文章编号:1674-2869(2025)06-0634-07

中国水稻土壤古菌膜脂iGDGTs的分布特征及其环境意义

冯雪晴,谭 严,贾明敏,冯俊俊,薛建涛*
武汉工程大学绿色化工过程教育部重点实验室,环境生态与生物工程学院,湖北 武汉 430205

摘 要:微生物膜脂甘油二烷基甘油四醚化合物(GDGTs)对环境变化高度敏感,能够有效记录环境因子的波动,因而被广泛应用为全球变化研究的代用指标。基于这一特性,本研究系统调查了中国36个不同区域水稻土壤中的古菌来源iGDGTs的组成特征。结果表明:水稻土壤中iGDGTs的分布在区域与全国尺度上均存在显著差异。其中,GDGT-2与GDGT-3与环境因子的相关性较强,iGDGTs的相对丰度主要受有机碳(TOC)、总氮(TN)含量以及土壤pH的共同调控。在淹水条件下,iGDGTs的生物来源受到干扰,伴随土壤pH降低,厌氧环境中温室气体的大量释放导致土壤C、N含量下降。这一过程表现为GDGT-2与GDGT-3含量升高,进而引起TEX_{86}值增加。同时,奇古菌门的氨氧化古菌受到抑制,由于Crenarchaeol的含量减少导致BIT值升高。而其他指标,如$R_{i/b}$与GDGT-0/Crenarchaeol,则主要受土壤含水量的影响。

关键词:水稻土壤;微生物膜脂;iGDGTs;分布特征;环境因子
中图分类号:Q931 **文献标识码**:A **DOI**:10.19843/j.cnki.CN42-1779/TQ.202404015

Distribution and environmental significance of archaea-derived iGDGTs in paddy soils across China

FENG Xueqing, *TAN Yan*, *JIA Mingmin*, *FENG Junjun*, *XUE Jiantao**
Key Laboratory of Green Chemical Process, Ministry of Education, School of Environmental Ecology and Bioengineering, Wuhan Institute of Technology, Wuhan 430205, China

Abstract: Glycerol dialkyl glycerol tetraethers (GDGTs), microbial membrane lipids, are sensitive and effective proxies for environmental changes and have been increasingly used in global changes research. In this study, we investigated the composition of iGDGTs (isoprenoidal GDGTs) derived from archaea in paddy soils collected from 36 different regions across China. The results revealed variations in iGDGT distributions at both regional and national scales. Notably, GDGT-2 and GDGT-3 showed significant correlations with environmental factors, and the relative abundance of iGDGTs was primarily controlled by total organic carbon (TOC), total nitrogen (TN) content, and soil pH. Under flooded conditions, the biological sources of iGDGTs were altered. The concomitant decrease in soil pH and the production of greenhouse gases under anaerobic conditions led to decreased soil C and N contents. These changes were manifested as increased abundances of GDGT-2 and GDGT-3, resulting in a higher TEX86 index. Additionally, ammonia-oxidizing archaea (AOA) were inhibited, which reduced the production and accumulation of Crenarchaeol and consequently increased the BIT index. In contrast, other indices, such as Ri/b and GDGT-0/Crenarchaeol, were predominantly influenced by soil water content.

Keywords: paddy soil; microbial membrane lipids; iGDGTs; distribution pattern; environmental factors

收稿日期:2024-04-10
基金项目:国家自然科学基金(41903066);流域关键带演化湖北省重点实验室开放基金(CZE2022F05)
作者简介:冯雪晴,硕士研究生。Email:mewdodu@gmail.com
***通信作者**:薛建涛,博士,副教授。Email:xuejiantaocug@163.com
引文格式:冯雪晴,谭严,贾明敏,等. 中国水稻土壤古菌膜脂iGDGTs的分布特征及其环境意义[J]. 武汉工程大学学报,2025,47(6):634-640,705.

现阶段，对地球历史时期气候演变规律的认识主要依赖于利用环境代用指标重建古环境。微生物膜脂由于其结构和组成能够有效记录微生物的生存环境，并对温度等环境因子的变化高度敏感，同时在地质演化过程中具有一定稳定性，因此成为研究古环境的重要代用指标[1]。甘油二烷基链甘油四醚化合物（glycerol dialkyl glycerol tetraethers，GDGTs）是一类分布广泛的微生物膜脂，主要来源于古菌和细菌，存在于多种环境中。其中，古菌来源的GDGTs烷基链呈类异戊二烯（isoprenoid）结构，被称为iGDGTs；细菌来源的GDGTs烷基链则带有不同数量的甲基支链（branched），被称为brGDGTs。微生物通过调节细胞膜中GDGTs的结构来适应环境胁迫，从而灵敏地记录沉积载体所反映的环境特征，如温度[2-4]、含水量[5-7]和pH值[8-10]等。

土壤作为陆地生态系统的重要组成部分，蕴含多种功能的微生物。GDGTs在土壤环境中分布广泛，但由于土壤系统高度复杂，其对环境变化的响应十分敏感，这使得深入探讨GDGTs与温度、降水及土壤pH等环境因子之间的作用机制仍具挑战。此外，土壤中微生物群落结构复杂，目前关于GDGTs生物来源的研究仍较为有限，这也限制了其作为古环境指标的应用。已有研究表明，GDGT-0在多种古菌培养物中普遍存在；GDGTs 1-4广泛分布于泉古菌门、广古菌门以及部分奇古菌门；GDGTs 5-8则主要出现于温泉等高温环境，其来源包括嗜热泉古菌和部分嗜热广古菌[11]。来自奇古菌门的氨氧化古菌（AOA）已被证实是iGDGT中Crenarchaeol及其异构体的重要来源[12]。同时，在泥炭底层和湖泊沉积物中检测到大量brGDGTs[13-14]，推测其可能由厌氧细菌合成。进一步研究发现，泥炭剖面中酸杆菌（Acidobacteria）的高丰度与brGDGTs的大量存在具有一致性，由此推断酸性菌群中可能包含合成brGDGTs的关键类群[15-17]，这一推断已通过酸杆菌的纯培养实验得到验证[18-19]。此外，海洋、湖泊和河流等沉积载体中的GDGTs可能会受到陆源土壤输入的影响，因此准确判别陆源输入对沉积物中GDGTs的贡献，仍有赖于对土壤环境中GDGTs分布特征的系统研究。

水稻田是陆地生态系统中典型的人工湿地类型，也是全球农业的重要组成部分。中国水稻种植面积位居世界第二，约占全球总面积的19%[20-21]。与湖泊湿地、泥炭湿地等自然湿地不同，水稻田在种植过程中受人为管理影响显著，表现为多次干湿交替导致好氧—厌氧环境反复切换，从而为微生物群落提供了独特的生境[22]。尽管如此，目前针对环境因子对水稻土壤中GDGTs分布影响的研究仍然有限。作为一种典型湿地生境，水稻田已成为生物地球化学和微生物学研究的重要生态系统，其中土壤水分变化为探索环境控制GDGTs分布机制提供了契机[23]。此外，与自然湿地相比，水稻土壤的植被组成相对单一，在一定时间尺度上（如排水期、淹水期）微生物群落更趋稳定，因此GDGTs的来源也较为稳定。这些特征不仅为研究环境因子对GDGTs分布的调控作用提供了理想条件，也为深入探讨土壤碳氮循环机制创造了良好研究环境[24-25]。

本研究在中国东北、东部、中部、南部和西南部共12个省份选取了36个具有代表性的水稻土壤采样点，系统采集土壤样品并记录相应的环境信息，包括年均气温、年均降水量和海拔等。同时测定各土壤样品的pH值、元素含量等理化性质，提取并检测其中的GDGTs。通过对iGDGTs的分布特征、相对丰度及其相关指标的系统分析，揭示中国水稻土壤中iGDGTs的基本特征，探讨不同环境因子对其分布的影响，并进一步分析其潜在的生物来源。

1　实验部分

1.1　采样点分布

本研究根据全国及各省（市、区）水稻种植面积，选择排名前12位的省份开展水稻土壤采样。这些省份分别分布于东北早熟单季稻区、华中单双季稻区、西南单双季稻区和华南双季稻区，包括黑龙江、安徽、江苏、浙江、江西、湖北、湖南、四川、云南、福建、广西壮族自治区和广东。在每个省份选取3个采样点，共36个地点，每个地点采集3个重复样品。所有采样点均为水稻种植年限超过15年且种植面积较大的稻田，采样时间统一在水稻休耕期。

1.2　样品的采集与处理

采用四分法采集0~20 cm的表层土壤。同步记录并收集采样点周边的地理环境、海拔及相关环境因子，并进行影像记录。每种土壤样品均分为两部分：一部分在4 ℃条件下保存，用于理化性质分析；另一部分在-20 ℃条件下保存，用于GDGTs分析。

使用pH计测定土壤样品的pH值；使用元素

分析仪测定样品总有机碳(total organic carbon, TOC)和总氮(total nitrogen, TN)含量;使用流动分析仪测定样品铵氮(ammonium nitrogen, NH_4^+-N)和硝氮(nitrate nitrogen, NO_3^--N)含量。

采用快速溶剂萃取法提取土壤样品中的GDGTs。具体步骤如下:称取5~10 g冷冻干燥后的水稻土壤样品,研磨并过孔径0.250 mm筛。使用二氯甲烷/甲醇(体积比9∶1)混合溶剂进行超声提取,每次30 min,重复5次。离心后收集并合并上清液,得到总脂质提取物(total lipid extract, TLE),经旋转蒸发器浓缩。将TLE置于1 mol/L氢氧化钾/甲醇溶液(H_2O体积分数5%)中,于80 ℃下皂化2 h。所得溶液经正己烷萃取6次,回收中性组分。将中性组分在氮气下干燥后,通过硅胶柱层析(正己烷/甲醇)分离为非极性和极性组分[26]。含GDGTs的极性组分在氮气流下浓缩至1~2 mL,并经0.45 μm PTFE(polytetrafluoroethylene,聚四氟乙烯)注射器滤膜去除颗粒物。最后,将该组分在氮气下完全干燥,并于−20 ℃保存。

1.3 仪器分析

采用Agilent 1200系列高效液相色谱-常压化学电离-质谱(HPLC-APCI-MS)系统进行GDGTs分析。该系统配备自动进样器及Masshunter定性软件。极性组分加入已知量的C_{46} GDGTs内标[27],并在300 μL正己烷/乙酸乙酯(体积比84∶16)中重新溶解。测试方法参考Yang等[28]。色谱条件(百分数为体积分数)为:以84%正己烷(A)/16%乙酸乙酯(B)等度洗脱5 min,再以(84%/16%)~(82%/18%)A/B梯度洗脱60 min,在21 min转为100% B并保持4 min,最后恢复至84%/16% A/B平衡色谱柱30 min。流速0.2 mL/min,进样体积5 μL。

APCI-MS条件为:汽化器压力414 kPa,汽化器温度400 ℃,干燥气体流量6 L/min,温度200 ℃,毛细管电压3 500 V,电晕电流5 μA(~3 200 V),采用选择离子监测(select ion detection, SIM)模式,监测m/z分别为古菌iGDGTs(1 302、1 300、1 298、1 296、1 294和1 292);细菌brGDGTs(1 050、1 048、1 046、1 036、1 034、1 032、1 022、1 020、1 018)以及744(C_{46}内标)。数据处理使用Mass Hunter LC-MS管理软件,通过比较目标离子峰面积与内标峰面积完成定量。

1.4 数据处理

所有统计分析均在R软件(version 4.2.1, http://www.r-project.org)中完成。采用pheatmap包对iGDGTs化合物进行聚类分析,以探讨其在全国尺度上的分布特征。采用ggplot2包进行Pearson相关性分析,用于评估iGDGTs各化合物及相关指标与环境参数之间的关系,并在R Studio中对结果进行可视化。

2 结果与讨论

2.1 iGDGTs化合物丰度及其分布特征

在所有水稻土样品中均检测到iGDGTs。其中,GDGT-0为主要组分(16%~81%),其次为Crenarchaeol(5%~46%)(图1)。基于相对丰度的聚类分析结果显示,样品可大致分为两类(图2)。其中,浙江绍兴、安徽六安、四川成都、湖南湘潭、福建三明、广西贵港、四川达州、安徽合肥、湖北黄冈、福建龙岩、湖南长沙、福建南平、广西钦州、云南普洱和四川宜宾等采样点聚为一类,其特征为

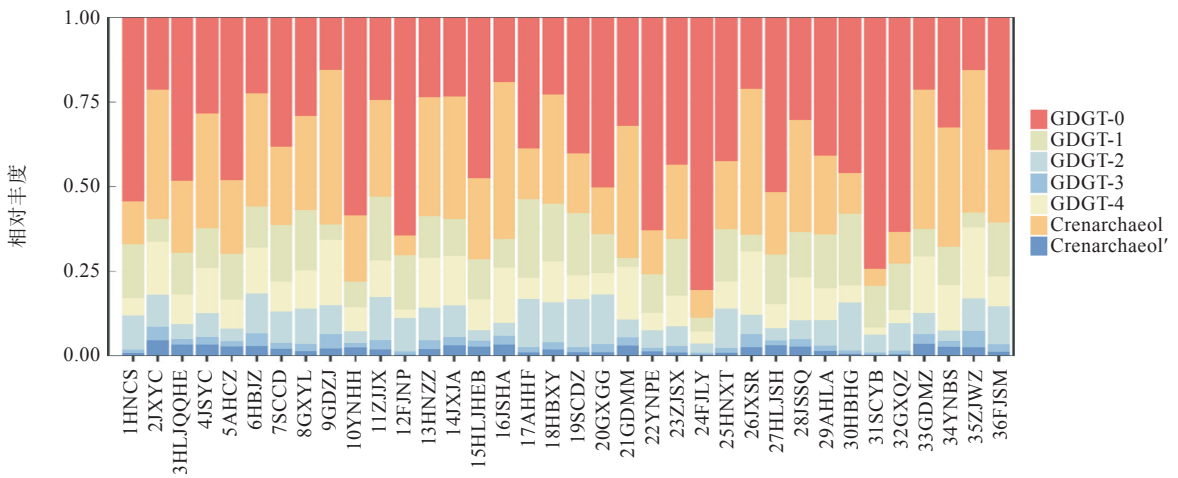

图1 水稻土壤iGDGT化合物百分比柱状堆积图

Fig. 1 Relative abundance (%) of iGDGTs across the 36 paddy soil sampling sites

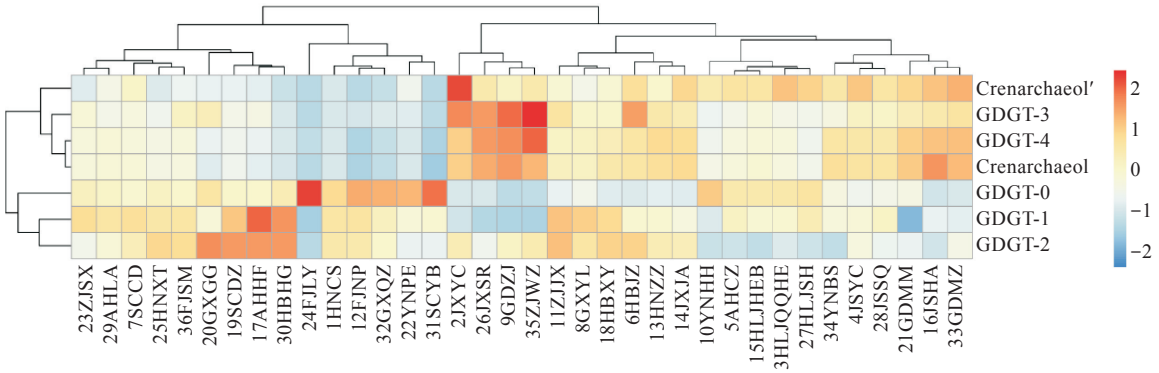

图2　水稻土壤iGDGT化合物聚类分析热图

Fig. 2　Hierarchical clustering analysis heatmap of the relative abundance of iGDGTs in paddy soils

Crenarchaeol相对丰度较高，同时伴随GDGT-3、GDGT-4及Crenarchaeol′的丰度增加；其余样品则以GDGT-0为主要成分，并具有较高的GDGT-1和GDGT-2。该结果与Zheng等[25]提出的“Crenarchaeol在 > 70%的现代非水稻土壤中占主要成分”的结论不同。这种差异可能源于水稻土与非水稻土在单一区域内的iGDGTs含量存在显著差异，同时在更大空间尺度上，即使是同类水稻土之间，iGDGTs化合物的分布也呈现明显差异。这进一步说明水稻土iGDGTs的组成在区域与全国尺度上均存在差异性。

为进一步揭示iGDGT化合物与环境因子的关系，本研究对两者进行了相关性分析（图3）。结果显示，GDGT-2与年均气温呈显著正相关（r = 0.36，p < 0.05），与土壤pH值呈显著负相关（r = −0.45，p < 0.01），并与TOC、TN含量及海拔均呈负相关；GDGT-3与TN含量呈负相关。除GDGT-2和GDGT-3外，其余化合物与本研究所涉及的环境因子均未表现出显著相关性。该结果与Kusch等[29]提出的“iGDGTs丰度不受TOC、TN和土壤pH值控制”的结论不同。Qin等[30]的研究表明，在缺氧条件下，海洋Thaumarchaeota Group 1.1a的纯培养物会产生过量的GDGT-2和GDGT-3。本研究的结果可能与此机制相关：在水稻土壤淹水条件下，iGDGTs的生物来源发生变化，同时土壤pH值降低，厌氧环境中大量CH_4和N_2O的释放导致TOC和TN含量下降[31-32]，从而表现为GDGT-2和GDGT-3相对丰度的增加。

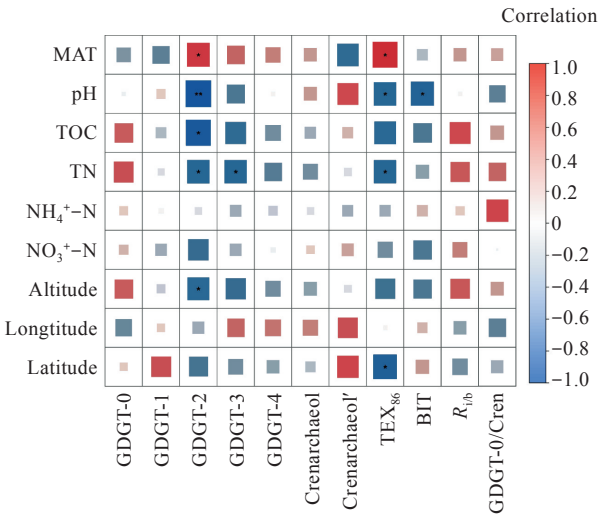

图3　水稻土壤中iGDGT相对丰度及指标与环境因子的相关性热图

Fig. 3　The correlation heatmap betweenthe relative abundance and indices of iGDGTs and environmental factors in paddy soils

2.2　iGDGTs指标及其影响因素

Schouten等[33]对全球44个海洋岩芯柱顶层样品的iGDGTs进行了统计分析，结果表明其分布特征与海洋表层温度具有良好的对应关系，并据此建立了表征五元环数量的TEX_{86}（tetraether index of 86 carbons）指标。细菌与古菌来源的GDGTs相对组成可反映陆源输入的变化，其中，细菌来源的brGDGTs主要分布于土壤等陆地环境，而奇古菌的生物标志物Crenarchaeol则广泛存在于海洋和湖泊等水体环境。基于这一特征，Hopmans等[34]提出了BIT（branched and isoprenoid tetraethers，支链和异戊二烯四醚指数）指标，该指标由无环的brGDGTs与Crenarchaeol共同构成，用于衡量海洋或湖泊环境中陆源有机质输入的相对量。Xie等[35]进一步提出$R_{i/b}$指标，以描述细菌brGDGTs与古菌iGDGTs的相对丰度关系，并发现该指标在中国土壤中主要受土壤pH值和降水量控制。

为进一步揭示iGDGT指标与环境因子的关系，本研究对TEX_{86}、BIT、$R_{i/b}$和GDGT-0/Crenarchaeol四个指标进行了相关性分析（图3）。结果表明，TEX_{86}与年均气温呈显著正相关（r = 0.42，p < 0.05），而与土壤pH值（r =−0.34，p <

0.05)、TN含量及纬度呈负相关。BIT与土壤pH值亦呈显著负相关($r = -0.37$, $p < 0.05$)。

由表1可见,全国水稻土采样点的TEX_{86}值范围为0.34~0.81,未表现出显著的地域差异。由图3可知,GDGT-2的相对丰度与TEX_{86}的变化趋势一致,因此推测环境因子可能主要通过调节GDGT-2和GDGT-3的相对比例而影响TEX_{86}值。这一结果与Mueller-Niggemann等[36]关于水稻土TEX_{86}值与GDGT-2相对比例同步变化的结论一致。全国水稻土采样点的BIT值范围为0.87~0.99,均接近1。由于BIT指标主要反映无环brGDGTs与Crenarchaeol的相对关系,因此其与土壤pH值的负相关关系可能源于淹水状态下pH的降低,进而抑制了Thaumarchaeota来源的氨氧化古菌,导致Crenarchaeol的生成受阻,从而影响BIT值。Yang等[37]亦指出,土壤BIT指标的变化可能受到pH的调控。BIT值的波动可能反映了在不同pH环境下合成iGDGTs的古菌与合成brGDGTs的细菌丰度的相对变化。Wang等[38]发现,中国沼泽土壤的含水量增加与BIT值呈正相关,因此推测水稻土中BIT值的升高也可能与含水量增加有关。此外,水稻土低氧还原条件可能促进brGDGTs的生成,导致其在土壤中的富集[36],进而对BIT值产生影响。

表1 水稻土壤iGDGTs指标

Table 1 Relative abundance and indices of iGDGTs in paddy soil

样品名	TEX_{86}	$R_{i/b}$	BIT	GDGT-0/Crenarchaeol
1HNCS	0.43	0.15	0.98	4.28
2JXYC	0.73	0.04	0.98	0.56
3HLJQQHE	0.43	0.12	0.97	2.27
4JSYC	0.52	0.10	0.95	0.84
5AHCZ	0.37	0.13	0.96	2.20
6HBJZ	0.60	0.04	0.98	0.67
7SCCD	0.44	0.11	0.97	1.66
8GXYL	0.44	0.17	0.94	1.05
9GDZJ	0.76	0.23	0.88	0.34
10YNHH	0.49	0.21	0.94	2.99
11ZJJX	0.48	0.08	0.97	0.85
12FJNP	0.41	0.31	0.98	11.02
13HNZZ	0.54	0.06	0.97	0.67
14JXJA	0.58	0.11	0.95	0.64
15HLJHEB	0.39	0.15	0.94	1.99
16JSHA	0.54	0.15	0.89	0.41
17AHHF	0.42	0.08	0.99	2.58
18HBXY	0.48	0.06	0.98	0.71
19SCDZ	0.48	0.09	0.98	2.28
20GXGG	0.61	0.25	0.96	3.62
21GDMM	0.81	0.30	0.87	0.82
22YNPE	0.40	0.14	0.98	4.86
23ZJSX	0.34	0.11	0.97	1.99
24FJLY	0.47	0.41	0.96	9.86
25HNXT	0.47	0.12	0.97	2.12
26JXSR	0.71	0.09	0.95	0.49
27HLJSH	0.36	0.26	0.94	2.80
28JSSQ	0.44	0.13	0.94	0.91
29AHLA	0.40	0.07	0.98	1.75
30HBHG	0.43	0.17	0.97	3.82
31SCYB	0.34	0.18	0.99	14.68
32GXQZ	0.41	0.12	0.99	6.77
33GDMZ	0.61	0.08	0.96	0.52
34YNBS	0.40	0.21	0.89	0.92
35ZJWZ	0.80	0.10	0.95	0.37
36FJSM	0.48	0.07	0.98	1.82

全国水稻土壤中iGDGTs与brGDGTs的相对含量变化$R_{i/b}$值介于0.04~0.41,均小于0.50,表明brGDGTs的绝对含量显著高于iGDGTs。Xie等[35]指出,中国土壤中的$R_{i/b}$指标主要受土壤pH和降雨量的控制。然而,在本研究中$R_{i/b}$与土壤pH未表现出显著相关性,这可能与水稻的特殊种植方式有关,即土壤含水量对$R_{i/b}$的影响更为显著。

2.3 iGDGTs的生物源

水稻土在淹水期间会释放大量甲烷[39]。GDGT-0与Crenarchaeol的比值(GDGT-0/Crenarchaeol)常被用于判定沉积物(尤其是湖泊沉积物)中产甲烷古菌是否为优势种群[40-41]。Ayari等[23]指出,淹水后水稻土中GDGT-0/Crenarchaeol比值增加3~6倍,与产甲广古菌合成GDGT-0的活性增强有关。当该比值大于2时,通常表明沉积物处于缺氧、富有机质环境,并伴随甲烷生成。结合2.1节的结果可知,GDGT-0和Crenarchaeol在iGDGTs中相对丰度较高,且在全国水稻土壤中普遍存在。由表1可见,湖南长沙、黑龙江齐齐哈尔、安徽滁州等15个样品的GDGT-0/Crenarchaeol值均大于2,其中四川宜宾样品最高(14.68),而广东湛江样品最低(0.34)。然而,本研究未发现GDGT-0/Crenarchaeol与所分析环境因子之间存在显著相关性。已有研究表明,该比值会随土壤含水量增加而显著升高[38]。因此推测其变化可能主要受土壤含水量而非pH的影响,可用于指示采样时的土壤湿润状态及水稻种植阶段。与现场记录相符,多数采样点在淹水期的GDGT-0/Crenarchaeol值均大于2,部分样品甚至超过10(表1)。

3 结　论

本研究对中国36个地点的水稻土壤iGDGTs进行了系统分析，探讨了古菌iGDGTs化合物及相关指标、以及部分由brGDGTs与iGDGTs联合构建的指标对多种环境因子的响应特征，并分析了iGDGTs的潜在生物来源。结果表明，iGDGTs在全国水稻土中普遍存在，主要由GDGT-0和Crenarchaeol主导，其化合物分布在区域和全国尺度上均存在显著差异。不同iGDGTs化合物之间相对丰度显著相关，其中GDGT-2和GDGT-3与环境因子相关性最为突出，受TOC、TN含量和土壤pH值的共同调控。在淹水条件下，iGDGTs的生物来源受到扰动，伴随土壤pH降低和厌氧环境中温室气体释放引起的C、N含量下降，表现为GDGT-2和GDGT-3的含量增加，导致TEX_{86}值升高。同时，Thaumarchaeota来源的氨氧化古菌受到抑制，Crenarchaeol的生成与积累减少，导致BIT值升高。相比之下，GDGT-0/Crenarchaeol指标更易受土壤含水量控制，其变化进一步验证了厌氧产甲烷古菌是iGDGTs的重要生物来源之一。

参考文献

[1] 谢树成，赖旭龙，黄咸雨，等. 分子地层学的原理，方法及应用实例[J]. 地层学杂志，2007，31(3)：209-221.

[2] WEIJERS J W H，SCHOUTEN S，DONKER J C，et al. Environmental controls on bacterial tetraether membrane lipid distribution in soils[J]. Geochimica Et Cosmochimica Acta，2007，71：703-713.

[3] BAUERSACHS T，SCHUBERT C J，MAYR C，et al. Branched GDGT-based temperature calibrations from Central European lakes[J]. Science of the Total Environment，2024，906：167724.

[4] CHEN Y F，ZHENG F F，CHEN S Z，et al. Branched GDGT production at elevated temperatures in anaerobic soil microcosm incubations[J]. Organic Geochemistry，2018，117：12-21.

[5] LI F Y，ZHENG F F，WANG Y L，et al. Thermoplasmatales and methanogens：potential association with the Crenarchaeol production in Chinese Soils[J]. Frontiers in Microbiology，2017，8：1200.

[6] DANG X Y，YANG H，NAAFS B D A，et al. Evidence of moisture control on the methylation of branched glycerol dialkyl glycerol tetraethers in semi-arid and arid soils[J]. Geochimica Et Cosmochimica Acta，2016，189：24-36.

[7] DE JONGE C，GUO J J，HALLBERG P，et al. The impact of soil chemistry，moisture and temperature on branched and isoprenoid GDGTs in soils：a study using six globally distributed elevation transects[J]. Organic Geochemistry，2024，187：104706.

[8] DE JONGE C，HOPMANS E C，ZELL C I，et al. Occurrence and abundance of 6-methyl branched glycerol dialkyl glycerol tetraethers in soils：Implications for palaeoclimate reconstruction[J]. Geochimica Et Cosmochimica Acta，2014，141：97-112.

[9] BLUM L N，COLMAN D R，ELOE-FADROSH E A，et al. Distribution and abundance of tetraether lipid cyclization genes in terrestrial hot springs reflect pH[J]. Environmental Microbiology，2023，25(9)：1644-1658.

[10] PETERSE F，VAN DER MEER J，SCHOUTEN S，et al. Revised calibration of the MBT-CBT paleotemperature proxy based on branched tetraether membrane lipids in surface soils[J]. Geochimica Et Cosmochimica Acta，2012，96：215-229.

[11] SCHOUTEN S，HOPMANS E C，DAMSTÉ J S S. The organic geochemistry of glycerol dialkyl glycerol tetraether lipids：a review[J]. Organic Geochemistry，2013，54：19-61.

[12] LEININGER S，URICH T，SCHLOTER M，et al. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils[J]. Nature，2006，442：806-809.

[13] WEIJERS J W H，SCHOUTEN S，HOPMANS E C，et al. Membrane lipids of mesophilic anaerobic bacteria thriving in peats have typical archaeal traits[J]. Environmental Microbiology，2006(4)：648-657.

[14] COLCORD D E，CADIEUX S B，BRASSELL S C，et al. Assessment of branched GDGTs as temperature proxies in sedimentary records from several small lakes in southwestern Greenland[J]. Organic Geochemistry，2015，82：33-41.

[15] WEIJERS J W H，PANOTO E，VAN BLEIJSWIJK J，et al. Constraints on the biological source(s) of the orphan branched tetraether membrane lipids[J]. Geomicrobiology Journal，2009，26(6)：402-414.

[16] DAMSTÉ J S S，RIJPSTRA W I C，HOPMANS E C，et al. 13，16-Dimethyl octacosanedioic acid (*iso*-diabolic acid)，a common membrane-spanning lipid of subdivisions 1 and 3[J]. Applied and Environmental Microbiology，2011，77(12)：4147-4154.

[17] DAMSTÉ J S S，RIJPSTRA W I C，FOESEL B U，et al. An overview of the occurrence of ether- and ester-linked-diabolic acid membrane lipids in microbial cultures of the Acidobacteria：implications

for brGDGT paleoproxies for temperature and pH [J]. Organic Geochemistry, 2018, 124: 63-76.

[18] CHEN Y F, ZHENG F F, YANG H, et al. The production of diverse brGDGTs by an Acidobacterium providing a physiological basis for paleoclimate proxies [J]. Geochimica Et Cosmochimica Acta, 2022, 337: 155-165.

[19] HALAMKA T A, RABERG J H, MCFARLIN J M, et al. Production of diverse brGDGTs by Acidobacterium Solibacter usitatus in response to temperature, pH, and O_2 provides a culturing perspective on brGDGT proxies and biosynthesis [J]. Geobiology, 2022, 21: 102-118.

[20] YAN X, OHARA T, AKIMOTO H. Development of region - specific emission factors and estimation of methane emission from rice fields in the East, Southeast and South Asian countries [J]. Global Change Biology, 2003, 9: 237-254.

[21] ZHANG W, YU Y Q, HUANG Y, et al. Modeling methane emissions from irrigated rice cultivation in China from 1960 to 2050 [J]. Global Change Biology, 2011, 17(12): 3511-3523.

[22] ISHII S, IKEDA S, MINAMISAWA K, et al. Nitrogen cycling in rice paddy environments: past achievements and future challenges [J]. Microbes and Environments, 2011, 26(4): 282-292.

[23] AYARI A, YANG H, XIE S C. Flooding impact on the distribution of microbial tetraether lipids in paddy rice soil in China [J]. Frontiers of Earth Science, 2013, 7(3): 384-394.

[24] YUAN X, WANG Y M, JI P L, et al. A global transition to flash droughts under climate change [J]. Science, 2023, 380(6641): 187-191.

[25] ZHENG F F, CHEN Y F, TANG X T, et al. Changes in archaeal ether lipid composition in response to agriculture alternation in ancient and modern paddy soils [J]. Organic Geochemistry, 2019, 138: 103912.

[26] YANG H, PANCOST R D, DANG X Y, et al. Correlations between microbial tetraether lipids and environmental variables in Chinese soils: optimizing the paleo-reconstructions in semi-arid and arid regions [J]. Geochimica Et Cosmochimica Acta, 2014, 126: 49-69.

[27] HUGUET C, HOPMANS E C, FEBO-AYALA W, et al. An improved method to determine the absolute abundance of glycerol dibiphytanyl glycerol tetraether lipids[J]. Organic Geochemistry, 2006, 37: 1036-1041.

[28] YANG H, LÜ X X, DING W H, et al. The 6-methyl branched tetraethers significantly affect the performance of the methylation index (MBT′) in soils from an altitudinal transect at Mount Shennongjia [J]. Organic Geochemistry, 2015, 82: 42-53.

[29] KUSCH S, WINTERFELD M, MOLLENHAUER G, et al. Glycerol dialkyl glycerol tetraethers (GDGTs) in high latitude Siberian permafrost: diversity, environmental controls, and implications for proxy applications [J]. Organic Geochemistry, 2019, 136: 103888.

[30] QIN W, CARLSON L T, ARMBRUST E V, et al. Confounding effects of oxygen and temperature on the TEX_{86} signature of marine Thaumarchaeota [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(35): 10979-10984.

[31] 曹冬冬, 樊昊心. 土壤碳氮磷硫循环对温度的响应 [J]. 武汉工程大学学报, 2023, 45(4): 423-428.

[32] 王肖已, 姚槐应, 李杏. 草地土壤生态系统对氮沉降响应的研究进展 [J]. 武汉工程大学学报, 2020, 42(3): 276-281.

[33] SCHOUTEN S, HOPMANS E C, SCHEFUß E, et al. Distributional variations in marine crenarchaeotal membrane lipids: a new tool for reconstructing ancient sea water temperatures? [J]. Earth and Planetary Science Letters, 2002, 204: 265-274.

[34] HOPMANS E C, WEIJERS J W H, SCHEFUß E, et al. A novel proxy for terrestrial organic matter in sediments based on branched and isoprenoid tetraether lipids [J]. Earth and Planetary Science Letters, 2004, 224: 107-116.

[35] XIE S C, PANCOST R D, CHEN L, et al. Microbial lipid records of highly alkaline deposits and enhanced aridity associated with significant uplift of the Tibetan Plateau in the Late Miocene [J]. Geology, 2012, 40(4): 291-294.

[36] MUELLER-NIGGEMANN C, UTAMI S R, MARXEN A, et al. Distribution of tetraether lipids in agricultural soils - differentiation between paddy and upland management [J]. Biogeosciences, 2016, 13(5): 1647-1666.

[37] YANG H, DING W H, WANG J X, et al. Soil pH impact on microbial tetraether lipids and terrestrial input index (BIT) in China [J]. Science China-Earth Sciences, 2012, 55(2): 236-245.

[38] WANG H, LIU W, ZHANG C, et al. Branched and isoprenoid tetraether (BIT) index traces water content along two marsh-soil transects surrounding Lake Qinghai: implications for paleo-humidity variation[J]. Organic Geochemistry, 2013, 59: 75-81.

(下转第705页)