



# 我国原核微生物分类学七十年

张玉琴<sup>1</sup>, 吕志堂<sup>2\*</sup>, 崔恒林<sup>3</sup>, 许学伟<sup>4</sup>, 阮志勇<sup>5</sup>, 李文均<sup>6,7\*</sup>

- 1 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
- 2 河北大学生命科学学院 河北省微生物多样性研究与应用实验室, 河北 保定 071002
- 3 江苏大学食品与生物工程学院, 江苏 镇江 212013
- 4 自然资源部第二海洋研究所, 浙江 杭州 310012
- 5 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081
- 6 中山大学生命科学学院, 广东 广州 510275
- 7 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆 乌鲁木齐 830011

张玉琴, 吕志堂, 崔恒林, 许学伟, 阮志勇, 李文均. 我国原核微生物分类学七十年[J]. 微生物学报, 2023, 63(5): 1724-1740.

ZHANG Yuqin, LYU Zhitang, CUI Henglin, XU Xuwei, RUAN Zhiyong, LI Wenjun. Seventy years of prokaryotic microbial taxonomy in China[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(5): 1724-1740.

**摘要:** 2022年和2023年分别是中国微生物学会成立70周年和《微生物学报》创刊70周年, 我国原核微生物分类学研究从白手起家、跟踪模仿到逐步走上国际舞台, 从跟跑、并跑到整体处于国际先进行列, 部分领域领跑国际同行, 并为国际同行提供微生物数据服务, 也已走过了70个岁月。这些成绩的取得是我国原核微生物分类领域学者几代人努力的结果, 是与国家发展、民族复兴同频共振的结果。特别是近30年, 我国原核微生物分类无论从理论、方法创新还是新物种发现方面都取得了令人瞩目的成绩, 在国际上的地位和影响力日益提高, 已经逐渐成为国际原核系统分类领域的主导力量。本文本着尊重历史、客观求实的态度梳理了70年来我国在细菌和古菌分类学及相关领域的发展脉络和取得的成绩, 并结合该领域最新发展方向进行了展望。

**关键词:** 原核微生物; 分类学; 微生物系统学

资助项目: 国家自然科学基金(91951205, 32170021, 92251302)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (91951205, 32170021, 92251302).

\*Corresponding authors. LI Wenjun, Tel/Fax: +86-20-84111727, E-mail: liwenjun3@mail.sysu.edu.cn;

LYU Zhitang, E-mail: lzt325@126.com

Received: 2023-02-16; Accepted: 2023-03-20; Published online: 2023-04-13

# Seventy years of prokaryotic microbial taxonomy in China

ZHANG Yuqin<sup>1</sup>, LYU Zhitang<sup>2\*</sup>, CUI Henglin<sup>3</sup>, XU Xuwei<sup>4</sup>, RUAN Zhiyong<sup>5</sup>, LI Wenjun<sup>6,7\*</sup>

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

2 Key Laboratory of Microbial Diversity Research and Application of Hebei Province, School of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, Hebei, China

3 School of Food and Biological Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, Jiangsu, China

4 Second Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Hangzhou 310012, Zhejiang, China

5 Institute of Agricultural Resources and Agricultural Regionalization, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

6 School of Life Sciences, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, Guangdong, China

7 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China

**Abstract:** 2022 and 2023 mark the 70th anniversary of the Chinese Society of Microbiology and *Acta Microbiologica Sinica*, respectively. China's prokaryotic microbial taxonomy research has gone through 70 years from starting from scratch, tracking and imitating to gradually entering the international stage, from following and running to being in the international advanced ranks as a whole, leading international counterparts in some fields, and providing microbial data services for international counterparts. These achievements are the result of the efforts of generations of scholars in the field of prokaryotic microbial taxonomy in China, and the result of the resonance of the same frequency with national development and national rejuvenation. Especially in the past 30 years, China's prokaryotic microbial taxonomy has made remarkable achievements in terms of theory, method innovation and novel species discovery, and its status and influence in the international community have been increasing, and it has gradually become the leading force in the field of international prokaryotic systematic taxonomy. Based on respecting history and being objective and realistic, this review sorts out the development context and achievements of bacteria and archaea taxonomy and related fields in China in the past 70 years, and looks forward to the latest development direction in this field.

**Keywords:** prokaryotic microorganisms; taxonomy; microbial systematics

原核微生物一般指无核膜包裹,只存在称作核区(nuclear region or nuclear area)的裸露 DNA,也没有线粒体或任何其他膜结合的细胞器的原始单细胞生物,偶尔有原核微生物为多细胞生物。原核微生物在没有配子融合的情况下繁殖,是地球上最早和最原始的生命形式。在三域系统中原核微生物包括细菌域和古菌域<sup>[1]</sup>。在过去的 70 年里,我国原核微生物分类学走过了国际微

生物分类学发展的 100 年的历程,从最基础的以形态和生理生化特征分类为主,到 20 世纪 80 年代引入化学分类和数值分类方法,90 年代中期起逐步建立以 16S rRNA 基因系统发育分析为主线,发展到以基因组水平为主要分类依据的研究体系。本文以我国原核微生物分类学技术的发展为线索,梳理了 70 年来我国学者在原核微生物分类学研究中取得的成绩

和对微生物学科的贡献,以缅怀纪念前辈,激励我们踔厉奋发,勇毅前行,以期原核微生物分类学未来的发展提供借鉴。

## 1 形态和生理生化分类时代 (20 世纪 80 年代以前)

1773 年, Müller 首先对微生物进行分类,直到 19 世纪中后期原核微生物分类尚处于简单的形态分类阶段<sup>[2]</sup>。Cohn 纯培养技术的建立帮助人类开始认识微生物的表型特征。1921 年, Orla-Jensen 把微生物的生理学特性正式纳入细菌分类,由此形成了以形态学为基础的微生物表型分类学的萌芽<sup>[3]</sup>。真正意义上的原核微生物分类学则始于 1923 年《伯杰氏鉴定细菌学手册》(Bergey's Manual of Determinative Bacteriology)的发行。

20 世纪 80 年代之前,我国原核微生物分类学研究主要集中在中国科学院微生物研究所开展。以形态学特征为主、生理生化特征为辅的分类研究手段,主要开展了细菌和放线菌的分类研究,成果主要发表在《科学通报》《微生物学报》和《微生物学通报》等学术期刊上。放线菌是原核微生物中形态特征最为丰富的类群,除细菌形态外,典型的放线菌具有基内菌丝、气生菌丝和孢子丝的分化,部分放线菌的形态随培养条件的变化呈现出不同的特征。放线菌的表型分类历史代表着原核微生物表型分类体系的发展。

自从 1943 年 Waksman 等从链霉菌中发现链霉素等具有显著医疗价值的抗生素,抗生素研究的热潮推动了我国和全世界放线菌分类学的发展<sup>[4]</sup>。中国科学院微生物研究所阎逊初院士 1950 年创建了我国放线菌分类学学科<sup>[5-6]</sup>。1961 年,从苏联学成归来的阮继生加入了放线菌研究队伍,他在国内首创性使用电子显微镜观察放线菌

孢子表面形态、“埋片法”观察放线菌菌丝形态,在国际上首先发现孢子表面结构可用于分类<sup>[7]</sup>。

《细菌和放线菌的鉴定》《细菌分类基础》《链霉菌鉴定手册》和《放线菌分类基础》等译著和著作是这个时期的代表作,引导着我国原核微生物分类学在之后半个世纪的发展<sup>[8-11]</sup>。其中,《链霉菌鉴定手册》重点关注产生抗生素的链霉菌(*Streptomyces*),将相关资料汇集在一起,提出以形态和培养特征为主,生理生化特性为辅的分类原则,将约 800 种链霉菌划分为 14 个类群<sup>[12]</sup>。

表型分类学方法体系的建立和微生物资源应用,为中国原核微生物学分类学的发展奠定了基础,并对微生物学领域的研究和应用产生了重要影响。

## 2 多相分类方法的建立时代 (20 世纪 80 年代至 90 年代中期)

早在 19 世纪,分类学家就已经认识到分类不能依赖某一项指标。1970 年,美国 Rita Colwell 提出多相分类(polyphasic taxonomy)的概念,利用了一系列广泛的来自表型和基因型的信息,将信息从分子特性延伸到生态特征,并将其用于描述所有分类水平上的分类单元,采用的技术包括化学分类、数值分类和分子分类等技术<sup>[12]</sup>。化学分类法体现了薄层层析和高效液相色谱技术等化学研究手段在原核微生物分类学中的应用,数值分类法是计算机科学、生物化学和原核微生物分类学的结合,分子分类则是分子生物学、遗传学和计算数学等多学科结合的产物,通过这些技术方法能获得原核微生物关键的表型、基因型和系统发育信息。

Woese 和 Stackebrandt 根据 16S rRNA 相似性、DNA-rRNA 杂交和 DNA-DNA 杂交的结果,构建了放线菌与其他微生物之间的系统发育树。

结果表明,放线菌作为高(G+C)含量、革兰氏阳性细菌的一个分支,与芽孢杆菌属(*Bacillus*)、乳酸杆菌属(*Lactobacillus*)、链球菌属(*Streptococcus*)和梭菌属(*Clostridium*)构成的梭状菌分支有着共同的起源,从此放线菌系统学进入了分子分类时代<sup>[13]</sup>。菌株基因组(G+C)含量的测定、DNA-DNA (rRNA)分子杂交技术以及脉冲凝胶电泳技术在种属水平上研究细菌、放线菌分类地位是一个强有力的手段,可以用来解决传统分类方法难以解决的问题。DNA-DNA 同源性可以揭示种间和种内的亲源关系,而 DNA-rRNA 杂交在属的水平上则会发挥更大的作用<sup>[14-17]</sup>。同时期,基于微生物大量表型性状相似度比较的数值分类研究方法也在细菌分类学研究中得到应用。1983年 Williams 等利用数值分类对放线菌的链霉菌及相关菌进行了大量的研究,为理清当时链霉菌混乱的分类系统作出了贡献<sup>[18]</sup>。

1990年, Woese 等通过 rRNA 及 RNA 聚合酶(RNA polymerase)分子结构特征和序列比较发现,核苷酸分子的结构和序列比表型更能揭示生命的进化关系,将地球上的生命分为3个基本类群,正式建立了三域分类系统(the three-domain system),并将生物分类的最高等级命名为域(domain),生命三域分别为古菌域、细菌域和真核生物域,由此开启了原核微生物系统学的研究序幕<sup>[19]</sup>。

20世纪80年代起,在中国科学院微生物研究所的支持和影响下,国内从事原核微生物分类研究的队伍迅速壮大,云南大学、河北大学、四川大学、辽宁大学、广西农学院、中国医学科学院医学生物技术研究所、中国科学院林业土壤研究所(现为中国科学院沈阳应用生态研究所)、山西省微生物所、四川抗生素研究所和福建省微生物所等逐步成为我国原核微生物分类的重要机构,但绝大多数成果依然仅限于国内刊物上发

表。中科院微生物所阎逊初院士领导的放线菌分类研究组,除使用光学显微镜和生理生化实验等常规方法外,还使用电子显微技术、超薄切片技术、全细胞和细胞壁的氨基酸和糖组分分析、DNA 的(G+C)含量测定等化学和分子生物学技术,开展了大量的研究工作,建立了形态学和化学特征均区别于放线菌目中已有的60多个属的3个新属:小链孢菌属(*Microstreptospora*)、类链霉菌属(*Streptomycooides*)和异壁放线菌属(*Actinoallotaichus*)。3个新属级的放线菌分类单元的发现与建立,丰富了放线菌分类学的研究内容<sup>[20-22]</sup>。这3个新属先后在《微生物学报》上发表后,引起了国内外学者的普遍关注。阮继生通过化学分类研究,发现原定种名为东方诺卡氏菌(*Nocardia orientalis*)等8个典型菌株的菌体内没有枝菌酸,而诺卡氏菌属应该含有枝菌酸,据此建立了无枝菌酸属(*Amycolata*)和拟无枝菌酸属(*Amycolatopsis*)两个新属,与美、德两国科学家联名发表。这是国内科学家参与并有单位属名,且发表在国际公认的权威分类学期刊——国际细菌系统学杂志(Int. J. Syst. Bacteriol, IJSB)上的最早记录<sup>[23]</sup>。阮继生、刘志恒、张利平等将细胞壁、磷酸类脂、甲基萘醌和枝菌酸等细胞化学组分分析用于诺卡氏菌形放线菌等类群放线菌的分类之中,使分类学的内容从表观水平深入到细胞水平<sup>[24-28]</sup>。这些方法的建立及应用,代表了我国原核微生物化学分类时期。1987年,四川抗生素研究所胡润茂等在 IJSB 上发表了完全由中国学者在国内进行研究,并第一个得到国际承认的放线菌新种天蓝色糖单孢菌(*Saccharomonospora azurea*)<sup>[29]</sup>;次年,他们又发表了深蓝色糖单孢菌(*Saccharomonospora cyanea*)新种<sup>[30]</sup>。

1980年代末至1990年代初期,中国科学院微生物研究所的放线菌分类组重点攻克了 RNA 和 DNA 序列分析技术,建立了将形态、化学分

类指征及分子分类技术相结合的放线菌分类研究体系,对云南地区不同环境下的诺卡氏菌形放线菌、游动放线菌、马杜拉放线菌、嗜盐碱放线菌及共生固氮弗兰克氏菌进行了分类研究。放线菌研究在这个阶段成果显著:(1) 完成了弗兰克氏菌 DNA-DNA 杂交实验,获得了弗兰克氏菌新基因种<sup>[31]</sup>、拟诺卡氏菌属及无枝酸菌属及其相关菌株的限制性酶切片长度多态型性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)数据<sup>[32]</sup>;(2) 掌握了 23S rRNA 序列分析技术,并依据 23S rRNA 5'末端序列区分析链霉菌属、小单孢菌属、无枝酸菌属及糖单孢菌属不同属的种。这种用形态、化学分类指征与 23S rRNA 序列分析相结合分属种的做法,当时在国内微生物分类学中尚属首次报道<sup>[33-34]</sup>;(3) 依据 16S-23S rRNA 间隔区大小与序列区分“种”,发现了伊拉克放线多孢菌(*Actinopolyspora iraqiensis*)<sup>[35]</sup>与嗜盐拟诺卡氏菌(*Nocardiopsis halophila*)<sup>[36]</sup>两个新种。这些新种均被收录入《伯杰氏系统细菌学手册》第二版中;(4) 用 16S-23S rRNA 间隔区鉴定弗兰克氏菌,为国际弗兰克氏菌定种难题的解决提供了新思路<sup>[37]</sup>。20 世纪 80 年代中期,北京农业大学(现中国农业大学)陈文新院士在国内率先开展了根瘤菌分类研究,1988 年,该课题组通过对快生大豆根瘤菌进行数值分类建立了中华根瘤菌属(*Sinorhizobium* gen. nov.),将原费氏根瘤菌(*Rhizobium fredii*)再分类为费氏中华根瘤菌(*Sinorhizobium fredii*),并描述了新疆中华根瘤菌新种(*Sinorhizobium xinjiangensis* sp. nov.)<sup>[38]</sup>;1995 年,根据系统发育分析证据将椰毒假单胞菌(*Pseudomonas cocovenenans*)转入伯克霍尔德氏菌属(*Burkholderia*),作为椰毒伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia cocovenenans*)新组合<sup>[39]</sup>。

甘油二醚是区分细菌和古菌的重要化学分类指标。正是依据这一古菌特有的细胞膜脂组分,

我国学者发现先期分离鉴定的嗜热嗜酸硫球菌(*Sulfosphaerellus thermoacidophilum*)拥有古菌的特征<sup>[40-41]</sup>。同样是根据这一重要指标,王大珍描述了大柴旦盐杆菌(*Halobacterium dachaidanensis*)和塘沽盐杆菌(*Halobacterium tangguensis*) 2 个嗜盐古菌新种<sup>[42]</sup>,周培瑾描述了产碱嗜盐杆菌(*Halobacterium haloalcaligenum*)等古菌新种<sup>[43]</sup>。这些研究成果开创了我国学者研究古菌的先河,为我国后续开展古菌分类学研究奠定了基础。

1990 年阮继生、刘志恒、梁丽糯、杨德成主编的《放线菌研究及应用》出版。1992 年阎逊初编著的《放线菌的分类与鉴定》出版。1995 年,姜成林、徐丽华与许宗雄合著的《放线菌分类学》出版发行。其中,《放线菌的分类与鉴定》是当时国内外有关放线菌分类研究成果的总结性专著,书中对当时发表的 60 多属和近 2 000 种进行了归纳整理和分类描述<sup>[44]</sup>。《乳酸菌——生物学基础及应用》<sup>[45]</sup>和《乳酸细菌分类鉴定及实验方法》<sup>[46]</sup>较全面介绍乳酸细菌分类、生理、生态、遗传和应用,对当时最新建立的新属、新种进行了描述。

在此期间,陈文新等先后于 1991 年、1995 年发表了关于华癸根瘤菌(*Rhizobium huakuii*)和天山根瘤菌(*Rhizobium tianshanense*)新物种的研究结果(表 1)。

这一时期,随着研究水平提升,我国学者开始在国际机构中有了任职。例如,中国科学院微生物研究所宋大康在 20 世纪 80-90 年代担任世界微生物菌种保藏联盟执行理事、联合国教科文组织和联合国环境署全球微生物资源中心网络北京中心主任、联合国教科文组织东南亚地区微生物和生物技术网络协调委员;宋大康、阎逊初、阮继生等学者在 1980 年代开始在国际相关学术机构任职(表 2),极大地促进了我国微生物分类学的国际合作。

表 1 我国学者于 2000 年以前在 IJSB 上发表学术研究论文情况

Table 1 Academic research papers published by Chinese scholars on IJSB before 2000

研究类群	第一作者	第一单位	论文收录信息
细菌	陈文新(Wenxin Chen)	北京农业大学	IJSB, 1988, 38(4): 392–397
细菌	陈文新(Wenxin Chen)	北京农业大学	IJSB, 1991, 41: 275–280
细菌	陈文新(Wenxin Chen)	北京农业大学	IJSB, 1995, 45: 153–159
细菌	赵乃新(Naixin Zhao)	北京农业大学	IJSB, 1995, 45: 600–603
细菌	陈文新(Wenxin Chen)	北京农业大学	IJSB, 1997, 47: 870–873
细菌	谭志远(Zhi-Yuan Tan)	中国农业大学	IJSB, 1997, 47: 874–879
细菌	谭志远(Zhi-Yuan Tan)	中国农业大学	IJSB, 1999, 49: 1 457–1 469
细菌	刘洪灿(Hongcan Liu)	中国科学院微生物研究所	IJSB, 2000, 50: 715–719
古菌	徐毅(Yi Xu)	中国科学院微生物研究所	IJSB, 1999, 49: 261–266
古菌	辛化伟(Huawei Xin)	中国科学院微生物研究所	IJSEM, 2000, 50: 1 297–1 303
放线菌	胡润茂(Runmao Hu)	四川抗生素工业研究所	IJSB, 1987, 37: 60–61
放线菌	胡润茂(Runmao Hu)	四川抗生素工业研究所	IJSB, 1988, 38: 444–446
放线菌	姜成林(Chenglin Jiang)	云南大学	IJSB, 1991, 41: 526–528
放线菌	胡润茂(Runmao Hu)	四川抗生素工业研究所	IJSB, 1993, 43: 468–470
放线菌	周志红(Zhihong Zhou)	中国科学院微生物研究所	IJSB, 1998, 48: 53–58
放线菌	徐丽华(Lihua Xu)	云南大学	IJSB, 1998, 48: 1 089–1 093
放线菌	金湘(Xiang Jin)	云南大学	IJSB, 1998, 48: 1 095–1 099
放线菌	徐丽华(Lihua Xu)	云南大学	IJSB, 1999, 49: 881–886

表 2 中国微生物分类研究工作者在国际原核微生物分类学相关学术组织任职情况

Table 2 Position of Chinese microbiological taxonomists in international academic organizations related to prokaryotic microbiology

姓名	学术组织名称	职务	任职起止时间
宋大康	世界微生物菌种保藏联盟	执行理事	1980 年代–1990 年代
	联合国教科文组织和联合国环境署全球微生物资源中心网络	北京中心主任	1980 年代–1990 年代
	联合国教科文组织东南亚地区微生物和生物技术网络协调委员会	委员	1980 年代–1990 年代
阎逊初	联合国教科文组织微生物专业小组	成员	1980 年代–1990 年代
	联合国国际细胞研究组织	成员	1980 年代–1990 年代
阮继生	国际细菌分类委员会放线菌/弗兰克氏分类委员会	委员	1982 年–1990 年代
陈文新	国际细菌分类委员会根瘤菌/土壤杆菌分类委员会	委员	1996 年–2020 年

### 3 多相分类发展时期(20 世纪 90 年代中期至今)

#### 3.1 全面与国际接轨阶段

20 世纪 90 年代后期,我国原核微生物分类各个领域开始与国际接轨采用多相分类技术手

段,并注重将研究成果在国际权威刊物上发表。这一时期,分子生物学和生物信息学的应用,提高了原核微生物学分类学的研究水平。1991 年,云南大学姜成林等在 IJSB 上发表了完全由中国学者在国内进行的研究,并第一个合格化发表的放线菌新属——双孢放线菌属(*Actinobispora*)<sup>[47]</sup>。

1993年四川抗生素工业研究所的胡润茂等发表了放线菌新属——游动四孢菌属(*Planotetraspora*)<sup>[48]</sup>。1998年,周志红和刘志恒等发表棘孢丝糖多孢菌(*Saccharopolyspora spinosporotrichia*)新种<sup>[49]</sup>;1999年,姜成林等先后发表了双孢放线菌属(*Actinobispora*) 3个新种、糖单孢菌属(*Saccharomonospora*) 1个新种以及链霉菌属(*Streptomyces*) 1个新种相关文章<sup>[50]</sup>;1997年,陈文新院士等发表海南根瘤菌(*Rhizobium hainanense*)新种及天山中慢生根瘤菌(*Mesorhizobium tianshanense*)与相关根瘤菌的系统发育和遗传关系研究成果<sup>[51]</sup>。1999年中科院微生物所周培瑾课题组基于分离自西藏班戈湖的菌株 A33 和 GA33 建立了盐碱红菌属(*Natronorubrum*)并描述了班戈盐碱红菌(*Natronorubrum bangense*)和西藏盐碱红菌(*Natronorubrum tibetense*)<sup>[52]</sup>,这是我国研究者首次在国际微生物分类学权威期刊上发表嗜盐古菌新分类单元。2000年,该团队又描述了来自艾丁湖的古菌新种——多形钠线菌(*Natrinema versiforme*)和来自南极样品的一个嗜冷细菌新种——南极微球菌(*Micrococcus antarcticus*)<sup>[53]</sup>。上述研究成果均发表在国际原核微生物分类学权威期刊 IJSB 上。至此,我国放线菌、细菌和古菌分类全部登上国际舞台(表 1)。该时期,阮继生和陈文新院士于 1996 年受邀担任国际细菌分类学委员会委员。

### 3.2 迅速发展、迎头赶上、跨越赶超阶段

进入新千年 2000 年, *International Journal of Systematic Bacteriology* (IJSB) 更名为 *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* (IJSEM)。我国原核微生物分类学研究迎来了百花齐放的时代,专业人才队伍力量日渐强大,技术、方法推陈出新。

随着我国国力日趋强大,微生物分类学研究受到重视,国家层面的一系列相关举措和国家发展的需求牵引,进一步助推微生物分类学的发展,我国原核微生物分类学赢得了千载难逢的发展机遇。这一时期我国在分类方法方面与国际同行差距迅速缩小,由跟跑到并跑,并在新物种发现等领域逐渐领先全球,发现的原核微生物、尤其是放线菌和古菌新分类单元的数量迅速增加。2003年,我国机构在 IJSEM 上发表论文 17 篇,排名全球第六,一年在 IJSEM 发表的论文数量仅比 2000 年及以前在 IJSB 及 IJSEM 发表的论文数量总和少 1 篇;2003–2012 年 10 年间,在国际公认的分类学最权威期刊 IJSEM 杂志上发表的放线菌新物种 256 个,占全世界发表新物种数量的 1/4 强。从 2009 年我国机构在 IJSEM 上年发表的论文数量首次达到全球各国第一位起,此顶桂冠从未旁落。根据 LPSN 统计,2010–2022 年间,我国学者合格化发表的新分类单元数量稳居世界第一(图 1),我国在原核微生物分类上的整体优势明显。截至 2022 年底,我国学者先后描述了 199 个古菌新种,占现有古菌物种(640 个种)的 31% (LPSN, <https://lpsn.dsmz.de>)。在此期间,以李文均、杜宗军、崔恒林、许学伟等为代表的一代具有较强国际影响的中青年微生物分类学家迅速成长起来,并在国际学术组织、国际学术期刊中担任职务(表 3),李文均和老一辈放线菌分类学家阮继生、刘志恒先后斩获国际原核微生物分类学领域的斯克尔曼奖和伯杰氏奖章(表 4)。由于在微生物分类学研究的成就,陈文新、陶天申、刘志恒、黄英、陈文峰和李文均、崔晓龙、唐蜀昆、职晓阳等受邀请参加撰写《伯杰氏系统细菌学手册》(第二版)中的相关章节。

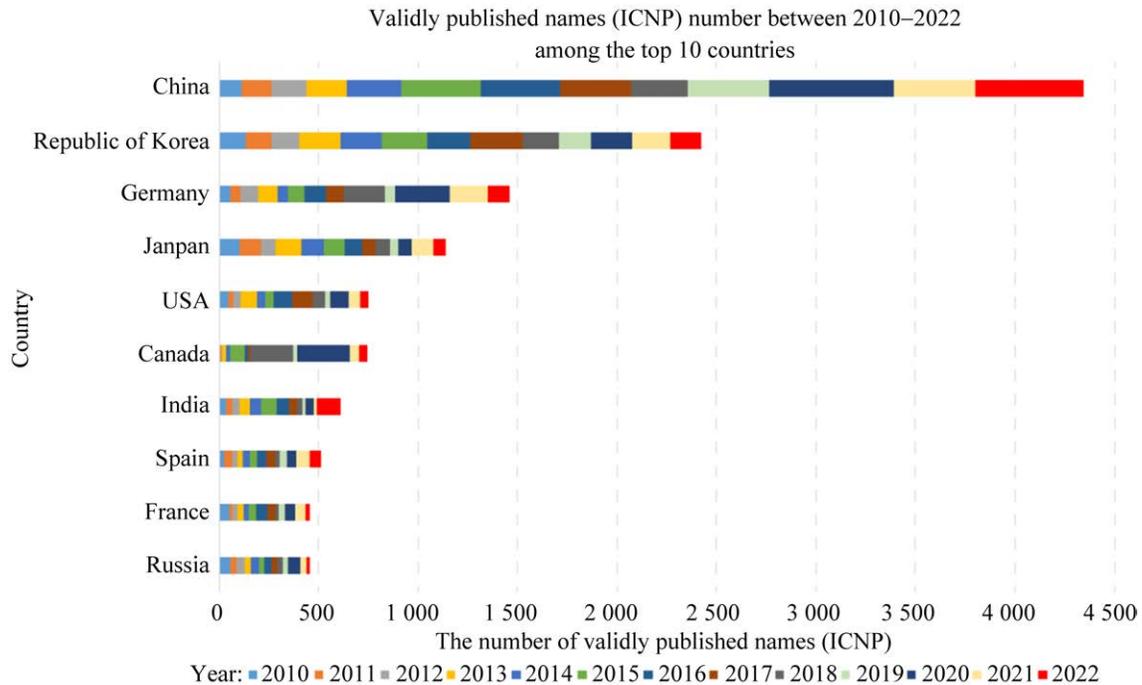


图 1 2010–2022 年世界主要国家发表的原核微生物新分类单元数量排名

Figure 1 Ranking of new taxonomic units of prokaryotic microorganisms published by major countries in the world from 2010 to 2022.

表 3 21 世纪以来中国微生物分类研究工作者在国际原核微生物分类学相关学术组织及学术期刊任职情况  
Table 3 Positions of Chinese microbiological taxonomists in international academic organizations and journals related to taxonomy of prokaryotic microorganisms since the 21st century

姓名	学术组织/学术期刊名称	职务	期限
马俊才	世界微生物菌种保藏联合会	国际执委	2004 年至今
	世界微生物数据中心	主任	2010 年至今
许学伟	国际原核微生物系统学委员会盐单胞菌分类分委会	委员	2016 年 5 月至今
崔恒林	国际原核微生物系统学委员会嗜盐古菌分类分委会	委员, 副秘书长	2016 年 5 月至今
黄英	国际原核微生物系统学委员会链霉菌分类分委会	委员	2008 年 5 月至今
韦革宏	国际原核微生物系统学委员会根瘤菌与土壤杆菌分类分委会	委员	2008 年 12 月至今
田长富	国际原核微生物系统学委员会根瘤菌与土壤杆菌分类分委会	委员	2016 年 1 月至今
李文均	国际原核微生物系统学委员会微球菌分类分委会	委员	2008 年 10 月至今
	伯杰氏国际系统微生物学会	委员及秘书长	2018 年 4 月至今
	国际原核微生物系统学委员会	国际执委	2017 年 7 月–2020 年 12 月
	国际原核微生物系统学委员会	国际委员	2021 年 1 月至今
许学伟	International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology	副主编	2013 年 10 月至今
	Frontiers in Marine Science	副主编	2014 年 2 月至今
吴月红	International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology	副主编	2019 年 6 月至今
李文均	International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology	副主编	2020 年 5 月至今
	Antonie van Leeuwenhoek	副主编	2020 年 10 月至今
	Microbiome	副主编	2022 年 3 月至今
	Environmental Microbiome	副主编	2022 年 3 月至今
	Archives of Microbiology	副主编	2022 年 10 月至今
	Syst Appl Microbiol	编委	2023 年 1 月至今
	张玉琴	International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology	副主编
张玉琴	Frontiers in Microbiology	副主编	2022 年 10 月至今

表 4 21 世纪以来中国微生物分类研究工作者在国际原核微生物分类学相关领域获奖情况

Table 4 Awards of Chinese microbiological taxonomists in relevant fields of international prokaryotic microbiology since the 21st century

获奖人及所属机构	所获奖项	获奖时间	获奖事由	颁奖地点、会议	颁奖人及职务
李文均, 云南大学	斯克尔曼奖	2007 年 10 月	表彰他在微生物分类学、尤其是在极端环境下的放线菌系统学方面的突出成就	德国 Goslar 市, 第十一届世界培养物保藏联盟大会	WFCC 主席 D. Smith 博士
阮继生教授、刘志恒教授, 中国科学院微生物研究所	伯杰氏奖章	2011 年 5 月	奖励他们对微生物系统学的卓越贡献	中国北京, 伯杰氏国际微生物系统学学会(BISMis)成立大会闭幕式上	伯杰氏基金会主席 Michael Goodfellow 教授

## 4 项目和平台建设

从上述历史可以看出近 30 年是我国原核微生物分类走上国际舞台、迅速发展的关键时期, 其中, 这和国家在项目 and 平台建设方面给予该学科的大力扶持和支持是密不可分的。

### 4.1 项目驱动的学科发展和分类学人才培养

20 世纪 80 年代中后期, 多个科研院所和高校开展了多种环境下特色微生物资源研究, 助力推进了原核微生物分类学的发展。1990 年 4 月论证通过的国家自然科学基金委微生物学科第一个重大项目——“云南放线菌生态分布及其资源前期开发”, 则是我国对一个省的微生物资源进行大规模研究与开发的第一个, 也是迄今为止唯一的重大计划, 是我国放线菌资源研究历史上的一个重要里程碑。云南大学的姜成林、徐丽华等分别开展了嗜热、嗜酸、嗜冷和嗜盐碱等极端环境放线菌分类学研究; 河北大学的宋尚直、张利平等分别开展的嗜盐碱放线菌、弗兰克氏菌以及链孢囊放线菌分类研究; 四川抗生素研究所胡润茂等开展了糖单孢菌、游动放线菌等稀有放线菌的分类研究; 福建微生物研究所程元荣等开展了小单孢菌资源及分类研究; 中国科学院沈阳应用生态研究所在弗兰克氏菌的多样性及分类研究方面均取得较好的进展。在老一辈分类学家

的培养下, 经过多年的积累沉淀, 2000 年之后, 我国原核微生物分类人才迅速成长, 以李文均、许学伟等为代表的一代中青年原核微生物分类学者逐步走上国际舞台, 相关内容已经在 3.2 节论述, 并将在本文第 5、6 节结合各团队工作进一步论述。

### 4.2 国家菌种资源库(国家微生物资源平台)的建设与运行

根据《国家中长期科学和技术发展规划》和《国家科技基础条件平台建设纲要(2004–2010)》, 国家科技基础条件平台建设于 2003 年全面启动。国家微生物资源平台建设分别以中国农业、医学、药用、工业、兽医、普通、林业、典型培养物和海洋 9 个国家专业微生物菌种管理保藏中心为核心单位, 覆盖全国 24 个省市, 在不同领域内组织资源优势单位 103 家进行资源的标准制定, 开展微生物资源的整理整合。国家微生物资源平台于 2011 年 11 月由科技部、财政部认定通过, 是首批认定的 23 个国家科技基础条件平台之一, 成为保证国家微生物资源库藏安全的重要载体。2019 年, 科技部、财政部正式发布科技资源共享服务平台优化调整名单, 国家微生物资源平台优化调整为国家菌种资源库(National Microbial Resource Center, NMRC)。

国家微生物资源共享服务平台以 9 个国家

级菌种保藏管理中心为核心,通过平台门户网站(<http://www.nimr.org.cn/>)以及 9 个国家级菌保中心各自的门户网站开展对外共享服务(表 5)。截至 2019 年底,平台库藏资源总量达 259 333 株,备份 350 余万份,分属于 2 484 属,13 373 种。其中对外可共享量达 160 200 株,占国内可共享菌种总量的 80%以上。

2009–2022 年期间,以国家微生物资源共享服务平台的运行服务为核心,先后在北京、大庆、兰州等地举办了 13 届学术研讨会,为我国从事原核微生物分类研究工作者提供了专业学术交流平台,推动了原核微生物分类研究工作的进程。

#### 4.3 WDCM 落户北京及 WDCM 发起的 GCM2.0 万种模式微生物基因组测序计划

随着我国微生物分类学国际影响力日益扩大,2010 年,世界微生物数据中心(World

Microbial Data Center, WDCM)落户中国科学院微生物研究所,这是我国生命科学领域的第一个世界数据中心。世界微生物数据中心由世界菌种保藏联盟在 20 世纪 60 年代建立,是全球微生物领域最重要的实物资源数据平台。中国第一次作为世界微生物数据中心的主持单位,引领世界微生物资源的信息化发展,是国际社会对我国的充分信任。现代生物科技的迅速发展使微生物及其基因资源数据正呈现爆炸性增长。海量数据的整理整合和开放共享对于微生物资源的研究和利用至关重要。

中科院微生物研究所以 WDCM 为平台,通过倡导全球微生物菌种保藏目录(Global Catalogue of Microorganisms, GCM)旨在为分散于全球各个保藏中心和科学家手中宝贵的微生物资源提供一个全球统一的数据仓库,并以统一数据门户的形式,对全世界科技界和产业界提供

表 5 国家微生物资源共享服务平台及其 9 家可对外共享的资源保藏机构门户网站

Table 5 National microbiological resource sharing service platform and its portal websites of 9 resource preservation institutions that can be shared externally

机构名称	依托单位	库藏资源量(株)	可共享量(株)	共享服务网站信息
国家微生物资源共享服务平台	中国农科院农业资源与农业区划研究所	259 333	160 200	<a href="http://www.nimr.org.cn/">http://www.nimr.org.cn/</a>
中国农业微生物菌种保藏管理中心(ACCC)	中国农科院农业资源与农业区划研究所	18 495	18 041	<a href="http://www.accc.org.cn/">http://www.accc.org.cn/</a>
中国医学细菌保藏管理中心(CMCC)	中国食品药品检定研究院	11 113	9 287	<a href="http://www.cmccb.org.cn/">http://www.cmccb.org.cn/</a>
中国药学微生物菌种保藏管理中心(CPCC)	中国医科院医药生物技术研究所	54 477	10 486	<a href="http://www.cpcc.ac.cn/">http://www.cpcc.ac.cn/</a>
中国工业微生物菌种保藏管理中心(CICC)	中国食品发酵工业研究院有限公司	12 757	12 757	<a href="http://www.china-cicc.org/">http://www.china-cicc.org/</a>
中国兽医微生物菌种保藏管理中心(CVCC)	中国兽医药品监察所	8 346	8 346	<a href="http://www.cvcc.org.cn/">http://www.cvcc.org.cn/</a>
中国普通微生物菌种保藏管理中心(CGMCC)	中国科学院微生物研究所	68 400	24 055	<a href="http://www.cgmcc.net/">http://www.cgmcc.net/</a>
中国林业微生物菌种保藏管理中心(CFCC)	中国林科院森林生态环境与保护研究所	19 582	19 007	<a href="http://www.cfcc-caf.org.cn/">http://www.cfcc-caf.org.cn/</a>
中国典型培养物保藏管理中心(CCTCC)	武汉大学	38 642	30 700	<a href="http://www.cctcc.org/">http://www.cctcc.org/</a>
中国海洋微生物菌种保藏管理中心(MCCC)	国家海洋局第三海洋研究所	27 521	27 521	<a href="http://www.mccc.org.cn/">http://www.mccc.org.cn/</a>

微生物菌种资源的信息服务。目前已经有来自美国、法国、德国和荷兰等 50 个国家和地区的 133 个微生物资源保藏机构正式参加这一计划。

2017 年, WDCM 和中国科学院微生物研究所牵头, 并联合 12 个国家的微生物资源保藏中心发起 GCM2.0 项目, 计划建立覆盖超过 20 个国家的 30 个主要保藏中心的微生物资源基因组测序和功能挖掘合作网络, 预计完成超过 10 000 株的微生物模式菌株基因组测序。

2019 年 3 月 5 日, WDCM 与《国际系统与进化微生物学杂志》(IJSEM)和《伯杰氏系统细菌学手册》(Bergey's Manual of Systematic Bacteriology)的管理机构伯杰氏手册基金会(Bergey's Manual Trust)在中国科学院微生物研究所正式签署合作协议。WDCM 将在全球微生物模式菌株基因组测序计划(GCM2.0)的框架内与 IJSEM 和伯杰氏手册基金会开展密切合作。

在实现国家各项规划项目中, 原核微生物分类学方法体系得以完善, 研究成果斐然。除了普通细菌和放线菌之外, 长期以来, 粘细菌的研究受限于菌株的纯化和培养。21 世纪以来, 山东大学李越中课题组经过不懈努力, 建立起了我国目前最大的粘细菌资源菌库, 创立粘细菌研究的基础和技术平台, 对粘细菌资源进行了系统的研究。

## 5 分类体系和方法研究

微生物分类学研究的终极目标是建立一个反映微生物进化的自然分类系统, 而科学合理的分类方法是实现这一目标的重要保障。我国原核微生物分类工作者在始终不忘初心, 在向着这一目标努力。

### 5.1 六界系统的提出

早在以经典的形态和生理生化特征为主的学习模仿阶段, 著名的细菌分类学家王大耜先生

就在 1977 年出版的《细菌分类基础》中在魏特克五界系统之下增加了病毒界, 建立了六界系统, 这一观点曾广泛传播, 为众多研究者所接受, 并写入多部高校《微生物学》教材之中<sup>[6]</sup>。

### 5.2 分类研究方法的整理与系统化

2001 年, 东秀珠等在《一般细菌常用鉴定方法》(1978)一书的基础上编写的《常见细菌鉴定手册》汇集了细菌分类研究的基本方法。2007 年, 徐丽华、李文均、刘志恒、姜成林等组织国内的相关同行出版了《放线菌系统学——原理、方法及实践》一书, 根据作者和国际同行的最新研究成果, 以分子系统学为重点, 全面论述现代放线菌系统分类学的发展简史、基本原理、分类系统, 介绍目、科、属和每个属有效发表的种及其原始文献; 并根据作者长期从事放线菌分类研究和教学所取得的新进展和新经验, 结合我国的国情, 详细论述放线菌分类程序和实验方法。另外, 他们还还对放线菌分类学存在的问题及值得研究的问题进行了探讨。2011 年, 由中国科学院微生物研究所阮继生、黄英作为主编出版的《放线菌快速鉴定与系统分类》一书, 对稀有放线菌进行属的识别, DNA 探针快速鉴定属, 放线菌分类研究入门与 DNA 多位点序列、极端放线菌、植物内生放线菌与海洋放线菌资源的分布与分离进行了介绍, 对目前国际放线菌系统分类的新成果, 科、属、种均有详细介绍。

### 5.3 分类方法与技术创新

20 世纪 90 年代末, 依据 16S rRNA 序列分析重新定义了原核微生物分类系统。据此, 在 2001–2012 年间出版的《伯杰氏系统细菌学手册》(Bergey's Manual of Systematic Bacteriology)第二版中, 原核微生物分类从传统的基于表型的分类过渡到基于 16S rRNA 的系统进化分析的多相分类学框架。但是, 由于 16S rRNA 基因的高序列保守性, 多相分类进行属级以上分类单元的

层级分类中发挥着重要的指示性作用,而种和亚种水平的划分常常指示性不足。

全基因组包含了生物全部的遗传信息,其内涵远远丰富于 16S rRNA 序列,所以分析全基因组数据能够更加准确与细致地研究物种的演化与分类。2003 年,郝柏林院士所带领的团队,提出了基于全基因组的亲缘关系与分类研究方法——组分矢量构树法(CVTree),目前已更新至 CVTree3<sup>[54]</sup>。2001 年,我国独立完成了第一个古菌 腾冲热厌氧杆菌 (*Thermoanaerobacter tengcongensis*)基因组序列测定,标志着古菌资源发掘与分类学研究进入了快车道。

2008 年,黄英课题组率先将多基因位点序列分析法(multilocus sequence analysis, MLSA)成功用于链霉菌属灰色链霉菌进化分支的分类,将 6 个编码蛋白质的管家基因(*atpD*, *gyrB*, *recA*, *rpoB*, *trpB* 和 16S rRNA)串联用于链霉菌属的分类学研究,进一步完善了链霉菌属的系统分类研究体系,避免单独使用 16S rRNA 基因反映细菌菌株间的亲缘关系可能会导致的偏差和误导<sup>[55]</sup>;云南大学唐蜀昆等又先后发展了细胞壁氨基酸、糖组分定量分析方法、细胞膜复杂醌组分的定量检测 APPI-LC-MS 新方法,使得多相分类中化学特征的描述进入精确定量时代<sup>[56-57]</sup>。

#### 5.4 放线菌纲分类系统的建立和更新修订

放线菌是革兰氏阳性、高(G+C)的细菌,因其产抗生素及广泛的生物活性一直受到人们的注重,放线菌也一直是国际原核微生物分类领域研究最活跃的类群之一,其分类系统也不断被修改与完善。2009 年,职晓阳等根据 2 600 多条放线菌 16S rRNA 基因序列特征性核苷酸数据,通过全面的系统发育分析(包括基因组多基因序列分析),提出了放线菌纲(*Actinobacteria*)各高级分类单元系统进化的新思路,并对各高级分类单元进行了较为全面的描述;对一些尚未能明确分类

地位或者经分析后发现有问题类群进行了重新定位和修订,建议了 2 个新亚目、4 个新科<sup>[58]</sup>。该研究论文累计被引已达 620 次,连续多年位居 WOS 高被引论文,研究成果被《伯杰氏系统细菌学手册》第二版第 5 卷——放线菌卷作为分类路线图所采用。

随着微生物基因组测序的普及化,以基因组信息为主要判定指标的原核微生物分类学提速发展,微生物分类已经进入了组学时代。自 2018 年 1 月开始,IJSEM 要求新种的发布需要提供基因组测序数据。这一规则下,以 16S rRNA 基因序列为提示、结合全基因组核苷酸一致性比较以及发育分析为区分原核微生物物种依据的多相分类流程已成为公认的原核微生物分类研究程序。在此背景下,2020 年,李文均教授团队根据 16S rRNA 基因系统发育分析和系统发育基因组分析结果对放线菌门高等级分类进行了更新,将放线菌门 425 个合格化描述的属分为 6 个纲。46 个目和 79 个科,其中包括 16 个新目和 10 个新科,并将放线菌纲的拉丁文由原来的 *Actinobacteria* 修订为合乎 ICNP 2019 Rule 8 命名法规的 *Actinomycetia*,模式属为放线菌属(*Actinomyces*)<sup>[59]</sup>。

## 6 原核微生物分类面临的新问题与机遇

### 6.1 未培养微生物分类

借助单扩增基因组(single amplification of the genome, SAGs)和宏基因组组装基因组(metagenomic assembly genome, MAGs)技术,未培养微生物分类学已经成为国际上新的研究热点,未培养古菌和细菌发现数量激增。我国学者在相关领域也取得了令人瞩目的成绩,李猛课题组拓展了人们对 Asgard 古菌的认知,描述了 6 个门,包括较为原始的悟空古菌门(*Ca.*

*Wukongarchaeota*)<sup>[49]</sup>; 肖湘和王凤平团队先后建立了哪吒古菌门(*Ca. Nezharchaeota*)和女娲古菌目(*Ca. Nuwarchaeales*)<sup>[50-51]</sup>; 李文均团队建立了属于纳米嗜盐古菌门(*Ca. Nanohaloarchaeota*)的一个新目 *Ca. Nucleotidisoterales*<sup>[52]</sup>; 向华课题组建立了 *Ca. Nanoanaerosalinaceae* 和 *Ca. Nanohalalkaliarchaeaceae*<sup>[53]</sup>, 这是我国学者在免培养古菌分类学研究领域的重大突破。

2015 年在线公布的 2008 年修订版《国际原核微生物命名法规》(ICNP)综合考虑近年未培养微生物研究的巨大进展, 增列了附录 11 暂定状态(Appendix 11. The Provisional Status Candidatus), 并于 2019 年 1 月以专刊形式出版。但是, 很多科学家认为由于 ICNP 只承认培养物为“模式材料”(type material), 从而阻止了未培养微生物的命名。

## 6.2 关于门等级命名法规的执行及其导向

2015 年, 国际原核微生物系统学委员会(International Committee on Systematics of Prokaryotes, ICSP)在官方期刊 IJSEM 上发表论文, 提议将“门”纳入原核微生物的命名法规中, 并建立一个新系统。几经修改, 2021 年 2 月, 改名问题被提交给委员会投票, 最终以 19:2 获得通过。2021 年 2 月, ICSP 投票决定在将来的 ICNP 中对 rules 5b、8、15 和 22 进行修订, 加入门等级的命名规则, 并正式在 IJSEM 上合格化了 42 个基于属模式的门的名称及正式描述<sup>[60]</sup>。这是原核生物改名的重大尝试, 这一变化正标志着科学家们对微生物的理解不断进步。经过梳理不难发现, 这次命名规则的变化和 42 个门名称的正式确立实际上是顺应基因组分类潮流的必然结果, 传统的微生物分类标准已经过时, 原核微生物分类学的未来道路漫漫。

## 7 展望

回顾原核微生物分类学研究发展历史, 在国

际微生物分类发展的大事件中, 我国从 1980 年代之前的跟跑到 2000 年以后的并跑乃至领跑, 我国微生物学家们在分类学方面取得了许多突破性进展, 为我国的微生物学科建立了良好的基础。他们在该领域内开展了大量的研究, 提出了许多新的分类学方法, 发现了大量新物种, 并为原核微生物学研究和应用发展做出了重要贡献。

上述成绩的取得得益于在 2000 年之后的十余年里, 原核微生物分类学一直是国家自然科学基金的优先资助领域。但是, 随着原核微生物分类学逐渐被排除出国家自然科学基金的优先资助领域, 以及国内科研评价体系给分类学工作者带来的巨大压力, 纯粹的分类学研究已经没有生存空间。这是一个机遇与风险并存的时代, 原核微生物分类学要想赢得发展空间, 必须与资源、生态、医药等国家战略发展需求相结合。高通量测序、高性能计算等生物信息技术的快速发展使基因组测序成为可培养和未培养原核微生物分类学框架的基础, 组学时代及后组学时代多组学技术逐渐应用于原核微生物分类学研究。如果能将这些新技术广泛应用, 并将分类学研究与国家重大需求的紧密结合, 把握好机会, 我国原核微生物分类学研究必将二次腾飞, 取得更大成绩。

## 参考文献

- [1] 李文均. 微生物学前沿[M]. 北京: 化学工业出版社, 2022.  
LI WJ. *Frontiers in Microbiology*[M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2022 (in Chinese).
- [2] MÜLLER OF. *Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusoriorum, helminthicorum, et testaceorum, non marinorum, succincta historia*[M]. Havniæ Et Lipsiæ, 1773, Vol. 1, Pars Ima: 1-136.
- [3] ORLA-JENSEN S. *Die Hauptlinien des natürlichen bakterien-systems*[M]. *Centralblatt für Bakteriologie, Section 2*, XXII. 1909, 305-346.
- [4] WAKSMAN SA. *The Actinomycetes: A summary of current knowledge*[M]. New York: The Ronald, 1967.

- [5] 青宁生. 我国放线菌研究的奠基人: 阎逊初[J]. 微生物学报, 2012, 52(10): 1309-1310.  
QING NS. Yan xunchu, the founder of *Actinomyces* research in China[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2012, 52(10): 1309-1310 (in Chinese).
- [6] 刘志恒, 阮继生, 宋幼新. 阎逊初传略//中国科学技术协会. 中国科技技术专家传略, 理学篇, 生物学卷 I[M]. 石家庄: 河北教育出版社, 1996.  
LIU ZH, RUAN JS, SONG YX. Yan Xunchu's Brief Introduction//CHINA ASSOCIATION FOR SCIENCE AND TECHNOLOGY. Introduction of Chinese Science and Technology Experts, Science, Biology Volume I[M]. Shijiazhuang: Hebei Education Press, 1996 (in Chinese).
- [7] 阮继生, 蒋宁寿. 电子显微镜下放细菌孢子的初步研究[J]. 微生物学报, 1964, 10(1): 72-83.  
RUAN JS, JIANG NS. ПЕРВНАЧЛЬНОЕ ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СПОР АКТИНОМЦЕТОВ[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1964, 10(1): 72-83 (in Chinese).
- [8] 克拉西里尼科夫(Н.А.Красильников)著, 阎逊初译. 细菌和放线菌的鉴定: 放腺菌目[M]. 北京: 科学出版社, 1957.  
КРАСЬЛЬНИКОВ НА ed, YAN XC. Identification of Bacteria and Actinomycetes (Order: Actinomycetales) [M]. Beijing: Science Press, 1957 (in Chinese).
- [9] 王大相. 细菌分类基础[M]. 北京: 科学出版社, 1977.  
WANG DS. Fundamentals of Bacterial Classification[M]. Beijing: Science Press, 1977 (in Chinese).
- [10] 中国科学院微生物研究所放线菌分类组. 链霉菌鉴定手册[M]. 北京: 科学出版社, 1975.  
ACTINOMYCETES TAXONOMIC GROUP, INSTITUTE OF MICROBIOLOGY, CHINESE ACADEMY OF SCIENCES. Handbook of *Streptomyces* Identification[M]. Beijing: Science Press, 1975 (in Chinese).
- [11] 阮继生. 放线菌分类基础[M]. 北京: 科学出版社, 1977.  
RUAN JS. Classification Basis of Actinomycetes[M]. Beijing: Science Press, 1977 (in Chinese).
- [12] COLWELL RR. Polyphasic taxonomy of the genus *Vibrio*: numerical taxonomy of *Vibrio cholerae*, *Vibrio parahaemolyticus*, and related *Vibrio* species[J]. *Journal of Bacteriology*, 1970, 104(1): 410-433.
- [13] STACKEBRANDT E, WOESE CR. Towards a phylogeny of the actinomycetes and related organisms[J]. *Current Microbiology*, 1981, 5(4): 197-202.
- [14] FOX GE, STACKEBRANDT E, HESPELL RB, GIBSON J, MANILOFF J, DYER TA, WOLFE RS, BALCH WE, TANNER RS, MAGRUM LJ, ZABLEN LB, BLAKEMORE R, GUPTA R, BONEN L, LEWIS BJ, STAHL DA, LUEHRSEN KR, CHEN KN, WOESE CR. The phylogeny of prokaryotes[J]. *Science*, 1980, 209(4455): 457-463.
- [15] LASSNING C, DORSCH M, WOLTERS J, SCHABER E, STACKEBRANDT E. Phylogenetic evidence for the relationship between the genera *Mobiluncus* and *Actinomyces*[J]. *FEMS Microbiology Letter*, 1989, 53(1-2): 17-21.
- [16] STACKEBRANDT E, LUDWIG W, SEEWALDT E, SCHLEIFER KH. Phylogeny of sporeforming members of the order actinomycetales[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1983, 33(2): 173-180.
- [17] WOESE CR, STACKEBRANDT E, MACKE TJ, FOX GE. A phylogenetic definition of the major eubacterial taxa[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 1985, 6(2): 143-151.
- [18] WILLIAMS ST, GOODFELLOW M, ALDERSON G, WELLINGTON EM, SNEATH PH, SACKIN MJ. Numerical classification of *Streptomyces* and related genera[J]. *Journal of General Microbiology*, 1983, 129(6): 1743-1813.
- [19] WOESE CR, KANDLER O, WHEELIS ML. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains archaea, bacteria, and eucarya[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1990, 87(12): 4576-4579.
- [20] 阎逊初, 姜朝瑞, 张亚美. 放线菌目的一个新属[J]. 微生物学报, 1983, 23(4): 289-291, 387.  
YAN XC, JIANG CR, ZHANG YM. A new genus of the order actinomycetales[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1983, 23(4): 289-291, 387 (in Chinese).
- [21] 张国伟, 邢桂香, 阎逊初. 链霉菌科分类的研究——III. 链霉菌科中的一个新属[J]. 微生物学报, 1984, 24(3): 189-194.  
ZHANG GW, XING GX, YAN XC. Studies on classification of *Streptomycetaceae* III, a new genus *Strptomycoides* in the *Streptomycetaceae*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1984, 24(3): 189-194 (in Chinese).

- [22] 刘志恒, 张亚美, 阎逊初. 放线菌目中的一个新属[J]. 微生物学报, 1984, 24(4): 295-298.  
LIU ZH, ZHANG YM, YAN XC. A new genus of the order actinomycetales[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1984, 24(4): 295-298 (in Chinese).
- [23] LECHEVALIER MP, PRAUSER H, LABEDA DP, RUAN JS. Two new genera of nocardioform actinomycetes: *Amycolata* gen. nov. and *Amycolatopsis* gen. nov.[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1986, 36(1): 29-37.
- [24] 刘志恒, 阮继生. 诺卡氏菌形放线菌与有关分类单位的枝菌酸和磷酸类脂分析[J]. 微生物学报, 1988, 28(3): 206-210.  
LIU ZH, RUAN JS. Mycolic acids and phospholipids analysis of nocardioform actinomycetes and related taxa[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1988, 28(3): 206-210 (in Chinese).
- [25] 庄玉辉, 张寅, 韩元华, 刘志恒, 阮继生. 抗酸分枝杆菌和相关菌全细胞枝菌酸甲基酯的薄层分析[J]. 微生物学报, 1989, 29(1): 15-19.  
ZHUANG YH, ZHANG Y, HAN YH, LIU ZH, RUAN JS. Thin-layer chromatography of mycolic acids methanolysates of whole-cell in mycobacterium and related bacteria[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1989, 29(1): 15-19 (in Chinese).
- [26] 吴诚华, 陆晓涛, 秦敏, 王杨声, 阮继生. 高效液相色谱(HPLC)用于微生物中醌的分析[J]. 微生物学通报, 1989, 16(3): 176-178.  
WU CH, LU XT, QIN M, WANG YS, RUAN JS. Analysis of quinone in microbes by high performance liquid chromatography (HPLC)[J]. *Microbiology*, 1989, 16(3): 176-178 (in Chinese).
- [27] 张利平, 宋尚直, 阮继生. 以形态、细胞壁和醌化学组份鉴别放线菌的属[J]. 微生物学报, 1990, 30(3): 177-181.  
ZHANG LP, SONG SZ, RUAN JS. Identification of different genera of actinomycetes by morphological characteristics, cellwall and menaquinone chemical composition[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1990, 30(3): 177-181 (in Chinese).
- [28] 刘志恒, 秦敏, 马俊才, 阮继生. 诺卡氏菌形放线菌的化学分类[J]. 微生物学报, 1990, 30(6): 464-470.  
LIU ZH, QIN M, MA JC, RUAN JS. Chemotaxonomic study on some strains of nocardioform-actinomycetes[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1990, 30(6): 464-470 (in Chinese).
- [29] HU RM. *Saccharomonospora azurea* sp. nov., a new species from soil[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1987, 37(1): 60-61.
- [30] HU R, CHENG L, WEI GZ. *Saccharomonospora cyanea* sp. nov.[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1988, 38(4): 444-446.
- [31] 石彦林, 阮继生, Jolanta Zakrzewska-Czerwinska, Marian Mordarski. 弗兰克氏菌的 G+C 含量和 DNA 杂交[J]. 微生物学报, 1992, 32(2): 133-136.  
SHI YL, RUAN JS, ZAKRZEWSKACZERWINSKA J, MORDARSKI M. DNA base composition and homology values in the classification of some frankia strains[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1992, 32(2): 133-136 (in Chinese).
- [32] LIU Z, RUAN J, ZAKRZEWSKA-CZERWINWKA J, MORDARSKI M. Analysis of DNA homology and rDNA restriction patterns of some species in the genus *Nocardioopsis*[J]. *Actinomycetes*, 1992, 3(3): 51-54.
- [33] RUAN JS, LANG Y, SHI Y, QU L, YU X. Chemical and molecular classification of *Saccharomonospora* strains[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1994, 44(4): 704-707.
- [34] 阮继生, 郎艳军, 石彦林, 屈良鹄. 不同放线菌属的化学与分子分类[J]. 微生物学报, 1994, 34(3): 241-244.  
RUAN JS, LANG YJ, SHI YL, QU LH. Chemical and molecular taxonomy of different genera of actinomycetes[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1994, 34(3): 241-244 (in Chinese).
- [35] RUAN JS, AL-TAI AM, ZHOU ZH, QU LH. *Actinopolyspora iraqiensis* sp. nov., a new halophilic actinomycete isolated from soil[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1994, 44(4): 759-763.
- [36] AL-TAI AM, RUAN JS. *Nocardioopsis halophila* sp. nov., a new halophilic actinomycete isolated from soil[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1994, 44(3): 474-478.
- [37] 周志宏, 阮继生, 刘志恒, 张亚美. 一种弗兰克氏菌分种新方法的探讨[J]. 微生物学报, 1996, 36(2): 155-157.  
ZHOU ZH, RUAN JS, LIU ZH, ZHANG YM. Study on a new method for frankia identification[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 1996, 36(2): 155-157 (in Chinese).
- [38] CHEN WX, YAN GH, LI JL. Numerical taxonomic study of fast-growing soybean rhizobia and a proposal that *Rhizobium fredii* be assigned to *Sinorhizobium* gen.

- nov[J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1988, 38(4): 392-397.
- [39] ZHAO N, QU C, WANG E, CHEN W. Phylogenetic evidence for the transfer of *Pseudomonas cocovenenans* (van Damme et al. 1960) to the genus *Burkholderia* as *Burkholderia cocovenenans* (van Damme et al. 1960) comb. nov.[J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1995, 45(3): 600-603.
- [40] 钟慧芳, 陈秀珠, 李雅芹, 蔡文六. 一个嗜热嗜酸细菌的新属: 硫球菌属[J]. 微生物学报, 1982, 22(1): 1-7, 107.  
ZHONG HF, CHEN XZ, LI YQ, CAI WL. A new genus of thermo-and acido-philic bacteria — *Sulfosphaerellus*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 1982, 22(1): 1-7, 107 (in Chinese).
- [41] 李雅芹, 徐毅, 蔡文六, 钟慧芳. 嗜酸热硫球菌的一些古细菌特征[J]. 微生物学报, 1988, 28(2): 109-114.  
LI YQ, XU Y, CAI WL, ZHONG HF. Archaeobacterial characteristics of *sulfosphaerellus thermoacidophilum*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 1988, 28(2): 109-114 (in Chinese).
- [42] 王大珍, 周培瑾, 田新玉, 马贵宏. 极端嗜盐菌新种的鉴定[J]. 微生物学报, 1984, 24(4): 304-309.  
WANG DZ, ZHOU PJ, TIAN XY, MA GH. Identification of new species of extreme halophilic bacteria[J]. Acta Microbiologica Sinica, 1984, 24(4): 304-309 (in Chinese).
- [43] 周培瑾, 田新玉, 马延和, 肖昌松, 王大珍. 一株产碱极端嗜盐杆菌[J]. 微生物学报, 1990, 30(1): 1-6.  
ZHOU PJ, TIAN XY, MA YH, XIAO CS, WANG DZ. An extreme haloalkaligenous bacterium[J]. Acta Microbiologica Sinica, 1990, 30(1): 1-6 (in Chinese).
- [44] 阎逊初. 放线菌的分类和鉴定[M]. 北京: 科学出版社, 1992.  
YAN XC. Classification and Identification of Actinomycetes[M]. Beijing: Science Press, 1992 (in Chinese).
- [45] 杨洁彬, 郭兴华, 张麓, 等. 乳酸菌: 生物学基础及应用[M]. 北京: 中国轻工业出版社, 1996.  
YANG JB, GUO XH, ZHANG C. Lactic Acid Bacteria: Biological Basis and Application[M]. Beijing: China Light Industry Press, 1996 (in Chinese).
- [46] 凌代文, 东秀珠. 乳酸细菌分类鉴定及实验方法[M]. 北京: 中国轻工业出版社, 1999.  
LING DW, DONG XZ. Classification, Identification and Experimental Methods of Lactic Acid Bacteria[M]. Beijing: China Light Industry Press, 1999 (in Chinese).
- [47] JIANG C, XU L, YANG YR, GUO GY, MA J, LIU Y. *Actinobispora*, a new genus of the order actinomycetales[J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1991, 41(4): 526-528.
- [48] HU R, WEI GZ, LI JY. A new genus of actinomycetes, *Planotetraspora* gen. nov.[J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1993, 43(3): 468-470.
- [49] LIU Y, MAKAROVA KS, HUANG WC, WOLF YI, NIKOLSKAYA AN, ZHANG XX, CAI MW, ZHANG CJ, XU W, LUO ZH, CHENG L, KOONIN EV, LI M. Expanded diversity of Asgard archaea and their relationships with eukaryotes[J]. Nature, 2021, 593(7860): 553-557.
- [50] WANG Y, WEGENER G, HOU J, WANG F, XIAO X. Expanding anaerobic alkane metabolism in the domain of Archaea [J]. Nature microbiology, 2019, 4(4): 595-602.
- [51] WANG Y, WEGENER G, WILLIAMS TA, XIE R, HOU J, TIAN C, ZHANG Y, WANG F, XIAO X. A methylotrophic origin of methanogenesis and early divergence of anaerobic multicarbon alkane metabolism [J]. Science advances, 2021, 7(27): eabj1453.
- [52] XIE YG, LUO ZH, FANG BZ, JIAO JY, XIE QJ, CAO XR, QU YN, QI YL, RAO YZ, LI YX, LIU YH, LI A, SEYMOUR C, PALMER M, HEDLUND BP, LI WJ, HUA ZS. Functional differentiation determines the molecular basis of the symbiotic lifestyle of *Ca. Nanohaloarchaeota* [J]. Microbiome, 2022, 10(1): 172.
- [53] ZHAO D, ZHANG S, KUMAR S, ZHOU H, XUE Q, SUN W, ZHOU J, XIANG H. Comparative Genomic Insights into the Evolution of *Halobacteria*-Associated “*Candidatus Nanohaloarchaeota*”[J]. mSystems, 2022, 7(6): e0066922.
- [54] ZUO G, HAO B. CVTree3 web server for whole-genome-based and alignment-free prokaryotic phylogeny and taxonomy[J]. Genomics, Proteomics & Bioinformatics, 2015, 13(5): 321-331.
- [55] GUO YP, ZHENG W, RONG XY, HUANG Y. A multilocus phylogeny of the *Streptomyces griseus* 16S rRNA gene clade: use of multilocus sequence analysis for streptomycete systematics[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2008, 58(Pt 1): 149-159.
- [56] TANG SK, TIAN XP, ZHI XY, CAI M, WU JY, YANG LL, XU LH, LI WJ. *Haloactinospora alba* gen. nov., sp.

nov., a halophilic filamentous actinomycete of the family *Nocardiopsaceae*[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2008, 58(9): 2075-2080.

[57] TANG SK, WANG Y, CHEN Y, LOU K, CAO LL, XU LH, LI WJ. *Zhihengliuella* alba sp. nov., and emended description of the genus *Zhihengliuella*[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2009, 59(Pt 8): 2025-2031.

[58] ZHI XY, LI WJ, STACKEBRANDT E. An update of the structure and 16S rRNA gene sequence-based definition of higher ranks of the class actinobacteria,

with the proposal of two new suborders and four new families and emended descriptions of the existing higher taxa[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2009, 59(Pt 3): 589-608.

[59] SALAM N, JIAO JY, ZHANG XT, LI WJ. Update on the classification of higher ranks in the phylum *Actinobacteria*[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2020, 70(2): 1331-1355.

[60] OREN A, GARRITY GM. Valid publication of the names of forty-two phyla of prokaryotes[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2021, 71(10): 005056.



**张玉琴**, 博士, 中国医学科学院北京协和医学院医药生物技术研究所研究员, 博士研究生导师。一直从事药学微生物资源平台的建设工作, 主要包括细菌/放线菌的分离、培养、分类研究及其应用价值评估研究。2005 年至今, 从多种生态环境分离、培养得到资源菌种上万株, 供抗菌、抗肿瘤、抗病毒活性筛选, 从中发现新物种近 200 个, 新物种的分类学及相关研究工作在 *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*、*Antonie van Leeuwenhoek*、*Frontiers in Microbiology* 等期刊杂志上发表研究论文 180 余篇; 申请获得发明专利 16 项; 同时也开展了部分特定环境的特色资源菌的生态适应性和生态功能探索。先后主持完成国家自然科学基金面上项目 5 项, 北京市自然科学基金 1 项, 参与完成国家重大科技专项子课题、国家 863 项目子课题、药学微生物资源共享服务子平台运行与服务等研究任务。