

研究进展

极地产甲烷菌研究进展

杨鹏¹ 何剑锋^{1,2} 张芳¹ 林凌¹ 曹叔楠¹

¹ 国家海洋局极地科学重点实验室 中国极地研究中心, 上海 200136;

² 同济大学环境科学与工程学院, 上海 200092)

摘要 产甲烷菌是一类重要的环境微生物,其代谢产生的甲烷(CH_4)是最重要的温室气体之一。现有研究表明,产甲烷菌广泛存在于极地湿地、沼泽、湖泊、苔原、冻土和冰川等各类生境之中,并在碳循环中发挥着重要作用。本文对极地产甲烷菌的群落结构、生物多样性、空间分布、环境影响因子(温度、营养物和 pH)以及研究技术的最新进展进行了总结,并对极地产甲烷菌研究的未来发展进行了展望。

关键词 产甲烷菌 生物多样性 南极 北极

doi: 10.13679/j.jdyj.2016.1.145

0 引言

极地、特别是北极地区,是全球甲烷(CH_4)重要源区之一。据估算,北极每年向大气排放的 CH_4 高达 $32\text{--}112 \times 10^9 \text{ kg} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[1]。研究显示,北极西伯利亚东部苔原区 CH_4 含量高达 $40.0 \text{ mL} \cdot \text{kg}^{-1}$ ^[2],西部沼泽区的释放量为 $3.2\text{--}24 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ^[3],而东西伯利亚海大陆架 CH_4 释放量为 $100\text{--}630 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ^[4]。同时,最新研究也表明,全球变暖会加速北极 CH_4 向大气的排放^[5-6]。此外,据估算,在南极大陆冰盖底部储藏有高达 21 000 亿吨的有机碳,成为产生 CH_4 的主要碳库并极有可能随冰盖的持续消退而被释放至大气层^[7]。

产甲烷菌是目前唯一已知的、以 CH_4 作为代谢终产物且在遗传学上具有特殊地位的一类古菌^[8],因其产生 CH_4 对温室效应有巨大贡献,同时易于培养和改造而备受关注。产甲烷代谢机制、生物多样性以及对

全球变化的响应和反馈等领域是目前产甲烷菌的主要研究热点。随着现代生物学尤其是聚合酶链式反应(PCR)、全基因组测序等分子生物学技术的迅速发展,人们对于产甲烷菌生物多样性有了更为深入的了解。

近年来,研究报道发现,在深海中存在大量的产甲烷菌,其中主要以嗜热型产甲烷菌为主。L'Haridon^[9]从印度洋 2 420 m 深海处分离出一种极端嗜热自养型产甲烷菌 *Methanocaldococcus indicus* sp. nov.; L'Haridon 等^[10]从那不勒斯深海火山泥中分离出一种极端嗜热甲醇营养型产甲烷菌 *Methanococcoides vulcani* sp. nov.; Weng 等^[11]从台湾西南海域深海沉积物中分离出常温,氢营养型产甲烷菌 *Methanoculleus taiwanensis* sp. nov.; Stewart 等^[12]从太平洋海底火山口发现并分离出一种极端嗜热产甲烷菌 *Methanocaldococcus bathoardescens* sp. nov。有关极地产甲烷菌的分离鉴定、形态特征、群落分布及其生物多样性等方面目前已有一定的研究^[13-15]。本文主要总结极地产甲烷菌的群落结构、生物多样性和环境影响(温度、营养物和

[收稿日期] 2014 年 11 月收到来稿 2015 年 4 月收到修改稿

[基金项目] 国家自然科学基金(41476168 #206189)、国家海洋局“南北极环境综合考察与评估”专项(CHINARE2011-2015)、国家海洋公益专项(201105022)和科技部欧洲国际合作项目(1105)资助

[作者简介] 杨鹏,男,1987 年生。助理研究员,主要从事极地海洋生态学研究

[通讯作者] 何剑锋, E-mail: hejianfeng@pric.org.cn

pH) 等方面的最新研究进展,以及产甲烷菌的研究技术,并对未来的研究方向进行了展望。

1 群落结构与生物多样性

已有研究表明,在极地的湿地、苔原、沼泽、冻土、湖泊和冰川等各类生境中存在大量的产甲烷菌,其种类和分布情况见表 1。南极埃斯湖的产甲烷菌包括 *Methanococcoides*、*Methanogenium* 和 *Methanosarcina* 三大类群^[13 16-47]。在北极高纬康沃利斯岛的湖泊和湿地 (74°45′45.30″N) 中也存在产甲烷菌,其中,湿地以 *Methanosarcina* spp. 和 *Methanosaeta* spp. 两类菌属为主,而湖泊中则以 *Methanoregula* spp. 为主^[18]。在中国北极黄河站所在的斯匹次卑尔根地区的土壤和湿地中,产甲烷菌类群包括 *Methanomicrobiales*、*Methanosae-ta*、*Methanobacteriaceae* 和 *Methanosarcina* 等四大类^[19-20]。在西伯利亚中东部勒拿河三角洲与科累马河之间的苔原区,产甲烷菌优势类群为 *Methanosarci-namazei* 和 *Methanobacterium*^[2]。北极加拿大苔原区,主要产甲烷菌群落包括 *Methanobacterium*、*Methanosarci-na*、*Methanosaeta*, 其中 *Methanosarcina* 和 *Methanosaeta* 主要分布在深层土壤^[21]。而在西伯利亚西部泥沼地存在有 *Methanomicrobiaceae* 和 *Methanosarcinaceae* 两大产甲烷菌类群^[3]。北冰洋拉普捷夫海岸和西伯利亚北部冻土中产甲烷菌群落结构分布不同,发现其产甲烷菌类群有 *Methanomicrobiaceae*、*Methanosarcinaceae* 和 *Methanosaetaceae* 三大菌属,其中, *Methanosaetaceae* 仅

存在海岸和勒拿河中心区的冻土中^[22]。与陆地冻土环境不同,拉普捷夫海陆架海底冻土主要存在 *Methano-sarcina* 和 *Methanococcoides* 两大类群^[23]。此外有研究表明,在极地冰川地区也存在产甲烷菌。Tung 等^[24]和 Skidmore 等^[25]的研究发现,在格陵兰 3 km 深的冰川底部产甲烷菌占微生物总量的 2.4% 以上,并产生过量的甲烷,但尚未鉴定出产甲烷菌的类型。Boyd 等^[26]在罗伯逊冰川和加拿大落基山脉等冰川底部沉积物中发现存在一些较活跃的产甲烷菌, *Methanosarcina-les* 属种类为优势种。Stibal 等^[27]在南极和北极冰川环境下发现存在有 *Methanomicrobials* 和 *Methanosarcinals* 两个产甲烷菌属。

综上所述,南极现存六大类产甲烷菌菌属,分别是 *Methanococcoides*、*Methanogenium*, *Methanosarcina*、*Methanomicrobiales*、*Methanolobus* 和 *Methanosaeta*, 其中 *Methanolobus* 和 *Methanogenium* 仅发现在南极地区; 北极现存有六大类产甲烷菌菌属,分别是 *Methanomicro-biales*、*Methanobacterium*、*Methanosarcina*、*Methanosaeta*、*Methanococcoides* 和 *Methanoregula*, 其中 *Methanobacteri-um* 和 *Methanoregula* 仅发现在北极地区。此外,南极产甲烷菌主要分布在湖泊和冰川; 而北极产甲烷菌主要分布在湿地、沼泽、冻土、苔原区、冰川和湖泊等生境中。以上统计表明,南北极地区的产甲烷菌群落结构、生物多样性差异较大。仅从现有的文献来看,北极冻土地区产甲烷菌多样性较高,但对于整个极地环境 (特别是北冰洋中心区) 仍缺乏系统研究^[28-29]。

表 1 南、北极产甲烷菌类群及分布
Table 1. Assemblages and distribution of the polar methanogens

菌属	地理位置	生境	参考文献
<i>Methanomicrobiales</i>	北极	湿地、沼泽、冻土、冰川	[19-20, 30]
<i>Methanobacterium</i>			
<i>Methanobacterium</i> sp. strain M2 VKM B-2371	北极	冻土、苔原	[2]
<i>Methanobacterium</i> sp. strain MK4 VKM B-2440	北极	冻土、苔原	[2]
<i>Methanosarcina</i>			
<i>Methanosarcinamazei</i> strain JL01 VKM B-2370	北极	冻土、苔原	[2]
<i>Methanosarcina</i> spp.	北极	沼泽	[3, 30]
<i>Methanosarcinals</i>	北极	冻土、冰川	[31]
<i>Methanosaeta</i>	北极	湿地、沼泽、冻土、苔原	[19-20, 30]
<i>Methanococcoides</i>			
<i>Methanococcoides alaskense</i> sp. nov.	北极	海底沉积物	[32]
<i>Methanoregula</i>	北极	湖泊	[18]
<i>Methanococcoides burtonii</i> sp. nov.	南极	湖泊	[16]
<i>Methanogenium</i>			
<i>Methanogenium frigidum</i> sp. nov.	南极	湖泊	[13]
<i>Methanosarcina</i>	南极	湖泊、冰川	[17]
<i>Methanomicrobiales</i>	南极	冰川	[17]
<i>Methanolobus</i>	南极	湖泊	[33]
<i>Methanosaeta</i>			
<i>Methanosaeta concillii</i>	南极	湖泊	[33]

2 重要环境影响因子

2.1 温度

温度对极地产甲烷菌的群落结构组成、丰度、分布及其 CH_4 排放量等方面均有重要影响。产甲烷菌的最适生长温度通常在 $4\text{—}20\text{ }^\circ\text{C}$ [30, 34]。一般来讲, 温度升高促进产甲烷菌生长, 但也有些只在特定温度下生长的种类。在南极埃斯湖, 存在一种氢还原型的嗜寒性产甲烷菌 *Methanogenium frigidum* [13], 它能在 $15\text{ }^\circ\text{C}$ 快速生长而无法在 $18\text{—}20\text{ }^\circ\text{C}$ 生长, 表明温度的高低会抑制产甲烷菌的生长。Morozova 和 Wagner [35] 在西伯利亚永冻层发现一株高度耐性(低温, 高盐, 饥饿, 干旱和长时间冻存、曝氧)的产甲烷菌 *Methanosarcina* SMA-21, 在长达3个月的饥饿条件下, 它仍具有较高的生长能力, 低温环境下($4\text{ }^\circ\text{C}$)的存活率要高于高温环境($28\text{ }^\circ\text{C}$), 这与低温环境中代谢速率缓慢有关。同时温度也会对产甲烷菌群落的分布产生影响。Ganzert 等 [22] 对拉普捷夫海海岸和西伯利亚北极地区冻土的研究发现, 由于冻土环境温度不同, 常温产甲烷菌主要分布在土壤上部, 而嗜冷产甲烷菌丰度则随土壤深度的增加而增加。温度变化同时会影响产甲烷菌的 CH_4 产量。在加拿大的北极冻土中, 当永冻层融解、温度增加时, 产甲烷菌多样性增加, 冻土中 CH_4 的含量增多 [31]。在北极斯匹次卑尔根湿地, 随着夏季时间推移, 温度降低和冻土融化深度增加均会导致土壤中的 CH_4 排放量随之降低 [19]。在北极新奥尔松泥炭区, 产甲烷菌的群落丰度和多样性随温度增加而增加, 与 CH_4 排放量增加趋势一致, 表明温度可提高产甲烷菌群落数量和多样性 [30]。同样地, 在加拿大的北极湿地, 高温时 CH_4 生成率较低温时要高, 且产甲烷菌的多样性与 CH_4 生成率成正相关 [36], 由于低温时产甲烷菌体内脂肪酸代谢延迟, 产甲烷菌的相对群落丰度间接地由温度控制。Metje 和 Frenzel [37] 在斯堪迪纳维亚半岛 (68°N) 以北地区发现 *Methanobacteriales* 菌属, 最适生长温度是 $25\text{ }^\circ\text{C}$, 其甲烷生产途径主要通过 Fe 还原反应产生, CH_4 排放量是 $2.3\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{d}^{-1}$, 约是 $4\text{ }^\circ\text{C}$ 时 CH_4 排放量的 10 倍。在西伯利亚酸性泥炭环境中的相关研究表明产甲烷菌(包括 *Methanosarcinales* 和 *Methanobacteriales*) 在 $4\text{ }^\circ\text{C}$ 时 CH_4 排放量仅相当于温

度为 $25\text{—}28\text{ }^\circ\text{C}$ 时 CH_4 排放量的 $1/6$ [38]。因此, 温度是影响产甲烷菌丰度和多样性的一个重要因素, 当温度增加, 产甲烷菌的丰度和多样性增加, 且 CH_4 排放量也会增加。

2.2 营养物

多数产甲烷菌以 H_2/CO_2 (嗜氢型)、甲酸和乙酸(嗜酸型)作为营养物, 由于不同环境营养物的分布不均一, 其产甲烷菌属群落数量、组成分布和多样性也不同。Popp 等 [39] 发现在加拿大北部中心区沼泽的上层泥炭土中主要是以利用乙酸为主的产甲烷菌, 而深层土壤则是以氢营养型产甲烷途径占优势, 表明营养盐的变化会引起产甲烷菌代谢途径的改变。Purdy 等 [33] 对南极洲南奥克尼群岛、西格尼群岛的海沃德淡水湖泊和浅滩沉积物的研究发现, 在淡水湖泊存在以嗜酸性型为主的产甲烷菌 *Methanosaeta concilii*, 它们以醋酸盐作为营养物, 而在浅滩沉积物中则是以 CO_2/H_2 为营养源, 主要菌群包括 *Methanlobus*、*Methanococcoides* 和 *Methanogenium* 三个类群。Kotsyurbenko 等 [3] 在西伯利亚沼泽地区发现部分嗜氢型和嗜酸型产甲烷菌, 由于土壤中 H_2/CO_2 和硫酸盐等营养物含量不同, 产甲烷菌数量随营养物浓度的增加而增加, 且 CH_4 生成率增加。Karr 等 [40] 对南极弗里克塞尔湖地区的产甲烷菌生物多样性分析显示, 由于淡水湖中 H_2 和硫化物营养物的分布不均, 产甲烷菌主要存在湖泊沉积物中, 为嗜酸型(如 *Methanosarcina*)。此外, 在北极乌拉尔 ($68^\circ\text{N}, 65^\circ\text{E}$) 苔原湿地土壤中, 低温环境下, 产甲烷菌主要以 H_2/CO_2 作为营养物来源, 它们大多数属于自养型产甲烷菌 [41]。因而, 极地产甲烷菌主要以嗜氢型和嗜酸型两种类型为主, 当营养物增加时, 产甲烷菌的数量增加, 且 CH_4 生成率也会增加。

2.3 酸碱度(pH)

有研究表明, 极地产甲烷菌最适生长 pH 为中性环境 ($6\text{—}8$) [13], 而它们大多数生活在偏酸性沼泽和土壤沉积物中。在西伯利亚西部酸性 ($\text{pH}=4.2\text{—}4.8$) 沼泽地区, 存在有 *Methanomicrobiaceae* 和 *Methanosarcinaceae* 两类主要产甲烷菌, 其丰度随深度 ($5\text{—}55\text{ cm}$) 的增加而增加, 而在 pH 为 $5.0\text{—}5.5$ 的层位 CH_4 含量较高 [3]。此外, Kotsyurbenko 等 [14] 在西伯利亚西部泥沼地区, 发现一种嗜酸且耐寒的产甲烷菌 *Methanobacterium* sp., 在强酸

环境($\text{pH} = 3.8$)下,主要以依赖于氢营养型甲烷生成途径为主, CH_4 生成率随 pH 降低而减少,因而认为 pH 不仅影响产甲烷菌数量,而且影响甲烷产生途径及其代谢速率。Galand等^[42]对北极湿地产甲烷菌多样性分析发现,酸性泥炭中产甲烷菌的多样性较低,且 pH 为5.27时 CH_4 产量要高于 pH 为3.89时的 CH_4 产量。由此可见, pH 强弱是影响极地产甲烷菌分布的另一个重要因素,极地产甲烷菌主要存在于弱酸环境,在强酸环境下产甲烷菌多样性较低,且 CH_4 生成率也较低。

3 主要研究方法和技术

目前,对极地产甲烷菌进行分离、培养,主要基于传统的厌氧微生物培养方法。采用便携式采样器采集样本(包括土壤,水样和沉积物),置于 $4\text{ }^\circ\text{C}$ 且厌氧密封的无菌容器中(如铝制盒或塑料袋等),运输到实验室 $-20\text{ }^\circ\text{C}$ 保存^[43]。在实验室,制备好含有碳酸氢盐缓冲液的厌氧型基础培养基(如MSH或OCM), pH 调至6.8—8.0,温度为 $4\text{—}28\text{ }^\circ\text{C}$,同时向培养基中补充 H_2/CO_2 (8:2)混合气体或者 N_2/CO_2 (7:3)混合气体,采用Hungate的培养技术对极地产甲烷菌进行培养^[13, 15, 35]。

此外,与传统生物学方法相比,对于极地产甲烷菌的研究技术主要集中在分子生物学技术的应用,如:基于分子杂交技术的分子标记法,如荧光原位杂交(FISH);基于PCR扩增技术的图谱指纹法,如末端限制性片段长度多态性(T-RFLP);基于DNA序列测序的高通量法,如焦磷酸测序(Pyrosequencing)。其他理化技术,如基于特异性探针信号检测的放射自显影技术等,目前的应用非常有限。

3.1 分子杂交技术

原位杂交技术是在研究DNA分子碱基互补配对原理的基础上发展起来的一种技术。主要包括荧光原位杂交(fluorescence in situ hybridization, FISH)和同位素标记技术。Kotsyurbenko等^[3]采用FISH技术对北极西伯利亚酸性泥沼中产甲烷菌数量和 CH_4 排放量进行分析,其产甲烷菌数量和 CH_4 排放量随土壤深度的增加而增加。Olsen等^[30]采用FISH技术对北极酸性泥炭中产甲烷菌群落结构进行调查分析,通过荧光强度和荧光物的数量来反映样本中菌落数量的变化,高温时荧光强度较高,产甲烷菌群落丰度也较高。Morozo-

va和Wagner^[35]采用FISH技术对北极冻土中产甲烷菌在不同环境压力(如低温、高盐和饥饿等)下的存活能力进行研究,在低温、高盐、饥饿、干旱和曝氧条件下,产甲烷菌的存活力较高。

3.2 图纹技术

PCR技术已经成为分子生物学中的核心技术,结合其他分子生物学的研究手段在微生物多样性、系统发育进化研究方面具有重要的应用。末端限制性片段长度多态性(T-RFLP)和变性梯度凝胶图谱技术(DGGE)是如今研究产甲烷菌群落结构和生物多样性的主要分子生物学手段。如Kotsyurbenko等^[14]采用T-RFLP图纹技术研究 pH 对北极西伯利亚泥沼中产甲烷菌群落结构的影响,当T-RFLP为185 bp时,它代表*Methanosarcinaceae*家族成员;当T-RFLP为392 bp时,它代表*Methanomicrobiaceae*家族成员。Høj等^[30]通过DGGE图谱指纹技术分析温度对北极高纬度斯匹次卑尔根泥炭地中产甲烷菌群落组成的影响,DGGE图纹显示,温度增加,DGGE条带增多,表明产甲烷菌多样性增加。Ganzert等^[22]采用DGGE图谱指纹技术分析北冰洋拉普捷夫海冻土环境中产甲烷菌群落多样性,主要是冻土垂直剖面和土壤层水平迁移中的群落变化和分布情况。Chaudhary等和Galand等^[44-45]通过结合T-RFLP和DGGE技术对北极湖泊和沼泽中产甲烷菌群落结构和多样性比较分析,与传统的培养技术相比,更加灵敏、高效和可靠。

3.3 高通量测序技术

随着高通量测序技术的迅猛发展和日渐成熟,该技术已被广泛应用于极地产甲烷菌群落结构和生物多样性等方面的研究。Allen等^[46]通过焦磷酸测序检测在冻融过程中产甲烷菌群落组成及其生物多样性,并分析温度变化对产甲烷菌群落结构和代谢活性的影响,研究表明,*Methanococcoides burtonii*通过基因重组适应低温环境的改变。Stoeva等^[18]通过对北极冰川的微生物群落结构分析,对其16S rRNA序列比较和聚类分析来获得不同样本产甲烷菌的群落结构和组成,主要包括*Methanosarcina* spp.、*Methanosaeta* spp.和*Methanoregula* spp.。而Lipson等^[47]采用宏基因组测序的方法对北极不同深度的土壤层微生物代谢活动进行了研究,其中活跃层($<30\text{ cm}$)中 CH_4 浓度较高。

3.4 其他理化技术

目前,结合其他学科领域,一些基于物理和化学相关原理的技术方法也被应用到极地产甲烷菌的研究

中。如 Franzmann 等^[13]通过免疫荧光抗原指纹技术和免疫酶技术从南极埃斯湖中分离并鉴定出一种新型产甲烷菌 Ace-2^T。Purdy 等^[33]采用放射自显影技术对南极湖泊沉积物中产甲烷菌丰度和类群进行分析检测, 每个特异性探针标记代表一种产甲烷菌类群, 从而通过信号强弱可以检测出沉积物中产甲烷菌的种类和丰度, 研究发现, 在南极西格尼岛和奥克尼群岛沉积物中分布有 *Methanosaeta*、*Methanogenium*、*Methanococcoides*、*Methanolobus*, 其中, *Methanosaeta* 丰度较高。另外, Rivkina 等^[2]通过气相色谱技术对北极苔原土壤中 CH₄ 排放量进行了分析, 其浓度达到 40.0 mL · kg⁻¹。而 Koch 等^[23]利用质谱技术对西伯利亚陆架冻土中 CH₄ 的浓度和含碳量进行了检测, 在深度为 53—62 m 的沉积层中, CH₄ 浓度达到 284 nmol · g⁻¹, 其含碳量为 8.7%。

4 展望

目前, 对于极地产甲烷菌的研究, 主要集中在极地沼泽、湖泊、湿地、苔原和冻土等生境, 对于冰川地区有少量报道; 研究主要集中在极地产甲烷菌的丰度、群落结构和生物多样性等方面的研究。总体而言, 相关的研究仍较为粗浅和有限, 要深入了解极地产甲烷菌的类群、生理生化特性以及在生态系统和碳循环中的

作用, 仍有很多的研究要做。重点研究领域可以包括:

(1) 特殊生境产甲烷菌生物多样性研究。目前, 尚有大部分极地产甲烷菌属未被鉴定、分离纯化和分类, 尤其对于北冰洋中心区的多年冰、冰川底部、海洋陆架海底以及深海沉积物等极地特殊环境产甲烷菌更是知之甚少, 需要进一步深入开展研究。此外, 据相关研究报道^[35, 48], 产甲烷菌可能存在于火星和土星生态系统中, 极地产甲烷菌是外空生物研究的候选菌之一。因而, 关于极地生境下更多未知产甲烷菌的发现, 或将为其他星体生命的探索提供必要的线索;

(2) 微观水平上对低温环境中 CH₄ 生成机理研究。由于产甲烷菌存在于极地环境下几千年甚至几百万年, 并具备特殊适应机理, 如研究显示嗜冷甲烷菌 *Methanosarcina* SMA-21 能在 78.5 °C 的环境存活^[35]。通过从遗传进化、分子机制和代谢机制等方面研究极地产甲烷菌, 将有助于深入认识极地产甲烷菌的结构和功能, 尤其在 CH₄ 生成途径上的作用机理;

(3) 产甲烷菌在全球环境中的作用及环境变化响应研究。由于极地环境的快速变化、特别是北极变暖以及西南极冰盖的消融, 会影响极地产甲烷菌群落及其 CH₄ 排放。因此, 在极地环境变化背景下极地产甲烷菌的潜在变化及其相关的甲烷产生和代谢是一个需要长期关注和重视的问题。

参考文献

- McGuire A D, Anderson L G, Christensen T R, et al. Sensitivity of the carbon cycle in the Arctic to climate change[J]. *Ecological Monographs*, 2009, 79(4): 523—555.
- Rivkina E, Shcherbakova V, Laurinavichius K, et al. Biogeochemistry of methane and methanogenic archaea in permafrost[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 61(1): 1—15.
- Kotsyurbenko O R, Chin K J, Glagolev M V, 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.
- Shakhova N, Semiletov I, Leifer I, et al. Ebullition and storm-induced methane release from the East Siberian Arctic Shelf[J]. *Nature Geoscience*, 2014, 7(1): 64—70.
- Kort E A, Wofsy S C, Daube B C, et al. Atmospheric observations of Arctic Ocean methane emissions up to 82° north[J]. *Nature Geoscience*, 2012, 5(5): 318—321.
- He X, Sun L G, Xie Z Q, et al. Sea ice in the Arctic Ocean: Role of shielding and consumption of methane[J]. *Atmospheric Environment*, 2013, 67: 8—13.
- Wadham S J L, Arndt S, Tulaczyk S, et al. Potential methane reservoirs beneath Antarctica[J]. *Nature*, 2012, 488(7413): 633—637.
- Dong X Z, Chen Z J. Psychrotolerant methanogenic archaea: diversity and cold adaptation mechanisms[J]. *Science China Life Sciences*, 2012, 55(5): 415—421.
- L'Haridon S, Reysenbach A-L, Banta A, et al. *Methanocaldococcus indicus* sp. nov., a novel hyperthermophilic methanogen isolated from the Central Indian Ridge[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2003, 53(6): 1931—1935.
- L'Haridon S, Chalopin M, Colombo D, et al. *Methanococcoides vulcani* sp. nov., a marine methylotrophic methanogen that uses betaine, choline

- and *N,N*-dimethylethanolamine for methanogenesis, isolated from a mud volcano, and emended description of the genus *Methanococcoides* [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2014, 64(6): 1978—1983.
- 11 Weng C Y, Chen S C, Lai M C, et al. *Methanoculleus taiwanensis* sp. nov., a methanogen isolated from deep marine sediment at the deformation front area near Taiwan [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2015, 65(3): 1086—1087.
- 12 Stewart L C, Jung J H, Kim Y T, et al. *Methanocaldococcus bathoardescens* sp. nov., a hyperthermophilic methanogen isolated from a volcanically active deep-sea hydrothermal vent [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2015, 65(4): 1280—1283.
- 13 Franzmann P D, Liu Y, Balkwill D L, 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.
- 14 Kotsyurbenko O R, Friedrich M W, Simankova M V, et al. Shift from acetoclastic to H₂-dependent methanogenesis in a West Siberian peat bog at low pH values and isolation of an acidophilic *Methanobacterium* strain [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(7): 2344—2348.
- 15 Jouttonen H, Galand P E, Tuittila E S, et al. Methanogen communities and Bacteria along an ecohydrological gradient in a northern raised bog complex [J]. *Environmental Microbiology*, 2005, 7(10): 1547—1557.
- 16 Franzmann P D, Springer N, Ludwig W, et al. A Methanogenic Archaeon from Ace Lake, Antarctica: *Methanococcoides burtonii* sp. nov [J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 1992, 15(4): 573—581.
- 17 Coolen M J L, Hopmans E C, Rijpstra W I C, et al. Evolution of the methane cycle in Ace Lake (Antarctica) during the Holocene: response of methanogens and methanotrophs to environmental change [J]. *Organic Geochemistry*, 2004, 35(10): 1151—1167.
- 18 Stoeva M K, Aris-Brosou S, Chételat J, et al. Microbial community structure in lake and wetland sediments from a high Arctic polar desert revealed by targeted transcriptomics [J]. *PLoS One*, 2014, 9(3): e89531.
- 19 Høj L, Olsen R A, Torsvik V L. Archaeal communities in High Arctic wetlands at Spitsbergen, Norway (78°N) as characterized by 16S rRNA gene fingerprinting [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2005, 53(1): 89—101.
- 20 Høj L, Rusten M, Haugen L E, et al. Effects of water regime on archaeal community composition in Arctic soils [J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(6): 984—996.
- 21 Barbier B A, Dziduch I, Liebner S, et al. Methane-cycling communities in a permafrost-affected soil on Herschel Island, Western Canadian Arctic: active layer profiling of *mcrA* and *pmoA* genes [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 82(2): 287—302.
- 22 Ganzert L, Jurgens G, Münster U, et al. Methanogenic communities in permafrost-affected soils of the Laptev Sea coast, Siberian Arctic, characterized by 16S rRNA gene fingerprints [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 59(2): 476—488.
- 23 Koch K, Knoblauch C, Wagner D. Methanogenic community composition and anaerobic carbon turnover in submarine permafrost sediments of the Siberian Laptev Sea [J]. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(3): 657—668.
- 24 Tung H C, Price P B, Bramall N E, et al. Microorganisms metabolizing on clay grains in 3-km-deep Greenland basal ice [J]. *Astrobiology*, 2006, 6(1): 69—86.
- 25 Skidmore M L, Foght J M, Sharp M J. Microbial life beneath a high Arctic glacier [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(8): 3214—3220.
- 26 Boyd E S, Skidmore M, Mitchell A C, et al. Methanogenesis in subglacial sediments [J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2010, 2(5): 685—692.
- 27 Stibal M, Wadham J L, Lis G P, et al. Methanogenic potential of Arctic and Antarctic subglacial environments with contrasting organic carbon sources [J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(11): 3332—3345.
- 28 Galand P E, Potvin M, Casamator E O, et al. Hydrography shapes bacterial biogeography of the deep Arctic Ocean [J]. *The International Society for Microbial Ecology Journal*, 2009, 4(4): 564—576.
- 29 Bowman J S, Rasmussen S, Blom N, et al. Microbial community structure of Arctic multiyear sea ice and surface seawater by 454 sequencing of the 16S rRNA gene [J]. *The International Society for Microbial Ecology Journal*, 2012, 6(1): 11—20.
- 30 Høj L, Olsen R A, Torsvik V L. Effects of temperature on the diversity and community structure of known methanogenic groups and other archaea in high Arctic peat [J]. *The International Society for Microbial Ecology Journal*, 2007, 2(1): 37—48.
- 31 Allan J, Ronholm J, Mykietzuck N C S, et al. Methanogen community composition and rates of methane consumption in Canadian High Arctic permafrost soils [J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2014, 6(2): 136—144.
- 32 Singh N, Kendall M M, Liu Y, et al. Isolation and characterization of methylotrophic methanogens from anoxic marine sediments in Skan Bay, Alaska: description of *Methanococcoides alaskense* sp. nov., and emended description of *Methanosarcina baltica* [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2005, 55(6): 2531—2538.
- 33 Purdy K J, Nedwell D B, Embley T M. Analysis of the sulfate-reducing bacterial and methanogenic archaeal populations in contrasting Antarctic sediments [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(6): 3181—3191.
- 34 Cavicchioli R. Cold-adapted archaea [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(5): 331—343.

- 35 Morozova D , Wagner D. Stress response of methanogenic archaea from Siberian permafrost compared with methanogens from nonpermafrost habitats [J]. *FEMS Microbiology Ecology* , 2007 , 61(1) : 16—25.
- 36 Yavitt J B , Yashiro E , Cadillo-Quiroz H , et al. Methanogen diversity and community composition in peatlands of the central to northern Appalachian Mountain region , North America [J]. *Biogeochemistry* , 2012 , 109(1-3) : 117—131.
- 37 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.
- 38 Metje M , Frenzel P. Methanogenesis and methanogenic pathways in a peat from subarctic permafrost [J]. *Environmental Microbiology* , 2007 , 9(4) : 954—964.
- 39 Popp T J , Chanton J P , Whiting G J , et al. Methane stable isotope distribution at a *Carex* dominated fen in north central Alberta [J]. *Global Biogeochemical Cycles* , 1999 , 13(4) : 1063—1077.
- 40 Karr E A , Ng J M , Belchik S M , et al. Biodiversity of methanogenic and other *Archaea* in the permanently frozen Lake Fryxell , Antarctica [J]. *Applied and Environmental Microbiology* , 2006 , 72(2) : 1663—1666.
- 41 Kotsyurbenko O R , Nozhevnikova A N , Soloviova T I , et al. Methanogenesis at low temperatures by microflora of tundra wetland soil [J]. *Antonie van Leeuwenhoek* , 1996 , 69(1) : 75—86.
- 42 Galand P E , Fritze H , Conrad R , et al. Pathways for methanogenesis and diversity of methanogenic archaea in three boreal peatland ecosystems [J]. *Applied and Environmental Microbiology* , 2005 , 71(4) : 2195—2198.
- 43 Kendall M M , Wardlaw G D , Tang C F , et al. Diversity of *Archaea* in marine sediments from Skan Bay , Alaska , including cultivated methanogens , and description of *Methanogenium boonei* sp. nov [J]. *Applied and Environmental Microbiology* , 2007 , 73(2) : 407—414.
- 44 Chaudhary P P , Brablcová L , Buriánková I , et al. Molecular diversity and tools for deciphering the methanogen community structure and diversity in freshwater sediments [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology* , 2013 , 97(17) : 7553—7562.
- 45 Galand P E , Saarnio S , Fritze H , et al. Depth related diversity of methanogen *Archaea* in Finnish oligotrophic fen [J]. *FEMS Microbiology Ecology* , 2002 , 42(3) : 441—449.
- 46 Allen M A , Lauro F M , Williams T J , et al. The genome sequence of the psychrophilic archaeon , *Methanococoides burtonii*: the role of genome evolution in cold adaptation [J]. *The International Society for Microbial Ecology Journal* , 2009 , 3(9) : 1012—1035.
- 47 Lipson D A , Haggerty J M , Srinivas A , et al. Metagenomic insights into anaerobic metabolism along an Arctic peat soil profile [J]. *PLoS One* , 2013 , 8(5) : e64659.
- 48 Chapelle F H , O'Neill K , Bradley P M , et al. A hydrogen-based subsurface microbial community dominated by methanogens [J]. *Nature* , 2002 , 415(6869) : 312—315.

PROGRESS OF POLAR METHANOGENIC COMMUNITY STUDIES

Yang Peng¹ , He Jianfeng^{1 2} , Zhang Fang¹ , Lin Ling¹ , Cao Shunan¹

(¹SOA Key Laboratory for Polar Science , Polar Research Institute of China , Shanghai 200136 , China;

²College of Environmental Science and Engineering , Tongji University , Shanghai 200092 , China)

Abstract

Methane is one of the principal greenhouse gases. The methanogenic community is an important group of microorganisms that has the capability of producing methane , which plays a significant role in the carbon cycle. Studies of the methanogenic community in both the Arctic and the Antarctic have found ubiquitous distributions in habitats of wetlands , peatlands , lakes , tundra , permafrost , and the basal ice layer of glaciers. In this paper , the composition and diversity of the methanogenic community , its relationship with environmental change (temperature , nutrients , and pH) , and the main analysis techniques used in its study are summarized , and the prospects for future research in this field are discussed.

Key words methanogenic community , diversity , Antarctic , Arctic