

# “微生物学”教学内容须与时俱进：对放线菌的认知演变及研究进展

李文均<sup>1,3</sup>, 冯楚莹<sup>1</sup>, 曹理想<sup>1</sup>, 吕志堂<sup>\*2</sup>, 董雷<sup>\*1</sup>

1 中山大学生命科学学院 有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广东 广州 510275

2 河北大学生命科学学院 河北省微生物多样性研究与应用重点实验室, 河北 保定 071002

3 中国科学院新疆生态与地理研究所 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830011

李文均, 冯楚莹, 曹理想, 吕志堂, 董雷. “微生物学”教学内容须与时俱进：对放线菌的认知演变及研究进展[J]. 微生物学通报, 2023, 50(8): 3703-3712.

LI Wenjun, FENG Chuying, CAO Lixiang, LÜ Zhitang, DONG Lei. The teaching contents of Microbiology must keep pace with the times: from the knowledge and taxonomic evolution of actinomycetes[J]. Microbiology China, 2023, 50(8): 3703-3712.

**摘要：**“微生物学”是生物科学类各专业的专业基础课，同时也是一门实践性和科研性很强的学科，学科理论的发展与生物技术的革新是互相促进、相辅相成的。在科学技术高速发展，科研成就层出不穷的今天，“微生物学”教学内容必须与时俱进，紧跟学科发展步伐，体现出学科前沿研究的最新成果。本文以放线菌的认知及其分类地位的演变为例，阐述“微生物学”课程中放线菌篇章的内容革新，旨在促进更加合理的“微生物学”课程教学体系的建设，以期提高教学水平，为高质量培养生物科学类专业技术人才奠定基础。

**关键词：**微生物学；教学改革；放线菌；拉丁命名；分类地位；系统学

资助项目：国家自然科学基金(32270076, 32000005, 31972856)；河北省高等教育教学改革研究与实践项目(2020GJJG010, 2021GJJG019)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (32270076, 32000005, 31972856) and the Research and Practice Project of Higher Education Teaching Reform in Hebei Province (2020GJJG010, 2021GJJG019).

\*Corresponding authors. E-mail: LÜ Zhitang, lzt325@hbu.edu.cn; DONG Lei, donglei6@mail.sysu.edu.cn

Received: 2023-02-17; Accepted: 2023-04-24; Published online: 2023-05-19

# The teaching contents of Microbiology must keep pace with the times: from the knowledge and taxonomic evolution of actinomycetes

LI Wenjun<sup>1,3</sup>, FENG Chuying<sup>1</sup>, CAO Lixiang<sup>1</sup>, LÜ Zhitang<sup>\*2</sup>, DONG Lei<sup>\*1</sup>

1 State Key Laboratory of Biocontrol, School of Life Sciences, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, Guangdong, China

2 Key Laboratory of Microbial Diversity Research and Application of Hebei Province, School of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, Hebei, China

3 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China

**Abstract:** Microbiology is a basic course for all the majors of biological sciences and a discipline with strong practical and research properties. The development of the theory and the innovation of biotechnology promote and complement each other. With the advancing of science and technology and the emerging of research achievements, the teaching contents of Microbiology must keep pace with the times and present the latest achievements of the frontiers. Taking the knowledge and taxonomic evolution of actinomycetes as an example, we expound the content innovation of the chapter of actinomycetes in the course of Microbiology. This paper aims to facilitate the establishment of a more reasonable teaching system for Microbiology, so as to improve the teaching and lay a foundation for training a group of high-quality talents in biological sciences.

**Keywords:** Microbiology; reform in teaching; Actinomycetes; latin nomenclature; taxonomic status; systematics

在《普通高等学校本科专业类教学质量国家标准》<sup>[1]</sup>中,“微生物学”是生物、医药、食品、农林等各大类专业必修的基础课程<sup>[2]</sup>。“微生物学”也是一门实践性和科研性很强的学科,其发展与研究方法技术和仪器设备的创新密不可分。学科教材是教学过程中必不可少的重要教学用具之一,也是知识理论呈现的重要载体,对于教学效果的提升具有十分关键的作用。如今已步入生物学大数据时代,随着各种鉴定和分类方法的优化以及高通量技术的发展,越来越多的微生物类群,甚至包括藏在基因组中的未培养类群被一一发现。学科理论的发展与生物技术的革新是互相促进、相辅相成的。因此,教材内容必须与时

俱进,紧跟学科发展的步伐,呈现出学科前沿探索的最新成果,体现出学科发展前沿。

目前,放线菌(Actinomycetes)是细菌域(Bacteria)最大的谱系之一,具有重要的社会经济价值和科学研究意义<sup>[3-4]</sup>。然而,现阶段国内使用较为广泛的“微生物学”教材关于放线菌的概念都存在与学科进展不符、严重滞后的问题。代表性的表述有:放线菌是一大类形态极为多样(杆状到丝状)、多数呈丝状生长的原核微生物<sup>[5]</sup>;放线菌是生产抗生素的重要微生物,大多由分枝发达的菌丝组成<sup>[6]</sup>;放线菌是一类主要呈丝状生长和孢子繁殖的陆生性较强的原核微生物<sup>[7]</sup>;放线菌是一类介于细菌和真菌之间的单细胞微生物

物,是一大类形态极为多样(杆状到丝状)、GC 高含量(60%–70%)、多数呈丝状生长和孢子繁殖、陆生性极强的革兰氏阳性原核微生物<sup>[8]</sup>等。

事实上,目前放线菌的最高分类等级为放线菌门(*Actinomycetota*)<sup>[9]</sup>,该门下属类繁多、生命力强、分布广泛、形态及生物学特性多样化<sup>[3]</sup>,随着新的放线菌类群持续被发现,放线菌分类系统也在不断更新。截至 2023 年 2 月 12 日,根据原核生物标准命名名录[(List of prokaryotic names with Standing in Nomenclature, LPSN), <http://www.bacterio.net/>]记载,归属于放线菌门的有效发表及命名的可培养放线菌共有酸微菌纲(*Acidimicrobiia*)、放线菌纲(*Actinomycetia*)、红螯菌纲(*Coriobacteriia*)、腈基降解菌纲(*Nitriliruptoria*)、红色杆形菌纲(*Rubrobacteria*)和嗜热油菌纲(*Thermoleophilia*)这 6 个纲,共分为 34 个目 75 个科 461 个属和 4 208 个种。随着各种分类、鉴定方法的优化以及高通量技术的发展,除陆生环境外,人们发现放线菌也广泛分布在淡水、海洋等各种生态环境中<sup>[10]</sup>,也可与动植物宿主共生<sup>[11]</sup>,包括:动物病原体如马杜拉放线菌(*Actinomadura* spp.)、分枝杆菌(*Mycobacterium* spp.)和诺卡氏菌(*Nocardia* spp.),植物病原体如棍状杆菌(*Clavibacter* spp.)、红球菌(*Rhodococcus* spp.)和链霉菌(*Streptomyces* spp.),植物共生体如雷夫松氏菌(*Leifsonia* spp.),以及胃肠道微生物如双歧杆菌(*Bifidobacterium* spp.)和斯卡多维氏菌(*Scardovia* spp.)。

长期的科学研究和生产实践表明,深入开展放线菌生物学研究,理清其复杂的系统发育关系,对于指导从自然环境中分离、筛选优良菌株,推动其在生物医药、工业生产、可持续农业等领域的应用,以及研究放线菌的生态功能及其与宿主之间的作用关系以实现对其生态环境的保护和治理等具有积极的现实意义<sup>[3,12-17]</sup>。

学科理论的发展与生物技术的革新是互相促进、相辅相成的。因此,教材内容必须与时俱进,紧跟学科发展的步伐,呈现学科前沿探索的最新成果。本文以人们对放线菌的认知及放线菌分类地位的演变为线索,阐述相关的科研进展和内容革新,以期为微生物学教师在教材编写和课程教学时更好地介绍放线菌知识提供参考和借鉴。

## 1 放线菌概念的演变

放线菌因其菌落中的菌丝呈中心向四周辐射状的典型放射状形态而得名。其名字 *Actinomycetes* 最初来源于希腊语“aktino”和“mykes”,分别表示射线和真菌,也说明当时放线菌的概念是一类介于细菌和丝状真菌之间而又接近细菌的丝状微生物。对于放线菌的概念认知也随着科学研究的深入而不断演变。

放线菌的最早报道为 1875 年德国科学家 Cohn<sup>[18]</sup>从人泪腺感染病灶中首次分离到链丝菌(*Streptothrix*)。随后 Harz 于 1877 年从牛颈肿病灶中也分离到类似的病原菌——牛型放线菌(*Actinomyces bovis*),并建立了放线菌属(*Actinomyces*)<sup>[19]</sup>。1916 年 Waksman 首次将土壤来源的微小真菌或丝状菌命名为“放线菌”(Actinomycetes)<sup>[17]</sup>。1997 年,Stackebrandt 等<sup>[20]</sup>通过对 16S rRNA 基因序列的分析,提出了放线菌的分类级别应该由“目”提升到更高分类水平的“纲”,并建议命名了放线菌纲(*Actinobacteria*)这一新的分类名称。放线菌纲拉丁名称“Actinobacteria”中含有“bacteria”,这正是因为所发现的放线菌纲类群中既包括产菌丝的经典放线菌,又包括细菌形态的放线细菌。如今《伯杰氏系统古菌细菌学手册》(*Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*)中也指出,放线菌门(*Actinobacteria*)拉丁名中“actis

-inos”词缀是指射线、光束<sup>[21]</sup>。起源于希腊语“βακτήριον (bakterion)”的“bacteria”一词是拉丁词“bacterium”的复数形式，代表“长木棒、藤杖”的意思，这是因为最早发现的细菌形态是杆状的。2020年，本团队通过结合16S rRNA基因和基因组序列进行系统发育分析对放线菌门重新整理，将放线菌门425个合格化描述的属分为6个纲46个目和79个科，其中包括16个新目和10个新科，并依据国际原核生物命名规则(International Code of Nomenclature of Prokaryotes, ICNP)的法则8提议将不符合命名法规的放线菌纲名称 *Actinobacteria* 修订为 *Actinomycetia*<sup>[4]</sup>。为了科学研究的标准化，国际原核微生物系统学委员会(International Committee on Systematics of Prokaryotes, ICSP)于2021年在《国际系统和进化微生物学杂志》(*International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, IJSEM)上正式更新公布了新的门系命名规则，放线菌门的拉丁名称由 *Actinobacteria* 更改为 *Actinomycetota*<sup>[9]</sup>。

早在1983年，Goodfellow等<sup>[22]</sup>就放线菌的概念进行了描述：放线菌是陆生或水生的革兰氏阳性细菌，通常在发育阶段形成菌丝，它们在维护土壤生态方面发挥着重要作用。在“微生物学”教材中，放线菌的概念描述一般为“细胞形态从杆状到丝状、分枝发达菌丝、菌落形态与霉菌相似”等<sup>[6]</sup>。随着对放线菌的深入研究发现，只针对其形态特征进行描述的概念过于狭窄。2006年，职晓阳等<sup>[23]</sup>基于放线菌的研究进展，提出放线菌是指高GC含量且其16S rRNA基因序列在系统发育上密切相关的一类细菌。2015年版的《伯杰氏系统古菌细菌学手册》中对放线菌门(*Actinobacteria*)概念还作了生理生化特征的拓展描述<sup>[21]</sup>：放线菌是革兰氏染色阳性或革兰氏染色可变的需氧菌、兼性厌氧菌或厌氧菌，广

泛分布在水生和陆地栖息地，其细胞壁坚硬且含有胞壁酸。放线菌DNA的GC含量范围约为50%–70%，但其中略低于50%的类群有霍约斯氏菌属(*Hoyosella*)和养障体属(*Tropheryma*)，GC含量超过70%的类群有弗兰克氏菌属(*Frankia*)和链霉菌属(*Streptomyces*)。这些概念描述突出“丝状细胞形态、革兰氏阳性细菌和DNA高GC含量类群”。然而实际上放线菌类群还包括细菌形态、部分革兰氏染色可变细菌、革兰氏阴性细菌以及低GC含量类群。例如，诺卡氏菌属(*Nocardia*)<sup>[24]</sup>和地嗜皮菌科(*Geodermatophilaceae*)<sup>[25]</sup>放线菌菌落不呈典型放射状形态；糖丝菌属(*Saccharothrix*)<sup>[26]</sup>、拟孢囊菌属(*Kibdelosporangium*)<sup>[27]</sup>、伦茨菌属(*Lentzea*)<sup>[28]</sup>等稀有放线菌也都具有各自独特的细胞形态特征；绿色糖单孢菌(*Saccharomonospora viridis*) P101<sup>[29]</sup>和嗜酸铁微菌(*Ferrimicrobium acidiphilum*)<sup>[30]</sup>等革兰氏阴性菌也被发现并归入放线菌门。2012年，Ghai等<sup>[31]</sup>分析了湖泊和河口来源的两种普遍存在但目前尚无法培养的淡水放线菌谱系(acI和acIV)的宏基因组数据，发现这些放线菌基因组是低GC含量的，这颠覆了对放线菌类群的传统认知，同时也推动了对放线菌未培养类群的研究。放线菌非典型形态及细胞化学特征的发现推动了其概念的演变，而放线菌概念的演变也反映出微生物学学科的进步和发展。放线菌命名及概念的变化过程反映了学科的不断发展和进步，这是传统“微生物学”教材内容需要革新的一个重要部分。

## 2 放线菌系统分类地位的演变

放线菌系统学是对放线菌进行分类、鉴定、命名为目标的基础学科，是放线菌资源研究和开发利用的重要理论基础。因此，在“微生物学”教材中就放线菌的分类地位和系统学发展的内容进行更新，对于正确认知和充分探索放线菌资

源具有重要的指导意义。19世纪以前,由于技术手段的局限性,人们仅仅根据放线菌具有丰富菌丝体的表型特征而将其归类于真菌,放线菌随后还被错误地归类于植物界或原生生物界(Protista)中。随着显微镜等各种仪器设备的不断发展,人们发现放线菌的细胞结构更接近细菌而将其列入细菌。1961年 Waksman 等<sup>[32]</sup>出版的《放线菌的属和种分类鉴定及描述》标志着放线菌系统学的正式形成。1968年 Murray 等<sup>[33]</sup>提出原核生物界(Procaryotae)和真核生物界(Eucaryotae),并于1978年与 Gibbens 等<sup>[34]</sup>根据细胞壁的有无及其性质将原核生物界再细分成4个门类,放线菌被分在原核生物界中的厚壁菌门(*Firmicutes*)。1989年出版的《伯杰氏系统细菌学手册》(*Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*)将放线菌目(*Actinomycetales*)划到厚壁菌门下的丝状菌纲(*Thallobacteria*)<sup>[35]</sup>。1977年 Woese 等<sup>[36]</sup>根据16S rRNA基因序列的系统发育分析提出著名的生命三域假说:真细菌域(Eubacteria)、古细菌域(Archaeobacteria)和真核生物域(Eucaryota)。随后几年 Woese 等<sup>[37]</sup>通过 rRNA 及其 RNA 聚合酶分子结构特征和序列比较对生命三域分类系统进一步完善,于1990年正式建立趋于生命自然分类的三域系统,分别为古菌域(Archaea)、细菌域(Bacteria)和真核生物域(Eucarya),当时放线菌所属的厚壁菌门归属于细菌域。

长期以来,放线菌分类地位不断变迁,建立适用于放线菌门的层级分类系统是一项具有挑战性的任务。基于分子分类技术的飞快发展,1997年 Stackebrandt 等<sup>[20]</sup>通过对16S rRNA基因序列分析将放线菌从“目”的分类地位提升到“纲”的水平,即提出了放线菌纲(*Actinobacteria*),其纲下包括5个亚纲种群,后又有学者通过16S rRNA基因数据的再整理后提出将这些亚纲再细分为目<sup>[38]</sup>。随着放线菌类群的扩大,分类单元

也在不断扩展,2001年出版的《伯杰氏系统细菌学手册》(第2版)<sup>[39]</sup>建立了放线菌门(*Actinobacteria*)。基于细菌域的16S rRNA基因序列系统发育树和23S rRNA基因存在特异性插入或缺失序列(Indel),以及细胞色素氧化酶1亚基(Cox1)、三磷酸胞嘧啶(CTP)合成酶和谷氨酰 tRNA 合成酶(GluRS)这3个蛋白基因中存在着特异 Indel 等事实,支持了放线菌应该作为独立的“门”存在<sup>[23]</sup>。2012年出版的《伯杰氏系统细菌学手册》(第5卷)简化了微生物的系统层级关系,将放线菌“亚纲”提升到了“纲”的分类级别<sup>[40]</sup>。随着测序技术的发展,基因组信息逐渐成为推断物种之间进化关系、更新原核微生物分类系统不可或缺的重要证据<sup>[41]</sup>。近期,本团队通过分析公共数据库的基因组序列,发现并命名了放线菌3个未培养新纲(*Ca. Geothermincolia*、*Ca. Humimicrobia*和*Ca. Aquicultoria*)<sup>[42]</sup>,该研究表明放线菌仍然存在大量未获得纯培养的种群,微生物未培养类群的挖掘仍充满挑战与机遇<sup>[38]</sup>。

放线菌系统学研究经历了从经典形态和生理生化特征分类、细胞化学和分子分类,再到基于多相分类的现代分类方法体系这3个阶段(表1)。现代放线菌系统学基于基因组或16S rRNA基因的系统发育信息,与表型研究、细胞化学特征研究结合在一起,也使得放线菌系统学研究方法体系越来越完善和规范化。近些年来,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,这将大大地推动放线菌甚至微生物学这一学科的发展与进步。新一代测序技术的发展从根本上改变了人类对于生命蓝图的认识方式,这集中体现于各种微生物的系统学研究中。随着宏基因组和单细胞测序的普及,除了可培养微生物,越来越多的未培养微生物类群被发现,这也是“微生物学”教学内容须与时俱进的重要知识点和主要内容。

表 1 放线菌的主要分类方法<sup>[43]</sup>Table 1 Main research methods of actinobacterial classification<sup>[43]</sup>

分类方法 Classification method	类别或技术 Category or technology	参考指标 Reference indicators
形态及生理生化特征 Morphological, physiological and biochemical taxonomy	形态特征 Morphological characteristics	基内菌丝体的发育程度以及是否断裂、有无气生菌丝体和孢子、孢子囊等 The development of substrate mycelium and whether it is broken, whether there are aerial mycelium, spores, sporangia, etc
	培养特征 Culture characteristics	孢子气丝颜色为主, 基丝和可溶性色素为辅 The color of the sporotrichial is the mainstay, supplemented by the substrate mycelium and soluble pigment
	生理生化特征 Physiological and biochemical characteristics	主要集中在酶活性上, 如明胶液化(蛋白酶)牛奶凝固和胨化(凝乳酶)等 Mainly focuses on enzyme activities, such as gelatin liquefaction (protease), milk coagulation and peptonization (chymosin)
	生态条件 Ecological conditions	主要是需氧与厌氧、腐生与寄生、中温与嗜热 Aerobic and anaerobic, saprophytic and parasitic, mesophilic and thermophilic
化学和分子分类 Chemical and molecular taxonomy	细胞壁化学组分 Chemical components of the cell wall	放线菌细胞壁上肽聚糖四肽链上第 3 位含特异氨基酸, 不同属种放线菌这个位置氨基酸种类各异 The third position on the peptidoglycan tetrapeptide chain on the cell wall of actinomycetes contains specific amino acids, and it vary from genera to species
	全细胞糖型 Whole cell type	根据全细胞水解液特征性糖组成可以分为 A-E 5 种糖型 According to the characteristic sugar compositions of the whole cell hydrolysates, it can be divided into 5 glycotype A-E
	枝菌酸 Mycolic acid	根据枝菌酸的有无, 建立无枝菌酸属和拟无枝菌酸菌属 According to the presence or absence of mycolic acid, <i>Amycolata</i> and <i>Amycolatopsis</i> were established
	磷酸类脂 Phosphate lipids	不同属的菌其磷酸类脂组分不同 Different genera of bacteria have different phosphate lipid components
	脂肪酸 Fatty acid	放线菌的脂肪酸可分为 6 大类, 其侧链长度在不同菌中不同 The fatty acids of actinomycetes can be divided into 6 categories, and their side chain lengths vary in different bacteria
	呼吸醌 Respiratory quinone	放线菌的醌有泛醌和甲基萘醌, 甲基萘醌侧链上的异戊烯基的长度及氢饱和度在不同的属中不同 Actinomycetes have ubiquinone and menaquinone, the length and hydrogen saturation of isoprene groups on the menaquinone side chain vary in different genera
	全细胞蛋白 Whole cell proteins	在高度标准化的培养条件下, 不同种属的菌内核糖体蛋白种类、AT-L30 蛋白、氨基酸序列不同 Under highly standardized culture conditions, the nucleosomal proteins, AT-L30 proteins, and amino acid sequences of different species are different
	DNA 碱基组成 DNA base composition	以 G + C 含量摩尔百分数的显著差异来纠正错误的种属划分 Significant differences in G+C content are used to correct erroneous species classifications
	DNA-DNA 分子杂交技术 DNA-DNA molecular hybridization	DNA-DNA 同源性可以揭示种间和种内的亲缘关系 DNA-DNA homology can reveal interspecific and intraspecific kinship
	16S rRNA 寡核苷酸 16S rRNA oligonucleotides	能够精细化区别同一属内的不同种 Refinedly distinguish between different species within the same genus
多相分类 Polyphasic taxonomy	表型特征 Phenotypic characteristics	形态、生理生化和细胞化学特征 Morphological, physiological, biochemical, and cytochemical characteristics
	基因型特征 Genotypic characteristics	DNA 碱基组成、DNA-DNA 同源性 DNA base composition, DNA-DNA homology
	系统发育信息 Phylogenetic information	16S rRNA 基因系统发育分析, 多位点序列分析(MLSA), 基因组 ANI、dDDH 等 16S rRNA gene phylogenetic analysis, multilocus sequence analysis (MLSA), genome ANI, dDDH, etc.

### 3 对放线菌多样性认知的演变

随着微生物研究方法技术的更新以及分离培养的不断发展和鉴定,越来越多的放线菌逐渐被发现和鉴定,极大地拓宽了人们对放线菌生长史、形态和生态学方面的认知。在传统观念中,放线菌具有分枝状菌丝,可分为基内菌丝、气生菌丝及孢子丝且菌丝无隔膜。大多数产孢放线菌的生长史始于孢子的萌发,孢子分化成基内菌丝,成熟后又分化为气生菌丝,其孢子丝再形成分生孢子以供菌落繁殖,或进入休眠状态以应对不良环境。然而有些放线菌类群的生活史存在一些特殊情况。例如,游鱼孢菌(*Sporichthya*)是通过固着物在培养基表面直立起菌,不形成基内菌丝且可形成具有运动性的极生鞭毛(polar flagella)<sup>[44]</sup>;此外,小单孢菌属(*Micromonospora*)成员通常不形成气生菌丝<sup>[45]</sup>。特别的是,弗兰克氏菌(*Frankia*)有分枝隔膜菌丝和多腔孢囊,这些孢囊或重氮孢囊是菌丝末端的膨胀结构,其表面厚实的细胞壁可阻止氧气的扩散从而保护了固氮酶,该特殊结构正是植物组织中发生共生固氮作用的位点<sup>[46]</sup>。

自然界中的放线菌菌种资源被不断发现的同时,人们也注意到放线菌的形态极富多样性,不只是典型辐射状这一种形态<sup>[19]</sup>。不同放线菌的基内菌丝、分生孢子丝、孢子等形态不同。例如在网页在线版《伯杰氏系统古菌细菌学手册》(<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/book/10.1002/9781118960608>)中记录的放线菌纲(*Actinobacteria*)有15个目43个科203个属,包括球形的皮生球菌属(*Dermacoccus*)和微球菌属(*Micrococcus*)、短杆状的分枝杆菌属(*Mycobacterium*)以及分裂成球状或杆状菌丝的诺卡氏菌属(*Nocardia*)和厄氏菌属(*Oerskovia*)<sup>[11]</sup>。放线菌菌落形态特征也非常多

样,既包括产菌丝的经典放线菌(*Actinomycetes*),又包括杆状或者球状等细菌形态的放线细菌(*Actinobacteria*)<sup>[47]</sup>,它们在培养基上的形态也有很大差异:经典放线菌如链霉菌属(*Streptomyces*)的菌落特征为干燥、不透明、质地致密、表面覆盖着孢子干粉而不易被挑起或挑起后易破碎;细菌形态放线菌的菌落外形与细菌接近,黏着力较差,如微球菌属(*Micrococcus*)和分枝杆菌属(*Mycobacterium*)等;另一类放线菌基丝断裂,质地为粉质且用针挑起易粉碎,包括假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)和诺卡氏菌属(*Nocardia*)等。菌落形态特征也可作为初步鉴定放线菌属级分类地位的指标之一。分枝杆菌(*Mycobacterium* sp.)和棒状杆菌(*Corynebacterium* sp.)等无菌丝形态的类群之所以也被划分为放线菌门下,是因为基于化学分类学和分子系统学等方法,人们发现它们在细胞化学成分和16S rRNA基因序列系统发育上归属于放线菌类群。放线菌各个生长时期的表型状态与环境温度、pH、湿度、营养等因素息息相关。

放线菌大量栖息于环境适宜的一般生境中,是普通环境中的优势细菌类群,颠覆传统认知的是放线菌还可存活于沙漠、盐湖、热泉和极地等极端特殊环境中。极端环境通常是指低温或高温、酸性或碱性、盐水环境、低或高水平的水分或养分、低或高辐射的不适宜生物生活栖息的环境<sup>[48]</sup>。特殊极端的生长环境使得放线菌不得不进化出一套特殊的代谢调控机制以适应生长,也使得其具有合成新活性、新骨架代谢产物的潜能。另外,特殊生境也会刺激放线菌中“沉默基因”的表达,从而激活该类群未被发现的独特生存机制和生物合成途径<sup>[49]</sup>,但缺乏真正的分离和培养方法困扰着这些未开发微生物的探索。近年来,新一代测序技术、宏基因组学、微生物培养组学等先进技术和理论的发展,为我们发现极

端环境中的新型放线菌提供了工具,也拓宽了我们对于微生物未培养类群的认知。

## 4 总结及展望

放线菌是具有极高工业价值和商业价值的资源宝库。在研究早期,大部分被发现的放线菌都呈现典型的辐射状形态且存活于环境适宜的普通环境中。但随着越来越多放线菌类群被发现与鉴定,与传统认知不同的是部分放线菌呈现球状或杆状等细菌形态,还可存活于低温或高温、酸性或碱性、高盐水环境等极端环境中,并且有些放线菌类群具有与一般生长史不同的生长周期。对放线菌认知的提升推动着其概念的演变,放线菌的概念已拓宽并包括部分革兰氏阴性和低 GC 含量细菌类群。放线菌分类地位的演变过程反映了学科的不断发展和起初放线菌被错误地归类于植物界或原生生物界中,后来放线菌被归类于细菌域中,并且其分类地位也经历了从低级到高级的演变,即从“目”和“纲”逐渐提升到“门”的分类水平。

后基因组时代已经到来,如放线菌发展演变的轨迹一样,“微生物学”这一自然学科也在无数科研人员的不断求索中持续发展与进步。微生物学领域科研成果日新月异,“微生物学”教材内容在传承学科经典基础知识的前提下,需要注入最前沿、最有突破性的科研成果。教育工作者也需要“教”“学”相长,把微生物学学科的科研前沿与课堂教学做到同步性与一致性,教学内容要随着学科的发展和时代的进步而进行革新,使“微生物学”课程教学与时俱进,在提高教学水平的同时培养出一批高质量的微生物学专业技术人才。

## REFERENCES

[1] 教育部高等学校教学指导委员会. 普通高等学校本科专业类教学质量国家标准[M]. 北京: 高等教育出版社, 2018.

- 社, 2018.
- Higher Education Teaching Guidance Committee of the Ministry of Education. National Standards for Teaching Quality of Undergraduate Majors in Ordinary Higher Education Institutions[M]. Beijing: Higher Education Press, 2018 (in Chinese).
- [2] 陈向东. 开放式教育潮流下的我国微生物学教学改革与人才培养[J]. 微生物学通报, 2018, 45(3): 471-472.
- CHEN XD. The China Microbiology teaching reform and personnel training under the trend of open education[J]. Microbiology China, 2018, 45(3): 471-472 (in Chinese).
- [3] ZOTHANPUIA, PASSARI AK, LEO VV, SINGH BP. Freshwater Actinobacteria[M]/New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering. Amsterdam: Elsevier, 2018: 67-77.
- [4] SALAM N, JIAO JY, ZHANG XT, LI WJ. Update on the classification of higher ranks in the Phylum Actinobacteria[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2020, 70(2): 1331-1355.
- [5] 张利平. 微生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2012.
- ZHANG LP. Microbiology[M]. Beijing: Science Press, 2012 (in Chinese).
- [6] 沈萍, 陈向东. 微生物学[M]. 8 版. 北京: 高等教育出版社, 2016.
- SHEN P, CHEN XD. Microbiology[M]. 8th ed. Beijing: Higher Education Press, 2016 (in Chinese).
- [7] 周德庆. 微生物学教程[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2020.
- ZHOU DQ. Essential Microbiology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press, 2020 (in Chinese).
- [8] 辛明秀, 黄秀梨. 微生物学[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2020.
- XIN MX, HUANG XL. Microbiology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press, 2020 (in Chinese).
- [9] OREN A, GARRITY GM. Valid publication of the names of forty-two phyla of prokaryotes[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2021, 71(10).
- [10] 李文均. 微生物学前沿[M]. 北京: 化学工业出版社, 2022.
- LI WJ. Frontiers in Microbiology[M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2022 (in Chinese).
- [11] GOODFELLOW M. Class Actinobacteria[M]/TRUJILLO ME, DEDYSH S, DEVOS P, HEDLUND B, KÄMPFER P, RAINEY FA, WHITMAN WB. Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2015: 1-2.



- [12] NETT M, IKEDA H, MOORE BS. Genomic basis for natural product biosynthetic diversity in the actinomycetes[J]. *Natural Product Reports*, 2009, 26(11): 1362-1384.
- [13] JIANG Y, LI QY, CHEN X, JIANG CL. Isolation and cultivation methods of Actinobacteria[M]// *Actinobacteria-Basics and Biotechnological Applications*. London: InTech, 2016: 39-57.
- [14] BULL AT, STACH JEM. Marine actinobacteria: new opportunities for natural product search and discovery[J]. *Trends in Microbiology*, 2007, 15(11): 491-499.
- [15] GOODFELLOW M, NOUIOUI I, SANDERSON R, XIE FY, BULL AT. Rare taxa and dark microbial matter: novel bioactive actinobacteria abound in Atacama Desert soils[J]. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2018, 111(8): 1315-1332.
- [16] 李文均, 焦建宇. 放线菌分类地位的变迁及其系统学研究最新进展[J]. *微生物学杂志*, 2020, 40(1): 1-14.  
LI WJ, JIAO JY. The change of taxonomic status of *Actinobacteria* and the latest progress in its systematics[J]. *Journal of Microbiology*, 2020, 40(1): 1-14 (in Chinese).
- [17] 李文均, 职晓阳, 唐蜀昆. 我国放线菌系统学研究历史、现状及未来发展趋势[J]. *微生物学通报*, 2013, 40(10): 1860-1873.  
LI WJ, ZHI XY, TANG SK. Actinobacterial systematics in China: past, present and future[J]. *Microbiology China*, 2013, 40(10): 1860-1873 (in Chinese).
- [18] COHN F. Untersuchungen über bacterian.II[J]. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 1875, (1): 141-207.
- [19] SCHAAL KP, YASSIN AA. Genus *Actinomyces*[M]// TRUJILLO ME, DEDYSH S, DEVOS P, HEDLUND B, KÄMPFER P, RAINEY FA, WHITMAN WB. *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2012: 1-112.
- [20] STACKEBRANDT E, RAINEY FA, WARD-RAINEY NL. Proposal for a new hierarchic classification system, *Actinobacteria* classis nov.[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 1997, 47(2): 479-491.
- [21] GOODFELLOW M. Phylum *Actinobacteria*[M]// TRUJILLO ME, DEDYSH S, DEVOS P, HEDLUND B, KÄMPFER P, RAINEY FA, WHITMAN WB. *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2015: 1-2.
- [22] GOODFELLOW M, WILLIAMS ST. Ecology of actinomycetes[J]. *Annual Review of Microbiology*, 1983, 37: 189-216.
- [23] 职晓阳, 蔡曼, 杨玲玲, 李文均, 徐丽华, 刘志恒, 姜成林. 建立放线菌门的证据[J]. *微生物学通报*, 2006, 33(3): 181-183.  
ZHI XY, CAI M, YANG LL, LI WJ, XU LH, LIU ZH, JIANG CL. Evidence for the establishment of actinomycetes[J]. *Microbiology China*, 2006, 33(3): 181-183 (in Chinese).
- [24] GOODFELLOW M, MALDONADO LA. Genus *Nocardia*[M]// TRUJILLO ME, DEDYSH S, DEVOS P, HEDLUND B, KÄMPFER P, RAINEY FA, WHITMAN WB. *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2016: 1-74.
- [25] MONTERO-CALASANZ MDC. Family *Geodermatophilaceae*[M]// TRUJILLO ME, DEDYSH S, DEVOS P, HEDLUND B, KÄMPFER P, RAINEY FA, WHITMAN WB. *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2015: 1-5.
- [26] 张娅, 曹成亮, 李荣鹏, 蒋继宏. 糖丝菌属放线菌研究进展[J]. *微生物学报*, 2022, 62(5): 1600-1612.  
ZHANG Y, CAO CL, LI RP, JIANG JH. Recent advance on the genus *Saccharothrix*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2022, 62(5): 1600-1612 (in Chinese).
- [27] 熊有威, 蒋继宏, 秦盛. 拟孢囊菌属放线菌的研究进展[J]. *微生物学报*, 2019, 59(5): 799-808.  
XIONG YW, JIANG JH, QIN S. Recent advances on the genus *Kibdelosporangium*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(5): 799-808 (in Chinese).
- [28] 高源, 曹成亮, 李荣鹏, 蒋继宏. 伦茨菌属放线菌的研究进展[J]. *微生物学报*, 2021, 61(8): 2294-2305.  
GAO Y, CAO CL, LI RP, JIANG JH. Recent advance on the genus *Lentza*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(8): 2294-2305 (in Chinese).
- [29] PATI A, SIKORSKI J, NOLAN M, LAPIDUS A, COPELAND A, GLAVINA del RIO T, LUCAS S, CHEN F, TICE H, PITLUCK S, CHENG JF, CHERTKOV O, BRETTIN T, HAN C, DETTER JC, KUSKE C, BRUCE D, GOODWIN L, CHAIN P, D'HAESELEER P, et al. Complete genome sequence of *Saccharomonospora viridis* type strain (P101T)[J]. *Standards in Genomic Sciences*, 2009, 1(2): 141-149.
- [30] JOHNSON DB, BACELAR-NICOLAU P, OKIBE N, THOMAS A, HALLBERG KB. *Ferrimicrobium acidiphilum* gen. nov., sp. nov. and *Ferrithrix thermotolerans* gen. nov., sp. nov.: heterotrophic, iron-oxidizing, extremely acidophilic actinobacteria[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2009, 59(5): 1082-1089.

- [31] GHAI R, McMAHON KD, RODRIGUEZ-VALERA F. Breaking a paradigm: cosmopolitan and abundant freshwater actinobacteria are low GC[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2012, 4(1): 29-35.
- [32] WAKSMAN SA. *The Actinomycetes*. Vol. II. Classification, Identification and Descriptions of Genera and Species[M]. London: Bailliere, Tindall & Cox, 1961.
- [33] MURRAY R. Microbial structure as an aid to microbial classification and taxonomy[J]. *Spisy Právnické fakulty Univerzity JE Purkyně v Brně*, 1968, 43: 249-252.
- [34] GIBBONS NE, MURRAY RGE. Proposals concerning the higher taxa of bacteria[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 1978, 28(1): 1-6.
- [35] WILLIAMS S, SHARPE M, HOLT J, MURRAY R, BRENER D, KRIEG N, STALEY J. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (Vol. 4)[M]. Baltimore: Lippincott Williams and Wilkins, 1989.
- [36] WOESE CR, FOX GE. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1977, 74(11): 5088-5090.
- [37] WOESE CR, KANDLER O, WHEELIS ML. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1990, 87(12): 4576-4579.
- [38] 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.
- [39] BOONE DR, CASTENHOLZ RW, GARRITY GM. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*[M]. 2nd ed. New York: Springer, 2001.
- [40] LUDWIG W, EUZÉBY J, SCHUMANN P, BUSSE HJ, TRUJILLO ME, KÄMPFER P, WHITMAN WB. Road map of the phylum *Actinobacteria*[M]//*Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. New York: Springer, 2012: 1-28.
- [41] CHUN J, OREN A, VENTOSA A, CHRISTENSEN H, ARAHAL DR, COSTA MSD ROONEY AP, YI HN, XU XW, MEYER SD, TRUJILLO ME. Proposed minimal standards for the use of genome data for the taxonomy of prokaryotes[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2018, 68(1): 461-466.
- [42] JIAO JY, LIU L, HUA ZS, FANG BZ, ZHOU EM, SALAM N, HEDLUND BP, LI WJ. Microbial dark matter coming to light: challenges and opportunities[J]. *National Science Review*, 2021, 8(3): nwa280.
- [43] 张超群, 戴建荣. 放线菌的研究现况与展望[J]. *中国病原生物学杂志*, 2019, 14(1): 110-113, 122. ZHANG CQ, DAI JR. Status of and prospects for research on actinomycetes[J]. *Journal of Pathogen Biology*, 2019, 14(1): 110-113, 122 (in Chinese).
- [44] TRUJILLO ME, NORMAND P. Genus *Sporichthya*[M]//TRUJILLO ME, DEDYSH S, DEVOS P, HEDLUND B, KÄMPFER P, RAINEY FA, WHITMAN WB. *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2015: 1-6.
- [45] GENILLOUD O. Genus *Micromonospora*[M]//TRUJILLO ME, DEDYSH S, DEVOS P, HEDLUND B, KÄMPFER P, RAINEY FA, WHITMAN WB. *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2015: 1-28.
- [46] NORMAND P, FERNANDEZ MP. Genus *Frankia*[M]//TRUJILLO ME, DEDYSH S, DEVOS P, HEDLUND B, KÄMPFER P, RAINEY FA, WHITMAN WB. *Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2015: 1-19.
- [47] 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. LIU ZH, WANG J, ZHANG LX. Advances in actinobacterial systematics in genomic era[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2011, 51(2): 141-153 (in Chinese).
- [48] ZENOVA GM, MANUCHAROVA NA, ZVYAGINTSEV DG. Extremophilic and extremotolerant actinomycetes in different soil types[J]. *Eurasian Soil Science*, 2011, 44(4): 417-436.
- [49] TIAN Y, LI YL, ZHAO FC. Secondary metabolites from polar organisms[J]. *Marine Drugs*, 2017, 15(3): 28.