中国生态农业学报(中英文)
Chinese Journal of Eco-Agriculture
中文核心期刊
中国科技核心期刊
中国精品科技期刊
百种中国杰出学术期刊
中国科学引文数据库源刊

盐地碱蓬根际土壤细菌群落结构及其功能

孙建平，刘雅辉，左永梅，韩民利，张虹伟，吕晶晶

引用本文:
孙建平, 刘雅辉, 左永梅, 等. 盐地碱蓬根际土壤细菌群落结构及其功能[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(10): 1618–1629.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200160

(向下翻页，阅读全文)

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

盐地碱蓬生长对滨海重盐碱地的改土效应

Soil improving effect of Suaeda salsa on heavy coastal saline–alkaline land

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(10): 1578–1586 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190178

水稻旱育壮秧的根际生态学特性分析

Ecological characteristics of rice rhizosphere of dry–raised seedlings

中国生态农业学报. 2015(12): 1552–1561 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.150642

施肥及秸秆还田对砂姜黑土细菌群落的影响

Effects of fertilization and straw incorporation on bacterial communities in lime concretion black soil

中国生态农业学报. 2015, 23(10): 1302–1311 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.150267

马铃薯连作栽培对土壤微生物多样性的影响

Effect of potato continuous cropping on genetic diversity of soil microorganisms

中国生态农业学报. 2015(2): 225–232 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.140755

黄土高原旱地麦田26年免耕覆盖对土壤肥力及原核微生物群落多样性的影响

Effect of long–term no–tillage with stubble on soil fertility and diversity of prokaryotic microbiome in dryland wheat soils on the Loess Plateau, China

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(3): 358–368 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.180604

中国生态农业学报(中英文) 2020 年 10 月 第 28 卷 第 10 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Oct. 2020, 28(10): 1618−1629

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.200160

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[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(10): 1618−1629

SUN J P, LIU Y H, ZUO Y M, HAN M L, ZHANG H W, LYU J J. The bacterial community structure and function of *Suaeda salsa* rhizosphere soil[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(10): 1618−1629

盐地碱蓬根际土壤细菌群落结构及其功能*

孙建平, 刘雅辉**, 左永梅, 韩民利, 张虹伟, 吕晶晶

(河北省农林科学院滨海农业研究所/河北省盐碱地绿化工程技术中心/唐山市耐盐植物重点实验室 唐山 063299)

摘 要: 盐地碱蓬作为生物改良盐碱地的理想材料, 其根际土壤微生物对土壤改良发挥着重要作用。为了深入探索环渤海滨海盐碱地碱蓬根际土壤细菌群落结构组成及其功能, 采用 Illumina Misep 高通量测序平台对环渤海地区滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤和裸地土壤进行测序。从 16 个样本中获得有效序列 734 792 条, 4 285 个 OTUs, 归属于 41 门、100 纲、282 目、400 科、892 属、1 577 种。盐地碱蓬根际土壤细菌群落由变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、绿弯曲门(Chloroflexi)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)、酸杆菌门(Acidobacteria)、厚壁菌门(Firmicutes)、蓝藻细菌门(Cyanobacteria)、髌骨细菌门(Patescibacteria、浮霉菌门(Planctomycetes)组成。Alpha 多样性计算结果表明, 盐地碱蓬根际土壤细菌群落结构多样性高并与裸地土壤间差异显著; LEfSe (LDA Effect Size)分析发现, 盐地碱蓬与裸地差异指示种明显不同。PCoA 与相关性 Heatmap 表明, 盐地碱蓬、速效氮、速效钾、速效磷、电导率是影响土壤细菌目类水平群落组成的主要因子。PICRUSt (Phylogenetic Investigation of Communities by Reconstruction of Unobserved States)分析表明微生物群落在新陈代谢等 40 个功能方面盐地碱蓬根际土壤比裸地土壤高。本研究表明盐地碱蓬覆盖能够降低土壤盐分, 增加土壤养分, 对土壤细菌群落多样性及其功能有积极作用。

关键词: 高通量测序; 滨海盐碱地; 盐地碱蓬; 根际土壤; 细菌群落结构; 细菌群落功能

中图分类号: S154.36 开放科学码(资源服务)标识码(OSID):

The bacterial community structure and function of *Suaeda salsa* rhizosphere soil*

SUN Jianping, LIU Yahui**, ZUO Yongmei, HAN Minli, ZHANG Hongwei, LYU Jingjing

(Institute of Coastal Agricultural, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences / Saline and Alkali Land Greening Engineering Technology Center of Heibei Province / Tangshan Key Laboratory of Plant Salt Tolerance Research, Tangshan 063299, China)

Abstract: *Suaeda salsa* is an ideal agent for the biological enrichment of saline-alkali soil. Microorganisms in the rhizosphere of this plant play an essential role in soil improvement. The Illumina Misep high-throughput sequencing platform was used to explore the structural composition and function of the bacterial community in the rhizosphere soil of *S. salsa* and bare soil from coastal saline-alkali land in the Bohai Bay Rim area of Hebei, Shandong, and Tianjin, China. In total, 734 792 effective sequences were obtained from 16 samples, of which 4 285 OUTs belonged to 41 phyla, 100 classes, 282 orders, 400 families,

* 河北省农林科学院基本业务费(201810101)和河北省农林科学院现代农业科技创新工程项目(2019-1-6-2)资助

** 通信作者: 刘雅辉, 主要研究方向为盐碱地改良与农业高效利用。E-mail: bhslyh@126.com
孙建平, 主要研究方向为滨海盐碱地改良与农业高效利用。E-mail: bhssjp@163.com

收稿日期: 2020-03-04 接受日期: 2020-05-29

* This study was supported by the Basic Business Expenses of Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences (201810101), the Agriculture Science and Technology Innovation Project of Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences (2019-1-6-2).

** Corresponding author, E-mail: bhslyh@126.com

Received Mar. 4, 2020; accepted May 29, 2020

892 genera, and 1 577 species. The bacterial community in the rhizosphere soil of *S. salsa* contained Proteobacteria, Actinobacteria, Chloroflexi, Bacteroidetes, Gemmatimonadetes, Acidobacteria, Firmicutes, Cyanobacteria, Patescibacteria, and Planctomycetes. These results were consistent with the Alpha diversity analysis results, indicating that the community was highly diversified and significantly different from that of the bare soil. The LEfSe (LDA Effect Size) analysis showed that indicator species differentially occurred in *S. salsa* and bare soils. In *S. salsa* soil, Cyanobacteria, Acidobacteria, Alphaproteobacteria, Oxyphotobacteria, Chloroflexi, Rhizobiales, Nostocales, Sphingomonadales, Sphingomonadaceae, and Bacillus were the indicator species. Based on principal coordinates analyses and a correlation heatmap, the main factors affecting the soil bacterial community at order level were the presence of *S. salsa*, alkali-hydrolyzable nitrogen, available potassium, available phosphorus, and electrical conductivity. Also, Ectothiorhodospira and Balneolaceae could survive in bare soil with poor fertility, high salinity, and a viscous structure. PICRUSt (Phylogenetic Investigation of Communities by Reconstruction of Unobserved States) analysis showed that 304 metabolic pathways at pathway level 3 were active in both soil, of which 41 pathways, especially those involving in metabolism were different between *S. salsa* soil and bare land soil. These results indicated that *S. salsa* growth has a positive effect on the diversity and function of soil bacterial community by improving soil structure and increasing nutrients levels. These findings may be applied to improve saline-alkali land, optimize soil environment, and enhance its usefulness and sustainability.

Keywords: High-throughput sequencing; Coastal saline-alkali land; *Suaeda salsa*; Rhizosphere soil; Bacterial community structure; Bacterial community function

土壤微生物在生态系统功能中起重要的作用，其多样性不仅能够描述任何一种复杂生态环境，还可以较早地反映该环境的变化，已被认为是生态系统中重要的生物学指标[1]。在土壤微生物中，细菌的数量和种类最多、分布最广泛且代谢功能潜力巨大，参与碳、氮物质循环、土壤结构形成、促进植物生长以及改善生态环境等过程[2]。植物为微生物提供营养物质，如分泌物质、落叶、花粉脱落以及枯死的植物残体，微生物分解无机物为植物生长提供营养，这些过程均发生在根际，因此研究根际土壤细菌群落多样性及其功能，有助于了解植物、土壤微生物及其环境之间的关系。

滨海盐碱土壤属于极端环境，其环境的复杂多样性造就了物种丰富多样性，物种的多样性预示着物种功能的多样性。微生物独特的遗传特性、生理功能影响着植物的生存环境[3]，因此滨海盐碱土壤是研究土壤微生物细菌群落与耐盐植物关系的天然实验室。盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)是藜科(Chenopodiaceae)碱蓬属植物，不但在食用和药用领域备受瞩目，也是用于开发利用盐碱地的优势植物之一[4]。已有研究表明，盐地碱蓬的根系能分泌有机酸，植物残体分解后产生的腐殖酸能够降低土壤碱性，改善土壤理化性质，减少土壤水分损失，还能增加土壤中微生物的数量和酶活性[5-8]。目前对于盐地碱蓬的微生物研究多局限于纯培养法的测定与分析，而针对其微生物群落结构的研究报道很少，尤其是用分子生物学方法研究盐地碱蓬根际土壤微生物群落结构及功能尚鲜有报道。因此明确盐地碱蓬根际土壤中的细菌多样性优势物种及功能，可为利用盐地碱蓬根系原生耐盐微生物改善盐碱地微环境质量，实施安全有效的盐碱地生物改良措施提供土壤微生物方面的理论依据。

近年来，高通量测序技术发展迅速，它能够快速揭示原位环境中微生物群落的复杂性和多样性[9-11]。本研究采用Misep高通量测序方法，对盐地碱蓬根际土壤细菌进行16s rRNA基因测序，分析环渤海地区滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤的细菌群落结构，探索细菌群落结构与环境因子的关系，结合PICRUSt (Phylogenetic Investigation of Communities by Reconstruction of Unobserved States)分析预测盐地碱蓬根际土壤细菌的功能，不仅为环渤海地区滨海盐碱地盐地碱蓬的生长和生物改良措施的应用提供支撑，也为今后研发土壤改良剂奠定基础。

1　材料和方法

1.1　研究地点与样品采集

以河北、山东、天津的滨海盐碱地为研究区，其紧临渤海湾，主要由海相沉积物和海陆交互层沉积的黏性土、粉土及砂类土组成，土壤类型为滨海盐土。环渤海地区光照充足，年日照时数2 400~3 000 h，比山麓平原区多200 h左右；年平均气温10.8~13.3 ℃，无霜期180~200 d；低平原区年降水量450~550 mm，滨海平原区年降水量600~700 mm，80%的降水主要集中在7—9月[12]。该区属暖温带半湿润季风性气候，光照充足，四季分明，其中春季干旱少雨、夏季炎热多雨、秋季冷暖适中、冬季寒

冷干燥[13]。

采用GPS定位，确定盐地碱蓬的采样区块(表1)。在每个采样区域，随机选取3个样方(1 m×1 m)，从每个样方中随机采集植物样10株，晃动根部，去除根部松散的土壤后，使用无菌刷子从根部收集残留土壤，做为根际土壤；同一样方“S”点取0~10 cm土层的土壤。土壤样本等量混合均匀后，分成两部分。一部分装入15 mL的离心管，放入液氮罐速冻，转移到实验室的–80 ℃冰箱，用于样本的高通量测序；另一部分被密封在自封袋中，自然风干过筛，用于测定土壤的化学性质。取同一地区裸地的0~10 cm土壤作为对照。

表 1 样地基本概况

Table 1 Basic information of the soil samples

样地位置 Sample site location	采样点 Sample plot	地理位置 Geographical position	海拔 Altitude (m)	主要植物 Main plant
天津北大港 Tianjin Beidagang	D1, J4, J5, J6	38°44′25.24″N, 117°14′13.36″E	2	盐地碱蓬、芦苇、金叶榆树 *Suaeda salsa*, *Phragmites communis*, *Ulmus pumila*
沧州黄骅市南排河 Nanpaihe Town, Huanghua City, Cangzhou City, Hebei Province	D2, J7, J8, J9	38°25′42.89″N, 117°35′14.58″E	2	盐地碱蓬、芦苇、知风草 *S. salsa*, *P. communis*, *Eragrostis ferruginea*
山东东营市东营区 Dongying District, Dongying City, Shandong Province	D2, J10, J11	37°24′12.31″N, 118°41′10.17″E	0	盐地碱蓬、柽柳、白刺 *S. salsa*, *Tamarix chinensis*, *Nitraria schoberi*
河北唐山市曹妃甸区 Caofeidian District, Tangshan City, Hebei Province	D4, D5, J1, J2, J3	39°12′48.44″N, 118°27′46.43″E	0	盐地碱蓬、芦苇、柽柳 *S. salsa*, *P. communis*, *T. chinensis*

D: 裸地土壤; J: 碱蓬根际土壤。D: bare land soil; J: rhizosphere soil of *Suaeda salsa*.

1.2 土壤化学性质指标的测定

碱解氮采用碱解扩散法测定[14]；速效磷采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定[14]；速效钾采用火焰光度计法测定[14]；pH采用5∶1水土比浸提，用PHSJ-4A 型 pH 计测定[14]；电导率(EC)采用DDSJ-308F仪器测定。

1.3 土壤细菌的 DNA 提取和高通量测序

从每个混合样本(n=16)中称取0.5 g土壤，使用MP-soil试剂盒提取DNA，利用1%琼脂糖凝胶电泳检测DNA提取质量；用338F(5′-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3′)和806R(5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′)引物对V3-V4可变区进行PCR扩增[15]，每个样本3次重复。将同一个样本的PCR产物混合后经2%琼脂糖电泳检测和QuantiFluor™-ST定量检测后，送至上海美吉生物医药科技有限公司，在Miseq PE300平台上进行测序。

1.4 数据处理

原始测序序列使用Trimmomatic软件质控，使用FLASH软件进行拼接，使用UPARSE软件根据97%的相似度对序列进行OTU聚类，使用UCHIME软件剔除嵌合体[16]。利用RDP classifier对每条序列进行物种分类注释，比对Silva数据库，设置比对阈值为70%[17]。

利用Mothur软件计算Alpha多样性指数(Sobs、Simpson、Shannon、Chao、Ace、Coverage)；利用R语言工具制作稀释曲线、多级物种Sunburst分析盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤细菌群落的组成；利用Circos-0.67-7软件制作Circos图，分析盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤优势物种组成比例及其在样本中的分布比例；利用LEfSe软件，根据分类学组成对盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤进行线性判别分析(LDA)，找出对盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤产生显著性差异影响的群落；利用R语言中PCoA分析盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤间的菌群结构差异；利用R语言工具制作相关性Heatmap图，分析环境因子与细菌目水平群落结构的关系；利用FastTree软件，通过目分类水平信息对应的序列，根据最大似然法ML构建进化树，使用R语言作图绘制进化树；采用PICRUSt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；采用SPSS 19.0统计软件对试验数据进行处理，采用独立样本t检验，分析在$P\leqslant0.05$水平上的样本间显著性差异。

2 结果与分析

2.1 滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤及裸地土壤的化学性质

通过对盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤化学性质的

测定, 结果显示, 除 pH 外, 盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤的化学性质间均差异显著(表 2)。与裸地土壤相比, 盐地碱蓬根际土壤均不同程度增加了碱解氮、速效磷、速效钾和有机质含量, 降低了土壤的盐分, 尤其碱解氮, 盐地碱蓬根际土壤增加了 238.47%。表明盐地碱蓬能够增加土壤的养分, 降低土壤的盐分。

表 2　滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤及裸地土壤的化学性质

Table 2　Chemical properties of rhizosphere soil of *Suaeda salsa* and bare soil in the coastal saline-alkali land

样本 Sample	pH	电导率 Electrical conductivity ($dS\cdot m^{-1}$)	碱解氮 Alkali-hydrolyzable N ($mg\cdot kg^{-1}$)	速效磷 Available P ($mg\cdot kg^{-1}$)	速效钾 Available K ($mg\cdot kg^{-1}$)	有机质 Organic matter ($g\cdot kg^{-1}$)
裸地土壤 Bare land soil	7.46±0.18a	6.47±5.10a	26.80±26.15b	14.91±2.41b	292.90±30.38b	9.45±1.63b
根际土壤 Rhizosphere soil	7.48±0.22a	1.30±1.54b	90.71±48.58a	20.45±3.31a	586.14±110.63a	16.00±9.27a

同列不同小写字母表示差异显著($P\leqslant 0.05$)。Different lowercase letters in the same column indicate significant differences at $P\leqslant 0.05$ level.

2.2　滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤细菌群落多样性特征

基于种的分类水平对盐地碱蓬根际土壤和裸地土壤微生物群落多样性指数进行分析, 结果(表 3)表明, 与裸地土壤相比, 盐地碱蓬根际土壤细菌的 Sobs、香农指数较高, 两者差异不显著; 辛普森指数、Ace、Chao 指数较低, 其中辛普森指数两者差异显著。由此可见盐地碱蓬根际土壤细菌群落的物种多样性略高于裸地, 盐地碱蓬根际土壤细菌群落的物种均匀度低于裸地。

表 3　滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤及裸地土壤细菌的生物多样性指数

Table 3　Biodiversity indexes of bacteria in rhizosphere soil of *Suaeda salsa* and bare soil in the coastal saline-alkali land

多样性指数 Diversity index	裸地土壤 Bare land soil	根际土壤 Rhizosphere soil
Sobs 指数 Sobs index	660.80±169.95	705.36±110.52
香农指数 Shannon index	4.75±0.38	5.05±0.40
辛普森指数 Simpson index	0.024±0.009	0.019±0.014*
Ace 指数 Ace index	802.58±173.58	800.87±129.08
Chao 指数 Chao index	838.30±179.28	817.32±129.10
覆盖度指数 Coverage index	0.994±0.001	0.995±0.001

*表示裸地土壤和盐地碱蓬根际土壤在 $P\leqslant 0.05$ 水平差异显著。
* means significant differences between bare land soil and rhizosphere soil of *S. glauca* at $P\leqslant 0.05$.

盐地碱蓬根际土壤中共有 3 872 个 OTUs, 裸地土壤共有 2 410 个 OTUs, 有 1 997 个 OTUs 均出现在盐地碱蓬根际土壤和裸地土壤中, 分别占各自 OTUs 总数的 51.58%和 82.86%。在盐地碱蓬根际土壤中特有的 OTUs 1 875 个, 占盐地碱蓬根际土壤 OTUs 总数的 48.42%; 裸地土壤中特有的 OTUs 413 个, 占裸地 OTUs 总数的 17.14%。这些数据表明, 盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤 OTU 组成存在差异, 盐地碱蓬根际土壤不仅 OTU 数目比较多, 还存在更多的特有 OTU。

稀释曲线(图 1)表明, 盐地碱蓬根际土壤细菌多样性高于裸地对照, 曲线均趋于平缓, 结合基于种分类水平的各样本文库的覆盖度均在 99.46%以上(表 3), 说明基于本试验的测序深度, 土壤中包括的稀有物种在内的所有微生物均已得到分析, 比较真实地反映了该研究区的微生物群落组成。

2.3　滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤细菌群落组成

通过对滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤及裸地土壤样本进行高通量测序, 共得到有效序列 734 792 条, 为避免各样品微生物量的差异, 按最小样本序列数进行样本序列抽平处理, 得到标准化数据用于后续统计分析, 每个样本的有效序列为 24 065 条, 获得 41 门、100 纲、282 目、400 科、892 属、1 577 种、4 285 OTUs。图 2 选择目分类学水平, 从里圈到外圈依次展示盐地碱蓬根际土壤和裸地土壤中域、界、门、纲、目水平的物种组成(相对丰度>1%)。盐地碱蓬根际土壤由放线菌门(Actinobacteria)、放线菌纲(Actinobacteria)、放线菌目(Actinomarinales)(共占比 55.3%), 绿弯菌门(Chloroflexi)、厌氧蝇菌目(Anaerolineae)与 SBR1031 目(共占比 15.3%), 蓝藻细菌门(Cyanobacteria)、产氧光合细菌纲(Oxyphotobacteria)与念珠藻目(Nostocales)(共占比 14.7%), 芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)、芽单胞菌纲(Gemmatimonadetes)、未定属芽单胞菌目(norank-Gemmatimonadetes)(共占比 8.8%), 变形菌门(Proteobacteria)、丙型变型菌纲(Gammaproteobacteria)与外硫螺菌目(Ectothiorhodospirales)(共占比 5.5%)组成。裸地土壤由变形菌门、丙型变型菌纲与外硫螺菌目(共占比 36.9%), 芽单胞菌门、芽单胞菌纲、未定属芽单胞菌目(共占比 15.5%), 变形菌门、丙型变型菌(从纲到目)(共占比 17.3%)组成。由此可以得出盐地碱蓬的根际土壤细菌物种的分布和比例与裸

地土壤差异显著，盐地碱蓬根际土壤的优势物种为放线菌，裸地土壤中优势物种是变形菌，盐地碱蓬的覆盖增加了微生物群落结构的多样性，提高了放线菌的比例，新增了绿弯菌门、厌氧蝇菌目、SBR1031 目、蓝藻细菌门、产氧光合细菌纲、念珠藻目的分布。

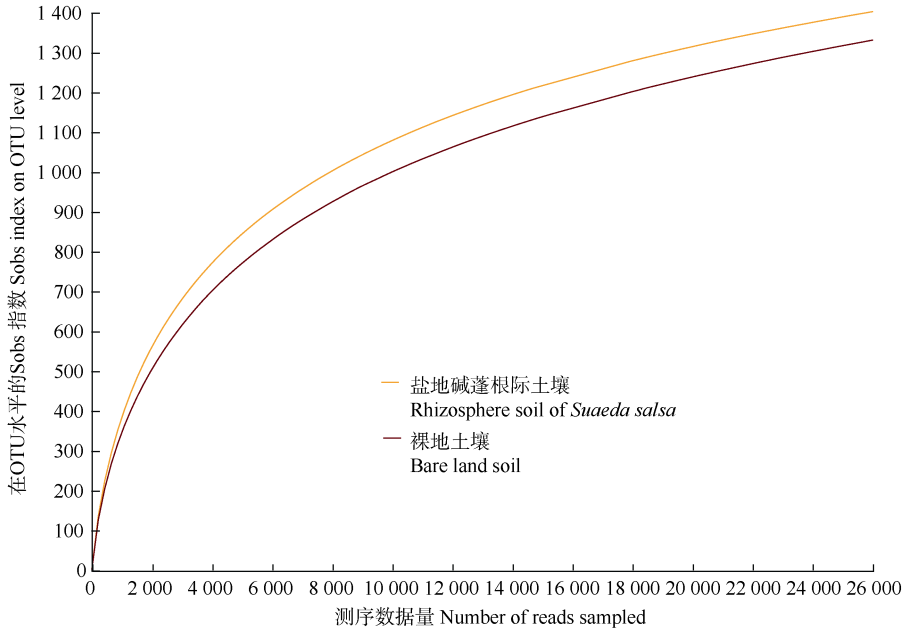

图 1 滨海盐地碱蓬根际土壤及裸地土壤细菌的稀释曲线

Fig. 1 Rarefaction curves of bacteria in bare soil and rhizosphere soil of *Suaeda salsa* in the coastal saline-alkali land

2.4 盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤优势物种组成比例及其在样本中的分布比例

Circos 图不仅反映了每组样本的优势物种组成比例，同时也反映了各优势物种在不同样本中的分布比例。基于门的分类水平下，不同样本的优势物种组成和比例差异明显(图 3)，盐地碱蓬根际土壤中优势物种为变形菌门(30.0%)、放线菌门(22.0%)、绿弯曲门(15.0%)、拟杆菌门(Bacteroidetes)(9.4%)、芽单胞菌门(5.0%)、酸杆菌门(Acidobacteria) (5.5%)、厚壁菌门(Firmicutes)(3.8%)、蓝藻细菌门(4.1%)、髌骨细菌门(Patescibacteria) (1.3%)、浮霉菌门(Planctomycetes)(1.8%)；裸地土壤中优势物种为变形菌门(43.0%)、放线菌门(14.0%)、绿弯曲门(10.0%)、拟杆菌门(11.0%)、芽单胞菌门(10.0%)、酸杆菌门(2.3%)、厚壁菌门(2.5%)、髌骨细菌门(1.7%)。各优势菌门在样本中的分布比例有差异，变形菌门、放线菌门、绿弯曲门、拟杆菌门、芽单胞菌门、酸杆菌门、厚壁菌门、蓝藻细菌门、髌骨细菌门、浮霉菌门在裸地土壤和盐地碱蓬根际土壤中分布的情况依次为 59%和 41%、39%和 61%、41%和 59%、55%和 45%、67%和 33%、30%和 70%、40%和 60%、2%和 98%、56%和 44%、33%和 67%。其中蓝藻细菌门绝大部分在盐地碱蓬土壤中。

2.5 滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤中的特殊群落及影响力

了解到样本中物种的整体构成后，就可以进行不同样本之间的对比。PCoA 分析即主坐标分析，是一种非约束性的数据降维分析方法，可用来研究不同样本之间群落组成的相似性或差异性，图中不同形状的点表示来源于不同的样本，两样本点越接近，表明两样本物种组成越相似。图 4 中盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤两个样本没有重叠部分，样本点距离较远，说明盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤的微生物群落结构组成不相似，X 轴(13.59%)与 Y 轴(53.39%)的累计贡献量达到 66.98%，表明盐地碱蓬的覆盖可以解释两个样本间微生物群落结构组成不同的原因。

通过上述分析判断出盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤之间具有显著差异。比较微生物群落差异的另一个主要目的是确定组间的显著性差异物种，为此使用 LEfSe 分析，首先使用 non-parametric factorial Kruskal-Wallis (KW) sum-rank test(非参数因子克鲁斯卡尔-沃利斯秩和验检)检测不同分组间丰度差异显著的物种，并且判断显著差异物种是否趋于同一分类级别。其次，采用线性判别分析(LDA)来估算每个组分(物种)丰度对差异效果影响的大小。因此本研

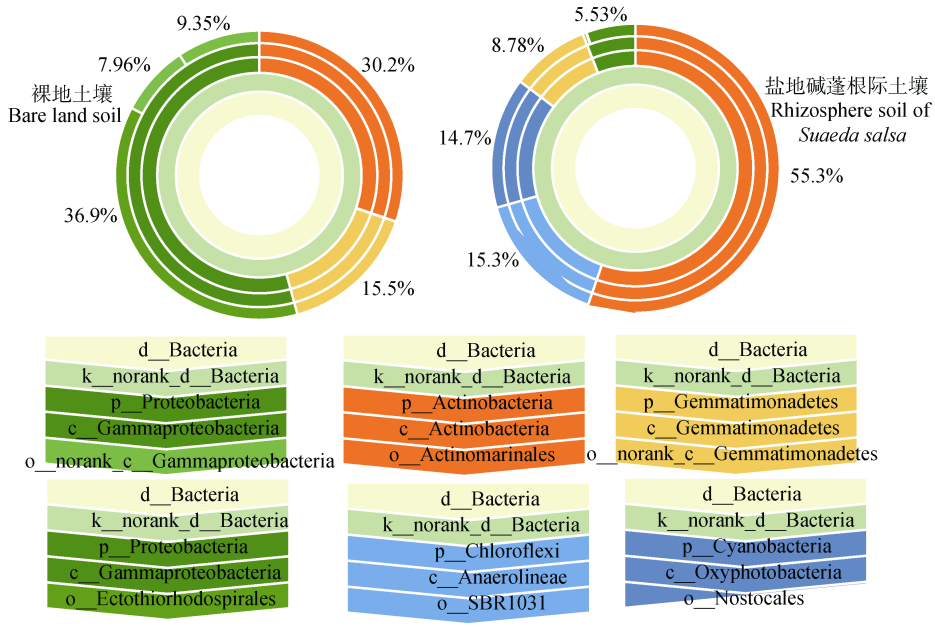

图 2　滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤细菌群落组成

Fig. 2　Composition of the bacterial community in rhizosphere soil of *Suaeda salsa* and bare soil in the coastal saline-alkali land

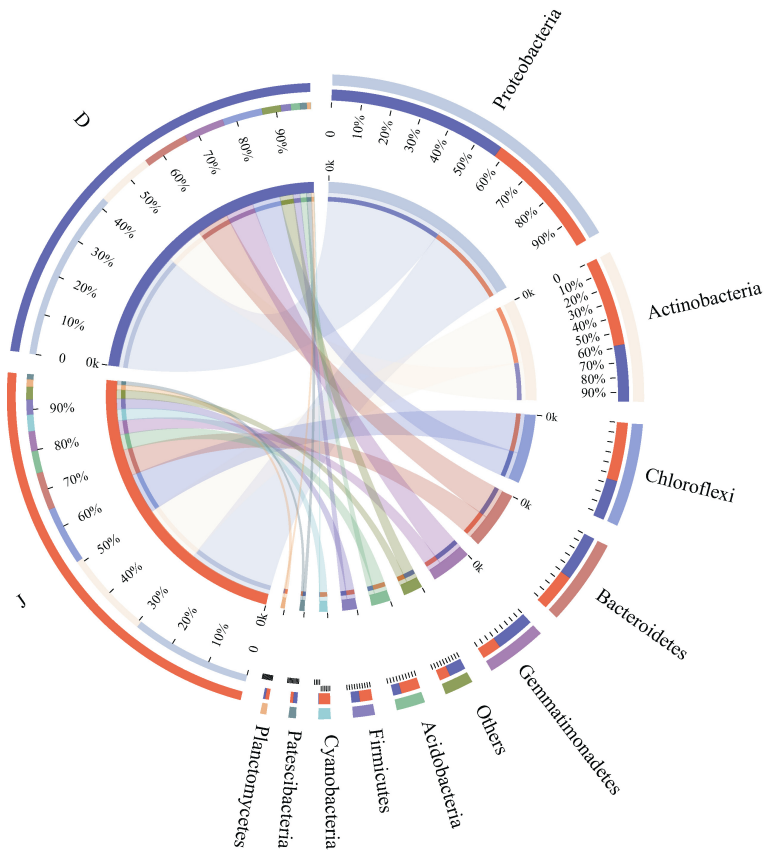

图 3　滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤(J)与裸地土壤(D)优势物种组成比例及其在样本中的分布比例

Fig. 3　Composition proportion of dominant species in rhizosphere soil of *Suaeda salsa* (J) and bare soil (D) and their distribution proportions in all samples of the coastal saline-alkali land

左半圈表示样本中物种组成情况，外层彩带颜色代表来自哪一分组，内层彩带颜色代表物种，长度代表该物种在对应样本中的相对丰度；右半圈表示该分类学水平下物种在不同样本中的分布比例情况，外层彩带颜色代表物种，内层彩带颜色代表不同分组，长度代表该样本在某一物种中的分布比例。The left half circle shows the species composition in the sample, the color of the outer ribbon represents the group from which it comes, the color of the inner ribbon represents the species, and the length represents the relative abundance of the species in the corresponding sample. The right half circle shows the distribution proportion of the species in different samples under the taxonomic level, the outer ribbon represents the species, and the color of the inner ribbon represents different groups, the length represents the distribution proportion of the sample in a certain species.

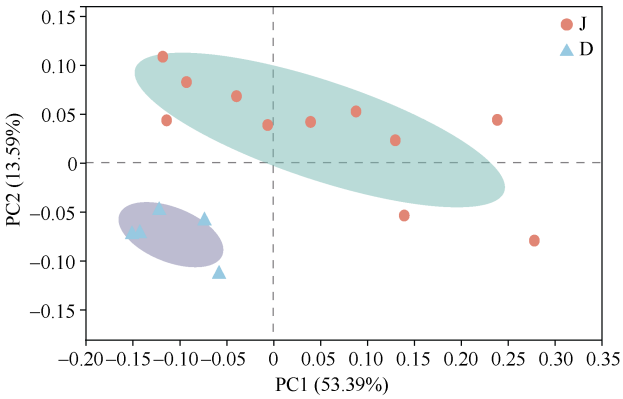

图 4 滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤组间比较分析

Fig. 4 Group comparison analyses between rhizosphere soil of *Suaeda salsa* and bare soil in the coastal saline-alkali land

D: 裸地土壤; J: 盐地碱蓬根际土壤。D: bare land soil; J: rhizosphere soil of *Suaeda salsa*.

究从域到属级对盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤进行 LEfSe 分析，检测具有显著丰度差异的特征，仅 LDA 得分值大于 4 的被展示(图 5)。盐地碱蓬根际土壤中差异指示种为蓝藻细菌门、酸杆菌门、甲型变形杆菌纲(Alphaproteobacteria)、产氧光合细菌纲、绿弯菌纲(Chloroflexia)、根瘤菌目(Rhizobiales)、念珠藻目、鞘脂单胞菌目(Sphingomonadales)、鞘脂单胞菌科(Sphingomonadaceae)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)，而裸地土壤差异指示种包括丙型变形菌(从纲到属)、外硫螺菌目、硫碱螺旋菌科(Thioalkalispiraceae)、巴纽尔斯菌 Balneolaceae(从目到科)、甲型变形杆菌(从目到属)、嗜硫盐菌属(*Thiohalophilus*)。以上物种均对盐地碱蓬根际土壤和裸地土壤之间群落结构组成的差异起到非常重要的影响。

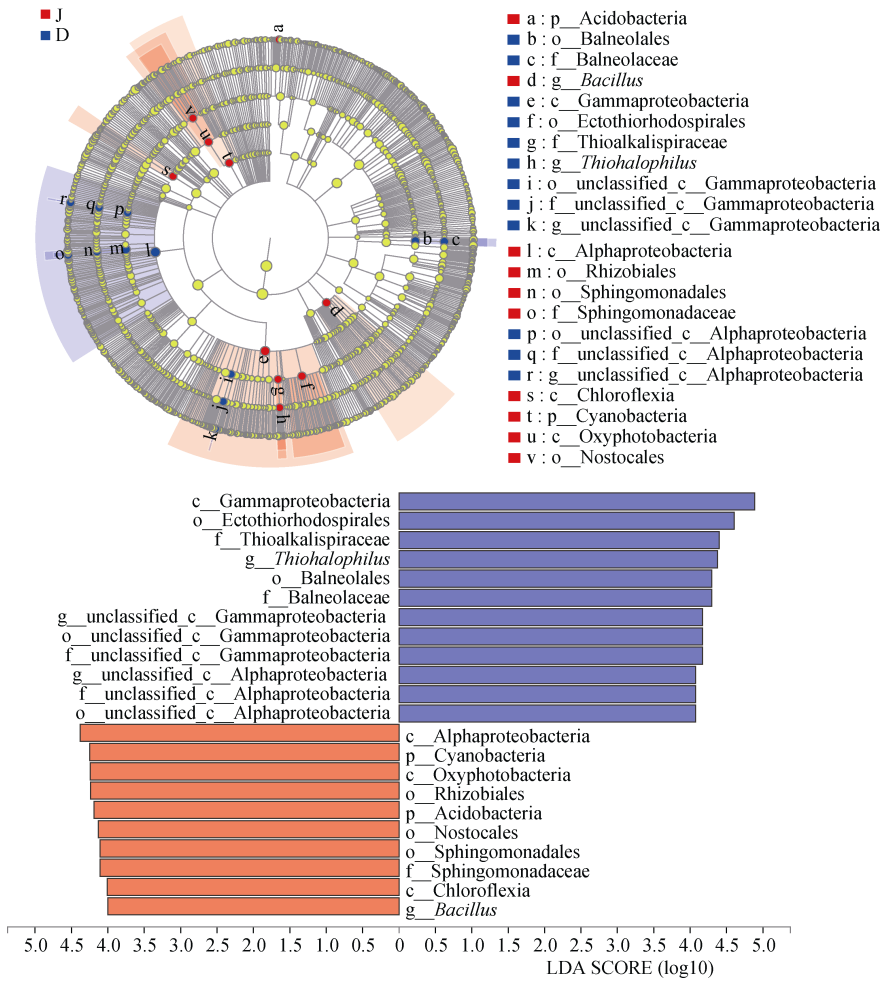

图 5 滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤中的特殊群落及影响力

Fig. 5 Special communities and their effects in rhizosphere soil of *Suaeda salsa* and bare soil in in the coastal saline-alkali land

D: 裸地土壤; J: 盐地碱蓬根际土壤。不同颜色节点表示在对应组别中显著富集，且对组间差异存在显著影响的微生物类群；淡黄色节点表示在不同分组中均无显著差异，或对组间差异无显著影响的微生物类群；小写字母代表差异指示种，其中 p 代表门, c 代表纲, o 代表目, f 代表科, g 代表属。D: bare land soil; J: rhizosphere soil of *Suaeda salsa*. The nodes in different colors represent the microbial groups which are significantly enriched in the corresponding groups and have a substantial impact on between-group variance. The yellowish nodes denote the microbial groups which are not significantly different between groups and or have no significant effect on between-group variance. The lowercase letters represent difference indicator species, of which “p” means phylum, “c” means class, “o” means order, “f” means family and “g” means genus.

2.6 滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤的系统发生进化关系

为了解目水平物种进化关系, 将相对丰度排名前 20 的目所对应的 OTUs 数据进行多序列比对, 通过最大似然法构建系统发生进化树(图 6), Bootstrap 值设置为 1 000 次重复, 以揭示滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤之间细菌的进化关系。结果发现物种共属于 8 个门, 分别为放线菌门、芽单胞菌门、厚壁菌门、蓝藻细菌门、绿弯曲门、拟杆菌门、酸杆菌门、变形菌门。Actinomarinales、Propionibacterial、微球菌目(Micrococcales)、微丝藻菌目(Microtrichales)属于放线菌门, Thermoanaerobaculale 属于酸杆菌门, 根瘤菌目、红杆菌目(Rhodobacterales)、鞘脂单胞菌目、粘球菌目(Myxococcales)、海洋螺菌目(Oceanospirillales)、unclassified-Gammaproteobacteria 属于变形菌门, 芽孢杆菌目(Bacillales)属于厚壁菌门, SBR1031、热微菌目(Thermomicrobiales)属于绿弯曲门, 念珠藻目属于蓝藻细菌门, 巴纽尔斯菌目、噬纤维菌目(Cytophagales)、黄杆菌目(Flavobacteriales)属于拟杆菌门, 其中属于拟杆菌门的巴纽尔斯菌目在裸地土壤所占比例高。

2.7 滨海盐碱地土壤细菌目类水平群落与环境因子的相关分析

影响样本菌群组成的环境因子很多, 但其中有很多环境因子之间具有较强多重共线性关系, 因此在进行环境因子分析前, 优先进行了环境因子筛选, 环境因子的VIF值均在4以下, 在目分类水平下选取总丰度前20的物种对细菌群落组成与环境因子进行相关性Heatmap分析。结果(图7)表明, 土壤盐分、碱解氮、速效磷、速效钾是影响盐碱地土壤细菌群落的主要环境因子, 微丝藻菌目、噬纤维菌目、鞘脂单胞菌目、热微菌目、微球菌目、根瘤菌目、念珠藻目喜欢养分高的环境; 外硫螺菌目与EC呈极显著正相关, 与碱解氮、速效钾、速效磷呈极显著负相关, 巴纽尔斯菌目与EC呈极显著正相关, 与碱解氮呈显著负相关, γ变形菌目未定属 unclassified-c-Gammaproteobacteria (unclassified表示目前采用的数据库中未能找到与之相匹配的分类信息)与EC呈显著正相关, 与碱解氮、速效钾呈显著负相关, 这为寻找喜欢盐分与寡营养的微生物提供了可能性。

2.8 滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤的 PICRUSt 功能预测

针对Pathway, 运用PICRUSt软件获得盐地碱蓬根际土壤和裸地土壤代谢通路的3个水平信息及其丰度, Pathway level 1有6条代谢通路, Pathway level 2有37条代谢通路, Pathway level 3有304条代谢通路。在相似的盐碱环境条件下, 盐地碱蓬根际土壤微生物和裸地土壤的微生物群落代谢通路相似, 但是代谢通路的丰度值不同。其中有41条代谢通路在盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤组间存在显著性差异(图8), 尤其是在新陈代谢(metabolism)方面, 包括谷胱甘肽代谢(glutathione metabolism)、参与光合作用的蛋白质(photosynthesis proteins)、光合作用(photosynthesis)、药物代谢细胞色素P450(drug metabolism cytochrome P450)、细胞色素P450的异生素代谢(metabolism of xenobiotics by cytochrome P450)、氯代环己烷和氯苯的降解(chlorocyclohexane and chlorobenzene degradation)。盐地碱蓬根际土壤微生物代谢通路的丰度值均高于裸地土壤微生物, 说明盐地碱蓬根际土壤细菌群落代谢功能潜力高于裸地土壤。

3 讨论

3.1 滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤细菌的群落结构特征

土壤微生物群落结构不仅直接影响养分的转化与组成, 也是维持和恢复土壤生产力的主要因素之一。土壤细菌是生态系统中微生物区系的主要组成成分, 微生物区系的演变(数量和组成结构)是反映土壤环境质量变化的重要生物指标[18-19]。本研究采用高通量测序技术, 对滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤和裸地土壤进行了细菌多样性分析, 共获得 41 门、100 纲、282 目、400 科、892 属、1 577 种, 盐地碱蓬根际土壤细菌群落主要由放线菌门、绿弯菌门、蓝藻细菌门、芽单胞菌门、变形菌门等组成, 优势群落为放线菌; 裸地土壤中优势群落为变形菌。杜滢鑫等[20]也发现变形菌门是盐碱土中最常见的微生物类群。蓝藻细菌门、酸杆菌门、甲型变形杆菌纲、产氧光合细菌纲、绿弯菌纲、根瘤菌目、念珠藻目、鞘脂单胞菌(从目到科)、芽孢杆菌属是裸地土壤中没有的。这说明盐地碱蓬增加了土壤细菌群落的丰富性。盐地碱蓬根际土壤和裸地土壤细菌多样性分析和系统发育树分析表明, 盐地碱蓬改变了土壤细菌群落的结构组成, 其多样性高于裸地土壤(表 3、图 7), 这是因为细菌适合生长在养分富足的土壤环境中, 较高的土壤肥力能够刺激细菌的生长[21]。根据土壤理化性质分析(表 2), 盐地碱蓬的根际土壤碱解氮、速效磷、速效钾、有机质含量较高, 盐分比较低, 能为土壤中的细菌提供较多的营养[22]。此

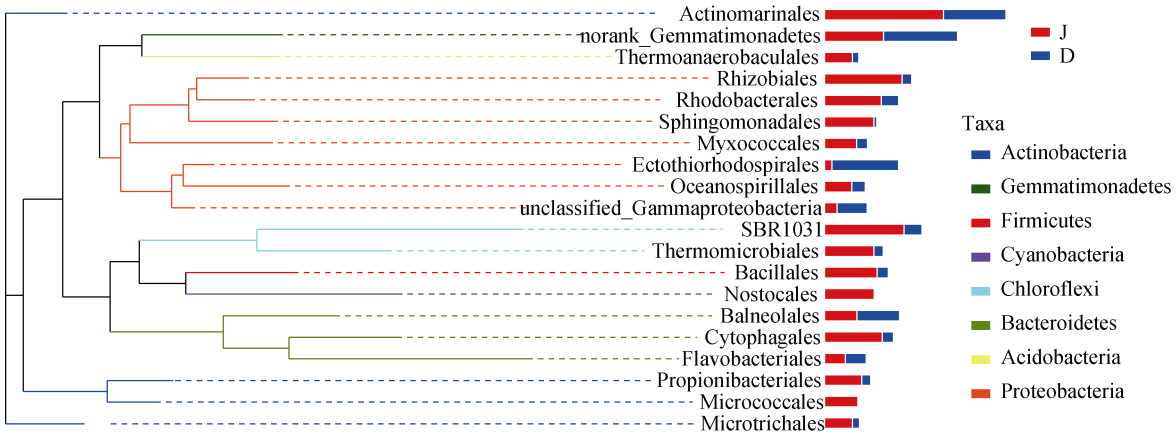

图 6 滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤(J)与裸地土壤(D)的系统发生进化关系

Fig. 6 Evolutionary relationship in rhizosphere soil of *Suaeda salsa* (J) and bare soil (D) in the coastal saline-alkali land

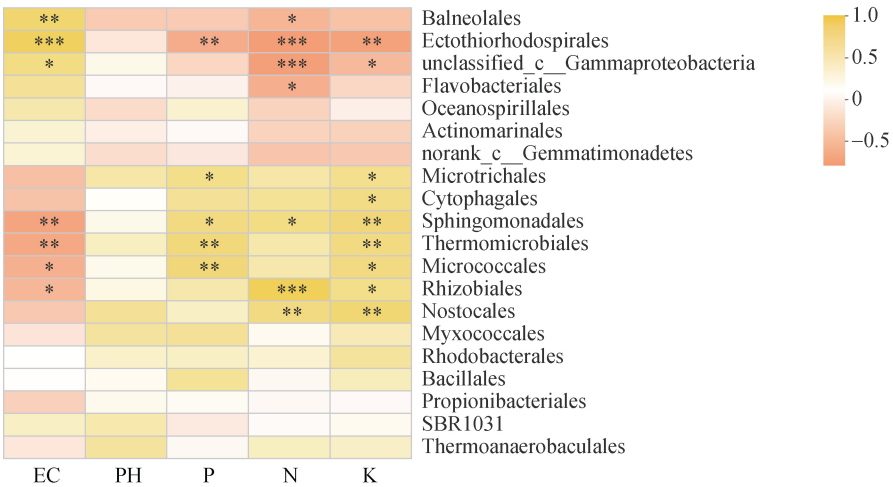

图 7 滨海盐碱地土壤细菌目类水平群落与环境因子的相关分析

Fig. 7 Analysis of correlation between bacterial community at the order level and environmental factors in the coastal saline-alkali land

x 轴和 *y* 轴分别为环境因子和物种，通过计算获得相关性 *R* 值和 *P* 值。*R* 值在图中以不同颜色展示，右侧图例是不同 *R* 值的颜色区间；*P* 值则用*标出，* $0.01<P\leqslant0.05$，** $0.001<P\leqslant0.01$，*** $P\leqslant0.001$。The *x*-axis and *y*-axis are environmental factors and species respectively. The correlation *R* value and *P* value are obtained by calculation. *R* values are shown in different colors, and the legend on the right is the color range of different *R* values. *P* values are marked with * for $0.01<P\leqslant0.05$, ** for $0.001<P\leqslant0.01$, *** for $P\leqslant0.001$.

外，有研究表明盐地碱蓬可以改善土壤结构外，还通过残根、凋落物向土壤中输入较多的碳氮源供微生物利用，增加微生物的数量，提高土壤酶活性。因此盐地碱蓬对根际微生物细菌群落多样性产生积极的影响[23]。深入了解环渤海滨海盐碱地有植物与无植物土壤微生物群落的消长态势，对盐碱地植被修复有重要意义。

3.2 滨海盐碱地的环境因子对土壤细菌群落结构的影响

有研究者认为植被类型、土壤理化性质、纬度梯度、土壤温度或气候变化可以影响土壤微生物群落结构[24-27]。本研究通过相关性Heatmap分析，分析了土壤细菌群落结构与环境因子间的相互关系，研究表明，EC、速效钾、碱解氮、速效磷是引起滨海盐碱地土壤细菌群落结构差异的主要环境因子。而pH不是主要影响因素，这与其他研究结果不一致[28]，原因可能为盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤的pH相差不大，或者是环渤海盐碱地土壤以氯化钠为主，盐含量大，碱性小，因此pH对植物的生长影响不大。PCoA分析(图4)表明盐地碱蓬的覆盖可以解释样本间微生物群落结构组成不同的原因，并且与芦苇(*Phragmites communis*)[19]、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)[20]等植物根际土壤的优势菌为变形菌有一些区别，说明不同植物的覆盖能影响根际土壤的细菌群落结构组成及其比例。结合LEfSe分析发现，裸地土壤富集的细菌群落与Heatmap图中与EC呈显著

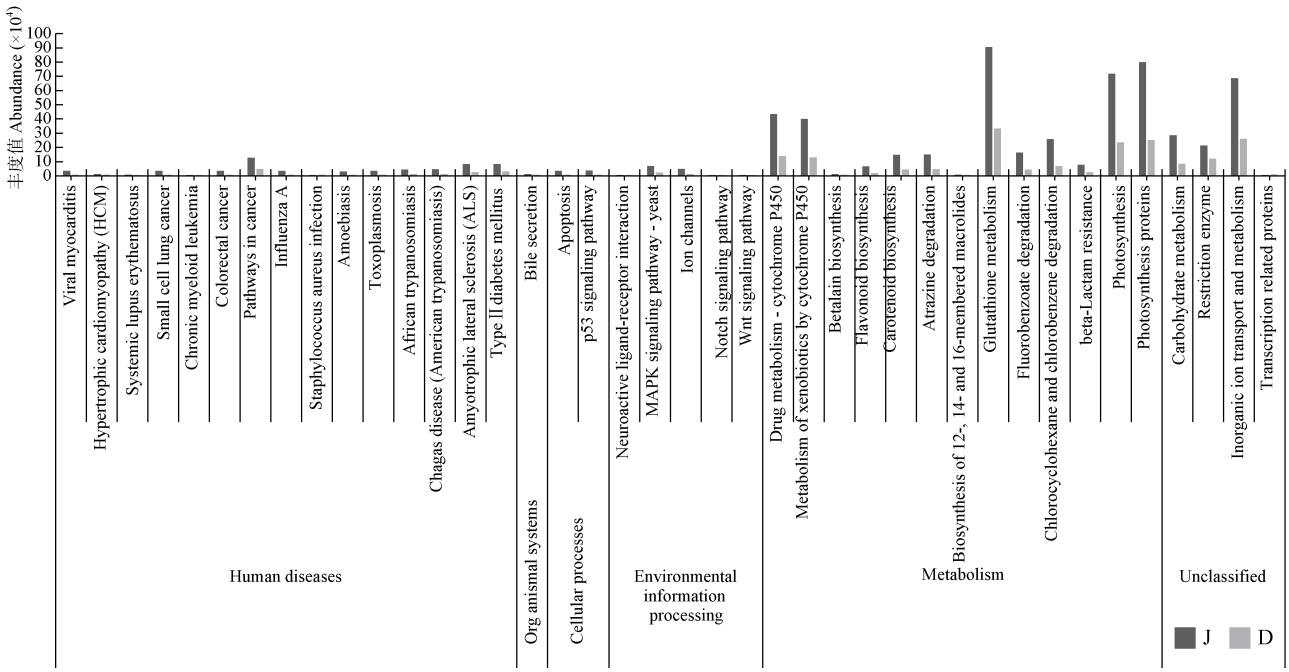

图 8　滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤**(J)**与裸地土壤**(D)**的 **PICRUSt** 功能预测

Fig. 8　Prediction of PICRUst function in rhizosphere soil of *Suaeda salsa* (J) and bare soil (D) in the coastal saline-alkali land

正相关的群落一样，说明外硫螺菌目、巴纽尔斯菌目可以在土壤肥力贫瘠、盐分高、结构黏滞的裸地土壤生存，表明盐碱环境为这些细菌提供了特异性的生存环境。有学者也在盐场[29]和海洋[30]中发现了巴纽尔斯菌目，那么我们可以大胆假设通过培养此类菌群，接种到植物根际，提高土壤中的微生物数量和多样性，而微生物又能够释放土壤酶，催化氧化还原、有机质矿化、腐殖物质在土壤中的合成、以及生长活性物的释放等多种生物化学反应[31]，从而改善植物的生长环境。因此了解微生物的适应环境，有助于挖掘和利用微生物资源。

3.3　滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤细菌功能预测

土壤微生物群落是土壤生态功能的基础，通过参与土壤有机质分解和矿化等过程影响着土壤养分的循环并调节和指示土壤功能[32]。采用 PICRUSt 方法对菌群代谢功能预测，滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤与裸地土壤在 3 个水平的代谢通路是相似的，但其中有 40 个功能两者差异显著，并且在生物代谢通路上的丰度值高于裸地土壤。在新陈代谢通路方面，盐地碱蓬根际土壤细菌谷胱甘肽代谢、参与光合作用的蛋白质、光合作用、氯代环己烷和氯苯的降解等表现突出，说明盐地碱蓬的覆盖提高了细菌群落的代谢通路途径，这与三七(*Panax notoginseng*)和芒草(*Miscanthus* spp.)根际细菌功能研究结果一致[33-34]。结合 Circos 图结果，盐地碱蓬根际土壤中的优势群落放线菌门的主要功能是吸收营养物质及作为 70%抗生素的来源；绿弯菌门能够分解纤维素；酸杆菌门能够降解植物残体多聚物及光合作用；厚壁菌门可以产生芽孢抵御外界的有害因子，具有极强的抗逆性[35]；蓝藻细菌门能够进行产氧的光合作用，还可以通过光合作用释放特异的蛋白质信号分子来调控植物的生长和发育[36]；浮霉菌门参与了碳氮循环，是一类具有重要生态作用的环境微生物。系统发生进化树目水平下，丰度前 20 的群落共属于 8 个门，均是盐地碱蓬根际土壤中的优势菌门。说明盐地碱蓬根际土壤中存在很多功能微生物，也验证了盐地碱蓬在盐碱地生物改良中的重要作用。

综上所述，通过 Illumina Misep 高通量测序分析，研究了环渤海滨海盐碱地盐地碱蓬根际土壤细菌群落结构组成及其功能。结果表明，盐地碱蓬的覆盖改变了土壤微生物群落结构，增加了土壤微生物群落多样性和功能。此外，微生物群落的变化主要是由植物、速效氮、速效钾、速效磷、EC 的变化引起的。表明盐地碱蓬通过改善土壤质量，为微生物提供良好的生存环境，增加了微生物的种类和数量，提高了根际土壤细菌群落多样性，增强了代谢产物的释放，促进了土壤碳、氮、硫的转化及光合作用，盐地碱蓬与微生物循环反复作用，最终达到良好的生物改良盐碱地的效果。本研究结果为了解盐生植物对环渤海滨海盐碱地土壤微生物群落的影响迈出了重要的一步。目前，我们正计划对环渤海滨海盐碱地生态系统中盐生植物与土壤微生物群落的相互

作用进行更全面的研究，为环渤海滨海盐碱地的改良与利用提出更准确的建议。

参考文献 References

[1] PANKE-BUISSE K, POOLE A C, GOODRICH J K, et al. Selection on soil microbiomes reveals reproducible impacts on plant function[J]. The ISME Journal, 2015, 9(4): 980–989

[2] 戴雅婷, 闫志坚, 解继红, 等. 基于高通量测序的两种植被恢复类型根际土壤细菌多样性研究[J]. 土壤学报, 2017, 54(3): 735–748
DAI Y T, YAN Z J, XIE J H, et al. Soil bacteria diversity in rhizosphere under two types of vegetation restoration based on high throughput sequencing[J]. Acta Pedologica Sinica, 2017, 54(3): 735–748

[3] 牛世全, 龙洋, 李海云, 等. 应用 Illumina MiSeq 高通量测序技术分析河西走廊地区盐碱土壤微生物多样性[J]. 微生物学通报, 2017, 44(9): 2067–2078
NIU S Q, LONG Y, LI H Y, et al. Microbial diversity in saline alkali soil from Hexi Corridor analyzed by Illumina MiSeq high-throughput sequencing system[J]. Microbiology China, 2017, 44(9): 2067–2078

[4] 李劲松, 郭凯, 李晓光, 等. 模拟干旱和盐碱胁迫对碱蓬、盐地碱蓬种子萌发的影响[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(7): 1011–1018
LI J S, GUO K, LI X G, et al. Effects of PEG, NaCl and Na_2CO_3 stresses on *Suaeda glauca* and *Suaeda salsa* seed germination[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2018, 26(7): 1011–1018

[5] 杨策, 陈环宇, 李劲松, 等. 盐地碱蓬生长对滨海重盐碱地的改土效应[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2019, 27(10): 1578–1586
YANG C, CHEN H Y, LI J S, et al. Soil improving effect of *Suaeda salsa* on heavy coastal saline-alkaline land[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2019, 27(10): 1578–1586

[6] 张蛟, 崔士友, 冯芝祥. 种植碱蓬和秸秆覆盖对沿海滩涂极重度盐土盐分动态与脱盐效果的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(5): 1686–1694
ZHANG J, CUI S Y, FENG Z X. Effects of *Suaeda glauca* planting and straw mulching on soil salinity dynamics and desalination in extremely heavy saline soil of coastal areas[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(5): 1686–1694

[7] 谢欠影, 曹晟阳, 赵晨阳, 等. 翅碱蓬响应高盐胁迫的分子机制研究[J]. 大连海洋大学学报, 2019, 34(2): 160–167
XIE Q Y, CAO S Y, ZHAO C Y, et al. Study on the molecular mechanisms of *Suaeda heteroptera* in response to high salt stress[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2019, 34(2): 160–167

[8] 尹德洁, 张洁, 荆瑞, 等. 山东滨海盐渍区植物群落与土壤化学因子的关系[J]. 应用生态学报, 2018, 29(11): 3521–3529
YIN D J, ZHANG J, JING R, et al. Relationships between plant community and soil chemical factors in coastal saline area of Shandong, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(11): 3521–3529

[9] ZHOU Y J, LI J H, ROSS FRIEDMAN C, et al. Variation of soil bacterial communities in a chronosequence of rubber tree (*Hevea brasiliensis*) plantations[J]. Frontier in Plant Science, 2017, 8: 849

[10] PROBANDT D, EICKHORST T, ELLROTT A, et al. Microbial life on a sand grain: from bulk sediment to single grains[J]. The ISME Journal, 2018, 12(2): 623–633

[11] CHU D M, MA J, PRINCE A L, et al. Maturation of the infant microbiome community structure and function across multiple body sites and in relation to mode of delivery[J]. Nature Medicine, 2017, 23(3): 314–326

[12] 刘小京. 环渤海缺水区盐碱地改良利用技术研究[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(10): 1521–1527
LIU X J. Reclamation and utilization of saline soils in water-scarce regions of Bohai Sea[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2018, 26(10): 1521–1527

[13] 王晓利, 张春艳, 侯西勇. 1961—2017 年环渤海地区气象干旱时空特征及致灾危险性评估[J]. 生态学报, 2019, 39(13): 4647–4659
WANG X L, ZHANG C Y, HOU X Y. Spatial-temporal characteristics and hazard risks of meteorological drought in Circum-Bohai-Sea region from 1961 to 2017[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(13): 4647–4659

[14] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 56–107
LU R K. Soil Argrochemistry Analysis Protocoes[M]. Beijing: China Agriculture Science Press, 2000: 56–107

[15] XU N, TAN G C, WANG H Y, et al. Effect of biochar additions to soil on nitrogen leaching, microbial biomass and bacterial community structure[J]. European Journal of Soil Biology, 2016, 74: 1–8

[16] 冯翠娥, 岳思君, 简阿妮, 等. 硒砂瓜连作对土壤真菌群落结构的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2019, 27(4): 537–544
FENG C E, YUE S J, JIAN A N, et al. The effect of continuous cropping of selenium melon on soil fungal community structure[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2019, 27(4): 537–544

[17] 张传更. 干湿交替和外加氮源对土壤碳氮转化及微生物多样性的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2018
ZHANG C G. Effects of drying-wetting cycles and additional nitrogen sources on soil carbon and nitrogen transformation and microbial diversity[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018

[18] 徐方继, 李桂鼎, 李沁元, 等. 怒江大峡谷怒江州段土壤放线菌多样性[J]. 微生物学通报, 2018, 45(2): 250–265
XU F J, LI G D, LI Q Y, et al. Diversity of actinomycetes in soil from Nujiang Grand Canyon in Nujiang Prefecture[J]. Microbiology China, 2018, 45(2): 250–265

[19] 赵娇, 谢慧君, 张建. 黄河三角洲盐碱土根际微环境的微生物多样性及理化性质分析[J]. 环境科学, 2020, 41(3): 1449–1455
ZHAO J, XIE H J, ZHANG J. Microbial diversity and physicochemical properties of rhizosphere microenvironment in saline-alkali soils of the Yellow River Delta[J]. Environmental Science, 2020, 41(3): 1449–1455

[20] 杜滢鑫, 谢宝明, 蔡洪生, 等. 大庆盐碱地九种植物根际土

壤微生物群落结构及功能多样性[J]. 生态学报, 2016, 36(3): 740–747
DU Y X, XIE B M, CAI H S, et al. Structural and functional diversity of rhizosphere microbial community of nine plant species in the Daqing saline-alkali soil region[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(3): 740–747

[21] MENDHAM D S, SANKARAN K V, O'CONNELL A M, et al. *Eucalyptus globulus* harvest residue management effects on soil carbon and microbial biomass at 1 and 5 years after plantation establishment[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(12): 1903–1912

[22] 张骏达, 李素艳, 孙向阳, 等. 基于高通量测序技术的不同年代公园绿地土壤细菌多样性[J]. 微生物学通报, 2019, 46(1): 65–74
ZHANG J D, LI S Y, SUN X Y, et al. Analysis of soil bacterial diversity in urban parks with different ages by high throughput sequencing[J]. Microbiology China, 2019, 46(1): 65–74

[23] 罗达, 史作民, 李东胜. 枯落物处理对格木林土壤碳氮转化和微生物群落结构的短期影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2259–2268
LUO D, SHI Z M, LI D S. Short-term effects of litter treatment on soil C and N transformation and microbial community structure in *Erythrophleum fordii* plantation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(7): 2259–2268

[24] 丁军军. 神农架森林土壤微生物沿海拔分布格局及形成机制[D]. 北京: 清华大学, 2016
DING J J. Biogeographical pattern and mechanisms of forest soil microbial community along an elevation gradient in Shennongjia national nature reserve[D]. Beijing: Tsinghua University, 2016

[25] ZHANG Y G, LIU X, CONG J, et al. The microbially mediated soil organic carbon loss under degenerative succession in an alpine meadow[J]. Molecular Ecology, 2017, 26(14): 3676–3686

[26] 方圆, 王娓, 姚晓东, 等. 我国北方温带草地土壤微生物群落组成及其环境影响因素[J]. 北京大学学报: 自然科学版, 2017, 53(1): 142–150
FANG Y, WANG W, YAO X D, et al. Soil microbial community composition and environmental controls in northern temperate steppe of China[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2017, 53(1): 142–150

[27] 吴求生, 龙健, 廖洪凯, 等. 贵州茂兰喀斯特森林不同小生境下土壤细菌群落特征[J]. 应用生态学报, 2019, 30(1): 108–116
WU Q S, LONG J, LIAO H K, et al. Soil bacterial community characteristics under different microhabitat types on Maolan karst forest, Guizhou, Southwest China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(1): 108–116

[28] 赵帆, 赵密珍, 王钰, 等. 基于高通量测序研究草莓根际微生物群落结构和多样性[J]. 土壤, 2019, 51(1): 51–60
ZHAO F, ZHAO M Z, WANG Y, et al. Microbial community structures and diversities in strawberry rhizosphere soils based on high-throughput sequencing[J]. Soils, 2019, 51(1): 51–60

[29] 夏珺. 山东省三处盐场环境中嗜盐菌多样性调查及六株嗜盐新菌的分类学研究[D]. 济南: 山东大学, 2016
XIA J. Research on diversity of halophile from three different salterns of Shandong Province and taxonomy analysis of six novel halophilic strains[D]. Jinan: Shandong University, 2016

[30] 穆大帅, 卢德臣, 郑维爽, 等. 我国海洋细菌新物种鉴定与资源研发进展[J]. 生物资源, 2017, 39(6): 391–397
MU D S, LU D C, ZHENG W S, et al. Advances in marine bacterial identification and resource development in China[J]. Biotic Resources, 2017, 39(6): 391–397

[31] 叶协锋, 张友杰, 鲁喜梅, 等. 土壤微生物与土壤营养关系研究进展[J]. 土壤通报, 2009, 40(6): 237–241
YE X F, ZHANG Y J, LU X M, et al. Research advance on relationship between the soil microbes and soil nutrition[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2009, 40(6): 237–241

[32] ROMANIUK R, GIUFFRÉ L, COSTANTINI A, et al. Assessment of soil microbial diversity measurements as indicators of soil functioning in organic and conventional horticulture systems[J]. Ecological Indicators, 2011, 11(5): 1345–1353

[33] 崔尹赡. 三七根际土壤细菌的群落结构与功能研究[D]. 昆明: 昆明理工大学, 2017
CUI Y S. Bacterial community structure and function in rhizospheric soil of *Panax notoginseng*[D]. Kunming: Kunming University of Science and Technology, 2017

[34] 段鹏飞, 陈彦, 张菲, 等. 芒草种植对土壤细菌群落结构和功能的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(6): 2030–2038
DUAN P F, CHEN Y, ZHANG F, et al. Effect of *Miscanthus* planting on the structure and function of soil bacterial community[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(6): 2030–2038

[35] 代金霞, 田平雅, 张莹, 等. 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[J]. 生态学报, 2019, 39(8): 2705–2714
DAI J X, TIAN P Y, ZHANG Y, et al. Rhizobacteria community structure and diversity of six salt-tolerant plants in Yinbei saline soil[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(8): 2705–2714

[36] SCIUTO K, MORO I. Cyanobacteria: The bright and dark sides of a charming group[J]. Biodiversity and Conservation, 2015, 24(4): 711–738