

# 鸟类肠道微生物研究进展

张洪玉\*, 王启龙, 杨佳莉, 李少斌, 刘禹昕

长江大学生命科学学院, 湖北 荆州

收稿日期: 2023年3月10日; 录用日期: 2023年5月2日; 发布日期: 2023年5月9日

## 摘要

鸟类拥有特殊的肠道结构, 由于其复杂的环境和生活方式, 肠道微生物群不稳定, 可塑性较强。宿主的外部 and 内部环境的变化都会影响肠道微生物群的组成。鸟类复杂的生活史和多样化的进食习惯使肠道微生物群的变化更加复杂。因此, 本文从鸟类肠道微生物与食性关系、影响鸟类肠道微生物的因素、鸟类肠道菌群的生态适应和高通量测序在鸟类肠道微生物的应用四个方面来进行综述。

## 关键词

鸟类, 肠道微生物, 影响因素

# Advances in the Study of Bird Gut Microbes

Hongyv Zhang\*, Qilong Wang, Jiali Yang, Shaobin Li, Yvxin Liu

College of Life Sciences, Yangtze University, Jingzhou Hubei

Received: Mar. 10<sup>th</sup>, 2023; accepted: May 2<sup>nd</sup>, 2023; published: May 9<sup>th</sup>, 2023

## Abstract

Birds have a special intestinal structure, and due to their complex environment and lifestyle, the gut microbiota is unstable and malleable. Changes in both the external and internal environment of the host can affect the composition of the gut microbiota. The complex life history and diverse feeding habits of birds further complicate the changes in the gut microbiota. Therefore, this paper reviews four aspects of the relationship between avian gut microbiota and feeding habits, factors influencing gut microbial establishment in birds, ecological adaptation of avian gut flora and the application of high-throughput sequencing in avian gut microbiota.

## Keywords

Birds, Gut Microbes, Influencing Factors

\*通讯作者。

Copyright © 2023 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

鸟类的肠道微生物群长期与动物宿主共存和进化, 在宿主防御、免疫调节、消化和吸收、维生素合成和其他重要活动中发挥着重要的作用。鸟类飞行和远距离传播分散的微生物的能力, 增加了其肠道微生物组成的复杂性和多样性。

肠道微生物与宿主的健康密切相关, 肠道微生物的构造会受宿主的外部或内部环境的影响。鸟类具有复杂的生活史和多样化的饮食习惯, 此外, 鸟类的飞行生活使其面临生理活动的选择压力, 这导致了肠道微生物群更复杂的变化[1]。鉴于此, 本文从鸟类肠道微生物群与饮食习惯的关系、影响鸟类肠道微生物群建立的因素、鸟类肠道微生物群的生态适应性以及鸟类肠道微生物群高通量测序的应用四个方面进行了概括。

## 2. 鸟类肠道微生物与食性关系

### 2.1. 植食性鸟类

植食性鸟类具有统一的饮食组成和相对较低的肠道微生物群多样性, 其中以高浓度的变形杆菌门 *Proteobacteria* 和厚壁菌门 *Firmicutes* 为主。饮食组成对植食性鸟类的肠道微生物群有重要影响, 众所周知, 外源性增加北非橙簇花蜜鸟饮食中尼古丁和新烟碱等有毒物质的浓度, 会明显增加肠道菌群中尼古丁和新烟碱降解菌的数量[2]。麝香雉的前肠具有类似反刍动物的发酵结构, 它们的肠道形成了一个与食物消化有关的微生物群落。前肠以拟杆菌门 *Bacteroidetes* 和螺旋体门 *Spirochaetes* 为主, 用于纤维素的消化, 后肠以消化蛋白质的变形菌门 *Proteobacteria* 与厚壁菌门 *Firmicutes* 为主, 用于蛋白质的消化[3]。

### 2.2. 肉食性鸟类

肉食性鸟类的肠道微生物组成中, 主要细菌集中在厚壁菌门 *Firmicutes* 和变形菌门 *Proteobacteria*。在黑头鹭、红头鹭、小企鹅和红颈滨鹬 *Calidris ruficollis* 等肉食性鸟类的肠道中发现了高浓度的梭杆菌 *Fusobacteria*。以腐肉为食的黑头秃鹰和美洲秃鹰肠道的微生物组成和结构异常稳定, 梭菌 *Clostridia* 和梭杆菌 *Fusobacteria* 代表主要的分类群。另外, 在肠道中还发现了有益微生物的基因, 如斯特菌抗性细菌以及吞噬体和蛭型轮虫的基因, 反映了肠道微生物群对极端饮食的适应性[1]。

### 2.3. 杂食性鸟类

杂食性鸟类的饮食组成是多样化的, 有些种类的饮食是季节性变化的, 其肠道微生物组成也相对复杂, 其中以厚壁菌门 *Firmicutes*、变形菌门 *Proteobacteria*、拟杆菌门 *Bacteroidetes*、放线菌门 *Actinobacteria* 为主[4]。野生家雀雏鸟肠道的微生物组成随年龄的增长而变化, 从 9 月龄左右开始, 肠腔内变形菌门 *Proteobacteria* 的丰富度下降, 厚壁菌门 *Firmicutes* 丰富度增加。在野生西部松鸡 *Tetrao urogallus* 肠道微生物中, 互养菌门 *Synergistetes*、放线菌门 *Actinobacteria* 及梭菌目 *Clostridiales* 占主导地位, 而在人工饲养中则以  $\gamma$ -变形菌纲 *Gammaproteobacteria* 为主[1]。

## 3. 影响鸟类肠道微生物的因素

野生鸟类的肠道菌群以变形菌门 *Proteobacteria*、厚壁菌门 *Firmicutes*、拟杆菌门 *Bacteroidetes*、放线

菌门 *Actinobacteria* 为主, 其次还包括软壁菌门 *Tenericutes*、蓝细菌门 *Cyanobacteria* 等[5]。鸟类的肠道细菌可以通过遗传或从环境中获得。鸟类肠道菌群的建立是由宿主的内部和外部环境因素共同决定的。

### 3.1. 宿主内部因素

野生鸟类本身的因素对其肠道微生物也会有很大的影响, 尤其是食物, 被认为是最重要的影响因素。鸟类对其肠道菌群建成的影响因素包括食性因素、遗传因素、性别和繁殖因素、年龄因素和居留方式因素等。

#### 3.1.1. 食性因素

食物被认为是影响肠道菌群结构的最重要的内部因素。植食性和杂食性鸟类的肠道菌群多样性一般比较丰富, 前者以变形杆菌门 *Proteobacteria* 和厚壁菌门 *Firmicutes* 为主, 后者的肠道菌群组成比较复杂, 有利于消化更多种类的猎物。目前关于肉食性鸟类肠道菌群的研究很少, 现有结果显示肠道菌群的多样性较低, 梭菌门占主导地位[4]。

#### 3.1.2. 遗传因素

很多鸟类到成熟表现为两性异型。繁殖期间绝大多数种类成对活动。有些种类多年结伴。有的种类一雄多雌。少数种类一雌多雄。雌性鸟类的肠道微生物可以纵向遗传给其后代, 但这种作用是有限的。尽管环境条件一致, 且存在肠道微生物的跨物种传播, 但生活在同一地区的不同物种的肠道菌群结构差异很大。

#### 3.1.3. 性别和繁殖因素

个体之间有不同性别和不同繁殖阶段, 其肠道菌群也有一定的差异, 且与两性在繁殖季节中行为和饮食的变化相同。鸟类通常在繁殖季节获得新的细菌, 并在非繁殖季节失去它们, 这可能与繁殖活动需要大量的能量有关[6]。

#### 3.1.4. 年龄因素

野生鸟类肠道中特定微生物的相对丰度随年龄和时间的变化而改变。即使在相同的环境中, 不同年龄个体的核心肠道微生物群, 也因身体特定的环境和生理因素的不同而有很大的差异。

#### 3.1.5. 居留方式因素

鸟类迁徙, 是鸟类遵循大自然环境的一种生存本能反应。鸟类的迁徙往往是结成一定的队形, 沿着一定的路线进行。候鸟在迁徙过程中暴露在各种外部环境中, 面临着能量需求、环境压力和疾病免疫等各个方面的挑战, 其肠道菌群的多样性可能高于留鸟[7]。

### 3.2. 环境因素

鸟类的分布很广, 它们生活在不同环境条件之中, 自然而然地形成了各个生态类群, 在结构、生理、习性方面, 有着各自的特点。环境对野生鸟类肠道菌群建成的影响因素包括生物和非生物因素的差异, 即食物因素、人为因素和环境微生物因素等。

#### 3.2.1. 食物因素

当鸟类的食物组成发生变化, 肠道微生物群落的 Alpha 多样性不会发生明显变化, 而 Beta 多样性则会发生明显变化, 这可能是由于尽管食物组成不同, 但个体的食物习惯仍然保持一致[8]。类似栖息地的食物资源是相似的, 因此鸟类的肠道菌群结构也比较相似[9]。在食物来源丰富的栖息地, 鸟类肠道微生物的丰度和多样性通常更高。

### 3.2.2. 人为因素

人类活动频繁再加上噪音污染等人为干扰,被认为会增加野生鸟类的生存压力,导致免疫和体温调节系统的重组,并改变肠道微生态。人为干扰的程度越高,对鸟类肠道菌群的影响越大,从而使肠道菌群的多样性越低,可能产生的致病菌也就越多[10]。

### 3.2.3. 环境微生物因素

环境微生物对候鸟的影响更为明显,即使在短暂停留后,鸟类的肠道菌群也会向环境微生物靠拢。另外,感染了流感病毒等微生物的鸟类,其肠道菌群也可能发生重大变化。在漫长的迁徙过程中,尽管环境和饮食发生了重大变化,但候鸟的核心菌群仍然基本稳定,这可能是由于宿主的核心菌群与肠道中微量的环境微生物的特殊拮抗作用所致[11]。

## 4. 鸟类肠道菌群的生态适应

### 4.1. 宿主的饮食变化

肠道菌群对宿主饮食的差异十分敏感,可以对饮食的变化作出迅速反应,从而促进对特定生态位的适应,同时满足能量和营养需求。当宿主的饮食发生变化时,肠道微生物菌群的结构和功能也会发生变化。

杂色山雀 *Sittiparus varius* 为杂食性鸟类,夏季以肉食为主,春冬季以植物为食,其肠道内厚壁细菌门的丰度在春季和冬季高于夏季[12]。由于厚壁菌门在降解纤维方面有很大作用,所以这种转变有利于改善鸟类对营养物质的吸收。

在越冬的早期,当白头鹤以水稻为主要食物时,参与植物蛋白代谢的普氏菌属 *Prevotella* 是肠道中的优势生物;而在越冬的中期和后期,当白头鹤以高纤维植物为主要食物时,肠道中具有降解纤维素作用的梭菌属 *Clostridium* 是优势生物[13]。

与野生和圈养类群相比,半圈养的鹅群有大量的梭菌门,这些梭菌门具有高度的可塑性,能迅速适应各种生态环境。因此这些肠道微生物群的变化有助于斑头雁适应野外和圈养的不同食物资源,使宿主肠道能够在不同的能量消化模式之间轻松切换[7]。

### 4.2. 候鸟的长途飞行

候鸟在迁徙飞行过程中面临着能量和免疫方面的生理挑战[14]。候鸟已经进化出各种适应其迁徙习惯的生理特征,而肠道微生物群的变化是适应长距离飞行的一个潜在机制。

候鸟在长期飞行过程中处于长期禁食状态,研究表明,在长期飞行过程中,鸟类肠道中厚壁菌门的丰度增加,或厚壁菌门与镰刀菌门丰度的比例(F/B)会增加[15]。这可能是由于禁食产生的应激信号所引起,动物对环境应激反应时通常会分泌糖皮质激素,这可能导致鸟类肠道菌群的变化,从而降低了宿主对机会性病菌的易感性。肠道菌群对宿主应激信号的反应可能是其帮助鸟类适应长期飞行的能力的基础。

### 4.3. 生境变化的适应

由于人类活动的扩大和密集,产生了栖息地破碎化、气候变化、噪音和光污染等一系列环境问题,给野生鸟类的生存带来了巨大压力[16]。为了缓解生存压力,许多鸟类通过调整其行为或免疫系统,间接影响了其肠道菌群的组成,从而提高了其生存能力。

鸟类为应对栖息地的破坏而调整它们的喂养策略,它们的可变肠道微生物群可能是水鸟在面对湿地损失时的一种适应性机制[8]。随着城市化的发展,栖息地的使用和鸟类饮食的改变,鸟类的肠道微生物群的组成和多样性发生了巨大的变化。如银鸥、麻雀 *Passer domesticus*,这可能导致鸟类更容易感染病原菌。

## 5. 高通量测序在鸟类肠道微生物的应用

高通量测序技术(high-throughput sequencing)又称“下一代测序技术”(“next-generation” sequencing technology),以能一次并行对几十万到几百万条 DNA 分子进行序列测定和一般读长较短等为标志。描述鸟类肠道微生物的测序方法主要包括 16S rDNA 测序、宏基因组测序和宏转录组测序等。高通量测序方法在研究鸟类肠道微生物种类中起着很重要的作用,比如发现鸟类携带的病原微生物,揭示鸟类肠道菌群的多样性。

### 5.1. 描述鸟类肠道微生物的测序方法

#### 5.1.1. 16S rDNA 测序

16S rDNA 测序主要有两种方法,一种是以 454 焦磷酸盐测序和 Illumina 为代表的第二代测序技术,但其序列长度有限,往往只能选择 1~3 个可变区域作为扩增片段(目前常用于禽类肠道菌群研究。扩增子片段在 V3~V4 区域),导致分类的准确性和一致性存在问题。另一种技术是三联测序,以 PacBIO 和 Nanopore 为代表,可以提供全长的 16S rDNA 序列。与第二代测序仪相比,检测到的物种多样性和生态结构的复杂性更高,准确性更高,但测序成本相对较高,且存在一定的测序误差[17]。

#### 5.1.2. 宏基因组测序

宏基因组测序是对环境样本中所有微生物的 DNA 进行高通量测序,以研究微生物种群的结构、功能基因活动、微生物的相互作用以及微生物与环境的相互作用。在宏观基因组测序中,微生物基因组 DNA 被随机分割成 500 bp 长的小片段,并在片段的两端加入通用 PCR 扩增和测序引物,将小片段组装成较长的序列。宏观基因组测序研究将微生物从分离和纯培养的限制中解放出来,加强了微生物资源的利用,为研究环境中的微生物群落提供了一个有效的工具。

#### 5.1.3. 宏转录组测序

宏转录组测序是在转录水平上分析微生物群落中活跃菌株的组成和活跃基因的表达,以特定样品中微生物群落的总 RNA 作为研究对象。除了物种鉴定,宏转录组可以揭示活跃菌株的组成和高表达的基因,并可以揭示在特定环境因素影响下菌株适应和基因表达调节的可能机制[17]。此外,宏转录组分析可以省去分离和培养微生物的过程,从而提高微生物资源的利用率,为研究微生物转录提供高效工具。

## 5.2. 高通量测序在鸟类肠道微生物的应用

### 5.2.1. 发现鸟类携带的病原微生物

鸟类是许多新出现的传染病和人畜共患病病原体的宿主,并经常在体外藏匿一些病原微生物,包括禽流感病毒、沙门氏菌、弯曲杆菌和西尼罗河病毒等。高通量测序可以快速识别存在于特定样本中的致病细菌和病毒,是为了更好地了解致病微生物的多样性和进化,并估计对家禽和人类的潜在风险,识别病原体,诊断人类传染病。

高通量测序在识别未知病原体方面具有明显的优势。孟祥莉等人利用 PacBio RS II 三代高通量测序技术获得近似 16S rRNA 基因全长序列,分析得到青藏高原秃鹫肠道中已知种的 102 个 OPUs,有 45 个 OPUs 为人临床样本中分离的病原菌或者引起过人类疾病暴发的病原菌[18]。另外,高通量测序的发展也促进了传统简单的单宿主、单病毒研究向多宿主、多病毒研究的演变,使研究决定野生鸟类病毒群落结构的因素成为可能。

### 5.2.2. 揭示鸟类肠道菌群的多样性

随着高通量技术的发展,已经发现了许多影响鸟类肠道细菌组成和多样性的因素。例如, Dong 等人



通过 16S rDNA 的高变区 V3~V4 测序,发现白头鹤肠道细菌群落的结构和多样性在不同的采样地点和越冬季节有明显的差异,表明环境因素可能是影响肠道菌群组成的一个重要因素[19]。

最近一项研究包括了 315 种哺乳动物和 491 种鸟类,分析表明鸟类和蝙蝠的肠道微生物群组成具有高度的相似性。在不飞行的哺乳动物中,饮食和短期的进化亲缘关系决定了肠道微生物群组成的变化,但鸟类和蝙蝠打破了这一模式,表明对飞行的适应和对宿主和微生物之间长期共进化关系的破坏[20]。因此,鸟类物种丰富,具有多样化的生活史特征,必须包括更多更广泛的个体来评估环境、宿主和飞行因素对鸟类肠道微生物群的影响。

## 6. 总结展望

与人类和哺乳动物不同,鸟类更适合研究动物肠道复合体的协同和适应性进化。鸟类是适应性最强的放射型脊椎动物群体之一,物种众多,流动性强,生态位极其复杂多样。然而对鸟类,特别是家禽的肠道微生物群的研究相对不足。由于鸟类的生活史、饮食多样性、生理特征和发育过程的复杂性,以及由于鸟类的飞行生活对生理活动产生的强大选择压力,鸟类具有复杂的肠道微生物群。因此,对鸟类肠道微生物群的研究需要更加广泛和深入。

## 基金项目

本论文获得了大学生创新创业训练计划立项项目的资助(编号 Yz2022228)。

## 参考文献

- [1] 王娟,高泽中,蒋一婷,万冬梅.不同食性野生鸟类肠道微生物研究进展[J].生态学报,2021,41(20):7939-7945.
- [2] Gunasekaran, M., Lalzar, M., Sharaby, Y., Izhaki, I. and Halpern, M. (2020) The Effect of Toxic Pyridine-Alkaloid Secondary Metabolites on the Sunbird Gut Microbiome. *NPJ Biofilms and Microbiomes*, 6, 53-53. <https://doi.org/10.1038/s41522-020-00161-9>
- [3] Godoy-Vitorino, F., Goldfarb, K., Karaoz, U., et al. (2012) Comparative Analyses of Foregut and Hindgut Bacterial Communities in Hoatzins and Cows. *The ISME Journal*, 6, 531-541. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.131>
- [4] 高泽中.不同季节杂色山雀肠道微生物组成及与免疫关系的研究[D]:[硕士学位论文].沈阳:辽宁大学,2020.
- [5] 莫麒麟,李明轩,周一凡,刘玲,张雪莲,张婉婷,吴弘,赵大鹏.野生鸟类肠道菌群多样性与生态适应研究进展[J].四川动物,2022,41(6):695-710.
- [6] 尚伟平.草原栖息地退化和破碎化背景下繁殖期栗斑腹鸫肠道微生物群落结构及其影响因素研究[D]:[博士学位论文].长春:吉林农业大学,2021.
- [7] 董元秋.越冬白头鹤肠道微生物群落结构组成的时空变化及其影响因素的研究[D]:[博士学位论文].合肥:安徽大学,2019.
- [8] 章娜中.升金湖越冬白头鹤食物组成对肠道细菌多样性的影响[D]:[硕士学位论文].合肥:安徽大学,2021.
- [9] 杨竹青.升金湖越冬白头鹤与豆雁肠道细菌群落的比较研究[D]:[硕士学位论文].合肥:安徽大学,2021.000366.
- [10] 顾晶晶.长江中下游三个湖泊越冬白头鹤(*Grus monacha*)肠道微生物的比较研究[D]:[硕士学位论文].合肥:安徽大学,2021.000093.
- [11] 王伟.觅食地空间距离对白头鹤和家鸭肠道细菌群落组成的影响[D]:[硕士学位论文].合肥:安徽大学,2021.000321.
- [12] 高泽中.不同季节杂色山雀肠道微生物组成及与免疫关系的研究[D]:[硕士学位论文].沈阳:辽宁大学,2020.
- [13] 赵广红.升金湖越冬白头鹤(*Grus monacha*)肠道微生物菌群结构及其时间变化[D]:[硕士学位论文].合肥:安徽大学,2016.
- [14] 张政.迁徙鹤鹑类肠道微生物的群落研究[D]:[硕士学位论文].南京:南京师范大学,2021.
- [15] 付蓉.升金湖越冬白头鹤与同域饲养灰雁肠道微生物群落结构的比较研究[D]:[硕士学位论文].合肥:安徽大学,

- 2020.
- [16] 姜俊霞. 城市夜光对树麻雀行为节律、激素水平、氧化应激和肠道微生物的影响[D]: [硕士学位论文]. 西安: 陕西师范大学, 2019.
  - [17] 刘倩, 宋文涛, 樊国印, 熊衍文, 陈海婴, 吴葵. 高通量测序在鸟类肠道微生物中的研究进展[J]. 中国人兽共患病学报, 2020, 36(12): 1025-1028+1043.
  - [18] 孟祥莉. 宏分类组学分析青藏高原秃鹫肠道菌群及放线菌新种的发现[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国疾病预防控制中心, 2017.
  - [19] Dong, Y., Xiang, X., Zhao, G., *et al.* (2019) Variations in Gut Bacterial Communities of Hooded Crane (*Grus monacha*) over Spatial-Temporal Scales. *PeerJ*, 7, e7045. <https://doi.org/10.7717/peerj.7045>
  - [20] Song, S.J., Sanders, J.G., Delsuc, F., *et al.* (2020) Comparative Analyses of Vertebrate Gut Microbiomes Reveal Convergence between Birds and Bats. *mBio*, 11, e02901-19. <https://doi.org/10.1128/mBio.02901-19>