

菌 綫 放

S. A. 瓦克斯曼 著

(1/6-37)

科 学 出 版 社

放 綫 · 菌

S. A. 瓦克斯曼 著

王 大 耜 譯

閻 遜 初 校

科 学 出 版 社

1959

S. A. WAKSMAN
THE ACTINOMYCETES
Chronica Botanica Company, 1950

內 容 簡 介

近年来由于抗菌素的緣故，放綫菌引起了普遍的注意。本书作者全面地論述了放綫菌的各方面。作者从放綫菌的名称、分类、形态和变异讲起，談到这类菌的代謝、拮抗作用和抗菌素的产生，更进一步論到它們的生态学和它們在自然界物质循环中的作用，以及它們引起的动植物病害。讀者可以从本书中得到有关放綫菌各方面的基础知識。书后还附有五百多篇参考文献目录，讀者可据此查得原始文献。本书可供高等学校生物系高年級同学和研究生、教师和从事与放綫菌有关的工作人員参考。

放 綫 菌

S. A. 瓦克斯曼 著
王 大 翔 譯
閻 遜 初 校

科学出版社出版 (北京朝陽門大街 117 号)
北京市书刊出版业营业許可証出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

1960 年 1 月 第 一 版	书号：2045 字数：207 000
1960 年 1 月 第一次印刷	开本：850×1168 1/32
(京) 0001—5,000	印张：6 1/2 插頁：27

定价：1.85 元

序 言

35 年前——1914 年春——著者,当时是 Rutgers 学院的一个四年級学生,在 New Jersey 农业站試驗地上挖了一畝土,研究不同深度土壤中的各种微生物羣的分布。按月重复这种操作,土壤試料拿到試驗室,并用一般的平板培养法检查。所用的培养基是一种相当简单的琼脂培养基。

在土壤有机体之中特別引起年青的研究者的注意的是放綫菌。虽然他也計算細菌和絲状真菌的数目,但他首先就被这羣常常被忽略的土壤栖居菌吸引住了。这羣菌常常叫作射綫状真菌,并且据說属于放綫菌属(*Actinomyces*)或鏈絲菌属(*Streptothrix*)。在 1915 年 12 月 28 日,他在美国細菌学会第十七屆年会上宣讀一篇論文,題目是“土壤中的細菌、放綫菌和真菌”。在这篇論文中,他对土壤微生物羣的知識做出第一次貢獻,他說道:

“放綫菌长得非常慢;它們由平板底层开始发育,并且对粗心的观察者來說,这些菌落看起来象細菌菌落,甚至培养 5—6 日后仍然如此;只有面粉状的或粗糙的表面才表現它們不是細菌。需要仔細观察才能知道那些白色、粉色或灰色菌落是不是細菌。不認識到这一点,即計数时未考虑真菌和放綫菌,可能已使許多細菌的計数混乱”。

自从这个在不同土壤深度和不同土壤类型对放綫菌的分布和数量的早期調查之后,著者和他的許多同事和学生都对研究放綫菌花費了許多時間,研究放綫菌的培养特征,確認典型种,研究它們的分类、生理性質和生化活性,在分解有机物以及在土壤、草炭和堆肥中分解动植物殘体的复杂有机物的重要性,并且最后研究它們产生抗菌性物质的能力。

因此著者从事于放綫菌的研究,事实上是他全部从事科学工

作的时间。在总结我們对于这群有兴趣而重要的微生物現有的知識时,著者试图搜集其他研究者的工作,而对 Rutgers 大学微生物学系試驗室和 New Jersey 农业試驗站的工作更多注意了一些。

著者愿意对他的許多同事的无限热誠和不断的关切与合作表示真誠的感謝,由于他們的帮助,才使得这本书能够出版。

著者也希望对陆軍病理研究所 M. L. LITTMAN 陆軍中校表示感謝,由于他为本书提供了各种照片;也对国立卫生研究所 E. W. EMMONS 博士校对第十一章和 Nebraska 大学 R. W. Goss 博士校对第十章表示感謝。

1949年12月20日于 New Brunswick, N. J.

目 录

序言	i
目录	iii
图版目录	v
附表目录	viii
引言	1
第一章 术语, 系统发育和分类学	3
放线菌属名的同义字(5) 放线菌的系统位置和分类(10) 放线菌的 鉴定(18)	
第二章 几种重要菌型的鉴定和描述	25
放线菌目的分类(25) 几种重要的放线菌的描述(37)	
第三章 形态与生活史	51
放线菌的染色(51) 一般形态(55) 放线菌孢子形成(61) 在固体和 液体培养基上的生长类型(65)	
第四章 变异和突变	76
变异的类型(76) 菌株的稳定性(85)	
第五章 放线菌的代谢——生长和营养; 气味和色素的产生	87
营养的要求(87) 好气放线菌的生长与细胞合成(91) 嫌气放线菌的 新陈代谢(99) 气味的产生(100) 色素的产生(102) 好热性放线 菌(106)	
第六章 酶和促进生长物质的产生	109
酶的产生(109) 维生素的产生(114) 氧化的机制(114)	
第七章 放线菌的拮抗性品质和抗菌素的产生	116
放线菌的拮抗作用(116) 放线菌抗菌素的产生(125)	
第八章 放线菌在自然界中的分布	143
放线菌在土壤中的分布(144) 放线菌在厩肥和堆肥中的分布(153) 放 线菌在水塘中的分布(155) 放线菌在尘埃中和植物暴露的表面上的分	

布(157) 放綫菌在食物上的分布(158) 放綫菌在动物体内的分布(158)	
第九章 植物和动物残骸的分解.....	160
純有机化合物的分解(160) 复杂植物物质的分解(162) 腐殖质的分解(163) 高温堆肥(164)	
第十章 作为植病病原的放綫菌.....	166
馬鈴薯疮痂病(166) 甜菜和飼料甜菜的疮痂病(176) 甘薯痘斑病或軟腐病(176) 为疮痂菌所感染的其他植物(178) 其他的植物放綫菌病(178) 防治方法(179)	
第十一章 作为人类和动物疾病病原的放綫菌.....	182
感染的病原学(182) 早期的研究(185) 最近的研究(189) 眞放綫菌病(189) 好气性放綫菌的感染(193) 放綫菌病的化学治疗(198)	
第十二章 摘要.....	200
放綫菌在自然过程中的作用(202) 作为病原的放綫菌(203) 放綫菌作为腐敗和敗坏的原因(203) 利用放綫菌生产酶制剂和維生素(204) 抗菌素的生产(204)	
附录 研究放綫菌用的培养基.....	206
参考文献.....	214
索引.....	237

图 版 目 录

- 图 1. FERDINAND COHN 的 *Streptothrix*。曾经发表过的(1875)第一张放线菌图片 x
- 图 2. 一种小单孢菌 (*Micromonospora*) 的第一张照片。这个菌是一株生长在高温堆肥中好热型菌, TSIKLINSKY 名为普通高温放线菌 (*Thermactinomyces vulgaris*) 9
- 图 3. 放线菌菌丝体的构造: (a) *S. albus* Gasperini; (b) *S. aurantiacus* Gasperini 12
- 图 4. 好气性放线菌在琼脂斜面上的典型生长物 19
- 图 5. a—d 链霉菌的气生菌丝体不同类型的分枝: 图 5a, 长而松的螺旋; 图 5b, 丛生孢子菌丝; 图 5c, 短而紧密的螺旋; 图 5d, 花蕾状结构的孢子菌丝 23—24
- 图 6. 星状诺卡氏菌 (*Nocardia asteroides*), 生长在马铃薯葡萄糖—牛肉膏琼脂上, 革兰氏染色, $\times 100$ 29
- 图 7. 星状诺卡氏菌, 生长在马铃薯葡萄糖—牛肉膏琼脂上, 底层菌落, 革兰氏染色, $\times 975$ 32
- 图 8. 小单孢菌不同菌株的分枝和孢子形成 33
- 图 9. 链霉菌直的气生菌丝的孢子形成 44
- 图 10. 委内瑞拉链霉菌 (*Streptomyces venezuelae*), 生长在马铃薯葡萄糖—牛肉膏琼脂, 革兰氏染色, $\times 975$ 49
- 图 11. 链霉菌, 生长在马铃薯葡萄糖—牛肉膏琼脂, 革兰氏染色, $\times 975$ 52
- 图 12. a—d. 生长在堆肥中的小单孢菌形成孢子的不同形式, 接触载片法标本 59—60
- 图 13. 灰色链霉菌的孢子形成和孢子萌发详图, 电子显微镜照相: 上左, 气生孢子菌丝, 显示孢子形成前的分隔; 上右, 孢子形成的更成熟阶段; 下左, 完全成熟的四个孢子的链; 中央, 孢子萌发形成一个芽管; 下右, 孢子萌发形成二个芽管 62

图 14. 鏈霉菌的气生菌絲体, 显示圈带或“仙环”	64
图 15. 放綫菌噬菌体的电子显微镜照片	71
图 16. 测量放綫菌噬菌体浓度的方法	72
图 17. 生长在酵母浸膏葡萄糖琼脂上灰色鏈霉菌的变种	77
图 18. 薰衣草鏈霉菌在通气的和靜止的培养中产生的代謝变化	94
图 19. 抗菌素鏈霉菌 (<i>S. antibioticus</i>) 在通气的和靜止的培育中产生的代謝变化	96
图 20. 温度对放綫菌生长和产生二氧化碳的影响	100
图 21. 放綫菌对半纖維素的分解, 以測量释放的 CO_2 表示	101
图 22. 用交叉划綫法測定放綫菌产生抗菌性物质的能力——上部两平板, 薰衣草放綫菌 3516; 中間两平板, 薰衣草放綫菌 3440; 下部两平板, 灰色鏈霉菌 3496——測定菌, 从上到下: (a) 右列, 蛙分枝杆菌, 鳥分枝杆菌, 結核分枝杆菌 607, 結核分枝杆菌 607R; (b) 左列, 蕈状芽孢杆菌, 枯草芽孢杆菌, 大腸杆菌 W., 大腸杆菌 R, 金黄色葡萄球菌。(R = 抗鏈霉素类型)	115
图 23a. 用結核分枝杆菌測定由放綫菌产生的抗菌性物质。上面的水平划綫是菌株 H37Rv; 下面的水平划綫是菌株 H37RvR (对 $>1,000$ 微克/毫升鏈霉素有抵抗力): 抑制鏈霉素敏感菌株但不抑制鏈霉素抵抗菌株	119
图 23b. 对鏈霉素敏感菌株或鏈霉素抵抗菌株都无抑制作用	120
图 24. 以琼脂划綫法測定一种抗菌素抗細菌或抗真菌效价的方法	122
图 25. 产鏈霉素的灰色鏈霉菌菌株, 显示营养和气生菌絲体	134
图 26. 由代謝液分离鏈霉素的方法	136
图 27. 鏈霉素氯化鈣复盐的結晶	137
图 28. 鏈霉菌在培养基中产生的代謝变化	139
图 29. 白色鏈霉菌的发育过程和培养物滤液 (白放綫菌素) 溶解細菌的活性	141
图 30. 土壤中鏈霉菌在合成培养基上的典型生长物	142
图 31. 放綫菌营养菌絲体的密度与平板計数之間的关系	146
图 32. 疮痂病鏈霉菌所产生的不同形式的疮痂	167
图 33. 土壤反应与馬鈴薯疮痂病的关系	174
图 34. 氫离子浓度对馬鈴薯疮痂病病菌生长的影响	177
图 35. 致病的嫌气放綫菌的营养菌絲体	184

图 36. 淋巴腺放綫菌病, 显示具有菌絲体的网和四周的生长着的边緣	186
图 37. 从一个支气管肺癌得到的放綫菌菌落的构造	191
图 38. 一个被感染的病人痰中的諾卡氏菌的外观	194
图 39. 第一次使用属名 <i>Actinomyces</i> (放綫菌)	213

附表目录

表 1	在 1894 年所認識到的各类放綫菌	11
表 2	諾卡氏菌属中各种間的培养,形态和染色特性的比較	34
表 3	寄生的和腐生的放綫菌的比較	40
表 4	不同的灰色鏈霉菌菌株及它們的变种和产生鏈霉素的数量和对 鏈霉素的敏感性	42
表 5	灰色鏈霉菌产鏈霉素和不产鏈霉素菌株的培养和生理特征	69
表 6	在靜置培养中噬菌体对各种放綫菌的生长,噬菌体繁殖和产生 鏈霉素的影响	73
表 7	在水悬液中的噬菌体对几种保藏温度的稳定性	74
表 8	薰衣草鏈霉菌的两个菌株和它們的变种产生鏈絲菌素的量	85
表 9	微生物对不同的氨基酸的分解	89
表 10	不同微生物在有葡萄糖时对甘氨酸的分解	89
表 11	天蓝色鏈霉菌对碳源和氮源的利用	92
表 12	薰衣草鏈霉菌在通气培养中的代謝变化和碳的利用效率	93
表 13	放綫菌在肉膏-蛋白胨-葡萄糖培养基上的酸的产生	95
表 14	薰衣草鏈霉菌在葡萄糖液体培养中酸的形成	96
表 15	反应对放綫菌分解富有蛋白質物质的影响	98
表 16	振荡培养的灰色鏈霉菌的生长速度和鏈霉素的产生	98
表 17	灰色鏈霉菌利用不同氮源的代謝变化	99
表 18	在 22% 的明胶溶液中放綫菌的蛋白分解力	110
表 19	在放綫菌之中溶解細菌性质的分配	111
表 20	在不同土壤中拮抗性放綫菌的分布	118
表 21	拮抗性放綫菌在自然界中的分布	121
表 22	放綫菌抗菌素的分类	127
表 23	不同放綫菌所产生的抗菌素对它們的抑制作用	129
表 24	放綫菌拮抗性的分配	130
表 25	不同放綫菌对有毒的人型結核杆菌生长的抑制力	130

表 26	在沉沒培养条件下灰色鏈霉菌的生长和化学变化	132
表 27	灰色鏈霉菌培养中氮的分配	132
表 28	鏈霉素和灰霉素的抗菌譜	133
表 29	鏈霉素, 鏈絲菌素与抗菌素 136 号的抗菌譜	140
表 30	土壤中細菌和放綫菌的数量	148
表 31	各种土壤中放綫菌的分布	149
表 32	Bikini 和 Rongelap 島上不同土壤中微生物的分布	150
表 33	1% 干燥的血对土壤微生物的影响	151
表 34	在酸性土壤中添加 CaCO_3 对放綫菌数目的影响	152
表 35	土壤中和堆肥中典型放綫菌一覽表	154
表 36	在厩肥堆肥中温度对微生物发育的影响	155
表 37	Florida 未排水的泥炭田中微生物的数量	157
表 38	放綫菌对木糖胶的分解	161
表 39	不同微生物对麦秸的分解	163
表 40	微生物对管茅与芦葦草炭的分解	163
表 41	高温菌的純培养与高温混菌对厩肥的分解	164
表 42	某些形成疮痂的放綫菌的一些性質	170
表 43	土壤微生物竞争作用对疮痂病发病之影响	180
表 44	两类普通的致病放綫菌的形态和生理性質的比較	183

引 言

一般所謂放綫菌 (*Actinomycetes*) 是指一羣分枝的单細胞有机体而言。它們或者用直接分裂法繁殖或者借助于特殊的分生孢子来繁殖。通常它們形成菌絲体，菌絲体可由一种菌絲——营养的或基質的菌絲或由两种菌絲——营养的和气生的菌絲組成。放綫菌一方面与真正的真菌或綫霉亞綱 (*Hyphomycetes*) 有联系，因而常常把它們与真菌划分在一起；另一方面又与真正的細菌或裂殖菌綱 (*Schizomycetes*) 有联系，因而为了便于特征的描写与鑑定，通常又把它們与細菌归併在一起。在一个早期的定义中^[321] 把放綫菌描写为“单細胞的微生物，直径1微米，絲状，单軸分枝，很少是二歧分枝的，产生放射綫状結構的菌落。用凝聚分裂法或形成分生孢子繁殖；两种孢子都能在普通培养基上形成絲状菌絲体，永远不成长为桿状的营养形态。”

常常把放綫菌当作是在絲状真菌和細菌之間的一羣独立的有机体。甚至曾經有人提出，不仅把放綫菌当作是真菌和細菌之間的一个环节，而且是最初的原始型，細菌和真菌等有机体是由这种原始型衍生的。現已知道有些放綫菌在細菌之中有相似的个体，而另外的放綫菌則在真菌中有相似的类型。然而，事实上放綫菌菌絲体和孢子的直径与細菌的相近，这就使人又觉得把放綫菌与細菌划分在一起是得当的。因此，建立了一个单独的目，*Actinomycetales* 与 *Eubacteriales* 或真細菌迥然不同。

放綫菌普遍地存在于自然界中。它們大量地存在于土壤中、淡水中、湖底和河底中、尘土中、植物殘骸上、食物上、厩肥中和堆肥中。它們能引起各种重要的动植物病害，有时也使某些种食物变坏，特别是因为它们放出特殊的霉腐气味而使食物变坏。

虽然有广泛的文献論到放綫菌，但是它們的性質和生理的許

多方面,甚至它們在各种自然过程中的作用,仍旧了解得很少。这是有一定原因的,主要是因为放綫菌的形态,生活史和分类位置混乱,同时,虽然完全没有根据,而常常以为放綫菌是难以培养和鑑定的,并且对于它們的生化活性也知道得太少。

許多研究者在放綫菌的性質和活性方面提供了許多有价值的資料。因此,这才有可能認識到一个明确的体系,以便描写这些有机体的特征并且對它們进行分类。同时也积累了一些关于它們的生理和它們在自然过程中的重要性的資料。这些有机体的一个特殊的性質,即产生各种抗菌素的能力,已經在許多研究所的和工厂的試驗室中当作是一种广泛的研究对象。結果分离到一些物質,并且已經应用这些物質与一些人类的和动物的細菌传染病斗争。

就这样逐漸認識到放綫菌是一大羣各不相同的微生物,包括几个属和許多种。这些有机体的生理和它們在自然过程中的作用变化很大。它們和細菌、真菌一起构成自然界的生命循环,結果由动植物殘骸中,流水般地不断释放出活植物可用的元素,最显著的是碳和氮。

第一章 術語,系統發育和分類學

由於放綫菌的系統位置和它們與細菌及真菌兩方面的關係,而使得它們在分類學上的位置十分混亂。又因為在不同的國家中,甚至常常在同一國家中,採用不同的術語來命名這羣微生物中的屬和種,而使得這種混亂情況更為複雜。

這種混亂是有其原因的,今將最重要的原因簡述於下:

1. 1875 年, FERDINAND COHN^[72] 把 R. FOERSTER 在淚管凝塊中發現的一株絲狀微生物命名為鏈絲菌 (*Streptothrix*) Foersteri。COHN 強調這種微生物一方面與有假分枝的絨毛菌屬 (*Leptothrix*) 相似,另一方面又與有真分枝的真菌相似。COHN 拍照的象片上的微生物(圖 1)無疑是一株真正的放綫菌。不久以後, BOLLINGER^[42] 在 1877 年發現一株牛的傳染病菌, HART^[166] 名之為牛型放綫菌 (*Actinomyces bovis*), 因為菌塊四周排列著放射狀細絲, 而使人想到“放綫菌” (*Actinomyces*) 或“放射狀真菌”(ray fungi) 的名稱。這兩個屬名都未普遍採用,多半是因為第一個名稱 (*Streptothrix*) 已用於另一種微生物,第二個名稱 (*Actinomyces*), 又由於它主要是根據病原學,而不是根據形態學和培養特性,而遭到很多批評,況且也沒獲得純培養。

2. 在有關放綫菌的知識領域中,我們有這兩個基本的貢獻之後,許多學者,包括醫學工作者、植病學家、植物學家和細菌學家都從事於研究這類微生物。結果常常造成非常混亂的各種重複的描述,因為不同的工作者在不同的方面對這類微生物的形態學、生理學或病原學發生興趣。

3. 不久,在這兩個名稱之外,又提出許多屬名,但是未充分考慮這類微生物本身的形態學和生理學的基本情況。數目日漸增加的屬名,又因大量的種的描述而更加複雜。這些種的描述,或者是

根据分离到这些微生物的自然基質,或者是根据一种生理性質,例如在一种复杂的有机培养基上产生的气味或色素。

4. 現在已經証实,我們在本书所討論的并不是只包括几个种,并且非常特殊而局限的一羣微生物,而是一大羣复杂的有机体,包括数以千計的种,存在于多种自然基質上,并且参与許多自然过程。因此,一般都感觉到更广泛地研究这些微生物,并且把这类菌分为几个属是正确的。但是,一个主要的困难是了解非常浩瀚的文献的問題。

直到最近,我們对放綫菌的形态和生理了解得太少,还不能認識不同种类放綫菌之間的基本区别,以确定特殊的类型。大部分单个种的描述,大都根据在成分非常复杂的培养基上生长的培养特征写成的。这种微生物在菌絲体内所产生的色素和分泌到培养基中的色素被認為是最重要的特征。另外的一些鑑別特征是能否在某些培养基上生长,液化明胶,消化牛乳、蛋白和产生气味。而对这些特征在某些不同的培养条件下,如培养基的成分、氧气的供給、培育温度等能发生很大的变化的事实却認識不足。一株菌在人工培养基上生长一些时候以后,可能发生各种的培养变化的事实也沒有被考虑到。而对于一株菌生活史的某些方面則完全不了解,例如,溶解現象和变异与突变的問題,而这些問題在这类有机体之中是非常普通的。

面临这些缺点,确定典型菌株的困难是可以理解的。在大多数的情况下,給任何一个新分离到的菌株一个新名字,要比用以前所确定的种去鑑定它要容易得多。因为通常不是与典型菌株对比,而常常是与很不完全的描述对比,結果造成混乱是不足为奇的。年复一年逐渐地积累了許多新的名称,結果使得要了解新命名的菌株与老的或者以前描述过的类型之間有什么关系发生了困难。

然而,虽有这些限制,漸漸积累了关于在合成培养基上培养放綫菌的适当方法的資料。逐漸地确定了不同种类所独有的形态学。这就有助于認識这类菌的真正的分类位置,把几个显然有别

而易于認識的类型区分开,这些类型就可能提升为属。

在此不打算对放綫菌的早期文献作詳細的綜述。可以在 LIESKE^[260], ORSKOV^[328], DUCHÉ^[98], KRISS^[242] 和 KRASSILNIKOV^[234, 236] 的专論中以及在許多較早的^[310] 和最近的論文^[17-20, 105-108, 111-113, 185-192] 中找到这一类的綜述。在此只簡要的总结一些显著的事实, 以达到我們关于放綫菌的术语和分类学的現今的知識。在这本专論的其他部分可以找到較詳細的資料論到放綫菌的性質、分布和某些特殊的羣的重要性, 特别是使动植物致病的、有拮抗作用的和好热的类型的重要性。

現在必須談一談認識单个种的問題。有一个时期相信在自然界中只有很少的几种放綫菌。这种信念是根据观察这些有机体在复杂的有机培养基上的生长物, 或是根据这类菌在分离到它們的自然基質上所呈現的外貌而来的。認為白色的气生菌絲体表示一种白色 (albus) 型; 产生黑色或棕色色素的, 使人認為是产色 (chromogenus) 型; 产生一种特征性霉腐气味的, 就成了产味 (odorifer) 型; 由一个放綫菌病的病变中分离到的培养物就叫作牛 (bovis) 型; 而由患疮痂病的馬鈴薯上分离到的則認為是疮痂病 (scabies) 型。使用鑑別培养基, 尤其是使用合成的鑑別培养基, 揭露了放綫菌的很大的变异性。因此常常根据在各种培养基上的較次要的培养特性, 而使名称和描述增多。所以, 我們有仿照着全部虹的顏色的各种名称, 如“白色”、“宝石紅色”、“玫瑰紅色”、“黃色”、“青色”、“綠色”、“淡紫色”、“紫色”、“蓝色”、“黑色”以及許多这些名称的同义字。

幸而現在积累了足够的放綫菌形态的資料, 証明把这一大羣非常复杂的微生物分为几个属是正确的; 培养的, 生理的, 常常还有生态的特征可以用来把它們区分为种。

放綫菌属名的同义字 差不多沒有必要調查整羣放綫菌或个别某些类型放綫菌曾經有过的全部属名和种名。在某些情况下, 也将这些名称用于真正的真菌或真正的細菌; 在另一些情况下, 这些名称只是同义字而已。下面列出这羣微生物的一些比較常見而