



## 节杆菌环境适应性的基因组学研究进展

张新建，张广志，杨合同\*

山东省科学院生态研究所，山东省应用微生物重点实验室，山东 济南 250014

**摘要：**节杆菌分布广泛，能适应多种环境条件，而且多数节杆菌具有营养多功能性，能降解多种环境污染物，因而受到人们的广泛关注。近年来，随着多株节杆菌基因组的测序完成，人们对节杆菌环境适应性的分子机制有了全面的认识。基因组学研究结果表明，节杆菌在 $\sigma$ 因子、氧化应激、渗透应激、饥饿应激、温度应激等胁迫应激反应相关基因方面的特点使其能够在多种环境条件下生存。本文挑选部分具有代表性的节杆菌基因组学研究，对其环境适应性的基因组学基础进行综述，以期为利用节杆菌进行环境污染修复提供理论基础，并为其它细菌的环境适应性机制研究提供参考。

**关键词：**节杆菌，环境适应性，基因组学

节杆菌(*Arthrobacter* spp.)是最常分离到的土壤细菌种类之一，在地球上分布广泛，几乎无处不在。从土壤到植物，从高山到海水，从考古壁画到临床样本，都可以分离到节杆菌<sup>[1-5]</sup>。节杆菌广泛分布的部分原因是它们具有能在饥饿、温度变化、电离辐射、氧自由基和有毒化合物等所致的胁迫环境下长期存活的能力<sup>[3]</sup>。例如，在新疆沙漠地区的土壤中能分离到节杆菌<sup>[6]</sup>；在南极和北极地区、冰川淤积物、高山冰川的冰尘和冰穴中均能发现节杆菌<sup>[7]</sup>；从华盛顿美国能源部放射性核素储罐的渗漏物中分离的细菌中，节杆菌是最普遍的种类之一<sup>[8]</sup>。

节杆菌具有营养多功能性，能降解多种环境污染物，被认为是主要的有机物分解者。节杆菌

被报道可以降解硝化甘油、多种苯衍生物、多环芳香族化合物、卤代醇、卤代烃、N-杂环化合物、杀虫剂和除草剂等多种化合物<sup>[9-14]</sup>。此外，节杆菌对许多有毒的重金属和铬酸盐类物质具有很强的耐受性<sup>[15-17]</sup>。营养上的多功能性以及对多种胁迫的抗性，使节杆菌种群在多种生态位均处于优势地位。

近年来，随着基因组测序所需时间缩短和成本大大降低，已有多株节杆菌(*Arthrobacter* spp.)完成了基因组测序<sup>[3,9,18-34]</sup>，截至2015年5月，GenBank的Genome数据库已收录了47株节杆菌的基因组序列。这些序列的获得，为从基因组水平上全面了解节杆菌环境适应性的分子基础提供了重要信息。

基金项目：山东省科技发展计划项目(2013GNC11019, 2014GSF121028)；国际科技合作项目(2010DFA32330)

\*通信作者。Tel: +86-531-82605627; E-mail: yanght@sdas.org

收稿日期：2015-06-23；修回日期：2015-08-11；网络出版日期：2015-09-22

## 1 节杆菌基因组基本特征

在GenBank中收录的47株节杆菌基因组中,有8株是完成图,表1列出了这8株节杆菌基因组的一般特征。从表1中可见,节杆菌的基因组大小为3.60–5.23 Mb, GC含量为59%–66%。Dsouza等<sup>[7]</sup>对14株节杆菌进行了泛基因组分析(pangenome),其中包括7株南极节杆菌与7株温和地区的节杆菌(*A. aurescens* TC1、*A. castelli* DSM16402、*A. chlorophenolicus* A6、*A. globiformis* NBRC12137、*Arthrobacter* sp. Rue61a、*A. phenanthrenivorans* Sphe3和*Arthrobacter* sp. FB24)。结果发现这14株节杆菌的泛基因组包含14902个基因,显示了辅助基因的多样性。核心基因组(core-genome)含有1153个基因家族,代表节杆菌基因组中全部基因的27%。核心基因组中多数基因的COG(Clusters of Orthologous Groups)分类为氨基酸转运与代谢(E)、糖类转运与代谢(G)和翻译、核糖体结构和生物合成(J)<sup>[7]</sup>。

## 2 节杆菌抗环境胁迫的共性机制

### 2.1 σ因子

诱导选择性σ因子是细菌应对环境胁迫的重要策略,而选择性σ因子的数量与环境复杂性具有显

著的相关性。金黄节杆菌(*A. aurescens*)TC1基因组中编码17个 $\sigma^{70}$ 家族的σ因子和1个RNA聚合酶 $\sigma^{70}$ 因子,而TC1的染色体和质粒上共编码34个转录因子<sup>[3]</sup>。与节杆菌(*Arthrobacter* sp.)Rue61a和另一株金黄节杆菌M2012083的数目相当,它们基因组中转录因子都为35个, $\sigma^{70}$ 家族σ因子的数目分别为18和17个<sup>[9]</sup>。阿氏节杆菌(*A. arilaitensis*)Re117是奶酪表面栖居菌,与环境节杆菌相比,Re117菌株中 $\sigma^{70}$ 家族的σ因子数量(6个)减少,说明其适应了奶酪表面这一更加稳定的生态位<sup>[9,27]</sup>。

### 2.2 氧化应激

活性氧是有氧呼吸的副产物,金黄节杆菌TC1基因组中含有40多种氧化酶基因,氧化酶能产生H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,并产生其它的活性氧种类,可以破坏和导致细胞死亡。为应对这些活性氧自由基,在菌株TC1基因组中含有1个超氧化物歧化酶基因、4个过氧化氢酶基因和1个过氧化物酶相关基因。节杆菌Rue61a中含有3个过氧化氢酶的编码基因、1个谷胱甘肽过氧化物酶、1个过氧化物酶类似蛋白和几个过氧化物还原酶的编码基因。节杆菌Rue61a对超氧化物的脱毒作用,是通过Fe/Mn超氧化物歧化酶进行的,而且在线状质粒上还存在另外一个Fe/Mn超氧化物歧化酶基因,该酶还可能参与了喹哪啶的分解代谢<sup>[29]</sup>。

表 1. 节杆菌基因组的一般特征  
Table 1. General features from completed *Arthrobacter* genomes

Strains	Size/Mb	(G+C)%	Genes	Proteins	tRNA	rRNA	Accession No.	References
<i>Arthrobacter</i> sp. IHBB 11108	3.60	59.0	3385	3318	46	6	NZ_CP011005	Unpublished
<i>Arthrobacter</i> sp. PAMC25486	4.59	62.8	4125	3976	53	18	NZ_CP007595	Unpublished
<i>Arthrobacter</i> sp. Rue61a	5.08	62.2	4667	4557	53	18	NC_018531	[29]
<i>Arthrobacter</i> sp. FB24	5.07	65.4	4601	4484	51	15	NC_008541	Unpublished
<i>A. phenanthrenivorans</i> Sphe3	4.54	65.4	4231	4098	50	12	NC_015145	[21]
<i>A. arilaitensis</i> Re117	3.92	59.3	3660	3492	64	19	NC_014550	[27]
<i>A. chlorophenolicus</i> A6	4.98	66.0	4661	4521	86	15	NC_011886	Unpublished
<i>A. aurescens</i> TC1	5.23	62.4	4755	4648	54	18	NC_008711	[3]

### 2.3 渗透应激

细菌对高渗透胁迫的反应往往包含多个方面，如钾离子的瞬间积累、通过吸收与合成使胞内有机渗透物质浓度增加等。在节杆菌Rue61a中含有负责调高渗透压的Trk/Ktr系统和摄取有机渗透物质的系统，包括几个脯氨酸/甜菜碱转运系统主要易化子超家族的蛋白基因、1个甜菜碱/肉毒碱/胆碱转运蛋白家族的蛋白和3个ABC类型的甜菜碱/肉毒碱/胆碱或脯氨酸/甜菜碱转运蛋白<sup>[29]</sup>。在金黄节杆菌M2012083基因组中，也存在多个利用外源胆碱作为底物合成甜菜碱以维持渗透平衡的相关基因，还可通过调节胞内水运动、甘油摄取和周质葡聚糖合成等过程降低渗透胁迫，上述过程由水通道蛋白Z、甘油摄取促进因子蛋白和渗透调节周质葡聚糖合成酶C等控制<sup>[9]</sup>。

### 2.4 饥饿应激

在营养和其它胁迫下，土壤细菌往往需要 *rpoS* 和  $\sigma^B$  等 RNA 聚合酶选择性  $\sigma$  因子参与基因调节<sup>[35-36]</sup>，在碳饥饿反应中，*rpoS* 的基因表达被碳饥饿感知蛋白 RpsA 抑制<sup>[37]</sup>，在节杆菌 Rue61a 和金黄节杆菌 TC1、M2012083 基因组中均含有 *rpsA* 的同源基因<sup>[9]</sup>。该基因参与饥饿或平台期的应激反应，能通过苏氨酸合成途径，利用高丝氨酸合成高丝氨酸内酯。群体感应也能调节过氧化氢酶和超氧化物歧化酶的表达，进一步表明高丝氨酸内酯合成与氧化和饥饿胁迫相关。在金黄节杆菌 TC1 中还存在其它与饥饿应激有关的基因，如碳饥饿蛋白基因能调节 cAMP-CRP 碳饥饿反应<sup>[3]</sup>。

### 2.5 重金属抗性

能量依赖性外排泵是细菌对金属离子脱毒的主要机制，在节杆菌 Rue61a 基因组中存在阳离子扩散促进蛋白家族的逆向转运蛋白基因，可能与  $Zn^{2+}$  和  $Co^{2+}$  的耐受性有关。在线状质粒上存在镍、铜逆向转运蛋白类似基因。许多重要的重金属阳离子的外排泵系统是 P 型 ATP 酶，在染色体上存在

介导  $Cu^{+}/Ag^{+}$  外排的 P 型 ATP 酶，在环状质粒上存在 2 个  $Cd^{2+}/Zn^{2+}/Pb^{2+}$  运输的 P 型 ATP 酶，可能与 Rue61a 菌株对  $Pb^{2+}$  的耐受性有关<sup>[29]</sup>。在金黄节杆菌 TC1 中，其质粒 pTC2 上含有 3 个铜、4 个砷和 1 个钴-锌-镉抗性相关基因<sup>[3]</sup>。

### 2.6 其它应激反应基因

节杆菌中往往含有编码广泛应激蛋白、热激蛋白、冷休克蛋白、一般应激蛋白、饥饿诱导蛋白和渗透调节蛋白的基因<sup>[3,9]</sup>。广泛应激蛋白在细胞受到热、氧化、紫外线、饥饿等胁迫或进入平台生长期往往会诱导表达，生活在胁迫条件下的细菌含有的广泛应激蛋白数目往往比胞内寄生细菌多，如 *Rickettsia*、*Mycoplasma*、*Chlamydia* 菌仅含有 1 个广泛应激蛋白基因，而盐杆菌 *Halobacterium* sp. NRC-1 含有 8 个<sup>[3]</sup>。在金黄节杆菌 TC1 和 M2012083 中都含有 8 个广泛应激蛋白，在节杆菌 Rue61a、FB24 基因组中分别含有 13 个和 15 个<sup>[9]</sup>。

## 3 不同节杆菌适应环境的特异机制

### 3.1 s-三嗪类化合物降解菌——金黄节杆菌 TC1

金黄节杆菌 (*Arthrobacteriaurescens*) TC1 是目前研究最透彻的节杆菌，该菌株最初从被阿特拉津污染的土壤中分离出来<sup>[38]</sup>，研究表明它能代谢 23 种以上的 s-三嗪类物质<sup>[39]</sup>。通过对其基因组及代谢能力分析，推测菌株 TC1 可以分解代谢 500 种以上结构不同的 s-三嗪类化合物<sup>[40]</sup>。

金黄节杆菌 TC1 的基因组含有 1 个环状染色体和 2 个环状质粒 pTC1 和 pTC2。节杆菌 TC1 染色体和质粒上有约 10% 的基因在其基因组中存在旁系同源基因，而这些功能冗余性可能赋予了该菌株快速适应环境变化的能力。质粒 pTC1 上包含将阿特拉津降解到氯尿酸的基因，在 pTC1 上含有 6 个串联的 16 kb 重复序列，在这一重复区域含有三嗪水解酶基因 (*trzN*)。*trzN* 基因编码 s-三嗪类物质生

物降解途径的第一个酶, 基因的多拷贝可通过剂量效应提高代谢能力, 为与其它细菌竞争提供了优势, 如*Pseudomonas* sp. ADP菌株仅含有1个三嗪水解酶基因<sup>[41]</sup>。

### 3.2 噩唑啶降解菌——节杆菌Rue61a

由于甲基喹啉、喹啉和其它N-芳香杂环化合物等具有毒性和诱变活性, 而且喹啉比其同素环萘类似物具有更高的极性, 更容易进入深层土壤和地下水, 因此引起人们的广泛关注。节杆菌(*Arthrobacter* sp.) Rue61a是从煤焦油精炼污水处理厂的污泥中分离获得, 该菌株可以利用喹哪啶(2-甲基喹啉)作为唯一碳源和能量来源<sup>[42]</sup>。

Rue61a菌株基因组含有1个环状染色体、1个环状质粒和1个线状质粒。Rue61a喹哪啶代谢途径上游相关基因成簇分布在在线状质粒上, 其编码的酶类可将喹哪啶转换成邻氨基苯甲酸盐, 而邻氨基苯甲酸盐可通过CoA-硫酯代谢途径进一步降解<sup>[43]</sup>。除了喹哪啶, Rue61a还具有少数其它的芳环降解途径, 能利用4-羟基替代的芳香羧酸, 而木质素经原儿茶酸邻位分裂后的解聚产物就是这类物质, 推测Rue61a可以利用木质素裂解微生物产生的低分子量芳香族化合物<sup>[29]</sup>。

### 3.3 尼古丁降解菌——金黄节杆菌M2012083

金黄节杆菌(*A. aurescens*) M2012083是从烟草废弃物中分离的, 其基因组大小约为4.63 Mb<sup>[34]</sup>。菌株M2012083中, 所有与尼古丁降解有关的基因、如尼古丁脱氢酶、6-羟基-L-尼古丁氧化酶、酮脱氢酶等位于一个大小为68.6 kb的DNA片段上, 该片段与另一株节杆菌(*A. nicotinovorans*)质粒pAO1上的nic片段(大小为69.3 kb)有98.1%核苷酸序列相似性<sup>[44]</sup>。但序列分析表明, 在M2012083中尼古丁降解相关基因位于染色体或另外一个非pAO1的质粒上<sup>[9]</sup>。

### 3.4 奶酪表面栖居菌——阿氏节杆菌Re117

擦拭熟成的奶酪(Smear-ripened cheese)是利用

细菌进行熟成的, 在奶酪表面栖居的细菌在每cm<sup>2</sup>的面积上数量超过10<sup>10</sup>, 这些细菌对于奶酪的颜色、味道、香气和质构特性有重要影响<sup>[45]</sup>。阿氏节杆菌(*A. arilaitensis*)是奶酪表面栖居主要的细菌种类之一, 能产生黄色素, 可能与奶酪的颜色形成有关<sup>[46]</sup>。

由于奶酪跟土壤在营养成分等方面存在很大的不同, 节杆菌Re117在基因组水平上, 表现出与适应奶酪表面这一特殊生境相关的特点。与环境节杆菌相比, 菌株Re117的基因组比较小(3.86 Mb), 在缺失的基因中, 有约20%的基因与糖类运输及代谢有关, 可能与奶酪表面的糖类物质有限有关。但是Re117具有分解外源D-半乳糖酸的能力, D-半乳糖酸在牛奶和奶酪中存在, 但在自然界中分布较少。Re117分解D-半乳糖酸的能力是通过近期基因水平转移实现的, 获得了4个来源于革兰氏阴性菌的成簇基因。而且, Re117基因组中含有较多的铁摄取相关基因, 这可能由于奶酪是一个高度贫铁的培养基。此外, 奶酪在加工过程中往往会加盐以延长货架期, 在Re117基因组中含有数量较多的甜菜碱及相关渗透物转运蛋白基因, 这可能与耐盐性的提高有关<sup>[27]</sup>。

## 4 结语

节杆菌分布广泛, 能够在多种环境条件下生存, 而且节杆菌具有营养多功能性, 能降解多种环境污染物, 上述特点使节杆菌成为经常分离到的污染物降解菌株。我们实验室在研究阿特拉津降解菌时, 筛选到1株降解活性很高的节杆菌SD41, 该菌株对土壤中的阿特拉津有很好的降解效果, 能快速去除阿特拉津残留对作物造成的毒害, 而且该菌株在土壤中的定殖能力强, 是修复阿特拉津农残污染土壤的优良菌株<sup>[10]</sup>。此外, 我们在从多处污染场地分离到的阿特拉津降解菌中, 节杆菌是最常见的种类(未发表)。

近年来，多株节杆菌基因组序列的获得，使人们对其广泛环境适应能力的基因组学基础有了深入的了解。节杆菌基因组中存在的 $\sigma$ 因子、氧化应激、渗透应激、饥饿应激、温度应激等胁迫应激反应相关基因，使其具备了突出的抗环境胁迫能力。而节杆菌中存在的质粒，往往赋予菌株对更多化合物的分解能力和对重金属的抗性，使其具有更强的环境竞争力。上述能力使节杆菌在降解环境污染物的过程中发挥着重要作用，而基因组学分析使人们对这些能力有了更加全面的认识。

在基因组水平对节杆菌环境适应力的解析，对其他菌株也有重要的借鉴作用。随着基因组测序技术的快速发展，测序时间和成本大大减少，通过对目标菌株进行基因组学分析，了解其适应能力及降解能力，从而有助于判断其在环境污染修复方面的潜力。然而，基因组学的数据也不能作为唯一标准，在基因组中存在的基因是否真正表达以及表达水平如何等问题都需要通过实验来验证。而通过把转录组学、蛋白质组学等研究手段与基因组学分析相结合，将加深人们对微生物环境适应性的认识。

## 参考文献

- [1] Heyman J, Verbeeren J, Schumann P, Swings J, De Vos P. Six novel *Arthrobacter* species isolated from deteriorated mural paintings. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2005, 55(Pt 4): 1457–1464.
- [2] Mages IS, Frodl R, Bernard KA, Funke G. Identities of *Arthrobacter* spp. and *Arthrobacter*-like bacteria encountered in human clinical specimens. *Journal of Clinical Microbiology*, 2008, 46(9): 2980–2986.
- [3] Mongodin EF, Shapir N, Daugherty SC, DeBoy RT, Emerson JB, Shvartzbeyn A, Radune D, Vamathevan J, Riggs F, Grinberg V, Khouri H, Wackett LP, Nelson KE, Sadowsky MJ. Secrets of soil survival revealed by the genome sequence of *Arthrobacter aurescens* TC1. *PLoS Genetics*, 2006, 2(12): e214.
- [4] Orlandini V, Maida I, Fondi M, Perrin E, Papaleo MC, Bosi E, de Pascale D, Tutino ML, Michaud L, Lo Giudice A, Fani R. Genomic analysis of three sponge-associated *Arthrobacter* Antarctic strains, inhibiting the growth of *Burkholderia cepacia* complex bacteria by synthesizing volatile organic compounds. *Microbiology Research*, 2014, 169(7/8): 593–601.
- [5] Wang HF, Li L, Zhang YG, Hozzein WN, Zhou XK, Liu WH, Duan YQ, Li WJ. *Arthrobacter endophyticus* sp. nov., a novel endophytic actinobacterium isolated from root of *Salsola affinis* (C. A. Mey). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2015, 65(7): 2154–2160.
- [6] Yu XY, Zhang L, Ren B, Yang N, Liu M, Liu XT, Zhang LX, Ding LX. *Arthrobacter liui* sp. nov., resuscitated from Xinjiang desert soil. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2015, 65(Pt 3): 896–901.
- [7] Dsouza M, Taylor MW, Turner SJ, Aislabie J. Genomic and phenotypic insights into the ecology of *Arthrobacter* from Antarctic soils. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 36.
- [8] Fredrickson JK, Zachara JM, Balkwill DL, Kennedy D, Li SM, Kostandarites HM, Daly MJ, Romine MF, Brockman FJ. Geomicrobiology of high-level nuclear waste-contaminated vadose sediments at the hanford site, washington state. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(7): 4230–4241.
- [9] Yao YX, Tang HZ, Su F, Xu P. Comparative genome analysis reveals the molecular basis of nicotine degradation and survival capacities of *Arthrobacter*. *Scientific Reports*, 2015, 5: 8642.
- [10] Li HM, Zhang XJ, Li JS, Wei YL, Chen K, Dzmitry B, Yang HT. Experimental study on atrazine-degrading strain SD41: isolation, identification and soil remediation. *Environmental Science and Technology*, 2014, 37(4): 38–41, 129. (in Chinese) 李红梅, 张新建, 李纪顺, 魏艳丽, 陈凯, Dzmitry B, 杨合同. 阿特拉津降解菌SD41的分离鉴定及土壤修复. 环境科学与技术, 2014, 37(4): 38–41, 129.
- [11] Li XM, Zhang MJ, Jin JH, Liu SJ, Jiang CY. Population shift and degrading characteristics of a pyrenedegrading bacterial consortium during incubation process. *Acta Microbiologica Sinica*, 2012, 52(10): 1260–1267. (in Chinese) 李晓明, 张明江, 金京华, 刘双江, 姜成英. 茛降解菌群驯化过程中的演变. 微生物学报, 2012, 52(10): 1260–1267.
- [12] Tang LM, Xu YH, Xue JP. Cloning and expression of nitrilase from *Arthrobacter nitroguajacolicus*. *Industrial Microbiology*, 2014, 44(6): 13–20. (in Chinese) 唐璐敏, 徐玉华, 薛建萍. *Arthrobacter nitroguajacolicus* 水解酶基因的克隆和表达. 工业微生物, 2014, 44(6): 13–20.

- [13] Zhang S, Huang GL, Xu JL, Li B, Li HG, Chen DX. Screening, identification and characterization of a quinolone-degrading *Arthrobacter* sp. MC-10. *Acta Microbiologica Sinica*, 2015, 55(1): 80–88. (in Chinese)  
张顺, 黄国联, 许家来, 李斌, 李宏光, 陈德鑫. 二氯喹啉酸降解菌MC-10的筛选、鉴定及其降解特性. 微生物学报, 2015, 55(1): 80–88.
- [14] Zhang Z, Li HX, Chen X, Li WM, Li FH, Xu L. Isolation and characterization and fluoranthene degrading of an IAA secreting bacterial strain. *Chinese Journal of Environmental Engineering*, 2014, 8(11): 5041–5048. (in Chinese)  
张振, 李辉信, 陈雄, 李伟明, 李方卉, 徐莉. 一株具有荧蒽降解能力的产吲哚乙酸菌的筛选鉴定及其特性. 环境工程学报, 2014, 8(11): 5041–5048.
- [15] Li P, Wang YH, Dai XY, Zhang R, Jiang Z, Jiang DW, Wang S, Jiang HC, Wang YX, Dong HL. Microbial community in high arsenic shallow groundwater aquifers in hetao basin of Inner Mongolia, China. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0125844.
- [16] Chen Z, Zou QY, Pan XH, Lin Z, Guan X. Pb<sup>2+</sup> tolerance and adsorption of *Arthrobacter* sp. 12-1 isolated from lead-zinc mine tailing dam. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2014, 22(11): 1394–1401. (in Chinese)  
陈志, 邹情雅, 潘晓鸿, 林璋, 关雄. 铅锌矿尾矿坝分离节杆菌12-1对Pb<sup>2+</sup>的耐受和吸附性能研究. 农业生物技术学报, 2014, 22(11): 1394–1401.
- [17] Jin Y, Qu JJ, Li Y, Gu HD, Yan LL, Sun XB. Isolation, identification and Pb(II) biosorption characterization of a lead-resistant strain. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2013, 33(8): 2248–2255. (in Chinese)  
金羽, 曲娟娟, 李影, 顾海东, 闫立龙, 孙兴滨. 一株耐铅细菌的分离鉴定及其吸附特性研究. 环境科学学报, 2013, 33(8): 2248–2255.
- [18] Fondi M, Orlandini V, Maida I, Perrin E, Papaleo MC, Emiliani G, de Pascale D, Parrilli E, Tutino ML, Michaud L, Lo Giudice A, Fani R. Draft genome sequence of the volatile organic compound-producing Antarctic bacterium *Arthrobacter* sp. strain TB23, able to inhibit cystic fibrosis pathogens belonging to the *Burkholderia cepacia* complex. *Journal of Bacteriology*, 2012, 194(22): 6334–6335.
- [19] Jiang Y, Qu YY, Xu P, Tang HZ. Genome sequence of a versatile aromatic hydrocarbon-degrading bacterium, *Arthrobacter* sp. W1. *Genome Announcements*, 2015, 3(2): e00387–15.
- [20] Joshi MN, Pandit AS, Sharma A, Pandya RV, Desai SM, Saxena AK, Bagatharia SB. Draft genome sequence of *Arthrobacter crystallopoietes* strain BAB-32, revealing genes for bioremediation. *Genome Announcements*, 2013, 1(4): 340–344.
- [21] Kallimanis A, Labutti KM, Lapidus A, Clum A, Lykidis A, Mavromatis K, Pagani I, Liolios K, Ivanova N, Goodwin L, Pitluck S, Chen A, Palaniappan K, Markowitz V, Bristow J, Velentzas AD, Perisynakis A, Ouzounis CC, Kyriopoulos NC, Koukkou AI, Drainas C. Complete genome sequence of *Arthrobacter phenanthrenivorans* type strain (Sphe3). *Standards in Genomic Sciences*, 2011, 4(2): 123–130.
- [22] Kim J, Kim SJ, Kim SH, Moon YJ, Park SJ, Kim SI, Kahng HY, Chung YH. Genome sequence of *Arthrobacter* sp. MWB30, isolated from a crude oil-contaminated seashore. *Genome Announcements*, 2015, 3(1): e00013–15.
- [23] Kiran S, Swarnkar MK, Pal M, Thakur R, Tewari R, Singh AK, Gulati A. Complete genome sequencing of protease-producing novel *Arthrobacter* sp. strain IHBB 11108 using PacBio single-molecule real-time sequencing technology. *Genome Announcements*, 2015, 3(2): e00346–15.
- [24] Li XL, Yuan HL, Yang JS, Li BZ. Genome sequence of the polyphosphate-accumulating organism *Arthrobacter* sp. strain PAO19 isolated from maize rhizosphere soil. *Genome Announcements*, 2013, 1(4): e00566–13.
- [25] Manzanera M, Santa-Cruz-Calvo L, Vilchez JI, García-Fontana C, Silva-Castro GA, Calvo C, González-López J. Genome sequence of *Arthrobacter siccitolerans* 4J27, a xeroprotectant-producing desiccation-tolerant microorganism. *Genome Announcements*, 2014, 2(3): e00526–14.
- [26] Miranda-Ríos JA, Ramírez-Trujillo JA, Nova-Franco B, Beltrán LFLA, Iturriaga G, Suárez-Rodríguez R. Draft genome sequence of *Arthrobacter chlorophenolicus* strain Mor30.16, isolated from the bean rhizosphere. *Genome Announcements*, 2015, 3(3): e00360–15.
- [27] Monnet C, Loux V, Gibrat JF, Spinnler E, Barbe V, Vacherie B, Gavory F, Gourbeyre E, Siguier P, Chandler M, Elleuch R, Irlinger F, Vallaey T. The *Arthrobacter arilaitensis* Re117 genome sequence reveals its genetic adaptation to the surface of cheese. *PLoS One*, 2010, 5(11): e15489.
- [28] Nakatsu CH, Barabote R, Thompson S, Bruce D, Detter C, Brettin T, Han C, Beasley F, Chen W, Konopka A, Xie G. Complete genome sequence of *Arthrobacter* sp. strain FB24.

- Standards in Genomic Sciences*, 2013, 9(1): 106–116.
- [29] Niederwirth H, Schuldes J, Parschat K, Kiefer P, Vorholt JA, Daniel R, Fetzner S. Complete genome sequence and metabolic potential of the quinaldine-degrading bacterium *Arthrobacter* sp. Rue61a. *BMC Genomics*, 2012, 13: 534.
- [30] Reznicek O, Facey SJ, Hauer B. Draft genome sequence of a papaverine-degrading, gram-positive *Arthrobacter* sp., isolated from soil near Hohenheim, Germany. *Genome Announcements*, 2015, 3(3): e00422–15.
- [31] Shivaji S, Ara S, Bandi S, Singh A, Kumar Pinnaka A. Draft genome sequence of *Arthrobacter gangotriensis* strain Lz1yT, isolated from a penguin rookery soil sample collected in Antarctica, near the Indian station Dakshin Gangotri. *Genome Announcements*, 2013, 1(3): e00347–13.
- [32] Šimoliūnas E, Kaliniene L, Stasilo M, Truncaitė L, Zajančauskaitė A, Staniulis J, Nainys J, Kaupinis A, Valius M, Meškys R. Isolation and characterization of vB\_ArS-ArV2 – first *Arthrobacter* sp. infecting bacteriophage with completely sequenced genome. *PLoS One*, 2014, 9(10): e111230.
- [33] Vikram S, Kumar S, Vaidya B, Pinnaka AK, Raghuva GPS. Draft genome sequence of the 2-chloro-4-nitrophenol-degrading bacterium *Arthrobacter* sp. strain SJCon. *Genome Announcements*, 2013, 1(2): e00058–13.
- [34] Yao YX, Tang HZ, Ren HX, Yu H, Wang LJ, Xu P. Genome sequence of a nicotine-degrading strain of *Arthrobacter*. *Journal of Bacteriology*, 2012, 194(20): 5714–5715.
- [35] Prágai Z, Harwood CR. Regulatory interactions between the Pho and sigma(B)-dependent general stress regulons of *Bacillus subtilis*. *Microbiology*, 2002, 148(Pt 5): 1593–1602.
- [36] Venturi V. Control of *rpoS* transcription in *Escherichia coli* and *Pseudomonas*: why so different?. *Molecular Microbiology*, 2003, 49(1): 1–9.
- [37] Huisman GW, Kolter R. Sensing starvation: a homoserine lactone-dependent signaling pathway in *Escherichia coli*. *Science*, 1994, 265(5171): 537–539.
- [38] Strong LC, McTavish H, Sadowsky MJ, Wackett LP. Field-scale remediation of atrazine-contaminated soil using recombinant *Escherichia coli* expressing atrazine chlorohydrolase. *Environmental Microbiology*, 2000, 2(1): 91–98.
- [39] Strong LC, Rosendahl C, Johnson G, Sadowsky MJ, Wackett LP. *Arthrobacter aurescens* TC1 metabolizes diverse s-triazine ring compounds. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(12): 5973–5980.
- [40] Shapir N, Mongodin EF, Sadowsky MJ, Daugherty SC, Nelson KE, Wackett LP. Evolution of catabolic pathways: genomic insights into microbial s-triazine metabolism. *Journal of Bacteriology*, 2007, 189(3): 674–682.
- [41] Martinez B, Tomkins J, Wackett LP, Wing R, Sadowsky MJ. Complete nucleotide sequence and organization of the atrazine catabolic plasmid pADP-1 from *Pseudomonas* sp. strain ADP. *Journal of Bacteriology*, 2001, 183(19): 5684–5697.
- [42] Hund HK, de Beyer A, Lingens F. Microbial metabolism of quinoline and related compounds. VI. Degradation of quinaldine by *Arthrobacter* sp.. *Biological Chemistry Hoppe-Seyler*, 1990, 371(10): 1005–1008.
- [43] Parschat K, Overhage J, Strittmatter AW, Henne A, Gottschalk G, Fetzner S. Complete nucleotide sequence of the 113-kilobase linear catabolic plasmid pAL1 of *Arthrobacter nitroguajacolicus* Ru61a and transcriptional analysis of genes involved in quinaldine degradation. *Journal of Bacteriology*, 2007, 189(10): 3855–3867.
- [44] Igloi GL, Brandsch R. Sequence of the 165-kilobase catabolic plasmid pAO1 from *Arthrobacter nicotinovorans* and identification of a pAO1-dependent nicotine uptake system. *Journal of Bacteriology*, 2003, 185(6): 1976–1986.
- [45] Mounier J, Gelsomino R, Goerges S, Vancanneyt M, Vandemeulebroecke K, Hoste B, Scherer S, Swings J, Fitzgerald GF, Cogan TM. Surface microflora of four smear-ripened cheeses. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(11): 6489–6500.
- [46] Irlinger F, Bimet F, Delettre J, Lefèvre M, Grimont PA. *Arthrobacter bergerei* sp. nov. and *Arthrobacter arilaitensis* sp. nov., novel coryneform species isolated from the surfaces of cheeses. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2005, 55(Pt 1): 457–462.

# Genomics basis of *Arthrobacter* spp. environmental adaptability – A review

Xinjian Zhang, Guangzhi Zhang, Hetong Yang<sup>\*</sup>

Shandong Provincial Key Laboratory of Applied Microbiology, Ecology Institute, Shandong Academy of Sciences, Jinan 250014, Shandong Province, China

**Abstract:** *Arthrobacter* species are found ecologically diverse and can survive in various environments. Many strains of these species have metabolic versatility and can degrade many environmental pollutants. *Arthrobacter* species are thought to play important roles in catabolism of environmental pollutants in nature. In recent years, the genomes of many *Arthrobacter* strains have been sequenced, which provides comprehensive information to clarify the molecular mechanisms related to environmental adaptability of *Arthrobacter* species. These genomics findings revealed several features that are commonly observed in *Arthrobacter* strains allowing for survival under stressful conditions. These include an array of genes associated with sigma factors and responses to oxidative, osmotic, starvation and temperature stresses. The genomics basis of their environmental adaptability are reviewed, which is expected to provide useful information for applying *Arthrobacter* strains in pollution remediation and shed some light on other bacterial environmental adaptability researches.

**Keywords:** *Arthrobacter* spp., environmental adaptability, genomics

(本文责编: 李磊)

Supported by Shandong S&T Development Program (2013GNC11019, 2014GSF121028) and by International S&T Collaboration Program (2010DFA32330)

\*Corresponding author. Tel: +86-531-82605627; E-mail: yanght@sdas.org

Received: 23 June 2015; Revised: 11 August 2015; Published online: 22 September 2015