

热喀斯特湖对土壤碳和微生物的影响研究进展

赵云朵^{1,2}, 胡霞^{1,2}, 杨志广^{1,2}, 潘朋宇^{1,2}

(1.北京师范大学 地表过程与资源生态国家重点实验室,
北京 100875; 2.北京师范大学 地理科学学部自然资源学院, 北京 100875)

摘要: [目的] 研究多年冻土快速融化坍塌形成的热喀斯特湖对土壤碳和微生物的影响, 为该类地貌类型区生态环境和温室气体排放的研究提供参考。[方法] 利用 Web of Science 核心数据库中 1990—2021 年 12 月的有关热喀斯特湖碳和微生物的文献 418 篇, 综合分析了近年来国内外学者对热喀斯特湖的形成与分布及其对微生物和碳循环影响等方面的研究成果。[结果] 该领域目前面临的主要问题是对于小型热喀斯特湖的识别不足, 缺乏热喀斯特湖长期监测数据等问题, 需要充分考虑甲烷循环过程(甲烷生成和甲烷氧化)。[结论] 在未来应该用多种模型和更多的控制变量来评估和预测热喀斯特湖的变化及温室气体的排放, 通过高精度遥感影像以及大量野外实测和无人机影像对缺失数据进行补充, 并加强热喀斯特湖的形成对微生物群落演化及其生态功能的影响研究。

关键词: 多年冻土; 热喀斯特湖; 微生物; 温室气体; 碳循环

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2022)03-0390-07

中图分类号: P951

文献参数: 赵云朵, 胡霞, 杨志广, 等. 热喀斯特湖对土壤碳和微生物的影响研究进展[J]. 水土保持通报, 2022, 42(3): 390-396. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2022.03.048; Zhao Yunduo, Hu Xia, Yang Zhiguang, et al. Research progress on effects of thermokarst lakes on soil carbon and microbial community [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2022, 42(3): 390-396.

Research Progress on Effects of Thermokarst Lakes on Soil Carbon and Microbial Community

Zhao Yunduo^{1,2}, Hu Xia^{1,2}, Yang Zhiguang^{1,2}, Pan Pengyu^{1,2}

(1. Key Laboratory of Environmental Change and Natural Disaster, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; 2. Academy of Disaster Reduction and Emergency Management, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract: [Objective] The impacts of thermokarst lakes formed by rapid thawing and collapsing of permafrost on soil carbon and microorganisms were studied in order to provide a reference for the study of ecological environment and greenhouse gas emissions in such landform types. [Methods] This paper comprehensively analyzed the research progress of domestic and foreign scholars on the formation and distribution of thermokarst lakes and its effects on soil carbon cycle and microorganisms in recent years using 418 literatures on carbon and microorganisms of thermokarst lakes from 1990 to 2021 in the Web of Science core database. [Results] The main issues currently facing in this field were insufficient identification of small thermokarst lakes, lack of long-term monitoring data of thermokarst lakes, and the need to fully consider the methane cycle process (methane generation and methane oxidation). [Conclusion] In the future, we should use multiple models and additional control variables to assess and predict changes in thermokarst lakes and greenhouse gas emissions, supplement the missing data by high-precision remote sensing images and drone images and a large number of field measurements, and strengthen the study about the effects of the formation and evolution of thermokarst lakes on microbial communities and their ecological functions.

Keywords: permafrost; thermokarst lakes; microorganisms; greenhouse gas; carbon cycle

热喀斯特是指由于全球气候变化和人类活动引起的富冰多年冻土融化或大量地下冰融化后地表沉降甚至塌陷的一类地貌。该类地貌一般包括活动层剥离坍塌、热侵蚀沟、溯源热融滑塌和热喀斯特湖4种类型^[1-3],其中热喀斯特湖(thermokarst lake)又称热融湖塘,是冻土热融沉陷后积水形成的湖塘(图1)。热喀斯特湖是分布最广泛、最容易识别的热喀斯特类型,通常分布在土壤体积含冰量大于30%的冻原或寒带的低地地区^[4-5]。

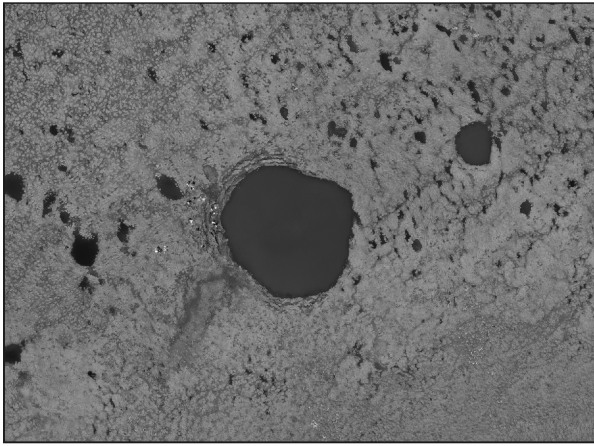
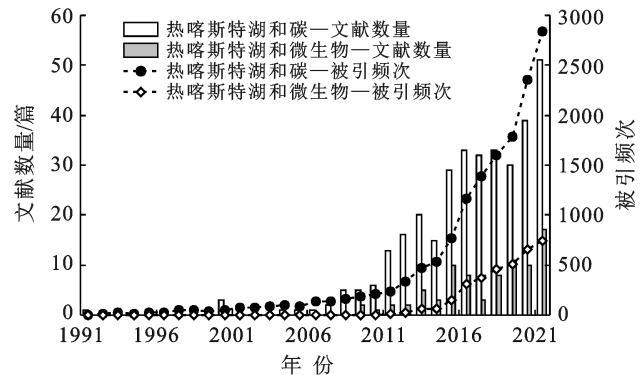


图1 中国青藏高原热喀斯特湖(群)景观

热喀斯特湖在形成发育的过程中,伴随着地下冰或多年冻土层的融化,改变了地表状况与地表形态,同时也会影响其所在区域多年冻土的水热状态、区域的水文过程、湖泊周围土壤的理化性质、冻土区工程的稳定性及生态演替,同时为鱼类、候鸟和野生动物提供了栖息地,对沉积物和水化学有很大影响,释放的温室气体会对全球气候变暖产生正反馈效应^[6]。热喀斯特湖的出现是多年冻土退化的重要表现^[7],现有的多年冻土长期定位监测资料结果表明,在全球变暖的背景下,多年冻土正在逐渐退化,而热喀斯特湖数量正在逐渐增多,其面积也逐渐增大^[8-9]。在 Web of Science 核心数据库中,1990—2021年12月关于热喀斯特湖和碳的文献共有336篇,而关于热喀斯特湖和微生物的文献主要从21世纪10年代开始,共计82篇(图2)。由图2可知,在近10a的时间里,关于热喀斯特湖与碳循环以及微生物的变化的研究逐步开展。

在全球气候变暖背景下,热喀斯特湖被认为是二氧化碳和甲烷的重要排放源^[6]。它能将多年冻土中长期储存的碳以温室气体形式释放到大气中,可能会导致地表温度到2300年上升0.39℃^[10]。因此,热喀斯特湖也被认为是全球气候变化的良好“放大器”。

在高纬度和高海拔的区域,全球气候变暖的速度被放大,尤其是北极地区和青藏高原气候变暖的速率是全球平均速率的两倍^[11]。多年冻土活动层中的微生物活动是冻土区物质循环的驱动机制之一,微生物活动会分解土壤有机碳,产生温室气体排入大气中^[12]。因此,研究冻土退化和评估气候变化的影响(包括未来温室气体排放)时要充分考虑热喀斯特湖的重要性以及重视微生物的作用。认识热喀斯特湖的形成对微生物群落和温室气体排放的影响,对于人们了解多年冻土区土壤碳循环及其与气候变化之间的反馈作用非常重要。本文利用 Web of Science 核心数据库中1990—2021年12月有关热喀斯特湖碳和微生物的文献418篇,综合分析了近年来国内外学者对热喀斯特湖的形成与分布及其对微生物和碳循环影响等方面的研究成果,以为研究该类地貌类型区生态环境和温室气体的排放等相关研究提供参考。



注:SCI检索词为 thermokarst lake, carbon, soil microbe, bacteria, fungi。

图2 1991—2021年热喀斯特湖与碳和微生物相关文献数量变化

1 热喀斯特湖的形成及演化过程

热喀斯特湖形成的诱发因素包括自然因子和人为扰动两方面,如全球变暖、火灾扰动、大气环流、永久冻土、地面冰、地下水文变化、基础设施建设等,而热喀斯特湖的发育与气候、地形、地下冰含量有关^[13]。Luo等^[9]研究发现青藏高原热喀斯特湖的发育和降水—蒸散发有显著正相关关系。热喀斯特湖形成的直接原因是由多年冻土和地下冰融化产生的,因此地下冰的分布情况也决定热喀斯特湖的分布和演化^[14]。Niu等^[15]在青藏高原地区的研究也发现热喀斯特湖的分布与地下含冰量和地形相关。热喀斯特湖的水分补给来源比较多,如地下冰融化、地表融雪、大气降水。Fedorov等^[16]通过水量平衡计算发现,地下冰融化的水量占注入热喀斯特湖中总水量的三分之一。目前,对于热喀斯特湖水分的补给来源以

及演化的趋势还未形成定论。

热喀斯特湖是最丰富和容易识别的热喀斯特形式,作为冻土快速退化的一种表现,其发展演化过程被很多学者所关注^[12,17-18]。归纳起来主要包括以下几个过程:①在地下冰融化初期,地面开始发生倾斜或者沉陷;②多年冻土或者地下冰融水汇入到沉陷区,逐步形成湖塘;③湖水的潜热会进一步融化地下冰,导致开放水域持续下沉、加深和扩张,形成一个相对较深的湖塘;④地下冰基本融化,湖水发生渗漏或侧向流走,湖塘逐渐干涸。然而,Pestryakova 等^[19]提出热喀斯特湖是循环发展的,由气候触发的过程驱动,并有可能触发湖泊排水的内部反馈维持。目前对热喀斯特湖演化的动力学仍未完全了解,热喀斯特湖的发展是单向的还是周期性的仍不清楚^[19]。

2 热喀斯特湖的分布与变化趋势

热喀斯特湖主要分布在冰缘地区或连续的、不连续的和零星分布的多年冻土地区,如西伯利亚、阿拉斯加、加拿大和斯堪的纳维亚半岛北部,以及中国的青藏高原地区^[2]。在全球气候变暖的环境下,热喀斯特湖的数量和面积的动态变化可以作为多年冻土状态变化的指标,受到学者的广泛关注。

北半球高纬度地区,热喀斯特湖面积上呈现逐渐减少和萎缩趋势^[20]。Pestryakova 等^[19]发现在北极和亚北极连续多年冻土带,热喀斯特湖的数量和面积呈现逐渐增加趋势,而在过渡多年冻土带(如不连续、孤立、零星分布的多年冻土带),热喀斯特湖的数量和面积逐渐减少。Yoshikawa 等^[7]指出,在过去 50~100 a 里,阿拉斯加不连续的多年冻土区出现了热喀斯特湖的干涸和萎缩现象。Riordan 等^[21]也发现在 1950—2002 年之间,阿拉斯加的湖泊覆盖率大幅下降(从 31% 下降到 4%)。Jones 等^[22]研究还发现,1950—2007 年,北极大于 0.1 hm² 的热喀斯特湖水体数量增加了 10.7%(增加 666~737 个),但水体总表面积减少了 14.9%(减少 4 312~5 066 hm²)。这种模式在很大程度上可以解释为,在较大水体的部分排水后,形成了残余池塘^[22]。目前,热喀斯特湖的动力学及其演化过程还不清楚,应在高时空分辨率下加强此方面研究,因为热喀斯特湖对环北极地区景观尺度的水文和碳收支的研究具有重要意义。

20 世纪 60 年代,美国开始使用航空相片来识别阿拉斯加地区的热喀斯特湖^[23],而中国 20 世纪 70 年代才使用航摄相片的方法进行地质测绘了热喀斯特湖^[24]。中国热喀斯特湖的研究主要集中在青藏高原连续多年冻土地区(图 3)。陈旭等^[25]和 Wei 等^[26]分

别基于哨兵卫星影像数据(10 m 的空间分辨率),提取了青藏高原多年冻土区的热喀斯特湖,发现青藏高原热喀斯特湖数量为 $1.20 \times 10^4 \sim 1.60 \times 10^5$ 个,湖塘面积约为 1 700~2 800 km²,其中以小面积热喀斯特湖为主,主要分布在羌塘盆地、长江源区和黄河源区^[25-26]。Niu 等^[15]发现青藏高原中部北麓河地区面积大于 1 000 km² 的热喀斯特湖有上千个,面积约为 1.39×10^6 m²。此外,青藏高原热喀斯特湖的数量和面积呈增加趋势。Luo 等^[9]研究指出青藏高原北麓河流域 1969—2010 年,热喀斯特湖总体呈快速增长趋势,热喀斯特湖总数量增加了 534 个,总面积增加了 4.10×10^6 m²。在人类活动和气候变化影响下,这些热喀斯特湖扩张显著,北麓河流域热喀斯特湖边缘塌陷速率约为 1.8 m/a^[8]。在气候变暖背景下,定量研究热喀斯特湖面积和数量的变化对了解多年冻土碳收支具有重要意义,但是青藏高原的热喀斯特湖的识别和量化仍存在不足。由于缺乏高精度的遥感影像,在全球尺度上对小型热喀斯特湖的测绘和监测存在着巨大的空白^[27]。而且青藏高原面积广阔、地形复杂、湖泊众多,很难保证识别到的水体都是热喀斯特湖。

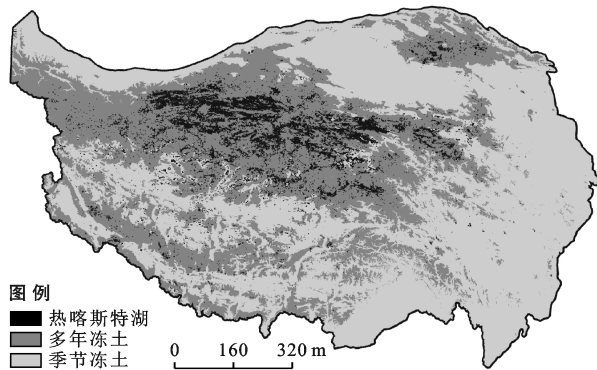


图 3 青藏高原的热喀斯特湖分布^[25]

3 热喀斯特湖对微生物的影响

地球陆地表面的 20% 以上为多年冻土层所覆盖,热喀斯特景观在冻土区分布较广,储存了大量有机碳,而微生物活动是冻土区物质循环的驱动机制之一,微生物在加速这部分有机碳分解过程中发挥重要作用,包括产甲烷、甲烷氧化、有机质分解等过程,产生温室气体排入大气^[12]。一旦冻土解冻,这可能是未来从生物圈向大气层转移的最大碳量^[28],因此,热喀斯特湖形成过程中微生物的演变会决定热喀斯特湖温室气体的排放情况。在全球气候变化背景下,作为冻土退化最突出的表征之一——热喀斯特湖对

微生物的影响引起了广泛关注^[12,29]。目前,热喀斯特湖对微生物的影响研究主要集中在北极和亚北极地区,内容多集中在热融湖塘微生物多样性和群落组成的研究^[29-30]。

热喀斯特湖的形成改变了土壤微生物的丰度和群落组成,主要是通过对比热喀斯特湖不同位置的微生物分布情况,尤其是湖水和沉积物中微生物群落的差异^[29],以及空间代替时间来分析热喀斯特湖的发育对微生物群落的影响^[30]。Vigneron 等^[30]沿着加拿大热喀斯特湖—泥炭地样带发现微生物从池塘中典型的好氧淡水微生物(α 变形菌和 β 变形菌)向泥炭地的嗜酸和厌氧菌系微生物转变,表明了热喀斯特湖塘发育改变了微生物群落组成。Wang 等^[29]在北极热喀斯特湖的研究也发现热喀斯特湖水和沉积物中微生物优势种发生了改变,湖水以变形菌门和酸杆菌门为优势种,而沉积物中以变形菌门和拟杆菌门为优势种,而拟杆菌门在池塘的不同层中均是有机质降解潜力的主要贡献者^[31]。Vigneron 等^[30]发现这种差异是由于水生植被对微生物群落组成产生影响^[30]。Kluge 等^[32]发现热喀斯特湖形成还降低了真菌多样性。目前,热喀斯特湖对微生物群落组成和多样性的研究主要集中在环北极地区,且还未形成定论,中国热喀斯特湖对微生物群落组成和多样性的研究尚且不足。

热喀斯特湖的形成改变了土壤微生物的功能,使得热喀斯特湖的甲烷排放量高,因此研究甲烷循环过程(甲烷生成和甲烷氧化)及其微生物的系统发育多样性是目前热喀斯特湖研究的一个重要方面^[33]。甲烷是产甲烷菌在缺氧环境中作为微生物分解有机物的最后一步而产生的,目前已知的热喀斯特湖的产甲烷菌形成甲烷的 4 种分解代谢途径为:氢营养型(hydrogenotrophic),乙酸营养型(aceticlastic),甲基营养型(methylotrophic)和甲氧基还原型(methoxydotrophic)^[34-36]。不同地区热喀斯特湖产甲烷菌的代谢途径不同。吴美容等^[37]研究认为在低温条件下产甲烷菌以利用乙酸代谢为主;在中温条件下,产甲烷途径以乙酸代谢和 H_2/CO_2 还原一定比例存在;在高温和超高温条件下,以只利用 CO_2 还原途径的菌群为主。热喀斯特湖不同位置的产甲烷菌的丰度也发生了改变。Emerson 等^[38]研究认为与湖塘边缘沉积物相比,湖塘中心沉积物中甲烷微生物丰度较高,而且 Vigneron 等^[30]发现在距离热喀斯特湖较远的地方甲烷微生物的相对丰度高于湖塘远处。Rossi 等^[39]研究表明热喀斯特湖不同水层的产甲烷菌也存在很大差异,这是由沉积物、溶解有机质和营养输送

的差异所驱动的。此外,甲烷氧化菌在甲烷循环中发挥着关键作用。Kallistova 等^[18]发现在热喀斯特湖和泥炭地,产生的甲烷在到达大气之前可以被甲烷氧化菌氧化,可能导致热喀斯特湖中 80% 的甲烷消耗,从而减少甲烷的净排放。Vigneron 等^[30]指出在甲烷和氧气分布重叠的地方,通常会出现大量的好氧甲烷氧化菌,而 Winkel 等^[40]发现厌氧甲烷氧化菌主要存在于热喀斯特湖沉积物中。甲烷氧化菌的好氧和厌氧代谢速率各不相同,这取决于湖底沉积物的矿物组成、有机质的可得性、湖泊的水文特征^[18]。好氧甲烷氧化是主要的甲烷消耗途径,因为已知的厌氧甲烷氧化菌在热喀斯特湖和泥炭地中明显无法检测到^[41],关于厌氧甲烷氧化的机制和微生物的问题仍然没有解决。

热喀斯特湖的形成对微生物群落及其功能具有极重要的影响,尤其是与生态系统碳循环相关功能^[1]。目前高纬度和高海拔多年冻土地区主要关注多年冻土自上而下缓慢融化过程对微生物的影响^[1],最为冻土快速退化表现形式之一的热喀斯特湖相关研究仍不足。此外,热喀斯特湖的微生物学研究相对较少,热喀斯特湖形成及演化过程对微生物群落的影响比较复杂而未被充分研究,热喀斯特并未纳入到大尺度模型中^[1],导致碳循环的评估具有很大不确定性。Kallistova 等^[18]指出热喀斯特湖中微生物代谢在释放温室气体和决定从融化的多年冻土中释放的碳的命运方面起着关键作用。热喀斯特湖对全球气候变暖会产生大规模正反馈循环,使得深入了解热喀斯特湖中的微生物群落变得至关重要。

4 热喀斯特湖对土壤碳的影响

由于有机碳在冻土中的冻结状态,其分解受到限制,导致土壤有机碳的积累,多年冻土层储存了 $1.40 \times 10^{18} \sim 1.80 \times 10^{18}$ g 的碳^[1],大致相当于目前陆地植物和大气碳含量的总和。热喀斯特湖的形成会改变多年冻土区原有的地表形态、土壤结构以及温度、水分、氧化还原电位等物理条件,并将保存于多年冻土中的有机碳暴露,微生物在不同条件下将其分解为甲烷和二氧化碳^[42],之后以扩散、鼓泡、水生植物导管等途径进入大气^[6,43]。Wik 等^[44]研究发现热喀斯特湖每年释放约 $(4.10 \pm 2.20) \times 10^{12}$ g 甲烷,约占北方淡水生态系统(池塘和湖泊)每年甲烷排放量的 25%,并且 Fallon 等^[45]指出湖底沉积物中 54% 的有机碳会以甲烷的形式释放到大气中。西伯利亚热喀斯特湖每 1 a 甲烷释放的总量高达 3.80×10^{12} g,占大气甲烷浓度升高的 33%~87%^[6]。不同类型的热

喀斯特湖排放温室气体的能力不同,如新形成的热喀斯特湖比较早形成的热喀斯特湖排放更多的甲烷^[46];小型热喀斯特湖温室气体排放贡献要远大于中大型热喀斯特湖^[47]。Wang 等^[48]研究认为不同生态系统发育的热喀斯特湖释放温室气体的能力也不同,青藏高原高寒草甸的热喀斯特湖释放甲烷通量高于高寒草原和高寒荒漠。Walter Anthony 等^[49]通过放射性碳年代测定法,发现热喀斯特湖排放甲烷的年龄与周围多年冻土土壤碳融化的年代几乎相同,说明热喀斯特湖排放温室气体的碳来源于多年冻土封存的碳。在此基础上,热喀斯特湖被确定为大气温室气体(甲烷和二氧化碳)的重要来源^[6],并且预计在冻土进一步融化过程中甲烷生成会加速^[6,50-51]。

Arlen-Pouliot 等^[52]发现热喀斯特湖的另一个特征是泥炭快速堆积。虽然热喀斯特湖的形成会导致多年冻土融化并排放甲烷和二氧化碳,但湖泊沉积物会对有机碳进行累积和封存。热喀斯特湖形成会向水生系统输送沉积物、营养物质和可被生物降解的有机物。水中的厌氧条件、水生苔藓的酸化和低温降低了有机质分解速率,导致初级产量超过有机质分解,未完全分解的有机质或泥炭大量积累和沉积。Anthony 等^[53]发现通过物质的沉积过程,热喀斯特湖可以封存大气中的碳,在长时间尺度上,热喀斯特湖会由碳源转变为碳汇。自上次冰川消退以来,热喀斯特湖沉积物中的碳累积量大约是更新世时期永冻土释放的温室气体的 1.6 倍^[53]。Anthony 等^[53]将热喀斯特湖的高碳积累可以归结为:①与热喀斯特有关的湖底陆相有机质的侵蚀和沉积;②植物提高了水生生产力;③热喀斯特湖对有机质独特的保存条件。

热喀斯特湖的形成对温室气体的排放极为重要,尤其是甲烷的排放,这对未来气候变化具有反馈作用。热喀斯特湖形成对生态系统碳循环过程的影响研究还不全面,热喀斯特湖是碳源还是碳汇目前还存在分歧,这使得热喀斯特湖成为碳循环研究的热点。

5 结论

热喀斯特湖是由于富冰多年冻土的融化而形成的,是全球气候变暖条件下冻土退化的主要表现之一,并且会对气候变化产生正反馈效应。认识热喀斯特湖的形成对微生物群落和温室气体排放的影响,对于了解多年冻土区土壤碳循环及其与气候变化之间的反馈作用非常重要。本文通过分析多年冻土区热喀斯特湖的形成演变及对微生物和碳循环研究的现状与进展。

(1) 在过去的 50 a 里,青藏高原是气候变暖最显

著的地区之一,但目前对青藏高原热喀斯特湖的相关研究有限。青藏高原小型热喀斯特湖数量占大多数,但是由于目前技术手段问题,对小型热喀斯特湖识别不足,造成了热喀斯特湖数据集的数据部分缺失,未来可以通过高精度遥感影像以及大量野外实测和无人机影像对这部分数据进行补充。

(2) 热喀斯特湖的形成对微生物群落及其功能具有极重要的影响,但是热喀斯特湖的微生物学研究相对较少,关注的更多是甲烷相关的微生物,而热喀斯特湖形成及演化过程对微生物群落的影响比较复杂而未被充分研究,也没有被纳入到耦合模型中。在未来的研究当中,可以加强热喀斯特湖的形成对微生物群落演化及其生态功能的研究。

(3) 目前对于热喀斯特湖的研究是以观测为主,缺乏热喀斯特湖发育及温室气体排放的预测研究。由于考虑的因素不够全面以及研究的时间尺度不同,热喀斯特湖是碳源还是碳汇目前还存在分歧,在未来的研究当中,可以考虑采用多种模型和更多的控制变量,以对未来热喀斯特湖的变化及温室气体的排放有更为准确的评估。

[参 考 文 献]

- [1] Schuur E A G, McGuire A D, Schädel C, et al. Climate change and the permafrost carbon feedback [J]. *Nature*, 2015, 520(7546): 171-179.
- [2] 牟翠翠. 热喀斯特改变多年冻土区景观和地表过程[J]. *自然杂志*, 2020, 42(5): 386-392.
- [3] Pokrovsky O S, Manasyrov R M, Pavlova O A, et al. Carbon, nutrient and metal controls on phytoplankton concentration and biodiversity in thermokarst lakes of latitudinal gradient from isolated to continuous permafrost [J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 806: 151250.
- [4] Burn C R. Tundra lakes and permafrost, Richards Island, Western Arctic coast, Canada [J]. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 2002, 39(8): 1281-1298.
- [5] Grosse G, Jones B, Arp C. Thermokarst lakes, drainage, and drained basins [J]. *Treatise on Geomorphology*, 2013, 8: 325-353.
- [6] Walter K M, Smith L C, Chapin F S 3rd. Methane bubbling from northern lakes: Present and future contributions to the global methane budget [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society A (Mathematical, Physical, and Engineering Sciences)*, 2007, 365(1856): 1657-1676.
- [7] Yoshikawa K, Hinzman L D. Shrinking thermokarst ponds and groundwater dynamics in discontinuous permafrost near council, Alaska [J]. *Permafrost and Peri-*

- glacial Processes, 2003,14(2):151-160.
- [8] Lin Zhanju, Niu Fujun, Xu Zhiying, et al. Thermal regime of a thermokarst lake and its influence on permafrost, Beiluhe Basin, Qinghai-Tibet Plateau [J]. Permafrost and Periglacial Processes, 2010,21(4):315-324.
- [9] Luo Jing, Niu Fujun, Lin Zhanju, et al. Thermokarst Lake changes between 1969 and 2010 in the Beilu River Basin, Qinghai-Tibet Plateau, China [J]. Science Bulletin, 2015,60(5):556-564.
- [10] Wu Xiaodong, Zhao Lin, Liu Guimin, et al. Effects of permafrost thaw-subsidence on soil bacterial communities in the Southern Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Applied Soil Ecology, 2018,128:81-88.
- [11] Pegoraro E F, Mauritz M E, Ogle K, et al. Lower soil moisture and deep soil temperatures in thermokarst features increase old soil carbon loss after 10 years of experimental permafrost warming [J]. Global Change Biology, 2021,27(6):1293-1308.
- [12] In't Zandt M H, Liebner S, Welte C U. Roles of thermokarst lakes in a warming world [J]. Trends in Microbiology, 2020,28(9):769-779.
- [13] Morgenstern A, Grosse G, Günther F, et al. Spatial analyses of thermokarst lakes and basins in Yedoma landscapes of the Lena Delta [J]. The Cryosphere, 2011,5(4):849-867.
- [14] 杨振,温智,牛富俊,等.多年冻土区热融湖研究现状与展望[J].冰川冻土,2013,35(6):1519-1526.
- [15] Niu Fujun, Lin Zhanju, Liu Hua, et al. Characteristics of thermokarst lakes and their influence on permafrost in Qinghai-Tibet Plateau [J]. Geomorphology, 2011,132(3/4):222-233.
- [16] Fedorov A N, Gavriliyev P P, Konstantinov P Y, et al. Estimating the water balance of a thermokarst lake in the middle of the Lena River basin, Eastern Siberia [J]. Ecohydrology, 2014,7(2):188-196.
- [17] Crate S, Ulrich M, Habeck J O, et al. Permafrost livelihoods: A transdisciplinary review and analysis of thermokarst-based systems of indigenous land use [J]. Anthropocene, 2017,18:89-104.
- [18] Kallistova A Y, Savvichev A S, Rusanov I I, et al. Thermokarst lakes, ecosystems with intense microbial processes of the methane cycle [J]. Microbiology, 2019,88(6):649-661.
- [19] Pestryakova L A, Herzsuh U, Wetterich S, et al. Strong modern site-to-site variability but Holocene long-term stability characterizes permafrost-affected lakes in Central Yakutia as inferred from water parameters and diatom assemblages [J]. Quaternary Science Reviews, 2012,51:56-70.
- [20] Smith L C, Sheng Y, MacDonald G M, et al. Disappearing Arctic lakes [J]. Science, 2005,308(5727):1429.
- [21] Riordan B, Verbyla D, McGuire A D. Shrinking ponds in subarctic Alaska based on 1950—2002 remotely sensed images [J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2006,111(G4):G04002.
- [22] Jones B M, Grosse G, Arp C D, et al. Modern thermokarst lake dynamics in the continuous permafrost zone, northern Seward Peninsula, Alaska [J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2011,116(G2):G00M03.
- [23] 铁一院二总队,铁二院航察处.高原冻土地区航摄像片地质判读[J].铁路航测,1977,3(2):1-10.
- [24] Muster S, Roth K, Langer M, et al. PeRL: a circum-Arctic permafrost region pond and lake database [J]. Earth System Science Data, 2017,9(1):317-348.
- [25] 陈旭,牟翠翠,贾麟,等.青藏高原热融湖塘编目数据集(2018)[DS].国家青藏高原科学数据管理中心[2021-04-20](2022-01-10). <https://doi.org/10.11888/Geocry.tpdc.271205>.2021.
- [26] Wei Zhiqiang, Du Zhiheng, Wang Lei, et al. Sentinel-based inventory of thermokarst lakes and ponds across permafrost landscapes on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Earth and Space Science, 2021,8(11):e2021EA001950.
- [27] Carson C E, Hussey K M. The oriented lakes of Arctic Alaska: A reply [J]. The Journal of Geology, 1963,71(4):532-533.
- [28] Hultman J, Waldrop M P, Mackelprang R, et al. Multi-omics of permafrost, active layer and thermokarst bog soil microbiomes [J]. Nature, 2015,521(7551):208-212.
- [29] Wang Nengfei, Zhang Tao, Yang Xiao, et al. Diversity and composition of bacterial community in soils and lake sediments from an Arctic lake area [J]. Frontiers in Microbiology, 2016,7:1170.
- [30] Vigneron A, Cruaud P, Bhiry N, et al. Microbial community structure and methane cycling potential along a thermokarst pond-peatland continuum [J]. Microorganisms, 2019,7(11):486.
- [31] Peura S, Wauthy M, Simone D, et al. Ontogenic succession of thermokarst thaw ponds is linked to dissolved organic matter quality and microbial degradation potential [J]. Limnology and Oceanography, 2019,65:S248-S263.
- [32] Kluge M, Wauthy M, Clemmensen K E, et al. Declining fungal diversity in Arctic freshwaters along a permafrost thaw gradient [J]. Global Change Biology, 2021,27(22):5889-5906.

- [33] Serikova S, Pokrovsky O S, Laudon H, et al. High carbon emissions from thermokarst lakes of Western Siberia [J]. *Nature Communications*, 2019,10:1552.
- [34] Kallistova A Y, Merkel A Y, Tarnovetskii I Y, et al. Methane formation and oxidation by prokaryotes [J]. *Microbiology*, 2017,86(6):671-691.
- [35] Mondav R, Woodcroft B J, Kim E H, et al. Discovery of a novel methanogen prevalent in thawing permafrost [J]. *Nature Communications*, 2014,5:3212.
- [36] de Jong A E E, in't Zandt M H, Meisel O H, et al. Increases in temperature and nutrient availability positively affect methane-cycling microorganisms in Arctic thermokarst lake sediments [J]. *Environmental Microbiology*, 2018,20(12):4314-4327.
- [37] 吴美容,张瑞,周俊,等.温度对产甲烷菌代谢途径和优势菌群结构的影响[J].*化工学报*,2014,65(5):1602-1606.
- [38] Emerson J B, Varner R K, Wik M, et al. Diverse sediment microbiota shape methane emission temperature sensitivity in Arctic lakes [J]. *Nature Communications*, 2021,12:5815.
- [39] Rossi P G, Laurion I, Lovejoy C. Distribution and identity of Bacteria in subarctic permafrost thaw ponds [J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2013,69(3):231-245.
- [40] Winkel M, Sepulveda-Jauregui A, Martinez-Cruz K, et al. First evidence for cold-adapted anaerobic oxidation of methane in deep sediments of thermokarst lakes [J]. *Environmental Research Communications*, 2019,1(2):021002.
- [41] Woodcroft B J, Singleton C M, Boyd J A, et al. Genome-centric view of carbon processing in thawing permafrost [J]. *Nature*, 2018,560(7716):49-54.
- [42] Vonk J E, Gustafsson Ö. Permafrost-carbon complexities [J]. *Nature Geoscience*, 2013,6(9):675-676.
- [43] Bastviken D, Cole J, Pace M, et al. Methane emissions from lakes: Dependence of lake characteristics, two regional assessments, and a global estimate [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004,18(4):GB4009.
- [44] Wik M, Varner R K, Anthony K W, et al. Climate-sensitive northern lakes and ponds are critical components of methane release [J]. *Nature Geoscience*, 2016,9(2):99-105.
- [45] Fallon R D, Harrits S, Hanson R S, et al. The role of methane in internal carbon cycling in Lake Mendota during summer stratification [J]. *Limnology and Oceanography*, 1980,25(2):357-360.
- [46] Walter Anthony K M, Lindgren P, Hanke P, et al. Decadal-scale hotspot methane ebullition within lakes following abrupt permafrost thaw [J]. *Environmental Research Letters*, 2021,16(3):035010.
- [47] Manasyrov R, Pokrovsky O, Kirpotin S, et al. Thermokarst lake waters across the permafrost zones of Western Siberia [J]. *The Cryosphere*, 2014,8:1177-1193.
- [48] Wang Lei, Du Zhiheng, Wei Zhiqiang, et al. High methane emissions from thermokarst lakes on the Tibetan Plateau are largely attributed to ebullition fluxes [J]. *Science of the Total Environment*, 2021,801:149692.
- [49] Walter Anthony K, Daanen R, Anthony P, et al. Methane emissions proportional to permafrost carbon thawed in Arctic lakes since the 1950s [J]. *Nature Geoscience*, 2016,9(9):679-682.
- [50] Heslop J K, Walter Anthony K M, Sepulveda-Jauregui A, et al. Thermokarst Lake methanogenesis along a complete talik profile [J]. *Biogeosciences*, 2015,12(14):4317-4331.
- [51] Singleton C M, McCalley C K, Woodcroft B J, et al. Methanotrophy across a natural permafrost thaw environment [J]. *The ISME Journal*, 2018,12(10):2544-2558.
- [52] Anthony K M W, Zimov S A, Grosse G, et al. A shift of thermokarst lakes from carbon sources to sinks during the Holocene epoch [J]. *Nature*, 2014,511(7510):452-456.
- [53] Arlen-Pouliot Y, Bhiry N. Palaeoecology of a palsa and a filled thermokarst pond in a permafrost peatland, subarctic Québec, Canada [J]. *The Holocene*, 2005,15(3):408-419.

(上接第 334 页)

- [29] 杨皓然,吴群.碳排放视角下的江苏省土地利用转型生态效率研究:基于混合方向性距离函数[J].*自然资源学报*,2017,32(10):1718-1730.
- [30] 吕超群,孙书存.陆地生态系统碳密度格局研究概述[J].*植物生态学报*,2004,28(5):692-703.
- [31] 丁文广,勾晓华,李育.祁连山生态绿皮书:祁连山生态系统发展报告(2020)[M].北京:社会科学文献出版社,2021.
- [32] Yin Yali, Wang Yuqin, Li Shixiong, et al. Soil microbial character response to plant community variation after grazing prohibition for 10 years in a Qinghai-Tibetan alpine meadow [J]. *Plant and Soil*, 2021,458(1/2):175-189.
- [33] Zhou Lihua, Wang Ya, Yang Guojing. Study on the timely adjustment of the grazing prohibition policy: Ban or lift? Empirical research from local government managers [J]. *Sustainability*, 2018,10(12):4852.