

放 线 菌

第 二 卷

属和种的分类、鉴定和描述

〔美〕S. A. 瓦克斯曼 著

科 学 出 版 社

内 容 简 介

本书是 S. A. 瓦克斯曼根据将近五十年的个人经验和极大量的国际文献编写而成的。书中对于各种不同的放线菌分类系统和理论依据,以及如何进行具体鉴定工作等做了广泛的介绍和探讨。在放线菌目各科属之中,又适当地选出链霉菌属加以重点阐述。

全书总共描写了嫌气放线菌 8 种,诺卡氏菌 59 种,链霉菌 251 种,小单孢菌 9 种;小双孢菌(即瓦氏菌)、游动放线菌和孢囊链霉菌三属只详细介绍了典型种。此外,还对嗜热放线菌类加以特写,共描写了嗜热链霉菌和高温放线菌各 6 种,高温单孢菌 3 种,高温多孢菌和拟诺卡氏菌各一种。

本书可供各方面的微生物学工作者,特别是与放线菌有关的工作人员参考。

Selman A. Waksman

THE ACTINOMYCETES

Vol. II

CLASSIFICATION, IDENTIFICATION AND
DESCRIPTIONS OF GENERA AND SPECIES

1961

放 线 菌

第 二 卷

属和种的分类、鉴定和描述

[美] S. A. 瓦克斯曼 著

阎逸初 译

*

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1974 年 2 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1974 年 2 月第一次印刷 印张: 25 3/4

印数: 报稿 1—2,720 插页: 2

印数: 报平 1—2,030 字数: 602,000

统一书号: 13031·134

本社书号: 251·13—9

定 价: 精 装 本 4.00 元
平 装 本 3.20 元

譯 序

我国放线菌分类研究工作是随着抗菌素的筛选发展起来的,因为这类微生物是最著名的抗菌素产生菌。现在记载的放线菌产生的抗菌素大约已有一千多种,实际应用的也有几十种。我国现在生产的抗菌素中如链霉素、金霉素等几十种都是放线菌类中的链霉菌(*Streptomyces*)产生的,优良的抗菌素——庆大霉素(gentamicin)也是放线菌中的小单孢菌(*Micromonospora*)产生的。30多年来,世界各国主要是向这类微生物索取疾病治疗、畜禽饲养、植物保护等方面所需要的抗菌素。为了提高抗菌素的筛选工作效率并摆脱盲目性,必须对于放线菌的分类鉴定有一定的认识,了解哪些种菌产生哪些抗菌素。因此,我国解放后,各个寻找新抗菌素的研究单位都有人从事放线菌分类鉴定的工作。除了和筛选工作者一起找到了一些有用抗菌素的生产菌之外,还积累了一些关于放线菌及其所产抗菌素之间的关系的资料,发现了一些新种,并对于放线菌类的分类系统进行了探讨。今后,我们应遵照毛主席关于“实践、认识、再实践、再认识”的伟大教导,除了用我们现有的知识解决生产实践的问题外,还应随时总结经验,在理论上加以提高,这样就会促进科学的发展,不断提高我们为生产实践解决问题的能力。放线菌分类工作应该与各种有用代谢产物如抗菌素、维生素、酶等的筛选工作密切结合起来,了解哪些种放线菌产生哪些所需要的物质,为各类活性物质首先是抗菌素的筛选提供越来越多的帮助,和各方面的科学工作者特别是抗菌素工作者共同努力,做出越来越多的成绩,取得更大的胜利。

国际上,放线菌分类学虽然已经有比较长的历史,但主要是自从40年代以来才随着抗菌素事业的兴起而大大发展起来。至今已经积累了极为繁多的资料,瓦氏这本专著就是以往多年工作的比较全面的总结,内容丰富多彩,大部分是反映实际情况的科学遗产。

瓦克斯曼自1914年春天就从土壤里分离放线菌。1916年他和Curtis共同发表了土壤放线菌的研究报告,对于这类微生物进行了比较详细的分类鉴定,还建立了十几个新种。1919年瓦氏提出关于放线菌培养的报告。用19种培养基研究了27种放线菌的培养特征、生理生化特性、碳氮源利用等。1940年他拟定了整个放线菌目的分类系统。1943年又和Henrici对于放线菌目各属的命名和分类进行了广泛的探讨和实际的安排,把以产生抗菌素闻名并以产生气生孢子链为其特征的一个大菌群从放线菌属内分出,另建链霉菌(*Streptomyces*)新属。此外,在国际上流传最广的《Bergey氏细菌学鉴定手册》从1923年的第一版到1957年的第七版内关于放线菌的分类鉴定部分主要都是由瓦氏拟定的。1953年他在与Lechevalier合著的《放线菌及其抗菌素分类鉴定指南》内单独签署了放线菌分类部分。1957年他对于放线菌类特别是链霉菌的种的概念以及各类可用的分类指征进行了全面的探讨。1959年他又提出链霉菌属内各种的分群系统,特别使灰色链霉菌类群内的各种更为明确化了。

综上所述,可知1961年出版的这本专著是瓦氏对于国际上90年放线菌分类工作的总结。他在前几年陆续出版了关于放线菌的三册著作。第一册是关于放线菌类各方面的知识的总的介绍。本书是第二册,专讲分类鉴定和描述。第三册和Lechevalier共同详细

阐述了放线菌类产生的抗菌素。

这本专论的最大优点在于参阅的文献资料非常丰富。除去已把关于各个种的三百多篇原始文献分别列在每个种的描述的前面以外,在书末还附有 358 篇关于放线菌分类的比较重要的文献。而且,瓦氏能够结合着他自己多年的工作经验把这类微生物分类学多方面的有关知识融会贯通起来,写成这本比较完整的放线菌分类鉴定专论。既说明了放线菌类在微生物界的位置,肯定了它们更接近细菌而与真菌的关系比较疏远,又对于如何分属分种以及各类指征的重要性进行了广泛的讨论,最后决定取舍并拟定出自己的系统。每个研究得比较详细的属都列有分种检索表。重要的属内还介绍了各家不同的分类系统。如诺卡氏菌属就附有 3 个不同的分种检索表。链霉菌属内介绍了 5 个早期的分种系统和 11 个晚近的分种系统。这样就可令人对于这属微生物的种的划分有一个比较全面的概念。最后一章是描述不完全的放线菌,一共列举了将近 500 个种名,可供分类工作者参考。

本书还附有从世界各国书刊上精选的 66 幅插图和 5 个图版,大部分是显微照象和电子显微照象。书末有两个附录,分别介绍了 Lindenbein 的放线菌颜色简便命名法和在放线菌分类工作中比较常用的 42 种培养基,为培养和描写放线菌的工作提供了不少便利。

本书以富产抗菌素而且种类繁多的链霉菌为重点也是理所当然的。除了分类理论的探讨外,还介绍了 15 个系列的分群方案,并汇集了 251 种的描述。只这一属就占用了全书 13 章的 5 章,正文 367 页的 259 页,占篇幅最多的自然是链霉菌种的描述,共用了 148 页,占全书的三分之一以上。这些种的描述虽然绝大部分都采自原著,但已按瓦氏本人规定的格式加以删改和安排,一般还是适当的,足供参考。而且种名按字母序列编排,查阅起来非常方便。

本文的特点之一是为嗜高温的放线菌类特别开辟了一章,包括嗜高温的链霉菌、高温单孢菌(*Thermomonospora*)、高温多孢菌(*Thermopolyspora*)、高温放线菌(*Thermoactinomyces*)和拟诺卡氏菌(*Pseudonocardia*)。一方面高温单孢菌与小单孢菌,另一方面拟诺卡氏菌与诺卡氏菌都极近似,只是要求的生长温度不同,就被划为不同的属,这是很值得商榷的一个问题。许多放线菌分类工作者都认为生态条件应在分种时加以考虑,不该做为分属的指征。

做为土壤微生物学家,瓦氏特别重视生态条件原来不足为奇。但做为分类学家,他不应忽视形态特征。这在他早期的分类工作中表现得尤为突出。例如 1916 年描写的加里福尼亚放线菌(后改为链霉菌),说是孢子丝具有长窄而松散的左旋螺旋。1953 年分类鉴定指南内仍维持原来的描述。本书由于接受了多人的意见才承认孢子丝是直的。也是 1916 年描写的弗氏放线菌(后改称弗氏链霉菌),本来说孢子丝是直的,但 1953 年在瓦氏所著《新霉素》一书里,把产生这种抗菌素的孢子丝直和螺旋形的菌株都放在这个种内了。本书对于这个种的孢子丝的形态仍不很明确。上述两点都不符合现在绝大部分放线菌分类学家都承认的“以形态和培养特征为主,生理生化特性和生态条件为副”的分类原则。

本书有一个相当严重的缺点,就是链霉菌属的分种系统比较混乱。为 252 种拟定的检索表共有 344 条,在原书中用小体字双栏排还占了 8 页多。先按孢子丝是否轮生、在蛋白质培养基内是否产生可溶性褐色素分为大群,再按可溶性色素的颜色、气生菌丝体的颜色、孢子丝直或螺旋形以及基内菌丝体的颜色依次划分,直到每个种。由于层次复杂,划

分过细,检索表显得非常繁琐紊乱。对于放线菌分类鉴定不大熟悉的工作者用起这个检索表来必然会感到很多困难。而一般认为主要是为了便于新手找到待鉴定菌的种名才需要检索表。在这点上,瓦氏的分种系统远不如高泽(Гайзе=Gause)氏等1957年提出的分种系统。高氏等把放线菌(也就相当于瓦氏的链霉菌)的种按照气生和基内菌丝体的颜色分为15个系列。每个系列再按照在淀粉合成1号培养基上气丝丝和可溶性色素的颜色以及在有机2号培养基上产生色素的颜色划分为种。这样他们把108种拮抗性放线菌安排得条理分明,查用起来非常方便,很受放线菌分类鉴定工作者的欢迎。而且高氏等对于各种的描述,包括形态和培养特征、生理特性、抗菌谱和分布区域等项介绍得比较清楚全面而自成体系。虽然高氏没有与已知种认真比较,或甚至未加考虑就建立了许多新种是他的分类系统的主要缺点之一,但瓦氏在本书中把高氏等所创建的70个新种都列在描述不完全的放线菌类中,我们觉得是有些不够公正的。

对于向旁人借用来的图解说明,瓦氏未经实验检查就不加批判地采纳了,也会发生一些问题。例如图版I₂, Ettlinger等为双轮生链霉菌绘制的孢子枝示意图就和我们多年的观察结果不符。他们认为一级轮生枝也分裂为孢子,因而也是孢子丝。我们则认为双轮生孢子丝中只有二级轮生枝分裂成孢子,是孢子丝;一级轮生枝不分裂成孢子,所以是孢子梗。

瓦氏此书虽然有上述一些不足之处,但在目前还是一本比较全面和完整的放线菌分类鉴定专论。因此,我们觉得很值得介绍与我国广大读者。希望能够对于抗菌素生产菌或其他工业用菌的筛选或土壤微生物的研究有所帮助,从而对于我国的社会主义经济建设多少有些贡献。

以上所持论点不见得都很恰当,译文中也很可能有不妥或甚至错误的地方。切望读者多予指正。

阎逊初

1973年3月

目 录

译 序	i
引 言	1
第 一 章 关于放线菌的种的概念	3
第 二 章 放线菌属 (<i>Actinomyces</i>)	12
第 三 章 诺卡氏菌属 (<i>Nocardia</i>)	21
第 四 章 链霉菌属 (<i>Streptomyces</i>) 的种的特征描述	67
第 五 章 链霉菌属类群和种的分类系统和鉴定	87
第 六 章 链霉菌属的系列和种	125
第 七 章 链霉菌 (<i>Streptomyces</i>) 种的分类	160
第 八 章 链霉菌种的描述	178
第 九 章 小单孢菌属 (<i>Micromonospora</i>)	326
第 十 章 瓦氏菌属 <i>Waksmania</i> (小双孢菌属 <i>Microbispora</i>)	332
第十一章 嗜热放线菌	334
第十二章 游动放线菌科 (<i>Actinoplanaceae</i>)	346
第十三章 描写不完全的放线菌种	351
附录 I 描写放线菌可用的颜色名称 (Lindenbein)	368
附录 II 研究放线菌所用的一些重要的培养基	369
参 考 文 献	377
微生物索引	389
普 通 索 引	402

引 言

本书只讨论放线菌一般公认的属。在这里并不考虑时常包括在放线菌目 (Actinomycetales) 里的各个密切相关的属,特别是分枝杆菌属 (*Mycobacterium* Lehmann et Neumann, 1896)。

放线菌包括 3 科,并进一步划分为 10 属。

A. 形成孢子,但不在孢囊内。

I. 营养菌丝体断裂成杆菌状或球菌状体。

科 I. 放线菌科 (Actinomycetaceae Buchanan)。

1. 嫌气或微量好气,不抗酸。

1. 放线菌属 (*Actinomyces* Harz)

2. 好气,部分抗酸或不抗酸。

2. 诺卡氏菌属 (*Nocardia* Trevisan)

II. 营养菌丝体不分隔,不断裂为杆菌状或球菌状体。

科 II. 链霉菌科 (Streptomycetaceae Waksman et Henrici)。

1. 产生气生菌丝体。

a. 孢子成链形成。

3. 链霉菌属 (*Streptomyces* Waksman et Henrici)

b. 孢子单个形成。

4. 高温放线菌属 (*Thermoactinomyces* Tsiklinsky)

c. 孢子成对或成链。

a¹. 中温菌,成对。

5. 瓦氏菌属¹⁾ (*Waksmania* Lechevalier et Lechevalier)

b¹. 高温菌,成对或成链。

6. 高温多孢菌属 (*Thermopolyspora* Henssen)

2. 不产生气生菌丝体。

a. 孢子在短孢子梗上单个生长。

a¹. 中温菌。

7. 小单孢菌属 (*Micromonospora* Oerskov)

b¹. 高温菌。

8. 高温单孢菌属 (*Thermomonospora* Henssen)

1) 瓦氏菌属,应改名小双孢菌属 (*Microbispora* Nonomura et Ohara)。1957 年美、日两国著者几乎同时在其本国杂志上发表了同一种微生物并给与不同的属名。因而互争优先权,相持不下,达数年之久。后经一再查对论文寄出和发表日期,美国著者 Lechevalier 等才承认日本著者拟定的属名发表较早,应保留,他们的瓦氏菌属名只是同义名。——译者注

B. 孢子生长在孢囊内。

科 III. 游动放线菌科 (*Actinoplanaceae* Couch)。

I. 气生菌丝体一般不形成, 无圈卷分生孢子链, 孢囊孢子能运动。

9. 游动放线菌属 (*Actinoplanes* Couch)

II. 气生菌丝体丰茂, 某些种除孢囊外同样形成圈卷的分生孢子链, 孢囊孢子不能运动。

10. 孢囊链霉菌属 (*Streptosporangium* Couch)

对于近来提出的一些其他的属也加以试探性的考虑。

这些属包含大约 350 种, 除此之外, 还把大量的其他的种列为“描述不完全的”种。

第一章 关于放线菌的种的概念

放线菌的分类位置

我现在对于一点是肯定的,那就是放线菌的位置确实是在细菌之中而非在真菌之中。在本专论的第一卷内,已为这一信念提供了充足的证据。然而对于这一点还须反复说明。

放线菌的分类位置,特别是一方面它们和细菌,另一方面和真菌的关系在微生物学中曾经是最有争论的问题。放线菌菌体的大小(叶状体的宽度)和染色性质通常把它们和细菌放在一起。它们的分枝和孢子形成的方式又令人想到它们和真菌的亲缘关系。还有,放线菌的其他性质好象也有正当理由可以把它们看做是细菌和真菌之间的过渡类群。

新近的证据好象肯定地指出放线菌和细菌的关系更为密切这一事实:

1. 某些放线菌,如放线菌属和诺卡氏菌属的种和真菌,特别是乳酸菌(*Lactobacillus*)和棒状杆菌(*Corynebacterium*)的种关系密切。

2. 无论是放线菌还是细菌都未表现含有真正的细胞核,它们都只含有分布在菌丝或细胞各处的染色质颗粒。

3. 放线菌菌丝体与孢子的直径和细菌的相近似。放线菌一般也无横隔。

4. 放线菌象细菌那样受噬菌体的侵染;丝状真菌则不受侵染*。

5. 放线菌通常对于对细菌有作用的抗菌素敏感(可因菌株而变化);它们对于对真菌有作用而对细菌无作用的抗菌素如多烯类通常有抵抗力。

6. 放线菌细胞物质和细菌细胞一样都无几丁质,而真菌菌丝体和孢子却有几丁质。在无纤维素这一点上,放线菌也和大部分细菌相似而不象真菌。Avery 和 Blank (1954)得出结论:“从化学的观点看来,放线菌目和真正真菌毫无共同之处,但却与细菌相近”。Cummins 和 Harris (1958)甚至进一步建议把放线菌目一概取消而把放线菌的各科包括在真细菌目(Eubacteriales)内。

7. 放线菌象细菌而不象大部分真菌,一般对于培养基的酸性反应敏感。

8. Couch (1954)的工作也说明放线菌和细菌有密切的亲缘关系,他发现某些象小单孢菌的类型象某些细菌类型。Couch 强调游动放线菌属的菌丝体和孢囊与壶菌的相象;他得出结论说,这一属可能代表细菌和低等真菌之间的一个连结环。

放线菌的属的问题

1943 年以前,已经提出几个放线菌的分类系统。在大多数情况下,所有的种都包括

* 近年来已经发现不少种真菌噬菌体多呈球形,有的杆状,与高等动植物的病毒比较近似。放线菌和细菌的噬菌体多呈蝌蚪状,有尾;头部圆形或椭圆形,但更常见的是侧影六角形。因此,更可说明放线菌和细菌关系密切而与真菌距离较远。——译者注

在时常以不同的名字来称呼的单一属内。这些名称中最普通的是最老的两个：链丝菌属 (*Streptothrix*) 和放线菌属 (*Actinomyces*)。虽然也有人偶尔努力把放线菌分成几个属,但是,这样的企图只引起暂时的注意。Waksman (1919)、Øerskov (1923)、Jensen (1931) 和 Erikson (1935) 的工作最后引使 Waksman 和 Henrici 于 1943 年建议把放线菌分为四属。提出一个新属——链霉菌属 (*Streptomyces*), 包括以产生带成链孢子的气生菌丝体为其特征的那些类型。以后发现大部分重要的抗菌素产生菌都属于这一属。

遗憾的是,这样划分属又带来一些新的问题,可简短扼要地指出如下:

1. 在不同的属之间有大量的重叠,就如在 Gordon 和 Smith (1955) 的一篇晚近的文章里所指出的那样,特别是在已失去产生气生菌丝体的能力的链霉菌和诺卡氏菌的种之间就有重叠;在某些诺卡氏菌和分枝杆菌之间也有重叠。

2. 链霉菌的种和诺卡氏菌的某些类型形成两种不同类型的菌丝体——基内菌丝体和气生菌丝体,以及以前的培养条件对于这些机体的生长和生化活性的影响,都使已存在的紊乱更加混淆不清。

Lessel (1960) 新近讨论了放线菌目各属的命名方案。

Lechevalier 等 (1961) 描写了一个新属——小多孢菌属 (*Micropolyspora*), 典型种是短链小多孢菌 (*M. brevicatena*)。这属菌象放线菌科成员那样分裂,象链霉菌科成员那样形成孢子,即在气生菌丝上形成分生孢子链;它在基内菌丝体上也形成分生孢子链,这几位著者建议取消链霉菌科而把放线菌科扩大以包括放线菌、小单孢菌、高温放线菌、瓦氏菌、小多孢菌、诺卡氏菌和链霉菌等属。

什么是微生物种?

在研究包括微生物在内的生物的任一类群时,迟早总会面临为种下定义的问题。对于微生物,一般的做法是以一个名字来称呼一个微生物培养,有时还用一菌株号数来加以明确。它的形态和培养性质以及时常还有它的生态和病原学特征都要充分描写,以便在自然界遇到这一机体的任何人都能够根据描述把它辨认出来。如有可能,此种典型类型要放在典型培养汇集所保藏,以便日后帮助鉴定这个种。

遗憾的是,微生物类型和机体典型在自然界或甚至在培养中都不是固定的。某些株,甚至和固定的典型密切相关的菌株,可能有足够的差别,以致产生它们是否确是某个种的问题。这就常常引使时常只根据较小的差别而创建新种并予以新的种名。象放线菌这样在自然界大量存在的微生物特别是这样;某些新分离出来的培养可能和固定的典型大有差别。在这种情形下,确定和辨认“种”的困难可能特别使人不知如何是好。Raper (1954) 下面的说法是完全有理由的:“为了观察和检查可资利用的分离株的数目越大,辨认微生物的种就越不容易,几乎是一个原理”。

十七世纪首次应用的“种”的概念逐渐用来表示生物分类的基本单位。这些单位被认为是固定或静止的实体,是自然界创造的,可把它们组成较高的类别,即属、科、目和纲。随着现代遗传学和细胞学的发展,大家逐渐接受了进化学说,“种”的概念开始发生变化。

Hucker 和 Pederson (1931) 强调指出,把较低等的类型划分为明确的种的困难,已使许多人要问它们是不是自然类群,是否可认为它们和高等生物中的种相类似。总提出这样

一个问题：在两个细菌培养之间应有多少差别，我们才能正当...

Krassilnikov (1938) 很强调地指出，许多研究者不考虑国际会议所推荐的命名法规，或者以不同的名称描写同样一些类型，或者把各样的机体结合在同一种内。他说：“甚至不同的工作者按照他们个人的观点对种的概念的看法也是不同的，时常认为某一性状的较小的缺乏相关性就足以说明创立一个新种是正当的。”

恰好和真细菌许多类群的情形一样，放线菌命名的混乱状况的原因之一，在于缺乏典型培养。确已建议 (Skerman, 1949)，即便是可用的培养也要完全重新描写，按照已有的名称决定优先权。把没有可用的典型培养的名称和描述摒弃。

以微生物中的种的概念和高等植物和动物者比较，Cowan (1956) 建议要考虑到以下几方面：(a) 较大的植物和动物有地理分布区域，而很少微生物有这样的特殊区域；(b) 划分藻类、真菌和原生动物中的种时，形态是主要的，但是形态只能区别细菌中的高等级别；(c) 在属一级上细胞学是有用的，但是“在种一级上细菌学家依靠生理差别较形态差别为多”；(d) 既然细菌和放线菌进行无性繁殖，就难于把互孕性看做是种的性状；(e) 在微生物学中引用植物学家和动物学家所不用的某些性状，增加了令人满意的分类指征；它们包括“营养要求、同化和异化产物、抗原结构和致病性。”

Sneath (1957) 讨论细菌分类时得出结论：(a) 理想的分类要有最多的情报；(b) 全面相似性 (over-all similarity) 是这样一个分类的基础概念，它是以两个机体所具有的相似特征的数目来衡量的；(c) 每个特征是同等重要的；(d) 按照相关的特征划分为分类组群。

为了避免由互相矛盾的见解所引起的混乱，Gilmour (1958) 建议把“命名分类”和“实验分类”的概念分开。要想到种与其说是“实际的生物现实”，不如说是“人的想象力的人工创作”。Gilmour 暗示“属、种、变种等命名类别”非常适于说明“生物多样性的广阔图景”。因此，“最好不要继续企图使它们现代化，并以进化的术语给它们再下定义。”

链霉菌除外的放线菌的分种

Krassilnikov (1938) 写道：“虽然有大量的文献，我们对于放线菌的自然分类既没有明确的见解，对于它们的结构和发育也没有单一的意见。”但是，新近积累的情报使我们得出结论：我们不必这样悲观。

根据 Pridham (1959) 的意见，现在已经知道 100 多属放线菌以及 1500 多个亚属和种或变种名称。这些类型的一些描述是好的，另一些缺乏主要的细节，还有许多没有价值的。在划分属时相信形态指征起重要作用 (图 1)，繁殖单位的复杂性逐渐增加。放线菌被认为是一个异质混杂的机体群，包括从简单的枝球菌 (*Mycococcus*) 和似乎更为复杂的诺卡氏菌到直形和波曲的链霉菌和轮生类型，以及从比较简单的小单孢菌到象瓦氏菌、游动放线菌和孢囊链霉菌 (后两属可能和壶菌有一些亲缘关系)。这些机体一些和真细菌有一定的亲缘关系，另一些和细菌及细小真菌都有关系，还有一些和藻状真菌有关系。

这种异质混杂性更由以下事实而加重：放线菌包括嫌气、微量好气或好气类型；分裂和不分裂的类型；产生和不产生气生菌丝体的类型。Pridham 建议接受以放线菌、诺卡氏菌和链霉菌三属为中心的某些现有的概念。因此，放线菌属包括嫌气和微量好气类型；诺

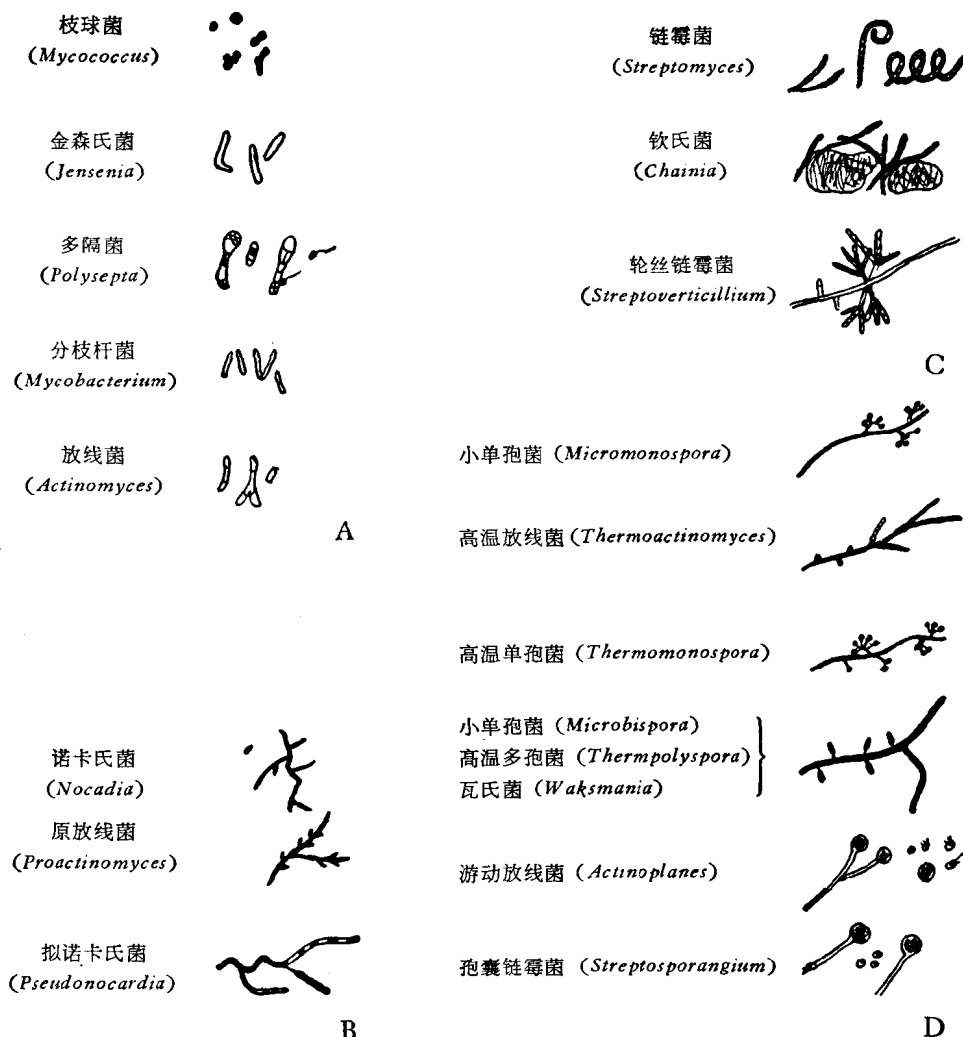


图 1. 放线菌目各属的形态。其中只有 A 栏内的放线菌属、B 栏内的诺卡氏菌属、C 栏内的链霉菌属和 D 栏内的小单孢菌属、高温放线菌属、瓦氏菌属、游动放线菌属和孢囊链霉菌属在这本专论被认为是真正的放线菌；诺卡氏菌和原放线菌是同义名(图表是承美国农业部农业研究处北部地区研究所 T. G. Pridham 博士的美意借用的)。

卡氏菌属包括无气生菌丝体或产生气生菌丝体而通常无成链孢子的好气类型；链霉菌属包括通常产生成链孢子的好气类型。

虽然分类学家已经一再强调有效的分类系统要以一致可以重复的结果来表示的指征为根据,至少在我们现有知识的情况下,这是难于应用到放线菌种的特征描述上来的。许多“新种”都是根据和“老种”有单一的差别——常常是量的变化而描述的。时常对于培养基的成份、生长条件以及在副培养中常常观察到的自然变异和这些鉴别的性质有什么关系而觉得奇怪。

应该把放线菌中的种的概念看做是种的不同机体类群之间的连续,有各样的过渡型为种间的空隙做桥梁。自然分类的概念对于放线菌比对于许多其他细菌类群大概更为适用;有化学上的近似(化学成分、特异性化学化合物的存在)、形态的近似(气生菌丝体

型、形成孢子型、孢子的形状和表面),最后还有生态上的近似(嫌气对好气,致病对不致病,高温对中温)。**生理分类**的概念包括抗菌素和酶的形成、碳水化合物的利用和含氮化合物的转化,所有这些都提供辅助情报。

链霉菌的分种

对于放线菌类,做为一个整体,所谈的格外适用于这个大的、异质混杂而变化多端的机体类群,它在自然界以产生气生菌丝体的菌株为代表,其中大部分现在包括在链霉菌属内。发现这些机体在每克土壤内以成百成千的孢子和菌丝体小段的形式存在。它们在厩肥和堆肥内、各类淡水池内、尘土内和食品上都广泛存在,但在泥炭和海洋内几乎完全没有。

由于许多株是重要的抗菌素、维生素和酶的生产菌,近来属于链霉菌的放线菌占据了突出的地位。

随着这属菌的经济意义的增长,为具有适于使研究者能够辨认新分离出来的培养的某些特征的每一种都建立明确的种名有很大的理论和实际的重要性。

继 Cohn (1875) 最初一些描述之后,直到 1914 年,只认识很少几种产生气生菌丝体的放线菌。虽然关于这样的放线菌在土壤中的存在以及引起植物病的文献迅速积累,但确实是如此。普通的称呼多半只限于白色放线菌 (*Actinomyces albus*) 和产色放线菌 (*Actinomyces chromogenus*) 的名字,它们决定于气生菌丝体的颜色或者在复杂有机培养基内产生可溶性暗色色素。

Rossi-Doria (1891) 首次以白色链丝菌 (*Streptothrix alba*) 的名字描写了一个机体,后来被指定为 Waksman 和 Henrici 1943 年提出的链霉菌属的典型种。这个种最主要的特征是气生菌丝体白色,菌落有形成气生菌丝体同心环的趋势。Rossi-Doria 纪录到此菌能在多种复杂有机基质上生长。

Thaxter (1891) 首次描写了一个有经济意义的种,即马铃薯疮痂病原体[他认为是一真菌——卵孢霉 (*Oospora*)]。这位著者对于主要根据机体的培养特性描写“种”的努力很有意见。在这方面,放线菌与细菌的任何其他类群并无区别,要用培养特性和生化反应补充不够用的形态情报。生理活性和表示机体对于其环境之反应的生态性质在放线菌中过于众多,时常变化也过大,所以不应予以无限制的信任。

Krainsky (1914)、Waksman 和 Curtis (1916) 以及 Waksman (1919) 都曾强调在有机培养基之外还要用合成基质。曾用碳氮利用试验,更加注意到显微形态,描写了许多新种。Jensen (1930a, 1931) 和 Duché (1934) 又增加了各样的新种,后一位研究者着重应用碳水化合物和含氮化合物的各种配合做为培养基成份。

1914 年以前,在产生气生菌丝体的放线菌中,只辨认出有限的种的原因之一是用富含蛋白质的培养基培养这些菌。由于合成培养基的采用,已经肯定产生气生菌丝体的放线菌包括很多的类型,它们在生理和生化性质方面差别很大,在形态上差别较小。也认识到,如果分离和检查足够多的培养株,就会记录到暗示典型种的变异的许多差别。已经提出以一培养株为典型种的“种群”(species-groups) 概念。因此 Waksman (1919) 强调指出,虽然放线菌个体的生化特征发生变化,但某些明确的性质,主要是形态、气生菌丝体的

颜色和可溶性色素的形成,特别是当在标准合成培养基上,并在仔细控制的温度和通气条件下生长时,可以做为这些机体的特征。

挑选可以辨认出是不同的种的具有特征性性质的放线菌(或链霉菌)的少数培养,而把其他培养都抛弃掉是容易的。Waksman 和 Curtis 在他们早先的(1915—1916)放线菌分类中就确实是这样做的,那时他们面对着大量的新分离出来的培养,只能考虑其中的很小的数目。其他人有多少也是这样做的就很难说了。要考虑各种不同的中间菌株,就会倾向于把每一个都看做是不同的种,在无论是形态、培养或生化特征方面至少在一个可变的性质上是和其他菌株有区别的。近年来,为了它们的抗菌性质检查了成千上万的放线菌培养,这样的态度就常常变为荒谬了。有人争辩说,在描写新种时,如果坚持要有不变的特征,而且认为最好有一组这样的特征,就会大大地限制我们对于这些机体的逐渐增长的经济上的重要性的认识。因此,就有一些人认为,直到现在还没有描写得充分的放线菌的种,于是,就以此为把许多新分离出来的菌株随便描述为新种辩解。

即便是合成培养基也不能对于这群机体的种的问题得到最后的答案。现在发现,最初大大强调的它们的培养特性或在化学成分不同的培养基内的生长特征是非常容易变化的,当在人工培养基内生长时,典型培养表现它们的种的特征也发生改变。跃变和突变在这些特性的改变中起很大的作用。当形态已全部认识时,它主要局限于观察孢子丝的弯曲或孢子的形状和大小。Drechsler (1919) 首先详细研究了产生气生菌丝体的放线菌的形态。遗憾的是,他只研究了少数培养;这就阻碍他确定许多种的典型的存在,不但根据培养特性,而且也根据形态特性能够认识这些种型。

当 Lieske (1921) 完全忽视了 Krainsky (1914)、Waksman 和 Curtis (1916)、Conn (1917) 和 Waksman (1919) 的工作时,应当认为是一个大大的退步。由于所观察的性质非常容易变化,他相信放线菌的分类是不可能的。他对于放线菌分种问题的怀疑态度主要是由于他用复杂培养基使这些机体生长,并且对于简单培养基在描写它们的特征时的意义估价不足。

Burkholder 等 (1954) 得出结论,研究者个人所形成的种的概念大都决定于他本人的经验,他不是细分派 (splitter) 就是大种派 (lumper)。他们进一步建议微生物种要以多数易于辨认的相当稳定的性质为其特征;培养的历史和它们在其中生长的培养基的性质最为重要。

随着链霉菌属取得很大的经济意义,根据生化性质,特别是抗菌素的形成创立许多新种在某些种的认识上引起许多混乱。各种激变因子如照射的应用引使形成了新的类型或菌株,它们在营养需要和生化活性方面时常与亲本培养有显著的不同。

按照这一概念,在一个生物类群的分类中任何单一的特征不能认为是主要的性状。只有在这一特征与一组其他的性状结合起来的时候,才能把类群分成亚群,特别是属和种。在选择一个性状时,不管它在一个放线菌类群初步划分中的重要性如何,可以从颜色开始;或从气生菌丝体的结构开始;或从某些生化反应开始,后者可能包括蛋白酶活性、碳水化合物利用、抗菌素的产生或对噬菌体的敏感性。重要的是选择一组性质来做为每个种的特征,用较少数的性状,或者只用一个性状,如抗菌素的产生,做为变种的特征。自然,总会遇到种间的中间类型。每个研究者都要根据性状的组合来决定把一个未知的培养放在这一种还是另一种内。因此就产生了种群或组系 (section) 的概念。可以拿属于

灰色链霉菌 (*S. griseus*) 类群的两个种——灰色链霉菌和灰霉素链霉菌 (*S. griseinus*) 来做进一步的说明; 两种菌都不产色; 二者的气生菌丝体的颜色相似; 它们在形态上也相似; 但是从碳源利用、对噬菌体的敏感性和抗菌素产生的观点上它们是不同的。

Flaig 和 Kutzner (1954)、Kutzner (1956)、Baldacci (1959) 和许多其他的人都曾强调生理和形态指征的重要性。Gause 等 (1957) 强调基内菌丝体和气生菌丝体的颜色以及生孢子菌丝的形态。虽然对于很少以前命名的种曾加以讨论并放在他们的分类系统里, 却描写了许多新种和新变种。无疑许多这些种和变种是以前描写的类型的同义名。

在链霉菌内, 种与种是渐次地连结在一起的, 因此很难说在什么地方一种完结而另一种开始。建立“组系” (sections)、“类群” (groups) 和“系列” (series) 以占据属和种之间的中间地位可以帮助我们澄清亲缘关系, 但不能完全消灭在创建新种中的潜在混乱, 特别是当这样的种和已经建立的种的关系尚未充分了解时更是如此。这种混乱情形已使一些研究者提出问题, “种的概念在微生物学中是否可以保持, 如果不能, 我们用什么来代替它。” 甚至有人曾经建议静止的种的概念应该抛弃, 赞成伸缩性更大的概念。

甚至现在, 在放线菌形态方面已经积累了更多的资料, 并且已把这些机体划分为一些属的时候, 关于种的特征描述大家仍然没有一致的意见。Krassilnikov (1949) 坚持要承认在光学显微镜下看到的孢子形状是鉴别种的主要指征。然而 Krassilnikov 的各种“长孢”和“球孢”类型及其许多亚型是否能够使种的特征描述的问题更容易解决得多, 是有疑问的。这些机体的培养性质为种的鉴别仍然提供某些最为重要的指征, 现在还有关于形态的足够的附加情报可以应用, 就如孢子丝的形成和分枝、孢子的形成、性质和特别是在电子显微镜下所看到的孢子表面一样, 不但可以用这些指征做为补充的而且还可以用为主要的种的特征。

因此在建立和辨认放线菌种时, 有几个因素有助于引起混乱: (a) 缺乏明确规定的形态性状; (b) 这些机体的很大的变异性; (c) 许多过渡型的存在; (d) 易于形成突变型; (e) 缺乏可以充分认识的典型种; (f) 缺乏强调种群和典型培养; (g) 对于能够为种的特征描述用做附加指征的明确的化学化合物的形成没有充分的认识。

把密切相关的种放在“种群”或“集合种” (aggregate-species) 的建议近来已经引起很大的注意。这样一个单位可以在标准培养条件下重复的各种性质为其特征。Baldacci 等 (1953, 1956) 建议应用显微形态指征进行属的分类, 即营养菌丝体的分裂和分枝、孢子的有无和孢子丝的排列。然后链霉菌属, 按照营养和气生菌丝体的颜色又分为一些“系列” (series), 每系列进一步再分为种。Gause 等 (1957) 应用“系列”的概念并创立一些以气生菌丝体的颜色为基础类群。

当这样多不同的放线菌培养能够很容易地从自然基质分离出来时, 发现各种不同的中间型和建立的种有彼此重叠的倾向也是自然的。如果只分离出少数的培养, 辨认出少数的明确的种是很简单的, 但是, 如果在自然界发现几百个相似的菌株, 而其中许多彼此只表现较小的变化, 变化不大, 不足以保证创立新种, 但是和建立的典型比较起来还是有变异, 在这样的情况下困难会越来越多 (图 2)。

当根据单一菌株进行研究时, 一个特定的种可能被描写为具有黄色或微黄色的气生菌丝体。在同一培养基上, 另一菌株可能产生和原始型只在色调上不同的气生菌丝体; 色素可能称为硫黄、乳脂黄、藏红花黄或甚至微褐色, 所有其他生理和形态特性都相似。把

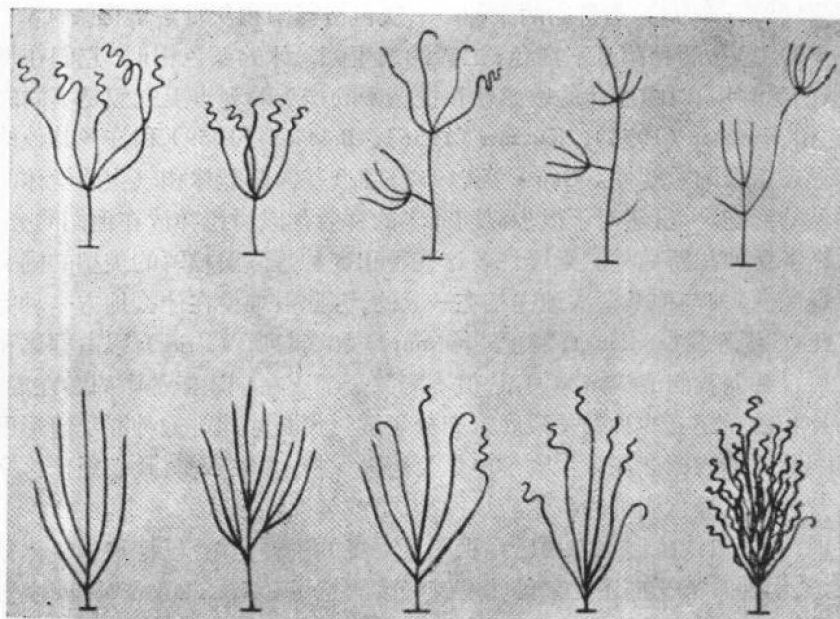


图2. 某些链霉菌种形成的(孢子丝)丛和簇的示意图(复制自: Shinobu, R. Mem. Osaka Univ. Lib. Arts and Ed. B. Nat. Sci. 7, 1958)。

这样一个新菌株叫做不同的种是正确的么？答案肯定是“不”。一个培养可能产生强的酪氨酸酶反应，另一株只有弱反应，这是由在马铃薯、明胶和其他蛋白质培养基上形成的色素指示出来的。可以倾向于把这些看做为一个已定种所允许的单纯的量的变化。应该承认这点，因为已很知道，试验是在另一个实验室里做的，那里培养基在成分上可能略有不同，培养基灭菌的方法不同或者接种物的年龄和来源不同，这些都应足以解释在菌丝体的颜色或培养基色素形成方面的较小的差别。但是，当在一定培养基上原始培养记录为产生黄色气生菌丝体，而新分离菌株产生软皮浅黄或褐色的菌丝体时，那将怎么办呢？答案是如果所有其他可辨认的特性都相同或相似，这只能是一个变异型，把单一培养接种在平碟内并接出大量的菌落，无疑会观察到相类似的变异。

遗憾的是，常常发现很容易把这些变异看得过于重要，因而把新近分离出来的培养叫做新种。在下一事实内可为这样的态度找到某些辩解，新培养可能具有重要的经济性能，就如产生一种新的抗菌素那样。大半由于这个原因，最近15年比以前 Ferdinand Cohn 首次描写他的链丝菌 (*Streptothrix*) 后的75年创立的“新”种还要多。

种的适当描述的要求

按照细菌和病毒命名国际法规的规定，在描写细菌种时应遵循某些程序。经 Ainsworth 和 Cowan (1954) 扼要说明如下：

名称应确实发表。

应以新分离菌株诊断特征的简短描述使名称生效。

名称的字源要解释。

不要求拉丁文的诊断。

当描述是用大多数工作者所不熟悉的文字报道时，奉劝著者同时用更为大家熟悉的文字发表诊断。

典型菌株的副培养要存放在一处以上的国家菌种汇藏所。

遗憾的是，这些简单的规定并非总被遵守。在文献中报道了无任何描述的许多放线菌名称。某些描述部分是用一般人所不懂的文字发表的，或者是以专利的形式发表的，或者甚至是作为在商业或通俗杂志上的新闻广告发表的。

虽然在这本专论内已尽力把充分描述的种都包含在内，但是还有许多应列为“描述不完全的”种（第十三章）。甚至连一个适当的描述都没有可用的各个不同的名称都列在那里了，把一个培养名为新的机体以便宣布其发现的诱惑力是非常大的。