

研究报告

塔里木盆地 3 种生境土壤细菌群落多样性

杨果¹, 赵迪迪¹, 王殿付¹, 郑金水², 万传星¹, 张利莉¹, 罗晓霞^{*1}

1 塔里木大学生命科学与技术学院 新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护与利用重点实验室,
新疆 阿拉尔 843300

2 华中农业大学, 湖北 武汉 430070

杨果, 赵迪迪, 王殿付, 郑金水, 万传星, 张利莉, 罗晓霞. 塔里木盆地 3 种生境土壤细菌群落多样性[J]. 微生物学通报, 2024, 51(6): 2030-2048.

YANG Guo, ZHAO Didi, WANG Dianfu, ZHENG Jinshui, WAN Chuanxing, ZHANG Lili, LUO Xiaoxia. Diversity of soil bacterial communities in three habitats of the Tarim Basin[J]. Microbiology China, 2024, 51(6): 2030-2048.

摘要: 【背景】塔里木盆地作为中国最大的内陆盆地, 是研究局部尺度细菌群落对环境反应的一个天然实验室。目前虽有学者对其细菌多样性进行了研究分析, 但针对塔里木盆地植物生境细菌群落多样性及分布格局的调查分析却尚属空白。【目的】解释塔里木盆地植物生境下的细菌群落多样性及分布格局并为该地区细菌资源挖掘提供数据。【方法】通过对塔里木盆地植物生境土壤进行大尺度、系统的野外调查采样, 分析了细菌的群落结构和多样性, 探究了土壤细菌多样性与群落空间格局在大尺度上沿地理与气候环境梯度的变化规律, 以及大陆水平上系统发育类群的组装过程。【结果】植物生境与沙漠细菌群落在物种组成、网络结构和系统发育群体的生态过程方面存在显著差异。值得注意的是, 与沙土相比, 植物生境细菌群落网络表现出更大的稳定性和复杂性。零模型分析表明异质选择、扩散限制为细菌群落组合中的重要生态过程。【结论】本研究揭示了塔里木盆地 3 种类型土壤细菌群落的多样性和驱动因素, 为进一步理解全球变化背景下的干旱区生态系统安全和稳定提供了数据资料和研究基础, 促进了对干旱地区植物生境生态系统的脆弱性和组装过程的理解。

关键词: 群落组装; 零模型; 群落多样性; 距离衰减关系; 共现网络

资助项目: 第三次新疆综合科学考察计划(2022xjkk020601); “西部之光”青年学者项目(2022-XBQNXX-019); 塔里木大学研究生科研创新项目(TDGRI202301)

This work was supported by the Third Xinjiang Comprehensive Scientific Investigation Program (2022xjkk020601), the “Light of the West” Young Scholars Program (2022-XBQNXX-019), and the Tarim University Graduate Student Research Innovation Program (TDGRI202301).

*Corresponding author. E-mail: xxluo415@163.com

Received: 2023-12-31; Accepted: 2024-03-27; Published online: 2024-04-07

Diversity of soil bacterial communities in three habitats of the Tarim Basin

YANG Guo¹, ZHAO Didi¹, WANG Dianfu¹, ZHENG Jinshui², WAN Chuanxing¹,
ZHANG Lili¹, LUO Xiaoxia^{*1}

¹ Key Laboratory of Protection and Utilization of Biological Resources in Tarim Basin, Xinjiang Production & Construction Corps, College of Life Sciences and Technology, Tarim University, Alar 843300, Xinjiang, China
² Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, Hubei, China

Abstract: [Background] As the largest inland basin in China, the Tarim Basin is a natural laboratory for studying the responses of bacterial communities to the environment on a local scale. Although researchers have studied the bacterial diversity in the Tarim Basin, few of them have studied the diversity and distribution pattern of bacterial communities in plant habitats of the Tarim Basin. [Objective] This study investigated and analyzed the diversity and distribution pattern of bacterial communities in plant habitats in the Tarim Basin, laying the foundation for subsequent research on bacterial ecology in the region. [Methods] We conducted a large-scale and systematic field survey and sampling of the soil in a plant habitat of the Tarim Basin to analyze the bacterial community structure and diversity. Furthermore, we explored the changes of soil bacterial diversity and community spatial pattern along geographic and climatic gradients on a large scale and the assembly process of phylogenetic groups at the continental level. [Results] The species composition, network structures, and assembly processes of bacterial communities showed significant differences between the plant habitat and the desert habitat. Notably, the soil bacterial communities in the plant habitat showed greater stability and complexity than those in the desert habitat. The null model analysis showed that heterogeneous selection and diffusion limitation were the key ecological processes in the bacterial community assembly. [Conclusion] This study reveals the diversity and driving factors of soil bacterial communities in three habitats of the Tarim Basin. The findings provide data and research basis for understanding the safety and stability of ecosystems in the arid zone in the context of global change and give insights into the fragility and assembly processes of plant habitat ecosystems in arid zones.

Keywords: community assembly; null model; community diversity; distance-decay relationship; co-occurrence network

土壤细菌在地球的生化循环中发挥着至关重要的作用, 对于植物群落物种的共存和生物多样性的维持尤其重要^[1]。这些细菌通过降解植物凋落物或残留物来增进养分的循环和利用, 进而直接影响土壤中的营养成分, 这一过程对于维持生态系统的健康和平衡至关重要^[2-3]。深入了解植物生境土壤细菌的组成和分布模

式, 对于调节关键生态系统过程和发展健康生态系统非常重要。Rousk 等^[4]通过研究农田细菌和真菌群落多样性, 发现真菌相较于细菌有更宽的 pH 生长范围。Griffiths 等^[5]对英国土壤细菌的研究表明, 细菌群落的 α 多样性与 pH 值呈正相关, 但 β 多样性则相反。先前的研究多集中于较小空间尺度或特定生态类型(沿海地

区和高海拔山区), 对干旱地区的研究尚缺乏^[6]。塔里木盆地是中国最大的内陆盆地之一, 该地区大部分被塔克拉玛干沙漠覆盖, 具有高度干旱的大陆性气候和独特的生态环境^[7]。现有研究也主要集中在塔克拉玛干沙漠细菌多样性上, 对塔里木盆地植物生境土壤细菌多样性缺乏系统的研究^[8]。因此, 全面探索塔里木盆地植物生境土壤细菌群落的多样性, 有助于提高对植物生境土壤细菌群落多样性的认识, 发现一些与植物生长和土壤改良相关的特异性植物群。

尽管土壤通常被视为提供植物养分的介质, 但它实际上是一个包含细菌、真菌、原生生物和动物的复杂生态环境^[9]。植物与土壤生物之间存在着多种生态关系, 植物与土壤细菌之间的相互作用对于构建陆地生态系统至关重要^[10]。通过对植物生境土壤的调查发现, 植物生境土壤细菌群落结构存在显著差异^[11], 植物种类是造成差异的主要因素, 以往的研究多集中在沿海地区或高海拔地区, 对干旱地区植物生境细菌群落了解较少^[12]。尽管有学者对塔里木盆地的细菌进行了研究, 但大多依靠显微镜鉴定、菌落计数等方法。目前尚无对塔里木盆地植物生境细菌群落的系统研究, 为了更好地了解塔里木盆地植物生境细菌群落的多样性, 本研究对塔里木盆地植物生境细菌群落进行探索, 旨在为塔里木盆地生物资源的保护提供有价值的信息。

生物群落的构建机制是群落生态学中的热点问题, 准确回答这一问题对于生物群落的管理和保护有着重要的意义。生态位理论和中性理论是目前较为成熟的两种群落构建理论, 分别代表了群落构建中的确定性过程(如生态位分化等)和随机性过程(如扩散作用等)。以往的研究多集中于海洋生态系统和高海拔地区^[13], 对于大空间尺度——大陆规模的生态系统的群

落组装机制仍然未知。受限于分析方法, 以前的研究主要是揭示塔里木盆地细菌的物种组成和多样性。目前尚无学者对塔里木盆地细菌群落组装机制展开系统性研究, 因此, 研究塔里木盆地细菌群落组装机制可以更好地理解其生态系统的功能和稳定性。

本研究采用 Illumina NovaSeq 高通量测序技术研究塔里木盆地植物生境土壤细菌群落多样性及群落共现网络。本研究拟解决以下科学问题: (1) 地理距离对细菌群落的影响; (2) 探讨细菌群落与土壤理化性质的关系; (3) 在大陆尺度上, 细菌群落的建立是一个确定性的过程还是随机的过程。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 研究区域

研究区位于新疆塔里木盆地, 北纬 39°86'81"—42°35'26", 东经 76°61'44"—93°25'36", 海拔范围 814–1 593 m。该地区属温带大陆性干旱气候, 气温波动较大, 最高气温为 43.6 °C, 最低气温为-27.5 °C。全区降水分布不均, 蒸发率较高。年平均气温 12–15 °C, 年平均降水量 116.8 mm。大部分降雨(约 80%)发生在 5–8 月的雨季。值得注意的是, 降水量随海拔高度变化较大, 山区降水量为 200–500 mm, 丘陵地区降水量为 50–80 mm, 盆地中部降水量仅为 10 mm^[14-15]。

以新疆塔里木盆地为研究区域, 综合考虑生态系统典范性、空间均匀性和道路可达性等方面对土壤进行采样分析, 并记录采样点的经度、纬度和海拔。收集植物生境土壤、裸土和沙漠的样品。在 116 份地点上设立采样站, 在每个站内, 使用随机抽样方法随机选择 3 个位置。在每个位置, 用无菌铲小心地刮掉表层土壤, 并从 0–20 cm 深度收集 0.5 kg 土壤, 3 个

地点的样品合并为一个单一样品。分析前除去可见的根和残留物,并将土壤成分充分混合。然后将新鲜土壤样品通过 2 mm 的筛网进行筛分,并分成两个子样品。一份子样品保存在 4 °C 以供后续测定其理化性质,另一份子样品保存在-20 °C用于 DNA 提取。总共采集土壤样品 116 个,其中植物生境土壤(RS) 54 份、裸土(SO) 27 份、沙漠土壤(DE) 35 份。在 54 份植物生境土壤中,采集的土壤以胡杨、怪柳、芦苇、骆驼刺和梭梭为主(38 份),还有少部分土壤从甘草、丝毛飞廉、红枣树、狗茅根、麻黄、蔓花生、花花柴、叉枝鸦葱、黑果枸杞、紫花苜蓿、水竹、苦豆子采集得到(16 份)。

1.1.2 主要试剂和仪器

环境 DNA 提取试剂盒, Omega 公司; Q5[®] High-Fidelity DNA Polymerase, NEB 公司; 凝胶回收试剂盒, Axygen 公司。

Illumina NovaSeq PE250 平台, Illumina 公司; 高速冷冻离心机, Eppendorf 公司; PCR 仪, SensoQuest 公司; 凝胶成像分析系统, Bio-Rad 公司; 台式酸度计和台式电导率仪, 梅特勒托利多科技(中国)有限公司; 酶标仪, BioTek 公司。

1.2 样品理化因子检测

沙土有机质(total organic carbon, TOC)含量测定参照《土壤农业化学分析方法》^[16]进行,并使用台式酸度计、台式电导率仪测量其 pH 和电导率(electrical conductivity, EC)。土壤有机磷(soil organic phosphorus, SOP)采用摩尔-范达尔法^[17]测定,水溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)和水溶性有机氮(dissolved organic nitrogen, DON)采用高温催化氧化法^[18]测定;铵态氮(ammonium nitrogen, NH₄⁺-N)与硝态氮(nitrate nitrogen, NO₃⁻-N)的测定采用 KCl 浸提-靛酚蓝比色法^[19]。气候因素、年平均气温(annual mean temperature, MAT)和年平均降水量(annual

precipitation, MAP), 从 World-Clim 第 2 版 (<https://www.worldclim.org>)获得,空间分辨率为 30 seconds。

1.3 土壤细菌 DNA 的提取及高通量测序

使用环境 DNA 提取试剂盒从环境样品中提取细菌基因组 DNA。使用引物 338F (5'-ACT CCTACGGGAGGCAGCA-3')和 806R (5'-GGAC TACHVGGGTWTCTAAT-3')扩增细菌 16S rRNA 基因的 V3-V4 区域。PCR 反应体系: Q5[®] High-Fidelity DNA Polymerase 0.25 μL, 5×Reaction Buffer 5 μL, 5×High GC Buffer 5 μL, dNTPs (10 mmol/L) 2 μL, 模板 DNA 2 μL, 上、下游引物(10 μmol/L)各 1 μL, ddH₂O 8.75 μL。PCR 反应条件: 95 °C 3 min; 95 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 45 s, 共 30 个循环; 72 °C 10 min; 10 °C 结束。将 PCR 扩增结果进行 2%琼脂糖凝胶电泳,用 Axygen 凝胶回收试剂盒回收目的片段。将纯化的扩增子以等物质的量浓度汇集并送往派森诺生物科技有限公司(中国上海)进行文库构建。由于 Illumina NovaSeq PE250 具有高通量、准确性高、错误率低、适用于多种类型的 DNA 和 RNA 测序应用等优点,文库构建是在 Illumina NovaSeq PE250 平台上使用双端测序标准方案进行的。

1.4 生物信息学分析

通过 USEARCH^[20]和 VSEARCH^[21]对原始 16S rRNA 基因 reads 进行处理和分析,使用 <https://drive5.com/usearch/>的工作流程。简而言之,高质量的细菌序列(条形码和引物序列被删除,仅选择 PCR 引物后 350 个碱基用于分析)基于 97%的相似性被聚类成 OTU。使用 VSEARCH 对嵌合体进行筛查,并使用细菌 RDP 分类器(RDP classifier)进行分类。

1.5 共现网络与群落组装

基于 SpiecEasi 包中 SPIEC-EASI 的“mb”构

建了 116 个样本中细菌的共现网络。在分析中排除了在土壤样本中出现少于 0.1% 的引物序列变异^[22]。使用 Gephi (v0.10.1) 可视化, 并使用 Gephi 确定了网络中排名前五的门。计算了所有构建网络的拓扑参数, 包括平均度(每个节点的平均连接数)、平均路径长度(从一个节点到另一个节点所需的平均步数)、网络直径(任意两个节点之间的最短路径)、聚类系数(指示节点邻居形成聚类的趋势)和中心化指标(衡量某些关键节点是否比其他节点具有更多连接)。

按照 IEG3 (<http://ieg3.rccc.ou.edu>) 的教程确定细菌群落的组装过程, 包括异质选择(β approximate taxon index, $\beta\text{NTI} < -2$)、同质选择($\beta\text{NTI} > +2$)、扩散限制($|\beta\text{NTI}| < 2$ 且 Bray-Curtis-based Raup-Crick metric, $\text{RC}_{\text{bay}} > 0.95$)、同质扩散($|\beta\text{NTI}| < 2$ 且 $\text{RC}_{\text{bray}} < -0.95$)和非主导过程($|\beta\text{NTI}| < 2$ 且 $|\text{RC}_{\text{bray}}| < 0.95$)^[23-24]。

1.6 统计分析

(1) α 多样性: Shannon 指数、ACE 指数和 Observed Richness 用来评估细菌的 α 多样性, 并使用方差分析(ANOVA)检验统计显著性。(2) β 多样性: 使用“amplicon”包(v2.6.4)中的约束主坐标分析(constrained PcoA, CPCoA)进行系统发育 β 多样性分析。(3) 差异物种分析: 使用随机森林方法研究不同生境下细菌群落物种组成的差异。(4) 距离衰减关系: 使用“vegan”和“geosphere”包分析地理距离、海拔距离和细菌群落的相似性。本研究所有分析都在 R 4.3.1^[25] 的环境中进行。

2 结果与分析

2.1 细菌群落多样性

从 116 份样本中生成 9 346 070 条原始序列, 其中 394 579 条序列被丢弃。在对 4 120 150 条独有序列去重后, 共有 29 427 条序列被保留。进

一步使用 USEARCH 的 UNOISE3 算法降噪, 17 302 个扩增子被识别, 其中 16 840 个被认为是良好的序列, 而 463 个序列被识别为嵌合体并被排除。

2.1.1 土壤理化性质

塔里木盆地 RS、SO、DE 这 3 种类型土壤的理化性质分析如图 1 所示。土壤养分含量差异显著, RS 土壤的 TN、TOC、DOC、DON 含量与 DE 土壤有显著差异($P < 0.05$), 并且比 SO 土壤较高。在土壤的 NO_3^- -N、pH、EC 方面, 塔里木盆地 3 种类型土壤有显著性差异($P < 0.05$)。

2.1.2 细菌群落组成和 α 多样性

在所有样品中发现了 42 个细菌门。塔里木盆地 RS、SO、DE 这 3 种类型土壤的优势细菌门是变形菌门(*Proteobacteria*), 其中 DE 中含 42.8%, SO 中含 39%, RS 中含 36.4%。假单胞菌属(*Pseudomonas*)是塔里木盆地的优势细菌属, DE 中相对丰度为 24%, SO 中为 8.1%, RS 中为 5.6% (图 2A、2B)。使用 Shannon 指数和 ACE 多样性指数来表征细菌群落的 α 多样性。方差分析表明, 细菌的采样生境与其多样性和丰富度显著相关($P < 0.05$, 图 3A–3C)。RS 与 DE 中的细菌丰富度具有显著性差异($P < 0.05$), 但与 SO 中的细菌丰富度无显著差异。RS 和 SO 中的细菌多样性和丰富度均高于 DE, 这表明 DE 的细菌类型和数量较少。为探索细菌群落的 α 多样性与环境因素之间的关系, 本研究分析各种环境变量(pH、TN、TOC、DOC、DON 等)和 α 多样性的相关性指数(包括 Chao1、ACE、Shannon、Simpson、EC 之间的 Pearson 相关系数)(图 3D)。结果显示, 海拔和经度与 Observed Richness、ACE、se.ACE (基于 vegan 包的 estimateR 函数计算得到的 ACE)、Fisher 和 Chao1 显著相关($P < 0.05$), MAT 与 Shannon 和 Simpson 显著相关, TN 与 Chao1、ACE、se.ACE、

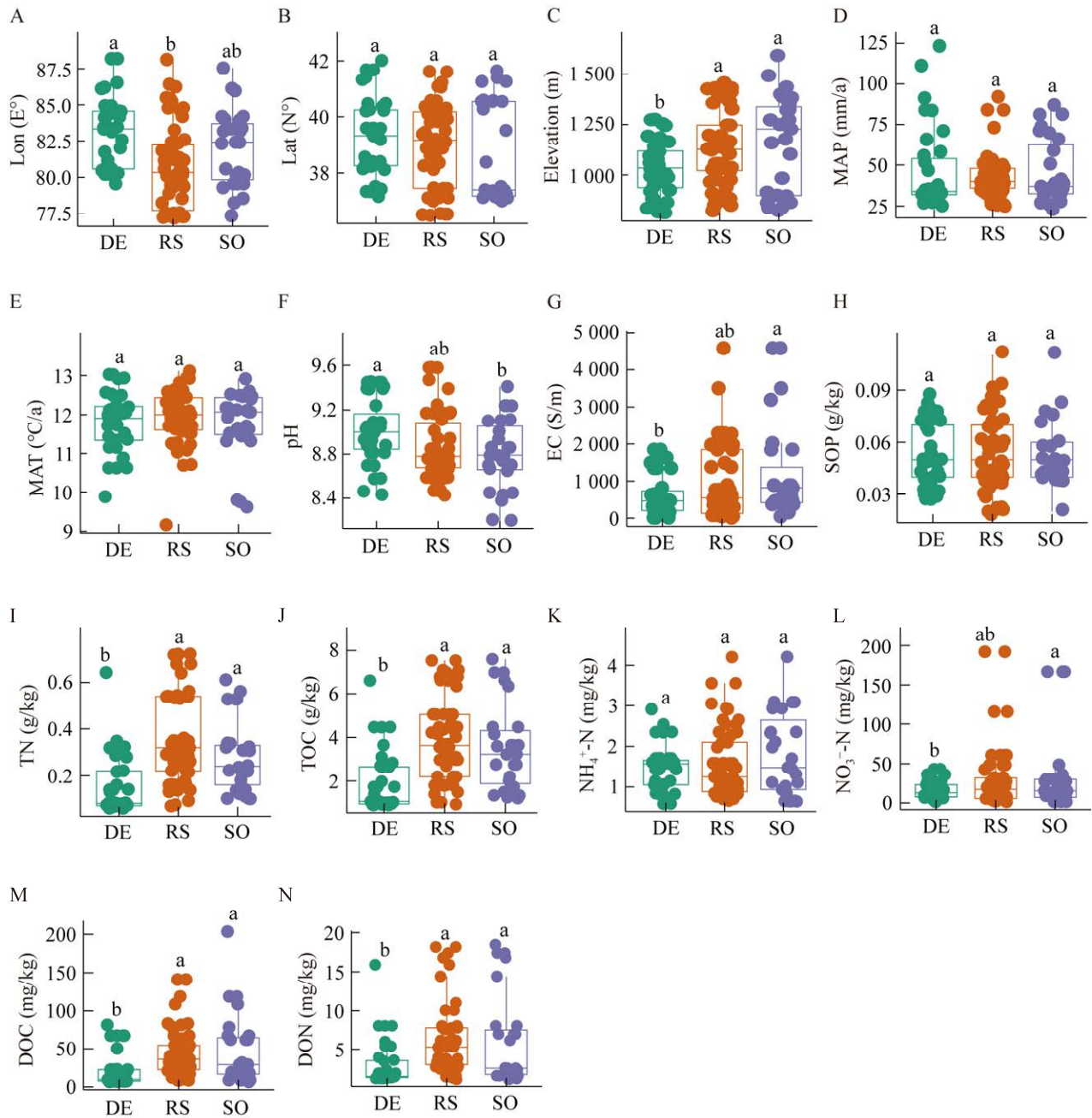


图 1 塔里木盆地植物生境、裸土、沙漠土壤理化性质 A: 经度. B: 纬度. C: 海拔. D: 年平均降水量. E: 年平均气温. F: pH. G: 电导率. H: 土壤有机磷. I: 全氮. J: 沙土有机质. K: 铵态氮. L: 硝态氮. M: 水溶性有机碳. N: 水溶性有机氮. 不同小写字母表示差异有统计学意义 ($P < 0.05$)

Figure 1 Physical and chemical properties of plant habitat, bare soil, and desert soil in the Tarim Basin. A: Longitudes. B: Latitude. C: Elevation. D: MAP. E: MAT. F: pH. G: EC. H: SOP. I: TN. J: TOC. K: $\text{NH}_4^+\text{-N}$. L: $\text{NO}_3^-\text{-N}$. M: DOC. N: DON. Different lowercase letters indicating statistically significant differences ($P < 0.05$).

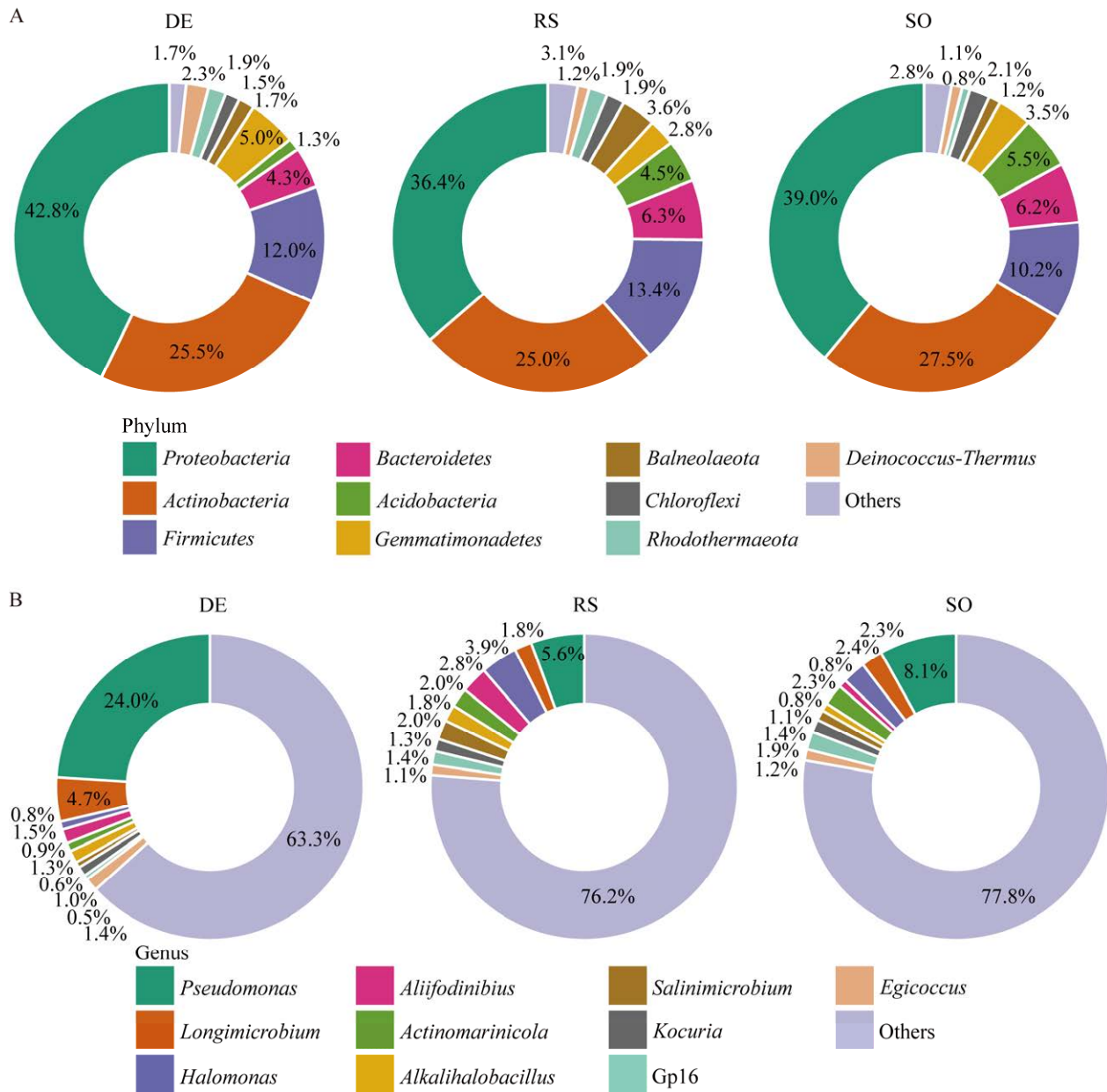


图2 塔里木盆地3种生境细菌群落组成 A: 相对丰度前10的门. B: 相对丰度前10的属

Figure 2 Bacterial community composition of three habitats in the Tarim Basin. A: Top 10 phyla in relative abundance. B: Top 10 genera in relative abundance.

se.Chao1 (基于vegan包estimateR函数计算得到的Chao1的标准误)显著相关, TOC与se.ACE、se.Chao1显著相关。这表明在单个样点尺度上, 环境梯度对物种丰富度和均匀度产生显著影响, 反映了局部环境条件对生物多样性组成的

直接影响。

2.1.3 细菌群落生物地理格局

α 多样性分析显示, 塔里木盆地的RS和SO的细菌群落与DE存在显著差异。使用Bray-Curtis距离进行 β 多样性分析也得出类似的结果。基于

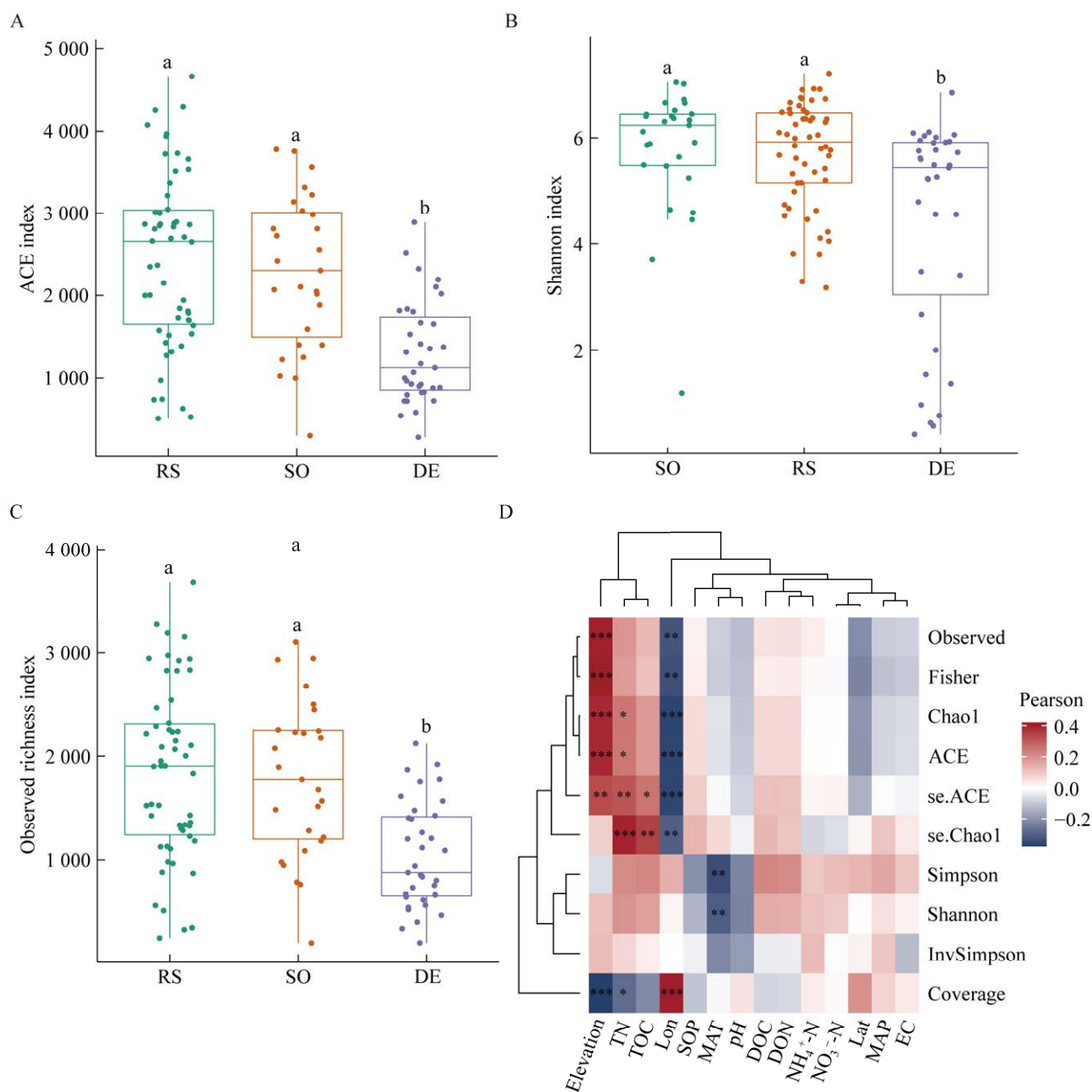


图3 新疆塔里木盆地植物生境、裸土、沙漠细菌物种多样性和丰度 A: ACE 指数. B: Shannon 指数. C: Observed Richness 指数. D: α 多样性指数与环境因素之间的相关性热力图. 红色表示显著相关, 蓝色表示无相关关系

Figure 3 The species diversity and abundance of bacterial species in plant habitat, bare soil and desert in Tarim Basin, Xinjiang. Analysis of variance (ANOVA) is used to test the statistical significance between each region. A: ACE index. B: Shannon index. C: Observed Richness index. D: Alpha diversity index heat map of correlations with environmental factors. Red indicates significant correlation and blue indicates no correlation. *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$.

Bray-Curtis 距离的 CPCoA 显示, RS 和 SO 的细菌群落组成与 DE 存在显著差异。CPCo1 解释了 76.26% 的变异, 而 CPCo2 解释了 23.74% 的变异 (图 4A)。为探究影响细菌群落变化的潜在因素, 本研究进行了生物地理学分析。距离衰减关系是

微生物生物地理学研究中常用的方法。根据距离衰减关系理论, 基于物种丰度的距离矩阵与采样点间的地理距离和海拔距离存在显著性, 与环境距离不显著 (图 4B–4D)。由此可知塔里木 3 种生境细菌丰度存在距离衰减效应。

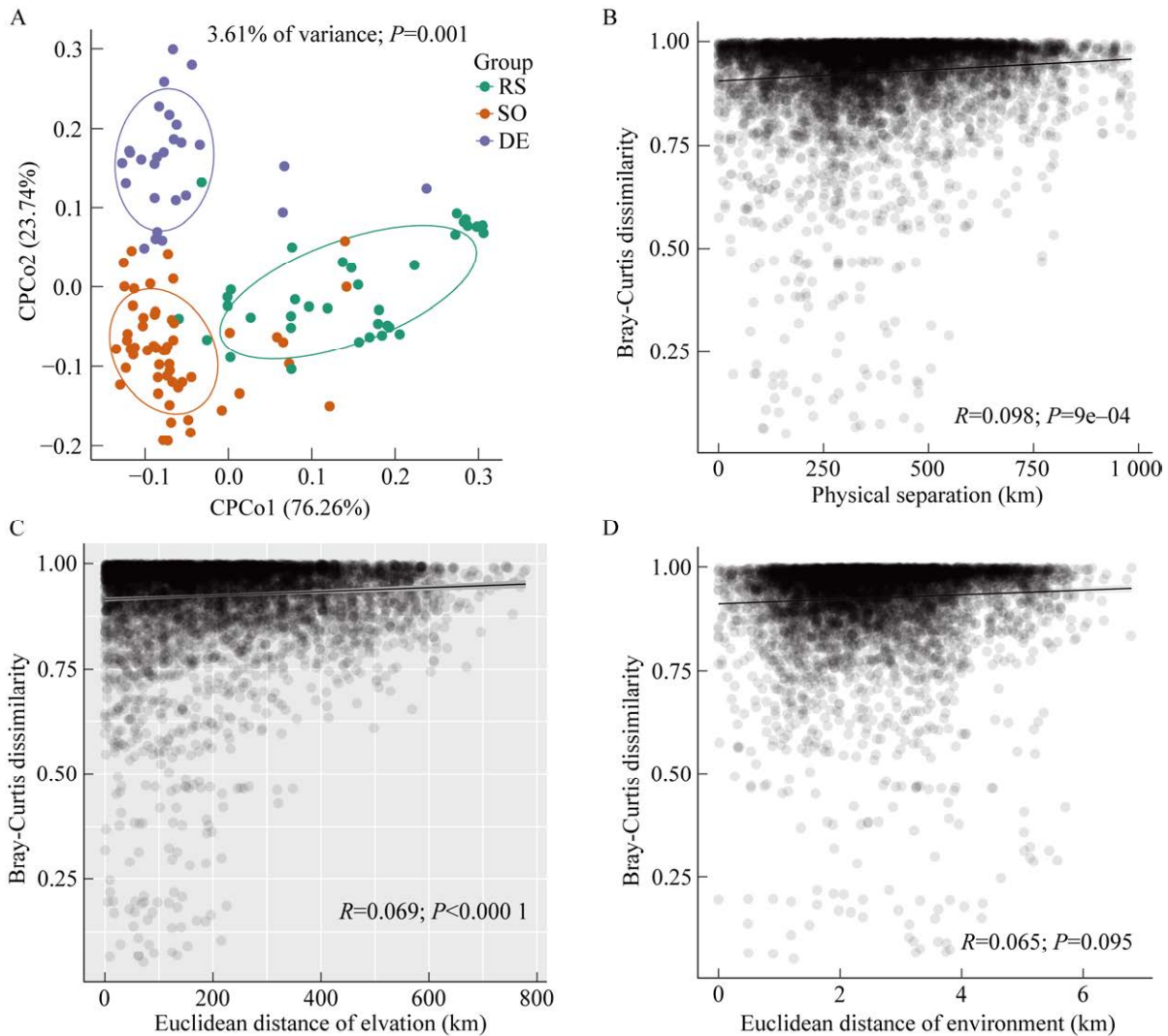


图 4 塔里木盆地 3 种生境细菌群落 CPCoA 分析 A: 塔里木盆地 3 种生境细菌群落的 CPCoA 分析 (解释 3.57% 的方差, $P < 0.001$). B: 地理距离与 Bray-Curtis 异质性的关系. C: 海拔距离与 Bray-Curtis 异质性的关系. D: 环境距离与 Bray-Curtis 异质性的关系

Figure 4 CPCoA analysis of bacterial communities in three habitats in the Tarim Basin. A: CPCoA analysis of bacterial communities in three habitats in the Tarim Basin (explained 3.57% of variance, $P < 0.001$). B: Relationship between Bray-Curtis dissimilarity and physical separation. C: Relationship between altitude and Bray-Curtis heterogeneity. D: Relationship between environmental factors and Bray-Curtis heterogeneity.

2.1.4 差异物种分析

为进一步探索塔里木盆地不同土壤类型细菌群落组成的差异,本研究使用随机森林和非参数检验进行高维类别比较,再次验证了塔里木盆地不同土壤类型细菌丰度之间存在差异。RS、SO、DE 这 3 种类型土壤共有细菌 8 364 个 OTU, 占比 78.8%。RS 与 SO 共有细菌 3 744 个 OTU, 与 DE 共有微生物 11 152 个 OTU (图 5A)。在属水平上,RS 富含 *Aurantimonas*、*Akkermansia*, SO 富含 *Gp16*、*Gemmatimonas*, DE 富含 *Longimicrobium*、*Klenkia*、*Stenotrophomans* (图 5B)。

2.1.5 细菌群落与环境因子的关系

上述研究成功验证了环境因素在塑造细菌群落分布中的重要作用。为进一步了解细菌群落与环境因素之间的关系,本研究采用冗余分析来探讨它们之间的相关性。在 OTU 水平上, RDA 的第一轴和第二轴分别解释了 21.8%和 17.8%的细菌群落组成变化(图 6A)。从射线长度来看,塔里木盆地 3 种类型土壤的细菌群落结构受 pH、MAT、TN、TOC 和 Lon 影响较大。pH 和 MAT 位于第四象限,与其他环境因子呈钝角, pH 与 TN、TOC、MAP、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、DOC、DON、EC、纬度和经度呈负相关, MAT

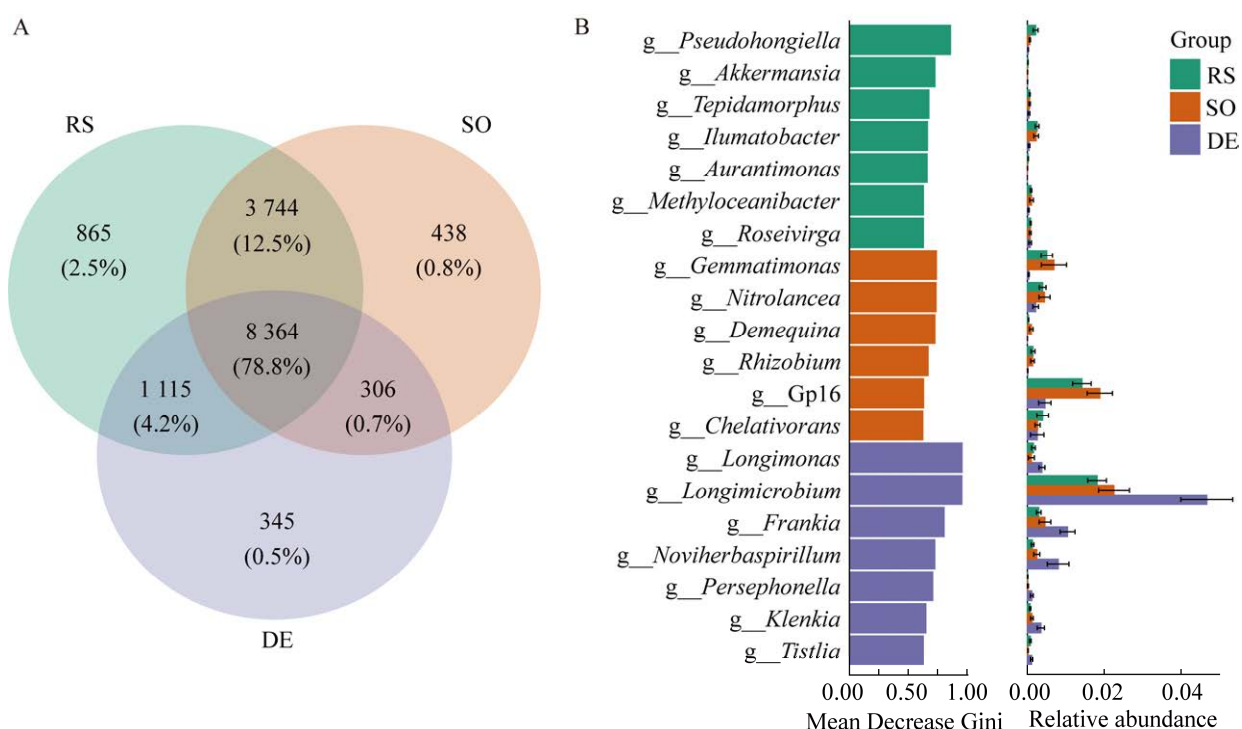


图 5 塔里木盆地植物生境、裸土、沙漠细菌群落的差异 A: Venn 图显示 RS、SO、DE 共有或特有的 OTU 数量. B: 柱形图显示不同采样点的差异微生物, 基于随机森林的 RF 和非参数检验, 选择 Mean Decrease Gini 作为分析中的指标值

Figure 5 Differences in bacterial communities in plant habitat, bare soil, and desert in the Tarim Basin. A: The venn diagram shows the number of OTUs common or unique to RS, SO, and DE. B: Column diagram shows the differential microorganisms in different sampling points, based on random forest RF and non-parametric tests, selecting Mean Decrease Gini as the indicator value in the analysis.

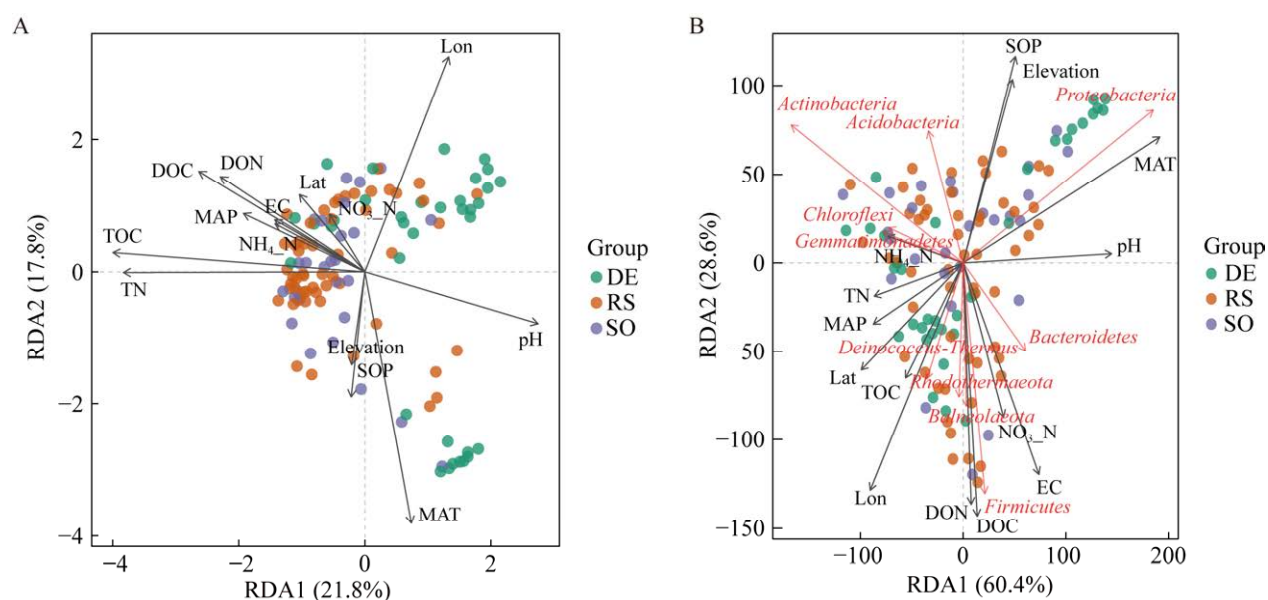


图 6 环境因素与细菌群落的关系 A: RDA 评估细菌群落的环境驱动因素. B: 相对丰度前 10 个门水平细菌群落的 RDA 分析

Figure 6 Relationship between environmental factors and bacterial communities. A: RDA assessment of environmental drivers of bacterial communities. B: RDA analysis of bacterial communities at the top 10 phylum levels of relative abundance.

与海拔和 SOP 呈正相关。TN 和 TOC 位于第二象限，与 MAP、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、DOC、DON、EC、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、纬度呈正相关，与其他环境因子呈负相关。从 RDA 图中样品的位置可以看出，RS 和 SO 的样品多聚集在第二、三象限，营养物质含量相对丰富。相对丰度最高的 10 个门中，变形菌门 (*Proteobacteria*)、酸杆菌门 (*Acidobacteria*)、放线菌门 (*Actinobacteria*)、厚壁菌门 (*Firmicutes*) 对细菌群落组成影响较大。变形菌门 (*Proteobacteria*) 位于第一象限，酸杆菌门 (*Acidobacteria*)、放线菌门 (*Actinobacteria*) 位于第二象限，厚壁菌门 (*Firmicutes*) 位于第四象限。pH 与变形菌门 (*Proteobacteria*) 正相关，与酸杆菌门 (*Acidobacteria*)、放线菌门 (*Actinobacteria*)、厚壁菌门 (*Firmicutes*) 负相关。MAT 与变形菌门 (*Proteobacteria*) 正相关，与酸杆菌门 (*Acidobacteria*)、放线菌门 (*Actinobacteria*)、厚

壁菌门 (*Firmicutes*) 呈负相关。TN、TOC 和经度与厚壁菌门 (*Firmicutes*) 正相关，与酸杆菌门 (*Acidobacteria*)、放线菌门 (*Actinobacteria*)、厚壁菌门 (*Firmicutes*) 负相关 (图 6B)。

2.1.6 细菌群落共现网络

采用 SpiecEasi 包中 SPIEC-EASI 的“mb”构建了 116 份样品中细菌的共现网络，排除了发生在小于 1% 土壤样本中的 amplicon 序列变异。RS 和 SO 的共现网络图密度和平均度较高，平均网络路径长度也较高，表明这些细菌群落的网络稳定性更高 (表 1)。如图 7 所示，OTU 在所有网络中主要表现出正相关，参与构建细菌共现网络的优势菌门随采样点变化，在 RS 和 DE 中，放线菌门 (*Actinobacteria*) 在网络中占据优势地位，相对丰度分别为 28.75% 和 36.07%，而在 SO 中变形菌门 (*Proteobacteria*) 则占据共现网络主导地位 (相对丰度 42.67%)。这一结果

表 1 塔里木盆地 3 种生境土壤细菌群落共现网络拓扑特征

Table 1 Topological characteristics of co-occurrence network of soil bacterial communities in three habitats of Tarim Basin

Item	RS	SO	DE
Vertex	82.0	75.0	62.0
Edge	103.0	96.0	50.0
Average degree	2.512	2.56	1.612
Average path length	0.637	0.466	0.264
Network diameter	2.000	2.000	1.000
Clustering coefficient	0.133	0.200	0.109
Density	0.031	0.034	0.026
Heterogeneity	0.520	0.494	0.554
Centralization	0.055	0.046	0.039

表中涉及 SpiecEasi R 包计算的参数

The table involves parameters calculated by the SpiecEasi R package.

表明, 塔里木盆地不同采样环境的细菌群落参与构建共现网络的程度不同。一般而言, Network hubs、Module hubs 和 Connectors 被认为包含构建群落的关键物种, 并且可能在维持群落结构方面发挥重要作用。如果这些分类群

被移除, 模块和网络可能会崩溃^[26]。在本研究中, 只在 RS 和 SO 发现 Connectors, 且 RS 的 Connectors 数量高于 SO (图 8A–8C)。本研究进一步发现, 参与构建微生物共现网络的 Connectors 多属于放线菌门 (*Actinobacteria*) 和变形菌门 (*Proteobacteria*)。这一结果表明放线菌与变形菌在细菌群落中发挥着关键作用(图 9A–9C)。

2.2 细菌群落组装过程

为了分析随机和确定性过程对 RS、SO、DE 这 3 种类型土壤细菌群落组装的贡献, 本研究采用零模型分析来计算细菌群落的组装过程。结果表明, 确定性过程($|\beta\text{NTI}| > 2$)在塔里木盆地不同采样点占主导地位, 并且沙漠的 βNTI 值显著小于其他生境。为了进一步探索随机性过程和确定性过程的相对贡献, 使用了基于 βNTI 和 RCbray 的零模型。在 RS、SO、DE 这 3 种类型土壤中, 大多数 βNTI 均值大于 2 (图 10A), 表明确定性过程发挥了更重要的作用。根据 βNTI 和 RCbray 分析, 在不同类型土壤中,

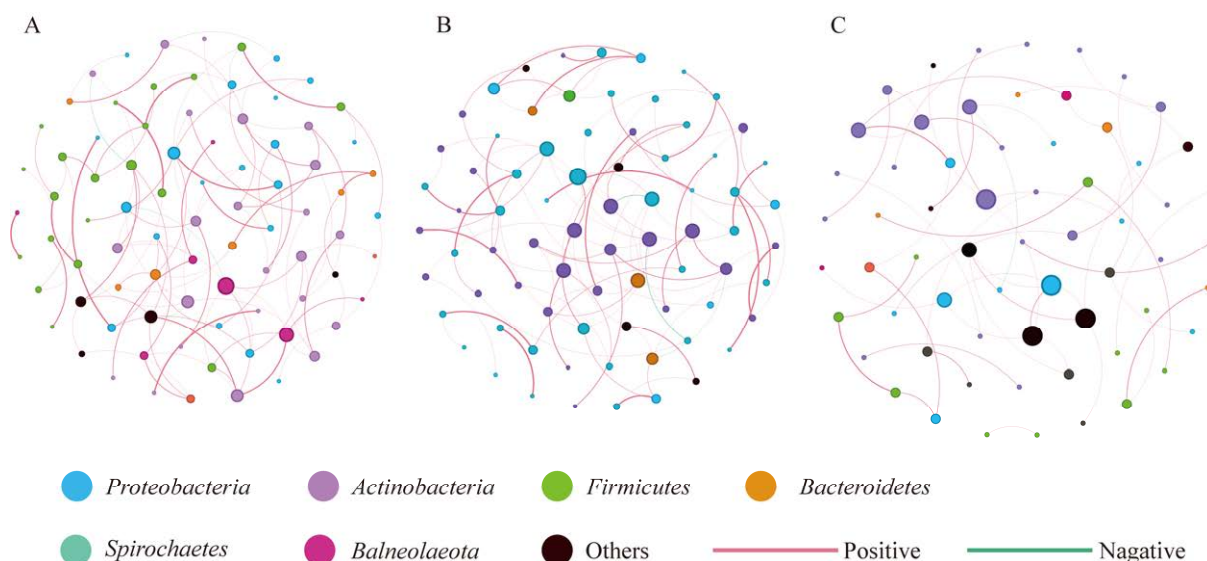


图 7 塔里木盆地 3 种生境细菌共现网络 A: RS 生境. B: SO 生境. C: DE 生境

Figure 7 Bacterial co-occurrence network of three habitats in the Tarim Basin. A: RS habitat. B: SO habitat. C: DE habitat.

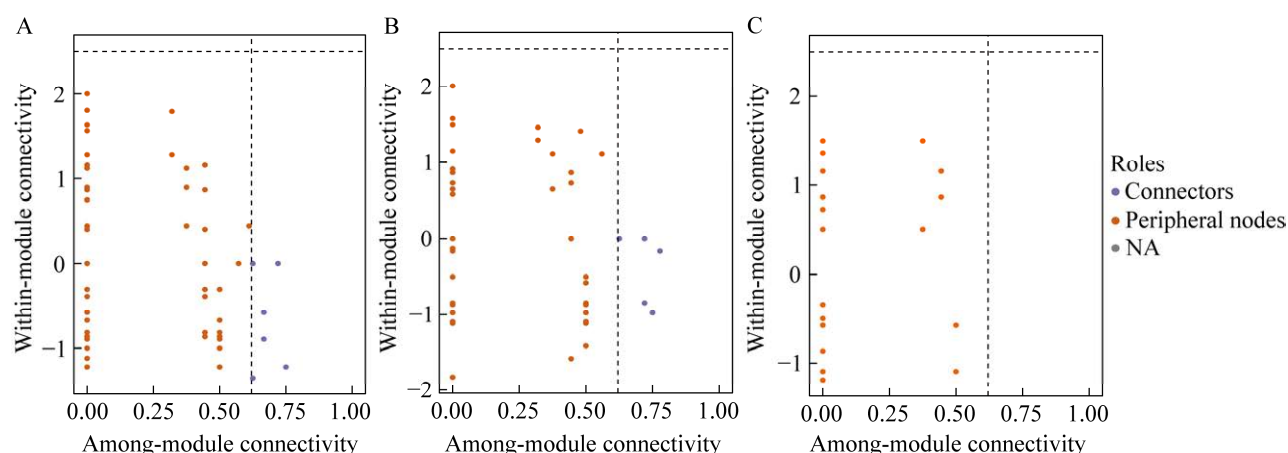


图8 塔里木盆地3种生境细菌 ZI-PI 图 A: RS 生境. B: SO 生境. C: DE 生境

Figure 8 Bacterial ZI-PI maps for three habitats in the Tarim Basin. A: RS habitat. B: SO habitat. C: DE habitat.

Vari selection 是影响细菌群落聚集的最主要过程,而在随机性过程中, Dispersal limit 占据主导地位,但总体上还是确定性过程对塔里木盆地不同类型的土壤细菌群落组装影响更大(图 10B)。

3 讨论

塔里木盆地 RS、SO、DE 这 3 种类型土壤的细菌群落分布受到多种因素的影响。DE 与 RS 和 SO 相比,细菌群落的多样性显著降低。细菌群落的分布模式主要受环境因素等确定性过程的影响。细菌群落间的种间关系主要是正向的,参与构建共现网络的细菌门在不同土壤类型间有所差异。

3.1 细菌群落分布存在空间差异

细菌群落对土壤微生物生态学研究的影响十分重要。本研究揭示了塔里木盆地 RS、SO 和 DE 细菌群落的 α 多样性存在显著差异(图 3A–3C)。这一发现与之前互花米草(*Spartina alterniflora*)在中国沿海湿地侵袭的研究结果^[27]一致。原因之一可能是生境土壤中富含营养基

质,提供了稳定的栖息地,更利于细菌生存繁殖。相反地,DE 土壤缺乏必需的营养和水分,形成了严酷的环境条件,限制了细菌群落种类的多样性和数量。植物根系释放各种有机物质,如根分泌物、黏液和死细胞。这些物质作为细菌群落的重要营养源,吸引和培育多样的细菌群落,从而促进细菌群落的多样性^[28]。许多生境细菌群落与植物建立共生关系,其中固氮细菌协助植物获取氮源,而植物为细菌群落提供碳源^[29]。有研究表明,随着植物分布的扩大,土壤中细菌和真菌的多样性显著增加^[11]。此外,Liu 等对中国黄河碱蓬根际细菌调查表明,植物对细菌群落结构和功能有显著影响^[30]。植物显著改变土壤细菌群落多样性。Xiao 等^[31]对塔里木盆地怪柳灌木丛调查发现,怪柳对土壤养分、含量和细菌群落结构均有一定的富集作用。Li 等^[32]发现不同生长阶段的胡杨根际真菌多样性存在显著差异。本研究发现塔里木盆地 RS 中的细菌多样性高于 SO 与 DE 生境,这可能是植物改变了土壤的营养状态,进而使得细菌多样性较高。上述研究均表明植物对细菌群落多样性

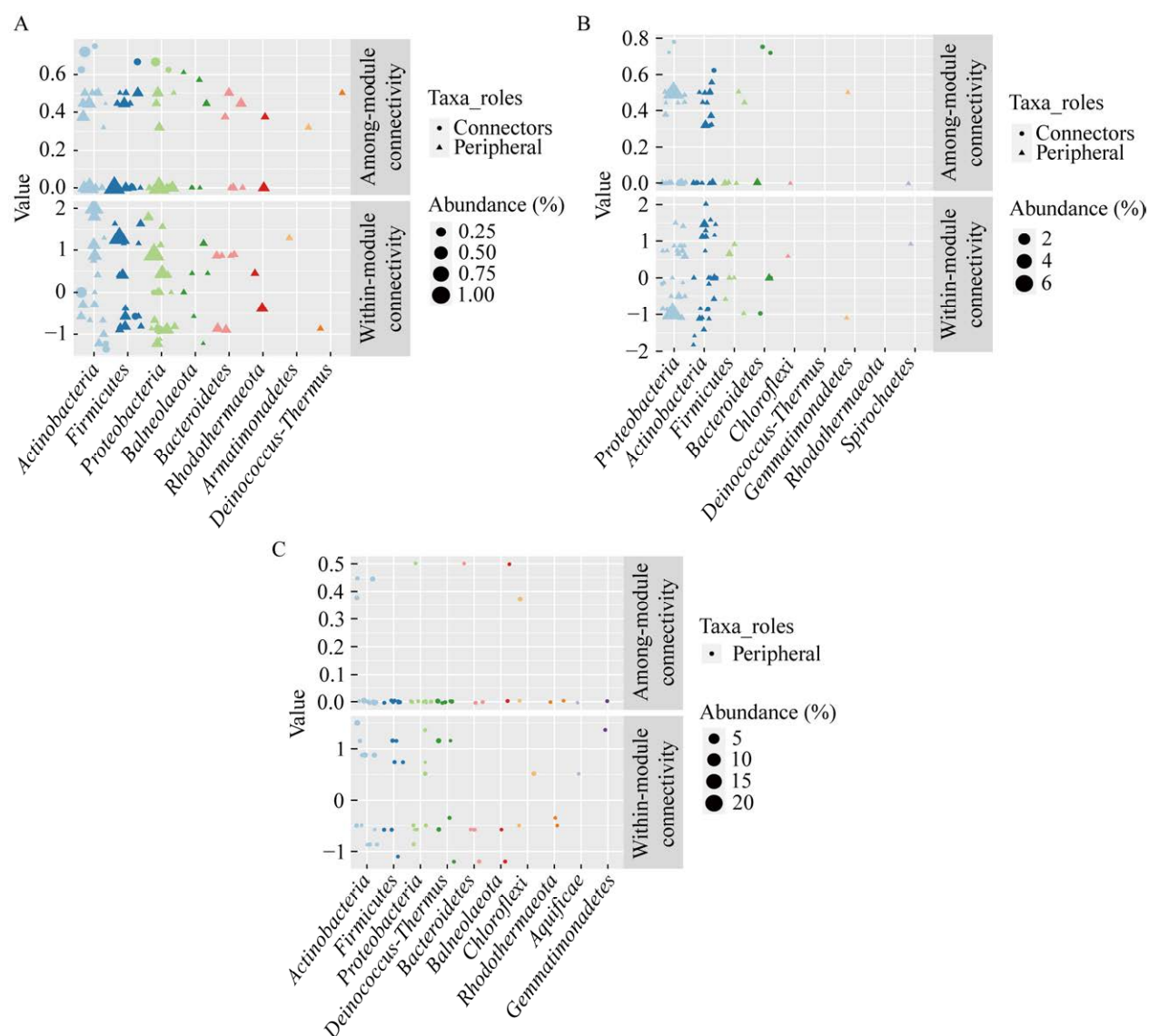


图 9 共现网络节点分类 A: RS 生境. B: SO 生境. C: DE 生境

Figure 9 Classification of co-occurrence network nodes. A: RS habitats. B: SO habitats. C: DE habitats.

影响。本研究针对塔里木盆地不同植物生境的细菌多样性进行了调查，为塔里木盆地生物资源保护提供了重要的参考依据。

基于生态位理论，微生物共现网络在群落组装中起着关键作用。这些网络中的正向和负向相关关系代表了相互关联物种之间的互利共生和竞争关系。研究结果显示，在塔里木盆地

的细菌群落中存在大量的正向相关关系，共现网络中优势菌门的丰度与采样区域相关(图 7)。这可能归因于极端环境中的细菌群落倾向于建立互利共生的关系，以适应恶劣的生存条件，从而促进了细菌群落的多样性和稳定性。与 DE 相比，RS 土壤为细菌孢子萌发提供了更有利的环境，进而提高了细菌群落的丰富度和多样性，

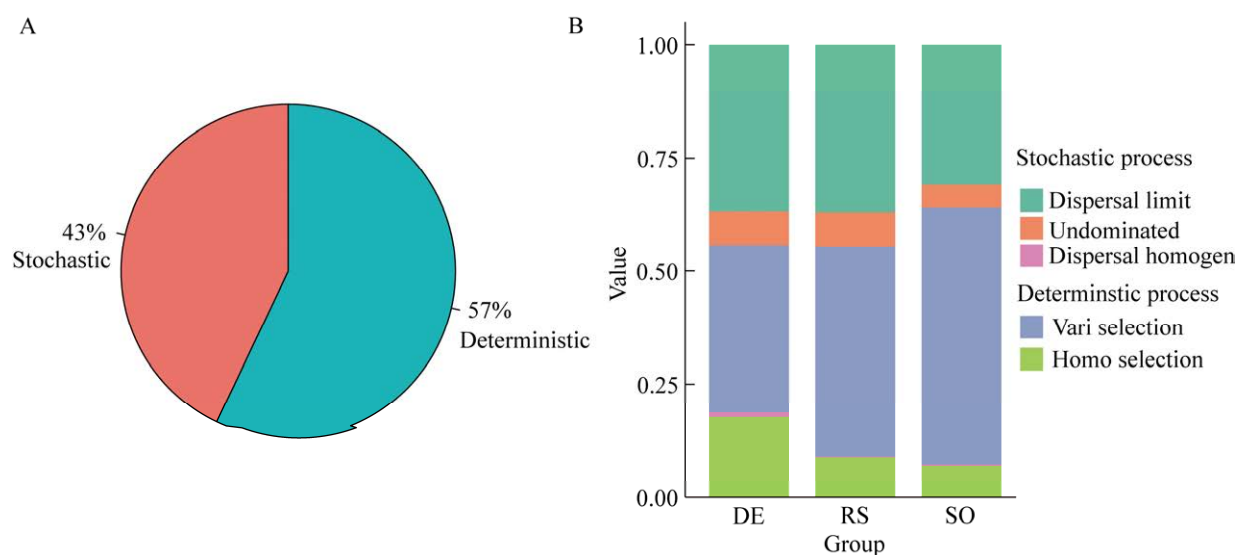


图 10 塔里木盆地 3 种生境细菌群落的构建过程 A: β 分类单元指数(β NTI)在塔里木盆地的分布. B: 生态过程对细菌群落聚集的相对贡献

Figure 10 The construction process of bacterial communities in three habitats in the Tarim Basin. A: Distribution of beta taxonomic unit index (β NTI) in the Tarim Basin. B: Relative contribution of ecological processes to bacterial community aggregation.

RS 细菌群落的共现网络比沙漠更为稳定(表 1)。Fan 等^[33]的研究结果表明共现网络稳定性与细菌群落多样性呈正向关系,与本研究的结果相符。

关键微生物分类群在维持微生物群落稳定性方面起着至关重要的作用^[34],缺乏这些关键分类群可能导致网络稳定性的降低^[13]。本研究的结果与先前的研究一致。通过调查雅鲁藏布江的不同海拔水体的真核微生物群落,观察到关键分类群仅出现在较低海拔的微生物共现网络中,而在高海拔地区则缺乏,低海拔的微生物共现网络更稳定。本研究对塔里木盆地细菌群落进行分析表明,与 SO 和 DE 相比,RS 土壤中关键微生物分类群的数量更多。此外,RS 细菌群落的平均度数和图密度更高,表明植物生境内细菌群落的稳定性更高(图 8)。

3.2 环境因素和群落结构

对 RS、SO 和 DE 土壤的理化性质分析发

现,土壤养分含量存在显著差异(图 1)。RS 类型土壤中的 SOP、TN、TOC、DOC、DON 均高于 SO、DE 土壤。优质土壤是保证植物生长发育的基本条件。植物的根系通过调节土壤养分含量影响土壤理化性质和生境微生物群落结构,形成有利于植物生长发育的微环境^[35-36]。植物根系、脱落的细胞和组织分泌的植物黏液以及细胞破碎后的可溶性产物对植物根际土壤的碳含量有贡献^[37],导致 RS 土壤的 TOC 和 DOC 含量高于 SO 和 DE 土壤。此外,植物根系分泌的糖和氨基酸会增加土壤氮和磷的含量^[38],解释了 RS 土壤中 TN 和 SOP 含量高于 SO 和 DE 土壤的原因。植物凋落物也会使得土壤 TOC、DOC 增加,而 RS 中存在较高数量的拟杆菌门(*Bacteroidetes*)内细菌能够分解复杂的多糖,如纤维素和海藻糖,进而使得土壤中的 TOC 和 DOC 含量增加。RDA 结果表明,TN 和 TOC 是影响细菌群落特征的主要因素(图 6)。TN 和

TOC 与细菌群落 α 多样性呈正相关,这与 Zhang 等^[39]在青藏高原柴达木盆地的研究结果一致。研究表明,土壤氮含量的变化会导致不同植物根系分泌的信号分子不同,进而导致细菌种类的选择。特别是土壤中氮含量较高会导致变形菌纲中的固氮细菌被非固氮细菌所取代^[40]。在本研究中,RS 土壤的 TN、DON 含量高于 SO 和 DE,且变形菌门(*Proteobacteria*)的丰度低于 DE 和 SO,说明较高的含氮环境不利于固氮细菌的生存。

新疆占据中国国土面积的六分之一,拥有大量铬、金、铁和钒等金属矿产资源。金属矿产资源推动了新疆的发展,但提取和冶炼过程中产生了大量含有有毒金属元素的废水和炉渣,一些地区也受到铬(Cr)和汞(Hg)等重金属的污染。铬的六价形式 Cr(VI)是一种剧毒金属,Cr(VI)在土壤和地下水中具有高度可溶性和流动性^[41]。据报道,Tantloi 地区的优势细菌属为 *Thermus*,在 65 °C 条件下,24 h 可降解 1 mmol/L Cr(VI),6 d 可降解 5 mmol/L Cr(VI)^[42]。本研究发现塔里木盆地优势菌属为 *Pseudomonas* 和 *Halomonas* (图 2),这 2 个菌属都对 Cr(VI)有不同的降解能力。在 Cr(VI)浓度在 15 mg/L 以下时,*Pseudomonas* 的 Cr(VI)还原效率较低。然而,在 Cr(VI)浓度超过 30 mg/L 时,*Pseudomonas* 的 Cr(VI)还原能力更强^[43]。*Halomonas* 更是高盐环境中常见的 Cr(VI)还原菌^[44]。由图 2 可知,通过物种组成发现 *Pseudomonas* 在 DE 土壤含量丰富(24%),*Halomonas* 在 RS 土壤丰度最高(3.9%)。*Pseudomonas* 和 *Halomonas* 的存在与分布情况表明,它们可能是塔里木盆地土壤中 Cr(VI)污染生物修复的关键微生物。

3.3 细菌群落组装过程

确定性和随机过程在塑造微生物群落的组成、多样性和结构方面起着关键作用。确定性

过程涉及环境因素的影响,这些因素影响微生物适应性并塑造微生物群落的结构。Zhou 等^[45]研究表明温度对微生物的组成和结构有影响,本研究观察到 MAT 与细菌群落之间存在显著相关性(图 3D),与他们的研究结果一致。零模型分析进一步揭示了确定性过程在塔里木盆地细菌群落组装中的主要作用,这与在雅鲁藏布江微生物群落构建中确定性过程的研究结果^[13]一致。然而,Zeng 等^[46]提出细菌浮游生物群落更受随机过程的影响。塔里木盆地被三面高山环绕的独特地形特征,限制了其与相邻生态系统的物质交换,导致相对稳定的物质组成。在这种情况下,确定性主要来自环境过滤和种间关系,表明塔里木盆地的细菌群落受到温度、盐度、pH 值、营养物质和电导率等环境特征的强烈影响。这些环境因素可以影响细菌群落的生长,导致它们在细菌群落组装中占主导地位。对细菌群落共现网络的分析揭示了共生关系的普遍存在(图 7),强调了物种间相互作用在确定性过程中的关键作用。这些相互作用包括共生、竞争和共存,其中一些细菌群落相互作用在群落形成和组装过程中确立优势。先前的研究发现确定性过程主导草地和沙漠土壤中的细菌群落组装^[47],而本研究强化了这一结论。

4 结论

本研究采用 16S rRNA 基因扩增测序,分析了塔里木盆地 3 种土壤类型细菌群落的多样性。距离衰减分析表明,细菌丰度存在距离衰减效应。RDA 分析结果表明,土壤 pH、MAT、TN 和 TOC 对细菌群落结构影响较大。确定性过程在塔里木盆地植物生境、裸土和沙漠土壤细菌群落组装过程中占据主导地位,异质选择成为控制这些群落组装的主导过程。本研究加深了对细菌群落在大尺度空间中组装和构建过

程机制的理解,为了解极端环境中细菌群落的生存策略提供了新的见解。探究驱动细菌群落结构变化的因素是微生物生态学中的一个重要方面,对于在全球范围内了解土壤细菌群落的多样性和功能具有实际意义。

REFERENCES

- [1] PRASHAR P, KAPOOR N, SACHDEVA S. Rhizosphere: its structure, bacterial diversity and significance[J]. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2014, 13(1): 63-77.
- [2] van der PUTTEN WH. Belowground drivers of plant diversity[J]. *Science*, 2017, 355(6321): 134-135.
- [3] SALEEM M, HU J, JOUSSET A. More than the sum of its parts: microbiome biodiversity as a driver of plant growth and soil health[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2019, 50: 145-168.
- [4] ROUSK J, BÅÅTH E, BROOKES PC, LAUBER CL, LOZUPONE C, CAPORASO JG, KNIGHT R, FIERER N. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil[J]. *The ISME Journal*, 2010, 4(10): 1340-1351.
- [5] GRIFFITHS RI, THOMSON BC, JAMES P, BELL T, BAILEY M, WHITELEY AS. The bacterial biogeography of British soils[J]. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(6): 1642-1654.
- [6] FIERER N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15: 579-590.
- [7] ZU RP, GAO QZ, QU JJ, QIANG MR. Environmental changes of oases at southern margin of Tarim Basin, China[J]. *Environmental Geology*, 2003, 44(6): 639-644.
- [8] LIN LT, RUAN ZY, JING X, WANG YG, FENG WT. Soil salinization increases the stability of fungal not bacterial communities in the Taklamakan Desert[J]. *Soil Ecology Letters*, 2023, 5(4): 230175.
- [9] MÜLLER DB, VOGEL C, BAI Y, VORHOLT JA. The plant microbiota: systems-level insights and perspectives[J]. *Annual Review of Genetics*, 2016, 50: 211-234.
- [10] AQEEL M, RAN JZ, HU WG, IRSHAD MK, DONG LW, AKRAM MA, ELDESOKY GE, ALJUWAYID AM, CHUAH LF, DENG JM. Plant-soil-microbe interactions in maintaining ecosystem stability and coordinated turnover under changing environmental conditions[J]. *Chemosphere*, 2023, 318: 137924.
- [11] RAMIREZ KS, SNOEK LB, KOOREM K, GEISEN S, BLOEM LJ, TEN HOOVEN F, KOSTENKO O, KRIGAS N, MANRUBIA M, ČAKOVIĆ D, van RAAIJ D, TSIAFOULI MA, VREŠ B, ČELIK T, WESER C, WILSCHUT RA, van der PUTTEN WH. Range-expansion effects on the belowground plant microbiome[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3: 604-611.
- [12] YANG T, ADAMS JM, SHI Y, HE JS, JING X, CHEN LT, TEDERSOO L, CHU HY. Soil fungal diversity in natural grasslands of the Tibetan Plateau: associations with plant diversity and productivity[J]. *The New Phytologist*, 2017, 215(2): 756-765.
- [13] YANG Q, ZHANG P, LI XD, YANG SX, CHAO X, LIU HQ, BA S. Distribution patterns and community assembly processes of eukaryotic microorganisms along an altitudinal gradient in the middle reaches of the Yarlung Zangbo River[J]. *Water Research*, 2023, 239: 120047.
- [14] XUE LQ, YANG F, YANG CB, CHEN XF, ZHANG LC, CHI YX, YANG G. Identification of potential impacts of climate change and anthropogenic activities on streamflow alterations in the Tarim River Basin, China[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 8254.
- [15] XU CC, CHEN YN, CHEN YP, ZHAO RF, DING H. Responses of surface runoff to climate change and human activities in the arid region of central Asia: a case study in the Tarim River Basin, China[J]. *Environmental Management*, 2013, 51(4): 926-938.
- [16] 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.
- [17] KU RK. *Methods of Soil Agrochemical Analysis*[M]. Beijing: China Agriculture Sciencetech Press, 2000 (in Chinese).
- [18] CROUCH SR, MALMSTADT HV. Mechanistic investigation of molybdenum blue method for determination of phosphate[J]. *Analytical Chemistry*. 1967, 39(10): 1084-1089.
- [19] SPYRES G, NIMMO M, WORSFOLD PJ, ACHTERBERG EP, MILLER AE. Determination of dissolved organic carbon in seawater using high temperature catalytic oxidation techniques[J]. *TrAC Trends in Analytical Chemistry*. 2000, 19(8): 498-506.
- [19] REN M, ZHANG Z, WANG X, ZHOU Z, CHEN D, ZENG H, ZHAO S, CHEN L, HU Y, ZHANG C. Diversity and contributions to nitrogen cycling and carbon fixation of soil salinity shaped microbial

- communities in Tarim Basin[J]. *Frontiers in microbiology*, 2018, 9: 431.
- [20] ALLOUI T, BOUSSEBOUGH I, CHAOUI A, NOUAR Z, CHETTAH MC. Usearch: a meta search engine based on a new result merging strategy[C]// *International Joint Conference on Knowledge Discovery*, 2015: 531-536.
- [21] ROGNES T, FLOURI T, NICHOLS B, QUINCE C, MAHÉ F. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics[J]. *PeerJ*, 2016, 4: e2584.
- [22] GAO GF, PENG D, WU D, ZHANG YH, CHU HY. Increasing inundation frequencies enhance the stochastic process and network complexity of the soil archaeal community in coastal wetlands[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2021, 87(11): e02560-e02520.
- [23] NING DL, YUAN MT, WU LW, ZHANG Y, GUO X, ZHOU XS, YANG YF, ARKIN AP, FIRESTONE MK, ZHOU JZ. A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 4717.
- [24] TEGEN JC, LIN XJ, FREDRICKSON JK, KONOPKA AE. Estimating and mapping ecological processes influencing microbial community assembly[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 370.
- [25] IHAKA R, GENTLEMAN R. R: a language for data analysis and graphics[J]. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 1996, 5(3): 299-314.
- [26] YUAN MM, GUO X, WU LW, ZHANG Y, XIAO NJ, NING DL, SHI Z, ZHOU XS, WU LY, YANG YF, TIEDJE JM, ZHOU JZ. Climate warming enhances microbial network complexity and stability[J]. *Nature Climate Change*, 2021, 11: 343-348.
- [27] GAO GF, LI H, SHI Y, YANG T, GAO CH, FAN KK, ZHANG YH, ZHU YG, DELGADO-BAQUERIZO M, ZHENG HL, CHU HY. Continental-scale plant invasions reshuffle the soil microbiome of blue carbon ecosystems[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(14): 4423-4438.
- [28] CHENG WX, JOHNSON DW, FU SL. Rhizosphere effects on decomposition[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67(5): 1418-1427.
- [29] BHATTACHARJEE RB, SINGH A, MUKHOPADHYAY SN. Use of nitrogen-fixing bacteria as biofertiliser for non-legumes: prospects and challenges[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2008, 80(2): 199-209.
- [30] LIU FD, MO X, KONG WJ, SONG Y. Soil bacterial diversity, structure, and function of *Suaeda salsa* in rhizosphere and non-rhizosphere soils in various habitats in the Yellow River Delta, China[J]. *The Science of the Total Environment*, 2020, 740: 140144.
- [31] XIAO FN, LI YY, LI GF, HE YL, LV XH, ZHUANG L, PU XZ. High throughput sequencing-based analysis of the soil bacterial community structure and functions of *Tamarix* shrubs in the lower reaches of the Tarim River[J]. *PeerJ*, 2021, 9: e12105.
- [32] LI YY, DANG HL, LV XH, WANG ZK, PU XZ, ZHUANG L. High-throughput sequencing reveals rhizosphere fungal community composition and diversity at different growth stages of *Populus euphratica* in the lower reaches of the Tarim River[J]. *PeerJ*, 2022, 10: e13552.
- [33] FAN KK, WEISENHORN P, GILBERT JA, CHU HY. Wheat rhizosphere harbors a less complex and more stable microbial co-occurrence pattern than bulk soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 251-260.
- [34] WU JN, ZHU Z, WANIEK JJ, NIU MY, WANG YT, ZHANG ZR, ZHOU M, ZHANG RF. The biogeography and co-occurrence network patterns of bacteria and microeukaryotes in the estuarine and coastal waters[J]. *Marine Environmental Research*, 2023, 184: 105873.
- [35] LAU JA, LENNON JT. Rapid responses of soil microorganisms improve plant fitness in novel environments[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(35): 14058-14062.
- [36] LAREEN A, BURTON F, SCHÄFER P. Plant root-microbe communication in shaping root microbiomes[J]. *Plant Molecular Biology*, 2016, 90(6): 575-587.
- [37] 艾超, 孙静文, 王秀斌, 梁国庆, 何萍, 周卫. 植物根际沉积与土壤微生物关系研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2015, 21(5): 1343-1351.
- AI C, SUN JW, WANG XB, LIANG GQ, HE P, ZHOU W. Advances in the study of the relationship between plant rhizodeposition and soil microorganism[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2015, 21(5): 1343-1351 (in Chinese).
- [38] SMITH FA. Plant roots. Growth, activity and interaction with soils[J]. *Annals of Botany*, 2007, 100(1): 151-152.
- [39] ZHANG W, BAHADUR A, ZHANG GS, ZHANG BL, WU XK, CHEN T, LIU GX. Diverse bacterial communities from Qaidam Basin of the Qinghai-Xizang Plateau: insights into variations in bacterial diversity

- across different regions[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 554105.
- [40] ZHENG MH, CHEN H, LI DJ, LUO YQ, MO JM. Substrate stoichiometry determines nitrogen fixation throughout succession in southern Chinese forests[J]. *Ecology Letters*, 2020, 23(2): 336-347.
- [41] PAN XL, ACHAL V, ZHAO CX, YANG JY, KUMARI D. Microbial remediation of heavy metals and arsenic-contaminated environments in the arid zone of Northwest China[M]//Twenty Years of Research and Development on Soil Pollution and Remediation in China. Singapore: Springer, 2018: 477-486.
- [42] JAIN P, REZA HM, PAL S. Molecular phylogenetic analysis of bacterial community and characterization of Cr(VI) reducers from the sediments of Tantloi hot spring, India[J]. *Aquatic Biosystems*, 2014, 10: 7.
- [43] DMITRENKO GN, KONOVALOVA VV, SHUM OA. The reduction of Cr(VI) by bacteria of the genus *Pseudomonas*[J]. *Microbiology*, 2003, 72(3): 327-330.
- [44] BISWAS J, BOSE P, MANDAL S, PAUL AK. Reduction of hexavalent chromium by a moderately halophilic bacterium, *Halomonas smyrnensis* KS802 under saline environment[J]. *Environmental Sustainability*, 2018, 1(4): 411-423.
- [45] ZHOU JZ, DENG Y, SHEN LN, WEN CQ, YAN QY, NING DL, QIN YJ, XUE K, WU LY, HE ZL, VOORDECKERS JW, van NOSTRAND JD, BUZZARD V, MICHALETZ ST, ENQUIST BJ, WEISER MD, KASPARI M, WAIDE R, YANG YF, BROWN JH. Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 12083.
- [46] ZENG J, JIAO CC, ZHAO DY, XU HM, HUANG R, CAO XY, YU ZB, WU QL. Patterns and assembly processes of planktonic and sedimentary bacterial community differ along a trophic gradient in freshwater lakes[J]. *Ecological Indicators*, 2019, 106: 105491.
- [47] CAO P, WANG JT, HU HW, ZHENG YM, GE Y, SHEN JP, HE JZ. Environmental filtering process has more important roles than dispersal limitation in shaping large-scale prokaryotic beta diversity patterns of grassland soils[J]. *Microbial Ecology*, 2016, 72(1): 221-230.