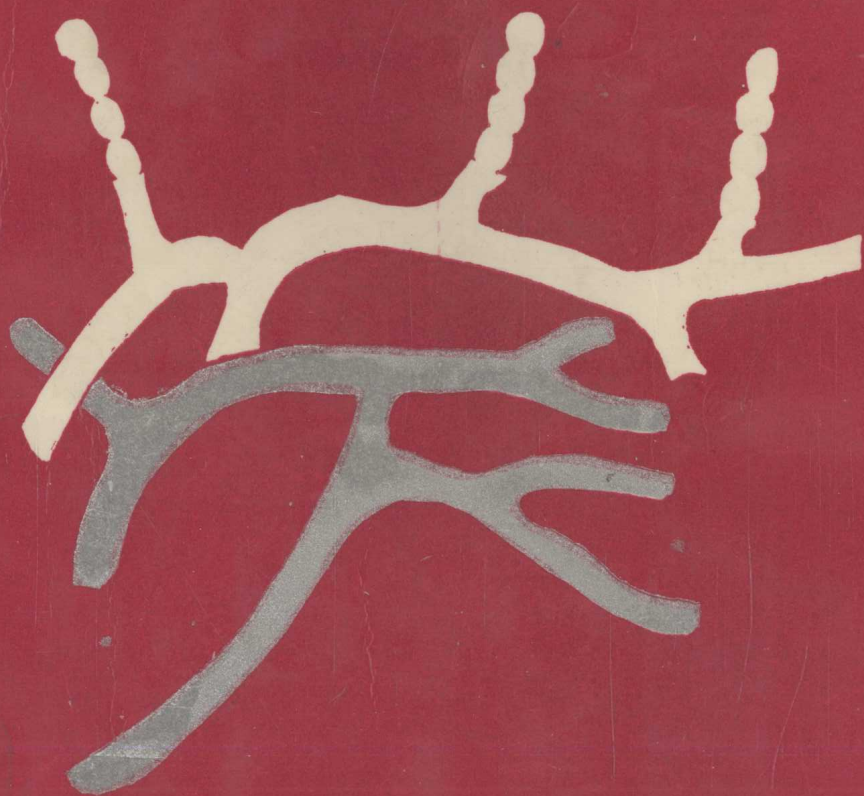


卢振祖 编著

细菌分类学

BACTERIAL TAXONOMY

ZIBIAN JIAOCAI



武汉大学出版社

WUHANDAXUECHUBANSHE

尹昌衡 主编

细菌分类学

BACTERIAL TAXONOMY

(第三版)



科学出版社

WILEY-INTERSCIENCE

细 菌 分 类 学

Bacterial Taxonomy

卢振祖 编著

武汉大学出版社

(鄂)新登字 09 号

细菌分类学

Bacterial Taxonomy

卢振祖 编著

*

武汉大学出版社出版发行

(430072 武昌 珞珈山)

武汉大学印刷厂印刷

*

850×1168 1/32 12.75 印张 325 千字

1994 年 5 月第 1 版 1994 年 5 月第 1 次印刷

印数:1—1000

ISBN 7-307-01424-6/Q·40

定价:7.20 元

前 言

细菌是生物的一大类群，与人类的关系极为密切。对细菌进行分类研究，是微生物工作者的一项重要任务，也是认识、利用和改造细菌的基础。《细菌分类学》是微生物分类学的一个重要分支学科。随着分子生物学等现代科学技术的发展和渗透，20世纪70年代以来，它正以惊人的速度发展。为了适应细菌分类学教学、科研和生产实践发展的需要，鉴于目前国内尚缺乏细菌分类学的教科书，我们总结了多年的教学经验，在原有自编教材的基础上编写了这本书。

现代细菌分类学涉及面广，内容极为丰富，但作为教科书，不可能将所有内容都包罗其中。本书分3篇编写，着重系统介绍细菌分类的基本知识、原理、分类概况和常用的技术方法，在有关章节中力求反映细菌分类学研究领域的最新进展。第一篇细菌分类的基本原理，主要介绍细菌分类的依据、方法及有关细菌分类命名的基本知识；第二篇细菌分类（属及属以上分类群）介绍，详细介绍了《Bergey's Manual of Systematic Bacteriology》（1984~1989）一书的分类体系，及其属和属以上分类单元的分类特征；第三篇细菌分类鉴定的技术方法，介绍细菌鉴定知识和常用的细菌分类鉴定技术方法。

本书最后列有主要参考书目，但不是编写本书的全部参考书目，期刊类参考文献一般未列出。

书中许多图表系引自有关专著或刊物，恕不一一注明出处。

本书编写工作得到武汉大学生命科学学院领导的关怀和支持；在编写过程中，陶天申教授多方面进行指导和帮助，微生物学及免疫学系其他教师也给予了大力支持和鼓励。郝广勤同志绘

制了部分插图。在此一并表示衷心感谢。

由于作者水平有限，加之时间仓促，书中缺点和谬误在所难免，恳请专家和读者批评指正。

编 者

1993 年 9 月

目 录

第一篇 细菌分类的基本原理

第一章 绪论	(1)
第一节 细菌分类学研究的对象	(1)
第二节 细菌分类学的目的和内容	(2)
第三节 细菌分类学发展简史	(4)
第二章 细菌分类单元的等级和命名	(10)
第一节 细菌分类单元的等级	(10)
第二节 细菌分类单元的命名	(15)
第三章 细菌分类的依据	(21)
第一节 形态学特征	(22)
第二节 生理生化学特征	(31)
第三节 生态学特征	(37)
第四节 抗原特征	(38)
第五节 遗传学特征	(40)
第六节 化学组成特征	(53)
第七节 数值分类法	(59)
第四章 细菌的分类系统	(69)
第一节 主要的细菌分类系统	(69)
第二节 《伯杰氏手册》分类系统	(70)

第二篇 细菌分类(属和属以上分类群)介绍

第五章 一般的、医学或工业上重要的革兰氏阴性细菌 ...	(75)
------------------------------	------

第一节	第 1 组	螺旋体·····	(75)
第二节	第 2 组	好氧或微好氧、运动、螺旋形或弧形的革兰氏 阴性细菌 ·····	(80)
第三节	第 3 组	不运动（或罕见运动）的、革兰氏阴性、弯曲的细菌 ·····	(85)
第四节	第 4 组	革兰氏阴性好氧杆菌和球菌 ·····	(88)
第五节	第 5 组	兼性兰氏阴性杆菌 ·····	(114)
第六节	第 6 组	厌氧、革兰氏阴性、直的、弯曲和螺旋形的杆菌 ··· ·····	(137)
第七节	第 7 组	异化还原硫酸盐或硫的细菌 ·····	(144)
第八节	第 8 组	厌氧的革兰氏阴性球菌 ·····	(145)
第九节	第 9 组	立克次氏体和衣原体 ·····	(147)
第十节	第 10 组	枝原体·····	(154)
第十一节	第 11 组	内共生菌 ·····	(160)
第六章	放线菌以外的革兰氏阳性细菌·····		(163)
第一节	第 12 组	革兰氏阳性球菌 ·····	(163)
第二节	第 13 组	形成芽孢的革兰氏阴性杆菌和球菌 ·····	(172)
第三节	第 14 组	规则的无芽孢革兰氏阳性杆菌 ·····	(176)
第四节	第 15 组	不规则、无芽孢的革兰氏阳性杆菌 ·····	(182)
第五节	第 16 组	分枝杆菌 ·····	(197)
第六节	第 17 组	诺卡氏菌形细菌 ·····	(198)
第七章	古细菌、蓝细菌和其他革兰氏阴性细菌·····		(199)
第一节	第 18 组	不产氧光能营养细菌 ·····	(199)
第二节	第 19 组	产氧光合细菌 ·····	(219)
第三节	第 20 组	好氧的化能自养细菌及有关的细菌 ·····	(230)
第四节	第 21 组	出芽和（或）有附属物的细菌 ·····	(242)
第五节	第 22 组	鞘细菌 ·····	(249)
第六节	第 23 组	非光合、无子实体的滑行细菌 ·····	(252)
第七节	第 24 组	形成子实体的滑行细菌——粘细菌 ·····	(267)

第八节 第 25 组 古细菌	(273)
第八章 放线菌	(293)
第一节 第 26 组 诺卡氏菌形放线菌	(293)
第二节 第 27 组 多腔孢囊放线菌	(302)
第三节 第 28 组 游动放线菌	(304)
第四节 第 29 组 链霉菌和有关的属	(308)
第五节 第 30 组 马杜拉菌	(312)
第六节 第 31 组 高温单孢菌及有关属	(317)
第七节 第 32 组 高温放线菌	(320)
第八节 第 33 组 其他属	(321)

第三篇 细菌分类鉴定的技术和方法

第九章 细菌鉴定	(324)
第一节 细菌鉴定及其重要性	(324)
第二节 细菌鉴定的基本步骤	(326)
第三节 细菌鉴定方法的发展	(332)
第十章 常用的细菌分类鉴定方法	(340)
第一节 常用的形态学特征观察鉴定方法	(340)
第二节 一般细菌常用的生理生化特征测定方法	(352)
第三节 细菌 DNA 的提取和 G+C 含量的测定	(383)
第四节 DNA-DNA 杂交方法	(389)
主要参考文献	(395)

第一篇 细菌分类的基本原理

第一章 绪 论

细菌分类学是研究细菌分类理论和方法的科学，它是在概括有关学科成果的基础上建立的。细菌分类学的研究成果又为认识细菌和开发利用细菌资源，控制和改造细菌提供理论根据和技术方法。

第一节 细菌分类学研究的对象

细菌分类学的研究对象是细菌(bacteria)。细菌是最早诞生于地球的细胞型生命形态，它们经历了三十多亿年的漫长历史发展至今，已成为一个纷繁庞杂的生物类群。随着生命科学的发展，人们对细菌本质的认识不断深入，细菌的概念也在变化和发展。

本世纪 60 年代以前，细菌或称裂殖菌(schizomycete)被认为是一类形体微小、单细胞或相似细胞简单结合成丝状、没有明显或完善的核结构，通常以二分裂方式繁殖，缺乏叶绿素和藻蓝素的有机体。60 年代末，默里(R. G. E. Murray)将细菌和蓝藻(cyanophyceae)归为原核生物界以后，细菌学家开始将蓝藻称为蓝细菌(cyanobacteria)。70 年代末 80 年代初，通过 16s rRNA 寡核苷酸碱基序列编目比较发现，蓝细菌和革兰氏阴性细菌具有

中等程度的系统发育同源性，于是，很多细菌学家把蓝细菌归属为细菌的一个类群，细菌便演变成“原核生物”(procaryotes)的同义词。换句话说，当代广义的细菌概念包括细菌和蓝细菌在内的所有原核生物。

在很多情况下，“细菌”一词又被用来代表那些较小的、单细胞的、形态较简单的、通常可以用常规方法分离培养的细菌类群，以区别于具有某些特殊形态或生理特征的其他细菌类群（如螺旋体、粘细菌、放线菌、立克次氏体、支原体和衣原体等），这时，细菌仅代表广义细菌中的一个类群，或称之为真细菌(eubacteria)。但是，狭义的细菌或“真细菌”概念往往又没有明确的定界，在不同的场合常有非常不同的含义。

第二节 细菌分类学的目的和内容

分类是认识客观事物的一种基本方法。要充分认识和利用各种生物就必须对生物进行分类；没有分类，我们面临的将是一团乱麻。所以对生物进行分类的目的，首先是为了实用，为了建立生物的信息存取系统。从实用需要出发，人们可以任意选择分类标准，例如可以根据某些形态和生理生化特征进行细菌分类等等。这种为实用需要，任意选择标准的分类，称为实用的或人为的(artificial)分类。自达尔文进化论创立之后，人们逐渐认识到世界上形形色色的生物种类都是历史的产物，它们之间有着或近或远的亲缘关系。从而，对生物进行分类时，分析研究各种生物的历史渊源，使生物分类系统能反映生物间的进化关系或生物的系统发育，便成为生物分类学工作者一直追求的目标。这种反映生物系统发育的分类又称为自然(natural)分类或系统分类，所以，分类学(taxonomy)也常称为系统学(systematics)，两词往往可以通用。

可见，现代细菌分类学有两个目的，一是为了实用需要，建

立各种细菌的信息存取系统，以便人们查考、认识和利用各种细菌；二是为了探讨细菌的系统发育，建立反映细菌进化关系的自然分类系统，以揭示各种细菌的本质特征，以及它们的内在联系和区别。分类学的这两个目的有区别而又又是统一的。人们鉴定一种细菌，不只是为了知道它是什么菌，而且要从其分类地位中，取得有关这种细菌的大量信息，准确预测该菌的应用价值。一个科学的分类体系，不仅具有贮存信息的功能，而且应该具有预见性。越是接近于自然的分类体系，越能揭示细菌的本质特征，就越有预见性，也就能为人们认识、开发利用细菌资源，或对有害细菌实施有效的控制提供更多的信息。

细菌分类学作为研究细菌分类理论和方法的学科，其研究内容涉及细菌的分类、命名和鉴定三个方面。

分类 (classification) 分类是以特征相似性或以系统发育相关性为基础对细菌进行分群归类，按一定的原则将它们排列成系统，并对分类单元 (taxon, 复数 taxa) 或分类群进行描述。对细菌进行分类，以及对分类原则、分类依据和分类方法的研究，是细菌分类学的主要任务，其研究的主要目标之一是探求建立细菌的自然分类系统。

命名 (numenclature) 根据细菌命名法规，给每个细菌分类单元一个专门的名称谓之命名。所以，有关应用、建立和完善命名法规的研究也是细菌分类学的任务之一。

鉴定 (identification 或 determination) 借助于已有的分类系统，通过特征测定，确定未知 (或新分离的) 细菌所应归属的分类单元。鉴定未知细菌和研究鉴定细菌的技术方法，也是细菌分类学的重要任务。

分类学的这三个组成部分彼此独立又相互依存。

第三节 细菌分类学发展简史

与植物分类学和动物分类学相比,细菌分类学是生物分类学中比较年青的分支学科,追溯细菌分类学的发展史,可大致分为细菌分类学的产生,细菌分类学的发展和现代细菌分类学发展时期三个阶段。

一、细菌分类学的产生

1676年列文虎克(Leauwenhock)用自制显微镜首次观察到微小生物,并生动地描绘了那些球形、杆状和螺旋形的“微小动物”。这可看作是他无意识地做了我们今天称之为“细菌”的最早分类。然而,在此后的一个多世纪中,在很多人都相信“自然发生说”、缺乏研究手段的时代,这一类神秘的“小动物”并没有引起人们的注意;甚至18世纪著名的生物分类学家林奈(Linnaeus)在已经对上万种动植物进行了分类命名的时候,对列文虎克描述过的“微小动物”也感到惘然,只把它们作为“模糊生物纲”(Class Chaos)来处理,未作具体分类。1773年,荷兰动物学家Müller提出一个包括10个属的“穆氏原虫分类”系统,其中单胞菌属(*Monas*)和弧菌属(*Vibrio*)为细菌或包括有细菌。1838年德国生物学家Ehrenberg发表了“纤毛虫是真正的有机体”一书,书中将细菌列入纤毛虫纲内的单胞菌科和弧菌科,其中,除上述2属外,增加了螺菌属(*Spirillum*)、杆菌属(*Bacterium*)和螺旋体属(*Spirochaeta*)等。如此将细菌作为动物进行分类,一直延续到19世纪中叶。

1857年,德国植物学家Nägeli认为细菌具有细胞壁,应归属植物界,年单立为一纲——裂殖菌纲(*Schizomycetes*)。1872年德国植物学家科恩(F. Cohn)在前人工作基础上,主要根据形态特征将细菌分成4族6属:

- A. 细胞球形…………… I. 球形细菌族 (*Spharobacteria*)
 - 1. 微球菌属 (*Micrococcus*)
- B. 细胞单个、短杆状…………… I. 微杆菌族 (*Microbacteria*)
 - 2. 杆菌属 (*Bacterium*)
- C. 细胞延长或丝状…………… II. 丝状菌族 (*Desmobacteria*)
 - a. 细胞不弯曲…………… 3. 芽孢杆菌属 (*Bacillus*)
 - b. 细胞弯曲…………… 4. 弧菌属 (*Vibrio*)
- D. 细胞螺旋形…………… IV. 螺菌族 (*Spirobacteria*)
 - a. 细胞不能屈曲…………… 5. 螺菌属 (*Spirillum*)
 - b. 细胞可屈曲…………… 6. 螺旋体属 (*Spirochaeta*)

1875 年科恩在对其分类系统进行修改时,又把细菌与蓝藻一起归入裂殖植物门 (*Schizophyta*) 内。此后,细菌作为植物界的成员,一直持续到本世纪 60 年代。

科恩的分类可以看作是细菌分类学的重要开端,此后细菌分类学有了较快的发展,其研究范围也扩展到医学、农业和工业领域。很多新分类群和新种相继发现,如引起炭疽、麻疯、结核、白喉、伤寒、霍乱、鼠疫和痢疾等疾病的病原细菌,以及光合细菌、固氮细菌、根瘤菌、硝化细菌等都在这个时期陆续被发现。新的细菌分类系统也相继被提出来。

在科恩之后的 30 多年间,虽然细菌分类学有了较快的发展,但在此时期内,除了维诺格拉德斯基 (С. Н. Виноградский) 和贝杰林克 (W. M. Beijerinck) 曾先后根据某些生理特征对自养型细菌等个别类群进行分类外,细菌的分类基本上以形态学特征作为主要依据。直到 1909 年,丹麦微生物学家 Orla-Jensen 才在采用形态学和生态学特征的同时,以生理学特征作为主要依据,对细菌进行了全面的分类,从而突破了“纯形态”分类的传统。虽然他曾被指责为“命名法的无政府主义者”,但他的研究工作对细菌分类学的发展起到积极的促进作用,在细菌分类学的发展史上,他仍留下了一个革新者的形象。此后,细菌分类学得到迅速发展。

二、细菌分类学的发展

19 世纪后半页，由巴斯德 (L. Pasten) 和柯赫 (R. Koch) 发展起来的纯培养技术，至本世纪初已经渐趋成熟。在细菌分类鉴定中，纯培养技术的广泛应用不仅纠正了过去根据富集培养或自然样品观察中的一些形态学错误，也为全面采用生理生化特征和其他特征进行细菌分类鉴定和建立模式菌株奠定了基础，从而加速了细菌分类学的近代发展。因此，进入 20 世纪后，随着细菌生理学和生物化学研究的进展，逐渐形成了以形态学和生理生化学为主要分类依据的、“传统的”细菌分类模式。在这个时期内，分类学家以进化论为理论基础，主要根据形态学和生理生化学特征推测细菌的系统发生，分别提出了不同的细菌“自然分类”系统，以致在本世纪初至 60 年代出现了多个细菌分类系统并存的局面。在这些系统中，影响最大的是《伯杰氏鉴定细菌学手册》(Bergey's Manual of Determinative Bacteriology) (以下简称《伯杰氏手册》) 分类系统。

1916~1918 年间，美国微生物学家布坎南 (R. E. Buchanan) 发表了有关细菌命名和分类研究的一系列论文，他建议将细菌列入裂殖菌纲，下分 6 个目：真细菌目 (Eubacteriales)、鞘细菌目 (Chlamydobacteriales)、放线菌目 (Actinomycetales)、硫细菌目 (Thiobacteriales)、粘细菌目 (Myxobacteriales) 和螺旋体目 (Spirochaetales)。该系统后经 Winslow 等修改补充，便成为《伯杰氏手册》第一版的基础。《伯杰氏手册》第一版于 1923 年出版，书中将细菌分成 5 个目、13 个科、88 个属。以后该书又经过多次修订，于 1957 年发行第七版。第七版分类系统中将细菌分成 11 个目、50 多个科、200 多个属。60 年代前后，该系统在国际上被广泛采用 (见第四章)。《伯杰氏手册》一书的出版被认为是 20 世纪国际细菌分类学发展史上的重大事件。

1949 年，前苏联的克拉西里尼柯夫 (Красильников) 提出将细

菌分为 4 纲 10 目的分类系统，这个系统在 50~60 年代也曾产生了较大影响（见第四章）。

总之，本世纪初至 50 年代，特别是 40~50 年代，是细菌分类学的一个重要发展阶段。在这一时期，新种新属以更快的速率被发现，传统的细菌分类方法日趋成熟，细菌分类学以其早期不可比拟的速度向前发展。但是，从总体上看，这个时期细菌分类学的发展更多地表现在量的变化，而没有出现质的飞跃，尤其在建立自然分类系统方面，还始终停留在主观推测上，尚未取得任何实质性进展。

三、现代细菌分类学发展时期

随着计算机的发展和应用，50 年代末，Sneath 首先将电子计算机用于细菌分类，建立了数值分类法，使细菌分类从定性描述进入定量分析的水平。计算机的应用不仅使细菌分类减少了主观判断的偏差，而且对突破传统分类思想的束缚，加速细菌分类学的发展起到一定作用。60 年代后期，由于电子显微镜的普及应用，获得了很多光学显微镜无法分辨的更为本质的细菌形态学特征，从而开始在超微结构水平上对细菌进行更为精确的形态学分类。Murray 主要根据电镜观察所发现的细菌细胞与植物细胞的本质差别，辅以其他方面的资料，提出将细菌归为原核生物界（Prokaryotae），从而结束了细菌归属植物界 100 多年的历史。

60 年代后，细菌分类学发展的主要特征是分子生物学向细菌分类学的渗透，使细菌分类学开始进入分子生物学时期。在这个时期，细菌分类学不仅有量的迅速发展，而且出现质的飞跃。细菌分类学家除了采用传统的方法进行分类外，开始从基因组分析水平上探索细菌的系统发育，寻求建立真正的细菌自然分类系统。

在达尔文创立进化论后的 100 多年里，分类学家们始终在探求建立一个反映细菌系统发育的自然分类系统。然而，对于形态结构简单、缺乏化石资料的细菌，采用传统的研究方法，始终未

能获得有效的系统发育基础资料。直到 60 至 70 年代, 细菌分类学工作者才终于认识到, 进化论虽然使分类学的思想焕然一新, 但它并没有给分类学家带来探讨细菌自然分类的技术方法, 在缺少客观证据的情况下, 只凭推测来建立细菌自然分类体系, 不可能实现细菌真正的自然分类。于是, 一方面, 很多分类学工作者暂时放弃了以假定为基础进行“自然分类”的传统做法, 而探讨不以反映系统发育为目标的表型分类(如数值分类), 或者从认识和鉴定细菌的需要出发, 进行实用性的细菌分类。另一方面, 开始运用分子生物学的知识和技术方法, 研究细胞物质的分子结构和组成特征, 揭示细菌间的进化关系。分类学工作者们先后采用 DNA 的 G+Cmol% 分析、DNA-DNA 和 DNA-rRNA 分子杂交、rRNA 寡核苷酸编目分析、rRNA 全序列分析等技术方法进行细菌的分类研究, 近年来发展起来的聚合酶链反应(PCR)和随意引物-聚合酶链反应(AP-PCR)等核酸体外扩增的最新技术方法也都被用来对细菌的基因组进行分析和比较, 以探讨细菌之间的亲缘关系和进行细菌分类。

近些年来, 通过在分子水平上对细菌进行比较, 获得了一些有关细菌系统发育的重要信息。例如, Woese 等在 70 年代末 80 年代初通过对大量细菌和部分真核生物的 16SrRNA (或 18SrRNA) 寡核苷酸序列比较分析, 发现了生命的第三种形式(或第三条进化线)的古细菌(Woese 当时称之为古细菌界(Archaeobacteria), 从而打破了生物只有两条进化线的传统概念。在此基础上, 还对真细菌和古细菌中某些代表菌株的 16SrRNA 序列进行了比较分析, 初步探讨了各大细菌类群之间的亲缘关系。1984~1989 年出版的《伯杰氏手册》最新版本《伯杰氏系统细菌学手册》(Bergey's Manual of Systematic Bacteriology) 1~4 卷, 全面总结了 70 年代至 80 年代末细菌分类学的新进展, 其中有较多细菌系统分类的资料, 并且对细菌进行了新的分类(见第四章和第二篇)。