DOI: 10.5846/stxb201911142421

刘超,王宪伟,宋艳宇,马秀艳,宋长春,董星丰,赵光影.增温对冻土区泥炭沼泽土壤孔隙水甲烷关联微生物和溶解性有机碳的影响.生态学报, 2021,41(1):184-193.

Liu C, Wang X W, Song Y Y, Ma X Y, Song C C, Dong X F, Zhao G Y.Effects of warming on abundances of methane-related microorganisms and concentration of dissolved organic carbon in soil pore water of permafrost peat swamp in Daxing'anling. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(1):184-193.

增温对冻土区泥炭沼泽土壤孔隙水甲烷关联微生物和 溶解性有机碳的影响

超1,2,王宪伟2,*,宋艳字2,马秀艳2,宋长春2,董星丰1,赵光影1 刘

1 哈尔滨师范大学,寒区地理环境监测与空间信息服务黑龙江省重点实验室,哈尔滨 150025 2 中国科学院东北地理与农业生态研究所,湿地生态与环境重点实验室,长春 130102

摘要:多年冻土区泥炭沼泽土壤孔隙水甲烷关联微生物及底物的研究有助于深入理解气候变化背景下寒区湿地生态系统甲烷 循环过程。选取大兴安岭连续多年冻土区柴桦-泥炭藓和狭叶杜香-泥炭藓两种典型植被群落泥炭沼泽,设置开顶箱(Open Top Chamber, OTC) 增温实验。于生长季(6月、7月、8月和9月)采集土壤孔隙水样品, 对比分析 OTC 内外土壤孔隙水中产甲烷菌 数量、甲烷氧化菌数量及溶解性有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC)浓度的动态变化特征,并探究土壤孔隙水甲烷关联微生 物与 DOC 浓度的关系。结果表明:增温提高了生长季大兴安岭多年冻土区土壤孔隙水中产甲烷菌数量和 DOC 浓度,而对甲烷 氧化菌数量的影响因月份而异。生长季柴桦-泥炭藓和狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽土壤孔隙水中产甲烷菌数量的平均增加幅度 分别为 54.52%和 44.97%, DOC 浓度的平均增加幅度分别为 34.16%和 28.33%。增温使得生长季柴桦-泥炭藓和狭叶杜香-泥炭 藓泥炭沼泽土壤孔隙水中甲烷氧化菌平均数量分别降低了 46.20% 和 31.42%。一元线性回归分析结果表明,土壤孔隙水中 DOC 浓度可分别解释柴桦-泥炭藓和狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽土壤孔隙水中产甲烷菌数量变化的 29.00% 和 24.10% (P< 0.01),而对两种植被群落下土壤孔隙水中甲烷氧化菌数量的影响并不显著(P>0.05)。

关键词:增温;土壤孔隙水;产甲烷菌;甲烷氧化菌;溶解性有机碳

Effects of warming on abundances of methane-related microorganisms and concentration of dissolved organic carbon in soil pore water of permafrost peat swamp in Daxing'anling

LIU Chao^{1,2}, WANG Xianwei^{2,*}, SONG Yanyu², MA Xiuyan², SONG Changchun², DONG Xingfeng¹, ZHAO Guangying¹

1 Heilongjiang Province Key Laboratory of Geographical Environment Monitoring and Spatial Information Service in Cold Regions, Harbin Normal University, Harbin 150025, China

2 Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China

Abstract: Study of methane related microorganisms and substrates in soil pore water of peat swamp in permafrost regions is helpful to understand the methane cycle process of wetland ecosystem in cold regions under the background of climate change. In this study, the open top chamber (OTC) experiments were set up in two typical vegetation communities of Betula fruticosa-sphagnum and Ledum palustre-sphagnum peat swamp in continuous permafrost region of Daxing' anling. The abundances of methanogens, methane oxidizing bacteria and the concentration of dissolved organic carbon (DOC) in soil

收稿日期:2019-11-14; 网络出版日期:2020-11-18

基金项目:国家自然科学基金项目(41671105, 41871090, 41571089, 41971143)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wangxianwei@ iga.ac.cn

pore water inside and outside the OTC were compared and analyzed. The relationship between methane-related microorganisms and DOC in soil pore water was also explored. The results showed that warming increased the abundances of methanogens and the content of DOC in soil pore water in this region during the growing season, while the effect on the abundances of methane oxidizing bacteria varied with month. The average increase of the abundances of methanogens in soil pore water of *Betula fruticosa-sphagnum and Ledum palustre-sphagnum* peat swamp was 54.52% and 44.97%, and the average increase of DOC content was 34.16% and 28.33%, respectively. Warming reduced the average abundances of methane oxidizing bacteria in soil pore water of *Betula fruticosa-sphagnum and Ledum palustre-sphagnum* peat swamp by 46.20% and 31.42%, respectively. The results of one-variable linear regression analysis showed that the DOC content in soil pore water could explain 29.00% and 24.10% of the changes of methanogens in the *Betula fruticosa-sphagnum* peat swamp (P < 0.01). However, there was no significant effect on the abundances of methane oxidizing bacteria in soil pore water under two vegetation communities (P > 0.05).

Key Words: warming; soil pore water; methanogens; methane oxidizing bacteria; dissolved organic carbon

大兴安岭位于欧亚多年冻土带的南缘,连续大片多年冻土分布面积约6.16×10⁴ km²。冻土作为岩石圈和 大气圈之间能量交换的产物,长期冷湿的环境为其赋存了大量的有机质,气候变暖正在导致冻土退化,主要表 现为活动层厚度逐年增加,分布连续性发生改变,冻土面积减少^[1-2]。在此过程中,因长期冷湿环境而赋存于 深层土壤中的大量有机质必将暴露于土壤微生物的分解,且土壤有机质的分解很可能使得储存的古碳以二氧 化碳、甲烷的形式释放出来,并进一步加速气候变暖,这势必会对该区土壤碳循环产生重大影响^[34]。泥炭地 多与冻土相伴而生,其面积仅覆盖全球陆地总面积的 3%,但碳储量却为全球土壤碳库的 15%—30%^[5]。随 着全球温度的升高,我国北方大兴安岭地区泥炭沼泽碳动态正在发生着巨大的变化。因此,多年冻土区泥炭 地碳库动态研究显得尤为重要。

甲烷是一种重要的温室气体,其在大气中的浓度极低,但在百年尺度上的增温潜势为二氧化碳的 28 倍, 约占整个温室气体贡献量的 15%^[6]。甲烷是由产甲烷菌在厌氧条件下生成的,但在其输出到大气之前,约 80%—90%会被甲烷氧化菌氧化^[78]。除排放到大气中和在根系周围被氧化的甲烷外,还有很大一部分甲烷 存在于土壤孔隙水中^[9]。三江平原沼泽湿地 6—10 月 0—35 cm 土壤孔隙水甲烷浓度为 240.00—523.10 µmol/L^[10],闽江河口湿地 1,3,7,10 月 0—25 cm 土壤孔隙水甲烷浓度为 2.00—457.00 µmol/L^[11]。这一部分 甲烷往往容易被人们忽视,但若受到人为或气候的干扰,可能极易释放出来,从而对湿地甲烷排放通量产生潜 在影响^[12]。Wang 等^[13]对闽江河口湿地进行研究发现,30 cm 土壤孔隙水甲烷浓度与甲烷产生速率及氧化速 率均存在显著相关关系。三江平原毛苔草沼泽湿地 5—20 cm 土壤孔隙水甲烷浓度与甲烷通量呈显著线性关 系,且 5 cm 土壤孔隙水甲烷浓度能够解释甲烷排放通量的 91%^[14:15]。近年来,已有关于湿地土壤孔隙水甲烷 及影响因子的研究发现土壤孔隙水甲烷的产生主要受温度及底物供应的影响,Kelley 等^[16]对美国 White Oak 河口潮汐河岸湿地研究发现夏季土壤孔隙水甲烷浓度相对较高。Yang 等^[11]在闽江河口区的研究发现湿地 孔隙水甲烷浓度与土壤温度呈显著正相关关系。土壤孔隙水中高浓度的溶解性有机碳(DOC)能够提高沼泽 湿地产甲烷速率和数量^[17-18]。杨文燕等^[10]在季节性冻土区三江平原的研究发现湿地土壤孔隙水甲烷浓度与 土壤 DOC 浓度存在显著正相关关系。因此,甲烷的产生是温度和底物共同作用的结果,即温度对产甲烷的影 响取决于底物的可利用性。

甲烷的产生是微生物作用的过程,因此微生物行为也是影响甲烷排放的重要因素^[19]。尽管多年冻土区 土壤环境极端冷湿,但仍然存在大量的产甲烷菌和甲烷氧化菌^[20-21],目前冻土退化背景下泥炭沼泽土壤孔隙 水中甲烷关联微生物及溶解性有机碳作何反应尚不清楚,其对温度升高的响应仍需进一步探索。因此,本研 究选取大兴安岭柴桦-泥炭藓(OH)和狭叶杜香-泥炭藓(OL)两种典型植被群落泥炭沼泽,设置 OTC 增温及对 照实验,分析土壤孔隙水中产甲烷菌功能基因(mcrA)、甲烷氧化菌功能基因(pmoA)数量变化,并结合溶解性 有机碳阐释其可能的机理,以期为深入揭示未来气候暖化对冻土区泥炭沼泽甲烷释放的影响及其机制提供重要的数据支持和理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黑龙江省漠河县图强林业局奋斗林场(52°56′N,122°47′E),属大陆性季风气候,年平均气温-4.3℃,年平均降水量为452 mm,降雨主要集中在7—9月。最低温为-52.3℃,最高温为37℃。该区属于连续多年冻土区,活动层深度约为50—70 cm。植被种类主要包括柴桦(Betula fruticosa)和笃斯越橘(Vaccinium uliginosum)相对较高的落叶灌木,狭叶杜香(Ledum palustre)相对较矮的常绿灌木,白毛羊胡子草(Eriophorum vaginatum),地表有泥炭藓(Sphagnum spp.)覆盖。

1.2 样品采集与测定

本实验选取柴桦-泥炭藓和狭叶杜香-泥炭藓两种典型植被群落泥炭沼泽,分别布置开顶增温箱(Open Top Chamber,OTC)。OTC 下部直径、高度和开口直径分别为 2.6、2.3、1.3 m,详见文献^[22]。在 OTC 内和对照 样地分别设置孔隙水采样装置,设置 3 个重复。孔隙水采集装置使用内部装有不锈钢管作为取水口,下端有 集水孔且用纱布包裹,底端为密封的 PVC 管。不锈钢管顶端连有软胶皮管,胶皮管另一端与三通阀相连以便 采集水样。每次采样前,先用注射器将管内孔隙水取出。采样时将 PVC 管放入相应深度土壤中,静置 1 h,每 次取样 30 mL。采样装置示意图及具体采样方法详见文献^[15]。于 2017 年生长季(6、7、8、9 月)分上、中、下三 层采集柴桦-泥炭藓泥炭沼泽增温(OH-T)及对照(OH-CK),狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽增温(OL-T)和对照 (OL-CK)土壤孔隙水样品。生长季随着温度的升高和融深的增加,采集的深度也随季节加深,6 月土壤孔隙 水采集深度为 5、10、15 cm,7 月为 10、20、30 cm,8 月为 10、20、30 cm,9 月为 20、30、40 cm。孔隙水带回实验 室后过 0.22 µm 滤膜。提取滤膜上固体样品 DNA,并应用荧光定量 PCR 仪测定 mcrA 和 pmoA 丰度。滤液中的 DOC 浓度使用 Multi N/C 2100 TOC 仪(德国耶拿)进行测定。土壤融深使用带有刻度的钢钎进行测量,3 次重复。使用数字温度计分别测量 OTC 内外 0、5、10、15 cm 土壤温度。剖面上,地温随深度增加而降低。OTC 增温处理后,6—9 月 0、5、10 及 15 cm 柴桦-泥炭藓泥炭沼泽土壤温度分别增加(0.92±0.23)℃、(1.93±0.29)℃、(1.81±0.28)℃、(1.72±0.31)℃,狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽土壤温度分别增加(1.06±0.24)℃、(2.21± 0.25)℃、(2.00±0.32)℃、(1.72±0.22)℃。

1.3 数据分析

使用 SPSS 16.0 进行三因素(增温、取样深度和采样时间)方差分析、样本 t 检验及一元线性回归分析。 图形处理采用 Origin 8 制图软件完成。

2 结果

2.1 土壤融深变化特征

不同植被群落类型下大兴安岭泥炭沼泽土壤融深不尽相同。其中,8月 OH 与 OL 间土壤融深存在显著 性差异(P<0.05)。OTC 增温后,土壤融深在两种植被群落间的差异与对照处理一致。增温增加了生长季 OH 及 OL 土壤融深(图1)。具体表现为增温后 OH 生长季平均融深为 47.3 cm,高于增温前的平均融深 40.4 cm; 增温后 OL 生长季平均融深为 48.9 cm,高于增温前的平均融深 41.8 cm。6月土壤融深的增幅最大,7月 OL 及 8月 OH 和 OL 土壤融深在增温与对照间的差异达到显著水平(P<0.05)。总体来看,OTC 对生长季大兴安 岭 OL 土壤融深的增加幅度要高于 OH。可见,本研究的 OTC 模拟增温效果比较理想。

2.2 土壤孔隙水中产甲烷菌数量变化特征

分别分析两种植被群落类型 OTC 内、外土壤孔隙水的 mcrA 数量,结果表明:与对照相比,OTC 内 OH 及 OL 土壤孔隙水 mcrA 数量均有所增加(图2)。OH 生长季平均增幅为54.52%,OL 生长季平均增幅为44.97%。



图 1 生长季 OTC 内外土壤融深变化特征 Fig.1 Variation of soil thawing depth inside and outside OTC during growing season

6月 OH-CK 及 OL-CK 土壤孔隙水 mcrA 数量分别为 6.28×10°—8.80×10°拷贝/mg DNA 和 4.81×10°—5.00× 10¹⁰拷贝/mg DNA,增温显著提高了 OH 土壤孔隙水 mcrA 数量(P<0.05),OTC 对 OH 及 OL 土壤孔隙水 mcrA 数量增幅分别为 90.84%和 55.38%。7月 OH-CK 及 OL-CK 土壤孔隙水 mcrA 数量分别为 1.80×10¹¹—5.91× 10¹¹拷贝/mg DNA 和 2.52×10¹¹—7.59×10¹¹拷贝/mg DNA,但 OTC 对两种植被群落类型土壤孔隙水 mcrA 数量 无显著影响(P>0.05)。8月 OH-CK 土壤孔隙水 mcrA 数量均值(9.90×10¹⁰拷贝/mg DNA)显著低于 OL-CK (3.67×10¹¹拷贝/mg DNA)(P<0.05),增温显著提高了 OH 土壤孔隙水 mcrA 数量(P<0.05),OTC 对 OH 及 OL 土壤孔隙水 mcrA 数量增幅分别为 63.3%和 48.31%。9月 OH-CK 土壤孔隙水 mcrA 数量均值(7.71×10¹⁰拷贝/mg DNA)显著高于 OL-CK(1.09×10¹⁰拷贝/mg DNA)(P<0.05),增温显著提高了 OH 土壤孔隙水 mcrA 数量均值(7.71×10¹⁰拷贝/mg DNA)显著高于 OL-CK(1.09×10¹⁰考贝/mg DNA)(P<0.05),增温显著提高了 OH 土壤孔隙水 mcrA 数量均值(7.71×10¹⁰拷贝/mg DNA)] 量子,具体表现为,6、9月土壤孔隙水 mcrA 数量为 OH-T 显著高于 OL-T,而 8月 土壤孔隙水 mcrA 数量则为 OL-T 显著高于 OH-T(P<0.05)。

剖面上,OH-CK 土壤孔隙水 mcrA 数量在 6 月和 7 月表现为由表层至深层逐渐增加,8 月和 9 月表层土壤 孔隙水 mcrA 数量反而高于深层,而 OL-CK 土壤孔隙水 mcrA 数量在剖面上的变化特征各月份间比较一致,均 表现为随深度增加而增加。OTC 增温后,剖面上两种植被群落类型各月份土壤孔隙水 mcrA 数量均表现为深 层高于表层。如表 1 所示,采样时间、增温、取样深度、增温与采样时间的交互作用及采样时间与取样深度的 交互作用对两种植被群落类型土壤孔隙水 mcrA 数量影响显著(P<0.05)。各因素对 OH 土壤孔隙水 mcrA 数 量的影响强度表现为 F 增温>F 采样时间>F 取样深度,在 OL 中表现为 F 采样时间>F 增温>F 取样深度。

Table 1 Influencing factors of mcrA in soil pore water during growing season						
影响因素	产甲烷菌-柴桦-泥炭藓泥炭沼泽 mcrA-OH		产甲烷菌-狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽 mcrA-OL			
Influencing factors —	F	Р	F	Р		
 增温 Warming	26.563	< 0.001	15.581	< 0.001		
采样时间 Sample time	9.544	< 0.001	46.306	< 0.001		
取样深度 Sample depth	6.453	< 0.001	4.510	0.002		
增温×采样时间 Warming×Sample time	3.405	0.026	3.586	0.021		
采样时间×取样深度 Sample time×Sample depth	8.151	< 0.001	5.629	0.002		
增温×取样深度 Warming×Sample depth	1.453	0.226	5.554	0.001		

|--|





Fig.2 Variation of *mcrA* abundances in soil pore water of different depths inside and outside OTC during growing season 6月上层为 5 cm、中层为 10 cm、下层为 15 cm, 7、8月上层为 10 cm、中层为 20 cm、下层为 30 cm, 9月上层为 20 cm、中层为 30 cm、下层为 40 cm

2.3 土壤孔隙水中甲烷氧化菌数量变化特征

对比 OTC 内外两种植被群落类型,增温处理使得 6 月和 9 月土壤孔隙水 pmoA 数量大于对照处理,而 7 月和 8 月随温度升高土壤孔隙水 pmoA 数量反而降低(图 3)。总体来看,增温使得 OH 生长季土壤孔隙水平均 pmoA 数量降低了 46.2%,使得 OL 生长季土壤孔隙水平均 pmoA 数量降低了 31.42%。6 月 OH-CK 及 OL-CK 土壤孔隙水 pmoA 数量分别为 7.56×10⁹—1.23×10¹⁰拷贝/mg DNA 和 2.74×10⁹—1.42×10¹⁰拷贝/mg DNA, 增温处理对两种植被群落类型土壤孔隙水 pmoA 数量影响并不显著(P>0.05)。7 月 OH-CK 土壤孔隙水 pmoA 数量均值(4.79×10¹¹拷贝/mg DNA)显著高于 OL-CK (7.77×10¹⁰拷贝/mg DNA)(P<0.05),增温处理对两种植被群落类型土壤孔隙水 pmoA 数量影响并不显著(P>0.05)。8 月 OH-CK 及 OL-CK 土壤孔隙水 pmoA





Fig.3 Variation of pmoA abundances in soil pore water of different depths inside and outside OTC during growing season

6月上层为5 cm、中层为10 cm、下层为15 cm,7、8月上层为10 cm、中层为20 cm、下层为30 cm,9月上层为20 cm、中层为30 cm、下层为40 cm

数量分别为 8.45×10¹⁰—5.87×10¹¹拷贝/mg DNA 和 1.99×10¹¹—3.80×10¹¹拷贝/mg DNA,增温显著降低了 OH 及 OL 土壤孔隙水 pmoA 数量(P<0.05),增温使得 OH 和 OL 土壤孔隙水 pmoA 数量分别减少了 56.10% 和 56.06%。9月 OH-CK 土壤孔隙水 pmoA 数量均值(2.17×10⁹拷贝/mg DNA)显著低于 OL-CK (1.20×10¹⁰拷贝/mg DNA)(P<0.05),增温显著提高了 OH 及 OL 土壤孔隙水 pmoA 数量(P<0.05),OTC 处理下 OH 和 OL 土壤 孔隙水 pmoA 数量增幅分别为 46.02% 和 81.16%。OTC 增温后,两种植被群落间土壤孔隙水 pmoA 数量仍存 在显著性差异,7月和 8月土壤孔隙水 pmoA 数量均表现为 OH-T 显著高于 OL-T,而 9月土壤孔隙水 pmoA 数量表现为 OL-T 显著高于 OH-T(P<0.05)。

土壤孔隙水 pmoA 数量在剖面上的分布特征与 mcrA 存在很大差异,OH-CK 土壤孔隙水 pmoA 数量于 6、 7、8 月均表现为表层最高,而 9 月则为中层最高。OL-CK 土壤孔隙水 pmoA 数量于 6、7、9 月均表现为由表层 至深层逐渐降低,而在 8 月时其深层土壤孔隙水 pmoA 数量反而增大。增温后,两种植被群落类型土壤孔隙 水 pmoA 数量在剖面上于 6、7、9 月随深度增加而降低,而 8 月深层 pmoA 数量反而高于表层,且 8 月的 OL-T 土壤孔隙水 pmoA 数量表现为中层显著高于表层和深层(P<0.05)。如表 2 所示,增温、采样时间、取样深度、 增温与采样时间的交互作用、采样时间与取样深度的交互作用对两种植被群落类型土壤孔隙水 pmoA 数量影 响显著(P<0.05)。其中,采样时间对两种植被群落类型下土壤孔隙水 pmoA 数量影响最大。

Table 2 Influencing factors of <i>pmoA</i> in soil pore water during growing season						
	甲烷氧化菌-柴桦-泥炭藓泥炭沼泽 pmoA-OH		甲烷氧化菌-狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽 pmoA-OL			
Influencing factors	F	Р	F	Р		
增温 Warming	17.002	< 0.001	23.125	< 0.001		
采样时间 Sample time	60.214	< 0.001	93.027	< 0.001		
取样深度 Sample depth	20.188	< 0.001	2.621	0.038		
增温×采样时间 Warming×Sample time	9.576	< 0.001	33.972	< 0.001		
采样时间×取样深度 Sample time×Sample depth	14.082	< 0.001	25.608	< 0.001		
增温×取样深度 Warming×Sample depth	7.708	<0.001	1.520	0.204		

衣 4 土 以子 上 場 1 院 小 甲 加 毛 化 困 影 門 凶 系	表 2	生长季土壤孔隙水甲烷氧化菌影响因素
--------------------------------------	-----	-------------------

2.4 土壤孔隙水中 DOC 浓度变化特征

OTC 增温处理下两种灌丛-泥炭藓泥炭沼泽土壤孔隙水 DOC 浓度均有所增加(图4)。OH 生长季平均增 幅为 34.16%,OL 生长季平均增幅为 28.33%。6月 OH-CK 土壤孔隙水 DOC 浓度均值(21.27 mg/L) 显著低于 OL-CK(29.35 mg/L)(P<0.05),增温显著提高了 OH 土壤孔隙水 DOC 浓度(P<0.05),OTC 对 OH 和 OL 的 DOC 浓度的增幅分别为 19.52% 和 19.36%。7月 OH-CK 土壤孔隙水 DOC 浓度均值(17.11 mg/L) 显著高于 OL-CK(5.55 mg/L)(P<0.05),增温显著提高了 OH 及 OL 的 DOC 浓度(P<0.05),增温导致 OH 和 OL 的 DOC 浓度增幅分别为 58.43% 和 53.90%。8月 OH-CK 及 OL-CK 的 DOC 浓度分别为 21.53—28.47 mg/L 和 18.16—24.63 mg/L,增温处理对两种植被群落类型土壤孔隙水 DOC 浓度的影响并不显著(P>0.05)。9月 OH-CK 及 OL-CK 的土壤孔隙水 DOC 浓度分别为 28.08.69—41.21 mg/L 和 33.69—43.00 mg/L,增温显著提高 了 OH 及 OL 的 DOC 浓度(P<0.05),增温导致 OH 和 OL 的 DOC 浓度分别增加了 35.51% 和 34.93%。OTC 增 温处理下的 6、7、9月不同植被类型间土壤孔隙水中 DOC 浓度与对照处理表现一致,而 8 月的 OH-T 的 DOC 浓度显著高于 OL-T(P<0.05)。

垂直剖面上,OH-CK 土壤孔隙水 DOC 浓度在 6、7、8、9 月较为一致,均为深层高于表层;而 OL-CK 的土壤 孔隙水中 DOC 浓度剖面分布特征在各月份间差异较大,其中 6、8、9 月分布特征与 OH-CK 一致,而 7 月时表 现为随深度逐渐降低的趋势。增温处理后两种植被群落类型下 DOC 浓度剖面变化规律一致,均表现为深层 高于表层。如表 3 所示,增温和采样时间对两种植被群落类型土壤孔隙水 DOC 浓度影响显著(P<0.05),且 增温与采样时间的交互作用对 OH 的 DOC 浓度影响显著(P<0.05)。 一元线性回归分析结果表明,OH 土壤孔隙水中 DOC 浓度可解释土壤孔隙水中 mcrA 数量变化的 29.00%,回归方程为 y=8.84×10°X(P<0.01)。OL 土壤孔隙水中 DOC 浓度可解释土壤孔隙水中 mcrA 数量变 化的 24.10%,回归方程为 y=-1.05×10¹⁰X+5.76×10¹¹(P<0.01)。而土壤孔隙水中 DOC 浓度对两种植被群落 下土壤孔隙水中 pmoA 数量影响并不显著(P>0.05)。



图 4 生长季 OTC 内外不同深度土壤孔隙水溶解有机碳含量

Fig.4 Characteristics of dissolved organic carbon in soil pore water of different depths inside and outside OTC during growing season 6月上层为 5 cm、中层为 10 cm、下层为 15 cm, 7、8月上层为 10 cm、中层为 20 cm、下层为 30 cm, 9月上层为 20 cm、中层为 30 cm、下层为 40 cm

Table 3 Influencing factors of dissolved organic carbon in soil pore water during growing season						
	溶解性有机碳-柴桦-泥炭藓泥炭沼泽 DOC-OH		溶解性有机碳-狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽 DOC-OL			
Influencing factors	F	Р	F	Р		
增温 Warming	33.917	< 0.001	13.958	< 0.001		
采样时间 Sample time	5.798	0.002	37.945	< 0.001		
取样深度 Sample depth	11.678	< 0.001	1.014	0.422		
增温×采样时间 Warming×Sample time	5.735	0.002	2.073	0.118		
采样时间×取样深度 Sample time×Sample depth	2.239	0.098	0.321	0.810		
增温×取样深度 Warming×Sample depth	0.923	0.475	0.132	0.984		

表 3 生长季土壤孔隙水溶解性有机碳影响因素

3 讨论

3.1 增温对土壤孔隙水中产甲烷菌和甲烷氧化菌数量的影响

全球气候变暖及其导致的多年冻土退化已经使得大兴安岭多年冻土区环境发生显著变化,而参与土壤孔 隙水甲烷排放过程的产甲烷菌和甲烷氧化菌的组成及活性极易受到土壤温度以及土壤养分有效性等的影 响^[21]。因此,土壤孔隙水中的产甲烷菌和甲烷氧化菌对多年冻土退化的响应将可能决定多年冻土退化后湿 地甲烷通量变化。本研究表明增温处理提高了大兴安岭两种典型植被群落类型泥炭沼泽土壤孔隙水中产甲 烷菌数量,这与位于西伯利亚北部^[21]、北极^[23]以及阿拉斯加^[24]泥炭地的相关研究结果一致。其原因为寒区 微生物的生长最适温度可能远高于原位温度^[25]。同时,温度的变化将导致一系列级联反应发生,Saamio 等^[26]认为低温限制了根系分泌物的分解,从而减少了产甲烷底物的供应,抑制了甲烷的产生和排放。 Dorrepaal 等^[27]研究发现增温能促进 CO₂的排放,而 CO₂的浓度的增加可为氢型产甲烷菌提供更多底物。 Allan 等^[28]研究表明,温度变化会改变湿地生态系统产甲烷菌群落结构和多样性,使得产甲烷优势菌群发生 演替。丁维新等^[29]则认为,不同气候带不同类型湿地土壤最佳产甲烷温度存在差异,这与产甲烷菌的类型及 其对环境的适应能力有关。 甲烷氧化菌对增温的响应在本研究中较为复杂,其变化因月份而异。蔡传辉^[30] 指出 15—35℃是甲烷氧 化菌适应性强的温度范围,且其丰度随温度升高而升高,但也有研究表明甲烷氧化菌对温度的敏感性较产甲 烷菌低^[31]。我们的研究发现增温显著降低了 8 月柴桦-泥炭藓泥炭沼泽和狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽的 pmoA 数量,其原因可能与菌群结构的变化有关。Knoblauch 等^[32]研究发现,增温使得冻土中 I 型甲烷氧化菌的重 要性下降,而 II 型甲烷氧化菌的重要性增加。在冻土环境中, I 型甲烷氧化菌占有绝对优势^[33]。在全球气温 不断上升背景下,大兴安岭泥炭沼泽土壤孔隙水微生物群落组成、多样性和活性将作出怎样的响应需要进一 步的深入研究。

本研究中,产甲烷菌的数量在柴桦-泥炭藓泥炭沼泽和狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽中有所差异,且柴桦-泥 炭藓泥炭沼泽的产甲烷菌对增温响应更加敏感。王洁等人^[34]研究同样发现不同植被类型湿地产甲烷菌群落 具有差异。其原因可能为,产甲烷菌是一类能够将无机或有机化合物厌氧硝化转化成甲烷和二氧化碳的古细 菌,而植物通过根系分泌物(如有机酸、糖类、氨基酸等)和脱落物尤其是残留物为产甲烷菌提供底物^[35]。不 同植被群落类型,其根系分泌物不同,进而导致产甲烷菌数量不同。研究同样发现不同植被下土壤孔隙水中 甲烷氧化菌数量存在差异。这可能是因为植被根系周围的根际土壤常处于好氧状态,为甲烷氧化菌创造了极 佳的微环境^[36],同时植物根系释放的氧气会在根际形成高氧化还原电位的氧化区,为甲烷氧化菌提供有利条 件,增加了甲烷的消耗,而不同植物根系分泌氧气能力的差异可能导致了甲烷氧化菌丰度的差异^[31]。

3.2 增温对土壤孔隙水中 DOC 浓度的影响

土壤孔隙水的 DOC 主要来源于植物凋落物、根系及其分泌物、微生物代谢物^[37]。本研究中 OTC 处理增加了两种植被群落泥炭沼泽土壤孔隙水 DOC 浓度,这与前人的研究结果相似,Kane 等^[38]研究表明增温处理导致生长季土壤孔隙水 DOC 浓度增加 15%。Christ 等^[39]研究表明,随着温度升高,DOC 的产生量随温度增加呈指数函数增加。这可能是由于增温能够促进植物生长发育进而增加根系分泌物,同时增温使得降解土壤基质的微生物活性升高^[40]。温度的升高能够加速土壤微生物的周转代谢,导致土壤有机碳的矿化和转化速率升高,从而对 DOC 的动态变化产生影响^[39,41]。此外,本研究中两种植被群落土壤孔隙水中 DOC 含量存在差异的原因可能为,植被类型不同导致凋落物的数量和质量、微生物群落的结构和活性、微生物残体和代谢产物以及根系分泌物和根系周转等存在差异,进而影响 DOC 的含量和空间分布^[42]。

植物通过根系分泌物和脱落物为产甲烷菌提供底物,而底物丰富度直接决定了产甲烷菌功能的发挥^[43]。 DOC 作为土壤微生物的可利用性底物,为产甲烷菌提供基质,从而增加甲烷排放^[44]。已有研究发现,与冻土 的原位地表温度相比,DOC 组成结构及含量对产甲烷作用的影响更显著^[33,45]。同样,本研究中 OH 土壤孔隙 水中 mcrA 数量随 DOC 含量增加而增加,且 DOC 含量可解释产甲烷菌变化的 29%。而 OL 土壤孔隙水中 mcrA 数量随 DOC 含量增加反而降低。这是由于两种植被群落的有机质组成存在差异。后者的有机酸具有 较强的抗分解能力,无法进一步转化为可供产甲烷菌直接利用的的底物^[46]。

4 结论

通过 OTC 模拟增温实验观测到大兴安岭多年冻土区生长季柴桦-泥炭藓和狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽土 壤孔隙水 mcrA 数量、pmoA 数量及 DOC 浓度对增温响应存在差异。增温提高了柴桦-泥炭藓和狭叶杜香-泥 炭藓泥炭沼泽土壤孔隙水中产甲烷菌数量,且柴桦-泥炭藓泥炭沼泽土壤孔隙水中产甲烷菌数量对增温更加 敏感。增温对甲烷氧化菌数量的影响因月份而异,6月和9月增温提高了 pmoA 数量,而7月和8月 pmoA 数 量随温度升高反而降低,说明增温有利于土壤孔隙水甲烷的排放。增温提高了大兴安岭多年冻土区柴桦-泥 炭藓和狭叶杜香-泥炭藓泥炭沼泽土壤孔隙水中 DOC 浓度。此外,两种植被群落泥炭沼泽土壤孔隙水中 DOC 浓度可分别解释产甲烷菌变化的 29.00%和 24.10%,说明泥炭沼泽土壤孔隙水产甲烷过程受可利用碳基质的 影响。因此,未来气候变暖可能会通过提高孔隙水产甲烷数量和溶解有机碳含量进而促进大兴安岭多年冻土 区泥炭沼泽甲烷排放。

参考文献(References):

- [1] Jin H J, Yu Q H, Lü L Z, Guo D X, He R X, Yu S P, Sun G Y, Li Y W. Degradation of Permafrost in the Xing'anling Mountains, Northeastern China. Permafrost and Periglacial Processes, 2007, 18(3): 245-258.
- [2] Jin H J, Jin X Y, He R X, Luo D L, Chang X L, Wang S L, Marchenko S S, Yang S Z, Yi C L, Li S J, Harris S A. Evolution of permafrost in China during the last 20 ka. Science China Earth Sciences, 2019, 62(8): 1207-1223.
- [3] Schuur E A G, McGuire A D, Schädel C, Grosse G, Harden J W, Hayes D J, Hugelius G, Koven C D, Kuhry P, Lawrence D M, Natali S M, Olefeldt D, Romanovsky V E, Schaefer K, Turetsky M R, Treat C C, Vonk J E. Climate change and the permafrost carbon feedback. Nature, 2015, 520(7546): 171-179.
- [4] Bracho R, Natali S, Pegoraro E, Crummer K G, Schadel C, Celis G, Hale L, Wu L Y, Yin H Q, Tiedje J M, Konstantinidis K T, Luo Y Q, Zhou J Z, Schuur E A G. Temperature sensitivity of organic matter decomposition of permafrost-region soils during laboratory incubations. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 97: 1-14.
- [5] Alexandrov G A, Brovkin V A, Kleinen T, Yu Z C. The capacity of northern peatlands for long-term carbon sequestration. Biogeosciences, 2020, 17(1): 47-54.
- [6] Saunois M, Jackson R B, Bousquet P, Poulter B, Canadell J G. The growing role of methane in anthropogenic climate change. Environmental Research Letters, 2016, 11(12): 120207.
- [7] 齐玉春, 董云社, 耿元波, 杨小红, 耿会立. 我国草地生态系统碳循环研究进展. 地理科学进展, 2003, 22(4): 342-352.
- [8] 冯虎元, 程国栋, 安黎哲. 微生物介导的土壤甲烷循环及全球变化研究. 冰川冻土, 2004, 26(4): 411-419.
- [9] Ding W X, Cai Z C, Tsuruta H. Plant species effects on methane emissions from freshwater marshes. Atmospheric Environment, 2005, 39(18): 3199-3207.
- [10] 杨文燕, 宋长春, 张金波. 沼泽湿地孔隙水中溶解有机碳、氮浓度季节动态及与甲烷排放的关系. 环境科学学报, 2006, 26(10): 1745-1750.
- [11] Yang P, Wang M H, Lai D Y F, Chun K P, Huang J F, Wan S A, Bastviken D, Tong C. Methane dynamics in an estuarine brackish *Cyperus malaccensis* marsh: production and porewater concentration in soils, and net emissions to the atmosphere over five years. Geoderma, 2019, 337: 132-142.
- [12] Singh J S. Methanotrophs: the potential biological sink to mitigate the global methane load. Current Science, 2011, 100(1): 29-30.
- [13] Wang W, Zeng C, Sardans J, Wang C, Tong C, Peñuelas J. Soil methane production, anaerobic and aerobic oxidation in porewater of wetland soils of the Minjiang River estuarine, China. Wetlands, 2018, 38(3): 627-640.
- [14] Ding W X, Cai Z C, Tsuruta H. Factors affecting seasonal variation of methane concentration in water in a freshwater marsh vegetated with *Carex lasiocarpa*. Biology and Fertility of Soils, 2005, 41(1); 1-8.
- [15] 朱晓艳, 宋长春, 郭跃东, 石福习, 张加双, 乔田华. 三江平原泥炭沼泽孔隙水甲烷浓度变化动态及其影响因子. 环境科学学报, 2015, 35(7): 2233-2239.
- [16] Kelley C A, Martens C S, Ussler III W. Methane dynamics across a tidally flooded riverbank margin. Limnology and Oceanography, 1995, 40(6): 1112-1129.
- [17] Yavitt J B, Lang G E. Methane production in contrasting wetland sites: response to organic-chemical components of peat and to sulfate reduction. Geomicrobiology Journal, 1990, 8(1): 27-46.
- [18] Nilsson M, Bohlin E. Methane and carbon dioxide concentrations in bogs and fens-with special reference to the effects of the botanical composition of the peat. Journal of Ecology, 1993, 81(4): 615-625.
- [19] 陈中云, 闵航, 陈美慈, 赵宇华. 不同水稻土甲烷氧化菌和产甲烷菌数量与甲烷排放量之间相关性的研究. 生态学报, 2001, 21(9): 1498-1505.
- [20] 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.
- [21] Wagner D, Gattinger A, Embacher A, Pfeiffer E M, Schloter 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.
- [22] Cui Q, Song C C, Wang X W, Shi F X, Yu X Y, Tan W W. Effects of warming on N₂O fluxes in a boreal peatland of Permafrost region, Northeast China. Science of the Total Environment, 2018, 616-617: 427-434.
- [23] 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.

- [24] Turetsky M R, Treat C C, Waldrop M P, Waddington J M, Harden J W, McGuire A D. Short-term response of methane fluxes and methanogen activity to water table and soil warming manipulations in an Alaskan peatland. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2015, 113 (G3): G00A10.
- [25] Rousk J, Bååth E. Growth of saprotrophic fungi and bacteria in soil. FEMS Microbiology Ecology, 2011, 78(1): 17-30.
- [26] Saarnio S, Alm J, Martikainen P J, Silvola J. Effects of raised CO₂ on potential CH₄ production and oxidation in, and CH₄ emission from, a boreal mire. Journal of Ecology, 1998, 86(2): 261-268.
- [27] 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.
- [28] Allan J, Ronholm J, Mykytczuk N C S, Greer C W, Onstott T C, Whyte L G. Methanogen community composition and rates of methane consumption in Canadian High Arctic permafrost soils. Environmental Microbiology Reports, 2014, 6(2): 136-144.
- [29] 丁维新, 蔡祖聪. 温度对甲烷产生和氧化的影响. 应用生态学报, 2003, 14(4): 604-608.

1期

- [30] 蔡传辉. 甲烷氧化菌降解甲烷的性能及其影响因素实验研究[D]. 焦作: 河南理工大学, 2014.
- [31] 刘意立,李竺霖,何云峰.影响湿地甲烷产生、传输与氧化因素的研究进展.西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, 42(9): 157-162.
- [32] 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.
- [33] Wagner D, Lipski A, Embacher A, Gattinger 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.
- [34] 王洁. 互花米草入侵对滨海湿地甲烷氧化速率和甲烷氧化菌群落结构影响研究[D]. 重庆: 西南大学, 2016.
- [35] 刘德燕,丁维新.天然湿地土壤产甲烷菌及其影响因子研究进展.地理科学,2011,31(2):136-142.
- 葛瑞娟, 宋长春, 王丽丽. 湿地甲烷生物化学过程及影响因素的研究进展. 土壤通报, 2011, 42(1); 229-235. [36]
- [37] 齐玉春,彭琴,董云社,肖胜生,孙良杰,刘欣超,何亚婷,贾军强,曹丛丛.温带典型草原土壤总有机碳及溶解性有机碳对模拟氮沉降 的响应.环境科学, 2014, 35(8): 3073-3082.
- [38] Kane E S, Mazzoleni L R, Kratz C J, Hribljan J A, Johnson C P, Pypker T G, Chimner R. Peat porewater dissolved organic carbon concentration and lability increase with warming; a field temperature manipulation experiment in a poor-fen. Biogeochemistry, 2014, 119(1/3); 161-178.
- [39] Christ M J, David M B. Temperature and moisture effects on the production of dissolved organic carbon in a Spodosol. Soil Biology and Biochemistry, 1996, 28(9): 1191-1199.
- [40] Lange M, Eisenhauer N, Sierra C A, Bessler H, Engels C, Griffiths R I, Mellado-Vázquez P G, Malik A A, Roy J, Scheu S, Steinbeiss S, Thomson B C, Trumbore S E, Gleixner G. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. Nature Communications, 2015, 6 (1): 6707.
- [41] Cooper J M, Burton D, Daniell T J, Griffiths B S, Zebarth B J. Carbon mineralization kinetics and soil biological characteristics as influenced by manure addition in soil incubated at a range of temperatures. European Journal of Soil Biology, 2011, 47(6): 392-399.
- [42] Ashagrie Y, Zech W, Guggenberger G. Transformation of a Podocarpus falcatus dominated natural forest into a monoculture Eucalyptus globulus plantation at Munesa, Ethiopia: soil organic C, N and S dynamics in primary particle and aggregate-size fractions. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2005, 106(1): 89-98.
- [43] 丁维新, 蔡祖聪. 土壤有机质和外源有机物对甲烷产生的影响. 生态学报, 2002, 22(10): 1672-1679.
- [44] 吴家梅, 霍莲杰, 纪雄辉, 谢运河, 田发祥, 彭华, 朱坚, 官迪. 不同施肥处理对土壤活性有机碳和甲烷排放的影响. 生态学报, 2017, 37 (18): 6167-6175.
- [45] 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.
- [46] Van der Nat F J, Middelburg J J. Methane emission from tidal freshwater marshes. Biogeochemistry, 2000, 49(2): 103-121.