

氮素形态和光照强度对水稻表土及根际 N₂O 排放的影响

徐胜光¹, 高召华², 林丽¹, 陈泽斌¹, 陈武荣¹, 李冰³, 余磊^{1*}

(1 昆明学院 云南省都市特色农业工程技术研究中心, 云南昆明 650214;

2 云南农业大学资源与环境学院, 云南昆明 650201; 3 中国科学院昆明动物研究所, 云南昆明 650223)

摘要:【目的】稻田生态系统是 N₂O 的重要排放源, 本研究旨在探讨氮素形态和光照对水稻根际、叶际 N₂O 排放作用及其机制。【方法】试验采用水培方法, 在小型光控培养箱内进行, 供试作物为水稻。将水稻地上部和地下部严格分隔在试验装置内室和外室, 用气相色谱法测定水稻根、叶界面排放的 N₂O 量。首先进行了弱光 (8:00~18:00, 4000 Lux; 18:00~22:00, 0 Lux) 和供氮量一致条件下 (N 90 mg/L), NO₃⁻-N、NH₄NO₃ 和 NH₄⁺-N 3 种氮素形态对水稻根、叶界面 N₂O 排放的影响的试验。在此基础上, 进行了不同光照条件下 [弱光 (8:00~18:00, 4000 Lux; 18:00~22:00, 0 Lux)、强光 (8:00~18:00, 8000 Lux; 18:00~22:00, 0 Lux) 和自然光] 不同氮素形态对水稻根、叶界面 N₂O 排放的影响的试验。【结果】1) 相同供氮水平、弱光条件下, NO₃⁻-N、NH₄NO₃、NH₄⁺-N 处理的水稻分蘖期叶际及根际 N₂O 排放速率分别为 6.37、5.03、0.46 μg/(pot·h) 和 16.30、15.71、1.31 μg/(pot·h), 开花结实期及成熟衰老期亦获得相似的结果。NO₃⁻-N、NH₄NO₃ 处理水稻根际、叶际 N₂O 排放量显著高于 NH₄⁺-N ($P < 0.05$)。2) 弱光照条件下, NO₃⁻-N、NH₄NO₃ 和 NH₄⁺-N 处理的水稻开花结实期叶际 N₂O 平均排放速率分别为 10.47、3.70、0.26 μg/(pot·h), 强光照条件下分别为 20.83、10.82、2.08 μg/(pot·h), 两种光照条件下 3 种氮源处理之间 N₂O 平均排放速率差异显著, 自然光照条件下 NO₃⁻-N 与 NH₄NO₃ 处理间水稻叶际 N₂O 排放差异不显著。3) 在弱光条件下, NO₃⁻-N、NH₄NO₃ 和 NH₄⁺-N 处理的水稻根际 N₂O 排放速率分别为 27.76、5.19、0.30 μg/(pot·h), 强光条件下分别为 32.83、16.41、1.27 μg/(pot·h), 自然光条件下分别为 16.49、20.21、1.74 μg/(pot·h)。NH₄NO₃ 处理水稻根际 N₂O 排放随光照增强而增加, 自然光条件下 NO₃⁻-N 与 NH₄NO₃ 处理间水稻根际 N₂O 排放差异不显著, 但弱光条件下差异显著; 4) 叶际 N₂O 排放速率 (Y) 与根际 N₂O 排放速率 (X) 间呈极显著正相关, $Y = 1.963 + 0.444X$ ($R^2 = 0.661, P < 0.01$)。【结论】不论光照条件强弱, 供应 NO₃⁻-N 均显著提高水稻根、叶界面的 N₂O-N 排放, NH₄NO₃ 次之。光照越强, 排放就越明显。叶际 N₂O 排放可以反映出根际的排放, 因此, 水稻施肥应尽量选用铵态氮肥, 避免使用硝态氮以及含有硝态氮的肥料。

关键词: 氮素形态; 水稻; 叶际; 根际; N₂O 排放

中图分类号: S153.6⁺.1; X511

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2016)05-1319-10

N₂O emissions from rice phyllosphere and rhizosphere when supplied with different nitrogen forms and light intensities

XU Sheng-guang¹, GAO Zhao-hua², LIN Li¹, CHEN Ze-bin¹, CHEN Wu-rong¹, LI Bing³, YU Lei^{1*}

(1 Yunnan Urban Agricultural Engineering and Technological Research Center, Kunming University,

Yunnan, Kunming 650214, China; 2 College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University,

Kunming 650201, China; 3 Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Yunnan, Kunming 650223, China)

Abstract: 【Objectives】 Paddy ecosystem is an important source of N₂O emission, this paper is aimed to clarify the effects of different nitrogen forms under different light intensities on N₂O emission from rice phyllosphere and

收稿日期: 2015-09-28 接受日期: 2016-05-10

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31160412, 41361056); 云南省基础研究面上项目 (2011FZ183); 昆明学院人才引进项目 (YJL12012) 资助。

作者简介: 徐胜光(1973—), 男, 云南兰坪人, 博士, 研究员, 主要从事污染生态及植物营养研究。

* 通信作者 Tel: 0871-65098564, E-mail: yulei0425@163.com

rhizosphere and the mechanism of these effects. 【 **Methods** 】 Hydroponic methods with rice were adopted in small incubators in which the light was controlled. The incubators were separated into inner and outer chambers, and the above-ground part of rice was completely sealed in the inner chamber and the roots in the outer chamber. The N_2O emissions from rice phyllosphere and rhizosphere were measured by gas chromatography method. It was firstly studied about the effects of three N forms (NO_3^- -N, NH_4NO_3 -N, NH_4^+ -N) on N_2O emission of rice phyllosphere and rhizosphere under weak light (8:00–18:00, 4000 Lux) and same N applications (90 mg/L). Then the experiments were conducted to further study the effects of different N forms on N_2O emission from rice phyllosphere and rhizosphere under different light intensities (weak light, 8:00–18:00, 4000 Lux; 18:00–22:00, 0 Lux; strong light, 8:00–18:00, 8000 Lux, 18:00–22:00, 0 Lux and natural sunlight, respectively). 【 **Results** 】 1) Under NO_3^- -N, NH_4NO_3 and NH_4^+ -N with weak light, the mean rates of N_2O emission from phyllosphere and rhizosphere were 6.37, 5.03 and 0.46 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$, respectively, and 16.30, 15.71 and 1.31 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$, respectively, during rice tillering stage, and similar results were obtained during rice flowering, seeding and mature aging stages under the same conditions. 2) Under weak light, the N_2O emissions from rice phyllosphere treated with NO_3^- -N, NH_4NO_3 and NH_4^+ -N were 10.47, 3.70 and 0.26 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$, respectively, and 20.83, 10.82 and 2.08 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$ with strong light, respectively, during flowering and seeding stages. There were significant differences in N_2O emissions among the three N forms under these two light intensities, but no significant difference in N_2O emissions between NO_3^- -N and NH_4NO_3 under the sunlight. 3) Under NO_3^- -N, NH_4NO_3 and NH_4^+ -N with the weak light during flowering and seeding stages, the N_2O emissions of rice rhizosphere were 27.76, 5.19 and 0.30 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$, respectively. Under the strong light, the N_2O emission rates were 20.83, 10.82 and 2.08 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$, respectively, and 16.49, 20.21 and 1.74 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$, respectively, under the sunlight. The N_2O emission from rhizosphere was high with high light intensity under NH_4NO_3 . No significant difference was observed in the N_2O emission between NO_3^- -N and NH_4NO_3 under sunlight, but did under weak light. 4) There was a significantly positive linear regression relationship between N_2O emission from rice phyllosphere(Y) and rhizosphere(X) ($Y = 1.963 + 0.444X$, $R^2 = 0.661$, $P < 0.01$). 【 **Conclusions** 】 The N_2O emissions from rice phyllosphere and rhizosphere can be increased significantly by NO_3^- -N, followed by NH_4NO_3 . The N_2O emissions is also increased with the increase of light intensity. The N_2O emissions of phyllosphere can reflect the N_2O emissions of rhizosphere. Therefore, while applying N fertilizers, ammonium fertilizers should be preferentially used and nitrate nitrogen and fertilizers containing nitrate nitrogen should be avoided.

Key words: nitrogen forms; rice; phyllosphere; rhizosphere; N_2O emission

土壤释放的 N_2O 约占生物圈排放 N_2O 总量的 53%^[1], 基于全球 1008 个 N_2O 排放数据分析, 农田土壤每年释放 N_2O -N 为 3.3×10^6 t^[2]. 湿地生态系统是 N_2O 排放的重要来源, 稻田作为重要的人工湿地生态系统, 其 N_2O 排放引起广泛关注^[3-7]. 据估算, 2008 年中国稻田水稻 (*Oryza sativa* L.) 生长季 N_2O 排放均值为 22.48×10^3 t^[3], 氮素形态及其转化对稻田 N_2O 排放有明显影响. 稻田施硫酸铵比施尿素排放出更多的 N_2O ^[6], 但两者都低于硝酸钾处理; 追施氮肥后稻田水面的 NH_4^+ -N 通过硝化作用转化为 NO_3^- -N, 渗入土壤底层厌氧环境的 NO_3^- -N 以反硝化作用产生 N_2O ^[5], 故淹水种稻下有大量 N_2O 生成和排放^[7]. 此外, 水稻地上部确有 N_2O 排放损失^[8-11], 利用 ^{15}N 标

记试验, 约 50% 的 ^{15}N 标记氮化物 ($N_2 + N_2O$) 从水稻叶面排放损失, 且这一过程明显受氮素形态和光照的调节^[11]. Chen 等^[12]表明 $^{15}\text{NO}_3^-$ 标记氮肥的水稻植物体氮损失形态主要是 N_2O ; 而水稻叶际 N_2O 排放是基于光氮反应的不平衡, 弱光条件下水稻地上部有更大量的 N_2O 排放损失^[13]. 关于水稻地上部 N_2O 来源, 有研究指出水稻植物体通过通道效应机制, 将稻田土壤 N_2O 输送至地上部释放^[8-10].

从前人研究的成果看, 氮源作为稻田 N_2O 排放的主控因子受到广泛关注, 光照调节氮代谢作用及其与水稻植物体 N_2O 排放的关系亦引起强烈关注^[12-14], 但光照对水稻根际界面 N_2O 排放的作用机制还罕见报道. 实际上, 作物根系竞争性吸收有效氮可减少

N_2O 的生成^[15], 这一过程显然与光、氮耦合的氮代谢密切相关; 另一方面, 作物根系分泌物为根际微生物提供碳源和能源, 并进一步消耗介质中的 O_2 ^[16], 有利于生物反硝化而促进根际 N_2O 生成, 这亦与植物光合碳氮代谢产物向根部转运和分泌密切相关。显然, 植物根、叶界面 N_2O 排放与光照、氮源均密切相关。存在的主要问题, 一是根土界面上 NH_4^+-N 与 $NO_3^- -N$ 相互转化且难以控制, 故氮素形态对 N_2O 排放的作用很难清楚界定, 研究结果也多有差异; 二是水稻根、叶界面 N_2O 排放难以严格区分和精确估算, 氮素形态对水稻根、叶界面 N_2O 排放的作用及其内在关系尚不明确; 三是不同光照条件下氮素形态对水稻根、叶界面 N_2O 排放作用及其机制尚不清楚。

自然条件下光照有巨大的时空异质性^[17], 并受海拔、纬度、季节、地形地貌、气候、天气等多方面因素的影响, 进而影响到植物生理生态特性及产量品质^[17-19]。解析不同光照下氮素形态与水稻根、叶界面 N_2O 排放的关系, 可为依据光照的时空差异合理

供肥、抑制 N_2O 排放提供依据。在光照因海拔而不同的立体气候区, 研究光、氮协同调控水稻根、叶界面 N_2O 排放作用及其机制有更为重要的潜在应用价值和实际意义。因此, 本研究在水培控氮、同步测定条件下, 探讨了氮素形态和光照对水稻根、叶界面 N_2O 排放的影响, 旨在为 N_2O 减排的光氮协同调控技术原理提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验装置

试验装置为自制(图1), 分外室和内室两部分, 内室套装在外室之中, 均用有机玻璃制作。外室长、宽、高分别为 30 cm × 30 cm × 100 cm, 主要由底座和罩两部分组成。罩顶面装有 2 只小型电扇来混匀空气。内室直径 25 cm、高 50 cm, 下底面保留内径 10 cm 圆孔可通入内室。内室顶盖可拆装, 顶盖安装 1 只微型电扇用来混匀空气。内、外室均安装输气管和抽气管, 将之连接气泵可实施输气和抽气试验。

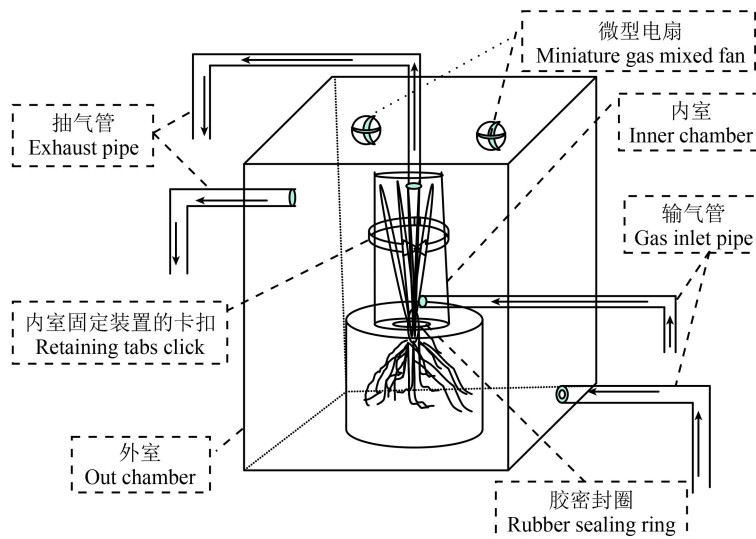


图1 N_2O 排放试验装置

Fig. 1 Apparatus monitoring N_2O emission

1.2 试验方法

1.2.1 室内弱光条件下不同氮素形态处理的水稻叶际及根际 N_2O 排放试验 供试水稻品种为培杂泰丰, 由华南农业大学提供。水稻用土培法育苗, 水培法培养, 试验用桶、培养液配方均同笔者前期工作方法^[13-14]。考虑到弱光对植物体 N_2O 排放的重要性, 2013 年试验在弱光条件下实施。在装置外室的外壁临时安装白光光管条件下, 试验通过开闭不同光管

数量的方法控光, 用 GLZ-C 型光量子记录仪测定离外室罩内壁 5 cm 处的光强, 外界光用黑布套法遮挡。在 8:00~18:00, 光强设为 4000 Lux, 18:00~8:00 为暗处理时段 (0 Lux)。试验用 $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ 、 NH_4NO_3 和 $(NH_4)_2SO_4$ (分析纯) 控制氮浓度 (N 90 mg/L), 并用稀酸、碱调节培养液 pH 值为 5.5。试验设 $NO_3^- -N$ 、 NH_4NO_3 和 $NH_4^+ -N$ 三种不同氮素形态处理, 重复 3 次, 同时做空白试验。

水稻植株处理方法：精选均匀一致的试验用苗（鲜质量株差控制在 0~2 g），用去离子水洗净、吹干，放入按试验设计更换培养液的聚氯乙烯（Polyvinyl chloride resin, PVC）桶。试验先将水稻植株地上部穿过 4 cm 泡沫板，经由内室底面圆口装入内室，后用涂有 N0-704 硅橡胶的棉花堵塞空隙，使大量黏稠状的硅橡胶充填内外室分隔部位的水稻茎、鞘、叶之间的空隙，再向水稻茎基部与泡沫板结合部位、泡沫板与内室圆孔紧贴部位灌注硅橡胶密封。待硅橡胶风干、固化后，再装内室顶盖，用透明胶带密封。之后，内室整套装置套装在外室底座，并安装外室罩，底座和罩的结合部位用封箱胶布密封。试验用流量计检测气密性，即控制装置外室流量恒定条件下（40 L/h），检测内室是否有空气流出来判断外室空气是否进入内室；反之，控制内室空气流量恒定条件下，检测外室是否有空气流出来判断内室气体是否进入外室。在确认内、外室不存在气体交换条件下才实施试验。操作过程中，水稻根系用湿润的纱布包裹以防止失水对植株的影响。这样，通过装置内、外室严密的分隔作用，在基本不伤害水稻植株条件下，水稻地上部和地下部被分别严格分隔在试验装置的内室和外室。

气样 N₂O 检测：试验前先用气泵以 400 L/h 的高流量的环境空气快速置换装置内、外室空气 1.5 h，换气时间为上午 8:00~9:30，下午 12:30~14:00，晚上 17:00~18:30。换气后立即封箱 3 h，封箱时间为上午 9:30~12:30，下午 14:00~17:00，晚上 18:30~21:30。封箱时立即用注射器采集气样（40 mL）测定内、外室初始空气的 N₂O 浓度。封箱 3 h 内每隔 1 h 采样测定一次，同时做试验装置的空白试验。在 22:00~8:00 时段保持装置内、外室空气流通，维持交换状态（流量 40 L/h）。水稻植物装箱后，试验连续实施 6 d，N₂O 测定用气相色谱法^[20]，在采样当天用 Agilent Technologies 公司生产的 7890A 气相色谱仪分析气样 N₂O 浓度。气样采集间隔时间较长，单位时间内 N₂O 排放累积较多，气样 N₂O 浓度变化较为明显，有利于控制观测误差。

水稻根、叶界面 N₂O 排放的来源及区分：农田 N₂O 主要源自生物硝化、反硝化作用^[1]，故试验水稻根际 N₂O 应源于根际以 NH₄⁺-N 为底物的生物硝化作用及以 NO₃⁻-N 为底物的生物反硝化作用。对于水稻叶际 N₂O 的排放源，通道效应是其重要途径^[8-10]，另水稻亦内源形成和排放 N₂O^[12]。由于试验有效切断了装置内外室空气的交换作用，又严格测试了气密性，故外室空气 N₂O 浓度明显提升的净排放现象，

其 N₂O 只能认为是来自水稻根际的 N₂O 蒸发聚集在外室空气的结果；同理，内室空气 N₂O 浓度的明显增加，其 N₂O 只能认为是源自水稻地上部排放的 N₂O 在内室空气中集聚的结果。由此可严格区分水稻根、叶界面 N₂O 的排放。

试验于 2013 年 6 月 20 日用土培法育苗，7 月 10 日移栽至 PVC 桶，每桶装 6.0 L 营养液，种 3 株苗，每周更换营养液一次。分蘖期、开花结实期和成熟衰老期 N₂O 试验分别于 2013 年 8 月 24~29 日、9 月 23~29 日和 11 月 10~16 日实施，此时水稻生育期分别为 64 d、93 d 和 136 d，鲜质量平均分别为 140 g、346 g 和 290 g。

1.2.2 不同光照条件下不同氮素形态处理的水稻叶际及根际 N₂O 排放试验 2014 年试验在室内弱光（8:00~18:00, 4000 Lux; 18:00~22:00, 0 Lux）、室内强光（8:00~18:00, 8000 Lux; 18:00~22:00, 0 Lux）和室外自然光条件下，分别实施 NO₃⁻-N、NH₄NO₃ 和 NH₄⁺-N 的不同氮形态试验（N, 90 mg/L）。除自然光外，试验光源仍通过临时安装白光光管的方法获得。试验于 2014 年 5 月 10 日用土培法育苗，6 月 10 日移栽至 PVC 桶，试验时间为 2014 年 8 月 25~30 日。此时水稻生育期为 95 d，平均鲜重 380 g，水稻处于开花结实阶段，试验及观测方法同 1.2.1。

1.3 水稻叶际及根际 N₂O 排放速率的计算及统计方法

N₂O 排放速率参考文献采用的方法^[20]，按如下计算公式：

$$F = \rho \times V \times \frac{dc}{dt} \times \frac{273}{273 + T}$$

式中， F 为以盆为单位的 N₂O 排放速率 [μg/(pot·h)]； ρ 为标准状态下 N₂O 气体密度 (1.98 kg/m³)； V 为内、外室有效体积 (m³)； dc/dt 为封箱单位时间内 (1 h) 采样箱空气 N₂O 浓度的变化率 [μL/(m³·h)]； T 为采样箱气温 (°C)。

其中，初始封箱 1 h 内 N₂O 浓度变化率的计算，扣除了试验装置的空白 N₂O 浓度，以扣除空气本底对试验的影响。按上式计算方法，装置内、外室所采气样 N₂O 浓度数据计算的结果，分别表示水稻叶际及根际的 N₂O 排放速率。负数表示吸收，正数表示排放。处理平均数和标准误差均是 3 次重复统计的结果。试验数据采用 Excel 2003、SPSS 19.0 进行整理和统计分析。显著性检验用 Duncan 多重比较法。

2 结果与分析

2.1 室内弱光条件下不同氮素形态对水稻分蘖期叶际及根际 N₂O 排放的影响

由表 1 可见, 室内弱光条件下 (8:00~18:00, 4000 Lux) 的上午 (8:00~12:30)、下午 (14:00~17:00) 和晚上 (18:30~21:00, 暗光) 不同时段, 不同处理的水稻分蘖期叶际及根际均有 N₂O 净排放效应 (2013 年试验), 处理间 N₂O 排放有明显差异。其中, NO₃⁻-N 处理的水稻叶际平均 N₂O 排放速率为 6.37 μg/(pot·h),

上午、下午、晚上平均, 占水稻根、叶界面 N₂O 总排放的 28.24%; NH₄NO₃ 处理的水稻根、叶界面平均 N₂O 排放速率分别相当于 NH₄⁺-N 处理的 14.16 和 12.44 倍 ($P < 0.05$)。比较 NH₄NO₃ 与 NH₄⁺-N, NH₄⁺-N 有抑制水稻根、叶界面 N₂O 排放的显著效应 ($P < 0.05$), 但 NH₄NO₃ 与 NO₃⁻-N 处理间水稻根、叶界面 N₂O 排放差异均不显著 ($P > 0.05$)。显然, 培养液含大量 NO₃⁻-N 条件下, 水稻根、叶界面才有较大量的 N₂O 排放损失。这一时期水稻根、叶界面 N₂O 排放均主要源于 NO₃⁻-N 而非 NH₄⁺-N。

表 1 弱光条件下不同氮素形态处理的水稻分蘖期叶际及根际 N₂O 的排放速率

Table 1 N₂O emission of rice phyllosphere and rhizosphere in different nitrogen forms at tillering stage under weak light

| 氮素形态 N form | 叶际 Phyllosphere [μg/(pot·h)] | | | 根际 Rhizosphere [μg/(pot·h)] | | | 叶际排放贡献(%) Phyllosphere contribution |
|---------------------------------|------------------------------|-----------------|---------------|-----------------------------|-----------------|-----------------|--|
| | 上午 Morning | 下午 Afternoon | 晚上 Night | 上午 Morning | 下午 Afternoon | 晚上 Night | |
| NO ₃ ⁻ -N | 6.82 ± 2.03 a | 6.27 ± 1.66 a | 6.03 ± 1.65 a | 16.56 ± 3.42 a | 18.17 ± 3.02 Aa | 14.16 ± 2.19 Aa | 28.24 ± 1.30 a |
| NH ₄ NO ₃ | 4.52 ± 1.69 a | 4.97 ± 1.64 a | 5.59 ± 1.76 a | 16.36 ± 4.00 a | 17.09 ± 4.25 Aa | 13.67 ± 2.64 Aa | 24.41 ± 2.33 a |
| NH ₄ ⁺ -N | 0.89 ± 0.41 b | 0.22 ± 0.22 b | 0.26 ± 0.29 b | 1.56 ± 1.09 b | 1.33 ± 1.08 Bb | 1.04 ± 0.86 Bb | 23.66 ± 6.63 a |

注 (Note): 供氮浓度均为 90 mg/L N supply was 90 mg/L; 同列数据后不同小、大写字母分别表示不同氮素形态处理间差异达显著、极显著水平 Different small and capital letters mean significantly different at 0.05 and 0.01 probability levels.

2.2 室内弱光条件下不同氮素形态对水稻开花结实期叶际及根际 N₂O 排放的影响

由表 2 可见, 弱光条件下的水稻开花结实期, NO₃⁻-N 处理的水稻叶际及根际 N₂O 排放速率平均分别为 10.54、27.76 μg/(pot·h), 相当于分蘖期 NO₃⁻-N 施入量的 165.46% 和 98.30%; 开花结实期 NH₄NO₃ 处理的水稻根、叶界面 N₂O 排放分别相当于分蘖期的 75% 和 32.99%, 均显著低于 NO₃⁻-N 处理 ($P < 0.05$), 这与分蘖期两处理间差异不显著的结果不同 (表 1, $P > 0.05$)。在试验可严格区分水稻根、叶界面 N₂O 排放的条件下, 水稻叶际 N₂O 排放只能认为是

植株地上部排放 N₂O 的结果。通道效应是水稻地上部 N₂O 排放的重要来源^[9], 水稻开花结实期生物量较分蘖期成倍增加, 通道效应排放 N₂O 作用应相对较强, 这应是此期 NO₃⁻-N 处理叶际 N₂O 排放显著增加的重要原因之一。外源铵态氮有抑制微生物活性作用^[21], 而 N₂O 主要源于 NO₃⁻-N, 故开花结实期 NH₄NO₃ 处理 N₂O 排放呈明显降低的变化, 显然是弱光及培养液 NO₃⁻-N 与 NH₄⁺-N 共存条件下, NH₄⁺-N 抑制了 NO₃⁻-N 为底物的生物反硝化过程, 进而有抑制水稻根、叶界面 N₂O 排放作用的结果。

表 2 弱光条件下不同氮素形态处理的水稻开花结实期叶际及根际 N₂O 的排放速率

Table 2 N₂O emission of rice phyllosphere and rhizosphere as affected by nitrogen forms at flowering and seed setting stage under weak light

| 氮素形态 N form | 叶际 Phyllosphere [μg/(pot·h)] | | | 根际 Rhizosphere [μg/(pot·h)] | | | 叶际排放贡献(%) Phyllosphere contribution |
|---------------------------------|------------------------------|-----------------|---------------|-----------------------------|-----------------|----------------|--|
| | 上午 Morning | 下午 Afternoon | 晚上 Night | 上午 Morning | 下午 Afternoon | 晚上 Night | |
| NO ₃ ⁻ -N | 11.12 ± 3.79 a | 10.83 ± 3.18 a | 9.48 ± 2.56 a | 26.55 ± 9.11 a | 33.92 ± 12.47 a | 22.81 ± 7.88 a | 27.69 ± 1.74 Bb |
| NH ₄ NO ₃ | 3.95 ± 1.45 ab | 3.79 ± 1.17 b | 3.37 ± 0.98 b | 4.80 ± 1.66 b | 6.63 ± 2.34 b | 4.13 ± 1.69 b | 42.14 ± 2.89 Aa |
| NH ₄ ⁺ -N | 0.15 ± 0.06 c | 0.30 ± 0.12 c | 0.33 ± 0.15 c | 0.14 ± 0.12 c | 0.40 ± 0.10 c | 0.35 ± 0.18 c | 47.69 ± 2.59 Aa |

注 (Note): 供氮浓度均为 90 mg/L N supply was 90 mg/L; 同一列数据不同小、大写字母分别表示不同氮素形态处理间差异达显著、极显著水平 Different small and capital letters mean significantly different at 0.05 and 0.01 probability levels.

2.3 室内弱光条件下不同氮素形态对水稻成熟衰老期叶际及根际 N₂O 排放的影响

表3表明, 在水稻成熟衰老期弱光条件下, NO₃⁻-N 处理的平均叶际及根际 N₂O 排放速率分别为 7.64、25.40 μg/(pot·h), 分别相当于开花结实期 N₂O 排放的 72.39% 和 91.49%。对比开花结实期, 成熟衰老期 NO₃⁻-N、NH₄NO₃ 处理的水稻根、叶界面 N₂O

排放均呈明显降低的变化, 且 NH₄NO₃ 与 NH₄⁺-N 处理间水稻根、叶界面 N₂O 排放差异均不显著。显然, 成熟衰老期水稻光感应能力下降, 培养液 NO₃⁻-N 与 NH₄⁺-N 的共存条件下, NH₄⁺-N 抑制 N₂O 排放效应相对更强; 光照不足条件下 NO₃⁻-N 促进水稻根、叶界面 N₂O 排放的作用亦明显减弱。

表 3 弱光条件下不同氮素形态处理的水稻成熟衰老期叶际及根际 N₂O 的排放速率

Table 3 N₂O emission of rice phyllosphere and rhizosphere as affected by different nitrogen forms at mature aging stage under weak light

| 氮素形态 N source | 叶际 Phyllosphere [μg/(pot·h)] | | | 根际 Rhizosphere [μg/(pot·h)] | | | 叶际排放贡献 (%) Phyllosphere contribution |
|---------------------------------|------------------------------|-----------------|----------------|-----------------------------|-----------------|----------------|---|
| | 上午 Morning | 下午 Afternoon | 晚上 Night | 上午 Morning | 下午 Afternoon | 晚上 Night | |
| NO ₃ ⁻ -N | 8.42 ± 1.78 Aa | 6.31 ± 2.05 a | 8.18 ± 1.71 Aa | 31.61 ± 11.33 a | 25.61 ± 15.61 a | 19.00 ± 6.52 a | 23.63 ± 3.25 b |
| NH ₄ NO ₃ | 2.02 ± 0.62 Bb | 1.76 ± 0.51 b | 3.44 ± 0.96 Bb | 5.42 ± 1.95 b | 3.49 ± 0.81 a | 4.18 ± 0.83 b | 35.25 ± 5.27 a |
| NH ₄ ⁺ -N | 1.01 ± 0.23 Bb | 1.04 ± 0.12 b | 1.49 ± 0.25 Bb | 1.23 ± 0.33 b | 1.54 ± 0.25 a | 2.37 ± 0.56 b | 41.35 ± 1.94 a |

注 (Note): 供氮浓度均为 90 mg/L N supply was 90 mg/L; 同一列数据不同小、大写字母分别表示不同氮素形态处理间差异达显著、极显著水平 Different small and capital letters mean significantly different at 0.05 and 0.01 probability levels.

2.4 不同光照条件下不同氮素形态处理对水稻开花结实期叶际 N₂O 排放的影响

2014 年试验结果显示, 在室内弱光 (4000 Lux)、强光 (8000 Lux) 条件下, NO₃⁻-N、NH₄NO₃ 和 NH₄⁺-N 处理的开花结实期平均水稻叶际 N₂O 排放速率分别为 10.47、3.70、0.26 μg/(pot·h) 和 20.83、10.82、2.08 μg/(pot·h); 对比 NH₄NO₃, NH₄⁺-N 亦有抑制水稻叶际 N₂O 排放的显著效应 (P < 0.05), NO₃⁻-N 则显著增强了水稻叶际 N₂O 的排放 (P < 0.05)。试验结果与 2013 试验基本一致, 进一步证实 NO₃⁻-N

是水稻叶际 N₂O-N 的主要排放源。但也应指出, 氮素形态对水稻叶际 N₂O 的排放效应与光照密切相关。弱光 (4000 Lux) 条件下, NH₄NO₃ 处理的水稻叶际 N₂O 排放相当于 NO₃⁻-N 处理的 35%, 而强光条件下 (8000 Lux) 下这一比例达到 51.94%; 在自然光条件下 NO₃⁻-N 与 NH₄NO₃ 处理间叶际 N₂O 排放差异不显著 (P > 0.05)。显然, 培养液 NO₃⁻-N 与 NH₄⁺-N 的共存及弱光条件下, NH₄⁺-N 抑制叶际 N₂O 排放效应相对较强, 但强光条件下 NH₄⁺-N 抑制效应明显减弱, 自然更强光照条件下 NH₄NO₃ 进一步增强了水稻叶际 N₂O 的排放。

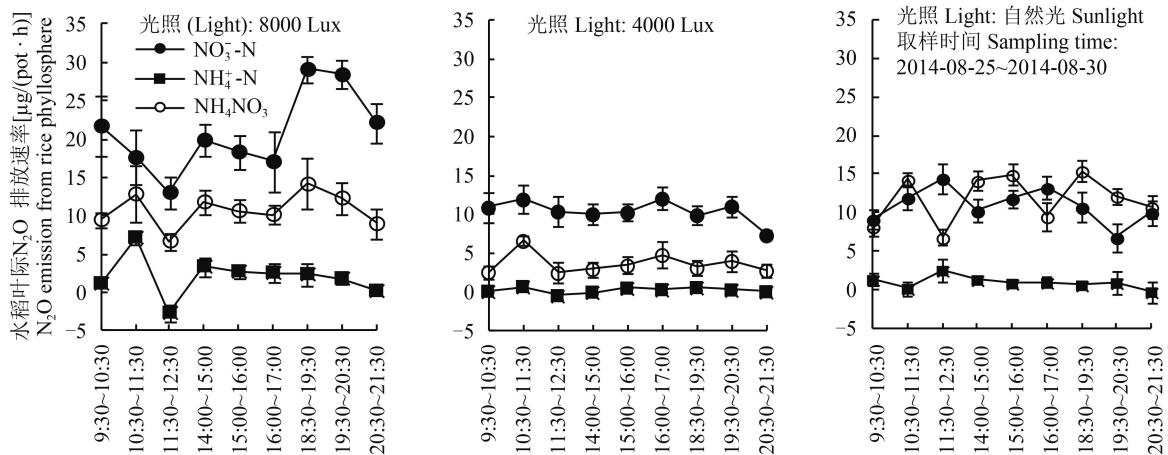


图 2 不同光照下不同氮素形态处理的水稻开花结实期叶际 N₂O 排放速率

Fig. 2 N₂O emission of rice phyllosphere as affected by nitrogen forms at flowering and seed setting stage under different light illumination

2.5 不同光照条件下不同氮素形态处理对水稻开花结实期根际 N_2O 排放的影响

图 3 显示, 在弱、强光及自然光不同条件下, 开花结实期 NO_3^- -N、 NH_4NO_3 -N、 NH_4^+ -N 处理的水稻根际平均 N_2O 排放速率在弱光条件下分别为 27.76、5.19、0.30 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$, 强光条件下为 32.83、16.41、1.27 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$, 自然光条件下为 16.49、20.21、1.74 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$ 。对比 NO_3^- -N, 弱光条件下 NH_4NO_3 抑制根际 N_2O 排放作

用显著 ($P < 0.05$), 但随着光照增强, NH_4NO_3 处理的水稻根际 N_2O 排放效应随之增强, 在自然光条件下 NH_4NO_3 与 NO_3^- -N 处理间水稻根际 N_2O 排放差异不显著。综合水稻根、叶界面的结果可以看出, 培养液 NO_3^- -N 与 NH_4^+ -N 的共存条件下, NH_4^+ -N 确有抑制水稻根际、叶际 N_2O 排放的作用, 但抑制效应随着日间光照增强而明显减弱, 而 NH_4NO_3 促进水稻根际、叶际 N_2O 排放效应随之增强。

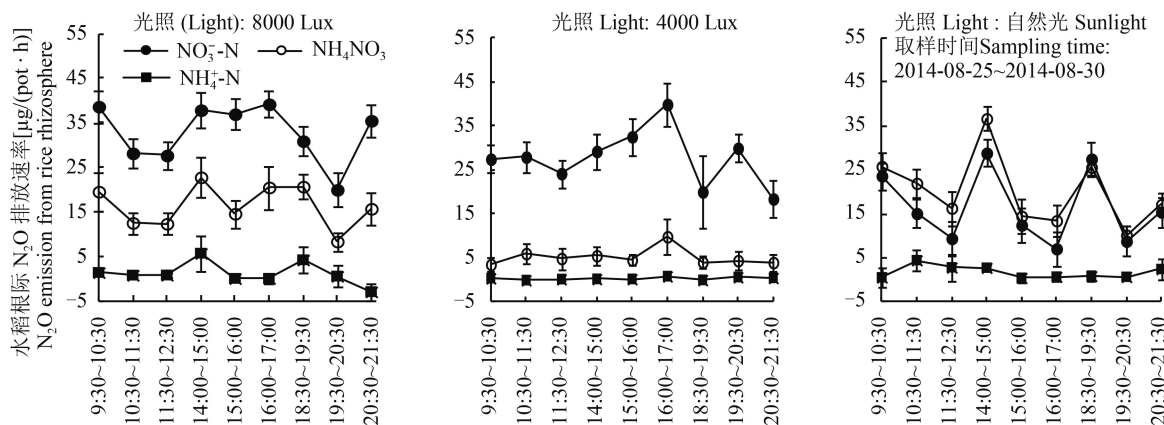


图 3 不同光照下不同氮素形态处理的水稻开花结实期根际 N_2O 排放速率

Fig. 3 N_2O emission of rice rhizosphere as affected by nitrogen forms at flowering and seed setting stage under different light illumination

3 讨论

3.1 水稻叶际 N_2O 排放的贡献及其与氮素形态和光照的关系

据统计, 在全球范围内农作物的 N_2O 排放量占 N_2O 排放总量 60%^[1]。有些植物其 N_2O 释放量不容忽视, 甚至达到与土壤排放相当的水平, 如玉米 (*Zea mays* L.)、大豆 [*Glycine max* (L.) Merr] 植物对土壤 (砂) - 植物系统中的 N_2O 排放贡献率达 79.1%~100%^[22], 林木排放的 N_2O 约为林下土壤排放 N_2O 的 86.7%^[23]。有研究^[9]指出, 由土壤生物硝化、反硝化生成并经由水稻植株通气组织排放的 N_2O 对稻田 N_2O 排放的贡献率为 75%~86%。但也应指出, 由于水稻根、叶界面 N_2O 排放难以严格区分和精确估算, 又因土壤介质的不均匀性且难以控制, 定量评估水稻叶际 N_2O 排放、贡献及其与氮素形态和光照的关系仍面临较多的困难。

试验用新的装置 (图 1), 可在基本不伤害水稻植株、非离体试验及严格区分水稻根、叶界面 N_2O 排放条件下研究水稻根、叶界面 N_2O 的排放。结果表明, 弱光条件下 NO_3^- -N 处理的分蘖期、开花结实期

和成熟衰老期水稻叶际平均 N_2O 排放速率分别为 6.37、10.54 和 7.64 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$, 分别占 N_2O 总排放的 28.24%、27.69% 和 23.63%; 对比 NO_3^- -N, 不同时期 NH_4NO_3 、 NH_4^+ -N 处理均有程度不同的抑制水稻根、叶界面 N_2O 排放效应, 但未相应降低水稻叶际 N_2O 排放的贡献率 (表 1~表 3)。在弱、强光不同条件下, NO_3^- -N 处理的水稻开花结实期叶际平均 N_2O 排放速率分别为 10.48、20.82 $\mu\text{g}/(\text{pot}\cdot\text{h})$, 分别占 N_2O 总排放的 27.38%、38.82%, 自然光条件下这一比例达 39.91%。但对比 NO_3^- -N, 不同光照条件下 NH_4NO_3 、 NH_4^+ -N 对水稻根、叶界面 N_2O 排放的抑制, 亦未相应降低叶际 N_2O 排放的贡献率。由此可见, 随着日间光照增强, 水稻叶际 N_2O 排放速率及贡献率均有增加, 强光、自然光条件下约 35%~40% 的 N_2O 经由水稻叶际排放损失。但不同光照条件下 NH_4NO_3 、 NH_4^+ -N 对 N_2O 排放的抑制, 未有相应降低水稻叶际 N_2O 排放贡献率的作用。

3.2 氮素形态和光照对水稻叶际及根际 N_2O 排放的作用机制

传统理论认为酸性条件下硝化作用受抑, pH 小于 5 则硝化作用不能进行^[24]。但现有研究指出茶园土

壤呈强酸性、pH 值低至 2.9 条件下硝化作用仍可进行^[25]。试验 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 处理的水稻根际仅能挥发极微量的 N_2O ，显示 pH 偏酸 (5.5) 的培养液确有抑制 NH_4^+ 硝化反应而控制根际 N_2O 排放的作用。另外，一般认为反硝化作用是一个严格的厌氧过程^[26]，但 Norihisa 等^[27]报道了好氧反硝化细菌和好氧反硝化酶系的存在。本试验表明与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 不同， $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、 NH_4NO_3 处理兼有较大量根际 N_2O 的生成和排放，显示反硝化效应仍相当强烈。硝化细菌的反硝化作用要求比硝化作用更低的 O_2 分压^[28]，但和厌氧反硝化作用相比，其对厌氧环境的要求不是很严格，在土壤较低有机质的环境下就能发生^[29]。试验水培条件下 O_2 分压自然相对较低，根系分泌物及其残留物的降解可为微生物 (尤其是根际微生物) 提供碳源和能源，并进一步消耗培养液中的 O_2 ，从而有利于反硝化作用发生及 N_2O 生成^[16]。显然，这是 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、 NH_4NO_3 处理根际可形成、排放较大量 N_2O 的主要原因。从本试验结果看，水稻根际 N_2O 应主要源自以 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为底物的生物反硝化作用。故对比 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、 NH_4NO_3 、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 兼有程度不同的抑制水稻根际 N_2O 排放效应。

对于植物叶际 N_2O 排放的来源，研究指出 NO_2^- 是植物内源形成 N_2O 前体物^[30]，亚硝酸还原酶 (nitrite reductase, NiR) 异化还原 NO_2^- 内源形成和排放 N_2O ，是植物体内源形成 N_2O 的主要机制。试验在培养液脱氮 (0 mg/L) 条件下，仍观测到极微量的 N_2O 净排放效应，且强光、自然光条件下脱氮处理的水稻根、叶界面 N_2O 排放仍有所增加 (试验结果未列出)，故不能完全排除水稻植物体有内源形成和释放微量 N_2O 的作用。但从本试验结果看，水稻叶际 N_2O 排放速率 (Y) 与根际 N_2O 排放速率 (X) 之间有极显著正相关及直线回归关系 ($Y = 1.963 + 0.444X$, $R^2 = 0.661$, $P < 0.01$)。显然，在 99% 以上的可信度上，根际 N_2O 排放决定了叶际 N_2O 排放，绝大部分叶际 N_2O 排放应源于根际 N_2O ，通道效应机制显然是叶际 N_2O 排放的主要来源^[8-10]。此结果厘清了水稻根、叶界面 N_2O 排放内在联系，明确了水稻根际 N_2O 就是叶际 N_2O 的最主要来源。故氮素形态和光照对根际 N_2O 生成和排放的作用，会进一步影响到水稻叶际 N_2O 排放。

在此条件下，光照不足限制了光合碳、氮产物向根部转运和分泌^[31-32]，根际生物反硝化作用受植物本身影响自然相对较小，受 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 底物浓度的影响

较大。故室内光照不足条件下， $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比 NH_4NO_3 处理有较高的根、叶界面 N_2O 排放速率；此外， NH_4NO_3 和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 处理条件下培养液有相对较多的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ，光照不足条件下水稻对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收利用受限，造成根际较高浓度 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的胁迫抑制毒性，有抑制根际生物反硝化而降低水稻根、叶界面 N_2O 排放的作用^[21]。在中后期水稻植株日益衰老退化、根系活力下降条件下，弱光更加剧了水稻植物光氮反应的不平衡。弱光条件下，中后期 NH_4NO_3 处理比 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 显著降低的水稻根、叶界面 N_2O 排放速率，显然与 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 抑制毒性相对较强有关。相反，高氮、高光强协同促进水稻光合碳氮代谢的作用，有利于光合碳、氮产物向水稻根部转运和分泌^[33]，亦有激活根际生物活性^[32-33]、增强根际反硝化而促进水稻根际、叶际 N_2O 排放作用。此时，植株对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 较多的吸收利用亦可降低其对根际微生物胁迫抑制毒性，有利于根际 N_2O 生成及根、叶界面 N_2O 的排放。因此，对比弱光试验，强光、自然光条件下 NH_4NO_3 处理的水稻根际、叶际 N_2O 排放效应明显增强。

3.3 水稻根、叶界面 N_2O 排放的光-氮协同调控原理

从本试验结果看，水稻叶际 N_2O 排放主要受根际 N_2O 排放的控制，故控制 N_2O 排放的关键在于根际 N_2O 的控制。由于作物根系竞争性吸收利用氮可减少根际 N_2O 生成^[15]，而根际碳源、能源及低 O_2 供应条件又有利于反硝化作用发生以及 N_2O 产生^[16]；Philippot 等^[34]发现，种植玉米的根际土壤硝酸盐还原酶活性是非根际土壤的 2~3 倍。因此，控制根际 N_2O 排放是一个复杂而困难的问题。试验表明，水稻根、叶界面 N_2O 排放主要源于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ，故水稻施肥应尽量选用铵态氮肥，避免使用硝态氮以及含有硝态氮的肥料。另外，低氧条件下 (30 mg/L, NH_4NO_3)，日间高光强亦能有效控制水稻根、叶界面 N_2O 排放 (试验结果未列出)，这明显是水稻根系竞争性吸收抑制 N_2O 排放的结果。因此，水培尺度上调整氮素形态供应组成，适度增加铵态氮比例并同步调节氮素供应水平，结合改善光照条件的技术，能有效控制水稻根、叶界面 N_2O 排放。但在根、土界面上 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 相互转化且难以控制，对于水稻根际、叶际 N_2O 排放的调控，除控氮施肥配合改善光照条件之外，增加铵态氮比例还需要配套解决硝化抑制的技术问题，这有待于进一步研究。

参 考 文 献:

- [1] IPCC. Agriculture. In: Climate change 2007: mitigation, contribution of working group III to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [R]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007, 499–532.
- [2] Stehfest E, Bouwman L. N₂O and NO emission from agricultural fields and soils under natural vegetation: Summarizing available measurement data and modeling of global annual emissions [J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2006, 74(3): 207–228.
- [3] 廖千家骅, 王书伟, 颜晓元. 中国稻田水稻生长季 N₂O 排放估算 [J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(1): 212–218.
Liao Q J H, Wang S W, Yan X Y. Estimation of N₂O emissions from paddy fields during rice growing season in China [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2012, 31(1): 212–218.
- [4] Speir T W, Kettles H A, More R D. Aerobic emissions of N₂O and N₂ from soil cores: measurement procedures using ¹⁵N labeled NO₃⁻ and NH₄⁺ [J]. Soil Biology and Biochemistry, 1995, 27(10): 1289–1298.
- [5] Xing G X, Zhao X, Xiong Z Q, et al. Nitrous oxide emission from paddy field in China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 45–50.
- [6] Ma J, Li X L, Xu H, et al. Effects of nitrogen fertilizer and wheat straw application on CH₄ and N₂O emissions from a paddy rice field [J]. Australian Journal of Soil Research, 2007, 45(5): 359–367.
- [7] Xu H, Xing G X, Cai Z C, et al. Nitrous oxide emissions from there rice paddy fields in China [J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 1997, 49(13): 23–28.
- [8] Yan X Y, Shi S L, Du L J, et al. Pathways of N₂O emission from rice paddy soil [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2000, 32(3): 437–440.
- [9] Yu K W, Wang Z P, Chen G X. Nitrous oxide and methane transport through rice plants [J]. Biology and Fertility of Soils, 1997, 24(3): 341–343.
- [10] Mosier A R, Mohanty S K, Bhadrachalam A, et al. Evolution of dinitrogen and nitrous oxide from the soil to the atmosphere through rice plants [J]. Biology and Fertility of Soils, 1990, 9(9): 61–67.
- [11] Ni W Z, Zhu Z L. Evidence of N₂O emission and gaseous nitrogen losses through nitrification-denitrification induced by rice plants (*Oryza sativa* L.) [J]. Biology and Fertility of Soils, 2004, 40(3): 211–214.
- [12] Chen N C, Inanaga S. Nitrogen losses in relation to rice varieties, growth stages, and nitrogen forms determined with the ¹⁵N technique [A]. Hatch D J, Chadwick D R, Jarvis S C, et al. Controlling nitrogen flows and losses [C]. New Haven: Wageningen Academic Publishers, 2004. 496–497.
- [13] 徐胜光, 陈能场, 吴启堂, 等. 开花结实期水稻叶际气态氮化物交换的初步研究[J]. 作物学报, 2009, 35(2): 375–380.
Xu S G, Chen N C, Wu Q T, et al. Preliminary study on the exchange of gaseous nitrogenous compounds in phyllosphere of *Oryza sativa* L. at flowering and seed setting stages [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(2): 375–380.
- [14] 徐胜光. 光照、氮源对水稻地上部氮素挥发损失的影响及机理 [D]. 广州: 华南农业大学博士学位论文, 2010, 53–80.
Xu S G. Effects of light illumination and nitrogen application on nitrogenous compounds volatilization from above-ground rice plant and its mechanisms [D]. Guangzhou: PhD Dissertation, South China Agricultural University, 2010. 53–80.
- [15] 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 and Environment, 2009, 134(1): 29–35.
- [16] Philippot L, Hallin S, Borjesson G, et al. Biochemical cycling in the rhizosphere having an impact on global change [J]. Plant and Soil, 2009, 321(1): 61–81.
- [17] Grant R H, Heisler G M. Effect of cloud cover on UVB exposure under tree canopies: Will climate change affect UVB exposure? [J]. Photochemistry and Photobiology, 2006, 82(2): 487–494.
- [18] 潘红丽, 李迈和, 蔡小虎, 等. 海拔梯度上的植物生长与生理生态特性 [J]. 生态环境学报, 2009, 18 (2): 722–730.
Pan H L, Li M H, Cai X H, et al. Responses of growth and ecophysiology of plants to altitude [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2009, 18(2): 722–730.
- [19] 刘志容, 张光伦, 冯绍玉, 等. 不同海拔高度光质分布与金冠苹果果实品质的相关性研究 [J]. 北方园艺, 2009, (7): 25–28.
Liu Z R, Zhang G L, Feng S Y, et al. Light quality distribution in different altitudes and its correlation with fruit quality of golden delicious apple tree [J]. Northern Horticulture, 2009, (7): 25–28.
- [20] 纪洋, 张晓艳, 马静, 等. 控释肥及其与尿素配合施用对水稻生长期 N₂O 排放的影响 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(8): 2031–2037.
Ji Y, Zhang X Y, Ma J, et al. Effects of applying controlled release fertilizer and its combination with urea on nitrous oxide emission during rice growth period [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(8): 2031–2037.
- [21] 何亚婷, 齐玉春, 董云社, 等. 外源氮输入对草地土壤微生物特性影响的研究进展[J]. 地球科学进展, 2010, 25(8): 965–973.
He Y T, Qi Y C, Dong Y S, et al. Advances in the influence of external nitrogen input on soil microbiological characteristics of grassland ecosystem [J]. Advances in Earth Science, 2010, 25(8): 965–973.
- [22] 李玥莹, 陈冠雄, 徐慧, 等. 苗期玉米、大豆在土壤-植物系统 N₂O 排放中的贡献[J]. 环境科学, 2003, 24(6): 38–42.
Li Y Y, Chen G X, Xu H, et al. The contribution of maize and soybean to N₂O emission from the soil [J]. Environmental Science, 2003, 24(6): 38–42.
- [23] 张秀君, 徐慧, 陈冠雄. 树木 N₂O 排放速率的测定[J]. 植物生态学报, 2002, 26(5): 538–542.
Zhang X J, Xu H, Chen G X. N₂O emission rate from trees [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2002, 26(5): 538–542.
- [24] Stein L Y, Arp D J, Hyman M R. Regulation of the synthesis and activity of ammonia monooxygenase in *Nitrosomonas europaea* by alter pH to affect NH₃ availability [J]. Applied and Environmental Microbiology, 1997, 63(11): 4588–4592.
- [25] Hayastu M. The lowest limit of pH for nitrification in tea soil and isolation of an acidophilic ammonia oxidizing bacterium [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1993, 39(2): 219–226.
- [26] 王薇, 蔡祖聪, 钟文辉, 等. 好氧反硝化菌的研究进展[J]. 应用生态学报, 2007, 18(11): 2618–2625.
Wang W, Cai Z C, Zhong W H, et al. Research advances in aerobic denitrifiers [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(11): 2618–2625.

- [27] Norihisa O, Nobuhiko N, Toshiaki N K. *et al.* Characterization of the aerobic denitrification in *Mesorhizobium* sp. strain NH-14 in comparison with that in related rhizobia[J]. *Microbes and Environments*, 2005, 20(4): 2008–215.
- [28] Senbayram M, Chen R R, Mühling K H, *et al.* Contribution of nitrification and denitrification to nitrous oxide emissions from soils after application of biogas waste and other fertilizers [J]. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2009, 23(16): 2489–2498.
- [29] Wrage N, Velthof G L, Beusichem M L, *et al.* Role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, 33(1): 1723–1732.
- [30] Smart D R, Bloom A J. Wheat leaves emit nitrous oxide during nitrate assimilation [J]. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2001, 98 (14): 7875–7878.
- [31] Hodge A, Paterson E, Thornton B, *et al.* Effects of photon flux density on carbon partitioning and rhizosphere carbon flow of *Lolium perenne* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48(315): 1797–1805.
- [32] 王茹华, 周宝利, 张凤丽, 等. 不同温度和光照度下以及收集时间内茄子根系分泌物量[J]. *植物生理学通讯*, 2005, 41(2): 175–177.
Wang R H, Zhou B L, Zhang F L, *et al.* Root secretion of eggplant under various temperatures, light intensity and collection time [J]. *Plant Physiology Communications*, 2005, 41(2): 175–177.
- [33] 徐国伟, 李帅, 赵永芳, 等. 秸秆还田与施氮对水稻根系分泌物及氮素利用的影响研究[J]. *草业学报*, 2014, 23(2): 140–146.
Xu G W, Li S, Zhao Y F, *et al.* Effects of straw returning and nitrogen fertilizer application on root secretion and nitrogen utilization of rice [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23(2): 140–146.
- [34] Philippot L, Kuffner M, Cheneby 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.