



## 戈登氏菌属放线菌的研究进展

汪洁, 黎尔彤, 田方圆, 金小宝, 刘文彬\*

广东药科大学生命科学与生物制药学院 广东省生物活性药物研究重点实验室, 广东 广州 510006

汪洁, 黎尔彤, 田方圆, 金小宝, 刘文彬. 戈登氏菌属放线菌的研究进展[J]. 微生物学报, 2023, 63(2): 494-508.

WANG Jie, LI Ertong, TIAN Fangyuan, JIN Xiaobao, LIU Wenbin. Recent advances on *Gordonia*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(2): 494-508.

**摘要:** 戈登氏菌属(*Gordonia*)放线菌是一类棒状稀有放线菌。自 Tsukamura 于 1971 年首次发现以来, 目前共分离纯化获得 41 个有效种。这些菌株广泛分布于红树林根际、油井、碳氢化合物污染的土壤、废水和患病的人类中。戈登氏菌的生物转化功能、生物降解功能和活性物质合成能力, 使这些细菌在新药开发、环境修复方面具有潜在的用途。本文对戈登氏菌属放线菌的建立、分类学特征、生物活性物质、生物降解功能等进行了系统综述, 以为推进戈登氏菌属资源的高质量开发奠定基础。

**关键词:** 戈登氏菌; 生物转化; 生物降解; 生物活性物质; 应用

## Recent advances on *Gordonia*

WANG Jie, LI Ertong, TIAN Fangyuan, JIN Xiaobao, LIU Wenbin\*

Guangdong Provincial Key Laboratory of Pharmaceutical Bioactive Substances, School of Life Sciences and Biopharmaceutics, Guangdong Pharmaceutical University, Guangzhou 510006, Guangdong, China

**Abstract:** The rare rod-shaped *Gordonia* was discovered by Tsukamura in 1971. A total of 41 valid species have been isolated and purified, which are widely distributed in mangrove rhizosphere, oil wells, hydrocarbon-contaminated soil, wastewater, and diseased humans.

资助项目: 广东省公益研究与能力建设项目(2017A020211008); 广东省普通高校基础研究与应用基础研究项目(2018KZDXM041); 广东省自然科学基金(2020A1515011097); 广州市科技计划(202201010357)

This work was supported by the Public Welfare Research and Capacity Building Project of Guangdong Province (2017A020211008), the Key Projects of Basic Research and Applied Basic Research of Guangdong Province Normal University (2018KZDXM041), the Guangdong Provincial Natural Science Foundation (2020A1515011097), and the Guangzhou Science and Technology Planning Project (202201010357).

\*Corresponding author. Tel: +86-20-39352552, Fax: +86-20-39352184, E-mail: 408011126@163.com

Received: 2022-06-04; Accepted: 2022-08-15; Published online: 2022-11-30

Owing to the functions of biotransformation, biodegradation, and active substance synthesis, *Gordonia* has great potential for drug development and environmental remediation. This study reviews the establishment, taxonomic characteristics, bioactive substances, and biodegradation function of *Gordonia*, which is expected to lay a foundation for the high-quality development of the resources of *Gordonia*.

**Keywords:** *Gordonia*; biotransformation; biodegradation; bioactive substances; application

戈登氏菌属放线菌是一类稀有放线菌,隶属于放线菌门、放线菌纲、放线菌目、棒状杆菌亚目和戈登氏菌科,目前已经从土壤、动物粪便、废水、堆肥和人体感染部位等生境分离获得 41 个有效种。以往的研究认为戈登氏菌属放线菌是一种条件致病菌,但近年来其生物降解、产活性物质的能力引起了人们的广泛关注。大量的研究表明戈登氏菌具备生物脱硫和生物降解邻苯二甲酸盐、烃类、橡胶、腈类化合物、黑索今(royal demolition explosive, RDX)等功能,此外部分菌株具产类胡萝卜素、生物转化酶、表面活性剂和抗菌次级代谢产物等活性物质的能力。因此,戈登氏菌属菌株具有产生多种活性物质和降解酶的潜力,在新药开发、环境修复领域具有较大的研究和开发应用价值。本文对戈登氏菌属的分类学特征、生物活性物质、生物降解功能等进行了综述,以期推进戈登氏菌属资源的高质量开发奠定基础。

## 1 戈登氏菌的建立与特征

1971 年, Tsukamura 首次从土壤和患者中分离出戈登氏菌属细菌,由于其与红球菌属细菌生化测试结果相似,该微生物被归为红球菌属<sup>[1]</sup>。1988 年, Stackebrandt 等通过 16S rRNA 基因序列分析,将其归为 *Gordona* 属,并在 1997 年将 *Gordona* 改名为 *Gordonia*,以纪念美国微生物学家 Ruth E. Gordon<sup>[2]</sup>。

目前已从不同环境中分离获得 41 个有效种,见图 1,包括 *G. malaquae*、*G. sihwensis* 和 *G. alkanivorans* 等<sup>[3]</sup>。这些菌株分离自不同的生

态环境,绝大部分来源于土壤,少部分来源于动物粪便、废水、堆肥和人体感染部位等。目前为止,已有 91 个戈登氏菌全基因组测序数据发表,这些数据有助于评估物种之间的关系,挖掘未知功能基因,加深对菌株的认识。

戈登氏菌属放线菌属于放线菌门、放线菌纲、放线菌目、棒状杆菌亚目和戈登氏菌科,是一类革兰染色阳性、需氧、过氧化氢酶阳性、抗酸染色阳性、不游动的“诺卡氏菌形”放线菌。“诺卡氏菌形”指的是菌丝生长时分裂成杆状或球状<sup>[4]</sup>。戈登氏菌芳基硫酸盐酶阴性,对溶菌酶敏感,不产生孢子和气生菌丝, DNA 中的 GC 含量为 63%–69%。除 *G. amarae* 和 *G. defluvii* 外,戈登氏菌脲酶试验呈阳性。戈登氏菌在 20–37 °C、pH 值为 5–10 的培养基上生长良好。目前针对戈登氏菌并无特异的分离方法,但是针对戈登氏菌的特性可增加分离效率。戈登氏菌在 6%氯化钠培养基仍可生长,因此,可通过高盐培养基增加戈登氏菌的分离效率。此外,部分戈登氏菌具有特异的生物降解功能,可以使用特定有机化合物作为唯一碳源或氮源筛选戈登氏菌。

戈登氏菌的菌落颜色范围较广,可为白色、黄色、橙色、红色或粉色,如图 2 所示。戈登氏菌的菌落形态可为黏滑、光滑、有光泽、不规则和粗糙,如 *G. sputi* 菌落光滑、黏液样,黏附于培养基表面, *G. Bronchialis* 菌落大而干燥, *G. alkanivorans* DSM 44369<sup>T</sup> 和 *G. westfalica* DSM 44215<sup>T</sup> 可同时产生光滑和粗糙的菌落<sup>[5]</sup>。戈登氏菌的细胞壁属于细胞壁化学型IV型,细胞壁主要

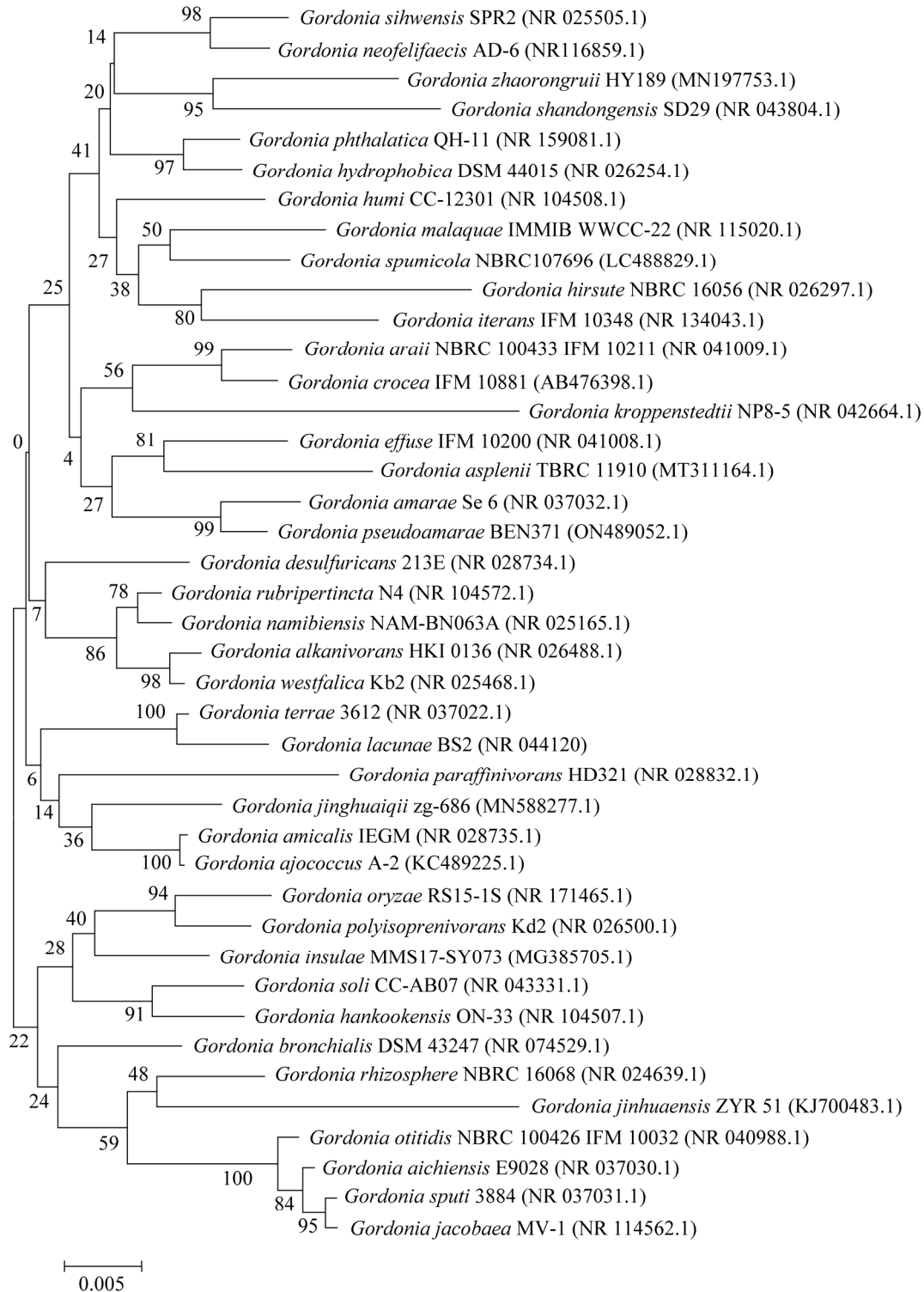


图 1 基于 41 株戈登氏菌 16S rRNA 基因序列构建的 NJ 系统进化树

Figure 1 NJ phylogenetic tree based on 16S rRNA gene sequences of 41 species of *Gordonia*. Bar 0.005 represents sequence divergence. Numbers in parentheses represent the sequences' accession number in GenBank. Numbers in each branch points are percentage supported by bootstrap.

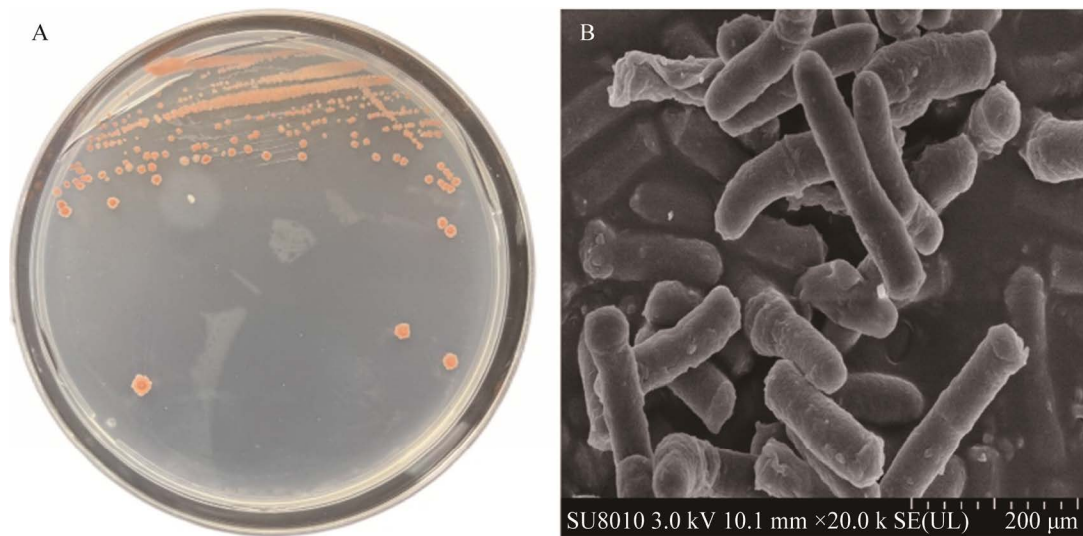


图 2 *Gordona hankookensis* WA2-5 的形态学特征

Figure 2 Features of *Gordona hankookensis* WA2-5. A: Growth on ISP 2 agar plate. B: Scanning electron microscope images (20 000 $\times$ ).

成分包括胺基脂肪酸、阿拉伯糖、半乳糖和 *N*-糖基化胞壁酸。肽聚糖为 A1  $\gamma$  型, 包含双胺基脂肪酸和 *N*-糖基化胞壁酸。细胞壁糖主要是阿拉伯糖和半乳糖<sup>[6]</sup>。戈登氏菌细胞壁中脂质较多, 主要成分为分枝菌酸, 其碳链有 40–66 个碳。细胞壁结构中的脂肪酸类型包括结核硬脂酸、饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸<sup>[7]</sup>。

戈登氏菌与其他好氧放线菌的生理和生化试验区别在于: 抗酸染色阳性、无气生菌丝、对溶菌酶敏感、产尿素酶和硝酸还原酶<sup>[8]</sup>。临床中, 因为表型检测结果相似, 戈登氏菌与红球菌、诺卡氏菌、分枝杆菌不易区分, 戈登氏菌与分枝杆菌的区别在于抗酸染色阳性和不产生芳基硫酸酯酶, 与诺卡氏菌的区别在于产硝酸还原酶和无气生菌丝。此外可通过分枝菌酸碳链长度、甲基萘醌类型区分戈登氏菌与棒状杆菌、红球菌、冢村氏菌。16S rRNA 基因测序、*hsp65* 基因 PCR-RFLP、*Msp* I 和 *Hinf* I 双酶切鉴定、*gyrB* 基因测序可用于戈登氏菌的分子生物学鉴定。

戈登氏菌是一种条件性致病菌, 目前已从患者体

内分离获得 *G. bronchialis*<sup>[9]</sup>、*G. polyisoprenivorans*<sup>[10]</sup>、*G. rubripertincta*、*G. sputi*、*G. terrae* 和 *G. jacobaea* 等菌种, 涉及人工关节感染性关节炎、眼内炎、腹膜透析相关性腹膜炎、慢性阻塞性肺病、菌血症、足分支菌病、切口感染等疾病<sup>[11]</sup>。绝大部分情况下, 戈登氏菌感染均是由于患者的基础疾病导致的免疫抑制而引发, 健康人群极少见戈登氏菌感染, 但也存在例外, 如 Choi 等报道一免疫功能正常患者在接受针灸治疗后, 下肢出现了由 *G. bronchialis* 引起的皮肤感染<sup>[12]</sup>。

## 2 戈登氏菌合成的活性物质

### 2.1 戈登氏菌产生的酶

戈登氏菌能产生多种酶。 $\beta$ -葡萄糖苷酶是一种良好的生物技术相关酶, 可催化糖基在氧亲核试剂之间的转移。Shin 等的研究克隆了 *G. terrae* 的  $\beta$ -葡萄糖苷酶基因并进行了原核表达, 纯化酶可特异性水解原人参二醇型人参皂苷的 C-20 位点和原人参三醇型人参皂苷的 C-6 或 C-20 位点的吡喃葡萄糖苷, 产生人参皂苷 Rg3、Rh1 和 Rg2<sup>[13]</sup>。Kashyap 等从白蚁肠道分离获得 *Gordonia* sp. T-30, 其产

生的木聚糖酶在 60 °C 和 pH 为 9 时表现出最佳活性, 石油醚、丙酮、乙醚、正己烷和苯等有机溶剂可提高该酶的活性, 这些特性使该酶在食品、饲料和燃料行业具有广阔的应用前景<sup>[14]</sup>。超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化氢酶在解毒、抗氧化应激中发挥重要作用, 在降解聚异戊二烯类天然橡胶过程中, *G. westfalica* Kb1 和 *G. polyisoprenivorans* VH<sub>2</sub> 以胞外方式分泌 SOD, 这种酶有助于将橡胶降解过程中产生的超氧化物转化为氧分子和过氧化氢<sup>[15]</sup>。另一项研究表明过氧化氢酶活性与 *G. terrae* 降解石油能力呈正相关, 过氧化氢酶可以作为一种指示酶来筛选具有生物修复作用的石油降解菌<sup>[16]</sup>。此外, 戈登氏菌产生的硝化酶可催化腈裂解成相应的酸和氨, 如 *G. terrae* 产生的硝化酶可将 4-羟基-3-甲氧基苯甲腈转化为香草酸<sup>[17]</sup>, 将对羟基苯腈转化为对羟基苯甲酸<sup>[18]</sup>。

## 2.2 戈登氏菌产生的表面活性剂

微生物表面活性剂主要通过胞外或胞内方式合成。微生物表面活性剂可提高疏水物质的溶解度和生物利用度, 帮助微生物在不同的生态位中生长和生存。戈登氏菌可以产生糖脂类、糖基化脂类和多糖类表面活性剂。*G. amicalis*、*G. westfalica*、*G. amarae* 和 *G. hydrophobica* 均被报道可产生糖脂类表面活性剂, 如在 Laorrattanasak 等的研究中, 壳聚糖固定化 *G. westfalica* GY40 可利用大豆油作为碳源产生糖脂类表面活性剂, 这些糖脂具有乳化能力, 可在生物降解石油中发挥作用<sup>[19]</sup>。部分戈登氏菌可产生多糖类表面活性剂, *Gordonia* sp. Y-10 可在胞外合成一种具有动物细胞聚集活性的酸性多糖 gordonan<sup>[20]</sup>, *G. alkanivorans* CC-JG39 产生的胞外多糖可促进柴油降解菌的生长和增加柴油降解率<sup>[21]</sup>。*Gordonia* sp. IITR100 产生的生物表面活性剂可将水介质的表面张力从 61.06 mN/m 降低到 36.82 mN/m<sup>[22]</sup>。

## 2.3 戈登氏菌产生的次级代谢产物

目前针对戈登氏菌生物活性和相关次级代谢产物的研究较少(图 3)。*Schneider* 等首次对戈登氏菌中的次级代谢产物进行了分离研究, 从 *G. australis* 发酵液上清中分离获得了 3 个类固醇化合物 bendigoles A、bendigoles B 和 bendigoles C<sup>[23]</sup>。*Lin* 等从蜗牛来源的 *Gordonia* sp. 647W.R.1a.05 中分离获得一个新化合物 circumcin A<sup>[24]</sup>。目前针对戈登氏菌抗菌次级代谢产物的研究相对较多, *Graça* 等首次报道了 *Erylus discophorus* 海绵来源的 3 株戈登氏菌具有抗菌活性<sup>[25]</sup>, 此后有文献报道海洋来源的 *G. tearrae* 和 *G. bronchialis* 具有广谱的抗菌活性<sup>[26-27]</sup>。共培养可通过激活“沉默基因”增强戈登氏菌的抗菌活性, *Shamikh* 等的研究中 *Gordonia* sp. UA19 与小单胞菌共培养后, *Gordonia* sp. UA19 的抗金黄色葡萄球菌、白色念珠菌和粪肠球菌的活性分别提高了 4.00、4.31 和 2.63 倍<sup>[28]</sup>。*Park* 等通过将 *Gordonia* sp. KMC005 与 *Streptomyces tendae* KMC006 进行共培养, 诱导产生了一个全新的抗菌化学物 gordonic acid<sup>[29]</sup>。

本课题组王影姣从美洲大蠊肠道分离获得 13 株共生戈登氏菌, 上述菌株表现出广谱的抗菌活性, 10 株菌对至少一种病原菌具有抑制作用, 6 株菌对至少 3 种病原菌具有抑制作用<sup>[30]</sup>。在此基础上, 曾还雄从 *Gordonia* sp. WA12-1-1 中分离获得 20 个化合物, 其中 2-hydroxy-3-oxoolAana-1、12-dien-28-oic acid、(2*E*)-2-methyl-2-butenamide 和 quinezolin-4(3H)-one 为新化合物, 2-(acetylamino)benzamide、3'-(4''-hydroxy-3''-methoxyphenyl)-propyl benzoate 和 2-methyl-4(3H)-quinazolinone 为戈登氏菌中首次分离获得<sup>[31]</sup>。*Ma* 等从 *Gordonia* sp. WA4-31 中首次分离获得放线菌素 D、放线菌素 X<sub>2</sub> 和 mojavensin A 等化合物<sup>[32]</sup>, 刘凌燕从 *Gordonia* sp. WA8-44 中

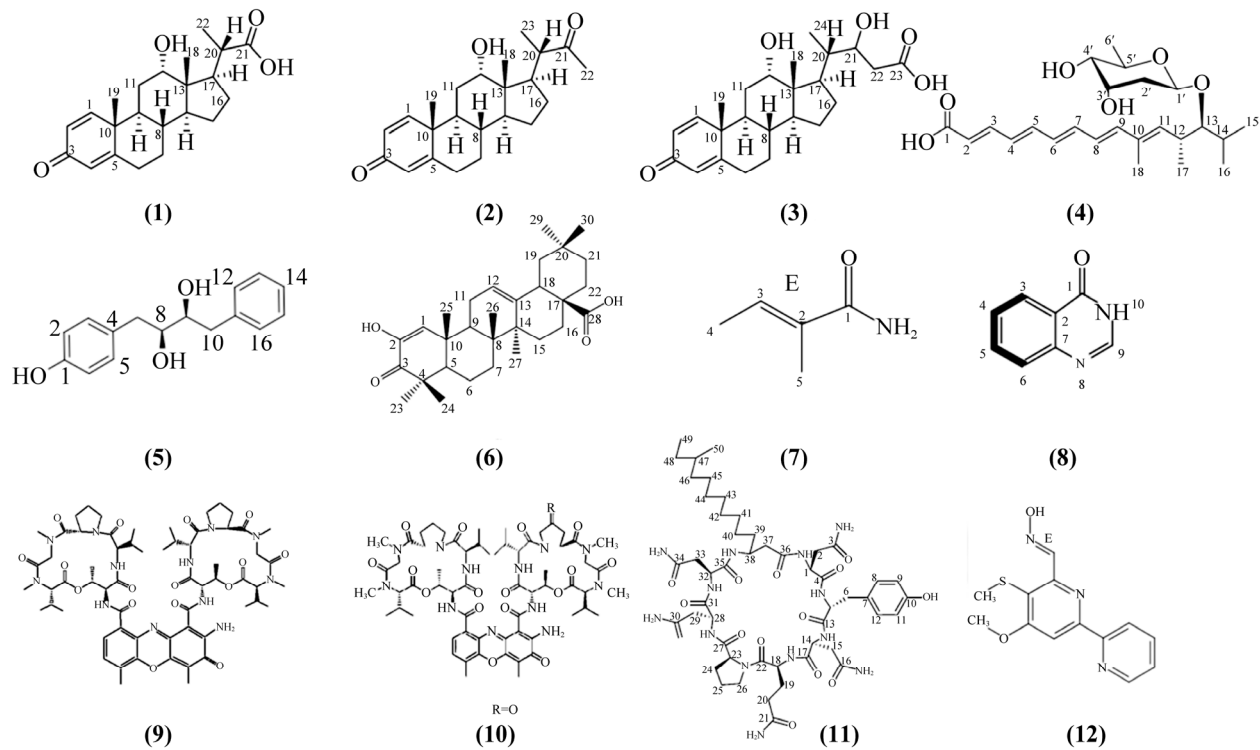


图 3 戈登氏菌来源次级代谢产物

Figure 3 Secondary metabolites from *Gordonia*. 1–3: Bendigoles A, Bendigoles B, Bendigoles C; 4: Gordonic Acid; 5: Circumcin A; 6: 2-hydroxy-3-oxoolAana-1; 7: (2E)-2-methyl-2-butenamide; 8: Quinezolin-4(3H)-one; 9: Actinomycin D; 10: Actinomycin X<sub>2</sub>; 11: Mojavensin A; 12: Collismycin A.

首次分离获得 collismycin A 等化合物<sup>[33]</sup>。

戈登氏菌可以产生多种类胡萝卜素。类胡萝卜素是一类重要的天然脂溶性色素，具有抗氧化、免疫调节、抗癌、延缓衰老等功效，同时也是体内维生素 A 的主要来源。微生物是类胡萝卜素的重要来源，*G. jacobaea* 可产生角黄素<sup>[34]</sup>和酮- $\gamma$ -胡萝卜素<sup>[35]</sup>，*G. alkanivorans* 可产生虾青素、 $\beta$ -胡萝卜素和叶黄素<sup>[36]</sup>，*G. terrae* 可产生海胆酮和 adonixanthin 3'- $\beta$ -D-glucoside<sup>[37]</sup>、(2'S)-deoxymyxol 1'-glucoside、(2'S)-4-ketodeoxymyxol 1'-glucoside<sup>[38]</sup>。戈登氏菌可以利用多种废料产生类胡萝卜素，Kim 等在研究中发现 *G. ajouococcus* A2 (T) 可利用从工业排放或其他来源的长链 n-烷烃(C<sub>6</sub>, C<sub>8</sub>-C<sub>25</sub>)合成  $\gamma$ -胡萝卜素和酮- $\gamma$ -胡

卜素<sup>[39]</sup>，具有重大的应用价值。*G. alkanivorans* 可利用麦麸生产角黄素<sup>[40]</sup>。针对戈登氏菌产类胡萝卜素的相关生物活性研究极少，Sowani 等的研究中利用 *G. amicalis* HS-11 来源的类胡萝卜素分别制备了金、银纳米颗粒，显著增强了类胡萝卜素的清除氧自由基活性<sup>[41]</sup>。

### 3 戈登氏菌的生物降解功能

戈登氏菌在环境修复中扮演了重要作用，该作用与其良好的生物降解功能有关。戈登氏菌可生物脱硫和生物降解邻苯二甲酸盐、烃类、橡胶、腈类等化合物。国内授权的 33 项戈登氏菌相关专利中，25 项专利与戈登氏菌的生物降解功能相关，见表 1。

表 1 国内戈登氏菌相关授权专利

Table 1 Licensed patents related to *Gordonia* in China

Patent name	Patent number	Purpose
一株石油烃降解功能菌 SCSIO 19801 及其应用	CN202011516926.8	Degrade petroleum hydrocarbons
一种用于三元复合驱采出水处理的菌株、多功能微生物菌剂及其培养方法与应用	CN202010986831.6	Sewage treatment
一种油气田钻井岩屑微生物发酵方法	CN202010648347.2	Treat drilling cuttings
一株土地戈登氏菌 RL-JC02 及其在降解有机污染物方面的应用	CN201910646810.7	Degrade phthalates
DEHP 水解酶和基因及其在邻苯二甲酸酯类塑化剂降解中的应用	CN201910380995.1	Degrade phthalates
一种利用石油烃污染土壤制备配生土的方法	CN201910190417.1	Degrade petroleum hydrocarbons
一种厕所用复合微生物菌剂及其应用	CN201810791986.7	Mature feces
一种烷烃和多环芳烃降解复合菌剂及其制备方法	CN201810324348.4	Degrade alkanes
一种生物降解水中矿物油的方法	CN201810060577.X	Degrade mineral oil
一种利用微生物降解水体面源石油烃的方法	CN201810059973.0	Degrade petroleum hydrocarbons
一种耐氯菌的筛选分离方法及其得到的一株土地戈登氏菌	CN201710898582.3	Water biosafety assessment
土壤有机污染的生物协同修复方法	CN201710340828.5	Remed soil
包埋型纳米铁/复合微生物菌剂及其制备方法	CN201611044542.4	Sewage treatment
一种调控血糖的复合益生菌素及制备方法	CN201611050774.0	Regulate blood glucose
一种土生戈登氏菌的全细胞植物油提取物的制备方法和应用	CN201611048359.1	Promote wound healing
戈登氏菌及其用途	CN201610831096.5	Produce carotene
一种重金属污染土壤高效还原修复药剂及其修复工艺	CN201610395940.4	Remed heavy metal contaminated soil
一种在油水两相体系下高效脱除二苯并噻吩中硫的方法	CN201610309780.7	Biodesulfurization
一种微生物絮凝剂的制备方法	CN201610198683.5	Sewage treatment
一种克服西瓜连作专用微生态复合菌剂及应用方法	CN201510704599.1	Overcome watermelon continuous cropping
一种处理高浓度有机废水的菌株、微生物菌剂及其应用	CN201510604888.4	Sewage treatment
食碱戈登氏菌 YC-RL2 及其应用	CN201510587539.6	Degrade phthalate ester
一种延缓蔬果成熟的微生物菌剂及其制备方法和用途	CN201510496732.9	Fruits and vegetables preservation
两种微生物菌混合脱硫再生废橡胶的方法	CN201510428882.6	Biodesulfurization
原油污染土壤复合微生物修复剂及其制备方法	CN201510301457.0	Degrade oil
一种猪鱼立体联合养殖废水内循环的方法	CN201510189105.0	Sewage treatment
一株高效降解 DBT 类的脱硫菌及其在脱硫方面的应用	CN201510005497.0	Biodesulfurization
一种利用微生物菌脱硫再生废橡胶的方法	CN201410154011.5	Biodesulfurization
一种用于降解十溴联苯醚废水的优势菌群及其制备方法	CN201310557152.7	Degrade decabromodiphenyl ether
一种中华戈登氏菌及制备方法和应用	CN201310541487.X	Produce carotene
一种应用于高盐环境下的石油降解复合菌及菌剂	CN201310144009.5	Degrade oil
一种解毒微生物发酵剂及制备方法和应用	CN201310016059.5	Degrade nitrate
一种微生物菌剂及其制备方法和应用	CN201110169479.8	Degrade petroleum hydrocarbons

### 3.1 生物脱硫

生物脱硫是指脱硫微生物选择性去除二苯并噻吩(DBTs)或苯并噻吩(BTs)中的硫基团,在不影响热值的情况下实现原油深度脱硫的过程。近年来,从土壤、活性污泥、人体等多种环境中分离出来的生物脱硫戈登氏菌在石油炼制技术领域得到了广泛的研究。迄今为止,已报道 6 种戈登氏菌属具有生物脱硫活性,为 *G. amicalis*、*G. alkanivorans*、*G. nitida*、*G. rubripertincta*、*G. desulfuricans*、*G. terrae*<sup>[42]</sup>。Akhtar 等的研究中发现菌株 *Gordonia* sp. HS126-4N 可通过 4S 途径将 DBTs 转化为 2-羟基联苯(2-hydroxybiphenyl, 2-HBP)<sup>[43]</sup>。另一项研究报道, *Gordonia* sp. IITR100 对重质和加氢脱硫油具有显著的生物脱硫能力,使其含硫量分别降低了 76%和 70%–98%<sup>[44]</sup>。

DBTs 的生物脱硫主要通过 2 条途径: Kodama 代谢途径和 4S 代谢途径(图 4)。与 Kodama 代谢途径相比,4S 代谢途径通过连续的氧化步骤从芳香环中脱硫,而不破坏 DBTs 的芳

香环。4S 代谢途径不影响油脂的燃烧值,因此,更具有研究价值,戈登氏菌主要通过 4S 代谢途径进行 DBTs 生物脱硫。DBTs 首先被戈登氏菌降解生成二苯并噻吩亚砷(dibenzothiophene sulfoxide, DBTO)、二苯并噻吩砷(dibenzothiophene sulfone, DBTO<sub>2</sub>),随后发生氧化 C-S 键断裂,生成羟基苯并噻吩亚磺酸盐(hydroxybenzo thiophene sulfinate, HBPS),最终转化为 2-HBP 和亚硫酸盐。上述 4 个步骤由 DszA、DszB 和 DszC 和 *dszD* 基因编码的黄素还原酶介导。DszC 参与初始的氧化, DszA 通过打开噻吩环催化 DBTO<sub>2</sub> 转化为 HBPS, 然后由 DszB 对 HBPS 进行脱硫,生成 2-HBP, 因此可以通过检测 *dszA*、*dszB*、*dszC* 基因筛选具生物脱硫能力的戈登氏菌。*Gordonia* sp. IITR100 的全基因组分析显示除 DszA、DszB 和 DszC 和 DszD 外, 2-羟基联苯-2-磺酸脱硫酶、二苯并噻吩脱硫酶、DBT 单加氧酶、亚硫酸还原酶和黄素还原酶可能也参与了生物脱硫过程<sup>[45]</sup>。

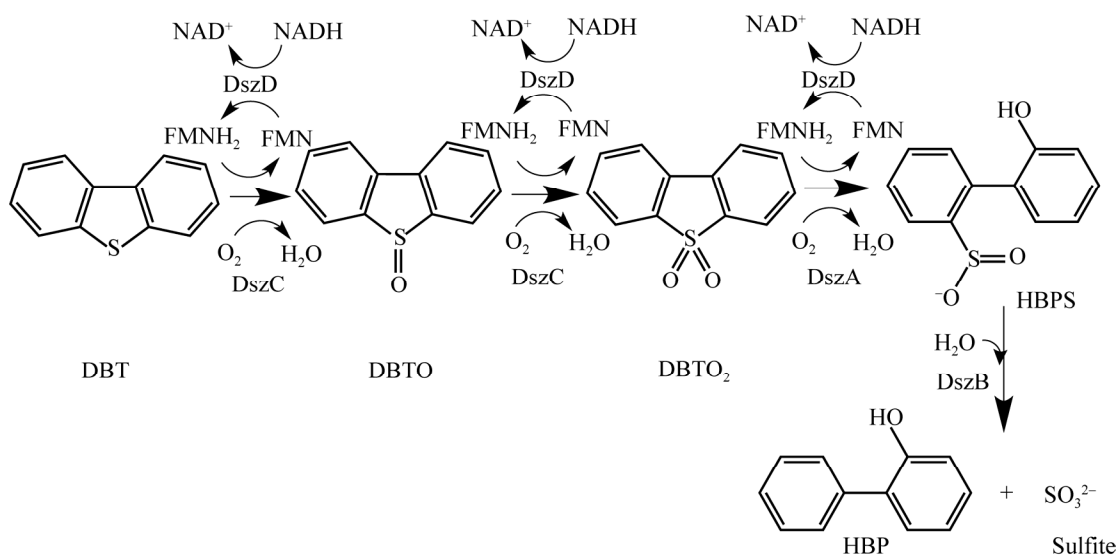


图 4 DBTs 生物脱硫的 4S 代谢途径<sup>[45]</sup>

Figure 4 4S metabolic pathway of DBTs biological desulfurization<sup>[45]</sup>.



### 3.2 生物降解邻苯二甲酸盐

邻苯二甲酸酯类化合物(phthalate esters, PAEs)广泛用于油漆、杀虫剂、塑料包装和润滑剂等产品中,对人类具有致畸性、诱变性和致癌性等毒性。PAEs类化合物有30多种,包括邻苯二甲酸二酯、邻苯二甲酸丁基苄酯、邻苯二甲酸二丙酯和邻苯二甲酸二戊酯等。Chatterjee等首次报道了 *Gordonia* sp. MTCC 4818 可以利用邻苯二甲酸丁基苄酯作为唯一的碳源和能量来源,将其降解为邻苯二甲酸、邻苯二甲酸单正丁酯和邻苯二甲酸单苄酯<sup>[46]</sup>,在此基础上共培养节杆菌 WY,可实现对邻苯二甲酸酯类化合物的完全降解。在另一项研究中,Wu等发现 *Gordonia* sp. JDC-2 和节杆菌 JDC-32 共培养可实现对邻苯二甲酸二正辛酯的完全降解<sup>[47]</sup>。Zhang等的研究发现 *G. terrae* RL-JC02 产生的邻苯二甲酸单-2-乙基己基水解酶可将邻苯二甲酸二甲酯水解为邻苯二甲酸和 2-乙基己醇,并通过原儿茶酸代谢途径和  $\beta$ -氧化途径进一步降解<sup>[48]</sup>。Wu等发现4株戈登氏菌产生的3,4-二羟基邻苯二甲酸酯双加氧酶可降解邻苯二甲酸二丁酯,并首次从上述戈登氏菌中成功克隆了3,4-邻苯二甲酸双加氧酶基因<sup>[49]</sup>。共培养同样可实现邻苯二甲酸二丁酯的完全降解, *Gordonia* sp. HD-1、伯克氏菌 JQ976736 和无色杆菌 JQ976738 共培养,48 h 可降解90%的邻苯二甲酸二丁酯<sup>[50]</sup>。

### 3.3 生物降解烃类

烃类化合物是全球的主要能源资源,主要包含烷烃、环烷烃、烯烃、炔烃、芳香烃等。变形杆菌门、厚壁菌门和放线菌门的细菌均可有效降解烃类化合物。在放线菌中,红球菌、诺卡氏菌、迪茨氏菌属和戈登氏菌属是主要的烃类化合物降解菌。戈登氏菌在世界各地的烃类化合物污染地点普遍存在。通过固定化可显著提高戈登氏菌降解烃类化合物的效率和稳定性,如以聚氨酯泡

沫(PUF)为固定载体,固定化蒙氏假单胞菌 P26 和 *Gordonia* sp. H19, 30 °C 7 d 可降解人工海水中75%的原油<sup>[51]</sup>。多菌共培养有助于提高降解效率,戈登氏菌与诺卡氏菌、气单胞菌、产碱杆菌、假单胞菌、红球菌、窄食单胞菌、黄单胞菌、马里诺杆菌、迪茨氏菌等菌均可产生协同降解作用<sup>[52]</sup>,如 *Gordonia* sp. IMB Ac-5005、红球菌 IMB B-7012 和醋酸钙不动杆菌 IMB B-7013 共培养可以有效降解正十六烷、煤油、柴油和原油<sup>[53]</sup>。烃类化合物一般不溶于水,这一特性限制了它们的微生物降解效率。戈登氏菌可通过2种策略介导烃类化合物的吸收,一是戈登氏菌可通过疏水的细胞表面附着在烃类化合物的液滴上,如 *G. amicalis* 可附着在正十六烷液滴上生长;二是产生表面活性剂或乳化剂,降低烃类化合物的表面张力,使烃类化合物被分解成更小的液滴,更其更容易被微生物细胞吸收。在 *Gordonia* sp. BS29 和 *G. hydrophobica* 中,糖基化肽脂“gordonin”在增强细胞疏水性方面起重要作用<sup>[54]</sup>。

戈登氏菌降解不同烃类化合物的机制各不相同。*Gordonia* sp. TY-5 降解丙烷过程中,丙烷被 *prmABCD* 基因簇编码的双核金属多组分单加氧酶(dinuclear iron-containing multi component monooxygenase)转化为2-丙醇,并进一步被醇脱氢酶(*Adh1*、*Adh2* 和 *Adh3* 基因编码)、Baeyer-villiger 单加氧酶(*acmA* 基因编码)、酯酶(*acmB* 基因编码)转化为甲醇和醋酸<sup>[55]</sup>。烷烃降解过程中,烷烃被烷烃羟化酶系转化为烷醇,并在醇脱氢酶和醛脱氢酶作用下生成烷醛、烷酸。烷烃羟化酶系包含烷烃 1-单加氧酶(*alkB2* 基因编码)、红细胞氧还蛋白(*rubA3* 和 *rubA4* 基因编码)、红细胞氧还蛋白还原酶(*rubB* 基因编码)<sup>[56]</sup>。对 *Gordonia* sp. CCNAPH129-6 降解萘的机制研究显示,4个结构基因(*narAa* 编码萘双加氧酶大亚基、*narAb* 编码萘双加氧酶小亚基、*narB* 编码

萘二氢二醇脱氢酶和 *narC* 编码水氢酶-醛缩酶)、2 个调控基因(*narR1*、*narR2*)、1 个红还蛋白编码基因(*rub1*)和 1 个功能未知的基因(*orf7*)可能在其中扮演了重要作用<sup>[57]</sup>。

### 3.4 生物降解橡胶

多年来,橡胶的大量使用产生了一系列环境问题。细菌主要通过 2 种方式降解橡胶:部分菌株(马杜拉放线菌、游动放线菌、指孢囊菌、小单孢子菌、小四孢菌和链霉菌)通过产生胞外酶降解橡胶<sup>[58]</sup>;部分菌株(诺卡氏菌、分枝杆菌和戈登氏菌)黏附于橡胶,直接降解橡胶<sup>[59]</sup>。目前已知 *G. westfalica*<sup>[60]</sup>、*G. polyisoprenivorans*<sup>[61]</sup>、*G. alkanivorans*<sup>[62]</sup>和 *G. paraffinivorans*<sup>[63]</sup>均具有橡胶降解功能。

*G. polyisoprenivorans* VH<sub>2</sub> 对橡胶和橡胶废料均具有较好的降解效率,并已经开展了 *G. polyisoprenivorans* VH<sub>2</sub> 降解橡胶颗粒的中试实验,展现出良好的应用前景<sup>[64]</sup>。在进行突变体分析、基因组特征和蛋白质组学研究的基础上,阐明了 *G. polyisoprenivorans* VH<sub>2</sub> 的橡胶降解机制,VH<sub>2</sub> 产生的 2 种胶乳清除蛋白(latex clearing proteins, Lcps)对橡胶的降解至关重要,其中 Lcp1<sub>VH2</sub> 是一种含 Cu(II)的独特加氧酶,在橡胶的降解过程中通过在顺式双键上添加氧,负责聚(顺式-1,4-异戊二烯)的氧化裂解,该酶的最适 pH 为 7,最适温度为 30 °C。所得低聚物被转运到细胞质中,并通过 β-氧化途径进一步地降解<sup>[61]</sup>。在进一步的研究中发现,CRP 全局调节子广泛参与了橡胶降解的各个过程<sup>[65]</sup>。Altenhoff 等在体外进行了 Lcp1<sub>VH2</sub> 的原核表达,并通过葡萄糖和乳糖甘油补料分批发酵,使 Lcp1<sub>VH2</sub> 的产量提高了 3.7 倍,生产成本降低了 75%,该研究为橡胶降解酶的工业化生产迈出了坚实的一步<sup>[66]</sup>。

### 3.5 生物转化腈类化合物

大多数腈具有剧毒、诱变性和致癌作用,危

害人体健康。Kumar 等的研究首次运用 *G. terrae* 腈水解酶(EC 3.5.5.1)将对羟基苯甲腈转化为对羟基苯甲酸,在最佳转化条件下 1 g 对羟基苯甲腈每小时可生产 0.78 g 对羟基苯甲酸<sup>[18]</sup>。Grill 等的研究运用 *G. hydrophobica* 来源的腈水合酶制备抗惊厥药物左乙拉西坦的前体 2-(吡咯烷-1-基)丁酰胺,其转化效率高于睾丸酮假单胞菌来源的腈水合酶,展现出巨大的应用前景<sup>[67]</sup>。徐红梅等将西洼湖戈登氏菌腈水合酶和酰胺酶原位串联,催化 2-羟基-4-甲硫基丁腈合成 2-羟基-4-甲硫基丁酸,44 h 产量 164 g/L,转化率达到 95%<sup>[68]</sup>。戈登氏菌主要通过 2 种途径实现腈的水解,一种是通过腈水解酶将腈直接转化为相应的羧酸,另一种是通过腈水合酶和酰胺酶依次将腈水解为酰胺、羧酸<sup>[69]</sup>。

### 3.6 生物降解 RDX

RDX 是一种最常见的炸药,具有潜在的致癌性。美国陆军工程师研究与开发中心对 RDX 降解菌 *Gordonia* sp. KTR9 进行了长期而系统的研究。在最初的研究中从表层土壤中分离出 2 种利用 RDX 作为唯一碳源和氮源的好氧细菌 *Williamsia* sp. KTR4 和 *Gordonia* sp. KTR9<sup>[70]</sup>。*Gordonia* sp. KTR9 中携带一个含有 *xplA* 基因的 pGKT2 质粒<sup>[71]</sup>,XplA 蛋白是降解 RDX 的关键蛋白,XplA 蛋白在低氮条件下被诱导表达,RDX 的存在可进一步增强 XplA 蛋白的表达<sup>[72]</sup>,此外 pGKT2 质粒可以通过接合转移方式转移至其他细菌<sup>[73]</sup>。在一项研究中,发现 *Gordonia* sp. KTR9 适合于高氧条件下降解 RDX,而荧光假单胞菌 I-C 适合于低氧条件下降解 RDX,2 种细菌混合使用可取得更好的降解效果<sup>[74]</sup>。在另一项研究中,将 *Gordonia* sp. KTR9 和低浓度果糖混合(<1 mmol/L)注射入 RDX 污染含水层,可以显著降低 RDX 的降解成本<sup>[75]</sup>,而将 *Gordonia* sp. KTR9 和荧光假单胞菌 I-C 联用可用于加速 RDX

地下水污染带的 RDX 的清除<sup>[76]</sup>。

## 4 展望

过去 50 年的研究表明, 戈登氏菌属细菌是一类重要的资源微生物。目前关于戈登氏菌在生物降解中的研究较为广泛, 表现出良好的应用价值, 国内外均可见大量戈登氏菌在相关应用中的专利。但大部分相关研究仍处于实验室阶段, 如何将戈登氏菌投入实际的环境修复中仍然是一个需要面对的挑战。此外, 戈登氏菌降解部分有机物的机理尚未阐明清楚, 对其深入机制的研究有助于对其进行分子生物学改造, 进一步提升降解效率。目前针对戈登氏菌次级代谢产物的研究极少, 这可能是由于大部分菌株次级代谢产物产量较低所致, 我们课题组前期对戈登氏菌的次级代谢产物基因簇的分析显示, 绝大部分戈登氏菌的基因簇同源性低于 50%, 具有合成新颖产物的潜力。随着测序技术和生物信息学技术的发展, 可通过遗传操作特异性激活沉默基因簇的表达, 以提高目的产物的产量, 还可通过异源表达, 实现目的产物在底盘菌中的大量表达。

## 参考文献

- [1] TSUKAMURA M. Proposal of a new genus, *Gordona*, for slightly acid-fast organisms occurring in sputa of patients with pulmonary disease and in soil[J]. *Journal of General Microbiology*, 1971, 68(1): 15-26.
- [2] STACKEBRANDT E, RAINEY FA, WARD-RAINEY NL. Proposal for a new hierarchic classification system, *Actinobacteria classis nov*[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1997, 47(2): 479-491.
- [3] SOWANI H, KULKARNI M, ZINJARDE S. An insight into the ecology, diversity and adaptations of *Gordonia* species[J]. *Critical Reviews in Microbiology*, 2018, 44(4): 393-413.
- [4] CHOI R, STRNAD L, FLAXEL CJ, LAUER AK, SUHLER EB. *Gordonia bronchialis*-associated endophthalmitis, Oregon, USA[J]. *Emerging Infectious Diseases*, 2019, 25(5): 1017-1019.
- [5] ARENSKÖTTER M, BRÖKER D, STEINBÜCHEL A. Biology of the metabolically diverse genus *Gordonia*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(6): 3195-3204.
- [6] TAMURA T, SAITO S, HAMADA M, KANG YQ, HOSHINO Y, GONOI T, MIKAMI Y, YAGUCHI T. *Gordonia crocea* sp. nov. and *Gordonia spumicola* sp. nov. isolated from sludge of a wastewater treatment plant[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2020, 70(6): 3718-3723.
- [7] TSANG CC, XIONG LF, POON RWS, CHEN JHK, LEUNG KW, LAM JYW, WU AKL, CHAN JFW, LAU SKP, WOO PCY. *Gordonia hongkongensis* sp. nov., isolated from blood culture and peritoneal dialysis effluent of patients in Hong Kong[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2016, 66(10): 3942-3950.
- [8] ANDALIBI F, FATAHI-BAFGHI M. *Gordonia*: isolation and identification in clinical samples and role in biotechnology[J]. *Folia Microbiologica*, 2017, 62(3): 245-252.
- [9] FRANCUK M, KLATT M, FILIPCZAK D, ZABOST A, PARNIEWSKI P, KUTHAN R, JAKUBOWSKA L, AUGUSTYNOWICZ-KOPEĆ E. From NTM (*Nontuberculous mycobacterium*) to *Gordonia bronchialis*-a diagnostic challenge in the COPD patient[J]. *Diagnostics (Basel, Switzerland)*, 2022, 12(2): 307.
- [10] DING XR, YU YH, CHEN M, WANG C, KANG YF, LI HM, LOU JL. Bacteremia due to *Gordonia polyisoprenivorans*: case report and review of literature[J]. *BMC Infectious Diseases*, 2017, 17(1): 419.
- [11] GUIRAUD J, LESCURE M, FAGANELLO D, BÉBÉAR C, PEREYRE S, MÉNARD A. A case of prosthetic joint septic arthritis caused by *Gordonia jacobaea*[J]. *Journal of Microbiology, Immunology, and Infection = Wei Mian Yu Gan Ran Za Zhi*, 2022, 55(2): 355-357.
- [12] CHOI ME, JUNG CJ, WON CH, CHANG SE, LEE MW, CHOI JH, LEE WJ. Case report of cutaneous nodule caused by *Gordonia bronchialis* in an immunocompetent patient after receiving acupuncture[J]. *The Journal of Dermatology*, 2019, 46(4): 343-346.
- [13] SHIN KC, LEE HJ, OH DK. Substrate specificity of  $\beta$ -glucosidase from *Gordonia terrae* for ginsenosides and its application in the production of ginsenosides Rg<sub>3</sub>, Rg<sub>2</sub>, and Rh<sub>1</sub> from ginseng root extract[J]. *Journal*

- of Bioscience and Bioengineering, 2015, 119(5): 497-504.
- [14] KASHYAP R, Monika, SUBUDHI E. A novel thermoalkaliphilic xylanase from *Gordonia* sp. is salt, solvent and surfactant tolerant[J]. Journal of Basic Microbiology, 2014, 54(12): 1342-1349.
- [15] SCHULTE C, ARENSKÖTTER M, BEREKAA MM, ARENSKÖTTER Q, PRIEFERT H, STEINBÜCHEL A. Possible involvement of an extracellular superoxide dismutase (SodA) as a radical scavenger in poly(cis-1, 4-isoprene) degradation[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(24): 7643-7653.
- [16] GOGOLEVA OA, NEMTSEVA NV, BUKHARIN OV. Catalase activity of hydrocarbon-oxidizing bacteria[J]. Prikladnaia Biokhimiia i Mikrobiologiia, 2012, 48(6): 612-617.
- [17] BHALLA TC, Prashant, KUMARI N, KUMAR V, KUMAR V, Savitri. Synthesis of vanillic acid using whole cell nitrilase of wild and mutant *Gordonia terrae*[J]. Bioprocess and Biosystems Engineering, 2016, 39(1): 67-73.
- [18] KUMAR V, BHALLA TC. Transformation of p-hydroxybenzoxynitrile to p-hydroxybenzoic acid using nitrilase activity of *Gordonia terrae*[J]. Biocatalysis and Biotransformation, 2013, 31(1): 42-48.
- [19] LAORRATTANASAK S, RONGSAYAMANONT W, KHONDEE N, PAORACH N, SOONGLERDSONGPHA S, PINYAKONG O, LUEPROMCHAI E. Production and application of *Gordonia westfalica* GY40 biosurfactant for remediation of fuel oil spill[J]. Water, Air, & Soil Pollution, 2016, 227(9): 325.
- [20] KONDO T, YAMAMOTO D, YOKOTA A, SUZUKI A, NAGASAWA H, SAKUDA S. Gordonan, an acidic polysaccharide with cell aggregation-inducing activity in insect BM-N4 cells, produced by *Gordonia* sp.[J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2000, 64(11): 2388-2394.
- [21] LIN TC, CHANG JS, YOUNG CC. Exopolysaccharides produced by *Gordonia alkanivorans* enhance bacterial degradation activity for diesel[J]. Biotechnology Letters, 2008, 30(7): 1201-1206.
- [22] ZARGAR AN, MISHRA S, KUMAR M, SRIVASTAVA P. Isolation and chemical characterization of the biosurfactant produced by *Gordonia* sp. IITR100[J]. PLoS One, 2022, 17(4): e0264202.
- [23] SCHNEIDER K, GRAF E, IRRAN E, NICHOLSON G, STAINSBY FM, GOODFELLOW M, BORDEN SA, KELLER S, SÜSSMUTH RD, FIEDLER HP. Bendigoles A~C, new steroids from *Gordonia australis* acta 2299[J]. The Journal of Antibiotics, 2008, 61(6): 356-364.
- [24] LIN ZJ, MARETT L, HUGHEN RW, FLORES M, FORTEZA I, AMMON MA, CONCEPCION GP, ESPINO S, OLIVERA BM, ROSENBERG G, HAYGOOD MG, LIGHT AR, SCHMIDT EW. Neuroactive diol and acyloin metabolites from cone snail-associated bacteria[J]. Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters, 2013, 23(17): 4867-4869.
- [25] GRAÇA AP, BONDOSO J, GASPAR H, XAVIER JR, MONTEIRO MC, de la CRUZ M, OVES-COSTALES D, VICENTE F, LAGE OM. Antimicrobial activity of heterotrophic bacterial communities from the marine sponge *Erylus discophorus* (Astrophorida, Geodiidae)[J]. PLoS One, 2013, 8(11): e78992.
- [26] ELFALAH HWA, AHMAD A, USUP G. Anti-microbial properties of secondary metabolites of marine *Gordonia tearrae* extract[J]. Journal of Agricultural Science, 2013, 5(6): 94-101.
- [27] CLAVERÍAS FP, UNDABARRENA A, GONZÁLEZ M, SEEGER M, CÁMARA B. Culturable diversity and antimicrobial activity of Actinobacteria from marine sediments in Valparaíso Bay, Chile[J]. Frontiers in Microbiology, 2015, 6: 737.
- [28] SHAMIKH YI, EL SHAMY AA, GABER Y, ABDELMOHSEN UR, MADKOUR HA, HORN H, HASSAN HM, ELMAIDOMY AH, ALKHALIFAH DHM, HOZZEIN WN. Actinomycetes from the red sea sponge *Coscinoderma mathewsi*: isolation, diversity, and potential for bioactive compounds discovery[J]. Microorganisms, 2020, 8(5): 783.
- [29] PARK HB, PARK JS, LEE SI, SHIN B, OH DC, KWON HC. Gordonic acid, a polyketide glycoside derived from bacterial coculture of *Streptomyces* and *Gordonia* species[J]. Journal of Natural Products, 2017, 80(9): 2542-2546.
- [30] 王影姣. 美洲大蠊肠道内生放线菌的多样性研究[D]. 广州: 广东药科大学硕士学位论文, 2016.  
WANG YJ. The diversity research of *Periplaneta americana* intestinal endogenous *Actinomyces*[D]. Guangzhou: Master's Thesis of Guangdong Pharmaceutical University, 2016 (in Chinese)
- [31] 曾还雄. 两株蜚蠊肠道内生放线菌次级代谢产物的初步研究[D]. 广州: 广东药科大学硕士学位论文, 2019.  
ZENG HX. Preliminary study on secondary metabolites of two cockroach gut endophytic

- actinomycetes[D]. Guangzhou: Master's Thesis of Guangdong Pharmaceutical University, 2019 (in Chinese)
- [32] MA Y, XU MH, LIU HC, YU TT, GUO P, LIU WB, JIN XB. Antimicrobial compounds were isolated from the secondary metabolites of *Gordonia*, a resident of intestinal tract of *Periplaneta americana*[J]. *AMB Express*, 2021, 11(1): 111.
- [33] 刘凌燕. 美洲大蠊肠道内生戈登氏放线菌 WA8-44 次级代谢产物抗真菌活性的初步研究[D]. 广州: 广东药科大学硕士学位论文, 2019.
- LIU LY. Preliminary study on the antifungal activity of the secondary metabolites of *Gordonia* WA8-44 from the intestinal tract of *Periplaneta americana*[D]. Guangzhou: Master's Thesis of Guangdong Pharmaceutical University, 2019 (in Chinese)
- [34] de MIGUEL T, SIEIRO C, POZA M, VILLA TG. Analysis of canthaxanthin and related pigments from *Gordonia jacobaea* mutants[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2001, 49(3): 1200-1202.
- [35] KWON SJ, CHOI YJ, KIM JM, LEE PC. Complete genome sequence of the carotenoid-producing strain *Gordonia ajouccoccus* A2[J]. *Microbiology Resource Announcements*, 2020, 9(37): e00662-20.
- [36] SILVA TP, ALVES L, PAIXÃO SM. Effect of dibenzothiophene and its alkylated derivatives on coupled desulfurization and carotenoid production by *Gordonia alkanivorans* strain 1B[J]. *Journal of Environmental Management*, 2020, 270: 110825.
- [37] LOH WLC, HUANG KC, NG HS, LAN JCW. Exploring the fermentation characteristics of a newly isolated marine bacteria strain, *Gordonia terrae* TWRH01 for carotenoids production[J]. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2020, 130(2): 187-194.
- [38] TAKAICHI S, MAOKA T, AKIMOTO N, CARMONA ML, YAMAOKA Y. Carotenoids in a corynebacterineae, *Gordonia terrae* AIST-1: carotenoid glucosyl mycoloyl esters[J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2008, 72(10): 2615-2622.
- [39] KIM JH, KIM SH, YOON JH, LEE PC. Carotenoid production from *n*-alkanes with a broad range of chain lengths by the novel species *Gordonia ajouccoccus* A2<sup>T</sup>[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2014, 98(8): 3759-3768.
- [40] CASSARINI M, BESAURY L, REMOND C. Valorisation of wheat bran to produce natural pigments using selected microorganisms[J]. *Journal of Biotechnology*, 2021, 339: 81-92.
- [41] SOWANI H, MOHITE P, DAMALE S, KULKARN M, ZINJARDE S. Carotenoid stabilized gold and silver nanoparticles derived from the Actinomycete *Gordonia amicalis* HS-11 as effective free radical scavengers[J]. *Enzyme and Microbial Technology*, 2016, 95: 164-173.
- [42] KALITA M, CHUTIA M, JHA DK, SUBRAHMANYAM G. Mechanistic understanding of *Gordonia* sp. in biodesulfurization of organosulfur compounds[J]. *Current Microbiology*, 2022, 79(3): 82.
- [43] AKHTAR N, AKHTAR K, GHAURI MA. Biodesulfurization of Thiophenic Compounds by a 2-hydroxybiphenyl-resistant *Gordonia* sp. HS126-4N Carrying dszABC Genes[J]. *Current Microbiology*, 2018, 75(5): 597-603.
- [44] ADLAKHA J, SINGH P, RAM SK, KUMAR M, SINGH MP, SINGH D, SAHAI V, SRIVASTAVA P. Optimization of conditions for deep desulfurization of heavy crude oil and hydrodesulfurized diesel by *Gordonia* sp. IITR100[J]. *Fuel*, 2016, 184: 761-769.
- [45] MURARKA P, SRIVASTAVA P. Characterization of DNA binding and ligand binding properties of the TetR family protein involved in regulation of *dsz* operon in *Gordonia* sp. IITR100[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2019, 141: 671-679.
- [46] CHATTERJEE S, DUTTA T. Metabolism of butyl benzyl phthalate by *Gordonia* sp. strain MTCC 4818[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2003, 309(1): 36-43.
- [47] WU XL, LIANG RX, DAI QY, JIN DC, WANG YY, CHAO WL. Complete degradation of di-*n*-octyl phthalate by biochemical cooperation between *Gordonia* sp. strain JDC-2 and *Arthrobacter* sp. strain JDC-32 isolated from activated sludge[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 176(1/2/3): 262-268.
- [48] ZHANG HY, LIN Z, LIU B, WANG G, WENG LY, ZHOU JL, HU HQ, HE H, HUANG YX, CHEN JJ, RUTH N, LI CY, REN L. Bioremediation of di-(2-ethylhexyl) phthalate contaminated red soil by *Gordonia terrae* RL-JC02: characterization, metabolic pathway and kinetics[J]. *The Science of the Total Environment*, 2020, 733: 139138.
- [49] WU XL, WANG YY, DAI QY, LIANG RX, JIN DC. Isolation and characterization of four di-*n*-butyl phthalate (DBP)-degrading *Gordonia* sp. strains and cloning the 3, 4-phthalate dioxygenase gene[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2011, 27(11): 2611-2617.
- [50] HE ZX, XIAO HL, TANG L, MIN H, LU ZM. Biodegradation of di-*n*-butyl phthalate by a stable bacterial consortium, HD-1, enriched from activated

- sludge[J]. *Bioresource Technology*, 2013, 128: 526-532.
- [51] ALESSANDRELLO MJ, JUÁREZ TOMÁS MS, RAIMONDO EE, VULLO DL, FERRERO MA. Petroleum oil removal by immobilized bacterial cells on polyurethane foam under different temperature conditions[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2017, 122(1/2): 156-160.
- [52] LIU PW G, LIOU JW, SU WL, CHEN CH. The optimal combination of entrapped bacteria for diesel remediation in seawater[J]. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2015, 102: 383-391.
- [53] PODGORSKII VS, NOGINA TN, DUMANSKAYA TM, OSTAPCHUK AN. Change of the composition paraffinnaphthenic hydrocarbon fraction in biological purification of water of oil[J]. *Journal of Water Chemistry and Technology*, 2015, 37(6): 306-310.
- [54] FRANZETTI A, BESTETTI G, CAREDDA P, la COLLA P, TAMBURINI E. Surface-active compounds and their role in the access to hydrocarbons in *Gordonia* strains[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, 63(2): 238-248.
- [55] KOTANI T, YURIMOTO H, KATO N, SAKAI Y. Novel acetone metabolism in a propane-utilizing bacterium, *Gordonia* sp. strain TY-5[J]. *Journal of Bacteriology*, 2007, 189(3): 886-893.
- [56] LO PICCOLO L, de PASQUALE C, FODALE R, PUGLIA AM, QUATRINI P. Involvement of an alkane hydroxylase system of *Gordonia* sp. strain SoCg in degradation of solid n-alkanes[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(4): 1204-1213.
- [57] LIN CL, SHEN FT, TAN CC, HUANG CC, CHEN BY, ARUN AB, YOUNG CC. Characterization of *Gordonia* sp. strain CC-NAPH129-6 capable of naphthalene degradation[J]. *Microbiological Research*, 2012, 167(7): 395-404.
- [58] KASAI D. Poly(cis-1,4-isoprene)-cleavage enzymes from natural rubber-utilizing bacteria[J]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 2020, 84(6): 1089-1097.
- [59] SARKAR B, MANDAL S. *Gordonia* sp. BSTG01 isolated from *Hevea brasiliensis* plantation efficiently degrades polyisoprene (rubber)[J]. *3 Biotech*, 2021, 11(12): 508.
- [60] BRÖKER D, ARENSKÖTTER M, LEGATZKI A, NIES DH, STEINBÜCHEL A. Characterization of the 101-kilobase-pair megaplasmid pKB1, isolated from the rubber-degrading bacterium *Gordonia westfalica* Kb1[J]. *Journal of Bacteriology*, 2004, 186(1): 212-225.
- [61] VIVOD R, OETERMANN S, HIESSL S, GUTSCHE S, REMMERS N, MEINERT C, VOIGT B, RIEDEL K, STEINBÜCHEL A. Oligo(cis-1, 4-isoprene) aldehyde-oxidizing dehydrogenases of the rubber-degrading bacterium *Gordonia polyisoprenivorans* VH2[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2017, 101(21): 7945-7960.
- [62] IBRAHIM EMA, EL-AMEEN TM. Degradation of natural and synthetic rubber by *Gordonia alkanivorans* strain e1[J]. *Journal of Agricultural Chemistry and Biotechnology*, 2013, 4(1): 17-28.
- [63] BRAGA SP, dos SANTOS AP, PAGANINI T, BARBOSA D, EPAMINO GWC, MORAIS C, MARTINS LF, SILVA AM, SETUBAL JC, VALLIM MA, PASCON RC. First report of cis-1,4-polyisoprene degradation by *Gordonia paraffinivorans*[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2019, 50(4): 1051-1062.
- [64] ALTENHOFF AL, THIERBACH S, STEINBÜCHEL A. *In vitro* studies on the degradation of common rubber waste material with the latex clearing protein (Lcp1<sub>VH2</sub>) of *Gordonia polyisoprenivorans* VH2[J]. *Biodegradation*, 2021, 32(2): 113-125.
- [65] de WITT J, OETERMANN S, PARISE M, PARISE D, BAUMBACH J, STEINBÜCHEL A. Global regulator of rubber degradation in *Gordonia polyisoprenivorans* VH2: identification and involvement in the regulation network[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(15): e00774-e00720.
- [66] ALTENHOFF AL, THIERBACH S, STEINBÜCHEL A. High yield production of the latex clearing protein from *Gordonia polyisoprenivorans* VH2 in fed batch fermentations using a recombinant strain of *Escherichia coli*[J]. *Journal of Biotechnology*, 2020, 309: 92-99.
- [67] GRILL B, HORVAT M, SCHWAB H, GROSS R, DONSBACH K, WINKLER M. *Gordonia hydrophobica* nitrile hydratase for amide preparation from nitriles[J]. *Catalysts*, 2021, 11(11): 1287.
- [68] 徐红梅, 何从林, 夏仕文. 腈水合酶/酰胺酶体系制备蛋氨酸羟基类似物[J]. *精细化工*, 2017, 34(7): 780-785.
- XU HM, HE CL, XIA SW. Preparation of methionine hydroxy analogue by nitrile hydratase/amidase system[J]. *Fine Chemicals*, 2017, 34(7): 780-785 (in Chinese).
- [69] BRANDÃO PFB, CLAPP JP, BULL AT. Discrimination and taxonomy of geographically diverse strains of nitrile-metabolizing actinomycetes using chemometric and molecular sequencing

- techniques[J]. *Environmental Microbiology*, 2002, 4(5): 262-276.
- [70] THOMPSON KT, CROCKER FH, FREDRICKSON HL. Mineralization of the cyclic nitramine explosive hexahydro-1,3,5-trinitro-1,3,5-triazine by *Gordonia* and *Williamsia* spp[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(12): 8265-8272.
- [71] INDEST KJ, JUNG CM, CHEN HP, HANCOCK D, FLORIZONE C, ELTIS LD, CROCKER FH. Functional characterization of pGKT2, a 182-kilobase plasmid containing the xplAB genes, which are involved in the degradation of hexahydro-1,3,5-trinitro-1,3,5-triazine by *Gordonia* sp. strain KTR9[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(19): 6329-6337.
- [72] CHONG CS, SABIR DK, LORENZ A, BONTEMPS C, ANDEER P, STAHL DA, STRAND SE, RYLOTT EL, BRUCE NC. Analysis of the xplAB-containing gene cluster involved in the bacterial degradation of the explosive hexahydro-1,3,5-trinitro-1,3,5-triazine[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(21): 6601-6610.
- [73] JUNG CM, CARR M, BLAKENEY GA, INDEST KJ. Enhanced plasmid-mediated bioaugmentation of RDX-contaminated matrices in column studies using donor strain *Gordonia* sp. KTR9[J]. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, 2019, 46(9/10): 1273-1281.
- [74] FULLER ME, HATZINGER PB, CONDEE CW, ANDAYA C, REZES R, MICHALSEN MM, CROCKER FH, INDEST KJ, JUNG CM, BLAKENEY GA, ISTOK JD, HAMMETT SA. RDX degradation in bioaugmented model aquifer columns under aerobic and low oxygen conditions[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2017, 101(13): 5557-5567.
- [75] MICHALSEN MM, KING AS, RULE RA, FULLER ME, HATZINGER PB, CONDEE CW, CROCKER FH, INDEST KJ, JUNG CM, ISTOK JD. Evaluation of biostimulation and bioaugmentation to stimulate hexahydro-1,3,5-trinitro-1,3,5-triazine degradation in an aerobic groundwater aquifer[J]. *Environmental Science & Technology*, 2016, 50(14): 7625-7632.
- [76] MICHALSEN MM, KING AS, ISTOK JD, CROCKER FH, FULLER ME, KUCHARZYK KH, GANDER MJ. Spatially-distinct redox conditions and degradation rates following field-scale bioaugmentation for RDX-contaminated groundwater remediation[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2020, 387: 121529.