

DOI: 10.20103/j.stxb.202404280964

贺世龙, 叶贺, 赵宇, 范若渝, 张雅玲, 红梅. 沿黄灌区盐碱地不同盐生植物根际土壤细菌群落特征和生态功能预测. 生态学报, 2025, 45(5): 2141-2151.
He S L, Ye H, Zhao Y, Fan R Y, Zhang Y L, Hong M. Characteristics and ecological function prediction of rhizosphere bacterial communities of different halophytes in saline-alkali land of the Yellow River irrigation area. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5): 2141-2151.

沿黄灌区盐碱地不同盐生植物根际土壤细菌群落特征和生态功能预测

贺世龙^{1,2}, 叶贺^{1,2}, 赵宇^{1,2}, 范若渝^{1,2}, 张雅玲^{1,2}, 红梅^{1,2,3,*}

1 内蒙古农业大学资源与环境学院, 内蒙古自治区土壤质量与养分资源重点实验室, 呼和浩特 010018

2 农业生态安全与绿色发展自治区高等学校重点实验室, 呼和浩特 010018

3 内蒙古民族大学, 通辽 028000

摘要: 盐生植物根际土壤细菌是盐碱地生态治理的有效工具, 但由于其培养过程不确定性高、功能探索程度小导致利用效率难以提升。为了提高沿黄灌区盐生植物根际细菌利用效率, 在鄂尔多斯沿黄灌区盐碱地内选取黄花补血草 *Limonium aureum*、芨芨草 *Achnatherum splendens*、碱蓬 *Suaeda glauca*、芦苇 *Phragmites australis*、羊草 *Leymus chinensis*、砂引草 *Messerschmidia sibirica* Linn 六种盐生植物, 通过 16S 扩增子测序技术分析其根际细菌群落与组成, 并通过文献检索和 PICRUSt2 方法进行功能预测。结果表明: (1) 在六种植物根际土壤共检测到细菌 38 门、97 纲、226 目、372 科、659 属, 其中在六种植物内均稳定存在的优势菌门为变形菌门 (Proteobacteria)、放线菌门 (Actinobacteriota) 和厚壁菌门 (Firmicutes)。(2) PCoA 分析表明, 根际土壤 β 多样性表现出砂引草、黄花补血草和羊草相近, 碱蓬和芨芨草相近的规律。(3) LEfSe 分析表明碱蓬根际存在 6 类差异性细菌, 芦苇根际 5 类, 砂引草与羊草各 2 类。(4) 六种植物根际差异性细菌功能差异较大, 而共有细菌功能则均与耐盐促生能力相关。(5) PICRUSt2 功能预测发现泌盐植物根际土壤功能丰度显著高于其他植物 ($P < 0.05$)。综上, 在耐盐促生菌筛选过程中应以多种植物根际土壤做为筛选基质, 同时需要重视泌盐植物的应用。研究为沿黄灌区盐碱地盐生植物根际土壤细菌后续培养利用提供了一定理论依据。

关键词: 根际细菌群落; 盐生植物; 沿黄灌区盐碱地; PICRUSt2 功能预测

Characteristics and ecological function prediction of rhizosphere bacterial communities of different halophytes in saline-alkali land of the Yellow River irrigation area

HE Shilong^{1,2}, YE He^{1,2}, ZHAO Yu^{1,2}, FAN Ruoyu^{1,2}, ZHANG Yaling^{1,2}, HONG Mei^{1,2,3,*}

1 Inner Mongolia Key Laboratory of Soil Quality and Nutrient Resources, College of Resources and Environmental sciences, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China

2 Key Laboratory of Agricultural Ecological Security and Green Development at Universities of Inner Mongolia Autonomous Region, Hohhot 010018, China

3 Inner Mongolia Minzu University, Tongliao 028000, China

Abstract: Rhizosphere soil bacteria of halophytes are effective tools for ecological management of saline-alkali land; however, the high variability in their cultivation and the limited functional exploration hinder the enhancement of their utilization efficiency. To improve the utilization efficiency of rhizosphere bacteria of halophyte plants in the Yellow River irrigation area, six halophyte species, *Limonium aureum*, *Achnatherum splendens*, *Suaeda glauca*, *Phragmites australis*,

基金项目: 基本科研业务费项目 (BR22-13-04)

收稿日期: 2024-04-28; 采用日期: 2025-01-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nmczhm1970@126.com

Leymus chinensis, *Messerschmidia sibirica* Linn, were selected from the saline-alkali soil in the Yellow River Irrigation area of Ordos. The rhizosphere bacterial communities and composition within six species of halophytic plants were examined using 16S amplicon sequencing, and their functions were predicted by literature review and PICRUSt2 method. The results show that: A total of 38 phyla, 97 classes, 226 orders, 372 families and 659 genera of bacteria were identified in the rhizosphere soil of the six plants. Among them, the predominant and consistently present bacterial groups in the six plants were Proteobacteria, Actinobacteriota and Firmicutes. The PCoA analysis showed that the β diversity of *Messerschmidia sibirica* Linn, *Limonium aureum* and *Leymus chinensis* were similar, and that of *Suaeda glauca* and *Achnatherum splendens* were similar. LEfSe analysis showed that there were 6 different types of bacteria in the *Suaeda glauca* rhizosphere, 5 in *Phragmites australis* rhizosphere, 2 in *Leymus chinensis* and 2 in *Messerschmidia sibirica* Linn. The different rhizosphere bacterial functions of the six plants were significantly different, and the common bacterial functions were related to salt tolerance and growth promotion ability. The functional predictions from PICRUSt2 revealed that the functional abundance of rhizosphere soil of recretoha lophytes was markedly greater than that in other plants ($P < 0.05$). In conclusion, rhizosphere soil of various plants should be used as screening medium in the screening process of salt-tolerant growth-promoting bacteria, and the application of salt-salted plant should be emphasized. This study provided a theoretical basis for the subsequent cultivation and utilization of rhizosphere soil bacteria of halophyte plants in saline-alkali land along the Yellow River irrigation area.

Key Words: rhizosphere bacterial community; halophytes; saline-alkali land along the yellow irrigation area; PICRUSt2 function prediction

中国具有广袤的盐碱化土地。鄂尔多斯沿黄灌区盐碱地位于河套平原盐碱地,是我国重要的灌区之一,由于其独特的地理位置和常年灌排不均导致的土壤盐碱化已经对当地农业生产产生了重大负面影响,急需对该地区盐碱地进行治理^[1]。

土壤细菌通过与作物的相互作用、产生多种植物激素和分泌物等功能,在帮助作物适应盐胁迫的过程中发挥着重要作用^[2-4]。因此,土壤细菌群落的结构及其生态功能可能会显著的影响盐碱环境中作物的生长状况。目前,已经有大量针对土壤细菌促作物耐盐能力的研究^[5-8]。例如:分离于盐生植物盐角藻根际的细菌可以提升可可豆在 0.2mol/L NaCl 下的生长状况^[9],在鄂尔多斯盐碱地盐生植物根际细菌分离所得的多种根际细菌均可以提升小麦幼苗在盐胁迫下的生长状况^[10]。同时,盐生植物根际细菌群落具有更加高效显著的耐盐促生作用^[11]。

盐生植物根际土壤细菌为盐碱化土壤改良和提高作物耐盐性提供了新的思路。耐盐促生菌应用的兴起与应用,需要我们更多更精确的获得盐生植物根际耐盐促生细菌^[12]。然而,根际微生物组结构组成和相对丰度具有植物物种特异性^[13]。同时,不同基因型甚至是不同发育阶段的植物其根际微生物组均会具有显著差异^[14]。不同植物微生物组间的功能差异显著降低了根际耐盐促生菌开发利用速率。

盐生植物根际促生菌是治理盐碱灾害的有效措施,但其开发利用效率受到植物物种特异性的影响。因此,本研究针对内蒙古鄂尔多斯沿黄灌区盐碱地盐生植物根际细菌群落,基于 16S 扩增子测序结果,对当地主要盐生植物根际细菌群落特征进行研究,并通过文献检索及 PICRUSt2 功能预测等分析,探究该地区主要盐生植物根际细菌群落生态功能及功能丰度,以期明确不同盐生植物在根际耐盐促生菌筛选中的不同潜力。为盐生植物根际耐盐促生菌高效开发利用、盐碱地生态治理和盐土农业进一步发展提供理论依据与数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验区位于内蒙古鄂尔多斯市杭锦旗伊和乌素苏木巴音门和嘎查亿丰源农业产业示范园。地理坐标

107°84'N、40°06'E,平均海拔 1184.3 m,属于温带半干旱高原大陆性季风气候,春季风大沙多,夏秋高温少雨,冬季寒冷漫长。年平均气温 7.9 °C,年平均降雨量 170.2 mm,降水主要集中在 7—9 月份,占全年降水量的 60%,土壤类型为潮灌淤土。

1.2 试验方法

本文样品采集于 2022 年植物生长旺盛季 8 月中下旬。选取无人为扰动、植被覆盖度高的天然盐碱草地,在采样地内划定 3 个间隔 10 m 以上的 1 m×1 m 样方框,根据样方内植物分布具体状况选取主要的六种盐生植物(黄花补血草(HH) *Limonium aureum*、芨芨草(JJ) *Achnatherum splendens*、碱蓬(JP) *Suaeda glauca*、芦苇(LW) *Phragmites australis*、羊草(YC) *Leymus chinensis*、砂引草(SY) *Messerschmidia sibirica* Linn)进行采样。使用消毒后的铁铲将植物根系完整挖出,去除根系附近的石子及植物残体后轻轻抖掉浮土,收集紧紧附着于植物根际表面厚度 3 mm 以内的土壤作为根际土,混合后装于无菌无酶离心管中,将其放入冰盒带回实验室备用。每种植物采集根际土壤样品 3 个,6 种植物共采集根际土壤样品 18 个。

采集的根际土壤样品在回到实验室后储存于-80 °C 冰箱中用于后续测序。细菌 16S 扩增子测序土壤样品总 DNA 的提取使用 E.Z.N.A.® soil DNA kit 试剂盒(Omega Bio-tek, Norcross, GA, U.S.),使用 16S rRNA 基因 V3—V4 可变区引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3') 和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3'),对 16S rRNA 基因 V3—V4 可变区进行扩增。将同一样本的 PCR 产物混合后使用 2% 琼脂糖凝胶回收 PCR 产物,采用 Illumina Mi seq PE300 平台(上海美吉生物医药科技有限公司)进行测序。

1.3 数据处理

盐生植物根际土壤细菌群落 α 多样性采用 Shannon 指数、Simpson 指数和 Chao1 指数进行表征。

相关计算公式为:

$$\text{Shannon 指数: } H = - \sum_{i=1}^{S_1} \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N} \quad (1)$$

$$\text{Simpson 指数: } D = \frac{\sum_{i=1}^{S_1} n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \quad (2)$$

$$\text{Chao1 指数: } C = S_1 + \frac{n_1(n_1 - 1)}{2(n_2 - 1)} \quad (3)$$

式中, S_1 为观察到的 OTU 数目, n_i 为含有 i 条序列的 OTU 数目; N 为所有序列数。

采用 Excel 2021 和 Origin 2023 软件对数据进行处理与绘图。采用单因素(one-way ANOVA)和 Duncan 法进行方差分析和多重比较。利用 R 4.3.0 软件中 Vegan 包进行 PCoA 分析、UpSetR 包进行 upset 分析,使用 ANOSIM 方法进行组间差异检验。采用 PICRUS1 方法将现有的 16S rRNA 基因测序数据与 KEGG 数据库对比,比较功能基因在生物代谢通路上的丰度差异。

2 结果与分析

2.1 不同盐生植物根际细菌群落结构与组成

通过对沿黄灌区 6 种盐生植物根际土壤样品的 16S 扩增子测序,共获得优化序列 989501 条。所有样本共检测到细菌 38 门、97 纲、226 目、372 科、659 属。图 1 表示门水平下不同盐生植物根际细菌群落组成,由图可知 6 种盐生植物根际土壤均为优势类群的门有变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteriota)、厚壁菌门(Firmicutes)、拟杆菌门(Bacteroidota)、绿湾菌门(Chloroflexi)、粘菌门(Myxococcota)、芽单胞菌门(Gemmatimonadota),酸杆菌门(Acidobacteriota)除碱蓬外均为优势类群,奇异球菌门(Deinococcota)为砂引草独有优势类群、Methylomirabilota 为羊草独有优势类群,脱硫杆菌门(Desulfobacterota)为芦苇独有优势类群,Patensibacteria 在砂引草、碱蓬和芦苇中为优势类群。其中变形菌门、放线菌门和厚壁菌门在六种植物根际土

壤中占主导地位,约占细菌总丰度的 67.37%。不同植物之间根际土壤细菌群落存在一定差异,羊草、芨芨草和芦苇三种禾本科植物根际土壤中拟杆菌门、绿湾菌门含量明显低于其他三种植物。

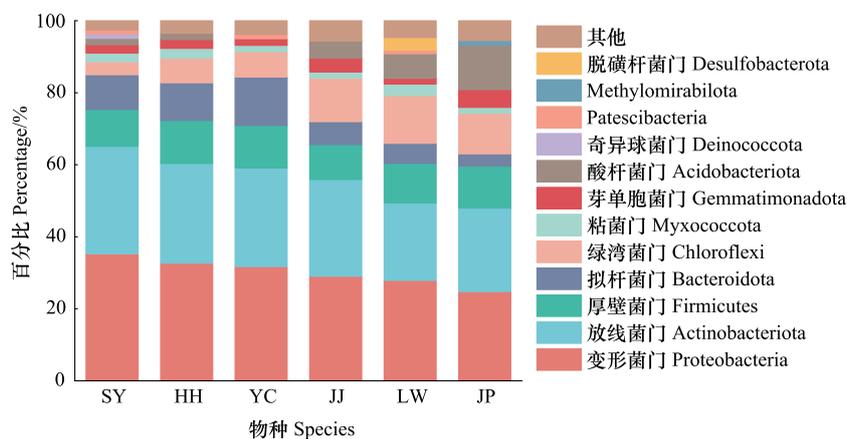


图 1 不同盐生植物根际细菌群落组成

Fig.1 Composition of rhizosphere bacterial communities in different halophytes

HH: 黄花补血草; JJ: 芨芨草; JP: 碱蓬; LW: 芦苇; YC: 羊草; SY: 砂引草

2.2 不同盐生植物根际细菌群落多样性

研究区内的三种禾本科植物与三种非禾本科植物的根际细菌群落 Shannon 指数存在显著差异。三种禾本科植物中羊草的 Shannon 指数显著低于其他两种禾本科植物。两种泌盐植物砂引草与黄花补血草 Shannon 指数相近,而碱蓬则显著低于砂引草和黄花补血草。芨芨草和芦苇的 Simpson 指数显著低于其他四种植物,而羊草虽然 Shannon 指数显著低于其他植物,但其 Simpson 指数显著高于其他植物。Chao1 指数与 Shannon 指数表现出同样规律。

PCoA 分析可知,六种植物根际细菌群落 β 多样性具有显著差异,根际细菌群落组成存在明显不同。芨芨草和碱蓬,黄花补血草与羊草距离较近,说明两种植物根际细菌群落组成较为相似。

表 1 不同盐生植物根际细菌群落多样性指数

Table 1 Rhizosphere bacterial community diversity index of different halophytic plants

物种 Species	Shannon 指数 Shannon index	Simpson 指数 Simpson index	Chao1 指数 Chao index	覆盖率 Coverage/%
SY	4.9±0.07abc	0.02±0ab	781.46±10.53ab	0.99
JP	4.81±0.01bc	0.02±0ab	721.56±21.41bc	0.99
YC	4.65±0.09c	0.02±0a	686.86±17.38c	0.99
HH	4.9±0.02abc	0.02±0ab	757.39±5.11abc	0.99
JJ	5.05±0.01ab	0.01±0b	774.68±2.95ab	0.99
LW	5.14±0.02a	0.01±0b	833.46±11.79a	0.99

采用属水平数据进行 α 多样性分析,表中数据为均值±标准差显著性标记,同一列不同小写字母表示具有显著性差异 ($P < 0.05$); HH: 黄花补血草; JJ: 芨芨草; JP: 碱蓬; LW: 芦苇; YC: 羊草; SY: 砂引草

2.3 不同盐生植物根际差异细菌及其功能

通过 LEfSe 分析六种植物根际土壤中存在显著差异的门水平细菌群落。结果表明,黄花补血草和芨芨草的根际菌群构成与其他四种植物间不存在显著差异菌门。碱蓬、芦苇、砂引草和羊草四种植物之间存在 15 个显著差异菌门。碱蓬根际土壤中,酸杆菌门、WS2、Dependentiae、unclassified_k__norank_d__Bacteria、MBNT15 和浮霉菌门的相对丰度显著不同于其他植物,前人的研究表明,酸杆菌门、MBNT15 和浮霉菌门已知功能均涉及有机化合物矿化分解。芦苇根际土壤中绿湾菌门、SAR324_cladeMarine_group_B、NB1-j、硝化螺旋菌门

(Nitrospirota) 和纤维杆菌门 (Fibrobacterota) 的相对丰度显著差异于其他植物, 其中, 绿湾菌门、SAR324_cladeMarine_group_B 和 NB1-j 已知功能均涉及硫元素氧化或还原。羊草根际土壤中拟杆菌门和 Patescibacteria 的相对丰度显著差异于其他植物, 这些菌门已知功能均涉及碳水化合物降解功能。砂引草根际土壤中变形菌门和 Deinococcota 的相对丰度显著差异于其他植物。

2.4 不同盐生植物根际共有细菌群落及其功能

六种不同盐生植物根际共有菌属 529 种, 其中芦苇根际独有菌属 128 种, 芨芨草根际独有菌属 18 种, 砂引草根际独有菌属 12 种, 羊草根际独有菌属 11 种, 黄花补血草根际独有菌属 4 种, 而碱蓬根际独有菌属仅有 2 种。在不同植物交集中, 碱蓬、黄花补血草和芦苇三种植物以及羊草、碱蓬和芦苇三种植物间无共有菌属。通过文献检索的方式初步分析六种不同盐生植物根际共有菌属中丰度占比 0.1% 以上的已分类菌属功能, 结果表明大多数菌属已知功能均涉及产铁载体、产多种植物激素和甜菜碱等分泌物以及提高土壤中碳、氮、磷利用率等功能。

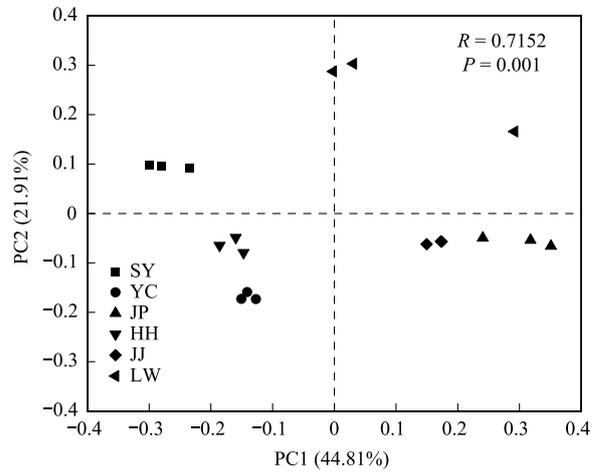


图 2 不同盐生植物根际细菌群落 PCoA 分析图

Fig.2 PCoA Analysis of Rhizosphere bacterial communities in different halophytic plants

采用属水平数据进行 PCoA 分析

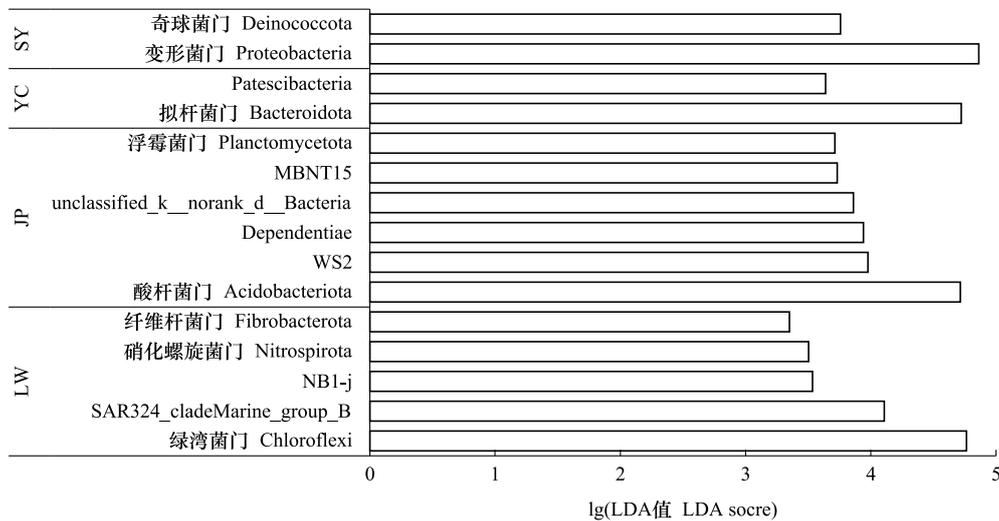


图 3 门水平根际细菌群落 LEfSe 分析

Fig.3 LEfSe analysis of rhizosphere bacterial communities at Phylum level

LDA: 线性回归分析 Linear discriminant analysis; LDA 值大小表示每个物种丰度对差异效果影响的程度; LEfSe 分析: 线性判别分析 Linear discriminant analysis Effect Size

2.5 不同盐生植物根际细菌群落功能预测

通过 16S 扩增子测序结果与 KEGG 数据库进行比对分析, 共获得 6 类一级代谢通路: 代谢 (Metabolism)、遗传信息处理 (Genetic information processing)、环境信息处理 (Environmental information processing)、细胞过程 (Cellular processes)、有机系统 (Organismal systems)、人类疾病 (Human diseases), 其中代谢这一通路最为普遍, 占总体丰度的 78.09%, 而其他五类通路占比均在 10% 以下。在 6 类代谢通路下共有 46 类二级代谢通路,

丰度占比 1% 以上的共有 18 类, 主要涉及全局与概述图谱 (Global and overview maps, 40.33%)、碳水化合物代谢 (Carbohydrate metabolism, 9.24%)、氨基酸代谢 (Amino acid metabolism, 8.18%) 等功能。方差分析结果显示, 砂引草根际细菌群落功能丰度显著高于其他植物。

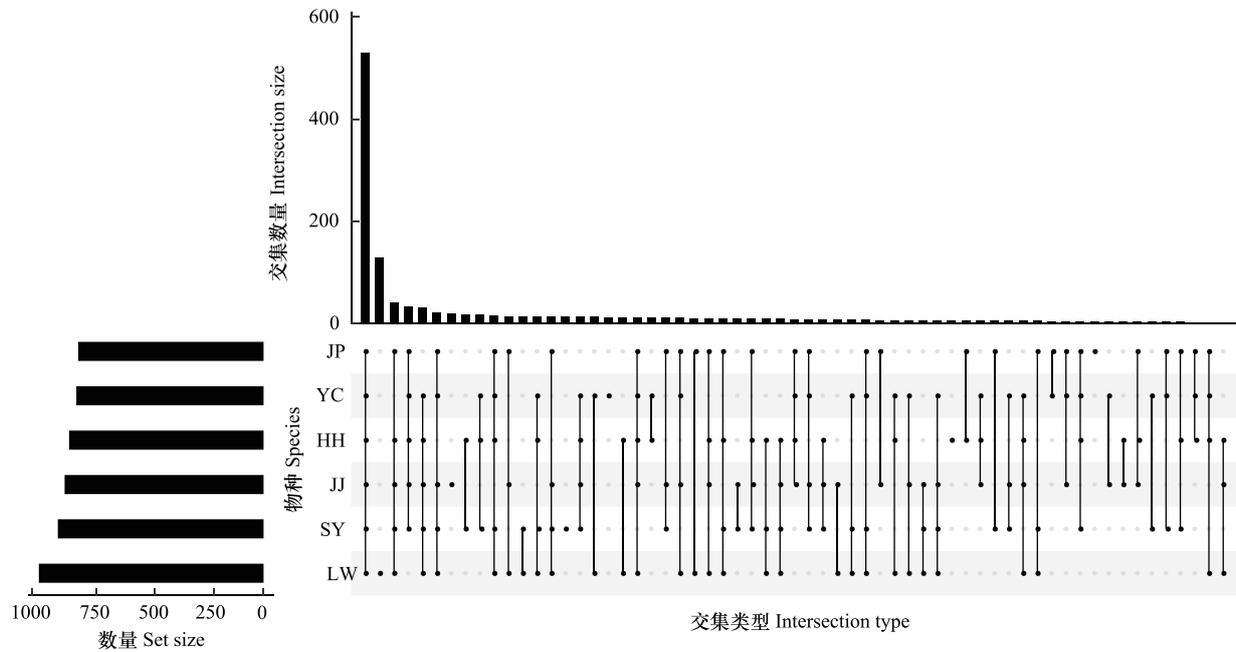


图 4 属水平根际细菌群落 Upset 图

Fig.4 Upset analysis of rhizosphere bacterial communities at Genus level

表 2 部分根际差异菌门功能

Table 2 Partial rhizosphere differential bacterial function

物种 Species	菌门 Phylum ID	功能 Function
LW	绿湾菌门 Chloroflexi	通过独特的 3-HP 途径固定 CO ₂ , 并且参与氮、硫循环 ^[15]
	SAR324_cladeMarine_group_B	具有固定无机碳和代谢 C 化合物所需的基因, 具有氧化硫的能力 ^[16-17]
	NB1-j	硫酸盐还原细菌 ^[18]
	硝化螺旋菌门 Nitrospirota	具有亚硝酸盐氧化功能 ^[19-20]
	纤维杆菌门 Fibrobacterota	纤维素降解的重要细菌 ^[21-22]
JP	酸杆菌门 Acidobacteriota	与降解植物残体, 铁、碳循环有关, 具有较高的总碳水化合物活性酶 (cazyme) 家族的总丰度和多样性 ^[23-24]
	MBNT15	对低分子量有机物进行完全矿化, 其绝大多数成员具有有氧呼吸和异化铁还原能力, 一些物种还可以还原硫和氮化合物 ^[25]
	浮霉菌门 Planctomycetota	其深层分支具有厌氧氨氧化作用, 能生产多种小分子化合物, 基因组中存在大量碳水化合物活性酶 ^[26-27]
YC	拟杆菌门 Bacteroidota	是复杂碳水化合物的主要降解微生物 ^[28-29]
	Patescibacteria	具有二氧化碳固定和水解碳水化合物能力 ^[30]
SY	变形菌门 Proteobacteria	对地球碳、氮和磷循环具有重要作用 ^[31]

3-HP: 3-羟基丙酸 3-Hydroxypropionate

3 讨论

3.1 不同盐生植物根际细菌群落组成与结构

放线菌门和变形菌门细菌对碳源具有明显的趋化反应^[45], 而趋化反应是细菌定植于植物根际的第一步。

因此,本研究中放线菌门和变形菌门丰度在六种植物根际细菌群落中占绝对优势地位。在六种植物根际均占有稳定比例的厚壁菌门能够通过产生芽孢抵抗脱水并适应极端环境,同时,厚壁菌门在凋落物分解初始阶段起着重要作用^[46-47]。拟杆菌门和酸杆菌门丰度在禾本科植物与非禾本科植物间表现出很大差异。有研究表明拟杆菌门在凋落物分解后期半纤维素降解中起着关键作用^[46],酸杆菌门具有很高的总碳水化合物酶基因丰度,在木质纤维素分解中具有很大潜力^[24]。可能是因为羊草、芦苇和芨芨草三类禾本科植物相对其他植物根系更加发达,根系分泌物较多,从而导致了两类碳水化合物降解细菌的聚集。

表 3 部分根际共有菌属功能

Table 3 Part of the rhizosphere shared bacterial functions

菌种 Species	功能 Function
考克氏菌 <i>Kocuria</i>	常见的产铁载体菌,可生产磷酸盐增溶剂和 IAA ^[32]
动性球菌属 <i>Planococcus</i>	常被用于碳氢化合物降解,可产多种抗氧化物质的嗜盐细菌 ^[33]
芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	产铁载体、植物激素,溶解磷、钾,吸附镉,抵御病原菌入侵 ^[34-36]
节杆菌属 <i>Arthrobacter</i>	能够有效的利用有机和无机化合物,产植物激素,固氮,裂解有害菌 ^[37]
副球菌属 <i>Paracoccus</i>	在好养条件下进行反硝化和硫氧化,具有硫酸盐降解功能 ^[38-39]
鞘氨醇单胞菌 <i>Sphingomonas</i>	寡营养环境中的关键贡献者,能够分解复杂有机化合物,产生多种植物激素,如赤霉素和吲哚乙酸等 ^[40-41]
盐单胞菌属 <i>Halomonas</i>	异养硝化和好氧反硝化细菌,具有固氮能力,可产甜菜碱等多种胞外聚合物,通过产生与盐分相容的溶质在高盐环境下生存 ^[42-44]

IAA: 吲哚乙酸 Indole-3-acetic acid

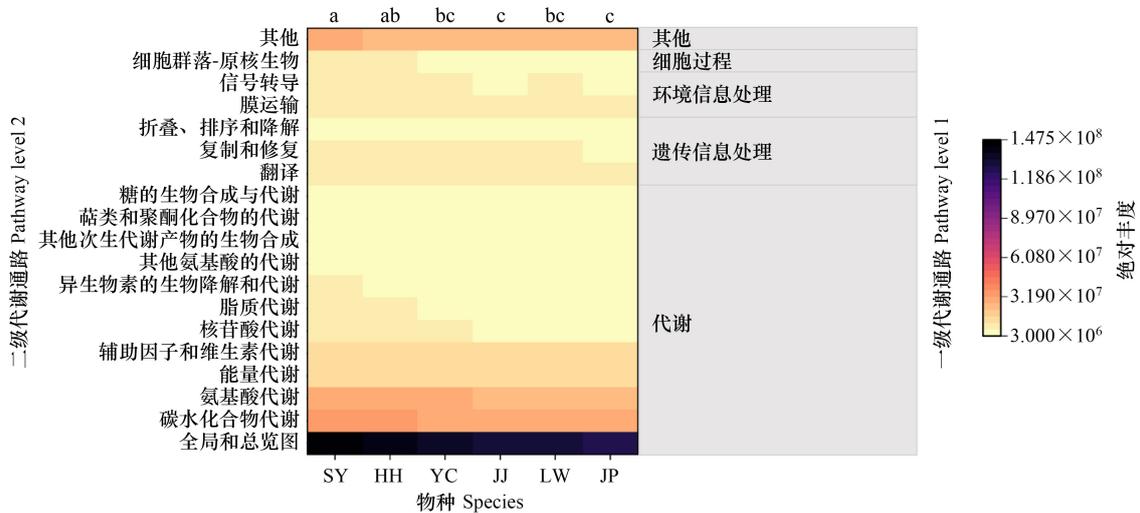


图 5 不同盐生植物根际细菌群落功能预测

Fig.5 Prediction of rhizosphere bacterial community function in different halophytes

不同小写字母表示不同盐生植物间根际细菌功能群落丰度具有显著差异(P<0.05)

本研究中不同植物根际土壤中丰度占比 1% 以下的菌门组成差异较大。由于不同植物根际分泌物存在差异,导致其根际微环境间也存在一定差异。Zhou 等^[48]研究表明,微生物中稀有类群对全球变化引起的生境变化更为敏感。Xu 等^[49]和 Li 等^[50]在细菌对土壤改良剂施用响应的研究中同样发现稀有细菌群落比常见细菌群落更加敏感。这与本研究结果相符。同时,Li 等^[50]认为,稀有类群较窄的生态位宽度可能是其对环境变化敏感的原因。植物根际微生物组可以影响植物生长、养分吸收以及对一系列生物及非生物胁迫的抗性,这些土壤中与植物相关的微生物在感应到植物分泌物中的信号物质后,就会通过鞭毛向植物运动并定植在植物根系附近^[51-52]。同时,植物在受到生物或非生物胁迫后会主动募集并重塑根际微生物组从而对抗胁迫 (“Cry for help”假说),不同基因型植物根际分泌特性与土壤微生物代谢底物偏好模式相互作用,形成了根际

微生物群落的组装模式^[53-54]。这种复杂的组装模式也是不同植物根际微生物组具有很大差异的原因之一。

植被类型与土壤环境显著影响着植物根际细菌群落结构及多样性^[47]。PCoA 分析表明芦苇根际微生物组成显著区别于其他五种植物。这可能是由于芦苇主要分布于土壤含水量较高的环境中,土壤环境的变化使植物根际细菌群落发生了变化。黄花补血草和砂引草在 PCoA 分析结果中距离较近,而与碱蓬相距较远。黄花补血草与砂引草具有相同的通过盐腺向体外分泌盐分的耐盐机制(泌盐植物),而与黄花补血草同属木兰纲石竹目的碱蓬则属于稀盐植物,不同或相同的耐盐机制可能是植物间根际细菌群落组成显著不同或相似的原因^[55-57]。

3.2 不同盐生植物根际细菌群落功能预测

LEfSe 分析结果显示,芦苇根际差异性细菌功能与硫循环有关。这可能是由于芦苇主要分布于河流湿地附近,夏季高温及湿地土壤中厌氧环境使植物残体在分解过程中释放出较多硫化物,从而使更多硫相关细菌富集在芦苇根际附近^[18,58-59]。姚远等对盐碱胁迫下松嫩草原羊草根际效应的研究表明随着盐碱程度的增加羊草根际与非根际土壤中总有机碳含量均出现不同程度的下降,但根际土中下降程度小于非根际土,且同盐碱程度下根际土总有机碳含量均高于非根际土^[60]。这种现象的产生与羊草根际由微生物产生的“激发效应”有密切的关系,而本研究中羊草根际差异性细菌拟杆菌门和 *Patescibacteria* 均被认为和复杂碳水化合物降解功能有关,这进一步说明植物在外界胁迫下会与微生物相互作用重新塑造根际微环境来对抗相应的胁迫^[30,61-62]。

植物根际共有细菌普遍具有如产铁载体、产植物激素及各类胞外聚合物等耐盐促生的重要能力^[4,63]。土壤的理化性质会宏观地影响该地区土壤中的微生物类群及其功能,而不同植物类型则影响了哪些微生物能在根际富集,因此,同一地区植物根际共有微生物类群功能往往响应土壤大环境,而不同植物根际土壤差异细菌功能则于根际小环境更相关。

本研究中 PICRUST2 功能预测结果显示,一级代谢通路以代谢功能占绝对优势,这与他人盐胁迫下对根际细菌功能预测的结果一致^[64-65],这说明盐胁迫下植物更倾向于调整代谢途径适应或对抗盐胁迫。在二级代谢通路中主要以全局与概述图谱、碳水化合物代谢、氨基酸代谢为主。碳水化合物和氨基酸在土壤微生物的新陈代谢中起着重要作用,土壤微生物通过摄取碳水化合物和氨基酸获得能量,同时,其代谢产物的主要成分也是碳水化合物和氨基酸^[66]。碳水化合物代谢能够利用碳水化合物提升土壤养分含量,并且可以促进土壤氮、磷循环^[67-68]。氨基酸及一些以氨基酸为前体合成的多胺如脯氨酸、苯丙氨酸、亚精胺等可以通过不同方式提高植物耐盐碱能力,同时氨基酸代谢还是碳、氮代谢的中枢^[67,69]。对盐碱环境中生长的玉米和碱蓬的根际土壤进行功能预测,结果同样显示碳水化合物代谢以及氨基酸代谢在二级代谢通路中占据重要地位^[70-71],这说明碳水化合物代谢以及氨基酸代谢在适应盐碱胁迫中起着重要作用。而在本研究中泌盐植物根际功能丰度最高,因此在后续研究中应增加对泌盐植物的重视。

4 结论

鄂尔多斯沿黄灌区各盐生植物根际细菌群落存在明显差异,而其中变形菌门、放线菌门和厚壁菌门三类菌门为各植物根际中稳定存在的优势菌门。不同植物根际差异性细菌功能存在明显不同,与植物类型和植物生长“小环境”关系密切;而六种植物根际共有细菌功能则均和促植物耐盐功能相关,与盐碱胁迫的“大环境”联系紧密,在耐盐促生菌筛选工作中应以多种植物根际土壤为筛选基质而非单一植物。根际土壤细菌功能预测表明,泌盐植物根际微生物功能丰度更高,而泌盐植物在盐生植物根际细菌的筛选及利用上并未受到重视,在后续研究中应该更加注重这类植物的应用。

参考文献 (References):

- [1] 杨劲松,姚荣江,王相平,谢文萍. 河套平原盐碱地生态治理和生态产业发展模式. 生态学报, 2016, 36(22): 7059-7063.
- [2] Shrivastava P, Kumar R. Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation. Saudi

- Journal of Biological Sciences, 2015, 22(2): 123-131.
- [3] Ha-Tran D M, Nguyen T T M, Hung S H, Huang E, Huang C C. Roles of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) in stimulating salinity stress defense in plants; a review. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(6): 3154.
- [4] Mishra P, Mishra J, Arora N K. Plant growth promoting bacteria for combating salinity stress in plants-Recent developments and prospects: a review. Microbiological Research, 2021, 252: 126861.
- [5] Vives-Peris V, Gómez-Cadenas A, Pérez-Clemente R M. Salt stress alleviation in *Citrus* plants by plant growth-promoting rhizobacteria *Pseudomonas putida* and *Novosphingobium* sp. Plant Cell Reports, 2018, 37(11): 1557-1569.
- [6] 张哲超. 耐盐碱根际促生菌与丛枝菌根真菌联合提高牧草盐碱耐受性的微生物机制研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2022.
- [7] 朱娟娟, 马海军, 覃洪云, 徐小云, 张琇. 解钾菌与盐胁迫对枸杞幼苗根系特征和生理代谢的影响. 干旱地区农业研究, 2021, 39(5): 50-58, 65.
- [8] Shabaan M. Preliminary evaluation of halotolerant PGPRs for promoting maize growth under salt stressed gnotobiotic conditions. Pakistan Journal of Agricultural Sciences, 2021, 58(5): 1491-1500.
- [9] Razzaghi Komaresofla B, Ali Alikhani H, Etesami H, Khoshkholgh-Sima N A. Improved growth and salinity tolerance of the halophyte *Salicornia* sp. by co-inoculation with endophytic and rhizosphere bacteria. Applied Soil Ecology, 2019, 138: 160-170.
- [10] 杨杉杉. 耐盐植物根际促生细菌筛选及其对盐胁迫小麦幼苗的促生效应研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018.
- [11] Rahman M M, Mostofa M G, Keya S S, Siddiqui M N, Ansary M M U, Das A K, Rahman M A, Tran L S. Adaptive mechanisms of halophytes and their potential in improving salinity tolerance in plants. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(19): 10733.
- [12] Banerjee S, Schlaeppi K, van der Heijden M G A. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. Nature Reviews Microbiology, 2018, 16(9): 567-576.
- [13] Xun W B, Shao J H, Shen Q R, Zhang R F. Rhizosphere microbiome: Functional compensatory assembly for plant fitness. Computational and Structural Biotechnology Journal, 2021, 19: 5487-5493.
- [14] Park I, Seo Y S, Manna M. Recruitment of the rhizo-microbiome army: assembly determinants and engineering of the rhizosphere microbiome as a key to unlocking plant potential. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1163832.
- [15] 鲜文东, 张潇檀, 李文均. 绿弯菌的研究现状及展望. 微生物学报, 2020, 60(9): 1801-1820.
- [16] Malfertheiner L, Martínez-Pérez C, Zhao Z H, Herndl G J, Baltar F. Phylogeny and metabolic potential of the candidate Phylum SAR324. Biology, 2022, 11(4): 599.
- [17] Boeuf D, Eppley J M, Mende D R, Malmstrom R R, Woyke T, DeLong E F. Metapangenomics reveals depth-dependent shifts in metabolic potential for the ubiquitous marine bacterial SAR324 lineage. Microbiome, 2021, 9(1): 172.
- [18] Rezaei Somee M, Dastgheib S M M, Shavandi M, Ghanbari Maman L, Kavousi K, Amoozegar M A, Mehrshad M. Distinct microbial community along the chronic oil pollution continuum of the Persian Gulf converge with oil spill accidents. Scientific Reports, 2021, 11(1): 11316.
- [19] Daims H, Wagner M. *Nitrospira*. Trends in Microbiology, 2018, 26(5): 462-463.
- [20] Forrez I, Boon N, Verstraete W, Carballa M. Biodegradation of micropollutants and prospects for water and wastewater biotreatment// Comprehensive Biotechnology. Amsterdam: Elsevier, 2011: 433-442.
- [21] Ransom-Jones E, Jones D L, McCarthy A J, McDonald J E. The Fibrobacteres: an important Phylum of cellulose-degrading bacteria. Microbial Ecology, 2012, 63(2): 267-281.
- [22] Abdul Rahman N, Parks D H, Vanwongerghem I, Morrison M, Tyson G W, Hugenholtz P. A phylogenomic analysis of the bacterial Phylum fibrobacteres. Frontiers in Microbiology, 2016, 6: 1469.
- [23] 王光华, 刘俊杰, 于镇华, 王新珍, 金剑, 刘晓冰. 土壤酸杆菌门细菌生态学研究进展. 生物技术通报, 2016, 32(2): 14-20.
- [24] Coluccia M, Besaury L. Acidobacteria members harbour an abundant and diverse carbohydrate-active enzymes (cazyme) and secreted proteasome repertoire, key factors for potential efficient biomass degradation. Molecular Genetics and Genomics, 2023, 298(5): 1135-1154.
- [25] Begmatov S, Beletsky A V, Dedysh S N, Mardanov A V, Ravin N V. Genome analysis of the candidate Phylum MBNT15 bacterium from a boreal peatland predicted its respiratory versatility and dissimilatory iron metabolism. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 951761.
- [26] Ambus P, Bedmar E J, Bergman B, Bakken L, Boeckx P, Bonete M J, Bothe H, Braker G, Casella S, Cole J A, Cutruzzolà F, Delgado M J, De Vries S, Dörsch P, Drake H, Engel M, Ferguson S J, Flores E, Forchhammer K, Hallin S, Jetten M S M, Kaiser W, Körner H, Lindgren P E, Mahne I, Martínez-Espinosa R M, Masepohl B, Mohan S B, Montoya J P, Moreno-Vivián C, Mrkonjic Fuka M, Munch J C, Newton W E, Op den Camp H J M, Pawlowski K, Philippot L, Pouvreau L A M, Prosser J I, Richardson D J, Rinaldo S, Schloter M, Suharti, Stacey G, Stres B, Strous M, Tischner R, Tonderski K, Van Cleemput O, Vanderleyden J, Van Dommelen A, Van Spanning R J M, Velthof G L, Zechmeister-Boltenstern S, Zehr J P, Zumft W G. List of contributors//Biology of the Nitrogen Cycle. Amsterdam: Elsevier, 2007: ix-xii.
- [27] Kallscheuer N, Jogler C. The bacterial Phylum Planctomycetes as novel source for bioactive small molecules. Biotechnology Advances, 2021,

- 53; 107818.
- [28] Seveso A, Mazurkewich S, Banerjee S, Poulsen J N, Leggio L L, Larsbrink J. Polysaccharide utilization loci from Bacteroidota encode CE15 enzymes with possible roles in cleaving pectin-lignin bonds. *Applied and Environmental Microbiology*, 2024, 90(1): e0176823.
- [29] Pan X Y, Raaijmakers J M, Carrión V J. Importance of Bacteroidetes in host-microbe interactions and ecosystem functioning. *Trends in Microbiology*, 2023, 31(9): 959-971.
- [30] 陶晔, 邢鹏. 候选门级辐射类群(CPR)细菌研究进展. *微生物学报*, 2020, 60(6): 1284-1303.
- [31] Spain A M, Krumholz L R, Elshahed M S. Abundance, composition, diversity and novelty of soil Proteobacteria. *The ISME Journal*, 2009, 3(8): 992-1000.
- [32] Das P, Singh S K, Singh P, Zeyad M T, Aamir M, Upadhyay R S. Actinomycetes as biostimulants and their application in agricultural practices// *Microbiome Stimulants for Crops*. Amsterdam: Elsevier, 2021; 267-282.
- [33] Waghmode S, Suryavanshi M, Sharma D, Satpute S K. *Planococcus* species-an imminent resource to explore biosurfactant and bioactive metabolites for industrial applications. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2020, 8: 996.
- [34] de O Nunes P S, de Medeiros F H V, de Oliveira T S, de Almeida Zago J R, Bettiol W. *Bacillus subtilis* and *Bacillus licheniformis* promote tomato growth. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2023, 54(1): 397-406.
- [35] Lee S Y, Yong S N, Kuan S H, Chieng S. Perbandingan Penghasilan Siderofor daripada *Bacillus aryabhatai*, *Bacillus megaterium* Dan *Bacillus cereus*. *Sains Malaysiana*, 2022, 51(9): 3069-3079.
- [36] 胡玉婕, 朱秀玲, 丁延芹, 杜秉海, 汪城墙. 芽孢杆菌的耐盐促生机制研究进展. *生物技术通报*, 2020, 36(9): 64-74.
- [37] Roy P, Kumar A, Chapter 1-arthrobacter//Beneficial Microbes in Agro- Ecology. Academic Press. 2020; 3-11.
- [38] 刘阳, 姜丽晶, 邵宗泽. 硫氧化细菌的种类及硫氧化途径的研究进展. *微生物学报*, 2018, 58(2): 191-201.
- [39] 冯亮, 袁春燕, 杨超, 皮姗姗, 马放, 杨基先, 李昂. 好氧反硝化生物脱氮技术的研究进展. *微生物学通报*, 2020, 47(10): 3342-3354.
- [40] Saeed M U, Hussain N, Javaid M, Zaman H. Microbial remediation for environmental cleanup//Advanced Microbial Technology for Sustainable Agriculture and Environment. Amsterdam: Elsevier, 2023; 247-274.
- [41] Asaf S, Numan M, Khan A L, Al-Harrasi A. *Sphingomonas*: from diversity and genomics to functional role in environmental remediation and plant growth. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2020, 40(2): 138-152.
- [42] Torregrosa-Crespo J, Martínez-Espinosa R M, Esclapez J, Bautista V, Pire C, Camacho M, Richardson D J, Bonete M J. Anaerobic metabolism in *Haloferax* genus//Advances in Bacterial Electron Transport Systems and Their Regulation. Amsterdam: Elsevier, 2016; 41-85.
- [43] Saini R. Insights into the mechanisms of plant growth promotion by halotolerant rhizobacteria in saline-stressed plants//The Chemical Dialogue Between Plants and Beneficial Microorganisms. Amsterdam: Elsevier, 2023; 245-270.
- [44] Ye J W, Chen G Q. *Halomonas* as a chassis. *Essays in Biochemistry*, 2021, 65(2): 393-403.
- [45] 刘京伟, 李香真, 姚敏杰. 植物根际微生物群落构建的研究进展. *微生物学报*, 2021, 61(2): 231-248.
- [46] Huang J J, Gao K L, Yang L, Lu Y H. Successional action of Bacteroidota and Firmicutes in decomposing straw polymers in a paddy soil. *Environmental Microbiome*, 2023, 18(1): 76.
- [47] 代金霞, 田平雅, 张莹, 苏建宇. 银北盐渍化土壤中 6 种耐盐植物根际细菌群落结构及其多样性. *生态学报*, 2019, 39(8): 2705-2714.
- [48] Zhou Z H, Wang C K, Luo Y Q. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 3072.
- [49] Xu M, Huang Q Y, Xiong Z Q, Liao H, Lv Z G, Chen W L, Luo X S, Hao X L. Distinct responses of rare and abundant microbial taxa to *In situ* chemical stabilization of cadmium-contaminated soil. *mSystems*, 2021, 6(5): e0104021.
- [50] Li P F, Liu J, Jiang C Y, Wu M, Liu M, Li Z P. Distinct successions of common and rare bacteria in soil under humic acid amendment-A microcosm study. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 2271.
- [51] Song Y, Wilson A J, Zhang X C, Thoms D, Sohrabi R, Song S Y, Geissmann Q, Liu Y, Walgren L, He S Y, Haney C H. *FERONIA* restricts *Pseudomonas* in the rhizosphere microbiome via regulation of reactive oxygen species. *Nature Plants*, 2021, 7(5): 644-654.
- [52] Trivedi P, Leach J E, Tringe S G, Sa T M, Singh B K. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(11): 607-621.
- [53] Attia S, Russel J, Mortensen M S, Madsen J S, Sørensen S J. Unexpected diversity among small-scale sample replicates of defined plant root compartments. *The ISME Journal*, 2022, 16(4): 997-1003.
- [54] Wang Z H, Song Y. Toward understanding the genetic bases underlying plant-mediated "cry for help" to the microbiota. *iMeta*, 2022, 1(1): e8.
- [55] 项秀丽, 初庆刚, 刘振乾, 秦永生. 砂引草泌盐腺的结构与泌盐的关系. *暨南大学学报: 自然科学版*, 2008, 29(3): 305-310.
- [56] Yuan F, Wang X, Zhao B Q, Xu X J, Shi M, Leng B Y, Dong X X, Lu C X, Feng Z T, Guo J R, Han G L, Zhang H K, Huang J W, Chen M, Wang B S. The genome of the recretohalophyte *Limonium bicolor* provides insights into salt gland development and salinity adaptation during

- terrestrial evolution. *Molecular Plant*, 2022, 15(6): 1024-1044.
- [57] 赵可夫, 李法曾, 张福锁. 中国盐生植物. 2 版. 北京: 科学出版社, 2013.
- [58] Sheik C S, Jain S, Dick G J. Metabolic flexibility of enigmatic SAR324 revealed through metagenomics and metatranscriptomics. *Environmental Microbiology*, 2014, 16(1): 304-317.
- [59] Pester M, Knorr K H, Friedrich M W, Wagner M, Loy A. Sulfate-reducing microorganisms in wetlands-fameless actors in carbon cycling and climate change. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 72.
- [60] 姚远, 徐月乔, 王贵, 孙伟. 盐碱胁迫下松嫩草地 2 种生态型羊草根际效应及光合生理响应. *中国农业科学*, 2020, 53(13): 2584-2594.
- [61] Mommer L, Kirkegaard J, van Ruijven J. Root-root interactions: towards A rhizosphere framework. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(3): 209-217.
- [62] Larsbrink J, McKee L S. Bacteroidetes bacteria in the soil: glycan acquisition, enzyme secretion, and gliding motility//*Advances in Applied Microbiology*. Amsterdam: Elsevier, 2020: 63-98.
- [63] Shultana R, Zuan A T K, Naher U A, Islam A K M M, Rana M M, Rashid M H, Irin I J, Islam S S, Rim A A, Hasan A K. The PGPR mechanisms of salt stress adaptation and plant growth promotion. *Agronomy*, 2022, 12(10): 2266.
- [64] 梁新波, 张晨, 张冠初, 丁红, 徐扬, 李泽伦, 石书兵, 张智猛. 花生根际微生物群落结构对干旱和盐胁迫的响应. *花生学报*, 2021, 50(1): 33-40.
- [65] 孙建平, 刘雅辉, 左永梅, 韩民利, 张虹伟, 吕晶晶. 盐地碱蓬根际土壤细菌群落结构及其功能. *中国生态农业学报: 中英文*, 2020, 28(10): 1618-1629.
- [66] 李媛媛, 徐婷婷, 艾喆, 魏庐璐, 马飞. 不同海拔鬼箭锦鸡儿根际和非根际土壤细菌群落多样性及 PICRUSt 功能预测. *环境科学*, 2023, 44(4): 2304-2314.
- [67] 朱文娟, 任月梅, 杨忠, 郭瑞锋, 张绶, 任广兵. 谷子土壤微生物群落结构及功能预测分析. *作物杂志*, 2023(5): 170-178.
- [68] 谭雪, 董智, 张丽苗, 袁中勋, 李昌晓. 三峡库区消落带草本植物根际细菌群落季节变化特征及功能预测. *生态学报*, 2023, 43(23): 9699-9709.
- [69] 邢芳芳, 高明夫, 周传志, 徐春英, 范玲超. 氨基酸与植物抗逆性关系的研究进展. *黑龙江农业科学*, 2018(3): 150-155.
- [70] 麻仲花, 刘吉利, 吴娜, 杨永森, 胡永琪, 者永清. 深旋耕配施有机肥对盐碱地玉米根际土壤细菌群落结构及其功能的影响. *中国农业气象*, 2023, 44(6): 479-491.
- [71] 彭斌. 盐生植物根际微生物对根系分泌物的偏好模式[D]. 北京: 中国科学院大学, 2020.