



互惠共生微生物多样性研究概况

蔡昕悦¹ 刘耀臣¹ 解志红² 陈应龙^{3,4} 刘润进^{*1}

1 青岛农业大学菌根生物技术研究所 山东 青岛 266109

2 中国科学院烟台海岸带研究所 海岸带环境过程与生态修复重点实验室 山东 烟台 264003

3 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室 西北农林科技大学 陕西 杨凌 712100

4 Institute of Agriculture, School of Agriculture and Environment, University of Western Australia, Perth WA 6009, Australia

摘要: 所谓互惠共生微生物(mutualistic symbiotic microbes, MSM)是指能定殖其他生物构建互惠共生体系的微生物, 主要包括互惠共生细菌、互惠共生放线菌和互惠共生真菌等。MSM种类繁多、分布广泛、物种多样性丰富, 涉及原核生物界和真菌界等。MSM定殖人体、动物、植物、藻类或其他真菌, 可构建各自相应的互惠共生体系, 进而形成范围更加巨大的共生网络, 发挥不可替代的生理生态功能。本文在介绍MSM概念的基础上, 重点总结了MSM多样性研究进展, 指出了目前研究中尚存在的问题, 探讨了今后应该开展的工作, MSM多样性研究成果可望为研发MSM应用技术提供依据和材料。

关键词: 共生细菌, 共生放线菌, 共生真菌, 宿主动物, 寄主植物, 生态系统

Research advances in mutualistic symbiotic microbes diversities

CAI Xin-Yue¹ LIU Yao-Chen¹ XIE Zhi-Hong² CHEN Ying-Long^{3,4} LIU Run-Jin^{*1}

1 Institute of Mycorrhizal Biotechnology, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China

2 Key Laboratory of Coastal Environmental Processes and Ecological Remediation, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong 264003, China

3 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

4 Institute of Agriculture, School of Agriculture and Environment, University of Western Australia, Perth WA 6009, Australia

Abstract: The so-called mutualistic symbiotic microbes (MSM) can colonize other organisms to build a mutual symbiotic system. MSM mainly include mutualistic symbiotic bacteria, mutualistic symbiotic actinomycetes and mutualistic symbiotic fungi. MSM are diverse, with a wide distribution and rich in species diversity, involving those in procaryotae and kingdom fungi. MSM colonize human body, animals, plants, algae, or other fungi, and can build their respective reciprocal symbiotic systems, and then form a

Foundation items: Qingdao Livelihood Science and Technology Project (17-3-3-57-nsh); NSFC-Shandong Joint Fund Key Project (U1806206); National Natural Science Foundation of China (31470101, 31272210)

***Corresponding author:** Tel: 86-532-88030113; E-mail: liurjsswl@126.com

Received: 06-10-2019; **Accepted:** 17-01-2020; **Published online:** 19-03-2020

基金项目: 青岛市科技富民计划(17-3-3-57-nsh); NSFC-山东省联合基金重点项目(U1806206); 国家自然科学基金(31470101, 31272210)

***通信作者:** Tel: 0532-88030113; E-mail: liurjsswl@126.com

收稿日期: 2019-10-06; **接受日期:** 2020-01-17; **网络首发日期:** 2020-03-19

wider symbiotic network to play irreplaceable physiological and ecological functions. On the basis of introducing the concept of MSM, this paper summarizes the progress of MSM diversity research, problems existing in the current research, and the work in the future. The results of MSM diversity research are expected to provide basis for the development of MSM application.

Keywords: Mutualistic symbiotic bacteria, Mutualistic symbiotic actinomycetes, Mutualistic symbiotic fungi, Host animals, Host plants, Ecosystem

生态系统中,物种间长期的互动与进化形成了稳定、动态平衡的种间关系,进而构建共生网络,有效地发挥生理生态效能。开展生物共生学研究,对于农林牧渔产业发展、动植物与人类健康、环境与食品安全等具有重大意义。当前,互惠共生微生物(mutualistic symbiotic microbes, MSM)已成为诸多国家竞相占有和发掘的战略资源以及生命科学研究的重点之一。关于昆虫共生细菌、昆虫共生真菌、植物共生放线菌、菌根真菌、暗隔内生真菌(dark septate endophytes, DSE)和禾草共生真菌等前人已分别给予综述^[1-5]。然而,全面、系统地介绍 MSM 物种多样性研究的述评甚少,本文旨在综述 MSM 物种多样性研究的最新进展,探讨当前存在的问题及其解决的可能途径,以期为促进中国 MSM 研发提供可借鉴的思路。

1 互惠共生微生物的概念及其意义

微生物与人类、动物、植物、藻类、地衣和其他微生物关系密切,共同发展、协同进化,形成了普遍的共生关系。由于“共生”是生物间“共同生活”(living together)的广义概念,包括了互惠共生(mutualistic symbiosis)、偏利共生(commensalistic symbiosis)、竞争共生(competitive symbiosis)和寄生共生(parasitic symbiosis)等种间关系^[6],本文基于狭义的“共生”,即“互惠共生”的概念,把能够与其他生物构建互惠共生体系的微生物归属为 MSM,以避免与广义的共生微生物相混淆。因此,在植物 MSM 领域,不妨将根瘤菌、光合细菌、固氮细菌和根围促生细菌等归属为植物互惠共生细菌;将弗兰克氏(*Frankia* spp.)、链霉菌(*Streptomyces* spp.)和小单孢菌(*Micromonospora* spp.)等归属为植物互

惠共生放线菌;将丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)、外生菌根真菌(ectomycorrhizal fungi, ECMF)、兰科菌根真菌(orchid mycorrhizal fungi, OMF)和欧石南菌根真菌(ericoid mycorrhizal fungi, ERMF)等菌根真菌,以及 DSE、印度梨形孢(*Piriformospora indica*)、木霉(*Trichoderma* spp.)、白僵菌(*Beauveria* spp.)、绿僵菌(*Metarhizium* spp.)及植物部分内生真菌等,统一归属为植物互惠共生真菌。以此类推,人体 MSM 由人体互惠共生细菌、人体互惠共生放线菌和人体互惠共生真菌组成,动物 MSM 则由动物互惠共生细菌、动物互惠共生放线菌和动物互惠共生真菌组成,此外还包括真菌互惠共生真菌以及真菌互惠共生细菌等 MSM。

2 互惠共生微生物分布广泛且物种多样性丰富

MSM 种类繁多,涉及原核生物界和真菌界的大多数物种,同时其宿主则涉及整个动物界,其寄主则涉及整个植物界。因此,MSM 及其宿主和寄主均具有丰富的物种多样性。从南极到北极、从高山到平原、从河流到海洋、从湖泊到盆地、从荒漠到湿地、从农田到林地、从城市到农村等生活的人类、动物、植物、藻类和地衣等均定殖着 MSM。其中以人体和动物的肠道 MSM、昆虫 MSM、植物根系 MSM 分布最为广泛,社会、经济与生态意义最为重要^[2,6]。本文仅涉及相关的互惠共生细菌和互惠共生真菌。

2.1 人体 MSM 的多样性与分布

健康人体的皮肤、毛发、口腔、鼻腔、眼睛、肺部、生殖器及胃肠道等定殖着数以万亿计的微生物

物,可称为人体共生微生物,即人体微生物组,这些共生微生物所编码的数百万个基因被称为人体第二基因组^[7-9]。研究表明,不同器官或部位人体 MSM 的种类和数量存在显著差异。由于胃的强酸生境,定殖胃部的微生物种类较少、物种多样性较低,多为螺杆菌(*Helicobacter* spp.)和链球菌(*Streptococcus* spp.)等。肠道则定殖着 1 000 多种微生物,其中肠道共生细菌的 6 个门中,厚壁菌门(*Firmicutes*)和拟杆菌门(*Bacteroidetes*)占肠道共生细菌总数的 90%,大多数的专性厌氧菌包括拟杆菌属(*Bacteroides*)、梭菌属(*Clostridium*)、粪杆菌属(*Faecalibacterium*)、真杆菌属(*Eubacterium*)、瘤胃球菌属(*Ruminococcus*)、消化球菌属(*Peptococcus*)、消化链球菌属(*Peptostreptococcus*)和双歧杆菌属(*Bifidobacterium*),同时还定殖着大肠杆菌属(*Escherichia*)和乳酸杆菌属(*Lactobacillus*)的细菌^[10-11]。

与肠道共生细菌相比,肠道共生真菌的物种丰富度和多样性要低得多,而且随时间推移其组成也不稳定^[12]。人体肠道常见的共生真菌是子囊菌和担子菌,已分离 12 属,优势属为酵母菌属,其次是假丝酵母属(*Candida*)和枝孢属(*Cladosporium*)。已证实,饮食习惯上的差异和不同地理生态位对肠道菌群多样性具有重要影响^[13]。例如,生活在高纬度地区较冷环境中的人肠道中厚壁菌门的物种相对增加,而拟杆菌门的则相对减少。上述多样性的优化则有利于从给定的饮食中储存更多的能量和脂肪。给小鼠喂食高盐饮食(含 4%的食盐)两周导致 MSM 鼠乳杆菌(*Lactobacillus murinus*)的数量下降,而小鼠的 Th-17 细胞数量和血压增加;当给具有高血压的小鼠服用鼠乳杆菌时可降低 Th-17 细胞数量和血压;对 12 名人类受试者的饮食中每天添加 6 mg 食盐也会改变肠道细菌的组成,乳酸杆菌的数量下降了,而血压和 Th-17 细胞数量则上升^[14]。

越来越多的研究表明,肠道 MSM 具有一系列

的共生功能,即发酵不消化的食物、提取饮食中的养分和能量、诱导宿主机体免疫系统、防御条件致病菌、介导心理健康和稳定体内平衡等^[15-19]。Bhushan 等^[20]详细列表总结了肠道菌群组成与人体生理状态的关系;深入系统地探讨了肠道 MSM,以及这些 MSM 与肠道表面发生反应产生的酶和代谢产物对人体健康、代谢、免疫及其生理机能的影响;并给出了基于微生物群落区分的人类疾病表型的微生物全球定位系统(mGPS)的新视角。在新生儿的情况下,肠道微生物群落历经多元转变,并在营养过程与免疫系统发育中起着重要的作用。肠道共生的拟杆菌(*Bacteroides* sp.)表达的一种蛋白快速地招募白细胞来杀死一种导致炎症性肠病(inflammatory bowel disease, IBD)的免疫系统细胞,从而阻止 IBD 发生^[21]。该研究所揭示的肠道 MSM 调节促炎性细胞和抗炎性细胞的新机制将有助于阻止大多数人患上 IBD。具有预防肥胖和糖尿病作用的 MSM *Akkermansia muciniphila* 还能够增强基于 PD-1 免疫治疗上皮肿瘤的效果^[22]。肠道内的 MSM,如 *Bacteroides thetaiotaomicron*、*Faecalibacterium prausnitzii* 和 *Holdemania filiformis* 具有促进癌症免疫疗法治疗效果的作用^[23]。因此,肠道共生菌群失调则会影响 IBD、癌症、2 型糖尿病和肥胖症等疾病的发生发展^[24]。采用微生物培养与宏基因组学相结合的方法所确定的肠道共生微生物的组成有助于了解肠道共生微生物对人体健康和疾病的影响。肠道共生菌群已被用作潜在的益生菌改善肠道微生物平衡^[10]。

健康的肺通常定殖着与小鼠中相似的厚壁菌门、变形杆菌门、拟杆菌门和放线菌门的细菌群落,最丰富的门是拟杆菌门和厚壁菌门;优势属为普氏菌属(*Prevotella*)、细孔菌属(*Veillonella*)和链球菌属(*Streptococcus*);同一个体不同空间的呼吸道微生物群落的变化显著小于不同个体间的^[8]。肺部微生物群落数量虽少但很重要,已逐渐被认识到在维持肺内平衡中发挥重要作用,就如同肠道微生物群落

随着胃肠道系统的发展在免疫系统形成方面所发挥的作用一样。鼻腔共生细菌的优势类群为厚壁菌门和葡萄球菌属,以及棒状杆菌属和丙酸杆菌属的放线菌。拥挤棒状杆菌(*Corynebacterium accolens*)是人体鼻腔及皮肤微生物组的有益细菌。许多研究报告指出,健康人鼻内的微生物群落主要由拟杆菌门、厚壁菌门、变形杆菌门和放线菌门组成,以双歧杆菌属(*Bifidobacterium*)、棒状杆菌属(*Corynebacterium*)、葡萄球菌属、链球菌属(*Dolosigranulum*)和莫拉菌属(*Moraxella*)为优势属^[25]。

皮肤共生微生物有 1 000 多种,其中,细菌包括放线菌门、硬壁菌门、变形菌门和拟杆菌门等;优势属为棒状杆菌属(*Corynebacterium*)、丙酸杆菌属(*Propionibacterium*)和葡萄球菌属;常见种是表皮葡萄球菌(*Staphylococcus epidermidis*)^[26];皮肤共生真菌优势属为马拉色霉属,其中球形马拉色霉(*Malassezia globosa*)、限制马拉色霉(*Malassezia restricta*)与合轴马拉色霉(*Malassezia sympodialis*)为优势种。同一个体不同部位的皮肤中的微生物多样性远远高于不同个体同一部位皮肤中的^[27],表明随着时间推移人体皮肤微生物组成会趋于稳定。

眼部共生微生物群落较少,主要分布在结膜和角膜上,而定殖于眼睑和睫毛的则被认为是皮肤微生物的一部分。眼睛表面主要定殖葡萄球菌、链球菌、丙酸杆菌(*Propionibacterium* spp.)和棒状杆菌(*Corynebacterium* spp.),因为眼泪中含有的抗菌素和细胞壁分解酶阻止了部分微生物的繁殖和定殖。Leger^[28]证明眼睛 MSM 乳房炎棒状杆菌(*Corynebacterium mastitidis*)能保护眼睛防御致病性白色念珠菌(*Candida albicans*)或假单胞菌绿脓杆菌(*Pseudomonas aeruginosa*)的感染,这表明眼睛结膜共生微生物具有调节眼睛免疫与防御的机制。

健康女性阴道共生微生物主要为细菌,优势属为乳酸杆菌属,其中,卷曲乳酸杆菌(*Lactobacillus crispatus*)是常见种。这些细菌产生的乳酸能够保护人体免受病原菌的感染^[29]。值得注意的是,诸如

阴道弧菌(*Atopobium vaginae*)、阴道加德纳菌(*Gardnerella vaginalis*)、动弯杆菌(*Mobiluncus* spp.)、大肠杆菌以及消化链球菌属、葡萄球菌属、链球菌属、拟杆菌属、梭菌属(*Clostridium*)和普雷沃菌属(*Prevotella*)等尽管也常常定殖于人体,但并非都是始终有益和不变的。因此,如何区分和界定所谓“正常”或“健康”的人体 MSM 群落、这些 MSM 与宿主人体的共生机制是什么,以及两者之间是如何互动与协同进化的,这些问题尚待深入系统探究。

2.2 动物 MSM 的多样性与分布

与人类相比,动物共生微生物具有更为丰富的物种多样性,特别是一些反刍动物和昆虫能长期与细菌、放线菌和真菌等共同进化,建立多样的共生关系,进而影响宿主的营养、代谢、生长、发育、寿命和演化等^[30-32]。

2.2.1 动物互惠共生细菌

近 10 年来人们应用高通量测序技术广泛探索了包括人类在内的灵长类动物、食肉动物、啮齿类动物、反刍动物、鸟和海洋动物的 MSM^[32-34]。动物,尤其是反刍动物的消化道是由宿主、共生微生物群落和生境构建的一个复杂的共生体系。反刍动物瘤胃定殖着种类繁多、数量巨大的共生细菌,主要包括:(1) 纤维素降解菌:白色瘤胃球菌(*Ruminococcus albus*)和黄色瘤胃球菌(*Ruminococcus flavefaciens*)等,以及产琥珀酸丝状杆菌(*Fibrobacter succinogenes*)和溶纤维丁酸弧菌(*Butyrivibrio fibrisolvens*);(2) 淀粉降解菌:牛链球菌(*Streptococcus bovis*)、嗜淀粉瘤胃杆菌(*Ruminobacter amylophilus*)和普雷沃菌(*Prevotella* spp.);(3) 蛋白质降解细菌:瘤胃雷沃菌(*P. ruminicola*)、溶纤维丁酸弧菌及嗜淀粉瘤胃杆菌;(4) 脂肪降解细菌:厌氧弧菌(*Anaerovibrio lipolytica*);(5) 乳酸降解菌:埃氏巨球菌(*Megasphaera elsdenii*)和 *Selenomonas ruminantium*^[34-36]。牦牛(*Bos grunniens*)肠道 MSM 丰富多样,大多数为厚壁菌门、拟杆菌门和变形菌门;各肠段中定殖的大部分

厌氧菌来自消化链球菌科(*Peptostreptococcaceae*)、普雷沃菌科(*Prevotellaceae*)、黄杆菌科(*Flavobacteriaceae*)、毛螺菌科(*Lachnospiraceae*)和琥珀酸弧菌科(*Succinivibrionaceae*);盲肠中,瘤胃球菌科、拟杆菌科和 *Muribaculaceae* 的相对多度显著高于其他肠段,拟杆菌属是盲肠中的优势属;小肠的 MSM 群落结构与盲肠的不同^[34]。事实上,反刍动物胃肠道 MSM 的定殖在出生时就开始了。Yeoman 等^[35]测定了出生后 21 d 内犊牛胃肠道的内容和粘膜刮擦物,以及同时采集的母体初乳、乳房皮肤和阴道刮擦物中微生物多样性状况,观测到不同解剖位置的胃腔和胃粘膜之间的微生物群落存在差异,母体阴道、皮肤和初乳中的微生物群落也存在差异:出生后前几天开始大多数犊牛样本中细菌的 α 多样性逐渐增加;46%的犊牛胃肠道腔微生物和 41%的胃肠道粘膜微生物至少在一个母体源中被观察到,其中大多数与乳房皮肤上的微生物相同;阴道内有许多常见的分解纤维素的瘤胃细菌和产甲烷的古菌,这表明阴道共生细菌在瘤胃发育和成年动物营养过程中的潜在作用。

Le 等^[37]首次研究了野生鱼苗肠道菌群,发现梭菌目在兔鱼(*Siganus guttatus*)鱼苗肠道中占主导地位,认为在地理上和时间内兔鱼肠道菌群的变化是有限的,有强烈的迹象表明存在核心菌群微生物组。在 100%和 99%的个体中分别发现了 5 个和 15 个操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU),表明该阶段由于鱼-微生物互作和微生物-微生物互作的共同作用,肠道菌群受到强烈的选择。最近,从中国台湾南部南湾海绵体匀浆中分离到 606 株细菌和 94 株放线菌,其中具有较高抗菌活性的 51 株可培养菌中,放线菌占 62% [链霉菌 30 株,小单孢菌(*Micromonospora* sp.)和短杆菌(*Brevibacterium* sp.)各 1 株]^[38]。

作为陆地物种多样性最丰富的昆虫,其 MSM 倍受关注。众多研究表明,食叶甲虫、白蚁、蚜虫、蝗虫、烟粉虱、叶蝉、粉蚧和木虱等植食性

昆虫的体表、体腔、消化道、肠道、中肠、后肠、淋巴、脂肪体和储菌器等定殖着大量的细菌和放线菌^[39-41]。Ali 等利用纤维素捕集器从白蚁(*P. hypostoma*)肠道中分离到 33 种不同的细菌^[39]。海灰翅夜蛾(*Spodoptera littoralis*)肠道内定殖着蒙特氏肠球菌(*Enterococcus mundtii*)等^[42]。褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)体内的共生细菌有变形菌门、厚壁菌门、放线菌门和拟杆菌门共 18 个 OTU,包括杀雄菌(*Arsenophonus* sp.)和沃尔巴克氏菌(*Wolbachia* sp.)等^[40]。柑橘木虱(*Diaphorina citri*)和柑橘粉虱(*Dialeurodes citri*)可与 *Portiera* sp.、沃尔巴克氏菌、*Cardinium* sp.和 *Rickettsia* sp.形成共生体系^[41]。蚜虫体内定殖着 *Buchnera aphidicola*, *Sulcia muelleri* 是与叶蝉、沫蝉和蜡蝉等专性内共生细菌^[43-44]。除 *Sulcia* 和 *Vidania* 之外,还有 *Sodalis*、沃尔巴克氏菌属和 *Rickettsia* 的另外 3 种细菌是蜡蝉亚目祖先的共生细菌^[45]。毛迎新等^[46]采用 Illumina HiSeq 技术对赤壁、大悟、武汉、咸安和英山 5 个茶园小贯小绿叶蝉地理种群的成虫共生细菌进行测定分析,共注释到 41 门 116 纲 197 目 272 科 372 属 105 种,优势属为盐单胞菌属(*Halomonas*)、希瓦氏菌属(*Shewanella*)和沃尔巴克氏菌属。Lin 等^[47]则比较系统和全面地比较了不同发育阶段的卷叶象甲成虫、卷叶和土壤中定殖的细菌和真菌的物种多样性及其分布特征。该工作为继续深入探究昆虫与微生物的共生机制和演化提供了重要依据。从成年蜜蜂和不同基质(花粉和蜂蜜储存、垃圾颗粒和耳垢)中分离多株放线菌^[48],尤其是从黄墩蚁(*Lasius flavus*)头部分离具有抗真菌活性的放线菌新种 *Streptomyces lasii* sp. nov. 5H-CA11T^[49]的工作,为今后进一步研究其生理生态功能、挖掘新的抗生物质和其他新的次生代谢物质提供了新的种质资源。

动物 MSM 在宿主的营养、代谢、生长、发育、免疫和健康中发挥关键作用。反刍动物可利用肠道 MSM 通过发酵难消化的纤维素和半纤维素而产生

养分、抗生素、维生素和能量,以有助于其自身的营养与健康^[31,50-51]。采用微生物宏基因组、挥发性脂肪酸(volatile fatty acid, VFA)的定量分析方法与qPCR,揭示了反刍动物出生时瘤胃中活跃菌群的定殖;在没有固体饮食的情况下,从出生第1周就观察到活性复合物碳水化合物发酵剂和具有甲基辅酶M还原酶活性古菌的定殖;整合微生物宏基因组学和宿主转录组学发现仅有26%的mRNA转录,46%的miRNAs对VFA有应答,而其他的是个体源性的,其中1个宿主基因组与VFA呈正相关,而另外2个宿主基因组和1个miRNA组件与VFA呈负相关;参与锌离子结合相关转录调控的8个宿主基因和5个miRNAs与由普氏杆菌、拟杆菌和瘤胃球菌组成的瘤胃细菌群相关^[52]。该结果揭示了一个高度活跃的早期微生物群落,其在细胞水平上调节新生犊牛的瘤胃发育,而miRNAs可能协调这些宿主与微生物的互作;而细菌驱动的转录调控可能在早期瘤胃发育中通过miRNA发挥作用。另外,无菌状态或抗生素治疗导致黑腹果蝇*Drosophila melanogaster*运动行为亢奋,在没有肠道微生物的情况下,增加的行走速度和日常活动可以通过短乳杆菌(*Lactobacillus brevis*)等特定细菌的单定殖得到拯救;来自短乳杆菌的细菌酶木糖异构酶可以通过调节果蝇的糖代谢来主导微生物定殖的运动效应^[53]。这些发现揭示了肠道菌群在调节运动中的作用。食叶甲虫(*Cassida rubiginosa*)前肠有2个器官用于储藏*Candidatus Stammera capleta*,该细菌的果胶消化基因能分解甲虫不能消化的植物叶片,后者可从细菌分解物中获得氨基酸和维生素等^[54]。从植食性昆虫肠道获得的各种多糖降解细菌产生的酶可降解宿主不能消化的植物成分;而斯氏按蚊(*Anopheles stephensi*)肠道菌群能促进真菌对宿主的杀灭。因此,今后在防治害虫过程中可构建利用MSM的新策略。

然而,动物MSM群落与物种多样性及其功能受宿主、环境、食物和季节等因素的影响。反刍动

物瘤胃MSM多样性在宿主个体间存在差异,这可能是营养成分、pH、转运速率、宿主生理和免疫细胞群的局部变化以及宿主上皮细胞与共生细菌之间的不同相互作用造成的^[55]。不管给动物饲喂什么饲料,厚壁菌门可能是高谷物饮食中的优势门,而拟杆菌门是干草饮食的优势门,两者的相对丰度都在80%左右,有时更多;无论是饲喂精饲料还是饲喂干草的断奶小牛肠道的厚壁菌门、拟杆菌门、放线菌门和变形菌门的细菌均是最多^[56]。Hu等^[57]发现以主食干叶的冬季和春季的濒危森林麝肠道微生物多样性大于主食鲜叶的夏季和秋季;优势门是厚壁菌门和拟杆菌门,其核心细菌类群主要包括(共有的OTU 94%)厚壁菌门的37个分类单元和拟杆菌门的6个分类单元,并在不同季节相对稳定;与食用干叶的季节相比,食用鲜叶季节的厚壁菌门与拟杆菌门的比值有所下降,但四季中优势属的多度变化不显著。可见,动物MSM的物种多样性与群落结构、定殖特点与机制有待深入探究。

2.2.2 动物互惠共生真菌

与动物共生细菌相比,动物共生真菌的研究尚不够全面、系统和深入。尽管我们对反刍动物瘤胃共生真菌物种多样性、群落结构与功能的认识远不如对瘤胃共生细菌的了解,对厌氧真菌的大部分活动和代谢仍然未知,但这种状况正在悄然改变。与动物共生细菌类似,当前动物共生真菌的研究多集中于反刍动物和昆虫的肠道共生真菌。已确定10余属和许多未培养类群的共生真菌,其中,棘孢霉属(*Spizellomyces*)是反刍动物重要的共生真菌属;瘤胃壶菌属(*Piromyces*)是草食动物最具代表性的肠道共生真菌属;新美鞭菌属(*Neocallimastix*)、瘤胃壶菌属(*Piromyces*)、盲肠鞭菌属(*Caecomyces*)、根囊鞭菌属(*Orpinomyces*)和厌氧鞭菌属(*Anaeromyces*)是绵羊、黄牛和山羊等瘤胃共生真菌属^[58-59],可能有另外25个新属存在于草食动物肠道中^[58]。几丁质测量和rRNA转录丰度表明厌氧真菌占瘤胃微生物群落的10%–20%^[60]。

动物胃肠道共生真菌能高效降解食物中的纤维素。厌氧真菌是已知的生物界中最有效的纤维降解菌之一,瘤胃共生真菌还具有淀粉和蛋白水解活性,这些共生厌氧真菌可提高饲料摄入量、饲料消化率、饲料效率、日增重和乳汁产量^[61-62]。昆虫肠道共生真菌不仅能影响宿主的行为、生长发育、繁殖和寿命,还通过扩大植食性昆虫的取食寄主范围来增大生态位。因此,人们对昆虫共生真菌的多样性也给予了关注。

关于昆虫共生真菌的研究多集中于植食性昆虫和植菌昆虫。经 ITS1 rDNA MiSeq 鉴定,定殖卷叶象甲(*Euops chinensis*)、卷叶和土壤中的真菌 7 门 19 纲 52 目 106 科 220 属,其中优势类群为散囊菌纲和粪壳菌纲;青霉属、拟青霉属(*Paecilomyces*)、念珠菌属(*Candida*)、曲霉菌属(*Aspergillus*)、短梗霉属(*Aureobasidium*)、正青霉属(*Eupenicillium*)和帚枝霉属(*Sarocladium*)为优势属;青霉、拟青霉、沙罗勒菌和念珠菌是卷叶和卷叶象甲的核心微生物;MSM 赫克青霉在卷叶和雌成虫的 5 个发育阶段都是一个独特的优势种,占相对丰度的 60%–90%;定殖卷叶象甲和卷叶的真菌以青霉菌属、念珠菌属、拟青霉属、砂菌属、立克次体属、沙雷菌属和寡养单胞菌属为主,其多样性低于未卷叶和土壤样品^[47]。蚁巢伞菌(*Termytomycetes* spp.)以及卷叶象甲的储菌器真菌赫克青霉(*Penicillium herquei*)均是植菌昆虫切叶蚁、食菌甲虫和白蚁的优势共生真菌,而蓝变真菌(*Leptographium qinlingensis*)与小蠹虫(*Dendroctonus* sp.)共生^[6]。从山杨楔天牛(*Saperda carcharias*)分离到 18 种子囊菌和 1 种担子菌,从该天牛定殖的木材中分离的 *Cadophora spadicis* 和伪尿囊菌(*Pseudeurotium bakeri*)则是最常见种^[63]。

2.3 植物 MSM 的多样性与分布

早在 19 世纪人们就开始研究植物共生微生物,甚至开始施用根瘤菌肥。进入 21 世纪以来,植物共生微生物研究与应用进展更加迅猛,特别是

在共生固氮微生物与菌根真菌等领域。

2.3.1 植物互惠共生细菌

植物共生细菌具有丰富的物种多样性,定殖于几乎所有已测定的植物体内,一种植物可分离数种至数百种,包括共生固氮细菌、联合固氮细菌、自生固氮细菌、光合细菌、根围促生细菌(plant growth-promoting rhizobacteria, PGPR)、叶围细菌、花围细菌、果围细菌和种围细菌等共生细菌及共生固氮放线菌、其他共生放线菌等。已报道的植物共生细菌 90 余属 1 000 余种。其中,根瘤菌 150 余种,这些根瘤菌不仅是豆科植物的专性共生细菌,有时也是其他非豆科植物的体内或根围的共生细菌^[6]。另外,根瘤中同时定殖着许多与根瘤菌不同的共生细菌。例如,红车轴草根瘤中还定殖了其他 12 种细菌;大豆根瘤内同时定殖有枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis*)和慢生大豆根瘤菌(*Bradyrhizobium japonicum*),而这些细菌能促进植物生长,这同时也表明一定条件下细菌与细菌可以构建互惠共生体系。分离于甘草根瘤的共生细菌中,几乎所有中慢生根瘤菌属的菌株都能与供试的乌拉尔甘草和光果甘草形成根瘤并有效固氮,为优势共生细菌;而根瘤菌属和中华根瘤菌属与这两种甘草的结瘤固氮能力是随机且不稳定的,为偶然共生细菌^[64]。Kang 等^[65]分析了苜蓿根瘤菌的表型、遗传多样性和共生分化特点,认为根瘤菌基因组结构和功能的差异,以及在较小程度上的环境多样性,有助于解释供试菌株的多样性。Dinnage 等^[66]使用代谢组学编码方法,对澳大利亚西南部 30 万 km² 范围内 72 棵不同大小的金合欢树(*Acacia acuminata*)的根瘤菌进行了定量研究,并采用 16S rRNA 基因精确的遗传变异,在一个控制了气候和当地土壤特征的二项式多变量统计框架中模拟根瘤菌多样性,发现树体越大的树根区土壤中具有更丰富的根瘤菌遗传多样性。

柑橘根围细菌具有较高的多样性,尽管样地不

同, 蜡样芽孢杆菌(*Bacillus cereus*)、分枝杆菌(*B. mycoides*)、粗枝芽孢杆菌和苏云金芽孢杆菌是数量最多的 4 种^[67]。从山东生姜根内和根区土壤分离获得拮抗青枯劳尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)的 PGPR 有 45 株, 其中 4 个假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)菌株和 4 个芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)菌株抑制能力最强^[68]。Llacsá 等^[69]对黄花风铃木(*Tabebuia chrysantha*)和黄钟木(*Tabebuia billbergii*)根围真菌和细菌的多样性进行了分析, 发现黄钟木上的真菌以球囊菌门(56%)和子囊菌门(39%)最为丰富, 细菌则以厚壁菌门(19%)最为丰富, 其次是放线菌门(15%)和变形菌门(9%); 黄花风铃木的根围中则分别是子囊菌门(98%)、变形杆菌门(17%)和放线菌门(12%); 黄花风铃木共生真菌和细菌种和属的多样性显著高于黄钟木的; 宏基因组分类鉴定揭示了黄花风铃木 546 种细菌和 147 种真菌的基因组序列与黄钟木 154 种细菌和 122 种真菌具有同源性。

2.3.2 植物互惠共生放线菌

弗兰克氏菌属(*Frankia*)是最为典型的共生固氮放线菌。该属放线菌广泛分布, 与非豆科植物根系共生形成根瘤而固氮。采用 9 种选择培养基从黑荆芥(*Nepeta cataria*)共分离到 3 门 12 目 36 属 109 种共生细菌, 其中放线菌是含 7 目的门级优势类群^[70]。近年来, 采用多相法分类鉴定的研究不断有新种报道。从泰国曼谷采集的阿玛路(*Phyllanthus amarus*)叶中获得放线菌新种 *Nonomuraea phyllanthi*^[71]; 从泰国 Chantaburi 省 Khao Khitchakut 区印度橡树根分离放线菌新种 *Barringtoniae* sp. GKU 128T^[72]; 从云南西双版纳热带雨林土壤分离一株具有产碱性纤维素酶能力的嗜热、嗜碱放线菌 (*Streptomyces thermoalkaliphilus* sp. nov. 4-2-13T)^[73]。可见, 随着调查范围的不断扩大, 新的 MSM 种质资源会越来越多。

Gohain 等^[74]估测了印度阿萨姆邦的常绿森林保护区——长臂猿野生动物保护区、卡兹兰加国家公园和东北生态公园的 6 种药用植物余甘子

(*Embllica officinalis*)、诃子(*Terminalia chebula*)、阿江榄仁(*Terminalia arjuna*)、咖喱树(*Murraya koenigii*)、蛇根木(*Rauwolfia serpentina*)和印楝(*Azadirachta indica*)夏季和冬季的根、茎叶组织中共生放线菌的遗传多样性($n=120$), 夏季和冬季 3 个样地均以链霉菌属为优势属(分离率 77%), 印楝、蛇根木和余甘子的共生放线菌 Shannon 和 Simpson 多样性指数分别为 1.50 和 0.78、1.47 和 0.86、0.98 和 0.35, 以长臂猿野生动物保护区的放线菌群落最为丰富(0.86 和 0.56)。最近从青岛城阳区盐碱地、湿地和工业污染区的优势植物根内及其根围共分离到链霉菌属、诺卡氏菌属(*Nocardia*)和小单胞菌属(*Micromonospora*)这 3 属共 283 株, 以湿地的数量最多, 均为根围土中的数量>根内的, 其中链霉菌属占总数的 77%, 并筛选获得 7 种具有拮抗植物病原真菌活性和促进植物生长效应的共生链霉菌^[75]。可见, 不同生境 MSM 多样性存在差异, 而且可能分离到具有不同生理生态效能的菌种, 这在今后的研究中应给予足够的关注。

2.3.3 植物互惠共生真菌

AMF、ECMF、ERMF 和 OMF 等菌根真菌是最重要的植物共生真菌, 其中约 2 万种 ECMF 只能定殖于 6 000 余种木本植物^[3], 而 314 种 AMF (<http://www.amf-phylogeny.com>, 2019 年 5 月 30 日)可与 20 余万种植物的根系共生, 并不断有新种报道^[76-77]。近年来, 不同生境菌根真菌物种多样性与群落结构特征备受关注。宁楚涵等^[78]从青岛佳沃蓝莓基地采集暖棚、冷棚和露地 3 种方式栽培的 9-10 年树龄的“蓝丰”“奥尼尔”和“公爵”蓝莓的根系及根区土样, 分离鉴定 AMF 5 属 11 种, 其中以暖棚栽培处理的菌种数量最多, “蓝丰”根区土壤中分布的属种最多。从克什米尔谷地、斯利那加、甘达巴尔、巴拉穆拉和苏皮安地区的苹果、梨和樱桃根围共分离 AMF 222 个菌株^[79]。特别是高通量测序技术大大推动了该领域的工作。Unuk 等^[80]从 24 个根样得到 ECMF 3 753 个 OTU, 鉴定到属和

种分别为 2 772 (74%)和 2 150 (57%)。ECMF 种丰富度在中纬度地区,特别是在北半球温带森林和地中海生物群落中达到高峰^[81-82]。魏松坡等^[83]利用形态学结合高通量测序调查了太行山片麻岩区栓皮栎(*Quercus variabilis*) ECMF 种类与分布状况,共划分出 18 种栓皮栎外生菌根形态类型,获得 394 个 OTU,隶属于 11 目 23 科 30 属。

角担菌属(*Ceratobasidium*)、红菇属(*Russula*)、蜡壳菌属(*Sebacin*)、胶膜菌属(*Tulasnella*)、块菌属(*Tuber*)、盘菌属(*Peziza*)和 *Tricharina* 等多种担子菌与子囊菌属于 OMF^[4]。Izuddin 等^[84]用 OMF 诱饵法成功地检测到 4 种附生植物中有 3 种存在 OMF。杨前宇^[85]从 11 种兰属(*Cymbidium*)植物中共分离到 1 450 株 OMF,属于 22 个 OTU,分布在胶膜菌科(*Tulasnellaceae*)、角担菌科(*Ceratobasidiaceae*)和蜡壳耳科(*Sebacinaceae*)中;从 41 种石斛属(*Dendrobium*)中分离到 1 434 株 OMF,属于 48 个 OTU,分布在胶膜菌科、角担菌科和蜡壳耳科中;并筛选获得具有促进兰科植物根状茎和幼苗生长作用的菌根真菌各 6 株。从杜鹃科和尖苞树科的多属植物毛根分离的 *Rhizoscyphus ericae* aggregate 是一类既可作为植物内生真菌,又是 ERMF 及白桦科、壳斗科、松科和杨柳科的 ECMF^[6]。*Hyaloscypha melinii* 是从中欧引进的一种新的根系共生菌种, Fehrer 等^[86]确认 *Cadophora finlandica* 和 *C. paucisporum* 为同一种,并建议了 *Hyaloscypha* 属内 4 个新组合,还首次报道了 *Hyaloscypha bicolor* 外产孢现象。

DSE 大多属于子囊菌。然而关于 DSE 的分类地位、系统发育和演化尚需深入研究。谢玲^[87]从广西大石围天坑群和 5 个甘蔗主栽区甘蔗根围分离到 94 株 DSE,将产孢的 38 株鉴定为 19 属 32 种,其中新种 8 个。从甘肃安西极旱荒漠国家自然保护区的 5 种典型荒漠植物根围分离 DSE 10 属 19 种^[88]。

属于子囊菌的哈茨木霉、绿色木霉(*Trichoderma viride*)和绿木霉(*Trichoderma virens*)

等能定殖根系形成互惠共生体。将从巴西红树林沉积物中分离的 13 株木霉鉴定为棘孢木霉(10)、哈茨木霉(2)和长枝木霉(1)^[89]。Dou 等^[90]从森林、草地、湿地和农业等生境分离 3 999 株木霉,鉴定出 50 种,其中哈茨木霉分布最广;木霉主要分布于吉林省和黑龙江省,青海省最少,因此认为中国的森林和低海拔区域的木霉物种多样性最丰富。

隶属于子囊菌的多种白僵菌(*Beauveria* spp.)和绿僵菌(*Metarhizium* spp.)既是昆虫的病原真菌又是植物的共生真菌。球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)能侵染玉米、棉花、番茄、菜豆和大豆等植株的茎叶、种子和根系等;罗伯茨绿僵菌(*Metarhizium robertsii*)可侵染草类根系,其他一些种类则定殖根围^[6]。Chen 等^[91]从高黎贡山海拔 600–3 800 m 的 7 个植被类型中分离到 11 种,其中 *B. bassiana* 和 *B. pseudobassiana* 为优势种,*Beauveria baoshanensis* sp. nov.和 *B. yunnanensis* sp. nov.为新种;*B. malawiensis* 和 *B. rudraprayagi* 为新记录种;他们认为白僵菌广泛分布于 6 个植被类型,而海拔最高的植被类型中则无分布。最近, Korosi 等^[92]从澳大利亚新南威尔士州和维多利亚州 8 个葡萄园的土壤中鉴定到 3 种白僵菌和 6 种绿僵菌。

印度梨形孢为担子菌门层菌纲腊壳耳目梨形孢属的一种丝状植物共生真菌,目前仅 1 种,可与蕨类植物、苔藓植物、裸子植物和被子植物等建立共生关系^[93]。

麝香霉属于子囊菌,已分离麝香霉属(*Muscodor*) 12 种,广泛定殖于中美洲、南美洲、东南亚和澳大利亚的热带木本植物、藤本植物和草本植物的茎叶内,可产生挥发性化合物,其中白色麝香霉(*Muscodor albus*)分布广泛。Pena 等^[94]从药用植物 *Schinus terebinthifolius* 中分离到新种 *Muscodor brasiliensis* sp. nov.。

香柱菌即子囊菌门核菌纲肉座菌目麦角菌科香柱菌属(*Epichloe*)及其无性态 *Neotyphodium* 的真

菌, 已报道的近 40 余种。香柱菌只定殖于禾本科早熟禾亚科 20 余属草本植物的茎、叶、花和种子等, 可垂直传播。

树状多节孢(*Nodulisporium sylviforme*)、链格孢(*Alternaria* spp.)、头孢菌(*Cephalosporium* spp.) 和小孢拟盘多毛孢(*Pestalotiopsis microspora*)等是红豆杉属(*Taxus*)、落羽杉(*Taxodium distichum*)、榧树(*Torreya grandifolia*)、榛子(*Corylus heterophylla*) 和瓦勒迈杉(*Wollemia nobilis*)等的共生真菌, 后者是优势种, 这些真菌能产生紫杉醇及其衍生物^[6]。

分子数据表明, 即使在一株植物中也能定殖着数百种真菌^[95], 据此可推测其他共生真菌至少百万种。张鑫^[96]从蛇足石杉(*Huperzia serrata*)分离到 10 属 37 株共生真菌。阿依佳玛丽·依玛尔从核桃(*Juglans regia*)根、干茎、叶和果共分离到 5 纲 10 目 10 科 39 属 1 035 株共生真菌^[97]。有研究者自梯牧草(*Phleum pratense*)分离的真菌绝大多数为子囊菌, 还分离到 2 株担子菌和 3 株卵菌, 最常见的为 *Alternaria alternata*、*Microdochium bolleyi* 和 *Epicoccum nigrum*, 其中前者的遗传多样性较高, 而其余菌株遗传变异或遗传均质性较低^[98]。Alidadi 等^[99]从波斯橡树中首次分离到共生真菌 *Acremonium* sp.、*Coniochaeta* sp.、*Cytospora ribis*、腐皮镰孢(*Fusarium solani*)、三隔镰孢(*Fusarium tricinctum*)、*Neoetophoma samarorum* 和 *Tricothecium roseum*。从华石斛(*Dendrobium sinense*)中分离到 179 株 51 个 OTU 25 属, 其中叶点霉属(*Phyllosticta*)为优势属; 仅轮层炭壳属(*Daldinia*)广泛存在于华石斛根、茎和叶中, 18 个类群只分布于一种器官; 叶内的菌株数最多, 占 60%^[100]。从 3 个地区 4 个季节不同组织的马比木(*Nothapodytes pittosporoides*)中分离子囊菌 3 纲 9 目 31 属 1 037 株, 以秋季分离得最多, 其 Shannon 和 Simpson 指数高于其他季节^[101]。可见, 不同植物共生真菌的优势菌种不同, 而共生真菌于不同季节定殖的植物种类及器官组织也存在特异性^[102]。

因此, MSM 资源与多样性调查中可依据研究目的而区别对待。

2.4 真菌 MSM 的多样性与分布

在生物形成与演化的早期, 真菌与真菌、真菌与细菌、真菌与病毒等可能就已营共生生活, 这些共生关系的建立事实上比动植物与微生物的共生早得多, 直至各生物演化至今, 仍有相对数量的真菌与其他微生物共生, 在人类与动植物健康、农林牧渔业生产和生态系统过程中发挥作用。

2.4.1 与真菌共生的真菌

自然条件下, 某些种类的真菌与真菌之间也能建立共生关系。事实上, 地衣是由一种子囊菌和一种担子菌与绿藻或蓝藻共生构建的最古老的互惠共生体^[103], 而且同时可能还有其他共生的真菌和细菌参与其中, 这也是目前难以人工培养地衣的主要原因。ECMF 与 AMF、AMF 与 DSE 等, 这些不同种类的真菌可同时定殖同一条植物根系^[104-105]; 可可毛色二孢(*Lasiodiplodia theobromae*)与黑木耳(*Auricularia auricula*)间存在偏性共生关系^[106]; 银耳(*Tremella fuciformis*)与阿切尔炭团菌(*Hypoxyton archeri*)之间则是互惠共生。试验表明, 光壁无梗囊霉(*Acaulospora laevis*)、摩西斗管囊霉、幼套近明球囊霉(*Claroideoglobus etunicatum*)和变形球囊霉, 以及光壁无梗囊霉、摩西斗管囊霉和珠状巨孢囊霉(*Gigaspora margarita*)是促生防病的优良共生组合^[107]。可见, 真菌与真菌的共生研究不仅具有理论意义, 而且同时具有生态和经济价值。

2.4.2 与真菌共生的细菌

地衣型真菌与蓝细菌的共生是最古老、最典型的真菌与细菌的共生体系, 早在植物和动物起源之前就已存在。这些共生蓝细菌大多是念珠藻属(*Nostoc*), 其次是伪枝藻属(*Scytonema*)。真菌与蓝细菌之间尽管具有选择性, 但数种真菌可能经常与相同的蓝细菌菌株共生。因此, 共生的真菌与蓝细菌之间的相互识别、相互选择以及地衣共生体的形成机制是十分有意义的研究课题。虫霉目真菌新生

蚜虫痂霉(*Pandora neoaphidis*)菌丝体内定殖着醋酸钙不动杆菌(*Acinetobacter calcoaceticus*)^[108], 该发现为研究虫霉目真菌生物学功能的内生机制提供了依据。

菌根真菌可广泛地与多种细菌共生, 其中与根瘤菌、放线菌、PGPR 等在菌根围、菌丝围、真菌组织表面、细胞间隙或细胞内建立共生体系。为了从群落生态学的角度探索真菌与细菌的共生关系, 对外生菌根根尖进行了为期 3 年的采样, 并使用 454 个焦磷酸测序来鉴定外生菌根根尖内的细菌, 结果表明, 同一土壤区块内真菌群落组成对细菌群落组成的影响比样品年份或地点的影响更大, 伯克霍氏菌和根瘤菌的数量最多^[109]。Sakoda 等^[110]比较了土生空团菌(*Cenococcum geophilum*)定殖的日本黑松(*Pinus thunbergii*)根尖表面和根尖内部的细菌和放线菌群落, 发现菌根根表的细菌种类显著多于非菌根的对照, 菌根根表、菌根根内和非菌根的细菌群落结构均存在显著差异; 他们从根表和根内分离放线菌 762 株和 335 株, 这些菌株属于放线菌目 9 属; 根表分离的菌株中链霉菌属占 90%, 根内的 *Actinoallomurus* 属占 40%, 是一个相对较新的分类单元。AMF 摩西斗管囊霉与 PGPR 芽孢杆菌 M3-4 菌株、变形球囊霉与 M3-4 菌株、摩西斗管囊霉与 PGPR PS3-2, 以及变形球囊霉与 PGPR PS2-6 之间可构建良好的共生组合而发挥促生抗病作用^[111-112]。这些工作为今后研发真菌与细菌共生组合菌剂提供了依据。

自然界中其他种类的真菌也能与一定种类的细菌或放线菌共生。利用荧光原位杂交结合共聚焦激光扫描显微镜, Chen 等^[113]首次在 *Pandora neoaphidis* 中检测到共生细菌, 这些细菌中有 26 个 OTU 分类学上覆盖了细菌谱系中的 6 个类群, 其中大多数为 γ -变形菌门成员。为了推断共生细菌的垂直传播, 比较了它们在一个分离株的菌丝和原生分生孢子中的多样性。虽然 γ -变形菌门成员的出现频率高于其他类群, 但 Shannon 指数无

差异; 伊氏杀线真菌(*Esteya vermicola*)胞内定殖着隶属于 γ -变形菌门的细菌, 与施氏假单胞菌(*Pseudomonas stutzeri*)亲缘关系最近^[114]。有研究者从 *Odontotermes formosanus* 巢中分离到 43 株放线菌, 对不同形态的 23 株系统发育分析表明这些放线菌不属于单系群^[115]。这均表明与真菌共生的细菌同样具有较丰富的物种多样性, 值得深入探究。

2.5 其他 MSM 的多样性

如上所述, 自然条件下一些细菌与细菌间也存在奇特的共生关系。水蜡虫体内存在着一种细菌定殖于另一个细菌中的共生互补关系, 这种关系允许边缘基因转移, 可减慢基因退化的速度^[116]。土壤中分解纤维素的细菌与好氧的自生固氮菌共生, 后者可将固定的氮供给前者, 而前者可为后者提供有机酸作为碳源和能源物质, 从而两者相互促进。关于共生细菌的生物学特性、物种多样性及其构建共生体系的机制与效应值得深入探究。

3 互惠共生微生物的研究动向与展望

当前, MSM 的研究范围越来越广, 内容越来越深入。例如, 从群体、个体、共生体发育、细胞、超微结构、生理学、生物化学和基因水平等方面进行了较为深入和全面的研究^[6,117-119]。MSM 的功能多样, 其作用机制是多途径的。植物根系内生真菌能够利用寄主植物的光合产物, 表明植物与其内生真菌之间可能存在某种互惠共生的相互作用^[120], 这也正是将内生真菌归属为共生真菌的依据之一。根瘤菌和 AMF 在其各自与其寄主构建共生体之初, 二者均能产生脂质几丁寡糖(lipid chitooligosaccharide, LCO), 以启动与寄主的共生程序, 表明它们与寄主的分子识别机制大多是相近的。谢宪等^[121]观测到根系氧化物歧化酶、过氧化物酶、苯丙氨酸解氨酶和抗坏血酸氧化酶的基因表达呈缓慢上升趋势, 与真菌侵染模拟体系中的表达趋势一致, 表明该体系下 ECMF 分泌水溶性信号因子能有效地诱导寄主共生相关基因上调表达, 初步验证了信号传导模拟体系对研究 ECMF 早期信

号事件的可行性和有效性。木霉释放出多种挥发性有机化合物(volatile organic compound, VOC), 可能在种间通信识别互作中发挥作用。哈茨木霉、钩状木霉(*T. hamatum*)和毛簇木霉(*T. velutinum*)产生的 VOC 具有高度的物种依赖性; 哈茨木霉的 VOC 的释放量最大, 化合物类型最多样化, 其次是钩状木霉和毛簇木霉的^[122]。Nizam 等^[123]认为印度梨形孢侵染定殖早期共生阶段积累在质外体中的胞外生物活性核苷酸在真菌与根的互作中发挥着重要作用, 真菌衍生的酶可以修饰质外体代谢产物, 促进真菌的定殖。

蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)根对 LCO 的识别感知仅导致微弱的防御反应, 产生的活性氧很少; 而病原物则会触发活性氧暴发, 并激活寄主植物防御基因表达, 产生强烈的防御反应^[124]。Russo 等^[125]发现 TPLATE 启动子在根皮层的定殖细胞中被激活, 这些细胞的外观大小只是周围细胞的一半; 在 AMF 早期定殖的内皮层内发育的细胞板招募 TPLATE-绿色荧光蛋白加强了异位细胞分裂, 这表明 AMF 定殖过程中寄主激活了细胞分裂相关的机制。*Epichloe festucae* 系统地定殖于多年生黑麦草地上部并维持互利共生的相互作用。利用完全组装的 *E. festucae* 基因组和 EffectorP 产生了 141 个候选效应蛋白, Hassing 等^[126]分析了它们在植株和几种共生缺陷突变体中的基因组位置和表达谱, 发现候选效应因子与一类称为 MITEs 的转座因子之间存在关联, 但与 *E. festucae* 基因组的其他动态特征(如转座因子丰富的区域)无关; 3 种候选效应蛋白均具有功能信号肽功能, 其中两种蛋白可通过免疫印迹在细胞外培养基中检测到。可见, 对调控建立共生体系 AMF 效应蛋白的鉴定和功能表征, 将有助于理解 MSM 与植物共生机制中的生化互作机制。

然而, MSM 研究中尚存在一定难题。例如, 多数昆虫个体微小, 细菌分离培养困难, 研究其功能的难度更大; 众多瘤胃共生厌氧真菌不仅难以培

养, 而且缺乏基因组信息以及分析序列数据最佳的可操作的统一标准, 作为一个整体全面、系统和深入地了解瘤胃 MSM 仍面临诸多挑战; 植物共生放线菌分离培养也比较困难; 除了菌根真菌和 DSE 外, 由于缺乏相关测定技术或统一的测定评价体系, 目前很多研究并未测定 MSM (对植物或动物)的侵染定殖数量, 这对于评价 MSM 的接种效应、探究其作用机制和共生机制等研究方面缺乏数据链支撑; 一些 MSM 类群, 例如, DSE 的分类地位和分类系统尚未确定, 而针对 MSM 物种多样性与群落结构的研究, 目前大多只是局限于一定条件下部分生物 MSM 菌种的分离、培养与鉴定, 缺乏不同生态条件下, 特别是景观尺度下更多生物 MSM 物种多样性与群落结构特征的调查等。

(1) 应加大 MSM 物种多样性、群落结构与功能多样性研究范围的广度和深度, 在此基础上做好 MSM 的物种资源分离、鉴定和收集工作。

(2) 加强有关 MSM 系统发育、分类地位与分类系统的研究。例如, 目前亟待开展有关定殖植物体内非菌根真菌共生真菌(如 DSE 等)的系统发育、分类地位、分类系统等分类学和系统演化等研究。

(3) 深入系统地观测不同生物共生体构建与发育特征, 并在此基础上针对不同 MSM 的生物学特性, 特别是其自身的生长发育特点与定殖特征, 建立准确、方便、可行的分离与培养方法, 以及其定殖数量的检测方法等。例如, Oishi 等^[118]详细和全面地描述了昆虫-细菌共生系统中的共生器官与共生定殖过程, 该试验结果为进一步研究奠定了基础^[127]。

(4) 继续开发和完善 MSM 研究技术, 例如, 构建和完善高通量测序所获得分子种的统一标准体系, 采用培养与分子生物学方法相结合的研究手段, 采用组学、基因芯片、高分辨率的纳米级二次离子质谱法, 以及三维荧光原位杂交-相关的光和电子显微镜法结合基因表达数据来探究生物共生与共生体系演化的机制、共生体系的营养代谢、免

疫防御、抗药性、生长发育、环境适应、生理生态效应与作用机制等。Raes 教授和他的团队发现, 当涉及肠道细菌含量及其与健康的关系时, 不仅肠道细菌的比例比较重要, 而且它们的数量也比较重要, 该团队还证实他们开发出的一种新方法能够快速和准确地确定粪便样品中的细菌载量, 这种方法是通过对粪便样品中的细菌细胞平行开展微生物组测序和流式细胞计数, 即以每克样品中含有的细菌细胞数量而不是它们所占的比例进行表达的定量微生物组谱(quantitative microbiome profiling)^[128]。对分根的落叶松 *Larix occidentalis* 幼苗接种 3 种乳牛肝菌的孢子(*Suillus clintonianus*、*Suillus grisellus* 和 *Suillus spectabilis*)发现寄主植物能辨别这些 ECMF, 尽管其可任意选择其中之一, 并可获得相似的益处, 该寄主却抑制 *S. spectabilis* 的定殖^[129], 是什么原因和机制导致植物做出如此行为有待深入系统的探究。再如, 初步研究表明, 基于取食生态位, 蚂蚁肠道细菌群落有可能广泛趋同, 但现在看来, 专性共生细菌可能仅限于少数蚂蚁谱系^[130]。由于大多数蚂蚁是杂食性的, 目前证据表明, 蚂蚁取食专业化性的演化与其对养分供应肠道细菌的“投资”之间存在广泛和积极的正相关。Sapountzis 等^[131]和 Rubin 等^[132]分别研究了肠道细菌群落的两个标志性的蚂蚁类群——“栽培”真菌的切叶蚁与植物“保镖”*Pseudomyrmex* 的演化特征, 通过比较不同种类蚂蚁的肠道细菌, 发现蚂蚁肠道共生细菌存在趋同的迹象。然而, 蚂蚁与肠道微生物的互利共生过程中所表现的共生细菌群落的趋同现象究竟是原因还是结果, 值得探讨。

(5) 继续开展 MSM 应用基础与应用技术研究。Liu 等^[133]首次揭示了中国肥胖人群的肠道菌群组成, 分离到能抑制肥胖的肠道 MSM 多形拟杆菌(*Bacteroides thetaiotaomicron*), 并阐述了其对代谢物氨基酸水平的影响, 该研究结合队列人群、动物及临床干预等多层次证据, 证明多形拟杆菌有望成为新的益生菌研发靶点, 用于减肥药

物或食品研发, 该工作为未来针对中国人减肥药物的研究提供了全新的方向和候选菌株。

针对昆虫肠道共生微生物, 通过构建揭示和利用这些 MSM 物种多样性的发展策略, 研发作为具有工业用途的酶和原料的来源, 以及通过阻断其中的纤维素降解途径来开发生物杀虫剂等。针对植物与微生物共生体系, 可加大 AMF+DSE、AMF+PGPR 以及菌根真菌+其他共生真菌+共生细菌等共生组合菌剂的筛选、生理生态效应的评价与应用技术的开发等。

可以预见, 随着技术的进步与研究的深入, 可从更大范围获得更多的 MSM 新种, 挖掘出具有特殊功能或新颖代谢产物的物种, 为具有更大科学价值和开发意义的研究提供材料和技术基础。

REFERENCES

- [1] Wang L, Xiang MC, Liu XZ. Mutualistic mechanism between fungus-growing insects and symbiotic fungi[J]. *Mycosystema*, 2015, 34(5): 849-862 (in Chinese)
王琳, 向梅春, 刘杏忠. 植菌昆虫及共生真菌共生机制[J]. *菌物学报*, 2015, 34(5): 849-862
- [2] Wang SB, Qu S. Insect symbionts and their potential application in pest and vector-borne disease control[J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2017, 32(8): 863-872 (in Chinese)
王四宝, 曲爽. 昆虫共生菌及其在病虫害防控中的应用前景[J]. *中国科学院院刊*, 2017, 32(8): 863-872
- [3] Martin FM, Uroz S, Barker DG. Ancestral alliances: plant mutualistic symbioses with fungi and bacteria[J]. *Science*, 2017, 356(6340): eaad4501
- [4] Brundrett MC, Tedersoo L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity[J]. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1108-1115
- [5] Ning CH, Li WB, Liu RJ. Research advances in plant symbiotic actinomycetes[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(1): 256-266 (in Chinese)
宁楚涵, 李文彬, 刘润进. 植物共生放线菌研究进展[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(1): 256-266
- [6] Liu RJ, Wang L. *Biological Symbiotics*[M]. Beijing: Science Press, 2018 (in Chinese)
刘润进, 王琳. *生物共生学*[M]. 北京: 科学出版社, 2018
- [7] Goren A, Kovacevic M, McCoy J, et al. The microbiome in hair disorders[A]//França K, Lotti T. *Advances in Integrative Dermatology*[M]. John Wiley & Sons, 2019

- [8] Dickson RP, Erb-Downward JR, Martinez FJ, et al. The microbiome and the respiratory tract[J]. *Annual Review of Physiology*, 2016, 78: 481-504
- [9] The Integrative HMP (iHMP) Research Network Consortium. The integrative human microbiome project[J]. *Nature*, 2019, 569(7758): 641-648
- [10] McClements DJ. Feeding the world inside us: our gut microbiomes, diet, and health[A]/McClements DJ. *Future Foods: How Modern Science Is Transforming the Way We Eat*[M]. Cham: Copernicus, 2019. DOI: 10.1007/978-3-030-12995-8_7
- [11] Mitra R, Das L, Das SK. Gut microbiomes and their impact on human health[A]/Satyanarayana T, Johri BN, Das SK. *Microbial Diversity in Ecosystem Sustainability and Biotechnological Applications: Volume 1. Microbial Diversity in Normal & Extreme Environments*[M]. Singapore: Springer, 2019. DOI: 10.1007/978-981-13-8315-1_12
- [12] Hallen-Adams HE, Kachman SD, Kim J, et al. Fungi inhabiting the healthy human gastrointestinal tract: a diverse and dynamic community[J]. *Fungal Ecology*, 2015, 15: 9-17
- [13] Rothschild D, Weissbrod O, Barkan E, et al. Environment dominates over host genetics in shaping human gut microbiota[J]. *Nature*, 2018, 555 (7695): 210-215
- [14] Wilck N, Matus MG, Kearney SM, et al. Salt-responsive gut commensal modulates T_H17 axis and disease[J]. *Nature*, 2017, 551(7682): 585-589
- [15] Cervantes-Barragan L, Chai JN, Tianero MD, et al. *Lactobacillus reuteri* induces gut intraepithelial $CD4^+CD8\alpha\alpha^+$ T cells[J]. *Science*, 2017, 357(6353): 806-810
- [16] Byndloss MX, Olsan EE, Rivera-Chávez F, et al. Microbiota-activated PPAR- γ signaling inhibits dysbiotic enterobacteriaceae expansion[J]. *Science*, 2017, 357(6351): 570-575
- [17] Agus A, Planchais J, Sokol H. Gut microbiota regulation of tryptophan metabolism in health and disease[J]. *Cell Host & Microbe*, 2018, 23(6): 716-724
- [18] Gentile CL, Weir TL. The gut microbiota at the intersection of diet and human health[J]. *Science*, 2018, 362(6416): 776-780
- [19] Valles-Colomer M, Falony G, Darzi Y, et al. The neuroactive potential of the human gut microbiota in quality of life and depression[J]. *Nature Microbiology*, 2019, 4(4): 623-632
- [20] Bhushan B, Singh BP, Saini K, et al. Role of microbes, metabolites and effector compounds in host-microbiota interaction: a pharmacological outlook[J]. *Environmental Chemistry Letters*, 2019, 17(4): 1801-1820
- [21] Hebbandi Nanjundappa R, Ronchi F, Wang JG, et al. A gut microbial mimic that hijacks diabetogenic autoreactivity to suppress colitis[J]. *Cell*, 2017, 171(3): 655-667
- [22] Routy B, le Chatelier E, Derosa L, et al. Gut microbiome influences efficacy of PD-1-based immunotherapy against epithelial tumors[J]. *Science*, 2017, 359(6371): 91-97
- [23] Humphries A, Daud A. The gut microbiota and immune checkpoint inhibitors[J]. *Human Vaccines & Immunotherapeutics*, 2018, 14(9): 2178-2182
- [24] Zitvogel L, Ma YT, Raoult D, et al. The microbiome in cancer immunotherapy: diagnostic tools and therapeutic strategies[J]. *Science*, 2018, 359(6382): 1366-1370
- [25] Kumpitsch C, Koskinen K, Schöpf V, et al. The microbiome of the upper respiratory tract in health and disease[J]. *BMC Biology*, 2019, 17(1): 87
- [26] Kong HH, Oh J, Deming C, et al. Temporal shifts in the skin microbiome associated with disease flares and treatment in children with atopic dermatitis[J]. *Genome Research*, 2012, 22(5): 850-859
- [27] Huttenhower C, Gevers D, Knight R, et al. Structure, function and diversity of the healthy human microbiome[J]. *Nature*, 2012, 486(7402): 207-214
- [28] Leger TS. Why so many bacteria live on the surface of your eye[EB/OL]. (2019-06-22). <https://www.livescience.com/65774-bacteria-live-on-eye.html>
- [29] Dominguez-Bello MG, de Jesus-Laboy KM, Shen N, et al. Partial restoration of the microbiota of cesarean-born infants via vaginal microbial transfer[J]. *Nature Medicine*, 2016, 22(3): 250-253
- [30] Han B, Sivaramakrishnan P, Lin CCJ, et al. Microbial genetic composition tunes host longevity[J]. *Cell*, 2017, 169(7): 1249-1262.e13
- [31] Fung TC, Olson CA, Hsiao EY. Interactions between the microbiota, immune and nervous systems in health and disease[J]. *Nature Neuroscience*, 2017, 20(2): 145-155
- [32] Wu Q, Wang X, Ding Y, et al. Seasonal variation in nutrient utilization shapes gut microbiome structure and function in wild giant pandas[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2017, 284(1862): 20170955
- [33] Kreisinger J, Kropáčková L, Petřelková A, et al. Temporal stability and the effect of transgenerational transfer on fecal microbiota structure in a long distance migratory bird[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 50
- [34] Zhang LH, Jiang X, Li AY, et al. Characterization of the microbial community structure in intestinal segments of yak (*Bos grunniens*)[J]. *Anaerobe*, 2020, 61: 102115
- [35] Yeoman CJ, Ishaq SL, Bichi E, et al. Biogeographical differences in the influence of maternal microbial sources on the early successional development of the bovine neonatal gastrointestinal tract[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 3197
- [36] Huws SA, Creevey CJ, Oyama LB, et al. Addressing global ruminant agricultural challenges through understanding the rumen microbiome: past, present, and future[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 2161
- [37] Le D, Nguyen P, Nguyen D, et al. Gut microbiota of migrating wild rabbit fish (*Siganus guttatus*) larvae have

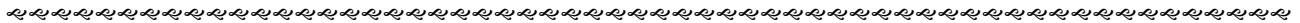
- low spatial and temporal variability[J]. *Microbial Ecology*, 2019. DOI: 10.1007/s00248-019-01436-1
- [38] Kuo J, Yang YT, Lu MC, et al. Antimicrobial activity and diversity of bacteria associated with Taiwanese marine sponge *Theonella swinhoei*[J]. *Annals of Microbiology*, 2019, 69(3): 253-265
- [39] Ali HRK, Hemed NF, Abdelaliem YF. Symbiotic cellulolytic bacteria from the gut of the subterranean termite *Pсамmotermes hypostoma* Desneux and their role in cellulose digestion[J]. *AMB Express*, 2019, 9(1): 111
- [40] Fan HW. The genomic analysis reveals the symbiotic relationship between the brown planthopper and its endosymbionts[D]. Hangzhou: Doctoral Dissertation of Zhejiang University, 2015 (in Chinese)
范海伟. 基因组学分析揭示褐飞虱与体内共生微生物的共生关系[D]. 杭州: 浙江大学博士学位论文, 2015
- [41] Sun XX, Shi PQ, Xu WM, et al. Endosymbiont detection and phylogeny of *Wolbachia* in *Diaphorina citri* and *Dialeurodes citri*[J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2016, 53(4): 772-781 (in Chinese)
孙秀新, 师沛琼, 许伟明, 等. 华南地区柑橘木虱与柑橘粉虱内共生菌检测及其 *Wolbachia* 共生菌的系统发育关系分析[J]. *应用昆虫学报*, 2016, 53(4): 772-781
- [42] Shao YQ, Chen BS, Sun C, et al. Symbiont-derived antimicrobials contribute to the control of the lepidopteran gut microbiota[J]. *Cell Chemical Biology*, 2017, 24(1): 66-75
- [43] Urban JM, Cryan JR. Two ancient bacterial endosymbionts have coevolved with the planthoppers (Insecta: Hemiptera: Fulgoroidea)[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2012, 12(1): 87
- [44] Koga R, Bennett GM, Cryan JR, et al. Evolutionary replacement of obligate symbionts in an ancient and diverse insect lineage[J]. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(7): 2073-2081
- [45] Michalik A, Szwedo J, Stroiński A, et al. Symbiotic cornucopia of the monophagous planthopper *Ommatidiotus dissimilis* (Fallén, 1806) (Hemiptera: Fulgoromorpha: Caliscelidae)[J]. *Protoplasma*, 2018, 255(5): 1317-1329
- [46] Mao YX, Tan RR, Wang YP, et al. Analysis of the bacterial diversity in adults of *Empoasca (Matsumurasca) onukii* based on 16S rDNA sequences[J]. *Plant Protection*, 2018, 44(3): 17-23,48 (in Chinese)
毛迎新, 谭荣荣, 王友平, 等. 基于 16S rDNA 序列的小贯小绿叶蝉共生细菌多样性研究[J]. *植物保护*, 2018, 44(3): 17-23,48
- [47] Lin B, Wang L, Hussain M, et al. Microbiota analysis revealed vertical transmission and microbial adjusting function of symbiotic fungus in the attelabid weevil fungiculture[J]. *Science China Life Science*, 2019, 62(12): 1717-1721
- [48] Cambroner-Heinrichs JC, Matarrita-Carranza B, Murillo-Cruz C, et al. Phylogenetic analyses of antibiotic-producing *Streptomyces* sp. isolates obtained from the stingless-bee *Tetragonisca angustula* (Apidae: Meliponini)[J]. *Microbiology*, 2019, 165(3): 292-301
- [49] Liu CX, Han CY, Jiang SW, et al. *Streptomyces lasii* sp. nov., a novel actinomycete with antifungal activity isolated from the head of an ant (*Lasius flavus*)[J]. *Current Microbiology*, 2018, 75(3): 353-358
- [50] Shapira M. Gut microbiotas and host evolution: scaling up symbiosis[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(7): 539-549
- [51] Kurilshikov A, Wijnenga C, Fu JY, et al. Host genetics and gut microbiome: challenges and perspectives[J]. *Trends in Immunology*, 2017, 38(9): 633-647
- [52] Malmuthuge N, Liang GX, Guan LL. Regulation of rumen development in neonatal ruminants through microbial metagenomes and host transcriptomes[J]. *Genome Biology*, 2019, 20(1): 172
- [53] Schretter CE, Vielmetter J, Bartos I, et al. A gut microbial factor modulates locomotor behaviour in *Drosophila*[J]. *Nature*, 2018, 563(7731): 402-406
- [54] Salem H, Bauer E, Kirsch R, et al. Drastic genome reduction in an herbivore's pectinolytic symbiont[J]. *Cell*, 2017, 171(7): 1520-1531.e13
- [55] Perea K, Perz K, Olivo SK, et al. Feed efficiency phenotypes in lambs involve changes in ruminal, colonic, and small-intestine-located microbiota[J]. *Journal of Animal Science*, 2017, 95(6): 2585-2592
- [56] Faniyi TO, Adegbeye MJ, Elghandour MMY, et al. Role of diverse fermentative factors towards microbial community shift in ruminants[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2019, 127: 2-11
- [57] Hu XL, Liu G, Li YM, et al. High-throughput analysis reveals seasonal variation of the gut microbiota composition within forest musk deer (*Moschus berezovskii*)[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1674
- [58] Paul SS, Bu DP, Xu JC, et al. A phylogenetic census of global diversity of gut anaerobic fungi and a new taxonomic framework[J]. *Fungal Diversity*, 2018, 89(1): 253-266
- [59] Edwards JE, Forster RJ, Callaghan TM, et al. PCR and omics based techniques to study the diversity, ecology and biology of anaerobic fungi: insights, challenges and opportunities[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1657
- [60] Elekwachi CO, Wang Z, Wu XF, et al. Total rRNA-seq analysis gives insight into bacterial, fungal, protozoal and archaeal communities in the rumen using an optimized RNA isolation method[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1814
- [61] Puniya AK, Salem AZM, Kumar S, et al. Role of live microbial feed supplements with reference to anaerobic

- fungi in ruminant productivity: a review[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2015, 14(3): 550-560
- [62] Saxena S, Sehgal J, Puniya A, et al. Effect of administration of rumen fungi on production performance of lactating buffaloes[J]. *Beneficial Microbes*, 2010, 1(2): 183-188
- [63] Linnakoski R, Kasanen R, Lasarov I, et al. *Cadophora margaritata* sp. nov. and other fungi associated with the longhorn beetles *Anoplophora glabripennis* and *Saperda carcharias* in Finland[J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2018, 111(11): 2195-2211
- [64] Li L. Diversity and phylogeny of rhizobia and endophytes isolated from *Glycyrrhiza* spp. nodules in northwestern China[D]. Yangling: Doctoral Dissertation of Northwest A&F University, 2011 (in Chinese)
李丽. 中国西北地区甘草根瘤内生细菌多样性和系统发育研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学博士学位论文, 2011
- [65] Kang WJ, Shi SL, Xu L. Diversity and symbiotic divergence of endophytic and non-endophytic rhizobia of *Medicago sativa*[J]. *Annals of Microbiology*, 2018, 68(5): 247-260
- [66] Dinnage R, Simonsen AK, Barrett LG, et al. Larger plants promote a greater diversity of symbiotic nitrogen-fixing soil bacteria associated with an Australian endemic legume[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107(2): 977-991
- [67] Labiadh M, Aidi R, M'hamdi B, et al. Occurrence and functional diversity of bacteria in rhizosphere of citrus trees infested by *Tylenchulus semipenetrans* in a citrus-growing area of Tunisia[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2019, 155(2): 475-488
- [68] Xu LJ, Tan SP, Xu L, et al. Survey of plant growth-promoting rhizobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of ginger and potato[J]. *Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science)*, 2017, 34(2): 85-89 (in Chinese)
徐丽娟, 谭树朋, 许琳, 等. 生姜和马铃薯根围促生细菌和丛枝菌根真菌的初步调查[J]. *青岛农业大学学报: 自然科学版*, 2017, 34(2): 85-89
- [69] Llacsa LX, Solis-Castro RL, Mialhe E, et al. Metagenomic analysis of the bacterial and fungal community associated to the rhizosphere of *Tabebuia chrysantha* and *T. billbergii*[J]. *Current Microbiology*, 2019, 76(9): 1073-1080
- [70] Liu YH, Wei YY, Mohamad OAA, et al. Diversity, community distribution and growth promotion activities of endophytes associated with halophyte *Lycium ruthenicum* Murr[J]. *3 Biotech*, 2019, 9(4): 144
- [71] Klykleung N, Yuki M, Kudo T, et al. *Nonomuraea phyllanthi* sp. nov., an endophytic actinomycete isolated from the leaf of *Phyllanthus amarus*[J]. *Archives of Microbiology*, 2020, 202(1): 55-61
- [72] Rachniyom H, Matsumoto A, Inahashi Y, et al. *Actinomadura barringtoniae* sp. nov., an endophytic actinomycete isolated from the roots of *Barringtonia acutangula* (L.) Gaertn[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2018, 68(5): 1584-1590
- [73] Wu H, Liu B, Ou XY, et al. *Streptomyces thermoalkaliphilus* sp. nov., an alkaline cellulase producing thermophilic actinomycete isolated from tropical rainforest soil[J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2018, 111(3): 413-422
- [74] Gohain A, Sarma RK, Debnath R, et al. Phylogenetic affiliation and antimicrobial effects of endophytic actinobacteria associated with medicinal plants: prevalence of polyketide synthase type II in antimicrobial strains[J]. *Folia Microbiologica*, 2019, 64(4): 481-496
- [75] Ning CH, Li WB, Zhang C, et al. Isolation and identification of antagonizing and growth-promoting actinobacteria colonized in plant roots and rhizosphere[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(10): 2024-2037 (in Chinese)
宁楚涵, 李文彬, 张晨, 等. 定殖植物根内和根围放线菌的分离鉴定及其体外抑菌促生效应[J]. *微生物学报*, 2019, 59(10): 2024-2037
- [76] Błazskowski J, Kozłowska A, Niezgodna P, et al. A new genus, *Oehlia* with *Oehlia diaphana* comb. nov. and an emended description of *Rhizoglossum vesiculiferum* comb. nov. in the Glomeromycotina[J]. *Nova Hedwigia*, 2018, 107(3/4): 501-518
- [77] Błazskowski J, Niezgodna P, Goto BT, et al. *Halonatospora* gen. nov. with *H. pansihalos* comb. nov. and *Glomus bareae* sp. nov. (Glomeromycota; Glomeraceae)[J]. *Botany*, 2018, 96(11): 737-748
- [78] Ning CH, Li WB, Yang XL, et al. Investigation on the root multiple symbionts and rhizosphere soil AM fungi of blueberry[J]. *Mycosystema*, 2018, 37(9): 1143-1153 (in Chinese)
宁楚涵, 李文彬, 杨小龙, 等. 蓝莓根系复合共生体及其根区土壤中 AM 真菌调查[J]. *菌物学报*, 2018, 37(9): 1143-1153
- [79] Summuna B, Sheikh PA, Gupta S, et al. Diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in pome and stone fruit orchards of north western himalayan state of Jammu & Kashmir[J]. *Indian Phytopathology*, 2019, 72(2): 343-350
- [80] Unuk T, Martinović T, Finžgar D, et al. Root-associated fungal communities from two phenologically contrasting silver fir (*Abies alba* Mill.) groups of trees[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 214
- [81] Tedersoo L, Bahram M, Pöhlme S, et al. Global diversity and geography of soil fungi[J]. *Science*, 2014, 346(6213): 1256688
- [82] Mello A, Balestrini R. Recent insights on biological and ecological aspects of ectomycorrhizal fungi and their

- interactions[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 216
- [83] Wei SP, Song YJ, Jia LM, et al. Diversity of ectomycorrhizal fungi associated with *Quercus variabilis* in gneissose area of taihang mountains[J]. *Mycosystema*, 2018, 37(4): 422-433 (in Chinese)
魏松坡, 宋怡静, 贾黎明, 等. 太行山片麻岩区栓皮栎外生菌根真菌多样性[J]. *菌物学报*, 2018, 37(4): 422-433
- [84] Izuddin M, Yam TW, Webb EL. Germination niches and seed persistence of tropical epiphytic orchids in an urban landscape[J]. *Journal of Plant Research*, 2019, 132(3): 383-394
- [85] Yang QY. Study on diversity of orchidaceae mycorrhizal fungi and its influence on orchid[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of Chinese Academy of Forestry, 2018 (in Chinese)
杨前宇. 兰科菌根真菌多样性研究及其对兰科植物的影响[D]. 北京: 中国林业科学研究院博士学位论文, 2018
- [86] Fehrer J, Réblová M, Bambasová V, et al. The root-symbiotic *Rhizoscyphus ericae* aggregate and *Hyaloscypha (Leotiomycetes)* are congeneric: phylogenetic and experimental evidence[J]. *Studies in Mycology*, 2019, 92: 195-225
- [87] Xie L. The species diversity and ecological function of dark septate endophytes in two ecosystems of Guangxi[D]. Nanning: Doctoral Dissertation of Guangxi University, 2018 (in Chinese)
谢玲. 广西两种生境深色有隔内生真菌多样性与生态功能研究[D]. 南宁: 广西大学博士学位论文, 2018
- [88] Zhang LL. Species diversity and drought resistance of dark septate endophytes in the rhizospheres of different plants in Anxi extreme arid desert[D]. Baoding: Master's Thesis of Hebei University, 2018 (in Chinese)
张琳琳. 安西极旱荒漠植物深色有隔内生真菌多样性及其耐旱性研究[D]. 保定: 河北大学硕士学位论文, 2018
- [89] Filizola PRB, Luna MAC, de Souza AF, et al. Biodiversity and phylogeny of novel *Trichoderma* isolates from mangrove sediments and potential of biocontrol against *Fusarium* strains[J]. *Microbial Cell Factories*, 2019, 18(1): 89
- [90] Dou K, Gao JX, Zhang CL, et al. *Trichoderma* biodiversity in major ecological systems of China[J]. *Journal of Microbiology*, 2019, 57(8): 668-675
- [91] Chen ZH, Chen K, Dai YD, et al. *Beauveria* species diversity in the Gaoligong Mountains of China[J]. *Mycological Progress*, 2019, 18(7): 933-943
- [92] Korosi GA, Wilson BAL, Powell KS, et al. Occurrence and diversity of entomopathogenic fungi (*Beauveria* spp. and *Metarhizium* spp.) in Australian vineyard soils[J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2019, 164: 69-77
- [93] Khalid M, Saeed-ur-Rahman, Huang DF. Molecular mechanism underlying *Piriformospora indica*-mediated plant improvement/protection for sustainable agriculture[J]. *Acta Biochimica et Biophysica Sinica*, 2019, 51(3): 229-242
- [94] Pena LC, Jungklaus GH, Savi DC, et al. *Muscodor brasiliensis* sp. nov. produces volatile organic compounds with activity against *Penicillium digitatum*[J]. *Microbiological Research*, 2019, 221: 28-35
- [95] Kovalchuk A, Mukrimin M, Zeng Z, et al. Mycobiome analysis of asymptomatic and symptomatic Norway spruce trees naturally infected by the conifer pathogens *Heterobasidion* spp.[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2018, 10(5): 532-541
- [96] Zhang X. Isolation and identification of endophytic fungi and chemical constituents of *Cercospora lagenariae*[D]. Beijing: Master's Thesis of Beijing University of Chinese Medicine, 2018 (in Chinese)
张鑫. 蛇足石杉内生真菌的分离鉴定及菌株 *Cercospora lagenariae* 化学成分研究[D]. 北京: 北京中医药大学硕士学位论文, 2018
- [97] A Yijiamali•Yi Maer. Diversity and antimicrobial activity of metabolites of endophytic fungi isolated from *Juglans regia* L.[D]. Yangling: Master's Thesis of Northwest A&F University, 2017 (in Chinese)
阿依佳玛丽•依玛尔. 核桃内生真菌多样性及高活性菌株代谢产物抑菌活性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2017
- [98] Przemieniecki SW, Damszel M, Kurowski TP, et al. Identification, ecological evaluation and phylogenetic analysis of non-symbiotic endophytic fungi colonizing timothy grass and perennial ryegrass grown in adjacent plots[J]. *Grass and Forage Science*, 2019, 74(1): 42-52
- [99] Alidadi A, Kowsari M, Javan-Nikkhah M, et al. New pathogenic and endophytic fungal species associated with Persian oak in Iran[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2019, 155(3): 1017-1032
- [100] Chai XL, Song XQ, Zhu J. Diversity of endophytic fungi isolated from *Dendrobium sinense* with different culture media and their antimicrobial activities[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2018, 39(1): 137-144 (in Chinese)
柴晓蕾, 宋希强, 朱婕. 华石斛内生真菌组织分布特点及其抑菌活性[J]. *热带作物学报*, 2018, 39(1): 137-144
- [101] Qiao LJ. A study on diversity of endophytic fungi from *Nothapodytes pittosporoides* in Guizhou province[D]. Guiyang: Master's Thesis of Guizhou University, 2017 (in Chinese)
谯利军. 贵州马比木内生真菌的多样性研究[D]. 贵阳: 贵州大学硕士学位论文, 2017
- [102] Wang LX, Ren LL, Li CC, et al. Effects of endophytic fungi diversity in different coniferous species on the

- colonization of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae)[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 5077
- [103] Spribille T, Tuovinen V, Resl P, et al. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens[J]. *Science*, 2016, 353(6298): 488-492
- [104] Chen YL, Brundrett MC, Dell B. Effects of ectomycorrhizas and vesicular-arbuscular mycorrhizas, alone or in competition, on root colonization and growth of *Eucalyptus globulus* and *E. urophylla*[J]. *New Phytologist*, 2000, 146(3): 545-556
- [105] Tian M, Li M, Liu RJ. Colonization features of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytic fungi in roots of cucumber plants in protected cultivation[J]. *Mycosystema*, 2015, 34(3): 402-409 (in Chinese)
田蜜, 李敏, 刘润进. 设施栽培黄瓜根内 AMF 与 DSE 结构发育特征[J]. *菌物学报*, 2015, 34(3): 402-409
- [106] Song TT, Cai WM, Jin QL, et al. Identification of a symbiotic fungus of bag-cultured *Auricularia auricula* and preliminary studies on its symbiotic effect[J]. *Microbiology China*, 2014, 41(4): 614-620 (in Chinese)
宋婷婷, 蔡为明, 金群力, 等. 一种袋栽黑木耳共生菌的鉴定及其共生效应初步研究[J]. *微生物学通报*, 2014, 41(4): 614-620
- [107] Wang WH, Xu L, Liu RJ. Effects of combined inoculation with various arbuscular mycorrhizal fungi on plant resistance to root-knot nematode disease in cucumber[J]. *Mycosystema*, 2017, 36(7): 1010-1017 (in Chinese)
王维华, 许琳, 刘润进. 不同 AMF 组合提高黄瓜抗根结线虫效果的比较[J]. *菌物学报*, 2017, 36(7): 1010-1017
- [108] Chen XB. Studies on the biological diversity of bacterial symbionts in *Pandora neoaphidis* (Entomophthorales)[D]. Hangzhou: Master's Thesis of China Jiliang University, 2014 (in Chinese)
陈相波. 新蚜虫病菌(虫霉目)共生细菌多样性研究[D]. 杭州: 中国计量学院硕士学位论文, 2014
- [109] Nguyen NH, Bruns TD. The microbiome of *Pinus muricata* ectomycorrhizae: community assemblages, fungal species effects, and *Burkholderia* as important bacteria in multipartnered symbioses[J]. *Microbial Ecology*, 2015, 69(4): 914-921
- [110] Sakoda S, Aisu K, Imagami H, et al. Comparison of Actinomycete community composition on the surface and inside of Japanese Black Pine (*Pinus thunbergii*) tree roots colonized by the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum*[J]. *Microbial Ecology*, 2019, 77(2): 370-379
- [111] Tan SP, Sun WX, Liu RJ. Combination of *Glomus* spp. and *Bacillus* sp. M3-4 promotes plant resistance to bacterial wilt in potato[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2015, 45(6): 661-669 (in Chinese)
谭树朋, 孙文献, 刘润进. 球囊霉属真菌与芽孢杆菌 M3-4 协同作用降低马铃薯青枯病的发生及其机制初探[J]. *植物病理学报*, 2015, 45(6): 661-669
- [112] Liu DY, Li M, Sun WX, et al. Mechanism of increasing resistance of cucumber plants to Fusarium wilt disease by combined inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2017, 47(6): 832-841 (in Chinese)
刘东岳, 李敏, 孙文献, 等. AMF+PGPR 组合提高黄瓜抗枯萎病的作用机制[J]. *植物病理学报*, 2017, 47(6): 832-841
- [113] Chen C, Chen XB, Xie TN, et al. Diverse bacterial symbionts of insect-pathogenic fungi and possible impact on the maintenance of virulence during infection[J]. *Symbiosis*, 2016, 69(1): 47-58
- [114] Wang RZ. Studies on comparative genomics and endobacteria of *Esteva vermicola*[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of Chinese Academy of Forestry, 2017 (in Chinese)
王瑞珍. 伊氏线虫真菌比较基因组及其内生细菌的研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院博士学位论文, 2017
- [115] Yin CP, Jin LP, Li S, et al. Diversity and antagonistic potential of Actinobacteria from the fungus-growing termite *Odontotermes formosanus*[J]. *3 Biotech*, 2019, 9(2): 45
- [116] Husnik F, Nikoh N, Koga R, et al. Horizontal gene transfer from diverse bacteria to an insect genome enables a tripartite nested mealybug symbiosis[J]. *Cell*, 2013, 153(7): 1567-1578
- [117] Schmidt TSB, Raes J, Bork P. The human gut microbiome: from association to modulation[J]. *Cell*, 2018, 172(6): 1198-1215
- [118] Oishi S, Moriyama M, Koga R, et al. Morphogenesis and development of midgut symbiotic organ of the stinkbug *Plautia stali* (Hemiptera: Pentatomidae)[J]. *Zoological Letters*, 2019, 5(1): 16
- [119] Kiraly DD. Gut microbes help mice forget their fear[J]. *Nature*, 2019, 574(7779): 488-489
- [120] Sietiö OM, Tuomivirta T, Santalahti M, et al. Ericoid plant species and *Pinus sylvestris* shape fungal communities in their roots and surrounding soil[J]. *New Phytologist*, 2018, 218(2): 738-751
- [121] Xie X, Liang J, Ni Y, et al. Construction and response of stress-resistant genes to signaling factors of hydroponic interaction system of *Boletus edulis* and *Populus tomentosa*[J]. *Plant Physiology Journal*, 2019, 55(4): 530-538 (in Chinese)
谢宪, 梁军, 倪杨, 等. 美味牛肝菌-毛白杨根系水培互作体系的构建以及抗逆相关基因对信号因子的响应[J]. *植物生理学报*, 2019, 55(4): 530-538

- [122]Guo Y, Ghirardo A, Weber B, et al. *Trichoderma* species differ in their volatile profiles and in antagonism toward ectomycorrhiza *Laccaria bicolor*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 891
- [123]Nizam S, Qiang XY, Wawra S, et al. *Serendipita indica* E5NT modulates extracellular nucleotide levels in the plant apoplast and affects fungal colonization[J]. *EMBO Reports*, 2019, 20(2): e47430
- [124]Rey T, André O, Nars A, et al. Lipo-chitooligosaccharide signalling blocks a rapid pathogen-induced ROS burst without impeding immunity[J]. *New Phytologist*, 2019, 221(2): 743-749
- [125]Russo G, Carotenuto G, Fiorilli V, et al. Ectopic activation of cortical cell division during the accommodation of arbuscular mycorrhizal fungi[J]. *New Phytologist*, 2019, 221(2): 1036-1048
- [126]Hassing B, Winter D, Becker Y, et al. Analysis of *Epichloë festucae* small secreted proteins in the interaction with *Lolium perenne*[J]. *PLoS One*, 2019, 14(2): e0209463
- [127]Zmora N, Zilberman-Schapira G, Suez J, et al. Personalized gut mucosal colonization resistance to empiric probiotics is associated with unique host and microbiome features[J]. *Cell*, 2018, 174(6): 1388-1405.e21
- [128]Vandeputte D, Kathagen G, D'hoë K, et al. Quantitative microbiome profiling links gut community variation to microbial load[J]. *Nature*, 2017, 551(7681): 507-511
- [129]Bogar L, Peay K, Kornfeld A, et al. Plant-mediated partner discrimination in ectomycorrhizal mutualisms[J]. *Mycorrhiza*, 2019, 29(2): 97-111
- [130]Russell JA, Sanders JG, Moreau CS. Hotspots for symbiosis: function, evolution, and specificity of ant-microbe associations from trunk to tips of the ant phylogeny (Hymenoptera: Formicidae)[J]. *Myrmecological News*, 2017, 24: 43-69
- [131]Sapountzis P, Nash DR, Schiøtt M, et al. The evolution of abdominal microbiomes in fungus-growing ants[J]. *Molecular Ecology*, 2019, 28(4): 879-899
- [132]Rubin BER, Kautz S, Wray BD, et al. Dietary specialization in mutualistic acacia-ants affects relative abundance but not identity of host-associated bacteria[J]. *Molecular Ecology*, 2019, 28(4): 900-916
- [133]Liu RX, Hong J, Xu XQ, et al. Gut microbiome and serum metabolome alterations in obesity and after weight-loss intervention[J]. *Nature Medicine*, 2017, 23(7): 859-868



征订启事

欢迎订阅《微生物学通报》

《微生物学通报》创刊于1974年,月刊,是中国科学院微生物研究所和中国微生物学会主办,国内外公开发行,以微生物学应用基础研究及技术创新与应用为主的综合性学术期刊。刊登内容包括:工业、海洋、环境、基础、农业、食品、兽医、水生、药物、医学微生物学和微生物蛋白质组学、功能基因组、工程与药物等领域的最新研究成果、产业化新技术和新进展,以及微生物学教学研究改革等。

本刊为中文核心期刊,中国科技核心期刊,CSCD核心期刊,曾获国家优秀科技期刊三等奖,中国科学院优秀科技期刊三等奖,北京优秀科技期刊奖,被选入新闻出版总署设立的“中国期刊方阵”并被列为“双效”期刊。

据中国科学技术信息研究所信息统计,本刊2012年至今以国内“微生物、病毒学类期刊”综合评价总分第一而蝉联“百种中国杰出学术期刊奖”,并入选“中国精品科技期刊”,成为“中国精品科技期刊顶尖学术论文(F5000)”项目来源期刊。

欢迎广大读者到邮局订阅或直接与本刊编辑部联系购买,2021年每册定价130元,全年1560元,我们免邮费寄刊。

邮购地址:(100101)北京朝阳区北辰西路1号院3号中国科学院微生物研究所《微生物学通报》编辑部

Tel: 010-64807511; E-mail: bjb@im.ac.cn, tongbao@im.ac.cn

网址: <http://journals.im.ac.cn/wswxtbcn>

国内邮发代号: 2-817; 国外发行代号: M413