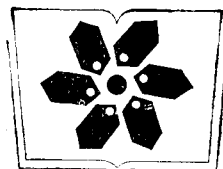


放线菌的分类和鉴定

阎逊初 编著

科学出版社

87514



中国科学院科学出版基金资助项目

放线菌的分类和鉴定

阎逊初 编著

科学出版社

1992

(京)新登字 092 号

内 容 简 介

本书汇集了国内外放线菌分类鉴定的大量资料,按统一规格编撰各属、种的特征描述。各属都有示意图解及其说明;各属、种都按拉丁学名词头顺序排列,以便查阅。此外还根据放线菌分类的最新资料,把已发表的50多个属归纳为14个科,从而拟定了放线菌目的一个新的分类系统。本书附加了80年代各国所发表的十几个新属以及克拉西里尼科夫1970年发表的新属、新种和修订的种。

本书供微生物学教学和研究人员以及从事抗生素和其他微生物资源筛选和利用的工作者参考。

放 线 菌 的 分 类 和 鉴 定

阎 逊 初 编 著

责任编辑 施兰卿 范淑琴

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号
邮政编码:100707

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1992年2月第 一 版 开本:787×1092 1/16
1992年2月第一次印刷 印张:89 1/2 插页:2
印数:1—600 字数:2 081 000

ISBN 7-03-002022-7/Q · 281

定价: 82.20 元

前 言

放线菌学这门微生物学的小分支,主要是伴随着抗生素事业的发展而发展起来的。在研究过程中,发现这类微生物不但在自然界物质循环中起着独特的作用,而且与人类的关系非常密切。

放线菌的生长一般比细菌慢比真菌弱,因此时常在有机质分解的后期起主要作用。其中的弗兰克氏菌(*Frankia*)与多种非豆科高等植物共生,形成根瘤,固定大气氮,在自然界有机氮的积累方面有一定的重要性。

在工业生产中,放线菌除有重大医疗价值的多种抗生素外,还为我们提供各种有用物质:如用于皮革脱毛的蛋白酶,用于制造果糖的葡萄糖异构酶,用于医疗诊断的胆固醇氧化酶以及维生素 B₁₂、含类胡萝卜素的食物色素、刺激生长的物质、酶抑制剂等。放线菌在甾体转化、石油脱蜡、污水处理等方面也可起到不可忽视的作用。

在医学和兽医中,放线菌病和诺卡氏菌病以及分枝杆菌(*Mycobacterium*)引起的结核病和麻风病都必须认真对待。嗜皮菌(*Dermatophilus*)感染的动物皮肤病及一些嗜热放线菌引起的人畜呼吸道疾病都要设法防治。有几种链霉菌也是可能成灾的植物病害菌。

因此,无论是从益菌的利用还是从害菌的防治方面来看,都必须认识这类微生物。放线菌分类学主要是帮助我们达到这个目的。本书融汇了国内外有关放线菌分类鉴定的资料,以供从事抗生素和其他有关方面的科研、教学和生产工作者参考。

直到本世纪 40 年代初期,放线菌类还是未为人民群众所熟知的一些微不足道的微生物,当时只报道了含义不很明确的四五个属。比较知名的是对人和动物有致病性的放线菌属(*Actinomyces*)、诺卡氏菌属(*Nocardia*)和当时还被认为是细菌的分枝杆菌。那时,大部分有关科学工作者都把放线菌当做真菌,这从 19 世纪后期就建立的放线菌属和本世纪 40 年代初才命名的链霉菌(*Streptomyces*)等的属名上都可看出。到 60 年代才确认放线菌是原核微生物,与细菌关系极为密切,甚至可以包括在广义的细菌之中。

自从发现链霉素以后,又相继找出土霉素、金霉素、氯霉素、红霉素等有显著医疗价值的抗生素,因此大量筛选新抗生素的工作普遍展开。实践证明,放线菌类特别是其中的链霉菌是产生抗生素种类最多的微生物,因此格外受到重视,为此放线菌分类学随即蓬勃发展起来。到现在已发现 80 多个属,仅链霉菌 1 属就有 1 000 多个种和变种¹⁾。除链轮丝菌属包含 100 多个种和变种外,其余各属有的只有 1 个种,大部分属有几个至几十个种。描述的方法逐渐完善。例如为链霉菌建立了以形态和培养特征为主、生理生化特性和生态条件为副的分类原则,至今仍为大多数分类工作者所遵循。近来,由于微生物生理生化的迅速发展,特别是分子生物学的渗透,微生物分类学出现由描述科学向实验科学转化的强

1) 由于已从链霉菌属分出链轮丝菌属(*Streptoverticillium*)、钦氏菌属(*Chainia*)、孢囊放线菌属(*Actinosporangium*)等,其种数可能已不到 1 000,但如把独特菌种的描述都计算在内也已超过此数。

烈趋势。上述分类原则虽尚未被冲垮,但也必须准备做适当修改以适应新的情况。形态比较简单的放线菌,在进行分类鉴定时一定要做越来越多的生理生化测定工作。

形态特征 主要包括基内菌丝体的发育程度,是否断裂,有无气生菌丝体和孢子、孢囊、菌核以及其他结构。还要说明孢子链、孢子、孢囊、孢囊孢子的形状、大小、数目等;各类繁殖小体是否有鞭毛能游动以及鞭毛的位置等。唯有特殊的鱼孢菌属(*Sporichthya*)只有气生菌丝(气丝)没有基内菌丝(基丝)。嗜皮菌属等菌丝纵横分隔,形成成束的细胞链。气丝发育最好的链霉菌,孢子丝(后分隔成孢子链)形态最为多种多样。Pridham等1957—1958年把链霉菌孢子丝分为直曲、初旋、螺旋和轮生四大类。Baldacci等随即把孢子丝二级轮生的链霉菌另立一属——链轮丝菌属。我们觉得应把此属扩大,包括全部具有真正轮生孢子丝的种。60年代电子显微镜技术普遍应用,首先发现链霉菌等属孢子的表面结构不同,分为光滑以及带形状,大小和疏密不同的疣、刺或毛发。同时对各类放线菌的菌丝、孢子、孢囊、菌核等的细微结构进行越来越精细的研究,发现有的属如诺卡氏菌、小单孢菌(*Micromonospora*)等属的菌丝表面无鞘膜,而链霉菌、游动放线菌(*Actinoplanes*)等属的菌丝则为鞘膜所包。还有高温放线菌(*Thermoactinomyces*)等形成包被特别厚的孢子,高度耐热,在形态和功能上都可与芽孢杆菌的芽孢相比拟。最理想的是形态结构与化学成分相结合,互相印证,使细胞学和分子生物学同时向微生物分类学渗透,这必将大大提高分类学的水平。

培养特征 早期的放线菌分类工作者对于基丝和气丝,特别是孢子的颜色都很重视。例如许多种的种名:黄(*flavus*)、橙(*aurantiacus*)、红(*ruber*)、紫(*violaceus*)、蓝(*cyaneus*)、绿(*viridis*)、褐色(*fuscus*)等都指的是基丝的颜色。普通气丝的颜色绝大部分的种都是白的,只有少数的种气丝呈淡粉色或淡橙色。最重要的是孢子成堆的颜色,少数呈白色(*albus*)、葱绿色(*prasinus*)、榛色(*avellaneus*),较多呈粉红色(玫瑰色 *roseus*)、微蓝的青色(*glaucus*),最多的是各种色调的灰色(*griseus*),有烬灰色(*cinereus*)、鼠灰色(*murinus*)、褐灰色、灰褐色等。还有黄色-球孢类群中的种生孢子气丝呈淡黄色、黄色至比较微妙的淡绿灰黄色。在放线菌分类中基丝和生孢子气丝的颜色一向都受到重视。我们研究组在70年代初编著的《链霉菌鉴定手册》一书中主要是根据这二者分群的(参阅链霉菌属)。高泽等1957年的分群法是以生孢子气丝颜色为主,基丝颜色为副的。Hütter 1867年发表的链霉菌分类系统(参阅链霉菌属)则只注意孢子的颜色而几乎不考虑基丝的颜色。60年代后期到70年代初发表的国际链霉菌计划(ISP)试验结果也是以生孢子气丝颜色为主,基丝和可溶性色素的颜色为副。新增加了色素对酸碱度是否敏感,很有鉴别价值。

为了观察培养特征,早期分类工作者所用的培养基五花八门,有人描述一株菌就用20几种培养基,过于繁琐。各家所用的培养基不同,彼此比较起来很不方便,后来大家不约而同地都采用了几种常用的培养基,在谈到培养特征时,就有比较多的共同语言了。国际链霉菌计划只用4种培养基:甘油天冬素琼脂、无机盐淀粉琼脂、酵母精麦芽精琼脂和燕麦粉琼脂,用以观察形态和培养特征。实践证明,这样少的培养基时常是很不够的,还必须加上蔗糖硝酸盐(察氏)琼脂、葡萄糖天冬素琼脂、苹果酸钙琼脂、营养琼脂等,最好还接种到高氏合成1号琼脂、伊莫松琼脂、马铃薯块上,才能充分看到某些菌的特点。

生化特性 原来只测定几种酶活性,如明胶液化、牛奶凝固和胨化、淀粉水解、纤维素

分解或在其上生长、硝酸盐还原、蔗糖转化等几种生理试验;最后一项后来又为大多数分类工作者所放弃。在链霉菌等属各种的鉴定中,对于是否在有机培养基内产生类黑色素越来越被重视:国际链霉菌计划规定用胰酪酵母精培养液测定产生类黑色素的能力;用酪氨酸琼脂测定是否产生酪氨酸酶;用蛋白胨酵母精铁琼脂测定是否产生硫化氢。这三种反应时常但并非总是一致的。对于氮源的利用,一般常为大家所忽视,但对于各种碳源的利用则逐渐成为必不可少的测定项目。最初各家测定碳源种类较多,有时竟达 20 余种,过于繁琐。国际链霉菌计划只用 9 种碳源,以 D-葡萄糖为阳性对照,再加上 L-阿拉伯糖、D-木糖、L-鼠李糖、D-果糖、蔗糖、棉子糖、DL-肌醇和 D-甘露醇。实践证明,由这几种碳源所反映的碳源谱时常相同,有必要再加一些碳源,如半乳糖、乳糖、麦芽糖、甘露糖、蜜二糖、松三糖、淀粉、菊糖、甘油、卫矛醇、山梨醇、赤藓醇、水杨苷、七叶树素、醋酸钠、柠檬酸盐、草酸钠等,才能显示出不同菌种碳源利用的差异。

1974 年出版的《伯杰细菌鉴定手册》第八版中,Pridham 和 Tresner 负责编写链霉菌属,为了减少篇幅,撇开了大部分传统描述方式,如形态特征只强调孢子丝形状和孢子的表面结构;培养特征只指出成堆孢子的颜色和在蔗糖察氏琼脂上生长的好坏;生理特性只说明菌种的拮抗性或产生的抗生素,对链霉素是否敏感以及耐 NaCl 的浓度(2—15%)等。由于过于简单,所以不能用来鉴定种。

一些形态特征比较少的放线菌,如放线菌科内各属、分枝杆菌、诺卡氏菌等的生理试验项目越来越多:可以作为唯一碳源、氮源或碳氮源的化合物,各种物质发酵是否产酸产气,发酵葡萄糖的最终产物能否水解吐温(Tween)20,40,60 和 80 以及腺嘌呤、黄嘌呤、次黄嘌呤等;产生触酶(过氧化氢酶)、各种酰胺酶等,对青霉素等抗生素及其他药物的抗性等。

生态条件 主要是好气与嫌气(喜氧与厌氧)、腐生与寄生、中温与嗜热(少数嗜低温)以及对酸碱度(pH)的要求等。绝大部分放线菌都是好气的,只有放线菌属的几个种和小单孢菌属的个别种是嫌气的。绝大部分放线菌是腐生的,只有放线菌属的几个种、分枝杆菌属的许多种、诺卡氏菌属少数种以及嗜皮菌等是寄生的,有几种链霉菌能够寄生在植物上。弗兰克氏菌必须与高等植物共生。从白蚁肠道分离出来的嫌气的丙酸小单孢菌(*Mm. propionica*)也可能是与昆虫共生的微生物。绝大部分放线菌是中温菌,生长适温在 30℃ 左右。高温放线菌显然是嗜热的。此外,高温单孢菌(*Thermomonospora*)、高温多孢菌(*Thermopolyspora*)大部分嗜热;链霉菌、小多孢菌(*Micropolyspora*)、假诺卡氏菌(*Pseudonocardia*)等属都有一些嗜热的种。

化学分类 以上所述可以说是传统分类的项目。近年来,由于化学和分子生物学的渗透,用化学分析的方法研究放线菌分类学的工作越来越多,于是化学分类学逐渐形成,已经成为分类学的主要生长点之一。其中细胞壁化学组份型和 DNA 内 G + C 摩尔百分比等在放线菌和细菌分类中已成为不可缺少的测定项目。

Lechevalier 等总结他们实验室和其他实验室的研究结果,把放线菌细胞壁组份分为 9 个型(表 1),把糖分为 4 个模式(表 2),已成为确定放线菌属必不可少的手段。用纸层析或薄板层析分析纯细胞壁或全细胞酸水解液,了解其主要化学组份。像其他原核生物那样,放线菌细胞壁主要由肽多糖构成。各型细胞壁都含有丙氨酸、谷氨酸、葡糖胺和胞壁酸;特征性氨基酸有赖氨酸、二氨基庚二酸、甘氨酸、鸟氨酸、天冬氨酸、氨基丁酸;鉴别

性糖有阿拉伯糖、半乳糖、木糖和马杜拉糖。为细胞壁所特有的二氨基庚二酸特别重要,分为左旋和内消旋两类,右旋者通常归入内消旋二氨基庚二酸。还有羟基二氨基庚二酸也比较常见。我们觉得诊断性组份不应只限于以上几种组份的组合,可能还有新的组份和新的组合,有待进一步研究加以发现。例如种类繁多的链霉菌细胞壁组份就多种多样:有的无糖,有的有各种糖,待资料积累到一定数量当可据以进一步细分。Tomi 等建立链异壁菌属 (*Streptoalloteichus*) 时,根据该菌细胞壁既含内消旋也含左旋二氨基庚二酸,建议作为细胞壁 X 型。我们研究组近来建立的异壁放线菌属 (*Actinoalloteichus*) 细胞壁 II 型+VIII 型即含内消旋二氨基庚二酸、甘氨酸以及赖氨酸和半乳糖,这显然是一个新的化学组分组合。

DNA 内 G + C 含量摩尔百分比在细菌分类中很重要,在放线菌分类中,由于百分数范围较窄,各属重叠较多,所以时常只能起辅助作用,但有时很有参考价值(表 3)。不足的是测定数据不够多而且常有误差,甚至不同来源的数字差别很大。

Lechevalier 等又总结了各方面的研究结果,把放线菌所含磷脂分为 5 个磷脂型 PI-PV (表 4—5),并将大约 40 个属按其磷脂型进行了安排(表 6),这对于明确一些菌的分类位置很起作用。例如类诺卡氏菌和链霉菌细胞壁组份同属 I 型,形态上的差别只在于前者基丝断裂,有的菌基丝只部分断裂而且发生迟晚,容易与链霉菌混淆。如研究其磷脂,两属分别属于磷脂 I 和 II 两型,可以明确划分。遗憾的是马杜拉放线菌、小四孢菌、螺孢菌、诺卡氏菌等属的成员磷脂型不一致(表 7),为这些属、种提出了新问题。其实这也是推进分类学发展的一种动力。这些问题的解决必可使这些属种的分类位置更加明确可靠。

放线菌所含的异戊二烯醌类 (isoprenoid quinones),特别是其中的甲基萘醌类 (menaquinones) 也开始应用到放线菌分类中来(表 8—10),可用以鉴别含或不含枝菌酸的属和种。表 10 中支气管红球菌和珊瑚红球菌以及鼻疽诺卡氏菌的甲基萘醌与分枝杆菌者相同,而与原来的属有别,这就需要进一步研究加以明确。短链小多孢菌的甲基萘醌组份与诺卡氏菌相同。更可证明此菌应归诺卡氏菌属。从表 9 可以看出甲基萘醌分析对于区分彼此混淆不清的红球菌属和诺卡氏菌属能起重要作用。

枝菌酸的分析对于区别诺卡氏菌放线菌是一个很重要的手段。这些菌有的无枝菌酸,如类诺卡氏菌、拟诺卡氏菌 (*Nocardiopsis*)、假诺卡氏菌 (*Pseudonocardia*) 等。既含枝菌酸细胞壁组份又都是 IV 型的诺卡氏菌、分枝杆菌以及非常接近的细菌——棒杆菌,用枝菌酸分析的方法可以明确分开(表 11): 诺卡氏菌的枝菌酸含 50 多个碳原子,叫作诺卡枝菌酸;分枝杆菌的枝菌酸含 80 个上下的碳原子,是真正的枝菌酸;棒杆菌的枝菌酸含 30 多个碳原子,叫作棒菌枝菌酸。从表 12 可以看到放线菌科的线杆菌属所含枝菌酸与棒杆菌者相同,有人建议把该菌改归棒杆菌属。

以上所谈形态和培养特征、生理生化特性、生态条件等传统分类的项目与化学分类的项目应该统一考虑。如仔细观察测定结果,各方面完全一致的菌株,即便不能说不存在,但事实上确是很少的。总的看来十分近似的菌株就应归到同一种内,如彼此有两方面以上的显著差别也可定为不同的亚种或变种。亚种和变种没有什么区别,可以说是命名人的习惯称呼不同,近来国际上规定统称亚种。

物种这个基本分类单位代表生物进化的一定阶段,应该是客观存在的实体。但各家

放线菌分类工作者受着各方面的影响,对于物种的认识时常不一致,这是可以理解的。历来就有大种派和细分派的不同观点。我们深信,经过实践与认识的逐渐提高,大家总会得出趋于一致的看法。

传统习惯为了使种的概念具体化,便于掌握,时常以典型种或模式培养代表一个种。实际上,一株菌只是一个个体,除种的属性外,不可避免地带有个性,如果以严格的标准看,势必要排除同种的一些菌株,使种的范围过于狭窄,甚至不能成为一个种了。本书所介绍的种的描述,大部分都有代表菌株,希望参考时务必不要过于受其局限,特此提请注意。

现代分类学越来越多的使用 DNA 杂交的方法以求出两株菌的同源性。例如 1986 年 Lechevalier 等 (*Intern. J. Syst. Bacteriol.* **36**:29—37, 1986) 建立了拟无枝酸菌属 (*Amycolatopsis*)。有一株菌 (NRRL 2430) 与东方拟无枝酸菌的代表菌株 ISP 5040 只有 4 个性状不同,但两株菌的 DNA/DNA 同源性只有 46%,只好定为其亚种——东化拟无枝酸菌苍黄亚种 (*Amycolatopsis orientalis* subsp. *lurida*) (参阅 80 年代发表的新属

表 1 放线菌细胞壁化学组份的各种类型*

细胞壁型	LL-DAP	meso-DAP	赖氨酸	鸟氨酸	天冬氨酸	甘氨酸	DAB	阿拉伯糖	半乳糖	代表属、种
I	+					+				<i>Streptomyces</i>
II		+				+				<i>Micromonospora</i>
III		+								<i>Microbispora</i>
IV		+						+	+	<i>Nocardia</i>
V			+	+	+/-					<i>Actinomyces israelii</i>
VI			+		+					<i>Actinomyces bovis</i> <i>Oerskovia</i>
VII						+	+			<i>Agromyces</i>
VIII			+						+	<i>Bifidobacterium</i> <i>Rothia</i>
IX		+	多种氨基酸							<i>Mycoplana</i>

DAP = 2,6-二氨基庚二酸;

DAB = 2,4-二氨基丁酸;

各型细胞壁都含丙氨酸、谷氨酸、葡萄糖胺和胞壁酸。

* 根据 Sukapure R.S., M. P. Lechevalier *et al.* *Appl. Microbiol.* **19**:527—533, 1970 并加以修改而成。

表 2 放线菌全细胞水解液所含糖组份模式*

糖模式	阿拉伯糖	半乳糖	木糖	马杜拉糖
A	+	+	-	-
B	-	-	-	+
C	-	-	-	-
D	+	-	+	-

* 见于伯杰细菌鉴定手册第八版, 638, 1974。

表3 放线菌各属种的细胞壁化学组份类型和 DNA 内 G + C 摩尔百分比

属、种名称	细胞壁型	G + C%	属、种名称	细胞壁型	G + C%
<i>Actinobitida</i>	III	43.8	<i>Kitasatoa</i>		
<i>Actinomadura</i>	IIIB	77.4	<i>Microbispora</i>	III	69.9—71.1
<i>Actinomyces</i> <i>bovis</i>	VI	63	<i>Microellobosporia</i>	I	67.6—70.3
<i>humiferus</i>	V	73	<i>Micromonospora</i>	II	71.4—72.8
<i>israelii</i>	V	60	<i>Micropolyspora</i>	IV	66.2—67.5
<i>naeslundii</i>	V		<i>Microtetrastora</i>	III	
<i>odontolyticus</i>	V	62	<i>Mycobacterium</i>	IV	62—70
<i>viscosus</i>	V	63	<i>Mycoplasma</i>	IX	63.9—68.6
<i>Actinoplanes</i>	II	71—72.6	<i>Nocardia</i>	IV	61—63 66—68 64—68 68—72
<i>Actinopolyspora</i>	IV	64.2	<i>Nocardoides</i>	I	66.5
<i>Actinopycnidium</i>	I	70.4—72.5	<i>Nocardiosis</i>	III	
<i>Actinosporangium</i>	I		<i>Oerskovia</i>	VI	70.5—75
<i>Actinosynnema</i>	III		<i>Pilimelia</i>	IV	
<i>Agromyces</i>	VII	70.9—71.9	<i>Planobispora</i>	III	
<i>Amorphosporangium</i>	II	71.4	<i>Planomonospora</i>	III	
<i>Ampullariella</i>	II	72.3	<i>Promicromonospora</i>	VI	73—74
<i>Arachnia</i>	I	64—65	<i>Pseudonocardia</i>	IV	
<i>Bacterionema</i>	IV	55—57	<i>Rhodococcus</i>	IV	61—68; 59—69 67—73
<i>Bifidobacterium</i>	VIII	57.2—66.6	<i>Rothia</i>	VIII	66.4—69.7
<i>Chainia</i>	I	70.9—71.9	<i>Saccharomonospora</i>	IV	
<i>Dactylosporangium</i>	II	75.8—78.5	<i>Saccharopolyspora</i>	IV	
<i>Dermatophilus</i>	IIIB	57.4—60.1	<i>Spirillospora</i>	III	72.9
<i>Elytrosporangium</i>	I		<i>Sporichthya</i>	I	
<i>Excellospora</i>	IIIB		<i>Sireproalloicichus</i>	III	
<i>Frankia</i>	III		<i>Sireptomycetes</i>	I	69.4—78.5
<i>Geodermatophilus</i>	III	72.9—75.9	<i>Sireptosporangium</i>	III	69.5—70.6
<i>Intrasporangium</i>	I		<i>Sireptovercillium</i>	I	69—72.1
<i>Kinosporia</i>	I		<i>Thermoactinomyces</i>	III	72.2; 53.3—59.8
			<i>Thermomonospora</i>	III	73.9; 43.8—44

此表综合下列文献提供的数据:

- [1] De Ley, J. 1970 Molecular techniques and applications in bacterial taxonomy in H. Prauser(ed.) The Actinomycetales. 317—327. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- [2] Cross, R. & M. Goodfellow. 1973 Taxonomy and classification of the actinomycetes in G. Syke, & F.A. Skinner (eds) Actinomycetales: Characteristics and practical importance. 11—112. Academic press Inc. London.
- [3] 伯杰细菌鉴定手册第八版, 657—881, 1974.
- [4] Samsonoff, W.A. et al. Intern. J. syst. Bacteriol. 27:22—26, 1977.
- [5] Mordarski, M., M. Goodfellow et al. 1978 Deoxyribonucleic acid base composition and homology studies on *Rhodococcus* and allied taxa. in *Nocardia* and *Sireptomycetes* 99—106. Gustav Fischer verlag Stuttgart; New York.

及其种)。

现在常用的另一个方法是数值分类法,以测定菌株间的相似性。尤其形态比较简单的放线菌如分枝杆菌,数值分类法已成为分种的主要方法。梁丽糯等 1985 年(微生物学通报 12:137—139,1985)介绍了分枝杆菌的快速鉴定方法。继而又用形态和培养特征以及生理生化 and 化学特性等 63 项指标把自己分离的菌株与已知 9 种快生长型分枝杆菌进行数值分类分析,证明了它们之间的异源性,从而鉴定出两个新种(微生物学报 26:11—16,1986)。Williams 等 (*J. Gen. Microbiol.* 129:1743—1815,1983) 对包括 394 株链霉菌模式株和其他 4 个放线菌属的成员共 475 株菌,用单匹配系数 (Ssm) 和贾氏相似系数 (Sj) 法计算了这些菌株的 139 个性状的全相似值。结果探讨了十余属的分类地位并发现链霉菌大簇群,在 Ssm 相似性 77.5% 的水平上,分为 19 个大簇和 40 个小簇。18 株菌形成单簇,证实这是些独立的种。大部分小簇包含 2—5 株菌,也可认为是种。大簇包含 6—71 株菌可视为种群。可作为缩小庞大种数的基础。这一工作很繁重并已得出一些有意义的结果,但是由于链霉菌种数非常多,分类状况既复杂又混乱。现在还很难澄清,这只是一个初步尝试。还要进行大量研究才能逐渐整理出分类系统的头绪来。

表 4 放线菌的磷脂型*

磷脂型	PIM	PI	PC	PG	PE	PME	GluNU	APG	DPG
I	+	+	—**	V	—	—	—	V	V
II	+	+	—	V	+	—	—	V	+
III	V	+	+	V	V	+	—	V	V
IV	?	+	—	—	V	V	+	—	+
V	?	+	—	+	V	—	+	V	+

PIM = Phosphatidyl inositol mannosides 磷脂酰肌醇甘露糖苷;
PI = Phosphatidyl inositol 磷脂酰肌醇;
PC = Phosphatidyl choline 磷脂酰胆碱;
PG = phosphatidyl glycerol 磷脂酰甘油;
PE = Phosphatidyl ethanolamine 磷脂酰乙醇胺;
PME = Phosphatidyl methylethanolamine 磷脂酰甲基乙醇胺;
GluNU = Unknown glucosamine-containing phospholipids 未知含葡萄糖胺磷脂;
DPG = Diphosphatidyl glycerol 双磷脂酰甘油;
V = 不定;
+ = 有;
— = 无。

* 引自 Lechevalier *et al.*, 1981 Phospholipids in the taxonomy of actinomycetes. *Actinomycetes*. Zbl. Bakt. Suppl. 11, 111—116. Gustav Fischer Verlag Stuttgart. New York.

** 方框内为诊断磷脂。

表 5 放线菌磷脂型*

磷 脂 型	诊 断 磷 脂
I	无含氮磷脂
II	磷脂酰乙醇胺
III	磷脂酰胆碱
IV	未知含葡萄糖胺磷脂
V	未知含葡萄糖胺磷脂和磷脂酰甘油

* 同表 4。

还有一点值得提请注意的是鉴定菌种时最好与相近已知种代表株同时进行培养，好作比较。由于保藏的菌种时常发生变异，各种性状还要参考原来的描述。

为了加深对某个种的认识，我们不但汇集了一些亚种和变种，也放上了不同菌株的描述。有的亚种、变种和菌株从特征描述上看来不应归入某一种，也可考虑纠正原来定名人的判断错误。

有的放线菌，特别是链霉菌属的菌只有一个菌株号，我们也转载了，因为其中大部分都是抗生素或其它活性物质的产生菌，可为筛选提供线索。

表 6 放线菌各属的磷脂型

磷脂 I 型 (无含氮磷脂)

<i>Actinomadura</i>	<i>Dermatophilus</i>
<i>Microtetraspora</i>	<i>Nocardioides</i>
<i>Spirillospora</i>	

磷脂 II 型 (磷脂酰乙醇胺)

<i>Actinoplanes</i>	<i>Actinosynnema</i>
<i>Amorphosporangium</i>	<i>Ampullariella</i>
<i>Chainia</i>	<i>Dactylosporangium</i>
<i>Geodermatophilus</i>	<i>Microcellobosporia</i>
<i>Micromonospora</i>	<i>Micropolyspora</i>
<i>Mycobacterium</i>	<i>Nocardia</i>
" <i>Nocardia</i> " <i>aerocolonigenes</i>	" <i>Nocardia</i> " (<i>Actinosynnema</i>)
	<i>uniformis</i> var. <i>tsuyamanensis</i>
<i>Saccharomonospora</i>	<i>Spirillospora</i>
<i>Streptomyces</i>	<i>Streptoverticillium</i>

磷脂 III 型 (磷脂酰胆碱)

<i>Kineosporia</i>	<i>Micropolyspora</i>
<i>Mycoplana</i>	<i>Nocardiosis</i>
" <i>Nocardia</i> " <i>autotrophica</i>	<i>Pseudonocardia</i>
<i>Saccharopolyspora</i>	

磷脂 IV 型 (未知含葡萄糖胺磷脂)

<i>Actinomadura</i>	<i>Streptosporangium</i>
<i>Intrasporangium</i>	<i>Microbispora</i>
<i>Microtetraspora</i>	<i>Planomonospora</i>
<i>Planobispora</i>	

磷脂 V 型 (未知含葡萄糖胺磷脂和磷脂酰甘油)

non-motile <i>oerskoviae</i>	<i>Oerskovia</i>
<i>Promicromonospora</i>	

表7 一些放线菌属内的磷脂型不一致

属 种	菌 株 号 数	磷 脂 型
<i>Actinomadura</i>		
<i>madurae</i>	Lechev. <i>et al</i>	PI
<i>pelletieri</i>	Lechev. <i>et al</i>	PI
spp.	LL-N15	PI
	LL-100-87	PI
spp.	LL-P13	PIV
	LL-10-20	PIV
<i>Microtetraspora</i>		
<i>glauca</i>	T158 (ATCC 23057)	PIV
<i>fusca</i>	ATCC 23058	PIV
<i>viridis</i>	LL-100-83	PIV
<i>viridis</i> var. <i>intermedia</i>	N-Mt-2	PI
<i>Spirillospora</i>		
<i>albida</i>	ATCC 15331	PI
<i>albida</i>	ATCC 14541	PII
<i>Nocardia</i>		
<i>asteroides</i>	Lechev. <i>et al.</i>	PII
<i>brasiliensis</i>	Lechev. <i>et al.</i>	PII
<i>caviae</i>	Lechev. <i>et al.</i>	PII
<i>mediterranei</i>	M-6468	PII
<i>transvalensis</i>	NCTC 2392	PII
<i>rhodochrous</i>	Lechev. <i>et al.</i>	PII
	IMRU 549	PII
	IMRU 390	PI
	LL-100-22 (Pirnik s)	PI
<i>autotrophica</i>	ATCC 19727	PIII
	IMRU 3520	PIII
<i>saturnea</i>	IMRU 1178	PIII

ATCC = American Type Culture Collection, Rockville, Md. U.S.A.

IMRU = Waksman Institute of Microbiology Collection, Rutgers University, U.S.A.

Lechev. *et al.*; *Biochem. Systemat. and Ecol.* 5; 249—260, 1977.

LL = Lechevaliers' Collection, Rutgers University, U.S.A.

M = G. Michel, Université de Lyon, France.

N = H. Nonomura, Yamanashi University, Japan.

NCTC = National Collection of Type Cultures, U.K.

表8 放线菌的类异戊二烯醌 (isoprenoid quinones)*

<i>Mycobacterium</i> spp.	MK-8(H2), MK-9(H2)**, MK-10(H2)
<i>Streptomyces</i> spp.	MK-9(H2H4, H6 & H8)
<i>Mycobacterium flavum</i>	Q-8

*引自 Minnikin *et al.* 1978 Menaquinone patterns in the classification of nocardioform and related bacteria in *Nocardia* and *Streptomyces* 85—90. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

**主要组分。

表9 含枝菌酸细胞壁 IV 型各属的甲基萘醌类 (menaquinones)

属 种	MK-6 (H4)	MK-7		MK-8		MK-9 (H2)
		(H2)	(H4)	(H2)	(H4)	
<i>Rhodococcus</i>						
<i>erythropolis</i>	-	+	-	++	-	-
<i>rhodochrous</i>						
<i>rubrus</i>						
<i>bronchialis</i>						
<i>corallinus</i>						
<i>Mycobacterium</i>						
<i>avium</i>	-	-	-	+	-	++
<i>bovis</i>						
<i>intracellulare</i>						
<i>johni</i>						
<i>phlei</i>						
<i>smegmatis</i>						
<i>tuberculosis</i>						
<i>Nocardia</i>						
<i>farcinica</i>	+	-	-	-	++	-
<i>asteroides</i>						
<i>brasiliensis</i>						
<i>caviae</i>						
<i>transvalensis</i>						
<i>vaccini</i>						
<i>Micropolyspora</i>						
<i>brevicatena</i>						

表10 无枝菌酸放线菌属的甲基萘醌类

属 种	胞壁型	MK-8	MK-9				MK-10		
			(H2)	(H4)	(H6)	(H8)	(H2)	(H4)	(H6)
<i>Streptomyces</i>									
<i>somaliensis</i>	I	tr	-	++	+	+	-	-	-
spp.									
<i>madurae</i>									
<i>Actinomadura*</i>									
<i>madurae</i>	IIIA	tr	-	+	+	+	-	-	-
<i>pelletieri</i>	IIIB	tr	+	+	+	-	+	+	+
<i>dassonvillei</i>									
<i>Micropolyspora</i>	IV	tr		+	+	+	tr	tr	tr
<i>faeni</i>				+	+	+		+	
<i>Actinomyces</i>	V	-		+	-	-	+	+	-
<i>viscosus</i>								+	
<i>Oerskovia</i>				+	1				
<i>turbata</i>	VI	tr	+	+	2	-	-	-	-

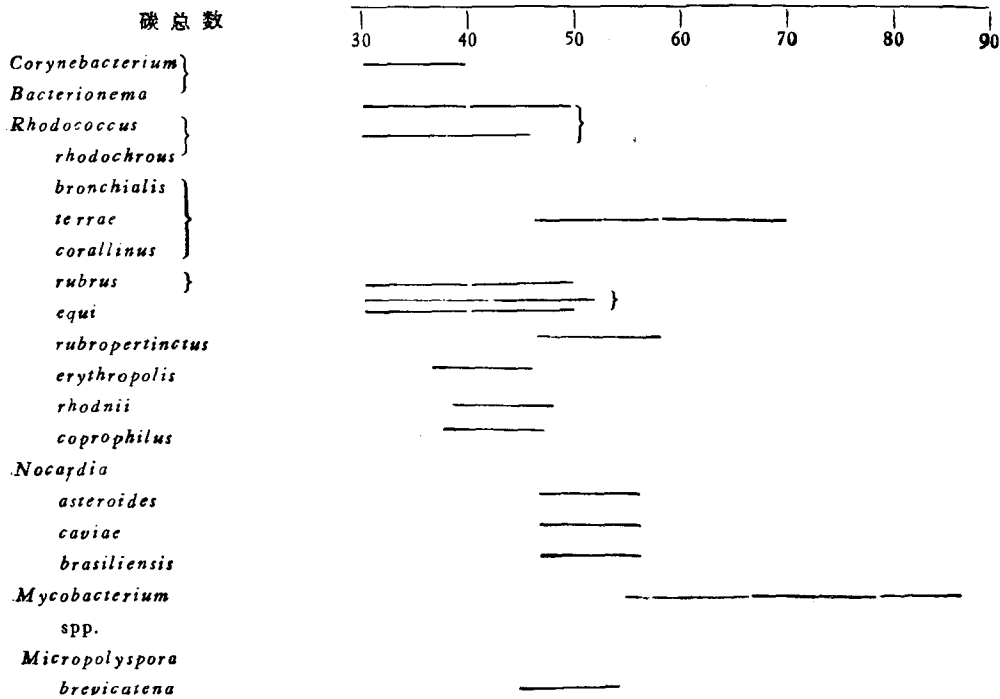
MK-n(Hx) = 含 n 个异戊二烯单元 (isoprene units) 和 x 个附加氢原子的甲基萘醌 (menaquinone);

Q-n = 含 n 个异戊二烯单元的泛醌 (ubiquinone);

tr = 微量。

* J.A.M. Fyfe & J.R.W. Govan (*J. Gen. Microbiol.* 130:817—823, 1984) 用甲基萘醌分析结果把马杜拉放线菌 *Actinomadura* 的种划分为三个类群。其中也包括玫瑰小双孢菌、青色小四孢菌等。

表 11 一些诺卡氏形放线菌所含枝菌酸的碳原子总数*



*引自 Minnikin *et al.* 1978 Mycolic acids in the classification of nocardioform bacteria. *Nocardia* and *Streptomyces*. 63—66. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York.

从上表可以看出以下各属的枝菌酸的碳原子数:

<i>Nocardia</i>	47—60
<i>Rhodococcus</i>	34—60
<i>Bacterionema</i>	30—38
<i>Corynebacterium</i>	30—40
<i>Mycobacterium</i>	60—90

放线菌目各属试行归科

放线菌目 Actinomycetales Buchanan, 1917

通常为有分枝的丝状体,多数形成菌丝体,少数只在发育的某一阶段为有分枝的杆菌。绝大部分革兰氏阳性,只有 1 科 1 属革兰氏阴性。

1. 放线菌科 Actinomycetaceae Buchanan, 1918

只有雏形基内菌丝体,无气丝,无孢子。革兰氏阳性,不抗酸。

- 雏形菌丝体断裂为 V, Y 和 T 形细胞。细胞壁含赖氨酸和鸟氨酸或天冬氨酸 ... 放线菌属 *Actinomyces* Harz. 1877
- 雏形菌丝体断裂,细胞壁含赖氨酸和半乳糖 ... 罗氏菌属 *Rothia* Georg & Brown, 1967
- 有分枝的杆菌。细胞壁含赖氨酸、半乳糖和葡萄糖 ... 两歧杆菌属 *Bifidobacterium* Orla Jensen, 1924

4. 锥形菌丝体断裂为有分枝的杆菌。细胞壁含 LL-DAP¹⁾ 天冬氨酸、甘氨酸和半乳糖……………蛛菌属 *Arachnia* Pine & Georg, 1969
5. 锥形菌丝体断裂。细胞壁含 2,4-二氨基丁酸、甘氨酸……………壤霉菌属 *Agromyces* Gledhill & Casida, 1969
6. 菌丝末端带一杆菌体。细胞壁 IV 型, 含 meso-DAP 以及阿拉伯糖、半乳糖……………线杆菌属 *Bacterionema* Gilmour *et al.*, 1961

II. 分枝杆菌科 Mycobacteriaceae Chester, 1897

杆菌有时有分枝, 无气丝, 无孢子。革兰氏阳性, 抗酸。细胞壁 IV 型。只有一属。

1. 分枝杆菌属 *Mycobacterium* Lehmann & Neumann, 1896 暂附枝球菌属 *Mycococcus* Krassilnikov, 1938 形状和大小悬殊的不规则球形细胞, 时常几个相连, 出芽生长。不抗酸。

III. 诺卡氏菌科 Nocardiaceae Castellani & Chalmers, 1919 真正菌丝体经常断裂。革兰氏阳性, 有时部分抗酸。

有或无气丝。

1. 细胞壁 IV 型……………诺卡氏菌属 *Nocardia* Trevisan, 1889
= (原放线菌属 *Proactinomyces* Jensen, 1934)
2. 细胞壁 I 型……………类诺卡氏菌属 *Nocardioides* Prauser, 1976
3. 细胞壁 III 型……………拟诺卡氏菌属 *Nocardiopsis* Meyer, 1976
4. 细胞壁 IV 型。通常气丝发育良好。菌丝多横隔, 出芽生长, 最终断裂为杆菌或球菌……………假诺卡氏菌属 *Pseudonocardia* Henssen, 1957
5. 细胞壁 IV 型。基丝部分断裂; 气丝断裂成包在鞘内的孢子。不抗酸……………糖多孢菌属 *Saccharopolyspora* Lacey & Goodfellow, 1975
6. 细胞壁 IV 型。基丝部分断裂; 有气生孢子链。抗酸……………放线多孢菌属 *Actinopolyspora* Gochnauer *et al.*, 1957
7. 细胞壁 II 型+VIII 型, 即含 meso-DAP、甘氨酸、赖氨酸以及半乳糖。基丝部分断裂; 有带孢子链的气丝……………异壁放线菌属 *Actinoalloteichus* Liu *et al.*, 1984
8. 细胞壁 IV 型。基丝断裂较早, 无气丝, 分枝杆菌样……………红球菌属 *Rhodococcus* Molish, 1907
= (紫红色分枝杆菌 *Mycobacterium rhodochrous* overbecak, 1891, Gordon & Mihm, 1957; 金森氏菌属 *Jensenia* Bisset & Moore, 1950; 戈登氏菌属 *Gordona* Tsukamura, 1971)
9. 细胞壁 VI 型。基丝多分枝断裂为能游动的杆状体……………厄氏菌属 *Oerskovia* Prauser & Levacheliers, 1970

IV. 嗜皮菌科 Dermophilaceae Austwick, 1958 emend. Gordon, 1964 基丝分枝顶端尖细, 内部纵横分裂成立方形后球形细胞, 大部分能游动。通常无气丝。

1. 细胞壁 IIIB 型, 即以 meso-DAP 和马杜拉糖为特征性组分。通常寄生……………嗜皮菌属 *Dermophilus* Van Saceghem, 1915
= (多隔菌属 *Polysepta* Thompson & Bisset, 1957)

1) DAP = 2,6-二氨基庚二酸。

2. 细胞壁 III 型,无马杜拉糖。通常腐生
.....地嗜皮菌属 *Geodermatophilus* Luedemann, 1968
- V. 弗兰克氏菌科 Frankiaceae Becking, 1970
与高等植物共生,形成根瘤,能固定大气氮。有土壤游离阶段。只有一属。
1. 细胞壁 III 型。基丝形成孢囊.....弗兰克氏菌属 *Frankia* Brunchorst, 1886
- VI. 小单孢菌科 Micromonosporaceae Krassilnikov, 1938
基内菌丝体形成单个孢子。通常无气丝。
1. 细胞壁 II 型。孢子无柄或只有短柄.....*Micromonospora* Oerskov, 1923
2. 少量单个大孢子生长在长柄顶端.....
.....放线单孢菌属 *Actinomonospora* Castellani *et al.*, 1959
暂附 原小单孢菌属 *Promicromonospora* Krassilnikov 1961 基丝断裂,形成少量
单个孢子细胞壁 VI 型
- VII. 高温放线菌科 Thermoactinomycetaceae (Baldacci & Locci) Cross & Goodfellow, 1973
在气丝和基丝上形成单个孢子。孢子包被特厚,孢子内含吡啶二羧酸,耐热。
1. 孢子无柄或有柄互生。细胞壁 III 型.....
.....高温放线菌属 *Thermoactinomyces* Tsiklinsky, 1899
2. 孢子柄两歧分枝。细胞壁 III 型.....
.....两歧放线菌属 *Actinobifida* Krassilnikov & Agre, 1964
- VIII. 高温单孢菌科 Thermomonosporaceae Cross & Goodfellow, 1973
只在气丝上产生单个孢子,孢子为一般分生孢子。
1. 细胞壁 III 型.....高温单孢
菌属 *Thermomonospora* Henssen, 1957; emend. Cross & Goodfellow, 1973
2. 细胞壁 IV 型.....糖单孢菌属 *Saccharomonospora* Nonomura & Ohara, 1971
- IX. 小多孢菌科 Micropolysporaceae Yan, 1982
在气丝和或基丝上形成 2—20 个孢子的短链。
1. 在气丝上形成成纵对的孢子。细胞壁 III 型.....
.....小双孢菌属 *Microbispora* Nonomura
& Ohara, 1957 = (瓦氏菌属 *Waksmania* Lechevalier & Lechevalier, 1957)
2. 在气丝上形成绝大多数为 4 个孢子的短链。细胞壁 III 型或比较复杂,含赖氨
酸、甘氨酸、meso-DAP 和迹量 LL-DAP
.....小四孢菌属 *Microtetraspora* Thiemann *et al.*, 1968
3. 在气丝上形成短孢子链,有时形成假孢囊。细胞壁 IIIB 型,即以 meso-DAP 和
马杜拉糖为特征性组分.....
.....马杜拉放线菌属 *Actinomadura* Lechevalier & Lechevalier, 1970
4. 孢子链和细胞壁组分同前。孢子含液泡所包围的中央体.....
.....卓孢菌属 *Excellospora* Agre & Guseva, 1975
5. 在气丝和基丝上形成短孢子链。细胞壁 IV 型.....
.....小多孢菌属 *Micropolyspora* Lechevalier *et al.*, 1961 = (高温

多孢菌属 *Thermopolyspora* Henssen, 1957; 高温放线多孢菌属 *Thermoactinopolyspora* Craveri & Pagani, 1962; 干草菌属 *Faenia* Kurup & Agre, 1983)

X. 链霉菌科 Streptomycetaceae Waksman & Henrici, 1943

基丝发育良好; 气丝通常丰茂。

A. 细胞壁 I 型

1. 气丝通常形成非轮生孢子链…链霉菌属 *Streptomyces* Waksman & Henrici, 1943
2. 气生孢子链轮生……………链轮丝菌属 *Streptoverticillium* Baldacci, 1958; Baldacci *et al.*, 1966
3. 气生孢子链较短密集着生于轴丝及其分枝上, 呈穗状……………短小多孢菌属 *Parvopolyspora* Liu & Lian, 1985
4. 气生孢子链重复三分枝……………三歧孢菌属 *Trichotomospora* Lian & Liu, 1985
5. 气生孢子链形成假孢囊……………孢囊放线菌属 *Actinosporangium* Krassilnikov & Ruan, 1961
6. 基丝形成菌核……………钦氏菌属 *Chainia* Thirumalachar, 1955
7. 基丝形成分生孢子器; 气丝形成孢子链……………孢器放线菌属 *Actinopycnidium* Krassilnikov, 1962
8. 基丝上着生大部分为单个或有时 2—4 个孢子; 有气生孢子链……………小链孢菌属 *Microstreptospora* Yan, Jiang & Zhang, 1983

B. 细胞壁 I 型+II 型, 即含 LL-DAP、meso-DAP、甘氨酸, 还有半乳糖。形态如链霉菌……………北里孢菌属 *Kitasatospora* Omura *et al.*, 1982

C. 细胞壁 II 型+半乳糖。形态如链霉菌……………类链霉菌属 *Streptomycoides* Zhang, Xing & Yan, 1982

XI. 鱼孢菌科 Sporichthyaceae Yan, 1982

气丝断裂成能游动的细胞。

1. 无基丝。气丝依赖固着器固着在基丝表面。细胞壁 I 型……………鱼孢菌属 *Sporichthya* Lechevalier *et al.*, 1968
2. 基丝形成菌丝束。气丝断裂成能游动的细胞。细胞壁 III 型……………束丝放线菌属 *Actinosynnema* Hasegawa & Lechevalier, 1978

XII. 小荚孢囊菌科 Microellobosporiaceae Yan, 1982

气丝和/或基丝上形成含少数孢子的小孢囊。

A. 孢囊孢子不能游动

1. 气丝和基丝上形成含 1—5 个孢子的小孢囊。细胞壁 I 型……………小荚孢囊菌属 *Microellobospora* Cross & Lechevalier, 1963 = (大孢菌属 *Macrospora* Tsyganov *et al.*, 1964; 小棘孢菌属 *Microechinospora* Konev *et al.*, 1967)
2. 基丝产生含几个孢子的小孢囊。气丝形成分生孢子链……………鞘孢囊菌属 *Elytrosporangium* de Morais *et al.*, 1966
3. 基内菌丝间形成含 1—20 个孢子的孢囊……………间孢囊菌属 *Intrasporangium* Kalakoutskii *et al.*, 1967