

微生物学报 *Acta Microbiologica Sinica*
55 (12) :1521 – 1529; 4 December 2015
ISSN 0001 – 6209; CN 11 – 1995/Q
<http://journals.im.ac.cn/actamicrocn>
doi: 10.13343/j.cnki.wsxb.20150128

地嗜皮菌科放线菌的研究进展

孙红敏, 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:地嗜皮菌科(Geodermatophilaceae)是放线菌中一个年轻的分类单元。早在1996年Normand曾提出过地嗜皮菌科,但一直未能得到公认;直到2006年,Normand综合了地嗜皮菌属(*Geodermatophilus*)、芽生球菌属(*Blastococcus*)和贫养杆菌属(*Modestobacter*)等3个属的共同特征,全面概括了地嗜皮菌科的典型特征,终于使地嗜皮菌科被正式编入放线菌的一个科。到目前为止,地嗜皮菌科涵盖了地嗜皮菌属、芽生球菌属和贫养杆菌属等3个属共25个有效描述种。地嗜皮菌科菌株被视为极端环境的先锋生物之一,在抗逆机制研究、沙漠治理、环境修复等方面初现优势。本文就地嗜皮菌科的建立、分类学特征、科内各属的研究现状、以及它们在生态学与应用研究方面的进展和前景进行了综述。

关键词:地嗜皮菌科,放线菌,极端微生物

中图分类号:Q939 **文章编号:**0001-6209(2015)12-1521-09

极端微生物是指适于在极端环境生存的微生物,包括嗜热、嗜冷、嗜酸、嗜碱、嗜压、嗜金属、抗辐射、耐干燥和极端厌氧等多种类型^[1]。地嗜皮菌科(Geodermatophilaceae)被视为极端环境的先锋生物之一,是细菌域——放线菌门(Actinobacteria)——放线菌纲(Actinobacteria)——放线菌亚纲(Actinobacteridae)——放线菌目(Actinomycetales)——弗兰克氏菌亚目(Frankineae)的一个科,包含了地嗜皮菌属(*Geodermatophilus*)、芽生球菌属(*Blastococcus*)和贫养杆菌属(*Modestobacter*)等3个属共25个种(图1),地嗜皮菌属是其模式属。该科微生物为革兰氏染色阳性、化能有机异养、好氧或微好氧、嗜中温菌,虽然该科属于放线菌目,但在形态上不具有经典放线菌的典型特征,只有退化的菌丝,具有游动的孢子,在多数培养基上形成红色或者黑色菌落。

地嗜皮菌科成员大多分离自干旱土壤、岩石表面和海洋基质等相对极端的环境中^[2-4]。因纯培养的困难曾经一度阻碍了广大学者对其进行深入研究^[5]。随着现代纯培养方法的不断改进,越来越多的地嗜皮菌科新成员被分离获得。分子生物学技术的引入,进一步加速了研究者对其相关特性特别是耐逆性的深入探索。研究发现,地嗜皮菌不仅与石灰岩退化过程密切相关,甚至能够腐蚀岩石;而且该类群微生物对于旱、高温、离子辐射和低营养等恶劣环境普遍具有较强的耐受性^[3]。

1 地嗜皮菌科(Geodermatophilaceae)的建立和研究现状

1.1 地嗜皮菌科的建立

1989年,Lechevalier等将地嗜皮菌属

基金项目:国家自然科学基金(81173026);国家微生物资源平台建设(NIMR-2014-3)

* 通信作者。Tel/Fax: +86-40-83167110; E-mail: zhyuqin@126.com

作者简介:孙红敏(1987-),女,河北衡水市人,硕士研究生,从事微生物与生化药学研究。E-mail: hmsun1123@163.com

收稿日期:2015-03-23;修回日期:2015-05-14

(*Geodermatophilus*)、弗兰克氏菌属(*Frankia*)和嗜皮菌属(*Dermatophilus*)归类为“具有多分隔腔囊结构的放线菌”,它们共有的形态特征是形成直径为100 μm的三面体腔囊结构。同年,Hahn等在研究弗兰克氏菌科(Frankineae)内成员的亲缘关系时发现,当时包含在该科的嗜皮菌属与地嗜皮菌属的16S rRNA基因序列同源性较低,而地嗜皮菌属、芽生球菌属(*Blastococcus*)和弗兰克氏菌属菌株的16S rRNA基因序列同源性较高,据此,提出将弗兰克氏菌科的描述修订为包含以上近缘三属^[6]。

1996年,Normand等通过对弗兰克氏菌科、地嗜皮菌科、热酸菌科(Acidothermaceae)、鱼孢菌科(Sporichthyaceae)代表菌株的16S rRNA基因序列分析,并与GenBank数据库中的相似序列构建系统进化树,通过对菌株进化距离进行矩阵计算和分析结果显示,虽然弗兰克氏菌属与地嗜皮菌属的成员在形态上都是由多腔的腔囊组成,但是在系统进化关系上并没有形成一个相关的类群,因此,Normand提议将地嗜皮菌属和芽生球菌属从弗兰克氏菌科划分出来,归入一个新的分类单元——地嗜皮菌科(Geodermatophilaceae)。但是由于未能提供地嗜皮菌科的正式描述,也没有指定该科的模式属,因此地嗜皮菌科这一分类单元未能生效发表^[7]。1997年,Stackebrandt等^[8]根据Normand等的研究成果以及对16S rRNA基因的分析,进一步梳理了弗兰克氏亚目内各科的系统进化关系。该亚目包括弗兰克氏菌科(Frankiaceae)、地嗜皮菌科(Geodermatophilaceae)、中村氏菌科(Nakamurellaceae)、鱼孢菌科(Sporichthyaceae)、热酸菌科(Acidothermaceae)等5个科,其中地嗜皮菌科包括地嗜皮菌属和芽生球菌属,但由于当时地嗜皮菌科尚为无效描述分类单元,此次修订也未得到广泛认可。直到2006年,Normand重新以地嗜皮菌属为代表,归纳了地嗜皮菌属、芽生球菌属和贫养杆菌属等3个属的共同特征,再次提议建立地嗜皮菌科(Geodermatophilaceae)并概述了该科的特征^[9]。至此,以地嗜皮菌属(*Geodermatophilus*)为模式属,包含了地嗜皮菌属(*Geodermatophilus*)、芽生球菌属(*Blastococcus*)和贫养杆菌属(*Modestobacter*)的地嗜皮菌科(Geodermatophilaceae)才正式成为生效的分类单元。

1.2 地嗜皮菌科内各属研究进展

1968年,Luedemann建立地嗜皮菌属

(*Geodermatophilus*)^[2],1980年,Skerman等将其正式收入《核准的细菌名录》。培养技术上的困难导致地嗜皮菌属在很长一段时间内,只包含有唯一的1个种以及4个命名无效的亚种,即*Geodermatophilus obscures*和*Geodermatophilus obscurus* subsp. *amargosae*、*Geodermatophilus obscurus* subsp. *utahensis*、*Geodermatophilus obscurus* subsp. *dictyosporus*^[2]、*Geodermatophilus obscurus* subsp. *everesti*^[10]。直至近几年,研究者不断克服分离、培养技术上的局限性,越来越多的新成员从各种不同环境中分离获得,如*Geodermatophilus ruber*^[11]分离自药用植物根际、*Geodermatophilus soli*和*Geodermatophilus terrae*^[12]分离于草地土壤等。最近,Montero-Calasanz等又综合了多相分类研究数据,将*G. obscurus* subsp. *amargosae*与*G. obscures* subsp. *dictyosporus*重新划分为“种”级分类单元^[13-14],即*Geodermatophilus amargosae*和*Geodermatophilus dictyosporus*。到目前为止,地嗜皮菌属内共有17个有效描述种,即*Geodermatophilus africanus*、*G. amargosae*、*Geodermatophilus arenarius*、*Geodermatophilus brasiliensis*、*G. dictyosporus*、*Geodermatophilus nigrescens*、*Geodermatophilus normandii*、*G. obscures*、*Geodermatophilus poikilotrophi*、*G. ruber*、*Geodermatophilus saharensis*、*Geodermatophilus siccatus*、*G. soli*、*Geodermatophilus taihuensis*、*Geodermatophilus telluris*、*G. terrae*、*Geodermatophilus tzadiensis*,昏暗地嗜皮菌(*G. obscures*)为其模式种。这些菌主要是从撒哈拉沙漠^[15-21]、干热河谷^[22]、植物根际土壤^[11]、草地土壤^[12]、湖水沉积物表面^[23]、白云石大理岩^[24]等环境分离获得,其中沙漠生境来源的居多。

芽生球菌属(*Blastococcus*)由Ahrens等于1970年建立^[25],2004年Urzì等根据Ahrens的描述以及*Blastococcus saxobidens*多相分类研究实验数据对其进行了修订^[26],Lee于2006年建立*Blastococcus jejuensis*,并对芽生球菌属再次进行了描述修订^[27]。至今,芽生球菌属内共有4个有效描述种,即*Blastococcus aggregates*、*Blastococcus endophyticus*、*B. jejuensis*、*B. saxobidens*;聚生出芽球菌(*B. aggregates*)为其模式种。这些菌分别分离自海洋沉积物^[25]、植物体内^[28]、沙滩^[27]以及石灰岩表面^[26]。

2000年,Mevs等提出并建立贫养杆菌属

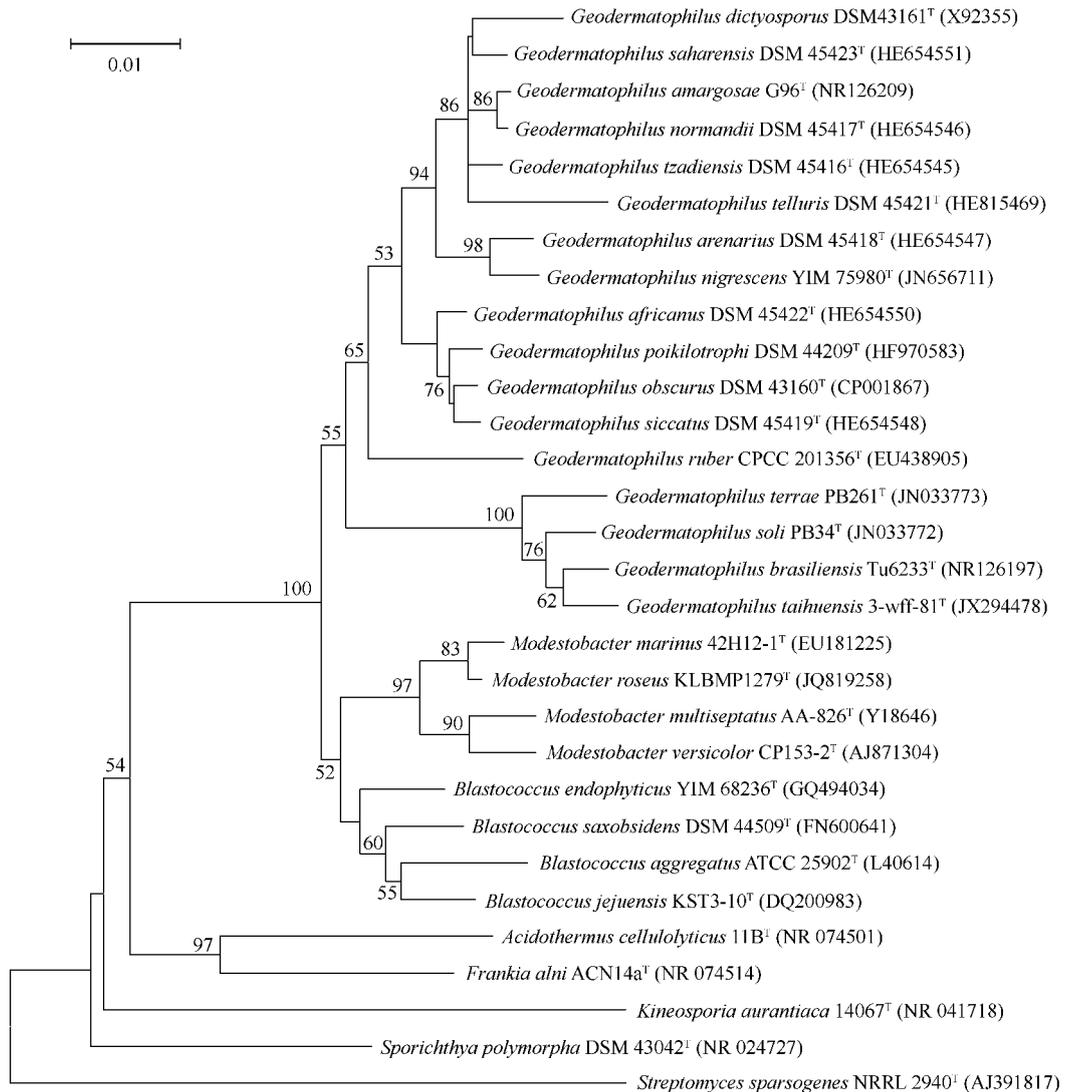


图 1. 基于地嗜皮菌科菌株及其近源菌的 16S rRNA 基因序列构建的系统进化树

Figure 1. Phylogenetic dendrogram obtained by neighbor-joining based on the analysis of 16S rRNA gene sequences of members of the family Geodermatophilaceae and the related taxa. Numbers on branch nodes are bootstrap values. Bar, 1.0% sequence divergence.

(*Modestobacter*)^[29]。2006 年, Normand 将其归入地嗜皮菌科^[9]。贫养杆菌属内共有 4 个有效描述种, 即 *Modestobacter marinus*、*Modestobacter multiseptatus*、*Modestobacter roseus*、*Modestobacter versicolor*, 多分隔贫养杆菌(*M. multiseptatus*)为其模式种。这些菌分别分离自深海沉积物^[30]、极地土壤^[29]、植物体内^[31]以及生物土壤结皮^[32]。

最近, 本实验室在对腾格尔沙漠沙坡头地区不同微生态环境微生物多样性研究中分离获得一批放线菌菌株, 16S rRNA 基因分析结果显示, 地嗜皮菌科为沙坡头沙土中的优势放线菌类群(相关研究结果将另文发表)。

2 地嗜皮菌科的分类学特征

地嗜皮菌科成员为革兰氏染色阳性、化能有机异养微生物, 某些成员具有棒状或退化的菌丝, 腔囊产生游动孢子, 在多数培养基上菌落呈现红色或者黑色。细胞壁肽聚糖含 *meso-DAP*, 细胞呼吸型主要为 MK-9(H₄), 基因组 DNA(G + C)含量在 68 - 75 mol% 之间。

2.1 形态和生理生化特征

地嗜皮菌属是好氧、化能有机异养微生物; 无气生菌丝, 由球形细胞纵横分隔形成立方体腔囊结构, 腔囊释放游动孢子或能游动的细胞, 游动孢子具有

长鞭毛;孢子萌发,纵横分隔,形成不规则菌体。

芽生球菌属菌株细胞呈球状或棒状、单个或成对,通过出芽和多分裂方式进行繁殖,导致细胞呈多种形态,单个棒状细胞可能具有运动性,成对的细胞呈弧形且不具有运动性、趋于聚集成团,菌株可能具有运动性的游动孢子;绝大多数好氧、少数微好氧,具有过氧化氢酶活性,氧化酶活性呈阴性。

贫养杆菌属菌株无孢子形成,短棒状或球形细胞趋于聚集成团,形成短的多分隔细丝;细胞大小为 $(1.0 - 2.8) \mu\text{m} \times (1.0 - 3.0) \mu\text{m}$,通过出芽和蜂拥形式增殖;菌落薄而不规则,浅褐色到粉红色,不产生孢子;好氧异养菌,可以生长在贫养培养基上,可以在 $0 - 35^\circ\text{C}$ 下生长,生长 pH 范围比较宽泛,既可以在 pH3 - 4 的酸性环境中生存,又可以在 pH11 - 12 酸碱环境生长;可利用 D-半乳糖、乳糖、蔗糖、甘露醇为碳源,蛋白胨和酵母提取物为氮源;厌氧或好氧还原硝酸盐;在胱氨酸或硫酸盐培养条件下,不产生 H_2S 。

2.2 细胞化学分类特征

地嗜皮菌科各属成员的细胞壁肽聚糖都含有 *meso-DAP*、主要甲基萘醌组分都是 MK-9 (H_4)。此外,各属还具有各自的化学分类特征(表 1):地嗜皮菌属全细胞糖型为 C(不含特征性糖组分);磷酸类脂 P II 型(磷脂酰乙醇胺);芽生球菌属细胞脂肪酸

主要含分支型的异脂肪酸: *iso-C*_{16:0}、*iso-C*_{16:1}、*C*_{18:1}ω9c,部分菌株脂肪酸为 *C*_{17:1}ω8c、*iso-C*_{15:0} 和 *C*_{17:0};极性脂组分为双磷脂酰甘油、磷脂酰甘油、磷脂酰肌醇、以及磷脂酰乙醇胺,还可能含有磷脂酰胆碱和两个未知磷脂成分;而贫养杆菌属细胞壁组分中丙氨酸、谷氨酸与 *meso-DAP* 呈 2:1:1 的比例;主要的脂肪酸组分为 *iso-C*_{16:0} 和 *iso-C*_{15:0};极性脂组分为双磷脂酰甘油、磷脂酰甘油、磷脂酰乙醇胺、磷脂酰肌醇、含甘露糖的磷脂酰肌醇、未知的氨基磷脂及磷脂。

2.3 分子分类特征

地嗜皮菌科的 16S rRNA 特征性核苷酸包括: 139 - 224 (C-G), 157 - 164 (A-U), 158 - 163 (A-U), 186 - 191 (C-G), 263 (G), 293 - 304 (G-U), 986 - 1219 (U-A), 987 - 1218 (A-U), 1059 - 1198 (U-A) 及 1308 - 1329 (U-A)。地嗜皮菌属、芽生球菌属和贫养杆菌属基因组 DNA 的 (G + C) 含量分别为 (73 - 75) mol%、(72.3 - 74.0) mol% 和 (68 - 73) mol%。在基于 16S rRNA 基因序列分析的系统进化树上,地嗜皮菌科在弗兰克氏菌亚目内与弗兰克氏菌科 (Frankiaceae)、鱼孢菌科 (Sporichthyaceae)、热酸菌科 (Acidothermaceae)、隐孢囊菌科 (Cryptosporangiaceae)、中村氏菌科 (Nakamurellaceae) 和矿生菌属 (Fodinicola) 为邻。

表 1. 地嗜皮菌科的分类学特征

Table 1. Taxonomy Characteristics of Geodermatophilaceae

Characteristic	<i>Geodermatophilus</i>	<i>Blastococcus</i>	<i>Modestobacter</i>
Morphology:			
Hyphae	Rudimentary	-	-
Spores	Motile	Motile	Motile
Sporangia	+	-	-
Buds	-	+	+
Colony color	White, red, black	Pink, orange	White, pink, black
Physiology:			
O ₂ requirements	Aerobic	Aerobic/microaerophilic	Aerobic
Temperature range/°C	18 - 37	3 - 40	0 - 35
Temperature optimum/°C	24 - 28	25	19 - 21
Tolerance to 3% NaCl	-	+	+
Hydrolysis of starch	+	-	-
Hydrolysis of d-glucose	+	-	+
Chemotaxonomic properties:			
Phospholipids	DPG, PE, PI†	DPG, PE, PI	DPG, PG, PE, PI, PIM
DNA G + C contents / (mol%)	73 - 75	72.3 - 74.0	68 - 73
Sources	Desert sands, soil, rhizosphere, deteriorated stones	Marine sediments, limestone	Regolith, beach sands, rock surfaces

DPG, diphosphatidylglycerol; PE, phosphatidylethanolamine; PG, phosphatidylglycerol; PI, phosphatidylinositol; PIM, phosphatidylinositol mannoside. †: The main phospholipids of *Geodermatophilus ruber* were diphosphatidylglycerol, phosphatidylethanolamine and two unknown phospholipids. The polar lipids of *Geodermatophilus nigrescens* consisted of diphosphatidylglycerol, phosphatidylglycerol, yso-phosphatidylglycerol, phosphatidylcholine, phosphatidylethanolamine, phosphatidylinositol mannoside and an unknown glycolipid.

3 地嗜皮菌科的应用研究进展与前景展望

极端环境微生物经过长期的自然选择, 必然进化形成一套能适应相应的极端环境的生理代谢机制。通过对极端环境微生物的生态和生理特性的研究, 不仅有助于阐明生物对环境的适应机制, 更有助于我们进一步开发利用这类特殊的微生物资源。

3.1 生理特性与适应机制的研究

地嗜皮菌科成员大多分离自干旱、岩石表面和海水环境中, 干旱、贫营养及高辐射等环境压力促使他们形成了一些特有的适应机制。研究发现, 地嗜皮菌属与贫养杆菌属成员具有显著的抗氧化能力, 而芽生球菌属的一些菌株对某些重金属及类金属物质的耐受性较强。地嗜皮菌科成员具有抑制活性氧产生的特性, 从而可以对抗多重不断变化的恶劣环境因素, 例如, Gtari 等^[33]报道的菌株 *G. obscures* G-20^T 与 Montero-Calasanz 等^[24]分离获得菌株 *G. poikilotrophi* G18^T, 对丝裂霉素 C、重金属、类金属、过氧化氢、干旱、电离辐射及 UV 辐射均具有一定的耐受能力, 而且, 对过氧化氢与丝裂霉素 C 的抗性暗示其具有高效的氧化应激和 DNA 双链断裂修复系统^[24]。

2005 年, Rainey 等通过研究发现, 地嗜皮菌属菌株具有抵抗 γ 射线的能力, 在经过 30 kGy 的高强度电离辐射照射后, 通过自我修复而继续存活, 并证明这种抗辐射的表型源于自身 DNA 修复系统的进化过程, 用以保护细胞对抗严酷的生存困境如干燥、电离辐射等^[34]。1987 年, Hungate 等通过研究证实地嗜皮菌属具有使金属锰氧化的能力, 并且与不同环境下岩石表面“光泽”——黑棕色外壳的形成相关^[35], Urzà 等也发现地嗜皮菌属与石质文物的衰退过程有着密不可分的关系^[8]。

我们最近对分离自沙坡头的地嗜皮菌科的 34 株菌进行了唯一碳源的利用、同化碳源产酸、酶学特性以及抗生素敏感性测试。结果显示, 34 株菌对单糖和二糖的利用率最高, 对酸类、醇类、多糖、氨基酸等的利用率次之; 60% 以上的菌株都能利用以下底物作为唯一碳源和能源: 糊精、麦芽糖、海藻糖、海藻糖、蔗糖、松二糖、葡萄糖、甘露糖、果糖、半乳糖、葡萄糖醛酰胺、 α -酮戊二酸、苹果酸、溴代丁二酸、6-磷

酸-果糖。在 API ZYM 实验中, 34 株菌的碱性磷酸酶、酯酶 (C4)、类脂酯酶 (C8)、类脂酶 (C14)、白氨酸芳胺酶、缬氨酸芳胺酶、酸性磷酸酶均呈现阳性。在 API 50 CH 实验中, 都能同化七叶灵和 5-酮基-葡萄糖酸盐并产酸。大多数菌株对氨基青霉素 (1500 $\mu\text{g}/\text{mL}$)、磺胺 (15000 $\mu\text{g}/\text{mL}$) 与磺胺甲恶唑/甲氧苄啶 (1187.5 $\mu\text{g}/\text{mL}$ / 62.5 $\mu\text{g}/\text{mL}$) 具有抗性。另外, 我们观察发现, 地嗜皮菌科的多数菌落都呈现出红色至黑色。色素也在一定程度上增强了菌株对沙漠环境的高强度的紫外辐射的防御能力。

我们认为, 地嗜皮菌科菌株的基因组高 G + C 含量、多数菌株表现出的丰富的酶活性、菌落产生深色素的色素、以及多数菌株能形成游动孢子等一系列的基因型和表型特征, 既是他们适应环境的进化产物, 也是它们能够在这类极端环境中广泛存在的根本原因。

3.2 极端酶的发现与研究

在长期的进化和自然选择过程中, 极端环境微生物产生了适应极端条件的酶类——极端酶 (extremozyme)。2009 年, Essoussi 等多位学者对分离自岩石表面的多株地嗜皮菌科菌株的酯酶性能分析时发现, 地嗜皮菌科具有丰富且独特的酯酶活性, 并且酶活特性与其所处的严酷生态环境的特点 (如极度干旱、高温、强电离辐射及营养供给匮乏等) 相关, 即使在 120 $^{\circ}\text{C}$ 加热 20 min 或 pH12 的高碱性条件下, 地嗜皮菌属菌株仍能保持 30%、20% 的酯酶活性, 较芽生球菌属与贫养杆菌属的成员显示出更强的耐高温与碱性环境特性^[3]。

2012 年, Jaouani 等从 *G. obscures* G20 中纯化出一种极其耐高温酯酶 (约 55 kDa), 其最適催化条件为 80 $^{\circ}\text{C}$ 、pH8.0 - 9.0, 并且表现出高度的热稳定性, 80 $^{\circ}\text{C}$ 加热 10 h 后仍保持 90% 以上的催化活性, 并经过一系列实验证实该耐高温酶属于丝氨酸水解酶类。由于其在高温条件下极其稳定, 在碱性 pH 值范围发挥活性, 以及对甲醇、各种金属离子等多种蛋白变性剂及有害因子的耐受性, 使之成为新型生物催化剂资源, 应用于清洁剂工业、食品行业、酿酒工业、纸浆造纸工业以及手性药物的解析等领域, 显示出了巨大的研究价值和开发潜力^[36]。

3.3 基因组分析

极端环境微生物的基因, 是基因资源宝库。鉴于地嗜皮菌科菌株的独特生物学特性, 人们对这些

菌株基因组的研究也更加重视。2010年, Ivanova等完成了 *G. obscures* G-20^T 的全基因组测序工作, 全长 5322497 bp, 包含 5161 个编码基因。这是地嗜皮菌科首个被测定全基因组序列的菌株, 并被收录入细菌与古生菌基因组百科全书^[4]。地嗜皮菌属菌株基因组 (G + C) 含量为 73.98 mol%, 基因多拷贝, 包括 *cox* 基因、*trwC* 释放酶基因、*arsR* 基因、*copR* 基因、*uvrD* 基因等, 此外还具有某些地嗜皮菌属特有的基因, 以及易位酶编码基因、噬菌体基因、质粒 DNA 基因等。法国国家基因测序中心 (Genoscope) 于 2009 年开展了一项集中于 *B. saxobsidens* DD2 和 *M. marinus* BC501 的全基因组测序工程, 旨在从基因序列中获取大量有开发价值的信息。2012年, Chouaia 与 Normand 等研究者分别公布了 *B. saxobsidens* DD2^[37] 和 *M. marinus* BC501^[38] 的全基因组序列信息。菌株 *B. saxobsidens* DD2 基因组全长为 4875340 bp, (G + C) 含量为 72.95 mol%, 由 5078 个基因组成的单环状染色体, 其中 4845 个基因可编码蛋白, 多拷贝基因普遍存在, 如 *arsBC* (亚砷酸盐抗性基因)、*copC* (铜抗性基因)、*coxSML* (一氧化碳脱氢酶基因)、*czcD* (钴-锌-镉抗性基因)、*dnaG* (DNA 诱导酶基因)、*recQ* (DNA 解旋酶基因)、*soxABDG* (肌氨酸氧化酶基因)、*trwC* (共轭释放酶基因)、*uvrA* 和 *uvrD* (UV 抗性基因) 等。*M. marinus* BC501 基因组亦为环状染色体, 全长为 5.57 Mb, (G + C) 含量为 74.13 mol%, 包含 5445 个编码基因, 48 个 tRNAs 编码基因和 3 个核糖体操纵子基因, 基因多拷贝, 如 *coxSML* (一氧化碳脱氢酶基因)、*dnaJ* (分子伴侣 Hsp40)、*kata* (锰-过氧化氢酶基因)、*mcrA* (丝裂霉素自由基氧化酶基因)、*ohrR* (过氧化氢及高氯酸抗性转录调节因子, MarR 家族)、*recQ* (DNA 解旋酶基因)、*soxABDG* (肌氨酸氧化酶基因)、*trxAB* (硫氧还蛋白还原酶)、*trwC* (共轭释放酶基因) 和 *uvrACD* (UV 抗性基因) 等。通过翔实的结构基因和相关功能信息结合分析, 运用现代生物技术手段, 相信不久就可以实现将这些生物信息转变成对人类有价值的新资源、新途径。

4 结语

近些年, 随着纯培养技术与放线菌分类学研究手段的不断改进, 地嗜皮菌科的新成员也在陆续被

发现, 2006 年至今, 已经有 21 个新物种被发现、描述^[14], 而且, Salazar 等研究者通过设计不同科 16S rRNA 基因序列特点设计引物, 应用实时定量 PCR 技术检测到了地嗜皮菌科新成员^[39], 我们近期的研究也显示, 环境中确实存在着大量潜在新物种尚待发掘。因此, 结合环境基因组学等分子生物学技术, 不断改进现有的纯培养方法、设计更为有效的分离方案, 进一步完善现有的分类学方法, 将有利于我们更加快速、高效、全面地收集和开发利用地嗜皮菌科菌种资源。

极端微生物代表了生命的极限适应能力, 所处的生态环境及生态多样性赋予了它们独特而又丰富的代谢类型, 是一类宝贵的战略资源。地嗜皮菌科是极端环境的先锋生物之一, 是分子生物学、生理学等研究的绝佳材料。通过和近邻科、属的物种的基因组信息对比分析, 解析地嗜皮菌科菌株特有的功能基因, 诠释其抗干燥、耐盐、抗辐射机制。通过它们对环境的适应机制的剖析, 进一步发挥它们在沙漠结皮、重金属污染治理等方面的生态学作用, 而且有望将这些机制应用于工业、医药、食品等行业中, 推动生物技术产业的发展。

参考文献

- [1] Demirjian DC, Morfs-Varas F, Cassidy CS. Enzymes from extremophiles. *Current Opinion in Chemical Biology*, 2001, 5 (2): 144-151.
- [2] Luedemann GM. *Geodermatophilus*, a new genus of the Dermatophilaceae (Actinomycetales). *Journal of Bacteriology*, 1968, 96 (5): 1848-1858.
- [3] Essoussi I, Ghodhbane-Gtari F, Amairi H, Sghaier H, Jaouani A, Brusetti L, Daffonchio D, Boudabous A, Gtari M. Esterase as an enzymatic signature of Geodermatophilaceae adaptability to Sahara desert stones and monuments. *Journal of Applied Microbiology*, 2010, 108 (5): 1723-1732.
- [4] Ivanova N, Sikorski J, Jando M, Munk C, Lapidus A, Del Rio TG, Copeland A, Tice H, Cheng JF, Lucas S, Chen F, Nolan M, Bruce D, Goodwin L, Pitluck S, Mavromatis K, Mikhailova N, Pati A, Chen A, Palaniappan K, Land M, Hauser L, Chang YJ, Jeffries CD, Meincke L, Brettin T, Detter JC, Rohde M, Göker M, Bristow J, Eisen JA, Markowitz V, Hugenholtz P, Hugenholtz NC, Klenk HP. Complete genome sequence of *Geodermatophilus obscures* type strain (G-20^T). *Standards*

in *Genomic Sciences*, 2010, 2 (2) : 158-167.

- [5] Urzì C, La Cono V, Stackebrandt E. Design and application of two oligonucleotide probes for the identification of Geodermatophilaceae strains using fluorescence *in situ* hybridization (FISH). *Environmental Microbiology*, 2004, 6 (7) : 678-685.
- [6] Hahn D, Lechevalier MP, Fischer A, Stackebrandt E. Evidence for a close phylogenetic relationship between members of the genera *Frankia*, *Geodermatophilus*, and "*Blastococcus*" and emendation of the family Frankiaceae. *Systematic and Applied Microbiology*, 1989, 11 (3) : 236-242.
- [7] Normand P, Orso S, Cournoyer B, Jeannin P, Chapelon C, Dawson J, Evtushenko L, Misra AK. Molecular phylogeny of the genus *Frankia* and related genera and emendation of the family Frankiaceae. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1996, 46 (1) : 1-9.
- [8] Stackebrandt E, Rainey FA, Ward-Rainey NL. Proposal for a new hierarchic classification system, *Actinobacteria* classis nov. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1997, 47 (2) : 479-491.
- [9] Normand P. Geodermatophilaceae fam. nov., a formal description. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2006, 56 (10) : 2277-2278.
- [10] Ishiguro EE, Fletcher DW. Characterization of *Geodermatophilus* strains isolated from high altitude Mount Everest soils. *Mikrobiologika*, 1975, 12 (2) : 99-108.
- [11] Zhang YQ, Chen J, Liu HY, Zhang YQ, Li WJ, Yu LY. *Geodermatophilus ruber* sp. nov., isolated from rhizosphere soil of a medicinal plant. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2011, 61 (1) : 190-193.
- [12] Jin L, Lee HG, Kim HS, Ahn CY, Oh HM. *Geodermatophilus soli* sp. nov. and *Geodermatophilus terrae* sp. nov., two novel actinobacteria isolated from grass soil. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 2013, 63 (7) : 2625-2629.
- [13] Montero-Calasanz MC, Göker M, Rohde M, Spröer C, Schumann P, Mayilraj S, Goodfellow M, Klenk HP. Description of *Geodermatophilus amargosae* sp. nov., to accommodate the not validly named *Geodermatophilus obscurus* subsp. *amargosae* (Luedemann, 1968). *Current Microbiology*, 2014, 68 (3) : 365-371.
- [14] Montero-Calasanz MC, Hezbri K, Göker M, Sghaier H, Rohde M, Spröer C, Schumann P, Klenk HP. Description of gamma radiation-resistant *Geodermatophilus dictyosporus* sp. nov. to accommodate the not validly named *Geodermatophilus obscurus* subsp. *dictyosporus* (Luedemann, 1968). *Extremophiles*, 2015, 19 (1) : 77-85.
- [15] Montero-Calasanz MC, Göker M, Pötter G, Rohde M, Spröer C, Schumann P, Gorbushina AA, Klenk HP. *Geodermatophilus africanus* sp. nov., a halotolerant actinomycete isolated from Saharan desert sand. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2013, 104 (2) : 207-216.
- [16] Montero-Calasanz MC, Göker M, Pötter G, Rohde M, Spröer C, Schumann P, Gorbushina AA, Klenk HP. *Geodermatophilus saharensis* sp. nov., isolated from sand of the Saharan desert in Chad. *Archives of Microbiology*, 2013, 195 (3) : 153-159.
- [17] Montero-Calasanz MC, Göker M, Pötter G, Rohde M, Spröer C, Schumann P, Gorbushina AA, Klenk HP. *Geodermatophilus normandii* sp. nov., isolated from Saharan desert sand. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2013, 63 (9) : 3437-3443.
- [18] Montero-Calasanz MC, Göker M, Pötter G, Rohde M, Spröer C, Schumann P, Gorbushina AA, Klenk HP. *Geodermatophilus telluris* sp. nov., an actinomycete isolated from Saharan desert sand. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2013, 63 (6) : 2254-2259.
- [19] Montero-Calasanz MC, Göker M, Broughton WJ, Cattaneo A, Favet J, Pötter G, Rohde M, Spröer C, Schumann P, Klenk HP, Gorbushina AA. *Geodermatophilus tzadiensis* sp. nov., a UV radiation-resistant bacterium isolated from sand of the Saharan desert. *Systematic and Applied Microbiology*, 2013, 36 (3) : 177-182.
- [20] Montero-Calasanz MC, Göker M, Pötter G, Rohde M, Spröer C, Schumann P, Gorbushina AA, Klenk HP. *Geodermatophilus arenarius* sp. nov., a xerophilic actinomycete isolated from Saharan desert sand in Chad. *Extremophiles*, 2012, 16 (6) : 903-909.
- [21] Montero-Calasanz MC, Göker M, Rohde M, Schumann P, Pötter G, Spröer C, Gorbushina AA, Klenk HP. *Geodermatophilus siccatu* sp. nov., isolated from arid sand of the Saharan desert in Chad. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2013, 103 (3) : 449-456.
- [22] Nie GX, Ming H, Li S, Zhou EM, Cheng J, Yu TT, Zhang J, Feng HG, Tang SK, Li WJ. *Geodermatophilus nigrescens* sp. nov., isolated from a dry-hot valley. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2012, 101 (4) : 811-817.

- [23] Qu JH, Hui M, Qu JY, Wang FF, Li HF, Hu YS, Luo Y, Cai JP. *Geodermatophilus taihuensis* sp. nov., isolated from the interfacial sediment of a eutrophic lake. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2013, 63 (11) : 4108-4112.
- [24] Montero-Calasanz MC, Hofner B, Göker M, Rohde M, Spröer C, Hezbri K, Gtari M, Schumann P, Klenk HP. *Geodermatophilus poikilotrophi* sp. nov., a multi-tolerant actinomycete isolated from dolomitic marble. *BioMed Research International*, 2014, Article ID 914767, doi: 10.1155/2014/914767.
- [25] Ahrens R, Moll G. Ein neues knospendes bakterium aus der Ostsee. *Archiv für Mikrobiologie*, 1970, 70 (3) : 243-265. (in German)
- [26] Urzi C, Salamone P, Schumann P, Rohde M, Stackebrandt E. *Blastococcus saxobsidens* sp. nov., and emended descriptions of the genus *Blastococcus* Ahrens and Moll 1970 and *Blastococcus aggregatus* Ahrens and Moll 1970. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2004, 54 (1) : 253-259.
- [27] Lee SD. *Blastococcus jejuensis* sp. nov., an actinomycete from beach sediment, and emended description of the genus *Blastococcus* Ahrens and Moll 1970. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2006, 56 (10) : 2391-2396.
- [28] Zhu WY, Zhang JL, Qin YL, Xiong ZJ, Zhang DF, Klenk HP, Zhao LX, Xu LH, Li WJ. *Blastococcus endophyticus* sp. nov., an actinobacterium isolated from *Camptotheca acuminata*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2013, 63 (9) : 3269-3273.
- [29] Mevs U, Stackebrandt E, Schumann P, Gallikowski CA, Hirsch P. *Modestobacter multiseptatus* gen. nov., sp. nov., a budding actinomycete from soils of the Asgard Range (Transantarctic Mountains). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2000, 50 (1) : 337-346.
- [30] Xiao J, Luo YX, Xu J, Xie SJ, Xu J. *Modestobacter marinus* sp. nov., a psychrotolerant actinobacterium from deep-sea sediment, and emended description of the genus *Modestobacter*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2011, 61 (7) : 1710-1714.
- [31] Qin S, Bian GK, Zhang YJ, Xing K, Cao CL, Liu CH, Dai CC, Li WJ, Jiang JH. *Modestobacter roseus* sp. nov., an endophytic actinomycete isolated from the coastal halophyte *Salicornia europaea* Linn., and emended description of the genus *Modestobacter*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2013, 63 (6) : 2197-2202.
- [32] Reddy GSN, Potrafka RM, Garcia-Pichel F. *Modestobacter versicolor* sp. nov., an actinobacterium from biological soil crusts that produces melanins under oligotrophy, with emended descriptions of the genus *Modestobacter* and *Modestobacter multiseptatus* Mevs et al. 2000. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2007, 57 (9) : 2014-2020.
- [33] Gtari M, Essoussi I, Maaoui R, Sghaier H, Boujmil R, Gury J, Pujic P, Brusetti L, Chouaia B, Crotti E, Daffonchio D, Boudabous A, Normand P. Contrasted resistance of stone-dwelling Geodermatophilaceae species to stresses known to give rise to reactive oxygen species. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 80 (3) : 566-577.
- [34] Rainey FA, Ray K, Ferreira M, Gatz BZ, Nobre MF, Bagaley D, Rash BA, Park MJ, Earl AM, Shank NC, Small AM, Henk MC, Battista JR, Kämpfer P, da Costa MS. Extensive diversity of ionizing-radiation-resistant bacteria recovered from Sonoran desert soil and description of nine new species of the genus *Deinococcus* obtained from a single soil sample. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71 (9) : 5225-5235.
- [35] Hungate B, Danin A, Pellerin NB, Stemmler J, Kjellander P, Adams JB, Staley JT. Characterization of manganese-oxidizing (MnII-MnIV) bacteria from the Negev Desert rock varnish: implications in desert varnish formation. *Canadian Journal of Microbiology*, 1987, 33 (10) : 939-943.
- [36] Jaouani A, Neifar M, Hamza A, Chaabouni S, Martinez MJ, Gtari M. Purification and characterization of a highly thermostable esterase from the actinobacterium *Geodermatophilus obscurus* strain G20. *Journal of Basic Microbiology*, 2012, 52 (6) : 653-660.
- [37] Chouaia B, Crotti E, Brusetti L, Daffonchio D, Essoussi I, Nouioui I, Sbissi I, Ghodhbane-Gtari F, Gtari M, Vacherie B, Barbe V, Médigue C, Gury J, Pujic P, Normand P. Genome sequence of *Blastococcus saxobsidens* DD2, a stone-inhabiting bacterium. *Journal of Bacteriology*, 2012, 194 (10) : 2752-2753.
- [38] Normand P, Gury J, Pujic P, Chouaia B, Crotti E, Brusetti L, Daffonchio D, Vacherie B, Barbe V, Médigue C, Calteau A, Ghodhbane-Gtari F, Essoussi I, Nouioui I, Abbassi-Ghozzi I, Gtari M. Genome sequence of radiation-resistant *Modestobacter marinus* strain BC501, a

representative actinobacterium that thrives on calcareous stone surfaces. *Journal of Bacteriology*, 2012, 194 (17) : 4773-4774.

[39] Salazar O, Valverde A, Genilloud O. Real-time PCR for

the detection and quantification of *Geodermatophilaceae* from stone samples and identification of new members of the genus *Blastococcus*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72 (1) : 346-352.

Recent advance in *Geodermatophilaceae* – A review

Hongmin Sun, Liyan Yu, Yuqin Zhang*

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

Abstract: The family Geodermatophilaceae is a newly established actinobacterial taxon. Normand ever proposed the family Geodermatophilaceae in 1996, which was recognized as an invalid taxon at that time. In 2006, based on the common characteristics of the genera *Geodermatophilus*, *Blastococcus* and *Modestobacter*, Normand summarized the typical characteristics of Geodermatophilaceae, then the family Geodermatophilaceae was finally accommodated as a validly described taxon in the phylum *Actinobacteria*. Up to date, the family Geodermatophilaceae consisted of 3 genera, i. e., *Geodermatophilus*, *Blastococcus* and *Modestobacter*, including 25 validly described species. The members of the family Geodermatophilaceae were considered as biologic pioneers in extreme environments, exhibiting many potential advantages in the study of mechanism of stress resistance, desertification control and environmental remediation. The objective of this review is to summarize the research advances in the family Geodermatophilaceae, including the establishment and taxonomic characteristics of the family, as well as their application prospect and the roles in the field of ecology.

Keywords: Geodermatophilaceae, actinobacteria, extremophiles

(本文责编: 张晓丽)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (81173026) and by the National Infrastructure of Microbial Resources (NIMR-2014-3)

* Corresponding author. Tel/Fax: +86-40-83167110; E-mail: zhyuqin@126.com

Received: 23 March 2015 / Revised: 14 May 2015