

高原鼯鼠(*Eospalax baileyi*)肠道微生物受季节性变化影响

司磊¹, 梁程博², 卢贵平³, 焦文睿³, 刘道鑫^{3*}

1 青海大学 生态环境工程学院, 青海 西宁

2 中国科学院西北高原生物研究所, 青海省动物生态基因组学重点实验室, 青海 西宁

3 青海大学 农牧学院, 青海 西宁

司磊, 梁程博, 卢贵平, 焦文睿, 刘道鑫. 高原鼯鼠(*Eospalax baileyi*)肠道微生物受季节性变化影响[J]. 微生物学报, 2026, 66(8): 4184-4198.

SI Lei, LIANG Chengbo, LU Guiping, JIAO Wenrui, LIU Daoxin. Seasonal variations of the gut microbiota in the plateau zokor (*Eospalax baileyi*)[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2026, 66(8): 4184-4198.

摘要:【目的】肠道微生物群在动物的能量代谢、免疫调控及环境适应中具有重要作用。然而, 目前关于高原鼯鼠(*Eospalax baileyi*)肠道微生物群在不同季节间的结构、功能及组装机制的变化尚不明确。【方法】采用 Illumina 测序技术对 17 份高原鼯鼠肠胃内容物样品的 16S rRNA 基因 V3-V4 区进行高通量测序, 探究春冬季节变化对肠道菌群多样性、功能及组装过程的影响。【结果】春季高原鼯鼠肠道微生物多样性和丰富度显著高于冬季($P<0.05$), 春冬两季间肠道菌群群落结构差异极显著($P<0.001$); 门、属水平部分优势菌群的丰度存在显著季节差异($P<0.05$)。PICRUSt 功能预测表明, 在 level 1 水平, 新陈代谢为关键通路, 春季组的遗传信息处理、环境信息处理、人类疾病及生物体系统相关通路均显著高于冬季组($P<0.05$)。进一步对 level 2 水平的新陈代谢通路分析发现, 春季组的碳水化合物、氨基酸、核苷酸、脂质、其他氨基酸及萜类和多酮类代谢通路丰度均显著高于冬季组($P<0.05$)。中性群落模型(neutral community model, NCM)结果显示, 冬季个体间肠道微生物扩散更为广泛(冬季 $Nm=228.75$, 春季 $Nm=216.68$)。春季组的标准化随机率(normalized stochasticity ratio, NST)值小于 0.5, 表明确定性过程占主导地位; 冬季组 NST 值大于 0.5, 表明随机性过程占主导地位, 组间差异极显著($P<0.001$)。iCAMP 分析进一步揭示, 漂变和扩散限制是春冬季高原鼯鼠肠道微生物组装的主要过程, 且不同生态过程在季节间的差异极显著($P<0.001$)。【结论】季节变化显著影响高原鼯鼠肠道微生物的结构、组成、功能及组装机制。冬季高原鼯鼠通过降低肠道微生物代谢活性和信息处理功能以适应宿主的节能策略, 并可能通过调

资助项目: 中国科学院青海省人民政府三江源国家公园联合研究专项(LHZX-2023-02)

This work was supported by the Joint Grant from Chinese Academy of Sciences-People's Government of Qinghai Province on Sanjiangyuan National Park (LHZX-2023-02).

*Corresponding author. E-mail: liudaixin_dy2007@163.com

Received: 2026-01-24; Accepted: 2026-03-17; Published online: 2026-03-31

节肠道菌群丰度适应环境变化、维持肠道稳态。本研究结果对于从肠道菌群角度解释野生高原啮齿类动物适应高寒环境的机制具有重要意义。

关键词：高原鼯鼠；肠道菌群；16S rRNA 基因；功能预测；组装机制

Seasonal variations of the gut microbiota in the plateau zokor (*Eospalax baileyi*)

SI Lei¹, LIANG Chengbo², LU Guiping³, JIAO Wenrui³, LIU Daoxin^{3*}

¹ School of Ecological and Environmental Engineering, Qinghai University, Xining, Qinghai, China

² Qinghai Provincial Key Laboratory of Animal Ecological Genomics, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai, China

³ College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining, Qinghai, China

Abstract: [Objective] The gut microbiota plays crucial roles in host energy metabolism, immune regulation, and environmental adaptation. However, seasonal variations in the structure, function, and assembly mechanisms of the gut microbiota in the plateau zokor (*Eospalax baileyi*) remain poorly understood. **[Methods]** This study employed Illumina high-throughput sequencing technology to perform 16S rRNA (V3–V4 region) sequencing on 17 gastrointestinal content samples of plateau zokors, thus investigating the effects of season (spring vs. winter) on the diversity, function, and assembly processes of the gut microbiota. **[Results]** The alpha diversity and richness of the gut microbiota in plateau zokors were higher in spring than in winter ($P<0.05$), and the gut microbiota structure in winter exhibited extremely significant differences ($P<0.001$). At the phylum and genus levels, the relative abundance of certain dominant microbial taxa differed between seasons ($P<0.05$). PICRUSt functional prediction revealed that at Level 1, metabolism was the dominant pathway, with the genetic information processing, environmental information processing, human diseases, and organismal systems pathways being enriched in the spring group compared with the winter group ($P<0.05$). Further analysis of metabolic pathways at Level 2 indicated that pathways related to carbohydrate metabolism, amino acid metabolism, nucleotide metabolism, lipid metabolism, metabolism of other amino acids, and metabolism of terpenoids and polyketides were higher in spring than in winter ($P<0.05$). The neutral community model (NCM) showed more extensive dispersal of the gut microbiota among individuals in winter ($Nm=228.75$) than in spring ($Nm=216.68$). The normalized stochasticity ratio (NST) was less than 0.5 in the spring group, indicating dominance by deterministic processes, while it was greater than 0.5 in the winter group, suggesting dominance by stochastic processes, with significant differences between groups ($P<0.001$). Further iCAMP analysis revealed that drift and dispersal limitation were the primary ecological processes governing microbial community assembly in both seasons, and the relative contributions of these ecological processes differed between spring and winter ($P<0.001$). **[Conclusion]** Season significantly affects the structure, composition, function, and assembly

mechanisms of the gut microbiota in plateau zokors. During winter, plateau zokors may save energy by reducing the metabolic activity and information-processing functions of the gut microbiota. In addition, plateau zokors may adjust taxa abundance of the gut microbiota to cope with environmental changes and maintain intestinal homeostasis. These findings provide important insights into the mechanisms by which wild plateau rodents adapt to high-altitude and cold environments from the gut microbiota.

Keywords: plateau zokor; gut microbiota; 16S rRNA gene; functional prediction; assembly mechanism

肠道菌群是存在于动物肠道中的一种复杂微生物群落，其组成和结构与宿主协同进化，微生物与宿主之间建立了长期的相互作用与协同进化机制^[1]。肠道微生物群在动物的能量代谢、营养吸收、免疫调控及环境适应中发挥着关键作用，其组成和功能常受到宿主遗传、环境条件和饮食习性的显著影响^[2-7]。同一物种的肠道菌群在不同时空尺度上具有显著变化，这种变化可通过影响宿主能量代谢等途径帮助宿主适应周围环境^[8]。季节变化是影响野生动物肠道菌群结构的重要因素^[9]。在藏羊^[10]、帕米尔盘羊^[11]、白唇鹿^[12]等大型哺乳动物的研究中发现，肠道菌群结构和功能具有明显的季节差异；在麝香鼠^[8]、达乌尔黄鼠^[13]和甘肃鼯鼠^[14]等小型啮齿目动物中也存在类似差异。肠道菌群的结构和功能与动物生活史特征密切相关，在提高宿主环境适应性方面发挥着重要作用^[15-17]。对于生活在极端环境中的动物而言，肠道微生物不仅是维持机体稳态的重要因子，也是适应恶劣环境的潜在机制之一。

青藏高原拥有世界上海拔最高的高寒草地生态系统，平均海拔为 4 000–5 000 m^[18]。由于其特殊的地貌形态和气候特征形成了独特的高寒生态系统。高原鼯鼠(*Eospalax baileyi*)是青藏高原特有的地下啮齿类动物，隶属于啮齿目(Rodentia)鼠形亚目(Myomorpha)鼯鼠科(Spalacidae)鼯鼠亚科(Myospalacinae)凸颅鼯鼠属(*Eospalax*)，主要栖息于青藏高原及周边高海拔地区的高寒草甸、高寒灌丛和高山草原，分布

于海拔 2 800–4 200 m^[19-21]。高原鼯鼠是青藏高原优势地下啮齿动物，其采食、挖掘洞道及推土造丘行为促进了草地生态系统的能量流动和物质循环，被誉为“高寒草地生态系统工程师”^[22-23]。然而，当高原鼯鼠种群密度超过环境容量时，其活动会造成草地生产力下降和生物多样性丧失，严重影响草地生态系统平衡^[24-25]。已有研究表明，肠道微生物群和代谢物共同促进高原鼯鼠对高原环境的适应^[26]，但目前关于高原鼯鼠肠道微生物群在不同季节的结构、功能及组装机制的变化研究仍较为有限。

本研究以高原鼯鼠为研究对象，通过比较分析春季与冬季肠道微生物群落的多样性、功能预测及组装过程，探讨其肠道微生物群在不同季节条件下的动态变化，旨在揭示高原鼯鼠如何通过调节肠道微生物群落以适应高原环境的季节性变化。本研究通过探究高原鼯鼠肠道微生物群落季节性动态变化规律，有助于进一步理解其对高原环境的适应机制，为揭示高原啮齿类动物适应高寒环境的机制提供重要理论依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集与 DNA 提取

为减小遗传背景差异对本研究的影响，分别于 2020 年 5 月和 10 月在青海省大通县青林乡(37°8'20"N, 101°15'1"E, 海拔 3 111 m)共捕获 17 只高原鼯鼠，所有个体捕获位点间距不超过 0.5 km。捕获后转移至临时野外站点，立即

采用二氧化碳吸入法对每只动物进行深度麻醉。待足趾反射消失确认动物进入麻醉期后, 立即采用颈椎脱臼法实施安乐死, 确认死亡后行腹部手术, 无菌采集目标肠段内容物样本至冻存管中, 立即于液氮中速冻, 用于后续微生物分析。该采样方案旨在最大限度地减少动物应激, 并获得青海大学动物伦理委员会批准(批准号为 IACUC:SL-2023044)。为避免雌性妊娠期的影响, 本研究用于肠道微生物多样性分析的盲肠内容物样品均来自雄性个体。青藏高原季节差异显著, 冬季为 10 月至次年 3 月, 春季为 4 月至 6 月^[27]。大通县青林乡位于青藏高原东北缘, 因此将采集样品分为春季组和冬季组。其中, 春季组(S)共 10 只, 编号分别为 cQL001S、cQL002S、cQL003S、cQL004S、cQL005S、cQL006S、cQL007S、cQL008S、cQL009S、cQL0010S; 冬季组(W)共 7 只, 编号分别为 cQL011W、cQL012W、cQL013W、cQL014W、cQL015W、cQL016W、cQL017W。高原鼯鼠胃肠道内容物总 DNA 提取参照 E.Z.N.A.® Soil DNA Kit (Omega Bio-Tek 公司)说明书进行。

1.2 高通量测序

本研究选用通用引物 338F (5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')和 806R (5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')对 16S rRNA 基因 V3-V4 区进行扩增。PCR 反应体系 (20 μ L): 5 $\times$ TransStart FastPfu 缓冲液(全式金生物技术有限公司) 4 μ L, dNTPs (2.5 mmol/L) 2 μ L, 上、下游引物 (5 μ mol/L) 各 0.8 μ L, TransStart FastPfu DNA 聚合酶(全式金生物技术有限公司, 2.5 U/ μ L) 0.4 μ L, 模板 DNA 10 ng, ddH₂O 补至 20 μ L。每个样本设 3 个重复。PCR 反应程序: 95 $^{\circ}$ C 预变性 3 min; 95 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s, 共 27 个循环; 72 $^{\circ}$ C 终延伸 10 min; 4 $^{\circ}$ C 保存。

1.3 测序文库构建及测序

使用 NEXTFLEX Rapid DNA-Seq Kit (Bioo

Scientific 公司)进行建库, 步骤如下: (1) 接头连接; (2) 使用磁珠筛选去除接头自连片段; (3) 利用 PCR 扩增富集文库模板; (4) 磁珠回收 PCR 产物, 获得最终文库。利用 MiSeq 测序平台 (Illumina 公司)进行测序。测序所得原始数据存在一定干扰序列, 为确保分析结果的准确性与可靠性, 首先使用 fastp 软件对原始序列进行质控, 随后使用 FLASH 软件进行拼接和过滤, 并通过 QIIME 2 流程中的 DADA2 对测序数据进行降噪处理, 获得扩增子序列变体 (amplicon sequence variant, ASV)。为降低测序深度对后续 α 多样性和 β 多样性等分析结果的影响, 将每个样本降噪后的序列数按最小样本序列数 ($n=18\ 511$) 进行抽平处理。最后, 基于 Silva 16S rRNA 基因数据库 (v138), 使用 QIIME 2 中的 BLAST 对 ASV 进行物种分类学注释。文库构建和测序由上海美吉生物医药科技有限公司完成。中性群落模型分析使用 R 语言 (v4.5.2) ggplot2 包、minpack.lm 包、Hmisc 包和 grid 包, 其余数据分析在上海美吉生物医药科技有限公司多样性云分析平台 (<http://www.majorbio.com>) 完成。

2 结果与分析

2.1 生物信息学分析

利用 Illumina MiSeq PE300 测序平台对春季和冬季高原鼯鼠肠道微生物 16S rRNA 基因 V3-V4 区进行扩增测序, 17 个样本共获得有效序列 314 687 条, 各样本有效序列均为 18 511 条。17 个样本共检出 4 107 个 ASV, 其中春季组 3 283 个, 冬季组 1 951 个。由 Rank-abundance 曲线和物种稀释曲线 (图 1) 可知, 随着测序量的增加, 曲线均趋于平坦, 表明本研究测序量和测序深度合理, 绝大多数物种已被检出, 继续增加测序量仅能检出少量新物种。

2.2 高原鼯鼠肠道菌群 Venn 图分析

春季组与冬季组的肠道菌群共有 ASVs 1 082 个, 春季组特有 ASVs 2 156 个, 冬季组特

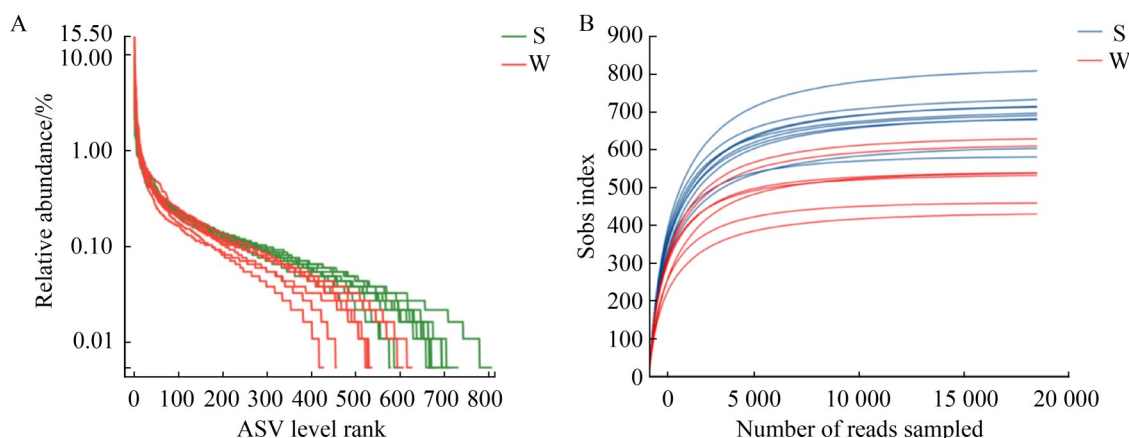


图1 高原鼢鼠肠道微生物Rank-abundance曲线(A)和物种稀释曲线(B)

Figure 1 Rank-abundance curve (A) and rarefaction curve (B) of intestinal microbes in plateau zokor.

有 ASVs 869 个。春季组肠道微生物种类较冬季组更为丰富，春季组和冬季组的微生物种类分别占两组总微生物种类的 79.94% 和 47.50% (图 2)。

2.3 高原鼢鼠肠道菌群 α 多样性分析

Coverage 值越高，表明样本中序列被完全检出的概率越大，春季组和冬季组的 Coverage 值分别为 99.89% 和 99.95%，说明两组样本中未被检出的序列占比极低，测序质量较高。本研究采用 Shannon、Simpson、ACE 和 Chao1 指数评估两组 α 多样性。其中，ACE 指数和 Chao1 指数用于衡量群落丰富度，数值越大表明物种数越多；Shannon 指数和 Simpson 指数用于评估

群落多样性，Shannon 指数越大表明多样性越高，Simpson 指数则与多样性呈负相关，数值越大表明多样性越低。由图 3 和表 1 可知，春季组肠道微生物的多样性和丰富度均显著高于冬季组，ACE 指数、Chao1 指数和 Shannon 指数差异极显著 ($P < 0.01$)，Simpson 指数差异显著 ($P < 0.05$)。

2.4 高原鼢鼠肠道菌群 β 多样性分析

非加权组平均法 (unweighted pair group method with arithmetic mean, UPGMA) 聚类分析结果显示，春季组与冬季组样本在 UPGMA 聚类树中分为两大支 (图 4A)，表明两组间存在明显差异。 β 多样性组间差异分析结果显示，春季组与冬季组肠道之间菌群结构差异极显著 ($P < 0.001$)，且冬季组内差异大于春季组 (图 4B)。非度量多维尺度分析 (non-metric multidimensional scaling, NMDS) (图 4C) 和主坐标分析 (principal coordinate analysis, PCoA) (图 4D) 结果分析显示，春季组与冬季组样本完全分离，组间差异极显著 ($P < 0.001$)，且冬季组样本分布更为分散，组内差异更大。

2.5 高原鼢鼠肠道微生物的物种组成分析

除未分类外，所有已鉴定的 ASVs 可划分为

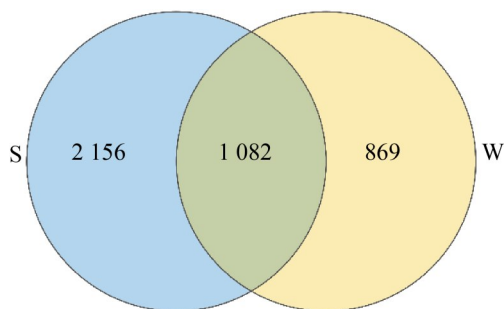


图2 高原鼢鼠肠道微生物群落组成Venn图

Figure 2 Venn diagram of intestinal microbial community composition in plateau zokor.

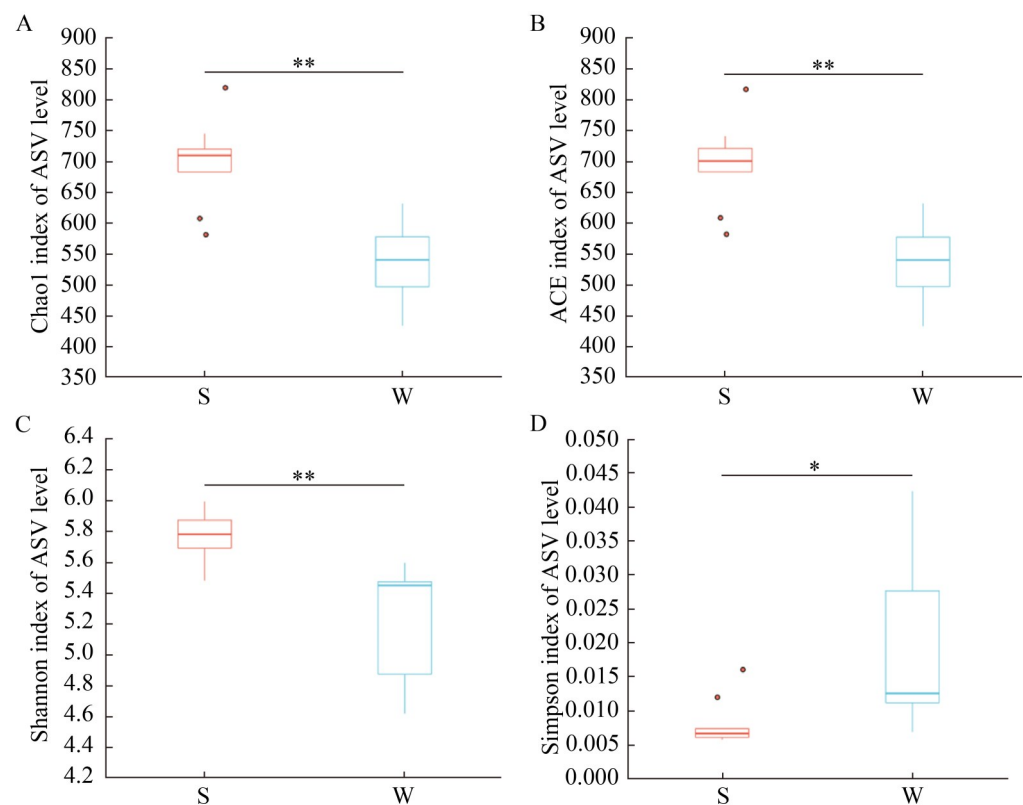


图3 α 多样性指数差异图

Figure 3 Alpha diversity index differences. A: Chao1 index; B: ACE index; C: Shannon index; D: Simpson index. *: $0.01 < P \leq 0.05$, indicate significant difference; **: $0.001 < P \leq 0.01$, indicate extremely significant difference.

表1 春季组和冬季组 α 多样性指数

Table 1 Alpha diversity indices of summer group and winter group

Season	Shannon	Simpson	ACE	Chao1	Coverage
Summer	5.754	0.007	695.089	697.554	0.999
Winter	5.191	0.019	535.380	535.588	0.999
P	0.002	0.012	0.003	0.003	0.007

10 门 15 纲 33 目 49 科 110 属 185 种。对春季组和冬季组不同微生物分类单元的数量进行比较发现, 在门、纲、目、科水平, 春季组肠道菌群的物种数目少于冬季组; 在属、种水平, 春季组肠道菌群的物种数目多于冬季组(表 2)。

2.5.1 门水平物种组成分析

如图 5A 所示, 春季组高原鼯鼠肠道微生物由 9 个门组成, 主要菌群包括芽孢杆菌门

(*Bacillota*, 90.16%)、拟杆菌门(*Bacteroidota*, 6.07%)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*, 3.17%); 冬季组由 10 个门组成, 主要菌群包括芽孢杆菌门(*Bacillota*, 67.06%)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*, 16.28%)、拟杆菌门(*Bacteroidota*, 13.88%)、放线菌门(*Actinomycetota*, 1.90%)。在门水平上, 两组主要菌群的相对丰度均存在差异。

2.5.2 属水平物种组成分析

如图 5B 所示, 春季组高原鼯鼠肠道微生物由 94 个属组成, 主要菌群包括 *unclassified_f_Lachnospiraceae* (34.07%)、*unclassified_f_Oscillospiraceae* (9.28%)、瘤胃球菌属(*Ruminococcus*, 6.06%)、*norank_f_Muribaculaceae* (5.93%)、*Lachnospiraceae_NK4A136_group* (4.26%)、

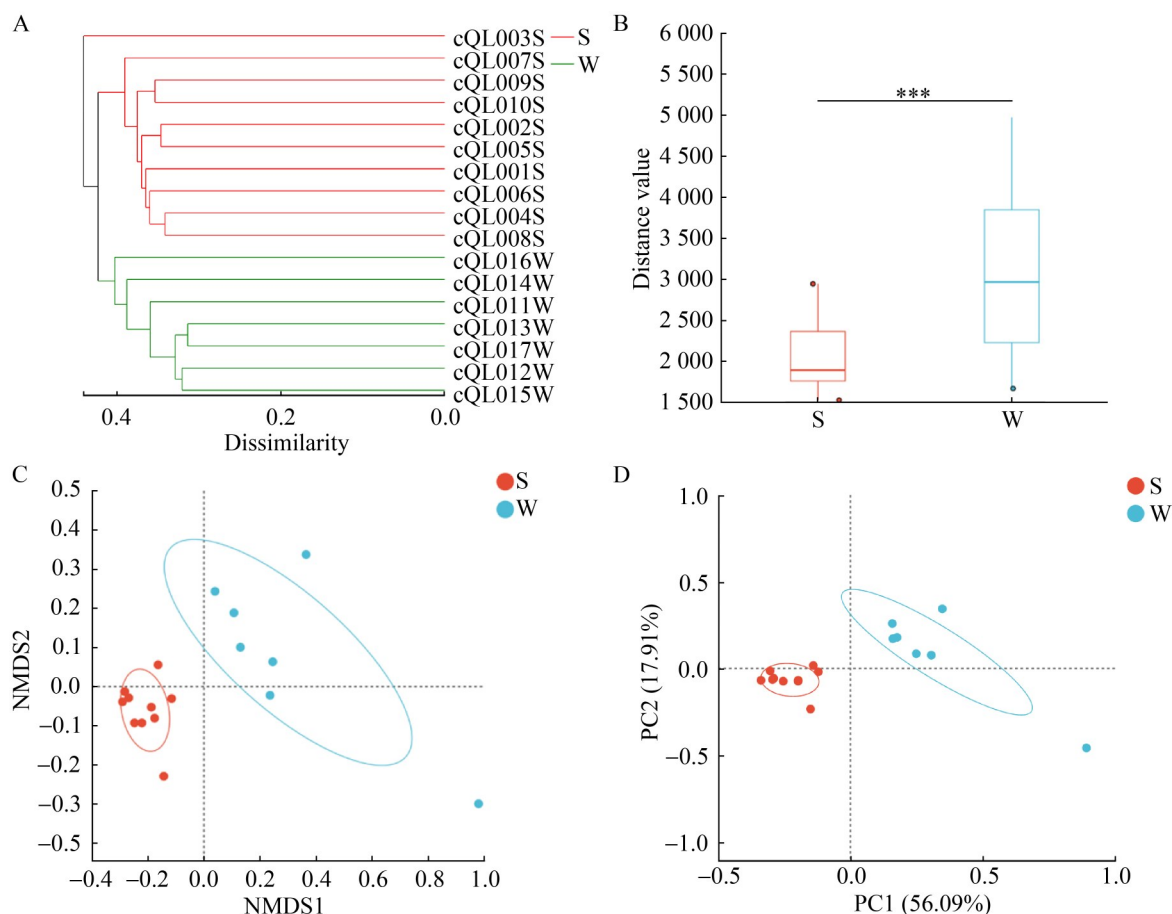


图4 β 多样性分析

Figure 4 Beta diversity analysis. A: UPGMA hierarchical clustering analysis based on Bray-Curtis distance; B: Beta diversity index difference analysis based on Euclidean distance; C: NMDS analysis based on weighted UniFrac distance; D: PCoA analysis based on weighted UniFrac distance. ***: $P \leq 0.001$, indicate extremely significant difference.

表2 春季组与冬季组不同微生物分类单元的数量比较

Table 2 Comparison of the number of different microbial taxa between S group and W group

Group	Phylum	Class	Order	Family	Genus	Species	ASVs
S	9	12	26	37	94	159	3 283
W	9	13	27	41	91	131	1 951
Total	10	16	32	47	110	185	4 107

norank_f__Christensenellaceae (3.99%)、*Eubacterium_siraeum_group* (3.96%)、norank_f__norank_o__Clostridia_vadinBB60_group (3.89%)、*NK4A214_group* (3.51%)、脱硫菌属

(*Desulfovibrio*, 3.17%)、norank_f__*Oscillospiraceae* (2.75%)、*Cellulosilyticum* (1.78%)、*Colidextribacter* (1.43%)、norank_f__norank_o__Clostridia_UCG-014 (1.01%)，其优势菌群为 unclassified_f__*Lachnospiraceae*、unclassified_f__*Oscillospiraceae* 和 *Ruminococcus*；冬季组由 91 个属组成，主要菌群包括脱硫菌属 (*Desulfovibrio*, 16.20%)、norank_f__*Christensenellaceae* (14.68%)、norank_f__*Muribaculaceae* (13.07%)、unclassified_f__*Lachnospiraceae* (11.98%)、*Eubacterium_siraeum_group* (10.34%)、瘤胃球菌

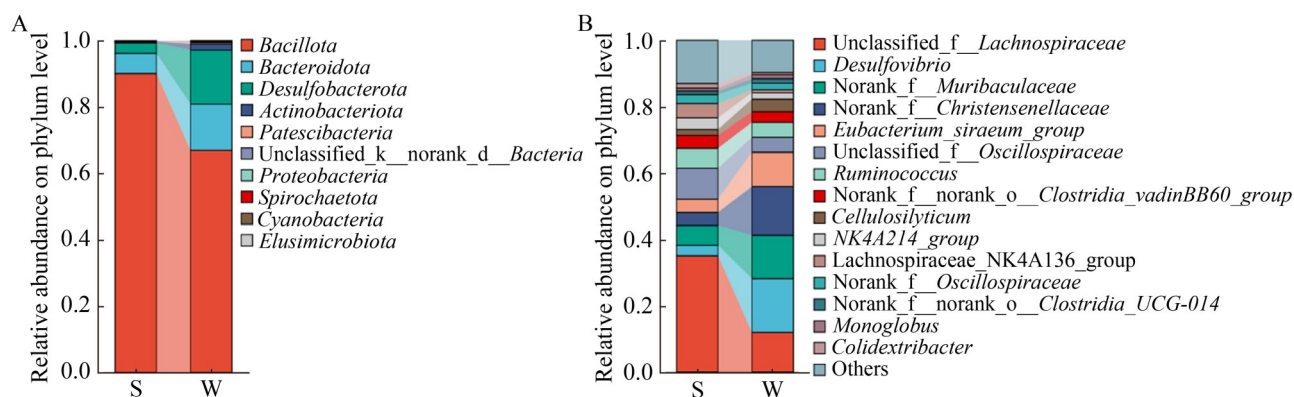


图5 门、属水平相对丰度柱状图

Figure 5 Relative abundance bar charts. A: Phylum level; B: Genus level.

属 (*Ruminococcus*, 4.52%)、unclassified_f_Oscillospiraceae (4.49%)、*Cellulosilyticum* (3.78%)、norank_f_norank_o_Clostridia_vadinBB60_group (3.20%)、norank_f_Oscillospiraceae (1.95%)、NK4A214_group (1.93%)、norank_f_norank_o_Clostridia_UCG-014 (1.37%)、*Monoglobus* (1.22%)，其优势菌群为 *Desulfovibrio*、norank_f_Christensenellaceae、norank_f_Muribaculaceae、unclassified_f_Lachnospiraceae 和 *Eubacterium_siraeum_group*。在属水平上，两组优势菌群虽有重叠，但相对丰度存在明显差异。

2.5.3 组间差异菌群分析

LEfSe 分析结果显示，以 $LDA > 4.0$ 为阈值，春季组和冬季组肠道微生物在门、纲、目、科、属水平均存在差异微生物，分别鉴定出 8 个和 11 个(图 6A)。春季组的 8 个差异微生物，分别为毛螺菌科(*Lachnospiraceae*)、*Lachnospirales*、*Bacillota*、梭菌纲(*Clostridia*)、颤螺菌科(*Oscillospiraceae*)、norank_o_Oscillospirales、*Lachnospiraceae_NK4A136_group* 和 *Family_XIII_AD3011_group*；冬季组的 11 个差异微生物，分别为 *Pseudomonadota*、*Desulfovibrio*、脱硫弧菌科(*Desulfovibrionaceae*)、德尔塔变形菌纲(*Deltaproteobacteria*)、脱硫弧菌目(*Desulfovibrionales*)、克里斯滕森氏菌科(*Christensenellaceae*)、真杆菌目(*Eubacteriales*)、

norank_f_Christensenellaceae、拟杆菌纲(*Bacteroidia*)、*Bacteroidota* 和拟杆菌目(*Bacteroidales*)。

对春季组与冬季组门水平(图 6B)和属水平(图 6C)优势菌群进行差异分析，选取丰度前 5 的差异菌。结果表明，在门水平，*Bacillota* 在冬季显著低于春季 ($P < 0.001$)，*Bacteroidota*、*Pseudomonadota*、*Actinomycetota* 和 *Patescibacteria* 在冬季显著高于春季 ($P < 0.05$)；在属水平，*Desulfovibrio* 和 norank_f_Christensenellaceae、在冬季显著高于春季，NK4A214_group、*Lachnospiraceae_NK4A136_group* 和 *Colidextribacter* 在冬季显著低于春季。上述结果表明，与春季相比，冬季高原鼯鼠肠道微生物中部分菌的丰度发生了显著变化。

2.6 肠道微生物功能预测

KEGG pathway 数据库将代谢通路一级功能划分为 6 大类，包括生物体系统(organismal systems)、环境信息处理(environmental information processing)、新陈代谢(metabolism)、细胞过程(cellular processes)、遗传信息过程(genetic information processing)和人类疾病(human diseases)。使用 PICRUSt (v2.2.0-b) 软件比对 KEGG (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes) 数据库，在一级功能的 6 类功能通路

中, 新陈代谢为关键通路, 且春季组的遗传信息过程、环境信息处理、人类疾病和生物系统通路均显著高于冬季组(图 7A)。

进一步对春冬季肠道微生物新陈代谢通路

进行二级功能差异分析, 共有 6 条代谢通路在两组间存在显著差异(图 7B)。春季组的碳水化合物代谢(carbohydrate metabolism)、氨基酸代谢(amino acid metabolism)、核苷酸代谢(nucleotide

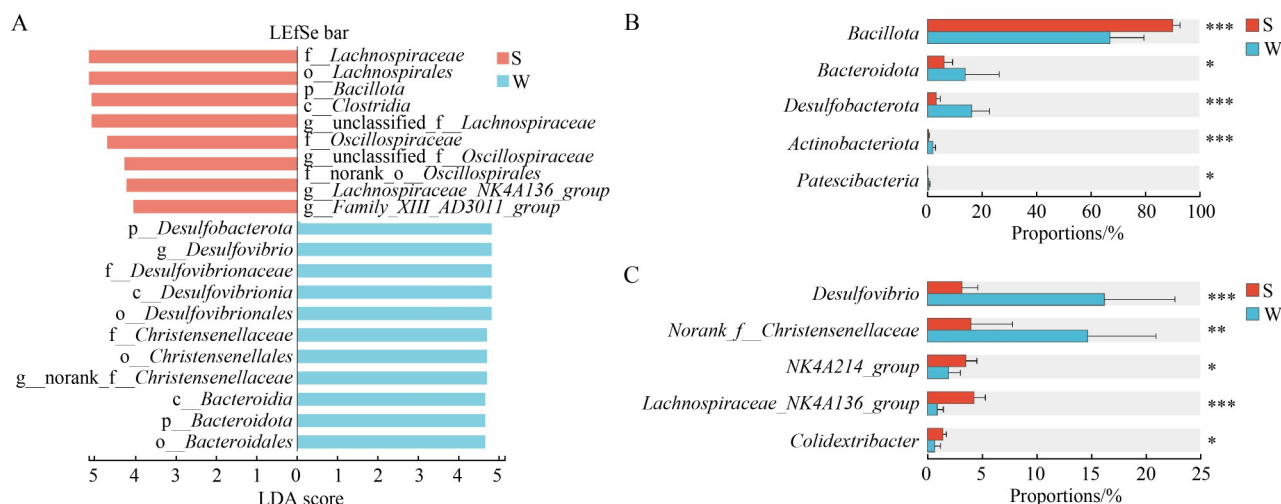


图6 春冬季高原鼯鼠肠道微生物组间差异分析

Figure 6 Differential analysis of gut microbiota in plateau zokor between spring and winter. A: LEfSe analysis of gut microbiota of plateau zokors in spring and winter; B: Differences in dominant bacterial groups at the phylum level; C: Differences in dominant bacterial groups at the genus level. *: $0.01 < P \leq 0.05$, indicate significant difference; **: $0.001 < P \leq 0.01$, indicate extremely significant difference; ***: $P \leq 0.001$, indicate extremely significant difference.

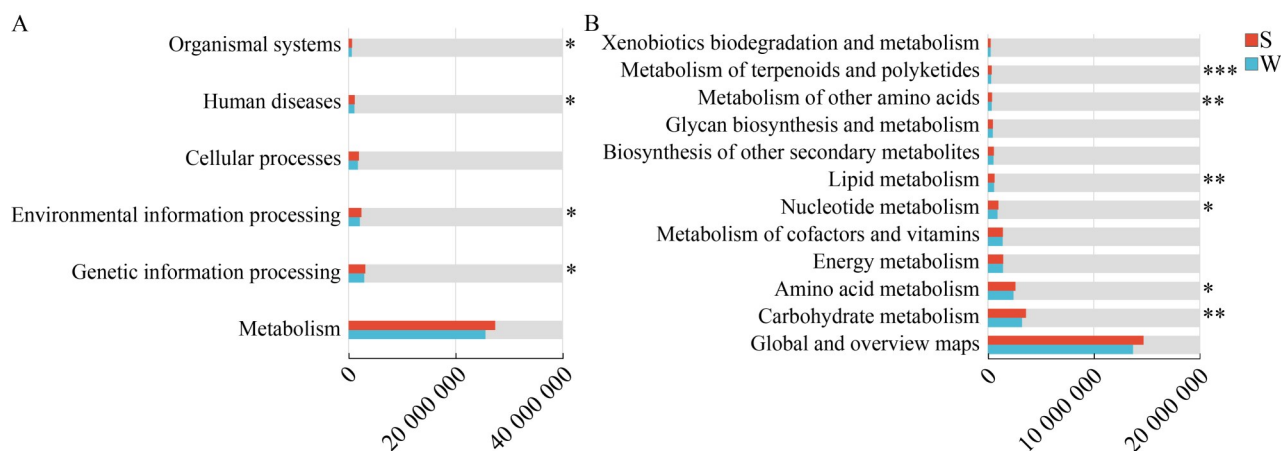


图7 春冬季高原鼯鼠肠道微生物功能差异

Figure 7 Differences in the gut microbiota functions of plateau zokors in spring and winter. A: KEGG level 1; B: KEGG level 2. *: $0.01 < P \leq 0.05$, indicate significant difference; **: $0.001 < P \leq 0.01$, indicate extremely significant difference; ***: $P \leq 0.001$, indicate extremely significant difference.

metabolism)、脂质代谢(lipid metabolism)、其他氨基酸代谢(metabolism of other amino acids)和萜类和多酮类代谢(metabolism of terpenoids and polyketides)通路均显著高于冬季组。

2.7 肠道微生物群落组装过程的季节性差异

中性群落模型(neutral community model, NCM)量化了中性过程对群落组装的贡献。结果

显示, 冬季组肠道微生物群群的 Nm 值高于春季组(图 8A), 表明冬季肠道微生物的物种扩散较春季更为广泛。春冬季肠道微生物群落的拟合度均较低($R^2 < 0.3$), 表明群落组装中随机过程的贡献有限, 确定性过程和随机性过程共同驱动高原鼯鼠肠道微生物群落的形成。

标准化随机率(normalized stochasticity ratio, NST)用于量化随机过程与确定性过程对群落组

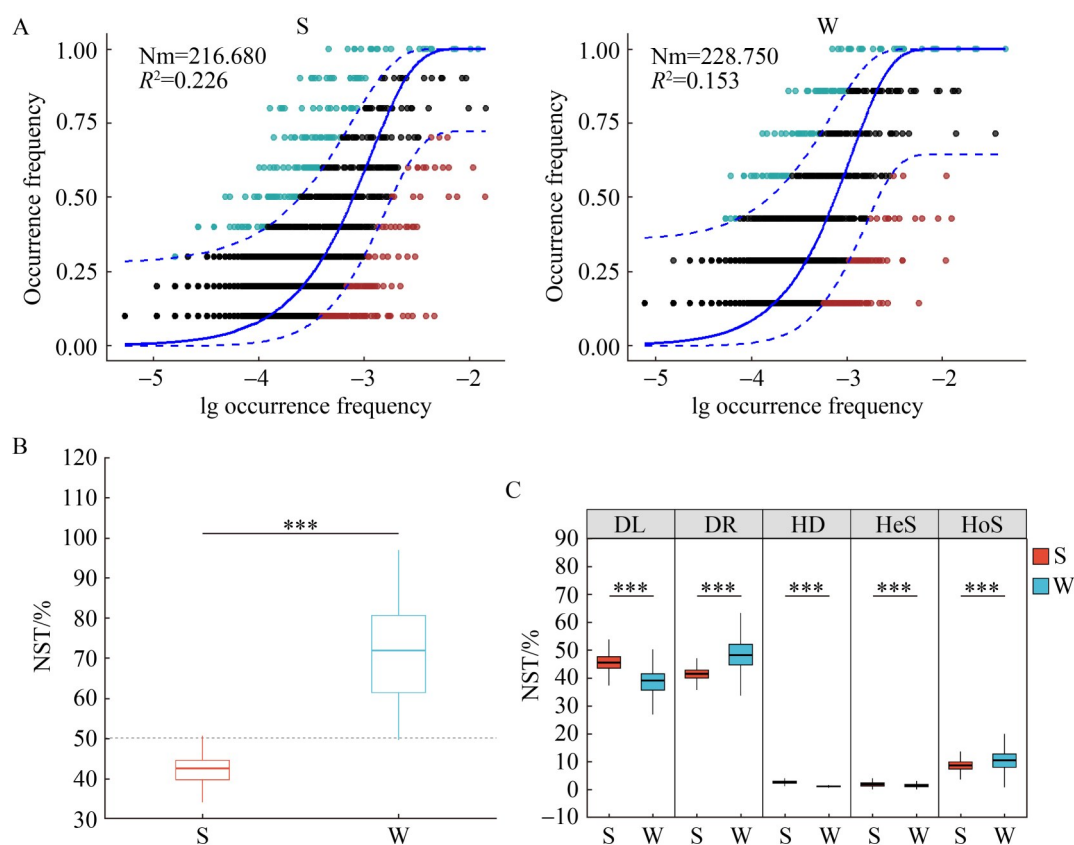


图8 春冬季高原鼯鼠肠道微生物组装过程差异分析

Figure 8 Differences in gut microbiota assembly processes in plateau zokor between spring and winter. A: Neutral community model (NCM) fitting analysis of the gut microbiota of plateau zokors in spring and winter; B: Box plot of standardized randomization rate (NST) for the gut microbiota of plateau zokors in spring and winter; C: Box plot of different ecological processes in the gut microbiota of plateau zokors in spring and winter. ***: $P \leq 0.001$, indicate extremely significant difference. The blue solid line represents the best fit of the neutral community model. The blue dotted line represents the 95% interval around the model prediction. The ASVs appearing in the prediction range are represented by black dots. The ASVs with a frequency higher or lower than the prediction interval are represented by different colors. R^2 represents the degree of fitting of the model, and Nm represents the product of community size and migration times.

装的相对重要性^[28]。结果显示, 两组间 NST 值差异极显著 ($P < 0.001$)。春季组 NST 值低于 50%, 表明确定性过程占主导地位; 冬季组 NST 值高于 50%, 表明随机性过程占主导地位 (图 8B)。

基于系统发育 bin 的零模型分析 (infer community assembly mechanisms by phylogenetic-bin-based null model analysis, iCAMP) 将群落组装过程进一步划分为不同的生态过程, 以评估各过程的相对重要性^[29]。结果表明, 春冬季高原鼯鼠肠道微生物群落的组装机制以漂变 (drift, DR) 和扩散限制 (dispersal limitation, DL) 为主, 其次为同质选择 (homogeneous selection, HoS)、同质扩散 (homogenizing dispersal, HD) 和异质选择 (heterogeneous selection, HeS), 且不同生态过程在两组间差异极显著 (图 8C)。春季组的扩散限制、同质扩散和异质选择显著高于冬季组 ($P < 0.001$), 漂变和同质选择显著低于冬季组 ($P < 0.001$), 表明春冬季高原鼯鼠肠道微生物群落组装均以漂变和扩散限制为主导。

3 讨论

3.1 不同季节高原鼯鼠肠道微生物多样性差异显著

相关研究表明, 肠道菌群多样性具有季节差异, 肠道菌群可帮助宿主度过食物匮乏季节^[7]。本研究中, 不同季节高原鼯鼠肠道菌群结构组成差异显著。 α 多样性分析结果表明, 春季高原鼯鼠肠道微生物的多样性和丰富度均显著高于冬季。 α 多样性指数的升高表明肠道微生物群落结构趋于稳定^[30], 而食物对宿主肠道微生物多样性具有显著影响^[31]。春季为植物返青期, 杂草类植物地下生物量和营养物质含量较高^[32], 食物资源丰富, 推测高原鼯鼠在春季取食范围相对集中、取食种类较为固定, 这种稳定的摄食模式可能有助于促进肠道微生物群落的稳定性, 从而提高了其多样性水平。冬季肠道微生物

多样性的降低可能是由于环境温度下降和食物短缺, 高原鼯鼠面对多变的环境条件导致肠道微生物结构不稳定, 最终表现为多样性下降。 β 多样性分析进一步显示, 春冬季高原鼯鼠肠道菌群结构存在显著差异, 且冬季组内差异大于春季。相关研究表明, 高原鼯鼠的挖掘活动在草枯黄期明显高于草返青期^[32], 冬季高原鼯鼠通过大量挖掘活动摄食以储备能量应对寒冷环境, 个体间取食资源差异增大, 从而导致其肠道菌群结构在个体水平上出现较大差异。本研究结果与杨静等^[14]关于甘肃鼯鼠的研究一致, 该研究也发现秋季食物资源丰富会引起肠道微生物多样性和群落结构与春季出现显著差异, 进一步支持了食物资源季节性变化对肠道微生物组成的重要影响。

3.2 不同季节高原鼯鼠肠道微生物组成差异显著

春冬季高原鼯鼠肠道优势菌群在门、属水平上均有重叠, 且部分优势菌群丰度差异显著。在门水平上, 高原鼯鼠肠道主要菌群为 *Bacillota*、*Pseudomonadota* 和 *Bacteroidota*。*Bacillota* 可将纤维素分解为可利用的挥发性脂肪酸, 参与宿主消化与代谢, 尤其是复杂碳水化合物的降解, 以此产生能量供宿主利用^[33-34]。春季组 *Bacillota* 丰度显著高于冬季, LEfSe 分析显示, *Bacillota* 下的 *Clostridia* 和 *Oscillospiraceae* 均在春季组富集, 这可能是由于高原鼯鼠在春季多取食植物地下部分, 需要更多 *Bacillota* 参与复杂碳水化合物的代谢。本研究 KEGG 二级功能的碳水化合物代谢通路在春季组显著高于冬季组, 也证实了这一结果。*Bacteroidota* 是重要的多糖降解利用菌, 能够降解非纤维物质, 并参与糖代谢、碳水化合物代谢等过程, 提高宿主对营养物质的吸收能力和利用率^[35-38], 增强其免疫功能, 维持肠道菌群平衡。LEfSe 分析显示, *Bacteroidia* 和 *Bacteroidales* 均在冬季组富集。冬季高原鼯鼠肠道微生物 *Bacteroidota* 显

著升高的原因可能与温度降低有关, 冬季高原鼯鼠需提高吸收效率以获取更多能量抵御寒冷, 这与张丽娇等^[39]关于盘羊冷暖季肠道微生物组成差异的研究结果一致。在属水平上, 高原鼯鼠肠道主要菌群为 *Desulfovibrio*、*norank_f_Christensenellaceae*、*norank_f_Muribaculaceae*、*unclassified_f_Lachnospiraceae* 和 *Eubacterium_siraeum_group*, 且部分优势菌群丰度差异显著。*Desulfovibrio* 是一种常见的条件致病菌, 一方面可将硫酸盐还原为硫化物, 对肠上皮细胞产生毒害作用, 诱导上皮细胞异常增殖和代谢^[40]; 另一方面, 可通过抑制丁酸氧化破坏肠屏障功能, 其丰度增加还可诱导或加重肠道炎症^[41-42]。相关研究表明, 食用高蛋白和高硫食物可使肠道 *Desulfovibrio* 丰度显著上升^[43]。本研究中, *Desulfovibrio* 在冬季组显著富集, 可能是由于冬季高原鼯鼠取食的植物中富含蛋白质或硫类次生代谢物质, 导致 *Desulfovibrio* 丰度上升, 进而诱发肠道炎症。*norank_f_Christensenellaceae* 和 *Lachnospiraceae* 均为丁酸产生菌^[44]。相关研究表明, 丁酸可恢复肠黏膜完整性^[45]。Hu 等^[26]研究发现, 高原鼯鼠肠道内富集 *Lachnospiraceae* 有助于适应高海拔密闭洞穴环境引起的组织损伤和免疫反应。在本研究中, *Lachnospiraceae* 在春季组显著富集, 可能是为了适应越冬期间地下活动引起的组织损伤和免疫反应; *norank_f_Christensenellaceae* 在冬季组显著富集, 可能是通过产生丁酸以补偿 *Desulfovibrio* 的抑制作用, 减缓肠道炎症, *Lachnospiraceae* 和 *norank_f_Christensenellaceae* 共同作用, 维持高原鼯鼠胃肠内环境稳态。

3.3 不同季节高原鼯鼠肠道微生物功能差异显著

在 KEGG 一级功能水平上, 高原鼯鼠肠道微生物的遗传信息过程、环境信息处理、人类疾病和生物体系统通路在冬季均显著降低, 表明菌群在冬季整体代谢活动减弱。进一步分析

二级功能的新陈代谢通路发现, 碳水化合物代谢、氨基酸代谢、核苷酸代谢、脂质代谢、其他氨基酸代谢和萜类与多酮类代谢通路在冬季均显著降低, 表明冬季高原鼯鼠肠道微生物的代谢活动水平下降。这可能是由于冬季环境温度降低及食物资源变化, 高原鼯鼠肠道微生物丰富度和多样性显著降低, 从而导致其代谢活动也随之产生相应变化。麝香鼠^[8]、达乌尔黄鼠^[13]等的碳水化合物代谢、氨基酸代谢通路也呈现显著的季节性差异。因此推测, 高原鼯鼠通过降低肠道微生物代谢活动和信息处理功能以适应宿主的节能策略。

3.4 季节驱动高原鼯鼠肠道微生物组装过程发生改变

微生物群落组装过程是塑造微生物群落多样性、功能和分布的重要机制, 也是影响肠道微生物群的主要因素^[46]。大量研究表明, 确定性过程和随机过程在微生物群落组装中相互作用, 而非相互排斥^[47-48]。本研究中, NCM 分析表明, 确定性过程和随机过程均在高原鼯鼠肠道微生物群落形成中发挥作用, 且冬季组个体间肠道微生物的物种扩散较春季组更为广泛, 这可能与冬季高原鼯鼠活动范围较大有关, 从而使肠道微生物更易在个体间传播。NST 分析表明, 春季高原鼯鼠群落组装以确定性过程为主, 冬季则以随机过程为主。iCAMP 分析显示, 漂变和扩散限制为春冬季高原鼯鼠肠道微生物群落的主要组装过程, 这与 Zou 等^[49]关于食草动物细菌群落构建的研究结论一致。冬季漂变过程显著高于春季, 这可能是驱动肠道微生物组装过程中随机过程占主导地位的原因。相关研究表明, 生物量和丰富度较低的群落更易发生漂变或奠基者效应^[50-51]。本研究中, 冬季组肠道微生物的多样性和丰富度均低于春季组, 从而使高原鼯鼠肠道微生物在冬季更易发生漂变。春季组扩散限制过程显著高于冬季组, 该结果与 β 多样性分析一致, 也进一步验证了

NCM 分析的结论。

4 结论

综上所述, 季节变化显著影响高原鼯鼠肠道微生物的结构、组成、功能及组装机制。春季高原鼯鼠肠道微生物多样性和丰富度显著高于冬季, 春冬季肠道菌群群落结构差异极显著。在门、属水平上, 春冬季部分共有优势菌群丰度差异显著, 高原鼯鼠通过调节肠道菌群丰度以适应环境变化并维持肠道稳态。冬季高原鼯鼠通过降低肠道微生物代谢活性和信息处理功能以适应宿主的节能策略。随季节变化, 肠道微生物群落组装过程的主导地位由确定性过程转变为随机性过程, 漂变和扩散限制是影响肠道微生物群落变化的主要生态过程。本研究结果为深入探讨高原鼯鼠季节性适应机制与其肠道微生物群落之间的关系奠定了理论基础, 通过揭示肠道微生物在不同季节的变化规律加深了对高原鼯鼠适应多变环境机制的理解, 并为未来高原啮齿类动物适应性机制研究提供了新思路。

作者贡献声明

司磊: 论文撰写和修改, 数据整理与可视化; 梁程博: 样品采集与数据整理; 卢贵平: 数据整理与分析; 焦文睿: 参与论文讨论; 刘道鑫: 样品采集, 论文审阅、校正与终审。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] 谭支良. 动物胃肠道微生态理论与实践[J]. 应用生态学报, 2003, 14(1): 148-150.
Tan ZL. Micro-ecology in animal stomach and digestive tracts-theory and practice[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(1): 148-150 (in Chinese).
- [2] Raymann K, Moran NA. The role of the gut microbiome in health and disease of adult honey bee workers[J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2018, 26: 97-104.
- [3] Callaway E. 'Young poo' makes aged fish live longer[J]. *Nature*, 2017, 544(7649): 147.
- [4] Tremaroli V, Bäckhed F. Functional interactions between the gut microbiota and host metabolism[J]. *Nature*, 2012, 489(7415): 242-249.
- [5] Li ZP, Wright AG, Liu HL, Bao K, Zhang TT, Wang KY, Cui XZ, Yang FH, Zhang ZG, Li GY. Bacterial community composition and fermentation patterns in the rumen of Sika deer (*Cervus nippon*) fed three different diets[J]. *Microbial Ecology*, 2015, 69(2): 307-318.
- [6] 史倍宁, 赵耀, 林子涵, 田佳欣, 孙嘉, 马雅雯, 刘振生, 滕丽微. 圈养梅花鹿肠道菌群组成的性别差异[J]. 野生动物学报, 2023, 44(2): 330-338.
Shi BN, Zhao Y, Lin ZH, Tian JX, Sun J, Ma YW, Liu ZS, Teng LW. Gender differences in intestinal microbiota composition of captive Sika deer[J]. *Chinese Journal of Wildlife*, 2023, 44(2): 330-338 (in Chinese).
- [7] 丁赞, 吴琦, 胡义波, 王潇, 聂永刚, 吴小平, 魏辅文. 野生哺乳动物肠道微生物组研究进展与展望[J]. 兽类学报, 2017, 37(4): 399-406.
Ding B, Wu Q, Hu YB, Wang X, Nie YG, Wu XP, Wei FW. Advances and prospects of gut microbiome in wild mammals[J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2017, 37(4): 399-406 (in Chinese).
- [8] Song FC, Xu YS, Peng P, Li HX, Zheng RX, Zhang HL, Han YY, Weng Q, Yuan ZR. Seasonal changes in the structure and function of gut microbiota in the muskrat (*Ondatra zibethicus*)[J]. *Metabolites*, 2023, 13(2): 248.
- [9] Zhou M, Hernandez-Sanabria E, Guan LL. Assessment of the microbial ecology of ruminal methanogens in cattle with different feed efficiencies[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(20): 6524-6533.
- [10] 安琪塔拉. 冷暖季藏羊肠道菌群及其代谢物的比较研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2025.
An QTL. Comparative study on gut microbiota and metabolites of Xizang sheep in cold and warm seasons[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2025 (in Chinese).
- [11] 马艳林, 倪华, 黄翔辉, 王佳, 杨林, 王玉涛. 不同季节帕米尔盘羊肠道微生物群落结构解析[J]. 生态学报, 2025, 45(12): 6056-6066.
Ma YL, Ni H, Huang XH, Wang J, Yang L, Wang YT. Analysis of the gut microbiota community structure of *Ovis ammon polii* in different seasons[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(12): 6056-6066 (in Chinese).
- [12] You ZQ, Deng J, Liu JL, Fu JH, Xiong H, Luo W, Xiong JL. Seasonal variations in the composition and diversity of gut microbiota in white-lipped deer (*Cervus albirostris*)[J]. *PeerJ*, 2022, 10: e13753.
- [13] Song FC, Ma SB, Zhang YJ, Yang XY, Zhang HL, Han YY, Liu YN, Gao FL, Yuan ZR. Seasonal variation in gut microbiota of the wild daurian ground squirrel (*Spermophilus dauricus*): metagenomic insights into seasonal breeding[J]. *Animals*, 2023, 13(13): 2235.
- [14] 杨静, 南小宁, 邹垚, 张斐然, 石建宁, 韩崇选. 不同因素对六盘山地区甘肃鼯鼠肠道细菌多样性的影响[J]. 微生物学报, 2018, 58(8): 1382-1396.
Yang J, Nan XN, Zou Y, Zhang FR, Shi JN, Han CX. Effects of the three factors on intestinal bacterial diversity

- of *Eospalax cansus* in the region of Liupan Mountains[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2018, 58(8): 1382-1396 (in Chinese).
- [15] Fragiadakis GK, Smits SA, Sonnenburg ED, van Treuren W, Reid G, Knight R, Manjurano A, Chantalucha J, Dominguez-Bello MG, Leach J, Sonnenburg JL. Links between environment, diet, and the hunter-gatherer microbiome[J]. Gut Microbes, 2019, 10(2): 216-227.
- [16] Orkin JD, Campos FA, Myers MS, Cheves Hernandez SE, Guadamuz A, Melin AD. Seasonality of the gut microbiota of free-ranging white-faced capuchins in a tropical dry forest[J]. The ISME Journal, 2019, 13(1): 183-196.
- [17] Kešnerová L, Emery O, Troilo M, Liberti J, Erkosar B, Engel P. Gut microbiota structure differs between honeybees in winter and summer[J]. The ISME Journal, 2020, 14(3): 801-814.
- [18] 张懿铨, 李炳元, 郑度. 论青藏高原范围与面积[J]. 地理研究, 2002, 21(1): 1-8.
Zhang YL, Li BY, Zheng D. A discussion on the boundary and area of the Xizang Plateau in China[J]. Geographical Research, 2002, 21(1): 1-8 (in Chinese).
- [19] Norris RW, Zhou KY, Zhou CQ, Yang G, William Kilpatrick C, Honeycutt RL. The phylogenetic position of the zokors (*Myospalacinae*) and comments on the families of murid rodents (*Rodentia*) [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2004, 31(3): 972-978.
- [20] 马素洁, 周建伟, 王福成, 牛钰杰, 楚彬, 周延山, 姬程鹏, 王婷, 花立民. 高寒草甸区高原鼢鼠新生土丘水土流失特征[J]. 水土保持学报, 2019, 33(5): 58-63, 71.
Ma SJ, Zhou JW, Wang FC, Niu YJ, Chu B, Zhou YS, Ji CP, Wang T, Hua LM. Effect of soil erosion of plateau zokor new mound in Alpine meadow[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2019, 33(5): 58-63, 71 (in Chinese).
- [21] 楚彬, 包达尔罕, 叶国辉, 花蕊, 周睿, 张飞宇, 唐庄生, 郝媛媛, 花立民. 青藏高原东缘高原鼢鼠(*Eospalax baileyi*)生境适宜性研究[J]. 中国草地学报, 2023, 45(8): 100-108.
Chu B, Bao D, Ye GH, Hua R, Zhou R, Zhang FY, Tang ZS, Hao YY, Hua LM. Study on the habitat suitability of plateau zokor (*Eospalax baileyi*) in eastern Qinghai-Xizang Plateau[J]. Chinese Journal of Grassland, 2023, 45(8): 100-108 (in Chinese).
- [22] Niu YJ, Zhou JW, Yang SW, Chu B, Zhu HM, Zhang B, Fang QG, Tang ZS, Hua LM. Plant diversity is closely related to the density of zokor mounds in three Alpine rangelands on the Xizang Plateau[J]. PeerJ, 2019, 7: e6921.
- [23] Zhang YM, Zhang ZB, Liu JK. Burrowing rodents as ecosystem engineers: the ecology and management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in Alpine meadow ecosystems on the Xizang Plateau[J]. Mammal Review, 2003, 33(3/4): 284-294.
- [24] 于海玲, 樊江文, 李愈哲, 史文娇. 高原鼢鼠干扰对三江源区高寒草甸群落特征的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(6): 1902-1910.
Yu HL, Fan JW, Li YZ, Shi WJ. Effects of *Myospalax baileyi* disturbance on plant community at Alpine meadow in Three Rivers Headwater Region, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(6): 1902-1910 (in Chinese).
- [25] 宗文杰, 江小雷, 严林. 高原鼢鼠的干扰对高寒草地植物群落物种多样性的影响[J]. 草业科学, 2006, 23(10): 68-72.
Zong WJ, Jiang XL, Yan L. Effects of plateau zokor disturbance on species diversity of plant communities in Alpine meadow[J]. Pratacultural Science, 2006, 23(10): 68-72 (in Chinese).
- [26] Hu B, Wang JM, Li Y, Ge J, Pan JC, Li GJ, He YC, Zhong HS, Wang B, Huang YY, Han SY, Xing YN, HE HX. Gut microbiota facilitates adaptation of the plateau zokor (*Myospalax baileyi*) to the plateau living environment[J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1136845.
- [27] 范思睿, 范广洲, 董一平, 周定文. 青藏高原四季划分方法探讨[J]. 高原山地气象研究, 2011, 31(2): 1-11.
Fan SR, Fan GZ, Dong YP, Zhou DW. Research of the seasonal division method on Xizang Plateau[J]. Plateau and Mountain Meteorology Research, 2011, 31(2): 1-11 (in Chinese).
- [28] Ning DL, Deng Y, Tiedje JM, Zhou JZ. A general framework for quantitatively assessing ecological stochasticity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2019, 116(34): 16892-16898.
- [29] Ning DL, Yuan MT, Wu LW, Zhang Y, Guo X, Zhou XS, Yang YF, Arkin AP, Firestone MK, Zhou JZ. A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming[J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 4717.
- [30] Zhao H, Jiang F, Gu HF, Gao HM, Zhang JJ, Zhang M, Zhang TZ. Seasonal variation of gut microbial composition and metabolism in *Tibetan antelopes* in hoh xil national nature reserve[J]. Animals, 2023, 13(22): 3569.
- [31] Ley RE, Hamady M, Lozupone C, Turnbaugh PJ, Ramey RR, Bircher JS, Schlegel ML, Tucker TA, Schrenzel MD, Knight R, Gordon JI. Evolution of mammals and their gut microbes[J]. Science, 2008, 320(5883): 1647-1651.
- [32] 王权业, 樊乃昌. 高原鼢鼠(*Myospalax baileyi*)的挖掘活动及其种群数量统计方法的探讨[J]. 兽类学报, 1987, 7(4): 283-290.
Wang QY, Fan NC. Studies on the digging activities and exploration about the method of number estimation of plateau zokor[J]. Acta Theriologica Sinica, 1987, 7(4): 283-290 (in Chinese).
- [33] Flint HJ, Scott KP, Louis P, Duncan SH. The role of the gut microbiota in nutrition and health[J]. Nature Reviews Gastroenterology & Hepatology, 2012, 9(10): 577-589.
- [34] Guan Y, Yang HT, Han SY, Feng LM, Wang TM, Ge JP. Correction to: Comparison of the gut microbiota composition between wild and captive sika deer (*Cervus nippon hortulorum*) from feces by high-throughput sequencing[J]. AMB Express, 2018, 8: 15.
- [35] Hooper LV. Bacterial contributions to mammalian gut development[J]. Trends in Microbiology, 2004, 12(3): 129-134.

- [36] Hooper LV, Wong MH, Thelin A, Hansson L, Falk PG, Gordon JI. Molecular analysis of commensal host-microbial relationships in the intestine[J]. *Science*, 2001, 291(5505): 881-884.
- [37] 马晨, 张和平, 刘彩虹, 赵洁. 牛瘤胃与肠道微生物多样性的研究进展[J]. *动物营养学报*, 2014, 26(4): 852-862.
Ma C, Zhang HP, Liu CH, Zhao J. Research advance in ruminal and intestinal microbes diversity in cattle[J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2014, 26(4): 852-862 (in Chinese).
- [38] Becker AA, Hesta M, Hollants J, Janssens GP, Huys G. Phylogenetic analysis of faecal microbiota from captive cheetahs reveals underrepresentation of *Bacteroidetes* and *Bifidobacteriaceae*[J]. *BMC Microbiology*, 2014, 14(1): 43.
- [39] 张丽娇, 迪拉·托留, 徐文轩, 吴永杰, 汪沐阳, 杨维康. 帕米尔盘羊食性与肠道微生物季节变化特征[J]. *生态学报*, 2025, 45(2): 629-643.
Zhang LJ, Tuoliu DILALA, Xu WX, Wu YJ, Wang MY, Yang WK. The seasonal variation characteristics of diet and gut microbiota in Marco Polo sheep (*Ovis ammon polii*)[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(2): 629-643 (in Chinese).
- [40] GAO XJ, Li T, Wei B, Yan ZX, Yan R. Regulatory mechanisms of gut microbiota on intestinal CYP3A and P-glycoprotein in rats with dextran sulfate sodium-induced colitis[J]. *Acta Pharmaceutica Sinica*, 2017, 52(1): 34-43.
- [41] Pitcher MC, Cummings JH. Hydrogen sulphide: a bacterial toxin in ulcerative colitis?[J]. *Gut*, 1996, 39(1): 1-4.
- [42] Gibson GR, Cummings JH, Macfarlane GT. Growth and activities of sulphate-reducing bacteria in gut contents of healthy subjects and patients with ulcerative colitis[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 1991, 86(2): 103-112.
- [43] Dostal Webster A, Staley C, Hamilton MJ, Huang M, Fryxell K, Erickson R, Kabage AJ, Sadowsky MJ, Khoruts A. Influence of short-term changes in dietary sulfur on the relative abundances of intestinal sulfate-reducing bacteria[J]. *Gut Microbes*, 2019, 10(4): 447-457.
- [44] Shang QH, Liu HS, Liu SJ, He TF, Piao XS. Effects of dietary fiber sources during late gestation and lactation on sow performance, milk quality, and intestinal health in piglets[J]. *Journal of Animal Science*, 2019, 97(12): 4922-4933.
- [45] McNabney S, Henagan T. Short chain fatty acids in the colon and peripheral tissues: a focus on butyrate, colon cancer, obesity and insulin resistance[J]. *Nutrients*, 2017, 9(12): 1348.
- [46] Chen WD, Ren KX, Isabwe A, Chen HH, Liu M, Yang J. Stochastic processes shape microeukaryotic community assembly in a subtropical river across wet and dry seasons[J]. *Microbiome*, 2019, 7: 138.
- [47] Yu QL, Li GL, Li H. Two community types occur in gut microbiota of large-sample wild plateau pikas (*Ochotona curzoniae*)[J]. *Integrative Zoology*, 2022, 17(3): 366-378.
- [48] Nemergut DR, Schmidt SK, Fukami T, O'Neill SP, Bilinski TM, Stanish LF, Knelman JE, Darcy JL, Lynch RC, Wickey P, Ferrenberg S. Patterns and processes of microbial community assembly[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2013, 77(3): 342-356.
- [49] Zou H, Li Q, Liu J, Wang XT, Gao Q, Yang YF, Zhao XQ. Fecal microbiota reveal adaptation of herbivores to the extreme environment of the Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Grassland Research*, 2024, 3(2): 155-170.
- [50] Vellend M, Srivastava DS, Anderson KM, Brown CD, Jankowski JE, Kleynhans EJ, Kraft NJB, Letaw AD, Macdonald AAM, Maclean JE, Myers-Smith IH, Norris AR, Xue XX. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities[J]. *Oikos*, 2014, 123(12): 1420-1430.
- [51] Evans S, Martiny JBH, Allison SD. Effects of dispersal and selection on stochastic assembly in microbial communities[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(1): 176-185.