

草型富营养化湖泊冰封期植物残体分解对 CH₄ 排放的影响*

刘嫚嫚, 黑鹏飞**, 任华堂, 杨婷婷, 高铭瑶, 邵汉, 郭鲁, 刘浩冉

(中央民族大学生命与环境科学学院环境科学系, 北京 100081)

摘要: 湖泊甲烷 (CH₄) 排放是全球碳循环与气候变化研究的重要环节。近年来, 随着水质改善与生态修复的推进, 许多湖泊正从“藻型浊水”状态向“草型清水”状态转变, 沉水植物及其残体在碳循环中的作用日益突出。然而, 沉水植物残体在冰封期分解过程中对 CH₄ 排放的贡献机制尚不明确, 尤其缺乏系统性的定量研究。为此, 本研究通过室内模拟实验, 设置不同梯度龙须眼子菜残体添加量 (0、1875、3125、6250 g·m⁻², 湿重), 模拟乌梁素海冰封期 (0–4°C) 与冰面融化期 (10–15°C) 环境, 旨在明确植物残体输入对 CH₄ 排放通量 (F_{CH₄}) 的影响及其生物地球化学机制。结果表明, 植物残体分解同时驱动“碳源释放”与“缺氧形成”两个关键过程: 分解释放的溶解性有机碳 (DOC) 为产甲烷菌提供底物, 同时快速消耗溶解氧 (DO), 使底层水体在冰封期即进入厌氧状态 (DO < 2 mg/L)。冰封期内, F_{CH₄} 随植物添加量显著上升, 高添加组通量为对照组的 3.7 倍, 说明在低温条件下有机碳输入是控制 CH₄ 排放的主导因素。冰面融化后, 温度升高进一步激活微生物活性并加速残体分解, 导致 F_{CH₄} 显著增加, 且与植物添加量保持显著正相关 (r = 0.86, p < 0.001)。此外, 沉积物总无机碳 (TIC) 含量在 CH₄ 排放高峰期显著下降, 表明 CO₂ 还原产甲烷途径贡献突出。本研究揭示了草型湖泊冰封期 CH₄ 排放的“碳源-缺氧-温度”协同驱动机制。在全球气候变暖与湖泊生态类型转变叠加的背景下, 该机制可能显著增强 CH₄ 排放, 构成潜在的气候正反馈。研究成果为理解草型湖泊冬季碳循环及制定相应管理策略提供了重要科学依据。

关键词: 冰封期; 植物残体分解; 甲烷排放; 富营养化湖泊; 碳循环

Effects of Plant Residue Decomposition on CH₄ Emissions During the Ice-Covered Period in a Grass-Type Eutrophic Lake

Liu Manman, Hei Pengfei**, Ren Huatang, Yang Tingting, Gao Mingyao, Shao han, Guo Lu, Liu Haoran

(Department of Environmental Science, College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing 100081, P.R.China)

Abstract: Lakes are significant contributors to atmospheric methane (CH₄), playing a notable role in global carbon cycling and climate change. In recent years, with improvements in water quality and ecological restoration, many lakes have been transitioning from a turbid, algae-dominated state to a clear, macrophyte-dominated state, highlighting the growing importance of submerged plants and their residues in carbon dynamics. However, the mechanisms by which submerged plant residue decomposition contributes to CH₄ emissions during the critical ice-covered period remain poorly understood, particularly lacking systematic quantitative investigation. To address this knowledge gap, a controlled laboratory experiment was conducted using varying addition gradients of *Potamogeton pectinatus* residues (0, 1875, 3125, 6250 g·m⁻², wet weight) to simulate both the ice-covered (0–4°C) and ice-melt (10–15°C) periods in Lake Wuliangsu. This study aimed to quantify the impact of plant residue input on CH₄ emission flux (F_{CH₄}) and elucidate the underlying biogeochemical mechanisms. Results showed that plant residue decomposition simultaneously drove two key processes: "carbon release" and "hypoxia formation." Decomposition released dissolved organic carbon (DOC), providing substrates for methanogens, while rapidly consuming dissolved oxygen (DO) and leading to an anaerobic state (DO < 2 mg/L) in the bottom water during the ice-covered period. Under ice cover, F_{CH₄} increased significantly with the amount of plant residues added, with the high-addition group exhibiting a flux 3.7 times that of the control, indicating the dominant control of organic carbon input on CH₄ emissions under low-temperature conditions. Following ice melt, rising temperatures further stimulated microbial activity and accelerated residue decomposition, resulting in a significant increase in F_{CH₄}, which remained strongly positively correlated with plant addition (r = 0.86, p < 0.001). Additionally, a marked decrease in sediment total inorganic carbon (TIC) content during peak CH₄ emission suggested a substantial contribution from the CO₂ reduction pathway of methanogenesis. This study reveals the synergistic "carbon-anoxia-temperature" driving mechanism underlying CH₄ emissions during the ice-covered period in macrophyte-dominated lakes. Against the backdrop of combined global warming and shifts in lake ecosystem states, this mechanism may significantly enhance CH₄ emissions, constituting a potential positive climate feedback. The findings provide important scientific evidence for understanding winter carbon cycling in macrophyte-dominated lakes and for developing corresponding management strategies.

Keywords: Ice-covered period; Plant residue decomposition; Methane emissions; Macrophyte-dominated lake; Carbon cycle

湖泊生态系统面积虽不足全球陆地的 4%, 却是活跃的碳循环界面, 贡献了约 25% 的陆地水域碳排放量^[1-4]。其中, 甲烷 (CH₄) 因其极高的百年尺度全球增温潜势 (约为 CO₂ 的 28 倍)^[1], 成为湖泊碳排放

* 2025-10-06 收稿; 2026-02-12 收修改稿。

国家自然科学基金项目 (51209239、51979297) 联合资助

**通信作者; E-mail: heipf2010@muc.edu.cn

研究的关键焦点。在全球气候变暖与人类活动交织的背景下，湖泊水文物理过程与生态系统结构正经历深刻转变^[5-8]。一方面，气候变暖导致北半球湖冰覆盖范围缩减、冰封期缩短，直接改变冰下生物地球化学环境^[9, 10]；另一方面，随着对藻型富营养化治理力度的加强，越来越多的湖泊正从“浊水藻型”稳态向“清水草型”稳态转变，沉水植被的恢复与扩张使其在湖泊碳循环中的角色日益凸显^[11, 12]。

季节性冰封是全球湖泊的普遍现象，影响着超过 50%的湖泊^[2]。传统观念视冰封期为生物活动停滞期，然而近年研究证实，冰下生命活动依旧活跃^[13]。冰盖的形成阻碍了大气复氧与水气交换，削弱了光合作用，导致溶解氧（DO）持续消耗，极易形成稳定的厌氧环境^[14]。与此同时，生长季大量繁殖的沉水植物在秋冬衰亡后，其残体在冰下发生分解。这一过程具有双重生态效应：一是持续向水-沉积物系统释放溶解性有机碳（DOC），为包括产甲烷菌在内的异养微生物群落提供关键代谢底物^[15, 16]；二是通过微生物呼吸作用快速消耗剩余氧气，进一步加剧冰下缺氧，从而为正反馈的产甲烷过程创造理想条件^[17, 18]。因此，冰封期可能是草型富营养化湖泊 CH₄产生与积累的“隐秘”关键期。

尽管学术界已认识到非冰封期富营养化湖泊是 CH₄的排放热点^[19, 20]，并对冰封期湖泊的 CO₂与 CH₄通量开展了若干野外监测^[20, 21]，但当前研究仍存在明显不足：首先，现有观测多集中于开阔水域或藻型湖泊，对草型湖泊冰封期这一特殊生境的关注不足；其次，研究手段以野外通量观测为主，难以剥离植物残体输入量这一关键变量的独立效应及其与环境因子（如温度）的交互作用；最后，对于植物残体分解如何通过影响碳底物供应与氧化还原状态来定量驱动冰下 CH₄产生的内在机制，缺乏系统性的实验验证。

鉴于此，本研究提出核心科学问题：在草型富营养化湖泊冰封期及随后的冰面融化期，沉水植物残体输入量如何通过调控碳循环与氧化还原过程，定量影响 CH₄的排放通量？为解决这一问题，本研究以典型草型富营养化湖泊——乌梁素海为研究对象，采用室内控制实验方法，精确设定不同梯度的植物残体添加量，模拟冰封与融化两个温度阶段。旨在达成以下目标：（1）定量揭示植物残体输入对冰封期及融化期 CH₄排放通量的影响；（2）阐明植物分解驱动下的水体 DOC 动态、DO 消耗及沉积物碳组分转化规律；（3）解析“碳源输入-缺氧环境-温度变化”对 CH₄排放的协同驱动机制。本研究通过建立可控的因果关联，旨在填补草型湖泊冬季碳循环机制研究的空白，为精准预测气候变暖背景下湖泊温室气体排放的演变趋势提供关键的科学依据。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

本研究以我国寒旱区典型草型富营养化湖泊乌梁素海（40°36′-41°03′ N, 108°43′-108°57′ E）为研究对象。该湖泊被芦苇分割为 13 个明水区，明水区沉水植物覆盖面积 90%以上，优势种为龙须眼子菜（*Potamogeton pectinatus* L.），植物残体是湖泊碳循环的重要载体。

实验所用植物残体与沉积物均于 2024 年 1 月冰封期在原位采集。沉积物样品使用柱状采泥器采集表层 0-30 cm 泥样。所有样品于 4°C 条件下避光运输至实验室，并立即进行预处理。植物残体经超纯水清洗后，统一剪切为约 10 cm 长段，充分混匀后置于室内阴凉处沥干 12 小时，以达到水分均衡与初始状态的均质化。沉积物样品经冷冻（-20°C）保存后，于实验前自然解冻，人工剔除石块、螺壳及大型动植物残体，随后充分搅拌均匀，确保其物理与化学性质的均一性。

1.2 实验设计与梯度设置

实验在中央民族大学的微型湖泊模拟系统（温度控制精度为±0.5°C）中进行。核心培养装置为高 1 m、内径约 0.45 m 的圆柱形有机玻璃反应器。

为精确模拟乌梁素海植物残体覆盖的真实情景，并探究其输入量的生态效应，本研究依据前期野外调查的生物量数据（1500-7000 g·m⁻²，湿重），设置了四个处理组：无植物添加对照（CK），以及低（L）、中（M）、高（H）三个植物残体添加梯度。具体而言，将预处理后的龙须眼子菜湿重分别称取 0 g（CK）、300 g（L）、500 g（M）和 1000 g（H），装入孔径为 0.1 mm 的尼龙分解袋（20 cm × 15 cm）中。通过对平行样品的烘干测定，获得植物材料的平均干湿比为 1:4.2。据此计算，各处理组植物残体的初始干重分别约为 0、71.4、119.0 和 238.1 g。以反应器底面积（约 0.16 m²）折算，对应的干重面积生物量分别为 0、446、744 和 1488 g·m⁻²，分别代表了研究区域内无植物、较低、平均及较高的残体覆盖水平。

每个反应器的构建遵循一致步骤：底层铺设 12 cm 厚混匀的沉积物，随后缓慢注入经预平衡的模拟湖水（制备方法见 1.3 节）至水深 70 cm，顶部保留 30 cm 顶空用于气体交换与采样。最后，将封装好的植物分解袋沉入水体中下部。植物与沉积物的初始总碳（TC）含量经元素分析仪（Vario EL III, Elementar, Germany）测定，分别为 545.62 ± 10.35 g·kg⁻¹和 36.18 ± 2.41 g·kg⁻¹（均值±标准误差，n=3）。实验共设置 4 组处理（CK, L, M, H）。在 50 天的培养期内，通过精密温控系统模拟了两个典型阶段：冰

封期（第 1-26 天，温度维持在-2-0°C，水面形成约 5 cm 稳定冰盖）和冰面融化期（第 26-50 天，温度逐步升至 10-15°C，模拟春季升温与冰盖消融）。

1.3 模拟湖水制备与系统平衡

为尽可能贴近原位湖泊的化学环境，实验用水采用“沉积物-水预平衡法”配制。在独立的大型培养柱中，按上述相同比例加入乌梁素海沉积物与直饮水（沉积物:水体积比约为 1:6），置于与野外同期的低温环境（-2-0°C）中静置培养 7 天。期间，沉积物与上覆水之间发生广泛的营养物质交换与吸附-解吸过程，使总氮（TN）、总磷（TP）等关键水质参数趋于相对稳定。预平衡结束后，采集上清液作为各反应器的统一实验用水，保证室内模拟结果的真实性和可比性。上清液的 TN 和 TP 分别为 1.4 mg/L 和 0.06 mg/L。

1.4 样品采集与测定

在为期 50 天的实验中，于第 1、6、11、16、21、26、30、32、34、36、40、45、50 天进行系统性采样。水体、植物和底泥样品均采集双份平行样，结果以平均值表示。

气体样品采集与 CH₄通量计算。在冰封期，于冰面钻孔（直径 20 cm）进行气体采样。将静态浮箱（高 30 cm，底面积 0.07 m²）置于水面，后于 $t = 3、6、9、12、15、25、35$ 分钟进行 7 次气体采样。使用气密性注射器抽取箱内气体 45 mL，注入预抽真空的玻璃气样瓶。在箱体内侧壁上上部配备一个水平风向的低速直流风扇（直径 2 cm），采样期间持续运行保证内部气体混合均匀。气体样品中的 CH₄浓度采用配备火焰离子化检测器（FID）的气相色谱仪（7890A, Agilent, USA）测定。CH₄排放通量（ F_{CH_4} , mmol·m⁻²·d⁻¹）根据静态箱内气体浓度随时间变化的线性斜率（ dc/dt ）计算，公式如下：

$$F = K \frac{dc}{dt} \frac{V}{A} \quad (1)$$

其中， V 为浮箱体积（L）， A 为浮箱底面积（m²）， K 为时间与单位转换系数（ 6×10^4 ）。仅当浓度-时间曲线的线性回归决定系数（ R^2 ）> 0.9 时，数据方被采纳，以确保通量计算基于稳定的扩散过程。

水体理化参数测定。使用多参数水质分析仪（sensION™156, Hach, USA）原位测定水温（T）、pH、电导率（EC）以及表层（冰下 15 cm）和底层（沉积物上 10 cm）的溶解氧（DO）。水样经 0.45 μm 醋酸纤维滤膜过滤后，溶解性有机碳（DOC）浓度采用重铬酸钾氧化-分光光度法测定；溶解性无机碳（DIC）浓度则通过总碱度滴定法计算获得。

沉积物与植物残体样品分析。为减少对主体沉积物的扰动，在各反应器沉积物表面预埋了多个独立的小型沉积物样品盒（直径 5.5 cm）。每次采样时随机取出两个样品盒，将沉积物按表层（0-2 cm）和底层（2-12 cm）分割。沉积物总碳（TC）与总有机碳（TOC）含量分别采用元素分析仪和重铬酸钾氧化法测定，总无机碳（TIC）含量由 TC 与 TOC 的差值得求。植物残体样品从分解袋中取出，经超纯水冲洗、冷冻干燥后称重，研磨过 100 目筛，同样使用元素分析仪测定其 TC 含量。植物残体的总碳残留率（ AI , %）用于表征其分解进程，计算公式为：

$$AI = \frac{M_t C_t}{M_0 C_0} \times 100\% \quad (2)$$

其中， M_0 和 M_t 分别为初始与 t 时刻的植物残体干重（g）， C_0 和 C_t 为对应时刻的 TC 含量（g/kg）。

1.5 数据处理与统计分析

所有数据绘图与基线拟合使用 OriginPro 2021 软件完成，采用 SPSS 25.0 软件进行统计学分析。基于如下指数函数拟合获得冰封期和冰面融化期两个阶段植物残体的相对分解速率：

$$AI = AI_0 e^{-kt} \quad (3)$$

其中， t 为各阶段分解时间， AI_0 为各阶段残体初始 TC 残留率，而 k 为相对释放速率。

进一步，基于采集气体样本的甲烷浓度拟合确定公式（1）中的 dc/dt （线性拟合的标准为 $R^2 > 0.9$ ）。不同处理组间环境参数与通量数据的差异显著性通过单因素方差分析（One-way ANOVA）结合 Tukey 事后检验进行评估（显著性水平设为 $p < 0.05$ ）。关键环境因子（如植物添加量、DOC、DO、 AI 等）与 CH₄排放通量（ F_{CH_4} ）之间的关联性通过 Pearson 相关性分析进行探究，以揭示潜在的驱动机制。

2 结果

2.1 基础环境参数的动态变化

实验期间，各处理组水体温度（T）、电导率（EC）、pH 及溶解氧（DO）的动态变化如图 1 所示。在整个培养周期内，各处理组间水温无显著差异（ $p > 0.05$ ）。冰封期（第 1-26 天），系统水温维持在较低水平（-0.5 至 3.5°C）；冰面融化后（第 26-50 天），水温升高并稳定在 10-15°C。

水体 EC 随时间逐渐上升 (图 1b)。冰封期, EC 值从初始的 78.95 $\mu\text{S}/\text{cm}$ 逐渐增至 129.47 $\mu\text{S}/\text{cm}$ 。冰面融化后, EC 总体升高, 至实验结束时达到 120.15-174.55 $\mu\text{S}/\text{cm}$ 。

水体 pH 值的变化呈现阶段性特征 (图 1c)。在冰封期, 植物添加组 (L、M、H) 的 pH 值呈先下降后小幅回升的趋势, 整体波动范围在 7.8 至 8.5 之间; 而无植物对照组 (CK) 的 pH 值则相对稳定, 波动较小。进入冰面融化期后, 所有处理组 pH 值均呈现缓慢下降趋势, 但整体仍维持在弱碱性范围 (7.5-8.2)。

水体溶解氧 (DO) 浓度在不同处理组间及水层间差异显著 (图 1d, e)。在冰封期, CK 组的表层与底层 DO 均缓慢下降, 但始终保持在 6.0 mg/L 以上。与之形成鲜明对比的是, 植物添加组, 尤其是高植物组 (H), 其 DO 浓度, 特别是底层 DO, 在冰封期内迅速消耗, 于第 16 天左右即降至 2 mg/L 以下的厌氧水平, 并维持至冰封期末。统计检验表明, 植物添加组与 CK 组的 DO 下降速率存在显著差异 ($p < 0.05$)。冰面融化后, CK 组底层 DO 出现短暂下降后回升至 8.0 mg/L 左右。而在植物添加组中, 表层 DO 因大气复氧作用而回升, 但底层 DO, 特别是 H 组, 在整个融化期仍持续低于 2 mg/L, 维持强厌氧状态。

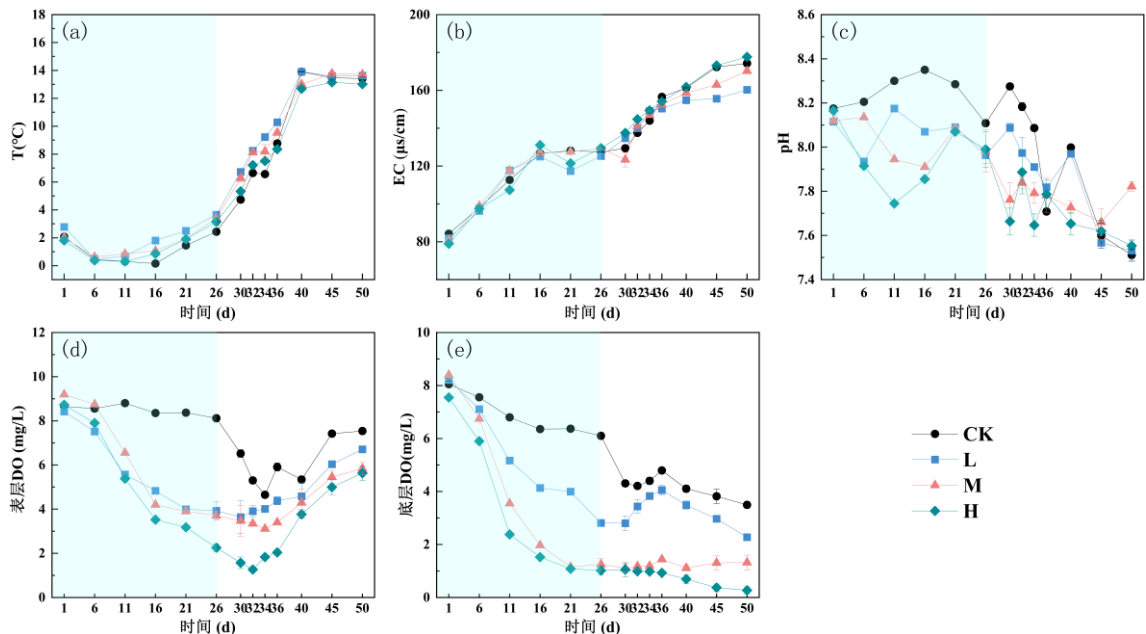


图 1 水体基础参数动态变化: (a) 温度; (b) 电导率 (EC); (c) pH; (d) 表层溶解氧 (DO); (e) 底层溶解氧 (DO)。CK 为对照组 (不添加植物残体), L、M、H 分别为低、中、高植物残体添加组。

Fig. 1 Dynamics of basic water-quality parameters: (a) temperature, (b) electrical conductivity (EC), (c) pH, (d) surface dissolved oxygen (DO), (e) bottom DO. CK denotes the control (no plant-residue addition), and L, M, and H represent low, medium, and high plant-residue addition treatments, respectively.

2.2 水体、沉积物和植物残体碳组分动态

2.2.1 水体溶解性碳变化 不同处理组水体溶解性有机碳 (DOC) 和无机碳 (DIC) 浓度变化如图 2 所示。水体 DIC 浓度在整个实验期间呈单调上升趋势, 从初始的 1.08 ± 0.15 mmol/L 增至实验结束时的 3.11 ± 0.22 mmol/L (图 2b)。

水体 DOC 浓度变化则表现出明显的处理间差异和时间动态 (图 2a)。CK 组 DOC 浓度在整个实验期间波动较小。而植物添加组 DOC 浓度呈上升趋势, 至第 30 天达到峰值 (如 H 组为 20.40 ± 3.02 mg/L), 显著高于 CK 组 ($p < 0.01$)。随后在第 30-36 天, 植物添加组 DOC 浓度快速下降, 之后在一定范围内波动。总体而言, 水体 DOC 浓度随植物残体添加量的增加而显著升高。

2.2.2 植物残体分解动态 各植物添加组残体的总碳残留率 (AI) 在整个实验期间持续下降, 表明分解过程持续进行 (图 3)。AI 的下降模式呈现分段特征。在冰封期, AI 随时间近似线性递减; 冰面融化后, 下降速率显著加快。经一级动力学模型拟合, 冰面融化期的分解速率常数 (k) 约为冰封期的 1.02-1.22 倍, 且 H 处理组的 k 值在各阶段均显著高于 L 和 M 处理组 ($p < 0.05$)。

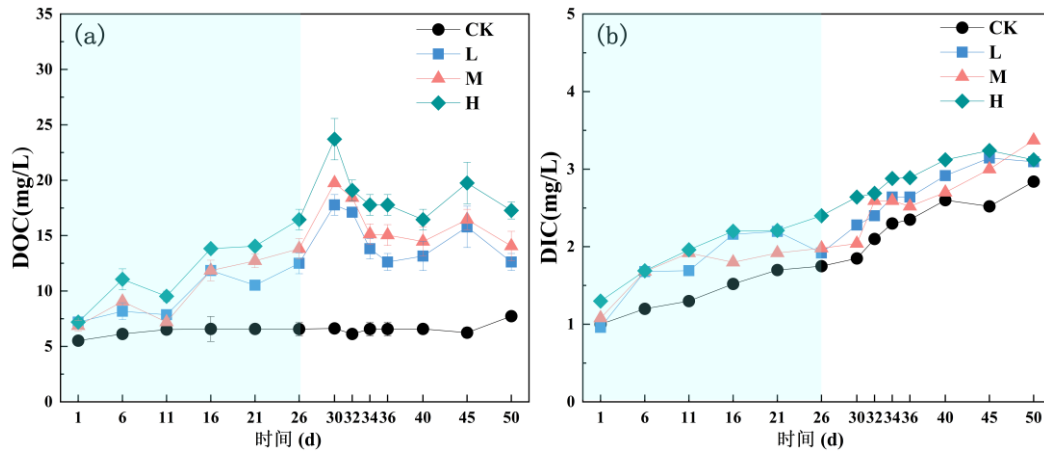


图2 水体溶解性 DOC (a) 和 DIC (b) 变化规律。

CK 为对照组 (不添加植物残体), L、M、H 分别为低、中、高植物残体添加组。

Fig. 2 Variations of dissolved organic carbon (DOC) (a) and dissolved inorganic carbon (DIC) (b) in the water column. CK denotes the control (no plant-residue addition), and L, M, and H represent low, medium, and high plant-residue addition treatments, respectively.

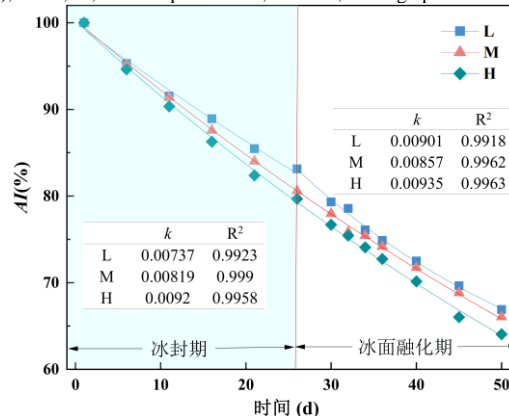


图3 植物残体 TC 残留率 (*AI*) 动态变化以及冰封期和冰面融化期残体相对分解率 (*k*, 见公式 3) 对比。CK 为对照组 (不添加植物残体), L、M、H 分别为低、中、高植物残体添加组。

Fig. 3 Dynamics of plant residue TC residue rate (*AI*) and relative decomposition rate (*k*) across ice-covered and ice-melting periods (*k* calculated by Eq. 3). CK denotes the control (no plant-residue addition), and L, M, and H represent low, medium, and high plant-residue addition treatments, respectively.

2.2.3 沉积物碳组分变化 沉积物碳组分在不同深度和处理间表现出不同的变化规律 (图 4)。在冰封期, 所有植物添加组的沉积物总有机碳 (TOC) 含量均显著增加 ($p < 0.05$), 且表层沉积物 (0-2 cm) 的 TOC 增幅 (13.12%-21.90%) 显著高于底层 (2-12 cm, 增幅 4.51%-18.64%)。与此同时, 沉积物总无机碳 (TIC) 含量则呈下降趋势, 表层 TIC 的降幅 (23.41%-26.38%) 同样显著大于底层 (5.91%-21.32%)。沉积物总碳 (TC) 含量因此表现为小幅净增加, 且植物添加组的 TC 增幅普遍高于 CK 组。

冰面融化后, 沉积物碳组分的变化趋于复杂。TOC 含量在初期波动后呈下降趋势, 而 TIC 含量则转为增加。最终, 表层沉积物 TC 含量略有增加 (0.72%-1.04%), 而底层 TC 含量则出现下降 (降幅 2.22%-6.20%)。

2.3 CH₄排放通量及其影响因素

2.3.1 CH₄排放通量动态 CH₄排放通量 (F_{CH_4}) 的变化如图 5 所示, 其受温度和植物残体添加量的共同影响。在冰封期, F_{CH_4} 总体处于较低水平, 但表现出显著的剂量效应。CK 组的平均 F_{CH_4} 仅为 0.017 ± 0.005 mmol·m⁻²·d⁻¹, 而 L、M、H 植物添加组的平均通量分别为其 2.2、2.5 和 3.7 倍。其中, H 组的 F_{CH_4} 达到 0.063 ± 0.014 mmol·m⁻²·d⁻¹。

冰面融化后, 所有处理组的 F_{CH_4} 均显著升高 ($p < 0.001$)。升温效应与植物添加的效应叠加, 使得 F_{CH_4} 随植物添加量增加而急剧上升。H 组的 F_{CH_4} 在融化期大幅升高, 最高达 0.321 mmol·m⁻²·d⁻¹, 显著高于同期其他处理组 ($p < 0.01$)。

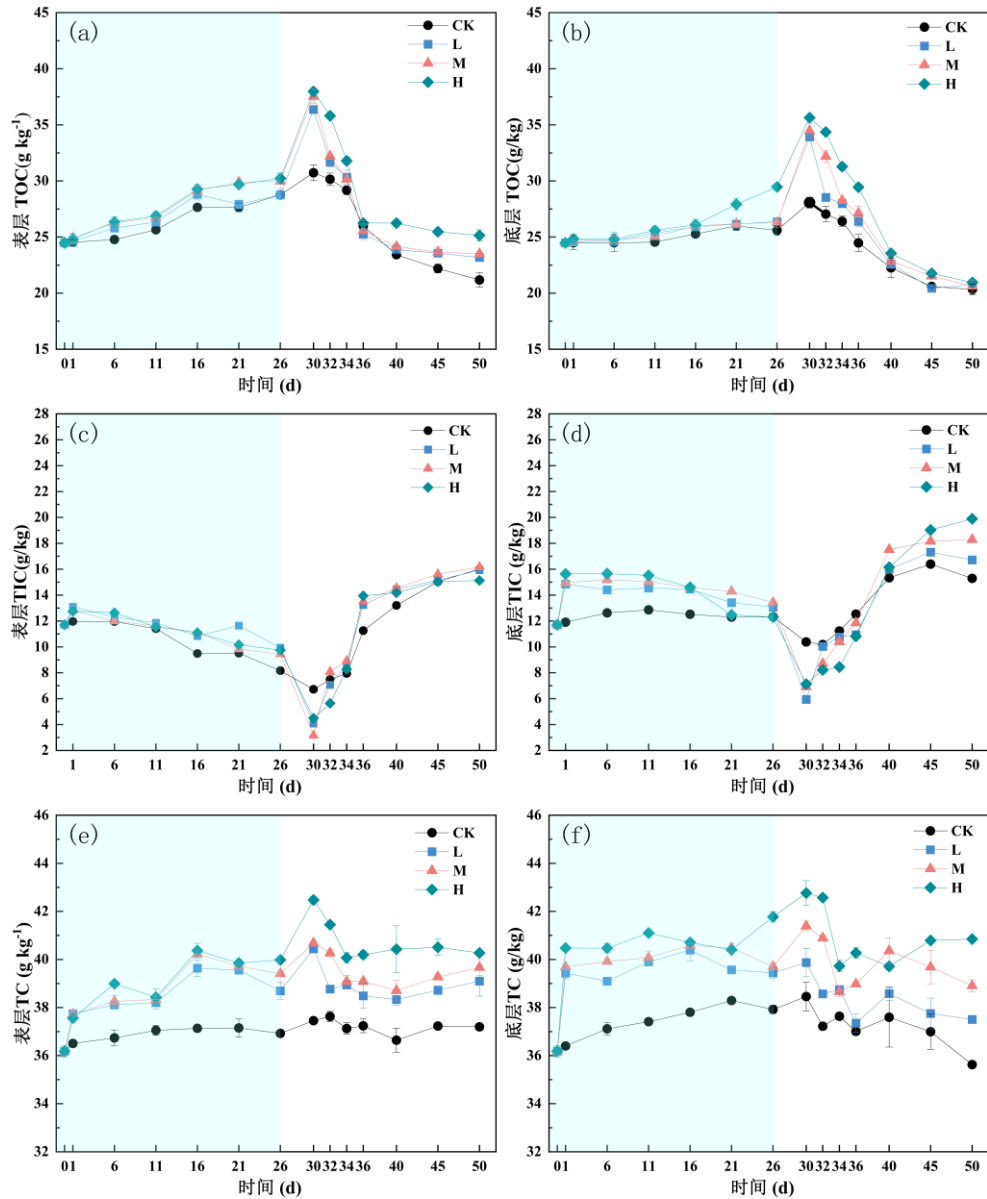


图 4 沉积物表层和底层碳组分含量。CK 为对照组（不添加植物残体），L、M、H 分别为低、中、高植物残体添加组。
 Fig. 4 Carbon fractions in the surface and deep sediment layers. CK denotes the control (no plant-residue addition), and L, M, and H represent low, medium, and high plant-residue addition treatments, respectively.

2.3.2 关键参数相关性分析 为探究驱动 F_{CH_4} 变化的关键因素，分别对冰封期和冰面融化期进行了 Pearson 相关性分析（图 6）。

在冰封期， F_{CH_4} 与植物残体添加量呈极显著正相关 ($r = 0.78, p < 0.001$)。同时， F_{CH_4} 与水体 DOC 浓度 ($r = 0.63, p < 0.01$)、DIC 浓度 ($r = 0.46, p < 0.05$) 以及沉积物 TC 含量（表层： $r = 0.64$ ；底层： $r = 0.76$ ； $p < 0.001$ ）均呈显著正相关。相反， F_{CH_4} 与植物残体总碳残留率 ($AI, r = -0.82, p < 0.001$)、表层 DO ($r = -0.85, p < 0.001$)、底层 DO ($r = -0.86, p < 0.001$) 及 pH ($r = -0.64, p < 0.001$) 呈极显著负相关。

在冰面融化期， F_{CH_4} 与植物添加量 ($r = 0.86, p < 0.001$)、水体 DOC ($r = 0.71, p < 0.01$)、底层 DO ($r = -0.89, p < 0.001$) 等参数的相关性仍然保持高度显著，表明植物分解依然是主导因素。然而， F_{CH_4} 与沉积物表层 TOC 的相关性不再显著。

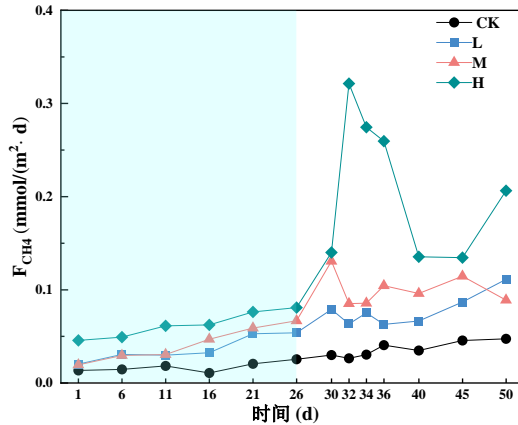


图 5 F_{CH_4} 的变化。CK 为对照组（不添加植物残体），L、M、H 分别为低、中、高植物残体添加组。
Fig. 5 Variations of CH_4 emission flux (F_{CH_4}). CK denotes the control (no plant-residue addition), and L, M, and H represent low, medium, and high plant-residue addition treatments, respectively.

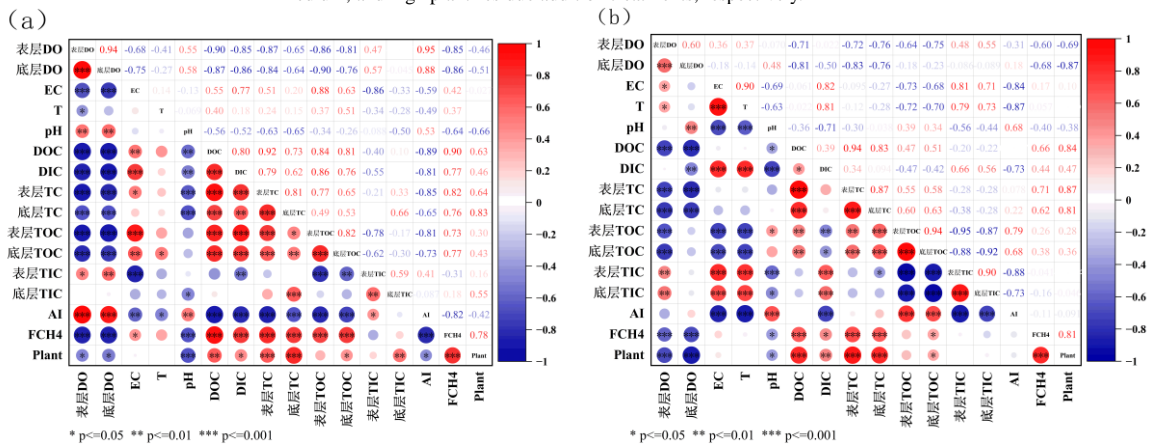


图 6 (a) 冰封期和 (b) 非冰封期关键参数相关性分析示意图
Fig. 6 Correlation analysis of key parameters for the (a) ice-covered and (b) ice-free periods

3 讨论

3.1 植物残体分解：驱动冰下厌氧环境与碳底物供应的双重引擎

本研究通过植物添加梯度的控制实验，清晰揭示了沉水植物残体在冰封期湖泊碳循环中的核心作用。研究表明，植物残体分解并非单一过程，而是同步驱动水体氧化还原状态和碳底物库变化的“双重引擎”，共同奠定了 CH_4 产生的基石。

首先，植物残体的输入迅速且显著地重塑了冰下水体的氧化还原环境（图 1）。与对照组（CK）相比，所有植物添加组，尤其是高添加量（H）处理，其底层溶解氧（DO）在冰封中期即降至厌氧阈值（ $< 2 \text{ mg/L}$ ）以下。这一现象归因于植物残体作为丰富的有机质源^[22, 23]，激发了异养微生物的强烈呼吸作用，其耗氧速率远超冰封期有限的大气复氧和光合产氧能力^[24]。本实验中观察到的 DO 消耗速率与植物添加量呈正相关，直接证实了植物残体输入是驱动冰下缺氧环境形成的关键物理生物地球化学因子。这种主动“营造”的强还原条件，为严格厌氧的产甲烷菌提供了必不可少的生存生境。

与此同时，植物残体分解过程持续向水体-沉积物系统释放溶解性有机碳（DOC）^[25-27]（图 2a）。DOC 浓度的升高与植物添加量显著正相关，且其动态变化（先累积后消耗）反映了微生物对其的利用过程。这些释放的易降解 DOC（如碳水化合物、有机酸等）直接为产甲烷菌及相关发酵菌群提供了代谢底物^[28]。相关性分析进一步证实，冰封期 CH_4 排放通量（ F_{CH_4} ）与水体 DOC 浓度显著正相关（图 6）。因此，植物残体分解通过“碳源供应”和“缺氧创造”两个相互关联的途径，协同驱动了冰下产甲烷过程的启动与持续。这一“双引擎”机制合理解释了为何在低温抑制下，冰封期湖泊仍能产生并排放可观的 CH_4 。

3.2 冰封期 CH₄生成的关键控制因子：低温抑制与碳源驱动的博弈

本研究表明，冰封期的 F_{CH_4} 绝对值低于全球湖泊年平均通量^[29]，但是， F_{CH_4} 随植物添加量增加呈现出显著升高的趋势（H组为CK组的3.7倍），揭示了冰封期低温抑制和有机碳增加的博弈效应。

温度无疑是限制微生物代谢活性的首要因素。冰封期 0-4°C 的低温普遍抑制了微生物的酶活性，导致整体生物地球化学循环速率放缓^[30]。这解释了本实验及多数野外观测中，冬季湖泊 CH₄ 通量通常低于温暖季节的现象^[31]。然而，本研究的关键发现在于：在低温这一“恒定限制因子”存在的背景下，有机碳源的可获性成为了调控产甲烷强度的“关键可变因子”。本研究梯度实验显示，在相同低温条件下，CH₄ 排放通量与植物残体输入量呈显著正相关。这表明冰封期天然湖泊中，CH₄ 排放将随着植物残体量的差异表现出显著的空间异质性。但是，DOC 增加所导致的微生物竞争（如硫酸盐还原菌、固氮菌等）作用也可能抑制产甲烷菌的活性，从而进一步降低冰封期甲烷排放^[32-34]。因此，对于草型富营养化湖泊，秋冬季节沉水植物生物量的多寡，实际上“预存”了冰封期 CH₄ 排放的潜在容量。这一认识将湖泊 CH₄ 排放的研究视角从单纯的温度依赖，拓展至“碳源输入-温度条件”的交互框架，对准确评估高纬度、高海拔冰封湖泊的温室气体贡献具有重要价值。

3.3 从冰封到融化：温度升高的级联效应与气候反馈潜力

冰面融化及随之而来的水温升高（10-15°C）对系统产生了显著的“级联放大”效应。首先，温度直接提升了产甲烷菌及水解发酵菌的代谢速率，这是 F_{CH_4} 在融化期急剧跃升（图 5）的直接原因。其次，温度升高加速了植物残体自身的分解进程^[35-37]，如图 3 所示，融化期的分解速率常数（ k ）显著增加。这意味着，升温不仅激活了现有的碳库，还通过加速残体分解进一步增强了“碳源供应引擎”的功率，从而形成一个自我强化的正反馈循环：升温→分解加快→更多 DOC 释放与更持续缺氧→更强的 CH₄ 生产。

更值得关注的是沉积物无机碳库的响应。本研究发现，在植物添加组冰封期 CH₄ 生成活跃的同时，沉积物总无机碳（TIC）含量显著下降，且表层下降最为明显（图 4）。这强烈暗示了碳酸盐还原产甲烷途径的活跃^[38]。在该途径中，产甲烷菌以 H₂ 作为电子供体，将 CO₂（来源于 DIC）还原为 CH₄。这一过程直接消耗孔隙水中的 DIC，可能促使沉积物固相中的碳酸盐矿物溶解以维持相间平衡，从而导致固态 TIC 含量的下降。我们的结果将植物残体输入、强烈的产甲烷活动与沉积物无机碳库的消耗动态联系起来，为理解浅水湖泊沉积物-水界面复杂的碳转化路径提供了新的实验证据。

将上述机制置于全球变化的背景下考量，其潜在的气候反馈意义不容忽视。气候变暖正导致全球许多湖泊冰封期缩短、冰盖变薄、融化提前^[9]。本研究预示，对于草型富营养化湖泊，这种变化可能产生“双重正反馈”效应：一方面，更长的非冰封期直接延长了 CH₄ 的高通量排放时段；另一方面，即使在水温仍较低的时期，加速的植物残体分解也可能提前和加剧 CH₄ 的产生。因此，在全球变暖和区域富营养化的共同驱动下，此类湖泊可能从传统的冬季“碳弱汇”转变为日益活跃的“碳源”，构成一个有待深入量化但潜在重要的正反馈环。

3.4 研究局限与展望

本研究通过室内受控实验，成功解析了植物残体输入影响冰封期 CH₄ 排放的关键机制，但亦存在一定局限性，需要针对以下两个方面进一步完善。

首先，受大型模拟装置所限，实验未能设置生物学重复，但我们通过长达 50 天的高频率时间序列监测，有效揭示了各处理组的动态规律，保障了趋势性结论的可靠性。其次，室内系统难以完全复现水生生物活动及复杂的水文情势，这些因素可能影响气体传输、沉积物再悬浮及微生物群落结构。未来研究需结合野外原位控制实验与长期监测进行验证。此外，利用碳同位素（ $\delta^{13}C-CH_4$ ）等手段可以进一步区分乙酸发酵和 CO₂ 还原两种产甲烷途径的相对贡献，从而更精确地量化不同碳源的转化路径。最终，将本研究获得的定量参数与过程机理整合到湖泊生物地球化学模型中，将有助于提升对全球变化背景下湖泊温室气体排放预测的准确性。

4 参考文献

- [1] Bastviken David, Tranvik Lars J, Downing John A et al. Freshwater methane emissions offset the continental carbon sink[J]. *Science*, 2011, 331(6013): 50-50. DOI: 10.1126/science.1196808
- [2] Verpoorter Charles, Kutser Tiit, Seekell David A et al. A global inventory of lakes based on high-resolution satellite imagery[J]. *Geophysical Research Letters*, 2014, 41(18): 6396-6402. DOI: 10.1002/2014GL060641
- [3] Zhang Lei, Liu Dehong, Yang Fanyan et al. Atmospheric CO₂ absorption and counteraction by CH₄ emission across contrasting habitats in a large eutrophic lake[J]. *Journal of Hydrology*, 2024, 645: 132171. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2024.132171
- [4] Hou Jinglin, Lin Qi, Zhang Jiasheng et al. Ecological regime shifts weaken sedimentary carbon sequestration in shallow Lake Liangzi[J]. *Water Research*, 2025: 125173. DOI: 10.1016/j.watres.2025.125173
- [5] Shao Mingyu, Wu Jianting, Liu Zaihua et al. Coupled water-carbon cycling in karst regions: a review of processes and modeling[J]. *Journal of Hydrology*, 2025: 134374. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2025.134374
- [6] An Shilin, Álvarez-Salgado Xosé Antón, Wu Fengting et al. Climate-driven hydrological and biogeochemical shifts lead to increasing dissolved organic carbon storage in a Tibetan lake of Nam Co[J]. *Water Research*, 2025: 125239. DOI:

- 10.1016/j.watres.2025.125239
- [7] Yu Chungui, Han Shanmeng, Guo Xuetao et al. Organic carbon deposition of a typical plateau deep lake across 150 years[J]. *Water Research*, 2025: 123944. DOI: 10.1016/j.watres.2025.123944
 - [8] Liu Dong, Shi Kun, Chen Peng et al. Substantial increase of organic carbon storage in Chinese lakes[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 8049. DOI: 10.1038/s41467-024-52387-2
 - [9] Sharma Sapna, Blaggrave Kevin, Magnuson John J, et al. Widespread loss of lake ice around the Northern Hemisphere in a warming world[J]. *Nature Climate Change*, 2019, 9(3): 227-231. DOI: 10.1038/s41558-018-0393-5
 - [10] Woolway R Iestyn, Kraemer Benjamin M, Lenters John D et al. Global lake responses to climate change[J]. *Nature reviews earth & environment*, 2020, 1(8): 388-403. DOI: 10.1038/s43017-020-0067-5
 - [11] Jeppesen Erik, Søndergaard Martin, Lauridsen Torben L et al. Biomanipulation as a restoration tool to combat eutrophication: recent advances and future challenges[J]. *Advances in ecological research*, 2012, 47: 411-488. DOI: 10.1016/B978-0-12-398315-2.00006-5
 - [12] Zhang Jing, Hei Pengfei, Shang Yizi et al. Internal nitrogen cycle in macrophyte-dominated eutrophic lakes: mechanisms and implications for ecological restoration[J]. *ACS ES&T Water*, 2021, 1(11): 2359-2369. DOI: 10.1021/acsestwater.1c00260
 - [13] Hampton Stephanie E, Galloway Aaron We, Powers Stephen M et al. Ecology under lake ice[J]. *Ecology letters*, 2017, 20(1): 98-111. DOI: 10.1111/ele.12699
 - [14] Huang Wenfeng, Zhang Zheng, Li Zhijun et al. Under-ice dissolved oxygen and metabolism dynamics in a shallow lake: The critical role of ice and snow[J]. *Water Resources Research*, 2021, 57(5): e2020WR027990. DOI: 10.1029/2020WR027990
 - [15] Webster Jr, Benfield Ef. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems[J]. *Annual review of ecology and systematics*, 1986: 567-594.
 - [16] Wu Suqing, He Shengbing, Zhou Weili et al. Decomposition characteristics of three different kinds of aquatic macrophytes and their potential application as carbon resource in constructed wetland[J]. *Environmental Pollution*, 2017, 231: 1122-1133. DOI: 10.1016/j.envpol.2017.08.067
 - [17] Delsontro Tonya, Beaulieu Jake J, Downing John A. Greenhouse gas emissions from lakes and impoundments: Upscaling in the face of global change[J]. *Limnology and Oceanography Letters*, 2018, 3(3): 64-75. DOI: 10.1002/lo2.10073
 - [18] Beaulieu Jj, Delsontro T, Downing Ja. Eutrophication will increase methane emissions from lakes and impoundments during the 21st century. Nat. Commun., 10, 1375[M]. 2019. DOI: 10.1038/s41467-019-09100-5
 - [19] West William E, Creamer Kevin P, Jones Stuart E. Productivity and depth regulate lake contributions to atmospheric methane[J]. *Limnology and Oceanography*, 2016, 61(S1): S51-S61. DOI: 10.1002/lno.10247
 - [20] Zhou Chuanqiao, Peng Yu, Zhou Muchun et al. Cyanobacteria decay alters CH₄ and CO₂ produced hotspots along vertical sediment profiles in eutrophic lakes[J]. *Water Research*, 2024, 265: 122319. DOI: 10.1016/j.watres.2024.122319
 - [21] Karlsson Jan, Giesler Reiner, Persson Jenny et al. High emission of carbon dioxide and methane during ice thaw in high latitude lakes[J]. *Geophysical Research Letters*, 2013, 40(6): 1123-1127. DOI: 10.1002/grl.50183
 - [22] Zhang Mi, Xiao Qitao, Zhang Zhen et al. Methane flux dynamics in a submerged aquatic vegetation zone in a subtropical lake[J]. *Science of The Total Environment*, 2019, 672: 400-409. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.03.407
 - [23] Zeng Linghan, Mcgowan Suzanne, Swann George Ea et al. Eutrophication has a greater influence on floodplain lake carbon cycling than dam installation across the middle Yangtze region[J]. *Journal of Hydrology*, 2022, 614: 128510. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2022.128510
 - [24] Brooks Avery G, Shannon Robert D, White Jeffrey R et al. Controls on methane production in a tidal freshwater estuary and a peatland: methane production via acetate fermentation and CO₂ reduction[J]. *Biogeochemistry*, 2003, 62(1): 19-37. DOI: 10.1023/A:1021128400602
 - [25] Emerson Joanne B, Varner Ruth K, Wik Martin et al. Diverse sediment microbiota shape methane emission temperature sensitivity in Arctic lakes[J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 5815. DOI: 10.1038/s41467-021-25969-7
 - [26] Qing Y, Wang Z, Li Z et al. CO₂ and CH₄ flux across water-air interface and environmental factors in Pengxi River of the three gorges reservoir[J]. *J of Earth Environ*, 2019, 10(2): 177-189. DOI: http://dx.doi.org/10.15666/aer/1703_58235839
 - [27] White Margot E, Mittelbach Benedict Va, Escoffier Nicolas et al. Seasonally dynamic dissolved carbon cycling in a large hard water lake[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2025, 130(3): e2024JG008645. DOI: 10.1029/2024JG008645
 - [28] Wang Shijie, Wu Shanghua, Dong Yuzhu et al. River-lake ecosystems exhibit a strong seasonal cycle of greenhouse gas emissions[J]. *Communications Earth & Environment*, 2024, 5(1): 784. DOI: 10.1038/s43247-024-01923-5
 - [29] Bastviken David, Johnson Matthew S. Future methane emissions from lakes and reservoirs[J]. *Nature Water*, 2025: 1-14. DOI:10.1038/s44221-025-00532-6
 - [30] Mei Y K, Su Y L, Dong Z G, et al. Effects of ecological restoration on water quality and carbon-containing greenhouse gas fluxes in a eutrophic shallow lake: A case study of Lake Xuanwu, Nanjing[OL]. *Journal of Lake Sciences*, 1-11. (in Chinese)
梅彦昆, 苏雅玲, 董志国等. 富营养化浅水湖泊生态修复对水质与含碳温室气体通量的影响——以南京玄武湖为例[J]. *湖泊科学*, 2025, 37(06): 1978-1987. DOI: 10.18307/2025.0610
 - [31] Wang Zhigang, Li Xiaoyan, Liu Xin. High-altitude lakes have become emerging carbon sinks on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Earth's Future*, 2025, 13(12): e2025EF006481. DOI: 10.1029/2025EF006481
 - [32] Scholz Vincent V, Meckenstock Rainer U, Nielsen Lars Peter et al. Cable bacteria reduce methane emissions from rice-vegetated soils[J]. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 1878. DOI: 10.1038/s41467-020-15812-w
 - [33] Dong Minghao, Zhou Hanjun, Wang Jing, Yang Jiahao, Lai Jiazheng, Chen Yulu, Sun Feng, Ye Xiefeng, Wu Yunjie. Responses of soil microbial metabolism, function and soil quality to long-term addition of organic materials with different carbon sources[J]. *Biochar*, 2024, 6(1): 80. DOI: 10.1007/s42773-024-00367-6
 - [34] Conrad Ralf. Microbial ecology of methanogens and methanotrophs[J]. *Advances in agronomy*, 2007, 96: 1-63. DOI:10.1016/S0065-2113(07)96005-8
 - [35] Grosse Guido, Harden Jennifer, Turetsky Merritt et al. Vulnerability of high-latitude soil organic carbon in North America to disturbance[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2011, 116(G4): DOI: 10.1029/2010JG001507
 - [36] Minor Elizabeth C, Oyler Alan R. Dissolved organic matter in large lakes: a key but understudied component of the carbon cycle[J]. *Biogeochemistry*, 2023, 164(1): 295-318. DOI: 10.1007/s10533-020-00733-z
 - [37] Velthuis Mandy, Kosten Sarian, Aben Ralf et al. Warming enhances sedimentation and decomposition of organic carbon in shallow macrophyte-dominated systems with zero net effect on carbon burial[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(11): 5231-5242. DOI:

10.1111/gcb.14418

- [38] Conrad Ralf. Importance of hydrogenotrophic, acetlastic and methylotrophic methanogenesis for methane production in terrestrial, aquatic and other anoxic environments: a mini review[J]. *Pedosphere*, 2020, 30(1): 25-39. DOI: 10.1016/S1002-0160(18)60052-9