



不同盐渍化生境野生乌拉尔甘草土壤细菌群落结构及功能预测分析

徐可¹, 陆嘉惠^{1,2,3*}, 李新¹, 张迦得¹, 罗加粉¹, 郑雪荣¹

1 石河子大学生命科学学院, 新疆 石河子 832003

2 绿洲城镇与山盆系统生态兵团重点实验室, 新疆 石河子 832003

3 石河子大学甘草研究所, 新疆 石河子 832003

徐可, 陆嘉惠, 李新, 张迦得, 罗加粉, 郑雪荣. 不同盐渍化生境野生乌拉尔甘草土壤细菌群落结构及功能预测分析[J]. 微生物学报, 2024, 64(5): 1550-1566.

XU Ke, LU Jiahui, LI Xin, ZHANG Jiade, LUO Jiafen, ZHENG Xuerong. Composition and functions of soil bacterial communities of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. in habitats with different degrees of salinization[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(5): 1550-1566.

摘要:【目的】探究典型盐生药用植物野生乌拉尔甘草在不同盐渍化生境下土壤细菌群落多样性、组成和功能特征, 有助于建立土壤盐分与甘草生长发育、药材品质形成相关的微生物组之间的联系, 对栽培甘草药材品质提高具有重要意义。【方法】从野生乌拉尔甘草的 6 个主分布区采集原生境土壤, 采用高通量测序技术比较非盐渍(un-salinization, US)、轻度盐渍(light salinization, LS)、中度盐渍(moderate salinization, MS)以及重度盐渍(heavy salinization, HS)生境中土壤细菌群落多样性、组成及功能的差异, 并挖掘不同生境中优势细菌。【结果】野生乌拉尔甘草原生境土壤细菌群落丰富度和多样性在轻度盐渍(LS)组和中度盐渍(MS)组中明显高于非盐渍(US)组、重度盐渍(HS)组, 且重度盐渍(HS)组最低。主成分分析(principal component analysis, PCA)表明不同盐渍程度组间的野生乌拉尔甘草土壤细菌群落组成和功能具有显著差异($P < 0.05$); 冗余分析(redundancy analysis, RDA)表明, 土壤盐分(total salt, TS)既是影响原生境土壤细菌群落组成也是影响群落功能的重要因子。属水平, 非盐渍(US)组和轻度盐渍(LS)组中的显著优势细菌相同, 均为植物有益菌, 包括类诺卡氏菌属(*Nocardioides*)、链霉菌属(*Streptomyces*)、栖大理石菌属(*Marmoricola*); 重度盐渍(MS)组中显著优势属既包括有益菌未鉴定_酸杆菌属(unidentified *Acidobacteria*), 也包括嗜盐菌盐单胞菌属(*Halomonas*)、海杆菌属(*Marinobacter*); 重度盐渍(HS)组中显著优势细菌以嗜盐菌或耐

资助项目: 国家自然科学基金(31760046)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31760046).

*Corresponding author. E-mail: jiahuil@shzu.edu.cn

Received: 2023-11-28; Accepted: 2024-01-31; Published online: 2024-03-05

盐菌为主, 包括盐单胞菌属(*Halomonas*)、海杆菌属(*Marinobacter*)、楚帕氏菌属(*Truepera*)、别样矿生菌属(*Aliifodinibius*)、盐坑微菌属(*Salinimicrobium*)和需盐杆菌属(*Salegentibacter*)。PICRUSt 功能预测分析强调非盐渍(US)组、轻度盐渍(LS)组和中度盐渍(MS)组中的土壤细菌群落与植物互作方面的潜力, 表明非盐渍、轻度盐渍和重度盐渍生境中的有益菌对野生乌拉尔甘草生长发育、品质形成具有重要影响。PICRUSt 功能预测同时也强调了重度盐渍(HS)组在自我修复适应高盐环境以及参与野生乌拉尔甘草耐盐性提高方面具有潜能, 表明重度盐渍生境中的嗜盐菌和耐盐菌对乌拉尔甘草抗盐能力具有重要作用。中度盐渍生境兼具以上二者优势菌群的特征, 是值得关注的类型。【结论】野生乌拉尔甘草土壤细菌群落多样性和丰富度在轻度盐渍和重度盐渍生境中明显高于非盐渍和轻度盐渍生境; 细菌群落的组成和功能在非盐渍和轻度盐渍生境中具有相似性, 并与重度盐渍生境存在显著差异, 中度盐渍生境兼具以上二者的特征。

关键词: 乌拉尔甘草; 盐碱土; 高通量测序; 群落组成; 功能预测

Composition and functions of soil bacterial communities of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. in habitats with different degrees of salinization

XU Ke¹, LU Jiahui^{1,2,3*}, LI Xin¹, ZHANG Jiade¹, LUO Jiafen¹, ZHENG Xuerong¹

1 College of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi 832003, Xinjiang, China

2 Key Laboratory of Oasis Town and Mountain-Basin System Ecology of Xinjiang Production and Construction Corps, Shihezi 832003, Xinjiang, China

3 Licorice Research Institute of Shihezi University, Shihezi 832003, Xinjiang, China

Abstract: [Objective] We investigated the diversity, composition, and functions of soil bacterial communities of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., a typical halophyte and medicinal plant, in the habitats with different degrees of salinization. The study can help to reveal the linkage between soil salinity and microbiome related to the growth, development, and quality formation of *G. uralensis*, being essential for improving the quality of cultivated *G. uralensis*. [Methods] Soil samples were collected from six main habitats of wild *G. uralensis*. High-throughput sequencing was employed to compare the diversity, composition, and functions of soil bacterial communities among the habitats of un-salinization (US), light salinization (LS), moderate salinization (MS), and heavy salinization (HS) and to excavate the dominant bacteria in different habitats. [Results] The soil bacterial richness and diversity of wild *G. uralensis* were higher in LS and MS habitats than in US and HS habitats and were the lowest in the HS group. The principal component analysis (PCA) revealed differences in the composition and functions of soil bacterial communities between groups with different degrees of salinization ($P < 0.05$). The redundancy analysis (RDA) showed that total salinity (TS) was an important factor influencing the composition and functions of the soil bacterial community in

the native habitat. The dominant bacterial genera in the US and LS groups were the same, all of which were plant-beneficial bacteria, including *Nocardioides*, *Streptomyces*, and *Marmoricola*. The significantly dominant genera in the MS group included both the beneficial bacteria unidentified *Acidobacteria* and the halophilic bacteria *Halomonas* and *Marinobacter*. The soil bacteria in the HS group were dominated by salinophilic or salinity-tolerant bacteria, including *Halomonas*, *Marinobacter*, *Truepera*, *Alifodinibius*, *Salinimicrobium*, and *Salegentibacter*. The PICRUSt prediction results underlined the potential of soil bacteria in interactions with plants in US, LS, and MS groups, suggesting that beneficial bacteria in the three habitats influenced the growth, development, and quality formation of wild *G. uralensis*. Moreover, the prediction results emphasized that the soil bacteria endowed the HS group with the potential of self-repairing for adaptation to highly saline environments and improving the salt tolerance of wild *G. uralensis*. This result suggested that halophilic and salt-tolerant bacteria in the HS habitat played a key role in the salt tolerance of wild *G. uralensis*. The MS habitat had both kinds of bacteria, being worthy of attention. **[Conclusion]** The soil bacterial diversity and richness of wild *G. uralensis* were remarkably higher in LS and MS habitats than in US and HS habitats. The composition and functions of soil bacterial communities in US and LS habitats were similar and differed significantly from those of the HS habitat, and the MS habitat had characteristics of both the above.

Keywords: *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.; saline soil; high-throughput sequencing; community composition; functional prediction

甘草为常用的大宗药材之一，其根及根状茎提取物甘草酸和黄酮类化合物具有抗癌^[1]、抗病毒^[2]等功效。乌拉尔甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)是道地药材甘草的主流基原，主要集中分布于中国的西北、东北和华北各地区，中心产区为新疆、甘肃、内蒙古和宁夏等地^[3]。同时，乌拉尔甘草自身还具有抗旱、抗盐碱等特性，自然栖息地常呈轻度、中度或重度盐渍化，是典型的盐生植物^[4-5]。然而，由于人为过度采挖，乌拉尔甘草野生资源锐减，已被列为国家II级濒危重点保护植物^[6]。因此，目前人工栽培甘草是满足甘草药材市场高需求的主要来源。尽管甘草栽培技术日渐成熟，但栽培乌拉尔甘草的质量仍然远低于野生乌拉尔甘草^[7]。研究表明中药材种植过程中，通过尽可能地模拟药用植物的野生生境，包括土壤微生物、土壤因

子、气候等，能够很大程度解决药材质量下降的问题^[8]。其中，土壤微生物被认为是影响药材品质的重要因素之一^[9-10]。研究表明，土壤微生物能够以多种形式直接或间接地参与药用植物的生长发育^[11]、活性成分积累^[12-13]、抗性提高^[13-14]等过程，进而对药材品质及功效产生重要影响。由于野生乌拉尔甘草广泛分布于盐渍化生境，因此，探究野生乌拉尔甘草原生境土壤微生物群落组成和功能，对理解土壤盐分对乌拉尔甘草原生境土壤微生物群落组成和功能的影响及其与甘草药材生长发育的关系具有重要意义，也是栽培甘草药材品质提升的关键。

近年来，有关栽培和野生乌拉尔甘草土壤细菌群落组成和功能差异的研究多有报道^[15-18]。以上相关土壤细菌群落研究采集点有限，不能涵盖分布区所有盐渍化土壤类型，在揭示野生乌

拉尔甘草盐渍生境土壤微生物群落结构和功能特征方面存在不足。此外, 土壤细菌易受土壤盐度^[19]、土壤养分^[20]、pH^[21]和植被^[22]等影响。作为盐生药用植物, 土壤盐分与乌拉尔甘草的生长以及次生代谢物的生成和积累密切相关^[23]。目前, 有关土壤盐分对乌拉尔甘草微生物群落的研究多以单一或联合接种菌剂缓解盐胁迫为主^[24-27], 有关不同程度盐渍环境下的乌拉尔甘草土壤细菌群落多样性、结构组成及功能的差异比较研究仍然匮乏。因此, 有关土壤盐分对乌拉尔甘草原生境土壤细菌群落组成和功能的影响及其与药材生长发育的关系认识有限。

采集新疆、甘肃野生乌拉尔甘草分布区的土壤样品, 并依据土壤盐渍程度划分标准^[27], 将采集区的土壤划分为 4 个等级(表 1): 非盐渍(un-salinization, US)组、轻度盐渍(light salinization, LS)组、中度盐渍(moderate salinization, MS)组和重度盐渍(heavy salinization, HS)组。通过高通量测序技术比较野生乌拉尔甘草原生境不同盐渍程度土壤细菌群落的多样性、结构组成, 并对菌群进行功能预测。以揭示土壤盐分与甘草药材生长发育、品质形成相关的土壤微生物组之间的关联并挖掘土壤优势功能菌群,

为优质药用甘草培育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

野生乌拉尔甘草样本采集区信息如表 1 所示, 采集区域参照为《新疆植物志》^[28], 分别位于新疆的阿拉尔、焉耆、博湖和甘肃的民勤、张掖、酒泉。新疆的 3 个分布区为温带大陆性气候, 气候干燥、降水稀少、光照充足、昼夜温差大, 年均降水量仅为 35–60 mm, 年平均气温为 8.98–11.67 °C; 甘肃的 3 个分布区属温带大陆性气候, 降雨量少且集中, 降水量在 200 mm 以下, 地区以西降水量呈递减趋势, 年平均气温 6.6–9.5 °C。野生乌拉尔甘草伴生植物主要有芦苇(*Phragmites australis*)、黄蒿(*Artemisia annua*)、苜蓿(*Medicago sativa*)等。

1.2 样品采集

通过野外实地调查, 从 6 个地区共采集了 17 份土壤样品, 依照盐渍化划分标准^[27]共分为 4 组。分别为非盐渍组(US1、US2), 轻度盐渍组(LS1、LS2、LS3、LS4), 中度盐渍组(MS1、MS2、MS3、MS4、MS5、MS6、MS7), 重度盐渍组(HS1、HS2、HS3、HS4)。

表 1 野生乌拉尔甘草不同盐渍生境土壤样品采样地信息

Table 1 Information on the sampling sites of soil samples from different saline habitats of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.

Grade	Number	TS (g/kg)	Sampling site	Grade	Number	TS (g/kg)	Sampling site
Un-salinization	US1	0.554	Minqin, Gansu	Heavy salinization	MS4	3.254	Jiuquan, Gansu
	US2	0.707	Bohu, Xinjiang		MS5	3.738	Korla, Xinjiang
Light salinization	LS1	1.623	Zhangye, Gansu		MS6	3.749	Korla, Xinjiang
	LS2	1.643	Zhangye, Gansu		MS7	3.774	Korla, Xinjiang
	LS3	1.704	Jiuquan, Gansu		HS1	4.016	Yanqi, Xinjiang
	LS4	1.746	Minqin, Gansu		HS2	4.217	Yanqi, Xinjiang
Moderate salinization	MS1	2.667	Yanqi, Xinjiang		HS3	5.043	Bohu, Xinjiang
	MS2	2.791	Bohu, Xinjiang	HS4	6.442	Minqin, Gansu	
	MS3	2.904	Zhangye, Gansu				

每个分布区设 3 个样地,共 17 个采样地(其中一个重度盐渍化地因植物稀少,未采集)。采样地按 V 型每隔 50 m 选取 1 个有乌拉尔甘草均匀分布的样点,共 3 个样点。每样点按 W 型选取 5 个重复土样,然后将土样置于平铺的牛皮纸上混匀制成混合土样,分装 3 份。一份用于测定土壤含水量(soil water content, SWC)和 pH 值;一份自然风干后,土壤样品过 100 目筛,去除碎石、杂草等固体杂质,测定总盐含量(total salt, TS)、土壤有机碳(total organic carbon, TOC)和总氮(total nitrogen, TN);一份装入无菌自封袋,存于-80 °C 冰箱,用于微生物 DNA 测序。

1.3 土壤理化性质测定

土壤总盐(TS)含量采用残渣烘干-质量法测定; pH 计测定 pH 值; 采用干燥法测定土壤含水量(SWC); 重铬酸钾容量法测定土壤有机碳(TOC)含量; 凯氏定氮法测定总氮(TN)含量。以上土壤理化性质测定方法参照鲍士旦^[29]的描述。

1.4 DNA 提取和扩增子测序

依据土壤基因组 DNA 提取试剂盒说明书提取土壤样品 DNA。用于扩增细菌 16S rRNA 基因 V4 区域的引物为 515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA-3')和 806R (5'-GGACTACHVGGTWTCTAAT-3')^[30]。PCR 反应体系: Phusion Master Mix (2×) 15 μL, 上、下游引物(2 μmol/L)各 1.5 μL, gDNA (1 ng/μL) 10 μL, ddH₂O 2 μL。PCR 反应程序: 98 °C 1 min; 98 °C 10 s, 50 °C 30 s, 72 °C 30 s, 30 个循环; 72 °C 5 min。在 Illumina HiSeq 2500 平台进行测序。

1.5 测序数据处理

采用 Cutadapt (v1.9.1)和 FLASH (v1.2.7)对获得的 reads 进行低质量部分剪切并合并,合并后生成的序列称为原始标签(raw reads)^[31-32]。为避免非微生物序列的影响,使用 QIIME (v1.9.1)^[33]对原始标签进行质控,以获得高质量

标签(clean reads),进一步去除嵌合体序列^[34],得到有效数据(effective reads)。利用 Uparse 软件(v7.0.1001)^[35],基于 97%的相似度(identity)对有效数据进行操作分类操作单元(operational taxonomic units, OTUs)聚类。使用 Mothur 方法与 SILVA132 的 SSUrRNA 数据库进行物种注释分析,获得物种注释信息^[36]。测序原始数据已上传至 NCBI 的 SRA 数据库(登录号为 PRJNA1021156)。

1.6 统计分析

使用 Spass (v26.0)计算各组间土壤理化性质均值,并进行方差分析(analysis of variance, ANOVA)检验。采用 R 软件计算 α 多样性指数。使用 Canoco5 (v5.0)软件进行基于土壤细菌群落的 OTUs 和预测功能的主成分分析(principal component analysis, PCA),并通过 R 软件进行多元置换方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)进一步检验土壤细菌群落结构组成和预测功能的差异显著性。利用 Origin 2023 软件绘制细菌群落门水平前 10 和属水平前 20 的相对丰度堆积柱状图,并采用 Spass (v26.0)进行 Kruskal-Wallis 检验,分析不同组间土壤理化性质差异,以及组间土壤细菌群落前 3 优势门和前 20 属的相对丰度差异。Pearson 相关性分析用于研究细菌群落多样性、细菌优势属与环境因子之间的关系。此外,冗余分析(redundancy analysis, RDA)用于反映环境因子分别与细菌群落结构组成和预测功能之间的关系。前者 Pearson 相关性分析使用 R 软件中的 Vegan 包进行,后者在 Canoco5 (v5.0)软件中完成。基于 16S rRNA 标记基因序列,采用 PICRUSt 软件对细菌群落进行预测功能分析,获得各个样品的 KEGG 途径丰度,并进行聚类统计和 Kruskal-Wallis 检验以评估组间的功能差异,聚类热图的绘制在 Origin 2023 中完成。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质分析

如表 2 所示, 野生乌拉尔甘草不同盐渍分组间的土壤总盐含量(TS)平均值呈显著性差异 ($P < 0.05$)。4 组土壤均为碱性土壤, pH 平均值范围为 8.05–9.04; 土壤含水量(SWC)平均值范围为 5.61%–9.60%, 表明土壤质地均偏干旱; 土壤有机质(TOC)与土壤总氮(TN)平均值含量变化趋势相似, 均随着土壤盐渍程度增加先升高后降低。

2.2 土壤细菌群落 α 多样性分析

在 17 个样品中, 经过质量控制后共获得 1 359 307 个有效序列, 每个样品的测序结果列于附表 S1 (附表数据已提交国家微生物科学数据

中心, 编号: NMDCX0000260)。将有效序列聚类到具有 97%同一性的可操作分类单元(OTU), 根据 OTUs, 共注释了 63 门 72 纲 153 目 315 科 882 属 629 种。基于细菌 OTUs 计算 α 多样性指数(Chao1、Pielous 和 Shannon 指数), 表征土壤细菌群落的物种丰富度、均一度以及多样性。如图 1 所示, 随着盐渍程度升高, 野生乌拉尔甘草土壤细菌群落丰富度和多样性在轻度盐渍(LS)组和中度盐渍(MS)组中明显高于非盐渍(US)组和重度盐渍(HS)组, 且 HS 组的土壤细菌群落 α 多样性指数最低。

2.3 土壤细菌群落结构组成分析

基于细菌 OTUs, 比较野生乌拉尔甘草样本间土壤细菌群落结构组成。主成分分析(PCA)表明土壤细菌群落组成按照盐渍程度共划分为

表 2 野生乌拉尔甘草不同盐渍化土壤的理化性质

Table 2 Physicochemical characteristics of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. in different salinized soils

Item	US	LS	MS	HS
Total salt (g/kg)	0.63±0.08d	1.68±0.03c	3.27±0.18b	4.93±0.55a
pH	9.04±0.23a	8.05±0.15c	8.25±0.14bc	8.65±0.17ab
Soil water content (%)	7.10±0.80a	5.61±0.49a	9.60±1.01a	8.12±1.80a
Total organic carbon (g/kg)	13.05±0.74a	9.17±1.30a	18.00±2.25a	12.35±3.23a
Total nitrogen (g/kg)	0.47±0.17a	0.52±0.10a	1.02±0.15a	0.72±0.17a

Different lowercase letters indicate remarkable differences ($P < 0.05$).

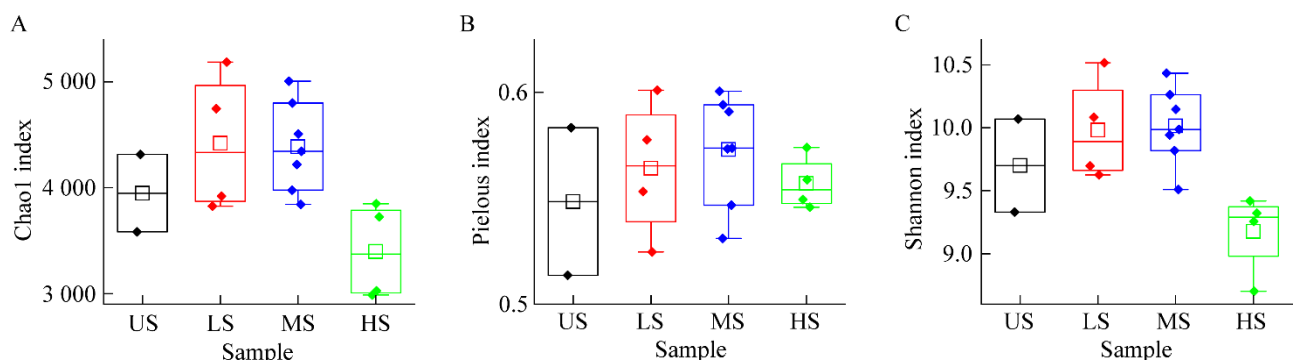


图 1 野生乌拉尔甘草不同盐渍化土壤细菌群落 α 多样性分析

Figure 1 Analysis of the alpha diversity of bacterial communities in different salinized soils of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. A: Chao1 index. B: Pielous index. C: Shannon index.

3 组(图 2)。其中,非盐渍(US)组与轻度盐渍(LS)组分布区域相近,并与重度盐渍(HS)组明显区分。同时,中度盐渍(MS)组分布区域介于以上二者之间。上述结果通过置换多元方差分析(PERMANOVA)得到了进一步支持($P=0.002$) (附表 S2, 数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0000260)。

图 3 显示了野生乌拉尔甘草不同盐渍化土壤细菌群落中相对丰度前 10 的细菌门, 主要优势菌门包括变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinobacteria*)和拟杆菌门(*Bacteroidetes*)。其中, 变形菌门(*Proteobacteria*)是最主要的门, 相对丰度范围为 16.68%–41.52%, 其次为放线菌门(*Actinobacteria*), 相对丰度范围为 13.06%–49.67%, 拟杆菌门(*Bacteroidetes*)主要在重度盐渍(HS)组中富集, 在 HS 组中平均相对丰度为 25.73%。

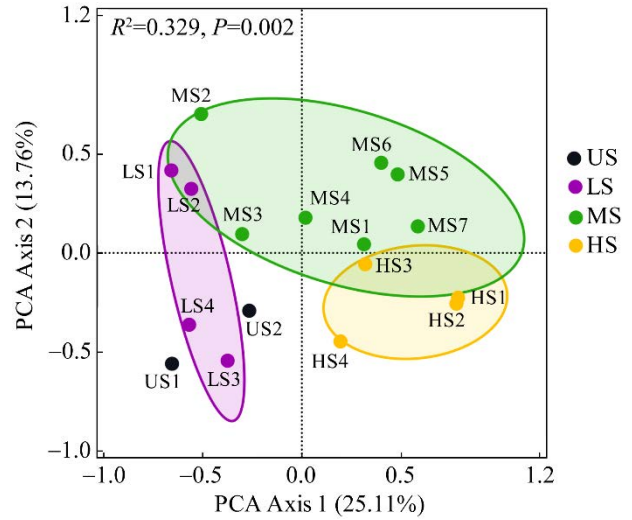


图 2 野生乌拉尔甘草不同盐渍化土壤细菌群落结构组成的 PCA 分析
Figure 2 PCA of the structural composition of bacterial communities in different salinized soils of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. The names of the sample points are shown in Table 1.

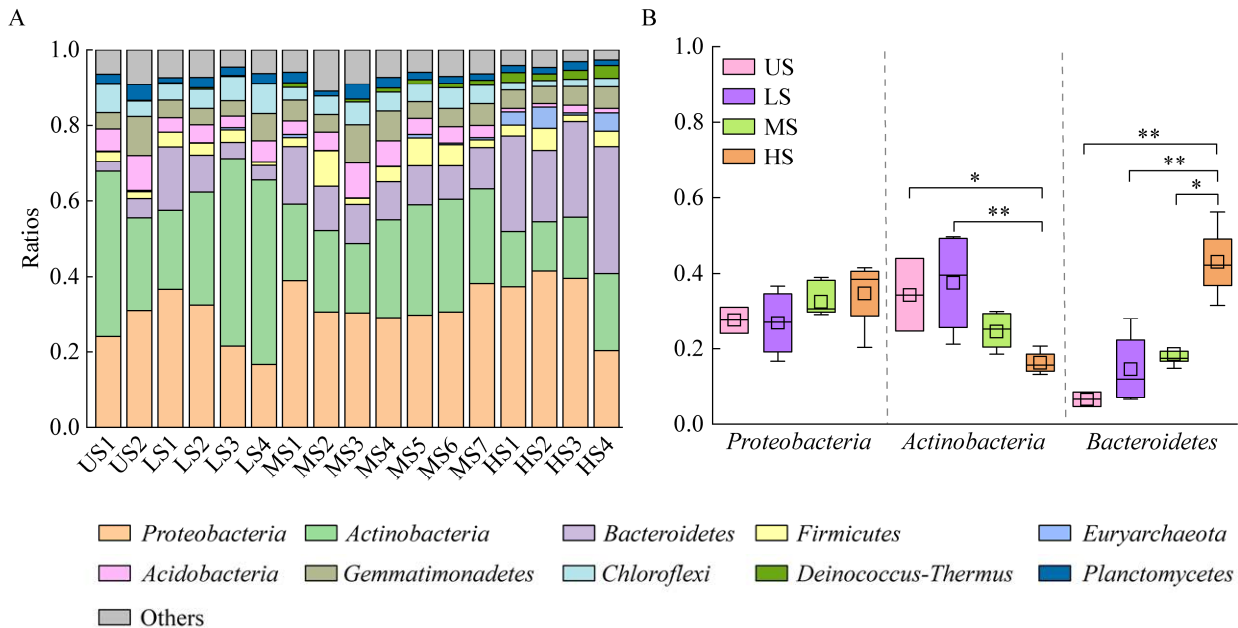


图 3 野生乌拉尔甘草不同盐渍化土壤细菌门水平组成
Figure 3 Composition of bacterial phylum levels in different salinized soils of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. A: Top 10 relative abundance stacking map. B: Kruskal-Wallis analysis of the top 3 dominant bacteria phyla. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$.

进一步对野生乌拉尔甘草主要优势菌门进行 Kruskal-Wallis 显著性差异分析(图 3B)。结果表明,随着盐渍程度升高,变形菌门(*Proteobacteria*)相对丰度无明显变化;放线菌门(*Actinobacteria*)相对丰度在 HS 组中显著降低($P<0.05$);拟杆菌门(*Bacteroidetes*)相对丰度在 HS 组中显著升高($P<0.05$)。

属水平,野生乌拉尔甘草土壤细菌前 20 属相对丰度如图 4 所示。Kruskal-Wallis 分析结果表明,共有 10 个细菌属存在显著差异(图 4B)。非盐渍(US)组和轻度盐渍(LS)组中的类诺卡氏菌属(*Nocardioides*)、链霉菌属(*Streptomyces*)以及栖大理石菌属(*Marmoricola*)的相对丰度显著高于中度盐渍 (MS) 组和重度盐渍 (HS) 组

($P<0.05$), 在 US 组中的平均相对丰度分别为 2.96%、2.44%和 1.25%, 在 LS 组中的平均相对丰度分别为 2.97%、2.10%和 1.38%。未鉴定_酸杆菌属(*unidentified_Acidobacteria*)在 MS 组的平均相对丰度最高(1.81%)。此外,海杆菌属(*Marinobacter*)、盐单胞菌属(*Halomonas*)在 MS 组和 HS 组中的平均相对丰度显著高于 US 组和 LS 组($P<0.05$), 该两属在 MS 组平均相对丰度分别为 0.64%、1.10%; 在 HS 组的平均相对丰度分别为 1.93%、3.01%。盐坑微生物属(*Salinimicrobium*)、*Truepera*、别样矿生菌属(*Aliifodinibius*)和需盐杆菌属(*Salegentibacter*)的比例在 HS 组中最高, HS 组中该 4 属的平均相对丰度分别为 3.09%、2.53%、2.37%和 3.77%。

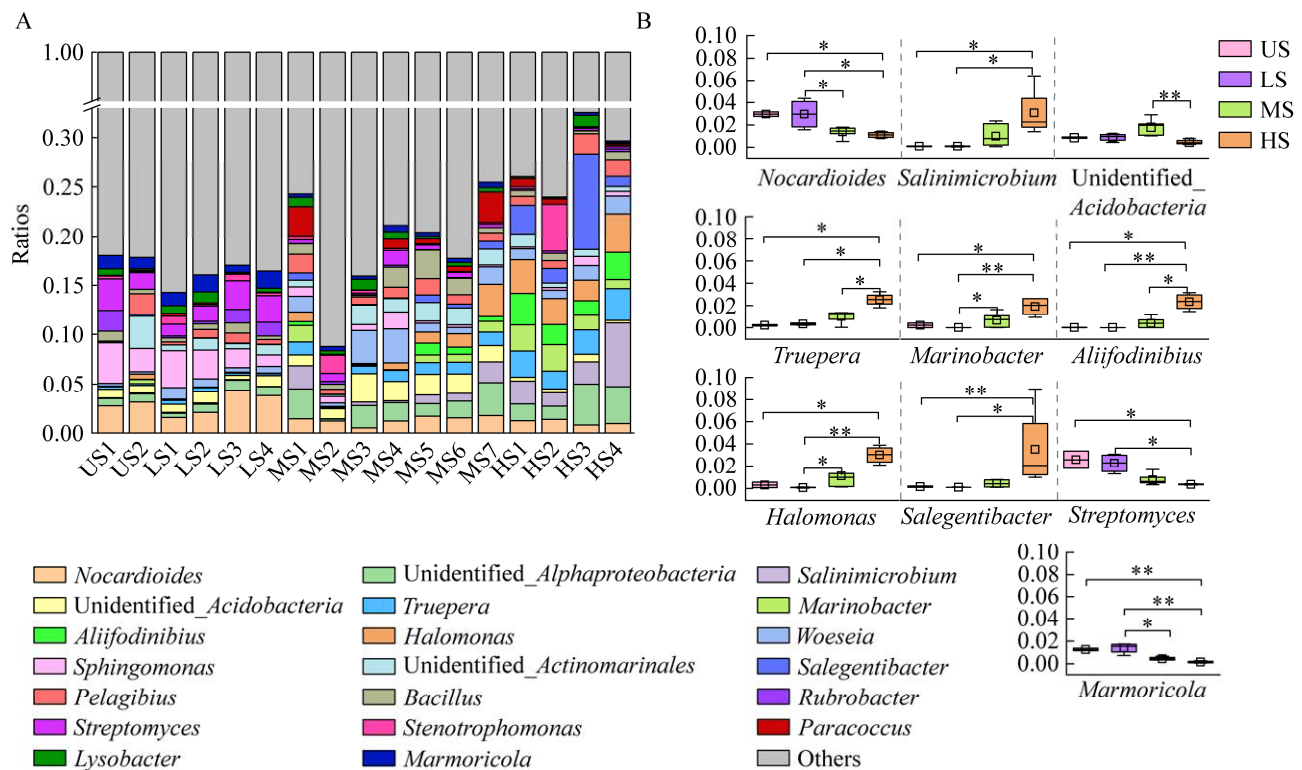


图 4 野生乌拉尔甘草不同盐渍土壤细菌属水平组成

Figure 4 Bacterial genus level composition of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. in different saline soils. A: Relative abundance stacking map of the top 20 genera. B: Kruskal-Wallis analysis of dominant genus. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$.

2.4 土壤细菌群落多样性、优势菌属与土壤理化性质之间的相关分析

如图 5 所示, 土壤细菌群落多样性、显著优势细菌属与土壤理化因子之间存在显著关系。具体而言, 土壤盐分(TS)与细菌群落多样性(Shannon 指数)呈显著负相关($P<0.05$), 土壤有机质(TOC)和总氮(TN)与细菌群落均一度(Pielous 指数)呈显著正相关($P<0.05$)。盐坑微菌属(*Salinimicrobium*)、楚帕氏菌属(*Truepera*)、海杆菌属(*Marinobacter*)、别样矿生菌属(*Aliifodinibius*)、嗜盐单胞菌属(*Halomonas*)以及需盐杆菌属(*Salegentibacter*)的相对丰度与土壤盐分(TS)呈显著或极显著正相关($P<0.05$ 或 $P<0.01$); 而链霉菌属(*Streptomyces*)、栖大理石菌属(*Marmoricola*)和拟诺卡氏菌属(*Nocardioides*)的相对丰度与土壤盐分(TS)呈显著或极显著负相关($P<0.05$ 或

$P<0.01$)。同时, 拟诺卡氏菌属(*Nocardioides*)与土壤总氮(TN)呈极显著负相关($P<0.01$), 与土壤含水量(SWC)呈显著负相关($P<0.05$)。未鉴定_酸杆菌属(*unidentified_Acidobacteria*)的相对丰度与土壤有机质(TOC)、总氮(TN)呈极显著正相关($P<0.01$)。

2.5 土壤细菌群落功能预测分析

基于 16S rRNA 标记基因, 通过与 KEGG 数据库进行比对, 预测土壤细菌群落的代谢功能。图 6 的 PCA 分析显示野生乌拉尔甘草土壤细菌群落功能划分也按照盐渍程度被划分为 3 组, 并通过置换多元方差分析(PERMANOVA)得到了进一步支持($P=0.003$)。划分结果与土壤细菌群落组成 PCA 分析(图 2)结果相似, 表明土壤盐分对野生乌拉尔甘草土壤细菌群落组成和功能均具有重要影响。

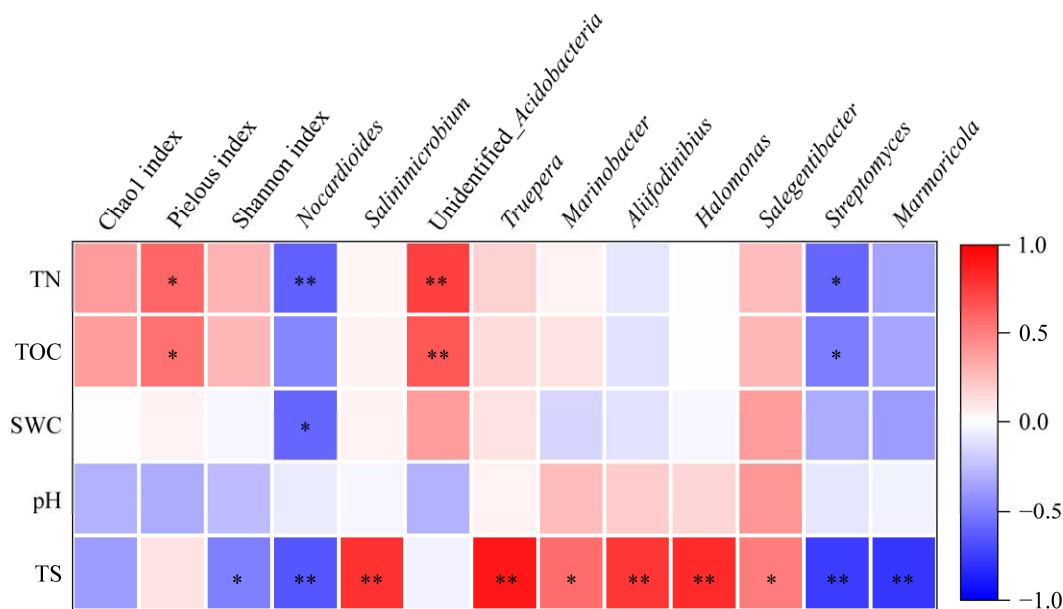


图 5 环境因子与土壤细菌群落多样性、显著优势细菌属的皮尔逊相关分析的热图

Figure 5 Heat map of Pearson correlation analysis of environmental factors with soil bacterial community diversity and significantly dominant bacterial genera. Ordinate is the information of environmental factors, and abscissa is information of the diversity of the soil bacterial community and dominant genera. The correlation coefficient r of Pearson is between -1.0 and 1.0 , $r<0$ is negative correlation, $r>0$ is positive correlation. * indicates significant correlation; ** indicates extremely significant correlation.

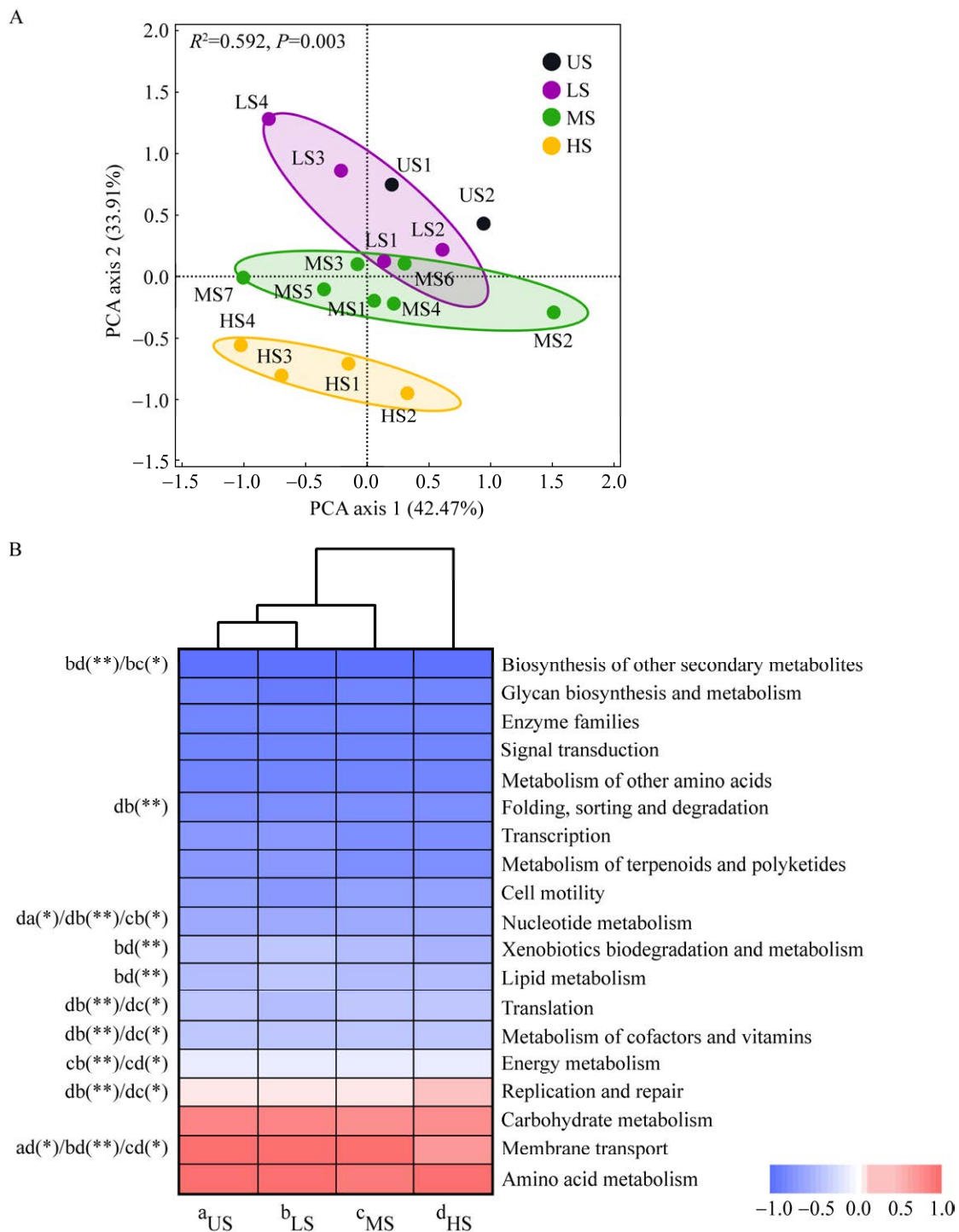


图 6 野生乌拉尔甘草不同盐渍化土壤细菌群落功能预测

Figure 6 Predictive function of bacterial communities of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. in different salinised soils. A: PCA based on the predictive function of soil bacterial communities. B: Heat map of predicted functional differences and clustering of soil bacteria. The names of the sample points are shown in Table 1. Scale bar is normalized value of metabolic relative abundance. 'ab' indicates that the proportion of 'a' is remarkably higher than that of 'b'. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

对主要的 19 个二级分类代谢途径功能(相对丰度>1.0%)进行聚类统计以及组间 Kruskal-Wallis 分析(图 6)。聚类结果表明非盐渍(US)组、轻度盐渍(LS)组、中度盐渍(MS)组聚为一类,与重度盐渍(HS)组明显区分。19 个二级分类代谢途径功能中,碳水化合物代谢(carbohydrate metabolism)、膜转运(membrane transport)、氨基酸代谢(amino acid metabolism)以及微生物复制和修复(replication and repair)的相对丰度比例明显高于其他功能类别。此外,显著性差异分析(Kruskal-Wallis)表明共有 10 类功能类别的相对丰度在不同盐渍组间存在显著差异($P<0.05$)。其中,膜转运(membrane transport)的相对丰度在 US、LS 和 MS 组中显著高于 HS 组($P<0.05$ 或 $P<0.01$);微生物复制和修复(replication and repair)的相对丰度在 HS 组最高,并显著高于 LS 和 MS 组($P<0.05$ 或 $P<0.01$)。以上结果表明土壤盐渍程度对野生乌拉尔甘草土壤细菌群落代谢功能分异具有重要影响。

2.6 土壤细菌群落结构组成和功能与土壤理化性质的 RDA 分析

冗余分析(RDA)表明土壤理化性质对野生乌拉尔甘草细菌群落结构组成和功能均具有显著影响(图 7)。具体而言,土壤盐分(TS)既是影响细菌群落结构组成也是影响细菌群落功能的关键理化因素(结构组成: $E=18.7%$, $P<0.01$; 功能: $E=48.9%$, $P<0.01$) (附表 S3, 数据已提交国家微生物科学数据中心, 编号: NMDCX0000260)。

3 讨论

本研究揭示了野生乌拉尔甘草在不同盐渍生境间的土壤细菌群落多样性、组成以及功能的差异,挖掘了土壤优势菌群,对于理解土壤盐分对乌拉尔甘草原生境土壤微生物群落结构及功能的影响,及其与药材品质之间的关系具有重要价值,同时也为优质栽培甘草种植提供了参考依据。

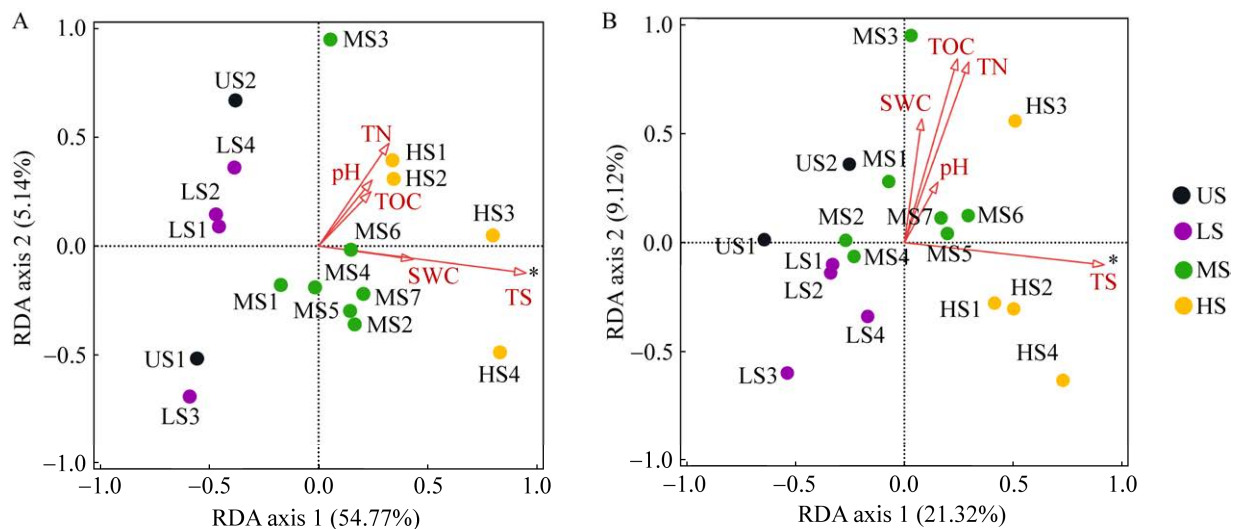


图 7 乌拉尔甘草不同盐渍化土壤细菌群落结构组成和预测功能与土壤理化性质的 RDA 分析

Figure 7 RDA analysis of structural composition, predicted function and soil physicochemical properties of bacterial communities in different salinized soils of wild *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. The names of the sample points are shown in Table 1. *: $P<0.01$.

α 多样性分析(图 1)表明轻度盐渍(MS)组和 中度盐渍(LS)组的野生乌拉尔甘草土壤细菌群 落丰富度和多样性均明显高于非盐渍(US)组 和重度盐渍(HS)组(图 1)。多项研究表明土壤 细菌群落多样性随着盐度升高而降低^[37-38]。然 而 Yue 等^[39]研究发现种植盐生药用植物菊芋 能够有效提高盐碱土壤的细菌多样性; Feng 等^[40]研究表明种植碱蓬 1 年期和 3 年期的土壤 细菌群落丰富度和多样性均高于对照组。可见 轻度盐渍及中度盐渍环境下, 野生乌拉尔甘草 有助于生境土壤细菌群落丰富度及多样性的 增加。

门水平, 变形菌门(*Proteobacteria*)、放线 菌门(*Actinobacteria*)和拟杆菌门(*Bacteroidetes*) 是主要的优势菌门(图 3A), 与前人研究结果相 似, 包括乌拉尔甘草的野生型和栽培型^[15-17]。 然而, 随着盐渍程度升高, 放线菌门的相对丰 度在重度盐渍(HS)组中显著降低($P < 0.05$), 拟杆 菌门的相对丰度在 HS 组中显著升高($P < 0.05$), 变形菌门相对丰度无显著变化(图 3B)。变形菌 是土壤中普遍存在的优势菌门, 并且相关研究 表明变形菌门和拟杆菌门均表现出高盐生态位 偏好^[38,41]。其次, 放线菌具有一定耐盐性, 但 部分成员对高盐环境的适应性较低, 因此丰度 可能会随盐渍程度升高而降低^[42]。

属水平上, 非盐渍(US)组与轻度盐渍(LS) 组中的显著优势细菌属相同, 并与中度盐渍 (MS)组和重度盐渍(HS)组存在差异。非盐渍(US) 组和轻度盐渍(LS)组的显著优势属包括链霉菌 属(*Streptomyces*)、类诺卡氏菌属(*Nocardioide*s)、 栖大理石菌属(*Marmoricola*)。以上优势属均为 植物有益菌, 对植物的生长发育、品质提高或 抵御病原菌具有重要影响。例如拟诺卡氏菌属 (*Nocardioide*s)也是野生乌拉尔甘草土壤优势内 生菌, 具有固氮作用促进植物对养分的吸收^[43]。

Zhong 等^[18]发现链霉菌属(*Streptomyces*)与甘草 酸、甘草苷的合成与积累显著相关, 合理调控 该菌属将有利于提高甘草品质; 此外, 研究表明 接种链霉菌属相关菌剂, 能够显著降低植物病 害, 并促进生长^[44]。栖大理石菌属(*Marmoricola*) 能够产生吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)等植 物生长激素^[45]。可见非盐渍和轻度盐渍生境中 的土壤细菌优势属对乌拉尔甘草的生长发育、 品质提高具有重要作用。中度盐渍(MS)组中的 显著优势属既包括有益菌未鉴定_酸杆菌属 (unidentified *Acidobacteria*), 也包括嗜盐菌盐 单胞菌属(*Halomonas*)、海杆菌属(*Marinobacter*)。 研究表明酸杆菌也具有一定耐盐能力, 可作为 植物促生菌改善植物生长, 并参与土壤碳氮循 环^[46]。重度盐渍(HS)组的显著优势属主要为嗜 盐菌或耐盐菌, 包括盐单胞菌属(*Halomonas*)、海 杆菌属(*Marinobacter*)、楚帕氏菌属(*Truepera*)、 别样矿生菌属(*Aliifodinibius*)、盐坑微菌属 (*Salinimicrobium*)和需盐杆菌属(*Salegentibacter*)。 其中盐坑微菌属(*Salinimicrobium*)、别样矿生 菌属(*Aliifodinibius*)、海杆菌属(*Marinobacter*) 均具有生物修复盐碱环境的能力^[47-49]; 盐单胞 菌属(*Halomonas*)能够减轻植物的盐胁迫并 提高植物的盐适应性^[50]; *Trueper* 在木质纤维 素降解中发挥重要作用, 并参与土壤养分循 环^[51-52]。可见重度盐渍土中的优势菌群嗜盐菌 或耐盐菌对乌拉尔甘草的盐适应性提高具有 重要作用。

盐分对细菌群落具有强烈的过滤作用, 随 着盐分的升高, 细菌群落会发生持续的变化, 最终形成具有高耐盐性的特定菌群^[19]。本研究 Pearson 相关性分析显示盐坑微菌属 (*Salinimicrobium*)等耐盐或嗜盐菌的相对丰度 与土壤盐分(TS)呈显著正相关($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$), 而链霉菌属(*Streptomyces*)等菌属的相

对丰度与土壤盐分(TS)呈显著负相关($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$) (图 5)。同时, RDA 分析表明土壤盐分(TS)是影响乌拉尔甘草土壤细菌群落组成的关键因子(图 7A)。由此表明土壤盐分对野生乌拉尔甘草土壤细菌群落组成具有重要影响, 进而可能造就不同生境间乌拉尔甘草药材品质差异, 具体作用机制还需要进一步研究。拟诺卡氏菌属(*Nocardioides*)与土壤总氮(TN)和含水量(SWC)呈显著负相关($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$), 这可能与诺卡氏菌属具有适应寡营养环境以及耐旱的特性有关^[53-54]。研究表明酸杆菌常在有机质和铵态氮含量高的土壤中富集^[55], 本研究未鉴定_酸杆菌属(*unidentified Acidobacteria*)的相对丰度与土壤有机质(TOC)、总氮(TN)呈极显著正相关($P < 0.01$), 且中度盐渍(MS)组的土壤有机质(TOC)与总氮(TN)含量最高。可见中度盐渍环境下, 土壤中的酸杆菌与碳氮养分循环密切相关, 进而对野生乌拉尔甘草的生长发育产生重要影响。

与栽培型相比, 野生型乌拉尔甘草土壤微生物群落往往具有更多与甘草次生代谢物合成和积累呈正相关的富集菌群^[15-18], 包括本研究的显著优势属类诺卡氏菌属(*Nocardioides*)和链霉菌属(*Streptomyces*), 进一步说明以上两属在野生乌拉尔甘草生长发育及药材道地性形成过程中的重要性。此外, 不同野生乌拉尔甘草土壤细菌群落研究间也存在差异性, 例如 Liu 等^[15]表明野生乌拉尔甘草根际土壤中富集的优势属主要包括异地菌属(*Inquilinus*)、原小单孢菌属(*Promicromonospora*)等; 而 Chen 等^[17]研究结果为 *Kaistoabacter*、新鞘氨醇菌属(*Novosphingobium*)等。出现这一结果的原因可能与采样地及生境土壤因子有关^[20]。

由此可知生境条件对乌拉尔甘草土壤优势细菌的种类和丰度具有重要影响, 特别是有益

菌、嗜盐菌、耐盐菌。因此, 在乌拉尔甘草栽培过程中接种微生物菌剂时, 需要考虑到种植区域以及当地的土壤环境, 特别是土壤盐分。这对于高抗优质甘草的培育以及促进栽培甘草的产量和品质提高具有重要意义。

基于 16S rRNA 基因的 PICRUSt 功能预测, 本研究对不同盐渍生境中的乌拉尔甘草土壤细菌群落进行了功能预测分析。聚类结果表明(图 6), 野生乌拉尔甘草非盐渍(US)、轻度盐渍(LS)、中度盐渍(MS)组的土壤细菌群落主要代谢功能聚为一组, 与重度盐渍(HS)组区分。表明乌拉尔甘草原生境土壤细菌群落功能在一定盐渍范围内能够维持稳定, 这可能与盐生植物具有一定维持盐碱环境中微生物群落功能稳定特性相关^[56]。Dong 等^[16]研究报道在甘肃的陇西和天水共 4 个采集地中, 陇西的野生乌拉尔甘草土壤细菌群落中 N 糖的生物合成(N-glycan biosynthesis)等氮循环代谢通路更为富集, 且氮含量是对该研究野生型乌拉尔甘草细菌群落影响较大的因子。而本研究野生乌拉尔甘草在甘肃和新疆不同盐渍环境共 17 个采集地中的功能代谢通路显著性差异分析显示, 膜转运(membrane transport)在非盐渍(US)组、轻度盐渍(LS)组和中度盐渍(MS)组中显著高于重度盐渍(HS)组; 复制和修复(replication and repair)在重度盐渍(HS)组中占有较高的比例, 并且 RDA 分析显示土壤盐分是本研究野生乌拉尔土壤细菌群落功能的关键影响因子。由此可知, 环境因子对野生乌拉尔甘草土壤细菌群落功能具有重要影响。

土壤盐分导致了野生乌拉尔甘草土壤细菌群落功能的分异。研究表明膜转运功能对于细菌物质运输、主动摄取营养物质起着至关重要的作用^[57]。细菌能够通过调节膜转运选择性吸收植物分泌的代谢产物, 与植物之间建立互作

关系^[58]。说明以膜转运功能为主的非盐渍、轻度盐渍和轻度盐渍生境中的野生乌拉尔甘草土壤细菌群落, 在与植物互作方面更具有潜能, 从而有利于乌拉尔甘草环境适应性的提升。此外, 微生物修复生物分子损伤、产生细胞外酶竞争资源是应对高盐胁迫的基本途径^[59-60]。可见以复制和修复功能为主的重度盐渍环境中的野生乌拉尔甘草土壤细菌群落, 在自我修复和适应高盐环境中更具有潜能, 对乌拉尔甘草抗盐能力提高具有重要作用。土壤细菌功能的预测有助于深入验证野生乌拉尔甘草土壤细菌群落结构的变化, 并阐明环境因子对野生乌拉尔甘草土壤微生物群落功能的重要影响。

4 结论

本研究探讨了野生乌拉尔甘草原生境不同盐渍程度土壤细菌群落多样性、组成和功能的差异。野生乌拉尔甘草在轻度盐渍(LS)组和轻度盐渍(MS)组中的土壤细菌群落丰富度和多样性均明显高于非盐渍(US)组和重度盐渍(HS)组。RDA 分析显示土壤盐分(TS)是野生乌拉尔甘草原生境土壤细菌群落组成和功能关键影响因素。属水平, US 和 LS 组中的优势菌属相同, 均为有益菌。MS 组中的优势菌属既包括有益菌也包括嗜盐菌。HS 组中的优势菌属主要为嗜盐菌或耐盐菌。以上结果表明野生乌拉尔甘草在非盐渍和轻度盐渍生境中主要功能菌群为有益菌, 功能预测分析强调 US、LS 和 MS 组的土壤细菌群落在与植物互作方面的潜力, 对乌拉尔甘草品质形成具有重要影响; 重度盐渍生境中的主要功能菌群为嗜盐菌、耐盐菌, 功能预测分析表明 HS 组在自我修复和适应高盐环境中更具有潜能, 对乌拉尔甘草抗盐能力提高具有重要作用; 中度盐渍生境兼具以上二者优势菌群特征, 是值得关注的类型。

参考文献

- [1] LEE H, LEE S, SHIN Y, CHO M, KANG H, CHO H. Anti-cancer effect of quercetin in xenograft models with EBV-associated human gastric carcinoma[J]. *Molecules*, 2016, 21(10): 1286.
- [2] HUAN CC, XU Y, ZHANG W, GUO TT, PAN HC, GAO S. Research progress on the antiviral activity of glycyrrhizin and its derivatives in liquorice[J]. *Frontiers in Pharmacology*, 2021, 12: 680674.
- [3] 李学禹, 陆嘉惠. 甘草属(*Glycyrrhiza* L.)分类系统与实验生物学研究[M]. 上海: 复旦大学出版社, 2015. LI XY, LU JH. Taxonomy and Experimental Biology of the Genus *Glycyrrhiza* L.[M]. Shanghai: Fudan Press, 2015 (in Chinese).
- [4] 赵可夫, 李法曾, 樊守金, 冯立田. 中国的盐生植物[J]. *植物学通报*, 1999, 34(3): 201. ZHAO KF, LI FZ, FAN SJ, FENG LT. Halophytes in China[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 34(3): 201 (in Chinese).
- [5] SHEN ZH, PU XZ, WANG SM, DONG XX, CHENG XJ, CHENG MX. Silicon improves ion homeostasis and growth of liquorice under salt stress by reducing plant Na⁺ uptake[J]. *Scientific Reports*, 2022, 12: 5089.
- [6] 张淑彬, 陈理, 王茜, 王幼珊, 荆卫民. AM真菌对干旱区 7 种珍稀濒危植物引种培育的影响研究[J]. *干旱区地理*, 2017, 40(4): 780-786. ZHANG SB, CHEN L, WANG Q, WANG YS, JING WM. Effects of AM fungi on introduction and cultivation of seven rare and endangered plants in arid region[J]. *Arid Land Geography*, 2017, 40(4): 780-786 (in Chinese).
- [7] WANG CC, CAI H, ZHAO H, YAN Y, SHI JJ, CHEN SY, TAN MX, CHEN JL, ZOU LS, CHEN CH, LIU ZX, XU CQ, LIU XH. Distribution patterns for metabolites in medicinal parts of wild and cultivated licorice[J]. *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis*, 2018, 161: 464-473.
- [8] 郭兰萍, 周良云, 康传志, 王红阳, 张文晋, 王升, 王瑞杉, 王晓, 韩邦兴, 周涛, 黄璐琦. 药用植物适应环境胁迫的策略及道地药材“拟境栽培”[J]. *中国中药杂志*, 2020, 45(9): 1969-1974. GUO LP, ZHOU LY, KANG CZ, WANG HY, ZHANG WJ, WANG S, WANG RS, WANG X, HAN BX, ZHOU T, HUANG LQ. Strategies for medicinal plants adapting environmental stress and “simulative habitat cultivation” of Dao-di herbs[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2020, 45(9): 1969-1974 (in Chinese).

- [9] WANG G, REN Y, BAI XJ, SU YY, HAN JP. Contributions of beneficial microorganisms in soil remediation and quality improvement of medicinal plants[J]. *Plants*, 2022, 11(23): 3200.
- [10] 何冬梅, 王海, 陈金龙, 赖长江生, 严铸云, 黄璐琦. 中药微生态与中药道地性[J]. *中国中药杂志*, 2020, 45(2): 290-302.
HE DM, WANG H, CHEN JL, LAI CJS, YAN ZY, HUANG LQ. Microecology and geoherbalism of traditional Chinese medicine[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2020, 45(2): 290-302 (in Chinese).
- [11] YU M, XIE W, ZHANG X, ZHANG SB, WANG YS, HAO ZP, CHEN BD. Arbuscular mycorrhizal fungi can compensate for the loss of indigenous microbial communities to support the growth of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)[J]. *Plants*, 2019, 9(1): 7.
- [12] 冯维维, 武美贤, 司雨婷, 邢珂, 秦盛, 蒋继宏, 彭学. 中华补血草内生与根际具 ACC 脱氨酶活性细菌的筛选及其生物多样性[J]. *微生物学报*, 2016, 56(4): 719-728.
FENG WW, WU MX, SI YT, XING K, QIN S, JIANG JH, PENG X. Screening and biodiversity of endophytic and rhizosphere bacteria containing ACC deaminase from halophyte *Limonium sinense* (Girard) Kuntze[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2016, 56(4): 719-728 (in Chinese).
- [13] SU JM, WANG YY, BAI M, PENG TH, LI HS, XU HJ, GUO GF, BAI HY, RONG N, SAHU SK, HE HJ, LIANG XX, JIN CZ, LIU W, STRUBE ML, GRAM L, LI YT, WANG ET, LIU H, WU H. Soil conditions and the plant microbiome boost the accumulation of monoterpenes in the fruit of *Citrus reticulata* 'Chachi'[J]. *Microbiome*, 2023, 11(1): 61.
- [14] WANG HY, WANG YF, KANG CZ, WANG S, ZHANG Y, YANG G, ZHOU L, XIANG ZX, HUANG LQ, LIU DH, GUO LP. Drought stress modifies the community structure of root-associated microbes that improve *Atractylodes lancea* growth and medicinal compound accumulation[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1032480.
- [15] LIU Y, LI YM, LUO W, LIU S, CHEN WM, CHEN C, JIAO S, WEI GH. Soil potassium is correlated with root secondary metabolites and root-associated core bacteria in licorice of different ages[J]. *Plant and Soil*, 2020, 456(1): 61-79.
- [16] DONG ZY, RAO MPN, LIAO TJ, LI L, LIU YH, XIAO M, MOHAMAD OAA, TIAN YY, LI WJ. Diversity and function of rhizosphere microorganisms between wild and cultivated medicinal plant *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. under different soil conditions[J]. *Archives of Microbiology*, 2021, 203(6): 3657-3665.
- [17] CHEN CY, ZHONG CF, GAO X, TAN CY, BAI H, NING K. *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. root-associated microbiota: the multifaceted hubs associated with environmental factors, growth status and accumulation of secondary metabolites[J]. *Environmental Microbiome*, 2022, 17(1): 23.
- [18] ZHONG CF, CHEN CY, GAO X, TAN CY, BAI H, NING K. Multi-omics profiling reveals comprehensive microbe-plant-metabolite regulation patterns for medicinal plant *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(10): 1874-1887.
- [19] RATH KM, FIERER N, MURPHY DV, ROUSK J. Linking bacterial community composition to soil salinity along environmental gradients[J]. *The ISME Journal*, 2019, 13(3): 836-846.
- [20] NICOLITCH O, COLIN Y, TURPAULT MP, UROZ S. Soil type determines the distribution of nutrient mobilizing bacterial communities in the rhizosphere of beech trees[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 103: 429-445.
- [21] ZHANG YT, SHEN H, HE XH, THOMAS BW, LUPWAYI NZ, HAO XY, THOMAS MC, SHI XJ. Fertilization shapes bacterial community structure by alteration of soil pH[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1325.
- [22] 金志薇, 钟文辉, 吴少松, 韩成. 植被退化对滇西北高寒草地土壤微生物群落的影响[J]. *微生物学报*, 2018, 58(12): 2174-2185.
JIN ZW, ZHONG WH, WU SS, HAN C. Effect of vegetation degradation on microbial communities in alpine grassland soils in northwest Yunnan[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2018, 58(12): 2174-2185 (in Chinese).
- [23] TONG XC, CAO AP, WANG F, CHEN XF, XIE SQ, SHEN HT, JIN X, LI HB. Calcium-dependent protein kinase genes in *Glycyrrhiza uralensis* appear to be involved in promoting the biosynthesis of glycyrrhizic acid and flavonoids under salt stress[J]. *Molecules*, 2019, 24(9): 1837.
- [24] EGAMBERDIEVA D, WIRTH S, LI L, ABD-ALLAH EF, LINDSTRÖM K. Microbial cooperation in the rhizosphere improves liquorice growth under salt stress[J]. *Bioengineered*, 2017, 8(4): 433-438.

- [25] 张晓佳, 卢亚军, 张文晋, 张瑜, 崔高畅, 郎多勇, 张新慧. 抗旱耐盐菌剂的制备及其对甘草种子萌发的影响[J]. 生物技术通报, 2020, 36(9): 180-193.
ZHANG XJ, LU YJ, ZHANG WJ, ZHANG Y, CUI GC, LANG DY, ZHANG XH. Preparation of drought-resistant and salt-tolerant bacteria and its effect on germination of licorice seeds[J]. Biotechnology Bulletin, 2020, 36(9): 180-193 (in Chinese).
- [26] ZHANG Y, LANG DY, ZHANG WJ, ZHANG XH. *Bacillus cereus* enhanced medicinal ingredient biosynthesis in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. under different conditions based on the transcriptome and polymerase chain reaction analysis[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 858000.
- [27] 王遵亲, 祝寿泉, 俞仁培. 中国盐渍土[M]. 北京: 科学出版社, 1993.
WANG ZQ, ZHU SQ, YU RP. Saline Soil in China[M]. Beijing: Science Press, 1993 (in Chinese).
- [28] 新疆植物志编辑委员会. 新疆植物志-第三卷[M]. 乌鲁木齐: 新疆科学技术出版社, 1993.
Commissione Redactorum Florae Xinjiangensis. Flora Xinjiangensis, 3[M]. Urumqi: Xinjiang Science & Technology Publishing House, 1993 (in Chinese).
- [29] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
BAO SD. Soil and Agricultural Chemistry Analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese).
- [30] BERRY D, BEN MAHFOUDH K, WAGNER M, LOY A. Barcoded primers used in multiplex amplicon pyrosequencing bias amplification[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2011, 77(21): 7846-7849.
- [31] MARTIN M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads[J]. EMBnet Journal, 2011, 17(1): 10.
- [32] MAGOČ T, SALZBERG SL. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J]. Bioinformatics, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [33] CAPORASO JG, KUCZYNSKI J, STOMBAUGH J, BITTINGER K, BUSHMAN FD, COSTELLO EK, FIERER N, PEÑA AG, GOODRICH JK, GORDON JI, HUTTLEY GA, KELLEY ST, KNIGHTS D, KOENIG JE, LEY RE, LOZUPONE CA, McDONALD D, MUEGGE BD, PIRRUNG M, REEDER J, et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data[J]. Nature Methods, 2010, 7(5): 335-336.
- [34] ROGNES T, FLOURI T, NICHOLS B, QUINCE C, MAHÉ F. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics[J]. PeerJ, 2016, 4: e2584.
- [35] EDGAR RC. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads[J]. Nature Methods, 2013, 10: 996-998.
- [36] QUAST C, PRUESSE E, YILMAZ P, GERKEN J, SCHWEER T, YARZA P, PEPLIES J, GLÖCKNER FO. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools[J]. Nucleic Acids Research, 2013, 41(D1): D590-D596.
- [37] RATH KM, ROUSK J. Salt effects on the soil microbial decomposer community and their role in organic carbon cycling: a review[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 81: 108-123.
- [38] ZHANG KP, SHI Y, CUI XQ, YUE P, LI KH, LIU XJ, TRIPATHI BM, CHU HY. Salinity is a key determinant for soil microbial communities in a desert ecosystem[J]. mSystems, 2019, 4(1): e00225-18.
- [39] YUE Y, SHAO TY, LONG XH, HE TF, GAO XM, ZHOU ZS, LIU ZP, RENGEL Z. Microbiome structure and function in rhizosphere of Jerusalem artichoke grown in saline land[J]. Science of the Total Environment, 2020, 724: 138259.
- [40] FENG YY, XU XP, LIU J, HAN JG, LU HY. Planting *Suaeda salsa* improved the soil properties and bacterial community diversity in a coastal mudflat[J]. Land Degradation & Development, 2023, 34(11): 3262-3271.
- [41] LIU JM, YU JL, SI WT, DING G, ZHANG SH, GONG DH, BI J. Variations in bacterial diversity and community structure in the sediments of an alkaline lake in Inner Mongolia Plateau, China[J]. PeerJ, 2023, 11: e15909.
- [42] ZVYAGINTSEV DG, ZENOVA GM, OBOROTOV GV. Moderately haloalkaliphilic actinomycetes in salt-affected soils[J]. Eurasian Soil Science, 2009, 42(13): 1515-1520.
- [43] LI L, MOHAMAD OAA, MA JB, FRIEL AD, SU YG, WANG Y, MUSA Z, LIU YH, HEDLUND BP, LI WJ. Synergistic plant-microbe interactions between endophytic bacterial communities and the medicinal plant *Glycyrrhiza uralensis* F.[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2018, 111(10): 1735-1748.
- [44] 席娇, 徐腾起, 刘玉涛, 马永清, 薛泉宏, 林雁冰. *Streptomyces rochei* D74 菌剂对向日葵、列当及其根际微生物的影响[J]. 微生物学报, 2023, 63(2): 745-759.

- XI J, XU TQ, LIU YT, MA YQ, XUE QH, LIN YB. Effect of *Streptomyces rochei* D74 on sunflower, *Orobanche cumana*, and their rhizosphere microorganisms[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(2): 745-759 (in Chinese).
- [45] JIA WJ, WANG S, HE XH, ZHAO XY. Different factors drive the assembly of pine and *Panax notoginseng*-associated microbiomes in *Panax notoginseng*-pine agroforestry systems[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 1018989.
- [46] EICHORST SA, TROJAN D, ROUX S, HERBOLD C, RATTEI T, WOEBKEN D. Genomic insights into the *Acidobacteria* reveal strategies for their success in terrestrial environments[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(3): 1041-1063.
- [47] MUKHTAR S, MIRZA BS, MEHNAZ S, MIRZA MS, MCLEAN J, MALIK KA. Impact of soil salinity on the microbial structure of halophyte rhizosphere microbiome[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2018, 34(9): 136.
- [48] ZHANG Y, SUN XJ, QIAN C, LI L, SHANG XF, XIAO XF, GAO Y. Impact of petroleum contamination on the structure of saline soil bacterial communities[J]. *Current Microbiology*, 2022, 79(11): 351.
- [49] NING Q, CHEN L, LI F, ZHOU GX, ZHANG CZ, MA DH, ZHANG JB. Tradeoffs of microbial life history strategies drive the turnover of microbial-derived organic carbon in coastal saline soils[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14: 1141436.
- [50] DRAGOJEVIĆ M, STANKOVIĆ N, DJOKIĆ L, RAIČEVIĆ V, JOVIČIĆ-PETROVIĆ J. Endorhizosphere of indigenous succulent halophytes: a valuable resource of plant growth promoting bacteria[J]. *Environmental Microbiome*, 2023, 18(1): 20.
- [51] IVANOVA N, ROHDE C, MUNK C, NOLAN M, LUCAS S, del RIO TG, TICE H, DESHPANDE S, CHENG JF, TAPIA R, HAN C, GOODWIN L, PITLUCK S, LIOLIOS K, MAVROMATIS K, MIKHAILOVA N, PATI A, CHEN A, PALANIAPPAN K, LAND M, et al. Complete genome sequence of *Truepera radiovictrix* type strain (RQ-24)[J]. *Standards in Genomic Sciences*, 2011, 4(1): 91-99.
- [52] ALESSI AM, BIRD SM, OATES NC, LI Y, DOWLE AA, NOVOTNY EH, DEAZEVEDO ER, BENNETT JP, POLIKARPOV I, MCQUEEN-MASON SJ, BRUCE NC. Defining functional diversity for lignocellulose degradation in a microbial community using multi-omics studies[J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2018, 11: 166.
- [53] GENG HH, WANG F, YAN CC, MA S, ZHANG YY, QIN QZ, TIAN ZJ, LIU RP, CHEN HL, ZHOU BH, YUAN RF. Rhizosphere microbial community composition and survival strategies in oligotrophic and metal(loid) contaminated iron tailings areas[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2022, 436: 129045.
- [54] RAMADAN AM, NAZAR MAH, GADALLAH NO. Metagenomic analysis of rhizosphere bacteria in desert plant *Calotropis procera*[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2021, 38(5): 375-383.
- [55] CHEN T, HU RW, ZHENG ZY, YANG JY, FAN H, DENG XQ, YAO W, WANG QM, PENG SG, LI J. Soil bacterial community in the multiple cropping system increased grain yield within 40 cultivation years[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 804527.
- [56] QIU LP, KONG WB, ZHU HS, ZHANG Q, BANERJEE S, ISHII S, SADOWSKY MJ, GAO JL, FENG CZ, WANG JJ, CHEN CL, LU TH, SHAO MG, WEI GH, WEI XR. Halophytes increase rhizosphere microbial diversity, network complexity and function in inland saline ecosystem[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 831: 154944.
- [57] ZENG Y, CHARKOWSKI AO. The role of ATP-binding cassette transporters in bacterial phytopathogenesis[J]. *Phytopathology*, 2021, 111(4): 600-610.
- [58] TRIVEDI P, LEACH JE, TRINGE SG, SA TM, SINGH BK. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18: 607-621.
- [59] MALIK AA, MARTINY JBH, BRODIE EL, MARTINY AC, TRESEDER KK, ALLISON SD. Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change[J]. *The ISME Journal*, 2020, 14: 1-9.
- [60] KUVARINA AE, GAVRYUSHINA IA, SYKONNIKOV MA, EFIMENKO TA, MARKELOVA NN, BILANENKO EN, BONDARENKO SA, KOKAEVA LY, TIMOFEEVA AV, SEREBRYAKOVA MV, BARASHKOVA AS, ROGOZHIN EA, GEORGIEVA ML, SADYKOVA VS. Exploring peptaibol's profile, antifungal, and antitumor activity of emericellipsin A of *Emericellopsis* species from soda and saline soils[J]. *Molecules*, 2022, 27(5): 1736.