

DOI: 10.5846/stxb202010122601

李二阳, 马雪莉, 吕杰, 马媛, 吕光辉. 新疆天山北坡不同盐湖微生物菌群结构及其影响因素. 生态学报, 2021, 41(18): 7212-7225.

Li E Y, Ma X L, Lü J, Ma Y, Lü G H. Microbial community structure and its influencing factors of different salt lakes on the northern slope of Tianshan Mountains, Xinjiang. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(18): 7212-7225.

新疆天山北坡不同盐湖微生物菌群结构及其影响因素

李二阳¹, 马雪莉¹, 吕杰², 马媛^{1,3,*}, 吕光辉^{1,3}

1 新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046

2 新疆大学生命科学与技术学院, 乌鲁木齐 830046

3 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046

摘要:新疆分布的众多湖泊由于干旱气候成盐作用强烈,近半数已演化到盐湖发展阶段,不同盐湖中也因此蕴含着丰富的耐盐及嗜盐微生物资源。为更好的掌握新疆盐湖微生物资源分布规律及对环境因子变化的响应规律,利用高通量测序技术对新疆天山北坡 5 个不同演化阶段盐湖湖底沉积物中细菌、古菌多样性和菌群结构及其主要驱动因子进行研究,探讨盐湖演化过程中原核微生物群落结构变化规律。分别采集 5 个盐湖湖底沉积物样本,进行理化因子测试与细菌和古菌 16S rRNA 扩增子测序分析,比较不同盐湖理化性质和原核微生物菌群差异,并对原核微生物丰度与环境因子进行关联分析。实验结果表明:5 个盐湖湖底沉积物总盐和 Na⁺ 含量顺序为:巴里坤湖>伊吾湖>艾比湖>盐湖>柴窝堡湖,除艾比湖外其他四个盐湖沉积物均呈碱性。Alpha 多样性结果显示 5 个盐湖细菌 richness、chao1、ACE 和 shannon 丰富度指数均大于古菌相应丰富度指数,不同盐湖细菌丰富度指数差异较大,古菌丰富度指数差异相对较小。从 5 个盐湖湖底沉积物中共检测获得细菌 58 门、68 纲、138 目、253 科和 560 属,古菌 4 门、8 纲、12 目、21 科和 60 属,细菌以变形菌门为主,古菌以广古菌门为主。不同盐湖细菌和古菌优势属种类均不相同,巴里坤湖主要是一些嗜盐和耐盐细菌属,而伊吾湖主要是嗜盐和耐盐古菌属,PCoA 分析结果也表明不同盐湖微生物在 OTUs 水平有其独特菌群结构类型。RDA 和 Bioenv 分析结果表明,盐湖湖底沉积物中微生物菌群群落结构主要受 Na⁺ 和总盐 (TS) 浓度的影响,对细菌菌群结构影响较大,而古菌菌群结构可能受多种理化因子共同调节。此外,盐湖特殊卤水成分会对微生物群落结构产生重大影响。

关键词:天山北坡;盐湖;原核微生物;多样性;群落结构

Microbial community structure and its influencing factors of different salt lakes on the northern slope of Tianshan Mountains, Xinjiang

LI Eryang¹, MA Xueli¹, LÜ Jie², MA Yuan^{1,3,*}, LÜ Guanghui^{1,3}

1 College of Resource and Environment Sciences, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

2 College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

3 Key Laboratory of Oasis Ecology, Ministry of Education, Urumqi 830046, China

Abstract: There are many lakes in Xinjiang, but nearly half of the lakes have evolved to the stage of salt lake development because of the strong salt formation effect in arid climate. The different salt lakes contain rich resources of halophilic and halotolerant microorganisms. In order to better acquire the distribution of microbial resources and the response to environmental factors of salt lakes in Xinjiang, the bacterial and archaeal diversities of five salt lakes bottom sediment at different evolutionary stages of Xinjiang Tianshan north slope. The main driving factors were studied using the high-throughput sequencing technique in this paper to reveal the pattern of microbial community structure change during the salt

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31860149);新疆自然科学基金资助项目(2018D01C069)

收稿日期:2020-10-12; **网络出版日期:**2021-06-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 270943143@qq.com

lake evolution process. The sediment samples from the bottom of five salt lakes were collected, the sediment properties were tested, and the bacterial and archaeal 16S rRNA gene were sequenced. In the five salt lakes, the differences of sediment properties and microbial community structure were compared and the correlation of microbial richness and environmental factors sediment was analyzed. The results showed that the order of total salt and Na^+ content in the bottom sediments of the five salt lakes was Barkol lake>Yiwu lake>Ebinur lake>Yanhu lake>Chaiwobao lake. The sediments of other four salt lakes are alkaline except Ebinur lake. Alpha diversity displayed that the bacterial richness, chao1, ACE and Shannon richness indexes of the five salt lakes were all higher than the corresponding richness indexes of archaea. The diversity of bacterial richness indexes was greater than that of archaeal richness indexes in these lakes. Through the annotation with sliva database, the bacterial and archaeal communities containing 58 phyla, 68 classes, 138 orders, 253 families, 560 genera and 4 phyla, 8 classes, 12 orders, 21 families, 60 genera, respectively, were found in the bottom sediments of the five salt lakes, in which Proteobacteria was the main phylum of bacteria and Euryarchaeota was the main phylum of archaea. The dominant genus of bacteria and archaea in different salt lakes are different, for example, Barkol lake was mainly some halophilic and halotolerant bacterial genus and Yiwu lake was mainly some halophilic and halotolerant archaeal genus. The PCoA analysis results also demonstrated that the different salt lakes had their unique microbial community structure at the operational taxonomic units (OTUs) level. The results of RDA and Bioenv analysis showed that the microbial community structure in the sediments of the salt lake bottom was mainly affected by the Na^+ and total salt concentration, while the archaeal community might be regulated by many physical and chemical factors. Moreover, the special brine components of the salt lake would have a significant impact on the microbial community structure.

Key Words: Tianshan north slope; salt lake; prokaryotic microbial; diversity; community structure

新疆面积大于 1 km^2 的天然湖泊有 139 个,20 世纪 50 年代以来受干旱气候和上游农业灌溉用水的影响,成盐作用强烈,近半数湖泊已演化到盐湖发展阶段,许多盐湖甚至发展到自析盐阶段^[1-3]。根据湖水含盐量的大小,可将新疆湖泊划分为淡水湖、微咸水湖(半咸水湖)、咸水湖和盐湖(卤水湖)四大类型,湖水总盐含量 $\leq 1 \text{ g/L}$ 称为淡水湖,2—34 g/L 称为半咸水湖,35—49 g/L 称为咸水湖,50 g/L 以上即为盐湖^[1]。另外新疆湖泊多形成于盆地及风蚀作用形成的丘间洼地,基岩持续风化和淋滤以及地史上古盐的淋溶,对湖泊盐分不断进行补给,不同湖泊成盐母质的差异,造成湖水化学成分的差异,形成了包括碳酸盐、硫酸盐、硼酸盐、氯化物和硝酸盐类多类型蒸发盐类的沉积,特别是硝酸盐类沉积矿物,是新疆盐湖所独有的^[1,3]。盐湖作为高盐浓度的特殊环境,含有多种极端嗜盐微生物,盐环境下微生物群落适应高盐离子环境,盐离子对微生物群落的多样性和组成起着重要作用^[4],但不同盐湖水化学性质差异是否制约微生物多样性未见报道。因此,研究盐湖水化学性质对微生物菌群结构及演变的影响,同时掌握盐湖微生物种质资源分布规律,对盐湖资源开发利用具有重要意义^[5-6]。

新疆不同盐湖中蕴含着丰富的耐盐及嗜盐微生物资源,但针对这一资源的研究较少,早期研究成果多以嗜盐微生物纯培养工作为主^[7-8]。近些年采用克隆文库技术对新疆盐湖微生物菌群结构开展了有意义的研究,但克隆文库技术通量较小,仅能获得湖泊主要微生物菌群,无法准确获得微生物群落结构与环境因子互作关系^[9-11]。近几年高通量测序技术快速发展,并成功应用于青藏高原盐湖微生物多样性研究^[12-13],但利用高通量测序技术研究新疆盐湖微生物多样性研究鲜有报道。

现有研究显示不同湖泊成盐母质的差异,造成湖水化学成分的差异,从而影响湖泊原核微生物菌群结构。此外在盐湖发展过程中,随湖水盐浓度变化,微生物菌群结构动态变化过程无法还原。基于上述研究现状,本文拟解决以下两个主要科学问题,一是新疆天山北坡 5 个不同盐浓度湖泊湖底沉积物细菌和古菌多样性及菌群结构变化规律及特点。二是新疆天山北坡不同盐湖湖底沉积物菌群结构的主要环境驱动因子。

1 材料与方法

1.1 样品采集

2019 年 8 月分别对新疆天山北坡艾比湖(82°45′48″E, 44°55′4″N)、柴窝堡湖(87°53′35″E, 43°31′28″N)、盐湖(88°8′17″E, 43°23′39″N)、巴里坤湖(92°46′52″E, 43°36′26″N)和伊吾湖(94°14′46″E, 43°21′47″N) 5 个湖泊湖底沉积物进行采集, 5 个盐湖采样位置如图 1 所示。艾比湖、柴窝堡湖、盐湖、巴里坤湖和伊吾湖后文分别按 EB、CWB、YH、Bar 和 YW 简称表示。每个湖泊采集湖水下 3 份沉积物样本, 采集深度为湖底 0—20 cm 湖底底泥, 采集后装入无菌聚丙烯折角袋中均匀混合, 每份样品间隔均超过 30 m。沉积物样本车载冰箱 4℃ 运载至实验室。每个样本分成两个部分, 一部分样品进行理化性质测试, 另一部分样品进行总 DNA 提取进行扩增子测序分析。

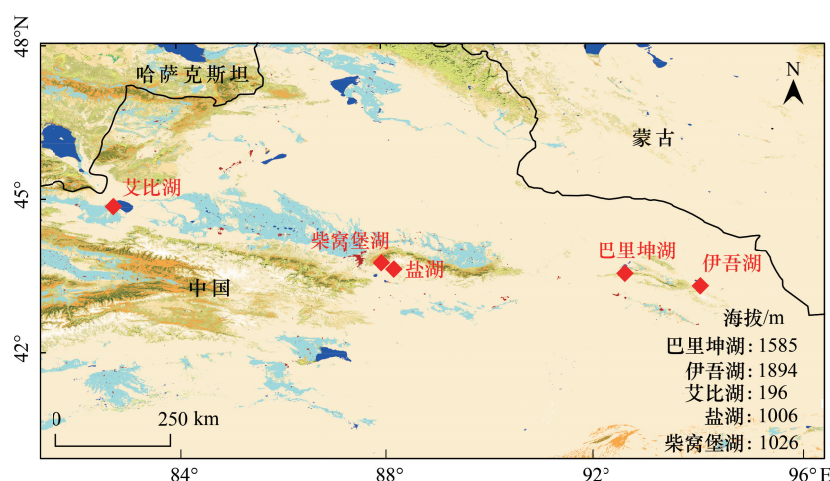


图 1 采样点位置图

Fig.1 Sampling sites

1.2 研究方法

1.2.1 湖底沉积物理化因子分析

将湖底沉积物自然晾干后 60℃ 烘干, 研磨后分别过 100 目筛, 用于理化性质测定。酸碱度采用 pH 计法, Na^+ 、 K^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 离子采用火焰光度计法测定, Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 CO_3^{2-} 、 HCO_3^- 离子采用滴定法, 可溶性总盐 (TS) 采用质量法^[14]。

1.2.2 湖底沉积物基因组 DNA 提取

采用 FastDNA® SPIN Kit for Soil 土壤基因组 DNA 提取试剂盒对样本中基因组 DNA 进行提取, 操作步骤按照试剂盒说明进行。基因组 DNA 利用琼脂糖凝胶检测 DNA 的长度和完整性, 利用 NanoDrop 2000 检测 DNA 的浓度和纯度, 符合要求后委托诺禾致源进行扩增子测序分析。

1.2.3 PCR 扩增及扩增子测序

基于 Ion S5™ XL 测序平台, 利用单端测序的方法对样本中细菌和古菌进行扩增子测序分析。细菌为 16S V4—V5 区, 测序引物为 515f/926r^[15]。古菌为 16S V4 区, 测序引物为 Arch519F/Arch915R^[16-17]。使用带 10 bp Barcode 序列的简并引物对不同的样本进行扩增, 根据 PCR 产物浓度进行等量混样, 混匀后样本进行琼脂糖胶电泳, 切割目标条带, 使用 Thermo Fisher 公司 GeneJET 胶回收试剂盒对产物进行回收纯化。纯化样本使用 Thermo Fisher 公司的 Ion Plus Fragment Library Kit 试剂盒进行文库构建, 构建好的文库经过 Qubit 定量和文库检测合格后, 进行测序分析。柴窝堡湖、盐湖、艾比湖、巴里坤湖和伊吾湖细菌注册号为: PRJNA662635;

古菌注册号为:PRJNA662632。

1.2.4 不同盐湖原核微生物菌群结构分析

测序原始数据使用 Cutadapt 软件^[18]对低质量序列进行剪切,根据 Barcode 序列拆分不同样本,并截去 Barcode 和引物序列。再使用 vsearch^[19]软件将测序数据与物种注释数据库进行比对去除嵌合体序列获得有效数据用于后续分析。利用 Uparse^[20]软件对所有样品有效数据按照 97% 进行聚类,聚类生成 OTUs (Operational Taxonomic Units) 数据集,筛选数据集中出现频数最高的序列作为代表序列。代表序列采用 Mothur 软件与 SILVA 数据库^[21]进行物种注释,在界、门、纲、目、科、属不同分类水平上进行分析。

1.2.5 数据分析

用 R 语言绘制环境因子和 Alpha 多样性箱线图,门和纲水平百分比堆积图,Tukey HSD 检验 (multcomp 包) 进行多重比较,添加显著性 ($P \leq 0.05$) 标记;phetmap 函数 (phetmap 包) 绘制属水平热图;基于 UPGMA 聚类 and Unweighted Unifrac 距离进行 PCoA (principal co-ordinates analysis) 分析;使用环境因子和门水平丰度数据进行 RDA (redundancy analysis) 分析;通过 Bioenv 函数 (vegan 包) 分析影响盐湖微生物群落结构多样性的环境因子组合,并进行 mantel 检验。

2 结果与分析

2.1 不同盐湖湖底沉积物理化性质

5 个盐湖湖底沉积物理化性质如图 2 所示,其中伊吾湖和巴里坤湖可溶性总盐含量最高,柴窝堡湖总盐含量最低,不同盐湖采样点平均总盐含量大小为:巴里坤湖 (193.40 mg/g) > 伊吾湖 (185.60 mg/g) > 艾比湖 (96.30 mg/g) > 盐湖 (19.31 mg/g) > 柴窝堡湖 (2.50 mg/g)。新疆盐湖湖水中阳离子以 Na^+ 为主,阴离子多以 Cl^- 和 SO_4^{2-} 为主。巴里坤湖浅水相中含有大量芒硝 ($\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$)^[22],从图 2 可以发现巴里坤湖 Na^+ 和

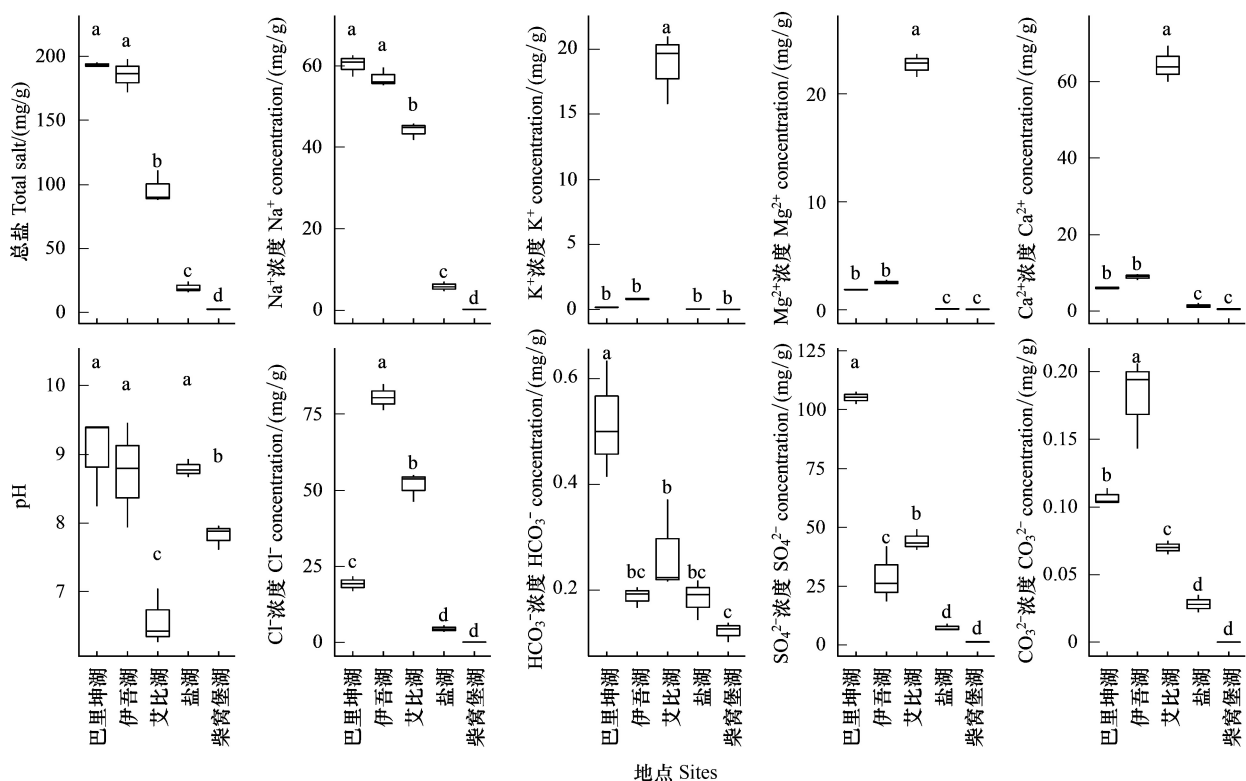


图 2 五个盐湖湖底沉积物理化因子 ($n=3$)

Fig.2 Sediment properties at the bottom of five salt lakes ($n=3$)

SO_4^{2-} 离子浓度显著高于其它湖泊。另外艾比湖富含氯镁石($\text{MgCl}_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$)、水氯镁石($\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$)和白云石($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$)^[3],从图2可以看到艾比湖中 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 离子显著高于其它湖泊, Cl^- 含量也较高。除艾比湖外,其余四个盐湖湖水或沉积物均呈碱性。

2.2 不同盐湖湖底沉积物原核微生物多样性及群落结构

2.2.1 测序数据分析

5个盐湖湖底沉积物细菌和古菌 16S rRNA 扩增子测序原始数据每个样本为8万条左右,经质控,聚类及物种注释,绘制稀释曲线。从稀有度曲线来看,所有样本在测序范围内均趋于饱和,表明测序量合理,能够比较真实地反映沉积物中原核微生物群落结构。细菌和古菌测序引物均扩增出了细菌和古菌两界微生物,细菌测序结果中古菌 OTUs 比例较低,但古菌测序结果中细菌 OTUs 比例较高,为了更好的研究湖底沉积物中细菌和古菌群落结构变化趋势,在分析时剔除相应古菌和细菌 OTUs,抽平后进行分析。另外细菌和古菌测序覆盖率均高于99%,表明测序深度能代表样本的真实情况。

2.2.2 沉积物中原核微生物多样性

Alpha 多样性计算结果显示(图3),5个盐湖湖底沉积物中细菌和古菌的多样性指数随总盐浓度的变化趋势不同。细菌的6个多样性指数与湖底沉积物总盐浓度呈相反的变化趋势(巴里坤湖除外),总盐浓度增大则细菌多样性下降;古菌的6个多样性指数在总盐浓度最高或最低时多样性更大。伊吾湖湖底沉积物细菌的 Alpha 多样性最低,多个丰富度指数显示其细菌群落丰度较低,Simpson 指数显示其细菌菌群结构不均匀,PD(PD whole tree)指数显示其菌群进化差异最小;古菌的群落丰度和进化差异和细菌一致,Simpson 指数显示其古菌群落结构比较均匀。巴里坤湖细菌多个丰富度指数和 PD 指数较低,Simpson 指数反而高,显示其细菌群落丰富度和进化差异尽管低,但是群落结构比较均匀;古菌的 Alpha 多样性指数皆较高,显示其不仅古菌群落丰富度和进化差异较大,而且群落结构均匀。柴窝堡湖细菌 Alpha 多样性指数最高,古菌 Alpha 多样性指数都较高,显示其细菌和古菌群落丰富度和进化差异较大,群落结构均匀。此外5个湖泊细菌 richness、chao1 和 ACE 丰富度指数远高于古菌,且细菌丰富度指数差异较大,古菌多样性指数差异相对较小。

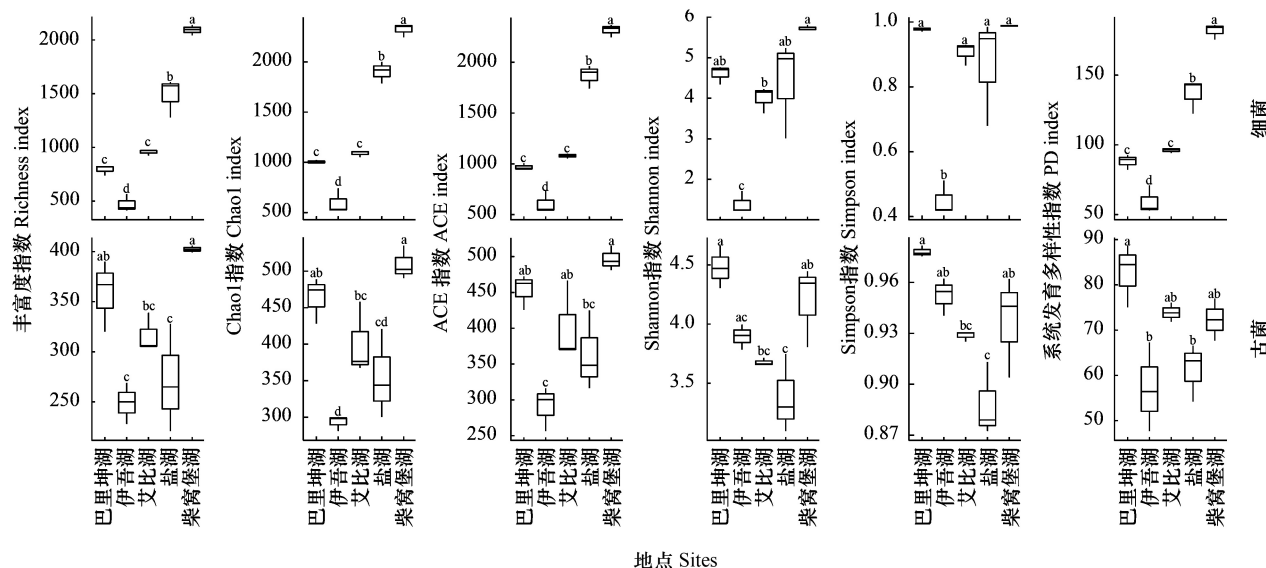


图3 5个盐湖湖底沉积中细菌和古菌 α 多样性指数($n=3$)

Fig.3 Alpha-diversity indices of bacterial and archaeal community of five salt lakes sediment ($n=3$)

ACE:基于丰度的覆盖估计值 Abundance-based coverage estimator;PD:系统发育多样性 Phylogenetic diversity

2.2.3 沉积物中原核微生物群落组成和结构

将5个盐湖湖底沉积物样本中的 OTUs 代表性序列在 SILVA 数据库中进行比对,在门、纲、目、科、属不同

的分类水平进行统计,共检测获得细菌 58 门、68 纲、138 目、253 科和 560 属;古菌 4 门、8 纲、12 目、21 科和 60 属。如图 4 所示,5 个盐湖细菌在门水平上相对丰度排名前 10 的分别为变形菌门(Proteobacteria)、蓝藻门(Cyanobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)、厚壁菌门(Firmicutes)、绿弯菌门(Chloroflexi)、未鉴定细菌(unidentified-bacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、异常球菌-栖热菌门(Deinococcus-Thermus)和酸杆菌门(Acidobacteria)。其中变形菌门为主要类群,在伊吾湖相对丰度达 92%,在盐湖相对丰度不足 25%,在不同盐浓度的湖泊当中所占比例差异较大。变形菌门共包含 γ -变形菌纲(Gammaproteobacteria)、 Δ -变形菌纲(Deltaproteobacteria)和 α -变形菌纲(Alphaproteobacteria) 3 个纲, γ -变形菌纲所占比例最大。除变形菌门以外,拟杆菌门和蓝藻门相对丰度在不同盐湖当中差别不大。从结果中可以看出,不同盐湖细菌丰度较高前 10 个门的相对丰度变化并非仅随总盐浓度高低发生规律性变化。

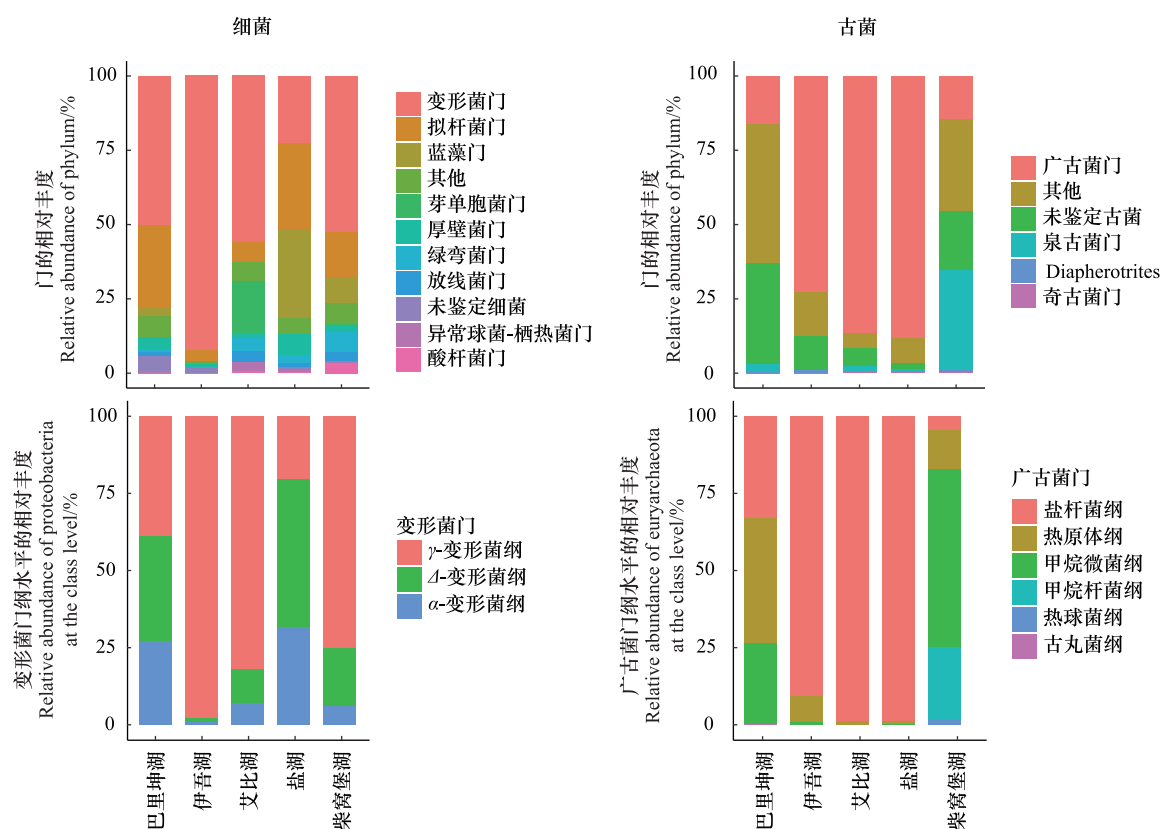


图 4 5 个盐湖湖底沉积中微生物相对丰度

Fig.4 The relative abundance of microbial community in five salt lakes sediment

5 个盐湖古菌在门水平进行分类,结果为广古菌门(Euryarchaeota)、Othes、未鉴定古菌(unidentified-Archaea)、泉古菌门(Crenarchaeota)、Diapherotrites 和奇古菌门(Thaumarchaeota)(图 4)。从 5 个盐湖湖底沉积物中鉴定出 4 个门的古菌,其中广古菌门为盐湖、艾比湖和伊吾湖古菌主要类群,泉古菌门为柴窝堡湖古菌主要类群,巴里坤湖多以未鉴定的古菌和其他门类为主。5 个湖泊相对丰度最高广古菌门共包含盐杆菌纲(Halobacteria)、热原体纲(Thermoplasmata)、甲烷微菌纲(Methanomicrobia)、甲烷杆菌纲(Methanobacteria)、热球菌纲(Thermococci)和古丸菌纲(Archaeoglobi)7 个古菌纲,其中 Halobacteria 纲占有很高的比例(图 4)。从结果中同样可以得出,不同盐湖古菌丰度较高门的相对丰度也不随总盐浓度高低发生规律性变化,不考虑总盐浓度最低的柴窝堡湖的话,随总盐浓度增大,广古菌门所占比例在降低,未鉴定的古菌门所占比例在增大。

根据 5 个盐湖湖底沉积物样本在属水平的物种注释及丰度信息,选取丰度排名前 35 的属,在样本和物种两个层面进行聚类分析,分别绘制细菌和古菌属水平聚类热图。湖底沉积物样本中细菌属水平菌群结构聚类

热图如图 5 所示,丰度前 35 个属分别属于细菌的 6 个门,其中放线菌门包含 1 个属、拟杆菌门 9 个属、蓝藻门 1 个属、异常球菌-栖热菌门 1 个属、厚壁菌门 3 个属、变形菌门 19 个属和未鉴定细菌 1 个属。古菌属水平聚类热图如图 5 所示,丰度前 35 个属分别属于古菌的 3 个门,泉古菌门 2 个属、Diapherotrites 1 个属、广古菌门 29 个属、未鉴定古菌 1 个属和 Unassigned 2 个属。聚类结果还显示不同盐湖均出现了相应的微生物菌群,不同盐湖细菌和古菌优势属种类均不相同,有其独特菌群结构类型。指示物种分析(Indicator Species Analysis)显示 5 个湖泊优势细菌属数量大小为:巴里坤湖>盐湖>艾比湖>柴窝堡湖>伊吾湖;5 个湖泊优势古菌属数量大小为:伊吾湖>艾比湖>巴里坤湖>盐湖=柴窝堡湖。其中伊吾湖的优势细菌属只有 1 个(*Stenotrophomonas*),而古菌优势属有 8 个。巴里坤湖的优势细菌属有 *Halothiobacillus*、*Desulfosalsimonas*、*Desulfovermiculus*、*Thioalkalivibrio*、*Tangfeifania*、*Dethiosulfatibacter*、*Roseovarius*、*Desulfonatrobacter* 和 *Desulfotignum*,优势细菌属均为嗜盐微生物属,其中一些属与硫元素代谢相关^[23]。巴里坤湖的优势古菌属有 *Methanolobus* 和 *Methanohalophilus*,与甲烷代谢相关^[24]。伊吾湖古菌中 *Halolamina*、*Halorubellus*、*Halapricum*、*Haloplanus*、*Halodesulfurarchaeum*、*Natronoarchaeum* 和 *Haloquadratum* 属占优势,也均是一些嗜盐古菌属。盐浓度高的巴里坤湖拥有更多的优势细菌属,盐浓度高的伊吾湖拥有更多的优势古菌属,盐浓度低的柴窝堡湖拥有的优势菌属较少。Simachew 等^[25]在盐浓度梯度增加时的研究显示两个最丰富的 OTU 在属水平上分别分为 *Halorubrum* 和 *Halorhabdus*,它们都属于古细菌嗜盐菌科。巴丹吉林沙漠盐湖沉积物中属水平上高丰度聚类分支主要集中在盐单胞菌科(Syntrophomonadaceae),超高盐度沉积物中的优势菌属是 *norank_Syntrophomonadaceae*,该菌属属于盐单胞菌科(Syntrophomonadaceae)^[26]。可以推断,随着盐湖盐浓度的升高,微生物群落会由不耐盐的微生物群落向耐盐或嗜盐微生物群落进行演化。

2.2.4 不同盐湖原核微生物群落构成比较分析

根据 5 个盐湖湖底沉积物样本所获 OTUs 的丰度信息,基于 Unweighted Unifrac 距离进行 PCoA(principal co-ordinates analysis)分析,结果显示 5 个盐湖湖底沉积物中原核微生物菌群在进化上的相似性及差异性。PCoA 分析结果如图 6 所示,5 个盐湖湖底沉积物中细菌在 OTUs 水平均表现为伊吾湖和巴里坤湖菌群结构较为相似,盐湖和柴窝堡湖菌群结构较为相似;古菌则是伊吾湖和盐湖菌群结构较为相似。

2.3 不同盐湖原核微生物多样性与环境因子相关性分析

用 R 语言将 5 个盐湖湖底沉积物样本中细菌丰度前 10 门和古菌丰度前 4 门与沉积物理化因子进行微生物环境因子分析,采用协方差矩阵进行计算,结果如图 7 所示。细菌群落 RDA 分析结果如图 7 所示,湖底沉积物理化性质会对细菌群落组成造成不同影响。 CO_3^{2-} 、TS、 Na^+ 、 Cl^- 和 SO_4^{2-} 离子浓度对伊吾湖细菌群落影响程度要大于巴里坤湖、艾比湖、盐湖和柴窝堡湖, CO_3^{2-} 、TS、 Na^+ 和 Cl^- 作用要大于 SO_4^{2-} ,对变形菌门微生物影响作用较为明显。此外 K^+ 、 Mg^{2+} 和 Ca^{2+} 对艾比湖细菌群落结构作用较大。古菌群落 RDA 分析结果如图 7 所示, Cl^- 、 SO_4^{2-} 和 HCO_3^- 影响了 5 个盐湖古菌群落结构, SO_4^{2-} 和 HCO_3^- 对巴里坤湖古菌群落结构影响较大, Cl^- 、 CO_3^{2-} 和 Na^+ 对伊吾湖古菌群落结构影响较大, K^+ 、 Mg^{2+} 和 Ca^{2+} 对艾比湖和盐湖古菌群落结构影响较大,此外多数理化因子与泉古菌门是负相关的,尤其是 Cl^- 、 CO_3^{2-} 、TS 和 Na^+ 。

2.4 环境因子对盐湖湖底沉积物菌群结构的影响

采用 Bioenv 函数计算不同盐湖湖底沉积物中原核微生物群落结构的距离矩阵和不同环境因子的距离矩阵,计算两个距离之间的相关系数,分析影响盐湖微生物群落结构多样性的环境因子组合。结果如表 1、表 2 所示,其中经度和纬度数据使用邻体矩阵主坐标分析(principal coordinates of neighbour matrices, PCNM)的方法转换成空间变量矩阵。 Mg^{2+} 、 Na^+ 和 TS 的集合对细菌群落变化影响最为明显,相关系数最高为 0.8920, Mantel 检验显示该组合对细菌群落变化的影响具有极显著性($P=0.001$)。 Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^+ 、TS 和 latitude 的组合对古菌群落变化影响最为明显,相关系数最高为 0.7048, Mantel 检验显示这些环境因子组合对

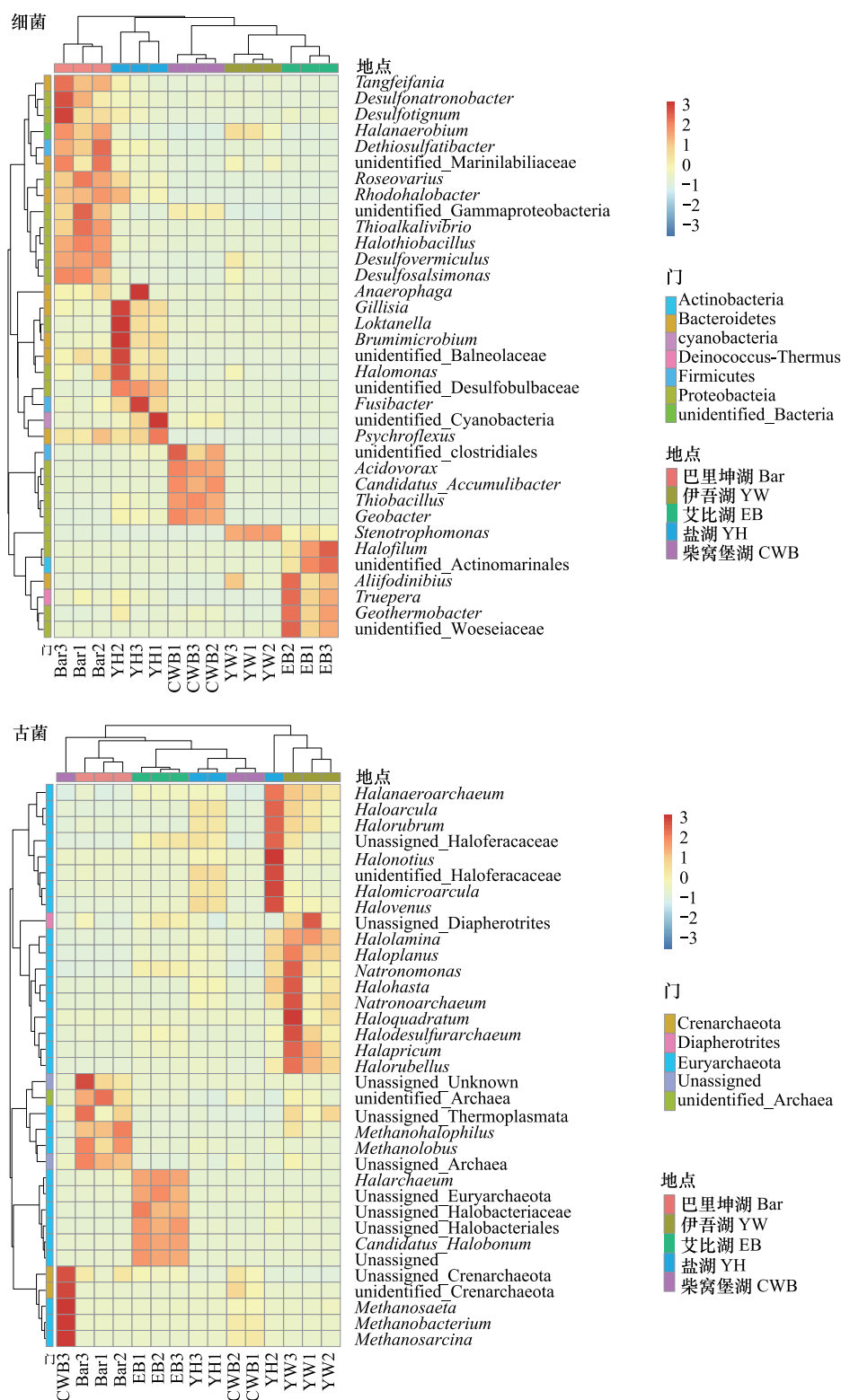


图 5 5 个盐湖湖底沉积中微生物属水平相对丰度聚类热图

Fig.5 Top 35 genera heatmaps of microbial community in five salt lakes sediment

属图例 (自上而下、自左至右, 仅列出有对应中文名称的属): 盐厌氧菌属 *Halanaerobium*; 玫瑰杆菌属 *Roseovarius*; 硫碱弧菌属 *Thioalkalivibrio*; 盐硫杆菌属 *Halothiobacillus*; 盐单胞菌属 *Halomonas*; 小纺锤状菌属 *Fusibacter*; 冷弯菌属 *Psychroflexus*; 嗜酸菌属 *Acidovorax*; 硫杆菌属 *Thiobacillus*; 土杆菌属 *Geobacter*; 寡养单胞菌属 *Stenotrophomonas*; 特吕珀菌属 *Truepera*; 盐盒菌属 *Haloarcula*; 盐红菌属 *Halorubrum*; 盐薄片菌属 *Halolamina*; 盐盘菌属 *Haloplanus*; 盐碱单胞菌属 *Natronomonas*; 盐方菌属 *Haloquadratum*; 甲烷嗜盐菌属 *Methanohalophilus*; 甲烷叶菌属 *Methanolobus*; 甲烷鬃菌属 *Methanosaeta*; 甲烷杆菌属 *Methanobacterium*; 甲烷八叠球菌属 *Methanosarcina*

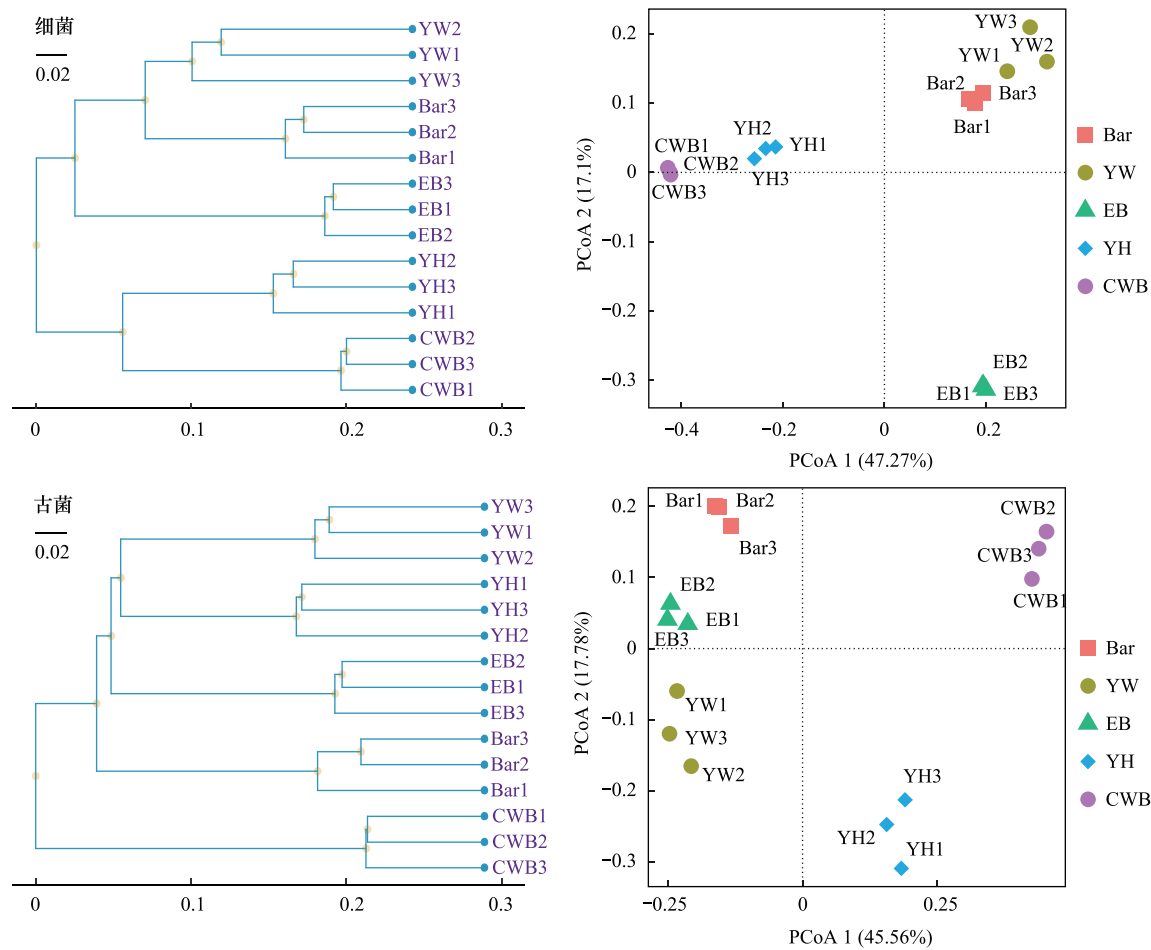


图 6 5 个盐湖湖底沉积物中微生物 OTUs UPGMA 聚类 and 主坐标分析

Fig.6 UPGMA cluster and principal co-ordinates analysis of microbial community at OTU levels in five salt lakes sediment

古菌菌群变化的影响具有极显著性($P=0.001$)。Bioenv 分析结果显示,盐湖湖底沉积物理化因子组合与原核微生物菌群结构的相关性程度要大于地理位置及海拔。

表 1 不同环境因子组合与细菌群落结构的相关关系

因子组合 Different combination of environmental factors	相关系数 Correlation coefficient	Mantel 检验	
		rM	P
Na ⁺	0.821	0.5807	0.001
Na ⁺ +TS	0.8273	0.5614	0.001
Mg ²⁺ +Na ⁺ +TS	0.892	0.5879	0.001
Cl ⁻ +Mg ²⁺ +Na ⁺ +TS	0.8657	0.7155	0.001
Cl ⁻ +Mg ²⁺ +Na ⁺ +CO ₃ ²⁻ +TS	0.8731	0.697	0.001
Cl ⁻ +Mg ²⁺ +Na ⁺ +CO ₃ ²⁻ +TS+经度	0.8342	0.7611	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +Mg ²⁺ +Na ⁺ +CO ₃ ²⁻ +TS	0.8863	0.709	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +Mg ²⁺ +Na ⁺ +CO ₃ ²⁻ +TS+经度	0.8246	0.7642	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +Mg ²⁺ +Na ⁺ +CO ₃ ²⁻ +TS+纬度+经度	0.7825	0.7487	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +Mg ²⁺ +Na ⁺ +HCO ₃ ⁻ +CO ₃ ²⁻ +TS+纬度+经度	0.7613	0.7471	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +K+Mg ²⁺ +Na ⁺ +HCO ₃ ⁻ +CO ₃ ²⁻ +TS+纬度+经度	0.6526	0.7236	0.001
pH+Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +K+Mg ²⁺ +Na ⁺ +HCO ₃ ⁻ +CO ₃ ²⁻ +TS+纬度+经度	0.5472	0.7005	0.001
pH+Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +K+Mg ²⁺ +Na ⁺ +HCO ₃ ⁻ +CO ₃ ²⁻ +TS+纬度+经度+海拔	0.4573	0.6711	0.001

TS: 总盐 Total salt

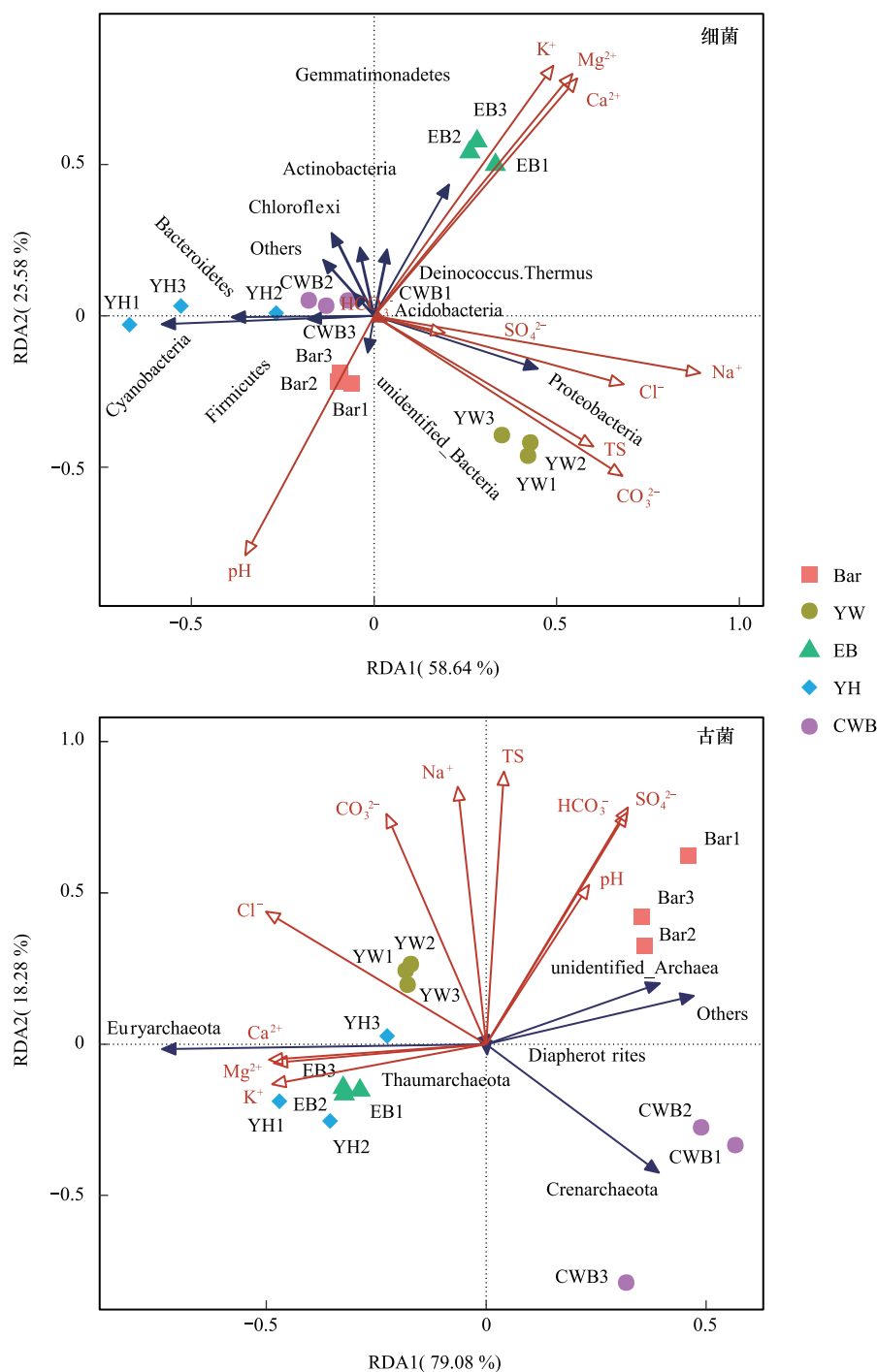


图7 5个盐湖湖底沉积物中原核微生物种类与理化因子相关性分析

Fig.7 Correlation analysis of prokaryotic microorganisms and chemical properties in five salt lakes sediment

3 讨论

分子生态学研究能够很好的揭示不同地域、不同湖泊现有演化阶段条件下微生物群落特征,但很难针对一个特定盐湖,研究它在历史进化(咸化或淡化)过程中微生物群落结构的变化。2014年 Izhitskiy 等^[27]采集了咸海不同湖泊样本进行分析,发现不同湖泊虽起源相同,但水流补给等因素不同,导致不同湖泊盐度存在较大差异,微生物群落结构也表现出不同的特征。Shurigin 等^[28]也发现大咸海中具有独特的群落结构。

Simachew 等^[25]在研究苏打浓缩池中盐浓度增加时原核微生物多样性时发现随着盐度的增加,观察到从细菌到古菌的显著群落转移。目前的研究代表了时间和空间上的“快照”,微生物的多样性可能会随着季节和持续的干旱或降雨而改变^[28],无法经历湖泊整个进化过程,所以只有通过现代湖泊微生物群落结构的研究推演盐湖进化过程中微生物菌落结构变化规律^[29]。因此,本文采用高通量测序技术研究新疆天山北坡 5 个不同盐浓度湖泊湖底沉积物微生物菌群结构,从而推演新疆天山北坡盐湖进化过程中微生物菌群结构演变成因。

表 2 不同环境因子组合与古菌群落结构的相关关系

Table 2 The relationship between different combination of environmental variables and Archaeal community

因子组合 Different combination of environmental factors	相关系数 Correlation coefficient	Mantel 检验	
		rM	P
Na ⁺	0.6086	0.4629	0.004
Na ⁺ +TS	0.601	0.4844	0.001
SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +CO ₃ ²⁻	0.675	0.7174	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +TS	0.6883	0.6845	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +Na ⁺ +纬度	0.7019	0.7501	0.001
SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +K+Na ⁺ +CO ₃ ²⁻ +TS	0.6994	0.6898	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +Mg ²⁺ +Na ⁺ +TS+纬度	0.7048	0.7356	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +Mg ²⁺ +Na ⁺ +HCO ₃ ⁻ +TS+纬度	0.7002	0.7304	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +Mg ²⁺ +Na ⁺ +HCO ₃ ⁻ +CO ₃ ²⁻ +TS+纬度	0.6827	0.72	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +K+Mg ²⁺ +Na ⁺ +HCO ₃ ⁻ +CO ₃ ²⁻ +TS+纬度	0.6451	0.7218	0.001
Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +K+Mg ²⁺ +Na ⁺ +HCO ₃ ⁻ +CO ₃ ²⁻ +TS+纬度+海拔	0.5445	0.7133	0.001
pH+Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +K+Mg ²⁺ +Na ⁺ +HCO ₃ ⁻ +CO ₃ ²⁻ +TS+纬度+海拔	0.4615	0.7184	0.001
pH+Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ +Ca ²⁺ +K+Mg ²⁺ +Na ⁺ +HCO ₃ ⁻ +CO ₃ ²⁻ +TS+纬度+经度+海拔	0.3899	0.7277	0.001

3.1 盐湖湖底沉积物微生物多样性与结构

天山以北的准噶尔盆地,地形向西北开口,未完全封闭,使得来自大西洋的盛行西风 and 来自北冰洋的气流,能够顺着山口进入,向南碰到天山北坡抬升,从而形成地形雨,产生降水。天山北坡的降水量要多于天山南坡,使得天山北坡的水分条件比南坡要好。此外天山北坡中山带生长有针叶森林,针叶森林涵养了大量水源,也正因如此天山北坡形成较多的天然湖泊。实验选取的天山北坡 5 个盐湖细菌在门水平上相对丰度依次为变形菌门、蓝藻门、拟杆菌门、芽单胞菌门、厚壁菌门、绿弯菌门、放线菌门、异常球菌-栖热菌门以及酸杆菌门,其中变形菌门为主要类群。张彦茹^[30]采用克隆文库法研究内蒙古浑善达克地区桑根达来、达各淖和扎格斯台淖三个盐碱湖湖水细菌群落结构时发现,桑根达来盐碱湖细菌群落主要以变形菌门为主,达各淖盐湖主要以蓝藻门为主,扎格斯台淖盐湖主要以放线菌门为主。Ben 等^[31]采用高通量扩增子测序的方法研究突尼斯南部杰里德大盐湖雨季湖底沉积物微生物菌群结构时,结果显示沉积物中细菌群落以变形菌门为主。多个研究发现,盐湖细菌类群中多以变形菌门、厚壁菌门、拟杆菌门和酸杆菌门为主^[32],但因各个盐湖理化成分差异,造成优势类群比例方面有所不同。将本研究 5 个盐湖与青藏高原茶卡盐湖和小柴旦盐湖湖底沉积物中细菌菌群结构研究结果进行比对,青藏高原两个盐湖海拔分别为 3017 m 和 3171 m,厚壁菌门为主要细菌类群,因此推测除理化成分影响外,海拔也会对菌群结构造成影响。

5 个盐湖古菌在门水平上相对丰度依次为广古菌门、泉古菌门、Diapherotrites 和奇古菌门。张欣等^[12]在研究茶卡盐湖湖底沉积物古菌类群时发现,古菌主要属于广古菌门(96.5%)、盐纳古菌门(1.13%)和未确定分类地位的古菌门(2.16%)。刘静等^[13]在研究小柴旦盐湖湖底沉积物中古菌群落结构时,主要类群为沃斯古菌门(80.84%)、广古菌门(7.55%)、奇古菌门(0.95%)和其他(0.67%)。此外,邵冠军^[33]对艾比湖湖底沉积物的古菌多样性进行研究,发现古菌类群多集中在广古菌门(96.6%),其次为盐纳古菌门(1.1%)。而本次研究 5 个湖泊中均未扩增出盐纳古菌门,分析发现进行研究所采用的简并引物不同,会造成研究结果的不同,甚至会导致研究结果物种相对丰度有所差异^[34]。此外对 5 个盐湖的古菌 Alpha 多样性指数比较发现,

richness、ACE 和 chao1 丰富度指数不像细菌对应丰富度指数那样存在很大的差异,这与孙超^[35]研究新疆玛纳斯盐湖和阿洪库鲁木湖原核微生物多样性类似。5 个盐湖中细菌的多样性远高于古菌,与赵婉雨^[36]在达布逊盐湖和刘静^[13]在小柴旦盐湖的研究一致。

巴里坤湖的优势细菌属中 *Halothiobacillus* 有部分菌株是嗜盐的^[37]; *Desulfosalsimona*^[38] 从盐湖沉积物中分离出,具有嗜盐、硫酸盐还原能力; *Desulfovermiculus*^[39] 兼性化能自养、中度嗜盐、具有硫酸盐还原能力; *Desulfonatronobacter*^[40] 是来自苏打盐湖的嗜盐异养硫酸盐还原菌,这与巴里坤湖湖底沉积物中的盐浓度和 SO_4^{2-} 也是 5 个湖泊中最高的相互印证,说明盐湖特殊卤水成分会对微生物群落结构产生重大影响,盐碱湖中的微生物硫循环特别活跃^[26]。巴里坤湖和伊吾湖的共有优势细菌属为盐厌氧菌 (*Halanaerobium*), *Halanaerobium* 是盐湖沉积物中常见的专性厌氧嗜盐菌^[41]; 巴里坤湖和伊吾湖未发现具有显著性的共有优势古菌属。巴里坤湖和伊吾湖都有高的盐浓度,但属水平菌群结构差异很大,巴里坤湖主要在细菌界出现嗜盐或耐盐菌属,而伊吾湖主要在古菌界出现嗜盐或耐盐菌属,如 *Halorubellus*^[42]、*Halapricum*^[43]、*Haloplanus* 等^[44]。盐浓度较低的盐湖、柴窝堡湖和艾比湖则没有出现较多的嗜盐或耐盐菌属。盐单胞菌属 (*Halomonas*) 是盐湖的优势属之一,吴海平等^[45] 发现 *Halomonas* 在新疆达坂盐湖、罗布泊盐湖和四川大古盐井中均有分布,并且都属于优势菌群。杨珊珊等^[46] 通过分离培养的方法研究巴里坤湖沉积土壤中细菌发现芽孢杆菌属 (*Bacillus* 占 68.00%) 是巴里坤湖的绝对优势菌属而我们通过高通量测序的方式发现 *Bacillus* 属丰度特别低。

3.2 5 个盐湖湖泊菌群结构主要驱动因子

本研究所包含的 5 个盐湖中盐湖、柴窝堡湖、巴里坤湖和伊吾湖均属于天山山间盆地湖泊,艾比湖属于准噶尔盆地中的湖泊。除艾比湖有河流对湖水进行补给外,其余四个天山山间盆地湖泊湖水主要依赖天山冰雪融水渗入地下后,沿湖由地下水、泉水形成沼泽小溪进行补给^[47]。5 个湖泊沉积物中 CO_3^{2-} 和 HCO_3^- 含量均较低,冰雪融水携带阴阳离子在岩层中交替吸附作用,因此盐湖中阳离子以 Na^+ 为主,阴离子多以 Cl^- 和 SO_4^{2-} 为主,因此新疆盐湖多以氯化物盐湖、硫酸-氯化物盐湖为主。但也因为地史古盐湖化学成分的差异,造成现代盐湖化学成分差异,如本研究中艾比湖。研究结果显示细菌在 Mg^{2+} 、 Na^+ 和 TS 的组合下相关性达到最大为 0.8920,古菌在 Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^+ 、TS 和纬度组合下相关性达到最大为 0.7048,说明 Na^+ 和 TS 浓度对细菌菌群结构影响较大,而古菌菌群结构可能受多种理化因子共同调节。该研究结果与李璐等^[48] 在研究沙漠盐湖微生物多样性中发现矿化度是碱性盐湖中细菌群落结构的控制因素,古菌的分布是由多个环境因子综合影响的一致。李悦在研究巴丹吉林沙漠盐碱湖沉积物微生物多样性时发现,古菌多样性受到多种因素综合影响,且与盐度没有明显关联^[26],我们在门水平的 RDA 分析中也发现盐度对古菌的相关性不显著。此外 RDA 分析结果显示 K^+ 、 Mg^{2+} 和 Ca^{2+} 对艾比湖原核微生物菌群结构影响最为显著,指标物种分析显示 SO_4^{2-} 浓度最高的巴里坤湖优势细菌属多是与硫代谢相关的,表明当湖水化学成分出现差异,会导致菌群结构特异演化。盐浓度高的巴里坤湖和伊吾湖出现更多的嗜盐或耐盐菌属,并且占优势,盐浓度较低的盐湖和柴窝堡湖则没有,从菌群属水平说明了盐度是这 5 个湖泊菌群结构的主要驱动因子。

4 结论

新疆湖泊受干旱气候等因素的影响,成盐作用强烈,加之近半个世纪湖泊上游农业引水灌溉,加剧了盐湖的演化过程。盐湖在演化发展过程中,极端嗜盐菌可能会在低盐离子浓度环境中存活,但可能不占据优势生长地位,从而造成在不同环境中种类的差异^[49]。因此本研究结果显示新疆天山北坡盐湖湖底沉积物中细菌群落结构主要受 Na^+ 和 TS 浓度影响,古菌群落结构主要受 Na^+ 和 TS 浓度影响外,还受其他理化因子共同影响,5 个盐湖均演化出了相应的微生物菌群,不同盐湖细菌和古菌优势属种类均不相同,有其独特菌群结构类型。其中盐湖中特殊卤水成分会对微生物群落结构产生重大影响,从而孕育特殊的微生物资源,对开发利用极端微生物资源提供参考。

参考文献 (References):

- [1] 郑喜玉. 新疆盐湖的形成演化环境. 盐湖研究, 1993, 1(1):1-10.
- [2] 张明刚. 新疆盐湖卤水水化学特征研究. 盐湖研究, 1993, 1(1):17-32.
- [3] 郑喜玉, 刘建华. 新疆盐湖卤水成分及其成因. 地理科学, 1996, 16(2):115-123.
- [4] Liu K H, Ding X W, Tang X F, Wang J J, Li W J, Yan Q Y, Liu Z H. Macro and microelements drive diversity and composition of prokaryotic and fungal communities in hypersaline sediments and saline-alkaline soils. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9:352.
- [5] 曹露芬, 殷婷婷, 袁振亚, 严雨薇, 谢凡凡, 许心怡, 徐方敏, 温洪宇. 基于高通量测序的陕西花马池和苟池微生物群落多样性分析. 生物技术通讯, 2016, 27(3):374-380.
- [6] 朱德锐, 刘建, 韩睿, 沈国平, 杨芳, 龙启福, 刘德立. 青海湖嗜盐微生物系统发育与种群多样性. 生物多样性, 2012, 20(4):495-504.
- [7] 崔恒林, 杨勇, 迪丽拜尔·托乎提, 周培瑾, 刘双江. 新疆两盐湖可培养嗜盐古菌多样性研究. 微生物学报, 2006, 46(2):171-176.
- [8] 许学伟, 吴敏, 吴月红, 张会斌. 新疆阿牙克库木湖可培养嗜盐古菌的种群结构. 生态学报, 2007, 27(8):3119-3123.
- [9] 吕杰, 吕光辉, 马媛. 新疆艾比湖沉积物中免培养放线菌的多样性. 微生物学报, 2016, 56(9):1426-1433.
- [10] 邓丽娟, 娄恺, 曾军, 徐赢华, 史应武, 张煜星. 新疆两典型微咸水湖水体免培养古菌多样性. 生态学报, 2012, 32(21):6811-6818.
- [11] 朱莉, 杨红梅, 王芸, 廖先燕, 邓丽娟, 李珊, 娄恺, 艾尔肯·热合曼. 新疆顿巴斯他乌盐湖沉积物免培养古菌多样性. 微生物学报, 2012, 52(6):769-775.
- [12] 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. 微生物学通报, 2017, 44(8):1834-1846.
- [13] 刘静, 张欣, 沈国平, 封希媛, 龙启福, 朱德锐. 青藏高原小柴旦盐湖微生物群落结构及多样性. 水生态学杂志, 2017, 38(5):55-64.
- [14] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京:中国农业出版社, 2000.
- [15] Parada A E, Needham D M, Fuhrman J A. Every base matters: assessing small subunit rRNA primers for marine microbiomes with mock communities, time series and global field samples. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(5):1403-1414.
- [16] Ovreås L, Forney L, Daee F L, Torsvik V. Distribution of bacterioplankton in meromictic Lake Saenlannet, as determined by denaturing gradient gel electrophoresis of PCR-amplified gene fragments coding for 16S rRNA. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63(9):3367-3373.
- [17] Stackebrandt E, Goodfellow M. *Nucleic Acid Techniques in Bacterial Systematics*. New York, NY, USA: John Wiley & Sons, 1991:231-231.
- [18] Martin M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet Journal*, 2011, 17(1):10-12.
- [19] Rognes T, Flouri T, Nichols B, Quince C, Mahé F. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics. *PeerJ*, 2016, 4:e2584.
- [20] Edgar R C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*, 2013, 10(10):996-998.
- [21] Wang Q, Garrity G M, Tiedje J M, Cole J R. Naïve Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(16):5261-5267.
- [22] 唐晓宏, 钟巍, 尹焕玲. 新疆巴里坤湖 9.0 cal ka BP 以来沉积物地球化学元素分布特征与古气候环境演化. 华南师范大学学报:自然科学版, 2012, 44(2):134-140.
- [23] Menon B B, Dou Z C, Heinhorst S, Shively J M, Cannon G C. *Halothiobacillus neapolitanus* Carboxysomes sequester heterologous and chimeric RubisCO species. *PLoS One*, 2008, 3(10):e3570.
- [24] Katayama T, Yoshioka H, Mochimaru H, Meng X Y, Muramoto Y, Usami J, Ikeda H, Kamagata Y, Sakata S. *Methanohalophilus levihalophilus* sp. nov., a slightly halophilic, methylotrophic methanogen isolated from natural gas-bearing deep aquifers, and emended description of the genus *Methanohalophilus*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2014, 64(6):2089-2093.
- [25] Simachew A, Lanzén A, Gessesse A, Øvreås L. Prokaryotic community diversity along an increasing salt gradient in a soda ash concentration pond. *Microbial Ecology*, 2016, 71(2):326-338.
- [26] 李悦. 巴丹吉林沙漠盐碱湖沉积物微生物多样性研究[D]. 呼和浩特:内蒙古大学, 2018.
- [27] Izhitskiy A S, Zavialov P O, Sapozhnikov P V, Kirillin G B, Grossart H P, Kalina O Y, Zalota A K, Goncharenko I V, Kurbanliyazov A K. Present state of the Aral Sea: diverging physical and biological characteristics of the residual basins. *Scientific Reports*, 2016, 6(1):23906.
- [28] Shurigin V, Hakobyan A, Panosyan H, Egamberdieva D, Davranov K, Birkeland N K. A glimpse of the prokaryotic diversity of the Large Aral Sea reveals novel extremophilic bacterial and archaeal groups. *Microbiologyopen*, 2019, 8(9):e00850.
- [29] 杨渐. 青藏高原湖泊微生物群落演替及其环境指示意义[D]. 武汉:中国地质大学, 2015.
- [30] 张彦茹. 内蒙古浑善达克盐碱湖细菌多样性分析[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2011.
- [31] Ben Abdallah M, Karray F, Kallel N, Armougom F, Mhiri N, Quémener M, Cayol J L, Erauso G, Sayadi S. Abundance and diversity of prokaryotes in ephemeral hypersaline lake Chott El Jerid using Illumina Miseq sequencing, DGGE and qPCR assays. *Extremophiles*, 2018, 22(5):

811-823.

- [32] Ventosa A, Fernández A B, León M J, Sánchez-Porro C, Rodríguez-Valera F. The Santa Pola saltern as a model for studying the microbiota of hypersaline environments. *Extremophiles*, 2014, 18(5):811-824.
- [33] 邵冠军. 艾比湖湖底沉积物中放线菌和古菌菌群多样性研究[D]. 乌鲁木齐:新疆大学, 2015.
- [34] Wei S P, Cui H P, Zhang Y C, Su X, Dong H L, Chen F, Zhu Y H. Comparative evaluation of three archaeal primer pairs for exploring archaeal communities in deep-sea sediments and permafrost soils. *Extremophiles*, 2019, 23(6):747-757.
- [35] 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[D]. 杭州:浙江大学, 2007.
- [36] 赵婉雨, 杨渐, 董海良, 吴耿, 王尚, 孙永娟, 赖忠平, 蒋宏忱. 柴达木盆地达布逊盐湖微生物多样性研究. *地球与环境*, 2013, 41(4):398-405.
- [37] Kelly D P, Wood A P. Reclassification of some species of *Thiobacillus* to the newly designated genera *Acidithiobacillus* gen. nov., *Halothiobacillus* gen. nov. and *Thermithiobacillus* gen. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2000, 50(2):511-516.
- [38] Kjeldsen K U, Jakobsen T F, Glastrup J, Ingvorsen K. *Desulfosalsimonas propionica* gen. nov., sp. nov., a halophilic, sulfate-reducing member of the family *Desulfobacteraceae* isolated from a salt-lake sediment. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2010, 60(5):1060-1065.
- [39] Belyakova E V, Rozanova E P, Borzenkov I A, Tourova T P, Pusheva M A, Lysenko A M, Kolganova T V. The new facultatively chemolithoautotrophic, moderately halophilic, sulfate-reducing bacterium *Desulfovermiculus halophilus* gen. nov., sp. nov., isolated from an oil field. *Microbiology*, 2006, 75(2):161-171.
- [40] Sorokin D Y, Tourova T P, Panteleeva A N, Muyzer G. *Desulfonatronobacter acidivorans* gen. nov., sp. nov. and *Desulfobulbus alkaphilus* sp. nov., haloalkaliphilic heterotrophic sulfate-reducing bacteria from soda lakes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2012, 62(Pt 9):2107-2113.
- [41] Zeikus J G, Hegge P W, Thompson T E, Phelps T J, Langworthy T A. Isolation and description of *Haloanaerobium praevalens* gen. nov. and sp. nov., an obligately anaerobic halophile common to Great Salt Lake sediments. *Current Microbiology*, 1983, 9(4):225-233.
- [42] Cui H L, Mou Y Z, Yang X, Zhou Y G, Liu H C, Zhou P J. *Halorubellus salinus* gen. nov., sp. nov. and *Halorubellus litoreus* sp. nov., novel halophilic archaea isolated from a marine solar saltern. *Systematic and Applied Microbiology*, 2012, 35(1):30-34.
- [43] Song H S, Cha I T, Yim K J, Lee H W, Hyun D W, Lee S J, Rhee S K, Kim K N, Kim D, Choi J S, Seo M J, Choi H J, Bae J W, Rhee J K, Nam Y D, Roh S W. *Halapricum salinum* gen. nov., sp. nov., an extremely halophilic archaeon isolated from non-purified solar salt. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2014, 105(5):979-986.
- [44] Qiu X X, Zhao M L, Han D, Zhang W J, Cui H L. *Haloplanus salinus* sp. nov., an extremely halophilic archaeon from a Chinese marine solar saltern. *Archives of Microbiology*, 2013, 195(12):799-803.
- [45] 吴海平, 王真辉, 杨礼富. 新疆达坂盐湖沉积土壤嗜盐细菌的定向富集与多样性分析. *微生物学通报*, 2010, 37(7):956-961.
- [46] 杨珊珊, 张晓波, 陈锋, 刘素辉, 孙玉萍. 新疆极端盐碱环境巴里坤湖沉积土壤中细菌的分离培养和鉴定. *疾病预防控制通报*, 2019, 34(5):1-4, 16-16.
- [47] 陈墨香, 鄧孝, 王鈞. 新疆内陆湖泊水化学特征初步研究. *地质科学*, 1964, 5(3):259-263.
- [48] 李璐, 郝春博, 王丽华, 裴理鑫. 巴丹吉林沙漠盐湖微生物多样性. *微生物学报*, 2015, 55(4):412-424.
- [49] 巴顿 N H, 布里格斯 D E G, 艾森 J A, 戈尔茨坦 D B, 帕特尔 N H. 进化. 宿兵, 译. 北京:科学出版社, 2010:164-164.