DOI: 10.11766/trxb202009110515

于海洋, 王天宇, 黄琼, 张广斌, 马静, 朱春梧, 徐华. 长期大气 CO₂浓度升高对稻田 CH₄ 排放的影响[J]. 土壤学报, 2022, 59 (4): 1057–1067.

YU Haiyang, WANG Tianyu, HUANG Qiong, ZHANG Guangbin, MA Jing, ZHU Chunwu, XU Hua. Effect of Long-term Elevated CO₂ Concentration on CH₄ Emissions from Rice Paddy Fields[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59 (4): 1057–1067.

长期大气 CO2 浓度升高对稻田 CH4 排放的影响*

于海洋^{1,2},王天宇^{1,2},黄 琼^{1,2},张广斌¹,马 静¹,朱春梧¹,徐 华^{1†}

摘 要: 大气 CO₂浓度升高可直接或间接影响稻田 CH₄排放。深入研究长期大气 CO₂浓度升高对稻田 CH₄排放及其相关微 生物的影响,对评估和应对未来气候背景下稻田 CH₄排放的响应具有重要意义。为探明长期大气 CO₂浓度升高对稻田 CH₄ 排放的影响及其机制,依托连续运行 10 年以上的中国稻田 FACE (free-air CO₂ enrichment) 平台,观测 2016—2017 年正常 大气条件 (ACO₂)和大气 CO₂浓度升高 200 µmol·mol⁻¹条件 (ECO₂)下稻田 CH₄排放通量、产甲烷菌和甲烷氧化菌群落丰 度,并采用 Meta 分析方法定量研究 CO₂ 熏蒸年限对稻田 CH₄排放及其相关微生物群落丰度的影响。结果表明:对比 ACO₂ 处理,长期 ECO₂处理使稻田 CH₄排放降低 28% (*P*<0.05),产甲烷菌群落丰度降低 39% (*P*<0.05),同时甲烷氧化菌群落丰 度增加 21% (*P*>0.05)。Meta 分析结果发现,随着 CO₂熏蒸年限的增加,大气 CO₂浓度升高对稻田 CH₄排放和产甲烷菌群 落丰度的促进作用逐渐减弱,对甲烷氧化菌群落丰度的促进作用却逐渐增大。因此,未来气候条件下,长期大气 CO₂浓度 升高会降低稻田 CH₄排放,这对缓解水稻种植带来的温室效应具有重要意义。 关键词: CO₂浓度升高; CH₄排放;稻田;产甲烷菌;甲烷氧化菌; Meta 分析

中图分类号: S131⁺3 文献标志码: A

Effect of Long-term Elevated CO₂ Concentration on CH₄ Emissions from Rice Paddy Fields

YU Haiyang^{1, 2}, WANG Tianyu^{1, 2}, HUANG Qiong^{1, 2}, ZHANG Guangbin¹, MA Jing¹, ZHU Chunwu¹, XU Hua^{1†} (1. State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: [Objective] Increases in atmospheric CO_2 concentration have certain direct or indirect impacts on CH_4 emission from rice paddy fields. So it is of great significance to have an in-depth study on impacts of long-term elevated atmospheric CO_2 concentration on CH_4 emission and related microorganisms for assessing and managing CH_4 emissions from rice paddy fields in the context of future climate. [Method] To investigate effects of long-term elevated atmospheric CO_2 concentration on CH_4 emission and its mechanism, CH_4 emission fluxes and abundance of the methanogens and methanotrophs under ambient CO_2

^{*} 国家重点研发计划项目(2017YFD0300105)、国家自然科学基金项目(41877325)和中国科学院青年创新促进会项目(2018349)资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (No. 2017YFD0300105), the National Natural Science Foundation of China (No. 41877325) and the Youth Innovation Promotion Association of the Chinese Academy of Sciences (No. 2018349)

 ^{*} 通讯作者 Corresponding author, E-mail: hxu@issas.ac.cn
 作者简介:于海洋(1990—),男,博士研究生,主要研究方向为陆地表层碳氮循环与全球变化。E-mail: yuhy@issas.ac.cn
 收稿日期:2020-09-11;收到修改稿日期:2020-11-13;网络首发日期(www.cnki.net):2021-02-04

 (ACO_2) and elevated CO_2 conditions (ECO_2) in rice paddy fields were monitored during the 2016-2017 season, with the aid of the Chinese rice FACE platform that has been operating for more than 10 years. Moreover, meta-analysis was conducted to determine quantitatively effects of elevated CO_2 relative to duration on CH_4 emission from and the abundances of methanogens and methanotrophs in rice paddy fields. [Result] Results show that compared with ACO_2 , long-term ECO_2 significantly reduced CH_4 emission and the abundance of methanogens by 28% and 39%, respectively (P<0.05), but increased the abundance of methanotrophs by 21% (P>0.05). Meta-analysis shows that with the increase in duration of CO_2 elevation, the effect of elevated atmospheric CO_2 concentration promoting CH_4 emission and the abundance of methanogens gradually decreased, while the effect on the abundance of methanotrophs gradually increased. [Conclusion] Therefore, it could be concluded that under future climate conditions, long-term elevated CO_2 will reduce CH_4 emission from rice fields, which is of great significance for mitigating the greenhouse effect brought about by rice cultivation.

Key words: Elevated CO₂; CH₄ emissions; Rice paddy; Methanogens; Methanotrophs; Meta-analysis

水稻种植是大气 CH₄ 的重要人为排放源之一, 约占全球农业生产活动 CH₄ 总排放量的 14% (10%~20%)^[1]。大气 CO₂浓度升高是全球气候变 化的重要组成部分,不仅影响水稻的生长发育,对 稻田 CH₄ 排放也具有重要影响^[2-3]。深入研究大气 CO₂浓度升高对稻田 CH₄ 排放的影响及其机制,对 预测未来全球气候变化背景下稻田生态系统 CH₄ 排 放速率和排放总量具有重要意义。

自 20 世纪 90 年代, 大气 CO₂浓度升高对稻田 CH₄ 排放的影响研究已备受国际关注^[4-5]。大量研 究^[2.5-17]表明,大气 CO2浓度升高显著增加稻田 CH4 排放总量。Meta 分析表明,大气 CO2浓度升高促进 稻田 CH4 排放的增幅为 34%~43%^[2, 11]。其机制可 能是大气 CO₂浓度升高可促进水稻光合作用,增加 根系分泌物和凋落物等产甲烷底物^[7],进而增加产 甲烷菌群落丰度^[9,13],促进 CH₄ 排放。此外,大气 CO,浓度升高条件下,产甲烷功能基因 mcrA(甲基 辅酶 M 还原酶)含量提高的同时,甲烷氧化功能 基因 pmoA(甲烷单加氧酶)含量反而下降^[18-19],这 表明大气 CO2浓度升高促进 CH4产生的同时也可能 抑制 CH₄ 氧化,从而促进稻田 CH₄ 排放。也有研 究表明, 大气 CO₂ 浓度升高有可能降低稻田 CH₄ 排放,其原因可能是大气 CO,浓度升高促进根系生 物量的同时也促进了 O2 向根际传输,从而促进了 CH4氧化^[20]。然而,多数关于大气 CO2浓度升高对 稻田 CH4 排放影响的研究主要集中于其短期效应 (CO2 熏蒸年限小于5年)^[7.12-15.17.21], 而对于其长 期效应(CO2 熏蒸年限大于等于 10 年)的研究仅有 一则报道^[22]。Tokida 等^[22]通过观测 CO₂连续熏蒸 10年的稻田表明,大气 CO₂浓度升高并未显著促进 稻田 CH₄排放,其相关机制也并未深入阐述。因此, 大气 CO₂浓度升高的长期效应亟需深入研究。

本研究依托全球连续运行时间最长的中国江都 FACE 试验平台,通过田间原位试验,利用静态透 明箱—气相色谱法观测了长期大气 CO₂浓度升高条 件下稻田 CH₄ 排放通量,并对有关大气 CO₂浓度升 高条件下稻田 CH₄ 排放的试验结果进行整合分析, 探讨了长期 CO₂浓度升高对稻田 CH₄ 排放的影响及 其微生物机制,阐述了长期(13~15年)大气 CO₂ 浓度升高对稻田 CH₄ 排放影响及其机制,为科学评 估和应对未来气候变化对稻田温室气体的影响提供 数据支撑和理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本试验利用中国稻田 FACE 平台,平台位于江 苏省扬州市小纪镇(119°42′0″E,32°35′34″N)。该 地区属于亚热带季风性湿润气候,平均海拔为5m, 年均气温 15.1℃,年均降水量 980 mm,年蒸发量大 于 1 100 mm,年日照时间大于 2 100 h,年均无霜期 220 d。试验地耕作方式 2010 年前为稻—麦轮作, 2010 年后改为水稻—冬闲单季种植。土壤类型为下 位砂姜土,土壤有机碳为 18.4 g·kg⁻¹,全氮为 1.45 g·kg⁻¹, pH(H₂O)为 6.8。

1.2 试验设计

该平台始建于 2004 年, 共有 3 个 FACE 圈和 3 个对照(Ambient)圈。FACE 圈为正八边形结构,

1059

直径 12 m, 平台运行时利用 CO₂储存罐向 FACE 圈 输送 CO₂气体,并通过固定在八边形上的管道向中 心喷射纯 CO₂气体,同时利用计算机网络和圈内的 传感器对平台 CO₂浓度进行实时监测和控制,根据 大气中 CO₂浓度、风向、风速以及水稻冠层高度的 CO₂浓度等条件自动调节管道内 CO₂的释放方向和 速度,使水稻主要生育期 FACE 圈内 CO₂浓度保持 较对照圈高 200 μmol·mol⁻¹。各 FACE 圈之间以及 FACE 圈和对照圈之间的间隔大于 90 m,以确保各 FACE 圈 CO₂释放对其他圈无影响^[23]。平台 CO₂熏 蒸时间一般为 6 月下旬至 10 月下旬,每日熏蒸时间 为日出至日落。 本试验共设置 2 个处理:(1)正常大气 CO₂浓 度处理(ACO₂);(2)大气 CO₂浓度升高处理(ECO₂)。 供试水稻品种为武运粳 23 号,水稻移栽时间为 6 月 20 日,密度为每平方米 24 穴,每穴 2 苗,收割时 间为 11 月 3 日。田间观测时间为 2016—2017 年水 稻生长季。田间管理按照当地常规水稻生产技术操 作,氮肥采用复合肥(有效成分 N:P₂O₅:K₂O= 15%:15%:15%)和尿素(含 N 46.7%)配合施用, 施氮总量为 225 kg·hm⁻²,磷肥和钾肥作基肥一次性 施加,施磷、钾量均为 90 kg·hm⁻²。氮肥分三个时 期施加,基肥 40%、分蘖肥 30%、穗肥 30%。具体 田间水肥管理措施详见表 1。

表 1 2016—2017 年稻季田间管理措施

Table 1	Management of	the paddy	fields during	g the rice seas	sons in 2016–2017
10010 1	management of	. me padag	moras aaring	5 me mee beau	0110 111 2010 2017

 田间管理 Agricultural activities	日期 Date (yyyy-mm-dd)	日期 Date (yyyy-mm-dd)
基肥 Basal fertilization	2016-06-16	2017-06-19
移栽 Rice seedlings transplantation	2016-06-17	2017-06-20
分蘖肥 Tillering fertilization	2016-06-29	2017-06-30
穗肥 Panicle initiation fertilization	2016-07-28	2017-07-28
收获 Harvest	2016-11-02	2017-11-03
持续淹水 Continuous flooding	2016-06-16-2016-07-31	2017-06-19-2017-08-01
中期烤田 Midseason drainage	2016-08-01-2016-08-08	2017-08-02-2017-08-09
干湿交替 Drying-wetting alternation	2016-08-09-2016-10-11	2017-08-10-2017-10-14
排水落干 Final drainage	2016-10-12	2017-10-15

1.3 气体样品采集与分析

CH₄样品采集采用静态透明箱法,箱体材质为 有机玻璃。采样箱分延长箱和顶箱两部分,高度均 为 0.6 m,底面积为 0.122 5 m² (0.35 m×0.35 m)。 延长箱的顶部设有水封凹槽(深度为 0.04 m),用 于水稻生长后期加层。采样前将箱体罩在预先埋入 各处理的底座(0.3 m×0.3 m×0.15 m)上,底座顶 端与土壤表面齐平。水稻生长季,在底座旁架设不 锈钢桥以减少采样过程对各圈的扰动。待静态箱密 封后,用两通针将箱内气体导入 21 mL 真空玻璃瓶 中,间隔 12 min 采样 1 次,共采样 4 次。采样结 束后,将静态箱移出各处理,使箱体对各处理的影 响最小化。水稻成熟期之前采样间隔为 3~7 d,之 后的间隔为 10~12 d,采样时间为 8:00~11:00。 采气同时,测定箱温以及表面水层深度以便计算 CH₄排放通量。 气样样品利用带氢火焰离子化检测器(FID)的 安捷伦气相色谱(Agilent 7890B,美国)测定。柱 箱温度 60℃,空气流量 400 mL·min⁻¹, H₂燃气流量 45 mL·min⁻¹,尾吹气流量 5 mL·min⁻¹,载气用 N₂, 检测器温度 300℃。CH₄ 标准气体由中国计量科学 研究院提供。

1.4 产甲烷菌和甲烷氧化菌定量分析

于每年7月18日(分蘖前期)、7月28日(分 蘖盛期)及8月10日(孕穗期)采集土壤样品。用 冻干机(Automatic gland freezer dryer, Labconco Triad 2.5L; Kansas City, MO, 美国)将新鲜土样 于-50℃冻干。按照 FastDNA[®]SPIN Kit for Soil(MP Biomedical LLC, Ohio,美国)试剂盒中说明书提 取土壤 DNA。选用 CFX96 Optical Real-Time Detection System (Bio-Red Laboratories, Inc. Hercules,美国)仪器进行实时定量 PCR 分析。产 甲烷菌功能基因 *mcrA* 的引物为 mals-mod/mcrA-rev,而甲烷氧化菌功能基因 *pmoA* 的引物为 A189f/ mb661r^[24-25]。

1.5 Meta 分析

1.5.1 数据来源 采用 Web of Science (http: // apps.webofknowledge.com/)和中国知网(https: // www.cnki.net/)搜索发表于 2020 年 7 月之前的同行 评议的文章。关键词为:稻田、CH4、CO2浓度升高、 产甲烷菌、甲烷氧化菌等。对符合标准的文章采用 以下标准进行二次筛选:(1)大气 CO2浓度升高处 理(ECO2)和正常大气 CO2浓度处理(ACO2)的 CH4 排放、产甲烷菌或者甲烷氧化菌群落丰度必须 同时被报道;(2)CO2 熏蒸时间必须被报道或通过 其他文献被确定。最终符合标准的研究论文 29 篇 (表 2),确定采纳包括本研究在内的 14 个实验地点 的 180 条数据,其中 CH4 排放的研究数据 92 条,产 甲烷菌群落丰度的研究数据 49 条,甲烷氧化菌群落 丰度的研究数据 39 条。

1.5.2 效应值 采用 Metawin 2.0 进行 Meta 分析,通过公式^[26]: ln*R*=ln(*X*_{ECO2}/*X*_{ACO2})计算效应值 ln*R*,式中,*R*代表响应比,*X*_{ECO2}和*X*_{ACO2}分别代表 某一观测指标的大气 CO₂浓度升高处理观测值和正常大气 CO₂浓度处理观测值。效应值无单位。计算 出的效应值利用试验处理的重复次数计算权重,加 权平均后得到 95%置信区间(95%CI)。利用公式 EF(Effect size)/%=(*R*-1)×100 计算出 CO₂熏蒸 年限对 CH₄排放量、产甲烷菌群落丰度、甲烷氧化 菌群落丰度以及两者比例的影响程度。EF 95%CI 与零轴相交表示 CO₂熏蒸年限的影响不显著,相反,则表示显著。

1.6 数据分析

CH4 排放通量计算公式如下:

$$F = \rho \times r \times H \times (273 + T) / T \qquad (1)$$

式中, *F*为 CH₄ 排放通量, mg·m⁻²·h⁻¹; ρ 为标准状态下 CH₄的密度,取值为 0.714 kg·m⁻³; *r* 为单位时间密闭箱内 CH₄浓度的变化量, μ L·L⁻¹·d⁻¹; H 为箱体内部的有效高度, m; *T* 为密闭箱内温度, ℃。

CH4 的季节排放总量是将每次观测值按时间间

隔加权平均后再取 3 个重复的平均值,其计算公式 如下:

$$T = \sum [(F_{i+1} + F_i)/2] \times (D_{i+1} - D_i) \times 24/1 \ 000 \ (2)$$

式中, *T*为 CH₄的季节总排放量, g·m⁻²; F_i 和 F_{i+1} 分别为第 *i*和第 *i*+1 次采样时 CH₄平均排放通量, mg·m⁻²·h⁻¹; D_i 和 D_{i+1} 分别为第 *i*和第 *i*+1 次采样时 间, d₀

数据处理及分析利用 Origin 8.5 与 SPSS 20.0 完成。

2 结 果

2.1 长期大气 CO₂ 浓度升高对稻田 CH₄ 排放的 影响

2016-2017 年水稻生长季, 各处理稻田 CH4 排 放通量的季节变化如图 1 所示。2016 年,各处理 CH₄ 排放通量在水稻移栽后逐渐升高,峰值出现在 自然排干前(移栽后第37天), ACO2和ECO2的排 放峰值分别为 27.7 mg·m⁻²·h⁻¹ 和 18.4 mg·m⁻²·h⁻¹; 自 然排干后, ACO₂处理 CH₄ 排放通量迅速下降, 而 ECO, 处理下降趋势较为缓和; 干湿交替后各处理 CH4 排放通量出现第二个峰值(移栽后第 57 天), 此时 ACO₂ 和 ECO₂ 的排放峰值分别为 22.2 mg·m⁻²·h⁻¹和 8.2 mg·m⁻²·h⁻¹;随后, CH₄排放通量降 至较低水平,而后期排干的 CH₄ 排放通量几乎为 0 (图 1a)。2017 年 CH4 排放通量的季节变化与 2016 年基本保持一致, ACO2和 ECO2的第一个峰值(移 栽后第 36 天)分别为 46.7 mg·m⁻²·h⁻¹ 和 39.3 mg·m⁻²·h⁻¹, 第二个峰值(移栽后第 56 天)分别为 11.7 $mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ 和 16.4 $mg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ (图 1b)。 CH₄排 放通量出现明显的年际变化, 2017年 CH4 排放通量 明显高于 2016 年。

由表 3 可知, 2016—2017 水稻生长季, ECO₂ 处理 CH₄ 排放总量显著低于 ACO₂ 处理(*P*<0.05)。 2016 年和 2017 年 CH₄ 排放总量差异较大,对比可 知, ECO₂ 处理较 ACO₂ 处理的 CH₄ 排放总量低 11%~54%。综合 2 个稻季的观测结果, ECO₂处理 CH₄ 排放通量显著低于 ACO₂处理 28%(*P*<0.05)。

Table 2 Information of field experiments in the literature									
				CO2熏蒸	CO ₂ 升高	CH ₄			
序号	试验地点	坐标	平台	年限	浓度	排放	产甲烷菌	甲烷氧化菌	参考文献
No.	Site	Coordinates	Facility	Duration	Elevated CO ₂	CH_4	Methanogens	Methanotrophs	Reference
				of ECO ₂ /a	/ ($\mu mol \cdot mol^{-1}$)	emission			
1	盖恩斯维尔,美国	82°19′W, 29°39′N	SPARs	1	330	有			[6]
2	克塔克,印度	85°56′E, 20°27′N	OTCs	3	156	有			[7]
3	筑波,日本	140°07′E, 36°01′N	Climatron	1	329	有			[21]
4	筑波,日本	140°07′E, 36°01′N	Climatron	1	300	有			[27]
5	岩手,日本	140°57′E, 39°38′N	FACE	7	183	有			[8]
6	杭州,中国	119°50'E, 30°20'N	Climatron	1	310	有	有	有	[28]
7	岩手, 日本	140°57′E, 39°38′N	FACE	3	200		有	有	[9]
8	筑波,日本	140°07′E, 36°01′N	FACE	2	181		有	有	[18]
9	岩手,日本	140°57′E, 39°38′N	FACE	11	199		有		[29]
10	常熟,中国	120°33'E, 31°30'N	FACE	4	<150		有	有	[30]
11	筑波,日本	140°07′E, 36°01′N	Climatron	1	200	有			[31]
12	筑波,日本	140°07′E, 36°01′N	FACE	3	200			有	[19]
13	圣塔伦,葡萄牙	8°44′W, 39°02′N	OTCs	1~2	175	有			[10]
14	南昌,中国	115°54′E, 28°36′N	Climatron	1	205~214	有	有	有	[32]
15	岩手, 日本	140°57′E, 39°38′N	FACE	10~11	200	有			[22]
16	荆州,中国	112°09′E, 30°21′N	OTCs	4	53~61	有			[12]
17	常熟,中国	120°33'E, 31°30'N	FACE	4~6	82~113	有	有		[13]
18	江都,中国	119°42′E, 32°35′N	FACE	$1 \sim 4$	200	有			[14]
19	无锡,中国	120°28′E, 31°37′N	FACE	2~3	200	有			[15]
20	光州,韩国	126°53'E, 35°10'N	OTCs	3	277	有			[16]
21	岩手, 日本	141°00'E, 39°40'N	FACE	1~3	200	有			[17]
	无锡,中国	120°28′E, 31°37′N	FACE	1~3	200	有			[17]
22	洛斯巴诺斯,菲律宾	121°15′E, 14°13′N	OTCs	$1\!\sim\!2$	300	有			[5]
23	江都,中国	119°42′E, 32°35′N	FACE	1	200		有		[33]
24	江都,中国	119°42′E, 32°35′N	FACE	1	200			有	[34]
25	江都,中国	119°42′E, 32°35′N	FACE	1	200	有			[35]
26	江都,中国	119°42′E, 32°35′N	FACE	2	200		有	有	[36]
27	江都,中国	119°42′E, 32°35′N	FACE	6~7	200		有		[37]
28	江都,中国	119°42′E, 32°35′N	FACE	6~7	200			有	[38]
29	常熟,中国	120°33′E, 31°30′N	FACE	3	88	有			[39]

表 2 文献中实验田间信息

注: SPARs 表示土壤-植物-大气研究培养箱, OTCs 表示开顶式熏蒸室, Climatron 表示人工气候生长箱, FACE 表示开放式 CO₂ 浓度升高系统; "有"表示文献中可获取相关数据。Note: SPARs stands for soil-plant-atmosphere research chambers; OTCs for open-top chambers; Climatron for growth chambers; and FACE for free-air CO₂ enrichemnt. "Have" means that relevant data are available in the literature.



注: ACO₂表示正常大气 CO₂浓度处理; ECO₂表示大气 CO₂浓度升高处理。下同。Note: ACO₂ stands for the treatment of ambient CO₂ concentration; and ECO₂ for the treatment of elevated CO₂ concentration. The same below.

图 1 稻田 CH₄ 排放通量的季节变化 Fig. 1 Seasonal variation of CH₄ fluxes from the rice paddy field

表 3 CH4 排放总量、产甲烷菌和甲烷氧化菌群落丰度

Table 3	Total CH ₄	emission and	copies	number	of <i>mcrA</i>	genes an	d pmoA	genes
---------	-----------------------	--------------	--------	--------	----------------	----------	--------	-------

年份 Year	おして田	CH₄排放总量	mcrA 基因拷贝数	pmoA 基因拷贝数		
	<u></u> 近埋	CH ₄ emissions	mcrA copy number	pmoA copy number		
	Treatments	/ ($kg \cdot hm^{-2}$)	$\times 10^6\!/$ (copies $\cdot g^{-1}~dws$)	$\times 10^{5}\!/$ (copies $\cdot g^{-1}dws$)		
2016	ACO ₂	228.3±15.8a	3.41±0.16a	$5.66 \pm 1.41a$		
	ECO_2	$105.8 \pm 7.9 b$	$1.93 \pm 0.14b$	$5.99 \pm 1.59a$		
2017	ACO_2	351.2±30.5a	$1.83 \pm 0.29a$	$6.66 \pm 1.25a$		
	ECO_2	312.5±5.0b	$1.27 \pm 0.38a$	$8.95 \pm 2.20a$		
平均 Avergae	ACO_2	289.8±7.3a	$2.62 \pm 0.27a$	$6.16 \pm 1.62a$		
	ECO_2	$209.1 \pm 6.5b$	$1.60 \pm 0.15b$	7.47±2.06a		

注:同一列不同小写字母表示同一年份处理间存在显著差异 (P < 0.05)。*mcrA*和 *pmoA*分别表示产甲烷菌功能基因和甲烷氧化 菌功能基因。 Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference between treatments in the same year (P < 0.05). *mcrA* and *pmoA* indicate functional genes of methanogens and methanotrophs.

2.2 长期大气 CO₂浓度升高对产甲烷菌和甲烷氧 化菌群落丰度的影响

不同时期稻田土壤平均的产甲烷菌和甲烷氧化 菌群落丰度如表 3 所示。2016—2017 年水稻生长季, ECO₂处理产甲烷菌群落丰度低于 ACO₂处理,对比 ACO₂处理,ECO₂处理使产甲烷菌群落丰度降低 31%~43%,其中 2016 年达显著水平(P<0.05),对 于两年产甲烷菌群落丰度的平均值,ECO₂处理低于 ACO₂处理 39%(P<0.05)。甲烷氧化菌群落丰度的 响应趋势与产甲烷菌群落丰度趋势相反,ECO₂处理 甲烷氧化菌群落丰度高于 ACO₂处理,对比 ACO₂ 处理,ECO₂处理下甲烷氧化菌群落丰度增加6%~ 34%;综合两年的观测结果,ECO₂处理甲烷氧化 菌群落丰度较ACO₂处理高21%(*P*>0.05)。相关 分析表明,稻田CH₄季节排放总量与产甲烷菌和 甲烷氧化菌群落丰度并未有较好的相关关系(*r*分 别为-0.308和0.378,*P*>0.05),而产甲烷菌群落 丰度与甲烷氧化菌群落丰度显著负相关(*r*=0.643, *P*<0.05)。

整合以往研究和本研究数据可得到大气 CO₂浓 度升高条件下 CH₄排放的增减幅度与产甲烷菌和甲 烷氧化菌群落丰度增减幅度的关系(图 2)。对比正



注: a)产甲烷菌群落丰度^[13.32], b)甲烷氧化菌群落丰度^[28.32], c)产甲烷菌和甲烷氧化菌群落丰度的比值^[28.32]; E 表示大气 CO₂浓度升高处理, A 表示正常大气 CO₂浓度处理。Note: a) abundance of methanogens; b) abundance of methanotrophs; and c) ratio of the abundance of methanogens and the abundance of methanotrophs. E stands for the treatment of elevated CO₂ concentration, and A for the treatment of ambient CO₂ concentration.

图 2 大气 CO₂浓度升高条件下 CH₄ 排放的增减幅度与产甲烷菌和甲烷氧化菌群落丰度增减幅度的关系 Fig. 2 Relationship between magnitude of the increase or decrease in CH₄ emission and magnitude of the increase or decrease in the abundance of methanogenic and methanotrophs as affected by elevated atmospheric CO₂ concentration

常大气 CO₂浓度条件,大气 CO₂浓度升高条件下稻 田 CH₄ 排放的增减幅度与产甲烷菌群落丰度的增减 幅度显著正相关(*P*<0.01)(图 2a),与甲烷氧化菌 群落丰度增减幅度显著负相关(*P*<0.01)(图 2b), 与产甲烷菌/甲烷氧化菌群落丰度的增减幅度显著 正相关(*P*=0.02)(图 2c)。

2.3 CO2 熏蒸年限对稻田 CH4 排放及相关微生物 的影响

整体平均而言,大气 CO₂浓度升高显著促进稻 田 CH₄ 排放,排放总量增加 30%(95%CI: 20%~ 40%),产甲烷菌群落丰度显著增加 33%(95%CI: 2%~88%),而对甲烷氧化菌群落丰度表现为负效应 但无显著影响(图 3)。随着 CO₂ 熏蒸年限的增加, 大气 CO₂浓度升高对 CH₄ 排放的效应值逐渐降低, 显著效应值由小于 5 年的 33%和 5~10 年的 29%降 低至大于等于 10 年的–9%(图 3a)。产甲烷菌群落 丰度的效应值变化规律与 CH₄ 排放的效应值变化规 律一致,也呈现出随着 CO₂ 熏蒸年限的增加而降低 的趋势(图 3b)。CO₂ 熏蒸年限小于 5 年,大气 CO₂ 浓度升高下产甲烷菌群落丰度显著增加 46%,CO₂ 熏蒸年限 5~10 年呈现正效应,但未达到显著差异 水平,而 CO₂ 熏蒸年限大于等于 10 年呈现负效应, 但也无显著影响。对于甲烷氧化菌群落丰度,CO₂ 熏蒸年限的影响规律与对产甲烷菌群落丰度的影响 规律相反,呈现随着 CO₂熏蒸年限的增加而增加的 趋势(图 3c)。CO₂熏蒸年限低于 5 年时,甲烷氧化 菌群落丰度无明显变化,而 CO₂熏蒸年限 5~10 年 和大于等于 10 年时,甲烷氧化菌群落丰度显著增加 了 8%和 20%。

3 讨 论

以往研究^[12-13.17]表明,大气 CO₂浓度升高显著 促进稻田 CH₄ 排放。van Groenigen 等^[11]通过 Meta 分析表明,大气 CO₂浓度升高显著促进稻田 CH₄ 排 放,排放总量增加了 43% (24%~72%)。在此基础 之上,Liu 等^[2]修正了大气 CO₂浓度升高促进 CH₄ 排放总量的幅度,为 34% (4%~118%)。然而,这 些研究在模拟大气 CO₂浓度升高对稻田 CH₄ 排放影 响时仅考虑了其短期效应,对于大气 CO₂浓度升高 的长期效应并未考虑在内。短期大气 CO₂浓度升高 增加稻田 CH₄ 排放的机制与其促进水稻生长、增加 根系分泌物和产甲烷底物,从而增加产甲烷菌群落 丰度有关^[9.13]。当然,对于稻田生态系统,影响 CH₄ 排放的因素还有很多,如水肥管理、水稻品种、土 壤理化性质、大气温度等^[40]。正因如此,受限于复





注: a) CH₄ 排放, b) 产甲烷菌群落丰度, c) 甲烷氧化菌群落丰度。误差线为 95%置信区间, 括弧中的数值表示样本数。 Note: a) CH₄ emission; b) abundance of methanogens; c) abundance of methanotrophs; the error lines represent 95% confidence interval, and the value in parentheses represents the number of samples.

图 3 CO2 熏蒸年限对稻田 CH4 排放、产甲烷菌和甲烷氧化菌群落丰度的影响

Fig. 3 Effect of duration of elevated CO₂ concentration on CH₄ emissions and abundances of methanogens and methanotrophs from rice paddy fields

杂的土壤环境及多样的农艺措施等因素,短期大气 CO₂浓度升高可能并不能全面阐明大气 CO₂浓度升 高对稻田 CH₄排放的影响。另一方面,实际大气 CO₂ 浓度升高是一个缓慢过程,并非骤增结果。大气 CO₂ 浓度骤增可能高估了植物-土壤系统的微生物群落 响应^[41]。并且,Allen 等^[42]最新研究表明:FACE 平台高 CO₂浓度的试验环境与未来高 CO₂浓度的自 然环境存在差异,主要表现在试验中 CO₂浓度的波 动频率很高。这表明,骤增的大气 CO₂浓度对植物-土壤系统的影响效果可能失真。

本研究表明,2016—2017年,连续运行13~14 年的中国 FACE 大田试验表明,长期大气 CO₂浓度 升高下稻田 CH₄ 排放显著减少28%(表3)。这与以 往绝大多数短期大气 CO₂浓度升高影响稻田 CH₄ 排 放的研究结果相反。Tokida 等^[22]研究认为,CO₂熏 蒸年限 10 年以上,增加的稻田 CH₄ 排放并未达到显 著增加水平。这说明长期大气 CO₂浓度升高对稻田 CH₄ 排放的促进作用可能逐渐变缓,应激效应逐渐 减弱。因此,在研究长期大气 CO₂浓度升高条件下 稻田 CH₄ 排放的规律时,要充分考虑 CO₂熏蒸年限 对稻田 CH₄ 排放的影响。本研究发现,随着 CO₂熏 蒸年限的增加,稻田 CH₄ 排放对大气 CO₂浓度升高 的响应正效应值逐渐减少,并在大于等于 10 年后变 为负效应值,说明长期大气 CO₂浓度升高对稻田 CH₄排放的促进作用在减弱,并有可能抑制稻田 CH₄ 排放(图 3a)。自然湿地中,长期大气 CO₂浓度升高对碳四植物的 CH₄ 排放也并未有显著影响,这可能由于长期大气 CO₂浓度升高导致硫酸盐的减少,进而抑制产 CH₄能力^[43]。可见,大气 CO₂浓度升高的长期效应与短期效应具有一定差异。

本研究发现,大气 CO2 浓度升高条件下稻田 CH₄ 排放的增减幅度与产甲烷菌群落丰度的增减幅 度显著正相关(P<0.01),与甲烷氧化菌群落丰度增 减幅度显著负相关 (P<0.01), 与产甲烷菌/甲烷氧化 菌群落丰度的增减幅度显著正相关(P=0.02)(图 2)。 这表明无论短期还是长期大气 CO₂浓度升高,稻田 CH4 排放与产甲烷菌和甲烷氧化菌的数量均密切相 关^[44]。尽管本研究中,长期大气 CO₂浓度升高条件 下,产甲烷菌和甲烷氧化菌群落丰度与稻田 CH₄排 放均无显著相关,但产甲烷菌群落丰度显著下降, 而甲烷氧化菌群落丰度呈现增加趋势(表3)。并且, 随着 CO2 熏蒸年限的增加,产甲烷菌群落丰度呈现 减少趋势,而甲烷氧化菌群落丰度则表现为增加趋 势(图 3b 和图 3c)。这表明长期大气 CO2浓度升高 条件下,稻田 CH4 排放逐渐降低归因于产甲烷菌群 落丰度逐渐减低以及甲烷氧化菌群落丰度逐渐升 高。研究^[20]表明,大气 CO₂浓度升高能够促进水稻 生长和水稻植株的呼吸作用,从而促进 O2 通过植株 向下传输,减少产 CH4 能力的同时促进 CH4 氧化能 力,进而降低稻田 CH4 排放。另一方面,高浓度 CH4 可能会刺激甲烷氧化菌的生长和活性^[45],随着时间 推移,大气 CO₂浓度升高逐渐减少稻田产甲烷菌群 落丰度的同时,也能够逐渐增加甲烷氧化菌群落丰 度,进而降低 CH₄ 排放(图 3b 和图 3c)。

综上,大气 CO₂浓度升高对稻田 CH₄ 排放的长 短期效应差异可能是由于短期效应急剧促进与稻田 CH₄ 排放相关的微生物生长,并可能进一步激发土 壤本底有机碳的转化,增加 CH₄产生和排放;然而, 长期大气 CO₂浓度升高的环境下,稻田生态系统土 壤中相关微生物逐渐适应,导致产 CH₄能力减弱, CH₄氧化能力增加,最终导致稻田 CH₄ 排放减少。 该结果表明,大气 CO₂浓度的熏蒸年限是影响稻田 CH₄ 排放及其相关微生物的重要因素。未来气候条 件下,大气 CO₂ 浓度升高的长期效应可减缓稻田 CH₄ 排放,对减缓全球气候变暖具有重要意义。

4 结 论

本研究首次报道了长期(13~15年)大气 CO₂ 浓度升高对稻田 CH₄ 排放可能具有抑制作用。长期 大气 CO₂浓度升高显著降低稻田 CH₄ 排放和产甲烷 菌群落丰度,并呈现增加甲烷氧化菌群落丰度的趋 势。这表明大气 CO₂浓度升高的长期效应具有减缓 稻田温室气体排放的作用。大气 CO₂浓度的熏蒸年 限是影响稻田 CH₄ 排放及其相关微生物的重要因 素。在应对未来气候条件不确定性方面,亟需继续 深入探究大气 CO₂浓度升高的长期效应。同时,未 来气候变化条件下,稻田 CH₄ 排放量的估算可能需 要重新评估。

参考文献(References)

- [1] Saunois M, Stavert A R, Poulter B, et al. The global methane budget 2000—2017[J]. Earth System Science Data, 2020, 12 (3): 1561—1623.
- Liu S W, Ji C, Wang C, et al. Climatic role of terrestrial ecosystem under elevated CO₂: A bottom-up greenhouse gases budget[J]. Ecology Letters, 2018, 21 (7): 1108—1118.
- Wang J Y, Wang C, Chen N N, et al. Response of rice production to elevated CO₂ and its interaction with rising temperature or nitrogen supply : A meta-analysis[J]. Climatic Change, 2015, 130 (4): 529–543.
- [4] Allen L H, Albercht S L J, Colon W, et al. Effects of carbon dioxide and temperature on methane emission of rice[J]. International Rice Research Newsletter, 1994,

19 (3): 43.

- Ziska L H, Moya T B, Wassmann R, et al. Long-term growth at elevated carbon dioxide stimulates methane emission in tropical paddy rice[J]. Global Change Biology, 1998, 4 (6): 657–665.
- [6] Allen L H Jr, Albrecht S L, Colón-Guasp W, et al. Methane emissions of rice increased by elevated carbon dioxide and temperature[J]. Journal of Environmental Quality, 2003, 32 (6): 1978-1991.
- [7] Bhattacharyya P, Roy K S, Neogi S, et al. Impact of elevated CO₂ and temperature on soil C and N dynamics in relation to CH₄ and N₂O emissions from tropical flooded rice (*Oryza sativa* L.) [J]. The Science of the Total Environment, 2013, 461/462: 601-611.
- Fumoto T, Hasegawa T, Cheng W G, et al. Application of a process-based biogeochemistry model, DNDC-Rice, to a rice field under free-air CO₂ enrichment (FACE) [J]. Journal of Agricultural Meteorology, 2013, 69 (3): 173-190.
- [9] Inubushi K, Cheng W G, Aonuma S, et al. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) on CH₄ emission from a rice paddy field[J]. Global Change Biology, 2003, 9 (10): 1458—1464.
- Pereira J, Figueiredo N, Goufo P, et al. Effects of elevated temperature and atmospheric carbon dioxide concentration on the emissions of methane and nitrous oxide from Portuguese flooded rice fields[J]. Atmospheric Environment, 2013, 80: 464-471.
- [11] van Groenigen K J, Osenberg C W, Hungate B A. Increased soil emissions of potent greenhouse gases under increased atmospheric CO₂[J]. Nature, 2011, 475 (7355): 214-216.
- [12] Wang B, Li J L, Wan Y F, et al. Responses of yield, CH₄ and N₂O emissions to elevated atmospheric temperature and CO₂ concentration in a double rice cropping system[J]. European Journal of Agronomy, 2018, 96: 60-69.
- [13] Wang C, Jin Y G, Ji C, et al. An additive effect of elevated atmospheric CO₂ and rising temperature on methane emissions related to methanogenic community in rice paddies[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2018, 257: 165–174.
- [14] Xie B H, Zhou Z X, Mei B L, et al. Influences of free-air CO₂ enrichment (FACE), nitrogen fertilizer and crop residue incorporation on CH₄ emissions from irrigated rice fields[J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2012, 93 (3): 373-385.
- [15] Xu Z J, Zheng X H, Wang Y S, et al. Effects of elevated CO₂ and N fertilization on CH₄ emissions from paddy rice fields[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2004, 18 (3): GB3009.
- [16] Yun S I, Kang B M, Lim S S, et al. Further understanding

 CH_4 emissions from a flooded rice field exposed to experimental warming with elevated $CO_2[J]$. Agricultural and Forest Meteorology, 2012, 154/155: 75–83.

- [17] Zheng X H, Zhou Z X, Wang Y S, et al. Nitrogen-regulated effects of free-air CO₂ enrichment on methane emissions from paddy rice fields[J]. Global Change Biology, 2006, 12 (9): 1717–1732.
- Liu D Y, Tago K, Hayatsu M, et al. Effect of elevated CO₂ concentration, elevated temperature and No nitrogen fertilization on methanogenic archaeal and methaneoxidizing bacterial community structures in paddy soil[J]. Microbes and Environments, 2016, 31 (3): 349-356.
- [19] Okubo T, Liu D Y, Tsurumaru H, et al. Elevated atmospheric CO₂ levels affect community structure of rice root-associated bacteria[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 136.
- [20] Schrope M K, Chanton J P, Allen L H, et al. Effect of CO₂ enrichment and elevated temperature on methane emissions from rice, *Oryza sativa*[J]. Global Change Biology, 1999, 5 (5): 587–599.
- [21] Cheng W G, Yagi K, Sakai H, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations on CH₄ and N₂O emission from rice soil: An experiment in controlled-environment chambers[J]. Biogeochemistry, 2006, 77 (3): 351-373.
- [22] Tokida T, Fumoto T, Cheng W, et al. Effects of free-air CO₂ enrichment (FACE) and soil warming on CH₄ emission from a rice paddy field: Impact assessment and stoichiometric evaluation[J]. Biogeosciences, 2010, 7 (9): 2639–2653.
- [23] Liu G, Han Y, Zhu J G, et al. Rice-wheat rotational FACE platform I. System structure and control[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(10): 1253—1258.
 [刘钢,韩勇,朱建国,等. 稻麦轮作 FACE 系统平台 I.系统结构与控制[J]. 应用生态学报, 2002, 13(10): 1253—1258.]
- [24] Fan X F, Yu H Y, Wu Q Y, et al. Effects of fertilization on microbial abundance and emissions of greenhouse gases (CH₄ and N₂O) in rice paddy fields[J]. Ecology and Evolution, 2016, 6 (4): 1054—1063.
- [25] Yu H Y, Yang Y T, Ma J, et al. Effect of nitrification inhibitor application on CH₄ and N₂O emissions from plastic mulching rice fields[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2017, 26 (3): 461—467. [于 海洋,杨玉婷,马静,等. 硝化抑制剂对覆膜稻田 CH₄ 和 N₂O 排放的影响[J]. 生态环境学报, 2017, 26 (3): 461—467.]
- [26] Hedges L V, Gurevitch J, Curtis P S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology[J]. Ecology, 1999, 80 (4): 1150–1156.
- [27] Cheng W G, Sakai H, Hartley A, et al. Increased night temperature reduces the stimulatory effect of elevated

carbon dioxide concentration on methane emission from rice paddy soil[J]. Global Change Biology, 2008, 14(3): 644-656.

- [28] Han X G, Sun X, Wang C, et al. Mitigating methane emission from paddy soil with rice-straw biochar amendment under projected climate change[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 24731.
- [29] Liu G C, Tokida T, Matsunami T, et al. Microbial community composition controls the effects of climate change on methane emission from rice paddies[J]. Environmental Microbiology Reports, 2012: 4 (6): 648-654.
- [30] Liu Y, Liu X Y, Cheng K, et al. Responses of methanogenic and methanotrophic communities to elevated atmospheric CO₂ and temperature in a paddy field[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 1895.
- [31] Lou Y S, Inubushi K, Mizuno T, et al. CH₄ emission with differences in atmospheric CO₂ enrichment and rice cultivars in a Japanese paddy soil[J]. Global Change Biology, 2008, 14 (11): 2678–2687.
- Qian H Y, Huang S, Chen J, et al. Lower-than-expected CH₄ emissions from rice paddies with rising CO₂ concentrations[J]. Global Change Biology, 2020, 26(4): 2368–2376.
- [33] Han L, Shi Y, Li J D, et al. Effects of FACE (free-air carbon dioxide enrichment), different conditions of rice straw and n fertilization levels on methanogens in paddy-field[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2006, 25(2): 322—325. [韩琳, 史奕, 李建东, 等. FACE 环境下不同秸秆与氮肥管理对稻田土壤产甲烷菌的影响[J]. 农业环境科学学报, 2006, 25(2): 322—325.]
- [34] Han L. Effects of elevated atmospheric CO₂ on soil microorganisms involved in greenhouse gas production[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2006. [韩琳. 大气 CO₂浓度升高对参与温室气体产生的相关土壤微生 物的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2006.]
- [35] Ma H L, Zhu J G, Xie Z B, et al. The effects of elevated atmospheric CO₂ on emission of CH₄ from rice paddy field[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2010, 29 (6): 1217—1224. [马红亮,朱建国,谢祖彬,等. 自由大气 CO₂ 浓度升高对稻田 CH₄ 排放的影响研究[J]. 农业环境科学学报, 2010, 29 (6): 1217—1224.]
- [36] Wang S Y, Han L, Shi Y, et al. Effects of FACE on population and activities of methanogen and methanotroph in paddy soil[J]. Soils, 2006, 38 (6): 768—773. [王殳屹,韩琳,史奕,等. FACE 对水稻土 产甲烷菌和甲烷氧化菌种群及其活性的影响[J]. 土壤, 2006, 38 (6): 768—773.]
- [37] Xu J, Yan C, Lin Y, et al. Effect of elevated CO₂ on abundance of methanoarchaea in paddy soil[J]. Acta Pedologica Sinica, 2012, 49 (6): 1247—1251. [许静, 严陈,林毅,等. FACE 对水稻土产甲烷古菌丰度的影

响[J]. 土壤学报, 2012, 49 (6): 1247—1251.]

- [38] Yan C, Xu J, Zhong W H, et al. Effect of elevated CO₂ on methanotrophs in the rhizosphere of rice plant[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33 (6): 1881—1888. [严陈, 许静, 钟文辉, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对稻田根际土 壤甲烷氧化细菌丰度的影响[J]. 生态学报, 2013, 33 (6): 1881—1888.]
- [39] Zhou C, Liu S W, Zhang L, et al. Effect of elevated CO₂ and temperature on CH₄ emissions from rice paddy fields: A T-FACE experiment[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2013, 32 (10): 2077—2083. [周 超,刘树伟,张令,等. 温度和 CO₂ 浓度升高对稻田 CH₄ 排放的影响: T-FACE 平台观测研究[J]. 农业环境 科学学报, 2013, 32 (10): 2077—2083.]
- [40] Cai Z C, Xu H, Ma J. Methane and nitrous oxide emissions from rice-based ecosystems[M]. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2009. [蔡祖聪, 徐华, 马静. 稻田生态系统 CH₄和 N₂O 排放[M]. 合肥:中国科学技术大学出版社, 2009.]

- [41] Klironomos J N, Allen M F, Rillig M C, et al. Abrupt rise in atmospheric CO₂ overestimates community response in a model plant-soil system[J]. Nature, 2005, 433 (7026): 621-624.
- [42] Allen L H, Kimball B A, Bunce J A, et al. Fluctuations of CO₂ in Free-Air CO₂ Enrichment(FACE)depress plant photosynthesis, growth, and yield[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2020, 284: 107899.
- [43] Marsh A S, Rasse D P, Drake B G, et al. Effect of elevated CO₂ on carbon pools and fluxes in a brackish marsh[J]. Estuaries, 2005, 28 (5): 694-704.
- [44] Holmes A J, Costello A, Lidstrom M E, et al. Evidence that participate methane monooxygenase and ammonia monooxygenase may be evolutionarily related[J]. FEMS Microbiology Letters, 1995, 132 (3): 203–208.
- [45] Cai Y F, Zheng Y, Bodelier P L E, et al. Conventional methanotrophs are responsible for atmospheric methane oxidation in paddy soils[J]. Nature Communications, 2016, 7: 11728.

(责任编辑:陈荣府)