

低温湿地是全球甲烷的重要来源，驱动甲烷排放的微生物，尤其是甲烷古菌的群落、产生途径及影响该过程的环境因素，是近年来人们关注和研究的热点。

东秀珠

低温湿地甲烷古菌及其介导的甲烷产生途径

蒋娜¹ 陈紫娟¹ 曹轶¹ 田建卿¹ 王艳芬² 东秀珠^{1*}

(1. 中国科学院微生物研究所 北京 100101)

(2. 中国科学院大学 北京 100049)

摘要: 甲烷是重要的温室气体，低温湿地是大气甲烷的重要来源，因为湿地土壤中生活着大量的微生物包括甲烷古菌，它们将有机物降解转化为甲烷。本文总结了近年来低温湿地甲烷古菌群落组成、甲烷产生途径及其与环境的关系。研究显示，乙酸是低温湿地中主要的产甲烷物质，氢产甲烷过程主要发生在中温地区或酸性泥炭土中，而在盐碱水域中甲醇、甲胺是甲烷的重要底物。位于我国青藏高原的若尔盖湿地具有高海拔但低纬度的地理特征，我们的前期研究却显示甲醇在该湿地的甲烷排放中具有重要贡献。相应地，低温湿地中的甲烷古菌主要是利用甲基类化合物/乙酸的甲烷八叠球菌目和氢营养型的甲烷微球菌目。然而不同类型湿地甲烷排放途径及甲烷古菌的差异主要与环境的土壤类型、pH 及植被类型相关，如刚毛荸荠生长的若尔盖湿地土壤中来源于甲醇的甲烷占全部甲烷的 17%；而木里苔草土壤中乙酸是产甲烷的主要前体物质。尽管已知冷适应的甲烷古菌在低温湿地的甲烷排放中发挥重要作用，但目前获得培养的嗜冷甲烷古菌却很少。冷响应的组学研究显示甲烷古菌的冷适应涉及到全局性生物学过程。

关键词: 若尔盖湿地，产甲烷古菌，产甲烷途径

*通讯作者: Tel: 86-10-64807413; 信箱: dongxz@sun.im.ac.cn

收稿日期: 2012-12-06; 接受日期: 2012-12-18

Methanogenic archaea and their mediated methanogenic pathways in cold wetland

JIANG Na¹ CHEN Zi-Juan¹ CAO Yi¹ TIAN Jian-Qing¹
WANG Yan-Fen² DONG Xiu-Zhu^{1*}

(1. Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

(2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Cold wetlands contribute great portion of the global methane. This is attributed to the inhabited diverse microbes including methanogenic archaea, where they convert the organic materials to methane. This review summarized the recent studies on the diversity of methanogenic archaea, and methane emission pathways in the cold wetlands and their correlation with environmental parameters. The so-far studies indicated that acetate is the main methanogenic precursor in the wetlands located in cold regions, hydrogenotrophic methanogenesis occurs mainly in wetlands located in the warm regions and acidic peat, while methanol- and methyl amine-derived methanogenesis restricts in ocean and saline water. Zoige wetland situates on Qinghai-Tibet Plateau locating in the low latitude region but at high altitude. Our previous study indicated the significant methanogenic contribution of methanol in this wetland. Accordingly, the methylotrophic and aceticlastic *Methanosarcinales* and hydrogenotrophic *Methanomicrobiales* constitute the predominant wetland archaeal community. However, methanogenic pathways and methanogen community structures vary with the wetland soil types and their pH as well as the vegetations, like methanol-derived methane accounting for 17% total methane flux in *Eleocharis valliculosa* growing soil, while acetate contribute the main methane in *Carex muliensis* planted soil in Zoige wetland. Though playing an important role in methane emission of cold wetlands, the so-far cultured cold-adaptive methanogenic strains are very few. The low-temperature-responsive genomics analyses show that a global gene repertoire may involve in cold adaptation in methanogenic archaea.

Keywords: Zoige wetland, Methanogenic archaea, Methanogenic pathways

甲烷(CH₄)与二氧化碳(CO₂), 氧化亚氮(N₂O)和卤烃(HFCs)共同构成温室气体。联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC 2007)的评估报告指出, 工业革命以来大气甲烷浓度增加的辐射强迫(Irradiative forcing)为 0.48±0.05 W/m^{2[1]}。在已知的温室气体中, 甲烷的辐射驱动力与二氧化碳在

同一数量级上。甲烷化学性质稳定, 能在大气中存在十年甚至几百年或更长的时间, 因此对全球气候具有长期的影响。

CH₄ 的排放源可分为自然源和人为源, 包括自然湿地、水稻田、反刍动物、天然气渗漏、废渣填埋场以及生物质的燃烧等。表 1 列出了大气中

表 1 大气中甲烷的主要来源^[2-4]
Table 1 Source of global methane emission from identified source^[2-4]

来源 Source	甲烷排放量 Methane emission (Tg/a)	所占比例 Percentage (%)
自然来源 Nature source		
自然湿地 Wetlands	92-237	15-40
白蚁 Termites	20	3
海洋 Ocean	10-15	2-3
甲烷水合物 Methane hydrates	5-10	1-2
合计 Subtotal	127-282	21-47
人工来源 Anthropogenic source		
反刍动物 Ruminants	80-115	13-19
能源产生 Energy generation	75-110	13-18
水稻田 Rice agriculture	25-100	7-17
垃圾填埋 Landfills	35-73	6-12
生物能源 Biomass burning	23-55	4-9
废物处理 Waste treatment	14-25	2-4
合计 Subtotal	267-478	45-80
总计 Total source	500-600	

甲烷的主要来源及其比例, 其中天然湿地是最大的 CH₄ 自然产生源, 全球年排放为 100-250 Tg^[2-4], 贡献了约 15%-40% 全球 CH₄ 排放量^[1], 原因是湿地中丰富的植被和活跃的微生物分解转化作用。因此认识湿地的 CH₄ 产生途径、及其驱动有机物转化为甲烷的功能微生物, 尤其是唯一能产生甲烷的甲烷古菌, 对于评价全球 CH₄ 排放具有重要意义。由于地球 75% 的地域处于低温状态, 因此, 那些常年处于低温 (<0 °C-10 °C) 地域的湿地对全球的甲烷排放, 以及这些湿地中的低温产甲烷古菌也成为近年来的研究热点。研究这些低温甲烷古菌不仅在于它们的生态功能, 而且对提高低温厌氧生物处理过程, 以及沼气的低温发酵有所帮

助。本文总结了近年来在低温湿地甲烷排放中发挥重要功能的甲烷古菌多样性、及其介导的甲烷产生途径的研究进展。

1 低温湿地对全球甲烷排放的贡献

地球上的南、北两极, 冰川冻土, 高山等区域年平均温度仅为 -1.8 °C-1 °C, 即使在夏季也不会超过 5 °C-15 °C; 另外海洋的大部分区域低于 5 °C。低温地域的微生物对其中的物质循环及生物地球化学过程发挥重要作用, 因而在全球生态与环境系统中占据重要地位。位于这些低温地域的湿地, 包括北极圈附近的永久冻结带和苔原带等, 对全球的甲烷排放具有重要贡献^[5]。尽管高原湿地单位面积的甲烷排放量低于平原湿地, 但因地球大多地域处于低温, 其总 CH₄ 排放量很高, 值得引起关注。青藏高原的若尔盖湿地是典型的高原湿地, 由于海拔在 3 400 m 以上, 年平均气温只有 -1.7 °C-3.3 °C, 每年的甲烷排放量约为 0.56-1 Tg^[6-8], 是青藏高原甲烷排放的核心区。湿地中生长的丰富植物组织是有机碳输入的主要来源, 植物通过光合作用固定的碳大部分分配到地下组织, 无论是根系分泌物, 或死亡植物残体释放到土壤中; 湿地又是典型的无氧环境, 植物残体则被厌氧降解成为甲烷产生的底物^[9], 因此湿地土壤中生活着大量的甲烷古菌^[10-15]。植物大分子有机物在不同代谢类型的微生物的作用下通过食物链式转化为甲烷。这个过程包括 4 个步骤: (1) 水解细菌将大分子有机物分解为简单有机化合物, 如葡萄糖; (2) 发酵细菌将简单有机化合物发酵产生小分子有机酸, 如丙酸和丁酸; (3) 产氢产乙酸菌(互营细菌)在耗氢菌(如甲烷古菌)的协助下将小分子有机酸转化为乙酸和 H₂; (4) 甲烷古菌利用乙酸、H₂/CO₂, 或者简单的甲基类化合物产生甲烷。估计每年通过植物光合作用固定的 CO₂ 有 1.6% 进入产甲烷过程^[9]。

2 低温湿地中的甲烷古菌及其生理代谢类型多样性

甲烷古菌只能利用有限的底物,包括乙酸、 H_2/CO_2 、甲基类化合物(甲醇、甲胺)^[16]。理论推测,湿地产生的 CH_4 约 2/3 来自乙酸^[17-18]。对自然湿地中甲烷古菌群落结构的研究显示,尽管群落结构因地域地理生态环境而异,但其中均能检测到甲烷八叠球菌目、甲烷杆菌目、甲烷微菌目和甲烷球菌目。在各种类型的湿地中都曾检测到甲烷微菌^[19-20],几乎所有的泥炭沼泽中都存在甲烷八叠球菌和甲烷杆菌,而甲烷球菌仅在英格兰和苏格兰的一些湿地中发现^[21-22]。甲烷古菌的最适生长温度通常在 35 °C-42 °C 间,但在 -2 °C-15 °C 的低温范围内仍有甲烷产生。研究表明陆地和海洋等低温环境中的古菌多是甲烷古菌^[5],最早记载的嗜冷甲烷菌是分离于南极 Ace 湖的 *Methanococcolides burtonii*^[23],其生长温度范围在 -2 °C-28 °C,和 *Methanogenium frigidum*^[24],生长温度范围在 15 °C 以下。之后 Chong 等^[25]从阿拉斯加海湾沉积物中分离到 *Methanogenium marinum*,它的生长温度范围在 5 °C-25 °C 和 *Methanosarcina lacustris* 分离于海底和湖底沉积物,生长温度在 1 °C-35 °C。张桂山等分析了若尔盖湿地土壤的 16S rRNA 和 *mcrA* 基因多样性,认为甲烷八叠球菌和甲烷微菌是该湿地主要的甲烷菌类群。并发现,甲烷八叠球菌目中一个未培养的甲烷古菌 ZC-I 分支可能是该湿地的优势类群^[26]。另外,他们从甲醇富集培养物中分离到一株嗜冷甲烷古菌新种——嗜冷甲烷叶菌(*Methanobolus psychrophilus*) R15,并证明该菌占所研究的若尔盖湿地土壤样品中古菌的 17%左右^[27]。至今分离到的低温甲烷菌只有 7 个种(表 2),主要分布于利用甲基类化合物的甲烷八叠球菌目和嗜低盐的甲烷微球菌目,个别物种

属于甲烷杆菌目。因此推测低温甲烷古菌主要是甲基营养型,这可能和这些环境中不存在其他甲基(尤其甲胺)类营养型微生物竞争者有关。

3 低温湿地的甲烷产生途径及与环境因子的关系

不同生态系统中的甲烷产生途径有所差异,即使在同一生态系统中,环境的变化也会导致甲烷产生途径的不同。对泥炭沼泽湿地生态系统的研究发现,上层泥炭土中乙酸型产甲烷途径为主,而深层土壤中氢营养型产甲烷途径占优势^[28-29]。Avery 等^[30]研究发现,不同季节的产甲烷途径有所差异,其原因可能是由于甲烷产生初期的产甲烷速率不同。在一些泥炭湿地中,随着植被的生长,甲烷产生途径从冬季的氢营养型转变成晚春的乙酸营养型。

自 20 世纪 90 年代人们才开始低温湿地甲烷产生途径的研究^[31-32]。目前普遍认为乙酸是低温湿地中主要的产甲烷物质,估计贡献了湿地全部甲烷产量的 67%^[17];而氢来源的甲烷主要发生在温度较高的地区或酸性泥炭土中^[33]。Kotsyurbenko 等^[34]研究发现,在低温和底物浓度高时, H_2/CO_2 来源的 CH_4 远低于乙酸产生的 CH_4 。Chin 和 Conrad^[35]也发现提高氢分压会导致产氢反应无法进行,因为抑制了短链脂肪酸的分解,从而抑制了氢来源的甲烷产生;温度骤降也导致短链脂肪酸的大量积累(乙酸除外)。对湖底沉积物产甲烷过程的研究也发现,高温下甲烷产生依赖发酵与氢营养型产甲烷过程;而低温时,由于乙酸的积累,乙酸型产甲烷途径为主。Kotsyurbenko 等^[36]对前苏联高原冻土湿地的微生物代谢研究,发现 6 °C 时以同型产乙酸细菌将 H_2/CO_2 产生乙酸,及乙酸营养型的甲烷古菌产生 CH_4 为主。Svensson 等^[37]认为,北方沼泽 CH_4 排放量较低的原因是低温限制了根系分泌物等有机物的分解,

使得产甲烷前体物(H_2/CO_2 和乙酸)的浓度降低, 而减少了 CH_4 产生。而 Sekiguchi 等^[38]发现低温下甲烷古菌的种类较多, 并且以只利用乙酸产 CH_4 的甲烷鬃菌为主; Großkopf 等^[39]证明低温环境中乙酸型的甲烷鬃菌占主导。而高温下则以能利用乙酸和 H_2/CO_2 的甲烷八叠球菌为主。因此温度对于产 CH_4 影响的是因为甲烷古菌群组成的变化, 从而改变土壤的产 CH_4 能力。在低温、酸性泥碳湿地中也发现乙酸是厌氧食物链主要的产物^[40-41], 乙酸产 CH_4 是西伯利亚泥沼中主要的甲烷产生途径^[20,42]。这可能是同型产乙酸细菌对低温不敏感的原因。因此普遍认为, 低温下从 H_2/CO_2 产生甲烷需要两个步骤: H_2/CO_2 先形成乙酸, 然后乙酸再形成 CH_4 。而在高温或中温时, 由于氢营养型的甲烷古菌对 H_2 的亲合力较高, 抑制了同型产乙酸细菌的代谢, 使得氢营养型的甲烷途径占优势。

pH 也是影响甲烷排放途径的环境因子, 如氢营养型甲烷途径被认为是酸性湿地中甲烷排放的主要途径^[43-44]。在酸性湿地中可检测到乙酸、甲酸等的积累^[40], 并且添加乙酸会抑制甲烷产生; 而氢或葡萄糖等会刺激湿地土壤样品的甲烷产生^[44], 说明乙酸产甲烷不是主要的途径。另外, 湿地土壤中, 植物和藻类细胞壁的主要成分—果胶可厌氧降解产生甲醇^[45], 因此, 甲醇可能也是湿地甲烷产生的底物。然而多数研究认为, 淡水环境因为甲醇含量低, 对甲烷产生的贡献仅为 5%–10%^[46-50], 而在含盐碱水域中海藻、植物和动物的抗渗溶质分解产生甲醇、甲胺^[51]。研究发现在碱性湖泊^[49]和旧金山海湾沉积物中, 三甲胺和甲醇对甲烷产生具有较大贡献。Winfrey 和 Ward^[52]发现在海洋沉积物中, 甲胺作为海洋生物的抗渗调节剂广泛存在, 浓度较高, 是更重要的甲烷产生底物。

若尔盖湿地的地理位置与位于北极圈附近的

苔原地带差异很大, 位于低纬度 ($33^{\circ}56'N$, $102^{\circ}52'E$)地区, 年均温约为 $1^{\circ}C$ 。我们比较分析了若尔盖湿地的两种主要植被(刚毛荸荠和木里苔草)覆盖土壤的产甲烷底物, 目的是了解该湿地主要的产甲烷途径。通过在两种植被覆盖的湿地土样中添加产甲烷抑制物(溴乙烷磺酸钠), 我们在刚毛荸荠土壤中测定到甲醇和乙酸的积累, 而木里苔草土壤中主要积累乙酸, 说明甲醇和乙酸是该湿地产甲烷的前体物质。认为甲醇作为同型产乙酸菌和甲烷古菌的共同底物, 对若尔盖湿地甲烷产生的贡献(约 17%)显然高于位于北极圈附近苔原地带的湿地(<5%)^[53]。我们在土样中添加果胶确实能提高甲烷的排放量, 因此认为刚毛荸荠根部的块状结构富含可降解为甲醇的果胶物质, 从而促进甲醇产甲烷过程^[53]。从若尔盖湿地与北极圈内湿地的植被差异, 及植物作为湿地甲烷产生的主要底物来源, 可以看出植被是决定湿地甲烷产生途径的重要因素。

4 低温甲烷古菌的生理特征

已获得培养的甲烷古菌多数为中温和高温菌, 迄今只有少数几株耐低温的甲烷古菌获得培养(表 2)。人们对甲烷古菌冷适应机制的认识, 目前仍是通过组学手段分析其响应低温的基因表达谱。Cavicchioli 实验室对自南极冰川的甲烷古菌 *Methanococcoides burtonii* 的基因组、转录组和蛋白组学分析, 认为与细菌的嗜冷机制相似, 甲烷古菌的冷适应也包括所有的细胞过程, 如细胞膜的不饱和性^[54]、蛋白质翻译过程^[55]、冷激蛋白帮助 RNA 在低温下折叠^[56]及 tRNA 修饰^[57]等。我们对分离自若尔盖湿地的嗜冷甲烷菌 *Methanobus psychrophilus* R15 冷适应相关的基因谱分析, 发现除上述机制外, 可能还有其他机制, 如发达的双组份信号转导系统, 可能赋予嗜冷甲烷古菌对环境的感知和细胞调控、伴侣蛋白

表 2 分离于低温环境的甲烷古菌^[23-24]
Table 2 Methanogens separated from cold environment^[23-24]

Species	Isolation site	In situ temperature (°C)	Growth temperature (°C)	T _{opt} (°C)	References
<i>Methanogenium frigidum</i>	Ace Lake, Antarctica	1-2	0-18	15	[4]
<i>Methanococcoides burtonii</i>	Ace Lake, Antarctica	1-2	-2-28	23	[5]
<i>Methanococcoides alaskense</i>	Skani Bay, Alaska	1-6	5-28	24-26	[6]
<i>Methanogenium marinum</i>	Skani Bay, Alaska	1-4	5-25	25	[7]
<i>Methanosarcina baltica</i>	Skani Bay, Alaska	1-6	5-28	21	[8]
<i>Methanosarcina lacustris</i>	Soppen Lake, Switzerland	5	1-35	25	[9]
<i>Methanolobus psychrophilic</i> R15	Zoige Wetland at Tebtian Plateau, China	0.6-1.2	0-25	18	[10]
<i>Methanobacterium</i> MB	Peat bog, Siberia	1-3	5-30	25-30	[11]
<i>Methanogenium boonei</i>	Skani Bay, Alaska	1-6	5-30	19.4	[12]

可能参与 RNA 的低温稳定性、及多种去除超氧自由基的基因家族, 以提高其抗氧胁迫能力^[58]。古菌的冷适应机制研究仍处于开始阶段, 主要原因是目前古菌难培养, 获得的嗜冷古菌菌株很少。随着培养手段, 以及先进的研究手段的提升, 对古菌的冷适应机制将有新的认识, 并促进对其的生态学行为的理解。

参 考 文 献

- [1] IPCC, Summary for policymakers. Climate change 2007: the physical science basis[M]. United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press: Cambridge, 2007.
- [2] Chen YH, Prin RG. Estimation of atmospheric methane emissions between 1996 and 2001 using a three-dimensional global chemical transport model[J]. Journal of Geophysical Research, 2006, 111(D10307).
- [3] Houweling S, Dentener F, Lelieveld J. Simulation of preindustrial atmospheric methane to constrain the global source strength of natural wetlands[J]. Journal of Geophysical Research, 2000, 105: 17243-17255.
- [4] Mikaloff Fletcher SE, Gruber N, Jacobson AR, et al. Inverse estimates of anthropogenic CO₂ uptake, transport, and storage by the ocean[J]. Global Biogeochemistry Cycles, 2006, 20(2): GB2002.
- [5] Cavicchioli R. Cold-adapted archaea[J]. Nature Reviews Microbiology, 2006, 4(5): 331-343.
- [6] Ding W, Cai Z, Wang D. Preliminary budget of methane emissions from natural wetlands in China[J]. Atmospheric Environment, 2004, 38(5): 751-759.
- [7] Ding W, Cai Z. Methane emission from natural wetlands in China: summary of years 1995-2004 studies[J]. Pedosphere, 2007, 17(4): 475-486.
- [8] Jin H, Wu J, Cheng G, et al. Methane emissions from wetlands on the Qinghai-Tibet Plateau. Chinese Science Bulletin[J], 1999, 44(24): 2282-2286.
- [9] Veen JA, Merckx R, Geijn SC. Plant and soil related controls of the flow of carbon from roots through the soil microbial biomass[J]. Plant and

- Soil, 1989, 115(2): 179–188.
- [10] Chanton JP, Bauer JE, Glaser PA, et al. Radiocarbon evidence for the substrates supporting methane formation within northern Minnesota peatlands[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1995, 59(17): 3663–3668.
- [11] Jackson RB, Caldwell MM. Shading and the capture of localized soil nutrients: nutrient contents, carbohydrates, and root uptake kinetics of a perennial tussock grass[J]. *Oecologia*, 1992, 91(4): 457–462.
- [12] Joabsson A, Christensen TR, Wallén B. Vascular plant controls on methane emissions from northern peatforming wetlands[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14(10): 385–388.
- [13] Ström L, Ekberg A, Mastepanov M, et al. The effect of vascular plants on carbon turnover and methane emissions from a tundra wetland[J]. *Global Change Biology*, 2003, 9(8): 1185–1192.
- [14] Whiting GJ, Chanton JP. Plant-dependent CH₄ emission in a subarctic Canadian fen[J]. *Global Biogeochemistry Cycles*, 1992, 6(3): 225–231.
- [15] Whiting GJ, Chanton JP. Primary production control of methane emission from wetlands[J]. *Nature*, 1993, 364(6440): 794–795.
- [16] Zinder SH. Physiological ecology of methanogens. In *methanogenesis: ecology, physiology, biochemistry and genetics*[M]. Chapman & Hall, New York. 1993, 128–206.
- [17] Conrad R. Contribution of hydrogen to methane production and control of hydrogen concentrations in methanogenic soils and sediments[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 1999, 28(3): 193–202.
- [18] Conrad R. Control of microbial methane production in wetland rice fields[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2002, 64(1/2): 59–69.
- [19] Horn MA, Matthies C, Küsel K, et al. Hydrogenotrophic methanogenesis by moderately acid-tolerant methanogens of a methane-emitting acidic peat. 2003, 69(1): 74–83.
- [20] Metje M, Frenzel P. Methanogenesis and methanogenic pathways in a peat from subarctic permafrost[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(4): 954–964.
- [21] McDonald IR, Upton M, Hall G, et al. Molecular ecological analysis of methanogens and methanotrophs in blanket bog peat[J]. *Microbial Ecology*, 1999, 38(3): 225–233.
- [22] Upton M, Hill B, Edwards C, et al. Combined molecular ecological and confocal laser scanning microscopic analysis of peat bog methanogen populations[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2000, 193(2): 275–281.
- [23] Franzmann PD, Springer N, Ludwig W, et al. A methanogenic archaeon from Ace Lake, Antarctica: *Methanococoides burtonii* sp. nov.[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 1992, 15(4): 573–581.
- [24] Franzmann PD, Liu Y, Balkwill DL, et al. *Methanogenium frigidum* sp. nov., a psychrophilic, H₂-using methanogen from Ace Lake, Antarctica[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1997, 47(4): 1068–1072.
- [25] Chong S, Liu Y, Cummins M, et al. *Methanogenium marinum* sp. nov., a H₂-using methanogen from Skan Bay, Alaska, and kinetics of H₂ utilization[J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2002, 81(1/4): 263–270.
- [26] Zhang G, Tian J, Jiang N, et al. Methanogen community in Zoige wetland of Tibetan plateau and phenotypic characterization of a dominant uncultured methanogen cluster ZC-I[J]. *Environmental microbiology*, 2008, 10(7): 1850–1860.
- [27] Zhang G, Jiang N, Liu X, et al. Methanogenesis from methanol at low temperatures by a novel psychrophilic methanogen, “*Methanolobus psychrophilus*” sp. nov., prevalent in zoige wetland of the Tibetan Plateau[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(19): 6114–6120.
- [28] Popp TJ, Chanton JP, Whiting GJ, et al. Methane stable isotope distribution at a Carex dominated fen in north central Alberta[J]. *Global Biogeochemistry Cycles*, 1999, 13(4): 1063–1077.
- [29] Chasar LS, Chanton JP, Glaser PH, et al. Radiocarbon and stable carbon isotopic evidence for transport and transformation of dissolved organic carbon, dissolved inorganic carbon, and

- CH₄ in a northern Minnesota peatland[J]. *Global Biogeochemistry Cycles*, 2000, 14(4): 1095–1108.
- [30] Avery GB, Shannon JRD, White JR, et al. Effect of seasonal changes in the pathways of methanogenesis on the $\delta^{13}\text{C}$ values of pore water methane in a Michigan peatland[J]. *Global Biogeochemistry Cycles*, 1999, 13(2): 475–484.
- [31] Svensson BH. Different temperature optima for methane formation when enrichments from acid peat are supplemented with acetate or hydrogen[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1984, 48(2): 389–394.
- [32] Tans PP, Fung IY, Takahashi T. Observational constraints on the global atmospheric CO₂ budget[M]. *Science*, 1990, 247(4949):1431–8.
- [33] Metje M, Frenzel P. Effect of temperature on anaerobic ethanol oxidation and methanogenesis in acidic peat from a northern wetland[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(12): 8191–8200.
- [34] Kotsyurbenko OR, Nozhevnikova AN, Zavarzin GA. Methanogenic degradation of organic matter by anaerobic bacteria at low temperature[J]. *Chemosphere*, 1993, 27(9): 1745–1761.
- [35] Chin KJ, Conrad R. Intermediary metabolism in methanogenic paddy soil and the influence of temperature[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 1995, 18(2): 85–102.
- [36] Kotsyurbenko OR, Nozhevnikova AN, Soloviova TI, et al. Methanogenesis at low temperatures by microflora of tundra wetland soil[J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 1996, 69(1): 75–86.
- [37] Svensson BH, Rosswall T. In situ methane production from acid peat in plant communities with different moisture regimes in a subarctic mire[J]. *Oikos*, 1984, 43(3): 341–350.
- [38] Sekiguchi Y, Kamagata Y, Sytsubo K, et al. Phylogenetic diversity of mesophilic and thermophilic granular sludges determined by 16S rRNA gene analysis[J]. *Microbiology*, 1998, 144(9): 2655–2665.
- [39] Großkopf R, Janssen PH, Liesack W. Diversity and structure of the methanogenic community in anoxic rice paddy soil microcosms as examined by cultivation and direct 16S rRNA gene sequence retrieval[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64(3): 960–969.
- [40] Duddleston KN, Kinney MA, Kiene RP, et al. Anaerobic microbial biogeochemistry in a northern bog: Acetate as a dominant metabolic end product[J]. *Global Biogeochemistry Cycles*, 2002, 16(4): 1063.
- [41] Hines ME, Duddleston KN, Kiene RP. Carbon flow to acetate and C1 compounds in northern wetlands[J]. *Geophysical Research Letter*, 2001, 28(22): 4251–4254.
- [42] Kotsyurbenko OR, Chin KJ, Glagolev MV, et al. Acetoclastic and hydrogenotrophic methane production and methanogenic populations in an acidic West-Siberian peat bog[J]. *Environmental microbiology*, 2004, 6(11): 1159–1173.
- [43] Lansdown JM, Quay PD, King SL. CH₄ production via CO₂ reduction in a temperate bog: A source of ¹³C-depleted CH₄[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1992, 56(9): 3493–3503.
- [44] Williams RT, Crawford RL. Methane production in Minnesota peatlands[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1984, 47(6): 1266–1271.
- [45] Schink BJ, Zeikus G. Microbial ecology of pectin decomposition in anoxic lake sediments[J]. *Journal of General Microbiology*, 1982, 128(2): 393–404.
- [46] King GM, Klug MJ, Lovley DR. Metabolism of acetate, methanol, and methylated amines in intertidal sediments of lowes cove, Maine[J]. *Applied and environmental microbiology*, 1983, 45(6): 1848–1853.
- [47] Lovley DR, Klug MJ. Methanogenesis from methanol and methylamines and acetogenesis from hydrogen and carbon dioxide in the sediments of a eutrophic lake[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1983, 45(4): 1310–1315.
- [48] Nusslein B, Conrad R. Methane production in eutrophic Lake Plusssee: seasonal change, temperature effect and metabolic processes in the profundal sediment[J]. *Archiv fuer Hydrobiologie*, 2000, 149(4): 597–623.
- [49] Oremland RS, Marsh L, DesMarais DJ. Methanogenesis in big soda lake, Nevada: an

- alkaline, moderately hypersalinedesertlake[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1982, 43(2): 462-468.
- [50] Winfrey MR, Zeikus JG. Effect of sulfate on carbon and electron flow during microbial methanogenesis in freshwater sediments[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1977, 32(2): 275-281.
- [51] King GM. Methanogenesis from methylated amines in a hypersaline algal mat[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1988, 54(1): 130-136.
- [52] Winfrey MR, Ward DM. Substrates for sulfate reduction and methane production in intertidal sediments[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1983, 45(1): 193-199.
- [53] Jiang N, Wang Y, Dong X. Methanol as the primary methanogenic and acetogenic precursor in the cold zoige wetland at Tibetan plateau[J]. Microbial Ecology, 2010, 60(1): 206-213.
- [54] Nichols DS, Miller MR, Davies NW, et al. Cold adaptation in the antarctic archaeon *methanococoides burtonii* involves membrane lipid unsaturation[J]. Journal of Bacteriology, 2004, 186(24): 8508-8515.
- [55] Thomas T, Kumar N, Cavicchioli R. Effects of ribosomes and intracellular solutes on activities and stabilities of elongation factor 2 proteins from psychrotolerant and thermophilic methanogens[J]. Journal Bacteriology, 2001, 183(6): 1974-1982.
- [56] Giaquinto L, Curmi PMG, Siddiqui KS, et al. Structure and function of cold shock proteins in archaea[J]. Journal of Bacteriology, 2007, 183(15): 5738-5748.
- [57] Noon KR, Guymon R, Crain PF, et al. Influence of temperature on tRNA modification in archaea: *Methanococoides burtonii* (Optimum Growth Temperature [Topt], 23 °C) and stetteria hydrogenophila (Topt, 95 °C)[J]. Journal Bacteriology, 2003, 185(18): 5483-5490.
- [58] Chen Z, Yu H, Li L, et al. The genome and transcriptome of a newly described psychrophilic archaeon, *Methanobus psychrophilus* R15, reveal its cold adaptive characteristics[J]. Environmental Microbiology Reports, 2012, 4(6): 633-641.



征订启事

欢迎订阅《微生物学通报》

《微生物学通报》创刊于1974年,是中国科学院微生物研究所和中国微生物学会主办,国内外公开发行,以微生物学应用基础研究及技术创新与应用为主的综合性学术期刊。刊登内容包括:基础微生物学研究,农业微生物学研究,工业微生物学研究,医学微生物学研究,食品微生物学研究,环境微生物学研究,微生物功能基因组研究,微生物蛋白组学研究,微生物模式菌株研究,微生物工程与药物研究,微生物技术成果产业化及微生物教学研究改革等。

本刊为中国自然科学核心期刊。曾获国家级优秀科技期刊三等奖,中国科学院优秀科技期刊三等奖,北京优秀科技期刊奖,被选入新闻出版总署设立的“中国期刊方阵”并被列为“双效”期刊。

自2008年本刊已经全新改版,由双月刊改为月刊,发表周期缩短,内容更加丰富详实。欢迎广大读者到邮局订阅或直接与本刊编辑部联系购买,2013年每册定价58元,全年696元,我们将免邮费寄刊。

邮购地址: (100101)北京朝阳区北辰西路1号院3号中国科学院微生物研究所《微生物学通报》编辑部

Tel: 010-64807511; E-mail: bjb@im.ac.cn, tongbao@im.ac.cn

网址: <http://journals.im.ac.cn/wswxtbcn>

国内邮发代号: 2-817; 国外发行代号: BM413