

向佳丽,李 渊,宋普庆,等. 鱼类肠道微生物多样性及其与环境因子关系的研究进展[J]. 渔业研究,2022,44(2):187-195.

鱼类肠道微生物多样性及其与环境因子关系的研究进展

向佳丽^{1,2}, 李 渊^{1,2}, 宋普庆², 刘世刚², 王 芮²,
李 海², 妙 星², 张 然², 林龙山^{1,2*}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 200120;

2. 自然资源部第三海洋研究所, 福建 厦门 361005)

摘要: 早期认为鱼类肠道中存在寥寥可数、结构简单的微生物群落, 随着鱼类肠道微生态学的发展, 人们逐渐认识到鱼类肠道中存在着种类繁多、数量庞大的微生物群落。复杂的生活环境、不同的发育阶段、多变的食物来源等因素都会导致鱼类肠道微生物多样性及结构发生变化。鱼类肠道微生物与栖息环境所形成的微生态系统在保持动态平衡时, 能够维持宿主的肠道健康。大量研究显示稳态中的微生态系统能够调节肠道微生物群落的平衡、改善肠道微生物群落的组成, 从而对鱼类生长发育、营养代谢、免疫调控等过程具有促进作用。本文综述了鱼类肠道微生物的研究方法、多样性和功能, 总结了温度、盐度及水体饵料等环境因子对鱼类肠道微生物的影响, 以期为今后鱼类肠道微生物的研究发展提供启发和参考。

关键词: 鱼类; 肠道微生物; 环境因子; 多样性; 功能

中图分类号: Q938.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 2096-9848(2022)02-187-09

水环境中近海、大洋、深海、极地、红树林、珊瑚礁等多样的生态类群, 这些生态系统又可以通过相互作用产生连通性, 从而具有更高的动态性和空间异质性^[1]。鱼类为适应这种多变的生态环境和食物来源, 其肠道微生物菌群呈现出更为丰富的多样性^[2]。研究发现肠道微生物的动态平衡状态在鱼类生长发育过程中起着非常重要的作用, 稳态中的肠道微生物菌群可以更好地帮助鱼类消化吸收营养物质, 调控鱼体的免疫系统, 维持机体的健康^[3]。近年来, 随着对肠道微生物探索的深入, 研究发现肠道菌群与疾病的发生、发展有着密切的关系, 环境因素作为联

系两者之间的桥梁, 在肠道微生物的多样性及结构功能方面起到关键作用^[4]。因此, 研究鱼类肠道微生物菌群结构和功能的多样性及其与周围环境之间的关系可以为疾病的有效防治提供科学的理论基础。

本文系统总结了国内外鱼类肠道微生物的研究方法、多样性以及功能, 着重阐述了鱼类肠道微生物与水环境之间的关系, 以期为今后鱼类肠道微生物的研究发展提供参考。

1 鱼类肠道微生物的研究方法

早期对鱼类肠道微生物的研究主要以纯培养

收稿日期: 2021-12-06

基金项目: 南极重点海域对气候变化的影响和响应 (IRASCC2020-2022-NO. 01-02-02B & 02-03).

作者简介: 向佳丽 (1995-), 女, 硕士研究生, 研究方向为南极鱼类肠道微生物. E-mail: 959818199@qq.com

通信作者: 林龙山 (1974-), 男, 研究员, 研究方向为鱼类生物学和生态学. E-mail: linlsh@tio.org.cn

方法等微生物培养技术为主,通过模拟肠道内的厌氧环境,以肠道内的肠黏膜或者肠道内容物为研究对象,对肠道中的微生物群落进行定性或者定量分析^[5]。由于鱼类肠道中存在多种微生物菌群和较为丰富的营养物质,并且要严格控制厌氧培养条件,因此,采用传统的微生物培养方法来检测肠道微生物菌群具有一定的局限性,其应用多是对单一或多个鱼类肠道微生物菌群进行分类鉴定及群落结构组成的研究^[6]。如王成强等^[7]从健康珍珠龙胆石斑鱼 [♀ 褐点石斑鱼 (*Epinephelus fuscoguttatus*) × ♂ 鞍带石斑鱼 (*Epinephelus lanceolatus*)] 肠道中分离纯化获得 4 株疑似枯草芽孢杆菌 (*Bacillus subtilis*) 的菌株 (B1、B2、B3 和 B4), 并进行了菌落形态、菌株理化性质等方面的研究,结果表明在理化性质方面,4 株菌的实验结果均符合枯草芽孢杆菌的生化特性,并结合菌落形态,初步证明 4 株分离菌可能均为枯草芽孢杆菌。

近几年来,随着分子遗传学的迅速发展,其在微生物分子生态学研究得到了成功应用,主要用于微生物群落多样性和结构组成分析,并对微生物群落功能进行预测。微生物分子生态学常用的技术手段主要有指纹图谱技术和 16S rRNA 基因克隆文库技术。16S rRNA 基因克隆文库技术可以较为直接地观测到微生物菌群的动态变化,由于该方法获得的条带多态性高,结果较为稳定,因此常被应用于菌株的鉴定、微生物群落多样性分析以及功能预测。如 Eckburg P B 等^[8]利用 16S rRNA 基因克隆文库技术全面分析了肠黏膜和肠道内容物中微生物类群结构和功能。但此方法用通用引物进行 PCR 扩增时,有些肠道微生物难以被扩增,并且肠道微生物菌群结构繁多,种类复杂,增加了工作量以及测序分析结果的难度。因此需要对电泳条带构建特异性克隆文库,才能获得电泳图谱中的微生物群落信息,实验操作过程较为复杂、繁琐^[9]。

当前,随着测序技术和生物信息学分析的快速发展,基于测序的高通量测序技术逐渐成为研究鱼类肠道微生物菌群的热点方法。高通量测序技术能够获取样品中所有核酸物质的序列信息,通过测序深度和系统发育关系来分析判断肠道微生物群落组成的结构以及多样性,还能检测出肠

道中的优势菌株、稀有菌株和一些未知新种^[10],该技术被广泛应用于鱼类肠道微生物菌群多样性及肠道微生物菌群与水环境因子构成的微生态系统对鱼体的影响等研究中。目前高通量测序技术能精确到种的分类阶元的结果较少,通常在门和属的水平上进行微生物组成及丰度分析,在门的水平上展示样本菌群组成是否合理、在属的水平上进行精细划分,展示出样本菌群的组成及丰度变化。如油九菊等^[11]运用高通量测序技术分析东海带鱼肠道微生物菌群多样性,结果显示在门的水平上,相对丰度最高的是变形菌门 (Proteobacteria) 和厚壁菌门 (Firmicutes); 在属的水平上,以弧菌科 (Vibrionaceae) 的发光杆菌属 (*Photobacterium*)、梭菌科 (Clostridiaceae) 的分节丝状菌 (*Candidatus arthromitus*) 为主。

2 鱼类肠道微生物多样性

鱼类的消化道主要是由口咽腔、食道、胃、肠及肛门等五部分组成,肠道是鱼体内的一种管状消化器官,被认为是动物体内最大的消化、吸收、免疫以及内分泌器官^[12]。肠道微生物含有几百万个基因,结构复杂,种类繁多,拥有生物体的“第二基因组”之称^[13]。研究发现肠道微生物并不是与生俱来,而是水环境和饵料中的微生物随着鳃和口腔进入鱼体内,与鱼体发生适应性生理生化作用,最终定植在鱼类肠道中。Hansen G H 等^[14]研究发现大西洋鳕 (*Gadus morhua*) 和大西洋庸鲽 (*Hippoglossus hippoglossus*) 的卵中不存在微生物的定植,这可能与鱼类生长发育早期消化腺还未形成有关。Roeselers G 等^[15]研究发现,在不同生长环境条件下,斑马鱼 (*Danio rerio*) 肠道微生物中都存在相似的核心微生物菌群。因此,鱼类肠道中早期定植的微生物菌群与成年后达到动态平衡的微生物菌群的组成具有相关性^[16]。

鱼类肠道微生物菌群主要由好氧菌、厌氧菌、兼性厌氧菌和专性厌氧菌组成,每克肠道内容物约含有 $10^7 \sim 10^{11}$ 个微生物,其中细菌是主要类群^[17]。在鱼类肠道微生物中,淡水鱼类肠道细菌数量为 $10^5 \sim 10^8$ CFU/g; 海水鱼类肠道细菌数量为 $10^6 \sim 10^8$ CFU/g^[18],革兰氏阴性细菌的数量高于革兰氏阳性细菌的数量^[17]。研究发

现鱼类肠道中占优势地位的菌群为拟杆菌门 (Bacteroidetes)、变形菌门、放线菌门 (Actinobacteria)、梭杆菌门 (Fusobacteria)、厚壁菌门和疣微菌门 (Verrucomicrobia) 等^[19], 其中厚壁菌门、变形菌门、拟杆菌门在不同鱼类肠道中均有发现, 为其核心微生物菌群, 能够有效调控鱼类肠道微生物的多样性及群落结构^[20]。鱼类处在一个复杂多变的生态环境中, 栖息地、温度、饵料以及肠道结构等发生变化都会使得鱼类肠道菌群多样性发生改变^[21]。在淡水鱼类肠道中占优势地位的菌群是气单胞菌属 (*Aeromonas*)、假单胞菌属 (*Pseudomonas*) 和拟杆菌属 (*Bacteroides*), 其次是肠杆菌属 (*Enterobacteriaceae*)、不动杆菌属 (*Acinetobacter*)、梭菌属 (*Clostridium*) 等^[22]。祭仲石^[23]在分析不同放养模式下鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*) 肠道微生物群落多样性及结构时, 发现鲢鳙混养模式下鲢肠道微生物多样性高于鲢单养模式, 其肠道微生物主要包括拟杆菌门、厚壁菌门、变形菌门、疣微菌门、蓝细菌门 (Cyanobacteria), 其中优势菌群是变形菌门。黄丽等^[24]对新疆额尔齐斯河流域中野生鲤 (*Cyprinus carpio*) 肠道细菌的多样性及其群落结构组成进行研究, 结果显示在门水平上, 鲤肠道微生物中主要以厚壁菌门、变形菌门、拟杆菌门和放线菌门为主, 前肠和中肠中优势菌群是变形菌门, 而后肠中变形菌门丰度减少, 厚壁菌门丰度增加; 在属水平上, 前肠和中肠以硫杆菌属 (*Acidithiobacillus*) 为主, 后肠以肉食杆菌属 (*Carnobacterium*) 为主。因生活环境的不同, 海洋鱼类肠道微生物多样性与淡水鱼类存在明显差异, 主要由变形菌门、放线菌门、梭杆菌门、厚壁菌门等组成^[25]。席晓晴^[26]对马鞍列岛海域的鱼类肠道微生物多样性进行研究, 发现鲢 (*Müichthys müiuy*)、日本黄姑鱼 (*Nibea japonica*)、皮氏叫姑鱼 (*Johnius grypotus*)、褐菖鲉 (*Sebastiscus marmoratus*)、海鳗 (*Muraenesox cinereus*) 和星康吉鳗 (*Conger myriaster*) 的肠道微生物组成主要是厚壁菌门、变形菌门、拟杆菌门、放线菌门、酸杆菌门 (*Acidobacteria*) 和绿弯菌门 (*Chloroflexi*) 等 6 个菌门。马英等^[27]对大黄鱼 (*Larimichthys crocea*) 二月龄鱼苗肠道细菌进行了计数分离培养, 结果

显示大黄鱼二月龄鱼苗每克肠道样品中的微生物约为 1.315×10^8 个, 大黄鱼肠道微生物菌群多样性相对较低, 优势菌群为弧菌属 (*Vibrio*) 中的塔式弧菌 (*Vibrio tubiashii*) 以及不动杆菌属中的抗辐射不动杆菌 (*Acinetobacter radioresistens*)。此外, 在一些鱼类肠道微生物中也发现了较高含量的酵母菌, 在海洋鱼类肠道酵母菌菌群中, 主要包括热带假丝酵母菌 (*Candida tropicalis*)、皮状丝孢酵母 (*Trichosporon cutaneum*)、梅奇酵母菌 (*Metschnikowia zobellii*)^[28]。鱼类肠道微生物的种类丰富, 对同一科不同种鱼类的研究可以发现, 虽然肠道微生物的优势菌群门类相似, 但各种微生物的相对丰度存在较大差异, 反之不同环境下的同一物种胃肠道内的菌群亦略有不同^[29]。

3 鱼类肠道微生物的功能

3.1 营养功能

鱼类肠道微生物与宿主之间存在互利共生的关系, 鱼类肠道微生物通过吸收宿主自身营养物质或者分解宿主肠道内的食物团来合成自身赖以生存的营养物质^[30], 同时健康鱼类的肠道微生物可以分泌淀粉酶、蛋白酶、纤维素酶、磷酸酶、脂肪酶等多种消化酶^[31], 这些消化酶作为鱼类肠道内消化酶的一个重要来源, 可以帮助其更好地消化吸收蛋白质、脂质、糖类等大分子营养物质。冯雪^[32]以草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*) 和银鲫 (*Carassius auratus gibelio*) 为实验对象, 分别检测了从草鱼和银鲫肠道中分离的 180 株细菌的蛋白酶、脂肪酶、淀粉酶和纤维素酶的产酶能力, 结果显示两种鱼肠道内可分泌胞外消化酶的细菌有气单胞菌、弧菌、芽孢杆菌 (*Bacillus*)、假单胞菌四个种属, 研究也表明肠道中细菌分泌的胞外消化酶促进了两种鱼对饵料的消化吸收。侯进慧等^[33]从健康鲫鱼肠道内分离出 62 株细菌菌株, 有 26 株菌株能够生产淀粉酶, 占筛选菌株的 41.94%, 其中菌株 F2 产酶活性较高, 分泌的淀粉酶在 pH 7、温度 32℃ 时表现出最大酶活力, 这有助于鲫鱼更好地消化吸收饲料中的淀粉。

鱼类肠道中的微生物菌群还可以合成多种维生素, 维生素主要作为辅酶参与和保护细胞、组

织及器官的正常生理生化过程^[34]。缺少维生素会扰乱机体的功能发挥及代谢调节,导致机体发生病变,进而影响鱼体正常的生长发育^[35]。Chen Y J 等^[36]在对大口黑鲈 (*Micropterus salmoides*) 肠道微生物的研究中发现,饲喂添加 148 mg/kg 维生素 C 的饲料能够提高大口黑鲈肠道微生物对维生素 E 的利用率、降低肠道内的脂质积累,从而保护肠道内多不饱和脂肪酸免受过氧化,促进大口黑鲈生长发育。此外,一些鱼类肠道微生物菌群在调节鱼体脂质的代谢、运输和储存中也起到重要作用, Semova I 等^[37]在对无菌斑马鱼的研究中发现,饵料会改变鱼类肠道微生物多样性和组成,促进肠上皮细胞对脂肪酸的吸收,增加脂滴在肠上皮细胞中的积累,从而增加肠道组织中脂肪酸的含量。

3.2 免疫调节功能

鱼类免疫系统可以调节肠道微生物菌群的组成和结构,促进有益菌的生长繁殖,维持肠道菌群的平衡,同时肠道有益菌对肠黏膜的健康以及鱼类免疫系统的发育起着关键作用,可以控制病原菌的过度增殖,激活鱼类免疫应答功能。肠道有益菌通过抑制病原菌的生长繁殖,达到保护鱼体不受病原体感染的目的,这就像一道保护着宿主健康的屏障^[38]。王融等^[39]通过研究鱼类肠道乳酸菌的抑菌特性发现,肠道乳酸菌对病原菌具有定植拮抗作用,肠道乳酸菌会分泌胞外物质隔绝病原菌与胃肠道黏膜接触,同时与病原菌竞争营养物质,分泌抗菌活性代谢物,从而抑制病原菌的生长繁殖。Sugita H 等^[40]对从 7 种鱼类肠道中分离出的 302 株菌株进行抗菌实验,结果显示除了不动杆菌属、棒杆菌属 (*Corynebacterium*) 外,其他菌株对 18 种靶细菌都有一定的抗菌活性,其中假单胞菌属、梭状芽孢杆菌 (*Clostridium prazmowski*) 可同时抑制 7 ~ 12 种靶细菌。Huys L 等^[41]从大菱鲆 (*Scophthalmus maximus*) 的肠道中分离出 2 株细菌,发现在大菱鲆肠道中其比鳃弧菌 (*Vibrio anguillarum*) 具有更强的黏附和生长能力,可以与鳃弧菌竞争营养物质,从而预防鳃弧菌的感染。

鱼类免疫系统可以识别定植于肠道中的原籍菌群和侵入鱼体中的外籍菌群,这可能是由于原籍菌群与肠道细胞有相似的抗原性或者与原籍菌

群在鱼类免疫系统尚未发育成熟时已定植于肠道内有关^[42]。鱼类肠道微生物菌群与肠黏膜免疫系统相互协作可以进一步提高鱼体的免疫功能,刺激免疫信号通道、相关受体蛋白及非特异性因子表达,从而清除宿主病原体^[43]。张燕玉等^[44]以海藻希瓦氏菌 (*Shewanella algae*) 感染半滑舌鳎 (*Cynoglossus semilaevis*), 研究发现感染海藻希瓦氏菌前后,半滑舌鳎肠道优势菌门无明显变化,但肠道微生物菌群多样性及菌群结构发生改变,肠道组织中免疫功能相关基因 (*HSPA1A* 和 *HINT1*) 表达紊乱,说明肠道微生物菌群参与了机体的免疫应答及疾病发生过程。迟骋^[38]从鲤肠道中分离出 360 株细菌,进一步对优势菌株 BA-1、BA-2 和 BA-3 进行注射攻毒实验,结果显示优势菌 BA-1 和 BA-3 可以使鲤的先天免疫指标以及免疫相关基因的相对表达量显著增加,被病原菌嗜水气单胞菌 (*Aeromonas hydrophila*) 感染后,其存活率也显著提高,表明这两株优势菌对鲤先天免疫应答产生了积极的影响。杜东东^[45]以 36 尾投喂过添加盐单胞菌 PHB (*Halomonas - PHB*) 饲料的珍珠龙胆石斑鱼的肠道进行鳃弧菌攻毒实验,对未攻毒、攻毒 24 h、攻毒 48 h 的石斑鱼进行过氧化氢酶 (CAT) 和超氧化歧化物 (SOD) 相关抗氧化基因、先天性免疫相关基因 (*TLR3*、*TLR22*、*1L-1* 和 *1L-10*) 和获得性免疫相关基因 (*MHC I* 和 *MHC II*) 表达分析实验,结果表明盐单胞菌 PHB 提高了石斑鱼抗弧菌能力,肠道中 (*1L-1*、*1L-10*) 的基因表达量得到显著提升,提高了石斑鱼的免疫能力和促进了相关免疫基因的表达。

4 鱼类肠道微生物与水环境的关系

水环境为鱼类肠道微生物菌群提供了复杂多样的生存环境,鱼类肠道微生物菌群的多样性与水环境中的微生物、盐碱度、水温、水深等因素密切相关^[20, 46]。此外,水环境中残留的抗生素、农药等物质也会对鱼类肠道中的微生物菌群造成一定的影响^[47]。

4.1 鱼类肠道微生物与温度的关系

鱼类是变温动物,肠道微生物菌群的多样性及结构会随水温的变化而发生变化。Jones J 等^[48]对植食性海洋鱼类褐篮子鱼 (*Siganus*

fuscens) 的研究发现, 温带水域、亚热带水域和热带水域的鱼类肠道微生物的群落结构及多样性均存在差异。此外, 褐篮子鱼的肠道微生物菌群结构也存在明显的空间异质性, 这可能是为了适应不同的生存环境。曾楠楠^[49]分别采集了22、28、34℃温度条件下养殖的吉富罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)的肠道样品, 结果表明在不同温度条件下吉富罗非鱼肠道菌群的多样性存在较大的相似性, 但在22、28℃温度条件下吉富罗非鱼肠道菌群的丰富度具有显著差异, 其中在28℃温度条件养殖的吉富罗非鱼肠道微生物菌群的丰度达到最高。汪倩等^[50]研究低温胁迫下不同品系暗纹东方鲀(*Takifugu fasciatus*)肠道微生物菌群结构及多样性的差异, 结果显示通过持续降低水温得到的耐寒型暗纹东方鲀“中洋1号”肠道微生物多样性显著低于野生型暗纹东方鲀, 表明低温对降低鱼类肠道微生物菌群多样性有一定的影响。

鱼类肠道微生物菌群的多样性、结构及丰度也具有季节性差异。在对奥尼罗非鱼(*Oreochromis aureus*)肠道微生物菌群的含量测定实验中发现, 在夏、秋、冬三个季节中鱼类肠道内细菌丰度存在较大差异^[51]。毛婕^[52]以12个月份的黄鳍东方鲀(*Takifugu xanthopterus*)肠道微生物菌群为研究对象, 结果显示全年黄鳍东方鲀肠道微生物样品中共有菌群为变形菌门、厚壁菌门、拟杆菌门、螺旋体门、无壁菌门(Tenericutes)、放线菌门、绿弯菌门、梭杆菌门和蓝细菌门; 3月份肠道原核微生物物种最多, 7月份肠道原核微生物物种最少; 春季变形菌门含量最高, 秋季变形菌门含量最低, 弧菌属在春季和夏季含量较高。

4.2 鱼类肠道微生物与水体无机盐的关系

水体中的氨氮、亚硝酸盐、水体重金属离子等无机盐都会对鱼类肠道微生物的多样性及丰度产生影响。当水环境因子发生变化时, 肠道微生态环境也会随之波动, 进而造成鱼体免疫及代谢紊乱。郭倩倩^[53]用不同浓度铜离子对鲤进行暴露, 结果显示鲤肠道中梭杆菌门的比例在低浓度组中显著升高; 蓝细菌门、TM6、浮霉菌门(Planctomycetes)的比例在中浓度组中显著升高; 厚壁菌门和拟杆菌门的比例在高浓度组中显

著降低, 表明水体添加铜离子之后, 鱼体产生应激反应, 从而影响到鱼体的健康状态和脂代谢过程。邵仙萍^[54]分别选取规格一致的240尾异育银鲫和960尾团头鲂(*Megalobrama amblycephala*), 并分别饲喂添加了不同浓度的碱式氯化铜的饲料, 在室外网箱养殖56d后, 研究发现饲喂了不同浓度碱式氯化铜饲料的异育银鲫的肠道中的大肠杆菌(*Escherichia coli*)较不添加铜的对照组显著降低, 芽孢杆菌较对照组显著升高, 表明碱式氯化铜会影响肠道微生物菌群的数量; 饲喂了不同浓度碱式氯化铜饲料的团头鲂的肠道微生物菌群多样性及结构相似, 但与不添加铜的对照组相比, 其肠道微生物菌群多样性及结构存在较大差异。同样, 当以纳米铜投喂斑马鱼后, 其肠道中益生菌的多样性明显被抑制, 消化系统受到严重破坏^[55]。因此, 以水环境因子波动而导致的某些鱼类肠道微生物菌群发生的显著变化也可以作为预测鱼体健康状态的生物标志物。

水体中的盐度也会影响鱼类肠道微生物菌群的多样性及结构。Shimizu Y等^[56]研究鲑科鱼类(Salmonidae)由淡水入海过程中肠道微生物菌群组成的变化, 发现淡水中的鲑科鱼类肠道微生物菌群以单胞菌属和肠杆菌属为主, 而在海水中, 其肠道中占优势地位的微生物是嗜盐性的弧菌, 表明鲑科鱼类的肠道微生物菌群随着所处水环境中盐度的变化而变化。田璐^[57]对黄姑鱼(*Nibea albiflora*)进行为期7周的盐度胁迫实验, 结果显示高盐组的黄姑鱼肠道微生物菌群中致病性弧菌含量升高, 红环菌属(*Rhodocyclus*)等能为宿主提供生长因子的益生菌含量降低, 表明高盐环境不利于黄姑鱼的生长发育。

4.3 鱼类肠道微生物与饵料的关系

鱼类在长期进化过程中, 摄食行为逐渐异化, 为了更有效地消化不同来源的食物, 鱼类会形成与之相适应的肠道微生物菌群^[58]。钟蕾等^[59]分别用人工配合饲料和冰鲜鱼饲喂鳃(*Elopichthys bambusa*), 研究发现用人工配合饲料饲养的鳃的肠道微生物特有条带代表种群主要为魏斯氏菌(*Weissella koreensis*)等, 冰鲜鱼饲养的鳃的特有条带代表种群为威斯康星米勒菌(*Moellerella wisconsensis*)等, 表明不同饵料饲养的鳃的肠道细菌多样性及结构差异较大, 相似度

仅为 11.9% ~ 42.6%。由益生菌制成的微生态制剂能够有效改善鱼类的肠道微生物菌群结构及多样性、维持肠道微生物菌群动态平衡、促进鱼类生长发育并且有效预防疾病的发生^[60]。王纯^[61]以芽孢杆菌 V4 和胶红酵母制作复合菌剂饲喂鲢鳙鱼,结果显示使用复合菌剂饲喂的鲢鳙鱼的肠道微生物菌群多样性有所提高,鲢鳙鱼肠道中的嗜冷杆菌属 (*Psychrobacter*)、芽孢乳杆菌属 (*Sporolactobacillus*)、乳球菌属 (*Lactococcus*) 及链霉菌属 (*Streptomyces*) 等益生菌的含量有效提升,同时,潜在致病菌伯克氏菌属 (*Burkholderia*) 的丰度得到有效遏制。张书环等^[62]采用添加了不同浓度的枯草芽孢杆菌的饲料投喂杂交鲟,结果显示杂交鲟肠道微生物中鲸杆菌属 (*Cetobacterium*) 为优势菌群,随着枯草芽孢杆菌添加量的增加,鲸杆菌属含量下降,而邻单胞菌属 (*Plesiomonas*) 含量升高;饲料中添加枯草芽孢杆菌可以降低链球菌属 (*Streptococcus*)、乳酸菌属 (*Lactobacillus*) 及乳球菌属的丰度,表明在一定范围内采用添加枯草芽孢杆菌的饲料投喂杂交鲟可以显著改善肠道的微生态环境,增强鱼体对血糖和脂肪的利用和转化能力。

鱼类肠道微生物菌群还可以用来指示种内和种间的食性差异^[63]。Moran D 等^[64]在对悉尼舵 (*Kyphosus sydneyanus*) 生长发育和肠道微生物群落关系的研究中发现,其肠道微生物菌群随宿主的生长发育过程中食性的变化而变化,幼鱼主要以红藻和绿藻为食,成鱼则以褐藻为主;随着悉尼舵个体的生长发育,在食性发生转换过程中肠道微生物多样性也随之增加。李武辉^[65]以团头鲂和翘嘴红鲌 (*Culter alburnus*) 人工杂交后获得了两性可育的异源二倍体正交品系鲂鲌和反交品系鲌鲂为研究对象,探究鲂鲌与鲌鲌的食性特征,结果显示在鲂鲌和鲌鲌肠道中检测到与团头鲂共有的菌群显著多于与翘嘴红鲌检测到的共有菌群;鲂鲌和鲌鲌肠道中优势菌群的丰度与草食性团头鲂接近,而与肉食性翘嘴红鲌有显著性差异,因此,鲂鲌和鲌鲌可能具有偏向于草食性团头鲌的食性特征。刘妮^[66]以玫瑰高原鳅 (*Triplophysa rosa*) 为实验对象,研究发现玫瑰高原鳅属于杂食性偏肉食性鱼类,优先捕食齿额米虾 (*Caridina serratiostris*),其肠道菌群中有与肉食

性相关的菌群包括鲸杆菌属和盐单胞菌属 (*Halomonas*);玫瑰高原鳅同时也摄食少量的植物,其肠道菌群中也有与植食性相关的柠檬酸杆菌属 (*Citrobacter*),兼食植物说明在食物匮乏的情况下,玫瑰高原鳅能充分利用营养资源。通过了解鱼类肠道微生物菌群结构及多样性的变化特征,可以更加深入地认识到在鱼类生长发育过程中肠道微生物菌群对食物资源的选择机制。

5 研究展望

肠道微生物菌群结构及多样性的相对稳态不仅有助于改善鱼类的生长发育、基础代谢,而且一些鱼类肠道微生物可以分泌具有抗肿瘤、抗癌、抗病毒和细菌作用的免疫活性物质,拥有重要的药用价值。研究鱼类肠道微生物菌群与水环境组成的微生态系统与宿主之间的关系,对研究鱼类食性、水环境的监控与保护等都具有重要意义。因南极地区终年气候寒冷、冰川覆盖、极昼极夜等一系列极端恶劣的气候变化^[67],导致原本栖息于南大洋的大多数海洋生物逐渐灭绝,只有极少数适应这种极端环境的海洋生物生存下来^[68]。目前对于南极鱼类的研究成果较少且研究的鱼种有限,南极鱼亚目鱼类在几千万年的进化过程中受到持续低温及各种环境微生物和病原微生物的选择压力,其肠道微生物菌群在与宿主协同进化过程中可能会形成一些特有的组成和功能^[69]。因此,通过研究南极鱼类肠道微生物的多样性、结构及其与周围环境之间的关系,可以指示海水温度、季节、盐碱度、海水深度、栖息地等因素变化对南极鱼类肠道微生物群落的潜在影响,从而摸清其变动规律,对未来的鱼类肠道微生物相关方面的研究提供理论支撑。

参考文献:

- [1] 杜建国,叶观琼,周秋麟,等. 近海海洋生态连通性研究进展 [J]. 生态学报, 2015, 35 (21): 6923 - 6933.
- [2] Wong S, Rawls J F. Intestinal microbiota composition in fishes is influenced by host ecology and environment [J]. Molecular Ecology, 2012, 21 (13): 3100 - 3102.
- [3] 杨彬彬,邵庆均. 鱼类肠道微生物的研究进展 [J]. 中国饲料, 2013 (23): 1 - 4, 8.

- [4] Eisenstein M. The hunt for a healthy microbiome [J]. *Nature*, 2020, 577 (7792): S6–S8.
- [5] 郭倩倩, 胡军娜, 魏金锁, 等. 水产动物肠道微生物的研究方法 [J]. *河南水产*, 2019 (1): 17–20.
- [6] Torsvik V, Ovreas L. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems [J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2002, 5 (3): 240–245.
- [7] 王成强, 王际英, 黄炳山, 等. 珍珠龙胆石斑鱼肠道枯草芽孢杆菌的分离鉴定及产酶能力分析 [J]. *渔业研究*, 2019, 41 (5): 366–373.
- [8] Eckburg P B, Bik E M, Bernstein C N, et al. Diversity of the human intestinal microbial flora [J]. *Science*, 2005, 308 (5728): 1635–1638.
- [9] 冯丹, 高小迪, 李云凯. 海洋鱼类肠道微生物研究进展及应用前景 [J]. *生态学杂志*, 2021, 40 (1): 255–265.
- [10] Roh S W, Abell G C J, Kim K H, et al. Comparing microarrays and next-generation sequencing technologies for microbial ecology research [J]. *Trends in Biotechnology*, 2010, 28 (6): 291–299.
- [11] 油九菊, 柳敏海, 殷小龙, 等. 基于高通量测序的东海带鱼肠道菌群结构分析 [J]. *渔业研究*, 2018, 40 (6): 434–440.
- [12] 孙永旭, 董宏标, 段亚飞, 等. 鱼类肠道应激及其损伤防护研究进展 [J]. *海洋湖沼通报*, 2019 (3): 174–183.
- [13] 童雨心, 梁迎春. 肠道微生物与人体健康研究进展 [J]. *生物技术通讯*, 2014 (6): 896–900.
- [14] Hansen G H, Olafsen J A. Bacterial colonization of cod (*Gadus morhua* L.) and halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) eggs in marine aquaculture [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1989, 55 (6): 1435–1446.
- [15] Roeselers G, Mitge E K, Stephens W Z, et al. Evidence for a core gut microbiota in the zebrafish [J]. *The ISME Journal*, 2011, 5 (10): 1595–1608.
- [16] 王文娟, 潘宝海, 孙冬岩, 等. 水产动物肠道菌群的形成及其生理作用 [J]. *饲料研究*, 2012 (2): 37–39.
- [17] Nayak S K. Role of gastrointestinal microbiota in fish [J]. *Aquaculture Research*, 2010, 41 (11): 1553–1573.
- [18] 罗亮, 赵志刚, 都雪, 等. 鱼类肠道菌群与免疫力的相关性研究 [J]. *水产学杂志*, 2018, 31 (6): 51–54.
- [19] 孟晓林, 李文均, 聂国兴. 鱼类肠道菌群影响因子研究进展 [J]. *水产学报*, 2019, 43 (1): 143–155.
- [20] 翟万营, 郭安宁. 鱼类肠道微生物研究进展 [J]. *河南水产*, 2016 (4): 18–21.
- [21] Givens C E, Ransom B, Bano N, et al. Comparison of the gut microbiomes of 12 bony fish and 3 shark species [J]. *Marine Ecology Progress*, 2015, 518 (7): 209–223.
- [22] 马阿敏, 李娜, 覃虹焱, 等. 淡水鱼类肠道微生物菌群研究进展 [J]. *甘肃畜牧兽医*, 2021, 51 (5): 9–13.
- [23] 祭仲石. 三种不同环境中鲢鳙肠道微生物研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2014.
- [24] 黄丽丽, 孙海龙, 倪永清, 等. 新疆额尔齐斯河冷水性鲤鱼肠道细菌多样性分析 [J]. *中国食品学报*, 2019, 19 (11): 246–254.
- [25] Gajardo K, Rodiles A, Kortner T M, et al. A high-resolution map of the gut microbiota in Atlantic salmon (*Salmo salar*): a basis for comparative gut microbial research [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6 (1): 30893.
- [26] 席晓晴. 分子技术在马鞍列岛海域鱼类食性和肠道菌群分析中的应用 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.
- [27] 马英, 王程程, 沈晓群, 等. 大黄鱼肠道细菌分离培养及分子鉴定 [C] //中国海洋湖沼学会鱼类学分会, 中国动物学会鱼类学分会. 2012年学术研讨会论文摘要汇编. 青岛: 中国海洋湖沼学会, 2012: 116–117.
- [28] Gatesoupe F J. Live yeasts in the gut: natural occurrence, dietary introduction, and their effects on fish health and development [J]. *Aquaculture*, 2007, 267 (1): 20–30.
- [29] 朱国平, 王敏. 南极海洋生物肠道微生物研究进展 [J]. *生态学报*, 2021, 41 (21): 1–11.
- [30] 陈孝煊, 吴志新, 周文豪. 鱼类消化道菌群的作用与影响因素研究进展 [J]. *华中农业大学学报*, 2005, (5): 101–106.
- [31] Clements K D, Angert E R, Montgomery W L, et al. Intestinal microbiota in fishes: what's known and what's not [J]. *Molecular Ecology*, 2014, 23 (8): 1891–1898.
- [32] 冯雪. 草鱼和银鲫肠道产消化酶细菌的研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- [33] 侯进慧, 陈宏伟, 曹泽虹, 等. 鲫鱼肠道细菌菌

- 群初步分析 [J]. 食品科学, 2010, 31 (11): 178-181.
- [34] Nishida A, Inoue R, Inatomi O, et al. Gut microbiota in the pathogenesis of inflammatory bowel disease [J]. Clinical Journal of Gastroenterology, 2018, 11 (1): 1-10.
- [35] Kudva A K, Shay A E, Prabhu K S. Selenium and inflammatory bowel disease [J]. American Journal of Physiology - Gastrointestinal and Liver Physiology, 2015, 309 (2): G71-G77.
- [36] Chen Y J, Yuan R M, Liu Y J, et al. Dietary vitamin C requirement and its effects on tissue antioxidant capacity of juvenile largemouth bass, *Micropterus salmoides* [J]. Aquaculture, 2015, 435: 431-436.
- [37] Semova I, Carten J D, Stombaugh J, et al. Microbiota regulate intestinal absorption and metabolism of fatty acids in the zebrafish [J]. Cell Host & Microbe, 2012, 12 (3): 277-288.
- [38] 迟骋. 鲤肠道优势菌对其免疫功能的影响 [D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2014.
- [39] 王融, 包栩睿, 王鑫钰, 等. 鱼类肠道乳酸菌的抑菌特性及机理研究 [J]. 现代化农业, 2014 (8): 49-51.
- [40] Sugita H, Shibuya K, Shimooka H, et al. Antibacterial abilities of intestinal bacteria in freshwater cultured fish [J]. Aquaculture, 1997, 4 (1): 195-203.
- [41] Huys L, Dhert P H, Robles R, et al. Search for beneficial bacterial strains for turbot (*Scophthalmus maximus* L.) larviculture [J]. Aquaculture, 2001, 193 (1): 25-37.
- [42] 吕欣荣, 肖克宇. 鱼类肠道菌群的研究现状 [J]. 江西水产科技, 2008 (2): 12-18.
- [43] Pan C, Huang T, Wang Y, et al. Oral administration of recombinant epinecidin-1 protected grouper (*Epinephelus coioides*) and zebrafish (*Danio rerio*) from *Vibrio vulnificus* infection and enhanced immune-related gene expressions [J]. Fish & Shellfish Immunology, 2012, 32 (6): 947-957.
- [44] 张燕玉, 韩卓然, 孙敬锋, 等. 海藻希瓦氏菌感染对半滑舌鳎肠道菌群结构及相关功能基因表达的影响 [J]. 南方农业学报, 2019, 50 (10): 2300-2307.
- [45] 杜东东. 盐单胞菌 PHB 对珍珠龙胆石斑鱼生长和免疫影响的研究 [D]. 天津: 天津科技大学, 2020.
- [46] Spanggaard B, Huber I, Nielsen J, et al. The microflora of rainbow trout intestine: a comparison of traditional and molecular identification [J]. Aquaculture, 2000, 182 (1): 1-15.
- [47] Navarrete P, Mardones P, Opazo R, et al. Oxytetracycline treatment reduces bacterial diversity of intestinal microbiota of Atlantic salmo [J]. Journal of Aquatic Animal Health, 2008, 20 (3): 177-183.
- [48] Jones J, Dibattista J D, Stat M, et al. The microbiome of the gastrointestinal tract of a range-shifting marine herbivorous fish [J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 1-13.
- [49] 曾楠楠. 不同水温对吉富罗非鱼的饲料蛋白质需要量、生理代谢及肠道微生物的影响 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2020.
- [50] 汪倩, 翟万营, 韩爽, 等. 低温胁迫对暗纹东方鲀肠道微生物群落结构的影响 [J/OL]. 大连海洋大学: 1-17 [2021-11-21]. <https://doi.org/10.16535/j.cnki.dlhyxb.2021-059>.
- [51] Alharbi A H, Uddin M N. Seasonal variation in the intestinal bacterial flora of hybrid tilapia (*Oreochromis niloticus* × *Oreochromis aureus*) cultured in earthen ponds in Saudi Arabia [J]. Aquaculture, 2004, 229 (1): 37-44.
- [52] 毛婕. 东海区黄鳍东方鲀毒性及肠道内食源性物种季节分析 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2019.
- [53] 郭倩倩. 水体铜暴露对鲤肠道微生物群落结构及机体脂代谢的影响 [D]. 新乡: 河南师范大学, 2016.
- [54] 邵仙萍. 碱式氯化铜对异育银鲫和团头鲂生长、组织铜水平、抗氧化活性及肠道菌群的影响 [D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- [55] Merrifield D L, Shaw B J, Harper G M, et al. Ingestion of metal-nanoparticle contaminated food disrupts endogenous microbiota in zebrafish (*Danio rerio*) [J]. Environmental Pollution, 2013, 174: 157-163.
- [56] Shimizu Y, Hajima T, Fujita Y, et al. Assessments of climate change impacts on the terrestrial ecosystem in Japan using the Bio-Geographical and GeoChemical (BGGC) model [J]. Journal of Agricultural Meteorology, 2005, 60: 5-10.
- [57] 田璐. 盐度对黄姑鱼生存生长、非特异性免疫及肠道菌群的影响 [D]. 舟山: 浙江海洋大学, 2019.
- [58] Miyake S, Ngugi D K, Stingl U. Diet strongly influences the gut microbiota of surgeonfishes [J]. Mo-

- lecular Ecology, 2015, 24 (3): 656–672.
- [59] 钟蕾, 向建国, 曾丹, 等. 饵料对鳃肠道微生物多样性的影响 [J]. 水生生物学报, 2016, 40 (4): 830–835.
- [60] 孔伟頔, 田佳鑫, 陈秀梅, 等. 水产动物益生菌及其对肠道菌群影响的研究进展 [J]. 中国畜牧杂志, 2019, 55 (1): 29–33.
- [61] 王纯. 芽孢杆菌 V4 和胶红酵母对鲢鳙鱼生长免疫及肠道菌群影响研究 [D]. 北京: 中国科学院大学 (中国科学院海洋研究所), 2017.
- [62] 张书环, 吴金平, 褚志鹏, 等. 饲喂枯草芽孢杆菌对杂交鲟生长和肠道菌群结构的影响 [J]. 海洋渔业, 2021, 43 (1): 71–80.
- [63] Rimmer D W. Changes in diet and the development of microbial digestion in juvenile buffalo bream, *Kyphosus cornelii* [J]. Marine Biology, 1986, 92 (3): 443–448.
- [64] Moran D, Turner S J, Clements K D. Ontogenetic development of the gastrointestinal microbiota in the marine herbivorous fish *Kyphosus sydneyanus* [J]. Microbial Ecology, 2005, 49 (4): 590–597.
- [65] 李武辉. 鲂鮄品系和鮠品系遗传特性及食性研究 [D]. 长沙: 湖南师范大学, 2018.
- [66] 刘妮. 玫瑰高原鳅食性分析 [D]. 重庆: 西南大学, 2020.
- [67] Moline M A, Prézelin B B. Long-term monitoring and analyses of physical factors regulating variability in coastal antarctic phytoplankton biomass, productivity and taxonomic composition over subseasonal, seasonal and interannual time scales [J]. Marine Ecology Progress Series, 1996, 145 (1): 143–160.
- [68] Shevenell A E, Kennett J P, Lea D W. Middle miocene Southern Ocean cooling and Antarctic cryosphere expansion [J]. Science, 2004, 305 (5691): 1766–1770.
- [69] 翟万营. 南极鱼亚目鱼类肠道、皮肤黏液及其生存水环境微生物结构和功能研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2020.

Research progress on gut microbial diversity of fish and its relationship with environmental factors

XIANG Jiali^{1,2}, LI Yuan^{1,2}, SONG Puqing², LIU Shigang², WANG Rui²,
LI Hai², MIAO Xing², ZHANG Ran², LIN Longshan^{1,2*}

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 200120, China;

2. Third Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Xiamen 361005, China)

Abstract: In the early days, it was thought that there were few simple microbial communities in the fish gut, but with the development of fish gut microecology, it was gradually recognized that there were a large number of diverse microbial communities in the fish gut. Complex living environments, different developmental stages, and variable food sources can lead to changes in the diversity and structure of fish gut microorganisms. The microecosystem formed by fish gut microbes and their habitat is able to maintain the host's gut health when it is in dynamic balance. Numerous studies have shown that microecosystem in homeostasis can regulate the balance of gut microbial communities and improve the composition of gut microbial communities, thus promoting fish growth and development, nutrient metabolism, immune regulation and other processes. This paper reviewed the research methods, diversity and functions of fish gut microorganisms, and summarized the effects of environmental factors such as temperature, salinity and food in water on fish gut microorganisms, in order to provide inspiration and reference for future research development of fish gut microorganisms.

Key words: fish; gut microorganisms; environmental factors; diversity; function