

中国科学院北京微生物研究室編輯

应用微生物学参考資料

(第三集)

~~2940900~~

科学出版社

中国科学院北京微生物研究室編輯

应用微生物学参考資料

(第三集)

科学出版社

1958

目 录

無孢子酵母分类上的几个問題.....	方心芳(1)
霉菌的淀粉酶.....	張树政(16)
關於糖化發酵的酶化学研究.....	富金原孝(36)
用液体曲制造酒精的概要.....	富金原孝(51)
淀粉酶的作用机制.....	北原覺雄(65)
日本液体曲研究座谈会記錄.....	饭田研究室(71)
關於細菌的分类.....	С. Виноградский(80)
由金属离子及螯环合剂所促成的“藻李茲剛环”的細菌在琼膠上的生長环及抑制环.....	R. E. Feeney L. M. Petersen H. Sahinkaya(84)
日本工業標準中的霉腐菌抵抗性試驗方法.....	饭塚 (92)
發酵技术的展望.....	务台藏人(105)
醋酸菌生理的研究.....	З. Г. Рауумовская М. С. Лойцянская(110)
苏联工業微生物学历史資料:	
葡萄酒釀造工業內的微生物学.....	И. Л. Работникова(123)
面包制造工業內的微生物学.....	И. Л. Работникова(133)
啤酒釀造工業內的微生物学.....	И. Л. Работникова(139)
最近外國文献中放線菌类(Actinomycetes)的新科、新屬和新种.....	閻遜初(144)

無孢子酵母分类上的几个問題

方心芳

- | | |
|-------------|---------|
| 一、前言 | 六、醣与分类 |
| 二、試探接合枝的問題 | 七、色素 |
| 三、增殖方法及細胞形狀 | 八、生理特性 |
| 四、假菌絲及真菌絲 | 九、生态与分类 |
| 五、分生子 | 十、結論 |

一、前言

不生孢子的酵母是相当大的一羣微生物，在自然界內分佈極廣。它們的一部分是致病菌類，另一部分是微生物工業的主要菌類，食品的變質不少是由無孢子酵母引起，所以很早以來就有不少人研究這類微生物的形態生理及其引起的現象。可是一方面研究者多從實用出發少作生物學的研究，另一方面這些菌類形態簡單而又無分类上重要的有性作用，所以這一部分酵母的分类學進展很慢，直到最近各國學者大體上才有一個籠統的共同意見，雖然其中還有許多問題須要討論解決。

這是前一篇文章（方心芳 1957）^[2]的繼續，我寫這篇文章的目的是向大家介紹各國學者對無孢子酵母分类的意見，有時加以個人的見解，是否有當，還請大家指正。

二、試探接合枝的問題

Chaborski (1919)^[12]曾研究一種酵母，在生孢子培養基上生出細長的細胞，像 *Torulaspora* (孢球酵母屬)之試探接合枝一樣，但是母細胞不能形成孢子。Chaborski 認為這現象特別重要，就創造一個新屬 *Asporomyces* (無孢酵母屬)，該菌即名 *A. asporus*。Ciferri 及 Redaelli (1929)^[15]雖認為這個酵母的特徵還有問題，但仍把它列入他們 *Torulopsidées* 亞科中。Lodder (1934)^[47]沒有加以研究就承認了這個屬。Mrak 等 (1940)^[58]研究有關葡萄酵母時，見到一個酵母也生試探枝而不形成孢子，但發酵性能異於 Chaborski 菌，故命名 *Aspor. uvae*，從此這個無孢酵母屬有了兩個種。可是 T. Hof 告訴 Mrak 說他的酵母很像 *Torulopsis pulcherrima*，後者也生試探接合枝。Porchet (1938)^[62]曾詳細的研究過 *T. pulcherrima*，在某些情況下它的圓或橢圓細胞是能生出細長的細胞，类似試探接合枝。Mrak, Phaff 及 Smith (1942)^[54]為此廣泛的研究了各種酵母在各種培地上的形態變化。他們見到在胡蘿卜、Gorodkowa 琼脂等上有八種 *Torulopsis*，其中包括 *T. pulcherrima*, *T. utilis*, *T. rosea* 等，一種 *Candida*, *C. tropicalis*, 都生試探枝類似的細胞，生孢子酵母中生試探枝而不生或難生孢子的也有，如 *Zygosacch. priorianus* 在 Gorodkowa 琼脂上，*Zygos. mandshuricus* 在蘿卜上，*Deb. guilliermondi* 在蘿卜及馬鈴薯上，其他酵

母屬，如畢氏酵母屬，施氏酵母屬等在馬鈴薯上等是。因此 Mrak 等主張把他們的酵母併入 *T. pulcherrima*，並取消 *Asporomyces* 屬，且改 Lodder 1934 年的 *Torulopsidoideae* 亞科統領六個屬。Lodder 及 van Rij (1952)^[48]同意 Mrak 等的意見。

三、增殖方法及細胞形狀

各酵母分类学家都重視增殖方法，但也有程度上的差異。

酵母增殖法概分三类：芽殖、裂殖及芽殖裂殖的中間型。芽殖的酵母比較多，但以芽殖方向的不同又可分为几类。有些酵母是兩端芽殖的。因为兩端芽殖就把細胞形狀拉成檸檬形。这个特征几乎为所有的分类学家所重視，成为一羣酵母分类的界說。这羣酵母改变过几个名称，現在大家同意叫做克氏酵母屬 (*Kloeckera* = *Klöckeria* = *Pseudosaccharomyces*)。克氏酵母屬的生理也与众不同，它是唯一的在無生長素时不能同化銨鹽及硝酸鹽而生長時必須氨基酸存在的酵母 (Lodder 1934)。除不生孢子外，克氏酵母与 *Hanseniaspora* 屬的特征都相似，所以克氏酵母是 *Hanseniaspora* 的不完全型似無問題，若把克氏酵母屬菌併入 *Hanseniaspora*，而取消克氏酵母屬，最为合理。

另外一羣酵母向三个方向芽殖，这样就把細胞扯成三角形狀。可是这羣酵母在麦芽汁內培养 24 小时的嫩細胞多为椭圆形，三角形的不多，老培养中及在麦芽汁琼脂上出現多数的三角細胞。Schachner (1929)^[65]从慕尼黑啤酒中分离出这羣酵母，特为它創一新屬 (*Trigonopsis* 三角酵母屬)。Skinner 等 (1947)^[72]，Lodder 及 van Rij，Красильников^[40]等都承認这个屬，但真菌学家 Moreau^[62] 的著作未加录載，概因他忽視酵母分类，沒有詳加研究的原故。Nadson (1937)^[55]認為三角形酵母是酵母屬菌的突变型之一，不是一个新屬。我們覺得 Nadson 的工作指出了三角酵母的亲緣关系，不过仍以維持这个屬的存在为妥。

大部分的酵母是多边芽殖的。卵形及長形細胞多於兩端發芽生出新細胞，新細胞或与母細胞成一直線，或偏左右；也有於長細胞中腰垂直芽殖子細胞的，这比較少。圓形細胞可於任何方向芽生子細胞。一般說来这些發芽情況在分类上价值不大。長細胞兩边对称芽生一对子細胞，使母子細胞排列成飞机形狀，有人重視这种特征，为此創立 *Nectromyces* 屬，別节有詳細評論，於此不贅。

無孢子酵母类中裂殖的菌类不多，Vorderman (1893) 曾从爪哇糖蜜中分离出一种裂殖的酵母，不产生孢子，Beijerinck (1897) 特名为 *Schizosaccharomyces asporus*，Wiemer (1906) 改称为 *Schizosaccharomyces vordermani*，Dekker (1931)^[11] 認为是 *Schizosaccharomyces pombe* 的不完全型，Красильников (1954) 录 *Schizotorula aspora* Vorderman，未附文献，想就是 Vorderman 分离的酵母了。*Schizotorula* 屬由 Ciferri (1930)^[13] 創立，但各酵母学家未予承認，Красильников 不但承認了这个屬而且又命名了一个新种 (*Schizot. Asporogena*)。我們以為能够知道完全型的無孢子酵母最好回归完全型的种屬中，不必多立种屬，因此贊成 Dekker 等的主張，不承認 *Schizotorula* 屬的存在。

有一种生真菌絲及裂生子的菌，因常在微生物工業內遇見它，並且它的培养特征有些像酵母，所以研究酵母的人多涉及到它，名字不一，普通叫 *Oospora lactis* (= *Oidium lactis* = *Geotrichum candida*)。因为此菌生真菌絲，所以荷蘭派的酵母分类学家都不把它

列入酵母中，可是 Guilliermond (1928)^[29], Skinner 等 (1947), Красильников (1954) 等都把此菌录入他們寫的酵母書中。因为这种菌与微生物工業太接近，且研究它的方法与酵母者同，附录於酵母类中有它实际的需要。

Schizoblastosporion 是 Ciferri 1930 創立的屬，顧名思义就可知道它是芽殖及裂殖的居間类型。母細胞先生芽，基部寬大，芽長大后於基部生一橫膜把母子細胞分开，所以它是具有与生孢子酵母中 *Saccharomyces* 屬类似的增殖法。但是 Mrak 及 McClung (1940)^[53]說这种酵母在麦芽汁琼脂上長久培养，裂殖的特征就会消失。Langeron 及 Guerra (1938)^[45]不承認这个屬，Lodder 及 van Rij (1952) 研究了原始种，認為与 *Candida krusei* 相似，所以把此屬取消，該菌归於 *C. krusei*。不过 Lodder (1934) 是承認这个屬的，翌年 Dodge^[22]並加入了几个新种，近来其他的学者如 Skinner 等 (1947), Красильников (1954) 等都接受了这个屬。我們認為自古以来酵母分类学家都重視芽殖与裂殖的特征，这是正确的。芽殖与裂殖的居間类型指出芽殖酵母与裂殖酵母的亲緣关系，也有它的重要性。这屬菌易失去其裂殖特征，更指出裂殖型酵母演化为芽殖型酵母的事实，在自然分类系統上有它很大的价值。况且它与来自芽殖型酵母的 *Candida* 屬菌有本質上的区别，不应把 *Schizoblastosporion* 併入 *Candida* 內，以仍保留这个屬为妥。

另外有一羣致病性酵母，Sabouraud (1904)^[64] 命名为 *Pityrosporum*(瓶形酵母屬)，它也是芽生新細胞，基部寬大，后生橫膜，分开母子細胞，細胞的形狀为橢圓及瓶形，麦芽汁培养基上生長很慢，据 Benham (1939, 1941, 1945, 1947) 試驗，加油脂於培养基内，可使之茂盛繁殖。Lodder (1934), Lodder 及 van Rij (1952), Skinner (1947) 等都接受这个屬，但是 Vuillemin (1931)^[75], Guilliermond (1928), Buchwald (1939)^[10], Красильников (1954) 等未予承認。我們認為这个屬的形态生理都有特別之处，應該独立为屬。

产生假菌絲的酵母的分类，Langeron 及 Talice (1932)^[44]很正确的把能裂殖的一些菌归为一羣，与其他只会芽殖的酵母分开。这一羣像生孢子酵母中之 *Endomyces*：既生芽子又形成裂生子的菌，Langeron 等称为 *Geotrichoides*, Lodder (1934) 从之，Moses 及 Vianna (1913) 叫 *Proteomyces*, Strutz (1931) 叫 *Oosporidium*，但 Diddens 及 Lodder (1942) 称为 *Trichosporon*，因为这个屬名最早出現 (Behrend 1890)。

酵母的細胞形狀除上述的最普通的圓形及橢圓形以及不常見的檸檬形、三角形、瓶形等外，还有几种形狀須要提出。有些生假菌絲的酵母形成落滴狀的芽子，这些細胞能銜接成鏈，Langeron 及 Talice (1932) 把 Ota (1924)^[60]称为 *Blastodendrion* 加以改变接受容納了那些菌类並鑑定了一些新种。Lodder (1934) 对 Langeron 1932 年生假菌絲酵母分类的各屬大加淘汰，但保留了他改变了的 *Blastodendrion* 屬。1938 年 Langeron 等否定了此屬，Diddens 及 Lodder (1942), Lodder 及 van Rij, Красильников 从之。

Lagerheim (1892)^[42] 曾研究一种菌，难生菌絲，發芽增殖，細胞为橢形及鎌刀形，特為創立一个新屬，命名該菌为 *Selenotila nivalis* Lagerh.. Красильников (1954) 把此菌列入無孢子酵母类中，并另鑑定一新种(*S. intestinalis*)。依其圖形觀之，此菌确实別致。細胞为新月形，可排列成鏈，於端極或月背处發芽增殖。

四、假菌絲及真菌絲

假菌絲在無孢子酵母分类上的价值很大，因为一部分無孢子酵母細胞形狀及發芽情況無大差別，只好依細胞鏈区分它們了。Will (1916)^[1]依假菌絲的有無分 Torula 为二羣：第一羣(Eutorula 及 Torula)無假菌絲；第二羣(Mycotorula)有假菌絲。Ota (1924)也用同一的方法区分了致病性酵母。他把無假菌絲的芽殖酵母归於 *Cryptococcus* Kutzin (1845)，生假菌絲的酵母称 *Myceloblaston*，此屬下有三个亞屬：形成芽树(Arbuscules de blastospores)的为 *Blastodendron*，生芽子(Blastospore)及假菌絲的为 *Mycelorrhizode*，生菌絲的为 *Monilia*。这个以假菌絲为分类的原則基本上为無孢子酵母分类学家所接受。但是芽树、假菌絲及真菌絲的区别須弄清楚，否則各屬的界說难以明确。

酵母菌体的發展，由簡單到复杂，是漸进的，連續的，中間沒有十分明显的質变。有的酵母增殖以后，母子細胞即行分离，总是保持着單細胞或帶芽子的母細胞。有的酵母細胞圓形或橢圓形，母子細胞之間不易脫落，可以形成許多細胞連在一起像仙人掌似的芽树。有的酵母細胞長形，母子細胞結成長鏈，像藕节似的，明显的看出由發芽生的長細胞所接成，连接处較为狭窄，長細胞鏈常分枝，这就叫假菌絲。真菌絲是長索狀有时分枝的無橫隔膜的菌体，或为生橫隔膜有时分枝的絲条。由此可知假菌絲的頂端細胞是發芽生出逐漸長大的，真菌絲的頂端細胞是由一長細胞中間生橫膜隔成的，因此，一般假菌絲的頂端幼細胞短於其下的老細胞，真菌絲的頂端細胞長於其下的老細胞。严格的說，假菌絲(Lodder 1934)还可分为二类，一类是原始型的假菌絲，它是由芽生大小近似的長細胞接成的鏈，分枝或不分枝，所以它是近於芽树的一种組織。另一类是發達的假菌絲，它有 Langeron 及 Talice (1932) 所謂的芽子組織(Appareil sporifère)。形成假菌絲的長細胞叫假菌絲細胞，在假菌絲細胞端际生成的圓形或卵形細胞叫芽子(Blastospore)，在假菌絲細胞中間芽生的細胞叫 Blastoconidium。芽子組織就是芽子排列，Langeron 及 Talice (1932) 認为芽子排列方式有四种，并且確認每种排列方式就是一个屬的重要特征。第一种方式为芽子正常單次輪生，於假菌絲細胞端际堆成圓球，这是 *Mycotorula* 屬的特征；第二种方式为芽子正常复次开展輪生，集於假菌絲細胞端际，这是 *Mycotoruloides* 屬的特征；第三种方式是於假菌絲細胞端际不正常的輪生芽子成鏈，这是 *Candida* 屬的特征；第四种方式是假菌絲分枝極多，芽子鏈極短，原始的輪生型，有时只有相对的兩個芽子排列於假菌絲細胞端际，这是 *Mycocandida* 屬的特征。因种型的不同，芽子組織相異是事实，所以在一定的範圍內芽子組織在分类上有它一定的价值。但是一種菌可能生一种以上的芽子組織，有些芽子組織的界限也不容易划清，因此 Langeron 及 Guerra (1938) 放棄了由芽子組織不同而分屬的主張。Lodder (1934) 曾依 Langeron 及 Talice 意見区分 Torulopsidaceae 科为兩個亞科：無假菌絲或仅有原始型假菌絲的酵母叫 Torulopsideo，有假菌絲及芽子組織的酵母叫 Mycotorulide。但是最近她 (Lodder 及 van Rij) 也取消了这个意見。一般人所說的假菌絲並不計較芽子組織的有無。

Ciferri 及 Radaelli (1925)^[14]也曾將 Torulopsidaceae 科，依有無假菌絲分为兩個亞科：Cryptococceae (無菌絲) 及 Mycotoruleae (原始型菌絲)。以后各国学者多加採納，虽然在名詞上有所不同，例如前面提到的 Langeron 及 Talice (1932)，Lodder (1934)，

以及 Buchwald (1939), Diddens 及 Lodder (1942), Skinner 等 (1947), Bessey (1950), Красильников (1954) 是。可是 Lodder 及 van Rij (1952) 詳細研究了 *Torulopsis*, *Mycoderma* 及 *Candida* 三屬的菌類, *Mycoderma* 均生或多或少的假菌絲, 因此取消該屬, 將其屬員併入 *Candida* 屬內, 由此可知她們對假菌絲的重視在釀膜之上。並且她們把一些有名的 *Torulopsis* 以同一的理由移入 *Candida* 屬內了, 例如 *T. utilis* 改為 *C. utilis*。不過她們 (1952) 也認為 *Torulopsis* 及 *Candida* 的分野不太明顯, 只是兩屬的典型菌有明顯的區別而已, 所以她們取消了生假菌絲的 Mycotoruleae 亞科, 把生假菌絲的 *Candida*, *Brettonomyces* 屬與不生假菌絲的 *Torulopsis* 等屬同歸於 Cryptococcoideae 亞科了。這樣指出假菌絲在無孢子酵母分类上由亞科之間降為屬間的根據了。Ciferri 及 Redaelli (1929) 曾將 *Sporobolomyces* 以假菌絲的有無分為兩個亞屬(無假菌絲的叫 *Sporobolomyces* 亞屬, 有假菌絲的叫 *Blastoderma* 亞屬), 但 Lodder 及 van Rij 未予承認, 她們把假菌絲的有無, 在 *Sporobolomyces* 屬內只當作種與種區別的依據。

至於真菌絲, 一般的說, 霉菌才能形成, 酵母是不生真菌絲的菌類。不過有几屬經常生真菌絲的菌既生酵母型細胞, 又常與酵母共同生活於自然界中, 所以常為酵母學家所研究, 且常出現於酵母分类書中。比方 Guilliermond (1928) 曾錄 *Monilia* 及 *Geotrichum* 兩屬, Skinner 等 (1947) 也把 *Geotrichum* 屬放入酵母分类中。還有一些菌經常生酵母型細胞及假菌絲, 但有時也形成真菌絲, 這明確的指出這些菌是酵母及霉菌演化的中間型。Lodder 及 van Rij (1952) 很正確的把後一類菌列入酵母類, 但是她們不錄經常生菌絲的屬類, 似乎有些割斷了親緣關係, 例如把 Sporobolomycetaceae 科的五個屬, 硬分為酵母與霉菌兩類, 她們只錄不生真菌絲的 *Sporobolomyces* 及 *Bullera* 兩屬是。

酵母形成假菌絲受環境的影響很大, 有人曾作綜合性報導 (Scherr 及 Weaver 1953)^[67], 低於適溫的溫度, 还原力弱的物質如淀粉, 陳老的培养, 以及有些化學藥品如樟腦、引起腫瘤物質等等能使酵母向菌絲型方面發展。現在鑑定酵母多用玉米粉瓈脂及馬鈴薯浸汁瓈脂是合理的。但由不少人經驗, 似乎酵母在培养基表面沒有在培养基內生成假菌絲多 (Skinner 等 1947), Wickerham (1951)^[79] 的蓋片下培养法確實形成假菌絲較好, 可是這與不少人試驗出的結論相違背: 还原力強的培养基內不易形成菌絲 (Nickerson, 1950, 1951, 等等)^[56, 57]。由此可知菌絲的形成需要一定範圍的 pH 值, 在鑑定酵母時不得不加注意。

菌絲的形成是細胞的增殖小於細胞增大的原因 (Scherr 1952)^[66], 促進細胞增殖的物質及促進細胞增大的物質對菌絲的形成有關係。隱化 (inactivation)-SH 基的物質能促進酵母形成菌絲是許多人承認的 (Bernheim 1942^[83], Nickerson 及 van Rij 1949^[58])。不管假菌絲的形成原因是什麼, 酵母在自然界內的演化, 酵母型→菌絲型, 是可以確認的, Naidson (1937) 實驗的總結, 酵母圓細胞→長細胞→假菌絲→真菌絲是對的, 但在酵母自然演化時反方向的進行可能更為重要些, 因此由霉菌演化為酵母。由是言之, 假菌絲作為酵母分类的重要根據是正確的。

五、分 生 子

Ciferri 及 Redaelli (1929) 曾以有無分生子 (Conidia) 分無孢子酵母為二科: 生分生

子者称 *Nectaromycetaceae*, 無分生子者叫 *Torulopsidaceae*。前科有二屬, 为 *Nectaromyces* 及 *Sporobolomyces*。

Reukauf, Schuster 及 Ulenta 先后曾研究花蜜中的酵母, 但都未定名, 后 Grüss (1917—1918)^[22]又加分离研究, 定名为 *Anthomyces reukaufii*, H. Sydow 及 P. Sydow (1918)知前人已将此属名给与 *Uredinales* 的一属, 故改名为 *Nectaromyces reukaufii*。以后 Grüss (1925, 1926) 又詳細的研究此菌, 認为此菌最重要的特征是生三叉形菌体 (tridental form, 也叫 tetrad form, cross form, aeroplane form)。最近 Красильников (1954) 仍主張叫这类酵母为 *Anthomyces*, 重要特征是在花蜜的培养基中形成十字型細胞組合。但是 Diddens 及 Lodder (1942) 認为前人所說的分生子就是一般的芽子 (Blastospores), 十字型組合的特征不重要, 因此取消了这个属, 而改称該菌为 *Candida reukaufii*。Lodder R van Rij 因之。我們認為这类酵母在某种情况下能生特别的形态, 足証它已同化了环境, 起了質变, 理应允許这个属的存在。但是它的芽細胞不必称为分生子, *Nectaromycetaceae* 科可以不要, 把此类酵母仍称 *Nectaromyces*, 收於生菌絲的酵母类羣中。

Kluyver 及 van Niel (1924)^[23]研究几株紅酵母, 見它們能生一种类似分生子的孢子, 並且能將这些孢子擲出菌落之外, 若伏置培养, 使菌落表面向下, 該菌擲下的孢子落於菌落对面, 恰成菌落的影象, 为此 Kluyver 等特創一新属, 擲孢酵母属 (*Sporobolomyces*)。此后, Derx 曾繼續研究生擲孢子的菌 (1930, 1948)^[24, 25], 並創三个新属 (*Bullera*, *Tilletiopsis* 及 *Itersonilia*), Bessey (1950) 說 Nyland (1949) 定名的 *Sporodiobolus* 属也有同类特征, 統屬擲孢酵母科 (*Sporobolomycetaceae*)。这科的特征是生擲孢子 (Ballistospores), 反复生孢子 (Repetilion) 等。

这一类菌不生子囊孢子, 並且子囊菌及藻菌都不生擲孢子, 所以可以断定它們与子囊菌及藻菌無亲緣关系, 但是它們究竟是担子菌类或不完全菌类却爭論了三十多年未能解决。原因是一派学者注意形态而另一派細胞学者却注意性行为。擲孢酵母为單核菌类, 生孢子之前無接合作用, 所以 Guilliermond (1927), Buller, Lohwag (1926), Stempell (1935) 等認為擲孢子是分生子的一种, 这些菌应归不完全菌类。可是 Kluyver 及 van Niel (1914, 1927), 認为以擲孢子的形成及擲出的情况說只有担子菌的某些属 (如 *Tilletia* 等) 的孢子类似。Buller 及 Buller 与 Vanterpool (1925, 1933) 更进一步認為所有为分泌液滴机械作用擲出的孢子都是担孢子, 换言之产生这类孢子的菌都是担子菌。近來許多菌学家, 如 Skinner 等 (1947), Derx (1948), Bessey (1950), Lodder 及 van Rij (1952) 等等都贊成这个意見。Bessey 且进一步說这一科的菌类可能是担子菌中 *Teliostroporeae* 或 *Heterosporeae* 亞綱的微縮型 (Reduced forms), Lodder 及 van Rij 說可能屬於 *Ustilaginales* 目, 而小林 (1954)^[26] 則認為 *Tilletiopsis* 与 *Tilletiaceae* 有关, 但其他各属的近亲都是 *Tremellineae*。

六、醣与分类

有机物液体表面生醣的現象是很容易使人注意的, 所以人們很早就認識醣, 如广韻及集韻都很正确的說醋及酒上生的白花叫醣。可是醣是什么东西直到 1822 年 Personn 才用显微鏡觀察醣的組成, 認出醣是由一些單細胞生物組成的, 为菌类之一, 故名为 *Myc-*

derma (产皮膜的菌)。Desmazières (1826, 1827)更深入的观察了产醭菌类, 他見到了芽殖及裂殖的細胞, 并定名了 *Mycoderma nini* 及 *M. cerevisiae* 等名字, 可是界說仍未划清, 后人多把 *Mycoderma* 当作生产皮膜的菌用。例如 Reess 見生皮膜的菌能生内孢子, 就命名为 *Saccharomyces mycoderma*, Pasteur 見变酒为醋的細菌生醭就叫 *Mycoderma aceti*, Fresenius 見乳制品內的霉菌生醭就叫 *Mycoderma lactic*。由此看来霉菌、酵母及細菌都能生醭, 馥在微生物分类上的价值及 *Mycoderma* 屬名有無存在的必要就需要討論了。

如上所言, 有液体上生醭的菌可分为三类: 細菌, 如醋酸菌, 即巴斯德所說的 *Mycoderma aceti*, 不在真菌之列, 以后沒有人再用这个名字了。第二是霉菌, 如 *Oopora lactis* (= *Geotrichum candida*) 是一种生裂生子的霉菌。第三是芽殖的酵母等。最后的兩种产醭的菌, Desmazières 都描写过并且都叫 *Mycoderma*。因此有些学者把裂殖作为 *Mycoderma* 的主要特征, 所以 Fresenius 把 *Geotrichum candida* 叫作 *Mycoderma lactic*, 而法国的大真菌学家 Vuillemin (1931) 更創 *Mycodermaceae* 目及科, 其中的 *Mycoderma* 屬实际上就是現在通用的 *Geotrichum* 屬。可是近来的真菌学家虽然还十分的尊重 Vuillemin 的分类, 但把他的 *Mycoderma* 的目科及屬改变了 (Moreau 1952)。另外一些研究酵母的学者, 如 Hansen, Guilliermond 等把芽殖單細胞、糙醭、無孢子等作为 *Mycoderma* 的特征, 研究酵母的人都同意这个界說, 下面我們就專門討論这一类的酵母。

酵母的产醭現象, 从前的酵母学家都很重視, Hansen (1886)^[30] 專門作过酵母产醭的研究, 他的生孢子酵母的分类 (1904)^[32] 的第二羣的特征之一是产生糙醭。Guilliermond (1920 及 1928)、Lodder (1934) 同样重視产醭現象, 把生糙醭芽殖無發酵性等特征作为 *Mycoderma* 屬的主要界說。可是近来各家对这个屬都發生了很大分歧的意見, Lodder 及 van Rij (1952) 主張取消这个屬, 而 Красильников (1954) 不但維持这个屬的存在, 而且把它的界說扩大了。

Lodder 及 van Rij 研究了她們保藏的六种 *Mycoderma*, 認為細胞大小、同化糖类等現象都差不多, 併为一种, 因生假菌絲, 归入 *Candida* 屬內, 称 *C. mycoderma*, 取消了 *Mycoderma* 屬。而 Красильников (1954) 把能發酵的特性加入 *Mycoderma* 屬特性中, 因此这屬的成員扩大了。

Mycoderma 屬的特征确实曖昧, 所以 Giferri 及 Redaelli (1947)^[16] 提議把它改称 *Mycoduyveria*。但是在沒有詳加研究之前把 *Mycoderma* 屬取消也許不大妥当, 还是暫且保留为妥。Guilliermond (1920)^[33] 說 *Mycoderma* 的特征类似 *Pichia* 及 *Willia* 者, 也許前者就是后者的無孢子型, Lodder 及 van Rij (1952) 認为 *Candida mycoderma* (= *Mycoderma*) 可能为 *Pichia membranefaciens* Hansen (此菌可能弱發酵!) 的無孢子型。不完全菌的分类應該依其完全型而定, 才合乎自然分类法, 不應該离开完全型, 而把來源不同的菌类放在一起, 当作满意的分类。因此一部分 *Mycoderma* 既为 *Pichia* 的不完全型, 把这一部分归於 *Pichia* 屬內为妥, Lodder 及 van Rij 改称 *C. mycoderma* 不妥当。至於不知道完全型的 *Mycoderma* 屬菌, 还是把它們留在原屬等待查出它们的亲緣关系后再說比較合理。

七、色素

菌落的顏色容易鑑別，所以早期的分类学家多以菌落顏色划分無孢子酵母。例如 Will (1907) 曾將这类酵母分为黑酵母 (Black yeast), 紅酵母 (Pink yeast) 等，Guilliermond (1920) 的 *Torula* 屬的第四羣为生色素类型，但他在 1928 年的著作中重視醣的产生，因此把紅酵母分置於 *Torula* 及 *Mycoderma* 兩屬中。

黑酵母散處於土壤、空气以及別处，但以奶制品內为最多，所以研究酵母的人常遇見它。黑酵母在實驗室內分离出初期培养时是典型的酵母形，但培养陈久就生出了菌絲且菌絲上到处生芽子，Burri u. Staub 曾定名为 *Monilia nigra*, Maurizio 及 Staub (1928)^[51] 作过詳細的研究，現在大家多把它当作近於 *Cladosporium* 的霉菌是正确的。

紅酵母的散佈很广，种类繁多，是一个相当大的类羣。但前面已經提到一部分分类学家是不太注意色素的产生的，所以把紅酵母散分於各屬中。Harrison (1928) 首先把 *Torulaceae* 科分为二羣：生色素酵母及不生色素酵母。前者又分为二屬：生紅色素者叫 *Rhodotorula* 屬，生其他色素(黃、褐或黑)者称 *Chromotorula* 屬。后經 Lodder (1934) 研究，把色素区分为类胡蘿卜素 (carotenoid) 及非类胡蘿卜素，生类胡蘿卜素而不生擗孢子的酵母称 *Rhodotorula*。Lodder 十分重視这一特征，因此創立 *Rhodotorulaceae* 科以与 *Torulopsidaceae* 科抗衡。Красильников (1954) 更把生类胡蘿卜素的特性提高到生擗孢子特征之上，新創 *Chromotorulaceae* 科包含 *Sporobolomyces* 及 *Rhotorula* 兩屬。可是 Lodder 及 van Rij (1952) 反將生类胡蘿卜色的特性价值降低，把紅酵母科 (*Rhodotorulaceae*) 改為亞科 (*Rhodotoruloideae*) 隶屬於 *Cryptococcaceae* 科 (= *Torulopsidaceae*)。但 Bessey (1950) 及 Skinner 等 (1947) 都贊成紅酵母及擗孢酵母成独立的科，Bessey 且將紅酵母列为与酵母有关系的菌类，与 *Torulopsidaceae* 科是有距离的。

依亲緣說紅酵母似与 *Torulopsis* 及 *Sporobolomyces* 都有关系，因 Nadson (1937) 用 X 光線处理一种紅酵母，得到了一种擗孢酵母，並且 Philippov (1932) 用鐳处理另一种紅酵母 (*Rhodotorula glutinis*)，得到無色菌株，就是現在的 *Torulopsis* 或 *Cryptococcus*。Lodder 及 van Rij 也說沒有找到一个合适的方法鑑定酵母中类胡蘿卜素，只好用肉眼觀察菌落顏色的深淺，有些 *Cryptococcus* 的划線菌落为淺紅或淺黃色与某些 *Rhodotorula* 的菌落沒有很大区别，所以它們有一定的亲緣关系，應該归於一个科内，但是她們也說紅酵母与擗孢酵母也有亲緣关系。由此看来，各家主張的不同点在於紅酵母的亲緣关系究竟比較上接近於 *Cryptococcus* 还是擗孢酵母。我同意 Nadson (1937) 的說法，紅酵母来自擗孢酵母，可是一部分紅酵母可以消失色素而成 *Cryptococcus*。以此而論，Красильников 的分类是正确的了，不过对与擗孢酵母屬区别不大 (無紅色素及不同形狀的擗孢子) 的布氏酵母屬 (*Bullera*) 如何处理呢？也許是把紅酵母屬作为擗孢酵母屬的“不完全型”列入擗孢酵母科是比较合理的。

八、生理特性

生理特性在酵母分类上是有相当大的价值的，种的区别，甚至有些屬的区别是根据生理特性的。一般的說，微生物分类，早期多主張依据形态，后来才注意生理等特征的。类

酵母真菌(yeast-like fungi)的分类是一个很好的例子。Langeron 及 Talice (1932)^[44]曾按着芽子組織的不同，把 Mycotorulées 分为六屬，可是数年之后，Langeron 及 Guerra (1938)^[45]認識前項分类的繁瑣，同时確認生理特性的稳定，將所有这些酵母归为一屬 (*Candida*)並依其生理特性区分为七羣十四个种。以后 Diddens 及 Lodder (1942), Skinner (1947)^[46]等都承認 *Candida* 屬且依生理区分各种。

Lodder 及 van Rij (1952) 把 *Torulopsis* 区分为兩屬，重要的是以生理为根据(不發酵，生淀粉及莢膜者为 *Cryptococcus*)。至於各种的区分，Lodder (1934) 早已按生理特性进行，并为大家所接受。

糖类的發酵性是生理特性之最重要者，無發酵性的酵母依其对糖类的同化之不同而分类。因为种的划分几乎全靠糖类的發酵或同化，种的多少常依發酵或同化基質的数目而異。Dekker (1931)^[47], Lodder (1934), Diddens 与 Lodder (1942)^[48] 及 Lodder 与 van Rij (1952) 等荷蘭学者試驗酵母發酵或同化的基質糖类有葡萄糖、半乳糖、蔗糖、麦芽糖、乳糖及棉子糖等，且能發酵的酵母不再試同化作用，Кудрявцев (1954) 用作發酵或同化的有机物，除荷蘭学者使用的外添加菊芋糖、糊精、阿戊糖及木戊糖，乙醇、甘油、甘露醇、清涼茶醇(Sorbitol)、衛矛醇(Duleitol)等醇，醋酸、乳酸、琥珀酸、苹果酸及檸檬酸等共 21 种化合物。荷蘭学者用少数的糖类区划酵母的各种比較容易，但局限性很大，不少人提出了不同的意見，所以 Barnett (1957)^[49] 列为酵母分类四大問題之一。事实上很早的时候不少学者就用比較多的糖类作發酵試驗，測驗酸类的同化的也很早(如 Okunuki 1931)，但系統的研究各种有机物的同化在酵母分类上的价值的要算 Wickerham 及 Burton (1948)^[50]。他們用 22 个屬 100 个菌株試驗同化 70 种有机化合物，結果依这些化合物对酵母分类的价值分为 9 类，他們認為在分类上最有价值的化合物是木戊糖、阿戊糖、核糖、鼠李糖、清涼茶糖、衛矛醇、甘露醇、清涼茶醇、2-酮葡萄糖酸、5-酮葡萄糖酸、葡萄糖酸、琥珀酸、乳酸及檸檬酸 14 种。这个基础工作确实有相当的价值，但是不能算完备，所以后人沒有完全按他們的报告进行工作，前面提到的 Кудрявцев 是一例子，Wiles 等人也是如此。Wiles (1953)^[51] 研究啤酒厂的各种酵母时所作的有机物同化譜，是 Aoseulin、乙醇、阿戊糖、纖維式糖(cellobiose)、檸檬酸、糊精、衛矛醇、赤蘚醇(*d*-erythritol)、半乳糖、甘油、菊芋糖、乳酸、乳糖、麦芽糖、甘露醇、松査糖(melezitose)、棉子糖、鼠李糖、水楊甙(salicin)、清涼茶醇、清涼茶糖、琥珀酸、蔗糖、淀粉、海藻糖(trehalose)、木戊糖、 α -methyl-glucoside、葡萄糖酸及 5-酮葡萄糖酸等 29 种，並且主張測驗各酵母所需要的生長素。

Schultz 及 Atkin (1947)^[52] 曾依酵母需要生長素的不同分类酵母。Atkin, Gray, Mosesand 及 Feinstein (1949) 曾应用此理分下面啤酒酵母为五类(只需生物素的，只需生物素及泛酸的，只需生物素及环己六醇的，只需生物素、泛酸及环己六醇，及只需生物素、泛酸环己六醇或維生素 B₁ 或維生素 B₆ 的)，Wiles (1953) 更加入菸鹼酸及对氨基苯甲酸与其他形态培养特征区分啤酒酵母。

酵母同化硫化合物的特性，也有人用作区分酵母的根据。Schultz 及 McManus (1950)^[53] 曾試驗各种酵母同化硫化物、亞硫酸鹽、硫代硫酸鹽、硫酸鹽(以上四物作用同)，甲硫基丁氨酸(methionine)，谷胱甘胜(glutathione)，半胱氨酸(cysteine)及胱氨酸

(cystine)(以上二物作用同)的結果，將80株酵母區分为6個羣：(1)能利用所有的硫化物的，模式種為 *T. utilis*，廣酵母多歸此類，但也有幾種酵母屬菌；(2)不能利用胱氨酸的，模式種為 *T. cremoris*，其他有接合酵母、*S. fragilis* 等；(3)不能利用胱氨酸及弱利用甲硫基丁氨酸的，模式種為越南酵母，絕大部分為酵母屬菌；(4)不能利用谷胱氨酸，弱利用甲硫基丁氨酸的，模式菌為 *Zygosacch. mongolicus*，余為未定名的二株酵母；(5)不能利用胱氨酸及谷胱氨酸，弱利用甲硫基丁氨酸的，模式菌為 *Rasse M*，其他多為酵母屬菌；(6)不能利用無機硫化合物的，只有 *Willia belgica* 一種。

關於氮化合物的同化在分類上的價值大家的意見也不一致。Dekker (1931) 最先應用硝酸鹽的利用與否區分生孢子酵母的屬，Lodder (1934) 研究無孢子及假菌絲的酵母時又加上了硫酸銨、尿素、天冬精及蛋白胨。Langeron 及 Guerra (1938)，Diddens 及 Lodder (1942)，Mackinnon 及 Artagaveytia-Allende (1945)^[50]，等研究生假菌絲而無孢子的酵母時都依着 Lodder 的意見進行，可是得到了不同的結果。例如對 *Candida pelliculosa* 同化氮化合物能力，Langeron 等說只能同化蛋白胨，Mackinnon 等說還能同化天冬精，Diddens 等的結果是也能同化硫酸銨及尿素。這個分歧的原因由 Wickerham (1946)^[51] 找到了。他試驗證明在含生長素（生物素、泛酸、環己六醇、菸鹼酸、對氨基苯甲酸、維生素 B₁、B₂ 及 B₆）的合成培養基中所測驗的酵母都能利用以上所舉四種氮化合物，不過尿素的濃度过大有毒，過淡不顯作用，也是尿素同化結果不一致的原因之一。Lodder 及 van Rij 同意了 Wickerham 的意見：在有生長素的存在下酵母能同化硫酸銨的就能同化尿素、天冬精、蛋白胨。這樣一來，這些氮化合物的同化與否在酵母鑑定時似乎不必測驗了。我以為不然，Wickerham 測驗的酵母不多，不能作為最後肯定。

酵母同化硝酸鹽與否在無孢子酵母分類上也有它一定的價值，是種羣區別的根據，例如撫孢酵母屬各種的分類是。

Lodder 等荷蘭學派都測驗酵母同化乙醇的情況，但各屬及各種間的區別不太顯著，似乎沒有作為分類根據的價值。

分解鞣甙 (Arbutin 或 Aesculin) 與否常作為酵母分類的根據，有時是屬的特性，如 Kloeckera 屬菌全不能水解楊梅素 (Arbutin)，有些是種與種之間的區別。但是也有些種分解楊梅素的性質不定。

總起來說荷蘭學者二十多年來着重以生理特徵區分酵母各種甚至有些屬，得到世界各國學者的贊成，但不斷提出不同意見的人也不少。所提意見中之重要的是指出荷蘭學者所用的發酵及同化的基質太少，局限性過大，不足以區分自然界內的酵母種類。我們認為這個意見是對的，需要適當的選擇一些有機化合物加入發酵及同化的基質中。但是基質過多，區劃過細，也不妥當。當然應用微生物學者深感現在的酵母分類給與微生物工業的帮助太小 (Wiles 1953^[52]，Devraix 1957^[53]) 是事實，為解決這個問題，應該進一步的研究應用上所注意的培養及生理特徵，但將這些特徵作為區分類型的根據，也許是妥當的。至於 Barnett 等 (1956, 1957) 提出發酵及同化基質量的問題，應用上肯定有用，在分類學上似難贊成，因為它會使分類學變成一種繁瑣的科學。

九、生态与分类

酵母与其他微生物一样，最初的分类都是依其产地及作用，以后才逐渐依据形态生理以至生殖器官区分种属，达到自然分类境地。Guilliermond (1920) 就是把不生孢子的酵母分为致病性与非致病性两大部分，*Torula* 属主要依产地分为四群（酒厂内的，奶中的，油脂中的及生色素的）。在一个很长的时期，甚至现在还有少数的致病性真菌学者把致病性酵母独立于一般酵母分类之外，经过 Langeron 及 Guerra (1938), Henrici (1941)^[35], Diddens 及 Lodder (1942), Mackinnon 及 Artagaveytia-Allende (1954), Skinner (1947) 等的研究，最近 Lodder 及 van Rij (1952) 的总结，恰当的把致病性酵母纳入酵母分类之中是值得赞美的事情。Lodder 等依 Skinner (1950) 的意见把以前的 *Torulopsis* 属分为两个属，其中之一的 *Cryptococcus* 包括致病性不生孢子及假菌丝的芽殖菌，但是致病性不是属的特征，同样致病性不生孢子而生假菌丝的菌包括在 *Candida* 属中，致病性也不是属的特征，这两个属的分类与其他无孢子各属酵母的分类一样都是依着生理及形态为根据的。已得到不少人的同意 (Benham, 1956)^[37]。

我们相信生物与环境的统一，但是同时认为分类应依着生物的重要遗传特性进行，生态只能作为参考。致病特性可为种特征。

十、結論

由前面討論的各家意見，可以看出研究無孢子酵母分类的正确的主导思想，是指出各類無孢子酵母的完全型。也只有这样，才能把無孢子酵母恰当的置於自然的真菌系統中。在这方面过去各国学者的成績特別值得重視，因为它是大道上的里程碑。因此特把酵母中不完全型与有关的完全型的菌类对列於下，明示無孢子酵母与完全型真菌的关系。

不完全型酵母	完全型酵母	文献
<i>Cryptococcus</i>	<i>Saccharomyces</i>	Skinner 等 1947
<i>Mycoderma</i>	<i>Pichia</i>	Skinner 等 1947
<i>Schizoblastosporion</i>	<i>Saccharomyces</i>	Skinner 等 1947
<i>Kloeckera</i>	<i>Hanseniaspora</i>	Skinner 等 1947
<i>Asporomyces</i>	<i>Torulaspora</i>	Skinner 等 1947
<i>Candida robusta</i>	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>C. pseudotropicalis</i>	<i>S. fragilis</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>C. macedoniensis</i>	<i>S. marxianus</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>C. mycoderma</i>	<i>Pichia membranefaciens</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>Candida pelliculosa</i>	<i>Hansenula anomala</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>Torulopsis holmii</i>	<i>Saccharomyces exiguum</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>T. sphaerica</i>	<i>S. lactis</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>T. stellata</i>	<i>S. rosei</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>T. colliculosa</i>	<i>S. fermentati</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>T. famata</i>	<i>Debaryomyces kloeckeri</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>Kloeckera apiculata</i>	<i>Hanseniaspora valbyensis</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>Rhodotorula</i>	<i>Sporobolomyces</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>Cryptococcus</i>	<i>Bullera</i>	Lodder 及 van Rij 1952
<i>C. neoformans</i>	<i>Lipomyces starkeyi</i>	Benham 1956

凡是确定完全型的無孢子酵母，似乎都應該改隶於完全型的种属内較为合理，像 Thom 等处理麴霉青霉等那样。

二十多年来，依据增殖方法、細胞形狀及大小、假菌絲及芽子組織、“分生子”、醣、色素、發酵糖类、同化糖类及氮化合物等区分無孢子酵母的种屬，基本上是正确的。但發酵及同化基質的种类确是有增多的必要，不过究竟应添加那几种基質，須要許多研究才能确定。也許除普通基質之外，將訂出各屬羣的特別需要測驗的基質。原則上产地不能作为分类的根据。

第三个問題是各屬的取舍，总结如下表。

屬名及創始人	贊成者	不承認者	我們的意見
1. <i>Anthomyces</i> Grüss 1917 (<i>Nectaromyces</i>)	Kpac. 1954	Diddens 及 Lodder, 1942 Lodder 及 van Rij 1952	承認
2. <i>Asporomyces</i> Chalorski 1919	Lodder 1934	Mrak 1942 L. 及 R. 1952	不承認
3. <i>Blastodendrion</i> Ota, 1924	Lodder 1934	D. 及 L. 1942 L. 及 R. 1952	不承認
4. <i>Blastoderma</i> Ciferri 及 Redaelli 1919	Skinner 等 1947	L. 及 R. 1952	似可承認
5. <i>Brettanomyces</i> Kufferath et van Laer 1921	L. 及 R. 1952	Kpac. 1954	承認
6. <i>Candida</i> Berkhout 1923	L. 及 R. 1952	Kpac. 1954 Moreau 1952	承認
7. <i>Cryptococcus</i> Kutzin 1845	Skinner 等 1947 L. 及 R. 1952	Lodder 1934	承認
8. <i>Kloeckera</i> Janke 1928	Lodder 1934 L. 及 R. 1952	Moreau 1952	最好併入 Hanseniaspora
9. <i>Mycoderma</i> Persoon 1822	Lod. 1934 Kpac. 1954	L. 及 R. 1952	承認
10. <i>Mycotorula</i> Will 1916	Moreau 1952 Kpac. 1954	D. 及 L. 1942 L. 及 R. 1952	不承認
11. <i>Pityrosporum</i> Sabouraud 1904	Lodder 1934	Kpac. 1954	承認
12. <i>Rhodotorula</i> Harrison 1948	Lodder 1934, L. 及 R. 1952, Kpac. 1954	—	承認
13. <i>Schizoblastosporion</i> Ciferri 1930	Lodder 1934 Kpac. 1954	L. 及 R. 1952	承認
14. <i>Schizotorula</i> Ciferri 1930	Kpac. 1954	L. 及 R. 1952	併入裂殖酵母屬
15. <i>Selenotila</i> Langerheim 1892	Kpac. 1954	L. 及 R. 1952	概可承認
16. <i>Sporobolomyces</i> Kluyver 及 van Niel 1924	Dera 1930, L. 及 R., Kpac. 1954	—	承認
17. <i>Torulopsis</i> Belese 1895	L. 及 R. 1952 Kpac. 1954	—	承認
18. <i>Trichosporon</i> Behrend 1890	D. 及 L. 1942 L. 及 R. 1952	Kpac. 1954	承認
19. <i>Trigonopsis</i> Schachner 1929	L. 及 R. 1952 Kpac. 1954	Nadson 1937	承認

参考文献

- [1] 小林义雄, 1954. 酵母类的分类与系統上的一些問題。長尾研究所菌类研究报告, 4:61—71(譯文見应用微生物学参考資料第二集, 46—58, 1957)。
- [2] 方心芳, 1957. 生孢子酵母分类的几个問題。应用微生物学参考資料, 第二集: 1—15。
- [3] L. Atkin, P. P. Gray, W. Mosesand, & M. Feinstein, 1949. Fermentation Factors for Different Brewery Yeasts. Biochim. Biophys. Acta, 3:692—708.
- [4] J. B. Barnett, 1957. Some Unsolved Problems of Yeast Taxonomy. Ant. Van Leeuwenhoek, J. Microb. Serol., 23:1—14.
- [5] J. B. Barnett, M. Ingram & T. Swain, 1956. The Use of B-glucosides in Classifying Yeasts. J. Gen. Microbiol., 15:529—555.
- [6] R. W. Benham, 1955. Cryptococcus Neoformans: An Ascomycetes. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 89:243—245.
- [7] R. W. Benham, 1956. The Genus Cryptococcus, Bact. Rev., 20:189—196.
- [8] F. Bernheim, 1942. The Effect of Various Substances on the Oxygen Uptake of Blastomyces. Dermatitidis. J. Bact., 44:533—539.
- [9] E. A. Bessey, 1950. Morphology and Taxonomy of Fungi. London.
- [10] N. F. Buchwald, 1939. Fungi Imperfecti (Deuteromycetes). Köbenhavn.
- [11] A. H. R. Buller, 1933. Recherche on Fungi, V:171.
- [12] Chaborski, 1919. Bull. Soc. Botan. Geneve, 11:70.
- [13] R. Ciferri, 1930. Arch. Protistenk., 71:405.
- [14] R. Ciferri et P. Redaelli, 1925. Atti dell'Ist Bot. R.Univ. Pavia., 2 Ser. 1:147.
- [15] R. Ciferri et P. Redaelli, 1929. Studies on the Torulopsidaceae. Ann. Mycol., 27:243—295 (Bull. Inst. Pasteur, 1930, p. 1034).
- [16] R. Ciferri et P. Redaelli, 1947. Mycopathologia, 4:54.
- [17] N. M. Dekker (Stelling), 1931. Die Sporogenen Hefen. Amsterdam.
- [18] H. G. Derx, 1930. Ann. Mycol. 28:1.
- [19] H. G. Derx, 1948. Bull. Botan. Gardens, Buitenzorg, Ser. III, 17:465.
- [20] A. Devreux, 1957. La levure. Bulletin Assoc. Anc. Etud. Bras., Univ. Louvain. 53:85—96.
- [21] H. A. Diddens und J. Lodder, 1942. Die Anaskosporogenen Hefen, Zweite Hälfte, Amsterdam.
- [22] C. W. Dodge, 1935. Medical Mycology, St. Louis.
- [23] J. Grüss, 1917—18. Ber. deut. Botan. Ges., 85:746.
- [24] J. Grüss, 1925. Woch. Schr. Brau., 42:257, 279, 288.
- [25] J. Grüss, 1926a. Jahrg. Wiss. Botan. 66:109.
- [26] J. Grüss, 1926b. Woch. Schr. Brau. 43:319, 329.
- [27] A. Guilliermond, 1920. The Yeast. New York.
- [28] A. Guilliermond, 1927. Observations cytologiques et taxinomiques sur les levures du genre Sporobolomyces. Compt. Rend. 184:617 (Bull. Past. 1927 p. 340).
- [29] A. Guilliermond, 1928. Clef dichotomique pour la détermination des levures, Paris.
- [30] E. C. Hansen, 1888. Les voiles chez le genre Saccharomyces. C. R. Carlsberg. Lab. (Résumé, 108—135 page).
- [31] E. C. Hansen, 1888. Levures alcooliques à cellules ressemblant à des Saccharomyces. C. R. Carlsberg., Lab. (Résumé), 2:149—160.
- [32] E. C. Hansen, 1904. Grundlinien zur Systematik der Saccharomyceten. Z. f. Bakt. II. 12: 529—538.
- [33] F. Hantmann, 1924. Arch. Protistenk., 43:213.
- [34] F. C. Harrison, 1928. Transact. Royal. Soc. Canada, 22:187.
- [35] A. T. Henrici, 1941. The Yeasts, Genetics, Cytology, Variation, Classification and Identification. Bact. Rev., 5:97—179.
- [36] M. Ingram, 1955. An Introduction to the Biology of Yeasts.
- [37] A. Janke, 1928. Über die Formgattung Kloeckera. Z. Bakt. II., 76:161.
- [38] A. J. Kluyver & C. B. van Niel, 1924—25. Über Spiegelbilder erzeugende Hefenarten und die neue Hefengattung Sporobolomyces. C. Bakt. II, 63:1—20.
- [39] A. J. Kluyver & C. B. van Niel, 1927. Ann. Mycol., 25:389.
- [40] И. А. Красильников, 1954. Аспорогенные Дрожжи, Определитель Низших Растений, Том. 3, Грибы.
- [41] В. И. Курягин, 1954. Систематика Дрожжей. Москва.

- [42] Lagerheim, 1892. Ber Deut. Botan. Gesell., (Sarcardo, Sylloge Fungorum, 11:587, 20:778).
- [43] M. Langeron, 1952. *Précis de Mycologie*, Paris.
- [44] M. Langeron et R. V. Talice, 1932. Nouvelles méthodes d'études et essais de classification des champignons levuriformes. Ann. Parasitol., 10:1-80. (Bull. Inst. Pasteur, 1932. p. 680).
- [45] M. Langeron et P. Guerra, 1838. Nouvelles recherches de Zymologie médicale. Ann. parasitol. humaine et comparée, 16:36-84, 162-179, 429-478, 481-525 (Bull. Past. 37:362-364).
- [46] H. Leberle, 1909. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Mycoderma*, Diss., münchen.
- [47] J. Lodder, 1934. Die Anaskosporogenen hefen, Erste Hälfte. Amsterdam.
- [48] J. Lodder and N. G. V. Kreger-van Rij, 1952. *The Yeast, a Taxonomy Study*. Amsterdam.
- [49] H. Lohwag, 1926. Ann. Mycol., 24:124.
- [50] J. E. Mackinnon and C. Ariagaveytia-Allende, 1915. The So-called Genus *Candida* Berkhou, 1945. J. Bact., 49:317-334.
- [51] A. Maurizio and W. Staub, 1928. *Monilia nigra* Burri u. Staub. C. Bakt., II, 75:375-404.
- [52] F. Moreau, 1953-4. Les Champignons, Vol. 2. Encycl. Mycologique, XXII & XXIII, Le Chevalier, Paris.
- [53] E. M. Mrak and L. S. McClung, 1940. Yeasts on Grapes and in Grape Products in California. J. Bact., 40:895-407.
- [54] E. M. Mrak, H. J. Phaff and B. J. Smith, 1942. Non-validity of the Genus *Asporomyces* Mycologia, 34:139-141.
- [55] G. A. Nadson, 1937. Changements des caractères héréditaires provoqués expérimentalement et la Crédation de nouvelles races stables chez les levures. Actualités Scient. Ind., 514. Hermann, Paris.
- [56] W. J. Nickerson, 1950. Role of Nutrition in the Morphogenesis of Yeasts. Intern. Congr. Microbiol. Rep. Proc. 5th Congr., Rio de Janeiro.
- [57] W. J. Nickerson, 1951. Physiological Bases of Morphogenesis in Animal Disease Fungi. Trans. N. Y. Acad. Sci., 18:140-145.
- [58] W. J. Nickerson and N. J. W. van Rij, 1949. The Effect of Sulphydryl Compounds, Penicillin and Cobalt on the Cell Division Mechanism of Yeasts. Biochim. et Biophys Acta, 3:461-475.
- [59] K. Okunuki, 1931. Beiträge zur Kenntnis der rosafärbigen Sprosspilze. Japan J. Botany, 5:285-322.
- [60] M. Ota, 1924. Beiträge zur Morphologie, Biologie und Systematik der Pathogenen, Asporogen Sprosspilze. Derm. Woch. 78:216-237. (Bulletin de l'Inst. Pasteur, 22:489).
- [61] G. Philippov, 1932. Formation des Races chez le *Torulopsis glutinis* après l'action des Rayons X. Ann. Roentgenol. Radial, Leningrad, X:512.
- [62] B. Porchet, 1938. Contribution à l'étude de la levure *Torulopsis pulcherrima*. Ann. Ferment., 4:1-20.
- [63] A. Rippel-Baldes, 1947. *Grundriss der Mikrobiologie*, Berlin und Göttingen.
- [64] R. Sabouraud, 1904. Les maladies des quamatives. Maladies du Cuir Chevelu II, p. 296.
- [65] J. Schachner, 1929. Zeitschrift f. d. ges. Brauwesen, 52:137.
- [66] G. H. Scherr, 1952. Studies on the Dismorphism Mechanism in *Saccharomyces Cerevisiae*. Mycopathol. et Mycol. Applic., 6:182-230.
- [67] G. H. Scherr and R. H. Weaver, 1953. The Dismorphism Phenomenon in Yeasts. Bact. Rev., 17:51-92.
- [68] C. Schoellhorn, 1919. Bull. Soc. botan. Genève.
- [69] A. S. Schulz & L. Atkin, 1947. The Utility of Bios Response in Yeast Classification and Nomenclature. Arch. Biochem., 14:369-380.
- [70] A. S. Schultz and D. K. McManus, 1950. Amino Acids and Inorganic Sulfur as Sulfur Source for the Growth of Yeasts. Arch. Biochem., 25:401-409.
- [71] C. E. Skinner, 1947. The Yeast-like Fungi: *Candida* and *Brettanomyces*. Bact. Rev. 11:227-274.
- [72] C. E. Skinner, C. W. Emmons and H. M. Tsuchiya, 1947. Henrici's Molds, Yeasts and Actinomycetes. Chapman and Hall, London.
- [73] K. L. Stempel, 1955. Z. Botan., 28:225.
- [74] H. Sydow and P. Sydow, 1918. Ann. Mycol. 16:240.
- [75] P. Vuillemin, 1931. Les champignons parasites et les mycoses de l'homme, Encyclopédie mycol., II, Paris.
- [76] H. Will, 1907. Lafar's Technical Mycology, Vol. II, London.
- [77] H. Will, 1916. Beiträge zur Kenntnis der Sprosspilze ohne Sporenbildung, welche in Brauere-