

应用 16S rRNA 基因 V-2 高变区序列 进行链霉菌分子分类

徐平¹ 张利平¹ 余利岩²

1 (河北大学生命科学学院, 河北保定 071002)

2 (中国医学科学院医药生物技术研究所, 北京 100050)

摘要: 用 16S rRNA 部分序列对 Williams 数值分类系统所包含的链霉菌属种或种群进行系统进化分析。以包含 16S rRNA 基因 V-2 高变区在内的 120 bp 长核苷酸序列所作的系统进化树表明: 这些链霉菌可分为 34 个簇, 其中大簇 5 个(包括 27~85 株菌株); 中等大小簇 3 个(包括 9~12 株菌); 小簇 8 个(包括 2~6 株菌); 单成员簇 19 个。结果同时表明, Williams 数值分类系统中根据形态、生理、生化特征进行归类而得的种或种群内存在较大异质性。

关键词: 系统进化分析, 链霉菌, 16S rRNA 基因

中图分类号: Q939

文献标识码: A

文章编号: 1005-0094(2001)02-0129-09

Classification of *Streptomyces* with the V-2 variable region in 16S rDNA

XU Ping¹, ZHANG Li-Ping¹, YU Li-Yan²

1 The College of Life Science, Hebei University, Baoding 071002

2 Institute of Medical Biotechnology, Chinese Academy of Medical Sciences, Beijing 100050

Abstract: Partial nucleotide sequences (120 bp) of the 16S rRNA gene (rDNA) containing V-2 variable region were compared in 357 strains of *Streptomyces*. Most of the *Streptomyces* strains fell into one large cluster-group. By sharing the same 16S rDNA sequences or very high similarity, they were clustered into five major, three middle and eight minor clusters, and 19 strains recovered as single member clusters. The result demonstrated that the phenotypic clusters, which contains strains that are different in terms of morphologic characteristics, such as spore color and spore surface, is very heterogeneous from a molecular systematic stand point.

Key words: phylogenetic analysis, *Streptomyces*, 16S rRNA

链霉菌广泛分布于自然环境, 是土壤中的优势放线菌群, 在物质循环中起着重要作用。链霉菌具有广泛的物种多样性和代谢多样性, 是重要的资源微生物。自 20 世纪 40 年代至今发现的 12 000 余种微生物来源的新生理活性物质中, 55% 以上是由链霉菌产生的(山田晴宇, 1998)。在新生物活性物质筛选过程中, 大量的链霉菌菌株被分离。但由于新种的描述过于依赖其产生的新物质, 同时传统的链霉菌分类研究以表型特征的描述作为鉴定菌种的主要手段, 而大多数表型特征具有很大的不确定性, 难以给出一个可信的链霉菌分类、鉴定标准, 因此导致了链霉菌分类的混乱局面。1964 年开始启动的

国际链霉菌计划(ISP)虽然构建了链霉菌分类鉴别的模式, 但并没有理清链霉菌种的界限和种间亲缘关系。1983 年 Williams 等用 139 个表型特征对包括 394 个链霉菌的典型菌株在内的 475 株菌进行了数值分类研究, 结果将链霉菌分为 19 个大群、40 个小群和 18 个单独的菌种。大群包括 6~71 株菌株, 被认为是种群(Species-group), 小群包括 2~5 株菌, 被认为是种(Williams et al., 1983)。这一结果淘汰了同种异名的种, 但由于忽略了表型性状在其分类单元中影响力的不均等性, 故其结果难以真实地反映菌种自然分类关系。分子生物学的兴起使微生物的系统分类局面得以改观。Labeda & Lyons

(1991)、Labeda(1991,1993,1998)用 DNA-DNA 杂交方法对 Williams 的结果中的几个大的主观菌株的集群 (species group) 进行研究,结果表明:青色链霉菌 (*S. cyaneus*),淡紫色链霉菌 (*S. lavendulae*),灰黄色链霉菌 (*S. fulvissimus*),灰绿色链霉菌 (*S. griseoviridis*)及紫黑色链霉菌 (*S. violaceoniger*)等种群的菌株间基因组 DNA 相似性较低,不能归入一个令人信服的种群。Rashidian et al. (1999)以 16S rRNA 基因全序列作为分子指针对青色链霉菌 (*S. cyaneus*)种群进行系统进化分析,也证明 Williams 的种群内菌株不能归入一个种群。

链霉菌属菌株繁多,所有菌株的 16S rRNA 基因全序列一时还无法测全;另一方面,目前的计算机及其软件系统也仅能支撑近百株菌的 16S rRNA 基因全序列进行序列比较及系统树构建。链霉菌 16S rRNA 基因共有 8 个可变区,但其 V-2 可变区包括最多的变异碱基 (Kim et al., 1993)。Kataoka et al. (1997)通过对 89 株链霉菌进行分析证明,包含 16S rRNA 基因 V-2 可变区序列在内的 120 bp 核苷酸序列 (*S. ambofaciens* 16S rRNA 基因第 158 ~ 277 位)可构建有效的链霉菌系统进化树并能对链霉菌进行快速、有效的鉴定。本工作尝试用此序列对 300 多株已知该区段序列的链霉菌进行系统分类研究。

1 材料和方法

1.1 菌株及其培养

放线菌 KM-4927 为实验室保存菌株,分离自土壤。YD 培养基参照 Hopwood et al. (1985),菌体在 28℃ 220 rpm 摇床上培养。

1.2 DNA 提取,16S rRNA 基因 5'端 DNA 片段 PCR 扩增及测序

放线菌的基因组 DNA 提取按 Hopwood et al. (1985)的方法进行。两个 PCR 引物分别是:上游 11FL 5'-TGTA AACGA CGGCC AGT AGTTT GAT-CA TGGCT CAG-3';下游 357R :5'-CTGCT GCCTC CCGTA-3',其 5'端分别对应于 *Streptomyces ambofaciens* 16S rRNA 基因第 11 位和 357 位,划线部分为 M13 Forward 通用引物。引物由 Pharmacia 公司合成。PCR 产物纯化试剂盒购自 Qiagen 公司。测序用 PE BigDyeTMPrimer Cycle Sequencing 试剂盒并在 ABI-377 型荧光自动测序仪上进行。

1.3 16S rDNA 序列资料收集

本试验除实验室菌株 KM-4927 外,其余菌株 DNA 序列资料均来自日本 DNA 数据库 (DNA Data Bank of Japan ,DDBJ)。共收集到含有相应于 *S. ambofaciens* 菌 16S rRNA 基因 158 ~ 277 位间序列的链霉菌菌株 357 株。这些菌株中有一部分是直接以 16S rRNA 基因第 158 ~ 277 bp 位置间 120 bp 的序列资料被 DDBJ 收录;另一些菌株是对通过收集 16S rRNA 基因全序列,用 Clustal W 软件包 (Thompson et al., 1994)进行同源性比较后,截取 158 ~ 277 位间的序列而得。所有序列标上顺序号以便软件分析。序号后的 4 位阿拉伯数字是日本微生物菌种保藏中心 (JCM)的菌株收藏号。对包括 1 株大肠杆菌在内的 358 株菌的 16S rRNA 基因 V-2 高变区 120 bp 序列进行了分析。所用链霉菌菌株基本覆盖了 Williams 数值分类系统所用的链霉菌菌株。所用菌株及其在 gene bank 中的 16S rRNA 基因收藏号见文后附表。

1.4 序列同源性比较及系统树构建

序列分析以 Clustal W 软件包在 DDBJ 计算机系统上进行。用近邻法 (Saito & Nei, 1987)构建了系统进化树,遗传距离由 Kimura-2 模型 (Kimura, 1980)进行运算得到。选定大肠杆菌为外群,Bootstrap 分析用于评价进化树拓扑构型,每个样品进行了 500 次重复运算。

2 结果和讨论

2.1 KM-4927 16S rRNA 基因 V-2 高变区 DNA 序列

对实验室菌株 KM-4927 基因组 DNA 进行 PCR 扩增,电泳鉴定得到一条 350 bp 左右条带。用 M13 Forward 通用测序引物对其进行序列测定,得到其核酸序列 (gene bank 的序列收藏号为 AF369962)。

其余菌株序列资料直接从 DDBJ 得到或通过用 16S rRNA 基因全序列进行同源性比较后,截取第 158 ~ 277 位间的 V-2 高变区序列而得。358 株菌的序列资料构成序列资料文件。

2.2 聚类分析

以 Clustal W 软件包在 DDBJ 计算机系统上对 358 个菌株的序列进行了分析,用 Treeview 应用程序,根据遗传距离作图。图 1 给出了各菌株以 120 bp 16S rDNA 序列为基础的聚类图。



图 1 用近邻法对 16S rDNA 包含 V-2 高变区在内的 120 bp 序列聚类分析结果(遗传距离由 Kimura 的 2 参数模式计算得到)

Fig.1 Phylogenetic tree reconstructed from the 120 bp fragment nucleotide sequences of 16S rDNA by using the neighbor-joining method. The genetic distances were computed by using Kimura's 2-parameter mode

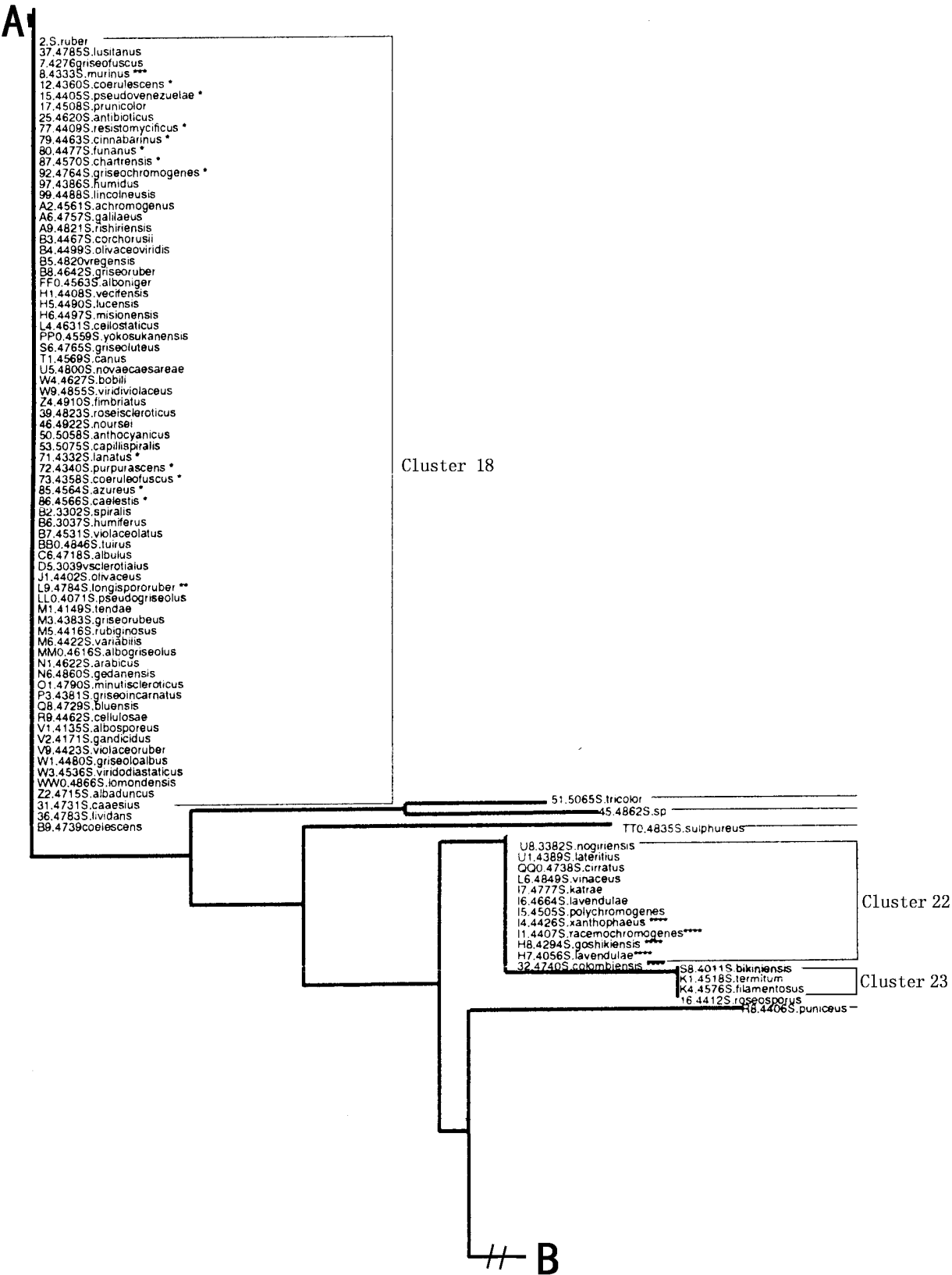


图 1 (续)
Fig. 1 (continued)

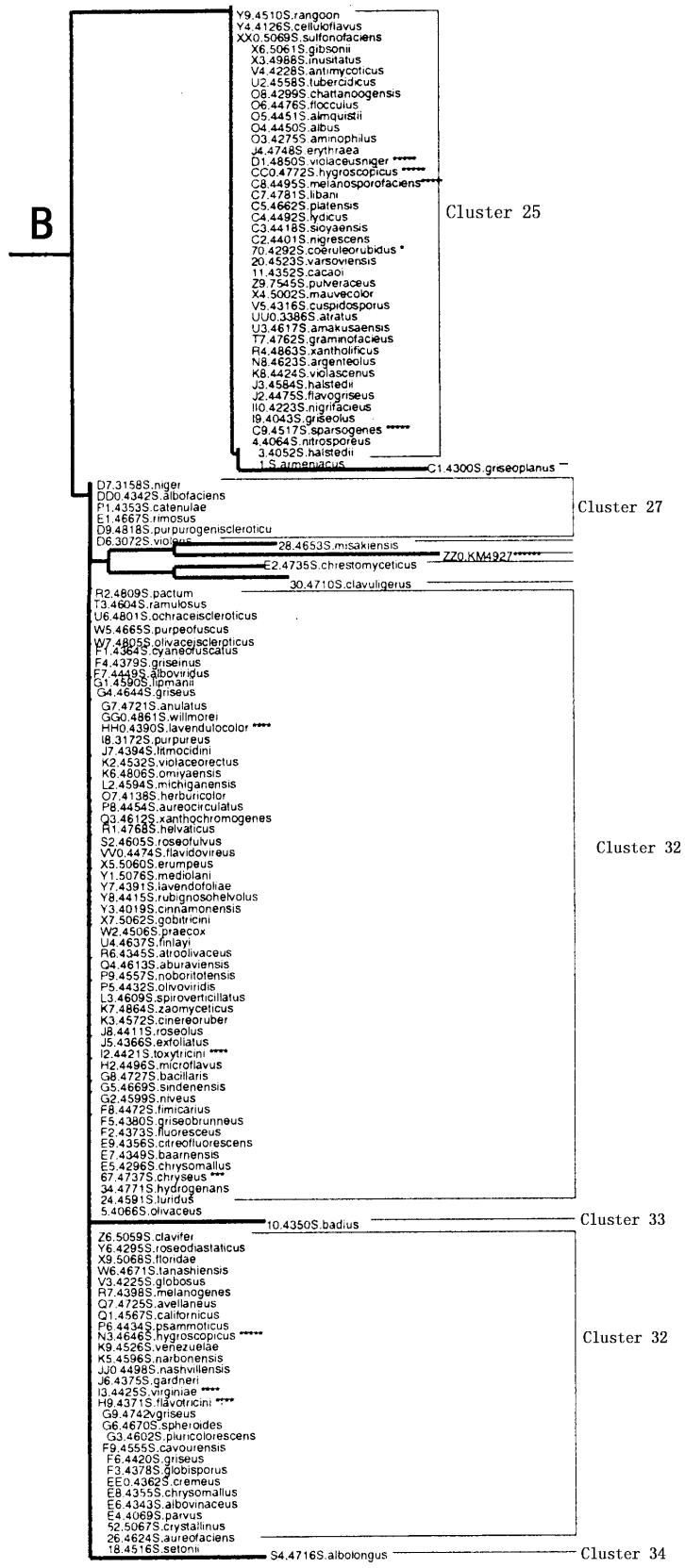


图 1 (续)
Fig. 1 (continued)

从图 1 可以看出,所有链霉菌在系统发育树中聚成一大簇,并分成 34 个簇群,其中 5 个大簇分别包括了 27 株、41 株、52 株、73 株、85 株菌;包括 9~12 株菌的较大簇有 3 个;包括 2~6 株菌的小簇有 8 个;其余 19 个为单成员分枝簇。Williams 数值分类形成的种或种群成簇或散布于这些新聚成的簇中。

2.3 种群分析

2.3.1 青色链霉菌种群 本实验共包括青色链霉菌种群(*S. cyaneus*^{*})的菌 25 株,分别归属于系统树的簇 5(6 株)、簇 11(1 株)、簇 12(5 株)、簇 18(12 株)、簇 25(1 株)。该结果与 Labeda 的结果部分相符。例 *S. arenae* JCM-4452^{*} 同 *S. hawaiiensis* JCM-4585^{*} 在两个进化树中都聚成一个簇。*S. caelestis* JCM-4566^{*} 同 *S. azureus* JCM-4564^{*} 也在两个进化树中都聚成一个簇。Rashidian et al.(1999)以 16S rRNA 基因全序列构建系统进化树对青色链霉菌(*S. cyaneus*)种群进行研究,表明 16S rRNA 序列资料与 DNA-DNA 关系间存在部分相关性,但不完全相同。因本试验所选取的菌株与 Labeda(1991)及 Rashidian et al.(1999)等实验中所用菌株不完全相同,因此没有能够完全对照比较。在这个系统树中,我们也发现具同一种名的 *S. coeruleorubidus* JCM-4292^{*} 同 JCM-4573^{*} 两者相距很远,表明有些菌虽然起同样的种名,但事实上并不属于同种,应对其进行更进一步的分类研究。

2.3.2 灰黄色链霉菌种群 在灰黄色链霉菌(*S. fulvissimus*^{**})种群中,有 3 株菌被包括:*S. spectabilis* JCM-4832^{**} 处于簇 11 中,*S. aureovorticillatus* JCM-4347^{**} 处于簇 15,*S. longispororuber* JCM-4784^{**} 处于簇 18。这也与 Labeda(1998)的结果基本相符。

2.3.3 灰绿色链霉菌种群 灰绿色链霉菌(*S. griseoviridis*^{***})种群有 4 株菌被包括,其中 *S. daghestonicus* JCM-4365^{***} 和 *S. griseoviridis* JCM-4643^{***} 成簇处于簇 12 中,而 *S. murinus* JCM-4333^{***} 处于簇 18,*S. chryseus* JCM-4737^{***} 处于簇 32 中,这与 Labeda(1998)的结果相符。

2.3.4 淡紫色链霉菌种群 本实验包括了淡紫色链霉菌(*S. lavendulae*^{****})种群的菌 12 株。其中 *S. lavendulocolor* JCM-4390^{****}, *S. virginiae* JCM-4425^{****}, *S. flavotricini* JCM-4371^{****} 和 *S. toxytricini* JCM-4421^{****} 分别散处于簇 32 中,而 *S. katrae* JCM-4777^{****}, *S. polychromogenes* JCM-4505^{****}, *S. xan-*

thophaeus JCM-4426^{****}, *S. lavendulae* JCM-4664^{****}, *S. racemochromogenes* JCM-4407^{****}, *S. goshikiensis* JCM-4294^{****}, *S. lavendulae* JCM-4056^{****}, *S. colombiensis* JCM-4740^{****} 等 8 株菌聚成簇 22,这与 Labeda(1993)的结果有较大差异。Labeda 选取该主观种群的 21 株菌用 DNA-DNA 杂交方法表明在 70% 同源性水平上可分成 4 个簇,其中包括 10 个单成员簇。而 *S. lavendulae*, *S. lavendulae* subsp. *avireus*, *S. lavendulae* subsp. *grasserius*, *S. columbiensis* 在 79% 同源性水平上聚成一个簇。

2.3.5 紫黑色链霉菌种群 本实验也包括了紫黑色链霉菌(*S. violaceoniger*^{*****})种群的 5 株菌。实验结果表明 *S. hygroscopicus* JCM-4646^{*****} 单独处于簇 32 中,*S. violaceoniger* JCM-4850^{*****}, *S. hygroscopicus* JCM-4772^{*****} 和 *S. melanosporofaciens* JCM-4495^{*****} 成簇处于簇 25 中,而 *S. sparsogenes* JCM-4517^{*****} 与此三菌有所区别。这也基本同于 Labeda & Lyons(1991)的实验结果和我们用 16s rRNA 基因全序列所构建系统树的结果(结果略)。在这一种群中,我们同样发现 *S. hygroscopicus* JCM-4772^{*****} 与 *S. hygroscopicus* JCM-4646^{*****} 具有同一种名,但在系统树中并不归于一簇的现象。

2.3.6 实验菌株 KM-4927 实验室分离的放线菌菌株 KM-4927^{*****} 含有链霉菌的形态特征,细胞壁 I 型,但其醌类组成为 MK-9(H4, H2, H6),与一般链霉菌的 MK-9(H8);MK-9(H6)有所差别。经以 16s rRNA 基因全序列构建系统进化树表明,该菌属于链霉菌,但形成一独立分支。而在本实验中这一结论得到进一步验证:即菌株 KM-4927 在以 120 bp 16S rRNA 基因 V-2 高变区序列构筑的系统树中同样处于链霉菌属中,并形成一个独立分支,应是一个链霉菌新种。

综上所述,以链霉菌部分 16S rRNA 基因序列所做的系统发育分类体系,在种水平上可进行细致的系统分析。它不仅在空间上很易看出链霉菌菌株间的亲缘关系,更为重要的是能在进化水平上更真实地反映链霉菌之间的系统发育关系。本实验的结果提供了一个较为完整的链霉菌系统发育树,不仅对链霉菌的系统分类、多相分类有实际意义,而且对新物质筛选工作中寻找链霉菌属的较为特殊的链霉菌菌株,提高筛选效率具有指导意义。

参考文献

山田晴宇, 1998. 放线菌学分野最近 の 话题. 生物工学会志, **76**(2): 58 ~ 81 (日文)

Hopwood D A, Bibb M J, Chater K F, Kieser T, Bruton C J, Kieser H M, Lydiate D J, Smith C P, Ward J M and Schrepf H, 1985. Genetic Manipulation of *Streptomyces*: A Laboratory Manual. The John Innes Foundation, Norwich, United Kingdom

Kataoka M, Ueda K, Kudo T, Seki T and Yoshida T, 1997. Application of the variable region in 16S rRNA to create an index for rapid species identification in the genus *Streptomyces*. *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Letters*, **151**(2): 249 ~ 255

Kim E, Kim H and Hong S P, 1993. Gene organization and primary structure of a ribosomal RNA gene cluster from *Streptomyces griseus* subsp. *griseus*. *Gene*, **132**(1): 21 ~ 31

Kimura M, 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, **16**(1): 111 ~ 120

Labeda D P, 1991. DNA relatedness among species of the *Streptomyces cyaneus* cluster. *Systematic Applied Microbiology*, **14**(1): 158 ~ 164

Labeda D P, 1993. DNA relatedness among the *Streptomyces lavendulae* phenotypical cluster groups. *International Journal of Systematic Bacteriology*, **43**(4): 822 ~ 825

Labeda D P, 1998. DNA relatedness among the *Streptomyces fulvius* and *Streptomyces griseoviridis* phenotypical cluster. *International Journal of Systematic Bacteriology*, **48**(2): 829 ~ 832

Labeda D P and Lyons A J, 1991. The *Streptomyces violaceoniger* cluster is heterogeneous in DNA relatedness among strains: emndation of the descriptions of *S. violaceoniger*. *International Journal of Systematic Bacteriology*, **41**(3): 398 ~ 401

Rashidian E Q, Payne G and Ward A C, 1999. A phylogenetic analysis of the *Streptomyces cyaneus* species-group. In: *11th International Symposium on the Biology of Actinomycetes Abstracts*. Oct. 24 ~ 28, 164

Saito N and Nei M, 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, **4**(4): 406 ~ 425

Thomopson J D, Higgins D G and Gbson J J, 1994. Clustal W. *Nucleic Acids Research*, **22**(21): 4673 ~ 4680

Willams S T, Goodfellow M, Alderson G, Wellington E M H, Sneath P H and Sackin M J, 1983. Numerical classification of *Streptomyces* and related genera. *The Journal of General Microbiology*, **129**(3): 1743 ~ 1813

附表 实验菌株及其 16S rRNA gene bank 序列收藏号
Appendix Strains used and their 16S rRNA gene accession number

菌株	Accession no.	菌株	Accession no.	菌株	Accession no.
Organism and source		Organism and source		Organism and source	
<i>S. aburaviensis</i> JCM4613	D44265	<i>S. achromogenus</i> JCM4561	D44232	<i>S. acrimycini</i> JCM4339	D44060
<i>S. afghaniensis</i> JCM4340	D44061	<i>S. alanosinicus</i> JCM4714	D44304	<i>S. albaduncus</i> JCM4715	D44305
<i>S. albidoflavus</i> JCM4446	D44143	<i>S. albofaciens</i> JCM4342	D44062	<i>S. albobflavus</i> JCM4615	D44266
<i>S. albogriseolus</i> JCM4616	D44267	<i>S. albolongus</i> JCM4716	D44306	<i>S. albosporaeus</i> JCM4135	D44013
<i>S. albovinaceus</i> JCM4343	D44063	<i>S. alboviridis</i> JCM4449	D44146	<i>S. albulus</i> JCM4718	D44308
<i>S. albus</i> JCM4450	D44147	<i>S. almquistii</i> JCM4451	D44148	<i>S. althioticus</i> JCM4344	AB018205
<i>S. amakusaensis</i> JCM4617	D44268	<i>S. ambofaciens</i> JCM4618	D44269	<i>S. aminophilus</i> JCM4275	D44040
<i>S. antiochyanicus</i> JCM5058	D44427	<i>S. antmycoticus</i> JCM4228	D44034	<i>S. anulatus</i> JCM4721	D44309
<i>S. arabicus</i> JCM4622	D44271	<i>S. ardens</i> JCM4543	D44223	<i>S. arenae</i> JCM4452	D44149
<i>S. argenteolus</i> JCM4623	D44272	<i>S. armeniacus</i> JCM3070	AB018094	<i>S. atratus</i> JCM3386	D3986
<i>S. atroolivaceus</i> JCM4345	D44064	<i>S. aurantiacus</i> JCM4453	D44150	<i>S. aurantiogriseus</i> JCM4346	D44065
<i>S. aureocirculatus</i> JCM4454	D44151	<i>S. aureofaciens</i> JCM4624	D44273	<i>S. aureovercillatus</i> JCM4347	D44066
<i>S. avellaneus</i> JCM4725	D44312	<i>S. avidinii</i> JCM4726	D44313	<i>S. baarnensis</i> JCM4349	D44067
<i>S. bacillaris</i> JCM4727	D44314	<i>S. badius</i> JCM4350	D44068	<i>S. bambergiensis</i> JCM4728	D44315
<i>S. bikiniensis</i> JCM4011	D43987	<i>S. bluensis</i> JCM4729	D44316	<i>S. bobili</i> JCM4627	D44274
<i>S. bottropensis</i> JCM4459	D44156	<i>S. brasiliensis</i> JCM3086	D43978	<i>S. caaesius</i> JCM4731	D44317
<i>S. cacaoi</i> JCM4352	D44070	<i>S. caelestis</i> JCM4566	D44235	<i>S. californicus</i> JCM4567	D44236
<i>S. calvus</i> JCM4628	D44275	<i>S. canescens</i> JCM4568	D44237	<i>S. canus</i> JCM4569	D44238
<i>S. capillispiralis</i> JCM5075	D44439	<i>S. capoamus</i> JCM4734	D44318	<i>S. carpinensis</i> JCM3301	D43982
<i>S. candelulae</i> JCM4353	D44071	<i>S. cavourensii</i> JCM4555	D44228	<i>S. celostaticus</i> JCM4631	D44277
<i>S. celluloflavus</i> JCM4126	D44011	<i>S. cellulosa</i> JCM4462	D44158	<i>S. champavatii</i> JCM5066	D44435
<i>S. chartrensis</i> JCM4570	D44239	<i>S. chattanoogensis</i> JCM4299	D44047	<i>S. chibaensis</i> JCM4632	D44278
<i>S. chrestomyeticus</i> JCM4735	D44319	<i>S. chromofuscus</i> JCM4354	D44072	<i>S. chryseus</i> JCM4737	D44321
<i>S. chrysomallus</i> JCM4296	D44046	<i>S. chrysomallus</i> JCM4355	D44073	<i>S. cinereoruber</i> JCM4572	D44240
<i>S. cinereus</i> JCM3040	D43974	<i>S. cinerochromogenes</i> JCM3385	D43985	<i>S. cinnabarinus</i> JCM4463	D44159
<i>S. cinnamonensis</i> JCM4019	D43988	<i>S. cirratus</i> JCM4738	D44322	<i>S. citreofluorescens</i> JCM4356	D44074
<i>S. clavifer</i> JCM5059	D44428	<i>S. clavuligerus</i> JCM4710	AB045869	<i>S. coelescens</i> JCM4739	D44323
<i>S. coeliatus</i> JCM4465	D44161	<i>S. coelicolor</i> JCM4357	AF230487	<i>S. coeruleofuscus</i> JCM4358	D44076
<i>S. coeruleofuscus</i> JCM4358	D44076	<i>S. coeruleorubidus</i> JCM4573	D44327	<i>S. coeruleus</i> JCM4360	D44077

附表(续)
Appendix (continued)

菌株 Organism and source	Accession no.	菌株 Organism and source	Accession no.	菌株 Organism and source	Accession no.
<i>S. collinus</i> JCM4361	D44078	<i>S. colombiensis</i> JCM4740	D44324	<i>S. craterifer</i> JCM4468	D44163
<i>S. corchorusii</i> JCM4467	D44162	<i>S. cremeus</i> JCM4362	D44079	<i>S. crystallinus</i> JCM5067	D44436
<i>S. cuspidosporus</i> JCM4316	D44052	<i>S. cyaneofuscatus</i> JCM4364	D44081	<i>S. cyaneus</i> JCM4743	D44327
<i>S. cyanoalbus</i> JCM4363	D44080	<i>S. daghestanicus</i> JCM4365	D44082	<i>S. diastaticus</i> JCM4745	D44329
<i>S. diastatochromogenes</i> JCM4746	D44330	<i>S. djakartensis</i> JCM4957	D44420	<i>S. durhamensis</i> JCM4747	D44331
<i>E. coli</i>	A14565	<i>S. echinatus</i> JCM4574	D44242	<i>S. echinoruber</i> JCM5016	D44426
<i>S. ederensis</i> JCM4958	AB018209	<i>S. eurythermus</i> JCM4575	D44243	<i>S. erumpens</i> JCM5060	D44429
<i>S. eurythermus</i> JCM4675	D63870	<i>S. exfoliatus</i> JCM4366	D44083	<i>S. felleus</i> JCM4368	D44085
<i>S. filamentosus</i> JCM4576	D44244	<i>S. filipinensis</i> JCM4369	D44086	<i>S. fimbriatus</i> JCM4910	D44418
<i>S. fimicarius</i> JCM4472	D44167	<i>S. finlayi</i> JCM4637	D44279	<i>S. flaveolus</i> JCM4577	D44245
<i>S. flaveus</i> JCM3035	D43971	<i>S. flavidovireus</i> JCM4474	D44169	<i>S. flaviscleroticus</i> JCM4751	D44333
<i>S. flavogriseus</i> JCM4178	D44024	<i>S. flavogriseus</i> JCM4475	D44170	<i>S. flavotricini</i> JCM4371	D44087
<i>S. flocculus</i> JCM4476	D44171	<i>S. floridae</i> JCM5068	D44437	<i>S. fluoresceus</i> JCM4373	D44089
<i>S. fradiae</i> JCM4579	D44246	<i>S. fragilis</i> JCM4638	D44280	<i>S. fulvissimus</i> JCM4754	D44336
<i>S. fumigatiscleroticus</i> JCM3101	D43979	<i>S. funanus</i> JCM4477	D44172	<i>S. galbus</i> JCM4639	D44281
<i>S. galilaeus</i> JCM4757	D44337	<i>S. gandicidus</i> JCM4171	D44022	<i>S. gardneri</i> JCM4375	D44091
<i>S. gedanensis</i> JCM4760	D44339	<i>S. geysiriensis</i> JCM4962	D44421	<i>S. ghanaensis</i> JCM4963	D44422
<i>S. gibsonii</i> JCM5061	D44430	<i>S. glaucesceus</i> JCM4377	D44092	<i>S. globisporus</i> JCM4378	D44093
<i>S. globosus</i> JCM4225	D44032	<i>S. glomerourantiacus</i> JCM4761	D44340	<i>S. gobitricini</i> JCM5062	D44431
<i>S. goshikiensis</i> JCM4294	D44044	<i>S. gougerotii</i> JCM4478	D44173	<i>S. graminofaciens</i> JCM4762	D44341
<i>S. griseinus</i> JCM4379	D44094	<i>S. griseoaurantiacus</i> JCM4763	D44342	<i>S. griseobrunneus</i> JCM4380	D44095
<i>S. griseochromogenes</i> JCM4764	D44343	<i>S. griseoflavus</i> JCM4479	D44174	<i>S. griseoincarnatus</i> JCM4381	D44096
<i>S. griseoalbus</i> JCM4480	D44175	<i>S. griseolus</i> JCM4043	D43990	<i>S. griseoluteus</i> JCM4765	D44344
<i>S. griseomycini</i> JCM4382	D44097	<i>S. griseoplanus</i> JCM4300	D44048	<i>S. griseoruber</i> JCM4642	D44282
<i>S. griseorubeus</i> JCM4383	D44098	<i>S. griseorubiginosus</i> JCM4481	D44176	<i>S. griseosporus</i> JCM4766	D44345
<i>S. griseostramineus</i> JCM4385	D44100	<i>S. griseoviridis</i> JCM4643	D44283	<i>S. griseus</i> JCM4420	D44132
<i>S. griseus</i> JCM4644	D44284	<i>S. griseus</i> JCM4742	D44326	<i>S. halstedii</i> JCM4052	D43991
<i>S. halstedii</i> JCM4584	D44247	<i>S. hawaiiensis</i> JCM4585	D44248	<i>S. helveticus</i> JCM4768	D44346
<i>S. herburicolor</i> JCM4138	D44014	<i>S. hirsutus</i> JCM4587	D44249	<i>S. humidus</i> JCM4386	D44101
<i>S. humiferus</i> JCM3037	D43972	<i>S. hygrosopicus</i> JCM4646	AB045864	<i>S. hygrosopicus</i> JCM4772	D44349
<i>S. iakyrus</i> JCM4773	D44350	<i>S. intermedius</i> JCM4483	D44178	<i>S. inusitatus</i> JCM4988	D44424
<i>S. kanamyceticus</i> JCM4775	D44352	<i>S. katrae</i> JCM4777	D44354	KM-4927	AF369962
<i>S. kunmingensis</i> JCM7473	D44441	<i>S. kurssanovii</i> JCM4388	D44103	<i>S. lanatus</i> JCM4332	D44055
<i>S. lateritius</i> JCM4389	D44104	<i>S. laurentii</i> JCM5063	D44432	<i>S. lavendofoliae</i> JCM4391	D44106
<i>S. lavendulae</i> JCM4056	D43992	<i>S. lavendulae</i> JCM4589	D44250	<i>S. lavendulae</i> JCM4664	D44293
<i>S. lavendulocolor</i> JCM4390	D44105	<i>S. libani</i> JCM4781	D44357	<i>S. limosus</i> JCM4393	D44108
<i>S. lincolneusis</i> JCM4488	D44182	<i>S. lipmanii</i> JCM4590	AB045861	<i>S. litmocidini</i> JCM4394	D44109
<i>S. lividans</i> JCM4783	AB037566	<i>S. lomondensis</i> JCM4866	D44415	<i>S. longisporoflavus</i> JCM4396	D44111
<i>S. longispororuber</i> JCM4784	D44359	<i>S. longisporus</i> JCM4395	D44110	<i>S. longwoodensis</i> JCM4976	D44423
<i>S. lucensis</i> JCM4490	D44183	<i>S. luridus</i> JCM4591	D44252	<i>S. lusitanus</i> JCM4785	D44360
<i>S. luteogriseus</i> JCM4786	D44361	<i>S. lydicus</i> JCM4492	D44184	<i>S. massasporus</i> JCM4593	D44253
<i>S. matensis</i> JCM4651	D44286	<i>S. mauvecolor</i> JCM5002	D44425	<i>S. mediolani</i> JCM5076	D44440
<i>S. melanogenes</i> JCM4398	D44113	<i>S. melanosporofaciens</i> JCM4495	D44187	<i>S. michiganensis</i> JCM4594	D44254
<i>S. microflavus</i> JCM4496	D44188	<i>S. minoensis</i> JCM4399	D44114	<i>S. minutiscleroticus</i> JCM4790	D44365
<i>S. mirabilis</i> JCM4791	D44366	<i>S. misakiensis</i> JCM4653	D44287	<i>S. misionensis</i> JCM4497	D44189
<i>S. mobaraensis</i> JCM4478	D44355	<i>S. moderatus</i> JCM4792	D44367	<i>S. murinus</i> JCM4333	D44056
<i>S. mutabilis</i> JCM4400	D44115	<i>S. naraensis</i> JCM4794	D44368	<i>S. narbonensis</i> JCM4596	D44255
<i>S. nashvillensis</i> JCM4498	D44190	<i>S. natalensis</i> JCM4693	D44301	<i>S. neyagawaensis</i> JCM4796	D44369
<i>S. niger</i> JCM3158	D43980	<i>S. nigrescens</i> JCM4401	D44116	<i>S. nigrificans</i> JCM4223	D44031
<i>S. nitrosporeus</i> JCM4064	D43996	<i>S. niveoruber</i> JCM4234	D44035	<i>S. niveus</i> JCM4599	D44256
<i>S. noboritotensis</i> JCM4557	D44229	<i>S. nodosus</i> JCM4656	D44288	<i>S. nogalater</i> JCM4799	D44370
<i>S. nogiriensis</i> JCM3382	D43984	<i>S. noursei</i> JCM4922	D44419	<i>S. nonaecaesareae</i> JCM4800	D44371
<i>S. ochraceiscleroticus</i> JCM4801	D44372	<i>S. odorifer</i> JCM4803	D44374	<i>S. olivaceiscleroticus</i> JCM4805	D44375
<i>S. olivaceoviridis</i> JCM4499	D44191	<i>S. olivaceus</i> JCM4066	D43997	<i>S. olivaceus</i> JCM4402	D44117
<i>S. olivochromogenes</i> JCM4500	D44192	<i>S. olivoviridis</i> JCM4432	D44140	<i>S. omiyaensis</i> JCM4806	D44376
<i>S. pactum</i> JCM4809	D44377	<i>S. paradoxus</i> JCM3052	D43975	<i>S. parvulus</i> JCM4601	AF038454
<i>S. parvus</i> JCM4069	D43998	<i>S. phacofaciens</i> JCM4814	D44381	<i>S. phaeochromogenes</i> JCM4659	D44289
<i>S. phaeopurpureus</i> JCM4660	D44290	<i>S. phaeoviridis</i> JCM4661	D44291	<i>S. pilosus</i> JCM4403	D44118
<i>S. platensis</i> JCM4662	D44292	<i>S. plicatus</i> JCM4504	D44194	<i>S. pluricolorescens</i> JCM4602	D44258
<i>S. polychromogenes</i> JCM4505	D44195	<i>S. poonensis</i> JCM4815	D44382	<i>S. praecox</i> JCM4506	D44196
<i>S. prasinosporus</i> JCM4816	D44383	<i>S. prasinus</i> JCM4603	D44259	<i>S. prunicolor</i> JCM4508	D44198
<i>S. psammoticus</i> JCM4434	D44141	<i>S. pseudogriseolus</i> JCM4071	D43999	<i>S. pseudovenezuelae</i> JCM4405	D44120
<i>S. puniceus</i> JCM4406	D44121	<i>S. purpeofuscus</i> JCM4665	D44294	<i>S. purpurascens</i> JCM4237	AB045888
<i>S. purpurascens</i> JCM4509	D44199	<i>S. purpureus</i> JCM3172	D43981	<i>S. purpurogeniscleroticu</i> JCM4818	D44385
<i>S. pulveraceus</i> JCM7545	D44442	<i>S. racemochromogenes</i> JCM4407	D44122	<i>S. rameus</i> JCM5064	D44433

附表(续)
Appendix (continued)

菌株 Organism and source	Accession no.	菌株 Organism and source	Accession no.	菌株 Organism and source	Accession no.
<i>S. ramulosus</i> JCM4604	D44260	<i>S. rangoon</i> JCM4510	D44200	<i>S. resistomycificus</i> JCM4409	D44124
<i>S. rimosus</i> JCM4667	AB045883	<i>S. rishiriensis</i> JCM4821	D44388	<i>S. rochei</i> JCM4668	D44296
<i>S. roseiscleroticus</i> JCM4823	AB018206	<i>S. roseodiataticus</i> JCM4295	D44045	<i>S. roseoflavus</i> JCM4824	D44390
<i>S. roseofulvus</i> JCM4605	D44261	<i>S. roseoliacinus</i> JCM4335	D44057	<i>S. roseoluteus</i> JCM4410	D44125
<i>S. roseoluteus</i> JCM4411	D44126	<i>S. roseosporus</i> JCM4412	D44127	<i>S. roseoviridis</i> JCM4414	D44128
<i>S. ruber</i>	AB018203	<i>S. rubiginosus</i> JCM4416	D44130	<i>S. vrubignosohelvolus</i> JCM4415	D44129
<i>S. rutgersensis</i> JCM4608	D44262	<i>S. sampsonii</i> JCM4515	D63871	<i>S. sclerotialis</i> JCM3039	D43973
<i>S. setonii</i> JCM4516	D44203	<i>S. showdoensis</i> JCM4830	D44393	<i>S. sindenensis</i> JCM4669	D44297
<i>S. sioyaensis</i> JCM4418	D44131	<i>S. sp</i> JCM4862	AB018204	<i>S. sparsogenes</i> JCM4517	D44205
<i>S. spectabilis</i> JCM4832	D44395	<i>S. spheroides</i> JCM4670	D44298	<i>S. spiralis</i> JCM3302	D43983
<i>S. spiroverticillatus</i> JCM4609	D44263	<i>S. sulfonofaciens</i> JCM5069	D44438	<i>S. sulphureus</i> JCM4835	D44397
<i>S. tanashiensis</i> JCM4671	D44299	<i>S. tendae</i> JCM4149	D44016	<i>S. termitum</i> JCM4518	D44206
<i>S. thermodiastaticus</i> JCM4840	AB018096	<i>S. thermonitrificans</i> JCM4841	D44402	<i>S. thermoviolaceus</i> JCM4312	D44050
<i>S. thermovulgaris</i> JCM4520	D44208	<i>S. theroviolaceus</i> JCM4337	D44059	<i>S. torulosus</i> JCM4872	D44416
<i>S. toxytricini</i> JCM4421	D44133	<i>S. tricolor</i> JCM5065	D44434	<i>S. tubercidicus</i> JCM4558	D44230
<i>S. tuirus</i> JCM4846	D44403	<i>S. umbrinus</i> JCM4521	D44209	<i>S. variabilis</i> JCM4422	D44134
<i>S. varsoviensis</i> JCM4523	D44211	<i>S. violatus</i> JCM4237	D44037	<i>S. venezuelae</i> JCM4526	AB045890
<i>S. vinaceus</i> JCM4849	D44405	<i>S. vinaceusdrapus</i> JCM4529	D44214	<i>S. violaceochromogenes</i> JCM4530	D44215
<i>S. violaceolatus</i> JCM4531	D44216	<i>S. violaceorectus</i> JCM4532	D44217	<i>S. violaceoruber</i> JCM4423	D44135
<i>S. violaceus</i> JCM4533	D44218	<i>S. violaceusniger</i> JCM4850	D44406	<i>S. violarus</i> JCM4534	D44219
<i>S. violascenus</i> JCM4424	D44136	<i>S. violens</i> JCM3072	D43977	<i>S. virginiae</i> JCM4425	D44137
<i>S. viridiviolaceus</i> JCM4855	D44408	<i>S. viridochromogenes</i> JCM4856	D44409	<i>S. viridodiataticus</i> JCM4536	D44221
<i>S. viridosporus</i> JCM4859	D44410	<i>S. vregensis</i> JCM4820	D44387	<i>S. willmorei</i> JCM4861	D44412
<i>S. xanthochromogenes</i> JCM4612	D44264	<i>S. xanthocidicus</i> JCM4862	AB018208	<i>S. xantholificus</i> JCM4863	D44413
<i>S. xanthophaeus</i> JCM4426	D44138	<i>S. yerevanensis</i> JCM3065	D43976	<i>S. yokosukanensis</i> JCM4559	D44231
<i>S. zaomyceticus</i> JCM4864	D44414				

(责任编辑：时意专)