

研究报告

# pH 和水化学类型对内蒙古巴丹吉林沙漠盐湖古菌群落结构的影响

卢玲, 罗湘, 许继飞\*, 董思琦, 梁珊珊, 徐林芳, 柳兰洲, 李永宏

内蒙古大学 生态与环境学院 蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室, 内蒙古 呼和浩特 010040

卢玲, 罗湘, 许继飞, 董思琦, 梁珊珊, 徐林芳, 柳兰洲, 李永宏. pH 和水化学类型对内蒙古巴丹吉林沙漠盐湖古菌群落结构的影响[J]. 微生物学通报, 2025, 52(6): 2517-2529.

LU Ling, LUO Xiang, XU Jifei, DONG Siqi, LIANG Shanshan, XU Linfang, LIU Lanzhou, LI Yonghong. Effects of pH and hydrochemical types on archaeal community structures in salt lakes of Badain Jaran Desert, Inner Mongolia[J]. Microbiology China, 2025, 52(6): 2517-2529.

**摘要:**【背景】沙漠湖泊微生物具有独特的群落结构, 对于维持沙漠生态平衡和促进生物多样性至关重要。【目的】探究巴丹吉林沙漠盐湖古菌群落结构及其与环境因子的关系。【方法】以巴丹吉林沙漠 6 个盐湖水体中的古菌群落为研究对象, 使用 16S rRNA 基因扩增子测序技术和生物信息学分析方法, 分析古菌群落分布、群落多样性和群落组成; 结合水体理化参数, 通过 Pearson 相关性分析、Mantel test 和冗余分析(redundancy analysis, RDA)探究环境因子对古菌群落结构的影响。

【结果】Piper 图显示 6 个湖泊均为  $\text{Na}^+ \text{-} \text{Cl}^- \text{-} \text{CO}_3^{2-}$ 型的盐湖; 拟合分析表明古菌群落的 Simpson 指数、Shannon 指数和 Pielou 指数均与盐度呈线性正相关; 盐湖古菌群落隶属于 11 门 17 纲 25 目 38 科 59 属, 嗜盐古菌门(*Halobacteriota*)以 99% 的相对丰度占据绝对主导地位, 盐红菌属(*Halorubrum*)为 6 个盐湖共有的优势属, 属水平上尚存在大量未注释物种; 相关性分析表明  $\text{pH}$  值、 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{CO}_3^{2-}$  和  $\text{K}^+$  浓度显著影响古菌群落  $\alpha$  多样性; Mantel test 表明  $\text{pH}$  值、 $\text{CO}_3^{2-}$ 、 $\text{Cl}^-$  和  $\text{K}^+$  浓度是影响古菌群落属水平物种的重要环境因子; RDA 结果表明  $\text{CO}_3^{2-}$  浓度显著影响盐湖的古菌群落变化。【结论】巴丹吉林沙漠不同盐湖古菌群落多样性与盐度呈正相关, 盐湖古菌群落主要受  $\text{pH}$  值、 $\text{CO}_3^{2-}$ 、 $\text{Cl}^-$  和  $\text{K}^+$  浓度的影响, 并且存在丰富的新物种资源。

**关键词:** 巴丹吉林沙漠盐湖; 水化学特征; 古菌群落结构; 多样性分析; 环境因子

资助项目: 蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室开放课题(KF2023007)

This work was supported by the Open Project of Key Laboratory of Ecology and Resource Use of the Mongolian Plateau, Ministry of Education, China (KF2023007).

\*Corresponding author. E-mail: jifeixu@imu.edu.cn

Received: 2024-10-14; Accepted: 2024-12-08; Published online: 2025-01-08

## Effects of pH and hydrochemical types on archaeal community structures in salt lakes of Badain Jaran Desert, Inner Mongolia

LU Ling, LUO Xiang, XU Jifei\*, DONG Siqi, LIANG Shanshan, XU Linfang, LIU Lanzhou, LI Yonghong

Key Laboratory of Ecology and Resource Use of the Mongolian Plateau, Ministry of Education, School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010040, Inner Mongolia, China

**Abstract:** [Background] The microbial communities in desert lakes have unique structures, which are crucial for maintaining the ecological balance and improving the biodiversity in deserts. [Objective] To explore the relationship between archaeal community structures and environmental factors in salt lakes of Badain Jaran Desert. [Methods] The 16S rRNA gene amplicon sequencing and bioinformatics were employed to analyze the distribution, diversity, and structures of archaeal communities in six salt lakes of Badain Jaran Desert. The Pearson correlation analysis, Mantel test, and redundancy analysis (RDA) were performed to explore the effects of environmental factors on archaeal community structures. [Results] Piper diagram showed that the six lakes were all salt lakes of the  $\text{Na}^+ \text{-Cl}^- \text{-CO}_3^{2-}$  type. The fitting analysis showed that the Simpson index, Shannon index, and Pielou index of the archaeal community had linearly positive correlations with salinity. The archaea in salt lakes belonged to 59 genera, 38 families, 25 orders, 17 classes of 11 phyla, among which *Halobacteriota* was absolutely dominant with the relative abundance of 99%. *Halorubrum* was the dominant genus shared by the six salt lakes, and there were still a large number of unclassified genera. The correlation analysis showed that pH,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ , and  $\text{K}^+$  significantly affected the alpha diversity of archaeal communities. The Mantel test showed that pH,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ , and  $\text{K}^+$  were important environmental factors affecting archaeal genera. The results of RDA showed that  $\text{CO}_3^{2-}$  significantly influenced the archaeal community. [Conclusion] The diversity of archaeal communities in different salt lakes of Badain Jaran Desert is positively correlated with salinity, and the archaeal communities in salt lakes are mainly affected by pH,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ , and  $\text{K}^+$ . In addition, there are abundant unclassified archaeal genera, which indicate the existence of abundant new species resources.

**Keywords:** salt lake of Badain Jaran Desert; hydrochemical characteristics; archaeal community structure; diversity analysis; environmental factors

自从 1977 年 Woese 和 Fox 将古菌确定为地球第 3 种生命形式<sup>[1]</sup>，古菌逐渐成为学者们研究的热点，随着高通量测序技术和组学分析等手段的发展，古菌在介导生态过程、与环境相互作用甚至人类健康等方面的重要性愈发明显<sup>[2-3]</sup>。古菌最早从高温、低 pH 和高盐等极端环境中分离而来，目前在环境、人和动物肠道中也发现大量

古菌，但对极端环境下嗜盐和耐盐古菌所进化出的独特结构、生理和基因组的研究，对于生态系统保护和微生物资源发掘等至关重要<sup>[4-5]</sup>。

作为典型的极端环境，沙漠湖泊富含丰富的微生物群落和资源<sup>[6-7]</sup>。近年来国内外学者对全球范围内的沙漠湖泊微生物群落开展了较为广泛的调查研究，如蒙古戈壁沙漠湖泊<sup>[7]</sup>、突

尼斯撒哈拉沙漠南部 Chott El Jerid 盐湖<sup>[8]</sup>、世界上最大的永久性沙漠湖泊图尔卡纳湖和巴林戈湖<sup>[9-10]</sup>等。Jiang 等<sup>[11]</sup>研究发现在茶卡盐湖沉积物中古菌的丰度为细菌的 2 倍；在盐度大于 240.0 g/L 的大盐湖中，检测到的古菌序列数量远大于细菌序列<sup>[12]</sup>；刘冰冰等<sup>[13]</sup>从乌勇布拉克盐湖嗜盐古菌中筛选出可产生生物絮凝剂的菌株，Zhong 等<sup>[14]</sup>在对青藏高原尕海湖和小柴丹湖的研究中探究了古菌与盐度的关系，Wu 等<sup>[15]</sup>发现青藏高原河流古菌的物种和功能多样性由当地气候和多环境因素共同调控。古菌在生态环境中发挥多种功能作用，了解沙漠湖泊中古菌群落的分布情况及古菌群落与环境的关系具有重要意义。

巴丹吉林沙漠受补给水源、离子相互作用和湖泊形态特征等多因素影响，形成了盐度范围在 1.05–478.70 g/L 的不同水化学类型湖泊<sup>[16-17]</sup>。目前，相关研究大多集中在水体特征及环境演变等方面，对于古菌群落多样性和组成、群落变化的影响因素相关研究较少。本研究选取巴丹吉林沙漠 6 个湖泊，基于 16S rRNA 基因测序和生物信息学方法，结合盐湖水化学特征，探究沙漠盐湖古菌群落的结构特征，从而明确盐度与环境因素对古菌群落的影响，为沙漠湖泊古菌群落研究提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品

选择巴丹吉林沙漠 6 个湖泊(南海子、庙海

子、双海子北、双海子、小海子和音德日图)进行采样，采样时间为 2020 年 8 月。湖泊海拔高度介于 1 118–1 127 m，采样时水体温度为 27.4–28.1 °C，具体样本信息见表 1。

采样时根据面积将研究湖泊分为 3 个区域，采用随机抽样的方法在每个区域使用水质采集器采集 0–20 cm 的湖泊表层水，采样位置距湖底底泥 40–50 cm。将等量平行水样分别存储在聚乙烯采集瓶中，尽快运回实验室并保存于 4 °C 冰箱，用于后续实验室理化测定。

现场将 3 个平行水样等量均匀混合成 300 mL 的混合水样，置于 0.45 μm 水系滤膜上进行真空抽滤。抽滤完成后放入滤膜盒，冷藏保存于加冰袋的泡沫箱中，尽快运回实验室并转移保存于–80 °C，用于后续扩增子测序。

### 1.2 主要试剂和仪器

土壤 DNA 提取试剂盒，广州美基生物科技有限公司；Q5® High-Fidelity DNA Polymerase，NEB 公司；AMPure XP 磁珠，贝克曼库尔特有限公司。pH 计，上海仪电科学仪器股份有限公司；离子色谱仪，万通中国有限公司；紫外分光光度计，北京普析通用仪器有限责任公司；消解仪，默克公司；琼脂糖凝胶电泳仪，北京六一生物科技有限公司；NanoDrop 微量分光光度计和荧光定量 PCR 仪，赛默飞世尔科技公司；PCR 仪，东胜兴业科学仪器有限公司。

表 1 采样地基本信息

Table 1 Basic information of sampling sites

样点 Sampling site	湖泊名称 Lake name	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Elevation (m)	温度 Temperature (°C)
NHZ	南海子 Nanhaizi	102°25'2.09"	39°47'42.83"	1 122±3	28.1
MHZ	庙海子 Miaohaizi	102°25'46.45"	39°48'37.65"	1 123±3	27.9
SHZB	双海子北 Shuanghaizibei	102°19'6.66"	39°43'36.88"	1 126±3	27.4
SHZ	双海子 Shuanghaizi	102°19'33.29"	39°43'13.94"	1 123±3	28.0
XHZ	小海子 Xiaohaizi	102°25'0.42"	39°50'5.69"	1 127±3	28.1
YDRT	音德日图 Yinderitu	102°26'24.10"	39°51'10.88"	1 118±3	27.5

### 1.3 水体理化指标的测定

采样时对每个点位水样的 pH 值、溶解氧 (dissolved oxygen, DO)、盐度和温度测定 3 次并记录。使用离子色谱仪测定  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Cl}^-$  和  $\text{SO}_4^{2-}$  的浓度，使用酸式滴定法测定  $\text{CO}_3^{2-}$  与  $\text{HCO}_3^-$  的浓度。采用纳氏试剂光度法测定湖泊水样的氨氮( $\text{NH}_3\text{-N}$ )含量，使用紫外分光光度计测定水样硝态氮( $\text{NO}_3^-$ -N)含量，取适量水样用消解仪消解处理后采用钼锑抗分光光度法测定水样总磷(total phosphorus, TP)含量，采用重铬酸盐氧化法测定水样总有机碳(total organic carbon, TOC)含量。总溶解性固体(total dissolved solids, TDS)含量根据八大离子测定值计算， $TDS (\text{g/L}) = [\text{Na}^+] + [\text{K}^+] + [\text{Ca}^{2+}] + [\text{Mg}^{2+}] + [\text{Cl}^-] + [\text{SO}_4^{2-}] + [\text{CO}_3^{2-}] + [\text{HCO}_3^-] - 1/2[\text{HCO}_3^-]$ 。

### 1.4 古菌 DNA 的提取和扩增子测序

提取抽滤后水系滤膜上的样品 DNA 并进行 16S rRNA 基因扩增子测序(委托广州基迪奥生物科技有限公司完成)。使用土壤 DNA 提取试剂盒提取滤膜中的 DNA，选择引物对 Arch519F (5'-CAGCMGCCGCGGTAA-3')/Arch915R (5'-G TGCTCCCCGCCAATTCTT-3') 提取古菌 V4-V5 扩增区，使用 NanoDrop 微量分光光度计检测核酸浓度，使用琼脂糖凝胶电泳仪检验核酸样本完整性。使用 PCR 仪进行 PCR 扩增，第 1 轮 PCR 反应体系(50  $\mu\text{L}$ )：5×Q5® Reaction Buffer 10  $\mu\text{L}$ ，5×Q5® High GC Enhancer 10  $\mu\text{L}$ ，dNTPs (2.5 mmol/L) 1.5  $\mu\text{L}$ ，上、下游引物(10  $\mu\text{mol/L}$ )各 1.5  $\mu\text{L}$ ，Q5® High-Fidelity DNA Polymerase 0.2  $\mu\text{L}$ ，DNA 模板 50 ng，ddH<sub>2</sub>O 补足 50  $\mu\text{L}$ 。第 1 轮反应条件：95 °C 5 min；95 °C 1 min，60 °C 1 min，72 °C 1 min，30 个循环；72 °C 7 min。对第 1 轮产物利用 AMPure XP 磁珠进行纯化后用 Qubit 3.0 定量。第 2 轮 PCR 反应体系(50  $\mu\text{L}$ )：5×Q5® Reaction Buffer 5  $\mu\text{L}$ ，5×Q5® High GC Enhancer 1.5  $\mu\text{L}$ ，dNTPs (2.5 mmol/L) 1.5  $\mu\text{L}$ ，Index Primer (10  $\mu\text{mol/L}$ ) 1  $\mu\text{L}$ ，10  $\mu\text{mol/L}$  PCR 引物 [341F (5'-CCTACGGNGGCWGCAG-3')/806R (5'-GGACTACHVGGGTATCTAAT-3')] 1  $\mu\text{L}$ ，Q5®

High-Fidelity DNA Polymerase 1  $\mu\text{L}$ ，DNA 模板 50 ng，ddH<sub>2</sub>O 补足 50  $\mu\text{L}$ 。第 2 轮反应条件：95 °C 5 min；95 °C 1 min，60 °C 1 min，72 °C 1 min，12 个循环；72 °C 7 min。对第 2 轮扩增产物进行纯化后并定量，基于 Illumina NovaSeq 6000 平台 PE250 模式进行双端测序。

### 1.5 扩增子分析

使用 QIIME 2 软件<sup>[18]</sup>处理分析原始下机测序数据。使用 q2-vsearch 插件对原始双端测序数据进行筛选过滤，使用 dada2 插件按 100% 序列相似性去噪生成特征表与代表性序列，使用特征表中的扩增子序列变体(amplicon sequence variant, ASV)作为标记基因的标准单位，同时过滤筛选序列总数为 1 的扩增子序列变体<sup>[19]</sup>。

### 1.6 数据分析

使用 R v4.4.1 分析水体理化性质差异，绘制湖泊水化学类型 Piper 图，R 包“UpSetR”用于分析盐湖古菌 ASV 分布情况，“vegan”程序包计算  $\alpha$  多样性指数。通过 QIIME 2 平台 q2-feature-classifier 插件依据数据库(<https://greengenes2.ucsd.edu/>) 2022.10 版对古菌的代表性序列进行注释，获得 16S rRNA 基因物种注释信息。使用 R 包“linkET”和“dplyr”对水体理化因子间、生物数据与理化因子间进行 Mantel test 和 Pearson 相关性分析，使用 PAST 4.16 软件基于特征表进行主成分分析(principal component analysis, PCA) 获得古菌群落主成分，并采用 Canoco 5 软件对主成分与环境因子进行冗余分析(redundancy analysis, RDA)。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同盐湖的理化参数

湖泊水体 pH 值范围为 9.49–9.80，均呈碱性，6 个湖泊 TDS 浓度均大于 50 g/L (136.80–185.11 g/L)，全部属于盐湖，6 个盐湖的盐度从大到小依次为小海子>音德日图>双海子>双海子北>庙海子>南海子。水化学分析结果(图 1)显示  $\text{Na}^+$  是最主要的阳离子，浓度范围为

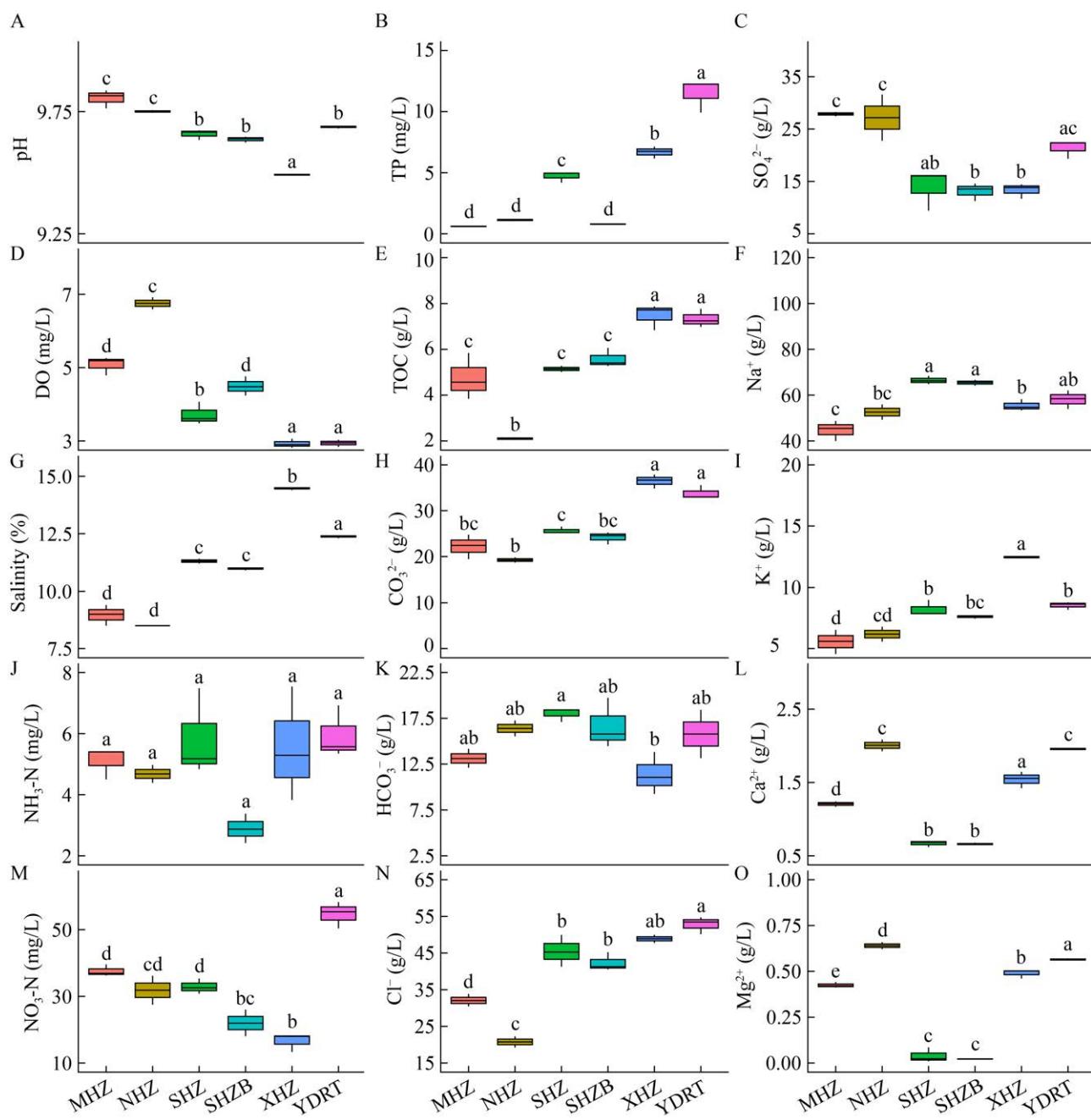


图 1 采样点水体理化性质 A: pH; B: 总磷; C:  $\text{SO}_4^{2-}$ ; D: 溶解氧; E: 总有机碳; F:  $\text{Na}^+$ ; G: 盐度; H:  $\text{CO}_3^{2-}$ ; I:  $\text{K}^+$ ; J:  $\text{NH}_3\text{-N}$ ; K:  $\text{HCO}_3^-$ ; L:  $\text{Ca}^{2+}$ ; M:  $\text{NO}_3\text{-N}$ ; N:  $\text{Cl}^-$ ; O:  $\text{Mg}^{2+}$ 。图中 MHZ、NHZ、SHZ、SHZB、XHZ、YDRT 分别表示湖泊样点庙海子、南海子、双海子、双海子北、小海子、音德日图。不同小写字母表示组间差异显著( $P<0.05$ )。

Figure 1 Physical and chemical properties of water body at sampling point. A: pH; B: Total phosphorus (TP); C:  $\text{SO}_4^{2-}$ ; D: Dissolved oxygen (DO); E: Total organic carbon (TOC); F:  $\text{Na}^+$ ; G: Salinity, H:  $\text{CO}_3^{2-}$ ; I:  $\text{K}^+$ ; J:  $\text{NH}_3\text{-N}$ ; K:  $\text{HCO}_3^-$ ; L:  $\text{Ca}^{2+}$ ; M:  $\text{NO}_3\text{-N}$ ; N:  $\text{Cl}^-$ ; O:  $\text{Mg}^{2+}$ . In the figure, MHZ, NHZ, SHZ, SHZB, XHZ and YDRT respectively represent the sampling sites of Miaohaizi, Nanhaizi, Shuanghaizi, Shuanghaizibei, Xiaohaizi and Yinderitu. Different lowercase letters indicate significant differences between groups ( $P<0.05$ ).

44.74–66.51 g/L, 庙海子中的  $\text{Na}^+$  浓度显著高于其他 5 个盐湖;  $\text{K}^+$  在小海子中的浓度最高 12.45 g/L, 显著高于其余 5 个盐湖中的浓度;  $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{Mg}^{2+}$  浓度在所有湖泊中浓度普遍较低, 都在 2.01 g/L 以下, 在双海子和双海子北中均表现出较其他盐湖显著低的浓度。 $\text{Cl}^-$  是最主要的阴离子, 浓度范围为 20.75–52.78 g/L, 并且随着盐度的增加,  $\text{Cl}^-$  浓度随之升高, 仅在盐度最高的小海子中浓度低于音德日图; 其次重要的阴离子为  $\text{CO}_3^{2-}$ , 其浓度范围为 19.24–36.47 g/L。音德日图和小海子中 TOC 含量较高, 表明这 2 个湖中有机质浓度较高。

使用皮伯图解法分析盐湖水化学类型, 6 个盐湖均属于  $\text{Na}^+-\text{Cl}^--\text{CO}_3^{2-}$  型湖泊(图 2),  $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$  的离子浓度高于  $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{Mg}^{2+}$ , 并且  $\text{Na}^+$  占绝对优势,  $\text{Cl}^-+\text{SO}_4^{2-}$  的浓度均高于  $\text{CO}_3^{2-}+\text{HCO}_3^-$ 。

## 2.2 古菌群落结构分析

### 2.2.1 物种分析

对盐湖古菌群落测序数据进行过滤筛选,

将获得的 576 018 条高质量测序序列基于 100% 的相似性阈值进行聚类, 得到 1 033 个 ASV。不同盐湖间 ASV 数目存在一定差异(图 3), 庙海子、南海子、双海子北、双海子、音德日图和小海子分别得到 165、171、184、275、310 和 345 个 ASV, 庙海子 ASV 种类最少, 盐度最高的小海子 ASV 种类最多其特有 ASV 也最多为 237 个, 双海子北特有 ASV 最少为 79 个, 6 个盐湖共有 ASV 种类为 21 个。

### 2.2.2 古菌群落多样性

对盐湖的古菌群落进行  $\alpha$  多样性分析, Shannon 指数和 Simpson 指数均描述群落  $\alpha$  多样性, 两者都同时考虑了物种丰富度和均匀度, 但 Shannon 指数更偏重物种的丰富度, Simpson 指数更强调优势物种对组内微生物群落的影响, 因此通过 Shannon 指数探究稀有类群情况, 通过 Simpson 指数探究优势类群情况<sup>[20]</sup>, Pielou 指数反映古菌群落均匀度。6 个盐湖的 Shannon 指数介于 1.17–2.66 (图 4A), Simpson 指数介

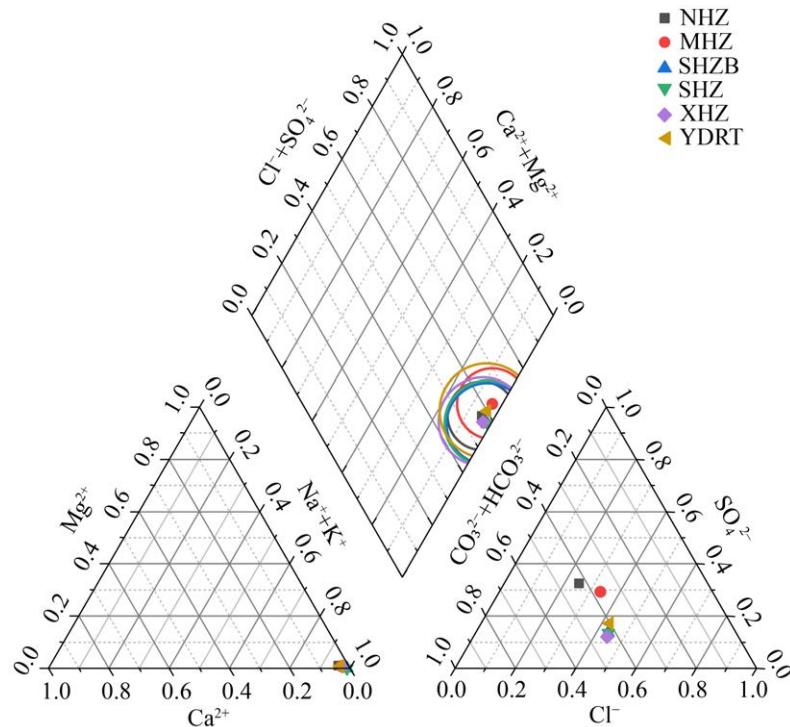


图 2 湖泊水体八大离子 Piper 图

Figure 2 Piper diagram of eight ions in the lake water.

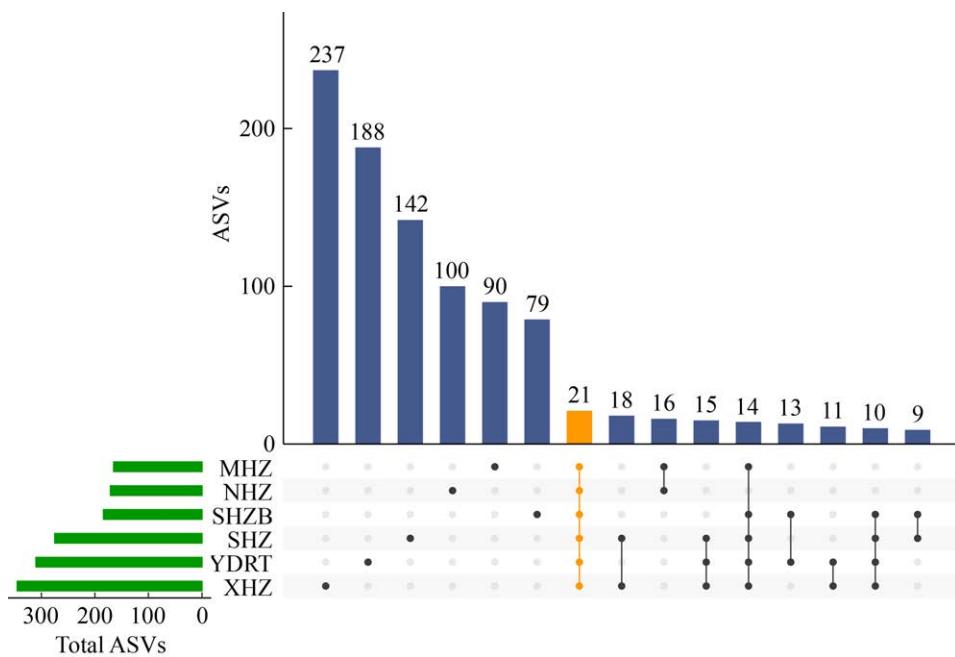


图 3 不同盐湖共有、特有古菌群落 ASV 分布 UpSet 图

Figure 3 The UpSet diagram of common and endemic archaeal communities on ASVs distribution in different salt lakes.

于 0.34–0.73(图 4B), Pielou 指数介于 0.23–0.45(图 4C)。在盐度最高的小海子中, 3 个  $\alpha$  多样性指数均为最高, 并且拟合分析结果表明 Shannon 指数( $R^2=0.968$ )、Simpson 指数( $R^2=0.929$ )和 Pielou 指数( $R^2=0.969$ )均与盐度呈现线性正相关,  $\alpha$  多样性指数随盐度升高而增加, 反映出古菌群落的优势种和稀有种对高盐环境的强适应性。

### 2.2.3 古菌群落结构组成

所有湖泊古菌群落中共注释出 11 门 17 纲 25 目 38 科 59 属, 选取门与属分类水平进行群落组成分析。在门水平上(图 5A), 6 个盐湖的古菌分布差别不大, 嗜盐古菌门(*Halobacteriota*)占据绝对优势, 南海子、庙海子、双海子北、双海子、音德日图和小海子的嗜盐古菌门相对丰度分别为 98.45%、99.70%、99.69%、99.25%、99.87% 和 98.88%。盐度最低的南海子中, 存在着少量纳古菌门(*Nanoarchaeota*), 相对丰度为 1.39%, 其他样点的纳古菌门相对丰度均低于 1%。其他未分类的古菌所占比例相对较少, 相对丰度均低于 1%。

在属水平上(图 5B), 盐湖中尚存大量未分类物种, 南海子、庙海子、双海子北、双海子、音德日图和小海子的未分类占比分别为 96.45%、96.50%、94.40%、95.15%、91.89% 和 77.77%, 未分类的比例随盐度增大呈现逐渐下降的趋势。南海子、庙海子与双海子的古菌优势属均为盐红菌属(*Halorubrum*), 相对丰度分别为 1.92%、2.44% 和 3.16%, 在丰度上表现出差异, 3 个盐湖中该属表现出与盐度正相关。双海子北的古菌优势属与音德日图相同, 为盐红菌属(*Halorubrum*, 3.54%, 4.72%)和盐碱单胞菌属(*Natronomonas*, 1.09%, 2.08%), 但音德日图的优势属相对丰度均高于双海子北。盐度最高的小海子, 古菌优势属包括盐红菌属(*Halorubrum*, 15.00%)、盐碱单胞菌属(*Natronomonas*, 4.01%)和嗜盐丽菌属(*Halovenus*, 2.09%), 盐湖中已知的古菌属水平大部分都是嗜盐古菌。不同盐湖水体中的古菌类群各不相同, 其类群的分布情况与湖泊水体中盐度具有一定关联。

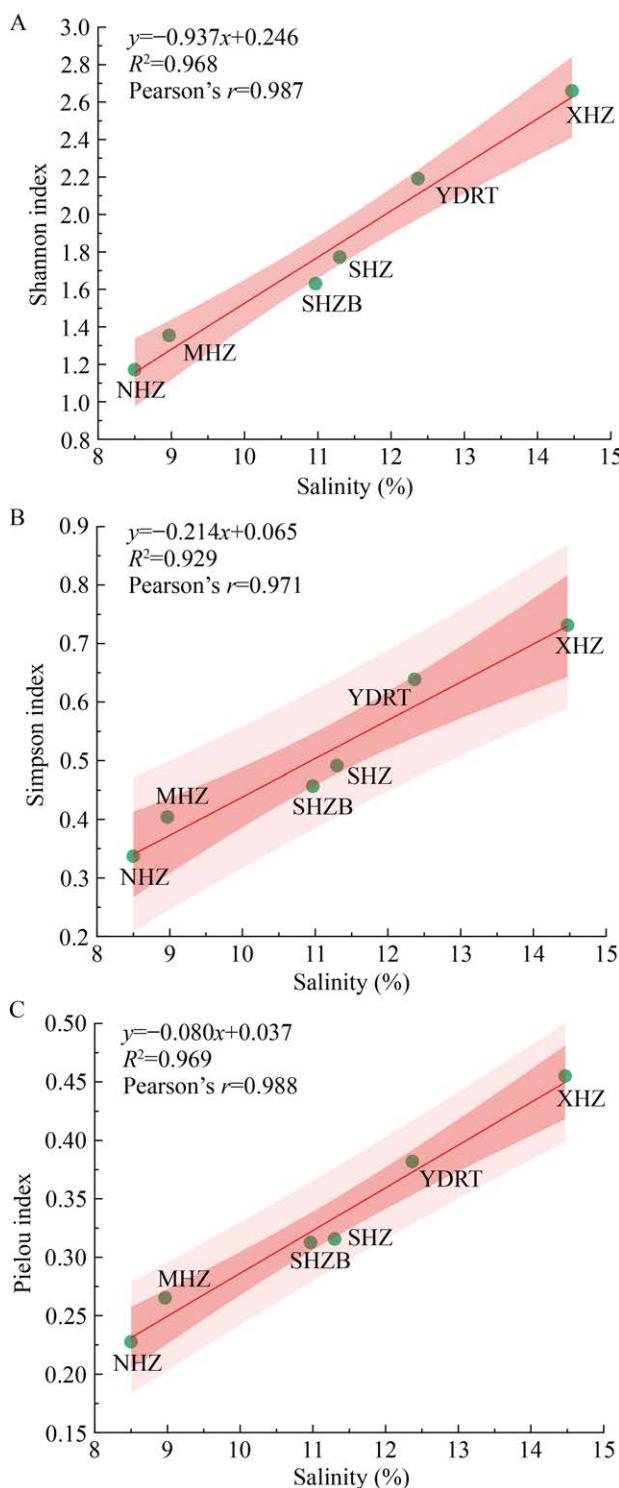


图 4 古菌群落 Shannon 指数(A)、Simpson 指数(B)和 Pielou 指数(C)与盐度梯度线性拟合

Figure 4 Linear fitting of Shannon index (A), Simpson index (B), and Pielou index (C) of archaeal community to salinity gradient.

### 2.3 古菌群落结构与环境因子分析

#### 2.3.1 古菌群落与环境因子相关性分析

对古菌群落的多样性指数与环境因子的 Pearson 相关性分析结果如表 2 所示, pH 值、Cl<sup>-</sup>、CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 和 K<sup>+</sup> 是主要影响古菌群落  $\alpha$  多样性的环境因子。古菌群落的 Shannon 指数与 pH 值负相关、与 Cl<sup>-</sup>、CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 和 K<sup>+</sup> 浓度正相关; Simpson 指数与 Cl<sup>-</sup>、CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 和 K<sup>+</sup> 浓度正相关; Pielou 指数与 pH 值负相关、与 Cl<sup>-</sup>、CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 和 K<sup>+</sup> 浓度正相关。Shannon 指数和 Simpson 指数可反映微生物群落  $\alpha$  多样性, Pielou 指数可反映微生物群落均匀度, 相关性分析结果表明当 pH 值越高时 Shannon 指数和 Pielou 指数越低, 古菌群落多样性和均匀度越低; 而当 Cl<sup>-</sup>、CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 和 K<sup>+</sup> 浓度越高时 Shannon 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数均随之升高, 古菌群落多样性和均匀度越高。

对水体环境因子间进行 Pearson 相关性分析, 同时对古菌群落属水平上的物种与环境因子进行 Mantel test (图 6), pH 值、CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>、K<sup>+</sup> 和 Cl<sup>-</sup> 是主要影响古菌群落物种相对丰度的环境因子。Unclassified 和 *Halorubrum* 的相对丰度与 pH 值、CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 和 K<sup>+</sup> 浓度正相关 ( $P < 0.05$ ), 表明当 pH 值、CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 和 K<sup>+</sup> 浓度发生变化时, Unclassified 和 *Halorubrum* 的相对丰度随之改变; *Natronomonas* 的相对丰度与 Cl<sup>-</sup> 浓度正相关 ( $P < 0.05$ ), 表明当 Cl<sup>-</sup> 浓度升高或减少时 *Natronomonas* 的相对丰度也增加或减少。同时环境因子之间 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> 浓度与 pH 值显著正相关、与 Na<sup>+</sup> 浓度显著负相关, CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 与 Cl<sup>-</sup> 和 K<sup>+</sup> 二者的浓度显著正相关, K<sup>+</sup> 浓度与 pH 值正相关。

#### 2.3.2 古菌群落与环境因子的冗余分析

通过 PCA 分析提取古菌群落信息的主成分, 古菌群落 5 个主成分贡献率为 100%, 使用所有主成分 (P1-P5) 与环境因子进行冗余分析。结果如图 7 所示, 古菌群落主成分与环境因子冗余分析 RDA1 轴和 RDA2 轴的解释率分别为 97.11% 和 1.72%, 累计解释率达到 98.83%。分

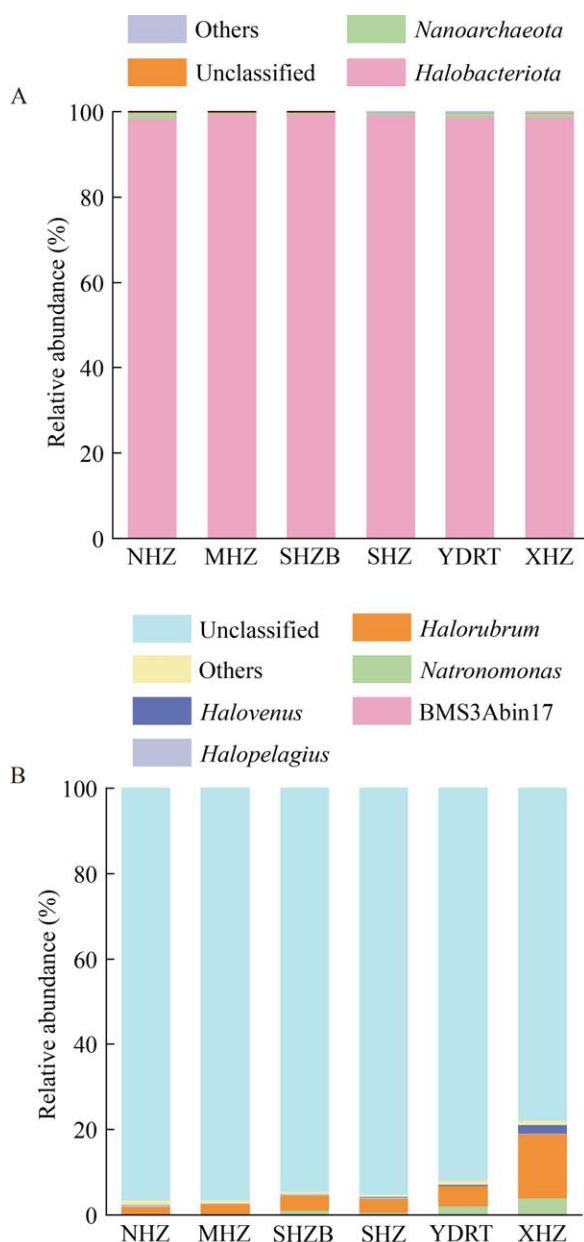


图 5 盐湖古菌门水平(A)和属水平(B)的相对丰度统计分析(相对丰度 $\geq 1\%$ )

Figure 5 Statistical analysis of relative abundance of archaeal communities at phylum level (A) and genus level (B) in saline lakes (relative abundance $\geq 1\%$ ).

析结果显示  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{CO}_3^{2-}$  和  $\text{HCO}_3^-$  这 5 个环境因子的解释率达到了 100%，其中  $\text{CO}_3^{2-}$  的解释率为 84.6%，显著影响湖泊古菌群落结构变化( $P<0.01$ )。

表 2 古菌多样性指数与环境因子相关性

Table 2 Correlation coefficient between archaeal diversity indices and environmental factors

环境因子 Environmental factor	古菌多样性指数 Archaeal diversity index		
	Shannon index	Simpson index	Pielou index
pH	-0.849*	-0.797	-0.855*
$\text{CO}_3^{2-}$	0.984**	0.996**	0.979**
$\text{HCO}_3^-$	-0.469	-0.483	-0.493
$\text{Cl}^-$	0.845*	0.855*	0.850*
$\text{SO}_4^{2-}$	-0.621	-0.562	-0.636
$\text{Na}^+$	0.251	0.204	0.247
$\text{K}^+$	0.946**	0.913*	0.940**
$\text{Ca}^{2+}$	0.112	0.158	0.076
$\text{Mg}^{2+}$	0.078	0.126	0.048

\*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ .

### 3 讨论

#### 3.1 沙漠盐湖古菌群落分布与多样性

本研究所调查 6 个湖泊水体中  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  占据主导地位，而  $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{Mg}^{2+}$  浓度相对较低，根据 TDS 计算结果可得 6 个湖泊均为盐湖。巴丹吉林沙漠湖泊群呈现出天然的盐度梯度，湖泊类型自南向北呈微咸水湖-咸水湖-盐湖分布，水化学类型由东南部的  $\text{Na}^+-\text{Cl}^--\text{SO}_4^{2-}-\text{(CO}_3^{2-})$  型向北过渡为  $\text{Na}^+-\text{Cl}^--\text{CO}_3^{2-}-\text{(SO}_4^{2-})$  型<sup>[21-22]</sup>；6 个盐湖均属于大湖区，水化学类型为  $\text{Na}^+-\text{Cl}^--\text{CO}_3^{2-}$  型，这与前人研究基本吻合<sup>[6]</sup>。在盐湖的有关研究中，研究者们对不同时空下盐湖的水化学进行了诸多研究，例如邹佳慧等<sup>[23]</sup>对达里湖、乌梁素海和呼伦湖年际上水化学特征变化进行研究，发现达里湖离子浓度整体呈现逐年上升的趋势，呼伦湖离子浓度先增大后减少，乌梁素海离子浓度呈现大幅下降趋势。而对于巴丹吉林沙漠盐湖是否具有同样的规律，陆莹等<sup>[24]</sup>研究表明，巴丹吉林沙漠盐湖十年间的水化学成分变化表现为主要由  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  和  $\text{CO}_3^{2-}$  几类离子的增加引起的上升，在季节上表现为秋季出现相对高值，夏季次之，冬春两季较低。

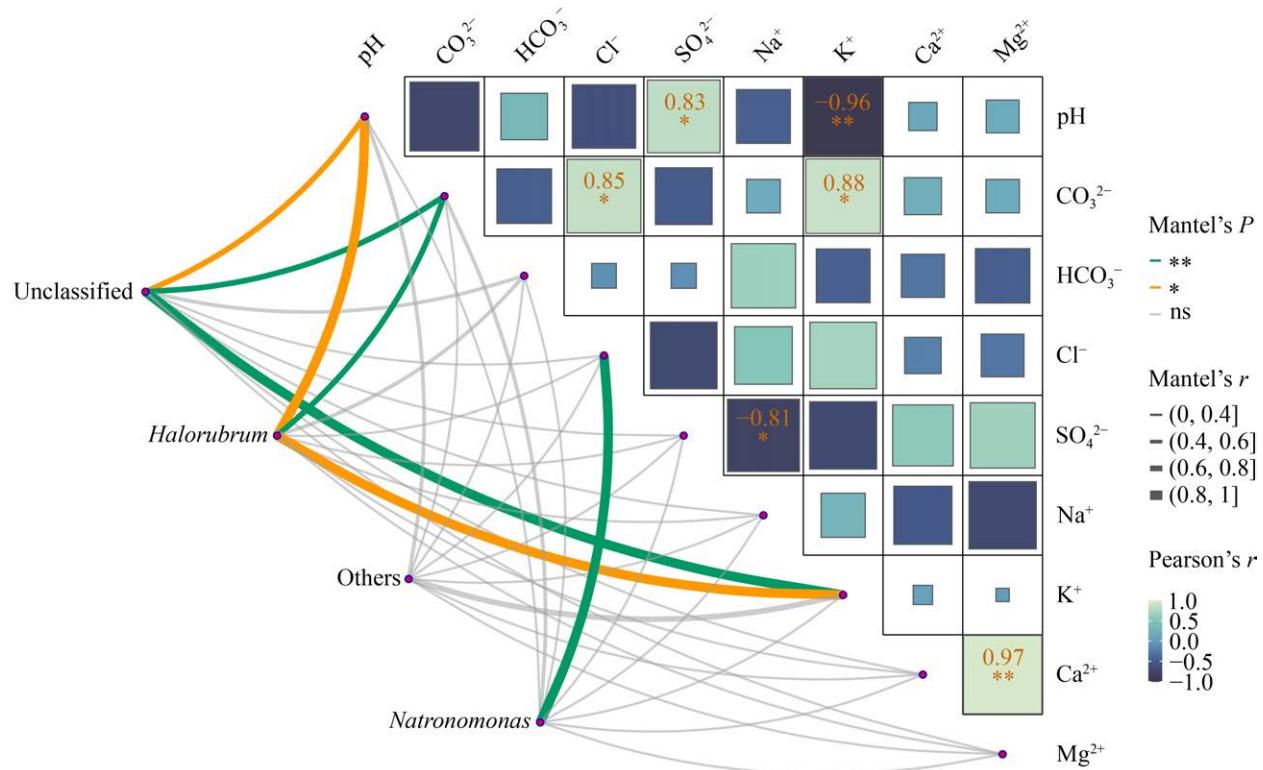


图 6 古菌属水平物种与环境因子 Mantel test

Figure 6 Mantel test between archaea and environmental factors at genus level. \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ .

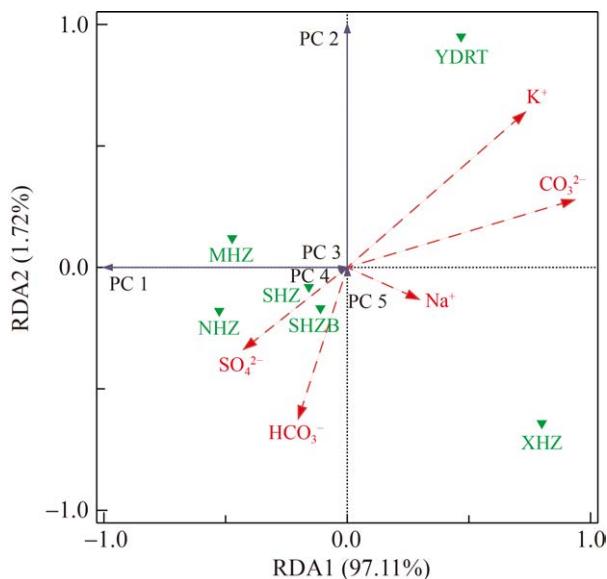


图 7 古菌群落主成分与环境因子的冗余分析

Figure 7 Redundancy analysis between principal components of archaeal communities and environmental factors.

对古菌群落的  $\alpha$  多样性分析结果显示，盐湖古菌群落的  $\alpha$  多样性指数随盐度增大而增大，这一结果与 Liu 等<sup>[25]</sup>对青藏高原湖泊沉积物中古菌的研究发现类似。对盐度与多样性指数进行线性拟合发现，盐度并未对古菌群落的多样性造成限制，反而呈现出明显的正相关关系，说明古菌群落更加适应高盐度的环境，才会出现盐度升高多样性指数增加的情况。微生物多样性是反映盐碱胁迫生态风险和生态功能变化的良好生物指标，在许多研究中，pH 与盐度是调节各种水体微生物群落的主要因素<sup>[26]</sup>。对古菌群落的多样性指数与环境因子的 Pearson 相关性分析表明，影响古菌群落的多样性的关键环境因素是  $\text{CO}_3^{2-}$  和  $\text{K}^+$ ，古菌可以通过具有能量效率的“盐入”策略在细胞中积累  $\text{K}^+$ ，以保证细胞内离子浓度处于与外界环境的平衡状态，在极端高盐环境下也能生存<sup>[27]</sup>。嗜盐古菌依赖

在细胞内积累  $K^+$  来维持渗透平衡的机制，使得古菌群落的多样性与  $K^+$  有着显著的相关性。在有关盐湖的研究中， $CO_3^{2-}$  对古菌多样性影响的报道较为少见，说明不同沙漠湖泊微生物多样性的影响因子之间可能存在差异。

### 3.2 沙漠盐湖古菌群落结构与相关性分析

六个盐湖在古菌门水平上均以 *Halobacteriota* 为主，相对丰度略有差异。嗜盐古菌是极端环境中常见的微生物类群之一，本研究中嗜盐古菌门在盐湖中占据绝对优势，在一些盐湖中相对丰度高达 99% 以上。而陕西花马盐湖和苟池盐湖中古菌的优势门为广古菌门 (*Euryarchaeota*)<sup>[28]</sup>；柯柯盐湖古菌的优势门为 *Euryarchaeota* 和 unclassified<sup>[29]</sup>。*Halobacteriota* 包含了许多产甲烷的古菌类群，产甲烷菌在碳循环中活跃，产生甲烷，可能会使得盐湖细菌的多样性随着减小。在属水平上，已知的古菌优势属大部分都是嗜盐古菌，但不同湖泊的古菌优势属存在差异。本研究中，6 个盐湖的古菌优势属主要包括 *Halorubrum*、*Natronomonas* 和 *Halovenus*，张欣等<sup>[30]</sup>对茶卡盐湖微生物的研究结果表明，古菌属水平的优势属为南极盐菌属 (*Halonotius*)、*Halorubrum*、盐盒菌属 (*Haloarcula*)、喜阳光盐菌属 (*Halapricum*) 和 *Halovenus*，与本研究的结果相似。属水平上，未分类菌属占比很大，但随着盐度的增加，未分类的占比反而呈现出降低的趋势，各盐湖的优势属与盐度也表现出一定的相关性，如盐度最小的南海子和庙海子拥有的优势属最少，仅有 *Halorubrum*，而盐度更高的音德日图和小海子则拥有更多的优势属。同时盐湖中共有的优势属主要是 *Halorubrum*，属于盐杆菌科，广泛分布于苏打盐湖与日晒盐湖等高盐环境中<sup>[6]</sup>。在 6 个盐湖中，盐度越高，盐红菌属的相对丰度越高，盐红菌属本身就是极端嗜盐菌，其大多数菌株能在 17.5%–20.0% 的  $NaCl$  盐分介质中生长<sup>[31]</sup>。

对水体环境因子与古菌优势属进行 Mantel

test，属水平中占据最大优势的 unclassified 与 pH 值、 $CO_3^{2-}$  和  $K^+$  浓度显著相关，盐红菌属与 pH 值、 $CO_3^{2-}$  和  $K^+$  浓度也显著相关，而盐碱单胞菌属仅与  $Cl^-$  浓度显著相关。同时通过主成分与环境因子的冗余分析发现  $CO_3^{2-}$  对古菌群落变化的影响极显著， $Na^+$ 、 $K^+$ 、 $SO_4^{2-}$  和  $HCO_3^-$  浓度对古菌群落也有一定的影响。相关性分析的结果均表明 pH 值、 $CO_3^{2-}$  和  $Cl^-$  浓度影响古菌群落结构，而  $CO_3^{2-}$  和  $Cl^-$  作为本研究中盐湖水化学类型的主要部分，推测水化学类型对古菌群落结构具有一定影响。 $CO_3^{2-}$  对古菌群落的影响在现有的研究中较少被提及，多数研究表明古菌群落受多种因素共同调节，与某个环境因子并无明显关联<sup>[15,32]</sup>。古菌属水平中共有的盐红菌属和盐碱单胞菌属通常含有独特的代谢类型——产甲烷，而  $CO_3^{2-}$  能通过影响 pH 值及  $CO_2$  的生成从而影响产甲烷菌的生长；另一方面嗜盐的古菌需要在极盐条件下生存， $CO_3^{2-}$  能通过多种途径影响盐湖的盐度<sup>[33]</sup>，对古菌产生关键影响。 $K^+$  对盐红菌属的影响主要源于古菌对高盐环境的适应机制，有研究发现 *Halorubrum* 的一个种的渗透物质检测结果显示，菌株细胞内含有大量  $K^+$ ，并且  $K^+$  随着  $NaCl$  浓度增加而上升， $K^+$  参与高盐渗透平衡机制<sup>[34]</sup>，这一发现能很好地解释  $K^+$  与盐红菌属的显著正相关性。 $Na^+$  对古菌细胞膜的渗透平衡产生影响，从而影响到古菌群落。 $SO_4^{2-}$  是古菌群落硫循环中的一环，有研究表明  $SO_4^{2-}$  对微生物利用氮也会产生一定的影响，可能与微生物群落变化具有相应的联系<sup>[35]</sup>。早有研究发现  $HCO_3^-$  会影响产甲烷菌的代谢活性<sup>[36]</sup>，占据绝对地位的嗜盐古菌门中含有许多产甲烷的类群，推测  $HCO_3^-$  会对巴丹吉林沙漠盐湖的古菌群落产生影响，但具体的影响机制还有待进一步研究。

## 4 结论

(1) 六个巴丹吉林沙漠湖泊均为盐湖且均属于  $Na^+-Cl^-$ - $CO_3^{2-}$  型湖泊。

(2) 六个盐湖古菌群落的物种种类、 $\alpha$ 多样性指数和物种相对丰度均与盐度相关，总体上表现为随着盐度增加，古菌群落结构更加丰富。

(3) 相关性分析、Mantel test 和 RDA 分析结果表明，pH 和水化学类型共同影响古菌群落结构。

## 作者贡献声明

卢玲：数据整理与分析、论文撰写与修改；罗湘：数据处理、论文撰写与修改；许继飞：提出概念、数据收集与监管、获取基金；董思琦：数据分析、提供资源；梁珊珊：数据分析、论文润色修改；徐琳芳：样品采集与数据分析、文稿修订监督；柳兰洲：样品采集与数据分析；李永宏：获取基金、提供资源。

## 作者利益冲突公开声明

作者声明绝无任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

## REFERENCES

- [1] WOESE CR, FOX GE. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary Kingdoms[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1977, 74(11): 5088-5090.
- [2] BAKER BJ, de ANDA V, SEITZ KW, DOMBROWSKI N, SANTORO AE, LLOYD KG. Diversity, ecology and evolution of Archaea[J]. Nature Microbiology, 2020, 5(7): 887-900.
- [3] HOSHINO T, INAGAKI F. Abundance and distribution of Archaea in the subseafloor sedimentary biosphere[J]. The ISME Journal, 2019, 13(1): 227-231.
- [4] BOETIUS A, JOYE S. Ecology. thriving in salt[J]. Science, 2009, 324(5934): 1523-1525.
- [5] SONG WJ, SUN CY. Diversity and distribution of bacteria and Archaea in Tuosu Lake in Qaidam Basin[J]. Cellular and Molecular Biology, 2020, 66(6): 86-92.
- [6] BANDA JF, ZHANG Q, MA LQ, PEI LX, DU ZR, HAO CB, DONG HL. Both pH and salinity shape the microbial communities of the lakes in Badain Jaran Desert, NW China[J]. Science of the Total Environment, 2021, 791: 148108.
- [7] TANDON K, BAATAR B, CHIANG PW, DASHDONDOG N, OYUNTSETSEG B, TANG SL. A large-scale survey of the bacterial communities in lakes of western Mongolia with varying salinity regimes[J]. Microorganisms, 2020, 8(11): 1729.
- [8] BEN ABDALLAH M, KARRY F, KALLEL N, ARMOUGOM F, MHIRI N, QUÉMÉNEUR M, CAYOL JL, ERAUSO G, SAYADI S. Abundance and diversity of prokaryotes in ephemeral hypersaline lake Chott El Jerid using Illumina MiSeq sequencing, DGGE and qPCR assays[J]. Extremophiles, 2018, 22(5): 811-823.
- [9] OLIGO CO, SHIVOGA WA, KITETU JJ, AGEMBE S. Effects of environmental factors on cyanobacteria dynamics in Lake Baringo, Kenya[J]. Lakes & Reservoirs: Research & Management, 2014, 19(4): 240-254.
- [10] OMONDII R, KEMBENYA E, NYAMWEYA C, OUMA H, MACHUA SK, OGARI Z. Recent limnological changes and their implication on fisheries in Lake Baringo, Kenya[J]. Journal of Ecology and the Natural Environment, 2014, 6(5): 154-163.
- [11] 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[J]. Environmental Microbiology, 2007, 9(10): 2603-2621.
- [12] ALMEIDA-DALMET S, SIKARODI M, GILLEMET PM, LITCHFIELD CD, BAXTER BK. Temporal study of the microbial diversity of the north arm of great salt lake, Utah, U.S[J]. Microorganisms, 2015, 3(3): 310-326.
- [13] 刘冰冰, 王双雨, 申亚淇, 赵栩, 程爽, 王来友, 郭书贤, 李文均. 乌勇布拉克盐湖嗜盐古菌絮凝效果筛选及活性检测 [J]. 微生物学报, 2022, 62(11): 4095-4107.
- [14] LIU BB, WANG SY, SHEN YQ, ZHAO X, CHENG S, WANG LY, GUO SX, LI WJ. Flocculation effect and activity of halophilic Archaea isolated from Uyong Brac salt lake[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2022, 62(11): 4095-4107 (in Chinese).
- [15] ZHONG ZP, LIU Y, MIAO LL, WANG F, CHU LM, WANG JL, LIU ZP. Prokaryotic community structure driven by salinity and ionic concentrations in plateau lakes of the Tibetan Plateau[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2016, 82(6): 1846-1858.
- [16] WU YY, ZHOU SB, LI Y, NIU LH, WANG LQ. Climate and local environment co-mediate the taxonomic and functional diversity of bacteria and Archaea in the Qinghai-Xizang Plateau rivers[J]. Science of the Total Environment, 2024, 912: 168968.
- [17] 马素辉, 李卓仑, 王乃昂, 宁凯, 李孟. 地下水补给型湖泊表层沉积物矿物组成及其形成机制: 以巴丹吉林沙漠湖泊群为例 [J]. 湖泊科学, 2015, 27(4): 727-734.
- [18] MA SH, LI ZL, WANG NA, NING K, LI M. Mineralogical assemblages in surface sediments and its formation mechanism in the groundwater recharged lakes: a case study of lakes in the badain jaran desert[J]. Journal of Lake Sciences, 2015, 27(4): 727-734 (in Chinese).
- [19] 陈立, 王乃昂, 王浩, 董春雨, 陆莹, 路俊伟. 巴丹吉林沙漠湖泊与地下水化学参数初步研究 [J]. 中国沙漠, 2012, 32(2): 531-538.
- [20] CHEN L, WANG NA, WANG H, DONG CY, LU Y, LU JW. Spatial patterns of chemical parameters of lakes and groundwater in badain jaran desert[J]. Journal of Desert Research, 2012, 32(2): 531-538 (in Chinese).
- [21] BOLYEN E, RIDOUT 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, et al. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(8): 852-857.
- [19] NEARING JT, DOUGLAS GM, HAYES MG, MacDONALD J, DESAI DK, ALLWARD N, JONES CMA, WRIGHT RJ, DHANANI AS, COMEAU AM, LANGILLE MGI. Microbiome differential abundance methods produce different results across 38 datasets[J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 342.
- [20] 许晴, 张放, 许中旗, 贾彦龙, 尤建民. Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数若干特征的分析及“稀释效应”[J]. 草业科学, 2011, 28(4): 527-531.
- XU Q, ZHANG F, XU ZQ, JIA YL, YOU JM. Some characteristics of Simpson index and the Shannon-Wiener index and their dilution effect[J]. Pratacultural Science, 2011, 28(4): 527-531 (in Chinese).
- [21] 邵天杰, 赵景波, 董治宝. 巴丹吉林沙漠湖泊及地下水水化学特征[J]. 地理学报, 2011, 66(5): 662-672.
- SHAO TJ, ZHAO JB, DONG ZB. Water chemistry of the lakes and groundwater in the badain jaran desert[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2011, 66(5): 662-672 (in Chinese).
- [22] 马妮娜, 杨小平. 巴丹吉林沙漠及其东南边缘地区水化学和环境同位素特征及其水文学意义[J]. 第四纪研究, 2008, 28(4): 702-711.
- MA NN, YANG XP. Environmental isotopes and water chemistry in the badain jaran desert and in its southeastern adjacent areas, Inner Mongolia and their hydrological implications[J]. *Quaternary Sciences*, 2008, 28(4): 702-711 (in Chinese).
- [23] 邹佳慧, 孙标, 赵胜男, 潘学如, 叶博文. 内蒙古三大湖泊近 10 年水化学特征变化及影响因素分析[J]. 环境工程技术学报, 2024, 14(4): 1247-1259.
- ZOU JH, SUN B, ZHAO SN, PAN XR, YE BW. Analysis of changes in water chemistry characteristics and influencing factors of three major lakes in Inner Mongolia in the last decade[J]. *Journal of Environmental Engineering Technology*, 2024, 14(4): 1247-1259 (in Chinese).
- [24] 陆莹, 王乃昂, 李贵鹏, 李卓仑, 董春雨, 路俊伟. 巴丹吉林沙漠湖泊水化学空间分布特征[J]. 湖泊科学, 2010, 22(5): 774-782.
- LU Y, WANG NA, LI GP, LI ZL, DONG CY, LU JW. Spatial distribution of lakes hydro-chemical types in Badain Jaran Desert[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2010, 22(5): 774-782 (in Chinese).
- [25] LIU YQ, PRISCU JC, XIONG JB, CONRAD R, VICK-MAJORS T, CHU HY, HOU JZ. Salinity drives archaeal distribution patterns in high altitude lake sediments on the Tibetan Plateau[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(3): fiw033.
- [26] 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.
- [27] BANCIU HL, MUNTYAN MS. Adaptive strategies in the double-extremophilic prokaryotes inhabiting soda lakes[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2015, 25: 73-79.
- [28] 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[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 13332.
- [29] HAN R, ZHANG X, LIU J, LONG QF, CHEN LS, LIU DL, ZHU DR. Microbial community structure and diversity within hypersaline Keke Salt Lake environments[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 2017, 63(11): 895-908.
- [30] 张欣, 刘静, 沈国平, 龙启福, 韩睿, 朱德锐. 基于高通量测序研究青藏高原茶卡盐湖微生物多样性[J]. 微生物学通报, 2017, 44(8): 1834-1846.
- ZHANG X, LIU J, SHEN GP, LONG QF, HAN R, ZHU DR. Illumina-based sequencing analysis of microbial community composition in Chaka Salt Lake in Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Microbiology China*, 2017, 44(8): 1834-1846 (in Chinese).
- [31] OCHSENREITER T, PFEIFER F, SCHLEPER C. Diversity of Archaea in hypersaline environments characterized by molecular-phylogenetic and cultivation studies[J]. *Extremophiles*, 2002, 6(4): 267-274.
- [32] WANG YQ, LI WX, BAO GY, BAI MH, YE HK. Differences in archaeal diversity and potential ecological functions between saline and hypersaline lakes on Qinghai-Xizang Plateau were driven by multiple environmental and non-environmental factors beyond the salinity[J]. *BMC Microbiology*, 2024, 24(1): 153.
- [33] 张成君, 张宛漪, 张丽, 王小雨, IMBABAZI Berthe. 中国西部、东北地区湖泊沉积物中碳酸盐碳、氧和有机碳同位素组成及与环境的响应[J]. 矿物岩石地球化学通报, 2016, 35(4): 609-617, 607.
- ZHANG CJ, ZHANG WY, ZHANG L, WANG XY, BERTHE I. The characteristics of carbon and oxygen isotopes of carbonates and carbon isotopes of organic matter of bulk sediments and their responses to lake environments in western and Northeastern China[J]. *Bulletin of Mineralogy, Petrology and Geochemistry*, 2016, 35(4): 609-617, 607 (in Chinese).
- [34] DING RT, YANG N, LIU JG. The osmoprotectant switch of potassium to compatible solutes in an extremely halophilic Archaea *Halorubrum kocurii* 2020YC7[J]. *Genes*, 2022, 13(6): 939.
- [35] 冷钢, 袁林江, 李梦博, 杨丰丰. 硫酸盐还原环境下氮硫的生物转化及相互影响[J]. 环境科学与技术, 2023, 46(6): 52-61.
- LENG G, YUAN LJ, LI MB, YANG FF. Biotransformation and interaction of nitrogen and sulfur in sulfate reduction environment[J]. *Environmental Science & Technology*, 2023, 46(6): 52-61 (in Chinese).
- [36] 张玉鹏, 李建政, 刘凤琴, 刘崇, 施恩. 碳酸氢盐对嗜氢和嗜乙酸产甲烷菌的影响机制[J]. 中国环境科学, 2017, 37(5): 1937-1944.
- ZHANG YP, LI JZ, LIU FQ, LIU C, SHI E. Mechanisms of bicarbonate's effect on hydrogenotrophic and aceticlastic methanogens[J]. *China Environmental Science*, 2017, 37(5): 1937-1944 (in Chinese).