

DOI:10.11686/cyxb2025195

http://cyxb.magtech.com.cn

李建男, 唐凯, 孟建宇, 等. 荒漠植物根际土壤核心细菌群落及其功能研究. 草业学报, 2026, 35(4): 67—85.

LI Jian-nan, TANG Kai, MENG Jian-yu, *et al.* A study of the core bacterial community and its functions in the rhizosphere soil of desert plants. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(4): 67—85.

## 荒漠植物根际土壤核心细菌群落及其功能研究

李建男<sup>1</sup>, 唐凯<sup>1</sup>, 孟建宇<sup>1\*</sup>, 冯福应<sup>2</sup>, 赵秀娟<sup>2</sup>, 李雪菲<sup>2</sup>, 赵子怡<sup>2</sup>, 陈向阳<sup>2</sup>

(1. 内蒙古农业大学生命科学院, 内蒙古 呼和浩特 010011; 2. 旱寒区环境微生物学与技术实验室, 内蒙古 呼和浩特 010011)

**摘要:**为解析荒漠植物根际微生物资源及其生态功能,本研究以鄂尔多斯高原沙地草原5种典型荒漠植物沙韭、杨柴、枸杞、猫头刺和大果沙棘为对象,采用三代高通量测序技术对根际土壤细菌进行全长16S rRNA基因测序,结合生物信息学分析揭示其群落特征与功能差异。结果表明:变形菌门、放线菌门和拟杆菌门为共有的优势菌门,其中属于放线菌门的类节杆菌属、节杆菌属和假节杆菌属在共现网络中具有较高连接度,构成核心微生物群落。枸杞根际呈独特的群落结构,其绿弯菌门相对丰度显著高于其他植物( $P < 0.05$ ),且富集长微菌属等特异生物标志物。功能预测显示大果沙棘根际微生物碳固定通路丰度最高,而枸杞特有脂肪酸延伸通路。土壤理化分析表明有机质和速效磷是驱动枸杞根际细菌群落差异的关键因子,pH是驱动大果沙棘、猫头刺和沙韭根际细菌群落的关键因子。本研究发现荒漠植物通过特异性招募假节杆菌属等核心菌群构建抗逆功能模块,为微生物介导的荒漠生态修复提供基础研究及理论依据。

**关键词:**荒漠沙地草原;荒漠植物;根际细菌;核心群落;群落结构及功能

## A study of the core bacterial community and its functions in the rhizosphere soil of desert plants

LI Jian-nan<sup>1</sup>, TANG Kai<sup>1</sup>, MENG Jian-yu<sup>1\*</sup>, FENG Fu-ying<sup>2</sup>, ZHAO Xiu-juan<sup>2</sup>, LI Xue-fei<sup>2</sup>, ZHAO Zi-yi<sup>2</sup>, CHEN Xiang-yang<sup>2</sup>

1. College of Life Sciences, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011, China; 2. Laboratory of Environmental Microbiology and Technology for Arid-Cold Regions, Hohhot 010011, China

**Abstract:** To decipher the rhizosphere microbial resources and their ecological functions in desert plants, this study focused on five typical desert plant species in the sandy grassland of the Ordos Plateau: *Allium bidentatum*, *Hedysarum mongolicum*, *Lycium chinense*, *Oxytropis aciphylla*, and *Fructus hippophae*. Third-generation high-throughput sequencing of full-length 16S rRNA genes was performed on rhizosphere soil bacteria, combined with bioinformatics analysis to reveal community characteristics and functional divergence. It was found that Proteobacteria, Actinobacteria, and Bacteroidetes were the dominant phyla shared across all plant species. Within Actinobacteria, genera *Paenarthrobacter*, *Arthrobacter*, and *Pseudarthrobacter* exhibited high connectivity in the co-occurrence network, forming the core microbial community. The *L. chinense* rhizosphere displayed a unique community structure, with significantly higher relative abundance of Chloroflexi compared to other plant species ( $P < 0.05$ ), and enrichment of specific biomarkers such as *Longimicrobium*. Functional prediction indicated that the

收稿日期:2025-05-19;改回日期:2025-07-01

基金项目:内蒙古自治区科技计划(2023YFHH0028)和内蒙古自然科学基金(2022MS03025,2023MS03016)资助。

作者简介:李建男(1999—),男,满族,内蒙古呼和浩特人,在读硕士。E-mail: 140473284@163.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: meng\_jianyu@imau.edu.cn

rhizosphere microbiota of *F. hippophae* had the highest abundance of carbon fixation pathways (e. g., one-carbon pool by folate), while *L. chinense* uniquely enriched the fatty acid elongation pathways. Soil physicochemical analysis identified organic matter and available phosphorus as key drivers of bacterial community divergence in the *L. chinense* rhizosphere, whereas pH primarily shaped the communities of *F. hippophae*, *O. aciphylla*, and *A. bidentatum*. In summary, the findings reveal that desert plants recruit stress-resistant functional microbes to their rhizosphere through selective enrichment of core genera like *Pseudarthrobacter*, thus providing insight and theoretical support for microbial-mediated restoration of desert ecosystems.

**Key words:** desert sand steppe; desert plant; rhizobacteria; core community; community structure and function

荒漠化是全球最为严重的生态环境问题之一。中国受荒漠化危害严重,内蒙古是荒漠化较为严重的省区之一。荒漠化导致耕地、草地及林地等可利用土地资源退化和减少,甚至丧失生产力<sup>[1]</sup>。防治荒漠化和改善生态环境,位居内蒙古“五大任务”之首<sup>[2]</sup>。内蒙古荒漠地区年均降水量低、年均蒸发量大,常年处于干旱、半干旱状态。植被以旱生多年生草本植物和低矮灌木为主,建群种为短花针茅(*Stipa breviflora*),优势种为碱韭(*Allium polyrhizum*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*),主要伴生种有细叶葱(*Allium tuberosum*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、寸草藁(*Carex duriuscula*)、银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、木地肤(*Kochia prostrata*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)、中间锦鸡儿(*Caragana intermedia*)和红砂(*Reaumuria songorica*)等,植物群落结构简单,草层稀疏、低矮,群落数量普遍较低,且存在较大区域差异<sup>[3-5]</sup>。这些类群的植物都对干旱等恶劣生境具有一定耐性,并且能起到防风固沙的作用,对荒漠修复工作有关键作用。

植物根际微生物是定殖于根系表面及邻近土壤颗粒中的特殊微生物群落,其丰度和多样性显著高于非根际区域(通常高10~100倍),植物根际微生物群落通常能够通过加强植物对速效养分的吸收利用、分泌植物激素、抵御病原菌的入侵以及提高根际土壤抗氧化酶活力等多维度机制来促进植物生长,形成独特的“根际效应”<sup>[6]</sup>。该群落以细菌为主,如假单胞菌属(*Pseudomonas*)和黄单胞菌属(*Xanthomonas*)等革兰氏阴性菌,这类细菌与植物形成动态互惠网络:植物通过分泌氨基酸、有机酸及脱落细胞为微生物提供碳源和营养,而微生物则扮演着分解有机物释放矿质元素、合成植物生长调节物质(如吲哚乙酸),并竞争性抑制病原菌定殖的角色<sup>[7]</sup>。这种互作关系不仅驱动植物生长发育,还显著影响其环境适应能力,荒漠植物通过根际微生物介导的养分捕获和胁迫响应机制增强对干旱、盐碱等逆境的耐受性,例如,徐道龙<sup>[8]</sup>发现荒漠植物根际不同微生物能够通过形成差异化的菌根来协同植物适应干旱, Lucas等<sup>[9]</sup>利用根际微生物构建的合成群落能够有效地缓解番茄(*Solanum lycopersicum*)受到的盐碱胁迫。研究表明,植物通过根系分泌物主动调控根际微生物群落的结构与功能,这种选择性调控在宿主植物应对生物/非生物胁迫时尤为显著,当植物感知病原菌威胁时,会分泌抗菌物质并富集拮抗性微生物,形成“抗病型”微生物组<sup>[10]</sup>;而在营养胁迫下,则倾向于招募具有溶磷、固氮功能的微生物以优化养分利用,例如,王雪莹等<sup>[11]</sup>发现红砂根际能够富集大量属于放线菌门(Actinobacteria)和变形菌门(Proteobacteria)的微生物来提高根际土壤蔗糖酶和脲酶的活性,增强了植物根系的养分循环系统。不同物种通过基因型对根际微生物的调控存在显著差异,例如豆科植物通过根瘤菌共生固氮系统实现氮素高效吸收<sup>[12]</sup>。荒漠生态系统中的植物根际微生物研究具有特殊价值,极端环境(干旱、高温和贫瘠)塑造了独特的微生物群落特征,例如耐盐碱的放线菌门(链霉菌属 *Streptomyces*)和具有抗氧化酶系统的变形菌门微生物占比显著升高<sup>[13]</sup>。这些微生物通过分泌胞外多糖增强土壤团聚体稳定性,或通过合成渗透调节物质(如脯氨酸)协同植物维持细胞渗透平衡,成为荒漠植被生存的关键生物因子<sup>[14]</sup>。解析此类微生物群落的组成与功能,不仅可揭示植物-微生物协同进化机制,还可为退化生态系统的微生物修复技术开发提供理论依据。因此,以鄂尔多斯沙地草原试验示范基地附近沙地草原为研究区域,以该区域的沙韭(*Allium bidentatum*)、杨柴(*Hedysarum mongolicum*)、枸杞(*Lycium chinense*)、猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)和大果沙棘(*Hippophae rhamnoides*)5种不同的荒漠植物为研究对象,收集其根际土壤进行16S rRNA第三代高通量测序,进而对其微生物群落结构进行分析,旨在解析鄂尔多斯沙地草原5种不同荒漠植物根际细菌

群落组成、功能及其核心微生物类群,填补了相关研究的空白,并且深入了解并挖掘荒漠植物根际微生物资源,为相关研究提供了理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

研究区域位于库布齐沙地东缘鄂尔多斯沙地草原试验示范基地(110°12'21" E, 43°43'49" N),平均海拔 1100 m,年均温 6 °C,最低气温 -22.3 °C,最高气温 38.3 °C,年均降水量 310 mm,年蒸发量 2600 mm。该地区为温带大陆性气候,年降水量小但蒸发量大,气温高,昼夜温差大,年大风天数为 25~35 d,是典型的半干旱荒漠生态环境。该地区以耐干旱的矮灌木和草本植物为主,主要种类包括沙韭、杨柴、枸杞、猫头刺、大果沙棘、紫花苜蓿(*Medicago sativa*)、羊草(*Leymus chinensis*)、冷蒿以及针茅草(*Stipa capillata*)等。

### 1.2 样品采集与处理

选择该地区荒漠植物生长旺盛的时间段(7月),对沙韭、杨柴、枸杞、猫头刺和大果沙棘进行根际土壤样品采集,并分别命名为 SJ、YC、GQ、MT 和 FH。样地尽量平坦且无放牧,根据五点法设置 5 个大小为 10 m×10 m 的样方,并在样方内随机选取 3~5 株长势相近的沙韭、杨柴、枸杞、猫头刺和大果沙棘,清除其土壤表面凋落层,挖开根系周围土壤,采集整株植物。将植物的地上与地下部分分离,保留地下根系部分,将根系表面附着的大量松动土壤抖落后,用无菌毛刷轻刷下附着在根系表面约 2 mm 的土壤作为根际土。样品采集过程中所有工具均经过消毒处理。采样工作结束后将所有根际土壤均匀混合并装入无菌采样袋,迅速放入 4 °C 车载冰箱运送回实验室,于 -80 °C 储存用于高通量测序。

### 1.3 高通量测序

取新鲜的沙韭、杨柴、枸杞、猫头刺和大果沙棘的根际土壤样品,每种植物 3 个重复,共 15 个样品,送往上海凌恩生物科技有限公司,使用 Pacbio 测序平台进行高通量测序,提取根际土壤 DNA,利用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测抽提的基因组 DNA。按指定测序区域,合成带有 barcode 的特异引物。采用 TransGen 公司的 TransStart®FastPfu DNA 聚合酶(AP221-02),ABI GeneAmp®9700 型 PCR 仪进行 PCR 扩增。

全部样本按照正式试验条件进行,每个样本 3 个重复,将同一样本的 PCR 产物混合后进行 2% 琼脂糖凝胶电泳检测,使用 AxyPrepDNA 凝胶回收试剂盒(AXYGEN 公司)切胶回收 PCR 产物,Tris\_HCl 洗脱。参照电泳初步定量结果,将 PCR 产物用 QuantiFluor™-ST 蓝色荧光定量系统(Promega 公司)进行检测定量,之后按照每个样本的测序量要求,进行相应比例的混合。之后进行 PacBio 文库构建,建库完成后进行 PacBio 测序,主要包括以下步骤:1)引物与模板退火;2)荧光标记的 dNTP 与酶+DNA 模板形成复合物,短暂结合;3)荧光 dNTP 被激光照射,发出荧光,收集荧光信号;4)酶反应过程,一方面使链延伸,同时使 dNTP 上的荧光基团脱落;5)聚合反应持续进行,测序同时进行。测序完成后,将所得全部数据上传至凌恩生物云平台进行数据处理与分析。

### 1.4 土壤理化指标测定

自然风干的根际土过 1 mm 筛后,参照章家恩<sup>[15]</sup>及行业标准方法测定以下指标。采用碱解扩散法测定速效氮含量。称取 2.00 g 风干土置于扩散皿外室。旱地土壤添加 1.0 g 硫酸亚铁粉剂混匀,水稻(*Oryza sativa*)土无须添加。内室加入 2 mL 含混合指示剂(溴甲酚绿-甲基红)的硼酸溶液。外室边缘涂碱性胶液密封,注入 10 mL NaOH 溶液后盖严。40 °C 恒温箱扩散 24 h,其间轻摇扩散皿 2~3 次促进扩散。取出后用标准 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 滴定至蓝绿色→微红色终点,同步进行空白校正。

$$\text{速效氮}(\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1})=(V-V_0)\times C\times 14.0\times \frac{1000}{m}$$

式中:V、V<sub>0</sub>为样品与空白耗酸体积(mL);C为 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>浓度(mol·L<sup>-1</sup>);m为土样质量(g)。

采用重铬酸钾容量法—外加热法测定有机质含量。精确称取 0.1~0.5 g 过筛土样于硬质试管,加入 5.0 mL 0.8 mol·L<sup>-1</sup> K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub> 溶液和 5 mL 浓 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>,摇匀后加装空气冷凝管。180 °C 沙浴消煮 5 min(自沸腾起计时),冷却后转移至三角瓶。稀释至 60 mL,加邻菲罗啉指示剂 3 滴,用 0.1 mol·L<sup>-1</sup> FeSO<sub>4</sub> 滴定至棕红色终点,同步空白

标定。

$$\text{有机质}(\%) = (V_0 - V) \times C \times 0.003 \times 1.724 \times 1.1 \times 100/m$$

式中:  $V_0$ 、 $V$  为空白与样品耗  $\text{FeSO}_4$  体积 (mL);  $C$  为  $\text{FeSO}_4$  浓度 ( $\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ); 1.1 为氧化校正系数。

采用  $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaHCO}_3$  浸提-钼锑抗比色法测定速效磷含量。称取  $2.50 \text{ g}$  风干土, 加  $50 \text{ mL}$   $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaHCO}_3$  浸提液 (含  $0.1 \text{ g}$  无磷活性炭)。 $25 \text{ }^\circ\text{C}$  振荡  $30 \text{ min}$  ( $180 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ ), 立即用无磷滤纸 (生产公司: 赛多利斯; 产品编号: FT-3-209-385) 过滤。吸取  $10 \text{ mL}$  滤液, 加  $35 \text{ mL}$  水和  $5 \text{ mL}$  钼锑抗显色剂, 混匀后室温显色  $30 \text{ min}$ 。用分光光度计 (Spectro 1000, DATACOLOR 公司) 测定  $700 \text{ nm}$  吸光度, 以磷标准曲线 ( $0 \sim 0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 计算浓度。

$$\text{速效磷}(\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}) = (\text{测得磷浓度} \times \text{浸提液总体积}) / \text{土样质量}$$

按土:水=1:10(m/v)称取  $5.00 \text{ g}$  土样, 加入  $50 \text{ mL}$  去  $\text{CO}_2$  蒸馏水。 $150 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$  振荡  $30 \text{ min}$ , 静置  $30 \text{ min}$  后取上清液。用校准后 pH 计 (S500-Basic, METTLER TOLEDO 公司) (标准缓冲液校准) 插入上清液, 读取稳定 pH, 平行测定误差  $\leq 0.1$ 。

按土:水=1:5(m/v)称取  $10.00 \text{ g}$  土样, 加入  $50 \text{ mL}$  蒸馏水。 $150 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$  振荡  $30 \text{ min}$ , 静置  $30 \text{ min}$  后取上清液。用电导率仪 (S500-Basic, METTLER TOLEDO 公司) 测定滤液电导率 (electrical conductivity, EC,  $\mu\text{s} \cdot \text{cm}^{-1}$ ), 同步测定  $25 \text{ }^\circ\text{C}$  下空白溶液校正。

### 1.5 数据统计与分析

使用 Usearch (V10.0.240) 软件对样品有效序列基于 98.65% 相似度进行 OTU (操作分类单元 operational taxonomic unit) 聚类生成。使用 Usearch-sintax (v10.0.240) 对样品 OTU 完成物种注释。基于物种注释及相对丰度, 使用 R 语言 (v3.6.3) 完成细菌物种组成柱状图。根据抽平后的 OTU, 采用 mothur (v1.35.1) 完成细菌 Alpha 多样性指数计算, 包括 Shannon 指数和 Chao1 指数等, 并利用 SPSS 26.0 软件对 5 种荒漠植物根际细菌 Alpha 多样性指数进行单因素显著性分析。使用 R 语言 (v3.6.3) PCoA 分析以及线性判别分析 (linear discriminant analysis effect size, LEfSe) 对 5 种荒漠植物根际土壤细菌群落差异进行分析。使用 qiime (1.9.0) 软件进行 Core microbiome 分析以及使用微科盟生科云平台进行核心微生物网络分析。用凌恩生物云平台在线工具绘制生物信息统计图。

## 2 结果与分析

### 2.1 5 种荒漠植物根际细菌多样性分析

测序结果表明随着测序深度增加物种积累曲线趋于平坦, 说明测序数据能反映样品物种的真实水平, 可进行后续分析。对 5 种荒漠植物根际土样品高通量测序结果质控后, 基于 98.65% 相似度进行 OTU 聚类分析, 统计分析样品序列数、OTU 数和多样性指数。

从 5 种荒漠植物的 15 个根际土样品共获得有效序列 228725 条, 长度在  $1300 \sim 1500 \text{ bp}$ , 接近 16S rRNA 基因  $1500 \text{ bp}$  左右的序列共有 220798 条, 占总序列数的 96.53%。其中, 5 种荒漠植物, 沙韭 (SJ)、杨柴 (YC)、枸杞 (GQ)、猫头刺 (MT) 和大果沙棘 (FH) 分别得到 5989、10016、7076、10150 和 4712 条序列。通过 Chao1 和 Shannon 指数对 5 种荒漠植物的根际土壤细菌 Alpha 多样性进行评估。5 种植物根际细菌的 Chao1 指数由高到低依次为  $\text{FH} > \text{YC} > \text{MT} > \text{SJ} > \text{GQ}$ , 其中 FH 和 YC 显著高于 SJ 和 GQ ( $P < 0.05$ ), 表明 FH 和 YC 根际土壤细菌的丰富度显著高于其他植物 (图 1a)。Shannon 指数 (图 1b) 由高到低依次为  $\text{YC} > \text{SJ} > \text{GQ} > \text{FH} > \text{MT}$ , 其中 YC 根际土壤细菌 Shannon 指数显著高于其他荒漠植物, MT 则最低 ( $P < 0.05$ )。

基于 Unweighted Unifrac 和 Weighted Unifrac 距离算法, 通过 PCoA 分析 5 种荒漠植物根际土壤群落结构的差异。Weighted Unifrac 分析结果表明: 第 1 轴细菌群落的聚类解释率为 66.18%; 第 2 轴的解释率为 11.16%, 2 个主要成分解释了 77.34% 的细菌群落结构差异 (图 1c)。物种荒漠植物根际土壤细菌群落同组样本点相对距离较近, 而不同植物间相对距离较大, 表明不同植物间根际土壤细菌群落存在差异, 其中 MT 与 YC 和 FH 的样本点

相对距离较近表明其根际土壤细菌群落差异相对较小,而 GQ 和 SJ 样本点相较于其他植物距离较远表明 SJ 和 GQ 两种植物根际土壤细菌群落相比于其他 3 种植物差异较大。

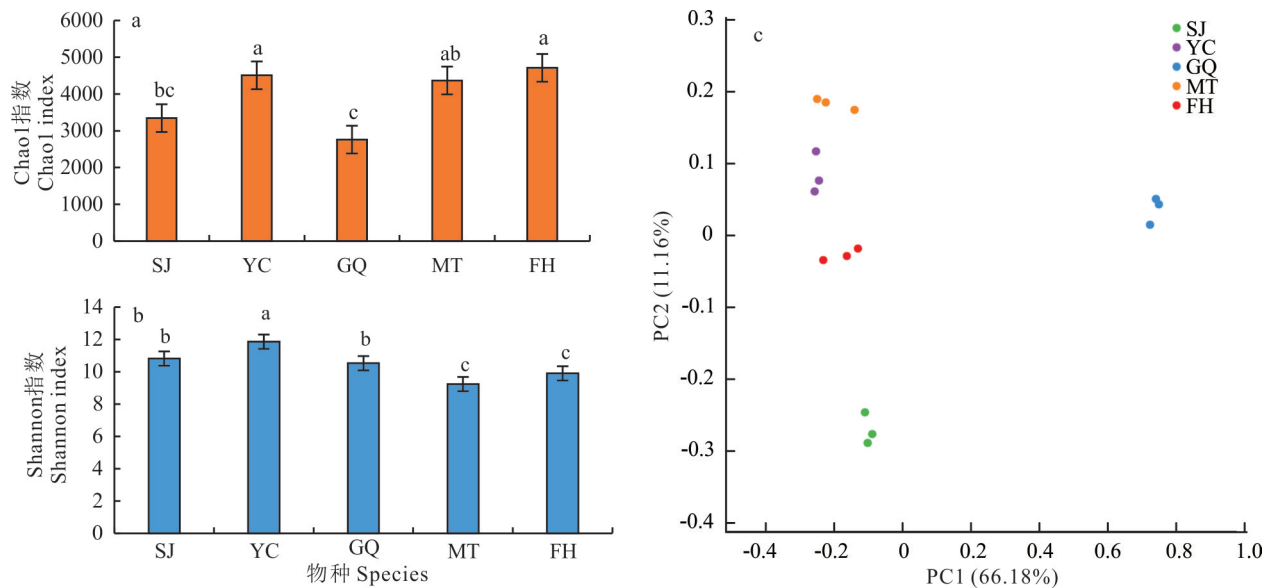


图 1 5 种荒漠植物根际土壤细菌群落多样性指数及 PCoA 分析

Fig. 1 Five desert plants rhizosphere soil bacterial community diversity indices and PCoA analysis

SJ: 沙韭 *A. bidentatum*; YC: 杨柴 *H. mongolicum*; GQ: 枸杞 *L. chinense*; MT: 猫头刺 *O. aciphylla*; FH: 大果沙棘 *H. rhamnoides*; 下同 The same below; 不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercase letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) based on post-hoc tests;  $n = 3$ .

## 2.2 5 种荒漠植物根际细菌群落组成

沙韭、杨柴、猫头刺、枸杞和大果沙棘根际土壤细菌分别包括 9、6、7、10 和 7 个优势菌门(相对丰度  $> 1\%$ ),其中变形菌门、放线菌门、拟杆菌门(Bacteroidetes)、浮霉菌门(Planctomycetes)、酸杆菌门(Acidobacteria)和厚壁菌门(Firmicutes)是 5 种荒漠植物根际共有的优势门类,但其丰度在所有样本中均存在差异。测序结果显示,在 5 种荒漠植物中共有 19 个门,此外 GQ 存在 4 个独有的门、MT 存在 1 个独有的门,其余 3 种植物均不存在独有的微生物门,说明在门水平上的微生物群落组成类型差异较小。

纲分类水平,28 个纲同时存在于 5 种荒漠植物根际土壤样本。在所有样本中主要含有的优势菌纲类型为  $\alpha$ -变形菌纲(Alphaproteobacteria)、放线菌纲(Actinomycetia)、噬几丁质菌纲(Chitinophagia)和  $\beta$ -变形菌纲(Betaproteobacteria),其余菌纲含量之和不足总量的 10%。其中  $\alpha$ -变形菌纲在 YC 样本中的所占比例最高(24.71%~27.7%),但是在 GQ 和 FH 样品中所占百分比分别为 11.19%~12.96% 和 8.73%~13.46%,存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。放线菌纲在 FH 样本中相对丰度为 28.26%~58.13%,但是在 SJ 和 GQ 中的丰度分别为 10.24%~12.27% 和 8.58%~10.08%,存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。综上,5 种荒漠植物根际土壤细菌群落在纲水平的相对丰度存在显著差异。

在属分类水平上,5 种荒漠植物根际土壤共检测到 1014 个细菌属,其中 133 个为共有菌属(图 2)。不同荒漠植物根际土壤中细菌优势类群(相对丰度  $> 5\%$ )差异显著 ( $P < 0.05$ ),其中沙韭(SJ)根际以中慢生根瘤菌属(*Mesorhizobium*, 5.9%)为单一优势类群,其丰度显著高于其他类群;杨柴(YC)根际则显著富集假节杆菌属(*Pseudarthrobacter*, 9.0%)、沉积物杆菌属(*Sediminibacterium*, 5.7%)及贪噬菌属(*Variovorax*, 6.1%);枸杞(GQ)根际主要存在较高丰度的伍斯氏菌属(*Woeseia*, 5.1%);猫头刺(MT)根际则呈沉积物杆菌属(16.4%)、假节杆菌属(9.6%)、马赛菌属(*Massilia*, 5.8%)和假单胞菌属(6.1%)共同大量富集;大果沙棘(FH)根际以假节杆菌属(27.6%)和类节杆菌属(*Paenarthrobacter*, 8.9%)为双优势类群。以上结果表明,荒漠植物可通过差异化招募微生物类群,进而形成特异的根际细菌群落结构。

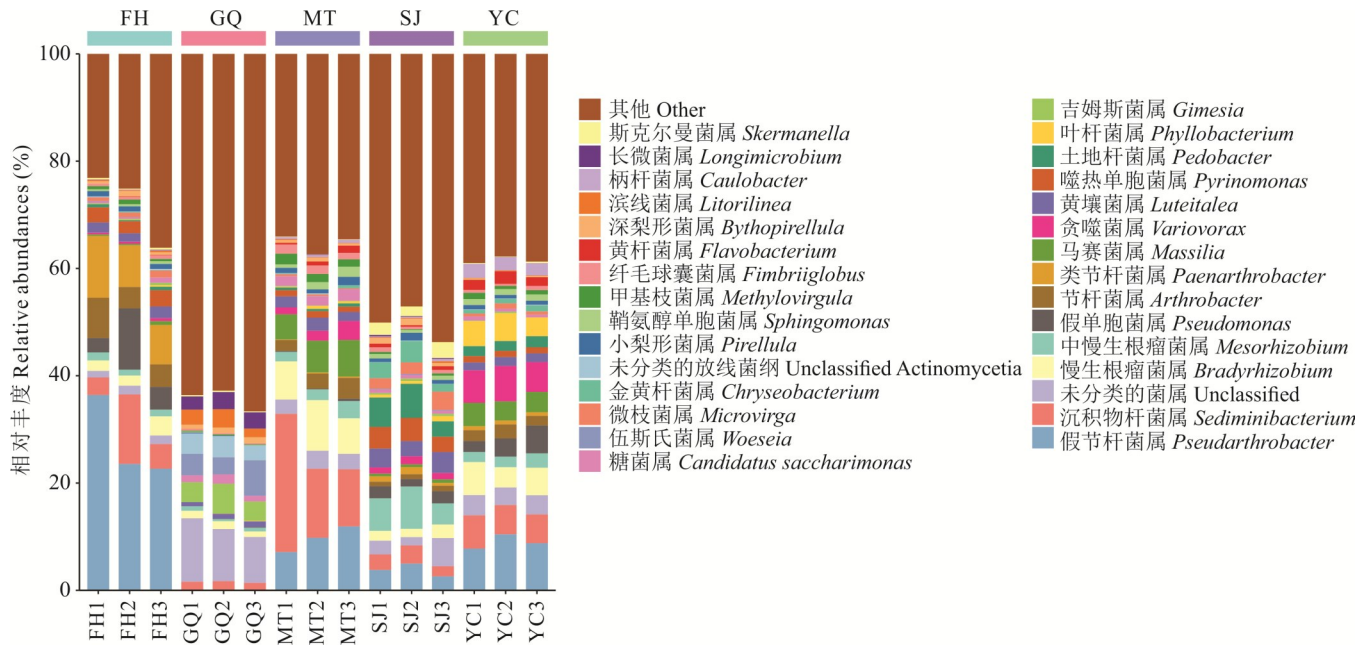


图2 5种荒漠植物根际细菌属水平群落相对丰度

Fig. 2 Relative abundances of rhizosphere bacterial communities at the genus level for five desert plant species

“其他”表示相对丰度 top30 以后的菌属(种) Other represents the relative abundance of bacterial genera (species) ranking below the top 30; 下同 The same below.

种分类水平,5种荒漠植物样品中共检测到2713个种,其中有137个种同时存在于5种荒漠植物根际土壤样品中。5种植物(SJ、YC、GQ、MT、FH)的根际细菌群落在种水平上呈较大差异(图3)。大湖居沉积物杆菌在所有植物中均有检出,但其相对丰度存在显著差异( $P < 0.05$ ),这可能与研究的区域有关,由于该菌种广泛存在于该地区的土壤中最后被不同种的植物招募最终定植于其根部。在沙非(SJ)根际土壤中检测到11个优势菌种,其中以中慢生根瘤菌属菌株002294985(5.29%)、产甲基脂肪族噬热单胞菌(3.72%)、草地黄色伞菌(2.84%)、大湖居沉积物杆菌(2.45%)和草地斯克尔曼氏菌(2.13%)为主,中慢生根瘤菌属菌株002294985的相对丰度显著高于其在枸杞和大果沙棘根际土中的相对丰度( $P < 0.05$ ),提升比例分别为163.3%和78.9%,产甲基脂肪族噬热单胞菌和草地黄色伞菌的相对丰度显著高于其在枸杞根际土中的相对丰度( $P < 0.05$ ),提升比例分别为273.7%和156.2%,大湖居沉积物杆菌的相对丰度低于其在猫头刺根际土中的相对丰度,而草地斯克尔曼氏菌仅在沙非根际土中大量富集,其相对丰度显著高于其他4种植物( $P < 0.05$ ),其提升的相对丰度比例均超过100%,并且在沙非根际土壤中固氮相关菌属的菌株(中慢生根瘤菌属菌株和慢生根瘤菌属菌株)总占比达9.98%,这可能表明其根系细菌群落可以推进氮循环,促进沙非生长。

杨柴(YC)根际土壤中的优势菌种以大湖居沉积物杆菌(4.82%)、伊弗里基亚叶杆菌(2.45%)、假节杆菌属菌株001663775(2.01%)、贪噬菌属菌株900115375(1.41%)和嗜冷黄杆菌A(*Flavobacterium psychrophilum*\_A, 1.28%)为主,其中大湖居沉积物杆菌相对丰度同样低于猫头刺根际土,假节杆菌属菌株001663775的相对丰度显著高于其在沙非根际土中的( $P < 0.05$ ),提高了124.8%,而贪噬菌属菌株900115375和嗜冷黄杆菌A则为杨柴特有的优势菌种,显著高于其他4种植物根际土中的相对丰度( $P < 0.05$ ),分别高87.9%~786.5%和255.8%~667.2%。

枸杞(GQ)根际土壤中的优势菌种以放线菌纲未分类菌株(3.49%)、土地长微菌(2.88%)、不可培养伍斯氏菌(2.71%)、嗜气滨线菌(2.62%)和被囊单胞菌属不可培养细菌(*Tunicatimonas uncultured bacterium*, 2.12%)为主,该植物根际土壤中的优势菌种类群极其特殊,与其他4种植物差异较大,上述5个优势菌种的相对丰度均显著高于其他植物,这表明在枸杞根系微环境中可能存在着较强的宿主过滤机制,可能通过其根系分泌物协同招募

了大量具有特殊功能的特殊微生物类群。

猫头刺(MT)根际土壤中的优势菌种以大湖居沉积物杆菌(15.79%)、紫黑色马赛菌(3.95%)、假节杆菌属菌株 001663775(2.36%)、奥尔堡糖单胞菌(1.89%)和草地黄色伞菌(1.88%)为主,其中大湖居沉积物杆菌的相对丰度高于其他植物,紫黑色马赛菌的相对丰度显著高于其他植物( $P < 0.05$ ),提升比例为 101.5%~1072.2%,假节杆菌属菌株 001663775 的相对丰度同时高于沙韭和枸杞,并且相较于枸杞根际土中的相对丰度提高 877.4%,达到显著水平( $P < 0.05$ ),奥尔堡糖单胞菌的相对丰度相较于沙韭和杨柴分别显著提高( $P < 0.05$ ) 122.4% 和 108.6%,草地黄色伞菌的相对丰度显著高于杨柴根际土中的相对丰度,提高比例为 90.4% ( $P < 0.05$ )。

大果沙棘(FH)根际土壤中的优势菌种以大湖居沉积物杆菌(6.74%)、类节杆菌株 000526335(5.11%)、假节杆菌属菌株 001663775(4.43%)、产甲基脂肪族噬热单胞菌(2.91%)和节杆菌株 002008315(2.69%)为主,其中类节杆菌株 000526335 的相对丰度显著高于沙韭、杨柴和猫头刺( $P < 0.05$ ),提高比例分别为 604.5%、1028.7% 和 883.5%,而在枸杞根际土样品中未检测到该菌种。产甲基脂肪族噬热单胞菌的相对丰度高于枸杞、杨柴和猫头刺根际土中的相对丰度,相较于枸杞根际土的相对丰度提升比例达到 974.3%,达到显著水平( $P < 0.05$ ),相较于杨柴和猫头刺根际土中的相对丰度仅分别提升 1.89% 和 1.76%,但其相对丰度相较于沙韭降低 1.03%。节杆菌株 002008315 的相对丰度同时高于其他 4 种植物,相较于沙韭、杨柴和枸杞分别提高 120.4%、307.5% 和 1244.7%,达到显著水平( $P < 0.05$ ),而相较于猫头刺提升 1.33%。综上,沙韭、杨柴、枸杞、猫头刺和大果沙棘的根际土壤细菌群落在种分类水平上存在差异,这表明不同的植物均会召集不同类群的微生物定植其根际互利共生。

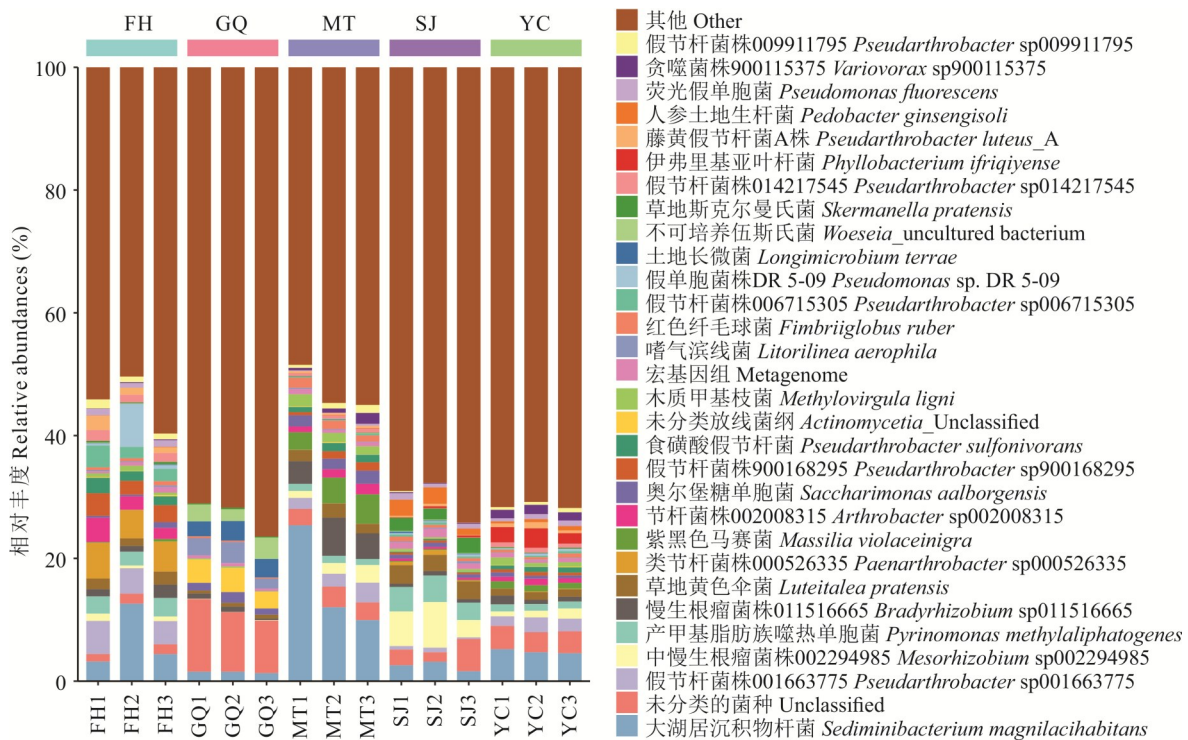


图 3 5 种荒漠植物根际细菌种水平群落相对丰度

Fig. 3 Relative abundances of rhizospheres bacterial communities at the species level for five desert plant species

### 2.3 5 种荒漠植物根际 LEfSe 差异物种分析

采用 LEfSe 分析不同分类水平的生物标志物,筛选荒漠植物根际土细菌群落在丰度上有显著差异的物种, LDA 值代表不同组间差异显著物种的影响程度。5 种荒漠植物根际土壤中  $LDA \geq 4.0$  的水平上共有 90 种差异

物种,其中YC、SJ、MT、GQ以及FH根际土壤细菌群落中分别存在12、24、15、23以及16种(图4)。沙韭与枸杞根际分别检测到24和23个差异物种,显著高于其他植物(YC:12,MT:15,FH:16),这种高差异特征可能由于沙韭根际富集的酸杆菌门具有高效降解植物分泌酚酸类物质的能力以及枸杞根际的绿弯菌门(*Chloroflexi*)可能参与光能驱动碳固定进一步改善植物根系微环境所致。在沙韭根际土壤中显著富集了酸杆菌门、鞘脂杆菌纲(*Sphingobacteriia*)、土地杆菌属(*Pedobacter*)等7个属以及中慢生根瘤菌属菌株等4个种水平生物标志物;在枸杞根际则显著富集了绿弯菌门、 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)、长微菌属(*Longimicrobium*)等7个属以及土地长微菌等4个种水平生物标志物,两种植物较其他植物富集的微生物类群更多。在杨柴根际土中显著富集了变形菌门、贪噬菌属等3个属水平生物标志物;在猫头刺根际土样品中富集了噬几丁质菌纲、慢生根瘤菌属、马赛菌属等5个属以及慢生根瘤菌属菌株等3个种水平生物标志物;大果沙棘根际土样品中则大量富集了放线菌门、假节杆菌属等6个属以及节杆菌属菌株等5个种水平生物标志物。综上,不同种植物根际土壤的生物标志物间存在差异,尤其是在沙韭和枸杞两种植物中表现更为明显,预示着两种植物的根际土壤微环境可能较为特殊。

## 2.4 影响5种荒漠植物根际细菌群落的环境因子

**2.4.1 5种荒漠植物根际土壤理化指标分析** 本研究对5种荒漠植物根际土壤的有机质、速效磷、速效氮含量、pH和电导率进行测定(表1)。5种植物根际土壤的有机质含量由高到低排列为FH>GQ>YC>SJ>MT,且存在显著差异( $P<0.05$ ),其中大果沙棘根际土有机质含量最高,且显著高于杨柴( $P<0.05$ )、沙韭和猫头刺,猫头刺根际土有机质含量最低。5种植物根际土壤的速效磷含量由高到低排列为FH>GQ>YC>MT>SJ,且存在显著差异( $P<0.05$ ),其中大果沙棘根际土速效磷含量显著高于其他植物,沙韭根际土速效磷含量最低。5种植物根际土壤的速效氮含量由高到低排列为MT>GQ>YC>FH>SJ,其中猫头刺根际土壤速效氮含量显著高于杨柴、大果沙棘和沙韭,沙韭根际土速效氮含量显著低于所有植物( $P<0.05$ )。猫头刺根际土壤的pH最高且显著高于其他植物( $P<0.05$ ),其他植物间不存在显著差异。5种植物根际土壤的电导率由高到低排列为FH>GQ>YC>MT>SJ,其中大果沙棘和枸杞根际土的电导率显著高于猫头刺和沙韭。

**2.4.2 影响5种荒漠植物根际细菌群落的环境因子** 为探究影响荒漠植物根内细菌群落的主要土壤理化因子指标,本研究通过去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)对微生物群落数据(OTU丰度表)进行梯度长度检验(图5)来选择合适的分析方法。结果显示DCA第一轴长度为0.43,解释率为100%,表明所有样本的微生物群落变异均沿DCA1轴分布。根据生态学排序分析的标准准则<sup>[16]</sup>,当DCA第一轴长度<3时,表明物种响应沿环境梯度呈线性关系,适合使用基于线性模型的冗余分析(redundancy analysis, RDA);若DCA轴长>4,则需选用基于单峰模型的典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)。因此,本研究中的荒漠植物根际土壤理化指标与根内生微生物群落更适合使用冗余分析来分析其相关性。

基于种水平物种丰度数据与土壤理化因子的冗余分析(RDA)结果显示(图6),RDA1解释率为32.4%,RDA2解释率为24.2%,总解释率达到56.6%,置换检验(permutation test)表明排序模型具有极显著统计学意义( $P=0.001$ ),这表明环境因子对微生物群落结构的驱动作用显著。从组间分布特征来看,5种植物样品(FH、GQ、MT、SJ和YC)在排序空间呈明显分离趋势。FH和MT组主要集中于RDA2正半轴区域,GQ组集中于第4象限,而SJ和YC组分别分布在RDA1负半轴的不同象限,YC组表现出与RDA2负半轴较强的相关性,表明不同组间微生物群落结构存在显著差异。环境因子向量分析显示,有机质(OM)和速效磷(AP)与对GQ组的群落构建具有强相关性,可能具有关键调控作用。土壤pH与RDA1负半轴高度关联,且FH、MT和SJ组与pH方向一致,可能表明大果沙棘、猫头刺和沙韭的根际细菌群落受到其根际土壤pH的调控,而YC组则和所有土壤理化因子的相关性较弱。本研究通过RDA排序直观揭示了不同采样组微生物群落结构的分异主要受有机质含量、磷氮养分有效性及土壤酸碱度的梯度驱动,为解析环境因子与微生物群落互作机制提供了理论依据。

## 2.5 5种荒漠植物根际细菌核心微生物网络分析

根据5种荒漠植物根际土壤细菌序列聚类所得的所有OTU进行共现性网络分析(图7)。结果表明,在5种荒漠植物根际细菌群落中,主要包含的菌门有放线菌门、变形菌门和拟杆菌门,且这3个菌门在所有样本中为优

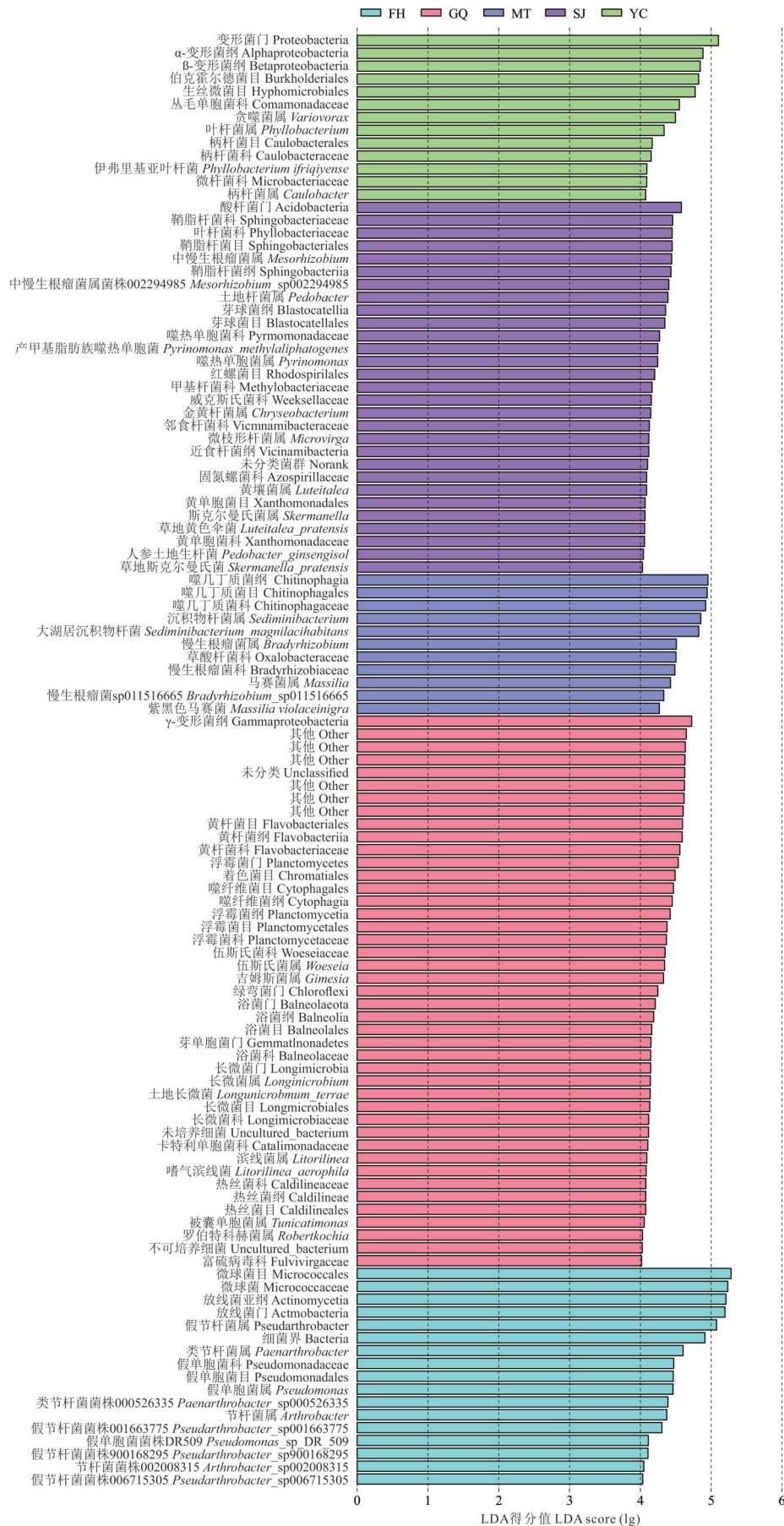


图 4 5 种荒漠植物根际细菌显著差异物种 LDA 值分布

Fig. 4 The distribution of significant species LDA values of rhizosphere bacteria for five desert plant species

表1 5种荒漠植物根际土壤理化指标

Table 1 Physicochemical indicators of rhizosphere soil for five desert plant species

样品 Sample	有机质 Organic matter (g·kg <sup>-1</sup> )	速效磷 Available phosphorus (mg·kg <sup>-1</sup> )	速效氮 Available nitrogen (mg·kg <sup>-1</sup> )	pH	电导率 Electrical conductivity (μs·cm <sup>-1</sup> )
沙韭 <i>A. bidentatum</i>	51.83±2.12bc	96.92±9.62c	4.68±1.17c	7.93±0.15b	295.45±7.01b
杨柴 <i>H. mongolicum</i>	53.31±1.49b	106.62±8.17bc	5.62±1.12b	7.97±0.12b	307.62±11.38ab
枸杞 <i>L. chinense</i>	56.82±1.81ab	111.15±7.33b	5.89±0.98ab	7.84±0.15b	328.70±9.55a
猫头刺 <i>O. aciphylla</i>	50.38±2.35c	98.01±9.22c	6.11±1.23a	8.17±0.06a	297.32±10.41b
大果沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	57.92±1.24a	121.31±5.21a	5.12±1.29b	7.82±0.15b	329.88±9.28a

注: 同列不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ),  $n=3$ 。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) based on post-hoc tests;  $n=3$ .

势菌门, 丰度较高, 其中放线菌门节点占据拓扑网络的核心地位。在属水平上主要富集了沉积物杆菌属、慢生根瘤菌属、节杆菌属 (*Arthrobacter*)、假单胞菌属和类节杆菌属等菌属, 最终筛选出 52 个彼此存在相关性的 OTU, 该 52 个 OTU 在 5 种植物根际土壤中均相对丰度较高且彼此具有一定相关性, 其中 OTU1、OTU37、OTU39 属于拟杆菌门, OTU9、10、11、12、16 和 17 等属于放线菌门, OTU3、4、6、7、8 和 13 等属于变形菌门。OTU18 为拟杆菌门类群中丰度最高且 degree 最高 ( $n=43$ ), 表明 OTU1 为该微生物网络中重要的一个节点, 且为主要优势细菌之一, 说明该 OTU18 (节杆菌属菌株) 可能为荒漠植物根际细菌群落中重要的物种。所有属与放线菌门节点丰度相近, 但 degree 值存在差异, 其中 OTU9、10、11、12、16、18、20、25 以及 28 degree 值相对较高 (OTU28 最高, 为 37), 这些 OTU 分别包含类节杆菌属和节杆菌属, 并且假节杆菌属为荒漠植物根际土壤中的主要优势菌属, 也表明这些 OTU 在细菌群落中具有一定重要性。在变形菌门细菌类群中各 OTU 丰度相近但 degree 值存在差异, 其中 OTU5、7、40 以及 49 degree 值相对较高 (OTU49 最高, 为 35) 并且都属于慢生根瘤菌属, 在微生物网络中相对重要。结合前面的结果大湖居沉积物杆菌作为沙韭、杨柴、猫头刺和大果沙棘共有的优势菌种及其在核心网络中的重要性进一步印证了其在这些植物根际网络中的核心地位; 在大果沙棘根际富集了大量的节杆菌属菌株并且根据 LEfSe 分析可知部分节杆菌属菌株是大果沙棘根际细菌群落中的生物标志物, 这表明了节杆菌属在大果沙棘根际微生物网络中的重要性和独特性; 假节杆菌属作为杨

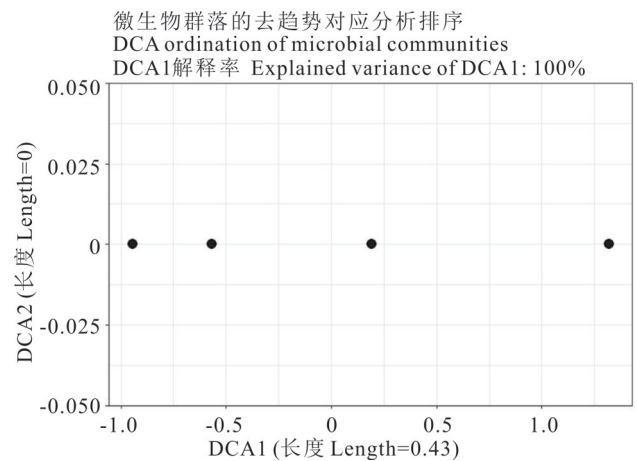


图5 5种荒漠植物根际细菌的DCA排序

Fig. 5 DCA ordination of rhizosphere bacteria for five desert plant species

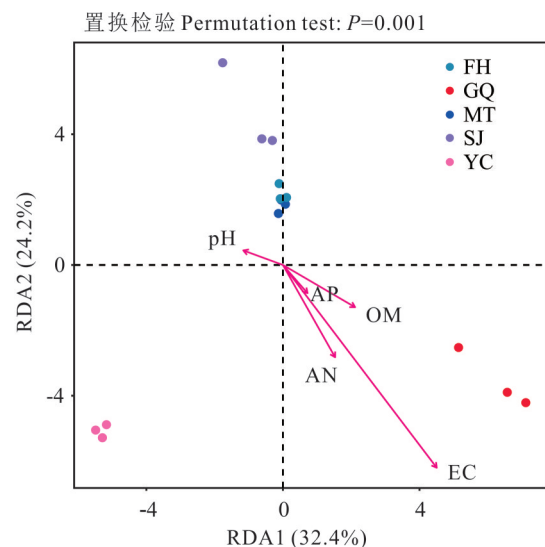


图6 5种荒漠植物根际细菌的RDA分析

Fig. 6 RDA analysis of influencing factors of rhizosphere bacterial community structure for five desert plant species

OM: 有机质 Organic matter; AP: 速效磷 Available phosphorus; AN: 速效氮 Available nitrogen; EC: 电导率 Electrical conductivity.

柴、猫头刺和大果沙棘的共同优势菌属和网络的重要节点可能与其具备分泌吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)和1-氨基环丙烷-1-羧酸脱氨酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC脱氨酶)的能力有关;慢生根瘤菌属较为特殊,尽管在所有植物根际土壤中的相对丰度不具优势,但所有植物根际均富集了不同丰度的慢生根瘤菌属菌株,这可能与其自身的固氮能力有关,在土壤贫瘠的荒漠草地中能够为植物提供更多的速效氮极为重要,再次,在沙韭根际土壤中还富集了大量的中慢生根瘤菌属菌株,可以与慢生根瘤菌属菌株共同固氮模块协同促进氮循环进一步凸显了其重要性。综上所述,属于沉积物杆菌属、节杆菌属、假节杆菌属及慢生根瘤菌属的 OTU 可能为 5 种荒漠植物根际土壤中的核心微生物群落。

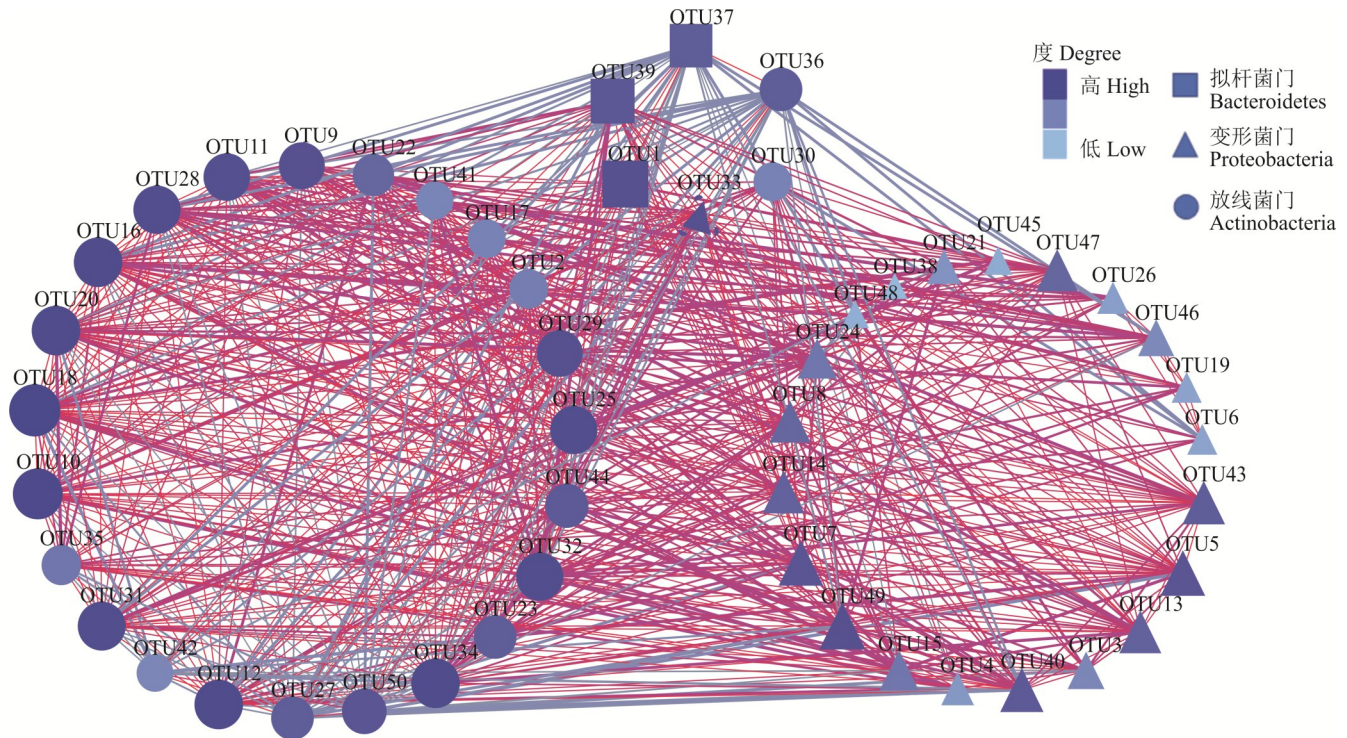


图 7 5 种荒漠植物根际土壤细菌核心微生物网络分析

Fig. 7 Core microbial network analysis of rhizosphere bacteria for five desert plant species

图中的节点大小代表该 OTU 的相对丰度高;节点颜色越深表示该节点的 degree 值越大,degree 则表示该节点在网络中的度,即该节点与其他节点的连接数,该值越高表明其在共现网络中的作用越大,越可能是核心群落;连线越粗表示两节点分别代表的 OTU 相对丰度的相关性越大,连线的颜色则表示该相关性是否显著,红色为显著,灰色为不显著。In the graph, the size of a node represents the relative abundance of the corresponding OTU; the darker the node color, the higher the degree value of that node. The degree indicates the number of connections a node has with other nodes in the network. A higher degree value suggests the node plays a more important role in the co-occurrence network and is more likely to be part of the core community; the thicker the connecting line (edge), the stronger the correlation between the relative abundances of the two OTUs represented by the nodes. The color of the line indicates whether the correlation is statistically significant: red denotes a significant correlation, while grey indicates a non-significant one.

## 2.6 5 种荒漠植物根际细菌群落功能预测

利用 PICRUST2 对 5 种荒漠植物根际土壤细菌群落进行功能预测(图 8a),根据 NMDS 分析表明 5 种荒漠植物根际细菌群落功能存在显著差异,其中枸杞与其他 4 种植物的差异最大。根据 KEGG 数据库注释的一级分类层级热图(图 8b),发现微生物群落最丰富的通路为代谢通路,这表明代谢作用是该细菌群落的主要功能。其中,枸杞与其他 4 种植物的代谢丰度存在较大差异。进一步对 5 种荒漠植物根际土壤细菌群落抗逆相关功能的酶进行分析,筛选出与植物和微生物抗逆相关的过氧化物酶(peroxidase)、过氧化氢酶(catalase)、脯氨酸脱氢酶(proline dehydrogenase)、 $\Delta^1$ -吡咯啉-5-羧酸还原酶(pyrraline-5-carboxylate reductase)、脯氨酸羟化酶(procollagen-proline dioxygenase)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase)、 $\alpha$ -淀粉酶( $\alpha$ -amylase)和木糖异构酶(xylsomerase)

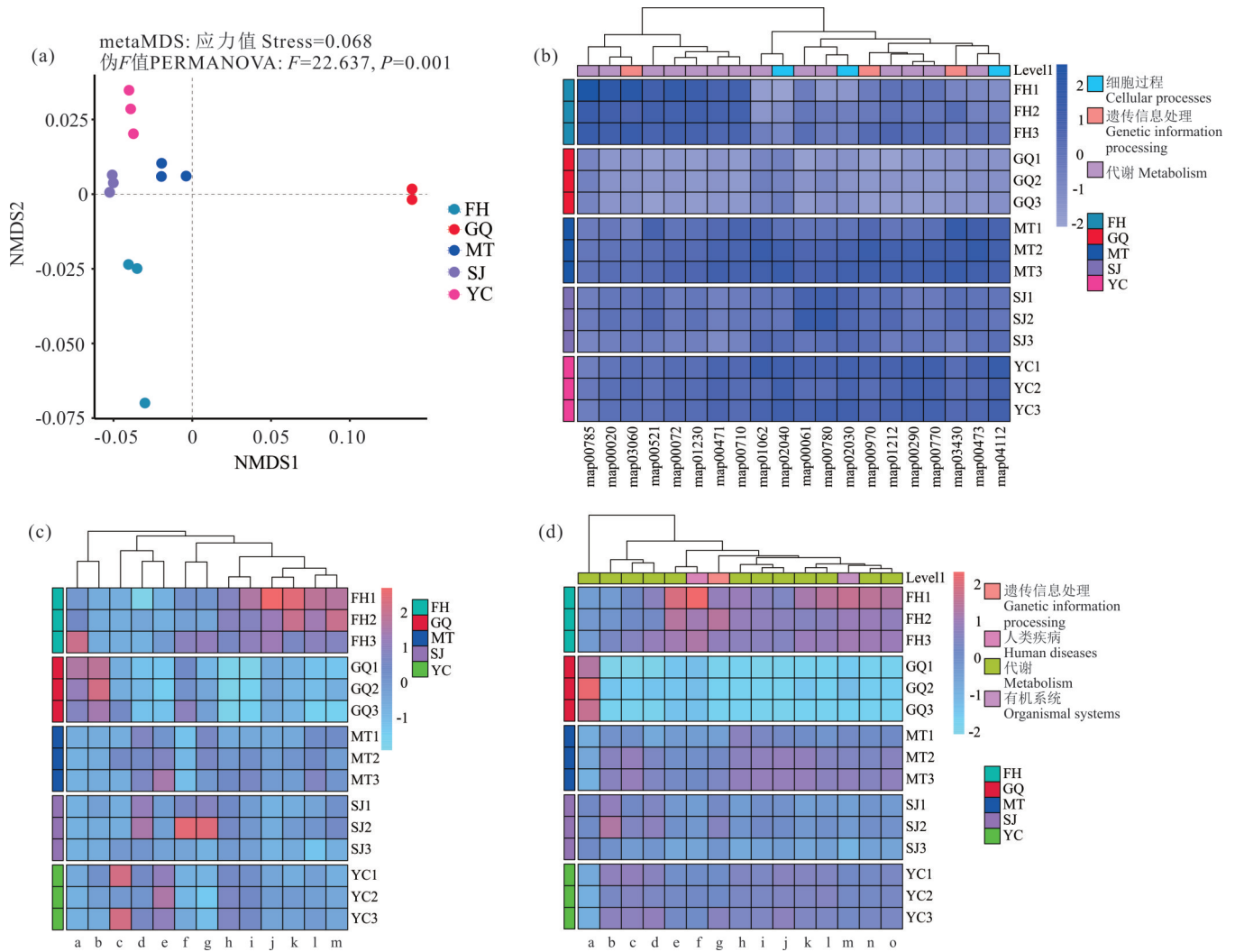


图8 5种荒漠植物根际土壤细菌功能差异分析及功能基因、酶和代谢通路热图

Fig. 8 Analysis of functional differences in rhizosphere soil bacteria of five desert plants and heatmap of functional genes, enzymes, and metabolic pathways

(a): 5种荒漠植物根际土壤细菌群落功能NMDS分析 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of functional characteristics in rhizosphere soil bacterial communities of five desert plant species. (b): KEGG数据库注释的一级分类层级热图 Hierarchical heatmap of primary classification levels in KEGG database annotation; map00785: 硫辛酸代谢 Lipoic acid metabolism; map00020: 三羧酸循环 Citrate cycle; map03060: 蛋白质分泌 Protein export; map00521: 二噁英的降解 Dioxin degradation; map00072: 酮体的合成与降解: Synthesis and degradation of ketone bodies; map01230: 氨基酸的生物合成 Biosynthesis of amino acids; map00471: D-谷氨酰胺与D-谷氨酸代谢 D-glutamine and D-glutamate metabolism; map00710: 光合生物的碳固定 Carbon fixation in photosynthetic organisms; map01062: 萜类化合物与甾体化合物的生物合成 Biosynthesis of terpenoids and steroids; map02040: 鞭毛组装 Flagellar assembly; map00061: 脂肪酸生物合成 Fatty acid biosynthesis; map00780: 生物素代谢 Biotin metabolism; map02030: 细菌趋化性 Bacterial chemotaxis; map00970: Apelin信号通路 Apelin signaling pathway; map01212: 脂肪酸代谢 Fatty acid metabolism; map00290: 亮氨酸与异亮氨酸的生物合成 Leucine and isoleucine biosynthesis; map00770: 泛酸与辅酶A的生物合成 Pantothenate and CoA biosynthesis; map03430: 错配修复 Mismatch repair; map00473: D-丙氨酸代谢 D-Alanine metabolism; map04112: 细胞循环 Cell cycle. (c): KEGG数据库注释的酶丰度热图 Heatmap of enzyme abundance annotated by the KEGG database; a: 蔗糖合成酶 Sucrose synthase; b: 胰蛋白酶 Trypsin; c: 过氧化物酶 Peroxidase; d: 超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase; e: 脯氨酸羟化酶 Procollagen-proline dioxygenase; f:  $\Delta^1$ -吡咯啉-5-羧酸还原酶 Pyrroline-5-carboxylate reductase; g: 嗜热菌蛋白酶 Thermolysin; h: 过氧化氢酶 Catalase; i: 脯氨酸脱氢酶 Proline dehydrogenase; j: 蛋白酶体肽链内切酶复合体 Proteasome endopeptidase complex; k: 谷氨酰内肽酶 Glutamyl endopeptidase; l:  $\alpha$ -淀粉酶 Alpha-amylase; m: 木糖异构酶 Xylose isomerase. (d): 根际细菌群落碳、氮、硫以及脂肪代谢功能通路热图 Heatmap of carbon, nitrogen, sulfur, and lipid metabolic pathways in rhizosphere bacterial communities; a: 脂肪酸碳链延长 Fatty acid elongation; b: 脂肪酸的生物合成 Fatty acid biosynthesis; c: 脂肪酸代谢 Fatty acid metabolism; d: 不饱和脂肪酸的生物合成途径 Biosynthesis of unsaturated fatty acids; e: 叶酸介导的一碳单位池 One-carbon pool by folate; f: 肿瘤中心碳代谢 Central carbon metabolism in cancer; g: 硫转运系统 Sulfur relay system; h: 光合作用生物的碳固定 Carbon fixation in photosynthetic organisms; i: 氮素代谢 Nitrogen metabolism; j: 硫素代谢 Sulfur metabolism; k: 脂肪酸降解 Fatty acid degradation; l: 多环芳烃生物降解 Polycyclic aromatic hydrocarbon degradation; m: 近端小管碳酸氢盐重吸收 Proximal tubule bicarbonate reclamation; n: 碳素代谢 Carbon metabolism; o: 原核生物的碳固定途径 Carbon fixation pathways in prokaryotes.

等 13 个酶构建 KEGG 酶丰度热图(图 8c),其主要差异表现为,大果沙棘根际土壤微生物群落中的木糖异构酶、 $\alpha$ -淀粉酶、谷氨酰内肽酶(glutamyl endopeptidase)、蛋白酶体内肽酶复合体(proteasome endopeptidase complex)和脯氨酸脱氢酶显著高于其他植物。枸杞根际土壤微生物群落的胰蛋白酶(trypsin)和蔗糖合成酶(sucrose synthase)显著高于其他植物。沙韭根际土壤微生物群落中的噬热菌金属蛋白酶(thermolysin)、 $\Delta^1$ -吡咯啉-5-羧酸还原酶(pyrraline-5-carboxylate reductase)和超氧化物歧化酶显著高于其他植物。YC 根际土壤微生物群落中的过氧化物酶和脯氨酸羟化酶显著高于其他植物。而 MT 根际土壤微生物群落则没有大量富集这些酶。

进一步展开对 5 种荒漠植物的细菌群落碳、氮、硫以及脂肪代谢功能通路的分析,并构建热图(图 8d),结果表明 5 种植物在代谢功能方面同样存在差异,其中 FH 中富集的代谢通路种类最多,主要包括通过叶酸参与的单碳代谢网络、原核生物中二氧化碳转化为有机碳化合物的主要代谢途径和生物体内碳流动与转化的过程等 5 个碳相关的代谢通路;脂肪酸降解脂相关的代谢通路;硫元素相关的代谢通路和硫传递系统两种硫元素相关的代谢通路;氮元素代谢通路。枸杞中仅有合成长链脂肪酸和超长链脂肪酸的过程大量富集并且显著高于其他植物。猫头刺和杨柴富集的代谢通路相似,主要包括脂肪酸合成、生物体内合成脂肪酸和与硫元素相关的代谢通路等。沙韭中主要富集了生物体内合成脂肪酸的代谢过程和不饱和脂肪酸的生物合成。综上所述,5 种荒漠植物根际土壤细菌群落功能以及抗逆代谢通路均存在显著差异,并且这些代谢途径的差异,可能会对植物的生长发育、代谢活动以及抗逆性产生显著影响。

### 3 讨论

#### 3.1 荒漠植物根际土壤核心细菌属水平及种水平群落差异显著

根际微生物群落可以作为植物生长及代谢功能的驱动者,具有提高植物的代谢效率及能力、增强植物对营养物质的吸收及利用、提供抵抗病虫害和增强抗逆境胁迫等功能<sup>[17]</sup>。植物也会分泌复杂的有机物质为植物根系微生物创造独特的生存环境,招募对自身生长代谢有益的微生物,因此不同植物根际微生物存在群落结构组成和功能上的差异<sup>[18]</sup>。

植物根际是植物根系表面与土壤接触的区域,在根际存在大量微生物,目前常见的包括假单胞菌属、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)和伯克霍尔德里氏菌属(*Burkholderia*);此外,常见的植物根际细菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)还有农杆菌属(*Agrobacterium*)、埃文氏菌属(*Eriwinia*)、无色杆菌属(*Achromobacter*)、黄杆菌属、巴斯德氏菌属(*Pasteuria*)、沙雷氏菌属(*Serratia*)等<sup>[19-21]</sup>。

本研究利用 PacBio 高通量技术来揭示鄂尔多斯沙地草原主要植物根际微生物群落结构的特点特征。楠极<sup>[22]</sup>在对内蒙古呼伦贝尔地区的针茅以及杨柴根际微生物的研究发现,主要优势菌门为放线菌门、变形菌门、酸杆菌门;Chen 等<sup>[23]</sup>通过高通量测序发现四子王旗地区的针茅样品中的优势菌门同样包括拟杆菌门和变形菌门。在本研究中杨柴、大果沙棘、猫头刺、沙棘和枸杞根际土样本中的优势菌门为变形菌门、放线菌门和拟杆菌门,与上述两个研究结果一致。这一现象可能与荒漠环境中高盐碱、低水分和强紫外辐射的胁迫压力有关。变形菌门的广泛适应性、放线菌门的次生代谢产物合成能力(如抗生素和抗氧化物质),以及拟杆菌门的有机质降解功能<sup>[24-26]</sup>,共同构成了荒漠植物根际微生物的“抗逆功能模块”。

在属分类水平上,5 种荒漠植物根际土中主要优势菌属为假节杆菌属、沉积物杆菌属、中慢生根瘤菌属和假单胞菌属。程琳<sup>[27]</sup>在榆林荒漠草地的柠条(*Caragana korshinskii*)和沙柳根际土壤中发现假节杆菌属为优势菌属且丰度在所有菌属中所占比例最高,两个研究结果相似。但枸杞样本的优势菌属与其他 4 种植物根际土壤优势菌属差异较大,主要包括吉姆斯菌属和伍斯氏菌属等,可能与植物自身对微生物的召集作用有关。姚佳妮等<sup>[28]</sup>发现宁夏荒漠草原的柠条、沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)和猫头刺根际土壤中优势属为节杆菌属、红色杆菌属(*Rubrobacter*)和微枝形杆菌属且相对丰度均存在差异。蒋星驰等<sup>[29]</sup>发现阴山北麓生长的沙冬青、蒙古短舌菊(*Brachanthemum mongolicum*)、梭梭(*Haloxylyon ammodendron*)、多根葱(*Allium polyrrhizum*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)和红砂的根际细菌群落存在差异。以上两个研究均发现不同种类的植物根际细菌群落在组成及丰度方面都存在差异。在种分类水平上,5 种荒漠植物根际土壤中的优势细菌物种为大湖居沉积物杆菌、假节杆菌

属菌株、中慢生根瘤菌菌株、产甲基脂肪族嗜热单胞菌、慢生根瘤菌属菌株。其中沙韭、大果沙棘、杨柴、猫头刺的优势菌种种类相近,而相对丰度却存在显著差异。巩瑞红<sup>[30]</sup>发现内蒙古四子王旗荒漠草原地区的短花针茅、银灰旋花、多根葱、无芒隐子草和沙葱(*Allium mongolicum*)的根际土壤细菌群落存在差异,本研究结果与此相似。属水平的显著差异(如枸杞中长微菌属、沙韭中的中慢生根瘤菌属特异性富集)揭示了植物对微生物的主动筛选机制。这一结果支持“宿主过滤效应”理论<sup>[31]</sup>,可能与植物根系分泌物的化学梯度相关。例如,枸杞分泌的酚酸类物质可能抑制革兰氏阳性菌(如放线菌)的生长,而促进绿弯菌门的定殖,这与LEfSe分析中枸杞根际绿弯菌门的显著富集相吻合。以上分析均表明5种荒漠植物根际土壤细菌群落在不同分类水平都存在不同程度的差异性,尤其是在属水平和种水平的差异较大。

为了更好地了解不同荒漠植物根际微生物群落组成的差异,本研究对5种荒漠植物根际土壤样品的细菌群落进一步进行了LEfSe分析,结果表明不同植物在LDA $\geq$ 4.0的水平上的标志物种存在差异。杨鸿儒<sup>[12]</sup>发现内蒙古西鄂尔多斯地区的霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)根际土中存在较高丰度的红螺菌目菌株且为样品的优势菌目。在猫头刺根际土样品中大量富集了噬几丁质菌目、慢生根瘤菌科和马赛菌属等生物标志物。孟建宇等<sup>[32]</sup>在鄂尔多斯地区的半日花(*Helianthemum songaricum*)、霸王、四合木(*Tetraena mongolica*)、沙冬青中分离出7株马赛菌属菌株,并且7株都具有一定的溶磷能力,本研究结果与此相似。在枸杞根际土样本中大量富集了绿弯菌门、黄杆菌目、长微菌科和 $\gamma$ -变形菌纲等生物标志物。在大果沙棘根际土样品中大量富集了放线菌门、微球菌目和类节杆菌属等生物标志物。综上所述,不同荒漠植物根际土壤的微生物群落不论在多样性方面还是某类微生物的相对丰度方面均存在差异。

### 3.2 荒漠植物根际土壤细菌群落功能差异显著

不同荒漠植物根际细菌群落在门、纲、属水平均存在大量共有类群,但因不同植物根际分泌物的差异<sup>[33]</sup>,导致其招募到的微生物类群不同,进而决定了不同植物根际土壤微生物的功能存在差异。在本研究中5种荒漠植物根际共有的优势菌门为酸杆菌门和放线菌门,Fierer等<sup>[24]</sup>研究发现酸杆菌门和放线菌门可加快土壤有机质的循环来促进植物更好的生长。沉积物杆菌属具有较强的多糖降解能力<sup>[34]</sup>,该菌属在猫头刺根际的大量富集可加强其根际细菌群落对碳源的利用。同时,猫头刺根际土壤特异富集的马赛菌属菌株以及仅存在于枸杞根际的黄杆菌目菌株都具有一定的溶磷能力,能够提高植物根对磷元素的吸收利用。枸杞根际特异性富集了大量的伍斯菌属,而该菌属基因组中高拷贝 $\text{Na}^+/\text{H}^+$ 反向转运体基因(*nha*)和抗氧化酶基因<sup>[35]</sup>,因此该菌属可能帮助枸杞具备更强的耐盐碱以及抗氧化功能,使其提高根系抗氧化能力,更好的定殖于荒漠环境。沙韭根际土壤富集了中慢生根瘤菌属和慢生根瘤菌属,而两个属中的菌株一般具有固氮能力,可增加根际土壤中速效氮的含量,促进沙韭在缺氮的荒漠环境中生长。Taman等<sup>[36]</sup>发现,假单胞菌属与肥料共同施用于番茄根际可使其产量提高32.45%,并且显著富集了促生微生物慢生根瘤菌的相对丰度,这表明该类群除自身具备促生能力外,还具有招募有益功能菌的能力,这对于在严酷生存环境中的荒漠植物具有重要意义。此外,假节杆菌属不仅为大果沙棘根际土壤中的优势菌属同时还可能为本研究5种荒漠植物根际中的核心细菌类群,已证实假节杆菌属菌株可通过增加土壤中的脲酶和酸性磷酸酶活性,调节植物生长激素浓度,抑制植物根部病原菌生长及促进植物对氮和磷元素的吸收等方式促进植物生长<sup>[37-40]</sup>。杨柴根际中大量富集的贪噬菌属,其基因组中存在*iadC*和*narG*基因,可能通过对植物激素以及氮循环双重调控来促进植物生长<sup>[41]</sup>。综上所述,不同植物因其自身种类以及根际土壤细菌群落组成的差异,导致根际细菌群落在功能上存在差异,但其发挥的促生功能均能在一定程度上提高植物的抗逆性,进而促进植物更好的生长。

### 3.3 土壤理化性质对荒漠植物根际微生物群落组成和功能的驱动作用

本研究通过测定5种荒漠植物根际土壤的有机质、速效磷、速效氮、pH及电导率以及通过Picrust2预测获得各样本KEGG通路的丰度数据,进一步揭示了土壤理化性质与微生物群落结构和功能的紧密联系。结果表明,不同植物根际土壤的养分水平和环境胁迫因子存在显著差异,这可能是驱动根际微生物群落分异的关键因素。

其中土壤中速效养分对不同植物的根际细菌群落构建有着较大影响。大果沙棘(FH)的根际土壤表现出最高的有机质含量( $57.92 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )和速效磷含量( $121.31 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ),这可能通过双重机制影响微生物群落,高有机质为异养型微生物(如放线菌门)提供丰富底物,促进其通过 $\beta$ -葡萄糖苷酶(EC 3.2.1.21)等酶系参与有机质矿化<sup>[42-44]</sup>。并且大果沙棘根际土壤细菌群落中的叶酸介导的一碳单位池、原核生物的碳固定途径和碳素代谢显著高于其他植物( $P<0.05$ ),以上的代谢途径均为植物生长以及抗逆的主要代谢途径<sup>[45]</sup>,且代谢通路均与碳循环特别是碳固定相关,表明大果沙棘在荒漠环境的碳固定能力强。这也解释了FH根际放线菌纲相对丰度为28.26%~58.13%,显著高于其他植物( $P<0.05$ )。速效磷的富集与假节杆菌属的高丰度(27.6%)密切相关,该属菌株可分泌酸性磷酸酶(EC 3.1.3.2),溶解有机磷为植物可利用形态<sup>[46]</sup>,同时与共现网络中OTU18(节杆菌属菌株)的正相关性表明其可能通过群体感应调控磷代谢基因簇的表达<sup>[47]</sup>。不仅如此,在沙非根际土样品中检测到较高丰度的中慢生根瘤菌属菌株和慢生根瘤菌属菌株,这可能表明两个细菌类群通过自身较强的固氮能力加强了沙非根系的氮素循环及其对氮的吸收利用,导致沙非根际的速效氮显著低于其他植物( $P<0.05$ )。以上均可能表明不同植物在自身生长的同时会有选择性的召集有利于自身生存的微生物类群。

根据对5种荒漠植物根际土壤的理化指标的测定,土壤pH也是一项不可忽略的影响微生物群落构建的环境因子。本研究中猫头刺(MT)根际土壤pH(8.17)显著高于其他植物( $P<0.05$ ),这可能导致一些具有耐盐碱特性的细菌类群被召集,例如:噬几丁质菌纲在MT根际的相对丰度达12.4%,较沙非(SJ)提高83.0%。该类群可能通过外膜孔蛋白调节胞内pH稳态,并利用碱性蛋白酶(EC 3.4.21.62)降解几丁质获取氮源<sup>[48]</sup>。除此之外,高pH抑制氨氧化细菌(AOB)活性<sup>[49]</sup>,导致MT根际速效氮含量( $6.11 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ )虽为最高,但其氮代谢通路丰度(KEGG map00910)却低于FH。这与LEfSe分析中MT根际缺乏硝化螺菌属(*Nitrospira*)标志物的结果一致。

根据对5种荒漠植物根际土壤的理化指标的测定,不同植物根际土壤的电导率存在显著差异,这可能表明盐分胁迫会加强功能菌群的适应性进化。在本研究中枸杞(GQ)和大果沙棘(FH)根际电导率( $328.70\sim 329.88 \mu\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$ )显著高于其他植物( $P<0.05$ ),表明存在一定盐胁迫压力。而在枸杞根际显著富集的绿弯菌门可能通过合成相溶性溶质(如海藻糖)维持细胞渗透压,其基因组中trehalose-6-phosphate synthase(EC 2.4.1.15)基因拷贝数较非盐渍土壤菌株增加2.1倍<sup>[50]</sup>。GQ根际伍斯氏菌属(相对丰度5.1%)为其根际细菌群落的优势菌属,与电导率呈正相关,表明该属菌株可能通过 $\text{Na}^+/\text{H}^+$ 反向转运蛋白(*nhaA*基因)排出过量 $\text{Na}^+$ ,同时激活 $\text{K}^+$ 吸收系统(*kdp* operon)维持离子平衡<sup>[51]</sup>。尽管Picrust2提供了有价值的功能预测,但其准确性仍受限于参考数据库的完整性。未来,将结合代谢组学数据,以验证这些功能预测的生物学意义。

上述研究均表明微生物与植物互作可能使植物根系微环境更加稳定。因此,基于目前对荒漠地区植物根际微生物群落组成与类群的相关研究较少,本研究以内蒙古鄂尔多斯库布齐沙地附近的沙地草原为地点,以该地区生长的沙非、杨柴、大果沙棘、猫头刺和枸杞的根际土壤为对象,对其微生物群落结构、核心细菌群落以及群落功能进行考察与分析,为后续荒漠植物根际微生物功能研究与环境因素相关性研究提供理论基础。但本研究仅对该区域的5种荒漠植物根际细菌群落及其功能进行分析,涉及的植物种类相对较少,并且未对微生物-植物互作的机理进行研究及阐述,存在一定局限性,后续亦可以本研究为基础进一步深入挖掘不同区域的荒漠植物根际细菌群落差异以及根际细菌与荒漠植物互作的机制。

#### 4 结论

1)荒漠植物根际细菌群落组成具有相似性,但相对丰度具有特异性。5种荒漠植物(沙非、杨柴、枸杞、猫头刺、大果沙棘)根际土壤中,变形菌门、放线菌门和拟杆菌门为共有的优势菌门(相对丰度 $>15\%$ )。其中,枸杞根际群落结构显著区别于其他植物,其绿弯菌门相对丰度显著高于其他物种( $P<0.05$ ),且特异性富集长微菌属等生物标志物。

2)核心微生物群落由放线菌门关键属构成。共现网络分析表明,节杆菌属、假节杆菌属和类节杆菌属在微生物互作网络中具有高连接度(degree值最高达43),形成荒漠植物根际的核心功能模块。这些菌属可能通过分泌胞外多糖、渗透调节物质(如脯氨酸)及抗病原菌代谢物,协同宿主增强干旱胁迫适应性。

3)土壤理化因子驱动群落分异与功能分化。有机质(OM)与速效磷(AP)是枸杞根际细菌群落结构分异的关键驱动因子(RDA分析解释率56.6%);pH显著影响大果沙棘、猫头刺和沙韭根际群落组成( $P < 0.05$ );大果沙棘根际微生物的碳固定通路(如one-carbon pool by folate)丰度最高,而枸杞独有脂肪酸延伸通路富集,表明植物通过调控微生物功能优化荒漠逆境下的能量分配策略。

4)微生物资源为荒漠生态修复提供理论依据。荒漠植物通过根系分泌物选择性招募如假节杆菌属等具备溶磷、固氮及抗氧化能力的核心菌群,构建“抗逆功能模块”。该发现揭示了植物-微生物协同适应机制,为微生物介导的荒漠化土壤修复提供了关键物种资源与理论支撑。

#### 参考文献 References:

- [1] Liu J H, Zhou H S, Guo Q. The effects of desertification control on the patterns of vegetation in arid and semi-arid regions of northern China. *Journal of Desert Research*, 2023, 43(5): 204–213.  
刘俊壕, 周海盛, 郭群. 中国北方干旱半干旱区沙漠化治理对植被格局的影响. *中国沙漠*, 2023, 43(5): 204–213.
- [2] Li Z L. Proceedings of the 2018 annual academic conference of China society of sand control and sand industry//Proceedings of the 2018 Annual Conference of the China Desertification Control and Sand Industry Association. Geermu: China Desertification Control and Sand Industry Association, 2018: 35–48.  
李卓玲. 内蒙古自治区荒漠化现状与防治//中国治沙暨沙业学会2018年学术年会论文集. 格尔木: 中国治沙暨沙业学会, 2018: 35–48.
- [3] Wei Z J, Niu F B, Liu H M, *et al.* Study on response of niche of *Stipa breviflora* desert steppe plant populations to grazing. *Chinese Journal of Grassland*, 2015, 37(5): 24–32.  
卫智军, 牛富宝, 刘红梅, 等. 短花针茅荒漠草原植物种群生态位对放牧的响应. *中国草地学报*, 2015, 37(5): 24–32.
- [4] Wang C S. The analysis on forming reason and mechanism of *Reaumuria soongorica* community in steppe region. Hohhot: Inner Mongolia University, 2010.  
王常顺. 草原区红砂群落形成原因与机理分析. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2010.
- [5] Jia X H, Wu B, Yu X X, *et al.* Research and demonstration on key technologies for desertification control in the Beijing-Tianjin-Hebei sand source area. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(22): 7040–7044.  
贾晓红, 吴波, 余新晓, 等. 京津冀风沙源区沙化土地治理关键技术研究示范. *生态学报*, 2016, 36(22): 7040–7044.
- [6] Mu W Q, Kang S M, Li P L. Advances in rhizosphere growth-promoting bacteria function on plant growth facilitation and their mechanisms. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2022, 34(2): 118–127.  
穆文强, 康慎敏, 李平兰. 根际促生菌对植物的生长促进作用及机制研究进展. *生命科学*, 2022, 34(2): 118–127.
- [7] Li W Y, Peng Z P, Yu J H, *et al.* Progress and prospect on plant growth-promoting rhizobacteria of banana rhizosphere. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2011, 32(1): 182–187.  
李文英, 彭智平, 于俊红, 等. 香蕉根际促生菌的研究展望. *热带作物学报*, 2011, 32(1): 182–187.
- [8] Xu D L. Diversity of mycorrhizal and symbiotic microorganisms of six rare plants in western Ordos desert. Hohhot: Inner Mongolia University, 2021.  
徐道龙. 西鄂尔多斯荒漠6种珍稀植物菌根及共生微生物多样性研究. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2021.
- [9] Lucas S, Yan Z C, Martinus S, *et al.* Synthetic bacterial community derived from a desert rhizosphere confers salt stress resilience to tomato in the presence of a soil microbiome. *The ISME Journal Emultidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 2022, 16(8): 1907–1920.
- [10] Chen F B, Bai J, Lin Q Q, *et al.* Application of plant growth-promoting rhizobacteria(PGPR) for reducing zinc stress on paddy rice. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(1): 67–74.  
陈佛保, 柏珺, 林庆祺, 等. 植物根际促生菌(PGPR)对缓解水稻受土壤锌胁迫的作用. *农业环境科学学报*, 2012, 31(1): 67–74.
- [11] Wang X Y, Bao X G, Zhang F, *et al.* Characteristics of bacterial community and soil enzyme activity in rhizosphere soil of desert plant *Reaumuria soongorica*. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(12): 3764–3773.  
王雪莹, 包新光, 张峰, 等. 荒漠植物红砂根际土壤细菌群落特征及土壤酶活性研究. *草地学报*, 2024, 32(12): 3764–

- 3773.
- [12] Yang H R. Diversity and community structure of rhizospheric bacteria associated with desert shrubs in western Ordos. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2016.  
杨鸿儒. 西鄂尔多斯荒漠灌木根际细菌多样性和群落结构的研究. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2016.
- [13] Zhang X X, Wu J X, Kong Z S. Cellular basis of the legume-rhizobium symbiosis. *Plant Communications*, 2024, 5(11): 5–17.
- [14] Li M, Bi J T, Wang J. Bacterial community structure and key influence factors in saline soil of different sites in Ningxia. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(4): 1316–1330.  
李明, 毕江涛, 王静. 宁夏不同地区盐碱化土壤细菌群落多样性分布特征及其影响因子. *生态学报*, 2020, 40(4): 1316–1330.
- [15] Zhang J E. Common experimental research methods and techniques in ecology. Beijing: Chemical Industry Press, 2007.  
章家恩. 生态学常用实验研究方法与技术. 北京: 北京化学工业出版社, 2007.
- [16] Braak C J F T, Smilauer P J. CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for canonical community ordination (Version 4). Wageningen, Netherlands: Wageningen University & Research, 1998.
- [17] Sun L Y, Li G L, Zhao J, *et al.* Core microbiota drive multi-functionality of the soil microbiome in the *Cinnamomum camphora* coppice planting. *BMC Microbiology*, 2024, 24(1): 18.
- [18] Cordovez V, Dini-Andreote F, Vitor J. *et al.* Ecology and evolution of plant microbiomes. *Annual Review of Microbiology*, 2019, 73(1): 69–88.
- [19] Kong H G, Song G C, Ryu C M. Inheritance of seed and rhizosphere microbial communities through plant-soil feedback and soil memory. *Environmental Microbiology Reports*, 2019, 11(4): 479–486.
- [20] Patel S, Naik J H, Amaresan N. Isolation and characterization of drought resistance bacteria for plant growth promoting properties and their effect on chilli (*Capsicum annuum*) seedling under salt stress. *Biocatalysis & Agricultural Biotechnology*, 2017, 12: 85–89.
- [21] Etesami H, Beattie G A. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. *Front in Microbiology*, 2018, 9: 1–20
- [22] Nan J. Soil microbial diversity in rhizosphere of three *Stipa* species with substituted distribution in central and eastern steppe of Inner Mongolia. Hohhot: Inner Mongolia University, 2024.  
楠极. 内蒙古中东部草原替代分布的三个针茅种群的根际土壤微生物多样性. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2024.
- [23] Chen L L, Yala S X, Ru Y, *et al.* Characterization of soil microbes associated with a grazing-tolerant grass species, *Stipa breviflora*, in the Inner Mongolian desert steppe. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(19): 10607–10618.
- [24] Fierer N, Jackson R B, Vilgalys R. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, 102(28): 9996–10001.
- [25] Zhan Y H, Yan Y L, Deng Z P, *et al.* The novel regulatory ncRNA, *nfiS*, optimizes nitrogen fixation via base pairing with the nitrogenase gene *nifK* mRNA in *Pseudomonas stutzeri* A1501. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 13(30): 113.
- [26] Peng G, Jiang Q K, Tan J, *et al.* Selection and field evaluation of antagonistic fungi against tobacco black shank. *China Tobacco Science*, 2018, 39(1): 8.  
彭阁, 姜乾坤, 谭军, 等. 烟草黑胫病拮抗真菌的筛选及活性评价. *中国烟草科学*, 2018, 39(1): 8.
- [27] Cheng L. Study on rhizosphere soil bacterial diversity of different desert steppe and major plants. Lanzhou: Lanzhou University of Technology, 2017.  
程琳. 不同荒漠草原和主要植物根际土壤细菌多样性研究. 兰州: 兰州理工大学, 2017.
- [28] Yao J N, Dai J X, Liu S, *et al.* Analysis of bacterial community structure and function in rhizosphere soil of typical shrub in desert steppe of Ningxia. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(20): 9285–9299.  
姚佳妮, 代金霞, 刘爽, 等. 宁夏荒漠草原典型灌丛根际土壤细菌群落结构与功能. *生态学报*, 2024, 44(20): 9285–9299.
- [29] Jiang X C, Li J Y, Chen F, *et al.* Soil bacterial characteristics of six plant communities in the desert areas to the north of Yinshan Mountains. *Arid Zone Research*, 2022, 39(4): 1122–1132.

- 蒋星驰, 李俊瑶, 陈峰, 等. 阴山北麓荒漠区 6 种植物群落的土壤细菌特征. 干旱区研究, 2022, 39(4): 1122–1132.
- [30] Gong R H. Diversity of plant growth promoting bacteria related with primary plant dominant species in the desert steppe of Siziwang Banner. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2024.  
巩瑞红. 四子王旗荒漠草原主要植物优势种的促生细菌多样性. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2024.
- [31] Zheng H, Qiu C, Tian H, *et al.* Host restriction factors against porcine epidemic diarrhea virus: A mini-review. Veterinary Research, 2025, 56(1): 1–10.
- [32] Meng J Y, Li H, Yang H R, *et al.* Diversity of phosphorus-solubilizing bacteria in rhizosphere of desert shrubs in Inner Mongolia and their phosphorus-solubilizing and siderophore-producing capabilities. Research of Environmental Sciences, 2021, 34(11): 2714–2721.  
孟建宇, 李蘅, 杨鸿儒, 等. 内蒙古荒漠灌木根际解磷菌多样性及其解磷和产铁载体能力. 环境科学研究, 2021, 34(11): 2714–2721.
- [33] Neal A L, Shakoor A, Ruth G W, *et al.* Benzoxazinoids in root exudates of maize attract *Pseudomonas putida* to the rhizosphere. PLoS One, 2012, 7(4): 498.
- [34] Huo W W, Hou J Y, Gao M, *et al.* Correlation between abnormal leaf color phenomenon and endophytic bacteria of *Loropetalum chinense* var. *rubrum*. Guihaia, 2024, 44(10): 1827–1838.  
霍雯雯, 侯嘉怡, 高敏, 等. 红花檵木异常叶色现象与叶片内生细菌的相关性. 广西植物, 2024, 44(10): 1827–1838.
- [35] Xie J. Screening, identification, and antagonistic mechanisms of plant pathogenic fungi antagonistic microorganisms. Chengdu: Sichuan University, 2004.  
谢晶. 植物病原菌拮抗微生物的筛选、鉴定及拮抗机理研究. 成都: 四川大学, 2004.
- [36] Taman, Kaur J, Walia S S. Co-inoculation of indigenous *Pseudomonas* sp. and *Priestia* sp. to improve the soil health, plant growth, yield and fruit quality parameters of tomato (*Solanum lycopersicum* L.). Current Microbiology, 2025, 82(5): 210.
- [37] Lin Y, Xu Q, Xu C S, *et al.* Screening, identification, and fermentation condition optimization of actinobacteria antagonistic to tobacco wilt pathogen//Compilation of Excellent Papers from China Tobacco Society (2016), 2016.  
林勇, 徐茜, 徐辰生, 等. 烟草青枯病菌拮抗放线菌的筛选、鉴定及发酵条件优化//中国烟草学会 2016 年度优秀论文汇编, 2016.
- [38] Yu S, He R, Song A, *et al.* Spatial and temporal dynamics of bacterioplankton community composition in a subtropical dammed Karst river of southwestern China. Microbiology Open, 2019, 8(2): 849.
- [39] Li Z, Lu L H, Guo J S, *et al.* Responses of spatial-temporal dynamics of bacterioplankton community to large-scale reservoir operation: A case study in the Three Gorges Reservoir, China. Scientific reports, 2017, 7: 42–46.
- [40] Chen G J, Zong J. *Woeseia oceani* Gen. nov. sp nov. a chemoheterotrophic member of the order Chromatiales, and proposal of Woeseiaceae fam. nov. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2016, 66: 107–112.
- [41] Tang M, Ren J H, Hu J J, *et al.* Mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in enhancing the drought resistance of hippophae. Beijing: The 5th Youth Academic Annual Conference of the Chinese Forestry of Society, 2001.  
唐明, 任嘉红, 胡景江, 等. 丛枝菌根真菌(AMF)提高沙棘抗旱的机制. 北京: 中国林学会第五届青年学术年会, 2001.
- [42] Zhao S C. Isolation, screening and promoting effect of rhizosphere soil functional strains of four endangered plants in desert. Hohhot: Inner Mongolia University, 2019.  
赵世超. 四种荒漠珍稀植物根际土壤功能菌株的分离筛选及其促生作用研究. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2019.
- [43] Yu Q L, Zhao Z R, Liu L. Advance in the function and regulation of rhizosphere microbiota. Journal of Microbiology, 2023, 43(5): 1–8.  
喻其林, 赵梓润, 刘琳. 根际微生物群落功能与调控的研究进展. 微生物学杂志, 2023, 43(5): 1–8.
- [44] Yang L, Qi Y, Liu S X, *et al.* Structure and function of plant stress-related protein kinases. Journal of Plant Genetic Resources, 2013, 14(4): 659–667.
- [45] Aziz R K, Bartels D, Best A A, *et al.* The RAST server: Rapid annotations using subsystems technology. BMC Genomics, 2008, 9: 1–15.
- [46] Poole P, Ramachandran V, Terpolilli J. Rhizobia: From saprophytes to endosymbionts. Nature Reviews Microbiology, 2018, 16(5): 291–303.

- [47] Alori E T, Glick B R, Babalola O O. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 971.
- [48] Barwinska-Sendra A, Garcia Y M, Sendra K M, *et al.* An evolutionary path to altered cofactor specificity in a metalloenzyme. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 16478.
- [49] Fan W Q. Study on the mechanism of alfalfa recruited rhizosphere microbiome in response to drought and salt stress. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2024.  
范文强. 苜蓿招募根际微生物响应干旱和盐胁迫的机制研究. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2024.
- [50] Wang Q W, Zhang H L, Meng Q Y, *et al.* Cloning and expression analysis of a  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter gene (*nhaA*) from *Pseudomonas stutzeri*. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, 37(15): 19–24.  
王全伟, 张海玲, 孟庆英, 等. 施氏假单胞菌  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  逆向转运蛋白基因 *nhaA* 的克隆与表达分析. 中国农学通报, 2010, 37(15): 19–24.
- [51] Nishino S F, Spain J C. Biodegradation of 3-nitrotyrosine by *Burkholderia* sp. strain JS165 and *Variovorax paradoxus* JS171. *Applied & Environmental Microbiology*, 2006, 72(2): 1040–1044.