

# 挺水和湿生草本植物传输甲烷的过程与机制研究进展

窦渤凯<sup>1,2</sup> 王义东<sup>1\*</sup> 薛冬梅<sup>1</sup> 王中良<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>天津师范大学天津市水资源与水环境重点实验室, 天津 300387; <sup>2</sup>天津师范大学地理与环境科学学院, 天津 300387

**摘要** 甲烷(CH<sub>4</sub>)是一种重要的温室气体, 参与大气光化学反应。水生与湿生环境是大气CH<sub>4</sub>的重要来源。挺水和湿生草本植物是CH<sub>4</sub>释放的重要通道, 研究植物如何传输CH<sub>4</sub>具有重要的意义。在植物传输CH<sub>4</sub>的过程中, 根系尤其是侧根根尖区起到了关键调控作用; 通气组织内部的隔膜与根茎连接部位也是调控CH<sub>4</sub>传输的重要界面。在早期的研究中, 关于茎叶排放CH<sub>4</sub>主要通过气孔还是微孔(位于地上部除叶片以外的细小的裂隙与孔洞)这一问题存有争议, 但是微孔的主导传输作用逐渐被后期的研究证实。枯死与损伤的茎干通常促进CH<sub>4</sub>传输排放。扩散与对流是植物传输CH<sub>4</sub>的两种主要机制, 对流的传输效率高于扩散。生物因素(生物量与光合作用等)与环境因子(光照与温、湿度等)共同调控着植物传输CH<sub>4</sub>。目前针对植物传输CH<sub>4</sub>的过程与机制已有较系统的认识, 但需要深入研究下列问题: (1)植物传输CH<sub>4</sub>的系列关键界面中, 各个界面的传输效率如何? 哪个界面对整体传输起决定性作用? (2)扩散与对流分别对各界面交换与整体长距离传输的内在调控作用。(3)各生物与非生物影响因子间的耦合作用机制。(4)物种间CH<sub>4</sub>传输机制与效率的异同。

**关键词** 甲烷传输; 通气组织; 对流; 水生植物; 湿地植物; 温室气体

**引用格式:** 窦渤凯, 王义东, 薛冬梅, 王中良 (2017). 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, 41, 1208–1218. doi: 10.17521/cjpe.2017.0084

## Research advancement in the processes and mechanisms of transporting methane by emerged herbaceous plants and hygrophytes

DOU Bo-Kai<sup>1,2</sup>, WANG Yi-Dong<sup>1\*</sup>, XUE Dong-Mei<sup>1</sup>, and WANG Zhong-Liang<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Tianjin Key Laboratory of Water Resources and Environment, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China; and <sup>2</sup>School of Geographic and Environmental Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China

### Abstract

Methane (CH<sub>4</sub>) is an important greenhouse gas, and is involved in atmospheric chemical reactions. Aquatic and hydric environments are important sources of atmospheric CH<sub>4</sub>. Majority of CH<sub>4</sub> are transported and released to atmosphere by emerged herbaceous plants and hygrophytes in aquatic and hydric environments. In recent decades, there has been increasing attention on how plants transport CH<sub>4</sub>. During CH<sub>4</sub> transportation processes, several interfaces of CH<sub>4</sub> exchange play important roles. First, the tips of lateral roots are primary locations (hotspots) for CH<sub>4</sub> entering the root systems and regulate the gross CH<sub>4</sub> transportation. Then, the diaphragms in the aerenchyma and the root collar impose great resistances for the overall CH<sub>4</sub> transportation processes. In early studies, it was controversial that whether CH<sub>4</sub> emission from plants to atmosphere was controlled by stomas or micropores (small cracks and holes in aboveground part of plant except the blade). Recent studies have confirmed the dominant role of micropores for CH<sub>4</sub> transportation and emission. The dead and damaged stems are widely considered to have positive effects on CH<sub>4</sub> transportation. Diffusion and convection are the two main transporting mechanisms of CH<sub>4</sub>, with the efficiency of convection being generally higher than that of diffusion. Both biological (*e.g.* biomass and photosynthesis) and environmental (*e.g.* light, temperature and humidity) factors regulate the CH<sub>4</sub> transportation. Many studies have contributed to understanding the CH<sub>4</sub> transportation processes and mechanisms by emerged herbaceous plants and hygrophytes. However, there are still some questions needing further investigations. Issues of consideration may include the operational efficiency in the critical interfaces of CH<sub>4</sub> exchange, the plant parts that play a decisive role in the entire CH<sub>4</sub> transportation, the underlying roles of diffusion and convection on CH<sub>4</sub> interfaces exchanges and entire long distance transports, the combined and coupling effects and

收稿日期Received: 2017-03-31 接受日期Accepted: 2017-11-14

\* 通信作者Author for correspondence (E-mail: wangyidong@tjnu.edu.cn)

mechanisms of biotic and abiotic factors, and the similarities and differences of CH<sub>4</sub> transporting processes and mechanisms among plant species.

**Key words** Methane transportation; aerenchyma; convection; aquatic plants; wetland plants; greenhouse gases

**Citation:** Dou BK, Wang YD, Xue DM, Wang ZL (2017). Research advancement in the processes and mechanisms of transporting methane by emerged herbaceous plants and hygrophytes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1208–1218. doi: 10.17521/cjpe.2017.0084

甲烷(CH<sub>4</sub>)是大气中的一种痕量气体, 它参与大气光化学反应(Montzka *et al.*, 2011), 且对全球变暖有重要影响。CH<sub>4</sub>的单分子增温潜势是CO<sub>2</sub>的28倍(IPCC, 2013), 对温室效应的贡献率为14%, 仅次于CO<sub>2</sub>。工业革命后大气中的CH<sub>4</sub>浓度在不断增加, 2011年达到 $80.79 \times 10^{-3} \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ , 比工业革命前增加了1.5倍(IPCC, 2013)。

大气中的CH<sub>4</sub>有70%–80%来自生物源(Mer & Roger, 2001), 其中水生与湿生环境是两个主要排放源(Mer & Roger, 2001; Bridgham *et al.*, 2013)。CH<sub>4</sub>排放是产生、消耗(氧化)和传输3个环节综合作用的结果; 但是与产生和消耗二者相比, 目前对于传输的研究比较薄弱(Mer & Roger, 2001; 丁维新和蔡祖聪, 2003; 陈槐等, 2006; 冯小平等, 2015)。在水生和湿生环境中, CH<sub>4</sub>传输有3种途径: 扩散、气泡和植物传输, 其中常以挺水与湿生草本植物传输为主(Mer & Roger, 2001; 张晓艳等, 2012; Berg *et al.*, 2016; Andresen *et al.*, 2017)。在生长旺盛期, 植物传输排放量可占总排放量的90% (Schütz *et al.*, 1989b; Whiting & Chanton, 1992; Chanton *et al.*, 2002)。因此, 认识挺水与湿生草本植物传输CH<sub>4</sub>的过程与机制具有重要的理论和现实意义。众所周知, 挺水与湿生草本植物具有发达的通气组织, 其气体输导作用被认为是能够高效传输CH<sub>4</sub>的主要原因, 因为通气组织在主动向根系输送氧气(O<sub>2</sub>)的同时, 也被动传输CH<sub>4</sub> (Yu *et al.*, 1997; 成水平等, 2003; Colmer, 2003), 而且这种CH<sub>4</sub>高传输能力进一步减少了CH<sub>4</sub>的氧化损失(Schimel, 1995)。但是, 深入认识植物传输CH<sub>4</sub>的内在过程与机制需要系统的科学研究工作。近几十年来, 植物究竟如何传输CH<sub>4</sub>这一科学问题受到了越来越多的关注, 且取得了系列研究进展。鉴于此, 本文系统综述了挺水与湿生草本植物传输CH<sub>4</sub>方面的研究进展, 梳理了整体传输过程与机制, 并形成了较为完整的框架图(图1), 以期引起国内同行的重视并合力推动此领域的研究进程。

## 1 土-水环境中CH<sub>4</sub>的赋存状态与运动机制

自然环境下, CH<sub>4</sub>由于自身沸点低, 主要以气态的方式存在, 其密度在标准状况下为 $0.717 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ , 要低于近地面大气的密度, 这可能有利于其在植物通气组织内向上扩散传输并排放到大气中。同时CH<sub>4</sub>作为一种非极性分子, 溶解度低(Harden & Chanton, 1994), 标准状态下在水中的溶解度为 $0.033 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$  (Yu *et al.*, 1997), 因此容易气化或者脱离水相体系。认识CH<sub>4</sub>的这些基本性质是深入探讨其传输与排放机制的理论基础。

湿地土-水环境中, CH<sub>4</sub>在产生率不高时一般不会或极少产生气泡, 此时溶解态的CH<sub>4</sub>主要以液相扩散的方式进行扩散迁移(杨平和全川等, 2015)。但是, 当CH<sub>4</sub>产生速率高、溶解态CH<sub>4</sub>达到饱和并且不能及时被消耗和转运时, CH<sub>4</sub>气体分子则会不断聚集, 形成气体分子团, 并主要以此气体形式赋存在土-水环境中(张晓艳等, 2012)。气体在液相中的传输速率比在气相中慢约 $10^4$ 倍, 加之土壤颗粒结构等物理阻隔影响, CH<sub>4</sub>气体在湿地土-水环境中的扩散速率十分缓慢。可见, CH<sub>4</sub>在土-水环境中的这种赋存状态与运动机制为挺水与湿生草本植物高效传输CH<sub>4</sub>提供了前提条件。此外, 如果CH<sub>4</sub>的产生速率远远大于其消耗与转运的速率, 部分CH<sub>4</sub>将以气泡的形式传输并排放, 这种情况主要发生在没有挺水与湿生草本植物生长的环境(Mer & Roger, 2001)。

## 2 植物各界面的CH<sub>4</sub>传输过程与机制

### 2.1 根际

土-水环境中, CH<sub>4</sub>由根际进入根系是植物传输CH<sub>4</sub>的初始过程。根系被认为是植物与土-水-气系统间进行气体交换的关键部位(Beckett *et al.*, 2001; Hu *et al.*, 2016)。室内控制实验结果表明, 气态的CH<sub>4</sub>可直接进入根系(Nouchi *et al.*, 1990), 但其传输机制尚不清楚。相比之下, 溶解态的CH<sub>4</sub>进入根系并传输的过程则较为明确: 根际溶解态的CH<sub>4</sub>首先通过

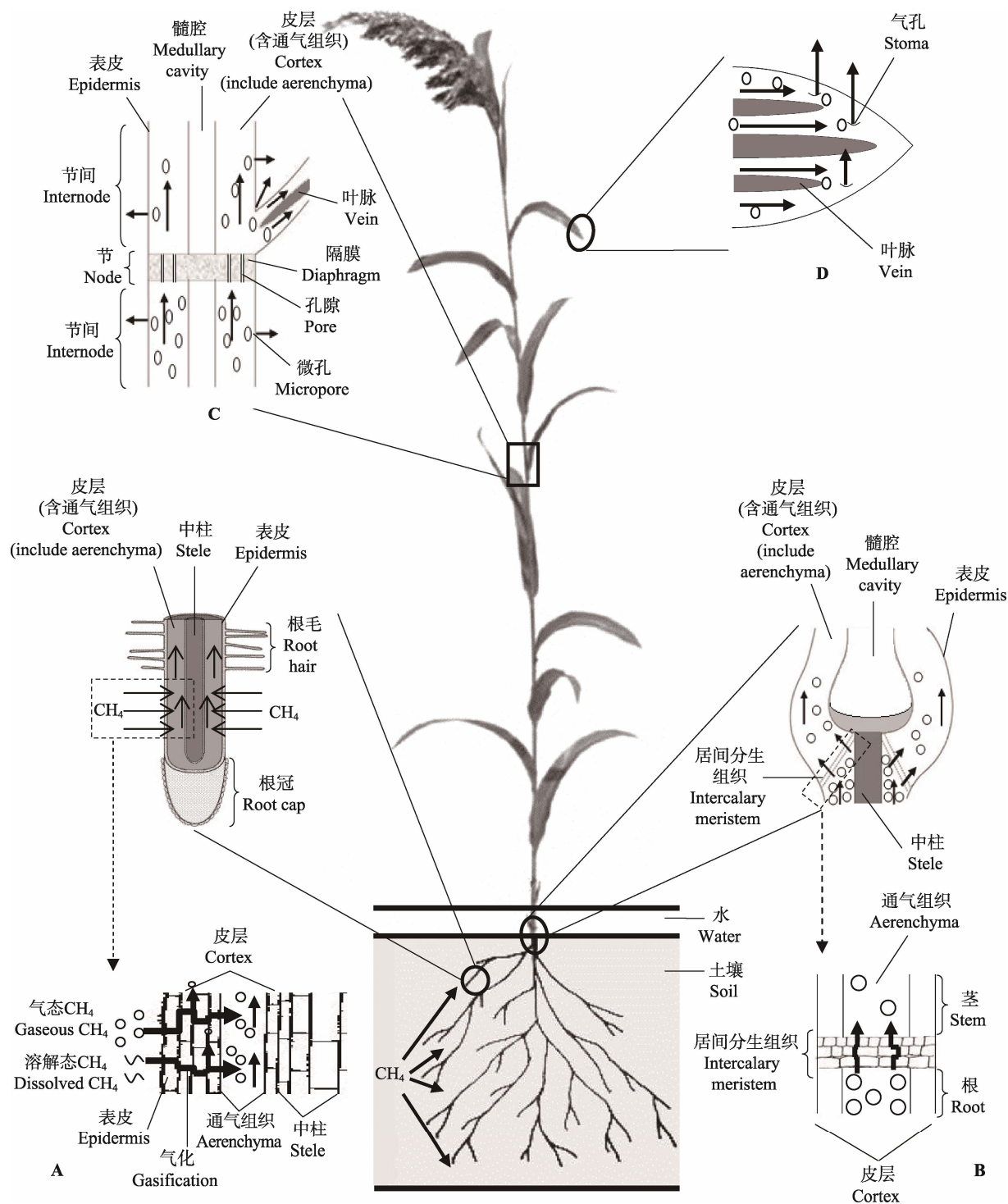


图1 植物传输 $\text{CH}_4$ 的关键过程与机制示意图。A, 根系部位。B, 根茎连接部位。C, 茎节与节间部位。D, 叶片部位。箭头表示 $\text{CH}_4$ 传输方向。

**Fig. 1** Illustrations of key transporting processes and mechanisms of methane by emerged herbaceous plants and hygrophytes. A, root zone. B, root collar zone. C, node and internode of stem zone. D, leaf zone. The arrows indicate the direction of methane flows.

表皮层, 然后进入皮层并在此气化或脱离水相体系 (可能是由于植物细胞主动吸收水分而未吸收 $\text{CH}_4$ 的原因), 气化后的 $\text{CH}_4$ 经细胞间隙与通气组织向植物上部传输(Wang *et al.*, 1997; 贾仲君和蔡祖聪, 2003; 图1A)。然而, 根际界面 $\text{CH}_4$ 传输过程是被动

扩散渗透过程还是根系主动吸收过程尚不明确。Nouchi等(1990)认为根际自土-水环境向根内形成了较大 $\text{CH}_4$ 浓度梯度, 从而促成了被动扩散渗透过程。然而, 也有学者认为这是植物主动吸收的过程(王明星等, 1998; 曹云英等, 2003)。

根系不同部位的CH<sub>4</sub>传输性能被发现存在差异。一方面, 从整个根系系统来看, Henneberg等(2012)在对灯心草(*Juncus effusus*)的研究中发现, CH<sub>4</sub>主要通过侧根进入植物体。这可能是由于侧根是植物根际物质交换的主要部位(Colmer, 2003), 而且侧根的出现往往会增加植物对外界物质的吸收与输导(杨世杰等, 2000)。另一方面, 随着对根系泌氧的深入研究, 针对同一条根不同位置的CH<sub>4</sub>传输性能也有了更清楚的认识, 根尖后几厘米处被认为是根系传输CH<sub>4</sub>的主要位置(Visser *et al.*, 2000; Henneberg *et al.*, 2012)。曹云英等(2003, 2005)通过对水稻(*Oryza sativa*)进行剪根与封根实验, 也进一步证实了这一结论, 并指出自根尖部位到根基部, 对于CH<sub>4</sub>传输的贡献呈下降趋势。解剖实验发现, 根系通过表层细胞壁有明显木质化与栓质化等次生变化以减少根系泌氧损失、从而应对缺氧环境(Garthwaite *et al.*, 2008), 而这一点在根基部更为明显(Jackson & Armstrong, 1999; Visser *et al.*, 2000), 这大大减弱了根基部的渗透性, 阻碍了CH<sub>4</sub>自根际进入根系(Beckett *et al.*, 2001)。相对于水中溶解态的CH<sub>4</sub>, 针对气态CH<sub>4</sub>直接进入根系的主要位置研究较少, 仅在新生根长出时出现的裂缝与开口处被发现(Aulakh *et al.*, 2000b)。此外, 根部细胞的排列方式会影响到根系孔隙度(Justin & Armstrong, 1987), 从而影响CH<sub>4</sub>传输。根系的一些生物特性也被发现与CH<sub>4</sub>传输存在相关性, 如: 傅志强等(2012)发现晚稻在分蘖盛期时根质量与CH<sub>4</sub>排放通量存在正相关关系; Henneberg等(2012)也指出灯心草的细根根数、根长与CH<sub>4</sub>传输有明显的正相关关系。

## 2.2 根茎连接部位

根茎连接部位是CH<sub>4</sub>由根系进入茎叶的过渡部位, 它在结构上与根、茎存在明显差异。根茎连接部位对CH<sub>4</sub>传输影响显著: 无论是早期Butterbach-Bahl等(1997)对水稻根茎结合部位进行的剪切试验, 还是后来Groot等(2005)的六氟化硫示踪试验, 均表明根茎连接部位具有较大的气体传输阻力, 是调控植物传输CH<sub>4</sub>整个过程的一个重要部位(丁维新和蔡祖聪, 2003)。这是因为根茎连接部位分布着紧密的居间分生组织, 且缺乏通气组织, 使得气态CH<sub>4</sub>主要在狭窄的细胞间隙中运动并被传输(Brix *et al.*, 1992; Aulakh *et al.*, 2000b; Groot *et al.*, 2005; 图1B)。有些植物在根茎连接部位发生分蘖, 其分蘖数

量与群落的CH<sub>4</sub>传输速率呈现显著正相关(Singh *et al.*, 1998; Wassmann & Aulakh, 2000; 曹云英等, 2005), 即分蘖增加了CH<sub>4</sub>传输排放的通道数量。此外, Groot等(2005)还指出根茎过渡部位的CH<sub>4</sub>传输与分蘖部位总横截面积呈正相关关系, 而与分蘖类型无关。

## 2.3 通气组织

通气组织是CH<sub>4</sub>在植物内长距离高效传输的主要通道和载体, 因此其结构与形态对于CH<sub>4</sub>传输十分重要。研究指出, 通气组织的数量、大小与CH<sub>4</sub>传输通量存在正相关关系(Aulakh *et al.*, 2000b), 即数量较多或形态较大的通气组织会显著提高CH<sub>4</sub>的传输速率。通气组织的内部结构直接影响着CH<sub>4</sub>传输效率, 特别是许多植物在通气组织内部发育了隔膜; 虽然隔膜上有孔隙存在, 但隔膜显著阻碍了CH<sub>4</sub>的传输通道, 对于CH<sub>4</sub>的长距离高效传输产生了一定阻力(图1C), 特别是在对流传输过程中(Schuette *et al.*, 1994; Sorrell *et al.*, 1997; Colmer, 2003)。但是, 对隔膜如何影响CH<sub>4</sub>的长距离传输, 目前仍缺乏深入认识。

## 2.4 茎叶-大气界面

茎叶向大气排放CH<sub>4</sub>是植物传输CH<sub>4</sub>的最终环节, 目前针对茎叶排放CH<sub>4</sub>位置方面的研究较多。早期, 气孔被认为是CH<sub>4</sub>传输排放的重要部位(Morrissey *et al.*, 1993; 图1D), 这在宽叶香蒲(*Typha latifolia*)(Knapp & Yavitt, 1992)、*Carex aquatilis* (Schimel, 1995)的观测中得以证实。但与此同时, 一些学者通过亮/暗对比试验(Lee *et al.*, 1981)、CO<sub>2</sub>调控试验(Seiler *et al.*, 1984), 发现气孔并非CH<sub>4</sub>排放的主要通道, 而微孔(位于地上部除叶片以外的细小的裂隙与孔洞)才是CH<sub>4</sub>排放的主要位置(图1C)(Nouchi & Mariko, 1993)。此后, 植物茎叶排放CH<sub>4</sub>的其他部位(除叶片外)不断地被发现, 例如: Harden和Chanton (1994)发现*Pontederia cordata*和*Sagittaria lancifolia*的叶柄是茎叶排放CH<sub>4</sub>的关键部位; Yu等(1997)指出水稻的叶鞘基部可排放CH<sub>4</sub>; 而在芦苇(*Phragmites australis*)与*Scirpus lacustris*淹水实验(van der Nat & Middelburg, 2000)、互花米草(*Spartina alterniflora*)的静态箱测量实验(黄佳芳等, 2011)等研究中, 茎秆基部(30 cm以下位置)被发现是茎叶排放CH<sub>4</sub>的主要部位, 且CH<sub>4</sub>很可能在此部位通过微孔得到排放。需要指出的是, 在相同研究

时期, 针对同一植物, 不同研究者报道的CH<sub>4</sub>排放关键部位也存在不同, 例如, 针对*Carex aquatilis*在6–8月的研究中: Schimel (1995)研究指出叶片是CH<sub>4</sub>排放的主要部位, 而Kelker和Chanton (1997)通过茎秆刈割实验发现CH<sub>4</sub>的排放部位主要在茎秆下部。这一矛盾结果可能源于以下几个原因: 植物排放CH<sub>4</sub>的部位多且复杂、并且受到生物与环境因子的影响, 此外还可能是实验误差。

除了活体植物外, 受损伤的、枯死的植株或部位也是CH<sub>4</sub>的传输排放通道。当存在枯萎的植株时, 其内部的静态压力比鲜活、完整植株低, 这促使植物内气体多通过鲜活完整的植株向地下输送, 而由受损或枯死植株传输排出(Sebacher *et al.*, 1985; Armstrong & Armstrong, 1991; Yavitt & Knapp, 1998; Berg *et al.*, 2016)。因此, 受损伤、枯死的植株或部位常会促进CH<sub>4</sub>的排放(Brix, 1989; Dingemans *et al.*, 2011)。例如, Kelker和Chanton (1997)通过模拟损伤试验, 发现*Carex aquatilis*的CH<sub>4</sub>排放量在损伤后比损伤前增加了97%–111%。这可能是由于破损、枯死的植株或部位CH<sub>4</sub>排放阻力较低, 从而促进了CH<sub>4</sub>排放(Yavitt & Knapp, 1998; Petruzzella *et al.*, 2015)。

### 3 植物体内CH<sub>4</sub>长距离传输机制

#### 3.1 扩散

扩散是气体分子在连通空间内由浓度差而诱发的自高浓度向低浓度的运动, 常与分子扩散系数、浓度梯度差以及连接不同空间通道的面积呈正相关关系(成水平等, 2003), 其中浓度梯度是主要的驱动因子(段晓男等, 2005; 杨平和全川, 2015)。气体扩散易受温度的影响(Whiting & Chanton, 1996; 段晓男等, 2005), 从而使扩散作用因不同时空下外界温度的变化而产生差异。目前在*Scirpus lacustris*、*Carex gracilis* (van der Nat *et al.*, 1998)、水稻(Bodegom *et al.*, 2001)等植物内均发现存在CH<sub>4</sub>的扩散机制。扩散传输对于CH<sub>4</sub>短距离传输十分重要, 特别是在传输阻力较大的界面, 但是扩散作用如何影响整个传输过程?是否起到主导作用?这些问题仍需要深入研究。

#### 3.2 对流

对流是植物传输CH<sub>4</sub>的另一种重要机制。不同于扩散传输, 对流传输主要依靠植物内外的压强差

来驱使气体运动(Grosse *et al.*, 1991; Brix *et al.*, 1992; 杨平和全川, 2015)。对流在输送效率(Grosse *et al.*, 1991; Brix *et al.*, 1992; Chanton *et al.*, 1992; 段晓男等, 2005)和物种适应厌氧环境(Brix *et al.*, 1992; Tornbjerg *et al.*, 1994; Laanbroek, 2010)方面均明显优于扩散传输作用。对流促进植物地上部分向根系输送O<sub>2</sub>的同时, 也更有利于CH<sub>4</sub>的反向传输(Sorrell & Boon, 1994)。*Eleocharis sphacelata* (Sorrell & Boon, 1994)、芦苇(van der Nat *et al.*, 1998)、互花米草(段晓男等, 2005)等均被证实利用对流机制传输CH<sub>4</sub>。对流传输受到许多环境因素的影响, 如湿度、温度(Bendix *et al.*, 1994)、光照(Whiting & Chanton, 1996)、风(Arkebauer *et al.*, 2001)等, 其中以湿度和温度的调控作用更为普遍(Brix *et al.*, 1992; 成水平等, 2003; 杨平和全川, 2015)。温度主要通过植物体内外或植物不同部位间的温度梯度来诱导对流, 而湿度的诱导作用更多来源于水汽压差(Brix *et al.*, 1992)。

综上所述, 植物通过扩散与对流作用将土-水环境中产生的CH<sub>4</sub>传输到大气中, 对CH<sub>4</sub>释放通量起到了重要作用。但二者的传输性能存在差异: 扩散机制无处不在, 但传输效率较低; 对流机制对形成条件要求相对较高, 但传输效率也较高。挺水与湿生草本植物均基于自身生理结构与外界条件协调使用两种机制以完成CH<sub>4</sub>传输过程, 这是它们适应厌氧环境进化的结果。但是, 目前对于扩散与对流分别对各界面交换与整体长距离传输的内在调控作用、不同物种间的机制差异性认识不足, 有待深入研究。

### 4 CH<sub>4</sub>传输的生物与环境影响机制

#### 4.1 生物影响机制

##### 4.1.1 物种类型

物种类型是植物传输CH<sub>4</sub>能力的重要影响因素(Whiting & Chanton, 1996; Han *et al.*, 2017; Lawrence *et al.*, 2017); 而且同一物种不同品种也存在差异。例如, 水稻不同品种间的CH<sub>4</sub>传输效率差异明显, 这得到了许多研究的证实(Lindau *et al.*, 1995; Neue *et al.*, 1996; 傅志强等, 2012)。物种间CH<sub>4</sub>传输效率的差异通常归因于它们不同的形态结构, 其中外部形态包括根系体积与质量(傅志强等, 2012)、分蘖特性(Schimel, 1995; 曹云英等, 2005)等; 内部结构包括通气组织的形态与发达程度(Sebacher *et al.*,

1985; Butterbach-Bahl *et al.*, 1997)等。值得一提的是, 群落组成结构(物种丰富度等)如何影响CH<sub>4</sub>传输尚无一致结论(Zhang *et al.*, 2012; Mo *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2016)。

#### 4.1.2 生育阶段

许多学者发现水稻在生长初期的CH<sub>4</sub>传输排放量较小, 但是随着生长发育不断变化, 一般在抽穗中期或开花期CH<sub>4</sub>传输排放达到峰值, 之后逐渐减小(Seiler *et al.*, 1984; Schütz *et al.*, 1989a; 王明星等, 1998; Aulakh *et al.*, 2000a)。同样, 芦苇在夏季的CH<sub>4</sub>传输排放量也远高于冬季(Brix *et al.*, 1996; 段晓男等, 2007)。这是因为, 在生育初期, 通气组织的发育程度较低, CH<sub>4</sub>传输通道不足(丁维新和蔡祖聪, 2003; 张晓艳等, 2012; Reid *et al.*, 2015), 而在生育后期, 根系逐渐老化、特别是根表皮层渗透性的显著降低(Nouchi *et al.*, 1994), 同样明显减弱了CH<sub>4</sub>传输量。除此之外, Kim等(1999)发现分蘖前芦苇传输CH<sub>4</sub>主要通过扩散方式, 而分蘖之后对流方式越来越占主导地位。Wang等(1997)指出在生育早期, 叶片是水稻排放CH<sub>4</sub>的主要部位; 而在生育后期, 茎节点是排放CH<sub>4</sub>的主要部位。可见, 挺水与湿生草本植物传输CH<sub>4</sub>的机制(关键部位等)受到了植物生长发育的调控。

#### 4.1.3 生物量

生物量由于通常与通气组织数量密切相关, 因而影响CH<sub>4</sub>传输。植物地上生物量与CH<sub>4</sub>传输排放存在显著正相关关系, 这已在湿生藁草(*Carex limosa*)和灰株藁草(*Carex rostrata*) (Whiting & Chanton, 1992)、水稻(Huang *et al.*, 1997)和*Typha glauca* (Lawrence *et al.*, 2017)等许多相关研究中得到验证。然而, 相比于地上部, 对于地下生物量如何影响CH<sub>4</sub>传输排放的研究相对较少; 其中, 一些研究指出二者存在正相关关系(Mishra *et al.*, 1997; Hu *et al.*, 2016); 然而, 全川等(2009)发现闽江口芦苇潮汐湿地的CH<sub>4</sub>排放通量与地下生物量并不相关, Reid等(2015)同样报道地下生物量并不能很好地预测CH<sub>4</sub>排放量。可见, 植物地下生物量如何影响CH<sub>4</sub>传输排放需要进一步研究。

#### 4.1.4 光合作用

光合作用对植物传输CH<sub>4</sub>的影响作用尚无定论。早期有学者指出, 植物的CH<sub>4</sub>传输效率并不依赖于光合作用(Seiler *et al.*, 1984)。然而, 随后一些研究

表明, 光合速率的提升往往会促进CH<sub>4</sub>的传输排放(King & Reeburgh, 2002; Berg *et al.*, 2016), 但是光合作用的影响机制多表现在间接作用, 如提供较多的根系分泌物(Whiting & Chanton, 1992)等, 而在直接影响作用方面目前研究较少。

#### 4.1.5 蒸腾作用

较早的研究发现, CH<sub>4</sub>在植物内基于液流的传输量很少, 这是因为CH<sub>4</sub>的传输速率并不依赖于蒸腾速率(Lee *et al.*, 1981)。同样, Nouchi等(1990)与Wang等(1997)均指出蒸腾作用对植物传输CH<sub>4</sub>没有明显的直接影响。但值得一提的是, 有些学者指出蒸腾作用可以通过降低叶片的温度(Grosse *et al.*, 1991; Brix *et al.*, 1992)加大植物体内外的温度差异, 最终促进由温度诱导的CH<sub>4</sub>传输, 从而起到间接作用。此外, 由于蒸腾拉力是植物吸收与运输水分的主要动力(杨世杰等, 2000), 而根系既是植物吸水主要部位, 也是CH<sub>4</sub>进入的位置, 因此深入研究蒸腾作用对CH<sub>4</sub>进入根系的方式与数量的影响具有重要意义, 需要进一步探讨。

### 4.2 环境影响机制

#### 4.2.1 光照

植物在光照充足条件下CH<sub>4</sub>的传输速率往往高于在弱光或无光照情况下(Armstrong & Armstrong, 1991; Brix *et al.*, 1996; Berg *et al.*, 2016)。Chanton等(1993)对*Typha domingensis*和宽叶香蒲排放CH<sub>4</sub>的日变化研究中, 以及Käki等(2001)对芦苇排放CH<sub>4</sub>的昼夜差异研究中, 均证实光照是白天CH<sub>4</sub>传输排放速率高于夜晚的主要影响原因。光照对植物传输CH<sub>4</sub>的作用机理主要体现在以下几个方面: 首先, 在一定范围内, 光照增加会增强光合作用(Armstrong & Armstrong, 1991), 从而间接影响CH<sub>4</sub>传输。其次, 光照的刺激往往会促进气孔的开放(成水平等, 2003), 这有助于植物与大气间的气体交换, 从而影响CH<sub>4</sub>传输排放。最后, 光照会提高植物内的温度或湿度, 加大由温度和湿度诱导的气体对流, 促进CH<sub>4</sub>对流传输(Armstrong & Armstrong, 1990; 成水平等, 2003)。此外, CH<sub>4</sub>的对流与扩散传输机制对光照变化的响应存在较大的差异: 对流传输对光照较为敏感(Whiting & Chanton, 1992), 而光照对扩散作用的影响并不显著(段晓男等, 2005, 2007)。因此, 光照的改变常常会使一些植物的CH<sub>4</sub>传输机制发生昼夜变化, 在白天以更高效的对流机制为主, 在夜



晚则以永恒的扩散传输为主(Whiting & Chanton, 1996; Arkebauer *et al.*, 2001; Berg *et al.*, 2016)。

#### 4.2.2 温度

温度对植物内CH<sub>4</sub>的对流传输有着十分重要的调控作用。研究发现, 当外界温度较高时, 植物内部的对流速率往往也会提高(Armstrong & Armstrong, 1991; Brix *et al.*, 1996)。这在随后的芦苇(Arkebauer *et al.*, 2001)、灯心草(Garnet *et al.*, 2005)等研究中得到进一步证实。温度诱导的CH<sub>4</sub>对流传输机制主要是由植物体内外的温度差引起的, 温度差诱导产生压力差, 促使气体从低温处向高温处扩散传输(刘泽雄, 2011)。因此, 外界温度的升高, 常常有利于植物对CH<sub>4</sub>的传输与排放。

#### 4.2.3 湿度

湿度是影响植物传输CH<sub>4</sub>的又一重要环境因子。早期, Armstrong和Armstrong (1991)对芦苇的室内试验发现, 同在24 °C中, 处于相对湿度为41%环境下植物的对流速率是相对湿度为74%环境下的3.5倍。后期大量研究同样表明, 湿度诱导下的对流作用会随着外界湿度的增加而减弱(Bendix *et al.*, 1994; Brix *et al.*, 1996; Yavitt & Knapp, 1998)。在我国, 刘泽雄(2011)发现闽江河口芦苇内部的CH<sub>4</sub>浓度与湿度显著正相关, 从而加大内外的CH<sub>4</sub>浓度差, 但是较高的湿度不利于对流传输。

#### 4.2.4 风

风会影响植物的气体交换性能(Armstrong *et al.*, 1991, 1992)。例如, 当空气流经芦苇较高处枯萎或受损伤的部位时, 在较短时间内会使局部气压降低而产生吸力, 使得茎和根茎部位的气体被吸引上来(Armstrong *et al.*, 1992, 1996; Colmer, 2003), 从而利于CH<sub>4</sub>由植物体向大气的传输与排放。Armstrong等(1996)进一步指出, 这种效应在冬天或生长季的夜晚, 当湿度诱导的对流传输较慢或缺乏时, 会变得更为明显。虽然风对传输有显著影响, 但相对于其他环境因素, 关于风如何影响CH<sub>4</sub>传输的研究较少。

#### 4.2.5 水位

水位显著影响植物对CH<sub>4</sub>的传输排放。在对芦苇、水稻等物种的水位调控及密闭箱收集试验中发现, 较高的水位抑制CH<sub>4</sub>的传输排放(Wang *et al.*, 1997; 马安娜和陆健健, 2011)。这通常被认为是较高的水位淹没了茎基部的CH<sub>4</sub>排放关键区域(微孔

等)(van der Nat & Middelburg, 2000; 马安娜和陆健健, 2011)。然而, Wang等(1997)发现, 将水位提升至12.5 cm后, 水稻对CH<sub>4</sub>的传输排放速率在7 h内增长了约30%; 其中一个原因可能是因为增高水位淹没了基部微孔, 而近基部微孔进一步变成了主要排放通道, 另一个原因可能是进一步加深淹水促进了CH<sub>4</sub>产生, 从而增加了CH<sub>4</sub>排放。

#### 4.2.6 土壤性质

土壤性质通过影响植物形态结构与生理活动, 进而影响CH<sub>4</sub>传输, 但是相关研究较少。例如盐分的增加会促进喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)通气组织的发展, 使根、茎与叶部位胞间隙相连(刘爱荣等, 2007), 却抑制了某些物种的气孔度与光合作用(Munns, 1993; 岳健敏等, 2015), 使盐分对植物的CH<sub>4</sub>传输性能的影响过程与机制变得更加复杂。Kludze等(1993)在研究中发现氧化还原电位处于较低态势时, 会促进通气组织的形成而减小根质量及根长, 从而对植物传输CH<sub>4</sub>产生潜在影响。土壤氮含量适度增加会增强CH<sub>4</sub>释放(Singh *et al.*, 1998; Zhang & Song, 2016), 这一方面可能与适量氮水平会促进植物特别是根系的生长有关(黄丹萍等, 2012), 另一方面部分氮在土壤中通过微生物会转化为氨, 其对CH<sub>4</sub>氧化有着竞争性抑制作用, 从而增加了CH<sub>4</sub>进入植物的潜在量(胡荣桂, 2004)。此外, 土中铁、锰的存在会导致水稻根表形成铁、锰胶膜, 从而影响CH<sub>4</sub>进入根系(王胜春等, 1998)。

### 5 结语

关于挺水与湿生草本植物如何传输CH<sub>4</sub>的问题已开展了较多研究, 取得了较多的进展, 但是一些关键问题亟需深入探讨:

(1)当前研究多集中在植物整体CH<sub>4</sub>传输过程上, 而对于植物各关键界面(根际界面、根茎连接部位、通气组织隔膜、茎叶-大气界面)传输CH<sub>4</sub>的过程与机制缺乏深入认识, 特别是各个界面的传输效率如何? 哪个部位会对整体传输起到决定性的影响作用? 这些关键问题缺乏深入的定量描述。

(2)扩散、对流对各界面CH<sub>4</sub>交换与长距离CH<sub>4</sub>传输的内在协调调控作用仍不明确, 特别是针对扩散过程机理及其生物、环境响应机制。

(3)现有研究已关注到影响CH<sub>4</sub>传输的因素, 但多限于影响因子的单独作用。而实际的自然环境下

CH<sub>4</sub>的传输往往是多因素综合作用的结果, 因此各影响因子之间的耦合作用机理需要重点关注。

(4)目前针对植物传输CH<sub>4</sub>问题的研究对象多以芦苇、水稻、藁草等物种为主, 而对于其他植物物种研究则相对较少。由于不同植物的根、茎、叶形态特征存在差异, 比较不同植物物种传输CH<sub>4</sub>机制的异同对于系统认识挺水与湿生草本植物如何传输CH<sub>4</sub>十分重要。

致谢 天津市应用基础与前沿技术研究计划(15JCYBJC49200)和天津市高等学校创新团队资助项目(TD12-5037)。

## 参考文献

- Andresen CG, Lara MJ, Tweedie CE, Loughheed VL (2017). Rising plant-mediated methane emissions from arctic wetlands. *Global Change Biology*, 23, 1128–1139.
- Arkebauer TJ, Chanton JP, Verma SB, Kim J (2001). Field measurements of internal pressurization in *Phragmites australis* (Poaceae) and implications for regulation of methane emissions in a midlatitude prairie wetland. *American Journal of Botany*, 88, 653–658.
- Armstrong J, Armstrong W (1990). Light enhanced convective through flow increases oxygenation in rhizomes and rhizosphere of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *New Phytologist*, 114, 121–128.
- Armstrong J, Armstrong W (1991). A convective through-flow of gases in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Aquatic Botany*, 39, 75–88.
- Armstrong J, Armstrong W, Beckett PM (1992). *Phragmites australis*: Venturi and humidity induced pressure flows enhance rhizome aeration and rhizosphere oxidation. *New Phytologist*, 120, 197–207.
- Armstrong J, Armstrong W, Beckett PM, Halderb JE, Lythe S, Holt R, Sinclair A (1996). Pathways of aeration and the mechanisms and beneficial effects of humidity- and Venturi-induced convections in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Aquatic Botany*, 54, 177–197.
- Armstrong W, Armstrong J, Beckett PM, Justin SHFW (1991). Convective gas-flows in wetland plant aeration. *Plant Life Under Oxygen Deprivation*, 283, 283–302.
- Aulakh MS, Bodenbender J, Wassmann R, Rennenberg H (2000a). Methane transport capacity of rice plants. I. Influence of methane concentration and growth stage analyzed with an automated measuring system. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 58, 357–366.
- Aulakh MS, Wassmann R, Rennenberg H, Fink S (2000b). Pattern and amount of aerenchyma relate to variable methane transport capacity of different rice cultivars. *Plant Biology*, 2, 182–194.
- Beckett PM, Armstrong W, Armstrong J (2001). Mathematical modelling of methane transport by *Phragmites*: The potential for diffusion within the roots and rhizosphere. *Aquatic Botany*, 69, 293–312.
- Bendix M, Tornbjerg T, Brix H (1994). Internal gas transport in *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. 1. Humidity-induced pressurization and convective throughflow. *Aquatic Botany*, 49, 75–89.
- Berg M, Ingwersen J, Lamers M, Streck T (2016). The role of *Phragmites* in the CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> fluxes in a minerotrophic peatland in southwest Germany. *Biogeosciences*, 13, 6107–6119.
- Bodegom PM, Groot T, van den Hout B, Leffelaar PA, Goudriaan J (2001). Diffusive gas transport through flooded rice systems. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 106, 20861–20873.
- Bridgman SD, Cadillo-Quiroz H, Keller JK, Zhuang QL (2013). Methane emissions from wetlands: Biogeochemical, microbial and modeling perspectives from local to global scales. *Global Change Biology*, 19, 1325–1346.
- Brix H (1989). Gas exchange through dead culms of reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Aquatic Botany*, 35, 81–98.
- Brix H, Sorrell BK, Orr PT (1992). Internal pressurization and convective gas flow in some emergent freshwater macrophytes. *Limnology & Oceanography*, 37, 1420–1433.
- Brix H, Sorrell BK, Schierup HH (1996). Gas fluxes achieved by in situ convective flow in *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 54, 151–163.
- Butterbach-Bahl K, Papen H, Rennenberg H (1997). Impact of gas transport through rice cultivars on methane emission from rice paddy fields. *Plant, Cell & Environment*, 20, 1175–1183.
- Cao YY, Xu JB, Zhu QS (2003). Effect of rice root system on methane transmission velocity. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 31, 90–92. (in Chinese with English abstract) [曹云英, 许锦彪, 朱庆森 (2003). 水稻根系对甲烷传输速率的影响. 安徽农业科学, 31, 90–92.]
- Cao YY, Xu JB, Zu QS (2005). Effect of rice plant status and difference rice varieties on methane transport rate. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 20, 105–109. (in Chinese with English abstract) [曹云英, 许锦彪, 朱庆森 (2005). 水稻植株状况对甲烷传输速率的影响及其品种间差异. 华北农学报, 20, 105–109.]
- Chanton JP, Arkebauer TJ, Harden HS, Verma SB (2002). Diel variation in lacunal CH<sub>4</sub> and CO<sub>2</sub> concentration and  $\delta^{13}\text{C}$  in *Phragmites australis*. *Biogeochemistry*, 59, 287–301.
- Chanton JP, Whiting GJ, Happell JD, Gerard G (1993). Contrasting rates and diurnal patterns of methane emission from emergent aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 46, 111–128.
- Chanton JP, Whiting GJ, Showers WJ, Crill PM (1992). Methane flux from *Peltandra virginica*: Stable isotope tracing and chamber effects. *Global Biogeochemical Cycles*, 6, 15–31.

doi: 10.17521/cjpe.2017.0084



- Chen H, Zhou S, Wu N, Wang YF, Luo P, Shi FS (2006). Advance in studies on production, oxidation and emission flux of methane from wetlands. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 12, 726–733. (in Chinese with English abstract) [陈槐, 周舜, 吴宁, 王艳芬, 罗鹏, 石福孙 (2006). 湿地甲烷的产生、氧化及排放通量研究进展. 应用与环境生物学报, 12, 726–733.]
- Cheng SP, Wu ZB, Xia YC (2003). Review on gas exchange and transportation in macrophytes. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 27, 413–417. (in Chinese with English abstract) [成水平, 吴振斌, 夏宜琤 (2003). 挺水植物的气体交换与输导代谢. 水生生物学报, 27, 413–417.]
- Colmer TD (2003). Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant, Cell & Environment*, 26, 17–36.
- Ding WX, Cai ZC (2003). Effect of plants methane production, oxidation and emission. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 1379–1384. (in Chinese with English abstract) [丁维新, 蔡祖聪 (2003). 植物在CH<sub>4</sub>产生、氧化和排放中的作用. 应用生态学报, 14, 1379–1384.]
- Dingemans BJJ, Bakker ES, Bodelier PLE (2011). Aquatic herbivores facilitate the emission of methane from wetlands. *Ecology*, 92, 1166–1173.
- Duan XN, Wang XK, Chen L, Mu YJ, Ouyang ZY (2007). Methane emission from aquatic vegetation zones of Wuliangsu Lake, Inner Mongolia. *Environmental Science*, 28, 455–459. (in Chinese with English abstract) [段晓男, 王效科, 陈琳, 牟玉静, 欧阳志云 (2007). 乌梁素海湖泊湿地植物区甲烷排放规律. 环境科学, 28, 455–459.]
- Duan XN, Wang XK, Ouyang ZY (2005). Effects of vascular plants on methane emissions from natural wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 3375–3382. (in Chinese with English abstract) [段晓男, 王效科, 欧阳志云 (2005). 维管植物对自然湿地甲烷排放的影响. 生态学报, 25, 3375–3382.]
- Feng XP, Wang YD, Wang BQ, Wang ZL (2015). Effect of salts on methane emission from wetlands: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 237–246. (in Chinese with English abstract) [冯小平, 王义东, 王博祺, 王中良 (2015). 盐分对湿地甲烷排放影响的研究进展. 生态学杂志, 34, 237–246.]
- Fu ZQ, Zhu HW, Chen C, Huang H (2012). Research on the correlation between the greenhouse gases emission from paddy field and the biological characteristics of rice root system. *Journal of Agro-Environment Science*, 30, 2416–2421. (in Chinese with English abstract) [傅志强, 朱华武, 陈灿, 黄璜 (2012). 水稻根系生物特性与稻田温室气体排放相关性研究. 农业环境科学学报, 30, 2416–2421.]
- Garnet KN, Megonigal JP, Litchfield C, Taylor Jr GE (2005). Physiological control of leaf methane emission from wetland plants. *Aquatic Botany*, 81, 141–155.
- Garthwaite AJ, Armstrong W, Colmer TD (2008). Assessment of O<sub>2</sub> diffusivity across the barrier to radial O<sub>2</sub> loss in adventitious roots of *Hordeum marinum*. *New Phytologist*, 179, 405–416.
- Groot TT, van Bodegom PM, Meijer HAJ, Harren FJM (2005). Gas transport through the root-shoot transition zone of rice tillers. *Plant and Soil*, 277, 107–116.
- Grosse W, Büchel HB, Tiebel H (1991). Pressurized ventilation in wetland plants. *Aquatic Botany*, 39, 89–98.
- Han WJ, Shi MM, Chang J, Ren Y, Xu RH, Zhang CB, Ge Y (2017). Plant species diversity reduces N<sub>2</sub>O but not CH<sub>4</sub> emissions from constructed wetlands under high nitrogen levels. *Environmental Science and Pollution Research*, 24, 5938–5948.
- Harden HS, Chanton JP (1994). Locus of methane release and mass-dependent fractionation from two wetland macrophytes. *Limnology and Oceanography*, 39, 148–154.
- Henneberg A, Sorrell BK, Brix H (2012). Internal methane transport through *Juncus effusus*: Experimental manipulation of morphological barriers to test above- and below-ground diffusion limitation. *New Phytologist*, 196, 799–806.
- Hu QW, Cai JY, Yao B, Wu Q, Wang YQ, Xu XL (2016). Plant-mediated methane and nitrous oxide fluxes from a carex meadow in Poyang Lake during drawdown periods. *Plant and Soil*, 400, 367–380.
- Hu RG (2004). Effects of fertilization on the potential of methane oxidation in upland soil. *Ecology and Environment*, 13, 74–77. (in Chinese with English abstract) [胡荣桂 (2004). 氮肥对旱地土壤甲烷氧化能力的影响. 生态环境学报, 13, 74–77.]
- Huang DP, He F, Xiao L, Xu D, Wu ZB (2012). Response between aerenchyma and radial oxygen loss of *Acorus calamus* Linn. under high nitrogen and phosphorus stress. *Journal of Lake Science*, 24, 83–88. (in Chinese with English abstract) [黄丹萍, 贺锋, 肖蕾, 徐栋, 吴振斌 (2012). 高氮磷胁迫下菖蒲(*Acorus calamus* Linn.)通气组织和根系释氧的响应. 湖泊科学, 24, 83–88.]
- Huang JF, Tong C, Liu ZX, Xiao HY, Zhang LH (2011). Plant-mediated methane transport and emission from a *Spartina alterniflora* Marsh. *Chinese Bulletin of Botany*, 46, 534–543. (in Chinese with English abstract) [黄佳芳, 仝川, 刘泽雄, 肖海燕, 张林海 (2011). 沼泽湿地互花米草植物体传输与排放甲烷特征. 植物学报, 46, 534–543.]
- Huang Y, Sass RL, Fisher FM (1997). Methane emission from Texas rice paddy soils. 2. Seasonal contribution of rice biomass production to CH<sub>4</sub> emission. *Global Change Biology*, 3, 491–500.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I: Contribution to the Intergovernmental Panel on Climate Change Fifth Assessment Report*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jackson MB, Armstrong W (1999). Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biology*, 1, 274–287.
- Jia ZJ, Cai ZC (2003). Effects of rice plants on methane emission from paddy fields. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 2049–2053. (in Chinese with English abstract) [贾仲君, 蔡祖聪 (2003). 水稻植株对稻田甲烷排放的影响.

- 响. 应用生态学报, 14, 2049–2053.]
- Justin SHFW, Armstrong W (1987). The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist*, 106, 465–495.
- Käki T, Ojala A, Kankaala P (2001). Diel variation in methane emissions from stands of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. and *Typha latifolia* L. in a boreal lake. *Aquatic Botany*, 71, 259–271.
- Kelker D, Chanton J (1997). The effect of clipping on methane emissions from *Carex*. *Biogeochemistry*, 39, 37–44.
- Kim JN, Verma SB, Billesbach DP (1999). Seasonal variation in methane emission from a temperate *Phragmites*-dominated marsh: Effect of growth stage and plant-mediated transport. *Global Change Biology*, 5, 433–440.
- King JY, Reeburgh WS (2002). A pulse-labeling experiment to determine the contribution of recent plant photosynthates to net methane emission in arctic wet sedge tundra. *Soil Biology & Biochemistry*, 34, 173–180.
- Kludze HK, DeLaune RD, Patrick WH (1993). Aerenchyma formation and methane and oxygen exchange in rice. *Soil Science Society of America Journal*, 57, 386–391.
- Knapp AK, Yavitt JB (1992). Evaluation of a closed-chamber method for estimating methane emissions from aquatic plants. *Tellus B*, 44, 63–71.
- Laanbroek HJ (2010). Methane emission from natural wetlands: Interplay between emergent macrophytes and soil microbial processes. A mini-review. *Annals of Botany*, 105, 141–153.
- Lawrence BA, Lishawa SC, Hurst N, Castillo BT (2017). Wetland invasion by *Typha × glauca* increases soil methane emissions. *Aquatic Botany*, 137, 80–87.
- Lee KK, Holst RW, Watanabe I, App A (1981). Gas transport through rice. *Soil Science and Plant Nutrition*, 27, 151–158.
- Lindau CW, Bollich PK, Delaune RD (1995). Effect of rice variety on methane emission from Louisiana rice. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 54, 109–114.
- Liu AR, Wang GQ, Zhang XH (2007). Effect of NaCl stress on the anatomic structure of *Alternanthera philoxeroides* Griseb vegetative organs. *Guihaia*, 27, 682–686. (in Chinese with English abstract) [刘爱荣, 王桂芹, 章小华 (2007). NaCl处理对空心莲子草营养器官解剖结构的影响. 广西植物, 27, 682–686.]
- Liu ZX (2011). *Plant-Mediated Methane Transport and Methane Emissions from Phragmites australis Marsh in Mjiang River Estuary*. Master degree dissertation, School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou. 1–45. (in Chinese with English abstract) [刘泽雄 (2010). 闽江河口芦苇湿地植物传输甲烷研究. 硕士学位论文, 福建师范大学地理科学学院, 福州. 1–45.]
- Ma AN, Lu JJ (2011). Effects of *Phragmites australis* on methane emission from a brackish estuarine wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 2245–2252. (in Chinese with English abstract) [马安娜, 陆健健 (2011). 芦苇在微咸水河口湿地甲烷排放中的作用. 生态学报, 31, 2245–2252.]
- Mer JL, Roger P (2001). Production, oxidation, emission and consumption of methane by soils: A Review. *European Journal of Soil Biology*, 37, 25–50.
- Mishra S, Rath AK, Adhya TK, Rao VR, Sethunathan N (1997). Effect of continuous and alternate water regimes, on methane efflux from rice under greenhouse conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 24, 399–405.
- Mo Y, Deng ZH, Gao JQ, Guo YX, Yu FH (2015). Does richness of emergent plants affect CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> emissions in experimental wetlands? *Freshwater Biology*, 60, 1537–1544.
- Montzka SA, Dlugokencky EJ, Butler JH (2011). Non-CO<sub>2</sub> greenhouse gases and climate change. *Nature*, 476, 43–50.
- Morrissey LA, Zobel DB, Livingston GP (1993). Significance of stomatal control on methane release from *Carex*-dominated wetlands. *Chemosphere*, 26, 339–355.
- Munns R (1993). Physiological processes limiting plant growth in saline soils: Some dogmas and hypotheses. *Plant, Cell & Environment*, 16, 15–24.
- Neue HU, Wassmann R, Lantin RS, Alberto MCR, Aduna JB, Javellana AM (1996). Factors affecting methane emission from rice fields. *Atmospheric Environment*, 30, 1751–1754.
- Nouchi I, Hosono T, Aoki K, Minami K (1994). Seasonal variation in methane flux from rice paddies associated with methane concentration in soil water, rice biomass and temperature, and its modelling. *Plant and Soil*, 161, 195–208.
- Nouchi I, Mariko S (1993). Mechanism of methane transport by rice plants. In: Oremland RS ed. *Biogeochemistry of Global Change*. Springer, New York. 336–352.
- Nouchi I, Mariko S, Aoki K (1990). Mechanism of methane transport from the rhizosphere to the atmosphere through rice plants. *Plant Physiology*, 94, 59–66.
- Petruzzella A, Guariento RD, Gripp AdR, Marinho CC, Figueiredo-Barros MP, Esteves FdA (2015). Herbivore damage increases methane emission from emergent aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 127, 6–11.
- Reid MC, Pal DS, Jaffè PR (2015). Dissolved gas dynamics in wetland soils: Root-mediated gas transfer kinetics determined via push-pull tracer tests. *Water Resources Research*, 51, 7343–7357.
- Schimel JP (1995). Plant transport and methane production as controls on methane flux from arctic wet meadow tundra. *Biogeochemistry*, 28, 183–200.
- Schuette JL, Klug MJ, Klomparens KL (1994). Influence of stem lacunar structure on gas transport: Relation to the oxygen transport potential of submersed vascular plants. *Plant, Cell & Environment*, 17, 355–365.
- Schütz H, Holzapfel-Pschorn A, Conrad R, Rennenberg H, Seiler W (1989a). A 3-year continuous record on the influence of daytime, season, and fertilizer treatment on methane emission rates from an Italian rice paddy. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 94, 16405–16416.
- Schütz H, Seiler W, Conrad R (1989b). Processes involved in formation and emission of methane in rice paddies. *Bio-*

- geochemistry, 7, 33–53.
- Sebacher DI, Harriss RC, Bartlett KB (1985). Methane emissions to the atmosphere through aquatic plants. *Journal of Environmental Quality*, 14, 40–46.
- Seiler W, Holzapfel-Pschorn A, Conrad R, Scharffe D (1984). Methane emission from rice paddies. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 1, 241–268.
- Singh S, Kashyap AK, Singh JS (1998). Methane flux in relation to growth and phenology of a high yielding rice variety as affected by fertilization. *Plant and Soil*, 201, 157–164.
- Sorrell BK, Boon PI (1994). Convective gas flow in *Eleocharis sphecelata* R. Br.: Methane transport and release from wetlands. *Aquatic Botany*, 47, 197–212.
- Sorrell BK, Brix H, Orr PT (1997). *Eleocharis sphecelata*: Internal gas transport pathways and modelling of aeration by pressurized flow and diffusion. *New Phytologist*, 136, 433–442.
- Tong C, Zeng CS, Wang WQ, Yan ZP, Yang HY (2009). Main factors influencing CH<sub>4</sub> flux from a *Phragmites australis* wetland in the Min River estuary. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 29, 207–216. (in Chinese with English abstract) [仝川, 曾从盛, 王维奇, 闫宗平, 杨红玉 (2009). 闽江河口芦苇潮汐湿地甲烷通量及主要影响因子. 环境科学学报, 29, 207–216.]
- Tornbjerg T, Bendix M, Brix H (1994). Internal gas transport in *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. 2. Convective throughflow pathways and ecological significance. *Aquatic Botany*, 49, 91–105.
- van der Nat FFWA, Middelburg JJ, van Meteren D, Wielemaekers A (1998). Diel methane emission patterns from *Scirpus lacustris* and *Phragmites australis*. *Biogeochemistry*, 41, 1–22.
- van der Nat FJ, Middelburg JJ (2000). Methane emission from tidal freshwater marshes. *Biogeochemistry*, 49, 103–121.
- Visser EJW, Colmer TD, Blom CWPM, Voesenek LACJ (2000). Changes in growth, porosity, and radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. *Plant, Cell & Environment*, 23, 1237–1245.
- Wang B, Neue HU, Samonte HP (1997). Role of rice in mediating methane emission. *Plant and Soil*, 189, 107–115.
- Wang MX, Li J, Zheng XH (1998). Methane emission and mechanisms of methane production, oxidation, transportation in the rice fields. *Chinese Journal of Atmospheric Sciences*, 22, 600–612. (in Chinese with English abstract) [王明星, 李晶, 郑循华 (1998). 稻田甲烷排放及产生、转化、输送机理. 大气科学, 22, 600–612.]
- Wang SC, Liu KX, You ZL, Liao ZW (1998). Effects of Fe and Mn in paddy soils derived from different parent materials on methane emission. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 14, 52–54. (in Chinese with English abstract) [王胜春, 刘可星, 游植麟, 廖宗文 (1998). 不同母质发育的水稻土中铁、锰对甲烷排放的影响. 生态与农村环境学报, 14, 52–54.]
- Wassmann R, Aulakh MS (2000). The role of rice plants in regulating mechanisms of methane emissions. *Biology and Fertility of Soils*, 31, 20–29.
- Whiting GJ, Chanton JP (1992). Plant-dependent CH<sub>4</sub> emission in a subarctic Canadian fen. *Global Biogeochemical Cycles*, 6, 225–231.
- Whiting GJ, Chanton JP (1996). Control of the diurnal pattern of methane emission from emergent aquatic macrophytes by gas transport mechanisms. *Aquatic Botany*, 54, 237–253.
- Yang P, Tong C (2015). Emission paths and measurement methods for greenhouse gas fluxes from freshwater ecosystems: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6868–6880. (in Chinese with English abstract) [杨平, 仝川 (2015). 淡水挺水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, 35, 6868–6880.]
- Yang SJ, Wang M, Li LF, Shao XM (2000). *Plant Biology*. Science Press, Beijing. 104–139. (in Chinese) [杨世杰, 汪矛, 李连芳, 邵小明 (2000). 植物生物学. 科学出版社, 北京. 104–139.]
- Yavitt JB, Knapp AK (1998). Aspects of methane flow from sediment through emergent cattail (*Typha latifolia*) plants. *New Phytologist*, 139, 495–503.
- Yu KW, Wang ZP, Chen GX (1997). Nitrous oxide and methane transport through rice plants. *Biology and Fertility of Soils*, 24, 341–343.
- Yue JM, Ren Q, Zhang JC (2015). Advances in research on the mechanism of salinity tolerance in plant. *China Forestry Science and Technology*, 29, 9–13. (in Chinese with English abstract) [岳健敏, 任琼, 张金池 (2015). 植物盐耐机理研究进展. 林业科技开发, 29, 9–13.]
- Zhang CB, Sun HY, Ge Y, Gu BJ, Wang H, Chang J (2012). Plant species richness enhanced the methane emission in experimental microcosms. *Atmospheric Environment*, 62, 180–183.
- Zhang L, Song C (2016). Effects of nitrogen on methane production and oxidation and dissolved organic carbon in a freshwater marsh. *Environmental Engineering & Management Journal*, 15, 1813–1822.
- Zhang XY, Ma J, Li XP, Xu H, Cai ZC (2012). Reviews on methane transport in rice paddy field. *Soil*, 44, 181–187. (in Chinese with English abstract) [张晓艳, 马静, 李小平, 徐华, 蔡祖聪 (2012). 稻田甲烷传输的研究进展. 土壤, 44, 181–187.]
- Zhao ZY, Chang J, Han WJ, Wang M, Ma DP, Du YY, Qu ZL (2016). Effects of plant diversity and sand particle size on methane emission and nitrogen removal in microcosms of constructed wetlands. *Ecological Engineering*, 95, 390–398.

特邀编委: 王智平 责任编辑: 王 葳



扫码向作者提问