

DOI: 10.20103/j.stxb.202411052699

吴凡, 黎佳佳, 哈咸瑞, 高扬. 湖泊温室气体产排特征及通量监测方法综述. 生态学报, 2026, 46(6): - .

Wu F, Li J J, Ha X R, Gao Y. Greenhouse gas production and emission characteristics and flux monitoring methods of different lake ecosystems. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(6): - .

湖泊温室气体产排特征及通量监测方法综述

吴 凡^{1,2,*}, 黎佳佳^{1,2}, 哈咸瑞^{1,2}, 高 扬^{1,2}

¹ 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

² 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

摘要: 湖泊温室气体(CO₂和CH₄)排放研究对了解全球变化和碳循环具有重要意义。湖泊的空间分布广泛, 性质复杂, 温室气体排放具有明显的时空异质性。总结了全球不同地区 277 个湖泊温室气体的排放特征, 对比分析了湖泊温室气体的排放途径、产生和消耗机制、监测方法及主要影响因子。结果表明, 湖泊 CO₂ 排放通量范围为 -15.92 mmol m⁻² d⁻¹ 到 245.30 mmol m⁻² d⁻¹, CH₄ 排放通量范围为 4.38×10⁻⁴ mmol m⁻² d⁻¹ 到 11.00 mmol m⁻² d⁻¹。海拔、湖泊盐度、面积、深度和营养水平均对湖泊温室气体的排放有显著影响, 其产生过程主要是由微生物驱动的碳转化过程, 并通过扩散、冒泡和植物传输三种主要途径排放至大气。环境因子通过影响微生物碳转化过程的底物、反应温度和反应活性, 温室气体排放途径, 观测过程等影响湖泊温室气体排放通量。当前研究的监测体系和方法不同导致排放通量结果的可比性相对较差; 温室气体产生、排放和转化的微观机制仍不够深入。因此, 未来应完善温室气体通量观测方法学体系, 加强宏观通量与微生物驱动的微观转化机制探索, 结合人工智能模型, 开展系统的湖泊温室气体产排研究。

关键词: 温室气体通量; 产生机制; 排放途径; 监测方法; 影响因素

Greenhouse gas production and emission characteristics and flux monitoring methods of different lake ecosystems

WU Fan^{1,2,*}, LI Jiajia^{1,2}, HA Xianrui^{1,2}, GAO Yang^{1,2}

¹ Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, People's Republic of China

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, People's Republic of China

Abstract: As the vital component of inland water bodies, lakes are hotspots for greenhouse gas (GHG), specifically carbon dioxide and methane (CO₂ and CH₄) emissions, and the carbon cycles, contributing significantly to global carbon budget. However, lakes are widespread and exhibit complex ecological characteristics. The complex carbon cycling process within lake systems, coupled with numerous influencing factors under the global changes, demonstrating pronounced spatial and temporal heterogeneity in CO₂ and CH₄ emission fluxes, leading to large uncertainties in estimation of lake CO₂ and CH₄ emission fluxes. The study of lake CO₂ and CH₄ emission patterns and the driving mechanisms is crucial for advancing our understanding of global carbon budget estimation and the role of lake in global carbon cycle. This work synthesized the emission characteristics of CO₂ and CH₄ from 277 lakes across various global regions and provided a comparative analysis of emission pathways, production and consumption mechanisms, monitoring methods, and the key influencing factors. The results indicated that CO₂ emission fluxes ranged from -15.92 mmol m⁻² d⁻¹ to 245.30 mmol m⁻² d⁻¹, while CH₄ fluxes ranged from 4.38×10⁻⁴ mmol m⁻² d⁻¹ to 11.00 mmol m⁻² d⁻¹. The CO₂ and CH₄ fluxes exhibited distinct characteristics

基金项目: 国家自然科学基金 (42107340, 42225103)

收稿日期: 2024-11-05; 网络出版日期: 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wufan@igsnr.ac.cn

according to their geographical location and physicochemical properties. Thus, we categorized the lakes included in this study based on elevation, lake salinity, surface area, water depth, and the trophic statuses. The results suggested these characteristics significantly influenced CO_2 and CH_4 emissions, which primarily produced by microbial-driven carbon transformation processes. Furthermore, these lake factors are closely coupled with other hydrological factors, resulting in complex synergistic effects. They influenced the processes of gas production, consumption, and emission within lakes, thereby affecting the CO_2 and CH_4 emission fluxes from lakes. The primary pathways of CO_2 and CH_4 emission from lakes include: diffusion, bubbling, and transport by plants. Environmental factors modulated CO_2 and CH_4 emission fluxes by affecting substrate availability, reaction temperature, and the activity of microbial carbon transformation processes, as well as the chosen monitoring methods. The heterogeneity in monitoring systems and methodologies used in current research led to challenges in the comparability of emission flux data. Additionally, the complex mechanisms underlying CO_2 and CH_4 production, emission, and transformation in lakes remained inadequately explored. Therefore, future studies should focus on enhancing methodological frameworks for CO_2 and CH_4 flux observation, investigating the mechanisms of microbially driven carbon transformations, and exploring deeper relationships between GHG fluxes and these carbon transformation processes in lakes. The results will contributing foundational data for artificial intelligence modeling and providing scientific supports for accurate estimation of the global lake carbon budgets.

Key Words: greenhouse gas flux; production mechanism; emission pathway; monitoring method; impact factor

湖泊是碳转化的活跃区,也是二氧化碳(CO_2)和甲烷(CH_4)气体重要的源和汇^[1]。虽然湖泊只占全球面积的 3.7%,但其贡献了 1.40—3.88 PgC/a 的碳排放量,几乎与全球海洋每年 CO_2 的排放量相当^[2]。准确估算全球湖泊温室排放通量是全球碳循环中的重要环节。不同类型湖泊的碳转化过程和源汇特征存在巨大的时空异质性,导致其对温室气体(CO_2 和 CH_4)排放量的贡献存在较大差异。然而,目前的研究还缺乏针对不同类型湖泊排放特征的细化探究,导致湖泊温室气体排放通量估算存在很大的不确定性^[3]。因此,系统比较不同类型湖泊的温室气体排放特征就殊为必要。

湖泊温室气体的产生、运移和排放是一个复杂的、动态的生物地球化学过程,受到诸多因素的影响,各个环节的物理—化学—生物作用均会影响湖泊温室气体通量的估算^[4]。此外,应用于湖泊温室气体观测的方法多样,不同方法在原理、适用条件等方面存在差异,也会对温室气体的观测结果产生影响。因此,本文归纳总结了湖泊温室气体的产生和消耗机制、排放途径等方面的研究进展,对比分析了温室气体的观测方法及影响因素,尝试梳理已有研究中存在的缺陷和不足,提出下一步研究的思考和建议,可为本领域研究提供科学支撑。

1 不同类型湖泊温室气体排放特征

1.1 研究方法

通过 Google Scholar 和 CNKI 检索平台,以 CO_2 、 CH_4 、flux、emission、lake 为关键词搜集已发表的相关论文,获得了全球 277 个湖泊的温室气体排放通量。所涉及的湖泊包括不同地区、不同海拔的理化性质不同的湖泊。其中, CO_2 排放通量最高值出现在中国青藏高原的咸水湖色林错湖,为 $245.30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,最低值出现在中国青藏高原的淡水湖纳木错湖,为 $-15.92 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; CH_4 排放通量最高值出现在美国的威廉-哈沙湖,为 $11.00 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,最低值出现在瑞典的伊勒肖恩湖,为 $4.38 \times 10^{-4} \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 。不同地理位置和理化性质的湖泊温室气体排放通量表现出不同特征。因此,本文根据文献报道中湖泊类型的划分方法,分别从海拔、湖泊盐度、面积、水深和营养状态的角度对湖泊进行了分类,总结了不同类型湖泊温室气体的排放特征。由于文献中所列湖泊相关属性数据不完整,在对不同类型湖泊的划分统计时使用的样本数也不尽相同。

文献检索得到的湖泊其海拔分布范围从 1 m 到 4959 m。根据海拔分布情况,将湖泊划分为低海拔(< 500 m)、中海拔(500—1000 m)、高海拔(1000—3000 m)和超高海拔(> 3000 m)四个梯度,超高海拔湖泊主要分布在中国的青藏高原。由于咸水湖和淡水湖的理化性质的巨大差异,本文将咸水湖和淡水湖温室气体排放通量进行了对比^[5]。湖泊面积范围为 0.1 km² 到 4320 km²,据此将湖泊面积划分为< 1 km²、1—10 km²、10—100 km²、100—1000 km²和> 1000 km²五个梯度。湖泊水体的深度对湖泊系统的理化性质的垂直分布有重要的影响。文献检索得到的湖泊深度范围为 0.4 m 到 223 m,本文将湖泊水深划分为 0—5 m、5—30 m 和> 30 m 三个梯度。湖泊的营养程度也是湖泊的一个重要特征,能够反映湖泊营养元素和初级生产力状态。通常通过计算营养级指数(Trophic level index, TLI)对湖泊的富营养化程度进行划分,TLI<30 为贫营养湖泊,30<TLI<50 为中营养湖泊,TLI>50 为富营养湖泊^[6]。

1.2 不同海拔湖泊温室气体排放特征

超高海拔湖泊的 CO₂通量最大,达到(44.87±11.70) mmol m⁻² d⁻¹(图 1),显著高于高海拔((0.29±0.09) mmol m⁻² d⁻¹)和中海拔((0.49±0.16) mmol m⁻² d⁻¹)湖泊的 CO₂排放通量($P<0.05$)。通量最高值(245.30 mmol m⁻² d⁻¹)出现在色林错湖(海拔 4545 m),最低值为纳木错湖(海拔 4729 m)。超高海拔湖泊之间的 CO₂通量差别非常大,显示出更为复杂的排放特征。

湖泊 CH₄通量与海拔梯度的关系呈现出与 CO₂通量相反的趋势。低海拔湖泊 CH₄通量((2.02±0.46) mmol m⁻² d⁻¹)显著高于中、高海拔湖泊 CH₄通量((0.36±0.14) mmol m⁻² d⁻¹、(0.08±0.07) mmol m⁻² d⁻¹)($P<0.05$)。CH₄通量最高值(11.00 mmol m⁻² d⁻¹)出现在海拔为 229 m 美国的威廉-哈沙湖,通量最低原湖泊为海拔 2009 m 的抚仙湖(7.50×10⁻⁴ mmol m⁻² d⁻¹)。

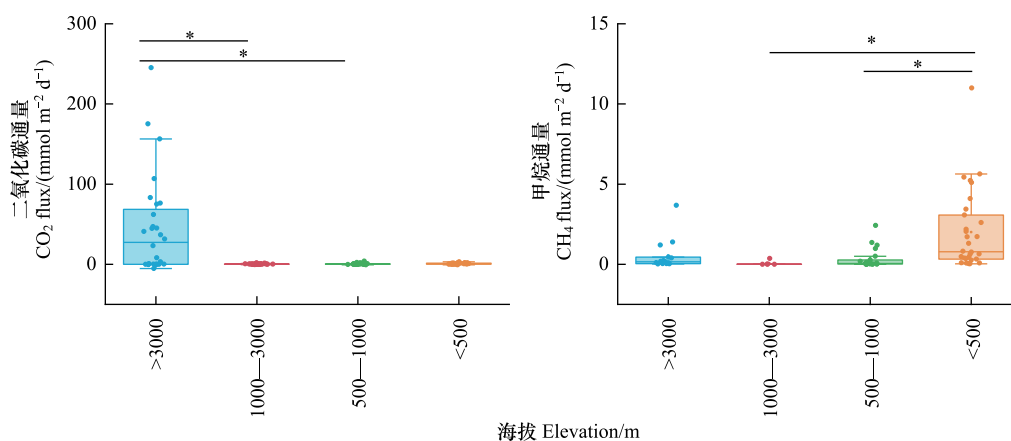


图 1 不同海拔的湖泊温室气体排放通量

Fig.1 CO₂ and CH₄ emission fluxes from lakes of different elevation

1.3 咸水淡水湖泊温室气体排放特征

如图 2 所示,咸水湖的 CO₂排放通量((74.41±18.07) mmol m⁻² d⁻¹)显著高于淡水湖((2.31±0.48) mmol m⁻² d⁻¹)($P<0.05$),两者相差约 30 倍。咸水湖 CO₂排放通量最高值(245.30 mmol m⁻² d⁻¹)出现在色林错湖,淡水湖 CO₂排放通量最高值(76.30 mmol m⁻² d⁻¹)出现在玛旁雍错湖。此外,咸水湖 CH₄排放通量为(0.32±0.14) mmol m⁻² d⁻¹,淡水湖 CH₄排放通量为 1.03±0.25 mmol m⁻² d⁻¹,两者之间没有显著差异,咸水湖的通量数据普遍较低,淡水湖的 CH₄排放通量波动较大,这与文献报道中的结果一致^[7-8]。

盐度是影响湖泊温室气体排放的重要因素,较高的盐度能够促进湖泊 CO₂向大气的扩散^[9]。由于咸水湖积累了大量的营养盐和有机质,为温室气体产生提供碳源,促进其产生^[10]。然而盐度增加和盐湖较高的 pH 又会抑制产甲烷菌的活性,减少 CH₄的产生。这可能是导致咸水湖与淡水湖 CH₄排放通量没有显著差异的重

要原因^[11-12]。

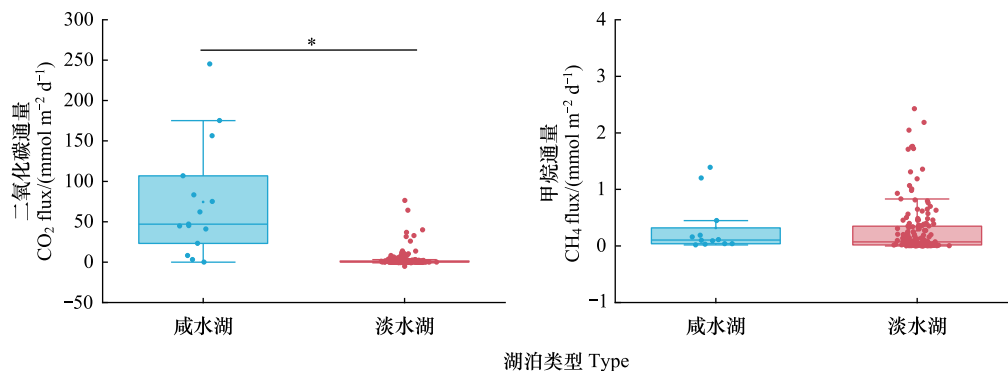


图2 咸水湖与淡水湖温室气体排放通量

Fig.2 Comparison of CO₂ and CH₄ emission fluxes between saline and freshwater lakes

1.4 不同面积湖泊温室气体排放特征

面积由小到大的湖泊 CO₂ 排放通量分别为: (7.84 ± 1.86) mmol m⁻² d⁻¹、 (8.51 ± 2.70) mmol m⁻² d⁻¹、 (5.52 ± 1.64) mmol m⁻² d⁻¹、 (7.67 ± 2.8) mmol m⁻² d⁻¹、 (6.57 ± 0.42) mmol m⁻² d⁻¹。CO₂ 排放通量在不同面积的湖泊中没有显著差异(图3)。CO₂ 排放通量最大(83.10 mmol m⁻² d⁻¹)的湖泊是位于中国青藏高原的扎日南木错湖(面积为 990.0 km²)。面积 < 1 km² 的湖泊 CH₄ 通量最大,为 6.05 ± 3.64 mmol m⁻² d⁻¹,显著高于面积为 $1-10$ km² 和 $10-100$ km² 的湖泊 CH₄ 通量($P < 0.05$),面积为 $10-100$ km² 的湖泊 CH₄ 通量最小(0.74 ± 0.46) mmol m⁻² d⁻¹)。CH₄ 通量最低值出现在面积为 16.5 km² 瑞典的伊勒肖恩湖,为 4.38×10^{-4} mmol m⁻² d⁻¹。

研究表明,湖泊面积大小是影响温室气体排放通量的重要因素,小面积湖泊温室气体的排放通量高于较大面积的湖泊通量^[13]。由于小面积湖泊水体较浅,接收了较多的陆源碳,往往具有较高的有机碳含量,能为湖泊中微生物呼吸提供充足的基质,导致 CO₂ 浓度增加,同时沉积物中微生物活性增加,产生更多的 CH₄^[14]。随着湖泊面积的增加,与湖泊面积相关的物理因素的作用逐渐凸显,面积较大的湖泊中水体稳定性和湍流混合对温室气体排放通量的影响大于有机碳的含量^[13]。

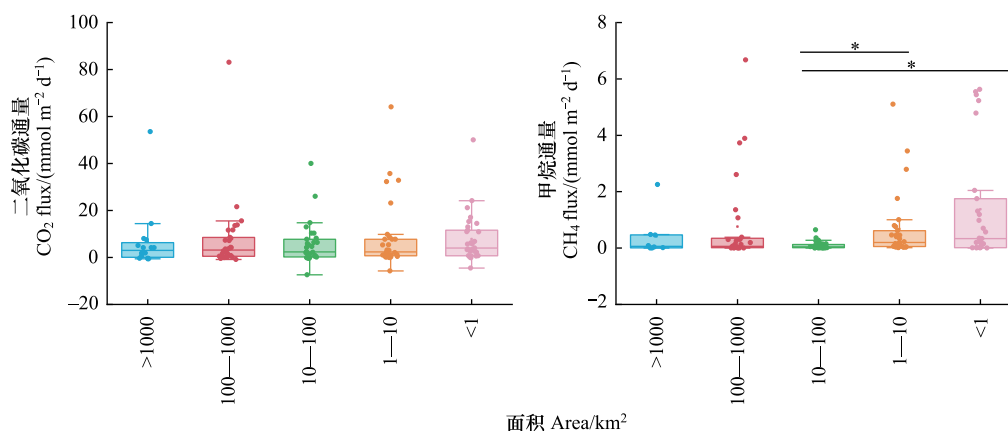


图3 不同面积的湖泊温室气体排放通量

Fig.3 CO₂ and CH₄ emission fluxes from lakes of different area

1.5 不同水深湖泊温室气体排放特征

如图4所示,水深 > 30 m 的湖泊 CO₂ 排放量为 (48.35 ± 21.66) mmol m⁻² d⁻¹,显著高于水深 $0-30$ m 的湖

泊,而水深为 0—5 m 与 5—30 m 的湖泊 CO_2 排放通量没有显著差异 ($P < 0.05$)。位于中国青藏高原的当惹雍措湖 CO_2 排放通量最大,为 $175.20 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,其湖泊深度为 223 m。 CH_4 排放通量则呈现相反的趋势,水深 0—5 m 的浅水湖泊 CH_4 排放通量最大,为 $1.68 \pm 0.68 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,显著高于水深 $> 30 \text{ m}$ 湖泊 CH_4 排放通量 ($(0.05 \pm 0.02) \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) ($P < 0.05$)。 CH_4 排放通量最大值出现在水深为 1.7 m 的星星湖,为 $5.20 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,最小值出现在水深 89.6 m 的抚仙湖 ($7.50 \times 10^{-4} \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)。

随着水深增加,湖泊 CO_2 排放通量逐渐增加,而 CH_4 排放通量随着湖泊水深增加而减小。水深是影响温室气体排放的重要因素,研究表明,其与 CO_2 排放通量呈正相关关系,与 CH_4 通量负相关^[15–16]。浅水湖泊 CH_4 在水体中的传输路径短,停留时间短,降低了 CH_4 被氧化的可能性,有利于 CH_4 向大气释放^[17]。

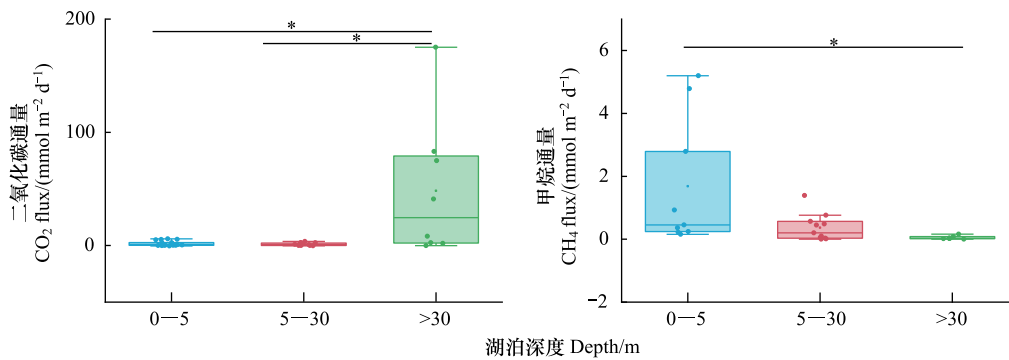


图 4 不同水深的湖泊温室气体排放通量

Fig.4 CO_2 and CH_4 emission fluxes from lakes of different water depth

1.6 不同营养状态湖泊温室气体排放特征

富营养化湖泊的温室气体排放通量均显著高于中、贫营养湖泊通量,中营养和贫营养湖泊温室气体排放通量没有显著差异 ($P < 0.05$)。富营养化湖泊中 CO_2 通量为 $2.00 \pm 0.51 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,是中营养和贫营养湖泊中 CO_2 通量的 4.19 和 22.24 倍(图 5)。富营养化湖泊中 CH_4 通量为 $0.33 \pm 0.09 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,是中营养和贫营养湖泊中 CH_4 通量的 9.72 和 12.10 倍。其中太湖(富营养化)的 CO_2 和 CH_4 排放通量最大,分别为 $7.22 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 和 $0.93 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 。

Zhou 等人(2020)研究发现,随着湖泊富营养化程度的增加, CH_4 通量呈指数级递增^[18]。富营养化程度直接影响湖泊生物呼吸和光合作用^[19],从而影响温室气体的产生和排放过程。作为典型富营养化湖泊的太湖,蓝藻水华是影响温室气体排放的主要因素。蓝藻聚集、分解导致聚集区水体溶解氧降低、营养盐和有机质含量增加,促进水体和沉积物中碳转化功能微生物的生长。另外,蓝藻残体被微生物分解也会产生温室气体^[20]。Ni 等发现湖泊富营养化程度与二氧化碳分压($p\text{CO}_2$)密切相关,能够解释 $p\text{CO}_2$ 的动态和来源^[21]。

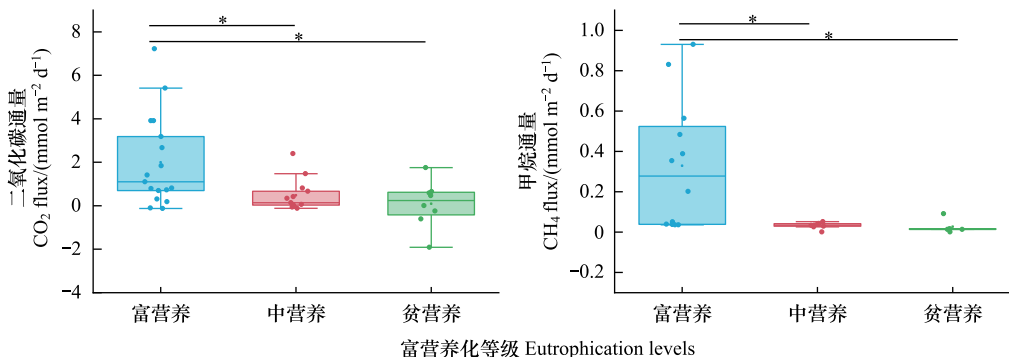


图 5 不同富营养化等级的湖泊温室气体排放通量

Fig.5 CO_2 and CH_4 emission fluxes from lakes of different eutrophication levels
<http://www.ecologica.cn>

以上结果表明,海拔、湖泊盐度、面积、深度和营养水平均对湖泊的温室气体的排放有显著影响。而这些因素与湖泊的形成方式(构造运动、气候变化、地貌演化等)、所处的自然地理环境(湿润区、干旱区等)等密切相关,往往同时发挥作用,产生复杂的叠加效应。而这种叠加效应又往往通过影响湖泊的水温、透光度、溶解氧、pH、营养盐等理化性质等,影响湖泊温室气体的产生、消耗和排放过程,进而影响湖泊温室气体排放通量。因此,本文在第4节详细讨论影响因素的作用机制。

2 湖泊温室气体排放途径及微生物机制

2.1 湖泊温室气体排放途径

2.1.1 扩散传输

扩散传输是温室气体从高浓度向低浓度的分子运动。扩散通量主要由气体溶解系数、气体传质系数和气体在水体与大气之间的浓度差决定,具体计算公式如下:

$$F = \alpha k_{g,T} \Delta P \quad (1)$$

式中, F 为气体扩散通量, α 为气体溶解系数, $k_{g,T}$ 为气体传质系数, ΔP 为气体在与大气之间的浓度差。扩散传输方式在湖泊温室气体排放中占据主导地位。已有研究表明,通常情况下扩散传输所运移的温室气体能够贡献湖泊生态系统约60%—90%的温室气体排放^[2, 22]。

2.1.2 冒泡排放

冒泡排放是 CH_4 由沉积物—水体界面排放至大气的重要途径, CO_2 的溶解度和液相阻力较大,导致其通过冒泡排放的通量仅为1—5%^[23]。冒泡排放通常发生在沉积物中有机物含量丰富的水体中。冒泡途径发生的条件为:

- (1) 沉积物具有较高的产甲烷速率;
- (2) 水柱中 CH_4 的浓度达到一定水平;
- (3) 水体压力超过沉积物溶液表面张力。

沉积物中 CH_4 产生速率直接影响气泡的形成和数量^[24]。 CH_4 生成和排放的过程中,当沉积物产甲烷速率超过临界值,沉积物液相中 CH_4 达到饱和,溶解的 CH_4 气体分子会形成气泡^[25—26]。与扩散传输相比,气泡形式的 CH_4 在水体中的上升速度更快,被氧化的概率降低,导致更高比例的 CH_4 进入大气中^[27],对总通量的贡献有时可达56%^[28]。研究表明,营养丰富、严格厌氧的浅水湖泊中,冒泡途径是甲烷排放的主要途径^[29]。

2.1.3 植物传输

在植物生长茂盛的水域,植物传输是沉积物产生 CH_4 传输至大气的重要途径^[30]。有研究表明,在生长旺盛季,通过植物传输的 CH_4 排放通量占总排放通量的90%^[31]。沉积物产生的 CH_4 可通过植物向根部输送氧气的通气组织向大气直接输送^[32]。传输过程和输送量由于植物类型的不同而存在差异^[33]。挺水植物可以直接将沉积物中产生的 CH_4 输送到大气中,沉水植物则只能将 CH_4 输送到水体中,再扩散至大气中,这一过程会增加 CH_4 在传输过程中被氧化的概率^[34]。

2.2 湖泊温室气体排放的微生物机制

通常,有氧条件下有机碳被微生物降解为 CO_2 ,厌氧条件下被矿化和降解为 CH_4 ^[35]。湖泊温室气体来源、转化过程及其机制的复杂性和不均一性决定了温室气体排放通量具有强烈的时空异质性。

湖泊中的 CO_2 主要来自湖泊内部生物的异养呼吸、有机质的分解和矿化(包括微生物过程和物理化学分解过程)以及随地表径流进入湖泊的陆源 CO_2 (图6)。微生物通过酶促反应参与有机质的分解和矿化,将复杂的有机质(有机质大分子)转化为简单的有机质(有机质小分子),最终产生 CO_2 ^[36],这一过程与有机质浓度密切相关。例如,湖泊底泥有机质含量较高,碳储量大,微生物种类较为丰富,因而容易发生强烈的矿化作用,促进复杂的物质交换和转化过程。此外,在营养元素含量高的湖泊中通常也存在着强烈的 CO_2 释放现象,

这也与底物浓度增加从而促进微生物活性有关。同时, CH_4 氧化过程也会产生 CO_2 。

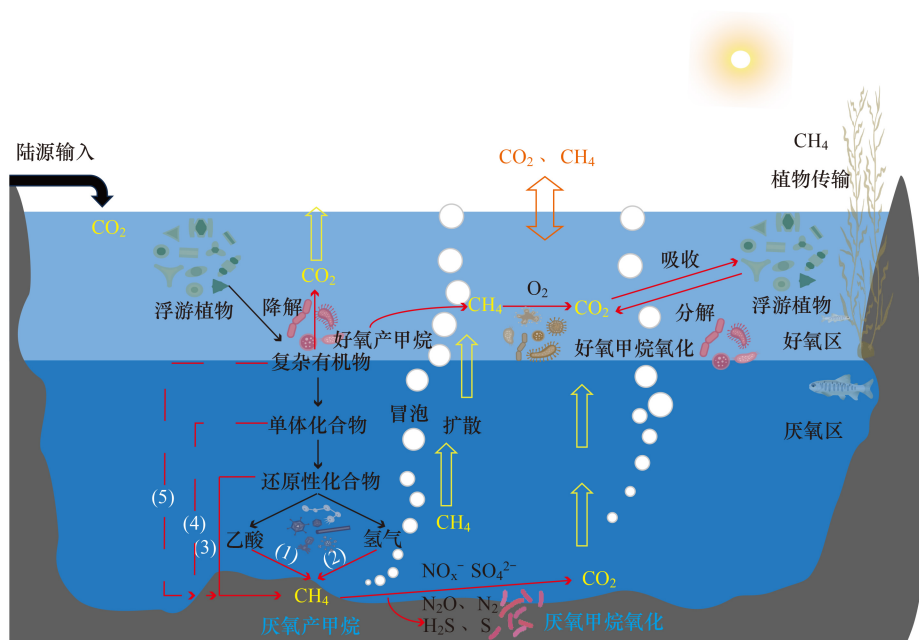


图6 湖泊水体温室气体产排过程示意图

Fig.6 Map of CO_2 and CH_4 production, transport and emission in lake. Pathways of CH_4 production

甲烷产生过程(1)乙酸型;(2)氢型;(3)甲基型;(4)甲氧基型;(5)烷基型。其中虚线表示新发现的潜在产甲烷途径

湖泊水体 CH_4 的产生主要是由产甲烷菌和甲烷氧化菌调控的。传统研究认为,产甲烷过程包括湖泊厌氧沉积物和深水湖泊氧跃层以下的微有氧水体中由产甲烷古菌主导的甲基型、乙酸型和氢型产甲烷过程^[37—38]。近年来,还发现了可直接氧化长链烷烃和甲氧基转化产生甲烷的新型产甲烷过程^[39—40],突破了产甲烷古菌只能利用简单化合物生长的传统认知。越来越多的学者还发现湖泊好氧环境中也存在产甲烷过程,含氧水体中 CH_4 过饱和现象被称为“甲烷悖论”^[41]。有氧条件下甲烷的产生机制主要有两种:

(1) 产甲烷菌通过改变相关基因合成抗氧化途径或依附初级生产者光合作用所提供的“厌氧微环境”和底物来产生 CH_4 ^[42—43];

(2) 非产甲烷的其他微生物(如:蓝细菌(Cyanobacteria)、 α 、 γ -变形菌纲(α 、 γ -Proteobacteria)、红螺菌目(Rhodobacterales))在好氧条件下,通过利用有机磷酸盐中的甲基磷酸产生 CH_4 ^[44—45]。有机磷酸盐的结构特征是与磷酸基团相连的碳由 C-P 键直接连接,结构最简单的甲基磷酸的 C-P 键裂解后的直接产物就是 CH_4 ^[46—47]。

湖泊水体中 CH_4 的氧化主要依靠好氧甲烷氧化菌进行。研究表明,在沉积物中厌氧产生的 CH_4 大部分在含氧沉积物—水体界面和水柱中被氧化^[48]。好氧甲烷氧化是一个需氧的过程,受到水体溶解氧含量的限制^[49]。但是过高的溶解氧又会影响到好氧甲烷氧化菌的生长和活性,抑制好氧甲烷氧化过程^[50]。好氧甲烷氧化微生物通过甲烷单加氧酶(methane monooxygenase, MMO, 由 *pmoA* 基因编码)将 CH_4 氧化为甲醇,最终产生 CO_2 ^[48]。由于细胞结构和反应途径的差异,好氧甲烷氧化菌被分为 Type I 型和 Type II 型,并进一步根据好氧甲烷氧化菌的分类学特征,将 Type I 型和 Type II 型分别划归到 γ -变形菌纲(Gammaproteobacteria)和 α -变形菌纲(Alphaproteobacteria)。后续研究又报道了属于疣微菌门(Verrucomicrobia)的 Type III 型好氧甲烷氧化菌^[51—52]。

甲烷氧化还可以在厌氧条件下进行。厌氧甲烷氧化微生物以 CH_4 作为唯一电子供体,以硝酸(亚硝酸)盐、硫酸盐和金属氧化物等作为电子受体的氧化还原反应过程,反应结果将 CH_4 氧化为 CO_2 , 同时将作为电子

受体的物质还原^[53–55]。后又逐渐发现生物炭、磺酸盐(AQDS)、硒酸盐、氯酸盐电极等作为电子受体的厌氧甲烷氧化过程^[56–60]。厌氧甲烷氧化微生物包括早期发现的隶属广古菌门的厌氧甲烷古菌(anaerobic methanotrophic archaea, ANME),以及后期研究发现的 NC10 门细菌和隶属广古菌门的一个厌氧甲烷氧化菌的新分支(ANME-2d)^[61]。以硝酸盐为电子受体的催化过程是通过反向产甲烷途径实现的,以亚硝酸盐为电子受体的催化过程是通过内产氧途径实现的,并将亚硝酸盐还原为氮气^[61–62]。以硫酸盐为电子受体的催化甲烷氧化的途径包括反向产甲烷途径、乙酰生成途径和甲基生成途径^[63–64]。

如前所述,湖泊温室气体的产生和排放受到多种因素的制约。各类研究最终所观测的排放通量结果往往是湖泊物理化学性质、所处地理环境以及微生物过程交互作用的综合反映。尽管有诸多研究开展了湖泊水体、沉积物以及各种界面过程中微生物介导的温室气体产生和转化研究,并在一定程度上解释了其中的微生物作用机理。但是,由于环境因子组成的复杂性,在不同的环境条件下,温室气体的排放机制对湖泊系统温室气体通量的贡献仍然有诸多不清楚的地方,厘清不同碳转化途径对温室气体排放的贡献仍有很长的路要走。

3 湖泊温室气体监测方法

湖泊温室气体排放通量监测的方法主要有以下三类,箱法、边界层模型法及微气象法。受气象、水文、下垫面特征等因素的综合影响,不同方法的监测结果可能会存在明显偏差(表 1)。

表 1 湖泊生态系统温室气体通量主要监测方法
Table 1 Methods of monitoring GHG fluxes in lake ecosystems

方法 Methods		原理 Principle	优点 Advantage	缺点 Disadvantage	监测气体 Gas	排放途径 Emission pathway
箱法 Floating chamber	密闭静态箱法	通过收集测定置于水面的密闭箱体內的温室气体浓度,根据气体浓度随时间的变化率计算气体排放通量	原理简单,操作方便,成本较低,方便携带	箱体不统一;只能获得观测时间内的点位数据;受环境因素影响大,人为导致误差大;人工成本高,无法长期大范围连续监测	CO ₂ 、CH ₄	扩散、植物传输
	开放式动态箱法	利用水泵将气体通过尼龙管以恒定流速泵入箱体腔室内,利用光声痕量气体分析仪测定温室气体浓度	连续监测、能够捕获短时间内通量变化	受环境影响大,存在较大不确定性	CH ₄	扩散、冒泡
边界层模型法 Boundary layer method		基于水-气界面气体扩散过程的半经验模型方法,通过测量水体溶存气体浓度与大气中气体浓度差,结合气体交换系数计算水—气界面气体扩散通量。	应用范围广、连续监测	受环境影响大,存在较大不确定性	CO ₂ 、CH ₄	扩散传输
微气象学方法 Micrometeorological method	涡度相关法	通过测量和计算 CO ₂ 、H ₂ O 等物理量的脉动(痕量气体脉动)与垂直风速的脉动(三维风脉动)的协方差求得湍流通量。根据气体分析仪是否开放分为开路和闭路系统	快速响应、长期连续监测	成本高、技术复杂、需要定期维护、对环境要求高	CO ₂ 、CH ₄	扩散、冒泡、植物传输
倒置漏斗法 Inverted funnel method		将倒置漏斗装置放于水体表面以下,利用气体采集器从漏斗顶端径口处收集气泡,分析气体浓度	观测气泡排放通量	无法实现区域连续监测	CH ₄	冒泡传输
超声探测技术 Ultrasound technology		通过探测器识别水体中气泡发出的声波反馈,根据其反射和传播的差异来判断是否有气泡存在,计算气泡含量	测量精度高、连续性好	技术要求高;水深小于 2 m 的较浅区域不适用	CH ₄	冒泡传输

3.1 箱法

顾名思义,箱法是指通过收集测定置于水面的密闭箱体內的温室气体浓度,根据气体浓度随时间的变化

率计算气体排放通量^[65-66]。传统静态箱法是现场收集气体后带回实验室利用气相色谱法分析获得气体浓度。静态箱的箱体包括密闭式和开放式,其中密闭式箱法为最常用的方法,其气体排放通量的计算公式为:

$$F = \frac{SPF_0 V}{R(273.15 + T)A} \quad (2)$$

式中, F 为待测气体通量($\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$), S 为箱内不同时间气体浓度回归所得曲线斜率(s^{-1}), P 为实际环境大气压(Pa), F_0 为时间转换系数(86400), V 为箱体体积(m^3), R 为气体常数($8.314472 \text{ Pa m}^3 \text{ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), T 为箱体内温度($^{\circ}\text{C}$); A 为箱体覆水面积/底面积(m^2)。

箱法监测湖泊水—气界面温室气体通量原理简单,操作方便,成本较低,方便携带的优点,使其成为最广泛使用的监测方法之一。然而该方法只能获得对应的点位数据,不适宜开展大区域观测。观测结果也只能反映观测时期内的排放水平,无法反映年排放水平。且由于人工成本过高,难以实现长期监测。

开放式动态箱可以用来监测甲烷的冒泡排放通量,主要优点是连续监测并且能够捕获短时间内通量的动态变化^[67]。利用水泵将气体通过尼龙管以恒定流速泵入箱体腔室内,利用光声痕量气体分析仪测定温室气体浓度。通量计算公式为:

$$F = \frac{f(C_o - C_i)}{A} \quad (3)$$

式中, F 为冒泡甲烷通量, f 为气体流速, C_o 和 C_i 分别为管出口和入口处的气体浓度, A 为水面交换面积。

除此之外,倒置漏斗法和超声探测技术也可以用来监测甲烷的冒泡排放通量。将倒置漏斗装置放于水体表面以下,利用气体采集器从漏斗顶端径口处收集气泡,分析气体浓度^[68]。气泡排放气体通量计算公式为:

$$F = \frac{CV}{AT} \quad (4)$$

式中, F 为冒泡甲烷通量, C 为气体浓度, V 为倒置漏斗内收集到的气体体积, T 为观测时长, A 为漏斗口径面积。

超声探测技术主要通过探测器识别水体中气泡发出的声波反馈,根据其反射和传播的差异来判断是否有气泡存在。当气泡存在时,由于声波阻抗的大幅度变化,超声波会被反射回去,而不会到达接收端,这样传感器就能检测出气泡的存在^[69]。湖泊较浅区域仍需要倒置漏斗法补充。

3.2 边界层模型法

边界层模型法(Boundary Layer method)通常是通过测量水体溶存气体浓度与大气中气体浓度差,结合气体交换系数计算水—气界面气体扩散通量^[70]:

$$F = ck(C_w - C_a) \quad (5)$$

式中, F 为温室气体扩散通量($\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$), c 为纳量转换系数, k 为水气界面气体交换速率(m/s), C_w 为表层水体溶解气体浓度(mol/m^3), C_a 为表层水体与大气达到平衡时的水体中的气体浓度(mol/m^3),可根据待测气体在大气中的分压和亨利常数计算获得。其中水—气界面气体浓度主要由顶空平衡法和水化学平衡法计算获得,气体交换系数主要通过风速模型法计算获得。

3.3 微气象学法

微气象学法由于其原位连续监测的优势,被广泛应用于陆地、湿地、湖泊生态系统^[71-73]。微气象学法通过监测近地面大气湍流运动特征,包括温度、湿度、风速等,以及待测气体的浓度变化来计算近地面气体排放通量。微气象学法主要包括示踪剂法^[74]、质量平衡法(Mass-budget techniques, MB)^[75]、能量平衡法、涡度相关法(Eddy Covariance technique, EC)^[76-78]和通量梯度法(Flux-gradient method, FG)^[75]等。

涡度相关法也称为涡度协方差法^[79],通过测量和计算 CO_2 、 H_2O 等物理量的脉动(痕量气体脉动)与垂直风速的脉动(三维风脉动)的协方差求得湍流通量^[80],是目前最常用的微气象学法^[81]。涡度系统由三维超声风速仪、红外气体分析仪和数据采集器组成,根据气体分析仪是否开放分为开路和闭路系统^[82]。开路系统受

降雨、沙尘、雾霾等环境影响较大,且需要进行密度效应校正。闭路系统气体管路衰减温度脉冲,不受外界环境变化的影响。基于物质和能量守恒方程,涡度相关仪器应该安装在常通量层内(通量随高度不发生变化的近地面层),使得大气和下垫面基本满足稳态和均质的状态^[83-84]。然而,在自然环境中,难以完全满足涡度协方差理论的要求(下垫面均质、平均垂直风速为0、大气稳态性等),因此需要对观测数据进行质量控制,校正现实与理想环境间差异导致的不确定性^[85]。

4 湖泊温室气体通量估算准确性影响因子分析

湖泊温室气体排放途径的多样性、产生机制的复杂性和监测方法的不统一为通量估算带来了困难。综合评估影响温室气体产生、排放过程和温室气体不同通量观测方法的影响因子有助于理解温室气体排放的不确定性,提高通量估算的准确性。化学因素、物理因素和生物因素均会影响湖泊温室气体的产生、排放和监测过程^[86]。这些因素主要通过影响碳转化微生物、碳转化的环境条件、温室气体产生碳源、温室气体排放渠道、扩散条件、仪器设备、监测环境条件等调控温室气体的产生、消耗、扩散和排放通量(表2)。

表 2 影响湖泊温室气体的产生、排放和监测过程的因素
Table 2 Factors affecting CO₂ and CH₄ production, emission, and monitoring processes in lake ecosystems

影响因子 Impact factor	因子类型 Type	影响过程 Impact process	影响途径 Impact pathway
溶解性有机碳 Dissolved organic carbon	化学因子	产生、消耗	(1)、(3)
营养盐 Nutrients	化学因子	产生、消耗	(1)、(3)
水温 Water temperature	物理因子	产生、消耗、扩散	(1)、(2)
溶解氧 Dissolved oxygen	物理因子	产生、消耗、扩散	(1)、(2)
风速 Wind speed	物理因子	产生、消耗、扩散、监测	(2)、(5)、(7)
流速 Flow velocity	物理因子	产生、消耗、扩散、监测	(2)、(5)、(7)
植物 Aquatic vegetation	生物因子	产生、消耗、扩散	(1)、(2)、(4)
箱体结构 Chamber structure	物理因子	箱法监测	(6)
气体收集方法 Gas sampling method	物理因子	箱法监测	(7)
水气界面浓度 Air-water interface gas concentration	物理因子	边界层模型法	(7)
气体交换速率 Gas exchange rate	物理因子	边界层模型法	(7)
仪器类型 Instrument type	物理因子	涡度相关法监测	(6)
观测场环境条件 Environmental conditions	物理因子	涡度相关法监测	(7)

影响途径:(1)碳转化微生物生长和活性;(2)碳转化的环境条件;(3)CO₂和CH₄产生碳源;(4)CO₂和CH₄排放渠道;(5)扩散条件;(6)仪器设备;(7)监测环境条件

4.1 温室气体产生、排放过程的影响因子分析

温室气体的产生和排放过程本质上是一个微生物介导的催化化学反应。因此,影响该反应过程的因素主要包括底物浓度、反应温度以及影响“催化剂”活性的环境因子等。

(1)底物浓度。温室气体产生依赖不同途径的碳源,包括陆源有机碳输入、植物光合作用固碳以及生物有机体分解等。这些碳源或者通过沉积作用赋存于底泥,或者溶解于水体形成溶解性有机碳,或者悬浮于水体形成颗粒态有机碳,但均可被微生物利用产生温室气体。一般而言,底物浓度的增加有利于温室气体的产生及转化,例如CO₂和CH₄的产生、CH₄氧化等。湖泊中的溶解性有机碳(DOC)是微生物维持生长的可利用底物,同时也是CO₂和CH₄的产生的直接碳源。研究表明,水体CO₂和CH₄排放通量与DOC含量呈显著正相关关系^[87-88]。湖泊有机质的类型会直接影响温室气体排放通量。有色溶解有机物(CDOM)是DOM的一部分,主要由陆源输入,CDOM含量高的湖泊往往能够排放更多的CO₂。然而CDOM会影响湖泊初级生产者接受光照,从而导致产甲烷的碳源和微生物可利用底物减少^[89]。

(2)湖泊温度。一方面,微生物介导的催化反应需要适宜的温度以充分提高化学反应速率,发挥微生物

的生物催化作用,例如温度升高增加呼吸作用,提高温室气体产生量,而产甲烷菌和甲烷氧化菌的活性也与温度密切相关。当水温过低时会影响氢营养型产甲烷菌的活性,限制 CH_4 产生^[90]。湖泊水温升高会激发微生物活性,促进有机质分解,促进水体中温室气体向大气释放^[91];另一方面,微生物的生长也需要适宜的温度。当作为催化剂的微生物种群达到适宜的数量后,才能更好地发挥催化剂的作用^[92]。一般而言,随着温度升高,产甲烷菌的丰度和多样性增加,产甲烷速率随之增加^[93]。

(3) 影响微生物催化活性的其他因子,包括光照、溶解氧(DO)、营养盐浓度等。最明显的例子,光照决定着湖泊生态系统的净初级生产力;DO 不仅在浓度上决定着各个界面过程的好氧和厌氧状态,还可以通过空间分布的不均一性决定微区的厌氧或好氧特征;一般而言,有氧状态下有机物产生温室气体,而在缺氧状态下,有机物主要产生 CH_4 。沉积物中产甲烷菌产生的部分 CH_4 在水体扩散的过程中,被氧气临界面的甲烷氧化菌消耗,导致扩散到大气中的 CH_4 减少。研究发现微生物细胞内酶对 DO 的响应不同。在氧气含量充足的情况下,产甲烷古菌胞内辅酶活性下降,导致产甲烷过程受到抑制^[90]。而营养盐本身不仅是某些反应的直接参与者,同时其浓度的变化、形态的转化也能够影响到湖泊水体的物理化学性质,从而进一步影响温室气体的产生和转化。营养盐不但能够为产甲烷菌提供底物,其分解过程还会消耗水中 DO 含量,导致厌氧环境,调控湖泊 CH_4 产生和消耗过程。水体营养盐含量是影响水生植物代谢和维持初级生产力的关键因子。营养盐含量增加,促进水生植物代谢吸收营养盐,调节水体 pH,增加生物呼吸作用,促进 CO_2 在水—气界面进行交换。

前已述及,温室气体的排放主要涉及扩散、冒泡和植物传输 3 种途径。因此,与这 3 种途径密切相关的物理、化学、生物因子均会对排放过程产生影响。例如,温度影响温室气体在水体中的溶解度,影响其在水体中的运移过程;当水温升高,气体在水中的溶解降低,更多的气体扩散至大气中。另外,水温能够影响浮游植物的呼吸和光合作用,进而影响水体中溶解性 CO_2 的含量^[94]。而风速则可以通过影响湖泊水-气界面的大气环流进一步影响不同界面的物质交换,进而影响湖泊温室气体排放通量。较大的风速可能会导致沉积物再悬浮,沉积物中的碳酸盐溶解于水中,水体中 CO_2 含量增加。风速增大,水—气界面的扩散阻力减小,湍流交换加强,促进水中 CO_2 扩散到大气中^[95]。风速的扰动能够促进沉积物中 CH_4 进入水体,同时增加水中 DO 含量,促进甲烷氧化作用^[96]。另外,湖泊水流速度能够通过影响藻类生长及水体透光性影响温室气体排放通量^[97]。

植物根部和通气组织能够作为沉积物产生的 CH_4 输送到大气传输通道。植物不仅能够通过光合固碳和截留富集作用为温室气体的产生提供碳源,其自身还能产生和吸收 CH_4 气体^[98-99]。另外,植物还能通过碳周转,分泌根系分泌物,为微生物提供生长必须的底物。藻类大量繁殖增加了水体中不稳定性 DOC 的含量,为异养微生物生长提供能量,不稳定性 DOC 降解又能产生大量的温室气体^[100],同时还会导致水体富营养化,加快了水体溶解氧的消耗,影响温室气体的排放通量^[99]。

上述因子之间相互作用、相互制约,特别是温度、光照、溶解氧等湖泊物理性质又受到海拔、气候、气象等诸多自然地理要素的影响,因此极为复杂,给温室气体产生、转化及排放的研究带来了很多困难,亟待开展系统性深入探索。

4.2 温室气体监测的影响因子分析

箱法测量温室气体通量的研究中,箱体的形状、结构、放置方式、采集时间和水面稳定性等均会影响最终的气体通量观测结果。目前常用的箱体多为圆柱形和方形。圆柱形箱体在流动水面上具有一定的优势,能够降低箱体对水面流体运动的影响,从而减少对观测气体测量的扰动^[101]。测量时箱体放置方式的不同导致箱体下端延伸到水下的高度不同,影响箱体的气密性和水流流速,进而影响监测气体的通量。采样时样品的采集时间、抽气频率、抽气次数和抽气量均会影响箱体内气体浓度的变化,从而影响气体通量观测结果。水面稳定性的影响也非常明显。在低湍流区,箱体运动会显著增加采样区域内的表层水运动,会导致气体观测通量被高估 2—10 倍;在高湍流区,箱体运动带来的额外湍流影响不显著^[102]。

水气界面浓度和气体交换速率是边界层模型法公式中的两个核心参数。其中,水—气界面浓度通常采用

顶空平衡法分析,顶空气体的选择、水汽体积比、震荡强度、震荡时长及平衡时间等均会导致气体监测结果的偏差。水化学平衡法也可以用来计算 CO_2 的浓度,但是该方法仅适用于水体 pH 大于 6 的水体,并假设水体中 99% 的碱度来自于碳酸盐碱度。因此,水体 pH 值及非碳酸盐碱度是影响水化学平衡法计算 $p\text{CO}_2$ 的主要因素^[103]。而水—气界面气体传输系数主要通过风速模型法计算,受水面湍流的影响,风速的确定是使用风速模型进行气体交换速率估算的重要误差来源。采用平均风速造成的误差会小于采用瞬时风速的估算;且风速模型在低风速($< 3 \text{ m/s}$)和高风速($> 10 \text{ m/s}$)时均会产生较大误差^[104]。此外,风场、降雨、潮汐、热迁移、植被等也会影响水—气界面气体传输系数的估算^[105]。

影响涡度相关法观测温室其他通量的主要因素包括仪器系统、气象条件和下垫面地形条件。开路式分析仪和闭路式分析仪本身的差异会导致观测结果的差异^[106]。此外,仪器的反应速度、测量精度等也会影响涡度相关系统观测通量的准确性。大气稳定性和复杂的气象条件变化会直接影响涡度相关系统的观测值。现实情况的下垫面很难达到均质的要求,需要通过其他实验手段进一步估算不同下垫面类型的贡献。

5 结论与展望

湖泊在全球广泛分布,其高度的空间异质性决定了不同类型湖泊的温室气体排放特征有明显差异。超高海拔地区 CO_2 排放通量显著高于中高海拔地区,低海拔地区 CH_4 排放通量显著高于中高海拔地区;咸水湖的 CO_2 排放通量显著高于淡水湖,小面积(面积 $< 1 \text{ km}^2$)湖泊对 CH_4 的排放通量贡献最大,显著高于面积为 1— 100 km^2 的湖泊;水深越大,湖泊 CO_2 排放通量越大, CH_4 排放通量则越小;富营养化湖泊的温室气体排放通量显著高于中营养和贫营养湖泊。湖泊温室气体主要是由微生物驱动的碳转化过程产生的,并通过扩散、冒泡和植物扩散三种主要途径排放至大气中。目前监测湖泊温室气体通量的方法主要有箱法、边界层模型法和微气象法。影响温室气体产生、传输和监测的因子均会影响湖泊温室气体的排放通量估算准确性。

湖泊生态系统温室气体排放及相关机制的研究是一个系统工作。如前所述,涉及到的影响因素较多,且因素之间存在复杂的相互作用,已有研究还存在较多的不足。一方面,由于监测体系和方法的不一致,研究结果之间的可比性相对较差;另一方面,对温室气体产生、排放和转化的微观机制也还有诸多不明确的地方,尤其是对界面过程碳转化的微生物驱动机制还缺少深入分析。针对湖泊温室气体研究中存在的较多不确定性问题,应重点开展以下研究:

(1) 加强温室气体排放通量监测影响因素及其作用机理研究,完善观测方法学体系。一方面明确不同监测方法之间的误差来源,增强研究结果之间的可比性,另一方面通过开展广泛的合作研究,实现多手段联合监测。

(2) 加强湖泊生态系统界面过程的碳转化研究,特别是微生物驱动的转化过程研究。利用组学技术和稳定同位素方法,定量探索湖泊水—气界面、好氧—厌氧水柱界面、水体—沉积物界面和水陆交互界面微生物碳降解、碳固定、产甲烷、甲烷氧化过程,尤其是好氧产甲烷和厌氧甲烷氧化过程机制。

(3) 加强湖泊温室气体排放通量、关键微生物指标以及环境因子之间的数据统计模型和算法研究。将宏观通量监测与微观机制研究相结合,充分挖掘已有报道中的数据信息,利用机器学习算法,构建基于人工智能的分析模型,结合大尺度遥感监测技术,逐步建立基于湖泊物理和化学过程的温室气体排放通量预测参数化方案。

(4) 加强湖泊研究的系统性。诸多物理、化学要素与生物因子之间的复杂相互作用和相互影响,使得无论是温室气体的观测、还是形成机制等研究都面临较多困难,开展单一的因子观测研究很难满足湖泊系统科学的需求,也难以解决不确定性所涉及的诸多科学问题。加强系统研究和合作研究是必由之路。

参考文献 (References):

- [1] Santoso A B, Hamilton D P, Schipper L A, Ostrovsky I S, Hendy C H. High contribution of methane in greenhouse gas emissions from a eutrophic

- lake: a mass balance synthesis. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 2021, 55(3): 411-430.
- [2] Raymond P A, Hartmann J, Lauerwald R, Sobek S, McDonald C, Hoover M, Butman D, Striegl R, Mayorga E, Humborg C, Kortelainen P, Dürr H, Meybeck M, Ciais P, Guth P. Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature*, 2013, 503(7476): 355-359.
- [3] Kumar A, Mishra S, Bakshi S, Upadhyay P, Thakur T K. Response of eutrophication and water quality drivers on greenhouse gas emissions in lakes of China: a critical analysis. *Ecohydrology*, 2023, 16: e2483.
- [4] Denfeld B A, Lupon A, Sponseller R A, Laudon H, Karlsson J. Heterogeneous CO₂ and CH₄ patterns across space and time in a small boreal lake. *Inland Waters*, 2020, 10(3): 348-359.
- [5] 郑喜玉, 张明刚, 李秉孝, 徐昶. 中国盐湖志. 北京: 科学出版社, 2002.
- [6] Yu H F, Shi X H, Wang S H, Zhao S N, Sun B, Liu Y, Yang Z X. Trophic status of a shallow lake in Inner Mongolia: long-term, seasonal, and spatial variation. *Ecological Indicators*, 2023, 156: 111167.
- [7] 高扬, 罗飏, 沈迪, 贾珺杰, 陆瑶, 王朔月. 青藏高原水体碳源汇过程的重新认知与挑战. *湖泊科学*, 2023, 35(6): 1853-1865.
- [8] Liu H, Xiao S B, Liu W G, Wang H Y, Liu Z H, Li X Z, Zhang P, Liu J. Salinity decreases methane concentrations in Chinese lakes. *Science of The Total Environment*, 2024, 937: 173412.
- [9] Liao Y S, Xiao Q T, Li Y M, Yang C, Li J L, Duan H T. Salinity is an important factor in carbon emissions from an inland lake in arid region. *Science of The Total Environment*, 2024, 906: 167721.
- [10] Xun F, Li B, Chen H, Zhou Y Q, Gao P X, Xing P. Effect of salinity in alpine lakes on the southern Tibetan Plateau on greenhouse gas diffusive fluxes. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2022, 127(7): e2022JG006984.
- [11] Poffenbarger H J, Needelman B A, Megonigal J P. Salinity influence on methane emissions from tidal marshes. *Wetlands*, 2011, 31(5): 831-842.
- [12] Yan F P, Sillanpää M, Kang S C, Aho K S, Qu B, Wei D, Li X F, Li C L, Raymond P A. Lakes on the Tibetan Plateau as conduits of greenhouse gases to the atmosphere. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2018, 123(7): 2091-2103.
- [13] Kankaala P, Huotari J, Tulonen T, Ojala A. Lake-size dependent physical forcing drives carbon dioxide and methane effluxes from lakes in a boreal landscape. *Limnology and Oceanography*, 2013, 58(6): 1915-1930.
- [14] Holgersson M A, Raymond P A. Large contribution to inland water CO₂ and CH₄ emissions from very small ponds. *Nature Geoscience*, 2016, 9(3): 222-226.
- [15] Borges A V, Deirmendjian L, Bouillon S, Okello W, Lambert T, Roland F A E, Razanamahandry V F, Voarintsoa N R G, Darchambeau F, Kimirei I A, Descy J P, Allen G H, Morana C. Greenhouse gas emissions from African lakes are no longer a blind spot. *Science Advances*, 2022, 8(25): eabi8716.
- [16] Schrier-Uijl A P, Veraart A J, Leffelaar P A, Berendse F, Veenendaal E M. Release of CO₂ and CH₄ from lakes and drainage ditches in temperate wetlands. *Biogeochemistry*, 2011, 102(1): 265-279.
- [17] Juutinen S, Rantakari M, Kortelainen P, Huttunen J T, Larmola T, Alm J, Silvola J, Martikainen P J. Methane dynamics in different boreal lake types. *Biogeosciences*, 2009, 6(2): 209-223.
- [18] Zhou Y W, Song K, Han R M, Riya S, Xu X G, Yeerken S, Geng S X, Ma Y, Terada A. Nonlinear response of methane release to increased trophic state levels coupled with microbial processes in shallow lakes. *Environmental Pollution*, 2020, 265: 114919.
- [19] Atwood T B, Hammill E, Richardson J S. Trophic-level dependent effects on CO₂ emissions from experimental stream ecosystems. *Global Change Biology*, 2014, 20(11): 3386-3396.
- [20] 闫兴成, 张重乾, 季铭, 王明玥, 冉珊珊, 许晓光, 王国祥. 富营养化湖泊夏季表层水体温室气体浓度及其影响因素. *湖泊科学*, 2018, 30(5): 1420-1428.
- [21] Ni M F, Ge Q S, Li S Y, Wang Z K, Wu Y J. Trophic state index linked to partial pressure of aquatic carbon dioxide in a typical karst plateau lake. *Ecological Indicators*, 2021, 120: 106912.
- [22] Yuan J J, Liu D Y, Xiang J, He T H, Kang H, Ding W X. Methane and nitrous oxide have separated production zones and distinct emission pathways in freshwater aquaculture ponds. *Water Research*, 2021, 190: 116739.
- [23] Yang L, Lu F, Wang X K, Duan X N, Tong L, Ouyang Z Y, Li H P. Spatial and seasonal variability of CO₂ flux at the air-water interface of the Three Gorges Reservoir. *Journal of Environmental Sciences*, 2013, 25(11): 2229-2238.
- [24] Baulch H M, Dillon P J, Maranger R, Schiff S L. Diffusive and ebullitive transport of methane and nitrous oxide from streams: are bubble-mediated fluxes important? *Journal of Geophysical Research*, 2011, 116(G4): G04028.
- [25] Delontro T, McGinnis D F, Sobek S, Ostrovsky I, Wehrli B. Extreme methane emissions from a Swiss hydropower reservoir: contribution from bubbling sediments. *Environmental Science & Technology*, 2010, 44(7): 2419-2425.
- [26] Delwiche K B, Hemond H F. Methane bubble size distributions, flux, and dissolution in a freshwater lake. *Environmental Science & Technology*, 2017, 51(23): 13733-13739.
- [27] Joyce J. Physical controls on methane ebullition from reservoirs and lakes. *Environmental & Engineering Geoscience*, 2003, 9(2): 167-178.
- [28] DelSontro T, Boutet L, St-Pierre A, del Giorgio P A, Prairie Y T. Methane ebullition and diffusion from northern ponds and lakes regulated by the interaction between temperature and system productivity. *Limnology and Oceanography*, 2016, 61(S1): 62-77.

- [29] Bastviken D, Cole J, Pace M, Tranvik L. Methane emissions from lakes: dependence of lake characteristics, two regional assessments, and a global estimate. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18(4): GB4009.
- [30] Zhang M, Xiao Q T, Zhang Z, Gao Y Q, Zhao J Y, Pu Y N, Wang W, Xiao W, Liu S D, Lee X H. Methane flux dynamics in a submerged aquatic vegetation zone in a subtropical lake. *Science of The Total Environment*, 2019, 672: 400-409.
- [31] Chanton J P, Arkebauer T J, Harden H S, Verma S B. Diel variation in lacunal CH₄ and CO₂ concentration and $\delta^{13}\text{C}$ in *Phragmites australis*. *Biogeochemistry*, 2002, 59(3): 287-301.
- [32] Li Q S, Deng H Y, He R J, Hu S W, Sun L J, Li M Y, Wu Q L, Zeng J. Effects of different emergent macrophytes on methane flux and rhizosphere microbial communities in wetlands. *Science of The Total Environment*, 2024, 932: 172565.
- [33] 窦渤凯, 王义东, 薛冬梅, 王中良. 挺水和湿生草本植物传输甲烷的过程与机制研究进展. *植物生态学报*, 2017, 41(11): 1208-1218.
- [34] 段晓男, 王效科, 陈琳, 牟玉静, 欧阳志云. 乌梁素海湖泊湿地植物区甲烷排放规律. *环境科学*, 2007, 28(3): 455-459.
- [35] 姚程, 王谦, 姜霞, 郭轶男, 王坤, 吴志皓, 车霏霏, 陈俊伊. 湖泊生态系统碳汇特征及其潜在碳中和价值研究. *生态学报*, 2023, 43(3): 893-909.
- [36] 居琪, 章奇, 曹驰程, 白雷雷, 张晖. 湖泊沉积物中微生物群落对天然有机质输入的响应. *环境科学*, 2021, 42(7): 3263-3271.
- [37] 李煜珊, 李耀明, 欧阳志云. 产甲烷微生物研究概况. *环境科学*, 2014, 35(5): 2025-2030.
- [38] 唐千, 薛校风, 王惠, 邢鹏. 湖泊生态系统产甲烷与甲烷氧化微生物研究进展. *湖泊科学*, 2018, 30(3): 597-610.
- [39] Zhou Z, Zhang C J, Liu P F, Fu L, Laso-Pérez R, Yang L, Bai L P, Li J, Yang M, Lin J Z, Wang W D, Wegener G, Li M, Cheng L. Non-syntrophic methanogenic hydrocarbon degradation by an archaeal species. *Nature*, 2021, 601(7892): 257-262.
- [40] Mayumi D, Mochimaru H, Tamaki H, Yamamoto K, Yoshioka H, Suzuki Y, Kamagata Y, Sakata S. Methane production from coal by a single methanogen. *Science*, 2016, 354(6309): 222-225.
- [41] Repeta D J, Ferrón S, Sosa O A, Johnson C G, Repeta L D, Acker M, DeLong E F, Karl D M. Marine methane paradox explained by bacterial degradation of dissolved organic matter. *Nature Geoscience*, 2016, 9(12): 884-887.
- [42] Grossart H P, Frindte K, Dzialis C, Eckert W, Tang K W. Microbial methane production in oxygenated water column of an oligotrophic lake. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(49): 19657-19661.
- [43] Bogard M J, del Giorgio P A, Boutet L, Chaves M C G, Prairie Y T, Merante A, Derry A M. Oxic water column methanogenesis as a major component of aquatic CH₄ fluxes. *Nature Communications*, 2014, 5: 5350.
- [44] Lenhart K, Bunge M, Ratering S, Neu T R, Schüttmann I, Greule M, Kammann C, Schnell S, Müller C, Zorn H, Keppler F. Evidence for methane production by saprotrophic fungi. *Nature Communications*, 2012, 3: 1046.
- [45] Bizić M, Klintzsch T, Ionescu D, Hindiyeh M Y, Günthel M, Muro-Pastor A M, Eckert W, Urich T, Keppler F, Grossart H P. Aquatic and terrestrial cyanobacteria produce methane. *Science Advances*, 2020, 6(3): eaax5343.
- [46] 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(7): 473-478.
- [47] Horsman G P, Zechel D L. Phosphonate biochemistry. *Chemical Reviews*, 2017, 117(8): 5704-5783.
- [48] 秦宇, 黄璜, 李哲, 鲁伦慧, 汤琼, 苏友恒, 李欣芮. 内陆水体好氧甲烷氧化过程研究进展. *湖泊科学*, 2021, 33(4): 1004-1017.
- [49] Martinez-Cruz K, Sepulveda-Jauregui A, Walter Anthony K, Thalasso F. Geographic and seasonal variation of dissolved methane and aerobic methane oxidation in Alaskan lakes. *Biogeosciences*, 2015, 12(15): 4595-4606.
- [50] Marotta H, Pinho L, Gudas C, Bastviken D, Tranvik L J, Enrich-Prast A. Greenhouse gas production in low-latitude lake sediments responds strongly to warming. *Nature Climate Change*, 2014, 4(6): 467-470.
- [51] van Teeseling M C F, Pol A, Harhangi H R, van der Zwart S, Jetten M S M, Op den Camp H J, van Niftrik L. Expanding the verrucomicrobial methanotrophic world: description of three novel species of *Methylacidimicrobium* gen. nov. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(21): 6782-6791.
- [52] Pol A, Heijmans K, Harhangi H R, Tedesco D, Jetten M S M, Op den Camp H J M. Methanotrophy below pH 1 by a new Verrucomicrobia species. *Nature*, 2007, 450(7171): 874-878.
- [53] Timmers P H, Suarez-Zuluaga D A, van Rossem M, Diender M, Stams A J, Plugge C M. Anaerobic oxidation of methane associated with sulfate reduction in a natural freshwater gas source. *The ISME Journal*, 2015, 10(6): 1400-1412.
- [54] Zhang K, Wu X L, Wang W, Chen J, Luo H B, Chen W, Ma D D, An X C, Chen F H, Cheng L, Mo Y, Wei Z L, Zhang X X. Anaerobic oxidation of methane (AOM) driven by multiple electron acceptors in constructed wetland and the related mechanisms of carbon, nitrogen, sulfur cycles. *Chemical Engineering Journal*, 2022, 433: 133663.
- [55] Contreras J A, Valenzuela E I, Bovio-Winkler P, Etchebehere C, Gabaldón C, Quijano G. Anaerobic methane oxidation: high-rate performance of a continuous bioreactor using nitrate and nitrite as electron acceptors. *Chemical Engineering Journal*, 2023, 466: 143137.
- [56] Scheller S, Yu H, Chadwick G L, McGlynn S E, Orphan V J. Artificial electron acceptors decouple archaeal methane oxidation from sulfate reduction. *Science*, 2016, 351(6274): 703-707.
- [57] Zhang X Q, Xia J, Pu J Y, Cai C, Tyson G W, Yuan Z G, Hu S H. Biochar-mediated anaerobic oxidation of methane. *Environmental Science &*

- Technology, 2019, 53(12): 6660-6668.
- [58] Bai Y N, Wang X N, Wu J, Lu Y Z, Fu L, Zhang F, Lau T C, Zeng R J. Humic substances as electron acceptors for anaerobic oxidation of methane driven by ANME-2d. *Water Research*, 2019, 164: 114935.
- [59] Yu H, Skennerton C T, Chadwick G L, Leu A O, Aoki M, Tyson G W, Orphan V J. Sulfate differentially stimulates but is not respired by diverse anaerobic methanotrophic archaea. *The ISME Journal*, 2021, 16(1): 168-177.
- [60] Luo J H, Chen H, Hu S H, Cai C, Yuan Z G, Guo J H. Microbial selenate reduction driven by a denitrifying anaerobic methane oxidation biofilm. *Environmental Science & Technology*, 2018, 52(7): 4006-4012.
- [61] Welte C U, Rasigraf O, Vaksmaa A, Versantvoort W, Arshad A, Op den Camp H J, Jetten M S M, Lüke C, Reimann J. Nitrate- and nitrite-dependent anaerobic oxidation of methane. *Environmental Microbiology Reports*, 2016, 8(6): 941-955.
- [62] Cui M M, Ma A Z, Qi H Y, Zhuang X L, Zhuang G Q. Anaerobic oxidation of methane: an “active” microbial process. *MicrobiologyOpen*, 2015, 4(1): 1-11.
- [63] Timmers P H A, Welte C U, Koehorst J J, Plugge C M, Jetten M S M, Stams A J M. Reverse methanogenesis and respiration in methanotrophic archaea. *Archaea*, 2017, 2017: 1654237.
- [64] Chi Z F, Zhu Y H, Yin Y. Insight into SO_4^{2-} -dependent anaerobic methane oxidation in landfill: dual-substrates dynamics model, microbial community, function and metabolic pathway. *Waste Management*, 2022, 141: 115-124.
- [65] Li M X, Peng C H, Zhu Q A, Zhou X L, Yang G, Song X Z, Zhang K R. The significant contribution of lake depth in regulating global lake diffusive methane emissions. *Water Research*, 2020, 172: 115465.
- [66] Erkkilä K M, Ojala A, Bastviken D, Biermann T, Heiskanen J J, Lindroth A, Peltola O, Rantakari M, Vesala T, Mammarella I. Methane and carbon dioxide fluxes over a lake: comparison between eddy covariance, floating chambers and boundary layer method. *Biogeosciences*, 2018, 15(2): 429-445.
- [67] Ramos F M, Lima I B T, Rosa R R, Mazzi E A, Carvalho J C, Rasera M F F L, Ometto J P H B, Assireu A T, Stech J L. Extreme event dynamics in methane ebullition fluxes from tropical reservoirs. *Geophysical Research Letters*, 2006, 33(21): L21404.
- [68] Flury S, McGinnis D F, Gessner M O. Methane emissions from a freshwater marsh in response to experimentally simulated global warming and nitrogen enrichment. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2010, 115(G1): 2009JG001079.
- [69] Ostrovsky I, McGinnis D F, Lapidus L, Eckert W. Quantifying gas ebullition with echosounder: the role of methane transport by bubbles in a medium-sized lake. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2008, 6(2): 105-118.
- [70] Raymond P A, Zappa C J, Butman D, Bott T L, Potter J, Mulholland P, Laursen A E, McDowell W H, Newbold D. Scaling the gas transfer velocity and hydraulic geometry in streams and small rivers. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*, 2012, 2(1): 41-53.
- [71] Adisaputro D, De Donato P, Saint-Andre L, Barres O, Galy C, Nourrisson G, Piedevache M, Derrien M. Baseline subsoil CO_2 gas measurements and micrometeorological monitoring: above canopy turbulence effects on the subsoil CO_2 dynamics in temperate deciduous forest. *Applied Sciences*, 2021, 11(4): 1753.
- [72] Zhang Z, Zhang M, Cao C, Wang W, Xiao W, Xie C Y, Chu H R, Wang J, Zhao J Y, Jia L, Liu Q, Huang W J, Zhang W Q, Lu Y, Xie Y H, Wang Y, Pu Y N, Hu Y B, Chen Z, Qin Z H, Lee X H. A dataset of microclimate and radiation and energy fluxes from the Lake Taihu eddy flux network. *Earth System Science Data*, 2020, 12(4): 2635-2645.
- [73] Nicolini G, Castaldi S, Fratini G, Valentini R. A literature overview of micrometeorological CH_4 and N_2O flux measurements in terrestrial ecosystems. *Atmospheric Environment*, 2013, 81: 311-319.
- [74] Grainger C, Clarke T, McGinn S M, Auld M J, Beauchemin K A, Hannah M C, Waghorn G C, Clark H, Eckard R J. Methane emissions from dairy cows measured using the sulfur hexafluoride (SF_6) tracer and chamber techniques. *Journal of Dairy Science*, 2007, 90(6): 2755-2766.
- [75] Laubach J, Kelliher F M. Measuring methane emission rates of a dairy cow herd by two micrometeorological techniques. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 125(3/4): 279-303.
- [76] 严燕儿, 赵斌, 郭海强, 吴千红. 生态系统碳通量估算中耦合涡度协方差与遥感技术研究进展. *地球科学进展*, 2008, 23(8): 884-894.
- [77] Podgrajsek E, Sahlée E, Bastviken D, Natchimuthu S, Kljun N, Chmiel H E, Klemetsson L, Rutgersson A. Methane fluxes from a small boreal lake measured with the eddy covariance method. *Limnology and Oceanography*, 2016, 61(S1): S41-S50.
- [78] Morin T H, Rey-Sánchez A C, Vogel C S, Matheny A M, Kenny W T, Bohrer G. Carbon dioxide emissions from an oligotrophic temperate lake: an eddy covariance approach. *Ecological Engineering*, 2018, 114: 25-33.
- [79] 温学发, 于贵瑞, 孙晓敏. 基于涡度相关技术估算植被/大气间净 CO_2 交换量中的不确定性. *地球科学进展*, 2004, 19(4): 658-663.
- [80] 陈世苹, 游翠海, 胡中民, 陈智, 张雷明, 王秋风. 涡度相关技术及其在陆地生态系统通量研究中的应用. *植物生态学报*, 2020, 44(4): 291-304.
- [81] Massman W J, Lee X. Eddy covariance flux corrections and uncertainties in long-term studies of carbon and energy exchanges. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113(1-4): 121-144.
- [82] Aubinet M, Vesala T, Papale D. Eddy covariance: a practical guide to measurement and data analysis. New York: Springer Science & Business Media, 2012.

- [83] Lee X. Fundamentals of boundary-layer meteorology. Germany: Springer International Publishing, 2018.
- [84] Bou-Zeid E, Anderson W, Katul G G, Mahrt L. The persistent challenge of surface heterogeneity in boundary-layer meteorology: a review. *Boundary-Layer Meteorology*, 2020, 177(2): 227-245.
- [85] Baldocchi D. Measuring fluxes of trace gases and energy between ecosystems and the atmosphere-the state and future of the eddy covariance method. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3600-3609.
- [86] Tang K W, McGinnis D F, Ionescu D, Grossart H P. Methane production in oxic lake waters potentially increases aquatic methane flux to air. *Environmental Science & Technology Letters*, 2016, 3(6): 227-233.
- [87] Wen Z D, Song K S, Zhao Y, Jin X L. Carbon dioxide and methane supersaturation in lakes of semi-humid/semi-arid region, Northeastern China. *Atmospheric Environment*, 2016, 138: 65-73.
- [88] Deemer B R, Holgerson M A. Drivers of methane flux differ between lakes and reservoirs, complicating global upscaling efforts. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2021, 126(4): e2019JG005600.
- [89] Rasilo T, Prairie Y T, Del Giorgio P A. Large-scale patterns in summer diffusive CH₄ fluxes across boreal lakes, and contribution to diffusive C emissions. *Global Change Biology*, 2015, 21(3): 1124-1139.
- [90] Borrel G, Jézéquel D, Biderre-Petit C, Morel-Desrosiers N, Morel J P, Peyret P, Fonty G, Lehours A C. Production and consumption of methane in freshwater lake ecosystems. *Research in Microbiology*, 2011, 162(9): 832-847.
- [91] Rantakari M, Kortelainen P. Interannual variation and climatic regulation of the CO₂ emission from large boreal lakes. *Global Change Biology*, 2005, 11(8): 1368-1380.
- [92] Price P B, Sowers T. Temperature dependence of metabolic rates for microbial growth, maintenance, and survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(13): 4631-4636.
- [93] 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*, 2007, 2(1): 37-48.
- [94] Demars B O L, Gíslason G M, Ólafsson J S, Manson J R, Friberg N, Hood J M, Thompson J J D, Freitag T E. Impact of warming on CO₂ emissions from streams countered by aquatic photosynthesis. *Nature Geoscience*, 2016, 9(10): 758-761.
- [95] 贾磊, 蒲旖旎, 杨诗俊, 苏荣, 明珠, 秦志昊, 张弥. 太湖藻型湖区 CH₄, CO₂排放特征及其影响因素分析. *环境科学*, 2018, 39(5): 2316-2329.
- [96] 赵小杰, 赵同谦, 郑华, 段晓男, 陈法霖, 欧阳志云, 王效科. 水库温室气体排放及其影响因素. *环境科学*, 2008, 29(8): 2377-2384.
- [97] 程炳红, 郝庆菊, 江长胜. 水库温室气体排放及其影响因素研究进展. *湿地科学*, 2012, 10(1): 121-128.
- [98] 杨平, 全川. 淡水水生生态系统温室气体排放的主要途径及影响因素研究进展. *生态学报*, 2015, 35(20): 6868-6880.
- [99] Bertolet B L, Olson C R, Szydlowski D K, Solomon C T, Jones S E. Methane and primary productivity in lakes: divergence of temporal and spatial relationships. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2020, 125(9): e2020JG005864.
- [100] Huttunen J T, Alm J, Liikanen A, Juutinen S, Larmola T, Hammar T, Silvola J, Martikainen P J. Fluxes of methane, carbon dioxide and nitrous oxide in boreal lakes and potential anthropogenic effects on the aquatic greenhouse gas emissions. *Chemosphere*, 2003, 52(3): 609-621.
- [101] Mannich M, Fernandes C V S, Bleninger T B. Uncertainty analysis of gas flux measurements at air-water interface using floating chambers. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 2019, 19(4): 475-486.
- [102] Vachon D, Prairie Y T, Cole J J. The relationship between near-surface turbulence and gas transfer velocity in freshwater systems and its implications for floating chamber measurements of gas exchange. *Limnology and Oceanography*, 2010, 55(4): 1723-1732.
- [103] Abril G, Bouillon S, Darchambeau F, Teodoru C R, Marwick T R, Tammooh F, Ochieng Omengo F, Geeraert N, Deirmendjian L, Polsenaere P, Borges A V. Technical Note: large overestimation of pCO₂ calculated from pH and alkalinity in acidic, organic-rich freshwaters. *Biogeosciences*, 2015, 12(1): 67-78.
- [104] Schilder J, Bastviken D, Hardenbroek M, Kankaala P, Rinta P, Stötter T, Heiri O. Spatial heterogeneity and lake morphology affect diffusive greenhouse gas emission estimates of lakes. *Geophysical Research Letters*, 2013, 40(21): 5752-5756.
- [105] Cole J J, Bade D L, Bastviken D, Pace M L, van de Bogert M. Multiple approaches to estimating air-water gas exchange in small lakes. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2010, 8(6): 285-293.
- [106] 原文文, 张劲松, 孟平, 同小娟, 潘庆梅, 何方杰, 李剑侠. 开路与闭路涡度相关系统对森林生态系统甲烷通量观测的比较. *中国农业气象*, 2019, 40(11): 669.