

DOI: 10.11766/trxb202209010393

张璐, 杨劲松, 姚荣江, 王相平, 谢文萍. 河套灌区盐渍土壤原核生物群落特征及其潜在功能研究[J]. 土壤学报, 2024, 61(2): 527–538.
ZHANG Lu, YANG Jingsong, YAO Rongjiang, WANG Xiangping, XIE Wenping. The Distribution and Potential Functions of Prokaryotic Communities in Saline Soils of Hetao Irrigation District[J]. Acta Pedologica Sinica, 2024, 61(2): 527–538.

河套灌区盐渍土壤原核生物群落特征及其潜在功能研究

张 璐, 杨劲松[†], 姚荣江, 王相平, 谢文萍

(土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008)

摘要: 辨明盐渍土原核生物群落特征及潜在功能对盐渍化程度和土地利用类型的响应, 对理解盐渍土壤元素循环与植物互馈效应、构建良性循环农田生态系统具有重要意义。以河套灌区不同盐渍化程度的农田和荒地为研究对象, 结合土壤基本理化性质分析与原核生物高通量测序方法, 探究盐渍化土壤中原核生物的群落组成特征、环境驱动要素及其潜在功能。结果表明, 农田土壤盐渍化程度显著低于荒地, 其原核生物多样性更高, 尤其是富集了大量农田特有的 ASV (扩增子序列变体, amplicon sequence variant); 原核生物的群落组成在农田和荒地间差异最大, 并主要受到土壤电导率 (EC)、pH 和有机质 (SOM) 等环境因子的驱动。基于群落组成和功能预测的差异分析结果表明, 盐渍化农田中具有较高丰度的氮循环相关微生物以及潜在的植物促生菌, 如亚硝化球菌 (Nitrososphaeraceae)、亚硝化单胞菌 (Nitrososmonadaceae)、诺卡氏菌 (Nocardioidaceae) 和鞘氨醇单胞菌 (Sphingomonadaceae) 等; 而盐碱荒地富集了以盐杆菌 (Halobacterota) 为代表的古菌和具有烃类化合物分解功能的原核生物类群。本研究对于明晰北方灌区盐渍土原核生物群落特征与土壤微环境的互馈关系、揭示土壤养分周转对提升土壤-植物-微生物跨域有益协同具有指导意义。

关键词: 盐渍土; 河套灌区; 原核生物; 土地利用类型; 盐杆菌门

中图分类号: S152.4 文献标志码: A

The Distribution and Potential Functions of Prokaryotic Communities in Saline Soils of Hetao Irrigation District

ZHANG Lu, YANG Jingsong[†], YAO Rongjiang, WANG Xiangping, XIE Wenping

(State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract: [Objective] Soil salinization affects the quality of arable land and threatens the sustainable development of agriculture. As an important indicator of soil environment, soil microbes play important roles in driving soil nutrient cycling and maintaining ecosystem productivity. Therefore, deciphering the response of microbial communities and their potential functions to the degrees of soil salinization and land use type is of great significance for understanding the elemental cycling processes and interactions

* 国家重点研发计划项目(2021YFC3201201、2021YFD1900602)和国家自然科学基金项目(41977015)资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (Nos. 2021YFC3201201, 2021YFD1900602) and the National Natural Science Foundation of China (No. 41977015)

† 通讯作者 Corresponding author: 杨劲松(1959—), 男, 江苏靖江人, 博士, 研究员, 主要从事盐渍土治理利用与盐渍化防控研究。

E-mail: jsyang@issas.ac.cn

作者简介: 张 璐(1994—), 女, 山东青岛人, 博士后, 主要从事盐碱地改良和土壤微生物方向研究。E-mail: zhanglu@issas.ac.cn

收稿日期: 2022-09-01; 收到修改稿日期: 2022-12-19; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2023-03-31

with plants in a saline-affected agroecosystem. 【Method】 In this study, we explored the composition and potential functions of prokaryotic communities and their environmental drivers in saline soils from farmlands and wastelands with different salinization degrees, by combining prokaryotic high-throughput sequencing and soil physicochemical analysis methods in a typical saline area of Hetao Irrigation District of China. 【Result】 Compared with wastelands, the farmlands exhibited a lower soil salinity but a higher content of soil organic matter (SOM) ($P < 0.05$). In farmlands with different salinity levels, mild saline soil had a significantly higher yield of sunflower than the moderate and severe saline soils. Meanwhile, the saline soils in farmland exhibited a higher prokaryotic α diversity than that in the salinized wasteland, with a large number of unique ASVs (Amplicon sequence variants). The prokaryotic α diversity indexes were positively associated with SOM contents but negatively correlated with soil pH, EC, moisture and bulk density. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis based on the β diversity of prokaryotes further indicated that the prokaryotic community was mainly differentiated between farmland and wasteland, followed by the soil salinity level in each land use type. Specifically, the prokaryotic community was dominantly driven by environmental factors including EC, pH and SOM, as suggested by canonical correlation analysis (CCA) and Mantel test. Moreover, the phylum including Acidobacteriota, Chloroflexi, Planctomycetota, Crenarchaeota, and Myxococcota in farmlands showed significantly higher abundance than wastelands, whereas Halobacterota and Bacteroidota showed an opposite trend, with Halobacterota only detectable in wastelands and relative abundance ranging from 10.13% to 39.41%. Through predicting the potential functions of the prokaryotic community, we found that there were high abundances of nitrogen cycling-related microbes like Nitrososphaeraceae and Nitrosomonadaceae, and potential plant growth-promoting bacteria including Nocardioidaceae and Sphingomonadaceae in salinized farmlands. By contrast, the salinized wasteland enriched prokaryotic groups with potential hydrocarbon decomposition function. 【Conclusion】 Our study indicates strong selection effects of different land use types on prokaryotic communities in salinized soil of Hetao Irrigation District, which has important implications for clarifying the feedback between prokaryotic community and physicochemical properties of saline soils, as well as revealing the synergy effect among soil-plant-microorganism for soil nutrient turnover and agricultural sustainability.

Key words: Saline soil; Hetao irrigation district; Prokaryotic; Land use types; Halobacterota

土壤盐渍化是一种土壤理化和生物学性质恶化的过程，不仅严重影响耕地质量和粮食生产，同时也威胁着地区的生态环境安全^[1-2]。我国现代盐渍土分布范围广泛，面积约为 $3.69 \times 10^7 \text{ hm}^2$ ，集中分布于黄河中上游的河套平原、西北内陆、东北地区和黄淮海地区^[2]。河套地区是我国盐渍化土壤集中分布区之一，具有硫酸盐型盐渍土、碱化盐渍土等多种盐渍化土壤类型并存和轻度、中度、重度盐渍化土壤交叉分布的特点^[3]。土壤盐渍化对土壤养分和有机质含量具有显著影响^[4]。盐渍化程度的增加会降低土壤养分的含量，从而影响植物的生长^[5]。作为重要的后备耕地资源，盐渍化土壤的改良和利用对于促进土壤养分周转，提高作物生产力具有重要意义。其中，适当的农垦措施是改善盐渍化土壤结构，提高盐碱土壤质量的有效方式^[6]。开垦后农田表层土壤中可溶性盐份含量显著降低^[7]，且耕作后的盐渍化土壤中氮、磷、钾等无机营养和有机质等含量明显提高^[8]。同时，盐渍化农田中作物叶片的

叶绿素含量和质膜透性也得到提升^[9]，从而促进光合作用，提高作物产量。然而，河套地区不同土壤盐渍化程度与土壤养分和作物产量的关系仍然缺少定量的表征。

作为土壤环境的重要组成部分，土壤微生物群落维持着土壤中的元素循环，同时对植物的生长和健康起着重要的调节作用^[10-11]。土壤微生物包括细菌、古菌、真菌和原生生物等。其中，以细菌和古菌为代表的土壤原核生物参与了土壤元素循环和养分周转的大部分过程，促进了植物对养分的吸收，并且对环境扰动高度敏感^[12-15]。例如，氨氧化细菌和古菌是土壤中主要的硝化微生物类群，对于农田土壤氮素周转具有重要作用^[16]。土壤中的原核生物也可以通过产生生长素等激素、产生铁载体、抑制病原微生物等途径促进植物的生长和抗性，是植物健康的指示性微生物类群^[17-19]。大量基于培养和免培养的研究发现盐渍化显著影响土壤细菌群落组成，并富集了拟杆菌和 γ 变形菌等细菌类群^[20-21]。

与细菌相比, 古菌通常与极端环境有关^[22], 然而不同盐渍化程度对土壤古菌群落的驱动效应仍然有待研究。此外, 土壤微生物群落的改变也会影响土壤潜在功能, 对生态系统的元素循环产生重要影响。因此, 系统评估不同土地利用类型和盐渍化程度下土壤微生物群落特征和潜在功能及其驱动因素, 对于提升盐渍土农业系统管理具有参考意义。

本研究通过土壤理化性质测定和高通量测序等方法对内蒙古河套地区不同土地利用类型和盐渍化程度下土壤原核生物群落分布及潜在功能进行分析, 以揭示原核生物群落组成和潜在功能对不同盐渍化程度和农田耕作措施的响应, 并在此基础上, 对原核生物群落的环境驱动因子进行分析, 进一步探究影响原核生物群落组成的关键环境要素, 从而揭示土地利用类型和盐碱梯度变化对盐渍土生态系统的潜在影响。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验所用不同土地利用类型盐渍化土壤采集自内蒙古自治区巴彦淖尔市新公中镇盐渍土分布区($41^{\circ}4'20''$ — $41^{\circ}5'00''$ N, $108^{\circ}0'50''$ — $108^{\circ}1'20''$ E)(图1)。该地区位于河套平原, 气候类型属温带大陆性气候, 日照充足, 昼夜温差大, 年降水量约 $130\sim170$ mm, 年蒸发量大于 2000 mm, 无霜期 160 d左右, 年均日照时长约 3200 h。该区域不同程度盐碱地呈插花状交叉分布, 根据土壤质地分类标准, 该区域土壤质地主要属于粉砂质黏壤土(黏粒 20.73% 、粉粒 54.17% 、砂粒 25.10%)^[23]。盐渍化农田均经过暗管排盐改良处理, 种植作物为食用向日葵, 耕作种植制度为一年一熟单作制, 在盐渍化农田附近, 存在有零星盐草和芦苇分布的盐碱荒地。

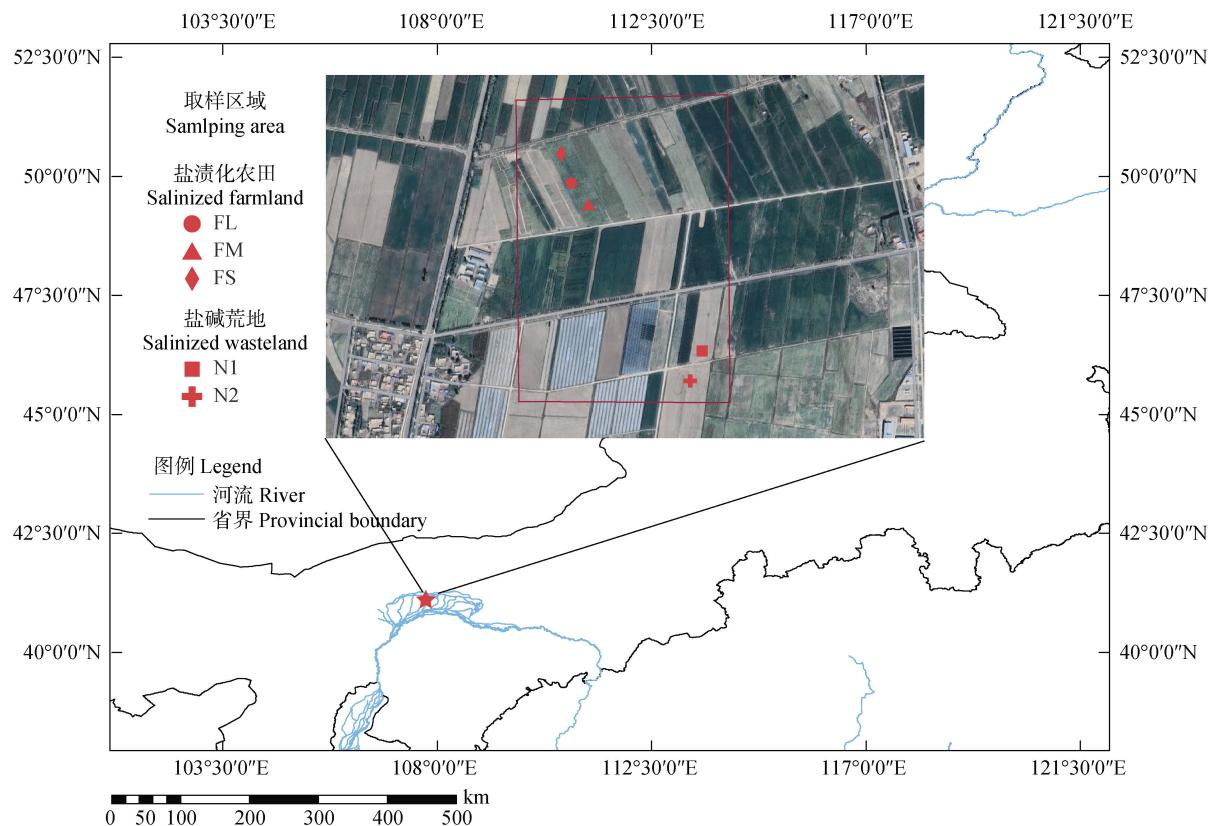


图1 土壤样品采集区域
Fig. 1 Soil samples collection area

1.2 样品采集与土壤理化指标测定

土壤样品于2021年9月底在作物收获期后进行采集, 在向日葵种植农田区域中选取盐渍化分级具有明显差异的3处集中取样点, 同时根据原位土壤

电导率的测定值, 将其记为轻度盐渍化农田(FL)、中度盐渍化农田(FM)和重度盐渍化农田(FS)。盐碱荒地土壤样品取自盐渍化农田附近(盐碱荒地取样区域与盐渍化农田取样区域相距小于5 km, 面

积约 1.6 hm^2), 记为盐碱荒地 1 (N1) 和盐碱荒地 2 (N2), 其中盐碱荒地 1 零星有盐草和芦苇分布, 盐碱荒地 2 的地表返盐严重且无植被覆盖, 分别代表了该地区两种不同程度和景观类型的盐碱荒地。随机取表层 0~20 cm 土壤的 3 个点混匀作为一个重复, 每个盐碱区域取 3 个重复。将混匀后的土壤样品分为 2 份, 一份 (200 g) 储存于 4 °C 冰箱中用于测定土壤理化性质, 另一份 (20 g) 放入干冰中运输回实验室, 用于土壤总 DNA 提取。

土壤 pH 和电导率 (EC) 通过 1:5 土水比提取浸提液并利用电极法测定 (Five Easy Plus Conductivity/pH)。土壤容重通过环刀法测定, 鲜土在 105 °C 条件下烘干 48 h 后测定土壤含水率。土壤铵态氮和硝态氮经过 2 mol·L⁻¹ KCl 溶液浸提, 分别采用靛酚蓝比色法和紫外分光双波长法测定。土壤有机质采用重铬酸钾外加热法测定。土壤水溶性 HCO₃⁻ 使用双指示剂中和滴定法测定^[24-25]。

1.3 土壤原核生物群落高通量测序和数据处理

称取 0.5 g 土壤样品, 利用 FastDNA® Spin Kit (MP Biomedicals, USA) 并按照制造商的说明提取土壤总 DNA。使用 Nanodrop2000 (Thermo Scientific, Wilmington, DE) 测定 DNA 的浓度和纯度。高通量测序使用原核生物特异性引物 515FmodF (5'-GTGYCAGCMGCCGCGTAA-3') 和 806RmodR (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3') 对 16S rRNA 基因 V4 区进行特异性扩增^[26]。将每个样品进行三次 PCR 扩增并混合, 并对混合后的 PCR 产物进行建库后, 利用 Illumina NovaSeq 平台进行双端测序 (上海美吉生物医药科技有限公司)。

原始下机序列使用 QIIME2 进行质控和分析。首先使用 fastp 软件 (v0.19.6) 对原始序列后端质量值低于 20 的碱基进行裁剪^[27], 之后用 FLASH 软件 (v1.2.7) 将裁剪后的序列进行拼接, 允许最大错配的比率为 0.2^[28]。基于默认参数, 利用 DADA2 插件对拼接后的序列进行降噪并去除嵌合体^[29], 并使用 Naive bayes 方法在 0.7 置信度下对 ASVs(扩增子序列变体, amplicon sequence variant) 代表序列进行比对 (SILVA_v138 数据库)。最后将每个样品的序列数抽平至 96 229 条, 并利用抽平后的 ASV 表进行后续分析。土壤原核生物的原始测序数据已上传到国家微生物科学数据中心 (NMDC), 编号为 NMDC10018162 (NMDC20051850-NMDC20051864)。

1.4 数据处理

采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 对不同盐渍化土壤理化性质和原核生物 α 多样性进行显著性检验。利用 Spearman 相关分析对土壤理化性质间及其与土壤原核生物 α 多样性间进行相关性检验。基于 R 语言平台, 在 ASV 水平上利用非度量多维尺度分析 (NMDS) 对原核生物 β 多样性进行降维, 并用 ANOSIM 方法进行显著性检验^[30]。韦恩图用来展示不同盐渍化土壤共有和特有的原核生物 ASVs。使用 FAPROTAx 方法对原核生物群落的潜在功能进行预测^[31]。不同土地利用类型原核生物群落和潜在功能组成的差异采用 Wilcoxon 秩和检验。基于 vegan 包进行原核生物群落和土壤理化性质间的典范对应分析 (CCA), 并将膨胀因子 (VIF) 大于 20 的理化指标去除以降低共线性^[30]。同时, 对原核生物群落和土壤理化性质间的相关性进行 Mantel 检验, 并进行 999 次置换检验 (Permutation test)。

2 结果

2.1 土壤基本理化性质

通过对土壤理化指标进行测定, 结果表明, 盐渍化农田中土壤 pH 和电导率 (EC) 显著低于盐渍化荒地 ($P < 0.05$), 平均降低了 0.93 个单位和 92%; 而有机质 (SOM) 含量显著高于盐渍化荒地 ($P < 0.05$), 平均含量由 1.13 g·kg⁻¹ 提至 13.15 g·kg⁻¹ (表 1)。作物收获后, 土壤无机氮主要以硝态氮为主, 两种土地利用类型中盐渍化程度较高 (FS 和 N2) 的土壤中硝态氮含量显著高于较低盐渍化程度的处理 ($P < 0.05$)。与轻度盐渍化农田相比, 中度和重度盐渍化农田作物产量显著降低了 15.2% 和 49.7% ($P < 0.05$)。Spearman 相关性分析结果表明, pH 与 EC 和土壤容重 (BD) 显著正相关, 而 SOM 与土壤 pH、EC 和 BD 显著负相关 ($P < 0.05$, 图 2)。

2.2 原核生物群落多样性

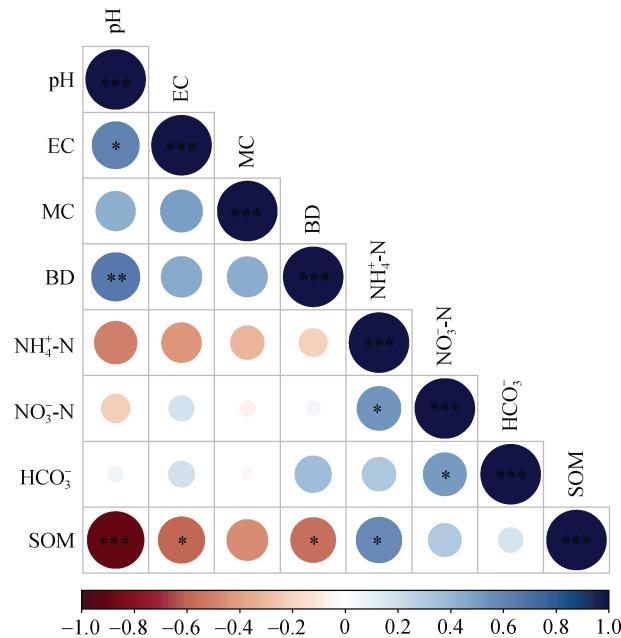
原始数据通过质控后, 所有样品中共检测到 27 724 个原核生物 ASV。维恩 (Venn) 图结果表明不同土地利用类型和盐渍化程度土壤共有的 ASV 数为 80, 而大多数 ASV 为不同盐渍化程度土壤所特有 (图 3a)。FL、FM、FS、N1 和 N2 土壤中特有的 ASV 数分别为 2 575、2 942、7 211、3 079 和 4 074, 表明在两种土地利用类型中相对盐度较高的土壤 (FS 和 N2) 中具有更多特有的 ASV。此外, 不同程

表 1 不同土地利用类型下的盐渍化土壤基本理化性质

Table 1 Basic physiochemical properties in saline soils with different land use types

土地利用类型 Land use type	pH	电导率	含水率	容重	铵态氮	硝态氮	碳酸氢根	土壤有机质	作物产量	
		Electrical conductivity / (mS·cm ⁻¹)	Moisture content / %	Bulk density / (g·cm ⁻³)	NH ₄ ⁺ -N / (mg·kg ⁻¹)	NO ₃ ⁻ -N / (mmol·L ⁻¹)	HCO ₃ ⁻	Soil organic matter / (g·kg ⁻¹)	Crop yield / (kg·hm ⁻²)	
盐渍化	FL	8.76±0.07c	0.62±0.04c	11.86±1.03a	1.52±0.00b	1.00±0.25a	4.07±1.48b	0.60±0.04b	11.37±1.22b	5 975±230.9a
农田	FM	8.40±0.14d	0.81±0.11c	9.48±1.23a	1.50±0.06bc	0.76±0.09b	10.95±4.67b	0.83±0.02a	14.20±0.50a	5 067±117.2b
Salinized farmland	FS	8.16±0.12d	1.36±0.16c	10.12±1.26a	1.41±0.02c	1.04±0.10a	29.59±6.69a	0.64±0.04b	13.87±0.58ab	3 008±310.1c
盐碱荒地	N1	9.14±0.04b	8.17±2.77b	12.59±1.29a	1.54±0.02b	0.53±0.03b	0.33±0.05b	0.57±0.11b	1.53±1.09c	-
Salinized wasteland	N2	9.59±0.08a	14.86±1.81a	12.87±0.88a	1.71±0.03a	0.68±0.01b	31.61±9.76a	0.83±0.04a	0.73±0.27c	-

注: 1) 平均值±标准误。同一列中小写字母不同代表具有显著差异 ($P < 0.05$)。2) FL, 轻度盐渍化农田; FM, 中度盐渍化农田; FS, 重度盐渍化农田; N1 和 N2 代表不同盐渍化程度的盐碱荒地。下同。Note: 1) Mean ± SE, Different letters in the same column indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$). 2) FL, Lightly salinized farmland; FM, Moderately salinized farmland; FS, Severely salinized farmland; N1 and N2 stand for Salinized wasteland with different salinization degrees. The same below.



注: 1) EC: 电导率; MC: 水分含量; BD: 容重; SOM: 土壤有机质。2) 不同颜色代表相关性的大小, 星号表示显著性 (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$)。下同。Note: 1) EC: Electrical conductivity; MC: Moisture content; BD: Bulk density; SOM: Soil organic matter. 2) Different colors represent the correlation coefficient, whereas the asterisks represent a level of significance (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$)。The same below.

图 2 土壤理化性质间的 Spearman 相关性

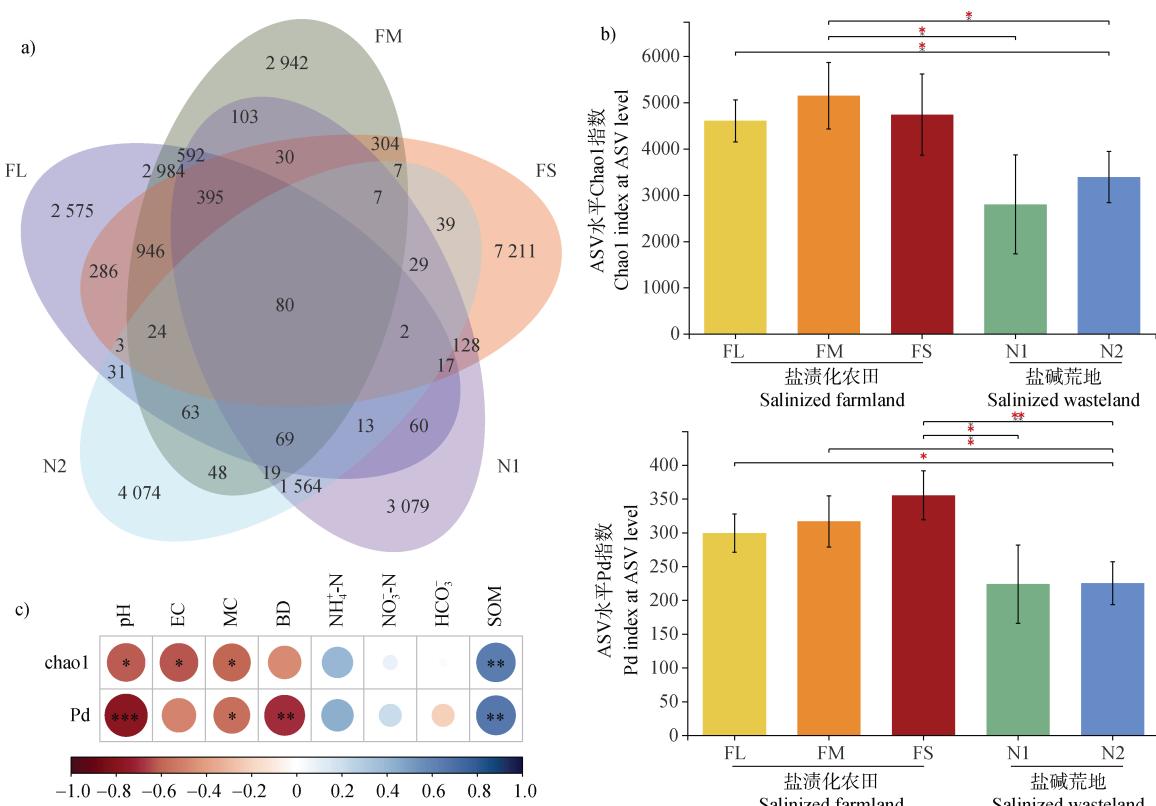
Fig. 2 The Spearman correlations between soil physiochemical properties

度盐渍化农田 (FL、FM、FS) 3 个处理中共有 946 个 ASV, 而不同地表景观盐渍化荒地 (N1 和 N2) 2 个处理中共有 1 564 个 ASV。

进一步在 ASV 水平上计算原核生物 α 多样性 (丰富度 Chao1 指数和系统发育多样性 Pd 指数)。结果表明, 盐渍化农田土壤原核生物 α 多样性 (Chao1 指数和 Pd 指数) 显著高于盐碱荒地 ($P < 0.05$), Chao1 指数和 Pd 指数较盐碱荒地分别增加了 56.19% 和 44.2%; 而不同程度盐渍化农田 (FL、FM、FS) 和盐渍化荒地 (N1 和 N2) 两个分组内部的细菌群落 α 多样性均无显著差异 (图 3b)。FL 和 FM 样本的 Chao1 指数和 Pd 指数显著高于 N2 样本 ($P < 0.05$), FS 样品的 Pd 指数显著高于 N1 和 N2 样品 ($P < 0.05$)。原核生物 α 多样性与 pH、EC、含水率 (MC) 和 BD 呈显著负相关关系, 而与 SOM 呈显著正相关 ($P < 0.05$, 图 3c)。

2.3 原核生物群落组成及优势类群差异

基于 Bray_Curtis 距离在 ASV 水平上进行 NMDS 分析和 ANOSIM 组间差异检验, 结果表明, 土壤原核生物群落在不同土地利用类型和盐碱程度下存在显著差异 ($r = 0.837$, $P = 0.001$)。两种土地利用类型的样品在第 1 轴存在明显分异, 表明土地利用类型是影响原核生物群落的主要因素。进一步发现 FL 和 FM 两个处理间原核生物群落 β 多样性组间差异较小, 其物种群落结构较相似, 而与 FS 之间 β 多样性具有明显分异 (图 4)。



注：韦恩图代表不同盐渍化土壤共有和特有的原核生物 ASVs (a)。不同盐渍化土壤原核生物 α 多样性指数及其差异显著性 (b)。土壤原核生物 α 多样性与土壤理化性质间的 Spearman 相关 (c)。Note: The Venn diagram represents the number of shared and specific ASVs across different saline soils (a). The significance of α -diversity indexes in difference saline soils (b). The Spearman correlations between soil prokaryotic α -diversity and soil physicochemical properties (c).

图 3 不同土地利用类型下盐渍化土壤原核生物 α 多样性及其与土壤理化性质的关系
Fig. 3 The soil prokaryotic α -diversity in saline soils with different land use types and their relationship with soil physicochemical properties

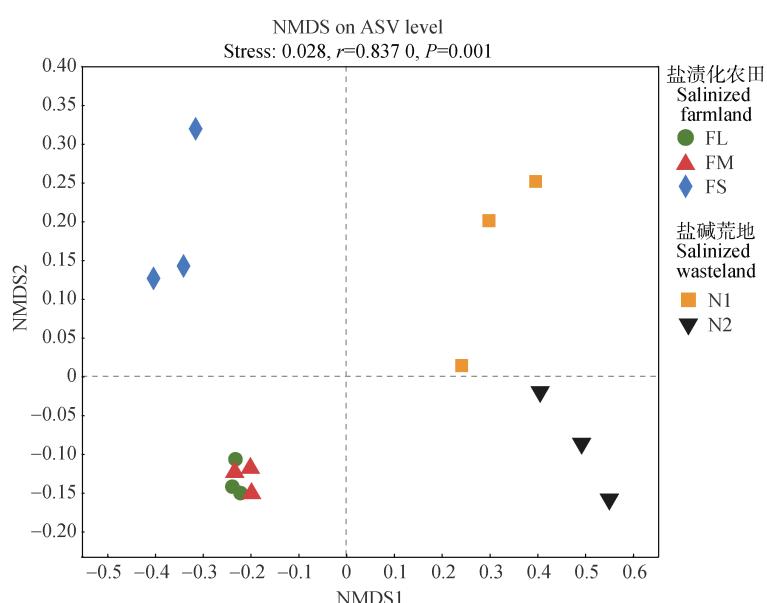
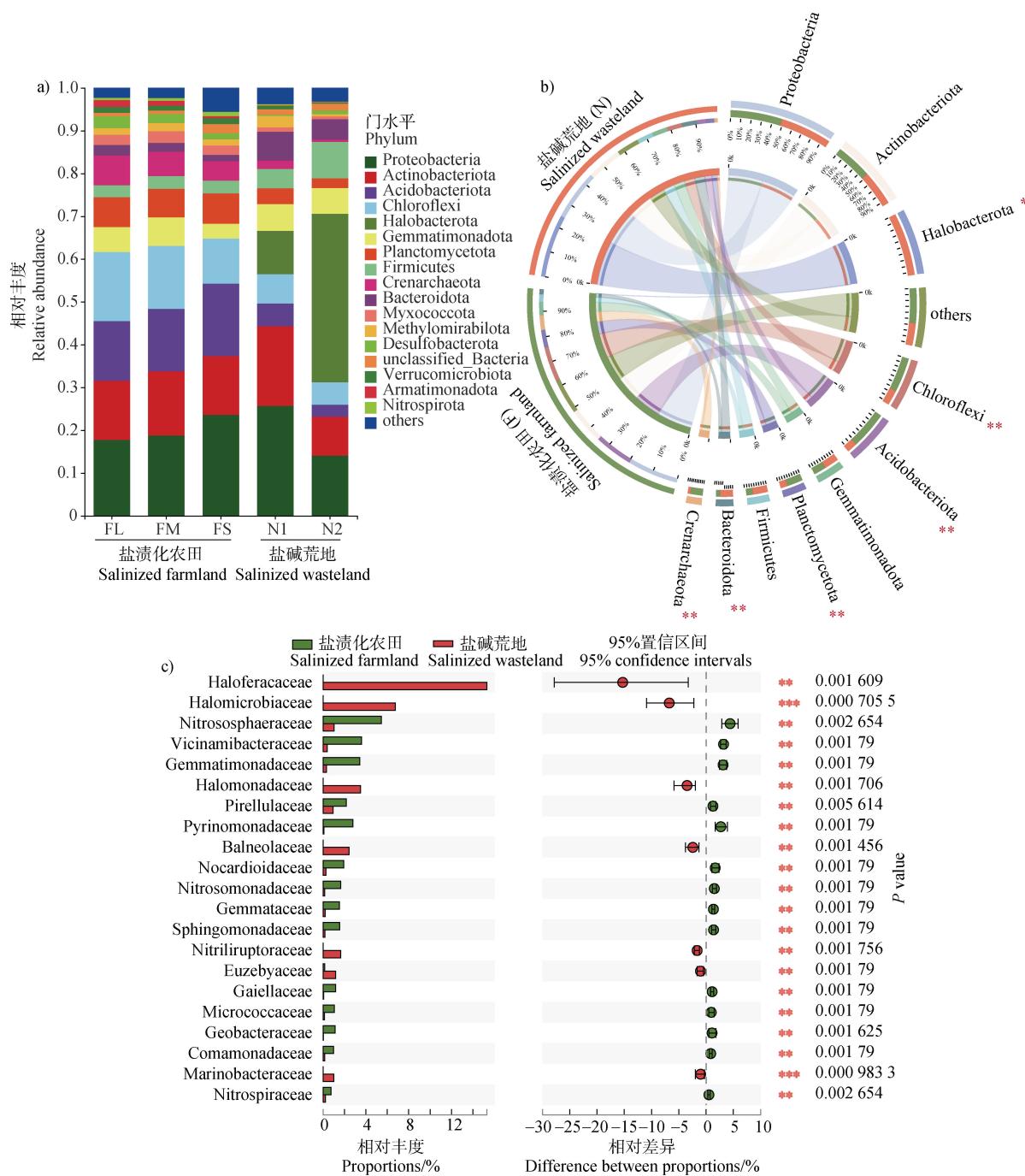


图 4 不同土地利用类型下盐渍化土壤原核生物 β 多样性 NMDS 分析

Fig. 4 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of prokaryotic β -diversity in saline soils with different land use types

在门水平上分析不同土地利用类型和盐渍化程度中土壤优势原核生物类群的组成和差异(图5a)。土壤中原核生物类群主要包括变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinobacteriota*)、酸

杆菌门(*Acidobacteriota*)、绿弯菌门(*Chloroflexi*)、盐杆菌门(*Halobacterota*)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)和浮霉菌门(*Planctomycetota*)等,分别占总序列的19.97%、14.07%、10.70%、



注: 不同土地利用类型下盐渍化土壤原核生物在门水平上的组成(a)。两种土地利用类型盐渍化土壤原核生物在门水平(b)和科水平(c)上的差异。Note: The stacked bar chart displays the composition of soil prokaryotic communities across diverse saline soils at the phylum level (a). The differences between soil prokaryotic communities in salinized farmland and wasteland at phylum (b) and family (c) levels.

图5 不同土地利用类型下盐渍化土壤原核生物优势类群及差异

Fig. 5 The composition and differences of soil prokaryotic communities in saline soils with different land use types

10.70%、9.91%、5.65%和5.34% (图5a)。由于盐碱农田和荒地土壤微生物存在显著差异，在门水平上比较了具有差异的微生物类群 (图5b)。结果表明，酸杆菌门 (Acidobacteriota)、绿弯菌门 (Chloroflexi)、浮霉菌门 (Planctomycetota)、泉古菌门 (Crenarchaeota) 和黏菌门 (Myxococcota) 等类群在盐渍化农田中的相对丰度显著高于盐渍化荒地；而盐杆菌门 (Halobacterota) 和拟杆菌门 (Bacteroidota) 呈现相反的趋势。有趣的是，盐杆菌门 (Halobacterota) 仅在盐碱荒地处理中被检测出，其在中度盐碱荒地 (N1) 和较为重度盐碱荒地 (N2) 中的相对丰度分别为10.13%和39.41%，表明其具有较强的生境偏好性 (图5b)。

进一步在科水平上分析两种土地利用类型盐渍化土壤原核生物的差异类群 (图5c)。属于盐杆菌门的Haloferacaceae、Halomicobiaceae和属于变形菌门的Halomonadaceae是盐碱荒地中富集的主要微生物类群 ($P < 0.01$)。同时，与硝化相关的亚硝化球菌 (Nitrososphaeraceae)、亚硝化单胞菌 (Nitrososmonadaceae)

和硝化螺菌 (Nitrospiraceae) 在盐碱化农田中富集。此外，紫荆菌酶科 (Vicinamibacteraceae)、芽单胞菌科 (Gemmamatimonadaceae)、吡喃单胞菌科 (Pyrinomonadaceae)、诺卡氏菌科 (Nocardiodiaceae) 和鞘氨醇单胞菌 (Sphingomonadaceae) 等微生物类群在盐渍化农田中的相对丰度显著高于其在盐渍化荒地中的相对丰度 ($P < 0.01$)。

2.4 土壤原核生物群落与环境因子的关联

为检验盐渍化土壤原核生物群落和土壤环境因子之间的关系，在ASV水平上进行典范对应分析 (CCA) 和Mantel检验 (图6)。CCA分析结果表明，对盐渍化土壤原核生物分布具有显著影响的环境因子分别为EC ($R^2 = 0.94, P = 0.001$)、pH ($R^2 = 0.89, P = 0.001$)、BD ($R^2 = 0.71, P < 0.01$) 和硝态氮含量 ($R^2 = 0.49, P < 0.05$)。类似地，Mantel检验发现EC ($r = 0.78, P < 0.001$)、pH ($r = 0.76, P < 0.001$)、SOM ($r = 0.72, P < 0.001$) 和BD ($r = 0.47, P < 0.001$) 与土壤原核生物群落组成显著相关。

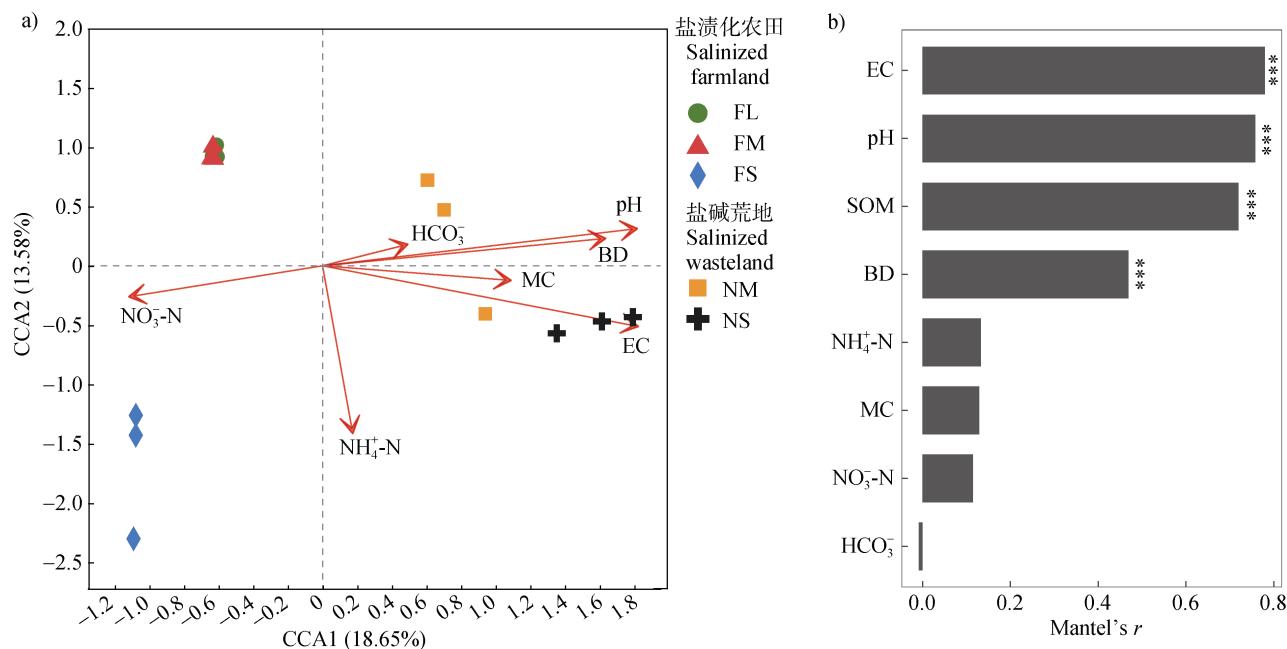


图6 盐渍化土壤原核生物群落和土壤环境因子间的典范对应分析 (a) 和 Mantel 检验 (b)

Fig. 6 Canonical correspondence analysis (a) and Mantel test (b) between soil prokaryotic community and physiochemical properties

2.5 不同土地利用类型下盐渍化土壤原核生物群落功能预测

基于FAPROTAX方法进行原核生物群落的功能预测分析，并对盐渍化农田和盐碱荒地两种土地利用类型下微生物功能丰度进行差异分析 (图7)。

硝化 (nitrification) 和好氧氨氧化 (aerobic ammonia oxidation) 功能的相对丰度在盐渍化农田 (13.51% 和 13.18%) 中显著高于盐碱荒地 (3.81% 和 3.42%) ($P < 0.01$)，而碳氢化合物降解 (hydrocarbon degradation) 功能的相对丰度在盐碱荒地 (14.55%)

显著高于盐渍化农田 (0.06% , $P < 0.01$)。此外, 芳香族化合物降解 (aromatic compound degradation)、光合营养 (phototrophy)、光合异养 (photoheterotrophy)

和硝酸盐还原 (nitrate reduction) 等在两种土地利用类型下的盐渍化土壤中的功能丰度也存在显著差异 ($P < 0.05$), 但其相对丰度较低。

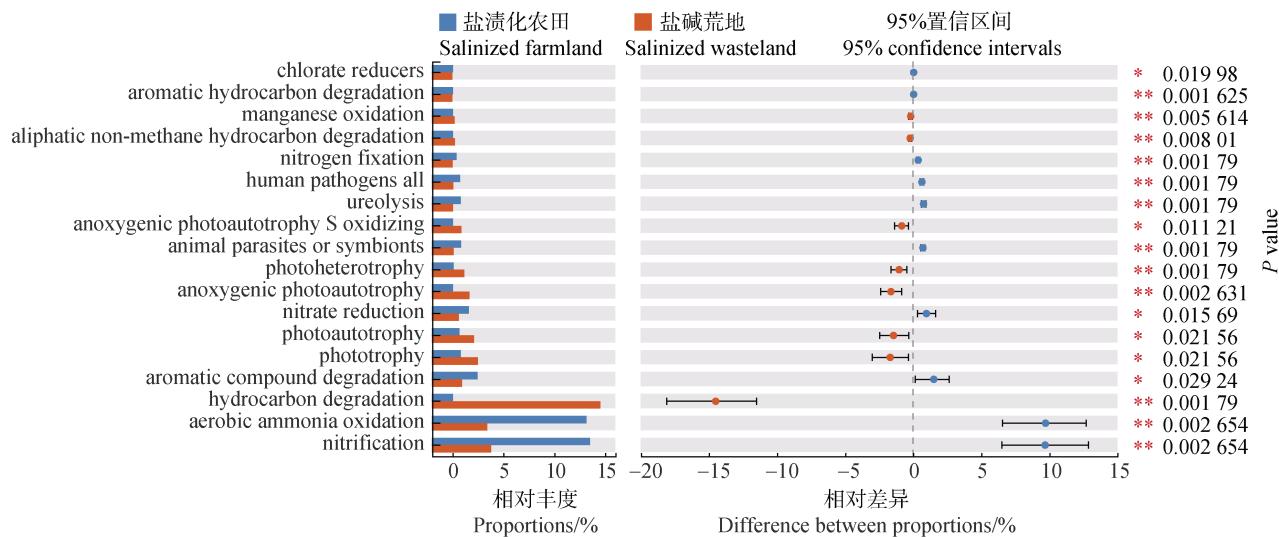


图 7 基于 FAPROTAX 预测的两种土地利用类型盐渍化土壤原核生物潜在功能差异

Fig. 7 The differences in potential soil prokaryotic functions between salinized farmland and wasteland based on the FAPROTAX method

3 讨论

3.1 不同盐渍化程度和土地利用方式下原核生物群落差异及其驱动因素

揭示不同盐渍化程度和土地利用方式对土壤微生物的影响对于提高植物-微生物相互作用、促进土壤养分周转具有重要意义。本研究结果表明, 通过暗管排盐措施将盐碱荒地改造成农田, 可以提高土壤原核生物的多样性。许多研究表明, 微生物多样性对于土壤生态系统功能的维持至关重要, 而较高的环境胁迫可能会降低微生物多样性^[10]。同时, 本研究发现从盐碱荒地到农田的转变影响了微生物的 β 多样性, 这表明盐碱改良过程中土地利用方式的变化塑造了土壤微生物群落。类似地, 土壤盐碱程度的增加降低了微生物多样性^[21], 而在盐碱地改良后土壤中累计呼吸速率和微生物生物量均得到显著提高^[32]。进一步通过 CCA 和 Mantel 分析结果表明, 原核生物群落 β 多样性主要受到土壤 EC、pH、有机质和容重的驱动, 结合盐碱地改良后较低的土壤 pH、EC 以及较高的 SOM 含量, 说明盐碱地耕作改良后土壤化学性质的改善驱动了土壤原核生物群落构建过程。此外, 耕作过程中肥

料的施用也可以在一定程度上缓解盐分对植物的胁迫^[33]。有趣的是, 土壤硝态氮含量在重度盐渍化农田和重度盐碱荒地中都高于轻度盐渍化土壤, 这可能是由于重度盐渍化农田和重度盐碱荒地中作物产量和植被覆盖率低, 抑制了植物对硝态氮的吸收和利用; 另一方面, 过高的盐分条件下, 土壤渗透势降低, 加剧了土壤中硝态氮的残留。有研究表明, 在盐渍土中, 土壤盐分抑制了氧化亚氮还原酶的活性, 从而增加硝态氮的固持并促进 N_2O 排放^[34]。因此, 耕作过程对土壤原核生物多样性的提高和群落组成的改变可能有利于土壤中元素的循环和作物的生长。

3.2 土壤盐碱障碍消减过程影响原核生物类群和潜在功能

在盐渍化土壤盐碱障碍消减和改良利用过程中, 土壤原核生物群落结构发生显著变化。盐渍化农田的原核生物群落绝大多数都是细菌, 而盐碱荒地中古菌的相对丰度为 26.0%。与细菌相比, 古菌具有较高的抵御环境胁迫的能力, 大量的古菌在极端环境中存在^[35]。盐碱荒地, 尤其是盐碱程度较高的荒地, 特异地富集了较高丰度的盐杆菌。盐杆菌是一类嗜盐古菌, 通常存在于具有极高盐分的环

境中^[36]。同时，盐碱荒地也含有较高丰度的拟杆菌。一项基于宏基因组的研究发现，拟杆菌可以通过高表达渗透压应激基因，从而在高盐度样品中富集^[37]。基于FAPROTAX方法的功能预测结果发现，与烃类化合物分解、木聚糖分解和光能异养相关微生物的相对丰度在盐碱荒地中显著增加，这可能是由于盐碱荒地中寡营养的条件，导致微生物倾向于利用难分解的有机物或利用光能分解有机物^[36]。

与此相反，酸杆菌门、绿弯菌门、浮霉菌门、泉古菌门和黏细菌门在盐碱农田中显著富集。酸杆菌门是一类耐酸细菌，有研究报道其相对丰度与pH呈负相关关系^[38]，这与盐碱地改良和耕作后土壤较低的pH一致。黏细菌门是一类捕食性细菌，其在盐渍化农田中具有较高的丰度表明盐碱地改良和耕作有利于微食物网的构建，从而有利于土壤中元素周转和能量流动^[39]。在科水平上，盐渍化农田主要富集了芽单胞菌、诺卡氏菌、鞘氨醇单胞菌和丛毛单胞菌植物等有益微生物，这可能与农田作物种植和较高植被覆盖度有关。有趣的是，功能预测结果发现高达13.51%的原核生物类群可以进行硝化作用。同时，差异分析结果也显示以亚硝化球菌为代表的氨氧化古菌，以亚硝化单胞菌为代表的氨氧化细菌，和以亚硝酸盐氧化和全程氨氧化为代表的硝化螺菌的相对丰度显著增加。除硝化外，与尿素水解和固氮有关的微生物丰度在盐碱农田中也显著提高。盐碱农田中较高的氮循环微生物丰度可能与氮肥的施用和作物对硝酸盐的利用有关^[40]。此外，尽管本研究利用土壤原核生物16S rRNA基因的通用引物进行了群落分析和潜在功能的注释，然而由于样本间理化性质（如盐分含量）差异较大导致DNA提取效率的不同，以及引物扩增和功能预测过程中的偏好性，可能对分析结果产生一定的影响。未来针对土壤微生物宏基因组的研究可以避免引物的偏好性并对盐渍土壤微生物群落功能进行更为稳健的分析。综上，本研究发现盐碱地改良和作物种植导致土壤原核生物从嗜盐和分解难利用碳到氮循环和植物促生等功能过渡，对盐渍土壤生态系统的利用和功能评价具有借鉴意义。

4 结 论

不同土地利用类型和盐渍化程度对盐碱地原核

生物群落多样性和组成具有显著的影响，并受到土壤pH、EC、有机质和容重等理化因子的驱动。从盐渍化荒地改良为盐渍化农田的过程中，富集了氮循环相关和具有潜在植物促生功能的微生物，并降低了嗜盐和耐盐微生物的相对丰度。因此，盐碱地改良治理不仅对扩大后备耕地面积和提高作物生产力有关键作用，对促进土壤养分周转和植物-微生物间的协同互作同样具有重要意义。

参考文献 (References)

- [1] Wang Z Q, Zhu S Q, Yu R P, et al. Saline soil in China[M]. Beijing: Science Press, 1993: 1—3. [王遵亲, 祝寿泉, 俞仁培, 等. 中国盐渍土. 北京: 科学出版社, 1993: 1—3.]
- [2] Yang J S. Development and prospect of the research on salt-affected soils in China[J]. Acta Pedologica Sinica, 2008, 45 (5): 837—845. [杨劲松. 中国盐渍土研究的发展历程与展望[J]. 土壤学报, 2008, 45 (5): 837—845.]
- [3] Zhang Y Q, Wang R P, Bai Q Y. Development and change of soil salinization in Hetao irrigation area of Inner Mongolia[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2018, 37 (S1): 118—122. [张义强, 王瑞萍, 白巧燕. 内蒙古河套灌区土壤盐碱化发展变化及治理效果研究[J]. 灌溉排水学报, 2018, 37 (S1): 118—122.]
- [4] Dendooven L , Alcántara-Hernández R J , Valenzuela-Encinas C, et al. Dynamics of carbon and nitrogen in an extreme alkaline saline soil: A review[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2010, 42 (6): 865—877.
- [5] Cuevas J, Daliakopoulos I N, del Moral F, et al. A review of soil-improving cropping systems for soil salinization[J]. Agronomy, 2019, 9 (6): 295.
- [6] Teng Y, Zhang Z X, Si Z J, et al. Impact of vibration-tillage of subsoils on their water retention curves[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2017, 36 (5): 52—58. [滕云, 张忠学, 司振江, 等. 振动深松耕作对不同类型土壤水分特征曲线影响研究[J]. 灌溉排水学报, 2017, 36 (5): 52—58.]
- [7] Zhou L, Wang Y G, Li Y, et al. Effects of cultivation on soil salinity in upper soil profiles of the saline-alkali land[J]. Arid Land Geography, 2013, 36 (2): 285—291. [周丽, 王玉刚, 李彦, 等. 盐碱荒地开垦年限对表层土壤盐分的影响[J]. 干旱区地理, 2013, 36 (2): 285—291.]
- [8] Ren X Y, Chen Y Y, Liang X H. Effect of Fenlong tillage on soil nutrients and maize yield in saline land of Ningxia Yinbei irrigation area[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2022, 35 (5): 1063—1068. [任

- 晓月, 陈彦云, 梁新华. 粉垄耕作对宁夏银北盐碱地土壤养分及玉米产量的影响[J]. 西南农业学报, 2022, 35 (5): 1063—1068.]
- [9] Wu J Y, Liu J H, Li Q, et al. Effect of tillage techniques and planting depth on saline-alkali tolerance of oats in Inner Mongolia[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2009, 27 (2): 138—141, 147. [武俊英, 刘景辉, 李倩, 等. 内蒙古地区不同耕作方式与播种深度燕麦耐盐碱性分析[J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27 (2): 138—141, 147.]
- [10] Rath K M, Rousk J. Salt effects on the soil microbial decomposer community and their role in organic carbon cycling: A review[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 81: 108—123.
- [11] Freedman Z B, Romanowicz K J, Upchurch R A, et al. Differential responses of total and active soil microbial communities to long-term experimental N deposition[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2015, 90: 275—282.
- [12] Delgado-Baquerizo M, Oliverio A M, Brewer T E, et al. A global atlas of the dominant bacteria found in soil[J]. Science, 2018, 359 (6373): 320—325.
- [13] Ouyang Y, Norton J M, Stark J M, et al. Ammonia-oxidizing bacteria are more responsive than archaea to nitrogen source in an agricultural soil[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2016, 96: 4—15.
- [14] Mander C, Wakelin S, Young S, et al. Incidence and diversity of phosphate-solubilising bacteria are linked to phosphorus status in grassland soils[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2012, 44 (1): 93—101.
- [15] Flemming H C, Wuertz S. Bacteria and archaea on Earth and their abundance in biofilms[J]. Nature Reviews Microbiology, 2019, 17 (4): 247—260.
- [16] He J Z, Zhang L M. Key processes and microbial mechanisms of soil nitrogen transformation[J]. Microbiology China, 2013, 40 (1): 98—108. [贺纪正, 张丽梅. 土壤氮素转化的关键微生物过程及机制[J]. 微生物学通报, 2013, 40 (1): 98—108.]
- [17] Kumar Arora N, Fatima T, Mishra J, et al. Halo-tolerant plant growth promoting rhizobacteria for improving productivity and remediation of saline soils[J]. Journal of Advanced Research, 2020, 26: 69—82.
- [18] Chaparro J M, Sheflin A M, Manter D K, et al. Manipulating the soil microbiome to increase soil health and plant fertility[J]. Biology and Fertility of Soils, 2012, 48 (5): 489—499.
- [19] Schneider D, Engelhardt M, Allen K, et al. Impact of lowland rainforest transformation on diversity and composition of soil prokaryotic communities in Sumatra (Indonesia) [J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 1339.
- [20] Singh K. Microbial and enzyme activities of saline and sodic soils[J]. Land Degradation & Development, 2016, 27 (3): 706—718.
- [21] Rath K M, Fierer N, Murphy D V, et al. Linking bacterial community composition to soil salinity along environmental gradients[J]. The ISME Journal, 2019, 13 (3): 836—846.
- [22] Hu W G, Hou Q Q, Delgado-Baquerizo M, et al. Continental-scale niche differentiation of dominant topsoil archaea in drylands[J]. Environmental Microbiology, 2022, 24 (11): 5483—5497.
- [23] Wu K N, Zhao R. Soil texture classification and its application in China[J]. Acta Pedologica Sinica, 2019, 56 (1): 227—241. [吴克宁, 赵瑞. 土壤质地分类及其在我国应用探讨[J]. 土壤学报, 2019, 56 (1): 227—241.]
- [24] Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000. [鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.]
- [25] Lu R K. Analytical methods for soil and agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000. [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.]
- [26] Walters W, Hyde E R, Berg-Lyons D, et al. Improved bacterial 16S rRNA gene (V4 and V4-5) and fungal internal transcribed spacer marker gene primers for microbial community surveys[J]. mSystems, 2015, 1(1): e00009-e00015.
- [27] Chen S F, Zhou Y Q, Chen Y R, et al. Fastp: An ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor[J]. Bioinformatics, 2018, 34 (17): i884—i890.
- [28] Magoč T, Salzberg S L. FLASH: Fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J]. Bioinformatics, 2011, 27 (21): 2957—2963.
- [29] Callahan B J, McMurdie P J, Rosen M J, et al. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data[J]. Nature Methods, 2016, 13 (7): 581—583.
- [30] Oksanen J, Kindt R, Legendre P, et al. The vegan package[J]. Community Ecology Package, 2009, 10: 631—637.
- [31] Louca S, Parfrey L W, Doebeli M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome[J]. Science, 2016, 353 (6305): 1272—1277.
- [32] Wong V N L, Dalal R C, Greene R S. Carbon dynamics of sodic and saline soils following gypsum and organic material additions: A laboratory incubation[J]. Applied Soil Ecology, 2009, 41 (1): 29—40.
- [33] Gao S, Yang J S, Yao R J, et al. Effects of soil amelioration measures mitigating soil salinity and improving crop P uptake in coastal area of north

- Jiangsu[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2020, 57 (5): 1219—1229. [高珊, 杨劲松, 姚荣江, 等. 改良措施对苏北盐渍土盐碱障碍和作物磷素吸收的调控[J]. 土壤学报, 2020, 57 (5): 1219—1229.]
- [34] Ghosh U, Thapa R, Desutter T, et al. Saline-sodic soils: Potential sources of nitrous oxide and carbon dioxide emissions?[J]. *Pedosphere*, 2017, 27 (1): 65—75.
- [35] Konings W N, Albers S V, Koning S, et al. The cell membrane plays a crucial role in survival of bacteria and archaea in extreme environments[J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2002, 81 (1): 61—72.
- [36] Shu W S, Huang L N. Microbial diversity in extreme environments[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20 (4): 219—235.
- [37] Pandit A S, Joshi M N, Bhargava P, et al. A snapshot of microbial communities from the Kutch: One of the largest salt deserts in the World[J]. *Extremophiles*, 2015, 19(5): 973—987.
- [38] Liu J J, Sui Y Y, Yu Z H, et al. High throughput sequencing analysis of biogeographical distribution of bacterial communities in the black soils of northeast China[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, 70: 113—122.
- [39] Wang W H, Wang N, Dang K K, et al. Long-term nitrogen application decreases the abundance and copy number of predatory myxobacteria and alters the myxobacterial community structure in the soil[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 708: 135114.
- [40] Wang J, Cheng Y, Cai Z C, et al. Effects of long-term fertilization on key processes of soil nitrogen cycling in agricultural soil: A review[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2016, 53 (2): 292—304. [王敬, 程谊, 蔡祖聰, 等. 长期施肥对农田土壤氮素关键转化过程的影响[J]. 土壤学报, 2016, 53 (2): 292—304.]

(责任编辑: 卢萍)