2013-10-25 DOI: 10.3724/SP.J.1145.2013.00898 http://www.cibj.com/
应用与环境生物学报 Chin J Appl Environ Biol 2013, 19(5): 898-904

微小杆菌*Exiguobacterium* spp.及其环境应用研究进展*

张 莹 石 萍 马 炯**
（北京大学深圳研究生院环境与能源学院 深圳 518055）

摘 要 微小杆菌属（*Exiguobacterium* spp., 简称*E.* spp.）是一类革兰氏阳性、无芽孢、兼性厌氧菌. 其生境广阔, 广泛分布于西伯利亚永冻土、海底热液口、植物根际等环境, 多数菌种具有耐/嗜热性、耐/嗜冷性、耐/嗜碱性、耐/嗜盐性, 蕴藏着丰富的微生物资源, 亟待发掘. 本文总结了目前已知的*E.* spp. 14个菌种, 发现其在进化树上分成两簇, 分簇结果与菌株的温度耐受性对应, 并且在氧化酶活性、硝酸盐还原能力等方面也存在着明显的簇间差异. 进一步对这些差异进行机理探讨, 并对*E.* spp.嗜极性及其在环境生物修复中的应用研究进行了归纳, 探讨了*E.* spp.在分解有机污染物（偶氮染料、农药、石油等）, 转化重金属, 根际促生, 工业污水处理等领域的环境学意义. 最后对*E.* spp.及其活性物质在环境修复、工农业生产发展中的应用提出展望, 指出环境基因组学研究和工程菌的建立将极大拓展此类菌的资源化和实际应用. 图1 表2 参56

关键词 微小杆菌属; 嗜极菌; 生物修复; 有机污染物分解; 重金属修复; 根际促生
CLC Q939.9 : X172

Exiguobacterium spp. and Their Applications in Environmental Remediation*

ZHANG Ying, SHI Ping & MA Jiong**
(*School of Environment and Energy, Peking University Shenzhen Graduate School*, Shenzhen 518055, China)

Abstract Bacteria of the genus *Exiguobacterium* are Gram-positive, non-spore-forming, and facultatively anaerobic, largely unknown even though they are environmentally robust and versatile. *Exiguobacterium* spp. has been isolated from markedly diverse sources, including Siberian permafrost, deep-sea hydrothermal vents and the rhizosphere of plants. Many *Exiguobacterium* spp. are psychrophilic or thermophilic, alkalophilic or halophilic. This paper discussed the characteristics of the 14 known *Exiguobacterium* spp. in detail, including both physiological and biochemical properties. They are divided phylogenetically into two groups, which seem to correspond to different preferences in growth temperature, as well as differences with respect to oxidases and nitrate reduction. We then summarized the applications of *Exiguobacterium* spp. in environmental bioremediation of a wide range of pollutants, such as organic matters (including azo dyes, pesticides, petroleum, *etc*), heavy metals, industrial wastewaters, as well as their role in promoting plant growth. The development of *Exiguobacterium* spp. and their active substances in environment remediation, agricultural and industrial productions were proposed. We believed that environmental genomics studies will help greatly in screening and establishment of engineered *Exiguobacterium* spp. strains for environmental applications. Fig 1, Tab 2, Ref 56

Keywords *Exiguobacterium*; extremophiles; bioremediation; organic pollutant degradation; heavy metals remediation; plant growth promotion
CLC Q939.9 : X172

微小杆菌属（*Exiguobacterium* spp., 简写为*E.* spp.）具有广阔的生境, 其生长环境温度范围为–12-55 ℃ [1]. 国内外的研究者们已经从多种多样的环境中分离得到不同的*E.* spp., 如美国黄石公园的热泉[2]、韩国黄海潮滩[3]、格陵兰岛冰核[4]、西伯利亚永冻土[5]、植物根际土壤[6]、大气气溶胶[7]等, 包括多种极端环境. 目前发现的*E.* spp.绝大多数为革兰氏阳性菌, 一般为杆状, 也有一些菌种在对数生长期及稳定生长期为球状[3]. 具有周生鞭毛, 不形成芽孢, 是一类兼性厌氧菌. 在营养培养基上形成的菌落多为规则圆形, 有氧条件下表现为浅黄色, 橘黄色等, 且色素不扩散, 部分菌株在无氧条件下菌落呈乳白色[8-9].

目前, 对分布在如此多样环境中的*E.* spp.的认识依旧有限, 但它的诸多特性值得人们给予更多关注. 尤其重要的是, *E.* spp.是环境污染生物修复中的新秀, 在多种环境问题上, 都表现出了良好的修复能力. 本文将对近些年来*E.* spp.研究方面的最新进展, 其多样的生理生化特性, 以及在环境修复领

收稿日期 Received: 2013-01-03 接受日期 Accepted: 2013-03-07
*国家自然科学基金项目（81130070）和深圳市新兴产业重点项目（JC201104210118A）资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 41171377) and the Shenzhen Emerging Industries Key Project (No. JC201104210118A)
**通讯作者 Corresponding author (E-mail: majiong@pkusz.edu.cn)

域的作用进行综述.

目前*E.* spp.已经分离鉴定出14个菌种，分别为：*E. antarcticum* [10], *E. soli* [8], *E. undae* [10], *E. artemiae* [11], *E. sibiricum* [5], *E. oxidotolerans* [9], *E. indicum* [12], *E. acetylicum* [13], *E. mexicanum* [11], *E. aquaticum* [14], *E. aurantiacum* [15], *E. marinum* [3], *E. profundum* [16], *E. aestuarii* [3]. 图1是这14种*E.* spp.的系统发育树（采用MEGA 5.10软件NJ法绘制，所选代表菌种的16S rDNA序列来源于NCBI）. 图中芽孢杆菌属（*Bacillus* spp.）是在系统进化中距离*E.* spp.最近的种属. 由图可看出*E.* spp.在进化过程中分为两簇，分别以“簇Ⅰ”（8种菌）和“簇Ⅱ”（6种菌）标出. 表1总结了这些*E.* spp.菌的基本生理生化性质，菌种排序也依照图1中的次序. 将上述不同的菌种及其生理生化性质对应到进化树上，可以发现：这两个不同的分簇大体上与菌株生长温度相契合，簇Ⅰ多数为耐/嗜冷菌；簇Ⅱ多数为耐/嗜热菌. 这说明环境温度在这些细菌的进化过程中可能起到了决定性作用. 对于这两个簇的差异性下面将会具体讨论到.

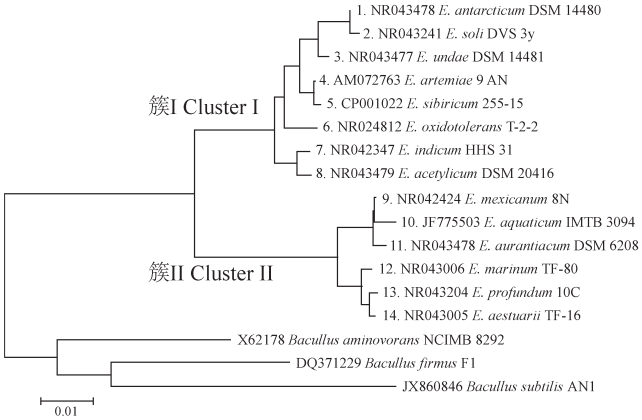

图1 14种*Exiguobacterium* spp.（簇Ⅰ和簇Ⅱ）的系统进化树

Fig. 1 Phylogenetic tree of the 14 known strains of *Exiguobacterium* spp.

1 *Exiguobacterium* spp.的嗜极性

在极端环境生存的微生物，都会进化出与其生存环境相对应的嗜极性，包括耐/嗜热性、耐/嗜冷性、耐/嗜碱性、耐/嗜盐性等. 由*E.* spp.分布环境的极端性，可以推断其具备相应的嗜极性.

1.1 耐/嗜冷性与耐/嗜热性

从太平洋2 600 m深的海底热液口，分离出的*E. profundum* 10C^{T}菌株，中度嗜热，在厌氧条件下，发酵葡萄糖的主产物为(+)-*L*-乳酸，可在12-49 ℃的温度范围内生长，最适生长温度高达45 ℃ [16]. 在美国黄石公园的热泉中也曾分离出多种嗜热的*E.* spp.，生长温度范围为15-50 ℃，有的菌株甚至能在55 ℃的温度下生长[1,2].

E. spp.在两极严寒及高寒地区也有着广阔的分布. 从西伯利亚永冻土中，分离出的*E. sibiricum*和*E. undae*，能在–2.5 ℃的低温条件下生长[17]. 南极洲麦克默多干谷冰碛石样品中分离出来的*E. soli* [8]，喜马拉雅山的冰川融水中分离出的*E. indicum* HHS 31 [12]，都是嗜冷菌. 目前已知*E.* spp.的最低生长温度为–7 ℃ [18]. 在对5种*E.* spp.（包括*E. sibiricum*, *E. undae*, *E. antarcticum*等不同菌种）的一项嗜冷性研究中，其中有4种*E.* spp.能在–6 ℃生长，且对冻融循环过程有良好的耐受性[19].

1.2 耐/嗜碱性与耐/嗜盐性

耐/嗜碱、耐/嗜盐性也是部分*E.* spp.菌种的重要特性. 从表1中可看出，绝大多数*E.* spp.（10/14）都能够耐受pH为10的碱性环境，7个菌种能耐受10%（*m*/*V*）以上的NaCl浓度. *E. aurantiacum* DSM 6208^{T}能在pH为11.5的强碱性条件下生长[15]. *E. acetylicum* JH13合成的酯酶在pH为11.0的条件下，仍能保存良好的活性[20]. 从黄海滩涂中分离的*E. aestuarii* TF-16^{T}和*E. marinum*TF-80^{T}是*E.* spp.中典型的嗜盐菌，分别能耐受高达19%和17%的NaCl浓度[3]. 在下述*E.* spp.的具体环境学应用中，可以很好地体现出*E.* spp.耐/嗜碱、耐/嗜盐性的重要意义.

1.3 嗜极性差异研究

如图1所示，基于16S rDNA序列，*E.* spp.在进化过程中分为两簇. 分簇差异的生理生化机理目前并不清晰，但是有证据表明温度是一个关键影响因素. Vishnivetskaya等[1]对24株从不同环境中分离出的*E.* spp.温度与发育分类的对应关系做过详尽的研究，分属于簇Ⅰ的10种菌株，有9种可在4 ℃的低温下正常生长；而分属于簇Ⅱ的14种菌株，13种不能耐受4 ℃低温. 进一步研究发现，有利于细菌耐受低温环境的基因（如*gyr*A, *flg*M, *rpo*E等）的表达情况有明显簇间差异，这些基因多数在簇Ⅰ中表达，而在簇Ⅱ中有些则不会表达[1].

温度对于细胞的影响也表现在代谢产物上. 在低温条件下，为保证细胞膜最佳流动性，细菌容易合成短链、支链、不饱和脂肪酸[21]. 表1中给出了14种*E.* spp.细胞膜中主要脂肪酸（含量>10%）的类型及含量，其中长链及直链的主要脂肪酸含量，在簇Ⅰ中耐/嗜冷菌株要比在簇Ⅱ中耐/嗜热菌株的低. 另一方面，DNA中G + C含量越高，其结构越稳定，有助于耐受较高的温度[22]，表1中细菌染色体DNA中G + C比例，簇Ⅱ中耐/嗜热菌株比簇Ⅰ中菌株高，这也是它们能够耐受较高温度的基础. 这些现象表明，分属于不同簇的菌株的耐冷、耐热性在进化过程中留下了相应的痕迹. 但也有例外，如*E. artemiae* 9 AN^{T}（簇Ⅰ，第4号）与*E. mexicanum* 8N^{T}（簇Ⅱ，第9号）是从相同的环境中（丰年虾包囊）分离出来的，最适温度都是20-41 ℃（表1）.

两簇间的差异还包括：簇Ⅱ中菌株具有一定的耐酸性，且耐受盐的能力也较强，这些划分不是绝对的. 目前已知温度及盐度变化会诱导细胞膜形态及成分的改变[17]，但*E.* spp.的嗜极性分子学及进化学上的机理还不清楚.

从表1中看出，硝酸盐还原能力、氧化酶活性也存在着明显的簇间差异，簇Ⅰ中菌株为氧化酶阳性，硝酸盐还原阴性，*E. indicum* HHS 31^{T}（簇Ⅰ，第7号）除外，其硝酸盐还原为阳性；而簇Ⅱ中菌株为氧化酶阴性，硝酸盐还原阳性，*E. mexicanum* 8N^{T}（簇Ⅱ，第9号）除外，其氧化酶为阳性. 可以看出，两簇间的能量代谢存在差异. 综上所述，根据某菌种在此进化树的位置，可以对其可能具备的嗜冷、嗜热性、氧化酶活性及硝酸盐还原能力等性质做出初步判定.

2 *Exiguobacterium* spp.的环境学应用

环境问题是当今世界面临的最重要的问题之一，环境污染修复技术的开发和综合利用也因此一直广受关注. 对于传统的物理、化学方法，其成本高，适用范围有限，容易造成二次污染等问题，影响了它们的实际应用. 生物修复，尤其是微生物修复，凭借环境友好，低价高效等优势而得到了迅速发

表1 14种*Exiguobacterium* spp.基本生理生化性质的表型特征

Table 1 Physiological and biochemical characteristics of the 14 strains of *Exiguobacterium* spp.

菌种 Strain	簇I ClusterI								簇II ClusterII					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
菌株来源 Inhabit	南极湖水生物垫 Microbial mat from lake water, Antarctica	南极洲冰碛石 Moraine sample, Antarctica	池塘水体 Garden pond	丰年虾包囊 Cysts of the brine shrimp	西伯利亚永冻土 Siberian permafrost	鱼类加工厂废水 Drainage from fish processing plant	冰川融水 Glacial water	牛奶厂废水 Creamery Water	丰年虾包囊 Cysts of the brine shrimp	印度Tikkar Tal湖水样 Water of Tikkar Tal Lake	土豆加工厂废水Potato processing effluent	黄海滩涂 Tidal flat of the Yellow Sea	深海热液 Deep-sea hydrother-mal vent	黄海滩涂 Tidal flat of the Yellow Sea
生长温度范围** Growth temperature**	-6-41 ℃	2.5-30 ℃	-6-41 ℃	20-41 ℃	-2.5-40 ℃	4-36 ℃	5-30 ℃	10-37 ℃	20-41 ℃	15-42 ℃	7-45 ℃	10-43 ℃	12-49 ℃	10-47 ℃
生长pH范围 Growth pH	6-10	6-10	6-10	ND	6-10	7-10	6-10	6-10	ND	7-10	6.5-11.5	5.0-10.5	5.5-9.5	5.0-10.5
生长盐度范围 Growth salinity (NaCl, ρ/%)	0-5.8	0-5.8	0-12	ND	10	0-12	5.8	5.8	ND	10	12	17	11	19
氧化酶 Oxidase**	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
过氧化氢酶 Catalase	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
硝酸盐还原 Reduction of NO_3^-**	-	-	-	ND	-	-	+	-	ND	+	+	+	+	+
甲基红试验 Methyl red test	+	-	+	ND	-	+	-	+	ND	-	ND	ND	ND	ND
伏-普试验 V-P test	+	+	+	ND	+	+	+	+	ND	-	ND	ND	ND	ND
吲哚试验 Indole test	-	-	-	ND	-	-	-	-	ND	-	ND	ND	ND	ND
柠檬酸盐试验 Citrate utilization	-	-	-	ND	+	+	+	+	ND	-	ND	ND	ND	ND
H_2S试验 H_2S production	-	-	-	ND	-	-	-	-	ND	-	ND	ND	ND	ND
尿素酶 Urase	-	-	-	ND	-	-	-	-	ND	-	ND	-	ND	-
酪蛋白酶 Casease	+	+	+	ND	+	+	-	+	ND	-	+	+	ND	+
淀粉分解 Starch hydrolysis	+	+	+	ND	+	+	-	+	ND	+	+	-	ND	-
明胶水解 Gelatinase	+	+	+	ND	+	+	-	+	ND	+	+	+	ND	+
DNA水解 DNase	+	-	+	ND	-	+	-	+	ND	ND	+	ND	ND	ND
呼吸醌类型 Quinone(s)	MK6, MK7, MK8	MK6, MK7, MK8	MK6, MK7, MK8	MK6, MK7, MK8, MK9	MK6, MK7, MK8	MK7	MK7, MK8	MK7	MK6, MK7, MK8	MK7, MK6, MK8	MK7	MK7	MK6, MK7, MK8	MK7
极性酯类型 Polar lipids§	PG, DPG, PE, PS, PI	PG, DPG, PE, PS, PI	PG, DPG, PE, PS, PI	ND	PG, DPG, PE	PG, DPG, PE, PS, PI	PG, DPG, PE(tr)	DPG, PS	ND	DPG, PG, PE	PG, DPG, PE	PG, DPG, PE, PS, PI	DPG, PG, PE	PG, DPG, PE, PS, PI
染色体DNA G+C含量 G+C content (Mole fraction, x/%)	47.0	48.5	48	ND	47.7	46.7	48.0	47	ND	53.2	53.2-55.8	48.0	50.4	48.6
主要脂肪酸 Major fatty acid (> 10%)	$C_{16:1}$(18.0) $C_{16:0}$(13.0) i-$C_{13:0}$(12.0) a-$C_{13:0}$(11.0) i-$C_{15:0}$(11.0)	i-$C_{15:0}$(17.1) i-$C_{13:0}$(16.1) a-$C_{13:0}$(15.2) i-$C_{17:0}$(10.6)	i-$C_{15:0}$(17.0) $C_{16:0}$(10.0)	$C_{16:0}$(22.9) i-$C_{13:0}$(13.2) i-$C_{17:0}$(12.2) a-$C_{13:0}$(12.0) i-$C_{15:0}$(11.8)	$C_{16:0}$(20.0) a-$C_{13:0}$(15.0) i-$C_{13:0}$(13.0) i-$C_{15:0}$(12.0) i-$C_{17:0}$(12.0)	i-$C_{17:0}$(23.3) i-$C_{15:0}$(20.7)	i-$C_{15:0}$ (48.7) i-$C_{17:0}$ (43.0)	$C_{16:1}$(39.0) $C_{14:0}$(13.0) $C_{16:0}$(10.0)	$C_{16:0}$(32.8) i-$C_{13:0}$(11.3) $C_{16:1}$(10.3),	a-$C_{13:0}$(19.0) i-$C_{17:0}$(16.1) ,i-$C_{17:1}$(12.7) i-$C_{13:0}$(11.9)	i-$C_{17:0}$(28.7) a-$C_{13:0}$(19.5) i-$C_{13:0}$(11.5) i-$C_{15:0}$(10.4)	i-$C_{17:0}$(34.4) a-$C_{13:0}$(18.1) i-$C_{13:0}$(11.5) i-$C_{15:0}$(10.4)	i-$C_{15:0}$(17.8) a-$C_{13:0}$(16.1) i-$C_{17:0}$(15.4), i-$C_{13:0}$(13.3)	i-$C_{17:0}$(27.2) ai-$C_{13:0}$(15.6) i-$C_{15:0}$(13.1) i-$C_{13:0}$(11.5)

* 1. *E. antarcticum* DSM 14480^{T} [1, 8-9, 18]; 2. *E. soli* DVS 3y^{T} [8]; 3. *E. undae* DSM 14481^{T} [1, 8-9]; 4. *E. artemiae* 9 AN^{T} [11]; 5. *E. sibiricum* 255-15^{T} [5, 8]; 6. *E. oxidotolerans* T-2-2^{T} [8, 9]; 7. *E. indicum* HHS 31^{T} [8, 13]; 8. *E. acetylicum* DSM 20416^{T} [8, 11]; 9. *E. mexicanum* 8N^{T} [11]; 10. *E. aquaticum* IMTB 3094^{T} [15]; 11. *E. aurantiacum* DSM 6208^{T} [14, 16]; 12. *E.marinum* TF-80^{T} [3]; 13. *E. profundum* 10C^{T} [19]; 14. *E. aestuarii* TF-16^{T} [3]

**簇间差异较为规律的表型性质用粗体表示. § PG：磷酸酰甘油；DPG：双磷酸酰甘油；PE：磷脂酸酰乙醇胺；PI：磷酸酰肌醇. +：阳性；-：阴性；ND：没有数据

** Bold types indicate major characteristics distinguishing the two clusters. § PG: Phosphatidylglycerol; DPG: Diphosphatidylglycerol; PE: Phosphatidylethanolamine; PI: Phosphatidylinositol. +: positive; -: negative; ND: not done/no data

展. 近几年来, 从环境中分离出的各种*E.* spp.在多种环境修复领域中也逐渐开始发挥作用, 并表现出一定的广泛性和多样性. 表2总结了*E.* spp.在不同环境中的具体应用.

2.1 分解有机污染物

微生物是处理有毒有害、难降解有机污染物, 石油污染的主力军, 主要是因为它们的代谢途径多样, 部分细菌具有降解质粒, 且存在共代谢现象. 应用微生物降解有机污染物具有广阔的前景. *E.* spp.分解有机污染物的主要应用包括3个方面.

2.1.1 偶氮染料 偶氮染料是目前应用最为广泛的一类染料, 其分子结构复杂, 生物难降解, 具有生物毒性, 是一类较难处理的有机污染物, 造成了严重的环境污染[23]. 微生物降解偶氮染料经济有效, 备受重视, 但多数印染废水含有较高的盐度, 因而抑制了绝大多数微生物的活性[24]. Tan等从制药厂的表层土中分离出*Exiguobacterium* sp. TL菌株, 是一种耐盐偶氮还原菌; 利用TL菌与蒽醌联合强化活性污泥处理高盐活性鲜红X-3B染料废水, 蒽醌作为氧化还原介体可调高TL菌的脱色效率, 且工艺启动时间可缩短约3 d [25-26]. 时胜男等利用青霉菌QQ与*Exiguobacterium* sp. TL协同处理偶氮染料活性深蓝K-R, 在NaCl浓度为1%-9%, 脱色率均可达到90%以上[27]. 在另一项多环芳烃(PAHs)生物吸附试验中, 发现添加青霉菌QQ可以促进*Exiguobacterium* sp. TL的生物吸附作用[28]. 生物间的协同作用在环境修复中的作用不容忽视.

Rhishikesh S等从受纺织工业废水污染的土壤中分离出*Exiguobacterium* sp. RD3菌, 能有效分解7种活性染料, 48 h内对50mg/L活性亮蓝172去除率高达91.2% [29]. 后续研究发现RD3降解活性亮黄84A染料时, 低盐度条件(0.5%-4%)有利于生物质的生长及脱色作用, 漆酶及偶氮还原酶在脱色过程中发挥着重要作用[30]. 且RD3对活性亮蓝172和活性亮黄84A的降解代谢产物均未表现出植物毒性, 初步判定使用*Exiguobacterium* sp. RD3处理偶氮染料具备环境安全性.

2.1.2 农用化学品 农用化学品是治理病虫草害, 保证农作物产质量的重要手段. 但是, 农药的残留问题危害到环境生物和人类的健康, 是目前亟待解决的问题. 微生物降解则是治理农用化学品环境污染有效的生物修复途径.

E. acetylicum L31能以氯氰菊酯为唯一碳源生长, 接种3 d对50 mg/L氯氰菊酯降解75%, 5 d降解率可达到83%, 且细胞表面疏水性的提高能够促进降解[31]. 在较为清洁的地区, 贫营养湖, 也曾分离出对多种农用化学品具有良好降解能力的*E. aurantiacum* 2Sz [32]. 胡江等在长期使用阿特拉津作除草剂的玉米田的土样中, 分离出*Exiguobacterium* sp. BTAH1, 在126 h内能使1 000 mg.L^{-1}的阿特拉津完全矿化; 其生长过程中, 阿特拉津可作为唯一碳源、氮源, 外加碳源对降解速率没有促进作用[33]. 在后期实验中发现, 投加BTAH1降解菌可明显加快土壤中阿特拉津的降解, 解除除草剂对敏感作物小麦的毒害作用[34], 且能恢复土壤细菌群落结构的多样性[35]. 因此, *Exiguobacterium* sp. BTAH1对于土壤的原位修复具有重要的意义.

2.1.3 石 油 石油污染也已经成为备受关注的环境问题, 相对于物理化学处理方法, 微生物修复经济、高效, 适用范围广, 可以应用到石油化工废气废水处理, 海洋、土壤、地下水石油污染修复[36]. 石油污染物的微生物降解效率受石油烃类数量、组成及性质, 周围环境条件, 降解菌的选择等因素影响. 目前已有多种分子生物学技术用于辅助石油污染微生物修复[37]. 然而, 筛选高效的降解菌仍是石油微生物处理的关键步骤. 从被石油污染的土壤及沉积物中筛选出来的*E. aurantiacum* NCDO 2321[38]能以柴油为唯一的碳源、能源, 且对不同链长的正烷烃(C9-C26)都表现出了良好的降解能力, 对C9, C17-C19, C26可100%去除, 对C10-C16的去除率也可达到60%-80%, 具备用于石油污染微生物处理的潜力.

2.2 重金属污染修复

重金属污染问题日趋严重, 对动植物、人类乃至整个生态系统都会产生严重危害, 已经是世界性的环境健康问题[39]. 且重金属污染具有长期性、蓄积性、不可逆性, 其修复研究备受国内外关注.

从加尔各答运河沿岸根际土壤分离的重金属耐受菌*E. aestuarii* CE1, 具有良好的去除Cr^{6+}的能力, 可用于生物修复[39]. *Exiguobacterium* sp. GS1是一种耐盐菌, 具备在复杂多样的条件下, 去除水体中六价铬(Cr^{6+})的能力. 12 h内对1-200 μg mL^{-1} Cr^{6+}有明显去除效果, 几乎不受盐度、温度、pH影响. 对于8 000 μg mL^{-1} Cr^{6+}, *Exiguobacterium* sp. GS1在3 h内可去除50% Cr^{6+}, 8 h去除率可达91% [40]. 在另一项研究中, 从制革厂废水污泥中分离出的*Exiguobacterium* sp. Chr-43也具有相似作用[41].

从新西兰受地热废水砷污染的Ohakuri Lake地区分离出的*Exiguobacterium* sp. WK6, 能够将砷酸盐转化为亚砷酸盐, 但未检测出转化亚砷酸盐的能力. 在有氧条件下, 砷酸盐可提高细胞生长率, 表明WK6可从砷酸盐获取代谢能量. 其*ars*B(亚硝酸盐外排泵)为阳性, *ars*C(砷酸盐还原酶)为阴性, 因此砷酸盐还原过程中存在一种不依靠砷酸盐还原酶*ars*C的未知途径, 虽然亚砷酸盐的毒性比砷酸盐大, 但这种还原作用仍被认为是砷污染修复的一种途径[42].

2.3 根际促生作用

现代农业发展的一个主要方向是在保证农产品产量质量前提下, 寻找环境友好的农药化肥的替代品. 土壤微生物作为土壤环境的重要组成部分, 通过它们的活动, 直接或间接地对土壤健康产生有利或有害的影响. 其中有一类根际细菌可以通过固氮、解磷、释钾、合成植物激素和分泌抗生素等作用, 促进植物生长, 防治病害, 增加作物产质量, 被称为根际促生菌(Plant growth promoting rhizobacteria, PGPR) [43-44].

婆罗米是产于印度的一种多功能药材, 多生长在潮湿的地方, 比如河流沿岸, 但这些地区盐碱化问题比较严重, 制约了婆罗米生长. 目前其数量急剧减少, 处于灭绝的边缘. 从盐碱土中植物根际分离到的*E. oxidotolerans* STR 36菌, 能够分泌丰富的胞外多糖, 缓解高盐对植物体的胁迫. 在原生盐碱土、次生盐碱土中接种STR 36菌的婆罗米植株生物量比未接菌分别高出109%、138%. 植物体中活性物质三萜皂甙bacoside-A含量分别高出36%、76% [45]. *E. acetylicum* 1P (MTCC 8707) [6, 45], 与*E. marinum* NⅡ-0906 [46]都是从土壤中分离得到的. 这两种菌种均具有溶磷作用: MTCC 8707 于15 ℃能溶磷(P) 21.1 ± 1.18 μg mL^{-1} d^{-1}, NⅡ-0906于30 ℃能溶磷84.7 μg mL^{-1} d^{-1}; 合成嗜铁素; 分泌HCN, 可对常见的植物致病真菌产生颉颃作用. MTCC 8070并具备分泌植物生长激素IAA的能力. 这两种*E.* spp.不仅可以提高生物质产量, 并能够增强植物的抗病性.

2.4 污水处理

E. oxidotolerans T-2-2是从鱼产品加工厂排污废水(H_2O_2

表2 几株*Exiguobacterium* spp.的环境学应用
Table2 Environmental applications of some *Exiguobacterium* spp. strains

环境应用 Environmental application		菌株 Strain	来源 Source	具体应用 Specific application	参考文献 Reference
分解有机污染物 Degrading organic pollutions	偶氮染料 Azo dyes	*E.* sp. TL	制药厂表层土 Surface soil of a pharmaceutical factory	处理高盐活性鲜红X-3B偶氮染料 Decolorization of hyperhaline azo dyes X-3B wastewater	25, 26
		E. sp. RD3	受染料污染的土壤 Textile wastewater contaminated soil	降解多种偶氮活性染料 Decomposition of several reactive textile dyes	29, 30
	农用化学品 Agricultural chemicals	*E. acetylicum* L31	农药厂污水曝气池活性污泥 Activated sludge of a pesticide company	降解氯氰菊酯 Cypermethrin degradation	31
		E. sp. BTAH1	玉米田土壤 Atrazine stimulated soil	降解阿特拉津 Atrazine degradation	33-35
	石油 Petroleum	*E. aurantiacum* NCDO 2321	受石油污染的土壤 Oil-contaminated soil	降解柴油，对C9、C17-19及 C26可完全分解 Diesel biodegradation, completely degrading C9, C17-C19 and C26	38
修复重金属污染 Remediation of heavy metals		*E.* sp. Chr-43	制革厂废水污泥 Sludge from a tannery plant	去除水体中六价铬（Cr^{6+}） Removal of Cr^{6+} from the water body	41
		E. sp. WK6	受砷污染的Ohakuri Lake水体及沉积物 Arsenic contaminated water and sediment of Lake Ohakuri	还原砷酸盐为亚砷酸盐 Reduction of arsenate to arsenite	42
根际促生作用 Plant growth promotion		*E. acetylicum* 1P	喜马拉雅地区果园根际土壤 Rhizospheric soil of an apple orchard located at Himalayan region	根际促生菌，溶磷，合成嗜铁素、HCN抑菌，分泌植物生长素（IAA），促进麦苗生长 PGPB, phosphate solubilization, siderophores, HCN, and IAA production, promotion of wheat growth	6,44
		E. marinum NII-0906	印度南部西高止山森林土壤 Western Ghat forest soils	根际促生菌，溶磷，合成嗜铁素、HCN抑菌，促进豌豆生长 PGPB, phosphate solubilization, siderophores and HCN production, promotion of cowpea growth	46
其他作用 Others		*E.* sp. 12/1	DSMZ (DSM 21148)	中和高碱性废水 Buffering highly basic wastewater	48
		*E.*sp.YS1	土样 Soil samples	处理废弃活性污泥 Treatment of the waste activated sludge	50

含量较高）分离得到的. 其细胞提取物表现出的过氧化氢酶活性比大肠杆菌细胞提取物高567倍. 能在NaCl浓度为0-12%条件下生长，是一种具有较强的H_2O_2分解能力的嗜盐菌[10]. 在对高盐度皮革废水处理过程中发现，耐盐菌*E. homiense*在8% NaCl条件下，对COD的去除率高达90%，表明其可用于高盐度高浓度有机废水处理[47].

对于高碱性废水，在其处理前多需要先用酸进行中和. 嗜碱菌*Exiguobacterium* sp. 12/1可在2 h内将碱性废水的pH从12.0降为7.5，且相对于传统的酸中和工艺，处理废水量增大，总溶解固体（TDS）增多，设备腐蚀等问题都可以很好地解决[48]. 进一步机理研究发现，*Exiguobacterium* sp. 12/1可以高效利用饮料厂废水中的蔗糖，主要代谢合成乙酸，以降低污水的pH. 中和机理的研究是大规模应用*Exiguobacterium* sp. 12/1处理饮料厂高碱废水的第一步[49].

目前，城镇污水处理中最大的难题是废弃活性污泥的处理，现多采用碱性预处理厌氧消化法. Lee等使用pH为10.0的培养基，从土样中筛选出了能高效产生碱性蛋白酶的*Exiguobacterium* sp.YS1，向厌氧生物反应池中接种YS1菌株，可以明显提高系统中溶解性化学需氧量的浓度及碱性蛋白的含量，使得YS1菌株的接种与碱性处理达到了协同作用[50]. 在中碱性条件下，YS1的生物强化法可以增加废弃活性污泥的溶解度.

2.5 其他应用

E. spp.不仅可以在上述几个方面发挥作用，在其他领域也有其独特的应用. *E. acetylicum*菌株[51]能在虾壳废料上生长，以其作为唯一的碳氮源. 在发酵3%壳废料时，脱蛋白作用的水平达92.8%，去矿化作用的水平达92%. 因此该菌可以环境友好地从几丁质丰富的废料中提取几丁质. *Exiguobacterium* sp. DAU5也是从虾壳废料中分离的，表现出了较高的β-葡萄糖苷酶活性，可以应用于纤维素降解及酚类化合物水解[52].

蛋白酶作为一类重要的工业化酶类，在众多工业生产中都会有应用. 从嗜冷菌*Exiguobacterium* sp. SKPB5中分离出的蛋白酶，在温度为50 ℃、pH为8.0的条件下，达到最高稳定性，这就使得其在工业应用中有很大的潜质[53]. *E. acetylicum* JH13合成的酯酶在pH为11.0的高碱性条件下，仍能保存良好的活性，且该酯酶具有一定的手性选择性，对2-苯基丁酸试卤灵酯（2-PB-O-res）的*R*型异构体的对映体选择性比*S*型的高出100多倍，可以应用到手性短链羧酸的有机合成及高碱废水处理中[20].

3 结语

E. spp.分布范围广，生存环境多样，具有多种独特的性质，包括耐/嗜冷、耐/嗜热性、耐/嗜碱性、耐/嗜盐性，并且具有分解复杂有机污染物、转化重金属、促生作用等极具实用价值的功能. 此外，*E.* spp.含有多种耐热、耐冷、耐碱性的蛋白及活性酶，可以应用到生物技术、生物修复、环境监测、工业、农业生产等诸多领域，这些丰富宝贵的生物资源亟待进一步发掘和利用.

近年来，对*E.* spp.的研究越来越多，其中一株耐冷菌*E. antarcticum* B7 [54]与一株耐热菌*Exiguobacterium* sp. AT1b [55]的基因组序列已被测定，对*E.* spp.中的众多质粒也有相应的结构与功能的研究[33,56]，但仍有大量的研究工作需要进行. 本实验室也已经从水生植物浮萍的根际分离到一株微小杆菌，初步的实验结果证明这株根际菌具有协助浮萍去除水中六价铬（Cr^{6+}），以及促进浮萍生长的能力（未发表数据）. 我们下一步将着重研究其在浮萍重金属修复作用中的协同作

用, 以及其协同机理. 这株菌的基因组也在测序之中, 因为分离自常温环境, 所以可以与已经测序的耐冷和耐热菌进行比较基因组学方面的研究, 可为*E.* spp.的基因组及同源基因功能进化提供有价值的信息.

因此, 我们认为在*E.* spp.后续研究中, 应注重其嗜极性分子学与分簇进化学的机理研究, 及*E.* spp.降解、修复多种污染物及植物促生作用的机理研究. 在应用技术开发过程中, 可以通过建立合适的工艺, 扩大生产*E.* spp.活性物质如各种活性酶, 或是直接利用菌株, 在具体工业生产及环境修复的实际应用中发挥作用. 除此之外, 还需要深入研究*E.* spp.与其他生物的协同作用关系, 组建更为稳定的生物修复系统. 可以应用基因工程甚至合成生物学技术, 对合适的*E.* spp.进行基因和代谢工程改造, 构建工程菌, 提高功能基因表达控制水平, 增加活性物质产量, 增强其特定功能, 为环境生物修复以及工农业生产提供优良菌株, 实现其更大范围的应用.

参考文献 [References]

1 Vishnivetskaya TA, Kathariou S, Tiedje JM. The Exiguobacterium genus: biodiversity and biogeography [J]. *Extremophiles*, 2009, **13**: 541-555

2 Knudston KE, Haas EJ, Iwen PC. Characterization of a Gram-positive non spore forming *Exiguobacterium* like organism isolated from a western Colorado (USA) hot spring [J]. *Abstr Ann Meet Am Soc Microbiol*, 2001, **1** (92): 30

3 Kim IG, Lee MH, Jung SY, Song JJ, Oh TK, Yoon JH. *Exiguobacterium aestuarii* sp. nov. and *Exiguobacterium marinum* sp. nov., isolated from a tidal flat of the Yellow Sea in Korea [J]. *Int J Sytm Evol Microbiol*, 2005, **55**: 885-889

4 Miteva VI, Sheridan PP, Brenchly JE. Phylogenetic and physiological diversity of microorganisms isolated from a deep greenland glacier ice core [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2004, **70**: 5337-5363

5 Rodriguez DF, Goris J, Vishnivetskaya T, Gilichinsky D, Thomashow MF, Tiedje JM. Characterization of *Exiguobacterium* isolates from the Siberian permafrost. Description of *Exiguobacterium sibiricum* sp. Nov [J]. *Extrenophiles*, 2006, **10**: 285-294

6 SelvakumarC, Joshi P, Nazim S, Mishra PK, Kundu S, Gupta HS. *Exiguobacterium acetylicum* strain 1P (MTCC 8707) a novel bacterial antagonist from the North Western Indian Himalayas [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2009, **25**: 131-137

7 夏晓敏, 汪建君, 陈立奇, 张锐. 厦门市区10月份大气气溶胶中细菌群落结构的初步研究[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2010, **49** (5): 682-687 [Xia XM, Wang JJ, Chen LQ, Zhang R. Preliminary study of airborne bacteria community structure of aerosols of Xiamen in October. *J Xiamen Univ* (*Nat Sci*), 2010, **49** (5): 682-687]

8 Chaturvedi P, Prabahar V, Manorama R, Pindi PK, Bhadra B, Begum Z, Shivaji S. *Exiguobacterium soli* sp. nov., a psychrophilic bacterium from the McMurdo Dry Valleys, Antarctica [J]. *Int J Sytm Evol Microbiol*, 2008, **58**: 2447-2453

9 Fruhling A, Schumann P, Hippe H, Straubler B, Stackebrandt E. *Exiguobacterium undae* sp. nov. and *Exiguobacterium antarcticum* sp.nov [J]. *Int J Sytm Evol Microbiol*, 2002, **52**: 1171-1176

10 Yumoto I, Hishinuma-Narisawa M, Hirota K, Shingyo T, Takebe F, Nodasaka Y, Matsuyama H, Hara I. *Exiguobacterium oxidotolerans* sp. nov., a novel alkaliphile exhibiting high catalase activity [J]. *Int J Sytm Evol Microbiol*, 2004, **54**: 2013-2017

11 Lopez-Cortes A, Schumann P, Pukall R, Stackebrandt E. *Exiguobacterium mexicanum* sp. nov. and *Exiguobacterium artemiae* sp. nov., isolated from the brine shrimp *Artemia franciscana* [J]. *Syst Appl Microbiol*, 2006, **29**: 183-190

12 Chaturwedi P, Shivaji S. *Exiguobacterium indicum* sp. nov., a psychrophilic bacterium from the Hamta glacier of the Himalayan mountain ranges of India [J]. *Int J Sytm Evol Microbiol*, 2006, **56**: 2765-2770

13 Farrow JAE, Wallbanks S, Collins MD. Phylogenetic interrelationships of round-spore-forming *Bacilli* containing cell walls based on lysine and the non-spore forming genera *Caryophanon*, *Exiguobacterium*, *Kurthia*, and *Planococcus* [J]. *Int J Syst Evol Microbiol*, 1994, **44** (1): 74-82

14 Raichand R, Pareek S, Singh NK, Mayilraj S. *Exiguobacterium aquaticum* sp. nov., a member of the genus *Exiguobacterium* [J]. *Int J Sytm Evol Microbiol*, 2012, **62** (9): 2150-2155

15 Collins MD, Lund BM, Farrow J AE, Schleifer KH. Chemotaxonomic study of an alkalophilic bacterium, *Exiguobacterium aurantiacum* gen. nov., sp. Nov [J]. *Microbiology*, 1983, **129**: 2037-2042

16 Crapart S, Fardeau ML, Cayol JL, Thomas P, Sery C, Ollivier B, Combet-Blanc Y. *Exiguobacterium profundum* sp. nov., a moderately thermophilic, lactic acid-producing bacterium isolated from a deep-sea hydrothermal vent [J]. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2007, **57**: 287-292

17 Vishnivetskaya AT, Kathariou S. Putative Transposases Conserved in *Exiguobacterium* isolates from ancient Siberian Permafrost and from contemporary surface habitats [J]. *Appl Environ,* 2005, **71** (11): 6954-6962

18 Ponder MA, Gilmour SJ, Bergholz PW, Mindock CA, Hollingsworth R, Thomashow MF, Tiedje JM. Characterization of potential stress responses in ancient Siberian permafrost psychroactive bacteria [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2005, **53**: 103-115

19 Vishnivetskaya TA, Siletzky R, Jefferies N, Tiedje JM, Kathariou S. Effect of low temperature and culture media on the growth and freeze-thawing tolerance of *Exiguobacterium* strains [J]. *Cryobiology*, 2007, **54**: 234-240

20 Hwang BY, Kim JH, Kim J, Kim BG. Screening of *Exiguobacterium acetylicum* from soil samples showing enantioselective and alkalotolerant esterase activity [J]. *Biot Biol Eng*, 2005, **10**: 367-371

21 Chattopadhyay MK. Mechanism of bacterial adaptation to low temperature [J]. *J Biosci*, 2006, **31** (1): 157-165

22 马挺, 刘如林. 嗜热菌耐热机理的研究进展[J]. 微生物通报, 2002, **29** (2): 86-88

23 张蓓, 赵璇, 李琛. 偶氮染料废水处理研究进展[J]. 云南化工, 2011, **38** (1): 77-79 [Zhang B, Zhao X, Li C. Research progress on treatment of azodyes wastewater [J]. *Yunnan Chem Technol*, 2011, **38** (1): 77-79]

24 Manu B, Chaudhari S. Decolorization of indigo and azo dyes in semicontinuous reactors with long hydraulic retention time[J]. *Process Biol*, 2003, **38** (8): 1213-1221

25 谭靓, 宁淑香, 王颖. 生物强化-氧化还原介体联合强化高盐偶氮染料废水生物脱色的研究[J]. 辽宁化工, 2011, **40** (8): 800-804 [Tan L, Ning SX, Wang Y. Study on biodecolorization of high-salt azo dye wastewater with the combination of bioaugmentation and redox mediator catalysis [J]. *Liaoning Chem Ind*, 2011, **40** (8): 800-804]

26 Tan L, Qu YY, Zhou JT, Li A, Gou M. Identification and characteristics of a novel salt-tolerant *Exiguobacrterium* sp. for azo dyes decolorization [J]. *Appl Biochem Biotechnol*, 2009, **159**: 728-738

27 时胜男. 真菌和细菌协同脱色偶氮染料及其脱色特性研究[D]. 大连: 辽宁师范大学, 2010 [Shi SN. Decolorization of azo dye by fungy and bacteria co-cultures and study on the characteristics [D]. Dalian: Liaoning Normal University, 2010]

28 Yan B, Zhou JT, Liao WC, Li DL, Xu S. Characteristic and equilibrium studies of fungi *penicillium* sp. QQ biosorption bacteria *Exiuobacterium* sp. TL [J]. *Appl Mech Mater*, 2012, **121-126**: 2502-2508

29 Dhanve RS, Shedbalker UU, Jadhav JP. Biodegradation of diazo reactive dye Navy blue HE2R (Reactive blue 172) by an isolated *Exiguobacterium* sp. RD3 [J]. *Biotechnol Bioprocess Eng*, 2008, **13**: 53-60

30 Dhanve PS, Kalyani DC, Phugare SS, Jadhav JP. Coordinate action of exiguobacterial oxidoreductive enzymes in biodegradation of reactive yellow 84A dye [J]. *Biodegradation*, 2009, **20**: 245-255

31 曲洁. 氯氰菊酯降解菌的筛选、鉴定及降解机理[D]. 北京: 中国农业科学院, 2011 [Qu J. Isolation, characterization and mineralizing mechanism of degradative strains for cypermethrin [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2011]

32 Lopez L, Pozo C, Rodelas B, Calvo C, Juaraz B, Martinez-Toledo MV, Gonzalez-Lopez J. Identification of bacteria isolated from an oligotrophic lake with pesticide removal capacities [J]. *Ecotoxicology*, 2005, **14**: 299-312

33 胡江, 代先祝, 李顺鹏. 阿特拉津降解菌BTAH1的分离与鉴定[J]. 中国环境科学, 2004, **24** (6): 738-742 [Hu J, Dai XZ, Li SP. The isolation and identification of a Gram positive atrazine-degradation bacterium BTAH1. *China Environ Sci*, 2004, **24** (6): 738-742]

34 胡江, 代先祝, 李顺鹏. 两株降解菌对阿特拉津污染土壤的修复效果研究[J]. 土壤学报, 2005, **42** (2): 323-327 [Hu J, Dai XZ, Li SP. Bioremediation of atrazine in unsterilized soil by two atrazine degradation strains [J]. *Acta Pedol Sin*, 2005, **42** (2): 323-327]

35 胡江, 代先祝, 李顺鹏. 阿特拉津及其降解菌的使用对土壤微生物群落的影响[J]. 应用生态学报, 2005, **16** (8): 1518-1522 [Effects of atrazine and its degrader *Exiguobacterium* sp. BTAH1 on soil microbial community [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2005, **16** (8): 1518-1522]

36 张子间, 刘勇弟, 孟庆梅, 张立辉. 微生物降解石油烃污染物的研究进展[J]. 化工环保, 2009, **29** (1): 193-198 [Zhang ZJ Liu YD, Meng QM, Zhang LH. Research progresses on biodegradation of petroleum hydrocarbon pollutants [J]. *Environ Prot Chem Ind*, 2009, **29** (1): 193-198]

37 黄艺, 礼晓, 蔡佳亮. 石油污染生物修复研究进展[J]. 生态环境学报, 2009, **18** (1): 361-367 [Huang Y, Li X, Cai JL. Review on bioremediation of oil contamination [J]. *Ecol Environ Sci*, 2009, **18** (1): 361-367]

38 Mohanty G, Mukherji S. Biodegradation rate of diesel range n-alkanes by bacterial cultures *Exiguobacterium aurantiacu*m and *Burkholderia cepacia* [J]. *Intern Biodeterior Biodegr*, 2008, **61**: 240-250

39 Gupta K, Chatterjee C, Gupta B. Isolation and characterization of heavy metal tolerant Gram-positive bacteria with bioremedial properties from municipal waste rich soil of Kestopur canal (Kolkata), West Bengal, India [J]. *Biologia*, 2012, **67** (5): 827-836

40 Okeke BC. Bioremoval of hexavalent chromium from water by a salt tolerant bacterium, *Exiguobacterium* sp. GS1 [J]. *J Ind Microbiol Biotechnol*, 2008, **35**: 1571-1579

41 徐莲, 孙纪全, 吴晓磊, 汤岳琴, 陈福明. 菌株*Rhodococcus* sp. Chr-9和*Exiguobacterium* sp. Chr-43的除铬(VI)特性[J]. 应用与环境生物学报, 2012, **18** (6): 971-977 [Xu L, Sun JQ, Wu XL, Tang YQ, Chen FM. Characteristics of removal of Cr (VI) by *Rhodococcus* sp. Chr-9 and *Exiguobacterium* sp. Chr-43 [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2012, **18** (6): 971-977]

42 Anderson CR, Cook GM. Solation and characterization of arsenate-reducing bacteria from arsenic-contaminated sites in New Zealand [J]. *Curr Microbiol*, 2004, **48**: 341-347

43 Pradhan N, Sukla LB. Solulization of inorganic phosphates by fungi isolated from agriculture soil [J]. *Afr J Biotechnol*, 2005, **5** (10): 850-854

44 Selvakumar G, Kundu S, Joshi P, Nazim S, Gupta AD, Gupta HS. Growth promotion of wheat seedlings by *Exiguobacterium acetylicum* 1P (MTCC 8707) a cold tolerant bacterial strain from the Uttarakhand Himalayas Indian [J]. *J Microbiol*, 2010, **50**: 50-56

45 Bharti N, Yadav D, Barnawal D, Maji D, Kalra A. *Exiguobacterium oxidotolerans*, a halotolerant plant growth promoting rhizobacteria, improves yield and content of secondary metabolites in *Bacopa monnieri* (L.) Pennell under primary and secondary salt stress [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2013, **2** (29): 379-387

46 Dastager SG, Kumaran DC, Pandey A. Characterization of plant growth-promoting rhizobacterium *Exiguobacterium* NⅡ-0906 for its growth promotion of cowpea(*Vigna unguiculata*)[J]. *Biologia*, 2010, **65** (2): 197-203

47 Sivaprakasam S, Mahadevanm S, Sekar S, Rajakumar S. Biological treatment of tannery wastewater by using salt-tolerant bacterial strains [J]. *Microbial Cell Fataries*, 2008, **1** (7): 1-7

48 Kulshreshtha NM, Kumar A, Dhall P, Gupta S, Bisht G, Pasha S, Singh VP, Kumar R. Neutralization of alkaline industrial wastewaters using *Exiguobacterium* sp. [J]. *Intern Biodeterior Biodegr*, 2010, **64**: 191-196

49 Kulshreshtha NM, Kumar A, Bisht G, Pasha S, Kumar R. Usefulness of organic acid produced by *Exiguobacterium* sp. 12/1 on neutralization of alkaline wastewater [J]. *Sci World J*, 2012, **2012**: /345101

50 Lee SH, Chung CW, Yu YJ, Rhee YH. Effect of alkaline protease-producing *Exiguobacterium* sp. YS1 inoculation on the solubilization and bacterial community of waster activated sludge [J]. *Bioresour Technol*, 2009, **100**: 4597-4603

51 Soroknlova R, Krumnow A, Globa L, Vodyanoy V. Efficient decomposition shrimp shell waste using *Bacillus cereus* and *Exiguobacterium acetylicum* [J]. *J Ind Microbiol Biotechnol*, 2009, **36**: 1123-1126

52 Chang J, Park IH, Lee YS, Ahn SC, Zhou Y, Choi YL. Clonging, expression, and characterization of *β*-glucosidase from *Exiguobacterium* sp. DAU5 and transglycosylation activity [J]. *Biotechnol Bioprocess Eng*, 2011, **16**: 97-106

53 Kasana RC, Yadav SK. Isolation of a psychrotrophic *Exiguobacterium* sp. SKPB5 (MTCC 7803) and characterization of its alkaline protease [J]. *Curr Microbiol*, 2007, **54**: 224-229

54 Carnerio AR, Ramos RTJ, Agnol HD, Pinto AC, Soares SC, Santos AR, Guimaraes LC, Almeida SS, Barauna RA, Gracas DA, Franco LC, Ali A, Hassan SS, Nunes CJP, Barbosa MS, Fiaux KK, Aburjaile FF, Barbosa EGV, Bakhtiar SM, Vilela D, Nobrega F, Santos AL, Carepo MSP, Azevedo V, Schneider MPC, Pellizari VH, Silva A. Genome sequence of *Exiguobacterium antarcticum* B7, iIsolated from biofilm in Ginger Lake, King George Island, Antarctica [J]. *J Bacteriol*, 2012, **13** (6): 6689-6690

55 Vishnivetskaya TA, Lucas S, Copeland A, Lapidus A, Rio TG, Dalin E, Tice H, Bruce DC, Goodwin LA, Pitluck S, Saunders E, Brettin T, Detter C, Han C, Larimer F, Land ML, Hauser LJ, Kyrpides NC, Ovchinnikova G, Kathariou S, Ramaley RF, Rodrigues DF, Hendrix C, Richardson P, Tiedie JM. Complete genome sequence of the thermophilic bacterium *Exiguobacterium* sp. AT1b [J]. *J Bacteriol*, 2011, **1593** (11): 2280-2281

56 Jakubauskas A, Kriukiene E, Trinkunaite L, Sapranauskas R, Jurenaite-Urbanaviciene S, Lubys A. Bioinformatic and partial functional analysis of pEspA and pEspB, two plasmids from *Exiguobacterium arabatum* sp. nov. RFL1109 [J]. *Plasmid*, 2009, **61**: 52-64