

# 共生功能体的微生物组组成、组装及微生物间互作研究进展

韩燕峰<sup>1</sup>, 董醇波<sup>1</sup>, 葛伟<sup>1</sup>, 邹晓<sup>1</sup>, 梁建东<sup>2</sup>,  
陈万浩<sup>2</sup>, 胡海燕<sup>3</sup>, 梁宗琦<sup>1\*</sup>

(1. 贵州大学 生命科学学院生态系真菌资源研究所, 贵州 贵阳 550025;

2. 贵州中医药大学 基础医学院, 贵州 贵阳 550025;

3. 中国科学院地球化学研究所 环境地球化学国家重点实验室, 贵州 贵阳 550081)

**摘要:** 本文介绍了植根于共生理念和关系中的共生功能体(宿主—相关微生物组)概念,系统评述了共生功能体相关微生物组的组成、组装及其微生物间的互作。基于共生功能体,宿主通过自身具有的抗性和耐受性,可影响微生物共生体在共生连续体中的位置,降低互作的负面效应。宿主进化和共生功能体主动影响寄生性共生体的适合度,从而出现反向适应。虽然宿主微生物组对宿主生物学、生态学和进化中的中心作用已得到普遍重视,但涉及功能的研究较少。最近提出的生态—共生功能体新概念对一个物种共生功能体的传统认知提出了挑战。此外,共生功能体的研究已从生物科学向社会科学、哲学和生理学扩展。如果不考虑共生功能体在特定行为中的作用,可能会导致潜在的认知偏差,即共生功能体盲点。因此关注共生功能体盲点和对微生物组如何影响大脑和认知的研究,将为人类认知和社会行为的进化提供新见解。

**关键词:** 共生功能体; 微生物组组成; 微生物互作

中图分类号: Q938.1 文献标识码: A

文章编号: 1008-0457(2022)02-0001-12

国际 DOI 编码: 10.15958/j.cnki.sdnyswxb.2022.02.001

植根于共生理念及共生关系中的共生功能体(holobiont)直译为全生体一词,最初是指包含宿主和单一共生体的简单生物实体<sup>[1]</sup>。现在,它已被扩展到定义一个宿主(包括植物、动物、人类和微生物)及其相关的微生物群(microbiota)的微生物集合体。它们与宿主的互作范围从互惠、偏利到寄生<sup>[2]</sup>。近年来在一些文献中都认为是林恩·马古利斯<sup>[3]</sup>在20世纪90年代早期就将共生功能体这一概念引入生物学。实际上,共生功能体概念最初是由德国生物学家 Adolf Meyer Abich 提出<sup>[4]</sup>。尽管对共生功能体的概念仍有不同理解和看法,但近年来共生体已成为研究各类生态系统中宿主与其相关微生物群落互作的理论和实验框架,成为课题研究、学术会议、以及出版宿主—微生物组(host-

microbiome)和全基因组(hologenomes)文章的重要指导概念<sup>[4]</sup>。人们越来越认识到,宿主—微生物互作存在的普遍性及其在宿主生物学、生态学和进化中的中心作用,微生物组已不再被看成是宿主外部环境的一个方面<sup>[5]</sup>。生物科学正经历着一场范式(paradigm)转变。

## 1 共生功能体宿主—微生物组的组成

在地球的不同生态系统中,不同宿主的相关微生物群组成都非常复杂,它们并不是杂乱无章地聚集在一起,而是基于环境条件和宿主特性的互作影响而包含着不同的子集(subsets)<sup>[6]</sup>。

收稿日期: 2021-11-19; 修回日期: 2021-12-10

基金项目: 贵州省百层次创新型人才项目(黔科合平台人才[2020]6005); 国家自然科学基金项目(32060011, 31860002); 广东省重点领域研发计划项目(2018B020205003); 贵州省生物学一流学科建设项目(GNYL[2017]009)

\* 通讯作者: 梁宗琦(1936—), 男, 学士, 教授, 主要从事微生物生态学研究, E-mail: zqliang472@126.com.

### 1.1 丰富物种及稀有物种

一个生态系统或局域群落中的微生物多样性经常呈一种不平衡的丰度分布,其表现为种类相对较少的高丰度优势物种与大量低丰度的稀有种共存<sup>[7]</sup>。丰富物种(abundant species)生长活跃,执行着大部分生态系统功能(包括呼吸、代谢潜能、细胞产量);相反,稀有物种(rare species)生长极慢,影响相对窄的功能测度(如群落降解特定基质的能力)。丰富物种和稀有物种表现出了不同的分布模式和功能特征<sup>[8]</sup>。

一些研究者为避免测序中的噪音干扰,通常会删除低丰度物种从数据集中删除后进行分析。但是为保证整个微生物群落的信息完整性,低丰度物种不应被随意丢弃<sup>[9]</sup>。在群落中,低丰度分类单元部分称为稀有生物圈(rare biosphere),它们是群落的关键功能成员,如它们的缺失会导致整个群落对环境的适应性变差或衰退,一些稀有物种茁壮生长能带动整个群落的成功组装<sup>[9]</sup>。最近研究表明,微生物群落 beta 多样性的变化主要是由稀有物种的更替所驱动。如一种硫酸盐还原菌(*Desulfosporosinus* sp.) 在泥炭或土壤微生物群落中所占的比例不到 0.006%,但它们却是影响碳硫键的关键类群<sup>[10]</sup>。

根据局域群落的种群大小、栖息地特异性和地理分布,稀有物种可人为区分成不同类型。根据采样地点、频率和采样方法,稀有物种可分为两类:(i) 特定时间的空间稀有物种(spatially rare);(ii) 特定空间域内的时间稀有物种(temporally rare)。在特定的环境下,稀有种可被拮抗、营养竞争以及原生动物和病毒攻击导致休眠,有利于更长时间的宿存,也可通过环境条件的变化,如降水和营养等偶发事件在丰度高、低上产生反应,但一旦有利条件出现,它们又会逐渐恢复其种群密度<sup>[9,11]</sup>。

在微生物生态学研究,群落分析获得的物种丰度是相对值,这在较大程度上影响了稀有分类单元的鉴定。目前尚无一个统一方法来区分稀有和丰富物种。常用于界定稀有物种的阈值是相对丰度低于 0.01% 甚至 0.001% 的分类单元;或在给定的局域群落或集合群落数据集的序列数量中只出现一次的 OTU 分类单元<sup>[12]</sup>。值得注意的是,这两种方法的序列数越大,检测到低丰度 OTUs 的机会就越高。有时,研究者可通过改变分类单元的丰度来提高稀有物种检出率,在不利环境条件下可降低

检出限度,环境有利时适当提高限度<sup>[13]</sup>。也有建议用多变量截止点(multivariate cut-offs)来估计稀有物种,并将系统进化的零模型(null model)应用于预先定义的稀有类群<sup>[7]</sup>。

### 1.2 核心微生物组与中枢分类单元

最初核心微生物组是出现在人类基因组的研究中,现已广泛用于土壤、植物、动物、水体及废水处理等系统<sup>[14-15]</sup>。通常核心微生物组(core microbiome)被认为是共生功能体基本功能的关键组成部分,它们通过进化过程进行富集、选择和遗传,但是界定方法的不同,可在组成和功能上出现偏好<sup>[16-17]</sup>。核心微生物组携带的基因对宿主的适应性(fitness)至关重要。目前,网络分析已成为分析核心微生物组的重要手段。通过无尺度相关(scale-free correlation)网络中的度、中介中心性(betweenness centrality)和紧密中心性(closeness centrality)等测度,可发现网络中存在高度关联的中枢微生物(hub microbes)<sup>[18-19]</sup>。中枢微生物不仅可通过自身影响群落的结构和稳定,而且也可通过与其“邻居”或效应群的互作(如分泌代谢物、抗菌素或毒素等)影响微生物群落结构和功能<sup>[19]</sup>。在人体慢性牙周炎发病过程中,牙龈卟啉单胞菌(*Porphyromonas gingivalis*)是中枢物种,一种链球菌(*Streptococcus gordonii*)是效应物种,二者共同作用引起群落生态失调<sup>[20]</sup>。

关键物种(keystone species)通常指丰度与生态系统功能不成比例但有巨大影响的物种<sup>[21]</sup>。之后,基于生态学概念又提出关键物种是一种高度连接的分类单元,无论它们在空间和时间上的丰度如何,都能对微生物组的结构和功能产生相当大的影响<sup>[20]</sup>。在宏观生态中,顶级捕食者通常被认为是关键物种,因为他们控制着猎物的种群大小。在微生物生态系统中,关键分类物种可视为微生物组结构和功能的驱动者,并协调微生物群落执行生态系统过程。关键物种与泛指的中枢物种不同。中枢物种仅对网络中的“邻居”发挥影响,决定某些特定的分类单元的定殖。关键物种是广泛存在微生物定殖的关键因子,其对群落的影响不受相对丰度左右,它们由在网络中的整体交互数量决定<sup>[19,21]</sup>。

关键物种可通过互作或共存网络中的拓扑属性来识别。在互作网络(interaction network)中,关

键物种的拓扑参数无明显模式特征。而在共存网络(co-occurrence networks)中,关键物种则具有较高的平均度(mean degree)、较低的中间度中心性(betweenness centrality)和较高的紧密度中心性(closeness centrality)。这些特征至少有85%的准确率对节点进行分类和预测<sup>[21]</sup>。

关键物种强调了数量上不显著的分类单元对微生物功能的重要性,这与稀有分类单元的概念一致:一个物种的丰度不是它对群落贡献的最佳决定因素。总之,在微生物群落中拥有的关键物种驱动着群落的组成和功能<sup>[20]</sup>。

### 1.3 真菌内生微生物组

生活在真菌细胞内的细菌常被称为真菌内生细菌(endofungal bacteria)或内生细菌(endobacteria)。大量研究表明,这类细菌在真菌中无处不在,并对真菌生物学产生明显的影响<sup>[22-23]</sup>。真菌内生细菌已被报道以各种生活方式、分类起源广泛内生于子囊菌、担子菌以及接合菌中的腐生和共生真菌中<sup>[24-25]</sup>。

最知名的真菌内生细菌属于伯克氏菌科(Burkholderiaceae)。它们与毛霉菌门(Mucoromycota)中陆生真菌的早期分化谱系有关<sup>[24]</sup>。内生细菌可对真菌宿主的生长繁殖、初级代谢、次生代谢等产生深远影响<sup>[25]</sup>。如*Paraburkholderia rhizoxinica*(=*Burkholderia rhizoxinica*)与小孢根霉*Rhizopus microsporus*互惠共生,细菌为真菌提供一种毒素,从而促进真菌对水稻的致病性。另一个深入研究的真菌内生细菌例子是从枝菌根真菌家族,巨孢囊霉科(Gigasporaceae)与暂定名的大孢球囊杆菌*Glomeribacter gigasporarum*间的关系。这些细菌在真菌中垂直传播,能提高真菌的生物能量,并引发活性氧解毒机制<sup>[26]</sup>。真菌内共生细菌的又一个例子是腐生真菌长孢被孢霉*Mortierella elongata*和*Mycovaidus cysteinexigens*。这种内生细菌*M. cysteinexigens*对寄主真菌生长有负面影响<sup>[24]</sup>。

真菌病毒(mycoviruses)是寄生真菌的病毒,它们能显著影响真菌的形态、孢子产生、生长和毒力等<sup>[27]</sup>。尽管真菌病毒不是人类重大疾病的病原,但它们在地球上所有生命共生进化中的重要性、植物病原和食用菌病害等方面的研究成就令人瞩目<sup>[28]</sup>。真菌内生病毒组不应被忽视!

### 1.4 生理功能群与营养功能群

生理功能群(consortium)是指有效执行共同功能的微生物相互联合的一个集群。它们比单个种群能更有效地发挥共同的功能作用。即生理功能群是以功能为基础,通常的混合培养其成员的功能是相对独立的(<https://www.researchgate.net/post/>)。近年研究报道,在生态系统中常发挥重要作用的生理功能群,包括降解难分解的木质纤维素、角蛋白、真菌毒素、乳液废水、动物粪便、污染土壤的碳氢化合物和转化甲烷等类群<sup>[29-35]</sup>。

复杂环境中群落的多样性和生物相互作用的影响,目前常广泛应用于环境修复和工业生产中的单一物种,已逐渐被功能稳定和效率高的微生物生理群取代。Kang等<sup>[36]</sup>提出了一种基于富集和稀释—灭绝培养(enrichment and dilution-to-extinction cultures)的策略,构建简约的微生物生理群(simplified microbial consortia, SMC)来降解含角蛋白(keratinous)材料的方法。试验结果表明,一些SMC在不丧失功能和效率的情况下可以更加简化。

真菌营养功能群(FUNGuild)可不依赖测序平台和分析流程而从分类学上解析真菌的OTUs。它基于一个第三方数据库和一个相应的生物信息学脚本来解析不同生境微生物组的高通量测序数据集<sup>[37]</sup>。广义Guild是指以相似方式利用相同类型生态资源的相关或不相关的一组物种。由于Guilds聚焦于营养偏好性,因而对群落组成提供了一个不基于物种的丰度和分类身份的不同视角。FUNGuild的数据库参照真菌的营养方式将它们分成3个群:(1)寄生营养型(pathotroph):通过损伤寄主细胞(包括吞噬)获得营养;(2)共生营养型(symbiotroph):通过与宿主细胞交换资源以获得营养;(3)腐生异养型(saprotroph):通过破坏死的宿主细胞获得营养。广义的营养方式反映了真菌主要的取食习性。3个营养型可进一步分为:动物病原(animal pathogens)、植物病原(plant pathogens)及木腐菌(wood saprotrophs)等多个参考类群<sup>[38]</sup>。目前,基于真菌功能群组成,微生物生态学工作者对各类生态系统中微生物组生态功能群的结构及功能动态变化进行了研究<sup>[14, 38-39]</sup>。通过高通量测序及模拟盆栽试验,邵秋雨等<sup>[39]</sup>基于FUNGuild分析发现药用植物紫苏*Perilla frutescens*对医院绿地

土壤真菌群落组成及生态功能群结构的影响。动物病原菌群(包括人体潜在病原)相对丰度由原初医院土壤的 61.36% 下降至紫苏生长期的 2.48%、开花期的 1.40%。FUNGuild 分析可为引种药用植物增强医院绿地土壤健康水平提供参考。

## 2 共生功能体宿主—微生物组的组装

微生物组的群落组装(community assembly)是物种从区域物种库通过连续重复迁移而建立和维持局域群落的过程,是共生功能体研究的关键问题之一<sup>[1,40]</sup>。

### 2.1 宿主遗传特性是微生物组组装的基本驱动力

微生物组组成和结构差异与宿主的遗传保守性及遗传变异性密切相关。宿主植物可通过垂直传播其内生微生物或种子微生物而影响微生物群的组成和结构。真菌菌丝的内共生细菌和病毒、动物(特别是节肢动物)的内共生体如类酵母菌状微生物、沃尔巴克体等可通过生殖道、卵囊或卵壳皆能影响子代微生物组的组装及组成<sup>[41]</sup>。在使用微生物组传代(passaging)法测量宿主基因型对番茄叶际微生物组组装的影响时发现:宿主基因型和环境都会影响微生物群落组成,尤其在早期传代中,宿主基因型对群落组成产生了强烈响应;而在随后的传代中则不明显,基因型的相对重要性随着时间的推移而下降。基于拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 野生型和两个光合突变体(ndf4 和 pgr5),研究生育期(抽苔、开花和成熟)和基因型对叶际微生物群组成的影响表明,3 个基因型的物种丰度在不同生长阶段存在显著差异。在所有生长阶段和基因型中,叶片表面都有一个以变形菌门 Proteobacteria、放线菌门 Actinobacteria、拟杆菌门 Bacteroidetes 和厚壁菌门 Firmicutes 为主的核心微生物类群。叶际特异性的变异随生育期的变化大于基因型的变化。在此研究中,拟南芥的生长阶段和基因型对叶际细菌组成的组装都至关重要,但前者是更强的驱动因素。宿主分泌物与脱落物,或在合成代谢和分解代谢反应不平衡时导致的代谢中间体的特异选择效应,及次生代谢信号分子的招募(或化感)是宿主遗传特性的又一重要方面,是驱动物种组装过程的主干<sup>[42]</sup>。

### 2.2 组装的确定性过程和随机性过程

检验群落组装有两种不同的理论:即生态位(nich)理论和中性理论(neutral theory)。生态位理论假设是指生态位是由多种生物和非生物的确定性过程(deterministic processes)构建和控制着群落组成及结构的模式。这个过程包括宿主的环境条件、营养、竞争和捕食等环境过滤和生物互作<sup>[40]</sup>。20 世纪中期以来,生态位理念受到了中性理论的直接挑战:中性理论假设中所有物种或个体在生态功能上是等同的,物种动态受随机过程(stochastic processes)所控制,如选择(selection)、生态漂移(drift)、多样化(diversification)、和/或扩散(dispersal)等限制<sup>[42]</sup>。近年的研究进展则更使人们普遍认识到,在群落组装过程中,确定性过程和随机性过程是同时发生的且不相互排斥;相反,它们是互补的<sup>[40,42-43]</sup>。

优先效应理论(priority effect theory)是群落生态学的一个基本概念,指物种组装过程中物种到达的顺序和时间会对后到达的物种产生消极或积极的影响,进而影响群落组成和结构<sup>[40]</sup>。物种到达和扩散的顺序和时间的优先效应影响所有微生物群落的生态进化过程。优先效应可以导致历史偶然事件最初的微生物群落是稳定的,但可影响植物相关微生物群落的结构和功能,因而对植物的性能产生长期的影响。稀有类群被认为是一个强大的生态功能库,在植物发育的早期阶段可推动微生物装配的优先效应,但在后期阶段对植物的表现有不同的影响<sup>[44]</sup>。

### 2.3 系统发育的遗产效应

生物多样性(biodiversity)与生态系统功能(ecosystem functioning, EF)间的关系是生态学中的一个经典课题。生物多样性的概念已从物种数量扩展到从基因到生态系统各层次的生命多样性。系统发育的生物地理起源(包括环境条件、气候变化和干扰)塑造了物种的功能性状,进而影响群落组装、多样性和生态系统的功能。生物的系统发育性状保守性(phylogenetic conservatism of traits)具有持久的遗产效应(legacy effects)。这种效应会在微生物组组成、功能和分布格局等方面有所体现。

遗产效应常表现为:(1)通过扩散障碍和迁移滞后限制或排除在区域生物区系中某些谱系(及

其伴随功能)对群落组成、多样性和丰度造成影响:其次,进化优先效应(evolutionary priority effects)有利于特定谱系在某一地区或局地的优先定殖、扩张和多样化,而限制后来者的定殖和多样化的机会;(2)在某生物地理环境中进化出来的适应性或明显的早期综合性状(distinctive trait syndromes)在另一环境中持续存在,并通过多样化和扩增而在近代生态系统中出现的历史偶发事件。这两类遗产效应其实就是系统发育生态位(phylogenetic niche)过滤及性状保守性(trait conservatism)偏好<sup>[45]</sup>。

保守的进化性状在生命系统发育树上常占优势,使近缘属往往比远亲具有更多的相似性状。例如能侵染定殖鳞翅目(Lepidoptera)宿主昆虫的病原真菌,其分类单元的亲缘关系可跨越接合菌门(Zygomycota)至子囊菌门(Ascomycota)的不同支序中<sup>[41]</sup>。另一有趣的实例是,通常由裸盖菇*psilocybe*产生的、能使人致幻的裸盖菇素(psilocybin),其功能也在其他生物上发挥巨大威力。如感染蝉的团孢霉*Massospora* sp. (接合菌门)也能形成裸盖菇素,并操纵其宿主行为。令人惊讶的是,团孢霉*Massospora*与裸盖菇*psilocybe*分别处于完全不同的进化阶元,接合菌门(Zygomycota)和担子菌门(Basidiomycota)。形成裸盖菇素的共有功能竟会出现在如此大的不同进化阶元上<sup>[6]</sup>。

研究表明,两栖动物皮肤微生物组包括可合成抗菌肽的多种细菌群落,以及引起两栖动物大量死亡的蛙壶菌*Batrachochytrium dendrobatidis*。Ellison等<sup>[46]</sup>基于墨西哥和危地马拉山地的两个红背蝾螈属*Plethodontid salamanders*和一个青蛙属,经高通量测序分析揭示,在目级较高分类水平,系统发育史极大地影响总细菌微生物组的多样性和群落结构,但在较低的属内和种内尺度水平,生境影响则占主导地位。这些结果支持了一个普遍的共识,即栖息地对微生物组结构和组成有很大的影响,特别是在浅系统发育尺度上(shallow phylogenetic scales)。

土壤栖息地异质性很强,大量细菌与它们的邻居争夺空间和资源。含碳底物的专门化可能有助于土壤细菌群落的系统发育多样性,这是在进化支浅度保留的性状。这些因素都将通过平衡生态位

差异和减少适应度差异决定物种共存。土壤细菌群落所代表的进化遗产则在系统进化树上留下了功能差异的信号。现有数据表明,多营养网络的稳定性高度依赖于通过微生物—微生物互作影响传递到微生物群落的中枢微生物<sup>[19]</sup>。

## 2.4 外来物种的影响

在许多环境中,微生物入侵和群落重新组装过程本质上是随机的。定殖者到达后成功与否,取决于一系列的非生物因素(如营养物的有效性)以及生物因素(如新来者和原定居者间的互作)。群落中的微生物具连续性和演替性,环境变化导致微生物在组装过程中生长的波动和消亡<sup>[42]</sup>。

外来入侵物种竞争。在受控实验室条件下,研究拟南芥*Arabidopsis thaliana*的三类共生微生物(真菌、细菌和原生生物代表卵菌属)对植物表面微生物和内生微生物群落组装的影响发现,一种中枢(hub)微生物(白锈菌*Albugo laibachii*)对叶际群落组成有强烈的影响,它与第二个中枢微生物(一种担子菌酵母*Dioszegia* sp.)直接互作,有效地扩大在叶际微生物组组装中的分选效应,稳定了植株上特定微生物的种群<sup>[47]</sup>。

农业措施。长期强化作物的管理措施,如重施肥耕作,土壤微生物种子库将发生变化,进而影响植物相关微生物群落的组装<sup>[43]</sup>。微生物接种剂对土著植物微生物组能发挥如下调节作用:(1)短暂的微生物组扰动;(2)微生物多样性的稳定或增加;(3)生态失调/补偿或降低病原体的转移,或潜在病原体被抑制;(4)土著微生物组中对植物有益类群的定向转移。因此,通过植物介导的微生物接种剂是调节微生物组组成和功能的一种有效途径。

## 3 共生功能体微生物组内微生物间的互作

环境的选择性压力除直接影响宿主的适应性外,同时也发生在微生物—微生物间的互作,从而诱导微生物组内特定微生物群的适应,产生积极(互惠)、中性或有害(致病)的影响<sup>[48]</sup>。微生物组对宿主及环境生态功能的影响不仅取决于微生物组的组成,也取决于微生物间的互作。

基于序列数据集中的共存(co-occurrence),微生物间互作常被认为对微生物组组装具有重要作

用<sup>[49]</sup>。在共生功能体中微生物间互作不仅影响成员间的关系平衡和微生物组的结构稳定,进而也影响宿主的多种功能,产生表型和适应度效应<sup>[1]</sup>。如人类微生物组内平衡扰动将导致机体从健康到亚健康状态和疾病状态的转变<sup>[50]</sup>。

### 3.1 微生物间的营养互作

微生物间的营养互作在环境中普遍存在,在异养微生物群的营养互作中,一个物种的代谢产物是另一个物种的主要资源,构成了微生物群营养互作的基本形式。一个新生营养网络的结构和初级营养资源供应的速率控制着微生物间互作的诸多特征,包括竞争、合作以及群落结构的改变<sup>[42]</sup>。

大量二级—营养(bi-trophic)互作研究阐明了营养互作的复杂性。近年,跨界的三级—营养(tri-trophic interactions, TTIs)的复杂性在生态系统中也受到关注,在实验室最常见的三级—营养互作实例是嗜菌螨—真菌—真菌内共生细菌。在自然界各种基质,如复杂的蛋白质、碳水化合物或几丁质等被专门微生物生理功能群分泌的酶分解,产生相关的代谢物,这就为许多不同物种的共存创造了条件。这种多物种的多营养(multitrophic)级联作用,最终将底物转化为如甲烷或二氧化碳等最终产物<sup>[42]</sup>。物种互作的生态和进化结果只有在考虑了物种所处的多营养级背景下才能得到充分的理解。

营养相互依赖(nutritional interdependencies)指微生物间代谢物的相互交换,微生物利用这种策略可扩展其基本生态位,使其在营养贫乏的环境中持续生存。这在土壤、水和人类肠道微生物群中普遍存在。营养相互依赖可促进有益互作,但最终也可能导致适应性基因丢失<sup>[51]</sup>。这种进化出的营养依赖关系被认为是菌根菌丝或土壤真菌的内生共生细菌出现的原因。

在微生物中,有的细菌具有降解真菌细胞壁或杀死并消化真菌的能力,而一些真菌也可利用细菌伙伴来改善它们的营养。如粗柄羊肚菌 *Morchella crassipes* 能构建一种复杂的细菌群落从而促进自身生长<sup>[52]</sup>。尖孢镰刀菌 *F. oxysporum*、一种 *Lyophyllum* sp. 和一种腐霉 *Pythium ultimum* 的菌丝可把营养物和水分从菌丝转移到营养贫乏环境中的细菌细胞<sup>[53-54]</sup>。确定菌群成员间的代谢互补性

对合成微生物生态学及进化过程如何作用于共生功能体提供了新的见解。

营养级联(trophic cascades)被认为是由于群落内物种之间的连通性,一个营养级的变化会通过整个食物链传播,而对其他营养级产生直接和间接的影响。在土壤微生物组内,互作被认为是调节土壤微生物组结构的核心驱动力。土壤微生物组的捕食者(主要为原生生物)可通过优先和非优先取食来调节微生物的结构和功能。对营养物质的竞争也决定细菌和真菌之间的互作<sup>[55]</sup>。营养级联的强度是由自上而下(top-down regulation)的过程触发,即由捕食者或消费者对猎物或资源的调节。自下而上的调节(bottom-up regulation)即通过猎物或资源来调节捕食者或消费者,也是调节营养级联效应的重要途径。

生物强化(bioaugmentation)是指通过添加生物材料(如基因、酶、微生物、植物和有机材料)来进行生物修复的一种策略<sup>[6]</sup>。沈鑫等<sup>[56]</sup>将富含角蛋白的无菌鸡毛粉引入一医院绿地土,于不同时期调查发现,鸡毛粉营养物引入对医院绿地土壤中微生物组中真菌群落(包括一些人体潜在病原真菌)的组成和相对丰度有明显调节作用。邵秋雨等<sup>[39]</sup>室内模拟在医院绿地土种植药用植物紫苏 *Perilla frutescens*,开花期时对土壤取样进行高通量测序及 FUNGuild 平台解析,结果显示,在紫苏开花期,医院绿地的真菌群落组成和相对丰度有明显变化,同时还影响了其成员间功能的改变,动物病原菌群(包括人体潜在病原)相对丰度由对照的 61.36%,下调至紫苏开花期样本的 1.40%。

### 3.2 微生物间生理活性物质的互作

不同种类微生物在同一栖息地共存是许多生态系统过程的先决条件。为促进共存,微生物进化出了复杂的机制来调节自身生长和行为。其中一个关键机制是化学介质的分泌,影响微生物间的互作并形成特定的微环境<sup>[57]</sup>。

群体感应(quorum sensing, QS)是分子通讯的一种广泛机制,细菌利用群体感应分子作为自诱导剂(autoinducers)来调节种群内的基因表达。它们通过分泌某些低分子化合物来控制其生活方式,如产生毒力因子或形成生物膜<sup>[57]</sup>。一些革兰氏阴性

细菌通过产生信号分子 N-酰基-L-高丝氨酸内酯 (N-acyl-L-homoserine lactone, AHL) 来监测自身的种群密度。从根际分离的 8% ~ 12% 的细菌菌株在体外可以激活 AHL-特异性菌株。AHLs 被认为是根际细菌交流的通用信号<sup>[58]</sup>。群体感应信号在某些真菌中也得到证实,如白色念珠菌 *Candida albicans* 分泌的法尼醇 (farnesol) 可控制丝状结构,抑制生物被膜形成,并激活氧化应激反应或药物外排。事实上,微生物分泌的大多数低分子量有机化合物都可被视为信号化合物,介导微生物的相互作用,从而塑造生态系统。挥发性有机化合物 (VOCs)、草酸、海藻糖、葡萄糖或硫胺等信号分子,可触发根际细菌和真菌之间的定向移动,促进真菌-细菌的相互联系<sup>[59]</sup>。

挥发性有机物 (VOCs) 是指小于 20 个碳原子的化合物、低分子量 (100 ~ 500 Da)、低沸点和亲脂性的物质。它们易在充满水和气体的土壤孔隙或组织中进行远距离信号传输扩散。细菌挥发物以烯烃、醇类、酮类、萜烯类、苯类、吡嗪类、酸类和酯类为主,真菌挥发物以醇类、苯类、醛类、烯类、酸类、酯类和酮类为主<sup>[59]</sup>。一种由真菌和细菌共同产生的萜烯证实了 VOCs 可作为微生物之间交流的信号<sup>[60]</sup>。综上所述,植物/土壤微生物组的细菌和真菌成员产生的 VOCs 可能对长距离构建微生物群落发挥作用。

在蘑菇-相关微生物组的共生功能体中, VOCs 对子实体形成发挥着重要作用<sup>[61]</sup>。研究已表明,在自然条件下,恶臭假单胞菌 *Pseudomonas putida* 可利用菌丝产生的 VOCs,从而刺激和促进菌丝生长和子实体原基的形成<sup>[62]</sup>。双孢蘑菇 *Agaricus bisporus* 菌丝分泌的 1-辛烯-3-醇 (1-octen-3-ol) 和乙烯会抑制子实体萌动和形成<sup>[63]</sup>。覆土层中的某些细菌能降低挥发性物质的水平,从而减轻对原基发生的抑制。故可通过人工应用消耗挥发性 VOCs 的细菌菌株来提高子实体的产生率。

抗菌化合物分泌指许多微生物可直接分泌抑制其他微生物生长的化合物。这类物质对系统发育上无密切关系的微生物具抗菌活性。它们通常在纯培养条件下“沉默”,但在共培养或群体环境中会被激活,在竞争性互作中发挥特定作用。紫锥菊 *Echinacea purpurea* 根际、根系和叶际细菌分离物间通过分泌抗菌物质相互竞争,但不同植物部位的

细菌对拮抗的敏感性不同,拮抗作用对微生物群结构的形成起着重要作用<sup>[64]</sup>。共存菌株间的竞争可导致对抗生素的耐药性;细菌竞争也促进生物膜的发育从而阻碍对细菌感染的有效治疗<sup>[65]</sup>。

### 3.3 细菌/病毒-真菌-互作

#### 3.3.1 细菌-真菌-互作 (bacteria-fungi-interaction, BFI)

真菌的内共生细菌 (bacterial endosymbiosis in fungi) 是普遍存在的现象,也是细胞进化的一个关键特征,其对塑造和维持生态系统有重要作用。据报道,在所有主要真菌属中都存在有细菌内共生体。其中,菌根真菌存在的胞内细菌远多于其他的真菌。内共生细菌具有多种作用,可促进菌根真菌萌发和生长,和真菌一起产生对宿主植物的有益作用,其合成的次生代谢产物可参与生态过程。一个熟知的例子是水稻幼苗枯萎病病原,小孢子根霉 *Rhizopus microsporus* 及其内共生细菌 (根毒伯克氏菌 *Burkholderia rhizoxinica* 和菌内伯克氏菌 *B. endofungorum*) 组成的真菌-细菌内共生体。它们合成的毒力因子根霉毒素 (rhizoxin) 是一种具有强烈抗有丝分裂的聚酮大环内酯<sup>[66]</sup>。

在大多数情况下,真菌的内共生细菌通过真菌孢子垂直遗传,但也可从环境中主动获得。常见具有内共生细菌的真菌有噬根球囊霉属 *Rhizopogon*、巨孢囊霉属 *Gigaspora*、蜡蘑属 *Laccaria*、被孢霉属 *Mortierella*、黑粉菌属 *Ustilago* 和一种根霉 *Rhizopus* sp.。与它们密切相关的内共生细菌,大多数属于伯克氏科 (Burkholderiaceae) 或芽孢杆菌科 (Bacillaceae) 或与柔膜菌纲 (Mollicutes) 相关的细菌类群<sup>[67]</sup>。丛枝菌根真菌 *Gigaspora margarita* 的孢子可以同时栖息伯克氏菌 *Burkholderia* 和柔膜菌纲 (Mollicutes) 相关内生细菌<sup>[68]</sup>。真菌-细菌共生关系的广泛存在将对农林生态系统产生不可忽视的重要影响。

在干燥土壤中,细菌可依赖真菌菌丝体这一“高速公路”而增强扩散。细菌利用菌丝体的疏水性能较快地到达并溶解污染物,为生物修复开辟了一个潜在的新途径<sup>[53]</sup>。真菌菌丝网络提供的连续液体薄膜,也促进了空间分离细菌间的迁移、接触和水平基因转移。

#### 3.3.2 病毒-真菌-互作 (virus-fungi-interaction, VFI)

有研究报道,一些感染苍蝇并控制其行为的虫

霉属 *Entomophthora* 真菌, 是以其携带的病毒发挥作用, 而不是真菌自身<sup>[69]</sup>。研究进一步表明, 真菌病毒( mycoviruses) 广泛分布于真菌界, 它们大多数常见于子囊菌和担子菌中, 初步调查表明 RNA 真菌病毒阳性率可达 21.6%。真菌病毒是进化和生态系统功能的关键驱动因素, 也是真菌的共生体。真菌的早期谱系中发现的大量真菌病毒, 将有助于研究真菌病毒起源、进化及其生态功能。

### 3.4 生物膜及群落合并

生物膜( biofilms) 是由独特而复杂的微生物群落组成, 在惰性、无生命或生物基质上增殖的一类微生物间互作形式。生物膜为微生物提供一个相对安全的生态位。生物膜多由多聚糖、蛋白质、核酸或脂质组成的水合性的胞外聚合物物质( EPS) 组成膜基质。近年对生物膜的研究涉及水平基因转移、抗生素耐药性、废水处理、群体感应和胃肠道中的微生物群等<sup>[70]</sup>。在污水处理过程中生物膜内的成员组成关系到处理效率及膜结构的稳定性。

微生物互作除在个体或种群水平发生外, 在群落水平也常迅速、频繁、普遍地发生, 并发生群落合并( community coalescence)。如动物粪便微生物群融入大地或水体, “落叶归根”, “江河入海”等<sup>[71]</sup>。而这一概念在微生物生态学中最近才被正式认识。Rocca 等<sup>[71]</sup>用不同的淡水和海洋微生物群落合并培养发现, 微生物群落合并会导致二者原生态群落结构的强烈变化, 淡水微生物群落中 96% 的类群丧失, 海洋微生物群落中 66% 的类群流失; 合并后的群落多样性丧失, 在一定程度上会被增加的低丰度微生物类群抵消。稀有生物种是微生物群落合并后发生响应的关键组成部分。微生物群落合并为群落生态试验提供了独特的机会, 使我们能够更多地了解当微生物群落在特定环境下, 微生物个体生态位和应对条件实质性变化的竞争能力。

## 4 展望

几乎所有的植物和动物, 包括人类, 都是共生微生物的家园。越来越多的证据表明, 在宿主—相关微生物组的共生功能体中, 微生物共生体可以快速进化, 沿着寄生—互惠连续体的营养方式发生转变。这些进化转变的机制及生态驱动因素是什么? 该问题已成为当前共生功能体研究的新热点。

在共生功能体研究中, 一个新的理念值得关

注。宿主可通过自身具有的抗性( 减少共生菌定植) 和耐受性( 在不限制定植的情况下应对共生菌的损害) 影响微生物共生体在连续体中扮演的角色<sup>[72]</sup>。他们在进化中的变化、微生物组调节剂<sup>[65]</sup>或从其他来源获得共生功能的宿主进化的调控机制, 可沿连续体互作发生变化并使共生体角色发生转换。如豆科植物可以阻断根瘤中固氮效率低的细菌。在宿主—寄生物关系中, 宿主抗性和耐受性策略会影响寄生共生体的适合度( fitness), 而进行反向适应( counter-adapt)。这一过程导致连续体结构的变化<sup>[72]</sup>。在进化过程中宿主也可能避开原有共生关系, 通过招募新的共生体而重新建立。如当蝉体内的一种共生体 *Hodgkinia* 基因组处于崩溃时, 蝉可放弃原有共生体, 而从环境中重新招募线虫草 *Ophiocordyceps* 在体内定殖, 使其在氨基酸合成中扮演重要角色。许多假定的互惠共生关系, 实际上是宿主利用共生体, 这可视为反向寄生( inverted parasitism)。这些案例支持了宿主在共生关系中占上风的假设<sup>[72]</sup>。

当前在共生功能体研究中的新发现是“宿主—相关微生物”的功能研究较少, 阻碍了对共生功能体组装和功能机制的全面理解。已有研究表明, 微生物组的组成和结构通常受宿主遗传和营养物的调控<sup>[73]</sup>。然而, 越来越多的证据表明, 非生物因素( 如土壤、空气) 和生物互作, 如多级营养水平( multi-trophic levels) 的微生物环( microbial loop) 通过营养级联效应可显著影响微生物组的结构<sup>[57]</sup>。最近提出了生态—共生功能体( eco-holobiont) 新概念, 即在多级营养水平的生物互作微生物环与宿主—相关非生物环境相结合的“生态—共生功能体”概念。这个概念对生态系统中“一个物种共生功能体”的传统认知提出了挑战。

此外, 共生功能体研究已从生物科学向哲学、科学史以及心理学扩展<sup>[4]</sup>。认知偏差( cognitive biases) 会导致对人类和非人类生物学和行为误解。如果不考虑共生功能体在特定行为中的互作, 可能会导致潜在的重要认知偏差( “biases”), 即共生功能体盲点( holobiont blindspot) <sup>[74]</sup>。越来越多的证据表明, 微生物组可以对人类和非人类有机体的行为产生巨大影响<sup>[75-76]</sup>。事实上, 人类直觉的结果和/或联想记忆可能是微生物介导的行为反应。已证明, 微生物通过嗅觉受体导致厌恶的行为, 进而



影响动物的决策——嗅觉信号可以显著影响记忆、回忆、购买行为、食欲和性的唤起<sup>[77]</sup>。认识共生功能体盲点和研究微生物群如何影响大脑和认知,将为深入理解社会行为的进化提供新的见解。

## 参 考 文 献:

- [1] Simon J C, Marchesi J R, Mougel C, et al. Host-microbiota interactions: from holobiont theory to analysis [J]. *Microbiome*, 2019, 7: 5.
- [2] Sheldrake M. *Entangled life: how fungi make our worlds, change our minds & shape our futures* [M]. New York: Penguin Random House, 2020.
- [3] Margulis L. Words as battle cries: symbiogenesis and the new field of endocytobiology [J]. *Bioscience*, 1990, 40: 673-677.
- [4] Baedke J, Fábregas-Tejeda A, Delgado A N. The holobiont concept before Margulis [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 2020, 334: 149-155.
- [5] Ronai I, Greslehner G P, Boem F, et al. "Microbiota, symbiosis and individuality summer school" meeting report [J]. *Microbiome*, 2020, 8: 117.
- [6] Free D, McDonald M A, Pagaling E. Diversity-function relationships in natural, applied, and engineered microbial ecosystems [J]. *Advances in Applied Microbiology*, 2018, 105: 131-189.
- [7] Jia X, Dini-Andreote F, Salles J F. Community assembly processes of the microbial rare biosphere [J]. *Trends in Microbiology*, 2018, 26(9): 738-747.
- [8] Jiao S, Lu Y. Abundant fungi adapt to broader environmental gradients than rare fungi in agricultural fields [J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(8): 4506-4520.
- [9] Dong C B, Zhang Z Y, Shao Q Y, et al. Mycobiota of *Eucommia ulmoides* bark: Diversity, rare biosphere and core taxa [J]. *Fungal Ecology*, 2021, 53 (2021): 101090.
- [10] Pester M, Bittner N, Deevong P, et al. A 'rare biosphere' microorganism contributes to sulfate reduction in a peatland [J]. *The ISME Journal*, 2010, 4: 1591-1602.
- [11] Shade A, Jones S E, Caporaso J G, et al. Conditionally rare taxa disproportionately contribute to temporal changes in microbial diversity [J]. *mBio*, 2014, 5(4): 1-9.
- [12] Gobet A, Böer S I, Huse S M, et al. Diversity and dynamics of rare and of resident bacterial populations in coastal sands [J]. *The ISME Journal*, 2012, 6(3): 542-553.
- [13] Aanderud Z, Jones S, Fierer N, et al. Resuscitation of the rare biosphere contributes to pulses of ecosystem activity [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6(24): 24.
- [14] 杨娟, 董醇波, 陈万浩, 等. 不同地区杜仲树皮内生真菌群落组成及生态功能结构的差异分析 [J]. *中国中药杂志*, 2019, 44(6): 1126-1134.
- [15] 董醇波, 张芝元, 韩燕峰, 等. 核心微生物组的研究及利用现状 [J]. *菌物学报*, 2019, 38(1): 1-10.
- [16] Dong C B, Shao Q Y, Zhang Z Y, et al. Preferences for core microbiome composition and function by different definition methods: Evidence for the core microbiome of *Eucommia ulmoides* bark [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 790 (2021): 148091.
- [17] 董醇波, 杨娟, 张芝元, 等. 药用杜仲树皮真菌群落的核心真菌组研究 [J]. *菌物学报*, 2019, 38(5): 611-619.
- [18] Edwards J, Johnson C, Santos-Medellín C, et al. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(8): 911-920.
- [19] Agler M, Ruhe J, Kroll S, et al. Microbial hub taxa link host and abiotic factors to plant microbiome variation [J]. *PLoS Biology*, 2016, 14(1): e1002352.
- [20] Banerjee S, Schlaeppi K, Van Heijden M G A. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(9): 567-576.
- [21] Berry D, Widder S. Deciphering microbial interactions and detecting keystone species with co-occurrence networks [J]. *Front-*

- tiers in *Microbiology* 2014 5(219) : 219.
- [22] Bonfante P ,Desirò A. Who lives in a fungus? The diversity origins and functions of fungal endobacteria living in *Mucoromycota* [J]. *The ISME Journal* 2017 11: 1727-1735.
- [23] Deveau A ,Bonito G ,Uehling J et al. Bacterial-fungal interactions: ecology mechanisms and challenges [J]. *FEMS Microbiology Reviews* 2018 42(3) : 335-352.
- [24] Uehling J ,Gryganskyi A ,Hameed K T ,et al. Comparative genomics of *Mortierella elongata* and its bacterial endosymbiont *Mycovaidus cysteinexigens* [J]. *Environmental Microbiology* 2017 19(8) : 2964-2983.
- [25] Desirò A ,Hao Z ,Liber J A ,et al. Mycoplasma-related endobacteria within *Mortierellomycotina* fungi: diversity ,distribution and functional insights into their lifestyle [J]. *The ISME Journal* 2018 12(7) : 1743-1757.
- [26] Salvioli A ,Ghignone S ,Novero M et al. Symbiosis with an endobacterium increases the fitness of a mycorrhizal fungus raising its bioenergetic potential [J]. *The ISME Journal* 2016 10(1) : 130-144.
- [27] Kotta-Loizou I. Mycoviruses: past present and future [J]. *Viruses* 2019 11: 361.
- [28] 李雪飞 宋冰 李玉. 食用菌病毒的研究进展 [J]. *微生物学报* 2019 59(10) : 1841-1854.
- [29] Gavande P V ,Basak A ,Sen S ,et al. Functional characterization of thermotolerant microbial consortium for lignocellulolytic enzymes with central role of Firmicutes in rice straw depolymerization [J]. *Scientific Reports* 2021 11: 3032.
- [30] Nasipuri P ,Herschend J ,Brejnerod A D et al. Community-intrinsic properties enhance keratin degradation from bacterial consortia [J]. *PLoS ONE* 2020 15(1) : e0228108.
- [31] Wang Y Q ,Hatt J K ,Tsementzi D et al. Quantifying the importance of the rare biosphere for microbial community response to organic pollutants in a freshwater ecosystem [J]. *Applied and Environmental Microbiology* 2017 83(8) : e03321-16.
- [32] Halder N ,Gogoi M ,Sharmin J et al. Microbial consortium-based conversion of dairy effluent into biofertilizer [J]. *Journal of Hazardous ,Toxic and Radioactive Waste* 2020 24(1) : 04019039.
- [33] Congestri R ,Savio S ,Farotti S et al. Developing a microbial consortium for removing nutrients in dishwasher wastewater: towards a biofilter for its up-cycling [J]. *Water Science & Technology* 2020 82(6) : 1142-1154.
- [34] Nur Zaida Z ,Piakong M T. Bioaugmentation of petroleum hydrocarbon in contaminated soil: a review [M]. In: Kumar V ,Kumar M ,Prasad R. (eds) *Microbial Action on Hydrocarbons*. Springer ,Singapore. 2018.
- [35] Masuda Y ,Itoh H ,Shiratori Y et al. Metatranscriptomic insights into microbial consortia driving methane metabolism in paddy soils [J]. *Soil Science and Plant Nutrition* 2018 64(4) : 455-464.
- [36] Kang D ,Jacquiod S ,Herschend J et al. Construction of simplified microbial consortia to degrade recalcitrant materials based on enrichment and dilution-to-extinction cultures [J]. *Frontiers in Microbiology* 2020 10: 3010.
- [37] Nguyen N H ,Song Z W ,Bates S T et al. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild [J]. *Fungal Ecology* 2016 20(1) : 241-248.
- [38] 郑欢 张芝元 韩燕峰 等. 刺槐内生真菌群落组成及其生态功能结构分析 [J]. *菌物学报* 2018 37(2) : 256-263.
- [39] 邵秋雨 董醇波 张芝元 等. 紫苏对医院绿地土真菌群落组成及生态功能群结构的影响 [J]. *菌物学报* 2021 40(5) : 1008-1022.
- [40] Zhou J ,Ning D. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology [J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 2017 81: e00002-17.
- [41] 梁宗琦 韩燕峰 梁建东 等. 从细胞内共生到多尺度共生: 回顾与展望 [J]. *菌物学报* 2020 39(12) : 2202-2217.
- [42] Gralka M ,Szabo R ,Stocker R et al. Trophic interactions and the drivers of microbial community assembly [J]. *Current Biology* 2020 30(19) : R1176-R1188.
- [43] Trivedi P ,Leach J E ,Tringe S G et al. Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health [J]. *Nature Reviews Microbiology* 2020 18(11) : 607-621.
- [44] Ramsay C ,Rohr J R. The application of community ecology theory to co-infections in wildlife hosts [J]. *Ecology* 2021 102(3) : e03253.
- [45] Cavender-Bares J ,Kothari S ,Meireles J E et al. The role of diversification in community assembly of the oaks ( *Quercus* L. )

- across the continental U. S [J]. *American Journal of Botany* 2018 ,105( 3) : 565-586.
- [46] Ellison S ,Rovito S ,Parra-Olea G et al. The influence of habitat and phylogeny on the skin microbiome of amphibians in Guatemala and Mexico [J]. *Microbial Ecology* 2020 ,78: 257-267.
- [47] Drake J A. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble [J]. *American Naturalist* , 1991 ,137: 1-26.
- [48] Thrall P H ,Hochberg M E ,Burdon J J et al. Coevolution of symbiotic mutualists and parasites in a community context [J]. *Trends in Ecology & Evolution* 2007 ,22( 3) : 120-126.
- [49] Layeghifard M ,Hwang D M ,Guttman D S. Disentangling interactions in the microbiome: a network perspective. *Trends in Microbiology* 2017 ,25: 217-228.
- [50] Maarten V D G ,Blottière H M ,Doré J. Humans as holobionts: implications for prevention and therapy [J]. *Microbiome* 2018 , 6( 1) : 1-6.
- [51] Mas A ,Jamshidi S ,Lagadeuc Y et al. Beyond the black queen hypothesis [J]. *The ISME Journal* 2016 ,10: 2085-2091.
- [52] Pion M ,Spangenberg J E ,Simon A et al. Bacterial farming by the fungus *Morchella crassipes* [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 2013 ,280: 20132242.
- [53] Worrlich A ,König S ,Miltner A et al. Mycelium-like networks increase bacterial dispersal ,growth ,and biodegradation in a model ecosystem at various water potentials [J]. *Applied and Environmental Microbiology* 2016 ,82( 10) : 2902-2908.
- [54] Worrlich A ,Stryhanyuk H ,Musat N et al. Mycelium-mediated transfer of water and nutrients stimulates bacterial activity in dry and oligotrophic environments [J]. *Nature Communications* 2017 ,8( 1) : 1-9.
- [55] Thakur M P ,Geisen S. Trophic regulations of the soil microbiome [J]. *Trends in Microbiology* 2019 ,27( 9) : 771-780.
- [56] 沈鑫 ,张芝元 ,郑欢 ,等. 富角蛋白有机物对医院绿地真菌群落组成的影响 [J]. *菌物学报* 2018 ,37( 8) : 999-1005.
- [57] Scherlach K ,Hertweck C. Mediators of mutualistic microbe-microbe interactions [J]. *Natural Product Reports* 2018 ,35: 303.
- [58] Hassani M A ,Durán P ,Hacquard S. Microbial interactions within the plant holobiont [J]. *Microbiome* 2018 ,6: 58.
- [59] Ruth S R ,Etalo D W ,Victor D J et al. Microbial small talk: volatiles in fungal-bacterial interactions [J]. *Frontiers in Microbiology* 2016 ,6: 1495.
- [60] Schmidt R ,Jager V D ,Zühlke D et al. Fungal volatile compounds induce production of the secondary metabolite Sodorifen in *Serratia plymuthica* PRI-2C [J]. *Scientific Reports* 2017 ,7( 1) : 1-14.
- [61] 葛伟 ,董醇波 ,张芝元 ,等. 外生菌根真菌与内生细菌共生互作的研究进展 [J]. *微生物学通报* ,2021 ,48( 10) : 3810-3822.
- [62] Colauto N B ,Fermor T R ,Eira A F et al. *Pseudomonas putida* stimulates primordia on *Agaricus bisporus* [J]. *Current Microbiology* 2016 ,72( 4) : 482-488.
- [63] Kütés U ,Khonsuntia W ,Subba S et al. Volatiles in communication of Agaricomycetes [J]. *Physiology and Genetics* 2018 ,15: 149-212.
- [64] Maida I ,Chiellini C ,Mengoni A et al. Antagonistic interactions between endophytic cultivable bacterial communities isolated from the medicinal plant *Echinacea purpurea* [J]. *Environmental Microbiology* 2016 ,18( 8) : 2357-2365.
- [65] Foster K R ,Schluter J ,Coyte K Z et al. The evolution of the host microbiome as an ecosystem on a leash [J]. *Nature* 2017 , 548: 43-51.
- [66] Zamioudis C ,Korteland J ,Van Pelt J A et al. Rhizobacterial volatiles and photosynthesis-related signals coordinate MYB72 expression in Arabidopsis roots during onset of induced systemic resistance and iron-deficiency responses [J]. *The Plant Journal* 2015 ,84: 309-322.
- [67] 刘泽 ,孙翔 ,刘晓玲 ,等. 真菌内共生细菌研究进展 [J]. *菌物学报* 2019 ,38( 10) : 1581-1599.
- [68] Desiro A ,Salvioli A ,Ngonkeu E L et al. Detection of a novel intracellular microbiome hosted in arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *The ISME Journal* 2014 ,8( 2) : 257-270.
- [69] Coyle M C ,Elya C ,Bronski M J et al. Entomophthovirus: an insect-derived iflavivirus that infects a behavior manipulating fun-

- gal pathogen of dipterans [J]. *bioRxiv preprint* 2018 ,doi: <https://doi.org/10.1101/371526>.
- [70] Kamagata Y. Recent biofilm studies open a new door in microbial ecology [J]. *Microbes and Environments* ,2020 ,35 ( 1 ) : ME3501rh.
- [71] Rocca J D ,Simonin M ,Bernhardt E S ,et al. Rare microbial taxa emerge when communities collide: freshwater and marine microbiome responses to experimental mixing [J]. *Ecology* 2020 ,101( 3 ) : e02956.
- [72] Drew G C ,Stevens E J ,King K C. Microbial evolution and transitions along the parasite-mutualist continuum [J]. *Nature Reviews Microbiology* 2021 ,19: 623-638.
- [73] Hamonts K ,Trivedi P ,Garg A ,et al. Field study reveals core plant microbiota and relative importance of their drivers [J]. *Environmental Microbiology* 2018 ,20( 1 ) : 124-140.
- [74] Robinson J M ,Cameron R. The holobiont blindspot: relating host-microbiome interactions to cognitive biases and the concept of the “Umwelt” [J]. *Frontiers in Psychology* 2020 ,11: 591071.
- [75] Cryan J F ,O’ Riordan K J ,Cowan C S M ,et al. The microbiota-gut-brain axis [J]. *Physiological Reviews* ,2019 ,99: 1877-2013.
- [76] 刘文洁 ,王洋 ,周礼红 等. 贵州地区肥胖人群肠道微生物群落特征分析 [J]. *山地农业生物学报* 2020 ,39( 1 ) : 9-19.
- [77] Sandell K. Olfactory cues and purchase behavior: consumer characteristics as moderators [J]. *European Journal of Marketing* , 2019 ,53( 7 ) : 1378-1399.

### Advances of Microbiome Composition ,Assembly and Microbial-microbial Interaction of the Holobionts

Han Yanfeng<sup>1</sup> ,Dong Chunbo<sup>1</sup> ,Ge Wei<sup>1</sup> ,Zou Xiao<sup>1</sup> ,Liang Jiandong<sup>2</sup> ,Chen Wanhao<sup>2</sup> ,Hu Haiyan<sup>3</sup> ,Liang Zongqi<sup>1\*</sup>

( 1. Institute of Fungus Resources ,Department of Ecology ,College of Life Sciences ,Guizhou University ,Guiyang ,Guizhou 550025 ,China; 2. School of Basic Medicine ,Guizhou University of Traditional Chinese Medicine ,Guiyang ,Guizhou 550025 ,China; 3. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry Institute of Geochemistry ,Chinese Academy of Sciences ,Guiyang ,Guizhou 550081 ,China)

**Abstract:** This paper briefly introduced the concept of holobionts based on the concept of symbiosis ( host-related microbiome ) and systematically reviewed the composition ,assembly and microbial-microbial interactions of the related microbiome. Based on the holobionts ,the host can influence the position of the microbial symbionts in the symbiosis continuum through its resistance and tolerance ,and reduce the negative effects of interaction. Host evolution and the holobionts can actively affect the fitness of the parasitic symbiont to result in reverse adaptation. Although the central role of the host microbiome in host biology ,ecology and evolution had been widely recognized ,the functional aspects were rarely studied. The new concept of ecology-holobiont proposed recently challenged the traditional cognition of one species as one holobiont. In addition ,the study on the holobionts had been expanded from the biological sciences to the social sciences ,philosophy and physiology. Ignoring the roles of holobionts in a particular behavior may lead to a potential cognitive bias regarded as the holobiont blindspot. Therefore ,focusing on the holobiont blindspot and how the microbiome affected the brain and cognition will provide new insights into the evolution of human cognition and social behavior.

**Keywords:** holobiont; microbiome composition; microbial interaction