



## 运城盐湖细菌群落结构及生态多样性分析

王传旭<sup>1,2</sup>, 杨静<sup>1,2</sup>, 王卓<sup>1,2</sup>, 李云杰<sup>1,2</sup>, 于慧瑛<sup>1,2</sup>, 陆春霞<sup>1,2</sup>, 杨瑾<sup>1,2</sup>,  
李新<sup>1,2\*</sup>

1 运城学院生命科学系, 山西 运城 044000

2 运城学院 运城盐湖生态保护与资源利用厅市共建山西省重点实验室, 山西 运城 044000

王传旭, 杨静, 王卓, 李云杰, 于慧瑛, 陆春霞, 杨瑾, 李新. 运城盐湖细菌群落结构及生态多样性分析[J]. 微生物学报, 2024, 64(6): 1906-1921.

WANG Chuanxu, YANG Jing, WANG Zhuo, LI Yunjie, YU Huiying, LU Chunxia, YANG Jin, LI Xin. Community structure and ecological diversity of bacteria in Yuncheng Salt Lake[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(6): 1906-1921.

**摘要:** 运城盐湖作为一个人类活动深入参与的高盐环境, 其中的细菌群落结构及生态多样性既有盐湖环境的共性, 又有自身的特殊性。【目的】运城盐湖湖水颜色丰富, 蕴含着大量嗜盐及耐盐微生物资源。为了深入探究运城盐湖细菌资源分布规律, 对不同水域中细菌多样性和群落结构进行研究, 探讨运城盐湖不同水域中细菌群落结构的变化规律。【方法】基于 16S rRNA 基因的扩增子高通量测序, 对运城盐湖不同水域的细菌群落结构进行分析, 同时对微生物的潜在代谢功能进行预测。【结果】运城盐湖不同水域中的优势细菌类群有所差异, 在盐湖中部, 假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、放线菌门(*Actinobacteriota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)是优势类群; 而在运城盐湖东部, 芽孢杆菌门(*Bacillota*)则是主要类群; 在运城盐湖西部, 髌骨菌门(*Patescibacteria*)类群较为丰富。对运城盐湖不同区域的细菌多样性进行分析, 数据显示盐湖中部浅黄色湖水中微生物多样性显著高于盐湖东部和西部区域, 但盐湖中部红色湖水区域的微生物多样性较低。另外, 在盐湖中部, 湖水颜色不同的区域细菌物种分布也具有较大的差异。对运城盐湖细菌代谢功能进行预测分析发现, 在盐湖不同区域的微生物参与的代谢通路活性各不相同, 表现出较强的区域分布性, 盐湖东部和西部的微生物代谢比盐湖中部更具有活性。【结论】运城盐湖微生物多样性丰富, 不同水域的细菌多样性具有显著差异, 盐湖不同水域的环境对细菌群落结构具有一定影响。本研究

资助项目: 山西省基础研究计划(自由探索类) (20210302123080, 20230302121114); 山西省科技创新人才团队 (202204051001035); 山西省运城盐湖保护利用研究院揭榜挂帅项目(YHYJ-2023002)

This work was supported by the Basic Research Program of Shanxi Province (Free Exploration) (20210302123080, 20230302121114), the Special Fund for Science and Technology Innovation Teams of Shanxi Province (202204051001035), and the Grant from Yuncheng Salt Lake Protection and Utilization Research Institute "Listed and Commanded" Project of Shanxi Province (YHYJ-2023002).

\*Corresponding author. E-mail: lixin-eva@163.com

Received: 2023-10-17; Accepted: 2024-01-19; Published online: 2024-01-23

为运城盐湖细菌资源多样性的保育及开发利用提供了重要的理论基础。

关键词: 运城盐湖; 细菌; 群落结构; 多样性

## Community structure and ecological diversity of bacteria in Yuncheng Salt Lake

WANG Chuanxu<sup>1,2</sup>, YANG Jing<sup>1,2</sup>, WANG Zhuo<sup>1,2</sup>, LI Yunjie<sup>1,2</sup>, YU Huiying<sup>1,2</sup>, LU Chunxia<sup>1,2</sup>, YANG Jin<sup>1,2</sup>, LI Xin<sup>1,2\*</sup>

1 Life Sciences Department, Yuncheng University, Yuncheng 044000, Shanxi, China

2 Shanxi Key Laboratory of Yuncheng Salt Lake Ecological Protection and Resource Utilization, Yuncheng University, Yuncheng 044000, Shanxi, China

**Abstract: [Background]** Yuncheng Salt Lake is a high-salt environment with intensive human activities. The community structure and ecological diversity of bacteria in Yuncheng Salt Lake are similar to those in other salt lakes while having their particularities. **[Objective]** Yuncheng Salt Lake is rich in color and harbors abundant halophilic and salt-tolerant microorganisms. To understand the distribution of bacterial resources in Yuncheng Salt Lake, we measured the bacterial diversity and community structures in different areas of this lake. **[Methods]** We employed 16S rRNA gene amplicon sequencing to study the community structures of halophiles in different areas of Yuncheng Salt Lake and predicted the potential metabolic functions of the bacteria. **[Results]** The dominant bacteria varied in different areas of Yuncheng Salt Lake. Specifically, *Pseudomonadota*, *Actinobacteriota*, and *Bacteroidota* were dominant in the central lake, *Bacillota* in the eastern lake, and *Patescibacteria* in the western lake. The bacterial diversity in the central lake area with light yellow water was significantly higher than that in the eastern and western lake. However, the bacterial diversity was low in the central lake area with red water. This result indicated that the bacterial distribution was different in the central lake areas with different water colors the metabolic pathway activity of bacteria in the salt lake and strong regional distribution. The microbial metabolism in the east and west lake was more active than that in the lake. **[Conclusion]** Bacteria show high diversity in Yuncheng Salt Lake. The environment in different of lake influence the community structure of bacteria. This study provides a theoretical basis for the diversity conservation, development, and utilization of the bacterial resources in Yuncheng Salt Lake.

**Keywords:** Yuncheng Salt Lake; bacteria; community structure; diversity

盐湖的高盐浓度对其中的微生物影响巨大, 非常适合耐(嗜)盐微生物的生长<sup>[1-3]</sup>。其独特的环境条件, 也孕育了丰富的微生物资源<sup>[4]</sup>。盐湖中

的微生物可以适应高盐环境, 也经常伴随有耐低温、耐高温、抗辐射和耐有机溶剂等特点, 是特殊环境中孕育的独特生物资源, 具有极大的开发

价值和潜力<sup>[5]</sup>。同时,盐湖环境中的微生物代谢活动多样,具备复杂的相互作用,还积极参与了 CO<sub>2</sub> 的固定、有机物降解、固氮作用、硝化作用、反硝化作用、硫氧化和还原等过程<sup>[6]</sup>。盐湖中的微生物通过形成微生物群落基本功能单元,可以实现不同元素循环的驱动过程,在响应全球气候变化、维持生态系统稳定等方面,具有重要且无法替代的功能<sup>[7]</sup>。微生物对于环境的变动非常敏感,强烈的环境变化更是显著地影响微生物的群落结构和多样性分布。因此,对微生物的群落结构和多样性进行分析对比,通过其变化反映环境的变化程度,可以从微生物的角度显示环境的变动程度<sup>[8]</sup>。

运城盐湖被称为“中国死海”,是一个典型的内陆 Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 型盐水湖。盐湖自古以来即重要的食盐产地,目前主要生产芒硝(主要成分为 Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>)<sup>[9]</sup>,人类活动如采盐、采硝在盐湖东部区域从未停止,其景观与生态环境同其他盐湖相比大不相同。运城盐湖盐浓度在 15% 至饱和之间,波动较大,湖水富含 Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>、NaCl、MgCl<sub>2</sub> 和 CaSO<sub>4</sub> 等盐类,其中 Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 含量最高,是典型的极端环境<sup>[10]</sup>。就微生物栖息环境来说,相比较其他高盐环境,运城盐湖紧邻城市,自然环境受现代活动影响较大;自古以来盐湖内人类活动从未停止,人类的深度参与对盐湖生态影响深远;由于历史上盐湖从未停止采盐,运城盐湖被分割成大小不等的区域,每个区域的湖水盐度都不尽相同,湖水盐浓度变化非常大;运城盐湖每年都会发生“盐湖变红”奇观,运城盐湖不同区域湖水颜色有很大差别,因盐浓度不同等原因湖水由淡绿色向深红色变化,而且这种变化是动态的。运城盐湖环境的差异和变化会影响其中微生物的生态群落分布及多样性,也会导致微生物生态分布上具有差异,其差异性需要进一步明确。

近年对运城盐湖细菌生态及多样性的研究

并不多。李坤珺等<sup>[11]</sup>采用克隆文库法构建运城盐湖嗜盐菌可培养文库和未培养文库,对 2 个不同文库环境样品中细菌群落进行分析,发现可培养文库的主要类群为芽孢杆菌门(*Bacillota*, 55%)和假单胞菌门(*Pseudomonadota*, 45%),未培养文库的主要类群为假单胞菌门(*Pseudomonadota*, 43%)、芽孢杆菌门(*Bacillota*, 28%)和拟杆菌门(*Bacteroidota*, 10%),未培养文库的多样性高于可培养文库。黄建蓉<sup>[12]</sup>通过高通量测序技术和 Biolog ECO 技术相结合的方法,对运城盐湖物种多样性进行初步分析,发现运城盐湖嗜盐细菌可分为 3 大类群,影响微生物类群差异的理化因子主要是 Ca<sup>2+</sup>和 Fe<sup>2+</sup>;桑进<sup>[13]</sup>在运城盐湖中分离出 200 株细菌菌株,发现主要分布在假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、芽孢杆菌门(*Bacillota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)和放线菌门(*Actinobacteriota*)这 4 个门,另外采用 16S rRNA 基因测序的方法发现假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、芽孢杆菌门(*Bacillota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)和放线菌门(*Actinobacteriota*)在门水平上占主要地位;刘德容等<sup>[14]</sup>在运城盐湖中分离到 120 株放线菌,发现链霉菌为主要物种,但并未进行深入的研究。综上所述,目前对于运城盐湖的微生物多样性关注不够,相关研究不多。本研究采用细菌 16S rRNA 基因测序的方法,研究运城盐湖不同区域的细菌组成和特点,研究结果有助于运城盐湖生态变化监测和环境保护。

## 1 材料与方 法

### 1.1 样品采集

由于历史上采盐的原因,盐湖被分割成大小不一的区域,每个区域盐浓度各不相同,因此在采样时,在盐湖的中部、东部和西部,根据盐浓度和湖水颜色分别采集典型区域的湖水样品。其中,盐湖中部采集浅黄色湖水样品(A)和红色湖

水样品(B), 在盐湖东部和西部采集基本无色湖水样品(C 和 D), 具体采样信息见表 1。本研究所有湖水样品均采集自湖水表面下约 5–10 cm 处, 采集时间为 2022 年 2 月, 采样时气温 8 °C, 微风, 多云。用于总 DNA 提取的样品采集后放入无菌 50 mL Falcon 管中, 置入干冰中低温保存, 当天带回实验室后尽快处理。

湖水样品在实验室采用 4 层无菌纱布进行粗滤。粗滤后每个样品取湖水 200 mL, 采用 0.22 μm 微孔滤膜进行抽滤, 每个样品做 4 个重复。抽滤后的滤膜保存至冻存管中, 经液氮速冻后<sup>[15-16]</sup>采用细菌基因组提取试剂盒(北京索莱宝科技有限公司)提取样品总 DNA。样品总 DNA 经琼脂糖凝胶电泳检测浓度和纯度合格后, 利用干冰寄送至上海欧易生物医学科技有限公司进行高通量测序。本研究中的序列提交至 NCBI BioProject 数据库, 登录号为 PRJNA1046593。

## 1.2 样品高通量测序

以提取的基因组 DNA 为模板, 根据测序区域的选择, 使用带 barcode 的特异引物, 采用 Tks Gflex DNA Polymerase (TaKaRa 公司)进行 PCR 扩增, 确保扩增效率和准确性。DNA 浓度和完整性分别采用 NanoDrop 2000 分光光度计 (ThermoFisher Scientific 公司)和琼脂糖凝胶电泳进行检测。针对细菌多样性鉴定对应区域 16S rRNA 基因 V3–V4 高变区, 采用细菌 16S rRNA 基因 V3–V4 通用引物对<sup>[17]</sup> 343F (5'-TACGGRA GGCAGCAG-3')和 798R (5'-AGGGTATCTAATC CT-3')进行 PCR 扩增。PCR 反应体系: 基因组总

DNA (约 30 mg/L) 1 μL, Tks Gflex DNA Polymerase (1.25 U/μL) 1 μL, 引物 343F 和 798R (10 μmol/L) 各 1 μL, 2×Gflex PCR Buffer 25 μL, 加灭菌 ddH<sub>2</sub>O 至 50 μL。PCR 扩增程序: 95 °C 5 min; 95 °C 30 s, 52 °C 30 s, 72 °C 40 s, 30 个循环; 72 °C 7 min, 4 °C 保存。

扩增后的样品经琼脂糖凝胶电泳检测后利用 Agencourt AMPure XP beads (Beckman Coulter 公司)试剂盒纯化, 最终得到符合 Illumina NovaSeq 6000 测序要求的 DNA 样品。根据 PCR 产物浓度进行等量混样, 利用双末端测序(two paired-end)的方法, 构建小片段文库进行测序(PE 250)。

## 1.3 运城盐湖微生物物种注释、多样性分析及功能预测

原始数据为 FASTQ 格式。使用 Cutadapt 软件剪切掉引物序列进行预处理。然后使用 DADA2<sup>[18]</sup>, 将上一步合格的双端序列利用 QIIME 2 (2020.11)<sup>[19]</sup>默认参数进行质量过滤、降噪、拼接及去嵌合体等质控分析, 得到代表序列及扩增子序列变体(amplicon sequence variants, ASV)丰度表格。使用 QIIME 2 软件包, 以 97% 的相似性水平对序列进行聚类, 挑选出各个 ASV 的代表序列后, 将所有代表序列与数据库 Silva (version138)进行比对注释。物种比对注释使用 q2-feature-classifier 插件默认参数进行分类学分析, 确定其相应的分类学地位。本研究所获得的物种分类学门水平信息全部按照最新修订的规则进行命名<sup>[20]</sup>。使用 PICRUST2 软件预测已知微生物基因功能的构成, 从而统计不同样本和分组

表 1 不同采样点的基本信息

Table 1 The basic information of different sampling locations

Location	Latitude and longitude	Salt concentration (%)
Central region (light yellow lake water as A)	35°00'41.43"N, 111°02'35.07"E	26
Central region (red lake water as B)	35°00'46.56"N, 111°02'33.39"E	28
Eastern region (lake water as C)	35°00'15.86"N, 111°00'43.31"E	25
Western region (lake water as D)	35°00'55.99"N, 111°02'30.14"E	18

之间在功能上的差异,该软件可预测 16S rRNA 基因的功能,来自 ASV 的代表性序列可通过序列放置方法用作输入。

## 2 结果与分析

### 2.1 运城盐湖不同区域水体细菌多样性比较

在运城盐湖不同区域(图 1)采集湖水样品共 4 组,样品颜色具有明显差异。其中中部样品 A 颜色为淡黄色,中部样品 B 颜色为红色,东部样品 C 和西部样品 D 基本为透明无色。通过分析统计运城盐湖 4 组共 16 份水体样品的 16S rRNA 基因 V3-V4 区序列,共获得了 331 120 条高质量序列,平均每个样品产生 19 445 条有效序列。这些有效序列的长度大多分布在 440-460 bp,而且所有检测样品的数据饱和度都在 0.99 以上,证明测序结果准确有效。对这些获得的高质量测序结果进行物种分类注释,经归类后发现这些序列归属于 657 个 ASV。对注释归类的所有 ASV 进行多样性分析,通过 ACE 指数、Chao1 指数、Observed\_species 以及 Shannon 指数反映盐湖不同区域环境中细菌多样性的变化趋势,以及相同区域不同颜色的湖水中细菌多样性的分布差异。

通过对归类后的 ASV 热图进行分析,在门分类水平上,4 个采样点均有各自分布最多的细菌类群,说明在运城盐湖的不同区域,其细菌分布具有不平衡性(图 2)。在运城盐湖中部水域(采样点 A 和 B),假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、放线菌门(*Actinobacteriota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)聚类最丰富。在盐湖东部水域(采样点 C),观察到的放线菌门(*Actinobacteriota*)并不多,但芽孢杆菌门(*Bacillota*)则非常丰富。在运城盐湖西部水域(采样点 D),则可以聚类到丰富的酸杆菌门(*Patescibacteria*),这在其他水域聚类较少。

盐湖细菌丰富度和多样性指数如图 3 所示,结果表明 4 个采样点之间呈现出一定的差异。就 Shannon 指数而言,盐湖细菌多样性呈现出盐湖中部 A>盐湖西部 D>盐湖东部 C>盐湖中部 B。在盐浓度基本一致的盐湖中部水域,红色湖水与浅黄色湖水中的细菌物种分布差异非常大,与其他两个区域差异也很显著,其可能更具有不均衡性。ACE 指数与 Chao1 指数均表明盐浓度相对较低的区域(盐湖中部 D)细菌数量最多,即丰富度最高。

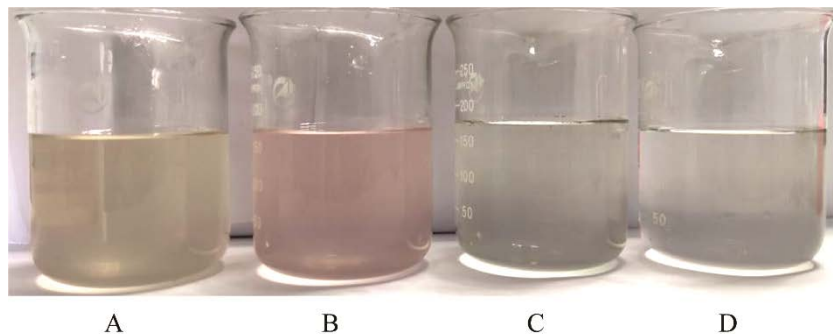


图 1 运城盐湖不同区域的湖水颜色差异

Figure 1 The colour of water in different areas of Yuncheng Salt Lake. A: Light yellow water from the central regions. B: Red water from the central regions. C: Colorless and transparent water from the eastern regions. D: Colorless and transparent water from the western regions.

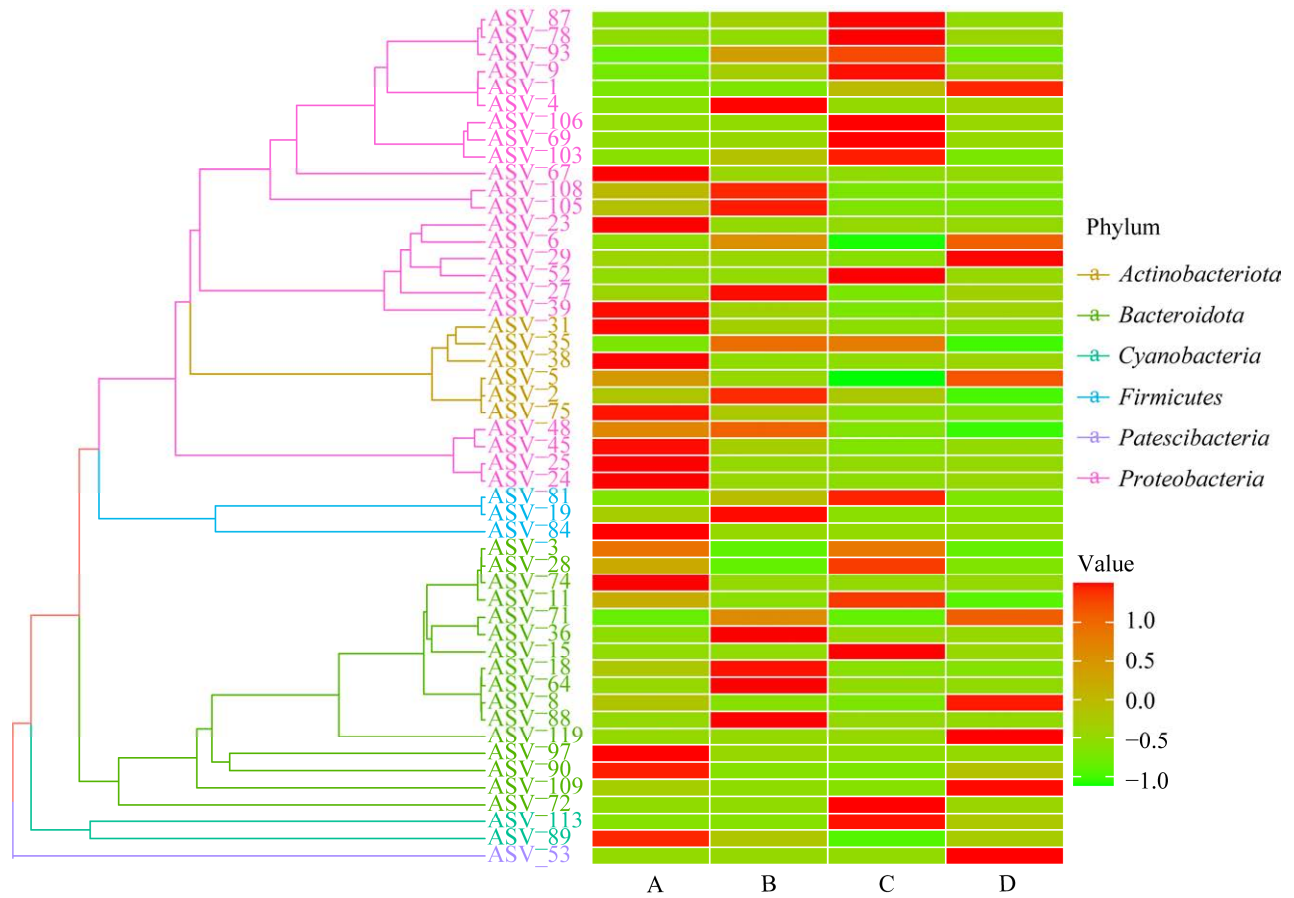


图 2 运城盐湖不同区域细菌 ASV 热图分析

Figure 2 ASV heatmap analysis of bacteria in different regions of Yuncheng Saline Lake. A: The samples collected from the “light yellow water” in the central regions. B: The samples collected from the “red water” in the central regions. C: The samples collected from eastern regions. D: The samples collected from western regions.

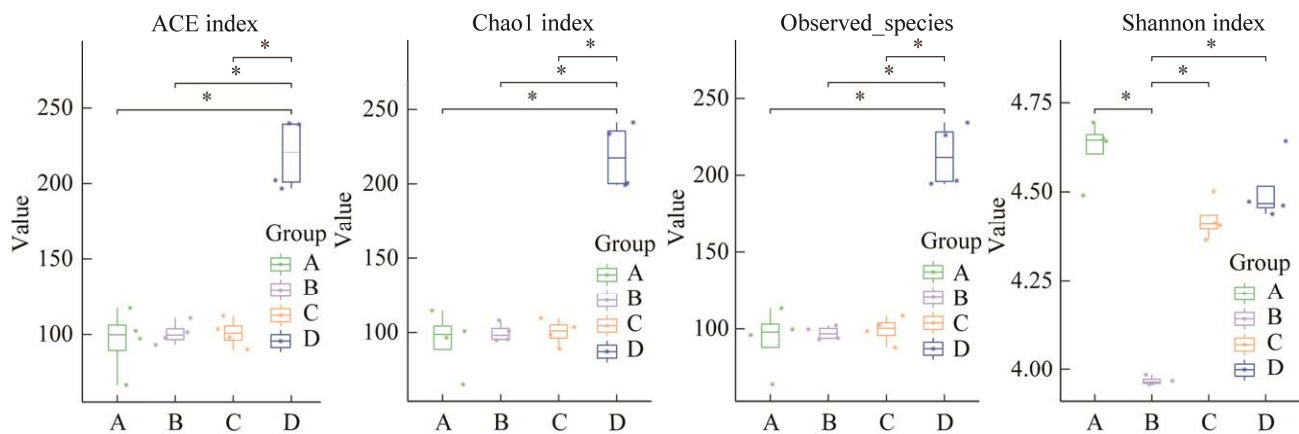


图 3 运城盐湖不同区域细菌  $\alpha$  多样性分析

Figure 3 The alpha diversity of bacteria at different regions from Yuncheng Saline Lake. A: The samples collected from the “light yellow water” in the central regions. B: The samples collected from the “red water” in the central regions. C: The samples collected from eastern regions. D: The samples collected from western regions. \*:  $P < 0.05$ .

## 2.2 运城盐湖不同区域的细菌群落组成分析

对所获得的所有 ASV 对应的序列进行分类学统计分析,发现运城盐湖湖水中的细菌主要分布在 15 门 27 纲 77 目 128 科 175 属。4 个地点样品的门水平分析显示各门水平菌群存在显著差异,尤其是假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)、放线菌门(*Actinobacteriota*)这 3 个门水平的菌群差异显著且丰度较高,其平均相对丰度分别为 44.33%、31.04%和 19.81%。另外,结果表明即使在相距较近的两个区域(A 和 B),其门水平相对丰度也有显著的不同。通过图 4 可以看到,在运城盐湖中部,淡黄色的湖水(A)中,拟杆菌门(*Bacteroidota*)为丰度最高的类群,与假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和放线菌门(*Actinobacteriota*)相比,其丰度差异不大。不过,在红色中部湖水(B),假单胞菌门

(*Pseudomonadota*)为绝对优势类群,拟杆菌门(*Bacteroidota*)和放线菌门(*Actinobacteriota*)的相对丰度则相差比较大,其差异比较显著。运城盐湖东部区域(C)样品中假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)为绝对优势类群,放线菌门(*Actinobacteriota*)的相对占比较少。西部区域(D)中,假单胞菌门(*Pseudomonadota*)的相对丰度远远大于其他种群。值得注意的是,与以往报道相比,芽孢杆菌门(*Bacillota*)的丰度占比显著减少(2.70%),该类群丰度的变化可能反映了运城盐湖环境变化的重要信息。另外,髌骨菌门(*Patescibacteria*)和脱硫菌门(*Desulfobacterota*)在盐湖东部和中部呈现出非常低的相对丰度,甚至检测不到(0.03%–0.70%, 0.00%–0.07%),但在盐湖西部却有一定的分布(2.25%和 1.22%)。

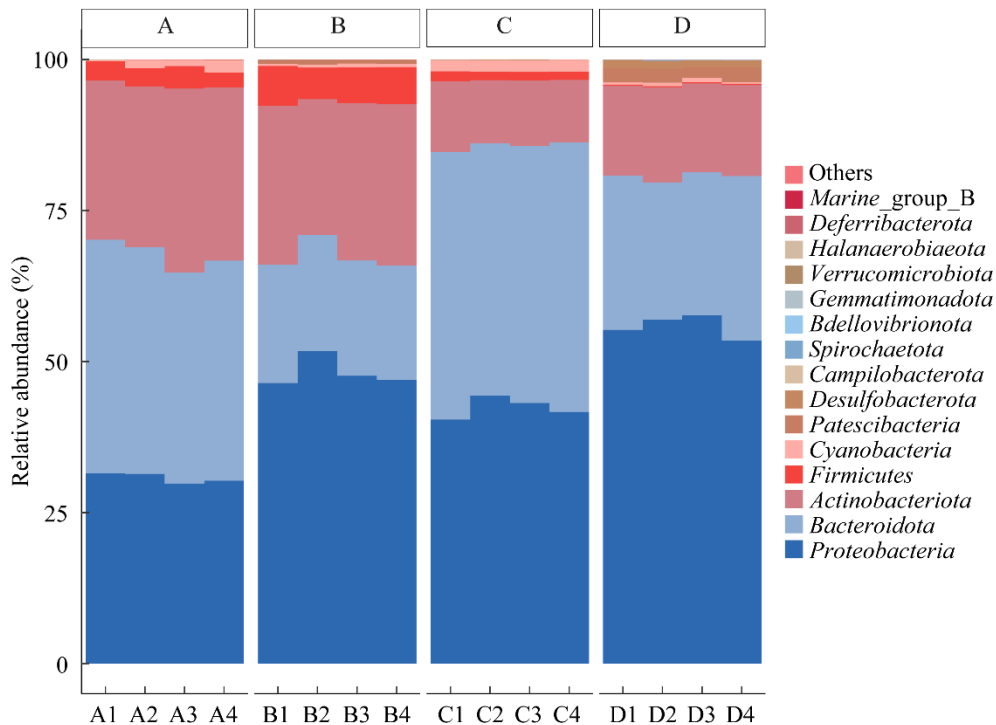


图 4 运城盐湖不同区域细菌门水平相对丰度

Figure 4 The relative abundance of bacteria at different regions in Yuncheng Saline Lake at the phylum level. A1–A4: The samples collected from the “light yellow water” in the central regions. B1–B4: The samples collected from the “red water” in the central regions. C1–C4: The samples collected from eastern regions. D1–D4: The samples collected from western regions.



### 2.3 运城盐湖不同区域湖水中细菌分布特征分析

对运城盐湖不同区域细菌分布特征进行分析, 结果发现, 不同区域水体中的细菌分布各不相同, 其分布特征受到每个水体的具体环境如盐浓度的影响(图 5)。例如, 髌骨菌门(*Patescibacteria*)、脱硫菌门(*Desulfobacterota*)、螺旋菌门(*Spirochaetota*)、*Bdellovibrionota*、芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)、疣微菌门(*Verrucomicrobiota*)和盐厌氧菌门(*Halanaerobiaeota*)等类群基本分布在采样点 D (盐浓度 18%)即运城盐湖西部水域, 该水域的盐浓度相对最低。对于采样点为 C (盐浓度 25%)的运城盐湖东部水域, 蓝细菌(*Cyanobacteriota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)是分布较多的物种。采样点 A (盐浓度 26%)和 B (盐浓度 28%)的湖水盐度接近, 放线菌门

(*Actinobacteriota*)是两个水域共有的丰度较高的物种。然而, 两者也有区别, 在浅黄色湖水的 A 点, 拟杆菌门(*Bacteroidota*)和蓝细菌(*Cyanobacteriota*)比红色湖水的 B 点丰度要高, 但芽孢杆菌门(*Bacillota*)主要分布在 B 点即盐湖中部红色湖水中。

### 2.4 运城盐湖不同区域湖水细菌类群差异分析

对运城盐湖不同区域水体中细菌进行线性判别分析(line discriminant analysis effect size, LefSe)差异分析可以发现, 运城盐湖不同区域的差异细菌类群相差较大。在盐湖中部, 采样点 A 和 B 的细菌类群也存在差异。对于采样点 A, 其差异细菌主要分布在门水平的放线菌门(*Actinobacteriota*), 纲水平的放线菌纲(*Actinobacteria*), 目水平的微球菌目(*Micrococcales*)、

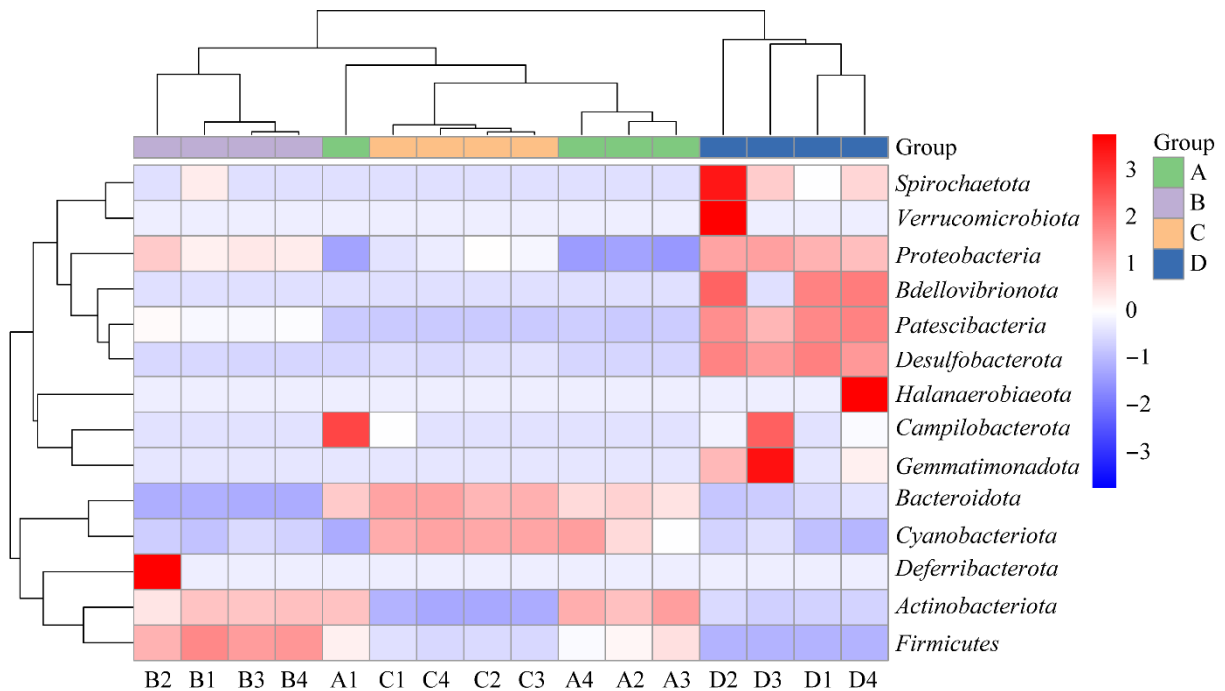


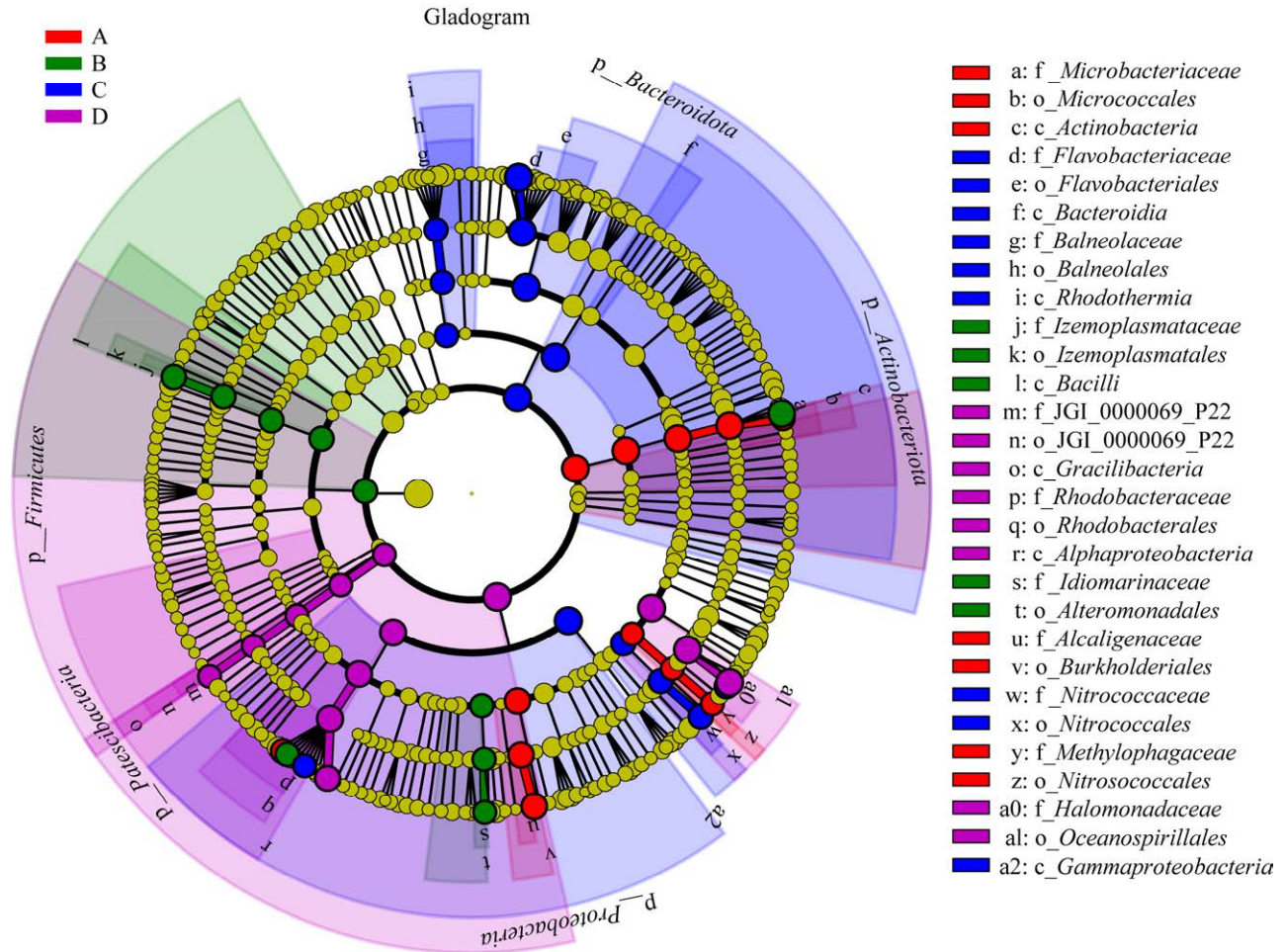
图 5 运城盐湖不同区域细菌门水平聚类分布热图

Figure 5 Heat map of clustering distribution of bacteria at different regions in Yuncheng Saline Lake at the phylum level. A1–A4: The samples collected from the “light yellow water” in the central regions. B1–B4: The samples collected from the “red water” in the central regions. C1–C4: The samples collected from eastern regions. D1–D4: The samples collected from western regions.



伯克氏菌目(*Burkholderiales*)和 *Nitrosococcales*, 科水平的微杆菌科(*Microbacteriaceae*)、产碱菌科(*Alcaligenaceae*)和 *Methylophagaceae*, 以及一些未分类物种。相比之下, 在盐湖中部的采样点 B, 其差异细菌类群主要集中在门水平的芽孢杆菌门(*Bacillota*), 纲水平的杆菌纲(*Bacilli*), 目水平的 *Izemoplasmatales* 和交替单胞菌目(*Alteromonadales*), 以及科水平的 *Izemoplasmataceae* 和 *Idiomarinaceae*。相对于盐湖中部, 盐湖东西 2 个区域的湖水中, 差异细菌类群要更多一些。在盐湖东部(采样点 C), 差异细菌集中在门水平的拟杆菌门(*Bacteroidota*), 纲水平的拟杆菌纲(*Bacteroidia*)、 $\gamma$ -

变形菌纲(*Gammapseudomonadota*)和 *Rhodothermia*, 目水平的黄杆菌目(*Flavobacteriales*)、*Nitrococcales* 和 *Balneolales*, 以及科水平的黄杆菌科(*Flavobacteriaceae*)、*Nitrococcaceae* 和 *Balneolaceae*。而在盐湖西部(采样点 D), 差异细菌种类较多, 主要集中在门水平的假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和骸骨菌门(*Patescibacteria*), 纲水平的  $\alpha$ -变形菌纲(*Alphapseudomonadota*)和 *Gracilibacteria*, 目水平的海洋螺菌目(*Oceanospirillales*)、红细菌目(*Rhodobacterales*)和 JGI\_000069\_P22, 以及科水平的盐单胞菌科(*Halomonadaceae*) 和 红杆菌科(*Rhodobacteraceae*) (图 6)。



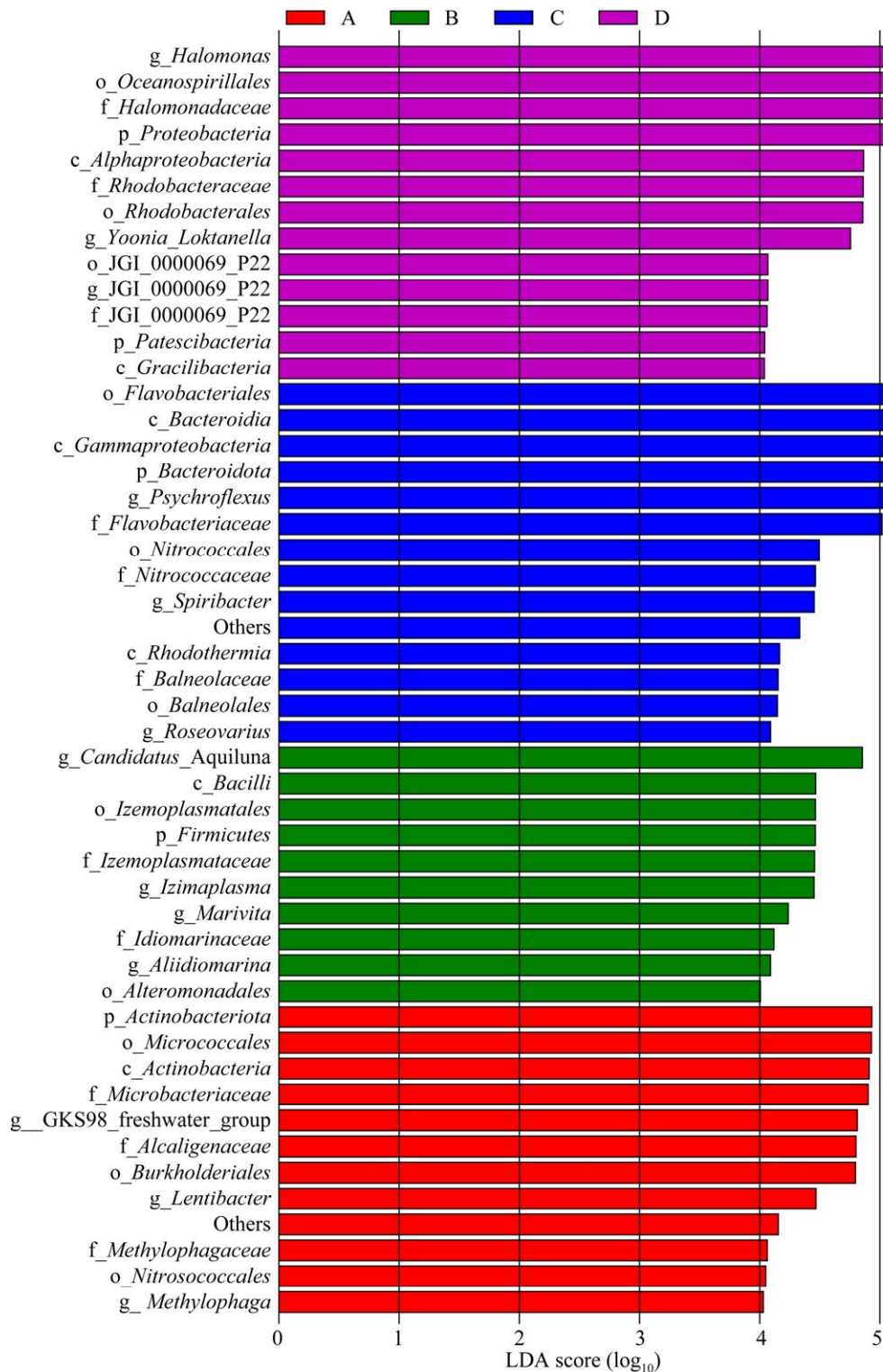


图 6 运城盐湖不同区域细菌的 LEfSe 差异分析

Figure 6 The bacterial taxa with differential regions among 4 different sample groups based on LEfSe software analysis. A: The samples collected from the “light yellow water” in the central regions. B: The samples collected from the “red water” in the central regions. C: The samples collected from eastern regions. D: The samples collected from western regions.

对运城盐湖不同区域细菌类群进行分析,结果显示在盐湖不同区域中的差异菌群各不相同(图7)。对属水平 top30 菌群和差异菌群关联分析,结果显示 *Aliidiomarina*、*Marivita*、*Izimaplasma*、*Idiomarina*、*Brumimicrobium*、*Candidatus\_Aquiluna*、*Methylophaga*、*Lentibacter*、*Izemoplasmatales*、*PeM15*、*GKS98\_freshwater\_group*、*Nitriliruptoraceae*、*NS3a\_marine\_group*、*Fabibacter*、*Saccharospirillum*、*JGI\_0000069-P22*、*Desulfovermiculus*、*Cyclobacterium*、*Winogradskyella*、*Roseibaca*、*Halomonas*、*Yoonia-Loktanella*、*Spiribacter*、*Halorhodospira*、*Roseovarius*、*Gracilimonas*、*Marinobacter*、*Owenweeksia*、*Psychroflexus*、*Pontimonas* 等 30 个主要属水平菌群均发生显著差异变化。盐湖中部 A 组包括 *Brumimicrobium*、*Candidatus\_Aquiluna*、*Methylophaga*、*Lentibacter*、*Izemoplasmatales*、*PeM15*、*GKS98\_freshwater\_group*、*Nitriliruptoraceae*、*NS3a\_marine\_group*、*Owenweeksia* 等 10 种主效菌群, B 组包括 *Aliidiomarina*、*Marivita*、*Izimaplasma*、*Idiomarina*、*Brumimicrobium*、*Candidatus\_Aquiluna*、*Pontimonas* 等 7 种主效菌群,盐湖东部 C 组包括 *Spiribacter*、*Halorhodospira*、*Roseovarius*、*Gracilimonas*、*Marinobacter*、*Owenweeksia*、*Psychroflexus*、*Pontimonas* 等 8 种主效菌群,盐湖西部 D 组包括 *Fabibacter*、*Saccharospirillum*、*JGI\_0000069-P22*、*Desulfovermiculus*、*Cyclobacterium*、*Winogradskyella*、*Roseibaca*、*Halomonas*、*Yoonia-Loktanella* 等 9 种主效菌群。对 A、B、C 和 D 四个区域进行 Venn 图分析发现,其中 A 组和 B 组间共有 2 个差异菌群,分别是 *Brumimicrobium* 和 *Candidatus\_Aquiluna*; A 组和 C 组间共有 1 个差异菌群,是 *Owenweeksia*;

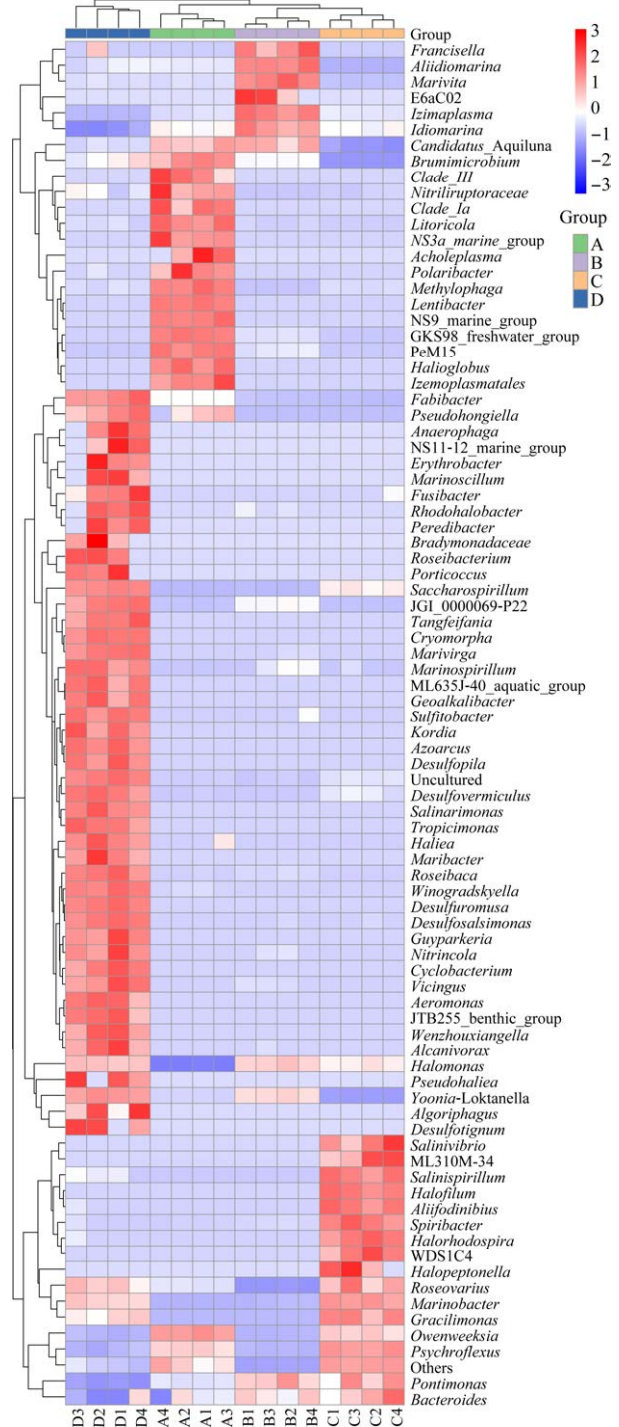


图7 运城盐湖不同区域细菌差异物种的热图分析  
Figure 7 Heat map of different bacteria species in different regions of Yuncheng Saline Lake. A1–A4: The samples collected from the “light yellow water” in the central regions. B1–B4: The samples collected from the “red water” in the central regions. C1–C4: The samples collected from eastern regions. D1–D4: The samples collected from western regions.



B 组合 C 组间共有 2 个差异菌群, 分别是 *Pontimonas* 和 *Bacteroides*; D 组和其他组别无共有差异菌群。

### 2.5 微生物代谢功能预测

对运城盐湖不同区域的细菌进行代谢功能预测, 通过对比可以发现, 采样点 B 和采样点 D 的细菌在代谢方面, 比采样点 A 和 C 更具活性, 就具体的代谢途径进行分析, 可以发现盐湖不同区域的细菌参与的代谢通路活性不一, 具有较强的区域分布性(图 8)。盐湖中部 A 采样点的细菌更多地参与原核生物中的碳固定途径、羧酸代谢、糖酵解/糖异生、氨基糖和核苷酸糖的代谢途径; 而盐湖东部 C 采样点的细菌, 在具体分析的

各个代谢过程活性都较低; 相反, 在盐湖中部 B 采样点, 其生态环境同采样点 A 不同, 其中的细菌参与的代谢活动比较丰富; 盐湖西部 D 采样点的细菌最为活跃, 在叶酸生物合成、嘌呤代谢、氨基酸合成、碳代谢, 以及各种次生代谢物的生物合成方面, 其强度均远远高于盐湖中部(A)和盐湖东部(C)的细菌代谢活动。综合看, 运城盐湖西部 D 微生物多样性比较高, 其代谢强度也比较高; 盐湖东部 C 的微生物多样性和代谢强度均比较低。在盐湖中部 A 点, 虽然其微生物多样性最高, 但代谢强度不及 D 点, 尤其在生物合成反应方面, 同 D 点差异较大。不同区域细菌的代谢强度反映了细菌同盐湖环境之间的适应性。

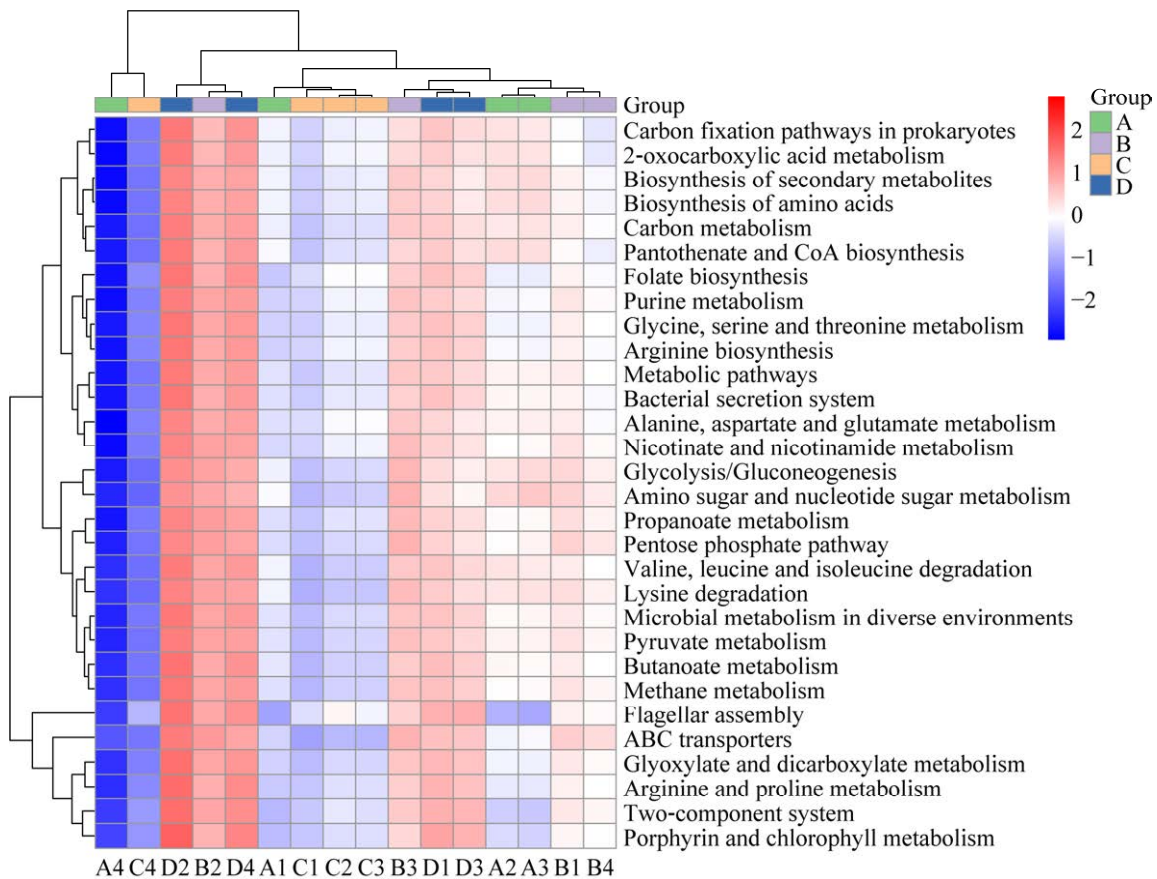


图 8 基于 KEGG 的运城盐湖不同区域细菌代谢功能预测分析

Figure 8 The metabolic function prediction of bacterium in different regions of Yuncheng Saline Lake based on KEGG. A1–A4: The samples collected from the “light yellow water” in the central regions. B1–B4: The samples collected from the “red water” in the central regions. C1–C4: The samples collected from eastern regions. D1–D4: The samples collected from western regions.

### 3 讨论

极端环境的微生物多样性在生态系统中扮演着重要的角色,受到国内外众多学者的高度重视。运城盐湖作为深受人类活动影响的高盐极端环境,其中细菌的生态分布和变化具有其自身特色。本研究探讨运城盐湖的嗜盐细菌多样性特点,取得以下几点认识。

#### 3.1 运城盐湖细菌类群近几年具有较大变化

针对运城盐湖未培养微生物的多样性,目前已经开展了少量的研究。从已经报道的数据来看,运城盐湖的细菌种群在最近几年发生了较大的变化。2015年,李坤珺等<sup>[11]</sup>通过构建未培养微生物文库的方式,对运城盐湖嗜盐细菌的多样性进行分析,发现未培养文库的主要类群为芽孢杆菌门(*Bacillota*)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)等,其丰度占比分别为28%、43%和10%,其他种群占比约为19%。2017年,黄建蓉<sup>[12]</sup>利用高通量测序技术,对运城盐湖的未培养细菌进行多样性分析,发现芽孢杆菌门(*Bacillota*)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)的丰度占比发生变化,其丰度分别为47.6%、35.6%和3.7%,丰度变化较大。同时报道了盐湖中放线菌门(*Actinobacteriota*)约为3.6%。2022年,本课题组对盐湖未培养细菌多样性进行分析,发现从整体看,嗜盐细菌种群丰度再次变化,其中假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)、放线菌门(*Actinobacteriota*)三个门水平的菌群差异显著且丰度较高,其相对丰度分别为44.33%、31.04%和19.81%,而芽孢杆菌门(*Bacillota*)丰度很低。对比2015年和2017年的报道,芽孢杆菌门(*Bacillota*)丰度显著降低,而拟杆菌门(*Bacteroidota*)和放线菌门(*Actinobacteriota*)占比增加,假单胞菌门(*Pseudomonadota*)整体看来变化不大(图9)。运城盐湖细菌主要类群的变化可能与近年来盐湖环境的改变有关。

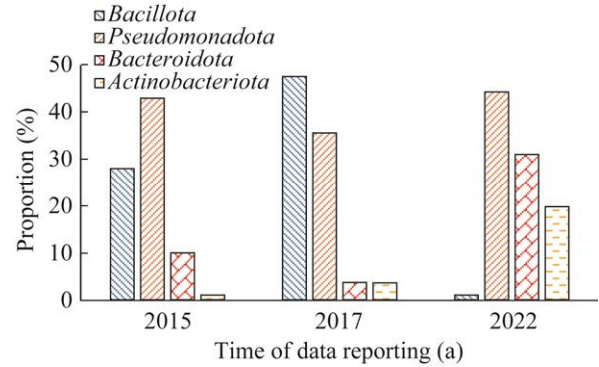


图9 运城盐湖不同时期主要嗜盐细菌类群的变化情况<sup>[11-12]</sup>

Figure 9 Changes in main halophilic bacterial groups at different periods in Yuncheng Salt Lake<sup>[11-12]</sup>

#### 3.2 运城盐湖具有和其他盐湖环境相似的细菌多样性组成,但也有自己的特点

盐湖作为一种极端环境,其中的细菌生态组成一直受到人们的关注。目前已经有不少关于各盐湖嗜盐细菌多样性的报道(表2)。例如,对东非大裂谷中3个盐湖中细菌进行高通量测序分析,发现3个盐湖的嗜盐细菌组成具有差异,其中基图湖(Lake Chitu)的细菌多样性最高,而沙拉湖(Lake Shala)的多样性最低。假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、芽孢杆菌门(*Bacillota*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)是3个盐湖中分布最广的细菌类群<sup>[21]</sup>。Crisler等报道的Epsomc Basque Lake可能与运城盐湖更具有参比性,Epsomc Basque Lake是一个MgSO<sub>4</sub>为主的盐湖,其中的优势菌主要是假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和芽孢杆菌门(*Bacillota*)<sup>[22]</sup>。新疆艾比湖在地质上有所不同,是由淡水湖逐步演化而来的一类盐湖,其嗜盐细菌组成与运城盐湖比较相似,其主要细菌类群有4类,分别是拟杆菌门(*Bacteroidota*, 64.0%)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*, 9.4%)、芽孢杆菌门(*Bacillota*, 3.4%)和放线菌门(*Actinobacteriota*, 2.6%)<sup>[23]</sup>。位于突尼斯西南的Chott el Jerid是面

表 2 不同盐湖细菌类群比较

Table 2 Comparison of bacteria groups in different salt lakes

Location	Major bacteria groups
Lakes in the Rift Valley of East Africa	<i>Pseudomonadota</i> , <i>Bacillota</i> , <i>Bacteroidota</i> <sup>[21]</sup>
Epsomic Basque Lake	<i>Pseudomonadota</i> , <i>Bacillota</i> <sup>[22]</sup>
Ebinur Lake	<i>Bacteroidota</i> (64.0%), <i>Pseudomonadota</i> (9.4%), <i>Bacillota</i> (3.4%), <i>Actinobacteriota</i> (2.6%) <sup>[23]</sup>
Chott el Jerid	<i>Bacillota</i> , <i>Pseudomonadota</i> , <i>Deinococcus-Thermus</i> <sup>[24]</sup>
Yuncheng Salt Lake	<i>Pseudomonadota</i> (44.33%), <i>Bacteroidota</i> (31.04%), <i>Actinobacteriota</i> (19.81%)

积广大的一个高盐盐湖,其主要的嗜盐细菌类别是芽孢杆菌门(*Bacillota*)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和异常球菌-栖热菌门(*Deinococcus-Thermus*)<sup>[24]</sup>。以上各不同类型的盐湖环境中,芽孢杆菌门(*Bacillota*)均是一个主要的细菌类群存在。艾比湖作为和运城盐湖类型相似的高盐环境,虽在嗜盐细菌组成上有着相似性,但是运城盐湖中假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和放线菌门(*Actinobacteriota*)的占比要远高于艾比湖。另外,同其他盐湖环境相比,在东非大裂谷盐湖中出现的假单胞菌门(*Pseudomonadota*)和 Chott el Jerid 盐湖中的异常球菌-栖热菌门(*Deinococcus-Thermus*),在运城盐湖中数量很少。说明运城盐湖既有同其他盐湖相似的嗜盐细菌类群分布,也具有自己的特点。

### 3.3 运城盐湖不同区域的嗜盐细菌类群存在明显差异

目前已经有少量关于盐湖不同区域微生物类群差异的报道,如刘永红等<sup>[6]</sup>针对巴里坤盐湖不同退化区进行研究发现,其中的主要细菌类群,在轻度退化区和极度退化区差别很大。然而,目前很少有人关注同一湖泊不同水域微生物的差异情况。我们的研究初步揭示了盐湖不同水域中细菌生态分布存在明显的差异。运城盐湖有着自身特有的条件,人类活动长期而深刻地影响和改变着运城盐湖,也形成了“七彩盐湖”这一独特的景观。由于人类采盐炼硝等活动,盐湖被分割成大小数百块区域,各区域之间既有河道相连,

又有水闸间隔,形成了既统一又分割的颜色具有区别的特殊湖泊环境。目前已经有一些关于盐湖湖水颜色受水中物质影响的报道,不同的湖水颜色可以间接地反映湖水中物质或环境组成的不同。针对瑞典第三大湖马拉伦湖(Mälaren)的研究表明,湖水颜色的改变同 Fe 元素和溶解性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)的浓度有直接的关系<sup>[25]</sup>; Xiao 等对挪威 429 个湖泊的研究也表明湖水中不同元素的含量对湖水颜色具有很大影响,其中以 Fe 和 DOC 的影响最为显著<sup>[26]</sup>;针对印度洛纳湖(The Lonar Lake)的卫星图像检测发现,该湖泊曾出现了颜色突然的改变,其直接原因是湖水元素组成在短期内发生较大变化,水中微生物也出现了相应改变<sup>[27]</sup>。湖水颜色的差异可以反映水体环境的不同,进而与湖水中细菌的组成差异相联系。同盐浓度较高的盐湖东部和中部相比,在盐浓度较低的盐湖西部,髌骨菌门(*Patescibacteria*)、脱硫菌门(*Desulfobacterota*)、螺旋菌门(*Spirochaetota*)、*Bdellovibrionota*、芽单胞菌门(*Gemmatimonadota*)、疣微菌门(*Verrucomicrobiota*)和盐厌氧菌门(*Halanaerobiaeota*)等类群占比较多。在盐浓度较高的盐湖东部,蓝细菌(*Cyanobacteriota*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)是分布较多的物种。在盐湖中部,尽管湖水盐浓度相似,但湖水颜色不同的区域,细菌生态分布也有差异。在浅黄色湖水中,拟杆菌门(*Bacteroidota*)和蓝细菌(*Cyanobacteriota*)的丰度要高一些,但在红色湖水中,芽孢杆菌门



(*Bacillota*)的丰度更高。盐湖不同水域之间的细菌类群差异,反映了盐湖不同水域的环境差异。在条件和位置相近的水域环境中,人类活动对盐湖的影响也非常重要。

## 4 结论与展望

本文针对运城盐湖不同水域的细菌类群进行分析,研究了运城盐湖东、西部和中部不同颜色湖水中细菌的群落组成、多样性特征和类群差异,并对运城盐湖细菌的代谢功能进行预测。

分析结果显示,运城盐湖不同水域的细菌物种分布具有明显差异,在盐湖中部浅黄色水体中的细菌多样性最高,中部红色水体中的细菌多样性最低。然而,在盐浓度最低的西部湖水中,细菌丰度表现得最高,暗示了湖水环境同细菌多样性和丰度之间具有一定的关联。对运城盐湖细菌群落组成进行分析,结果显示运城盐湖不同区域的水体也有一定的差异。在中部不同颜色的湖水中,拟杆菌门(*Bacteroidota*)和放线菌门(*Actinobacteriota*)的占比差异较大。另外,盐湖西部分布有较多占比的骸骨菌门(*Patescibacteria*)和脱硫菌门(*Desulfobacterota*)。运城盐湖不同区域细菌类群差异较大。对运城盐湖细菌代谢功能进行预测分析,结果显示盐湖整体细菌代谢活动丰富,而中部红色水域和西部水域中的细菌代谢活性更高,显示了不同环境对其中细菌代谢活动的影响。

在本研究中我们发现,运城盐湖作为一个整体存在的微生物生存空间,其内部具有复杂的环境差异,盐浓度可以显著地影响湖水中的细菌分布。湖水颜色是各个环境因素综合表现的结果,湖水的颜色影响水中微生物的组成、分布、类群和代谢。后续的研究将进一步探究影响湖水颜色的物理和化学因素,揭示这些环境指标与盐湖微生物的作用关系,为评判盐湖微生物多样性提供科学依据。

## 参考文献

- [1] OREN A. Thermodynamic limits to microbial life at high salt concentrations[J]. *Environmental Microbiology*, 2011, 13(8): 1908-1923.
- [2] 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 Tibetan Plateau, western China[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2013, 30(5): 462-469.
- [3] TANG XM, XIE GJ, SHAO KQ, SAI B, CHEN YG, GAO G. Influence of salinity on the bacterial community composition in Lake Bosten, a large oligosaline lake in arid northwestern China[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(13): 4748-4751.
- [4] 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.  
ZHENG XY, ZHANG MG, XU C, LI BX. Records of China Salt Lake[M]. Beijing: Science Press, 2002 (in Chinese).
- [5] RADDADI N, CHERIF A, DAFFONCHIO D, NEIFAR M, FAVA F. Biotechnological applications of extremophiles, extremozymes and extremolytes[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, 99(19): 7907-7913.
- [6] 刘永红, 房保柱, 高磊, 李丽, 王爽, 蒋宏忱, 李文均. 巴里坤盐湖退化区土壤微生物群落结构及生态功能分析[J]. *微生物学报*, 2022, 62(6): 2053-2073.  
LIU YH, FANG BZ, GAO L, LI L, WANG S, JIANG HC, LI WJ. Community structure and ecological functions of soil microorganisms in the degraded area of Barkol Lake[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(6): 2053-2073 (in Chinese).
- [7] 刘洋荧, 王尚, 厉舒祯, 邓晔. 基于功能基因的微生物碳循环分子生态学研究进展[J]. *微生物学通报*, 2017, 44(7): 1676-1689.  
LIU YY, WANG S, LI SZ, DENG Y. Advances in molecular ecology on microbial functional genes of carbon cycle[J]. *Microbiology China*, 2017, 44(7): 1676-1689 (in Chinese).
- [8] CHAER G, FERNANDES M, MYROLD D, BOTTOMLEY P. Comparative resistance and resilience of soil microbial communities and enzyme activities in adjacent native forest and agricultural soils[J]. *Microbial Ecology*, 2009, 58(2): 414-424.
- [9] 周霁, 乔红进, 王曰鑫. 运城盐湖区土壤重金属元素含量及分布[J]. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 2009, 29(1): 73-76, 93.

- ZHOU J, QIAO HJ, WANG YX. Research on the content and distribution of heavy metal in soil in salt lake district of Yuncheng[J]. *Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2009, 29(1): 73-76, 93 (in Chinese).
- [10] 杨霞, 伍洲生. 运城盐湖化学资源-无机盐的开发[J]. *运城学院学报*, 2020, 38(3): 9-13.  
YANG X, WU ZS. Exploitation of chemical resources-inorganic salt in Yuncheng Salt Lake[J]. *Journal of Yuncheng University*, 2020, 38(3): 9-13 (in Chinese).
- [11] 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).
- [12] 黄建蓉. 运城盐湖嗜盐细菌多样性研究及产酶菌株筛选[D]. 新乡: 河南师范大学硕士学位论文, 2017.  
HUANG JR. Halophilic bacteria diversity in Yuncheng Salt Lake and their ability to produce enzymes[D]. Xinxiang: Master's Thesis of Henan Normal University, 2017 (in Chinese).
- [13] 桑进. 运城盐湖嗜盐细菌多样性分析及四株嗜盐新菌的多相分类[D]. 济南: 山东大学硕士学位论文, 2018.  
SANG J. Analysis of bacterial diversity in Yuncheng Salt Lake and polyphasic taxonomy of four novel halophilic bacteria[D]. Jinan: Master's Thesis of Shandong University, 2018 (in Chinese).
- [14] 刘德容, 李晓虹. 山西运城盐湖放线菌区系研究[J]. *微生物学报*, 1998, 38(2): 137-141.  
LIU DR, LI XH. Studies on actinomycetes population from saltlake of Yuncheng in Shanxi[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1998, 38 (2): 137-141 (in Chinese).
- [15] RUIZ-GONZÁLEZ C, NIÑO-GARCÍA JP, KEMBEL SW, del GIORGIO PA. Identifying the core seed bank of a complex boreal bacterial metacommunity[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(9): 2012-2021.
- [16] YANG Y, LI B, ZOU S, FANG HH, ZHANG T. Fate of antibiotic resistance genes in sewage treatment plant revealed by metagenomic approach[J]. *Water Research*, 2014, 62: 97-106.
- [17] WU LY, WEN CQ, QIN YJ, YIN HQ, TU QC, van NOSTRAND JD, YUAN T, YUAN MT, DENG Y, ZHOU JZ. Phasing amplicon sequencing on Illumina MiSeq for robust environmental microbial community analysis[J]. *BMC Microbiology*, 2015, 15: 125.
- [18] CALLAHAN BJ, McMURDIE PJ, ROSEN MJ, HAN AW, JOHNSON AJA, HOLMES SP. DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data[J]. *Nature Methods*, 2016, 13: 581-583.
- [19] BOLYEN E, RIDEOUT JR, DILLON MR, BOKULICH NA, ABNET CC, AL-GHALITH GA, ALEXANDER H, ALM EJ, ARUMUGAM M, ASNICAR F, BAI Y, BISANZ JE, BITTINGER K, BREJNROD A, BRISLAWN CJ, BROWN CT, CALLAHAN BJ, CARABALLO-RODRÍGUEZ AM, CHASE J, COPE EK, et al. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37: 852-857.
- [20] OREN A, GARRITY GM. Valid publication of the names of forty-two phyla of prokaryotes[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2021, 71(10): 5056-5062.
- [21] JEILU O, GESSESSE A, SIMACHEW A, JOHANSSON E, ALEXANDERSSON E. Prokaryotic and eukaryotic microbial diversity from three soda lakes in the east African Rift Valley determined by amplicon sequencing[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 999876.
- [22] CRISLER JD, CHEN F, CLARK BC, SCHNEEGURT MA. Cultivation and characterization of the bacterial assemblage of epsomic Basque Lake, BC[J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2019, 112(7): 1105-1119.
- [23] 马雪莉, 吕杰, 马媛, 吕光辉. 艾比湖原核微生物菌群结构演变与环境因子关系分析[J]. *盐湖研究*, 2020, 28(4): 79-90.  
MA XL, LÜJ, MA Y, LÜ GH. A study on the relationship between the prokaryote community structure evolution and environmental factors of ebinur lake[J]. *Journal of Salt Lake Research*, 2020, 28(4): 79-90 (in Chinese).
- [24] BEN ABDALLAH M, KARRAY F, MHIRI N, MEI N, QUÉMÉNEUR M, CAYOL JL, ERAUSO G, THOLOZAN JL, ALAZARD D, SAYADI S. Prokaryotic diversity in a Tunisian hypersaline lake, Chott El Jerid[J]. *Extremophiles*, 2016, 20(2): 125-138.
- [25] KÖHLER SJ, KOTHAWALA D, FUTTER MN, LIUNGMAN O, TRANVIK L. In-lake processes offset increased terrestrial inputs of dissolved organic carbon and color to lakes[J]. *PLoS One*, 2013, 8(8): e70598.
- [26] XIAO YH, RIISE G. Coupling between increased lake color and iron in boreal lakes[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 767: 145104.
- [27] BHATTACHARJEE R, CHOUBEY A, DAS N, OHRI A, GAUR S. Detecting the carotenoid pigmentation due to Haloarchaea microbes in the Lonar Lake, Maharashtra, India using Sentinel-2 Images[J]. *Journal of the Indian Society of Remote Sensing*, 2021, 49(2): 305-316.