



纤维单胞菌属放线菌的研究进展

石云雷, 余利岩, 张玉琴*

中国医学科学院&北京协和医学院医药生物技术研究所, 北京 100050

摘要: 纤维单胞菌属(*Cellulomonas*)的一些菌株能够产生多种纤维素酶, 在纤维素降解方面显示出明显优势。1923 年 Bergey 等以产黄纤维单胞菌为模式菌建立了纤维单胞菌属。1991 年 Stackebrand 和 Prauser 又以纤维单胞菌属为模式属建立了纤维单胞菌科(Cellulomonadaceae)。目前, 纤维单胞菌属包含有从多种环境中分离培养得到的 26 个有效描述种。纤维单胞菌属菌株在分类学上的典型特征是: 细胞壁的肽聚糖成分主要含有 Orn 和 Glu/Asp, 以 MK-9(H₄)为主要的甲基萘醌, 主要的脂肪酸成分为 *anteiso*-C_{15:0} 和 C_{16:0}, 极性脂成分主要包括双磷脂酰甘油(DPG)和磷脂酰肌醇甘露糖甙(PIM)。基因组 DNA 的 G+C 含量为(68.5–76.0) mol%。最近, 本实验室分离到 2 株纤维单胞菌, 应用多相分类研究手段确定了他们的分类学地位。本文将结合我们的研究, 对纤维单胞菌属的建立、分类学特征及其在生态和酶资源应用方面进行综述。

关键词: 纤维单胞菌, 分类, 纤维素酶

纤维素是自然界中最丰富的一类可再生碳水化合物资源, 其分子化学结构稳定, 具有较强的抗降解潜力。在工业生产中, 主要通过强酸强碱和高压作用实现纤维素的初步消解后, 由纤维素酶如外切葡聚糖酶、内切葡聚糖酶和 β -葡萄糖苷酶等通过协同作用实现纤维素的彻底降解和转化; 自然界中, 纤维素的生物降解则主要是由一些微生物来实现的。纤维单胞菌最早是从纤维素发酵底物中分离得到的, 后续研究发现, 纤维单

胞菌属的一些菌株具有良好的纤维素降解能力, 在对环境中促进碳素循环起到了积极作用, 因此得到了研究人员的广泛关注^[1]。

纤维单胞菌是一类革兰氏阳性的好氧或兼性厌氧菌, 在自然条件下不仅能产生多种与降解纤维素相关的酶类, 还具有多种其他的生理功能^[2]。如, 产黄纤维单胞菌(*Cellulomonas flavigena*)菌株 ATCC 482 具有沉淀重金属离子的功能^[3]; 人纤维单胞菌(*Cellulomonas hominis*)菌株 HO-D2

基金项目: 国家自然科学基金(31670010), 国家微生物资源平台建设(NIMR-2017-3), 中国医学科学院医学与健康创新工程(CIFMS 2016-I2M-2-002)

*通信作者。Tel/Fax: +86-10-83167110; E-mail: zhyuqin@126.com

收稿日期: 2018-04-03; 修回日期: 2018-05-09; 网络出版日期: 2018-07-18

能产生表面活性剂和乙酸、丁酸等物质促进石油的开采^[4];双氮纤维单胞菌(*Cellulomonas biazotea*)菌株 NIAB 442 能将草本植物高效转化成单细胞蛋白^[5]。

1 纤维单胞菌属的建立及研究现状

1.1 纤维单胞菌属的建立

1912 年, Kellerman 和 McBeth 在研究纤维素发酵时, 分离获得一株具有纤维素降解能力的菌株 ATCC 482。该菌株好氧, 细胞呈不规则杆状, 菌落呈柠檬黄且不透明。当时, 根据菌株的表型特征, 将这株菌命名为产黄芽孢杆菌(*Bacillus flavigena*)^[6]。1923 年, Bergey 等从生理生化特征和化学分类学角度对菌株 *B. flavigena* ATCC 482 进行了进一步分析, 发现这株菌能够水解纤维素、明胶和淀粉, 能同化醋酸盐、糊精、葡萄糖、L-阿拉伯糖、D-半乳糖、纤维二糖和海藻糖等多种碳源; 细胞膜脂肪酸主要含有 *anteiso*-C_{15:0}, 甲基萘醌的优势成分为 MK-9(H₄), 细胞壁肽聚糖的肽桥是 L-Orn←D-Asp。根据以上特征, Bergey 等将这株菌从芽孢杆菌属中移出, 提议建立了纤维单胞菌属(*Cellulomonas*), 菌株 ATCC 482 也随之更名为产黄纤维单胞菌(*Cellulomonas flavigena*), 被指定为模式种^[7]。纤维单胞菌属隶属于细菌域(Bacteria)放线菌门(Actinobacteriota)放线菌纲(Actinobacteria)微球菌目(Micrococcales)纤维素单胞菌科(Cellulomonadaceae)。目前该属包含 26 个有效描述种。

1.2 纤维素单胞菌属及其近缘属

1991 年, Stackebrand 和 Prauser 以纤维素单胞菌属为模式属建立了纤维素单胞菌科(Cellulomonadaceae)^[8], 并综合了该科已有的 4 个

属的典型特征, 概括了纤维素单胞菌科中菌株的分类学特征: 需氧或兼性厌氧, 革兰氏染色阳性, 但部分菌龄较老的细胞革兰氏染色为阴性; 细胞一般为直杆状或稍微弯曲的杆状; 一般不具有运动性, 也有一些菌株会有极生鞭毛和亚极生鞭毛形成, 具运动性; 在细胞化学组成上, 主要的甲基萘醌为 MK-9(H₄), 主要的脂肪酸成分为 *anteiso*-C_{15:0}。目前, 纤维素单胞菌科包括了放线纤维菌属(*Actinotalea*)、纤维单胞菌属(*Cellulomonas*)、厄氏菌属(*Oerskovia*)、*Paraoerskovia*、*Pseudactinotalea*、*Sedimihabitans*、*Tropicihabitan* 共 7 个菌属。其中, 纤维单胞菌属和厄氏菌属的亲缘关系最近。纤维单胞菌和厄氏菌的 16S rRNA 基因序列相似性较高(>95%), 在系统进化树上这 2 个属的菌存在混合聚类现象^[2]。

在形态学上, 纤维单胞菌属中绝大部分菌株不能形成分枝状的营养菌丝, 而厄氏菌可以在固体培养基中生长形成分枝营养菌丝。在细胞化学组分中, 纤维单胞菌具有与厄氏菌相同的优势甲基萘醌成分 MK-9(H₄)和主要脂肪酸成分 *anteiso*-C_{15:0} 和 C_{16:0}。这 2 个菌属的菌株在肽聚糖类型和特征性氨基酸成分上存在差异, 纤维单胞菌的肽链的第 3 位氨基酸是 L-Orn, 肽桥类型为 L-Orn←D-Asp/D-Glu, 而厄氏菌肽链的第 3 位氨基酸则是 L-Lys, 肽桥类型为 L-Lys←L-Thr←D-Asp/D-Glu^[9]。这 2 个相近的菌属在特征性碱基组成上能够相互区分, 纤维单胞菌属的 16S rRNA 特征性核苷酸包括 :185:192(R-Y), 602:636(C-G), 612:628(Y-G)和 1120:1153(C-G), 而厄氏菌属在这些特征性核苷酸位点的组成分别是 C-G, G-U, U-A 和 U-A。肽聚糖类型、氨基酸组分和特征性碱基组成的差异, 通常被视为区分这 2 个菌属菌株的主要依据。

1.3 纤维素单胞菌属的分类学特征

1.3.1 形态和生理生化特征：在酵母浸膏-葡萄糖琼脂培养基上培养时，纤维单胞菌可形成光滑、光亮、白色或黄色的菌落。除 *C. humilata* 外，其他纤维单胞菌均不形成分枝状菌丝体^[2]。细胞形态多为细长的不规则杆状，大小为(0.3–0.7) $\mu\text{m} \times$ (1.0–4.0) μm ，不产生孢子。一些菌株能依靠 1 条极生鞭毛或侧生鞭毛运动。纤维单胞菌为好氧或微厌氧菌，革兰氏反应阳性。最适生长温度为 30 $^{\circ}\text{C}$ ，最适生长 pH 值为 7.2–7.4。接触酶反应为阳性，硝酸盐还原阳性，脲酶反应为阴性。纤维单胞菌能水解马栗树皮甙，利用葡萄糖产生乙酸和 L(+)-乳酸。除 *C. biazotea* 能利用棉子糖，

C. flauigena 和 *C. cartalyticum* 能利用核糖和葡萄糖酸外，其他菌均不能同化棉子糖、核糖和葡萄糖酸。大多数纤维单胞菌能水解淀粉和明胶。除 *C. hominis* 外，其他菌均具有水解纤维素的能力。

1.3.2 化学分类学特征：大部分纤维单胞菌的细胞壁特征性糖为鼠李糖和其他 1–2 种糖，如核糖、半乳糖、甘露糖、葡萄糖和木糖等。而 *C. uda* 和 *C. gelida* 的细胞壁中只含有葡萄糖。细胞壁肽聚糖主要含有的特征性氨基酸是 Orn 和 Glu/Asp。细胞膜呼吸醌的主要成分是 MK-9(H_4)，主要的脂肪酸成分为 *anteiso*- $\text{C}_{15:0}$ 和 $\text{C}_{16:0}$ ，主要的极性脂成分为双磷脂酰甘油(DPG)和磷脂酰肌醇甘露糖甙(PIM) (表 1)^[2]。

表 1. 纤维单胞菌属及相关菌属的分类学特征

Table 1. Taxonomy characteristics of the genus *Cellulomonas* and the related genera

Characteristic	<i>Cellulomonas</i>	<i>Actinotalea</i>	<i>Pseudactinotalea</i>	<i>Oerskovia</i>	<i>Paraerskovia</i>
Cell	Straight, angular, slightly curved	Coryneform rods	Rods	Rods	Rods
pH	6.0–8.0	7.0–8.0	6.0–10.0	3.0–8.0	6.0–10.0
Temperature range/ $^{\circ}\text{C}$	20–37	30–37	28–30	28–32	10–35
NaCl tolerance/(%, <i>W/V</i>)	0–3	ND	0–7	0–5	0–8
Colour of colony	Pale yellow	White	ND	Yellow	Yellow
Diagnostic diamino acid	Orn, Glu/Asp	Orn, Asp	Orn, Glu	Lys	Lys, Glu
Respiratory quinones	MK-9(H_4)	MK-10(H_4)	MK-8(H_4)	MK-9(H_4)	MK-9, MK-9(H_2), MK-9(H_4)
Cell-wall sugars	Glucose, rhamnose, and ribose	Glucose, rhamnose, and ribose	ND	Fucose, mannose, rhamnose	Xylose, galactose
Cellular fatty acid	<i>anteiso</i> - $\text{C}_{15:0}$, <i>iso</i> - $\text{C}_{15:0}$, $\text{C}_{16:0}$	$\text{C}_{14:0}$, <i>anteiso</i> - $\text{C}_{15:0}$, $\text{C}_{16:0}$	$\text{C}_{14:0}$, <i>anteiso</i> - $\text{C}_{15:0}$	<i>anteiso</i> - $\text{C}_{15:0}$, $\text{C}_{16:0}$, <i>iso</i> - $\text{C}_{15:0}$, $\text{C}_{14:0}$, <i>anteiso</i> - $\text{C}_{17:0}$	<i>anteiso</i> - $\text{C}_{15:0}$, $\text{C}_{18:0}$, $\text{C}_{16:0}$, <i>anteiso</i> - $\text{C}_{17:0}$
Polar lipids	DPG, PIM	PG, DPG	DPG, PI	PG, DPG, PI	PG, DPG, PI, PIM
DNA G+C content/(mol%)	68.50–76.00	76.00	69.00	70.50–75.00	71.00

ND: no data; PG: phosphatidylglycerol; DPG: diphosphatidylglycerol; PI: phosphatidylinositol; PIM: phosphatidylinositol mannosides.

1.3.3 分子分类特征：纤维单胞菌属隶属于纤维单胞菌科，在基于纤维单胞菌科中相关菌株 16S rRNA 基因序列构建的系统进化树中，纤维单胞菌属内有效描述种分散于纤维单胞菌科内，形成 3 个分支(图 1)：*C. denverensis* DSM 15764^T、*C.*

pakistanensis DSM 24792^T 和 *C. hominis* ATCC 51964^T 形成的一个分支；*C. bogoriensis* DSM 16987^T 和 *C. carbonis* KCTC 19824^T 聚于 1 个亚分支，紧邻于 *Paractinotalea* 属和 *Actinotalea* 属；其他 21 个有效描述种聚于一支，我们的新分离菌株

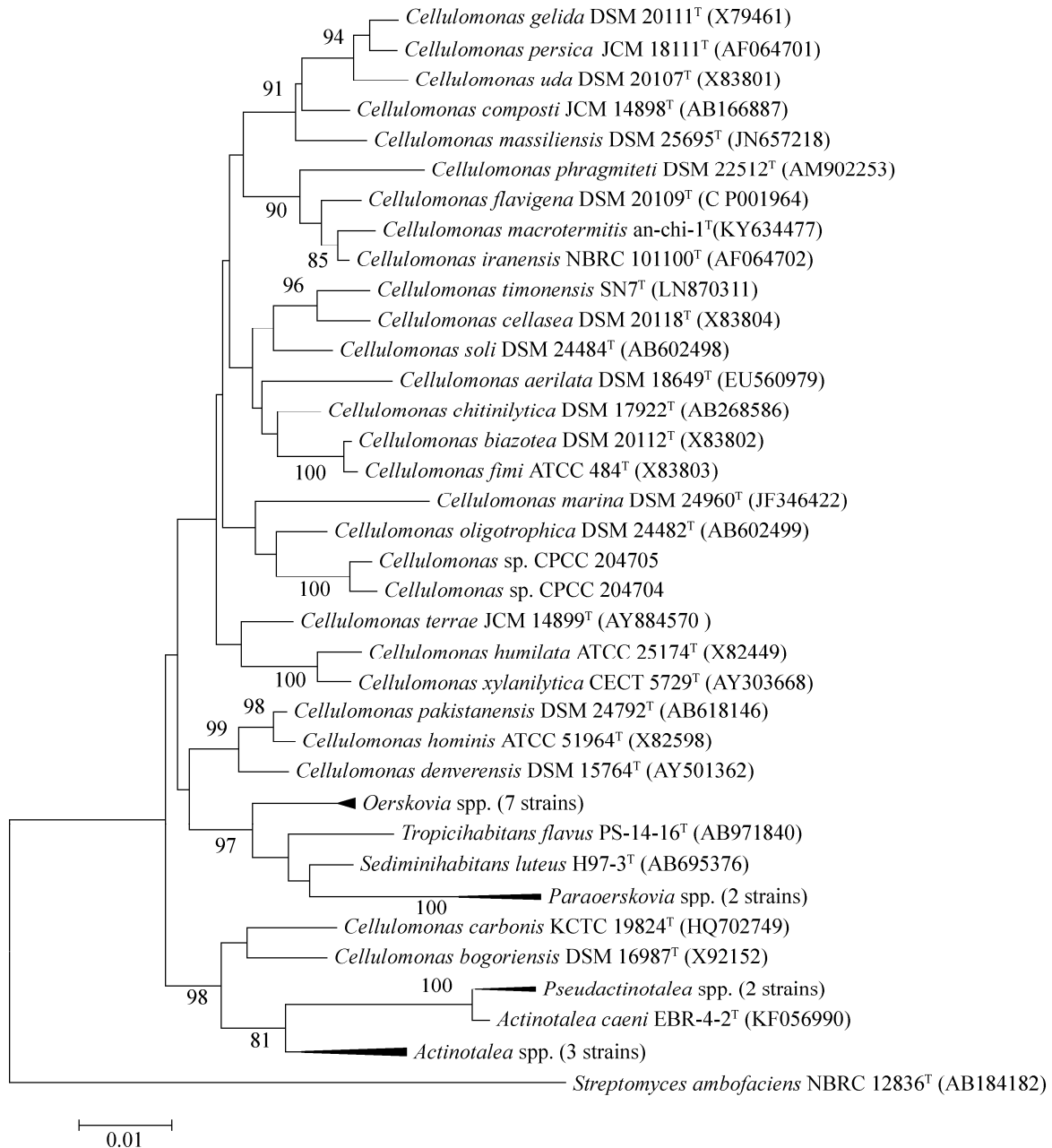


图 1. 基于纤维单胞菌科各属代表菌株的 16S rRNA 基因序列构建的系统进化树

Figure 1. Neighbour-joining phylogenetic tree based on 16S rRNA gene sequences of the representative members of the genera of the family Cellulomonadaceae. Bar, 1 nt substitution per 100 nt.

CPCC 204704 和 CPCC 204705 落在这个分支内, 并与 *C. oligotrophica* DSM 24482^T 及 *C. marina* DSM 24960^T 形成一个稳定的亚分支。从进化树上看, 纤维单胞菌属与厄氏菌属的进化距离最近。

纤维单胞菌属成员的基因组 DNA 的(G+C)含量为(68.5–76.0) mol%。

1.4 纤维单胞菌属的分类学地位变更历史及其生态分布

自 1923 年建立纤维单胞菌属以来, 研究人员陆续从各种不同环境中分离获得大量纤维单胞菌新物种; 与此同时, 随着原核微生物多相分类研究方法的不断完善, 研究人员从细胞形态、生理生化特性、细胞化学成分和分子生物学特征等多个角度对以前的一些物种又进行了重新分类。1988 年, Stackebrandt 根据 *C. cartae*、*Brevibacterium lyticum*、*Brevibacterium fermentans*、*Nocardia cellulans* 和 *Oerskovia xanthineolytica* 在生理生化和代谢特征上的高度相似性, 将这些菌合并为一个种并命名为 *C. cellulans*^[10]。2000 年, Collins 等根据 *Actinomyces humiferus* 与 *Actinomyces* 属典型特征的差异, 如主要分布于有机质丰富的土壤, 最适生长温度为 30 °C, 对溶菌酶敏感且基因组 DNA 的 G+C 百分含量等更符合 *Cellulomonas* 属的特征等, 将 *Actinomyces humiferus* 归入 *Cellulomonas* 属, 更名为 *C. humilata*^[11]。2001 年, Schumann 根据 *C. cellulans* 在基于 Micrococcales 目内菌株的 16S rRNA 基因序列而构建的系统进化树上位于 *Cellulomonas* 属分支的外侧, 且 *C. cellulans* 的肽聚糖为 A4 α 类型, 不同于 *Cellulomonas* 属菌株的 A4 β 类型, 将其从 *Cellulomonas* 属内移出, 更名为 *Cellulosimicrobium cellulans*, 并以这株菌为模式菌建立了 *Cellulosimicrobium* 新属^[12]。2002 年,

Stackebrandt 依据 *C. turbata* 对 *Oerskovia* 属的噬菌体敏感的特性, 以及该菌具有明显的区分于其他纤维单胞菌的肽聚糖氨基酸组成和菌丝体的差异, 将 *C. turbata* 从 *Cellulomonas* 属移出, 另立 *Oerskovia* 新属, *C. turbata* 从此更名为 *Oerskovia turbata*^[12]。2007 年, Yi 等根据 *C. fermentans* 主要的甲基萘醌成分为 MK-10(H₄), 区别于 *Cellulomonas* 属的其他成员, 且基于 Micrococcales 目内菌株的 16S rRNA 基因的系统进化树上 *C. fermentans* 位于 *Cellulomonas* 属的分支的外侧, 因此, 将 *C. fermentans* 从 *Cellulomonas* 属移出, 更名为 *Actinotalea fermentans*, 并以 *A. fermentans* 作为模式菌建立了 *Actinotalea* 新属^[13]。

目前, 纤维单胞菌属含有 26 个有效描述菌种: *C. aerilata*、*C. biazotea*、*C. bogoriensis*、*C. carbonis*、*C. cellasea*、*C. chitinilytica*、*C. composti*、*C. denverensis*、*C. fimi*、*C. flavigena*、*C. gelida*、*C. hominis*、*C. humilata*、*C. iranensis*、*C. marina*、*C. massiliensis*、*C. oligotrophica*、*C. pakistanensis*、*C. persica*、*C. phragmiteti*、*C. soli*、*C. terrae*、*C. uda*、*C. macrotermitis*、*C. timonensis*、*C. xylanilytica*。

这些纤维单胞菌主要分离自土壤^[13–14]和纤维素丰富的环境, 如腐朽的木材^[15]、堆肥^[16]等, 也有部分菌株来自于空气^[17]、海洋^[18]、河岸沉积物^[19]、昆虫体表^[20]、人类肠道^[21]等环境。

最近, 本实验室从采集自巴丹吉林沙漠的沙漠土壤样品中分离得到了 2 株纤维素单胞菌 CPCC 204705 和 CPCC 204704。菌株 CPCC 204705 的 16S rRNA 基因序列与 *C. oligotrophica* DSM 24482^T 的相似性最高(97.8%), 在基于 16S rRNA 基因序列分析而构建的系统进化树上, CPCC 204705 和 *C. oligotrophica* DSM 24482^T 及 *C. marina* DSM 24960^T 形成一个稳定的亚分支, 其中 CPCC

204705 和 *C. oligotrophica* DSM 24482^T 的进化距离最近。菌株 CPCC 204705 和 *C. oligotrophica* DSM 24482^T 的基因组 DNA-DNA 杂交值为 (7.1±0.4)%, 显著低于区分原核生物的物种界限值 (70%), 据此, 我们认为菌株 CPCC 204705 可能代表了一个区别于 *C. oligotrophica* DSM 24482^T 的基因种^[22]。

对菌株 CPCC 204705 进行了多相分类学研究, 结果概述如下: 菌株 CPCC 204705 为革兰氏阳性好氧菌, 呈短棒状, 细胞大小为 (0.8–1.0) μm×(0.9–1.2) μm。菌株能够在 pH 6.0–8.0、20 °C–45 °C 和 0–4% (W/V) 的 NaCl 浓度范围内生长。最适生长条件为 pH 7、28–30 °C 和 0–1% 的 NaCl 浓度。菌株在 25 °C、pH 7.0 的 R2A 琼脂上培养 4 d 后, 形成光滑、湿润的黄色菌落。菌株 CPCC 204705 能水解纤维素, 但不水解明胶和淀粉。过氧化氢酶、酯酶脂肪酶(C8)、碱性磷酸酶、酸性磷酸酶、萘酚-As-B1-磷酸水解酶和 β-葡萄糖苷酶活性均呈阳性。氧化酶(API)反应为阴性。能利用甘油、L-阿拉伯糖、D-木糖、D-半乳糖、D-葡萄糖、D-果糖、D-甘露糖、L-鼠李糖、D-甘露醇、甲海醇-α-D-葡萄糖苷、杏仁苷、熊果苷、水杨素、D-丝氨酸、D-麦芽糖、D-乳糖、蔗糖、D-海藻糖、糖原、豆状糖、D-杜松糖、2-酮葡萄糖酸钾等碳源产酸。细胞壁中含有 Orn、Asp、Gly 和 Glu。全细胞水解物中含有鼠李糖、核糖和葡萄糖, 其主要脂肪酸为 anteiso-C_{15:0} 和 anteiso-C_{15:1} A, 主要甲基萘醌成分为 MK-9(H₄)。极性脂主要包括二磷脂酰甘油和磷脂酰肌醇甘露苷。

综合菌株 CPCC 204705 的表型和基因型数据及其与最邻近的菌株 *C. oligotrophica* 24482^T 的区别性特征, 我们将菌株 CPCC 204705 鉴定为纤维单胞菌属的一个新种(该部分研究工作将另

文发表)。

菌株 CPCC 204704 与 CPCC 204705 的 16S rRNA 序列的相似性为 99%, 二者的基因组杂交值高于区分原核生物的物种界限值(70%), 据此, 判定 CPCC 204704 和 CPCC 204705 是同一个基因种。

我们采用 CMC-Na 平板筛选法检测到菌株 CPCC 204704 和 CPCC 204705 均具有内切葡聚糖酶活性。

2 纤维单胞菌属菌株的应用研究

2.1 纤维单胞菌在生态环境维护方面的应用

重金属污染物严重破坏生态环境, 对环境和人类的健康具有很大的危害。目前降低重金属污染的措施主要有阴离子交换、石灰软化和活性氧化物混凝等, 但都需要投入很高的成本。另一种替代途径是利用微生物固定受污染环境中重金属元素, 降低重金属对环境的破坏程度和对人健康的威胁。纤维单胞菌是目前发现的少数具有生物固定化能力的革兰氏阳性菌。研究发现, 纤维单胞菌对多种重金属离子如 Cr(VI)、Fe(III)和 U(VI) 均有清除作用。例如, *C. flavigena* ATCC 482 能将铬酸盐中 Cr(VI)降解成 Cr(III), 大大降低了铬离子的毒性^[3]。Sivaswamy 等^[23]研究发现菌株 *Cellulomonas* sp. ES6 可以通过产生无机磷酸盐将水溶性强、迁移度高的六价金属铀离子(VI)固定并还原成四价金属铀离子(IV), 极大地降低了重金属铀在地下水中的溶解性和迁移率。该菌株在重金属离子的刺激下, 能在细胞表面形成稳定的生物载体, 具有长期清除重金属污染物的能力。

纤维单胞菌也能被应用于石油开采、粪便和农业废弃物处理等方面, 在促进资源的开采和废

物的循环利用方面具有一定的应用前景。Nazina 等^[4]从俄罗斯低温稠油油田中分离获得菌株 *C. hominis* HO-D2, 能够在重油表面产生表面活性剂和大量挥发性的有机酸(乙酸、丙酸、丁酸), 促进岩石中的碳酸盐溶解和石油的开采。Escamilla-Alvarado 等^[24]根据 *C. flavigena* PR-22 产木聚糖酶和纤维素酶的特性, 将该菌应用于城市固体垃圾的处理, 并转化生成可作为能源的氢气和甲烷, 促进废弃资源的循环利用。

2.2 纤维单胞菌在酶资源方面的应用

目前, 已经发现的纤维单胞菌中, 绝大多数菌株都具有降解纤维素的能力。这也意味着, 纤维单胞菌中蕴含着十分丰富的纤维素降解相关的酶基因资源。Anthony 等从 *C. biazotea* ATCC 486 产生的纤维素酶中获得了 5 个 β -葡萄糖苷酶同工酶的基因, 其中 *cba4* 和 *cba5* 为 2 个新的编码 β -葡萄糖苷酶同工酶的基因^[25]。有研究发现, 菌株 *C. biazotea* NCIM-2550 中丰富的纤维素酶系, 可通过协同作用将不同的纤维素底物转化为氢气^[26]。菌株 *C. biazotea* T26 产生的淀粉蔗糖酶能将氢醌高效转化为具有抗氧化作用的 α -熊果苷^[27]。

产黄纤维单胞菌(*C. flavigena*) CDBB-531 能够产生木聚糖酶、 β -木糖苷酶、内切葡聚糖酶、外切葡聚糖酶和 β -葡萄糖苷酶等多种酶类, 使其可有效分解甘蔗渣、麦秸和木屑等^[2]。Lisov 等^[28]通过研究 *C. flavigena* Ac-1137 产木聚糖酶的能力, 发现了 *CFXyl1*、*CFXyl2*、*CFXyl4* 和 *CFXyl3* 等四种木聚糖酶, 这些木聚糖酶能有效糖化黑麦、小麦和燕麦等动物饲料的常见成分, 在农业、畜牧业方面具有很好的应用价值。粪碱纤维单胞菌(*C. fimi*) ATCC 484 能产生几丁质酶、内切葡聚糖酶和 β -甘露聚糖酶等多种酶。Kane 等^[29]通过

BioBricks 策略在 *C. fimi* ATCC 484 的基因组序列中发现 14 个与降解纤维素相关的酶的基因, 克隆表达了 α -L-阿拉伯糖苷酶 AfsB、 β -木糖苷酶 *BxyF* 和 *BxyH* 以及木聚糖内切酶 *XynF*, 其中 *BxyH* 在强碱和 100 °C 高温条件下仍具有很好的活性。这也提示了纤维单胞菌中丰富的酶基因资源值得进一步研究。

2.3 纤维单胞菌的其他应用

单细胞蛋白(SCP)作为一种微生物蛋白, 在替代应用于乳品和家禽工业的传统蛋白质补充剂方面具有潜力。Rajoka 等研究发现双氮纤维单胞菌(*C. biazotea*) NIAB 442 能利用盐渍地多年生草本植物卡拉尔草, 发酵生产单细胞蛋白, 通过结合该菌株产生单细胞蛋白的动力学曲线, 单细胞蛋白的产量每公顷高达 1000 kg^[5]。这也说明纤维素单胞菌在农业资源的转化和有效利用方面具有十分重要的应用价值^[30]。纤维单胞菌对纤维素的降解作用也被应用于微生物燃料电池的研究和开发中。Takeuchi 等通过比较 *C. fimi* NBRC 15513、*C. biazotea* NBRC 12680 和 *C. flavigena* NBRC 3775 等 3 种微生物在以纤维素作为底物的燃料电池中产生电流的能力, 发现纤维素降解时均有电流产生, 且 *C. fimi* NBRC 15513 产生的电流强度最高, 约为 *Shewanella oneidensis* MR-1 产电流活性的 63%^[31]。

3 展望

目前已知的纤维单胞菌主要分离自纤维素丰富的环境, 对其他环境中纤维单胞菌的挖掘还十分有限。随着组学的发展和微生物纯培养技术的提高, 及其在微生物资源勘探方面的广泛应用, 越来越多的纤维单胞菌菌株将会得到分离、培养

和识别。纤维单胞菌作为一类重要的生态功能菌，在促进纤维素的降解和碳素循环方面的作用具有重要的挖掘价值。纤维单胞菌中蕴含的具有耐酸碱和耐高温等优良特性的酶基因资源，也亟待研究人员进一步挖掘。比如，纤维单胞菌属的一些菌株可以直接将富含纤维素的原料转变成可作为能源的乙醇、氢气和蛋白质类物质。目前，部分研究人员对这些纤维单胞菌转化多种纤维素原料为乙醇、氢气和蛋白类物质的相关酶类进行了一定的研究，但在具体代谢途径方面的研究还相对较少。纤维单胞菌在清除重金属污染和农业废弃物的转化方面表现出很强的能力，这也提示纤维单胞菌在降低环境污染和促进资源合理利用等方面具有很好的应用前景。

参 考 文 献

- [1] Schwarz WH. The cellulosome and cellulose degradation by anaerobic bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2001, 56(5/6): 634–649.
- [2] Goodfellow M. *Actinobacteria* phyl. nov.//Whitman WB. Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Ltd, 2015: 33–2028.
- [3] Sani R, Peyton B, Smith W, Apel W, Petersen J. Dissimilatory reduction of Cr(VI), Fe(III), and U(VI) by *Cellulomonas* isolates. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2002, 60(1/2): 192–199.
- [4] Nazina TN, Sokolova DS, Babich TL, Semenovaa EM, Ershova AP, Bidzhievaa SK, Borzenkova IA, Poltarauab AB, Khisametdinovc MR, Tourova TP. Microorganisms of low-temperature heavy oil reservoirs (Russia) and their possible application for enhanced oil recovery. *Microbiology*, 2017, 86(6): 773–785.
- [5] Rajoka MI. Production of single cell protein through fermentation of a perennial grass grown on saline lands with *Cellulomonas biazotea*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2005, 21(3): 207–211.
- [6] Kellermann FK, McBeth FM. The fermentation of cellulose. *Zentralbl Bakteriell Parasitenkd Infektionskr Hyg Abt 2*, 1912; 39: 502–552.
- [7] Bergey DH, Harrison FC, Breed RS, Hammer BW, Huntoon FM. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1923.
- [8] Stackebrandt E, Schumann P, Prauser H. The family *Cellulomonadaceae*//Dworkin M, Falkow S, Rosenberg E, Schleifer KH, Stackebrandt E. *The Prokaryotes*. New York: Springer, 1991: 983–1001.
- [9] Thomas M, Padmini SB, Govindan VK, Appalaraju B. *Oerskovia turbata* and *Myroides* species: rare isolates from a case of acalculus cholecystitis. *Indian Journal of Medical Research*, 2007, 25(3): 297–298.
- [10] Stackebrandt E, Seiler H, Schleifer KH. Union of the genera *Cellulomonas* Bergey et al. and *Oerskovia* Prauser et al. in a redefined genus *Cellulomonas*. *Zentralblatt für Bakteriologie Mikrobiologie und Hygiene: I. Abt. Originale C: Allgemeine, angewandte und ökologische Mikrobiologie*, 1982, 3(3): 401–409.
- [11] Collins MD, Pascual C. Reclassification of *Actinomyces humiferus* (Gledhill and Casida) as *Cellulomonas humilata* nom. corrig., comb. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2000, 50(2): 661–663.
- [12] Schumann P, Weiss N, Stackebrandt E. Reclassification of *Cellulomonas cellulans* (Stackebrandt and Keddle 1986) as *Cellulosimicrobium cellulans* gen. nov., comb. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2001, 51(3): 1007–1010.
- [13] Yi HN, Schumann P, Chun J. *Demequina aestuarii* gen. nov., sp. nov., a novel actinomycete of the suborder *Micrococcineae*, and reclassification of *Cellulomonas fermentans* Bagnara et al. 1985 as *Actinotalea fermentans* gen. nov., comb. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2007, 57(1): 151–156.
- [14] Hatayama K, Esaki K, Ide T. *Cellulomonas soli* sp. nov. and *Cellulomonas oligotrophica* sp. nov. isolated from soil. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2013, 63(Pt 1): 60–65.
- [15] Rivas R, Trujillo ME, Mateos PF, Martínez-Molina E, Velázquez E. *Cellulomonas xylanilytica* sp. nov., a cellulolytic

- and xylanolytic bacterium isolated from a decayed elm tree. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2004, 54(Pt 2): 533–536.
- [16] Yoon MH, Ten LN, Im WT, Lee ST. *Cellulomonas chitinilytica* sp. nov., a chitinolytic bacterium isolated from cattle-farm compost. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2008, 58(8): 1878–1884.
- [17] Lee CM, Weon HY, Hong SB, Jeon YA, Schumann P, Kroppenstedt RM, Kwon SW, Stackebrandt E. *Cellulomonas aerilata* sp. nov., isolated from an air sample. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2008, 58(12): 2925–2929.
- [18] Zhang LM, Xi LJ, Qiu DH, Song L, Dai X, Ruan JS, Huang YS. *Cellulomonas marina* sp. nov., isolated from deep-sea water. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2013, 63(Pt 8): 3014–3018.
- [19] Jones BE, Grant WD, Duckworth AW, Schumann P, Weiss N, Stackebrandt E. *Cellulomonas bogoriensis* sp. nov., an alkaliphilic cellulomonad. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2005, 55(Pt 4): 1711–1714.
- [20] Sun XX, Li JJ, Du J, Xiao HS, Ni JF. *Cellulomonas macrotermitis* sp. nov., a chitinolytic and cellulolytic bacterium isolated from the hindgut of a fungus-growing termite. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2018, 111(3): 471–478.
- [21] Ndongo S, Bittar F, Beye M, Robert C, Di Pinto F, Fournier PE, Raoult D, Lagier JC. ‘*Cellulomonas timonensis*’ sp. nov., taxonogenomics description of a new bacterial species isolated from human gut. *New Microbes and New Infections*, 2018, 23: 7–16.
- [22] Kim M, Oh HS, Park SC, Jongsik C. Towards a taxonomic coherence between average nucleotide identity and 16S rRNA gene sequence similarity for species demarcation of prokaryotes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2014, 64(Pt 2): 346–351.
- [23] Sivaswamy V, Boyanov MI, Peyton BM, Viamajala S, Gerlach R, Apel WA, Sani RK, Dohnalkova A, Kemner KM, Borch T. Multiple mechanisms of uranium immobilization by *Cellulomonas* sp. strain ES6. *Biotechnology and Bioengineering*, 2011, 108(2): 264–276.
- [24] Escamilla-Alvarado C, Poggi-Varaldo HM, Poncenoyola MT. Use of organic waste for the production of added value holocellulases with *Cellulomonas flavigena* and *Trichoderma reesei*. *Waste Management and Research*, 2013, 31(8): 849–858.
- [25] Chan AKN, Ng AKI, Ng KKY, Wong WKR. Cloning and characterization of two novel β -glucosidase genes encoding isoenzymes of the cellobiose complex from *Cellulomonas biazotea*. *Gene*, 2018, 642(5): 367–375.
- [26] Saratale GD, Saratale RG, Lo YC, Chang JS. Multicomponent cellulase production by *Cellulomonas biazotea* NCIM-2550 and its applications for cellulosic biohydrogen production. *Biotechnology Progress*, 2010, 26(2): 406–416.
- [27] Yu SH, Wang YC, Tian YQ, Xu W, Bai YX, Zhang T, Mu WM. Highly efficient biosynthesis of α -arbutin from hydroquinone by an amylosucrase from *Cellulomonas carboniz*. *Process Biochemistry*, 2018, 68: 93–99.
- [28] Lisov AV, Belova OV, Lisova ZA, Vinokurova NG, Nagel AS, Andreeva Kovalevskaya ZI, Budarina ZI, Nagornykh MO, Zakharova MV, Shadrin AM, Solonin AS, Leontievsky AA. Xylanases of *Cellulomonas flavigena*: expression, biochemical characterization, and biotechnological potential. *AMB Express*, 2017, 7: 5.
- [29] Kane SD, French CE. Characterisation of novel biomass degradation enzymes from the genome of *Cellulomonas fimi*. *Enzyme and Microbial Technology*, 2018, 113: 9–17.
- [30] Batool I, Gulfranz M, Asad MJ, Kabir F, Khadam S, Ahmed A. *Cellulomonas* sp. isolated from termite gut for saccharification and fermentation of agricultural biomass. *BioResources*, 2018, 13(1): 752–763.
- [31] Takeuchi Y, Khawdas W, Aso Y, Ohara H. Microbial fuel cells using *Cellulomonas* spp. with cellulose as fuel. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2017, 123(3): 358–363.

Research progress on the genus *Cellulomonas*

Yunlei Shi, Liyan Yu, Yuqin Zhang^{*}

Institute of Medicinal Biotechnology, Chinese Academy of Medical Sciences & Peking Union Medical College, Beijing 100050, China

Abstract: The members of the genus *Cellulomonas* exhibit distinct advantages in degradation of cellulose owing to their producing varieties of cellulases. In 1923, Bergey established the genus *Cellulomonas* with *Cellulomonas flavigena* as the type species. Later, the family Cellulomonadaceae was proposed by Stackebrand and Prauser with *Cellulomonas* as the type genus in 1991. Up to date, there are 26 validly described species in this genus, which were isolated from different environments. The typical taxonomic characteristics of the genus *Celluomonas* included: possessing Orn and Glu/Asp as the peptidoglycan components in the cell wall; MK-9(H₄) as the predominant methylquinone; *anteiso*-C_{15:0} and C_{16:0} as the main fatty acids and diphosphatidylglycerol and phosphatidylinositol mannoside as the main polar lipids. The G+C content of genomic DNA is 68.5–76.0 mol%. Recently, the taxonomic status of two newly isolated strains of the genus *Celluomonas* was determined by the means of polyphasic taxonomy in our laboratory. In this review, we summarized the establishment and taxonomic characteristics of the genus of *Celluomonas*. As well, the application prospects of the *Celluomonas* spp. in environmental protection and enzyme resources were reviewed.

Keywords: *Cellulomonas*, taxonomy, cellulose enzymes

(本文责编: 李磊)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670010), by the National Infrastructure of Microbial Resources (NIMR-2017-3) and by the CAMS Innovation Fund for Medical Sciences (CIFMS 2016-I2M-2-002)

^{*}Corresponding author. Tel/Fax: +86-10-83167110; E-mail: zhyuqin@126.com

Received: 3 April 2018; Revised: 9 May 2018; Published online: 18 July 2018