

细菌病毒——噬菌体的分类和命名

司 稗 东

(中国科学院上海植物生理研究所噬菌体实验室, 上海)

(中国医学细菌菌种中心弧菌噬菌体专业实验室, 南京)

CLASSIFICATION AND NOMENCLATURE OF BACTERIAL VIRUSES

Si Zhi-dong

(*Bacteriophage Laboratory, Shanghai Institute of Plant Physiology, Academia Sinica, Shanghai. Vibrio Bacteriophage Reference Laboratory of China National Center for Medical Bacteria-Culture Collection, Nanjing*)

噬菌体这一类细菌病毒多年一直没有一个统一的可以普遍应用的分类和命名的标准以划定噬菌体的界限, 早年曾有人试将林奈氏双名法用于噬菌体(Holmes, 1948)^[1], 并将噬菌体属内列出 46 个种, 但是一个新分离的噬菌体不可能根据其发表的那些特性予以分类, 因此没有被采用。

1966 年莫斯科国际微生物学代表会议上, 成立了国际病毒分类委员会(International Committee on Taxonomy of Viruses, 简称 ICTV), 下设细菌病毒小组委员会, 目的是寻求一个通用的分类系统。1971 年发表了 Wildy 综合的第一次报告^[2], 但对噬菌体的分类没提出一致同意的确定方案。1976 年发表 Fenner 综合的第二次报告, 提出噬菌体分为 8 个科和其暂定的名称^[3]。1979 年发表了 Matthews 综合的第三次报告^[4], 噬菌体分为 10 个科。1981 年在 Strasbourg 召开第五次国际病毒学代表会议, ICTV 的执行委员会在此会之前和其间举行过一系列的活动。1981 年发表了国际病毒分类委员会主席 Matthews 综合的对第三次报告的一些补充决定^[5]。1982 年发表了 Matthews 综合的第四次报告^[6], 内容与第三次报告比较, 除个别地方外没有大的改动, 仍是 10 个科(见图 1)

1. 芽生噬菌体科(Plasmaviridae)

芽生噬菌体属(Plasmavirus), 包括 MV-L2 噬菌体群, 代表株: 噬菌体 MV-L2。核酸为一环型超螺旋的双链 DNA 分子。至少有 7 种蛋白质。有柔韧含脂质的囊膜。形态为圆形, 略呈多形性, 直径 80nm (50~120), 因在感染中产生三个不同的颗粒群体, 所以有较大的范围, 切面显示在膜内有一小的高密度的核心。对乙醚、氯仿、

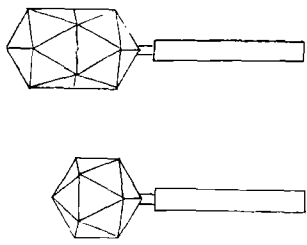
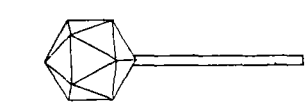

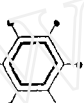
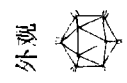






噬菌体 (细菌病毒) 的分类		有囊膜	
无囊膜			
dsDNA	 <p>肌尾噬菌体科 长头部 正多面体头部 长尾部</p>  <p>长尾噬菌体科 短尾噬菌体科</p>	<p>外观  复层噬菌体科 (FRD₁)</p> <p>切面  复层噬菌体科 (FRD₁)</p> <p>外观  覆盖噬菌体科 (PM₂)</p> <p>切面  覆盖噬菌体科 (PM₂)</p>	<p>dsDNA</p>  <p>芽生噬菌体科 (MV-12)</p>
ssDNA	 <p>微小噬菌体科 ($\phi \times 174$)</p>  <p>丝杆状噬菌体科 (fd型)</p>	<p>ssRNA</p>  <p>光滑噬菌体科 (MS₂)</p>	<p>dsRNA</p>  <p>斐状噬菌体科 ($\phi 6$)</p> <p>100nm</p>

图1 噬菌体 (细菌病毒) 的分类
Fig 1. The Families of viruses Infecting Bacteria

去污剂及热敏感。成熟的噬菌体靠出芽而释出，宿主细胞不发生裂解，能象溶原性菌一样继续存活。宿主为无胆甾原体 (Acholeplasma)。其它噬菌体有 1307，可能尚有 MV-Lg-pS2L, V1, V2, V4, V5, V7 诸噬菌体。

2. 复层噬菌体科 (Tectiviridae)

复层噬菌体属 (Tectivirus), 包括 PRDI 噬菌体群。种代表株: 噬菌体 PRDI。

核酸为线型双链 DNA 分子, 约为颗粒重的 14%。有 16~18 种蛋白。含脂质约占 10~20%, 似位于衣壳的内层。对乙醚、氯仿敏感。形态为二十面体, 直径约 65nm, 每顶角有长 20nm 的刺突, 衣壳两层, 包括一硬质厚为 3nm 外壳和柔韧的厚为 5~6nm 内衣壳, 后者能溶于脂肪溶剂。感染后注入 DNA 时, 出现一约 65nm 长的类似尾部的结构。无囊膜。噬菌体吸附于革兰氏阴性菌的质粒控制的伞毛的顶端。生长终期细菌裂解。宿主范围为带有抗药质粒的革兰氏阴性细菌 (肠道菌、不动杆菌、假单胞菌、弧菌及芽胞杆菌)。其他噬菌体尚有 L17, PR3, PR4, PR5, PR772 (革兰氏阴性菌); AP 50, Bam35, ϕ NS11 (芽胞杆菌)。

3. 覆盖噬菌体 (Corticoviridae)

覆盖噬菌体属 (Corticovirus), 包括 PM2 噬菌体群。种代表株: 噬菌体 PM2。

核酸为环型超螺旋双链 DNA 分子, 约占颗粒重 14%。有四种蛋白质, 蛋白 I 形成刺突, II 形成衣壳外层, 内层含有转录酶 (IV?), III 和 IV 属脂蛋白, 脂质占颗粒的 12~14%, 存在于衣壳内, 外层之间, 对乙醚、氯仿和去污剂敏感。形态为二十面体, 直径约 60nm, 角顶有刷状刺突, 为多层衣壳, 无囊膜。宿主为一种海洋假单胞菌。可能属本科的噬菌体有 06N58P (弧菌)。

以下三个科均为有尾噬菌体, 主要特征为:

病毒的大小及物理化学特性差别很大, 曾报道已描述过的噬菌体超过 1800 种。核酸为线型双链 DNA, 占颗粒重 30~63%; 可含异常碱基, 部分或全部代替正常碱基; 含有异常的糖; 可以呈环状排列、末端冗余、或者缺口, 也可有粘性末端或不同重量的链。通常含有很多不同的多肽。尾部末端有溶菌酶, 也可存在其它的酶。一般对乙醚和氯仿是耐受的。形态为有头(衣壳)、尾及吸附固定器官, 无囊膜。头为等轴或长的, 在已知的范围内大部分是二十面体或其衍生体, 难得见到壳粒, 因而头部通常是光滑的。等轴的头部长径为 40~180nm。尾部为螺旋对称, 可收缩或不能, 长或短, 也可有尾板、刺突或尾丝, 并有功能性变化。有些噬菌体有颈圈, 以及头或颈圈的附属结构。抗原性较为复杂。有尾噬菌体为烈性或为温和性。后者有生长状态和前噬菌体状态。前噬菌体整合在宿主基因组中, 并与其同步复制, 或者是在胞质中与质粒相似。有转导和转换的能力。噬菌体首先以尾部吸附细胞壁、荚膜、鞭毛和伞毛、细胞壁被溶菌酶消化。感染的 DNA 以半保留方式复制, 复制中间体是环型连环体。装配是复杂的, 包括前头部的形成和其他组成部分的几条装配路线。DNA 按一定的体积切割并装到衣壳中。感染终期宿主细胞裂解。宿主范围超过 90 属的细菌和蓝绿藻。有尾噬菌体分以下三个科。

4. 肌尾噬菌体科 (Myoviridae)

主要特征为有头、尾的复合形态, 尾长 (80~455nm), 复杂, 包括中心管及可收缩尾鞘, 或有颈部联结头和尾。尾鞘收缩时似需要 ATP。衣壳较大。

属：包括 T 偶数噬菌体群，还未提出属的名称，种代表株：大肠菌噬菌体 T₂。

T₂ 核酸为线型双链 DNA，占颗粒重的 49%，胞嘧啶由羟甲基胞嘧啶代替，含有葡萄糖，环状排列，有末端冗余。至少有 21 个多肽。有 1600~2000 个拷贝主要蛋白，有 2 或 3 种蛋白是位于头部的。存在各种酶如脱氢叶酸还原酶，胸苷酸合成酶。含有 ATP，叶酸盐和多胺。对氯仿耐受。头长，大小约 110×80nm，尾 113×16nm，有颈圈、尾板、6 根刺突及 6 根尾丝。感染时吸附于细胞壁，呈烈性感染，宿主染色体断裂，而病毒 DNA 呈连环体复制。头尾及尾丝以三条不同的路线合成，装配。宿主范围为肠道菌。其他噬菌体有 T₆，C₁₀，DdVI，PST，SMB，SMP2，α1，3，3T⁺，9/0，11F，50，66F，5845，8893，及其它感染肠道菌的噬菌体共约 40 种。

本科尚有其他众多的成员，可能分隶几个属。

5. 长尾噬菌体科 (Styloviridae)

具有长的尾 (64? ~539nm)，但是无可收缩尾鞘。

属：λ 噬菌体群，尚未提出属的名称。种代表株：大肠菌噬菌体 λ。

核酸为线型双链 DNA，占颗粒重 54%，有粘性末端。有 9 个结构蛋白，约有 420 拷贝的主要衣壳蛋白。感染时吸附位置为细胞壁，为温和性感染，感染的 DNA 环化并复制。或整合于宿主基因组中。复制的 DNA 形成连环体，没有宿主 DNA 的断裂。头及尾按两条路线合成再进行装配。本属还有噬菌体 PA2、φD328、φ80，可能成员 T₁。本科还包括其他众多的噬菌体，可能分隶于几个属。

6. 短尾噬菌体科 (Podoviridae)

主要特征为短尾 (约 20nm)，无收缩尾鞘。

属：T7 噬菌体群，尚未提出属的名称。种代表株：大肠菌噬菌体 T7。

核酸为线型双链 DNA，占颗粒重 51%，有末端冗余，但不呈环状排列，约有 12 种蛋白，主要衣壳蛋白约有 450 拷贝。对乙醚和氯仿耐受。头为等轴，直径约 65nm，尾短 (17nm)，有 6 支短尾丝。感染时吸附位置在细胞壁，为烈性感染，宿主染色体断裂。噬菌体 DNA 复制呈连环体。宿主为雌性肠道菌。本属还有噬菌体 H，PTB，R，T3，Y，W31，φ1，φII。本科还有众多其他成员，可能隶于几个属。

7. 微小噬菌体科 (Microviridae)

微小噬菌体属 (Microvirus)，包括 φX* 噬菌体群。种代表株：噬菌体 φX*174。

核酸为一环型单链 DNA，占颗粒重的 26%。有 60 个分子的衣壳蛋白，至少还有 3 个别的蛋白。不含脂质。形态为二十面体，无尾，头直径约为 27nm，角顶有 12 个壳粒 (T = 1) 和结节形刺突，无囊膜。感染时吸附于细胞壁。感染的 DNA 转变成一环型双链复制型 (RF)，半保留复制，子代的单链 DNA 是从 RF DNA 置换下来的。基因组编码 9 个主要蛋白，大多与复制有关，有基因重叠现象，基因组的两个小段于不同的解读框内编码两个不同的蛋白 (B 基因完全包括在 A 基因内，E 完全包括在 D 内)。感染终期

*为罗马数字 X，不是英文字母 X

细胞裂解。宿主为肠道菌, 其他噬菌体有: $d\phi 3$, $d\phi 4$, $d\phi 5$, G4, G6, G13, I ϕ 1, I ϕ 3, I ϕ 7, I ϕ 9, M20, St-1, S13, WA/1, WF/1, $\sigma 3$, $\alpha 10$, $\sigma 1$, z3, $\eta 8$, o6, ϕA , ϕR , U3。

8. 丝杆状噬菌体 (Inoviridae)

主要特征: 核酸为一环型单链 DNA。对氯仿敏感, 耐热。形态为长或短的杆状。衣壳为螺旋对称的小管, 常有异常长度的噬菌体, 无囊膜。感染的 DNA 转变为双链 RF, 呈半保留复制。噬菌体是通过宿主细胞膜排出, 细胞不裂解而活存。包括两个属。

(1) 丝状噬菌体属 (Inovirus), 种代表株: fd 噬菌体。

核酸占颗粒重 5.5~12%。有一个主要外壳蛋白及成熟蛋白的 3~4 个拷贝。不含脂质, 对声波敏感, 对乙醚的敏感性有不同的表现。形态为柔韧的丝状, 长 760~1950nm \times 6nm。感染时缓慢地吸附于细菌的伞毛而进入细胞, 大多是对雄性菌特异。子代病毒单链 DNA 是从 RF DNA 置换产生, 基因组至少由 8 个基因组成。成熟病毒是噬菌体离开细胞时在细胞膜上装配。宿主范围: 肠道菌, 假单胞菌, 弧菌, 黄单胞菌。尚有众多成员可因长度, 宿主范围, 血清学, 化学组成而分为亚群。

(2) 短杆状噬菌体属 (Plectrovirus)。种代表株: 噬菌体 MVL51。

有 4 个蛋白, 对乙醚和去污剂有耐性。形态为短而直的杆状, 约 84 \times 14nm, 其一端为圆的末端。感染同上述。宿主范围: 无胆甾原体。其他成员有 MV-L1, MVG51, O3clr, 10tur 及其他 30 多个分离物。可能成员有 SV-C1 (230~280 \times 10~15nm)。宿主为螺形原质体。

9. 囊状噬菌体 (Cystoviridae)

囊状噬菌体属 (Cystovirus)。包括 $\phi 6$ 噬菌体群。种代表株: 噬菌体 $\phi 6$ 。

核酸有 3 段线型双链 RNA 分子, 占全重 10%, 有 11 种多肽。具有活性的转录酶。脂质位于囊膜, 约占全重 20%, 90% 以上为磷脂。对乙醚、氯仿和去污剂敏感。形态为等轴, 直径约 75nm, 有柔韧的囊膜及直径 60nm 立方对称的衣壳。感染时吸附于伞毛侧面。感染终期细胞裂解。宿主范围为假单胞菌。

10. 轻小(光滑)噬菌体科 (Leviviridae)

光滑噬菌体属 (Levivirus), 包括 Ms2 噬菌体群, 种代表株: 噬菌体 Ms2

核酸为一线型正 (+) 的单链 RNA, 占全重 30%。有 180 个拷贝衣壳蛋白和一个拷贝 A 蛋白。A 蛋白对成熟和感染都是必需的。衣壳蛋白缺少组氨酸。不含脂质。对乙醚、氯仿能耐受。形态为二十面体, 直径约 23nm, 可能有 32 个壳粒 ($T=3$), 无囊膜。感染时吸附在雄性细菌伞毛的侧面。感染的 RNA 编码合成负链, 以负链做为模板形成双链复制中间型 (RI)。基因组有 4 个基因 (A 蛋白, 外壳蛋白, 裂解蛋白及 RNA 聚合酶), 起蛋白合成的信使作用。噬菌体在感染细胞内成晶体状排列, 宿主细胞裂解时释放病毒颗粒可达到数千, 宿主范围为肠道菌, 柄细菌, 假单胞菌, (蛭弧菌?)。其他成员尚有:

(1) B6, B7, fcan, FH5, fr, f2, M12, Q β , R17, R23, R34, ZG/1, ZIK/1, ZJ/1, ZL/3, ZS/3, α 15, β , μ 2 及其他(肠道菌, 3或4亚群)。

(2) ϕ Cb5, ϕ Cb8r, ϕ Cb12r, ϕ Cb23r, ϕ Cp2, ϕ Cp18, ϕ Cr14, ϕ Cr-28柄细菌)。

(3) PPRI, PP7, 7s(假单胞菌)。

可能成员: 蛭弧菌噬菌体。

参 考 文 献

- [1] Bergey, S. 1948. Manual of Determinative Bacteriology, 6th ed. 1128-1144.
- [2] Wildy, P. 1971. Classification and Nomenclature of Viruses First report of the International Committee on Nomenclature of Viruses. Monogr. Virol. Vol 5, Karger, Basel.
- [3] Fenner, F. 1976. Intervirology 7:1-115.
- [4] Matthews, R.E.F. 1979. Intervirology 12:129-296.
- [5] Matthews, R.E.F. 1981. Intervirology. 16:53-60.
- [6] Matthews, R.E.F. 1982. Intervirology. 17:1-199.