



艾比湖湿地芦苇根际黏细菌群落多样性及其时空分布特征

何波, 胡文革*, 陈雪梅, 丁成, 祁晓云

石河子大学生命科学学院, 新疆 石河子 832000

何波, 胡文革, 陈雪梅, 丁成, 祁晓云. 艾比湖湿地芦苇根际黏细菌群落多样性及其时空分布特征[J]. 微生物学报, 2024, 64(4): 1064-1080.
HE Bo, HU Wenge, CHEN Xuemei, DING Cheng, QI Xiaoyun. Spatial and temporal distribution characteristics and diversity of myxobacteria in the rhizosphere of *Phragmites australis* in Ebinur Lake wetland[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(4): 1064-1080.

摘要:【目的】研究艾比湖湿地芦苇根际土壤未培养黏细菌多样性、群落结构及其时空分布特征, 提高对盐碱湿地等极端环境黏细菌资源的认知, 为今后开发利用极端环境黏细菌资源奠定基础, 也为艾比湖湿地盐漠生态系统修复提供数据支撑。【方法】采集艾比湖湿地 10 个样地 3 个月份的芦苇根际土壤, 针对 16S rRNA 基因的 V4-V5 区使用高通量测序技术研究黏细菌多样性、群落结构及其时空分布特征。【结果】艾比湖湿地黏细菌 16S rRNA 基因 Tags 数占细菌的 0.22%–3.54%, 7 月份和样地 4 的多样性最高, 说明属多样性与季节和样地相关。本研究共鉴定到黏球菌目的 3 个亚目、8 个科、14 个属, 其中海无柄孢囊黏细菌属(*Haliangium*)为优势属, 占 10.83%–71.01%。网络共现图表明绝大多数细菌与黏细菌存在相互作用。Spearman 分析表明, 细菌的 Shannon、Chao1 和 ACE 指数影响着黏细菌的多样性和丰富度。冗余分析(redundancy analysis, RDA)表明, 土壤无机氮(inorganic nitrogen, IN)、有机质(organic matter, OM)和水溶性镁离子(Mg^{2+})是影响黏细菌多样性、群落结构的主要非生物因子。【结论】艾比湖湿地黏细菌资源丰富, 其多样性、群落结构受时空变化影响。生物因素(细菌)和非生物因素(土壤理化性质)共同影响着黏细菌多样性。

关键词: 艾比湖湿地; 芦苇根际; 黏细菌多样性; 土壤环境因子; 时空分布特征

资助项目: 国家自然科学基金(32060002)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32060002).

*Corresponding author. E-mail: hwg-t@163.com

Received: 2023-09-12; Accepted: 2023-12-20; Published online: 2023-12-25

Spatial and temporal distribution characteristics and diversity of myxobacteria in the rhizosphere of *Phragmites australis* in Ebinur Lake wetland

HE Bo, HU Wenge*, CHEN Xuemei, DING Cheng, QI Xiaoyun

School of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi 832000, Xinjiang, China

Abstract: [Objective] To study the spatial and temporal distribution characteristics, community structure, and diversity of uncultured myxobacteria in the rhizosphere soil of *Phragmites australis* in the Ebinur Lake wetland, so as to enrich the knowledge of myxobacteria resources in saline-alkaline wetlands, lay a foundation for exploiting the myxobacteria resources in extreme environments, and provide data support for the restoration of saline desert ecosystems. [Methods] The rhizosphere soil samples of *P. australis* were collected from 10 sites in Ebinur Lake wetland in 3 months, and high-throughput sequencing was conducted for the V4–V5 region of the 16S rRNA gene to reveal the diversity and spatial and temporal distribution of myxobacteria. [Results] The abundance of myxobacteria, as indicated by the presence of 16S rRNA gene tags, ranged from 0.22% to 3.54% of the total bacteria in the Ebinur Lake wetland. The highest diversity was observed in July and at the sampling site 4, suggesting the correlations of genus diversity with both seasons and sample sites. A total of 14 genera of myxobacteria belonging to 8 families of 3 suborders were identified. Among them, *Haliangium* was the dominant genus, with the relative abundance of 10.83%–71.01%. Network co-occurrence diagrams showed that most of the bacteria interacted with myxobacteria. Spearman correlation analyses showed that the Shannon, Chao1, and ACE indices of bacteria influenced the diversity and richness of myxobacteria. The redundancy analysis (RDA) showed that soil inorganic nitrogen (IN), organic matter (OM), and water-soluble magnesium ions (Mg^{2+}) were the main abiotic factors influencing the diversity and community structure of myxobacteria. [Conclusion] The Ebinur Lake wetland is rich in myxobacteria, the diversity and community structure of which present spatial and temporal variations. Biotic factors (bacteria) and abiotic factors (soil physico-chemical properties) jointly affect the diversity of myxobacteria.

Keywords: Ebinur Lake wetland; *Phragmites australis* rhizosphere; myxobacteria diversity; soil environmental factors; spatial and temporal distribution characteristics

黏细菌是一类革兰氏阴性细菌, 属于 δ 变形杆菌纲的黏球菌目^[1]。因其复杂的社会学特征, 形成颜色鲜艳的子实体和抗逆性的黏孢子, 被认为是高等的原核生物^[2]。目前发现的黏细

菌包括 1 个目、3 个亚目、10 个科、30 个属和 78 个种^[3], 依据食性的不同将其分为溶细菌类群和溶纤维素类群^[1]。黏细菌能够产生丰富的次级代谢物, 具有抗菌、抗感染、抗癌等作用,

是微生物新药开发研究的潜在菌种资源^[4]。

黏细菌是典型的土壤微生物，广泛分布在各种生境中，其多样性和群落结构因生境中细菌丰度、理化因素而存在差异^[5]。Li 等^[6]使用焦磷酸测序技术发现黏细菌是湖泥生态系统中的优势细菌类群之一，占测定到的 16S rRNA 序列的 5.77%。Dai 等^[7]研究农田土壤黏细菌群落结构，发现厌氧黏细菌属(*Anaeromyxobacter*)和海无柄孢囊黏细菌属(*Haliangium*)是优势属，且地理因素对黏细菌群落结构的影响比施肥的作用强。Wang 等^[8]使用高通量测序研究鼎湖山森林土壤中的黏细菌，发现黏球菌属(*Myxococcus*)是群落结构中最丰富的属，而其他细菌和土壤 pH 是影响黏细菌群落的关键因素。此外，黏细菌作为微型捕食者，通过捕食革兰氏阴性菌、革兰氏阳性菌、真菌、原生动物和线虫等对微生物群落发挥调节作用^[4,9]。黏细菌还参与土壤养分循环，如厌氧黏细菌属是一种重要的固氮微生物^[10]，*Haliangium* 在反硝化和磷溶解中具有潜在作用^[11-12]。

艾比湖湿地是新疆第一大咸水湖，因位于阿拉山口大风通道，其特殊的地理位置形成了盐漠生态系统，湿地中分布着盐湖、沼泽、滩涂、石漠和土漠等多种地形，土壤为灰漠土、灰棕漠土和风沙土，盐渍化严重，土壤质地较粗，多为粗砂^[13]。植被也由此形成了旱生、盐生、沙生等多种植物群落。前期对该地微生物的研究主要集中在放线菌、反硝化细菌、氨氧化细菌等，但对该地黏细菌的多样性鲜有报道。

本工作以艾比湖湿地芦苇根际土壤为研究对象，研究黏细菌多样性和群落结构随时空变化的特点，分析生物因素(细菌)和非生物因素(理化因子)与其的关联，探究极端盐碱湿地环境中黏细菌资源随时空变化的特征，为后续湿地的黏细菌资源的开发、利用提供理论支撑。

1 材料与方 法

1.1 样本采集和保存

分别于 2021 年 4 月、2021 年 7 月和 2021 年 10 月 3 个不同时期(春、夏、秋)对艾比湖湿地 10 个定点样地的芦苇根际土壤进行采集。10 个样地的位置信息见表 1。各样地采用五点采样法采集土样。将覆盖在土壤表面的落叶清理干净后，使用铁锹挖出芦苇，用无菌刷子扫落并收集黏附在芦苇根系的土壤，每个样地选择 5 个样点，每个样点采集 3 份根际土样，将每个样地的 15 份土样混合装入无菌自封袋中，作为该样地芦苇的根际土壤样本。将样本放入手提式冰箱中带回实验室。所有土壤样本过筛除去大块石砾、枯枝落叶及其他杂质后分成三部分：

(1) 装入干燥称量恒重的铝盒，用于土壤含水量

表 1 艾比湖湿地芦苇 10 个定点样地

Table 1 Ten sentinel sample plots of *Phragmites australis* were established at Ebinur Lake wetland

Sample site	Longitude	Latitude	Height (m)	Season
Lw1	83°18'5.22"	44°40'17.73"	217.7	April, July, October
Lw2	83°19'13.42"	44°52'32.33"	198.0	April, July, October
Lw3	82°39'23.77"	44°54'33.30"	206.1	April, July, October
Lw4	82°41'21.13"	44°51'46.42"	188.6	April, July, October
Lw5	82°44'13.75"	44°50'54.02"	191.8	April, July, October
Lw6	82°48'54.21"	44°46'30.86"	206.4	April, July, October
Lw7	82°49'22.34"	44°49'3.31"	199.5	April, July, October
Lw8	82°51'50.61"	44°45'28.12"	203.2	April, July, October
Lw9	82°53'49.55"	44°47'4.51"	193.5	April, July, October
Lw10	82°54'9.19"	44°43'21.91"	211.0	April, July, October

Lw1–Lw10 indicate the 10 sentinel *Phragmites australis* plots sampled. The same below.

的测定; (2) 装入无菌自封袋, 保存于 -80°C 冰箱, 用于土壤基因组 DNA 的提取; (3) 自然风干后保存在 4°C 冰箱中, 用于土壤理化因子测定。

1.2 土壤理化性质测定

测定艾比湖湿地芦苇根际土壤 pH 值、电导率(electrical conductivity, EC)、含水量(moisture content, MC)、无机氮(inorganic nitrogen, IN)、速效钾(available potassium, AK)、速效磷(available phosphorus, AP)、有机质(organic matter, OM)、水溶性 Ca^{2+} 和水溶性 Mg^{2+} 等 9 个土壤理化指标, 具体测定方法参照《土壤农化分析(第 3 版)》^[14] 及文献[15]进行, 每个土样进行 3 次重复试验。

1.3 土壤总基因组 DNA 的提取

使用 Power Soil DNA Isolation Kit (MoBio) 试剂盒提取土壤样本总基因组 DNA。使用针对 16S rRNA 基因的 V4-V5 区的引物 515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGG-3') 和 907R (5'-CCGTC AATTCMTTTRAGTTT-3')^[16] 对土壤总基因组 DNA 进行扩增。PCR 反应体系(25 μL): $2\times\text{PCR mix}$ 12.5 μL , 上、下游引物(10 $\mu\text{mol/L}$)各 0.5 μL , 模板 0.5 μL , ddH₂O 11 μL 。PCR 反应条件: 95°C 4 min; 95°C 30 s, 55°C 45 s, 72°C 90 s, 30 个循环; 72°C 10 min。使用无菌去离子水作为阴性对照, 每个样本设置 3 个 PCR 重复。用 0.8% 的琼脂糖凝胶电泳检测后, 将属于同一样本的 3 个 PCR 扩增产物混合成 1 个送北京诺禾致源科技股份有限公司进行高通量测序, 基于 Illumina NovaSeq 测序平台对文库进行双末端测序。

1.4 生物信息学分析

对高通量测序得到的原始数据进行拼接、过滤, 质控后, 基于 97% 的一致性划分可操作性分类单元(operational taxonomic unit, OTU), 利用 Silva132 数据库进行物种注释(阈值为 0.8-1.0)。利用 MUSCLE 软件进行多序列比对后进行均一化处理, 计算黏细菌的 α 和 β 多样

性。使用 MicEco 筛选相对丰度大于 0.1% 的扩增子序列变体(amplicon sequence variants, ASV), 计算 ASV 之间的 Spearman 相关系数, 过滤系数大于 0.6, 经过计算后使用 Gephi 软件绘制共现网络图。利用 Canoco 5.0 软件对黏细菌与环境因子进行冗余分析(redundancy analysis, RDA)。测序的序列已经提交到 NCBI 并获得登录号 (BioProject ID: PRJNA1026723, Submission: SUB13893047)。

2 结果与分析

2.1 芦苇根际土壤黏细菌群落结构的时空分布特征

芦苇根际土壤各样品的 Reads 数在 110 780-177 008 之间, 注释到的 Tags 数目在 139-1 765 之间, 占细菌 Tags 数目的 0.22%-3.54%, 结果如表 2 所示。按照 97% 的序列相似性划分操作分类单元(OTUs), 共划分出 391 个黏细菌的 OTUs, 归属于黏球菌目的 3 个亚目 8 个科 14 个属。

2.1.1 黏细菌亚目水平群落结构的时空分布特征

对亚目水平的黏细菌进行分析发现, 各样品中 others 所占比例为 2.88%-33.09%, 选取除 others 外的黏细菌 3 个亚目的相对丰度生成柱状堆积图, 结果如图 1 所示。小囊菌亚目(*Nannocystineae*)和堆囊菌亚目(*Sorangineae*)的相对丰度在 7 月份最高, 孢囊杆菌亚目(*Cystobacterineae*)在 4 月份相对丰度最高。随着时间的推移, 小囊菌亚目在样地 1 的相对丰度呈现递减趋势, 在样地 2 的相对丰度呈现先减后增的趋势, 在样地 3、5、7、9、10 的相对丰度呈现先增后减的趋势, 在样地 4、6、8 的相对丰度呈现递增的趋势; 堆囊菌亚目在样地 1 的相对丰度呈现先减后增趋势, 在样地 2、3、5 的相对丰度呈现递增的趋势, 在样地 4、6、7、8、9、10 的相对丰度呈现先增后减的趋势; 孢

表 2 艾比湖湿地 10 个样地在 3 个月份的测序数据统计

Table 2 The sequencing data of 10 plots in Ebinur Lake wetland in 3 months

Sample site	April			July			October		
	Reads	B-tags	M-tags	Reads	B-tags	M-tags	Reads	B-tags	M-tags
Lw1	157 156	64 429	519	164 828	60 820	322	136 376	45 283	218
Lw2	114 614	35 386	460	166 766	53 903	877	174 512	56 806	1 261
Lw3	175 798	64 801	1 064	165 304	55 181	897	159 252	60 690	489
Lw4	157 434	51 484	646	171 176	54 979	1 249	159 896	56 117	1 100
Lw5	124 382	44 579	1 040	160 288	57 437	1 051	175 436	59 480	731
Lw6	158 768	62 067	139	172 600	56 895	1 159	160 856	53 685	946
Lw7	145 022	54 777	432	115 030	32 841	173	161 980	49 820	1 765
Lw8	154 400	51 244	762	119 260	35 684	570	171 654	56 080	900
Lw9	152 776	54 859	931	156 242	54 974	760	110 780	36 613	536
Lw10	131 924	45 545	561	177 008	58 855	1 208	117 926	41 724	414

B-tags denote the number of annotated bacterial tags; M-tags denote the number of annotated myxobacterial tags.

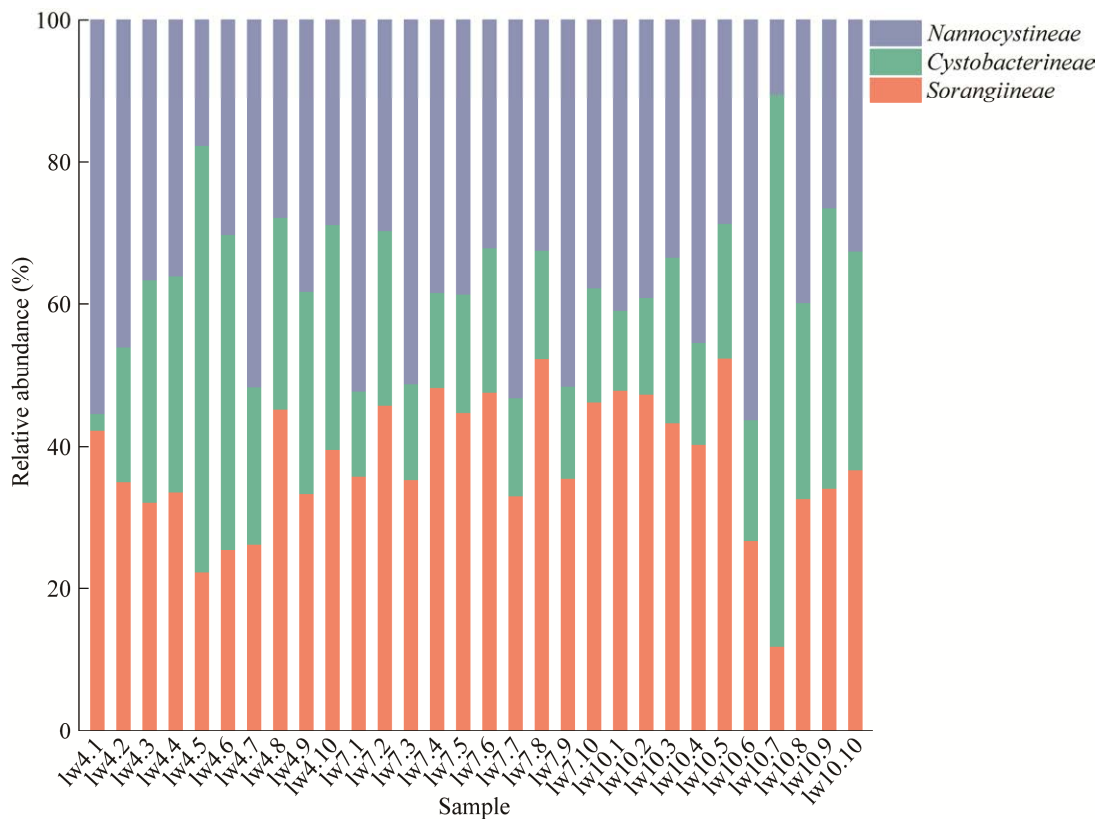


图 1 艾比湖湿地芦苇根际土壤黏细菌在亚目分类水平的群落结构

Figure 1 Community structure of *Phragmites australis* rhizosphere soil myxobacteria in Ebinur Lake wetland at the suborder taxonomic level. lw4.1–lw4.10, respectively representing the samples of 10 sample sites in April; lw7.1–lw7.10, respectively represent the samples of 10 sample sites in July; lw10.1–lw10.10, respectively represent the samples of 10 sample sites in October.

囊杆菌亚目在样地 1、2 的相对丰度呈现先增后减的趋势, 在样地 3、4、5、7、8、9、10 的相对丰度呈现先减后增的趋势, 在样地 6 相对丰度呈现递减的趋势。小囊菌亚目和堆囊菌亚目在 10 个样地及不同月份的相对丰度差异较小, 而孢囊杆菌亚目在 10 个样地及不同月份的相对丰度差异较大。

2.1.2 黏细菌属水平群落结构的时空分布特征

对属水平的黏细菌进行分析发现, 各样品中 others 所占比例为 13.67%–71.94%, 选取除 others 外的其他属水平黏细菌的相对丰度生成柱状堆积图, 结果如图 2 所示。根据属级物种注释结果, 共鉴定出 14 个属, 分别是橙色菌属

(*Sandaracinus*)、黏球菌属(*Myxococcus*)、厌氧黏细菌属(*Anaeromyxobacter*)、多囊菌属(*Polyangium*)、堆囊菌属(*Sorangium*)、孢囊杆菌属(*Cystobacter*)、侏囊菌属(*Nannocystis*)、豆状囊菌属(*Phaselicystis*)、*Haliangium*、*Aetherobacter*、水黏细菌属(*Enhygromyxa*)、*Pajaroellobacter*、小囊菌属(*Minicystis*)和流行杆菌属(*Vulgatibacter*)。此外, 在属级分类水平上没有明确分类名称的 P3OB-42、KD3-10、unidentified-mle1-27、unidentified-Blfdi19 和 unidentified-*Sandaracinaceae* 也被列入分析。*Haliangium* 为优势属, 在不同样本中的占比为 10.83%–71.01%。*Myxococcus*、*Haliangium*、*Enhygromyxa* 为所有样本的共有

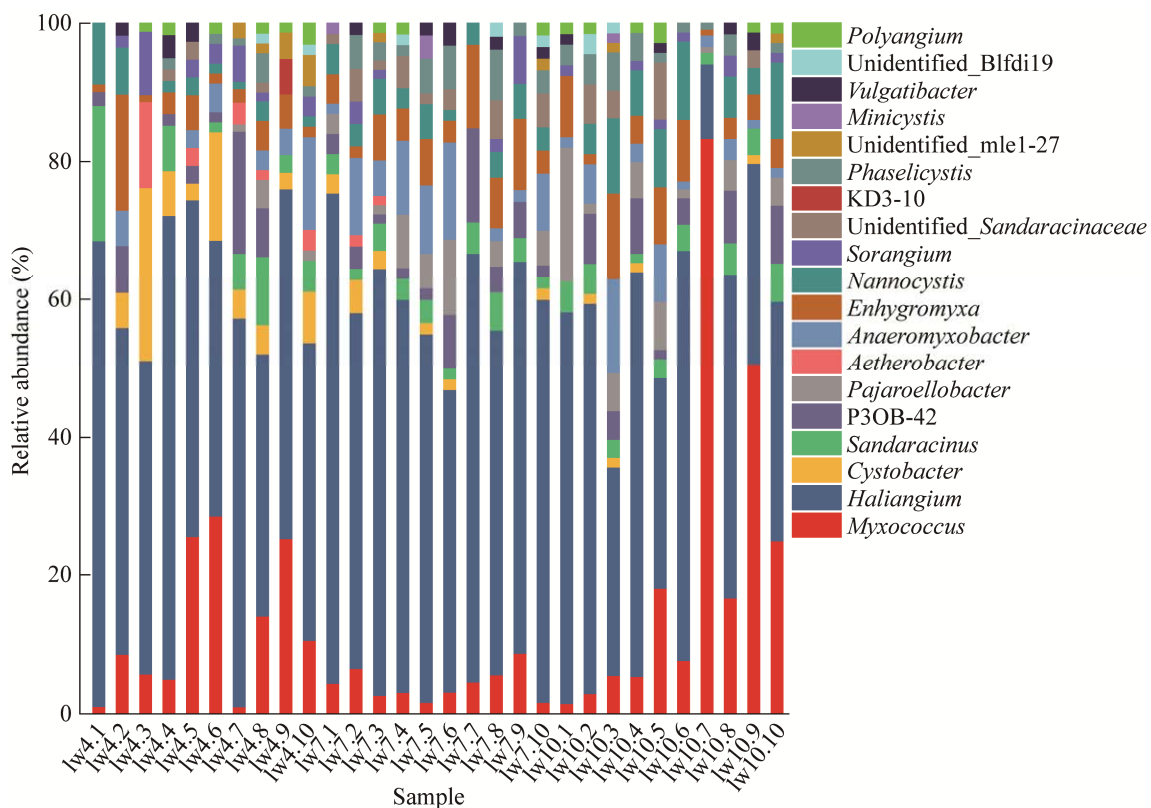


图 2 艾比湖湿地芦苇根际土壤黏细菌在属分类水平的群落结构

Figure 2 Community structure of *Phragmites australis* rhizosphere soil myxobacteria at the genus level in the Ebinur Lake wetland. lw4.1–lw4.10, respectively representing the samples of 10 sample sites in April; lw7.1–lw7.10, respectively represent the samples of 10 sample sites in July; lw10.1–lw10.10, respectively represent the samples of 10 sample sites in October.

属, 其中黏球菌属在 10 月的样地 7 中相对丰度最高(83.33%), 随着时间的推移, 黏球菌属在样地 1 的相对丰度呈现先增后减趋势, 在样地 2 的相对丰度呈现递减的趋势, 在样地 3、4、5、6、8、9、10 的相对丰度呈现先减后增的趋势, 在样地 7 的相对丰度呈现递增的趋势; *Haliangium* 在 7 月的样地 1 中相对丰度最高(71.01%), 随着时间的推移, 在样地 1、3、5、7、8、9、10 的相对丰度呈现先增后减趋势, 在样地 2、6 的相对丰度呈现递增的趋势, 在样地 4 的相对丰度呈现先减后增的趋势; *Enhygromyxa* 在 4 月的样地 2 中相对丰度最高(16.95%), 随着时间的推移, *Enhygromyxa* 在样地 1、3、5、6、10 的相对丰度呈现递增趋势, 在样地 2 的相对丰度呈现递减的趋势, 在样地 4、7、8、9 的相对丰度呈现先增后减的趋势。在属级分类水平上没有明确分类名称的 P3OB-42 在 4 月的样地 7 中相对丰度最高(17.71%), 在 4 月的样地 3、9、10, 10 月的样地 1、7、9 中未检测到; unidentified_mle1-27 在 4 月的样地 10 中相对丰度最高(4.48%), 在 4 月的样地 1、2、3、4、5、6, 7 月和 10 月的样地 1、2、4、5、6、7、8、9 中未检测到; unidentified_Blfdi19 在 10 月的样地 2 中相对丰度最高(2.90%), 在 4 月的样地 1、2、3、4、5、6、7、9, 7 月的样地 1、2、3、5、6、7、9, 10 月的样地 1、4、5、6、7、8、9、10 中未检测到; unidentified_Sandaracinaceae 在 10 月的样地 5 中相对丰度最高(8.33%), 在 4 月的样地 1、2、3、6、7、9、10, 7 月的样地 7、9, 10 月的样地 1、4、6、7、8、10 中未检测到; 仅在 4 月的样地 9 检测到 KD3-10, 其相对丰度为(5.06%)。

2.2 芦苇根际土壤黏细菌多样性和丰富度

α 多样性用来评估各样本中微生物群落的物种丰富度和多样性的差异。其中 Shannon 和

辛普森(Simpson)指数综合体现物种的丰富度和均匀度, Chao1 和 ACE 指数显示样本的物种丰富度信息。Shannon 指数值越大, 表明群落多样性越高; Chao1 指数和 ACE 指数越大, 表明群落丰富度越高。反映黏细菌群落多样性的 Shannon 指数(图 3A)在 3.91–5.58 之间, 辛普森指数(图 3A)在 0.79–0.97 之间。Lw4 的 Shannon 指数和辛普森指数最高, Lw7 的 Shannon 指数和辛普森指数最低。这表明: 样地 4 芦苇根际土壤黏细菌群落多样性最高, 而样地 7 芦苇根际土壤黏细菌群落多样性最低。Chao1 指数(图 3B)和 ACE 指数(图 3B)表明: Lw4 的 Chao1 指数和 ACE 指数最高(分别为 177.91 和 172.29), Lw1 的 Chao1 指数和 ACE 指数最低(分别为 72.08 和 77.58)。结果表明, 样地 4 黏细菌丰富度最高, 样地 1 黏细菌丰富度最低。

艾比湖湿地芦苇根际土壤在不同月份的多样性指数表明, 3 个不同月份的黏细菌群落的 Shannon 指数(图 4A)在 4 月份最低, 辛普森指数(图 4B)无明显差异。黏细菌的 Shannon 指数和辛普森指数在 7 月份最高, 分别为(5.53 和 0.96)。这表明, 7 月份黏细菌群落的多样性最高。Chao1 指数(图 4C)和 ACE 指数(图 4D)表明, 黏细菌的 Chao1 指数和 ACE 指数在 4 月份最低, 分别为(68.46 和 85.39); 在 7 月份和 10 月份, 这两个指数无明显差异。这表明, 4 月份黏细菌群落的丰富度最低。

2.3 芦苇根际黏细菌群落结构差异

对艾比湖湿地芦苇根际土壤黏细菌 β 多样性进行分析, 由于样本或者物种数量过多, 使用更加准确的非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)。基于 weighted-unifrac 对 OTU 分类下的不同月份和样地的样品绘制 NMDS 图(图 5), 图中的每个点表示一个样本, 点与点之间的距离表示差异程度, 同一个

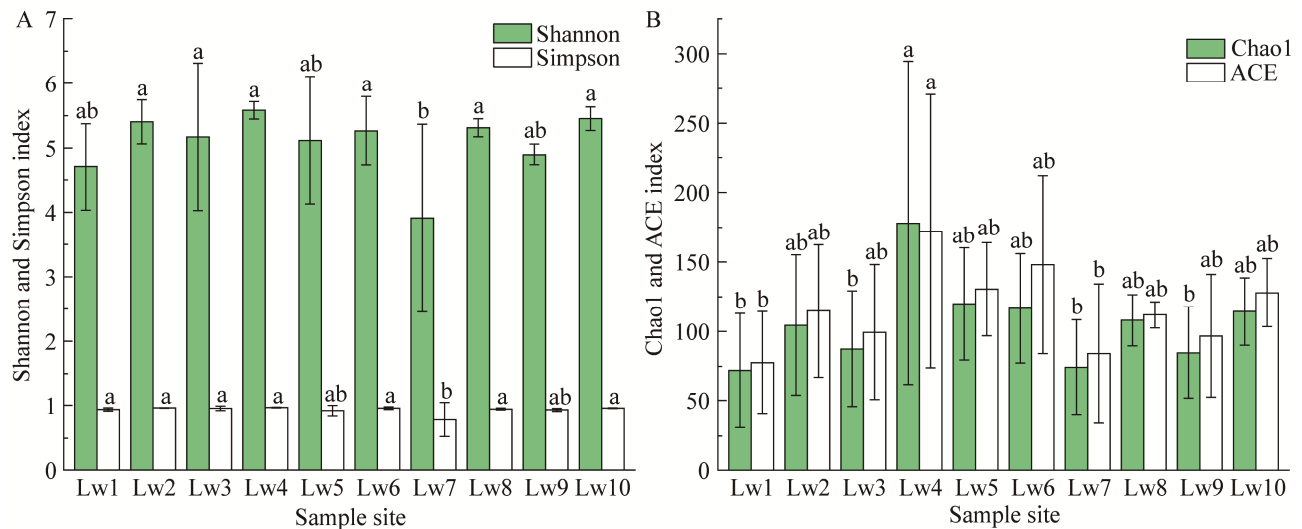


图3 艾比湖湿地 10 个定点样地芦苇根际土壤黏细菌多样性和丰富度

Figure 3 Diversity and abundance of myxobacteria between *Phragmites australis* rhizosphere soil in 10 sentinel samples at Ebinur Lake wetland. A: Shannon and Simpson indices of 10 sample sites. B: ACE and Chao1 indices of 10 sample sites. Lw1–Lw10 indicate the 10 sentinel *Phragmites australis* plots sampled. The largest mean is represented by a, the smallest mean is represented by b, a is not significantly different from ab, but it is significantly different from b.

组的样本使用同一种颜色表示。Stress 小于 0.200 时,说明 NMDS 可以准确反映样本间的差异程度。7 月份和 10 月份黏细菌群落组成差异较小,4 月份黏细菌群落差异较大(图 5A)。在 10 个样地中,与其他样地相比,Lw1、Lw3、Lw6 和 Lw7 在黏细菌群落结构组成表现出显著差异(图 5B),表明这些样地中黏细菌群落组成不均匀,可能存在优势或稀有的黏细菌导致其群落结构发生改变。

2.4 艾比湖湿地黏细菌与非生物和生物因素的相关性

2.4.1 黏细菌与非生物因素的相关性分析

图 6 显示了艾比湖湿地芦苇根际黏细菌和非生物因素(土壤理化因子)的冗余分析。采用 Canoco5.0 筛选出显著影响芦苇根际黏细菌群落结构、多样性指数的土壤理化因子。结果表明,土壤理化因子影响着湿地黏细菌群落结构、多样性。第一与第二排序轴上的环境因子可以

解释黏细菌群落结构、多样性与环境因子间 77.07%、75.75%的累积变量。如图 6A 显示,RDA1 和 RDA2 轴对芦苇根际土壤黏细菌多样性的解释度分别是 57.96%和 17.79%。RDA 图表明,OM 和 Mg^{2+} 是影响芦苇根际土壤黏细菌多样性和丰富度的主要土壤理化因子。如图 6B 显示,RDA1 和 RDA2 轴对芦苇根际土壤黏细菌群落结构的解释度分别为 42.38%和 34.69%。RDA 图表明,IN 是影响橙色菌属(*Sandaracinus*)、堆囊菌属(*Sorangium*)和 *Aetherobacter* 分布的土壤理化因子;AP、OM 是影响黏球菌属(*Myxococcus*)、孢囊杆菌属(*Cystobacter*)、*Haliangium* 和 *Vulgatibacter* 分布的土壤理化因子。

2.4.2 黏细菌与生物因素的相关性分析

图 7 显示了艾比湖湿地芦苇根际黏细菌和生物因素(土壤细菌)的相关性,使用 Spearman 分析黏细菌与细菌的 α 多样性指数之间的相关性。结果表明,黏细菌 Shannon、Chao1、ACE

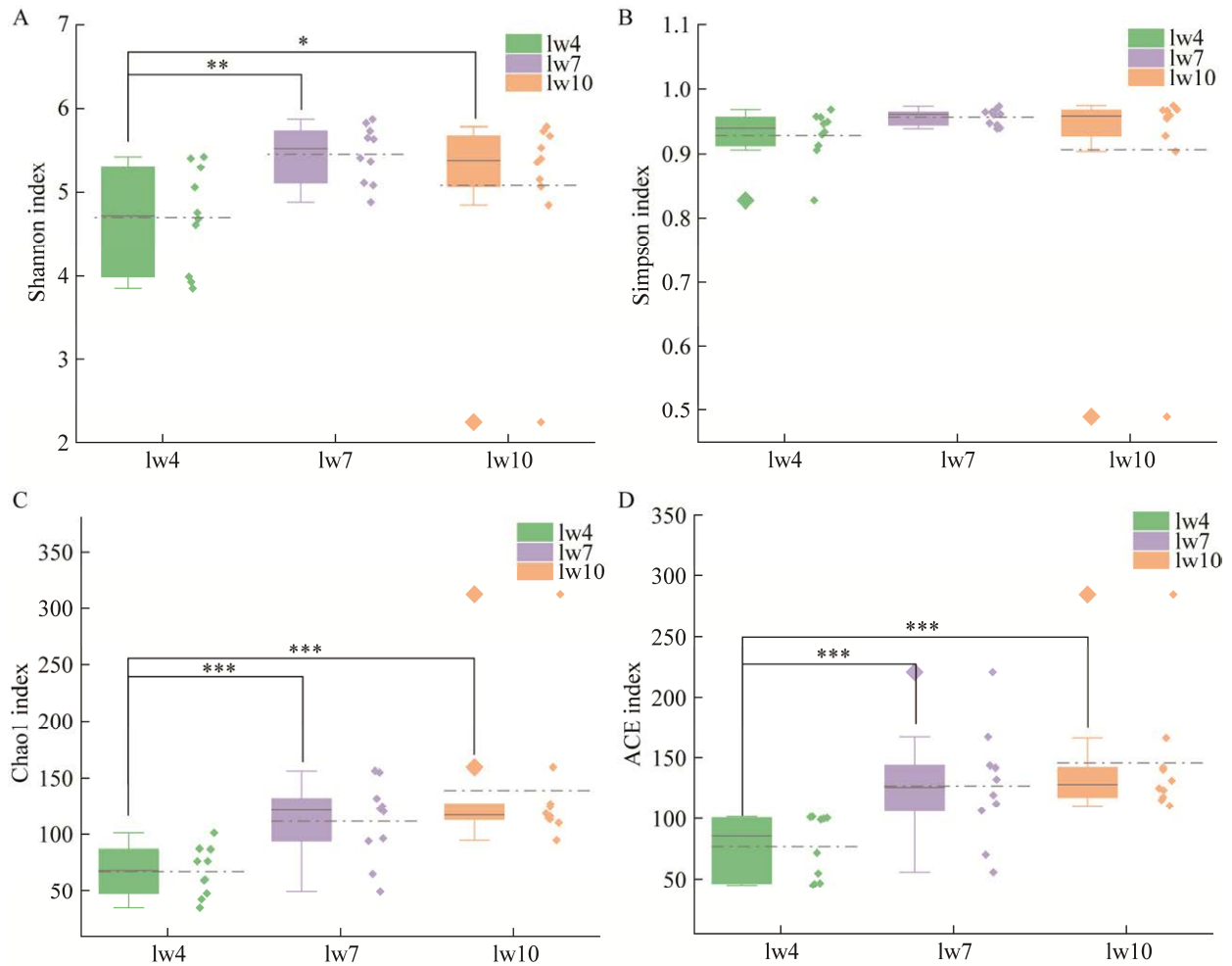


图 4 艾比湖湿地 3 个不同月份的芦苇根际土壤黏细菌多样性和丰富度

Figure 4 Diversity and abundance of myxobacteria in *Phragmites australis* rhizosphere soil in three different months at Ebinur Lake wetland. A: The data illustrates the variation in the Shannon index of the myxobacterial community across the months of April, July, and October. B: The data illustrates the variation in the Simpson index of the myxobacterial community across the months of April, July, and October. C: The data illustrates the variation in the Chao1 index of the myxobacterial community across the months of April, July, and October. D: The data illustrates the variation in the ACE index of the myxobacterial community across the months of April, July, and October. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

指数与细菌的 Shannon、Chao1、ACE 指数之间存在极显著正相关关系($P < 0.01$)。

2.4.3 黏细菌与土壤细菌、土壤理化因子的共现网络分析

图 8A 展示了黏细菌群落、细菌群落以及 5 个土壤理化因子之间的关联,黏细菌的 14 个属中有 9 个属与细菌之间存在关联。相关性网络中

含有 428 个节点和 2 986 条边。节点之间大多数为正相关(93.84%),少数为负相关(6.16%)。网络的拓扑参数分别为:平均度 13.953,平均路径长度 3.539,网络直径 9,平均聚类系数 0.473,模块化指数 0.65。孢囊杆菌属(*Cystobacter*)、厌氧黏细菌属(*Anaeromyxobacter*)、豆状囊菌属(*Phaselicystis*)、*Haliangium* 与其他细菌之间的

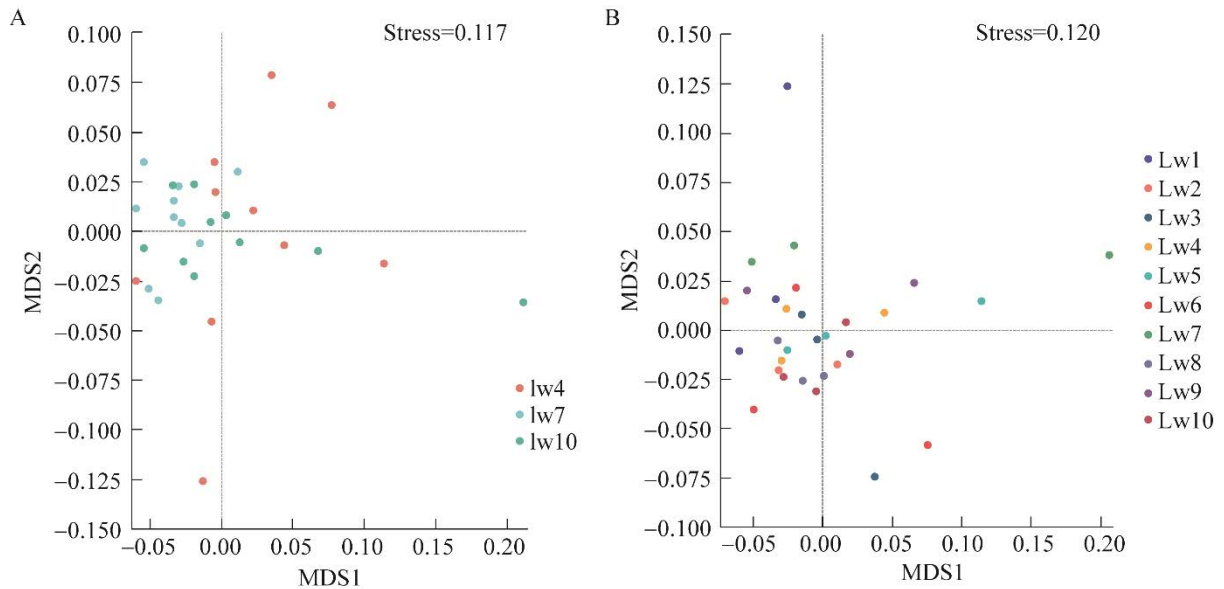


图 5 艾比湖湿地芦苇根际土壤 NMDS 分析

Figure 5 NMDS analysis of *Phragmites australis* rhizosphere soil in the Ebinur Lake wetland. A: Shows the temporal changes of NMDS in myxobacterial community. B: Shows the spatial changes of myxobacterial community NMDS.

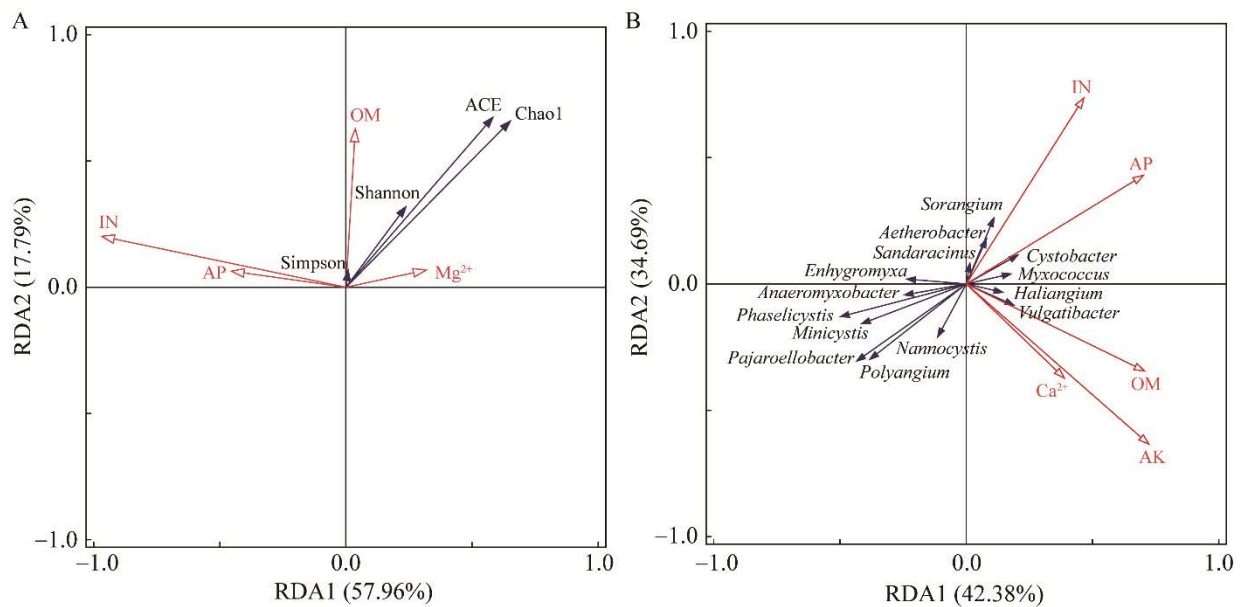


图 6 黏细菌多样性指数、群落结构与环境因子相关性

Figure 6 Correlation between myxobacteria diversity index, community structure and environmental factors. A: Shows the redundancy analysis of myxobacterial diversity index and soil physicochemical factors. B: Shows the redundancy analysis of myxobacterial community and soil physicochemical factors.

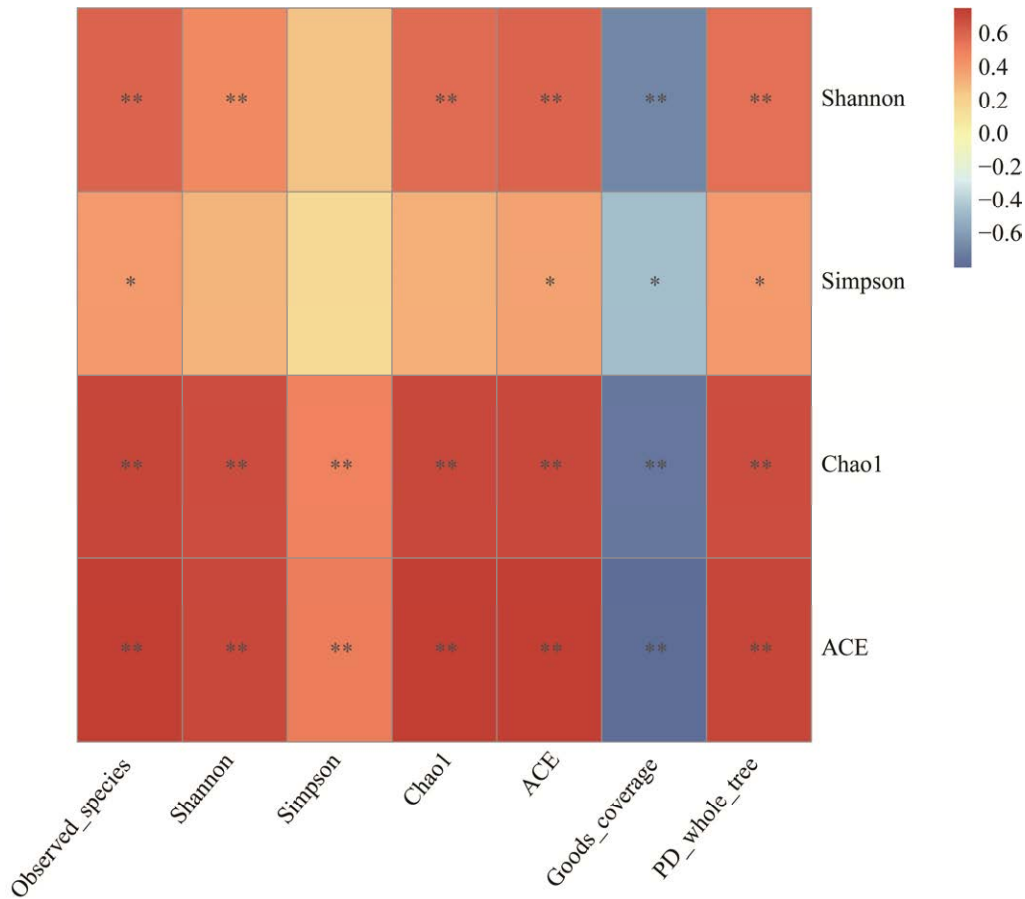


图 7 艾比湖湿地芦苇根际土壤细菌、黏细菌 α 多样性指数的相关性

Figure 7 Correlation of alpha diversity index of rhizosphere soil bacteria and myxobacteria of *Phragmites australis* in Ebinur Lake wetland. The horizontal coordinates are the myxobacteria data and the vertical coordinates are the bacteria data. Positive and negative numbers indicate positive and negative correlation; * indicates significant correlation; ** indicates extremely significant correlation.

连接更紧密，可能对艾比湖盐碱湿地这一环境中的微生物群落结构起着一定的调节作用；而堆囊菌属(*Sorangium*)和橙色菌属(*Sandaracinus*)与其他细菌之间的相互作用较弱。EC影响着细菌群落结构，AK影响着黏细菌群落结构。

图 8B 相关性网络中含有 86 个节点和 433 条边。节点之间大多数为正相关(87.99%)，少数为负相关(12.01%)。网络的拓扑参数分别为：平均度 10.07，平均路径长度 3.353，网络直径 9，平均聚类系数 0.572，模块化指数 0.373。表 3 展示了部分与黏细菌呈正相关关系的细菌属，

如黏球菌属(*Myxococcus*)和海球菌属(*Marinococcus*)、嗜氨菌属(*Ammoniphilus*)、假动球菌属(*Pseudokineococcus*)、盐厂单胞菌属(*Salinarimonas*)；厌氧黏细菌属和 *Nitrospiraceae*。这些细菌与黏细菌之间可能存在协同关系。表 4 展示了部分与黏细菌呈负相关的细菌。如孢囊杆菌属与不动杆菌属(*Acinetobacter*)、希瓦氏菌属(*Shewanella*)、盐水球形菌属(*Salinisphaera*)；*Anaeromyxobacter* 与沙雷氏菌属(*Serratia*)、代夫特菌属(*Delftia*)。这些细菌与黏细菌之间可能存在竞争关系。

表 3 与黏细菌正相关的主要细菌属

Table 3 Main genus of bacteria positively associated with myxobacteria

Genus name of myxobacteria	Genus name of bacteria
<i>Myxococcus</i>	<i>Marinococcus, Ammoniphilus, Pseudokineococcus, Salinarimonas</i>
<i>Cystobacter</i>	<i>Pseudorhodoplanes, Alsobacter, Granulicella, Planifilum, Microlunatus</i>
<i>Haliangium</i>	<i>Acidibacter, Pir4-lineage, unidentified-Actinomarinales</i>
<i>Anaeromyxobacter</i>	<i>Nitrospiraceae, Ramlibacter, Flavisolibacter, Acidibacter, Cellvibrio, Actinokineospora, Gemmatimonas, Terrabacter, Reyranelia</i>
<i>Phaselicystis</i>	<i>Oxobacter, Sulfurifustis, Ramlibacter, Steroidobacter, Gemmata</i>
<i>Nannocystis</i>	<i>Haloplasma, Pir4-lineage, unidentified-Nitrospiraceae</i>
<i>Pajaroellobacter</i>	<i>Ramlibacter, Acidibacter, Gemmatimonas, Phenylobacterium</i>
<i>Sorangium</i>	<i>Ruminiclostridium</i>

表 4 与黏细菌负相关的主要细菌属

Table 4 Main genus of bacteria negatively associated with myxobacteria

Genus name of myxobacteria	Genus name of bacteria
<i>Cystobacter</i>	<i>Acinetobacter, Shewanella, Salinisphaera</i>
<i>Anaeromyxobacter</i>	<i>Serratia, Delftia</i>
<i>Sorangium</i>	<i>Pleomorphomonas</i>

3 讨论

3.1 艾比湖湿地芦苇根际黏细菌多样性和群落结构及其时空分布

本研究使用 Illumina NovaSeq 测序平台分析了艾比湖湿地 10 个定点样地在 3 个月份的黏细菌。结果发现, 各样本的黏细菌 Tags 数在 139–1 765 之间, 占细菌 Tags 数的 0.22%–3.54%。Zhou 等^[5]从中国南方亚热带和热带森林土壤中检测到黏细菌序列占细菌序列的 1.49%–4.74%, 表明黏细菌可能在多数土壤样品中占据主导地位, 且黏细菌可能更适宜生存在温度较高, 有机质丰富的土壤中。本研究中反映黏细菌群落多样性的 Shannon 指数在 3.91–5.58 之间, 而 Wang 等^[8]使用高通量测序发现鼎湖山酸性土壤黏细菌群落的 Shannon 指数在 1.95–3.15 之间, 表明碱性土壤黏细菌多样性高于酸性土壤。本研究中 7 月份黏细菌多样性最高, 可能是由于

夏季光照充足、营养丰富、与细菌生命活动相关的各种酶的活性较高, 细胞代谢速度加快, 细菌多样性上升^[17], 而黏细菌作为微型捕食者, 通过广泛捕食土壤中的细菌或真菌, 其多样性升高。非生物因素(土壤理化性质) OM、Mg²⁺是影响黏细菌多样性和丰富度的主要理化因子, Wang 等^[18]的研究也发现 OM 影响着黏细菌群落。Mg²⁺通常被认为可促进黏细菌的生长发育^[19], 这可能使得黏细菌多样性和丰富度上升。堆囊菌亚目和小囊菌亚目在不同月份的丰度均高于孢囊杆菌亚目, 这与 Zhou 等^[5]的研究结果一致。本研究使用高通量测序检测到了所有已知黏细菌的 3 个亚目, 但 2.88%–33.09%的黏细菌序列是未分类的黏细菌 ASV, 不能划分到已知的 3 个亚目。从测序结果发现, 黏细菌的序列强烈可能与测序深度相关, 在后续的研究中可结合特异性引物和 16S rRNA 基因测序方法, 以获得更多的黏细菌类群。本研究发现黏球菌属、*Haliangium*、*Enhygromyxa* 为所有样本的共有属, 其中 *Haliangium* 在 3 个不同月份和样地的丰度高于其他黏细菌属, 为优势属。Garcia 等^[20]研究发现, *Haliangium* 为专性嗜盐黏细菌, 存在于各种不同的盐碱生态系统中。Iizuka 等^[21]从日本沿海地区分离到 *Enhygromyxa*, 其在 1.0%–2.0% NaCl 浓度下表现为最佳生长, 是一种

嗜盐黏细菌。此外,海水中的二价阳离子成分,如 Mg^{2+} 或 Ca^{2+} , 也是其生长所必需的。张鲜姣等^[22]分离新疆阿克苏地区盐碱地中的黏细菌,发现黏球菌属抗逆性强,在 pH 值 7.5–8.5 范围的盐碱地中普遍存在。艾比湖湿地盐碱特性可能对黏细菌的群落结构组成起着主导作用。

3.2 艾比湖湿地黏细菌与生物和非生物因素的相关性

微生物之间的互作关系,如细菌之间的营养缺陷互补是维持微生物群落稳定的重要因素。黏细菌作为微型捕食者,自身无法合成核黄素和支链氨基酸^[1],通过捕食其他细菌或真菌以获得营养物质。而一些被捕食细菌能够采取应激和防御措施应对黏细菌的捕食^[23]。本研究中,Spearman 分析表明黏细菌的 Shannon、Chao1、ACE 指数与细菌的 Shannon、Chao1、ACE 指数呈现极显著正相关,这与 Zhou 等^[5]的研究结果一致,黏细菌丰度的增加归因于被捕食菌数量的增加。黏细菌不同于传统的原生生物捕食者,因其独特的狼群捕食策略和分泌裂解酶而闻名,且更易捕食革兰氏阴性菌,可能是由于捕食性酶在细胞壁降解方面的差异^[24]。共现网络分析了黏细菌、细菌以及土壤理化因子之间的相互关系,尽管尚未明确黏细菌与细菌之间的捕食机制,但已经识别出了与黏细菌相关的细菌,后续可将这些细菌进行分离纯化,并进行共培养研究,以期发现黏细菌的捕食机制或细菌自身如何防御黏细菌捕食。网络分析表明,某一细菌属与多个黏细菌属之间存在关联,如 *Ramlibacter* 与厌氧黏细菌属 (*Anaeromyxobacter*)、*Pajaroellobacter* 和豆状囊菌 (*Phaselicystis*) 之间为正相关; *Acidibacter* 与 *Haliangium*、*Pajaroellobacter* 和厌氧黏细菌属 (*Anaeromyxobacter*) 之间为正相关。研究表明黏细菌与细菌之间的相互作用可能具有偏好性。

孢囊杆菌属 (*Cystobacter*) 与 *Acinetobacter*、*Shewanella*、*Salinisphaera*, 厌氧黏细菌属 (*Anaeromyxobacter*) 与 *Serratia*、*Delftia* 之间为负相关,可能存在捕食作用,且与革兰氏阴性菌关联更密切,这与 Morgan 等^[25]发现革兰氏阴性菌比革兰氏阳性菌更有利于黏细菌的生长研究结果一致。Baumann 等^[26]发现孢囊杆菌可有效抑制革兰氏阴性菌大肠杆菌和不动杆菌的生长,存在捕食作用; Yan 等^[27]发现厌氧黏细菌属在多环芳烃降解中占据主导地位, Zhao 等^[28]发现沙雷氏菌 (*Serratia*)、代夫特菌 (*Delftia*) 具有降解多环芳烃的活性,厌氧黏细菌属与沙雷氏菌和代夫特菌在网络共现图中表现出负相关关系。张鲜姣等^[22]发现黏球菌属的耐盐范围 (含盐量 0–200 g/kg) 最广; 而 *Marinococcus*、*Ammoniphilus*、*Pseudokineococcus* 和 *Salinarimonas* 等均为耐盐碱细菌^[29–32], 这些细菌可能采取不同的方式影响黏球菌属,在网络共现图中表现出正相关关系; Masuda 等^[10]研究发现厌氧黏细菌属通过多种活动来转化氮,特别是氮循环的还原过程, *Nitrospiraceae* 是一类硝化细菌,参与氮元素的循环过程^[33], *Nitrospiraceae* 与厌氧黏细菌属可能因参与氮元素的转化在网络共现图中表现出正相关关系; 研究发现,瘤胃梭菌属 (*Ruminiclostridium*) 能将纤维素及半纤维素分解为含碳物质^[34], 多形单胞菌属 (*Pleomorphomonas*) 具有高效降解纤维素及半纤维素的作用,为异养反硝化剂产生可用的碳源^[35]。但可能因瘤胃梭菌属 (*Ruminiclostridium*) 与 *Pleomorphomonas* 降解纤维素及半纤维素能力的差异,堆囊菌属 (*Sorangium*) 与它们呈现不同的正负相关关系,其具体的相互作用有待进一步研究。

不同生境的生理特性影响着黏细菌的多样性及群落结构。Zhou 等^[36]发现黏细菌群落丰度

与土壤 pH 值、碳氮比和温度有关。Dai 等^[19]的研究表明, 细菌群落多样性、Mg²⁺和 Ca²⁺浓度是影响不同堆肥粪便处理下黏细菌群落的主要因素。本研究中 OM 和 Mg²⁺是影响芦苇根际土壤黏细菌多样性和丰富度的主要土壤理化因子, 黏细菌可能更偏好于中性偏碱性且有有机质丰富的土壤中。此外, 有研究表明气候和地点是黏细菌群落组装过程的最关键变量, 随机过程(如迁移、突变和灭绝)也影响着黏细菌群落的组装^[7]。在本研究中未测量到的非生物因素如气候等也可能对黏细菌多样性及群落结构产生影响, 在今后的研究中可进行关联分析, 更好地了解非生物因素对黏细菌的影响。

艾比湖湿地作为典型的盐漠生态系统, 其独特的土壤特性影响着黏细菌多样性。本研究使用高通量测序技术发现艾比湖湿地黏细菌多样性较高, 群落结构较丰富, 且受到时空变化的影响。此外, 黏细菌可能在湿地中占据着重要的生态位, 与绝大多数细菌之间表现出相互作用关系。

参考文献

- [1] DAWID W. Biology and global distribution of myxobacteria in soils[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2000, 24(4): 403-427.
- [2] KAISER D, MANOIL C, DWORKIN M. Myxobacteria: cell interactions, genetics, and development[J]. *Annual Review of Microbiology*, 1979, 33: 595-639.
- [3] 王春玲, 吕颖颖, 姚青, 李安章, 朱红惠. 粘细菌资源挖掘与多相分类研究进展[J]. *微生物学通报*, 2021, 48(8): 2870-2880.
WANG CL, LÜ YY, YAO Q, LI AZ, ZHU HH. Research progress in resources mining and polyphase classification of myxobacteria[J]. *Microbiology China*, 2021, 48(8): 2870-2880 (in Chinese).
- [4] MOHR KI. Diversity of myxobacteria-we only see the tip of the iceberg[J]. *Microorganisms*, 2018, 6(3): 84.
- [5] ZHOU Y, ZHANG XJ, YAO Q, ZHU HH. Both soil bacteria and soil chemical property affected the micropredator myxobacterial community: evidence from natural forest soil and greenhouse rhizosphere soil[J]. *Microorganisms*, 2020, 8(9): 1387.
- [6] LI SG, ZHOU XW, LI PF, HAN K, LI W, LI ZF, WU ZH, LI YZ. The existence and diversity of myxobacteria in lake mud-a previously unexplored myxobacteria habitat[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2012, 4(6): 587-595.
- [7] DAI W, LIU Y, YAO DD, WANG N, YE XF, CUI ZL, WANG H. Phylogenetic diversity of stochasticity-dominated predatory myxobacterial community drives multi-nutrient cycling in typical farmland soils[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 871: 161680.
- [8] WANG CL, LV YY, LI AZ, YAO Q, FENG GD, ZHU HH. Culture-dependent and-independent methods revealed an abundant myxobacterial community shaped by other bacteria and pH in Dinghushan acidic soils[J]. *PLoS One*, 2020, 15(9): e0238769.
- [9] PETERS S, GROß V, SÖLLINGER A, PICHLER M, REINHARD A, BENGTTSSON MM, URICH T. The soil microbial food web revisited: predatory myxobacteria as keystone taxa?[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(9): 2665-2675.
- [10] MASUDA Y, YAMANAKA H, XU ZX, SHIRATORI Y, AONO T, AMACHI S, SENOO K, ITOH H. Diazotrophic *Anaeromyxobacter* isolates from soils[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(16): e00956-e00920.
- [11] BEGMATOV S, DOROFEEV AG, KADNIKOV VV, BELETSKY AV, PIMENOV NV, RAVIN NV, MARDANOV AV. The structure of microbial communities of activated sludge of large-scale wastewater treatment plants in the city of Moscow[J]. *Scientific Reports*, 2022, 12: 3458.
- [12] ZHOU TZ, XIANG Y, LIU SY, MA HY, SHAO ZY, HE Q, CHAI HX. Microbial community dynamics and metagenomics reveal the potential role of unconventional functional microorganisms in nitrogen and phosphorus removal biofilm system[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 905: 167194.
- [13] 袁月, 傅德平, 吕光辉. 新疆艾比湖湿地植被优势种间关系研究[J]. *湿地科学*, 2008, 6(4): 486-491.
YUAN Y, FU DP, LU GH. Inter-specific relations of the dominant plants of the wetland vegetation in the erbin lake wetland in Xinjiang Uygur Autonomous Region[J]. *Wetland Science*, 2008, 6(4): 486-491 (in Chinese).
- [14] 李放. 土壤农化分析实验方法的改进与探索[J]. *广东蚕业*, 2016, 50(6): 9-12.

- LI F. Improvement and exploration of experimental method for soil agrochemical analysis[J]. *Guangdong Sericulture*, 2016, 50(6): 9-12 (in Chinese).
- [15] 连少华. 四苯硼钠比浊界限分析法测钾[J]. *福建分析测试*, 2008, 17(2): 77-78.
- LIAN SH. Determination of potassium by sodium tetraphenylboron turbidimetric analysis[J]. *Fujian Analysis & Testing*, 2008, 17(2): 77-78 (in Chinese).
- [16] SUN XX, ZHAO J, ZHOU X, BEI QC, XIA WW, ZHAO BZ, ZHANG JB, JIA ZJ. Salt tolerance-based niche differentiation of soil ammonia oxidizers[J]. *The ISME Journal*, 2022, 16(2): 412-422.
- [17] KIM SY, ZHOU X, FREEMAN C, KANG H. Changing thermal sensitivity of bacterial communities and soil enzymes in a bog peat in spring, summer and autumn[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 173: 104382.
- [18] WANG WH, WANG N, DANG KK, DAI W, GUAN L, WANG BR, GAO JS, CUI ZL, DONG YH, WANG H. Long-term nitrogen application decreases the abundance and copy number of predatory myxobacteria and alters the myxobacterial community structure in the soil[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 708: 135114.
- [19] DAI W, WANG N, WANG WH, YE XF, CUI ZL, WANG JL, YAO DD, DONG YH, WANG H. Community profile and drivers of predatory myxobacteria under different compost manures[J]. *Microorganisms*, 2021, 9(11): 2193.
- [20] GARCIA R, CLAIR JL, MÜLLER R. Future directions of marine myxobacterial natural product discovery inferred from metagenomics[J]. *Marine Drugs*, 2018, 16(9): 303.
- [21] IIZUKA T, JOJIMA Y, FUDOU R, TOKURA M, HIRAIISHI A, YAMANAKA S. *Enhygromyxa salina* gen. nov., sp. nov., a slightly halophilic myxobacterium isolated from the coastal areas of Japan[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2003, 26(2): 189-196.
- [22] 张鲜姣, 黎志坤, 谭志远, 郭俊, 朱红惠. 新疆阿克苏地区盐碱地粘细菌分离鉴定[J]. *微生物学报*, 2012, 52(2): 160-168.
- ZHANG XJ, LI ZK, TAN ZY, GUO J, ZHU HH. Isolation and identification of myxobacteria in the salinealkaline soils of Akesu in Xinjiang[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2012, 52(2): 160-168 (in Chinese).
- [23] SYDNEY N, SWAIN MT, SO JMT, HOICZYK E, TUCKER NP, WHITWORTH DE. The genetics of prey susceptibility to myxobacterial predation: a review, including an investigation into *Pseudomonas aeruginosa* mutations affecting predation by *Myxococcus xanthus*[J]. *Microbial Physiology*, 2021, 31(2): 57-66.
- [24] AREND KI, SCHMIDT JJ, BENTLER T, LÜCHTEFELD C, EGGERICHS D, HEXAMER HM, KAIMER C. *Myxococcus xanthus* predation of Gram-positive or Gram-negative bacteria is mediated by different bacteriolytic mechanisms[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2021, 87(5): e02382-e02320.
- [25] MORGAN AD, MacLEAN RC, HILLESLAND KL, VELICER GJ. Comparative analysis of *myxococcus* predation on soil bacteria[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(20): 6920-6927.
- [26] BAUMANN S, HERRMANN J, RAJU R, STEINMETZ H, MOHR KI, HÜTTEL S, HARMROLFS K, STADLER M, MÜLLER R. Cystobactamids: myxobacterial topoisomerase inhibitors exhibiting potent antibacterial activity[J]. *Angewandte Chemie International Edition in English*, 2014, 53(52): 14605-14609.
- [27] YAN ZS, JIANG HL, CAI HY, ZHOU YL, KRUMHOLZ LR. Complex interactions between the macrophyte *Acorus calamus* and microbial fuel cells during pyrene and benzo[a]pyrene degradation in sediments[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 10709.
- [28] ZHAO ZH, QIN ZR, CAO JJ, MOHAMMED AAO, TOLAND H. The environmental fate of phenanthrene in paddy field system and microbial responses in rhizosphere interface: effect of water-saving patterns[J]. *Chemosphere*, 2021, 269: 128774.
- [29] LOUIS P, GALINSKI EA. Characterization of genes for the biosynthesis of the compatible solute ectoine from *Marinococcus halophilus* and osmoregulated expression in *Escherichia coli*[J]. *Microbiology*, 1997, 143(4): 1141-1149.
- [30] ZAITSEV GM, TSITKO IV, RAINEY FA, TROTSSENKO YA, UOTILA JS, STACKEBRANDT E, SALKINOJA-SALONEN MS. New aerobic ammonium-dependent obligately oxalotrophic bacteria: description of *Ammoniphilus oxalaticus* gen. nov., sp. nov. and *Ammoniphilus oxalivorans* gen. nov., sp. nov.[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1998, 48(1): 151-163.
- [31] LI QQ, ZHENG YC, GUO AJ, CHEN Y, ZHANG S, LI J. *Pseudokineococcus galaxeicola* sp. nov., isolated from mucus of a stony coral[J]. *International Journal of*

- Systematic and Evolutionary Microbiology, 2020, 70(11): 5671-5675.
- [32] JIN CZ, JIN L, LIU MJ, KANG MK, PARK SH, PARK DJ, KIM CJ. *Salinarimonas soli* sp. nov., isolated from soil[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2022, 72(2): 005095.
- [33] 马跃维, 丁文冕, 王跃澎, 原野, 黄艳燕, 南蓬. 马里亚纳海沟共培养细菌多样性动态变化及潜在微生物互作关系[J]. 生态学报, 2023, 43(19): 8122-8138. MA YW, DING WM, WANG YP, YUAN Y, HUANG YY, NAN P. Dynamic changes of bacterial diversity and microbial interactions in co-culture samples from the Mariana Trench[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(19): 8122-8138 (in Chinese).
- [34] 勾文君, 田源, 孔小勇, 吴菲菲, 方芳. 洋河酒窖泥细菌群落结构与菌株产酸能力分析[J]. 微生物学通报, 2020, 47(6): 1651-1661.
- GOU WJ, TIAN Y, KONG XY, WU FF, FANG F. Bacterial composition in pit mud of Yanghe liquor and identification of acid producing bacteria[J]. Microbiology China, 2020, 47(6): 1651-1661 (in Chinese).
- [35] LU Y, ZHANG XQ, FENG LJ, YANG GF, ZHENG Z, LIU JZ, MU J. Optimization of continuous-flow solid-phase denitrification *via* coupling carriers in enhancing simultaneous removal of nitrogen and organics for agricultural runoff purification[J]. Biodegradation, 2017, 28(4): 275-285.
- [36] ZHOU XW, LI SG, LI W, JIANG DM, HAN K, WU ZH, LI YZ. Myxobacterial community is a predominant and highly diverse bacterial group in soil niches[J]. Environmental Microbiology Reports, 2014, 6(1): 45-56.