

DOI: 10.5846/stxb202007081774

朱国平,王敏.南极海洋生物肠道微生物研究进展.生态学报,2021,41(21): - .

Zhu G P, Wang M. Gut microbes of Antarctic marine organism: a review. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(21): - .

# 南极海洋生物肠道微生物研究进展

朱国平<sup>1,2,3,4,\*</sup>, 王 敏<sup>1,2</sup>

1 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306

2 上海海洋大学极地研究中心, 上海 201306

3 上海海洋大学 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室极地海洋生态系统研究室, 上海 201306

4 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306

**摘要:**生物的胃及肠道微生物数量众多,各种菌群之间互相制约,与宿主共同进化。南大洋作为一个巨大的生物资源库,繁衍生存着大量的生物,其生活环境的多样性及特殊性,使得其胃肠道微生物较为特殊,肠道微生物群落也进化到适应宿主的各种营养生活方式。本文从不同营养级具有代表性的南极海洋生物出发,以南极磷虾,鱼类,企鹅,海豹为主线,综述这些生物胃肠道微生物的研究概况以及相关研究方法的优势与局限性,以期揭示肠道微生物与宿主的关系,为更加有效开发利用微生物资源提供借鉴。

**关键词:** 南极; 南极磷虾; 冰鱼; 海豹; 企鹅; 肠道微生物

## Gut microbes of Antarctic marine organism: a review

ZHU Guoping<sup>1,2,3,4,\*</sup>, WANG Min<sup>1,2</sup>

1 College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2 Center for Polar Research, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

3 Polar Marine Ecosystem Laboratory, The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

4 National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China

**Abstract:** The number of microbes in the stomach and gut of animals is huge, and various microbial communities constrain each other. Those microbes co-evolve with their hosts. The Southern Ocean, as a huge biological resource bank, supports a large number of animals. The diversity and specialty of its living environment make the gut microbes of animals extremely special. The gut microbial community has evolved to adapt to various nutritional life styles of host species. From the perspective of representative Antarctic organisms in different trophic levels, this review summarizes gut microbe composition of those species. The advantages and disadvantages of research approaches related to those studies are also analyzed. This review is expected to reveal the relationship between the gut microbes and their hosts, and further to provide a reference for more effective development and utilization of microbial resources in this region.

**Key Words:** Antarctic; *Euphausia superba*; icefish; seal; penguin; gut microbe

海洋微生物在全球生物地球化学循环中起着关键作用<sup>[1]</sup>。然而,人们常常忽视了海洋生物对海洋微生物群落的贡献。与周围的水体相比,海洋生物代表着营养丰富且潜在的低氧环境,且为微生物定植提供了内

基金项目:国家自然科学基金项目(41776185);国家重点研发计划项目(2018YFC1406801)

收稿日期:2020-07-08; 网络出版日期:2021- -

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

外表面<sup>[2]</sup>。海洋生物提供的生态位多样性有助于维持海洋微生物多样性并为稀有微生物传播提供了途径<sup>[2]</sup>。肠道微生物可提供有关宿主生物的生态信息。最近的研究表明,肠道微生物区系在宿主物种的免疫系统、代谢产物和健康中起着重要的作用<sup>[3]</sup>,宿主可能会通过肠道微生物增强营养吸收和免疫功能<sup>[4]</sup>。针对海洋微生物的研究已成为近年来生物海洋学以及海洋生物学研究领域的热点,而开展海洋生物肠道微生物研究也成为全球微生物研究的新热点,尤其是该项研究为解决海洋生物摄食生态学研究提供了一条极具前景的研究途径。

远离人类社会的南极地区,终年气候严寒,冬季大多地区被冰雪覆盖。呈东向环极流动的南极绕极流(Antarctic Circumpolar Circulation, ACC)将南大洋及南极与外界系统隔离开来,从而形成了南极生态系统自身的特异性。极地环境经历了海冰覆盖、光照水平和白昼长度等极端的季节性变化<sup>[5]</sup>,这导致原本栖息于南大洋的多数生物均逐渐灭绝,仅极少数生物能够适应这种极端环境并存活下来<sup>[6]</sup>。这些生物进化出了许多独特的特征,使它们能够在高纬度、持续低温的环境中生存并繁衍至今,这其中也包括栖息于此的微生物。尽管南大洋海洋生物的肠道微生物研究有着特殊的理论意义和重要的生态价值,但因南极的特殊地理位置以及恶劣的气候条件,南大洋海洋生物肠道微生物的研究仍较为有限,尤其是处于食物链中下端的鱼类和浮游生物,而国内更是鲜有关于南极海洋生物肠道微生物的报道。为此,本文以南大洋代表性海洋生物为目标,以南极海洋食物网中典型生物为主线,综述了南大洋海洋生物的胃肠道微生物研究概况,以期为进一步开展极端环境下海洋生物肠道微生物适应性与其功能机制研究提供基础信息和思路。

## 1 南极生物肠道微生物研究

基于高等生物的研究表明,肠道微生物相当于生物后天获得的“器官”,在宿主的营养代谢和免疫调节等方面均发挥着重要的作用<sup>[7]</sup>。尽管关于南极生物肠道微生物研究较为有限,但近些年来,南极生物的胃、肠道微生物的类型、适应机制等方面仍取得了一些进展<sup>[8-9]</sup>。本文主要对南极具有代表性、位于南极食物网不同营养级的生物,如南极大磷虾(*Euphausia Superba*)、南极鱼类、企鹅及海豹等南极海洋生物的肠道微生物研究进行总结。

### 1.1 南极磷虾

磷虾属于甲壳类动物,目前共发现有 8 种磷虾类生活在南极海域,通常所称的南极磷虾一般指的是南极大磷虾(以下除特指外,均以磷虾简称)<sup>[10]</sup>。磷虾是南极海洋食物网中的关键物种。在南大洋,作为生物量极为丰富的初级消费者,磷虾将初级生产者与大多数营养级较高的捕食者,如鱼类、鸟类、海豹、鱿鱼和鲸鱼等联系起来,且在通过生物泵调节海洋碳储量过程中具有重要作用,一定程度上影响着地球生物化学循环,并在南极海洋生态系统中产生至关重要的影响<sup>[11-13]</sup>。目前,针对磷虾的研究主要集中在分布、丰度以及开发利用磷虾油营养等方面<sup>[14-15]</sup>,少有研究涉及磷虾及其相关微生物之间共生关系的分子生物学和生物化学,许多与磷虾有关的微生物多样性与功能研究均处于探索阶段。

磷虾的体表和胃肠部存在着大量细菌的生长,是磷虾总消化过程的重要组成部分<sup>[16]</sup>。1990 年,研究人员由南设得兰群岛将军湾捕获的磷虾胃中分离出一种菌株 116,基于有限的形态学和生理学特征将其划分为少动鞘氨醇单胞菌 *Sphingomonas paucimobilis* 116,后来发现该菌株可以分泌一种具有独特性能的冷适应细胞外金属蛋白酶<sup>[17-18]</sup>。Deener 等<sup>[8]</sup>通过纯培养的方法测试了该菌株的形态学特征及生理生化特性,并利用高效液相色谱(HPLC)分析了 DNA 的碱基组成,发现该菌株与嗜冷杆菌属(*Psychrobacter*)的亲缘关系最为密切,且具有细胞严格需氧、强烈的氧化酶活性、嗜冷、嗜盐、革兰氏阴性非运动球杆菌、泛醌 Q-8 等呼吸系统中主要酯醌等典型的嗜冷杆菌所具有的特性,从而将其命名为 *Psychrobacter proteolyticus* sp. 116。作为变形菌门(Proteobacteria)的重要微生物,嗜冷杆菌广泛存在于南大洋生态系统中,在南极海冰、冰藻类以及鸟类粪土中也发现了该菌种<sup>[19-22]</sup>。嗜冷微生物分泌的酶在低温下具有高比活性,在一系列工业和产品中具有潜在的用途,如在食品加工中,作为清洗剂用于低温洗涤,用于高蛋白废物的降解以及分子生物学研究等。

*Psychrobacter proteolyticus* sp. 116 的发现显示了南极微生物广阔的利用前景,但该研究未分析磷虾消化道微生物的系统发育、生物活性以及这些微生物对磷虾的影响。

有证据表明,磷虾消化道中的细菌可能参与宿主的消化过程,包括产生蛋白水解、脂质水解和几丁质水解酶等<sup>[17]</sup>。Cui 等<sup>[23]</sup>针对 2010 年 2 月于斯科舍海捕获的磷虾消化道中获得了 134 种微生物分离物,去除重复的菌株后,选择 75 个代表性分离物进行测序并成功鉴定了包括 42 个真菌菌株,33 个细菌菌株,其中 8 个菌株属于放线菌;进一步研究显示,真菌分离株属于子囊菌门(Ascomycota),包括五个属(青霉菌属 *Penicillium*, 枝孢属 *Cladosporium*, 曲霉属 *Aspergillus*, 篮状菌属 *Talaromyces* 和 *Meyerozyma*),其中青霉菌属是主要的真菌群。细菌包括厚壁菌门(Firmicutes)和变形菌门,15 株属于厚壁菌门,包括三个属(芽孢杆菌属 *Bacillus*, 葡萄球菌属 *Staphylococcus* 和动性球菌属 *Planococcus*),芽孢杆菌属是所鉴定的主要细菌属。10 株属于变形菌门包括  $\gamma$ -变形菌纲(Gammaproteobacteria)和  $\beta$ -变形菌纲(Betaproteobacteria),两个属(嗜冷杆菌属和产碱杆菌属 *Advenella*)。与磷虾相关的放线菌群落由放线菌门(Actinobacteria)链霉菌属(*Streptomyces*)的八个菌种组成,而链霉菌属则为唯一由磷虾体内分离的放线菌属。

在抗菌活性试验中,细菌和放线菌代谢产物显示出比真菌代谢产物更广泛和更强的抗菌活性,且抗菌活性集中于抑制水生致病细菌,尤其是创伤弧菌(*Vibrio vulnificus*),其中嗜冷杆菌属和芽孢杆菌属细菌表现出最佳的抗菌活性<sup>[23]</sup>。致病细菌在南极地区也有广泛的宿主分布,通常会引起许多生物感染肠道疾病和伤口感染<sup>[20-22]</sup>,但磷虾似乎已形成一种免疫系统,以避免或抑制水生致病细菌和其它生物的入侵。例如,与非酶对照相比,磷虾酶对治疗静脉性腿部溃疡具有显著作用,且可以快速促进伤口愈合<sup>[23]</sup>。在细胞毒性实验中,大多数真菌代谢物对肿瘤细胞系均表现出 60% 以上的抑制作用,这与阿霉素相当<sup>[23]</sup>,该情况为开发海洋抗肿瘤药物提供了新思路;此外,该研究还分析了微生物的氟化钠(NaF)耐受性。虽然高浓度的氟化物对其它生物产生毒性效应,但它却是磷虾角质层形成的重要组成部分。研究表明,所有菌株均能在 NaF 条件下存活,大多数放线菌和一些真菌仍可产生细胞毒性产物<sup>[23]</sup>,证明除了由宿主体内获得营养外,共生微生物还可利用其产生的细胞毒性和抗菌代谢产物保护宿主。

Clarke 等<sup>[24]</sup>利用高通量测序比较了 2016 年 1—2 月采自凯尔盖朗群岛附近水域磷虾的蜕皮,胃,消化道和粪便相关的细菌群落与周围海水的细菌群落,发现两者之间存在着较大差异,磷虾胃和消化道中主要的菌群包括放线菌门,厚壁菌门,变形菌门和软壁菌门(Tenericutes)。尽管放线菌门占据极地深水中细菌群落的较大部分,但在南大洋任何水域中,其他三个门相对丰度均未达到 1%;蜕皮中的磷虾个体细菌群落丰度与海水相似,而胃及肠道样本的多样性则低得多,该研究并未说明造成这种现象的原因<sup>[24]</sup>。

总的来讲,目前对磷虾肠道微生物的研究主要集中在夏季,采样地点也较为零散,但基本可以确定放线菌门、厚壁菌门和变形菌门在磷虾消化道中占据着主导地位<sup>[23-24]</sup>。但有关磷虾肠道微生物组成的影响因素研究仍较为有限。薛梅等<sup>[25]</sup>基于脂肪酸标记法发现,南极南乔治亚岛磷虾幼体冬季主要以浮游植物为食,而磷虾成体则多摄食桡足类等异养生物,幼体与成年个体肠道菌群是否因摄食而产生差异值得探究;且朱国平等<sup>[26]</sup>利用稳定同位素标记法研究南极秋至冬季磷虾营养的区域变化,发现南设得兰群岛附近的磷虾  $\delta^{15}\text{N}$  值明显高于布兰斯菲尔德海峡,认为进入冬季以后海冰逐渐推进到近海区域,海冰下的微生物可能成为磷虾的食物来源。由此,今后可以进一步探究栖息地环境改变造成的摄食变化是否会对磷虾的肠道菌群结构产生影响。

## 1.2 南极鱼类

生活分布于温度极低的南大洋鱼类超过 300 种,其中南极亚目鱼类占南大洋所有鱼类的 46%<sup>[27-28]</sup>。为了适应寒冷及高度氧化的环境,南极鱼类,尤其是鳄冰鱼科鱼类,获得了新型抗冻蛋白<sup>[29]</sup>,而缺失了氧结合血红蛋白<sup>[30-31]</sup>。鉴于南极鱼亚目的生态、形态及生理多样化,可以预见这些鱼类肠道微生物群落也进化到适应宿主的各种营养生活方式。由于鱼类肠道中缺乏厌氧菌(其在其它生物的肠道微生物群中占主导地位)<sup>[32]</sup>,这也可能降低肠道微生物的多样性。南极鱼类因摄入富氧的海水,并支持依赖氧气进行呼吸的肠道寄生虫——蠕虫生存,致使其肠道基本上处于需氧状况<sup>[33]</sup>。目前,南极鱼亚目肠道微生物群落受到的关注相对较少。



涉及肠道菌群研究的南极鱼类主要包括多鳍南极鱼(*Notothenia neglecta*), 革首南极鱼(*N. coriiceps*), 短腹冰鱼(*Chaenocephalus aceratus*), 伯氏肩孔南极鱼(*Trematomus bernacchii*), 汉氏肩孔南极鱼(*T. hansonii*) 和纽氏肩孔南极鱼(*T. newnesi*) 独角雪冰鱼(*Chionodraco hamatus*), 尖头裸龙鰐(*Gymnodraco acuticeps*), 博氏南冰鰐(*Pagothenia borchgrevinkii*), 小鳞犬牙南极鱼(*Dissostichus eleginoides*), 南极电灯鱼(*Electrona antarctica*), 波氏原灯笼鱼(*Protomyctophum bolini*), 梯氏原灯笼鱼(*P. tenisoni*), 波氏裸灯鱼(*Gymnoscopelus bolini*), 勃氏裸灯鱼(*G. braueri*) 等(表 1)。

由表 1 可以看出, 变形菌门在南极鱼类中占有绝对的主导地位, 而放线菌门与厚壁菌门也是主要类群, 这与其它温带海洋鱼类的研究结果相似<sup>[40]</sup>。但不同种鱼类之间肠道菌群组成存在着一定的差异。MacCormack 等<sup>[34-35]</sup>使用纯培养的方法研究南设得兰群岛水域多鳍南极鱼(*N. neglecta*) 的胃肠道菌群, 只获得了弧菌属细菌; Sedláček 等<sup>[9]</sup>通过纯培养研究威德尔海水域革首南极鱼(*N. coriiceps*), 伯氏肩孔南极鱼(*T. bernacchii*), 汉氏肩孔南极鱼(*T. hansonii*) 和纽氏肩孔南极鱼(*T. newnesi*), 发现肠杆菌科(Enterobacteriaceae) 细菌和嗜水气单胞菌(*Aeromonas hydrophila*) 构成了由肠道分离出来的主要菌群, 却未获得大量海洋鱼类中占优势的弧菌属细菌, 推测这可能是未区分肠道内容物及与胃肠道壁密切相关的菌群所致。两项研究所采用的培养基类型也可能对可获得的菌群产生影响, MacCormack 等<sup>[34-35]</sup>采用了较为简单的琼脂平板纯化, 革兰氏反应等培养肠道菌群, Sedláček 等<sup>[9]</sup>使用了针对肠道细菌的琼脂分离培养基, 但仅设置了 16 °C 一种培养温度。Ward 等<sup>[36]</sup>采用构建 16S rRNA 基因克隆文库的方法分析了采自布拉班特岛达尔曼湾革首南极鱼和短腹冰鱼(*C. aceratus*) 前肠壁获得的细菌序列, 两种鱼类肠道菌群均显示出绝对占优的  $\gamma$ -变形菌门, 主要为弧菌科。然而, 绝大多数短腹冰鱼的  $\gamma$ -变形菌克隆(99%) 属于发光杆菌属, 而革首南极鱼序列更均匀地分布在发光杆菌属和弧菌属之间。两种鱼类的肠道多样性较低, 推测仅使用 1 种 PCR 引物且样本量较少所致, 但需要注意的是, 仅选用两尾鱼类样本并不能准确地反映肠道菌群构成。Frank 等<sup>[41]</sup>已证明, 使用含有混合引物的序列比使用的单引物序列扩增结果更能准确地反映微生物群落结构。呈杂食性的革首南极鱼体内菌群比肉食性的短腹冰鱼的菌群更具多样性。脊椎动物肠道微生物群(尽管主要为哺乳动物) 的综合分析表明, 细菌多样性由低至高依次为肉食性、杂食性、草食性<sup>[42]</sup>。Song 等<sup>[37]</sup>通过基于 16S rRNA 基因的 Illumina MiSeq 方法对普里兹湾水域 4 种南极鱼类(伯氏肩孔南极鱼, 独角雪冰鱼 *C. hamatus*, 尖头裸龙鰐 *G. acuticeps*, 博氏南冰鰐 *P. borchgrevinkii*) 13 个样本的肠道微生物群落组成进行了研究, 发现各个体所具有的肠道菌群十分相似, 但相对丰度却明显不同。变形菌门和厚壁菌门在门系统水平上起主导作用的结果与先前的发现一致<sup>[43]</sup>。厚壁菌门和拟杆菌门有助于肠道中碳水化合物或蛋白质的发酵, 以帮助宿主从摄食中获取营养<sup>[44]</sup>。放线菌门和  $\gamma$ -变形菌门丰度较高, 放线菌在表层冰群落中占主导地位,  $\gamma$ -变形细菌在深冰群落中占主导地位<sup>[45]</sup>。伯氏肩孔南极鱼, 独角雪冰鱼和尖头裸龙鰐为底栖鱼类, 通常栖息于海冰表层下 100 m 以上的水层, 而博氏南冰鰐基本生活在紧贴冰下及冰层下 1—2 m 的水中。但目前尚无研究明确阐明菌群与极端环境之间的关系。Urtubia 等<sup>[38]</sup>利用营养培养基研究了迭戈·拉米雷兹半岛水域小鳞犬牙南极鱼(*D. eleginoides*) 肠道微生物, 分别分离其胃、中肠和后肠中的菌群, 并利用 16S rRNA 基因测序鉴定了分离出的细菌, 结果显示主要的细菌种类为  $\alpha$ -变形菌门, 丰度最低的为放线菌门和厚壁菌门。在属水平上主要以弧菌属和冷杆菌属为主要代表, 认为弧菌属构成了小鳞犬牙南极鱼的固有菌群。弧菌属主要存在于中肠, 冰冻小杆菌属与红球菌属仅从后肠中分离出来。可见, 不同部位肠道微生物组成存在一定的差异。Gallet 等<sup>[39]</sup>利用基于 16S rRNA 的元条形码技术, 比较了采自克罗泽群岛和凯尔盖朗群岛水域灯笼鱼科 3 属 6 种灯笼鱼的鳃、鳍、发光器、肠道和周围水样中出现的菌群, 发现肠道中微生物多样性最低且与其它器官群落存在显著差异;  $\gamma$ -变形菌门与厚壁菌门的柔膜菌纲(Mollicutes) 在肠道中均占主导地位, 但并未说明不同鱼种的优势属; 电灯鱼属与原灯笼鱼属肠道菌群丰度相似, 均与裸灯鱼属不同, 但裸灯鱼属肠道样品较少, 需要进一步验证此结论的可靠性; 波氏裸灯鱼和勃氏裸灯鱼显示出更高的  $\delta^{15}\text{N}$  信号<sup>[46]</sup>, 表明与南极电灯鱼和原灯笼鱼属相比, 营养级更高, 但微生物群落组成与营养水平之间的联系尚无法检验。

表 1 南极常见鱼类主要肠道菌群结构组成

Table 1 The gut microbiota of common Antarctic fish species

物种 Species	科 Family	门 Phyla	属 Genera	测定方法 Methods	参考文献 References
多鳍南极鱼 <i>N. neglecta</i>	南极鱼科	变形菌门 (Proteobacteria)	弧菌属 ( <i>Vibrio</i> )、假单胞菌属 ( <i>Pseudomonads</i> )	纯培养	[34-35]
草首南极鱼 <i>N. coriiceps</i>	南极鱼科	$\gamma$ -变形菌门 ( $\gamma$ -Proteobacteria)、 梭杆菌门 (Fusobacteria)	发光杆菌属 ( <i>Photobacterium</i> )、埃立克体属 ( <i>Ehrlichia</i> )、新立克次氏体属 ( <i>Neorickettsia</i> )、弧菌属 ( <i>Vibrio</i> )、 <i>Aliivibrio</i> 、支原体属 ( <i>Mycoplasma</i> )、梭杆菌属 ( <i>Fusobacterium</i> )、脱硫弧菌属 ( <i>Desulfotubitrio</i> )、希瓦氏菌属 ( <i>Shewanella</i> )、肠杆菌属 ( <i>Enterobacter</i> )、气单胞菌属 ( <i>Aeromonas</i> )、柠檬酸杆菌属 ( <i>Citrobacter</i> )、克雷白氏杆菌属 ( <i>Klebsiella</i> )、勒克氏菌属 ( <i>Leclercia</i> )、泛菌属 ( <i>Pantoea</i> )、拉恩氏菌属 ( <i>Rahnella</i> )、劳特氏菌属 ( <i>Raoultella</i> )、沙雷氏菌属 ( <i>Serratia</i> )、 <i>Alcaligenes</i> -like	16S rRNA 克隆 文库/纯培养	[9, 36]
伯氏肩孔南极鱼 <i>T. bernacchii</i>	南极鱼科	变形菌门 (Proteobacteria)、放线菌门 (Actinobacteria)、 厚壁菌门 (Firmicutes)、拟杆	肠杆菌属 ( <i>Enterobacter</i> )、气单胞菌属 ( <i>Aeromonas</i> )、柠檬酸杆菌属 ( <i>Citrobacter</i> )、克雷白氏杆菌属 ( <i>Klebsiella</i> )、勒克氏菌属 ( <i>Leclercia</i> )、 泛菌属 ( <i>Pantoea</i> )、拉恩氏菌属	纯培养/16S rRNA/ Illumina MiSeq	[9, 37]
汉氏肩孔南极鱼 <i>T. hansonii</i>	南极鱼科	变形菌门 (Bacteroidetes)、Thermi、软壁菌门、 泉古菌门 (Crenarchaeota)、蓝藻菌门、(Cyanobacteria)	( <i>Rahnella</i> )、劳特氏菌属 ( <i>Raoultella</i> )、沙雷氏菌属 ( <i>Serratia</i> )、弧菌属 ( <i>Vibrio</i> )、 <i>Alcaligenes</i> -like、红球菌属 ( <i>Rhodococcus</i> )、嗜热菌属 ( <i>Thermus</i> )、不动杆菌属 ( <i>Acinetobacter</i> )、丙酸杆菌属 ( <i>Propionibacterium</i> )、链球菌属 ( <i>Streptococcus</i> )、支原体属 ( <i>Mycoplasma</i> )	纯培养	[9]
纽氏肩孔南极鱼 <i>T. neumesi</i>	南极鱼科	变形菌门 (Proteobacteria)	肠杆菌属 ( <i>Enterobacter</i> )、气单胞菌属 ( <i>Aeromonas</i> )、柠檬酸杆菌属 ( <i>Citrobacter</i> )、克雷白氏杆菌属 ( <i>Klebsiella</i> )、勒克氏菌属 ( <i>Leclercia</i> )、 泛菌属 ( <i>Pantoea</i> )、拉恩氏菌属 ( <i>Rahnella</i> )、劳特氏菌属 ( <i>Raoultella</i> )、 沙雷氏菌属 ( <i>Serratia</i> )、弧菌属 ( <i>Vibrio</i> )、 <i>Alcaligenes</i> -like	纯培养	[9]
博氏南冰鲢 <i>P. borch grenkhi</i>	南极鱼科	变形菌门 (Proteobacteria)、放线菌门 (Actinobacteria)、 厚壁菌门 (Firmicutes)、拟杆菌门 (Bacteroidetes)、 Thermi、软壁菌门 (Tenericutes)、 泉古菌门、(Crenarchaeota)、蓝藻菌 (Cyanobacteria)	黄杆菌属 ( <i>Flavobacterium</i> )	16S rRNA/ Illumina MiSeq	[37]
尖头裸龙鲢 <i>G. acuticeps</i>	龙膺科	变形菌门 (Proteobacteria)、放线菌门 (Actinobacteria)、 厚壁菌门 (Firmicutes)、拟杆菌门 (Bacteroidetes)、 Thermi、软壁菌门 (Tenericutes)、泉古菌门 (Crenarchaeota)、蓝藻菌门 (Cyanobacteria)	红球菌属 ( <i>Rhodococcus</i> )、嗜热菌属 ( <i>Thermus</i> )、 不动杆菌属 ( <i>Acinetobacter</i> )、丙酸杆菌属 ( <i>Propionibacterium</i> )、 链球菌属 ( <i>Streptococcus</i> )、支原体属 ( <i>Mycoplasma</i> )、 棒状杆菌属 ( <i>Corynebacterium</i> )、黄杆菌属 ( <i>Flavobacterium</i> )	16S rRNA/ Illumina MiSeq	[37]

续表

物种 Species	科 Family	门 Phyla	属 Genera	测定方法 Methods	参考文献 References
独角雪冰鱼 <i>C. hamatus</i>	鳕鱼科	变形菌门 (Proteobacteria)、放线菌门 (Actinobacteria)、厚壁菌门 (Firmicutes)、拟杆菌门 (Bacteroidetes)、Thermi、软壁菌门 (Tenericutes)、泉古菌门 (Crenarchaeota)、蓝藻菌门 (Cyanobacteria)、Parvarchaeota、Euryarchaeota	红球菌属 ( <i>Rhodococcus</i> )、嗜热菌属 ( <i>Thermus</i> )、不动杆菌属 ( <i>Acinetobacter</i> )、丙酸杆菌属 ( <i>Propionibacterium</i> )、链球菌属 ( <i>Streptococcus</i> )、支原体属 ( <i>Mycoplasma</i> )、棒状杆菌属 ( <i>Corynebacterium</i> )、黄杆菌属 ( <i>Flavobacterium</i> )	16S rRNA/ Illumina MiSeq	[37]
短腹冰鱼 <i>C. aceratus</i>	鳕鱼科	$\gamma$ -变形菌门 ( $\gamma$ -Proteobacteria)	发光杆菌属 ( <i>Photobacterium</i> )、埃立克体属 ( <i>Ehrlichia</i> )、鞘氨醇单胞菌属 ( <i>Sphingomonas</i> )、 <i>Moritella</i>	16S rRNA 克隆文库/DGGE	[36]
小鳞尖牙南极鱼 <i>D. eleginoides</i>	南极鱼科	$\alpha$ -变形菌门 ( $\alpha$ -Proteobacteria)、放线菌门 (Actinobacteria)、厚壁菌门 (Firmicutes)	红球菌属 ( <i>Rhodoglobus</i> )、冰冻小杆菌属 ( <i>Frigoribacterium</i> )、不动杆菌属 ( <i>Acinetobacter</i> )、芽孢八叠球菌属 ( <i>Sporosarcina</i> )、冷杆菌属 ( <i>Psychrobacter</i> )、弧菌属 ( <i>Vibrio</i> )、 <i>Aliinibrio</i> 、窄食单胞菌属 ( <i>Stenotrophomonas</i> )、鞘氨醇单胞菌属 ( <i>Sphingomonas</i> )	纯培养/16S rRNA	[38]
南极电灯鱼 <i>E. antarctica</i>	灯笼鱼科	厚壁菌门 (Firmicutes)、 $\gamma$ -变形菌门 ( $\gamma$ -Proteobacteria)		16S rRNA 元条形码	[39]
波氏原灯笼鱼 <i>P. bolini</i>	灯笼鱼科	厚壁菌门 (Firmicutes)、 $\gamma$ -变形菌门 ( $\gamma$ -Proteobacteria)		16S rRNA 元条形码	[39]
梯氏原灯笼鱼 <i>P. tension</i>	灯笼鱼科	厚壁菌门 (Firmicutes)、 $\gamma$ -变形菌门 ( $\gamma$ -Proteobacteria)		16S rRNA 元条形码	[39]
波氏裸灯鱼 <i>G. bolini</i>	灯笼鱼科	厚壁菌门 (Firmicutes)、 $\gamma$ -变形菌门 ( $\gamma$ -Proteobacteria)		16S rRNA 元条形码	[39]
勃氏裸灯鱼 <i>G. braueri</i>	灯笼鱼科	厚壁菌门 (Firmicutes)、 $\gamma$ -变形菌门 ( $\gamma$ -Proteobacteria)		16S rRNA 元条形码	[39]

针对以上研究的物种,采样地点,时间等均存在较大差异,故无法比较不同鱼种间的差异,且采样时间大多较短,因此建议进一步监测某一特定鱼类全年的肠道微生物组成变化。由上述几种鱼类肠道菌群研究中可以看出,研究手段的发展极大拓宽了人们对于南极生物的肠道微生物的认识。以伯氏肩孔南极鱼为例,采用纯培养的方式仅能分离出变形菌门的细菌,而采用 16S rRNA 基因 Illumina MiSeq 测序得到了放线菌门、厚壁菌门、拟杆菌门、泉古菌门等更为丰富的菌群信息;摄食与栖息深度等生活习性不同的鱼类肠道菌群存在一定的差异。由此,未来可以更多地开展限制鱼类肠道细菌多样性特定因素的相关研究;此外,还应注意取样部位也会对结果产生一定的影响,如小鳞犬牙南极鱼中、后肠菌群就存在着较大的差异。

### 1.3 南极大型生物

#### 1.3.1 企鹅

众所周知,禽类肠道菌群主要通过将食物降解并转化为营养物质以便为宿主提供能量及通过分泌针对病原体的抗生素,从而维护宿主的健康,生长和繁殖<sup>[47-49]</sup>。禽类肠道菌群的建立始于卵孵化阶段,直到成年阶段才趋于稳定<sup>[50]</sup>。企鹅主要以磷虾和南极鱼类为食,是南极海洋生态系统中最重要消费者之一。企鹅沉积的粪便通过提供有机物质(例如,氮,有机碳和磷)使营养贫乏的南极土壤变得肥沃,这些富含营养的鸟粪土通常与多种细菌的繁殖有关,且与其它海鸟一样,企鹅种群也容易受到环境的影响<sup>[51]</sup>。对不同鸟类肠道菌群的分析,发现宿主的系统发育、摄食和栖息地均会影响肠道微生物的组成,而宿主的影响也较大<sup>[52]</sup>。Banks 等<sup>[53]</sup>发现,阿德利企鹅(*Pygoscelis adeliae*)泄殖腔细菌群落存在种内变异,表明宿主系统发育的影响比地理位置影响更大,且细菌群落可以遗传至子代。

Dewar 等<sup>[54]</sup>使用实时定量 PCR 与 16S rRNA 测序技术分析了南乔治亚岛伯德岛,克罗泽群岛和澳大利亚菲利普岛处于繁殖期的王企鹅(*Aptenodytes patagonicus*)、巴布亚企鹅(*Pygoscelis papua*)、麦克罗尼企鹅(*Eudyptes chrysolophus*)和小蓝企鹅(*Eudyptula minor*)等的粪便细菌群落,检测出 13 个门类微生物群,其中厚壁菌门,拟杆菌门(*Bacteroidetes*),变形菌门和梭杆菌门(*Fusobacteria*)为优势菌群,这与其它脊椎动物相似;但不同种的企鹅肠道菌群组成则存在着显著的种间差异,其致因值得进一步研究。此外,Dewar 等<sup>[54]</sup>还检测出了已知病原体的存在,例如弯曲杆菌属(*Campylobacter*)和幽门螺杆菌属(*Helicobacter*)等。尽管这些菌种为人类和其它脊椎动物中已知的病原体,但对企鹅是否具有致病性需要进一步的研究。Yew 等<sup>[55]</sup>研究了南奥克尼群岛阿德利企鹅和帽带企鹅(*Pygoscelis antarctica*)胃中的微生物,其结果进一步支持了 Banks 等<sup>[53]</sup>的发现,提出帽带企鹅个体间的菌群变异明显高于两个企鹅物种之间的变异,每个企鹅胃内均有其独特的菌群,并证实了摄食相关的细菌和海洋细菌存在于企鹅胃微生物群落中,这表明它们的摄食环境对体内微生物具有一定的影响。Yew 等<sup>[56]</sup>比较两种企鹅的胃反刍物、泄殖腔内容物和新鲜沉积的鸟粪之间的细菌群落组成,发现新鲜沉积的企鹅鸟粪与胃反刍物,泄殖腔内容物菌群存在较大差异,认为企鹅中沉积鸟粪中的微生物无法广泛代表胃肠道微生物群。造成不同种企鹅胃肠道菌群的差异及环境对体内微生物影响的程度需要进一步扩大调查时间的跨度,如 1 年,以及进一步研究不同栖息地同种企鹅胃肠道菌群是否存在差异。

#### 1.3.2 海豹

哺乳动物出生时的肠道处于无菌状态,仅在发育过程中会定植不同的微生物<sup>[57]</sup>;随着哺乳动物的年龄增长,肠道微生物通过摄食,活动和环境变化变得丰富<sup>[58]</sup>。水下生活方式的限制使得海洋哺乳动物在其进化过程中经历了较大的生理和生态适应,而许多适应性进化延长了海豹水下觅食时间<sup>[59]</sup>,这可能会对肠道微生物群的组成有影响。南象海豹(*Mirounga leonina*)和豹海豹(*Hydrurga leptonyx*)为肉食性动物,均栖息在南大洋及南极,南象海豹捕食鱼类,而豹海豹捕食部分海豹、磷虾、企鹅和鱼类等<sup>[60-61]</sup>。Nelson 等<sup>[62]</sup>收集了栖息于乔治王岛的南象海豹、南极半岛的豹海豹以及饲养在悉尼 Taronga 动物园的豹海豹粪便,利用标记 PCR 和基于 16S rRNA 基因测序的下一代测序技术对由粪便中提取的微生物 DNA 进行分析后发现,南象海豹和豹海豹的肠道微生物群中厚壁菌门、梭杆菌门、变形菌门和拟杆菌门为优势菌群;豹海豹肠道微生物中变形菌门丰度较高,特别是嗜冷杆菌属,这些细菌种类与磷虾,阿德利企鹅和巴布亚企鹅有关,它们是豹海豹的常见摄食对象,



这表明微生物可以通过捕食者的摄食定植到宿主肠道中。Nelson 等<sup>[62]</sup>还发现,肠道环境的理化特征会影响微生物的生存,南象海豹的肠道较长,其中可用氧气会因此稀释,故专性厌氧菌拟杆菌门丰度较高;相反地, $\gamma$ -变形菌等兼性厌氧菌,在豹海豹的肠道中丰度更高。Kim 等<sup>[63]</sup>利用 16S 扩增子测序研究了夏季乔治王岛摄食习惯相似的南象海豹(*Mirounga leonina*)和威德尔氏海豹(*Leptonychotes weddelli*)的粪便微生物群,发现两种海豹肠道菌群在门的水平上相对丰度无明显差异,但在科的水平上,海豹种类与性别之间的菌群丰度差异显著。两种海豹肠道微生物中厚壁菌门,拟杆菌门,梭杆菌门,变形菌门和软壁菌门为优势菌群<sup>[63]</sup>,威德尔氏海豹肠道菌群的平均丰度高于南象海豹,两种海豹摄食略有差异,但均捕食鱼类和头足类;因此,作者推测宿主发育可能是影响肠道微生物组成的重要因素;爱德华氏菌属(*Edwardsiella*)只出现在雄性南象海豹肠道中,但由于样本量太少,无法揭示造成这种现象的原因。该研究预测了海豹肠道菌群的代谢潜力,发现与分类学组成结果不同,微生物功能群落组成和肠道代谢物谱在宿主物种或性别上无明显区别。上述研究均表明,厚壁菌门、梭杆菌门、变形菌门和拟杆菌门为海豹的优势菌群,但相对丰度会受到种类、性别的影响;目前对于海豹的研究较多集中在夏季,对于其它季节海豹肠道菌群的情况需进一步研究。

## 2 总结与展望

综合南极具有代表性生物肠道微生物研究可以发现,磷虾、鱼类、企鹅与海豹中普遍存在厚壁菌门和变形菌门。对同一科不同种生物的研究可以发现,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,推测造成差异的原因与宿主发育状况,营养水平,性别等有关,但局限于样本数量,缺乏样本生理学数据,部分推测尚未得到证实,如裸灯鱼属鱼类营养级较电灯鱼属和原灯笼鱼属鱼类高是否会造成肠道菌群与其它两个属不同<sup>[38]</sup>;爱德华氏菌属仅在雄性南象海豹中检测到是否仅与性别有关<sup>[63]</sup>。此外,对南极海洋生物肠道微生物的研究大多集中在较短的时期(如,夏季)内,尚未有针对某一生物全年的肠道微生物组成结构的调查;采样地点也较为有限,大多集中于某一海域范围内,缺少对磷虾等环南极分布生物的全面调查,这对于多数呈环南极分布的海洋生物(如磷虾、鱼类、企鹅、海豹及鲸鱼等)而言,尚无法阐释肠道菌落区域性与季节性差异的成因,这也限制了肠道微生物在生态学研究上的指示作用。

当前对南极的微生物研究大多集中在南极地区的土壤、海冰等区域,比如由南极土壤细菌非致病性——南极紫色小杆菌属中分离出具有广泛的抗肿瘤、抑菌和抗生素潜力的紫罗兰素。此前,紫罗兰素存在于人类病原体中,其药物潜力一直未得到开发,这一发现为紫罗兰素在制药的应用开辟了道路<sup>[64]</sup>。而虽然对于南极生物消化道内的微生物组成认识不断增加,但仍有一些问题值得进一步研究。例如,现有方法是否能使鱼类固有的微生物与鱼类周围环境或消化道内食物中可能存在的微生物有效区分开来?宏基因组学的发展,发现了大量过去无法得知的微生物种类,对了解微生物组成、进化和代谢具有重要意义<sup>[65]</sup>。未来研究较大的挑战之一便是要建立微生物组结构和功能与宿主的健康状况、年龄、遗传背景、地理位置以及其它个体差异的相关性,并揭示不同微生物在消化道菌群中的潜在作用,增进我们对南极生物应对气候变化以及宿主物种与肠道菌群之间相互作用和共同进化的理解。

## 参考文献(References):

- [1] Sunagawa S, Coelho L P, Chaffron S, Kultima J R, Labadie K, Salazar G, Djahanschiri B, Zeller G, Mende D R, Alberti A, Cornejo-Castillo F M, Costea P I, Cruaud C, d'Ovidio F, Engelen S, Ferrera I, Gasol J M, Guidi L, Hildebrand F, Kokoszka F, Lepoivre C, Lima-Mendez G, Poulain J, Poulos B T, Royo-Llonch M, Sarmiento H, Vieira-Silva S, Dimier C, Picheral M, Searson S, Kandels-Lewis S, Bowler C, De Vargas C, Gorsky G, Grimsley N, Hingamp P, Iudicone D, Jaillon O, Not F, Ogata H, Pesant S, Speich S, Stemmann L, Sullivan M B, Weissenbach J, Wincker P, Karsenti E, Raes J, Acinas S G, Bork P. Structure and function of the global ocean microbiome. *Science*, 2015, 348 (6237): 1261359.
- [2] Troussellier M, Escalas A, Bouvier T, Mouillot D. Sustaining rare marine microorganisms: macroorganisms as repositories and dispersal agents of microbial diversity. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 947.
- [3] Rooks M G, Garrett W S. Gut microbiota, metabolites and host immunity. *Nature Reviews Immunology*, 2016, 16(6): 341-352.



- [ 4 ] 冯敬宾, 胡超群. 海水鱼类共附生细菌群落研究进展. 生态学报, 2010, 30(10): 2722-2734.
- [ 5 ] Moline M A, Prézelin B B. Long-term monitoring and analyses of physical factors regulating variability in coastal Antarctic phytoplankton biomass, *in situ* productivity and taxonomic composition over subseasonal, seasonal and interannual time scales. Marine Ecology Progress Series, 1996, 145(1/3): 143-160.
- [ 6 ] Shevenell A E, Kennett J P, Lea D W. Middle miocene Southern Ocean cooling and Antarctic cryosphere expansion. Science, 2004, 305(5691): 1766-1770.
- [ 7 ] 高权新, 吴天星, 王进波. 肠道微生物与寄主的共生关系研究进展. 动物营养学报, 2010, 22(3): 519-526.
- [ 8 ] Denner E B M, Mark B, Busse H J, Turkiewicz M, Lubitz W. *Psychrobacter proteolyticus* sp. nov., a psychrotrophic, halotolerant bacterium isolated from the Antarctic krill *Euphausia superba* Dana, excreting a cold-adapted metalloprotease. Systematic and Applied Microbiology, 2001, 24(1): 44-53.
- [ 9 ] Sedláček I, Staňková E, Švec P. Composition of cultivable enteric bacteria from the intestine of Antarctic fish (family Nototheniidae). Czech Journal of Animal Science, 2016, 61(3): 127-132.
- [ 10 ] Lee M H, Hammad S M, Semler A J, Luttrell M L, Lopes-Virella M F, Klein R L. HDL3, but not HDL2, stimulates plasminogen activator inhibitor-1 release from adipocytes: the role of sphingosine-1-phosphate. The Journal of Lipid Research, 2010, 51(9): 2619-2628.
- [ 11 ] Quetin L B, Ross R M. Behavioral and physiological characteristics of the Antarctic krill, *Euphausia superba*. American Zoologist, 1991, 31(1): 49-63.
- [ 12 ] Siegel V. The Antarctic krill: resource and climate indicator, 35 years of German krill research. Journal of Applied Ichthyology, 2010, 26(S1): 41-46.
- [ 13 ] Cavan E L, Belcher A, Atkinson A, Hill S L, Kawaguchi S, McCormack S, Meyer B, Nicol S, Ratnarajah L, Schmidt K, Steinberg D K, Tarling G A, Boyd P W. The importance of Antarctic krill in biogeochemical cycles. Nature Communications, 2019, 10(1): 4742.
- [ 14 ] Cascella K, Jollivet D, Papot C, Léger N, Corre E, Ravaux J, Clark M S, Toullec J Y. Diversification, evolution and sub-functionalization of 70kDa heat-shock proteins in two sister species of Antarctic krill: differences in thermal habitats, responses and implications under climate change. PLoS One, 2015, 10(4): e0121642.
- [ 15 ] Xie D, Gong M Y, Wei W, Jin J, Wang X S, Wang X G, Lin Q Z. Antarctic krill (*Euphausia superba*) oil: a comprehensive review of chemical composition, extraction technologies, health benefits, and current applications. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 2019, 18(2): 514-534.
- [ 16 ] Cottrell M T, Wood D N, Yu L Y, Kirchman D L. Selected chitinase genes in cultured and uncultured marine bacteria in the  $\alpha$ - and  $\gamma$ -Subclasses of the Proteobacteria. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(3): 1195-1201.
- [ 17 ] Saborowski R, Buchholz F. A laboratory study on digestive processes in the Antarctic krill, *Euphausia superba*, with special regard to chitinolytic enzymes. Polar Biology, 1999, 21(5): 295-304.
- [ 18 ] Turkiewicz M, Gromek E, Kalinowska H, Zielińska M. Biosynthesis and properties of an extracellular metalloprotease from the Antarctic marine bacterium *Sphingomonas paucimobilis*. Journal of Biotechnology, 1999, 70(1/3): 53-60.
- [ 19 ] Adams R L, Russell N J. Interactive effects of salt concentration and temperature on growth and lipid composition in the moderately halophilic bacterium *Vibrio costicola*. Canadian Journal of Microbiology, 1992, 38(8): 823-827.
- [ 20 ] Bowman J P, Cavanagh J, Austin J J, Sanderson K. Novel *Psychrobacter* species from Antarctic ornithogenic soils. International Journal of Systematic Bacteriology, 1996, 46(4): 841-848.
- [ 21 ] Bowman J P, Nichols D S, McMeekin T A. *Psychrobacter glacincola* sp. nov., a halotolerant, psychrophilic bacterium isolated from Antarctic sea ice. Systematic and Applied Microbiology, 1997, 20(2): 209-215.
- [ 22 ] Maruyama A, Honda D, Yamamoto H, Kitamura K, Higashihara T. Phylogenetic analysis of psychrophilic bacteria isolated from the Japan Trench, including a description of the deep-sea species *Psychrobacter pacificensis* sp. nov. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2000, 50(2): 835-846.
- [ 23 ] Cui X Q, Zhu G L, Liu H S, Jiang G L, Wang Y, Zhu W M. Diversity and function of the Antarctic krill microorganisms from *Euphausia superba*. Scientific Reports, 2016, 6: 36496.
- [ 24 ] Clarke L J, Suter L, King R, Bissett A, Deagle B E. Antarctic krill are reservoirs for distinct Southern Ocean microbial communities. Frontiers in Microbiology, 2019, 9: 3226.
- [ 25 ] 薛梅, 张海亭, 朱国平, 王碧雪, 丁博. 2016 年夏秋季南极半岛南极磷虾脂肪酸组成及食性研究. 大连海洋大学学报, 2019, 34(5): 710-717.
- [ 26 ] Zhu G P, Zhang H T, Song Q, Yang Y, Wang S Q, Yang Q Y. Inferring trophic variation for Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Antarctic Peninsula from the austral fall to early winter using stable isotope analysis. Acta Oceanologica Sinica, 2018, 37(6): 90-95.

- [27] Eastman J T. The nature of the diversity of Antarctic fishes. *Polar Biology*, 2005, 28(2): 93-107.
- [28] 许强华, 吴智超, 陈良标. 南极鱼类多样性和适应性进化研究进展. *生物多样性*, 2014, 22(1): 80-87.
- [29] Chen L B, DeVries A L, Cheng C H C. Evolution of antifreeze glycoprotein gene from a trypsinogen gene in Antarctic notothenioid fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(8): 3811-3816.
- [30] Cocca E, Ratnayake-Lecamwasam M, Parker S K, Camardella L, Ciarabella M, Di Prisco G, Detrich III H W. Genomic remnants of alpha-globin genes in the hemoglobinless Antarctic icefishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1995, 92(6): 1817-1821.
- [31] Sidell B D, O'Brien K M. When bad things happen to good fish: the loss of hemoglobin and myoglobin expression in Antarctic icefishes. *Journal of Experimental Biology*, 2006, 209(10): 1791-1802.
- [32] Kim D H, Brunt J, Austin B. Microbial diversity of intestinal contents and mucus in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Applied Microbiology*, 2007, 102(6): 1654-1664.
- [33] Hubold G. Antarctic fish biology: evolution in a unique environment, by J. T. Eastman. *Polar Record*, 1994, 1(172): 59-59.
- [34] MacCormack W P, Fraile E R. Bacterial flora of newly caught Antarctic fish *Notothenia neglecta*. *Polar Biology*, 1990, 10(6): 413-417.
- [35] MacCormack W P, Fraile E R. [Bacterial flora of the digestive tract of specimens of *Notothenia neglecta* caught in Caleta Potter (South Shetland Archipelago, Antarctica)]. *Revista Argentina de Microbiologia*, 1991, 23(3): 160-165.
- [36] Ward N L, Steven B, Penn K, Methé B A, Detrich III W H. Characterization of the intestinal microbiota of two Antarctic notothenioid fish species. *Extremophiles*, 2009, 13(4): 679-685.
- [37] Song W, Li L Z, Huang H L, Jiang K J, Zhang F Y, Chen X Z, Zhao M, Ma L B. The gut microbial community of Antarctic fish detected by 16S rRNA gene sequence analysis. *BioMed Research International*, 2016, 2016: 3241529.
- [38] Urtubia R, Gallardo P, Cárdenas C A, César A, Lavin P, González-Aravena Marcelo. First characterization of gastrointestinal culturable bacteria of Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* (Nototheniidae). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 2017, 52(2): 399-404.
- [39] Gallet A, Koubbi P, Léger N, Scheifler M, Ruiz-Rodríguez M, Suzuki M T, Desdevises Y, Duperron S. Low-diversity bacterial microbiota in Southern Ocean representatives of lanternfish genera *Electrona*, *Protomyctophum* and *Gymnoscopelus* (family Myctophidae). *PLoS One*, 2019, 14(12): e0226159.
- [40] Gajardo K, Rodiles A, Kortner T M, Kroghdahl Å, Bakke A M, Merrifield D L, Sørum H. A high-resolution map of the gut microbiota in Atlantic salmon (*Salmo salar*): a basis for comparative gut microbial research. *Scientific Reports*, 2016, 6: 30893.
- [41] Frank J A, Reich C I, Sharma S, Weisbaum J S, Wilson B A, Olsen G J. Critical evaluation of two primers commonly used for amplification of bacterial 16S rRNA genes. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(8): 2461-2470.
- [42] Ley R E, Hamady M, Lozupone C, Turnbaugh P, Ramey R R, Stephen J, Schlegel M L, Tucker T A, Schrenzel M D, Knight R, Gordon J I. Evolution of mammals and their gut microbes. *Science*, 2008, 320(5883): 1647-1651.
- [43] Ye L, Amberg J, Chapman D, Gaikowski M, Liu W T. Erratum: fish gut microbiota analysis differentiates physiology and behavior of invasive Asian carp and indigenous American fish. *The ISME Journal*, 2016, 10(8): 2076.
- [44] Spor A, Koren O, Ley R. Unravelling the effects of the environment and host genotype on the gut microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(4): 279-290.
- [45] Mosier A C, Murray A E, Fritsen C H. Microbiota within the perennial ice cover of Lake Vida, Antarctica. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 59(2): 274-288.
- [46] Cherel Y, Fontaine C, Richard P, Labat J P. Isotopic niches and trophic levels of myctophid fishes and their predators in the Southern Ocean. *Limnology and oceanography*, 2010, 55(1): 324-332.
- [47] Robrish S A, Oliver C, Thompson J. Sugar metabolism by fusobacteria: regulation of transport, phosphorylation, and polymer formation by *Fusobacterium mortiferum* ATCC 25557. *Infection and Immunity*, 1991, 59(12): 4547-4554.
- [48] Chen H C, Chang C C, Mau W J, Yen L S. Evaluation of *N*-acetylchitooligosaccharides as the main carbon sources for the growth of intestinal bacteria. *FEMS Microbiology Letters*, 2002, 209(1): 53-56.
- [49] Roggenbuck M, Schnell I B, Blom N, Bælum J, Bertelsen M F, Sicheritz-Pontén T, Sørensen J S, Gilbert M T P, Graves G R, Hansen L H. The microbiome of New World vultures. *Nature Communications*, 2015, 5: 5498.
- [50] Mills T K, Lombardo M P, Thorpe P A. Microbial colonization of the cloacae of nestling tree swallows. *The Auk*, 1999, 116(4): 947-956.
- [51] Brooke M D L. The food consumption of the world's seabirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, 271(S4): S246-S248.
- [52] Waite D W, Taylor M W. Characterizing the avian gut microbiota: membership, driving influences, and potential function. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 23.

- [53] Banks J C, Cary S C, Hogg I D. The phylogeography of Adelie penguin faecal flora. *Environmental Microbiology*, 2009, 11(3): 577-588.
- [54] Dewar M L, Arnould J P Y, Dann P, Trathan P, Groscolas R, Smith S. Interspecific variations in the gastrointestinal microbiota in penguins. *Microbiology Open*, 2013, 2(1): 195-204.
- [55] Yew W C, Pearce D A, Dunn M J, Samah A A, Convey P. Bacterial community composition in Adélie (*Pygoscelis adeliae*) and Chinstrap (*Pygoscelis antarctica*) Penguin stomach contents from Signy Island, South Orkney Islands. *Polar Biology*, 2017, 40(12): 2517-2530.
- [56] Yew W C, Pearce D A, Dunn M J, Adlard S, Alias S A, Samah A A, Convey P. Links between bacteria derived from penguin guts and deposited guano and the surrounding soil microbiota. *Polar Biology*, 2018, 42(2): 269-281.
- [57] Favier C F, De Vos W M, Akkermans A D L. Development of bacterial and bifidobacterial communities in feces of newborn babies. *Anaerobe*, 2003, 9(5): 219-229.
- [58] Klaassens E S, De Vos W M, Vaughan E E. Metaproteomics approach to study the functionality of the microbiota in the human infant gastrointestinal tract. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(4): 1388-1392.
- [59] Rosen D A S, Winship A J, Hoopes L A. Thermal and digestive constraints to foraging behaviour in marine mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 362(1487): 2151-2168.
- [60] Rogers T, Bryden M M. Predation of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) by leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) in Prydz Bay, Antarctica. *Canadian Journal of Zoology*, 1995, 73(5): 1001-1004.
- [61] Hall-Aspland S A, Rogers T L. Summer diet of leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) in Prydz Bay, Eastern Antarctica. *Polar Biology*, 2004, 27(12): 729-734.
- [62] Nelson T M, Rogers T L, Carlini A R, Brown M V. Diet and phylogeny shape the gut microbiota of Antarctic seals: a comparison of wild and captive animals. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(4): 1132-1145.
- [63] Kim M, Cho H, Lee W Y. Distinct gut microbiotas between southern elephant seals and Weddell seals of Antarctica. *Journal of Microbiology*, 2020, 58(12): 1018-1026.
- [64] Langille M G I, Zaneveld J, Caporaso J G, McDonald D, Knights D, Reyes J A, Clemente J C, Burkpile D E, Thurber B L V, Knight R, Beiko R G, Huttenhower C. Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences. *Nature Biotechnology*, 2013, 31(9): 814-821.
- [65] 刘开朗, 王加启, 卜登攀, 赵圣国. 人体肠道微生物多样性和功能研究进展. *生态学报*, 2009, 29(5): 2589-2594.