

SZEMLE

A talajlakó, szaprofita sugárgombák azonosításának, ökotípusaik identifikálásának szisztematikai – biokémiai alapjai

Jelen ismereteink szerint a sugárgombák minden talajtípusban előfordulnak [20, 137, 138, 143 stb.], számarányuk a sokrétű mikroflórának átlag egyharmadát teszi ki és tevékenységükkel döntően befolyásolják a talajokban végbemenő csaknem valamennyi fontos biokémiai folyamatot (humusz-szintézis, lebontás, ammónifikáció, cellulóz-bontás stb.). Bizonyos talajfelelésekben (rendzinák, rozsdabarna erdőtalajok, kérges-, szologyos szolonyecsek, szolonsákok stb.) az aerób mikroflóra minden más csoportjával szemben döntő fölénybe kerülnek és a kérdéses talaj biodinamikáját egyoldalúan befolyásolják. Másrészt a legnagyobb alkalmazkodó- és ellenállóképességgel rendelkező organizmusok és a talajok fizikokémiai viszonyainak olyan mérvű változásainál, mely a legtöbb baktérium számára már elviselhetetlen, fejlődni és aktivitást kifejtési képesek.

Ismeretesek Misusztinnak [91] és több más szerzőnek azon megállapításai, hogy az egyes talajtípusokban speciális összetételű mikrobaközösségek tevékenykednek. Ez a fontos és a bakteriológiai vizsgálatok részéről többé-kevésbé kielégítően igazolt megállapítás valószínűleg érvényes lesz a sugárgombák körére is [124], azonban az ilyen természetű kutatások elé rendkívül nagy akadályokat gördít az a sajnálatos tény, hogy ez utóbbi szervezetek, és ezzel együtt az egyes speciális talajlakó sugárgombaflórák differenciálása, elkülönítése ma még sok esetben csaknem megoldhatatlan feladatot jelent. Ez az egész nemzetközi irodalomban megnyilvánuló, és alkalmas szakmunkák hiányában jelentkező nehézség sajátosan tükröződik hazai szakirodalmunkban is, melyben mindmáig nem jelent meg kézikönyv vagy akár tanulmány, mely e szervezetek meghatározásához akárcsak a külföldi adatok alapján is kulesot szolgáltatna.

A sugárgombák típusainak elkülönítése mind a talajmikrobiológia, mind az ipar, mezőgazdaság stb. szempontjából elsőrendű fontosságú, és nemcsak az 1953-as római, hanem az ez évi (1958) stockholmi mikrobiológiai kongresszus keretében is e kérdés külön konferencia tárgyát képezte, ill. képezi. Mindezek alapján szükségesnek tartottuk, hogy a következőkben e probléma

állításáról a legújabb kutatások szemügyre vételével beszámoljunk.

1. Nomenklatúra

Waksman és Henrici [in 11] 1948-ban megjelent összefoglaló tanulmánya után a következő, a fajnál magasabbfokú rendszertani kategóriák bevezetésére vannak adataink a sugárgombák köréből. Couch [22, 23, 24, 25] az *Actinoplanaceae* familát és ezen belül a *Streptosporangium* és *Actinoplanes* genusokat írta le. Bisset és Moore [12] az *Actinomycetaceae* családban a *Jensenia* genus állították fel. Thirumalachar [131] egy új, valószínűleg az *Actinomycetaceae* családba tartozó, *Chainia* nemet ismertetett. Waksman és Lechevalier [140] a *Streptomycetaceae*-család keretében a *Thermoactinomyces* [136] új genus tárgyalják. Végül Henssen [58], nagyrészt morfológiai megfigyelésekre támaszkodva, ismertet három új nemet (*Thermomonospora*, *Thermopolyspora* és *Pseudonocardia*).

A különböző szerzők által leírt fajok nomenklatúrai viszonyai, a szinonimák kérdése már pusztán nevezéktani viszonylatban is szinte áttekinthetetlen és itt ezekkel foglalkozni nem szándékozunk.

2. Variáció

A sugárgombák variabilitása, nagy változékonyságuk tekinthető korrektszerű rendszertani meghatározásuk legnagyobb kerékkötőjének. Ez a változékonyság Jones szerint [65] megnyilvánul a temporális és a permanens variáció keretein belül. Lieske [84] a sugárgombák-nál észlelt „mutációk” lényegére vonatkozóan tett megfigyeléseit három pontban foglalja össze. Először szerinte új tulajdonságok átmenet nélkül hirtelen léphetnek fel egy egyetlen kolónián (Einzelindividuum) belül és mindkét, az eredeti és az új forma azonos körülmények között változatlanul egymás mellett tovább tenyészthető. Másodszor és általában csupán egyetlen tulajdonság változik meg, míg a többi változatlan marad. Ilyen esetekben természetesen nehéz megmondani — Lieske

szerint — hogy vajon egy tulajdonság elvesztéséről vagy új fellépéséről van-e szó. Így, ha pl. az egyik törzs elvesztéi képességét bizonyos tápközegen a spóráképzésre, még nem biztos, hogy az egy öröklődési tulajdonság elvesztésén, hanem talán egy ezt befolyásoló más ik „öröklődési egység” megjelenésének tényén alapul. Harmadszor, állapítja meg nevezett szerző, az újonnan fellépett formák tartósan tovább tenyésztethetők. Egyes esetekben az új formáknál ismét új „mutációk” léphetnek fel stb. Stanier [119] megfigyelte, hogy egyes *Streptomyces* fajoknál a spóraanyagból kiindulva relatíve sok variánshoz jutott, és azt a gyanúját juttatta kifejezésre, hogy a spórák között megnyilvánuló differenciák a chromatikus anyagnak a spóráképződésnél végbemenő egyenlőtlen eloszlására vezethetők vissza. Szabó és Marton [124] azt tapasztalták, hogy egy nagyon variabilis sugárgombatorzs spórahordozóban a gyöngysorszerűen elhelyezkedő spórák méreteiben is extrém ingadozások jelentkeztek. Pfeiffer [98] megállapítása szerint négy *Streptomyces* fajnál „egyspóra”-kultúrák esetében minden 100 normáltípusra két-három variáns esett. Frommer igazolta [44], hogy rhodomycintermelő sugárgombatorzsek glicerinylikokoll táptalajon micélium termelésében és rhodomycinképzésben hirtelen és erősen visszaesnek stb.

Lindenbein [85] a tenyésztés folyamán bekövetkező változások két formáját különbözteti meg. Az első esetben a törzs a maga egészében megváltozik. Valamennyi kifejlődő kolóniánál pl. vagy hirtelen vagy fokozatosan egy tulajdonság eliminálódik. Ez a tulajdonság, bizonyos kedvező táplálkozási körülmények hatása alatt, később újra, akár eredeti intenzitásában is jelentkezhet, majd ismét eltűnhet. A második esetben pl. a kérdéses tulajdonság eliminálódása szempontjából a „leánykolóniák” nem azonos módon viselkednek. Egy részük e tulajdonságot megtartja, más részük elveszti. Lindenbein e kolóniákat mint „disszociánsokat” jelöli meg. Szerinte a „vesztes” forma, sok esetben tartósan tisztán fenntartható, míg a másik típus tenyészteteiben újabb „vesztes” formák léphetnek fel. Kutzner [81] szerint egyes fajoknál, így pl. a *Str. coelicolor*nál, nagy variáció észlelhető, mely megnyilvánul a szubsztrát micélium és a pigment kék-ibolyától szintelenig terjedő változataiban mindenféle fokozatban, melyet még a levegő micélium hiánya vagy megléte kísérhet (lásd még: 92 és 145).

A sugárgombákkal foglalkozó kutatók nem ritkán tapasztalhatják, hogy a tisztítási eljárások minden lehetőségének latba vetése után is, bizonyos törzsek külső morfológiájukban igen heterogén képet nyújtanak. Az egységesnek látszó, egyenletesen növekvő tenyészetben pontok, foltok vagy szektorok formájában elütő színű, ill. habitusú levegő-micélium fellépése

figyelhető meg. Ez bizonyos esetekben a kérdéses fajra jellemző lehet [81]. Így egyes olyan fajoknál, amelyek egyébként szürke légmicéliumot képeznek, foltként világosszürkétől fehérig vagy sárgásig variáló légmicélium megjelenése tapasztalható. Ez az elütő légmicélium fertilis, konzisztenciájában megfelel a normálisnak és leoltás, tisztítás révén világosszürke, fehéres vagy sárgás tenyészetek kiinduló anyagává válnak.

A morfológiai heterogenitás egy másik formája, a rendes körülmények között rózsaszínű, szürkésrózsaszínű, szürke vagy kék légmicéliumot képező fajoknál észlelhető. Ezeknél ugyan csak foltok alakjában fehér, igen ritkán sárgás és erősen gypjas konzisztenciájú, sterilis ún. „szekunder légmicélium” [81] jelentkezik, melyekből leoltás és tisztítás révén sikerül ilyen, csupán szekunder légmicéliumot produkáló vonalakat előállítani. A különbség az utóbbi és az eredeti tenyészetek között csak a légmicélium morfológiájában, színében és sterilitásában jelentkezik, míg a szusztrát micélium színe, a különböző közegekben termelt pigment, az antibiotikus tulajdonságok stb. azonosak maradhatnak. Saját megfigyeléseink szerint ezekből a sterilis szekunder-légmicélium foltokból továbbtenyészhető sterilis kultúrák létrehozása, legalábbis bizonyos fajoknál, igen nagy nehézségekbe ütközik. A steril légmicélium töredékek továbboltásánál rendszerint fejlődésképtelenek. Jobb eredmény érhető el, ha e sterilis foltok alól kiperparált szubsztrátmicéliummal kísérletezünk.

Ami a sugárgombák variabilitását illeti, jól lehet itt még nagyon sok ismeretlen tényezővel állunk szemben (pl. esetleges „vegetatív hibridizáció” [61] stb), nem tekinthetjük mértékben és általánosságban oly annyira szélsőségesen megnyilvánulónak, hogy az az eredményes rendszertani munkát lehetetlenné tenné, amint ezt egyesek nézeteikben kifejezésre is juttatták. A nemzetközi szakirodalomban mindinkább gyökeret ver az a megállapítás [81, 85, 124, 135 stb.], hogy pontosan ismert összetételű táptalajok felhasználásával, meghatározott kísérleti feltételek között, a fajra jellemző bélyegek a törzsek nagy többségénél — bizonyos variációtól eltérően — reprodukálhatók. Ebben a munkában azonban nem szűkkörűen egy-két tulajdonságra, hanem ezek nagy számára, és a közöttük levő korrelációra kell alapítani.

Egyébként az irodalomban Waksmann [133], Lieske [84], Orskov [95], stb. első beható tanulmányai után számos adat látott napvilágot a sugárgombák variációjára vonatkozóan. Újabban főleg Duggar és munkatársai [32], Backus és munkatársai [4], Carvajal [17], Erikson [37], Kellner [66, 67], Pittinger [100], Savage [110] és mások [33, 54, 104, 107, 111, 114, 128, 130 stb.] szolgáltattak e téren értékes adatokat, és Jones [64, 65], Erikson [37, 38],

Klieneberger—Nobel [68], Webb és munkatársai [141] stb. dolgozataiból a variáció, változékonyság citológiai-genetikai alapjaira is némi betekintésünk nyílt.

3. A talaj-, ill. a termőhelyviszonyok hatása az ökotípusok kialakulására.

Napjainkban már a magasabbrendű növények ökológiai kutatásában is egyre inkább előtérbe nyomul az ökotípusok tanulmányozásának fontossága. Az ökotípus, mely a fajnak az eltérő termőhelyviszonyok, ill. életfeltételek között kialakult, ezekhez alkalmazkodott, többé-kevésbé eltérő alakjait reprezentálja, az alfaj (subspecies) fogalmával azonosítható. A jellegzetes ökotípusok kialakulása, a faj differenciálódása, még inkább jellemző az olyan viszonylag nagyobb alkalmazkodó képességgel rendelkező, plasztikusabb szervezetekre, mint a sugárgombák. Ezeknél az alkalmazkodás elsősorban az élettani karakter megváltozásában jelentkezik, ami alapját képezi annak, hogy a mikrobiológiában a biotípus fogalma alatt voltaképpen „fiziológiai rassz”-t [85] értünk. Természetesen a biotípusok sokaságából összetevődő fajok határait seholsem nehezebb megvonni, mint éppen e szervezeteknél. Lindenbeim szerint a biotípusokat összetartó fajhatár mesterséges elhatárolás és praktikus érdekeket szolgál.

Véleményünk szerint a törzsek, izolátumok meghatározásához fontos adatokat nyújt a természetes termőhely (lelőhely) tanulmányozása. Degradált szoloncsákos szolonyecéken végzett vizsgálataink azt igazolják, hogy az egyes szintekben élő aktinomiceta-fajok morfológiai és fiziológiai jellemvonásaikban messzemenően visszatükrözik e szintek speciális fizikokémiai viszonyait. A tömődött, kötött B₁- és B₂-szintben élő fajok valamennyien vagy csökkent spórázóképeségűek vagy sterilek. Ezzel szemben az A-szint sugárgomba népesége, csaknem minden izolált törzs esetét tekintve, gazdag spórázóképeségről tanúskodott. Ilyen körülmények között a meghatározási munkálatok során sokszor el kellett tekinteni a levegő-micélium, ill. a spórahordozók ismeretétől, melyek egyébként elsőrendű szisztematikai bélyegek. Mivel azonban a fajt sok más egyéb tulajdonság is meghatározza, lehetőség nyílt sterilis alakok közelebbi identifikálására is. Ugyancsak megfigyeltük, hogy a sókban gazdag, oszlopos B₁-szintben települnek az e sók iránt legkevésbé érzékeny fajok. A sóda fellépése vagy a sók évi vertikális vándorlása keretében érintett mozgásterülete (jórészt a B₁-szint alsó régiója) egybeesik a nagy szódaturó képességű törzsek előfordulásával stb. Különben az egyes sugárgomba fajokhoz tartozó ökotípusok vizsgálatáról még igen kevés adatunk van, de hogy ezek előtt a kutatások előtt nagy jövő áll, azt az is igazolja, hogy egymás után látnak napvilágot dolgozatok, melyek azokról a speciális fiziológiai képességekről számolnak be, melyek (anti-

biotikum-termelés, humuszanyag-produkció stb. fokozott fellépése különösen bizonyos talajféleségekől kitenyészített aktinomicetáknál észlelhető.

A talajviszonyok hatására kialakult tulajdonságok-korrelációban a fontos, többé-kevésbé ugyancsak megváltozott faji bélyegekkal, egyrészt magyarázatot adnak ezen kölcsönhatások ismeretének hiányában megkísérelt meghatározási műveletek gyakori sikertelenségére, másrészt felvetik a szükségességét a rendszertani munka sokkal szélesebbkörű biokémiai alapokra való fektetésének, mint ahogy ez eddig a gyakorlatban volt. Az ökotípuskutatás feltétlenül igényli a talajtani ismereteket is, és közvetlenül elvezet a „speciális talajmikroflórák” sokat vitatott kérdése tisztázásához.

4. A fajok és „fajcsoportok” elkülönítése

A fajok meghatározásához felhasználható legfontosabb munkák Waksman és Henrici [in 11], Waksman és Lechevalier [140], továbbá Kraszilnyikov [75], Baldacci [5], Millard és Burr [90] és Gauze [46] stb. tollából származnak. Kraszilnyikov baktérium és aktinomiceta határozójából [75] a sugárgombákra vonatkozó rész magyar nyelven Szalay Lóránd fordításában még 1951-ben, sokszorosított formában, megjelent. Ugyanezt a határozórészt angol nyelven a Chas. Pfizer & Co. révén, Routien szerkesztésében adták ki. Ezek a munkák az izolátumok, ismeretlen szisztematikai rokonságú sugárgombatörzsek identifikálását szolgálják. A faj határozása felsorolt monográfiák segítségével, ha egyáltalán, csak nagy nehezségek árán oldható meg. Az okokat a következőkben látjuk:

1. A fajok leírása e munkákban nem tartalmazza az ezekre vonatkozóan a nemzetközi szakirodalomban ténylegesen összegyűlt ismeretanyagot, hanem legtöbbször a fajt bevezető szerző többé-kevésbé rövid originális leírását adja. Mivel igen sok faj esetében a szisztematikai elhatárolás bizonyos, az eredeti fajleírásban nem szereplő, biokémiai reakciók segítségével biztonságosabban és könnyebben végrehajtható, ezért jelen körülmények között a rendszertani munka elképzelhetetlen az egyes fajokra vonatkozó speciális irodalom beható tanulmányozása nélkül.

2. Az említett monográfiákban megadott határozó kulcsok nem teljesen következetesek, és nem minden esetben jellegzetes faji tulajdonságokra alapítanak. Így Waksman és Henrici határozójában (in 11) a fehérje tartalmú táptalajokon barna színanyagot termelő és nem produkáló fajok elkülönítése a határozó kulcsok szerint alig keresztülvihető. Ugyanitt aligha tekinthetjük faji bélyegnek azt a kritériumot, mi szerint a törzsek varasodó burgonya alóli talajból izolálhatók. Erre a

hiányosságra egyébként Kutzner is felhívta a figyelmet [8].

3. A megfigyelések szerint a sugárgombák kulturális viselkedése lényeges változásokat mutat a tápközeg összetételével kapcsolatban. Mivel a különböző szerzők nem következetesen azonos összetételű tápközeggel dolgoztak, és sajnos dolgoznak, a meghatározás ezen monográfiák alapján úgy lenne lehetséges, ha minden esetben fel lenne tüntetve (a leírásnál) a használt tápmédium összetétele is. Ezeket azonban az eredeti munkák alapján ismerhetjük csak meg.

4. Végül néhány megjegyzés a „meghatározó-kulcsok” alkalmazhatóságáról a sugárgombák körében. A jellegzetes faji bélyegeken alapuló „kulcsok” segítségével történik az élő szervezetek legkülönbözőbb csoportjaiban a rendszertani tájékozódás. Ezeknek a kulcsoknak nemcsak jellemző, hanem stabil faji bélyegekre kell alapítaniok. A nehézség a sugárgombáknál itt kezdődik. Nem ismerünk ugyanis e szervezeteknél olyan tulajdonságot, melyre biztonsággal lehetne alapítani. Ugyanis a magasabbrendű növényeknél, vagy akár állati szervezeteknél, bizonyos faji bélyegeket (pl. virágmorfológia, rovarszárnyezet stb.) genetikailag sokszor a faktorok egész sora határozza meg, ezzel szemben a sugárgombákra jellemző főbb biokémiai reakciók, vagy színanyag termelés, esetleg csak egy vagy néhány enzim meglétével vagy hiányával kapcsolatosak. A sugárgombafajt meghatározó számos biokémiai jelleg közül csak kettő vagy három eliminálódjék, úgy ez már elegendő ahhoz, hogy a határozó kulcsok alapján sohasem találjuk meg. Ez a tény az egész „kulcsrendszer” használhatóságát megrendíti. Nem akarjuk azonban ezzel azt állítani, hogy az identifikáláshoz egészen más utakat kell keresnünk, de mindenesetre meggyőződésünk, hogy a meghatározás e szervezeteknél csak komplex módon, sok tulajdonság együttes szemügyre vételével lesz csak lehetséges.

Az utóbbi időben, és elsősorban Waksman nyomán bizonyos hasonló tulajdonságokkal rendelkező fajcsoportokat „species group”-ot állítottak fel, melyek a genuson belüli gyorsabb tájékozódás és szortírozás lehetőségeit segítenék elő. Így különböztetik meg Waksman és Lechevalier [140] a *Str. antibioticus*, *lavendulae*, *griseus*, *flavus*, *ruber*, *fradiae* és *albus* csoportokat. Hessel-tin, Benedict és Pridham [59] a *Str. reticuli*, *S. viridochromogenes*, *S. griseus*, *S. lavendulae*, *S. albus*, *S. parvus* és a szürkespórájúak csoportját. Baldacci, Spalla és Grein [8] két szekción belől a következő soriasokat különítik el: *Albus*, *Griseus*, *Viridis*, *Coeruleus*, *Lavendulae*, *Roseus*, *Diastaticus*, *Aureus*, *Madurae*, *Fradiae*, *Albidoflavus*, *Antibioticus*, *Scabies*, *Sulphureus*, *Intermedius*, *Rimosus*, *Bostromi*, *Albosporus*, *Rubriacticuli*, *Melanosporus* és végül *Violaceus*. 1954-ben

Flaig és Kutzner [42] is megkíséreltek egy ilyen csoportosítást, melyet Kutzner [81] fejlesztett tovább tíz „főcsoport” és 382 „alapegység” felállításával. Gauze munkatársaival [46] az antagonista aktinomiceták alatti szériáit dolgozta fel: *Lavendulae-roseus*, *Fradiae*, *Fuscus*, *Roseoviolaceus*, *Ruber*, *Helvulus*, *Albus*, *Albosporus*, *Coeruleus*, *Griseus*, *Nigrescens*, *Aureus*, *Chrysomallus*, *Chromogenes*, *Violaceus*. Ezen beosztásoknál érvényesülő elvekről a továbbiakban még szólni fogunk. Hogy e csoportbeosztások hogyan fogják kiállni a kritikát, még nem lehet tudni, annyi azonban bizonyos, hogy a szétválasztásoknál itt is csak néhány tulajdonságot vesznek figyelembe. Így pl. ha a *Str. coelicolor* egy tenyészet elveszti kékes színét, úgy eredete ismeretének hiányában, aligha lehet a *Violaceus* szériába besorolni stb.

5. Mikromorfológia

A következőkben sorra megtárgyaljuk a sugárgombák azon legfontosabb tulajdonságait, melyek a fajok, csoportok, változatok stb. elkülönítésénél mindeddig vizsgálat tárgyát képezték, ha mindjárt csak egy vagy két szerző részéről is.

A morfológiai, közöttük a mikromorfológiai bélyegek jelentőségét nem minden szerző értékelte egyformán. Krainsky [71] immár klasszikussá vált tanulmányában viszonylag kevésbé tárgyalja a törzsek mikromorfológiáját. Duché pedig a fehér aktinomicetákról írt, és nagy anyagot felölelő monográfiájában néhány primitív spórahordozó típus rajzát közli [31a]. Mindenekelőtt Dreschler [31] és Kraszilnyikov voltak azok, akik a spórahordozók alakjában konstans faji bélyegeket láttak. Orskov [95, 96] ugyancsak felhasználta a spórahordozókat az aktinomiceták megkülönböztetésénél, azonban azzal a fenntartással, hogy ezek a különbségek variabilisak, és nem elegendőek a fajoknak ezek alapján történő leírásához. Kraszilnyikov [73] és Gauze [46] mind a spórahordozók, mind a spórák morfológiáját a fontos bélyegek között tárgyalják, és a meghatározó kulcsokban — náluk — ezek kiemelkedő jelentőségűek. Mások rámutattak, hogy a sporophorok morfológiáját a tenyésztápközeg is jelentősen befolyásolja [120]. Saját megfigyeléseink szerint a törzsek mikroszkópos képe mindig jellemző a fajra. E vizsgálatokhoz legalkalmasabb az agarfilm-nedveskamra tenyészet, melynek segítségével a tenyészetek fejlődését időbeni lefutásában tanulmányozhatjuk, amely ugyancsak a fajra jellemző folyamat.

Az utóbbi időben többen foglalkoztak a spórák (konidiumok) elektronmikroszkópos morfológiájával. Flaig és munkatársai szerint [41] számos *Streptomyces* törzs különböző fiziológiai tulajdonságok szerint csoportokra

osztható volt és ez a csoportosítás a spórák elektronmikroszkópos morfológiája alapján meg-ejtett beosztással egybeesett. További kutatások szerint [43, 81 stb.] hat spóraformát különböztethetünk meg, éspedig: 1. Sima felülettel a) hosszúkás ovális, b) kerek, c) cilindrikus. 2. Egyenetlen felülettel a) tüskés, b) szőrös, c) szemölcsös. Baldacci és Grein [7], továbbá Kutzner [81] azt tapasztalták, hogy az egyes fajok spóráinál különbségek jelentkeztek a sugárzás áthatolás szempontjából is. A kerek és a röviden ovális sima spórák többnyire teljesen áthatolhatatlanok, hasonlóan az egyenetlen felületűek is. Az ovális és a cilindrikus sima spórák viszont csak néhány esetben áthatolhatatlanok. A konidiumok finom felületi struktúrája fontos faji bélyegnek tekinthető. Még nincs elegendő vizsgálatunk arra vonatkozóan, hogy ez a struktúra hogyan változik a táptalajoktól függően. Mindenesetre Küster és Grein [83] számos, zabpely- és burgonya-agaron tenyésztett törzsnél differenciákat e tekintetben nem találtak. Ezzel szemben Flaig és munkatársai [43] kimutatták a nitrát kedvezőtlen hatását a sörtek és szőrszerű képletek kialakulására a spórák felületén.

Egyes szerzőknél, így Kraszilnyikov-nál [73] fontos meghatározó kulesként használatos a spórák kialakulásánál szerepet játszó folyamatok megjelölése (kialakulás fragmentáció vagy segmentáció révén). Az újabb vizsgálatok szerint (Flaig és munkatársai [43], Jones [64], Waksman [134], Bringmann [14], Vernon [132], Kutzner [81] stb.) a spórák a légmicéliumban endogén úton képződnek. A régi membrán sorsa Kutzner szerint az egyes spóraformák esetében más és más. A spórák megérése után a régi hifamembrán az ebbe bezárt spórák megfelelő helyeinek a végén szét-törlik, és vagy szorosan ráfekszik a spórákra, vagy többé-kevésbé gyorsan feloldódik. Spóraláncok szabadrává válását sértetlenül maradt hifából nem figyeltek meg. Kutzner [81] azon a véleményen van, hogy a sörte vagy szőrszerű képletekkel borított spóráknál e képletek a régi hifamembrán származékai és a hifákban képződött spórák maguk azonban simafalúak. Vagyis nem a spóramembrán kinövéseiről [43], ill. nem a kinövésekkel ellátott spórákról [35] van szó.

Újabbban Henssen [58] a termofil sugárgombák rendszertanát mikromorfológiai alapokra fektette (hogy ezek az alapok tartósak lesznek-e affelől kétségeink vannak). Sőt ezen túlmenően lehetségesnek tartja a *Streptomyetaceae*-család taglását is ilyen szempontok szerint. Henssen nagy jelentőséget tulajdonít a szubsztratmicélium elágazásában, lefutásának szabályosságában, méreteiben, a levegőmicélium megjelenése helyében, a spórák számában, a hifafonalak szeptáltóságában stb. általa felismert faji jelentőségű bélyegeknél.

Saját vizsgálataink szerint a sugárgombák mikromorfológiai megjelenése, bár kétségtelen jellemző faji bélyegeket mutathat különösen a spórahordozók és a spórák morfológiája tekintetében, finom részleteket illetően (szubsztrat micélium vastagsága, elágazás—sűrűség stb.) jelentősen alá van vetve a közeg fizikokémiai viszonyai (sókoncentráció, pH stb.) befolyásának. Természeti körülmények között, ilyen — tartós — hatások a faj ökotípusai között nagy differenciákat indukálhatnak.

6. Makromorfológia

Mesterséges táptalajokon az egyes törzsek megjelenési formája, a tápközegek összetételétől eltekintve, azáltal is különbözik, hogy a beoltásnál milyen sűrű spóraszuszpenziókkal dolgozunk. Egyetlen spórából sokszor szabályos, szimmetrikus telepek nőnek ki, melyek morfológiája a fajra jellemző lehet. Rendes körülmények között az átoltásokkal gazdag spóratömeggel „vetünk” (populáció-átvitel), amelyből kifejlődő, összefüggő telepek habitusa ugyancsak jellemző, de más képet nyújt. Általában ez utóbbit használjuk fel a leírásokhoz. Az alkalmazott morfológiai terminológia [10, 30, 47, 62, 85, 113 stb.] a különböző szerzőknél a legtöbb esetben más és más volt, ami sokszor zavart idézett elő. A legutóbbi időben a Lindenberg [85], Waksman [135] stb. által ajánlott egységes terminológiát követjük. Ennek értelmében szilárd táptalajokon a szubsztrat-micélium lehet: 1. Vékony lepel-szerűen kiterjedő (effusus). 2. 1 mm-nél kisebb, de szabad szemmel jól látható, pontszerű (punctiformis). 3. Mint az előző, azonban 2—3 mm átmérővel (pustulatus). 4. Párnyszerű, többnyire kiemelkedő, 3 mm átmérő felett (pulvinatus). 5. Kérges, összefüggő, többé-kevésbé érdes kéreg (crustaceus). 6. Ráncos, azonban párhuzamosan vagy radiálisan nem rovátkolt (rugosus). 7. Barázdált, parallel vagy radiálisan (sulcatus). 8. Cseppkőszerű, szabálytalanul lyukacsos (tophaceus). 9. Zuzmószerű, lebernyeges kolóniák (lichenoid). A levegőmicélium lehet: 1. Poros, ill. porszerű bevonatot alkotó (pulverulentus). 2. Lisztszerűen porszerű, többnyire helyenként erősebb levegőmicéliumképzés figyelhető meg (farinosus). 3. Bársonyos, amikor egyenletes sűrű takaró alakul ki, rövid szabad szemmel meg nem különböztethető (vellereus), és 4. gyapjas, amikor vattaszerűen, hosszú szabadszemmel megkülönböztethető hifákból áll (lanatus).

A morfológiai megjelenés terminológiája folyékony táptalajok esetében. Alámerült növekedés esetén: 1. Alzati növekedés, az edény alján szilárdan ülő (települt) kolóniák. 2. Üledék (szediment), leülepedett, nem rögzült kolóniák pelyhek vagy finom zavarosodás alakjában. 3. Lebegő növekedés, alámerült-szabadonúzó micélium ugyancsak pelyhek és zavarosodás

alakjában. A felületi növekedés: 1. Gyűrűképződés miceliumból az üveg és a folyadék határán szilárdan rögzülve. 2. Bőrke (pellucula), finom, a felszint többé-kevésbé beborító növekedés, mely érintésre összegyűrődik. 3. Felületi takaró (tegumen), mely összefüggően leemelhető, többnyire az egész felületet beborítja vagy megszakításokkal szigetszerűen, gyakran alásüllyed.

Az alanti megjelölések bármiféle tápközegen növekvő kolóniákra vonatkoznak: 1. Lágú (mollis), a kolóniák könnyen szétesnek, azonban nem ragacsosak vagy nyálkásak, mint a bakteriumok. 2. Kemény (durus), a kolóniák nem esnek könnyen szét, nem elasztikusak és nem töredeznek. 3. Bőrszerű (coriaceus), a kolóniák nem esnek könnyen szét, elasztikusak, nem töredeznek. 4. Törékenyek, a telepek kis kemény „szilánkokra” hullanak szét (fragilis).

7. Pigmentáció

A színanyagképzés (pigmentum = színanyag) mindig döntő szerepet játszott a fajok és csoportok elkülönítésében. Az endopigment a micellum-, az exopigment a táptalaj színét határozza meg. Baldacci [8] a sorozatok elkülönítésénél — szerinte kevésbé variabilis — endopigmentek színére alapít. Kutzner csoportbeosztásában [81] a zabpelyh-agaron észlelhető színdifferenciákra, mint elsőrendű bélyegekre támaszkodik stb. Mindemellett az irodalom tanúsága szerint a színanyagprodukciónak kvalitatív és kvantitatív viszonyai nem kizárólagos ismérvei a fajnak (és így különösen nem a fajcsoportoknak). Jellegzetes piros pigmentet képző sugárgombafajokról mint a *Str. floridae*, *Str. californicus*, *Str. puniceus* és a *Str. vinaceus* viomicint termelő törzseiről sikerült kimutatni [16], hogy ezek, a korábban távol állónak hitt *Str. griseus* Waksman et al. variánsai és közöttük a különbség a piros pigment képzésében rejlik (*Str. griseus* var. *purpureus*). Arra különösen sok adatunk van, hogy a produkált szín bizonyos tenyésztési idő után eliminálódhat, másrészt óvatosságra int, hogy oldódó pigmentet nem termelő, de előregedett és autolízisnek alávetett tenyészetek a táptalajt ugyancsak színezhetik, ez utóbbi azonban nem „aktív exopigmentprodukción”. Maga a pigment kémiai természete is jellemző lehet a fajra, ez a kérdés azonban sajnos, alig tanulmányozott [101 stb.]. Waksman [134] néhány szerző felosztását közli a sugárgomba színanyagokra vonatkozóan, főleg különböző oldószerekkel szembeni viselkedésük alapján.

A leadott színanyagok minőségét és mennyiségét lényegesen befolyásolják a tápközeg összetétele [21, 134 stb.], aerációs viszonyai, hőmérséklete, sókoncentrációja, a tenyésztés folyamán is változó pH-értékei, de még annak a tápmédiumnak a sajátosságai is, melyről az inokulumot vettük. A *Str. coelicolor* által termelt

pigment savanyú közegben vörös, míg alkalikusban kék [134]. A *Str. viridoniger* [124] zöldtől feketéig átmenő színanyaga csak bizonyos tápközegekben jelentkezik stb. Igen sokszor nem egy, hanem több színanyag egyidejű képződését figyelhetjük meg. Ilyen képességek a faj elnevezésében is kifejezésre juthatnak: *Str. tricolor*, *Str. violaceus-ruber* stb. A barna pigment jelentőségéről a humifikációról szóló fejezetben szólnunk.

A fent felsoroltak után magától értetődő, hogy egy faj pigmentációs képességének leírása csak pontosan definiált összetételű táptalajokra alapulhat. Minden olyan esetben, ahol a szerző a fajleírásnál a tápközegek összetételét és a kísérleti körülményeket valamilyen oknál fogva nem adja meg, az adatok alig felhasználhatók.

A színárnyalatok nagy változatossága a szerzők egy részét arra készítette, hogy a különböző cégek által kiadott bonyolult színkálák nagyszámú mintáival, mint összehasonlító alappal dolgozzon, ill. próbáljon azonosítani. A gyakorlat azonban azt mutatja, hogy a finom színárnyalatok alakulását igen sok, és laborviszonyok között is alig ellenőrizhető tényező befolyásolja. Az azonos fajhoz tartozó és különböző termőhelyekről izolált törzsek színárnyalat variációi meghaladják azt a mértéket, mely lehetővé tenné az ilyen színmintákkal történő pontos azonosítás lehetőségeit.

A leírásokhoz felhasznált színárnyalatok megjelölésében ma már ugyancsak bizonyos normalizálódás jelentkezik [85, 135 stb.]. Szükségesnek tartjuk, hogy a *Streptomyces*-kutatásban ma leginkább elterjedt színárnyalati megjelöléseket alant röviden felsoroljuk: 1. Fehér: a) hófehér (niveus); b) csillag (fénylő) fehér (candidus); c) ezüstösfehér (argenteus); d) tejfehér (lacteus); e) krétafehér (cretaceus); f) liszt- vagy szürkésfehér (farinaceus). 2. Lila: a) kékes (violaceus) és b) vöröses (lilaceus). 3. Kék: a) sötétkék (caeruleus); b) búzavirágkék (cyaneus); c) égbék (azureus); d) szürkés-kék (caesius) és e) sárgás-kék (lividus). 4. Zöld: a) fűzöld (viridis); b) smaragdöld (smaragdinus); c) kékeszöld (glaucus); d) hagymazöld (prasinus) és e) olajzöld (olivaceus). 5. Sárga: a) világossárga (flavus); b) teltsárga (luteus); c) citromsárga (citrinus); d) arany-sárga (aureus); e) kénsárga (sulfureus); f) fehéressárga (stramineus); g) barnás-sárga (gilvus); h) tojássárga (vitellinus); i) fakósárga (luridus); j) zöldessárga (galbus). 6. Narancs: a) világos-narancs (aurantiacus); b) sötét vörössárga (croceus). 7. Vörös: a) sötét vörös (ruber); b) karminvörös (puniceus); c) sarlahvörös (coccineus); d) tűzpiros (igneus); e) fakókarmin (roseus); f) húsvörös (carneus, incarnatus); g) bíborbőrös (purpureus); h) cinóbervörös (cinnabarinus); i) miniumvörös (miniatuus); j) téglavörös (lateritius); k) vér-vörös (sanguineus); l) barnás-rézvörös (cupreus); m) világos-sárgásvörös (rutilus). 8. Barna: a) világosbarna (brunneus); b) sötétbarna

(umbrinus); *c*) gesztenyebarna (badius); *d*) vörösbarna (fuscus); *e*) sárgás rozsdabarna (ferrugineus); *f*) zöldesbarna (hepaticus); *g*) fahéjbarna (cinnamomeus). 9. Szürke: *a*) zöldesszürke (griseus); *b*) hamuszürke (cinereus); *c*) fehéresszürke (incanus); *d*) barnásszürke (fumigatus); *e*) vörösszürke (murinus); *f*) kékesszürke (plumbeus). 10. Fekete: *a*) szürkésfekete (niger); *b*) szénfekete (ater); *c*) barnászurokfekete (piceus); *d*) zöldes-hollőfekete (coracinus); *e*) kékesfekete (atramentarius).

E helyen kell megemlékezni a pigmentáció és általában a kulturális tulajdonságok leírásánál használatos táptalajokról. Annak ellenére, hogy Krainsky [71] óta e téren egyre inkább előtérbe nyomult a szintetikus tápközegek használata — mely egyedüli lehetőséget ad reális összehasonlításokhoz — mégis éppen itt jelentkeztek leginkább azok a nehézségek, melyek a sugárgomba azonosítás legnagyobb kerékkötői lettek. A különböző szerzők részéről forgalomba hozott eltérő összetételű tápközegek és az ezekre vonatkoztatott leírások valóságos káoszt idéztek elő. Így pl. ugyanaz a faj különböző tápközegeken más más megjelenéssel több faj leírására adott alkalmat. W a k s m a n [135] összegyűjtötte azokat a tápmédiumokat, melyek a szisztematikai munkában legjobban elterjedtek. Ezek (összetételüket lásd ott): 1. Czapek-agar. 2. Glukóz-aszparagin-agar. 3. Glicerinaszparagin-agar. 4. Ca-almasavas-agar. 5. Tyrosin-agar. 6. „Nutrient” vagy húskivonat-pepton-agar. 7. „Nutrient”-glukóz-agar. 8. Gelatin (nem ferdített). 9. Pepton-gelatin. 10. Keményítő-agar. 11. Tojás-albumin-agar. 12. Burgonya-glukóz-agar. 13. Élesztő-pepton-agar. 14. Élesztő-glukóz-agar. 15. Zabliszt-agar. 16. Talajkivonat-agar. 17. Burgonya-blokk. 18. Répa-blokk. 19. Lakmus-tej.

Ma a leírásokat általában a Lindenbein által megadott tápközegeken (melyek jórészt fent is szerepelnek) eszközlik [85].

Bizonyos esetekben speciális összetételű táptalajokat használunk rokonsági kapcsolatok felderítésénél. Így pl. a Burkholder és munkatársai [16] által bevezetett tripton-agaron a *Str. griseus* sok esetben olyan vöröses színeződést mutat, mely a vörös színű és viomycint termelő *Str. griseus* varietásokra jellemző, stb.

8. C-források értékesítése

A különböző C-források differenciál diagnosztikai szempontból történő hasznosításával többen is foglalkoztak. (Így Pridham és Gottlieb [102], Kurosawa [cit. 145], Ohki [cit. 145], Benedict és munkatársai [9], Zähler és Ettlinger [145], McClung [89] stb.). Természetesen már Pridham és Gottlieb munkája (1948) előtti időből is találunk hasonló természetű adatokat (Jensen [63], Kraszilnyikov [72] stb.),

azonban az elsőnek említett szerzők indították el a nagy törzsanyagra alapuló, és alkalmas szénforrásokkal végrehajtott kísérleteket. A vizsgálatok azt mutatják, hogy nem minden szénforrásnak egyforma a diagnosztikai jelentősége. Pridham és Gottlieb az alanti 18 C-forrást ajánlják: l-xyloz, l-rabinóz, l-rhamnóz, d-fruktóz, d-galaktóz, saccharóz, maltóz, laktóz, raffinóz, inulin, d-mannit, d-sorbit, dulcitol, dl-inositol, salicin, Na-acetat, Na-citrat és borostyánkősav nátrium. Zähler és Ettlinger [45] szerint a dulcitol csak nagyon kevés sugárgombatörzs hasznosítja. Ezzel szemben a d-galaktóz és maltóz a tenyészetek nagy részénél értékesíthetőnek bizonyult. Az l-xylozt a vizsgált törzsek 72,3%-a jól hasznosította, 16,8%-a nem, az l-rhamnózt 49,8, ill. 37,1, a d-fruktózt 83,5, ill. 5,6, a saccharózt 28,4, ill. 44,9, a laktózt 46,2, ill. 27,3, a raffinózt 21,8, ill. 60,1, az inulint 16,2, ill. 50,0, a d-mannitot 63,4, ill. 23,8, a dulcitol 4,0, ill. 86,4, a mesoinositol 30,8, ill. 41,4, a Na-acetatot 50, ill. 10,2 százalék értékesítette, ill. nem hasznosította, míg a fennmaradó szálalékok minden esetben a kétes eredményeket jelentik. Burkholder és munkatársai [15] többek között értékes adatokat közöltek arra vonatkozóan, hogy ugyanazon fajknál, törzseknél az egyes C-források értékesítése milyen korrelációban van másokkal. Így pl. 574 inozit és rhamnóz pozitív törzs közül 275 volt, amely egyúttal mannit pozitív, de inulin, raffinóz és sorbit negatívnak mutatkozott. 184 mannit, inulin és raffinóz pozitív, de sorbit negatív volt. 54 a hat C-forrás közül csak inulin és sorbit negatív. Mind a hat C-forrást pozitíve csak hat értékesítette és olyan, amely csak az inulint és raffinózt nem értékesítette, mindössze négy volt.

A C-forrás értékesítési vizsgálatokat ma már egyöntetűen a Pridham és Gottlieb szintetikus alaptápközegén végzik, 1% sterilén szűrt (vagy bizonyos esetekben autoklávozott) C-forrás jelenlétében. Az organikus savak Na-sóit 0,15% mennyiségben adják a táptalajhoz. A N-forrás mindig ammóniumsulfát. Különböztetve a N-források hatásáról a C-forrás értékesítésre még keveset tudunk.

Úgy látszik, hogy az egyes fajok értékesítési spektruma igen jellegzetes, és a mindig fennálló mutációs lehetőségektől eltekintve, stabil is. Ennek alapján több kísérlet is történt meghatározó-kulcsok felállítására. Pridham és Gottlieb [102] az általuk vizsgált törzseket nyolc csoportba osztották be, amikor is a kiinduló kulcs az l-rhamnóz, raffinóz negatívítás, ill. az l-rhamnóz, raffinóz pozitívítás, ill. az l-rhamnóz pozitív és raffinóz negatív magatartás volt. Érdekes, hogy nevezett szerzők rhamnóz negatív és raffinóz pozitív törzset nem találtak. Ilyenek előfordulása valóban jóval ritkább, de az irodalmi adatok szerint mégis létezik [15, 145 stb.]. A magunk részéről többek között a *Str. graminearis* faj rokonsági köréből izoláltunk

ilyen törzseket. A C-forrás értékesítési spektrum alapján O h k i [cit. 145] a *Streptomyces* fajokat öt csoportba sorolta, és az első három csoportot még három, ill. négy, ill. három típusra tagolta. Zähler és Ettliger négy csoportot állított fel. A harmadik csoport öt további alcsoportra oszlik. Az első csoportba tartozik a legtöbb faj (*Str. hobiliae*, *caelestis*, *celluloflavus*, *chartreusis*, *coelicolor*, *echinatus*, *narbonensis*, *purpurascens*, *spinulosus*, *viridochromogenes*), ezek l-rhamnóz, r-ffinóz, l-xyloz, d-fruktóz, l-arabinóz és d-mannit pozitívak, ill. a legutóbbi szénforrás értékesítése nem teljesen egyöntetű. A II-ik csoport a *Str. ambofaciens*, *antibioticus*, *chrysomallus*, *olivaceus*, *olivochromogenes* fajokból áll, értékesítő spektrumok az előzőtől raffinóz negatívással különböznek. A III/a alcsoport a *Str. aureofaciens*, *michiganensis*, *coelicolor* fajokkal itt már rhamnóz és raffinóz negativitás jelentkezik. A III/b alcsoportnál az l-arabinóz is negatív (*Str. griseus*, *Str. gr. var. purpureus*), a III/c-nél rhamnóz, raffinóz, fruktóz negatív, xilóz és arabinóz pozitív [*Str. cinereoruber*, *fragilis*]. Ebben az alcsoportban a törzsek mannittal szemben mindig negatívak. A III/d alcsoport két fajt (*Str. roseochromogenes*, *roseocircus*) foglal magába, és jellemző rájuk, hogy nem értékesítik a rhamnózt, raffinózt és xilózt, kifejezetten pozitívan a fruktózt, és nem egyöntetűen az arabinózt és mannitot. Az utolsó III-as alcsoport (e) az *amillatus*, *cinnamoneus* és *lavendulae* fajokkal az arabinóz és mannit terén nem egyöntetűen viselkednek, míg a többi C-forrást nem értékesítik. A IV-csoport a rhamnóz kivételével minden C-forrást hasznosít (*Str. eurythermus*, *jilipinensis*).

Ezen hat szénforrás segítségével eszközölt csoport és alcsoport beosztásokon belül további kilenc C-forrás teszi lehetővé a fajok elkülönítését. Több esetben volt megállapítható, hogy ugyanazon fajhoz sorolt törzsek nem tanúsítottak hasonló értékesítési spektrumot. Ez a nagyszámú tény valószínűleg arra vezethető vissza, hogy a jelen körülmények között egy fajnak tartott szervezetek a valóságban több faj konglomerátumát alkotják, és a jövőben ezeket szét lehet majd különíteni. Beszédes példa erre a *Str. albus* esete, melynek különböző törzsei jöllehet a szintetikusban teljesen megegyezőek, azonban fiziológiailag, így a C-forrás értékesítő spektrumokat is tekintve, a faj határait jóval meghaladó típusokat képviselnek.

Az eddigi irodalmi adatok tanúsága szerint a szénforrás értékesítő spektrum ismerete komoly segítséget jelent a sugárgombafajok elkülönítésének nehéz munkájában.

9. N-források értékesítése

Addig, amíg a C-forrás értékesítő spektrum meghatározásának egyre nagyobb figyelmet szentelnek [1, 9, 15, 34, 55, 87, 127 stb.] és a kapott eredmények alapján a fajok között ha-

tározott differenciákat lehet megállapítani addig — jöllehet számos vizsgálati anyag áll rendelkezésünkre [15, 16 stb.], a N-forrás értékesítési kérdése még koránt sem annyira kidolgozott. E vizsgálatokhoz használt tápközeg itt is a Pridham—Gottlieb szintetikus alaptáptalaj 1,0% glukózzal, mint minden sugárgomba által hasznosítható szénforrással. A N-forrás általában 280 mg N/l conc-ban. A különböző N-források felhasználhatósága e szervezetek számára éppen úgy eltérő, mint azt a C-források esetében láthattuk. A rendelkezésünkre álló adatok szerint [15] a legkevésbé értékesíthető a tryptofán, norleucin, tyrosin, methionin stb. Sokkal több törzs hasznosítja a serint, leucint, NaNO_3 -at, karbamidot, threonint, hydroxiprolint stb. A tenyészetek legnagyobb része kitűnően tenyészik glutaminsav, glicin, asparagsav, NH_4Cl , prolin, alanin stb. jelenlétében. Természetesen ezek az adatok mint egyetlen felvehető N-forrásra vonatkoznak. Más nitrogén tartalmú anyagok jelenlétében az értékesítő képesség lényegesen módosulhat. A fajok közötti differenciákra is felhozhatunk példákat. Így pl. nátriumnitrátot a *Str. venezuelae*, *Str. fradiae*, *Str. lavendulae*, *Str. antibioticus* és a *Str. rimosus* vizsgált törzsei pozitívan értékesítik, míg a *Str. aureofaciens*, *Str. griseolus* nem. A guanint a *Str. venezuelae*, *fradiae*, *lavendulae*, *antibioticus*, *griseolus* stb. jól vagy közepesen, a *Str. aureofaciens* egyáltalán nem hasznosítja stb. Saját vizsgálataink is azt mutatják, hogy az egyes fajok között a N-forrás-értékesítő spektrumban is határozott differenciák jelentkeznek. Egyébként a különböző N-források hasznosítására, ezek jelenlétében az anyagcsere bizonyos változásaira stb. adatokat találunk még Fedorov [39], Hollis [60], Stapp [121] stb. munkáiban.

10. Antibiotikum produkció és szenzibilitás

Az utóbbi időben az antibiotikum kutatás területén egyre erőteljesebben jelentkezik az igény a fontos antibiotikumot termelő sugárgombák indentifikálására, rendszerezésére [46, 55, 69, 70, 74, 78, 94, 112, 125 stb.]. Ilyenirányú törekvések keretében született meg az az elgondolás, hogy valamely törzs antibiotikum produkciója, ill. a termelt antibiotikum kémiai és biológiai tulajdonságai fontos útmutatást adhatnak a szisztematikai helyzetre vonatkozóan is [129 stb.]. Ezzel a megállapítással szorosan kapcsolatos az a másik tény, hogy az egyes fajoknak ezen anyagokkal szembeni szenzibilitásában is bizonyos szabályosság ismerhető fel. Így pl. a *Str. vinaceus*, *puniceus*, *florida*, *californicus* fajok nemcsak az általuk termelt viomicinnel szemben, hanem a közlelkon, ill. ua. fajhoz tartozó *Str. griseus* hatóanyaga, a streptomycin irányába is érzéketleneknek mutatkoztak [15]. Ezzel szemben a streptomycin — ugyanezen

kísérleti szériában — erősen gátolta a rendszerint távol álló *Str. lavendulae*, *Str. aureofaciens*, *Str. noursei* stb. fajok kultúráit.

Természetesen nagy törzsgarnitúrával dolgozva szinte leküzdhetetlen nehézséget jelentene minden egyes kimutatható gátlóanyag közelebbi meghatározása. Ezért ilyen esetekben a jellegzetes antibiotikus hatóspektrumot csupán az egyes törzsek és nem anyagcseretermékeik tisztított, esetleg meghatározott preparátumai részéről állapítjuk meg. A bizonyos táptalajokon meghatározott tesztorganizmusok irányába tapasztalt antibiotikus aktivitás, vagy éppen hatástalanság hasonló mértékben jellemző lehet egy fajra, ill. fajsoporra, mint akár a morfológiai tulajdonságok.

A fentebb mondottaknak megfelelően K u t z n e r [81] a fajok csoportosításánál a kulturális és főbb fiziológiai bélyegek mellett elsőrendűen támaszkodik az antibiotikus hatóspektrum ismeretére. B a l d a c c i és munkatársai [8] az egyes series-ek keretébe tartozó fajok elkülönítésénél többek között az antibiotikus tulajdonságok vizsgálatát is jelentősnek tartják. Néhány szerző a fajok közötti és a fajonbeli antagonizmus elméleti kérdését a sugárgomba rendszerint próbálta gyakorlatba ültetni [76, 77, 126]. H a t a és munkatársai [55] a törzsek *Streptomyces*- és baktérium-ellenes hatóspektruma és C-forrás értékesítő spektruma között kerestek korrelációt stb.

Bár a vizsgálatok azt mutatják [74, 78, 125 stb.], hogy az antagonisztikus képességek figyelembevétele lényeges segítséget jelent majd az aktinomyceták rendszerezésénél, azonban túlzott reményeket e téren sem szabad táplálnunk. A különböző fajok is termelhetnek azonos antibiotikumot és ugyanazon faj törzsei között is különbségek mutathatók — nemcsak az aktivitás területén — hanem a produkció minőségében is [81, 112 stb.]. Másrészt az egyes törzsek antibiotikus „képességei” mesterséges beavatkozásokkal megváltoztathatók [67, 110 stb.], ilyen változások a természetes viszonyok között is létrejönnek, végül e tulajdonságok szoros összefüggésben vannak a tenyésztés mindenkorai táplálkozásfiziológiai állapotával [75 stb.]. Ezért az antibiotikus tulajdonságokat mindig meghatározott összetételű táptalajokra, ill. kontrollált tenyészviszonyokra és standard érzékenységű tesztstruktúrákra vonatkoztathatjuk. A gyakorlatban leginkább bevált eljárások [75, 94, 97, 120 stb.] kell, hogy alapját képezzék az ezen vizsgálati területet is igénybe vevő rendszertani munkának. Ugyanez vonatkozik a szenzibilitás vizsgálatokra is.

11. Hidrolázok kimutatása

A sugárgomba-fajok leírásánál a legfontosabb bélyegek között találjuk — legalább is az esetek nagy részében — a különböző szubsztrátumok enzimatiszta dekompozíciójára vonatkozó ada-

tokat. Ezek között is első helyet foglal el a fehérjebontás (gelatina folyósítás gyorsasága, tej peptonizációja stb.), a keményítő hidrolízise, a saccharóz inverziója, a lipolitikus tulajdonságok stb. Az egyes kultúrák ilyen irányú képességeinek szisztematikai szempontból, a különböző szerzők nem azonos jelentőséget tulajdonítanak. Az említett tulajdonságok a sugárgombák körében szélesben elterjedtek. Így pl. a gelatina folyósítására (1—30 napon belül) a fajok döntő többsége képesnek mutatkozik, egyes szerzők vizsgálatai szerint [120, 137 stb.] csaknem valamennyi. Hasonlóan az amiláz-képzés is nagyon elterjedt [71, 84, 105, 123 stb.]. K u t z n e r megfigyelte [81], hogy az általa felállított rendszertani alcsoportokon belül az egyes törzsek amilolitikus aktivitásában alig, ezzel szemben a különböző alcsoportokhoz tartozók között tetemes különbségek voltak. Érdekes és részben ellentmondóak az adatok a tej koagulációjára és peptonizációjára vonatkozóan. S t a p p [120] adatai szerint 18 vizsgált törzs koagulálóan hatott peptonizáció nélkül. 431 törzs először koagulált és aztán peptonizált. 19 további törzs peptonizált előzetes koaguláció nélkül. K u t z n e r viszont azt tapasztalta, hogy a törzsek legnagyobb része előzetes koaguláció nélkül peptonizált. A S t r u t z által megfigyelt [123] 51 törzs közül 40 peptonizálta a tejet, három koagulálta és nyolc változatlanul hagyta stb. K r a s z i l n y i k o v határozójában [73] elég sok adatot találhatunk, miszerint a gelatin folyósítás, tej peptonizáció stb. ugyanazon faj törzsei között is igen eltérő aktivitással történhetik. Véleményünk szerint a fajok elkülönítésénél ezek az adatok igen hasznosak lehetnek, de kizárólag vagy akár csak főként ezekkel dolgozni azgha célnavezető.

12. „Humifikációs” aktivitás

A sugárgombák kutatásában új fejezetként jelentkezik a humifikációs aktivitás vizsgálata [40 stb.]. Ismeretes, hogy sok sugárgomba a fehérje tartalmú táptalajok barna színeződését idézi elő és többé-kevésbé ugyanezek a burgonya blokkot feketére változtatják, amelyet általában tirozináz reakciónak tekintenek. Egyesek [81] az ilyen kultúrák részvételét gyanítják a talajokban végbemenő humifikációs folyamatokkal kapcsolatban. Újabbán Küster vizsgálatai a sugárgomba fajok között „humifikációs aktivitás” szempontjából lényeges különbséget mutattak ki. Ez az aktivitás, az egyes szervezetek esetében észlelhető laccase típusú polifenoloxidáz aktivitással mutat párhuzamot. A folyékony és nitrogénforrásként egy alkalmas aminosavat tartalmazó tápmédiumban hónapokon át tenyésztett kultúra autolízisen megy keresztül és a keletkezett bomlástermékekben, amennyiben a törzs meghatározott polifenoloxidáz aktivitással rendelkezik, humuszanyagok lépnek fel. Mind a humuszanyagképzés, mind az

enzimaktivitás mértéke megfelelő módszerek segítségével mérhető. Saját vizsgálataink szerint a különböző fajok között e tekintetben éles differenciákat lehetett kimutatni és lehetőség mutatkozik a „humifikációs aktivitás” rendszertani bélyegként való felhasználására.

13. Fág-specifikitás

Aktinofágok által előidézett tipikus tartózkodás, litikus jelenségek stb. jól ismeretesek az irodalomból [19, 106, 115, 122 stb.]. A bakteriofágokhoz hasonlóan ezek esetében is sikerült kimutatni, hogy meghatározott fajok, ill. törzsek ellen képesek támadást intézni. Így vált ismeretessé egyes fágok szelektív hatása a *Str. griseus* streptomocint termelő és nem termelő törzsei irányába és nyert igazolást, hogy ugyanazon fágok a streptomocin-producens *Str. bikiniensis* és *Str. griseus* törzsek közül csak az utóbbiakat támadták. Hasonló különbségeket észleltek [15] streptomocin és grisein termelő sugárgombatörzseknek egy aktinofággal szembeni szenzibilitásában, amennyiben csak az elsők bizonyultak érzékenyeknek. Jelenleg nem áll elég adat rendelkezésünkre ahhoz, hogy megítélhessük, ilyen természetű vizsgálatok alkalmasak lesznek-e a sugárgomba-rendszertanban rokonsági kapcsolatok megállapítására.

14. A sugárgomba-micélium alkatelemeinek kémiai vizsgálata

Mind a sugárgomba fajok elkülönítésében, nagyobb rendszertani csoportosításukban, mind biokémiájuk megismerésében jelentőséget kell tulajdonítanunk azoknak a vizsgálatoknak, melyek a micélium kémiai összetételének megállapítását tűzték ki célul [3, 26, 36, 108 stb.] Sajnos, ilyen adat még csak kevés áll rendelkezésünkre. Cummins és Harris [26] már korábban rámutattak, hogy a bakteriális sejtfal összetételének rendszertani jelentősége van és ez a megállapítás az *Actinomycetales* rend tagjaira is érvényes. Lényegében hasonló véleményre jutottak Romano és Sohler [108], akik *Streptomyces* és *Nocardia* törzsek sejtfal összetételét tanulmányozták, továbbá Hoare és Work [cit. 26.], akik az *Actinomycetales* rend keretében a diaminopimelic-sav elterjedését kutatták. Ujabb Cummins és Harris [26] analízisnek vetették alá 51 *Actinomyces*-, *Nocardia*-, *Streptomyces*-, *Micromonospora*-, *Mycobacterium*-, *Propionibacterium*-törzset, továbbá hét *Eumyceta* tenyészet sejtfalát. Az aktinomiceták sejtfalát cukrok, aminocukrok és részben aminosavak alkották, amely összetétel általános képe a Gram-pozitív baktériumokéhoz hasonló. Ezzel szemben a gombák sejtfala csupán szénhidrátokból áll. Mindez arra enged következtetni, hogy az aktinomiceták rokonsági kapcsolatai inkább a baktériumokhoz, mint a gombákhoz fűződnek. A sejtfal összetétele alapján célszerűbbnek lát-

szik az aktinomiceták felosztása három családra: 1. *Mycobacteriaceae*, amely a *Mycobacterium*, *Nocardia* és *Corynebacterium* nemeket foglalja magába. 2. *Streptomycetaceae*, amelyhez *Streptomyces* és *Micromonospora* genuszok tartoznak, végül 3. *Actinomycetales* az egyetlen *Actinomyces* genusszal. A propionibakteriumok valószínűleg a *Streptomyces*-ekhez kapcsolódnak. Nevezett szerzők szerint mindez arra utal, hogy az *Actinomycetales* rend fenntartása nem látszik szükségesnek és hogy az említett familiákat célszerűbb lenne az *Eubacteriales*-be besorolni. Megjegyezzük, hogy korábban már Waksman és munkatársainak számos sugárgomba, baktérium és penészgomba fajjal végzett kísérletei, melyek keretében az egyes törzsek érzékenységet tanulmányozták antibiotikumokkal szemben, ugyancsak arra az eredményre vezettek, hogy a sugárgombák fiziológiailag közelebb állanak a baktériumokhoz, mint a gombákhoz. Ugyanis a tanulmányozott antibiotikumok tekintélyes része baktérium- és sugárgomba-ellenes, de gombákkal szemben hatástalan volt.

A felsorolt néhány kutatási téma és eredmény jóformán még képet sem nyújt azokról a lehetőségekről, melyek a különböző plazma alkotóelemek vagy akár a sejtfal kémiai összetételének vizsgálatával a rendszertani kutatások előtt megnyílnak. A plazmafehérjék papírelektroforetikus vizsgálata, aminosavösszetételük papírchromatográfias meghatározása stb., mind lehetőséget nyújtanak differenciák felderítésére.

15. Szerodiagnosztika

A szerodiagnosztikai próbák felhasználására, egyes törzsek, ill. fajok azonosításához, már több kísérlet történt [2, 56, 86, 116, 118, 144 stb., hazánkban Mészáros J.]. Ezek arról tanúsítják, hogy lehetőség nyílik ezen nagyon érzékeny és specifikus eljárás eredményes alkalmazására a sugárgomba diagnosztikában is. Legutóbb Szolovjeva és munkatársai [118] a kvarchomokkal történő eldörzsölés nehézségeiből kiindulva ultrahanggal rázatott micélium szuszpenzióval, mint antigénnel dolgoztak. Az ellenanyagprodukciónak nyulak segítségével eszközölték. Az antigén ellenanyag reakciót az agglutinációs módszer révén valószínűsítették meg. Igen érdekes eredményeket kaptak. Így pl. az *Actinomyces globisporus streptomycini* antigén formájában, a vele előállított immunszérum 1:1024-es hígításával is csapadékot adott. A csapadék kiválása ugyanezen antigén, de a globisporint termelő *Act. globisporus* No 58 szuszpenziójával kezelt nyúl szérumának köcsönhatásakor csak 1:64 hígításig jelentkezett. Az *Act. fradiae*, *Act. violaceus*, *Act. rimosus* stb. fajok antigénjével kezelt nyulak immunszérumai az *Act. globisporus* antigénjével egyáltalán nem adtak csapadékot és részben fordítva stb. Nem minden fajnak azo-

nosak az immunogén tulajdonságai. Így az *Act. fradiae* saját immunszérumával szemben is csak 1:64 hígításig adott agglutinációs reakciót stb.

Véleményünk szerint a szerológiai módszerek szélesebbkörű elterjedésének jelenleg két akadályát sorolhatjuk fel. Az első nehézség abból származik, hogy az esetek egy tekintélyes részében a diagnózishoz szükséges autentikus törzsek nagyon nehezen vagy egyáltalán nem beszerezhetők. Évtizedekkel ezelőtt leírt és többé hozzá nem férhető fajokkal (melyek a jelenleg nomenklatúránkban is tekintélyes szerepet játszanak) azonosítani ma már legfeljebb az eredeti leírások segítségével lehetséges. A második nehézség magából a módszerből származik. A fajok immunogén tulajdonságai eltérők. Ugyanazon faj törzsei között is nagy különbségek mutatkoznak. Mindez a kapott eredmények értékelésénél a legnagyobb óvatosságra készítet és csatlakozunk Burkholder és munkatársai véleményéhez [15], akik szerint e téren még igen sok vizsgálatra van szükség.

16. Perspektíva

Láthattuk, hogy számtalan út és mód áll rendelkezésünkre a sugárgomba fajok és típusok egymás közötti, sőt az aktinomiceták egészének más mikrobiális csoportoktól történő elkülönítésére irányuló törekvéseinkben. Azonban egyik felsorolt lehetőség sem képes ezt a nehéz feladatot egyedül a megoldás útjára terelni. Sem a morfológiai tulajdonságok, sem a szerodiagnosztikai próbák, C- és N-forrás értékesítő spektrum, enzimikus aktivitás stb., mint egyedül alkalmas „különleges differenciál diagnosztikai jelentőségű” bélyegek révén, nem lehet a fajokat kielégítően elkülöníteni. *Csak a széleskörű, a tulajdonságok sokaságára, és az ezek közötti korreláció ismeretére alapuló „komplex módszer” az, amely hivatva van a jelenlegi zűrzavarban rendet teremteni.*

Rendezésre szorul az aktinomiceták nomenklatúrája, melyre vonatkozóan számos kísérlet történt már [6, 13, 79, 139 stb.], mégis sok faj esetében (pl. *Str. roseus*, *roscochromogenus* stb.) a szinonimák áttekintése csaknem megoldhatatlannak tűnik.

Szükségesnek látszik tovább kutatni [48, 49 stb.] a fajoknál magasabb fokú rendszertani egységek elválasztó, elkülönítő bélyegeit, így a *Nocardia*-k és *Streptomyces*-ek stb. közötti lényeges fiziológiai különbségeket. Az egyre szélesebb körben kiterjedő enzimológiai [27, 93 stb.], citológiai [18, 28, 50, 53, 82, 88, 103 stb.] vizsgálatokat koordinálni kell a variációk mértékét és körülményeit tanulmányozó genetikai és ökológiai irányzatokkal.

A jellegzetes tulajdonságokban közös fajoknak, a genuszon belüli szekciókba, alszekciókba és sorokba történő — és még Wollenweber által elindított [142] — csoportosítása ugyancsak fontos feladatnak látszik, de ha ez a munka csak egy-két tulajdonságra alapul (pl. színanyagképzés stb.), szélesebbkörű használhatóságra nem igen számíthat.

A sugárgombák komplexmódszeren alapuló szisztematikai feldolgozása, és a kapcsolatos genetikai kérdések tisztázása segítséget jelent majd a mikroszervezetek körében általában forrongásban levő problémáknak, mint fajkérdés, fajkeletkezés [29, 57, 117 stb.] megértésében. Hasonlóan tágtítja látókörünket a rendszerezés általános irányelveinek [45, 80, 99 stb.] megvonasánál.

Hazai viszonylatban felmerül egy központi sugárgomba (vagy inkább mikroorganizmus-) múzeum megteremtésének szükségessége, ahol standard körülmények között törzseinket arra hivatott személyzet tartja fenn.

SZABÓ ISTVÁN és MARTON MÁRIA

Érkezett: 1958. május 31.

Irodalom

- [1] Anderson, I. E., Ehrlich J., Sun, S. H. & Burkholder, P. R.: Strains of Streptomyces, the sources of Azaserone, Elaio mycin, Griseoviridin and Viridogrisein. *Antibiot. & Chemother.* 6. 100. 1956.
- [2] Aoki, M.: Agglutinatorische Untersuchung von Aktinomyceten. *Z. Immunitätsforsch.* 86. 518., 87. 196., 200., 88. 60. 1935., 1936.
- [3] Avery, R. J. & Blank, F.: On the chemical composition of the actinomycetales and its relation to their systematic position. *Canad. J. Microbiol.* 1. 140. 1954
- [4] Backus, E. J., Duggar, B. M. & Campbell T. H.: Variation in Streptomyces aureofaciens. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 60. 86. 1954.
- [5] Baldacci, E.: Die Systematik der Actinomyceten. *Mycopath.* 4. 60. 1947.
- [6] Baldacci, E., Comaschi, G. F., Scotti T. & Spalla, C.: General criteria for the systematics of genera and species of Actinomycetes (Streptomyces) and Micromonospora. VI. Int. Congr. Microbiol. Symposium Actinomycetales 20. 1953.
- [7] Baldacci, E. & Grein A.: Esame della forma della spore di *Attinomiceti* al microscopio elettronico e loro valutazione al fini di una classificazione. *Giornale di Microbiologia* 1. 29. 1955.
- [8] Baldacci, E., Spalla C. & Grein A.: The classification of the Actinomycetes species (= Streptomyces). *Arch. Mikrobiol.* 20. 347. 1954.

- [9] *Benedict, R. G., Pridham, T. G., Lindenfjeller, L. A., Hall, H. H. & Jackson, R. W.*: Further studies in the evaluation of carbohydrate utilization tests as aids in the differentiation of species of *Streptomyces*. *Appl. Microbiol.* **3**, 1. 1955.
- [10] *Berestnew, N.*: Aktinomikoz i ego voz-buditeli. Moskva. 1897.
- [11] *Bergey, D. H.*: Manual of Determinative Bacteriology. 6th edit. Williams & Wilkins. Baltimore. 1948.
- [12] *Bisset, K. A. & Moore, F. W.*: *Jensenia*, a new genus of the Actinomycetales. *J. Gen. Microbiol.* **4**, 280. 1950.
- [13] *Breed, R. & Conn, H. J.*: The nomenclature of the Actinomycetaceae. *J. Bact.* **4**, 585. 1919.
- [14] *Bringmann, G.*: Elektronenmikroskopische und lichtmikroskopische Studien zur Morphologie und Entwicklung von *Streptomyces griseus* Krainsky. *Zbl. Bakt. Abt. I. Orig.* **157**, 349. 1951.
- [15] *Burkholder, P. R., Sun, S. H., Ehrlich J. & Anderson, L.*: Criteria of speciation in the genus *Streptomyces*. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **60**, 102. 1954.
- [16] *Burkholder, R. P., Sun, S. H., Anderson, L. E. & Ehrlich J.*: The identity of Viomycin-producing cultures of *Streptomyces*. *Bull. Torrey Bot. Club.* **82**, 108. 1955.
- [17] *Carvajal, F.*: Biologic strains of *Streptomyces griseus*. *Mycologia.* **38**, 596. 1946.
- [18] *Carvajal, F.*: Studies on the structure of *Streptomyces griseus*. *Mycologia.* **38**, 387. 1946.
- [19] *Carvajal, F.*: Studies on mycophagy with a polyvalent phage from *Streptomyces griseus*. *Bacteriol. Proc.* **40**, 1953.
- [20] *Conn, H. J.*: Soil flora studies. V. Actinomycetes in soil. *N. Y. Agr. Exptl. Sta. Tech. Bull.* **60**, 1. 1917.
- [21] *Conn, H. J.*: The use of various media in characterizing Actinomycetes. *N. Y. Agr. Exp. Sta. Tech. Bul.* **83**, 3. 1921.
- [22] *Couch, J. N.*: A new group of organisms related to Actinomycetes. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* **65**, 315. 1949.
- [23] *Couch, J. N.*: *Actinoplanes*, a new genus of the Actinomycetales. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* **66**, 87. 1950.
- [24] *Couch, J. N.*: A new genus and family of the Actinomycetales, with a revision of the genus *Actinoplanes*. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* **71**, 148. 1955a.
- [25] *Couch, J. N.*: The family Actinoplanaceae. *Bact. Rev.* **19**, 272. 1955b.
- [26] *Cummins, C. S. & Harris H.*: Studies on the Cell-Wall composition and Taxonomy of Actinomycetales and related groups. *J. Gen. Microbiol.* **18**, 173. 1958.
- [27] *Demjanovszkaja, N. Sz. & Znamenszkaja, M. P.*: Vossztanovitelnaja szposzobnoszt i katalaznaja aktivnoszt Actinomycetes globisporus streptomyc. *Kras. Mikrobiologija.* **25**, 561. 1956.
- [28] *Dickenson, P. B. & Macdonald, K. D.*: An electron microscope examination of the initial cell stage in *Streptomyces* sp. *J. Gen. Microbiol.* **13**, 84. 1955.
- [29] *Dobzhansky, T.*: Genetics and the Origin of Species. 3rd Ed. Columbia Univ. Press. New York. 1951.
- [30] *Domec, T.*: Contribution à l'étude de la morphologie de l'Actinomycetes. *Arch. med. exptl. anat. pathol.* **4**, 104. 1892.
- [31] *Drechsler, C.*: Morphology of genus Actinomycetes. *Bot. Gaz.* **67**, 65., 147. 1919.
- [31a] *Duche, J.*: Les Actinomycetes du groupe albus. Paul Lechevalier & Fils. Paris. 1934.
- [32] *Duggar, B. M., Backus, E. J. & Campbell, T. H.*: Types of variation in actinomycetes. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **60**, 71. 1954.
- [33] *Dulaney, E. L.*: Induced mutation and strain selection in some industrially important microorganisms. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **60**, 155. 1954.
- [34] *Ehrlich, J., Gottlieb, D., Burkholder, P. R., Anderson, L. E. & Pridham, G.*: *Streptomyces venezuelae*, n. sp., the source of chloromycetin. *J. Bact.* **56**, 467. 1948.
- [35] *Enghusen, H.*: Elektronenoptische Darstellungen von Streptomyceten-Sporen und -Hüllen. *Arch. Mikrobiol.* **21**, 329. 1955.
- [36] *Erikson, D.*: Differentiation of the vegetative and sporogenous phases of the actinomycetes. 1. The lipid nature of the outer wall of the aerial mycelium. *J. Gen. Microbiol.* **1**, 39. 1947.
- [37] *Erikson, D.*: Differentiation of the vegetative and sporogenous phases of the actinomycetes. 3. Variation in the *Actinomycetes coelicolor* species-group. *J. Gen. Microbiol.* **2**, 252. 1948.
- [38] *Erikson, D.*: The Morphology, Cytology and Taxonomy of the Actinomycetes. *Ann. Rev. Microbiol.* **3**, 23. 1949.
- [39] *Fedorov, M. V. & Ilina, T. K.*: Otnosenie pocsvennich aktinomycetov k razlicnim isztocsnikam azota i ich ammonificirujesaja aktivnoszt. *Mikrobiologija.* **25**, 537. 1956.
- [40] *Flaig, W.*: Biochemische Beiträge zur Bildung von Huminsäuren durch Streptomyceten. *Z. Pfl. Ernähr., Düng.* **56**, 63. 1952.
- [41] *Flaig, W., Beutelspacher, H., Küster E., & Segler-Holzweissig, G.*: Beiträge zur Physiologie und Morphologie der Streptomyceten. *Plant and Soil.* **4**, 118. 1952.

- [42] Flaig, W. & Kutzner, H. J.: Zur Systematik der Gattung Streptomyces. Naturwiss. 41. 287. 1954.
- [43] Flaig, W., Küster, E., Beutelspacher, H., Schlichting — Bauer, I., W. Politt—Runge W. & Kurz, R.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Sporen verschiedener Streptomyces. Zbl. Bakt. II. 108. 376. 1955.
- [44] Frommer, W.: Zur Physiologie der Rhodomyeinbildung. Arch. Mikrobiol. 23. 385. 1956.
- [45] Gauze, G. F.: Nekotorije voproszú szisztematiki aktinomycetov (Obzor). Mikrobiologija. 24. 103. 1955.
- [46] Gauze, G. F.: Voproszú klassifikacii aktinomycetov antagónisztov. Izd. Med. Lit. Moszkva. 1957.
- [47] Gilbert, A.: Über Actinomyces thermophilus und andere Actinomyces. Z. Hyg. 47. 383. 1904.
- [48] Gordon, R. E. & Mihm, J. M.: A comparative study of some strains received as Nocardiae. J. Bact. 73. 15. 1957.
- [49] Gordon, R. E. & Smith, M. M.: Proposed group of characters for the separation of Streptomyces and Nocardia. J. Bact. 69. 147. 1955.
- [50] Grein, A.: Una tecnica per l'osservazione di attinomiceti al microscopio elettronico. Lab. Scientif. 3. 1955.
- [51] Grein, A. & Küster, E.: L'importanza della varietà e sanità della patata per la preparazione di un terreno standard per attinomiceti. Ann. Microbiol. 6. 269. 1955.
- [52] Haass, E.: Beitrag zur Kenntnis der Actinomyces. Zbl. Bakt. Parasitenk. I. Abt. Orig. 40. 180. 1906.
- [53] Hagedorn, H.: Beitrag zur Cytologie und Morphologie der Actinomyces. Zbl. Bakteriologie. Parasitenk. II. Abt. 107. 353. 1955.
- [54] Hansen, H. N. & Smith, R. E.: The mechanism of variation in imperfect fungi: Botrytis cinerea. Phytopathology. 22. 953. 1932.
- [55] Hata, T. et al.: Taxonomic studies on Streptomyces III. Correlationship between classifications by utilization of carbon compounds and by antibacterial and antistreptomyces spectra. J. Antibiotics. 6A. 42. 1953.
- [56] Hata, O., Jakajama & Koga: Serological studies on streptomyces. J. Antibiotics. 6A. 202. 1953.
- [57] Henrici, A. T.: The yeasts. Genetics, cytology, variation, classification and identification. Bact. Rev. 5. 97. 1941.
- [58] Henssen, A.: Beiträge zur Morphologie und Systematik der thermophilen Actinomyces. Arch. Mikrobiol. 26. 373. 1957.
- [59] Hesseltine, C. W., Benedict, R. G. & Pridham, T. G.: Useful criteria for species differentiation in the genus Streptomyces. Ann. N. Y. Acad. Sci. 60. 136. 1954.
- [60] Hollis, J. P.: Studies on Streptomyces scabies II. Stimulation of melanin production by amino acids. Bull. Torrey Bot. Club. 81. 98. 1954.
- [61] Horváth, J., Marton, M. & Oroszlán, I.: Vegetative Hybridisationsversuche an Streptomyces. Acta Microbiol. Hung. 2. 21. 1954.
- [62] Jensen, H. L.: Actinomycetes in danish soils. Soil Sci. 30. 59. 1930.
- [63] Jensen, H. L.: Contribution to our knowledge of the Actinomycetales. II. The definition and subdivision of the genus Actinomyces, with a preliminary account of Australian soil Actinomycetes. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. 56. 345. 1931.
- [64] Jones, K. L.: Fresh isolates of Actinomycetes in which the presence of sporogenous aerial mycelia is a fluctuating characteristic. J. Bact. 57. 141. 1949.
- [65] Jones, K. L.: Variation in Streptomyces. Ann. N. Y. Acad. Sci. 60. 124. 1954.
- [66] Kelner, A.: Effect of visible light on the recovery of Streptomyces griseus conidia from ultraviolet irradiation injury. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. 35. 73. 1949.
- [67] Kelner, A.: Studies on the genetics of antibiotic formation: The induction of antibiotic-forming mutants in actinomycetes. J. Bacteriol. 57. 73. 1949.
- [68] Klieneberger-Nobel, E.: The life cycle of sporing Actinomyces as revealed by a study of their structure and septation, J. Gen. Microbiol. 1. 22. 1947.
- [69] Kochi, M., Ruigh, W. L., Acker, R. F., Lechevalier, H. A. & Waksman, S. A.: Antibiotic producing properties of Streptomyces 3560, a member of the S. flavus group. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. 38. 383. 1952.
- [70] Koszmacsev, A. E.: Ob antagóniszticeszkich szvojsztvach termofilnich aktinomycetov. Mikrobiologija. 25. 546. 1956.
- [71] Krainsky, A.: Die Aktinomyzeten und ihre Bedeutung in der Natur. Zbl. Bakt. II. 41. 649. 1914.
- [72] Kraszilnyikov, N. A.: Actinomycetales. Izd. A. N. SSSR. Moszkva. 1941.
- [73] Kraszilnyikov, N. A.: Opredelitelj bakterij i aktinomycetov. Izd. A. N. SSSR. Moszkva—Leningrad. 1949.
- [74] Kraszilnyikov, N. A.: O vidovom szosztave aktinomycetov producentov streptomycina. Mikrobiologija. 18. 397. 1949

- [75] *Kraszilnyikov, N. A.*: Aktinomicetü antagonisztü i antibioticscszkie vecsesztva. Izd. A. N. SSSR. Moszkva—Leningrad. 1950.
- [76] *Kraszilnyikov, N. A.*: O vnutri i mezsvidovom antagonizme u mikroorganizmov. Dokl. Ak. Nauk. SSSR. 1. 117. 1951.
- [77] *Kraszilnyikov, N. A.*: O szpecifike mezsvidovogo antagonizma kak principe raspoznavanija i podrazdelenija vidov u mikroorganizmov. Dokl. Akad. Nauk. SSSR. 4. 1951.
- [78] *Kraszilnyikov, N. A.*: La classification des actinomycetes producteurs d'antibiotiques. Ann. Inst. Pasteur. 92. 597. 1957.
- [79] *Kruse, W.*: Systematik der Streptothriceen. In Flügge's die Mikroorganismen. 2. 48. 1896.
- [80] *Kudrjavcev, V. I.*: O principah klassifikacii mikroorganizmov. Mikrobiologija. 11. 15. 1942.
- [81] *Kulzner, H. J.*: Beitrag zur Systematik und Ökologie der Gattung Streptomyces Waksman et Henrici. Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Landwirtschaft vorgelegt dem Hohen Senat der Landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim. 1956.
- [82] *Küster, E.*: Beitrag zur Genese und Morphologie der Streptomycceten-Sporen. Atti. VI. Congr. Int. Microbiol. Roma. 1. 114. 1953.
- [83] *Küster, E. & Grein, A.*: Vergleichende Untersuchungen zur Systematik der Streptomycceten. Naturwiss. 42. 52. 1955.
- [84] *Lieske, R.*: Morphologie und Biologie der Strahlenpilze. Borntraeger. Leipzig. 1921.
- [85] *Lindenbein, W.*: Über einige chemisch interessante Aktinomycetenstämme und ihre Klassifizierung. Arch. Mikrobiol. 17. 361. 1952.
- [86] *Ludwig, E. H. & Hutchinson, W. G.*: A serological study of selected species of actinomycetes. J. Bacteriol. 58. 89. 1949.
- [87] *Mancy-Courtillet, D. & Pinnert-Sindico, S.*: Une nouvelle espèce de Streptomyces: Streptomyces armillatus. Ann. Inst. Pasteur. 87. 580. 1954.
- [88] *McClung, N.*: Morphological studies in the genus Nocardia, II. Cytological studies. J. Bact. 59. 589. 1950.
- [89] *McClung, N.*: The utilization of carbon compounds by Nocardia species. Jour. Bact. 68. 231. 1954.
- [90] *Millard, W. A. & Burr, S.*: A study of twenty-four strains of actinomycetes and their relation to types of common scab of potato. Ann. Appl. Biol. 13. 580. 1926.
- [91] *Misusztin, E. N.*: Mikrobnüje associacii pocsv. i podchodu k ich izucseniju. Mikrobiologija. 24. 474. 1955.
- [92] *Müller, R.*: Eine Diphtheridee und eine Streptothrix mit gleichem blauen Farbstoff, sowie Untersuchungen über Streptothrixarten im allgemeinen. Zbl. Bakt. I. 46. 195. 1908.
- [93] *Noval, J. J. & Nickerson, W. J.*: Extracellular keratinase from a Streptomyces sp. Bacteriol. Proc. 125. 1956.
- [94] *Okami, Y.*: Studies on the characters of antibiotic streptomycetes III. Japan. Med. Jour. 2. 203. 1949. V. Ibid. 3. 205. 1950.
- [95] *Orskov, J.*: Investigations into the morphology of the ray fungi. Levin and Munksgaard. Copenhagen. Denmark. 1923.
- [96] *Orskov, J.*: Untersuchungen über Strahlenpilze, reingezüchtet aus danischen Erdproben. Zbl. Bakter. Abt. II. 98. 344. 1938.
- [97] *Peterson, E. A.*: A study of cross antagonisms among some Actinomycetes active against Streptomyces scabies and Helminthosporium sativum. Antibiot. Chemother. 4. 145. 1954.
- [98] *Pfenning, N.*: Untersuchungen an Actinomycin-bildenden Strahlenpilzstämmen und deren Actinomycinen. Arch. Mikrobiol. 18. 327. 1953.
- [99] *Pirie, N. W.*: Summing-up (Symposium: „The principles of microbial classification“). J. Gen. Microbiol. 12. 382. 1955.
- [100] *Pittinger, R. C. & McCoy, E.*: Variants of Streptomyces griseus induced by ultraviolet radiations. J. Bact. 65. 56. 1953.
- [101] *Ploto, O.*: Farbstoffe und Antibiotika bei Actinomyceten. Arch. Mikrobiol. 14. 142. 1948.
- [102] *Pridham, T. G. & Gottlieb, W.*: The utilization of carbon compounds by some Actinomycetales as an aid for species determination. J. Bact. 56. 107. 1948.
- [103] *Prokojeva-Belgovszkaja, A. A., Pesztereva, G. D. & Rudaja, Sz. M.*: Citologija aktinomycetov. I. Oszobennosztü rosztia i razvitija Act. rimosus v uszlovijach glubinnogo obrazovanija antibiotika. Mikrobiologija. 25. 668. 1956.

- [104] *Raper, K. B.*: Introduction to symposium „Speciation and variation in asexual fungi.” Ann. N. Y. Acad. Sci. 60. 3. 1954.
- [105] *Rehm, H. J.*: Untersuchungen zur Ökologie, Physiologie und antagonistischen Wirksamkeit von Bodenstreptomyceten. Wiss. Z. Univ. Greifswald. 3. 5. 1953/54.
- [106] *Reilly, H. C., Harris, D. A. & Waksman, S. A.*: An Actinophage for *Streptomyces griseus*. J. Bact. 54. 451. 1947.
- [107] *Rippel, A. & Witter, P.*: Untersuchungen an Actinomyceten. Arch. Mikrobiol. 5. 24. 1934.
- [108] *Romano, A. H. & Sohler, A.*: Biochemistry of the Actinomycetales. II. A comparison of the cell wall compositions of species of the genera *Streptomyces* and *Nocardia*. J. Bact. 72. 865. 1956.
- [109] *Rubalkina, A. V. & Boljsakova, V. Sz.*: O fiziologiceszkij oszovennosztjah aktinomicetov. Pocsvovedenie. 8. 733. 1952.
- [110] *Savage, G. M.*: Improvement in streptomycin-producing strains of *Streptomyces griseus* by ultraviolet and X-ray energy. J. Bact., 57. 429. 1949.
- [111] *Schaal, L. A.*: Variation and physiologic specialization in the common scab fungus (*Actinomyces scabies*). J. Agr. Res. 69. 169. 1943.
- [112] *Schatz, A. & Waksman, S. A.*: Strain specificity and production of antibiotic substances. IV. Variations among actinomycetes, with special reference to *Actinomyces griseus*. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. 31. 129. 1945.
- [113] *Schüze, H.*: Beiträge zur Kenntnis der thermophilen Actinomyceten und ihrer Sporenbildung. Arch. Hyg. 67. 35. 1908.
- [114] *Shimako, O.*: Studies on the variability of *Streptomyces*. I. Natural variation of *Streptomyces griseus*. J. Antibiotics A. 4. 1. 1951.
- [115] *Shirling, E. B.*: Studies on relationships between actinophage and variation in *Streptomyces*. University Microfilms. Ann Arbor, Mich. No. 7725. 1953.
- [116] *Slack, J. M., Ludwig, E. H. & Canby, C. M.*: Serological studies with microaerophilic actinomycetes. Bacteriol. Proc. 110. 1950.
- [117] *Snyder, W. C. & Hansen, H. N.*: The species concept in *Fusarium*. Amer. J. Botany. 27. 64. 1940.
- [118] *Solovieva, N. K., Elpiner, I. E. & Fadeeva N. P.*: The use of serological reactions for identifying actinomycetes with antigens exposed to ultrasonic waves. Mikrobiologija. 25. 684. 1956.
- [119] *Stanier, R. Y.*: Agar-decomposing strains of the Actinomycetes coelicolor species-group. J. Bact. 44. 555. 1942.
- [120] *Stapp, C.*: Untersuchungen über Actinomyceten des Bodens. I. Zbl. Bakt. II. 107. 129. 1953.
- [121] *Stapp, C. & Spicher, G.*: Untersuchungen über Actinomyceten des Bodens. II. Zbl. Bakt. II. 108. 19. 1954.
- [122] *Stocker, B. A. D.*: Bacteriophage and bacterial classification. J. Gen. Microbiol. 12. 375. 1955.
- [123] *Strutz, J.*: Beiträge zur Kenntnis des Biologie der Actinomyceten. Arch. Mikrobiol. 17. 353. 1952.
- [124] *Szabó, I. & Marton M.*: megjelenés alatt.
- [125] *Szabó, I., Marton, M. & Szabolcs I.*: Adatok a *Streptomyces griseus* W. et. al. ökológiájának ismeretéhez. Agro-kémia és Talajtan. 7. 163. 1958.
- [126] *Szkrjabin, G. K.*: O nyekotoruch zakonmernicsztjaent vnutrividovuch i mezszvidovuch vzamootnosenij aktinomicetov. Mikrobiologija. 24. 690. 1955.
- [127] *Takahashi, B.*: The isolation of a new antibiotic „flaveolin”. Jour. Antibiotics. 6A. 11. 1953.
- [128] *Taylor, C. F. & Decker, P.*: A correlation between pathogenicity and cultural characteristics in the genus *Actinomyces*. Phytopath. 37. 49. 1947.
- [129] *Teillon, J.*: Essai de differentiation biologique des *Streptomyces* antibiotiques. Rev. Gen. Bot. 69. 485. 573. 1955.
- [130] *Tempel, E.*: Untersuchungen über die Variabilität der Actinomyceten. Arch. Mikrobiol. 2. 40. 1931.
- [131] *Thirumalachar, M. J.*: Chainia, a new genus of the Actinomycetales. Nature. 176. 934. 1955.
- [132] *Vernon, T. R.*: Spore formation in the genus *Streptomyces*. Nature. 176. 935. 1955.
- [133] *Waksman, S. A.*: Cultural studies of species of *Actinomyces*. Soil Sci. 8. 71. 1919.
- [134] *Waksman, S. A.*: The actinomycetes. Their nature, occurrence, activities, and importance. Chronica Botanica Co. Waltham, Mass. 1950.
- [135] *Waksman, S. A.*: Species concept among the actinomycetes with special reference to the genus *Streptomyces*. Bact. Rev. 21. 1. 1957.

- [136] *Waksman, S. A. & Corke, C. T.*: Thermoactinomyces Tsiklinsky, a genus of thermophilic actinomycetes. *J. Bact.* 66. 377. 1953.
- [137] *Waksman, S. A. & Curtis, R. E.*: The actinomycetes of the soil. *Soil Sci.* 1. 99. 1916.
- [138] *Waksman, S. A. & Curtis, R. E.*: The occurrence of actinomycetes in the soil. *Soil. Sci.* 6. 309. 1918.
- [139] *Waksman, S. A. & Henrici, A. T.*: The nomenclature and classification of the actinomycetes. *J. Bact.* 46. 337. 1943.
- [140] *Waksman, S. A. & Lechevalier, H. A.*: Guide to the classification and identification of the actinomycetes and their antibiotics. Williams & Wilkins Co. Baltimore. 1953.
- [141] *Webb, R. B., Clark, J. B. & Chance H. L.*: A cytological study of *Nocardia coralina* and other actinomycetes. *Jour. Bact.* 67. 489. 1954.
- [142] *Wollenweber, H. W.*: Zur Systematisierung der Strahlenpilze. *Ber. deut. Bot. Ges.* 39. 26. 1921.
- [143] *Wolniewicz-Czerwinska, K.*: Promieniowce z rodzaju *Streptomyces* sciolki i gleby lasu bukowego. *Acta Soc. Bot. Poloniae.* 25. 111. 1956.
- [144] *Yokoyama, Y. & Hata, T.*: Serological studies on actinomycetes. II. On the chemical properties of the somatic antigens and on the hemoagglutination reaction. *J. Antibiotics.* 6A. 80. 1953.
- 145] *Zähner, H. & Eßlinger, L.*: Zur Systematik der Actinomyceten. 3. Die Verwertung verschiedener Kohlenstoffquellen als Hilfsmittel der Artbestimmung innerhalb der Gattung *Streptomyces*. *Arch. Mikrobiol.* 26. 307. 1957.