

原核生物的分类(综述)

分类、命名和鉴定

分类,命名和鉴定是分类学中相互连系而又彼此独立的三个部份。分类(classification)是在相似性或相关性的基础上,把一个有机体放在一个分类阶元中。命名(nomenclature)是根据国际命名法规给有机体一个名称。鉴定(identification)是确定一个新分离的菌株可否归属于一个已建立命名的分类阶元的过程。

在自然界中有许许多多的原核生物,它们的类型极为庞杂。分类的目的是把大量有机体在其相似性的基础上分群。因此细菌分类实际上是把看起来杂乱无章的无数细菌菌株按照一定的规律把它们排列起来。

要对有机体分类,就要了解它们的特征。对原核生物来说就需要采用实验和观察的方法进行研究。

对于一个分类单元的恰当描述除了形态学特征之外,还需要生物化学,生理学和遗传学特征。

分类可以应用于已定名的分类单元,也可用于新描述的有机体。假若一些分类单元已被描述,分类和命名,但现在又发现了它们的新特征,或对已有特征有了新的解释,就可以对这些有机体进行重新分类。如果有机体是新的,根据现有分类单元无法鉴定,那就应该根据国际命名法规规定名,并放在现有分类系统中的适当位置。

分类阶元

在细菌分类中,分类单元是按一定的阶元顺序排列的。原核生物都属于原核生物界(kingdom prokarya)。门(division),纲(classes),目(orders),科(families),属(genera)和种(species),是界以

表 1 细菌分类阶元

正式阶元	举 例
界	原核生物界(Procaryotae)
门	薄壁菌门(Gracilicutes)
纲	暗细菌纲(Scotobacteria)
目	螺旋体目(Spirochaetales)
科	钩端螺旋体科(Leptospiraceae)
属	钩端螺旋体属(Leptospira)
种	问号钩端螺旋体(Leptospira interrogans)

下越来越小并且互不重叠的分类单元,而这些分类单元的名称是国际公认的(表 1)。

除了这些公认的两歧分类单元外,还有些非正式的,用通俗语言称呼的分类单元。这些分类的名称在命名中是不被承认的。例如原核生物,螺旋体,异化性的硫酸盐或硫的还原细菌以及氧化甲烷细菌等。

种(Species)

在细菌系统学中最基本的分类单位是“种”。细菌分类中“种”的概念比高等生物的“种”概念要模糊的多。这并不奇怪,因为细菌是原核生物,它与高等生物有着显著的差异。例如“性”的概念就不能应用于细菌种的划分,因为只有极少数细菌能够进行接合。同样,由于大多数原核生物的形态学都过于简单,难以提供有用的分类信息,因而形态学本身分类意义也甚小。同高等生物的分类相比,细菌的形态学特征在分类中就没有什么重要价值。

细菌的一个种,可以认为是这样的一群菌株,它们既具有许多共同特征,又同其他菌株有明显的差异。(所谓的菌株,就是在纯培养中由一个单菌落得到的培养物;一般来说都是由最初单菌落得到的后代培养物)。在每个种中都有一个菌株被指定为模式株(Type Strain)模式株是这个种的名称的代表,是这个种的永久的标准标本,也就是说它是这个种名的参考标本(Reference Specimen for Name)。模式株在种水平的分类中是很重要的,因为每个种都包括与模式株和亚模式株相类似的其他菌株。很明显,种的概念包含着一种主观的判断,因而有些细菌种之间不论表现特征还是遗传性状的确有很大差异。人们希望有一个比较统一又比较严紧的种的概念。例如把 DNA 同源性水平作为种的定义的基础,也就是说在同源性的一个特定水平上定义一个种。当然,如果要采用比较严格的限制性指标,就要考虑到它对过去已被承认的细菌类群的影响。实际上,分类和命名都应保持相对稳定,因为变化会带来混乱。特别是在种和属的水平上发生变化,人们就要花费很大的力气修改鉴定检索表及有关的教科书。但是,由于分类工作者在不断研究、探索和使用新的分类依据,因此分类在过去就没有,将来也不可能保持绝对的稳定。

尽管近些年来,在分类检索中使用遗传学参数为依据,它具有相当的可靠性和稳定性。但是,当人们充

了解了一些可传递因子对原核生物基因组稳定性的影响时,将来还会对这类分类指标的使用进行再评价。

遗传学方面的研究解决了不少关于菌株归种中存在的混乱事例。DNA 同源性也越来越多的应用于新种的建立和解决一些种水平的分类学问题。

亚种 (Subspecies)

在一个种内,根据少数几个稳定的变异特征或根据遗传学性状区分成小群,这样把一个种分成两个或更多个小的分类单位,这些小的分类单位就称为亚种。

亚种是分类学中的最低阶元,在命名上也是公认的。

亚种以下的分类单位

在分类阶元中,亚种以下还有些分类单位如:生物变型,血清变型,噬菌体变型等。它们是用一些特殊性状(如抗原组成、噬菌体反应或其他性状)表示的一群有机体。从命名学上说,这些分类单位是不被承认的,但在实际工作中确很有实用价值。常见的亚种以下的分类单位见表 2。

表 2 常见的亚种以下的分类单位

参考名称	同义名	应用于具有下列性状的菌株
生物变型 (Biovar)	生物型 (Biotype)	特殊的生理生化性状
血清变型 (Serovar)	血清型 (Serotype)	不同抗原性状
病理变型 (Pathovar)	病理型 (Pathotype)	对某些寄主的致病性
噬菌体变型 (Phagovar)	噬菌体型 (Phagotype)	被某些噬菌体溶解的能力
形态变型 (Morphovar)	形态型 (Morphotype)	特殊的形态学特征

属 (Genus)

任何一个种都归属于某个属(尽管有时候与属的描述并不高度一致)。在这方面,细菌学家也遵循林奈双命名法,即一个有机体的名称是由属名和种的加词结合而组成的。细菌属的定义范围比较清楚,彼此之间易于区分。在手册(Bergey's Manual of Systematic Bacteriology Vol. 1, 1984)的这个版本中,对一些常见种群的描述比以前更加深刻了,但对属的定义范围仍然没有一个统一的意见。属的定义仍包含相当多的主观因素。的确,有时候一个研究者认为他所描述的对象应该是一个属,而另外一个分类学家则认为仅仅是一个种而已。在分类学中使用的遗传特征(rRNA 同源性,或 rRNA 寡核苷酸谱)是比较客观的,现在已经得到了部分的应用。

高级分类单元 (Higher Taxa)

科与目水平上的分类关系比种和属的分类关系更差些。通常,在一些较高级的分类单元中(肠杆菌科除外,因为这个科内存在着明确的遗传学关系),定义的描述缺乏一定的基础。因此一些分类学家不再采用那种似是而非的方法对科或目进行公式化的描述,而使用了临时的,纯描述性的通俗名称(如异化性的硫酸盐或硫的还原细菌)。由于对这些细菌的相似性了解日增,因此还会出现科、目阶元的分类位置。最近的事例是产甲烷菌的分类。在手册第八版中,甲烷菌作为单一的科而存在,下面分三个属。随着分类信息的不断增加,一些权威人士提出应该用三个目来界定这群菌的

范围。

在手册的这个版本中,原核生物被分成四个门,然后再区分成纲。关于这一点至今没有一个能被共同接受的意见。不仅在门和纲的划分上是这样,就是在界的水平上也存在着一些争论。根据 rRNA 寡核苷酸谱和某些生物学特性,有些权威人士提出:并不是所有细菌都属于原核生物,有些细菌能代表一个新界。它既不同于原核生物,也不同于真核生物,因而被称为古细菌。这群细菌的确有些特殊的性状,有充分的证据表明它的进化途径不同于其他细菌。到目前为止仍然没有一个统一的看法,从分类学上谈,就是这群细菌到底放在那个水平上自成一类更为合适。

细菌分类的主要进展

从 Leeuwenhocks 发现细菌到 Müllers 1773 年提出的最初的细菌分类设想整整经历了一百多年。在此后的一个世纪中,由于技术的迅速发展,使细菌分类学不断得到充实和完善。关于细菌分类的早期发展情况见手册(Bergey's Manual)一,二,三版的前言,关于早期分类的大体轮廓见第六版,其中对 1923 年以后的一些分类观点还是很重视的。

在早期的细菌分类研究中主要存在两个问题。第一,早期的分类主要依赖于形态学特征,例如,那时把细菌的形态看成是最重要的指标,因此凡属球菌都被划分在一起(科或目)。相反,在现代的分类学中生理学特征受到重视,因此发酵性球菌与光合性球菌被区分开了,光合性球菌与产甲烷的球菌,产甲烷球菌与硝化球菌也都被区分开了等等。第二,直到 19 世纪后半

叶纯培养技术才建立起来, 纯培养技术的产生是微生物学的一次革命。Koch 发展的这项技术不仅澄清了“多形态”的概念, 而且为细菌分类学的现代发展产生了重要的影响。纯培养与植物学中的植物标本是类似的, 但纯培养具有更多的用途, 因为(1)它们能保持生活状态,(2)能传代,(3)经受了无数次的验证,(4)可以从一个实验室转接到另一个实验室。纯培养技术的自然结果是建立种的模式株(Type Strains of Species)。模式株应该存在菌种库(Culture Collection), 更恰当的名称应是菌株库(Strains Collection)。研究工作者可以从菌种库中索取模式菌株, 并在自己的分类研究中作为参考株与新的分离物进行比较研究。

在以计算机为基础的数值分类和以分子生物学为基础的遗传学方法出现之前, 细菌分类的传统作法是: 首先是尽可能多的得到分离物的特征, 然后分类学家以这些特征为依据, 加上自己直观判断和分析, 对分离物进行分群。尽管由于分类学家之间主观判断的差异, 常使一些类群的分类产生剧烈的变化和修改。但是仍有许多类群的分类一直保留到今天, 甚至还得到了现代实验方法的肯定。这是因为分类学家对他们研究的有机体, 一般都有较全面的认识, 而且他们的直观判断也是以大量实验数据为基础的。虽然这些数据没有经过计算机的处理, 但确通过分类学家的充分思考, 因而对各类群之间的关系给出了合乎客观规律的评价。另一方面, 在分类中有些特征占的比重很大, 而且与其他特征又有高度的相关性。这种特征之间的相关性(Correlation of Characteristics)大约是 Winslows 1908 年提出来的。他指出, 寄生球菌一般在普通培养基上生长差, 革兰氏染色强阳性, 从糖产酸; 相反, 腐生球菌在普通培养基上生长丰富, 革兰氏染色弱阳性, 不从糖产酸。Winslows 的这个观点相当于现在的 Micrococcus (腐生菌) 和 Staphylococcus 以及 Streptococcus (寄生菌), 至今看起来也是很有理由的。

分类中的另一种情况就完全不同了。有关方面的经典事例不只一个。例如 Paracolobacterium 属。这个属是 1944 年提出的, 在手册第七版中描述过, 它包含肠杆菌科中一些乳糖发酵阴性的菌株。在肠道致病菌(Salmonella 和 Shigella) 的鉴定中, 乳糖反应阴性是一项很重要的特征。但是, 在 Paracolobacterium 的分类中对这项反应给予相当的比重就造成了错误, 因为这个属所包含的其他成员在其他性状上并不高度一致, 实际上它们是一些乳糖反应阳性种的阴性变种。例如 Paracolobacterium coliforme 除了乳糖反应阴性外, 在其他方面与 E. coli 完全一样。所以造成这项分类的错误, 完全是由于选错了特征, 而且又过份的强调了某项特征。为了避免分类工作者给个别单项特征过份的估价, 一些比较客观的分类方法(如数值分类)就发展起来了。

系统发育分类

许多高等生物的分类是以化石和适当的沉积层记载为依据的, 像这样的分类称为“自然的”或“系统发育”分类, 并以此同以表现特征为依据的“实用的”或“人为的”分类相区分。令人信服的微生物化石是在 20 年前发现的。微生物的古化石学表明: 大约在前寒武纪微生物就出现了, 许多科学家推测在地球上。至少在 35 亿年前就有细菌存在, 而地球只今已有 45 亿年。当然在早期的沉积岩上发现的微生物化石对研究原核生物的系统发育没有多少价值, 根据现有的化石资料微生物古生物学家也不能确立一个微生物的发育系统。

尽管缺少完整的化石资料, 但在本世纪早期有关细菌的进化问题就被提出来了。从本质上说这些设想还是属于推理性的。

Orla Jensen (1909) 提出自养细菌是最原始的微生物类群, 并在这一前题下, 设计了一个广泛的系统进化图谱。今天虽然大多数微生物学家不完全同意这个设想, 但确认为 Orla Jensen 的分类系统在一定程度上反映出细菌间相互关系的大体轮廓。另一个重要的细菌系统进化谱是 Kluyver 和 Niel(1936) 提出的。与前者相反, 前者是以生理学为基础的, 后者是以形态学为基础。后者的基本观点是, 形态学最简单的球菌是最古老的类群, 由这一类群逐步发展成形态比较复杂的类群如螺旋菌, 杆菌, 分支丝状菌等。

在尚未得到前寒武纪微生物存在的确凿证据之前, 手册(Bergey's Manual) 第七版(1957) 提出的观点是: 细菌是生物界古老的类群, 并描述了一个自然的分类体系, 在这个体系中首先描述了光合细菌, 因为光合细菌被认为是细菌中最古老的类群。然而由于这个进化体系(也包括其他形式的进化体系)缺乏足够的客观依据, 因此在手册第八版的编写中, 放弃了体系的作法, 而是从识别和鉴定的目的出发, 将细菌分成了不同的类群, 并使用了通俗的名称。这样就使细菌分类完全成了实际的和公认的人为分类。

在手册第八版后, 由于使用了遗传学实验方法(DNA:DNA 杂交, DNA:rRNA 杂交, rRNA 寡核苷酸谱和蛋白质序列), 系统发育方面的信息不断增加。关于细菌进化的信息可能记录在细菌蛋白质的氨基酸序列和 DNA 与 RNA 的核苷酸序列中。遗憾的是, 到目前为止有关细菌进化的资料还是零散的, 对这些资料的解释也不完全一样, 同时也只有部份类群被研究过, 因此一些更为意外的和陌生的组合将会在未来的工作中陆续出现。在这个版本中, 各章的分类评论部份都列举了一些系统发育资料, 并在此基础上对一些分类单位做了尝试性的排列。

正式的分类

有些微生物学家认为，伯杰手册中提出的分类就是微生物学中的“正式分类”。这种印象是应当纠正的，因为到现在还没有一个“正式”的细菌分类系统（这同命名是相反的，因为根据国际公认的法规，每个分类单位都有一个而且只有一个合格名称；当遇到与名称的合格性有矛盾时，裁决委员会将给以答复）。一个能称得上“正式”的细菌分类，应该受到微生物学家社团

的广泛接受。如果一个分类很少为微生物学工作者采用，那就不管其设计怎样精细，也不管是谁设计的，它会很快被否认或者做出重大修改。

还应该强调一下，细菌分类是为细菌分类学家而设计的，而不是为被分类的细菌而设计的。细菌本身对它的分类没有任何兴趣。但对细菌分类学家来说，这个问题有时还是很严肃的。

（洪俊华译自“Bergey's Manual of Systematic Bacteriology”，王大耜校）