



巴里坤盐湖退化区土壤微生物群落结构及生态功能分析

刘永红^{1,2}, 房保柱^{1,2}, 高磊^{1,2}, 李丽^{1,2}, 王爽^{1,3}, 蒋宏忱^{1,4}, 李文均^{1,5*}

- 1 中国科学院新疆生态与地理研究所, 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830011
- 2 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆抗逆植物基因资源保育与利用重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830011
- 3 黑龙江省农业科学院黑龙江省黑土保护利用研究院, 黑龙江 哈尔滨 150086
- 4 中国地质大学(武汉), 生物地质与环境地质国家重点实验室, 湖北 武汉 430074
- 5 中山大学生命科学学院, 广东 广州 510275

刘永红, 房保柱, 高磊, 李丽, 王爽, 蒋宏忱, 李文均. 巴里坤盐湖退化区土壤微生物群落结构及生态功能分析. 微生物学报, 2022, 62(6): 2053–2073.

Liu Yonghong, Fang Baozhu, Gao Lei, Li Li, Wang Shuang, Jiang Hongchen, Li Wenjun. Community structure and ecological functions of soil microorganisms in the degraded area of Barkol Lake. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(6): 2053–2073.

摘要:【目的】微生物是湖泊生态系统的重要组成部分, 参与碳、氮和硫等元素的生物地球化学循环过程, 其群落组成和功能对环境的稳定性和可持续性至关重要。然而, 新疆的部分湖泊出现退化和盐渍化等问题, 微生物如何响应湖泊退化值得研究。【方法】本研究基于 16S rRNA 基因的扩增子高通量测序, 对巴里坤盐湖退化区域的土壤微生物群落结构进行分析, 同时对微生物的潜在生态学功能进行预测。【结果】本研究发现, 假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、绿弯菌门(*Chloroflexota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)是巴里坤盐湖退化生境中的优势类群。在轻度退化阶段, 脱硫菌门(*Desulfobacterota*)和弯曲杆菌门(*Campylobacterota*)是主要类群, 但随着湖泊退化程度加剧, 这些类群急剧减少甚至消失; 在极度退化阶段, 酸杆菌门(*Acidobacteriota*)和浮霉菌门(*Planctomycetota*)等类群逐渐占据主导地位。基于 BugBase 对氧的需求进行预测, 结果发现好氧类群主要是放线菌门(*Actinomycetota*)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和绿弯菌门(*Chloroflexota*)等, 且大多分布在重度退化阶段; 而厌氧类群则主要是假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、拟杆菌门

基金项目: 国家自然科学基金(32000084); 中国博士后科学基金(2021M693381); 新疆维吾尔自治区自然科学基金(2021D01B108)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (32000084), by the China Postdoctoral Science Foundation Project (2021M693381) and by the Youth Fund Project of Natural Science Foundation of Xinjiang Uygur Autonomous Region (2021D01B108)

*Corresponding author. Tel/Fax: +86-20-84111727; E-mail: liaact@hotmail.com

Received: 14 April 2022; Revised: 15 May 2022; Published online: 23 May 2022

(*Bacteroidota*)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*)等,且主要分布在轻度退化阶段。利用 FAPROTAX 对不同区域微生物类群的生态学功能进行预测,结果表明,随着湖泊退化过程的加剧,由微生物主导的硫酸盐呼吸过程、发酵过程,以及烃降解过程逐渐减弱,但硝化作用逐渐加强。【结论】巴里坤盐湖退化区域的微生物多样性丰富,并且主导了多个生物地球化学循环过程,随着湖泊退化程度加深,微生物生态位逐渐改变。本研究为巴里坤盐湖微生物资源多样性的保育及开发利用提供了重要的理论基础。

关键词: 巴里坤盐湖; 退化区; 微生物多样性; 生态功能

Community structure and ecological functions of soil microorganisms in the degraded area of Barkol Lake

LIU Yonghong^{1,2}, FANG Baozhu^{1,2}, GAO Lei^{1,2}, LI Li^{1,2}, WANG Shuang^{1,3}, JIANG Hongchen^{1,4}, LI Wenjun^{1,5*}

1 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China

2 Xinjiang Key Lab of Conservation and Utilization of Plant Gene Resources, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China

3 Heilongjiang Academy of Black Soil Conservation & Utilization, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, Heilongjiang, China

4 State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geosciences, Wuhan 430074, Hubei, China

5 School of Life Sciences, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, Guangdong, China

Abstract: [Objective] As an important part of lake ecosystem, microorganisms play an essential role in the biogeochemical cycle of carbon, nitrogen, sulfur, and other elements, and the community structure and functions of them are crucial to environmental stability and sustainability. However, the lakes in Xinjiang are degraded and salinized, and how microorganisms respond to the degradation is unclear. **[Methods]** The 16S rRNA gene amplicon sequencing was performed to analyze the soil microbial community structure of the degraded area of Barkol Lake and the potential ecological functions of the microorganisms were predicted. **[Results]** *Pseudomonadota*, *Chloroflexota*, and *Bacteroidota* dominated different parts in the degraded area. In addition, the abundance of *Desulfobacterota* and *Campylobacterota* was the highest in the mildly degraded part of the lake, but the two drastically decreased and even disappeared as the degradation aggravated. The extremely degraded part was dominated by *Acidobacteriota*, *Planctomycetota*, etc. According to the oxygen utilization predicted by BugBase, the aerobic groups were mainly *Actinomycetota*, *Pseudomonadota*, and *Chloroflexota*, and the majority of them were in the severely degraded part. Moreover, the anaerobic groups were *Pseudomonadota*, *Bacteroidota*, and *Acidobacteriota*, which were mainly in the mildly degraded part. FAPROTAX was employed for predicting the ecological relevant functions of microorganisms in different parts of the degraded area and the result suggested the weakened sulfate respiration, fermentation, and hydrocarbon degradation, and the enhanced nitrification of microorganisms with the aggravation of degradation. **[Conclusion]** Microorganisms show high

diversity in the degraded area of Barkol Lake, which dominate multiple biogeochemical cycles. As the degradation becomes serious, the microbial niche changes. This study lays a theoretical basis for the rational development and utilization of microbial resources in Barkol Lake.

Keywords: Barkol Lake; ecological degradation; microbial diversity; ecological function

新疆拥有我国四大盐湖区(青藏高原盐湖区、西北部盐湖区、东北部盐湖区和东部分散盐湖区)之一的西北盐湖区, 境内面积 1 km² 以上的盐湖数占中国盐湖总数的 13.78%^[1]。由于高盐浓度的抑制, 在盐湖环境中非常适合耐(嗜)盐微生物的生长^[2-4]。新疆地区的气候条件和地质构造独特, 盐湖类型多样且分布广泛, 孕育了丰富的微生物资源^[5-6]。这些微生物种类复杂, 代谢功能独特, 具有耐(嗜)盐特性的同时还伴随有耐低温、抗辐射、耐低氧等特性, 是极端环境独特的微生物资源, 具有巨大的应用开发潜力。

微生物生物量大, 相互作用复杂, 介导了碳、氮以及硫等多个元素的生物地球化学循环过程。如 CO₂ 的固定、有机质降解、甲烷产生、固氮、硝化作用、反硝化作用、硫氧化和硫还原等过程。具有相似功能的微生物类群构成微生物群落的基本功能单元, 不同的功能群落共同调控和驱动不同元素循环过程, 在响应全球气候变化、维持生态系统的功能和稳定方面有着不可替代的作用^[7]。研究指出, 微生物对环境的变化非常敏感, 特定生境中的微生物群落结构能够从侧面反应出该环境的健康状况。反过来讲, 环境变化会引起微生物的群落结构的改变, 进而影响微生物的碳代谢等生态学功能, 最终影响生态系统结构^[8]。

然而, 随着全球气候变暖趋势加剧, 新疆的湖泊环境逐渐出现干化和盐渍化等问题, 如巴里坤盐湖大面积退缩。针对这些现象, 已有研究学者在地质和水文等方面对退化湖泊开展

了相应研究^[9-10], 不过大多都将研究重点放在水体和沉积物本身, 而关于退化区土壤微生物的研究较少。众所周知, 微生物是湖泊生态系统的重要组成部分, 其发挥的生态学作用不容忽视。关于新疆地区盐湖微生物的已有研究, 大多都集中于可培养微生物多样性及其应用等方面^[11]。近年来, 基于微生物 16S rRNA 基因扩增子的高通量测序是研究不同生境微生物群落的有效手段, 不但能够在一定程度上反应微生物群落结构的变化, 也能够对微生物的群落功能进行预测^[12]。基于此, 开展盐湖退化过程中微生物的群落结构变化研究, 解析盐湖不同退化区微生物的分布规律, 预测其生理生态功能, 为深入理解微生物在极端环境下的适应机制提供重要的理论依据^[13-14]。

巴里坤湖(43°36′-43°43′N, 92°43′-92°51′E)位于新疆东部哈密地区巴里坤县境内。该湖泊形成于早更新世末, 经历了由淡水湖到咸水湖再到盐湖的演化历程, 是一个封闭性的高盐湖泊。其湖泊面积曾达约 800 km², 但到 2004 年时已不到 100 km², 最大水深 1 m 左右^[15]。迄今为止, 关于盐湖退化过程中微生物群落结构的研究甚少, 在盐湖退化过程中, 微生物参与的碳、氮、硫等元素的生物地球化学过程如何, 也知之甚少。因此, 本研究以新疆巴里坤湖的典型退化区域为研究对象, 采用基于 16S rRNA 基因扩增子的高通量测序分析, 解析湖泊退化过程中微生物群落的分布规律, 预测不同退化区域中微生物参与的元素循环^[16]。以提高人们对于巴里坤湖退化区域的微生物生态适应性的认识。

1 材料与amp;方法

1.1 样品采集

以新疆哈密地区的巴里坤盐湖退化区(92.8°E, 43.6°N)为研究对象, 将湖泊与退化带的交界处记为 S1 (轻度退化阶段), 将已经干涸并暴露出全部底泥的地区记为 S2 (中度退化阶段), 完全干涸并已转变为盐土的区域记为 S3 (重度退化阶段), 彻底转变为盐土并有盐生植物生长的区域记为 S4 (极度退化阶段)^[17]。每个退化区采集纵向深度为 0–10 cm (记为 A)、10–20 cm (记为 B)、20–30 cm (记为 C)以及 30–40 cm (记为 D)这 4 个梯度的样品进行比较, 即 S1A 代表轻度退化阶段 0–10 cm 处的样品, S4D 代表极度退化阶段 30–40 cm 处的样品(图 1)。本研究中共 16 份样品从 S1A–S4D 均采自 2020 年 9 月。用于总 DNA 提取的样品, 需要放入无菌 50 mL

Falcon 管中, 然后将其放入干冰或液氮中低温保存, 带回实验室后继续低温保存并尽快处理。

1.2 样品总 DNA 提取和高通量测序

环境样品总 DNA 的提取采用 PowerSoil 试剂盒(MP Biomedical, OH, USA)进行, 依据说明书提取并纯化盐湖退化区域土壤样品基因组总 DNA。采用 NanoDrop 2000 (Thermo Scientific)初步检测所提取的 DNA 的浓度和纯度, 合格样品送于百迈客生物科技有限公司进行后续 PCR 扩增。采用 16S rRNA 基因序列的通用引物对 V4 区(515F: 5'-GTGCCAGCMGCCGCG GTAA-3', 806R: 5'-GGACTACHVGGGTWT CTAAT-3')进行扩增。PCR 扩增程序为 95 °C 5 min; 95 °C 30 s, 52 °C 30 s, 72 °C 40 s, 30 个循环; 72 °C 7 min。随后使用 DNA Gel Extraction Kit 凝胶纯化试剂盒(Axygen)对最终 PCR 混合

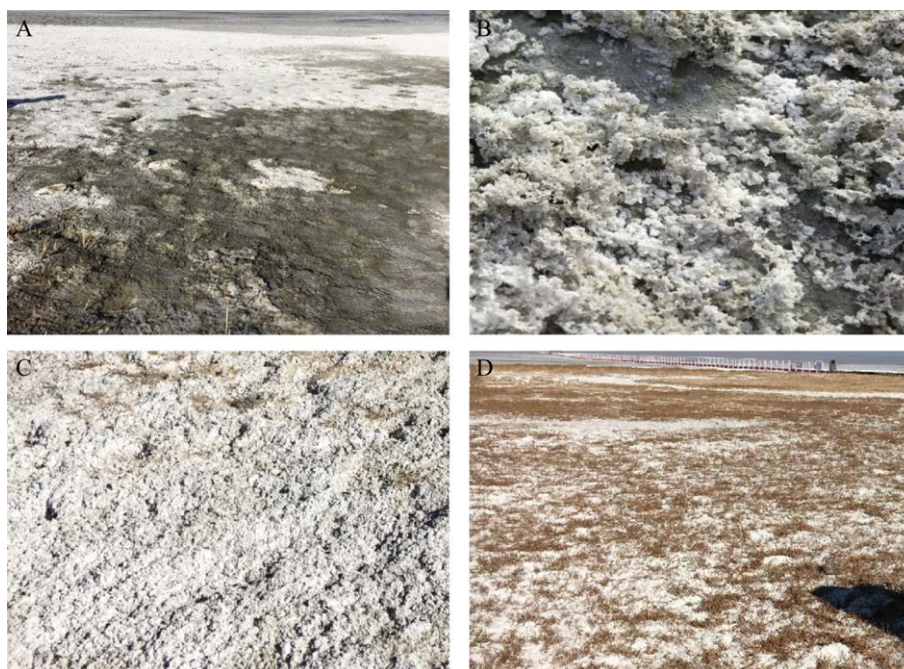


图 1 盐湖退化区不同退化阶段采样点信息

Figure 1 Sampling area in different degradation stage of salty lake. A: S1, the samples collected from the mild degenerative area; B: S2, moderate degradation; C: S3, severe degradation; D: S4, extreme degradation.

产物进行纯化回收, 最终得到符合 Illumina Novaseq 测序要求的 DNA 样品, 利用双末端测序(paired-end)的方法, 构建小片段文库进行测序(PE 250)。所获得的双端原始序列采用 FLASH (version 1.2.11) 进行组装并用 Trimmomatic (version 0.33) 过滤^[18], 然后用 UCHIME (version 8.1) 进行去噪和去嵌合体以达到质控^[19]。利用 FastQC 软件对测序结果质量进行评估。

1.3 物种注释及多样性分析

将 Illumina Novaseq 测序获得的序列进行过滤, 去噪, 去嵌合体等一系列质控之后, 最终获得可用于下游分析的有效数据(effective tags)。再以 97% 的相似性水平对序列进行聚类 (USEARCH, version 10.0)^[20], 获得 OTUs。再用 PYNAST (version 1.2.2)^[21] 对每个 OTU 中的所有序列进行比对, 识别出具有代表性的序列。利用 QIIME 2 数据库^[22] 对获得的所有 OTUs 进行分类学分析, 确定其相应的分类学地位和特征。本研究所获得的物种分类学门水平信息全部按照最新修订的规则进行命名^[23]。

1.4 微生物群落的生态学功能预测

采用 FAPROTAX 数据库(<http://www.zoology.ubc.ca/louca/FAPROTAX/>) 对巴里坤盐湖退化区土壤原核微生物的群落功能进行预测。将前期测序获得的数据进行整理和分析, 最终获得 OTU 物种丰度表, 再将 OTU 物种丰度表和 FAPROTAX 数据库中已有类群进行比对分析, 其中包括微生物群落的碳、氢、氮、硫等生物地球化学循环的主要过程和营养类型, 例如: 呼吸、产甲烷、硫酸化、固氮、硝化和反硝化等 90 个原核微生物功能类群的相关结果。再采用 BugBase 数据库(<https://bugbase.cs.umn.edu/>) 对微生物的耐氧性、氧化胁迫耐受等表型进行预测; 同时采用线性判别分析(linear discriminant analysis effect size, LEfSe) 对不同退化区中存在

明显差异的微生物类群进行分析和比较。

2 结果与分析

2.1 不同退化状态土壤微生物多样性比较

通过对巴里坤盐湖退化区 16 份样品的 16S rRNA 基因 V4 区序列进行测定, 共获得 718 289 条高质量的序列, 每个样品至少产生 36 350 条高质量的有效序列, 这些有效序列的长度大都分布在 250–260 bp, 且所有检测样品的数据饱和度都在 0.99 以上, 证明测序结果有效且准确。对获得的这些高质量序列进行物种分类和注释, 并以 97% 相似性进行归类后发现, 这些序列归属于 1 759 个 OTUs。本研究采用 α 多样性 ACE 指数、Chao1、以及 Observe 指数反应盐湖不同退化阶段微生物多样性的变化趋势, 以及不同土壤深度微生物多样性的变化趋势。从图 2 可以看出, 盐湖在经历退化的过程中, 其微生物多样性出现增加的趋势。轻度退化阶段(S1)微生物群落的多样性低于其他几个退化阶段(S2、S3、S4); 而在不同土壤深度方面, 微生物多样性并无明显差异, 30–40 cm (D) 深度的微生物多样性略高于 0–10 cm (A)、10–20 cm (B) 和 20–30 cm (C) 处。

2.2 巴里坤盐湖退化阶段土壤微生物的群落组成

本研究对前期获得的 1 759 个 OTUs 所对应的序列进行分类学统计得出, 巴里坤盐湖退化区土壤微生物主要分布在 42 个门, 86 个纲, 202 个目, 342 个科和 489 个属。由表 1 可知, 在巴里坤盐湖退化区检测到的微生物 42 个门中, 假单胞菌门(*Pseudomonadota*) 为绝对优势类群, 其相对丰度达到 26.59%, 其次为未分类细菌(unclassified Bacteria)、绿弯菌门(*Chloroflexota*) 和拟杆菌门(*Bacteroidota*) 这 3 个主要类群, 其相对丰度分别为 16.80%、12.23% 和 12.07%; 脱硫菌门

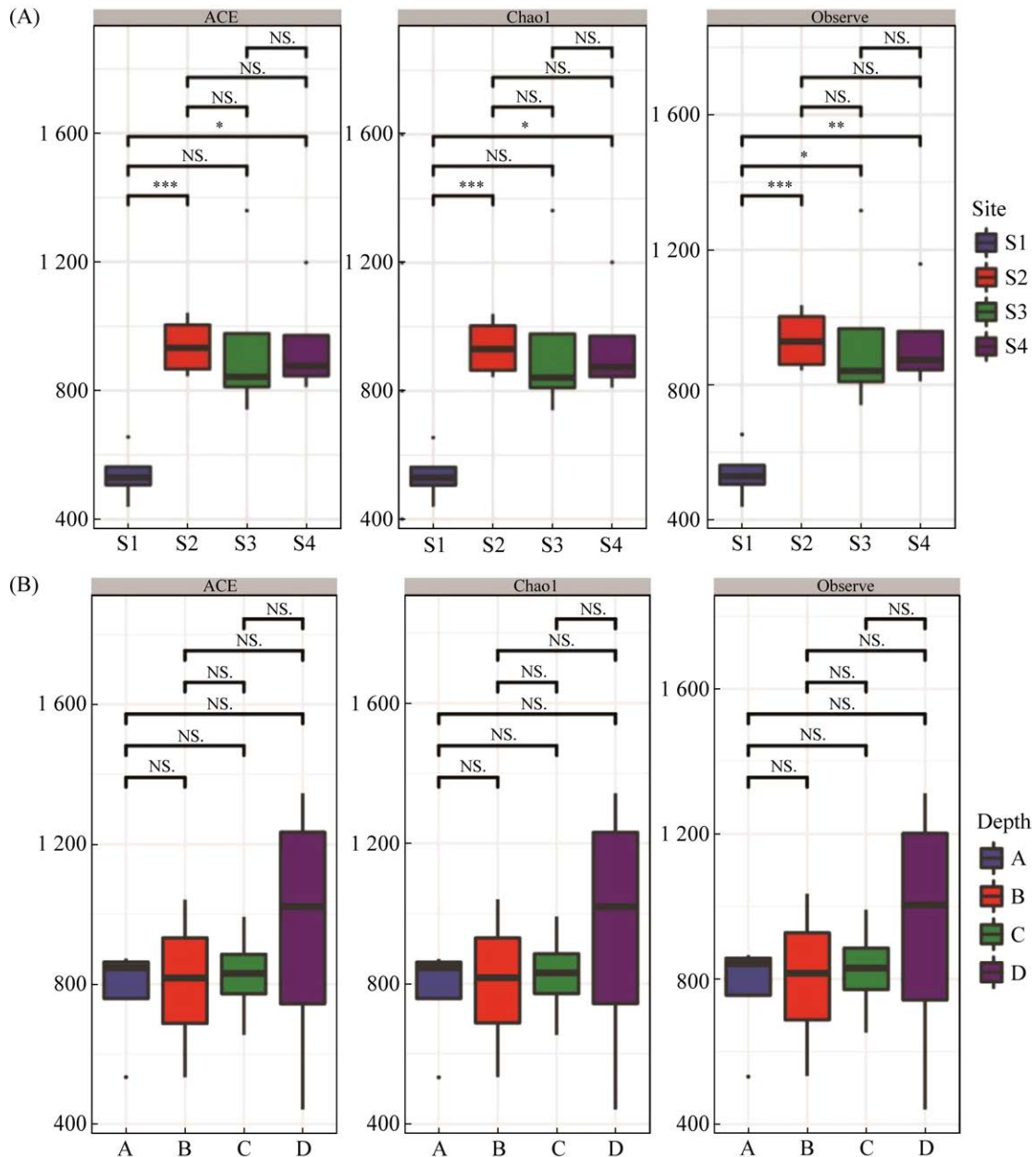


图 2 巴里坤盐湖退化区不同退化阶段(A)和不同土壤深度(B)微生物 α 多样性

Figure 2 The alpha diversity of microbial at different degradation stages (A) and different soil depths (B) from barkol salty lake. S1: the samples collected from the mild degenerative area; S2: moderate degradation; S3: severe degradation; S4: extreme degradation. A: the samples collected from the depth of 0–10 cm; B: samples from 10–20 cm; C: samples from 20–30 cm; D: samples from 30–40 cm.

(*Desulfobacterota*)和放线菌门(*Actinomycetota*)的相对丰度较为相近,分别是 5.92%和 5.72%;其余 4 个优势门分别是酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、弯曲杆菌门(*Campylobacterota*)、*Patescibacteria*

超门、浮霉菌门(*Planctomycetota*)、泉古菌门(*Crenarchaeota*)、粘球菌门(*Myxococcota*),以及纳古菌门(*Nanoarchaeota*),其相对丰度在 1.02%到 3.59%之间。

表 1 巴里坤盐湖不同退化阶段微生物门水平相对丰度

Table 1 The relative abundance of microbial at different degradation stages in barkol salt lake at the phylum level

Taxonomy	S1/%	S2/%	S3/%	S4/%	AVE/%
<i>Pseudomonadota</i>	26.97	26.17	26.46	25.78	26.35
Unclassified bacteria	3.79	17.83	24.00	21.57	16.80
<i>Chloroflexota</i>	14.56	13.12	10.07	11.16	12.23
<i>Bacteroidota</i>	17.44	12.01	9.18	9.65	12.07
<i>Desulfobacterota</i>	15.19	5.32	2.26	0.93	5.92
<i>Actinomycetota</i>	0.74	6.61	8.21	7.33	5.72
<i>Acidobacteriota</i>	1.19	2.45	4.02	6.72	3.59
<i>Campylobacterota</i>	9.90	0.22	0.00	0.01	2.53
<i>Patescibacteria</i>	0.00	4.19	3.03	2.54	2.44
<i>Planctomycetota</i>	0.70	1.59	2.52	2.70	1.88
<i>Crenarchaeota</i>	0.28	1.74	1.71	3.36	1.77
<i>Myxococcota</i>	0.04	1.14	0.93	2.77	1.22
<i>Nanoarchaeota</i>	0.61	1.83	0.89	0.77	1.02
<i>Verrucomicrobiota</i>	0.49	1.18	1.06	0.79	0.88
<i>Firmicutes</i>	2.79	0.41	0.17	0.11	0.87
<i>Dadabacteria</i>	0.00	0.42	1.63	0.69	0.69
<i>Deinococcota</i>	1.27	0.56	0.30	0.14	0.57
<i>Hydrogenedentes</i>	0.01	0.38	1.01	0.64	0.51
<i>Thermoplasmata</i>	0.22	0.15	0.85	0.31	0.38
<i>Spirochaetota</i>	0.98	0.27	0.07	0.09	0.35
<i>Halanaerobiaeota</i>	1.03	0.13	0.10	0.06	0.33
<i>Sumerlaeota</i>	0.01	0.44	0.29	0.32	0.27
<i>Halobacterota</i>	0.24	0.26	0.19	0.35	0.26
<i>Gemmatimonadota</i>	0.01	0.41	0.23	0.26	0.23
<i>Bdellovibrionota</i>	0.22	0.25	0.09	0.06	0.15
<i>Latescibacterota</i>	0.31	0.21	0.05	0.01	0.14
<i>Nitrospinota</i>	0.00	0.09	0.19	0.26	0.13
<i>Nitrospirota</i>	0.07	0.15	0.13	0.09	0.11
<i>Dependentiae</i>	0.00	0.10	0.18	0.08	0.09
<i>Calditrichota</i>	0.00	0.06	0.08	0.19	0.08
<i>Synergistota</i>	0.26	0.00	0.00	0.00	0.07
<i>Fermentibacterota</i>	0.20	0.01	0.00	0.00	0.05
<i>Cloacimonadota</i>	0.21	0.00	0.00	0.00	0.05
<i>Fibrobacterota</i>	0.00	0.11	0.03	0.03	0.04
Unclassified archaea	0.00	0.04	0.03	0.08	0.04
<i>Asgardarchaeota</i>	0.10	0.01	0.02	0.01	0.03
<i>Euryarchaeota</i>	0.09	0.00	0.00	0.00	0.02
<i>Cyanobacteria</i>	0.05	0.00	0.02	0.01	0.02
<i>Elusimicrobiota</i>	0.00	0.04	0.01	0.01	0.01
<i>Entotheonellaeota</i>	0.00	0.00	0.00	0.05	0.01
<i>Thermotogota</i>	0.04	0.00	0.00	0.00	0.01
<i>Aenigmarchaeota</i>	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01

S1: the samples collected from the mild degenerative area; S2: moderate degradation; S3: severe degradation; S4: extreme degradation; AVE: average.

2.3 不同退化阶段和不同土壤深度中微生物物种分布特征

对巴里坤盐湖不同退化阶段土壤微生物物种的分布特征进行比较分析(图 3), 结果发现退化区域土壤微生物的分布主要受到湖泊退化程度的影响。例如, 广古菌门(*Euryarchaeota*)、弯

曲杆菌门(*Campylobacterota*)、阿斯加德超门(*Asgardarchaeota*)、*Synergistota*、*Cloacimonadota*、盐厌氧菌门(*Halanaerobiaeota*)、脱硫菌门(*Desulfobacterota*)、*Fermentibacterota* 等类群基本分布在样点为 S1 的轻度退化阶段(主要分布在 S1D 样点); 一些类群如假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、

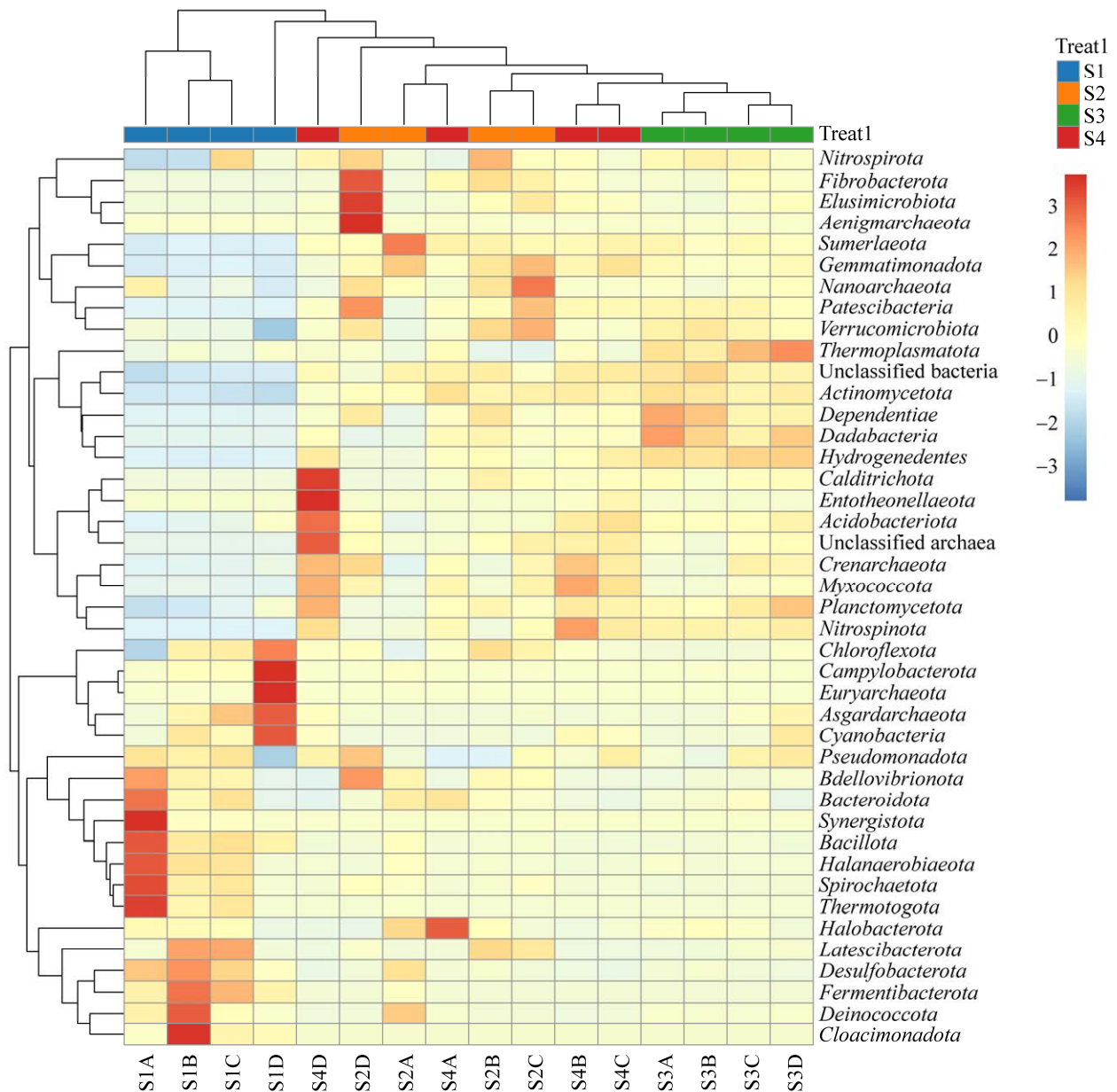


图 3 巴里坤盐湖不同退化状态微生物门水平聚类分布热图

Figure 3 Heat map of clustering distribution of microbial at different sites in barkol salt lake at the phylum level.

拟杆菌门(*Bacteroidota*)和绿弯菌门(*Chloroflexota*)等, 其群落相对丰度在轻度退化阶段、中度退化阶段、重度退化阶段以及极度退化阶段这4种不同状态下并没有产生明显变化。而通过比较分析不同土壤深度中微生物的分布发现, 纤维杆菌门(*Fibrobacterota*)、迷踪菌门(*Elusimicrobiota*)、谜古菌门(*Aenigmarchaeota*)、*Calditrichota*、*Entotheonellaeota*, 以及广古菌门(*Euryarchaeota*)和弯曲杆菌门(*Campylobacterota*)等这些类群主要分布在较深层的土壤中, 例如 S2D 样点、S4D 样点和 S1D 样点; 放线菌门(*Actinomycetota*)在不同的土壤深度中, 其相对丰度未产生明显变化。

如图 4 所示, 对不同退化阶段的微生物进行 LEfSe 差异分析。结果表明, 轻度退化阶段(S1)的差异微生物类群最多, 其主要分布在门水平的脱硫菌门(*Desulfobacterota*)、弯曲杆菌门(*Campylobacterota*)、芽孢杆菌门(*Bacillota*), 纲水平的 *Desulfobacteria* 和 *Desulfobulbia*, 目水平的弯曲菌目(*Campylobacterales*)、脱硫杆菌目(*Desulfobacterales*)、拟杆菌目(*Bacteroidales*)、*Thiomicrospirales* 和 *Desulfobulbales*, 以及科水平的一些微生物类群和一些未分类的物种; 相比之下, 中度退化阶段(S2)的差异微生物最少, 主要分布在门水平的 *Patescibacteria* 超门, 纲水平的 *Parcubacteria*, 以及一些未分类的物种; 而重度退化阶段(S3)的差异微生物主要分布在门水平的放线菌门(*Actinomycetota*), 纲水平的酸微菌纲(*Acidimicrobiia*), 以及目水平的放线菌目(*Actinomarinales*)等; 而极度退化阶段(S4)的差异微生物主要为门水平的酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、泉古菌门(*Crenarchaeota*)、粘球菌门(*Myxococcota*)和浮霉菌门(*Planctomycetota*), 纲水平的 *Thermoanaerobaculia*, 以及目水平的 *Thermoanaerobaculales*、*Nitrosopumilales*、*Nitrosococcales* 和 *Ardenticatenales* 等。

通过基于 LEfSe 的差异分析, 进一步比较不同退化区域土壤微生物门水平分布情况, 由图 5 可以看出, 盐湖的退化程度显著影响微生物群落结构。从盐湖轻度退化阶段(S1)和中度退化阶段(S2)到重度退化阶段(S3), 再到极度退化阶段(S4), 酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、放线菌门(*Actinomycetota*)、泉古菌门(*Crenarchaeota*)、粘球菌门(*Myxococcota*)和浮霉菌门(*Planctomycetota*)明显出现上升的趋势, 即随着湖泊退化程度的加深, 这几个类群逐渐从稀有类群转变成主要物种; 而与之相反的是, 弯曲杆菌门(*Campylobacterota*)、脱硫菌门(*Desulfobacterota*)和芽孢杆菌门(*Bacillota*)这3个门的微生物在湖泊的轻度退化阶段(S1)为主要物种, 但随着湖泊退化程度的加深, 其物种丰度急剧下降, 变成该生境中的稀有类群甚至消失; 不同于前两种变化趋势, *Patescibacteria* 超门在盐湖的轻度退化阶段(S1)并不存在或未检测到, 但随着盐湖退化出现底泥裸露(S2), 其丰度急剧上升, 而随着盐湖进一步退化, 其丰度从重度退化阶段(S3)到极度退化阶段(S4)又出现下降的趋势。

通过图 5 的 LEfSe 差异分析对退化带不同深度土壤中的微生物分布情况进行比较发现, 在本研究的 4 个退化区土壤中, 微生物群落随着土壤深度的变化出现明显的波动情况。例如, 酸杆菌门(*Acidobacteriota*)和浮霉菌门(*Planctomycetota*)在 0–10 cm (A)的土壤中, 其相对丰度较低, 而随着土壤深度的增加, 其相对丰度呈现整体上升的趋势; 相比之下, 脱硫菌门(*Desulfobacterota*)和芽孢杆菌门(*Bacillota*)类群的分布情况却相反, 其变化趋势表现为土壤深度越深相对丰度越低。但这 2 个类群在轻度退化阶段(S1)的分布规律却各不相同, 对于脱硫菌门(*Desulfobacterota*)来说, 其相对丰度在轻度退化阶段的 10–20 cm (S1B)深度时相对丰

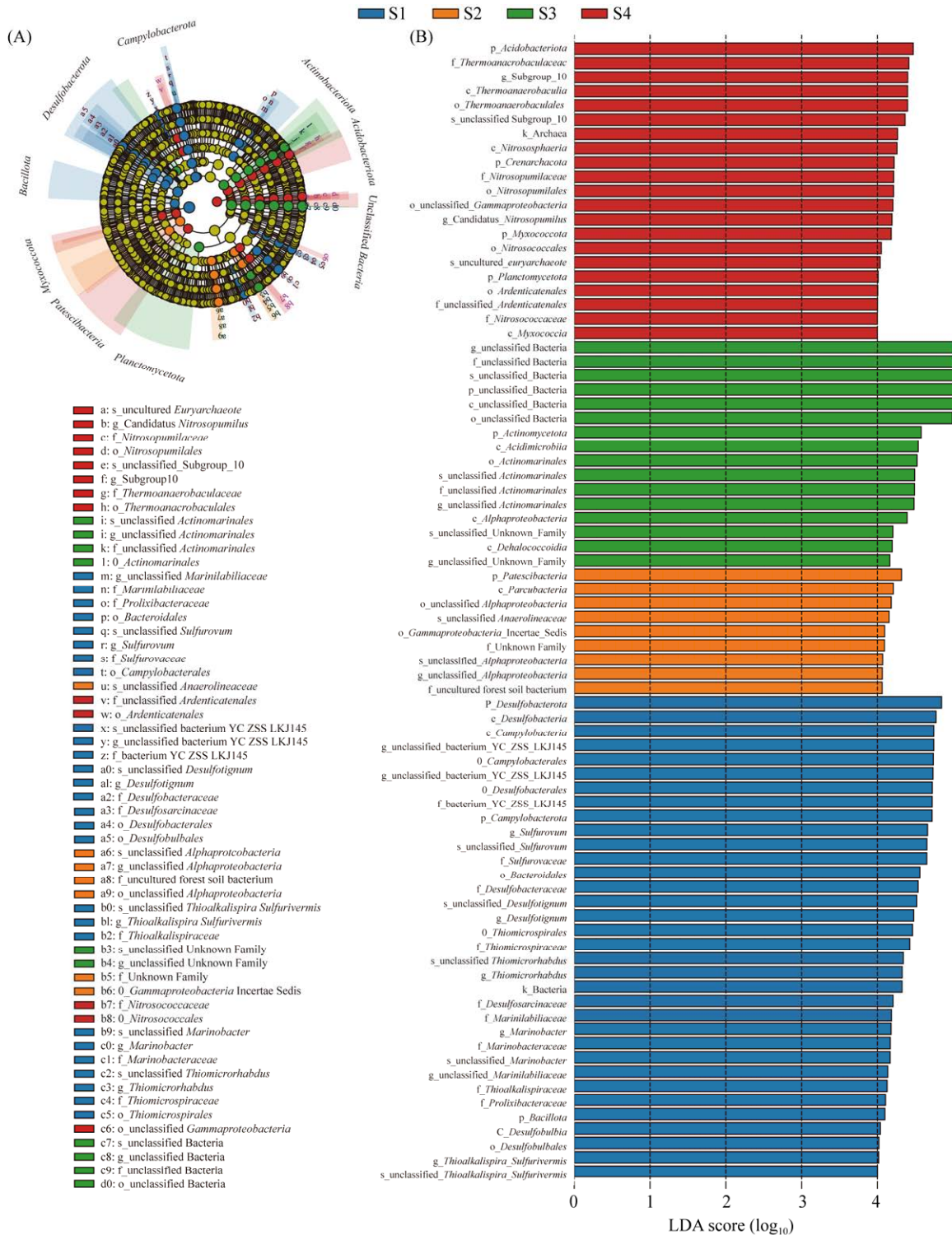


图 4 不同退化阶段微生物的 LEfSe 差异分析

Figure 4 The bacterial taxa with differential abundance among 4 different sample groups based on LEfSe software analysis. A: cladogram; B: histogram of LDA value distribution. S1: the samples collected from the mild degenerative area; S2: moderate degradation; S3: severe degradation; S4: extreme degradation.

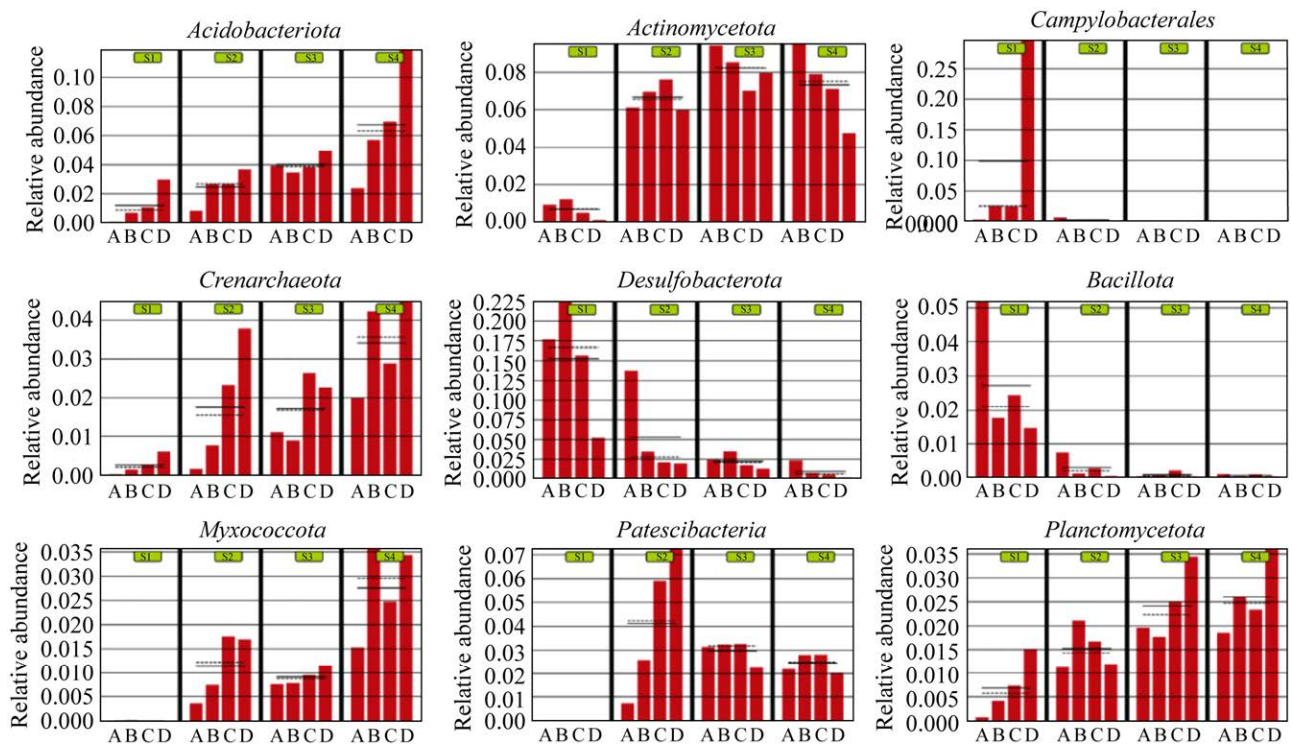


图 5 基于 LEfSe 差异分析的微生物门水平分布

Figure 5 The distribution of microbial based on LEfSe difference analysis at the phylum level. A: the samples collected from the depth of 0–10 cm; B: samples from 10–20 cm; C: samples from 20–30 cm; D: samples from 30–40 cm.

度达到最大, 而芽孢杆菌门(*Bacillota*)则在轻度退化阶段的 0–10 cm (S1A)深度时相对丰度达到最大。

2.4 巴里坤盐湖退化区域核心微生物类群分析

对本研究中巴里坤盐湖退化区域获得的 1 759 个 OTUs 进行花瓣图分析(图 6)。结果发现所有样点在门水平共有 18 个门级核心微生物类群, 对这 18 个门级核心类群进行统计后发现其主要分布在假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、未分类的细菌(*unclassified Bacteria*)、绿弯菌门(*Chloroflexota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)、*Patescibacteria* 超门、放线菌门(*Actinomycetota*)、泉古菌门(*Crenarchaeota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)、

脱硫菌门(*Desulfobacterota*)、纳古菌门(*Nanoarchaeota*)和粘球菌门(*Myxococcota*)等。进一步对这些 OTUs 进行不同分类学水平统计, 发现巴里坤盐湖退化区域微生物在纲水平共有 28 个核心类群, 目水平 48 个核心类群, 科水平和属水平各 52 个核心类群, 证明这些类群在该生境中比较关键。

对每个样点的特有类群进行统计发现, S1D 样点和 S2D 样点在门水平、纲水平和目水平各有 1 个特有类群(图 6)。由表 2 可知, S1D 样点的特有类群为门水平的广古菌门(*Euryarchaeota*), 纲水平的热球菌纲(*Euryarchaeota*、*Thermococci*), 目水平的 *Methanofastidiosales* (*Euryarchaeota*、*Thermococci*、*Methanofastidiosales*)

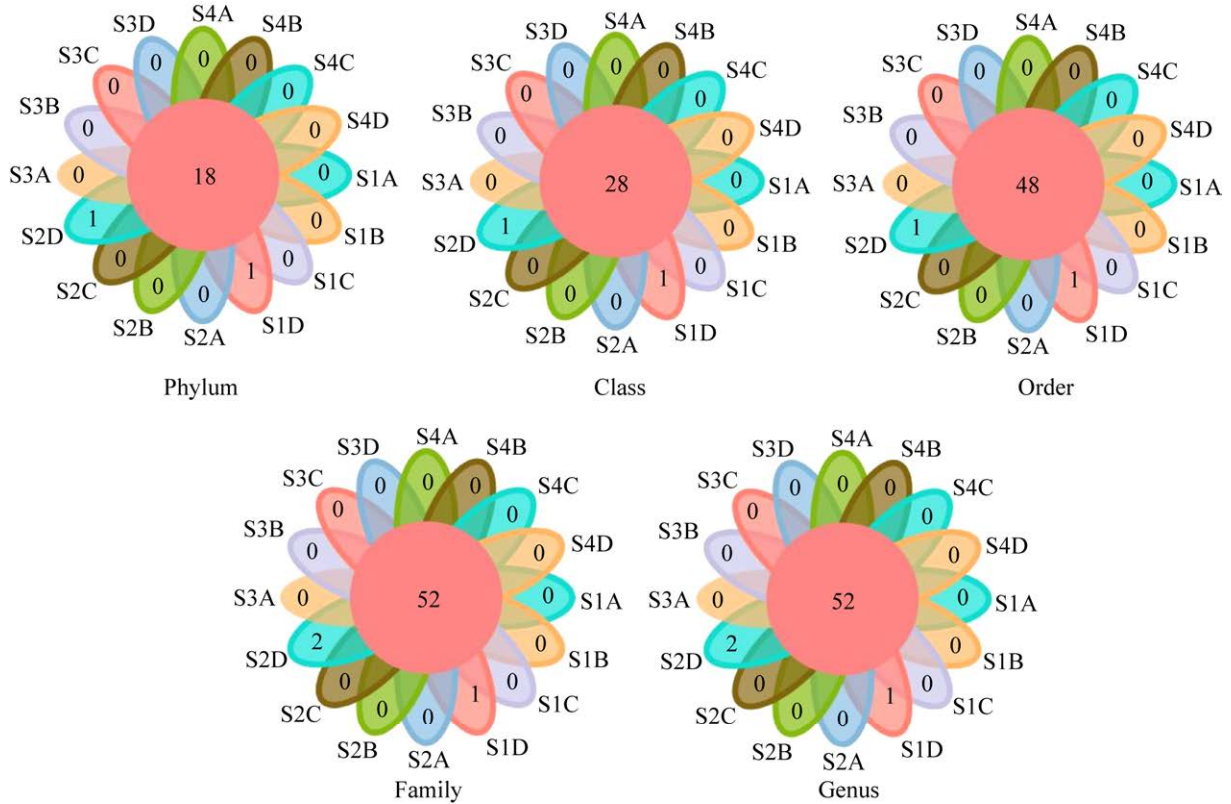


图 6 基于 OTUs 的巴里坤盐湖退化区域微生物核心类群分布情况
Figure 6 The flower plot showing the shared and special OTUs among different samples.

表 2 巴里坤盐湖退化区域不同样点特有类群分布
Table 2 The distribution of special groups at sites in the degraded area of Barkol salt lake

Level	The unique groups and their taxonomy status	S1D	S2D
Phylum	<i>Aenigmarchaeota</i>	/	42
	<i>Euryarchaeota</i>	119	/
Class	<i>Thermococci</i> (<i>Euryarchaeota</i>)	119	/
	Deep sea euryarchaeotic group DSEG (<i>Aenigmarchaeota</i>)	/	42
Order	<i>Methanofastidiosales</i> (<i>Euryarchaeota</i> ; <i>Thermococci</i>)	119	0
	uncultured archaeon (<i>Aenigmarchaeota</i> ; deep sea euryarchaeotic group DSEG)	/	42
Family	unclassified PAUC26f (<i>Acidobacteriota</i> ; <i>Acidobacteriae</i> ; PAUC26f)	119	/
	Kiloniellaceae (<i>Pseudomonadota</i> ; <i>Alphaproteobacteria</i> ; <i>Kiloniellales</i>)	/	37
	unclassified <i>Desulfuromonadales</i> (<i>Desulfobacterota</i> ; <i>Desulfuromonadia</i> ; <i>Desulfuromonadales</i>)	/	42
Genus	uncultured <i>Theionarchaea</i> archaeon (<i>Euryarchaeota</i> ; <i>Thermococci</i> ; <i>Methanofastidiosales</i> ; unclassified <i>Methanofastidiosales</i>)	119	/
	uncultured archaeon (<i>Aenigmarchaeota</i> ; deep sea euryarchaeotic group DSEG; uncultured archaeon; uncultured archaeon)	/	42
	unclassified Candidatus <i>Curtissbacteria</i> bacterium RIFCSPHIGHO2 02 FULL 40 17 (<i>Patescibacteria</i> ; <i>Microgenomatia</i> ; Candidatus <i>Curtissbacteria</i> ; Candidatus <i>Curtissbacteria</i> bacterium RIFCSPHIGHO2 02 FULL 40 17)	/	37

“/” indicates that no corresponding OTUs were detected at this sample. The content in “()” is the information of high-level taxon which these group were belonged.

和属水平未培养的 *Theionarchaea* (*Euryarchaeota*、*Thermococci*、*Methanofastidiosales*、unclassified *Methanofastidiosales*、uncultured *Theionarchaea* archaeon), 这些类群在各个分类学水平均获得 119 个 OTUs, 同时, S1D 样点在科水平有一个特有类群 (*Acidobacteriota*、*Acidobacteriae*、PAUC26f、unclassified PAUC26f), 共获得 119 个 OTUs; 而 S2D 样点的特有类群为门水平的迷古菌门 (*Aenigmarchaeota*), 纲水平的 (*Aenigmarchaeota*、deep sea euryarchaeotic group (DSEG), 目水平的 (*Aenigmarchaeota*、DSEG、uncultured archaeon) 和属水平的 (*Aenigmarchaeota*、DSEG、uncultured archaeon), 这些类群在各个分类学水平均获得 42 个 OTUs, 且目前均未获得纯培养。此外, S2D 样点在科水平还有 2 个特有类群 *Kiloniellaceae* (*Pseudomonadota*、*Alphaproteobacteria*、*Kiloniellales*、*Kiloniellaceae*) 以及脱硫单胞菌目 (*Desulfuromonadales*) 的未培养类群 (*Desulfobacterota*、*Desulfuromonadia*、*Desulfuromonadales*、unclassified *Desulfuromonadales*), 这 2 个类群分别获得 37 个和 42 个 OTUs, 在属水平也有 2 个未培养的特有类群 (*Aenigmarchaeota*、DSEG、uncultured archaeon) 和 (*Patescibacteria*、*Microgenomatia*、*Candidatus Curtissbacteria*、*Candidatus Curtissbacteria* bacterium RIFCSPHIGH02 02 FULL 40 17、unclassified *Candidatus Curtissbacteria* bacterium RIFCSPHIGH02 02 FULL 40 17), 这 2 个类群分别获得 37 个和 42 个 OTUs。

2.5 基于 FAPROTAX 的微生物生态学功能预测

2.5.1 不同退化阶段微生物的生态学功能比较

从图 7 中 FAPROTAX 的预测结果来看, 微生物发酵 (fermentation) 过程是巴里坤盐湖退化

区微生物的主要代谢模式, 其次是硝化作用 (nitrification)、好氧氨氧化 (aerobic ammonia oxidation)、烃降解 (hydrocarbon degradation) 和硫酸盐呼吸 (sulfate respiration) 等。以上这几个过程几乎在所有退化状态下都存在, 这就表明在巴里坤盐湖退化区, 微生物积极参与到碳、氢、氮和硫等元素的生物地球化学循环过程。从不同的营养类型来看, 需氧化能异养型 (aerobic chemoheterotrophy) 微生物是巴里坤盐湖退化区的主导类型, 其在 4 种不同退化阶段丰度均较高, 并且在中度退化阶段 (S2) 达到最高; 光能自养型微生物和光能异养型微生物均有分布, 而光能自养型微生物则主要分布在重度退化阶段 (S3), 且代表类型是以硫为底物的不产氧光能自养型微生物 (anoxygenic photoautotrophy S oxidizing)。从图中还可以看出, 在巴里坤盐湖退化区, 随着湖泊退化过程的加剧, 微生物的硫酸盐呼吸 (sulfate respiration) 过程, 以及由微生物主导的发酵 (fermentation) 过程逐渐减弱, 但硝化作用 (nitrification) 则出现整体上升的趋势。其次, 在退化区土壤中还检测到一些进行甲醇氧化 (methanol oxidation)、厌氧氨氧化 (anammox)、固氮 (nitrogen fixation)、芳香族化合物降解 (aromatic compound degradation)、铁呼吸 (aromatic compound degradation)、锰氧化 (manganese oxidation) 等微生物类群。除此之外, 巴里坤盐湖退化区土壤中还存在着几丁质分解过程 (chitinolysis)、纤维素降解过程 (cellulolysis)、木质素分解过程 (xylanolysis) 和尿素分解 (ureolysis) 等酶学过程。这些结果进一步表明, 巴里坤盐湖退化区的微生物在多种有机和无机物质的生物地球化学循环或代谢过程发挥着重要作用。

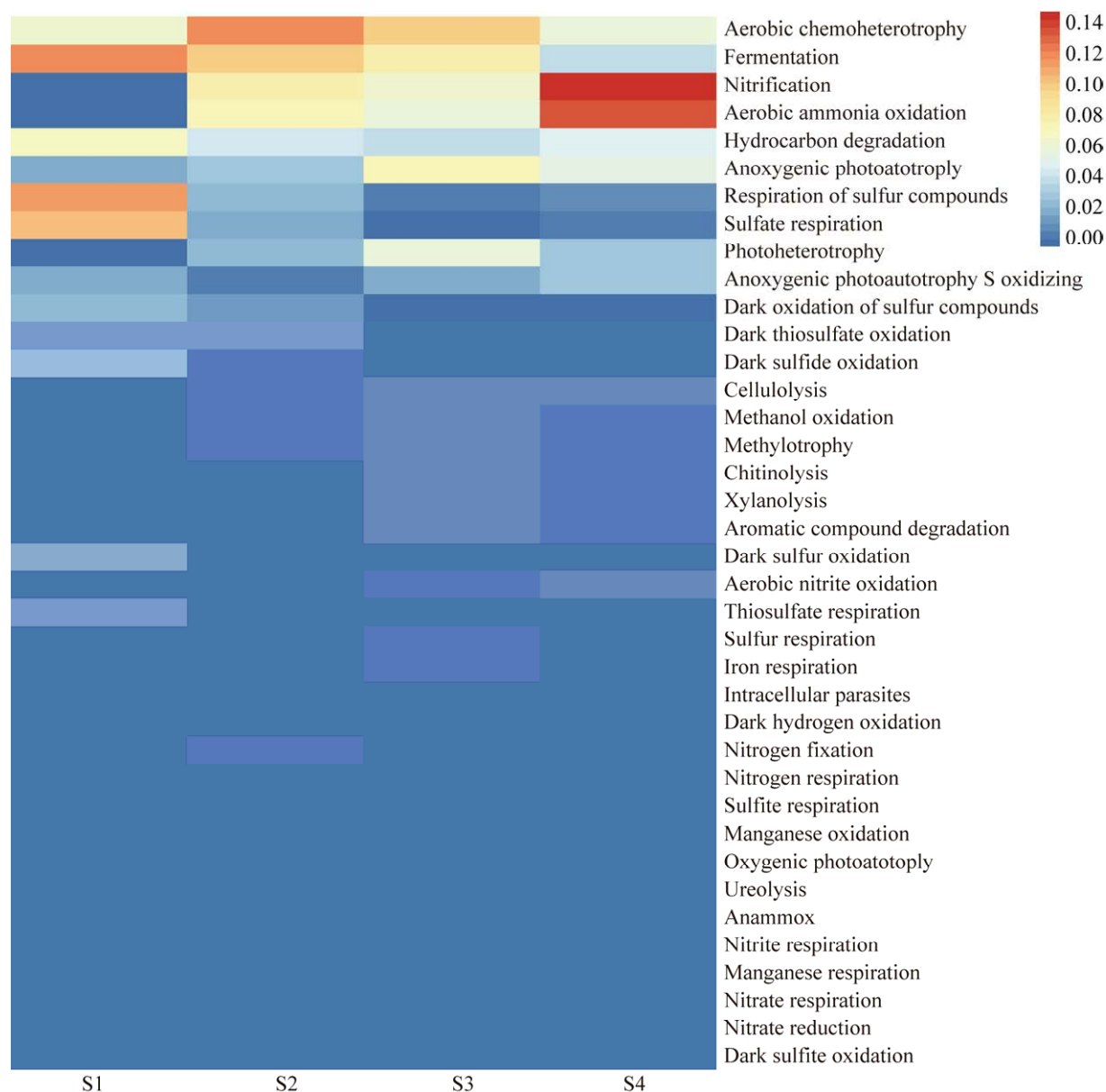


图 7 基于 FAPROTAX 的巴里坤盐湖退化区微生物功能预测

Figure 7 The function prediction of microbial in the degraded area of barkol salt lake based on FAPROTAX. S1: the samples collected from the mild degenerative area; S2: moderate degradation; S3: severe degradation; S4: extreme degradation.

2.5.2 不同微生物类群在退化区土壤中的生物地球化学循环作用

对于巴里坤盐湖退化区微生物在生物地球化学循环过程中发挥的具体作用进行统计(图 8)。结果发现, 甲醇氧化(methanol oxidation)过程主

要由 *Nitrosococcales* 类群主导, 硝化过程(nitrification)由 *Nitrosococcales*、*Nitrosopumilales*、*Nitrososphaerales* 和 *Nitrospinales* 这 4 个类群共同参与; 硫化物呼吸(respiration of sulfur compounds)过程由脱硫杆菌目(*Desulfobacterales*)、

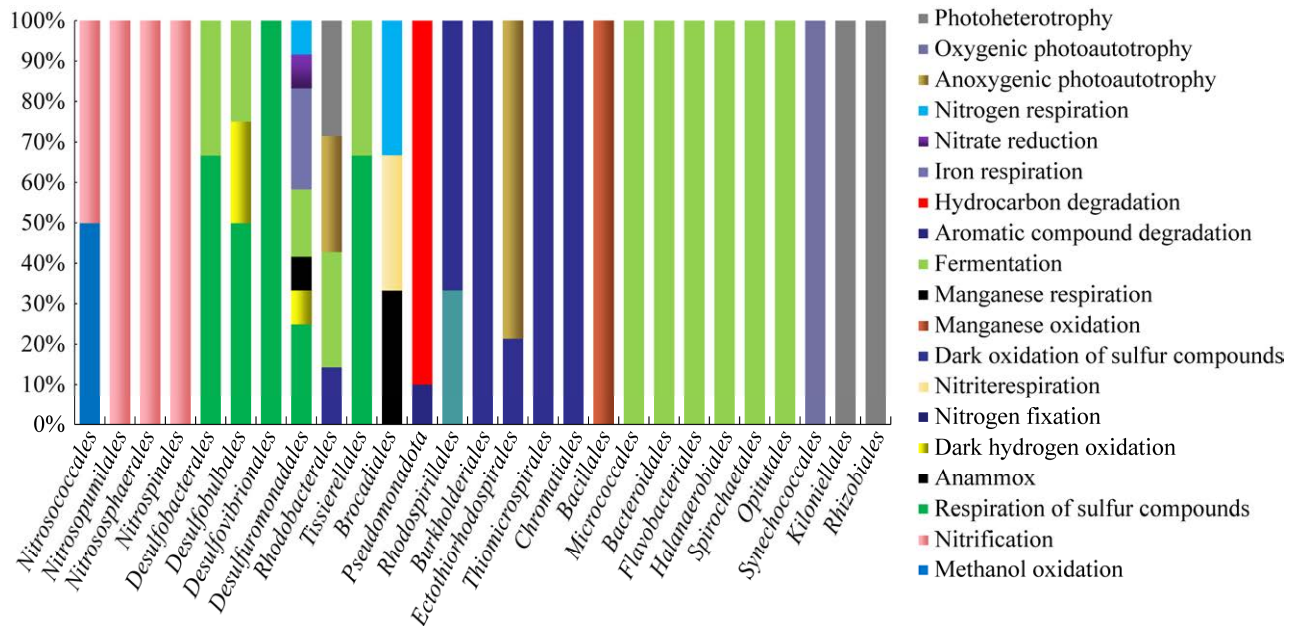


图 8 巴里坤盐湖退化区土壤微生物参与的主要生物地球化学循环过程

Figure 8 The biogeochemical cycles of soil microbial in the degraded area of barkol salt lake.

Desulfobulbales、脱硫弧菌目(*Desulfovibrionales*)、脱硫单胞菌目(*Desulfuromonadales*)和 *Tissierellales* 这 5 个类群协同参与, 而硫化物的暗氧化(dark oxidation of sulfur compounds)过程共有 6 个类群参与, 分别是红杆菌目(*Rhodobacterales*)、红螺菌目(*Rhodospirillales*)、伯克氏菌目(*Burkholderiales*)、外硫螺菌目(*Ectothiorhodospirales*)、*Thiomicrospirales* 和着色菌目(*Chromatiales*)。从微生物类群的角度进行生态学功能统计发现, 脱硫单胞菌目(*Desulfuromonadales*)是巴里坤盐湖退化区中最为活跃的微生物类群, 共参与了硫化物呼吸(respiration of sulfur compounds)、氢的暗氧化(dark hydrogen oxidation)、锰呼吸(manganese respiration)、发酵(fermentation)、铁呼吸(iron respiration)、硝酸盐还原(nitrate reduction)和氮呼吸(nitrogen respiration)等 7 个生物地球化学循环过程。

2.6 基于 BugBase 的微生物耐氧性表型预测

本研究运用 BugBase 对巴里坤盐湖退化区

土壤微生物的耐氧性进行预测(图 9)。结果显示, 无论是在门水平、纲水平、目水平还是科水平, 好氧菌均在重度退化阶段(S3)丰度最高, 其次是极度退化阶段(S4)和中度退化阶段(S2), 而在轻度退化阶段(S1)的丰度最低; 在属水平上, 好氧菌的分布情况则略有不同, 表现为: S3>S1>S4>S2 的分布情况, 即重度退化阶段(S3)丰度最高, 中度退化阶段(S2)丰度最低。而厌氧菌的分布情况则和好氧菌大体呈相反的趋势, 各分类水平(门、纲、目、科、属)均表现出相同的变化趋势, 即 S1>S2>S3>S4, 证明随着湖泊退化程度的加剧, 厌氧微生物类群逐渐减少, 其相对丰度显著降低。另外, 从微生物类群的总体分布情况可以看出, 巴里坤盐湖退化区土壤中的好氧类群主要是放线菌门(*Actinomycetota*)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和绿弯菌门(*Chloroflexota*)等; 而厌氧类群则主要是假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*)等。

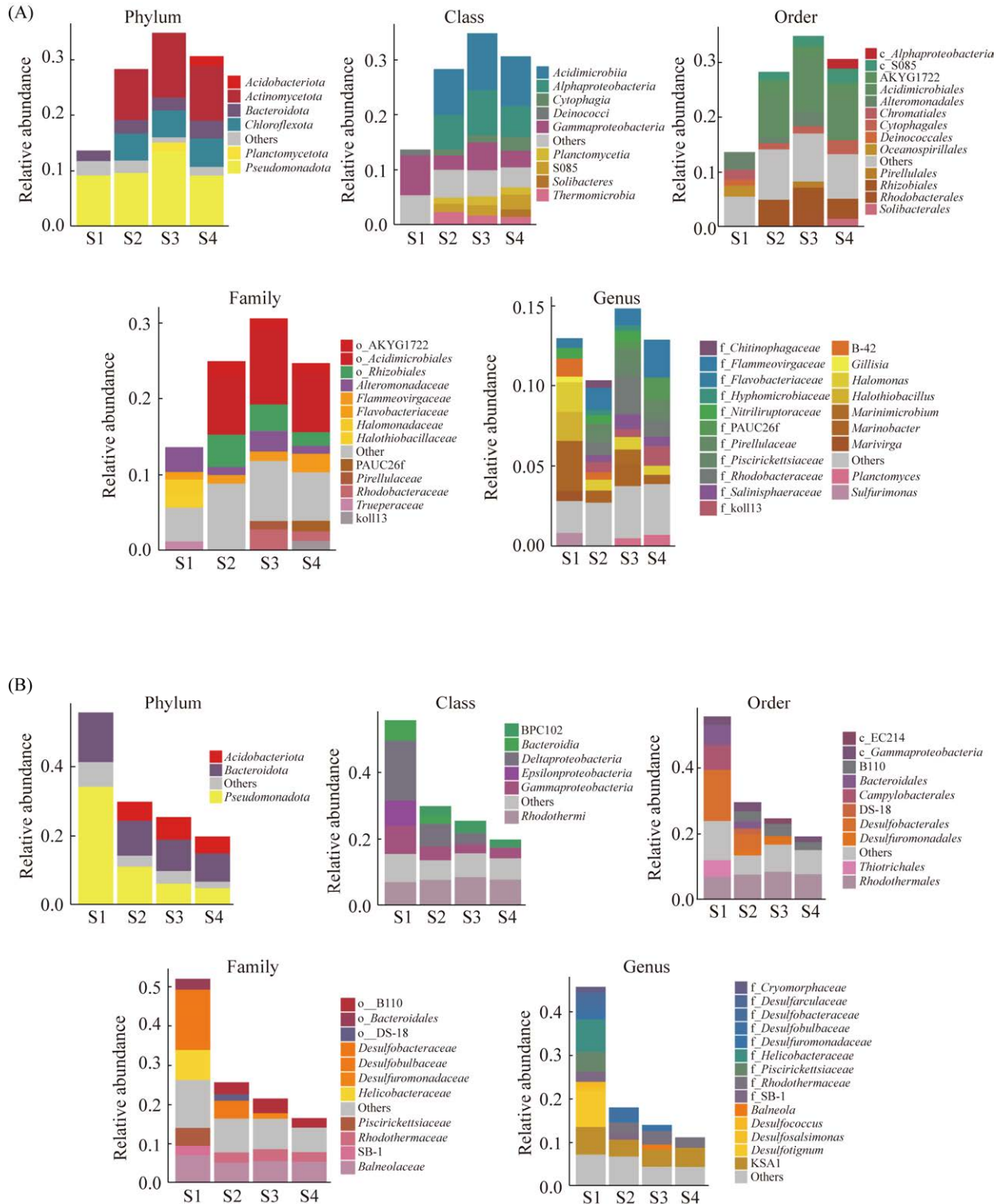


图 9 基于 BugBase 的微生物表型预测

Figure 9 The prediction of microbial phenotype based on BugBase. A: aerobic; B: anaerobic. S1: the samples collected from the mild degenerative area; S2: moderate degradation; S3: severe degradation; S4: extreme degradation.

3 讨论与结论

生物多样性受到国内外众多学者的高度重视, 微生物多样性在各个生态系统中都扮演着重要的角色。然而, 由于气候变化和人类活动干扰等因素的影响, 新疆地区的湖泊出现大面积退化现象。这些生境中的微生物也由于生存环境的改变面临着减少或消失等问题。本研究以新疆地区典型盐湖巴里坤湖为研究对象, 探讨不同退化程度, 以及不同土壤深度对微生物群落以及生物地球化学循环的影响, 取得以下几点认识:

3.1 巴里坤盐湖退化区微生物资源丰富

本研究利用高通量技术分析巴里坤盐湖退化区域的微生物分布, 发现该区域分布着较为丰富的微生物类群, 共有 42 个门, 86 个纲, 202 个目, 342 个科和 489 个属。其中的好氧类群主要是放线菌门(*Actinomycetota*)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和绿弯菌门(*Chloroflexota*)等; 而厌氧类群则主要是假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)和酸杆菌门(*Acidobacteriota*)等。通过对核心微生物类群的分析可以推测, 假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、绿弯菌门(*Chloroflexota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)、*Patescibacteria* 超门、放线菌门(*Actinomycetota*)、泉古菌门(*Crenarchaeota*)等在巴里坤盐湖退化区域发挥着重要的生态学作用。进一步分析可以看出, 放线菌在巴里坤盐湖中不仅是优势类群, 同时也是核心类群, 证明其在巴里坤盐湖生态系统中具有特殊作用。早在 2013 年, 贾晓宇^[24]采用微生物纯培养的方法对巴里坤盐湖中放线菌的多样性进行分析, 共获得 20 株嗜盐放线菌, 这些放线菌主要分布在链霉菌属(*Streptomyces*)和拟诺卡氏菌属(*Nocardopsis*)等; 随着研究手段

的改进, 向慧平等^[11]采用构建克隆文库的方法再次对巴里坤盐湖中的未培养微生物进行分析, 发现巴里坤盐湖有 5 个独有的放线菌属, 分别是放线多孢菌属(*Actinopolyspora*)、伦兹氏菌属(*Lentzea*)、贫养杆菌属(*Modestobacter*)、丙酸杆菌属(*Propionibacterium*)和罗思氏菌属(*Rothia*), 这些纯培养放线菌类群为今后巴里坤盐湖微生物生态功能的研究提供了重要理论基础。从研究手段来说, 本研究采用的 Illumina Novaseq 高通量测序技术更加准确, 全面地反映了巴里坤盐湖中微生物的组成情况。例如, 本研究还发现巴里坤盐湖退化区存在着浮霉菌门(*Planctomycetota*)的一些未培养类群, 以及纳古菌门(*Nanoarchaeota*)和盐杆菌门(*Halobacterota*)中一些潜在的微生物新类群。而阿斯加德超门(*Asgardarchaeota*), 为新疆地区首次报道, 其目前还未获得纯培养。这些研究结果进一步提高了人们对于高盐环境微生物重要性的认识。

3.2 湖泊退化导致微生物物种生态位改变

研究结果显示, 盐湖的退化过程会极大地影响微生物群落结构和分布情况, 导致部分微生物菌群生态位的改变。具体表现为, 在盐湖的初级退化阶段, 脱硫菌门(*Desulfobacterota*)和弯曲杆菌门(*Campylobacterota*)是主要类群, 但随着湖泊退化程度逐渐加剧, 这 2 个类群急剧减少甚至消失, 酸杆菌门(*Acidobacteriota*)和浮霉菌门(*Planctomycetota*)等类群逐渐上升, 并占据主导地位。这些变化可以推测, 环境条件的变化导致退化区土壤的营养成分和理化性质改变, 进而影响微生物类群的生存分布, 表明微生物类群的变化受到环境选择^[25]。它们长期生存在高盐和高渗透压的环境中, 当盐湖退化导致底泥暴露盐度降低时, 这些微生物类群便需要进行策略调整, 以使其适应低盐和低渗透压环境, 而那些无法适应低盐和渗透压环境的微

生物类群,一旦湖泊发生退化,它们将因为不能适应环境变化而逐渐减少甚至消失^[4]。前期研究表明,假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)具有很强的生态适应性,因而在环境中分布非常广泛^[26],这也是为什么这2个类群在盐湖的4个不同退化阶段都存在的原因。

以往研究表明,土壤理化性质是影响微生物群落结构的重要因素^[27],如在盐渍化土壤中,微生物因受到盐胁迫等因素的影响,使得表层土壤(20 cm)的群落多样性高于深层土壤(80 cm)。而本研究的结果略有不同,通过对不同深度的微生物类群多样性进行比较发现,深层土壤(30–40 cm)中的微生物多样性略高于表层和中层(0–10 cm、10–20 cm和20–30 cm)土壤。出现这种现象的可能和取样深度有关,从营养类型来说,本研究检测到大量的厌氧类群,如本研究的优势类群脱硫菌门(*Desulfobacterota*) 在巴里坤盐湖退化区域的深层土壤中参与多种生物地球化学循环过程,发挥着重要的生态学作用,盐湖退化区的土壤是由底泥慢慢转变而成,其中的微生物大部分为嗜盐或耐盐类群,而较深处的土壤依然保持着底泥的特性,因而这些微生物类群得以正常生长。

此外,对巴里坤盐湖退化区域的核心微生物类群和特有类群分析发现,大部分都还未获得纯培养,这证明极端高盐环境中的重要微生物类群有别于其他生境,这再一次体现出了微生物纯培养的重要性。只有将特定微生物类群在实验室条件下获得纯培养,才能够对其具体的生态学功能及代谢机制进行深入研究,才有可能对其进行合理开发利用。

3.3 退化区微生物积极参与元素生物地球化学循环

通过 16S rRNA 基因扩增子测序数据的功

能预测发现,在巴里坤盐湖退化区存在许多基础元素循环的微生物类群,如碳元素循环、氮元素循环、硫元素循环,以及其他元素的生物地球化学循环。硫元素是湖泊环境中的重要生态因子之一,在以硫酸盐为主要成盐类型的巴里坤湖中更是如此。其硫代谢非常丰富,参与硫代谢的微生物类群多样。其中硫代谢活跃的微生物类群有脱硫杆菌目(*Desulfobacterales*)、*Desulfobulbales*、脱硫弧菌目(*Desulfovibrionales*)、脱硫单胞菌目(*Desulfuromonadales*)和 *Tissierellales* 等类群。微生物介导的硫元素循环往往偶联了碳、氮元素循环等多个过程,在生物地球化学过程中扮演着重要角色。例如脱硫单胞菌目(*Desulfuromonadales*),不仅能够进行硫酸盐呼吸,还通过铁呼吸的方式偶联了铁元素的生物地球化学循环,同时还通过硝酸盐还原的方式偶联到氮元素循环过程中,除此之外,还以锰呼吸和氢暗氧化的方式偶联到这2种元素的生物地球化学循环过程中,是巴里坤盐湖区域的重要功能微生物类群。

通过比较退化区不同程度退化状态下微生物功能的变化发现,随着湖泊退化过程的加剧,微生物的硫酸盐呼吸过程逐渐减弱。已有大量文献表明,巴里坤盐湖沉积物的主要成分为硫酸钠和石膏等硫酸盐化合物^[28],因此在该生境中,参与硫酸盐呼吸过程的微生物在盐湖沉积物中长期存在并且异常活跃。然而,近几十年来气候变化与人类活动的影响,不断加剧盐湖的退化,沉积物的盐组成也随着外界条件的变化而逐渐改变。随着湖泊退化程度加深,由这类微生物主导的硫酸盐呼吸过程逐渐减弱。

微生物介导的氮循环过程主要包括对外来输入氮素营养的固定,以及维持盐湖环境物质平衡所进行的氮素转化过程,其中包括硝化、反硝化、氨化作用等^[29]。值得一提的是,本研

究发现了固氮、好氧氨氧化、硝化和反硝化 4 个关键的氮代谢过程, 这意味着退化区土壤中的微生物可以进行全氮循环。在氮代谢过程中, *Rhodospirillales* 可将大气氮分子固定, 将无机氮转化为其他微生物可利用的氮营养物质, 接着 *Nitrosopumilales*、*Nitrososphaerales*、*Nitrospinales* 和 *Nitrosococcale* 可以将生境中铵盐转化为硝酸盐, 而 *Desulfuromonadales* 类群可能在硝酸盐呼吸中发挥重要作用, 将硝酸盐转化为氮, 使氮元素重新回到大气中^[30-31]。部分微生物类群具有纤维素分解和尿素分解的潜在能力, 表明这些微生物类群能够利用纤维素或尿素作为能量来源, 调节巴里坤盐湖退化区的养分变化。甲醇氧化和烃降解等过程进一步说明, 巴里坤盐湖退化区土壤中的微生物能够以简单的有机化合物进行生命物种代谢^[32-33]。

4 展望

随着分子生态学研究方法的不断发展, 对于环境微生物多样性的研究越来越深入, 但是目前也还存在一些问题, 如通过免培养获得的大量微生物类群还未在实验室条件下获得纯培养, 因此这些微生物类群的生态学功能还只停留在理论阶段。目前来说, 从高盐碱等极端生境分离培养微生物仍然存在难分离、难培养的问题。基于此, 微生物菌株的纯培养受到越来越多研究学者的重视。而借助基于软琼脂培养、原位培养法、ichip 技术、诱导分离培养、寡营养培养、富集培养等研究思路 and 手段, 能够有效获得特殊微生物类群。只有将这些微生物类群在实验室条件下获得纯培养, 或者得到相应的富集产物, 才能够对其具体的生态学功能及代谢机制进行深入研究, 这将有助于我们对微生物的菌株资源、基因资源、功能蛋白等进行合理开发利用, 从而能更好地指导实践, 造福人类。

参考文献

- [1] 孙超. 新疆地区若干盐湖基于 16S rDNA 的原核微生物多样性研究. 浙江大学硕士学位论文, 2007.
- [2] Oren A. Thermodynamic limits to microbial life at high salt concentrations. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(8): 1908–1923.
- [3] Liu YQ, Yao TD, Jiao NZ, Zhu LP, Hu AY, Liu XB, Gao J, Chen ZQ. Salinity impact on bacterial community composition in five high-altitude lakes from the Tibetan Plateau, western China. *Geomicrobiology Journal*, 2013, 30(5): 462–469.
- [4] Tang XM, Xie GJ, Shao KQ, Bayartu S, Chen YG, Gao G. Influence of salinity on the bacterial community composition in Lake Bosten, a large oligosaline lake in arid northwestern China. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(13): 4748–4751.
- [5] 郑喜玉. 中国盐湖志. 北京: 科学出版社, 2002.
- [6] 刘冰冰, 唐蜀昆, 明红, 何松涛, 聂国兴, 关统伟, 张利莉, 李文均. 新疆罗布泊地区可培养嗜盐古菌多样性及其功能酶筛选. *微生物学报*, 2011, 51(9): 1222–1231.
Liu BB, Tang SK, Ming H, He ST, Nie GX, Guan TW, Zhang LL, Li WJ. Biodiversity and functional enzymes of cultured halophilic archaeon in Lop Nur region. *Acta Microbiologica Sinica*, 2011, 51(9): 1222–1231. (in Chinese)
- [7] 刘洋荧, 王尚, 厉舒祯, 邓晔. 基于功能基因的微生物碳循环分子生态学研究进展. *微生物学通报*, 2017, 44(7): 1676–1689.
Liu YY, Wang S, Li SZ, Deng Y. Advances in molecular ecology on microbial functional genes of carbon cycle. *Microbiology China*, 2017, 44(7): 1676–1689. (in Chinese)
- [8] Chaer G, Fernandes M, Myrold D, Bottomley P. Comparative resistance and resilience of soil microbial communities and enzyme activities in adjacent native forest and agricultural soils. *Microbial Ecology*, 2009, 58(2): 414–424.
- [9] Zhong W, Pen ZH, Xue JB, Jun OY, Tang XH, Cao JY. Geochemistry of sediments from Barkol Lake in the westerly influenced northeast Xinjiang: implications for catchment weathering intensity during the Holocene. *Journal of Asian Earth Sciences*, 2012, 50: 7–13.
- [10] Jiang HC, Dong HL, Yu BS, Liu XQ, Li YL, Ji SS, Zhang CL. Microbial response to salinity change in Lake Chaka, a hypersaline lake on Tibetan Plateau. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(10): 2603–2621.

- [11] 向慧平, 关统伟, 赵顺先, 张习超, 欧梦莹, 林宜锦, 王鹏昊. 新疆巴里坤、七角井和台特玛盐湖沉积物中免培养放线菌群落组成与离子成分分析. *微生物学通报*, 2018, 45(6): 1228–1236.
Xiang HP, Guan TW, Zhao SX, Zhang XC, Ou MY, Lin YJ, Wang PH. Actinobacterial community and ionic composition in sediment of Xinjiang saline lakes: Barkol, Qijiaoqing and Taitema. *Microbiology China*, 2018, 45(6): 1228–1236. (in Chinese)
- [12] Mu DS, Liang QY, Wang XM, Lu D, Shi MJ, Chen GJ, Du ZJ. Metatranscriptomic and comparative genomic insights into resuscitation mechanisms during enrichment culturing. *Microbiome*, 2018, 6(1): 1–15.
- [13] Sorokin DY, Makarova KS, Abbas B, Ferrer M, Golyshe PN, Galinski EA, Ciordia S, Mena MC, Merkel AY, Wolf YI, Van Loosdrecht MCM, Koonin EV. Discovery of extremely halophilic, methyl-reducing euryarchaea provides insights into the evolutionary origin of methanogenesis. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17081.
- [14] Nadeau SA, Roco CA, Debenport SJ, Anderson TR, Hofmeister KL, Walter MT, Shapleigh JP. Metagenomic analysis reveals distinct patterns of denitrification gene abundance across soil moisture, nitrate gradients. *Environmental Microbiology*, 2019, 21(4): 1255–1266.
- [15] Chen Y, Wang GC, Zhao X, Wang YB, Ji JL, Cao K, Shen TY, Zhang P, Wang A. Evolution of the Barkol Basin, eastern Tian Shan, and its geodynamic background. *International Journal of Earth Sciences*, 2019, 108(4): 1253–1271.
- [16] Vavourakis CD, Andrei AS, Mehrshad M, Ghai R, Sorokin DY, Muyzer G. A metagenomics roadmap to the uncultured genome diversity in hypersaline Soda lake sediments. *Microbiome*, 2018, 6(1): 168.
- [17] 杨石磊. 退化草地硅的生物地球化学特征及其对碳、氮和磷循环的影响. 天津大学硕士学位论文, 2018.
- [18] Bolger AM, Lohse M, Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, 2014, 30(15): 2114–2120.
- [19] Edgar RC, Haas BJ, Clemente JC, Quince C, Knight R. UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics*, 2011, 27(16): 2194–2200.
- [20] Edgar RC. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996–998.
- [21] Caporaso JG, Bittinger K, Bushman FD, DeSantis TZ, Andersen GL, Knight R. P₁NAST: a flexible tool for aligning sequences to a template alignment. *Bioinformatics*, 2009, 26(2): 266–267.
- [22] Bolyen E, Rideout JR, Dillon MR, Bokulich NA, Abnet CC, Al-Ghalith GA, Alexander H, Alm EJ, Arumugam M, Asnicar F, Bai Y, Bisanz JE, Bittinger K, Brejnrod A, Brislawn CJ, Brown CT, Callahan BJ, Caraballo-Rodríguez AM, Chase J, Cope EK, Da Silva R, Diener C, Dorrestein PC, Douglas GM, Durall DM, Duvall C, Edwardson CF, Ernst M, Estaki M, Fouquier J, Gauglitz JM, Gibbons SM, Gibson DL, Gonzalez A, Gorlick K, Guo JR, Hillmann B, Holmes S, Holste H, Huttenhower C, Huttley GA, Janssen S, Jarmusch AK, Jiang LJ, Kaehler BD, Kang KB, Keefe CR, Keim P, Kelley ST, Knights D, Koester I, Kosciolk T, Kreps J, Langille MGI, Lee J, Ley R, Liu YX, Loftfield E, Lozupone C, Maher M, Marotz C, Martin BD, McDonald D, McIver LJ, Melnik AV, Metcalf JL, Morgan SC, Morton JT, Naimey AT, Navas-Molina JA, Nothias LF, Orchanian SB, Pearson T, Peoples SL, Petras D, Preuss ML, Priesse E, Rasmussen LB, Rivers A, Robeson MS, Rosenthal P, Segata N, Shaffer M, Shiffer A, Sinha R, Song SJ, Spear JR, Swafford AD, Thompson LR, Torres PJ, Trinh P, Tripathi A, Turnbaugh PJ, Ul-Hasan S, van der Hoof JJJ, Vargas F, Vázquez-Baeza Y, Vogtmann E, von Hippel M, Walters W, Wan YH, Wang MX, Warren J, Weber KC, Williamson CHD, Willis AD, Xu ZZ, Zaneveld JR, Zhang YL, Zhu QY, Knight R, Caporaso JG. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(8): 852–857.
- [23] Oren A, Garrity GM. Valid publication of the names of forty-two Phyla of prokaryotes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2021, 71(10): 005056.
- [24] 贾晓宇. 天山山间盆地两大盐湖放线菌多样性及聚酮合酶基因多样性研究. 塔里木大学硕士学位论文, 2012.
- [25] Cui J, Chen XP, Nie M, Fang SB, Tang BP, Quan ZX, Li B, Fang CM. Effects of *Spartina alterniflora* invasion on the abundance, diversity, and community structure of sulfate reducing bacteria along a successional gradient of coastal salt marshes in China. *Wetlands*, 2017, 37(2): 221–232.
- [26] Xie KH, Deng Y, Zhang SC, Zhang WH, Liu JR, Xie YL, Zhang XZ, Huang H. Prokaryotic community distribution along an ecological gradient of salinity in

- surface and subsurface saline soils. *Scientific Reports*, 2017, 7: 13332.
- [27] 水燕, 徐增洪, 刘国锋. 不同土壤深度对宁夏石嘴山盐碱地细菌菌群多样性的影响. *生态学报*, 2019, 39(10): 3597–3606.
Shui Y, Xu ZH, Liu GF. Effect of depth on bacterial diversity in saline-alkali soil in Shizuishan region in Ningxia. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(10): 3597–3606. (in Chinese)
- [28] 刘振敏, 魏东岩, 邓小林. 新疆巴里坤盐湖物质成分及湖体演化. *化工矿产地质*, 1996, 18(3): 170–172.
Liu ZM, Wei DY, Deng XL. Saline composition and overall evolution of Balikun salt lake in Xinjiang. *Geology of Chemical Minerals*, 1996, 18(3): 170–172. (in Chinese)
- [29] 汪文强, 赵长明, 张新芳, 陈玉莹, 刘勇勤. 三极冰川冰尘微生物及其介导的碳氮生物地球化学循环研究进展. *微生物学报*, 2021, 62(6): 2136–2149.
Wang WQ, Zhao CM, Zhang XF, Chen YY, Liu YQ. Research progress of cryoconite microorganisms and biogeochemical cycling of carbon and nitrogen driven by cryoconite in tripolar glaciers, *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 62(6): 2136–2149. (in Chinese)
- [30] Herbold CW, Lehtovirta-Morley LE, Jung MY, Jehmlich N, Hausmann B, Han P, Loy A, Pester M, Sayavedra-Soto LA, Rhee SK, Prosser JI, Nicol GW, Wagner M, Gubry-Rangin C. Ammonia-oxidising Archaea living at low pH: insights from comparative genomics. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(12): 4939–4952.
- [31] Kuypers MMM, Marchant HK, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(5): 263–276.
- [32] Fernández-Baca CP, Truhlar AM, Omar AEH, Rahm BG, Walter MT, Richardson RE. Methane and nitrous oxide cycling microbial communities in soils above septic leach fields: abundances with depth and correlations with net surface emissions. *The Science of the Total Environment*, 2018, 640/641: 429–441.
- [33] Wang YZ, Wegener G, Hou JL, Wang FP, Xiao X. Expanding anaerobic alkane metabolism in the domain of Archaea. *Nature Microbiology*, 2019, 4(4): 595–602.

刘永红, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 助理研究员。2020 年获中国科学院大学理学博士学位。研究方向为微生物生态学与资源学, 主要从事高盐环境微生物生态功能与资源利用等相关领域的研究工作。以第一作者(含共一)在 *Microorganisms*、*International Journal of Systematic and Evolutionary*、*Journal of Arid Land*、*3Biotech* 等杂志发表 SCI 论文 8 篇, 以其他作者身份参与发表学术论文 30 余篇, 并担任 *BMC Plant Biology* 期刊审稿人。目前主持 1 项国家自然科学基金青年基金项目, 1 项中国博士后科学基金面上项目, 1 项新疆维吾尔自治区自然科学基金青年基金项目, 1 项“天池博士”人才计划项目, 并于 2021 年获得新疆维吾尔自治区优秀博士后项目资助。

