

水稻根系和土壤性状与稻田甲烷排放关系的研究进展

陈浩田^{1,2} 秦缘^{1,2} 钟笑涵^{1,2} 林晨语^{1,2} 秦竞航^{1,2} 杨建昌^{1,2} 张伟杨^{1,2,*}

(¹扬州大学 农学院/江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室, 江苏 扬州 225009; ²扬州大学/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏 扬州 225009; *通信联系人, email: wyz@yzu.edu.cn)

Research Progress on the Relationship Between Rice Root, Soil Properties and Methane Emissions in Paddy Fields

CHEN Haotian^{1,2}, QIN Yuan^{1,2}, ZHONG Xiaohan^{1,2}, LIN Chenyu^{1,2}, QIN Jinghang^{1,2}, YANG Jianchang^{1,2}, ZHANG Weiyang^{1,2,*}

(¹Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology / Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology, Agricultural College of Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; ²Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China; * Corresponding author, email: wyz@yzu.edu.cn)

Abstract: The article highlights the critical role of methane (CH₄) emissions from rice paddies in contributing to global climate warming and underscores the importance of studying the relationship between rice roots, soil characteristics, and CH₄ emissions to mitigate the greenhouse effect. It reviews the mechanisms driving CH₄ production and emission in rice paddies, emphasizing the significance of rice roots and soil conditions in influencing these emissions. Additionally, the paper suggests avenues for further research to deepen our understanding of the interplay between rice, soil characteristics, and CH₄ emissions from paddy fields. By elucidating these relationships, the study aims to provide a theoretical framework for achieving both high grain yields and carbon sequestration in paddy field ecosystems.

Key words: rice; root characteristics; soil properties; methane emissions

摘 要: 甲烷(CH₄)是大气中最主要的温室气体, 对全球气候变暖具有重要影响。稻田是农业生态系统中 CH₄ 的主要排放源, 水稻根系与土壤是影响稻田 CH₄ 排放的关键因素。因此, 探究水稻根系和土壤性状与稻田 CH₄ 排放的关系对于缓解温室效应具有重要的意义。本文综述了稻田 CH₄ 产生和排放的机理及其与水稻根系和土壤性状间的内在关系, 并展望了进一步探究水稻和土壤性状与稻田 CH₄ 排放关系的研究方向, 为实现水稻丰产与固碳减排协同提供参考。

关键词: 水稻; 根系特征; 土壤性状; 甲烷排放

全球气候变暖给人类的生存环境带来了严峻挑战, 温室气体排放是导致这一现象的主要原因。甲烷(CH₄)作为重要温室气体之一, 对温室效应的贡献率约为 20%, 仅次于二氧化碳(CO₂)^[1]。但在近 100 年内, 全球 CH₄ 的增温谱势却是 CO₂ 的 25 倍^[2]。最近几年来, 大气中 CH₄ 的浓度日趋上升, 而稻田 CH₄ 的产生和排放占据了全球总排放量的 15%左右^[3]。我国是世界上最大的水稻种植国之一, 种植面积约占全世界总水稻种植面积的 20%^[4]。稻田 CH₄ 排放主要由 CH₄ 的产生、氧化及运输三部分构成,

其中 CH₄ 产生和氧化是两个关键过程, 主要在水稻根系和土壤中进行。水稻在生长过程中, 根系会吸收大部分 CH₄, 通过稻株的通气组织输送到大气^[5]。土壤在淹水条件下, 有机质由有氧分解转变为无氧分解来供应甲烷菌生长以产生 CH₄, 再通过液相扩散、土壤冒泡等方式排向大气^[6]。因此, 研究水稻根系和土壤性状与稻田 CH₄ 排放之间的关系, 对保护大气、改进耕作与栽培措施、选育良种及促进水稻丰产和固碳减排协同等方面具有非常重要的现实意义。

收稿日期: 2023-12-11; 修改稿收到日期: 2024-01-31。

基金项目: 国家重点研发计划资助项目(2022YFD2300304); 国家自然科学基金资助项目(32372214); 江苏高校优势学科建设工程项目(PAPD); 扬州大学高端人才支持计划资助项目(2015-1)。

1 稻田 CH₄ 的产生与排放机理

稻田 CH₄ 的排放需要经历 CH₄ 的产生、氧化和运输三个阶段,三个阶段协同作用影响 CH₄ 排放。前两个阶段主要在土壤微生物(产甲烷菌、甲烷氧化菌等)的参与下进行,而运输阶段主要是水稻通气组织发挥作用。

1.1 稻田 CH₄ 的产生

稻田 CH₄ 的产生是整个排放过程的第一步,CH₄ 产生量对其排放通量有直接影响。该过程主要发生在土壤耕作的还原层,通常位于土壤深度 2~20 cm 之间,是厌氧条件下土壤中的产甲烷菌与碳水化合物的代谢产物相互作用产生的^[7]。如图 1 所示,稻田 CH₄ 产生的基本过程包括:稻田在淹水条件下形成厌氧环境,为产甲烷菌提供了良好的生存条件;水解酶首先把土壤中大分子有机物质(土壤有机质、作物根系分泌物、秸秆残茬及施用的有机肥等)分解成脂肪酸和单糖等单体;这些单体物质被发酵生成醇类和短链脂肪酸等小分子物质,小分子物质继续被分解,最终生成一些低分子化合物,如乙酸(CH₃COOH)、氢气(H₂)和 CO₂ 等,又称产 CH₄ 前体^[8]。其中 CH₃COOH、H₂ 和 CO₂ 等物质被产甲烷菌利用,还原成 CH₄。

土壤中的产甲烷菌主要利用 CO₂、CH₃COOH 及甲醇(CH₃OH)等底物通过三条途径产生 CH₄ 并获得能量。1) CH₃COOH 发酵型途径:这是一个关键的途径,在这个过程中,产甲烷菌利用 CH₃COOH 作为前体物质,将其裂解以产生 CH₄ 和 CO₂。如甲烷杆菌(Methanobacteriaceae)就是一种能在中等温度(10~30℃)下通过 CH₃COOH 发酵型途径和氢营养

型途径产生 CH₄ 的细菌。2) 氢营养型途径:在这个途径中,产甲烷菌利用 H₂ 和 CO₂ 作为电子供体和受体,经过还原反应生成 CH₄。目前能够培养的氢营养型(CO₂/H₂)产甲烷菌的种类较多,而且在三类产甲烷代谢类型中,氢营养型产 CH₄ 途径的产能效率也最高。3) 甲基营养型途径:这是产甲烷菌将一些简单的甲基类化合物降解为 CH₄ 和 CO₂ 的歧化过程,即甲基类化合物经过微生物的作用后,转化为 CH₄ 和 CO₂ 两种物质^[9]。以上三条途径中都会形成甲基辅酶 M,这些辅酶 M 在辅酶 M 还原酶 I (MCR I)和辅酶 M 还原酶 II (MCR II)的催化和其他多种酶的参与和调控下,最终生成 CH₄^[10]。这个过程开始于甲基基团的转移,它们由产甲烷菌中的 MtaA 转移到辅酶 M(HS-CoM)或产生于乙酸原和 SRM 中的四氢叶酸(THF),分别形成 CH₃-CoM 或 CH₃-THF^[10, 11]。

1.2 稻田 CH₄ 的氧化

CH₄ 的氧化也是影响稻田 CH₄ 排放的因素之一。稻田土壤中产生的 CH₄ 在进入大气之前大部分(80%)被土壤甲烷氧化菌氧化,氧化过程主要发生在土壤好氧层和根际好氧区^[1]。CH₄ 的氧化分为好氧和厌氧两种氧化类型,其中好氧氧化多集中于水稻根际和土壤-水交界处的根际好氧区,在整个氧化过程中起主导作用。但在水稻根际、根系内部以及淹水叶鞘等部位也都发现有好氧甲烷氧化菌的存在^[12]。厌氧氧化主要发生在土壤耕作的厌氧层,由多种微生物协同参与并受微生物物种间电子传递的影响。好氧甲烷氧化菌可以根据其结构、功能和系统发育特征分为 I 型和 II 型,水稻根系中以 I 型甲烷氧化菌为优势菌,而根际土壤中则以 II 型甲

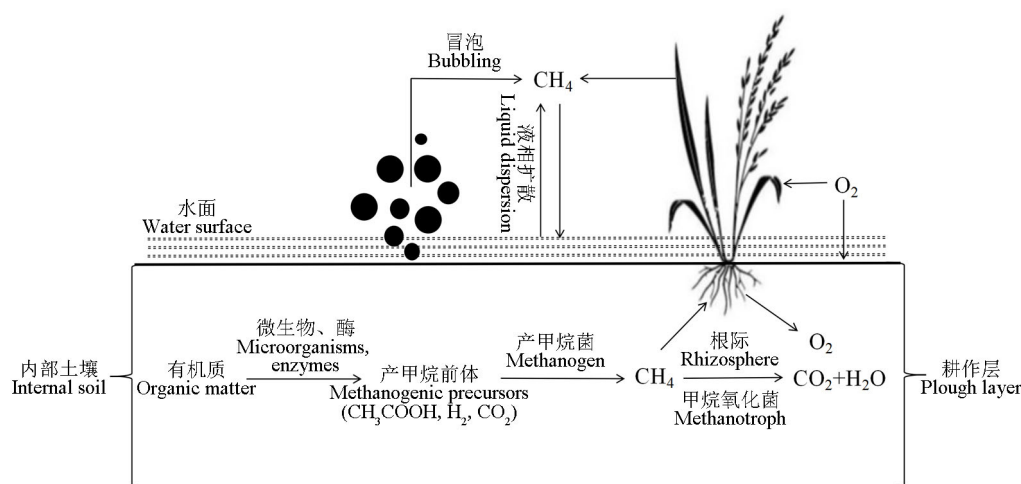


图 1 稻田 CH₄ 产生与排放的过程

Fig. 1. Process of methane production and emission in paddy fields

烷氧化菌为优势菌, 这种分布规律与环境条件(如 CH_4 浓度、微量金属元素等)以及微生物对环境的适应能力有关^[13]。

甲烷氧化菌在厌氧条件下保持休眠状态, 当 CH_4 和氧气(O_2)同时存在时, 甲烷氧化菌被激活, 快速反应并消耗根系分泌的大部分 O_2 。甲烷氧化菌参与的 CH_4 氧化过程涉及一种关键的酶——甲烷单加氧酶(MMO)。 CH_4 生物氧化过程的首要步骤是 MMO 催化 CH_4 使其氧化为 CH_3OH , 再经过一系列氧化脱氢反应最终被氧化为 H_2O 和 CO_2 ^[14, 15]。 MMO 具有两种类型: 含铜膜结合酶(pMMO)和含铁可溶性酶(sMMO), I 型甲烷氧化菌只能利用水稻细胞质中的 sMMO, 而 II 型甲烷氧化菌不仅可以利用 sMMO, 还能利用 pMMO^[15, 16]。目前已知的甲烷氧化菌几乎都具有编码颗粒 MMO 活性位点的多肽常规 *pmoA* 基因, 因此 *pmoA* 基因在现有的甲烷氧化菌研究中被广泛应用。

1.3 稻田 CH_4 的运输

在水稻整个生长过程中, 稻田产生的 CH_4 大部分(70%~90%)在经过土壤表层的好氧层和根际好氧区两个富氧区时被氧化, 但仍有部分未被氧化的 CH_4 被运输至大气^[17]。要探究 CH_4 运输至大气的具体走向, 还需要进一步了解 CH_4 各种运输途径的相对重要性。在稻田生态系统中, CH_4 的运输途径主要有以下三种: 1) 大部分被水稻根系吸收, 随着养分的运输经过通气组织排放到大气; 2) 形成含 CH_4 的气泡, 上升到水面破裂后进入大气; 3) 由于浓度梯度的形成, 少量 CH_4 能够沿着土壤-水和水-气界面扩散排出; 其中水稻植株的通气组织是最主要的运输通道, 约占总运输量的 60%~90%^[18]。 CH_4 在土壤、水层以及稻株通气组织的运输途径中被氧化的情况较少, 只有当土壤中 CH_4 含量达到一定程度, 且三种排放途径较为通畅时, 才会出现大量的 CH_4 排放。

水稻植株对 CH_4 的运输能力随生长阶段变化而变化, 在抽穗期达到最大值, 随水稻逐渐成熟, 其传输能力逐渐下降^[19]。运输途径的相对重要性在水稻生长的不同阶段也存在差异。生长初期与成熟后期, CH_4 主要通过冒气泡与液相扩散的方式运输, 而生长盛期主要是稻株通气组织在运输途径中起作用。关于水稻根系如何吸收土壤中 CH_4 的机理及过程目前尚不明确。有学者认为, 水稻根际水溶液与根系内部形成的较大的 CH_4 浓度梯度, 可能是 CH_4 向根系扩散的主要动力, 使其通过皮层气化和自由扩散的方式进入通气组织^[20]。然而也有学者认

为, 水稻根部细胞有能力主动吸收溶解在根部周围土壤水溶液中 CH_4 并使其进入通气组织^[21]。

2 水稻根系特征与稻田 CH_4 排放的关系

根系是水稻植株吸收水分和养分重要部位, 也是水稻重要的运输路径及通气组织之一, 其对 CH_4 排放影响显著。稻株根系形态生理在 CH_4 的产生和排放过程中具有重要作用(图 2)。目前, 有关水稻根系特征与稻田 CH_4 排放的关系已有较多研究。

2.1 水稻根系形态特征与稻田 CH_4 排放的关系

2.1.1 水稻根系生物量与稻田 CH_4 排放的关系

水稻根系生物量是指稻株根部的生物质量, 是水稻生长的重要指标之一, 不仅影响稻株生长发育和稻田土壤质量, 还对稻田 CH_4 排放过程具有重要作用。通常水稻根系越发达, 其生物量就越大。研究表明, 水稻根系生物量与 CH_4 排放通量呈正相关, 原因是根冠比小(根系生物量小)的品种, 吸收与固定的碳量高, 其 CH_4 排放通量少^[22]。有学者认为, 水稻根系大小和构造很大程度上决定了 CH_4 排放的差异, 一方面较大的根系通常具有较强的活力, 可产生更多根系分泌物和脱落物, 为 CH_4 的产生提供更多的底物; 另一方面大的根系可增加与土壤中 CH_4 的接触面积, 从而增加稻株体内 CH_4 的传输通道, 促进 CH_4 排放^[23]。但也有研究观察到, 根系活力强、根系生物量大且根冠比较小的稻株 CH_4 排放量较低, 但籽粒产量较高^[24]。

2.1.2 水稻根数、根长、根体积与稻田 CH_4 排放的关系

稻田 CH_4 的排放速率及通量与水稻根系长度、根数、根体积等特征呈正相关关系, 具有较高的根长、根数、根体积等特征的稻株, 能够促进 CH_4 氧化, 从而降低稻田 CH_4 的排放通量^[25, 26]。有研究发现, CH_4 排放量与根体积和根孔隙度呈正相关关系, CH_4 运输速率与水稻根系长度呈正相关关系, 随根系长度减小而减小, 随稻株根数增加而增加^[27]。但也有研究表明, CH_4 排放速率与根体积无关, 与根系比表面积呈极显著正相关^[28]。这是因为在单位面积分泌的有机酸含量一定的情况下, 根系表面积越大, 根系接触的土壤面积就越大, 从而使得根际附近的产甲烷菌活性提高, 导致 CH_4 产量增加。在现有的根系领域研究中, 关于形态特征与稻田 CH_4 排放关系的研究还较少。因此, 根系形态特征与稻田 CH_4 排放的关系, 还需结合根系生理特征(如泌氧能力、分泌物等)进一步深入研究。

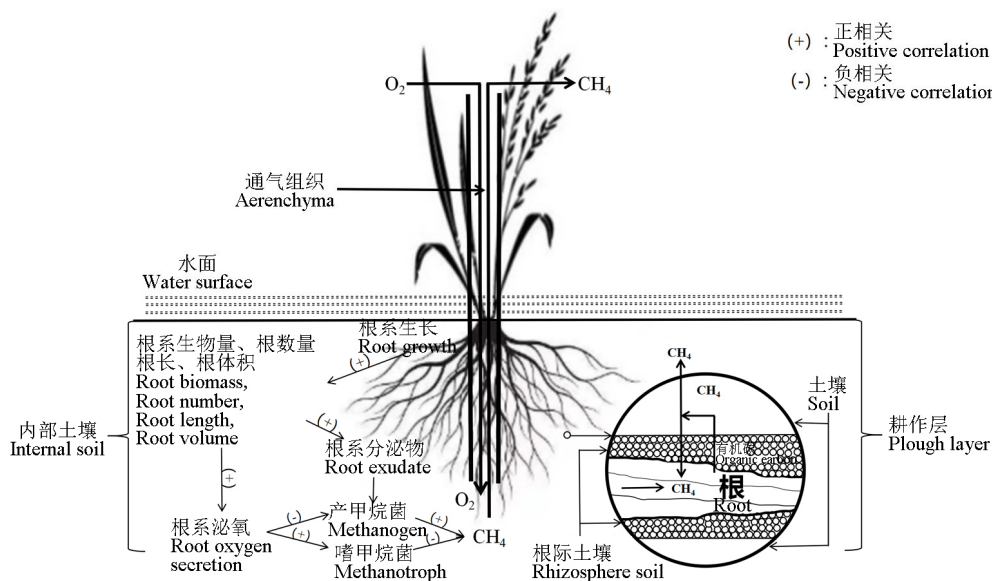
图2 水稻根系与稻田 CH_4 产生与排放的关系

Fig. 2. Relationship of rice roots with methane production and emissions in paddy fields

2.1.3 水稻根系通气组织与稻田 CH_4 排放的关系

水稻能够将地上部吸收的大部分 O_2 运输到根系,主要是由于通气组织的存在。通气组织是指皮层中的空气间隙组织,一直从叶连接到根系。根系通气组织直接接触土壤中的 CH_4 ,很大程度上能够影响稻田 CH_4 排放^[29]。根系通气组织能够把地上部分光合作用产生的 O_2 高效地传递到根系以满足根系的呼吸作用和其他酶促反应的需要,从而使根际处于相对氧化状态,保证根系的活力和生长发育^[30]。

水稻根系通气组织通过泌氧和 CH_4 运输来影响 CH_4 的生成与排放,但根系通气组织与 CH_4 排放的关系研究较少,研究结果也具有争议。水稻根系通气组织的形成可提高根系泌氧能力,使稻株在缺氧条件下更有效地运输 O_2 ,加速 CH_4 氧化,也能通过提高土壤氧化还原电位(Eh)来抑制 CH_4 的产生,从而导致 CH_4 排量降低。有研究表明, CH_4 排放与根系通气组织大小呈显著负相关关系,通气组织较大的水稻表现出较高的根系泌氧能力及较低的 CH_4 排放通量^[31]。水稻根系通气组织结构的大小和面积比均与泌氧能力呈正相关,根系通气组织不发达,泌氧能力就弱, CH_4 排放速率及通量就高^[32]。也有学者认为, CH_4 排放与根系通气组织大小呈正相关关系,原因是大的根系能够提供更多的产 CH_4 底物,也更有利于土壤中的 CH_4 通过稻株排放^[5]。但多数研究结果更倾向于强大的根系通气组织对 CH_4 的产生和排放均具有抑制作用。

2.2 水稻根系生理特征与稻田 CH_4 排放的关系

2.2.1 水稻根系分泌物与稻田 CH_4 排放的关系

稻田 CH_4 主要是土壤中的产甲烷菌利用有机物作为反应底物产生的,这些有机物主要包括相对分子质量低的有机物、高分子的黏胶物质、根细胞脱落物、质子及养分离离子等,如碳水化合物、糖、氨基酸、有机酸、酶及其他化合物。这些物质被土壤中的发酵菌和水解酶分解为产 CH_4 前体,为土壤中的产甲烷菌提供必需的底物,是导致水稻 CH_4 差异排放的关键因素^[33, 34]。有研究观察到,水稻根系分泌物的总量以及甲酸、 CH_3COOH 含量的增加,提高了土壤中有机的含量,为产甲烷菌提供了更多的底物并最终导致 CH_4 产量增加^[35]。此外,产甲烷菌的丰度和活性与根系分泌物中的苹果酸和琥珀酸含量呈正相关关系,根系分泌物中的有机酸含量越低, CH_4 产生的量也就越低^[25, 26]。

不同品种的水稻在不同时期的根系分泌物成分和分泌量也有较大差异,可间接或直接影响土壤中产甲烷菌的活性及 CH_4 的产生速率,致使 CH_4 排量不同^[36, 37]。有研究观察到,水稻在孕穗到抽穗期之间有一个排放峰值,主要是因为在此期间根系释放了较多的分泌物和脱落物,为产甲烷菌提供了丰富的碳源,从而引起了 CH_4 排量的增加^[35];在成熟期 CH_4 产生速率较高,可能是因为水稻在生长中后期根系分泌物和脱落物的量增大,根系分泌有机物的强度越大,产生和排放的 CH_4 就越多^[38]。但最近研究表明,根系分泌物(尤其是苹果酸、柠檬酸等)

会增加 CH_4 氧化菌的活性和丰度, 促进 CH_4 氧化, 从而降低 CH_4 排放^[25]。可见, 水稻根系分泌物与稻田 CH_4 排放的关系较为复杂, 仍需进一步深入研究。

2.2.2 水稻根系泌氧与稻田 CH_4 排放的关系

水稻根系泌氧是一种特殊的生理机制, 是指稻株以通气组织将地上部吸收的 O_2 输送到根系并分泌到根际土壤的过程, 这一过程的主要目的是在长期淹水的条件下使水稻根部能够获得足够的 O_2 以维持其生理活动^[39]。水稻根系泌氧与稻田 CH_4 排放密切相关, 主要有以下几点原因: 1) 水稻根系周围的土壤是稻田 CH_4 产生与排放的重要区域, 根际区域的溶解氧含量可以影响根系周围土壤中产甲烷菌和甲烷氧化菌的数量与活性, 改变土壤 Eh 值以及产 CH_4 前体的形成。2) 水稻根系泌氧使得根表的 Fe^{2+} 被氧化后呈铁膜附着在根系表面, 根表铁膜的沉积会改变根际周围阴阳离子的存在形式, 降低根系周围 pH 值, 同时 Fe^{2+} 在被氧化过程中释放出 H^+ , 也会使得根际 pH 值降低, 从而降低产甲烷菌活性, 抑制 CH_4 产生^[40]。3) 水稻植株通过通气组织将地上部吸收的 O_2 运输到根部, 满足根系呼吸过程中对 O_2 的需求, 同时将 O_2 泌出根外, 在根系周围形成微氧区, 引起 Eh 值提高, 增强根系氧化能力, 进而增强甲烷氧化菌活性, 促进 CH_4 氧化。有研究观察到, 水稻根系泌氧能力与 CH_4 累积排放量之间存在显著的负相关性, 但与根条数、根尖数、根体积、根系通气组织面积比等形态特征呈显著正相关^[26, 41]。根系越大、通气组织越强, 根系泌氧能力越强, 从而增加 CH_4 氧化量; 但大的根系也能够提供更多的产 CH_4 底物, 发达的通气组织也有利于土壤中的 CH_4 通过植株进行排放^[5]。

2.2.3 水稻根系活力与稻田 CH_4 排放的关系

根系氧化力是衡量水稻根系活力的重要指标。水稻根部除了能进行有氧呼吸外, 还可以产生氧化力, 根系氧化能力指根系对其表面的 α -萘胺的氧化能力。水稻根系活力与根系氧化量及其对养分的吸收率之间呈正相关关系, 根系活力越强, 根系氧化能力越强, 引起根际 Eh 值上升, 进而抑制产甲烷菌活性, 增强甲烷氧化菌活性, 促进 CH_4 氧化, 降低 CH_4 排放速率及通量^[42]。有研究表明, 水稻根系氧化力与土壤水溶液中的 CH_4 浓度和稻田 CH_4 排放呈负相关, 与甲烷氧化菌数量呈显著正相关, 随着根系氧化力的增强, 稻田 CH_4 的排放通量呈下降趋势^[43]。水稻的根系活力强, 对稻田 CH_4 的产生与排放可能有两方面的影响: 1) 根系活力强, 根系氧化与泌氧能力往往也强, 导致根际 Eh 值上升, 甲

烷氧化菌活性增强, 从而促进 CH_4 氧化, 降低 CH_4 排量; 2) 根系活力强, 其主动吸收 CH_4 的能力也强, 还能提供更多的产 CH_4 底物, 从而促进 CH_4 的运输与排放。但多数研究结果倾向于前者, 根系活力强的水稻品种对 CH_4 的产生和排放均具有抑制作用。

3 土壤性状与稻田 CH_4 排放的关系

稻田土壤是一个比较复杂的环境, 尤其在淹水条件下。由于受到水稻根系生长发育过程的影响, 再加上自身固有的物理(含水量、有机质、温度、Eh、pH 等)和化学(土壤酶、土壤微生物等)等复杂性状, 土壤成为了影响 CH_4 排放的重要因素。

3.1 土壤理化性状与稻田 CH_4 排放的关系

3.1.1 土壤含水量与稻田 CH_4 排放的关系

CH_4 的产生需要严格的厌氧环境, 而这种环境的形成在很大程度上取决于土壤含水量。只有在水分阻挡 O_2 扩散的情况下, 才能形成厌氧环境, 因此土壤含水量对稻田 CH_4 产生具有决定作用。土壤含水量能够通过多种方式影响 CH_4 的产生与排放, 如影响 O_2 供给、土壤 Eh 值、微生物活性及气体扩散速率等^[44, 45]。一般而言, 含水量低且通透性高的土壤, 产甲烷菌活性就低; 土壤含水量增加, CH_4 产生量也随之增加。

土壤含水量影响 CH_4 产生的主要区域。当土壤含水量低于一定的阈值时, CH_4 的主要产生区域向土壤深层移动, 导致 CH_4 产量显著降低, 而且移动距离和 CH_4 产量的减少都会随着土壤含水量的进一步降低而增大, 原因是 O_2 的传输会随土壤含水量的下降而向土壤深层扩展^[46]。有学者发现, 土壤含水量越高, CH_4 产量就越高, 但当土壤含水量过高时, 也会阻碍 CH_4 的扩散, 从而减少 CH_4 排放^[47]。土壤含水量过高, 大气中的 CH_4 和 O_2 向土壤中扩散受阻; 土壤含水量过低会引起水分胁迫, 导致甲烷氧化菌活性下降; 土壤暴露在空气中一段时间后, CH_4 产率显著降低。因此, 晒田后 CH_4 排量降幅较大。

3.1.2 土壤温度与稻田 CH_4 排放的关系

土壤温度对稻田 CH_4 排放的影响是多方面的。土壤温度不仅会影响有机质的分解速率、 CH_4 的产生速率及运输速率, 还会影响产甲烷菌的活性和数量。最适合 CH_4 氧化的温度范围为 $25\sim 35^\circ\text{C}$, 当土壤温度低于 10°C 或高于 42°C 时, CH_4 氧化量几乎为 0^[48]。当田间温度低于 CH_4 氧化的最适温度时, 产甲烷菌的活性及产甲烷势随着土壤温度升高而加

强,土壤有机物分解及 O_2 消耗加剧,土壤 Eh 值下降,从而促进产甲烷菌生长,增加 CH_4 产量。

土壤温度与稻田 CH_4 排放的关系显著。有学者通过人为控制土壤温度的方法系统研究了土壤温度与稻田土壤 CH_4 排量的关系,比较了 $5^\circ C$ 、 $20^\circ C$ 和 $35^\circ C$ 时土壤 CH_4 的产生量,结果表明,增温显著增加 CH_4 的氧化势,且温度对 CH_4 产生的影响可用阿伦尼乌斯公式($k=Ae^{-E_a/RT}$ 。k 表示反应速率常数, A 表示指前因子(频率因子), E_a 代表活化能, R 是理想气体常数, T 是反应的温度)拟合,温度升高,反应速率常数 k 增大,这会导致 CH_4 的产生量增加。反之 k 减小, CH_4 的产生量也会相应减少^[49]。但也有研究观察到,在较短的时间尺度内,如泡水后的 60 到 105 d 左右,土壤温度与 CH_4 排放量之间存在较好的相关性,然而从整个生长周期来看,这种相关性并不明显^[50]。原因是 CH_4 排放在水稻的全生育期受多种因素综合影响,只有在其他因素较稳定时土壤温度的影响才能显示出来,并直接影响 CH_4 的产生和氧化。

3.1.3 土壤有机质与稻田 CH_4 排放的关系

土壤有机质不仅是植物营养的主要来源,而且能够改善土壤的物理性质,促进微生物和土壤生物的活动,是影响稻田 CH_4 排放的重要因素。淹水条件下,土壤有机质发酵生成一系列有机化合物,如醇类、酚类、脂肪酸类及一些气体等,这些易矿化的简单化合物是产甲烷菌产生 CH_4 的主要碳源和能源。土壤中有有机质含量高,其消耗土壤中的 O_2 就多, Eh 值下降快,从而有利于 CH_4 的产生^[51]。有研究发现,当土壤有机碳含量小于 8 g/kg 时,高生物量的水稻品种会增加稻田 CH_4 排放;而当土壤有机碳含量大于 12 g/kg 时,高生物量的水稻品种则会降低稻田 CH_4 排放^[20]。还有研究观察到, CH_4 排放通量与易矿化碳含量呈线性关系,土壤中可溶性有机碳含量随所添加的有机质的量的增加而增加, CH_4 排放量随有机碳(如秸秆施用量)的增加而增加^[52, 53]。也有研究表明,土壤水溶性碳含量与稻田 CH_4 产量呈显著正相关, CH_4 排放通量与土壤有机质含量呈显著正相关,土壤含碳量越高, CH_4 排放量就越大^[54]。

3.1.4 土壤 Eh 值与稻田 CH_4 排放的关系

土壤 Eh 值是影响稻田 CH_4 产生的重要因素之一。淹水条件下,土壤中溶解的 O_2 被快速消耗,随着有机物质的分解,土壤中的 NO_3^- 、 Fe^{3+} 及 SO_4^{2-} 等依次作为电子受体参与反应,这些氧化还原反应导致土壤 Eh 值降低。产甲烷菌是一种非常严格的

厌氧微生物,且产 CH_4 作用发生在呼吸链最末端,通常只有在土壤 Eh 值非常低的情况下才会进行产 CH_4 作用。一般而言,只有在 Eh 值低于 -150 mV 时,稻田土壤才会产生 CH_4 ,当土壤 Eh 值低于这一数值时, CH_4 排放量随 Eh 值的下降呈指数增加^[55]。当 Eh 值从 -200 mV 降到 -300 mV 时, CH_4 生成量增加 10 倍,排放量增加 17 倍^[56]。已知土壤 Eh 值高于 -150 mV 时, CH_4 的产生会受到自由氧存在的抑制,但当自由氧不存在时, CH_4 在土壤 Eh 值为 50 mV 时就已产生了。土壤 Eh 值主要在两个方面影响稻田 CH_4 排放: 1) 直接影响稻田 CH_4 的产生、排放速率及通量; 2) 改变稻株形态生理从而间接影响 CH_4 的产生和排放。

3.1.5 土壤 pH 值与稻田 CH_4 排放的关系

土壤 pH 值是稻田 CH_4 排放过程中的重要因素。pH 值不仅影响微生物活性,还影响有机质分解。当土壤处于强酸或强碱条件下时,有机质的分解速率明显低于中性或近中性土壤^[57]。主要有以下两点原因: 1) 多数微生物适宜在 $5\sim 7.5$ 的 pH 条件下生长。产甲烷菌生长需中性或近中性的 pH 环境,超出此范围,产甲烷菌活性受抑制, CH_4 产生量减少; 2) 能斯特方程表明,当其他离子浓度固定时, Eh 和 pH 负相关。虽然土壤是一个较强的酸碱缓冲体系,酸性和碱性条件会影响土壤中氧化还原反应的平衡状态,从而改变土壤的 Eh 值。有研究观察到,土壤 pH 值为 $6.9\sim 9.1$, CH_4 产生速率最大, pH 值稍微上升或下降都会导致 CH_4 产量显著降低; pH 值小于 5.75 或大于 8.75 时,土壤产 CH_4 能力消失^[58]。不管是在酸性或是碱性土壤中,淹水后 Fe 还原及 CO_2 累积等过程变化导致其 pH 值接近中性,这种变化趋势不仅出现在水稻土中,也适用于不同类型土壤。淹水过程中,土壤 Eh 值下降, Fe 含量增加,有效态 Cd 含量也会有不同的变化趋势,这些复杂的化学和生物过程共同作用,使得土壤在淹水后达到最适合产甲烷菌生存的 pH 值。

3.2 土壤酶学特征与稻田 CH_4 排放的关系

3.2.1 脲酶与稻田 CH_4 排放的关系

土壤脲酶在土壤中分布较广,数量较多,与土壤中氮元素的转化关系密切,是一种专门催化尿素分解的水解酶。尿素是有机态氮肥,施入土壤后少部分溶于土壤溶液,通过氢键作用被土壤吸附,其余大部分在脲酶的作用下,水解成 NH_3 和 CO_2 ,然后以 NH_4^{+} 的形式被植物吸收和土壤胶体吸附,从而为 CH_4 产生提供了更多底物^[59]。

脲酶对稻田 CH_4 排放影响显著,施入土壤中的

酰胺态氮在土壤脲酶的作用下转化为氨^[60]。有研究表明, 脲酶活性对土壤有机质、全氮以及速效氮的水平具有正向调控作用, 脲酶活性增加, 会加速尿素分解, 增加供氮水平, 参与土壤氮素循环^[61]; CH_4 排放通量与脲酶活性呈极显著正相关, 脲酶活性越高, 为产甲烷菌提供的底物越多, CH_4 排放就越多^[62]。脲酶抑制剂通过抑制脲酶活性, 延缓酰胺态氮的水解, 降低土壤中 NH_4^{4+} 生成速度, 进而延缓酰胺态氮肥的肥效, 降低由氨挥发造成的氮素损失, 提高植物对氮素的吸收利用效率。相关研究表明, 施用脲酶或硝化抑制剂可降低 CH_4 排放, 但其作用机制并不一致。有学者认为, 施用脲酶/硝化抑制剂是通过抑制土壤硝态氮转化速率, 从而降低 CH_4 排放, 原因是脲酶/硝化抑制剂可延缓土壤中氮素转化过程, 使铵态氮在土壤中的浓度保持在一个较高的水平, 从而为产甲烷菌提供更多的底物, 减少 CH_4 的产生^[63]。也有学者认为, 脲酶/硝化抑制剂通过影响土壤产甲烷菌和甲烷氧化菌来影响 CH_4 排放, 原因是这些微生物在土壤中氮素转化过程中起着关键的作用, 它们的数量和活性直接影响 CH_4 的产生和消耗^[64]。

3.2.2 其他一些酶与稻田 CH_4 排放的关系

CH_4 排放与土壤酶种类/活性方面的研究较少。目前, 土壤酶的研究主要集中在水解酶和氧化还原酶两大类, 其中蔗糖酶是水解酶中被广泛研究的一种酶。蔗糖酶的底物是蔗糖, 其在土壤的生化反应过程中起着重要作用, 可以增加土壤中易溶性营养物质的含量。有研究发现, 蔗糖酶与土壤中的其他元素、有机质含量和微生物种群等因素间存在一定的相关性, CH_4 排放通量与蔗糖酶活性和微生物量碳呈显著正相关, 与纤维素酶活性呈显著负相关^[65]。土壤过氧化氢酶作为一种氧化还原酶, 能催化过氧化氢的分解, 并且将土壤内的有毒物质快速分解成对水稻无害的小分子物质, 释放出 O_2 , 可以有效控制土壤氧化的强度和方向, 进而影响土壤 CH_4 的氧化^[62]。

3.3 土壤微生物与稻田 CH_4 排放的关系

3.3.1 产甲烷菌与稻田 CH_4 排放的关系

产甲烷菌是稻田 CH_4 产生过程中的关键因素。从系统发育的角度看, 其属于严格的厌氧生物。产甲烷古菌种类众多, 目前已确定的产甲烷古菌可分为 7 目, 其中稻田产甲烷菌主要是甲烷杆菌目、甲烷胞菌目、甲烷八叠球菌目等^[66]。有研究观察到, 产甲烷菌的群落丰度和活性越高, 稻田 CH_4 的产生速率和排放通量越高^[67]。

影响产甲烷菌群落丰度和活性的因素有很多, 主要有以下几个方面: 1) O_2 浓度。产甲烷菌只能生存在厌氧环境中, 改变 O_2 浓度会对其群落结构和代谢过程产生影响, 进而影响 CH_4 排放^[68]。随着 O_2 浓度的增加, 产甲烷菌的群落丰度和活性降低, 但 O_2 浓度过高时, 产甲烷菌的代谢活动会被完全抑制, CH_4 排放也随之受抑制。2) 土壤质地和含水量。土壤质地和含水量可影响土壤通气状况进而影响产甲烷菌的活性与代谢过程, 最终影响 CH_4 产生速率及通量。不同土壤类型中产甲烷菌数量存在差异, 近中性土壤中产甲烷菌数量较多, 而偏酸性的老田中产甲烷菌数量较少^[69]。不同土壤类型中产甲烷菌活性也不同, 黏质土壤通气状况差, 利于产甲烷菌生长, 但其对产甲烷菌的底物供给较少, 且对 Eh 值的变化有较强缓冲作用, 淹水后土壤 Eh 值升高, 从而抑制了产甲烷菌活性, 导致 CH_4 生成量较少。砂质、壤质土壤则相反。有研究表明, 稻田 CH_4 排放量与土壤黏粒含量呈负相关, 与土壤砂粒含量呈正相关, 黏质土壤 CH_4 的平均排放通量显著低于壤质和砂质土壤^[70, 71, 72]。3) 温度。产甲烷菌对温度敏感, 不同类型产甲烷菌的最适生长温度各不相同^[73]。有学者认为, 温度不仅影响产甲烷菌的群落构成, 还影响其体内生化过程中相关酶的活性及功能, 进而影响 CH_4 排放^[74]。4) pH 值。土壤 pH 值也会影响产甲烷菌的群落结构及活性, 进而影响 CH_4 产量。有研究观察到: 在较高 pH 的土壤条件下, 产甲烷菌代谢的主要途径是乙酸发酵型途径; 而在较低 pH 值的土壤环境中, 氢营养型途径就会成为产甲烷菌代谢的主要途径^[75]。5) 施肥。施肥也会使土壤产甲烷菌的群落结构与活性发生变化, 进而影响 CH_4 产生速率, 且产甲烷菌对不同类型肥料反应不同。有学者认为施肥可以增加水稻不同生育期内产甲烷菌的丰度和多样性, 绿肥效果尤其明显^[76]。但也有学者发现, 施用氮肥会抑制稻田产甲烷菌和 I 型甲烷氧化菌的生长^[77]。还有研究观察到, 秸秆还田能够增加土壤产甲烷菌的相对丰度, 且不同秸秆之间无显著差异^[64]。

3.3.2 甲烷氧化菌与稻田 CH_4 排放的关系

甲烷氧化菌在土壤 CH_4 氧化过程中起主要作用, 一般认为稻田 CH_4 氧化主要由甲烷氧化菌完成。甲烷氧化菌是一类以 CH_4 为唯一碳源和能源的好氧细菌, 稻田排放的 CH_4 是未能被甲烷氧化菌氧化的部分。现有研究发现的好氧甲烷氧化菌主要分为两个门: 疣微菌门和变形菌门, 在稻田等自然湿地中, 主要以变形菌门为主^[78]。甲烷氧化菌参与的 CH_4

氧化是一个生化过程, 其中关键的一个酶是 MMO。MMO 具有两种类型: 含铜膜结合酶(pMMO)和含铁可溶性酶(sMMO), 这两种形式的 MMO 具有不同的架构、活性位点和化学机理, 且在底物选择上存在特异性, pMMO 只能专一地氧化一些短链化合物, 而 sMMO 的底物能氧化芳香族及烯烃类化合物^[15]。甲烷氧化菌首先利用 MMO 激活 CH_4 , 将其氧化成 CH_3OH , CH_3OH 在甲醇脱氢酶(MDH)的作用下转化成甲醛(CH_2O)^[79]。这一过程是产甲烷菌在缺氧环境中进行的核心环节, 同时也是缺氧—有氧界面的重要微生物过程。生成的 CH_2O 再被甲醛脱氢酶(HDO)催化, 生成 CH_3COOH 和另一种还原型辅酶 NADH。 CH_3COOH 在乙酰辅酶 A 合成酶的作用下, 与辅酶 A 结合生成乙酰辅酶 A, 同时释放出 NADH。乙酰辅酶 A 可以进一步进入三羧酸循环进行氧化分解, 最终氧化为 H_2O 和 CO_2 ^[14]。

通常甲烷氧化菌群落丰度和活性越大, 稻田 CH_4 排放速率及通量越低^[67]。影响甲烷氧化菌群落丰度和活性的因素与产甲烷菌具有一定的共现性, 但作用方向不同^[80], 主要有以下几点: 1) O_2 浓度。土壤中 O_2 浓度的增加会增加甲烷氧化菌的群落结构和活性, 促进 CH_4 氧化。但甲烷氧化菌只有在一定的 O_2 浓度阈值内才会保持较高的活性, 且不同甲烷氧化菌对 O_2 的敏感程度不同; 2) 土壤含水量。适当增加土壤含水量, 可以解除甲烷氧化菌的休眠状态并使其活化, 从而促进 CH_4 氧化, 降低排放通量^[64]; 3) 温度。不同甲烷氧化菌对温度的耐受程度存在显著差异, 但与产甲烷菌相比, 其对温度相

对不敏感, 最适温度大约为 $25\sim 35\text{ }^\circ\text{C}$ ^[48]; 4) pH 值。尽管在 pH 为 $2.8\sim 8.0$ 的条件下均可监测到甲烷氧化菌的存在, 但大多数甲烷氧化菌更适应中性或近中性环境, 其活性在较低或较高的 pH 条件下均会下降, CH_4 排放速率及通量也会随之下降^[81]; 5) 施肥。施肥对土壤甲烷氧化菌的群落结构和活性具有显著影响, 且甲烷氧化菌对不同的肥料类型有不同响应。有研究观察到, 单独施生物炭肥能够增加土壤中甲烷氧化菌数量, 而在配施氮肥的条件下, 不仅可以增加甲烷氧化菌的数量, 也能够增加产甲烷菌的数量, 但甲烷氧化菌的增长幅度明显高于产甲烷菌^[82]。

4 展望

稻田 CH_4 的排放是个十分复杂的过程, 如图 3 所示。水稻植株对稻田 CH_4 排放起关键作用, 其中以水稻根系对 CH_4 排放的影响最为显著, 而土壤也是影响稻田 CH_4 排放的重要因素之一。因此, 研究水稻根系与土壤性状就具有一定的必要性和紧迫性。近年来, 研究者在稻田 CH_4 排放方面取得了较多的研究成果, 但在稻田 CH_4 的产生和排放机制方面仍有待深入研究。今后可进一步从以下方面开展研究:

4.1 进一步研究水稻植株与稻田 CH_4 排放的关系

水稻植株通过光合、呼吸作用及根系分泌作用为产甲烷菌提供前体物质及根际厌氧环境, 通过根际泌氧活动增强甲烷氧化菌活性从而促进 CH_4 氧

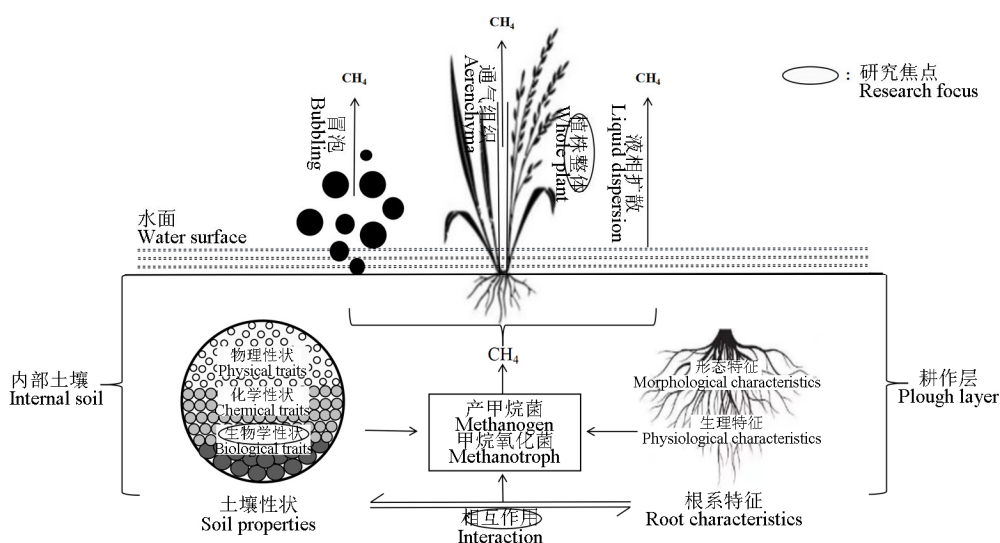


图3 水稻根系和土壤性状与稻田 CH_4 产生与排放的关系

Fig. 3. Relationship between rice roots and soil properties and methane production and emissions in paddy fields

化, 还通过通气组织将 CH_4 排向大气。以往的研究大多从稻株地上部、地下部以及 CH_4 的产生、氧化和运输等单方面或单过程开展, 今后应利用来源更广泛的水稻品种、特殊的遗传材料进一步从稻株整体形态生理以及解剖(通气组织和维管束等)特征或多方面和多过程探究稻田 CH_4 排放的生物学机理。

4.2 深入研究土壤生物学性状与稻田 CH_4 排放的关系

稻田 CH_4 产生和氧化过程取决于土壤中相关微生物的群落结构/活性与酶的种类/活性, 因此可通过调节稻田土壤与 CH_4 产生和排放密切相关的微生物的群落结构与酶的种类/活性性状, 进而有效调控稻田 CH_4 排放。未来应加强研究土壤生物学性状(酶、微生物等)对稻田 CH_4 排放的调控效应及其机制, 明确能够有效减少 CH_4 减排的土壤酶和微生物类群特征。

4.3 加强研究水稻根系和土壤相互作用与稻田 CH_4 排放的关系

水稻根系通过分泌作用对根系周围环境产生影响, 造成根际效应, 改变土壤理化性状, 进而影响 CH_4 排放, 而土壤理化性状又反过来影响水稻根系生长。目前的研究多集中于根系或者土壤等单因素对稻田 CH_4 排放的影响, 而对于根-土互作与稻田 CH_4 排放的关系研究较少, 根-土具体如何相互作用影响 CH_4 排放尚未明确。建议今后加强对水稻根系与土壤相互作用对稻田 CH_4 排放影响的研究, 为实现水稻丰产与固碳减排协同提供重要理论依据。

4.4 开发固碳减排与水稻丰产协同的调控措施

稻田生态系统的碳汇与碳排以及水稻产量形成的过程均可以被干涉和调控。建议今后从这两个方面开发与研制实现固碳减排与水稻丰产协同的调控措施: 1) 进一步优化肥水运筹等栽培方式, 提高水稻植株与稻田土壤的固碳能力, 在减排的基础上增加籽粒产量。2) 研制安全、绿色且固碳减排与丰产效果显著的植物生长调节剂(如激素)或生物学产品(如酶与微生物制品), 以突破环境因素的限制来挖掘水稻高产低排的潜能。

参考文献:

[1] Cai Y, Zheng Y, Bodelier P L E, Conrad R, Jia Z. Conventional methanotrophs are responsible for atmospheric methane oxidation in paddy soils[J]. *Nature Communications*, 2016, 7(1): 11728.

[2] Ma Y, Liu D, Schwenke G, Yang B. The global warming potential of straw-return can be reduced by application of

straw-decomposing microbial inoculants and biochar in rice-wheat production systems[J]. *Environmental Pollution*, 2019, 252: 835-845.

[3] IPCC. Climate change 2023: synthesis report [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2023: 36.

[4] 林明明, 刘小玲, 林杏. 我国水稻生产现状及发展趋势[J]. *农业科学*, 2023, 13(6): 562-567.

Lin M M, Liu X L, Lin X. Status and development trend of rice production in china[J]. *Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 13(6): 562-567. (in Chinese with English abstract)

[5] Tian H, Lu C, Ciais P, Michalak A M, Josep G, Canadell, Saikawa E, Huntzinger D N, Gurney K R, Sitch S, Zhang B, Yang J, Bousquet P, Bruhwiler L, Chen G, Dlugokencky E, Friedlingstein P, Melillo J, Pan S, Poulter B, Prinn R, Saunio M, Schwalm C R, Wofsy S C. The terrestrial biosphere as a net source of greenhouse gases to the atmosphere[J]. *Nature*, 2016, 531(7593): 225-228.

[6] 夏龙龙, 颜晓元, 蔡祖聪. 我国农田土壤温室气体减排和有机碳固定的研究进展及展望[J]. *农业环境科学学报*, 2020, 39(4): 834-841.

Xia L L, Yan X Y, Cai Z C. Research progress and prospect of greenhouse gas mitigation and soil carbon sequestration in croplands of China[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2020, 39(4): 834-841. (in Chinese with English abstract)

[7] Roland F A E, Darchambeau F, Morana C, Bouillon S, Borges A V. Emission and oxidation of methane in a meromictic, eutrophic and temperate lake (Dendre, Belgium)[J]. *Chemosphere*, 2017, 168: 756-764.

[8] Chandra R, Takeuchi H, Hasegawa T. Methane production from lignocellulosic agricultural crop wastes: A review in context to second generation of biofuel production[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2012, 16(3): 1462-1476.

[9] Conrad R. Importance of hydrogenotrophic, acetoclastic and methylotrophic methanogenesis for methane production in terrestrial, aquatic and other anoxic environments: a mini review[J]. *Pedosphere*, 2020, 30(1): 25-39.

[10] Ray S, Jin J O, Choi I, Kim M. Recent trends of biotechnological production of polyhydroxyalkanoates from C1 carbon sources[J]. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2023, 10: 907500.

[11] Evans P N, Boyd J A, Leu A O, Woodcroft B J, Parks D H, Hugenholtz P, Tyson G W. An evolving view of methane metabolism in the Archaea[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2019, 17(4): 219-232.

[12] Bao Z, Okubo T, Kubota K, Kasahara Y, Tsurumaru H, Anda M, Ikeda S, Minamisawa K. Metaproteomic identification of diazotrophic methanotrophs and their localization in root tissues of field-grown rice plants[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(16): 4685-4694.

- 5043-5052.
- [13] Ho A, Kerckhof F M, Luke C, Reim A, Krause S, Boon N, Bodelier P L E. Conceptualizing functional traits and ecological characteristics of methane-oxidizing bacteria as life strategies[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2013, 5(3): 335-345.
- [14] Malyan S K, Bhatia A, Kumar A, Gupta D K, Singh R, Kumar S S, Tomer R, Kumar O, Jain N. Methane production, oxidation and mitigation: A mechanistic understanding and comprehensive evaluation of influencing factors[J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 572: 874-896.
- [15] Koo C W, Rosenzweig A C. Biochemistry of aerobic biological methane oxidation[J]. *Chemical Society Reviews*, 2021, 50(5): 3424-3436.
- [16] Dunfield P F, Yuryev A, Senin P, Smirnova A V, Stott M B, Hou B, Ly B, Saw J H, Zhou Z, Ren Y, Wang J, Mountain B W, Crowe M A, Weatherby T M, Bodelier P L E, Liesack W, Feng L, Wang L, Alam M. Methane oxidation by an extremely acidophilic bacterium of the phylum Verrucomicrobia[J]. *Nature*, 2007, 450(7171): 879-882.
- [17] Yan C, Xu J, Zhong W, Lin Y, Lin X, Zhu J, Jia Z. Effect of elevated CO₂ on methanotrophs in the rhizosphere of rice plant[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(6): 1881-1888.
- [18] Ku H H, Hayashi K, Agbisit R, Villegas-Pangga G. Evaluation of fertilizer and water management effect on rice performance and greenhouse gas intensity in different seasonal weather of tropical climate[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 601: 1254-1262.
- [19] Wei X, Fan L, Li Y, Wang W, Zhu Z, Zhuran M, Shen J, Kim P J, Wu J, Ge T, Dorodnikov M. Subsurface methane dynamics of a paddy field under long-term fertilization: ¹³C-evidence from in-situ belowground labeling[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2021, 325: 129285.
- [20] 江瑜, 管大海, 张卫建. 水稻植株特性对稻田甲烷排放的影响及其机制的研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(2): 175-181.
Jiang Y, Guan D H, Zhang W J. The effect of rice plant traits on methane emissions from paddy fields: a review[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2018, 26(2): 175-181. (in Chinese with English abstract)
- [21] 沈学良, 田光蕾, 周元昌, 王纓. 水稻生物学特性对稻田甲烷排放的影响[J]. 农学学报, 2020, 10(2): 75-80.
Shen X L, Tian G L, Zhou Y C, Wang Y. Rice biological characteristics: effects on methane emission from paddy fields[J]. *Journal of Agriculture*, 2020, 10(2): 75-80. (in Chinese with English abstract)
- [22] 黄亚男, 傅志强, 王勃然, 李超. 水稻根际特性与甲烷排放相关性研究[J]. 华北农学报, 2020, 35(5): 115-123.
Huang Y N, Fu Z Q, Wang B R, Li C. Study on the correlation between rhizosphere characteristics and methane emission in rice[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2020, 35(5): 115-123. (in Chinese with English abstract)
- [23] Maurer D, Kiese R, Kreuzwieser J, Rennenberg H. Processes that determine the interplay of root exudation, methane emission and yield in rice agriculture[J]. *Plant Biology*, 2018, 20(6): 951-955.
- [24] Ding H, Jiang Y, Cao C. Deep rice root systems reduce methane emissions in rice paddies[J]. *Plant and Soil*, 2021, 468: 337-352.
- [25] Zheng H, Fu Z, Zhong J, Long W. Low methane emission in rice cultivars with high radial oxygen loss[J]. *Plant and Soil*, 2018, 431: 119-128.
- [26] Chen Y, Li S, Zhang Y, Li T, Ge H, Xia S, Gu J, Zhang H, Lü B, Wu X, Wang Z, Yang J, Zhang J, Liu L. Rice root morphological and physiological traits interaction with rhizosphere soil and its effect on methane emissions in paddy fields[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 129: 191-200.
- [27] Abiko T, Obara M. Enhancement of porosity and aerenchyma formation in nitrogen-deficient rice roots[J]. *Plant Science*, 2014, 215: 76-83.
- [28] 钟娟, 傅志强, 刘莉, 祝志娟, 郑华斌. 水稻植株甲烷传输能力与根系特性的相关性分析[J]. 作物杂志, 2017(4): 105-112.
Zhong J, Fu Z Q, Liu L, Zhu Z Z, Zheng H B. Correlation analysis of methane transport capacity and root characteristics in rice[J]. *Crops*, 2017(4): 105-112. (in Chinese with English abstract)
- [29] 任孝俭, 彭雨瑄, 韩凯艳, 邓志明, 崔克辉. 水稻植株对稻田甲烷排放的影响及其生物学机理研究进展[J]. 中国农学通报, 2022, 38(36): 80-87.
Ren X J, Peng Y X, Han K Y, Deng Z M, Cui K H. Effect of rice plants on methane emission from paddy fields and its biological mechanism: A review[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(36): 80-87. (in Chinese with English abstract)
- [30] Cheng H, Tam N F Y, Wang Y, Li S, Chen G, Ye Z. Effects of copper on growth, radial oxygen loss and root permeability of seedlings of the mangroves *Bruguiera gymnorhiza* and *Rhizophora stylosa*[J]. *Plant and Soil*, 2012, 359: 255-266.
- [31] Iqbal M F, Liu S, Zhu J, Zhao L, Qi T, Liang J, Luo J, Xiao X, Fan X. Limited aerenchyma reduces oxygen diffusion and methane emission in paddy[J]. *Journal of Environmental Management*, 2021, 279: 111583.
- [32] Fang K, Dai W, Chen H, Wang J, Gao H, Sha Z, Cao L. The effect of integrated rice-frog ecosystem on rice morphological traits and methane emission from paddy fields[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 783: 147123.
- [33] Waldo N B, Hunt B K, Fadely E C, Moran J J, Neumann R B. Plant root exudates increase methane emissions through direct and indirect pathways[J]. *Biogeochemistry*, 2019, 145: 213-234.

- [34] Conrad R. Microbial ecology of methanogens and methanotrophs[J]. *Advances in Agronomy*, 2007, 96: 1-63.
- [35] Han C, Liu B, Zhong W. Effects of transgenic Bt rice on the active rhizospheric methanogenic archaeal community as revealed by DNA - based stable isotope probing[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2018, 125(4): 1094-1107.
- [36] Kimura M, Murase J, Lu Y. Carbon cycling in rice field ecosystems in the context of input, decomposition and translocation of organic materials and the fates of their end products (CO_2 and CH_4)[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(9): 1399-1416.
- [37] 孙会峰, 周胜, 陈桂发, 付子轼, 刘国兰, 宋祥甫. 水稻品种对稻田 CH_4 和 N_2O 排放的影响[J]. 农业环境科学学报, 2015, 34(8): 1595-1602.
Sun H F, Zhou S, Chen G F, Fu Z S, Liu G L, Song X F. Effects of rice cultivars on CH_4 and N_2O emissions from rice fields[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2015, 34(8): 1595-1602. (in Chinese with English abstract)
- [38] Bhattacharyya P, Dash P K, Swain C K, Padhy S R, Roy K S, Neogi S, Berliner J, Adak T, Pokhare S S, Baig M J, Mohapatra T. Mechanism of plant mediated methane emission in tropical lowland rice[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 651: 84-92.
- [39] 王丹英, 韩勃, 章秀福, 邵国胜, 徐春梅, 符冠富. 水稻根际含氧量对根系生长的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(5): 803-808.
Wang D Y, Han B, Zhang X F, Shao G S, Xu C M, Fu G F. Influence of rhizosphere oxygen concentration on rice root growth[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(5): 803-808. (in Chinese with English abstract)
- [40] 欧媛. 典型湿地植物根系泌氧对根际氧化还原环境的影响[D]. 南京: 南京师范大学, 2016.
Ou Y. Effects of root oxygenation on rhizosphere redox environment of typical wetland plants[D]. Nanjing: Nanjing Normal University, 2016. (in Chinese with English abstract)
- [41] 李奕林. 水稻根系通气组织与根系泌氧及根际硝化作用的关系[J]. 生态学报, 2012, 32(7): 2066-2074.
Li Y L. Relationship among rice root aerenchyma, root radial oxygen loss and rhizosphere nitrification[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(7): 2066-2074. (in Chinese with English abstract)
- [42] 陈璐. 中粳品种演进对水稻产量、根系形态生理和稻田甲烷排放的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2016.
Chen L. Effects of genetic evolution on grain Yield, root morphology and physiology in mid-season japonica rice and methane emission in paddy soil[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2016. (in Chinese with English abstract)
- [43] Gutierrez J, Atulba S L, Kim G, Kim P J. Importance of rice root oxidation potential as a regulator of CH_4 production under waterlogged conditions[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2014, 50: 861-868.
- [44] 张欣悦, 肖启涛, 刘臻婧, 廖远珊, 谢晖. 典型农业流域池塘甲烷浓度及扩散排放特征[J]. 农业环境科学学报, 2023, 42(4): 931-942.
Zhang X Y, Xiao Q T, Liu Z J, Liao Y S, Xie H. Dissolved methane concentration and diffusion emission characteristics of ponds in a typical agricultural catchment[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2023, 42(4): 931-942. (in Chinese with English abstract)
- [45] 武开阔, 张哲, 武志杰, 冯良山, 宫平, 白伟, 冯晨, 张丽莉. 不同秸秆还田量和氮肥配施对玉米田土壤 CO_2 排放的影响[J]. 应用生态学报, 2022, 33(3): 664-670.
Wu K K, Zhang Z, Wu Z J, Feng L S, Gong P, Bai W, Feng C, Zhang L L. Effects of different amounts of straw return and nitrogen fertilizer application on soil CO_2 emission from maize fields[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(3): 664-670. (in Chinese with English abstract)
- [46] 张涵, 唐常源, 禰映雪, 江涛, 黄品怡, 杨秋, 曹英杰. 珠江口红树林土壤甲烷和二氧化碳通量特征及其影响因素研究[J]. 生态环境学报, 2022, 31(5): 939-948.
Zhang H, Tang C Y, Xuan Y X, Jiang T, Huang P Y, Yang Q, Cao Y J. The regular pattern and influencing factors of CO_2 and CH_4 fluxes from mangrove soil[J]. *Ecology and Environment Sciences*, 2022, 31(5): 939-948. (in Chinese with English abstract)
- [47] Kuzyakov Y, Horwath W R, Dorodnikov M, Blagodatskaya E. Review and synthesis of the effects of elevated atmospheric CO_2 on soil processes: No changes in pools, but increased fluxes and accelerated cycles[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 66-78.
- [48] Zhang L, Dumont M G, Bodelier P L E, Adams J M, He D, Chu H. DNA stable-isotope probing highlights the effects of temperature on functionally active methanotrophs in natural wetlands[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 149: 107954.
- [49] Fan L, Dippold M A, Thiel V, Ge T, Wu J, Kuzyakov Y, Dorodnikov M. Temperature sensitivity of anaerobic methane oxidation versus methanogenesis in paddy soil: Implications for the CH_4 balance under global warming[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(2): 654-664.
- [50] 张怡彬, 徐洋, 王洪媛, 王绍莲, 翟丽梅, 刘宏斌. 稻蟹共生系统温室气体排放特征及其影响因素[J]. 农业资源与环境学报, 2022, 39(5): 931-939.
Zhang Y B, Xu Y, Wang H Y, Wang S L, Zhai L M, Liu H B. Greenhouse gas emission characteristics and influencing factors of rice-crab symbiosis system[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2022, 39(5): 931-939. (in Chinese with English abstract)
- [51] 唐珍妮, 刘艺轩, 周旭东, 余珂, 于志国. 极端干旱对长江漫滩湿地温室气体排放的影响——以南京八卦洲湿地为例[J]. 中国农村水利水电, 2023(4): 69-81.

- Tang Z N, Liu Y X, Zhou X D, Yu K, Yu Z G. Effects of extreme drought on greenhouse gas emissions in yangtze floodplain wetland: a case study of Baguazhou wetland in Nanjing[J]. *China Rural Water and Hydropower*, 2023(4): 69-81. (in Chinese with English abstract)
- [52] Nan Q, Xin L, Qin Y, Waqas M, Wu W. Exploring long-term effects of biochar on mitigating methane emissions from paddy soil: A review[J]. *Biochar*, 2021, 3(2): 125-134.
- [53] Wu X, Wang W, Xie K, Yin C, Hou H, Xie X. Combined effects of straw and water management on CH₄ emissions from rice fields[J]. *Journal of Environmental Management*, 2019, 231: 1257-1262.
- [54] 韩雪, 陈宝明. 增温对土壤 N₂O 和 CH₄ 排放的影响与微生物机制研究进展[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(11): 3906-3914.
- Han X, Chen B M. Progress in the effects of warming on soil N₂O and CH₄ emission and the underlying micro-bial mechanisms[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(11): 3906-3914. (in Chinese with English abstract)
- [55] 马静, 徐华, 蔡祖聪. 施肥对稻田甲烷排放的影响[J]. *土壤*, 2010, 42(2): 153-163.
- Ma J, Xu H, Cai Z C. Effect of fertilization on methane emissions from rice fields[J]. *Soils*, 2010, 42(2): 153-163. (in Chinese with English abstract)
- [56] 甘德欣, 黄璜, 蒋廷杰, 黄梅. 免耕稻-鸭复合系统减少甲烷排放及其机理研究[J]. *生态与农村环境学报*, 2011, 21(2): 1-6.
- Gan D X, Huang H, Jiang T J, Huang M. Decrease in CH₄ emission and its mechanism in no-tillage rice-duck complex system[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2011, 21(2): 1-6. (in Chinese with English abstract)
- [57] 蒋梦蝶, 何志龙, 孙赞, 周维, 胡荣桂, 林杉. 尿素和生物质炭对茶园土壤 pH 值及 CO₂ 和 CH₄ 排放的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2018, 37(1): 196-204.
- Jiang M D, He Z L, Sun Y, Zhou W, Hu R G, Lin S. The effect of wheat-straw derived biochar on the soil pH and emissions of CO₂ and CH₄ from tea garden soil[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(1): 196-204. (in Chinese with English abstract)
- [58] 顾航, 肖凡书, 贺志理, 颜庆云. 湿地微生物介导的甲烷排放机制[J]. *微生物学报*, 2018, 58(4): 618-632.
- Gu H, Xiao F S, He Z L, Yan Q Y. Microbial driven methane emission mechanisms in wetland ecosystems[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58(4): 618-632. (in Chinese with English abstract)
- [59] 张志勇, 于旭昊, 熊淑萍, 马新明, 王小纯, 刘洋, 闫广轩, 李永革. 耕作方式与氮肥减施对黄褐土麦田土壤酶活性及温室气体排放的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2020, 39(2): 418-428.
- Zhang Z Y, Yu X H, Xiong S P, Ma X M, Wang X C, Liu Y, Yan G X, Li Y G. Effects of tillage methods and nitrogen fertilizer reduction on soil enzyme activities and greenhouse gas emissions of wheat yellow cinnamon soil[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2020, 39(2): 418-428. (in Chinese with English abstract)
- [60] Zaman M, Nguyen M L, Blennerhassett J D, Quin B F. Reducing NH₃, N₂O and-N losses from a pasture soil with urease or nitrification inhibitors and elemental S-amended nitrogenous fertilizers[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 44(5): 693-705.
- [61] 邓欧平, 李翰, 熊雷, 邓良基, 周伟, 贾凡凡. 秸秆、猪粪混施对麦田根际土壤过氧化氢酶与蔗糖酶活性的影响[J]. *土壤*, 2018, 50(1): 86-92.
- Deng O P, Li H, Xiong L, Deng L J, Zhou W, Jia F F. Effect of mixed application of rice-wheat straws and pig manure on soil enzyme activities in wheat-growth field[J]. *Soils*, 2018, 50(1): 86-92. (in Chinese with English abstract)
- [62] 周文涛, 戈家敏, 王勃然, 龙攀, 徐莹, 傅志强. 不同水稻品种甲烷排放与土壤酶的关系[J]. *农业环境科学学报*, 2020, 39(11): 2675-2682.
- Zhou W T, Ge J M, Wang B R, Long P, Xu Y, Fu Z Q. Relationship between methane emissions and soil enzymes of different rice varieties[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2020, 39(11): 2675-2682. (in Chinese with English abstract)
- [63] 周旋, 吴良欢, 戴锋, 董春华. 生化抑制剂组合与施肥模式对黄泥田稻季 CH₄ 和 N₂O 排放的影响[J]. *生态与农村环境学报*, 2018, 34(12): 1122-1130.
- Zhou X, Wu L H, Dai F, Dong C H. Effects of combined biochemical inhibitors and fertilization models on CH₄ and N₂O emission from yellow clayey field during rice growth season[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2018, 34(12): 1122-1130. (in Chinese with English abstract)
- [64] Conrad R, Klose M, Lu Y, Chidthaisong A. Methanogenic pathway and archaeal communities in three different anoxic soils amended with rice straw and maize straw[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 4.
- [65] Wang K, Li F, Dong Y. Methane emission related to enzyme activities and organic carbon fractions in paddy soil of south china under different irrigation and nitrogen management[J]. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2020, 20: 1397-1410.
- [66] Alpana S, Vishwakarma P, Adhya T K, Inubushi K, Dubey S K. Molecular ecological perspective of methanogenic archaeal community in rice agroecosystem[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 596: 136-146.
- [67] Pump J, Pratscher J, Conrad R. Colonization of rice roots with methanogenic archaea controls photosynthesis-derived methane emission[J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(7): 2254-2260.
- [68] 李小飞, 侯立军, 刘敏. 长江口沉积物甲烷产生潜力与产甲烷菌群落特征[J]. *环境科学学报*, 2019, 39(5): 1035-1045.

- 1682-1690.
- Li X F, Hou L J, Liu M. Methane production potential and methanogens community in the sediments of the Yangtze Estuary[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 39(5): 1682-1690. (in Chinese with English abstract)
- [69] Pan X, Li H, Zhao L, Yang X, Su J, Dai S, Ning J, Li C, Cai G, Zhu G. Response of syntrophic bacterial and methanogenic archaeal communities in paddy soil to soil type and phenological period of rice growth[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2021, 278: 123418.
- [70] 党慧慧, 刘超, 伍翥嵘, 王圆媛, 胡正华, 李琪, 陈书涛. 不同播期粳稻稻田甲烷排放及综合效益研究[J]. *生态环境学报*, 2021, 30(7): 1436-1446.
- Dang H H, Liu C, Wu Z R, Wang Y Y, Hu Z H, Li Q, Chen S T. Methane emission and comprehensive benefits of japonica rice paddy field with different sowing dates[J]. *Ecology and Environment Sciences*, 2021, 30(7): 1436-1446. (in Chinese with English abstract)
- [71] 毛楠, 刘桂民, 李莉莎, 李小明, 张博, 徐海燕, 吴晓东. 祁连山多年冻土区甲烷排放通量及其影响因素[J]. *生态学杂志*, 2021, 40(6): 1745-1752.
- Mao N, Liu G M, Li L S, Li X M, Zhang B, Xu H Y, Wu X D. Methane flux and its influencing factors in the permafrost region of the Qilian Mountains[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(6): 1745-1752. (in Chinese with English abstract)
- [72] 刘成, 刘晓雨, 张旭辉, 李恋卿, 潘根兴. 基于整合分析方法评价我国生物质炭施用的增产与固碳减排效果[J]. *农业环境科学学报*, 2019, 38(3): 696-706.
- Liu C, Liu X Y, Zhang X H, Li L Q, Pan G X. Evaluating the effects of biochar amendment on crop yield and soil carbon sequestration and greenhouse gas emission using meta-analysis[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(3): 696-706. (in Chinese with English abstract)
- [73] Peng J, Wegner C E, Bei Q, Liu P, Liesack W. Metatranscriptomics reveals a differential temperature effect on the structural and functional organization of the anaerobic food web in rice field soil[J]. *Microbiome*, 2018, 6: 1-16.
- [74] 高思齐, 宋艳宇, 宋长春, 马秀艳, 蒋磊. 增温和外源碳输入对泥炭地土壤碳氮循环关键微生物功能基因丰度的影响[J]. *生态学报*, 2020, 40(13): 4617-4627.
- Gao S Q, Song Y Y, Song C C, Ma X Y, Jiang L. Effects of warming and exogenous carbon input on the abundance of key microbial functional genes of carbon-nitrogen cycle in peatland soil[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(13): 4617-4627. (in Chinese with English abstract)
- [75] Kotsyurbenko O R, Friedrich M W, Simankova M V, Nozhevnikova A N, Golyshin P N, Timmis K N, Conrad R. Shift from acetoclastic to H_2 -dependent methanogenesis in a west siberian peat bog at low pH values and isolation of an acidophilic methanobacterium strain[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(7): 2344-2348.
- [76] 赵晓萌, 刘婧娜, 易丽霞, 朱波, 代红翠, 胡跃高, 曾昭海. 绿肥还田对双季稻根际土壤产甲烷古菌群落结构的影响[J]. *作物学报*, 2015, 41(5): 30-39.
- Zhao X M, Liu J N, Yi L X, Zhu B, Dai H C, Hu Y G, Zeng Z H. Community structure of methanogens from double-rice rhizosphere soil as affected by green manure incorporation[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(5): 30-39. (in Chinese with English abstract)
- [77] Wang P X, Yang Y D, Wang X Q, Zhao J, Peixoto L, Zeng Z H, Zang H D. Manure amendment increased the abundance of methanogens and methanotrophs but suppressed the type I methanotrophs in rice paddies[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2020, 27: 8016-8027.
- [78] 蔡元锋, 贾仲君. 土壤大气甲烷氧化菌研究进展[J]. *微生物学报*, 2014, 54(8): 841-853.
- Cai Y F, Jia Z J. Research progress of atmospheric methane oxidizers in soil[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2014, 54(8): 841-853. (in Chinese with English abstract)
- [79] Hogendoorn C, Pol A, Nuijten G H L, Op den Camp H J. Methanol production by “Methylococcus” SolV under different growth conditions[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(18): e01188-20.
- [80] Zhou B, Chen R, Peng S, Zhang Z, Lin X, Wang Y. Variations in methanogenic and methanotrophic communities resulted in different methane emissions from paddy soil applied with two types of manure[J]. *Agronomy*, 2023, 13(5): 1268.
- [81] Tate K R. Soil methane oxidation and land-use change: From process to mitigation[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 80: 260-272.
- [82] 许欣, 陈晨, 熊正琴. 生物炭与氮肥对稻田甲烷产生与氧化菌数量和潜在活性的影响[J]. *土壤学报*, 2016, 53(6): 1517-1527.
- Xu X, Chen C, Xiong Z Q. Effects of Biochar and Nitrogen Fertilizer Amendment on Abundance and Potential Activity of Methanotrophs and Methanogens in Paddy Field[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2016, 53(6): 1517-1527. (in Chinese with English abstract)