

细菌系统发育

陈文新

(中国农业大学生物学院微生物系 北京 100094)

关键词 细菌, 系统发育

分类号 Q939.01

系统发育(Phylogeny)指生物种族的进化历史^[1]。19世纪末到20世纪初,微生物学家与其它生物学家一样承认进化,认定检测细菌之间的进化关系非常重要。从 Beijerinck, Kluver 至 Van Niel, 在研究细菌的自然关系方面尽了很大努力,但其结果是光依靠表型特征达不到自然分类的目的。Van Niel 和他以前的学生 Stainier RY 不得不放弃这个想法,并认为“微生物进化的主要途径可能是永远不得而知的”^[2]。后来有人提出原核生物与真核生物两分叉的看法。1969年 Whittaker P H^[3]提出生物的五界分类系统,即原核界、原生界、植物界、真菌界和动物界。认为原核生物界为真核生物进化的前阶段。一段时间该系统为大家所接受,但并未真正解决系统发育问题。自50年代已开始分子分析检测微生物进化关系,Zuckerlandl E 和 Pauling L^[4]曾谈过“分子是进化的历史文件”。70年代末,系统发育研究才获得突破性进展,主要归功于 Woese C R 的艰苦工作。

1 Woese 的系统发育树及所阐释的问题

60年代末, Woese C R 采用寡核苷酸编目法,用了10年时间比较出各类生物的 rRNA 特征序列,后来采用序列分析方法,他从不同的大分子序列比较中,认定 16SrRNA 及类似的 rRNA 基因序列作系统发育指标最为合适^[5],其优点是:它们为生物细胞所共有;其功能同源;且最为古老;既含保守序列,又含可变序列;分子大小也较合适操作;更重要的是它的序列变化速度与进化距离相适应。人们称它为进化计时器。对各类有机体 16SrRNA 或类似 rRNA 基因序列比较,从序列差异计算出它们之间的进化距离,可绘制出生命进化树。1977年 Woese C R^[6]通过对产甲烷细菌 16SrRNA 的序列测定,揭示了古生菌(Archaea)这个地球上第三生命谱系,从而, Woese C R 揭示了地球所有生命的系统发育^[7],它几乎完全不同与以前以表型为基础、人为制定的系统发育。

1.1 生命3域

按 Woese CR 的生命树^[8],地球上所有细胞生命沿着3个主要谱系进化,这3个谱系称为3个域(domains)^[9]:细菌(*Bacteria*, 曾经叫 *Eubacteria*);古生菌(*Archaea*, 曾叫 *Archaeobacteria*)和真核生物(*Eukarya*)。1996年詹氏甲烷球菌(*Methanococcus jannackii*)的全部基因序列分析结果也说明,甲烷球菌不像任何已知菌,肯定了古生菌的确是个独立的域,进一步肯定了这3个域划分的正确性。

1.2 生物有共同祖先

后来的研究^[10]将这生命树的根定在细菌线上,证明3个域有共同祖先,细菌与古生菌及真核生物向两个不同的方向发展。古生菌和细菌虽都属原核细胞,但它与真核生物的关系比与细菌的关系更近些。

它与真核生物有一段共同发育的历史。而且研究认为这段历史是细胞进化的一个重要时期。真核生物和古生菌的现代代表享有很多共同性状,基本上不同于细菌^[11],例如它们的RNA聚合酶的亚单位组成和序列方面彼此相似,而与细菌的远不相同。

1.3 生命起源于嗜热菌

古生菌中的大部分分支及细菌中最早的两个分支均为嗜热菌^[12]。有些古生菌能在高温113℃生长。Woese C R等认为生命起源于很热的环境。这些嗜热菌是利用CO₂、H₂和S作碳源和能源的。Pace N R^[11]认为:所有生命的共同祖先是在高温地方代谢H₂的。这与Oparin的“最早生命起源于海洋的有机浆汁中,它们是异养的,无需合成能力的原核生物”的观点大相径庭。

1.4 真核生物的进化

在进化过程中,真核生物与古生菌分离后很长一段时期,其细胞中才有核膜形成,这核膜的全部功能似乎还不清楚^[11]。这里再一次说明将生物分成真核和原核两大分叉不符合系统发育。rRNA及其它分子资料肯定了真核的主要细胞器——叶绿体和线粒体是经细菌共生体得来的,序列比较证明线粒体为紫细菌中的一代表,叶绿体与蓝细菌有共同祖先。所以细胞器起源于内共生体已不再是假说了,而是有根据的事实^[13]。这肯定真核生物的呼吸功能和光合能力均来自细菌共生体。真核生物可能是因为它细胞大,发展了较大量的DNA,且可以容纳细菌共生体,所以现在真核生物距祖先最远,发育得最快,原始性最少。

1.5 生物最大多样性在单细胞生物中

5界学说中4界为真核生物,而Woese C R的系统发育树中动物、植物(大生物)及真菌的代表只排在边缘线的分支上。如果将动物、植物、真菌均定为分类学中的界,那么其它真核生物至少有十个以上的界,而全部微生物则更多更多了。微生物不被重视,是因为其个体小,肉眼看不见,且用培养的方法所揭示出来的种只不过极少部分。现在用rRNA基因克隆和序列分析就可揭示出自然生态系统中那些尚未被培养的微生物。Pace N R称它们为系统发育型(Phylotypes)^[11]。他从美国黄石公园的温泉中已鉴定出大量古生菌和细菌的系统发育分支。另外,示踪分析证明地壳表面及几公里以外的甲烷全为甲烷菌产生,Pace N R推测产甲烷菌可能组成全球生物量的很大部分^[11]。从多方面看出,地球上最大量的和最多多样性的生物为单细胞微生物。

2 细菌和古生菌的系统发育框架

迄今已有近10000个原核生物由rRNA基因序列进行了描述。这里介绍这两个域的系统发育框架。

2.1 细菌

根据近年的大量研究,Woese C R^[13]对1987年他所列举的细菌群略有调整,但仍为12大群。(1)嗜火产液菌(*Aquifex pyrophilus*);(2)栖热孢菌群(*Thermotogales*),包括5个代表属、种;(3)绿色非硫细菌群(*Green Nonsulfur Bacteria*)。包括绿屈挠菌(*Chloroflexus*)等3个属、种的代表;(4)蓝细菌及绿盘菌群(*Cyanobacteria*和*Chloroplasts*),包括鱼腥蓝细菌及绿盘菌(*Chloroplast*)等15个代表属、种;(5)低G+C%革兰氏阳性细菌群(*Low G+C% Gram-Positive Bacteria*),包括明串珠菌(*Leuconostoc*),芽孢杆菌(*Bacillus*)、梭菌(*Clostridium*)等57个代表属、种;(6)梭杆菌群(*Fusobacteria*),包括3个代表属、种;(7)高G+C%革兰氏阳性细菌群(*High G+C% Gram-positive Bacteria*),包括乳杆菌(*Lactobacillus*)、链霉菌(*Streptomyces*)及分枝杆菌(*Mycobacterium*)等16个代表属、种;(8)嗜纤维菌/屈挠杆菌/拟杆菌群(*Cytophaga / Flexibacter / Bacteroides*),包括嗜纤维菌(*Cytophaga*)、黄杆菌(*Flarobacterium*)等26个代表属、种;(9)丝状杆菌(*Fibrobacteria*),只包含该属的两个代表种;(10)螺旋体群(*Spirochaetes*)。包括钩

端螺旋体 (*Leptospira*) 及螺旋体 (*Spirochaeta*) 等 10 个代表属种; (11) 浮霉状菌 / 衣原体群 (*Planctomyces / Chlamydia*), 包括这两个属及等球菌 (*Isosphaera*) 等 3 个属的代表种; 及 (12) 紫色细菌群 (Purple Bacteria), 原分 α 、 β 、 γ 、 δ 、 ϵ 5 个亚群, 最近 Woese C R 归并其为 3 个亚群: δ 和 ϵ 合并, α 独立存在, β 包括在 γ 亚群之中。这紫色细菌群已经国际细菌分类委员会^[14] 讨论正式定名为变形杆菌 (*Proteobacteria*)。其它各群只是通俗名称或暂定名。

2.2 古生菌

全部古生菌分为两大群: (1) 宽广古生菌 (*Euryarchaeota*), 包括全部产甲烷菌属, 各种嗜盐杆菌属; 热原体 (*Thermoplasma*); 热球菌 (*Thermococcus*) 和古生球菌 (*Archaeoglobus*)。 (2) 矿泉古生菌 (*Crenarchaeota*), 包括热棒菌 (*Pyrobaculum*)、热变形菌 (*Thermoproteus*)、热丝菌 (*Thermofilum*)、热网菌 (*Pyrodictium*)、硫化叶菌 (*Sulfolobus*)、脱硫球菌 (*Desulfococcus*) 以及近年鉴定出的一些“系统发育型菌、绝大部分为嗜热、化能自养菌”。

上面介绍细菌和古生菌两域中现知种的系统发育, 即自然分类的体系, 它从根本上矫正以表型特征为主的传统分类的混乱体系。但要完善这个体系, 还需作大量研究和资源挖掘, 不过有了这个良好的开端和可靠的方法及标准, 按系统发育的分类研究进展将会非常迅速。

3 系统发育树的深远意义

Woese C R 的系统发育树有一段时间完全被忽视^[8], 甚至有一些著名微生物学家认为他是个疯子。用这么一个小小的 rRNA 片段当作可靠的指标以推测所有生物的进化关系是不能被接受的。与此相反, 他的工作却受到一些生物进化学家的高度重视, 如 Gunter Wachtershouser 评估^[8]说: “Woese 的工作最终使生物学成为一个完整的科学, 因为这是第一次研究进化包括了所有的生物”。今天大部分微生物学家已忘记了开始时的怀疑, 他们的研究随着 Woese C R 的发现而起爆。现在的生物学教科书中均有了 Woese C R 的生命树。

系统发育研究不仅在细菌学中重要^[13], 分子系统发育对了解真核生物 (特别是真核微生物) 之间的关系是同等重要的。它也不只是意味着建立自然分类系统, 研究生物进化应该是生物学的核心。研究生物的进化历史能了解地球上各有机体的自然性状; 了解地球进化和生命形式的紧密关系; 懂得微生物在过去和现在对地球环境形成方面的核心作用; 它有力地推进着微生物多样性的揭示; 使微生物生态研究获得新的方向; 对医学方面应用分子诊断, 并指导进入各种病原菌的性状 (与控制) 研究也很有影响; 对揭示与农业生产有关的微生物种类以支持持续农业发展同样重要。因此, 当今微生物学中的这一重大进步对微生物学发展的促进作用是不可估量的。

参 考 文 献

- [1] Brock T D, Madigan M T, Martinko L M *et al.* *Biology of Microorganisms*. 7th ed. Lonsdon *et al.*: Prentice-Hall International, Inc. 1994. 695.
- [2] Stainer R Y, Adelberg E A, Imgraham J L. *General Microbiology*. 4th ed. London and Basingstoke: The Macmillan press LTD, 1976. 506.
- [3] Whittaker R H. *Science*, 1969, 163:150.
- [4] Zuckerkandl E, Pauling L. *Theor Biol*, 1965, 8:357~366.
- [5] Olsen G J, Woese C R, *J FASEB*, 1993, 7:113~123.
- [6] Woese C R, Fox G E. *Pro Natl Acad Sci USA*, 1977, 74:5088.
- [7] Woese C R. *Microbiol Rev*, 1987, 51:221~269.

- [8] Morell V. *Science*, 1997, 276:699-702.
- [9] Woese C R, Kandler O, Wheelis M. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, 87:4576~4579.
- [10] Achenbach-Richter L, Gupta R, Zillig W *et al.* *Syst Appl Microbiol*, 1988, 10:231~240.
- [11] Pace N R. *Science*, 1997, 276:734~740.
- [12] Achenbach-Richter L, Gupta R, Stetter K O *et al.* *Syst Appl Microbiol*, 1987, 9:34~39.
- [13] Olsen G J, Woese C R, Overbeek R. *J Bacteriol*, 1994, 176:1~6.
- [14] Hurray R G E, Brenner D J, Colwell R *et al.* *Int J Syst Bacteriol*, 1990, 40:213~215.

BACTERIAL PHYLOGENY

Chen Wenxin

(College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094)