

组学视角下养殖动物消化道微生物组结构与功能研究进展

阿拉腾珠拉, 胡永飞*

中国农业大学动物科学技术学院 动物营养学国家重点实验室, 北京 100193

阿拉腾珠拉, 胡永飞. 组学视角下养殖动物消化道微生物组结构与功能研究进展[J]. 微生物学报, 2023, 63(5): 1850-1862.
A La Tengzhula, HU Yongfei. Research advances in livestock digestive tract microbiome[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(5): 1850-1862.

摘要: 养殖动物消化道中含有大量的微生物, 不仅参与动物对营养物质的消化和吸收, 还对宿主生长发育及免疫起重要调节作用。动物消化道微生物组研究是目前国内外的热点领域, 取得了一系列重要研究进展。深入了解养殖动物消化道微生物组的结构与功能, 将为今后调控和应用消化道微生物、提高动物生产性能、改善动物胃肠道健康和实现绿色健康养殖奠定理论基础。本文以 4 种代表性养殖动物(牛、羊、猪和鸡)为主体, 对组学视角下其消化道微生物群落结构、功能等研究进展进行总结和分析; 并对未来研究方向进行展望。

关键词: 消化道微生物; 微生物组; 群落结构; 高通量测序

Research advances in livestock digestive tract microbiome

A La Tengzhula, HU Yongfei*

State Key Laboratory of Animal Nutrition, College of Animal Science and Technology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract: The livestock digestive tract is colonized by a large number of microbes, which not only affect the digestion and absorption of nutrients, but also play an important role in the regulation of the animal immunity, growth, and development. The study of livestock digestive

资助项目: 国家重点研发计划(2022YFA1304201)

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2022YFA1304201).

*Corresponding author. Tel: +86-10-62732225, E-mail: huyongfei@cau.edu.cn

Received: 2023-03-08; Accepted: 2023-04-24

tract microbiome is a hot research field worldwide, and a series of important achievements have been made. Understanding the structure and function digestive tract microbiome in the animals will lay a theoretical foundation for manipulation and utilization of gut microbes to increase production performance, improve gastrointestinal health, and thus promote a green and healthy livestock industry. In this review, we summarized and analyzed the recent achievements on the structure and function of the digestive tract microbial community in four representative farm animals (cattle, sheep, pigs and chickens). We also discussed future research directions in this field.

Keywords: digestive tract microbes; microbiome; community structure; high-throughput sequencing

随着全球人口的不断增长和人均收入的不断提高,人们对肉、蛋和奶等高蛋白食品的需求日益增加。据统计,近10年来我国畜产品产量稳步增长,2021年我国肉类、奶类和禽蛋产量分别达到8990万t、3778万t和3409万t。然而,我国畜产品还不能完全满足国内市场需求,2021年我国肉类和乳品的进口量分别达到938万t和395万t^[1]。促进畜牧业可持续、健康发展,不断提高养殖动物的产量和质量,是当前产业首要解决的关键问题。

养殖动物个体健康受到营养、环境等诸多因素的影响,越来越多研究表明,肠道内环境的稳态是提高动物饲料转化率、减少动物疾病的发生、提高动物生产性能的前提和保障。近年来,高通量测序及其他组学技术手段的发展使人们对养殖动物消化道微生物群体的结构、功能及其与宿主的互作关系有了更加深入的认知,并充分意识到养殖动物消化道微生物及其代谢产物在维持宿主生理代谢、营养物质消化吸收及机体生长发育中的重要作用^[2]。本文以4种代表性的养殖动物(牛、羊、猪和鸡)为对象,重点对近年来通过组学技术手段所揭示的上述动物消化道微生物组的结构和功能进行总结和梳理,以期为未来深入开展养殖动物消化道微生物组学研究、开发新型微生物组调控手段和助力产业健康发展提供理论依据。

1 养殖动物消化道微生物组研究中的组学技术

与人类和其他动物及环境微生物研究的发展历程类似,早期对养殖动物消化道微生物的研究主要通过培养手段,即所谓的依赖培养(culture-dependent)的研究^[3-4]。随着高通量技术手段的发展,尤其是测序技术的进步,近年来对养殖动物消化道微生物组的研究主要通过非依赖培养(culture-independent)的手段,包括基于测序的组学技术(扩增子测序、宏基因组测序等)^[5]、代谢组学^[6]等。非培养微生物组学研究的核心任务是进行微生物物种分类、功能基因和代谢产物鉴定,进而确定微生物群落的组成结构、多样性、进化关系及其与宿主的互作关系^[7]。此外,结合高通量的培养和鉴定手段,传统的依赖培养的研究也进入到了培养组学阶段。

1.1 基于测序的组学技术

目前,依赖高通量测序技术的养殖动物消化道微生物组分析方法主要包括扩增子测序、宏基因组测序和宏转录组测序。16S rRNA、18S rRNA基因或ITS的扩增子测序技术主要用于分析消化道微生物群体的结构、多样性以及物种间的进化关系,但仅限于物种分类水平的分析,无法准确揭示微生物的基因组成及其在肠道环境中的功能活性^[8]。宏基因组学除了分析消化道微生物

的组成、分布及其动态变化之外,可在种水平甚至菌株水平进行分析,并在功能基因注释、代谢潜力解析以及未培养物种的基因组组装等方面具有明显的优势^[9]。宏转录组学通过对复杂的微生物群落样本进行转录组测序,从而揭示宿主与微生物以及微生物与微生物之间的相互作用关系^[10]。与宏基因组学相比,宏转录组从转录水平研究微生物群落变化,能更好地发掘潜在的新功能基因或新活性酶。通过扩增子测序、宏基因组测序和宏转录组测序等研究技术,可在不同层面对养殖动物消化道微生物群落进行解析。综合各种手段有助于全面认识肠道微生物组的组成结构、进化关系、变化规律及功能基因,是探索养殖动物消化道微生物组结构与功能的重要途径。

1.2 代谢组学

代谢组学是基于核磁共振以及色谱-质谱联用等检测技术,对生物体内所有代谢物进行定性和定量分析,并寻找代谢物与生理、病理变化关系的研究方式,是继测序组学技术之后的一种重要研究方法。代谢组学和代谢物的分析已经被广泛地应用于人体疾病的生物标志物研究、肠道微生物群体及分离菌株的活性代谢产物研究^[11-12]。目前,在养殖动物中,为了更好地理解不同环境/营养/干预等条件下机体的生理变化过程及微生物在其中的作用和机制,人们也越来越多地关注在基于测序组学研究的基础上开展微生物活性代谢产物的研究。例如,通过整合肠道微生物组数据及肠道微生物代谢组信息,探索微生物通过代谢产物丁酸钠促进断奶仔猪生长性能的作用机理^[13];通过瘤胃差异微生物与差异代谢物进行关联性分析,探究犊牛瘤胃细菌、瘤胃代谢产物与剩余采食量之间的相互关系^[14];通过整合盲肠微生物与盲肠代谢物信息,揭示肠道微生物对木质化鸡胸肉综合征的作用机制以及诊断和

治疗木质化鸡胸肉综合征的潜在生物标记物^[15]。

1.3 培养组学

非依赖培养的培养组学手段不以获得微生物的纯培养物为研究目的,然而特定的微生物形态结构、生理及代谢功能,以及微生物资源的开发和利用都仍依赖于微生物的纯培养物。培养组学利用多种培养条件进行微生物培养,并结合飞行时间质谱或 16S rRNA 基因测序技术对微生物进行分离和鉴定^[16]。结合传统纯培养和高通量组学的培养组学研究策略是未来微生物组学研究的主流发展趋势。Zehavi 等^[17]利用优化的培养条件对奶牛瘤胃微生物进行培养,发现 23%–40% 的瘤胃微生物可以在体外生长。Mun 等^[18]对母猪和断奶仔猪肠道内容物进行分离培养并鉴定,分别获得 278 和 149 个分离株,并获得了 15 和 3 个新种。Crhanova 等^[19]利用 174 个不同的培养基对鸡盲肠微生物分离培养并鉴定,共获得了 200 551 个纯培养物,其中相对丰度大于 0.1% 的 341 个纯培养物可在体外生长。然而,目前大多数肠道微生物仍难以培养且靶向培养特定微生物仍存在困难。有研究通过反向基因组学手段,即基于微生物基因组信息设计并制备特异性抗体,通过荧光标记的特异性抗体结合荧光细胞分选技术从复杂的微生物群落中分离新的微生物^[20],为生长缓慢、丰度较低的难培养目标微生物的分离培养提供了新的方向。微生物培养组学将为发掘养殖动物消化道中大量未知或者是“尚未被培养”的微生物并开展相关机制研究奠定重要基础。

2 反刍动物消化道微生物组结构与功能

反刍动物消化道由瘤胃、网胃、瓣胃、皱胃、小肠和大肠等组成,其中瘤胃是反刍动物最大的

消化器官,也是微生物发酵的主要场所。瘤胃内共生的微生物群落(细菌、古菌、原生动物和真菌)共同协作将饲料中植物细胞壁多糖降解为寡糖或单糖,进而生成短链脂肪酸,为反刍动物提供生命活动所需的能量物质^[21]。短链脂肪酸通过调控反刍动物瘤胃能量^[22]、屏障功能^[23]及机体代谢^[24]等,促进反刍动物瘤胃上皮细胞增殖及发育,并提高其吸收代谢能力^[25]。此外,瘤胃微生物通过识别 Toll 样受体、肽聚糖识别受体 1 和 β -防御素等激活先天免疫反应^[26],促进瘤胃健康,提高反刍动物的生产效率。细菌是瘤胃微生物中遗传多样性和丰度最高的微生物类群^[27],其在瘤胃发酵中起着决定性的作用,一直是瘤胃微生物研究的主要对象。近年来,瘤胃原虫、古菌、真菌及其互作关系也受到广泛关注。

2.1 牛消化道微生物组

牛消化道中的微生物大约有 5 000 个种,其中瘤胃细菌是瘤胃微生物组中种类最丰富的微生物个体,密度可达到 10^{10} – 10^{11} 个细胞/mL;大肠中约有 400 种细菌,细菌密度为 10^{10} – 10^{12} CFU/g^[28–29]。牛消化道细菌由厚壁菌门(*Firmicutes*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、变形菌门(*Proteobacteria*)、纤维杆菌门(*Fibrobacteres*)和螺旋体门(*Spirochaetes*)等组成,其中厚壁菌门和拟杆菌门细菌丰度占据 90%以上^[30–31]。普雷沃氏菌属(*Prevotella*)、丁酸弧菌属(*Butyrivibrio*)、瘤胃球菌属(*Ruminococcus*)、梭菌属(*Clostridium*)、纤维杆菌属(*Fibrobacter*)和另枝菌属(*Alistipes*)是牛消化道中的优势菌属^[31–33](图 1)。瘤胃原虫主要以纤毛虫(ciliates)为主,形态学研究已鉴定出超过 250 种纤毛虫,约 40 个代表属^[34],主要以内毛虫(*Entodinium*)、多甲亚属(*Polyplastron*)、前毛虫(*Epidinium*)和 *Eudiplodinium* 为主^[31,35](图 1)。原虫是主要的氢供应者,可为甲烷短杆菌属(*Methanobrevibacter*)、甲烷球形菌属

(*Methanosphaera*)等产甲烷菌提供 H_2 ;例如前毛虫、多甲亚属和内毛虫等与产甲烷菌相互作用,形成一种互惠关系,进而促进瘤胃中甲烷的生成^[33]。瘤胃真菌,也被称为厌氧肠道真菌,通过降解饲料中的植物纤维为其他微生物和宿主提供可发酵糖的来源。瘤胃真菌主要属于新美鞭菌门(*Neocallimastigomycetes*),由厌氧鞭菌属(*Anaeromyces*)、盲肠鞭菌属(*Caecomyces*)、枝梗鞭菌属(*Cyllumyces*)、新美鞭菌属(*Neocallimastix*)、根囊鞭菌属(*Orpinomyces*)、梨囊鞭菌属(*Piromyces*)、球霉菌(*Oontomyces*)和布氏霉菌(*Buwchfawromyces*)等组成(图 1)^[36]。

牛消化道微生物参考基因集构建和功能基因注释研究广泛开展。由于反刍动物对于饲料纤维的高效利用能力,其消化道微生物编码的碳水化合物活性酶(carbohydrate-active enzymes, CAZymes)是重点关注对象。近期,有研究对 120 份奶牛消化道微生物进行宏基因组测序,构建了一个包含 4 588 万个非冗余基因的奶牛消化道微生物参考基因集,共注释到 7 861 个 KEGG 直系同源群(KEGG orthologous groups, Kos)和 335 个 CAZyme 家族。对 1 989 个消化道共有的 KO 基因进行富集通路分析,发现 377 个核心微生物代谢通路,包括辅助因子的生物合成、ABC 转运体、碳代谢、氨基酸的生物合成、双组分调节系统和甲烷代谢等^[31]。Hess 等^[37]对附着在牛瘤胃纤维类物质上的微生物进行测序,共注释到 27 755 个与 CAZyme 相关的基因,将部分基因导入细菌后获得了 90 个候选酶蛋白,其中 57%的候选酶蛋白具有纤维降解活性。Stewart 等^[38]从牛瘤胃的 4 941 个微生物基因组中,发现 442 917 个基因与碳水化合物代谢有关。CAZyme 在牛消化道不同类型的细菌中广泛分布,厚壁菌门(主要是瘤胃球菌)和拟杆菌门(主要是普雷沃氏菌)是最主要的产生者。CAZyme 家族在牛消化道中具


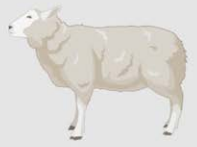
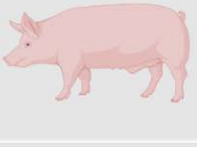

	Stomach			Small intestine			Large intestine		
	Bacteria	Archaea	Eukaryota	Bacteria	Archaea	Eukaryota	Bacteria	Archaea	Eukaryota
	<i>Prevotella</i> <i>Fibrobacter</i> <i>Bacteroides</i> <i>Ruminococcus</i> <i>Clostridium</i> <i>Treponema</i> <i>Butyrivibrio</i> <i>Eubacterium</i> <i>Alistipes</i> <i>Ruminobacter</i>	<i>Methanobrevibacter</i> <i>Methanosphaera</i> <i>Candidatus</i> <i>Methanomethylophilus</i> <i>Lophilus</i> <i>Candidatus</i> <i>Methanoplasma</i> <i>Methanoculleus</i>	<i>Oxytricha</i> <i>Styloynchia</i> <i>Entodinium</i> <i>Polyplastron</i> <i>Epidinium</i> <i>Eudiplodinium</i> <i>Anaeromyces</i> <i>Caecomyces</i> <i>Cyllamyces</i> <i>Neocallimastix</i> <i>Orpinomyces</i> <i>Piromyces</i> <i>Oontomyces</i>	<i>Phyllobacterium</i> <i>Eubacterium</i> <i>Prevotella</i> <i>Clostridium</i> <i>Achromobacter</i> <i>Ruminococcus</i> <i>Bacteroides</i> <i>Butyrivibrio</i> <i>Romboutsia</i> <i>Sarcina</i>	<i>Methanobrevibacter</i> <i>Methanocorpusculum</i> <i>Methanosphaera</i>	<i>Trichuris</i> <i>Piromyces</i> <i>Neocallimastix</i> <i>Anaeromyces</i> <i>Eimeria</i> <i>Babesia</i> <i>Styloynchia</i> <i>Quercus</i> <i>Giardia</i> <i>Oxytricha</i>	<i>Bacteroides</i> <i>Alistipes</i> <i>Clostridium</i> <i>Prevotella</i> <i>Treponema</i> <i>Ruminococcus</i> <i>Eubacterium</i> <i>Oscillibacter</i> <i>Roseburia</i> <i>Lachnoclostridium</i> <i>Flavonifractor</i> <i>Faecalibacterium</i>	<i>Methanobrevibacter</i> <i>Methanocorpusculum</i> <i>Methanosphaera</i>	<i>Anaeromyces</i> <i>Caecomyces</i> <i>Trichuris</i> <i>Styloynchia</i> <i>Piromyces</i> <i>Oxytricha</i> <i>Trichomonas</i> <i>Neocallimastix</i> <i>Sentor</i> <i>Tetrahymena</i> <i>Paramecium</i>
	<i>Prevotella</i> <i>Bacteroides</i> <i>Oscillospira</i> <i>Succinivibrio</i> <i>Lachnospiraeae</i> <i>Alloprevotella</i> <i>Butyrivibrio</i> <i>Ruminococcus</i> <i>Eubacterium</i> <i>Roseburia</i> <i>Treponema</i> <i>Succiniclasticum</i> <i>Clostridium</i>	<i>Methanobrevibacter</i> <i>Methanosphaera</i>	<i>Entodinium</i> <i>Ophryoscolex</i> <i>Diplodinium</i> <i>Polyplastron</i> <i>Enoploplastron</i> <i>Isotricha</i> <i>Dasytricha</i> <i>BlackRhino</i> <i>Piromyces</i> <i>Neocallimastix</i>	<i>Prevotella</i> <i>Clostridium</i> <i>Ruminococcus</i> <i>Unclassified</i> <i>Ruminococcaceae</i> <i>Butyrivibrio</i> <i>Succiniclasticum</i> <i>Escherichia</i> <i>Oscillospira</i> <i>Unclassified RFP12</i> <i>Unclassified</i> <i>Peptostreptococcaceae</i>			<i>Prevotella</i> <i>Clostridium</i> <i>Ruminococcus</i> <i>Unclassified</i> <i>Ruminococcaceae</i> <i>Succinatimonas</i> <i>Oscillibacter</i> <i>Unclassified S24-7</i> <i>CF231</i> <i>Succinivibrio</i> <i>Unclassified</i> <i>Rikenellaceae</i> <i>Succiniclasticum</i>		
	<i>Bacteroidales</i> <i>Enterobacterales</i> <i>Lactobacillales</i>			<i>Lactobacillus</i> <i>Clostridium</i> <i>Clostridioides</i> <i>Enterococcus</i> <i>Corynebacterium</i> <i>Bacteroides</i> <i>Arcobacter</i> <i>Turicibacter</i> <i>Escherichia</i> <i>Ruminococcaceae</i> <i>Prevotella</i> <i>Streptococcus</i> <i>Clostridium</i> <i>Fisobacterium</i> <i>Clostridium</i> <i>Faecalibacterium</i> <i>Enterococcus</i> <i>Lactobacillus</i> <i>Streptococcus</i> <i>Alistipes</i> <i>Alloprevotella</i> <i>Bacteroides</i> <i>Campylobacter</i> <i>Flavobacterium</i> <i>Veillonella</i>			<i>Rikenellaceae</i> <i>Prevotella</i> <i>Lactobacillus</i> <i>Ruminococcaceae</i> <i>Escherichia</i> <i>Bacteroides</i> <i>Streptococcus</i> <i>Phascolarctobacterium</i> <i>Salmonella</i> <i>Fusobacterium</i>		<i>Cladosporiaceae</i> <i>Saccharomycetaceae</i> <i>Dipodascaceae</i> <i>Aspergillaceae</i> <i>Kazachstania</i> <i>Tilletia</i> <i>Microascus</i> <i>Candida</i> <i>Blastocystis</i> <i>Neobulantiidum</i> <i>Tetratrichomonas</i> <i>Trichomitus</i>
	<i>Lactobacillus</i> <i>Enterococcus</i>					<i>Microascus</i> <i>Trichosporon</i> <i>Aspergillus</i> <i>Gibberella</i>	<i>Faecalibacterium</i> <i>Alistipes</i> <i>Mediterraneanibacter</i> <i>Negativibacillus</i> <i>Bacteroides</i> <i>Bacillus</i> <i>Prevotella</i> <i>Ruminococcus</i> <i>Sutterella</i> <i>Bilophila</i> <i>Helicobacter</i> <i>Lactobacillus</i>		<i>Candida</i> <i>Aspergillus</i> <i>Cladosporium</i> <i>Microascus</i> <i>Trichosporon</i> <i>Aspergillus</i> <i>Debaryomyces</i> <i>Fusarium</i>

图 1 养殖动物消化道中优势微生物(属水平)

Figure 1 Dominant microbiota in the digestive tract of livestock (genus level).

有不同的区域分布,瘤胃微生物主要编码纤维素酶、半纤维素酶和果胶酶;小肠微生物主要编码溶菌酶(GH25 和 GH24)和几丁质酶(GH19),这可能是由于微生物来源的肽聚糖和几丁质是小肠微生物的重要底物;大肠主要编码宿主多糖降解酶(GH109、GH92 和 GH20)^[31]。

2.2 羊消化道微生物组

羊消化道微生物组成与其他反刍动物相似,厚壁菌门和拟杆菌门占胃肠道微生物组成的 80%–90%以上,其次是变形菌门、放线菌门、螺旋体门、疣微菌门和纤维杆菌门^[39-40]。普雷沃氏菌属是羊消化道的优势菌属,此外还包括拟杆菌属(*Bacteroides*)、丁酸弧菌属、梭菌属

(*Clostridium*)、颤螺菌属(*Oscillospira*)、瘤胃球菌属、琥珀酸菌属(*Succiniclasticum*)和琥珀酸弧菌属(*Succinivibrio*)等^[2,41](图 1)。生黄瘤胃球菌(*R. flavefaciens*)、溶纤维丁酸弧菌(*B. fibrisolvens*)和反刍兽月形单胞菌(*S. ruminantium*)为羊消化道优势菌种^[42]。羊瘤胃中的原虫、古菌和厌氧真菌分别占总微生物的 2.2%、2.7%和 7.1%,其中原虫主要以内毛虫、双内毛纤毛虫(*Diplodinium*)、前毛虫和 *Enoploplastron* 为主;古菌主要以嗜甲烷菌科(*Methanomethylophilaceae*)、甲烷球形菌属和甲烷短杆菌属为主;真菌主要以盲肠鞭菌属、新美鞭菌属和梨囊鞭菌属为主^[43-44](图 1)。

Li 等^[40]对不同日龄的羊消化道微生物进行 PICRUST 功能预测,发现羊消化道内主要富集膜转运、碳水化合物代谢、氨基酸代谢、复制修复、能量代谢和翻译等代谢通路。对羊瘤胃微生物进行宏基因组测序, Su 等^[45]构建了含有 263 万个非冗余基因的羊瘤胃微生物参考基因集,发现羊瘤胃微生物功能主要包括碳水化合物代谢、氨基酸代谢、翻译和辅助因子和维生素的生物合成等。Glendinning 等^[46]比较了牛、羊、驯鹿和马鹿瘤胃微生物编码的 CAZyme 基因,发现不同反刍动物瘤胃具有相同的 CAZyme 编码基因组成,但 CAZyme 基因丰度存在显著差异。黄右琴^[44]对 60 份羊瘤胃微生物进行宏基因组测序,共注释到 153 818 条具有 CAZyme (180 844 结构域)活性的蛋白,发现 53 963 条可能的新蛋白序列。此外,发现除厚壁菌门和拟杆菌门之外,疣微菌门和浮霉菌门可能也具有较强的 CAZyme 编码能力^[44]。最近也有研究发现普雷沃氏菌、拟杆菌、瘤胃球菌、纤维杆菌和另枝菌是羊瘤胃微生物中碳水化合物结合模块(carbohydrate-binding modules, CBMs)、糖苷水解酶(glycoside hydrolases, GHs)、碳水化合物酯酶(carbohydrate esterases, CEs)、糖基转移酶(glycosyl transferases, GTs)和多糖裂解酶(polysaccharide lyases, PLs)编码基因及家族数量最多的菌株^[45]。

反刍动物消化道微生物组的研究主要集中于不同状态下宿主胃肠道菌群的组成与功能差异,包括不同饲料组成及饲养方式对微生物的影响^[47-48]、不同饲料转化效率与微生物的关系^[49]、胃肠道不同部位菌群的分布特征^[31]、品种特异性和个体差异性微生物^[50]、甲烷的产生菌^[51]以及微生物与代谢紊乱的关系^[30]等。反刍动物消化道微生物主要来自厚壁菌门、拟杆菌门和变形菌门,普雷沃氏菌是其优势菌属,可通过编码大

量的 CAZyme,促进底物多糖的高效降解。目前,基于高通量测序技术探究瘤胃微生物与纤维素饲料的利用关系及纤维素降解功能基因的挖掘是重点研究方向。

3 单胃动物消化道微生物组结构与功能

与反刍动物的复胃结构不同,单胃动物消化道系统主要由一个简单的胃腺、小肠和大肠组成。单胃动物因消化道形态、代谢互作和微环境的不同,其微生物组成也存在较大的差异。单胃动物的消化道主要存在 3 种类型的微生物(即细菌、古菌和真核微生物),其中细菌在数量上占绝对的优势,且在小肠中主要以需氧菌或兼性厌氧菌为主,而在大肠中主要富集厌氧菌^[52]。此外,从胃到小肠再到大肠,微生物的含量呈指数级增加,大肠微生物的多样性和稳定性也明显高于小肠^[53-54]。目前,单胃动物的肠道微生物组研究更多集中在结肠和盲肠微生物。后肠段微生物不仅发酵碳水化合物生成短链脂肪酸,还参与维生素 B、维生素 K 及菌体蛋白的合成,对单胃动物机体的生长发育具有重要作用^[55]。后肠段微生物在利用肠道内氮营养元素合成菌体蛋白的同时,可通过脱羧反应产生生物胺类物质(腐胺、亚精胺和精胺等)^[56],生物胺可参与信号传导、DNA 和蛋白质合成及调控基因表达等肠道生理功能,进而促进肠道发育和健康^[57]。

3.1 猪消化道微生物组

猪肠道微生物主要以厚壁菌门和拟杆菌门为主,占肠道细菌总数的 70%以上,其次是变形菌门和放线菌门^[58]。猪肠道中优势菌属为普雷沃氏菌属、拟杆菌属、埃希氏菌属(*Escherichia*)、乳酸菌属(*Lactobacillus*)、梭菌属、

脱硫弧菌属、肠球菌属(*Enterococcus*)、梭杆菌属(*Fusobacterium*)和链球菌属(*Streptococcus*)^[59-61](图1)。猪肠道中的原虫主要由人芽囊原虫(*Blastocystis*)、肠袋虫属(*Neobalantidium*)、四毛滴虫(*Tetratrichomonas*)和毛滴虫(*Trichomitus*)组成,占总原虫总数的80%以上^[62](图1)。猪肠道真菌中主要以*Kazachstania*为主,占真菌总数的80%以上,其次是腥黑粉属(*Tilletia*)、小囊菌属(*Microascus*)和假丝酵母菌属(*Candida*);此外,在猪肠道内具有低丰度的“土壤真菌”,如曲霉菌(*Aspergillus* spp.)、出芽短梗霉菌(*Aureobasidium pullulans*)和极细枝孢菌(*Cladosporium tenuissimum*)等^[62](图1)。

猪肠道微生物的核心功能,主要包括碳水化合物代谢、氨基酸代谢、辅助因子和维生素代谢、能量代谢、膜转运和遗传信息处理(复制和修复、翻译和转录)和管家功能等^[63-65]。Wang等^[61]首次从72个断奶仔猪粪便样本中组装了360个高质量基因组,并利用这些基因组确定了降解淀粉、果聚糖和乳糖的关键微生物。Xu等^[65]对猪肠道微生物进行宏基因组测序,构建了含有100万个非冗余基因的肠道微生物参考基因集,共注释到3800个KOs和224个CAZyme家族,发现20个主要的KEGG代谢通路,包括碳水化合物代谢、氨基酸代谢和核苷酸代谢等。通过对猪肠道微生物进行分离培养,共获得1100个细菌培养物,发现猪肠道中38个可能的新种。进一步鉴定、注释和分析这些潜在新种基因组序列中的次生代谢产物的生物合成基因簇,发现可编码各种结构新颖的生物活性分子,如萜烯、芳基聚酮、 β -内酯、非核糖体合成肽、核糖体合成肽以及翻译后修饰肽^[66]。

3.2 鸡消化道微生物组

鸡消化道结构具有自身的特征,其由嗉囊、

腺胃、肌胃、小肠、盲肠、结肠和泄殖腔等组成。与哺乳动物相比,鸡消化道相对较短,且其肠道菌群的数量和多样性也较低^[53]。鸡肠道微生物由14个主要细菌门组成,厚壁菌门、拟杆菌门和变形菌门,占菌群总量90%以上^[67-68]。嗉囊主要以经黏液真杆菌属(*Blautia*)、乳酸菌属、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、假单胞菌(*Pseudomonas*)、肠球菌属和葡萄球菌属(*Staphylococcus*)等为主;肠道中除了含有上述优势菌属之外,粪杆菌属(*Faecalibacterium*)、另枝菌属、双歧杆菌(*Bifidobacterium*)、拟杆菌属、梭菌属、黄杆菌属(*Flavobacterium*)、弯曲杆菌属(*Campylobacter*)、韦荣球菌属(*Veillonella*)和瘤胃球菌属等均占据优势地位^[69-72](图1)。鸡肠道中真菌主要分布于4个门和125个属中,其中子囊菌门(*Ascomycota*)和担子菌门(*Basidiomycota*)占胃肠道真菌菌群的90%–99%,小囊菌属、毛癣菌属(*Trichosporon*)、曲霉菌属、赤霉属(*Gibberella*)和假丝酵母菌属为优势属^[73-74](图1)。

鸡肠道微生物的核心功能,主要包括碳水化合物代谢、氨基酸代谢、核苷酸代谢、膜转运和能量代谢等^[75-76]。Huang等对495份肠道微生物进行宏基因组测序,构建了含有904万个非冗余基因的鸡肠道微生物参考基因集,并使用KEGG和eggNOG进行功能基因分类,发现前肠微生物的功能主要以遗传信息处理(复制和修复、翻译和转录)以及核苷酸和脂质代谢为主;而后肠微生物的功能主要以氨基酸代谢、能量代谢和次级代谢产物的生物合成为主^[77]。Feng等^[78]对799份肠道微生物宏基因组测序数据进行基因集构建和微生物基因组组装,获得了12339个株水平鸡肠道微生物基因组并构建了一个含有1660万个非冗余基因的基因集。从该基因集中共注释到371个CAZyme家族,发现来自GHs和GTs的碳水化合物酶基因在鸡肠道微生物中

占绝对优势,其中 GT2 和 GH13 相对丰度最高。鸡肠道中微生物 GH 编码基因主要来自厚壁菌门和拟杆菌门,而 GT 编码基因主要来自变形菌门和蓝藻门。门以下分类单位中, *Faecalicatena*、丹毒杆菌属(*Erysipelatoclostridium*)和瘤胃菌科(*Ruminococcaceae*)均含有大量的 CAZyme 编码基因,是鸡肠道微生物互作网络中的关键物种^[79]。

鸡肠道中超过 90%的细菌来自厚壁菌门、拟杆菌门、变形菌门和放线菌门,而猪肠道微生物中厚壁菌门和拟杆菌门占主导地位,变形菌门和放线菌门占比较小。鸡肠道微生物的基因集尽管在基因序列水平(gene sequence level)上与人和猪肠道微生物基因集存在差异,但具有相似的肠道微生物功能,主要以碳水化合物代谢、氨基酸代谢、核苷酸代谢和膜转运为主;多糖生物合成和代谢的相关基因更多富集于人和猪的肠道微生物,而脂质、糖、离子和多肽等膜转运相关的基因更多富集于鸡肠道微生物^[77]。

4 展望

组学技术的运用极大促进了养殖动物消化道微生物组研究,加深了人们从群体层面对微生物与动物宿主之间互作关系的认识,也揭示了消化道微生物在动物生长发育、生理代谢中所发挥的重要作用。然而,组学手段在揭示养殖动物消化道微生物组结构与功能中的应用仍具有很大拓展空间。首先,特定组学手段仅在单一层面解决问题,例如扩增子测序,仅能够探究微生物的群体组成。因此,多组学整合策略——从物种、基因、转录和代谢等多个层面综合分析并建立它们之间的关系,有利于更加全面和深入地认识动物消化道微生物组。然而,目前养殖动物中多组学整合分析的研究相对有限。其次,在参考基因组和基因集构建方面,虽然目前取得一些进展,但是通过新的测序手段(如长读长测序)组装更

为精细和更加完整的动物肠道微生物参考基因组并构建精细基因集的工作还有待深入开展。再次,目前尚缺少研究养殖动物消化道微生物组功能和相关机制的模型,例如无菌动物模型。单纯组学层面的研究无法揭示微生物与宿主表型之间的因果关系,而无菌动物是解决这一问题最重要的模型之一。大力开展养殖动物的无菌动物模型及相关设施研究,并结合多组学技术的运用,对于养殖动物的消化道微生物功能研究将起到巨大推动作用。最后,虽然组学研究具有从群体层面认识肠道微生物组不可比拟的优势,但是微生物纯培养物的获取是深入开展机制研究及最终成果应用的重要渠道。然而,目前养殖动物中结合测序技术开展消化道微生物培养组学的研究相对滞后;不同动物物种消化道微生物菌株资源的收集和管理工作仍需大力进行。

参考文献

- [1] 国家统计局. 中国统计年鉴[M/CD]. 北京: 中国统计出版社, 2022.
National Bureau of Statistics. China Statistical Yearbook[M/CD]. Beijing: China Statistics Press, 2022 (in Chinese).
- [2] FORCINA G, PÉREZ-PARDAL L, CARVALHEIRA J, BEJA-PEREIRA A. Gut microbiome studies in livestock: achievements, challenges, and perspectives[J]. *Animals: an Open Access Journal from MDPI*, 2022, 12(23): 3375.
- [3] BRYANT MP, BURKEY LA. Cultural methods and some characteristics of some of the more numerous groups of bacteria in the bovine rumen[J]. *Journal of Dairy Science*, 1953, 36(3): 205-217.
- [4] SALANITRO JP, BLAKE IG, MUIRHEAD PA. Isolation and identification of fecal bacteria from adult swine[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1977, 33(1): 79-84.
- [5] JOVEL J, PATTERSON J, WANG WW, HOTTE N, O'KEEFE S, MITCHEL T, PERRY T, KAO DN, MASON AL, MADSEN KL, WONG GKS. Characterization of the gut microbiome using 16S or

- shotgun metagenomics[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 459.
- [6] 王郝为, 吴端钦. 代谢组学及其在动物营养中的应用[J]. *动物营养学报*, 2017, 29(12): 4301-4307.
WANG HW, WU DQ. Metabolomics and its application in animal nutrition[J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2017, 29(12): 4301-4307 (in Chinese).
- [7] BERG G, RYBAKOVA D, FISCHER D, CERNAVA T, VERGÈS MC C, CHARLES T, CHEN X, COCOLIN L, EVERSOLE K, CORRAL GH, KAZOU M, KINKEL L, LANGE L, LIMA N, LOY A, MACKLIN JA, MAGUIN E, MAUCLINE T, MCCLURE R, MITTER B, et al. Microbiome definition re-visited: old concepts and new challenges[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 103.
- [8] WENSEL CR, PLUZNICK JL, SALZBERG SL, SEARS CL. Next-generation sequencing: insights to advance clinical investigations of the microbiome[J]. *The Journal of Clinical Investigation*, 2022, 132(7): e154944.
- [9] SEDLAR K, KUPKOVA K, PROVAZNIK I. Bioinformatics strategies for taxonomy independent binning and visualization of sequences in shotgun metagenomics[J]. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 2017, 15: 48-55.
- [10] BASHIARDES S, ZILBERMAN-SCHAPIRA G, ELINAV E. Use of metatranscriptomics in microbiome research[J]. *Bioinformatics and Biology Insights*, 2016, 10: 19-25.
- [11] BAUERMEISTER A, MANNOCHIO-RUSSO H, COSTA-LOTUFO LV, JARMUSCH AK, DORRESTEIN PC. Mass spectrometry-based metabolomics in microbiome investigations[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(3): 143-160.
- [12] GOLD A, ZHU JJ. Not just a gut feeling: a deep exploration of functional bacterial metabolites that can modulate host health[J]. *Gut Microbes*, 2022, 14(1): 2125734.
- [13] LIANG J, KOU SS, CHEN C, RAZA SHA, WANG SH, MA X, ZHANG WJ, NIE CX. Effects of *Clostridium butyricum* on growth performance, metabolomics and intestinal microbial differences of weaned piglets[J]. *BMC Microbiology*, 2021, 21(1): 85.
- [14] LIU Y, WU H, CHEN WB, LIU C, MENG QX, ZHOU ZM. Rumen microbiome and metabolome of high and low residual feed intake Angus heifers[J]. *Frontiers in Veterinary Science*, 2022, 9: 812861.
- [15] KANG KL, ZHOU NX, PENG WS, PENG F, MA MM, LI LW, FU FY, XIANG SH, ZHANG HH, HE X, SONG ZH. Multi-omics analysis of the microbiome and metabolome reveals the relationship between the gut microbiota and wooden breast myopathy in broilers[J]. *Frontiers in Veterinary Science*, 2022, 9: 922516.
- [16] LAGIER JC, DUBOURG G, MILLION M, CADORET F, BILEN M, FENOLLAR F, LEVASSEUR A, ROLAIN JM, FOURNIER PE, RAOULT D. Culturing the human microbiota and culturomics[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(9): 540-550.
- [17] ZEHAVIDI T, PROBST M, MIZRAHI I. Insights into culturomics of the rumen microbiome[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1999.
- [18] MUN D, KIM H, SHIN M, RYU S, SONG M, OH S, KIM Y. Decoding the intestinal microbiota repertoire of sow and weaned pigs using culturomic and metagenomic approaches[J]. *Journal of Animal Science and Technology*, 2021, 63(6): 1423-1432.
- [19] CRHANOVA M, KARASOVA D, JURICOVA H, MATIASOVICOVA J, JAHODAROVA E, KUBASOVA T, SEIDLEROVA Z, CIZEK A, RYCHLIK I. Systematic culturomics shows that half of chicken caecal microbiota members can be grown *in vitro* except for two lineages of *Clostridiales* and a single lineage of *Bacteroidetes*[J]. *Microorganisms*, 2019, 7(11): 496.
- [20] CROSS KL, CAMPBELL JH, BALACHANDRAN M, CAMPBELL AG, COOPER CJ, GRIFFEN A, HEATON M, JOSHI S, KLINGEMAN D, LEYS E, YANG Z, PARKS JM, PODAR M. Targeted isolation and cultivation of uncultivated bacteria by reverse genomics[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(11): 1314-1321.
- [21] KAMRA D. Rumen microbial ecosystem[J]. *Current Science*, 2005, 89(1): 124-135.
- [22] GIESECKE D, BECK U, WIESMAYR S, STANGASSINGER M. The effect of rumen epithelial development on metabolic activities and ketogenesis by the tissue *in vitro*[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology B, Comparative Biochemistry*, 1979, 62(4): 459-463.
- [23] GRECO G, HAGEN F, MEIBNER S, SHEN ZM, LU ZY, AMASHEH S, ASCHENBACH JR. Effect of individual SCFA on the epithelial barrier of sheep

- rumen under physiological and acidotic luminal pH conditions[J]. *Journal of Animal Science*, 2018, 96(1): 126-142.
- [24] AGARWAL U, HU Q, BALDWIN RL, BEQUETTE BJ. Role of rumen butyrate in regulation of nitrogen utilization and urea nitrogen kinetics in growing sheep[J]. *Journal of Animal Science*, 2015, 93(5): 2382-2390.
- [25] MALHI M, GUI H, YAO L, ASCHENBACH JR, GÄBEL G, SHEN Z. Increased papillae growth and enhanced short-chain fatty acid absorption in the rumen of goats are associated with transient increases in cyclin D1 expression after ruminal butyrate infusion[J]. *Journal of Dairy Science*, 2013, 96(12): 7603-7616.
- [26] MALMUTHUGE N, LI M, FRIES P, GRIEBEL PJ, GUAN LL. Regional and age dependent changes in gene expression of Toll-like receptors and key antimicrobial defence molecules throughout the gastrointestinal tract of dairy calves[J]. *Veterinary Immunology and Immunopathology*, 2012, 146(1): 18-26.
- [27] CREEVEY CJ, KELLY WJ, HENDERSON G, LEAHY SC. Determining the culturability of the rumen bacterial microbiome[J]. *Microbial Biotechnology*, 2014, 7(5): 467-479.
- [28] CHOLEWIŃSKA P, CZYŻ K, NOWAKOWSKI P, WYROSTEK A. The microbiome of the digestive system of ruminants-a review[J]. *Animal Health Research Reviews*, 2020, 21(1): 3-14.
- [29] CHOLEWIŃSKA P, GÓRNIAK W, WOJNAROWSKI K. Impact of selected environmental factors on microbiome of the digestive tract of ruminants[J]. *BMC Veterinary Research*, 2021, 17(1): 25.
- [30] PLAIZIER JC, LI SC, TUN HM, KHAFIPOUR E. Nutritional models of experimentally-induced subacute ruminal acidosis (SARA) differ in their impact on rumen and hindgut bacterial communities in dairy cows[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 7: 2128.
- [31] LIN LM, LAI Z, ZHANG JY, ZHU WY, MAO SY. The gastrointestinal microbiome in dairy cattle is constrained by the deterministic driver of the region and the modified effect of diet[J]. *Microbiome*, 2023, 11(1): 10.
- [32] XUE MY, SUN HZ, WU XH, LIU JX, GUAN LL. Multi-omics reveals that the rumen microbiome and its metabolome together with the host metabolome contribute to individualized dairy cow performance[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 64.
- [33] MIZRAHI I, WALLACE RJ, MORAÏS S. The rumen microbiome: balancing food security and environmental impacts[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2021, 19(9): 553-566.
- [34] WILLIAMS AG, COLEMAN GS. *The Rumen Protozoa*[M]. New York, NY: Springer New York, 1992.
- [35] KITTELMANN S, DEVENTE SR, KIRK MR, SEEDORF H, DEHORITY BA, JANSSEN PH. Phylogeny of intestinal ciliates, including *Charonina ventriculi*, and comparison of microscopy and 18S rRNA gene pyrosequencing for rumen ciliate community structure analysis[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(7): 2433-2444.
- [36] MATTHEWS C, CRISPIE F, LEWIS E, REID M, O'TOOLE PW, COTTER PD. The rumen microbiome: a crucial consideration when optimising milk and meat production and nitrogen utilisation efficiency[J]. *Gut Microbes*, 2019, 10(2): 115-132.
- [37] HESS M, SCZYRBA A, EGAN R, KIM TW, CHOKHAWALA H, SCHROTH G, LUO SJ, CLARK DS, CHEN F, ZHANG T, MACKIE RI, PENNACCHIO LA, TRINGE SG, VISEL A, WOYKE T, WANG Z, RUBIN EM. Metagenomic discovery of biomass-degrading genes and genomes from cow rumen[J]. *Science*, 2011, 331(6016): 463-467.
- [38] STEWART RD, AUFFRET MD, WARR A, WALKER AW, ROEHE R, WATSON M. Compendium of 4 941 rumen metagenome-assembled genomes for rumen microbiome biology and enzyme discovery[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(8): 953-961.
- [39] MCLOUGHLIN S, SPILLANE C, CLAFFEY N, SMITH PE, O'ROURKE T, DISKIN MG, WATERS SM. Rumen microbiome composition is altered in sheep divergent in feed efficiency[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1981.
- [40] LI BB, ZHANG K, LI C, WANG XL, CHEN YL, YANG YX. Characterization and comparison of microbiota in the gastrointestinal tracts of the goat (*Capra hircus*) during preweaning development[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 2125.
- [41] SHABANA II, ALBAKRI NN, BOUQELLAH NA. Metagenomic investigation of faecal microbiota in sheep and goats of the same ages[J]. *Journal of Taibah University for Science*, 2021, 15(1): 1-9.

- [42] WANG J, FAN H, HAN Y, ZHAO JZ, ZHOU ZJ. Characterization of the microbial communities along the gastrointestinal tract of sheep by 454 pyrosequencing analysis[J]. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 2017, 30(1): 100-110.
- [43] PALMA-HIDALGO JM, JIMÉNEZ E, POPOVA M, MORGAVI DP, MARTÍN-GARCÍA AI, YÁÑEZ-RUIZ DR, BELANCHE A. Inoculation with rumen fluid in early life accelerates the rumen microbial development and favours the weaning process in goats[J]. *Animal Microbiome*, 2021, 3(1): 11.
- [44] 黄右琴. 湖羊瘤胃细菌基因组集构建及其碳水化合物活性酶挖掘[D]. 兰州: 兰州大学博士学位论文. 2021.
HUANG YQ. A genome catalog of Hu sheep rumen bacteria for carbohydrate-active enzymes discovery[D]. Lanzhou: Doctoral Dissertation of Lanzhou University, 2021 (in Chinese).
- [45] SU MC, HAO ZY, SHI HB, LI TT, WANG HH, LI Q, ZHANG Y, MA YJ. Metagenomic analysis revealed differences in composition and function between liquid-associated and solid-associated microorganisms of sheep rumen[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 851567.
- [46] GLENDINNING L, GENÇ B, WALLACE RJ, WATSON M. Metagenomic analysis of the cow, sheep, reindeer and red deer rumen[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11: 1990.
- [47] GHARECHAHI J, VAHIDI MF, DING XZ, HAN JL, SALEKDEH GH. Temporal changes in microbial communities attached to forages with different lignocellulosic compositions in cattle rumen[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2020, 96(6): fiae069.
- [48] YU SB, ZHANG GY, LIU ZB, WU P, YU ZT, WANG JK. Repeated inoculation with fresh rumen fluid before or during weaning modulates the microbiota composition and co-occurrence of the rumen and colon of lambs[J]. *BMC Microbiology*, 2020, 20(1): 29.
- [49] MCGOVERN E, KENNY DA, MCCABE MS, FITZSIMONS C, MCGEE M, KELLY AK, WATERS SM. 16S rRNA sequencing reveals relationship between potent cellulolytic genera and feed efficiency in the rumen of bulls[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1842.
- [50] CHENG JB, ZHANG XX, XU D, ZHANG DY, ZHANG YK, SONG QZ, LI XL, ZHAO Y, ZHAO LM, LI WX, WANG JH, ZHOU BB, LIN CC, YANG XB, ZHAI R, CUI PP, ZENG XW, HUANG YL, MA ZW, LIU J, et al. Relationship between rumen microbial differences and traits among Hu sheep, Tan sheep, and Dorper sheep[J]. *Journal of Animal Science*, 2022, 100(9): skac261.
- [51] ANDRADE BGN, BRESSANI FA, CUADRAT RRC, CARDOSO TF, MALHEIROS JM, de OLIVEIRA PSN, PETRINI J, MOURÃO GB, COUTINHO LL, REECY JM, KOLTES JE, NETO AZ, de MEDEIROS SR, BERNDT A, PALHARES JCP, AFLI H, REGITANO LCA. Stool and ruminal microbiome components associated with methane emission and feed efficiency in nelore beef cattle[J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 812828.
- [52] ZHAO WJ, WANG YP, LIU SY, HUANG JJ, ZHAI ZX, HE C, DING JM, WANG J, WANG HJ, FAN WB, ZHAO JG, MENG H. The dynamic distribution of porcine microbiota across different ages and gastrointestinal tract segments[J]. *PLoS One*, 2015, 10(2): e0117441.
- [53] YADAV S, JHA R. Strategies to modulate the intestinal microbiota and their effects on nutrient utilization, performance, and health of poultry[J]. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 2019, 10: 2.
- [54] MARTINEZ-GURYN K, LEONE V, CHANG EB. Regional diversity of the gastrointestinal microbiome[J]. *Cell Host & Microbe*, 2019, 26(3): 314-324.
- [55] VASQUEZ R, OH JK, SONG JH, KANG DK. Gut microbiome-produced metabolites in pigs: a review on their biological functions and the influence of probiotics[J]. *Journal of Animal Science and Technology*, 2022, 64(4): 671-695.
- [56] TOFALO R, COCCHI S, SUZZI G. Polyamines and gut microbiota[J]. *Frontiers in Nutrition*, 2019, 6: 16.
- [57] van WETTERE WH, WILLSON NL, PAIN SJ, FORDER RA. Effect of oral polyamine supplementation pre-weaning on piglet growth and intestinal characteristics[J]. *Animal: an International Journal of Animal Bioscience*, 2016, 10(10): 1655-1659.
- [58] WANG XF, TSAI T, DENG FL, WEI XY, CHAI JM, KNAPP J, APPLE J, MAXWELL CV, LEE JA, LI Y, ZHAO JC. Longitudinal investigation of the swine gut microbiome from birth to market reveals stage and growth performance associated bacteria[J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 109.

- [59] de RODAS B, YOUMANS BP, DANZEISEN JL, TRAN H, JOHNSON TJ. Microbiome profiling of commercial pigs from farrow to finish[J]. *Journal of Animal Science*, 2018, 96(5): 1778-1794.
- [60] FENSKE GJ, GHIMIRE S, ANTONY L, CHRISTOPHER-HENNINGS J, SCARIA J. Integration of culture-dependent and independent methods provides a more coherent picture of the pig gut microbiome[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2020, 96(3): fiae022.
- [61] WANG WL, HU HF, ZIJLSTRA RT, ZHENG JS, GÄNZLE MG. Metagenomic reconstructions of gut microbial metabolism in weanling pigs[J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 48.
- [62] RAMAYO-CALDAS Y, PRENAFETA-BOLDÚ F, ZINGARETTI LM, GONZALEZ-RODRIGUEZ O, DALMAU A, QUINTANILLA R, BALLESTER M. Gut eukaryotic communities in pigs: diversity, composition and host genetics contribution[J]. *Animal Microbiome*, 2020, 2(1): 18.
- [63] XIAO L, ESTELLÉ J, KIILLERICH P, RAMAYO-CALDAS Y, XIA ZK, FENG Q, LIANG SS, PEDERSEN AØ, KJELDSEN NJ, LIU C, MAGUIN E, DORÉ J, PONS N, LE CHATELIER E, PRIFTI E, LI JH, JIA HJ, LIU X, XU X, EHRlich SD, et al. A reference gene catalogue of the pig gut microbiome[J]. *Nature Microbiology*, 2016, 1: 16161.
- [64] LI XP, LIANG SS, XIA ZK, QU J, LIU H, LIU C, YANG HM, WANG J, MADSEN L, HOU Y, LI JH, JIA HJ, KRISTIANSEN K, XIAO L. Establishment of a *Macaca fascicularis* gut microbiome gene catalog and comparison with the human, pig, and mouse gut microbiomes[J]. *GigaScience*, 2018, 7(9): g100.
- [65] XU TJ, SUN HC, YI LL, YANG MH, ZHU JH, HUANG Y, PAN HB, LI HH, LI WZ, ZHAO HY, WEI HJ, ZHAO SM. Comparing the taxonomic and functional profiles of gut microbiota from three pig breeds by metagenomic sequencing[J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 999535.
- [66] WYLENSEK D, HITCH TCA, RIEDEL T, AFRIZAL A, KUMAR N, WORTMANN E, LIU TZ, DEVENDRAN S, LESKER TR, HERNÁNDEZ SB, HEINE V, BUHL EM, M D'AGOSTINO P, CUMBO F, FISCHÖDER T, WYSCHKON M, LOOFT T, PARREIRA VR, ABT B, DODEN HL, et al. A collection of bacterial isolates from the pig intestine reveals functional and taxonomic diversity[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 6389.
- [67] MEDVECKY M, CEJKOVA D, POLANSKY O, KARASOVA D, KUBASOVA T, CIZEK A, RYCHLIK I. Whole genome sequencing and function prediction of 133 gut anaerobes isolated from chicken caecum in pure cultures[J]. *BMC Genomics*, 2018, 19(1): 561.
- [68] WEI S, MORRISON M, YU Z. Bacterial census of poultry intestinal microbiome[J]. *Poultry Science*, 2013, 92(3): 671-683.
- [69] SAXENA S, SAXENA VK, TOMAR S, SAPCOTA D, GONMEI G. Characterisation of caecum and crop microbiota of Indian indigenous chicken targeting multiple hypervariable regions within 16S rRNA gene[J]. *British Poultry Science*, 2016, 57(3): 381-389.
- [70] JANCZYK P, HALLE B, SOUFFRANT WB. Microbial community composition of the crop and ceca contents of laying hens fed diets supplemented with *Chlorella vulgaris*[J]. *Poultry Science*, 2009, 88(11): 2324-2332.
- [71] DURAZZI F, SALA C, CASTELLANI G, MANFREDA G, REMONDINI D, de CESARE A. Comparison between 16S rRNA and shotgun sequencing data for the taxonomic characterization of the gut microbiota[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11: 3030.
- [72] SUN J, LIAO XP, D'SOUZA AW, BOOLCHANDANI M, LI SH, CHENG K, LUIS MARTÍNEZ J, LI L, FENG YJ, FANG LX, HUANG T, XIA J, YU Y, ZHOU YF, SUN YX, DENG XB, ZENG ZL, JIANG HX, FANG BH, TANG YZ, et al. Environmental remodeling of human gut microbiota and antibiotic resistome in livestock farms[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 1427.
- [73] ROBINSON K, XIAO YP, JOHNSON TJ, CHEN BL, YANG Q, LYU WT, WANG J, FANSLER N, BECKER S, LIU J, YANG H, ZHANG GL. Chicken intestinal mycobiome: initial characterization and its response to bacitracin methylene disalicylate[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(13): e00304-e00320.
- [74] ROBINSON K, YANG Q, STEWART S, WHITMORE MA, ZHANG GL. Biogeography, succession, and origin of the chicken intestinal mycobiome[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 55.
- [75] ELOKIL AA, CHEN W, MAHROSE K, ELATTROUNY MM, ABOUELEZZ KFM, AHMAD HI, LIU HZ, ELOLIMY AA, MANDOUEH MI,

- ABDELATTY AM, LI SJ. Early life microbiota transplantation from highly feed-efficient broiler improved weight gain by reshaping the gut microbiota in laying chicken[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 1022783.
- [76] SONG J, LI QH, EVERAERT N, LIU RR, ZHENG MQ, ZHAO GP, WEN J. Dietary inulin supplementation modulates short-chain fatty acid levels and cecum microbiota composition and function in chickens infected with *Salmonella*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 584380.
- [77] HUANG P, ZHANG Y, XIAO KP, JIANG F, WANG HC, TANG DZ, LIU D, LIU B, LIU YS, HE X, LIU H, LIU XB, QING ZX, LIU CH, HUANG JL, REN YW, YUN L, YIN LJ, LIN Q, ZENG C, et al. The chicken gut metagenome and the modulatory effects of plant-derived benzyloisoquinoline alkaloids[J]. *Microbiome*, 2018, 6(1): 211.
- [78] FENG YQ, WANG YN, ZHU BL, GAO GF, GUO YM, HU YF. Metagenome-assembled genomes and gene catalog from the chicken gut microbiome aid in deciphering antibiotic resistomes[J]. *Communications Biology*, 2021, 4: 1305.
- [79] SEGURA-WANG M, GRABNER N, KOESTELBAUER A, KLOSE V, GHANBARI M. Genome-resolved metagenomics of the chicken gut microbiome[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 726923.



胡永飞，中国农业大学动物科学技术学院教授，博士生导师；主要从事动物肠道微生物组学研究。2018年6月以“杰出人才”引进中国农业大学，任动物科学技术学院教授，中国农业大学青年科学家创新团队负责人。先后主持国家和省部级项目10余项，发表SCI论文70余篇，其中以第一或通讯作者在 *Nature Communications*、*The Lancet Infectious Diseases*、*Microbiome* 等杂志发表40余篇，2篇为ESI高被引论文，单篇最高被引662次，h-index 32；发表国内核心期刊论文20余篇；申请及授权国内发明专利6项；副主编及参编著作4部，审校译著1部。中国科学院青年创新促进会第5批会员；中国生物工程学会微生物组学与技术专业委员会委员、中国微生物学会微生物组专业委员会委员。《微生物学报》《生物工程学报》《基因组学与应用生物学》编委。