

“伯杰氏系统细菌学手册(第二版)”第5卷与我国的放线菌系统学研究

阮继生

中国科学院微生物研究所, 微生物资源前期开发国家重点实验室, 北京 100101

摘要: “伯杰氏系统细菌学手册”(下文简称“伯杰氏手册”), 是世界各国分类学家普遍接受的学术观点的汇总, 集科学性、统一性和实用性于一身。2012年5月, 随着“伯杰氏手册”第二版第5卷(放线菌专刊)分A、B两册出版, 这部经典巨著在 Michael Goodfellow 等的领导下精心组织并顺利完成。“伯杰氏手册”第5卷对放线菌分类系统做出了重大调整, 正式建立了放线菌门, 包括6个纲、23个目(含一个未确定目)、53个科、222个属、近3000个种, 其分类阶元为细菌域、放线菌门, 在门下为纲、目、科、属和种。“伯杰氏手册”收录了我国放线菌分类学研究的大量成果, 这是我国四代放线菌分类学家们共同努力的结果。但需要指出的是, 由于“伯杰氏手册”过于严谨、保守的著书宗旨与漫长的出版周期, 对DNA基因多位点序列分析(MLSA)技术、基因芯片技术和基因组技术等分类学领域中所做出的新研究成果采纳不足, 而这部分内容或许在不久的将来会使原核生物分类学发生深刻的改变。

关键词: “伯杰氏手册”, 放线菌门, 分类系统

中图分类号: Q939 **文献标识码:** A **文章编号:** 0001-6209 (2013)06-0521-10

“伯杰氏手册”历史悠久, 以前名为“伯杰氏细菌鉴定手册(Bergey's Manual of Determinative Bacteriology)”, 最早由美国细菌学家协会(SAB)编纂并于1923年出版。该手册自诞生之日起就成为人们进行细菌分类鉴定和新物种发现的权威工具书。1936年“伯杰氏手册基金会”成立, 并全面接手该手册的编写与出版工作。“伯杰氏细菌鉴定手册”从第九版时更名为“伯杰氏系统细菌学手册(Bergey's Manual of Systematic Bacteriology)”(Holt et al., 1984-1989)第一版。从2001年开始陆续出版第二版, 直到2012年5月份第5卷(放线菌专刊)的面世, “伯杰氏手册”第二版终于宣告完成。

“伯杰氏手册”第二版的分类理论基础为 Woese 等(1990)提出的生命三域系统——古菌域(Archaea)、细菌域(Bacteria)和真核生物域(Eucarya), 将分类学建立在16S rRNA基因系统发育学的基础上, 内容包括古菌域和细菌域的全部分类系统。“伯杰氏手册”收录了古菌域和细菌域中的24个门, 其中古菌域和细菌域中的23个门分别发表于“伯杰氏手册”第1、2、3、4卷中, 另一个门, 即放线菌门(Actinobacteria), 发表于第5卷中, 分为A、B两册, 由 Michael Goodfellow 等主编^[1]。

根据16S rRNA基因系统进化树分枝模型推断[Garrity and Holt (2001)^[2], Ludwig and Klenk

(2005)^[3],将高 G + C 含量 (55% - 79%) 的革兰氏阳性细菌作为细菌域中主要门之一,即放线菌门 (*Actinobacteria*) (第一版时属于厚壁菌门中)。放线菌门的建立受到了 16S rRNA 基因和 23S rRNA 基因系统发育数据、特定保守蛋白序列的插入缺失、特征性的基因排列顺序等证据的支持 (Goodfellow and Fiedler, 2010)^[4],它与其它 23 个门的区别在于:细胞色素 C 氧化酶 1 亚氨基酸的缺失,CTP 合成酶及谷氨酰 - tRNA 合成酶氨基酸的插入普遍存在于这类菌的蛋白质中,及 23S rRNA 插入序列的存在 (Gao and Gupta 2005^[5], Gao et al. 2006^[6])。因而,1997 年 Stackebrandt 等将 DNA G + C 含量高 (55% - 79%) 的革兰氏阳性细菌建立了放线菌纲 (class *Actinobacteria*, Stackebrandt et al., 1997)^[7],随后,Goodfellow 等在“伯杰氏系统细菌学手册”(第二版)第 5 卷中,将这个纲上升为放线菌门 (*Actinobacteria* phyl. nov., Goodfellow 2012^[8], Ludwig et al.^[9]),在放线菌门下分为 6 个纲,即放线菌纲 (*Actinobacteria*)、腓基降解菌纲 (*Nitrliruptoria*)、酸微菌纲 (*Acidimicrobia*)、红蠕菌纲 (*Coriobacteria*)、红杆菌纲 (*Rubrobacteria*) 及嗜热油菌纲 (*Thermoleophilia*),详见图 1^[9]。

放线菌纲是放线菌门中最庞大的一个纲,分为 16 个目 (含一个未确定目),详见图 2^[9]。此纲包含原放线菌目 (Zhi et al., 2009)^[10]、双歧杆菌目中的所有菌株,并将原放线菌目中的亚目升级为目,因此新的“放线菌目 (*Actinomycetales*)”只包含原放线菌亚目中的菌株。此外,在放线菌纲中新建立了“姜氏菌目 (*Jiangellales*)”。在放线菌纲的 16S rRNA 基因树中有 2 个大的进化枝 (图 2)。第一个进化枝包括“放线多孢菌目 (*Actinopolysporales*)”、“棒杆菌目 (*Corynebacteriales*)”、“糖霉菌目 (*Glycomycetales*)”、“姜氏菌目 (*Jiangellales*)”、“小单孢菌目 (*Micromonosporales*)”、“丙酸杆菌目 (*Propionibacteriales*)”和“假诺卡氏菌目 (*Pseudonocardiales*)”;第二个进化枝包括放线菌目 (*Actinomycetales*)、双歧杆菌目 (*Bifidobacteriales*)、“动孢菌目 (*Kineosporiales*)”和“微球菌目 (*Micrococcales*)”。而“细链孢菌目 (*Catenulisporales*)”、“链霉菌目 (*Streptomyetales*)”、“链孢囊菌目 (*Streptosporangiales*)”各自在放线菌纲进化树的根部形成比较深的进化枝。最后“弗兰克

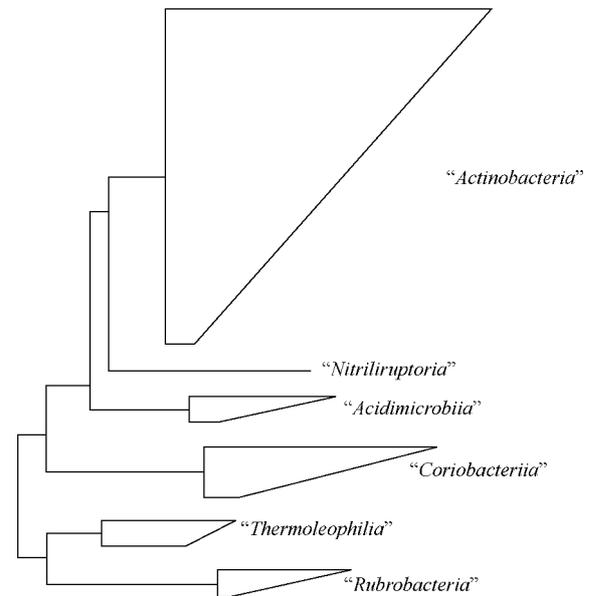


图 1. 放线菌门中各个纲的系统发育关系总览^[9]。该图是根据 16S rRNA 基因序列,并综合了应用最大似然法和最大简约法生成的树,各个进化枝的关系均经过其他建树方法的校正。

Figure 1. Overview of the classes within the phyla *Actinobacteria*. Consensus dendrogram of the phylogenetic relationships of the 16S rRNA genes based on various maximum-likelihood and maximum-parsimony analyses and corrected according to results obtained when applying alternative treeing methods. Multifurcations indicate that a common branching order was not significantly supported after applying alternative treeing approaches. Detailed branching orders are shown if supported by the least 50% of the “treeings” performed in addition to the maximum-likelihood approach. For additional methods.

氏菌目 (*Frankiales*)”中的各个科不能很好地聚成一个进化枝,它们在进化树的基部形成各自的进化枝。上述的这些进化关系在 Zhi et al. (2009)^[10] 的 rRNA 进化树中也是看不到的。

1 “伯杰氏手册”中的放线菌门

放线菌门包括 6 个纲、23 个目 (含一个未确定目)、53 个科、222 个属及近 3000 个种,这是“伯杰氏手册”第二版第 5 卷的主要内容。在菌学名右上方附有“*”,即为中国放线菌分类学家们发表的新分类单元。

1.1 放线菌纲 (*Actinobacteria*)

包括 16 个目、43 个科、203 个属。

1.1.1 放线菌目 (*Actinomycetales*): 包括放线菌科

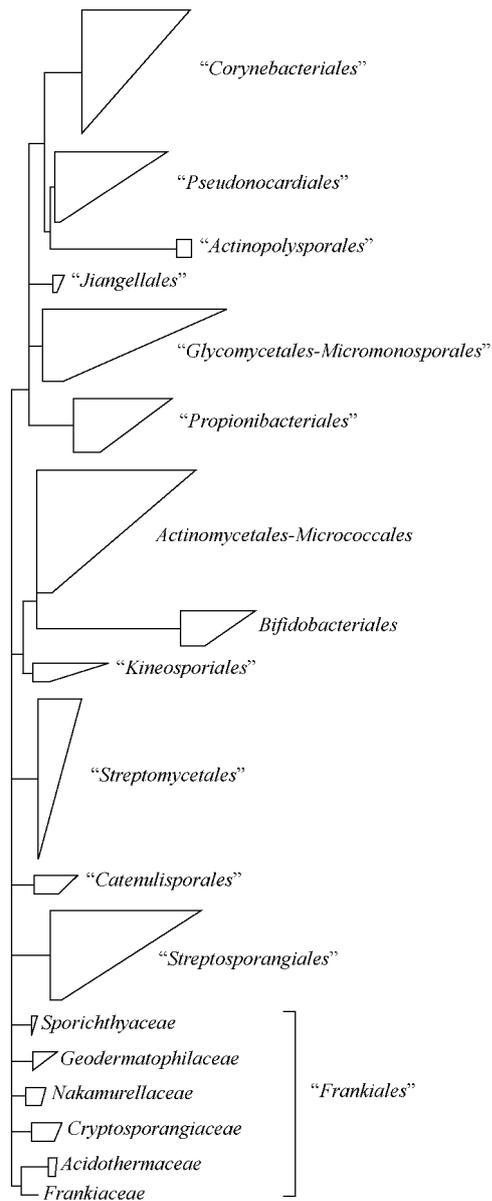


图2. 放线菌纲中的各个目的系统发育关系总览^[9]。系统发育分析方法同图1。

Figure 2. Orders of the class Actinobacteria. Analyses were performed as described for Figure 1.

(Actinomycetaceae), 其中有 5 个属: 放线菌属 (*Actinomyces*)、放线杆菌属 (*Actinobaculum*)、隐秘杆菌属 (*Arcanobacterium*)、弯曲杆菌属 (*Varibaculum*)、动弯杆菌属 (*Mobiluncus*)。

1.1.2 放线多孢菌目 (*Actinopolysporales* ord. nov.): 包括放线多孢菌科 (*Actinopolysporaceae*)^{*}、放线多孢菌属 (*Actinopolyspora*)^{*}。

1.1.3 双歧杆菌目 (*Bifidobacteriales*): 包括双歧杆菌科 (*Bifidobacteriaceae*)，其中有 7 个属: 双歧杆菌

属 (*Bifidobacterium*)、加德纳氏菌属 (*Gardnerella*)、气斯卡多维亚氏菌属 (*Aeriscardovia*)、异斯卡多维亚氏菌属 (*Alloiscardovia*)、另类斯卡多维亚氏菌属 (*Metiscardovia*)、类斯卡多维亚氏菌属 (*Pariscardovia*) 及斯卡多维亚氏菌属 (*Scardovia*)。

1.1.4 细链孢菌目 (*Catenulisporales* ord. nov.): 包括 2 个科 2 个属。(1) 细链孢菌科 (*Catenulisporaceae*)、细链孢菌属 (*Catenulispora*)^{*}；(2) 丛生放线菌科 (*Actinospicaceae*)、丛生放线菌属 (*Actinospica*)。

1.1.5 棒杆菌目 (*Corynebacteriales* ord. nov.): 包括 6 个科 13 个属。(1) 棒杆菌科 (*Corynebacteriaceae*)，有 2 个属: 棒杆菌属 (*Corynebacterium*) 及苏黎世菌属 (*Turicella*)；(2) 迪茨氏菌科 (*Dietziaceae*): 迪茨氏菌属 (*Dietzia*)；(3) 分枝杆菌科 (*Mycobacteriaceae*): 分枝杆菌属 (*Mycobacterium*)；(4) 诺卡氏菌科 (*Nocardiaceae*)，包括 7 个属: 诺卡氏菌属 (*Nocardia*)^{*}、戈登氏菌属 (*Gordonia*)、红球菌属 (*Rhodococcus*)^{*}、米利斯氏菌属 (*Millisia*)、斯科曼氏菌属 (*Skermania*)、威廉姆斯氏菌属 (*Williamsia*) 及孔雀石球菌属 (*Smaragdicooccus*)；(5) 慢反应脂肪酸菌科 (*Segniliparaceae*): 慢反应脂肪酸菌属 (*Segniliparus*)；(6) 冢村氏菌科 (*Tsukamurellaceae*): 冢村氏菌属 (*Tsukamurella*)。

1.1.6 弗兰克氏菌目 (*Frankiales* ord. nov.): 包括 6 个科 10 个属。(1) 弗兰克氏菌科 (*Frankiaceae*): 弗兰克氏菌属 (*Frankia*)；(2) 热酸菌科 (*Acidothermaceae*): 热酸菌属 (*Acidothermus*)；(3) 隐孢囊菌科 (*Cryptosporangiaceae*)^{*}，包括 2 个属: 隐孢囊菌属 (*Cryptosporangium*)^{*} 和未定位的属——矿生菌属 (*Fodinicola*)^{*}；(4) 地嗜皮菌科 (*Geodermatophilaceae*)，包括 3 个属: 地嗜皮菌属 (*Geodermatophilus*)、芽生球菌属 (*Blastococcus*) 及贫养杆菌属 (*Modestobacter*)；(5) 中村氏菌科 (*Nakamurellaceae*)^{*}，包括 2 个属: 中村氏菌属 (*Nakamurella*)^{*} 和潮湿球菌属 (*Humicoccus*)；(6) 鱼孢菌科 (*Sporichthyaceae*): 鱼孢菌属 (*Sporichthya*)。

1.1.7 糖霉菌目 (*Glycomycetales* ord. nov.): 包括糖霉菌科 (*Glycomycetaceae*)，其中有 2 个属: 糖霉菌属 (*Glycomyces*) 及斯塔堪布瑞德氏菌属 (*Stackebrandtia*)。

1.1.8 姜氏菌目 (*Jiangellales* ord. nov.)^{*}: 包括姜氏菌科 (*Jiangellaceae*)^{*}, 其中有 2 个属: 姜氏菌属 (*Jiangella*)^{*} 和嗜盐放线多孢菌属 (*Haloactinopolyspora*)^{*}。

1.1.9 动孢菌目 (*Kineosporiales* ord. nov.): 包括动孢菌科 (*Kineosporiaceae*)^{*}, 其中有 3 个属: 动孢菌属 (*Kineosporia*)、动球菌属 (*Kineococcus*) 及四折叠球菌属 (*Quadrisphaera*)。

1.1.10 微球菌目 (*Micrococcales* ord. nov.): 包括 15 个科 82 个属。(1) 微球菌科 (*Micrococcaceae*), 包括 10 个属: 微球菌属 (*Micrococcus*)、螨共生菌属 (*Acaricomus*)、节杆菌属 (*Arthrobacter*)、柠檬酸球菌属 (*Citricoccus*)、考克氏菌属 (*Kocuria*)、涅斯捷连科氏菌属 (*Nesterenkonia*)、肾杆菌属 (*Renibacterium*)、罗斯氏菌属 (*Rothia*)、闫氏菌属 (*Yaniella*)^{*} 和志恒氏刘菌属 (*Zhihengliuella*)^{*}; (2) 布登堡菌科 (*Beutenbergiaceae*)^{*}, 包括 4 个属: 布登堡菌属 (*Beutenbergia*)^{*}、朱红单胞菌属 (*Miniimonas*)^{*}、萨勒河菌属 (*Salana*)^{*} 和丝氨酸杆菌属 (*Serinibacter*)^{*}; (3) 博格里亚湖菌科 (*Bogoriellaceae*), 包括 2 个属: 博格里亚湖菌属 (*Bogoriella*) 和圣格奥尔根村菌属 (*Georgenia*); (4) 短杆菌科 (*Brevibacteriaceae*), 包括短杆菌属 (*Brevibacterium*); (5) 纤维单胞菌科 (*Cellulomonadaceae*), 包括 5 个属: 纤维单胞菌属 (*Cellulomonas*)、光柱菌属 (*Actinotalea*)、去甲基醌菌属 (*Demequina*)、厄氏菌属 (*Oerskovia*) 和吸收不良菌属 (*Tropheryma*); (6) 皮杆菌科 (*Dermabacteraceae*), 包括 2 个属: 皮杆菌属 (*Dermabacter*) 和短状杆菌属 (*Brachybacterium*); (7) 皮生球菌科 (*Dermacoccaceae*), 包括 3 个属: 皮生球菌属 (*Dermacoccus*)、肥沃菌属 (*Dermetria*) 和皮革球菌属 (*Kytococcus*); (8) 嗜皮菌科 (*Dermatophilaceae*), 包括 2 个属: 嗜皮菌属 (*Dermatophilus*) 和动球体菌属 (*Kineosphaera*); (9) 间孢囊菌科 (*Intrasporangiaceae*), 包括 15 个属: 间孢囊菌属 (*Intrasporangium*)、砒霜球菌属 (*Arsenicicoccus*)、潮湿居菌属 (*Humihabitans*)、两面神菌属 (*Janibacter*)、诺尔氏菌属 (*Knoellia*)、韩国生工所菌属 (*Kribbia*)、小石球菌属 (*Lapillicoccus*)、鸟氨酸球菌属 (*Ornithinococcus*)、鸟氨酸微菌属

(*Ornithinimicrobium*)、稻田土壤菌属 (*Oryzihumus*)、海藻球菌属 (*Phycoccus*)、丝氨酸球菌属 (*Serinicoccus*)、地杆菌属 (*Terrabacter*)、土壤球菌属 (*Terracoccus*) 和四球菌属 (*Tetrasphaera*); (10) 琼斯氏菌科 (*Jonesiaceae*): 琼斯氏菌属 (*Jonesia*); (11) 微杆菌科 (*Microbacteriaceae*), 包括 26 个菌属: 微杆菌属 (*Microbacterium*)、阿格雷氏菌属 (*Agreia*)、壤球菌属 (*Agrococcus*)、壤霉菌属 (*Agromyces*)、棍状杆菌属 (*Clavibacter*)、喜冷杆菌属 (*Cryobacterium*)、短小杆菌属 (*Curtobacterium*)、冷杆菌属 (*Frigoribacterium*)、叶居菌属 (*Fronidihabitans*)、喜珍品杆菌属 (*Gulosibacter*)、潮湿杆菌属 (*Humibacter*)、拉贝达氏菌属 (*Labedella*)、利弗森氏菌属 (*Leifsonia*)、无色杆菌属 (*Leucobacter*)、微胞菌属 (*Microcella*)、小土居菌属 (*Microterricola*)、栖霉菌属 (*Mycetocola*)、奥卡河杆菌属 (*Okibacterium*)、假棍状杆菌属 (*Pseudoclavibacter*)、植物杆菌属 (*Plantibacter*)、拉氏杆菌属 (*Rathayibacter*)、赤球菌属 (*Rhodoglobus*)、海藻居菌属 (*Phycicola*)、盐水杆菌属 (*Salinibacterium*)、栖地下菌属 (*Subtercola*) 和朴勇河氏菌属 (*Yonghaparkia*); (12) 原小单孢菌科 (*Promicromonosporaceae*), 包括 7 个属: 原小单孢菌属 (*Promicromonospora*)、纤维微菌属 (*Cellulosimicrobium*)、栖白蚁菌属 (*Isopterocola*)、产丝菌属 (*Myceligenerans*)^{*}、解木聚糖杆菌属 (*Xylanibacterium*)、解木聚糖微菌属 (*Xylanimicrobium*) 和解木聚糖单胞菌属 (*Xylanimonas*); (13) 稀有杆菌科 (*Rarobacteraceae*): 稀有杆菌属 (*Rarobacter*); (14) 阮氏菌科 (*Ruaniaceae*)^{*}, 包括 2 个属: 阮氏菌属 (*Ruania*)^{*} 和嗜盐放线杆菌属 (*Haloactinobacterium*)^{*}; (15) 血杆菌科 (*Sanguibacteraceae*): 血杆菌属 (*Sanguibacter*)。

1.1.11 小单孢菌目 (*Micromonosporales* ord. nov.): 包括小单孢菌科 (*Micromonosporaceae*)^{*}, 其中有 17 个属: 小单孢菌属 (*Micromonospora*)、游动放线菌属 (*Actinoplanes*)^{*}、放线短链孢菌属 (*Actinocatenispora*)、指孢囊菌属 (*Dactylosporangium*)、发仙菌属 (*Pilimelia*)、短链孢菌属 (*Catellatospora*)、短链游动菌属 (*Catenuloplanes*)、库奇游动菌属 (*Couchioplanes*)、螺旋游动菌属 (*Spirilliplanes*)、疣孢菌属

(*Verrucosipora*)、杆状孢囊菌属(*Virgisporangium*)、长孢菌属(*Longispora*)、阿森诺氏菌属(*Asanoa*)、盐孢菌属(*Salinispora*)、多形态孢菌属(*Polymorphospora*)、克拉西里尼科夫菌属(*Krasilnikovia*)和卢德曼氏菌属(*Luedemannella*)。

1.1.12 丙酸杆菌目(*Propionibacteriales* ord. nov.):包括2个科18个属:(1)丙酸杆菌科(*Propionibacteriaceae*),包括13个属:丙酸杆菌属(*Propionibacterium*)、潮汐滩菌属(*Aestuariimicrobium*)、布克劳氏菌属(*Booklawnia*)、弗莱德门氏菌属(*Friedmanniella*)、颗粒球菌属(*Granulococcus*)、黄球菌属(*Luteococcus*)、小月菌属(*Microlunatus*)、微白霜菌属(*Micropruina*)、产丙酸细胞菌属(*Propionicicella*)、产丙酸单胞菌属(*Propionicimonas*)、产丙酸菌属(*Propioniferax*)、产丙酸微菌属(*Propionimicrobium*)和四圆形菌属(*Tessarococcus*);(2)类诺卡氏菌科(*Nocardioideaceae*),包括5个属:类诺卡氏菌属(*Nocardioides*)、多形态放线菌属(*Actinopolymorpha*)^{*}、气微菌属(*Aeromicrobium*)、韩国生工菌属(*Kribbella*)和栖大理石雕菌属(*Marmoricola*)。

1.1.13 假诺卡氏菌目(*Pseudonocardiales* ord. nov.):包括假诺卡氏菌科(*Pseudonocardiaceae*),其中有18个属:假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)^{*}、异壁放线菌属(*Actinoalloteichus*)、放线动孢菌属(*Actinokineospora*)、束丝放线菌属(*Actinosynnema*)、克洛斯氏菌属(*Crossiella*)、古德飞罗氏菌属(*Goodfellowiella*)、拟孢囊菌属(*Kibdelosporangium*)、库兹涅尔菌属(*Kutzneria*)、拟无枝菌酸菌属(*Amycolatopsis*)^{*}、列舍瓦列氏菌属(*Lechevalieria*)、伦茨菌属(*Lentzea*)、普劳氏菌属(*Praucerella*)、糖单孢菌属(*Saccharomonospora*)^{*}、糖多孢菌属(*Saccharopolyspora*)^{*}、糖丝菌属(*Saccharothrix*)、异壁链霉菌属(*Streptoalloteichus*)、热密卷曲菌属(*Thermocrispum*)和梅泽宾夫氏菌属(*Umezawaea*)。

1.1.14 链霉菌目(*Streptomycetales* ord. nov.):包括链霉菌科(*Streptomycetaceae*),其中有3个属:链霉菌属(*Streptomyces*)^{*}和两个未确定属——北里孢菌属(*Kitasatospora*)^{*}和链嗜酸菌属(*Streptacidiphilus*)^{*}。

1.1.15 链孢囊菌目(*Streptosporangiales* ord. nov.):包括3个科19个属:(1)链孢囊菌科

(*Streptosporangiaceae*),包括11个属:链孢囊菌属(*Streptosporangium*)^{*}、果实孢囊菌属(*Acrocarpospora*)、草孢菌属(*Herbidospora*)、小双孢菌属(*Microbispora*)^{*}、小四孢菌属(*Microtetraspora*)^{*}、野野村氏菌属(*Nonomuraea*)^{*}、游动双孢菌属(*Planobispora*)、游动单孢菌属(*Planomonospora*)、游动四孢菌属(*Planotetraspora*)^{*}、球状孢囊菌属(*Sphaerisporangium*)和高温多孢菌属(*Thermopolyspora*);(2)拟诺卡氏菌科(*Nocardioaceae*),包括4个属:拟诺卡氏菌属(*Nocardiosis*)^{*}、盐放线孢菌属(*Haloactinospora*)^{*}、链单孢菌属(*Streptomonospora*)和高温双歧菌属(*Thermobifida*)^{*};(3)高温单孢菌科(*Thermomonosporaceae*),包括4个属:高温单孢菌属(*Thermomonospora*)^{*}、珊瑚放线菌属(*Actinocorallia*)、马杜拉菌属(*Actinomadura*)^{*}和螺孢菌属(*Spirillospora*)。

1.1.16 未确定目:包括高温双孢菌属(*Thermobispora*, Wang, Zhang and Ruan, 1997)^{*}。

1.2 酸微菌纲(*Acidimicrobiia* class. nov.)

包括酸微菌目(*Acidimicrobiales*)、2个科、4个属。

1.2.1 酸微菌科(*Acidimicrobiaceae*):

包括3个属——酸微菌属(*Acidimicrobium*)、铁微菌属(*Ferrimicrobium*)和铁链丝菌属(*Ferrihrix*)。

1.2.2 亚米比亚菌科(*Iamiaceae*):包括亚米比亚菌属(*Iamia*)。

1.3 红螯菌纲(*Coriobacteriia* class. nov.)

包括红螯菌目(*Coriobacteriales*)、红螯菌科(*Coriobacteriaceae*)、8个属:红螯菌属(*Coriobacterium*)、阿托波菌属(*Atopobium*)、扣林氏属(*Collinsella*)、神秘杆菌属(*Cryptobacterium*)、反硝化杆菌属(*Denitrobacterium*)、依格尔兹氏菌属(*Eggerthella*)、欧陆森氏菌属(*Olsenella*)和斯来克氏菌属(*Slackia*)。

1.4 腈基降解菌纲(*Nitriliruptoria* class. nov.)

包括2目、2科、2属。

1.4.1 腈基降解菌目(*Nitriliruptorales*):腈基降解菌科(*Nitriliruptoraceae*)、腈基降解菌属(*Nitriliruptor*)。

1.4.2 尤泽比尔菌目(*Euzebyales*):尤泽比尔菌科(*Euzebyaceae*)、尤泽比尔菌属(*Euzebya*)。

1.5 红杆菌纲 (*Rubrobacteria class. nov.*)

包括红杆菌目 (*Rubrobacterales*)、红杆菌科 (*Rubrobacteraceae*)、红杆菌属 (*Rubrobacter*)。

1.6 嗜热油菌纲 (*Thermoleophilia class. nov.*)

包括 2 个目、4 个科、4 个属。

1.6.1 嗜热油菌目 (*Thermoleophilales*):

嗜热油菌科 (*Thermoleophilaceae*)、嗜热油菌属 (*Thermoleophilum*)。

1.6.2 土壤红杆菌目 (*Solirubrobacterales*):

包括 3 个科 3 个属: (1) 土壤红杆菌科 (*Solirubrobacteraceae*): 土壤红杆菌属 (*Solirubrobacter*); (2) 康奈斯氏杆菌科 (*Conexibacteraceae*): 康奈斯氏杆菌属 (*Conexibacter*); (3) 扩展杆菌科 (*Patulibacteraceae*): 扩展杆菌属 (*Patulibacter*)。

2 我国放线菌分类学家对国际放线菌系统学发展的贡献

由上述内容不难看出,“伯杰氏手册”收录了我国分类学研究的大量成果,这是我国四代放线菌分类学家们共同努力的结果。

2.1 我国放线菌分类学科的创始人

众所周知,我国的放线菌分类学科是由中国科学院微生物研究所阎逊初院士于 1953 年建立的,阎老等人系统地开展了链霉菌属 12 个类群的分类研究,发现了新属及数以百计的链霉菌新种。他创建了《链霉菌属的分群指南》,翻译了美国和前苏联的《土壤微生物学分析技术手册》、《土壤微生物学》、《细菌和放线菌的鉴定》和《放线菌及其抗生素鉴定指南》,领导编写了《链霉菌鉴定手册》并亲自编写了《放线菌的分类与鉴定》。他的研究成果及这些专著为我国放线菌学科的发展和我国抗生素的筛选与资源开发奠定了坚实的基楚,也培养出一批放线菌分类人才。他的敬业精神和实事求是的高尚品德是我们后生学习的楷模。阎先生在我国《微生物学报》上发表的数以百计的新物种,因未在国际指定的“*International Journal of Systematic Bacteriology*”(以下简称 IJSB)期刊上发表,很遗憾未被列入“伯杰氏手册”第 5 卷中,但阎老为我国放线菌系统学所做出的卓越贡献,应世代相传。

2.2 我国稀有放线菌的开端

1963 年,在阎先生倡议下,经所领导批准,指定我负责“放线菌与其产生抗生素关系的新课题”。我国放线菌资源丰富,应扩大原放线菌目中其它科、属菌的分类研究及扩大寻找新抗生素的来源。这就促使我下定决心,分离链霉菌之外 (*non-Streptomyces*) 的稀有放线菌。我设计了各种稀有放线菌的分离方法,从土壤中分离出 200 多株形态各异且罕见的稀有放线菌。经分类鉴定为“游动放线菌科”I、II、III、IV,分别发表于《微生物学报》。1974-1976 年将细胞壁化学组份及 DNA (G + C) mol % 用于分类。“诺卡氏菌科”I、II、III 又发表于《微生物学报》。两科 6 个属菌(小瓶菌属,游动放线菌属、链孢囊菌属、拟诺卡氏菌属、诺卡氏菌属和类卡氏诺菌属)和 18 个新种的问世,扩大了我国放线菌分类学的研究领域,游动放线菌属中 9 个新种被列入“伯杰氏手册”第 5 卷中^[11-13]。

20 世纪 80 年代初,本人有幸被美国邀请进行合作,发现了拟无枝菌酸菌属 (*Amycolatopsis*) 及无枝菌酸菌属 (*Amycolata*, 后被转入其它属),两个新属由美、德、中 3 个国家的科研单位和科学家们联名发表,这是我国首次在国际上 IJSB 上发表新属^[14],且列入“伯杰氏手册”第 5 卷中。

2.3 国家重大项目的诞生

20 世纪 80 年代末及 90 年代初期,国家自然科学基金委组建和资助了我国微生物学第一个重大项目“云南地区放线菌生态分布及其资源前期开发”,指定由中国科学院微生物研究所主持,本人(时任国际放线菌分类委员会委员,弗兰克氏菌分会主席)为该项目负责人,全国 5 个科研单位与河北大学共 65 位骨干参加,组成了 7 个课题。通过全体人员 5 年的努力,做出了诸多成果。

课题 1,姜成林等由云南地区分离出万余株菌,供各课题研究用;发现了放线双孢菌新属(后并入假诺卡氏菌属)、11 个新种^[15-16]。

课题 2,阮继生等改变了我国单纯依赖形态的分类方法,建立了化学分类方法(细胞壁化学组份、磷酸类脂、甲基萘醌、枝菌酸等),用形态与化学分类特征相结合定属;在国内首先以 DNA、rRNA 为重点开展了分子分类。以形态、化学分类指征与 23S rRNA 基因序列相结合区分游动放线菌、诺卡氏菌及弗兰克氏菌等中的不同属^[17],DNA-DNA 杂交定

种^[18-19],将我国放线菌分类学提高到国际水平(由形态分类到分化学分类,又由化学分类到分子分类)。随后又发现了两个新物种:嗜盐拟诺卡氏菌(*Nocardiopsis halophila*)^[20]和伊拉克放线多孢菌(*Actinopolyspora iraqiensis*)^[21],均列入“伯杰氏手册”第5卷中;用16S-23S rRNA间隔区鉴定弗兰克氏菌^[22],为国际弗兰克氏菌定种难题的解决提供了新思路;同时也分别建立了中-波、中-美、中-英国际放线菌分类合作项目,促进了国际放线菌系统学的发展。

课题3(3-1 甄永苏等、3-2 张海澜等)、课题4(陶佩珍等)、课题5(王敏等)、课题6(张维西等)及课题7(宋大康等)共发现了12个有开发前途的抗肿瘤、抗病毒、抗血栓和抗真菌化合物。其中两个抗肿瘤化合物是新结构化合物,由子课题3-1 甄永苏等申请获得了国家专利“云南霉素”(专利号95109425)及“云谷霉素”(专利号95115838)。

2.4 获国际奖与省部级奖

国家重大项目结束和本人退休后,中国科学院微生物研究所放线菌分类研究组由刘志恒负责,他用微生物多相分类技术继续发展了我国放线菌分类学,发现了新属和新物种多个;延续了“中-波”、“中-英”国际合作,也建立了“中-比”国际合作项目;他也成为伯杰氏国际系统微生物学会筹建人之一。因而,国际伯杰氏基金会于2011年分别授予我国放线菌分类学者阮继生、刘志恒伯杰氏奖章,即终身成就奖。这不只是对他们两人所做出的成果的肯定,也是对我国在微生物分类学领域的迅猛发展和突出成绩的认同。

姜成林克服了多种困难,在云南建立了放线菌分类学,培养出多位分类学人才,获得了国家专利20多项,获3项云南省自然科学一等奖,对放线菌分类学和资源开发做出了重要贡献;2007年3月李文均获得斯克尔曼奖(Skerman分类学奖),同年10月在德国召开的第11届世界菌种保藏联盟大会上作特邀报告,以表彰他在极端环境放线菌系统学中做出的贡献。

2.5 我国放线菌分类家近十年来在IJSEM发表的新物种

近十年来全世界在国际系统与进化微生物学期

刊(*International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*,简称IJSEM)发表的放线菌新物种共有1023个,其中256个由中国分类学家发表,韩国发表177个,日本发表142个,德国发表100个。

我国发表的256个新物种中有104个是由云南大学微生物研究所发表的(其中有3个新“亚目”、6个新科、15个新属及大量新种)居全国首位;其次为中国科学院微生物研究所发表了51个;另外,发表2个新属的有中国医学科学院生物技术所、中国海洋大学;发表1个新属的有中国热带农科院热带生物技术所、四川抗生素研究所、塔里木大学、西北农林科技大学,中国科学院南海海洋研究所、北京大学。其他如江苏师范大学,河北大学,辽宁大学,福建微生物所、山西微生物所,中国科学院沈阳应用生态研究所、大连轻工业学院、大连师范学院等单位发表了新种,这些单位为我国放线菌资源的开发及利用做出了贡献[▽]。

2010年在IJSEM刊登的论文中有20%来自中国,说明我国放线菌分类学科队伍发展飞速,人才辈出。“伯杰氏手册”第5卷由国际125位放线菌分类学家分工编写,其中8名来自中国(陶天申、刘志恒、黄英、陈文峰、李文钧、崔晓龙、唐蜀昆、职晓阳)。职晓阳等人的文章(2009)^[10]修正了Stackebrandt等(1997)^[7]发表的文章中200多处特征性核苷酸的错误,并提出了2个新“亚目”和4个新科,他们的分类系统虽未被“伯杰氏手册”第5卷全面采纳,但他们提出的放线菌门中各高级分类单元系统进化的思路已被“伯杰氏手册”接受,各分类等级的描述构成了“伯杰氏手册”第5卷中放线菌门的框架。

上述事例充分表明,我国四代放线菌分类学家们为我国和国际放线菌系统学的发展做出了重要贡献。在“伯杰氏手册”第一版中很难看到中国人发表的放线菌新物种,而在“伯杰氏手册”第二版第5卷中出现了大量我国放线菌分类学家们的成果,充分显示出我国放线菌系统学的发展飞速,研究队伍的壮大与研究水平的提高,使我国在国际放线菌学术界享有了一定的地位。

[▽]李文均,职晓阳,唐蜀昆.我国放线菌系统学研究历史、现状及未来发展趋势.待发表.

3 “伯杰氏手册”第5卷的特点

“伯杰氏手册”被誉为微生物研究者的“圣经”，它是微生物系统学研究中的权威工具书，在 M. Goodfellow 的精心组织与领导下，由全世界 125 位放线菌分类学家编写而成，具有科学性、系统性和实用性，使世界各国在细菌系统学研究中更有章可循。该手册中放线菌门分类系统的框架是建立在 Stackebrandt 等 (1997)^[7] 和 Zhi 等 (2009)^[10] 对放线菌的全面分析的基础上，但是并没有采纳 Zhi 等人的“亚纲”和“亚目”的分类单元，该手册将“亚纲”和“亚目”所代表的进化枝分别升级为纲和目。如此调整后的放线菌分类系统更加合理和科学，与细菌域中的其他门(或类群)相一致，有助于门分类单元之间的比较，也使得整个细菌域和古菌域中的分类系统更协调。另外该手册使分类系统更加简化，在 Stackebrandt 等 (1997)^[7] 与 Zhi 等 (2009)^[10] 分类系统中，“种”以上有 6 个等级(纲、亚纲、目、亚目、科、属)，在该手册中减至 4 个等级(纲、目、科、属)，提高了其实用性。

4 “伯杰氏手册”第5卷的不足之处

这本“圣经”的不足之处在于对 DNA 多基因位点序列分析 (Multilocus Sequence Analysis, MLSA) 技术、基因芯片技术和基因组技术等应用于分类学领域的新研究成果收录不足。16S rRNA 具有高度保守性，在研究亲缘关系较密切的菌种时，其种间分辨率明显不足；此外，16S rRNA 基因存在一定的种内变异和基因组内操纵子间的异源性。因而，单独使用 16S rRNA 基因反映某些放线菌菌株间的亲缘关系可能会导致偏差和误导。黄英等于 2008 年建立了链霉菌多基因位点分析方法^[23]，将 5 个编码蛋白质的管家基因 (*atpD*, *gyrB*, *recA*, *rpoB* 和 *trpB*) 用于链霉菌属的分类研究。在灰色链霉菌类群、吸水链霉菌类群及微黄白链霉菌类群中获得了理想结果，进而推广至整个链霉菌属^[24-26]。MLSA 不仅可分辨链霉菌种间与种内菌株间的分类地位，甚至可代替 DNA-DNA 杂交定种的繁琐程序。但是，“伯杰氏手册”(第二版)第 5 卷，不仅对多基因分析技术未给以足够的重视，也未引用基因芯片技术及基因组技术等分类学领域中的最新研究成果。MLSA 的

方法及成果列入 2011 年我国出版的《放线菌快速鉴定与系统分类》一书中^[27]。按目前情况看，除链霉菌目外，还有小单孢菌目、棒杆菌目及假诺卡氏菌目都出现了 16S rRNA 单基因难以区分属、种的问题，我们应加以重视并设法解决。具有代表性的多个基因位点综合分析甚至全基因组分析能够消除或减弱单个基因的进化差异，准确反映基因组水平的多样性，这方面的研究或许在不久的将来会使原核生物分类学发生深刻的改变。

5 结束语

随着放线菌基因组学、生物信息学等技术的发展，单基因(如 16S rRNA)序列区分放线菌不同分类单元有可能会被其他基因分类特征所改进或取代。另外，放线菌门内的高级别单元间的进化关系尚有悬念，尤其嗜热油菌纲 (*Thermoleophilum* class) 内不同属间的表观与分子特征不一致。因而，我们今后除发掘放线菌新分类单元的物种与产物外，需不断改进分类鉴定技术和方法，建立新的区分各分类单元的特征；理清放线菌门内纲、目高级别单元间的进化关系，提出新的分类系统。深信我国放线菌分类学家们在各自的研究领域中，通过团结合作，勇于创新，与时俱进，系统而深入地研究与总结，必定会为我国与国际放线菌系统学的发展以及未来新的“伯杰氏手册”的编著做出更大贡献。

致谢 中国科学院微生物研究所的王剑博士为本文进行了电脑录入，并提供宝贵建议；云南省微生物研究所的姜成林教授和李文均教授为本文初稿提供了建议；中国科学院微生物研究所的黄英研究员在本文的写作过程中提出了宝贵意见。在此一并致以谢忱！

参考文献

- [1] Goodfellow M, Kämpfer P, Busse HJ, Trujillo ME, Suzuki K, Ludwig W, Whitman WB. Begey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd eds. Vol 5, The Actinobacteria, Part A, B. New York: Springer, 2012.
- [2] Garrity GM, Holt JG. The Road Map to the Manual // Goodfellow M, Kämpfer P, Busse HJ, Trujillo ME, Suzuki K, Ludwig W, Whitman WB. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd eds. Vol 1, The Archaea and the deeply Branching and Phototrophic Bacteria. New York: Springer, 2001: 119-166.

- [3] Ludwig W, Klenk HP. Overview: a phylogenetic Backbone and taxonomic framework for procaryotic systematics // Goodfellow M, Kämpfer P, Busse HJ, Trujillo ME, Suzuki K, Ludwig W, Whitman WB. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. 2nd eds. Vol 2, The proteobacteria, Part A. New York: Springer, 2005: 49-65.
- [4] Goodfellow M, Fiedler HP. A guide to successful bioprospecting: informed by actinobacterial systematics. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2010, 98: 119-142.
- [5] Gao B, Gupta RS. Conserved indels in protein sequences that are characteristic of the phylum *Actinobacteria*. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 2005, 55: 2401-2412.
- [6] Gao B, Paramanathan R, Gupta RS. Signature proteins that are distinctive characteristics of *Actinobacteria* and their subgroups. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2006, 90: 69-91.
- [7] Stackebrandt E, Rainey FA, War NL. Proposal for a new hierarchic classificatio system, *Actinobacteria* classis nov. . *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1997, 47: 479-491.
- [8] Goodfellow M. Phylum XXVI. *Actinobacteria* phyl. nov. // Goodfellow M, Kämpfer P, Busse HJ, Trujillo ME, Suzuki K, Ludwig W, Whitman WB. *Bergey Manual of Systematic Bacteriology*. 2nd eds. Vol 5, The *Actinobacteria*, Part A. New York: Springer, 2012: 33-35.
- [9] Ludwig W, Euzéby J, Schumann P, Busse HJ, Trujillo ME, Kämpfer P, Whitman WB. Road map of the phylum *Actinobacteria*. // Goodfellow M, Kämpfer P, Busse HJ, Trujillo ME, Suzuki K, Ludwig W, Whitman WB. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriol*. 2nd eds, Vol 5, The *Actinobacteria*, Part A. New York: Springer, 2012: 1-28.
- [10] 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. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 2009, 59: 589-608.
- [11] Ruan JS, Zhang YM. A Taxonomic study of *Actinoplanaceae*. I. Classification of *Ampullariella*. *Acta Microbiologica Sinica*, 1974, 14(1): 31-41. (in Chinese)
阮继生, 张亚美. 游动放线菌科 (*Actinoplanaceae* Couch, 1995) 分类的研究. I. 小瓶菌属 (*Ampullariella* Couch, 1963) 的分类. 微生物学报, 1974, 14(1): 31-41.
- [12] Ruan JS, Zhang YM, Jiang CY. A Taxonomic study of *Actinoplanaceae*. II. Four new species of *Actinoplanes*. *Acta Microbiologica Sinica*, 1976, 16(4): 291-300. (in Chinese)
阮继生, 张亚美, 姜朝瑞. 游动放线菌科分类的研究. II. 游动放线菌属的四个新种. 微生物学报, 1976, 16(4): 291-300.
- [13] Ruan JS, Jiang CY. A Taxonomic study of *Actinoplanaceae*. III. Three new species of *Actinoplanes*. *Acta Microbiologica Sinica*, 1979, 19(3): 235-242. (in Chinese)
阮继生, 姜朝瑞. 游动放线菌科的研究. III. 游动放线菌属的三个新种. 微生物学报, 1979, 19(3): 235-242.
- [14] Lechevalier MP, Prauser H, Labeda DP, Ruan JS. Two new genera of nocardioform Actinomycetes: *Amycolata* gen. nov. and *Amycolatopsis* gen. nov.. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1986, 36(1): 29-37.
- [15] Jiang C, Xu L, Yang YR, Guo GY, Ma J, Liu Y. *Actinobispora*, a new genus of the order Actinomycetales. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1991, 41(4): 526-528.
- [16] Jiang Y, Cao YR, Zhao LX, Tang SK, Wang Y, Li WJ, Xu P, Lou K, Mao PH, Xu LH. Large numbers of new bacterial taxa found by Yunnan Institute of Microbiology. *Chinese Science Bulletin*, 2011, 56(8): 709-712.
- [17] Ruan JS, Lang YJ, Shi YL, Qu LH, Yu XQ. Chemical and molecular classification of *Saccharomonospora* strains. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1994, 44(4): 704-707.
- [18] Shi YL, Ruan JS, Czerwinska JZ, Mordarski M. DNA homology of some *Frankia* in Xishuangbanna. *Actinomycetes Ann II*, 1991, (3): 86-88.
- [19] Liu ZH, Ruan JS, Czerwinska JZ, Mordarski M. Analyses of DNA homology and rDNA restriction patterns of some species in the genus *Nocardiopsis*. *Actinomycetes Ann III*, 1992, (3): 51-54.
- [20] Al-Tai AM, Ruan JS. *Nocardiopsis halophilia* sp. nov., a new Halophilic Actinomycetes isolated from soil. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1994, 44(3): 474-478.
- [21] Ruan JS, Al-Tai AM, Zhou ZH, Qu LH. *Actinopolyspora iraqiensis* sp. Nov., a new Halophilic Actinomycetes isolated from soil. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1994, 44(4): 759-763.
- [22] Zhou ZH, Ruan JS, Liu ZH, Zhang YM. Study on a new method for *Frankia* identficayion. *Acta Microbiologica Sinica*, 1996, 36(2): 155-157. (in Chinese)

- 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. 微生物学报, 1996, 36 (2): 155-157.
- [23] Guo Y, Rong X, Zheng W, Ruan JS, Huang Y. A multilocus phylogeny of *Streptomyces griseus* 16S rRNA gene clade: use of multilocus sequence analysis for *Streptomyces* systematics. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 2008, 58: 149-159.
- [24] Rong X, Guo Y, Huang Y. Proposal to reclassify the *Streptomyces albidoflavus* clade on the basis of multilocus sequence analysis and DNA-DNA hybridization, and taxonomic elucidation of *Streptomyces griseus* subsp. *Solvifaciens*. *Systematic and Applied Microbiology*, 2009, 32: 314-322.
- [25] Rong X, Huang Y. Taxonomic evaluation of the *Streptomyces griseus* clade using multilocus sequence analysis and DNA-DNA hybridization, with proposal to combine 29 species and three subspecies as 11 genomic species. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 2010, 60: 696-703
- [26] Rong X, Huang Y. Taxonomic evaluation of the *Streptomyces hygroscopicus* clade using multilocus sequence analysis and DNA-DNA hybridization, validating the MLSA scheme for systematics of the whole genus. *Systematic and Applied Microbiology*, 2012, 35: 7-18.
- [27] 阮继生, 黄英. 放线菌快速鉴定与系统分类. 北京: 科学出版社, 2011.

Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (second edition) Volume 5 and the study of Actinomycetes systematic in China

Jisheng Ruan*

State Key Laboratory of Microbial Resource, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (hereinafter referred to as "Bergey's Manual") is the collection of academic views accepted by taxonomists in many countries. It has scientificity, unitarity and practicality. "Bergey's Manual" (special issue of Actinomycetes) divided into two parts (part A and part B) was published in May, 2012. Under the guidance and the organization of Michael Goodfellow et al., the great work has been completed successfully in May 2012. "Bergey's Manual" made a great modification on the systematic of Actinomycetes and formally set up the phylum of Actinobacteria, which encompasses 6 classes, 23 orders (include one order incertae sides), 53 families, 222 genera and about 3000 species. The taxonomic catalogue is Bacteria, phylum of Actinobacteria, under the phylum there are class, order, family, genera and species. "Bergey's Manual" collected a great deal of new taxa, which were published in IJSEM (International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology) by Chinese scientists. We need to indicate that due to its too rigorous, conservative writing purpose and long publication periods "Bergey's Manual" fails to collect new research results using the molecular approaches of multilocus sequence analysis "MLSA", gene chip technology and genome technologies, which however will profoundly change the taxonomy of prokaryotes in the near future.

Keywords: "Bergey's Manual", Actinobacteria, taxonomy system

(本文责编:王晋芳)

* Corresponding author. E-mail: jishengruan@yahoo.com.cn

Received: 8 April 2013