

DOI: 10.12357/cjea.20230367

张玉铭, 邢力, 李晓欣, 秦树平, 李燕楠, 韩建, 胡春胜. 作物根系对根际土壤 N_2O 产生与排放的调控机制研究进展[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2023, 31(8): 1322–1329

ZHANG Y M, XING L, LI X X, QIN S P, LI Y N, HAN J, HU C S. Research progress on the regulatory mechanisms of crop roots on N_2O production and emissions in rhizosphere soil[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2023, 31(8): 1322–1329

作物根系对根际土壤 N_2O 产生与排放的调控机制 研究进展*

张玉铭¹, 邢力², 李晓欣¹, 秦树平¹, 李燕楠^{1,3}, 韩建^{1,3}, 胡春胜^{1**}

(1. 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心/河北省土壤生态学重点实验室/中国科学院农业水资源重点实验室 石家庄 050022; 2. 河北地质大学 石家庄 050021; 3. 河北农业大学资源与环境科学学院 保定 071000)

摘要: 农田土壤是大气 N_2O 的重要排放源。农田土壤 N_2O 排放不仅受农业管理措施影响, 还与作物根系生长密切相关, 根系自身代谢对农田土壤 N_2O 生成与还原产生影响, 进而影响农田 N_2O 排放。根际是根系-土壤-微生物相互作用的重要界面, 是根系影响土壤 N_2O 排放最直接、最强烈的关键场所, 也是农田土壤 N_2O 产生的热点区域, 在农田 N_2O 排放中所占份额不容忽视。因而根系对根际 N_2O 排放的影响机制研究普遍受到重视。本文以国内外相关研究为基础, 综合梳理了有关作物根系生长对农田土壤 N_2O 排放的影响强度以及对根际微域 N_2O 产生与排放的调控机制方面的研究进展, 剖析了作物根系影响根际微域土壤 N_2O 产生与排放研究中存在的难点, 并对未来相关研究工作进行了展望。根系对农田 N_2O 排放的影响过程复杂, 涉及因子颇多。大量研究表明, 施肥量及肥料种类, 土壤氮素含量与形态、温湿度、光强等因素可通过调控根系生长来影响作物从土壤中汲取水分和营养以及光合产物向根系的传导与分泌, 改变根际微域通气状况以及微生物赖以生存的碳氮源等营养成分, 进而影响根际微生物的群落结构、数量和活性以及在土壤中的分布, 由此介导根际微生物的硝化、反硝化过程, 影响根际土壤 N_2O 生成、还原与排放。鉴于众多因素的影响, 作物根系生长对土壤 N_2O 的生成与排放的影响具有促进或抑制双重作用, 其作用方向与强弱将影响农田生态系统中 N_2O 的总体排放预算。因此, 研究作物根系对土壤 N_2O 排放的调控作用及其对全球变暖的反馈机制势在必行, 对减少全球 N_2O 排放预测的不确定性、减缓人类活动对全球变化的影响意义重大。

关键词: 作物根系; 根际土壤; N_2O 排放; 硝化-反硝化过程; 根系分泌物

中图分类号: S153; S184

开放科学码(资源服务)标识码(OSID):



Research progress on the regulatory mechanisms of crop roots on N_2O production and emissions in rhizosphere soil*

ZHANG Yuming¹, XING Li², LI Xiaoxin¹, QIN Shuping¹, LI Yannan^{1,3}, HAN Jian^{1,3}, HU Chunsheng^{1**}

(1. Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences / Hebei Key

* 国家重点研发计划项目(2021YFD1901003-02)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA28010301)、河北省重点研发计划项目(22326410D, 21323601D)和河北省自然科学基金项目(C2022503009)资助

** 通信作者: 胡春胜, 主要研究方向为农田生态过程与物质循环。E-mail: cshu@sjziam.ac.cn

张玉铭, 主要研究方向为农田生态系统养分循环与平衡及其环境效应。E-mail: ymzhang@sjziam.ac.cn

收稿日期: 2023-06-28 接受日期: 2023-07-03

* The study was supported by the National Key Research and Development Project of China (2021YFD1901003-02), the Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA28010301), the Key R&D Program of Hebei Province (22326410D, 21323601D), and the Natural Science Foundation of Hebei Province (C2022503009).

** Corresponding author, E-mail: cshu@sjziam.ac.cn

Received Jun. 28, 2023; accepted Jul. 3, 2023

Laboratory of Soil Ecology / Key Laboratory of Agricultural Water Resources, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050022, China; 2. Hebei GEO University, Shijiazhuang 050021, China; 3. College of Resources and Environmental Sciences, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, China)

Abstract: Agricultural land is a major source of nitrous oxide (N₂O). N₂O emissions are not only affected by agricultural management measures but are also closely related to the growth of crop roots. Root self-metabolism affects the formation and reduction of N₂O in the rhizosphere soil and subsequently affects N₂O emissions from farmland. The rhizosphere is an important interface of root-soil-microbial interactions and is the most direct and intense key area where roots affect soil N₂O emissions. It is also a hotspot for soil N₂O production in farmlands, and its share in farmland N₂O emissions is prominent. Therefore, studies have widely focused on the mechanisms by which roots influence rhizosphere N₂O emissions. In this study, relevant research was comprehensively reviewed to evaluate the research progress on the intensity of the influence of crop root growth on N₂O emissions in farmland soil and the regulatory mechanisms of N₂O production and emissions in the rhizosphere microdomain. Existing difficulties in studying the influence of crop root growth on N₂O production and emissions in rhizosphere microdomain soil were also analyzed. Future related research is warranted. The effect of root systems on N₂O emissions from farmlands is complicated and involves many factors. Many studies have shown that factors such as fertilizer application amount and type, soil nitrogen content and form, temperature, humidity, and light intensity can affect the water and nutrients extracted from soil, the conduction and secretion of photosynthetic products to the roots by regulating root growth, and change the rhizosphere microdomain aeration status and nutrients, such as the carbon and nitrogen sources that microorganisms depend on for survival. Furthermore, the community structure, quantity, and activity of rhizosphere microorganisms and their distribution in the soil are affected, which mediates the nitrification and denitrification processes of these microorganisms and affects N₂O generation, reduction, and emission in the rhizosphere soil. Considering the influence of many factors, crop root growth can promote or inhibit soil N₂O production and emission, and the direction and strength of its effects affect the overall N₂O emission budget in farmland ecosystems. Therefore, it is necessary to study the regulatory effect of crop roots on soil N₂O emissions and their feedback mechanisms on global warming, which is of great importance in reducing the uncertainty of global N₂O emission predictions and mitigating the impact of human activities on global climate change.

Keywords: Crop roots; Rhizosphere soil; N₂O emission; Nitrification and denitrification; Root exudate

氧化亚氮 (N₂O) 是重要的温室气体之一, 其全球增温潜势是 CO₂ 的 296~310 倍^[1], 强烈地影响着全球热平衡, 与全球变暖、臭氧层破坏和酸沉降三大全球大气环境问题息息相关, 因此, N₂O 排放在全球变化研究中备受关注。目前大气中 N₂O 浓度已经达到 7.28 nmol·L⁻¹, 比 2010 年增加了 0.02 nmol·L⁻¹, 比工业革命前 (6.12 nmol·L⁻¹) 提高了 20%, 并仍以每年 0.25%~0.30% 的速率递增^[2-4]。土壤向大气排放的 N₂O 约占生物圈释放到大气中 N₂O 总量的 90%^[5-6], 农田土壤向大气排放的 N₂O 约占土壤总排放量的 40%^[1,7], 由此可见, 农田土壤是大气 N₂O 的重要排放源。近年来, 随着人口的增加对粮食的需求不断攀升, 氮肥的大量施用导致土壤 N₂O 排放急剧增加。一般来说向土壤每施用 100 kg 氮肥, 就会有大约 1 kg 的氮肥以 N₂O 的形式由土壤排放到大气中, 且 N₂O 的排放量随氮肥投入量的增加呈指数增长^[8]。由于肥料用量的不断增加, 2010 年我国农业氮肥施用导致的 N₂O 排放是 1990 年的 3~5 倍^[9], 因此, 遏制农田 N₂O 排放迫在眉睫。

长期以来, 尽管人们对全球各类 N₂O 排放源进行了通量监测和总量估算, 但是, 在全球大气 N₂O 平衡的研究中, 估算的 N₂O 源不足以解释大气中 N₂O

浓度的持续增加^[10]。大约每年有 1.5 Tg N 的 N₂O 源神秘地消失了, 约占已知 N₂O 源的 1/10^[11], 这似乎暗示当前 N₂O 排放通量的监测存在偏低的问题, 或传统的监测方法忽略了某一部分重要排放源, 造成低估了 N₂O 源的强度。当前, 农田 N₂O 排放通量测定多采用箱式法, 采气过程中箱体安置位置是否需要考虑作物根系一直存在争议^[12]。因此, 准确定量“作物根系-根际土壤-非根际土壤”N₂O 排放通量, 评估各部分在农田 N₂O 排放中的相对重要性, 明确根系生长对土壤 N₂O 排放的影响程度, 可为优化农田 N₂O 排放通量的监测方法提供依据, 也是减少全球 N₂O 排放预测不确定性的迫切需求。

农田 N₂O 排放不仅受管理措施影响, 还与作物根系生长密切相关, 根系自身代谢可产生 N₂O, 并影响土壤 N₂O 生成与还原, 进而影响农田 N₂O 排放。根际是根系影响土壤 N₂O 排放最直接、最强烈的场所, 是农田 N₂O 产生的热点区域, 在农田 N₂O 排放中所占份额不容忽视。由于受研究方法限制, 目前作物根系对农田 N₂O 排放的影响机制及其对排放量的影响强度的田间原位研究鲜见报道。根系对农田 N₂O 排放的影响过程复杂, 涉及因子颇多, 如何田间原位准确测定“根系-根际土-非根际土”各单元 N₂O

排放量、解析根系生长对根际 N_2O 生成与还原的影响机制在方法学上一直是一个技术难点,探索、完善田间原位测定方法是我们所面临的挑战。本文梳理了国内外有关作物根系生长对农田土壤 N_2O 排放的影响强度及其对根际微域 N_2O 产生与排放的调控机制、以及相关检测方法方面取得的研究进展,剖析了作物根系影响根际微域土壤 N_2O 产生与排放相关研究中存在的难点,并对未来研究进行了展望,以期为准评估农田 N_2O 排放及其在全球变化中的效应提供借鉴,将对减少全球 N_2O 排放预测的不确定性意义重大。

1 作物根系生长对农田土壤 N_2O 排放强度的影响

当前,有关作物根系对土壤 N_2O 排放的影响研究尚处于起步阶段,多数研究只是对比了种植和不种植作物情况下农田 N_2O 排放量的区别,即通过有无作物的“差减法”来了解作物根系对农田 N_2O 排放的影响,有关作物根系对农田 N_2O 排放调控机制的田间原位研究还鲜见报道。农田土壤 N_2O 的排放不仅受耕作、施肥、灌溉等农业管理措施的影响,还与作物根系的生长密切相关,根系的自身代谢对农田土壤 N_2O 的生成与还原产生影响,进而影响农田 N_2O 排放。因此,作物根系在农田 N_2O 排放中的作用不容忽视。通常认为,农田 N_2O 主要产生于土壤中微生物的硝化和反硝化过程,因此,长期以来,在农田 N_2O 排放的研究中,人们更多关注的是农事活动及环境要素对土壤 N_2O 排放的影响;而有关作物根系生长对土壤 N_2O 排放的影响关注甚少。目前,对比种植和不种植作物情况下农田 N_2O 排放量的相关研究发现:生长有水稻 (*Oryza sativa*) 的土壤 N_2O 排放量比相同条件下裸土 N_2O 排放量增加 37%^[13],种大豆 (*Glycine max*) 土壤的 N_2O 排放总量是相同条件下裸土排放总量的 5.9 倍,而裸土的 N_2O 排放总量是种玉米 (*Zea mays*) 土壤 N_2O 排放总量的 13.5 倍^[14-16]。丁琦等^[17] 采用室内盆栽试验比较了种植小麦 (*Triticum aestivum*) 与休耕土壤以及小麦主根区和行间土壤 N_2O 排放情况,观测了小麦关键生育期根系对土壤 N_2O 排放的影响,发现小麦孕穗期行间土壤 N_2O 排放通量是主根区土壤的 5.64 倍,但开花期和成熟期差异表现并不明显;而种植小麦情况下各时期土壤 N_2O 平均排放通量均高于休耕土壤,且种植小麦使土壤中 N_2O 排放的主要区域扩大,孕穗期土壤 N_2O 排放通量出现最大值,随根系质量和活性下降,

生殖后期 N_2O 排放量减少。另外,根系生长对垂向土层 N_2O 的产生亦有影响,根系生长使土壤 N_2O 排放的活跃区域被抬升,与休耕土壤相比, N_2O 排放的主要场所由 10~15 cm 土层抬升到了 5~10 cm 土层。由此可见,作物根系的生长确实会对土壤 N_2O 排放产生影响,且因作物类型、作物生育时期的不同根系对主要根系层土壤 N_2O 排放的影响存在差异。对于作物根系是促进还是抑制土壤 N_2O 排放,尚未达成共识^[18]。Hayashi 等^[19] 汇总了大量有关作物根系生长对土壤 N_2O 排放影响的研究结果,得出的结论为:作物的存在通常会刺激土壤 N_2O 的排放,种植作物土壤 N_2O 排放大约是裸地的 2 倍(平均值 2.1,中位数 1.8),当土壤 N_2O 排放越高时,作物的促进效应越高,而当土壤 N_2O 排放较低时,作物的抑制效应越明显。这表明,作物根系生长对土壤 N_2O 的生成与排放的影响具有双重作用:一方面,作物通过根系向土壤中释放分泌物为根际微生物提供碳源、改变根际微生物群落结构,以及通过根和根微生物呼吸消耗 O_2 ,在根际创造厌氧微环境,促进根际土壤反硝化过程的进行,影响 N_2O 的生成与还原 N_2O ^[18,20-21];另一方面,作物吸收水分和养分,与微生物竞争氮,有可能使硝化或反硝化作用因缺少矿质氮而导致土壤 N_2O 产生减少、还原速率升高^[22],从而抑制 N_2O 排放。此外,根系对 N_2O 排放的激发还是抑制效应很大程度上取决于土壤氮素含量水平,当土壤氮素供应不足时,作物根系与微生物竞争吸收氮素,氮素成为限制因素,硝化或反硝化作用就会受到抑制;当氮素供应富余时,作物根系的自身代谢就会在根际创造缺氧但碳、氮源充足的微环境,有利于促进根际土壤反硝化作用进行和 N_2O 排放^[23]。作物根系对土壤 N_2O 排放的促进或抑制作用将影响农田生态系统中 N_2O 的总体排放预算,因此,进一步研究作物根系对土壤 N_2O 排放的调控作用,对于全面了解农田生态系统温室气体排放的机理和复杂调控机制具有重要意义。

2 作物根系对根际微域土壤 N_2O 产生与排放的调控机制

根际是根系-土壤-微生物相互作用的重要界面,是根系影响土壤 N_2O 排放最直接、最强烈的关键场所,也是农田土壤 N_2O 产生的热点区域,在农田 N_2O 排放中所占份额不容忽视。因而根系对根际 N_2O 排放的影响机制研究普遍受到重视。作物根系既可以自身生成 N_2O 对根际 N_2O 排放产生影响,也可以通

过自身代谢改变根际土壤生物化学特性而影响根际 N_2O 的生成、还原与排放。大量研究表明, 肥料种类与用量是影响根系 N_2O 产生的关键因子。Smart 等^[24] 利用可隔离根与茎叶的密闭分室装置, 研究了供应 $^{15}\text{NO}_3^-$ -N、 $^{15}\text{NH}_4^+$ -N 对小麦根系产生 $^{15}\text{N}_2\text{O}$ 的影响, 结果发现小麦根系产生的 $^{15}\text{N}_2\text{O}$ 均来自硝酸盐的同化过程而非铵盐的同化, 而且 $^{15}\text{N}_2\text{O}$ 产生量随 $^{15}\text{NO}_3^-$ -N 供应量的增加而增加。Lenhart 等^[25] 通过 ^{15}N 同位素法进一步明确了植物产生的 N_2O 前体源自 NO_3^- 而非 NH_4^+ 。在硝酸盐的同化过程中因 NO_2^- 的累积对植物生长有毒害作用, 因此植物可能通过“ $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O}$ ”这一生化反应序列将 NO_2^- 还原为 N_2O 来保护细胞生长^[26]。上述研究结果为通过改善施肥措施以调控根系 N_2O 减排提供了佐证, 即可以通过施用铵态氮肥或使用硝化抑制剂遏制 NH_4^+ -N 向 NO_3^- -N 的转化, 减少土壤中 NO_3^- -N 过度积累, 降低作物同化 NO_3^- 过程中释放 N_2O 。根系从土壤中汲取水分和营养, 同时向土壤中产出大量的种类繁多的低分子物质, 包括渗出物、分泌物、粘胶质、分解和脱落物^[27], 为根际土壤微生物提供了充足的碳源和氮源等营养成分, 影响根际微生物的群落结构、数量和活性以及在土壤中的分布^[28-29], 介导根际微生物的硝化、反硝化过程, 影响根际土壤 N_2O 生成、还原与排放。庄姗等^[30] 通过室内模拟试验研究了根系分泌物的主要成分(有机酸、氨基酸、糖类)对土壤 N_2O 排放及其微生物过程的影响, 结果表明, 添加根系分泌物促进了土壤 N_2O 排放, 不同分泌物组分对土壤生成 N_2O 的影响存在差异。高浓度下葡萄糖的促进效果最强, 其土壤 N_2O 排放量是低浓度下的 2 倍; 而低浓度下草酸的促进效果最强。葡萄糖的添加对土壤生成 N_2O 的作用机制是增加微生物数量和提高酶活性^[31], 葡萄糖的浓度越高, 越有利于 N_2O 的生成与还原, 且 N_2O 还原与 N_2O 生成同比例增加^[32]; 而草酸则是改变了土壤微生物的结构, 且促进了 N_2O 还原基因的复制而导致更多的 N_2O 还原为 N_2 ^[20,33], 添加丝氨酸增加土壤 N_2O 排放主要是发挥了为土壤微生物提供碳源的作用^[34], 从而促进反硝化进行。由此可见, 根系分泌物的组成和数量均可对土壤 N_2O 排放及其微生物过程产生影响。光照强烈地影响作物光合作用以及光合碳氮代谢产物向根部转运和分泌, 继而影响根际 N_2O 排放^[35]。徐胜光等^[36] 利用小型光控培养箱开展了不同光照下供应 NO_3^- -N、 NH_4NO_3 和 NH_4^+ -N 对水稻根际 N_2O 排放的影响研究, 结果表明, 根际 N_2O 排放随光照增强显著

增加, 光照不足限制光合碳、氮产物向根部转运和分泌, 从而降低根际 N_2O 排放; 等氮情况下, 供应不同类型氮源对根际 N_2O 排放的影响存在差异, 供应 NO_3^- -N 根际 N_2O 排放速率最高, NH_4NO_3 次之, NH_4^+ -N 最低, 且强光较弱光下不同氮源处理间根际 N_2O 排放的差异更明显。由此可见, 光、氮耦合的碳氮代谢对根际 N_2O 排放具有强烈的调控作用。但是, 也有研究表明, 光照不足和过量的氮元素会导致植物体内 NO_3^- -N 含量上升、根系产生的 N_2O 增加^[37]; 磷的供给和光照条件的改善则会明显降低植物体内 NO_3^- -N 含量, 减少根系 N_2O 的排放^[38]。此外, 温度亦是影响植物 N_2O 排放的重要因素, 一定温度范围内, 植物 N_2O 排放量随温度上升而上升, 在 $35\text{ }^\circ\text{C}$ 时 N_2O 排放量最多^[39]。鉴于光照和温度均可通过调控根系生长来影响根际 N_2O 的生成与排放, 研究作物根系对根际 N_2O 排放的影响及其对全球变暖的反馈机制势在必行, 对减缓人类活动对全球变化的影响具有极其重要的意义。

3 根际微域 N_2O 产生与排放检测方法

根系对根际 N_2O 排放的影响过程复杂, 涉及因子颇多, 如何田间原位准确测定“根系-根际土壤-非根际土壤”各单元 N_2O 排放量、解析根系生长对根际土壤 N_2O 生成与还原的影响机制在方法学上一直是一个技术难点, 探索、完善田间原位测定方法是我们所面临的挑战。由于受到研究方法的限制, 国内外有关作物根系对根际微环境土壤 N_2O 产生、还原与排放的影响机制以及准确定量的田间原位研究非常薄弱。近年来, 丹麦 Unisense 公司研发了可以测定 N_2O 、 NO 、 O_2 、 NO_3^- 、 NO_2^- 、 NH_4^+ 、pH、Eh 等一系列与 N_2O 生成与还原过程相关的微电极, 可在不破坏测点微环境的情况下检测出纳米尺度空间变化和秒级时长变化的 N_2O 等指标的浓度差异, 其测量精度高(电流精度 10^{-12} 安培)、检测下限低, 适合测定植物根系和根际相关指标的浓度梯度(<https://www.unisense.com/>), 为实现准确测定田间原位无扰动状态下根系-根际土壤界面微域环境 N_2O 的排放、生成以及还原机制研究提供了理论依据和可靠的技术支撑。但是, 以往基于微电极测试的 N_2O 排放与硝化-反硝化等氮素转化方面的研究多集中在污水、淤泥、稻田等水分含量相对较高的环境^[40-46]。迄今为止, 利用 Unisense 微电极开展旱地农田土壤 N_2O 排放的研究还鲜见报道。Li 等^[40] 基于微电极测试系统检测了我国红壤区两个水稻品种根系

诱导的根系内与根际 O_2 浓度梯度, 阐明了根际 O_2 浓度降低及其对根际硝化过程的影响以及与根系性状的关系; Penton 等^[47] 基于微电极系统研究了夏威夷淹水芋头 (*Colocasia esculenta*) 农田土壤根际介导的硝化-反硝化过程与 N_2O 排放。这些研究为开展作物根系对根际 N_2O 排放的影响机制研究奠定了方法基础。受此启发, Xing 等^[48] 基于微电极测试方法开展了玉米根际 N_2O 排放的研究。但是, 在试验伊始, 利用 Unisense 传统(手册) N_2O 微电极方法测定旱地土壤(水分含量 WFPS30%) N_2O 排放时发现: 无论土壤中添加化学氮肥与否, 测定的微电极电信号值均很低, 将电信号值导入微电极检测系统自带的 Sensor-Profilng 软件后拟合得到 N_2O 的通量为负值, 表征被测土壤基本无 N_2O 排放。显然, 这一结果与事实不符, 为此, 经反复查找原因, 发现在配置 N_2O 标准曲线时用土壤浸提液代替蒸馏水可显著提高微电极的电信号值, 提高 N_2O 检测的灵敏度, 基于此, 检测了利用不同水土比土壤浸提液配置 N_2O 标准曲线时微电极电信号值的变化, 拟合出达到最大电信号值时的水土比, 以此水土比浸提液配置 N_2O 标准曲线用以校准 N_2O 微电极显著提高了其灵敏度, 结果表明, 用水土比 7:1 或 8:1 土壤浸提液配置 N_2O 标准曲线是利用 N_2O 微电极测定非饱和土壤 N_2O 排放的最佳选择^[48]。在此基础上建立了适宜于我国北方旱地土壤的 N_2O 排放通量测定的微电极方法, 为田间原位无扰动定量检测旱地农田作物根系及根际微域 N_2O 排放通量的测定提供了技术支撑; 利用该方法定量了玉米苗期根际与根区外土壤 N_2O 排放, 结果表明, 根际 N_2O 排放显著高于非根际土壤^[48]。

作物生长期间根系对根际 N_2O 排放的影响是个动态过程, 与作物根系活性、光合碳氮产物向根部转运和分泌密切相关, 随作物生育期的延续, 根系活性会经历由弱到强再到弱的转变过程, 根系分泌物的组成和数量也会相应发生改变, 由此造成根系对根际 N_2O 的影响随生育期存在季节性变化, 全面准确了解根系对根际 N_2O 排放的影响机制与效应, 有必要在作物生长关键期开展田间原位非破坏性连续监测。但是, 根际土壤的非破坏性连续采集一直是个技术难点, 限制了此类研究的顺利开展。“一种非破坏性连续采集根际土的根盒(ZL 2018 2 2078995.X)”的成功研发^[49], 使“连续采集同一植株不同生长时期根际土壤, 并且不损伤植株根系”得以实现, 推动了对同株作物不同时期的根际土壤特性(如微生物区系、根系分泌物、理化因子等)进行动态跟踪研

究^[50-52], 对田间原位开展根际 N_2O 排放机制研究在方法学上提供了借鉴, 对量化根际微域 N_2O 产生及排放与土壤要素的数量关系提供了技术支撑。

N_2O 是硝化、反硝化过程的中间产物, 硝化、反硝化进程决定不同途径对 N_2O 生成量的贡献。定量区分根际土壤 N_2O 的产生来源并建立与根际土壤生物化学要素的响应关系, 是阐明根系对根际 N_2O 生成与排放的影响机制的关键所在。近年来, 随着稳定同位素技术的发展, 在 N_2O 产生途径的定量溯源方法方面有所突破。自然丰度条件下的 N_2O 分子内同位素位置偏好 (^{15}N -site preference, 简称 ^{15}N -SP, ^{15}N -SP= $\delta^{15}N^{\alpha}-\delta^{15}N^{\beta}$, 其中 α 位表示 ^{15}N 位于 N_2O 分子的中间位置, 即 $^{14}N^{15}N^{16}O$, β 位表示 ^{15}N 位于 N_2O 分子的边缘位置, 即 $^{15}N^{14}N^{16}O$) 分析技术, 与传统的 $\delta^{15}N$ 和 $\delta^{18}O$ 分析相比, 具有不受 N_2O 前体同位素组成和同位素分馏现象的影响等优点, 是估测 N_2O 产生来源及贡献的强有力手段^[53-55]。纯培养试验表明, 硝化过程产生的 N_2O 的 ^{15}N -SP 值约为 33‰, 而反硝化过程产生的 N_2O 的 ^{15}N -SP 值约为 0~0.1‰^[54,56], 这为应用 ^{15}N -SP 值定量区分 N_2O 产生途径提供了依据, 为田间原位无扰动定量区分土壤 N_2O 产生来源提供了技术支撑。Opdyke 等^[53] 利用静态箱与稳定同位素质谱仪相结合的方法, 监测了美国密歇根西南部农田生态系统土壤排放 N_2O 的 $\delta^{15}N$ 、 $\delta^{18}O$ 和 ^{15}N -SP 值, 基于 ^{15}N -SP 值与稳定同位素质量平衡模型, 定量区分了不同管理措施下土壤表层排放的 N_2O 来源。同时, 也比较了利用 $\delta^{15}N$ 、 $\delta^{18}O$ 和 ^{15}N -SP 值定量区分土壤 N_2O 来源的可靠性, 结果表明, $\delta^{15}N$ 和 $\delta^{18}O$ 由于受到硝化、反硝化底物 (NH_4^+-N 、 NO_3^--N) 同位素组成和 N_2O 生成过程中与底物、水和大气 O_2 中 O 交换途径的影响, 不能准确定量区分土壤产生的 N_2O 来源; 而 ^{15}N -SP 值由于不受这些因素的干扰可作为定量区分土壤 N_2O 来源的重要指标。基于此, 我们申请了国家自然科学基金面上项目“基于 ^{15}N 位置偏好分析技术的农田土壤剖面 N_2O 产生机制研究(41571291)”, 通过田间埋设气体采集器与稳定同位素分析技术相结合, 田间原位研究了华北小麦-玉米轮作农田土壤剖面不同层次 N_2O 产生途径及其稳定同位素指纹的变化特征, 量化不同途径产生的 N_2O 对农田 N_2O 排放的贡献度。研究结果表明, 华北小麦-玉米轮作农田排放的 N_2O 有 20.9%~44.4% 来自于硝化过程; 在土壤极度干旱情况下, 80%~100% 的 N_2O 来自于硝化过程。20 cm 以下土壤 N_2O 的 $\delta^{15}N$ -SP 值多数情况下高于 37‰, 表明 20 cm 以下土壤 N_2O 主要来自于真

菌反硝化;此外,深层土壤 N_2O 的 $\delta^{15}\text{N}$ -SP 值偏高,表明深层土壤中郁闭的 N_2O 发生了还原。由于受到土壤碳氮含量、温湿度、作物生长等多重因子的共同作用,长期不同施肥处理土壤 N_2O 生成与还原过程及其 N_2O 的稳定同位素特征值 ($\delta^{15}\text{N}_{\text{O}_{\text{source}}}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ -SP) 存在明显的季节性差异。无肥处理和施肥处理夏季土壤剖面 $\delta^{15}\text{N}_{\text{O}_{\text{source}}}$ 分别为-10.46‰和-20.60‰,冬季分别为-15.86‰和-8.82‰。这表明,夏季施肥处理 N_2O 的生成速度高于还原速度,生成过程占主导地位;冬季施肥处理 N_2O 还原强度高于无肥处理,即低温情况下施肥可增强 N_2O 还原过程^[57]。 N_2O 同位素特征值的季节性变化表征其生成与还原过程的相对强弱亦存在季节性改变,由此引发了我们的思考,除了温度季节性变化的影响外,根系活性及其根系分泌物的组成与数量的季节性改变亦应该是导致 N_2O 生成与还原强度发生变化的主要诱因。因此,不同农业管理措施下作物根系对根际 N_2O 生成、还原与排放的调控机制,根系-根际土壤-非根际土壤 N_2O 排放量的田间无扰动动态监测及各部分在农田生态系统 N_2O 排放中的相对重要性评估尚需进一步研究。

4 研究展望

在全球变暖的大背景下,作物根系对农田 N_2O 排放的影响程度有多大、根系如何对土壤硝化、反硝化进程产生影响以及哪些关键要素诱导根系对土壤 N_2O 的生成、还原与排放产生影响是我们需要解决的关键科学问题。如何通过改善农业管理措施来发挥根系对根际土壤氮素转化的调控作用,促进反硝化进程进展完全,使其更有利于 N_2O 向 N_2 的转化,是农田 N_2O 减排的关键,这一领域的研究正在引起国内外的高度重视。定量根系及根际土壤硝化和反硝化过程对 N_2O 产生的贡献及其与温度、光照、氮肥类型及用量等影响因素之间的数量关系,探明根系在根际土壤 N_2O 生成与还原过程中的调控方向与强度,有利于加深对土壤氮周转过程的理解,可为制定阻控 N_2O 排放的技术措施提供科学依据。

迄今为止,大部分有关根系对根际产生 N_2O 调控机制的数据都是在实验室控制条件下测得,仍缺乏在自然状态下的田间原位观测数据。毕竟实验室条件与自然条件相去甚远,在田间自然状态下观测根系影响 N_2O 排放对环境变化的响应机制更具有说服力。因此,在今后的研究中需要加强田间原位动态观测典型农田作物关键生育期根系对根际 N_2O 排放的影响机制研究,定量作物根系-根际土壤-非根际

土壤 N_2O 排放通量及其与环境要素变化的响应关系,阐明 N_2O 排放的根际效应与驱动机制,将有助于正确估算全球农业源 N_2O 排放通量,为农田 N_2O 减排提供理论依据。

参考文献 References

- [1] EDENHOFER O. Technical Summary In: Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Technical Report[R]. Cambridge, UK; New York, USA: Cambridge University Press, 2014
- [2] BOUWMAN A F, BEUSEN A H W, GRIFFIOEN J, et al. Global trends and uncertainties in terrestrial denitrification and N_2O emissions[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2013, 368(1621): 20130112
- [3] DAVIDSON E A, KANTER D. Inventories and scenarios of nitrous oxide emissions[J]. *Environmental Research Letters*, 2014, 9(10): 105012
- [4] WEN Y, CHEN Z, DANNENMANN M, et al. Disentangling gross N_2O production and consumption in soil[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 36517
- [5] BOUWMAN A F. The role of soil and land use in the greenhouse effect[M]. BOUWMAN A F. Soil and the Greenhouse Effect. New York: John Wiley & Sons, 1990: 61-127
- [6] REAY D S, DAVIDSON E A, SMITH K A, et al. Global agriculture and nitrous oxide emissions[J]. *Nature Climate Change*, 2012, 2(6): 410-416
- [7] IPCC. Climate Change 2007: Mitigation, Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007: 499-533
- [8] 王智平, 曾江海, 张玉铭. 农田土壤 N_2O 排放的影响因素[J]. 农业环境保护, 1994, 13(1): 40-42, 29
WANG Z P, ZENG J H, ZHANG Y M. Influencing factors of N_2O emission from farmland soil[J]. *Agro-Environmental Protection*, 1994, 13(1): 40-42, 29
- [9] 张玉树, 丁洪, 秦胜金. 农业生态系统中氮素反硝化作用与 N_2O 排放研究进展[J]. 中国农学通报, 2010, 26(6): 253-259
ZHANG Y S, DING H, QIN S J. Progress in the studies of nitrogen denitrification and N_2O emission in agro-ecosystem[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, 26(6): 253-259
- [10] 李俊, 于强, 同小娟. 植物——大气 N_2O 一个重要的源[J]. 地学前缘, 2002, 9(1): 112
LI J, YU Q, TONG X J. Plant — an important sources of atmosphere N_2O [J]. *Earth Science Frontiers*, 2002, 9(1): 112
- [11] HOUGHTON J T. Climate Change 2001: The Scientific Basis[M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2001
- [12] 保琼莉, 巨晓棠. 夏玉米根系密集区与行间 N_2O 浓度及与氨氧化细菌和反硝化细菌数量的关系[J]. *植物营养与肥料学报*, 2011, 17(5): 1156-1165
BAO Q L, JU X T. The N_2O concentration and the relationships

- with ammonia-oxidizing bacteria and denitrifiers abundance in root zone and row of summer maize[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2011, 17(5): 1156–1165
- [13] 邹建文, 黄耀, 宗良纲, 等. 稻田CO₂、CH₄和N₂O排放及其影响因素[J]. *环境科学学报*, 2003, 23(6): 758–764
- ZOU J W, HUANG Y, ZONG L G, et al. A field study on CO₂, CH₄ and N₂O emissions from rice paddy and impact factors[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2003, 23(6): 758–764
- [14] 杨兰芳, 蔡祖聪, 祁士华. 大豆和玉米生长对土壤N₂O排放的影响[J]. *作物学报*, 2007, 33(5): 861–865
- YANG L F, CAI Z C, QI S H. Effect of soybean and maize growth on N₂O emission from soil[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(5): 861–865
- [15] LÓPEZ-FERNÁNDEZ S, DÍEZ J A, HERNÁIZ P, et al. Effects of fertiliser type and the presence or absence of plants on nitrous oxide emissions from irrigated soils[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2007, 78(3): 279–289
- [16] YAO P W, LI X S, LIU J C, et al. The role of maize plants in regulating soil profile dynamics and surface emissions of nitrous oxide in a semiarid environment[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(1): 119–135
- [17] 丁琦, 白红英, 李西祥, 等. 作物对黄土性土壤氧化亚氮排放的影响——根系与土壤氧化亚氮排放[J]. *生态学报*, 2007, 27(7): 2823–2831
- DING Q, BAI H Y, LI X X, et al. The effects of crop on N₂O emission from loess soil: roots and N₂O emission from soil[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 2823–2831
- [18] PHILIPPOT L, KUFFNER M, CHÈNEBY D, et al. Genetic structure and activity of the nitrate-reducers community in the rhizosphere of different cultivars of maize[J]. *Plant and Soil*, 2006, 287(1): 177–186
- [19] HAYASHI K, TOKIDA T, KAJIURA M, et al. Cropland soil-plant systems control production and consumption of methane and nitrous oxide and their emissions to the atmosphere[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2015, 61(1): 2–33
- [20] HENRY S, TEXIER S, HALLET S, et al. Disentangling the rhizosphere effect on nitrate reducers and denitrifiers: insight into the role of root exudates[J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(11): 3082–3092
- [21] SAARNIO S, HEIMONEN K, KETTUNEN R. Biochar addition indirectly affects N₂O emissions via soil moisture and plant N uptake[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 58: 99–106
- [22] SMITH M S, TIEDJE J M. The effect of roots on soil denitrification[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1979, 43(5): 951–955
- [23] 朱赬杰, 谢文霞, 刘文龙, 等. 植物影响陆地生态系统N₂O产生和释放的研究进展[J]. *地球与环境*, 2014, 42(3): 456–463
- ZHU K J, XIE W X, LIU W L, et al. Progress in research on plant effect on N₂O emission flux from terrestrial ecosystem[J]. *Earth and Environment*, 2014, 42(3): 456–463
- [24] SMART D R, BLOOM A J. Wheat leaves emit nitrous oxide during nitrate assimilation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(14): 7875–7878
- [25] LENHART K, BEHRENDT T, GREINER S, et al. Nitrous oxide effluxes from plants as a potentially important source to the atmosphere[J]. *New Phytologist*, 2019, 221(3): 1398–1408
- [26] ROCHETTE P, ANGERS D A, BÉLANGER G, et al. Emissions of N₂O from alfalfa and soybean crops in eastern Canada[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68(2): 493–506
- [27] NDERJIT, WESTON L A. Root exudates: an overview[M]// KROON H, VISSER E. *Root Ecology*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2003: 235–255
- [28] MENDES R, GARBEVA P, RAAIJMAKERS J M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37(5): 634–663
- [29] HACQUARD S, GARRIDO-OTER R, GONZÁLEZ A, et al. Microbiota and host nutrition across plant and animal Kingdoms[J]. *Cell Host & Microbe*, 2015, 17(5): 603–616
- [30] 庄姗, 林伟, 丁军军, 等. 不同根系分泌物对土壤N₂O排放及同位素特征值的影响[J]. *中国农业科学*, 2020, 53(9): 1860–1873
- ZHUANG S, LIN W, DING J J, et al. Effects of different root exudates on soil N₂O emissions and isotopic signature[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(9): 1860–1873
- [31] HENDERSON S L, DANDIE C E, PATTEN C L, et al. Changes in denitrifier abundance, denitrification gene mRNA levels, nitrous oxide emissions, and denitrification in anoxic soil microcosms amended with glucose and plant residues[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(7): 2155–2164
- [32] SPEIR T W, KETTLES H A, MORE R D. Aerobic emissions of N₂O and N₂ from soil cores: factors influencing production from ¹⁵N-labelled NO₃⁻ and NH₄⁺[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27(10): 1299–1306
- [33] LIU B B, MØRKVED P T, FROSTEGÅRD Å, et al. Denitrification gene pools, transcription and kinetics of NO, N₂O and N₂ production as affected by soil pH[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 72(3): 407–417
- [34] HU G Q, HE H B, ZHANG W, et al. The transformation and renewal of soil amino acids induced by the availability of extraneous C and N[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 96: 86–96
- [35] JARECKI M K, PARKIN T B, CHAN A S K, et al. Cover crop effects on nitrous oxide emission from a manure-treated Mollisol[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2009, 134(1/2): 29–35
- [36] 徐胜光, 高召华, 林丽, 等. 氮素形态和光照强度对水稻表土及根际N₂O排放的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2016, 22(5): 1319–1328
- XU S G, GAO Z H, LIN L, et al. N₂O emissions from rice phyllosphere and rhizosphere when supplied with different nitrogen forms and light intensities[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2016, 22(5): 1319–1328
- [37] SCHÜTZENMEISTER K, MEURER K H E, GRONWALD M, et al. N₂O emissions from plants are reduced under

- photosynthetic activity[J]. *Plant-Environment Interactions*, 2020, 1(1): 48–56
- [38] 胡慧娟, 袁丹, 曾佳瑞, 等. 植物排放 N₂O 研究进展[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2021, 29(2): 345–354
- HU H X, YUAN D, ZENG J R, et al. Advances in plant nitrous oxide (N₂O) emissions[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2021, 29(2): 345–354
- [39] 庞亚星. 陆地植物叶片排放 N₂O 的机理研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2019
- PANG Y X. Mechanism of N₂O emissions from terrestrial plant leaves[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2019
- [40] LI Y L, WANG X X. Root-induced changes in radial oxygen loss, rhizosphere oxygen profile, and nitrification of two rice cultivars in Chinese red soil regions[J]. *Plant and Soil*, 2013, 365(1): 115–126
- [41] LIENGAARD L, FIGUEIREDO V, MARKFOGED R, et al. Hot moments of N₂O transformation and emission in tropical soils from the Pantanal and the Amazon (Brazil)[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 26–36
- [42] VIEILLARD A M, FULWEILER R W. Tidal pulsing alters nitrous oxide fluxes in a temperate intertidal mudflat[J]. *Ecology*, 2014, 95(7): 1960–1971
- [43] HUA Y M, PENG L, ZHANG S H, et al. Effects of plants and temperature on nitrogen removal and microbiology in pilot-scale horizontal subsurface flow constructed wetlands treating domestic wastewater[J]. *Ecological Engineering*, 2017, 108: 70–77
- [44] CAO H, FENG F, XUN M, et al. Effect of carbonized apple wood on nitrogen-transforming microorganisms and nitrogen oxides in soil of apple tree root zone[J]. *European Journal of Soil Science*, 2018, 69(3): 545–554
- [45] WANG S, ZHAO J Q, DING X Q, et al. Effect of starvation time on NO and N₂O production during heterotrophic denitrification with nitrite and glucose shock loading[J]. *Process Biochemistry*, 2019, 86: 108–116
- [46] WANG S, ZHAO J Q, DING X Q, et al. Nitric oxide and nitrous oxide production in anaerobic/anoxic nitrite-denitrifying phosphorus removal process: effect of phosphorus concentration[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2020, 27(36): 45925–45937
- [47] PENTON C R, DEENIK J L, POPP B N, et al. Importance of sub-surface rhizosphere-mediated coupled nitrification-denitrification in a flooded agroecosystem in Hawaii[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 362–373
- [48] XING L, QIN W, MANEVSKI K, et al. An improved microelectrode method reveals significant emission of nitrous oxide from the rhizosphere of a long-term fertilized soil in the North China Plain[J]. *The Science of the Total Environment*, 2021, 783: 147011
- [49] 徐阳春, 韦中, 谷益安, 等. 一种非破坏性连续采集根际土的根盒: CN209390738U[P]. 2019-09-17
- XU Y C, WEI Z, GU Y A, et al. An invention related to a root box for non-destructive continuous sampling of rhizosphere soil CN209390738U[P]. 2019-09-17
- [50] WEI Z, GU Y A, FRIMAN V P, et al. Initial soil microbiome composition and functioning predetermine future plant health[J]. *Science Advances*, 2019, 5(9): eaaw0759
- [51] GU S H, WEI Z, SHAO Z Y, et al. Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes[J]. *Nature Microbiology*, 2020, 5(8): 1002–1010
- [52] GU Y A, WANG X F, YANG T J, et al. Chemical structure predicts the effect of plant-derived low-molecular weight compounds on soil microbiome structure and pathogen suppression[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(10): 2158–2169
- [53] OPDYKE M R, OSTROM N E, OSTROM P H. Evidence for the predominance of denitrification as a source of N₂O in temperate agricultural soils based on isotopologue measurements[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2009, 23(4): GB4018
- [54] FRAME C H, CASCIOTTI K L. Biogeochemical controls and isotopic signatures of nitrous oxide production by a marine ammonia-oxidizing bacterium[J]. *Biogeosciences*, 2010, 7(9): 2695–2709
- [55] SMEMO K A, OSTROM N E, OPDYKE M R, et al. Improving process-based estimates of N₂O emissions from soil using temporally extensive chamber techniques and stable isotopes[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2011, 91(2): 145–154
- [56] SUTKA R L, OSTROM N E, OSTROM P H, et al. Distinguishing nitrous oxide production from nitrification and denitrification on the basis of isotopomer abundances[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(1): 638–644
- [57] WANG Y Y, DONG W X, ZHANG Y M, et al. $\delta^{15}\text{N}$ -N₂O signatures in response to N fertilization in a wheat-maize rotation[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2021, 119(3): 369–387