

# 海洋沉积物原核微生物多样性研究进展

## The progress of studies on marine prokaryotic microbe diversity in marine sediments

贺建武, 刘祝祥, 刘 荷, 李洪军, 钟小娟, 陈义光

(吉首大学 生物资源与环境科学学院 植物资源保护与利用湖南省高校重点实验室, 湖南 吉首 416000)

中图分类号: Q939 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2013)09-0103-11

海洋占地球表面积的 71%, 蕴藏着丰富的生物资源。随着人类探索自然的能力不断增强, 海洋已不是神秘、变化莫测及人类难以驾驭的象征。由美国斯隆基金会(Sloan Foundation)发起的首次国际海洋生物普查计划(Census of Marine Life, CoML)表明, 海洋环境中还有大量新的物种<sup>[1]</sup>, 该计划把世界海洋归纳为人类活动的边缘、隐藏的境界、中央水域、活跃的地质带、冰冷的海洋和微生物这六大领域, 其中微生物作为调查难度最大的领域<sup>[2]</sup>, 同时也是充满大量新物种和稀有物种的领域。海洋沉积物拥有非常复杂的类型, 是海洋微生物重要的栖息场所。海洋沉积物是指通过海流搬运、波浪和重力等动力搬运过程而沉积、覆盖、堆积在海底的泥、沙等无机物质和生物残骸等有机物的统称<sup>[3]</sup>。丰富的海洋环境孕育着不同种类的海洋沉积物, 这些沉积物既包括受海洋潮汐、波浪和海流等海洋过程形成的滨海海岸带沉积, 也包括由海洋生物成分(钙质及硅质)及非生物成分(陆源、自生、海底火山、宇宙尘埃等)<sup>[4]</sup>。事实上海洋沉积物的多样性在决定海洋环境物种数量和影响深海物种多样性等方面都起到了非常重要的作用<sup>[5]</sup>。作者统计近 10 年(2000 年~2010 年)来, 微生物科学家从海洋沉积物(marine sediments)中鉴定并在《Int J Syst Evol Microbiol》、《Appl Environ Microbiol》、《Syst Appl Microbiol》、《FEMS Microbiol Lett》、《J Microbiol》、《J Microbiol Biotechnol》等国际微生物权威杂志上有效发表约的 160 余种原核微生物。物种作为生物多样性的基本度量单位, 这些海洋沉积物中微生物新物种的不断发现, 是对海洋微生物资源多样性的有力扩充。

### 1 海洋沉积物原核微生物样品采集点海域分布

21 世纪前 10 年, 微生物学者在国际微生物分类学权威杂志上有效发表了包括古生菌(Archaea)和细菌(Bacteria)在内的约 160 余种海洋沉积物相关原核微生物。这些新物种多分离自近海沉积物中, 包括潮汐带沉积物(intertidal sediment)<sup>[6-9]</sup>、红树林湿地沉积物(mangrove sediment)<sup>[10-12]</sup>、入海口沉积物(estuarine sediment)<sup>[13-15]</sup>和近海海床沉积物<sup>[16-18]</sup>等。采集点大多分布在北半球海域(图 1), 报道较集中的地方主要有日本海<sup>[7, 15, 19-20]</sup>、中国沿海大陆架(主要集中在南海<sup>[9, 21-22]</sup>、东海<sup>[6, 23]</sup>、渤海<sup>[24]</sup>、地中海海域<sup>[17, 25]</sup>、印度洋海域<sup>[26-27]</sup>、美国东海岸<sup>[28]</sup>、格陵兰海<sup>[29]</sup>、东西伯利亚海<sup>[30]</sup>等, 而在南极海域, 沉积环境中原核微生物的分类学研究目前还鲜见报道。

随着深海沉积物采集技术的发展, 以前知之甚少的深海沉积物微生物也不断被发现, 如 *Microbacterium indicum*(-5904 m, 查戈斯海沟 Chagos Trench, 印度洋)<sup>[26]</sup>、*Serinicoccus profundus*(-5368 m, 印度洋)<sup>[27]</sup>、*Alkalimonas collagenimarina*(-4026 m, 日本海)<sup>[31]</sup>、*Marinactinospora thermotolerans*(-3865 m, 中国南海)<sup>[32]</sup>、*Oceanobacillus profundus*(-2247 m, 郁陵海盆, 韩国东海)<sup>[33]</sup>、*Shewanella psychrophila*<sup>[28]</sup>和 *Shewanella piezotolerans*<sup>[28]</sup>(-1914 m, 西太平洋

收稿日期: 2011-12-19; 修回日期: 2012-05-18

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30970007); 湖南省重点学科建设项目(JSU071301); 湖南省高校科技创新团队支持计划项目(201208)

作者简介: 贺建武(1985-), 男, 湖南溆浦人, 硕士研究生, 主要从事微生物资源与生态学研究, E-mail: hejsu@jsu.edu.cn; 陈义光, 通信作者, 电话: 0743-8560620, E-mail: mchenjsu@aliyun.com

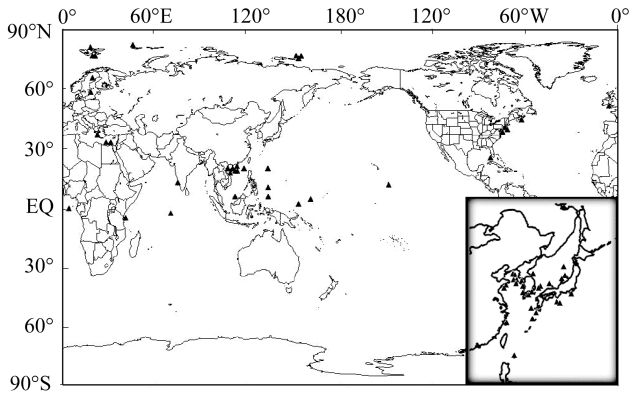


图1 海洋沉积物原核微生物样品采集点海域布设图

Fig. 1 Sampling stations of the marine sediments prokaryotic microorganisms

海域)等。某些陆源沉积物通过重力过程沉入海底,也能影响到海洋微生物的分布, Holmes<sup>[34-35]</sup>等在海底燃料电池中分离出两株细菌 *Prolixibacter bellariivorans* 和 *Geopsychrobacter electrophilus*, 其中 *Prolixibacter bellariivorans* 在微生物分类地位上代表了一个新属。海底的生物残骸也是蕴藏微生物的温床, 日本学者 Miyazaki<sup>[19, 36-37]</sup>在抹香鲸(*Physeter macrocephalus*)尸体附近的海底沉积物中发现了 7 个隶属于变形杆菌门的新种, 这些以前不被人们所熟知的海洋沉积物微生物新物种被大量报道, 极大地扩充了海洋生物多样性。

## 2 海洋沉积物相关原核微生物多样性

### 2.1 类群多样性

海洋沉积物扮演着沉积环境和海洋水生生态系统能量和物质流动的重要角色, 是非常复杂的微生物栖息地。近十年来从海洋沉积物中分离并命名的原核微生物分属于细菌域(Bacteria)的 5 个系统发育类群((phylum; 门: 放线菌门(Actinobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、厚壁菌门(Firmicutes)、变形菌门(Proteobacteria)、疣微菌门(Verrucomicrobia))和古菌域(Archaea)的广古菌门(Euryarchaeota)共 6 个门, 129 个属(表 1), 其中变形菌门(58 个属, 45.0%), 拟杆菌门(29 个属, 22.5%), 放线菌门 (28 个属, 21.7%)为优势属。新报道的微生物中, 有 29 个属(表 1)在分类地位上代表新的属, 占鉴定的新种所在 129 个属中的 22.5%。变形菌门和拟杆菌门各含 12 个新属, 为海洋沉积物中发现微生物新属的优势属; 其次是放线菌门, 报道 4 个新属; 而疣微菌门和广古菌门暂无新属的报道。

变形菌门是细菌中最大的一门, 近 10 年来报道的海洋沉积物微生物中也是优势类群(表 1, 表 2), 共报道的 78 株变形菌门细菌分属 58 个属, 且有 12 个属为在海洋沉积环境中首次发现。海洋沉积环境中报道的拟杆菌门微生物主要为在水生环境中较多的黄杆菌纲(Flavobacteria)微生物, 如 *Actibacter*, *Algoriphagus*, *Arenibacter*, *Gaetbulibacter*, *Gramella*, *Lutibacter*, *Maribacter*, *Muricauda*, *Myroides* 等。放线菌一直是寻找抗生素先导化合物的重要微生物资源, 10 余年来, 在海洋沉积物中报道了 34 株放线菌, 大部分为稀有放线菌, 分属 28 个属, 其中有 4 个属(*Marinaactinospora*, *Paraoerskovia*, *Sciscionella*, *Zhouia*)为在海洋沉积环境中首次报道的新属, 这些放线菌资源的资源调查研究, 有力拓展了海洋药物研究的范围。理论上来说, 以在极端环境(特别是极热、极酸、绝对厌氧、极冷)生存著称的古菌在海洋沉积环境中有着广泛的生存空间, 可能由于海底取样条件以及适合古菌生长的纯培养条件等的客观因素的限制, 报道的古菌仅有两株广古菌门(Euryarchaeota)微生物, 分属于甲烷杆菌属(*Methanobacterium*)和甲烷八叠球菌属(*Methanosarcina*)。

### 2.2 物种和遗传多样性

微生物学者分类鉴定的海洋沉积物原核微生物主要为细菌, 其中变形菌门(78 株, 占 48.4%)、拟杆菌门(35 株, 占 21.7%)和放线菌门(34 株, 占 21.1%)、厚壁菌门(13 株, 占 8.1%), Yoon<sup>[38]</sup>等报道了一株疣微菌(*Rubritalea sabuli*), 此外, *Methanosarcina semeisiae* 和 *Methanobacterium aarhusense* 为古菌。这些被命名的微生物中, 大量的菌株在分类学地位上代表的是一株新属新种(表 2), 这些新属新种的不断发现, 反映了海洋沉积物中微生物丰富的物种和遗传多样性。

在原核微生物系统分类鉴定中, 一般可以从 Genbank 下载相关微生物的 16S rRNA 基因序列, 分别在各自的系统发育类群下, 对有代表性的种进行多重比对、聚类分析和基于 16S rRNA 基因序列的系统发育分析, 方法同文献[50], 可以直观地看出微生物菌株在分类学上的地位。以变形菌门为例(图 3, 重点涵盖到所报道微生物所有的属), 这些报道的海洋沉积物微生物新种分属变形菌门的  $\alpha$ -变形菌纲(Alphaproteobacteria)、 $\beta$ -变形菌纲(Betaproteobacteria)、 $\delta$ -变形菌纲(Deltaproteobacteria)和  $\gamma$ -变形菌纲(Gammaproteobacteria), 其中  $\gamma$ -变形菌纲和  $\alpha$ -变形

表 1 海洋沉积物原核微生物新属统计表

Tab. 1 Statistics of the marine sediments prokaryotic microorganisms new genus

界	门	属				
Bacteria	Actinobacteria (4/28)	<i>Aestuariibacter</i>	<i>Amycolatopsis</i>	<i>Arthrobacter</i>	<i>Blastococcus</i>	<i>Brevibacterium</i>
		<i>Corynebacterium</i>	<i>Kineococcus</i>	<i>Kocuria</i>	<b><i>Marinactinospora</i></b>	<i>Marmoricola</i>
		<i>Microbacterium</i>	<i>Microbacterium</i>	<i>Micromonospora</i>	<i>Modestobacter</i>	<i>Nocardioides</i>
		<i>Nocardioopsis</i>	<b><i>Paraoerskovia</i></b>	<i>Prauserella</i>	<i>Promicromonospora</i>	<i>Saccharomonospora</i>
		<i>Sanguibacter</i>	<b><i>Sciscionella</i></b>	<i>Serinicoccus</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>Tessaracoccus</i>
		<i>Verrucosispora</i>	<i>Verrucosispora</i>	<b><i>Zhouia</i></b>		
	Bacteroidetes (12/29)	<b><i>Actibacter</i></b>	<i>Aestuariicola</i>	<i>Algoriphagus</i>	<i>Arenibacter</i>	<i>Cyclobacterium</i>
		<b><i>Fulvibacter</i></b>	<i>Gaetbulibacter</i>	<i>Gramella</i>	<i>Hongiella</i>	<i>Lewinella</i>
		<b><i>Limibacter</i></b>	<i>Lutibacter</i>	<i>Maribacter</i>	<b><i>Marinifilum</i></b>	<b><i>Marinimicrobium</i></b>
		<b><i>Meridianimaribacter</i></b>	<i>Muricauda</i>	<i>Myroides</i>	<b><i>Perexilibacter</i></b>	<b><i>Pontirhabdus</i></b>
		<b><i>Prolixibacter</i></b>	<i>Robiginitalea</i>	<i>Salegentibacter</i>	<i>Sedimitomix</i>	<b><i>Snuella</i></b>
		<i>Tenacibaculum</i>	<i>Vitellibacter</i>	<b><i>Wangia</i></b>	<b><i>Yeosuana</i></b>	
	Firmicutes (1/11)	<i>Bacillus</i>	<i>Clostridium</i>	<i>Clostridium</i>	<i>Desulfotomaculum</i>	<b><i>Dethiosulfatibacter</i></b>
		<i>Jeotgalicoccus</i>	<i>Marinilactibacillus</i>	<i>Oceanobacillus</i>	<i>Paenibacillus</i>	<i>Planomicrobium</i>
		<i>Thalassobacillus</i>				
	Proteobacteria (12/58)	<i>Aestuariibacter</i>	<i>Alcanivorax</i>	<b><i>Aliihoeflea</i></b>	<i>Alishewanella</i>	<i>Alkalimonas</i>
		<b><i>Altererythrobacter</i></b>	<i>Alteromonas</i>	<i>Amphritea</i>	<b><i>Anderseniella</i></b>	<b><i>Arenicella</i></b>
		<i>Citreicella</i>	<i>Colwellia</i>	<b><i>Croceicoccus</i></b>	<b><i>Dasania</i></b>	<i>Desulfobulbus</i>
		<b><i>Desulfopila</i></b>	<i>Desulfovibrio</i>	<i>Devosia</i>	<i>Erythrobacter</i>	<b><i>Gaetbulicola</i></b>
		<i>Geopsychrobacter</i>	<i>Hahella</i>	<i>Jannaschia</i>	<i>Leisingera</i>	<i>Luteimonas</i>
		<i>Marinimicrobium</i>	<i>Marinobacter</i>	<i>Marinobacterium</i>	<i>Marinomonas</i>	<i>Microbulbifer</i>
		<i>Neptunomonas</i>	<i>Novosphingobium</i>	<i>Oceanibaculum</i>	<i>Oceanisphaera</i>	<i>Paracoccus</i>
		<i>Photobacterium</i>	<i>Pigmentiphaga</i>	<i>Pseudoalteromonas</i>	<i>Pseudoruegeria</i>	<i>Psychrobacter</i>
		<i>Psychromonas</i>	<i>Reinekea</i>	<i>Roseivivax</i>	<i>Roseovarius</i>	<i>Ruegeria</i>
		<i>Saccharospirillum</i>	<b><i>Sedimenticola</i></b>	<i>Shewanella</i>	<i>Shewanella</i>	<b><i>Sneathiella</i></b>
		<i>Sphingomonas</i>	<b><i>Tamlana</i></b>	<i>Tateyamaria</i>	<i>Thalassobius</i>	<i>Thalassomonas</i>
		<b><i>Thioalbus</i></b>	<i>Vibrio</i>	<i>Yangia</i>		
Verrucomicrobia (0/1)		<i>Rubritalea</i>				
Archaea (0/2)		Euryarchaeota	<i>Methanobacterium</i>			
	<i>Methanosarcina</i>					

注: 加粗的属名为有效发表新属

表 2 海洋沉积物相关原核微生物新种统计表

Tab. 2 Statistics of the marine sediments prokaryotic microorganisms new strains

界	门	部门典型菌株	参考文献		
Archaea(2)	Euryarchaeota(2)	<i>Methanosarcina semesiae</i> MD1 <sup>T</sup>	[10]		
		<i>Methanobacterium aarhusense</i> H2-LR <sup>T</sup>	[29]		
Bacteria(161)	Proteobacteria(78)	<i>Sedimenticola selenitireducens</i> AK4OH1 <sup>T</sup>	[13]		
		<i>Anderseniella baltica</i> BA141 <sup>T*</sup>	[25]		
		<i>Sneathiella chinensis</i> LMG 23452 <sup>T*</sup>	[39]		
		<i>Altererythrobacter epoxidivorans</i> SW-109 <sup>T*</sup>	[40]		
		<i>Tamlana crocina</i> HST1-43 <sup>T</sup>	[41]		
		<i>Dasania marina</i> MSL86 <sup>T</sup>	[42]		
		<i>Desulfopila aestuarii</i> MSL86 <sup>T</sup>	[15]		
		<i>Aliihoeflea aestuarii</i> N8 <sup>T</sup>	[43]		
		<i>Croceicoccus marinus</i> E4A9 <sup>T</sup>	[44]		
		<i>Thioalbus denitrificans</i> Su4 <sup>T</sup>	[45]		
		<i>Arenicella xantha</i> KMM 3895 <sup>T</sup>	[20]		
		<i>Gaetbulicola byunsanensis</i> SMK-114 <sup>T</sup>	[46]		
		<i>Aestuariibacter halophilus</i> JC2042 <sup>T</sup>	[47]		
		<i>Shewanella sediminis</i> HAW-EB3 <sup>T</sup>	[48]		
		<i>Marinobacter segnicrescens</i> SS011B1-4 <sup>T</sup>	[49]		
		<i>Shewanella psychrophila</i> WP2 <sup>T</sup>	[28]		
		<i>Psychromonas japonica</i> JAMM 0394 <sup>T</sup>	[36]		
		<i>Pigmentiphaga litoralis</i> JSM 061001 <sup>T</sup>	[50]		
		<i>Vibrio hangzhouensis</i> CN83 <sup>T</sup>	[23]		
		<i>Roseovarius nanhaiticus</i> NH52J <sup>T</sup>	[51]		
		<i>Neptunomonas antarctica</i> S3-22 <sup>T</sup>	[52]		
			.....		
			Bacteroidetes(35)	<i>Yeosuana aromativorans</i> GW1-1 <sup>T</sup>	[14]
				<i>Marinimicrobium koreense</i> M9 <sup>T</sup>	[53]
				<i>Prolixibacter bellariivorans</i> F2 <sup>T</sup>	[34]
				<i>Wangia profunda</i> SM-A87 <sup>T</sup>	[54]
				<i>Perexilibacter aurantiacus</i> Shu-F-UV2-2 <sup>T</sup>	[55]
				<i>Fulvibacter tottoriensis</i> MTT-39 <sup>T</sup>	[56]
				<i>Actibacter sediminis</i> JC2129 <sup>T</sup>	[57]
				<i>Limibacter armeniacum</i> YM11-185 <sup>T*</sup>	[58]
				<i>Marinifilum fragile</i> JC2469 <sup>T</sup>	[59]
				<i>Meridianimaribacter flavus</i> NH57N <sup>T</sup>	[60]
				<i>Pontirhabdus pectinovorans</i> JC2675 <sup>T</sup>	[61]
	<i>Snuella lapsa</i> JC2132 <sup>T</sup>	[62]			
	<i>Hongiella mannitolivorans</i> JC2050 <sup>T</sup>	[63]			
	<i>Salegentibacter catena</i> HY1 <sup>T</sup>	[22]			
	<i>Myroides profundus</i> D25 <sup>T</sup>	[64]			
	<i>Meridianimaribacter flavus</i> NH57N <sup>T</sup>	[60]			
	.....				
	Actinobacteria(34)	<i>Streptomyces xinghaiensis</i> S187 <sup>T</sup>	[24]		
		<i>Zhouia amylolytica</i> HN-171 <sup>T</sup>	[65]		
		<i>Paraoerskovia marina</i> CTT-37 <sup>T</sup>	[66]		

界	门	部门典型菌株	参考文献	
Bacteria(161)	Actinobacteria(34)	<i>Marinactinospora thermotolerans</i> SCSIO 00652 <sup>T</sup>	[32]	
		<i>Sciscionella marina</i> SCSIO 00231 <sup>T</sup>	[67]	
		<i>Microbacterium profundum</i> Shh49 <sup>T</sup>	[68]	
		<i>Amycolatopsis marina</i> Ms392A <sup>T</sup>	[69]	
		<i>Corynebacterium marinum</i> D7015 <sup>T</sup>	[70]	
		<i>Microbacterium profundum</i> Shh49 <sup>T</sup>	[68]	
		<i>Verrucospora sediminis</i> MS426 <sup>T</sup>	[71]	
		<i>Sanguibacter marinus</i> 1-19 <sup>T</sup>	[72]	
		<i>Promicromonospora flava</i> CC 0387 <sup>T</sup>	[73]	
		<i>Blastococcus jejuensis</i> KST3-10 <sup>T</sup>	[74]	
		.....		
		Firmicutes(13)	<i>Dethiosulfatibacter aminovorans</i> C/G2 <sup>T</sup>	[75]
			<i>Marinilactibacillus piezotolerans</i> LT20 <sup>T</sup>	[76]
	<i>Paenibacillus donghaensis</i> CAU 9038 <sup>T</sup>		[77]	
	<i>Bacillus oceanisediminis</i> H2 <sup>T</sup>		[9]	
	<i>Clostridium aestuarii</i> HY-45-18 <sup>T</sup>		[78]	
	.....			
	Verrucomicrobia(1)	<i>Rubritalea sabuli</i> YM29-052 <sup>T</sup>	[38]	

注: 加粗的有效发表新菌株同时代表了新的属;“.....”未列出的新菌株

菌纲为海洋沉积物微生物优势群落。Miyazaki 在抹香鲸尸体附近的海底沉积物中鉴定的 7 个隶属于变形杆菌门的新种, 其中包括冷单胞菌科 (Psychromonadaceae) 4 个种: *Psychromonas japonica*<sup>[36]</sup>, *Psychromonas aquimarina*<sup>[36]</sup>, *Psychromonas macrocephali*<sup>[36]</sup>, *Psychromonas ossibalaenae*<sup>[36]</sup>; 海洋螺菌科 (Oceanospirillaceae) 的 3 个种: *Neptunomonas japonica*<sup>[19]</sup>, *Amphritea japonica*<sup>[37]</sup>, *Amphritea balenae*<sup>[37]</sup> 均隶属于  $\gamma$ -变形菌纲。Pigmentiphaga litoralis JSM 061001<sup>T</sup> 为作者实验室在南海潮汐带沉积物中分离的一株变形菌门海洋微生物, 隶属于伯克氏菌目 (Burkholderiales) 产碱菌科 (Alcaligenaceae), 从系统发育分析树上看来, 该菌是近十年来在海洋沉积物微生物资源调查中唯一的一株  $\beta$ -变形菌纲微生物。大量海洋沉积物微生物的新物种被不断报道, 特别是在纲、科、属层次上的新发现, 极大地拓展了海洋沉积物的微生物多样性。

### 3 海洋沉积物环境微生物多样性研究方法

近 10 年来微生物学界规范命名描述的海洋沉积物微生物只有 160 余种, 这是基于多方面的原因。首先, 要规范描述一个新的微生物物种必须要得到它

的纯培养物, 才能通过多相分类方法给予鉴定; 其次, 以目前的培养手段大部分微生物都是不可培养或者很难培养的, 对于海洋沉积物环境的微生物来说尤为如此; 最后, 海洋沉积物特别是深海沉积物的采样难度也是制约沉积物微生物多样性研究的一个重要方面。因此, 寻找新的揭示海洋沉积环境中微生物多样性的方法和提高研究装备水平对海洋沉积物微生物的多样性研究尤为重要。下面简单介绍在群落水平上的微生物多样性研究方法, 以其为海洋沉积物环境微生物多样性研究提供一些思路。

#### 3.1 微生物多样性生物化学研究方法

利用生物化学方法研究微生物细胞膜中磷脂酸 (PLFA) 的种类和数量, 结合细菌、真菌、放线菌细胞微生物的磷脂酸甲脂在气相色谱检测中特有的标志, 可以比较直观地分析出样品中菌落的生物量、真菌细菌比例、脂肪酸浓度、革兰氏阴/阳菌的比例等指标, 但是不能得到实际的微生物群落构成情况, 一般不能单独作为微生物多样性的评价手段。

#### 3.2 微生物多样性生理学研究方法

不同区系的微生物对碳源的利用情况不同, 利用微生物的这一生理特征可以把一些不同种类的微生物在区系水平上加以区分。BIOLOG 微量板分析

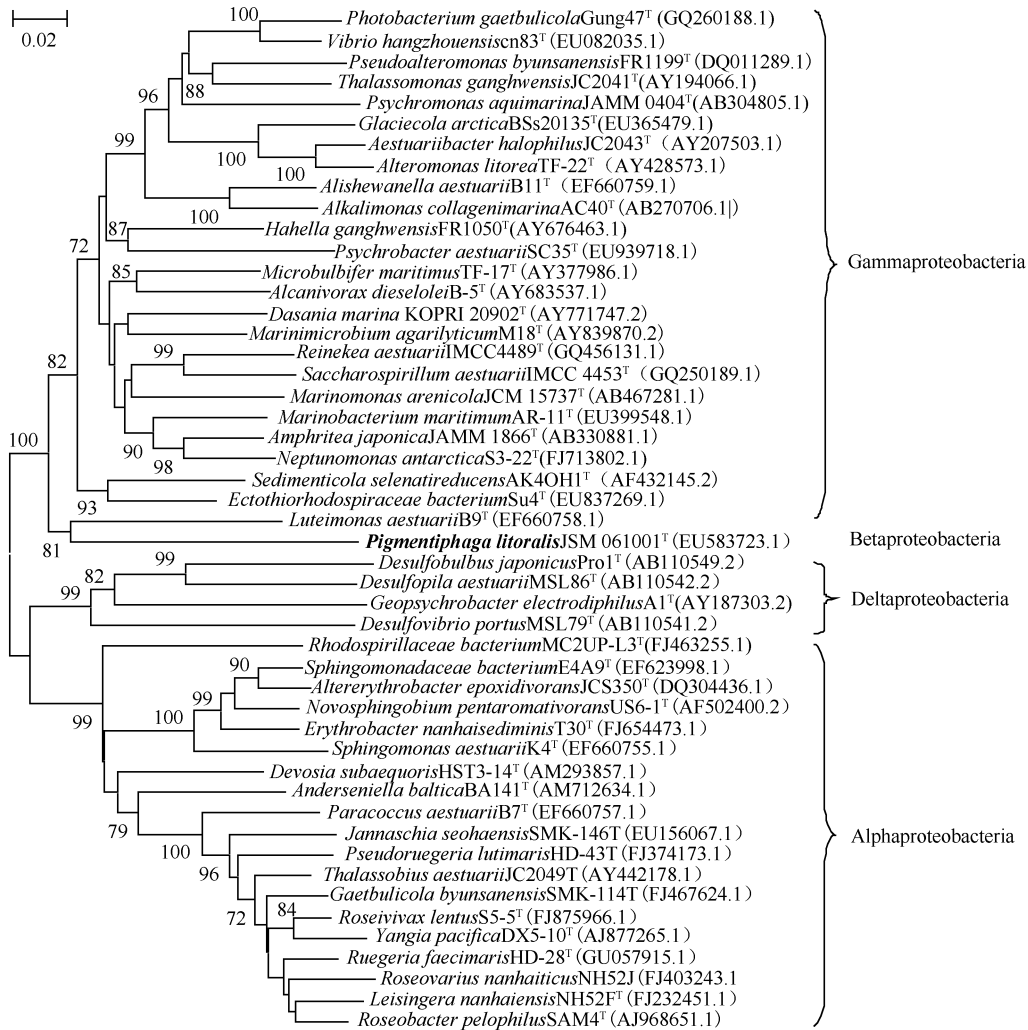


图 2 基于 16S rRNA 构建的海洋沉积物环境中变形菌门菌株的系统发育树

Fig. 2 Neighbour - joining tree constructed based on 16S rRNA gene sequence analysis showing the phylogenetic relationships among Proteobacteria strains of marine sediments and their closely related taxa. Numbers at nodes indicate bootstrap values (> 70%) based on a neighbour - joining analysis of 1 000 resampled datasets. Bar, 2 substitutions per 100 nucleotides

系统可以直接测定微生物对 95 种碳源的利用情况, 结合每种碳源所在孔内氧化还原染料四氮唑蓝的变化情况, 得出样品中微生物的群落组成, 可以作为一种快速的微生物物种多样性和群落功能多样性的评价方法。

### 3.3 微生物多样性分子生物学研究方法

在分子生物学水平上研究微生物多样性已经是目前该领域研究的重要途径, 基于 PCR 技术衍生出一些微生物多样性研究的技术体系。变性梯度凝胶电泳(denaturing gradient gel electrophoresis, DGGE)通过提取样品总 DNA, 设计引物, 再经 PCR 和同源性比对, 构建系统进化树来分析微生物多样性。但

DGGE 技术也存在一些不足, 只能分离 < 500bp 的片段, 图谱中条带只能显示优势菌群的 rDNA 片段而不能完全对应微生物的组成, 不能很好地解决某些种类 16S rDNA 多态性和对基因数据库中的基因序列的依赖等问题。在 DGGE 法基础上形成的双梯度 DGGE(double gradient denaturing gradient gel electrophoresis, DG - DGGE)技术能提高条带的分离效果, 但也不能从根本上解决方法上的缺陷。末端限制性酶切长度片段多态性(terminal restriction fragment length polymorphism, T-RFLP)是利用 DNA 测序仪分析荧光标记样品总 DNA 扩增的 16SrRNA 基因的 5' 末端限制性片段的大小和浓度, 根据特异片段的数量来评价微生物区系的多样性, 根据已知序列鉴定

到种, 荧光的强度可以反映出微生物种类的丰富度。以上两种分子生物学方法是目前应用较广泛的揭示微生物多样性的方法, 可以研究样品整体的微生物群落分布和组成的信息, 可结合国际上已知的基因数据库资源进行物种的鉴定, 但是对于未知物种, 需要结合多种指标进行多相分类来规范命名新的微生物。

## 4 总结与展望

海洋学界正在大力借鉴陆地上的先进经验, 努力钻研适合海洋微生物研究技术, 在海洋沉积物相关微生物分离鉴定方面取得了可喜的成果, 世界各地科学家在海洋沉积环境中共鉴定微生物 160 余株, 其中包括 29 株新属新种微生物。中国海岸线曲折延绵, 岛屿众多, 海洋沉积物相关微生物研究正呈现蓬勃发展的态势, 值得特别指出的是, 仅在中国南海海底沉积环境中, 就分离鉴定了 *Marinactinospora thermotolerans*<sup>[32]</sup>、*Meridianimaribacter flavus*<sup>[60]</sup>、*Sciscionella marina*<sup>[67]</sup>、*Zhouia amylolytica*<sup>[65]</sup>等新属新种微生物, *Jeotgalicoccus nanhaiensis*<sup>[79]</sup>、*Marinobacter segnicrescens*<sup>[49]</sup>、*Pigmentiphaga litoralis*<sup>[50]</sup>、*Salegentibacter catena*<sup>[22]</sup>等新种微生物。近些年来兴起的海洋沉积物微生物资源调查研究, 将大力加强人们对海洋微生物学知识的扩展。

特殊的海洋环境孕育了高度的海洋生物物种多样性, 海洋沉积物类型极为复杂, 不同类型沉积环境的水温、光照、基底条件、盐度等区域条件存在差异, 对沉积物相关微生物的分布格局和物种多样性都有重要的影响, 比如在沉积环境复杂多变的潮汐带沉积物<sup>[43, 46, 53, 59, 62]</sup>和入海口沉积物<sup>[13-15]</sup>中, 发现新属新种的微生物几率就较大。传统的微生物培养方法, 很难完全模拟海洋沉积物特别是深海沉积物的生境。迄今, 人们所掌握的海洋微生物知识大多来源于海水微生物, 而地球上约 2/3 的微生物可能藏于洋底沉积物和地壳中, 探讨这些海洋沉积物中的微生物区系组成及其多样性分布特点, 将会是海洋微生物资源基础领域研究工作中非常重要的构成部分。

以海洋微生物次生代谢的生理生态效应及其生物合成机制等国家重点基础研究发展计划项目的启动为标志, 中国科技工作者越来越重视对海洋微生物资源的研究。然而我们应该认识到, 加大对精准的海底沉积物采样设备和后续高端精密的研究设备的研发投入是海洋沉积物微生物资源的开

发利用工作得以顺利进行的保障; 同时, 科学合理地模拟复杂的海洋沉积环境, 发展适合海洋沉积物的微生物分离培养策略, 将会在海洋沉积物相关微生物研究中起到举足轻重的作用。科技日新月异的今天, 我们对海洋沉积物微生物资源的认识已不仅仅只停留在发掘各种新奇特的次级代谢产物、活性酶(尤其是极端酶)等单纯生命科学领域, 海洋沉积物微生物研究将会在海洋地质学、海洋石油勘探、沉积环境的古今生态、沉积物和岩石生物圈的元素及物质的循环、生物地球化学过程等方面发挥重要作用。

### 参考文献:

- [1] 周丹燕, 戴世鲲, 王广华, 等. 宏基因组学技术的研究与挑战[J]. 微生物学通报, 2011, 38(4):591-600.
- [2] 朱瑾. 探寻可知的未知海洋生物[J]. 海洋世界, 2008, 12-19.
- [3] 王崎, 朱而勤. 海洋沉积学[M]. 北京: 科学出版社, 1989.
- [4] 李磊. 海洋战场环境概论[M]. 北京: 兵器工业出版社, 2007.
- [5] Etter R J, Grassle J F. Patterns of species diversity in the deep sea as a function of sediment particle size diversity[J]. Nature, 1992, 360:576-578.
- [6] Dai X, Wang Y N, Wang B J, et al. *Planomicrobium chinense* sp. nov., isolated from coastal sediment, and transfer of *Planococcus psychrophilus* and *Planococcus alkanoclasticus* to *Planomicrobium* as *Planomicrobium psychrophilum* comb. nov. and *Planomicrobium alkanoclasticum* comb. Nov[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2005, 55:699-702.
- [7] Yoon J H, Yeo S H, Oh T K, et al. *Alteromonas litorea* sp. nov., a slightly halophilic bacterium isolated from an intertidal sediment of the Yellow Sea in Korea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2004, 54:1197-1201.
- [8] Choi D H, Cho B C. *Lutibacter litoralis* gen. nov., sp. nov., a marine bacterium of the family Flavobacteriaceae isolated from tidal flat sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2006, 56:771-776.
- [9] Zhang J, Wang J, Fang C, et al. *Bacillus oceanisediminis* sp. nov., isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2010, 60:2924-2929.

- [10] Lyimo T J, Pol A, Op den Camp H J, et al. *Methanosarcina semesiae* sp. nov., a dimethylsulfide-utilizing methanogen from mangrove sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2000, 50(1):171-178.
- [11] Huang H, Lv J, Hu Y, et al. *Micromonospora rifamycinica* sp. nov., a novel actinomycete from mangrove sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2008, 58:17-20.
- [12] Liao Z L, Tang S K, Guo L, et al. *Verrucosipora lutea* sp. nov., isolated from a mangrove sediment sample[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:2269-2273.
- [13] Narasingarao P, Haggblom M M. *Sedimenticola selenatireducens*, gen. nov., sp. nov., an anaerobic selenate-respiring bacterium isolated from estuarine sediment[J]. Syst Appl Microbiol, 2006, 29:382-388.
- [14] Kwon K K, Lee H S, Jung H B, et al. *Yeosuana aromativorans* gen. nov., sp. nov., a mesophilic marine bacterium belonging to the family Flavobacteriaceae, isolated from estuarine sediment of the South Sea, Korea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2006, 56:727-732.
- [15] Suzuki D, Ueki A, Amaishi A, et al. *Desulfopila aestuarii* gen. nov., sp. nov., a Gram-negative, rod-like, sulfate-reducing bacterium isolated from an estuarine sediment in Japan[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:520-526.
- [16] Nagahama T, Hamamoto M, Nakase T, et al. *Cryptococcus surugaensis* sp. nov., a novel yeast species from sediment collected on the deep-sea floor of Suruga Bay[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2003, 53:2095-2098.
- [17] Sabry S A, Ghanem N B, Abu-Ella G A, et al. *Nocardiopsis aegyptia* sp. nov., isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2004, 54:453-456.
- [18] Vandieken V, Knoblauch C, Jorgensen B B. *Desulfotomaculum arcticum* sp. nov., a novel spore-forming, moderately thermophilic, sulfate-reducing bacterium isolated from a permanently cold fjord sediment of Svalbard[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2006, 56:687-690.
- [19] Miyazaki M, Nogi Y, Fujiwara Y, et al. *Neptunomonas japonica* sp. nov., an Osedax japonicus symbiont-like bacterium isolated from sediment adjacent to sperm whale carcasses off Kagoshima, Japan[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2008, 58:866-871.
- [20] Romanenko L A, Tanaka N, Frolova G M, et al. *Arenicella xantha* gen. nov., sp. nov., a gammaproteobacterium isolated from a marine sandy sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2010, 60:1832-1836.
- [21] Zhuang D C, Chen Y G, Zhang Y Q, et al. *Marinobacter zhanjiangensis* sp. nov., a marine bacterium isolated from sea water of a tidal flat of the South China Sea[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2009, 96:295-301.
- [22] Ying J Y, Liu Z P, Wang B J, et al. *Salegentibacter catena* sp. nov., isolated from sediment of the South China Sea, and emended description of the genus Salegentibacter[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:219-222.
- [23] Xu X W, Wu Y H, Wang C S, et al. *Vibrio hangzhouensis* sp. nov., isolated from sediment of the East China Sea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:2099-2103.
- [24] Zhao X Q, Li W J, Jiao W C, et al. *Streptomyces xinghaiensis* sp. nov., isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:2870-2874.
- [25] Brettar I, Christen R, Botel J, et al. *Anderseniella baltica* gen. nov., sp. nov., a novel marine bacterium of the Alphaproteobacteria isolated from sediment in the central Baltic Sea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:2399-2405.
- [26] Shivaji S, Bhadra B, Rao R S, et al. *Microbacterium indicum* sp. nov., isolated from a deep-sea sediment sample from the Chagos Trench, Indian Ocean[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:1819-1822.
- [27] Xiao J, Luo Y, Xie S, et al. *Serinicoccus profundus* sp. nov., an actinomycete isolated from deep-sea sediment, and emended description of the genus Serinicoccus[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2011, 61:16-19.
- [28] Xiao X, Wang P, Zeng X, et al. *Shewanella psychrophila* sp. nov. and *Shewanella piezotolerans* sp. nov., isolated from west Pacific deep-sea sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:60-65.



- [29] Shlimon A G, Friedrich M W, Niemann H, et al. *Methanobacterium aarhusense* sp. nov., a novel methanogen isolated from a marine sediment (Aarhus Bay, Denmark)[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2004, 54:759-763.
- [30] Kim S B, Nedashkovskaya O I, Mikhailov V V, et al. *Kocuria marina* sp. nov., a novel actinobacterium isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2004, 54:1617-1620.
- [31] Kurata A, Miyazaki M, Kobayashi T, et al. *Alkalimonas collagenimarina* sp. nov., a psychrotolerant, obligate alkaliphile isolated from deep-sea sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:1549-1553.
- [32] Tian X P, Tang S K, Dong J D, et al. *Marinactinospora thermotolerans* gen. nov., sp. nov., a marine actinomycete isolated from a sediment in the northern South China Sea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:948-952.
- [33] Kim Y G, Choi D H, Hyun S, et al. *Oceanobacillus profundus* sp. nov., isolated from a deep-sea sediment core[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:409-413.
- [34] Holmes D E, Nevin K P, Woodard T L, et al. *Prolixibacter bellariivorans* gen. nov., sp. nov., a sugar-fermenting, psychrotolerant anaerobe of the phylum Bacteroidetes, isolated from a marine-sediment fuel cell[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:701-707.
- [35] Holmes D E, Nicoll J S, Bond D R, et al. Potential role of a novel psychrotolerant member of the family Geobacteraceae, *Geopsychrobacter electrodiphilus* gen. nov., sp. nov., in electricity production by a marine sediment fuel cell[J]. Appl Environ Microbiol, 2004, 70:6023-6030.
- [36] Miyazaki M, Nogi Y, Fujiwara Y, et al. *Psychromonas japonica* sp. nov., *Psychromonas aquimarina* sp. nov., *Psychromonas macrocephali* sp. nov. and *Psychromonas ossibalaenae* sp. nov., psychrotrophic bacteria isolated from sediment adjacent to sperm whale carcasses off Kagoshima, Japan[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2008, 58:1709-1714.
- [37] Miyazaki M, Nogi Y, Fujiwara Y, et al. *Amphritea japonica* sp. nov. and *Amphritea balenae* sp. nov., isolated from the sediment adjacent to sperm whale carcasses off Kagoshima, Japan[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2008, 58:2815-2820.
- [38] Yoon J, Matsuo Y, Matsuda S, et al. *Rubritalea sabuli* sp. nov., a carotenoid- and squalene-producing member of the family Verrucomicrobiaceae, isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2008, 58:992-997.
- [39] Jordan E M, Thompson F L, Zhang X H, et al. *Sneathiella chinensis* gen. nov., sp. nov., a novel marine alphaproteobacterium isolated from coastal sediment in Qingdao, China[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:114-121.
- [40] Kwon K K, Woo J H, Yang S H, et al. *Altererythrobacter epoxidivorans* gen. nov., sp. nov., an epoxide hydrolase-active, mesophilic marine bacterium isolated from cold-seep sediment, and reclassification of *Erythrobacter luteolus* Yoon et al. 2005 as *Altererythrobacter luteolus* comb. nov.[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:2207-2211.
- [41] Lee S D. *Tamlana crocina* gen. nov., sp. nov., a marine bacterium of the family Flavobacteriaceae, isolated from beach sediment in Korea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:764-769.
- [42] Lee Y K, Hong S G, Cho H H, et al. *Dasania marina* gen. nov., sp. nov., of the order Pseudomonadales, isolated from Arctic marine sediment[J]. J Microbiol, 2007, 45:505-509.
- [43] Roh S W, Kim K H, Nam Y D, et al. *Aliihoeflea aestuarii* gen. nov., sp. nov., a novel bacterium isolated from tidal flat sediment[J]. J Microbiol, 2008, 46:594-598.
- [44] Xu X W, Wu Y H, Wang C S, et al. *Croceicoccus marinus* gen. nov., sp. nov., a yellow-pigmented bacterium from deep-sea sediment, and emended description of the family Erythrobacteraceae[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:2247-2253.
- [45] Park S J, Pham V H, Jung M Y, et al. *Thioalbus denitrificans* gen. nov., sp. nov., a chemolithoautotrophic sulfur-oxidizing gammaproteobacterium, isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol

- Microbiol, 2011, 61:2045-2051.
- [46] Yoon J H, Kang S J, Jung Y T, et al. *Gaetbulicola byunsanensis* gen. nov., sp. nov., isolated from tidal flat sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2010, 60:196-199.
- [47] Yi H, Bae K S, Chun J. *Aestuariibacter salexigens* gen. nov., sp. nov. and *Aestuariibacter halophilus* sp. nov., isolated from tidal flat sediment, and emended description of *Alteromonas macleodii*[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2004, 54:571-576.
- [48] Zhao J S, Manno D, Beaulieu C, et al. *Shewanella sediminis* sp. nov., a novel Na<sup>+</sup>-requiring and hexahydro-1,3,5-trinitro-1,3,5-triazine-degrading bacterium from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2005, 55:1511-1520.
- [49] Guo B, Gu J, Ye Y G, et al. *Marinobacter segnicrescens* sp. nov., a moderate halophile isolated from benthic sediment of the South China Sea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:1970-1974.
- [50] Chen Y G, Zhang Y Q, Huang K, et al. *Pigmentiphaga litoralis* sp. nov., a facultatively anaerobic bacterium isolated from a tidal flat sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:521-525.
- [51] Wang B, Sun F, Lai Q, et al. *Roseovarius nanhaiticus* sp. nov., a member of the Roseobacter clade isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2010, 60:1289-1295.
- [52] Zhang X Y, Zhang Y J, Yu Y, et al. *Neptunomonas antarctica* sp. nov., isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2010, 60:1958-1961.
- [53] Lim J M, Jeon C O, Lee J C, et al. *Marinimicrobium koreense* gen. nov., sp. nov. and *Marinimicrobium agarilyticum* sp. nov., novel moderately halotolerant bacteria isolated from tidal flat sediment in Korea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2006, 56:653-657.
- [54] Qin Q L, Zhao D L, Wang J, et al. *Wangia profunda* gen. nov., sp. nov., a novel marine bacterium of the family Flavobacteriaceae isolated from southern Okinawa Trough deep-sea sediment[J]. FEMS Microbiol Lett, 2007, 271:53-58.
- [55] Yoon J, Ishikawa S, Kasai H, et al. *Perexilibacter aurantiacus* gen. nov., sp. nov., a novel member of the family 'Flammeovirgaceae' isolated from sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:964-968.
- [56] Khan S T, Nakagawa Y, Harayama S. *Fulvibacter tottoriensis* gen. nov., sp. nov., a member of the family Flavobacteriaceae isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2008, 58:1670-1674.
- [57] Kim J H, Kim K Y, Hahn Y T, et al. *Actibacter sediminis* gen. nov., sp. nov., a marine bacterium of the family Flavobacteriaceae isolated from tidal flat sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2008, 58:139-143.
- [58] Yoon J, Matsuo Y, Kasai H, et al. *Limibacter armeniacum* gen. nov., sp. nov., a novel representative of the family 'Flammeovirgaceae' isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2008, 58:982-986.
- [59] Na H, Kim S, Moon E Y, et al. *Marinifilum fragile* gen. nov., sp. nov., isolated from tidal flat sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:2241-2246.
- [60] Wang B, Sun F, Du Y, et al. *Meridianimaribacter flavus* gen. nov., sp. nov., a member of the family Flavobacteriaceae isolated from marine sediment of the South China Sea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2010, 60:121-127.
- [61] Yi H, Cho J C, Chun J. *Pontirhabdus pectinovorans* gen. nov., sp. nov., isolated from tidal flat sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2010, 64: 613-601.
- [62] Yi H, Chun J. *Snuella lapsa* gen. nov., sp. nov., isolated from tidal flat sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2011, 61:2469-2474.
- [63] Yi H, Chun J. *Hongiella mannitolivorans* gen. nov., sp. nov., *Hongiella halophila* sp. nov. and *Hongiella ornithinivorans* sp. nov., isolated from tidal flat sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2004, 54:157-162.
- [64] Zhang X Y, Zhang Y J, Chen X L, et al. *Myroides profundus* sp. nov., isolated from deep-sea sediment of the southern Okinawa Trough[J]. FEMS Microbiol Lett, 2008, 287:108-112.
- [65] Liu Z P, Wang B J, Dai X, et al. *Zhouia amylolytica* gen. nov., sp. nov., a novel member of the family Flavobacteriaceae isolated from sediment of the South China Sea[J].

- Int J Syst Evol Microbiol, 2006, 56:2825-2829.
- [66] Khan S T, Harayama S, Tamura T, et al. *Paraoerskovia marina* gen. nov., sp. nov., an actinobacterium isolated from marine sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:2094-2098.
- [67] Tian X P, Zhi X Y, Qiu Y Q, et al. *Sciscionella marina* gen. nov., sp. nov., a marine actinomycete isolated from a sediment in the northern South China Sea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:222-228.
- [68] Wu Y H, Wu M, Wang C S, et al. *Microbacterium profundum* sp. nov., isolated from deep-sea sediment of polymetallic nodule environments[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2008, 58:2930-2934.
- [69] Bian J, Li Y, Wang J, et al. *Amycolatopsis marina* sp. nov., an actinomycete isolated from an ocean sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:477-481.
- [70] Du Z J, Jordan E M, Rooney A P, et al. *Corynebacterium marinum* sp. nov. isolated from coastal sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2010, 60:1944-1947.
- [71] Dai HQ, Wang J, Xin Y H, et al. *Verrucosipora sediminis* sp. nov., a cyclodipeptide-producing actinomycete from deep-sea sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2010, 60:1807-1812.
- [72] Huang Y, Dai X, He L, Wang Y N, et al. *Sanguibacter marinus* sp. nov., isolated from coastal sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2005, 55:1755-1758.
- [73] Jiang Y, Wiese J, Cao Y R, et al. *Promicromonospora flava* sp. nov., isolated from sediment of the Baltic Sea[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2009, 59:1599-1602.
- [74] Lee S D. *Blastococcus jejuensis* sp. nov., an actinomycete from beach sediment, and emended description of the genus Blastococcus Ahrens and Moll 1970[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2006, 56:2391-2396.
- [75] Takii S, Hanada S, Tamaki H, et al. *Dethiosulfatibacter aminovorans* gen. nov., sp. nov., a novel thiosulfate-reducing bacterium isolated from coastal marine sediment via sulfate-reducing enrichment with Casamino acids[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:2320-2326.
- [76] Toffin L, Zink K, Kato C, et al. *Marinilactibacillus piezotolerans* sp. nov., a novel marine lactic acid bacterium isolated from deep sub-seafloor sediment of the Nankai Trough[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2005, 55:345-351.
- [77] Choi J H, Im W T, Yoo J S, et al. *Paenibacillus donghaensis* sp. nov., a xylan-degrading and nitrogen-fixing bacterium isolated from East Sea sediment[J]. J Microbiol Biotechnol, 2008, 18:189-193.
- [78] Kim S, Jeong H, Chun J. *Clostridium aestuarii* sp. nov., from tidal flat sediment[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2007, 57:1315-1317.
- [79] Liu Z X, Chen J, Tang S K, et al. *Jeotgalicoccus nanhaiensis* sp. nov., isolated from intertidal sediment, and emended description of the genus Jeotgalicoccus[J]. Int J Syst Evol Microbiol, 2011, 61:2029-2034.

(本文编辑: 谭雪静)