## 水稻根际微生物及其驱动的土壤碳氮磷循环

尹丹<sup>1,2</sup>,朱忆雯<sup>2,3</sup>,胡敏<sup>4</sup>,徐乐<sup>1\*</sup>,于焕云<sup>2\*</sup>

(1长江大学农学院,湖北荆州 434000;2 广东省科学院生态环境与土壤研究所,广东广州 510650; 3 广东工业大学环境科学与工程学院,广东广州 510006;4 常州大学环境科学与工程学院,江苏常州 213164)

**摘要:**水稻根际微生物是指水稻根系与土壤紧密接触区域内的微生物,其对水稻生长、养分利用及土壤碳、 氮、磷等养分循环具有重要影响。探讨水稻根际微生物驱动的土壤碳、氮和磷循环的关键过程及主要影响因 子,为创造有利于微生物活性的微环境,提高养分利用效率提供理论基础。水稻根际微生物驱动的碳循环过程 主要涵盖微生物固碳、有机碳矿化、甲烷排放。这些过程主要受外源有机质输入,如秸秆还田、施用有机肥的 影响,其次是受水分条件的影响;氮循环过程则主要包括微生物固氮、硝化作用、反硝化作用和厌氧氨氧化, 这些过程主要受施肥管理和土壤理化性质如 pH 和有机碳含量的显著影响;而磷循环的主要过程则为有机磷矿 化和无机磷溶解,这些过程主要受到土壤含磷水平及微生物可利用性碳的影响。为了更好地利用水稻根际功能 微生物,在今后的研究中,需要定量评估水稻根际微生物驱动的碳、氮、磷循环关键过程的不同影响因子的相 对贡献,并通过优化关键影响因子来实现对这些关键过程的定向调控;同时利用单细胞拉曼光谱技术结合合成 微生物组的方法,在控制条件下设计和优化功能可靠的"有益碳、氮、磷循环功能微生物群落",从而促进生物 肥料的研发应用,并改善全球农业生产对化学物质的依赖,保障粮食安全。

关键词:水稻根际微生物;影响因子;功能微生物;碳循环;氮循环;磷循环

# Rice rhizosphere microbiomes and their driving cycling of soil carbon, nitrogen, and phosphorus

 $\label{eq:2.1} {\rm YIN} \ {\rm Dan}^{1,2}, \quad {\rm ZHU} \ {\rm Yi-wen}^{2,3}, \quad {\rm HU} \ {\rm Min}^4, \quad {\rm XU} \ {\rm Le}^{1*}, \quad {\rm YU} \ {\rm Huan-yun}^{2*}$ 

(1 School of Agriculture, Changjiang University, Jingzhou, Hubei 434000, China; 2 Institute of Ecological Environment and Soil Research, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou, Guangdong 510650, China; 3 School of Environmental Science and Engineering, Guangdong University of Technology, Guangzhou, Guangdong 510006, China; 4 School of Environmental Science and Engineering, Changzhou University, Changzhou, Jiangsu 213164, China)

**Abstract:** Rice rhizosphere microbiomes refer to the microbial communities in the soil near the root system of rice. These microorganisms play a crucial role in rice growth, nutrient utilization, and the cycling of soil nutrients such as carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P). Investigating the key processes and major influencing factors of soil C, N, and P cycling driven by rice rhizosphere microorganisms provides a theoretical foundation for creating microenvironments that enhance microbial activity and improve nutrient utilization efficiency. The rice rhizosphere microbial-driven carbon cycle primarily encompasses microbial carbon sequestration, organic carbon mineralization, and methane emission. These processes are significantly influenced by the addition of exogenous organic matter, such as straw incorporation and the application of organic fertilizers, along with varying water conditions. The nitrogen cycle processes mainly include microbial nitrogen fixation, nitrification, denitrification, and anaerobic ammonia oxidation. These processes are predominantly affected by fertilization practices and soil physicochemical properties, such as pH and organic carbon content. The primary processes of the phosphorus

收稿日期: 2024-03-08 接受日期: 2024-06-02

基金项目: 国家自然科学基金 (42077113); 广东省科学院建设国内一流研究机构行动专项资金 (2020GDASYL-20200104017)。

联系方式: 尹丹 E-mail: 1912114516@qq.com

<sup>\*</sup>通信作者 徐乐 E-mail: 501140@yangtzeu.edu.cn; 于焕云 E-mail: hyyu@soil.gd.cn

cycle involve the mineralization of organic phosphate and the dissolution of inorganic phosphorus, which are chiefly influenced by soil phosphorus content and the availability of microbial carbon. To maximize the utilization of functional microorganisms in the rice rhizosphere, it is necessary to quantitatively evaluate the relative contributions of different influencing factors in the key processes of carbon, nitrogen, and phosphorus cycling driven by rice rhizosphere microorganisms in future research. It is also essential to engineer a "beneficial carbon, nitrogen, and phosphorus cycling functional microbial community" with reliable function using single-cell Raman spectroscopy, combined with synthetic microbiota methods. Ultimately, the goal is to contribute to the development and application of biofertilizers, reducing the global agriculture's reliance on chemical substances, and ensuring food security.

Key words: rice rhizosphere microorganisms; influencing factors; functional microorganisms; carbon cycle; nitrogen cycle; phosphorus cycle

根际是指位于植物根系周围、受根系影响的狭 窄 (几毫米宽) 土体<sup>[1]</sup>。根际微生物是指紧密附着在根 际土上的微生物,其数量众多、类型多样、功能各 异,在生态系统功能和植物健康中起着重要作用<sup>[2]</sup>。 水稻作为一种重要的农作物,与其它作物不同的 是,其大部分生长期均为淹水条件。然而,水稻根 系泌氧作用可使其根际形成一个狭窄的有氧区和微 氧区,因而从水稻根表至土体土壤(非根际土壤)的 氧化还原电位逐渐降低<sup>[3]</sup>。水稻根际的这一氧化还原 梯度供不同生态位的各种微生物功能群栖息,从而 驱动关键元素 [特别是碳 (C)、氮 (N)、磷 (P)] 的生 物地球化学循环<sup>[4]</sup>。

水稻生长过程中的甲烷排放与水稻根际的产甲烷 菌群落组成密切相关的。水稻根际接种枯草芽孢杆菌 (Bacillus subtilis) 和沼泽红假单胞菌 (Rhodopseudomonas palustris) 可显著提高根际碳、氮、磷循环相关的功 能基因丰度,加速土壤碳、氮、磷的周转,从而促 进水稻的生长<sup>60</sup>。此外,水稻根际溶磷微生物可提高 土壤磷的有效性从而帮助水稻从土壤中获取磷四。另 一方面,水稻根际微生物群落的组成和功能受水稻 基因型、生育期、土壤理化性质等多种因素影响图。 例如,籼稻和粳稻招募不同的根际微生物,而且籼 稻富集的细菌类群更多样化,并含有更多具有氮代 谢功能的属,而粳稻富集的类群则较少啊。参与氨氧 化过程的氨氧化细菌主要存在于 pH 6.5~7.5、溶解 氧浓度大于3mg/L条件下,而氨氧化古菌在酸性条 件下具有氧化氨的能力100。水稻土中溶磷菌的丰度随 土壤有机碳含量及不溶性磷、钾和镁含量的增加而 增加[11]。总之,水稻根际微生物是驱动土壤碳、氮、 磷循环的引擎,其组成和功能受到水稻自身及外界 多种因素的影响。

因此,研究水稻土中驱动碳、氮、磷循环的根

际微生物的组成和功能及其影响因素,对于保障水 稻生产力并促进水稻根际微生物固碳、固氮及温室 气体减排均具有重要的指导意义<sup>[12]</sup>。本综述旨在概述 水稻根际微生物多样性和功能基础上,重点阐述水 稻根际微生物驱动的碳、氮、磷循环的关键过程, 并解析影响这些关键过程的主要因子,以期通过调 控这些主要的影响因子优化水稻根际微生物群落组 成和功能,为根际调控提供理论依据。

## 1 水稻根际微生物多样性与功能

水稻根际定殖了许多微生物,主要包括细菌、 真菌和古菌。其中,细菌的数量占比最大,包括 根际促生菌 (PGPR)、产甲烷菌、甲烷氧化菌、固 氮菌、溶磷菌等<sup>[5,13-14]</sup>。Chen等<sup>[15]</sup>对水稻根际微生 物群落的分析发现,在属水平上,根际土壤中主要 有 Anaeromyxobacter、Haliangium、Gemmatimonas、 Acidibacter、Terrimonas、Massilia。进一步研究发 现,不同水稻品种、土壤类型以及不同生育期的 水稻根际土壤微生物物种多样性和丰度均具有差异 性<sup>[16]</sup>。Zhang 等<sup>[9]</sup>通过 16S rRNA 基因高通量测序分 析了不同类型土壤中栽培的籼稻和粳稻的根际微生 物群落组成,研究发现籼稻和粳稻的根际微生物在 门水平上主要有 Deltaproteobacteria、Actinobacteria、 Acidobacteria, Bacteroidetes, Spirochaetes, Chloroflexi, Nitrospirae 和 Verrucomicrobia, 且以上微生物在籼稻 根际的丰度高于粳稻。

已有的研究表明,水稻根际微生物的主要功能 有<sup>[2,13]</sup>:1)促进水稻的生长及营养吸收。例如,水稻 根际促生菌可通过固氮、溶磷、分泌植物激素等方 式调节水稻营养,提高水稻抗氧化能力和光合作 用,改善水稻的生长状况<sup>[17]</sup>;2)帮助水稻抵抗逆境 胁迫并提高其耐受性。Lian等<sup>[18]</sup>研究发现,水稻 SST

基因 (一种耐盐相关基因) 的变化对水稻根际微生物 群落结构有显著影响,且根际微生物有助于水稻抵 抗盐胁迫。此外,水稻根际微生物还能够提高水稻 对重金属的耐受性<sup>[19]</sup>。例如,从水稻根际分离的一株 高效抗重金属的 PGPR 菌株—产气肠杆菌 K6 菌株 对 Cd<sup>2+</sup>、Pb<sup>2+</sup>和 As<sup>3+</sup>都表现出很强的抗性,帮助水稻 抵御重金属胁迫:3) 根际微生物有助于水稻抵御病 原体的入侵。水稻在生长过程中会受到多种病原体 影响,包括破坏性病害,如白叶枯病、条斑病以及 稻瘟病等,而根际微生物可以抑制病原体的生长。 例如,从水稻根际分离的 Pseudomonas mosselii (摩氏 假单胞菌) 923 菌株可以特异性地抑制植物细菌病原 体 Xanthomonas 和真菌病原体 Magnaporthe oryzae 的 生长[20]; 4) 促进根际元素生物地球化学循环。水稻 根际微生物可驱动碳、氮、磷等元素循环。例如, 水稻根际的 Rhizophlytis 属和 Cladochytrium 属微生物 是纤维素和碳水化合物的有效分解者[20-21]。此外,水 稻土中氨化、氮固定,硝化、反硝化、异化硝酸盐 还原为铵, 厌氧氨氧化等氮循环过程都是由相关的 功能微生物驱动[22-23]。水稻根际曲霉菌 (子囊菌门)的 真菌类微生物可以极大地促进土壤磷溶解, 而从枝 南根真菌可以促进磷运输和吸收[12,24]。

水稻根际微生物的群落组成是动态变化的,特 别是细菌群落结构<sup>[25]</sup>,且这种动态变化可受外界环境 因素变化的影响<sup>[26]</sup>,如栽培管理方式、生育期、土壤 类型、施肥等<sup>[26-27]</sup>。同理,驱动碳、氮、磷等元素循 环的水稻根际微生物群落的组成和功能也受到以上 因素的影响,且不同元素循环过程的关键影响因子 具有差异性。

## 2 水稻根际微生物驱动的土壤碳循 环关键过程

碳循环是生态系统中最重要的物质循环之一, 而稻田是地球上最大的人工湿地,同时也是地球上 重要的碳库,因此研究稻田土壤碳循环对全球碳循 环具有重要意义<sup>[28-29]</sup>。微生物是稻田土壤碳循环的重 要参与者,它驱动着多个碳循环过程<sup>[30-31]</sup>,包括碳固 定、有机碳矿化、甲烷代谢等(图 1)。

#### 2.1 微生物固碳

稻田是温室气体排放的主要来源之一,同时也 是一个重要的碳汇,具有很强的碳固存能力,温室 气体减排是其重要的生态功能<sup>[35]</sup>。气候变化是全人类 面临的重大挑战之一,因此充分发挥稻田碳汇功 能,提高其土壤固碳能力至关重要<sup>[36]</sup>。

自养微生物在稻田土壤中广泛存在,根据其能 量来源可分为光能自养型和化能自养型<sup>[37]</sup>。化能自养 微生物可通过氧化各种还原性底物 (如铵、亚硝酸盐



图 1 水稻根际微生物驱动碳、氮、磷元素循环模式<sup>[32-34]</sup> Fig. 1 Microbial driven carbon, nitrogen, and phosphorus cycling patterns in rice rhizosphere

和硫化物)获得代谢能,固定大气、海洋、湿地、土 壤和极端环境中的 CO<sub>2</sub>,这一过程称为化能自养固 碳过程[38]。化能自养微生物的主要固碳途径包括卡尔 文-本森循环 (Clavin-Benson-Bassham cycle, CBB 循 环)、还原性(逆向)三羧酸循环(reductive tricarboxylic acid cycle, rTCA 循环)、还原性乙酰辅酶 A 途径 (reductive acetyl-CoA pathway, WL 途径)及 3-羟基 丙酸/4-羟基丁酸循环 (3-HP/4-HB 循环)[38]。在自然 界中, 化能自养微生物进行固碳的首要途径是通过 CBB 循环,该过程普遍存在于好氧环境下的化能自 养型 α-、β-以及 γ-proteobacteria 纲的微生物中<sup>[38]</sup>。 Rubisco 酶是 CBB 循环的关键限速酶。cbbL 和 cbbM 基因,分别编码核糖体辅助蛋白质 (Rubisco) I型和 II 型的大亚基, 是关键的功能性基因, 已被普 遍应用于环境样本中自养微生物 (包括化能自养细 菌)多样性的分析<sup>[39]</sup>。rTCA循环是另一种重要的化 能自养固碳途径。编码柠檬酸裂解酶的 aclA、aclB 基因可作为 rTCA 循环的生物标记基因。关于这一固 碳途径的研究主要集中在厌氧或微需氧环境中的化 能自养微生物<sup>[38]</sup>。WL 途径被认为是严格厌氧细菌和 古菌最古老的固碳途径[40]。acsA 和 acsB 是编码该途 径关键酶一氧化碳脱氢酶 (CODH) 和乙酰辅酶 A 合 酶 (ACS) 的功能基因。通过 WL 途径实现自养碳固 定的化能自养微生物是一些能够利用氢作为电子供 体的严格厌氧菌株, 主要包括产乙酸菌、硫酸盐还 原菌和产甲烷菌等[<sup>18]</sup>。3-HP/4-HB 循环是贫营养环境 中化能自养微生物的主要固碳途径,乙酰辅酶A羧 化酶是该循环途径的关键酶之一, accA 基因是编码 这种酶的功能基因。

根据以上分析,我们推测水稻根际化能自养固 碳微生物的固碳途径以CBB循环、rTCA循环及 WL途径为主,但目前对水稻根际环境中研究比 较多的化能自养微生物主要为参与CBB循环的微 生物<sup>[41]</sup>。Zhu等<sup>[42]</sup>采用DNA-SIP技术研究了稻田土 壤中自养微生物的组成,发现大约28.9%的OTUs 属于氨氧化细菌(AOB)和亚硝酸盐氧化细菌(NOB)。 在所有土壤中,*Nitrosospira*类群占据主导地位, 并且在升温条件下,80.4%的固碳细菌被归类为 *Nitrosomonasnitrosa*。Tang等<sup>[38]</sup>采用*cbbL*基因高通 量测序技术结合 qPCR分析,研究了水稻根际携带 *cbbL*基因的化能自养微生物主要属于变形菌门 和放线菌门。其中,丰度水平最高的前5(TOP5)物种 为*Variovorax paradoxus*、uncultured proteobacterium、 Ralstonia pickettii、Thermononospora curvata、 Azoarcus sp.KH33C。水稻根际携带 cbbL 基因的化能 自养微生物组成受土壤有机碳、微生物生物量碳、 溶解有机碳含量和土壤容重显著影响<sup>[41]</sup>。

研究发现,秸秆还田和施用有机肥可提高土壤 有机碳、微生物生物量碳、溶解性有机碳及总氮含 量,从而显著提高根际土壤固碳基因 cbbL 的相对丰 度及土壤微生物固碳关键酶 RubisCO 的活性,促进 自养微生物固碳[41]。柏菁等[43]采用 gRCR 技术研究了 磷素添加对水稻根际土壤中3条重要 CO,固定途径 关键基因 (cbbL、cbbM、accA 和 aclB) 丰度的影响, 发现磷素添加改变了根际土壤自养固碳微生物的丰 度,随水稻生长,磷素添加对自养固碳微生物数 量的影响减弱;但与添加磷素相比,水分条件对微 生物固碳过程的影响更大。持续淹水由于可提高土 壤中微生物可利用碳的含量,从而有利于微生物固 碳<sup>[40]</sup>。Zhang 等<sup>[44]</sup>探讨了有机污染物 2,3,4,5-四氯联 苯(CB 61), 4'-羟基-2,3,4,5-四氯联苯(4'-OH-CB 61), 2,2',4,4'-四溴二苯醚 (BDE 47), 三环唑 (TRI) 和芘对水稻根际固碳途径的影响,发现 4'-OH-CB 61、TRI及 BDE 47 导致 Calvin 循环中限速酶核 酮糖-1,5-二磷酸羧化/氧化酶 (Rubisco) 活性降低 (6.96%~33.44%), 以及编码 Rubisco 小亚基的基因 OsRBCS2-5下调 (-6.80<log2 FC<-2.13), 这与水稻产 量的降低相吻合。以上研究结果揭示了有机污染导 致水稻减产的分子机制,有助于提高人们对全球有 机污染土壤作物生长和碳固存能力的认识。

#### 2.2 有机碳矿化

有机碳矿化是指土壤中的有机碳在微生物作用 下分解为 CO<sub>2</sub> 的过程,同时也是土壤碳循环中一个 重要的过程<sup>[36,45]</sup>。植物根际激发效应对土壤有机碳矿 化有重要影响,可能会导致原土壤有机质矿化抵消 部分土壤固碳作用。因此,研究植物根际激发效应 及其主要影响因子,对于理解土壤有机碳矿化与平 衡具有重要意义<sup>[46]</sup>。根际激发效应是根-微生物-土 壤有机质共同作用的结果,其通过增加微生物的生物 量和活性实现,并受生物和非生物因子的调控<sup>[47-48]</sup>。 植物可通过根际激发效应调节有机质的分解,包括 提高或抑制土壤有机碳的分解,被称为正、负激发 效应<sup>[49]</sup>。Zhu 等<sup>[50]</sup>采用<sup>13</sup>C稳定性同位素标记技术研 究了水稻根际激发效应,发现水稻生长过程中根际 分泌物输入的量与速率影响 CO<sub>2</sub> 的释放,水稻生长 前期 (40 天前) 表现为负激发效应,在水稻生长后期 (52 天后) 表现为正激发效应; 而对 CH<sub>4</sub> 的释放整个 水稻生育期均表现为正激发效应, 并随水稻生长逐 渐增加。此外, 施加氮肥可减少水稻根系和微生物 之间的氮竞争, 提供额外的电子受体, 降低胞外酶 活性, 从而降低水稻根际激发效应<sup>[50]</sup>。水分管理条件 显著影响水稻根际激发效应<sup>[46]</sup>。持续淹水条件下, CO<sub>2</sub> 的根际激发效应为正激发效应, 而落干条件下 为负激发效应; 持续淹水条件下, CH<sub>4</sub> 的根际激发 效应为较强的正激发效应, 而落干条件可降低 CH<sub>4</sub> 的根际激发效应。

水稻土有机碳的矿化过程还受到温度、微塑 料、施肥制度、Fe(III)含量等多种因素的影响。研 究发现,升温没有显著改变微生物生物量,但提高 了寡营养细菌的相对丰度, 而底层土壤 (15-30 cm) 中寡营养细菌占优势,因此寡营养细菌驱动的稳 定性有机质的分解对增温更敏感,全球变暖更易 引起底层土壤的碳损失[5]。此外,微塑料添加增强了 土壤水解酶活性,并提高了有机质分解相关微生物 Ruminiclostridium 1, Mobilitalea, Xylanophilum, Anaerobacteriu, Papillibacter, Syntrophomonadaceae 及 Ruminococcaceae UCG 013 的相对丰度,从而促 进了有机碳矿化[52]。张雅蓉等[53]研究了5种施肥模 式(不施肥、平衡施用化肥、25%和50%有机肥氮 替代化肥氮和单施有机肥)下,黄壤性水稻土有机碳 的矿化特征,发现长期有机肥与化肥配施显著提高 水稻根际和非根际土壤的总有机碳及活性碳组分含 量,增加有机碳矿化量。此外,含氧淹水条件下, 添加 Fe(III) 显著降低土壤有机碳矿化,而淹水厌氧 条件下,添加 Fe(III) 显著降低有机质分解,但提高 CO<sub>2</sub> 排放并抑制 CH<sub>4</sub> 排放<sup>[54]</sup>。

#### 2.3 甲烷排放

甲烷是一种强效的温室气体,对全球变暖有 重要影响<sup>[53]</sup>。水稻土甲烷排放是甲烷产生,氧化并通 过水稻通气系统从土壤释放到大气中的最终结果。 甲烷排放与产甲烷菌和甲烷氧化菌的活动密切相 关<sup>[2,56]</sup>。

乙酸营养型和氢营养型是稻田土壤中产甲烷菌 最主要的微生物类群<sup>[57]</sup>。通常认为产甲烷菌主要存在 于缺氧的非根际土中,而有些研究发现相比非根际 土,水稻根际支持更高的甲烷产量和更多产甲烷古 菌的存在,这可能与根际的根系分泌物可提供更多 的能量及有机底物有关<sup>[2,26]</sup>。据报道,氢营养型的 *Methanocellales* 及乙酸营养型的 *Methanosaetaceae* 在稻田根际甲烷生成中发挥了关键的作用,而 Methanomicrobiaceae 和 Methanosarcinaceae 也是活 跃的根际产甲烷菌<sup>[2]</sup>。

稻田土壤中, CH<sub>4</sub>可以通过好氧或者厌氧途径 代谢,但由于 CH<sub>4</sub> 的厌氧氧化速率极低,所以 CH<sub>4</sub> 被认为主要由好氧甲烷氧化菌氧化,这些好氧细菌 隶属于变形菌门(如I型和II型)和疣微菌门<sup>[2]</sup>。与产 甲烷菌类似, 根际土壤中好氧甲烷氧化菌的丰度高 于非根际土壤,但非根际土壤仍然是稻田生态系统 中甲烷氧化菌的最大储库[58-59]。已从稻田生态系统分 离鉴定的甲烷氧化菌大部分都属于γ变形菌纲的 I型 甲烷氧化细菌, 而分离的 α 变形菌纲 II 型甲烷氧 化细菌在物种水平上仍未被完全鉴定,这可能是由 Methylocystis 属和 Methylosinus 属 II 型成员中 16S rRNA 和 pmoA 基因序列的高度相似性造成的[60]。水 稻根际土中甲烷氧化菌主要分属于两个科:变形菌纲 γ亚类的甲基球菌科和 α 亚类的甲基孢囊菌科。甲基 球菌科主要的属为 Methylobacter、Methylomonas、 *Methylomicrobium*、*Methylococcus*、*Methylocaldum* 及 Methylosphaera; 甲基孢囊菌科主要包含 Methylosinus 和 Methylocystis<sup>[58-59]</sup>。

稻田土壤甲烷排放受水稻品种、气候、有机质 添加、施氮、水分管理等多种因素影响[61]。研究发 现, 高产水稻品种增加了分配给籽粒的光合产物的 量,减少了根际沉积碳,因而降低了产甲烷菌的底 物可利用率,从而可减少甲烷排放<sup>[62]</sup>。此外,高生物 量的水稻品种通常具有发达的根系系统,可释放更 多的氧气,从而促进甲烷氧化菌氧化甲烷[63]。升温和 提高 CO<sub>2</sub> 浓度均可增加甲烷排放。据报道,每升温 1℃,稻田甲烷排放量增加12.6%<sup>[64]</sup>;在CO<sub>2</sub>浓度平 均增加180 mg/L条件下,甲烷排放量可增加20%~ 40%[65]。与去除秸秆比,秸秆还田可以增加甲烷排 放166]。在有机碳含量高的稻田土壤中可以通过去除秸 秆并减少粪肥施用量来降低甲烷排放并保持水稻产 量。施用生物炭可使稻田甲烷排放量平均减少13%, 这可能是由于土壤容重降低和土壤 pH 值增加, 从而 增加了甲烷氧化菌丰度和甲烷氧化速率[63-64]。施氮对 甲烷排放的影响表现为: 低氮水平可促进甲烷排 放,但随施氮量的增加,甲烷排放逐渐降低[67-69]。与 持续淹水比,非连续淹水条件可降低甲烷排放。甲 烷排放量与非淹水的总天数密切相关,单次和多次 排干水可分别将 CH<sub>4</sub> 排放量平均减少 33% 和 64%<sup>[70]</sup>。 总之,甲烷排放受产甲烷菌和甲烷氧化菌共同影 响,调控这些微生物促进甲烷氧化并抑制甲烷产 生,是减缓 CH<sub>4</sub> 排放的潜在可行方法<sup>[2,71]</sup>。

## 3 水稻根际微生物驱动的土壤氮循 环关键过程

氮是植物生长不可或缺的营养元素,施氮肥是 提高水稻产量的重要途经之一<sup>[15]</sup>。但由于氮肥的利用 效率通常较低<sup>[72]</sup>,氮肥的过度使用和滥用已成为农业 生产中一个很严峻的问题,因此提高作物氮肥利用 效率一直备受关注。微生物驱动土壤氮循环,而植 物可以通过根系分泌物重塑根际微生物群落,进而 影响根际土壤氮循环及植物的氮利用效率<sup>[73]</sup>。所以根 际微生物驱动的土壤氮素循环是研究的一大热点。 土壤氮循环主要包括生物固氮、有机氮矿化、硝 化、反硝化、硝酸盐异化还原为铵、厌氧氨氧化等<sup>[74]</sup> (图 1)。

#### 3.1 微生物固氮

微生物固氮是指微生物将气态氮转化为氨的过 程。大气中的氮气是自由可获得氮的最大储库,但 只有携带固氮酶的微生物才能利用它,将氮气固定 为氨[74]。目前已知的有铁铁 (FeFe)、钒铁 (VFe) 及钼 铁 (MoFe) 3 种不同类型的固氮酶。固氮酶复合物 主要由 nifH 编码的固氮还原酶 (铁蛋白) 和 nifDK 编码的固氮酶(钼铁蛋白)两部分组成[71-72]。anfH、 vnfH或 nifH 编码含铁电子转移蛋白,又称铁蛋白 或固氮酶还原酶, nifH 被认为是研究固氮微生物 的分子标记[75-76]。固氮微生物是植物根际生态系统中 调节氮营养的重要功能微生物[77]。据报道,地杆菌 属 (Geobacter)、赭黄嗜盐囊菌属 (Haliangium)、厌氧 粘细菌属 (Anaeromyxobacter)、念珠菌固体杆菌属 (Candidatus Solibacter)、厌氧绳菌属 (Anaerolinea)、 芽单胞菌属 (Gemmatimonas)、酸杆菌属 (Acidibacter)、 (Terrimonas)、(Flavisolibacter)、马赛菌属 (Massilia)、 蔷薇色丝状菌属 (Rhodomicrobium) 和 δ-变形菌纲 (Deltaproteobactera) 是水稻根际富集的固氮微生物<sup>[72]</sup>。

影响微生物固氮过程的因素较多,如土壤理化 性质<sup>[78]</sup>、有机肥和无机肥的施用<sup>[79]</sup>、可利用的营养元 素 (氮、磷、钼、铁、钾)<sup>[80]</sup>等。Yang 等<sup>[80]</sup>采用田间 <sup>15</sup>N<sub>2</sub>标记实验测定了生物固氮量,并基于 nifH 基因 高通量测序分析了土壤固氮微生物群落,研究发现 Rubrivivax、Frankia 和 Azospirillum 3 个固氮关键属 对生物固氮量具有显著影响,且土壤粉粒含量和 pH 与生物固氮量呈正相关。Tang 等<sup>[81]</sup>研究了施肥管理 对固氮微生物群落的影响,发现磷和钾的缺乏可导 致 nifH 基因的表达显著降低,且磷的缺乏抑制效应 更大;长期施用秸秆可显著增加固氮菌的数量,但

显著降低 nifH 基因的表达和固氮活性。Liu 等[82] 研究了增加 CO,和氮肥对水稻分蘖期和抽穗期根 际固氮细菌群落的影响。研究发现,在增加 CO,或 常压 CO,条件下, 增施氮肥均显著降低水稻抽穗期 根际土 nifH 基因的丰度;同时增加 CO,和氮肥显著 增加水稻抽穗期根际土 nifH 基因的丰度, 而增加 CO,不施氮肥对水稻抽穗期根际土 nifH 基因的丰度 无显著影响。在增加 CO,条件下,施氮显著增加了 Methylosinus 的相对丰度,而在常压 CO,条件下,施氮 显著降低了 Rhizobium 的相对丰度。外源施加水铁矿或 Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub>可增强水稻土中 Anaeromyxobacter 和 Geobacter 属微生物的固氮活性,这可能与 Anaeromyxobacter 和 Geobacter 属同时具有铁还原功能,外源加入水铁 矿或 Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> 可提高二者的丰度有关<sup>[83]</sup>。此外,研究发 现稻田土壤固氮菌群落在暖温带、热带、亚热带和 中温带4个气候区中存在显著差异,这主要归因于 气候和土壤 pH 的差异,且土壤碳/磷值、pH 和固氮 **菌群落结构是影响稻田土壤潜在固氮酶活性的主要** 因素[84]。

#### 3.2 硝化作用

硝化作用是土壤氮循环中的关键过程,其将还 原性最强的氮化合物转化为氧化性最强的化合物<sup>[85]</sup>。 硝化作用主要由携带硝化相关功能基因的微生物驱 动,如编码氨单加氧酶基因 (*amoA*)。研究发现,硝 化作用易发生在距离根表 2 mm 处,且由于根系分泌 物的存在,根际是硝化菌的热点区域<sup>[82-83]</sup>。

硝化作用主要有两步反应, 氨氧化 (NH₄<sup>+</sup>→NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) 和亚硝化 (NO,-→NO,-)<sup>[86]</sup>。氨氧化作为硝化作用的限 速反应,一直被认为是由氨氧化细菌(AOB)驱动; 后来的研究证明,大量的氨氧化古菌 (AOA) 也参与 了氨氧化[87-89]。2015年年底,科学家发现了全程氨 氧化细菌,能够直接完成从 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>到 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>的氧化<sup>[90]</sup>。 最近的研究表明,全程氨氧化细菌普遍存在于稻田土 壤中[91]。根据 16S rRNA 基因序列的系统发育关系, AOB 可分为3个属,即亚硝化单胞菌属 (β-变形菌 门)、亚硝化螺菌属 (β-变形菌门) 及亚硝化球菌属 (γ-变形菌门)<sup>[92]</sup>。水稻根际的 AOA 主要属于奇古菌 门 (Thaumarchaeota)<sup>[2]</sup>。硝化作用的第二步是将亚硝 酸盐氧化为硝酸盐,它由亚硝酸盐氧化细菌 (NOB) 驱动。与其它氮循环微生物相比, NOB 研究相对较 少<sup>[23,93]</sup>。NOB 是一种化学自养型微生物,生理功能 有限,只能进行亚硝酸盐到硝酸盐的氧化。根据细 胞形态和 16S rRNA 基因序列的系统发育关系, NOB 可分为4个属:硝化杆菌属(α-变形菌门)、硝化刺菌

属 (δ-变形菌门)、硝化球菌属 (γ-变形菌门) 和硝化螺 菌属 (硝化螺菌纲和硝化螺菌门)<sup>[88-89]</sup>。

水稻根际环境中, AOB 群落对于水稻基因型和 环境变化(如土壤深度、水稻生长阶段和氮肥施用) 具有高度的响应性, 而 AOA 群落则相对稳定<sup>[2]</sup>。在 稻田土壤中, AOB 及 AOA 在水稻根际和非根际土 的群落组成均具有明显差异性<sup>[94-95]</sup>。AOB及AOA在 根际土中的丰度均高于非根际土,而且相对于 AOB, AOA 在水稻根际占主导,这可能是由于 AOA 受到 根系渗出物 (氧气、二氧化碳)以及根际效应的影响 大于 AOB<sup>[96-97]</sup>。但在氮受限条件下, AOB 及 AOA 在非根际土的丰度会高于根际土[98]。水分条件也显著 影响水稻根际 AOA 和 AOB 的丰度[99]。AOA 在半干 旱条件下丰度最高,而 AOB 在间歇灌溉条件下丰度 最高。Wang 等[100]研究了4种不同类型的水稻土中 AOA、AOB 以及 NOB 对硝化作用的贡献。研究发 现,在微碱性水稻土中 AOA 占主导,而中性水稻土 中以 AOB 为主, 亚硝盐氧化主要由 Nitrospira 属微 生物驱动。Zhao 等[101]研究了两种不同类型土壤(分 别采自五常和常熟)的氮肥利用效率,发现在同种气 候和管理措施下,相较于常熟地区采集的土壤,从 五常地区采集的土壤表现出更高的氮肥利用效率, 其氮肥损失率较低。微生物群落分析发现, 氨氧化 古菌 (Nitrososphaeraceae) 和亚硝酸盐氧化细菌 (Nitrospira-like)的差异可能是两种类型水稻土氮肥利 用效率不同的主要原因。此外,长期秸秆还田可降 低油菜-水稻轮作土壤中亚硝酸盐氧化菌 (Nitrospiralike) 群落的多样性并影响其群落结构,这主要与秸 秆还田后土壤铵态氮、硝态氮、速效磷和速效钾等 理化性质的变化有关[102]。

#### 3.3 反硝化作用

反硝化作用是微生物将氮氧化物(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>和NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) 逐步还原为气体形式(NO, N<sub>2</sub>O及N<sub>2</sub>)的微生物呼吸 过程<sup>[23,92,103-104]</sup>。反硝化是陆地生态系统中氮损失的重 要途径<sup>[95-96]</sup>。稻田特有的生境为反硝化作用的发生提 供了必要条件,而根际是土壤氮循环的独特区域, 在土壤反硝化中扮演重要角色<sup>[105-106]</sup>。反硝化过程由 4 个独立的步骤组成,分别由硝酸还原酶、亚硝酸还 原酶、一氧化氮还原酶和氧化亚氮还原酶催化,对 应的编码基因分别为 nar、nir、nor 和 nos<sup>[107]</sup>。反硝 化第二步 NO<sub>2</sub><sup>-</sup>还原为 NO 是反硝化过程的限速步 骤,该步骤的关键基因为 nirK 和 nirS<sup>[107]</sup>。反硝化最 后一步 N<sub>2</sub>O 还原为 N<sub>2</sub> 可直接影响水稻根际 N<sub>2</sub>O 排 放,该步骤的关键基因为 nosZ<sup>[107,98]</sup>。水稻根际土中 nirK 和 nirS 基因的丰度显著高于非根际土,而根际 土中 nosZ 基因的丰度显著低于非根际土,这进一步 证实了根际土壤 N<sub>2</sub>O 释放高于非根际土壤的观测结 果<sup>[98]</sup>。在门水平上,反硝化微生物主要属于变形菌 门,携带功能基因 nirK、nosZ I 和 nosZ II 的变形菌 门微生物主要为α-变形菌和γ-变形菌,而携带功能 基因 nirS 的变形菌门微生物主要为γ-变形菌<sup>[108]</sup>。 在科或属水平上,水稻根际发现的反硝化细菌主 要有 Rhodospirillaceae、Alcaligenes、Sorangium、 Flavobacterium、Hydrogenophaga、Ferritrophicum、 rhodococcus、Acinetobacter 及 Azospirillum 等<sup>[109]</sup>。

反硝化过程为微生物驱动,影响微生物活性的 因素都可影响反硝化过程[110]。影响反硝化过程的 因素较多,如水分管理、pH、秸秆还田等<sup>[106]</sup>。Chen 等<sup>110</sup>研究了3种不同的水分管理即连续灌溉(C)、干 湿交替(J)、控水模式(G)对水稻整个生育期根际土 壤反硝化强度的影响,发现水稻根际土壤硝酸盐还 原酶及亚硝酸盐还原酶活性随水分管理的不同而不 同, 表现为 C>J>G, 且随着水稻生长, 3 种水分管 理模式下土壤硝酸盐还原酶、亚硝酸盐还原酶活性 均呈下降趋势,成熟期活性最低。不同类型的秸秆 还田也可影响水稻根际反硝化的潜力。谢婉玉等[11] 研究了施用水稻、小麦及玉米3种不同类型的秸秆 对水稻生育期内 N<sub>2</sub>O 排放的影响,发现在水稻生育 期内,水稻秸秆处理显著增加了 nosZ 和 nirS 的基因 丰度,从而增加了水稻生长期 N<sub>2</sub>O 排放量,而小麦 秸秆和玉米秸秆处理对反硝化功能基因及 N<sub>2</sub>O 排放 量无显著影响。

稻田反硝化是 N<sub>2</sub>O 的重要排放源,其对全球气 候变化具有重要影响<sup>[106]</sup>。另一方面,反硝化是稻田 生态系统中重要的氮损失途径,降低了氮肥的利用 效率,造成了严重的经济损失<sup>[112]</sup>。所以很多研究致 力于探索如何减少稻田 N<sub>2</sub>O 排放及氮素的损失。目 前认为,优化氮施用量、以铵态氮肥代替硝态氮 肥、生物炭改良、施用硝化抑制剂并采用先进的灌 溉技术可有效降低反硝化和 N<sub>2</sub> 排放<sup>[103]</sup>。

#### 3.4 厌氧氨氧化

厌氧氨氧化 (anammox) 是在厌氧条件下,以氨 为电子供体,亚硝酸根为电子受体,产生氮气和水 的生物反应,通常被描述为 NO<sub>2</sub><sup>-</sup>+NH<sub>4</sub><sup>+</sup>→N<sub>2</sub><sup>[70,106-107]</sup>。 厌氧氨氧化过程是氮循环过程中一个重要的环节, 同反硝化过程一样,厌氧氨氧化过程是稻田合成氮 肥损失的重要途径<sup>[113-116]</sup>。水稻根际被认为是厌氧氨 氧化的热点区域<sup>[117-118]</sup>。Nie 等<sup>[119]</sup>采用 CARD-FISH、 同位素示踪技术、qPCR 分析和 16S rRNA 基因克隆 文库,研究了根际和非根际稻田土壤中 anammox 细 菌的存在、活性、功能基因丰度及其对氮气产生的 贡献,发现水稻根际土存在显著的厌氧氨氧化反 应,其对氮气产生的贡献为31%~41%,速率为N<sub>2</sub> 0.33~0.64 nmol/(g·h, 土)。类似的, Xu 等<sup>[120]</sup>利用 <sup>15</sup>N 稳定同位素技术测定了水稻根际及非根际土中 厌氧氨氧化的原位活性,发现厌氧氨氧化在非根际 土的活性高于根际土,其对铵消耗的贡献分别为 13.3% (非根际)和 5.3% (根际)。因此,根际为 anammox 细菌提供了一个有利的生境,这些细菌对氮 循环过程具有重要影响。稻田土壤厌氧氨氧化细菌 主要有如下5个属: Candidatus Brocadia、Candidatus Kuenenia, Candidatus Anammoxoglobus, Candidatus Jettenia、Candidatus Scalindua<sup>[115]</sup>。功能基因 hzs 由 3个亚基组成,分别是 hzsA、hzsB 和 hzsC,是定量 厌氧氨氧化细菌的特异性分子标记,而厌氧氨氧化 细菌的多样性和功能基因的丰度通常可作为评价生 物脱氮的微生物指标[121-123]。

稻田中影响厌氧氨氧化过程的因素较多,如温 度、pH、施肥方式、有机碳、底物及生育期的变化 等,且不同深度和类型的稻田土壤中,厌氧氨氧化 活性在水平和垂直方向有很大差异[118, 124-126]。Shan 等凹7研究发现,当温度从5℃增加到25℃时,厌氧 氨氧化活性在 N 0.4~1.7 nmol/(g·h) 变化, 但当温度 从 25℃ 增加到 35℃ 时, 厌氧氨氧化活性反而下 降; 类似的, 在 pH 为 7.3 时, 厌氧氨氧化活性最 高,且在此基础上调高 pH 对厌氧氨氧化速率的抑制 大于调低 pH。此外,添加葡萄糖和乙酸盐显著降低 厌氧氨氧化速率,这可能与厌氧氨氧化细菌属于化 能自养微生物有关[110,118-119]。厌氧氨氧化的基因 (hzsB) 丰度随水稻生育期变化而不同,其中,分蘖期根际 土壤 hzsB 基因丰度最高,且根系分泌物中琥珀酸的 浓度与 hzsB 基因的丰度显著相关[118]。施肥管理也会 影响厌氧氨氧化活性, Sun 等[127]设置了化肥、化 肥+秸秆、化肥+秸秆+绿肥及化肥+秸秆+绿肥+综合 管理4种不同的管理模式,4年田间试验结果表明, 绿肥配合化肥处理下厌氧氨氧化活性最高。

## 4 水稻根际微生物驱动的土壤磷循 环关键过程

磷在很多土壤中含量丰富,但可被植物利用的 磷只占一小部分,因为大多数磷是以正磷酸盐形式 与土壤颗粒紧密结合<sup>[128-129]</sup>。磷在土壤中以有机和无 机两种形式存在,无机磷溶解和有机磷矿化是最重 要的土壤磷循环过程(图1)<sup>[122-123]</sup>。微生物在土壤磷循 环及调节磷有效性方面发挥着关键作用<sup>[130-132]</sup>。

#### 4.1 无机磷溶解

无机磷溶解的主要机制为微生物产生有机酸, 降低土壤 pH,而较低的土壤 pH 可促进有机磷在土 壤中的溶解,这是因为酸性环境有利于有机磷的分 解和解吸<sup>[132-133]</sup>。参与无机磷溶解的典型基因 gcd 可 直接控制葡萄糖的氧化途径和周质空间的酸化<sup>[134]</sup>。 据研究报道,古菌、细菌和真菌是溶解磷和动员磷 的主要微生物。据估计,土壤中能够溶解磷的细菌 和真菌分别占细菌和真菌总数的 1%~50% 和 0.1%~ 0.5%<sup>[135]</sup>。研究发现,水稻根际同时存在厌氧和好 氧溶磷菌丰度高于好氧溶磷菌丰度<sup>[136]</sup>。已报道的水 稻根际溶磷微生物包括 Bacillus、Pseudomonas、 Rhizobium 及 Enterobacter 等属<sup>[137]</sup>。Panhwar 等<sup>[138]</sup>从 好氧水稻土和植物样品中分离出 43 株溶磷细菌,分 离的菌株主要隶属于芽孢杆菌属。

研究发现,低磷水平更能激活水稻根际土壤 溶磷微生物,且根瘤菌 (Rhizobiales) 和放线菌 (Actinomycetales) 在水稻土磷溶解过程中起主导作 用[139]。此外,溶磷微生物能够影响植物的生长发 育、营养吸收以及抗病抗逆等重要的生理过程。 Aslam 等[140]研究了转基因水稻 TP-LaPAP12 在干旱、 正常施磷和干旱、不施磷条件下接种芽孢杆菌菌株 (一种溶磷微生物)对水稻根系发育和磷吸收的影响, 发现接种芽孢杆菌菌株显著促进了 TP-LaPAP12 水稻根的生长及其对磷的吸收,特别在干旱、不施 磷条件下。单细胞拉曼光谱技术是一种不依赖培养 的技术,能够从细胞中采集其分子振动谱。该技术 能迅速、非侵入性地在原位获取单一细胞的生理与 生化信息[141]。此外,单细胞拉曼光谱技术可与拉曼 激活细胞分选技术结合使用,通过基于生物标记拉 曼带,实现在复杂环境样本中对目标微生物的识别 与分选<sup>[142]</sup>。Liu 等<sup>[143]</sup>从生长于田间酸性土壤的水稻 (南粳46)根际中分离获得了421株细菌并将其作为 SynCom 的候选菌株, 然后采用拉曼-D<sub>2</sub>O 光谱技术对 筛选的 12 株代表性菌株进行耐铝水平评估,基于 C-D 比值发现 Pseudomonas aeruginosa 和 Rhodococcus erythropolis 为耐铝菌株, 并将 R. erythropolis 和 P. aeruginosa 共培养作为耐铝 SynCom,进一步研究发

现该合成菌群在缓解水稻酸铝胁迫的同时,可增加 根际溶磷菌的丰度,促进有机磷和残留态磷向可利 用磷的转化,从而提高磷的利用率。

#### 4.2 有机磷矿化

有机磷矿化是微生物分解胞外磷酸酶将有机磷 转化为植物可利用的无机磷的过程[144]。有机磷占 土壤总磷库的30%~80%,其经过磷酸酶矿化后 可被植物所利用。参与土壤中有机磷矿化的基因有 碱性磷酸酶 (phoD 和 phoA)、植酸酶 (appA) 和 C-P 裂合酶 (phn), 它们都具有很强的矿化能力[130]。作为 编码微生物碱性磷酸单酯酶的同源基因, phoD 的 表达受土壤磷有效性的严格控制,从而在缺磷条件 下促进土壤有机磷的矿化。同时, phoD 基因也被 认为是编码碱性磷酸酶的关键基因,通常被用作评 估含碱性磷酸酶的微生物群落丰度和组成的标记基 因<sup>[4, 145]</sup>。水稻根际携带 phoD 基因的微生物在纲水 平上主要为 Alphaproteobacteria、Betaproteobacteria、 Gammaproteobacteria、Cyanobacteria 及 Actinobacteria; 在属水平上主要为 Methylobacterium、Methylomonas 及 Bradyrhizobium<sup>[4]</sup>。

Wei 等码研究了施磷肥和不施磷肥如何影响水稻 土中携带 phoD 基因微生物的丰度和组成。研究发 现, phoD 基因丰度与土壤磷有效性显著负相关,且 不施磷处理下根际土和非根际土中 phoD 丰度均显 著高于施磷处理,这表明在贫磷条件下携带 phoD 基因的微生物促进了有机磷矿化。除土壤磷有效性 外,有机磷矿化还受微生物对碳的可利用性影响。 外源添加碳源可提高微生物的活性,促进有机磷的 矿化[146-147]。Liu 等[148]研究了施用生物炭及铁改性生 物炭对盐碱水稻土中有机磷矿化的影响,发现携带 phoD 基因的溶磷细菌的多样性与有机磷矿化呈正 相关; 生物炭和铁改性生物炭处理均提高了携带 phoD 基因的溶磷菌相对丰度,在门水平上变形菌门 和放线菌门是优势菌门,特别是施铁改性生物炭后, Proteobacteria, Gemmatimonadetes, Verrucomicrobia, Firmicutes 和 Acidobacteria 的相对丰度呈上升趋势, 且 phoD 基因丰度均高于其他处理。因此生物炭特别 是铁改性生物炭与无机肥混施,有利于促进盐碱性 水稻土中有机磷矿化[148]。

### 5 结论与展望

水稻根际微生物驱动的碳、氮、磷循环发挥着 双重积极作用。一方面,促进土壤碳、氮、磷元素 的周转,提高水稻对养分的吸收利用,改善水稻生 长并提高其产量;另一方面,水稻根际碳、氮循环 功能微生物在土壤固碳、固氮、温室气体减排中也 扮演着重要角色。

水稻根际碳、氮、磷循环功能微生物相关研究 展望如下:

 目前针对新污染物对水稻根际碳、氮、磷循 环的影响研究还较少,需加强新污染物(微塑料、抗 生素等)对水稻根际碳、氮、磷循环关键过程的影响 机理探讨。

2)影响水稻根际微生物驱动的土壤碳、氮、磷 循环关键过程的因素较多,如何定量评估不同影响 因子的相对贡献,以及如何通过优化关键影响因子 来实现水稻根际微生物驱动的碳、氮、磷循环关键 过程的定向调控仍有待进一步研究。

3)利用单细胞拉曼光谱技术结合合成微生物组的方法,在控制条件下设计和优化功能可靠的"有益碳、氮、磷循环功能微生物群落",有利于在农业生产中更好地利用水稻根际功能微生物组。

4) 针对当前关于碳、氮、磷循环功能微生物及 功能基因的研究,更多集中在 DNA 水平上,建议 未来加强基于 RNA 水平及与代谢组相结合的研究 工作。

#### 参考文献:

- [1] 李鸿波, 吴朝晖. 水稻根际微生物的影响因素研究进展[J]. 杂交 水稻, 2018, 33(4): 1-6.
   Li H B, Wu Z H. Research progress on factors influencing rhizosphere microorganisms of rice[J]. Hybrid Rice, 2018, 33(4): 1-6.
- [2] Ding L J, Cui H L, Nie S A, *et al.* Microbiomes inhabiting rice roots and rhizosphere[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2019, 95(5): fiz040.
- [3] Wu C, Ye Z H, Li H, *et al.* Do radial oxygen loss and external aeration affect iron plaque formation and arsenic accumulation and speciation in rice?[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(8): 2961–2970.
- [4] Wei X M, Hu Y J, Razavi B S, et al. Rare taxa of alkaline phosphomonoesterase-harboring microorganisms mediate soil phosphorus mineralization[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 131: 62–70.
- [5] Fernández-Baca C P, Rivers A R, Kim W, et al. Changes in rhizosphere soil microbial communities across plant developmental stages of high and low methane emitting rice genotypes[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 156: 108233.
- [6] Gui Y F, Gu C H, Xiao X, et al. Microbial inoculations promoted the rice plant growth by regulating the root-zone bacterial community composition and potential function[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2023, 23(4): 5222–5232.

- [7] Mitra D, Andelković S, Panneerselvam P, et al. Phosphatesolubilizing microbes and biocontrol agent for plant nutrition and protection: Current perspective[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2020, 51(5): 645–657.
- [8] Bano S, Wu X G, Zhang X J. Towards sustainable agriculture: Rhizosphere microbiome engineering[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2021, 105(19): 7141–7160.
- Zhang J Y, Liu Y X, Zhang N, et al. NRT1.1B is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice[J]. Nature Biotechnology, 2019, 37(6): 676–684.
- [10] Huang S, Chen C, Peng X C, et al. Environmental factors affecting the presence of Acidimicrobiaceae and ammonium removal under iron-reducing conditions in soil environments[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 98: 148–158.
- [11] Kumar A, Rai L C. Soil organic carbon and phosphorus availability regulate abundance of culturable phosphate-solubilizing bacteria in paddy fields[J]. Pedosphere, 2020, 30(3): 405–413.
- [12] 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.
- [13] Bai B, Liu W D, Qiu X Y, et al. The root microbiome: Community assembly and its contributions to plant fitness[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2022, 64(2): 230-243.
- [14] 严陈, 许静, 钟文辉, 等. 大气CO<sub>2</sub>浓度升高对稻田根际土壤甲烷 氧化细菌丰度的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(6): 1881–1888.
   Yan C, Xu J, Zhong W H, *et al.* Effect of elevated CO<sub>2</sub> on methanotrophs in the rhizosphere of rice plant[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(6): 1881–1888.
- [15] Chen W, Gao Y, Yang J, et al. Taxonomical and functional bacterial community selection in the rhizosphere of the rice genotypes with different nitrogen use efficiencies[J]. Plant and Soil, 2022, 470(1): 111–125.
- [16] Zhang J Y, Zhang N, Liu Y X, et al. Root microbiota shift in rice correlates with resident time in the field and developmental stage[J]. Science China Life Sciences, 2018, 61(6): 613–621.
- [17] Liu A, Wang W J, Chen X C, et al. Rice-associated with Bacillus sp. DRL1 enhanced remediation of DEHP-contaminated soil and reduced the risk of secondary pollution through promotion of plant growth, degradation of DEHP in soil and modulation of rhizosphere bacterial community[J]. Journal of Hazardous Materials, 2022, 440: 129822.
- [18] Lian T X, Huang Y Y, Xie X A, et al. Rice SST variation shapes the rhizosphere bacterial community, conferring tolerance to salt stress through regulating soil metabolites[J]. mSystems, 2020, 5(6): e00721-20.
- [19] Pramanik K, Mitra S, Sarkar A, et al. Alleviation of phytotoxic effects of cadmium on rice seedlings by cadmium resistant PGPR strain Enterobacter aerogenes MCC 3092[J]. Journal of Hazardous Materials, 2018, 351: 317–329.
- [20] Yang R H, Shi Q, Huang T T, et al. The natural pyrazolotriazine pseudoiodinine from *Pseudomonas mosselii* 923 inhibits plant bacterial and fungal pathogens[J]. Nature Communications, 2023, 14(1): 734.

- [21] Gleason F H, Marano A V, Digby A L, et al. Patterns of utilization of different carbon sources by Chytridiomycota[J]. Hydrobiologia, 2011, 659(1): 55–64.
- [22] Eichorst S A, Kuske C R. Identification of cellulose-responsive bacterial and fungal communities in geographically and edaphically different soils by using stable isotope probing[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(7): 2316–2327.
- [23] Ishii S, Ikeda S, Minamisawa K, *et al.* Nitrogen cycling in rice paddy environments: Past achievements and future challenges[J]. Microbes and Environments, 2011, 26(4): 282–292.
- [24] 段世龙, 严文辉, 冯固, 张林. 植物根系/菌根途径获取养分的碳磷 互惠机制[J]. 植物营养与肥料学报, 2023, 29(6): 1160-1167.
   Duan S L, Yan W H, Feng G, Zhang L. Carbon-phosphorus reciprocal mechanism for plants to acquire nutrients through the root/mycorrhizal pathway[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2023, 29(6): 1160-1167.
- [25] Santos-Medellín C, Edwards J, Liechty Z, et al. Drought stress results in a compartment-specific restructuring of the rice rootassociated microbiomes[J]. mBio, 2017, 8(4): e00764-17.
- [26] Lee H J, Jeong S E, Kim P J, et al. High resolution depth distribution of bacteria, archaea, methanotrophs, and methanogens in the bulk and rhizosphere soils of a flooded rice paddy[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 146345.
- [27] Breidenbach B, Conrad R. Seasonal dynamics of bacterial and archaeal methanogenic communities in flooded rice fields and effect of drainage[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 5: 125919.
- [28] Breidenbach B, Pump J, Dumont M G. Microbial community structure in the rhizosphere of rice plants[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 6: 170435.
- [29] Liu Y L, Ge T D, Zhu Z K, et al. Carbon input and allocation by rice into paddy soils: A review[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2019, 133: 97–107.
- [30] Liu Y L, Ge T D, van Groenigen K J, et al. Rice paddy soils are a quantitatively important carbon store according to a global synthesis[J]. Communications Earth & Environment, 2021, 2(1): 1–9.
- [31] 刘洋荧, 王尚, 历舒祯, 等. 基于功能基因的微生物碳循环分子生态学研究进展[J]. 微生物学通报, 2017, 44(7): 1676–1689.
  Liu Y Y, Wang S, Li S Z, *et al.* Advances in molecular ecology on microbial functional genes of carbon cycle[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2017, 44(7): 1676–1689.
- [32] 唐志伟, 张俊, 邓艾兴, 等. 我国稻田甲烷排放的时空特征与减排 途径[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2022, 30(4): 582-591.
  Tang Z W, Zhang J, Deng A X, *et al.* Spatiotemporal characteristics and reduction approaches of methane emissions from rice fields in China[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(4): 582-591
- [33] Xiong Q Q, Hu J L, Wei H Y, *et al.* Relationship between plant roots, rhizosphere microorganisms, and nitrogen and its special focus on rice[J]. Agriculture, 2021, 11(3): 234.
- [34] Wei X M, Zhu Z K, Wei L, *et al*. Biogeochemical cycles of key elements in the paddy-rice rhizosphere: Microbial mechanisms and coupling processes[J]. Rhizosphere, 2019, 10: 100145.
- [35] Chen X B, Hu Y J, Xia Y H, et al. Contrasting pathways of carbon

sequestration in paddy and upland soils[J]. Global Change Biology, 2021, 27(11): 2478–2490.

[36] 祝贞科,肖谋良,魏亮,等.稻田土壤固碳关键过程的生物地球化 学机制及其碳中和对策[J].中国生态农业学报(中英文),2022, 30(4):592-602.

Zhu Z K, Xiao M L, Wei L, *et al.* Key biogeochemical processes of carbon sequestration in paddy soil and its countermeasures for carbon neutrality[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(4): 592–602.

- [37] 周连玉, 巨家升, 马学兰, 等. 农田土壤自养微生物固碳潜力及影响因素的研究进展[J]. 山东农业科学, 2023, 55(6): 157-165.
   Zhou L Y, Ju J S, Ma X L, *et al.* Research progress of carbon sequestration potential of autotrophic microorganisms in farmland soil and influencing factors[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2023, 55(6): 157-165.
- [38] 常青, 张展华, 刘雅琪, 等. 化能自养微生物的固碳功能及人工调 控策略[J]. 科学通报, 2023, 68(28): 3792-3808.
  Chang Q, Zhang Z H, Liu Y Q, *et al.* Carbon fixation by chemoautotrophic microbes and strategies for their artificial regulation[J]. Chinese Science Bulletin, 2023, 68(28): 3792-3808.
- [39] Vasquez-Cardenas D, van de Vossenberg J, Polerecky L, et al. Microbial carbon metabolism associated with electrogenic sulphur oxidation in coastal sediments[J]. The ISME Journal, 2015, 9(9): 1966–1978.
- [40] Wu X H, Ge T D, Yan W D, et al. Irrigation management and phosphorus addition alter the abundance of carbon dioxidefixing autotrophs in phosphorus-limited paddy soil[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2017, 93(12): fix154.
- [41] Tang H M, Wen L, Shi L H, et al. Effects of long-term fertilizer practices on rhizosphere soil autotrophic CO<sub>2</sub>-fixing bacteria under double rice ecosystem in southern china[J]. Journal of Microbiology and Biotechnology, 2022, 32(10): 1292–1298.
- [42] Zhu C, Ling N, Li L, et al. Compositional variations of active autotrophic bacteria in paddy soils with elevated CO<sub>2</sub> and temperature[J]. Soil Ecology Letters, 2020, 2(4): 295–307.
- [43] 柏菁, 李奕霏, 刘守龙, 等. 添加磷素对低磷稻田根际土壤固碳自 养微生物数量的影响[J]. 环境科学, 2018, 39(12): 5672-5679.
  Bai J, Li Y F, Liu S L, *et al.* Effect of phosphorus addition on the abundance of autotrophic CO<sub>2</sub>-fixation microorganisms in rhizospheric soil from a phosphorus-limited paddy field[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2018, 39(12): 5672-5679.
- [44] Zhang X R, Liu N, Lu H J, et al. Molecular mechanism of organic pollutant-induced reduction of carbon fixation and biomass yield in Oryza sativa L.[J]. Environmental Science & Technology, 2022, 56(7): 4162–4172.
- [45] Bellamy P H, Loveland P J, Bradley R I, et al. Carbon losses from all soils across england and wales 1978–2003[J]. Nature, 2005, 437: 245–248.
- [46] 林森,肖谋良,江家彬,等.水分管理对水稻生长与根际激发效应 的影响特征[J].环境科学, 2021, 42(2): 988-995.
  Lin S, Xiao M L, Jiang J B, *et al.* Effect of water management on rice growth and rhizosphere priming effect in paddy soils[J]. Environmental Science, 2021, 42(2): 988-995.
- [47] Jiang Z H, Liu Y Z, Yang J P, et al. Rhizosphere priming regulates

soil organic carbon and nitrogen mineralization: The significance of abiotic mechanisms[J]. Geoderma, 2021, 385: 114877.

- [48] Kemmitt S J, Lanyon C V, Waite I S, et al. Mineralization of native soil organic matter is not regulated by the size, activity or composition of the soil microbial biomass—a new perspective[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(1): 61–73.
- [49] Cui H, Chen P F, He C, et al. Soil microbial community structure dynamics shape the rhizosphere priming effect patterns in the paddy soil[J]. Science of the Total Environment, 2023, 857: 159459.
- [50] Zhu Z K, Ge T D, Liu S L, et al. Rice rhizodeposits affect organic matter priming in paddy soil: The role of N fertilization and plant growth for enzyme activities, CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> emissions[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 116: 369–377.
- [51] Su R L, Wu X, Hu J L, et al. Warming promotes the decomposition of oligotrophic bacterial-driven organic matter in paddy soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 186: 109156.
- [52] Xiao M L, Ding J N, Luo Y, et al. Microplastics shape microbial communities affecting soil organic matter decomposition in paddy soil[J]. Journal of Hazardous Materials, 2022, 431: 128589.
- [53] 张雅蓉, 刘彦伶, 黄兴成, 等. 不同有机肥施用模式下黄壤稻田根际和非根际土壤有机碳的矿化特征[J]. 植物营养与肥料学报, 2023, 29(3): 449-458.
  Zhang Y R, Liu Y L, Huang X C, *et al.* Organic carbon mineralization characteristics in rhizosphere and bulk soil of rice under organic fertilization modes in yellow paddy fields[J]. Journal of Plant
- [54] Sun Z, Li H B, Hu J L, et al. Fe(III) stabilizing soil organic matter and reducing methane emissions in paddy fields under varying flooding conditions[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2023, 259: 114999.

Nutrition and Fertilizers, 2023, 29(3): 449-458.

- [55] Shrestha M, Abraham W R, Shrestha P M, et al. Activity and composition of methanotrophic bacterial communities in planted rice soil studied by flux measurements, analyses of pmoA gene and stable isotope probing of phospholipid fatty acids[J]. Environmental Microbiology, 2008, 10(2): 400–412.
- [56] 李思琦, 臧昆鹏, 宋伦. 湿地甲烷代谢微生物产甲烷菌和甲烷氧化菌的研究进展[J]. 海洋环境科学, 2020, 39(3): 488-496.
   Li S Q, Zang K P, Song L. Review on methanogens and methanotrophs metabolised by methane in wetland[J]. Marine Environmental Science, 2020, 39(3): 488-496.
- [57] Conrad R, Claus P. Contribution of methanol to the production of methane and its <sup>13</sup>C-isotopic signature in anoxic rice field soil[J]. Biogeochemistry, 2005, 73(2): 381–393.
- [58] Eller G, Krüger M, Frenzel P. Comparing field and microcosm experiments: A case study on methano- and methylo-trophic bacteria in paddy soil[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2005, 51(2): 279–291.
- [59] Eller G, Frenzel P. Changes in activity and community structure of methane-oxidizing bacteria over the growth period of rice[J].
   Applied and Environmental Microbiology, 2001, 67(6): 2395–2403.
- [60] Asakawa S. Ecology of methanogenic and methane-oxidizing microorganisms in paddy soil ecosystem[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2021, 67(5): 520–526.
- [61] Qian H Y, Zhu X C, Huang S, et al. Greenhouse gas emissions

and mitigation in rice agriculture[J]. Nature Reviews Earth & Environment, 2023, 4(10): 716–732.

- [62] Su J, Hu C, Yan X, et al. Expression of barley SUSIBA2 transcription factor yields high-starch low-methane rice[J]. Nature, 2015, 523: 602–606.
- [63] Zheng H B, Fu Z Q, Zhong J, et al. Low methane emission in rice cultivars with high radial oxygen loss[J]. Plant and Soil, 2018, 431(1): 119–128.
- [64] Qian H Y, Zhang N, Chen J J, et al. Unexpected parabolic temperature dependency of CH<sub>4</sub> emissions from rice paddies[J]. Environmental Science & Technology, 2022, 56(8): 4871–4881.
- [65] Liu S W, Ji C, Wang C, et al. Climatic role of terrestrial ecosystem under elevated CO<sub>2</sub>: A bottom-up greenhouse gases budget[J]. Ecology Letters, 2018, 21(7): 1108–1118.
- [66] Xia L L, Wang S W, Yan X. Effects of long-term straw incorporation on the net global warming potential and the net economic benefit in a rice-wheat cropping system in China[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2014, 197: 118-127.
- [67] He T H, Yuan J J, Luo J F, et al. Combined application of biochar with urease and nitrification inhibitors have synergistic effects on mitigating CH<sub>4</sub> emissions in rice field: A three-year study[J]. Science of the Total Environment, 2020, 743: 140500.
- [68] Nan Q, Wang C, Wang H, et al. Mitigating methane emission via annual biochar amendment pyrolyzed with rice straw from the same paddy field[J]. Science of the Total Environment, 2020, 746: 141351.
- [69] Liao P, Sun Y N, Zhu X C, et al. Identifying agronomic practices with higher yield and lower global warming potential in rice paddies: A global meta-analysis[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2021, 322: 107663.
- [70] Jiang Y, Carrijo D, Huang S, *et al.* Water management to mitigate the global warming potential of rice systems: A global metaanalysis[J]. Field Crops Research, 2019, 234: 47–54.
- [71] 江瑜,朱相成,钱浩宇,等.水稻丰产与稻田甲烷减排协同的研究 展望[J].南京农业大学学报,2022,45(5):839-847.
  Jiang Y, Zhu X C, Qian H Y, *et al.* Higher rice yields and lower methane emissions can be reconciled for rice cultivation: A review
  [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2022, 45(5): 839-847.
- [72] Wang Z Q, Zhang W Y, Beebout S S, et al. Grain yield, water and nitrogen use efficiencies of rice as influenced by irrigation regimes and their interaction with nitrogen rates[J]. Field Crops Research, 2016, 193: 54–69.
- [73] Coskun D, Britto D T, Shi W, et al. How plant root exudates shape the nitrogen cycle[J]. Trends in Plant Science, 2017, 22(8): 661– 673.
- [74] Kuypers M M M, Marchant H K, Kartal B. The microbial nitrogencycling network[J]. Nature Reviews Microbiology, 2018, 16(5): 263–276.
- [75] Eady R R. Structure-function relationships of alternative nitrogenases[J]. Chemical Reviews, 1996, 96(7): 3013–3030.
- Zehr J P, Jenkins B D, Short S M, et al. Nitrogenase gene diversity and microbial community structure: A cross-system comparison[J]. Environmental Microbiology, 2003, 5(7): 539–554.

- [77] Oldroyd G E D, Leyser O. A plant's diet, surviving in a variable nutrient environment[J]. Science, 2020, 368: eaba0196.
- [78] Liu Y, Guo Z H, Xue C, et al. Changes in N<sub>2</sub>-fixation activity, abundance and composition of diazotrophic communities in a wheat field under elevated CO<sub>2</sub> and canopy warming[J]. Applied Soil Ecology, 2021, 165: 104017.
- [79] Fan K, Delgado-Baquerizo M, Guo X, et al. Suppressed N fixation and diazotrophs after four decades of fertilization[J]. Microbiome, 2019, 7(1): 143.
- [80] Yang Z L, Chen X H, Hou J T, *et al.* Soil texture and pH exhibit important effects on biological nitrogen fixation in paddy soil[J].
   Applied Soil Ecology, 2022, 178: 104571.
- [81] Tang Y F, Zhang M M, Chen A L, et al. Impact of fertilization regimes on diazotroph community compositions and N<sub>2</sub>-fixation activity in paddy soil[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2017, 247: 1–8.
- [82] Liu J, Han J J, Zhu C W, et al. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and nitrogen fertilization affect the abundance and community structure of rice root-associated nitrogen-fixing bacteria[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 628108.
- [83] Masuda Y, Shiratori Y, Ohba H, et al. Enhancement of the nitrogenfixing activity of paddy soils owing to iron application[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2021, 67(3): 243–247.
- [84] Wu C F, Wei X M, Hu Z Y, et al. Diazotrophic community variation underlies differences in nitrogen fixation potential in paddy soils across a climatic gradient in China[J]. Microbial Ecology, 2021, 81(2): 425–436.
- [85] Zhang Y, Cai Z C, Zhang J B, et al. The controlling factors and the role of soil heterotrophic nitrification from a global review[J]. Applied Soil Ecology, 2023, 182: 104698.
- [86] Arth I, Frenzel P. Nitrification and denitrification in the rhizosphere of rice: The detection of processes by a new multi-channel electrode
   [J]. Biology and Fertility of Soils, 2000, 31(5): 427–435.
- [87] Zhang Y, Liu L. Responses of nitrification and denitrification in the rhizosphere of mudflat paddy to rice genotype and nitrogen fertilization[J]. European Journal of Soil Biology, 2022: 103452.
- [88] Li Y, Šimůnek J, Zhang Z, et al. Evaluation of nitrogen balance in a direct-seeded-rice field experiment using Hydrus-1D[J]. Agricultural Water Management, 2015, 148: 213–222.
- [89] Könneke M, Bernhard A E, de la Torre J R, *et al.* Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon[J]. Nature, 2005, 437: 543–546.
- [90] Daims H, Lebedeva E V, Pjevac P, et al. Complete nitrification by Nitrospira bacteria[J]. Nature, 2015, 528: 504–509.
- [91] Gao F Y, Li Y Y, Fan H X, et al. Main environmental drivers of abundance, diversity and community structure of comammox *Nitrospira* in paddy soils[J]. Pedosphere, 2023, 33(5): 808–818.
- [92] Hayatsu M, Tago K, Saito M. Various players in the nitrogen cycle: Diversity and functions of the microorganisms involved in nitrification and denitrification[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2008, 54(1): 33-45.
- [93] Daims H, Lücker S, Wagner M. A new perspective on microbes formerly known as nitrite-oxidizing bacteria[J]. Trends in Microbiology, 2016, 24(9): 699-712.

- [94] 李惠民,程林,王保莉,等.水稻土氨氧化细菌多样性的RFLP分析
  [J].西北农业学报,2011,20(5):111-116.
  Li H M, Cheng L, Wang B L, *et al.* RFLP analysis of ammonia oxidizing bacteria diversity in paddy soil[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2011, 20(5):111-116.
- [95] 宋亚娜,林智敏,林捷.不同品种水稻土壤氨氧化细菌和氨氧化古 菌群落结构组成[J].中国生态农业学报(中英文), 2009, 17(6): 1211-1215.

Song Y N, Lin Z M, Lin J. Composition of ammonia-oxidizing bacteria and ammonia-oxidizing archaea communities in paddy soils of different rice cultivars[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2009, 17(6): 1211–1215.

- [96] Chen X P, Zhu Y G, Xia Y, et al. Ammonia-oxidizing archaea: Important players in paddy rhizosphere soil?[J]. Environmental Microbiology, 2008, 10(8): 1978–1987.
- [97] Hussain Q, Liu Y Z, Jin Z J, et al. Temporal dynamics of ammonia oxidizer (amoA) and denitrifier (nirK) communities in the rhizosphere of a rice ecosystem from Tai Lake region, China[J]. Applied Soil Ecology, 2011, 48(2): 210–218.
- [98] Nie S A, Xu H J, Li S, et al. Relationships between abundance of microbial functional genes and the status and fluxes of carbon and nitrogen in rice rhizosphere and bulk soils[J]. Pedosphere, 2014, 24(5): 645–651.
- [99] Zhang J P, Zhou X H, Chen L, et al. Comparison of the abundance and community structure of ammonia oxidizing prokaryotes in rice rhizosphere under three different irrigation cultivation modes[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2016, 32(5): 85.
- [100] Wang B Z, Zhao J, Guo Z Y, *et al.* Differential contributions of ammonia oxidizers and nitrite oxidizers to nitrification in four paddy soils[J]. The ISME Journal, 2015, 9(5): 1062–1075.
- [101] Zhao X, Cai S Y, Yang B G, et al. Soil nitrogen dynamics drive regional variation in nitrogen use efficiency in rice: A multi-scale study[J]. European Journal of Soil Science, 2023, 74(2): e13352.
- [102] Luo X S, Han S, Lai S S, *et al.* Long-term straw returning affects *Nitrospira*-like nitrite oxidizing bacterial community in a rapeseedrice rotation soil[J]. Journal of Basic Microbiology, 2017, 57(4): 309–315.
- Pan B B, Xia L L, Lam S K, et al. A global synthesis of soil denitrification: Driving factors and mitigation strategies[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2022, 327: 107850.
- Bouwman A F, Beusen A H W, Griffioen J, et al. Global trends and uncertainties in terrestrial denitrification and N<sub>2</sub>O emissions[J].
   Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2013, 368: 20130112.
- [105] Wang N, Zhao Y H, Yu J G, et al. Roles of bulk and rhizosphere denitrifying bacteria in denitrification from paddy soils under straw return condition[J]. Journal of Soils and Sediments, 2021, 21(6): 2179–2191.
- [106] 李健, 曲植, 张立鑫, 等. 添加碳源对不同pH水稻土中反硝化关键 功能基因的影响[J]. 南京信息工程大学学报(自然科学版), 2022, 14(4): 473-483.
   Li J, Qu Z, Zhang L X, *et al.* Effects of carbon source addition on

the key functional genes of denitrification in paddy soils with different pH[J]. Journal of Nanjing University of Information

Science & Technology(Natural Science), 2022, 14(4): 473-483.

- [107] Sun H S, Jiang S X. A review on nirS-type and nirK-type denitrifiers via a scientometric approach coupled with case studies[J]. Environmental Science: Processes & Impacts, 2022, 24(2): 221–232.
- [108] Xiang H, Hong Y G, Wu J P, et al. Denitrification contributes to N<sub>2</sub>O emission in paddy soils[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1218207.
- [109] Yi X M, Yuan J, Zhu Y H, et al. Comparison of the abundance and community structure of N-cycling bacteria in paddy rhizosphere soil under different rice cultivation patterns[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(12): 3772.
- [110] Chen H X, Ma G L, Chen Z G, et al. Study on denitrification intensity in rice rhizosphere soil under water management model[J]. Advanced Materials Research, 2014, 1010-1012: 584–587.
- [111] 谢婉玉, 王永明, 纪红梅, 等. 秸秆还田种类对稻田N<sub>2</sub>O排放及硝 化反硝化微生物的影响[J]. 土壤, 2022, 54(4): 769-778.
  Xie W Y, Wang Y M, Ji H M, *et al.* Effects of returned straw type on N<sub>2</sub>O emission, nitrification and denitrification microorganisms from paddy field[J]. Soils, 2022, 54(4): 769-778.
- [112] 刘钰莹, 张妍, 汪哲远, 等. 硝化抑制剂与生物炭配施对水稻土氮 素转化及氮肥利用率的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2021, 47(2): 223-232.
  Liu Y Y, Zhang Y, Wang Z Y, *et al.* Effects of combined application of nitrification inhibitors and biochars on nitrogen transformation and nitrogen use efficiency in paddy soil[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences), 2021, 47(2): 223-232.
- [113] Humbert S, Tarnawski S, Fromin N, et al. Molecular detection of anammox bacteria in terrestrial ecosystems: Distribution and diversity[J]. The ISME Journal, 2010, 4(3): 450–454.
- [114] Strous M, Fuerst J A, Kramer E H M, et al. Missing lithotroph identified as new Planctomycete[J]. Nature, 1999, 400: 446–449.
- [115] Yang X R, Li H, Nie S A, *et al.* Potential contribution of anammox to nitrogen loss from paddy soils in southern China[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2015, 81(3): 938–947.
- [116] Kartal B, Rattray J, van Niftrik L A, et al. Candidatus "anammoxoglobus propionicus" a new propionate oxidizing species of anaerobic ammonium oxidizing bacteria[J]. Systematic and Applied Microbiology, 2007, 30(1): 39–49.
- [117] Shan J, Yang P P, Shang X X, et al. Anaerobic ammonium oxidation and denitrification in a paddy soil as affected by temperature, pH, organic carbon, and substrates[J]. Biology and Fertility of Soils, 2018, 54(3): 341–348.
- [118] Li H, Yang X R, Weng B S, et al. The phenological stage of rice growth determines anaerobic ammonium oxidation activity in rhizosphere soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 100: 59–65.
- [119] Nie S A, Li H, Yang X R, et al. Nitrogen loss by anaerobic oxidation of ammonium in rice rhizosphere[J]. The ISME Journal, 2015, 9(9): 2059–2067.
- [120] Xu J, Han C, Jiang Y B, et al. Spatial distribution and Co-occurrence of aerobic ammonia oxidation and anaerobic ammonium oxidation activities in the water-soil interface, bulk, and rhizosphere regions of paddy soil[J]. Plant and Soil, 2021, 466(1): 557–568.

- [121] Kartal B, Maalcke W J, de Almeida N M, et al. Molecular mechanism of anaerobic ammonium oxidation[J]. Nature, 2011, 479: 127–130.
- [122] Strous M, Pelletier E, Mangenot S, *et al.* Deciphering the evolution and metabolism of an anammox bacterium from a community genome[J]. Nature, 2006, 440: 790–794.
- [123] Sims A, Zhang Y, Gajaraj S, et al. Toward the development of microbial indicators for wetland assessment[J]. Water Research, 2013, 47(5): 1711–1725.
- [124] Nie S A, Zhu G B, Singh B, et al. Anaerobic ammonium oxidation in agricultural soils-synthesis and prospective[J]. Environmental Pollution, 2019, 244: 127–134.
- [125] Wang Y F, Gu J D. Effects of allylthiourea, salinity, and pH on ammonia/ammonium-oxidizing prokaryotes in mangrove sediment incubated in laboratory microcosms[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2014, 98(7): 3257–3274.
- [126] Kartal B, de Almeida N M, Maalcke W J, et al. How to make a living from anaerobic ammonium oxidation[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2013, 37(3): 428–461.
- [127] Sun G, Sun M, Luo Z C, et al. Effects of different fertilization practices on anammox activity, abundance, and community compositions in a paddy soil[J]. Soil Ecology Letters, 2022, 4(3): 254–263.
- [128] Richardson A E, Simpson R J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability[J]. Plant Physiology, 2011, 156(3): 989– 996.
- [129] Bergkemper F, Schöler A, Engel M, et al. Phosphorus depletion in forest soils shapes bacterial communities towards phosphorus recycling systems[J]. Environmental Microbiology, 2016, 18(6): 1988–2000.
- [130] Rodríguez H, Fraga R, Gonzalez T, et al. Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria[J]. Plant and Soil, 2006, 287(1): 15–21.
- [131] Cordell D, White S. Tracking phosphorus security: Indicators of phosphorus vulnerability in the global food system[J]. Food Security, 2015, 7(2): 337–350.
- [132] Dai Z M, Liu G F, Chen H H, et al. Long-term nutrient inputs shift soil microbial functional profiles of phosphorus cycling in diverse agroecosystems[J]. The ISME Journal, 2020, 14(3): 757–770.
- [133] Kour D, Rana K L, Kaur T, et al. Biodiversity, current developments and potential biotechnological applications of phosphorussolubilizing and -mobilizing microbes: A review[J]. Pedosphere, 2021, 31(1): 43–75.
- [134] Elias M, Tanaka M, Sakai M, et al. C-terminal periplasmic domain of escherichia coli quinoprotein glucose dehydrogenase transfers electrons to ubiquinone[J]. Journal of Biological Chemistry, 2001, 276(51): 48356–48361.
- [135] Wakelin S A, Warren R A, Harvey P R, et al. Phosphate solubilization by *Penicillium* spp. closely associated with wheat

roots[J]. Biology and Fertility of Soils, 2004, 40(1): 36–43.

- [136] Zhang Y J, Wang X Y, Xu F Y, et al. Combining irrigation scheme and phosphorous application levels for grain yield and their impacts on rhizosphere microbial communities of two rice varieties in a field trial[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(38): 10577–10586.
- [137] Dash N, Pahari A, Dangar T K. Functionalities of phosphatesolubilizing bacteria of rice rhizosphere: Techniques and perspectives[M]. Recent advances in Applied Microbiology. Springer, Singapore, 2017: 151–163.
- [138] Panhwar Q A, Othman R, Rahman Z A, et al. Isolation and characterization of phosphate-solubilizing bacteria from aerobic rice[J]. African Journal of Biotechnology, 2012, 11(11): 2711–2719.
- [139] Long X E, Yao H Y, Huang Y, et al. Phosphate levels influence the utilisation of rice rhizodeposition carbon and the phosphatesolubilising microbial community in a paddy soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 118: 103–114.
- [140] Aslam M M, Pueyo J J, Pang J, et al. Root acid phosphatases and rhizobacteria synergistically enhance white lupin and rice phosphorus acquisition[J]. Plant Physiology, 2022, 190(4): 2449-2465.
- [141] Cui D Y, Kong L C, Wang Y, et al. In situ identification of environmental microorganisms with raman spectroscopy[J].
   Environmental Science and Ecotechnology, 2022, 11: 100187.
- [142] Song Y Z, Yin H B, Huang W E. Raman activated cell sorting[J]. Current Opinion in Chemical Biology, 2016, 33: 1–8.
- [143] Liu C Y, Jiang M T, Yuan M M, et al. Root microbiota confers rice resistance to aluminium toxicity and phosphorus deficiency in acidic soils[J]. Nature Food, 2023, 4(10): 912–924.
- [144] Wang M M, Wu Y C, Zhao J Y, et al. Long-term fertilization lowers the alkaline phosphatase activity by impacting the phoD-harboring bacterial community in rice-winter wheat rotation system[J]. Science of the Total Environment, 2022, 821: 153406.
- [145] Tan H, Barret M, Mooij M J, et al. Long-term phosphorus fertilisation increased the diversity of the total bacterial community and the phoD phosphorus mineraliser group in pasture soils[J]. Biology and Fertility of Soils volume, 2013, 49(6): 661–672.
- [146] Apel A K, Sola-Landa A, Rodríguez-García A, et al. Phosphate control of phoA, phoC and phoD gene expression in streptomyces coelicolor reveals significant differences in binding of phoP to their promoter regions[J]. Microbiology, 2007, 153(10): 3527–3537.
- [147] Wei X M, Hu Y J, Peng P Q, et al. Effect of P stoichiometry on the abundance of nitrogen-cycle genes in phosphorus-limited paddy soil[J]. Biology and Fertility of Soils, 2017, 53(7): 767–776.
- [148] Liu L, Zhang S R, Chen M M, et al. Fe-modified biochar combined with mineral fertilization promotes soil organic phosphorus mineralization by shifting the diversity of phoD-harboring bacteria within soil aggregates in saline-alkaline paddy soil[J]. Journal of Soils and Sediments, 2023, 23(2): 619–633.