

微生物在生物系统中的地位

钱 泽 澍

(浙江农业大学,杭州 310029)

现在生物的分类是由瑞典植物学家 Carolus Linnaeus (1707—1778) 于十八世纪建立的。他将生物分为二界即植物界和动物界。但由于微生物的不断发现,其中有些微生物不适于此二界中,有些微生物类似植物,但其某些性状不适于属植物;有些属动物的微生物也有一些不像动物的性状。有些微生物的结构和功能性状则完全不属于动物或植物,很显然生物分成二界不能包括所有的生物,因此德国动物学家 E. H. Haeckel 于 1866 年把生物分成三界^[1],即增加第三界,包括微生物的原生生物界 (protists)。此界仅包括单细胞的生物体,即细菌、真菌、藻类和原生动物,但不包括非细胞生物体的病毒。在原生生物界中又分为低等和高等的原生生物二类,前者为原核细胞的细菌,后者为真核生物的真菌、藻类和原生动物。目前广泛采用的为 R. H. Whittaker 提出的生物分成五界 (图 1),微生物分属于五界中的三界, Kingdom Monera: 细菌、蓝细菌; Kingdom Protista: 藻类、原生动物; Kingdom Fungi: 酵母菌、霉菌。病毒为非细胞生物,因此也未包括在细胞生物体系中。在 Bergey 氏细菌学鉴定手册第八版 (1974) 中,当时已注意到 Whittaker 提出 Monera 界,由于所有的原核生物细胞也有原生质团细胞 (monera cell),因此称谓原核生物界。为此整个微生物分成三类: (1) Procaryotic protists 原核原生生物(细菌和蓝细菌), (2) Eucaryotic protists 真核原生生物(真菌、藻类和原生动物), (3) Viruses 病毒。

1984 年出版的 Bergey 氏细菌学分类手册

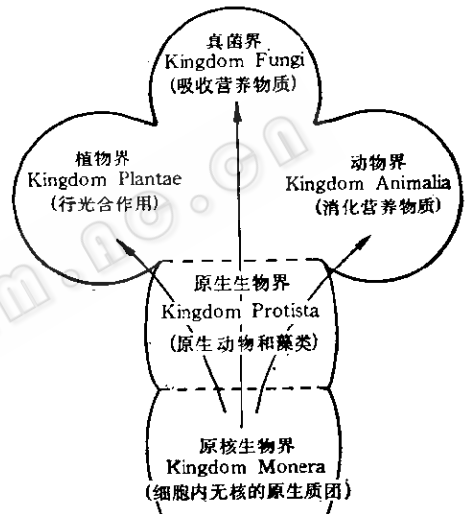


图 1 生物系统分类图
(图中不同群之间表示进化关系)

第一卷^[2]前言中说明,为了扩大“手册”内容:包括了较多细菌分类的重要信息,把形态、富集、分离、种的描述和鉴定特征、菌种的维持和保藏等信息汇集在一起,因此“手册”不仅包括细菌鉴定材料如诊断方法和用于鉴定的表格,而且也对分类作详细的描述,其中心内容为阐明细菌分类学,因此将“手册”改名为 Bergey 氏细菌学分类手册(第一版)。但对原来 Bergey 氏细菌学鉴定手册仍保留,而改为简短版本。因此有两种 Bergey 氏手册,前者以细菌分类为主,后者为细菌鉴定的简短手册。在分类手册第一版第一卷中,将细菌仍列为原核生物界,以下分为四门:

Kingdom	Procaryotae	原核生物界
Division I	Gracilicutes	薄壁细菌门
Class 1	Scotobacteria	暗细菌纲
Class 2	Anoxyphotobacteria	不产氧光合细菌纲
Class 3	Oxyphotobacteria	产氧光合细菌纲
Division II	Firmicutes	厚壁细菌门
Class 1	Firmibacteria	厚壁细菌纲
Class 2	Thallobacteria	分枝细菌纲(即放线菌纲)
Division III	Tenericutes	软壁细菌门
Class 1	Mollicutes	柔膜原核生物纲(即枝原体或肺炎体)
Division IV	Mendosicutes	疵壁细菌门
Class 1	Archaeobacteria	古细菌纲

Bergey 氏细菌学分类手册四卷中的内容大致安排：第一卷(1984)为革兰氏染色阴性细菌,即薄壁细菌门;第二卷(1986)为革兰氏染色阳性细菌,即厚壁细菌门的厚壁细菌纲;第三卷(1989)为疵壁细菌门的古细菌纲和蓝细菌与其它一些革兰氏阴性细菌,第四卷(1989)为厚壁细菌门中的分枝细菌纲(即放线菌)。

最近 Carl R. Woese 等人提出生物分类的新建议,此分类趋向于生物的自然体系,建议将生物分为三个领域 (Domins), 即古生物、细菌和真核生物。下面将 Woese 的分类新建议作一介绍。

Woese 等人^[9]提出生物分类的新建议中,首先强调目前建立新的分类学的必要性,在此基础上提出重建分类学的基础和新的新高级分类的建议。

(一) 需要建立新的分类学

生物进化的研究,以往基于复杂的形态学和详细的化石记载,因此仅限于研究动植物,即研究后生植物 (metaphata) 和后生动物 (metazoa), 即指多细胞生物。此进化过程仅占整个生物进化过程的五分之一。由于微生物不像多细胞生物,其形态和其它性状简单,不能提供有效的系统发育的基础资料。由于科学的进展,由细胞水平转向分子水平的研究,研究细胞内分子序列,使我们了解到很多历史的信息,从分子序列的变化,对生物分类的认识发生了改变,发现以往对生命有机体的基础知识成为过时的,甚至有错误的认识。Woese 等人提出现在应从分子数据来表达自然界的生物体系和

提出正式分类的时候了。

修订老的分类系统,并不是简单地修正。现在的分类基础仍沉浸于古老的概念中,认为自然界的生命不是植物就是动物。现在最易接受的生命有机体的分类为 Whittaker 提出的分成动物、植物、真菌、原生生物和原核生物 (monera) 的五界分类,但此五界的分类不能反映生物的自然系统发育过程。后生植物和后生动物是从单细胞的真核生物演化而来,原生生物和真菌二种真核微生物的分类是人为的,而且 Woese 等人认为把原核生物 (monera) 和五界中其它四界(动物、植物、真菌和原生生物)并列为五界,忽视了原核生物不同于其它四界的事实,最初生命的分类应在细菌和真核生物之间,动植物则是以后的事情。E. Chatton (1938) 提出著名原核生物和真核生物的建议,但当时此概念也首先基于细胞结构,而从系统发育仅是次要和推论的。50 年代从细胞学和分子水平来理解,加深了对分类的认识,但分子生物学家大部分工作采用少数模式,缺乏比较研究,如仅从大肠杆菌作为原核生物的典型代表,后来从原核生物中发现了古细菌,显然大肠杆菌不能反映古细菌的性状。从细胞学水平分析,古细菌确属原核生物,但从分子水平分析,古细菌类似于原核生物的程度没有超过(或许更少一些)真核生物,表明从分子结构和序列,较经典表型法更能揭示生物(尤其对微生物)进化的相互关系。从分子水平的比较研究表明,在此星球上的生命可分成三个主要类群,即通常称谓的真细菌、古细菌和真核生物。此三类

之间全然不同，把它们分成此三类群比分为动物和植物二个典型界更趋向于自然本质。生物体系中的五界分类或真核与原核二种分类，均不能反映把生物分成三群的概念。

(二) 重建分类学的基础

未来的分类学应主要依据分子序列、结构和相互关系的分子学为标准，分类上经典的表型性状仅用来肯定和修饰分子学的分类。只有在分子水平上才能看清生物界可分成真细菌、古细菌和真核生物三个类群。主要从 rRNAs 提供了分子水平良好的例子。例如从 rRNA 小亚单位结构能将真细菌从古细菌和真核生物中区分开来。真细菌的发夹环 (hairpin loop)^[4] 位于类似 16S rRNA 的 500—545 碱基之间，在此主键上有膨胀的侧枝，所有的真细菌 (从 400 个以上真细菌研究结果) 均含有 6 个核苷酸的膨胀突起，位于主键上游第五和第六个碱基对之间(图 2)。而古细菌和真核生物相应的膨胀突起含有七个核苷酸，而且位于主键上游第六和第七个碱基对间。另一方面真核生物的 rRNA 小亚单位很容易鉴别，位于 585 和 655 碱基间，而且原核生物中的真细菌和古细菌表现有共同性状结构，与真核生物不同(图 3)^[5]。最后古细菌的 16S rRNAs 在 180—197 或 405—498 碱基间具有独特的结构，很易鉴别。又例

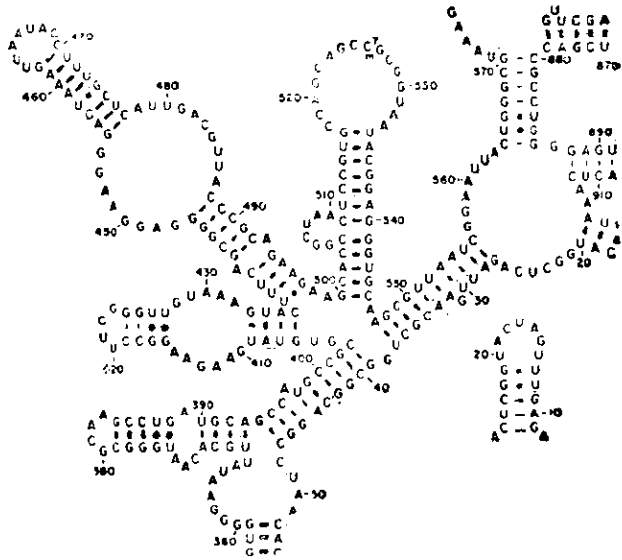


图 2 典型的类似 16S(16S-like) rRNA 的一部分次生结构(真细菌 *E. coli*)

(正常的碱基配对用“—”连接，G、U：用黑点连接，AOG：用圆圈连接，示有怀疑的碱基对，螺旋线上加遮暗处，示要用比较标准证实。)

如从分子性状揭示三类生物(真细菌、古细菌和真核生物)进化上的差异，所有真细菌在它们的 RNA 多聚酶上几乎具有相同的亚单位模式，但此模式与古细菌或真核生物很少有关系。另一方面真核生物具有分别利用三种不同的 RNA 多聚酶的独特功能。

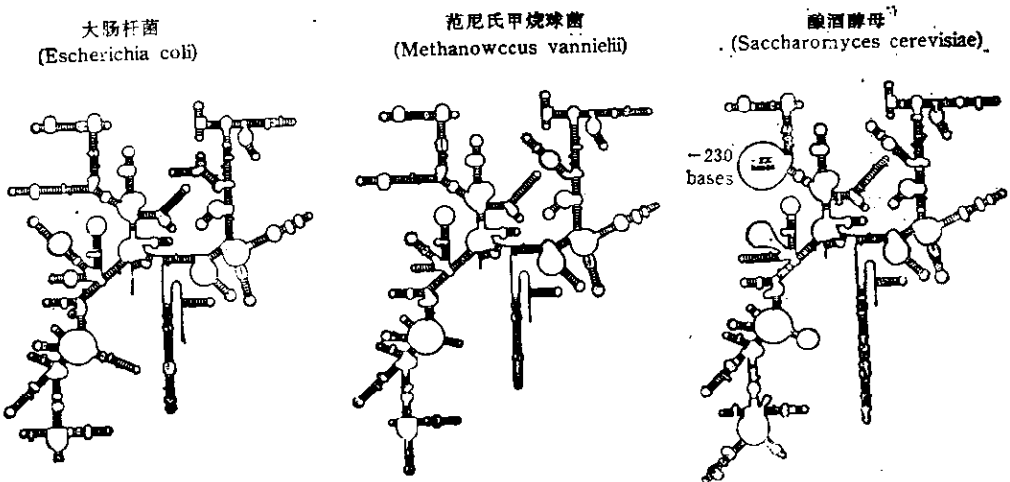


图 3 三类群生物典型的 rRNA 小亚单位的次生结构 (在 *E. coli* 和范尼氏甲烷球菌结构上的黑点处，表示此部位二者性状的差异。)

表 1 三个类群生物

细菌 Bacteria

- 1. 嗜热外套菌目 (the Thermotogales)
- 2. 黄杆菌和相关的细菌 (the flavobacteria and relative)
- 3. 蓝细菌 (the cyanobacteria)
- 4. 紫色细菌 (the purple bacteria)
- 5. 革兰氏阳性细菌 (the Gram-positive bacteria)
- 6. 绿色非硫细菌 (the green nonsulfur bacteria)

古生物 (Archaea)

- 泉古生物界 (the kingdom Crenarchaeota)
- 7. 火网菌属 (the genus Pyrodictium)
- 8. 嗜热变形菌属 (the genus Thermoproteus)
- 广古生物界 (the Kingdom Euryarchaeota)
- 9. 嗜热球菌目 (the Thermococcales)
- 10. 甲烷球菌目 (the Methanococcales)
- 11. 甲烷杆菌目 (the Methanobacteriales)
- 12. 甲烷微菌目 (the Methanomicrobiales)
- 13. 极端嗜盐微生物 (the extreme halophiles)

真核生物 (Eucarya)

- 14. 动物 (the animals)
- 15. 纤毛虫 (the ciliates)
- 16. 绿色植物 (the green plants)
- 17. 真菌 (the fungi)
- 18. 鞭毛虫 (the flagellates)
- 19. 微孢子目 (the microsporidia)

从化石记载表明,光合真细菌(推论古细菌或真核生物)在 30—40 亿年前早已存在。从进化上讲,所有生物从一个祖先演化而来,后来分化成三个类群: 细菌 (Bacteria), 古生物 (Archaea), 真核生物 (Eucarya)(表 1)。从一个祖先分化为三个类群在星球历史上相对来讲时间是很短的。从三个类群的系统发育树(图 4)树根上看到,真细菌从其它二个群分离开来,使古细菌和真核生物间有专一性的关系,但较疏远。古细菌分子结构和真细菌相比,与真核生物较近似(只有 rRNA 例外)。古细菌和真

核生物的核糖体蛋白有相似性,与真细菌没有相似性。但古细菌和真核生物之间也有很不同之处,它们之间早就分叉,即二者分子结构上的差异也与真细菌有区分。

(三) 最高分类地位的建议

Woese 建议将生物体的分类提高到高于界的水平,常规用界 (Kingdom), 建议用领域 (domain)。首先考虑是三类群生物系统发育的体系,也考虑原有分类的基础具有连续性,又要与原来的分类有质的不同,故建议将生物分成三个领域。即古生物(Archaea),细菌(Bacteria)和真核生物 (Eucarya) 三个领域。其中不采用古细菌 (Archaeobacteria), 这样把古生物从细菌中区分开来。在每个领域下再设界。如在真核生物领域下,再包括动物界、植物界、真菌界和其它没有被确定的生物。在古生物中分为广古生物界 (Euryarchaeota) 和泉古生物界 (Crenarchaeota), 前一界包括产甲烷菌和有关的菌,简称广古生物(euryarchaeotes 或 euryotes); 后一界包括嗜热嗜酸菌 (thermoacido-

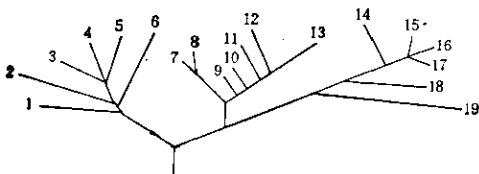


图 4 三个类群生物的系统发育树

[以树根形式表示,分枝的次序和长度基于 rRNA 的比较序列。根的位置是按成对类似基因 (paralogous genes) 的比较序列排列,成对类似基因在从共同祖先分化成三个主要世系 (lineages) 前相互交叉。1—6 为细菌,7—13 为古生物,14—19 为真核生物。]

philes), 依靠硫的古细菌和极端的嗜热菌 (extreme thermophiles) 等, 简称泉古生物 (crenarchaeotes 或 crenotes)。

生物领域的定义:

1. Domain Eucarya (真核生物领域)

真核细胞。细胞膜脂类 (lipids) 成分主要为甘油脂肪酰二酯 (glycerol fatty acyl diesters)。核糖体 (ribosomes) 含有真核类型的 rRNA。

2. Domain Bacteria (细菌领域)

原核细胞。细胞膜脂类成分为二酰甘油二酯 (diacylglycerol diesters)。核糖体含有真细菌类型的 rRNA。

3. Domain Archaea (古生物领域)

原核细胞。细胞膜脂类成分主要为类异戊二烯甘油二醚或二甘油四醚 (isoprenoid glycerol diethers or diglycerol tetraethers)。核糖体含有古生物类型的 rRNA。

(a) Kingdom Euryarchaeota (Archaea) 广古生物界。在相当广泛的生境中存在, 具有不同型式的代谢方式。核糖体含有广古生物类型的 rRNA。

(b) Kingdom Crenarchaeota (Archaea) 泉古生物界。其表型很明显类似于古生物领域的祖先, 核糖体含有泉古生物类型的 rRNA。

参 考 文 献

1. Plectzar Michael J et al.: Elements of Microbiology, McGraw-Hill Book Company, pp. 26—28, 1981.
2. Krig Noel R: Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, The Williams and Wilkins Company, Baltimore, Vol. 1, pp. 31—36, 1984.
3. Woese Carl R et al.: Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 87: 4576—4579, 1990.
4. Woese Carl R et al.: Microbiol. Rev., 47: 621—669, 1983.
5. Woese Carl R: Microbiol. Rev., 51: 221—271, 1987.

(1992-1-14收稿)