

DOI: 10.11766/trxb202109170340

李高洋, 黄永相, 吴伟健, 陈艺杰, 张伟健, 罗舒文, 李慧君, 黄枫城, 蔺中, 甄珍. 海水稻根际效应对滨海盐碱地土壤氨氧化微生物的影响[J]. 土壤学报, 2023, 60 (2): 587–598.

LI Gaoyang, HUANG Yongxiang, WU Weijian, CHEN Yijie, ZHANG Weijian, LUO Shuwen, LI Huijun, HUANG Fengcheng, LIN Zhong, ZHEN Zhen. Effects of Seawater Rice Rhizosphere Effect on Soil Ammonia-oxidizing Microorganisms in Coastal Saline-alkali Soil[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60 (2): 587–598.

## 海水稻根际效应对滨海盐碱地土壤氨氧化微生物的影响\*

李高洋<sup>1</sup>, 黄永相<sup>1, 2</sup>, 吴伟健<sup>1</sup>, 陈艺杰<sup>1</sup>, 张伟健<sup>1</sup>, 罗舒文<sup>1</sup>, 李慧君<sup>1</sup>,  
黄枫城<sup>1</sup>, 蔺中<sup>3</sup>, 甄珍<sup>1, 2†</sup>

(1. 广东海洋大学滨海农业学院, 广东湛江 524088; 2. 国家耐盐碱水稻技术创新中心华南中心, 广东湛江 524088; 3. 广东海洋大学化学与环境学院, 广东湛江 524088)

**摘要:** 滨海盐碱地的特殊环境严重限制了土壤氮素转化和利用。微生物介导的水稻根际氨氧化过程是盐碱稻田土壤氮循环的关键过程, 但限于研究盲点和技术不足, 海水稻根际效应对滨海盐碱地土壤氨氧化微生物群落结构的影响仍少有报道。据此, 本研究以“海稻 86”为研究对象, 分别设置低盐浓度 ( $2 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ) 和高盐浓度 ( $6 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ) 两组处理进行盆栽试验。结果显示: 种植海水稻 70 d 后, 高盐和低盐处理根际土壤的 pH 分别下降了 0.82 和 0.70 个单位, 土壤有机质 (SOM) 含量下降了  $6.41$  和  $4.46 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 腐殖质 (HU) 含量提高了  $5.76$  和  $4.45 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 全氮 (TN) 含量减少  $0.46$  和  $0.37 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 表明海水稻可通过降低盐碱地土壤 pH, 加速有机质分解转化, 提高土壤氮循环速率。水稻根际作用可显著提高土壤微生物生物量碳 (MBC)、微生物生物量氮 (MBN) 和微生物呼吸强度, 并在种植第 55 天达到最高, 在高盐处理中分别达到  $850.0 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $72.2 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$  和  $231.9 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ , 低盐处理中达到  $546.1 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $53.7 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$  和  $171.2 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ , 说明水稻根际作用对土壤微生物数量和活性的影响在 55 d 最强。海水稻根际效应对滨海盐碱地土壤氨氧化古菌 (ammonia-oxidizing archaea, AOA) 丰富度、多样性和丰度无显著影响, AOA 优势菌为 *norank\_c\_environmental\_samples\_p\_Crenarchaeota*、*unclassified\_k\_norank\_d\_Archaea* 和 *Nitrososphaera*。海水稻根际效应显著提升了滨海盐碱地土壤氨氧化细菌 (ammonia-oxidizing bacteria, AOB) 丰富度和多样性, 提高土壤 AOB 优势菌 *environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae* 和 *Nitrosospira* 的丰度。相关性分析发现 *environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae* 和 *Nitrosospira* 与土壤 pH 呈显著负相关, 与腐殖质呈显著正相关。本研究结果表明种植海水稻可提高滨海盐碱地养分循环, 并且在酸性土壤中耐盐碱水稻根系效应主要影响 AOB 的群落结构。

**关键词:** 海水稻; 根际效应; 氮循环; 氨氧化细菌; 氨氧化古菌

中图分类号: S154 文献标志码: A

\* 国家自然科学基金项目 (41907033, 41977125) 和广东省自然科学基金项目 (2018A030307054) 共同资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 41907033 and 41977125), the Natural Science Foundation of Guangdong Province, China (No. 2018A030307054)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zz19830302@163.com

作者简介: 李高洋 (1997—), 男, 河南焦作人, 硕士研究生, 主要研究土壤氮循环。E-mail: 15138016914@163.com

收稿日期: 2021-09-17; 收到修改稿日期: 2022-01-05; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2022-03-16

## Effects of Seawater Rice Rhizosphere Effect on Soil Ammonia-oxidizing Microorganisms in Coastal Saline-alkali Soil

LI Gaoyang<sup>1</sup>, HUANG Yongxiang<sup>1,2</sup>, WU Weijian<sup>1</sup>, CHEN Yijie<sup>1</sup>, ZHANG Weijian<sup>1</sup>, LUO Shuwen<sup>1</sup>, LI Huijun<sup>1</sup>, HUANG Fengcheng<sup>1</sup>, LIN Zhong<sup>3</sup>, ZHEN Zhen<sup>1,2†</sup>

(1. College of Coastal Agricultural Sciences, Guangdong Ocean University, Zhanjiang, Guangdong 524088, China; 2. South China Branch of National Saline-Alkali Tolerant Rice Technology Innovation Center, Zhanjiang, Guangdong 524088, China; 3. Faculty of Chemistry and Environmental Science, Guangdong Ocean University, Zhanjiang, Guangdong 524088, China)

**Abstract:** 【Objective】 The special environment of coastal saline-alkali land restricts the transformation and utilization of soil nitrogen. Microorganisms in saline-alkali paddy environment mediate ammonia oxidation in rice rhizosphere in a key process of soil nitrogen cycling. However, due to research blindness and outdated technology, the effect of seawater rice rhizosphere effect on the microbial community structure of ammonia oxidation in coastal saline-alkali soil is rarely reported. 【Method】 In this study, the saline tolerant rice species ‘Haidao 86’ was used as the experimental material for the pot experiment. The pot experiment was conducted with low (2 g·kg<sup>-1</sup>) and high (6 g·kg<sup>-1</sup>) salt concentrations. Soil physicochemical properties and microbial biomass were measured and analyzed, and high-throughput sequencing of ammonia-oxidizing microorganisms was conducted to analyze the effects of different treatments of ammonia-oxidizing archaea (AOA) and ammonia-oxidizing bacteria (AOB) community structure in the rice rhizosphere. 【Result】 Results showed that after 70 days of rice growth, pH of rhizosphere soil decreased by 0.82 and 0.70, soil organic matter (SOM) content decreased by 6.41 g·kg<sup>-1</sup> and 4.46 g·kg<sup>-1</sup>, humus (HU) content increased by 5.76 g·kg<sup>-1</sup> and 4.45 g·kg<sup>-1</sup>, total nitrogen (TN) content decreased by 0.46 g·kg<sup>-1</sup> and 0.37 g·kg<sup>-1</sup> for low and high salt concentrations, respectively. Rice rhizosphere effect significantly increased soil microbial biomass carbon, microbial biomass nitrogen and microbial respiration intensity, reaching peak values on the 55th day of planting with 850.0 mg·kg<sup>-1</sup>, 72.2 mg·kg<sup>-1</sup> and 231.9 mg·kg<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup> for high salinity treatment and 546.1 mg·kg<sup>-1</sup>, 53.7 mg·kg<sup>-1</sup> and 171.2 mg·kg<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup> for low salinity treatment, respectively. The rhizosphere effect had no noticeable influence on the Chao1 index, Shannon index and Simpson index of AOA. At the genus level, the dominant bacteria of AOA were *norank\_c\_environmental\_samples\_p\_Crenarchaeota*, *unclassified\_k\_norank\_d\_Archaea*, and *Nitrososphaera*. The rhizosphere effect of seawater rice significantly affected the richness, diversity and abundance of AOB in coastal saline-alkali soil. It can significantly increase the abundance of *environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae* and *Nitrosospira*. Also, correlation analysis between the AOB community and soil environment showed that *environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae* and *Nitrosospira* had a significant positive correlation with HU and a significant negative correlation with pH. 【Conclusion】 The results of this study indicate that planting tolerant rice species can improve nutrient cycling in coastal saline-alkali land, and the rhizosphere effect of saline-alkali tolerant rice mainly affects the community structure of AOB in acidic soil.

**Key words:** Seawater rice; Rhizosphere effect; Nitrogen cycle; Ammonia-oxidizing bacteria; Ammonia-oxidizing archaea

土壤盐碱化已成为全球性农业和环境问题, 严重制约着世界粮食安全。我国滨海盐碱地面积约 0.14×10<sup>4</sup> hm<sup>2</sup>, 占盐碱地总面积的 40%<sup>[1]</sup>, 且呈逐年增长趋势。滨海盐碱地土壤盐分高、物理结构差、肥力水平低, 普通农作物难以种植<sup>[2]</sup>。因地制宜开发滨海盐碱地, 可破解我国补充耕地的瓶颈, 同时为海岸滩涂生态修复开辟蹊径。耐盐碱水稻(海水稻)种植已成为滨海盐碱地改良的有效途径之一。海水稻不惧海水短期浸泡, 能在盐度小于 0.6% 的盐

碱地正常生产, 其独特的耐盐性以及适应长期灌溉等优势可吸收淋溶土壤盐碱, 改善盐碱地质量<sup>[3-4]</sup>。海水稻种植兼具改善生态环境和发展社会经济的双重作用, 是落实“藏粮于地、藏粮于技”战略的重要途径。

氮是水稻生长的关键限制因子, 土壤氮素供应能力与水稻产量密切相关。滨海盐碱稻田的特殊环境严重限制了土壤氮素转化和利用<sup>[5]</sup>。土壤氮素转化源于功能微生物, 微生物活性被抑制, 硝化微生

物的转化能力降低，从而导致滨海盐碱地生态系统中硝化作用薄弱。氨氧化作用是硝化作用的第一步，也是最重要的限速步骤，是稻田氮素转化的中心环节<sup>[6]</sup>。氨氧化细菌（ammonia-oxidizing bacteria, AOB）和氨氧化古菌（ammonia-oxidizing archaea, AOA）在氨氧化过程中起着不可替代的作用，不仅将氨氧化为亚硝酸盐/硝酸盐，更直接影响作物对氮素的吸收利用。研究发现，AOA 和 AOB 在不同的土壤环境条件下（如 pH、有机质）具有不同的生态位和环境适应性<sup>[7-8]</sup>，其中水稻根际土壤中 AOA 和 AOB 的数量和活性明显高于不种水稻的土壤，但 AOA 和 AOB 对不同类型稻田土壤氨氧化的贡献有争议<sup>[9-10]</sup>。

水稻根际区是氮素从土壤进入水稻的重要通道，是水稻、土壤和微生物相互作用的重要界面，也是水稻和土壤物质能量交换的结合点<sup>[11]</sup>。土壤微生物不断地进行氨氧化作用，为水稻提供有效的氮素，是养分转化、有机氮代谢的驱动力。同时，水稻根系物理穿插作用和根系分泌物改善土壤通气、通水和养分环境，亦为微生物营造了一个良好的繁衍条件。近年来，研究水稻根际环境中氮素营养循环，探索根际生态系统中的氮素养分运移和微生物的相互作用，受到国内外学者的关注<sup>[12]</sup>。但限于研究盲点和技术不足，海水稻根际效应对滨海盐碱地土壤氨氧化微生物的影响仍少有报道。

据此，本文以耐盐碱水稻（海水稻）“海稻 86”为研究对象，研究海水稻种植对滨海盐碱地的土壤理化性质和微生物生物量的影响。利用高通量测序技术，着重研究海水稻根际效应影响下滨海盐碱地土壤氨氧化微生物（AOA 和 AOB）群落组成和丰度演变。最终揭示海水稻种植对滨海盐碱地生态治理的效果，明确其对盐碱地土壤氮循环关键过程的调控机制。为保障我国未来粮食安全，协助“一带一路”沿线国家解决海水倒灌、内陆盐碱地粮食生产问题提供理论和技术支撑。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验地点与材料

本研究在广东省湛江市广东海洋大学生物技术研究所（21°12'N，110°03'E）温室大棚中进行，试

验区地处广东省西南部，属于热带亚热带季风气候，年均气温 23 ℃，年均降水量 1 417~1 802 mm，年均日照时数 1 817~2 106 h。

本研究供试海水稻品种为“海稻 86”，由广东海洋大学农学院海水稻课题组提供幼苗。供试土壤采自广东海洋大学农学院水稻试验田，土壤经风干碾碎过 2 mm 筛后备用。土壤类型为砖红壤，pH 为 6.15，土壤有机质含量 32.20 g·kg<sup>-1</sup>，腐殖质 16.43 g·kg<sup>-1</sup>，全氮 1.88 g·kg<sup>-1</sup>，碱解氮 167.7 mg·kg<sup>-1</sup>，有效磷 82.50 mg·kg<sup>-1</sup>，速效钾 127.2 mg·kg<sup>-1</sup>，水溶性盐 0.55 g·kg<sup>-1</sup>。

### 1.2 试验设计

根据湛江地区海水稻种植区的田间盐分浓度（0.2%~0.7%），以及“海稻 86”对盐度的耐受性（约 0.7%）<sup>[4-5]</sup>，试验设置低盐浓度（2 g·kg<sup>-1</sup>）和高盐浓度（6 g·kg<sup>-1</sup>）两个浓度梯度。人工配制盐土，按照土壤含盐量（土壤含盐量=NaCl 添加量/土壤质量）计算。称取不同量的 NaCl（分析纯）与土壤充分混匀后加入栽培桶中，栽培桶半径 30 cm，桶高 45 cm，每桶装 15 kg 盐土。随后加水拌匀，保持水面高出土壤表面 2 cm，用刻度标尺做好水位标记，静置 7 d。

盆栽试验设置 4 个处理：1）低盐胁迫土壤（CK1，盐浓度 2 g·kg<sup>-1</sup>）；2）高盐胁迫土壤（CK2，盐浓度 6 g·kg<sup>-1</sup>）；3）低盐胁迫土壤种植“海稻 86”（S1，盐浓度 2 g·kg<sup>-1</sup>）；4）高盐胁迫土壤种植海稻 86（S2，盐浓度 6 g·kg<sup>-1</sup>）。每个处理设 3 个重复。根据试验设置，选取生长至三叶一心、健康、长势一致的海水稻幼苗进行移栽。移栽前将根系冲洗干净，每个栽培桶种植水稻 12 株。在海水稻的整个生长期每天观察水分缺失情况，补充蒸馏水，保持桶内液面高度高出土壤表面 2 cm。

### 1.3 样品采集

海水稻根际土壤采集：在海水稻移栽后的第 0 天、15 天（水稻返青后）、35 天（水稻分蘖后期）、55 天（水稻抽穗期）、70 天（水稻成熟期），采集附着在海水稻根际的土壤，并分成三份。一份保存于无菌采样袋中，置于-4 ℃冰箱保存，用于 pH、有机质（SOM）、腐殖质（HU）、全氮（TN）的测定。第二份放入-80 ℃冰箱保存，用于氨氧化微生物 AOA 和 AOB 群落结构、丰度的测定。最后一份立即带回实验室，测定土壤中的微生物生物量碳

(MBC)、微生物生物量氮(MBN)和微生物呼吸强度。

未种植水稻的土壤采集:依据“五点取样法”用表面消毒的取样器采样,采集时间与水稻根际土壤采集时间一致。采集的样品分成三份,一份用于测土壤理化性质,第二份用于测氨氧化微生物,最后一份立即带回实验室测微生物生物量和土壤呼吸强度。样品保存方法与上述相同。

#### 1.4 土壤理化性质测定

土壤 pH 采用电位法测定(土水比为 1:2.5),土壤有机质采用重铬酸钾容量法测定,腐殖质含量采用焦磷酸钠萃取重铬酸钾法测定,全氮采用凯氏定氮法测定<sup>[13]</sup>。

#### 1.5 土壤微生物数量和活性测定

土壤微生物活性用培养 24 h 后呼出的 CO<sub>2</sub> 表示,单位为 mg·kg<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup>。采用氯仿熏蒸—K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 浸提法分析土壤微生物生物量碳和氮<sup>[14]</sup>,计算公式为:

$$\text{MBC}=\text{EC}/\text{KEC} \quad (1)$$

$$\text{MBN}=\text{EN}/\text{KEN} \quad (2)$$

式中, MBC 为土壤微生物生物量碳, mg·kg<sup>-1</sup>; MBN 为土壤微生物生物量氮, mg·kg<sup>-1</sup>。EC (EN) 是熏

蒸和非熏蒸土壤有机碳(全氮)的差值, mg·kg<sup>-1</sup>。KEC 和 KEN 分别为微生物生物量碳(0.45)<sup>[15]</sup>和微生物生物量氮(0.54)<sup>[16]</sup>的转换系数。

土壤微生物呼吸强度采用静态系统中氢氧化钠滴定法测定二氧化碳的释放量<sup>[15]</sup>测定。

#### 1.6 土壤氨氧化微生物群落高通量测序

选取海水稻根际作用对土壤微生物数量和活性影响最强的生长阶段(55 d),测定土壤中 AOA 和 AOB 的种群组成。采用土壤 DNA 提取试剂盒 Bio Fast soil Genomic DNA Extraction Kit (BIOER, 杭州)对培养结束后的土壤微生物总 DNA 进行提取。DNA 浓度和质量采用 NanoDrop 1000 (Thermo, 德国)进行测定。利用 AOA *amoA* 引物和 AOB *amoA* 引物对提取的总 DNA 进行 PCR 扩增,扩增的引物序列见表 1。

PCR 反应体系为 20 μL,上、下游引物(10 μmol L<sup>-1</sup>)各 0.5 μL,2 μL 10 倍稀释的 DNA 模板,加灭菌水补至 20 μL。PCR 扩增程序为 95 °C 预变性 3 min,95 °C 变性 30 s,55 °C 退火 34 s,72 °C 延伸 32 s,共 40 个循环,最后于 72 °C 延伸 5 min。PCR 产物回收采用 AxyPrepDNA 凝胶回收试剂盒 (AXYGEN 公司)进行切胶,三羟甲基氨基甲烷盐酸盐 (Tris-HCl) 洗脱,采用 2% 琼脂糖凝胶电泳检测。

表 1 特异性引物序列

Table 1 Specific primers for functional gene used in this study

目标基因	引物	序列 (5'-3')	参考文献
Target gene	Primers	Sequence (5'-3')	Reference
AOB <i>amoA</i>	amoA1F	GGGGTTTCTACTGGTGTT	[17]
	amoA2R	CCCCTCKGSAAAGCCTTCTTC	
AOA <i>amoA</i>	amoAF	STAATGGTCTGGCTTAGACG	[17]
	amoAR	GCGGCCATCCATCTGTATGT	

对扩增后的产物进行回收,送至上海美吉生物医药科技有限公司纯化和测序。Miseq 测序得到的 PE reads 根据 overlap 关系进行拼接,同时对序列质量进行质控和过滤,区分样本后按照 97% 相似性进行操作分类单元 (OTU) 聚类分析和物种分类学分析。美吉云平台 (www.majorbio.net) 对 OTUs 进行分类信息标注。

#### 1.7 数据分析

高通量测序 OTU 序列用 Uparse (version 7.

0.1090) 进行聚类,其他数据利用 Excel 2010 软件进行数据整理,利用 SPSS 23.0 统计软件对所测数据进行单因素方差分析 (One-way ANOVA),不同处理之间采用邓肯 (Duncan's) 法进行多重比较 ( $P < 0.05$ ),用 Origin 2021 绘制柱形图。运用 Chao1、香浓 (Shannon) 指数、辛普森 (Simpson) 指数在 OTU 水平上进行 α 多样性分析。非度量多维尺度分析 (non-metric multidimensional scaling, NMDS) 利用 Qiime 计算 β 多样性距离矩阵。在属水平上对

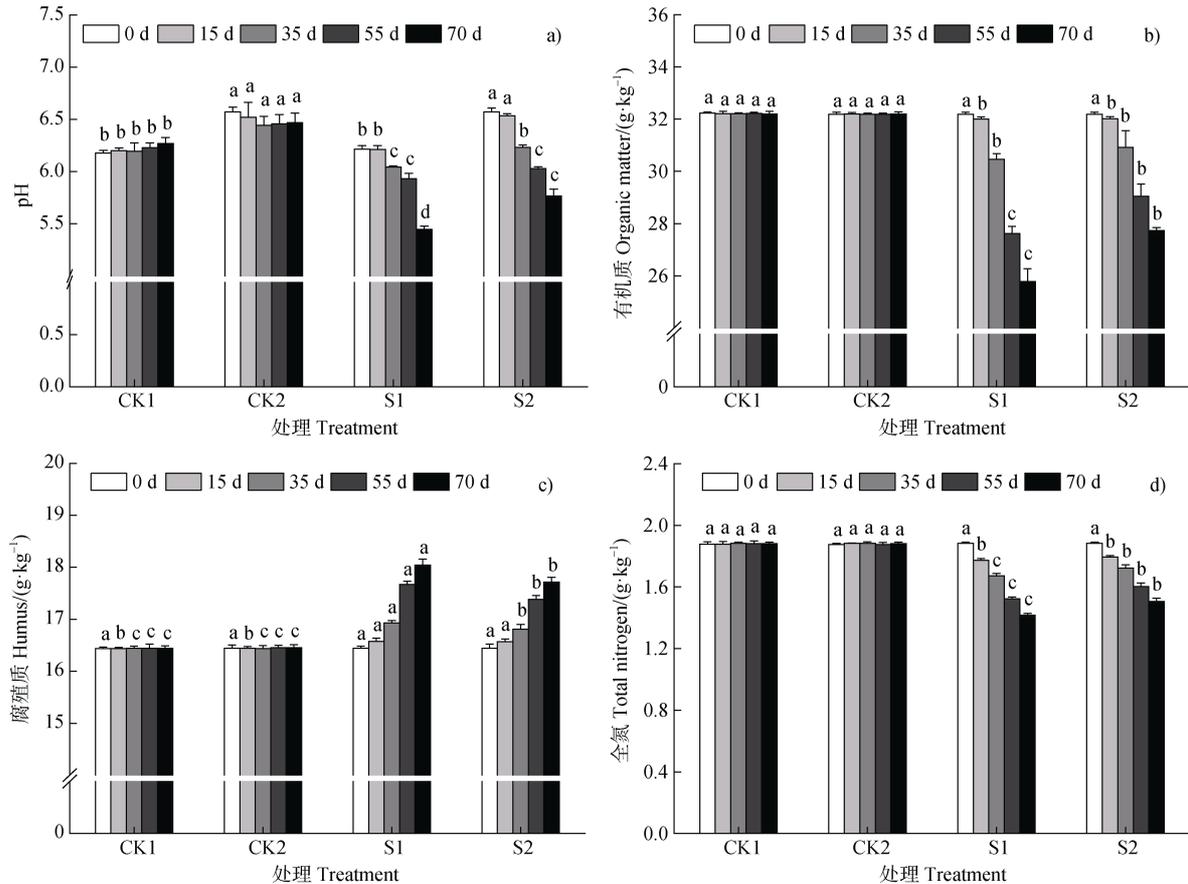
两组优势菌属进行威尔科克森 (Wilcoxon) 秩和检验分析两组之间的物种差异性, 利用双尾检验求置信区间。利用 R 语言 (version 3.3.1) vegan 软件包进行 NMDS、群落丰度热图和相关性热图的作图, 利用 Stamp 2.1 进行组间差异性作图。

## 2 结 果

### 2.1 种植海水稻改变土壤理化性质

培养期内, S1 和 S2 处理的土壤 pH 呈逐步下降趋势, 而对照 CK1 和 CK2 的土壤 pH 变化不明显。S1 和 S2 的 pH 在第 35 天后分别与 CK1 和 CK2 的 pH 达到显著差异 ( $P < 0.05$ )。实验结束时 (70 d), S1 和 S2 中土壤 pH (5.45 和 5.77) 显著低于 CK1

(6.27) 和 CK2 (6.47), 分别下降 0.82、0.70 个单位 (图 1a)。S1 和 S2 中 SOM 含量在培养期内呈逐渐下降趋势。70 d 时, S1 和 S2 处理中的 SOM 含量分别为 25.78 和 27.73  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 显著低于 CK1 (32.19  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ) 和 CK2 (32.20  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ) (图 1b)。S1 和 S2 处理的 HU 含量在培养期内呈逐渐上升趋势, 在 70 d 时达到最大值, 分别为 18.04 和 17.71  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 较同时期的 CK1 和 CK2 分别提高了 9.67%、7.66% (图 1c)。TN 含量随着水稻的生长而逐渐降低, 在 70 d 时 S1 和 S2 土壤中 TN 含量分别为 1.42 和 1.51  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 显著低于同时期 CK1 (1.88  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ) 和 CK2 (1.88  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ) 处理 (图 1d)。由此可知, 海水稻可通过降低盐碱地土壤 pH, 加速有机质分解转化, 提高土壤氮素循环, 进而改善滨海盐碱地的土壤质量。



注: CK1: 低盐浓度 ( $2\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ) 对照土壤; CK2: 高盐浓度 ( $6\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ) 对照土壤; S1: 低盐浓度 ( $2\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ) 胁迫种植海水稻; S2: 高盐浓度 ( $6\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ) 胁迫种植海水稻; 不同小写字母表示同一时期内不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。Note: CK1: control soil low salt concentration ( $2\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); CK2: control soil high salt concentration ( $6\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); S1: cultivate paddy at low salt concentration ( $2\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); S2: cultivate paddy at high salt concentration ( $6\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ). The different lowercase letters indicate significant differences among treatments at the same time ( $P < 0.05$ ). The same below.

图 1 各处理中土壤基本理化性质的变化

Fig. 1 Changes in soil physicochemical properties in different treatments

## 2.2 种植海水稻增强土壤微生物总量和活性

培养期内 S1 和 S2 处理中微生物呼吸强度、MBC 和 MBN 呈先上升后下降趋势,并在第 55 天时达到顶点, S1 和 S2 处理微生物呼吸强度分别为 231.9 和 171.2  $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ,较同时期 CK1 和 CK2 提高了 128.8%和 163.4% (图 2a)。S1 处理的 MBC 和 MBN 峰值分别为 850.0 和 72.16  $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,分别是同时期 CK1 的 3.83 倍和 3.66 倍。S2 处理的 MBC 和 MBN 峰值分别为 546.1 和 53.71  $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,分别是 CK2 的 3.79 倍和 3.30 倍。上述结果表明,种植海水稻可显著提高土壤微生物总量和活性。

## 2.3 种植海水稻对土壤 AOA 和 AOB 多样性的影响

$\alpha$  多样性分析显示,处理 S1 和 S2 中 AOA 的 Chao1 指数、香浓指数和辛普森指数与对照土壤均无显著性差异 ( $P>0.05$ )。AOB 的 Chao1 指数和香浓指数均显著大于 CK1 和 CK2,辛普森指数显著小于 CK1 和 CK2 ( $P<0.05$ )。结果表明,水稻根际土壤 AOB 群落丰富度和多样性均大于不种水稻的土

壤,但水稻根际土壤 AOA 群落结构的丰富度和多样性与不种水稻土壤无显著差异 (表 2)。

为进一步了解氨氧化微生物群落结构在海水稻根际土壤以及对照土壤间的差异,在 OTU 水平上基于 Bray-Curtis 距离对氨氧化微生物群落结构进行 NMDS 分析。结果表明,海水稻根际土壤中 AOB 的群落结构与对照土壤 AOB 群落结构差异明显,但海水稻根际土壤中 AOA 群落结构与对照土壤 AOA 群落结构交叉在一起,无明显差异 (图 3a),深入验证了海水稻种植对土壤 AOB 的群落结构有显著影响 (图 3b)。

## 2.4 种植海水稻对土壤 AOA 和 AOB 群落结构的影响

利用高通量测序技术,分析各处理中 AOA 群落组成,所有样品共检测出 5 个属,选择相对丰度大于 0.1%的菌属进行展示,小于 0.1%的归为其他。结果显示, *norank\_c\_environmental\_samples\_p\_Crenarchaeota*、*unclassified\_k\_norank\_d\_Archaea*

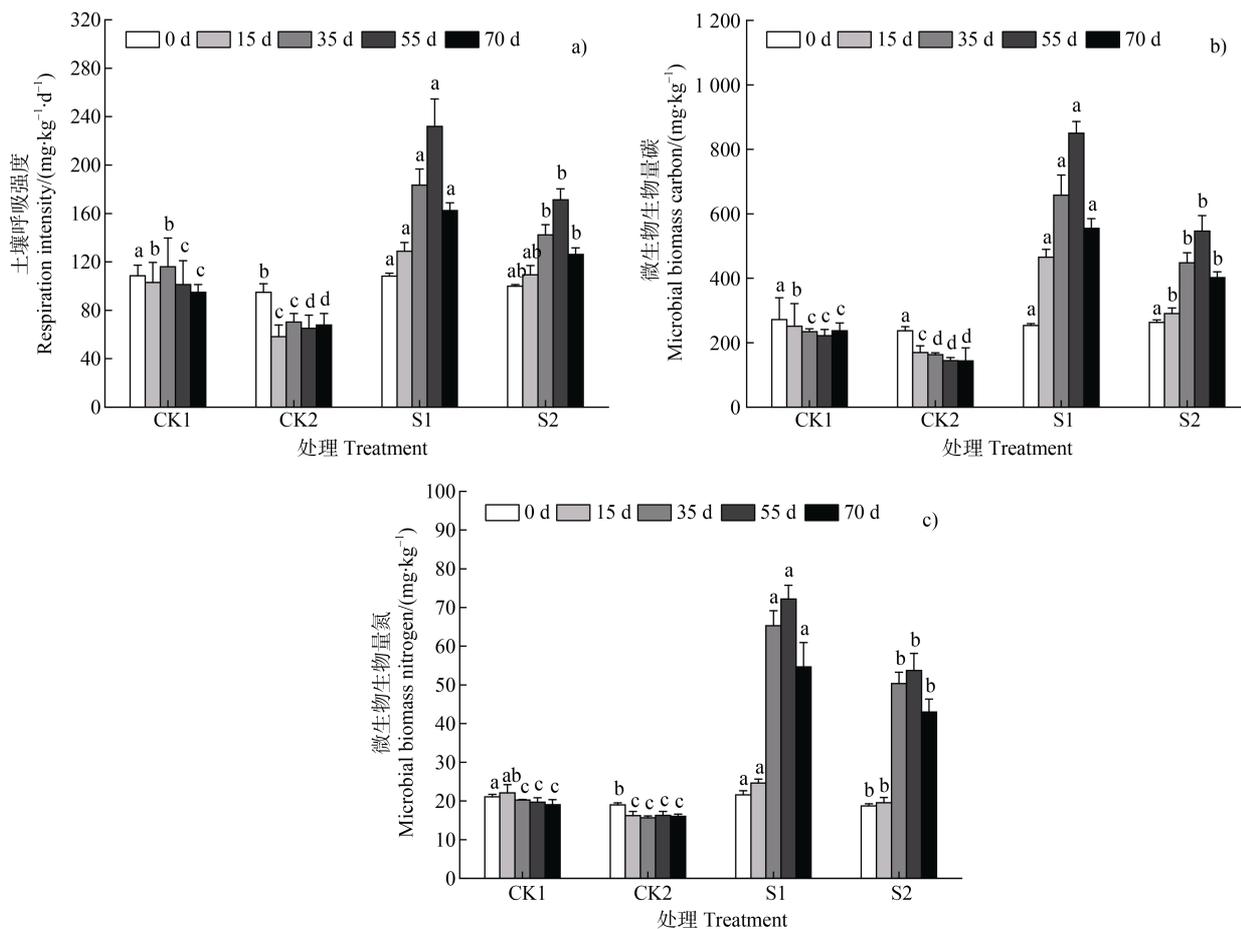


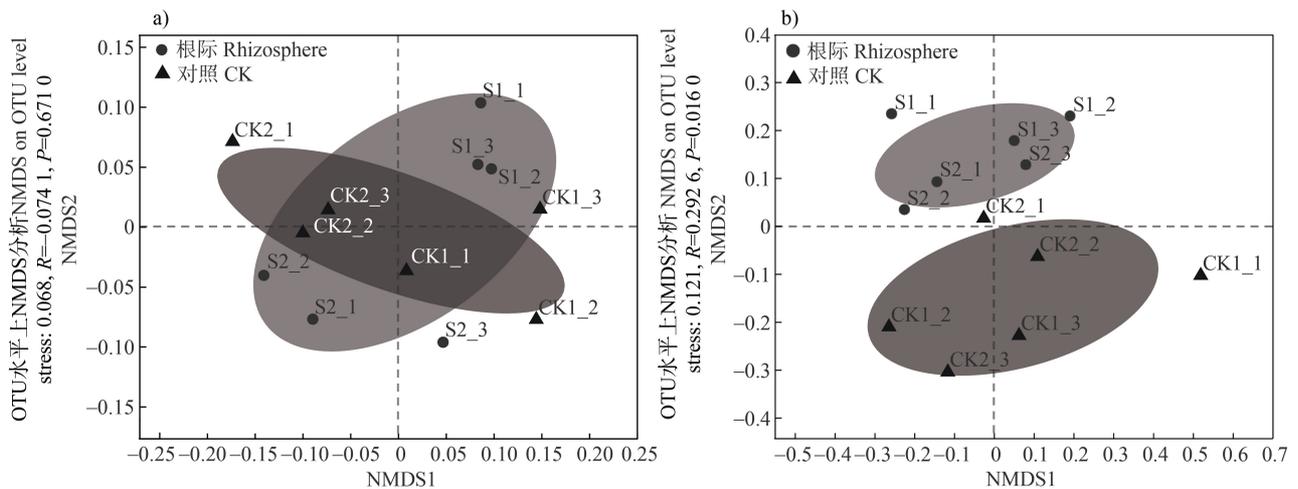
图 2 不同处理中土壤微生物活性和总量的变化

Fig. 2 Changes of soil microbial respiration intensity and microbial biomass in different treatments

表 2 不同处理中土壤氨氧化古菌和氨氧化细菌群落  $\alpha$  多样性指数Table 2  $\alpha$  diversity indices of soil AOA and AOB in different treatments

微生物类型	处理	Chao1 指数	香浓指数	辛普森指数
Type of microorganism	Treatment	Chao1 index	Shannon index	Simpson index
氨氧化古菌 Ammonia-oxidizing archaea (AOA)	CK1	78.08±6.92a	2.85±0.10a	0.083 2±0.01a
	CK2	82.17±3.32a	2.92±0.07a	0.077 8±0.01a
	S1	85.81±6.97a	2.86±0.09a	0.083 3±0.01a
	S2	81.94±3.26a	2.92±0.03a	0.076 5±0.01a
氨氧化细菌 Ammonia-oxidizing bacteria (AOB)	CK1	29.97±3.00b	1.86±0.07d	0.185 9±0.01a
	CK2	39.00±4.32b	2.24±0.06c	0.152 1±0.01b
	S1	92.88±6.44a	2.42±0.10b	0.167 0±0.01b
	S2	85.86±7.80a	2.65±0.08a	0.121 4±0.01c

注：表中数据为平均值±标准差， $n=3$ 。同列不同字母表示同一微生物类型不同处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。Note: Means±SD,  $n=3$ . Different letters in the same column mean a significant difference between treatments at the same microbial types ( $P<0.05$ ).



注：不同颜色或形状的点代表不同分组的样本。Stress：检验 NMDS 分析结果的优劣。Note: Samples in different groups are represented by dots of different colors or shapes. Stress is used to check the quality of NMDS analysis results.

图 3 海水稻根际土壤与不种海水稻土壤氨氧化微生物群落 (a. AOA; b. AOB) 非度量多维尺度 (NMDS) 分析  
Fig. 3 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of ammonia-oxidizing microbial (a. AOA, b. AOB) community in rhizosphere soil of seawater rice and contrast

和 *Nitrososphaera* 为各处理的优势菌属。S1 中 *norank\_c\_environmental\_samples\_p\_Crenarchaeota* 和 *Nitrososphaera* 相对丰度相对于 CK1 分别升高了 1.08% 和 0.25%; S2 中 *norank\_c\_environmental\_samples\_p\_Crenarchaeota* 相对丰度较 CK2 降低了 0.67%, *Nitrososphaera* 相对丰度相对于 CK2 升高了 1.30%。CK2 处理中 *norank\_c\_environmental\_samples\_p\_Crenarchaeota* 和 *Nitrososphaera* 相对丰度较 CK1 处理分别降低了 1.98% 和 2.2% (图 4a)。

聚类热图显示，低盐度处理 (CK1 和 S1) 和高盐度 (CK2 和 S2) 处理分别聚为两大类，表明不同盐度是导致 AOA 群落聚类差异的关键因素 (图 4b)。

由图 4c 可知，各处理的 AOB 优势菌属为 *environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae*、*unclassified\_k\_norank\_d\_Bacteria* 和 *Nitrosospira*。S1 处理中 *environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae* 和 *Nitrosospira* 相对丰度分别为 40.07%、23.11%，较 CK1 提高了 15.17% 和 4.18%。S2 处理中的

*environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae* 和 *Nitrospirade* 的相对丰度分别为 41.33%和 24.11%,较 CK2 (27.85%和 19.17%) 分别提高了 13.48%和 4.40%。

图 4d 中, CK1 和 CK2 处理聚在一起, S1 和 S2 与其分散。上述结果表明, 两种盐浓度下土壤中 AOB 的群落结构相似, 种植水稻后 AOB 的群落结构明显改变。

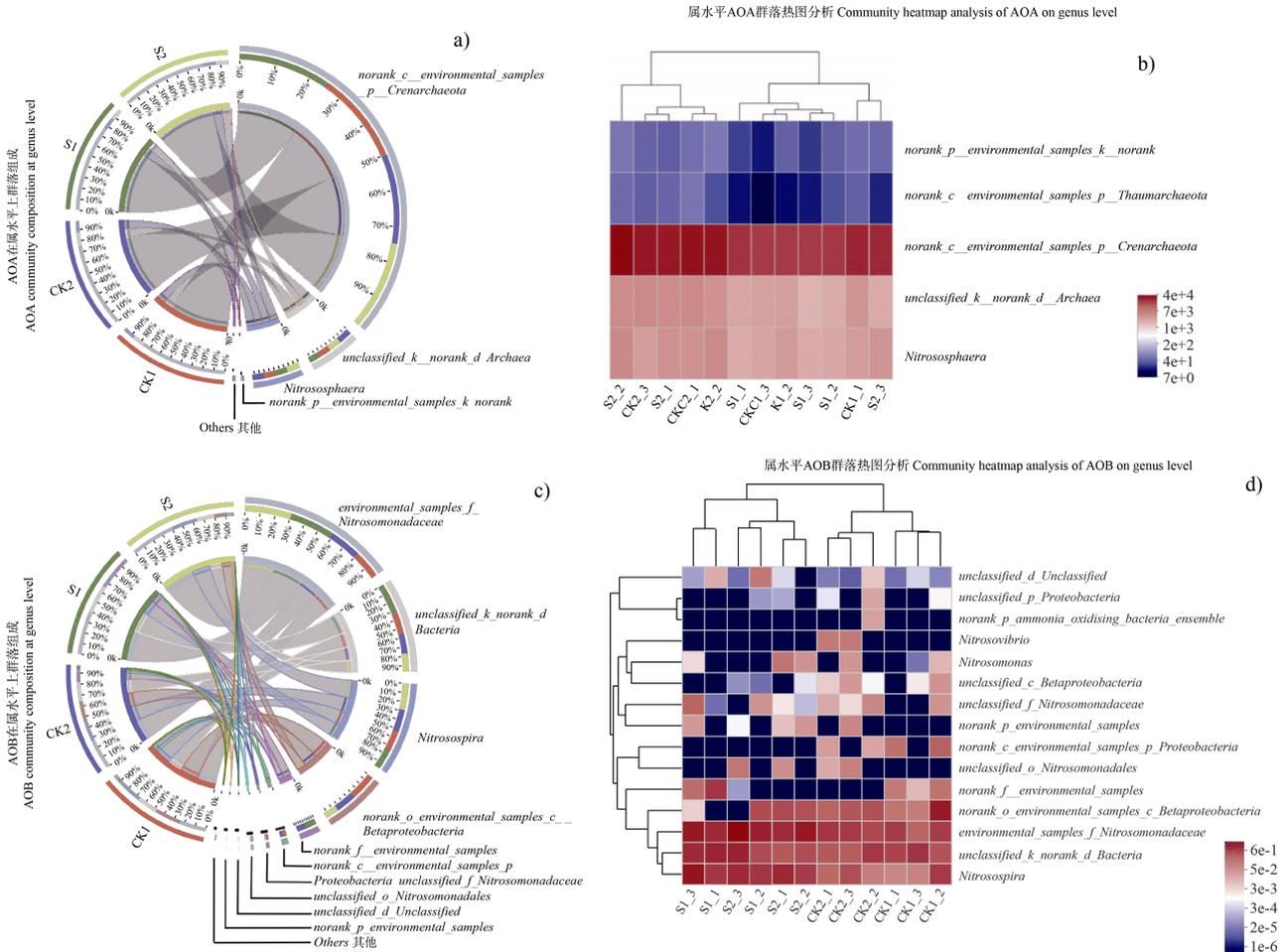


图 4 属水平上各处理中氨氧化微生物群落相对丰度 (a. AOA; c. AOB) 和相似性 (b. AOA; d. AOB) 分析  
Fig. 4 Relative abundance (a. AOA; c. AOB) and similarity (b. AOA; d. AOB) of ammonia-oxidizing microbial in different treatments at the genus level

选取丰度最大的三个菌属, 运用 Stamp 软件对 AOA 优势菌属进行组间差异分析, 亦证明水稻根际土壤 AOA 群落中优势菌属 *norank\_c\_\_environmental\_samples\_p\_Crenarchaeota*、*unclassified\_k\_norank\_d\_Archaea* 和 *Nitrososphaera* 与不种植水稻之间均无显著差异 ( $P>0.05$ ) (图 5)。AOB 优势菌属的组间差异分析, 证明水稻根际土壤 AOB 群落中优势菌属 *environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae* 和 *Nitrosospira* 与不种植水稻之间差异显著 ( $P<0.05$ ) (图 5)。上述结果表明, 海水稻种植对滨海盐碱地土壤 AOB 的群落组成产生的影响显著。

**2.5 AOA 和 AOB 物种丰度与土壤理化性质的相关性**  
在属水平上, 将 AOA 和 AOB 的优势菌属分别与环境因子 pH、SOM、HU 和 TN 进行皮尔森 (Pearson) 相关性分析。AOA 优势菌属与 pH、TN、SOM 和 HU 相关性不强, 未达到显著相关关系 ( $P>0.05$ ) (图 6a)。AOB 优势菌属受土壤 pH、SOM、HU 和 TN 的影响显著。不同 AOB 受土壤特性影响存在差异, 其中 AOB 优势菌 *environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae* 和 *Nitrosospira* 与 HU 呈显著正相关 ( $P<0.05$ ), 与 pH、SOM 和 TN 呈负相关, 与 pH 达到显著负相关 ( $P<0.05$ ) (图 6b)。

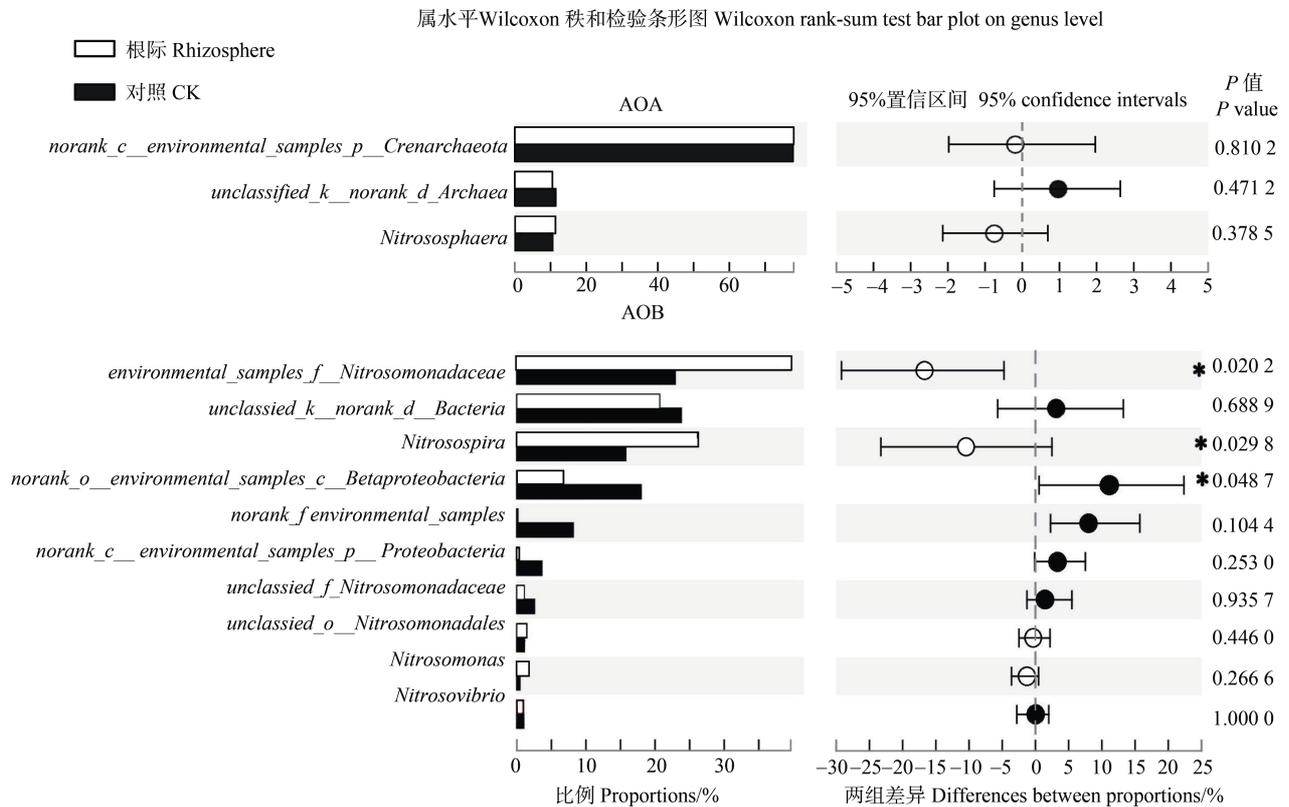
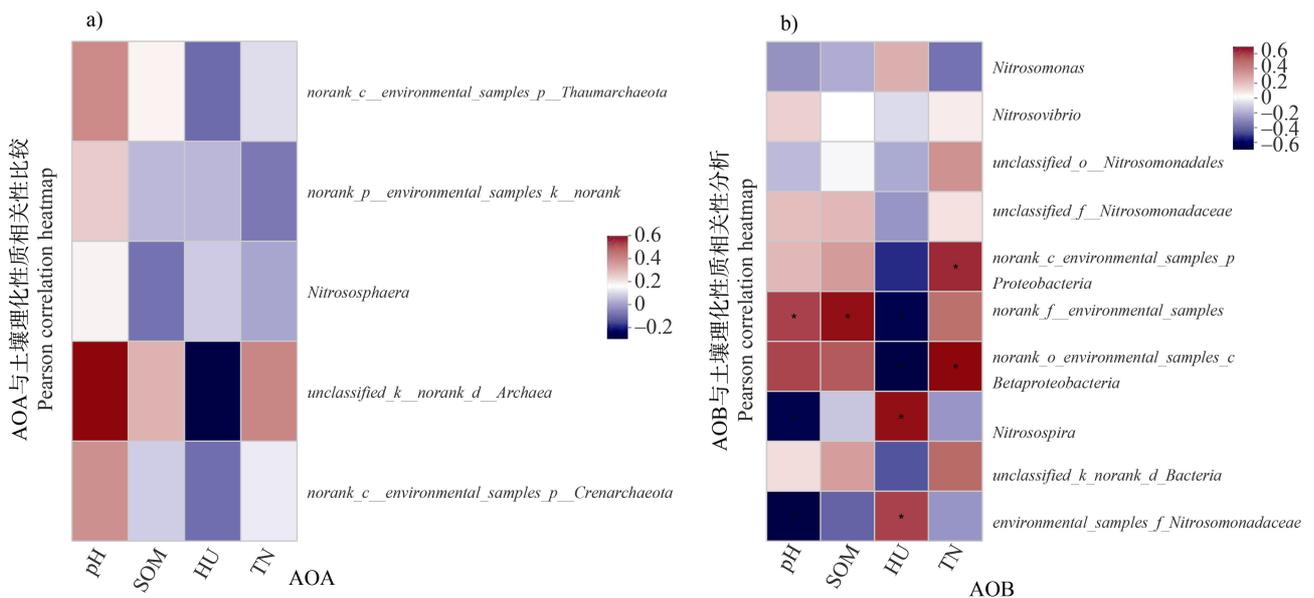


图 5 水稻根际土壤和不种植水稻土壤中 AOA 和 AOB 优势菌属群落相对丰度差异分析  
Fig. 5 Differences in the relative abundance of AOA and AOB dominant bacteria in rhizosphere soil and contrast soil



注：SOM：有机质；HU：腐殖质；TN：全氮；R 值以不同的颜色展示， $P < 0.05$  表示显著相关，用\*标注。  
Note: SOM: soil organic matter; HU: humus; TN: total nitrogen; Correlation are displayed in different colors, and  $P$ -value less than 0.05 indicate significant correlation, marked with \*.

图 6 在属水平上土壤理化性质与氨氧化微生物丰度的相关性  
Fig. 6 Correlation of soil physicochemical properties and abundance of ammoxidation microorganisms at the genus level

### 3 讨 论

滨海盐碱地土壤盐分高、物理结构差、肥力水平低,农田土壤杂草难生,普通农作物更是难以种植。长期盐胁迫导致土壤微生物数量和活性低,土壤有机质分解转化速率慢,土壤中氮磷钾等养分循环能力差<sup>[18-19]</sup>。滨海盐碱地土壤盐分高,本研究发现,高盐分可提高土壤 pH (图 1a),  $\text{Na}^+$  与土壤中的  $\text{Al}^{3+}$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  等离子易发生交换,导致土壤 pH 上升<sup>[20]</sup>。海水稻作为盐碱地上的先锋作物,能在盐度小于 0.6% 和 pH 小于 8.0 的盐碱地上正常生产,已成为滨海盐碱地改良的有效途径之一。研究结果表明,种植海水稻可改善滨海盐碱地的土壤质量。种植海水稻 70 d 后,高盐和低盐处理根际土壤的 pH 分别下降了 0.82 和 0.70 个单位; SOM 含量下降了 6.41 和 4.46  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , HU 含量提高了 5.76 和 4.45  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 全氮降低了 0.46 和 0.37  $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$  (图 1)。海水稻生长过程中吸收土壤中的  $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$ , 同时将土壤中的  $\text{H}^+$  释放,进而可降低土壤 pH<sup>[4]</sup>。此外,水稻根系分泌物也是土壤 pH 降低的原因之一。水稻根系土壤中进行营养代谢循环,会产生额外的  $\text{H}^+$ , 降低根际周边土壤的 pH<sup>[21]</sup>。韩天富等<sup>[22]</sup>研究表明,种植水稻后,华南地区稻田土壤的 pH 随着时间增加下降趋势明显。此外,本研究发现海水稻可加速根际土壤有机质的分解和转化,提高土壤腐殖质含量和氮的利用效率。有机质含有作物生长所需要的各种营养成分,其分解转化过程可为土壤微生物和植物的生长发育提供充足的养分,其分解后的化合物亦可经过复杂合成、聚合作用形成腐殖质<sup>[23]</sup>。土壤中大部分氮素存在于蛋白质、氨基酸等化合物中,不易被植物直接吸收。有机质的分解(如矿化作用)可将有机氮转化为可被植物直接吸收利用的矿化氮,进而提高土壤氮的转化速率<sup>[24]</sup>。因此,海水稻可通过降低盐碱地土壤 pH, 加速有机质分解转化,提高土壤氮循环速率,进而改善滨海盐碱地的土壤质量。

本次实验发现种植海水稻 S1 和 S2 处理中微生物呼吸强度、MBC 和 MBN 显著高于对照处理,在第 55 天时达到峰值(图 2),说明海水稻可显著提高滨海盐碱地土壤中微生物数量和活性,提升效果在水稻的抽穗期(55 d)最优。有研究表明,植物改善土壤理化特性,促进土著微生物生长繁殖的作用,主要源于植物的根际作用<sup>[25]</sup>。海水稻改善滨海

盐碱地的效果,本研究推测也主要源于海水稻的根际作用。水稻根际区是水稻、土壤和微生物与其环境条件相互作用的场所,是水稻根系吸收和分泌动态作用下形成的物理、化学和生物学性质不同于周围土体的特殊微域环境<sup>[25-26]</sup>。水稻根系的分泌物、泌氧能力和穿插作用对周围土壤氨氧化过程和微生物群落结构影响强烈<sup>[27]</sup>。水稻将光合产物以根系分泌物(酶、糖和酸类等)形式释放至土壤,供给土壤微生物代谢能源,提高功能微生物的数量和活性<sup>[28]</sup>。微生物大量聚集在根系周围,将有机氮转化成无机氮,反过来又影响氨氧化过程的氮素转化和吸收速率。土壤氨氧化是好氧过程,分子氧作为电子受体是氨氧化微生物进行氨氧化作用的必要条件,根系泌氧使根际土壤氧含量上升,氨氧化微生物的活性和丰度得到显著提高<sup>[21]</sup>。其次,水稻根系泌氧造成的矿化效率提高为根际土壤氨氧化作用提供了充分氮源(主要为  $\text{NH}_4^+-\text{N}$ ),可提高根际氨氧化作用强度<sup>[4]</sup>。此外,水稻根系物理穿插作用显著改善周围土壤的通气 and 通水条件,亦可加快根际土壤好氧氨氧化的进程。Chen 等<sup>[29]</sup>研究发现,水稻根际土  $\text{NH}_4^+-\text{N}$  随离根表距离呈亏缺的浓度梯度变化,离根表愈近亏缺愈大,土壤氨氧化作用越强烈。李奕林和王兴祥<sup>[30]</sup>通过根箱土培试验研究了不同籼稻品种根系泌氧量与根际土壤氨氧化强度关系,发现水稻根系泌氧能力与根际土壤氨氧化强度呈正比关系。因此,水稻根际区是稻田土壤氨氧化作用最旺盛的区域。

根际土壤氨氧化过程主要由 AOA 和 AOB 共同驱动。本研究通过  $\alpha$  和  $\beta$  多样性和聚类分析发现,与对照处理相比,海水稻根际显著提高 AOB 的丰富度和多样性,改变 AOB 的群落结构,而对 AOA 影响较小(表 2,图 3~图 5)。与 AOA 相比, AOB 对外界环境的耐受性低,更易受到环境因素的影响<sup>[31]</sup>。多数研究表明 AOA 在酸性土壤中起主导作用, AOB 在中性和碱性土壤中起主导作用<sup>[9]</sup>。而 Dai 等<sup>[10]</sup>对华南地区长期施加有机肥稻田的研究中发现,当土壤  $\text{pH}>5$  时, AOB 在氨氧化底物丰富的环境中占主导地位,其群落结构易受 pH 和土壤养分含量的影响。本研究进一步对根际土壤和对照土壤的优势菌属的组间差异进行了分析(图 5),发现 AOA 群落中的三个优势菌属在水稻根系和对照土壤中均无显著差异。AOB 群落中 *environmental\_samples\_f*

*Nitrosomonadaceae* 和 *Nitrosospira* 与不种植水稻之间差异显著 ( $P < 0.05$ ) (图 5), 在水稻根际土壤中, AOB 优势菌属丰度显著大于对照土壤, 有利于土壤中氨氧化过程的进行。*Nitrosospira* 丰度增加受到土壤 pH 影响, 相关研究发现, 在稻田中 pH 下降有利于促进 *Nitrosospira* 的优势生长<sup>[32]</sup>。Yao 等<sup>[33]</sup>研究苏格兰酸性土壤, 发现 *Nitrosospira* 在酸性土壤中占主导地位。有研究发现, 植物根系会对根系微生物表现出生态位过滤, 会促进对根系有益微生物的丰度<sup>[11]</sup>。通过分析土壤理化性质、微生物量、氨氧化细菌古菌之间的相关性关系, 发现 AOB 群落中 *Nitrosospira* 与 HU 呈正相关关系 (图 6), 由于 HU 是微生物活动的重要能量来源, 所以推测 *Nitrosospira* 丰度受到土壤中养分含量影响。同时发现, *Nitrosospira* 与有机质、全氮呈负相关关系 (图 6)。可能是由于根系促进有机质的分解和有机氮的矿化速率, 进而为 AOB 群落提供充足铵态氮。Bottomley 等<sup>[34]</sup>研究发现, *Nitrosospira* 丰度会随着土壤中矿化氮含量增加而升高, 并且植物根系会对土壤铵氮产生富集作用, 进而影响 *Nitrosospira* 的丰度。

## 4 结 论

种植耐盐碱水稻可促进盐碱地土壤养分循环以及提高土壤微生物生物量和活性。在酸性土壤中, 海水稻根系作用对土壤中 AOA 无显著影响, 而 AOB 受海水稻根系效应影响较大, 种植水稻提高了土壤 AOB 丰富度和多样性, 显著提升土壤 AOB 优势菌 *environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae* 和 *Nitrosospira* 的丰度。AOB 群落与土壤环境相关性分析发现 *environmental\_samples\_f\_Nitrosomonadaceae* 和 *Nitrosospira* 与 HU 呈显著正相关, 与 pH 呈显著负相关, 说明海水稻根系效应所改变的土壤环境更适宜 AOB 生长。本研究表明 AOB 在海水稻根际土壤氨氧化过程中起着关键作用, 为了解酸性土壤中水稻根际效应对 AOA 和 AOB 群落变化的影响提供了新的见解。

## 参考文献 (References)

- [ 1 ] Yang J S. Development and prospect of the research on salt-affected soils in China [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2008, 45 ( 5 ): 837—845. [杨劲松.中国盐渍土研究的发展历程与展望[J]. 土壤学报, 2008, 45 ( 5 ): 837—845.]
- [ 2 ] Bistgani Z E, Hashemi M, Dacosta M, et al. Effect of salinity stress on the physiological characteristics, phenolic compounds and antioxidant activity of *Thymus vulgaris* L. and *Thymus daenensis* Celak[J]. *Industrial Crops and Products*, 2019, 135: 311—320.
- [ 3 ] Zhao J W. Identification of salt-alkali tolerance and analysis of tolerance characteristics of Oceanrice 86[D]. Jingzhou, Hubei: Yangtze University, 2020.[赵记伍. 海稻 86 盐碱耐性鉴定及耐性特征解析[D]. 湖北荆州: 长江大学, 2020.]
- [ 4 ] Xu Z K, Shao T Y, Lv Z X, et al. The mechanisms of improving coastal saline soils by planting rice[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 703: 135529.
- [ 5 ] Cuevas J, Daliakopoulos N I, Moral F, et al. A Review of Soil-Improving Cropping Systems for Soil Salinization[J]. *Agronomy*, 2019, 9 ( 6 ): 295.
- [ 6 ] Ma R, Zhao W Y, Zhao Y P, et al. Land use pattern effects after 30 years of shifting cropland to fallow land on soil ammonia-oxidizer community[J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 156: 103707.
- [ 7 ] Kong Y L, Ling N, Xue C, et al. Long-term fertilization regimes change soil nitrification potential by impacting active autotrophic ammonia oxidizers and nitrite oxidizers as assessed by DNA stable isotope probing[J]. *Environmental Microbiology*, 2019, 21( 4 ): 1224—1240.
- [ 8 ] Tang H M, Xiao X P, Li C, et al. Effects of rhizosphere and long-term fertilisation practices on the activity and community structure of ammonia oxidisers under double-cropping rice field[J]. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science*, 2019, 69 ( 4 ): 356—368.
- [ 9 ] Rütting T, Schleusner P, Hink L, et al. The contribution of ammonia-oxidizing archaea and bacteria to gross nitrification under different substrate availability[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160: 108353.
- [ 10 ] Dai X L, Guo Q K, Song D L, et al. Long-term mineral fertilizer substitution by organic fertilizer and the effect on the abundance and community structure of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in paddy soil of south China[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2021, 103: 103288.
- [ 11 ] Li H, Su J Q, Yang X R, et al. Distinct rhizosphere effect on active and total bacterial communities in paddy soils[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 649: 422—430.
- [ 12 ] Zhang X X, Zhang R J, Gao J S, et al. Thirty-one years of rice-rice-green manure rotations shape the rhizosphere microbial community and enrich beneficial bacteria[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 208—217.
- [ 13 ] Bao S D. Analytical methods for soil and agro-chemistry [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000. [鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社,

- 2000.]
- [ 14 ] Wu L P, Zhang S R, Ma R H, et al. Carbon sequestration under different organic amendments in saline-alkaline soils[J]. *Catena*, 2021, 196: 104882.
- [ 15 ] Wu J, Joergensen R G, Pommerening B, et al. Measurement of soil microbial biomass C by fumigation-extraction—an automated procedure[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1990, 22 ( 8 ): 1167—1169.
- [ 16 ] Brookes P C, Landman A, Pruden G, et al. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: A rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1985, 17 ( 6 ): 837—842.
- [ 17 ] Gao S J, Gao W D, Zou C Q, et al. Ammonia-oxidizing archaea are more sensitive than ammonia-oxidizing bacteria to long-term application of green manure in red paddy soil[J]. *Applied Soil Ecology*, 2018, 124: 185—193.
- [ 18 ] Kumar V, Kumar P, Khan A. Optimization of PGPR and silicon fertilization using response surface methodology for enhanced growth, yield and biochemical parameters of French bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under saline stress[J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2020, 23: 101463.
- [ 19 ] Kumar A, Singh S, Gaurav A K, et al. Plant growth-promoting bacteria: Biological tools for the mitigation of salinity stress in plants[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1216.
- [ 20 ] Hu C W, Wang H, Wu Y, et al. Migration characteristics and its differences of reclaimed water salinity in different subtropical soils[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2018, 34 ( 20 ): 99—107. [胡传旺, 王辉, 武芸, 等. 再生水盐分在亚热带不同土壤中的迁移特性及其差异[J]. *农业工程学报*, 2018, 34 ( 20 ): 99—107.]
- [ 21 ] Yang Y Q, Zhan X, Wu S J, et al. Effect of hydraulic loading rate on pollutant removal efficiency in subsurface infiltration system under intermittent operation and micro-power aeration[J]. *Bioresource Technology*, 2016, 205: 174—182.
- [ 22 ] Han T F, Liu K L, Huang J, et al. Spatio-temporal evolution of soil pH and its driving factors in the main Chinese farmland during past 30 years[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26 ( 12 ): 2137—2149. [韩天富, 柳开楼, 黄晶, 等. 近30年中国主要农田土壤pH时空演变及其驱动因素[J]. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26 ( 12 ): 2137—2149.]
- [ 23 ] Prescott C E, Vesterdal L. Decomposition and transformations along the continuum from litter to soil organic matter in forest soils[J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 498: 119522.
- [ 24 ] Ju X T, Zhang C. Nitrogen cycling and environmental impacts in upland agricultural soils in North China: A review[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16 ( 12 ): 2848—2862.
- [ 25 ] 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.
- [ 26 ] Turner T R, Ramakrishnan K, Walshaw J, et al. Comparative metatranscriptomics reveals kingdom level changes in the rhizosphere microbiome of plants[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7 ( 12 ): 2248—2258.
- [ 27 ] Gu C, Zhou H F, Zhang Q C, et al. Effects of various fertilization regimes on abundance and activity of anaerobic ammonium oxidation bacteria in rice-wheat cropping systems in China[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 599/600: 1064—1072.
- [ 28 ] Liu H F, Wu X, Wang Q, et al. Responses of soil ammonia oxidation and ammonia-oxidizing communities to land-use conversion and fertilization in an acidic red soil of southern China[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2017, 80: 110—120.
- [ 29 ] Chen M, Chen G, Di D W, et al. Higher nitrogen use efficiency( NUE )in hybrid “super rice” links to improved morphological and physiological traits in seedling roots[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2020, 251: 153191.
- [ 30 ] Li Y L, Wang X X. Nitrification in rhizosphere of rice in paddy soils different in fertility in red soil regions of subtropical China[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2012, 49 ( 5 ): 962—970. [李奕林, 王兴祥. 红壤区不同肥力水稻土根际硝化作用特征[J]. *土壤学报*, 2012, 49 ( 5 ): 962—970.]
- [ 31 ] Wang C, Tang S Y, He X J, et al. The abundance and community structure of active ammonia-oxidizing archaea and ammonia-oxidizing bacteria shape their activities and contributions in coastal wetlands[J]. *Water Research*, 2020, 171: 115464.
- [ 32 ] Shen L D, Yang Y L, Liu J Q, et al. Different responses of ammonia-oxidizing archaea and bacteria in paddy soils to elevated CO<sub>2</sub> concentration[J]. *Environmental Pollution*, 2021, 286 ( 1 ): 117558.
- [ 33 ] Yao H Y, Campbell C D, Chapman S J, et al. Multi-factorial drivers of ammonia oxidizer communities: evidence from a national soil survey[J]. *Environmental Microbiology*, 2013, 15 ( 9 ): 2545—2556.
- [ 34 ] Bottomley P J, Taylor A E, Boyle S A, et al. Responses of nitrification and ammonia-oxidizing bacteria to reciprocal transfers of soil between adjacent coniferous forest and meadow vegetation in the Cascade Mountains of Oregon[J]. *Microbial Ecology*, 2004, 48 ( 4 ): 500—508.

(责任编辑: 陈荣府)