

# 土壤拟杆菌与梭菌分解多糖类有机物质的研究进展与展望

黄俊杰, 陆雅海\*

北京大学城市与环境学院, 北京 100871

黄俊杰, 陆雅海. 土壤拟杆菌与梭菌分解多糖类有机物质的研究进展与展望[J]. 微生物学通报, 2022, 49(3): 1147-1157

Huang Junjie, Lu Yahai. Decomposition of soil polymeric organic matter by *Bacteroidetes* and *Clostridia*: progress and perspectives[J]. Microbiology China, 2022, 49(3): 1147-1157

**摘 要:** 土壤有机质的分解需要一系列环境微生物的参与, 包括上游微生物进行有机质的初步分解、中间微生物的再分解利用和下游微生物的最终代谢过程。由微生物分泌的胞外水解酶将复杂有机质转变为简单有机质是整个分解过程的关键。近年来, 针对肠道复杂有机质的微生物分解研究取得了显著进展, 本文首先比较了有机质分解过程在人体肠道、反刍动物瘤胃和土壤环境三类生境的异同, 然后详细分析比较了拟杆菌门(*Bacteroidetes*)和梭菌纲(*Clostridia*)进行糖类物质转运的过程机制。拟杆菌利用 T9SS 分泌系统进行胞外酶的分泌并依赖其多糖利用位点通过外膜的 Sus 复合体将初步分解后的寡糖类物质转运至周质空间, 周质空间的糖苷水解酶将寡糖类物质进一步分解生成小分子糖, 再经由内膜糖转运蛋白转运进胞内完成分解代谢过程。然而梭菌则是依靠纤维小体在胞外进行多聚糖的分解, 再被胞外的底物结合蛋白捕获并由 ABC 转运蛋白转运进胞内, 胞内单糖的浓度由双组分系统和碳代谢底物抑制机制协同调控。最后对未来有关土壤有机质分解需要解决的问题进行了展望。

**关键词:** 有机物质分解; 拟杆菌门; 多糖利用位点; 梭菌纲; ABC 转运蛋白

## Decomposition of soil polymeric organic matter by *Bacteroidetes* and *Clostridia*: progress and perspectives

HUANG Junjie, LU Yahai\*

College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

**Abstract:** The decomposition of soil organic matter requires the coordinated function of microbial

基金项目: 国家自然科学基金(91951206)

Supported by: National Natural Science Foundation of China (91951206)

\*Corresponding author: E-mail: luyh@pku.edu.cn

Received: 2021-05-06; Accepted: 2021-10-25; Published online: 2021-12-30

guilds, including the preliminary breakdown by upstream microorganisms, the further decomposition by midstream guilds and the final metabolism by downstream organisms. The initial breakdown of complex organic polymers is a key step, which requires the activity of microbial exoenzymes. Significant progress has been achieved recently in the research on the organic matter decomposition in gut. In this review, we compared the organic matter decomposition in human intestine, ruminant rumen and soil, with a focus on the specific mechanisms of polysaccharide transport in *Bacteroidetes* and *Clostridia*. *Bacteroidetes* secrete a cocktail of extracellular hydrolases into the outer membrane via type IX secretion system (T9SS) and require a series of gene loci termed polysaccharide utilization loci (PUL) to metabolize glycans. Polysaccharides are degraded into oligosaccharides and then transported into the periplasmic space via Sus complex located in the outer membrane. Oligosaccharides are further degraded into simple sugars like glucose and imported into the cell via inner membrane transporter. *Clostridia* utilize cellulosomes to directly degrade glycans in the extracellular space. The monosaccharides are captured by sugar-binding proteins and transported into the cell via ABC transporters. The intracellular sugar concentration is regulated by two-component systems (TCSs) and carbon catabolite repression (CCR) mechanism. At the end of this review, we put forward the perspectives of the future research on the decomposition of complex organic matter in soil.

**Keywords:** decomposition of organic matter; *Bacteroidetes*; polysaccharide utilization loci; *Clostridia*; ABC transporter

土壤有机质指的是进入土壤中的有机物质,在土壤微生物的作用下形成的一系列有机化合物的总称<sup>[1-2]</sup>。土壤有机质的来源主要包括动植物源、微生物源和人类活动源。在自然条件下,地上植被的凋落物和根系分泌物是土壤有机质的主要来源。一般地,土壤有机质主要包括复杂碳水化合物类(纤维素、半纤维素等多聚糖类)、含氮化合物类(多肽蛋白质类)和脂溶性物质(树脂、蜡质等)<sup>[2]</sup>。土壤有机物质的分解转化对于土壤碳循环和维持地上动植物的生物多样性具有重要意义,而土壤微生物则是联系二者之间的纽带<sup>[3]</sup>。不同环境下,微生物活性和碳储量存在着显著差异,比如热带雨林区由于具有良好的水热条件,微生物代谢活动旺盛,有机质分解速率高。然而高纬度和高海拔泥炭地由于温度较低并且往往处于水饱和状态,好氧微生物活性降低导致有机质分解速

率减缓从而促进土壤有机碳的累积<sup>[4]</sup>。土壤的有机质分解过程需要依赖于一系列土壤微生物的相互作用,细菌作为土壤中最为丰富和活跃的微生物类群,其多样性涵盖了遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性<sup>[5-6]</sup>。有研究表明全球土壤微生物中,有 2% 的细菌类群占到总丰度的 41%,同时细菌群落的多样性可以借由土壤自身的地理特性,如土壤 pH、当地的气候变化特征、土壤地上部分的植被类型和有机质的可利用程度来进行预测<sup>[7]</sup>。以淹水水稻田秸秆厌氧分解为例,土壤有机质分解可以分为 3 个过程:(1) 大分子聚合物的解聚过程,秸秆的主要成分包括纤维素、半纤维素和木质素等一系列高分子聚合物。这些高分子聚合物需要依靠一些微生物分泌的胞外酶来打破这些高分子聚合物之间的化学键,将其转化为寡糖、双糖或单糖等简单分子;(2) 简单小

分子物质进一步被其他微生物利用进行相应的分解代谢, 如产乙酸菌的产乙酸作用和互营细菌的脂肪酸氧化等; (3) 上述分解过程中产生的乙酸、二氧化碳、氢气和甲酸等代谢产物最终被产甲烷古菌利用进行产甲烷过程<sup>[8-9]</sup>。由此可见, 有机物质的分解过程依赖于一系列微生物的相互协作, 其中执行初级分解的微生物可被视为复杂有机质如纤维素、半纤维素和蛋白质等有机高分子物质分解的“先锋”微生物, 没有这类微生物的活动, 后续的一系列分解、代谢和矿化作用等都将难以发生<sup>[10]</sup>。

我们课题组通过室内厌氧培养实验发现拟杆菌门(*Bacteroidetes*)和厚壁菌门(*Firmicutes*)微生物在水稻土秸秆厌氧分解过程中发挥非常重要的作用<sup>[10]</sup>, 而这两类微生物通常被认为是人体肠道和反刍动物瘤胃系统中的两大核心微生物类群<sup>[11-12]</sup>, 参与了有机质分解和多糖代谢过程。然而不同生境之间有机物质的分解过程既存在着差异性也存在着一定的相似性<sup>[13]</sup>, 如在人体肠道生境中, 由于人体个体差异和饮食结构的不同, 导致人体肠道存在着非常强烈的环境因子梯度, 如食物种类即碳水化合物的多样性、食道黏膜厚度等。同时不同的肠道区域肠道微生物的分布也有所不同, 如人体肠道微生物的多样性和细胞密度从小肠到后肠逐渐增加, 通过宏基因组测序结合相关环境因子分析发现, 肠道微生物在肠道不同区域分布的差异性主要与人体摄入的食物、肠道 pH 及食物的运输速度相关<sup>[14]</sup>。反刍动物瘤胃系统与人体肠道系统有所不同, 反刍动物多为草食性动物, 其瘤胃具有很强的纤维素类物质分解能力, 同时由于瘤胃的特殊性导致进入动物食道的食物会经过动物的反复咀嚼使得摄入的食物可以最大程度地细碎化, 这可以充分提高底物的可利

用性(肠道微生物分泌的酶可以更好地附着在底物上进而被利用)<sup>[15]</sup>。土壤环境不像人或动物肠道具有一定的饮食结构, 土壤的有机质来源往往取决于地上植被凋落物的种类<sup>[16]</sup>, 同时土壤微生物对于环境因子的变化响应和肠道微生物也有所不同, 比如温度的扰动一直以来都被认为是影响微生物活动的一个重要环境指标<sup>[17]</sup>。然而对于人体而言, 人体自身的温度不会随着外界温度的变化而发生显著变化, 因此温度对肠道微生物群落的影响可能很小<sup>[15]</sup>。然而土壤并不存在这样迅速的“调节能力”, 土壤环境因子存在着高度异质性和可变性, 如温度和土壤水分季节性或周期性的变化都会对土壤细菌群落的组成造成显著影响<sup>[18-19]</sup>。海洋湖泊等水环境与上述三类生境的差异主要体现在有机质组成的差异, 海洋有机质更多的是海藻类多糖, 海藻类多糖与纤维素多糖相比, 不仅存在碳水化合物单元的多样性同时其碳骨架上还会存在硫酸盐基团的多样性<sup>[20]</sup>。不论哪一类生境, 外源复杂有机物质都以多糖类有机物质为主, 而拟杆菌在多糖类有机物质分解过程中发挥着非常重要的作用<sup>[21]</sup>。因此, 本文将围绕拟杆菌门和厚壁菌门两类微生物, 阐述其分解土壤多糖类有机物质的微生物机理, 并进一步展望未来的研究趋势。

## 1 拟杆菌介导的多聚糖类有机物质分解过程

### 1.1 胞外水解酶的分泌过程

有机物质的初步分解依赖于微生物自身分泌的胞外水解酶, 而胞外酶的分泌过程又与细菌自身的分泌系统密切相关。细菌分泌系统在细菌的生命活动中发挥着非常重要的功能, 细菌可以通过自身的分泌系统从外界环境中进行

营养物质的摄入、细胞间的信号传递及抵御宿主免疫系统的攻击等<sup>[22]</sup>。细菌的分泌系统一般可以划分为 9 种不同类型(I-IX 型分泌系统)<sup>[23]</sup>。分泌方式大体可以分为两类:(1) 待分泌的蛋白通过贯穿细胞膜的专一性通道(T1SS、T3SS、T4SS 和 T6SS)直接输送到胞外;(2) 携带有信号肽分子的分泌蛋白通过细胞内膜上的 Sec 通道由胞质转运至周质空间再进一步跨越细胞外膜而分泌到胞外(T2SS、T5SS、T7SS、T8SS 和 T9SS)<sup>[24]</sup>。有研究表明,肠道生境中的拟杆菌利用 T6SS 来调控微生物对于营养物质的种间竞争作用,通过 VI 型分泌系统将一些抗菌蛋白如肽聚糖水解酶、磷酸酯酶和核酸酶等运送到竞争者的细胞周围,从而达到抑制竞争者吸收营养物质的能力<sup>[25]</sup>。然而在有机质分解过程中,拟杆菌则是利用 T9SS 分泌系统,这是最近新发现的一类蛋白分泌系统,也被称为 PorSS 系统,目前仅在拟杆菌门的部分微生物中发现,对于拟杆菌糖苷水解酶的分泌

过程有非常重要的作用,具有较高的种间特异性<sup>[26-28]</sup>。目前,有关 T9SS 的研究仅在牙龈卟啉单胞菌(*Porphyromonas gingivalis*)和约氏黄杆菌(*Flavobacterium johnsoniae*)<sup>[29]</sup>中研究较为深入。牙龈卟啉单胞菌是一类牙周炎致病菌,而约氏黄杆菌则是一类环境微生物,均具有滑动运动特性<sup>[23]</sup>。以 *P. gingivalis* 为例,分泌蛋白通过 T9SS 运输的过程大体可以分为两步:(1) 具有信号肽的分泌蛋白在其自身 N 端信号肽的引导之下,首先会经由细胞内膜上的 Sec 转运通道运送至周质空间,之后信号肽被切除,同时蛋白质被折叠成稳定构象;(2) 形成稳定构象的蛋白质分子在其自身 C-terminal domain (CTD)结构域的引导下,进一步通过细胞外膜上的易位子转移到细胞外膜从而扩散到细胞外,而无 CTD 结构域的分泌蛋白则滞留在周质空间中进行糖类物质的二次周转,如寡糖的分解代谢(图 1)<sup>[23]</sup>。大多数被转运到外膜的分泌蛋白并不会游离在周围的环境介质

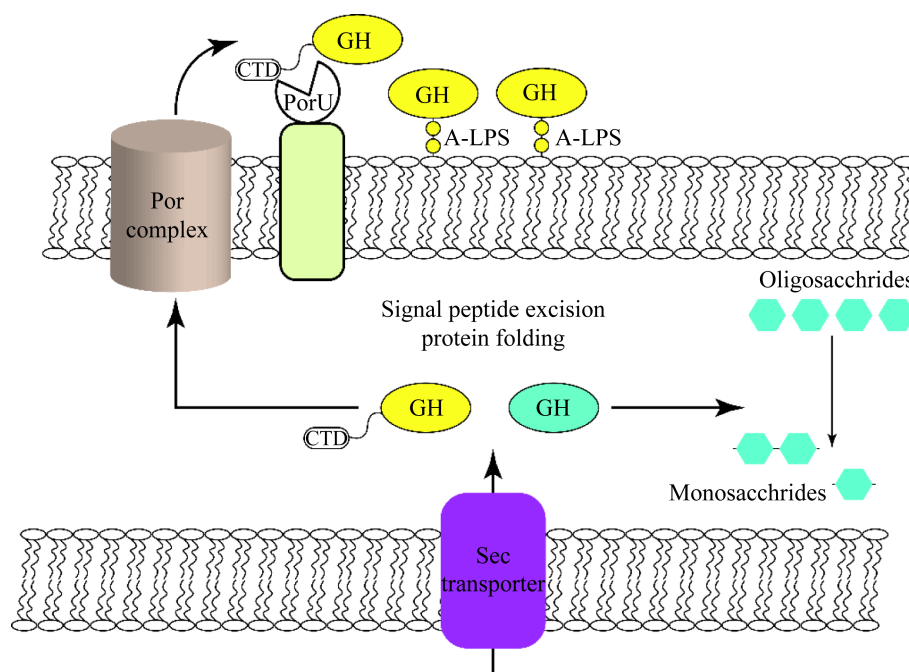


图 1 拟杆菌胞外水解酶分泌过程示意图<sup>[23]</sup>

Figure 1 The secretion of extracellular hydrolases in *Bacteroidetes*<sup>[23]</sup>.

中, 它们会与膜上的脂多糖分子 A-LPS 共价结合从而被锚定在细胞外膜表面<sup>[30]</sup>。特别地, 这些分泌蛋白与膜上的 Sus 复合体可以进一步组合形成拟杆菌所特有的多糖利用位点 (polysaccharide utilization loci, PUL)。尽管有关 A-LPS 与分泌蛋白的结合机理目前还未完全揭示, 但有研究推测这一过程的实现可能会依赖于外膜的 PorU 蛋白, 因为 PorU 蛋白具有转肽酶的功能, 可以切除分泌蛋白的 CTD 结构域, 从而将新生成的 C 末端和脂多糖通过连接肽连接起来<sup>[31]</sup>。

## 1.2 糖类物质的分解代谢过程

任何物质的分解都需要相关酶系的参与, 如蛋白质的分解需要依赖蛋白酶, 大多数的蛋白酶都具有一定的同源性和保守性, 即仅依赖于一些保守类蛋白酶就可以进行蛋白质的分解代谢<sup>[32]</sup>。与蛋白质结构不同的是, 由于不同碳水化合物单体上连接的羟基基团的多样性导致聚糖的基本结构是多元的<sup>[33]</sup>。通常来说, 降解多糖类物质最有效的酶是碳水化合物活性酶 (carbohydrate-active enzyme, CAZyme), 其中用来打破多聚糖之间化学连接的酶是糖苷水解酶 (glycoside hydrolase, GH), 它们可以精准地识别对应的碳水化合物基团并且打破它们之间的糖苷键<sup>[34]</sup>, 糖苷水解酶的多样性一定程度上也反映了被降解的多糖类有机物质的结构多样性。

目前, 有关拟杆菌进行糖类物质代谢的机制主要认为有 2 种机制: (1) 裂解性多糖单加氧酶 (lytic polysacchride monooxygenase, LPMO) 机制<sup>[35]</sup>, LPMO 的作用底物主要包括一些结晶类的纤维素和几丁质及其他一些可溶性的寡糖或单糖。通常认为拟杆菌不能降解木质素类物质, 而是依赖于鞘脂杆菌分泌产生锰的超氧化物歧化酶从而促进木质素的分解过程<sup>[36-38]</sup>。

(2) 多糖利用位点 (PUL) 机制, 有关拟杆菌进行糖类物质分解代谢的机制模型, 最早是由 Salyers 实验室提出, D'Elia 等以人体肠道拟杆菌的模式菌株多型拟杆菌 (*Bacteroides thetaiotaomicron*) 的淀粉代谢过程为例, 提出了糖类物质分解代谢需要依赖于一个淀粉利用系统 (starch utilization system, Sus), 也称之为 Sus 复合体<sup>[39]</sup>, 后续的一系列生化实验证实这个系统在拟杆菌中普遍存在<sup>[40-41]</sup>。这个复合体位于拟杆菌的外膜上, 在经由 Sus 复合体周围丰富的胞外水解酶将淀粉转化为寡糖之后, 通过 SusC 复合体将寡糖转运至周质空间中<sup>[11,42]</sup>, 由于拟杆菌是革兰氏阴性菌, 多了一层周质空间使得拟杆菌自身的代谢具有多样性。转运进周质空间中的多糖又会被滞留在周质空间中不具备 CTD 蛋白结构域的水解酶进一步水解, 变成一些更小的小分子物质如葡萄糖等, 最终经由内膜相应的膜通道完成糖类物质的转运过程 (图 2)。随后 Xu 等通过分析 *B. thetaiotaomicron* 的基因组序列, 发现了 88 个与多糖分解相关的基因簇, 而每个基因簇都包含了 2 个同源的 Sus 基因 (*SusC* 与 *SusD* 基因)<sup>[43]</sup>。基于此, Sus 复合体及其周围分布的碳水化合物活性酶也被称为多糖利用位点 PUL<sup>[44]</sup>。随后的研究发现, Sus 系统广泛分布于人类肠道拟杆菌群中, 是拟杆菌所特有的一类糖类物质分解和转运系统<sup>[41]</sup>。除了人体肠道菌群之外, 在牛瘤胃系统中也发现了类似的机制<sup>[12,45-46]</sup>, 但是反刍动物对木质纤维素摄入量远远高于人类, 其瘤胃中的拟杆菌组成不同于人体肠道系统<sup>[45-47]</sup>。

由此可见, 表征 PUL 可以帮助我们理解拟杆菌对多糖类物质的代谢能力。PUL 最基本的结构单元包括分布在外膜上的一系列 Sus 蛋白 (最具有代表性的是 *SusC* 与 *SusD* 这 2 个蛋白) 和围绕其周围的碳水化合物活性酶<sup>[15]</sup>, 生物信

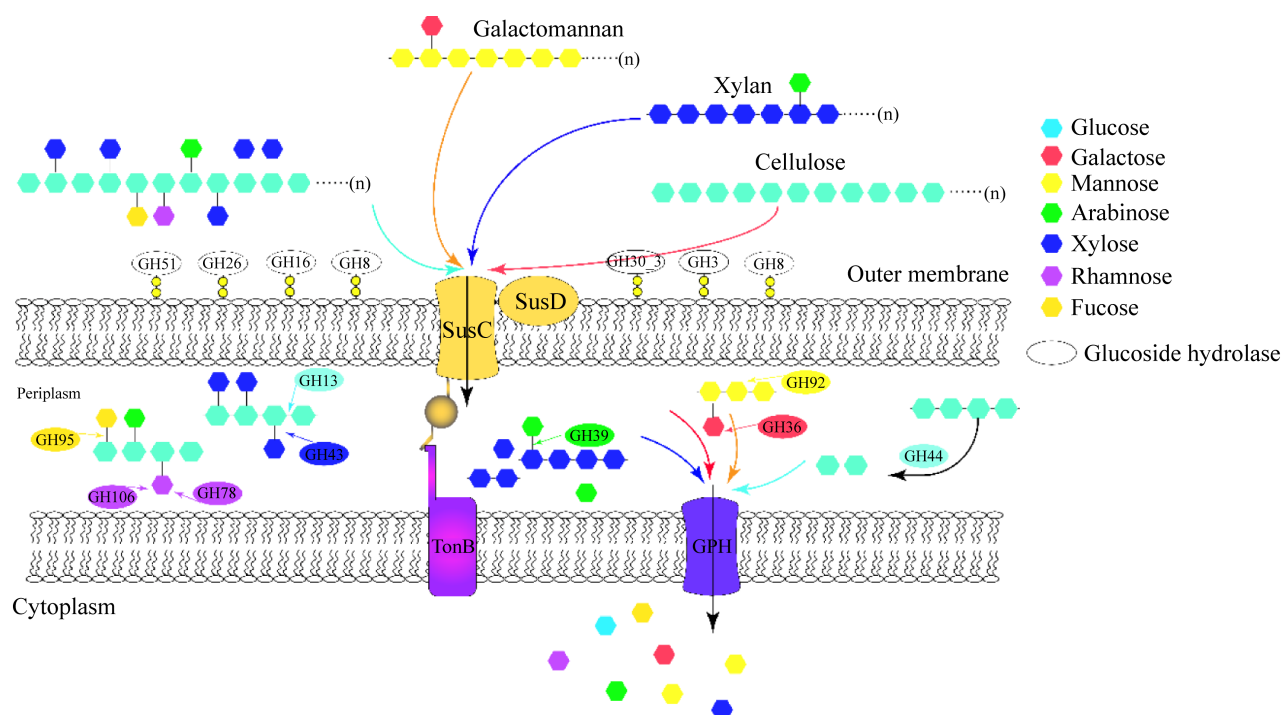


图2 拟杆菌糖类物质转运过程

Figure 2 The transportation of glycans in *Bacteroidetes*.

息学家以 PUL 组成单元为基础研发了一系列分析软件和数据库,如经典的 PULDB 数据库<sup>[48-49]</sup>和近期才开发使用得更为精确的 PUL 识别软件 PULpy<sup>[50]</sup>,这些生物信息学工具极大便利了针对不同拟杆菌基因组多糖利用位点的识别。PUL 一度被认为是拟杆菌为了适应贫瘠营养环境条件而进化发展出来的一种机制<sup>[34]</sup>,当环境营养匮乏时,拟杆菌的 PUL 系统可以通过控制碳水化合物活性酶在外膜和周质空间的协调分布,使得分解得到的代谢产物可以牢牢固定在细胞壁内,进而达到最大的代谢效率。由于转移进入周质空间的小分子寡糖难以从细胞中再扩散出去,这样的机制使得整个生境中拟杆菌的竞争者不能从其寡糖分解中获益,因此这一机制也被称为拟杆菌的“自私机制”<sup>[51-52]</sup>。这一机制已在常见的肠道拟杆菌

*Bacteroidetes thetaiotaomicron* 中被证实<sup>[52]</sup>,但土壤环境中的拟杆菌,其 PUL 系统似乎更偏向于发挥向外分泌糖苷水解酶的作用而不仅仅依靠细胞外膜附着的水解酶<sup>[53-54]</sup>。

## 2 梭菌介导的有机物质分解过程

除了拟杆菌以外,厚壁菌门微生物也是土壤和肠道菌群中有机质降解的核心微生物<sup>[55]</sup>。梭菌纲(*Clostridia*)是厚壁菌门微生物中进行糖类物质代谢的主要微生物类群,与拟杆菌相比,梭菌是革兰氏阳性菌,并不像革兰氏阴性菌具有额外的周质空间进行寡糖类物质的代谢。厚壁菌门微生物的 CAZyme 编码基因较少,但 ABC 转运蛋白更丰富,它们可能是糖类物质关键的转运蛋白<sup>[55-56]</sup>。梭菌基因组中,ABC 转运蛋白编码基因经常与编码糖苷水解酶



的基因相连接,能有利于协同多糖类物质的水解和转运<sup>[56]</sup>,用于糖类物质转运的 ABC 转运蛋白系统在其他微生物如放线菌 *Bifidobacteria infantis* 中也有发现<sup>[57]</sup>。梭菌转运糖类物质需要以下几个重要组分:纤维小体(cellulose)、底物结合蛋白(substrate binding protein, SBP)和 ABC 转运蛋白。多糖类物质代谢由 2 个机制调控,分别是碳底物代谢抑制机制(carbon catabolite repression, CCR)和双组分系统调控机制(two-component system)<sup>[58]</sup>。其转运代谢过程可以划分为 3 个关键性步骤:(1)当复杂多糖类物质被纤维小体上所携带的糖苷水解酶水解后,底物结合蛋白捕捉单糖,捕捉信号被微生物细胞感知传递给内膜上的感知系统(组氨酸激酶);(2)之后第二组分系统(反应调节器)在组氨酸激酶的作用下发生磷酸化反应,进而激活 ABC 转运蛋白和相关糖苷水解酶基因的表达,由此胞内的单糖物质的浓度会逐渐增加,导致碳代谢底物抑制机制被激活;(3)CCR 被激活后导致了磷酸化蛋白(catabolite repression HPr-like protein, Crh)的去磷酸化,Crh 的去磷酸化会抑制纤维小体组装基因的表达,进而终止纤维小体的多糖分解过程,直至胞内的单糖浓度再次降低时,重新激活双组分系统进而再次进行多糖类物质的转运过程<sup>[58]</sup>(图 3)。

由此可见,梭菌进行糖类物质的代谢依靠的不再是细胞外膜的 Sus 系统而是自身分泌的一类携带糖苷水解酶的复合体——纤维小体。纤维小体指的是由厌氧微生物特别是梭菌和瘤胃微生物合成的纤维素和半纤维素酶组装而成的一类多酶系统<sup>[59]</sup>。Bayer 等和 Lamed 等最先发现并通过研究热纤维梭菌(*Clostridium thermocellum*)表征了纤维小体的结构<sup>[60-61]</sup>。纤维小体的结构包括 3 个部分:(1)非催化模块

dockerin 蛋白, dockerin 与碳水化合物结合模块(carbohydrate binding module, CBM)及不同的碳水化合物活性物(主要包括不同的糖苷水解酶)组成纤维小体的头部,其中起着水解作用的是由 CBM 连接的不同碳水化合物活性酶;(2)支架蛋白 scaffoldin 和黏连蛋白 cohesion, dockerin 蛋白会与支架蛋白上的黏连蛋白结合并最终组装成为纤维小体, dockerin 和 cohesion 蛋白之间的致密结合使得纤维小体可以很好地拴在细胞的表面从而完成分解过程<sup>[62-63]</sup>。

### 3 总结与展望

由此可见,有机质的分解过程是一系列环境微生物作用的结果,而不同的环境微生物对于有机质的利用过程和方式又有所不同。以拟杆菌为例,尽管现在对于 T9SS 的组成和蛋白转运方式有了初步的了解,但是对于其中的各个组件及各个组件之间的相互作用和形成过程还知之甚少,所以未来的研究方向可以结合一系列生物学研究技术手段(如冷冻电镜技术)对 T9SS 进行进一步的表征。同时,有关拟杆菌门微生物多糖利用位点 PUL 的表征还有待进一步的探究,如 Sus 复合体对于拟杆菌门微生物糖类物质的转运有重要作用,但是部分拟杆菌 Sus 复合体的数量并不能反馈出实际拟杆菌门多糖利用位点的数目,可能的原因有:(1)还存在大量的 PUL 并未得到表征;(2)Sus 复合体存在冗余性,并不是 Sus 蛋白的存在就意味着 PUL 的存在,二者暂时无法直接构成充分且必要条件。因此,对于 Sus 蛋白和 PUL 数目之间的关系还需要更进一步的研究证实。此外,目前对于土壤有机质分解功能微生物的研究还比较少,除了拟杆菌和梭菌外其他微生物的分解机制还不清楚。因此未来可以借由宏基因组学及相关生物化学研究相结合的手段进一步研

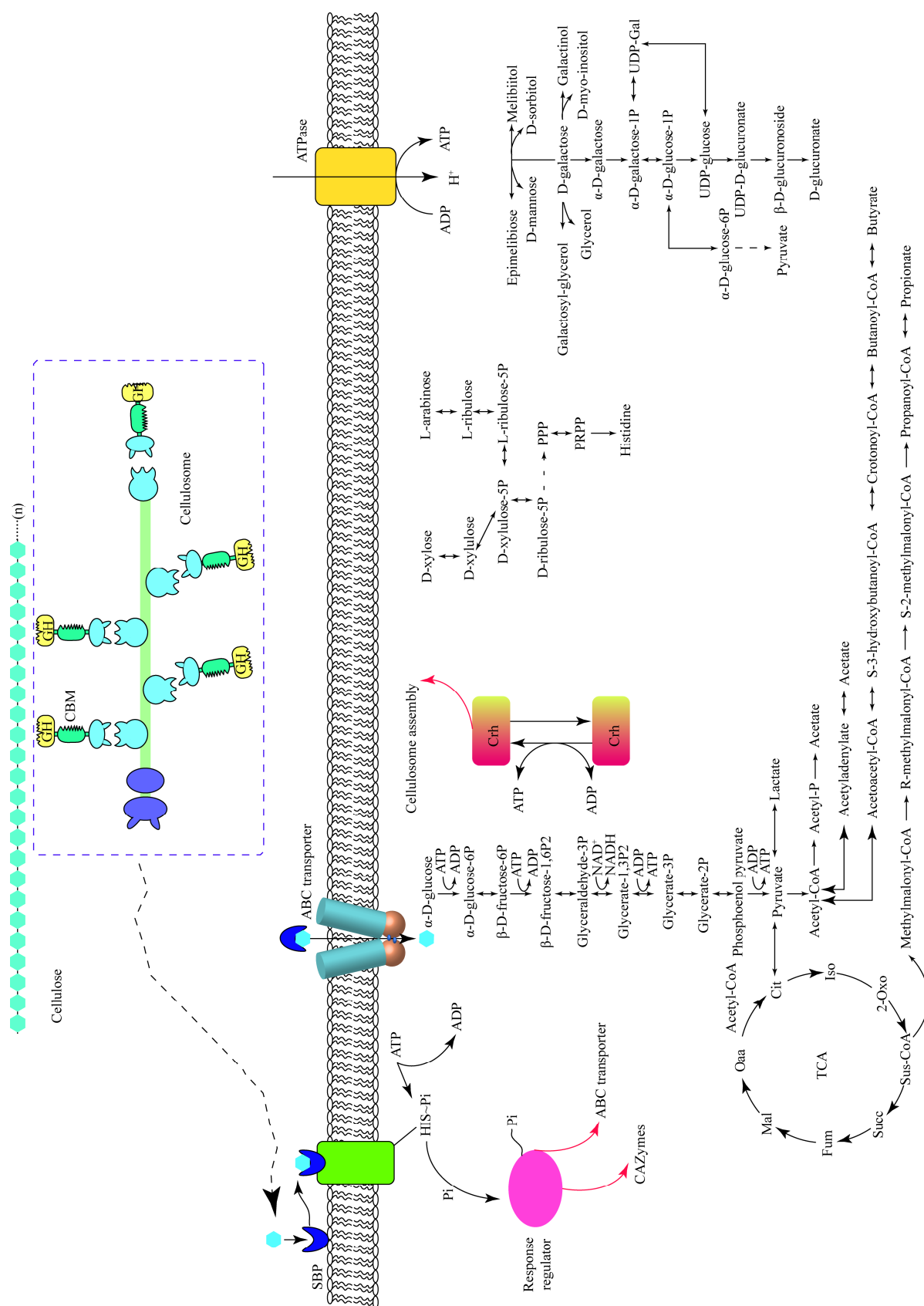


图 3 梭菌进行糖类物质转运过程  
Figure 3 The transportation of glycans in *Clostridia*.



究其他具有“分解潜力”的环境微生物的功能机理, 以进一步提升我们对土壤复杂有机质分解机制和全球碳循环过程的理解。

## REFERENCES

- [1] Richnow HH, Seifert R, Hefter J, Link M, Francke W, Schaefer G, Michaelis W. Organic pollutants associated with macromolecular soil organic matter: mode of binding[J]. *Organic Geochemistry*, 1997, 26(11/12): 745-758
- [2] 吕贻忠, 李保国. 土壤学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006
- Lü YZ, Li BG. *Edaphology*[M]. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2006 (in Chinese)
- [3] Bardgett RD, Van Der Putten WH. Belowground biodiversity and ecosystem functioning[J]. *Nature*, 2014, 515(7528): 505-511
- [4] Freeman C, Ostle N, Kang H. An enzymic 'latch' on a global carbon store[J]. *Nature*, 2001, 409(6817): 149
- [5] Fierer N, Lennon JT. The generation and maintenance of diversity in microbial communities[J]. *American Journal of Botany*, 2011, 98(3): 439-448
- [6] Tiedje JM, Asuming-Brempong S, Nüsslein K, Marsh TL, Flynn SJ. Opening the black box of soil microbial diversity[J]. *Applied Soil Ecology*, 1999, 13(2): 109-122
- [7] Delgado-Baquerizo M, Oliverio AM, Brewer TE, Benavent-González A, Eldridge DJ, Bardgett RD, Maestre FT, Singh BK, Fierer N. A global atlas of the dominant bacteria found in soil[J]. *Science*, 2018, 359(6373): 320-325
- [8] 刘鹏飞, 陆雅海. 水稻土中脂肪酸互营氧化的研究进展[J]. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 109-122
- Liu PF, Lu YH. A review of syntrophic fatty acids oxidation in anoxic paddy soil[J]. *Microbiology China*, 2013, 40(1): 109-122 (in Chinese)
- [9] Evans PN, Boyd JA, Leu AO, Woodcroft BJ, Parks DH, Hugenholtz P, Tyson GW. An evolving view of methane metabolism in the archaea[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2019, 17(4): 219-232
- [10] Huang JJ, Ma K, Xia XX, Gao KL, Lu YH. Biochar and magnetite promote methanogenesis during anaerobic decomposition of rice straw[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 143: 107740
- [11] Martens EC, Koropatkin NM, Smith TJ, Gordon JI. Complex glycan catabolism by the human gut microbiota: the *Bacteroidetes* Sus-like paradigm[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2009, 284(37): 24673-24677
- [12] Solden LM, Hoyt DW, Collins WB, Plank JE, Daly RA, Hildebrand E, Beavers TJ, Wolfe R, Nicora CD, Purvine SO, et al. New roles in hemicellulosic sugar fermentation for the uncultivated *Bacteroidetes* family BS11[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(3): 691-703
- [13] Thomas F, Hehemann JH, Rebuffet E, Czejek M, Michel G. Environmental and gut *Bacteroidetes*: the food connection[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2011, 2: 93
- [14] Donaldson GP, Lee SM, Mazmanian SK. Gut biogeography of the bacterial microbiota[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14(1): 20-32
- [15] Larsbrink J, McKee LS. *Bacteroidetes* bacteria in the soil: glycan acquisition, enzyme secretion, and gliding motility[J]. *Advances in Applied Microbiology*, 2020, 110: 63-98
- [16] Singh M, Sarkar B, Bolan NS, Ok YS, Churchman GJ. Decomposition of soil organic matter as affected by clay types, pedogenic oxides and plant residue addition rates[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2019, 374: 11-19
- [17] Zander A, Bersier LF, Gray, SM. Effects of temperature variability on community structure in a natural microbial food web[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23: 56-67
- [18] López-Mondéjar R, Voříšková J, Větrovský T, Baldrian P. The bacterial community inhabiting temperate deciduous forests is vertically stratified and undergoes seasonal dynamics[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 87: 43-50
- [19] Voříšková J, Brabcová V, Cajthaml T, Baldrian P. Seasonal dynamics of fungal communities in a temperate oak forest soil[J]. *New Phytologist*, 2014, 201(1): 269-278
- [20] Arnosti C, Wietz M, Brinkhoff T, Hehemann JH, Probandt D, Zeugner L, Amann R. The biogeochemistry of marine polysaccharides: sources, inventories, and bacterial drivers of the carbohydrate cycle[J]. *Annual Review of Marine Science*, 2021, 13(1): 81-108
- [21] McKee LS, La Rosa SL, Westereng B, Eijssink VG, Pope PB, Larsbrink J. Polysaccharide degradation by the *Bacteroidetes*: mechanisms and nomenclature[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2021, 13(5): 559-581
- [22] Gaytán MO, Martínez-Santos VI, Soto E, González-Pedrajo B. Type three secretion system in

- attaching and effacing pathogens[J]. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 2016, 6: 129
- [23] 陈晓艺, 方程, 王辛, 赵鑫. T9SS 蛋白质分泌系统及其在微生物降解多糖过程中的功能[J]. *大连工业大学学报*, 2021, 40(1): 6-12
- Chen XY, Fang C, Wang X, Zhao X. Function of T9SS in the process of polysaccharides biodegradation[J]. *Journal of Dalian Polytechnic University*, 2021, 40(1): 6-12 (in Chinese)
- [24] Costa TRD, Felisberto-Rodrigues C, Meir A, Prevost MS, Redzej A, Trokter M, Waksman G. Secretion systems in Gram-negative bacteria: structural and mechanistic insights[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2015, 13(6): 343-359
- [25] Wexler AG, Goodman AL. An insider's perspective: *Bacteroides* as a window into the microbiome[J]. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17026
- [26] Abby SS, Cury J, Guglielmini J, Néron B, Touchon M, Rocha EPC. Identification of protein secretion systems in bacterial genomes[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 23080
- [27] McBride MJ, Zhu YT. Gliding motility and Por secretion system genes are widespread among members of the phylum *Bacteroidetes*[J]. *Journal of Bacteriology*, 2013, 195(2): 270-278
- [28] Lasica AM, Ksiazek M, Madej M, Potempa J. The type IX secretion system (T9SS): highlights and recent insights into its structure and function[J]. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 2017, 7: 215
- [29] McBride MJ, Xie G, Martens EC, Lapidus A, Henrissat B, Rhodes RG, Goltsman E, Wang W, Xu J, Hunnicutt DW, et al. Novel features of the polysaccharide-digesting gliding bacterium *Flavobacterium johnsoniae* as revealed by genome sequence analysis[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(21): 6864-6875
- [30] Rangarajan M, Aduse-Opoku J, Paramonov N, Hashim A, Bostanci N, Fraser OP, Tarelli E, Curtis MA. Identification of a second lipopolysaccharide in *Porphyromonas gingivalis* W50[J]. *Journal of Bacteriology*, 2008, 190(8): 2920-2932
- [31] Schneewind O, Missiakas DM. Protein secretion and surface display in Gram-positive bacteria[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2012, 367(1592): 1123-1139
- [32] Rawlings ND. Peptidase specificity from the substrate cleavage collection in the MEROPS database and a tool to measure cleavage site conservation[J]. *Biochimie*, 2016, 122: 5-30
- [33] Laine RA. Invited commentary: a calculation of all possible oligosaccharide isomers both branched and linear yields  $1.05 \times 10^{12}$  structures for a reducing hexasaccharide: the isomer barrier to development of single-method saccharide sequencing or synthesis systems[J]. *Glycobiology*, 1994, 4(6): 759-767
- [34] Lapébie P, Lombard V, Drula E, Terrapon N, Henrissat B. *Bacteroidetes* use thousands of enzyme combinations to break down glycans[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 2043
- [35] Agostoni M, Hangasky JA, Marletta MA. Physiological and molecular understanding of bacterial polysaccharide monooxygenases[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2017, 81(3): e00015-00017
- [36] Taylor CR, Hardiman EM, Ahmad M, Sainsbury PD, Norris PR, Bugg TDH. Isolation of bacterial strains able to metabolize lignin from screening of environmental samples[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2012, 113(3): 521-530
- [37] Rashid GMM, Taylor CR, Liu Y, Zhang XY, Rea DA, Fülöp V, Bugg TDH. Identification of manganese superoxide dismutase from *Sphingobacterium* sp. T2 as a novel bacterial enzyme for lignin oxidation[J]. *ACS Chemical Biology*, 2015, 10(10): 2286-2294
- [38] Ahmad M, Taylor CR, Pink D, Burton K, Eastwood D, Bending GD, Bugg TDH. Development of novel assays for lignin degradation: comparative analysis of bacterial and fungal lignin degraders[J]. *Molecular BioSystems*, 2010, 6(5): 815-821
- [39] D'Elia JN, Salyers AA. Contribution of a neopullulanase, a pullulanase, and an alpha-glucosidase to growth of *Bacteroides thetaiotaomicron* on starch[J]. *Journal of Bacteriology*, 1996, 178(24): 7173-7179
- [40] Martens EC, Lowe EC, Chiang H, Pudlo NA, Wu M, McNulty NP, Abbott DW, Henrissat B, Gilbert HJ, Bolam DN, et al. Recognition and degradation of plant cell wall polysaccharides by two human gut symbionts[J]. *PLoS Biology*, 2011, 9(12): e1001221
- [41] Sonnenburg ED, Zheng HJ, Joglekar P, Higginbottom SK, Firbank SJ, Bolam DN, Sonnenburg JL. Specificity of polysaccharide use in intestinal *Bacteroides* species determines diet-induced microbiota alterations[J]. *Cell*, 2010, 141(7): 1241-1252
- [42] Tancula E, Feldhaus MJ, Bedzyk LA, Salyers AA. Location and characterization of genes involved in

- binding of starch to the surface of *Bacteroides thetaiotaomicron*[J]. Journal of Bacteriology, 1992, 174(17): 5609-5616
- [43] Xu J, Bjursell MK, Himrod J, Deng S, Carmichael LK, Chiang HC, Hooper LV, Gordon JI. A genomic view of the human-*Bacteroides thetaiotaomicron* symbiosis[J]. Science, 2003, 299(5615): 2074-2076
- [44] Koropatkin NM, Cameron EA, Martens EC. How glycan metabolism shapes the human gut microbiota[J]. Nature Reviews Microbiology, 2012, 10(5): 323-335
- [45] Solden LM, Naas AE, Roux S, Daly RA, Collins WB, Nicora CD, Purvine SO, Hoyt DW, Schückel J, Jørgensen B, et al. Interspecies cross-feeding orchestrates carbon degradation in the rumen ecosystem[J]. Nature Microbiology, 2018, 3(11): 1274-1284
- [46] Gharechahi J, Vahidi MF, Bahram M, Han JL, Ding XZ, Salekdeh GH. Metagenomic analysis reveals a dynamic microbiome with diversified adaptive functions to utilize high lignocellulosic forages in the cattle rumen[J]. The ISME Journal, 2021, 15(4): 1108-1120
- [47] Hayashi H, Sakamoto M, Benno Y. Phylogenetic analysis of the human gut microbiota using 16S rDNA clone libraries and strictly anaerobic culture-based methods[J]. Microbiology and Immunology, 2002, 46(8): 535-548
- [48] Terrapon N, Lombard V, Drula É, Lapébie P, Al-Masaudi S, Gilbert HJ, Henrissat B. PULDB: the expanded database of polysaccharide utilization loci[J]. Nucleic Acids Research, 2018, 46(D1): D677-D683
- [49] Terrapon N, Lombard V, Gilbert HJ, Henrissat B. Automatic prediction of polysaccharide utilization loci in *Bacteroidetes* species[J]. Bioinformatics, 2015, 31(5): 647-655
- [50] Stewart RD, Auffret MD, Roehe R, Watson M. Open prediction of polysaccharide utilisation loci (PUL) in 5 414 public *Bacteroidetes* genomes using PULpy[J]. bioRxiv, 2018: 421024
- [51] Cameron EA, Maynard MA, Smith CJ, Smith TJ, Koropatkin NM, Martens EC. Multidomain carbohydrate-binding proteins involved in *Bacteroides thetaiotaomicron* starch metabolism[J]. Journal of Biological Chemistry, 2012, 287(41): 34614-34625
- [52] Cuskin F, Lowe EC, Temple MJ, Zhu YP, Cameron EA, Pudlo NA, Porter NT, Urs K, Thompson AJ, Cartmell A, et al. Human gut *Bacteroidetes* can utilize yeast mannan through a selfish mechanism[J]. Nature, 2015, 517(7533): 165-169
- [53] Larsbrink J, Tuveng TR, Pope PB, Bulone V, Eijsink VGH, Brumer H, McKee LS. Proteomic insights into mannan degradation and protein secretion by the forest floor bacterium *Chitinophaga pinensis*[J]. Journal of Proteomics, 2017, 156: 63-74
- [54] Larsbrink J, Tuveng TR, Pope PB, Bulone V, Eijsink VGH, Brumer H, McKee LS. Proteomic data on enzyme secretion and activity in the bacterium *Chitinophaga pinensis*[J]. Data in Brief, 2017, 11: 484-490
- [55] Mahowald MA, Rey FE, Seedorf H, Turnbaugh PJ, Fulton RS, Wollam A, Shah N, Wang C, Magrini V, Wilson RK, et al. Characterizing a model human gut microbiota composed of members of its two dominant bacterial phyla[J]. PNAS, 2009, 106(14): 5859-5864
- [56] Rey FE, Faith JJ, Bain J, Muehlbauer MJ, Stevens RD, Newgard CB, Gordon JI. Dissecting the *in vivo* metabolic potential of two human gut acetogens[J]. Journal of Biological Chemistry, 2010, 285(29): 22082-22090
- [57] Garrido D, Kim JH, German JB, Raybould HE, Mills DA. Oligosaccharide binding proteins from *Bifidobacterium longum* subsp. *infantis* reveal a preference for host glycans[J]. PLoS ONE, 2011, 6(3): e17315
- [58] Xu CG, Huang RR, Teng L, Wang DM, Hemme CL, Borovok I, He Q, Lamed R, Bayer EA, Zhou JZ, et al. Structure and regulation of the cellulose degradome in *Clostridium cellulolyticum*[J]. Biotechnology for Biofuels, 2013, 6(1): 73
- [59] Fontes CMGA, Gilbert HJ. Cellulosomes: highly efficient nanomachines designed to deconstruct plant cell wall complex carbohydrates[J]. Annual Review of Biochemistry, 2010, 79: 655-681
- [60] Bayer EA, Kenig R, Lamed R. Adherence of *Clostridium thermocellum* to cellulose[J]. Journal of Bacteriology, 1983, 156(2): 818-827
- [61] Lamed R, Setter E, Bayer EA. Characterization of a cellulose-binding, cellulase-containing complex in *Clostridium thermocellum*[J]. Journal of Bacteriology, 1983, 156(2): 828-836
- [62] Béguin P, Lemaire M. The cellulosome: an extracellular, multiprotein complex specialized in cellulose degradation[J]. Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology, 1996, 31(3): 201-236
- [63] Tokatlidis K, Salamitou S, Béguin P, Dhurjati P, Aubert JP. Interaction of the duplicated segment carried by *Clostridium thermocellum* cellulases with cellulosome components[J]. FEBS Letters, 1991, 291(2): 185-188