

中国西部极端环境中可培养酵母菌多样性特征

罗家增^{1,2}, 曾军³, 魏旭阳^{4,5}, 席振华⁶, 牛秋红⁵, 魏鑫丽¹, 刘林⁷,
白逢彦^{1*}, 刘新展^{1*}

- 1 中国科学院微生物研究所, 微生物多样性与资源创新利用全国重点实验室, 北京
- 2 云南农业大学 植物保护学院, 云南 昆明
- 3 新疆维吾尔自治区农业科学院, 微生物研究所, 新疆 乌鲁木齐
- 4 Faculty of Science & Technology, Universiti Kebangsaan Malaysia, Bangi, Selangor, Malaysia
- 5 南阳师范学院 生命科学学院, 河南 南阳
- 6 西藏珠穆朗玛特殊大气过程与环境变化国家野外科学观测研究站, 西藏 定日
- 7 云南农业大学 烟草学院, 云南 昆明

罗家增, 曾军, 魏旭阳, 席振华, 牛秋红, 魏鑫丽, 刘林, 白逢彦, 刘新展. 中国西部极端环境中可培养酵母菌多样性特征[J]. 微生物学报, 2026, 66(4): 1631-1657.

LUO Jiazeng, ZENG Jun, WEI Xuyang, XI Zhenhua, NIU QiuHong, WEI Xinli, LIU Lin, BAI Fengyan, LIU Xinzhan. Diversity of culturable yeasts in extreme environments of western China[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2026, 66(4): 1631-1657.

摘要: 【目的】探究中国西部极端环境(冰川、盐湖、荒漠等)中可培养酵母菌的物种多样性, 并挖掘具有特殊抗逆性的酵母菌株资源。【方法】采集极端环境中的多种基质样品, 运用8种不同营养梯度的培养基, 结合直接涂布与富集培养策略开展菌株分析; 采用26S rDNA D1/D2区域序列分析进行菌株鉴定及系统发育分析; 通过统计分析, 揭示不同生境及培养条件下可培养酵母菌的物种多样性及其群落结构差异。【结果】共分离出904株酵母菌, 隶属于2门5亚门10纲17目29属77种, 其中包含11个潜在新种。担子菌门为绝对优势类群, 优势属包括长西氏酵母属(*Naganishia*)、红酵母属(*Rhodotorula*)和囊担菌属(*Cystobasidium*)。不同生境的优势物种存在差异, 浅白长西氏酵母(*Naganishia albida*)和阿德利长西氏酵母(*Naganishia adeliensis*)在所有极端生境中广泛存在, 显示出极强的广谱环境适应性; 胶红酵母(*Rhodotorula mucilaginosa*)和斯洛菲囊担菌(*Cystobasidium slooffiae*)则是冰川和盐湖环境的优势物种。此外, 富集培养和寡营养培养基显著提高了稀有物种的分离效率。【结论】中国西部极端环境蕴藏着极为丰富的酵母菌资源。不同极端环境筛选出了独特的优势类群, 同时也存在具有多嗜极特征的广适性物种。极端环境不仅是新物种的资源库, 也可能是条件致病性酵母菌的潜在环境储库。

关键词: 冰川; 盐湖; 荒漠; 酵母菌多样性; 分离培养; 富集培养

资助项目: 中国科学院战略生物资源计划(CAS-TAX-24-021)

This work was supported by the Biological Resources Program, Chinese Academy of Sciences (CAS-TAX-24-021).

*Corresponding authors. E-mail: LIU Xinzhan, liuxinzhan@im.ac.cn; BAI Fengyan, baify@im.ac.cn

Received: 2026-01-10; Accepted: 2026-02-26; Published online: 2026-03-05

Diversity of culturable yeasts in extreme environments of western China

LUO Jiazeng^{1,2}, ZENG Jun³, WEI Xuyang^{4,5}, XI Zhenhua⁶, NIU Qihong⁵, WEI Xinli¹, LIU Lin⁷, BAI Fengyan^{1*}, LIU Xinzhan^{1*}

1 State Key Laboratory of Microbial Diversity and Innovative Utilization, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China

2 College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan, China

3 Institute of Microbiology, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi, Xinjiang, China

4 Faculty of Science & Technology, Universiti Kebangsaan Malaysia, Bangi, Selangor, Malaysia

5 College of Life Science, Nanyang Normal University, Nanyang, Henan, China

6 National Field Scientific Observation Station for Special Atmospheric Processes and Environmental Changes at Mount Qomolangma Region in Xizang, Dingri, Xizang, China

7 College of Tobacco Science, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan, China

Abstract: **[Objective]** To systematically investigate the diversity of culturable yeasts in extreme environments (glaciers, salt lakes, deserts, etc.) of western China and explore yeast resources with special stress resistance traits. **[Methods]** Multiple substrate samples were collected from representative extreme environments. Eight media with different nutrient gradients were employed in combination with direct dilution plating and enrichment culture methods for yeast isolation. Strains were identified by 26S rDNA D1/D2 region sequence analysis. Multivariate statistical analysis was carried out to assess species diversity and community structure differences across habitats and culture methods. **[Results]** A total of 904 yeast strains were isolated, representing 77 species, 29 genera, 17 orders, 10 classes, 5 subphyla, and 2 phyla, including 11 potential new species. *Basidiomycota* was the dominant phylum (90.5%), and *Naganishia*, *Rhodotorula*, and *Cystobasidium* were the dominant genera. Distinct dominant species were observed among different habitats. *Naganishia adeliensis* and *Naganishia albida* were widely distributed across all investigated extreme environments, indicating strong broad-spectrum environmental adaptability. *Rhodotorula mucilaginosa* and *Cystobasidium slooffiae* were dominant species in glaciers and salt lakes. In addition, enrichment culture and oligotrophic media significantly improved the isolation efficiency of rare species. **[Conclusion]** Extreme environments in western China harbor remarkably rich yeast resources. While different extreme environments select for unique dominant groups, certain broadly adaptable polyextremophilic species are shared across environments. Extreme environments serve not only as a reservoir of new species but also potentially as an environmental reservoir for opportunistic pathogenic yeasts.

Keywords: glacier; salt lake; desert; yeast diversity; isolation by dilution plating; enrichment culture

地球上分布着极地冰川、冻土、热泉、深海热液喷口、盐湖和高原荒漠等极端环境^[1-2], 这些环境因其特殊的温度、pH、盐度、辐射强度、压力或干燥度, 形成了超出常规生物忍耐极限的生态位。然而, 正是这种严苛的条件, 使其类似于早期的地球环境, 成为研究生命起源、早期进化轨迹和生命极限的天然窗口, 其中蕴藏着地球上独一无二且较为丰富的微生物资源。现代高通量测序技术, 尤其是宏基因组的飞速发展, 极大地拓展了我们对极端环境微生物多样性的认知, 揭示了大量未被培养的微生物“暗物质”, 并发现了多个古菌和细菌门级新分类群。其中, 阿斯加德古菌的发现是一个里程碑式的突破, 它不仅挑战了传统的三域学说^[3-4], 更在分子水平上为真核生物起源于古菌界提供了有力证据, 并展现出其独特的基因组进化特征^[5]。极端环境微生物学的价值不仅在于拓展了对地球生命极限的认知, 也为探索地外生命迹象提供了重要的模型系统。

相较于原核生物, 真核生物由于细胞结构复杂、能量代谢需求高等特点, 被普遍认为其抗逆能力相对较弱, 难以适应极端环境。长期以来, 极端环境微生物学的研究主要聚焦于细菌或古菌^[1-2]。然而, 近年来大量研究证实真核生物, 尤其是真菌, 因其代谢网络灵活、形态可塑性强、生活方式多样等特性^[6-7], 不仅能够各种极端环境中存活, 在某些应激条件下甚至表现出优于原核生物的耐受能力^[8-9]。在沙漠、冰川、酸性矿山排水、高盐环境, 以及地热、污染矿区土壤和空间站等极端环境中, 真菌多样性远超原有认知^[9-13]。真菌不仅是生态系统中主要的有机物质分解者, 能为其他生物提供极端环境中稀缺的营养元素(如氮、磷和钾)^[9]; 同时也是干旱和贫瘠生境中的先驱类群, 在全球气候变暖加剧干旱区扩大的背景下, 其在驱动干旱土壤和岩石表面腐生过程中的生态功能尤为突出^[12]。

酵母菌作为单细胞真菌类群, 相比原核生物具有更复杂的真核细胞结构和精细的抗逆机制。酵母菌通过渗透调节、离子泵出、重塑细胞膜脂质组成和细胞壁结构等应对高盐渗透压^[14]; 通过调节脂类组成、提高不饱和脂肪酸比例以维持膜流动性^[15], 以及转变能量代谢方式^[16]以应对低温胁迫; 通过生成胡萝卜素、黑色素等次生代谢产物防御紫外辐射伤害^[17-18]。上述多层次的生理调控机制, 使酵母菌得以在多种极端生态系统中广泛分布, 并在极地地区和盐湖等特定环境中成为优势类群或代表类群^[9,19]。随着对极端环境酵母菌生态功能认识的深化以及分离培养技术的改进, 来自不同极端环境的酵母新物种不断被发现和描述^[20-21]。这些研究不仅丰富了真菌分类系统, 也逐步揭示了极端环境下酵母菌在生理特性和代谢潜能方面的独特性和多样性^[16]。此外, 极端酵母菌在生物技术领域展现出广阔的应用前景, 其可合成低温活性酶、胞外多糖及类胡萝卜素等高附加值活性化合物, 且单细胞的生物学特性和较强的抗逆性使其非常适合作为工业生物合成底盘细胞用于规模化发酵生产^[22], 并被视为以极端微生物为核心的下一代工业生物技术(next-generation industrial biotechnology, NGIB)的重要候选资源^[23]。因此, 系统开展极端环境酵母多样性研究不仅是深入理解真核微生物极端环境适应机制的基础, 也是挖掘其应用潜力、推动具有自主知识产权的工业底盘菌株和相关生物技术开发的关键基础, 具有重要的科学意义和战略价值。

目前, 国际上对极端环境酵母菌的研究已取得显著进展, 研究区域主要集中在南极、北极以及阿尔卑斯山脉等极地高寒地带, 以及欧洲盐湖和南美阿塔卡马沙漠等典型极端生境^[24-25]。中国西部的新疆、青海和西藏地区地处亚洲腹地, 拥有冰川、高原盐湖及干旱荒漠等多种世界级的典型极端生态系统, 构成了开

展极端微生物研究的天然宝库。然而，目前针对上述生境的微生物资源调查多侧重于细菌和古菌，通过培养组学、基因组及蛋白质组学等多维手段对其多样性与环境适应机制进行了深入探索^[26-30]，而对真菌尤其是酵母菌的系统性资源挖掘则显得尤为稀缺，大量具有潜在工业价值的酵母菌资源尚未得到有效开发。

基于上述极端环境酵母菌资源开发需求，本研究选取中国西部新疆、青海和西藏的冰川冻土、盐湖及高原荒漠等极端生境，系统地开展可培养酵母菌的资源挖掘与分离策略优化。采用多营养梯度培养基和4个稀释梯度进行稀释涂布和纯化，并针对冰川冻土样品在2种温度条件下进行不同天数的富集培养等方法，探讨西部典型极端生境中可培养酵母菌的物种多样性、群落组成及分布规律，阐明不同培养策略以及不同培养基对不同极端生境酵母菌分离效果的影响，为后续的功能基因挖掘、特殊代谢产物开发以及真核微生物极端环境适应机制的深入研究提供关键的生物材料。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 样本采集

本调查对中国新疆、西藏及青海地区的代表性极端环境进行样品采集，具体采样地点详见表1。2021年4月，从柴达木盆地德令哈大柴旦地区11个采样点采集了荒漠土壤、盐碱土壤、植物、地衣及生物结皮等样本；2025年6月，从新疆北部14个采样点采集了冰川(冰川0-5 cm表层冰样、5-10 cm冰芯、冻土)、盐湖(盐湖水体、沉积物、盐碱土壤、盐碱地植物、野生动物粪便)、泥火山(底泥、植物)、沼泽(水体、底泥)、温泉水体、高山寒冷环境地衣及结皮等样本；2025年8月，从中国科学院珠穆朗玛峰大气与环境综合观测研究站的6个采样点，采集了土壤、动物粪便及地衣等样本。采集后，迅速将样本装入无菌采样袋，置于车载冰箱中运回实验室，实验前暂存于4℃冰箱内，并尽快进行菌株分离。不同生境的理化参数详见表2。

表1 中国西部极端环境采集地点及生境类型

Table 1 Sampling sites in extreme environments of western China and their habitat types

Sampling sites	Region	Coordinates	Altitude (m)	Habitat types
GPS1	Tianshan Grand Valley, Urumqi City, Xinjiang	43°12'36"N 87°07'12"E	2 124	High-altitude arid mountains
GPS2	Tianger Peak, Urumqi City, Xinjiang	43°07'12"N 86°48'36"E	3 842	High-altitude glacier
GPS3	Dushanzi, Karamay City, Xinjiang	44°18'36"N 84°51'00"E	955	Mud volcano
GPS4	Jimsar County, Changji Hui Autonomous Prefecture, Xinjiang	44°17'24"N 89°09'36"E	529	Gobi desert
GPS5	Heiyou Mountain, Karamay City, Xinjiang	45°36'36"N 84°53'24"E	395	Petroleum-contaminated soil
GPS6	Kazakh Autonomous County, Hami City, Xinjiang	43°46'48"N 92°53'24"E	1 598	Salt lake
GPS7	Turpan City, Xinjiang	43°14'24"N 90°45'36"E	826	Gobi desert
GPS8	Gaochang District, Turpan City, Xinjiang	42°39'00"N 89°20'24"E	-353	Aiding salt lake

(待续)

(续表1)

Sampling sites	Region	Coordinates	Altitude (m)	Habitat types
GPS9	Tenger Peak, Urumqi City, Xinjiang	43°07'12"N 86°48'36"E	3 829	High-altitude glacier
GPS10	Dabancheng District, Urumqi City, Xinjiang	43°22'12"N 88°08'24"E	1 063	Dabancheng salt lake
GPS11	Yiwu County, Hami City, Xinjiang	43°36'36"N 92°47'24"E	1 580	Barkol salt lake
GPS12	Yiwu County, Hami City, Xinjiang	43°36'36"N 92°38'24"E	1 363	Gobi desert
GPS13	Jimsar County, Changji Hui Autonomous Prefecture, Xinjiang	44°04'12"N 89°13'12"E	651	Wetland marsh
GPS14	Colorful Bay, Fukang City, Changji Hui Autonomous Prefecture, Xinjiang	44°45'36"N 88°49'12"E	460	Hot springs
GPS15	North Slope of Mount Qomolangma, Dingri County, Shigatse, Xizang	28°07'48"N 87°15'36"E	5 287	High-altitude cold and arid mountain
GPS16	North Slope of Mount Qomolangma, Dingri County, Shigatse, Xizang	28°06'00"N 87°16'48"E	5 427	High-altitude cold and arid mountain
GPS17	East Slope of Mount Qomolangma, Dingri County, Shigatse, Xizang	28°05'24"N 87°18'36"E	5 658	High-altitude cold and arid mountain
GPS18	Southwestern Dingjie County, Shigatse, Xizang	28°21'36"N 87°21'00"E	4 256	High-altitude cold and arid mountain
GPS19	Southern Dingri County, Shigatse, Xizang	28°14'24"N 87°13'12"E	4 880	High-altitude cold and arid mountain
GPS20	North Slope of Mount Qomolangma, Dingri County, Shigatse, Xizang	28°06'00"N 87°16'12"E	5 283	High-altitude cold and arid mountain
GPS21	Delingha City, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	37°20'27"N 97°13'00"E	2 922	Gobi desert
GPS22	Delingha City, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	37°23'02"N 97°08'44"E	3 042	Gobi desert
GPS23	Delingha City, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	37°15'49"N 96°51'15"E	2 814	Saline-alkali land
GPS24	Tianjun County, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	37°34'51"N 95°10'49"E	3 499	Gobi desert
GPS25	Tianjun County, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	37°33'19"N 95°09'41"E	3 370	Yardang/Danxia landforms
GPS26	Tianjun County, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	37°31'09"N 95°08'54"E	3 261	Yardang/Danxia landforms
GPS27	Tianjun County, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	37°32'25"N 95°11'21"E	3 354	Yardang/Danxia landforms
GPS28	Tianjun County, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	37°31'54"N 95°12'20"E	3 424	Yardang/Danxia landforms
GPS29	Da Qaidam, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	38°1'36"N 94°39'13"E	2 921	Gobi desert
GPS30	Delingha City, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	37°57'35"N 94°17'23"E	2 754	Yardang landforms
GPS31	Delingha City, Haixi Mongol and Xizang Autonomous Prefecture, Qinghai	37°37'27"N 93°46'19"E	3 198	Sandy area and saline-alkali land

表2 不同极端生境理化参数

Table 2 Physicochemical parameters of different extreme environments

Habitat type	Representative regions and physical and chemical properties	pH	Dryness index	Salinity (%)	Mineralization (g/L)	T/°C	References
Desert	Qaidam Basin	7.65–8.85	10.65–26.44	0.21–34.32			[31–32]
Glacier	Tianshan No. 1 Glacier					~6.4	[33]
Salt lake	Aiding Lake	7.49			336.47		[34]
	Barkol Lake	7.60			204.76		
	Dabancheng Lake	7.80			275.00		

1.1.2 培养基

马铃薯葡萄糖琼脂培养基(PDA) (g/L): 马铃薯 200.0, 葡萄糖 20.0, 琼脂 20.0; 1/2 PDA 和 1/10 PDA 培养基通过稀释原始 PDA 配方中的马铃薯浸液和葡萄糖浓度获得 1/5 麦芽浸膏琼脂培养基(malt extract agar, MEA) (g/L): 葡萄糖 4.0, 麦芽浸膏 4.0, 蛋白胨 0.2, 琼脂 20.0; 红酵母富集培养基(red yeast enrichment agar, REA) (g/L): 葡萄糖 10.0, 酵母浸粉 1.0, 蛋白胨 2.0, 琼脂 20.0, 谷氨酸钠 0.001; 孟加拉红培养基(Rose Bengal chloramphenicol agar, RDBC) (g/L): 葡萄糖 20.0, 蛋白胨 10.0, KH_2PO_4 1.0, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.5, 琼脂 16.0, 孟加拉红 0.03, 氯硝胺 0.002; 玉米粉琼脂培养基(corn meal agar, CMA) (g/L): 玉米淀粉 25.0, 琼脂 20.0; 查氏琼脂培养基(Czapek Dox agar, CDA) (g/L): 蔗糖 10.0, KNO_3 3.0, K_2HPO_4 1.0, KCl 0.5, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 1.0, FeSO_4 0.5, 琼脂 20.0; 低营养培养基(LNM) (g/L): 马铃薯淀粉 0.05, 葡萄糖 1.5, 蛋白胨 1.0, NaCl 0.5。所有培养基在 121 °C 灭菌 20 min, 待冷却至 45 °C 左右加入氯霉素(终浓度 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$)和链霉素(终浓度 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$)以抑制细菌生长。

采用 PDA、1/2 PDA 和 1/10 PDA 3 种不同培养基对青海柴达木盆地荒漠样品的可培养酵母菌进行分离。采用 PDA、MEA、REA、RDBC、CMA、CDA 等 6 种不同培养基对新疆

和西藏样品的可培养酵母菌进行分离纯化。通过采用具有不同营养梯度的培养基模拟极端环境中的营养贫瘠条件, 筛选不同营养需求的酵母菌株。另外, 选择代表性的冰川样品使用 LNM 进行富集培养。

1.2 样品预处理

冰川样品和盐湖水样品采集当天运回实验室进行预处理。使用孔径 0.45 μm 、直径 47 mm 的无菌硝化纤维膜过滤 250 mL 融化后的冰川融水和盐湖水, 过滤后的膜用于后续的菌株分离培养; 另选取冰川最高处和最低处的 2 个采样点的 2 个冰川样品和 1 个冻土样品进行富集培养, 将 2 个位置的表层冰川融雪样品和冰芯混合后经滤膜过滤, 将滤膜用无菌剪刀剪碎置于装有 200 mL 低营养 LNM 培养基的 250 mL 锥形瓶中; 再称取 2 g 的冻土样品同样接种于装有 200 mL 低营养 LNM 培养基的 250 mL 锥形瓶中, 于 10 °C 和 25 °C 条件下, 180 r/min 培养 21 d, 分别于培养第 0 天、第 7 天、第 14 天和第 21 天于无菌条件下从锥形瓶中采集培养菌液 1 mL, 用于稀释涂布。

称取 2 g 冻土、土壤、粪便样品以及剪碎的植物和地衣组织样品, 悬浮于装有 18 mL 无菌水的 50 mL 无菌离心管中, 置于恒温摇床(上海博迅医疗生物仪器股份有限公司)在 25 °C、180 r/min 条件下培养 24 h, 取出后静置 5 min, 用于后续的稀释涂布。

1.3 可培养酵母菌分离、纯化与保藏

预实验表明, 稀释度为 10^{-1} 时菌落过度密集, 无法分离单菌落, 而 10^{-6} 及以上稀释度菌落数过少。因此, 正式实验选取 10^{-2} – 10^{-5} 4 个稀释度进行菌落分离。取各样品预处理后的悬浮液 200 μL , 用无菌水逐级稀释至上述 4 个稀释度, 分别吸取 100 μL 均匀涂布于 PDA、1/2 PDA、1/10 PDA、RDBC、1/5 MEA、CMA、REA 和 CDA 等分离培养基平板, 分别于 17 $^{\circ}\text{C}$ 和 25 $^{\circ}\text{C}$ 倒置培养 1–2 周。富集培养样品分别于第 0、7、14、21 天无菌采集菌液 1 mL, 同法涂布, 分别于 10 $^{\circ}\text{C}$ 与 25 $^{\circ}\text{C}$ 倒置培养 1–4 周。培养期间每日观察菌落形态(大小、颜色、形状、隆起度、表面质地、边缘特征等), 挑取代表性单菌落, 在 YPD 平板上进行四区划线纯化。纯化菌株保存于 25% 甘油管中, 放置于 -80°C 超低温冰箱(ThermoFisher Scientific 公司)中长期保藏。

1.4 酵母菌 DNA 的提取、PCR 扩增与测序

酵母菌株的基因组 DNA 提取采用碱裂解法, 挑取适量纯化酵母菌于加有 60 μL 浓度为 10 mmol/L 的 NaOH 的灭菌 PCR 管中, 98 $^{\circ}\text{C}$ 裂解 15–20 min, 使用桌面微型离心机(大龙兴创实验仪器股份公司)进行离心、取上清, 4 $^{\circ}\text{C}$ 保存备用。使用引物 NL1 (5'-GCATATCAATAAGC GGAGGAAAAG-3') 和 NL4 (5'-GGTCCGTGTT TCAAGACGG-3') 对分离酵母菌的 26S rDNA D1/D2 片段进行 PCR 扩增(Bio-Rad 公司)。PCR 反应体系 (25 μL): $2\times\text{Taq PCR Master Mix}$ 12.5 μL , 上、下游引物(10 $\mu\text{mol/L}$)各 0.5 μL , 模板 DNA 1 μL (约 20–50 ng), 加无菌 ddH₂O 至 25 μL 。PCR 扩增程序: 94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 5 min; 94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s, 55 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 1 min, 共 35 个循环; 72 $^{\circ}\text{C}$ 终延伸 7 min。取 5 μL PCR 产物于 1.0% 琼脂糖凝胶中进行电泳检测(北京君意东方电泳设备有限公司), 在凝胶成

像系统下观察目的条带(约 600 bp)。将正确的 PCR 产物送至生工生物工程(上海)股份有限公司进行测序。测序结果使用 SeqMan Pro 7.1.0 软件检查测序峰图质量并对碱基序列进行拼接。通过 NCBI BLAST 数据库(<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>)将测序获得的 D1/D2 基因序列进行相似性比对, 明确菌株的系统分类学地位。

1.5 构建系统发育树

采用 IQ-TREE v3.0.1 软件进行系统发育分析, 基于内置的“ModelFinder Plus”选出最优模型, 使用最大似然法(maximum likelihood, ML)构建系统发育树, 并通过 1 000 次自举重采样(bootstrap)检验发育树分支聚类的置信度。使用在线工具 iTOL (<https://itol.embl.de/>)进行系统发育树的可视化和注释, 标注各分支的 bootstrap 支持率(>50%)。

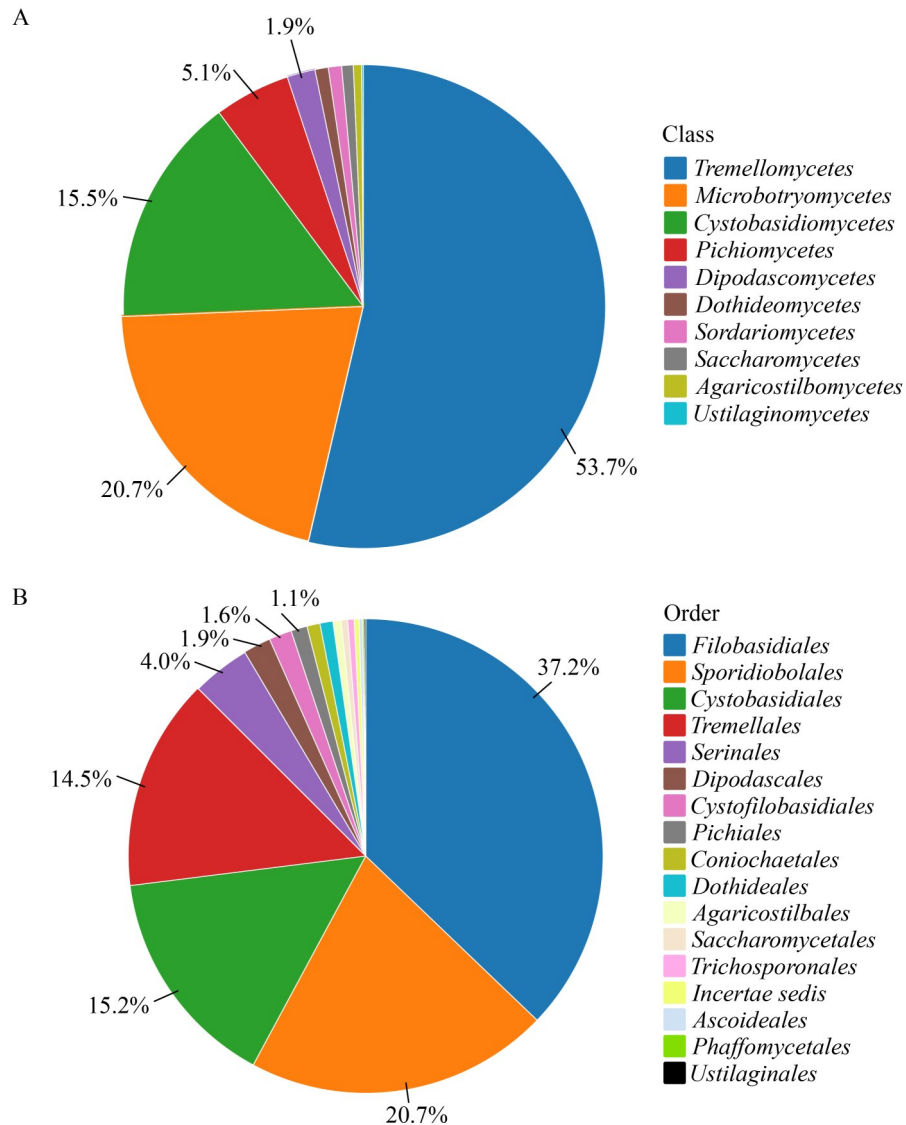
2 结果与分析

2.1 菌株分离鉴定及可培养酵母多样性统计

本研究采集新疆、西藏、青海等地典型极端环境样品共计 135 份, 生境涵盖冰川、盐湖、荒漠、高原等。通过直接稀释和富集培养后稀释涂布及平板划线培养, 分别在 8 种不同的培养基中进行定向分离, 共获得 904 株酵母。扩增酵母菌株的 LSU rRNA 基因的 D1/D2 序列并测序, 将代表菌株的 D1/D2 序列通过 BLASTN 比对工具在 GenBank 数据库中与已发表的基因序列进行相似性比较。结果显示, 904 株酵母菌分属于 2 门 5 亚界 10 纲 17 目 29 属 77 个种, 其中包含 11 个疑似新种。在门水平上, 90.5% 的菌株属于担子菌门(*Basidiomycota*), 另有 9.5% 的菌株属于子囊菌门(*Ascomycota*); 在纲水平上, 优势纲为银耳纲(*Tremellomycetes*), 其次为微球黑粉菌纲(*Microbotryomycetes*)和囊担子菌纲(*Cystobasidiomycetes*), 其相对丰度分别为 53.7%、20.7% 和 15.5% (图 1A); 在目水平上,

线黑粉菌目(*Filobasidiales*)相对丰度最高, 达37.2%, 其次为锁掷酵母目(*Sporidiobolales*)、囊担子菌目(*Cystobasidiales*)和银耳目(*Tremellales*), 其相对丰度分别为20.7%、15.2%和14.5%(图1B); 在属水平上, 长西氏酵母属相对丰度最高, 达29.8%, 其次为红酵母属(20.1%)、囊担菌属(15.2%)、维希尼克氏酵母属(*Vishniacozyma*, 8.2%)和线黑粉菌属(*Filobasidium*, 7.4%), 这5个属占据菌株总数的81.1%。其余5个属, 即蝶孢酵母属(*Papiliotrema*)、念珠菌属(*Diutina*)、特乌尼亚酵母属(*Teunia*)、耶氏酵母属

(*Yarrowia*)、毕赤酵母属(*Pichia*)相对丰度较低(1.0%–4.0%)。另外, 3个类酵母, 即黑酵母菌属(*Aureobasidium*)、锥毛壳属(*Coniochaeta*)、科达酵母属(*Kodamaea*)以及木拉克属(*Mrakia*)、乌登酵母属(*Udeniomyces*)、近藤氏酵母属(*Kondoa*)的相对丰度在0.5%–1.0%之间, 剩余13个属的菌株丰度均小于0.5%(图1C)。在种水平上, 相对丰度大于5.0%的物种有胶红酵母、浅白长西氏酵母、阿德利长西氏酵母和斯洛菲囊担菌, 其相对丰度依次为18.0%、12.9%、11.7%和8.1%, 这4个物种的菌株占比为50.7%。



C

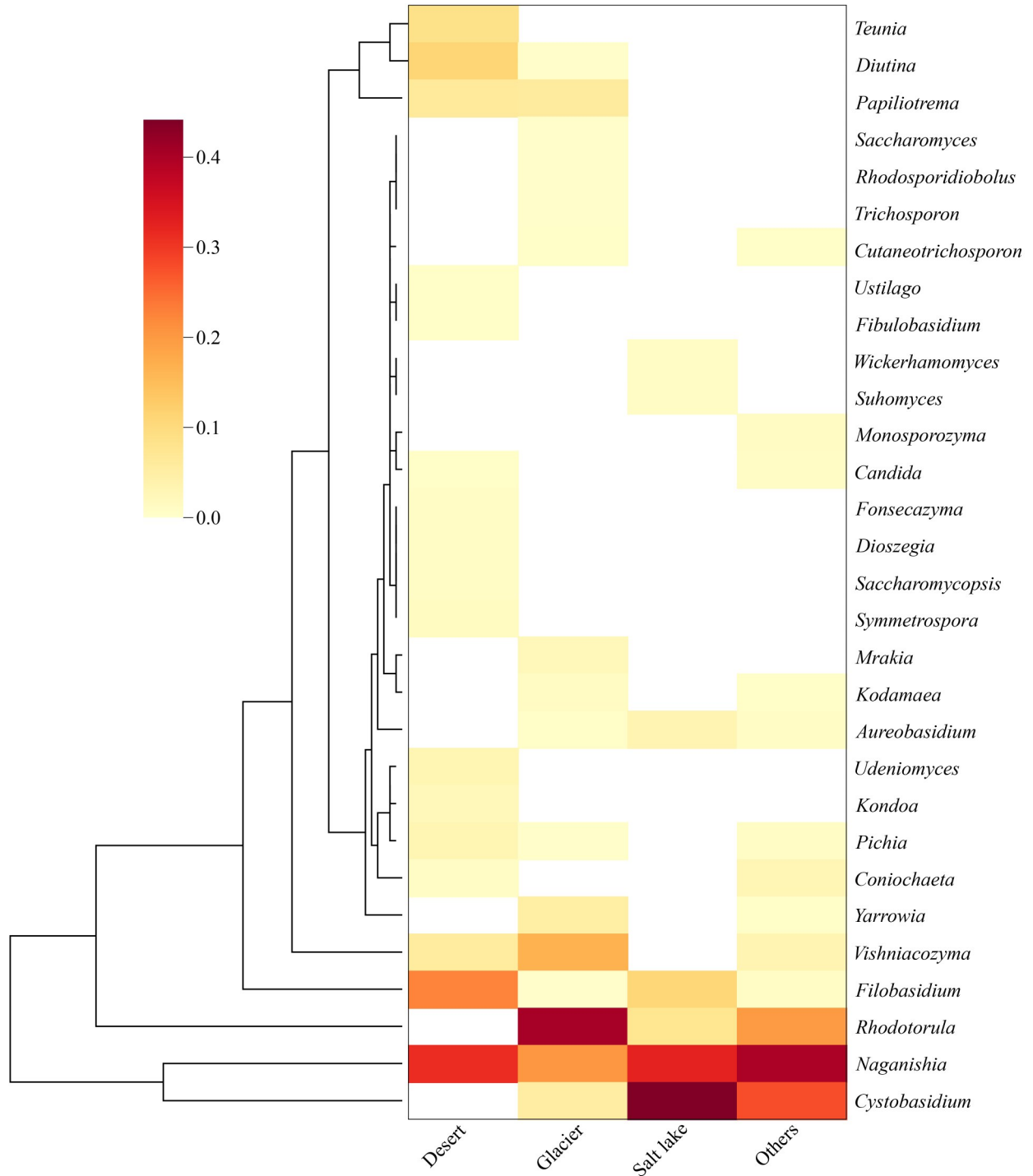


图1 不同极端环境中可培养酵母菌多样性

Figure 1 Diversity of culturable yeasts in different extreme environments. A: Community structure of culturable yeasts at class level; B: Community structure of culturable yeasts at order level; C: The heatmap for generic diversity from different extreme environments.

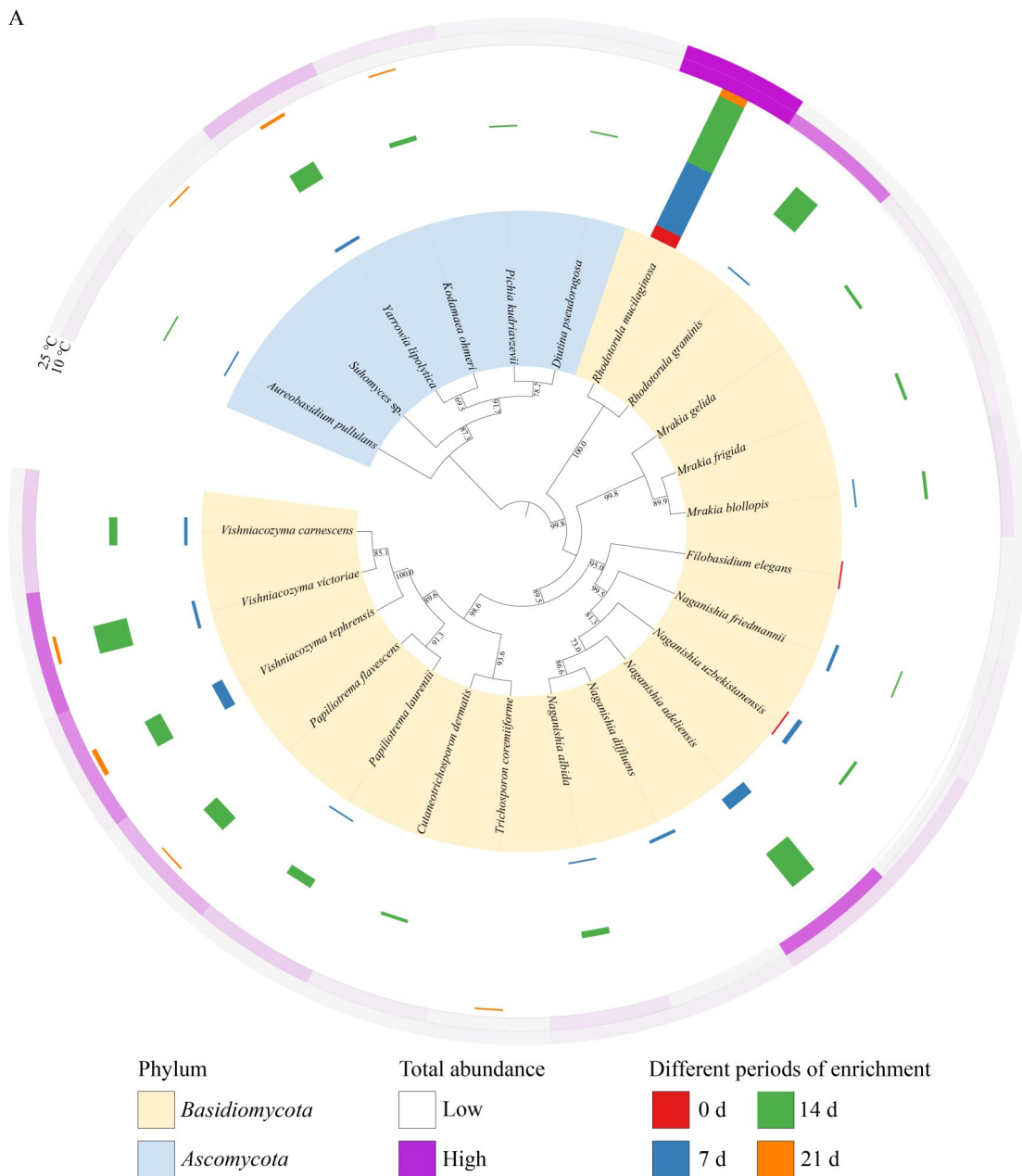
2.2 典型极端环境可培养酵母菌多样性

2.2.1 冰川可培养酵母菌多样性

冰川环境是典型的低温、寡营养及强紫外辐射极端生境。从融雪与冻土样品中共分离到 321 株酵母菌，分属于 7 纲 11 目 17 属 30 种。其中，相对丰度大于 5.0% 的物种为胶红酵母 (33.3%)、阿德利长西氏酵母(13.8%)、维多利亚维希尼克氏酵母(*Vishniacozyma victoriae*, 7.8%)、

禾本红酵母(*Rhodotorula graminis*, 7.2%)、火山灰维希尼克氏酵母(*Vishniacozyma tephrensis*, 6.5%)、斯洛菲囊担菌(5.0%)和解脂耶氏酵母(*Yarrowia lipolytica*, 5.0%)，优势物种为胶红酵母和阿德利长西氏酵母(图 2A)。

通过富集培养共分离获得酵母菌 282 株，分属于 5 纲 9 目 14 属 24 种；而直接涂布法仅分离获得 39 株，分属于 4 纲 4 目 5 属 9 种。相



比之下，富集培养不仅显著提高了酵母菌的分离数量，同时有效提升了物种检出率和丰富度(图 2B)。富集培养条件下，在纲水平上，银耳纲(47.2%)和微球黑粉菌纲(44.0%)为优势纲；在目水平上，锁掷酵母目相对丰度最高(44.0%)，其次为银耳目(25.5%)、线黑粉菌目(18.1)和双足囊菌目(*Dipodascales*, 5.7%)；在属水平上，红酵母属为优势属，相对丰度为 44.0%，其余相对丰度大于 5.0% 的属包括维希尼克氏酵母属(18.8%)、长西氏酵母属(17.7%)、蝶孢酵母属(6.7%)和耶氏酵母属(5.7%)；相对丰度在 1.0%–5.0% 之间的属是木拉克属(*Mrakia*, 2.5%)和科达酵母属(1.4%)；其余 7 个属，即短梗霉属、新丝孢酵母属(*Cutaneotrichosporon*)、念珠菌属、线黑粉菌属、毕赤酵母属、苏霍姆酵母属(*Suhomyces*)和丝孢酵母属(*Trichosporon*)的总丰度约为 3.2%。在种水平上，胶红酵母为优势种，相对丰度为 35.8%；相对丰度大于 5.0% 的物种依次为阿德利长西氏酵母(12.1%)、维多利亚维希尼克氏酵母(8.9%)、禾本红酵母(8.2%)、火山灰维希尼克氏酵母(7.4%)和解脂耶氏酵母(5.6%)；相对丰度介于 1.0%–5.0% 之间的物种包括金黄碟孢酵母(*Papiliotrema flavescens*, 4.3%)、劳伦氏碟孢酵母(*Papiliotrema laurentii*, 2.5%)、卡恩斯维希尼克氏酵母(*Vishniacozyma carnescens*, 2.5%)、乌兹别克斯坦长西氏酵母(*Naganishia uzbekistanensis*, 2.1%)、浅白长西氏酵母(1.8%)、奥默科达酵母(*Kodamaea ohmeri*, 1.4%)、南极木拉克酵母(*Mrakia blollopis*, 1.1%)和弗里德曼长西氏酵母(*Naganishia friedmannii*, 1.1%)；其余 10 个物种，如黑酵母菌(*Aureobasidium pullulans*)、皮肤皮状新丝孢酵母(*Cutaneotrichosporon dermatis*)、耐冷海洋嗜杀酵母(*Mrakia frigida*)、嗜冷酵母(*Mrakia gelida*)和流散长西氏酵母(*Naganishia diffluens*)等，相对丰度均低于 1.0%，属于稀有物种。冰川直接涂布分离获得的 39 株菌中，囊担子菌纲(43.6%)和银耳纲(35.9%)为优势纲；在目水平上，囊担子菌

目(43.6%)和线黑粉菌目(35.9%)为优势目；在属水平上，囊担菌属(43.6%)和长西氏酵母属(35.9%)为优势属，其次是红酵母属(15.4%)；在种水平上，斯洛菲囊担菌相对丰度最高(41.0%)，其次为阿德利长西氏酵母(20.1%)和胶红酵母(15.4%)。综合比较 2 种分离方法可以看出，富集培养和直接涂布法在分离数量和群落结构上均存在显著差异(图 2B)。富集培养条件下以红酵母属为优势属，而直接涂布法则以囊担菌属和长西氏酵母属为主，红酵母属的相对丰度由 44.0% 降为 15.4%。在种水平上，富集培养优势物种是胶红酵母，而直接涂布培养的优势物种是斯洛菲囊担菌和阿德利长西氏酵母。这表明在冰川环境中，斯洛菲囊担菌与部分长西氏酵母属物种可能以相对较高的丰度或活跃状态存在，易于通过直接涂布被捕获；而胶红酵母等类群可能处于较低活性，更依赖富集培养条件才能被有效分离。

富集培养分别在 10 °C 和 25 °C 2 个温度梯度下进行，共分离获得酵母菌株 178 株和 104 株。其中，10 °C 条件下分离的菌株分属于 8 属 16 种，而 25 °C 条件下分离的菌株分属于 10 属 14 个种。相比之下，低温富集培养条件下获得的菌株数量明显更高，表明低温富集培养更有利于冰川来源酵母菌株的复活与分离。在 10 °C 条件下，相对丰度大于 5.0% 的物种有胶红酵母(23.0%)、阿德利长西氏酵母(15.2%)、维多利亚维希尼克氏酵母(14.0%)、禾本红酵母(12.9%)，火山灰维希尼克氏酵母(10.7%)和金黄碟孢酵母(6.7%)；而在 25 °C 条件下，相对丰度大于 5.0% 的物种有胶红酵母(57.7%)、解脂耶氏酵母(13.5%)、阿德利长西氏酵母(6.7%)、乌兹别克斯坦长西氏酵母(5.8%)。2 个温度条件下酵母群落组成呈现明显的结构差异(图 2A)，但胶红酵母在 2 种条件下均为优势物种，印证了其作为广适性先锋物种所具有的生态位宽度。值得注意的是，耐冷海洋嗜杀酵母、南极木拉克酵母、嗜冷酵母、金黄碟孢酵母、劳伦氏碟孢

酵母、禾本红酵母等物种仅在 10 °C 富集培养条件下被分离获得, 且分离数量较多, 其中木拉克酵母属 3 个物种共分离 7 株, 碟孢酵母属 2 个物种共分离 19 株, 禾本红酵母分离 23 株。这些结果表明, 上述物种均为典型的嗜冷酵母类群, 反映了冰川生境中显著的低温选择压力对酵母类群组成与分布格局的塑造作用。

不同富集时间对酵母菌的分离效果存在明显差异(图 2B)。结果显示, 未进行富集处理(0 d)时共分离获得酵母菌株 10 株, 分属于 2 纲 3 目 3 属 3 种; 富集 7 d 时共获得 76 株, 分属于 5 纲 7 目 7 属 14 种; 富集 14 d 时共分离获得菌株数量最多, 共 180 株, 分属于 5 纲 9 目 11 属 20 种; 而富集 21 d 时仅获得 16 株, 分属于 4 纲 5 目 7 属 8 种。综合比较不同富集时间的分离结果可以看出, 富集 14 d 的样品在目、属和种水平的多样性均最高, 其次是富集 7 d 和 21 d, 未富集处理的样品多样性最低。胶红酵母在所有富集时间点均被分离获得, 显示出较强的环境适应能力。此外, 不同富集时间均分离获得了特有物种(图 2C), 第 0 天分离出的特有物种是优雅线黑粉菌 (*Filobasidium elegans*), 第 7 天分离出的特有物种是流散长西氏酵母, 第 14 天分离出的特有物种是皮肤皮状新丝孢酵母、假褶皱念珠菌(*Diutina pseudorugosa*)、南极木拉克酵母、嗜冷酵母和库德里阿兹威毕赤酵母(*Pichia kudriavzevii*), 而第 21 天分离出的特有物种是束梗丝孢酵母(*Trichosporon coremiiforme*) 和未知苏霍姆酵母(*Suhomyces* sp.)。

2.2.2 盐湖可培养酵母菌多样性

盐湖环境通常具有高盐度、高 pH 及强紫外辐射等多重环境胁迫。本研究在北疆盐湖区域采集了水体、沉积物, 以及分布于盐湖干旱后盐碱区的植物和动物粪便等多种基质样品, 共分离获得 120 株酵母, 分属于 6 纲 7 目 8 属 16 种。在纲水平上, 囊担子菌纲(44.2%)和银耳纲(43.3%)为优势纲; 在目水平上, 囊担子菌目(44.2%)和线黑粉菌目(42.5%)为优势目, 其次为

锁掷酵母目(7.5%)和座囊菌目(*Dothideales*, 3.3%); 在属水平上, 囊担菌属为最优势属, 相对丰度高达 44.2%, 其次为长西氏酵母属(31.7%)与线黑粉菌属(10.8%), 三者合计占比超过 86.7%, 构成了盐湖环境中酵母群落的主要组成框架; 在种水平上, 斯洛菲囊担菌(31.7%)为优势种, 其次是阿德利长西氏酵母(14.2%)、巨大线黑粉菌(*Filobasidium magnum*, 10.8%)、浅白长西氏酵母(10.8%)、胶红酵母(7.5%)和嗜棉子糖囊担菌(*Cystobasidium raffinophilum*, 5.8%); 相对丰度介于 1.0%–5.0% 之间的物种包括嗜赖氨酸囊担菌(*Cystobasidium lysinophilum*, 3.3%)、拟浅白长西氏酵母(*Naganishia albidosimilis*, 3.3%)、流散长西氏酵母(3.3%)、产黑色素短梗霉(*Aureobasidium melanogenum*, 2.5%)和微小囊担菌(*Cystobasidium minutum*, 2.5%)。不同基质样品的酵母群落组成存在显著差异(图 3A)。其中, 斯洛菲囊担菌广泛分布于水样、沉积物及动物粪便中, 但在所采集的盐生植物样品中未被检出; 相反, 巨大线黑粉菌表现出明显的基质偏好性, 仅分离自盐生植物样品。这一分布特征表明, 不同酵母物种在盐湖生态系统中可能占据着差异化的微生境或营养生态位。

2.2.3 荒漠可培养酵母菌多样性

从青海柴达木盆地采集的土壤、盐碱土壤、植物、地衣及结皮等多种基质样品中共分离获得 226 株酵母, 分属于 7 纲 10 目 16 属 28 种。在纲水平上, 银耳纲(79.6%)为优势纲; 在目水平上, 线黑粉菌目(54.0%)为优势目, 其次为银耳目(22.6%)和金丝酵母菌目(*Seriales*, 11.5%); 在属水平上, 长西氏酵母属为最优势属, 相对丰度高达 31.4%, 其次为线黑粉菌属(22.6%)与念珠菌属(11.1%), 三者合计占比超过 65.0%, 构成了盐湖环境中酵母群落的主要组成框架; 在种水平上, 浅白长西氏酵母(30.1%)为优势种, 其次是柴旦线黑粉菌(*Filobasidium chaidanensis*, 12.4%)、链状念珠菌(*Diutina catenulata*, 11.1%)、巨大线黑粉菌(9.3%)、劳伦氏碟孢酵母(5.8%)和

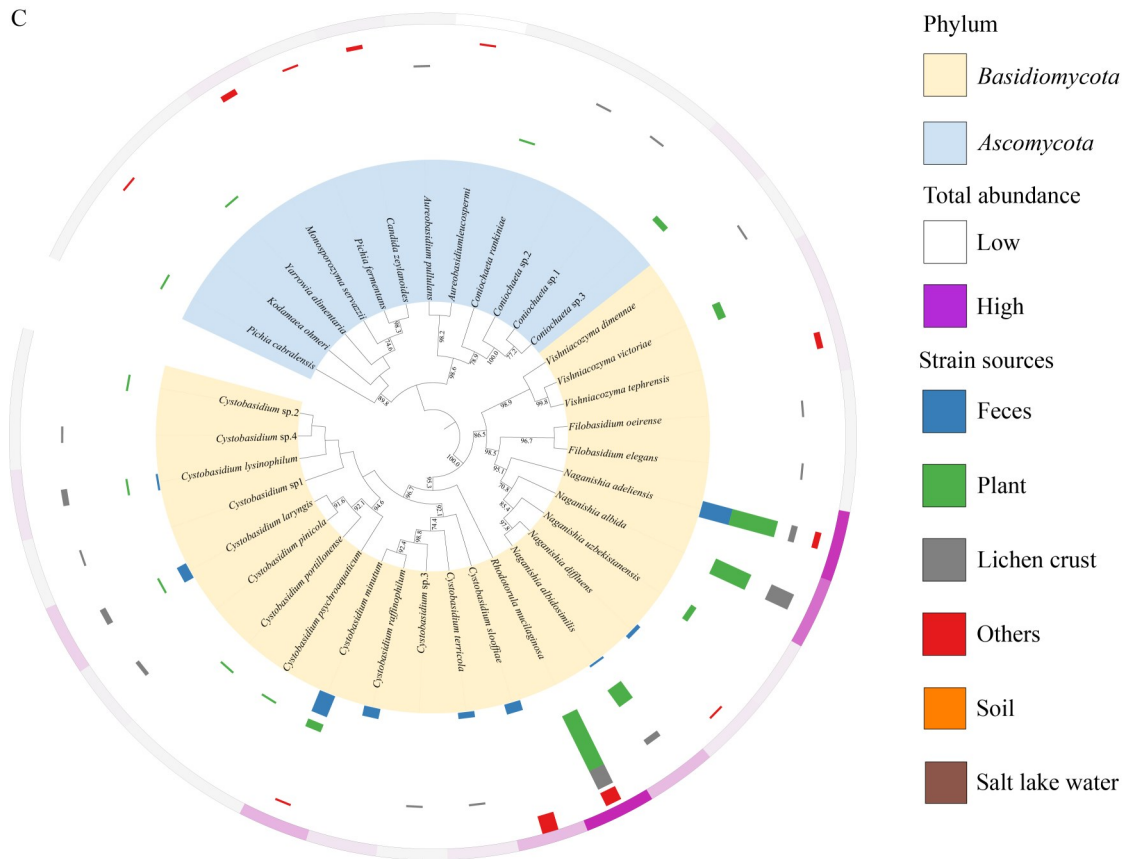


图3 盐湖、荒漠及其他极端环境中不同基质来源的可培养酵母菌多样性

Figure 3 Diversity of culturable yeasts from salt lakes, deserts, and other extreme environments across different substrates. A: Phylogenetic tree of culturable yeasts isolated from salt lake area from different substrates; B: Phylogenetic tree of culturable yeasts isolated from desert across different substrates; C: Phylogenetic tree of culturable yeasts isolated from other extreme environments, including hot spring, mud volcano, wetland, and cold alpine zones, across different substrates.

库尔勒特乌尼亚酵母 (*Teunia korlaensis*, 5.3%); 相对丰度介于 1.0%–5.0% 之间的物种包括维多利亚维希尼克氏酵母(4.0%)、库德里阿兹威毕赤酵母(3.1%)、桤柳特乌尼亚酵母 (*Teunia nitrariae*, 2.7%)、紫红乌德尼酵母(*Udeniomyces puniceus*, 2.2%)、花楸近藤氏酵母(*Kondoa sorbi*, 1.8%)、阿德利长西氏酵母(1.3%)和未知特乌尼亚酵母(*Teunia* sp., 1.3%)。不同基质样品的酵母群落组成存在显著差异(图 3B)。其中, 浅白长西氏酵母广泛分布于荒漠植物、盐碱土壤及地衣结皮中, 柴旦长西氏酵母主要仅分离自荒漠

植物样品, 而链状态珠菌仅分离自盐碱土壤中。

2.2.4 其他环境不同基质来源可培养酵母菌多样性

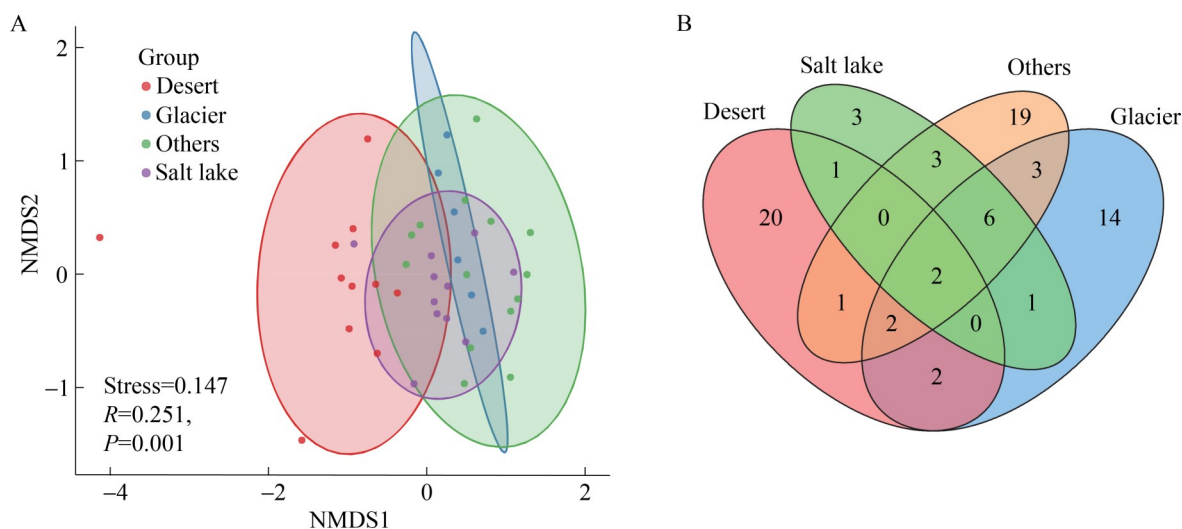
从冰川附近高山寒冷环境的植物、地衣、苔藓和结皮、动物粪便、油田土壤、植物样品、火山泥、温泉及沼泽水样中共分离获得酵母菌株 237 株, 分属于 8 纲 10 目 12 属 31 种。不同基质来源中, 植物样品(包括高山寒冷环境植物及油田区域植物)分离获得的酵母菌株数量最多, 共 102 株(43.0%); 其次为动物粪便样品, 共分离获得 49 株(20.7%); 地衣、苔藓和结皮样品中

共获得 47 株(19.8%)。相比之下, 土壤类样品(包括戈壁土壤、油田土壤及火山泥)分离获得的菌株数量相对较少, 共 14 株(5.9%); 水体样品(温泉和沼泽水)共分离获得 14 株(5.9%); 此外, 从骆驼奶中分离获得酵母菌株 11 株(4.7%) (图 3C)。在纲水平上, 银耳纲(44.7%)为优势纲, 其次为囊担子菌纲(28.3%)和微球黑粉菌纲(19.8%); 在目水平上, 线黑粉菌目(41.4%)为优势目, 其次为囊担子菌目(28.3%)和锁掷酵母目(19.8%); 在属水平上, 长西氏酵母属为最优势属, 相对丰度高达 40.5%, 其次为囊担菌属(28.3%)与红酵母属(19.8%), 三者合计占比超过 88.6%; 在种水平上, 胶红酵母(19.8%)和阿德利长西氏酵母(18.6%)是分离频率最高的 2 种酵母, 二者相对丰度接近, 其次为浅白长西氏酵母(13.1%)。此外, 斯洛菲囊担菌(8.0%)、微小囊担菌(7.2%)和拟浅白长西氏酵母(5.9%)也具有较高的相对丰度。相对丰度介于 1.0%–5.0% 之间的物种包括喉囊担菌(*Cystobasidium laryngis*, 3.8%)、未知锥毛壳(*Coniochaeta* sp., 2.1%)、嗜赖氨酸囊担菌(2.1%)、嗜棉子糖囊担菌(2.1%)、土生囊担菌(*Cystobasidium terricola*, 1.7%)、未知囊担菌(*Cystobasidium* sp., 1.7%)、流散长西氏酵母(1.7%)、维多利亚维希尼克氏酵母(1.7%)、塞尔瓦齐单孢酵母(*Monosporozyma servazzii*,

1.3%)、乌兹别克斯坦长西氏酵母(1.3%)和火山灰维希尼克氏酵母(1.3%)。其余 14 个物种的单个物种相对丰度均低于 1.0%, 构成稀有类群。进一步分析显示, 几种优势物种在不同基质中表现出独特的分布特征。胶红酵母除动物粪便外, 广泛分布于其他所有环境和基质中, 尤其在泥火山植物、地衣结皮中具有高丰度; 阿德利长西氏酵母在所有环境和基质中均有分布, 显示其广谱的生态适应性, 尤以植物和动物粪便中分离数量最多。囊担菌属分离自粪便样品的物种数和菌株数均最多, 其中斯洛菲囊担菌也能广泛分离自油田土壤、火山泥、温泉和沼泽等多种水热或特殊化学环境。

2.2.5 不同极端环境可培养酵母菌多样性的比较分析

基于 Bray-Curtis 距离的非度量多维尺度分析(nonmetric multidimensional scaling, NMDS)结果显示, 来源于不同极端环境样品在排序空间中形成了较为清晰的聚类分离(stress=0.147), 表明不同环境之间的可培养酵母群落存在显著的 β 多样性差异(图 4A)。ANOSIM 分析结果进一步证实不同极端环境对酵母群落组成具有显著影响($R=0.251$, $P=0.001$)。不同极端环境均检测到一定数量的特有物种(图 4B)。其中, 荒漠环境拥有数量最多的特有物种(20 个), 其次是油田、



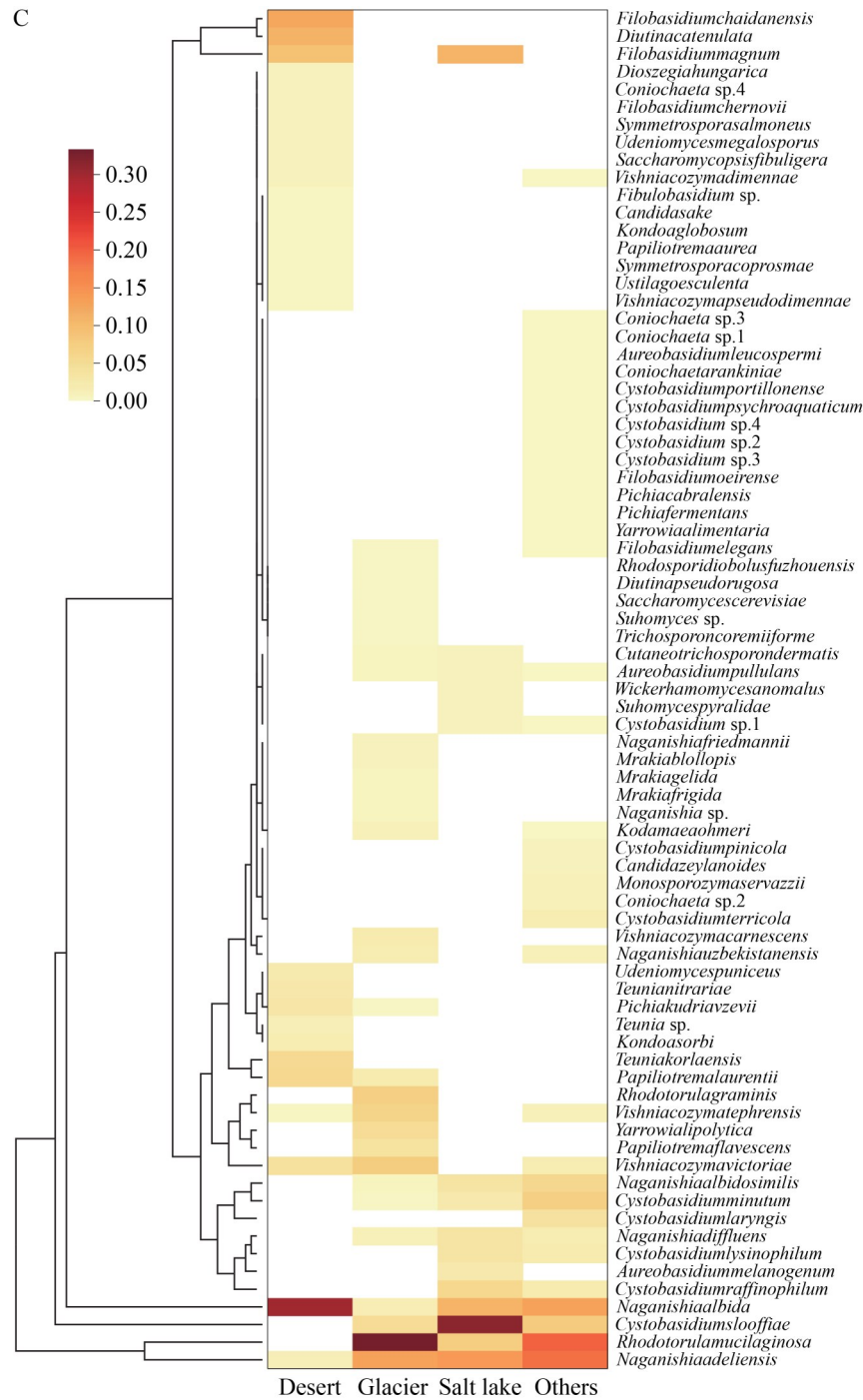


图4 不同极端环境中可培养酵母菌群落差异分布特征

Figure 4 Composition of culturable yeast communities across different extreme environments. A: NMDS of culturable yeast communities from different extreme environments based on Bray-Curtis metrics (The significance of environmental effects on community dissimilarity was tested using ANOSIM); B: Venn diagram showing the species number recovered from different extreme environments; C: Heatmap showing species-level composition of culturable yeast communities across different extreme environments.

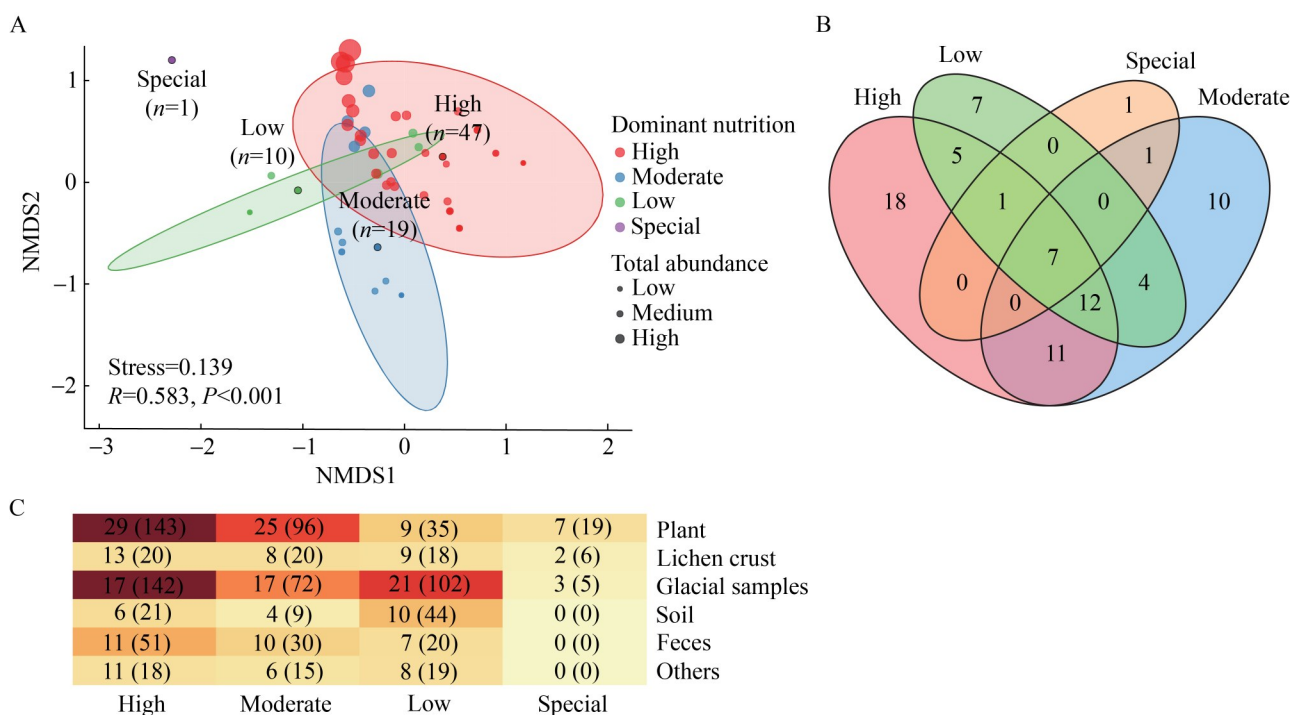
温泉和高寒荒漠(19个), 冰川环境(14个)和盐湖(3个)。在物种水平上, 浅白长西氏酵母和阿德利长西氏酵母这2个物种在这些环境中均有分布且相对丰度均较高, 其中浅白长西氏酵母在荒漠环境中的相对丰度最高, 且多数菌株是分离自荒漠植物, 暗示该物种可能与植物在干旱的环境中生存适应性密切相关(图4C)。相比之下, 胶红酵母和斯洛菲囊担菌主要分布于冰川、盐湖以及其他极端环境中, 在荒漠环境中未检出, 表明这2个物种在干旱环境中可能不具备明显的生态优势。其中, 胶红酵母在冰川中相对丰度最高, 达到33.3%; 而斯洛菲囊担菌在盐湖环境中相对丰度达到31.7%。综合来看, 上述4个物种均表现出对极端环境的较强适应能力, 属于典型的多嗜极酵母类群。总体而言, 不同类型的极端环境孕育了组成结构和物种构成显著不同的可培养酵母群落, 体现了极端环境在驱动酵母多样性及生态分化过程的重要作用。

2.3 不同培养基的分离培养效果

为评估不同培养基对极端环境样品中可培养酵母菌多样性的回收能力, 本研究共采用

8种营养水平不同的培养基进行分离培养, 并根据其营养组成将其归为高营养、中营养、寡营养及特殊培养基4类。基于Bray-Curtis距离的NMDS分析, 将77个物种在4种不同营养梯度的培养基中的丰度分布模式进行排序分析(图5A)。结果显示, 不同营养梯度培养基在排序空间中形成聚类分离(stress=0.139), 表明酵母物种在不同营养条件下表现出明显的分离偏好。ANOSIM分析进一步证实, 不同营养梯度的培养基对物种分离偏好性具有显著差异($P < 0.001$, $R = 0.583$)。各营养梯度的 n 值表示在该营养条件下获得最高丰度的物种数量, 反映不同营养水平对酵母菌的选择与富集效应。高营养培养基中达到最高丰度的物种数量最多($n = 47$), 表明多数酵母菌在富营养条件下生长表现最佳。其次为中等营养培养基($n = 19$)和寡营养培养基($n = 10$)。特殊培养基仅作为1个物种的最优培养条件, 反映了少数对特殊营养条件具有高度适应性的极端专化型酵母的存在。

不同类型培养基对酵母菌的分离效果存在明显差异, 主要体现在分离获得的物种数量、



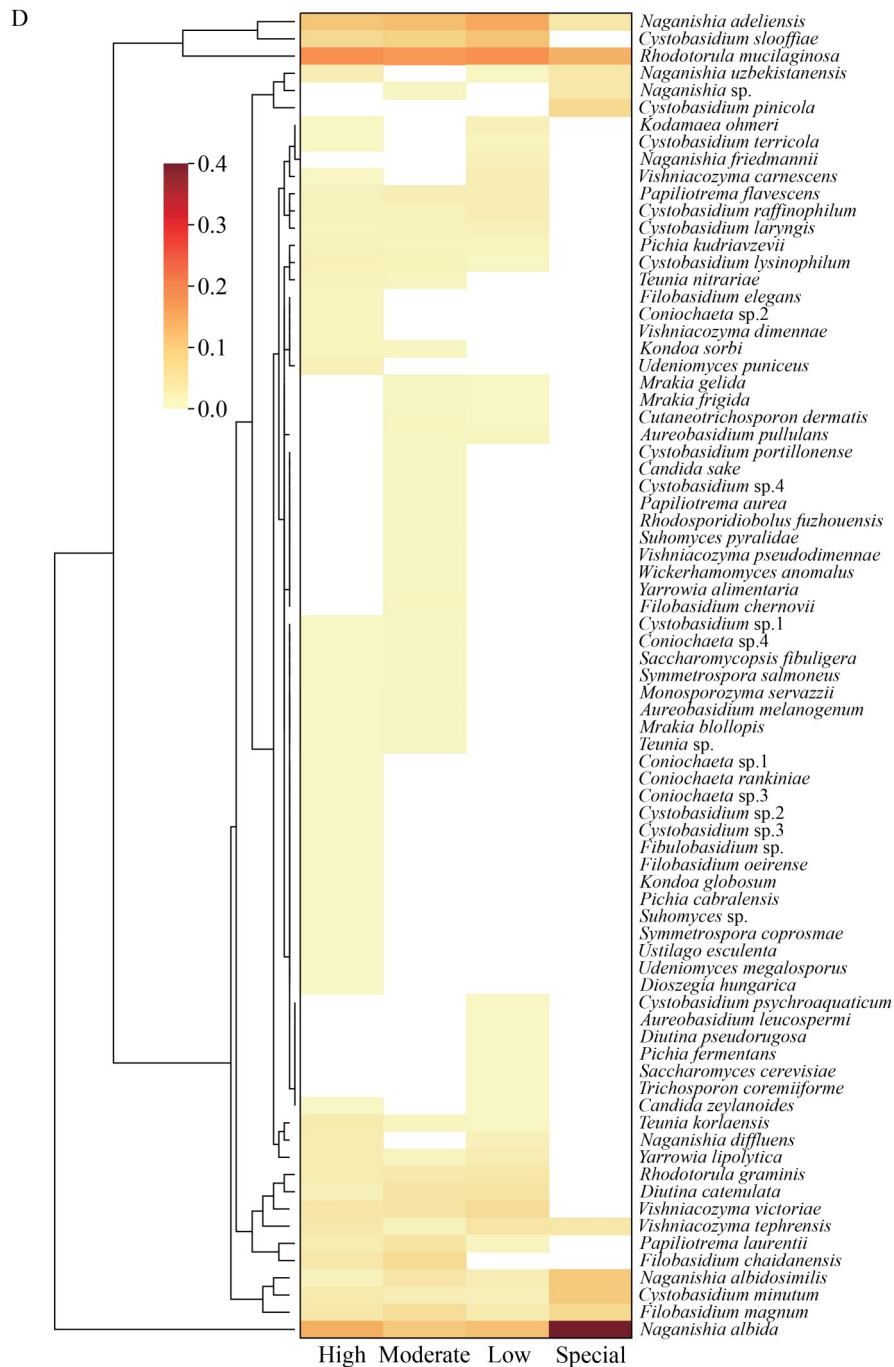


图5 不同营养水平培养基分离获得的可培养酵母菌群落组成差异

Figure 5 Composition of culturable yeast communities isolated using media with different nutrient levels. A: NMDS (The significance of nutrient effects on community dissimilarity was tested using ANOSIM); B: Venn diagram showing the species number recovered using media with different nutrient levels; C: Heatmap showing species numbers, with strains numbers in parentheses, isolated using media with different nutrient levels across different substrates; D: Heatmap showing species-level composition of culturable yeast communities isolated using media with different nutrient levels.

菌落数量以及对优势类群的选择能力上。总体而言，高营养培养基(如 RDBC 和 PDA)、中营养培养基(REA 和 1/2 PDA)、寡营养培养基(1/5 MEA 和 1/10 PDA)以及特殊培养基(CMA 和 CDA)分别分离获得 54、45、36 和 10 个物种。其中，33.3%、22.2% 和 19.4% 的物种分别为高、中、寡营养培养基所特有(图 5B、5C)。尤其是寡营养培养基在冰川环境样品和土壤样品中对物种的鉴别力最高，其分离获得的物种数量高于其他营养条件培养基(图 5D)。这类培养基更倾向于分离适应贫瘠生境的酵母类群，能够有效分离出在富营养培养基上不出现或生长缓慢的稀有物种。

2.4 极端环境可培养酵母中潜在的新种资源

对纯化获得的菌株进行 LSU rRNA 基因 D1/D2 区域测序，并将所得序列与 NCBI

GenBank 数据库中的已报道物种序列进行比对分析。依据序列相似性结果，共鉴定出 11 个潜在新种，其 D1/D2 序列与近缘已知物种的相似率 < 99.00%。在这些潜在新种中，包括 7 株类酵母未知锥毛壳 *Coniochaeta* sp.、5 株未知囊担菌 *Cystobasidium* sp.、3 株未知特乌尼亚酵母 *Teunia* sp.、2 株未知长西氏酵母 *Naganishia* sp.，1 株未知扣丝担子菌 *Fibulobasidium* sp. 和 1 株未知苏霍姆酵母 *Suhomyces* sp. (表 3)。根据序列比对结果，7 株 *Coniochaeta* sp. 菌株和 5 株 *Cystobasidium* sp. 菌株可分别划分为 4 个潜在新物种。此外，*Teunia* sp.、*Naganishia* sp.、*Fibulobasidium* sp. 和 *Suhomyces* sp. 菌株可分别划分为 1 个潜在新物种，与其在极端环境中作为优势或常见属的分布格局一致，表明这些类群在极端生态系统中可能具有较高的物种分化潜力和未被充分认识的分类多样性。本研究还

表3 极端环境来源的疑似酵母新种

Table 3 Putative novel yeast species isolated from extreme environments

Strains	The most similar species (type strain)	GenBank accession number	Similarity (%)
P263-1	<i>Coniochaeta caraganae</i>	NG_228849.1	98.66
P263-2	<i>Coniochaeta caraganae</i>	NG_228849.1	98.84
P11-2	<i>Coniochaeta discoidea</i>	NG_064120.1	98.29
P11-1	<i>Coniochaeta lignicola</i>	MH855438.1	99.00
P20-1	<i>Coniochaeta rankiniae</i>	MG491499.1	97.26
P20-2	<i>Coniochaeta rankiniae</i>	NG_242134.1	97.67
P20-3	<i>Coniochaeta rankiniae</i>	MG491499.1	97.06
P11-2	<i>Cystobasidium calyptogenae</i>	NG_059004.1	96.96
001-2	<i>Cystobasidium raffinophilum</i>	MK050389.1	98.97
P1-12	<i>Cystobasidium terricola</i>	LC203672.1	98.00
P1-13	<i>Cystobasidium terricola</i>	MK050390.1	96.26
617-5	<i>Cystobasidium terricola</i>	MK050390.1	96.90
058-3	<i>Naganishia albida</i>	HE572537.1	98.79
059-2	<i>Naganishia albida</i>	KF646234.1	98.00
P256-7	<i>Teunia korlaensis</i>	MK050286.1	98.22
P263-7	<i>Teunia korlaensis</i>	MK050286.1	98.40
P263-6	<i>Teunia korlaensis</i>	MK050286.1	98.22
P263-8	<i>Fibulobasidium inconspicuum</i>	NG_057677.1	94.64
B1-1	<i>Suhomyces pyralidae</i>	NG_054779.1	98.97

发现了隶属于苏霍姆酵母属的潜在新种, 该类群在极端环境中报道较少, 表明极端生境不仅孕育了优势耐受型酵母, 也为稀有或低丰度类群的演化和维持提供了重要生态位。

3 讨论

本研究通过对中国西部多种极端生境的系统调查, 进一步证实了极端环境作为可培养酵母菌多样性储库的资源潜力。与全球其他极端环境酵母菌多样性的研究趋势一致^[12,19,24], 担子菌酵母普遍占据优势, 表明该门类已演化出跨越多重环境胁迫的适应策略。与此同时, 不同极端生境中的可培养酵母菌群落结构和组成存在显著差异, 这种差异反映了特定环境理化参数对酵母类群的选择作用。

冰川以低温、寡营养及强紫外辐射为主要特征。在极地冰川及冻土生态系统中, 酵母菌通常占据优势, 而丝状真菌相对较少^[35-36]。本研究中, 富集培养的冰川来源酵母菌的优势类群可归纳为不同的环境适应范式: 以胶红酵母为代表的产色素型和以阿德利长西氏酵母为代表的紫外屏蔽型。胶红酵母广泛分布于南、北极等寒冷地区, 并常作为优势类群出现^[36-38], 本研究进一步证实了其在冰川环境中的优势地位。该类群通过多层次的生理调节策略, 如类胡萝卜素合成^[17,39]、膜脂调控^[15]、能量代谢重编程及增强小 RNA^[16], 维持其在冰川环境中的持续存在。值得注意的是, 胶红酵母在 10 °C 富集培养条件下的相对丰度(23.0%)虽低于 25 °C (57.7%), 但 10 °C 下物种多样性更高, 且木拉克属的专性嗜冷种(耐冷海洋嗜杀酵母、南极木拉克酵母、嗜冷酵母)仅在 10 °C 富集条件下被成功分离。这一温度依赖性分离特征从方法学侧面印证了该类群对低温的严格生理依赖, 也反映了冰川环境对嗜冷酵母类群的强选择作用。相比之下, 非色素型酵母如长西氏酵母属则主要依赖合成菌孢素及类菌孢素氨基酸, 高效吸收紫外辐射并将其能量转化为热, 以缓解强紫外

辐射对细胞的损伤^[40]。

盐湖通常具有高盐度、高 pH 和强紫外辐射等特征。本研究发现艾丁湖、巴里坤湖、达坂城盐湖的实测矿化度高达 204.76–336.47 g/L, pH 7.5–7.8, 属典型高盐偏碱性极端水体。在此类多重胁迫环境中, 酵母群落呈现出明显的筛选效应。囊担菌属和长西氏酵母属在不同基质(水体、底泥及周缘盐碱土及动物粪便)中反复检出并维持较高丰度, 体现了其在盐湖生态系统中的核心地位。其中, 斯洛菲囊担菌相对丰度达 31.7%, 在盐湖水体、底泥及盐碱区野生动物粪便中均表现出最高的相对丰度, 提示其耐盐阈值已覆盖该盐度范围, 它们可能在盐湖微生物群落的构建与功能维持中发挥关键作用。既往研究表明, 斯洛菲囊担菌不仅存在于自然高盐环境, 例如深海^[41]和红树林^[42], 也能适应人工发酵环境, 如腌制食品^[43]。在盐度高达 43.42 PSU (practical salinity unit) 的海湾中, 还发现了该属的一个耐盐新物种耐盐囊担菌 (*Cystobasidium halotolerans*), 其系统发育位置与斯洛菲囊担菌关系密切^[44]; 此外, 喉囊担菌也被报道分布于深海环境^[45]。本研究进一步将斯洛菲囊担菌的分布范围扩展至内陆高盐湖泊, 并报道其在高 pH 环境中的优势地位。尽管囊担菌属的耐盐机制尚不明确, 但根据其他盐生酵母如黑酵母的研究, 可将其耐盐能力归因于渗透调节、离子转运、膜与细胞壁重塑以及形态可塑性等适应策略^[14]。

荒漠生境以极端干旱、盐碱及强辐射为主要特征, 其酵母丰富度和多样性远超传统认知。在智利 Atacama 沙漠^[46]、以色列 Negev 沙漠^[47]、墨西哥 Chihuahuan 沙漠^[48]、美国 Mojave 沙漠^[49]以及中国沙坡头沙漠^[50]等地, 均已报道可培养的酵母菌 40 余属近 100 个物种。本研究区域柴达木盆地属于典型的高寒干旱荒漠生态系统。在此类多重胁迫环境下, 可培养酵母菌的群落组成呈现出明显的筛选效应: 长西氏酵母属为最优势类群, 其中浅白长西氏酵母占

30.1%，广泛分布于荒漠植物根际、盐碱土及生物结皮中；阿德利长西氏酵母也在各基质中稳定检出。值得注意的是，浅白长西氏酵母在盐碱土壤样品中检出率最高，提示其具备耐盐碱与耐干旱的协同适应能力。长西氏酵母属在全球荒漠生态系统中的优势地位已被广泛证实，该属多个成员[如浅白长西氏酵母、拟浅白长西氏酵母、弗里德曼长西氏酵母、球形长西氏酵母(*N. globosa*)、奥诺夫里长西氏酵母(*N. onofrii*)、流散长西氏酵母和维氏长西氏酵母(*N. vishniacii*)]普遍存在于荒漠植物、土壤、生物结皮和昆虫等多种基质中^[6,46-47,49,51-52]。本研究结果与上述全球趋势一致，进一步支持长西氏酵母属作为荒漠生境核心优势类群的生态地位。然而，本研究中的荒漠样品中仅检出长西氏酵母属的2个物种，这一差异可能源于柴达木盆地低温、高盐与干旱等多重胁迫的特殊环境筛选压力，对酵母类群的生理耐受阈值提出了更严苛的要求。来自干旱生境的酵母通常可通过形成厚垣孢子结构或多糖荚膜以减少细胞脱水^[6,19]，或者在胞内积累海藻糖来抵御干旱胁迫^[53]。本研究中长西氏酵母属的优势地位可能与上述生理策略在柴达木盆地极端条件下的有效性密切相关。此外，荒漠样品中检出的柴旦长西氏酵母等本地特有物种，进一步反映了干旱环境对酵母群落组成的强烈过滤与分化作用，长期的地理隔离与胁迫筛选可能促进了地方性分类单元的形成与维持。

在许多极端环境中，不同类型的环境胁迫通常同时存在，例如冰川和荒漠环境的低温与强紫外辐射、营养贫乏并存；盐湖环境除高盐度外，通常伴随营养限制且部分盐湖处于极端干旱区域。能够定殖于此类多重胁迫并存生境中的微生物被称为嗜极端微生物。本研究中的物种分布分析支持嗜极端酵母存在：浅白长西氏酵母与阿德利长西氏酵母在所有调查的极端环境中均被检出；而胶红酵母和斯洛菲囊担菌则广泛存在于除荒漠以外的其他极端生境。

这些物种能够跨越温度、盐度、水分和紫外辐射等多重极端因子而持续存在，表明其具备高度环境可塑性的多嗜极特征，并在极端生态系统中扮演着先锋物种的角色^[19]。值得注意的是，长西氏酵母属和红酵母属酵母菌已被报道分离自航天器和国际空间站中^[20-21]，进一步支持了这些类群具备卓越的多嗜极适应能力。此外，本研究还分离获得了类酵母形态真菌和黑酵母类群，包括多形性酵母样真菌锥毛壳属(*Coniochaeta* spp.)以及黑酵母(*Aureobasidium* spp.)。这类真菌能够在酵母态、菌丝态和厚垣孢子态之间进行形态转换，使其能够在极端或变化的环境中维持生存和增殖的灵活性^[14]。黑酵母被认为是高盐环境的优势类群^[14,27]。然而，本研究未分离到韦尔内克黑酵母(*Hortaea werneckii*)和鱼源节担菌(*Wallemia ichthyophaga*)等典型的极端嗜盐黑酵母类群，只分离到了黑酵母菌，可能与分离方法有关。

极端环境是地球上最后一块未被充分探索的“微生物暗物质”聚集地^[26,54]。对世界多个微生物保藏中心所保存酵母菌株来源进行溯源分析，极端环境来源的菌株占据了约11.5%^[55]。全球范围内，在冰川、高寒荒漠、沙漠以及海水中均报道了大量酵母新物种^[25,46,56-58]，在对世界范围内寒漠地区岩生酵母多样性进行分类学研究后，高达40%的菌株是未被描述的新物种^[36]。本研究通过LSU rRNA基因D1/D2区域序列分析，共分离到了19株酵母菌可能代表11个潜在新物种，凸显了极端环境具有极高的酵母菌物种分化潜力。为明确这些潜在新种在系统发育学和分类学中的准确地位，后续仍需结合形态学、生理生化特征等多相分类学证据，并开展全基因组测序及比较基因组学分析，以对其系统发育关系和分类地位进行系统解析。

极端环境可能作为条件致病型酵母的重要自然环境储库。本研究在多种极端或特殊生境样品中分离获得了多个被认为具有条件致病潜力的酵母类群，例如胶红酵母、斯洛菲囊担菌

和奥默科达酵母等。酵母能够在极端环境中存活, 意味着它们具备较强的环境耐受能力, 如耐温变幅、抗氧化应激、细胞壁结构稳固、能够形成生物膜等。这些适应性特征在一定程度上与其在宿主体内抵抗免疫防御和环境胁迫的能力相重叠, 为条件致病性提供了潜在的生理基础^[59]。其中, 红酵母属虽然对低温具有极强的耐受力, 但近 20 年来该属真菌引起的感染性病例在全球范围内呈上升趋势^[60-61]。囊担菌属是另一种新兴机会性侵袭性人类真菌病原体, 陆续报道斯洛菲囊担菌、卡氏囊担孢子菌 (*Cystobasidium calyptogenae*)、微小囊担菌的感染性病例^[62-63], 本研究中这 3 个物种在各类极端环境的动物粪便中的相对丰度均较高, 提示它们能够与动物或人体共存。奥默科达酵母是一种新兴条件致病性真菌, 与人类感染中的高死亡率相关^[64]。本研究中该物种既可以从冰川融雪中分离获得, 也可从温泉水中获得, 暗示该物种对温度变化的超强适应能力, 这使其更容易适应宿主环境。在全球气候变暖背景下, 极端环境的物理和化学条件正在发生显著变化, 可能促进原本受环境限制的条件致病型酵母的扩散与定殖范围扩大, 使其更容易进入与人类、动物或农牧业系统相关的生态位中^[65]。因此, 本研究提示极端生境在条件致病性真菌生态循环中的潜在作用, 未来有必要结合分子生物学、生理耐受性实验及致病相关性研究, 进一步评估这些环境分离株在气候变化情景下的生态适应性及其潜在公共健康意义。

本研究发现不同营养梯度的培养基对不同极端环境酵母类群的分离偏好, 各自都能分离到独特的类群。以冰川样品为例, 以不同时间段为尺度的富集培养方法显著提高了酵母的分离效率和丰度, 这种培养方法更容易分离到真菌稀有“暗物质”^[66]。多种多营养梯度的培养设计揭示了酵母菌的营养生态分化, 不同物种对营养资源的利用效率与偏好存在分层, 使用单

一营养培养基可能会低估低丰度或对特定营养条件有偏好的物种多样性。采用多种营养成分和选择性各异的培养基组合策略, 能够最大限度挖掘极端环境中酵母菌资源多样性。后续应基于更多不同营养环境条件的培养基, 结合培养组学与宏基因组学分析, 建立高分辨率的多组学研究框架^[26]。

本研究通过培养组学方法系统揭示了中国西部极端环境中可培养酵母菌的多样性分布格局, 但仍存在一定局限性。首先, 潜在新种的分类地位尚未完全明确, 文中初步鉴定的 11 个疑似新种仅基于 LSU rRNA 基因的 D1/D2 序列分析, 缺乏形态学、生理生化特征及多基因系统发育等关键分类学证据的支持。其次, 菌株的极端环境适应机制尚待深入解析, 目前仅基于文献推测其可能的生理策略, 缺少功能基因组和转录组层面的直接验证。针对上述不足, 后续研究将从 2 个方向展开: (1) 开展多相分类学鉴定, 结合形态、生理生化及基因组测序, 证实描述潜在新种; (2) 利用比较基因组学与转录组学解析极端环境耐受的关键适应基因的进化特征, 挖掘耐受胁迫的核心基因集, 从而完成从生态关联到机制阐释的研究闭环。

4 结论

本研究通过多种培养基组合与不同培养策略, 对中国西部代表性极端生境中可培养酵母菌多样性进行了系统分析, 共分离获得 904 株酵母菌, 其中担子菌门占据优势地位。结果表明, 不同类型的极端环境均发现了具有多嗜极特征的酵母物种, 但其群落结构与优势类群在环境间仍表现出显著差异, 反映了环境因子对酵母群落的选择作用。方法学上, 相较于直接稀释涂布培养, 富集培养显著提高了稀有类群和低丰度类群的分离效率; 同时, 不同营养组成及梯度的培养基对酵母类群具有明显的选择效应, 多培养基联合使用可更全面地揭示可培

养酵母菌群落结构。极端环境酵母菌在生物膜形成、高盐高糖发酵^[48,67]、绿色和可持续农业^[6,68]以及食品加工^[69-70]等领域具有重要的应用潜力。基于此,未来有必要持续开展极端环境微生物资源的系统挖掘和长期保护,并结合表型分析与基因组研究,深入解析其极端环境适应机制,为新型工业底盘菌株的开发和生物技术应用提供数据支持,从而为极端环境微生物这一潜在战略微生物资源的开发与合理利用奠定基础。

作者贡献声明

罗家增: 样品采集与菌株分离、数据处理、论文撰写; 曾军: 样品采集与预处理; 魏旭阳: 菌株分离与鉴定; 席振华: 西藏地区样品采集与预处理; 牛秋红: 青海地区样品预处理; 魏鑫丽: 青海地区样品采集; 刘林: 样品采集; 白逢彦: 论文审阅; 刘新展: 实验设计、样品采集与数据处理、论文撰写与修改。

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] Schmid AK, Allers T, DiRuggiero J. SnapShot: microbial extremophiles[J]. *Cell*, 2020, 180(4): 818-818.e1.
- [2] Shu WS, Huang LN. Microbial diversity in extreme environments[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(4): 219-235.
- [3] Zaremba-Niedzwiedzka K, Caceres EF, Saw JH, Bäckström D, Juzokaite L, Vancaester E, Seitz KW, Anantharaman K, Starnawski P, Kjeldsen KU, Stott MB, Nunoura T, Banfield JF, Schramm A, Baker BJ, Spang A, Ettema TJG. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity[J]. *Nature*, 2017, 541(7637): 353-358.
- [4] Williams TA, Cox CJ, Foster PG, Szöllösi GJ, Embley TM. Author correction: phylogenomics provides robust support for a two-domains tree of life[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(11): 1568.
- [5] Imachi H, Nobu MK, Nakahara N, Morono Y, Ogawara M, Takaki Y, Takano Y, Uematsu K, Ikuta T, Ito M, Matsui Y, Miyazaki M, Murata K, Saito Y, Sakai S, Song CH, Tasumi E, Yamanaka Y, Yamaguchi T, Kamagata Y, et al. Isolation of an archaeon at the prokaryote-eukaryote interface[J]. *Nature*, 2020, 577(7791): 519-525.
- [6] Naranjo-Ortiz MA, Gabaldón T. Fungal evolution: major ecological adaptations and evolutionary transitions[J]. *Biological Reviews*, 2019, 94(4): 1443-1476.
- [7] Virágh M, Merényi Z, Csernetics Á, Földi C, Sahu N, Liu XB, Hibbett DS, Nagy LG. Evolutionary morphogenesis of sexual fruiting bodies in basidiomycota: toward a new evo-devo synthesis[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2022, 86: e00019-21.
- [8] Selbmann L, Egidi E, Isola D, Onofri S, Zucconi L, de Hoog GS, Chinaglia S, Testa L, Tosi S, Balestrazzi A, Lantieri A, Compagno R, Tigini V, Varese GC. Biodiversity, evolution and adaptation of fungi in extreme environments[J]. *Plant Biosystems-an International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 2013, 147(1): 237-246.
- [9] Coleine C, Stajich JE, Selbmann L. Fungi are key players in extreme ecosystems[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2022, 37(6): 517-528.
- [10] Gostinčar C, Zalar P, Gunde-Cimerman N. No need for speed: slow development of fungi in extreme environments[J]. *Fungal Biology Reviews*, 2022, 39: 1-14.
- [11] Simões MF, Cortesão M, Azua-Bustos A, Bai FY, Canini F, Casadevall A, Cassaro A, Cordero R, Fairén AG, González-Silva C, Gunde-Cimerman N, Koch S, Liu XZ, Onofri S, Pacelli C, Selbmann L, Tesi D, Waghmode A, Wang T, Zucconi L, et al. The relevance of fungi in astrobiology research-Astromycology[J]. *Mycosphere*, 2023, 14(1): 1290-1253.
- [12] Coleine C, Stajich JE, de los Ríos A, Selbmann L. Beyond the extremes: rocks as ultimate refuge for fungi in drylands[J]. *Mycologia*, 2021, 113(1): 108-133.
- [13] Ogaki MB, Coelho LC, Vieira R, Neto AA, Zani CL, Alves TMA, Junior PAS, Murta SMF, Barbosa EC, Oliveira JG, Ceravolo IP, Pereira PO, Cota BB, Viana RO, Alves VS, Rosa LH. Cultivable fungi present in deep-sea sediments of Antarctica: taxonomy, diversity, and bioprospecting of bioactive compounds[J]. *Extremophiles*, 2020, 24(2): 227-238.
- [14] Gostinčar C, Gunde-Cimerman N. Black yeasts in hypersaline conditions[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2024, 108: 252.
- [15] Rossi M, Buzzini P, Cordisco L, Amaretti A, Sala M, Raimondi S, Ponzoni C, Pagnoni UM, Matteuzzi D. Growth, lipid accumulation, and fatty acid composition in obligate psychrophilic, facultative psychrophilic, and mesophilic yeasts: adaptation and acclimation of psychrophilic yeasts[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, 69(3): 363-372.
- [16] Touchette D, Altshuler I, Gostinčar C, Zalar P, Raymond-Bouchard I, Zajc J, McKay CP, Gunde-Cimerman N, Whyte LG. Novel Antarctic yeast adapts to cold by switching energy metabolism and increasing small RNA synthesis[J]. *The ISME Journal*, 2022, 16(1): 221-232.
- [17] Kreusch MG, Duarte RTD. Photoprotective compounds and radioresistance in pigmented and non-pigmented

- yeasts[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2021, 105(9): 3521-3532.
- [18] Schultzhans Z, Chen A, Kim S, Shuryak I, Chang M, Wang Z. Transcriptomic analysis reveals the relationship of melanization to growth and resistance to gamma radiation in *Cryptococcus neoformans*[J]. *Environmental Microbiology*, 2019, 21(8): 2613-2628.
- [19] Buzzini P, Turchetti B, Yurkov A. Extremophilic yeasts: the toughest yeasts around[J]. *Yeast*, 2018, 35(8): 487-497.
- [20] Bijlani S, Parker C, Singh NK, Sierra MA, Foox J, Wang CCC, Mason CE, Venkateswaran K. Genomic characterization of the titan-like cell producing *Naganishia tulchinskyi*, the first novel eukaryote isolated from the international space station[J]. *Journal of Fungi*, 2022, 8(2): 165.
- [21] Leo P, de Melo Texeira M, Chander AM, Singh NK, Simpson AC, Yurkov A, Karouia F, Stajich JE, Mason CE, Venkateswaran K. Genomic characterization and radiation tolerance of *Naganishia kalamii* sp. nov. and *Cystobasidium onofrii* sp. nov. from Mars 2020 mission assembly facilities[J]. *IMA Fungus*, 2023, 14: 15.
- [22] Segal-Kischinevsky C, Romero-Aguilar L, Alcaraz LD, López-Ortiz G, Martínez-Castillo B, Torres-Ramírez N, Sandoval G, González J. Yeasts inhabiting extreme environments and their biotechnological applications[J]. *Microorganisms*, 2022, 10(4): 794.
- [23] 邵明威, 孙思勉, 杨时茂, 陈国强. 基于极端微生物的生物制造[J]. *合成生物学*, 2024, 5(6): 1419-1436.
- Shao MW, Sun SM, Yang SM, Chen GQ. Bioproduction based on extremophiles[J]. *Synthetic Biology Journal*, 2024, 5(6): 1419-1436 (in Chinese).
- [24] Buzzini P, Lachance MA, Yurkov A. Yeasts in Natural Ecosystems: Diversity[M]. Cham: Springer International Publishing, 2017: 293-396.
- [25] Gostinčar C, Gunde-Cimerman N. Understanding fungi in glacial and hypersaline environments[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2023, 77: 89-109.
- [26] Li S, Lian WH, Han JR, Ali M, Lin ZL, Liu YH, Li L, Zhang DY, Jiang XZ, Li WJ, Dong L. Capturing the microbial dark matter in desert soils using culturomics-based metagenomics and high-resolution analysis[J]. *npj Biofilms and Microbiomes*, 2023, 9: 67.
- [27] Jiao JY, Fu L, Hua ZS, Liu L, Salam N, Liu PF, Lv AP, Wu G, Xian WD, Zhu QY, Zhou EM, Fang BZ, Oren A, Hedlund BP, Jiang HC, Knight R, Cheng L, Li WJ. Insight into the function and evolution of the Wood-Ljungdahl pathway in *Actinobacteria*[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(10): 3005-3018.
- [28] Liu YQ, Ji MK, Yu T, Zaugg J, Anesio AM, Zhang ZH, Hu SN, Hugenholtz P, Liu KS, Liu PF, Chen YY, Luo YF, Yao TD. A genome and gene catalog of glacier microbiomes[J]. *Nature Biotechnology*, 2022, 40(9): 1341-1348.
- [29] Lin ZL, Gao SM, Peng SX, Tang LY, Luo ZH, Lao XW, Zhang SY, Shu WS, Meng FG, Huang LN. Biogeography and host interactions of CPR and DPANN viruses in acid mine drainage sediments[J]. *Nature Communications*, 2025, 16: 10492.
- [30] 廖丽, 陈波. 极地微生物基因组挖掘现状与展望[J]. *极地研究*, 2020, 32(2): 133-139.
- Liao L, Chen B. Current status and perspectives on genome mining of polar microorganisms[J]. *Chinese Journal of Polar Research*, 2020, 32(2): 133-139 (in Chinese).
- [31] Zhao YH, Chen H, Sun HY, Yang F. In the Qaidam Basin, soil nutrients directly or indirectly affect desert ecosystem stability under drought stress through plant nutrients[J]. *Plants*, 2024, 13(13): 1849.
- [32] Wei XY, Zhu HY, Song L, Zhang RP, Li AH, Niu QH, Liu XZ, Bai FY. Yeast diversity in the Qaidam Basin Desert in China with the description of five new yeast species[J]. *Journal of Fungi*, 2022, 8(8): 858.
- [33] Xu CH, Li HL, Wang FT, Li ZQ, Zhou P, Liu SS. Heatwaves in summer 2022 forces substantial mass loss for Urumqi Glacier No. 1, China[J]. *Journal of Glaciology*, 2024, 70: e77.
- [34] 郑喜玉, 张明刚, 徐昶, 李秉孝. 中国盐湖志[M]. 北京: 科学出版社, 2002.
- [35] Mugnai G, Sannino C, Borruso L, Andreani D, Battistel D, Turchetti B, Buzzini P, Guglielmin M. Cold-based glaciers and underlying permafrost: a possible new habitat for fungi[J]. *Applied Soil Ecology*, 2025, 216: 106529.
- [36] de Menezes GCA, Lopes FAC, Santos KCR, Silva MC, Convey P, Câmara PEAS, Rosa LH. Fungal diversity present in snow sampled in summer in the north-west Antarctic Peninsula and the South Shetland Islands, Maritime Antarctica, assessed using metabarcoding[J]. *Extremophiles*, 2024, 28(2): 23.
- [37] 张瑞蕊, 薛梅, 李宁宁, 靳亚梅, 魏小晶, 倪永清. 天山一号冰川表面冰尘和底部沉积层中可培养酵母菌系统发育类群的分布及生态生理特征[J]. *微生物学报*, 2019, 59(2): 334-348.
- Zhang RR, Xue M, Li NN, Jin YM, Wei XJ, Ni YQ. Phylogeny and diversity of culturable yeasts in supraglacial cryoconite and subglacial sediments of the Glacier No. 1 in Tianshan Mountains[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(2): 334-348 (in Chinese).
- [38] Selbmann L, Zucconi L, Onofri S, Cecchini C, Isola D, Turchetti B, Buzzini P. Taxonomic and phenotypic characterization of yeasts isolated from worldwide cold rock-associated habitats[J]. *Fungal Biology*, 2014, 118(1): 61-71.
- [39] Guo R, Liu T, Guo CN, Chen GS, Fan JD, Zhang Q. Carotenoid biosynthesis is associated with low-temperature adaptation in *Rhodospordium kratochvilovae*[J]. *BMC Microbiology*, 2022, 22: 319.
- [40] Martins-Silva G, Barbosa RS, Santos RS, de Carvalho ACSR, Kreuzsch M, Padilla AAA, Vallim MA, de Medeiros LS, Pascon RC. UV radiation triggers mycosporine-glutaminol-glucoside biosynthesis in

- Naganishia friedmannii* FBU002, a non-pathogenic yeast[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2025, 136(3): 1xaf047.
- [41] Singh P, Raghukumar C, Meena RM, Verma P, Shouche Y. Fungal diversity in deep-sea sediments revealed by culture-dependent and culture-independent approaches[J]. *Fungal Ecology*, 2012, 5(5): 543-553.
- [42] Vanegas J, Muñoz-García A, Pérez-Parra KA, Figueroa-Galvis I, Mestanza O, Polanía J. Effect of salinity on fungal diversity in the rhizosphere of the halophyte *Avicennia germinans* from a semi-arid mangrove[J]. *Fungal Ecology*, 2019, 42: 100855.
- [43] Yang JX, Li FZ, Zhang YL, He ZF. Metagenomic analysis of microbial community succession during the pickling process of *Zhacai* (preserved mustard tuber) and its correlation with *Zhacai* biochemical indices[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2021, 101(4): 1646-1658.
- [44] Fotedar R, Fell JW, Boekhout T, Kolecka A, Zeyara A, Kaul R, Malki AA, Al Marri M. *Cystobasidium halotolerans* sp. nov., a novel basidiomycetous yeast species isolated from the Arabian Gulf[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2019, 69(3): 839-845.
- [45] Lee HS, Kang JS, Cho DY, Choi DK, Shin HJ. Isolation, structure determination, and semisynthesis of diphenazine compounds from a deep-sea-derived strain of the fungus *Cystobasidium laryngis* and their biological activities[J]. *Journal of Natural Products*, 2022, 85(4): 857-865.
- [46] Contador CA, Veas-Castillo L, Tapia E, Antipán M, Miranda N, Ruiz-Tagle B, García-Araya J, Andrews BA, Marin M, Dorador C, Asenjo JA. Atacama Database: a platform of the microbiome of the Atacama Desert[J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2020, 113(2): 185-195.
- [47] Abu-Ghosh S, Droby S, Korine C. Seasonal and plant-dependent variations in diversity, abundance and stress tolerance of epiphytic yeasts in desert habitats[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2014, 6(4): 373-382.
- [48] Perrusquía-Luévano S, Cano-Herrera MS, Guigón-López C, del Carmen Avitia-Talamantes M, Torres-Torres C, Villalpando I. Microbiology of high-sugar must fermentation by novel yeasts from the Chihuahuan desert[J]. *FEMS Yeast Research*, 2018: foy099.
- [49] Kelly K, Liu XZ, Croyle J, Stajich JE. Increased aridity is associated with diversity and composition changes in the biocrust mycobiome[PP/OL]. *bioRxiv* (2025-03-05) [2025-03-05]. <https://doi.org/doi:10.1101/2025.03.05.641731>.
- [50] Zhang T, Jia RL, Zhang YQ, Liu HY, Su J, Yu LY. *Kurtzmanomyces shapotouensis* sp. nov., an anamorphic, basidiomycetous yeast isolated from desert soil crusts[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2013, 63(Pt_10): 3892-3895.
- [51] Pulschen AA, Rodrigues F, Duarte RTD, Araujo GG, Santiago IF, Paulino-Lima IG, Rosa CA, Kato MJ, Pellizari VH, Galante D. UV-resistant yeasts isolated from a high-altitude volcanic area on the Atacama Desert as eukaryotic models for astrobiology[J]. *MicrobiologyOpen*, 2015, 4(4): 574-588.
- [52] Nwaefuna AE, Boekhout T, Garcia-Aloy M, Vrhovsek U, Zhou N. Diversity of dung beetle-associated yeasts from pristine environments of Botswana[J]. *Yeast*, 2023, 40(5/6): 182-196.
- [53] Vimercati L, Bueno de Mesquita CP, Grigoriev IV, Haridas S, Schmidt SK, Quandt A. The genome of the polyextremophilic yeast, *Naganishia friedmannii*, reveals adaptations involved in stress response pathways, carbohydrate metabolism expansion, and a limited DNA repair repertoire[J]. *FEMS Yeast Research*, 2025, 25: foaf028.
- [54] Soufi HH, Tran D, Louca S. Microbiology of Big Soda Lake, a multi-extreme meromictic volcanic crater lake in the Nevada desert[J]. *Environmental Microbiology*, 2024, 26(2): e16578.
- [55] Boekhout T, Amend AS, El Baidouri F, Gabaldón T, Geml J, Mittelbach M, Robert V, Tan CS, Turchetti B, Vu D, Wang QM, Yurkov A. Trends in yeast diversity discovery[J]. *Fungal Diversity*, 2022, 114(1): 491-537.
- [56] Turchetti B, Thomas Hall SR, Connell LB, Branda E, Buzzini P, Theelen B, Müller WH, Boekhout T. Psychrophilic yeasts from Antarctica and European glaciers: description of *Glaciozyma* gen. nov., *Glaciozyma martinii* sp. nov. and *Glaciozyma watsonii* sp. nov.[J]. *Extremophiles*, 2011, 15(5): 573-586.
- [57] Gadanho M, Sampaio JP. *Cryptococcus ibericus* sp. nov., *Cryptococcus aciditolerans* sp. nov. and *Cryptococcus metallitolerans* sp. nov., a new ecoclade of anamorphic basidiomycetous yeast species from an extreme environment associated with acid rock drainage in Sao Domingos pyrite mine, Portugal[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2009, 59(9): 2375-2379.
- [58] Thomas-Hall SR, Turchetti B, Buzzini P, Branda E, Boekhout T, Theelen B, Watson K. Cold-adapted yeasts from Antarctica and the Italian Alps: description of three novel species: *Mrakia robertii* sp. nov., *Mrakia blollopis* sp. nov. and *Mrakiella niccombsii* sp. nov.[J]. *Extremophiles*, 2010, 14(1): 47-59.
- [59] Zajc J, Gostinčar C, Černoša A, Gunde-Cimerman N. Stress-tolerant yeasts: opportunistic pathogenicity versus biocontrol potential[J]. *Genes*, 2019, 10(1): 42.
- [60] Xiao M, Chen SC, Kong FR, Fan X, Cheng JW, Hou X, Zhou ML, Wang H, Xu YC. Five-year China Hospital Invasive Fungal Surveillance Net (CHIF-NET) study of invasive fungal infections caused by noncandidal yeasts: species distribution and azole susceptibility[J]. *Infection and Drug Resistance*, 2018, 11: 1659-1667.
- [61] Gil Ó, Hernández-Pabón JC, Tabares B, Lugo-Sánchez C, Firacative C. Rare yeasts in Latin America: uncommon yet meaningful[J]. *Journal of Fungi*, 2023, 9(7): 747.
- [62] Huang JJ, Guo LJ, Zhang G, Tsui C, Huang WC, Li K,

- Jin XY, Liu YL, Chen XF, Tang CG, Xu YC, Lin N. First report of *Cystobasidium slooffiae* in human wounds from China: molecular identification and clinical insights[J]. *Infection and Drug Resistance*, 2025, 18: 5877-5886.
- [63] Karajacob AS, Goh JPE, Kallarakkal TG, Tay ST. First isolation and identification of *Cystobasidium calyptogenae* from the oral samples of an elderly patient presenting with angular cheilitis[J]. *European Journal of Medical Research*, 2022, 27: 48.
- [64] Silva SE, Silva LS, Eufrazio LG, Cruz GS, Lucini F, Vechi HT, do Monte Alves M, Ribeiro LRF, de Souza KL, Moreira JA, de Souza JG, Morio F, da Costa GL, de Oliveira Baptista B, Tomé LMR, Pedroso SHSP, de Melo Iani FC, Adelino TÉR, Castelo-Branco D, Rossato L, et al. *Kodamaea ohmeri*: an emergent yeast from a one health perspective[J]. *Current Research in Microbial Sciences*, 2025, 8: 100359.
- [65] Da Silva TH, Queres Gomes EC, Gonçalves VN, da Costa MC, Valério AD, de Assis Santos D, Johann S, Convey P, Rosa CA, Rosa LH. Does maritime Antarctic permafrost harbor environmental fungi with pathogenic potential[J]. *Fungal Biology*, 2022, 126(8): 488-497.
- [66] Li M, Raza M, Song S, Hou LW, Zhang ZF, Gao M, Huang JE, Liu F, Cai L. Application of culturomics in fungal isolation from mangrove sediments[J]. *Microbiome*, 2023, 11: 272.
- [67] Andreu C, del Olmo M. Biotechnological applications of biofilms formed by osmotolerant and halotolerant yeasts[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2023, 107(14): 4409-4427.
- [68] Bhardwaj P, Jain R, Rawat N, Joshi R, Kumar A, Pandey SS, Kumar S. *Naganishia liquefaciens* ARY7, a psychrophilic yeast endophyte improves plant low temperature acclimation through auxin and salicylic acid signaling[J]. *Physiologia Plantarum*, 2025, 177(3): e70267.
- [69] Ashaolu TJ, Malik T, Soni R, Prieto MA, Jafari SM. Extremophilic microorganisms as a source of emerging enzymes for the food industry: a review[J]. *Food Science & Nutrition*, 2025, 13: e4540.
- [70] Martorell MM, Ruberto LAM, Fernández PM, Castellanos de Figueroa LI, Mac Cormack WP. Bioprospection of cold-adapted yeasts with biotechnological potential from Antarctica[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2017, 57(6): 504-516.