

就我国放线菌系统学研究而言,面临的形势是已取得了一定的成绩(发表新物种的论文数量在国际同行中位居前列),同时存在的问题不少(研究层次较低、原始创新较少)。当前,虽然我们在某些放线菌类群的研究方面暂时处于领先地位,但如何继承和发展阎逊初、阮继生、刘志恒、姜成林等老一辈放线菌系统学家开创的事业,如何提升我国放线菌分类方法和分类体系理论水平,促进我国放线菌系统学研究理论和实践的全面进步,任务十分艰巨。

李文均

## 我国放线菌系统学研究历史、现状及未来发展趋势

李文均<sup>1,2\*</sup> 职晓阳<sup>1</sup> 唐蜀昆<sup>1</sup>

(1. 云南大学 云南省微生物研究所 西南微生物多样性教育部重点实验室 云南 昆明 650091)

(2. 中国科学院新疆生态与地理研究所 中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室 新疆 乌鲁木齐 830011)

**摘要:** 放线菌系统学是以实现对放线菌进行分类、鉴定、命名为目标的基础学科,因此它是放线菌资源研究和开发利用的重要理论基础。自 20 世纪 50 年代起,我国放线菌系统学的奠基人阎逊初院士及同事们就开创了我国放线菌系统学的研究,经过近六十年、几代人的艰苦努力,我国放线菌系统学工作者在国际微生物系统学权威杂志(International Journal of Systematics and Evolutionary of Microbiology, IJSEM)发表的有关放线菌新分类单元的论文数量连续十年排名稳居前列,部分学者在国际上发表的某些改良的分类技术和新修订的分类系统等为国际同行所广泛采用,这些均标志着我国放线菌系统学研究在国际上已成为微生物系统学界的一支重要力量。本文全面介绍了我国放线菌系统学研究的发展历程,同时对其发展现状给予理性分析,并就未来发展方向进行了展望。

**关键词:** 放线菌, 多样性, 分类系统, 系统学

基金项目: 国家 973 计划项目(No. 2010CB833801); 科技部国际合作重点项目(No. 2013DFA31980); 国家自然科学基金项目(No. 31070007, 31270054); 中科院百人计划项目

\*通讯作者: Tel/Fax: 86-871-65033335

✉: wjli@ynu.edu.cn; liact@hotmail.com

收稿日期: 2013-03-04; 接受日期: 2013-04-22

# Actinobacterial systematics in China: past, present and future

LI Wen-Jun<sup>1,2\*</sup> ZHI Xiao-Yang<sup>1</sup> TANG Shu-Kun<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Microbial Diversity in Southwest China, Ministry of Education, Yunnan Institute of Microbiology, Yunnan University, Kunming, Yunnan 650091, China)

(2. Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, CAS, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi, Xinjiang 830011, China)

**Abstract:** Actinobacterial systematics is the theoretical basis for the research and development of actinobacterial resources, and has become an independent subject, which includes actinobacterial classification, identification and nomenclature. Academician Shun-Chu Yan and his colleagues initiated actinobacterial systematics research in China since the 1950's. With the efforts by several generations for over 60 years, Chinese scientists have published many new taxa in the past 10 years in International Journal of Systematics and Evolutionary Microbiology, one of the top level journals in this field. Some new taxonomic technology and also the newly updated classification system done by some Chinese scientists have been adopted and cited; all these reflect that Chinese research teams on actinobacterial systematics have become an indispensable reference in the world of microbial systematics. This review will comprehensively introduce the origins and early history of Chinese actinobacterial systematics, analyse its present status, and also give its future directions.

**Keywords:** Actinobacteria, Biodiversity, Classification system, Systematics

放线菌(Actinobacteria)是一类极其重要的微生物资源,已被广泛应用于工、农、医药、食品、环境治理、能源再生等领域。放线菌系统学(Actinobacterial systematics)因继承了原核微生物系统学的功能而成为放线菌资源研究和开发利用的重要理论基础。放线菌系统学是以实现对放线菌进行分类、鉴定、命名为目标的基础学科,分类是通过将分类对象相似和差异特征的分析,将微生物归类于以物种进化关系为框架的分类系统中,重点在于分类系统的构建与优化;鉴定则是根据关键特征的比较来确定微生物在分类系统中位置(已知或未知分类地位)的方法体系;而命名则是根据国际细菌命名法则对微生物进行便于学界交流的种属名确

定,同时获得其在分类系统中的层级目录(门、纲、科等)。《国家中长期科学和技术发展规划纲要(2006-2020年)》要实现的八大目标中就包含新药创制,而放线菌是新药创制中极其重要的药源微生物,已经并将继续为新药创制提供丰富的资源。据统计,从放线菌发现的生物活性物质已经超过13700余种,占已发现天然活性物质(33500种)的40%以上<sup>[1]</sup>;但目前临床和农业上使用的150多种抗生素,2/3来自放线菌<sup>[2]</sup>,可以说放线菌对人类健康做出的贡献是难以估量的。无数实践经验表明,开展放线菌系统学研究,对于搞清楚新分离野生菌株或新发现活性菌株的精确分类地位,指导其抗菌活性和产酶活性筛选,次级代谢产物分离和发现,

以及各种功能基因、功能基因组资源的勘探研究等均具有积极的现实意义;同时,还对深入理解某些特殊放线菌类群之间的系统进化关系,或构建产某类生物活性物质的工业生产菌株的代谢网络模型,进而为其生物工程改造奠定理论基础<sup>[3-4]</sup>。

## 1 国际放线菌系统学发展简史

纵观国际放线菌系统学研究的历史不难发现,无论是放线菌的首次发现,到随后放线菌各种分类方法及不同分类体系的建立,各种新放线菌资源的陆续发现及其分类地位的确定,在 20 世纪 90 年代前基本上是欧、美、日科学家为绝对主导。国际上最早描述放线菌的学者是德国科学家 Cohn (1875),他自人泪腺感染病灶中分离到一株丝状病原菌—链丝菌(*Streptothrix*)。而后 Harz (1877)建立了放线菌属(*Actinomyces*)。然而对放线菌系统学做出最为突出贡献的是 1880 年创建的美国新泽西农业试验站(New Jersey Agricultural Experiment Station)及其发展起来的 Rutgers 大学微生物研究所。1916 年前后, Waksman 在该校研究土壤微生物时,首次把一些微小真菌或丝状细菌称之为“放线菌”(Actinomycetes),并详细描述了这些微生物。二次大战期间,由于青霉素的应用刺激了抗生素的研究。1942 年, Waksman 及其同事们从放线菌的链霉菌中发现了链霉素,并在 1952 年获得诺贝尔奖,从而推动了放线菌研究在全世界的兴起。在五六十年代,放线菌资源及抗生素的研究与开发达到高潮,随之放线菌分类也全面展开。1961 年 Waksman 出版了他的名著《放线菌的属和种分类鉴定及描述》<sup>[5]</sup>,从此放线菌系统学开始形成。前苏联的 Krasilnikov 及其同事们对放线菌系统学的发展也做出了杰出的贡献。这个时期的放线菌系统学可以称之为经典分类,分类依据主要是形态、培养和生

理生化特征。1964 年始, Waksman 的接班人 Lechevalier 夫妇及其同事们进行了放线菌的化学分类,并在 1971 年发表了主要依据化学指征的分类系统<sup>[6]</sup>。整个 70 年代,化学分类在各国放线菌分类实验室得到推广,这是化学分类年代。随后计算机技术辅助的数值分类方法使得大量且信息繁杂的表观特征综合应用于微生物分类。1983 年 Williams 等<sup>[7]</sup>利用数值分类对放线菌的链霉菌及相关菌进行了大量的研究,为理清链霉菌混乱的分类系统做出了贡献。同一时代, Woese 和 Stackebrandt 根据 16S rRNA 相似性, DNA-rRNA 杂交和 DNA-DNA 杂交的结果,构建了放线菌与其他微生物之间的系统发育树。结果表明,放线菌作为高(G+C) mol%、革兰氏阳性(G<sup>+</sup>)细菌的一个分支,与芽孢杆菌属、乳酸杆菌属、链球菌属、梭菌属构成的梭状菌分支有着共同的起源,从此放线菌系统学进入了分子分类时代<sup>[8-11]</sup>。随着分子生物学和核酸测序技术的发展,这种基于放线菌分子特征的分类正在成为放线菌分类学研究的主要方法<sup>[12]</sup>。现代的放线菌分类方法学,是以系统发育学研究为基础,将表型分类(形态和生理生化特征等)、化学分类和分子分类等各种信息综合考虑,来确定菌株的分类地位的多相分类学(Polyphasic taxonomy)<sup>[12]</sup>。1989 年出版的《伯杰氏系统细菌学手册》<sup>[13]</sup>(*Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*)对放线菌的系统分类地位做出了科学的阐述,按照该手册的观点放线菌应划入原核生物界(Prokaryota),厚壁菌门(Phylum Firmicutes),分枝菌纲(Class Thallobacteria),放线菌目(Order Actinomycetales); 1997 年, Stackebrandt 等<sup>[14]</sup>通过对 16S rRNA 基因序列分析,提出了放线细菌纲(Class Actinobacteria)这一分类等级的分类系统。在 2001 年出版的《伯杰氏系统细菌学手册》(第二版)前言和路线图中又将放线菌这一高

(G+C) mol%含量的革兰氏阳性细菌类群确定为放线菌门(Phylum Actinobacteria)<sup>[15]</sup>。随后加拿大的 Gao 和 Gupta 又提供了最直接的证据证明放线菌应该作为独立的门存在,他们发现在细胞色素氧化酶 1 亚基 (Cox1)、CTP 合成酶以及谷氨酰 tRNA 合成酶 (GluRS) 3 个蛋白基因中存在着放线菌特异的插入或缺失序列,可以明显将其与其它细菌区分开<sup>[16]</sup>。2009 年,职晓阳等扩大了放线菌的研究范围,并基于 16S rRNA 基因和特征性核苷酸对现行的放线菌分类系统进行了全面的更新和修订<sup>[17]</sup>。2012 年 5 月,《伯杰氏系统细菌学手册》第二版第五卷由 Springer 出版社正式出版<sup>[18]</sup>。该书涉及到放线菌门的 6 个纲,23 个目,53 个科,230 个属的有效描述。其中关于放线菌的系统分类框架主要是基于 1997 年德国的 Stackebrandt 等提出的放线菌分类系统<sup>[14]</sup>和 2009 年职晓阳等新修订的分类系统<sup>[17]</sup>。

## 2 我国放线菌系统学研究历史

我国的放线菌系统学研究始于 20 世纪 50 年代,以中国科学院微生物研究所为主,随后国内很多大学和科研机构陆续开展放线菌资源及系统学方面的研究。通过我国放线菌分类学研究的奠基人——阎逊初先生及其随后的阮继生、刘志恒、姜成林等几代人近 60 余年的不懈努力,我国放线菌研究从无到有、从有到强,现在已经建立了实力较为雄厚、梯队较为完备的科研队伍,在国际学术界有了一定的地位<sup>[19]</sup>。

### 2.1 第一阶段——经典分类的学习和建立时期(1953–1980)

新中国成立初期,急需发展抗生素产业,面临封锁,自主开发资源和建立科研生产体系是紧迫的任务。有关抗生素主要产生者——放线菌的研究在我国当时尚属空白,中国科学院决定开展有关研究。刚从国外归国不久的阎逊初先生

为了国家的需要,毅然放弃了熟悉的真菌学研究,1953 年起转向研究放线菌。当时的中国科学院菌种保藏委员会为此专门设立了放线菌研究组,投入较大的人力和财力,从采集土壤标本分离放线菌开始积累菌种资源,同时广泛收集有关文献资料。阎逊初先生带领的团队在 50–60 年代,先后翻译出版过多部科学译著。其中有《细菌和放线菌的鉴定》、《放线菌及其抗生素分类鉴定指南》、《土壤微生物学分析技术手册》、《土壤微生物学》等权威性著作,为我国抗生素的筛选、放线菌分类研究及资源开发利用提供了宝贵的文献资料<sup>[19–20]</sup>。在此期间,阎逊初还培养了数十名放线菌分类的专家,其中就包括 1961 年从前苏联留学归国的阮继生先生和后来加入阎逊初课题组的刘志恒先生,以及来自云南大学云南省微生物研究所的姜成林先生。

在放线菌分类组同志的共同努力下,中国科学院微生物研究所很快建立了放线菌经典分类研究的相关实验平台,在此期间国内所发表的放线菌分类学论文,基本上都出自中国科学院微生物研究所。尤其是 1975 年,在阎逊初先生领导下,放线菌分类组组织编写了我国第一部分分类学著作——《链霉菌鉴定手册》<sup>[22]</sup>。该书按链霉菌各类群的特点,将国内外已报道的产生抗生素的链霉菌的资料汇集在一起,提出以形态和培养特征为主,生理生化特性为辅的分类原则,将千余种链霉菌划分为 12 个类群。阎逊初提出的这个链霉菌分类鉴定系统,有助于在当时条件下较便利地鉴定链霉菌,曾在国内被普遍采用,为抗生素、酶制剂等生物活性物质的筛选发挥了积极的作用,使寻找有用菌株的工作得以更有效地开展。1977 年,阮继生先生根据其在河北大学、辽宁大学等地讲授放线菌分类学的讲稿的基础上,编撰并出版了《放线菌分类基础》,介绍了当时放线菌 32 个

属的特点及其本人对分类和鉴定方法的见解<sup>[21]</sup>。以上这些成果均使得中国科学院微生物研究所成为我国放线菌分类学的研究中心。几十年中,从国内各大院校、科研机构或企业来此进修和合作研究的人员从未间断<sup>[19-20]</sup>。

## 2.2 第二阶段——化学分类的学习和建立时期(1981-1990)

80年代,阎逊初领导的放线菌分类研究组,扩大对放线菌目新种属的研究。在经典分类的基础上,吸收当代国际上被分类学者所普遍接受的化学分类指标,着重进行了放线菌属级分类单位的系统研究。他们除使用光学显微镜和生理生化试验等常规方法外,还使用电子显微技术、超薄切片技术、全细胞和胞壁的氨基酸和糖组分分析、DNA的(G+C) mol%测定等化学和分子生物学技术,经过大量分析,研究了从我国土壤中分离的放线菌材料和国外有关典型菌株后,发现并建立了形态学和化学特征均区别于放线菌目中已有的60多个属的3个新属:小链孢菌属、类链霉菌属和异壁放线菌属。3个新的放线菌分类单位的发现与建立,不仅表明我国放线菌分类学研究已接近国际水平,也丰富了放线菌分类学的研究内容。这3个新属先后在《微生物学报》上发表后,引起了国内外学者的普遍关注。美国瓦克斯曼微生物所出版的放线菌杂志上转载了小链孢菌属的详细摘要。1988年出版的英国著名放线菌分类学家 Goodfellow 等编著的放线菌生物技术专著中,引证了他的有关我国一些放线菌新种、新属的描述。美、英、德、法、日等国的一些菌种保藏机构也先后收藏了这3个新属的典型菌株<sup>[19-20]</sup>。

在此期间,阮继生先生于1981年9月以博士后的身份应邀到美国瓦克斯曼微生物研究所 Lechevalier 夫妇教授实验室进行合作研究。Lechevalier 夫妇由于开创了放线菌化学分类研

究而享誉全球。在近一年半的时间里,他全面系统地掌握了化学分类的各项技术,如磷酸类脂、甲基萘醌、枝菌酸等的分析方法。通过化学分类研究,发现原定种名为东方诺卡氏菌等8个典型菌株的菌体内没有枝菌酸,而诺卡氏菌属应该有枝菌酸。这一发现成了无枝菌酸属及拟无枝菌酸属两个新属建立的最初依据。这项研究后来以美、德、中三个国家的科学家联名发表<sup>[23]</sup>。据文献资料,这是国内科学家参与并有单位属名,且发表在国际公认的最权威分类学期刊——国际细菌系统学杂志(Int. J. Syst. Bacteriol, IJSB)上的最早记录。

阮继生先生1983年3月从美国返回后,他所领导的稀有放线菌分类研究组集中精力投入到放线菌化学分类的研究中。他们以诺卡氏菌为对象建立了磷酸类脂分析方法;以游动放线菌科各属菌及诺卡氏菌为对象建立了甲基萘醌的分析方法;同时也开展了西双版纳弗兰克氏菌调查、分离和分类研究。经过三年多的努力,在国内初步建成了放线菌化学分类方法,并成功将化学分类指征,如细胞壁化学组分、磷酸类脂、甲基萘醌、枝菌酸等用于诺卡氏菌科、游动放线菌科及弗兰克氏菌的分类之中。磷酸类脂、甲基萘醌能准确地地区分同为细胞壁I型的链霉菌属与类诺卡氏菌属,解决了这两个属多年按形态不易区分的难题;游动放线菌等31个属的甲基萘醌结果系国内首次报道,其中有些属的结果在国外也尚无记载;明确了弗兰克氏菌属化学分类指征的特点,其细胞壁为III型,糖型有D、C及E,磷脂类型为I型。这些方法的建立及应用改变了以前单纯依靠形态分类,使国内的放线菌分类水平从表观(形态)深入到细胞水平,提高了分类水平,缩小了我国与先进国家化学分类的差距<sup>[21]</sup>。

与此同时,在中国科学院微生物研究所放

线菌分类组的指导和帮助下,国内从事放线菌分类的单位越来越多,主要包括云南大学、河北大学、四川大学、辽宁大学、广西农学院、中国医学科学院医学生物技术研究所、中国科学院林业土壤研究所(现为中国科学院沈阳应用生态研究所)、山西省微生物所、四川抗生素研究所、福建省微生物所等。

### 2.3 第三阶段——分子分类的学习和建立时期(1991—2000)

在 80 年代末及 90 年代初期,中国科学院微生物研究所的放线菌分类组又把分类重点放在 RNA 或 DNA 序列分析技术的攻关上,他们将形态、化学分类指征及分子分类技术相结合,对云南地区不同环境下的诺卡氏菌形放线菌、游动放线菌、马杜拉放线菌、嗜盐碱放线菌及共生固氮弗兰克氏菌进行了分类研究。通过全组人员同心协力,取得了较为理想的结果:(1) 完成了弗兰克氏菌 DNA-DNA 杂交实验,获得了弗兰克氏菌新基因种[*Actinomycetes*, 1991, 2(3): 86-88], 拟诺卡氏菌属(11 个种)及无枝酸菌属及其相关菌株的限制性酶切片长度多态型性(RFLP)数据[*Actinomycetes*, 1992, 3(3): 51-54]; (2) 掌握了 23S rRNA 序列分析技术,并依据 23S rRNA 5'末端序列区分析链霉菌属、小单孢菌属、无枝酸菌属及糖单孢菌属不同属的种。这种用形态、化学分类指征与 23S rRNA 序列分析相结合分属种的做法,当时在国内微生物分类学中尚属首次报道[*Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1994, 44(3): 704-707; *微生物学报*, 1994, 34(3): 241-244]; (3) 依据 16S-23S rRNA 间隔区大小与序列区分“种”,发现了国际公认的伊拉克放线多孢菌与嗜盐拟诺卡氏菌两个新种,这些新种均被载入《伯杰氏系统细菌学手册》第二版中;(4) 用 16S-23S rRNA 间隔区鉴定弗兰克氏菌,为国际弗兰克氏菌定种难题的解决

提供了新设想[*微生物学报*, 1996, 36(2): 155-157]。

在此期间,云南大学的姜成林、徐丽华等分别开展了嗜热、嗜酸、嗜冷、嗜盐碱等极端环境放线菌分类学研究;河北大学的宋尚直、张利平等分别开展的嗜盐碱放线菌、弗兰克氏菌以及链孢囊放线菌分类研究;四川抗生素研究所胡润茂等开展了游动放线菌等稀有放线菌的分类研究;福建微生物研究所程元荣等开展了小单孢菌资源及分类研究;中国科学院沈阳应用生态研究所在弗兰克氏菌的多样性及分类研究方面均取得积极进展。

本阶段的代表性成果体现在:

(1) 首次承担国家自然科学基金委重大项目:在中国科学院微生物研究所阮继生先生和云南大学云南省微生物所姜成林先生共同倡议和京沪同行的共同努力下,1990 年 4 月论证通过了国家自然科学基金委微生物学科第一个重大项目——“云南放线菌生态分布及其资源前期开发”。这是我国对一个省的微生物资源进行大规模研究与开发的第一个——也是迄今为止唯一的一个重大计划,是我国放线菌资源研究历史上的一个重要里程碑<sup>[21]</sup>。

(2) 发表中国学者在国内完成的、并得到国际承认的放线菌新属 2 个,新种 10 个:90 年代以前,我国学者尽管在《微生物学报》等国内核心期刊上发表了若干个放线菌的新属,但由于种种原因,未被国际承认;或有的学者在国外工作期间同国外同行共同发表过新属,但产权不属于国内。在完成国家基金重大项目“云南放线菌生态分布及其资源前期开发”过程中,姜成林等于 1991 年在国际公认的权威分类学期刊 *IJSB* 上发表了完全由中国学者在国内进行的研究,并第一个得到国际承认的放线菌新属——双孢放线菌属(*Actinobispora*)<sup>[24]</sup>(2002 年被再分

类); 随后 1993 年四川抗生素研究所的胡润茂等发表了第二个得到国际承认的放线菌新属——游动四孢菌属(*Planotetraspora*)<sup>[25]</sup>。1997 年日本出版的《放线菌图鉴》收录了这两个新属。在此期间, 国内学者作为通讯作者单位在 IJSB 上发表放线菌新物种的论文包括: 云南大学云南省微生物研究所的姜成林 6 个新种(*Actinobispora yunnanensis*, *Actinobispora alaniniphila*, *Actinobispora aurantiaca*, *Actinobispora xinjiangensis*, *Saccharomonospora xinjiangensis*, *Streptomyces thermogriseus*), 中国科学院微生物研究所的阮继生 2 个新种(*Nocardioopsis halophila*, *Actinopolyspora iraqiensis*), 刘志恒 1 个新种(*Saccharopolyspora spinosporotrichia*), 四川抗生素研究所胡润茂 1 个新种(*Planotetraspora mira*), 大连轻工业学院(现为大连工业大学)的李宪臻 1 个新种(*Streptomyces cellulolyticus*)。

(3) 出版放线菌分类相关专著 3 部: 1990 年阮继生、刘志恒、梁丽糯、杨德成主编的《放线菌研究及应用》<sup>[26]</sup>, 它从理论和具体操作方面介绍了细胞壁化学组分、磷酸类脂、甲基萘醌、DNA 碱基、16S RNA 寡核苷酸序列分析及 DNA-DNA、DNA-rRNA 分子杂交、蛋白质凝胶电泳分析、免疫学、数值分类、生态学、放线菌噬菌体、人畜放线菌病诊断与治疗、共生固氮弗兰克氏菌和放线菌资源开发与利用, 以及普及和提高我国放线菌分类学的专业书籍; 1992 年出版的阎逊初编著的《放线菌的分类与鉴定》<sup>[27]</sup>是一部汇集了国内外有关放线菌传统分类学研究成果的百余万字的巨著。书中对当时发表的 60 多个属和近 2 000 种放线菌种进行了分类学描述, 从而成为当时我国放线菌分类学研究的重要文献和必备参考书; 1995 年, 姜成林、徐丽华与许宗雄合著的《放线菌分类学》<sup>[28]</sup>是一本当时最新颖、最全面系统的放线菌分类学专著, 该书的中心是讨论现代放线菌分类的原理, 以分

子分类为主, 利用 90 年代的最新成果阐述分子分类的原理和方法, 可以运用于分子生态、生物进化诸方面, 而且各论部分增加了 90 年代国内外发表的放线菌新属。以上这些专著的正式出版对于推动国内放线菌资源与系统学研究, 促进放线菌学科的发展和人才培养均取得积极效果, 也成了国内从事放线菌资源研究的科研人员、教师和研究生必备参考书。

### 3 我国放线菌系统学研究的现状

我国放线菌系统学经过近半世纪的发展已有较好的基础, 尤其是在阎逊初、阮继生的带领和指导下培养了一大批放线菌系统学继承人。在世纪交替之际, 国内又形成了以刘志恒、姜成林、陶天申、张月琴、徐丽华、张利平等新一梯队的带头人, 在此期间所形成的我国放线菌系统学较为强大的研究队伍, 推动着我国放线菌系统学事业的进一步发展, 一批批中青年放线菌系统学优秀人才脱颖而出。另一方面, 近几年国家对微生物资源科学研究及基础平台建设的实质性投入, 使我国放线菌系统学又进入了一个崭新时期, 并在国际上产生了重要影响。

与此同时, 我国放线菌系统学研究的对象已从过去研究比较多的普通土壤、水体逐渐扩展到盐碱湖泊、沙漠、热泉、高海拔地区和地下层、干旱强紫外辐射地区、动植物微环境、海洋、极地等生境, 尤其是近十年在各种极端环境、植物内生、海洋放线菌等几个领域形成了亮点和特色。近十余年来, 我国在以上特殊生境下的放线菌系统研究领域取得了令世人瞩目的成就。主要体现在以下几个方面:

(1) 发现放线菌新分类单元的数量大幅增加

自新中国成立以来, 我国微生物科技工作者发现了很多新科、新属、新种, 遗憾的是绝大多数新名称或新组合只是在中文期刊上发表,

并没有得到国际上的认可, 而且也没有得到很好地收集和保藏<sup>[29]</sup>。近 10 年来这种被动局面已发生彻底地改变, 中国微生物资源、尤其是放线菌系统学实力在国际上已成为名副其实的大国和强国<sup>[30]</sup>。以前日本、西方国家是发现放线菌新物种的大国, 后来韩国进入前三名。近十年来我国发现的微生物、尤其是放线菌新分类单元的数量已迅速增加, 现在已连续数年处于前列甚至于世界第一的国际地位。如图 1 所统计的 2003–2012 十年间, 在国际公认的分类学最权威期刊 *IJSEM* 杂志上发表的放线菌新物种的情况分析, 就是一个很好的例证。十年来, 全世界共在 *IJSEM* 上发表放线菌新物种 1 023 个, 其中中国发表 256 个, 韩国 177 个, 日本 142 个, 德国 100 个(图 1); 国际上发表放线菌新物种的前五个机构分别是: 中国云南大学、中国科学院微生物研究所、韩国生命工学研究院(KRIBB)、日本技术评价研究所生物资源中心(NITE/NBRC)、韩国济州国立大学校(Cheju National University)(表 1)。就中国而言, 这十年发表放线菌新物种最多的单位是云南大学云南省微生物研究所(共发表 104 个, 占全国的 41%), 其次是中国科学院微生物研究所(共发表 51 个, 占全国的 20%), 国内其他单位发表的总和为 101 个, 占 39% (其中作为通讯作者单位或第一作者单位发表放线菌新物种超过 4 个的单位有: 中国科学院南海海洋研究所, 国家海洋局第三研究所, 中国热带农业科学院热带生物技术研究所, 中国医学科学院生物技术研究所, 北京理工大学, 广东省微生物研究所, 新疆农科院微生物应用研究所, 南京农业大学, 武汉大学, 西北农林科技大学, 塔里木大学等; 另外有 1–3 个新物种发表的单位有 20 余家, 可见国内单位从事放线菌资源及系统学研究之多)(图 2)。

2007 年 10 月 7–10 日在德国 Goslar 市召开的第十一届世界培养物保藏联盟大会上, WFCC

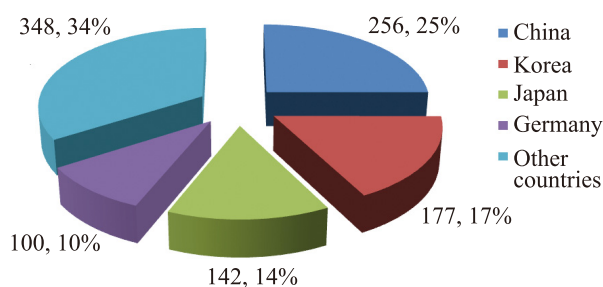


图 1 2003–2012 年世界放线菌发表数量分布情况  
Fig. 1 The distribution for the new taxa of Actinobacteria published in the world in the years of 2003–2012  
Note: The former digit for each is the species number, while the latter is the proportion occupied in the world.

Institute	Quantity	Country
YIM	104	China
IMCAS	51	China
KIRBB	51	Korea
NITE	42	Japan
Cheju National University	33	Korea

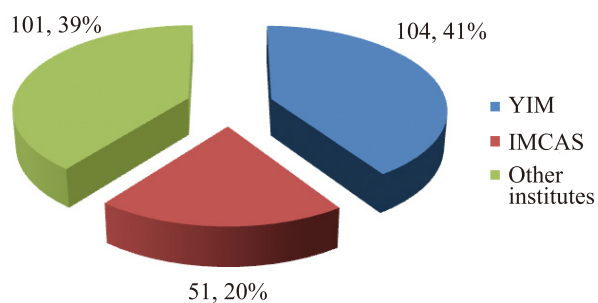


图 2 2003–2012 年中国放线菌发表数量分布情况  
Fig. 2 The distribution for the new taxa of Actinobacteria published in China in the years of 2003–2012  
Note: The former digit for each is the species number, while the latter is the proportion occupied in China.

主席 D. Smith 博士将斯克尔曼奖授予云南大学的李文均博士, 以表彰他在微生物分类学、尤其是在极端环境下的放线菌系统学方面的突出成就。2011 年 5 月 22 日“伯杰氏国际微生物系统学学会(BISMiS)成立大会”闭幕式上, 伯杰氏基



金会主席 Michael Goodfellow 教授宣布,我国著名放线菌系统分类学家、中国科学院微生物研究所阮继生教授和刘志恒教授获得了伯杰氏基金会颁发的“伯杰氏奖章”,以奖励他们对微生物系统学的卓越贡献。国际上知名的放线菌系统学家德国菌种保藏中心(DSMZ)的前主任 Erko Stackebrandt 教授和英国 Newcastle 大学的 Michael Goodfellow 教授等均对中国近些年放线菌系统学的研究成就表示高度的赞赏,这些充分说明我国放线菌系统学的发展已引起世人的关注。

近些年来,为了纪念那些曾为我国放线菌系统学学科建设、人才培养等做出过突出贡献的老前辈,以阎逊初先生、阮继生先生、刘志恒先生、姜成林先生等命名的放线菌新属级及以上分类单元先后被提议并均在 IJSEM 杂志上生效发表<sup>[30-39]</sup>。

## (2) 研究方法与技术的不断创新

同国外一样,我国的放线菌系统学研究也是建立在经典分类学的基础上发展起来的。但遗憾的是,传统的分类方法与技术我国建树很少。例如:细胞壁组成的分析、脂肪酸分析、DNA-DNA 分子杂交等。近几年,我国研究者在研究思路、方法与技术等方面的创新也得到国际同行的认可<sup>[29]</sup>。

放线菌是微生物的一大类群。由于产生各种有应用价值的抗生素一直受到人们的注重,大量新物种被发掘,其分类系统也不断被修改与创建。近十余年来,国际上一直使用的放线菌分类系统是由权威系统分类学家 Stackebrandt 等<sup>[14]</sup>建立的。该系统已由 1997 年的 95 个属扩展到 2009 年的 219 个属,相应的 16S rRNA 基因序列信息极大地扩充了 GenBank 等核酸数据库。这种基因序列数据的剧增必定对其特征性核苷酸数据产生影响。经过系统的比较研究,职晓阳等

发现从 1997 年到现在原特征性核苷酸数据已有约 207 个位点发生了变化<sup>[17]</sup>,于是应用相应的生物信息学方法完成了 2 600 多条放线菌 16S rRNA 基因序列特征性核苷酸数据的更新;通过全面的系统发育分析(包括基因组多基因序列分析),他们提出了放线菌门各高级分类单元系统进化的新思路,并对各高级分类单元进行了较为全面的描述;对一些尚未能明确分类地位或者经分析后发现有问题类群进行了重新定位和修订,最后建议 2 个新亚目、4 个新科<sup>[17]</sup>。

此外,近些年来,我国放线菌系统学研究的方法与技术正在不断地提高与完善,相应的分析与测试仪器等硬件条件也有所改善。同时,国内还建立了针对多方面需要的鉴定以及快速检测技术,有的已被使用。例如,云南大学唐蜀昆等先后发展了细胞壁氨基酸、糖组分定量分析方法<sup>[40]</sup>和细胞膜复杂醌组分的定量检测 APPI-LC-MS 新方法<sup>[36]</sup>,以及职晓阳等针对链单孢放线菌属(*Streptomonospora*)和多孢放线菌属(*Actinopolyspora*)的 PCR 快速鉴别手段<sup>[41-42]</sup>。中国热带农业科学院热带生物技术研究所洪葵课题组建立的针对疣孢菌属(*Verrucosisporea*)的 PCR 快速鉴别手段<sup>[43]</sup>。中国科学院微生物研究所黄英课题组利用多基因串联方法对链霉菌分类鉴定系统的完善<sup>[44-46]</sup>。

2011 年,由中国科学院微生物研究所阮继生、黄英作为主编出版的《放线菌快速鉴定与系统分类》一书,对稀有放线菌进行属的识别, DNA 探针快速鉴定属,放线菌分类研究入门与 DNA 多位点序列、极端放线菌、植物内生放线菌与海洋放线菌资源的分布与分离进行了介绍,对目前国际放线菌系统分类的新成果,科、属、种均有详细介绍。该书对发展和提高我国的放线菌分类水平,并促进我国放线菌资源的开发有促进作用<sup>[47]</sup>。

(3) 部分放线菌类群或种类研究水平的领先地位

正是由于我国拥有一大批优秀的放线菌系统学研究人员和国家研究经费的投入,放线菌一些类群或种类的系统学研究水平已处于国际先进水平或领先地位。例如,云南大学李文均课题组在嗜盐放线菌系统学方面,由于其在嗜盐放线菌分离方法的突破<sup>[48]</sup>,近十年课题组所发表的嗜/耐盐放线菌新物种就占同期全世界发表的总数的 80%以上,如目前全球报道的近 50 余个拟诺卡氏菌科的新物种,有近一半出自该团队;而其中的链单孢菌属(*Streptomonospora*)<sup>[49]</sup>,5 个生效发表种全部出自该研究团队<sup>[49-52]</sup>;目前全球报道的植物内生放线菌新物种,有一半以上出自该团队的成果<sup>[53-54]</sup>。当然,还有国内其它学者建立的新方法与技术等。例如,中国医学科学院医药生物技术研究所张月琴、余利岩课题组近几年通过建立的利用脂肪酸快速鉴别系统,并结合活性筛选,发现了 10 余个产生活性物质稀有放线菌新种和 2 个新属<sup>[55-56]</sup>。中国科学院微生物研究所黄英课题组在链霉菌新物种的发现以及多基因系统学分析平台的贡献<sup>[44-46]</sup>等,这些例证既充分表明了我国放线菌系统学研究的广度与深度,又进一步显示了我们的放线菌系统学研究水平在国际上所处的重要地位。

2007 年,为了进一步推动我国放线菌系统学的持续发展,推动学科队伍建设,使放线菌系统学更好的为放线菌资源开发利用服务,由云南大学和中国科学院微生物研究所徐丽华、李文均、刘志恒、姜成林等组织国内的相关同行出版了《放线菌系统学——原理、方法及实践》一书,他们利用作者和国际同行的最新研究成果,以分子系统学为重点,全面论述现代放线菌系统分类学的发展简史、基本原理、分

类系统,介绍目、科、属和每个属有效发表的种及其原始文献;并根据作者长期从事放线菌分类研究和教学所取得的新进展和新经验,结合我国的国情,详细论述放线菌分类程序和实验方法。另外,他们还还对放线菌分类学存在的问题及值得研究的问题进行了探讨<sup>[57]</sup>。

鉴于我们微生物工作者在放线菌系统学研究所取得的突出成就,我国武汉大学的陶天申、中国科学院微生物研究所的刘志恒、黄英,中国农业大学的陈文峰以及云南大学的李文均、崔晓龙、唐蜀昆、职晓阳均受邀请参加撰写《伯杰氏系统细菌学手册》(第二版第 5 卷)中的相关章节<sup>[18]</sup>。该卷全部为国内外放线菌系统学研究的最新成果,全世界共有 125 位专家参与编撰,我国占 8 位。

## 4 放线菌系统学发展趋势

放线菌系统学同其他微生物学科一样,也面临着众多的挑战和难得的机遇。目前通过纯培养手段认识并能分离到的微生物只占自然界总量的约 1%,也就是说绝大多数在自然环境中发挥着重要作用的,包括放线菌在内的微生物还未能通过“纯培养”方法分离出来。对“未培养”放线菌的研究具有巨大的潜力,新型放线菌物种的分离、培养和分类研究仍然是放线菌系统学家未来的艰巨任务。由于多学科的交叉与渗透,放线菌系统学发展的未来趋势主要包括以下三个方面:

(1) 多相分类体系的完善与新分类指征的探索

确定放线菌的分类地位及其进化关系,仅依赖少量的信息是难以实现的。放线菌系统学研究需从表观型、系统发育和基因组多方面的信息对其进行全面分析,这些数据的积累不仅是为了将其进行分类与鉴定,更重要的是提供更丰

富的信息,便于不同的使用者摘取其中所需的内容,便于开展深入的研究与应用。但在多相分类鉴定体系趋于成熟的前提下,针对某些类群,特殊指征所起到分类功能的突显也相当重要。例如革兰氏阳性细菌中肽聚糖肽桥类型、分枝杆菌中的枝菌酸等的分类学功能应进一步强调。

### (2) 组学信息应用及其与表型特征整合

随着 DNA 测序技术的不断进步,当今生物学已进入基因组信息批量生产的时代。包括转录组、蛋白质组在内的组学信息势必对系统学研究产生深远的影响。近期对原核微生物全基因组序列的分析发现全基因组序列平均核苷酸一致性(Average nucleotide identity, ANI),与 DNA-DNA 杂交值具有较高的统计相关性<sup>[58-61]</sup>。美国能源部联合基因研究所(DOE Joint Genomic Institute)与德国 DSMZ 等单位联合发起了“细菌和古菌基因组百科全书(Genomic Encyclopedia of Bacteria and Archaea, GEBA)”计划,试图构建一种全新的基于基因组信息的原核微生物系统进化关系<sup>[62]</sup>。有关基因组时代的放线菌系统学方法,以及国内外的相关研究进展成果,可参考中国科学院微生物研究所刘志恒等撰写的综述<sup>[63]</sup>。随着测序成本的不断降低,全基因组序列分析将为微生物系统学打开一扇希望之门,必将成为推动系统学发展的又一次机遇。

### (3) 分类系统的进一步合理化

在一个等级制分类系统框架中,进化关系成为各分类单元之间最重要的联系纽带。以一种合理的进化关系来完善分类系统,是系统学研究的终极目标。从传统的以形态特征、或以化学表型特征为线索的进化关系研究,到以标记分子的系统发育学研究,系统学不仅从方法手段上、而且从理论意义上都发生了质的飞跃。然而对于纷乱复杂的微生物来讲,从单一层次来揭示物种间的进化关系显然是远远不够的。

16S rRNA 基因因其系统发育历史和物种进化历史存在高度的一致性,加之信息长度较短带来的高可操作性,使得目前原核微生物的分类系统依赖于这一“黄金分子”。然而由于同样的原因,在解释物种进化关系上存在明显的不足。如上所述,越来越多的研究者将视野扩展到了基因组中其他看家基因、甚至整个基因组。但此时,无论研究材料信息量如何扩增,可操作的方法论问题和解释进化关系的准确度之间的矛盾成为研究者需要解决的首要问题。可靠高效的解决问题之道,需要包括测序技术、生物信息学、功能基因组学等各学科的努力。

基于此,建议我国的放线菌系统学工作者能够利用我们独特的资源优势,尤其是随着新一代微生物测序技术的投入使用,包括基因组、转录组、蛋白质组以及代谢组测序速度大大提高,测序成本也随之极大地降低,重点对各种适应极端环境或我国所独有的一些放线菌类群开展相应地“组学”专项研究,争取我国的放线菌系统学研究能够在“组学”水平上有新的理论上的更大突破。

**致谢:** 本室的朱文勇博士生协助检索和统计 2003-2012 年 IJSEM 杂志发表的放线菌新物种的相关数据; 本文在准备过程中得到国内很多同行的帮助,尤其是文中不少信息或内容无法一一引用原始文献,在此一并表示感谢! 由于时间仓促,有些数据可能不是太精准或有些信息不是太全面,请给予谅解!

## 参 考 文 献

- [1] Bérđy J. Thoughts and facts about antibiotics: Where we are now and where we are heading[J]. *Journal of Antibiotics*, 2012, 65(8): 385-395.
- [2] Bérđy J. Bioactive microbial metabolites, a personal review[J]. *Journal of Antibiotics*, 2005, 58(4): 1-26.
- [3] Borodina I, Krabben P, Nielsen J. Genome-scale

- analysis of *Streptomyces coelicolor* A3(2) metabolism[J]. Genome Research, 2005, 15(6): 820–829.
- [4] Zhao W, Zhong Y, Yuan H, et al. Complete genome sequence of the rifamycin SV producing *Amycolatopsis mediterranei* U32 revealed its genetic characteristics in phylogeny and metabolism[J]. Cell Research, 2010, 20(10): 1096–1108.
- [5] Waksman SA. The Actinomycetes, Classification, Identification and Descriptions of Genera and Species[M]. Baltimore: Williams and Wilkins, 1961, 1–363.
- [6] Lechevalier HA, Lechevalier MP, Gerber NN. Chemical composition as a criterion in the classification of actinomycetes[J]. Advance of Applied Microbiology, 1971, 14: 47–72.
- [7] Williams ST, Goodfellow M, Alderson G, et al. Numerical classification of *Streptomyces* and related genera[J]. Journal of General Microbiology, 1983, 129(6): 1743–1813.
- [8] Fox G E, Stackebrandt E, Hespell RB, et al. The phylogeny of prokaryotes[J]. Science, 1980, 209(4455): 457–463.
- [9] Stackebrandt E, Woese CR. Towards a phylogeny of the actinomycetes and related organisms[J]. Current Microbiology, 1981, 5(4): 197–202.
- [10] Stackebrandt E, Ludwig W, Seewaldt E. Phylogeny of sporeforming members of the order Actinomycetales[J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1983, 33(2): 173–180.
- [11] Woese CR, Stackebrandt E, Macke T, et al. Idefinition of the eubacterial “division”[J]. Systematic and Applied Microbiology, 1985, 6: 143–151.
- [12] Vandamme P, Pot B, Gillis M, et al. Polyphasic taxonomy, a consensus approach to bacterial systematics[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 1996, 60(2): 407–438.
- [13] Williams ST, Sharpe ME, Holt JG. (editors). Bergey’s Manual of Systematic Bacteriology[M]. 1st edn, vol. 4. Baltimore: Williams & Wilkins, 1989.
- [14] Stackebrandt E, Rainey FA, Ward-Rainey NL. Proposal for a new hierarchic classification system, *Actinobacteria* classis nov.[J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1997, 47(2): 479–491.
- [15] Boone DR, Castenholz RW, Garrity GM. (editors). Bergey’s Manual of Systematic Bacteriology[M]. 2nd edn, vol. 1. New York: Springer, 2001.
- [16] Gao B, Gupta R. Conserved indels in protein sequences that are characteristic of the phylum *Actinobacteria*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2005, 55(Pt6): 2401–2412.
- [17] Zhi XY, Li WJ, Stackebrandt E. An update of the structure and 16S rRNA gene sequence-based definition of higher ranks of the class *Actinobacteria*, with the proposal of two new suborders and four new families and emended descriptions of the existing higher taxa[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2009, 59(3): 589–608.
- [18] Goodfellow M, Kämpfer P, Busse HJ, et al. (editors). Bergey’s Manual of Systematic Bacteriology[M]. 2nd edn, vol. 5. New York: Springer, 2012.
- [19] 青宁生. 我国放线菌研究的奠基人——阎逊初[J]. 微生物学报, 2012, 52 (10).
- [20] 刘志恒, 阮继生, 宋幼新. 阎逊初传略//中国科学技术协会. 中国科技技术专家传略·理学篇·生物学卷 I[M]. 北京: 河北教育出版社, 1996.
- [21] 阮继生. 科海泛舟——我的放线菌分类研究[M]. 北京: 阮继生放线菌分类论文集, 2005.
- [22] 中国科学院微生物研究所放线菌分类组. 链霉菌鉴定手册[M]. 北京: 科学出版社, 1975.
- [23] Lechevalier MP, Prauser H, Labeda DP, et al. Two new genera of nocardioform actinomycetes: *Amycolata* gen. nov. and *Amycolatopsis* gen. nov.[J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1986, 36(1): 29–37.
- [24] Jiang C, Xu LH, Yang YR, et al. *Actinobispora*, a new genus of the order actinomycetales[J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1991, 41(4): 526–528.
- [25] Hu R, Wei GZ, Li JY. A new genus of actinomycetes, *Planotetraspora* gen. nov.[J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1993, 43(3): 468–470.
- [26] 阮继生, 刘志恒, 梁丽糯, 等. 放线菌研究及利用[M]. 北京: 科学出版社, 1990.
- [27] 阎逊初. 放线菌的分类与鉴定[M]. 北京: 科学出

- 出版社, 1992.
- [28] 姜成林, 徐丽华, 许宗雄. 放线菌分类学[M]. 昆明: 云南大学出版社, 1995.
- [29] 方呈祥, 李文均, 陶天申. 微生物分类学与菌种保藏学科发展//中国科学技术协会. 微生物学学科发展报告[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 2010.
- [30] Li WJ, Chen HH, Xu P, et al. *Yania halotolerans* gen. nov., sp. nov., a novel member of the suborder *Micrococccineae* isolated from saline soil in China[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2004, 54(2): 525–531.
- [31] Song L, Li WJ, Wang QL, et al. *Jiangella gansuensis* gen. nov., sp. nov., a novel actinomycete from the desert soil in north-west of China[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2005, 55(2): 881–884.
- [32] Li WJ, Schumann P, Zhang YQ, et al. Proposal of *Yaniaceae* fam. nov. and *Yania flava* sp. nov. and emended description of the genus *Yania*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2005, 55(5): 1933–1938.
- [33] Gu Q, Paściak M, Luo H, et al. *Ruania albidiflava* gen. nov., sp. nov., a novel member of the suborder *Micrococccineae*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2007, 57: 809–814.
- [34] Li WJ, Zhi XY, Euzéby JP. Proposal of *Yaniellaceae* fam. nov., *Yaniella* gen. nov. and *Sinobaca* gen. nov. as replacements for the illegitimate prokaryotic names *Yaniaceae* Li et al. 2005, *Yania* Li et al. 2004, emend Li et al. 2005 and *Sinococcus* Li et al. 2006, respectively[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2008, 58(2): 525–527.
- [35] Zhang YQ, Schumann P, Yu LY, et al. *Zhihengliuella halotoerans* gen. nov., sp. nov., a novel member of the family *Micrococccaceae*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2007, 57(5): 1018–1023.
- [36] Tang SK, Wang Y, Chen Y, et al. *Zhihengliuella alba* sp. nov., and emended description of the genus *Zhihengliuella*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2009, 59(8): 2025–2032.
- [37] Tang SK, Zhi XY, Wang Y, et al. *Haloactinobacterium album* gen. nov., sp. nov., a novel halophilic actinobacterium isolated from a salt lake in China, with proposal of *Ruaniaceae* fam. nov.[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2010, 60(9): 2113–2119.
- [38] Tang SK, Zhi XY, Wang Y, et al. *Haloactinopoly-spora alba* gen. nov., sp. nov., a novel halophilic filamentous actinomycete isolated from a salt lake in China, with proposal of *Jiangellaceae* fam. nov. and *Jiangellineae* subord. nov.[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2011, 61(1): 194–200.
- [39] Xie QY, Wang C, Wang R, et al. *Jishengella endophytica* gen. nov., sp. nov., a new member of the family *Micromonosporaceae*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2011, 61(Pt5): 1153–1159.
- [40] Tang SK, Tian XP, Zhi XY, et al. *Haloactinospora alba* gen. nov., sp. nov., a novel halophilic filamentous actinomycete of the family *Nocardiopsaceae*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2008, 58(9): 2075–2080.
- [41] Zhi XY, Tang SK, Li WJ, et al. New genus-specific primers for the PCR identification of novel isolates of the genus *Streptomonospora*[J]. FEMS Microbiology Letter, 2006, 263(1): 48–53.
- [42] Zhi XY, Yang LL, Wu JY, et al. Multiplex Specific PCR for identification of the genera *Actinopoly-spora* and *Streptomonospora*, two groups of strictly halophilic filamentous actinomycetes[J]. Extremophiles, 2007, 11(3): 543–548.
- [43] Xie QY, Hong K, Goodfellow M. Genus-specific primers targeting the 16S rRNA gene for PCR detection of members of the genus *Verrucosispora*[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2011, 100: 117–128.
- [44] Rong X, Liu N, Ruan J, et al. Multilocus sequence analysis of *Streptomyces griseus* isolates delineating intraspecific diversity in terms of both taxonomy and biosynthetic potential[J]. Antonie van Leeuwenhoek, 2010, 98(2): 237–248.

- [45] Rong X, Huang Y. Taxonomic evaluation of the *Streptomyces griseus* clade using multilocus sequence analysis and DNA-DNA hybridization, with proposal to combine 29 species and three subspecies as 11 genomic species[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2010, 60(3): 696–703.
- [46] Rong X, Guo Y, Huang Y. Proposal to reclassify the *Streptomyces albidoflavus* clade on the basis of multilocus sequence analysis and DNA-DNA hybridization, and taxonomic elucidation of *Streptomyces griseus* subsp. *solvifaciens*[J]. *Systematic and Applied Microbiology*, 2009, 32(5): 314–322.
- [47] 阮继生, 黄英. 放线菌快速鉴定与系统分类[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [48] 唐蜀昆, 姜怡, 职晓阳, 等. 嗜盐放线菌分离方法[J]. *微生物学通报*, 2007, 34(2): 202–204.
- [49] Cui XL, Mao PH, Tseng M, et al. *Streptomonospora salina* gen. nov., sp. nov., a new member of the family *Nocardiopsaceae*[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2001, 51(2): 357–363.
- [50] Li WJ, Xu P, Zhang LP, et al. *Streptomonospora alba* sp. nov., a novel halophilic actinomycete isolated from soil in the west of China, and emended description of the genus *Streptomonospora* Cui et al. 2001[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2003, 53(5): 1421–1426.
- [51] Cai M, Zhi XY, Tang SK, et al. *Streptomonospora halophila* sp. nov., a novel halophilic actinomycete isolated from a hypersaline soil[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2008, 58 (7): 1566–1570.
- [52] Cai M, Tang SK, Chen YG, et al. *Streptomonospora amylolytica* sp. nov. and *Streptomonospora flavalba* sp. nov., two novel halophilic actinomycetes isolated from a salt lake[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2009, 59(10): 2471–2475.
- [53] Qin S, Xing K, Jiang JH, et al. Biodiversity, bioactive natural products and biotechnological potential of plant-associated endophytic actinobacteria[J]. *Applied Microbiology Biotechnology*, 2011, 89(3): 457–473.
- [54] 赵国振. 云南黄花蒿内生放线菌物种多样性及两株菌株次生代谢产物分析[D]. 昆明: 云南大学博士学位论文, 2012.
- [55] Zhang YQ, Liu HY, Yu LY, et al. *Sinosporangium album* gen. nov., sp. nov., a new member of the suborder *Streptosporangineae*[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2011, 61(4): 592–597.
- [56] Yuan LJ, Zhang YQ, Yu LY, et al. *Alloactinosynnema album* gen. nov., sp. nov., a member of the family *Actinosynnemataceae* isolated from soil[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2010, 60(1): 39–43.
- [57] 徐丽华, 李文均, 刘志恒, 等. 放线菌系统学: 原理、方法及实践[M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [58] Yarza P, Richter M, Peplies J, et al. The All-Species Living Tree project: A 16S rRNA-based phylogenetic tree of all sequenced type strains[J]. *Systematic Applied Microbiology*, 2008, 31: 241–250.
- [59] Konstantinos TK, Ramette A, Tiedje MJ. The bacterial species definition in the genomic era[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, 361(1475): 1929–1940.
- [60] Goris J, Konstantinos TK, Klappenbach JA, et al. DNA-DNA hybridization values and their relationship to whole-genome sequence similarities[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2007, 57(1): 81–91.
- [61] Deloger M, El Karoui M, Petit MA. A genomic distance based on MUM indicates discontinuity between most bacterial species and genera[J]. *Journal of Bacteriology*, 2009, 191(1): 91–99.
- [62] Wu D, Hugenholtz P, Mavromatis K, et al. A phylogeny-driven genomic encyclopaedia of Bacteria and Archaea[J]. *Nature*, 2009, 462(7276): 1056–1060.
- [63] 刘志恒, 王剑, 张立新. 基因组时代的放线菌系统学及其研究进展[J]. *微生物学报*, 2011, 51(2): 141–153.