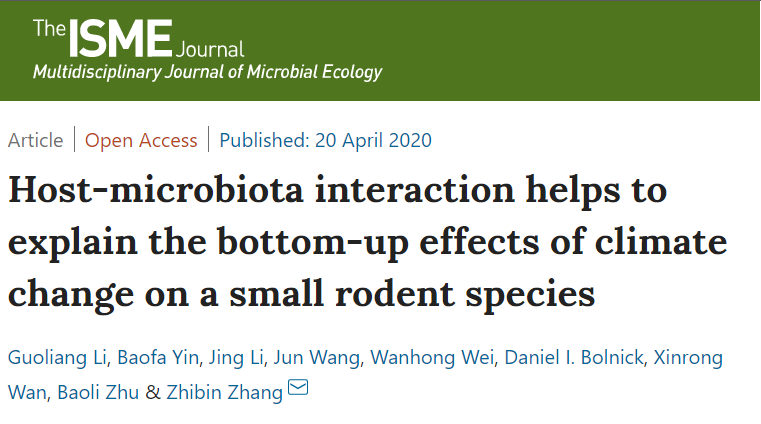
**肠道微生物介导了降雨变化对布氏田鼠种群的上行效应**



Article，2020-04-20

The ISME Journal, [IF 9.49]

第一作者：Guoliang Li （李国梁）

通讯作者：Zhibin Zhang （张知彬）

合作作者：Baofa Yin（殷宝法），Jing Li（李晶），Jun Wang（王军），Wanhong Wei（魏万红），Daniel Bolnick，Xinrong Wan（宛新荣），Baoli Zhu（朱宝利）

**摘要**

小型啮齿动物的种群波动现象困惑了生态学家将近百年的时间，种群调节也因此成为了种群生态学中的经典问题。气候调节假说认为降雨可以通过影响植被群落组成和植被生产力，改变动物食谱，进而调控动物种群动态。理论上讲，食谱改变可影响宿主肠道微生物的种类和功能，进而调控宿主生长发育和种群大小，但目前，从食谱-肠道微生物相互作用的角度，阐明降雨对种群的上行效应的研究少之又少。本研究中，作者分别开展了野外大型人工增雨实验和室内食谱功能的验证实验。结果表明，人工增雨可显著增加植物群落中禾本科羊草的生物量，使得布氏田鼠食谱中羊草比例增加，克氏针茅比例下降。羊草叶片的营养成分中含有更为丰富的果糖和低聚果糖，该两种营养摄入量的增加改变了田鼠肠道微生物组成和功能（例如L-组氨酸合成）。增加了霍氏真杆菌的相对丰度含量，进而大大促进了短链脂肪酸的合成，这些变化最终使得田鼠生长速率显著提高。该项研究提供了降雨通过食谱-肠道微生物互作的途径发挥对种群上行效应的实验证据，同时，强调要多多关注动物种群在响应气候变化时，宿主肠道微生物从中起到的重要作用。

**引言**

近些年来，气候状况在全球范围内发生了巨大的变化，例如极端天气增多和降雨模式的改变。在干旱或半干旱地区，降雨往往是生态系统中物质和能量循环的重要的限制因子，降雨模式的改变首先会影响植被群落组成和初级生产力，改变植食性动物的食谱组成，最终影响植食性动物生长及种群密度。以往的研究大多采用长期野外动物种群和植被群落监测的手段，结合多年的气候数据，综合分析降雨对种群的影响。但自然界中，动物种群往往还会受到其他因素的影响，例如捕食者的下行效应和种间竞争效应等。为了排除以上干扰效应的影响，开展野外大型降雨操纵的围栏实验就显得十分有必要。

动物肠道中生存着数以千万计的微生物，种类繁多，对宿主的营养吸收、能量代谢、免疫、疾病和行为均发挥着重要的调控作用。肠道微生物组成和功能主要受宿主食物组成的影响。在半干旱草原，降雨可显著改变当地植被群落组成，进而影响鼠类食谱组成。结合扩增子、宏基因组、靶向代谢组技术，我们可以从微生物的角度，阐明降雨对鼠类种群的上行效应机制。另外，不同的食谱所含有的营养元素的含量也不同，剥离出影响上行效应的关键营养成分，对理解气候变化下动物响应的生态过程有着重要意义。研究表明食谱中果糖通过沉默Roc蛋白，影响细菌定植和组成，最终可导致菌群紊乱。此外，与细菌发生交互作用的益生元类物质，也日益受到越来越多的关注。例如，有研究表明低聚果糖可以促进益生菌的生长。我们推断不同植物含有营养成分的含量会大有不同，食谱的改变可显著影响动物对营养成分的摄入量，通过影响菌群组成和功能，进一步调节动物生长，影响动物种群波动。

**结果**

野外人工降雨围栏实验表明，增加降雨可显著增加羊草在植物群落中的相对生物量（图1a）；因为羊草是布氏田鼠夏季最喜食的植物之一，其环境生物量的变化势必会使布氏田鼠取食羊草的比例增加，而取食克氏针茅的比例降低（图1b）。扩增子数据显示，食谱的改变，虽然不影响布氏田鼠肠道微生物的α多样性指标（图1c），但显著影响微生物菌群的相对组成（图1d&e）。在围栏内，通过PIT标签标记个体，我们追踪了一批幼鼠的生长情况，结果发现降雨组幼鼠生长显著高于对照组（图1f）。

D:\肠道微生物\降雨处理\manuscript\ISME\最终稿\Fig.1.tif

**图1** 野外条件下人工降雨处理对鼠类种群的上行效应. a不同降雨处理组围栏内植被群落组成；b不同降雨处理围栏内布氏田鼠食谱组成；c降雨处理对田鼠肠道微生物Chao1指数的影响；d&e降雨处理对肠道肠道微生物β多样性的的影响及LEfSe分析结果；f不同降雨处理下田鼠的生长情况。

野外条件下，影响肠道微生物组成的因素很多，例如种群密度和社群结构等。为了进一步验证肠道微生物的改变是由降雨后的食谱改变引起的，我们在室内人工配置了围栏内田鼠对应的自然食谱，然后连续饲喂室内幼鼠一个月，以验证食谱的功能。结果发现降雨组食谱和对照组食谱相比，肠道微生物组成和功能存在显著差异（图2a&b），例如降雨组微生物对L-组氨酸降解能力显著下降（图2e）；与此功能预测对应的是，我们发现降雨食谱组粪便中组氨酸的含量的确显著高于对照组（图2d）。另外，降雨食谱田鼠粪便中含有的短链脂肪酸含量（例如乙酸、丙酸、丁酸）显著高于对照组（图2c）。从最终表型上看，降雨食谱也显著地促进了布氏田鼠体重的增长（图2d）。

D:\肠道微生物\降雨处理\manuscript\ISME\最终稿\Fig.3.tif

**图2** 野外不同降雨组的食谱对室内田鼠的影响。A不同食谱对肠道微生物物种组成的影响；b不同食谱对肠道微生物功能的影响；c不同食谱对粪便短链脂肪酸含量的影响；d不同食谱对粪便组氨酸含量和田鼠体重的影响；e组间显著差异的微生物功能

确定食谱的作用之后，我们想进一步确定食谱中哪些营养成分在发挥着重要作用。我们对围栏内田鼠食谱里的主要植物（包括羊草、克氏针茅、糙隐子草、无脉薹草、紫花苜蓿、尖齿糙苏、碱地风毛菊），分别测定了其粗蛋白、粗纤维、葡萄糖、果糖、低聚果糖、抗性淀粉、单宁、硅和脂肪含量。PCA结果显示每个植物均代表了一种独特的营养组配模式（图3a）。这几种营养成分中，果糖和低聚果糖能最好的解释这7种植物的营养差异（图3c）。因为降雨后改变了羊草和克氏针茅在食谱中的比例，所以我们单独对此两种植物做了营养比对。结果发现，羊草叶片中果糖和低聚果糖的含量远远的大于克氏针茅中的含量（图3b&d）。故下一步，我们分别对果糖和低聚果糖开展了新的功能验证。

D:\肠道微生物\降雨处理\manuscript\ISME\最终稿\Fig.2.tif

**图3** 鉴定植物叶片中关键的营养成分。a各种植物的营养组成差异；b羊草和克氏针茅中果糖含量的差异比较；c单一某种营养成分解释植物间整体营养差异的程度；d羊草和克氏针茅中低聚果糖含量的差异比较

为了验证果糖在食谱中的作用，我们在鼠饲料中额外添加了5%和10%的果糖。饲喂一个月后，我们发现与食谱实验一致的规律，即果糖添加可影响肠道微生物组成和功能（例如L-组氨酸降解；图4a,b&e），果糖组田鼠粪便中组氨酸、乙酸、丙酸、丁酸的含量均高于对照组（图4c&d），最终表型上，果糖组田鼠体重显著高于对照组（图4d）。

D:\肠道微生物\降雨处理\manuscript\ISME\最终稿\Fig.4.tif

**图4** 不同果糖添加量的食谱对室内田鼠的影响。A肠道微生物物种组成差异；b肠道微生物功能的差异；c粪便短链脂肪酸含量的变化；d粪便组氨酸含量和田鼠体重的变化；e组间显著差异的微生物功能

同理，为了验证低聚果糖在食谱中的作用，我们在鼠饲料中额外添加了5%和10%的低聚果糖。饲喂一个月后，我们发现低聚果糖的添加呈现非线性作用，即低剂量添加显著增加短链脂肪酸，促进田鼠增长；但高剂量添加对短链脂肪酸和体重均无显著作用（Fig.5c&d）。不同组间的肠道微生物在组成上差异较多，但功能上差异较少（Fig.5a&b）。

D:\肠道微生物\降雨处理\manuscript\ISME\最终稿\Fig.5.tif

**图5** 不同低聚果糖添加量的食谱对室内田鼠的影响。A肠道微生物物种组成差异；b肠道微生物功能的差异；c粪便短链脂肪酸含量的变化；d粪便组氨酸含量和田鼠体重的变化；e组间显著差异的微生物功能

室内实验交互对比发现，三组实验中均发生显著变化的菌有*Eubacterium hallii*, *Flavonifractor plautii*, *Libanicoccus massiliensis*, *Heliobacterium modesticaldum*, *Olsenella uli*，其中*E.* *hallii*（霍氏真杆菌）具有合成短链脂肪酸的功能；短链脂肪酸作为宿主的能量来源之一，与体重增长呈显著正相关关系（图6d-f）。为了验证菌群变化与体重变化的因果联系，我们还开展了菌群移植实验。我们把不同围栏食谱组（降雨或对照）中田鼠的粪便提取液，通过灌胃的方式移植到抗生素处理后的“无菌鼠”中。一个月后，发现降雨食谱菌群移植的鼠体重增长显著高于对照组（图6c）。

D:\肠道微生物\降雨处理\manuscript\ISME\最终稿\Fig.6.tif

**图6** 三组实验中差异物种及功能通路的比较及影响体重变化的因素。a三组实验中差异物种的韦恩图分析；b三组实验中差异功能的韦恩图分析；c移植菌群对体重的影响；d-f短链脂肪酸与体重的关系；g-i霍氏真杆菌在各实验中的差异情况。

**讨论**

本研究验证了肠道微生物在降雨对种群的上行效应中发挥的作用机制。在野外，人工增雨显著增加了羊草的生物量，促进了布氏田鼠的生长发育，最终使得鼠类种群密度大大增加。在室内，我们虽然仅仅关注了体重这一个表型，但它对鼠种群发展意义重大。一方面，鼠类体重增加，促使个体性成熟提前，使得该鼠有机会参于当年的繁殖，促进当年的鼠种群发展；另一方面，鼠类体重增加可大大增加其越冬存活率，进而可促进来年的鼠种群发展。许多野外长期监测研究也证实鼠个体平均体重越大，鼠类种群增长率越高。

**第一作者简介**



第一作者：李国梁，中国科学院动物研究所生态学博士，现任中国科学院动物研究所虫害鼠害综合治理国家重点实验室，农业动物生态研究组助理研究员。主要关注人类活动及气候变化对小型啮齿动物生活史策略及种群的影响。探究环境变化下，肠道微生物的响应及对鼠类的种群调节机制。近五年以第一作者或共同第一作者在ISME J、Journal of Animal Ecology、Oecologia、Science China Life Sciences和Integrative zoology等发表SCI论文6篇。

作者主页：<https://guoliangli.net/>

**通讯作者简介**



通讯作者：张知彬，中国科学院动物研究所研究员，挪威科学院外籍院士，欧洲科学院外籍院士，国际动物学会主席，Integrative Zoology主编。长期关注大尺度气候变化与种群动态、种间互作及稳定机制和鼠类种群调控机制及控制对策等问题。以第一作者或通讯作者在PNAS、ISME Journal、Ecology letters、Global Change Biology、Ecology、Journal of Ecology、PRSB等发表SCI论文200多篇，H指数47。

作者主页：<http://sourcedb.ioz.cas.cn/zw/zjrc/200907/t20090716_2088458.html>