

## 酵母菌

李明霞

(中国科学院微生物研究所,北京)

### 一、“酵母”名称的来源

在有文字记载的历史之前人类在日常生活中已得到酵母的益处,如在原始社会就有果汁的自然发酵和谷物浸汁的发酵,这就是今日葡萄酒和啤酒的最初发现。这些偶然的发现究竟什么时候开始才被人们有意识地加以利用,现在还不很清楚,但据估计在我国早在三、四千年前就开始利用发酵现象来为人们服务。从发掘出来的殷墟器皿中就有贮酒、饮酒的器具。甲骨文中也有酒字。后来在《齐民要术》中对制曲、酿酒都有详细的技术说明。在埃及,尼罗河畔底比斯城一座古墓中也发现有酿酒和面包制造的图形。这一切都充分说明了人类在古代就开始利用发酵技术,虽然那时还没有发现酵母菌。人们发现酵母菌,认识它并把它运用到更广泛的领域,那是比较近代的事。

“酵母”一词意为“发酵之母”,在国外用“yeast”等名称实际上是描写发酵时放出 $\text{CO}_2$ ,形成泡沫,其势如沸腾的总现象。可见中外各国对“酵母”一词的理解都与发酵有关。

十六世纪 Leeuwenhock 用简陋的显微镜在啤酒发酵液中第一个看到了酵母。十八世纪 Schwann 看到了啤酒酵母的球形细胞能出芽,又能沉淀,初步认为是植物。经 Meyer 研究确定无叶绿素。当时也已经看到了酵母可生孢子,又因它能发酵糖类而称为“糖菌”(Sugar fungus),后来又改用学名 *Saccharomyces*,按照当时的概念认为酵母 (yeast) 就等于 *Saccharomyces*,所以说在一百多年前人们只认为“酵母”是球形的单细胞,是一种能芽殖,能使糖发酵,能形成子囊孢子的植物,实际上这仅是对酵母属 (*Saccharomyces*) 这一个属的概念。

上述对酵母的概念至今在不少人的印象中依然如此,然而事实上由于近百年来人们的大量工作对酵母菌的认识已远远超过了 *Saccharomyces* 这一个属。如在人类生活中起着重要作用的很多氧化型酵母它们根本不发酵,有许多没有子囊孢子,细胞形态也很多样,不仅限于圆形,即使在有孢子的酵母中孢子的形状也

各有不同。历年来陆续发现的属已有几十个。所以今天我们应认识到酵母并不等于 *Saccharomyces*。

酵母菌包括以下几类:有孢子酵母、产生冬孢子的类酵母、掷孢酵母和无孢子酵母。它们在真菌分类系统中分别属于子囊菌类、担子菌类和平知菌类。又因为这类菌结构都比较简单,鉴定它们时较为困难,对一些未知菌株首先得想方设法给予各种有利条件促使其生子囊孢子、冬孢子或掷孢子,否则就会造成错觉而列入平知菌类作为无孢子酵母。要进一步分种还需借助于很多生理试验,只有从各方面充分研究后才能确切地在分类上归类,在一开始无法分科、分目甚至不能分纲。为了方便起见国际上仍一贯地用“酵母”(yeast)这个非分类学上的名词来称呼这类结构简单的真菌。对这类真菌用一套较常规的方法研究,逐渐形成了包括形态与生理的整套的酵母鉴定法。总之酵母菌虽在系统上分别属于真菌的各大类,但由于研究方法比一般丝状真菌特殊,因而逐渐成为一类需专门研究的真菌。

### 二、酵母菌与人类的关系

酵母菌与人类生活密切相关,除了发面做馒头、面包和酿造各种饮料酒外,还能生产酒精、甘油、甘露醇、有机酸、维生素等等。酵母以通气方式培养可产生大量菌体,其蛋白质含量可达干酵母之 50%。据有人计算如果我们每日能生产 450 万公斤酵母,其所含蛋白质就相当一万头牛,而且酵母繁殖速度比动物快 2000 多倍,酵母蛋白中含有人类营养所必需的氨基酸,而谷物粮食中却缺乏这类必需的氨基酸,所以吃酵母可得到补充。同时酵母也含大量乙族维生素,故酵母片可用以治疗维生素缺乏症。由于酵母富有营养价值,所以常用它们制成食用酵母或饲料酵母,与此有关的主要有产阮假丝酵母 (*Candida utilis*)、热带假丝酵母 (*Candida tropicalis*)、酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*),以及接近酵母的白地霉 (*Geotrichum candidum*)

本文附图由乐静珠同志绘制。

等。近年来常利用酵母进行石油脱蜡,降低石油的凝固点,其中所用的酵母多数也是假丝酵母,或不同酵母进行混合发酵。酵母又是核酸的主要来源,核糖核酸(RNA)含量可达10%左右,而脱氧核糖核酸(DNA)只含0.03—0.4%,在制取核糖核酸时这样少量的脱氧核糖核酸容易去除,所以从酵母中提取核糖核酸比其他真菌和细菌方便,而且在提取核酸后酵母中大量蛋白质还可回收利用。核酸及其降解产物不仅是重要生化试剂,而且在医药卫生方面也有很大用途,如腺苷、肌苷、ATP及AMP等参与能量代谢和蛋白质的合成,适用于急、慢性肝炎和心脏病患者。此外部份5'-核苷酸还能增加谷氨酸的鲜味用于副食调味,我国从啤酒酵母中提取核糖核酸再用酶解法制造5'-核苷酸已试验成功。核酸降解物在农业上又可做生长调节剂以提高农作物产量。今后核酸衍生物的用途还将更为扩展。有些酵母油脂含量也很高可达干菌体的50%以上。较著名的有细红酵母(*Rhodotorula gracilis*)和油球拟酵母(*Torulopsis lipofera*)、斯达油脂酵母(*Lipomyces starkeyi*)。近年来仍有不少人研究此问题。酵母中酶的种类多,菌体生长快,也是制造酶制剂的重要来源,早期从酵母中提取转化酶用于制造人造蜂蜜、转化糖等。现在有从脆壁酵母(*Saccharomyces fragilis*)中提取乳糖酶用于炼乳及其他乳品工业。肋状拟内孢霉(*Saccharomycopsis fibuliger*)中有多量淀粉酶。耶耳球拟酵母(*Torulopsis ernobii*)中有大量脂肪酶,在医药上可用作消化剂,纺织业上用作脱油、脱蜡剂。研究糖代谢时所用的辅酶I和酒精脱氢酶都可从酵母中提取。由耐高渗透压酵母或球拟酵母(*Torulopsis*)可生产甘油,甘油是制作炸药的原料。酵母不仅能产甘油,随所用菌种和发酵条件不同还能产生其他多醇类如D-阿戊醇、赤藓醇、甘露醇,及卫茅醇。酵母还可生成多糖类物质,如汉逊酵母属(*Hansenula*)等能产磷酸甘露聚糖,掷孢酵母能产磷酸半乳聚糖,隐球酵母和红酵母能产异多糖,有些柠檬形酵母能产半乳甘露聚糖。关于酵母产多糖之类型不仅在研究酵母系统关系上很有帮助,还可把多糖类用于纺织及食品工业,做分子筛离子交换树脂等,当前多糖之用途正日益扩大。在酿酒酵母中除含有大量B族维生素外,还有多量固醇,含量可达酵母干重之9.7%。麦角醇经紫外线照射后即成丁种维生素(D<sub>2</sub>),可治疗缺钙症。此外,从酵母中还能提取凝血质,以及谷胱甘肽(可参与蛋白质合成)等物质。由此可见酵母在人类生活中起着重要作用,其用途遍及工业生产,医药卫生甚至国防。由于酵母细胞比细菌大,所以在细胞学与遗传学的研究中常选它作研究材料,同时也是生物化学中研究代谢的好材料,因而在科研与生产上大家都对酵母有较大兴趣。

酵母菌根据 Lodder 1970 年的系统共有 39 属 370 多个种。其中与人类生活有关的如酵母属(*Saccharomy-*

*ces*)、假丝酵母属(*Candida*)、汉逊酵母属(*Hansenula*)、球拟酵母属(*Torulopsis*)、毕赤酵母属(*Pichia*)、丝孢酵母属(*Trichosporon*)、酒香酵母属(*Brettanomyces*)等约十几个属,即使加上那些类酵母的真菌如地霉属(*Geotrichum*)、阿氏菌属(*Ashbya*)和多囊霉属(*Crebrothecium*)、短梗霉属(*Aureobasidium*)等,数量也不算多,目前能大规模投入生产的为数更少。而绝大多数酵母其用途尚未发掘,所以酵母资源的利用还有很大潜力。

此外,还有一些酵母对人类有种种危害,它们不仅是工业生产中的污染菌,食品贮存中的腐败菌,还是威胁人畜生命的病原菌如白色假丝酵母(*Candida albicans*)能引起鹅口疮、阴道炎、皮肤病、气管炎、肺炎、心内膜炎等。据近年来的报道在假丝酵母中被怀疑能致病的共有七个种,而且认为败血病、牲畜之流产和乳房炎等与这类菌有关。又如引起脑膜炎的新形隐球酵母(*Cryptococcus neoformans*)其感染可先进入呼吸道或由皮肤之损伤处传播,而后引起中枢神经系统的恶性或慢性脑膜炎,婴儿得病后的死亡率很高。在瓶形酵母中卵圆瓶形酵母(*Pityrosporum ovale*)又称卵圆蛇皮癣菌可引致眼睛的皮脂漏性眼险炎。还有球形瓶形酵母(*Pityrosporum orbiculare*),被认为与皮肤病癣风(*Pityriasis versicolor*)有关。此外球拟酵母中有二个种,红酵母中也有七个种常出现在人体或家畜之排泄物中,有时也存在于某些病例中,因此也怀疑它们有致病性。

至于如何去认识鉴定酵母菌,包括上述之益菌与害菌,这与酵母分类有关。再说人们在生产实践中形成的一些酵母名称也需有个统一的称呼,如酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)在这同一个种中根据其适用在不同方面而有酒精酵母、啤酒酵母、葡萄酒酵母、清酒酵母、威士忌酵母、白兰地酵母、面包酵母、干酵母、压榨酵母等称呼,甚至有些代号如12号、2号、33号等。还有根据某方面之用途对不同属种都称石油酵母或饲料酵母、油脂酵母、酱油酵母等。实际上在每一方面都可包括不同属种的酵母,如石油酵母中不仅关系到假丝酵母属还关系到其他属的酵母,所以用这种称呼就不够明确。如果没有酵母分类上的知识,就不易认识它们,了解它们之间的相互关系,以及掌握和运用它们。

### 三、酵母菌的分类

酵母分类普遍都采用荷兰 Lodder 的酵母分类系统。在她的酵母分类专著中(1970年版),描述了39属370多种。这些属种分别归属以下四大类。

第一类是能产生子囊孢子的酵母,属于子囊菌纲原子囊菌亚纲(Protunicatae)之内孢霉目(Endomyceta-

les), 共有酵母 22 属 179 种。

第二类是能产生冬孢子与担孢子的类酵母, 其生活史与担子菌之黑粉菌相同, 属于担子菌之异担子菌亚纲 (Heterobasidiomycetidae) 中的黑粉菌目 (Ustilaginales), 共有 2 属 7 种。

第三类是产生掷孢子的酵母, 属于掷孢酵母科 (Sporobolomycetaceae), 这一科有很多人认为与担子菌有关, 共有 3 属 14 种。

第四类是不形成子囊孢子、冬孢子与掷孢子的酵母, 其有性生殖已经丧失或是没有发现, 这类酵母属于半知菌之丛梗孢目 (Moniliales) 的隐球酵母科 (Cryptococcaceae), 共有酵母 12 属 170 种。

由此可见, 以酵母菌为名的, 这类结构简单的真菌并非全在子囊菌内, 而是分布在真菌的三个纲 (藻状菌除外)。酵母菌中发现有类似担子菌的有性阶段已有很多年, 但初步明确其分类地位则是近几年的事。1967 年日本 Banno 首次在无孢子酵母的红酵母属 (*Rhodotorula*) 中明确了某些菌在一定条件下能体现出与黑粉菌相似的生活史, 认为应作为异担子菌纲之黑粉菌目的成员, 得到世界上很多学者的支持, 在 Lodder 1970 年分类系统中也得到承认。此后由不同工作者陆续地在半知菌的无孢子酵母中, 如假丝酵母属、球拟酵母属中都曾发现有类似担子菌的生活史。在红色掷孢酵母中也有这种现象, 所以这是近年来酵母分类中的新情况。引起很多真菌学工作者的兴趣。

第一类, 生子囊孢子的酵母, 大家知道得较早, 也研究得比较多, Gaumann 1966 年把内孢霉目分为四科。



上述四科中只有双足囊霉科中无酵母。现在把以下有酵母之几科的特点分述如下, 并举有关的属为例。

1. 内孢霉科 子囊孢子通常少于 8 个, 菌丝可断裂为节孢子, 其性器官配子囊也是单细胞的, 只有少数能发酵。此科共有三属。只有一属有芽细胞的才算是酵母, 即拟内孢霉属 (*Endomycopsis*)。例如肋状拟内孢霉 (*Endomycopsis fibuliger*) (图 1), 这个种还能产生淀粉酶, 淀粉酶在其他酵母中不常有。

2. 酵母菌科 营养细胞分散以芽殖为主, 个别为裂殖, 菌丝可有可无, 细胞壁只含少量几丁质, 发酵糖类的能力很显著, 共有 19 个属分别属于四个亚科。

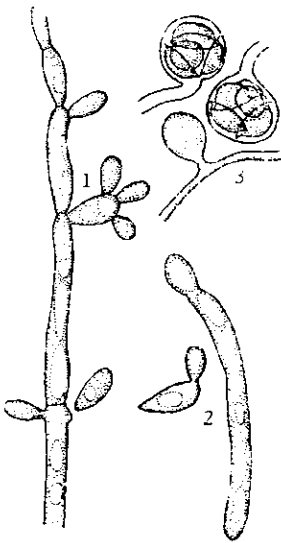


图 1 肋状拟内孢霉 (*Endomycopsis fibuliger*)

- 1. 菌丝上有芽生孢子 (blastospore);
- 2. 芽生孢子萌发; 3. 子囊与子囊孢子。

(1) 裂殖酵母亚科只有裂殖酵母一个属。无性生殖是裂殖, 没有芽殖。如粟酒裂殖酵母 (*Schizosaccharomyces pombe*) (图 2), 可以做粟米酒, 也可用菊芋产生酒精。

(2) 拿逊氏酵母亚科有四个属。无性生殖是芽裂方式 (出芽后芽基形成横隔而断裂), 如萤光魏克汉酵母 (*Wickerhamia fluorescens*) (图 3), 为二端芽裂, 子囊

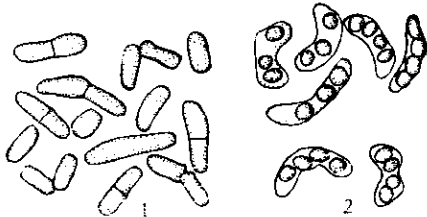


图 2 粟酒裂殖酵母 (*Schizosaccharomyces pombe*)

- 1. 裂殖的营养细胞; 2. 子囊与子囊孢子。

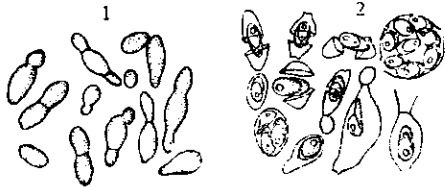


图 3 萤光魏克汉酵母 (*Wickerhamia fluorescens*)

- 1. 二端芽殖之营养细菌; 2. 子囊与子囊孢子。

孢子是运动帽形, 子囊成熟后开裂, 子囊孢子即释放出来。这一属较特殊, 分离自日本松鼠之粪便。此菌还

能产生维生素 $B_2$ ，使培养基呈黄色。

(3) 酵母菌亚科共 19 个属。无性繁殖全为多边形芽殖，子囊孢子有多种形态。现以酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*) (图 4) 为例，这是工业生产上较重要的一属，某些菌株不仅发酵力强，而且核酸、蛋白质、维生素等含量均很高，还可提取有关的各种酶类。



图 4 酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*)  
1. 多边形芽殖的营养细胞； 2. 子囊与子囊孢子。

(4) 油脂酵母亚科只有一属。这属酵母子囊之形成方式很特殊，是由“活性芽” (active bud) 发展而来。子囊形成前可有接合现象，孢子数可多达 16 个或更多，

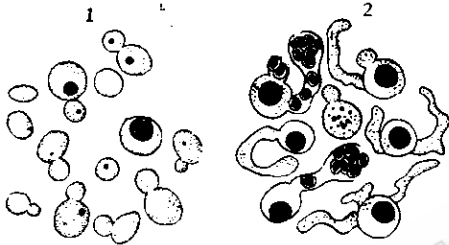


图 5 斯达油脂酵母 (*Lipomyces starkeyi*)  
1. 多边形芽殖营养细胞(具油滴)； 2. 子囊与子囊孢子。

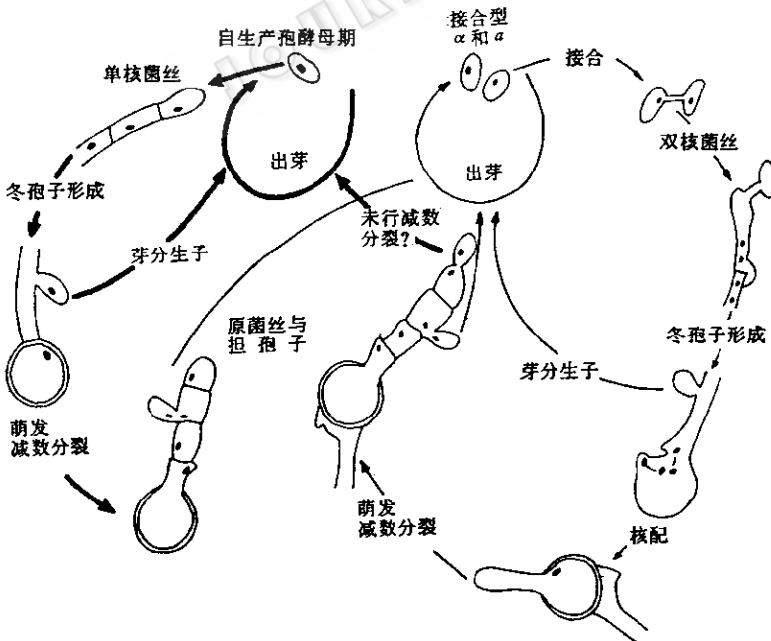


图 6 圆红色冬孢酵母 (*Rhodosporidium sphaerocarpum*) 之生活史

通常为 8 个。如斯达油脂酵母 (*Lipomyces starkeyi*) (图 5)，这个种不发酵，但可产多量脂肪。

第二类，属于黑粉菌目的两个类酵母，为红色冬孢类酵母属 (*Rhodosporidium*) 与白色冬孢类酵母属 (*Leucosporidium*)。前者有类胡萝卜素，其无性阶段就是红酵母属。后者无类胡萝卜素，其无性阶段为假丝酵母属与球拟酵母属。在这些属中都是有经济意义的菌株。现以圆红色冬孢酵母 (*Rhodosporidium sphaerocarpum*) 为例说明其类似黑粉菌之生活史 (图 6)。

第三类，属于掷孢酵母科之产生掷孢子的掷孢酵母。此科有三属是能产生芽细胞的掷孢酵母。他们都能依靠液滴机理将孢子射出，此现象很象担子菌之某些性状。这一科在分类上的地位过去尚无定论，但现在已有较大倾向认为他与担子菌关系密切。Alexopolus 1962 年把它放在异担子菌纲作为独立的科存在，不附属于任何目，现以自然界常见的红色掷孢酵母 (*Sporobolomyces roseus*) 为例说明这类菌的主要特征 (图 7)。



图 7 红色掷孢酵母 (*Sporobolomyces roseus*)  
1. 多边形芽殖之营养细胞以及具小梗与掷孢子之细胞； 2. 肾形不对称掷孢子。

红色掷孢酵母有类胡萝卜素，具有不对称的肾形或镰刀形掷孢子，倾斜地生于气生菌丝或营养细胞之顶端的小梗上。而白色掷孢酵母属 (*Bullera*)，无类胡萝卜素，掷孢子对称，至于锁合掷孢酵母属 (*Sporidiobolus*) 可有较多菌丝，菌丝上之多数横隔均有锁状联合，在菌丝之侧面或中间可有棕色厚垣孢子。

第四类，属于半知菌的无孢子酵母共有 12 属，这些菌如果一旦发现其有性阶段就应该按系统重新归类。在无孢子酵母中不少是有经济意义的，如假丝酵母属、球拟酵母属、丝孢酵母属与红酵母属。无性繁殖大都为多边形芽殖。但假丝酵母还有发达的假菌丝。例如有名的热带假丝酵母 (*Candida tropicalis*) (图 8)，它在饲料和石油发酵中常有用。丝孢

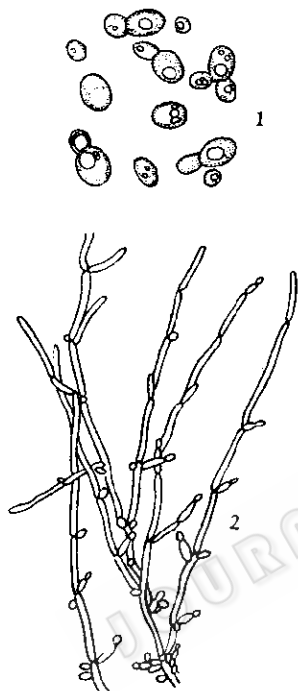


图8 热带假丝酵母 (*Candida tropicalis*)

1. 多发芽殖之营养细胞; 2. 假菌丝。

酵母之菌丝可一节节断落形成节孢子。近来发现在污水处理上也有用。现将皮状丝孢酵母 (*Trichosporon cutaneum*) 以图表达其形态(图9)。

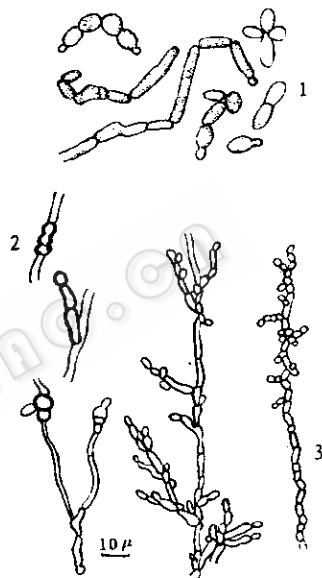


图9 皮状丝孢酵母 (*Trichosporon cutaneum*)

1. 芽细胞节孢子; 2. 厚垣孢子; 3. 断裂之菌丝。

在无孢子酵母中细胞形态较特殊的还有梗孢酵母属 (*Sterigmatomyces*) 和三角形酵母 (*Trigonopsis*)、瓶形酵母 (*Piszyosporum*) 等不一一例举。下期将继续介绍上述各类酵母如何鉴定, 以及酵母在自然界的分布等问题。