

小柴旦盐湖微生物群落的宏基因组学解析

万子合¹, 孙昕玥¹, 龙启福¹, 朱德锐¹, 李永臻^{1*}, 邢江娃^{2*}

1 青海大学 医学院基础医学部, 青海 西宁

2 遵义医科大学珠海校区 基础教学部, 广东 珠海

万子合, 孙昕玥, 龙启福, 朱德锐, 李永臻, 邢江娃. 小柴旦盐湖微生物群落的宏基因组学解析[J]. 微生物学报, 2026, 66(6): 3020-3040.

WAN Zihe, SUN Xinyue, LONG Qifu, ZHU Derui, LI Yongzhen, XING Jiangwa. Metagenomic analysis of the microbial community in Xiaochaidan Salt Lake[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2026, 66(6): 3020-3040.

摘要: 【目的】解析小柴旦盐湖微生物群落的组成、多样性、功能代谢特征及其与环境因子的关联性, 评估该群落的生态功能及潜在的抗生素抗性基因(antibiotic resistance genes, ARGs)储存库风险。【方法】采集湖水泥混合物样本, 基于宏基因组测序技术, 结合 non-redundant protein database (NR)、clusters of orthologous groups of proteins (COG)、kyoto encyclopedia of genes and genomes (KEGG)、carbohydrate-active enzymes database (CAZy)、comprehensive antibiotic resistance database (CARD)等数据库, 对微生物物种组成、功能基因、代谢通路及抗生素抗性进行注释分析; 利用基于 Hellinger 转化的主成分分析(transformation-based principal component analysis, tb-PCA)探究微生物群落与环境因子的关系。【结果】该盐湖微生物多样性较高(Shannon 指数 5.620–6.112), 共鉴定出 16 850 个物种。细菌(相对丰度 91.89%)以假单胞菌门(57.22%)和拟杆菌门(14.64%)为优势菌门; 古菌(3.77%)以广古菌门(92.64%)为绝对优势类群。病毒与真核群落分别由长尾噬菌体科与腐生性卵菌主导。环境因子关联分析表明, 细菌群落分布主要受 Cl⁻驱动, 而古菌群落则受 Na⁺、Cl⁻和 SO₄²⁻共同驱动。功能注释显示, 氨基酸与碳水化合物代谢最为活跃, 糖基转移酶和糖苷水解酶基因丰度最高。同时, 检出多种抗生素抗性基因, 其中以外排泵机制(如 *novA* 基因)为主。【结论】小柴旦盐湖形成了结构复杂、功能协同的微生物生态系统, 局部离子浓度差异是驱动细菌与古菌生态位分化的核心因素。为适应极端环境, 微生物演化出保守渗透调节与灵活碳代谢相结合的生存策略。该生境中存在大量以主动外排泵为主的抗性基因, 提示高盐环境可能作为 ARGs 的天然储存库, 具有潜在的生态扩散风险。

关键词: 小柴旦盐湖; 微生物多样性; 宏基因组; 生态功能; 基因功能; 遗传进化

资助项目: 国家自然科学基金地区项目(21967018); 遵义医科大学校内博士后培养资金(F-ZH-2025-038)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (21967018) and the Postdoctoral Fellowship Fund of Zunyi Medical University (F-ZH-2025-038).

*Corresponding authors. E-mail: XING Jiangwa, xingjiangwa@zmuzh.edu.cn; LI Yongzhen, liyongzhen885@qhu.edu.cn

Received: 2026-03-02; Accepted: 2026-03-12; Published online: 2026-03-25

Metagenomic analysis of the microbial community in Xiaochaidan Salt Lake

WAN Zihe¹, SUN Xinyue¹, LONG Qifu¹, ZHU Derui¹, LI Yongzhen^{1*}, XING Jiangwa^{2*}

¹ Department of Basic Medical Sciences, School of Medicine, Qinghai University, Xining, Qinghai, China

² Department of Basic Education, Zhuhai Campus of Zunyi Medical University, Zhuhai, Guangdong, China

Abstract: [Objective] To determine the composition, diversity, functional metabolic characteristics, and their association with environmental factors of the microbial community in Xiaochaidan Salt Lake, and to evaluate its ecological functions and potential risk as a reservoir for antibiotic resistance genes (ARGs). [Methods] Metagenomic sequencing was applied to water-sediment mixed samples from the lake. Databases including non-redundant protein database (NR), clusters of orthologous groups of proteins (COG), Kyoto encyclopedia of genes and genomes (KEGG), carbohydrate-active enzymes database (CAZy), and comprehensive antibiotic resistance database (CARD) were used to annotate microbial taxonomy, functional genes, metabolic pathways, and ARGs. Additionally, Hellinger transformation-based principal component analysis (tb-PCA) was conducted to link microbial community structures with environmental factors. [Results] The salt lake exhibited high microbial diversity (Shannon index: 5.620–6.112), with a total of 16 850 identified species. Bacteria dominated the microbial community (relative abundance of 91.89%), mainly represented by *Pseudomonadota* (57.22%) and *Bacteroidota* (14.64%). Archaea (3.77%) were absolutely dominated by *Euryarchaeota* (92.64%). *Siphoviridae* and saprotrophic *Oomycetes* were the most dominant taxa in the viral and eukaryotic communities, respectively. Association analysis with environmental factors demonstrated that bacterial distribution was primarily driven by Cl^- , whereas archaeal community distribution was co-driven by Na^+ , Cl^- , and SO_4^{2-} . Metabolic functions related to amino acid and carbohydrate metabolism were highly active, as reflected by the enrichment of glycosyltransferase and glycoside hydrolase genes. Notably, diverse ARGs were detected, which were primarily conferred by efflux pump systems (e.g., *novA*). [Conclusion] Xiaochaidan Salt Lake harbors a complex and functionally synergistic microbial ecosystem. Local differences in ionic concentrations represent the primary driver of niche differentiation between bacteria and archaea. To adapt to this extreme habitat, indigenous microbes have evolved a strategy that integrates conservative osmoregulation and flexible carbon metabolism. The high abundance of efflux pump-associated ARGs implies that this hypersaline lake serves as a natural reservoir for ARGs, underscoring the potential risk of their ecological dissemination.

Keywords: Xiaochaidan Salt Lake; microbial diversity; metagenome; ecological function; gene function; genetic evolution

嗜盐微生物是一类能适应高盐环境的特殊微生物, 通常其最适生长或代谢需要一定浓

度的盐介质(>0.2 mol/L)^[1], 主要分布于盐湖、盐田、盐沼等极端环境。盐度是导致不同极端

环境中嗜盐微生物多样性及群落组成存在差异的主要因素^[2-3]。根据最适生长 NaCl 浓度的不同, Kushner^[4]将嗜盐微生物划分为:轻度嗜盐微生物(0.2–0.5 mol/L)、中度嗜盐微生物(0.5–2.5 mol/L)、极端嗜盐微生物(2.5–5.2 mol/L)。为适应不同盐度胁迫,各类群进化出了独特的适应机制:轻度嗜盐菌主要依靠调节胞内外离子浓度以维持渗透压来存活;中度嗜盐菌通过选择性地累积相容性物质来适应盐胁迫;极端嗜盐菌(如嗜盐古菌)为应对高盐环境进化出特殊的细胞壁、结构蛋白及代谢系统^[5]。同时,在极端环境下嗜盐微生物可产生多种具有抗菌、抗炎、抗肿瘤、抗氧化等特殊作用的生物活性化合物,如嗜盐菌素(halocin)、胞外多糖(extracellular polymeric substances, EPS)、抗菌多肽、萜类、多聚羟基丁酸(polyhydroxybutyrate, PHB)、四氢嘧啶(ectoine)等^[1]。这些活性化合物在生物医药、食品工业、环境修复生态学、生物塑料及化学工业等领域展现出十分广阔的应用前景^[6-7]。

在高海拔盐湖中广泛栖息着适应性强、物种繁多的嗜盐微生物。已有研究表明,青藏高原盐湖微生物的群落组成与多样性的变化趋势受到多种环境变量的综合制约和影响,盐度、离子组成、酸碱度(pH)及地理距离是影响青藏高原湖泊细菌群落结构与多样性的关键环境因子^[8-9]。Zaitseva 等^[3]和 Yang 等^[10]发现,盐度是影响湖泊生态系统中微生物多样性及其群落结构的关键环境因子,在中高盐盐湖中主要以 α -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)和 γ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)等为优势类群,在淡水及低盐条件下 β -变形菌纲(*Betaproteobacteria*)的相对丰度较高^[11]。青藏高原盐湖根据其主要离子成分可分为3种类型:氯化物型、硫酸盐型(包括硫酸钠和硫酸镁2种亚型)和碳酸盐型^[12]。基于上述划分,3类盐湖中的微生物优势类群可概括如下:硫酸盐型盐湖中,细菌优势类群主要为假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、芽孢杆菌门

(*Bacillota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)^[13-14], 广古菌门(*Euryarchaeota*)是最常见的古菌类群^[15];氯化物型盐湖中,优势菌门以 *Pseudomonadota*、*Bacillota*、*Bacteroidota* 及放线菌门(*Actinomycetota*)为主^[16-17];碳酸盐型盐湖中,古菌占绝对数量优势,以 *Euryarchaeota* 门为主,细菌中 *Bacteroidota* 与 *Pseudomonadota* 为丰度最高的门类^[18-19]。

由于盐湖微生物极端的生长环境难以完全人工模拟,且多数微生物无法单独分离培养,免培养技术是研究盐湖微生物群落结构与功能不可或缺的方法。16S rRNA 基因扩增子测序(amplicon sequencing)作为经典方法,可通过测定特定可变区序列有效鉴定环境样品中的微生物种类组成及其相对丰度^[20]。但该方法存在诸多问题:一是微生物基因功能解析受限;二是方法学偏差会影响物种定量的准确性;三是数据库的可靠性有限,降低了分类判读的准确度。这些问题显著制约了对微生物生态功能的深入探索^[21]。相比之下,宏基因组测序(metagenomics)技术不仅能捕获环境样本中低丰度物种信息,最大限度还原群落真实组成,更能够直接基于 Kyoto encyclopedia of genes and genomes (KEGG, <https://www.kegg.jp/>)、comprehensive antibiotic resistance database (CARD, <https://card.mcmaster.ca/>)等基因数据库解析功能基因分布、挖掘生物合成基因簇(biosynthetic gene clusters, BGCs)及抗生素抗性基因,揭示微生物的环境适应机制与种间相互作用^[22-23],为深入解构高盐环境微生物组的结构与功能关系提供了理想工具。

小柴旦盐湖位于青海省海西州柴达木盆地的东北边缘(37°48'–37°54'N, 95°47'–95°56'E),湖区平均海拔约 3 171 m,总盐度为 108.82–113.84 g/L, pH 值 7.8–8.2, 主要离子组成为 Na⁺、Mg²⁺、Cl⁻和 SO₄²⁻,属于典型的硫酸镁亚型盐湖^[24-25]。近年来,围绕小柴旦盐湖的研究集中在微生物适应性机制^[26]、种群多样性与微生物资源开发潜力^[27]、环境特征与生物分

布的相互作用^[28]等方面。目前,关于盐湖微生物群落在微观尺度上如何受核心理化因子驱动并产生生态位分化,群落底层的碳代谢网络如何重构以适应极端渗透压胁迫,以及高盐环境下抗生素抗性基因(antibiotic resistance genes, ARGs)的赋存与传播规律,目前仍缺乏系统性的宏基因组学解析。

本研究以小柴旦盐湖-泥混合物为分析样本,基于宏基因组测序技术系统地解析微生物群落的组成、分布特征及生化代谢功能,重点解析细菌与古菌的群落组成及其环境驱动机制,挖掘群落核心代谢通路的极端环境适应策略,并全面评估生境中 ARGs 的主要抗性机制及潜在生态风险。本研究以期有助于丰富青藏高原硫酸镁亚型盐湖在微生态网络与功能方面的基础研究,深化对极端环境微生物生态演化机制的认知,并为评估全球环境变化背景下盐化水体中 ARGs 的生态扩散风险提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 样本采集及理化指标测定

本研究于 2020 年 8 月采集小柴旦盐湖(海拔 3 128 m, 37°27'47"N, 95°34'36"E)的水-泥混合样本(19.3 °C, pH 7.68)。采样深度为水下 10–40 cm,共设置 4 个采样点,各采样点间距约 100 m,分别标记为 XCD-1、XCD-2、XCD-3 与 XCD-4。部分水样送交上海微谱化工技术服务有限公司,检测总盐度(total salinity, TS)、总碳(total carbon, TC)、总氮(total nitrogen, TN)及无机离子(Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、CO₃²⁻、Cl⁻)等理化指标,其余样品经预处理后用于宏基因组测序分析。

1.2 样品 DNA 提取与测序

将水样通过 0.22 μm 孔径的水系滤膜进行过滤。随后,对滤膜进行物理破碎,并参照 DNeasy[®] PowerSoil[®] Pro Kit (Qiagen 公司)操作流程完成样本基因组 DNA 提取,通过 1% 琼脂糖

凝胶电泳评估样本 DNA 分子的完整性。使用 NanoDrop 分光光度计(ThermoFisher Scientific 公司)测定 OD₂₆₀/OD₂₈₀ 比值,以验证样本 DNA 纯度;同步利用 Quantus[™] 微型荧光仪(Promega 公司)分析测定 DNA 浓度。经质控验证的有效样本,委托上海美吉生物医药科技有限公司完成宏基因组测序。本研究所获得的宏基因组原始测序数据已提交至 NCBI 的 sequence read archive (SRA)数据库(登录号为 PRJNA1433262),各样本对应的 BioSample ID 依次为 SAMN56360487–SAMN56360490。

1.3 数据处理

原始测序序列(raw reads)的接头修剪与低质量碱基剔除工作利用 Fastp 软件(<https://github.com/OpenGene/fastp>)完成^[29]。为确保下游分析的准确性,进一步剔除平均质量分数低于 20 且片段长度不足 50 bp 的冗余序列,从而获取高质量序列(clean reads)。随后,采用 FLASH 软件(<https://ccb.jhu.edu/software/FLASH/>)将质控达标的片段拼接组装为长度 ≥300 bp 的重叠群(contigs)^[30]。基于 N50/N90 指标评估 contigs 质量后,利用 Prodigal 软件(<https://github.com/hyattprodigal/Prodigal>)对高质量的 contigs 进行开放阅读框(open reading frame, ORF)预测^[31]。

1.4 非冗余基因集构建及注释

通过 CD-HIT 软件(<http://weizhong-lab.ucsd.edu/cd-hit/>)对测序得到的样品基因序列进行聚类,将参数 identity 与 coverage 均设置为 90%^[32]。选取各聚类中最长的基因作为代表序列,从而构建 unigenes。利用 non-redundant protein database (NR, <https://ftp.ncbi.nlm.nih.gov/blast/db/FASTA/>)、clusters of orthologous groups of proteins (COG, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/COG/>)、KEGG、carbohydrate-active enzymes database (CAZy, <http://www.cazy.org/>)、CARD 等数据库对 unigenes 进行注释分析。

使用 Diamond 软件 (<https://github.com/bbuchfink/diamond>) 将 unigenes 与 NR 数据库比对 (参数设置为 $E\text{-value} \leq 1 \times 10^{-5}$)^[33], 结合 NR 数据库对应的分类学信息库获得物种注释。根据比对结果计算基因丰度, 并在物种水平聚合, 最终获得各样本在不同分类学层级 (界、门、纲、目、科、属、种) 的物种和丰度信息。基于 KEGG 数据库进行基因功能注释并解析代谢通路丰度特征, 在物种组成和基因功能 2 个层面对基因丰度数据开展统计比较与可视化分析。利用 CAZy 数据库 (v5.0), 经 hmmscan 工具 (<http://hmmer.org/>) 比对 ($E\text{-value} \leq 1 \times 10^{-5}$) 获得碳水化合物活性酶注释, 并据此计算相应丰度^[34]; 抗生素抗性基因注释则通过 BLASTp (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) 对 CARD 数据库进行严格比对完成^[35]。

1.5 群落变异与环境因子关联分析

为消除占据绝对高丰度的细菌 (91.89%) 对低丰度古菌造成的稀释效应 (swamping effect), 防止真实生态分布规律被掩盖, 本研究将细菌与古菌的核心优势属拆分为独立的分析模块。

由于本研究样本量较小且环境因子较多, 直接使用常规的冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 容易导致模型过拟合。此外, 不同优势微生物的丰度数量级差异极其悬殊, 若直接使用常规欧氏距离进行分析易产生群落结构评估偏差。鉴于 Hellinger 转化在处理包含大量零值和不同数量级数据的物种丰度矩阵时具有优势^[36], 本研究采用基于此转化的主成分分析 (transformation-based principal component analysis, tb-PCA) 进行分析。在 R 语言中使用 vegan 包的 envfit 函数^[37], 经 999 次蒙特卡洛置换检验 (permutation test), 将标准化后的环境因子向量投影到 tb-PCA 图中。通过这种方式筛选出解释度 (R^2) 较高且具有统计学意义的核心环境因子, 进而明确影响这两大类群分布的主要理化因素。

2 结果与分析

2.1 理化特征

小柴旦盐湖采样点水体的主要理化分析结果显示, TS 为 102.62 g/L, TC、TN 和 TP 分别为 7.80、71.93、0.42 mg/L。该湖水中 Cl^- 、 SO_4^{2-} 及 Na^+ 等离子浓度较高, 依次为 40.38、22.02、32.09 g/L; 其余离子 Mg^{2+} 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 CO_3^{2-} 分别为 1.69、0.59、0.46、0.13 g/L。

2.2 测序结果

如表 1 所示, 各样本经质控后保留的高质量 reads 比例均超过 97.00%, 有效数据量在 11.62–14.84 Gb 之间。对样本数据进行拼接组装与基因预测 (表 2), 各样本的 N50 值处于 780–1 103 bp 之间, 预测基因的平均长度集中在 466–498 bp, 测序与组装数据质量良好。

2.3 物种分布

2.3.1 群落组成

宏基因组共鉴定出 16 850 个物种, 涵盖 8 界 134 门 297 纲 755 目 1 412 科 3 433 属。在样本中检测到细菌、古菌、病毒和真菌等多种微生物类群, 其中细菌占优势 (91.89%), 其次为古菌、病毒和真核生物 (图 1)。

在门水平上 (图 2A), 细菌以 *Pseudomonadota* (57.22%) 为主要的优势菌群, 其余依次为 *Bacteroidota* (14.64%)、*Actinomycetota* (8.64%)、浮霉状菌门 (*Planctomycetota*, 3.32%)、疣微菌门 (*Verrucomicrobiota*, 2.83%)、unclassified_d_Bacteria (2.00%)、*Bacillota* (2.00%)、蓝细菌门

表1 样本宏基因组测序结果

Table 1 Metagenomic sequencing results of samples

Sample	Raw reads	Clean reads	Effective rate/%	Clean data/Gb
XCD-1	99 642 084	98 410 904	98.76	14.84
XCD-2	85 128 874	83 792 532	98.43	12.63
XCD-3	86 824 520	85 675 104	98.68	12.92
XCD-4	79 315 756	77 203 052	97.34	11.62

表2 样本测序拼接组装及基因预测结果

Table 2 Sample sequencing, assembly, and gene prediction results

Sample	Contigs	Contigs bases/Gb	N50/bp	Max contigs/kb	ORFs	Total gene length/Gb	Average gene length/bp
XCD-1	1 327 841	1.09	936	808.64	1 907 229	0.95	498
XCD-2	1 138 513	0.82	780	323.60	1 533 842	0.72	466
XCD-3	1 281 617	1.00	867	296.89	1 795 434	0.87	484
XCD-4	561 387	0.49	1 103	433.44	830 369	0.41	496

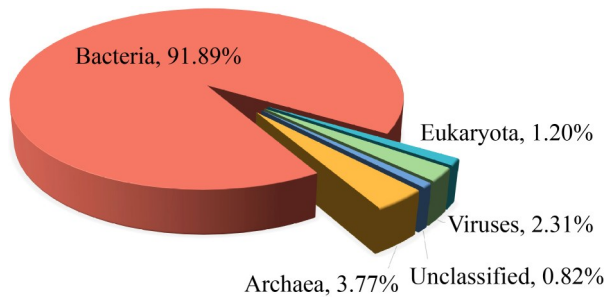


图1 物种分布占比

Figure 1 Species distribution proportion.

(*Cyanobacteriota*, 1.87%)、出芽单胞菌门 (*Gemmatimonadota*, 1.62%)、奇异球菌门 (*Deinococcota*, 1.28%) 及其他 (others, 5.52%); 古菌群落中以 *Euryarchaeota* 为绝对优势类群, 其相对丰度为 92.64%。此外, 还检测到 unclassified_d_Archaea (4.88%)、嗜热多形菌门 (*Thermoproteota*, 1.03%) 及其他 (others, 1.45%) 等 (图 2E)。

在纲水平上 (图 2B), *Alphaproteobacteria* (25.20%) 与 *Gammaproteobacteria* (21.83%) 是细菌优势菌纲, 其余依次为 δ -变形菌纲 (*Deltaproteobacteria*, 6.63%)、放线菌纲 (*Actinomycetes*, 6.23%)、黄杆菌纲 (*Flavobacteriia*, 6.08%)、浮霉状菌纲 (*Planctomycetia*, 2.83%)、噬纤维菌纲 (*Cytophagia*, 2.82%)、拟杆菌纲 (*Bacteroidia*, 2.71%) 及 *Betaproteobacteria* (2.66%) 等。古菌优势菌纲为广古菌门下的需盐小杆菌纲 (*Halobacteria*, 83.28%); 此外, 还包括 unclassified_d_Archaea (4.88%)、甲烷微菌纲 (*Methanomicrobia*, 3.67%)、unclassified_p__

Euryarchaeota (2.85%)、热原体纲 (*Thermoplasmata*, 1.07%) 及其他 (others, 4.25%) (图 2F)。

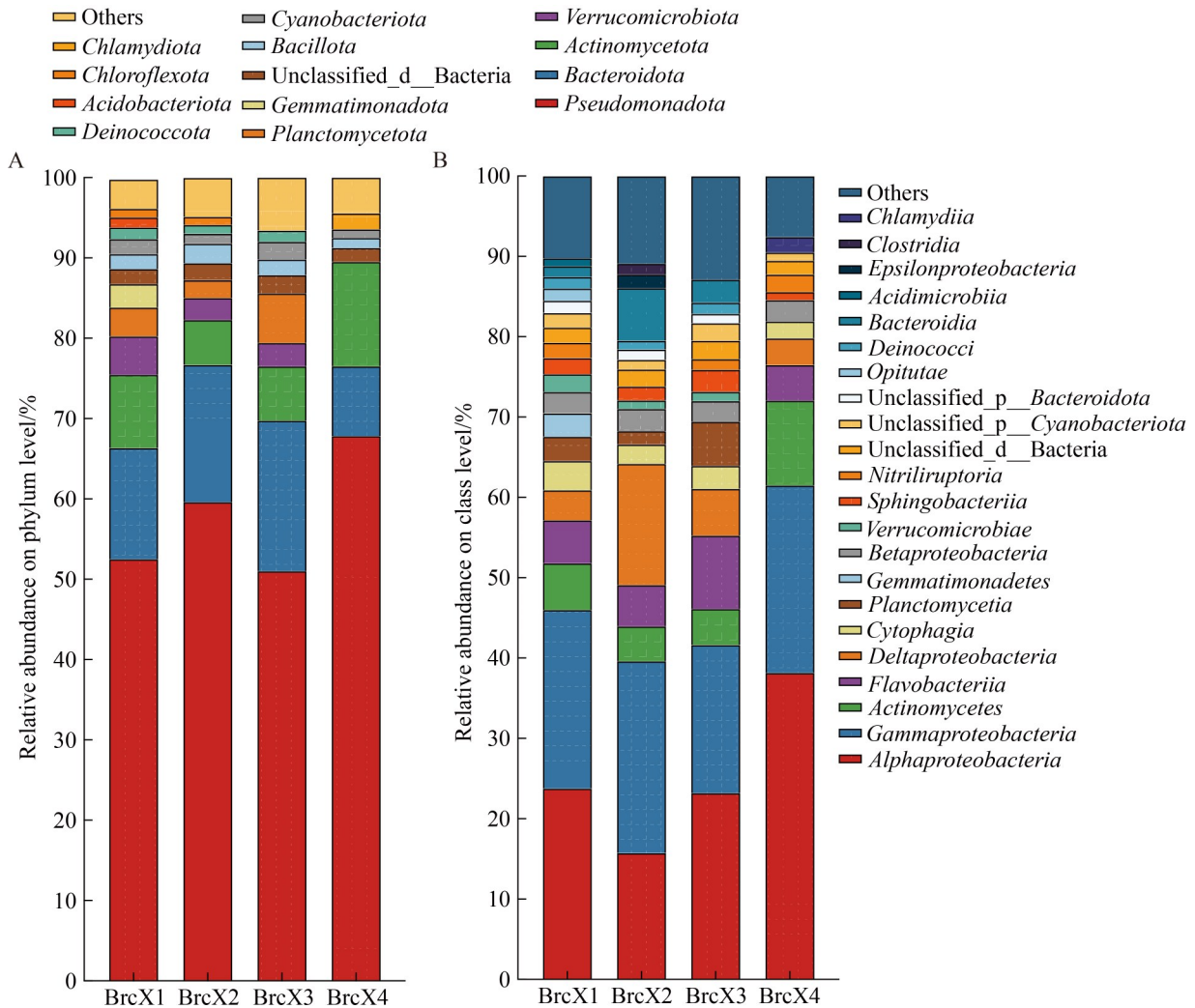
在科水平上 (图 2C), 细菌丰度较高的依次为红细菌科 (*Rhodobacteraceae*, 13.53%)、unclassified_c_Gammaproteobacteria (6.18%)、黄杆菌科 (*Flavobacteriaceae*, 4.20%)、红螺菌科 (*Rhodospirillaceae*, 2.66%)、浮霉状菌科 (*Planctomycetaceae*, 2.58%)、微杆菌科 (*Microbacteriaceae*, 2.15%)、海绵杆菌科 (*Spongiibacteraceae*, 2.05%)、unclassified_d_Bacteria (1.98%)、生丝单胞菌科 (*Hyphomonadaceae*, 1.60%)、unclassified_o_Myxococcales (1.57%)、解脲菌科 (*Nitriiliruptoraceae*, 1.54%) 等; 古菌的核心优势菌科为需盐小杆菌科 (*Halobacteriaceae*, 56.03%), 其次为富盐菌科 (*Haloferacaceae*, 14.34%) 和无色需碱菌科 (*Natrialbaceae*, 12.12%)、unclassified_d_Archaea (4.88%)、unclassified_p_Euryarchaeota (2.85%)、甲烷八叠球菌科 (*Methanosarcinaceae*, 1.87%) 及其他 (others, 7.90%) (图 2G)。

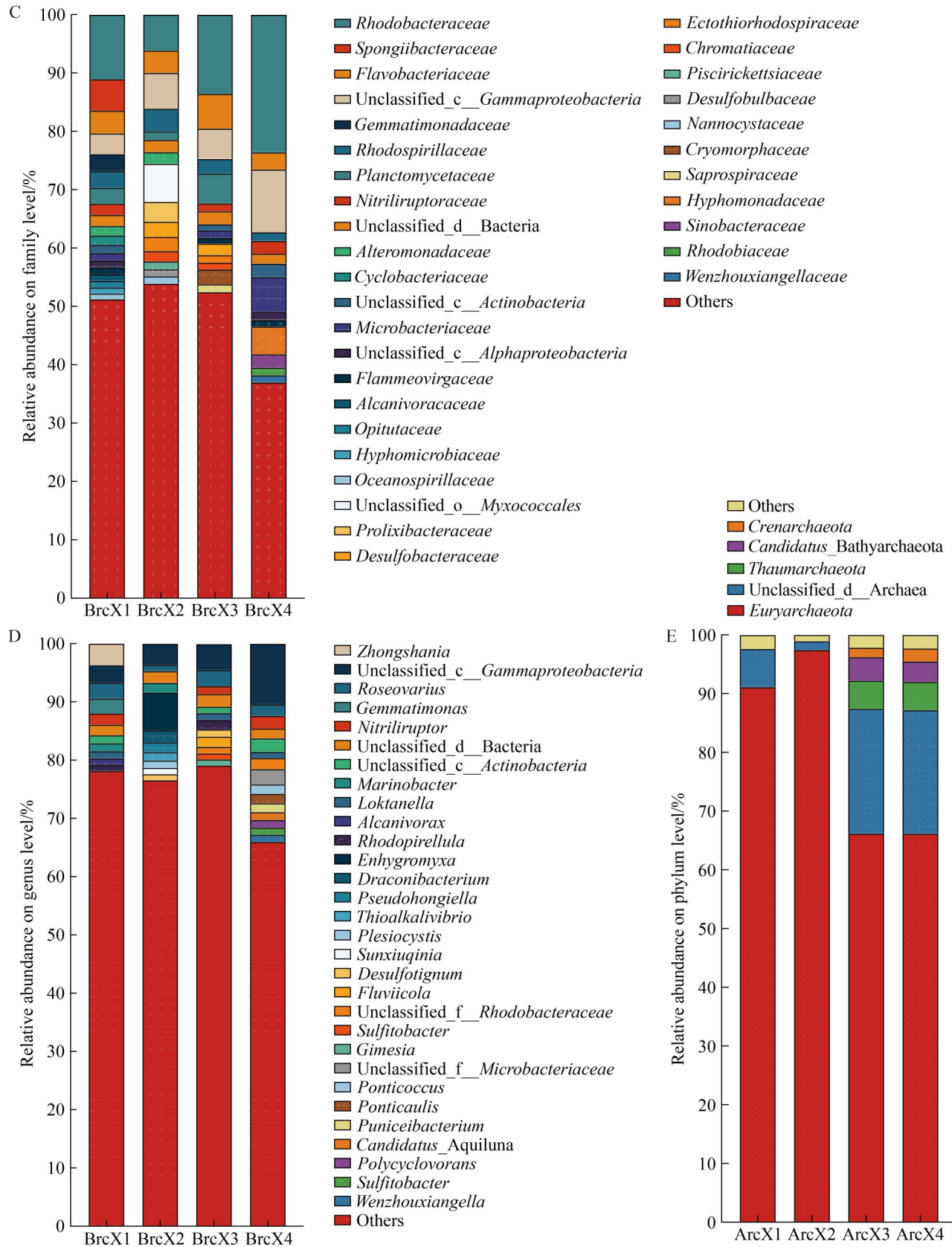
在属水平上 (图 2D), 细菌优势菌属依次为 unclassified_c_Gammaproteobacteria (5.20%)、玫瑰变色菌属 (*Roseovarius*, 2.22%)、unclassified_d_Bacteria (1.93%)、硝解脲杆菌属 (*Nitriiliruptor*, 1.54%)、水黏细菌属 (*Enhygromyxa*, 1.49%)、unclassified_c_Actinobacteria (1.40%)、中山站菌属 (*Zhongshania*, 1.34%)、出芽单胞菌属 (*Gemmatimonas*, 1.12%)、海杆菌属 (*Marinobacter*, 1.06%)、unclassified_f_Rhodobacteraceae (1.03%)、

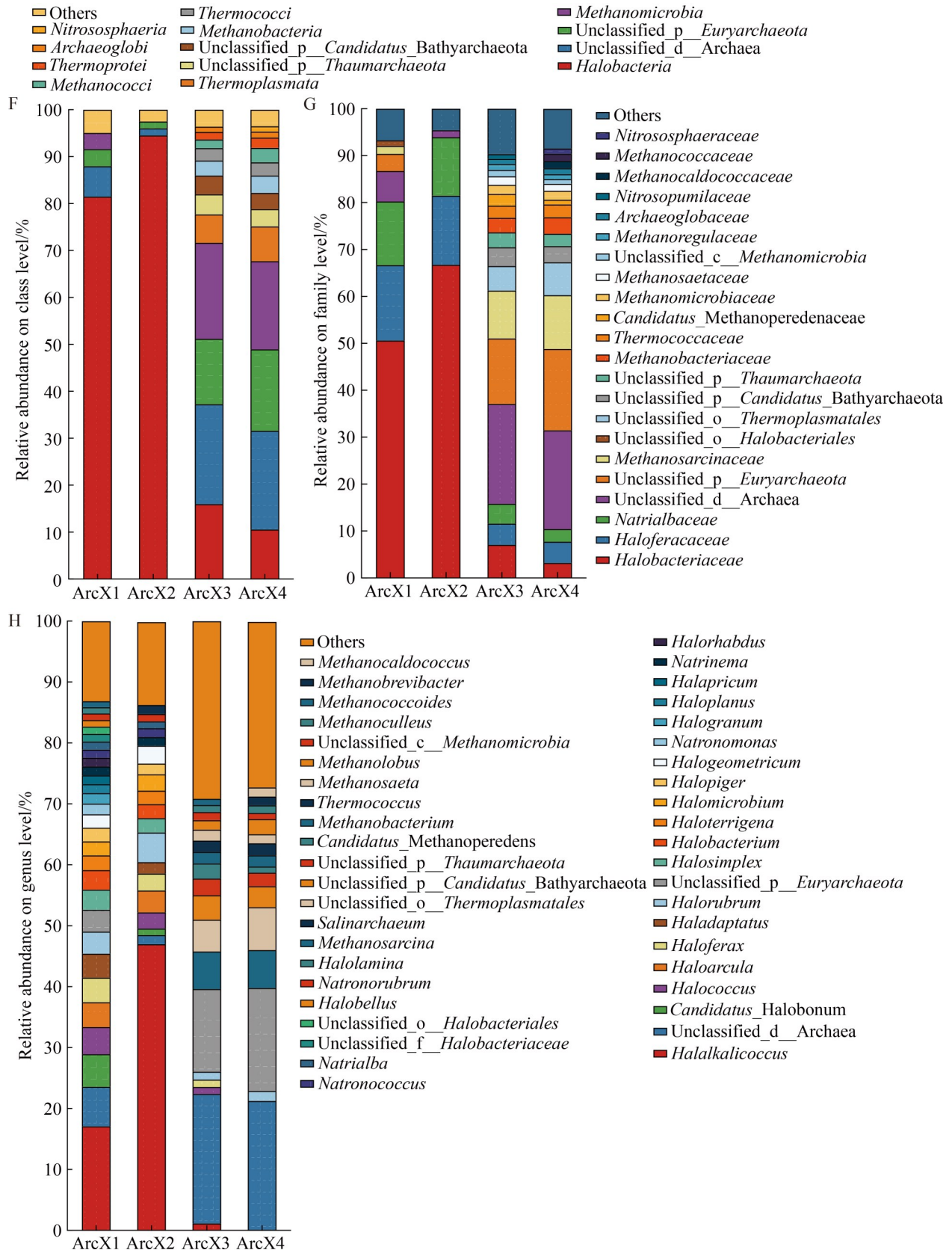
unclassified_f_Microbacteriaceae (1.01%)及其他 (others, 80.68%)。古菌相对丰度较高的依次为盐碱球菌属(*Halalkalicoccus*, 32.67%)、unclassified_d_Archaea (4.88%)、盐红菌属 (*Halorubrum*, 4.13%)、盐盒菌属(*Haloarcula*, 3.50%)、盐球古菌属(*Halococcus*, 3.14%)、富盐菌属(*Haloferax*, 3.07%)、unclassified_p_Euryarchaeota (2.79%)、唯盐菌属 (*Halosimplex*, 2.53%)、候选盐棒菌属 (*Candidatus Halobonum*, 2.50%)、适盐菌属 (*Haladaptatus*, 2.49%)、盐几何形菌属 (*Halogeometricum*, 2.47%)、盐微菌属 (*Halomicrobium*, 2.34%)等(图 2H)。

除原核微生物外, 病毒与真核生物也是小

柴旦盐湖生态系统中的重要组成部分(图 2I、2J)。病毒方面, 长尾噬菌体科(Siphoviridae)、藻类 DNA 病毒科(Phycodnaviridae)和肌尾噬菌体科(Myoviridae)占据前三。短尾噬菌体科(Podoviridae)及拟态病毒科(Mimiviridae)紧随其后。从功能层面看, Siphoviridae 等噬菌体主要通过裂解细菌来控制原核生物量; 而 Phycodnaviridae 和 Mimiviridae 的富集意味着二者通过调控真核藻类及原生生物种群, 进而驱动着碳元素的生物地球化学循环。真核群落呈现出由类真菌的卵菌主导, 藻类与黏菌共存的独特格局。在丰度排名前 5 的优势属中, 疫霉属(*Phytophthora*)、丝囊霉属(*Aphanomyces*)和水







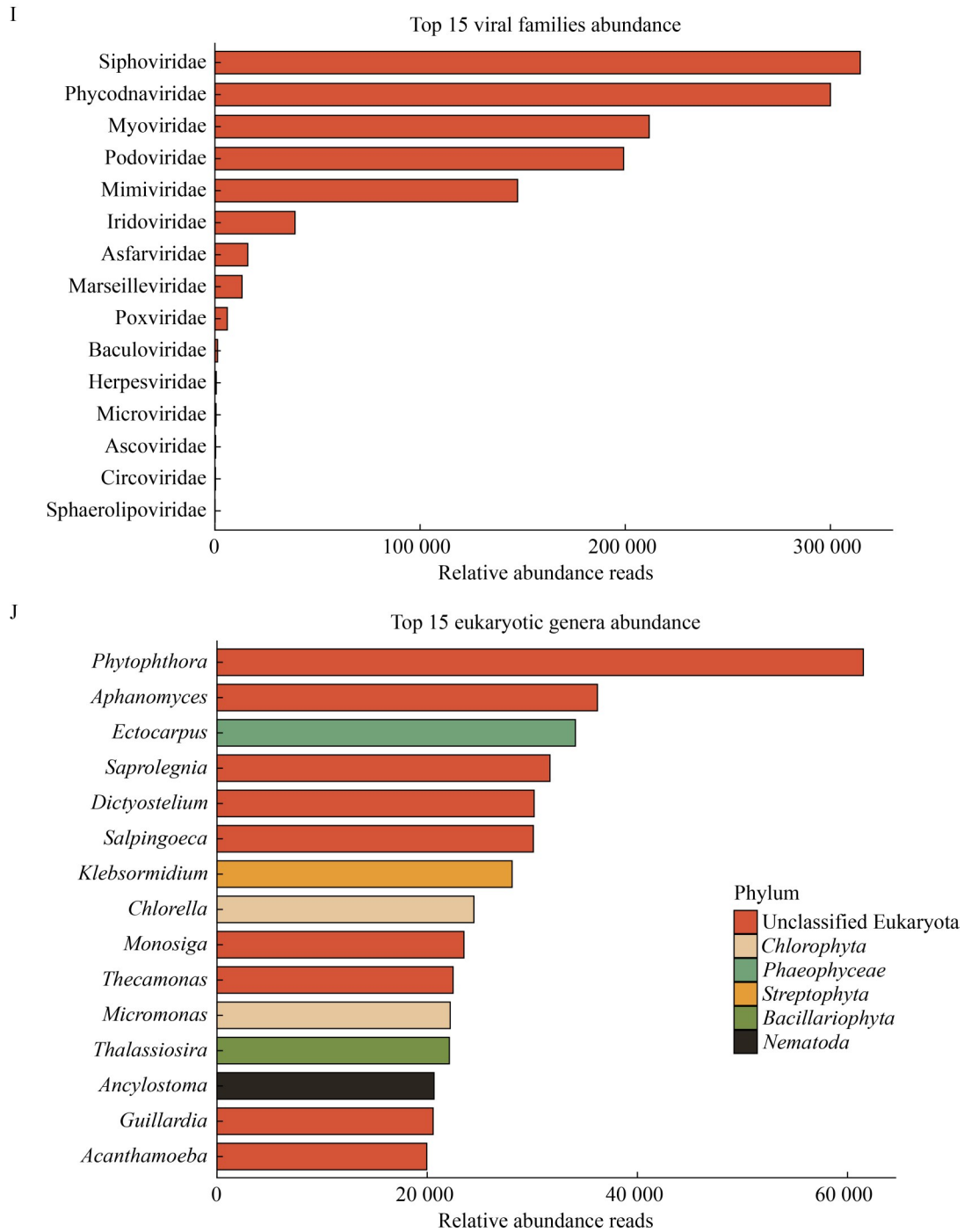


图2 小柴旦盐湖中的微生物群落结构组成

Figure 2 Microbial community structure in Xiaochaidan Salt Lake. A, B, C, D denote the bacterial community composition at the phylum, class, family and genus levels in the four samples, respectively; E, F, G, H denote the archaeal community composition at the phylum, class, family and genus levels in the four samples, respectively; I and J denote the viral community composition at the family level and the eukaryotic community composition at the genus level, respectively.

霉属(*Saprolegnia*)均属于卵菌纲(*Oomycetes*), 主要以腐生或寄生方式分解有机碎屑, 是驱动盐湖有机质降解的关键力量。位列第3的褐藻纲水云属(*Ectocarpus*)承担了主要的初级生产任务, 通过光合作用固定碳源; 而排名第5的黏菌门(*Mycetozoa*)网柄菌属(*Dictyostelium*)为一种捕食性黏菌, 通过摄食细菌进一步疏通了微食物环的能量流动通道。

2.3.2 α 多样性分析

如表3所示, 所有样本的覆盖度(coverage)均大于0.99, 且ACE、Chao1和Sobs值的一致性证实样本中的物种近乎被完整捕获。各样本的Sobs指数为3044–3149, Shannon指数分布在5.620–6.112之间, Simpson指数处于0.006–0.015的较低水平。

2.4 盐湖样本及微生物群落与环境因子关联性分析

在细菌群落中(图3A), 两轴累计解释了

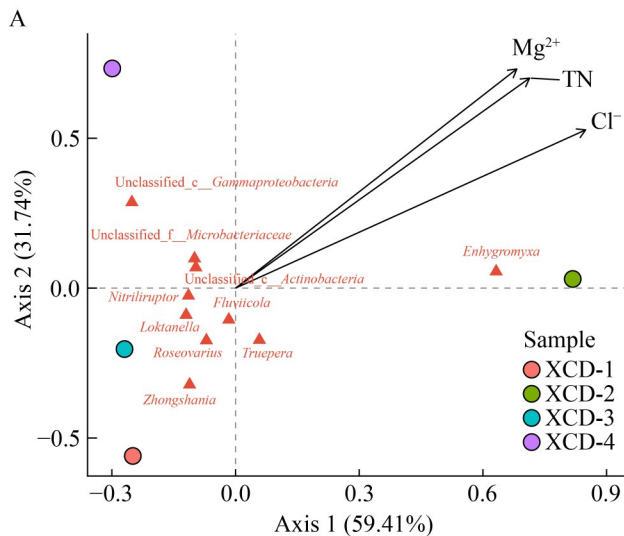


表3 微生物 α 多样性统计

Table 3 Microbial alpha diversity statistics

Sample	Sobs	ACE index	Chao1 index	Shannon index	Simpson index	Coverage index
XCD-1	3 149	3 149	3 149	6.112	0.006	>0.99
XCD-2	3 059	3 059	3 059	5.941	0.010	>0.99
XCD-3	3 086	3 086	3 086	6.111	0.006	>0.99
XCD-4	3 044	3 044	3 044	5.620	0.015	>0.99

91.15%的总变异。envfit置换检验结果表明, 在有限的样本量下, Cl^- ($R^2=0.9997$, $P=0.0417$)呈现出显著的相关性, 是影响细菌群落分布的主要环境因子; Mg^{2+} ($R^2=1.0000$, $P=0.0833$)和TN ($R^2=0.9995$, $P=0.0833$)也表现出较强的关联趋势。在物种分布上, *Enhymyromyxa*及unclassified_c_Gammaproteobacteria等优势细菌类群与上述因子向量方向基本一致, 呈正相关。古菌群落对环境因子的响应则呈现出不同的模式(图3B)。古菌的PC1轴解释度高达

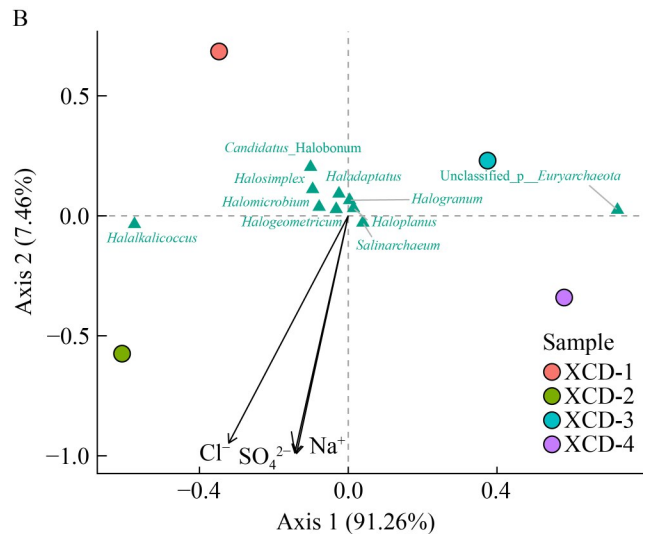


图3 小柴旦盐湖微生物群落与核心环境因子的tb-PCA及置换检验关联分析

Figure 3 Association analysis of microbial communities and core environmental factors in Xiaochaidan Salt Lake based on tb-PCA and permutation tests. A: tb-PCA ordination plot of driving factors for bacterial communities; B: tb-PCA ordination plot of driving factors for archaeal communities. Scatter points represent samples, solid triangles represent dominant genera, and solid black arrows represent core environmental factors that showed significant or marginally significant effects ($P<0.1$) based on envfit permutation tests.

91.26%，驱动该群落变异的核心因子为 Na^+ 、 Cl^- 和 SO_4^{2-} 。其中， Na^+ 和 Cl^- 表现出显著的相关性 ($R^2=1.000\ 0, P=0.041\ 7$)， SO_4^{2-} 同样对古菌群落呈现出明显的驱动作用 ($R^2=0.997\ 4, P=0.083\ 3$)。图中大部分嗜盐古菌[如 *Halosimplex*、盐扁平菌属 (*Haloplanus*) 等] 密集分布于坐标原点附近，表明这些古菌的丰度变化受局部离子浓度波动的影响较小；而丰度最高的 *Halalkalicoccus* 属则沿 PC1 轴负方向占据独立位置，与 Na^+ 、 Cl^- 和 SO_4^{2-} 的向量方向夹角为锐角。这表明 *Halalkalicoccus* 未受高盐胁迫的抑制，且展现出与高浓度离子环境更强的正向适应与耐受能力，是驱动小柴旦盐湖古菌群落结构变异的核心物种。

上述结果表明，在小柴旦硫酸镁亚型盐湖中，除了整体的高盐度背景，局部特定离子浓度的波动也会促使微生物产生生态位分化。细菌群落对 Cl^- 、 Mg^{2+} 和 TN 的浓度变化较为敏感，而极端嗜盐的古菌群落则主要受 Na^+ 、 Cl^- 和 SO_4^{2-} 等浓度的驱动。

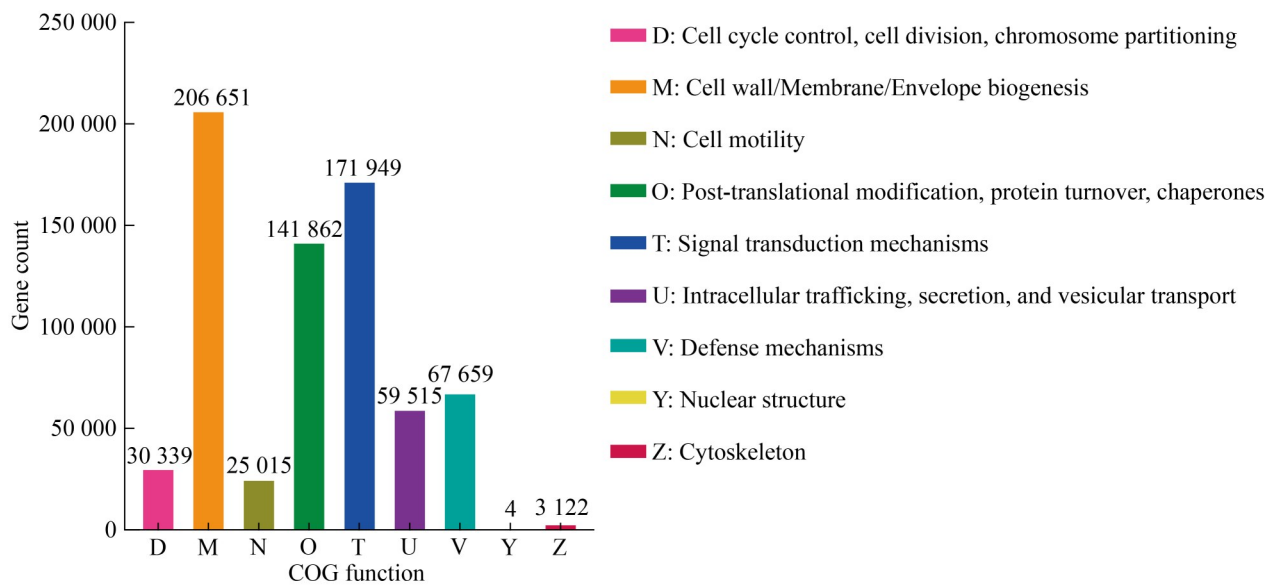


图4 COG注释分类统计图

Figure 4 COG annotation classification statistics.

2.5 群落功能注释

2.5.1 COG 功能注释

将宏基因组测序数据与 COG 数据库进行比对，共注释到 706 116 个基因(图 4)，这些基因属于 9 种不同的功能分类。其中，参与细胞壁/膜/包膜生物合成(M)和信号转导机制(T)的基因数目最高，分别为 206 651 和 171 949 个；核结构(Y)的基因数目最少，仅有 4 个。

2.5.2 KEGG 功能注释

KEGG 注释共识别出 76 379 个基因，基因功能分布在代谢(64.32%)、遗传信息处理(11.15%)、环境信息处理(8.65%)、细胞过程(7.48%)、人类疾病(5.58%)以及有机体系统(2.83%) 6 大类别(图 5)。在二级代谢通路中，样本共注释到 46 条通路，其中全局总览图(10.98%)、碳水化合物代谢(10.53%)与氨基酸代谢(10.38%)占据主导。

2.6 CAZy 数据库注释分析

使用 CAZy 数据库对碳水化合物活性酶(carbohydrate-active enzymes, CAZymes)进行基因功能注释。如图 6 所示，小柴旦盐湖样本

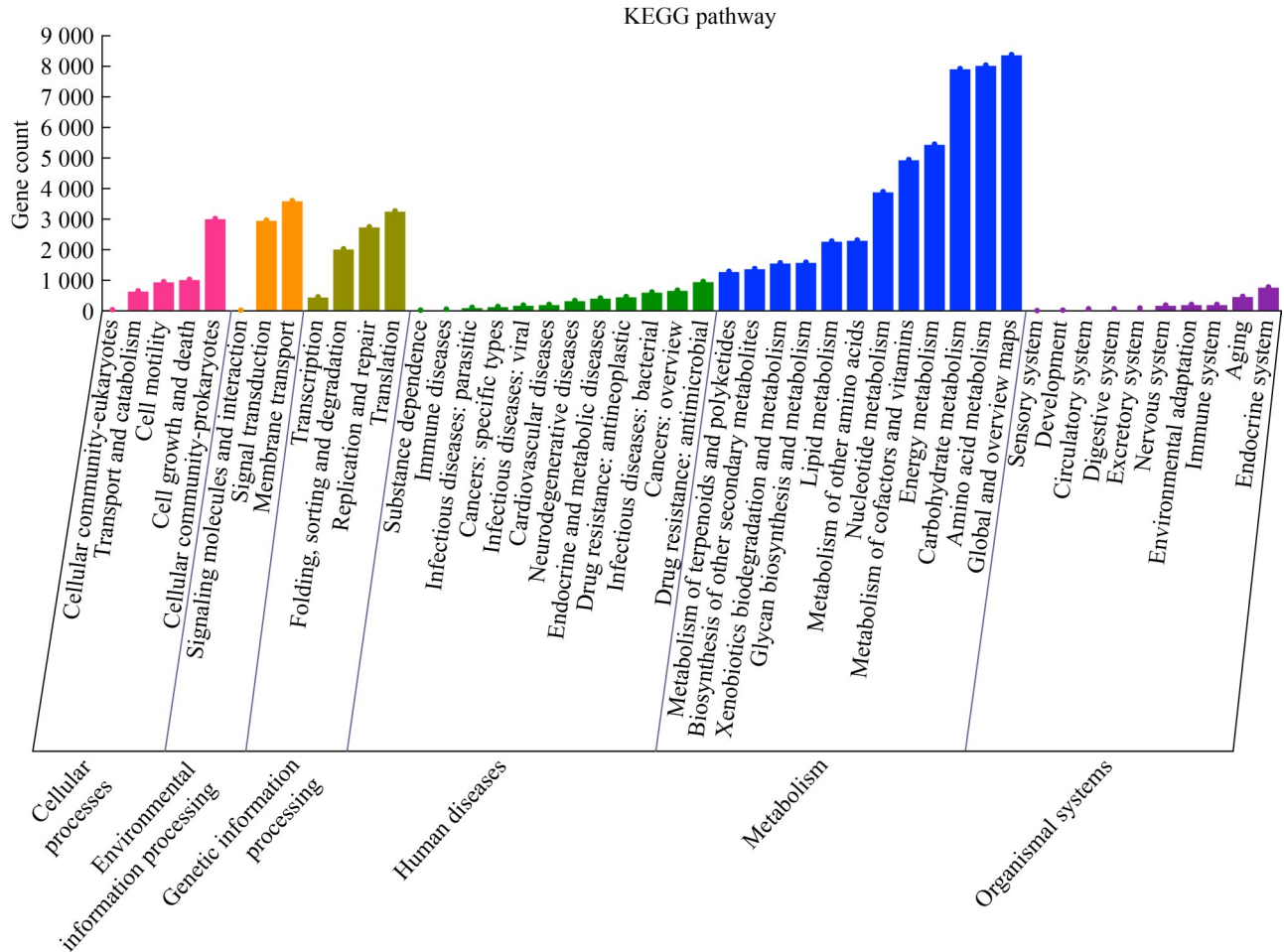


图5 KEGG分类柱状图(level 1与level 2水平)

Figure 5 KEGG classification bar chart (level 1 and level 2).

中共注释到 156 857 个 CAZymes 基因，分布在 496 个功能家族，分属于 6 个功能类。其中糖基转移酶(glycosyltransferases, GTs)与糖苷水解酶(glycoside hydrolases, GHs)为主要的酶类，分别占比 34.05% 和 33.64%；多糖裂解酶(polysaccharide lyases, PL)基因数目最少，仅占 2.96%。

2.7 CARD 抗性基因功能注释

CARD 注释检测到 5 种 ARGs，归属于氨基香豆素类(aminocoumarin)与大环内酯类(macrolide)两大药物类别(表 4)。其中，针对氨基香豆素类的 *novA* 基因丰度占据绝对优势(38 778 reads)。其余 4 种检出基因(*tlrC*、*tlrB*、*myrA*、*chrB*)均归

属于大环内酯类抗性基因。在抗性机制分布上，编码抗生素主动外排泵(antibiotic efflux)功能的基因在数量和丰度上显著高于靶点修饰类基因，构成了该生境下检测到的最主要抗性机制。

2.8 样本的 KEGG 与 CAZy 功能注释对比分析

为直观展示小柴旦盐湖微生物群落的功能代谢特征及各样本间的贡献差异，利用 Circos 弦图对 KEGG 与 CAZy 功能注释结果进行了可视化分析(图 7)，清晰呈现了环境胁迫下微生物群落的功能富集特征。在 KEGG 代谢网络中(图 7A)，所有样本在碳水化合物代谢、氨基酸代谢、能量代谢及 ATP 结合盒(ATP-binding

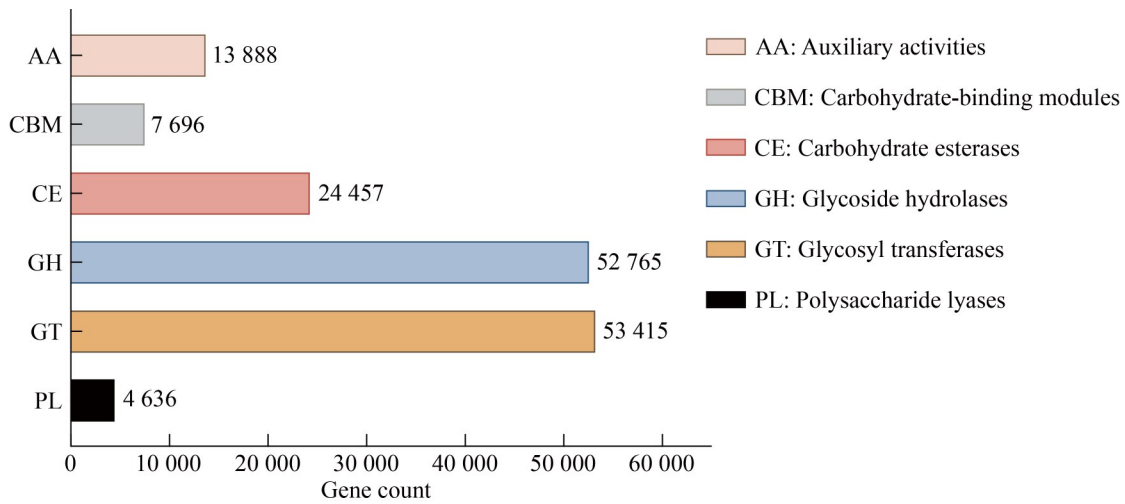


图6 CAZy注释分类统计

Figure 6 CAZy annotation classification statistics.

表4 CARD功能注释

Table 4 CARD functional annotation

Gene name	Drug class	Resistance mechanism	ARO description	Total reads
<i>tlrB</i>	Macrolide	Antibiotic target modification	Antibiotic target modifying enzyme; gene involved in self resistance to antibiotic; macrolide resistance gene	180
<i>myrA</i>			Antibiotic target modifying enzyme; gene involved in self resistance to antibiotic; macrolide resistance gene	190
<i>chrB</i>			Antibiotic target modifying enzyme; gene involved in self resistance to antibiotic; macrolide resistance gene	70
<i>tlrC</i>		Antibiotic efflux	Efflux pump conferring antibiotic resistance	13 218
<i>novA</i>	Aminocoumarin		Efflux pump conferring antibiotic resistance	38 778

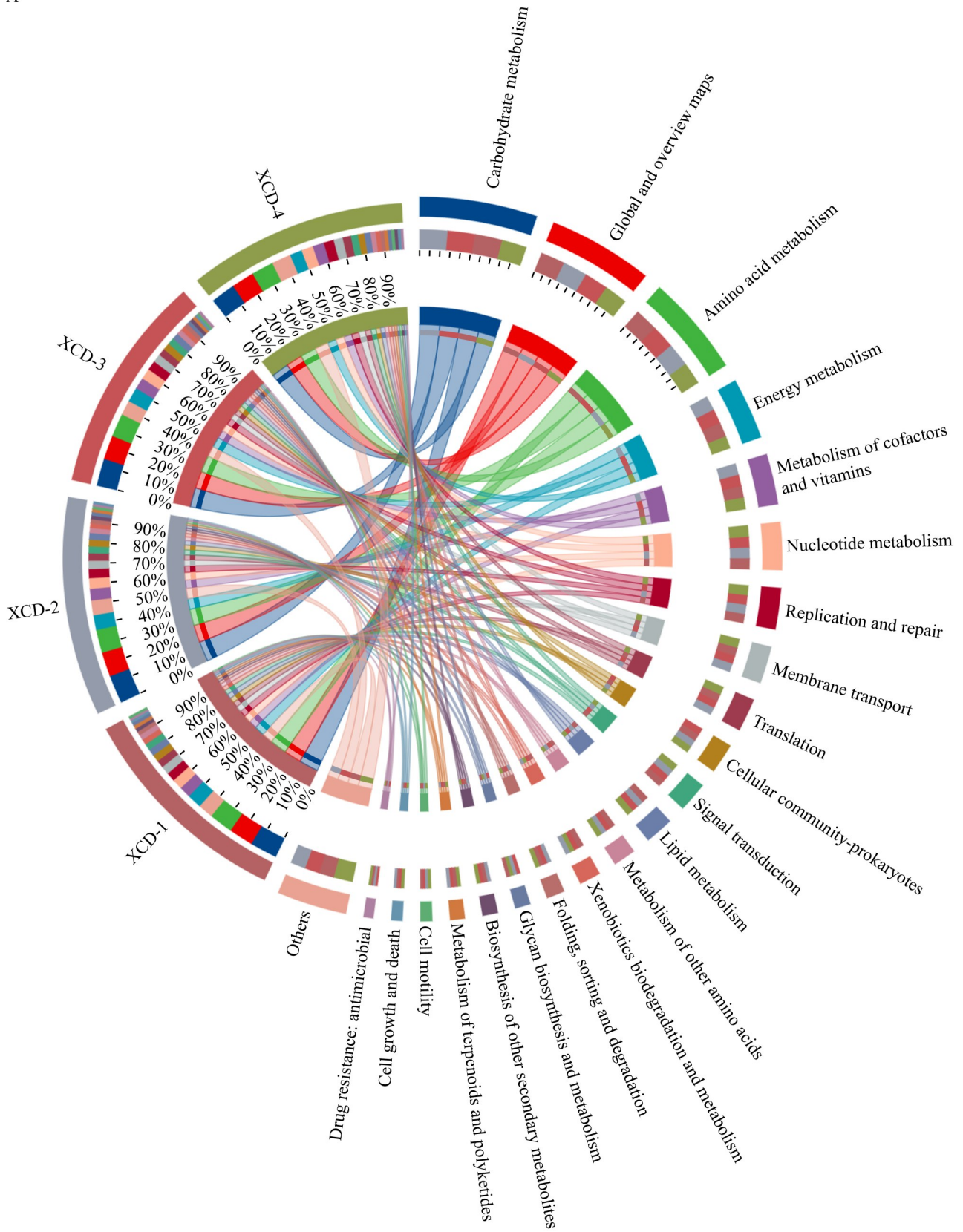
cassette, ABC)转运等核心通路上均呈现一致的富集趋势。在 CAZy 酶谱构成上(图 7B), GHs 和 GTs 构建了群落碳代谢的主体框架。

3 讨论

本研究发现, 小柴旦盐湖细菌群落主要由 *Pseudomonadota* 和 *Bacteroidota* 构成。这与青藏高原盐湖的常见细菌群落组成^[8,11]一致, 可能与此类细菌在高盐环境中极强的适应能力有关^[38-39]。此外, 非优势类群同样发挥着不可忽视的生态功能。例如, *Planctomycetota* 可能参与耐药基因的传播^[40]; *Verrucomicrobiota* 不仅能

氧化甲烷^[41], 还能作为环境变化的指示类群^[42]。在更精细的分类水平上, 以 *Rhodobacteraceae* 和 *Flavobacteriaceae* 为代表的优势菌科, 以及 *Roseovarius*、*Nitriliruptor* 等优势菌属, 共同驱动了盐湖生境中的光能异养与氮转化等生化过程^[43-44]。这些特定功能类群对于维持盐湖微生态系统结构的整体稳定性具有重要意义。古菌群落组成相对单一, 以 *Euryarchaeota* 为优势菌门, *Halobacteria* 及其下属的 *Halobacteriaceae* 为主要类群。这种古菌在门、纲水平上的优势类群特征, 与柴达木盆地东台吉纳尔盐湖^[45]及内蒙古巴丹吉林沙漠盐湖的研究结果基本一

A



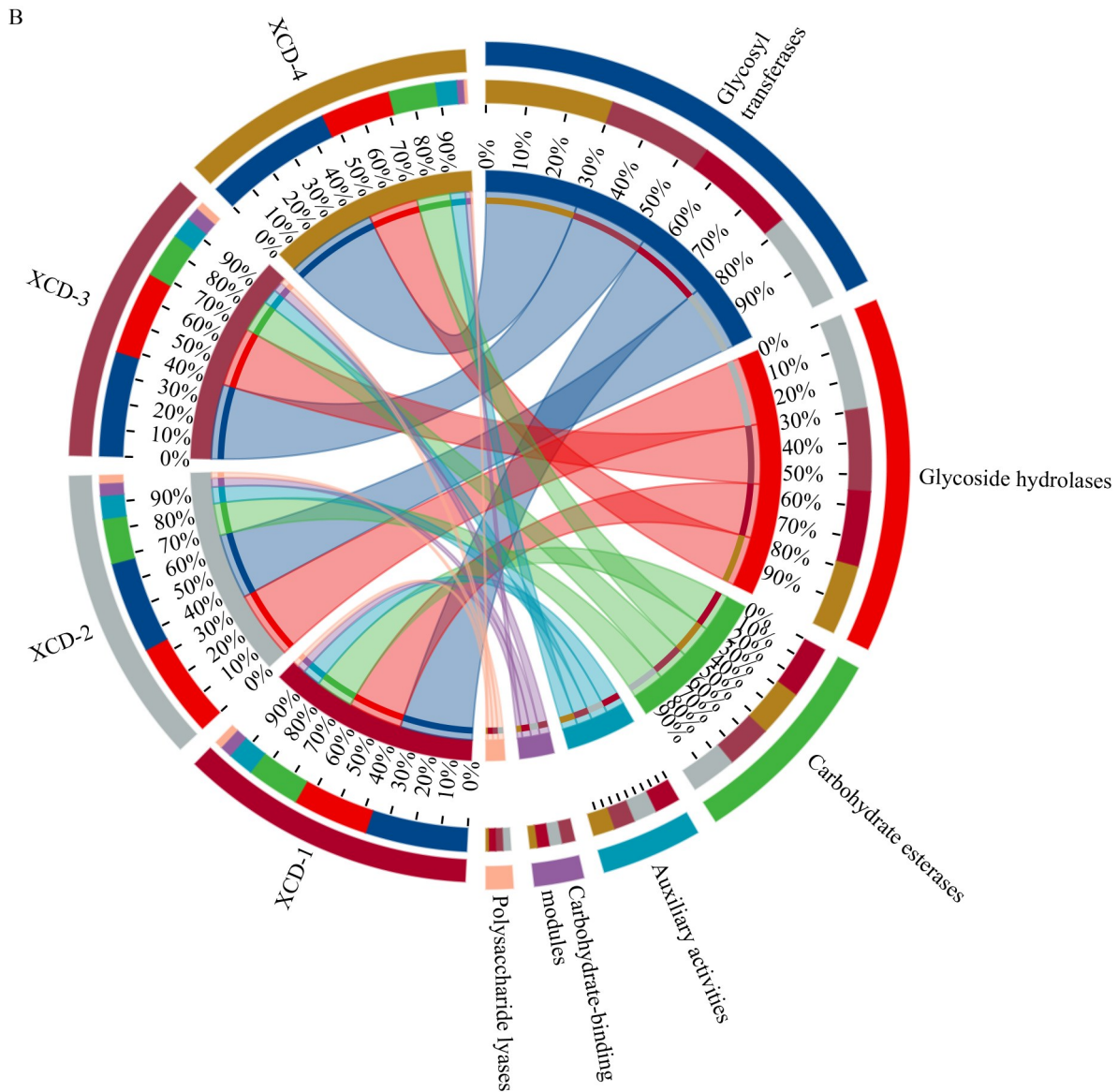


图7 样本KEGG功能注释(A)与CAZy功能注释(B) Circos图

Figure 7 Circos diagrams of KEGG functional annotation (A) and CAZy functional annotation (B). The left side of the outer ring represents the four samples, while the right side represents the annotated functional categories. The width of the inner ribbons indicates the relative abundance of specific functional categories in each sample.

致^[46]。与刘静等^[25]基于 16S rRNA 基因的研究相比，二者对 *Marinobacter* 等核心细菌的结果相似。这种跨方法学的复现性确证了该属在小柴旦盐湖中稳定的生态适应性。然而，本研究中的古菌群落解析结果与之存在显著差异^[25]，这

是因为本研究使用的宏基因组技术避免了 16S rRNA 基因通用引物的扩增偏好性，从而更客观地揭示了群落结构。

此外，宏基因组学分析进一步揭示了病毒与真核生物在盐湖微生态网络中的调控潜力。

以 Siphoviridae 和 Phycodnaviridae 为主的病毒类群, 不仅印证了全球高盐水体中有尾噬菌体 (Caudovirales) 的优势地位^[47], 其通过裂解作用驱动的病毒分流(viral shunt)机制也加速了原核生物量的周转与有机质释放^[48]。同时, 藻类病毒与优势藻类的对应关系支持了 kill-the-winner 假说, 通过抑制优势物种过度扩张维持了群落多样性^[49]。在真核生物方面, 卵菌和黏菌的存在补充了经典微食物环(microbial loop)模型^[50]。它们不仅参与大分子有机物的降解, 还通过捕食作用自上而下地控制细菌数量。

α 多样性分析揭示出小柴旦盐湖微生物群落具有较高的物种多样性与均匀度。这种结构表明群落为多物种并存且相互作用复杂^[51], 增强了微生物系统对外界环境波动的抵抗力和恢复力, 从而降低了系统因环境扰动而崩溃的风险^[43]。结合环境因子关联分析进一步发现, 盐度及离子浓度是塑造盐湖微生物群落结构及功能的关键驱动因素^[52], 且细菌与古菌对不同理化因子的敏感度不同, 使其在空间分布上形成生态位分离, 降低了物种间的直接竞争, 有利于微生物在极端高盐条件下的稳定共存。

在功能代谢层面, 盐湖微生物演化出了保守与灵活并存的适应策略。COG 功能注释显示细胞壁/膜/包膜生物合成(M)基因占比最高, 反映了嗜盐微生物通过修饰细胞壁/细胞膜来抵御高渗环境^[1]。结合 KEGG 与 CAZy 注释的整合分析发现, 基础代谢的活跃是其核心适应机制。一方面, KEGG 通路中氨基酸代谢与 ABC 转运功能显著富集, 这与弧菌科(*Vibrionaceae*)等类群在高盐下合成并转运甘氨酸甜菜碱等相容性溶质的渗透压平衡策略一致^[53]; 同时硫代谢与离子转运通路的活跃也提示了群落维持体内离子稳态的重要性。另一方面, CAZy 酶谱显示 GTs 与 GHs 基因数目显著高于其他类别, 这些酶在分解大分子碳水化合物与合成次级代谢产物的过程中发挥着关键作用^[54], 表明小柴旦盐

湖中大部分物种倾向于直接利用简单的寡糖来快速获取能量, 或用于构建特定的自身结构单元。这种利用高耗能途径合成相容性溶质, 同时高效利用有限碳源的代谢模式, 是维持该极端生态系统运转的内在基础。

Xie 等^[55]的最新研究指出, 全球盐化湖泊中普遍存在 ARGs, 且其动态演替与微生物群落响应环境压力密切相关。本研究的 CARD 注释检测到小柴旦盐湖中存在多种 ARGs, 并以外排泵机制为主。例如, 针对氨基香豆素类的 *novA* 基因丰度最高, 该基因编码的 III 型 ABC 转运蛋白可主动外排新生霉素^[56]; 由于 *novA* 基因也广泛分布于铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)等致病菌中, 其介导的外排泵机制同样可能对 β -内酰胺类和喹诺酮类等抗生素产生抗性。此外, 检出的大环内酯类抗性基因(*tlrC*、*tlrB*、*myrA*、*chrB*)也具有潜在风险。*tlrC* 和 *tlrB* 为高风险基因, *tlrC* 行使外排功能, 而 *tlrB* 则通过修饰核糖体靶点产生泰乐菌素抗性; *myrA* 和 *chrB* 虽在常规环境中主要参与 β -月桂烯氧化^[57]及铬酸盐应答^[58], 但在该生境下同样表现出大环内酯类抗性特征。高盐环境中的微生物为了外排体内多余的离子, 可能广泛表达此类多重外排泵, 从而表现出对多种抗生素的交叉抗性。这进一步证实了盐湖等极端环境能够作为 ARGs 的天然储存库, 并存在通过基因水平转移向致病菌扩散的生态风险。

本研究的采样点集中于湖区局部, 可能未能完全捕捉整个盐湖的空间异质性; 同时, 尽管测序深度已能解析优势类群, 但对一些低丰度但可能具有特殊功能(如新型次级代谢产物合成潜力)的微生物基因组的覆盖可能不足。这些因素可能影响了对群落功能潜力全面性的评估。

4 结论

本研究通过宏基因组学手段揭示了小柴旦盐湖微生物组在群落构建、环境适应及生态功

能方面的内在规律, 主要结论如下。

小柴旦盐湖形成了高度特化与广泛适应性并存的微生态网络。细菌在水-泥混合物采集样本中占据压倒性优势(相对丰度 91.89%), 以 *Pseudomonadota* 和 *Bacteroidota* 为核心类群; 古菌群落则呈现高度特化, 以极端嗜盐的 *Euryarchaeota* 主导。这种由优势菌群构建的稳定框架, 协同高丰度的病毒裂解与真核卵菌的腐生作用, 共同支撑了极端生境下群落的高物种多样性与生态系统稳态。

局部特定离子浓度的变化导致微生物的生态位分化。除了受到整体高盐环境的宏观限制外, 盐湖微生物的空间分布更多地取决于具体离子的微小波动。其中, 细菌群落对 Cl^- 、 Mg^{2+} 和 TN 的浓度变化较为敏感; 而古菌群落主要受 Na^+ 、 Cl^- 和 SO_4^{2-} 浓度的筛选。这种机制促使嗜盐微生物根据自身的耐受特点在空间上错位分布, 从而有效缓解种间竞争。

复杂群落演化出了不同嗜盐策略相融合的综合代谢模式。为适应高渗且寡营养的极端环境, 盐湖微生物一方面保留了高度保守的氨基酸代谢与 ABC 转运途径, 以积累相容性溶质维持渗透压; 另一方面进化出了以 GTs 和 GHs 为主的灵活碳代谢系统。这种渗透调节与高效碳氮源降解利用相结合的灵活策略, 是群落克服环境胁迫的核心机制。

高盐环境已成为 ARGs 的天然储存库。盐湖微生物中广泛存在以主动外排泵机制(如 *novA*、*tlrC* 基因)为主的抗性策略, 表明环境压力可能与抗生素抗性存在共进化关系。高丰度的可移动抗性基因库的存在, 暗示了 ARGs 向环境或临床菌株扩散的潜在生态风险。

作者贡献声明

万子合: 宏基因组数据处理与分析, 论文撰写与修改; 孙昕玥: 群落结构与多样性分析与讨论; 龙启福: 样品采集, 生化分析; 朱德锐: 宏基因组测序,

环境因子关联性分析; 李永臻、邢江娃: 项目设计与指导, 项目管理, 论文修订。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] 于慧瑛, 王帆, 王卓, 郭浩然, 杨静, 王传旭, 李新. 嗜盐微生物资源及其生物活性物质研究进展[J]. 新兴科学与技术趋势, 2023, 2(4): 382-396.
Yu HY, Wang F, Wang Z, Guo HR, Yang J, Wang CX, Li X. Research progress of halophiles and their bioactive substances[J]. Emerging Science and Technology, 2023, 2(4): 382-396 (in Chinese).
- [2] Liu W, Jiang HC, Yang J, Wu G. Gammaproteobacterial diversity and carbon utilization in response to salinity in the lakes on the Qinghai-Xizang Plateau[J]. Geomicrobiology Journal, 2018, 35(5): 392-403.
- [3] Zaitseva SV, Abidueva EY, Radnagurueva AA, Bazarov SM, Buryukhaev SP. Structure of microbial communities of the sediments of alkaline transbaikalia lakes with different salinity[J]. Microbiology, 2018, 87(4): 559-568.
- [4] Kushner DJ. Life in high salt and solute concentrations: halophilic bacteria[M]//Kushner DJ. Microbial Life in Extreme Environments. London: Academic Press, 1978: 317-368.
- [5] Gunde-Cimerman N, Plemenitaš A, Oren A. Strategies of adaptation of microorganisms of the three domains of life to high salt concentrations[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2018, 42(3): 353-375.
- [6] 刘妮娜, 崔甜琦, 高翔, 朱德锐, 邢江娃. 嗜盐微生物在生物医药领域的应用研究进展[J]. 生物工程学报, 2022, 38(6): 2153-2168.
Liu NN, Cui TQ, Gao X, Zhu DR, Xing JW. Advances in the biomedical application research of halophilic microorganisms[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2022, 38(6): 2153-2168 (in Chinese).
- [7] Rezaei Z, Ali Amoozegar M, Moghimi H. Innovative approaches in bioremediation: the role of halophilic microorganisms in mitigating hydrocarbons, toxic metals, and microplastics in hypersaline environments[J]. Microbial Cell Factories, 2025, 24: 184.
- [8] 沈国平, 韩睿, 缪增强, 邢江娃, 李永臻, 王嵘, 朱德锐. 青藏高原4类典型水化学特征湖泊的细菌多样性差异及影响因素[J]. 生物多样性, 2022, 30(4): 85-99.
Shen GP, Han R, Miao ZQ, Xing JW, Li YZ, Wang R, Zhu DR. Bacterial diversity differences and influence factors of four types of hydrochemical characteristic lakes in the Qinghai-Xizang Plateau[J]. Biodiversity Science, 2022, 30(4): 85-99 (in Chinese).

- [9] Zhong ZP, Liu Y, Miao LL, Wang F, Chu LM, Wang JL, Liu ZP. Prokaryotic community structure driven by salinity and ionic concentrations in plateau lakes of the Xizang Plateau[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2016, 82(6): 1846-1858.
- [10] Yang J, Ma LA, Jiang HC, Wu G, Dong HL. Salinity shapes microbial diversity and community structure in surface sediments of the Qinghai-Xizang Lakes[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 25078.
- [11] Liu YQ, Yao TD, Jiao NZ, Zhu LP, Hu AY, Liu XB, Gao J, Chen ZQ. Salinity impact on bacterial community composition in five high-altitude lakes from the Xizang Plateau, western China[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2013, 30(5): 462-469.
- [12] 郑绵平, 刘喜方. 青藏高原盐湖化学及其矿物组合特征[J]. *地质学报*, 2010, 84(11): 1585-1600.
Zheng MP, Liu XF. Hydrochemistry and minerals assemblages of salt lakes in the Qinghai-Xizang Plateau, China[J]. *Acta Geologica Sinica*, 2010, 84(11): 1585-1600 (in Chinese).
- [13] 李坤珺, 龙健. 山西运城盐湖嗜盐细菌的系统发育与种群多样性[J]. *贵州农业科学*, 2015, 43(11): 95-101.
Li KJ, Long J. Biodiversity of halophilic bacteria in Yuncheng salt lake of Shanxi Province[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2015, 43(11): 95-101 (in Chinese).
- [14] 杨丽, 殷婷婷, 尹馨, 顾笑赫, 温洪宇. 基于高通量测序的内蒙古姆州诺尔盐湖细菌群落组成分析[J]. *四川环境*, 2015, 34(6): 34-38.
Yang L, Yin TT, Yin X, Gu XH, Wen HY. Analysis on the bacterial community composition of Muzhou nuer Salt Lake in Inner Mongolia based on high-throughput sequencing[J]. *Sichuan Environment*, 2015, 34(6): 34-38 (in Chinese).
- [15] 石晴, 韩睿, 邢江娃, 李永臻, 沈国平, 永胜, 朱德锐. 青海湖微生物群落的共生模式[J]. *中国高原医学与生物学杂志*, 2019, 40(2): 85-93, 117.
Shi Q, Han R, Xing JW, Li YZ, Shen GP, Yong S, Zhu DR. The co-occurrence patterns of microbial community in Qinghai Lake[J]. *Chinese High Altitude Medicine and Biology*, 2019, 40(2): 85-93, 117 (in Chinese).
- [16] 沈硕. 青藏高原察尔汗盐湖地区可培养中度嗜盐菌的群落结构与多样性[J]. *微生物学报*, 2017, 57(4): 490-499.
Shen S. Community structure and diversity of culturable moderate halophilic bacteria isolated from Qrhan Salt Lake on Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2017, 57(4): 490-499 (in Chinese).
- [17] 马想蓉, 马欣, 陈胤勋, 龙启福, 王嵘, 邢江娃. 柴达木盆地昆特依盐湖可培养嗜盐细菌多样性研究[J]. *生物技术通报*, 2024, 40(7): 285-298.
Ma XR, Ma X, Chen YX, Long QF, Wang R, Xing JW. Diversity of culturable halophilic bacteria in the chloride type Kunteyi Salt Lake in the Qaidam Basin[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2024, 40(7): 285-298 (in Chinese).
- [18] 李泉泉, 王芸, 王科珂, 倪萍, 孙鹏, 苏为涌, 张碧柳. 新疆两盐湖可培养极端嗜盐菌组成及功能多样性研究[J]. *微生物学报*, 2022, 62(6): 2074-2089.
Li QQ, Wang Y, Wang KK, Ni P, Sun P, Su WY, Zhang BL. Composition and functional diversity of extreme halophiles isolated from two salt lakes in Xinjiang[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(6): 2074-2089 (in Chinese).
- [19] 高琳, 谢卓斌, 王芸, 蒋刚强, 韩燕燕, 陈雪莹, 孙鹏. 新疆典型硫酸盐和碳酸盐型盐湖嗜盐细菌群落特征及酶活特性[J]. *微生物学报*, 2025, 65(6): 2499-2513.
Gao L, Xie ZB, Wang Y, Jiang GQ, Han YY, Chen XY, Sun P. Community structure and enzyme activity characteristics of halophilic bacteria in sulfate-and carbonate-type salt lakes in Xinjiang, China[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(6): 2499-2513 (in Chinese).
- [20] Johnson JS, Spakowicz DJ, Hong BY, Petersen LM, Demkowicz P, Chen L, Leopold SR, Hanson BM, Agresta HO, Gerstein M, Sodergren E, Weinstock GM. Evaluation of 16S rRNA gene sequencing for species and strain-level microbiome analysis[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 5029.
- [21] Abellan-Schneyder I, Matchado MS, Reitmeier S, Sommer A, Sewald Z, Baumbach J, List M, Neuhaus K. Primer, pipelines, parameters: issues in 16S rRNA gene sequencing[J]. *mSphere*, 2021, 6: e01202-20.
- [22] Liu SP, Rodriguez JS, Munteanu V, Ronkowski C, Sharma NK, Alser M, Andrace F, Blekhan R, Blaszczyk D, Chikhi R, Crandall KA, Della Libera K, Francis D, Frolova A, Gancz AS, Huntley NE, Jaiswal P, Kosciolk T, Łabaj PP, Łabaj W, et al. Analysis of metagenomic data[J]. *Nature Reviews Methods Primers*, 2025, 5: 5.
- [23] Zhou YY, Liu M, Yang JW. Recovering metagenome-assembled genomes from shotgun metagenomic sequencing data: methods, applications, challenges, and opportunities[J]. *Microbiological Research*, 2022, 260: 127023.
- [24] 杜尧, 马腾, 肖骢, 陈柳竹. 小柴旦盐湖相淤泥水化学特征分析[J]. *干旱区研究*, 2016, 33(1): 94-100.
Du Y, Ma T, Xiao C, Chen LZ. Analysis on hydrochemistry characteristic of mud water in Xiao Qaidam Lake[J]. *Arid Zone Research*, 2016, 33(1): 94-100 (in Chinese).
- [25] 刘静, 张欣, 沈国平, 封希媛, 龙启福, 朱德锐. 青藏高原小柴旦盐湖微生物群落结构及多样性[J]. *水生态学杂志*, 2017, 38(5): 55-64.
Liu J, Zhang X, Shen GP, Feng XY, Long QF, Zhu DR. Microbial community structure and diversity of Xiaochaidan Salt Lake on the Xizang Plateau[J]. *Journal of Hydroecology*, 2017, 38(5): 55-64 (in Chinese).
- [26] 曾健雄, 常利草, 胡文哲, 刘俊, 蒋宏忱, 方云. 小柴旦盐湖脱硫棒状菌属的环境适应性机制分析[J]. *微生物学报*, 2023, 63(6): 2109-2119.
Zeng JX, Chang LC, Hu WZ, Liu J, Jiang HC, Fang Y. The environmental adaptation mechanism of

- Desulfotignum* in Xiaochaidan Lake[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(6): 2109-2119 (in Chinese).
- [27] 张田田, 李永臻, 沈国平, 王嵘, 朱德锐, 邢江娃. 高盐盐湖可分离嗜盐耐盐菌的种群多样性及四氢嘧啶产量评价[J]. *生物技术通报*, 2022, 38(1): 168-178.
- Zhang TT, Li YZ, Shen GP, Wang R, Zhu DR, Xing JW. Population diversity of isolated halophilic and halotolerant bacteria from hypersaline salt lakes and evaluation of ectoine production[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2022, 38(1): 168-178 (in Chinese).
- [28] 宋高, 王海雷, 郑绵平, 齐路晶. 青海柴达木盆地东部不同盐度湖泊四季现生介形虫的分布特征及其环境指示意义[J]. *微体古生物学报*, 2017, 34(2): 211-217.
- Song G, Wang HL, Zheng MP, Qi LJ. Seasonal distribution and environmental implications of living ostracodes from four salinity-different lakes in the eastern Qaidam basin, Qinghai Province, northwest China[J]. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 2017, 34(2): 211-217 (in Chinese).
- [29] Chen SF, Zhou YQ, Chen YR, Gu J. Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor[J]. *Bioinformatics*, 2018, 34(17): i884-i890.
- [30] Magoç T, Salzberg SL. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J]. *Bioinformatics*, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [31] Hyatt D, Chen GL, LoCascio PF, Land ML, Larimer FW, Hauser LJ. Prodigal: prokaryotic gene recognition and translation initiation site identification[J]. *BMC Bioinformatics*, 2010, 11: 119.
- [32] Li WZ, Godzik A. Cd-hit: a fast program for clustering and comparing large sets of protein or nucleotide sequences[J]. *Bioinformatics*, 2006, 22(13): 1658-1659.
- [33] Buchfink B, Xie C, Huson DH. Fast and sensitive protein alignment using DIAMOND[J]. *Nature Methods*, 2015, 12(1): 59-60.
- [34] Eddy SR. Accelerated profile HMM searches[J]. *PLoS Computational Biology*, 2011, 7(10): e1002195.
- [35] Altschul SF, Gish W, Miller W, Myers EW, Lipman DJ. Basic local alignment search tool[J]. *Journal of Molecular Biology*, 1990, 215(3): 403-410.
- [36] Legendre P, Gallagher ED. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data[J]. *Oecologia*, 2001, 129(2): 271-280.
- [37] Oksanen J, Simpson GL, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H. Vegan: community ecology package. R package version 2.6-4[CP/OL]. (2022-10-11) [2026-02-28]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- [38] Zhu DR, Han R, Long QF, Gao X, Xing JW, Shen GP, Li YZ, Wang R. An evaluation of the core bacterial communities associated with hypersaline environments in the Qaidam Basin, China[J]. *Archives of Microbiology*, 2020, 202(8): 2093-2103.
- [39] 罗钰燕, 王宇姝, 乐晶, 盛海彦, 余玲玲. 青藏高原盐湖超盐湖表层沉积物原核生物群落分布格局及其形成机制[J]. *生态学报*, 2025, 45(10): 5025-5042.
- Luo YY, Wang YS, Le J, Sheng HY, Yu LL. Distribution pattern and formation mechanism of prokaryotic community in surface sediments of saline/hyper-saline lakes on the Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(10): 5025-5042 (in Chinese).
- [40] Attrah M, Schärer MR, Esposito M, Gionchetta G, Bürgmann H, Lens PNL, Fenner K, van de Vossenberg J, Robinson SL. Disentangling abiotic and biotic effects of treated wastewater on stream biofilm resistomes enables the discovery of a new planctomycete beta-lactamase[J]. *Microbiome*, 2024, 12: 164.
- [41] Op den Camp HJM, Islam T, Stott MB, Harhangi HR, Hynes A, Schouten S, Jetten MSM, Birkeland NK, Pol A, Dunfield PF. Environmental, genomic and taxonomic perspectives on methanotrophic *Verrucomicrobia*[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2009, 1(5): 293-306.
- [42] Balmonte JP, Arnosti C, Underwood S, McKee BA, Teske A. Riverine bacterial communities reveal environmental disturbance signatures within the betaproteobacteria and verrucomicrobia[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1441.
- [43] Zhao Z, Zhao YX, Marotta F, Xamxidid M, Li H, Xu JQ, Hu BL, Wu M. The microbial community structure and nitrogen cycle of high-altitude pristine saline lakes on the Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1424368.
- [44] Labrenz M, Collins MD, Lawson PA, Tindall BJ, Braker G, Hirsch P. *Roseovarius tolerans* gen. nov., sp. nov., a budding bacterium with variable bacteriochlorophyll a production from hypersaline Ekho Lake[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1999, 49(1): 137-147.
- [45] Zhang M, Xing JW, Long QF, Shen GP, Zhu DR, Li YZ. Prokaryotic microbial diversity analysis and preliminary prediction of metabolic function in salt lakes on the Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Water*, 2024, 16(3): 451.
- [46] 卢玲, 罗湘, 许继飞, 董思琦, 梁珊珊, 徐林芳, 柳兰洲, 李永宏. pH和水化学类型对内蒙古巴丹吉林沙漠盐湖古菌群落结构的影响[J]. *微生物学通报*, 2025, 52(6): 2517-2529.
- Lu L, Luo X, Xu JF, Dong SQ, Liang SS, Xu LF, Liu LZ, Li YH. Effects of pH and hydrochemical types on archaeal community structures in salt lakes of Badain Jaran Desert, Inner Mongolia[J]. *Microbiology China*, 2025, 52(6): 2517-2529 (in Chinese).
- [47] Bhattarai B, Bhattacharjee AS, Coutinho FH, Goel RK. Viruses and their interactions with bacteria and archaea of hypersaline Great Salt Lake[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 701414.
- [48] Suttle CA. Marine viruses: major players in the global ecosystem[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(10): 801-812.
- [49] Thingstad TF. Elements of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity, and biogeochemical role

- of lytic bacterial viruses in aquatic systems[J]. *Limnology and Oceanography*, 2000, 45(6): 1320-1328.
- [50] Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F. The ecological role of water-column microbes in the sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1983, 10: 257-263.
- [51] Wittebolle L, Marzorati M, Clement L, Balloi A, Daffonchio D, Heylen K, De Vos P, Verstraete W, Boon N. Initial community evenness favours functionality under selective stress[J]. *Nature*, 2009, 458(7238): 623-626.
- [52] Jiang HC, Dong HL, Deng SC, Yu BS, Huang QY, Wu QL. Response of archaeal community structure to environmental changes in lakes on the Xizang Plateau, northwestern China[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2009, 26(4): 289-297.
- [53] Gregory GJ, Boyd EF. Stressed out: bacterial response to high salinity using compatible solute biosynthesis and uptake systems, lessons from *Vibrionaceae*[J]. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 2021, 19: 1014-1027.
- [54] 高小晓, 孟虹, 李蓉, 李宪臻. 糖苷水解酶 7 家族蛋白在纤维素降解中作用的研究进展[J]. *微生物学杂志*, 2020, 40(6): 113-117.
- Gao XX, Meng H, Li R, Li XZ. Advances in cellulose degradation by glycoside hydrolase family 7 proteins[J]. *Journal of Microbiology*, 2020, 40(6): 113-117 (in Chinese).
- [55] Xie YG, Qi YL, Luo ZH, Qu YN, Yang J, Liu SQ, Yang HL, Xie DW, Wang ZM, Jiang HC, Hua ZS. Lake salinization on the Qinghai-Xizang Plateau alters viral community composition and lifestyles[J]. *Communications Earth & Environment*, 2025, 6: 49.
- [56] Mak S, Xu Y, Nodwell JR. The expression of antibiotic resistance genes in antibiotic-producing bacteria[J]. *Molecular Microbiology*, 2014, 93(3): 391-402.
- [57] Iurescia S, Marconi AM, Tofani D, Gambacorta A, Paternò A, Devirgiliis C, van der Werf MJ, Zennaro E. Identification and sequencing of β -myrcene catabolism genes from *Pseudomonas* sp. strain M1[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(7): 2871-2876.
- [58] Branco R, Morais PV. Identification and characterization of the transcriptional regulator ChrB in the chromate resistance determinant of *Ochrobactrum tritici* 5bv11[J]. *PLoS One*, 2013, 8(11): e77987.