

盐胁迫对不同品种水稻根际土壤细菌多样性与结构的影响

周玉杰, 贺治洲, 胡 伟, 林秋云, 林越辉, 龙开意, 谢振宇*

中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所, 海南海口 571101

摘 要: 盐分是制约沿海滩涂盐渍化土地利用的主要因素之一, 水稻 (*Oryza sativa* L.) 是盐渍化土地利用的首选粮食作物, 而某些根际微生物可以提高水稻的抗盐能力。本研究选取不同品种水稻在 NaCl 胁迫下进行全生育期培育, 采用 Illumina Miseq 测序技术, 测定并分析不同品种水稻根际土壤细菌群落多样性和结构, 旨在筛选适宜盐渍化土地种植的水稻品种。结果表明: 就根际土壤细菌群落多样性而言, 0.6% NaCl 处理下, B3 和 B6 品种的物种丰富度显著高于 B1 品种。根际土壤细菌群落结构方面, 不同浓度 NaCl 处理下, B1、B3 和 B6 品种的相对丰度大于 10% 的优势细菌门均为绿弯菌门 (Chloroflexi)、变形菌门 (Proteobacteria) 和放线菌门 (Actinobacteriota); 不同品种水稻根际土壤细菌群落结构存在差异, 富集的物种数量和种类也不同, 0.6% NaCl 处理下 B6 品种富集了 14 个细菌类群分支, 如酸杆菌门 (Acidobacteriae)、念珠藻科 (Nostocaceae)、Vicinamibacterales、热微菌目 (Thermomicrobiales)、KD4-96 等。因此, 沿海滩涂盐渍化土地种植 B6 品种水稻有利于根际土壤优势细菌群落的形成。

关键词: 水稻; 盐胁迫; 根际土壤; 细菌群落; 16S rRNA

中图分类号: S511; S154.3

文献标志码: A

Effects of Salt Stress on Bacteria Diversity and Structure of Rhizosphere Soil in Different Rice Varieties

ZHOU Yujie, HE Zhizhou, HU Wei, LIN Qiuyun, LIN Yuehui, LONG Kaiyi, XIE Zhenyu*

Tropical Crops Genetic Resources Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China

Abstract: Salt is a main factor limiting the utilization of saline land in coastal beach. Rice is the preferred food crop for the utilization of salinized land, and some rhizosphere microorganisms can improve the salt resistance of rice. In order to screen suitable rice varieties planted in salinized land, different rice varieties were selected to cultivate under NaCl stress during the whole growth period, and the diversity and structure of bacterial communities in rhizosphere soil were measured and analyzed by Illumina Miseq sequencing technology. The bacterial community diversity in the rhizosphere soil, the species richness of varieties B3 and B6 were significant higher than those of variety B1 in 0.6% NaCl treatments. The community structure, the dominant bacterial phyla were Chloroflexi, Proteobacteria and Actinobacteria with relative abundance more than 10% of three varieties under different concentrations of NaCl treatments. There were differences in the bacterial community structure of rhizosphere soil, and the number and types of enriched species were also different in different rice varieties. Variety B6 enriched fourteen bacterial taxa branches under 0.6% NaCl treatments, such as Acidobacteriae, Nostocaceae Vicinamibacterales, Thermomicrobiales, KD4-96, etc. Therefore, B6 planted in salinized land of coastal mudflat is beneficial to the formation of dominant bacterial community in rhizosphere soil.

Keywords: *Oryza sativa* L.; salt stress; rhizosphere soil; bacterial community; 16S rRNA

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.03.023

收稿日期 2024-09-13; 接受日期 2024-10-22

基金项目 海南省自然科学基金项目 (No. 323RC533, No. 320RC727); 海南省水稻产业技术体系“种质资源创制与品种选育岗” (No. HNARS-RICE)。

作者简介 周玉杰 (1980—), 女, 博士, 副研究员, 研究方向: 水稻栽培与生理生态。*通信作者 (Corresponding author): 谢振宇 (XIE Zhenyu), E-mail: pzs-xzhy@163.com。

土壤盐渍化对全球农业生产是一个严重的威胁。中国沿海地区同样受到土壤盐渍化的困扰,是盐渍土的主要集中分布区之一^[1]。海南岛位于中国热带沿海,台风频繁,海水倒灌现象时有发生。2014年“威马逊”超强台风在海南省文昌市沿海登陆,海水倒灌造成沿海土壤大面积盐渍化,海水倒灌后0~5 cm土层平均含盐量高达9.63 g/kg,20~40 cm土层平均含盐量为4.36 g/kg^[2]。2024年海南岛再次遭受超强台风“摩羯”的危害。海水倒灌后土壤中盐分积累会抑制农作物根系的正常水分吸收功能,阻碍农作物生长发育,进而影响产量;高盐度海水直接损害农作物根系,使农作物难以有效吸收水分和养分,植物体内的物质运输功能受阻,从而导致农作物出现枯萎甚至死亡。海水倒灌后的农田在几年甚至若干年内无法种植常规农作物,大量农田被迫弃耕。水稻是世界上种植最广泛的粮食作物之一,也是盐渍化土地开发利用的首选粮食作物^[3],但水稻属盐敏感植物,土壤盐分影响水稻的生长发育和产量^[4]。因此,针对盐渍化土壤条件筛选适应性更强的水稻品种和盐渍化土地改良途径是当今农业生产发展中急需解决的问题。

研究表明,根际微生物对作物生长发育、产量和逆境适应性等具有至关重要的作用^[5-7]。作物根际微生物群落多样性和结构组成不仅受土壤盐分等环境条件的影响^[8],还受作物基因型的影响^[9]。细菌是根际微生物的主要组成部分,通过产生植物激素和抗生素等物质,参与物质循环,与植物形成共生关系等方式,增强植物的生长发育和产量^[10]。某些细菌能有效减轻盐胁迫对作物的不利影响,提高作物抗盐性^[11-12]。通过添加耐盐微生物菌剂可改善微生物环境,提高养分利用率,有效提高作物耐盐能力^[13]。已有关于水稻根际微生物的研究得出,盐胁迫下,根际细菌类群可能作为关键类群参与水稻盐胁迫^[14]。水稻根际微生物中部分细菌能够显著促进水稻的生长发育^[15]。利用微生物可以改善水稻在盐胁迫下的生长发育,达到利用盐渍化土地的目的^[16]。但只有通过深入了解水稻在含盐土壤与正常土壤,以及不同品种水稻的土壤微生物多样性、种类和群落结构的差异,才能正确判断微生物的生态功能,使其在提高水稻耐盐能力中更好地发挥作用。因此,鉴于水稻丰富的遗传多样性,不同品种间的耐盐性存在差异,其根际微生物也可能存在差异。

本研究采用 Illumina Miseq 测序技术,测定并分析不同品种水稻根际土壤细菌群落的多样性和结构差异,旨在筛选适宜沿海滩涂盐渍化土地种植的水稻品种,为利用微生物改良盐渍化土地提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试水稻品种:自育品种热盐2号(B1)、从江苏引种的盐粳156(B3)和从国际水稻研究所引种的ST002(B6)。

1.2 方法

1.2.1 试验设计 试验于2023年8月至11月在中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所儋州水稻试验基地的防雨大棚进行。根据文献,耐盐水稻指在盐浓度为0.3%以上盐地生长的水稻品种^[17]。海南沿海滩涂地区经台风海水倒灌后0~20 cm土层盐分含量均值为0.5%以上^[2]。因此,本研究以自然风干的水稻田土壤为基土,设置对照(CK,基土+淡水)、0.3% NaCl(基土+0.3% NaCl溶液)和0.6% NaCl(基土+0.6% NaCl溶液)3个处理。供试材料于育苗盘中播种培育至四叶一心期时移栽到种植框(76 cm×56 cm),每框种植16穴苗。每个处理每个品种设置3次重复,试验共种植27框,432穴苗。盐胁迫试验期间用盐度计监测盐分浓度并适时添加NaCl溶液或淡水,种植框内保持2 cm左右水层,以保证整个生育期盐溶液浓度保持相对稳定。

1.2.2 土样采集 于2023年11月水稻成熟时采集土壤。挖取整株水稻,保持根系完好,抖掉大块土壤,用无菌毛刷收集与根表面紧密粘附约2 mm的根际土壤。每个种植框随机采集3株水稻根际土壤为1次重复,共采集27份土壤样品。土样置于干冰内带回实验室,置于-80℃冰箱保存,备用。

1.2.3 DNA提取和PCR扩增 根据MJ-soil土壤DNA提取试剂盒(Soil DNA Extraction Kit,中国逾华公司)说明书进行根际土壤细菌总基因组DNA抽提。使用1%琼脂糖凝胶电泳检测基因组DNA的质量,使用NanoDrop 2000(Thermo Scientific,美国)测定DNA浓度和纯度。

以提取的DNA为模板,使用引物338F(5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')和806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')对16S

rRNA 基因进行 PCR 扩增。PCR 扩增采用 Trans-Gen AP221-02: TransStart Fastpfu DNA Polymerase, 20 μ L 反应体系: 4 μ L 5 $\times$ FastPfu Buffer 缓冲液; 2 μ L 2.5 mmol/L dNTPs; 0.8 μ L 上游引物 (5 μ mol/L); 0.8 μ L 下游引物 (5 μ mol/L); 0.4 μ L FastPfu 聚合酶; 10 ng 模板 DNA; 0.2 μ L BSA。利用 ddH₂O 补足至 20 μ L。PCR 反应参数: 95 $^{\circ}$ C 预变性 3 min, 95 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 45 s, 27 个循环, 然后 72 $^{\circ}$ C 稳定延伸 10 min, 最后在 4 $^{\circ}$ C 进行保存 (PCR 仪: ABI GeneAmp[®] 9700 型)。使用 2% 琼脂糖凝胶回收 PCR 产物, 利用 DNA 凝胶回收纯化试剂盒 (PCR Clean-Up Kit, 中国逾华公司) 进行回收产物纯化, 并使用 Qubit 4.0 (Thermo Fisher Scientific, USA) 对回收产物进行检测定量。

1.2.4 文库构建与测序 使用 TruSeq[™] DNA Sample Prep Kit 对纯化后的 PCR 产物进行建库。

(1) 通过 PCR 将 Illumina 接头序列添加至目标区域外端; (2) 使用凝胶回收试剂盒切胶回收 PCR 产物; (3) 利用 Tris-HCl 缓冲液洗脱, 2% 琼脂糖电泳检测; (4) 利用氢氧化钠变性, 产生单链 DNA 片段, 然后利用 Illumina PE300 平台进行测序。

1.2.5 生物信息分析 将 Illumina 测序得到的 PE reads 根据 overlap 关系进行拼接, 同时对序列质量进行质控和过滤。利用 Uparse (v 7.0.1090) 软件将优化后的序列聚类为操作分类单元 (OTUs), 序列相似度为 97%, 并对所有样本的叶绿体序列进行剔除即得到优质序列。

选取 OTU 最丰富的序列作为代表性序列。根据稀释曲线判断测序数据是否足够和合理。采用 RDP Classifier (v 2.2) 软件与 Silva 16S rRNA 基因数据库 (v138) 进行比对, 对相似度 97% 的 OTU 代表序列进行分类学分析, 统计各样本的群落物种组成。使用 R 软件 (v3.3.1) 绘制组间 OTU 的 Venn 图。利用 Mothur (v3.3.1) 软件计算 Alpha 多样性指数 (Chao 和 Shannon)^[18]。利用 R 语言 (v 3.3.1) 获得门和属分类水平的优势物种组成 Bar 图和 Heatmap 图。采用 Kruskal-Wallis 秩方法检验组间多样性指数和物种组成差异, 并采用多级物种差异判别分析 (linear discriminant analysis effect size, LEfSe) 进行多层次物种差异检验^[19]。

2 结果与分析

2.1 根际土壤细菌群落多样性

由根际土壤细菌的香农稀释曲线 (图 1A) 和覆盖度稀释曲线 (图 1B) 可以看出, 测序数据合理, 数据量足够大, 可以反映样本中绝大多数的细菌多样性信息。

Alpha 多样性分析反映微生物群落的丰富度和多样性, 其中 Chao 指数用来反映群落丰富度, Shannon 指数反映群落多样性。由图 2 和图 3 可知, CK 和 0.3% NaCl 处理中, B1、B3 和 B6 水稻的根际土壤细菌群落 Chao 指数和 Shannon 指数均无显著差异; 0.6% NaCl 处理的 B3 和 B6 水稻的根际土壤细菌群落 Chao 指数显著高于 B1 品种。说明 0.6% NaCl 高盐胁迫降低了 B1 品种水稻的根际土壤细菌丰富度。

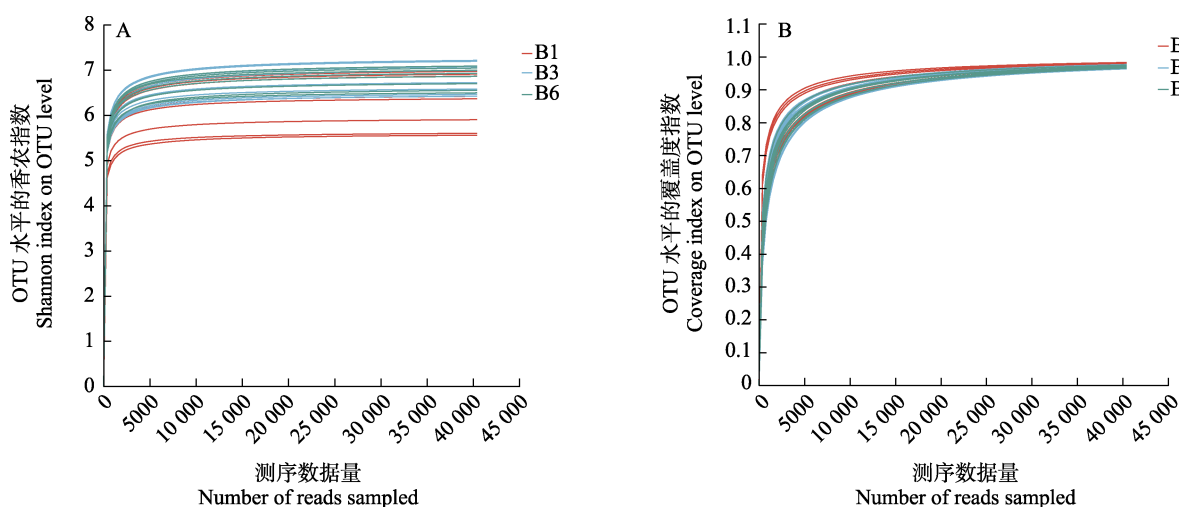
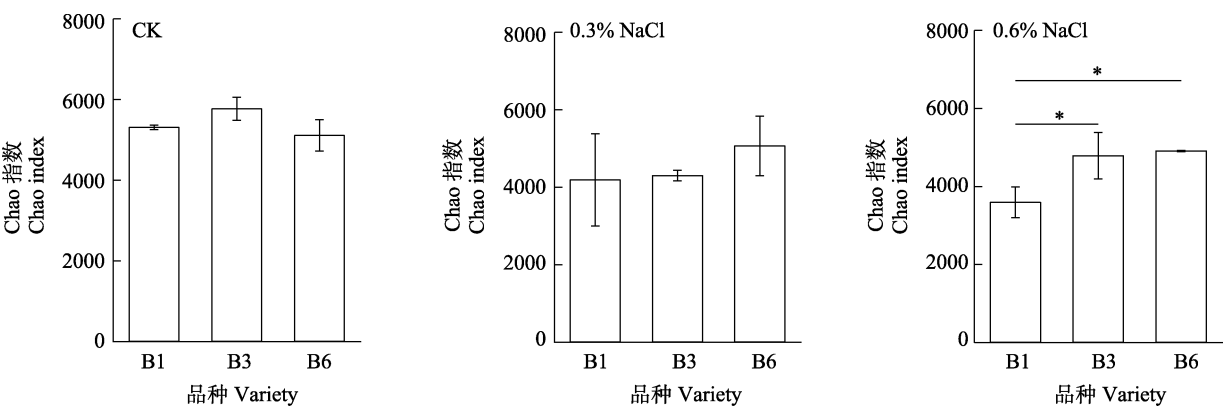


图 1 根际土壤细菌香农稀释曲线 (A) 和覆盖度稀释曲线 (B)

Fig. 1 Shannon curves (A) and coverage curves (B) of rhizosphere soil bacteria



*表示差异显著 ($P<0.05$)。
* indicates significant difference ($P<0.05$).
图 2 不同品种水稻根际土壤细菌多样性 Chao 指数

Fig. 2 Chao index of bacterial diversity in rhizosphere soil of different rice varieties

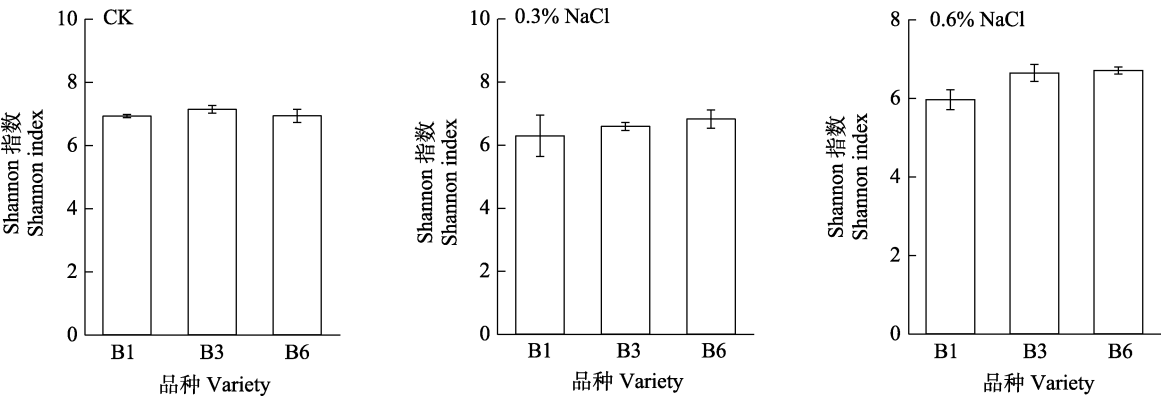


图 3 不同品种水稻根际土壤细菌多样性 Shannon 指数

Fig. 3 Shannon index of bacterial diversity in rhizosphere soil of different rice varieties

2.2 根际土壤细菌群落结构

2.2.1 OTU 分析 通过筛选相似性在 97%以上的序列，在供试品种水稻根际土壤中共获得 15 242 个 OTUs。B1、B3 和 B6 品种分别有 10 086、11 073 和 10 349 个 OTUs，共有 6497 个 OTUs，占总 OTUs 的 42.63%。B1、B3 和 B6 品种独有的 OTUs 分别有 1741、2194 和 1538 个，分别占总 OTUs 的 11.42%、14.39%和 10.09%。说明 B1、B3 和 B6 品种水稻根际土壤细菌群落既有相似性，也存在一定差异（图 4）。

2.2.2 门分类水平 获得的基因序列分为 60 门、187 纲、460 目、765 科、1493 属、3192 种。门分类水平上，CK、0.3% NaCl 和 0.6% NaCl 处理中，3 个水稻品种根际土壤中细菌群落相对丰度大于 1%的优势细菌门共有 12 个，分别为绿弯菌门（Chloroflexi）、变形菌门（Proteobacteria）、放线菌门（Actinobacteriota）、厚壁菌门（Firmicutes）、酸杆菌门（Acidobacteriota）、蓝菌门

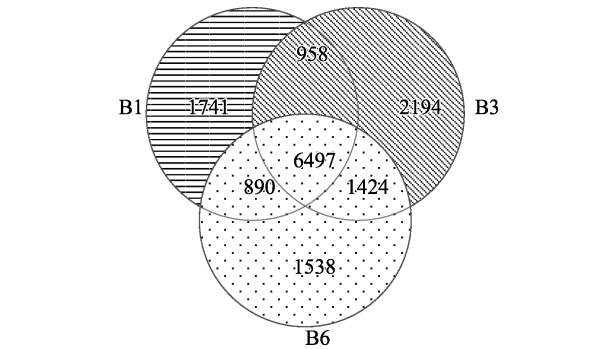


图 4 不同品种水稻根际土壤细菌 OTU 水平 Venn 图
Fig. 4 Venn diagram on OTU level in rhizosphere soil of different rice varieties

（Cyanobacteria）、拟杆菌门（Bacteroidota）、脱硫杆菌门（Desulfobacterota）、黏菌门（Myxococcota）、骸骨细菌门（Patescibacteria）、芽单胞菌门（Gemmatimonadota）和螺旋体门（Spirochaetota）。其中绿弯菌门、变形菌门和放线菌门相对丰度均大于 10%。0.3% NaCl 和 0.6% NaCl 处理中，3 个水稻品种根际土壤的浮霉菌门

(Planctomycetota) 相对丰度均大于 1% (图 5)。

2.2.3 属分类水平 属分类水平上, CK、0.3% NaCl 和 0.6% NaCl 处理中, B1、B3 和 B6 水稻品种根际土壤中相对丰度大于 2% 的优势细菌属分

别有 7、12 和 13 个。其中共有优势细菌属有 5 个, 为 *norank_f__Anaerolineaceae*、*norank_f__norank_o__SBR1031*、*norank_f__norank_o__SJA-15*、类诺卡氏菌属 (*Nocardioides*) 和 *Anaerolinea* (图 6)。

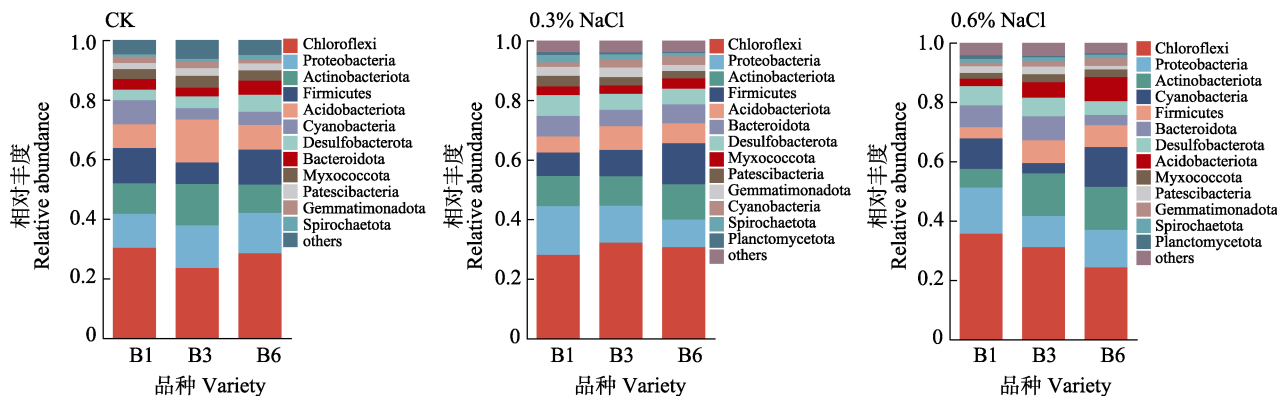


图 5 不同水稻品种根际土壤细菌群落门水平相对丰度

Fig. 5 Relative abundance of bacterial community at phylum level in rhizosphere soil of different rice varieties

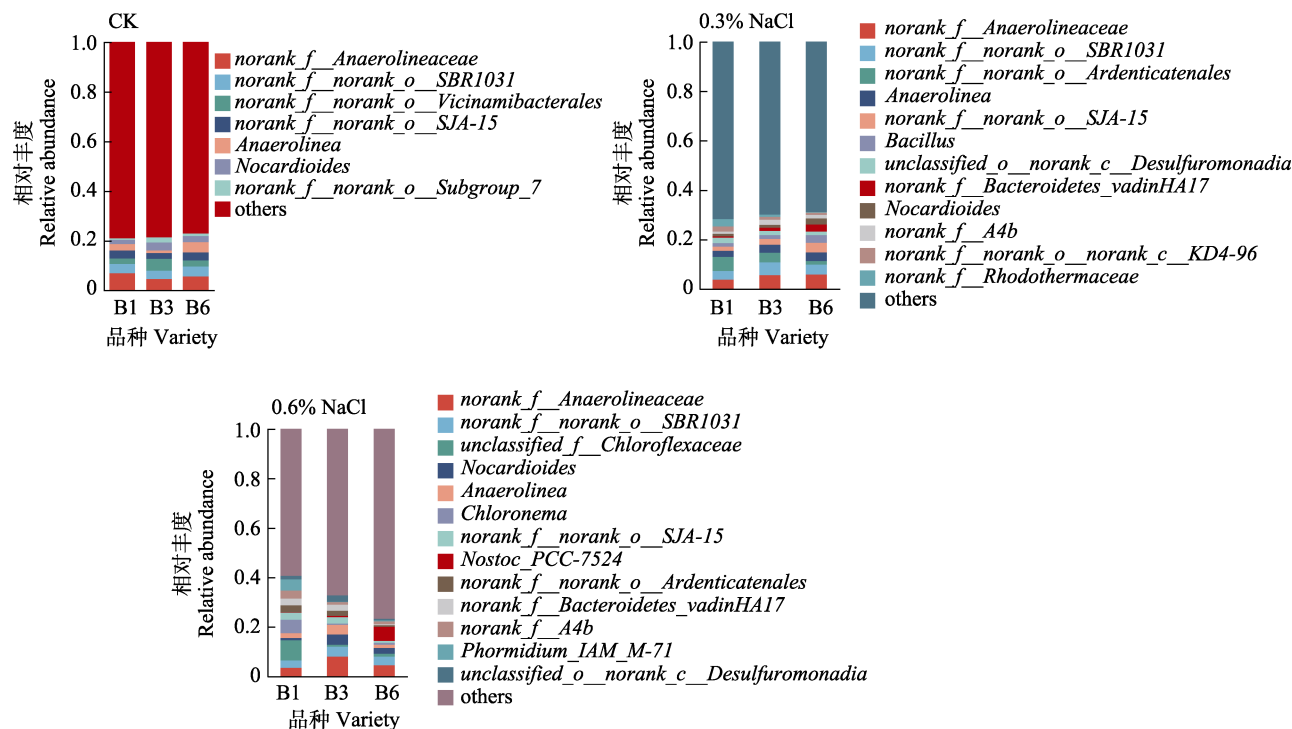


图 6 不同品种根际土壤细菌群落属水平相对丰度

Fig. 6 Relative abundance of bacterial community at genus level in rhizosphere soil of different rice varieties

2.2.4 物种结构差异分析 门分类水平 (相对丰度前 20) 的聚类分析表明, 3 个品种水稻分为两大类, 其中 B3 和 B6 品种聚集为一类, 而 B1 品种则单独聚集为一类 (图 7)。说明 B3 和 B6 品种水稻根际土壤细菌群落结构组成具有相似性, 且二者与 B1 品种差异性较大。

通过门分类水平组间物种差异分析, 根据 P

值 ($P < 0.05$) 排序取丰度前 10 的细菌门得出: CK 处理, B3 品种的 Entothaeonellaeota 门相对丰度极显著高于 B1 和 B6 品种; 硝化刺菌门 (Nitrospina) 和 Firestonebacteria 门只存在于 B3 品种, B1 和 B6 品种中均未发现。0.3% NaCl 处理, 暖发菌门 (Calditrichota) 只存在于 B6 品种, B1 和 B3 品种中均未发现。0.6% NaCl 处理, WOR-1 门

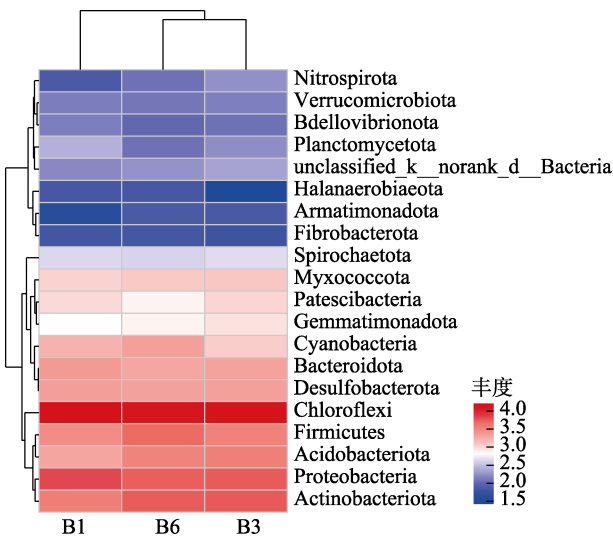
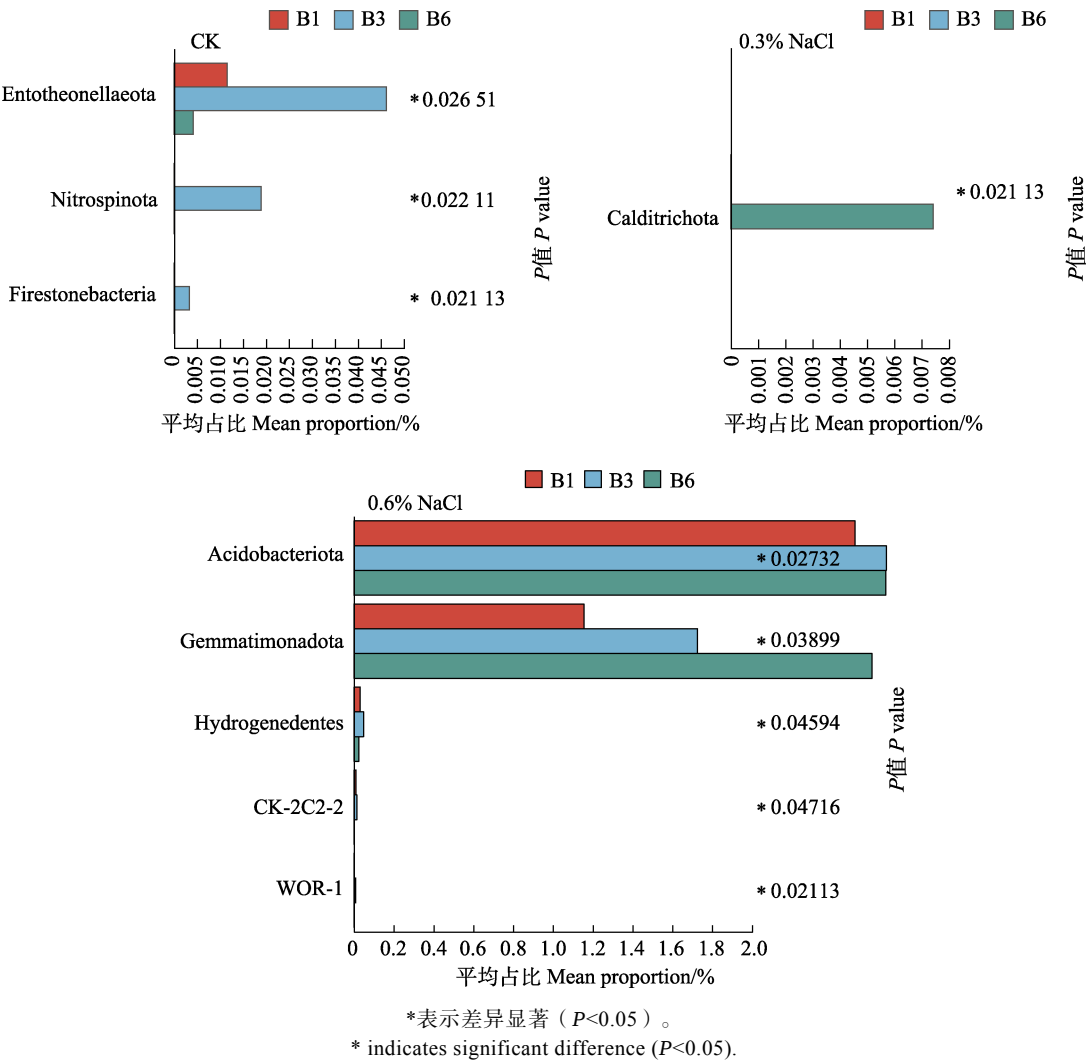


图 7 门水平细菌群落 Heatmap 图
Fig. 7 Heatmap of bacterial community at the level of phylum

只存在于 B3 品种，B1 和 B6 品种中均未发现；B3 品种的 CK-2C2-2 门丰度显著高于 B6 品种；3 个品种的酸杆菌门（*Acidobacteriota*）丰度差异显著，依次为 B6（8.16%）、B3（5.11%）和 B1（2.52%）；B6 品种的芽单胞菌门（*Gemmatimonadota*）丰度极显著高于 B1 品种（图 8）。

发育树状图直观反映了不同盐胁迫处理下不同品种水稻根际土壤细菌群落组成从门到属水平的差异物种，发现具有显著优势的主要细菌类群（ $P<0.05$, LDA score >3.5 ）。CK 处理中，B3 品种富集了 Subgroup_7（从纲到属）细菌类群，B6 品种富集了拟杆菌目（*Bacteroidales*）细菌类群。0.3% NaCl 处理中，B6 品种富集了 SJA-15（从目到属）和 *Nostoc_PCC-7524* 属细菌类群。0.6% NaCl 处理中，B3 品种富集了甲基单



*表示差异显著（ $P<0.05$ ）。
* indicates significant difference ($P<0.05$).
图 8 门水平主要细菌群落差异
Fig. 8 Differences of dominant bacteria groups at the level of phylum

胞菌属 (*Methylobacter*) 细菌类群, B6 品种富集了 14 个细菌类群分支, 分别为酸杆菌门 (*Acidobacteriae*)、*Vicinamibacteriales* (从门到属)、念珠藻科 (*Nostocaceae*)、热微菌目 (*Thermomicrobiales*)、*Roseiflexaceae* 属、KD4-96 (从纲到属)、芽单胞菌科 (*Gemmatimonadaceae*, 从门到

科)、拜叶林克氏菌科 (*Beijerinckiaceae*) 微枝形杆菌属 (*Microvirga*)、弗兰克氏菌目 (*Frankiales*)、红杆菌目红色杆菌科 (*Solirubrobacteraceae*, 从目到科)、*Streptomyces* (从目到属)、C0119 (从纲到属)、鞘鞍醇单胞菌属 (*Sphingomonas*) 和 TK10 (从纲到属) (图 9)。

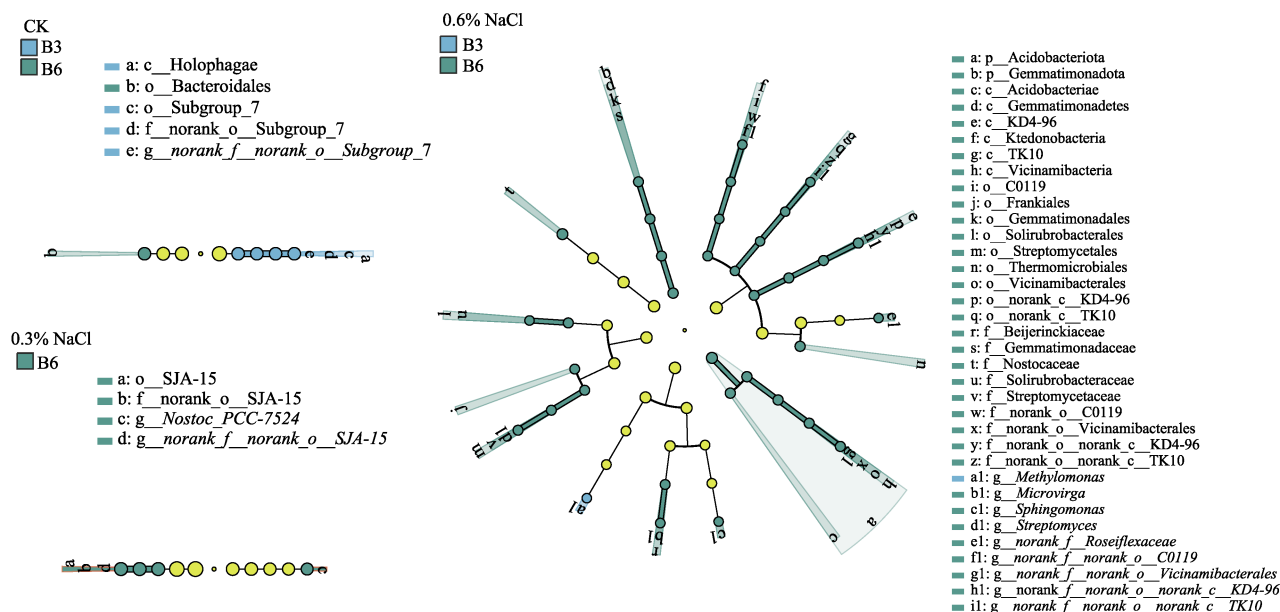


图 9 多级物种差异发育树状图

Fig. 9 Developmental tree diagram of multi-level species differences

3 讨论

3.1 盐胁迫对不同品种水稻根际土壤细菌群落多样性的影响

已有研究表明, 盐胁迫降低了根际土壤细菌群落的丰富度^[20]。本研究中 3 个品种水稻在 CK 和 0.3% NaCl 处理中的根际土壤细菌群落多样性指数均无显著差异, 但 0.6% NaCl 处理中, B3 和 B6 品种水稻的根际土壤细菌群落 Chao 指数显著高于 B1。说明无盐胁迫或低盐胁迫对不同品种水稻的根际土壤细菌群落丰富度和多样性影响不明显; 但 0.6% NaCl 高盐胁迫下, 不同品种水稻根际土壤细菌对盐胁迫的响应存在差异, 盐胁迫可能导致某些品种水稻根际土壤细菌群落丰富度下降。

3.2 盐胁迫对不同品种水稻根际土壤细菌群落结构的影响

门水平上, 不同浓度盐胁迫下 3 个品种水稻根际土壤细菌群落优势门基本相同, 相对丰度由大到小依次为绿弯菌门、变形菌门、放线菌门、

厚壁菌门和酸杆菌门等, 这与其他学者关于水稻田根际土壤及其他农田土壤细菌群落优势菌门的研究结果^[21-24]相似。属水平上, 3 个品种水稻根际土壤共有的 5 个优势菌属 *norank_f_Anaerolineaceae*、*norank_f_norank_o_SBR1031*、*norank_f_norank_o_SJA-15*、类诺卡氏菌属 (*Nocardioideae*) 和 *Anaerolinea* 均属于绿弯菌门。绿弯菌门在水稻根际土壤细菌群落中相对丰度最高, 这可能与试验稻田土壤偏酸性和长期淹水导致甲烷含量较高有关。因为绿弯菌门是一种甲烷氧化菌, 可以进行有氧和无氧呼吸, 在稻田土壤甲烷转化和碳循环中起着重要作用。研究证实, 绿弯菌门喜低盐和高盐土壤^[25]。0.3% NaCl 和 0.6% NaCl 处理中, 3 个品种水稻根际土壤中的浮霉菌门相对丰度大于 1%, 这可能与盐胁迫下水稻根际土壤厌氧氨氧化和反硝化作用增强有关。已有研究表明, 浮霉菌门属生态友好型微生物, 其某些属的细菌能够在缺氧环境下利用亚硝酸盐 (NO_2^-) 氧化铵离子 (NH_4^+) 生成氮气来获得能量, 被称作

厌氧氨氧化菌^[26-27]。浮霉菌门还具有反硝化功能,ZHOU 等^[28]研究发现农田系统浮霉菌门群落增加,可能与其参与反硝化作用有关系。盐度是影响浮霉菌门种群分化的关键因素^[29],正向驱动浮霉菌门种群分布^[30]。

根际土壤微生物的数量和种类是影响植物生长发育和健康状况的重要因素^[31-32]。研究认为,作物根际广泛分布着各类能够提高作物耐盐能力的益生菌,但可能具有高度的宿主特异性^[33]。本研究中不同盐胁迫处理下,B1、B3和B6品种水稻根际土壤细菌群落结构组成存在差异,且富集的物种不同,其中B6品种水稻根际土壤细菌群落丰富度较高,且富集物种相对较多,这些差异菌群可能是耐盐水稻适应高盐恶劣环境的重要菌群。如0.6% NaCl处理下B6品种根际土壤丰度较高或富集的暖发菌门是厌氧菌,嗜热、嗜盐;酸杆菌门大多为嗜酸菌,具有特定的驱动作用及生态功能,对环境因子响应较为敏感^[34];芽单胞菌门参与有机物分解、固氮、抑制有害微生物等,且在高盐土壤中占主导地位^[35];热微菌目和KD4-96属绿弯菌门参与有机物分解、碳氮循环等重要生态过程;鞘鞍醇单胞菌属能产生一些激素和代谢物,促进植物生长发育和提高植物对盐胁迫的耐受性^[36]。

4 结论

研究表明,盐胁迫尤其高盐胁迫(0.6% NaCl)影响水稻根际土壤细菌群落的丰度和结构组成,不同品种水稻根际土壤细菌群落的丰度和结构存在差异,富集的物种数量和种类亦不同,其中B6品种根际土壤细菌群落丰度较高,且富集物种相对较多,认为沿海滩涂盐渍化土地种植B6品种水稻有利于根际土壤优势细菌群落的形成。本研究筛选出适宜沿海滩涂盐渍化土地种植的水稻品种,可为利用微生物改良盐渍化土地提供科学依据。

参考文献

- [1] 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.
YANG J S. Development and prospect of the research on salt-affected soils in China[J]. Acta Pedologica Sinica, 2008, 45(5): 837-845. (in Chinese)
- [2] 张冬明, 张文, 郑道君, 吉清妹, 吴宇佳, 潘孝忠, 符传良, 王钟友, 谢良商. 海水倒灌农田土壤盐分空间变异特征[J]. 土壤, 2016, 48(3): 621-626.
- [3] ZHANG D M, ZHANG W, ZHENG D J, JI Q M, WU Y J, PAN X Z, FU C L, WANG Z Y, XIE L S. Spatial variability of surface soil salinity of farmland by seawater[J]. Soils, 2016, 48(3): 621-626. (in Chinese)
- [4] YEO A R, FLOWERS T J. Salinity resistance in rice (*Oryza sativa* L.) and a pyramiding approach to breeding varieties for saline soils[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1986, 13(1): 161-173.
- [5] 周玉杰, 贺治洲, 龙开意, 林秋云, 胡伟, 谢振宇. 盐胁迫对热带水稻生长、生理生化特性及产量构成的影响[J]. 热带作物学报, 2023, 44(12): 2520-2527.
ZHOU Y J, HE Z Z, LONG K Y, LIN Q Y, HU W, XIE Z Y. Effects of salt stress on the growth, physiological and biochemical indices characteristics and yield composition of tropical rice[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2023, 44(12): 2520-2527. (in Chinese)
- [6] RODRIGUEZ P A, ROTHBALLE R M, CHOWDHURY S P, NUSSBAUMER T, FALTER-BRAUN P. Systems biology of plant-microbiome interactions[J]. Molecular Plant, 2019, 12: 804-821.
- [7] 吴波, 冯凯, 职晓阳, 何强, 许玫英, 邓晔, 肖凡书, 汪善全, 于玲, 鲁祺鸿, 连英丽, 罗丽娟, 原珂, 陈保卫, 颜庆云, 仇荣亮, 栾天罡, 贺志理. 环境微生物组多样性及功能研究进展[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2017, 56(5): 1-11.
WU B, FENG K, ZHI X Y, HE Q, XU M Y, DENG Y, XIAO F S, WANG S Q, YU L, LU Q H, LIAN Y L, LUO L J, YUAN K, CHEN B W, YAN Q Y, QIU R L, LUAN T G, HE Z L. Progresses in environmental microbiome diversity and function research[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2017, 56(5): 1-11. (in Chinese)
- [8] CHOI K, KHAN R, LEE S W. Dissection of plant microbiota and plant-microbiome interactions[J]. Journal of Microbiology, 2021, 59(3): 281-291.
- [9] CHANDRASEKARAN M, BOUGHATTAS S, HU S, OH S H, SA T. A meta-analysis of arbuscular mycorrhizal effects on plants grown under salt stress[J]. Mycorrhiza, 2014, 24(8): 611-625.
- [10] XUN W B, SHAO J H, SHEN Q R, ZHANG R. Rhizosphere microbiome: functional compensatory assembly for plant fitness[J]. Computational and Structural Biotechnology Journal, 2021, 19: 5487-5493.
- [11] 邱洁, 侯怡铃, 徐丽丽, 钱叶, 丁祥. 不同品种桑树根际土壤细菌多样性的高通量测序分析[J]. 南方农业学报, 2019, 50(3): 585-592.
QIU J, HOU Y L, XU L L, QIAN Y, DING X. High throughput sequencing analysis of rhizosphere soil bacteria diversity in different mulberry varieties[J]. Journal of Southern Agriculture, 2019, 50(3): 585-592. (in Chinese)

- [11] ZAHIR Z A, GHANI U, NAVEED M, NADEEM S M, ASGHAR H N. Comparative effectiveness of *Pseudomonas* and *Serratia* sp. containing ACC-deaminase for improving growth and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under salt-stressed conditions[J]. Archives of Microbiology, 2009, 191(5): 415-424.
- [12] YUAN Z, DRUZHININA I S, LABBE J, REDMAN R, QIN Y, RODRIGUEZ R, ZHANG C, TUSKAN G A, LIN F. Specialized microbiome of a halophyte and its role in helping non-host plants to withstand salinity[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 1-13.
- [13] 王艮梅, 黄松杉, 郑光耀, 项卫东, 陈容. 菌渣作为土壤调理剂资源化利用的研究进展[J]. 土壤通报, 2016, 47(5): 1273-1280.
WANG G M, HUANG S S, ZHENG G Y, XIANG W D, CHEN R. Advance in beneficial use of spent mushroom substrate as soil conditioner[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2016, 47(5): 1273-1280. (in Chinese)
- [14] WANG G, WENG L Y, HUANG Y X, LING Y, ZHEN Z, LIN Z, HU H Q, LI C Y, GUO J F, ZHOU J L, CHEN S, JIA Y, REN L. Microbiome-metabolome analysis directed isolation of rhizobacteria capable of enhancing salt tolerance of Sea Rice 86[J]. Science of the Total Environment, 2022, 843: 156817.
- [15] TIAN L, SHI S H, MA L N, NASIR F, LI X J, PHAN TRAN L S, TIAN C J. Co-evolutionary associations between root associated microbiomes and root transcriptomes in wild and cultivated rice varieties[J]. Plant Physiology Biochemistry, 2018, 128: 134-141.
- [16] 李小兵, 黎华寿, 张泽民, 陈桂葵. 水稻盐胁迫研究进展[J]. 广东农业科学, 2014, 41(12): 6-11.
LI X B, LI H S, ZHANG Z M, CHEN G K. Research progress on salt-stress in rice[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2014, 41(12): 6-11. (in Chinese)
- [17] 王才林, 张亚东, 赵凌, 路凯, 朱镇, 陈涛, 赵庆勇, 姚姝, 周丽慧, 赵春芳, 梁文化, 孙明法, 严国红. 耐盐碱水稻研究现状、问题与建议[J]. 中国稻米, 2019, 25(1): 1-6.
WANG C L, ZHANG Y D, ZHAO L, LU K, ZHU Z, CHEN T, ZHAO Q Y, YAO S, ZHOU L H, ZHAO C F, LIANG W H, SUN M F, YAN G H. Research status, problems and suggestions on salt-alkali tolerant rice[J]. China Rice, 2019, 25(1): 1-6. (in Chinese)
- [18] SCHLOSS P D, WESTCOTT S L, RYABIN T, HALL J, HARTMANN M, HOLLISTER E, LESNIEWSKI R, OAKLEY B, PARKS D, ROBINSON C. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities[J]. Applied & Environmental Microbiology, 2009, 75: 7537.
- [19] SEGATA N, IZARD J, WALDRON L, GEVERS D, MIROPOLSKY L, SGARRETT W, HUTTENHOWER C. Metagenomic biomarker discovery and explanation[J]. Genome Biology, 2011, 12: R60.
- [20] WU F Z, BAO J, LIU S Q. Effects of salt stress on rhizospheric soil bacterial community structure and cucumber yield[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2010, 37(5): 741-748.
- [21] 许忠伟, 刘春月, 石佳悦, 邵霞, 宋宇. 稻蟹共作田不同生育期水稻根际土壤细菌群落结构和功能分析[J]. 中国稻米, 2022, 28(4): 61-66.
XU Z W, LIU C Y, SHI J Y, SHAO X, SONG Y. Analysis of bacterial community structure and function in rice rhizosphere soil at different growth stages in rice-crab co cropping paddy field[J]. China Rice, 2022, 28(4): 61-66. (in Chinese)
- [22] MA B, GONG J. A meta-analysis of the publicly available bacterial and archaeal sequence diversity in saline soils[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2013, 29(12): 2325-2334.
- [23] LOREDANA C, GIOVANNI B, FLAVIA P, GIUSEPPE L P, CARMELO D, ANNA B. Salinity and bacterial diversity: to what extent does the concentration of salt affect the bacterial community in a saline soil[J]. PLoS One, 2014, 9(9): e106662.
- [24] PENG Z H, QIAN X, LIU Y, LI X M, GAO H, AN Y N, QI J J, JIANG L, ZHANG Y R, CHEN S, PAN H B, CHEN B B, LIANG C L, VAN DER HEIJDEN MARCEL G A, WEI G H, JIAO S. Land conversion to agriculture induces taxonomic homogenization of soil microbial communities globally[J]. Nature Communications, 2024, 15: 3624.
- [25] ZHAO Q Q, BAI J H, GAO Y C, ZHAO H X, ZHANG G L, CUI B S. Shifts in the soil bacterial community along a salinity gradient in the Yellow River Delta[J]. Land Degradation & Development, 2020, 31: 2255-2267.
- [26] NIE S A, LEI X M, ZHAO L X, WANG Y, LI F. Response of activity, abundance, and composition of anammox bacterial community to different fertilization in a paddy soil[J]. Biology and Fertility of Soils, 2018, 54(8): 977-984.
- [27] DE COCKER P, BESSIERE Y, HERNANDEZ-RAQUET G, DUBOS S, MOZO I, GAVAL G, CALIGARIS M, BARILLON B. Enrichment and adaptation yield high anammox conversion rates under low temperatures[J]. Bioresource Technology, 2018, 250: 505-512.
- [28] ZHOU X, WANG Z, JIA H, LI L, WU F. Continuously monocropped Jerusalem artichoke changed soil bacterial community composition and ammonia-oxidizing and denitrifying bacteria abundances[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 705.

- [29] WU Z Y, MENG H, HUANG X W, WANG Q, CHEN W H, GU J D, LEE P H. Salinity-driven heterogeneity toward anammox distribution and growth kinetics[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2019, 103(4): 1953-1960.
- [30] 魏亚茹, 王怡静, 马巧丽, 李千雪, 李传虹, 李新, 夏晶晶, 芦燕, 于景丽, 希尼尼根. 粉粒氮和水分影响浮霉菌门群落的空间分化[J]. *微生物学通报*, 2020, 47(9): 2732-2745.
- WEI Y R, WANG Y J, MA Q L, LI Q X, LI C H, LI X, XIA J J, LU Y, YU J L, XINI N G. Effects of silt particles, ammonia nitrogen and water content on structural and functional differentiation of Plantomycetes communities[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(9): 2732-2745. (in Chinese)
- [31] LENNON J T, JONES E. Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(2): 119-130.
- [32] SUN L, GAO J S, HUANG T, KENDALL J R A, SHEN Q R, ZHANG R F. Parental material and cultivation determine soil bacterial community structure and fertility[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, 91(1): 1-10.
- [33] WIPPEL K, TAO K, NIU Y, ZGADZAJ R, GUAN R, DAHMS E, ZHANG P, JENSEN D B, LOGEMANN E, RADUTOIU S. Host preference and invasiveness of commensal bacteria in the Lotus and *Arabidopsis* root microbiota[J]. *Nature Microbiology*, 2021, 6(9): 1150-1162.
- [34] 刘彩霞, 董玉红, 焦如珍. 森林土壤中酸杆菌门多样性研究进展[J]. *世界林业研究*, 2016, 29(6): 17-22.
- LIU C X, DONG Y H, JIAO R Z. Research progress in acidobacteria diversity in forest soil[J]. *World Forestry Research*, 2016, 29(6): 17-22. (in Chinese)
- [35] GUAN Y, JIANG N, WU Y, YANG Z, YANG W. Disentangling the role of salinity-sodicity in shaping soil microbiome along a natural saline-sodic gradient[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 765: 142738.
- [36] KHAN A L, WAQAS M, ASAF S, KAMRAN M, SHAHZAD R, BILAL S, KHAN M A, KANG S M, KIM Y H, YUN B W. Plant growth-promoting endophyte *Sphingomonas* sp LK11 alleviates salinity stress in *Solanum pimpinellifolium*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 133: 58-69.