



水稻植株介导的稻田甲烷排放及其调控机制研究进展

朱顺金, 凌霄霞, 杨显轲, 王真梅, 崔克辉, 黄见良, 彭少兵, 熊栋梁*

作物遗传改良全国重点实验室, 湖北洪山实验室, 农业农村部长江中游作物生理生态与耕作重点实验室, 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070

* 联系人, E-mail: dlxiong@mail.hzau.edu.cn

收稿日期: 2025-08-12; 接受日期: 2025-12-01; 网络版发表日期: 2026-02-12

国家重点研发计划(批准号: 2022YFD2300600)和国家水稻产业技术体系项目(批准号: CARS-01)资助

摘要 甲烷(CH_4)是仅次于二氧化碳的第二大温室气体, 稻田则是其最重要的农业排放源之一。稻田 CH_4 主要通过水-土界面扩散、气泡释放等非植物途径和植株介导两种途径排放至大气, 其中普遍认为水稻植株介导路径为 CH_4 排放的主导途径。研究发现, 不同水稻基因型在植株介导的 CH_4 传输效率上差异显著, 其排放通量可相差数倍, 这为遗传改良育种提供可能性。因此, 深入理解植株 CH_4 传输过程的生理生态机制对稻田 CH_4 减排具有重要意义。本文首先介绍稻田 CH_4 排放过程中水稻植株介导途径与非植株介导途径的一般过程及相对贡献。接着综述了植物介导 CH_4 排放的关键过程, 包括 CH_4 从土壤根际向根系通气组织扩散、在植株体内从根系向地上的长距离传输, 以及最终经茎叶气孔或微孔等结构释放至大气的全过程。在此基础上, 进一步探讨了影响植株体内不同传输过程的主要因素, 包括植物解剖结构(如根系和茎秆通气组织结构)、形态特征(如根系构型)和环境因素(如土壤性质、温度和风速)。同时, 本文还总结分析水稻植株介导 CH_4 传输的 CH_4 排放通量的测定方法及其优缺点。最后, 提出未来研究应聚焦于植物介导路径的多尺度机制解析与低排水稻构建, 以实现稻田 CH_4 排放的精准调控与可持续减排。

关键词 稻田, 甲烷, 植株介导, 通气组织, 传输效率

甲烷(CH_4)是仅次于二氧化碳(CO_2)的第二大重要人为温室气体。其百年尺度全球增温潜势(GWP)是 CO_2 的28~34倍, 而在释放到大气后的最初20年内, 其增温效应更是 CO_2 的80倍^[1]。据此估算, 工业革命以来全球已升温的1.2℃中, 约0.5℃可归因于大气中 CH_4 浓度增加^[2]。农业活动贡献了约40%的人为 CH_4 排放, 其中稻田是重要组成部分。由于当前清单数据的不确定性, 关

于不同 CH_4 排放源的占比仍存在争议, 不同方法估算的稻田 CH_4 排放量约占全球人为 CH_4 排放的7%~17%^[3]。

在淹水条件下, 稻田土壤迅速形成厌氧环境, 为产 CH_4 古菌的生长和代谢活动提供理想场所。这些严格厌氧的微生物利用水稻秸秆、根系分泌物及土壤有机质分解产生的简单有机物(如乙酸、甲酸、甲醇等)、氢气和二氧化碳, 通过多种代谢途径将碳转化为 CH_4 ,

引用格式: 朱顺金, 凌霄霞, 杨显轲, 等. 水稻植株介导的稻田甲烷排放及其调控机制研究进展. 中国科学: 生命科学, 2026, 56: 1123–1137
Zhu S J, Ling X X, Yang X K, et al. Rice plant-mediated methane emissions in paddy fields: a review (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2026, 56: 1123–1137, doi: [10.1360/SSV-2025-0253](https://doi.org/10.1360/SSV-2025-0253)

这一过程称为产 CH_4 作用^[4-6]。产 CH_4 作用的强度受土壤温度、pH、氧化还原电位(Eh), 以及有效碳源供给等多种因素的综合影响^[7]。然而, 并非所有产生的 CH_4 都能直接排放到大气中^[8]。土壤中同时存在着 CH_4 氧化过程, 这是一道重要的自然“屏障”, 能够显著削减 CH_4 的净排放量。 CH_4 氧化主要由 CH_4 氧化菌催化完成。这些微生物通常是好氧的, 它们利用氧气作为电子受体, 将 CH_4 氧化为甲醇, 并进一步代谢为甲酸、甲醛等中间产物, 最终转化为二氧化碳^[5,9]。在稻田生态系统中, CH_4 氧化主要发生在有氧气供应的区域, 例如, 淹水土壤的表层好氧-厌氧交界面、田面水与大气的界面, 以及水稻根系通过通气组织向根际释放氧气(radial oxygen loss, ROL)所形成的根际氧化圈^[10,11]。其中, 根际的 CH_4 氧化被认为是削减稻田 CH_4 排放的最重要机制之一。此外, 在特定条件下也可能发生厌氧 CH_4 氧化, 但其在稻田 CH_4 循环中的普遍性及其对 CH_4 排放减少的实际贡献量仍需深入研究。因此, 最终从稻田土壤向大气释放的 CH_4 量, 是产 CH_4 过程与 CH_4 氧化过程动态平衡后的净结果。这些净产生的 CH_4 通过不同的物理和生物途径进入大气, 包括通过植物体的植株介导途径和不通过植物体的非植株介导途径, 其中非植株介导途径分为水-土界面扩散、气泡释放两部分^[12]。

植株介导途径主要通过水稻植株的通气组织从根际将 CH_4 输送到茎叶再逸入大气^[13], 其对 CH_4 总排放量的贡献度随水稻生育期的推进而增加。在穗期群体基本建成时, 通气组织成熟且发达, 贡献率达到最大。相较而言, 非植株介导途径占比较小, 仅在头季秸秆还田等高有机物输入而植株相对较小, 以及土壤翻动(翻耕期)的情况下, 其贡献可能显著增大^[14]。已有大量的研究表明, 植株介导是稻田 CH_4 释放的主导途径, 对 CH_4 排放总量的贡献在生长季内可达80%以上, 最高甚至达到98%(图1)

鉴于植株介导的 CH_4 排放是稻田 CH_4 排放的主要途径, 深入理解 CH_4 经由植株传输并排放到大气的过程及其调控机制对稻田减排有重要意义。首先, 通过鉴定调控水稻植株吸收、内部传输和最终释放 CH_4 的生理及解剖特征, 可为培育或设计低排放水稻品种提供靶标。其次, 水稻植株在生长发育过程中伴随明显的形态结构和生理特征变化, 这些变化与 CH_4 传输的关系对于稻田 CH_4 排放模型的构建十分关键, 对稻田 CH_4 清单数据收集和 CH_4 排放评估有重要意义。此外,

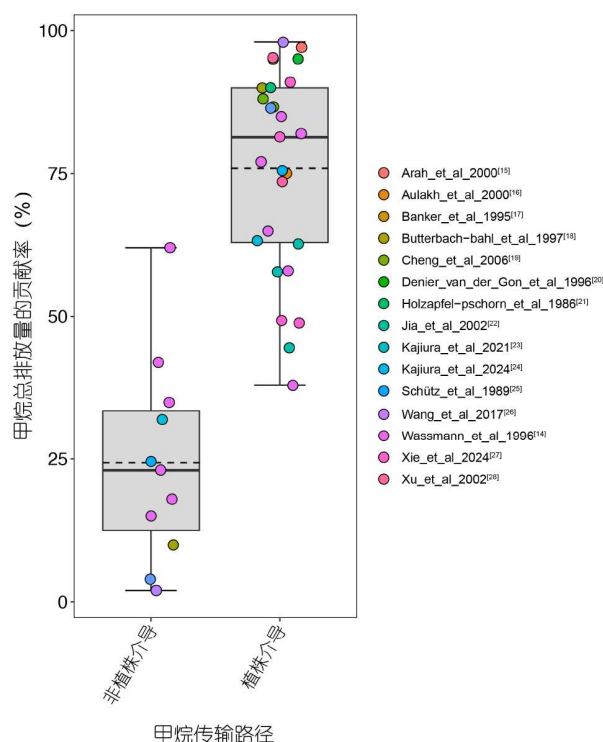


图1 植株介导和非植株介导途径对稻田 CH_4 排放通量的相对贡献。图中不同颜色的散点代表不同数据来源^[14-28], 虚线代表不同传输路径对 CH_4 总排放的平均贡献率, 实线则代表其中位值。对于植株介导和非植株介导途径对 CH_4 排放贡献的区间数据, 本研究统一采用范围中值进行计算分析

Figure 1 Realative contributions of plant-mediated and non-plant-mediated pathways to the overall methane emission in rice paddy field. Scatter points of distinct colors correspond to different data sources^[14-28]. The dashed line denotes the mean contribution rate of each transport pathway to total CH_4 emissions, while the solid line represents the median value. For interval data regarding the contributions of plant-mediated and non-plant-mediated pathways to CH_4 emissions, this study consistently adopted the midpoint of the range for calculation and analysis

CH_4 在植株体内的传输与氧气传输可能共享主要通道, 形成 CH_4 向地上部排放与 O_2 向根系输送的双向流动, 根系释放的 O_2 在根际形成氧化圈, 进而促进该区域的 CH_4 氧化。因此, 深入理解植株介导传输过程, 对于揭示稻田生态系统中 CH_4 产生、氧化与排放之间复杂的相互作用至关重要。本综述旨在系统总结当前关于水稻植株介导 CH_4 排放的研究进展, 重点阐述 CH_4 从土壤进入根系、在植株体内的转运及其向大气释放的机制。探讨控制这些过程的关键植物解剖学和形态学特征。此外, 还将梳理和比较水稻植株作为媒介传输甲烷的不同测定方法。最后, 提出未来研究方向应重点关注植物介导 CH_4 传输机制的视角解析和低排放水稻

品种的定向设计, 建立稻田CH₄精准调控技术体系, 为实现可持续减排提供解决方案.

1 非植株介导途径

1.1 水-土界面扩散

在有机质丰富的淹水稻田中, 土壤的表层与下层通常处于厌氧状态, 给产CH₄菌提供了适宜的环境, 大量的CH₄在土壤及水层中积累, 并在土壤及其表面的水层形成浓度梯度, 通常表现为靠近底泥的CH₄产生位置浓度较高. 溶解于水体表层的CH₄分子通过克服水-气界面的表面张力, 扩散至大气中的过程称之为CH₄的水-土界面扩散途径^[29,30]. 该过程的驱动力来自CH₄在不同界面(土-水体内部、水-气界面)之间的化学势或浓度梯度. 由于这一过程是CH₄气体分子的自由扩散过程, 其速率通常低于其他途径, 一些研究表明通过这一途径排放的CH₄贡献约占总排放量的2%^[18].

通过水-土界面扩散的CH₄通量受多种因素影响, 包括水层深度、温度、风速以及水生生物等. 水层深度通过改变气体扩散路径长度和延长CH₄在水体停留时间而产生双重效应. 较深的水层不仅增加CH₄分子的扩散路径距离, 也为水体内CH₄的氧化反应提供更有利的条件, 从而有助于减少CH₄排放^[31]. 如种植在热带泥炭地上的非水生植物菠萝(缺乏发达通气组织), 其CH₄排放主要依赖扩散途径. 该植物在低水位下CH₄排放更高, 进一步印证水位深度对于扩散途径下排放量的调控作用^[32]. 温度通过影响CH₄在水中的溶解度和扩散系数调控其排放过程^[33]. CH₄溶解度在气-液体体系中随温度升高而降低, 而浓度梯度和扩散驱动力则随温度升高而增大, 这就使得温度的上升能够促进溶解态CH₄从水体向大气释放^[34-36]. 风速则通过重塑水-气界面的边界层结构, 进而调节气体交换速率. 较高的风速可破坏水-气界面处形成的CH₄气层, 降低界面层阻力, 从而增加向大气中释放CH₄的速率^[33]. 此外, 浮叶植物和藻类的光合作用能够释放氧气, 进而刺激CH₄氧化菌的活性, 降低水体中的CH₄浓度; 而某些藻类或微生物膜形成的黏性覆盖层则可能作为物理屏障, 抑制气体的扩散^[37].

1.2 气泡释放

气泡释放, 也称鼓泡, 是指当土壤中CH₄的产生速

率超过其在孔隙水中的溶解速率以及土壤基质对气体的吸持能力时, CH₄以气泡形式在土壤中累积、移动并最终穿过田面水释放到大气中的一种突发性、不连续的排放方式^[38-40]. 其释放的机制可概括为“大量生成、气泡成核、压力突破”三个阶段, 具有典型的脉冲式排放特征^[41-43]. CH₄的快速生成是气泡形成前提, 而较高的土壤温度、丰富且易降解的有机底物输入(如秸秆还田与鲜粪施用)以及较低的氧化还原电位, 有利于激活产CH₄菌群, 加速溶解态CH₄的累积, 促使其迅速达到过饱和状态, 从而启动气泡成核过程^[44]. 一般而言, 黏重且孔隙连通性差的土壤易滞留气体并形成大气泡, 而结构疏松、砂质成分较高的土壤由于宏孔丰富, 通常以微气泡持续渗漏的形式释放CH₄^[45]. 此外, 外部的物理扰动也会通过引发压力突破, 触发CH₄气泡释放^[46]. 如田间翻耕、施肥操作、人工踩踏以及强风导致的水体扰动等, 通过破坏土壤骨架结构或气泡积聚平衡, 导致滞留气泡的瞬时释放^[47]. 同时, 温度升高则会直接加速CH₄生成和气泡成核并逸出. 在淡水水体中, CH₄气泡释放量与温度呈显著正相关, 具体表现为温度每升高1℃, 通过气泡释放的CH₄通量增加6%~20%^[44].

由于气泡形成和释放的过程复杂, 同时受生物、物理与气候因子的共同影响. 气泡释放在时间上表现出显著的间歇性和强烈的波动性, 常出现短时高强度排放; 在空间上则主要集中于有机质丰富、产CH₄菌群活跃的区域^[14,48-50]. 这种时空异质性对稻田CH₄排放的定量评估和减排策略制定提出挑战^[50]. 实际上, 目前对于气泡释放途径排放CH₄的贡献缺少有效的评估方法, 仅在少数的研究中有所涉及. 在意大利的一项稻田研究中, 通过漏斗法在原位条件下捕获稻田气泡, 估计气泡释放对CH₄总排放的贡献, 结果证明气泡释放的CH₄对CH₄总量贡献在整个生育期内为0.6%~12.3%^[25]. Wassmann等人^[14]则通过小型透明室收集水面CH₄通量以反映气泡释放, 发现在高秸秆还田地块气泡释放占总排放的35%~62%, 低还田区域为15%~23%.

2 植株介导途径

如图1所示, 大量田间观测研究通过对比分析不同水稻品种以及测量不同排放途径的相对贡献等方法,

证实水稻植株介导是稻田 CH_4 排放的主要方式. 稻田土壤中产 CH_4 菌代谢产生的 CH_4 主要溶解于土壤水溶液中, 随后在根际区域与植物通气组织之间形成浓度梯度. 在此梯度驱动下, CH_4 分子首先通过扩散作用进入根表皮水膜, 继而渗透至根皮层细胞壁溶液. 当 CH_4 到达根皮层区域后, 其存在形式由溶解态转变为气态, 并通过溶生细胞间隙和通气组织系统以气态的形式向上迁移, 最终经由叶鞘微孔和气孔排出^[13,51].

现有研究表明, 籼粳稻不同的亚种之间, 以及同一亚种的不同品种之间, 其生育期内的 CH_4 排放总量都可能存在差异^[52,53]. 如图2所示, 一些比较不同基因型之间的排放差异的研究发现, 不同基因型水稻品种 CH_4 排放量差异范围为1.2~6.6倍. 值得注意的是不同研究的 CH_4 排放存在数量级差异, 但导致不同基因型之间 CH_4 排放差异的原因, 尤其是植株介导 CH_4 的生物学机制研究尚不充分.

实际上, 植株对于 CH_4 排放的影响有以下几个方面: (i) 水稻根系分泌物为土壤中产 CH_4 菌群提供丰富的碳源底物, 不同基因型水稻品种的根系分泌物数量和组成直接影响 CH_4 产生量; (ii) 植株发达的通气组织网络一方面造成根际与通气组织之间显著的 CH_4 浓度梯度, 另一方面构建土壤厌氧区与大气之间的高效气体通道; (iii) 该途径构建的气体通道使得 CH_4 绕过水层中的氧化区域, 直接排放至大气, 减少传输过程中的氧化消耗. 尽管根际氧化可能在 CH_4 氧化中扮演重要角色, 但这种抑制效应通常被前两种促进效应所抵消. 需要注意的是植株介导与气泡释放和水土界面扩散三条途径也会在一定条件下相互影响. 植株介导的传输会降低沉积物中 CH_4 的浓度从而减少水层冒泡释放. 将以根状、漂浮为主的水生植物(如芦苇)进行刈割处理, 会导致5~10倍的 CH_4 冒泡增加, 这反证了植株存在对抑制气泡途径的重要性. 同时, 水文波动会改变三种途径的相对贡献, 水位上升可能增强植株介导和冒泡而降低扩散效率, 水位下降可能终止气泡产生但增加非饱和土壤中的 CH_4 扩散^[61,62]. 稻田土壤中 CH_4 从土壤孔隙水进入水稻根系, 并最终通过植株通气组织运输至地上部后释放, 是一个涉及物理化学驱动、植物解剖结构、根际生物地球化学过程以及外部环境因素协同调控的复杂多界面过程. 本部分将详细总结分析当前对于植株介导的 CH_4 传输过程及调控机制方面取得的进展.

2.1 CH_4 从土壤进入根系的过程

2.1.1 根-土界面的 CH_4 扩散

CH_4 从产生的土壤位置向水稻根系的扩散是其进入根系过程的起点, 核心驱动力源于根内外的 CH_4 浓度梯度(化学势差). 在典型的淹水稻田厌氧土壤中, 产 CH_4 古菌利用有机质(如秸秆分解产物、根系分泌物)进行代谢, 使得土壤孔隙水中的 CH_4 浓度通常维持在过饱和状态. 在27℃恒温条件下, 利用微尺度 CH_4 生物传感器测定稻田土壤 CH_4 浓度, 发现距离水面4 mm处的 CH_4 浓度为50 $\mu\text{mol/L}$, 并随深度升高至150~300 $\mu\text{mol/L}$. 在整个生长期, 土壤中的 CH_4 浓度处于持续饱和状态^[63]. 相比之下, 水稻根系内部的通气组织与地上部相连, 其内部的 CH_4 分压接近于大气背景值, 远低于土壤中 CH_4 分压. 此外, 水稻根系通气组织中的氧气分压远高于根外厌氧环境, 根系亦会发生根系泌氧. 根系泌氧在根际形成氧化圈, 使 CH_4 氧化菌能够氧化一部分扩散至根表皮的 CH_4 , 这种消耗维持了根际与 CH_4 产生位点之间的 CH_4 浓度梯度, 从而驱动 CH_4 向根系的持续扩散^[37].

目前的证据表明, 根系不仅吸收溶解在溶液中的液态 CH_4 , 还可以吸收气态 CH_4 ^[13]. 其中, 液态途径的 CH_4 吸收效率高于气态途径约10%~33%^[13]. 溶解态 CH_4 在根系内外的浓度梯度驱动下, 通过质外体路径自根表皮扩散至皮层细胞壁^[64~66]. 目前普遍认为, CH_4 主要通过细胞壁间隙扩散, 不直接穿越细胞膜进入细胞质, 且尚未发现 CH_4 跨膜转运载体. 实际上, 水稻等水生植物的成熟区根外皮层细胞壁通常有木栓化和木质化而形成的致密的径向泌氧屏障, 以阻止根系内氧气外泄. 这些屏障在阻碍氧气外泄的同时, 也构成 CH_4 进入根系的阻力, 被认为是限制气体运输速率的关键^[66~69]. 当溶解的 CH_4 穿过屏障并到达根部皮层后, 由于植物通气组织中 CH_4 浓度较低, 溶解态 CH_4 很容易转变为气态, 即气化^[70]. 值得注意的是实验测得的 CH_4 排放量远高于单纯依靠蒸腾水流所能携带的量. 这说明液态 CH_4 运输并非简单地顺水流输送, 其根本驱动力是贯穿整个植物的浓度梯度和扩散作用.

气态 CH_4 吸收则主要发生于 CH_4 气泡与根系直接接触面, 其吸收速率与气体浓度及接触面积相关. Nouchi等人^[13]在1990年通过试验发现, 将擦去明水的水稻根系置于一个密封容器中, 并向容器内通入含有不同浓度(10%~100%) CH_4 的气体, 直接让根系暴露在气态

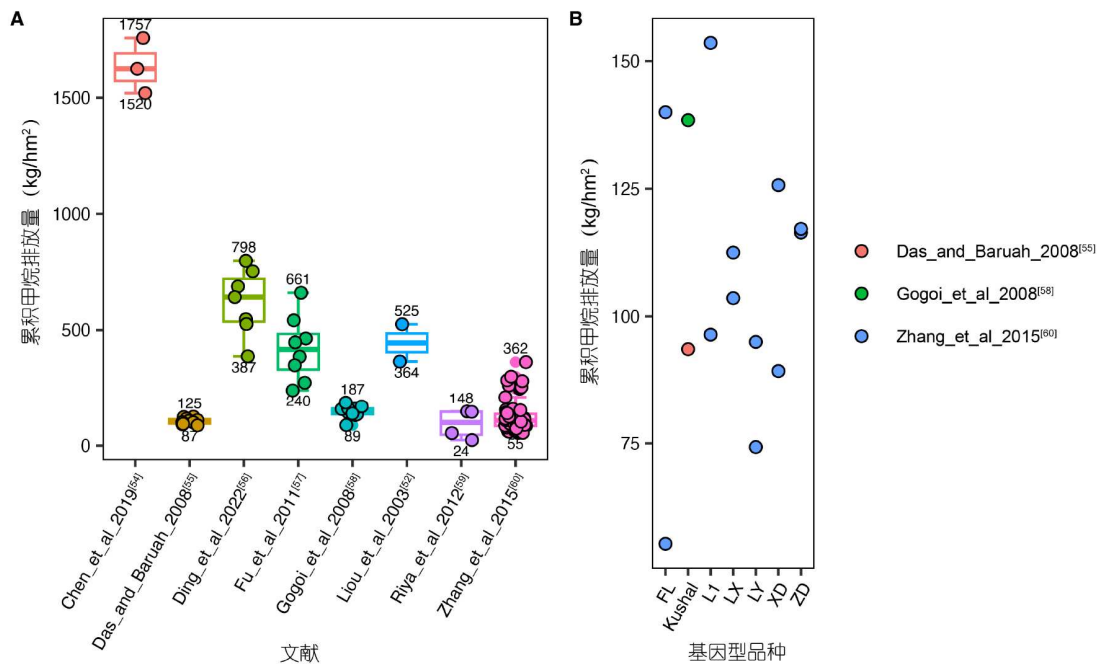


图 2 不同基因型水稻品种全生育期CH₄累积排放差异。A: 不同基因型水稻品种在不同的研究中全生育期CH₄累积排放量的综合比较。不同颜色代表数据来源于不同文献 [52,54~60], 其中的数字为文献中CH₄排放的极值(最大值对应排放量最高的水稻品种, 最小值对应排放量最低的品种); B: 同一品种在不同研究或相同研究不同条件下的全生育期CH₄累积排放量差异。不同颜色代表数据来源于不同文献

Figure 2 Variations in cumulative CH₄ emissions among rice genotypes across the entire growth stage. A: Comprehensive comparison of cumulative CH₄ emissions through the entire growth period among different rice genotypes across multiple studies. Different colors denote data sourced from different refs. [52,54~60]; the numbers indicate the extreme values of CH₄ emissions reported in each study (the maximum corresponds to the rice variety with the highest emissions, and the minimum corresponds to the variety with the lowest emissions); B: variation in cumulative CH₄ emissions through the entire growth period for the same variety in different studies or in the same study but under different conditions. Different colors represent data from different literatures

CH₄环境中,发现植物根系可以直接吸收气态CH₄,且其吸收速率与根区气体浓度成正比。该途径在土壤中存在大量CH₄气泡的生境(如秸秆还田后的稻田)尤为重要。富含CH₄的气泡与根系表面的直接物理接触,使得CH₄可以沿着浓度梯度从气泡扩散进入根部。研究还表明,土壤中气泡的体积越大,其与根系的接触面积就越大,从而降低CH₄的传输阻力,促进吸收。与液态传输类似,气态CH₄进入根系的机制目前仍尚不明确。

2.1.2 根系构型对CH₄吸收的影响

植物不同根系区域对CH₄的吸收并不均一。根尖被认为是气体交换和CH₄吸收效率最高的区域,因为这些新生的根部组织尚未完全发育出成熟的木栓化和木质化泌氧屏障,其“根壁”渗透性更高。Beckett等人^[71]的数学模型支持这一观点,模拟结果表明,根尖

的高渗透性允许更多的氧气向外扩散,从而在根尖周围形成一个“球茎状”好氧根际区。这个区域的CH₄氧化作用剧烈,有时甚至会耗尽所有从外部土壤扩散而来的CH₄。然而,受限于技术手段,目前对于不同根区以及根毛在根系吸收CH₄中的确切角色仍需进一步研究。

CH₄浓度在土壤中存在较大异质性,根系构型(如总根干重、根面积指数、根体积密度、根长以及总根表面积等)通过调控根-土接触面积、泌氧能力及底物分布,对CH₄排放产生复杂影响。Nouchi和Mariko^[72]的实验直接证实水稻根系的CH₄吸收速率与根系大小及表面积呈正相关,即根系越大,其吸收能力越强。然而,Ding等人^[73]的研究却发现,水稻的净CH₄排放速率与根干重、根面积指数和根体积密度等一系列表征根系规模的形态特征呈显著的负相关。这一现象揭示根系作用的复杂性,即庞大的根系虽增加CH₄吸收潜力,但

更强的ROL和根际氧化作用可抵消甚至超过吸收效应。

此外,越来越多的证据表明CH₄排放实为根系在传输促进、氧化抑制与底物供应之间复杂权衡的结果^[68,74~76]。Mänttä和Malhotra^[77]的研究表明,根数量、根尖数量、根体积和通气组织面积等性状,均与根系泌氧能力呈显著正相关^[78]。一个拥有更深、更密、体积更大的根系通常意味着更强的根系泌氧能力。与此同时,根系分泌物与残体为产CH₄菌提供碳源,深根系更可将碳输至深层缺氧区促进CH₄生成^[79]。根系通过释放有机分泌物(如有机酸、糖类)及其凋零的根系残体为产CH₄古菌提供必要的碳底物。根系的三维空间分布(如生根深度和密度)决定这些碳底物在土壤剖面中的分布,直接影响产CH₄菌活动区域。此外,密集根系也可截留上升气泡,延长CH₄在土中滞留时间,增加其溶解与吸收机会,从而将部分气泡释放转化为植物传输路径^[80~82]。

2.1.3 环境因素对CH₄进入根系的影响

在季节性淹水或长期淹水的土壤中,土壤呼吸和有机质降解迅速消耗有效氧,从而形成缺氧环境。随后的厌氧呼吸过程利用可替代的电子受体(例如硝酸盐、铁、锰和硫酸盐)继续分解有机质,导致土壤Eh逐渐下降,最终形成强还原性环境,利于产甲烷菌群的生存活动。Wang等人^[7]研究发现,土壤pH和Eh通过影响CH₄的产生量,能够从源头上调控CH₄进入根系的通量。在淹水稻田中,CH₄产生的起始Eh临界值约为-150 mV,在-230~-150 mV范围内,CH₄产生速率与Eh呈现负指数关系,即Eh越低,CH₄产生率越高。CH₄产生的最适pH则接近中性(6.6~7.0),小幅度pH降低会抑制CH₄的产生,小幅增加则会降低CH₄单加氧酶(methane monooxygenase, MMO)的活性,抑制CH₄氧化过程从而促进CH₄产生^[83]。这意味着CH₄的产生是在特定环境条件下发生的,环境条件的波动也会反向影响CH₄产生通量。

水稻作为半水生作物,田间水分状况、土壤质地与温度也是调控稻田CH₄排放的关键环境因子。三者通过影响微生物活性、气体扩散与溶解度等过程,综合调控CH₄的生成、氧化与传输。淹水形成的厌氧环境抑制CH₄氧化并促进其生成^[84],优化水管理是目前稻田最重要的减排调控措施之一。如在干湿交替所

引起的周期性干旱胁迫下,根系虽然也会形成通气组织,但其孔隙度低于淹水条件,且在低氧条件下无法有效运输氧气,直接导致根际微环境的氧浓度降低,从而通过改变产甲烷菌的活性,间接调控根际甲烷的生成与氧化^[85]。土壤质地上,黏土持水性强利于CH₄的产生,但同时会限制气体向根表皮的扩散^[86];相较而言,砂土通气性有所提高抑制CH₄生成,但土壤孔隙间CH₄扩散速率更快^[87]。土壤温度则在最适范围内促进微生物活性与CH₄排放,偏离此范围则活性下降;如高温会降低CH₄溶解度,减少其进入根系。此外,昼夜温差和季节性的根际温度波动也会给CH₄进入根系的动态过程带来复杂影响^[88];较高的温度会降低CH₄在孔隙水中的溶解度,从而减少CH₄进入根系的量^[70]。

2.2 植物体内CH₄长距离传输通道与调控

土壤孔隙水中的CH₄浓度与空气中的CH₄浓度之间形成的高浓度差,驱动CH₄由根部经由植株向地上部扩散。水稻体内发育的通气组织构成低阻力、连通性强的内部通道,使CH₄能够绕开土壤表层氧化区域并直接排放至大气^[89,90]。总体上,植株内CH₄的长距离传输属于被动扩散过程,其效率主要受通气组织的形态发育特征(如孔隙度、连通性与连续性)及传输通道数量(分蘖数、地上部生物量)所调控。

2.2.1 通气组织是CH₄长距离传输的主要通道

植物介导传输之所以高效,是因为水稻利用其自身的通气组织系统,提供一条自下而上的传输通道^[91]。水稻根系中的通气组织通常在皮层中形成,根茎交界和茎秆中的通气组织则形成于皮层或髓腔中^[92]。植物通气组织形成主要有裂生型、溶生型和扩生型三种机制,在水稻中以溶生型为主^[93,94]。溶生型通气组织的形成由外部信号和内部信号共同触发,淹水导致的缺氧是主要外界诱因,乙烯的积累进一步放大信号,触发薄壁细胞程序性死亡并最终形成相互连通的气腔。实验证据表明,外源乙烯或其前体ACC可在有氧条件下仍诱导通气组织,而乙烯合成抑制剂(如AVG)显著抑制其发育^[95]。此外,还有研究发现生长素也可以通过AUX/IAA-ARF-LBD1-8信号通路调控水稻根系通气组织的发育^[96]。在低生长素水平下,AUX/IAA蛋白(如IAA13)与ARF转录因子(如ARF19)结合,抑制下游基因表达;当生长素浓度升高时,IAA13被降解,释放

ARF19以激活LBD1-8等靶基因,进而启动皮层细胞的程序性死亡(programmed cell death, PCD)和通气组织形成。

在功能上,通气组织一方面将大气O₂高效输送至根系以满足呼吸,另一方面也为厌氧土壤中产生的CH₄提供理想的上行扩散通道,使其自根系进入通气组织后沿浓度梯度传输至茎、叶等部位并排放。需要注意的是,根茎过渡区、节间、节颈或叶鞘等部位,通常会出现通气组织变窄或不连续,即可能形成局部高阻段,影响整体CH₄传输效率。

2.2.2 CH₄长距离传输的影响因子

CH₄在通过通气组织进行扩散传输过程中的关键限速部位或传输瓶颈的机理研究尚少。不仅如此,CH₄长距离运输对CH₄净排放通量的影响,尤其是其在CH₄排放基因型差异中的作用目前虽有讨论,但量化分析也依然不多^[18,58,67,97]。一些研究认为,根茎过渡区因缺乏连续气腔,气体被迫经细胞间小孔隙扩散,其CH₄传导效率较根或茎低1至2个数量级,从而可能成为整株的主要瓶颈^[98]。

除植株本身的结构限制外,水稻植株的生理和形态结构也会影响CH₄在体内的传输效率。通气组织的生长发育、孔隙度和连通性直接影响CH₄的运输^[18,67,99]。随着生育期的不断推进,通气组织进行分化发育,逐渐成熟,其数量和孔径增大,CH₄传输速率不断提高。同时,分蘖数和地上部生物量等性状通常与通气组织数量密切相关,因而也会影响CH₄传输。对于水稻植株不同形态性状与CH₄传输效率的关系已在许多相关研究中得到充分验证^[98,100]。

植物体内的CH₄长距离传输也受环境条件所影响。首先,温度升高能够在不改变内部浓度梯度的基础上加速气体扩散^[101]。同时,根区的温度控制着根系细胞膜的流动性、呼吸速率等,也会影响水稻植株的CH₄传输能力。根区温度从15℃升至30℃时,CH₄的扩散传导系数增加了2.0~2.2倍,意味着在一定范围内,温度的增加促进CH₄长距离传输效率^[102]。此外,田间的水位直接决定CH₄在水稻植株内传输路径的长度。高水位可能淹没茎基部原有微孔,阻碍气体排放^[103];但也存在其他情况,当水位进一步上升(如至12.5 cm),CH₄可以通过更高位置的微孔或通气组织释放,形成替代通道,导致排放速率不降反增^[100]。

2.3 CH₄通过水稻植株向大气的释放部位与瞬时通量调控

CH₄通过水稻植株通气组织运输而上后,一般认为主要经由茎鞘和叶片释放,但具体排放部位目前仍存在争议。目前主要存在“气孔主导”和“非气孔(茎鞘微孔)主导”两种观点。支持气孔为CH₄主要排放通道的研究提出两个证据:一是在拔节以前主要是叶片暴露在大气中,而这一阶段的CH₄排放通量约占整个生育期的50%;另一个是高温天气常会导致白天气孔关闭,而到夜间气温下降时气孔会打开并释放CH₄气体,进而引发夜间排放的峰值^[100]。与此同时,一些生理生态学研究也观察到高排放水稻品种的蒸腾速率和气孔频率显著高于低排放品种^[55],气孔密度较高的品种表现出更高的光合速率和CH₄排放,由此说明CH₄排放通量与气孔导度、蒸腾速率等生理气孔调节的生理参数之间存在正相关,从而推测气孔为主要通道^[104,105]。然而,反对观点^[13]通过器官分隔测量与显微观察,在叶鞘外表(背面表皮)发现特异性微孔,并指出CH₄主要从茎秆(叶鞘簇)而非叶片外排;其实测外排速率也远高于蒸腾驱动的气孔释放所能解释,因而否定了气孔为主的假设。在非水稻植物中开展的研究也表明非气孔出口具有普遍性。CH₄排放通量与光合参数无稳定关联,去叶处理后其传输效率并未显著降低,说明茎、叶鞘等非气孔部位为主要排放通道^[106]。近年来,一些涡度和连续自动观测进一步揭示,CH₄排放昼夜节律不能作为气孔排放的直接证据:夜间峰值与冠层微气候、边界层过程及土壤-植物耦合作用密切相关^[107,108],CH₄排放节律受多环境因子驱动,而非单纯气孔行为调控。由此可见,CH₄从植株扩散到大气的过程一个复杂的过程,基于现有研究,推测在拔节前、茎秆部尚小且气体尚能快速到达叶片时,叶片和气孔的相对贡献可能相对较大;而随生育进程推进,茎秆与叶鞘微孔往往成为更稳定的通道。但相关具体机制仍有待进一步深入。

此外,植株释放CH₄的速率会随空气温度、风速和冠层湿度等环境的变化而变化^[47,109,110]。如前文所述,CH₄释放到大气的确切位置以及调控机制尚不够清楚,目前关于环境要素调节大多集中在现象描述和推演上,且这些推演通常集中在环境因子如何影响植株与大气接触的界面层交换或对流,从而影响CH₄通量方面^[107,110,111]。一个直接证据是,在关键生育期(如

抽穗或灌浆)CH₄排放量与冠层温度、冠层湿度等存在相关性, 反映出在根系及茎秆等主要部位在植株内运输能力基本一致的情况下, 大气中环境要素的扰动能映射到CH₄外排速率上^[110]. 空气中的温度升高会提高CH₄在气相中的扩散系数并增强热驱动的气体对流, 使释放界面传质系数增大, 从而提升单位时间能从叶片、叶鞘或茎秆表面逸散的CH₄量, 在观测上通常体现在CH₄排放通量与气温的相关性强于其他气象因子的现象^[24,112]. 风速则通过削弱静边界层、增强湍流以促进排放, 但在气孔参与释放时, 过高风速可能因诱发气孔关闭而产生抑制效应, 呈现双向调控特征^[113,114]. 冠层湿度主要影响边界层蒸散与湍流结构, 进而改变大气层的扩散阻力, 一般而言, 高湿度通常削弱边界层交换与对流, 从而降低CH₄外排^[109,115].

2.4 水稻植株介导CH₄传输的测定方法

实现CH₄在水稻植株体内传输机理层面的突破, 首先需依赖可靠、可比且高精度的计量体系. 在CH₄排放与运输研究中, 最基础的度量是浓度与同位素丰度, 常以浓度或同位素丰度随时间变化来量化通量与路径. 常用的CH₄测定技术包括气相色谱-氢火焰离子化检测与顶空平衡-气相色谱(适于离/在线批量样品与水样顶空)、红外吸收与激光光谱, 以及质谱等. 随着分析化学与光谱技术进步, 这些仪器在精度、时间分辨率与稳定性方面均显著提升^[116,117]. 本文聚焦植株介导的CH₄传输与其调控, 因此在不赘述仪器学方面的进展, 即在默认分析环节达到标准化水平前提下, 重点阐述气体收集、标记与路径分离的实验方法学.

为分解植株通道与水-土界面和鼓泡等非植株路径的贡献, 最直接且可操作的策略是基于通量室(chambers)的空间分区收集(图3). 常见配置包括覆盖植株与水面的总通量箱、仅覆盖水面的浮动/固定水面箱(表征水-土扩散与鼓泡)、仅覆盖地上部并在基部气密封口的植株箱(近似表征经植株表面逸散的通量)^[80,118,119]. 通过三类通量箱的对比, 结合¹³CH₄同位素标记, 可量化植株路径的绝对通量与贡献比, 并获取其日变化与物候期尺度的动态信息^[120]. 实际测定中, 密闭会引入细微压力差与温度升高并改变边界层, 从而影响累积曲线形状, 通常需要精准获取箱体内温度等参数, 并进行校准.

为了表征植株自身的传输能力或导度, 两舱分区

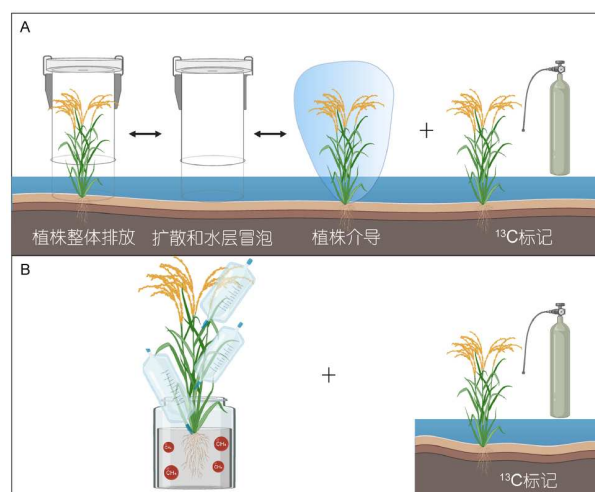


图3 水稻植株介导CH₄传输通量的测定方法. A: 空间分区收集法. 主要通过覆盖植株与水面、仅覆盖水面和仅覆盖地上部并在基部密封三种方法进行对比, 联合同位素示踪法, 获取植株部位CH₄传输通量; B: 两舱分区法. 主要通过将茎、叶等植株器官进行独立密封联合同位素示踪法, 获取不同植株部位CH₄传输通量

Figure 3 Methods to investigate rice plant-mediated CH₄ transport flux. A: Spatial compartment collection method. This approach primarily compares three configurations: covering both the plant and water surface, covering only the water surface, and covering only the aboveground plant parts with base parts sealed. Combined with isotope tracing, it is used to determine the CH₄ transport flux originating from plant tissues; B: two-chamber partitioning method. This method involves independently sealing different plant organs (e.g., stems, leaves) and, in conjunction with isotope tracing, quantifies the CH₄ transport flux from specific plant parts

法则是最常用的方法(图3). 具体是将根系置于可控的CH₄供给环境(营养液或气相), 将茎叶或目标收集区域密闭于独立的顶舱, 进而分析从地上部释放的流率(F), 并在已知的根区-空气浓度梯度下定义CH₄传输能力或传输导度(g), 常用关系为 $F = g \times (\text{CH}_4 \text{ root} - \text{CH}_4 \text{ air})$ ^[13,70]. 需要注意的是该表述建立在近稳态供给与传输的前提下, 当系统处于非稳态过程时, 宜使用时间依赖模型或脉冲响应法估计 g ^[121,122]. 根区若为溶解相供给, 需依据亨利定律(含温盐修正)换算至等效气相梯度, 并显式考虑根际CH₄氧化对有效梯度的削弱, 否则 g 将被系统性低估^[123]. 两舱法的优势是可定量分析植株或器官的CH₄传输能力, 但其数值更接近潜力值而非田间净通量. 实际上改良后的两舱分区法可为定位主要释放部位等提供方法手段, 研究者可在野外或控环境条件下, 为叶片、叶鞘、茎秆、节间与穗等分别设计微型通量室, 比较各器官的单位面积逸散速率及

其对温度、风速、冠层湿度与辐射的瞬时响应; 配合选择性封堵(凡士林涂覆、包裹)、遮光以抑制气孔、或器官切除的前后对比, 可辨析气孔与非气孔出口(如叶鞘表皮微孔、节位裂隙)的相对权重^[124]。此外, 同位素标记与两舱法联用可解析植株内传输阻力与其时空分配。向根区脉冲加入 $^{13}\text{CH}_4$ 并追踪同位素信号, 可估计运输分馏与各器官的相对阻力。考虑到激光与质谱对湿度与共吸收气体的交叉干扰及采样系统的记忆效应, 应进行干燥/稀释、空白样品运行与记忆校正。

3 未来展望

如前文所言, 水稻植株所介导的 CH_4 传输是稻田 CH_4 排放的主要途径。但目前围绕 CH_4 如何进入根系、植株内传输的过程与调控、植株释放 CH_4 的部位及调控的研究尚不系统。面向稻田减排与排放清单精细化的双重需求, 未来研究应以连续过程的机理解析为核心, 以可量化的参数与可入模的关系式为抓手, 同时推进性状表型-模型构建-应用验证的闭环。

第一, 植株 CH_4 传输过程机理研究, 应该将 CH_4 从土壤到大气经由植株扩散到大气的过程, 视为一个由串联阻力的连续体, 土壤 CH_4 库-根表皮与径向屏障-皮层-通气组织-根茎过渡区与茎秆节间-叶鞘/叶片外表面的释放界面。这一连续体中, 不同过程亟需解决的关键问题包括: (i) 土壤中 CH_4 进入根系过程中溶解态 CH_4 与气泡态 CH_4 分别以多大比例进入根系, 以及这种进入如何受径向泌氧屏障、根尖与成熟区发育差异、根际 CH_4 氧化削弱等的共同调控。(ii) 在从根系到地上部的长距离运输方面, 通气组织孔隙度和连通性如何决定体内有效 CH_4 传输导度, 根茎过渡区与节间是否为限速部位, 以及不同基因型在这些部位的结构性传输阻力差异是否解释了品种间排放倍差。(iii) 植株释放 CH_4 的出口究竟是气孔还是叶鞘/茎秆表皮微孔, 以及两者的相对权重如何随生育期及生长环境变化。

第二, 植株通气组织既为 CH_4 上行提供通道, 也是氧气向根际输送的通道。更强的泌氧屏障可维持更大的根系外-内浓度差, 但同时可能增加 CH_4 进入与上行驱动力(CH_4 浓度差)。 CH_4 净排放取决于氧化-进入植株-植株向上扩散效率的三方权衡, 而泌氧屏障可能是三方平衡的关键所在。明确泌氧屏障调节根系和根际 CH_4 氧化-进入-植株内扩散平衡中的关键作用机制, 对

于低排水稻培育和减排管理有重要意义。

第三, 在多样化环境条件下, 需要定量刻画植株通道与非植株通道(界面扩散与鼓泡)之间的动态分配及其对排放的净效应。水位波动、气压与风浪扰动、耕作与秸秆还田等事件, 常通过改变 CH_4 的相态与传输路径触发短时高通量脉冲。未来应以高时间分辨率的通量观测联动根际过程监测, 构建“事件触发-相态切换-路径分配”的因果链, 形成可用于模型驱动的分配系数时间序列。这一步不仅能解释通量的时空异质性, 也为制定针对性管理(如减弱鼓泡脉冲的田间操作)提供量化依据。

第四, 在模型构建上, 现有的Rice- CH_4 、DNDC和 CH_4MOD 等^[125,126]过程模型考虑了包括土壤中 CH_4 产生、氧化和覆水扩散等动态过程及其调控机理, 但普遍存在对植株介导的传输过程及其调控简化等问题。有必要将植株传输具体过程及其调控显式嵌入稻田 CH_4 过程模型, 形成可与管理情景联动的机理模块。尤其重要的是要实现以串联阻力的表述为骨架, 把进入根系导度-通气组织结构-瓶颈段阻力-释放-根际氧化-路径分配等参数化。例如, 未来研究可考虑: (i) 以可测性状驱动参数化取代静态经验系数(例如用根系通气组织面积、纵向通气连通度推断等效导度); (ii) 在多尺度耦合中显式连接团聚体-根际-田块-农田网络尺度的 CH_4 产生、氧化与传输过程; (iii) 结合数据同化与机器学习用于参数反演与结构识别, 同时保持物理可解释的约束; (iv) 通过管理措施(间歇灌溉、秸秆还田、品种选择、施肥时序)驱动边界条件与性状响应联动, 提升模型在不同区域与情景下的可迁移性与预测精度。

第五, 除深入相关机制外, 低排放品种培育与表型鉴定研究亦须重视。(i) 围绕低传输和低排放植株的表型鉴定需求, 建立基于根系-茎秆通气导度、泌氧屏障强度及植株通量测定的表型评价体系; 建立能同步测定植株 CH_4 传输导度、通气组织孔隙度/连续性、根茎过渡区阻力、根际氧化分数与器官级释放系数的综合表型指标。发展可在温室与田间并行应用的自动化测量技术, 形成“表型特征-模型参数-排放行为”的可量化映射关系, 用于筛选与验证低排放种质资源。(ii) 构建以低 CH_4 排放为核心指标之一的分子设计育种框架, 将 CH_4 传输、氧化与产 CH_4 底物供给等相关性状纳入多目标选择体系, 借助基因编辑、组学预测与高通

量表型技术, 实现高产、稳产与低排并重的水稻育种方向。(iii) 通过遗传改良或调控光合产物转运途径, 优化地上部与地下部碳流分配, 减少根系可溶性碳释

放; 同时探索改变根际碳源结构以增强甲烷氧化菌群、抑制产甲烷菌群的策略, 实现“源头减碳-过程抑排”的耦合调控^[127~129]。

参考文献

- 1 Zhang H, Yao X, Zeng W, et al. Depth dependence of temperature sensitivity of soil carbon dioxide, nitrous oxide and methane emissions. *Soil Biol Biochem*, 2020, 149: 107956
- 2 Nature Editorial. Control methane to slow global warming—fast. *Nature*, 2021, 596: 461
- 3 Kwon Y, Lee J Y, Choi J, et al. Loss-of-function gs3 allele decreases methane emissions and increases grain yield in rice. *Nat Clim Chang*, 2023, 13: 1329–1333
- 4 Rajendran S, Park H, Kim J, et al. Methane emission from rice fields: necessity for molecular approach for mitigation. *Rice Sci*, 2024, 31: 159–178
- 5 Conrad R. Microbial ecology of methanogens and methanotrophs. *Adv Agron*, 2007, 96: 1–63
- 6 Wang C, Jin Y, Ji C, et al. An additive effect of elevated atmospheric CO₂ and rising temperature on methane emissions related to methanogenic community in rice paddies. *Agr Ecosyst Environ*, 2018, 257: 165–174
- 7 Wang Z P, DeLaune R D, Patrick Jr. W H, et al. Soil redox and pH effects on methane production in a flooded rice soil. *Soil Sci Soc Amer J*, 1993, 57: 382–385
- 8 Raghoebarsing A A, Pol A, van de Pas-Schoonen K T, et al. A microbial consortium couples anaerobic methane oxidation to denitrification. *Nature*, 2006, 440: 918–921
- 9 Lee O K, Hur D H, Nguyen D T N, et al. Metabolic engineering of methanotrophs and its application to production of chemicals and biofuels from methane. *Biofuels Bioprod Bioref*, 2016, 10: 848–863
- 10 Frenzel P. Plant-associated methane oxidation in rice fields and wetlands. In: Schink B, ed. *Advances in Microbial Ecology*. Boston: Springer US, 2000. 85–114
- 11 Groot T T, van Bodegom P M, Harren F J M, et al. Quantification of methane oxidation in the rice rhizosphere using ¹³C-labelled methane. *Biogeochemistry*, 2003, 64: 355–372
- 12 Malyan S K, Bhatia A, Kumar A, et al. Methane production, oxidation and mitigation: a mechanistic understanding and comprehensive evaluation of influencing factors. *Sci Total Environ*, 2016, 572: 874–896
- 13 Nouchi I, Mariko S, Aoki K. Mechanism of methane transport from the rhizosphere to the atmosphere through rice plants. *Plant Physiol*, 1990, 94: 59–66
- 14 Wassmann R, Neue H U, Alberto M C R, et al. Fluxes and pools of methane in wetland rice soils with varying organic inputs. *Environ Monit Assess*, 1996, 42: 163–173
- 15 Arah J R M, Kirk G J D. Modeling rice plant-mediated methane emission. *Nutrient Cycling Agroecosyst*, 2000, 58: 221–230
- 16 Aulakh M S, Bodenbender J, Wassmann R, et al. Methane transport capacity of rice plants. I. Influence of methane concentration and growth stage analyzed with an automated measuring system. *Nutr Cycl Agroecosyst*, 2000, 58: 357–366
- 17 Banker B C, Kludze H K, Alford D P, et al. Methane sources and sinks in paddy rice soils: relationship to emissions. *Agr EcoSyst Environ*, 1995, 53: 243–251
- 18 Butterbach-bahl K, Papen H, Rennenberg H. Impact of gas transport through rice cultivars on methane emission from rice paddy fields. *Plant Cell Environ*, 1997, 20: 1175–1183
- 19 Cheng W, Yagi K, Sakai H, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations on CH₄ and N₂O emission from rice soil: an experiment in controlled-environment chambers. *Biogeochemistry*, 2006, 77: 351–373
- 20 Denier van der Gon H A C, Neue H U. Oxidation of methane in the rhizosphere of rice plants. *Biol Fertil Soils*, 1996, 22: 359–366
- 21 Holzapfel-Pschorn A, Conrad R, Seiler W. Effects of vegetation on the emission of methane from submerged paddy soil. *Plant Soil*, 1986, 92: 223–233
- 22 Jia Z J, Cai Z C, Xu H, et al. Effects of rice cultivars on methane fluxes in a paddy soil. *Nutr Cycl Agroecosyst*, 2002, 64: 87–94

- 23 Kajiura M, Tokida T. Quantifying bubbling emission (ebullition) of methane from a rice paddy using high-time-resolution concentration data obtained during a closed-chamber measurement. *J Agric Meteorol*, 2021, 77: 245–252
- 24 Kajiura M, Tokida T. Diurnal variation in methane emission from a rice paddy due to ebullition. *J Env Qual*, 2024, 53: 265–273
- 25 Schütz H, Seiler W, Conrad R. Processes involved in formation and emission of methane in rice paddies. *Biogeochemistry*, 1989, 7: 33–53
- 26 Wang C, Lai D Y F, Sardans J, et al. Factors related with CH₄ and N₂O emissions from a paddy field: clues for management implications. *PLoS One*, 2017, 12: e0169254
- 27 Xie K, Wang M, Wang X, et al. Effect of rice cultivar on greenhouse-gas emissions from rice-fish co-culture. *Crop J*, 2024, 12: 888–896
- 28 Xu X, Boeckx P, Wang Y, et al. Nitrous oxide and methane emissions during rice growth and through rice plants: effect of dicyandiamide and hydroquinone. *Biol Fertility Soils*, 2002, 36: 53–58
- 29 Lloyd C R, Rebelo L M, Max Finlayson C. Providing low-budget estimations of carbon sequestration and greenhouse gas emissions in agricultural wetlands. *Environ Res Lett*, 2013, 8: 015010
- 30 Tveit A T, Hestnes A G, Robinson S L, et al. Widespread soil bacterium that oxidizes atmospheric methane. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 8515–8524
- 31 Turetsky M R, Kotowska A, Bubier J, et al. A synthesis of methane emissions from 71 northern, temperate, and subtropical wetlands. *Glob Change Biol*, 2014, 20: 2183–2197
- 32 Luta W, Ahmed O H, Omar L, et al. Water table fluctuation and methane emission in pineapples (*Ananas comosus* (L.) Merr.) cultivated on a tropical peatland. *Agronomy*, 2021, 11: 1448
- 33 Sebacher D I, Harriss R C, Bartlett K B. Methane flux across the air-water interface: air velocity effects. *Tellus B-Chem Phys Meteor*, 1983, 35: 103–109
- 34 Grabowska J, Blazquez S, Sanz E, et al. Solubility of methane in water: some useful results for hydrate nucleation. *J Phys Chem B*, 2022, 126: 8553–8570
- 35 Mogollón J M, Dale A W, L'Heureux I, et al. Impact of seasonal temperature and pressure changes on methane gas production, dissolution, and transport in unfractured sediments. *J Geophys Res Biogeosci*, 2011, 116: G03031
- 36 Moradi H, Azizpour H, Bahmanyar H, et al. Prediction of methane diffusion coefficient in water using molecular dynamics simulation. *Heliyon*, 2020, 6: e05385
- 37 Wang F, Zhang S, Hu X, et al. Floating plants reduced methane fluxes from wetlands by creating a habitat conducive to methane oxidation. *J Environ Sci*, 2024, 135: 149–160
- 38 Komiya S, Noborio K, Katano K, et al. Contribution of ebullition to methane and carbon dioxide emission from water between plant rows in a tropical rice paddy field. *Int Scholarly Res Not*, 2015, 2015: 1–8
- 39 Richardson W P, Reba M L, Runkle B R K. Modification of a wavelet-based method for detecting ebullitive methane fluxes in eddy-covariance observations: application at two rice fields. *Bound-Layer Meteorol*, 2022, 184: 71–111
- 40 Green S M. Ebullition of methane from rice paddies: the importance of furthering understanding. *Plant Soil*, 2013, 370: 31–34
- 41 Johnson B D, Boudreau B P, Gardiner B S, et al. Mechanical response of sediments to bubble growth. *Mar Geol*, 2002, 187: 347–363
- 42 Gardiner B S, Boudreau B P, Johnson B D. Growth of disk-shaped bubbles in sediments. *Geochim Cosmochim Acta*, 2003, 67: 1485–1494
- 43 Boudreau B P, Algar C, Johnson B D, et al. Bubble growth and rise in soft sediments. *Geology*, 2005, 33: 517–520
- 44 Aben R C H, Barros N, van Donk E, et al. Cross continental increase in methane ebullition under climate change. *Nat Commun*, 2017, 8: 1682
- 45 Liu L, De Kock T, Wilkinson J, et al. Methane bubble growth and migration in aquatic sediments observed by X-ray μ CT. *Environ Sci Technol*, 2018, 52: 2007–2015
- 46 Kelly C A, Rudd J W M, Bodaly R A, et al. Increases in fluxes of greenhouse gases and methyl mercury following flooding of an experimental reservoir. *Environ Sci Technol*, 1997, 31: 1334–1344
- 47 Den van der Gon H A, Van Breemen N. Diffusion-controlled transport of methane from soil to atmosphere as mediated by rice plants. *Biogeochemistry*, 1993, 21: 177–190
- 48 Comas X, Wright W. Heterogeneity of biogenic gas ebullition in subtropical peat soils is revealed using time-lapse cameras. *Water Resour Res*, 2012, 48: W04601
- 49 Wik M, Thornton B F, Bastviken D, et al. Biased sampling of methane release from northern lakes: a problem for extrapolation. *Geophys Res Lett*, 2016, 43: 1256–1262

- 50 Rosenberry D O, Glaser P H, Siegel D I. The hydrology of northern peatlands as affected by biogenic gas: current developments and research needs. [HydrolProcess](#), 2006, 20: 3601–3610
- 51 Cao Y Y, Xu J B, Zhu Q S. Effects of environmental conditions on methane transmission velocity (in Chinese). *Jiangsu Agric Sci*, 2003, 2023: 88–90 [曹云英, 许锦彪, 朱庆森. 环境条件对稻株甲烷传输速率的影响. *江苏农业科学*, 2003, 2023: 88–90]
- 52 Liou R M, Huang S N, Lin C W. Methane emission from fields with differences in nitrogen fertilizers and rice varieties in Taiwan paddy soils. [Chemosphere](#), 2003, 50: 237–246
- 53 Ma K E, Qiu Q, Lu Y. Microbial mechanism for rice variety control on methane emission from rice field soil. [Glob Change Biol](#), 2010, 16: 3085–3095
- 54 Chen Y, Li S, Zhang Y, et al. Rice root morphological and physiological traits interaction with rhizosphere soil and its effect on methane emissions in paddy fields. [Soil Biol Biochem](#), 2019, 129: 191–200
- 55 Das K, Baruah K K. Methane emission associated with anatomical and morphophysiological characteristics of rice (*Oryza sativa*) plant. [Physiologia Plantarum](#), 2008, 134: 303–312
- 56 Ding H N. Differences and mechanisms of methane and nitrous oxide emissions in different rice varieties (in Chinese). Dissertation for Doctoral Degree. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2022. [丁会纳. 不同水稻品种甲烷和氧化亚氮排放的差异及其机理研究. 博士学位论文. 武汉: 华中农业大学, 2022]
- 57 Fu Z Q, Huang H, Zhu H W, et al. Relativity between CH₄ and N₂O emission and rice plant characteristics (in Chinese). *J Hunan Agric Univ (Nat Sci)*, 2011, 37: 356–360 [傅志强, 黄璜, 朱华武, 等. 水稻CH₄和N₂O的排放及其与植株特性的相关性. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2011, 37: 356–360]
- 58 Gogoi N, Baruah K K, Gupta P K. Selection of rice genotypes for lower methane emission. [Agron Sustain Dev](#), 2008, 28: 181–186
- 59 Riya S, Zhou S, Watanabe Y, et al. CH₄ and N₂O emissions from different varieties of forage rice (*Oryza sativa* L.) treating liquid cattle waste. [Sci Total Environ](#), 2012, 419: 178–186
- 60 Zhang Y, Jiang Y, Li Z, et al. Aboveground morphological traits do not predict rice variety effects on CH₄ emissions. [Agr Ecosyst Environ](#), 2015, 208: 86–93
- 61 Bodmer P, Vroom R J E, Stepina T, et al. Methane dynamics in vegetated habitats in inland waters: quantification, regulation, and global significance. [Front Water](#), 2024, 5: 1332968
- 62 Cui S, Liu P, Guo H, et al. Wetland hydrological dynamics and methane emissions. [Commun Earth Environ](#), 2024, 5: 470
- 63 Damgaard L R, Revsbech N P, Reichardt W. Use of an oxygen-insensitive microscale biosensor for methane to measure methane concentration profiles in a rice paddy. [Appl Environ Microbiol](#), 1998, 64: 864–870
- 64 Enstone D E, Peterson C A, Ma F. Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment. [J Plant Growth Regul](#), 2003, 21: 335–351
- 65 Kotula L, Steudle E. Measurements of oxygen permeability coefficients of rice (*Oryza sativa* L.) roots using a new perfusion technique. [J Exp Bot](#), 2009, 60: 567–580
- 66 Singh D, Dutta T K, Shivakumara T N, et al. Suberin biopolymer in rice root exodermis reinforces preformed barrier against *Meloidogyne graminicola* Infection. [Rice Sci](#), 2021, 28: 301–312
- 67 Colmer T D. Long-distance transport of gases in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. [Plant Cell Environ](#), 2003, 26: 17–36
- 68 Jiménez J C, Pedersen O. Mitigation of greenhouse gas emissions from rice via manipulation of key root traits. [Rice](#), 2023, 16: 24
- 69 Pedersen O, Nakayama Y, Yasue H, et al. Lateral roots, in addition to adventitious roots, form a barrier to radial oxygen loss in *Zea mizcaraguensis* and a chromosome segment introgression line in maize. [New Phytol](#), 2021, 229: 94–105
- 70 Ge M, Korrensalo A, Laiho R, et al. Plant-mediated CH₄ exchange in wetlands: a review of mechanisms and measurement methods with implications for modelling. [Sci Total Environ](#), 2024, 914: 169662
- 71 Beckett P M, Armstrong W, Armstrong J. Mathematical modelling of methane transport by *Phragmites*: the potential for diffusion within the roots and rhizosphere. [Aquat Bot](#), 2001, 69: 293–312
- 72 Nouchi I, Mariko S. Mechanism of methane transport by rice plants. In: Oremland R S, ed. Biogeochemistry of Global Change. Boston: Springer US, 1993. 336–352
- 73 Ding H, Jiang Y, Cao C. Deep rice root systems reduce methane emissions in rice paddies. [Plant Soil](#), 2021, 468: 337–352

- 74 Feng S, Leung A K, Ng C W W, et al. Theoretical analysis of coupled effects of microbe and root architecture on methane oxidation in vegetated landfill covers. *Sci Total Environ*, 2017, 599-600: 1954–1964
- 75 Bian R, Shi W, Chai X, et al. Effects of plant radial oxygen loss on methane oxidation in landfill cover soil: a simulative study. *Waste Manage*, 2020, 102: 56–64
- 76 Sass R L, Fisher F M, Harcombe P A, et al. Methane production and emission in a Texas rice field. *Glob Biogeochem Cycle*, 1990, 4: 47–68
- 77 Määttä T, Malhotra A. The hidden roots of wetland methane emissions. *Glob Change Biol*, 2024, 30: e17127
- 78 Zheng H, Fu Z, Zhong J, et al. Low methane emission in rice cultivars with high radial oxygen loss. *Plant Soil*, 2018, 431: 119–128
- 79 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. *Front Microbiol*, 2015, 6: 639
- 80 Frenzel P, Rudolph J. Methane emission from a wetland plant: the role of CH₄ oxidation in *Eriophorum*. *Plant Soil*, 1998, 202: 27–32
- 81 Laing C G, Shreeve T G, Pearce D M E. The fine scale variability of dissolved methane in surface peat cores. *Soil Biol Biochem*, 2010, 42: 1320–1328
- 82 Bastviken D, Treat C C, Pangala S R, et al. The importance of plants for methane emission at the ecosystem scale. *Aquat Bot*, 2023, 184: 103596
- 83 Chen X, Diao H, Wang S, et al. Plant community mediated methane uptake in response to increasing nitrogen addition level in a saline-alkaline grassland by rhizospheric effects. *Geoderma*, 2023, 429: 116235
- 84 Bhullar G S, Irvani M, Edwards P J, et al. Methane transport and emissions from soil as affected by water table and vascular plants. *BMC Ecol*, 2013, 13: 32
- 85 Suralta R R, Yamauchi A. Root growth, aerenchyma development, and oxygen transport in rice genotypes subjected to drought and waterlogging. *Environ Exp Bot*, 2008, 64: 75–82
- 86 Adeniji A, Huang J, Li S, et al. Hot viewpoint on how soil texture, soil nutrient availability, and root exudates interact to shape microbial dynamics and plant health. *Plant Soil*, 2025, 511: 69–90
- 87 Patel K F, Fansler S J, Campbell T P, et al. Soil texture and environmental conditions influence the biogeochemical responses of soils to drought and flooding. *Commun Earth Environ*, 2021, 2: 127
- 88 onwuka B. Effects of soil temperature on some soil properties and plant growth. *APAR*, 2018, 8
- 89 van den Berg M, van den Elzen E, Ingwersen J, et al. Contribution of plant-induced pressurized flow to CH₄ emission from a *Phragmites* fen. *Sci Rep*, 2020, 10: 12304
- 90 Laanbroek H J. Methane emission from natural wetlands: interplay between emergent macrophytes and soil microbial processes. A mini-review. *Ann Bot*, 2010, 105: 141–153
- 91 Guo L, Ding J M, Xu X. Advances in research on methane from tree stems (in Chinese). *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 2021, 45: 235–241
- 92 Armstrong W, Beckett P M. Internal aeration and development of stela anoxia in submerged roots. *New Phytol*, 1987, 105: 221–245
- 93 Sifton H B. Air-space tissue in plants. *Bot Rev*, 1945, 11: 108–143
- 94 Seago Jr J L, Marsh L C, Stevens K J, et al. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to *Aerenchyma*. *Ann Bot*, 2005, 96: 565–579
- 95 Nguyen T N, Tuan P A, Mukherjee S, et al. Hormonal regulation in adventitious roots and during their emergence under waterlogged conditions in wheat. *J Exp Bot*, 2018, 69: 4065–4082
- 96 Yamauchi T, Tanaka A, Inahashi H, et al. Fine control of aerenchyma and lateral root development through AUX/IAA- and ARF-dependent auxin signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 20770–20775
- 97 Lindau C W, Bollich P K, DeLaune R D. Effect of rice variety on methane emission from Louisiana rice. *Agr Ecosyst Environ*, 1995, 54: 109–114
- 98 Groot T T, van Bodegom P M, Meijer H A J, et al. Gas transport through the root-shoot transition zone of rice tillers. *Plant Soil*, 2005, 277: 107–116
- 99 Aulakh M S, Wassmann R, Rennenberg H. Methane transport capacity of twenty-two rice cultivars from five major Asian rice-growing countries. *Agr Ecosyst Environ*, 2002, 91: 59–71
- 100 Wang B, Neue H U, Samonte H P. Role of rice in mediating methane emission. *Plant Soil*, 1997, 189: 107–115
- 101 Whiting G J, Chanton J P. Plant-dependent CH₄ emission in a subarctic Canadian fen. *Glob Biogeochem Cycle*, 1992, 6: 225–231
- 102 Hosono T, Nouchi I. Effect of gas pressure in the root and stem base zone on methane transport through rice bodies. *Plant Soil*, 1997, 195: 65–73

- 103 Van der Nat F J, Middelburg J J. Methane emission from tidal freshwater marshes. [Biogeochemistry](#), 2000, 49: 103–121
- 104 Bharali A, Baruah K K, Gogoi N. Potential option for mitigating methane emission from tropical paddy rice through selection of suitable rice varieties. [Crop Pasture Sci](#), 2017, 68: 421–433
- 105 Garnet K N, Megonigal J P, Litchfield C, et al. Physiological control of leaf methane emission from wetland plants. [Aquat Bot](#), 2005, 81: 141–155
- 106 Ge M, Korrensalo A, Putkinen A, et al. CH₄ transport in wetland plants under controlled environmental conditions—separating the impacts of phenology from environmental variables. [Plant Soil](#), 2025, 507: 671–691
- 107 Li H, Peng C, Helbig M, et al. Nocturnal peak methane flux diel patterns in rice paddy fields. [Agric For Meteor](#), 2024, 358: 110238
- 108 Hatala J A, Detto M, Baldocchi D D. Gross ecosystem photosynthesis causes a diurnal pattern in methane emission from rice. [Geophys Res Lett](#), 2012, 39: L06409
- 109 Armstrong J, Armstrong W, Beckett P M, et al. Pathways of aeration and the mechanisms and beneficial effects of humidity- and Venturi-induced convections in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. [Aquat Bot](#), 1996, 54: 177–197
- 110 Kar B, Karmakar S, Saha G, et al. Estimation of methane flux on rice field as influenced by plant climate under varied management practices. [J Agromet](#), 2019, 21: 56–65
- 111 Chen L, Deng X, Duan H, et al. Canopy humidity and irrigation regimes interactively affect rice physiology, grain filling and yield during grain filling period. [Agric Water Manage](#), 2025, 307: 109143
- 112 Vroom R J E, van den Berg M, Pangala S R, et al. Physiological processes affecting methane transport by wetland vegetation—a review. [Aquat Bot](#), 2022, 182: 103547
- 113 Khalil M A K, Rasmussen R A, Shearer M J, et al. Factors affecting methane emissions from rice fields. [J Geophys Res Atmos](#), 1998, 103: 25219–25231
- 114 Iwata H, Mano M, Ono K, et al. Exploring sub-daily to seasonal variations in methane exchange in a single-crop rice paddy in central Japan. [Atmos Environ](#), 2018, 179: 156–165
- 115 Brix H, Sorrell B K, Orr P T. Internal pressurization and convective gas flow in some emergent freshwater macrophytes. [Limnol Oceanogr](#), 1992, 37: 1420–1433
- 116 Tedeschi L O, Abdalla A L, Álvarez C, et al. Quantification of methane emitted by ruminants: a review of methods. [J anim Sci](#), 2022, 100: skac197
- 117 Liu C, Mu Y, Zhang C, et al. Development of gas chromatography-flame ionization detection system with a single column and liquid nitrogen-free for measuring atmospheric C₂–C₁₂ hydrocarbons. [J Chromatogr A](#), 2016, 1427: 134–141
- 118 Holzapfel-Pschorn A, Seiler W. Methane emission during a cultivation period from an Italian rice paddy. [J Geophys Res](#), 1986, 91: 11803–11814
- 119 Dorodnikov M, Knorr K H, Kuzyakov Y, et al. Plant-mediated CH₄ transport and contribution of photosynthates to methanogenesis at a boreal mire: a ¹⁴C pulse-labeling study. [Biogeosciences](#), 2011, 8: 2365–2375
- 120 Qiu Q, Noll M, Abraham W R, et al. Applying stable isotope probing of phospholipid fatty acids and rRNA in a Chinese rice field to study activity and composition of the methanotrophic bacterial communities *in situ*. [ISME J](#), 2008, 2: 602–614
- 121 Pangala S R, Gowing D J, Hornibrook E R C, et al. Controls on methane emissions from *Alnus glutinosa* saplings. [New Phytol](#), 2014, 201: 887–896
- 122 Anttila J, Tikkasalo O, Hölttä T, et al. Model of methane transport in tree stems: case study of sap flow and radial diffusion. [Plant Cell Environ](#), 2024, 47: 140–155
- 123 Throckmorton H M, Heikoop J M, Newman B D, et al. Pathways and transformations of dissolved methane and dissolved inorganic carbon in Arctic tundra watersheds: evidence from analysis of stable isotopes. [Glob Biogeochem Cycle](#), 2015, 29: 1893–1910
- 124 Henneberg A, Sorrell B K, Brix H. Internal methane transport through *Juncus effusus*: experimental manipulation of morphological barriers to test above- and below-ground diffusion limitation. [New Phytol](#), 2012, 196: 799–806
- 125 Giltrap D L, Li C, Sagar S. DNDC: a process-based model of greenhouse gas fluxes from agricultural soils. [Agr Ecosyst Environ](#), 2010, 136: 292–300
- 126 Hu Q, Li J, Xie H, et al. Global methane emissions from rice paddies: CH₄MOD model development and application. [iScience](#), 2024, 27: 111237

- 127 Hu J, Bettembourg M, Xue L, et al. A low-methane rice with high-yield potential realized via optimized carbon partitioning. *Sci Total Environ*, 2024, 920: 170980
- 128 Su J, Hu C, Yan X, et al. Expression of barley SUSIBA2 transcription factor yields high-starch low-methane rice. *Nature*, 2015, 523: 602–606
- 129 Jin Y, Liu T, Hu J, et al. Reducing methane emissions by developing low-fumarate high-ethanol eco-friendly rice. *Mol Plant*, 2025, 18: 333–349

Rice plant-mediated methane emissions in paddy fields: a review

ZHU ShunJin, LING XiaoXia, YANG XianKe, WANG ZhenMei, CUI KeHui, HUANG JianLiang,
PENG ShaoBing & XIONG DongLiang*

College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, MARA Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in the Middle Reaches of the Yangtze River; Hubei Hongshan Laboratory, National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Wuhan 430070, China

* Corresponding author, E-mail: dxiong@mail.hzau.edu.cn

Methane (CH₄) is the second-most significant contributor to global warming after carbon dioxide, and paddy fields represent one of its major agricultural emission sources. CH₄ is emitted from paddy fields through two primary pathways: non-plant-mediated processes, including diffusion across the water-soil interface and ebullition, and plant-mediated transport. It is widely recognized that the plant-mediated pathway is the principal pathway for CH₄ emissions from rice paddies. Previous studies have demonstrated substantial variation in the efficiency of plant-mediated CH₄ transport among rice genotypes, with emission fluxes differing by several fold, highlighting the potential for genetic improvement through breeding. Therefore, understanding the physiological and ecological mechanisms underlying plant-mediated CH₄ transport is crucial for mitigating CH₄ emissions from rice paddies. This review first outlines the general processes and relative contributions of plant-mediated and non-plant-mediated pathways in CH₄ emissions from paddy fields. It then reviews the key processes of plant-mediated CH₄ emission, including CH₄ diffusion from the rhizosphere into root aerenchyma, its long-distance transport from roots to aboveground tissues, and its final release into the atmosphere through stomata or micropores in stems and leaves. Building upon this, the major factors influencing the different transport processes are further discussed, encompassing anatomical traits (e.g., aerenchyma structures in roots and stems), morphological characteristics (e.g., root system architecture), and environmental variables (e.g., soil properties, temperature, and wind speed). In addition, this review summarizes and evaluates the existing methodologies for measuring CH₄ emission fluxes via plant-mediated pathways, highlighting their respective advantages and limitations. Finally, the review proposes that future research should focus on elucidating multi-scale mechanisms of plant-mediated pathways and developing low-emission rice cultivars to enable targeted and sustainable mitigation of CH₄ emissions from rice paddies.

paddy rice, methane, plant-mediated, aerenchyma tissues, transport efficiency

doi: [10.1360/SSV-2025-0253](https://doi.org/10.1360/SSV-2025-0253)