 型占显著优势,其中 *Methylobacter tundripaludum* 存在于所有检测冻土样品,与之前一些研究报道的结果相一致,即 *Methylobacter* spp. 可能在冻土极端环境甲烷的循环过程中发挥重要作用^[45]。

对不同地区冻土环境研究表明,依据地理位置、环境条件的不同,甲烷氧化细菌群落结构差异显著。例如同时采用磷脂酸指纹图谱分析和稳定同位素探针技术,对西伯利亚东北部冻土的长期保温实验研究显示,长期保温在 0℃ 的冻土, type I 型甲烷氧化细菌活性强,种群数量占绝对优势,随着保温温度的逐渐增高, type II 型甲烷氧化菌种群数量明显增加,当保温温度达到 22℃ 时,种群数量结果居然相反, C^{13} 同位素标记显示两类甲烷氧化细菌氧化甲烷的贡献值相当,这个结果预示着随着温度的升高 type II 型甲烷氧化菌对冻土甲烷循环的重要性增强^[46]。

放射性同位素和分子生物学技术确证,西伯利亚不同深度的冻土中都存在活跃的甲烷氧化细菌。在 5℃ 条件下,从冻土表层(0.4 m)到深层(2—50 m)取样样品中都检测到了 ^{14}C 标记的甲烷分子被氧化后产生的

$^{14}\text{CO}_2$,说明不同土层均存在甲烷氧化细菌^[47]。研究表明,即使在更严酷的低温环境,冻土中甲烷氧化细菌的丰度仍然较高。西伯利亚勒拿河流域近北极冻土土壤中检测到较高丰度的甲烷氧化细菌,数量达到每克干重 3×10^6 — 1×10^8 个细胞,约占细胞总数的10%左右^[44]。目前证实,由于冻土土壤颗粒上存在着紧紧结合的非冷冻状态的水,有助于嗜冷微生物代谢活动维持在较高的水平,譬如在十万年的深部冻土中也检测到了活动状态的甲烷氧化细菌^[47]。西伯利亚冻土微生物种群对 ^{14}C 标记的乙酸分子同化吸收形成脂类分子的实验结果显示,在 -20°C 条件下,种群的代时约为160 d。来自全新世的冻土层样品(冷冻1000 a,环境温度有波动)的研究显示,冻土保温在 5°C 时其甲烷氧化活动非常活跃;另一个来自更新世的冻土样品(冷冻100万 a,环境温度恒定在 -10°C)分别保温在 -10 、 -5 、 -1.5 、 10°C 时均能够氧化甲烷,而在 26°C 时甲烷氧化速率更加活跃。这些结果很可能意味着,喜温甲烷菌群在恒定的零下温度条件下仍具有很强的活性,大多数可能经过长期的低温胁迫进化为嗜冷甲烷菌群和耐冷甲烷菌群^[47]。

尽管最近的研究发现温度更低的西伯利亚冻土永冻层基面附近以嗜冷甲烷菌为主,而在冻土活动层直到表层甲烷氧化细菌逐渐转变为耐冷菌群为主趋势^[44],但整体上目前对冻土中甲烷氧化细菌群落的地理分布和多样性报道依然较少,仍然不了解两类细菌的地理分布特点以及在低温条件下(直至零度以下温度)对甲烷氧化所起的作用^[47]。此外,不了解这两类以生理性状划分的甲烷氧化细菌与其系统发育类群明确的对应关系。这对于了解群落结构与功能的相关性非常重要。

3 冻土甲烷循环菌群对全球气候变化的响应

正是由于微生物介导温室气体的释放,人们尤其关注冻土解冻对全球气候变化的影响以及微生物群落结构对全球气候变化的响应机制。研究显示,与地球上其它地区相比,北极地区对大气变暖更敏感,北极地区地表温度升高幅度更显著。有人估计到2100年,全球变暖将导致地球上25%的冻土退缩消失^[48]。在过去的50a内,俄罗斯冻土活动层平均增加了20 cm,据此Nelson预言冻土活动层厚度未来会更加显著增加,很可能导致西伯利亚大部分冻土会消失^[49]。也有人预测到21世纪末,东西伯利亚地区冻土年均地表温度增加 6°C ,冻土活动层厚度增加2 m。虽然每年仅从环北极冻原地带释放的甲烷约占全球产生甲烷的6%,但其对全球温室效应的贡献值却达到20%左右^[50]。

目前研究发现温度和降雨会影响稻田、森林、草地土壤甲烷氧化细菌群落结构和丰度变化。Wagner^[9]对西伯利亚北部全新世冻土沉积层的研究表明,冻土温度的增加会导致微生物产甲烷活动的显著增加。现代北极冻原湿地甲烷释放的模式研究揭示甲烷产生量和甲烷氧化速率与可利用底物类型、浓度以及冻土温度、深度、水分状况相关。但是目前所有有关环境变量对冻土甲烷产生和氧化速率的研究只是局限于短期的影响。譬如Hoj^[35]等对挪威高纬度北极泥沼地研究发现,随着温度的增加产甲烷古菌的多样性和丰度会增加,导致甲烷产生速率的明显增加。但Metje等^[33]对西伯利亚冻原泥沼研究表明,产甲烷古菌种群结构在较宽泛的温度波动范围内维持不变。Liebner和Wagner^[41, 44]等人研究发现,在西伯利亚冻土永冻层基面附近,种类较少的专性嗜冷甲烷氧化菌比同一地区冻土中数量较多的中温和耐冷的产甲烷古菌需要更长的时间才能恢复生长活力^[27]。2010年最新研究将冻土层和冻土活动层土壤分别保温在 5°C 和 -5°C 的有氧和缺氧环境条件下,结果显示,冻土层土壤的微生物丰度、有机质相关水解酶活性和温度响应的熵指数(Q_{10})比冻土活动层明显要低,甲烷产量明显与土层中产甲烷菌丰度相关,冻土活动层产生的甲烷量最高。但是依据土壤养分、有机质组成结构以及核磁共振光谱研究显示,冻土层土壤更不稳定、更容易分解,单位土壤呼吸强度比活动层土壤要高,意味着冻土层对区域气候变暖显示正反馈效应^[51]。

但是,全球气候变化是否显著的影响环北极冻原湿地的甲烷流,应该依赖于对甲烷循环菌群的长期检测以及这些菌群对新环境条件适应性的研究,而不能仅仅局限于以上短期影响的研究。到目前为止,人们缺乏全球气候变化对冻土土壤甲烷循环菌群长期影响的模拟实验研究,来证实以上短期影响研究得到的结论是否正确。此外,在甲烷循环模型研究中,不能忽视的一个重要因素是微生物代谢物互作对产甲烷作用的影响。

关于大气变暖对微生物群落结构长期影响的一个模型来自于嗜冷和喜温假单胞菌种群竞争机制研究,研

究显示这种人为组成的群落结构具有一定的稳定性,在低温环境下以嗜冷种群占优势,温度升高 5℃ 并未明显影响其种群结构,但温度再升高 5℃ 后,研究发现在两年的时间跨度内,有 50% 的嗜冷种群被喜温种群取代,并最终达到两个种群共存^[52]。在同一个模型研究中认为温度升高对生态系统碳素平衡的主要影响来自于土壤水解酶量的增加造成土壤有机物的分解作用的增强。但是有实验结果显示,相对于冻土生态系统温度升高对土壤有机物分解作用的直接影响,土壤有机质降解速率的增加与土壤有机质结构特征与土壤植被类型更加密切相关^[53]。

由于甲烷循环菌群对大气甲烷库和全球气候变化的重要性,一方面非常有必要开展冻土区甲烷循环菌群对全球气候变化响应的模式研究,另一方面也需要通过更多第一手资料来证实模型研究的结果。了解冻土中这些微生物菌群群落结构、生理和功能之间的联系,就能够了解甲烷菌群的稳定性对全球冻土生态系统温室气体平衡的重要作用。但是要准确预测甲烷菌群对全球气候变化的响应很难,一方面缺乏有关冻土环境中决定微生物群落结构稳定性机制的实验研究和理论支持,另一方面很难预测气候变暖、冻土解冻对间接影响微生物群落及其活动的水文学和地貌学的作用。

4 展望

地球上的多年冻土不仅包括极地、近极地高纬度冻土,也包括中低纬度的高海拔高山、高原冻土,但目前关于甲烷循环菌群与冻土碳素平衡、全球气候变化的相关报道主要来自北极、环北极高纬度地区^[9,32,43]。有关全球气候变暖对中低纬度高海拔冻土影响的研究只是在近十多年来受到关注,对欧洲高山进行了较系统的研究工作,俄罗斯科学家十多年来对中亚地区天山中、西段也做了一些研究工作^[54]。但是,全球气候变化对地理位置独特的中低纬度高海拔冻土碳素循环以及介导循环过程功能微生物影响的研究在国际上几为空白。我国包括青藏高原在内的高海拔多年冻土区占国土总面积的 20% 以上,主要分布于青藏高原和西部高山,约占北半球高海拔冻土面积的 75% 以上^[55],居世界首位。与冻土环境本身研究相比,我国科学工作者对冻土微生物的研究工作非常薄弱,与俄罗斯、加拿大、美国等一些国家的差距很大,虽然已经有文献报道采用培养法分别对青藏高原部分冻土^[56-57]和高山冻土^[58]的微生物区系和多样性做了一些研究,但到目前为止,对不同地理位置、不同海拔高度、不同植被分布的冻土微生物多样性、群落结构组成及其对全球气候变化响应机制没有文献报道。尤其鉴于甲烷循环细菌在全球 CH₄ 平衡和碳生物地球化学循环中发挥的重要作用,迫切需要分别建立短期和长期的模式研究,深入开展有关维持冻土甲烷循环菌群群落结构稳定性机制的实验研究和理论探索,了解我国中低纬度高海拔冻土(包括青藏高原湿地和西部高山)甲烷循环菌群的生态功能和营养代谢机制,科学评价高海拔冻土对全球气候变化的影响,对全面、准确评估和预测冻土生态系统对未来全球气候变化具有重要意义。

此外,由于太阳系冷环境的广泛存在,地球上冻土等极端低温环境成为太空生物研究的热点。尤其近来发现火星大气中甲烷的广泛存在引发人们对火星可能存在生命的新一轮争论。最近研究表明,冻土产甲烷古菌对类似火星热物理过程的环境胁迫具有超强的耐性^[28,59],因此高海拔冻土中的极端甲烷代谢菌也可以作为理想的模式生物来模拟研究地外冻土环境中生命存在的可能性。对于低温环境条件下,哪些微生物类群具体参与某个特殊途径的甲烷代谢过程目前仍不清楚,尤其需要发展针对更低温度条件下(零度以下)具有活性微生物的可培养方法。这对于发现新的甲烷代谢途径、科学评价冻土生态系统对未来全球气候变化的意义以及作为模式生物研究地外生命都很关键。

References:

- [1] Le Mer J, Roger P. Production, oxidation, emission and consumption of methane by soils: A review. *European Journal of Soil Biology*, 2001, 37 (1): 25-50
- [2] Zimov S A, Schuur E A G, Chapin III F S. Permafrost and the global carbon budget. *Science*, 2006, 312(5780): 1612-1613.
- [3] Dorrepaal E, Toet S, van Logtestijn R S P, Swart E, van de Weg M J, Callaghan T V, Aerts R. Carbon respiration from subsurface peat accelerated by climate warming in the subarctic. *Nature*, 2009, 460(7255): 616-619.
- [4] Dutta K, Schuur E A G, Neff J C, Zimov S A. Potential carbon release from permafrost soils of Northeastern Siberia. *Global Change Biology*,

- 2006, 12(12): 2336-2351.
- [5] Mastepanov M, Sigsgaard C, Dlugokencky E J, Houweling S, Ström L, Tamstorf M P, Christensen T R. Large tundra methane burst during onset of freezing. *Nature*, 2009, 460(7255): 616-619.
- [6] Margesin R. *Permafrost Soils*. Berlin: Springer-Verlag, 2009.
- [7] Schink B, Stams A J M. Syntrophism among prokaryotes // Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, Schleifer KH, Stackebrandt E, eds. *The Prokaryotes*. New York: Springer, 2006: 309-335.
- [8] Wagner D, Lipski A, Embacher A, Gättinger A. Methane fluxes in permafrost habitats of the Lena Delta: effects of microbial community structure and organic matter quality. *Environmental Microbiology*, 2005, 7(10): 1582-1592.
- [9] Wagner D, Gättinger A, Embacher A, Pfeiffer E M, Schlöter M, Lipski A. Methanogenic activity and biomass in Holocene permafrost deposits of the Lena Delta, Siberian Arctic and its implication for the global methane budget. *Global Change Biology*, 2007, 13(5): 1089-1099.
- [10] Popp T J, Chanton J P, Whiting G J, Grant N. Evaluation of methane oxidation in the rhizosphere of a *Carex* dominated fen in north central Alberta, Canada. *Biogeochemistry*, 2000, 51(3): 259-281.
- [11] Kutzbach L, Wagner D, Pfeiffer E M. Effect of microrelief and vegetation on methane emission from wet polygonal tundra, Lena Delta, Northern Siberia. *Biogeochemistry*, 2004, 69(3): 341-362.
- [12] Kotsyurbenko O R, Chin K J, Glagolev M V, Stubner S, Simankova M V, Nozhevnikova A N, Conrad R. Acetoclastic and hydrogenotrophic methane production and methanogenic populations in an acidic West-Siberian peat bog. *Environmental Microbiology*, 2004, 6(11): 1159-1173.
- [13] Cavicchioli R. Cold-adapted archaea. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(5): 331-343.
- [14] Conrad, R. Contribution of hydrogen to methane production and control of hydrogen concentrations in methanogenic soils and sediments. *FEMS Microbiology Ecology*, 1999, 28(3): 193-202.
- [15] Metje M, Frenzel P. Effect of temperature on anaerobic ethanol oxidation and methanogenesis in acidic peat from a northern wetland. *Applied Environmental Microbiology*, 2005, 71(12): 8191-8200.
- [16] Kotsyurbenko O R. Trophic interactions in the methanogenic microbial community of low-temperature terrestrial ecosystems. *FEMS Microbiology Ecology*. 2005, 53(1): 3-13.
- [17] Wagner D, Kobabe S, Pfeiffer E M, Hubberten H W. Microbial controls on methane fluxes from a polygonal tundra of the Lena Delta, Siberia. *Permafrost and Periglacial Processes*, 2003, 14(2): 173-185.
- [18] Høj L, Olsen R A, Torsvik V L. Archaeal communities in High Arctic wetlands at Spitsbergen, Norway (78°N) as characterised by 16S rRNA gene fingerprinting. *FEMS Microbiology Ecology*, 2005, 53(1): 89-101.
- [19] Metje M, Frenzel P. Methanogenesis and methanogenic pathways in a peat from subarctic permafrost. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(4): 954-964.
- [20] Steven B, Léveillé R, Pollard W H, Whyte L G. Microbial ecology and biodiversity in permafrost. *Extremophiles*, 2006, 10(4): 259-267.
- [21] Rodrigues D F, Tiedje J M. Coping with our cold planet. *Applied Environmental Microbiology*, 2008, 74(6): 1677-1686.
- [22] Hansen A A, Herbert R A, Mikkelsen K, Jensen L L, Kristoffersen T, Tiedje J M, Lomstein B A, Finster K W. Viability, diversity and composition of the bacterial community in a high Arctic permafrost soil from Spitsbergen, Northern Norway. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(11): 2870-2884.
- [23] Steven B, Pollard W H, Greer C W, Whyte L G. Microbial diversity and activity through a permafrost/ground ice core profile from the Canadian high Arctic. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(12): 3388-3403.
- [24] Yergeau E, Hogue H, Whyte L G, Greer C W. The functional potential of high arctic permafrost revealed by metagenomic sequencing, qPCR and microarray analyses. *The ISME Journal*, 2010, 4(9): 1206-1214.
- [25] Hedderich R, Whitman W. Physiology and biochemistry of the methane-producing archaea // Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, Schleifer KH, Stackebrandt E, eds. *The Prokaryotes*. New York: Springer, 2006: 1050-1079.
- [26] Kobabe S, Wagner D, Pfeiffer E M. Characterisation of microbial community composition of a Siberian tundra soil by fluorescence in situ hybridization. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 50(1): 13-23.
- [27] Ganzert L, Jurgens G, Münster U, Wagner D. Methanogenic communities in permafrost-affected soils of the Laptev Sea coast, Siberian Arctic, characterized by 16s rRNA gene fingerprints. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 59(2): 476-488.
- [28] Morozova D, Wagner D. Stress response of methanogenic archaea from Siberian permafrost compared with methanogens from nonpermafrost habitats. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 61(1): 16-25.
- [29] Franzmann P D, Liu Y T, Balkwill D L, Aldrich H C, de Macario E C, Boone D R. *Methanogenium frigidum* sp. nov., a psychrophilic, H₂-using methanogen from Ace Lake, Antarctica. *International Journal Systematic Evolutionary Microbiology*, 1997, 47(4): 1068-1072.
- [30] Zhang G S, Jiang N, Liu X L, Dong X Z. Methanogenesis from methanol at low temperatures by a novel psychrophilic methanogen "*Methanobolus psychrophilus*" sp. nov., prevalent in Zoige wetland of the Tibetan Plateau. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(19): 6114-6120.
- [31] Putkinen A, Juottonen H, Juutinen S, Tuittila E S, Fritze H, Yrjölä K. Archaeal rRNA diversity and methane production in deep boreal peat. *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, 70(1): 87-98.
- [32] Steven B, Briggs G, McKay C P, Pollard W H, Greer C W, Whyte L G. Characterization of the microbial diversity in a permafrost sample from the Canadian high Arctic using culture-dependent and culture-independent methods. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 59(2): 513-523.
- [33] Metje M, Frenzel P. Methanogenesis and methanogenic pathways in a peat from subarctic permafrost. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(4): 954-964.

- [34] Jiang N, Wang Y F, Dong X Z. Methanol as the primary methanogenic and acetogenic precursor in the cold zoige wetland at Tibetan Plateau. *Microbial Ecology*, 2010, 60(1): 206-213.
- [35] Høj L, Olsen R A, Torsvik V L. Effects of temperature on the diversity and community structure of known methanogenic groups and other archaea in high Arctic peat. *The ISME Journal*, 2008, 2(1): 37-48.
- [36] Høj L, Rusten M, Haugen L E, Olsen R A, Torsvik V L. Effects of water regime on archaeal community composition in Arctic soils. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(6): 984-996.
- [37] Dunfield P F, Yuryev A, Senin P, Smirnova A V, Stott M B, Hou S B, Ly B, Saw J H, Zhou Z M, Ren Y, Wang J M, Mountain B W, Crowe M A, Weatherby T M, Bodelier P L E, Liesack W, Feng L, Wang L, Alam M. Methane oxidation by an extremely acidophilic bacterium of the phylum Verrucomicrobia. *Nature*, 2007, 450(7171): 879-882.
- [38] Pol A, Heijmans K, Harhangi H R, Tedesco D, Jetten M S M, Op den Camp H J M. Methanotrophy below pH1 by a new Verrucomicrobia species. *Nature*, 2007, 450(7171): 874-878.
- [39] Raghoebarsing A A, Pol A, van de Pas-Schoonen K T, Smolders A J P, Ettwig K F, Rijpstra W I C, Schouten S, Damsté J S S, Op den Camp H J M, Jetten M S M, Strous M. A microbial consortium couples anaerobic methane oxidation to denitrification. *Nature*, 2006, 440(7086): 918-921.
- [40] Bowman J P. The methanotrophs — the families *Methylococcaceae* and *Methylocystaceae*//Dworkin M, ed. *The Prokaryotes*. New York: Springer, 2006: 266-289.
- [41] Liebner S, Rublack K, Stuehrmann T, Wagner D. Diversity of aerobic methanotrophic bacteria in a permafrost active layer soil of the Lena Delta, Siberia. *Microbial Ecology*, 2009, 57(1): 25-35.
- [42] Wartiaainen I, Hestnes A G, McDonald I R, Svenning M M. *Methylobacter tundripaludum* sp. nov., a methane-oxidizing bacterium from Arctic wetland soil on the Svalbard islands, Norway (78° N). *International Journal Systematic Evolutionary Microbiology*, 2006, 56(1): 109-113.
- [43] Wagner D. Microbial communities and processes in Arctic permafrost environments//Dion P, Nautiyal C S, eds. *Microbiology of Extreme Soils, Soil Biology*. Berlin: Springer, 2008: 133-154.
- [44] Liebner S, Wagner D. Abundance, distribution and potential activity of methane oxidizing bacteria in permafrost soils from the Lena Delta, Siberia. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(1): 107-117.
- [45] Martineau C, Whyte L G, Greer C W. Stable isotope probing analysis of the diversity and activity of methanotrophic bacteria in soils from the Canadian high Arctic. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(17): 5773-5784.
- [46] Knoblauch C, Zimmermann U, Blumenberg M, Michaelis W, Pfeiffer E M. Methane turnover and temperature response of methane-oxidizing bacteria in permafrost-affected soils of northeast Siberia. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(12): 3004-3013.
- [47] Trotsenko Y A, Khmelenina V N. Aerobic methanotrophic bacteria of cold ecosystems. *FEMS Microbiology Ecology*, 2005, 53(1): 15-26.
- [48] Anisimov O A. Potential feedback of thawing permafrost to the global climate system through methane emission. *Environmental Research Letters*, 2007, 2(4): 045016.
- [49] Nelson F E, Anisimov O A, Shiklomanov N I. Subsidence risk from thawing permafrost. *Nature*, 2001, 410(6831): 889-890.
- [50] Stendel M, Romanovsky V E, Christensen J H, Sazonova T. Using dynamical downscaling to close the gap between global change scenarios and local permafrost dynamics. *Global and Planet Change*, 2007, 56(1/2): 203-214.
- [51] Waldrop M P, Wickland K P, White III R, Berhe A A, Harden J W, Romanovsky V E. Molecular investigations into a globally important carbon pool: permafrost-protected carbon in Alaskan soils. *Global Change Biology*, 2010, 16(9): 2543-2554.
- [52] Panikov N S. Understanding and predicting of soil microbial community dynamics under global change. *Applied Soil Ecology*, 1999, 11(2/3): 161-176.
- [53] Bokhorst S, Huiskes A, Convey P, Aerts R. Climate change effects on organic matter decomposition rates in ecosystems from the Maritime Antarctic and Falkland Islands. *Global Change Biology*, 2007, 13(12): 2642-2653.
- [54] Marchenko S S, Gorbunov A P, Romanovsky V E. Permafrost warming in the Tien Shan Mountains, central Asia. *Global and Planetary Change*, 2007, 56(3/4): 311-327.
- [55] Cheng G D. Problems on ozonation of high-altitude permafrost. *Acta Geographica Sinica*, 1984, 39(2): 185-193.
- [56] Zhang G S, Ma X J, Niu F J, Dong M X, Feng H Y, An L Z, Cheng G D. Diversity and distribution of alkaphilic psychrotolerant bacteria in the Qinghai-Tibet Plateau permafrost region. *Extremophiles*, 2007, 11(3): 415-424.
- [57] Zhang G S, Niu F J, Busse H J, Ma X J, Liu W, Dong M X, Feng H Y, An L Z, Cheng G D. *Hymenobacter psychrotolerans* sp. nov., isolated from the Qinghai-Tibet Plateau permafrost region. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2008, 58(5): 1215-1220.
- [58] Bai Y, Yang D Q, Wang J H, Xu S J, Wang X X, An L Z. Phylogenetic diversity of culturable bacteria from alpine permafrost in the Tianshan Mountains, northwestern China. *Research Microbiology*, 2006, 157(8): 741-751.
- [59] Morozova D, Möhlmann D, Wagner D. Survival of methanogenic archaea from Siberian permafrost under simulated Martian thermal conditions. *Origins of Life and Evolution of Biospheres*, 2007, 37(2): 189-200.

参考文献:

- [55] 程国栋. 我国高海拔多年冻土地带性规律之探讨. *地理学报*, 1984, 39(2): 185-193.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 13 July, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Spatiotemporal variation of plant community aspections in the north-subtropical zone of eastern China	CHEN Xiaoqiu, QI Xiaoran, A Shan, et al (3559)
Seasonal variations and environmental control impacts of evapotranspiration in a hilly plantation in the mountain areas of North China	HUANG Hui, MENG Ping, ZHANG Jinsong, et al (3569)
Intra- and inter-specific variations in stem respiration for 14 temperate tree species in northeastern China	XU Fei, WANG Chuankuan, WANG Xingchang (3581)
Assessment of the ecological health of wetlands in Honghe supported by RS and GIS techniques	WANG Yihan, ZHOU Demin, SUN Yonghua (3590)
Phytoplankton community structure in Qinzhou Bay during flood season by analysis of HPLC photosynthetic pigment signatures	LAN Wenlu, WANG Xiaohui, LI Mingmin (3601)
Irreplaceability-based function zoning of nature reserves in the Three Rivers Headwater Region of Qinghai Province	QU Yi, WANG Xiulei, LUAN Xiaofeng, et al (3609)
Effects of snowmelt timing on individual growth and reproduction of <i>Pedicularis davidii</i> var. <i>pentodon</i> on the eastern Tibetan Plateau	CHEN Wennian, WU Yan, WU Ning, et al (3621)
Response of foliar $\delta^{13}\text{C}$ of <i>Quercus spinosa</i> to altitudinal gradients	FENG QiuHong, CHENG Ruimei, SHI Zuomin, et al (3629)
Soil water and nutrient characteristics of alfalfa grasslands at semi-arid and semi-arid prone to drought areas in southern Ningxia	REN Jingjing, LI Jun, WANG Xuechun, et al (3638)
Aboveground biomass of natural <i>Castanopsis fissa</i> community at the Xiaokeng of NanLing Mountain, Southern China	LI Gen, ZHOU Guangyi, WANG Xu, et al (3650)
Impacts of grazing on herbage quality of the alpine and subalpine meadows within Wutai Mountain	ZHANG Yiping, JIANG Yuan, LIU Quanru, et al (3659)
Short-term effects of warming on growth and stoichiometrical characteristics of <i>Abies fabii</i> (Mast.) Craib seedling in Gongga mountain	YANG Liudong, YANG Yan, WANG Genxu, et al (3668)
Manganese stress on morphological structures of leaf and ultrastructures of chloroplast of a manganese hyperaccumulator, <i>Phytolacca americana</i>	LIANG Wenbin, XUE Shengguo, SHEN Jihong, et al (3677)
Allelopathic potential of volatile oil from <i>Chenopodium ambrosioides</i> L. on root tip cells of <i>Vicia faba</i>	HU WanJun, MA Danwei, WANG Yanan, et al (3684)
Contents and cycling of microelements in Karst urban poplar plantations	WANG Xinkai, TIAN Dalun, YAN Wende, et al (3691)
Fungal flora and population structure of polypores in the Great Xingan Mountains	CUI Baokai, YU Changjun (3700)
Growth competition characteristics of <i>Microcystis aeruginosa</i> Kutz and <i>Scenedesmus obliquus</i> (Turp.) Kutz under non-steady-state nutrient limitation	ZHAO Xiaodong, PAN Jiang, LI Jinye, et al (3710)
The characters of salt-tolerance at different growth stages in cotton	WANG Junjuan, WANG Delong, FAN Weili, et al (3720)
Assessment of tributyltin ecotoxicity using a model animal nematode <i>Caenorhabditis elegans</i>	WANG Yun, YANG Yanan, JIAN Fenglei, et al (3728)
Effect of oil exploitation on soil nematode communities in Daqing Oilfield	XIAO Nengwen, XIE Deyan, WANG Xuexia, et al (3736)
Effect of habitat degradation on soil meso- and microfaunal communities in the Zoigê Alpine Meadow, Qinghai-Tibetan Plateau	WU Pengfei, YANG Daxing (3745)
Characteristics of the soil environment of Dongting Lake wetlands and its response to the converting farmland to lake project	LIU Na, WANG Kelin, XIE Yonghong, et al (3758)
Modeling the changes of yield and deep soil water in apple orchards in Weibei rainfed highland	ZHANG Shehong, LI Jun, WANG Xuechun, et al (3767)
Potential soil N_2O emissions and its controlling factors under different land use patterns on hilly-gully loess plateau	QI Jinhua, HUANG Yimei, ZHANG Hong, et al (3778)
Comparison between physiological properties and cold tolerance under low temperature treatment during different growing stages of rice in northeast central region of China	SONG Guangshu, SUN Zhongfu, SUN Lei, et al (3788)
Effect of sulfur on chlorophyll fluorescence of flue-cured tobacco at maturation stage	ZHU Yinghua, TU Naimei, XIAO Hanqian, et al (3796)
Effects of high temperature and strong light on chlorophyll fluorescence, the D1 protein, and Deg1 protease in Satsuma mandarin, and the protective role of salicylic acid	QIU Cuihua, JI Weiwei, GUO Yanping (3802)
Effect of plastic film mulching on the distribution and translocation of nitrogen in soil-lettuce system	LI Lili, LI Feili, LIU Qiuya, et al (3811)
An analysis on spatio-temporal dynamics of suitable habitats for waterbirds based on spatial zonation at Chongming Dongtan, Shanghai	FAN Xuezhong, ZHANG Liquan, YUAN Lin, et al (3820)
The bryophyte consumed by reindeers and species diversity of bryophyte in reindeer habitats	FENG Chao, BAI Xueliang (3830)
Evaluation of rainwater runoff storage by urban green spaces in Beijing	ZHANG Biao, XIE Gaodi, XUE Kang, et al (3839)
Review and Monograph	
Advances in methane-cycling microbial communities of permafrost and their response to global change	NI Yongqing, SHI Xuwei, ZHENG Xiaoji, et al (3846)
Heat transfer property of mammal pelage and its influencing factors	ZHENG Lei, ZHANG Wei, HUA Yan (3856)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 31 卷 第 13 期 (2011 年 7 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 31 No. 13 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元