

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2026.04.040

CSTR:32310.14.stbxb.2026.04.040

樊雪琴,李为萍,张家鹏,等.施氮对盐渍农田向日葵根际土壤细菌反硝化途径与根系生长及产量的影响[J].水土保持学报,2026,40(4):205-215.
Fan Xueqin, Li Weiping, Zhang Jiapeng, et al. Effects of nitrogen application on rhizosphere bacterial denitrification pathways, root growth, and yield of sunflowers in salt-affected farmland[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2026, 40(4):205-215.

施氮对盐渍农田向日葵根际土壤细菌反硝化 途径与根系生长及产量的影响

樊雪琴^{1,2}, 李为萍^{1,2}, 张家鹏^{1,2}, 池翌男^{1,2},
张栋良^{1,2}, 曹丽霞^{1,2}, 张萌^{1,2}

(1. 内蒙古农业大学旱区水工程生态环境全国重点实验室, 呼和浩特 010018;

2. 内蒙古农业大学水利与土木建筑工程学院, 呼和浩特 010018)

摘要: [目的] 为探究施氮调控盐渍农田向日葵根际土壤细菌反硝化途径进而促进根系生长及产量的具体途径。[方法] 2023—2024年开展膜下滴灌向日葵田间小区试验,以当地常规施氮量为对照(CK:200 kg/hm²),并设减氮25%(N1:150 kg/hm²),减氮50%(N2:100 kg/hm²),减氮75%(N3:50 kg/hm²)共4个处理。[结果] 2a试验表明,适度减氮有助于改善盐渍农田根际土壤环境并促进向日葵根系与产量形成。与CK相比,N1、N2处理均显著提高现蕾期根际土壤Ca²⁺(17.22%、10.56%)、Mg²⁺(34.75%、25.40%)含量,降低Cl⁻、SO₄²⁻含量,同时N1处理显著促进现蕾期根系分泌草酸与柠檬酸(59.07%和60.11%),N2处理显著促进现蕾期和成熟期根系分泌甲酸;功能基因方面,N1、N2、N3处理降低narG、nirK、nirS反硝化功能基因相对丰度,然而N1处理提高nosZ基因的丰度,并改变nosZ型菌群的组成,提高nosZ型Acidobacteria和Proteobacteria的相对丰度。作物生长与产量形成方面,N1、N2处理显著增加开花期根表面积密度(RSAD)与现蕾期根长密度(RLD)值,2a N1处理显著促进向日葵百粒重(9.07%)、单盘籽粒重(9.08%)增加向日葵产量(5.05%);相比之下,N2与N3处理显著降低成熟期RSAD值(23.66%、29.46%)、百粒重(21.67%、29.51%)与单盘籽粒重(21.66%、29.49%)。[结论] 减氮25%处理对根际土壤反硝化初始过程(NO₃⁻→NO)有潜在的抑制作用,对完全反硝化过程(N₂O→N₂)有潜在的促进作用,不仅从源头上阻隔盐渍农田土壤氮素损失,还能促进N₂的还原。同时在促进植株根系生长与产量形成与改善根际土壤离子环境方面具有显著优势。研究结果可为土默川平原灌区科学施氮与阻控氮素损失提供理论参考。

关键词: 根际细菌; 盐渍土; 向日葵; 反硝化途径; 施氮; 宏基因组测序

中图分类号: S154.3

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2026)04-0205-11

Effects of Nitrogen Application on Rhizosphere Bacterial Denitrification Pathways, Root Growth, and Yield of Sunflowers in Salt-Affected Farmland

Fan Xueqin^{1,2}, Li Weiping^{1,2}, Zhang Jiapeng^{1,2}, Chi Zhaonan^{1,2},

Zhang Dongliang^{1,2}, Cao Lixia^{1,2}, Zhang Meng^{1,2}

(1.State Key Laboratory of Water Engineering Ecology and Environment in Arid Area, Inner Mongolia

Agricultural University, Hohhot 010018, China; 2.College of Water Resources and Civil

Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China)

Abstract: [Objective] This study aims to investigate the specific mechanisms by which nitrogen application regulates rhizosphere bacterial denitrification pathways in salt-affected farmland, thereby promoting sunflower root growth and yield. [Methods] Field plot experiments with drip irrigation under plastic mulch were conducted in sunflower farmland from 2023 to 2024. Four nitrogen application levels were set: the local conventional nitrogen

收稿日期: 2025-11-21

修回日期: 2026-03-15

录用日期: 2026-04-17

网络首发日期(www.cnki.net): 2026-05-29

资助项目: 国家自然科学基金项目(U2443210, 52469012, 52069022); 内蒙古自治区自然科学基金项目(2024LHMS05022); 内蒙古自治区科技重大专项(2023JBGS0003)

第一作者: 樊雪琴(2000—), 女, 硕士研究生, 主要从事灌溉排水原理与管理决策研究。E-mail: fanxueqin@emails.imau.edu.cn

通信作者: 李为萍(1978—), 女, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事灌溉排水原理与管理决策研究。E-mail: l-wp@imau.edu.cn

http://stbxb.alljournal.com.cn

application rate as control (CK: 200 kg/hm²), 25% nitrogen reduction (N1: 150 kg/hm²), 50% nitrogen reduction (N2: 100 kg/hm²), and 75% nitrogen reduction (N3: 50 kg/hm²). [Results] The two-year experiments demonstrated that moderate nitrogen reduction improved the rhizosphere soil environment in salt-affected farmland and promoted sunflower root growth and yield formation. Compared with CK, both N1 and N2 treatments significantly increased Ca²⁺ (17.22%, 10.56%) and Mg²⁺ (34.75%, 25.40%) contents in rhizosphere soil at the budding stage, and reduced Cl⁻ and SO₄²⁻ contents. Furthermore, N1 treatment significantly promoted oxalic acid and citric acid secretion by root at the budding stage (59.07% and 60.11%), and N2 treatment significantly promoted formic acid secretion by root at both the budding stage and the maturity stage. Regarding functional genes, N1, N2, and N3 treatments reduced the relative abundance of denitrifying genes *narG*, *nirK*, and *nirS*, whereas N1 treatment increased the abundance of the *nosZ* gene and altered the composition of *nosZ*-type bacterial communities, including increasing the relative abundance of *nosZ*-type Acidobacteria and Proteobacteria. Regarding crop growth and yield formation, N1 and N2 treatments significantly increased root surface area density (RSAD) at the flowering stage and root length density (RLD) at the budding stage. Over two years, N1 treatment significantly increased sunflower 100-seed weight (9.07%), seed weight per head (9.08%), and yield (5.05%). In contrast, N2 and N3 treatments significantly reduced RSAD values (23.66%, 29.46%), 100-seed weight (21.67%, 29.51%), and seed weight per head (21.66%, 29.49%) at the maturity stage. [Conclusion] A 25% nitrogen reduction treatment has a potential inhibitory effect on the initial stage of denitrification (NO₃⁻→NO) and a potential promoting effect on the complete denitrification process (N₂O→N₂) in rhizosphere soil. This not only suppresses nitrogen loss from salt-affected farmland at the source but also promotes N₂ reduction. Meanwhile, it shows significant advantages in promoting plant root growth and yield formation, as well as improving the rhizosphere soil ionic environment. These findings provide a theoretical basis for scientific nitrogen application and nitrogen loss control in the Tumuchuan Plain irrigation district.

Keywords: rhizosphere bacteria; salt-affected soil; sunflower; denitrification pathway; nitrogen application; metagenomic sequencing

Received: 2025-11-21

Revised: 2026-03-15

Accepted: 2026-04-17

Online(www.cnki.net): 2026-05-29

反硝化作用是土壤氮素流失的关键途径之一,该过程由多种微生物协同完成,涉及一系列关键功能基因^[1],不仅加剧全球气候变暖,还对臭氧层具有显著的破坏作用^[2]。盐渍农田是我国重要的后备耕地资源,已有研究^[3-5]多集中于土壤改良,而对其中关键氮循环过程-反硝化作用的研究仍较为薄弱^[6],盐渍农田中氮肥利用率普遍低于常规农田^[7],高氮输入,一方面抑制固氮微生物功能基因 *nifH* 表达^[8];另一方面,为反硝化过程提供过量底物(NO₃⁻),从而加速 N₂O 排放^[9],导致氮素气态损失大幅增加。此外,高施氮肥常因离子拮抗,降低植物体内 GS/GOGAT 途径对 NH₄⁺ 的同化速率^[10],导致土壤中 NH₄⁺ 累积;累积的 NH₄⁺ 经硝化作用生成大量 NO₃⁻,而 NO₃⁻ 不易被土壤吸附,易随水淋失,进而导致地下水或地表水的面源污染。白芳芳等^[11]研究表明,减氮处理可显著降低农田土壤中反硝化微生物的功能基因丰度,并显著下调编码亚硝酸盐还原酶的关键功能基因(如 *nirK* 和 *nirS*)及编码氧化亚氮还原酶的基因

(*nosZ*)的丰度^[12]。适度减氮不仅抑制微生物反硝化作用,还可激活植物的抗逆性,促进根系分泌柠檬酸、苹果酸等有机酸^[13]。该类有机酸既可螯合 Na⁺ 离子缓解盐胁迫下的渗透胁迫,也能释放被碳酸钙固定的 Ca²⁺,提高土壤中钙的有效性^[14-15]。已有研究^[16-18]多聚焦于湿地、高原湖泊、河口沉积物等典型生态系统中的反硝化作用,然而在盐渍逆境作用下,根际土壤细菌反硝化途径与根系生长及产量形成对不同施氮量的响应尚不明确。为此,本研究以轻中度盐渍向日葵根际土壤为研究对象,基于田间小区定位试验与宏基因组测序技术,探究不同施氮量对盐渍农田根际土壤细菌反硝化途径、根系生长及产量的影响,以期对盐渍农田向日葵氮肥合理施用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

2023年和2024年5—9月于内蒙古农业大学海流

图科技园区农业水土工程试验基地(40°41'30"N,111°02'30"E)开展田间小区试验,试验基地位于土默川平原灌区,属典型温带大陆性季风气候,多年平均降水量为 421.6 mm,多年平均气温 6.3 ℃,无霜期 135 d。2023 年向日葵生育期内(5—9 月)平均气温 21.2 ℃,年日照时间为 2 861.3 h,生育期降水量 314.6 mm,蒸发量为 1 868.1 mm。2024 年向日葵生育期平均气温 22.9 ℃,年日照时间为 2 746.2 h,生育期降水量 589.9 mm,蒸发量为 1 842.2 mm。试验地 0~40 cm 土层土壤质地为砂质壤土,体积质量(BD)为 1.73 g/cm³,土壤平均全盐量为 3.22 g/kg,属轻中度盐渍土。土壤表层基础养分有机质(SOM)为 16.79 g/kg,全氮(TN)为 990.3 mg/kg,水解性氮(HN)为 63.51 mg/kg,有效磷(AP)为 43.66 mg/kg,速效钾(AK)为 216.38 mg/kg,向日葵整个生育期地下水埋深为 3~5 m。

1.2 试验设计

供试作物为食用向日葵“HZ2 399”,播种前对

盐渍农田进行春灌压盐(灌水定额 900 m³/hm²),春灌采用畦灌,向日葵生育期采用膜下滴灌,底肥施用磷酸二胺(含 N 18%),底肥折合纯氮 50 kg/hm²,现蕾期追施尿素(含 N 46%)。以当地施肥量为对照 CK(追施纯氮 150 kg/hm²),另设 3 个减氮梯度,减氮 25%(N1:追氮 100 kg/hm²)、减氮 50%(N2:追氮 50 kg/hm²)、减氮 75%(N3:0 kg/hm²),该设计采用养分管理研究中的经典梯度设置方法,即通过设定基于常规施肥量的百分比减量梯度,旨在系统探究盐渍农田中作物-土壤系统对氮输入减少的非线性响应关系。试验采用单因素完全随机区组设计,小区规格为 10 m×16 m,每个处理设置 3 次重复,共计 15 个小区,小区四周砌筑水泥挡板,以防止水、氮、盐的交互影响。每个小区铺设 6 膜,每膜种植 2 行,行距 50 cm,株距 50 cm,种植密度 21 000 株/hm²,各小区种植密度一致,具体试验设计见表 1。

表 1 试验设计
Table 1 Experimental design table

处理	灌水定额/(m ³ ·hm ⁻²)				灌溉定额/ (m ³ ·hm ⁻²)	底肥/ (kg·hm ⁻²)	追肥/ (kg·hm ⁻²)	施氮总量/ (kg·hm ⁻²)
	春灌	现蕾期	开花期	灌浆期				
CK	900	450	225	225	1 800	50	150	200
N1	900	450	225	225	1 800	50	100	150
N2	900	450	225	225	1 800	50	50	100
N3	900	450	225	225	1 800	50	0	50

注:向日葵现蕾期、开花期与灌浆期分 2 次灌溉,表中灌水定额为 2 次灌溉之和。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 样品采集 试验采用五点取样法,灌水后分别于向日葵关键生育期使用根钻法取出根系并抖落根系附着土壤。5 个点土样混和均匀并装入无菌自封袋并分为 3 份:1 份置于-80 ℃下保存用于 DNA 提取和宏基因组测序;1 份室内自然风干,研磨后过 2 mm 筛,用于土壤理化性质测试分析;1 份用于根系分泌物的测定。使用 pH 计(梅特勒-托利多仪器,上海)测定土水质量比为 1:2.5 的土壤酸碱度(pH),土壤铵态氮使用 KCl(2 mol/L)浸提靛酚蓝比色法,土壤硝态氮按水土比 10:1 加入 50 mL KCl(1 mg/L)溶液,采用紫外分光光度计测定。土壤有机质(SOM)含量测定参照 NY/T 1121.6—2006。根际有机酸获取采用乙醇浸提法,使用 GC-MS 联用仪(HP6890/5975C,美国)进行分析。

1.3.2 宏基因组测序及生物信息 称取 500 mg glass beads 和 0.2~0.5 g 的土壤,放入 2 mL 离心管并添加 Buffer SLX Mlus 进行振荡,加入 80 μL Buffer DS 孵育 10 min,再离心 5 min。转移 600 μL 上清液至 2 mL 离心管中,加入 200 μL Buffer SP 2,振荡后加入 100

μL HTR Reagent,冰浴 5 min 后离心 5 min,移上清液 400 μL 至离心管中,加入 40 μL 的磁珠,混合均匀加入 450 μL Binding Buffe,室温放置 2 min。使用 Qubit 4 荧光计检测 DNA 的浓度,并用 1% 的琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的质量。调整 DNA 溶液浓度。多样品 DNA 文库均一化至 10 nM 后等体积混合,将混合好的文库(10 nM)稀释至合适的浓度后进行上机测序。

1.3.3 向日葵根系指标与产量测定 使用根钻采用五点取样法进行根系样本采集,将取得的根系样本用清水清洗干净后,采用根系分析系统(WinRHIZO),精准获取根系长度、根系表面积及根系体积等关键数据,进一步通过运算推导出根长密度(RLD)、根体积密度(RVD)及根表面积密度(RSAD)等参数。在向日葵成熟期时,在每个小区随机选取 10 株长势较为一致的向日葵,各小区分别测产。并对各小区定株的向日葵花盘上,选取最外侧 3~4 圈的位置摘取籽粒,测百粒重。

1.4 数据分析

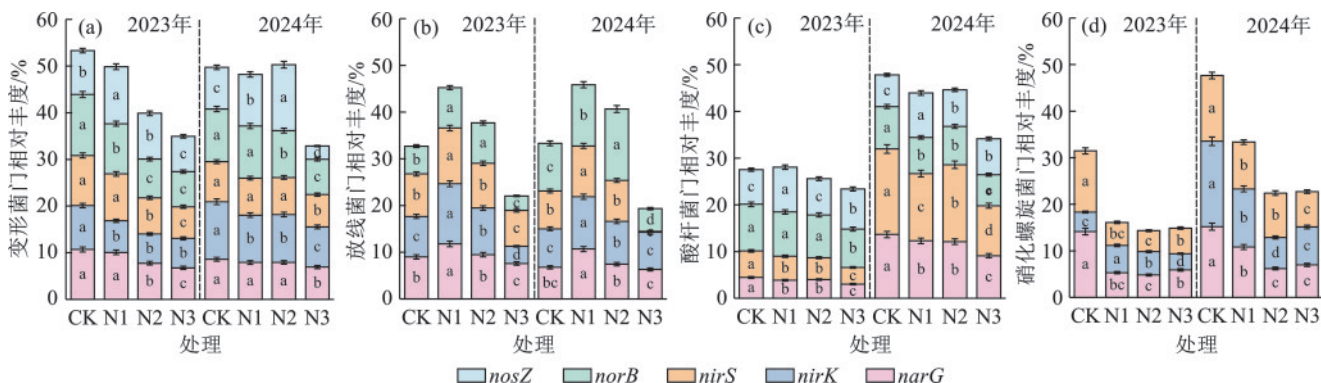
采用 Excel 2016 软件进行数据的处理,使用

SPSS.27 软件进行单因素方差分析及差异显著性水平 ($p < 0.05$) 分析, 用最小显著差异法进行显著性检验。用 Origin 2023 软件绘制反硝化功能基因相对丰度图、门水平群落相对丰度图与根系指标图。文中图表数据均为 2 a 试验结果的平均值, 用以体现其共性规律; 2 a 试验结果不一致之处则单独说明。

2 结果与分析

2.1 施氮对根际土壤反硝化细菌群落组成及功能基因的影响

施氮显著改变向日葵根际土壤反硝化细菌的群



注: 图中不同小写字母表示不同施氮处理间差异显著 ($p < 0.05$)。下同。

图 1 施氮处理下向日葵根际土壤 *narG*、*nirK*、*nirS*、*norB* 和 *nosZ* 型反硝化细菌门水平群落相对丰度

Fig.1 Relative abundance plots of *narG*-, *nirK*-, *nirS*-, *norB*-, and *nosZ*-type denitrifying bacteria at phylum level in sunflower rhizosphere soil of sunflower under nitrogen application treatments

由图 2 可知, 施氮处理下向日葵根际土壤反硝化功能基因相对丰度。随着施氮量的减少, 功能基因 *nirK*、*narG*、*nirS* 等基因的相对丰度呈逐步下降趋势。然而施氮处理下编码氧化亚氮还原酶的 *nosZ* 基因相对丰度由大到小排序为 $N1 > CK > N2 > N3$, 表明减氮 25% (N1 处理) 在抑制根际土壤细菌不完全反硝化功能基因 (*narG*、*nirK*、*nirS*) 表达的同时, 促进完全反硝化功能基因 (*nosZ*) 的富集, 说明减氮 25% 处理不仅从源头阻控根际土壤氮素损失, 还促进 N_2O 向 N_2 还原, 降低盐渍农田氮素损失的同时减少温室气体 N_2O 的排放潜力。

2.2 施氮对向日葵根系生长与产量形成的影响

2 a 试验表明, 适量减氮对根系生长与产量形成具有积极促进作用 (图 3、表 3)。与 CK 处理相比, N1、N2 处理在开花期显著提高 RSAD 值, 增幅分别为 13.40%、10.70%, N1 与 N2 处理还显著增加现蕾期与成熟期根系 RLD 值; 从产量构成来看, N1 处理增加向日葵产量 (5.05%), 并显著提升向日葵百粒重 (9.07%)、单盘籽粒重 (9.08%); 相比之下, N2 与 N3 处理则显著降低成熟期 RSAD 值 (23.66%、29.46%), N2、N3 处理还降低向日葵产量 (6.14%、

落组成 (图 1)。与 CK 处理相比, N2 与 N3 处理显著降低根际土壤中 *norB*、*nirK* 型 Proteobacteria 的相对丰度, 同时显著降低 *narG*、*nirS* 型 Acidobacteria 相对丰度。值得关注的是, N1 与 N2 处理在调控微生物群落结构方面表现出积极效应, 2023 年 N1 处理显著提高 *nosZ* 型 Proteobacteria (30.03%), 2024 年 N1 与 N2 处理显著提高 *nosZ* 型 Proteobacteria (24.13%、47.20%) 与 *nosZ* 型 Acidobacteria (40.32%、11.16%) 相对丰度, 该群落结构得到优化, 尤其是完全反硝化细菌群落的富集, 有助于推动根际土壤细菌介导的完全反硝化途径 ($N_2O \rightarrow N_2$), 从而降低 N_2O 的排放潜力。

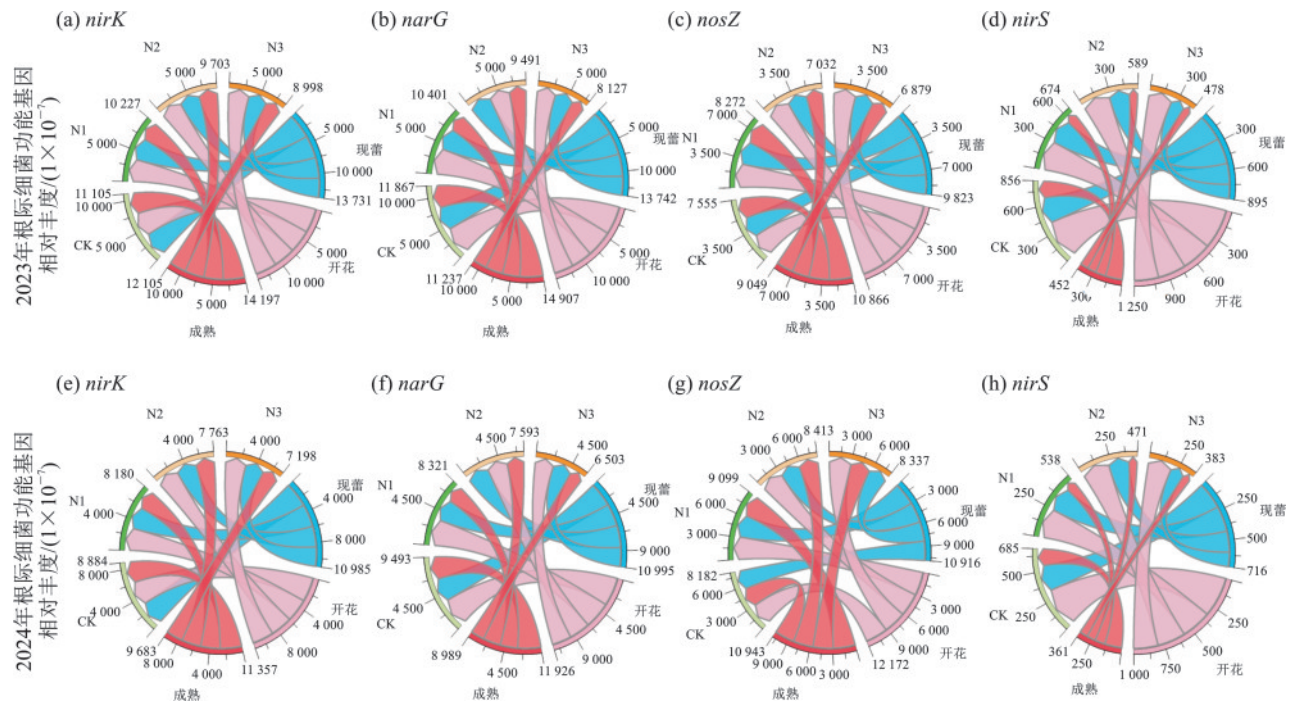
20.22%), 并显著降低百粒重 (21.67%、29.51%)、单盘籽粒重 (21.66%、29.49%)。综上得出, 减氮 25% 处理 (N1) 促进关键生育期根系发育, 最终有利于产量形成。根系分泌物分析表明, 各处理下根系分泌的优势有机酸为草酸、甲酸和苹果酸, 也检测到乙酸和柠檬酸 (表 2)。N1 处理显著促进现蕾期根系分泌草酸与柠檬酸 (59.07%、60.11%); N2 处理显著促进现蕾期和成熟期根系分泌甲酸 (14.17%)。然而, 当氮素水平低至 N3 处理 (50 kg/hm²) 时, 成熟期甲酸分泌受到抑制, 且现蕾期、开花期与成熟期根系分泌苹果酸与草酸分泌量均显著降低。总体而言, 适度减氮 (尤其是 N1 处理) 能够激发根系有机酸的分泌, 可能与其在促进根系生长和产量形成中发挥的积极作用有关。

2.3 施氮条件下根际土壤理化性质与细菌反硝化途径及根系产量间的综合分析

由表 4、表 5 可知, 施氮处理下向日葵生育期根际土壤的理化性质。根际土壤中 NO_3^- -N 与 NH_4^+ -N 含量随生育进程推进呈逐渐下降趋势。与 CK 处理相比, N2 和 N3 处理的现蕾期根际土壤 NO_3^- -N 含量均显著降低 (22.21%、26.89%)。N1 处理显著提高现

蕾期根际土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量(13.57%),而 N3 处理显著降低现蕾期与成熟期 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量。N1 与 CK 处理的现蕾期、开花期与成熟期根际土壤 SOM 含量无

显著差异,然而 N2、N3 处理显著降低现蕾期与成熟期根际土壤 SOM 含量,说明过量减氮可能影响土壤养分的维持能力。



注: narG ($\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^-$)编码的硝酸盐还原酶、 nirK ($\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}$)编码含铜离子的亚硝酸盐还原酶、 nirS ($\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}$)编码含细胞色素 cd1 亚硝酸盐还原酶、 nosZ ($\text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$)编码 N_2O 还原酶;图中对反硝化功能基因的原始 reads counts 进行测序深度标准化,计算其占所有功能基因 reads counts 的比例,图中蓝、粉、红色分别对应向日葵现蕾期、开花期与成熟期。

图 2 施氮处理下向日葵根际土壤反硝化细菌 nirK 、 narG 、 nosZ 、 nirS 功能基因的相对丰度

Fig.2 Relative abundance of nirK , narG , nosZ , and nirS denitrifying functional genes in sunflower rhizosphere soil under nitrogen application treatments

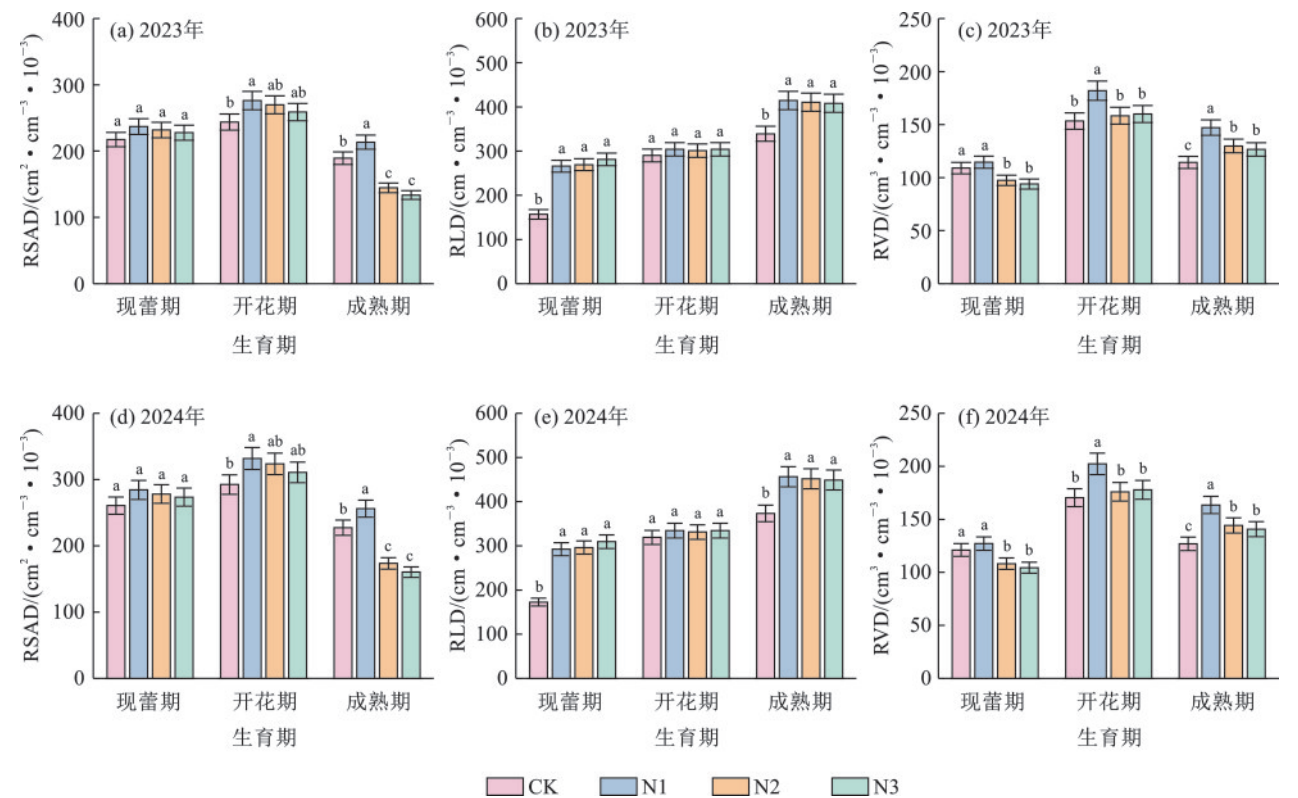


图 3 施氮处理下向日葵根系指标的变化

Fig.3 Changes in sunflower root indicators under nitrogen application treatments
<http://stbxb.alljournal.com.cn>

表 2 施氮处理下根系分泌的有机酸浓度

Table 2 Concentrations of organic acids secreted by roots under nitrogen application treatments							μg/g
年份	生育期	处理	甲酸	苹果酸	草酸	乙酸	柠檬酸
2023	现蕾期	CK	116.71±5.84c	627.00±31.35c	1 666.14±83.31c	10.04±0.50c	10.78±0.54c
		N1	172.07±8.60a	994.86±49.74a	2 650.37±132.52a	36.82±1.84a	17.26±1.06a
		N2	132.50±6.63b	774.40±38.72b	1 855.01±92.75b	34.73±1.74a	16.03±0.80b
		N3	108.71±5.44c	502.34±25.12d	1 248.53±62.43d	18.87±0.94b	15.36±0.77b
	开花期	CK	110.63±5.53c	938.74±46.94b	2 306.83±115.34b	11.85±0.59c	20.13±1.01b
		N1	175.26±8.76a	1 672.36±83.62a	3 521.65±176.08a	69.99±3.50a	33.91±1.70a
		N2	131.08±6.55b	1 013.10±50.66b	2 519.58±125.98b	29.66±1.48b	21.34±1.07b
		N3	107.36±5.37c	629.20±31.46c	879.26±43.96c	7.95±0.40d	9.93±0.50c
	成熟期	CK	82.91±4.15c	934.02±46.70b	1 393.70±69.69b	2.67±0.13c	12.76±0.64c
		N1	139.12±6.96a	1 118.70±55.94a	1 785.55±89.28a	15.81±0.79a	16.03±0.80a
		N2	95.18±4.76b	1 007.60±50.38b	1 216.37±60.82c	9.38±0.47b	14.08±0.70b
		N3	63.50±3.18d	675.76±33.79c	469.84±23.49d	9.60±0.48b	6.24±0.31d
2024	现蕾期	CK	140.05±7.00c	645.81±32.29c	1 649.48±82.47c	11.04±0.55c	16.26±0.81b
		N1	206.48±10.32a	1 023.68±51.18a	2 623.87±131.19a	40.50±2.03a	23.39±1.17a
		N2	159.00±7.95b	797.63±39.88b	1 836.46±91.82b	38.20±1.91a	17.63±0.88b
		N3	130.45±6.52c	517.41±25.87d	1 236.04±61.80d	20.76±1.04b	16.90±0.84b
	开花期	CK	132.76±6.64c	965.87±48.29b	2 283.76±114.19b	13.04±0.65c	22.14±1.11b
		N1	210.31±10.52a	1 722.53±86.13a	3 486.43±174.32a	76.99±3.85a	37.30±1.87a
		N2	157.30±7.86b	1 043.49±52.17b	2 494.38±124.72b	32.63±1.63b	23.47±1.17b
		N3	128.83±6.44c	648.08±32.40c	870.47±43.52c	8.75±0.44d	10.92±0.55c
	成熟期	CK	99.49±4.97c	962.04±48.10b	1 379.76±68.99b	2.94±0.15c	14.04±0.70c
		N1	166.94±8.35a	1 152.26±57.61a	1 767.69±88.38a	17.39±0.87a	17.63±0.88a
		N2	114.22±5.71b	1 037.83±51.89b	1 402.21±70.11b	10.32±0.52b	15.49±0.77b
		N3	76.20±3.81d	696.03±34.80c	465.14±23.26c	10.56±0.53b	6.86±0.34d

注:表中数据为平均值±标准差;同列不同小写字母表示同一生育期不同施氮处理间显著差异($p<0.05$);有机酸浓度为每克根际土壤干重中所含有机酸微克数。下同。

表 3 施氮处理下向日葵产量指标

Table 3 Yield indicators of sunflower under nitrogen application treatments

年份	处理	产量/(kg·hm ⁻²)	百粒重/g	单盘籽粒重/g
2023	CK	3 622.19±181.11a	24.56±1.23b	199.14±9.96b
	N1	3 761.92±188.10a	26.79±1.34a	217.21±10.86a
	N2	3 562.22±178.11a	20.32±1.02c	147.25±7.36c
	N3	3 027.89±151.40b	18.29±0.92d	132.53±6.63c
2024	CK	3 604.29±180.21a	24.08±1.20b	195.23±9.76b
	N1	3 828.96±191.45b	26.26±1.31a	212.95±10.65a
	N2	3 221.06±161.05c	17.80±0.89c	161.54±8.08c
	N3	2 737.90±136.90d	16.02±0.80c	145.39±7.27d

由图 4 可知,施氮处理的根际土壤可溶性离子含量。阴离子方面,N1、N2、N3 处理显著降低现蕾期、开花期和成熟期的根际土壤 Cl⁻ 和 SO₄²⁻ 含量;阳离子方面,N1 和 N2 处理均显著提高现蕾期根际土壤 Ca²⁺ (17.22%、10.56%) 和 Mg²⁺ (34.75%、25.40%) 含量。N2 与 N3 处理显著降低现蕾期、开花期与成熟期 K⁺+Na⁺ 含量;N1 处理的现蕾期根际土壤 K⁺+Na⁺

的含量较 CK 处理无显著差异。综上,适量减氮(N1、N2)处理有助于降低现蕾期根际土壤中 Cl⁻、SO₄²⁻ 含量,同时促进 Ca²⁺、Mg²⁺ 等有益阳离子的累积,可能有助于改善根际离子环境,为根系生长发育提供更为均衡的矿质营养条件。

由图 5 可知,根际土壤理化因子与向日葵根系生长指标皮尔逊相关性分析结果。现蕾期反硝化功能基因 *narG* 与 SOM、NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 均呈极显著正相关,与 HCO₃⁻、Ca²⁺、TN 及甲酸含量呈显著正相关。*nosZ* 与柠檬酸、甲酸及 NH₄⁺-N 呈极显著正相关,与 Mg²⁺、Ca²⁺ 和苹果酸呈显著正相关,而与 pH 和 Cl⁻ 呈显著负相关,表明现蕾期反硝化功能基因与根际环境因子关系密切,可能与该阶段根系分泌物活跃、植株氮素需求较高有关。开花期功能基因 *narG* 和 *nirK* 与甲酸呈显著正相关,与 Cl⁻ 呈显著负相关,开花期反硝化功能基因与土壤环境因子的相关性较现蕾期有所减弱。成熟期基因 *narG*、*nirS* 和 *nosZ* 均与 Ca²⁺ 和乙酸呈显著正相关。在根系形态方面,现蕾期与开

花期的根系表面积密度(RSAD)和根系体积密度(RVD)均与 $K^+ + Na^+$ 和 SO_4^{2-} 呈极显著正相关,至成熟期,RSAD、RVD及根长密度(RLD)与 HCO_3^- 、 $K^+ + Na^+$ 、 SO_4^{2-} 呈显著正相关,表明根际土壤中的盐分离子(尤其是 $K^+ + Na^+$ 和 SO_4^{2-})可能是调控向日葵根系生长的关键环境因子。

表 4 施氮处理下 2023 年向日葵生育期根际土壤理化性质

Table 4 Physicochemical properties of sunflower rhizosphere soil at different growth stages under nitrogen application treatments in 2023

生育期	处理	pH	$NO_3^- - N / (mg \cdot kg^{-1})$	$NH_4^+ - N / (mg \cdot kg^{-1})$	$SOM / (g \cdot kg^{-1})$
现蕾期	CK	$8.45 \pm 0.42ab$	$36.16 \pm 1.81a$	$33.58 \pm 1.52b$	$9.88 \pm 0.49a$
	N1	$8.02 \pm 0.40b$	$33.75 \pm 1.69a$	$38.14 \pm 1.73a$	$9.81 \pm 0.34a$
	N2	$8.75 \pm 0.44ab$	$28.13 \pm 1.41b$	$33.56 \pm 1.43b$	$7.63 \pm 0.38b$
	N3	$8.99 \pm 0.45a$	$26.44 \pm 1.32b$	$30.05 \pm 1.36c$	$6.95 \pm 0.35b$
开花期	CK	$8.55 \pm 0.43c$	$30.74 \pm 1.54a$	$39.06 \pm 1.77b$	$11.40 \pm 0.57a$
	N1	$8.22 \pm 0.41d$	$32.74 \pm 1.64a$	$45.45 \pm 2.06a$	$11.80 \pm 0.59a$
	N2	$8.75 \pm 0.44b$	$24.55 \pm 1.23b$	$37.03 \pm 1.68b$	$11.00 \pm 0.55a$
	N3	$9.10 \pm 0.46a$	$24.45 \pm 1.22b$	$33.48 \pm 1.52c$	$8.18 \pm 0.41b$
成熟期	CK	$8.76 \pm 0.44b$	$27.13 \pm 1.36a$	$36.02 \pm 1.63b$	$13.60 \pm 0.68a$
	N1	$8.30 \pm 0.42c$	$30.15 \pm 1.51a$	$41.09 \pm 1.86a$	$15.60 \pm 0.63a$
	N2	$8.85 \pm 0.44b$	$23.10 \pm 1.16b$	$35.28 \pm 1.51b$	$10.20 \pm 0.51b$
	N3	$9.16 \pm 0.46a$	$22.11 \pm 1.11b$	$32.47 \pm 1.47c$	$8.43 \pm 0.42c$

表 5 施氮处理下 2024 年向日葵生育期根际土壤理化性质

Table 5 Physicochemical properties of sunflower rhizosphere soil at different growth stages under nitrogen application treatments in 2024

生育期	处理	pH	$NO_3^- - N / (mg \cdot kg^{-1})$	$NH_4^+ - N / (mg \cdot kg^{-1})$	$SOM / (g \cdot kg^{-1})$
现蕾期	CK	$8.37 \pm 0.42ab$	$39.78 \pm 1.99a$	$36.94 \pm 1.85b$	$11.07 \pm 0.55a$
	N1	$7.94 \pm 0.40b$	$37.13 \pm 1.86a$	$41.95 \pm 2.10a$	$11.34 \pm 0.72a$
	N2	$8.66 \pm 0.43ab$	$30.94 \pm 1.55b$	$35.72 \pm 1.74b$	$8.55 \pm 0.43b$
	N3	$8.90 \pm 0.45a$	$29.08 \pm 1.45b$	$33.06 \pm 1.65c$	$7.78 \pm 0.39b$
开花期	CK	$8.46 \pm 0.42a$	$33.81 \pm 1.69a$	$42.97 \pm 2.15b$	$12.77 \pm 0.64a$
	N1	$8.14 \pm 0.41a$	$36.01 \pm 1.80a$	$50.00 \pm 2.50a$	$13.22 \pm 0.66a$
	N2	$8.66 \pm 0.43a$	$27.01 \pm 1.35b$	$40.73 \pm 2.04b$	$9.32 \pm 0.62b$
	N3	$9.01 \pm 0.45a$	$26.90 \pm 1.34b$	$36.83 \pm 1.84c$	$9.16 \pm 0.46b$
成熟期	CK	$8.67 \pm 0.43a$	$29.84 \pm 1.49b$	$39.62 \pm 1.98b$	$15.23 \pm 0.76b$
	N1	$8.22 \pm 0.41a$	$33.17 \pm 1.66a$	$45.20 \pm 2.26a$	$17.47 \pm 0.87a$
	N2	$8.76 \pm 0.44a$	$25.41 \pm 1.27c$	$38.61 \pm 1.83b$	$11.42 \pm 0.57c$
	N3	$9.07 \pm 0.45a$	$24.32 \pm 1.22c$	$35.72 \pm 1.79c$	$9.44 \pm 0.47d$

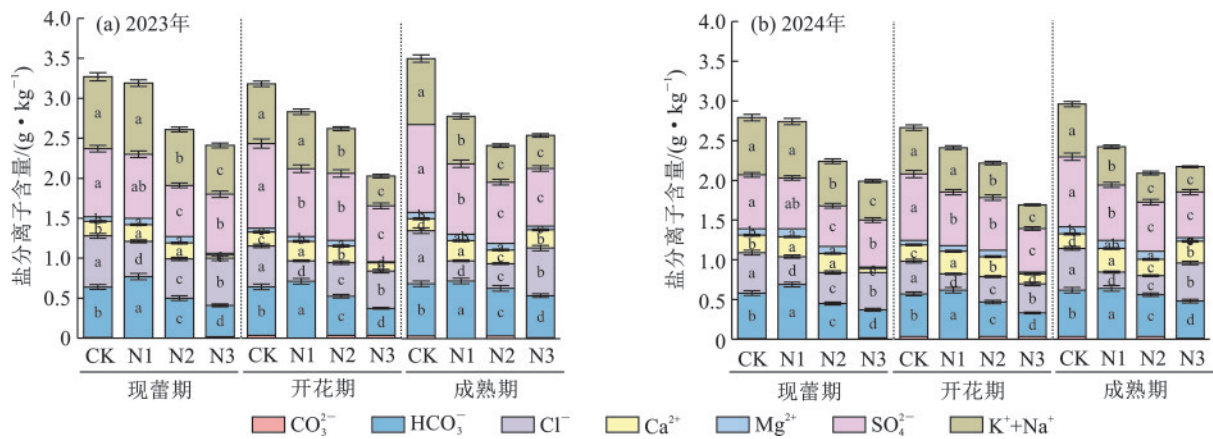


图 4 施氮处理下向日葵根际土壤可溶性离子组分含量

Fig.4 Contents of soluble ion components in sunflower rhizosphere soil under nitrogen application treatments

<http://stbcbx.alljournal.com.cn>

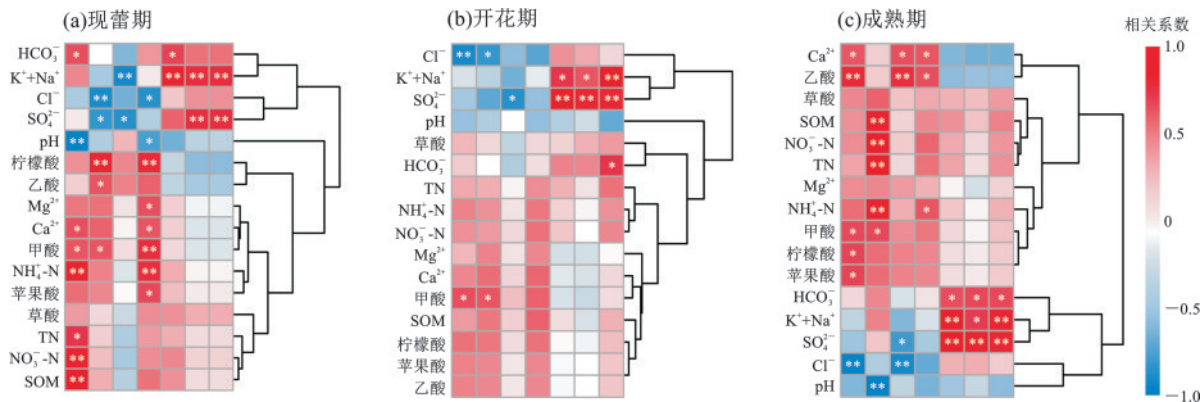


图5 施氮处理下向日葵根际土壤理化因子与细菌反硝化功能基因及根系指标的相关性

Fig.5 Correlation analysis among physicochemical factors of sunflower rhizosphere soil, bacterial denitrifying functional genes, and root indicators under nitrogen application treatments

采用主成分分析对2 a施氮处理下成熟期根际土壤理化性质、细菌反硝化功能基因、作物根系与产量指标进行综合评价(表6、表7),前2个主成分的特征值>1,累计贡献率达到86.53%,数据具有可信度。因此,选择2个主成分作为综合评价指标并计算各处理的综合得分。结果显示,不同处理组综合得分排序为N1>CK>N2>N3,说明减氮25%(N1)在改善根际土壤环境、优化反硝化功能基因组成、促进根系生长及提高产量方面的综合效果最佳,而过度减氮(N3)则表现最差。

表6 施氮处理下根际土壤理化性质、细菌反硝化功能基因、作物根系与产量的主成分评分系数矩阵

Table 6 Principal component scoring coefficient matrix of rhizosphere soil physicochemical properties, bacterial denitrification functional genes, crop roots, and yield under nitrogen application treatments		
指标	主成分1	主成分2
RSAD	0.952	-0.194
产量	0.852	0.491
NH ₄ ⁺ -N	0.940	-0.285
柠檬酸	0.896	0.280
Ca ²⁺	0.273	-0.857
Mg ²⁺	0.844	0.293
<i>nosZ</i>	0.735	-0.611
<i>nirK</i>	0.267	0.924
特征值	4.623	2.299
贡献率/%	57.790	57.790
累积贡献率/%	28.740	86.530

3 讨论

3.1 施氮处理对根际土壤养分与向日葵产量及根系生长和产量的影响

适度减氮有利于提高根长密度(RLD)与根表面积密度(RSAD)^[19],本研究减氮25%与50%处理显著增加现蕾期RLD与开花期RSAD值,可能与现蕾

期追施尿素水解后土壤中铵态氮含量增加有关^[20],过量施氮促使NH₄⁺大量同化,进而抑制根系发育^[21]。本试验减氮25%处理较常规施氮处理减弱根际土壤NH₄⁺的同化,显著提高现蕾期根际土壤NH₄⁺-N含量(13.57%),从而为根系生长提供更充足的氮源。此外,胡柯鑫等^[22]研究也表明,合理减氮能够改善土壤理化性质,增加速效养分含量,促进根系生长发育^[23]。本研究减氮25%处理显著提高向日葵百粒重和单盘籽粒重,并最终促进产量的形成,说明在适宜减氮条件下,能够实现籽粒物质的有效积累,从而获得更高的产量,与石丽等^[24]研究结果一致。

表7 施氮处理下根际土壤理化性质、细菌反硝化功能基因、作物根系与产量间的综合评分及排序

Table 7 Comprehensive scores and rankings among rhizosphere soil physicochemical properties, bacterial denitrifying functional genes, crop roots, and yield under nitrogen application treatments					
年份	处理	隶属函数值(F1)	隶属函数值(F2)	综合得分	排序
2023	CK	0.47	0.98	0.64	2
	N1	0.69	0.60	0.66	1
	N2	0.36	0.97	0.56	3
	N3	0.09	0.51	0.23	4
2024	CK	0.63	0.65	0.64	2
	N1	0.89	0.25	0.68	1
	N2	0.52	0.52	0.52	3
	N3	0.23	0.02	0.16	4

减氮还可能触发植物的胁迫抗逆响应,促进根系分泌有机酸(如柠檬酸、草酸等)^[25],根系分泌物是土壤微生物的重要碳源。本研究减氮25%处理显著促进现蕾期根系分泌草酸与柠檬酸(59.07%和60.11%),减氮50%处理显著促进现蕾期和成熟期根系分泌甲酸(14.17%)。草酸和柠檬酸不仅能增强作物的耐盐性,还可通过螯合作用促进Mg²⁺、Ca²⁺等

阳离子的释放,提高养分有效性^[26],也为本研究减氮25%与50%处理显著提高现蕾期根际土壤 Ca^{2+} (17.22%、10.56%)与 Mg^{2+} (34.75%、25.40%)含量提供合理解释。值得注意的是,减氮50%处理在增加现蕾期根际土壤 Ca^{2+} 与 Mg^{2+} 含量的同时,显著降低现蕾期 $\text{K}^{+}+\text{Na}^{+}$ 含量。可能是因为 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 可置换土壤胶体吸附的 Na^{+} ,促进胶体絮凝,改善土壤结构,增强土壤对有益阳离子的吸附能力,从而优化根际离子环境,缓解盐渍化风险。

3.2 施氮处理对根际土壤反硝化细菌群落及其介导的反硝化途径的影响

施氮显著影响土壤中反硝化微生物丰度与群落结构^[27-28],放线菌门与变形菌门在反硝化作用中发挥重要作用^[29],放线菌门作为反硝化途径中的优势菌门,自身就具有抵抗病害,保护植物健康的能力^[30],本研究现蕾期减氮25%处理显著提高放线菌门相对丰度促进向日葵根系生长并维持健康的根际土壤环境。变形菌门(Proteobacteria)中的反硝化细菌依赖高氮环境,可通过降低硝态氮等底物供应来抑制其活性,从而达到减少氮素淋失风险的目的,本研究减氮处理显著降低 nirG 、 nirK 、 nirS 型Proteobacteria相对丰度,可能直接使根际土壤反硝化潜势下降,有助于将更多的氮素以硝酸盐(NO_3^-)的形式留存于土壤提高氮肥利用率。

Ouyang等^[31]通过Meta分析发现,农业上施用氮肥可显著提高反硝化基因(nirK 、 nirS)的丰度,本研究通过减氮处理降低 nirS 、 nirK 、 narG 基因相对丰度,此结论与李志龙等^[32]与宋亚娜等^[33]研究相同,减量施氮减少反硝化细菌的底物抑制其生长繁殖。Wang等^[34]、Gao等^[35]研究表明,施氮显著影响土壤 N_2O 排放及 nosZ 型反硝化细菌的数量和群落结构,黄莹等^[36]通过对强酸性茶园土壤的培养发现,施氮显著降低土壤细菌 nosZ 基因的丰度,然而本研究减氮25%处理(150 kg/hm^2)却特异性地提升根际土壤细菌 nosZ 基因的丰度,可能与减氮促进根系分泌有机酸密切相关;本研究分析得出,现蕾期根际细菌 nosZ 基因与柠檬酸、甲酸、苹果酸等呈显著正相关,成熟期根际细菌 nosZ 基因与乙酸呈显著正相关,进一步说明,减氮处理下细菌功能基因 nosZ 的富集与根系有机酸的分泌密切相关。有机碳含量是影响 nosZ 基因丰度的重要因子,且介导 N_2O 还原的反硝化细菌(nosZ)对碳源尤为敏感,故本研究适度减施氮肥可能促使根系分泌有机酸,特异性地为 nosZ 型微生物提供碳源,创造其竞争优势。

4 结论

1)减氮处理(N1、N2、N3)显著抑制根际细菌反硝化功能基因 narG 、 nirK 、 nirS 的表达;减氮25%处理(N1)在抑制成熟期根际细菌 narG 、 nirK 、 nirS 表达的同时,促进 nosZ 的表达,不仅从源头上阻控盐渍农田根际土壤氮素损失,还能减小盐渍向日葵农田土壤中 N_2O 的排放潜力。

2)N1处理显著促进现蕾期根系分泌草酸(59.07%)与柠檬酸(60.11%),并增加根际土壤 Ca^{2+} (17.22%)与 Mg^{2+} (34.75%)并降低 Cl^- 、 SO_4^{2-} 含量,有效改善盐渍农田根际土壤环境,并显著增加开花期RSAD值(13.40%)、百粒重(9.07%)与单盘籽粒重(9.08%),促进产量形成。

3)减氮50%(N2)处理显著提高现蕾期根际土壤 Ca^{2+} (10.56%)与 Mg^{2+} (25.40%),却显著降低成熟期根系RSAD值、百粒重与单盘籽粒重;N2与N3分别导致向日葵减产6.14%和20.22%。基于主成分分析综合评价成熟期根际土壤养分、反硝化功能基因、根系生长及产量指标,减氮25%(150 kg/hm^2)处理表现最佳。

参考文献:

- [1] Zhang Lei, Jing Yiming, Chen Chengrong, et al. Effects of biochar application on soil nitrogen transformation, microbial functional genes, enzyme activity, and plant nitrogen uptake: A meta-analysis of field studies[J]. GCB Bioenergy, 2021, 13(12): 1859-1873.
- [2] 王丹妮,周向同,韦静,等.基于改性玄武岩纤维生物巢的 N_2O 减排研究[J].中国环境科学,2025,45(4):1951-1962.
Wang Danni, Zhou Xiangtong, Wei Jing, et al. Reduction of N_2O emission in wastewater treatment by modified basalt fiber bio-nest technology[J]. China Environmental Science, 2025, 45(4): 1951-1962.
- [3] 张继雨,王连祥,任庆国,等.复合微生物菌剂对轻度盐碱地土壤改良及红花产量的影响[J].磷肥与复肥, 2023, 38(10): 48-52.
Zhang Jiayu, Wang Lianxiang, Ren Qingguo, et al. Effects of compound microbial agent on soil improvement and safflower yield in mild saline-alkali land[J]. Eco-industry Science and Phosphorus Fluorine Engineering, 2023, 38(10): 48-52.
- [4] Jurado C, Díaz Vivancos P, Barba Espin G, et al. Effect of halophyte-based management in physiological and biochemical responses of tomato plants under moderately saline greenhouse conditions[J]. Plant physiology and biochemistry: PPB, 2023, 206: e108228.

- [5] Lu Guanru, Feng Zhonghui, Xu Yang, et al. Phosphogypsum with rice cultivation driven saline-alkali soil remediation alters the microbial community structure [J]. *Plants*, 2024, 13(19): e2818.
- [6] 杨易, 黄立华, 肖扬, 等. 苏打盐碱化稻田土壤氮素矿化和硝化特征及其影响因子 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28(10): 1816-1827.
- Yang Yi, Huang Lihua, Xiao Yang, et al. Characteristics and influencing factors of soil nitrogen mineralization and nitrification in saline-sodic paddy fields [J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022, 28(10): 1816-1827.
- [7] 朱海, 杨劲松, 姚荣江, 等. 有机无机肥配施对滨海盐渍农田土壤盐分及作物氮素利用的影响 [J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2019, 27(3): 441-450.
- Zhu Hai, Yang Jinsong, Yao Rongjiang, et al. Effects of partial substitution of organic nitrogen for inorganic nitrogen in fertilization on salinity and nitrogen utilization in salinized coastal soil [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2019, 27(3): 441-450.
- [8] Compton J E, Watrud S L, Porteous L A, et al. Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at Harvard forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 143-158.
- [9] 魏欣悦, 纪洋, 马静, 等. 控释肥与尿素配合施用对太湖流域麦季土壤 N_2O 排放的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2025, 44(10): 2698-2708.
- Wei Xinyue, Ji Yang, Ma Jing, et al. Impact of co-application of controlled-release fertilizer and urea on soil N_2O emissions during the wheat-growing season in the Taihu Lake basin [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2025, 44(10): 2698-2708.
- [10] Xiao Chengbin, Fang Yuan, Wang Suomin, et al. The alleviation of ammonium toxicity in plants [J]. *Journal of integrative plant biology*, 2023, 65(6): 1362-1368.
- [11] 白芳芳, 乔冬梅, 李平, 等. 减氮对麦玉轮作农田土壤反硝化细菌群落结构和多样性的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2024, 43(6): 1338-1349.
- Bai Fangfang, Qiao Dongmei, Liping, et al. Effects of nitrogen reduction on community structure and diversity of denitrifying bacteria in wheat-maize rotation farmland [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2024, 43(6): 1338-1349.
- [12] 李胜君, 胡荷, 李刚, 等. 化肥减量与有机物料添加对华北潮土微生物氮循环功能基因丰度和氮转化遗传潜力的影响 [J]. *环境科学*, 2022, 43(10): 4735-4744.
- Li Shengjun, Hu He, Li Gang, et al. Impacts of co-application of chemical fertilizer reduction and organic material amendment on fluvo-aquic soil microbial N-cycling functional gene abundances and N-converting genetic potentials in northern China [J]. *Environmental Science*, 2022, 43(10): 4735-4744.
- [13] Canarini A, Kaiser C, Merchant A, et al. Root exudation of primary metabolites: Mechanisms and their roles in plant responses to environmental stimuli [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: e157.
- [14] Panchal P, Miller A J, Giri J. Organic acids: Versatile stress-response roles in plants [J]. *Journal of experimental botany*, 2021, 72(11): 4038-4052.
- [15] 麻莹, 张洪嘉, 库都斯·阿布都沙拉木, 等. 盐碱胁迫对盐地碱蓬生长、有机酸等溶质积累及其生理功能的影响 [J]. *草地学报*, 2021, 29(9): 1934-1940.
- Ma Yin, Zhang Hongjia, Kudusi Abu, et al. Effects of salt and alkali stresses on the growth, accumulation of organic acids and other solutes and their physiological functions of *Suaeda salsa* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(9): 1934-1940.
- [16] 周婷婷, 胡文革, 钟镇涛, 等. 不同季节艾比湖湿地盐角草根际 nirS-型与 nirK-型反硝化细菌群落组成分析 [J]. *生态学报*, 2022, 42(13): 5314-5327.
- Zhou Tingting, Hu Wenge, Zhong Zhentao, et al. Community composition of nirS-type and nirK-type denitrifying bacteria in rhizosphere of *Salicornia europaea* in the Ebinur Lake Wetland during different seasons [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(13): 5314-5327.
- [17] Fu Guiping, Han Jingyi, Yu Tianyu, et al. The structure of denitrifying microbial communities in constructed mangrove wetlands in response to fluctuating salinities [J]. *Journal of Environmental Management*, 2019, 238: 1-9.
- [18] 杨文焕, 石大钧, 张元, 等. 高原湖泊沉积物中反硝化微生物的群落特征: 以包头南海湖为例 [J]. *中国环境科学*, 2020, 40(1): 431-438.
- Yang Wenhuan, Shi Dajun, Zhang Yuan, et al. Community characteristics of denitrifying microorganisms in plateau lake sediments: Taking Nanhaihu lake as example [J]. *China Environmental Science*, 2020, 40(1): 431-438.
- [19] 郝颖琦, 王玉英, 吴鹏飞, 等. 青藏高原高寒生态系统土壤呼吸对氮添加的响应: Meta 分析 [J]. *生态学杂志*, 2025, 44(8): 2476-2486.
- Hao Yingqi, Wang Yuying, Wu Pengfei, et al. Response of soil respiration to nitrogen addition in alpine ecosystem of Qinghai-Tibet Plateau: Meta analysis [J]. *Journal of Ecology*, 2025, 44(8): 2476-2486.
- [20] 宋珂辰, 王星, 许冬梅, 等. 短期氮添加对荒漠草原土壤微生物特征的影响 [J]. *水土保持学报*, 2022, 36(3): 303-310.

- Song Kechen, Wang Xing, Xu Dongmei, et al. Effects of short-term nitrogen addition on soil biological properties in desert steppe[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2022, 36(3): 303-310.
- [21] Coskun D, Britto D T, Li Mingyuan, et al. Rapid ammonia gas transport accounts for futile transmembrane cycling under $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ toxicity in plant roots[J]. Plant physiology, 2013, 163(4): 1859-1867.
- [22] 胡柯鑫, 罗尊长, 董春华, 等. 化肥减施有机肥施用及秸秆还田下双季稻产量变化及光合特征研究[J]. 华北农学报, 2020, 35(5): 107-114.
- Hu Kexin, Luo Zunchang, Dong Chunhua, et al. Study on yield change and photosynthetic characteristics of double-cropping rice under organic fertilizer application and straw returning under reduced fertilizer application[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2020, 35(5): 107-114.
- [23] 王艳, 米国华, 张福锁. 氮对不同基因型玉米根系形态变化的影响研究[J]. 中国生态农业学报, 2003, (3): 75-77.
- Wang Yan, Mi Guohua, Zhang Fusuo. Effects of nitrate levels on dynamic changes of root morphology in different maize inbred lines [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2003, (3): 75-77.
- [24] 石丽, 梁熠, 康建宏, 等. 节水减氮对灌区玉米干物质积累、氮肥利用效率及产量的影响[J]. 西南农业学报, 2026, 39(1): 29-37.
- Shi Li, Liang Yi, Kang Jianhong, et al. Effect of water saving and nitrogen reduction on nitrogen use efficiency, dry matter accumulation and yield of maize in irrigated area [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2026, 39(1): 29-37.
- [25] Carvalhais C L, Dennis G P, Fedoseyenko D, et al. Root exudation of sugars, amino acids, and organic acids by maize as affected by nitrogen, phosphorus, potassium, and iron deficiency [J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2011, 174(1): 3-11.
- [26] Clarholm M, Skjellberg U, Rosling A. Organic acid induced release of nutrients from metal-stabilized soil organic matter-The unbutton model[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 84: 168-176.
- [27] Wang Yanan, Ke Xiubin, Wu Liqiang, et al. Community composition of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in rice field soil as affected by nitrogen fertilization [J]. Systematic and Applied Microbiology, 2008, 32(1): 27-36.
- [28] Zhao Yanan, Zhang Yueqiang, Du Hongxia, et al. Carbon sequestration and soil microbes in purple paddy soil as affected by long-term fertilization [J]. Toxicological and Environmental Chemistry, 2015, 97 (3/4): 464-476.
- [29] Wu Na, Li Zhen, Meng Sen, et al. Soil properties and microbial community in the rhizosphere of *Populus alba* var. *pyramidalis* along a chronosequence [J]. Microbiological research, 2021, 250: e126812.
- [30] Mitra D, Mondal R, Khoshru B, et al. Actinobacteria-enhanced plant growth, nutrient acquisition, and crop protection: Advances in soil, plant, and microbial multifactorial interactions[J]. Pedosphere, 2022, 32(1): 149-170.
- [31] Ouyang Y, Evans E S, Friesen L M, et al. Effect of nitrogen fertilization on the abundance of nitrogen cycling genes in agricultural soils: A meta-analysis of field studies [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 127: 71-78.
- [32] 李志龙, 罗超越, 邱慧珍, 等. 连续施氮对马铃薯根际细菌群落结构及反硝化作用的影响[J]. 草业学报, 2020, 29(6): 105-116.
- Li Zhilong, Luo Chaoyue, Qiu Huizhen, et al. Effects of continuous nitrogen application on the structure of potato rhizosphere bacterial communities and denitrification activity [J]. Acta Agronomica Sinica, 2020, 29(6): 105-116.
- [33] 宋亚娜, 林艳, 陈子强. 氮肥水平对稻田细菌群落及 N_2O 排放的影响[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(9): 1266-1275.
- Song Yana, Lin Yan, Chen Ziqiang. Effects of nitrogen fertiliser levels on bacterial communities and N_2O emissions in paddy fields [J]. Chinese Journal of Ecological Agriculture, 2017, 25(9): 1266-1275.
- [34] Wang Yuanyuan, Lu Shie, Xiang Qingjun, et al. Responses of N_2O reductase gene (*nosZ*)-denitrifier communities to long-term fertilization follow a depth pattern in calcareous purplish paddy soil [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2017, 16(11): 2597-2611.
- [35] Gao Nan, Shen Weishou, Camargo E, et al. Nitrous oxide (N_2O)-reducing denitrifier-inoculated organic fertilizer mitigates N_2O emissions from agricultural soils [J]. Biology and Fertility of Soils, 2017, 53(8): 885-898.
- [36] 黄莹, 李雅颖, 姚槐应. 强酸性茶园土壤中添加不同肥料氮后 N_2O 释放量变化[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(6): 1533-1538.
- Huang Ying, Li Yaying, Yao Huaiying. Changes in N_2O release following application of different fertiliser nitrogen to strongly acidic tea garden soils [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertiliser Science, 2013, 19(6): 1533-1538.