

新疆盐碱地区盐爪爪内生菌群落组成与分布格局研究

王慧楠^{1,3}, 唐琦勇^{1,2}, 顾美英^{1,2}, 张志东^{1,2}, 朱 静^{1,2}

(1.新疆农业科学院微生物应用研究所/新疆特殊环境微生物实验室,新疆 乌鲁木齐 830091;

2.农业农村部盐碱土改良与利用(干旱半干旱区盐碱地)重点实验室,新疆 乌鲁木齐 830091;

3.新疆师范大学生命科学学院,新疆 乌鲁木齐 830054)

摘要:为揭示盐碱环境下盐爪爪内生菌群落结构组成及其多样性,以新疆5个典型盐碱地区的盐爪爪为研究对象,采用高通量测序技术分别对其根部和地上部分样品的内生菌进行分析。结果表明:获得的366个细菌操作分类单元(Operational taxonomic units, OTUs)共涉及16个门,70个目,321个属;以变形菌门(Proteobacteria)、厚壁菌门(Firmicutes)、放线菌门(Actinobacteria)为主要菌门。获得的869个真菌OTUs共涉及14个门,86个目,291个属;以子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、油壶菌门(Olpidiomycota)为主要菌门。其中,嗜盐单胞菌属(*Halomonas*)和链格孢属(*Alternaria*)占绝对优势。不同地区和不同组织的内生细菌群落和内生真菌群落组成及群落丰富度差异显著。土壤中的钠离子(Na^+)、氯离子(Cl^-)和电导率(EC)与内生菌主要门的分布呈显著正相关关系,表明不同地区内生菌群落的构成差异主要与土壤盐碱化相关。研究初步揭示了新疆盐碱地区盐爪爪内生菌群落结构组成与分布格局,对阐明内生菌在生态系统的演替、生物多样性及其生态功能具有科学意义。

关键词:盐爪爪;内生菌;盐碱环境;高通量测序;群落组成和分布

中图分类号:S154.3;S156.4 **文献标志码:**A

Composition and distribution pattern of endophytic community of *Kalidium foliatum* in Xinjiang's saline-alkali regions

WANG Huinan^{1,3}, TANG Qiyong^{1,2}, GU Meiyong^{1,2}, ZHANG Zhidong^{1,2}, ZHU Jing^{1,2}

(1. Institute of Microbiology, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Xinjiang Key Laboratory of Special Environmental Microbiology, Urumqi, Xinjiang 830091, China; 2. Key Laboratory of Saline-alkali Soil Improvement and Utilization (Saline-alkali Land in Arid and Semi-arid Regions), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Urumqi, Xinjiang 830091, China; 3. College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi, Xinjiang 830054, China)

Abstract: To investigate the composition and distribution of endophytic community of *Kalidium foliatum* in the salt-alkali environment, samples were collected from five regions in Xinjiang, and the community composition and diversity of endophytes was analyzed by the high-throughput sequencing method. The results showed that the 366 bacterial operational taxonomic units (OTUs) belonged to 16 phyla, 70 orders and 321 genera. Proteobacteria, Firmicutes and Actinobacteria are the dominant phyla. A total of 869 fungal OTUs were obtained for 14 phyla, 86 orders and 291 genera. Ascomycota, Basidiomycota and Olpidiomyota were the major phyla. Among them, *Halomonas* and *Alternaria* were dominant genera. The endophytic community composition and community richness varied significantly among different areas and tissues. The distribution of sodium ions (Na^+), chloride ions (Cl^-) and electrical conductivity (EC) in soil was positively correlated with the distribution of the main phyla. The composition differences of endophytic communities in different regions were related to soil salinization. This study pre-

收稿日期:2022-08-18

修回日期:2023-02-21

基金项目:新疆农业科学院科技创新重点培育专项(xjkcpy-2022004);国家自然科学基金(31760009);国家重点研发计划(2021YFD1900802)

作者简介:王慧楠(1999-),女,吉林长春人,硕士研究生,研究方向为微生物生态学。E-mail:2782707544@qq.com

通信作者:朱静(1981-),女,云南昆明人,研究员,主要从事特殊环境微生物学研究。E-mail:122543537@qq.com

liminarily revealed the community structure, composition and distribution pattern of endophytes in *Kalidium foliatum* in the saline-alkali regions of Xinjiang, which was of great scientific significance to further elucidate the succession, biodiversity and ecological functions of endophytes in ecosystems.

Keywords: *Kalidium foliatum*; endophytes; salt-alkali environment; high-throughput sequencing; community composition and distribution

土壤盐碱化是当今世界旱地农业面临的重大生态环境问题。新疆被称为世界盐碱地博物馆,该地区盐碱土面积占中国盐碱土总面积 (9 913 万 hm^2) 的 22.01%;其中,受不同程度盐渍化危害的耕地面积占总耕地面积的 30.12%。土地盐渍化已严重限制和阻碍了旱区农业开发及可持续发展^[1]。盐爪爪 (*Kalidium foliatum*) 为藜科多年生灌木,多分布于南北新疆极端盐碱的荒漠沙土中。作为一种典型盐生植物,盐爪爪可在盐渍化环境中生长,能不断从外界吸收大量盐离子,具有改良盐碱地土壤性质、降低土壤含盐量和增加土壤有机质的作用^[2],在干旱半干旱地区的水土保持、农作物的耐盐育种以及盐渍化土壤的改良等方面有重要的生态和经济价值。

植物内生菌是指存活于健康植物组织内部,不引发宿主植物表现出明显感染症状的微生物类群^[3]。内生菌可改善植物生长状况,提高其抵抗盐碱、干旱和病虫害等环境胁迫的能力^[4-5]。目前,关于盐爪爪的研究多集中于其形态解剖特点^[6]、适盐特性以及耐盐分子机理等方面^[7],新疆特殊环境微生物资源挖掘创新团队前期对新疆干旱荒漠及核辐射污染环境中的盐爪爪内生群落构成进行了初步研究^[8-9],而新疆盐碱环境下盐爪爪内生菌的相关报道仍较为有限。因此,本研究采用高通量测序技术,通过研究新疆 5 个不同地区的盐爪爪内生群落结构组成与分布格局,以期阐明内生菌在生态系统的演替规律、生物多样性及其生态功能,旨在为

开发和利用相关功能微生物提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集地点及方法

于 2019 年 10 月分别对新疆克拉玛依市郊区 (k)、吐鲁番地区艾丁湖沿岸 (ad)、巴音郭楞蒙古自治州塔什店镇水库周边 (ts)、巴音郭楞蒙古自治州轮台县野云沟乡荒漠盐碱地 (yy)、巴音郭楞蒙古自治州轮台县城外盐碱地 (lt) 5 个地区的盐爪爪进行采集。每个地区选择 3 个采样点,各采样点之间间隔约 5 km (表 1)。使用随机采样法,每个采样点采集 1 株完整植物样品,装入灭菌的牛皮纸袋内,编号记录,带回实验室于 4℃ 储存。将每个采样点采集的植株分为地上部分 (up:茎、叶) 和根部 (down)。5 个地区,每区 3 株植物,每株植物分为地上部分和根部 2 个样本,由于 ts 采样点采集了 4 株植物,故共计 32 个样本。

植物采样的同时采集土壤样品,使用土钻从土壤表层 0~15 cm 钻取土芯,每份土壤样品由 5 份土芯混合而成,过 2 mm 筛,去除土样中的石块和植物根系等杂物,装袋封口并做好标记,运回实验室于 4℃ 保存。

1.2 样品表面消毒

参照 Sun 等^[10]方法进行样本表面消毒,将植物组织依次浸入 75% 乙醇 1 min、3.3% 次氯酸钠 5 min、75% 乙醇 0.5 min,经无菌水冲洗后用滤纸吸干备用。

表 1 不同盐碱地区采样信息
Table 1 Regional information for the samples

采样区域 Sampling area	样品类型 Sample type	经纬度 Latitude and longitude data	海拔 Altitude/m
克拉玛依 Kelamayi (k)	地上部分 Aboveground (k.up)	45°34'22.88"N, 84°52'27.23"E	304
	根部 Root segment (k.down)		
艾丁湖 Aidinghu (ad)	地上部分 Aboveground (ad.up)	42°43'09.18"N, 89°15'34.81"E	-155
	根部 Root segment (ad.down)		
塔什店 Tashidian (ts)	地上部分 Aboveground (ts.up)	41°54'45.91"N, 86°23'22.04"E	913
	根部 Root segment (ts.down)		
野云沟 Yeyungou (yy)	地上部分 Aboveground (yy.up)	41°59'34.62"N, 85°07'29.47"E	983
	根部 Root segment (yy.down)		
轮台 Luntai (lt)	地上部分 Aboveground (lt.up)	41°46'17.13"N, 84°18'33.09"E	981
	根部 Root segment (lt.down)		

1.3 基因组 DNA 提取和 PCR 扩增

将样品的地上部分和根部分别研磨,采用 CTAB 方法提取样本的基因组 DNA,使用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的纯度和浓度,取适量样本 DNA 于离心管中,用无菌水稀释至 $1\text{ ng}\cdot\mu\text{l}^{-1}$ 。

以稀释后的基因组 DNA 为模板,对细菌 16S rRNA 基因 V3-V4 区、真菌 ITS1 区进行扩增,扩增产物经纯化回收,交由北京诺禾致源生物信息科技有限公司完成测序。

1.4 生物信息学分析

使用 QIIME 1.9.1 软件对 Illumina MiSeq 测序平台下机数据进行质控,利用 Uclust(Uclust v1.1.579)软件对所有样品的全部 Clean Reads 进行聚类^[11],默认以 97%的一致性(Identity)将序列聚类成为 OTUs(Operational taxonomic units),用 Mothur 方法与 SILVA132 的 SSUrRNA 数据库进行物种注释分析(设定阈值为 0.8~1.0)。使用 QIIME 软件计算 Shannon、Simpson、Chao1 等多多样性指数。利用 Bray-Curtis 算法,使用 R 3.6.1 版本(R Development Core Team, 2016)的 vegan 软件包进行无度量多维标定(Non-metric multi-dimensional scaling, NMDS)分析群落之间的差异性。利用 CANOCO 5.0 软件,使用冗余分析(Redundancy analysis, RDA)评价植物内生菌群落结构与环境变量之间的相关性。使用诺和云平台(<https://magic.novogene.com/>)进行群落结构、物种多样性等数据分析并绘制相关图。使用 IBM SPSS Statistics 27.0 软件对 Alpha 多样性、土壤理化性质等数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA)。

1.5 土壤样品理化性质测定

土壤样品送至新疆农业科学院农业质量标准

与检测技术研究所进行理化性质的测定。依据《土壤检测》系列标准(NY/T 1121),pH 采用电位法测定;电导率(EC)采用电极法测定;有机质(OM)采用重铬酸钾-硫酸法测定;全氮(TN)采用凯氏定氮法测定;可溶性氮(SN)采用氯化钾溶液提取-分光光度法测定;速效磷(AP)采用盐酸-氟化铵提取-钼锑抗比色法测定;速效钾(AK)采用乙酸铵浸提-火焰光度法测定;土壤水溶性盐总量(Sal)采用质量法测定;氯离子(Cl^{-})采用电位滴定法测定;硫酸根(SO_4^{2-})采用硫酸钡比浊法测定;钙离子(Ca^{2+})和镁离子(Mg^{2+})分别用原子吸收分光光度法及 EDTA 络合滴定法测定;水分采用重量法测定。

2 结果与分析

2.1 测序数据分析

由各样品测序信息结果(表 2)可知,5 个不同地区盐爪爪地上部分和根部样品总计测得内生细菌的原始序列 664 331 条,有效序列数 616 931 条;内生真菌的原始序列 680 084 条,有效序列数 672 676 条。以 97%相似度将其聚类,内生细菌共产生 366 个 OTUs,内生真菌共产生 869 个 OTUs。如图 1(见 261 页)所示,在内生细菌中,不同样品及组织间共有的 OTUs 数为 61,占总 OTUs 的 16.67%。在内生细菌的 366 个 OTUs 中,地上部分仅包含 111 个 OTUs,且主要来源于共有部分,而根部包含 316 个 OTUs,表明根部样品的 OTUs 更多。其中,地上部分样品 OTUs 以 ad 组最多,约占地上部分总数的 35.14%;根部样品则以 lt 组 OTUs 最多,约占根部总数的 24.05%。

表 2 内生细菌和真菌测序数据统计
Table 2 Statistics of sequencing data of endophytic communities

样品 Sample	内生细菌 Endophytic bacteria			内生真菌 Endophytic fungus		
	原始序列数	质控序列数	有效 OTUs	原始序列数	质控序列数	有效 OTUs
	Raw number	Clean number	Effective number	Raw number	Clean number	Effective number
克拉玛依地上部分 k.up	54807	49361	63	65692	64839	204
克拉玛依根部 k.down	54193	47810	118	62225	60911	164
艾丁湖地上部分 ad.up	64419	59970	100	72293	71940	259
艾丁湖根部 ad.down	76296	72168	92	67777	67449	259
塔什店地上部分 ts.up	63932	57266	62	67336	67018	214
塔什店根部 ts.down	86379	80062	94	62587	62303	170
野云沟地上部分 yy.up	59717	56253	65	60775	58503	193
野云沟根部 yy.down	73979	69814	119	86785	85576	138
轮台地上部分 lt.up	56383	53432	65	62993	62865	263
轮台根部 lt.down	74226	70795	137	71622	71272	130
总数 Total	664331	616931	366	680084	672676	869

如图 2 所示,内生真菌中,共有的 OTUs 为 125, 占总 OTUs 的 14.38%。地上部分样品共包含 633 个 OTUs,根部样品包含 361 个 OTUs,可见在内生真菌群落中地上部分样品 OTUs 高于根部样品。其中,地上部分 OTUs 以 lt 组最多,约占地上部分总数的 21.80%;其次为 ad 组,约占地上部分总数的 21.17%。根部 OTUs 以 ad 组最多,约占根部总数的 37.12%。以上结果说明,在不同地区的盐爪爪中,内生细菌和内生真菌群落结构组成存在显著差异。

2.2 多样性及群落结构差异分析

2.2.1 多样性分析 Alpha 多样性指标中的香农指数、辛普森指数可反映群落的多样性,Chao1 和 ACE 指数则反映群落的丰富度。由表 3 可以看出,测序深度指数 coverage 均在 99.70% 以上。在盐爪爪内生细菌及内生真菌群落多样性方面,不同地区及组织间香农指数及辛普森指数无显著差异。在群落丰富度方面,所有地区的内生细菌基本表现为根部丰富度大于地上部分;内生真菌则相反,表现为地上部分丰富度整体大于根部。其中,ad 组地上部分、lt 组根部内生细菌群落丰富度最高;k 组地上部分、ad 组根部内生真菌群落丰富度最高。方差分析

表明,各地区盐爪爪的内生菌群落多样性之间差异不显著,而群落丰富度最高与最低组之间存在显著差异。可见,不同地区的盐爪爪内生菌群落多样性状况基本一致,但其群落丰富度在不同地区 and 不同组织间存在一定差异。

2.2.2 菌群结构分析 将 OTU 注释到各分类水平,细菌产生的 366 个 OTUs 共涉及 16 个门,70 个目,321 个属,以变形菌门 (Proteobacteria)、厚壁菌门 (Firmicutes)、放线菌门 (Actinobacteria) 为主要菌门 (图 3A)。进一步分析盐爪爪样品中 12 个主要属发现(表 4,见 262 页),不同地区、不同组织的盐爪爪内生细菌群落结构组成相近,但各样品间菌群所占比例则存在显著差异。其中,k 地区的主要优势菌属为链霉菌属 (*Streptomyces*),ad 地区以芽孢杆菌属 (*Bacillus*)、沉积物杆菌属 (*Sediminibacillus*) 和海球菌属 (*Marinococcus*) 为主要优势菌属,ts 地区的优势菌属为芽孢杆菌属 (*Bacillus*)、嗜盐单胞菌属 (*Halomonas*) 和沉积物杆菌属 (*Sediminibacillus*),yy 地区的主要优势菌属包括 *Kushneria* 属和链单孢菌属 (*Streptomonospora*),lt 地区相对含量较高的菌属主要有假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、嗜盐单胞菌属 (*Halomonas*) 和拟诺卡氏菌属 (*Nocardiopsis*)。地上

表 3 内生群落多样性指数
Table 3 Alpha diversity of endophytic communities

样品 Sample	内生细菌 Endophytic bacteria					内生真菌 Endophytic fungus				
	香农指数 Shannon index	辛普森指数 Simpson index	Chao1 指数 Chao1 index	ACE 指数 ACE index	覆盖度 Coverage /%	香农指数 Shannon index	辛普森指数 Simpson index	Chao1 指数 Chao1 index	ACE 指数 ACE index	覆盖度 Coverage /%
克拉玛依地上部分 k.up	2.519± 0.130a	0.671± 0.246a	110.429± 9.431b	116.358± 8.519b	99.939	4.267± 1.571a	0.851± 0.110a	521.307± 237.499ab	527.836± 237.914ab	99.796
克拉玛依根部 k.down	4.260± 1.534a	0.831± 0.130a	214.453± 3.470ab	214.985± 5.095ab	99.935	4.667± 0.717a	0.913± 0.533a	343.916± 17.447ab	341.398± 12.663ab	99.886
艾丁湖地上部分 ad.up	2.731± 0.917a	0.693± 0.138a	164.806± 45.300ab	169.503± 42.521ab	99.909	4.386± 0.556a	0.849± 0.089a	482.178± 106.955ab	490.995± 119.854ab	99.797
艾丁湖根部 ad.down	1.901± 0.732a	0.557± 0.161a	123.259± 18.533b	122.653± 19.514b	99.928	4.251± 0.647a	0.830± 0.061a	609.552± 53.048a	595.188± 37.837a	99.748
塔什店地上部分 ts.up	2.273± 0.366a	0.593± 0.094a	108.921± 9.189b	120.090± 13.483b	99.920	4.946± 0.630a	0.884± 0.079a	515.851± 36.565ab	521.001± 35.739ab	99.826
塔什店根部 ts.down	2.025± 0.936a	0.523± 0.234a	172.771± 64.429ab	187.346± 61.337ab	99.892	4.960± 0.162a	0.912± 0.021a	428.942± 28.252ab	435.838± 26.219ab	99.828
野云沟地上部分 yy.up	2.469± 0.488a	0.649± 0.086a	134.170± 33.551b	140.855± 34.688b	99.926	4.459± 0.429a	0.850± 0.086a	467.411± 149.651ab	474.017± 146.113ab	99.832
野云沟根部 yy.down	2.823± 2.567a	0.596± 0.454a	186.202± 88.401ab	192.082± 82.855ab	99.909	2.891± 0.439a	0.702± 0.117a	267.473± 11.743b	284.420± 17.620b	99.836
轮台地上部分 lt.up	2.444± 0.262a	0.646± 0.054a	145.185± 20.181ab	150.525± 27.265ab	99.894	4.949± 1.048a	0.902± 0.068a	429.136± 107.702ab	440.800± 107.128ab	99.838
轮台根部 lt.down	3.858± 1.206a	0.801± 0.134a	247.614± 18.287a	242.133± 20.862a	99.906	2.826± 0.480a	0.676± 0.161a	262.010± 41.087b	267.379± 33.131b	99.870

注:同列不同字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。
Note: Different letters in the same column indicate significant differences among treatments ($P<0.05$).

部分主要由嗜盐单胞菌属 (*Halomonas*)、沉积物杆菌属 (*Sediminibacillus*)、叶杆菌属 (*Phyllobacterium*)、薄壁芽孢杆菌属 (*Gracilibacillus*) 组成;根部主要由芽孢杆菌属 (*Bacillus*)、链单孢菌属 (*Streptomonospora*)、嗜盐单胞菌属 (*Halomonas*)、假单胞菌属 (*Pseudomonas*)、*Kushneria* 属、海球菌属 (*Marinococcus*)、拟诺卡氏菌属 (*Nocardiopsis*)、链霉菌属 (*Streptomyces*) 组成。

真菌产生的 869 个 OTUs 共涉及 14 个门,86 个目,291 个属,以子囊菌门 (*Ascomycota*)、担子菌门 (*Basidiomycota*)、油壶菌门 (*Olpidiomycota*) 为主要菌门(图 3B)。对盐爪爪样品中 12 个主要真菌属作进一步分析发现(表 5),与内生细菌的结果相同,不同地区、不同组织的盐爪爪内生真菌群落结构组成相近,但各样品间菌群所占比例也存在显著差异。其中,k 地区的优势菌属主要为葡萄座腔菌属 (*Bot-*

ryosphaeria) 和格孢腔菌属 (*Pleospora*) ,ad 地区的主要优势属为链格孢菌属 (*Alternaria*) 和曲霉属 (*Aspergillus*) ,ts 地区中相对含量较高的菌属主要有链格孢菌属 (*Alternaria*) 和支顶孢属 (*Acremonium*) ,yy 地区的主要优势属为链格孢菌属 (*Alternaria*)、*Neophaeosphaeria* 属和茎点菌属 (*Phoma*) ,lt 地区的主要优势属有链格孢菌属 (*Alternaria*) 和粪壳菌纲未分类属 (*unidentified Sordariomycetes*)。地上部分主要由葡萄座腔菌属 (*Botryosphaeria*)、链格孢菌属 (*Alternaria*)、曲霉属 (*Aspergillus*)、格孢腔菌属 (*Pleospora*)、茎点菌属 (*Phoma*) 组成;根部主要由链格孢菌属 (*Alternaria*)、*Neophaeosphaeria* 属、支顶孢属 (*Acremonium*)、粪壳菌纲未分类属 (*unidentified Sordariomycetes*) 组成。此外,研究发现新疆盐爪爪中存在着大量未分类细菌属和真菌属。

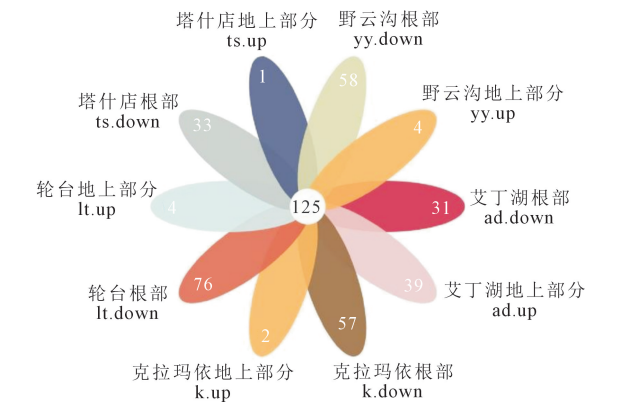


图 1 各样本内生细菌群落韦恩图

Fig.1 The similarity analysis of endophytic bacteria communities in samples

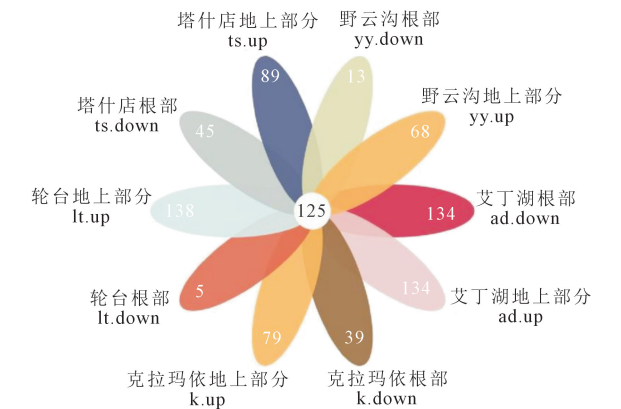
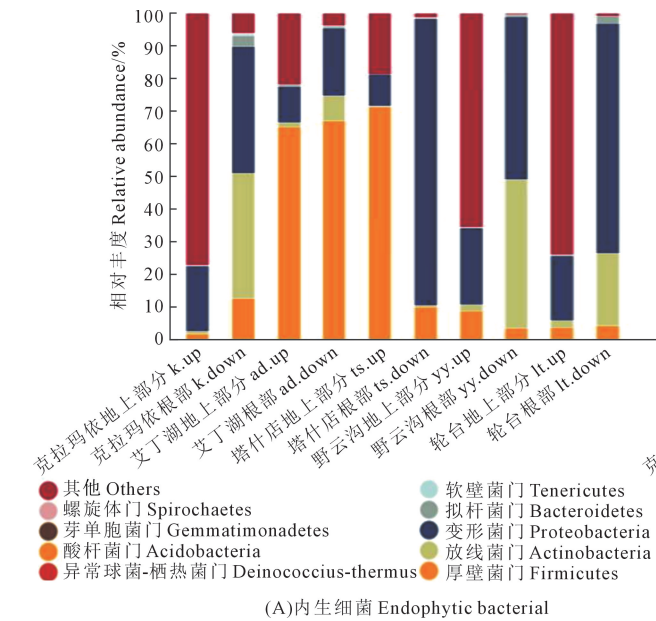
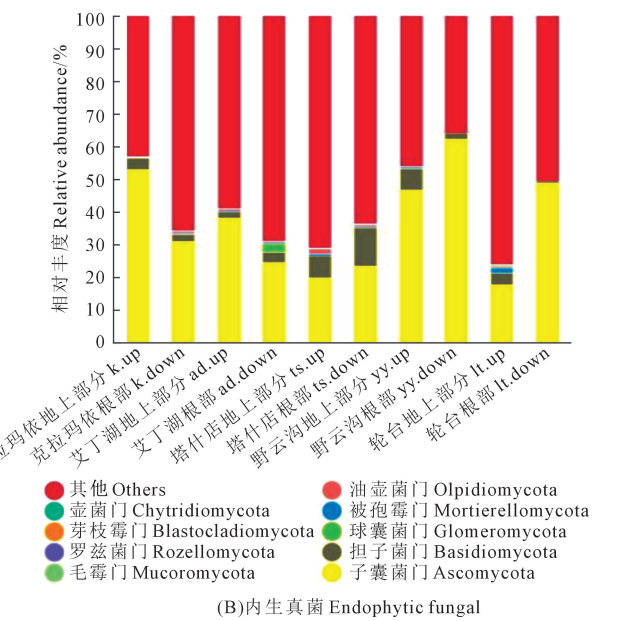


图 2 各样本内生真菌群落韦恩图

Fig.2 The similarity analysis of endophytic fungal communities in samples



(A)内生细菌 Endophytic bacterial



(B)内生真菌 Endophytic fungal

图 3 基于门水平的内生菌群落相对丰度图

Fig.3 Relative abundance of endophytic communities at the phylum level

表 4 属水平上主要的内生细菌群落组成

Table 4 Major genera of endophytic bacterial communities

属名 Genus	相对含量 Relative abundance/%									
	克拉玛依地上部分 k.up	克拉玛依根部 k.down	艾丁湖地上部分 ad.up	艾丁湖根部 ad.down	塔什店地上部分 ts.up	塔什店根部 ts.down	野云沟地上部分 yy.up	野云沟根部 yy.down	轮台地上部分 lt.up	轮台根部 lt.down
芽孢杆菌属 <i>Bacillus</i>	0.08	1.86	0.48	24.86	2.28	8.30	0.20	0.15	0.20	1.65
链单胞菌属 <i>Streptomonospora</i>	0.03	0.28	0.05	0.09	0.04	0.03	0.10	31.97	0.06	0.10
嗜盐单胞菌属 <i>Halomonas</i>	0.35	3.68	1.69	0.53	2.00	75.28	2.43	3.37	0.27	18.08
沉积物杆菌属 <i>Sediminibacillus</i>	0.14	0.21	18.44	0.17	23.72	0.13	0.12	0.16	0.17	0.20
假单胞菌属 <i>Pseudomonas</i>	0.07	0.83	0.07	0.19	0.06	0.05	0.08	1.76	0.14	24.90
<i>Kushneria</i>	0.04	0.90	0.03	0.04	1.02	0.03	0.94	22.74	0.33	0.41
海球菌属 <i>Marinococcus</i>	0.04	0.17	0.04	16.90	0.04	0.01	0.04	0.04	0.06	0.45
拟诺卡氏菌 <i>Nocardioopsis</i>	0.04	0.07	0.03	0.53	0.02	0.03	0.02	1.76	0.06	17.88
叶杆菌属 <i>Phyllobacterium</i>	2.33	0.15	1.12	6.78	0.80	1.86	0.22	0.06	1.20	0.06
节杆菌属 <i>Arthrobacter</i>	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.01	0.03	8.34	0.02	0.01
链霉菌属 <i>Streptomyces</i>	0.01	10.06	0.01	0.17	0.01	0.19	0.02	0.05	0.01	0.19
薄壁芽孢杆菌属 <i>Gracilibacillus</i>	0.01	0.12	7.36	0.23	2.19	0.05	0.21	0.09	0.03	0.08

表 5 属水平上主要的内生真菌群落组成

Table 5 Major genera of endophytic fungal communities

属名 Genus	相对含量 Relative abundance/%									
	克拉玛依地上部分 k.up	克拉玛依根部 k.down	艾丁湖地上部分 ad.up	艾丁湖根部 ad.down	塔什店地上部分 ts.up	塔什店根部 ts.down	野云沟地上部分 yy.up	野云沟根部 yy.down	轮台地上部分 lt.up	轮台根部 lt.down
葡萄座腔菌属 <i>Botryosphaeria</i>	33.69	0.08	0.06	0.06	0.05	0.08	0.23	0.02	0.04	0.02
链格孢菌属 <i>Alternaria</i>	1.06	0.36	13.86	1.13	9.58	2.28	10.37	6.49	1.88	27.64
<i>Neophaeosphaeria</i>	0.29	0.55	0.49	0.45	0.87	0.24	6.99	19.96	0.51	0.97
曲霉属 <i>Aspergillus</i>	1.23	1.38	13.47	14.60	1.30	0.73	1.00	0.16	1.16	0.09
粪壳菌纲未分类属 <i>unidentified_Sordariomycetes</i>	0.06	0.04	0.21	0.08	0.10	0.14	0.00	2.68	0.03	11.73
格孢腔菌属 <i>Pleospora</i>	9.28	0.12	0.02	0.02	0.00	0.00	0.04	0.06	0.02	0.00
茎点菌属 <i>Phoma</i>	0.11	0.03	0.15	1.08	0.01	0.13	9.11	0.06	0.05	0.63
支顶孢属 <i>Acremonium</i>	0.10	4.28	0.20	0.04	0.06	7.74	2.86	0.02	0.67	0.55
花冠菌属 <i>Corollospora</i>	0.05	3.54	0.02	0.02	0.00	0.01	0.03	0.43	0.03	0.21
短梗霉属 <i>Aureobasidium</i>	0.02	0.05	0.10	0.04	0.21	0.09	0.84	3.03	0.02	0.15
芽枝霉属 <i>Cladosporium</i>	0.68	0.11	0.53	0.82	0.83	1.56	0.54	0.05	3.24	1.46
毕赤酵母属 <i>Pichia</i>	0.97	4.22	1.08	1.24	1.30	0.80	1.65	0.12	0.79	0.04

2.2.3 NMDS 分析 基于 OTU 水平,对不同样本内生细菌和内生真菌群落进行非度量多维尺度 (NMDS) 分析,其结果以 stress 值评估,即观察到的距离和拟合距离的不一致性, stress 值小于 0.2 时具有解释意义。如图 4、图 5 所示,各地区不同组织的内生细菌群落 (ANOSIM; $R=0.1902, P=0.003$) 和内生真菌群落 (ANOSIM; $R=0.2756, P=0.001$) 组成差异显著。其中, 5 个样品根部的点比较分散, 说明根部内生细菌群落差异较大 (stress 值为 0.170); 地上部分内生细菌群落相对集中, 说明其共有的细菌类型较多, 群落构成相似度高。可见, 地上部分和地下部分两种不同的采样位点对内生细菌的群落组成影响显著。在内生真菌 (stress 值为 0.165) 中, yy 组、lt 组的根部以及 k 组的地上部分群落较分散, 群

落构成特异性高, 而其他样本虽相对集中, 但样品间真菌的群落构成依然差异显著。

2.3 不同地区土壤属性分析及其对群落组成的影响

土壤样品理化性质的测定结果表明 (表 6): 不同地区土壤 pH 值均呈碱性; 全盐含量介于 $6.90 \sim 84.80 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 属于盐碱土, 其中 ad 地区的含盐量最高; 有机质含量基本介于 $4.30 \sim 10.90 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 属于荒漠土; 地区间全氮含量差异不显著; ts 地区可溶性氮、速效磷、硫酸根含量均最高; yy 地区的速效钾含量最高, 为 $563.00 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; lt 地区钙离子含量最高, 为 $3.53 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$; 电导率、钠离子、氯离子与土壤全盐量随地区变化规律较一致, 均为 ad 地区最高, yy 地区最低。结果表明, 除全氮含量外, 不同地区间的土壤理化性质及含水量均存在显著差异。

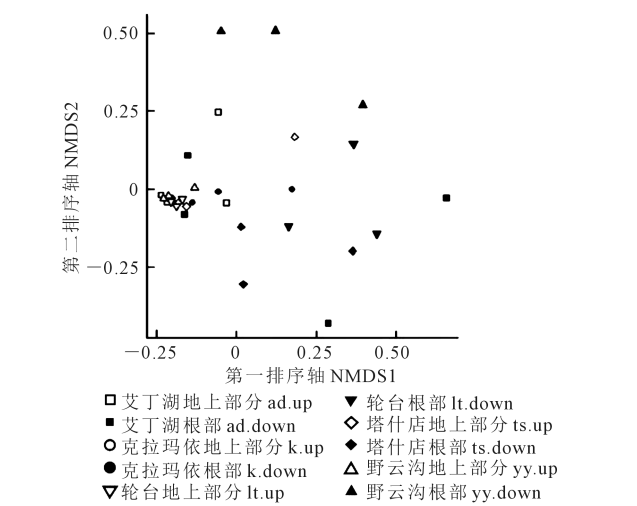


图 4 内生细菌群落 NMDS 分析
(ANOSIM: $R=0.1902$, $P=0.003$)

Fig.4 NMDS results of endophytic bacterial communities
(ANOSIM: $R=0.1902$, $P=0.003$)

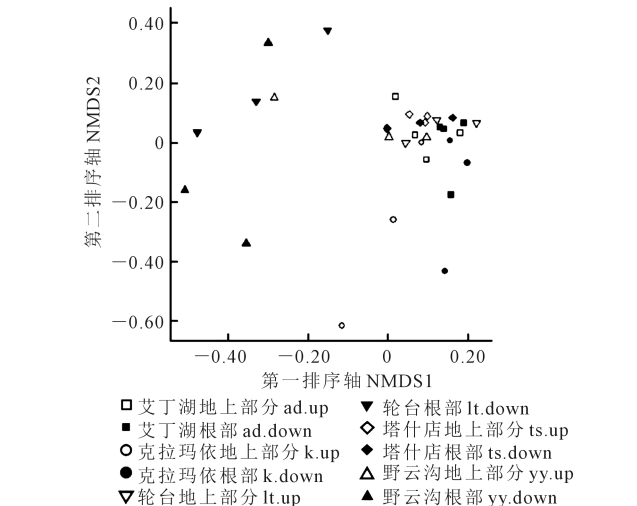


图 5 内生真菌群落 NMDS 分析
(ANOSIM: $R=0.2756$, $P=0.001$)

Fig.5 NMDS results of endophytic fungal communities
(ANOSIM: $R=0.2756$, $P=0.001$)

表 6 土壤样品理化性质
Table 6 Physical and chemical properties of soil samples

指标 Index	克拉玛依 Kelamayi (k)	艾丁湖 Aidinghu (ad)	塔什店 Tashidian (ts)	野云沟 Yeyungou (yy)	轮台 Luntai (lt)
pH	8.20±0.46b	9.00±0.48ab	8.60±0.30ab	9.20±0.28a	8.40±0.10ab
全盐量 Salt content/(g·kg ⁻¹)	18.60±0.16c	84.80±5.89a	46.40±2.56b	6.90±0.46d	42.40±2.57b
有机质 Organic matter/(g·kg ⁻¹)	7.40±0.18b	10.90±0.94a	10.20±1.18a	7.50±0.35b	4.30±0.29c
全氮 Total nitrogen/(g·kg ⁻¹)	0.44±0.03a	0.49±0.04a	0.49±0.06a	0.43±0.02a	0.45±0.04a
可溶性氮 Soluble nitrogen/(mg·kg ⁻¹)	33.40±1.63bc	38.40±3.84b	78.74±3.17a	28.90±3.39c	36.70±2.70b
速效磷 Available phosphorus/(mg·kg ⁻¹)	3.50±0.18d	7.20±0.20c	16.10±1.00a	2.70±0.49d	9.00±1.19b
速效钾 Available potassium/(mg·kg ⁻¹)	142.00±4.58e	347.00±6.56b	162.00±4.00d	563.00±10.44a	216.00±7.55c
电导率 Electrical conductivity/(mS·cm ⁻¹)	5.40±0.18c	19.86±1.78a	12.64±0.92b	2.24±0.27d	11.52±0.73b
氯离子 Chloride ion/(g·kg ⁻¹)	7.912±0.23c	22.72±1.07a	17.91±1.19b	2.55±0.34d	16.82±0.98b
硫酸根 Sulfate/(g·kg ⁻¹)	0.14±0.05cd	0.38±0.1b	0.68±0.09a	0.25±0.10bc	0.04±0.00d
钙离子 Calcium ion/(g·kg ⁻¹)	0.95±0.42c	2.67±0.19b	2.95±0.35b	0.45±0.12d	3.53±0.13a
镁离子 Magnesium ion/(g·kg ⁻¹)	0.71±0.17a	0.40±0.18ab	0.56±0.12a	0.11±0.04b	0.40±0.20ab
钠离子 Sodium ion/(g·kg ⁻¹)	4.44±0.40c	28.10±1.93a	15.00±2.55b	1.58±0.14d	13.20±1.07b
水分 H ₂ O/(g·100g ⁻¹)	1.80±0.30ab	2.00±1.08ab	0.40±0.19b	1.80±0.27ab	2.60±0.94a

注:同行不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。
Note: Different letters in the same line indicate significant differences among treatments ($P<0.05$).

将各样本细菌群落的主要门(top 10)及环境因子进行冗余分析(RDA),发现第一排序轴(RDA-1)对所有环境因子的解释率为64.88%,第二排序轴(RDA-2)解释率为30.73%,钠离子(Na^+)、速效磷(AP)、钙离子(Ca^{2+})、可溶性氮(SN)是影响细菌群落的主要因子;土壤理化性质间呈正相关关系。钠离子(Na^+)与Firmicutes、Deinococcus-Thermus、Acidobacteria显著正相关;速效磷(AP)、钙离子(Ca^{2+})、可溶性氮(SN)与Firmicutes、Proteobacteria正相关(图6)。除钠离子(Na^+)外($P=0.022$),其他环境因子对优势细菌门水平的影响均不显著。

对各样本内生真菌主要门(top 10)及环境因子进行冗余分析(RDA),发现第一排序轴(RDA-1)对

所有环境因子的解释率为95.87%,第二排序轴(RDA-2)解释率为4.00%,氯离子(Cl^-)、可溶性氮(SN)、pH、电导率(EC)是影响真菌群落的主要因子。氯离子(Cl^-)、电导率(EC)与Mortierellomycota、Mucoromycota、Glomeromycota以及其他门呈正相关关系,其中,氯离子(Cl^-)的影响较显著($P=0.03$)。pH除与Ascomycota呈正相关关系外,与其他门和环境因子均为负相关,但影响不显著(图7)。

3 讨论

盐碱地因其含盐量高、碱化严重、养分贫瘠、易板结、透气性差等特点,使得大多数植物和微生物难以生存。盐生植物可在盐碱生境中不断吸收盐离

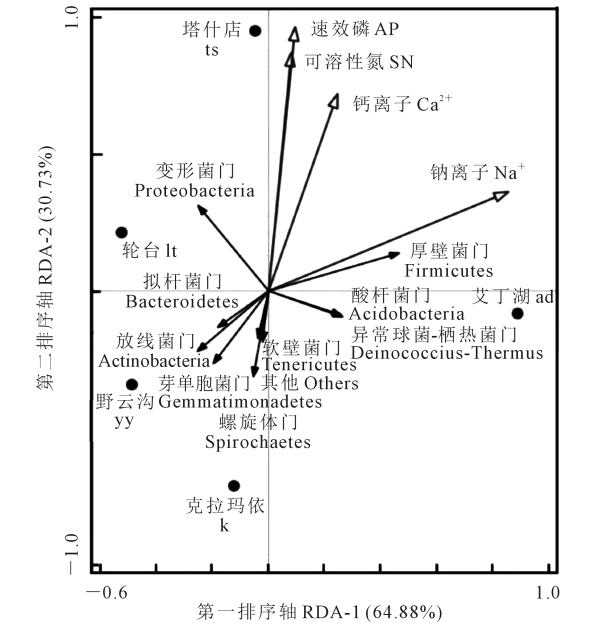


图 6 内生细菌群落组成 (门水平) 与环境因子的冗余分析
Fig.6 Redundancy analysis (RDA) between endophytic bacterial community (phylum level) and environmental factors

子,降低土壤含盐量,增加土壤有机质,从而改良盐碱地土壤性质。然而,单独的植物修复方法存在很多不足,比如修复效率低、专一性不强、只适用于中低浓度环境胁迫等。植物-微生物联合修复成功弥补了单独修复方法存在的缺陷,是一种更加有效的盐碱地修复方式^[12]。Bu 等^[13]研究表明,将从盐地碱蓬中分离到的内生真菌接入水稻 (*Oryza Sativa*) 后,水稻在 Na_2CO_3 胁迫情况下的生长能力和抗氧化性特征显著增强。在盐角草 (*Salicornia europaea*) 应对盐胁迫的研究中发现,内生菌可通过增强代谢活性显著提高植物对盐碱条件的适应能力^[14]。因此,研究盐生植物内生菌的群落结构及其与植物的共生互作机制,对于盐渍化土壤的改良以及生物资源的开发利用具有重要的实际应用价值。

现有研究表明,植物的根和地上组织之间内生菌群落组成存在显著差异。Dong 等^[15]通过对三七的内生菌进行研究,发现其根部的内生细菌 α 多样性显著高于茎和叶,且不同生长阶段根部群落的特有成员数量明显多于叶层群落。Chen 等^[16]的研究也发现,白首乌叶部内生真菌丰富度及多样性均最高。Da Silva 等^[17]通过对菜豆的内生菌研究发现,不同品种菜豆内生真菌多样性在器官和根际之间存在差异,根际最高,茎最低。以上研究表明,除了根和地上组织之间生化环境的差异外,二者的定植、共存机制以及组织间的流通限制也是造成群落差异的主要原因^[18-19]。本研究通过高通量测序技

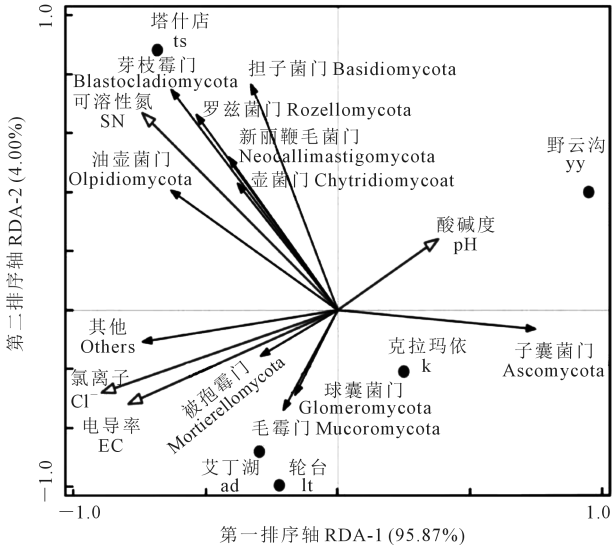


图 7 内生真菌群落组成 (门水平) 与环境因子的冗余分析
Fig.7 Redundancy analysis (RDA) between endophytic fungal community (phylum level) and environmental factors

术对新疆 5 个不同地区盐生植物盐爪爪进行分析,发现其地上部分的真菌多样性和丰富度明显高于根部,细菌多样性和丰富度则明显低于根部,这一结果与前期对新疆核辐射污染区盐爪爪内生菌群落的报道一致^[20]。本研究还发现,不同地区盐爪爪地上部分内生细菌群落相对集中,群落构成相似度高,而根部内生细菌群落较为分散,特异性更高;内生真菌中,yy 组、lt 组根部及 k 组地上部分群落较分散,其他地区相对集中,但样品间仍有差异,表明不同采样部位对内生细菌群落构成影响显著,对内生真菌群落影响不显著。Zhang 等^[21]对极端环境下的穗状双针、苦艾、短柄白珠树及毛梗霉植物进行了研究,指出土壤中的微生物种类通常多于地上组织。因此,根部细菌群落可能是通过土壤迁徙大量聚集形成的,而内生真菌的群落组成则受宿主和环境的限制更大^[9]。

优势菌能影响微生物群落的组成和结构,是决定微生物群落平衡的重要因素之一^[22]。如 Behairi 等^[23]指出高盐生态系统拥有一个特定的微生物群,可以被盐生植物招募,盐碱干旱土壤中生长的盐角草对招募的微生物群的多样性产生了强烈的影响,其亲和力强归因于内生优势菌嗜盐单胞菌属 (*Halomonas*)。目前多数盐生植物中的主要菌门为厚壁菌门 (*Firmicutes*)、变形菌门 (*Proteobacteria*)、放线菌门 (*Actinobacteria*)、子囊菌门 (*Ascomycota*)、担子菌门 (*Basidiomycota*) 及接合菌门 (*Zygomycota*)。

ta)^[24-25]。本研究中,内生细菌门以变形菌门、厚壁菌门、放线菌门为主,内生真菌门则以子囊菌门、担子菌门为主;属水平上分别以嗜盐单胞菌属(*Halomonas*),链格孢菌属(*Alternaria*)为主要优势属。此外,内生细菌和内生真菌中存在的大量未知类群也占据了较大比例。这与大部分藜科植物内生菌的研究结果相似^[8,26]。前期对新疆和硕县乌什塔拉乡周边干旱荒漠地区地区的盐爪爪内生真菌群落进行研究,发现炭角菌属(*Xylaria*)为盐爪爪内生真菌群落的绝对优势种属,这与本研究结果有所不同,因此推测不同区域、不同组织的盐爪爪内生真菌群落组成存在一定差异,可能与菌群的选择偏好性有关^[9]。盐单胞菌属(*Halomonas*)属于中度嗜盐菌,该属的成员大多对环境适应能力强,具有较高的耐盐性能;Kearl等^[27]研究发现将该菌接种于苜蓿幼苗后,在1.0% NaCl胁迫的情况下能刺激植株生长,使其恢复正常生长水平。此外盐单胞菌属的菌株还具有特殊的生物化学功能,如产胞外多糖、降解苯酚、降解原油、高产四氢嘧啶等,在工农业生产中发挥了重要作用。链格孢菌(*Alternaria*)在多种植物中存在,也有促进植株生长和提高盐耐受性的作用^[28];除了具有酶促活性外,该菌还具有多种对抗人类病原微生物的抗菌活性,并能产生氨和吲哚乙酸(IAA)。Khalil等^[29]的研究已将链格孢菌用作玉米的生物抑制剂,并取得了良好效果。这表明盐爪爪内生菌中存在具有特殊功能的微生物资源,有很大的发掘和利用潜力。

土壤理化因子是微生物群落结构和组成的主要决定因素。相关研究发现,土壤pH、有机质、含盐量是影响植物内生菌的主要因素^[30],但在较高的分类层级上,植物的含盐量及生长阶段对盐生植物内生菌群落组成影响不显著^[26]。本研究也发现,钠离子(Na^+)、氯离子(Cl^-)和电导率(EC)与内生菌中的主要门呈正相关关系。与其他4个地区相比,艾丁湖地区(ad)的钠离子(Na^+)、氯离子(Cl^-)含量最丰富,群落丰度最高,这可能是因为对耐盐植物而言,盐胁迫可增加根际土壤细菌多样性和生物量^[31],而该地区土壤盐分含量显著高于其他地区,盐分的升高促进了耐盐或嗜盐细菌的增殖。土壤内生真菌大部分属于好氧型,土壤含水量过高会抑制其生长与繁殖^[32],这可能是造成轮台地区(lt)真菌丰度偏低的主要原因。可见大多数植物内生菌群落组成除受宿主植物的影响外,还受到土壤理化特性的影响^[19],两者共同作用导致不同地区盐爪爪内生菌群落组成的差异。此外,盐爪爪是典型的盐

生植物,Na是其生长必需元素,盐胁迫可以提高植物中钠离子的含量。Akhter等^[33]研究也发现种植盐草能显著降低土壤盐分及pH,有效改善土壤环境及土壤肥力。由此可见,种植盐生植物是盐碱地生物改良的有效方法。

4 结 论

通过对新疆5个盐碱地区的盐爪爪根部和地上部分样品的内生细菌及内生真菌进行分析发现,变形菌门(Proteobacteria)、厚壁菌门(Firmicutes)、放线菌门(Actinobacteria)为主要细菌门,属水平上,嗜盐单胞菌属(*Halomonas*)的相对丰度最高;子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)为主要真菌门,属水平上,链格孢菌属(*Alternaria*)相对丰度最高。土壤中的钠离子(Na^+)与细菌Firmicutes、Deinococcus-Thermus、Acidobacteria呈显著正相关关系,氯离子(Cl^-)、电导率(EC)与真菌Mortierellomycota、Mucoromycota、Glomeromycota和其他门呈显著正相关关系。不同地区、不同组织的盐爪爪内生群落结构存在显著差异,且与土壤盐碱化相关。研究结果初步揭示了新疆盐碱地区盐爪爪内生菌群落结构组成与分布格局,对深入阐明内生菌在生态系统的演替、生物多样性及其生态功能具有重要的科学意义。

参 考 文 献:

- [1] 张万银,郑旭,李斌,等.基于CNKI数据库对新疆盐碱地治理研究现状与分析[J].农业与技术,2020,40(9):96-97.
ZHANG W Y, ZHENG X, LI B, et al. Status and analysis of saline-alkali land management in Xinjiang based on CNKI database[J]. Agriculture and Technology, 2020, 40(9): 96-97.
- [2] 赵可夫,李法曾,张福锁.中国盐生植物[M].2版.北京:科学出版社,2013.
ZHAO K F, LI F Z, ZHANG F S. Chinese halophyte[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2013.
- [3] HYDE K D, SOYTONG K. The fungal endophyte dilemma[J]. Fungal Diversity, 2008, 33: 163-173.
- [4] WAQAS M, KHAN A L, KAMRAN M, et al. Endophytic fungi produce gibberellins and indoleacetic acid and promotes host-plant growth during stress[J]. Molecules, 2012, 17(9): 10754-10773.
- [5] ROSA L H, QUEIROZ S C N, MORAES R M, et al. *Coniochaeta ligniaria*: antifungal activity of the cryptic endophytic fungus associated with autotrophic tissue cultures of the medicinal plant *Smilax chilosifolia* (Asteraceae)[J]. Symbiosis, 2013, 60(3): 133-142.
- [6] 高瑞如,赵瑞华,杜新民,等.2种盐生植物根系的适盐特性[J].林业科学,2010,46(7):176-182.
GAO R R, ZHAO R H, DU X M, et al. Characteristics of root systems of two halophytes for adaptability to salinity[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2010, 46(7): 176-182.
- [7] 刘琳,张富春,曾幼玲.盐爪爪 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白和焦磷酸酶

的亚细胞定位[J]. 西北植物学报, 2009, 29(3): 463-468.

LIU L, ZHANG F C, ZENG Y L. Subcellular localization of Na⁺/H⁺ antiporter and H⁺-PPase of *Kalidium foliatum*[J]. Acta Botanica Bo-reali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(3): 463-468.

[8] 刘晓静, 张志东, 唐琦勇, 等. 新疆和硕干旱荒漠区盐爪爪内生真-菌群落特征分析[J]. 干旱区资源与环境, 2020, 34(6): 159-165.

LIU X J, ZHANG Z D, TANG Q Y, et al. Diversity of endophytic fun-gi community in *Kalidium caspicum* from arid desert area in Heshuo county of Xinjiang[J]. Journal of Arid Land Resources and Environ-ment, 2020, 34(6): 159-165.

[9] ZHU J, SUN X, ZHANG Z D, et al. Effect of ionizing radiation on the bacterial and fungal endophytes of the halophytic plant *Kalidium schrenkianum*[J]. Microorganisms, 2021, 9(5): 1050.

[10] SUN X, DING Q, HYDE K D, et al. Community structure and pref-erence of endophytic fungi of three woody plants in a mixed forest[J]. Fungal Ecology, 2012, 5(5): 624-632.

[11] EDGAR R C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST[J]. Bioinformatics, 2010, 26(19): 2460-2461.

[12] 张玮川, 李剑, 王志宇, 等. 内生菌-植物联合修复污染土壤研究进展[J]. 农业资源与环境学报, 2021, 38(3): 355-364.

ZHANG W C, LI J, WANG Z Y, et al. Research progress on remedi-ation of pollutants in soil using plant-endophyte associations [J]. Journal of Agricultural Resources and Environment, 2021, 38(3): 355-364.

[13] BU N, LI X M, LI Y Y, et al. Effects of Na₂CO₃ stress on photosyn-thesis and antioxidative enzymes in endophyte infected and non-infec-ted rice [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2012, 78: 35-40.

[14] FURTADO B U, SZYMANSKA S, HRYNKIEWICZ K. A window into fungal endophytism in *Salicornia europaea*: deciphering fungal characteristics as plant growth promoting agents[J]. Plant and soil, 2019, 445(1): 577-594.

[15] DONG L L, CHENG R Y, XIAO L N, et al. Diversity and composi-tion of bacterial endophytes among plant parts of *Panax notoginseng* [J]. Chinese Medicine, 2018, 13(1): 41.

[16] CHEN W H, WU S J, SUN X L, et al. High-throughput sequencing analysis of endophytic fungal diversity in *cynanchum* sp.[J]. South African Journal of Botany, 2020, 134: 349-358.

[17] DA SILVA L L, VELOSO T G R, MANHÃES J H C, et al. The plant organs and rhizosphere determine the common bean mycobiome [J]. Brazilian Journal of Microbiology, 2020, 51(2): 765-772.

[18] MAGGINI V, MENGONI A, GALLO E R, et al. Tissue specificity and differential effects on in vitro plant growth of single bacterial en-dophytes isolated from the roots, leaves and rhizospheric soil of *Echi-nacea purpurea*[J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 284.

[19] FANG K, MIAO Y F, CHEN L, et al. Tissue-specific and geograph-ical variation in endophytic fungi of *Ageratina adenophora* and fungal associations with the environment [J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 2919.

[20] ZHU J, SUN X, TANG Q Y, et al. Seasonal dynamics and persistency of endophyte communities in *Kalidium schrenkianum* shifts under radia-tion stress[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 778327.

[21] ZHANG Q, ACUÑA J J, INOSTROZA N G, et al. Endophytic bacte-rial communities associated with roots and leaves of plants growing in Chilean extreme environments [J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 4950.

[22] 罗鑫, 张海燕, 刘明元, 等. 稻田土壤微生物群落多样性研究进展[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(21): 42-43, 47.

LUO X, ZHANG H Y, LIU M Y, et al. Study review on microbial community diversity in paddy soils[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2018, 46(21): 42-43, 47.

[23] BEHAIRI S, BAH A N, BARAKAT M, et al. Bacterial diversity and community structure in the rhizosphere of the halophyte *Halocnemum strobilaceum* in an Algerian arid saline soil[J]. Extremophiles, 2022, 26(2): 18.

[24] SINGH S, GHADGE V A, KUMAR P, et al. Biodiversity and anti-microbial potential of bacterial endophytes from halophyte *Salicornia brachiata*[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2021, 114(5): 591-608.

[25] KHALMURATOVA I, KIM H, NAM Y J, et al. Diversity and plant growth promoting capacity of endophytic fungi associated with halo-phytic plants from the west coast of Korea[J]. Mycobiology, 2015, 43(4): 373-383.

[26] 唐琦勇, 朱静, 楚敏, 等. 北疆盐角草内生真菌群落组成和分布 [J]. 干旱区资源与环境, 2021, 35(5): 137-143.

TANG Q Y, ZHU J, CHU M, et al. Community composition and dis-tribution of endophytic fungi in *Salicornia europaea* from the northern Xinjiang [J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2021, 35(5): 137-143.

[27] KEARL J, MCNARY C, LOWMAN J S, et al. Salt-tolerant halophyte rhizosphere bacteria stimulate growth of alfalfa in salty soil[J]. Fron-tiers in Microbiology, 2019, 10: 1849.

[28] KIMURA Y, MIZUNO T, NAKAJIMA H, et al. Altechromones A and B, new plant growth regulators produced by the fungus, *Alternaria* sp. [J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 1992, 56(10): 1664-1665.

[29] KHALIL A M A, HASSAN S E D, ALSHARIF S M, et al. Isolation and characterization of fungal endophytes isolated from medicinal plant *Ephedra pachyclada* as plant growth-promoting [J]. Biomolecules, 2021, 11(2): 140.

[30] 董静, 邢锦城, 温祝桂, 等. 苏北滩涂盐碱地 3 种典型盐生植物根际土壤细菌多样性及群落结构分析[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(8): 212-218.

DONG J, XING J C, WEN Z G, et al. Analysis of bacterial diversity and community structure in rhizosphere soil of three typical halophytes in saline-alkali land of northern Jiangsu[J]. Jiangsu Agri-cultural Sciences, 2021, 49(8): 212-218.

[31] YANG H, HU J X, LONG X H, et al. Salinity altered root distribution and increased diversity of bacterial communities in the rhizosphere soil of Jerusalem artichoke[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 20687.

[32] 张雪, 陈婷, 牛艳慧, 等. Illumina 高通量测序揭示艾比湖湿地 6 种盐生植物根际土壤真菌群落组成及多样性[J]. 微生物学报, 2021, 61(12): 3965-3976.

ZHANG X, CHEN T, NIU Y H, et al. Research on diversity of fungi community in rhizosphere soil of six halophytes in Ebinur Lake Wet-land[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(12): 3965-3976.

[33] AKHTER J, MAHMOOD K, MALIK K A, et al. Amelioration of a saline sodic soil through cultivation of a salt-tolerant grass *Leptochloa fusca*[J]. Environmental Conservation, 2003, 30(2): 168-174.