

研究生创新教育系列丛书

分子微生物学前沿

饶贤才 胡福泉 主编



科学出版社

研究生创新教育系列丛书

分子微生物学前沿

饶贤才 胡福泉 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

微生物学是生命科学领域的前沿学科。《分子微生物学前沿》一书的内容聚焦在细菌分类、命名和鉴定领域的新进展；微生物抗不利环境的分子基础；微生物的基因水平转移与适应性进化；病原体相关分子模式与机体的模式识别；微生物群落与宿主相互作用；细菌的免疫系统、分泌系统、毒力系统、生物钟系统、生物波系统、纳管系统、膜囊泡系统等的构成及其意义；微生物菌群体感应系统和群体行为；病毒工厂和病毒与宿主相互作用的分子基础等方面。

本书既可作为本科生尤其是研究生的参考书，也可作为微生物学工作者的参考用书。

图书在版编目 (CIP) 数据

分子微生物学前沿/饶贤才,胡福泉主编. —北京:科学出版社,2013.6
(研究生创新教育系列丛书)
ISBN 978-7-03-037828-6

I. ①分… II. ①饶…②胡… III. ①分子生物学-微生物学-研究生-教材 IV. ①Q7

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2013)第 126949 号

责任编辑:岳漫宇 郝晨扬 / 责任校对:陈玉凤

责任印制:钱玉芬 / 封面设计:陈 敬

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2013 年 6 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2013 年 6 月第一次印刷 印张:17 插页:8

字数:380 000

定价:75.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《分子微生物学前沿》编委会

主 编 饶贤才 胡福泉

副主编 胡晓梅 李 明

编 者 (按姓氏笔画排序)

卢曙光 第三军医大学基础部

丛延广 第三军医大学基础部

乐 率 第三军医大学基础部

朱军氏 第三军医大学基础部

刘俊康 第三军医大学药学院

李 明 第三军医大学基础部

沈 犁 美国路易斯安那州立
大学医学中心

张佳星 重庆医科大学儿童医院

张俊磊 第三军医大学基础部

陈 炜 第三军医大学基础部

周志鹏 中国农业大学生物学院

赵 岩 第三军医大学基础部

胡启文 第三军医大学基础部

胡晓梅 第三军医大学基础部

胡福泉 第三军医大学基础部

饶贤才 第三军医大学基础部

施文元 美国加利福尼亚大学
洛杉矶分校

郭 刚 第三军医大学检验系

谭银玲 第三军医大学基础部

黎 庶 第三军医大学基础部

自序

微生物作为地球上最古老的生命形式之一，在伴随地球不断演化的过程中，通过不断改变自己，影响其他生命，在自然界生命的舞台上扮演着重要角色。20 世纪 40 年代后，微生物自身的特点使其成为生物学研究的“明星”，并被推到了整个生命科学发展的前沿，获得了迅速的发展，并且在生命科学的发展中做出了巨大的贡献。DNA 遗传物质的发现、基因突变规律的揭示、遗传操作工具的建立、基因测序技术的发展等无不建立在对微生物的研究之上。即使是最简单和最小的生命体，微生物表现出的行为也是那么令人难以置信，例如，乙型肝炎病毒，其基因组仅有 3200 个核苷酸对，约为人类基因组的百万分之一，但它感染人体所造成的影响却使我们似乎还无策以对。从认识生命的角度来看，微生物很好地为我们展现了其独特的个体行为、复杂的群体行为和社会行为。

尽管我们目前认识的微生物还不到其种群的 5%，但微生物超强的繁殖能力、极强的适应能力、丰富的代谢途径已使我们收获颇丰。微生物资源的多样性激励着微生物分类、命名和鉴定领域的研究；微生物强大的适应能力鼓舞着我们对其应对不同环境的生存机制的探索；微生物的致病性使得在生物模式识别、微生物毒力因子释放、微生物与宿主相互作用等方面的研究一直备受关注；为逃逸宿主免疫机制及应对外源有害物质的入侵，微生物通过适应性进化、水平基因转移等策略发展了自身的免疫系统、分泌系统、毒力系统等，保持着其作为个体生命的显著特征。同时，作为生命，微生物也知晓“团队”的作用，它们通过群体感应系统、生物钟系统、生物波系统、纳管系统、膜囊泡系统等与处于同一生境中的“同伴”进行交流，展现了复杂而有趣的微生物群体行为。

本书写作的初衷是希望在阅读前沿文献的基础上，将目前对微生物的个体行为及群体行为在分子水平上的认知进行介绍，为青年学生或微生物学工作者提供借鉴，同时希望与生物学研究工作者产生共鸣。本书传达的许多信息是现有教科书上还未选入的，期望这些知识可以成为教科书和分子微生物学前沿知识的桥梁。当然，鉴于编者编写水平、文献阅读广度、对知识理解深度的限制，本书会有许多不尽如人意之处，期望广大读者在阅读之中包涵，并随时提供建设性反馈，以期在今后的修订中得到不断的升华与完善。

饶贤才

2013 年 2 月于重庆

前 言

人类文明的历史历经数千年的积淀，伴随着生产力的现代化发展，20 世纪末、21 世纪初，人类迎来了知识空前爆炸的时代。新发现、新发明、新技术、新理论、新知识层出不穷，让人眼花缭乱、目不暇接。即便是本专业领域内的新东西，我们也常感到无法全部囊括并消化吸收。于是，人们不得不把自己有限的精力有选择性地投入到感兴趣的领域，构成了各自的知识背景；但我们又不甘于自己的知识变得如此狭窄，于是组织了一批本专业领域内研究领域不同、兴趣涉猎范畴不同的老师们和年轻学者们，编著了《分子微生物学前沿》一书，以资共享与交流，利于相互知识的互补和更新。

本书内容聚焦在细菌分类、命名和鉴定领域的新进展；微生物抗不利环境的分子基础；微生物的水平基因转移与适应性进化；病原体相关分子模式与机体的模式识别；细菌的免疫系统、分泌系统、毒力系统、生物钟系统、生物波系统、纳管系统、膜囊泡系统等的构成及其意义；微生物群体感应系统和群体行为；病毒工厂和病毒与宿主相互作用的分子基础等方面。

本书多数编者的研究领域与他们所编写章节的内容是一致的，但所述内容并不限于自己的研究结果，或者说绝大多数内容都不是自己的研究结果，相反，需要收集国内外相应研究领域内的最新进展。因此，本书从本质上看属于综述，但我们力求避免综而不述。而“述”就像“讨论”性的东西，难免加进去一些作者对自己之所“综”内容的一些看法和理解，但限于各人阅历之所限、理解之所囿，难免存在偏颇之处，欢迎广大读者们批评与指正。有的内容可能还涉及非共识研究领域，可能较多地体现了作者或部分学者的观点，但本着“百花齐放、百家争鸣”的精神，本书作为一个交流的平台，也将其收录其中。尽管本书可作为教学尤其是研究生教学的参考书，但它毕竟不是一本教科书，读者可以有自己不同的见解和扬弃。

胡福泉

2013 年 2 月于重庆

目 录

自序

前言

第一章 细菌分类、命名与鉴定的研究进展	1
第一节 细菌分类的研究历史	1
第二节 细菌分类的依据和方法	5
一、细菌的分类原则与层次	5
二、细菌分类和鉴定的依据	6
第三节 细菌的分类系统	12
第四节 细菌的命名	15
一、细菌的命名法	15
二、参考菌株及其保藏	16
三、细菌新名称的发表	16
第五节 细菌的鉴定	18
一、细菌的鉴定步骤与方案	18
二、同一种内不同菌株的鉴定	19
三、常用细菌鉴定方法的分辨率	21
主要参考文献	22
第二章 新的细菌毒力因子的发现与鉴定	23
第一节 细菌转座子随机突变技术	23
一、高通量筛选与某种功能有关的基因	24
二、细菌突变株库的建立	26
第二节 标签标记的突变技术	28
第三节 基于毒力基因表达调控特点的筛选技术	30
一、体内表达技术	30
二、差异荧光诱导技术	31
三、体内诱导抗原鉴定技术	32
主要参考文献	33
第三章 微生物抗不利环境的分子基础	34
第一节 微生物耐受低温的分子机制	34
一、通过调整细胞膜脂类的组成来适应低温环境	34
二、低温微生物的蛋白质和低温酶	35

三、低温微生物通过产生冷激蛋白适应低温环境	35
四、热激蛋白的作用	35
五、RNA 降解体的作用	35
六、冷冻保护剂的作用	36
七、形成活的非可培养细胞	36
八、交叉适应反应	36
九、抗冻蛋白的作用	36
第二节 微生物耐受高温的分子机制	37
一、细胞膜	37
二、呼吸链蛋白质	38
三、tRNA	38
四、多聚胺	38
五、细胞质中存在保护剂	39
六、蛋白质	39
第三节 微生物抗酸的分子机制	39
一、存在重金属离子	39
二、含有特殊化学成分	40
三、含有抗酸水解的蛋白质	40
四、pH 稳态和膜电荷	40
五、嗜酸细菌抗 SO_4^{2-} 的原因	40
六、代谢响应	40
七、脱羧酶反应	40
第四节 嗜盐微生物抗高浓度 NaCl 的分子机制	41
一、杜氏藻	41
二、嗜盐杆菌	41
三、中度嗜盐菌	42
四、海洋酵母菌	43
第五节 低营养环境中的微生物生命机制	43
第六节 嗜压微生物的分子生物学	43
第七节 微生物抗辐射的分子机制	44
一、微生物细胞本身具有许多保护机制来防止辐射对细胞的损害	44
二、DNA 修复机理	44
三、修复由电离辐射引起的 DNA 损伤	45
四、耐辐射异常球菌修复酶	46
五、耐辐射异常球菌保护酶	46
第八节 微生物抗重金属的机制	47

一、生物吸附作用	47
二、细胞外的沉淀作用和结晶作用	47
三、与细胞运输有关的抗性机制	48
四、细胞内的隔离作用和解毒作用	48
五、金属的转化作用	48
六、形态变化	48
主要参考文献	49
第四章 微生物群体感应系统	50
第一节 群体感应的研究历史	50
第二节 群体感应的分子机制	50
一、革兰阴性菌的群体感应系统	51
二、革兰阳性菌的群体感应系统	53
三、不同细菌之间的群体感应系统	55
第三节 群体感应的生物效应	56
一、调控细菌毒力	56
二、对宿主的侵袭和定植	57
三、调控生物被膜形成	57
四、细菌群集运动	58
第四节 群体感应的应用	58
一、病原菌的诊断	58
二、新的抗菌策略	59
三、防治生物污染	59
四、为合成生物学提供调控模块	60
主要参考文献	60
第五章 细菌的免疫系统	61
第一节 R-M 系统	61
一、R-M 系统的发现	61
二、R-M 系统的作用方式	61
三、R-M 系统的分型	62
第二节 T-A 系统	64
一、T-A 系统的发现	65
二、T-A 系统的结构特点	65
三、T-A 系统的基因家族	65
四、T-A 系统的类型及其在细菌免疫方面的作用方式	66
五、T-A 系统预测分析工具	67
第三节 Abi 系统	67

一、Abi 系统概述	67
二、大肠埃希菌的 Abi 系统	67
三、乳酸乳球菌的 Abi 系统	69
第四节 CRISPR-Cas 系统	69
一、CRISPR-Cas 系统的发现	69
二、CRISPR-Cas 系统的结构特点	70
三、CRISPR-Cas 系统的分型	70
四、CRISPR-Cas 系统的作用方式	72
五、CRISPR-Cas 系统的检测与分析工具	73
主要参考文献	74
第六章 病原体相关分子模式与机体的模式识别	75
一、病原体相关分子模式	76
二、机体的模式识别受体	76
三、PAMP 在病原体致病中的意义	81
主要参考文献	83
第七章 细菌的分泌系统	85
第一节 I 型分泌系统	86
一、T1SS 的组成及功能	86
二、T1SS 分泌蛋白的特征	87
三、T1SS 的分泌信号	87
四、T1SS 的应用	88
第二节 II 型分泌系统	88
一、T2SS 的组成及功能	88
二、T2SS 的分泌途径和机制	89
三、T2SS 的分泌信号	89
四、T2SS 的研究现状	90
第三节 III 型分泌系统	90
一、T3SS 的组成及功能	90
二、T3SS 的分泌机制	93
三、T3SS 的应用与展望	93
第四节 IV 型分泌系统	94
一、T4SS 的结构和组成	94
二、T4SS 的分泌信号与效应分子	97
三、T4SS 与感染性疾病	98
第五节 V 型分泌系统	99
一、自转运分泌系统	100

二、双伴侣分泌系统	101
三、Vc 型分泌系统	101
四、T5SS 的应用与展望	102
第六节 VI 型分泌系统	102
一、T6SS 的发现	102
二、T6SS 的结构和组成	103
三、T6SS 的分泌机制	104
四、小结与展望	105
第七节 VII 型分泌系统	105
一、T7SS 的发现	105
二、T7SS 的组成和分泌蛋白	106
三、T7SS 的分泌机制	107
四、T7SS 的功能	108
五、其他革兰阳性菌的 T7SS	109
六、小结与展望	109
主要参考文献	110
第八章 微生物水平基因转移	111
第一节 细菌的可移动遗传元件	111
一、质粒	111
二、噬菌体与噬菌体样的基因转移元件	112
三、转座因子	115
四、整合子	122
五、基因组岛	129
第二节 水平基因转移的方式与机制	145
一、水平基因转移的方式	145
二、水平基因转移的一般步骤	152
三、水平基因转移的特点	152
第三节 水平基因转移在生物进化中的作用	155
一、加快基因组的进化速度	155
二、促进细菌表型进化	157
三、水平基因转移与趋同进化、趋异进化及返祖遗传	158
第四节 水平基因转移的研究方法	159
一、序列同源性统计	159
二、碱基组成分析	159
三、核苷酸编码偏嗜性分析	160
四、特殊序列鉴定法	160

五、选择压力分析法	161
六、种系发生分析	161
七、共线性排布分析	162
第五节 水平基因转移的障碍	163
一、限制修饰障碍	163
二、表面排斥	164
三、启动子识别障碍	164
四、复制障碍	164
五、复杂性假说	164
六、毒性基因	165
七、展望	165
第六节 水平基因转移与转基因生物的安全性及生物修复	165
一、水平基因转移与基因工程	166
二、水平基因转移与污染物降解/修复	166
三、生物被膜中水平基因转移及其促成的生物强化作用	170
主要参考文献	171
第九章 细菌膜囊泡	173
一、革兰阴性菌的细胞壁复合体	173
二、细菌膜囊泡的产生和组成	173
三、人体内感染过程中细菌膜囊泡	176
四、膜囊泡功能	177
五、实验室膜囊泡的制备	180
主要参考文献	182
第十章 细菌的纳管系统	183
一、纳管的发现	183
二、纳管的生物学特征	184
三、纳管的形成	187
四、纳管的功能	187
五、纳管通道与其他细菌交流方式的比较	189
六、纳管的生物学意义	190
七、未解之谜	191
主要参考文献	191
第十一章 微生物生物钟系统	193
一、生物钟系统	193
二、粗糙脉孢菌是生物钟研究的极佳模式生物	194
三、粗糙脉孢菌生物钟系统运行的分子机制	195

四、核心振荡器的保守性及研究展望	197
主要参考文献	200
第十二章 微生物生物波及其调控机制	201
一、微生物生物波发现过程及其概念	201
二、奇异变形杆菌波动生长的现象及其机制初探	203
三、波动生长现象的普遍性	209
主要参考文献	210
第十三章 微生物群落与宿主相互作用	211
一、人体各部位的微生物群落特征	211
二、微生物群落和人体代谢	214
三、微生物群落与免疫系统	217
四、前瞻	218
主要参考文献	219
第十四章 病毒与宿主细胞相互作用的分子基础	221
第一节 病毒受体研究进展	221
一、病毒受体的本质与特点	222
二、病毒吸附蛋白及其与受体的相互作用	223
第二节 整合素在病毒感染宿主细胞过程中的作用	223
一、病毒利用整合素进入宿主细胞	224
二、病毒对宿主细胞整合素表达的影响	225
第三节 病毒感染与细胞凋亡	226
一、病毒与宿主细胞凋亡的关系	226
二、细胞凋亡在病毒致病机理中的作用	227
第四节 病毒感染过程中 miRNA 的调控作用	228
一、猴泡沫病毒	228
二、禽流感病毒	229
三、水泡性口炎病毒	229
四、人免疫缺陷病毒	230
五、丙型肝炎病毒	230
第五节 宿主细胞泛素系统与病毒的相互作用	231
一、宿主细胞泛素系统在抗病毒感染中的作用	231
二、泛素系统与肿瘤病毒	231
三、泛素系统在病毒出芽中的作用	232
第六节 Toll 样受体介导的抗病毒天然免疫	233
一、TLR 的分子特征	234
二、TLR 对病毒的识别	234

三、TLR 介导的抗病毒免疫信号转导	236
第七节 干扰素的抗病毒作用	236
一、干扰素的产生	236
二、干扰素的性质	237
三、干扰素的抗病毒活性	237
主要参考文献	238
第十五章 病毒工厂的构成及其功能	239
一、正链 RNA 病毒	239
二、负链 RNA 病毒	246
三、DNA 病毒	247
主要参考文献	253

彩图

物的形成、植物的生长和生活、动物的生长和生活等,将自然界的生物分为动物界和植物界,界下设纲、目、属、种4级。在林奈的分类系统中,动物界中有一个纤毛虫纲,其中包括微生物。此后,丹麦动物学家 Sandra Muller 于 1786 年提出了一个新的分类系统,其中包括原生动物、藻类和细菌,并建议将细菌分成单胞菌属和弧菌属。1838 年,德国生物学家 Pterodina Ehnenberg 对微生物分类的地位进行了修改,建议将细菌归属于动物界的纤毛虫纲,分为单胞菌科和弧菌科,后者再分为 5 个属。1857 年,德国植物学家 Nosema Nageli 在《植物学杂志》上发表文章并指出,这些微小生物具有细胞壁,应归属于植物界,并独立设为裂殖菌纲。1872 年,德国生物学家 Ferdinand Cohn 发表了一个新的细菌分类系统,该系统根据形态特征将细菌分成 4 个族,每个族由一个或多个属构成。Cohn 分类的目录为:第一族,球菌族(Sphaerobacteria),第一属,微球菌属(*Micrococcus*);第二族,微杆菌族(Microbacteria),第二属,杆菌属(*Bacterium*);第三族,丝状细菌族(Desmobacteria),第三属,芽胞杆菌属(*Bacillus*),第四属,弧菌属(*Vibrio*);第四族,螺旋杆菌族(Spirobacteria),第五属,螺旋杆菌属(*Spirillum*),第六属,螺旋体属(*Spirochaeta*)。在该分类系统中,Cohn 第一次描述了细菌芽胞,并指出它们具有耐热性能。

上述分类系统的提出,对人们认识微生物起到了积极的推动作用,但它们分类的依据主要建立在对细菌的形态学特征分析上,而细菌的个体微小,结构简单,能借以分析的形态学特征有限。1854 年,德国著名微生物学家科赫(Robert Koch, 1843~1910)发明了固体培养基,建立了细菌的纯培养方法。这不仅是微生物学研究方法上的革命,同时也对微生物分类学产生了深远影响,使得细菌分类的基础已不再仅限于形态学特征,细菌的培养特性和生化反应依据在分类学中开始受到重视。1909 年,丹麦人 Sigurd Orla-Jensen 提出了一种细菌分类法,该法在采用细菌形态和病原性特征的同时,还利用了细菌的代谢活性。Orla-Jensen 分类法将裂殖菌纲分为两个目:一类是丛毛菌目(Cephalotrichinae),该类细菌生长所需的能量主要来自氧化作用;另一类则是周毛菌目(Peritrichinae),这类细菌的能量代谢主要依靠糖类或氨基酸的分解。这种分类方法意义在于其突破了细菌纯形态的分类局限,强调了营养要求,在细菌分类学上迈出了重要的一步。1915 年,美国微生物学家 Robert Buchanan 等对细菌的分类进行了一系列研究,综合了细菌形态、染色反应、营养要求、生理生化,以及病原性等多方面特征,把细菌分成科、族和属,对细菌分类产生了重要影响。

1917 年,美国细菌学家协会组成了一个细菌学鉴定和分类委员会,着手撰写了当代最著名的细菌分类学巨著《伯杰鉴定细菌学手册》(*Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*),简称《伯杰手册》。该手册从 1923~1984 年共修订了 8 次。1984~1989 年出版了《伯杰系统细菌学手册》(*Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*)第一版,1994 年出版的第九版《伯杰鉴定细菌学手册》为《伯杰系统细菌学手册》的缩写版。该工具书已成为细菌分类鉴定的指南,享有“官方”分类系统之誉,反映了细菌种系分类的研究进展,每次出版都做了重大修改,收录的菌种也日渐增多,如第一版只列 5 个目,到第七版已增加到 7 个目。《伯杰手册》的一个重要目标便是指导微生物的鉴定,但另一个目标同样重要,那就是揭示不同微生物种群之间的亲缘关系。这后一个目标是伴随新的分类理论和技术的发展而逐步实现的。起初,人们通过比较原核生物 DNA 的 G+C mol%值,将差异大的生物区分为不同的种,然而,具有相同 G+C mol%值的生物可以是一个种,也可以不是,需要更精确的方法对其进行区分。DNA-DNA 杂交技术迎合了这种需求,那些在表型鉴别上较为模糊的种可以利用其基因组 DNA 的杂交实验加以区分。然而, DNA-DNA 杂

交在检测原核微生物属、科及科以上类群间的关系时效果不佳。1965年, Doi 和 Igarashi, 以及 Dubnau 等发现在细菌中, 核糖体 RNA (rRNA) 顺反子比其全基因组更保守, 这也许与 rRNA 在细胞中行使的重要功能有关, 相对于其他不重要的基因而言, rRNA 构成核糖体, 参与细胞蛋白质的合成, 这种功能仅允许其核苷酸序列在很长的时期内发生极小的改变。由此而产生的一个想法便是 rRNA-DNA 杂交实验也许在推导细菌种以上的类群关系时比 DNA-DNA 更有效。例如, 1973 年, Palleroni 等利用 rRNA-DNA 杂交实验证实假单胞菌属含有 5 个不同的 rRNA 群, 相当于 5 个不同的属。1953 年, 沃森(1928~)和克里克(1916~2004)提出了 DNA 双螺旋结构模型, 此后遗传学和分子生物学迅速发展, 许多新的方法和技术在细菌分类研究中得到广泛应用, 使细菌分类学进入了分子生物学时期。细菌分类学家开始从遗传学的角度去探索细菌各类群之间的亲缘关系, 研究细菌的自然发育系统。1977 年, 美国微生物学家 Carl Woese(1928~2012)采用 16S rRNA 分析的方法发现了古生菌(Archaea), 并结合真核生物 18S rRNA 基因的分析将所有生物分为古生菌、细菌(Bacteria)和真核生物(Eucarya)3 个域(domain)。原始真核生物, 如缺乏线粒体和叶绿体的真核生物, 常常成为真核生物的内共生体, 它无疑是从原核生物进化而来, 但与细菌和古生菌有所不同。由此, Woese 等(1990)提出古生菌、细菌和真核生物(三界生物)是从一共同祖先经不同的进化途径演变而来, 尽管对最原始共同祖先的来源还不清楚(图 1-1)。三域生物的主要特征比较见表 1-1。在三域学说中, 细菌即指比较常见的细菌。古生菌和细菌都是原核微生物, 核糖体均为 70S。古生菌通常生存在极端环境(高温、高盐、低 pH)中, 细胞壁无肽聚糖, 蛋白质合成起始甲硫氨酸无需甲酰化, tRNA 基因中有内含子, 含有多种 RNA 聚合酶, 蛋白质合成对白喉毒素敏感, 而对氯霉素不敏感, 这些特性与真核生物相同, 而与细菌不同。目前, 尚未在古生菌中发现病原菌。

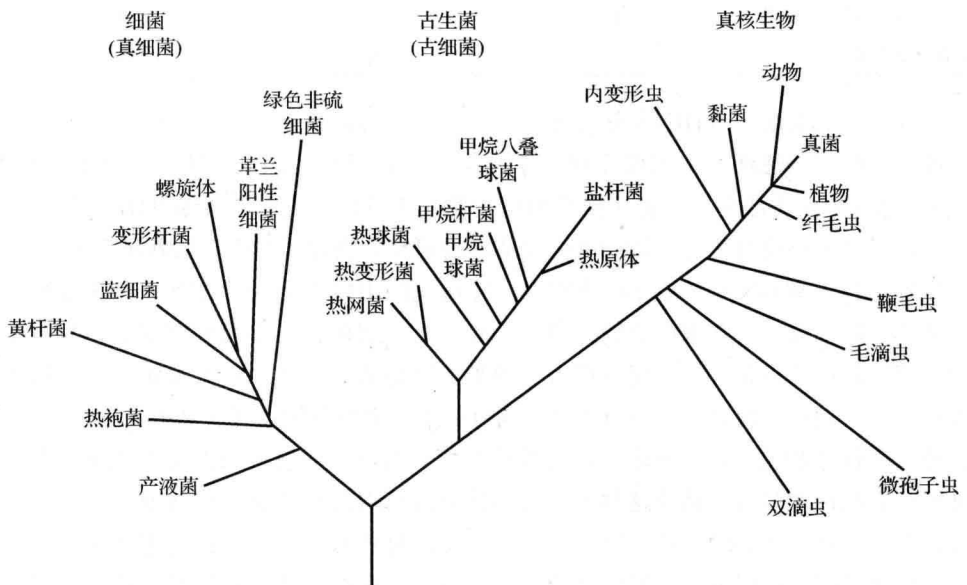


图 1-1 16S rRNA 系统发育树

表 1-1 三域生物的主要特征比较

特征	细菌	古生菌	真核生物
有核仁、核膜的细胞核	无	无	有
共价闭合环形的 DNA	有	有	无
复杂内膜细胞器	无	无	有
细胞壁含肽聚糖(胞壁酸)	有	无	无
膜脂特征	酯键脂、直链脂	醚键脂、支链烃	酯键脂、直链脂
启动 tRNA 携带的氨基酸	甲酰甲硫氨酸	甲硫氨酸	甲硫氨酸
多顺反子 mRNA	有	有	无
mRNA 剪接、加帽、加尾	无	无	有
核糖体大小	70S	70S	80S
延伸因子 2 与白喉毒素反应	无	有	有
对氯霉素、链霉素、卡那霉素敏感性	敏感	不敏感	不敏感
对茴香霉素敏感性	不敏感	敏感	敏感
依赖于 DNA 的 RNA 聚合酶	单一类型、4 亚基	有数种、8~12 亚基	有 3 种、12~14 亚基
聚合酶 II 型启动子	无	有	有
有产甲烷的种类	无	有	无
有固氮的种类	有	有	无
有以叶绿素为基础的光合生物	有	无	有
有化能自养的种类	有	有	无
有储存聚-β-羟丁酸颗粒的种类	有	有	无
在细胞中含气泡的种类	有	有	无

Woese 等建立的细菌 16S rRNA 分析方法至少具有 3 方面优势：首先，极大地推进了细菌分类学的发展，突破了以往细菌分类仅靠形态学和生理生化特性的限制，建立了全新的分类理论；其次，16S rRNA 分析方法为微生物多样性和微生物生态学研究建立了全新的研究理论和研究策略，特别是不经培养直接对生态环境中的微生物进行研究，突破了细菌纯培养研究的限制；最后，现代分子生物学技术和 DNA 测序技术的发展，使得人们可以对细菌的 16S rRNA 进行规模化分析，从生物进化的角度进行细菌的系统分类，由此建立的细菌分类单元相对稳定，且有良好的预测性，便于理解细菌的进化，以及建立更可靠的细菌鉴定方案。然而，大量细菌全基因组测序及比较研究后又使人们对仅仅依靠 16S rRNA 序列分析而建立的系统发育关系的可靠性产生了怀疑。细菌中另外一些保守基因有时会推演出新的系统发育关系，一些细菌可拥有古生菌的基因，而古生菌中又可含有细菌的基因。造成这种偏差的部分原因可能是经转化、转导或接合等发生了水平基因转移。因此，从 16S rRNA 基因序列而演绎出的进化树的根不一定就是想象中的原始共同祖先。另外，中性基因的获得可能在最原始的生命体中已经存在，这些基因的转移活动可能发生在古生菌、细菌和真核生物这 3 条主要的进化路径发生之前。

从上述细菌分类学发展的历史来看，每次分类学的进展都很好地体现了人们认识新世界的需

求，可以说人们生产实践的需要促进了细菌分类学的产生和发展。而每一次分类学的发展又离不