

掷孢酵母及其应用研究进展

魏娜¹ 徐琼² 张宁³ 李炳学^{1*}

(1. 沈阳农业大学 土地与环境学院 土肥资源高效利用国家工程实验室 辽宁 沈阳 110866)

(2. 上海市质量监督检验技术研究院 上海 200233)

(3. 沈阳农业大学 生物科学技术学院 辽宁 沈阳 110866)

摘要: 掷孢酵母是一类能够弹射孢子(称为掷孢子)的酵母菌, 主要由 *Bullera* 属、*Sporobolomyces* 属和 *Sporidiobolus* 属组成, 该类酵母分布广泛。在实验室培养过程中多以芽殖、掷孢子以及菌丝状生长, *Sporidiobolus* 属的菌株经配对能够形成有性孢子。分子生物学手段的开展使掷孢酵母各类群间的系统发育关系更加明确。本文结合本实验室的研究结果, 阐述了掷孢酵母存在的细胞分化现象, 并且推测细胞分化有助于菌体抵抗逆境。因此, 掷孢酵母可以作为一种潜在的模式生物对抗逆机制进行探究。在食品和环境问题备受瞩目的今天, 掷孢酵母以其可自身积累酯类、色素、酶类等有益代谢产物的特点, 及治理污染物特性越来越受到人们的关注。

关键词: 掷孢酵母, 生态分布, 细胞分化, 应用

Ballistosporous yeasts: a review on systematics, cell differentiation, and their applications

WEI Na¹ XU Qiong² ZHANG Ning³ LI Bing-Xue^{1*}

(1. National Engineering Laboratory for Efficient Utilization of Soil and Fertilizer Resources, College of Land and Environment, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110866, China)

(2. Shanghai Institute Quality Inspection and Technical Research, Shanghai 200233, China)

(3. College of Biological Science & Technology, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110866, China)

Abstract: Ballistosporous yeasts can catapult spores (called ballistospore), which consist of genera *Bullera*, *Sporobolomyces* and *Sporidiobolus*. They widely distribute in various environments. Ballistosporous yeasts mostly grow in the morphology of budding, ballistospore and mycelium in laboratory *Sporidiobolus* form the sexual spores by pairing. Owing to the development of molecular biology, the phylogenetic relationship between all kinds of ballistosporous yeasts become more clearly. This paper indicates that cell differentiation phenomenon exist in ballistosporous yeasts in combination with the research results in our lab, and conjectures cell differentiation would contribute to resist environmental stress. Consequently, ballistosporous yeast would be a potential model organism to explore mechanisms for stress resistance. Because the problems in food and environment

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 31271818, 31000674); 中国博士后科学基金项目(No. 2012M510836, 2013T60299)

*通讯作者: Tel: 86-24-88487155; ✉: libingxue1027@163.com

收稿日期: 2013-07-29; 接受日期: 2013-09-22; 优先数字出版日期(www.cnki.net): 2013-10-08

are increasingly prominent, ballistosporous yeasts, which have ability to accumulate a large amount of useful metabolites (such as esters, pigments, enzymes) and also take part in environmental management, are paid more and more attention.

Keywords: Ballistosporous yeasts, Ecological distribution, Cell differentiation, Application

酵母,一般是指以芽殖为主、形态结构简单的真菌。通常将酵母分成酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)、粟酒裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)和非常规酵母三大类。酿酒酵母和粟酒裂殖酵母的基因组已经被测序,是常用的模式生物。酿酒酵母不仅具有较高的发酵速率和完全的发酵能力,在酿酒工业中应用广泛^[1],同时也是研究重金属生物吸附机理的理想材料^[2]。粟酒裂殖酵母与人类进化的亲缘关系较近,常被用于研究在物理辐射、氧化物、重金属和激素化合物等环境压力下的响应^[3]。

在非常规酵母中,对巴氏毕赤酵母(*Pichia pastoris*)、乳酸克鲁维酵母(*Kluyveromyces lactis*)和多型汉逊酵母(*Hansenula polymorpha*)的研究较为深入^[4]。

掷孢酵母作为一类非常规酵母,早期研究主要集中在分类学及生态分布等方面。近年来,掷孢酵母在环境治理、食品和医药等领域的应用逐渐增多,合成类胡萝卜素和脂肪酸等特性引起研究人员和产业界的重视。本文从分类鉴定、细胞分化、应用和致病性等方面综述掷孢酵母的研究进展。

1 掷孢酵母分类鉴定及其生态分布

1.1 掷孢酵母分类

掷孢酵母(Ballistosporous yeasts)是指以出芽形式进行无性繁殖,并可弹射孢子的单细胞担子菌门真菌,特点是形成红或粉红色的菌落及肾形或豆形的掷孢子。掷孢子由卵圆形的营养细胞生出的小突起形成,然后由一种突发机制(Special droplet mechanism)弹射出去,在培养皿盖上形成白色印迹的镜像(Mirror image)(图1)。这种现象与担子菌的担孢子(Bisidiospora)弹射机制很相似^[5]。

Drex (1930)创立了掷孢酵母科,当时只包括两个属,即布勒掷孢酵母属(*Bullera*)和掷孢酵母属(*Sporobolomces*)。这一科与异担子菌纲(Heterobasidiomycetes)中的花耳科(Dacymycetaceae)、银耳科(Tremellaceae)和黑粉菌科(Ustilaginaceae)都相关^[6]。

在荷兰菌种保藏中心(<http://www.cbs.knaw.nl>, 保藏大量真菌及酵母菌株)酵母数据库(Yeasts strain database)中检索,结果表明有3个属能够产生掷孢子,分别为 *Bullera* 属(57个种)、*Sporobolomyces* 属(100个种)和 *Sporidiobolus* 属(10个种)。其中 *Sporidiobolus* 是 *Sporobolomyces* 的有性阶段(表1)。除了 *Sporidiobolus* 属能够形成锁状联合并形成冬孢子外,其他各菌株的生殖方式均为芽殖,有的能够形成菌丝。*Sporidiobolus* 属和 *Sporobolomyces* 属中的菌株均积累色素,掷孢酵母的幼年菌落几乎和红酵母的菌落无法区别。因此有人认为,红酵母可能是掷孢酵母丧失了形成掷孢子的能力退化而成^[7]。

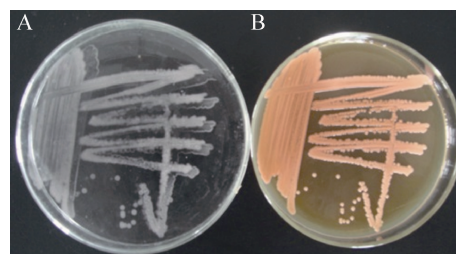


图1 掷孢酵母平板生长及其弹射孢子形成的镜像
Figure 1 *Sporidiobolus pararoseus* cultured in the plate and mirror image by catapult spores

注: A: 掷孢酵母弹射孢子形成的镜像; B: 掷孢酵母平板生长状态。

Note: A: Mirror image by ballistospore; B: *Sporidiobolus pararoseus* cultured in the plate.

表 1 掷孢酵母的主要种类及其特性								
Table 1 Key features of the main species of ballistospore-forming ability yeasts								
Strain	Sexuality			Morphology				
	Sexual reproduction	Teliospores	Conjugation	Colony colour	Colony appearance	Colony margin	Filaments	Asexual reproduction
<i>Sporidiobolus pararoseus</i>	—	圆形或椭圆	+	红色、橘红	光滑、具脉、有疣	完整或缺刻	假菌丝或有隔菌丝	不对称掷孢子、芽殖
<i>Sporidiobolus ruineniae</i> var. <i>ruineniae</i>	+	圆形或椭圆	+	橘黄、粉色、红色	光滑	完整或缺刻	假菌丝或有隔菌丝	不对称掷孢子、芽殖
<i>Sporidiobolus johnsonii</i>	+	圆形或椭圆	+	橘黄、粉红	有粉、光滑、具脉、有疣	其他	假菌丝或有隔菌丝	对称掷孢子、芽殖
<i>Sporidiobolus salmonicolor</i>	+	圆形或椭圆	+	橘黄、粉红	光滑、具脉、有疣	其他	假菌丝、有隔菌丝或无菌丝	不对称掷孢子、芽殖
<i>Sporobolomyces alborubescens</i>	—	—	—	红色	光滑	完整	无	不对称掷孢子、芽殖
<i>Sporobolomyces dracophylli</i>	—	—	—	橘黄	No data	完整	有隔菌丝	不对称掷孢子、芽殖
<i>Sporobolomyces dimennae</i>	—	—	—	橘黄	No data	完整	有隔菌丝	不对称掷孢子、芽殖
<i>Sporobolomyces coprosmicola</i>	—	—	—	红色	No data	完整	假菌丝	不对称掷孢子、芽殖
<i>Sporobolomyces coprosmae</i>	—	—	—	橘黄、红色	光滑	完整	无菌丝	不对称掷孢子、芽殖
<i>Sporobolomyces inositophilus</i>	—	—	—	白色、奶油色、微黄	光滑	完整	无菌丝	芽殖
<i>Sporobolomyces griseoflavus</i>	—	—	—	No data	光滑、具脉、有疣	完整	无菌丝	不对称掷孢子、芽殖
<i>Sporobolomyces gracilis</i>	—	—	—	红色	光滑	完整	无菌丝	不对称掷孢子、芽殖
<i>Sporobolomyces yunnanensis</i>	No data	No data	No data	橘黄、红色	光滑	完整	无	对称掷孢子、芽殖
<i>Bullera dendrophila</i>	—	—	—	乳白色、白色	光滑	完整	假菌丝	对称掷孢子、芽殖
<i>Bullera globispora</i>	—	—	—	奶油色、微黄	光滑、具脉	完整	假菌丝或有隔菌丝	对称掷孢子、芽殖
<i>Bullera hanna</i>	—	—	—	奶油色、微黄	光滑	完整	无	对称掷孢子、芽殖
<i>Bullera miyagiana</i>	—	—	—	奶油色、微黄	光滑、具脉、有疣	完整或缺刻	有隔菌丝	对称掷孢子、芽殖
<i>Bullera penniseticola</i>	—	—	—	微黄	光滑	完整	无	对称掷孢子、芽殖
<i>Bullera pseudoalba</i>	—	—	—	微黄	光滑、具脉	完整	有隔菌丝	对称掷孢子、芽殖
<i>Bullera unica</i>	—	—	—	奶油色	光滑	完整	无	对称或不对称掷孢子、芽殖
<i>Bullera variabilis</i>	—	—	—	奶油色	光滑、具脉、有疣	其他	有隔菌丝	对称掷孢子、芽殖

注：+：有；—：没有；No data：没有找到相关信息。掷孢酵母的主要种类及其特性来自 <http://www.cbs.knaw.nl>。
Note: +: Have; -: None; No data: Not find informations. Key features of the main species of ballistospore-forming ability yeasts are from <http://www.cbs.knaw.nl>.

1.2 掷孢酵母的生态分布及鉴定方法

掷孢酵母是兼性好氧菌, 适应性强, 在自然环境中无处不在。据报道, 在冰川中分离得到一株掷孢酵母, 具有适应低温生长的能力: 在5、10以及15 °C环境下生长良好, 同时发现该菌株在4 °C拥有较高的蛋白酶和脂肪酶活性^[8]。白逢彦等对云南地区掷孢酵母资源进行了系统研究, 分离得到数个新物种^[9-10]。掷孢酵母通常被发现于树叶或草本植物叶子的表面, 因而常根据掷孢子被弹射的机理从植物叶子表面分离掷孢酵母。然而, 李明霞研究结果表明, 不同属的掷孢酵母产生掷孢子的能力属间差异很大^[11]。所以, 掷孢酵母新的分类系统已经不再把能否产生掷孢子作为分属的指标了。

掷孢酵母分类依据增加了细胞壁和隔膜孔的

超微结构、全细胞水解液的单糖组成、G+C百分比、辅酶Q类型和同工酶谱分析等。另外, 核糖体rDNA不同区域或片段的序列分析已成为掷孢酵母分类研究中必不可少的手段^[12]。26S rDNA的D1/D2区域具有较高的变异率, 广泛应用于亲缘较近的酵母菌分类研究^[13]。

本实验室从草莓果实上分离得到一株掷孢酵母 *Sporobolomyces pararoseus* (编号为 NGR, 图2), 对其进行26S rDNA (NCBI的GenBank上的注册号为 HM749332)在 GenBank 内检索发现, 该菌株与 *Sporidiobolus pararoseus* CBS 499 及 *Sporobolomyces pararoseus* CBS 484^T 等 *S. pararoseus* 菌株亲缘关系最近, 而与 *Torulopsis somala Verona* CBS 993^T 相似性较低。综合分析可以确定菌株 NGR 分类地位是属于 *S. pararoseus*。

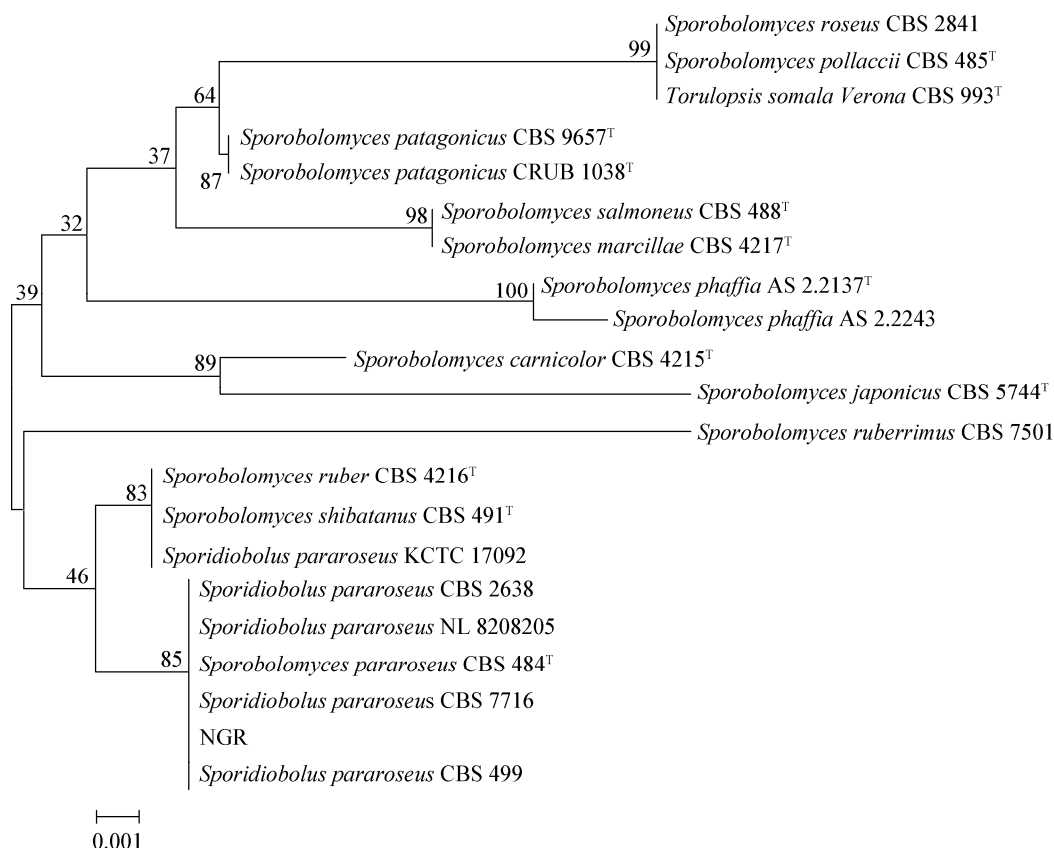


图2 基于D1/D2序列构建26S rDNA Neighbour-Joining法绘制的部分掷孢酵母属菌种系统发育树

Figure 2 Phylogenetic tree about some *Sporobolomyces* strains drawn from Neighbour-Joining analysis based on sequences of the D1/D2 domain

2 掷孢酵母细胞形态分化

2.1 掷孢酵母的分化特征

Nyland 描述了 *Sporidiobolus* 属的种不仅存在芽殖的单细胞、产生掷孢子,而且还存在锁状联合的双核菌丝和黑色的厚垣孢子,前者与 *Sporobolomyces* 属相似,后者与黑粉菌有性阶段的部分特征相似^[14]。

S. pararoseus NGR 菌株在常规培养条件下仅发现能够产生掷孢子,未发现其有性阶段。但在某些外界胁迫时,它出现细胞分化的现象:酵母状细胞可以转变为膨大细胞(Swollen cell),而以膨大细胞为主的菌落不同于酵母状细胞的菌落形态,菌落特征为干燥褶皱(图 3)。

2.2 掷孢酵母分化条件

酵母细胞分化受到诸多因素的诱导。*Sporobolomyces* 属和 *Bullera* 属掷孢酵母在接近致死温度(30–35 °C)时,细胞形态会发生变化,形成极大厚垣孢子,同时也可有类似黑粉菌冬孢子萌发的结构出现^[11]。*S. pararoseus* NGR 在培养阶段并没有发现菌丝状生长阶段,当受到高温刺激(33–35 °C)时可直接由酵母状细胞转变为膨大细胞(结果未发表)。温度的改变(从 25 °C 升至 37 °C)也可以使 *Blastomyces dermatitidis* 和 *Paracoccidioides brasiliensis* 细胞形态发生从菌丝

体到酵母细胞的变化,推测其可能通过改变细胞形态来适应环境温度的变化^[15]。

菌株 *S. pararoseus* NGR 在酸性胁迫下也会出现酵母状细胞向膨大状细胞的转变。另外,出芽短梗霉(*Aureobasidium pullulans*, 俗称黑酵母)形态学研究中也发现了相类似的细胞分化现象:通过改变 pH 能够诱导酵母细胞转变为膨大细胞,推测膨大细胞是一种比酵母状细胞抗逆性更强的细胞形态^[16]。Elaine Stewart 研究发现,在 *Candida albicans* 菌丝形成过程中细胞质的酸碱发生变化,胞内 pH 显著升高,但无法阐明 pH 的变化是细胞形态变化的起因还是结果^[17]。

除了高温刺激及酸碱变化,*S. pararoseus* NGR 在受到紫外辐照及过氧化氢胁迫时也会出现膨大细胞。相关实验已初步证实膨大细胞的抗逆性强于酵母状细胞,因此可以将菌株 *S. pararoseus* NGR 作为一种潜在的模式生物,用于抗逆境机制的研究。

在 *Candida albicans* 中厚垣孢子的形成依赖于 Efg1 蛋白,而且 Efg1 蛋白作为转录因子控制酵母状细胞到菌丝的相互转化^[18]。研究发现,*Saccharomyces cerevisiae* 和 *Schizosaccharomyces pombe* 等真菌形态的变化由 cAMP 和 MAPK 双向信号传导途径控制^[19]。目前对于掷孢酵母细胞分化的调控机制尚无报道,有待深入研究。

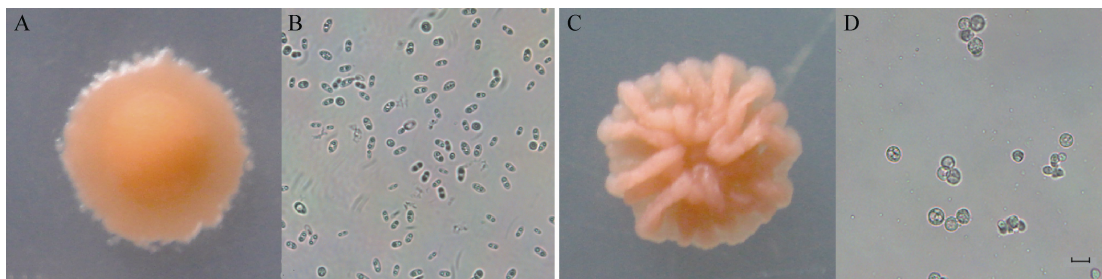


图 3 菌株 NGR 受到过氧化氢胁迫后菌落和细胞形态的特征差异

Figure 3 The difference of colony and cells of NGR on 0.5 mmol/L H₂O₂ plate

注: A: 光滑菌落; B: 光滑菌落显微观察下的酵母状细胞(16 μm×40 μm, 标尺=10 μm); C: 皱褶菌落; D: 皱褶菌落显微观察下的膨大状细胞(16 μm×40 μm, 标尺=10 μm)。

Note: A: Smooth colony; B: Yeast like cell by microscopic observation (16 μm×40 μm, Bar=10 μm); C: Crease colony; D: Swollen cell by microscopic observation (16 μm×40 μm, Bar=10 μm).

3 掷孢酵母的应用

3.1 掷孢酵母产生的有益代谢产物

3.1.1 酯类化合物: 因掷孢酵母属(*Sporobolomyces*)很多菌株可积累油脂,且具有无毒、生长快的特点,常用作高脂肪生物活性饲料。*Sporidiobolus salmonicolor*合成的 γ -内酯多达5种,具有水果香味,可用于食品香味添加剂^[20]。以65.5 g/L甘油为碳源发酵*Sporobolomyces ruberrimus*,脂类产量达133.63 mg/g,最适培养条件(27 °C, pH 6.0–7.0)下,脂肪酸含量为32.5 mg/g,脂肪酸种类有:亚麻酸(LNA)、亚油酸(LLA)、棕榈酸(PA)、棕榈油酸(PAL)、硬脂酸(SA)、芥酸(EA)和木蜡酸(LCA)^[21]。

3.1.2 色素: 掷孢酵母的大部分菌种都有能够积累类胡萝卜素的能力。Buzzini比较了*Rhodotorula*、*Rhodospiridium*、*Sporobolomyces*和*Sporidiobolus*属的类胡萝卜素组分差异,发现掷孢酵母所积累的色素组分基本与红酵母属相一致,*Sporobolomyces*和*Sporidiobolus*与*Rhodotorula*属拥有相似的色素合成代谢途径^[22]。研究发现,高通风培养条件下能够促进混合发酵*Rhodotorula glutinis*和*Sporobolomyces roseus*的类胡萝卜素的积累^[23]。应用响应面法优化培养条件,以酒糟为原料混合培养,*Phaffia rhodozyma* (ATCC 24202)和*Sporobolomyces roseus* (ATCC 28988)能够获得278 mg/g的 β -Carotene^[24]。*S. pararoseus* NGR也能够积累类胡萝卜素,其紫外诱变突变株具有高产 β -Carotene的能力,可占总色素的54%。

3.1.3 多糖: 酵母细胞壁多糖是目前研究和应用最多的一种真菌免疫多糖^[25],在养殖业中应用具有高效、低毒、无残留等优点,对养殖业的健康发展具有重要意义^[26]。*Sporobolomyces salmonicolor* AL1菌株可合成粘稠度较大的葡甘露聚糖,该类多糖具有很强乳化性质,在化妆品和食品行业应用广泛^[27]。锁掷酵母胞外多糖主要由半乳糖和葡萄糖组成,其组成比例为1:2,不仅水溶性好,在水溶液中呈稳定的胶体状态,在食品、医药和化妆品中应用前景广阔^[25]。

3.1.4 胞外酶: 某些掷孢酵母可以分泌特殊种类的胞外酶。*Sporobolomyces albo-rubescens*以甲胺和正丁胺为氮源时能够诱导分泌胞外甲胺氧化酶,分子量为57 kD,且具有耐高温特性和催化长链1-烷氨基活性^[28]。*Sporobolomyces roseus*还能产生胞外解氨酶,能够将香豆酸转化为羟基苯甲酸最终合成香豆素^[29]。

Bullera singularis KCTC 7534菌株分泌耐高温半乳糖苷酶,最适温度为50 °C^[30]。*Sporidiobolus pararoseus*分泌胞外耐高温 β -葡糖苷酶,其最适温度为50 °C,最适pH为5.5,具有较广泛的pH稳定性。该 β -葡糖苷酶在酒精发酵的所有阶段均表现出对糖类和乙醇的耐受性,可以用作芳香增强剂提高酒类品质^[31]。

3.2 掷孢酵母参与环境治理

在真菌中,红酵母属和掷孢酵母属是最普遍的海洋石油烃降解菌^[32]。叶锦韶筛选到一株对铬具有很强还原与吸附性能的掷孢酵母(*Sporobolomycetaceae* sp.),经吸附8 h后能够将15 mg/L的铬100%去除^[33]。将掷孢酵母和活性污泥联合使用,有利于铬的还原与去除^[34],该菌株在处理含铬电镀废水也具有很大的潜能^[35]。

从山毛榉的叶片上分离得到的*Sporobolomyces roseus*能够使3,4-二甲氧苯甲基醇转变为藜芦酸,因此,掷孢酵母可作为降解纤维素和木质素转化的预处理菌株使用^[36]。菌株*Sporobolomyces* sp. LF1通过酸性代谢产物降解氯噻磺隆^[37]。

3.3 掷孢酵母参与VC的二步合成

维生素C的二步发酵法中第二步是混菌发酵,其中氧化葡萄糖酸杆菌(*Gluconobacter oxydans*,俗称小菌)是产酸菌,伴生菌的研究主要集中在巨大芽孢杆菌。以掷孢酵母作为伴生菌与产酸菌组合的菌系产酸能力高于现有菌系^[38]。掷孢酵母不形成芽孢,发酵周期缩短,抗酸能力提高。掷孢酵母促进小菌产酸对深入研究VC二步发酵混菌产酸机制是一个新的切入点^[39]。

4 掷孢酵母的致病性

掷孢酵母的某些类群是人和植物的病原菌。从巴西南部果园苹果植株的叶片、花以及果实中分离到*Sporobolomyces*、*Rhodotorula*、*Debaryomyces*和*Cryptococcus*^[40]。*Sporobolomyces salmonicolor*能够寄生在单子叶植物中，并引起植物炎症^[41]。

掷孢酵母的某些菌株和人类疾病有一定的关联。艾滋病患者的淋巴腺中被发现有*Sporobolomyces salmonicolor*，但是并没有相关结果证实它是否是病原体^[42]。在脑膜炎患者中也分离得到*Sporobolomyces salmonicolor*，推测可能是脑膜炎的病原体。临床研究发现*Sporobolomyces holsaticus*能够感染皮肤，引起皮肤的瘙痒^[43]。*Sporobolomyces*属的个别菌株能够诱导淋巴细胞产生免疫反应^[44]。

结果表明掷孢酵母属的个别菌株具有一定的侵染性，但具体侵染机理目前尚不清楚，有待深入研究。

5 展望

目前，食品安全问题日益突出，掷孢酵母合成类胡萝卜素和脂肪酸等天然食品添加剂的特性，越来越引起人们的兴趣和重视。掷孢酵母某些菌株具有细胞分化抵抗逆境的特点，可作为研究发育调控和抗逆机制的潜在模式生物，掷孢酵母资源的调查和开发必将成为非常规酵母研究利用的新热点。

参 考 文 献

- [1] 唐洁, 王海燕, 徐岩. 酿酒酵母和异常毕赤酵母混菌发酵对白酒液态发酵效率和风味物质的影响[J]. 微生物学通报, 2012, 39(7): 921-930.
- [2] 夏亚穆, 王艳. 酿酒酵母菌对重金属的生物吸附作用研究进展[J]. 云南化工, 2007, 34(5): 81-84.
- [3] 文航, 黄艺. 粟酒裂殖酵母菌对环境压力响应的研究进展[J]. 生态学杂志, 2011, 30(8): 1845-1850.
- [4] 董清华, 沈元月. 酵母表达系统研究进展与展望[J]. 北京农学院学报, 2008, 23(2): 72-75.
- [5] 李明霞. 掷孢菌科的研究: I. 布勒掷孢酵母属的分类[J]. 微生物学报, 1982, 22(1): 17-25.
- [6] 李明霞. 掷孢菌科的研究: II. 中国叶表掷孢酵母的初步分类及掷孢酵母属的种类[J]. 真菌学报, 1988, 7(4):

- 216-220.
- [7] 熊望贤. 一株掷孢酵母利用红薯淀粉酶解液积累油脂研究[D]. 成都: 中国科学院成都生物研究所硕士学位论文, 2007.
- [8] García VD, Brizzio S, Libkind D, et al. Biodiversity of cold-adapted yeasts from glacial meltwater rivers in Patagonia, Argentina[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2007, 59(2): 331-341.
- [9] Bai FY, Zhao JH, Takashima M, et al. Reclassification of the *Sporobolomyces roseus* and *Sporidiobolus pararoseus* complexes, with the description of *Sporobolomyces phaffii* sp. nov.[J]. International Journal Systematic and Evolutionary Microbiology, 2002, 52(Pt6): 2309-2314.
- [10] Zhao JH, Bai FY, Wang QM, et al. *Sporobolomyces bannaensis*, a novel ballistoconidium-forming yeast species in the *Sporidiobolus* lineage[J]. International Journal Systematic and Evolutionary Microbiology, 2003, 53(Pt6): 2091-2093.
- [11] 李明霞. 掷孢菌科的研究: III. 不同掷孢酵母属产掷孢子的能力及担子菌酵母形成特厚垣孢子的规律[J]. 真菌学报, 1989, 8(2): 113-117.
- [12] 王启明. 中国担子菌酵母的分类与分子系统学研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院(微生物研究所)博士学位论文, 2004.
- [13] 赵丽丽, 陈存社, 郭凤莲. 26S rDNA 序列分析法鉴定酵母菌[J]. 中国酿造, 2008(8): 49-51.
- [14] Nyland G. Studies on some unusual hetero-basidiomycetes from Washington State[J]. Mycologia, 1949, 41(6): 686-701.
- [15] Medoff G, Painter A, Kobayashi GS. Mycelial- to yeast-phase transitions of the dimorphic fungi *Blastomyces dermatitidis* and *Paracoccidioides brasiliensis*[J]. Journal of Bacteriol, 1987, 169(9): 4055-4060.
- [16] Li BX, Zhang N, Peng Q, et al. Production of pigment-free pullulan by swollen cell in *Aureobasidium pullulans* NG which cell differentiation was affected by pH and nutrition[J]. Applied Microbiology Biotechnology, 2009, 84(2): 293-300.
- [17] Stewart E, Gow NA, Bowen DV. Cytoplasmic alkalization during germ tube formation in *Candida albicans*[J]. Journal of General Microbiology, 1988, 134(5): 1079-1087.
- [18] Sonneborn A, Bockmuhl DP, Ernst JF. Chlamydospore formation in *Candida albicans* requires the Efg1p morphogenetic regulator[J]. Infection Immunity, 1999, 67(10): 5514-5517.
- [19] Kronstad J, De Maria AD, Funnell D, et al. Signaling via cAMP in fungi: interconnections with mitogen-activated protein kinase pathways[J]. Archives of Microbiology, 1998, 170(6): 395-404.
- [20] Dufosse L, Feron G, Latrasse A, et al. Chirality of the gamma-lactones produced by *Sporidiobolus salmonicolor*

- grown in two different media[J]. Chirality, 1997, 9(7): 667-671.
- [21] Razavi SH. Fatty acid and carotenoid production by *Sporobolomyces ruberrimus* when using technical glycerol and ammonium sulfate[J]. Journal Microbiology Biotechnology, 2007, 17(10): 1591-1597.
- [22] Buzzini P, Innocenti M, Turchetti B, et al. Carotenoid profiles of yeasts belonging to the genera *Rhodotorula*, *Rhodospiridium*, *Sporobolomyces*, and *Sporidiobolus*[J]. Canadian Journal of Microbiology, 2007, 53(8): 1024-1031.
- [23] Davoli P, Mierau V, Weber RW. Carotenoids and fatty acids in red yeasts *Sporobolomyces roseus* and *Rhodotorula glutinis*[J]. Prikladnaia Biokhimiia i Mikrobiologiya, 2004, 40(4): 460-465.
- [24] Ananda N, Vadlani PV. Production and optimization of carotenoid-enriched dried distiller's grains with solubles by *Phaffia rhodozyma* and *Sporobolomyces roseus* fermentation of whole stillage[J]. Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology, 2010, 37(11): 1183-1192.
- [25] 韩梅, 徐致远, 苏米亚. 锁掷酵母产胞外多糖的研究[J]. 食品与发酵工业, 2012(2): 39-42.
- [26] 胡成武, 李彪. 酵母细胞壁多糖在水产中的应用[J]. 中国牧业通讯, 2009(3): 22-23.
- [27] Kuncheva M, Pavlova K, Panchev I, et al. Emulsifying power of mannan and glucomannan produced by yeasts[J]. International Journal of Cosmetic Science, 2007, 29(5): 377-384.
- [28] Sherlock LA, Large PJ, Whitaker RG. A new type of methylamine oxidase: the sole oxidase produced during growth of *Sporobolomyces albo-rubescens* on primary alkylamines[J]. Yeast, 1986, 2(2): 87-92.
- [29] Moore K, Rao PV, Towers GH. Degradation of phenylalanine and tyrosine by *Sporobolomyces roseus*[J]. Biochemical Journal, 1968, 106(2): 507-514.
- [30] Cho YJ, Shin HJ, Bucke C. Purification and biochemical properties of a galactooligosaccharide producing beta-galactosidase from *Bullera singularis*[J]. Biotechnology Letters, 2003, 25(24): 2107-2111.
- [31] Baffi MA, Tobal T, Henrique J, et al. A novel beta-glucosidase from *Sporidiobolus pararoseus*: characterization and application in winemaking[J]. Journal of Food Science, 2011, 76(7): C997-C1002.
- [32] 赵东宇. 微生物降解石油烃类污染物的研究进展[J]. 环境保护与循环经济, 2012(4): 48-51.
- [33] 尹华, 叶锦韶, 彭辉, 等. 掷孢酵母吸附去除铬的性能研究[J]. 环境化学, 2003, 22(5): 469-473.
- [34] 张娜, 尹华, 叶锦韶, 等. 掷孢酵母曝气吸附处理重金属铬[J]. 中国给水排水, 2004, 20(4): 60-62.
- [35] 叶锦韶, 尹华, 彭辉, 等. 掷孢酵母对含铬废水的生物吸附[J]. 暨南大学学报: 自然科学与医学版, 2005, 26(3): 401-405.
- [36] Kosikova B, Slavikova E. Biotransformation of lignin polymers derived from beech wood pulping by *Sporobolomyces roseus* isolated from leafy material[J]. Biotechnology Letters, 2004, 26(6): 517-519.
- [37] Zhang X, Zhang H, Li X, et al. Isolation and characterization of *Sporobolomyces* sp. LF1 capable of degrading chlorimuron-ethyl[J]. Journal of Environment Science (China), 2009, 21(9): 1253-1260.
- [38] 仲崇斌, 于海, 吕主奎, 等. 维生素 C 二步发酵的新组合菌系[J]. 生物技术, 2001(2): 25-27.
- [39] 仲崇斌, 张忠泽, 张文革, 等. 以掷孢酵母作为伴生菌产生 VC 前体 KGA 的研究[J]. 生物技术, 2004(1): 45-47.
- [40] Camatti-Sartori V, Silva-Ribeiro RTD, Valdebenito-Sanhueza RM, et al. Endophytic yeasts and filamentous fungi associated with southern Brazilian apple (*Malus domestica*) orchards subjected to conventional, integrated or organic cultivation[J]. Journal of Basic Microbiology, 2005, 45(5): 397-402.
- [41] Sharma V, Shankar J, Kotamarthi V. Endogeneous endophthalmitis caused by *Sporobolomyces salmonicolor*[J]. Eye (Lond), 2006, 20(8): 945-946.
- [42] Plazas J, Portilla J, Boix V, et al. *Sporobolomyces salmonicolor* lymphadenitis in an AIDS patient. Pathogen or passenger?[J]. AIDS, 1994, 8(3): 387-388.
- [43] Bergman AG, Kauffman CA. Dermatitis due to *Sporobolomyces* infection[J]. Archives of Dermatologist, 1984, 120(8): 1059-1060.
- [44] Cockcroft DW, Berscheid BA, Ramshaw IA, et al. *Sporobolomyces*: a possible cause of extrinsic allergic alveolitis[J]. Journal of Allergy and Clinical Immunology, 1983, 72(3): 305-309.