

doi: 10.3969/j.issn.1674-0858.2016.02.30

# 白蚁共生放线菌研究进展

张晓杰, 莫晓畅, 莫建初\*

(浙江大学昆虫科学研究所, 农业部农业昆虫学重点实验室, 杭州 310058)

**摘要:** 白蚁与微生物的共生关系是目前较受关注的研究热点, 其肠道及巢内的共生微生物在降解木质纤维素的过程中扮演着重要的角色。放线菌是这些共生微生物中的重要一类, 广泛存在于肠道、蚁巢及其周围土壤中, 目前已探明共生放线菌在参与白蚁碳氮循环及保护巢群免受外来病菌侵染等方面发挥着极大的作用。近年来, 人们利用分子生物学技术鉴定了部分共生放线菌的类群, 发现了许多具应用前景的新放线菌及相关酶和代谢产物。因此, 研究与白蚁相关的放线菌不仅有助于人们了解白蚁共生菌群落间的互作及其与宿主间的关系, 而且对人类开发自然资源也有较大的帮助。本文对白蚁共生放线菌的研究进展作一综述, 供同行参考。

**关键词:** 放线菌; 白蚁; 共生关系; 抗生素; 代谢产物

中图分类号: Q968.1; S433

文献标志码: A

文章编号: 1674-0858 (2016) 02-0437-08

## Advance on the study of termite symbiotic actinomycete

ZHANG Xiao-Jie, MO Xiao-Chang, MO Jian-Chu\* (Key Laboratory of Agriculture Entomology, Ministry of Agriculture, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

**Abstract:** The symbiotic relationship between termites and microorganisms has been a research focus at present. The hindgut and nest of termites are colonized by dense prokaryotes (bacteria and archaea) and eukaryotic protists that play essential roles in both digestion and host nutrition. The actinomycetes are important kinds of these symbiotic microorganisms, widely existing in the gut and the nest of termites and their surrounding soil. Recently, it has been found that the symbiotic actinomycetes play important roles in the cycles of carbon and nitrogen in termites, and protect termites from pathogens. In past years, many actinomycetes have been identified with molecular biology techniques, and parts of the actinomycetes have great prospective in applications. In addition, many related enzymes and metabolites from the actinomycetes have also been found. Thus, the research on symbiotic actinomycetes is helpful not only to understand the interaction among microbial communities and the relationship between termites and symbionts, but also to find more new active natural products. This paper reviewed the advance on the study of termites symbiotic actinomycetes.

**Key words:** Actinomycete; termite; symbiotic systems; antibiotics; metabolic products

放线菌是一群革兰氏阳性、高 G + C 含量 (>55%) 的细菌, 在自然界中占据着多种不同的生态位, 是生物活性化合物的重要来源, 现已发现的抗生素 70% 来源于放线菌, 其中 75% 的放线

菌属链霉菌属 *Streptomyces* spp.。目前, 从陆地到海洋, 人们对各类生境的放线菌都有研究。近几年昆虫共生放线菌研究进展较快 (Seipke *et al.*, 2012), 其中白蚁共生放线菌的相关研究热度更是

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31170611)

作者简介: 张晓杰, 男, 1991 年生, 硕士研究生, 研究方向为城市昆虫学, E-mail: 649448265@qq.com

\* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: mojianchu@zju.edu.cn

收稿日期 Received: 2015-07-10; 接受日期 Accepted: 2015-09-19

不断增加。在白蚁的肠道及其巢内共生有大量的细菌、古细菌、真菌等微生物 (Brune, 2014)。在这些微生物群落中,放线菌是较为重要的类群。无论是高等白蚁还是低等白蚁的肠道内、巢穴及其周围土壤均含有大量的共生放线菌,它们在白蚁木质纤维素消化、肠道及巢内碳氮循环、维持肠道微环境及保护巢群免受外来病菌感染等方面发挥着重要的作用 (Sujada *et al.*, 2014)。

## 1 白蚁共生放线菌的分布情况

### 1.1 白蚁肠道内共生的放线菌

自 Hungate (1946) 首次从白蚁肠道中分离出放线菌——丙酸小单孢菌 *Micromonospora propionici* 以来,人们从各类白蚁的肠道内发现了大量的放线菌 (详见表 1),其中链霉菌属最为常见。在高等白蚁中,具角象白蚁 *Nasutitermes corniger* 肠道内含丙酸杆菌科 Propionibacteriaceae、纤维素单孢菌科 Cellulomonadaceae、棒状杆菌科 Corynebacteriaceae、链霉菌科 Streptomycetaceae、红蜡杆菌科 Coriobacteriaceae 等 5 个科的放线菌 (Lefebvre *et al.*, 2009),其中链霉菌科放线菌最多。在低等白蚁中,Watanabe 等 (2003) 从台湾

乳白蚁 *Coptotermes formosanus*、栖北散白蚁 *Reticulitermes speratus*、恒春新白蚁 *Neotermes koshunensis*、山茶原白蚁 *Hodotermopsis japonica* 的肠道内分离得到了 15 种放线菌,其中从台湾乳白蚁肠道内分离出 4 种放线菌,2 种属链霉菌 *Streptomyces* spp.,这两种菌在以木质纤维素为唯一碳源的培养基上生长较好,另 2 种则只在纤维素培养基上生长。以日本山毛榉木屑作为上述四种低等白蚁肠道细菌的培养基时,分离培养得到的优势菌群为放线菌。研究显示,环境及食物的改变对白蚁肠道微生物群落有着显著的影响 (Hongon *et al.*, 2006),但不同地理区域的同种白蚁肠道内放线菌种类及微生物群落结构类似 (Lefebvre *et al.*, 2009)。短时间内改变北美散白蚁 *Reticulitermes flavipes* 饮食中的碳源时,会显著改变肠道内不同微生物间的比例 (Boucias *et al.*, 2013)。此外,遗传基因及白蚁种类、品级、龄期也会影响肠道内的细菌群落类型 (Hongon *et al.*, 2006)。上述这些变化对放线菌群影响如何仍不清楚。肠道单一非优势菌群的变化,例如放线菌对宿主的消化、吸收及免疫等的影响仍有待进一步研究。

表 1 白蚁体表及肠道内已鉴定的共生放线菌

Table 1 The identified symbiotic actinomycetes of termite surface and gut

宿主 Host	科 Family	种 Species
台湾乳白蚁 <i>Coptotermes formosanus</i>	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces costaricanus</i> (FJ812352)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces owasiensis</i> (AB184515)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces naraensis</i> (AB184391)
<i>Hodotermopsis japonica</i>	Streptomycetaceae	<i>Kitasatospora kifunensis</i> (U93322)
	Mycobacteriaceae	<i>Mycobacterium fortuitum</i> (AY357068)
	Mycobacteriaceae	<i>Mycobacterium fortuitum</i> (AY357068)
恒春新白蚁 <i>Neotermes koshunensis</i>	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> sp. (EU360152)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces eurythermus</i> (D63870)
黑翅土白蚁 <i>Odontotermes formosanus</i>	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces filamentosus</i> (AB184130)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> sp. (EU876686)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces filamentosus</i> (AB184130)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces violaceoruber</i>
具角象白蚁 <i>Nasutitermes corniger</i>	Corynebacteriaceae	<i>Corynebacterium bacterium</i> MTcory14R
	Micrococcineae	Micrococcineae strain Ellin124

续上表

宿主 Host	科 Family	种 Species
	Cellulomonadaceae	<i>Cellulomonas composti</i> TR7-06
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces alanosinicus</i> NBRC13493
	Mycobacteriaceae	<i>Mycobacterium</i> sp. strain 439/93
<i>Amitermes hastatus</i>	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces antibioticus</i> NRRL B-2770 <sup>T</sup>
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces coelicolor</i> A3 (2)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces griseus</i> subsp. <i>griseus</i> NRRL B-2165
楹白蚁属 <i>Incisitermes</i> sp.	Brevibacteriaceae	<i>Brevibacterium linens</i> (DQ361016)
纳塔尔大白蚁 <i>Macrotermes natalensis</i>	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces polychromogenes</i> subsp. <i>arenicolus</i> (AB184541)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces longwoodensis</i> (AB184580)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces galbus</i> (X79852)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> sp. (GU458296)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> sp. (HQ143632)
	Thermomonosporaceae	<i>Actinomadura bangladeshensis</i> (AB331652)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces aureofaciens</i> (AY207608)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> sp. (EU413901)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> sp. (FJ222810)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces umbrinus</i> (AB184305)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces pulveraceus</i> (AB184806)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces drozdowiczii</i> (AB249957)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces floridae</i> (AB184656)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces virginiae</i> (AB184175)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces ginsengisoli</i> (FJ486369)
	Micromonosporaceae	<i>Micromonospora endolithica</i> (AJ560635)
小白蚁属 <i>Microtermes</i> sp.	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces thermosacchari</i> (AF306658)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces diastaticus</i> (DQ026631)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces fradiae</i> (HQ267533)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> sp. (FJ857946)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces anulatus</i> (EU647478)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> sp. (DQ663147)
土白蚁属 <i>Odontotermes</i> sp.	Micromonosporaceae	<i>Micromonospora chokoriensis</i> (AB241454)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces albiviridis</i> (AB184256)
	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces filamentosus</i> (AB184130)
<i>Cubitermes niokoloensis</i>	Tsukamurellaceae	<i>Tsukamurella tyrosinosolvans</i> (AY26287)
	Pseudonocardiaceae	<i>Nocardia lactamdurans</i> (AF154128)
	Nocardioideae	<i>Nocardioides aquiterrae</i> (AF529063)
希白蚁属 <i>Speculitermes</i> sp.	Pseudonocardineae	<i>Saccharopolyspora pathumthaniensis</i> S582
其他 Others	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces niveoruber</i> NRRL B-2724

## 1.2 白蚁巢及其周围土壤内栖息的放线菌

蚁巢有土垄型、树栖型和地下型等多种形式，蚁巢内分布大量的放线菌，其中分离并鉴定出的优势菌株为链霉菌属（详见表 2）。Sujada 等（2014）用不同类型的培养基从上述三类蚁巢中分离出了隶属于 4 个科的 118 株放线菌菌株。相比地下型和土垄型巢穴，树栖型放线菌的种类和数量最多。可能充足氧气含量及微酸环境条件更适宜分离培养的放线菌生长。除蚁巢类型外，白蚁食性、采用的测序方法及分离培养方式也对观测的放线菌的种类和数量有较大影响。运用 DGGE（PCR-denaturing gradient gel electrophoresis）技术对土食性白蚁肠道、蚁巢及其周围土壤所做的细菌种类分析显示放线菌为主要类群，包括类诺卡氏菌科 Nocardioideae、原小单孢菌科 Promicromonosporaeae、链孢囊菌科 Streptosporangiaceae、链霉菌科

Streptomycetaceae、微杆菌科 Microbacteriaceae、微球菌科 Micrococcaceae、皮杆菌科 Dermabacteraceae、酸微菌科 Acidimicrobiaceae、红色杆菌科 Rubrobacteraceae 和红蜡杆菌科 Coriobacteriaceae（Fall *et al.*，2007）。其中，类诺卡氏科放线菌为主要类群。运用高通量测序技术研究发现，食土类白蚁巢中的放线菌总数仅次于变形菌门（32%），但是分离培养发现放线菌门只占有微生物种类的 3% 左右（Manjula *et al.*，2014）。蚁巢是白蚁粪便与唾液混合其他材料建成，食土白蚁肠道中大多数的放线菌种类均可在蚁巢内找到。但白蚁肠道与蚁巢及巢周围土壤中的微生物种类没有明显的重叠，放线菌的生理特征也差别较大（Fall *et al.*，2007）。因此巢穴内的放线菌来源可能与搬运的食物有关。

表 2 不同类型蚁巢中已鉴定的放线菌

Table 2 The identified symbiotic actinomycetes of different kind of termite nests

宿主 Host	蚁巢类型 Formicarium	科 Family	属 Genus
台湾乳白蚁 <i>Coptotermes formosanus</i>	Carton	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> #2338
小白蚁属 <i>Microtermes</i> sp.	Subterranean	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> sp. ( AB562508)
		Streptomycetaceae	<i>Streptomyces</i> sp. ( EU621880)
		Streptomycetaceae	<i>Streptomyces spiralis</i> ( EF178683)
纳塔尔大白蚁 <i>Macrotermes natalensis</i> <i>Cubitermes niokoloensis</i>	Subterranean	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces misawanensis</i> ( AB184533)
	Mound	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces spiralis</i> ( EF178683)
Streptomycetaceae		<i>Streptomyces yerevanensis</i> ( AB184099)	
Nocardiaceae		<i>Rhodococcus</i> sp. ( AJ007003)	
Nocardiaceae		<i>Rhodococcus opacus</i> ( AF095715)	
Propionibacterineae		<i>Propionibacterineae</i> bacterium ( AB271050)	
其他 Others	Carton	Mycobacteriaceae	<i>Mycobacterium</i> sp. ( AY312273)
		Pseudonocardiaceae	<i>Amycolatopsis mediterranei</i> NRRL B-3240T
	Carton	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces padanus</i> MITKK-103T
	Carton	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces hygrosopicus</i> subsp. <i>hygrosopicus</i> NBRC 340T
	Carton	Micromonosporaceae	<i>Micromonospora echinofusca</i> HBUM 175187T
	Carton	Pseudonocardiaceae	<i>Nocardia harenae</i> WS-26T
	Mound	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces bingchengensis</i> HBUM 174849T
	Mound	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces roseocinereus</i> NBRC 13829T
	Mound	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces griseocarneus</i> NBRC 13428T
	Mound	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces ginsengisoligsoil</i> 025T
	Subterranean	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces bungoensis</i> NBRC 15711T
	Subterranean	Pseudonocardiaceae	<i>Pseudonocardia oroxyli</i> D10T
Subterranean	Streptomycetaceae	<i>Streptomyces bingchengensis</i> HBUM 174849T	

### 1.3 高等白蚁与低等白蚁共生放线菌的异同

从表1与表2可以看出高等白蚁与低等白蚁的共生放线菌种类重复性不高,已鉴定的高等白蚁与低等白蚁的共生放线菌以链霉菌属为主。现有资料表明放线菌在高等白蚁肠道中普遍存在,在黑翅土白蚁肠道中它占微生物总量的1%–3%左右,在小白蚁中约占2%左右(Makonde *et al.*, 2013),在食土白蚁中约占12%(Fall *et al.*, 2007)。低等白蚁北美散白蚁肠道内共生放线菌约占1.4%(Boucias *et al.*, 2013),大家白蚁 *Coptotermes curvignathus* 约占6%(King *et al.*, 2014)。部分散白蚁和乳白蚁未检测出放线菌。不同种高等白蚁巢内放线菌的含量差异较大,占食土白蚁巢内微生物总量的20%–50%(Fall *et al.*, 2007; Manjula *et al.*, 2014),在部分黑翅土白蚁巢内它的占比不足1%。低等白蚁巢穴共生放线菌相关研究较少。

## 2 鞭毛虫与放线菌的共生关系

所有低等白蚁肠道内都共生着鞭毛虫,肠道内大部分微生物群落都依附于鞭毛虫共同参与宿主的生理生化活动。一亿三千万年前,原白蚁 *Micrococcineae* 捕获能降解纤维素的鞭毛虫,使其在后肠定植并建立种群,从而获得了消化纤维素的能力(Engel *et al.*, 2009)。Strassert等(2012)在研究楹白蚁 *Incisitermes marginipennis*、*I. schwarzi*、*I. tabogae* 肠道披发虫属 *Trichonympha* 第二簇型鞭毛虫时发现了较高比例外共生放线菌,该放线菌属微球菌亚目,并专一外共生于披发虫细胞的前端。披发虫祖先捕获肠道内共生放线菌时间约在4–7千万年前,采用垂直传递方式将放线菌保存下来。鞭毛虫能够参与宿主碳循环及氮的固定与升级,因此推测这些放线菌可能与宿主的营养代谢相关(Strassert *et al.*, 2012)。此外,*I. schwarzi* 和 *I. tabogae* 肠道内该类型鞭毛虫并未共生具有降低氧分压功能的脱硫弧菌属 *Desulfovibrio* 细菌,因此放线菌可能扮演着类似的角色,但如何参与并维持肠道内低氧条件仍有待进一步研究。

## 3 白蚁共生放线菌的作用

### 3.1 协助宿主消化食物

白蚁肠道内的放线菌在长期的进化过程中已适应白蚁肠道极端的微环境,并能够协助宿主消化食物。Bignell(1979)在土食性白蚁后肠发现大量的丝状细菌附着在角质突起上,并推测这些丝状细菌与白蚁消化木质纤维素相关。随后,Pasti(1990)在白蚁肠道中分离并检测出有纤维素酶和木质素酶活性的放线菌。利用<sup>14</sup>C木质素与<sup>14</sup>C纤维素对分离于白蚁肠道的11株链霉菌所做的标记试验结果表明,这些白蚁肠道共生放线菌具有降解木质纤维素的能力。在木质纤维素水解阶段放线菌(主要是链霉菌属)能够分泌纤维素酶、1.4- $\beta$ -木聚糖酶、1.3- $\beta$ -半乳聚糖酶分解纤维素和半纤维素,在氧化阶段主要由链霉菌属和诺卡氏菌属分泌 $\beta$ -葡萄糖苷酶、 $\beta$ -D-半乳糖苷酶、 $\alpha$ -L-阿拉伯糖苷酶、 $\beta$ -L-木糖苷酶对上述水解产物以及芳香族化合物进一步降解(Konig *et al.*, 2013)。低等白蚁除后肠的共生微生物能够分泌纤维素酶和半纤维素酶外,自身唾液腺也能分泌木质纤维素降解酶,将木质纤维素分解为短链脂肪酸供宿主利用。高等白蚁则在自身分泌的酶系和巢内共生的真菌与细菌产生的酶系协同作用下来消化食物(Brune, 2014)。低等白蚁进化到高等白蚁后,肠道内部分共生原核动物丢失,但有研究显示高等白蚁仍具有降解纤维素的能力(Raychoudhury *et al.*, 2013)。放线菌在高等白蚁肠道内的普遍存在可能是其重要原因。

### 3.2 协助宿主防御有害微生物

放线菌能够分泌具有抗菌活性的代谢产物抑制微生物的生长。因此,Visser等(2012)推测巢穴放线菌是白蚁防御共生菌。但从纳塔尔大白蚁 *Macrotermes natalensis*、小白蚁 *Microtermes* sp. 和土白蚁 *Odontotermes* sp. 等3种培菌白蚁巢内分离出的具有抗菌活性的放线菌分别应用于鸡枞菌和炭棒菌 *Pseudoxylaria* 时,均未显示出对炭棒菌特异性抑制作用。但是,分离于纳塔尔大白蚁巢内的放线菌对鸡枞菌的抑制作用甚至更强。2013年,Chouvenc等从台湾乳白蚁巢内分离培养出具有较强抑菌活性的链霉菌 *Streptomyces* #2338。当台湾乳白蚁巢内生长有该链霉菌时,巢群抵御致病绿僵

菌 *Metarhizium anisopliae* 侵染的能力明显加强, 巢群死亡率显著降低, 说明巢内的这种放线菌能够为整个巢群提供防御能力。但白蚁如何运用放线菌来抵御环境有害致病菌仍不清楚。

## 4 研究白蚁共生放线菌的现实意义

### 4.1 发现新的放线菌资源

白蚁栖息生境多样, 高等白蚁的饮食结构丰富(能取食木材、枯草、枯枝落叶、草食性动物粪便、腐殖质等), 具备较强的适应能力(Eggleton, 2011)。从高等白蚁黑翅土白蚁巢内筛选出的紫红链霉菌 *Streptomyces violaceoruber*, 其乙酸乙酯萃取物对苹果树腐烂病菌 *Valsa mali*、水稻纹枯病菌 *Rhizoctonia solani* 和杨树溃疡病菌 *Dothiorella gregaria* 均具有较好的抗菌活性, 对白色念珠菌 *Candida albicans*、金黄色葡萄球菌 *Staphylococcus aureus*、大肠杆菌 *Escherichia coli*、枯草芽孢杆菌 *Bacillus subtilis* 和水稻白叶枯病菌 *Xanthomonas oryzae* 也有中等的抑制活性; 采用活性跟踪方法从其发酵液粗浸膏中分离得到 1 个单体化合物 fogacin, 该化合物对白色念珠菌有很好的抑制活性, 对金黄色葡萄球菌、大肠杆菌、枯草芽孢杆菌和水稻白叶枯病菌也具有中等的抑制活性。另外, 有报道说紫红链霉菌 *Streptomyces violaceoruber* 还具有杀钉螺的效果(卢贻会等, 2014)。Khucharoenphaisan 等(2012) 从白蚁肠道中分离出的链霉菌 *Streptomyces niveoruber* 能有效抑制人类致病菌假炭疽杆菌 *Bacillus cereus*、金黄葡萄球菌、绿浓杆菌 *Pseudomonas aeruginosa*、大肠杆菌和产脲假丝酵母菌 *Candida utilis*。Rohland 等(2015) 从 *A. hastatus* 后肠分离的新链霉菌株 MV32 (T) *Streptomyces fractus*, 对分枝杆菌 *Mycobacterium aurum* 有强烈的抑制作用, 该属的病原菌能导致人类的结核病和麻风病。人们采用 16S rRNA 基因序列及 DGGE 技术, 发现不同种类白蚁的肠道、巢内及周围土壤中均含有丰富的放线菌类群。分离方法、培养基配方、培养条件的不同, 培养出的放线菌种类及其代谢产物也不同。白蚁肠道内极端生存环境使得白蚁肠道中许多稀有放线菌没有分离出来(Bignell *et al.*, 1991)。放线菌与白蚁共生过程中一些种类已经特化成特有种(Strassert *et al.*, 2009)。因此, 开展深入研究, 可望获得更多具应用潜力的放线菌资源。

### 4.2 阐明放线菌与白蚁共生的机理

披发虫属第二形态型专一寄生放线菌可能与宿主营养代谢以及维持肠道环境有关, 这说明鞭毛菌与内共生放线菌、白蚁宿主三者之间可能存三方互利共生关系(Strassert *et al.*, 2009)。但其具体共生机理仍然不清楚。虽然白蚁巢由工蚁唾液及其粪便与其他材料混合而成, 白蚁肠道内的大多数放线菌种类也可在蚁巢内找到, 但是食土性白蚁肠道内的放线菌与巢内及其周围土壤中的放线菌类群没有显著重叠(Fall *et al.*, 2007), 这说明放线菌与宿主白蚁具有十分复杂的共生关系, 但其共生机理有待更进一步的研究。

### 4.3 寻找新的生物能源用发酵菌

自然条件下木质素在高等植物的木质纤维素中约占 20%, 有着复杂的化学结构并有效地保护易被降解的纤维素和半纤维素。因此, 木质素的移除是利用木质纤维素加工生物能源的技术关键(El *et al.*, 2010)。白蚁与肠道微生物或与巢内共生微生物一起能有效地降解木质纤维素中的木质素。利用全基因组测序及基因工程等分子生物学技术可能获得用于工业发酵降解木质纤维素的新放线菌系(Majumdar *et al.*, 2014)。

### 4.4 寻找新的医药化合物

目前, 大部分的抗生素来源于放线菌, 特种生境来源的放线菌往往能够发现新型药源分子。寻找具有新结构特征或新作用特点药源的化合物, 已成为人们应对病原日益快速变化的途径之一(曹理想, 2014)。2012 年 Matsui 等第一次从白蚁肠道内分离出了能够生产抗生素的放线菌, 他们从台湾乳白蚁后肠分离出的链霉菌能够产生两种抗菌化合物: 放线菌素 D (分子式为  $C_{62}H_{86}N_{12}O_{16}$ , 具有抗癌作用) 和放线菌素 X2 (分子式为  $C_{62}H_{84}N_{12}O_{17}$ , 对 HL-60 细胞的毒性比放线菌素 D 更高)。随后, Kim 等(2014) 从纳塔尔大白蚁巢穴内的链霉菌株 M56 中分离出具有抗癌作用的格尔德霉素类似物 Natalamycin A。白蚁与放线菌有着漫长的共生历史, 对其进行深入研究, 有可能发现更多具医药功能的新颖天然活性产物。

### 4.5 发现新的酶

过去的二十年里, 与木质素降解和有机物污染相关氧化酶的研究热度逐渐增加。白蚁肠道微生物产生的氧化酶可能与木质纤维素降解相关, 但具体这些酶在白蚁肠道内如何参与木质纤维素降解仍未知。同时, 白蚁肠道内的氧化酶种类很

多, 研究清楚它们的功能对于酶解木质纤维素具有十分重要的现实意义。Le 等 (2011) 从高等白蚁 *Amitermes hastatus* 后肠放线菌中检测到了漆酶、过氧化物酶和络氨酸酶等氧化酶的活性, 其中分离出的 90% 菌株都能使三苯甲烷、结晶紫染料褪色, 且在液体培养基中能产生漆酶和过氧化物酶。Majumdar 等 (2014) 从 4 种白蚁体内分离出的放线菌产生的漆酶能降解  $\beta$ -O-4 酚醛木质素。Sinma 等 (2011) 从草食性希白蚁 *Speculitermes* sp. 肠道放线菌 *Saccharopolyspora pathumthaniensis* S582 分离出耐热木聚糖酶。该酶属于 GH10 家族, 最适反应温度与 pH 值分别是 70℃ 与 6.5, 酶活性在 pH 值 5.5 - 10.0 的范围内稳定, 50℃ 时活性能够维持 2 h, 60℃ 和 70℃ 条件下的半存留期达到 180 min 和 120 min。铷离子和铯离子能够激活酶的活性, 而汞离子则抑制酶的活性。相信随着研究的进一步开展, 人们会发现更多具特异活性的酶。

## 5 小结与展望

放线菌在长期进化过程中不断完善与宿主的共生关系, 无论是自由生活在白蚁肠道内还是内共生于鞭毛虫的放线菌都能够参与宿主的碳氮循环, 蚁巢中的共生放线菌部分直接来源于白蚁粪便, 但是蚁巢内的放线菌是否参与蚁巢 (或菌圃) 的降解还未曾研究。我们发现从土白蚁菌圃中分离培养出的微生物群 (其中放线菌居多) 能够使滤纸条崩解, 那么这些放线菌可能会参与菌圃的降解, 如果参与降解, 放线菌在菌圃上中下三层中参与降解的方式及其具体分布情况则有待进一步研究。放线菌在行使木质纤维素消化、肠道及巢内碳氮循环、维持肠道低氧环境及保护巢群免受外来病菌侵染等功能时如何与其他微生物互作仍不得而知。Mathew 等 (2012) 从黑翅土白蚁肠道和菌圃中分离出的芽孢杆菌 *Bacillus* 能够抑制白蚁致病菌—哈茨木霉 *Trichoderma harzianum*, 为白蚁群落提供防御。同样为蚁巢提供防御的共生放线菌, 它与芽孢杆菌之间是否有互作也有待阐明。此外, 从蚁巢中分离的放线菌具有抑制鸡枞菌的效应, 而健康的蚁巢中鸡枞菌是能够正常生长的, 是否菌圃中其他菌群对放线菌产生了抑制作用? 还是白蚁能够主动运用放线菌来消灭致病菌? 在致病菌和放线菌这两者间白蚁扮演着怎样的角色? 这些问题仍有待今后进一步研究。白蚁肠道及巢

穴作为独特放线菌的栖息生境, 深入研究必然会对人类医疗、自然资源的开发利用及植物病虫害防治有着重要的意义。

## 参考文献 (References)

- Bignell DE, Anderson JM, Chosse R. Isolation of facultatively aerobic actinomycetes from the gut, parent soil and mound materials of the termites *Proculitermes buriensis* and *Cubitermes severus* [J]. *Fems Microbiology Letters*, 1991, 85 (2): 151 - 159.
- Bignell DE. Termites as Soil Engineers and Soil Processors [M]. Berlin: Springer, 2006, 183 - 220.
- Boucias D, Cai YP, Sun YJ, et al. The hindgut lumen prokaryotic microbiota of the termite *Reticulitermes flavipes* and its responses to dietary lignocellulose composition [J]. *Molecular Ecology*, 2013, 22 (7): 1836 - 1853.
- Brune A. Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2014, 12 (3): 168 - 180.
- Cao LX. The perspectives of animal symbiotic actinobacteria [J]. *Microbiology China*, 2012, 37 (12): 1811 - 1815. [曹理想. 动物共生放线菌研究展望 [J]. 微生物学通报, 2010, 37 (12): 1811 - 1815]
- Chouvenc T, Efstathion CA, Elliott ML, et al. Extended disease resistance emerging from the faecal nest of a subterranean termite [J]. *Proceedings of The Royal Society B - Biological*, 2013, 280 (1770): 1013 - 1885.
- Eggleton P. In *Biology of Termites: A Modern Synthesis* [M]. Berlin: Springer, 2011, 1 - 26.
- El HR, Chrusciel L, Desharnais L, et al. Effect of autohydrolysis of *Miscanthus x giganteus* on lignin structure and organosolv delignification [J]. *Bioresource Technology*, 2010, 101 (23): 9321 - 9329.
- Engel MS, Grimaldi DA, Krishna K. Termites (Isoptera): Their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance [J]. *American Museum Novitates*, 2009, 3650: 1 - 27.
- Fall S, Hamelin J, Ndiaye F, et al. Differences between bacterial communities in the gut of a soil-feeding termite (*Cubitermes nikoalaensis*) and its mounds [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73 (16): 5199 - 5208.
- Hongoh Y, Ekpornprasit L, Lnoe T, et al. Intracolony variation of bacterial gut microbiota among castes and ages in the fungus-growing termite *Macrotermes gilvus* [J]. *Molecular Ecology*, 2006, 5 (2): 505 - 516.
- Khucharoenphaisan K, Sripairoj N, Sinma K. Isolation and identification of actinomycetes from termite's gut against human pathogen [J]. *Asian Journal of Animal and Veterinary Advances*, 2012, 7 (1): 68 - 73.
- Kim KH, Ramadhar TR, Beemelmans C, et al. Natalamycin A, an ansamycin from a termite-associated *Streptomyces* sp. [J]. *Chemical Science*, 2014, 5 (11): 4333 - 4338.
- King JHP, Mahadi NM, Bong CFJ, et al. Bacterial microbiome of *Coptotermes curvignathus* (Isoptera: Rhinotermitidae) reflects the

- coevolution of species and dietary pattern [J]. *Insect Science*, 2014, 21 (5): 584–596.
- Konig H, Li L, Fröhlich J. The cellulolytic system of the termite gut [J]. *Applied Microbiology Biotechnology*, 2013, 97 (18): 7943–7962.
- Lefebvre T, Miambi E, Pando A. Gut – specific actinobacterial community structure and diversity associated with the wood – feeding termite species, *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) described by nested PCR – DGGE analysis [J]. *Insects Sociaux*, 2009, 56 (3): 269–276.
- Le RHM, Rohland J, Burton S. Actinobacteria isolated from termite guts as a source of novel oxidative enzymes [J]. *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General Molecular Microbiology*, 2011, 100 (4): 589–605.
- Lu YH, Li S, Zhou YZ, et al. Isolation and identification metabolites of antagonistic actinomycetes BYC01 in termite nests [J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2014, 54 (7): 754–759. [卢贻会, 李帅, 周端项, 等. 白蚁巢拮抗放线菌 BYC01 代谢产物的分离和鉴定 [J]. *微生物学报*, 2014, 54 (7): 754–759]
- Majumdar S, Lukk T. Roles of small laccases from *Streptomyces* in lignin degradation [J]. *Biochemistry*, 2014, 53 (24): 4047–4058.
- Makonde HM, Boga HI, Osiero Z, et al. 16S – rRNA – based analysis of bacterial diversity in the gut of fungus – cultivating termites (*Microtermes* and *Odontotermes* species) [J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2013, 104: 869–883.
- Manjula A, Sathyavathi S, Pushpanathan M. Microbial diversity in termite nest [J]. *Current Science*, 2014, 106 (10): 1430–1434.
- Mathew GM, Ju YM, Lai CY, et al. Microbial community analysis in the termite gut and fungus comb of *Odontotermes formosanus*: The implication of *Bacillus* as mutualists [J]. *Fems Microbiology Ecology*, 2012, 2 (79): 504–517.
- Matsui T, Tanaka J, Namihira T, et al. Antibiotics production by an actinomycete isolated from the termite gut [J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2012, 52 (6): 731–735.
- Raychoudhury R, Sen R, Cai Y. Comparative metatranscriptomic signatures of wood and paper feeding in the gut of the termite *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae) [J]. *Insect Molecular Biology*, 2013, 22 (2): 155–171.
- Rohland J, Meyers PR. *Streptomyces fractus* sp. nov., a novel streptomycete isolated from the gut of a South African termite [J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2015, 107 (5): 1127–1134.
- Seipke RF, Kaltenpoth M, Hutchings MI. Streptomyces as symbionts: An emerging and widespread theme? [J]. *Fems Microbiology Reviews*, 2012, 36 (4): 862–876.
- Sinna K, Khucharoenphaisan K, Kitpreechavanich V, et al. Purification and characterization of a thermostable xylanase from *Saccharopolyspora pathumthaniensis* S582 isolated from the gut of a termite [J]. *Bioscience Biotechnology Biochemistry*, 2011, 75 (10): 1957–1963.
- Strassert JF, Köhler T, Wienemann TH, et al. ‘Candidatus *Ancillula trichonymphae*’, a novel lineage of endosymbiotic *Actinobacteria* in termite gut flagellates of the genus *Trichonympha* [J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14 (12): 3259–3270.
- Sujada N, Sungthong R, Lumyong S. Termite nests as an abundant source of cultivable actinobacteria for biotechnological purposes [J]. *Microbes and Environments*, 2014, 29 (2): 211–219.
- Visser AA, Nobre T, Currie CR, et al. Exploring the potential for actinobacteria as defensive symbionts in fungus – growing termites [J]. *Microbial Ecology*, 2012, 63 (4): 975–985.
- Watanabe Y, Shinzato N, Fukatsu T. Isolation of actinomycetes from termites guts [J]. *Bioscience Biotechnology & Biochemistry*, 2003, 67 (8): 1797–1801.