

酵母菌的生活

H.J. 法夫 M.W. 米勒 E.M. 马克 著
王民俊 黄 平 杨锦才 陈少莹 译
程光胜 龚践之 校

酿酒科技增刊

不锈钢系列的酿酒机械

为确保名优酒的质量专门制造

航空部所属国营红湖机械厂是以不锈钢的钣金 冲压、焊接及大中型精密加工、模具设计制造等为主要特长的生产厂，为酿酒工业服务已有六年历史。

不锈钢系列的酿酒机械抗酸、防锈、耐腐蚀，外型美观，操作方便，采用氩弧焊接，质量可靠，受到国内名优酒厂的赞扬。主要产品有：

传统酒甑：包括甑底、甑盖、冷凝器、过气管四部分

贮酒罐 有立式、卧式，从0.5吨~50吨

勾酒罐 均按各酒厂的要求设计制造

扬麸机、洗米罐、发酵罐及各种酒瓶模具等

国营红湖机械厂的宗旨是：发扬自己的特长、优势，为酿酒工业服务；为名优酒走向世界多做贡献。

产品三包·信守合同·交货迅速·代办托运

欢迎来人、来函、来电洽购

国营红湖机械厂地址：贵州省平坝县

《酿酒科技》增刊之二

酵母菌的生活

修订增补第2版

H.J.法夫 M.W.米勒 E.M.马克 著

王民俊 黄 平 杨锦才 陈少莹 译

程光胜 龚践之 校

《酿酒科技》编辑部 出版

一九八五年元月

H.J.PHAFF, M.W.MILLER, and E.M.MRAK

The Life of Yeasts

Second Edition

Revised and Enlarged

Cambridge, Mass, Harvard Univ.Pr, 1978

内容简介

美国H.J.法夫、M.W.米勒、E.M.马克著的《酵母菌的生活》(The Life of Yeasts)主要介绍了近十几年以来,有关酵母菌的代谢作用、生化过程、营养、遗传、形态特征等方面的研究成果,以及许多有关科学家利用酵母菌作为工具来研究生理现象的成果。书末附有酵母菌各属特征集要等七个附录。本书可供从事微生物学及发酵行业的有关人员参阅,也可作为大中专院校有关专业的补充教材,及职工培训的参考书。

酵母菌的生活

(内部发行)

H.J.法夫 M.W.米勒 E.M.马克 著

王民俊 黄平 杨锦才 陈少莹 译

程光胜 龚践之 校

《酿酒科技》编辑部 (贵阳市沙冲路227号)

787×1092 32开本 10印张 215千字

1984年12月第一次印刷 印数1~4600册

贵州省内部书刊印刷许可证

(83)黔出业字第08号

出版说明

从事微生物和酿造工作的同志，多年苦于缺少一本有关酵母菌的中文书籍，加之十多年来，国际关于酵母菌的研究，取得了一系列的新进展，有关的研究报告又散见于各种外国文献中。Phaff等编著的《酵母菌的生活》(第二版)全面系统而又准确地介绍了有关酵母菌的现代知识与沿革发展。我们在组织翻译这本书之前，曾征求了中国科学院学部委员方心芳先生的意见。方先生为我们写了推荐意见说：“Phaff等是世界有名的酵母菌专家，他们再版的这本《酵母菌的生活》，取材全面、新颖，对微生物学、发酵学工作者是一本国内仅有的好参考书，我愿意推荐翻译出版”。为此，我们组织了王民俊、黄平、杨锦才、陈少莹四位同志翻译了这本书，由龚践之先生审校，最后由程光胜同志参照英日两种版本进行终校。此外，程光胜同志还为我们补译了日文版的注释。

本书按1978年英文版译出，并参照1982年永井进翻译，东京学会出版社センター出版的日译本校正。

正当本书付印之际，方心芳先生又为本书写了序言，并题了书名，在此表示衷心感谢。

由于我们水平低，又缺少经验，错误难免，还望专家、学者和广大读者批评指正。

《酿酒科技》编者

一九八四年十二月

目 录

译 序.....	方心芳 (1)
序 言.....	(3)
第一章 历史概况.....	(6)
第二章 酵母菌的形态学与无性繁殖...	(16)
无性繁殖.....	(16)
菌体.....	(18)
细胞形态学.....	(22)
第三章 超微结构与功能.....	(24)
细胞壁.....	(25)
荚膜物质.....	(35)
菌毛.....	(37)
质膜.....	(38)
细胞核.....	(39)
液泡.....	(44)
线粒体.....	(45)
微体.....	(47)
内质网.....	(47)
脂球.....	(48)
细胞质基础物质.....	(49)
(第三章日译本注).....	(51)
第四章 孢子形成与生活史.....	(53)
子囊菌纲酵母菌的生活史.....	(59)

担子菌纲酵母菌的生活史.....	(65)
孢子形成的誘导.....	(71)
有性孢子形成的分类学意义.....	(77)
异宗配合与孢子形成.....	(87)
酵母菌的准性生殖.....	(89)
第五章 酵母菌的遗传学	(91)
同宗配合酵母菌的接合型.....	(93)
多倍体細胞.....	(94)
二倍体酵母菌中表型性状的分离.....	(95)
基因連鎖和染色体图的制作.....	(98)
呼吸缺失突变体.....	(103)
(第五章日译本注).....	(106)
第六章 酵母菌的代谢活性	(108)
生醇发酵.....	(110)
呼吸.....	(115)
贮藏碳水化合物.....	(118)
代謝副产物.....	(120)
酵母菌的色素.....	(125)
第七章 营养和生长	(129)
复合培养基.....	(129)
合成培养基.....	(131)
维生素.....	(134)
酵母菌生长的溫度范围.....	(136)
特殊的生长要求.....	(137)
生长抑制物.....	(142)

第八章 生态学.....	(144)
分离和研究的方法.....	(146)
与植物生活在一起的酵母菌.....	(156)
叶(156) 花(157) 树分泌物 (159)	
植物病源性酵母菌(161)	
与动物生活在一起的酵母菌.....	(162)
温血动物(162) 昆虫(165) 甲壳	
类动物(168)	
土壤中的酵母菌.....	(169)
水中的酵母菌.....	(171)
从咸水中分离的酵母菌(171)	
从淡水中分离的酵母菌(172)	
酵母生态学的未来研究.....	(173)

第九章 腐败食品和发酵过程中的酵

母菌.....	(175)
高含糖量基质中的酵母菌.....	(176)
高含盐量产品中的酵母菌.....	(178)
中度含糖产品中的酵母菌.....	(179)
乳制品中的酵母菌.....	(180)
色拉调味料.....	(180)
油脂.....	(181)
淀粉产品.....	(181)
果酒和啤酒.....	(182)
面包酵母.....	(183)

第十章 酵母菌的工业应用..... (186)

发酵饮料.....	(186)
-----------	---------

啤酒酿造 (186)	清酒的酿造 (188)
果酒 (188)	某些特殊饮料的发酵 (190)
蒸馏酒 (191)	
用酵母菌生产酒精.....	(192)
甘油和其它多元醇.....	(194)
面包酵母.....	(196)
法国酸面团制法.....	(198)
饲料酵母.....	(199)
脂类物质.....	(202)
用酵母菌生产维生素.....	(203)
酵母菌用作酶源.....	(204)
多糖类.....	(205)
(第十章日译本注).....	(206)
第十一章 酵母菌的分类.....	(208)
(第十一章日译本注).....	(214)
附录1 酵母菌各属特征集要.....	(215)
附录2 本书正文提及的各属酵母菌之基本特征.....	(239)
附录3 本书涉及的部分真菌学术语汇解.....	(247)
附录4 本书中的拉汉生物名称对照.....	(252)
附录5 主题词索引.....	(264)
附录6 本书参考文献.....	(301)
附录7 图表索引.....	(310)

译 序

我喜欢Phaff等编著的《酵母菌的生活》。我把这本书放在案头，经常翻阅，常有所得。这是一本酵母菌学概要性的专著，取材全而精。从事有关酵母菌研究和应用的人，如果能够人手一册，将会从中了解许多东西。这里举一个例子。前几年国内兴起一股红茶菌热，许多人依日本文献的说法，认为乳酸菌是其中主要的细菌之一。可是我们根据自己五十年代初的研究结果，提出红茶菌中主要是膜醋菌和酵母菌的看法。Phaff在这本书里谈到的，和我们的看法类同，他也没有说红茶菌中有乳酸菌。从这个例子看，我认为他这本书的选材是严肃的。

“酵母菌 (yeast) ” 这个词的界说，历来有广狭之分。在Hansen、Guilliermond、以及Phaff等关于酵母菌的专著中，囊括了在培养方法和形态等方面类似的全部微生物。这样的著作对酵母菌研究和应用工作者来说是很方便的。Guilliermond在1928年所著的《酵母菌二分检索鉴定》一书，曾受到广大读者欢迎，Phaff这本书收录的种类则更为广泛。例如原囊菌属 (*Prototheca*，或称原囊藻属)，常可在分离酵母菌时得到。这是一类不含叶绿素的类似藻类的微生物，在生活习性方面类似酵母菌，而且可以用保藏酵母菌的方法长期保藏，因此研究酵母菌的人对它很熟悉，研究藻类的人倒反而对它生疏。Phaff把这属菌收在本书中，作为酵

母菌类中的一个成员进行讨论，是很合适的。

Phaff这本书还有很多优点，只要读者熟读善用，就会越来越多地体会到的。现在《酿酒科技》编辑部组织翻译了这本书，使更多的我国科技工作者能够更方便地使用它，是一件很有意义的工作。

方心芳 1984年秋于北京中关村

序 言

本书初版序言中已说明，本书是为偶尔涉猎酵母菌这一类微生物而又想进一步深究的非专业人员编著的，使他们无需求助于那些主要是为专业人员而写的高深的专题论文。虽然第二版作了彻底的修订，重写并增补了大量新资料，但初版所持的宗旨仍然不变。

过去十年中，关于酵母菌知识的积累远比以前几十年要快得多。因此，对于作者和出版者来说，《酵母菌的生活》修订版显然需要编入这些较新的知识，使之更为适用和现代科学化。新版中所谈到的进展，既广泛又十分令人振奋，这些进展使酵母菌成为真核微生物中最受人关注的类群之一。

有关生理过程的研究工作之所以取得进展，是因为有许多生物化学家以酵母菌作为工具。遗传学家也在多方面利用酵母菌，因此在遗传学领域里也取得了很大的进展。其他科学家，包括营养学家、微生物学家、农学家、食品科学家、生态学家，实际上，所有对生物世界感兴趣的学者，都对酵母菌研究作出了贡献。甚至连分类学也在过去十年里得到进展；而且人们还认识到，称之为酵母菌的这一群生物不只包括在一类有性繁殖的真菌中，而是两类（译者注：即子囊菌纲和担子菌纲）。

多数利用酵母菌进行研究工作生理学家和生物化学家是用面包酵母或啤酒酵母（酿酒酵母或卡尔酵母），这大概是由于这类酵母菌容易得到，或是由于缺乏有关其他酵母菌的知识。但过去十年里，在酵母菌的代谢、生化、营养、遗传学和生态学等方面所发现的多种多样引人注目的性能，促使

人们在研究工作中采用了更为广范围的菌种。本书在介绍这几方面的概况时力求做到合理平衡，并侧重于生物学方面。

讨论酵母菌历史概况的第一章，再版时没有明显改动。第二章讨论酵母菌细胞的形态及无性繁殖为某种细胞聚集体的方式，过去几年这一领域中的知识大有增加。这章的内容有了增补并增加了插图。

第三章涉及各种细胞组分和细胞器的超微结构与功能。本章概括的范围十分广泛，同时增加了许多插图，包括电子显微镜照片。这些当然都是较新的知识。

第四章讨论酵母菌的有性繁殖，不仅包括子囊菌纲酵母菌，还包括担子菌纲酵母菌的生活史，这在初版时尚未明确。收入这两纲有性孢子的显微照片可使读者对酵母菌有更详细更直观的了解。

第五章虽有较大的增补，但也只能作为高度专业化和复杂的酵母菌遗传学的入门。过去十年中浩繁的文献大大减少了本章的篇幅。

第六章论及代谢活性，主要详述酵母菌所特有的性能；一般在标准教科书中可找到的普通生化知识和代谢途径，象第一版一样，几乎没有提。

在有关营养的第七章中，讨论了酵母菌的正常生长要求、某些种所需的特殊营养素以及生长时偶尔需要的特定环境条件。本章还简略收入了一节关于有效地作用于酵母菌的重要抗生素。

现在的第八章中将能找到有关酵母菌生长于特殊生境的较新资料。这是一个对生物学家有特殊兴味和引人入胜的领域，内容涉及酵母菌的分布、生长条件，以及与其他有机体

的关系。本章详细介绍了酵母菌在自然界实际生活和繁殖的条件及其所处小生境的类型。这往往也是非专业人员了解不多的领域。

生态学的一个专门方面，即由酵母菌引起的食品腐败现象，单独用一章论述，然后讨论酵母菌在工业上的应用。这一版增加了用于生产单细胞蛋白的几种新基质（烃类、甲醇和乙醇）的叙述，还有生产法国老面发酵面包的章节。

像普通生理学一样，分类学的知识不能在这样的书中作充分的论述。因此我们对分类学的叙述仅局限于酵母菌分类的基本原则。不过增加了分子分类学中若干重要的新进展，如DNA碱基成分以及DNA/RNA的互补性。

最后，附录提供了酵母菌主要属的描述，并以表格形式按英文字母顺序列出了这些属，以便读者在书中各章或有关文献中碰到生疏的属名时能迅速查阅。同样原因，仍保留了真菌学词汇一节。

与第一版一样，我们把引用的参考书、综述和个别重要文献限制在某些原始著作上。假如我们参考原始文献来充实本书，可能更有用，但本书的篇幅就会冗长得令人厌烦了。

由于有上述各种变动，《酵母菌的生活》第二版实际上更象是一本新书而不象是修订版。笔者期望本书的内容能促使研究人员和学生们都对酵母菌这一群多年来一直吸引着我们的微生物感兴趣。

在此谨向帮助我们绘制某些图表的 Mary Miranda及 André Lachance深表谢意。我们十分感谢W. T. Starmer博士对全部手稿进行审阅并提出建设性意见。最后我们还要感谢Sherry Bailey在缮写上出色的帮助。

（陈少莹 译）

第一章 历史概况

一提起“酵母菌”，马上就使人联想起“发酵”一词，因为在其全部历史中，这两个术语一直是紧密联在一起的。虽然人类在史前就使用酵母菌，但那时对这些生物的本质却一无所知。在许多种语言中，“酵母菌”这个术语在古代只描述酵母菌粗略的外观或者它所起的作用，就可说明这一点。法语酵母菌的术语为*levure*是来自拉丁语的 *levere*，意为“拱起”。这指的是发酵时放出二氧化碳而使液体表面因涌出气泡而上升的现象。德语*Hefe*来源于*heben*的词干，也是“隆起”之意。英语单词“*yeast*”及荷兰语对应的单词“*gist*”都来源于希腊术语*zestos*，意为“沸腾”——也反映了发酵时产生二氧化碳形成泡沫的现象。

使用酵母菌的混合群落发酵果汁或间接地发酵粮谷浸出物，大概就是人类初次利用酵母菌。制成的各种酒精饮料，可以看作是我们今天生产的葡萄酒和啤酒的雏形。时至今日，在秘鲁还发现一些原始部落的人在发酵前用口咀嚼谷物作为预处理，借助唾液淀粉酶的作用，使淀粉转化为可发酵的糖类。发酵液拌入生面团中并使面包发起来的事是容易想象的。这些偶然发生的现象初次为人类发现时还只是推测的事。尼罗河畔底比斯的埃及坟墓中发掘出来的酿酒作坊和面包作坊模型形象地说明：人工发酵和制面包是在4000年前就已经有了。正如圣经中曾记载，摩西和犹太匆忙逃出埃及时，因为没有来得及携带发酵剂，吃的是没有发酵过的面包。

显然，全部古代文明都像我们今天一样大量利用了发酵制品。

酵母菌本身的概念是在较近代才提出的，可以认为吕文虎克（Leeuwenhoek）1680年对“微小动物”所作观察的记录是它的开始。作为业余爱好，他用显微镜观察过各种材料小滴中的微小生物。他用来观察的仪器实际上并不是我们熟悉的显微镜，而是一个很小的用手工精细磨制和抛光的放大镜片。它装在金属片间，通过移动物体与镜片的距离来调节焦距。吕文虎克的显微镜放大倍数仅为原大的250~270倍，然而他在磨制和抛光镜片上的罕见技巧和他的不平凡的洞察力使他能够发现酵母菌这样微小的微生物。

吕文虎克当时检验的材料之一是发酵的啤酒滴。他把液滴中所含为数众多的酵母菌细胞描述为球形体，有时呈卵形或圆形。他又将这第一次观察到的酵母菌细胞绘图记录下来，并在致伦敦皇家学会成员的信中作了描述。但他这项发现的重要意义未被同时代及下一代人们所认识，因为有关酵母菌的进一步资料延至150年后才出现。在这一个半世纪中，生物会自然发生的理论的许多支持者和反对者都致力于试验。

很可能在人们思索生物源起的时期已经有人提出自然发生的理论。早在公元前四世纪，亚里斯多德就曾断言动物是由各种动物、植物甚至土壤产生的。直至十七世纪，他这种观念一直有深刻的影响。就宏观动物而论，Francesco Redi和这种理论的其他反对者所进行的实验，有助于否定这种理论，吕文虎克发现所谓“微小动物”后，又在动物起源问题上重新展开了争论。1749年Needham提出微生物由肉产生的

观点。但此后不久，**Spallanzani**将肉煮沸一小时，然后密封煮肉的烧瓶，微生物就不再出现。因而他声称，使自然发生的微生物成活的乃是空气。这一观点相继又被**Schulze**和**Schwann**在十九世纪初，以及**Schroeder**和**von Dusch**约于1850年所推翻。**Schulze**和**Schwann**用加热过的高温空气，后来又用棉塞滤过的空气通入装有加热过的肉汁的烧瓶内，这两种处理方法都可以防止微生物在灭菌的肉汁中繁殖。这一类为否定自然发生学说所设计的试验在1864年通过巴斯德（**Pasteur**）的研究基本上结束了。他用的烧瓶具有鹅颈形细长的曲颈，空气可以无阻通入瓶内，而空气中的微粒和微生物却紧贴在颈壁上，接触不到育养微生物的肉汁。**Tyndall**又做过补充实验，说明飞尘中夹带着微生物。如果空气中没有飞尘，则微生物就无从生长。

十九世纪初期和中叶所获得的知识，为现代生物学数个领域奠定了基础。现代生物化学家、生理学家和营养学家都对发酵是酵母菌维持生命的活动这一发现甚感兴趣。1818年**Erxleben**指出，酵母菌是引起发酵的有机体。他的这一观点，当时不大为人注意。对这一观点产生新兴趣的是若干年后法国的**Cagniard de la Tour**（1835）和德国的**Schwann**与**Kützing**（1837）。这些研究者提出了所谓的发酵生机论。他们说：如果把酵母菌移入含糖的溶液，则酵母菌将摄入糖作为食物而排出废物乙醇和二氧化碳。当时，这种理论对许多化学家——尤其是**von Liebig**和**Wöhler**是完全不能接受的。**von Liebig**还以其机械论加以辩驳。他以纯化学发酵理论否定有生命物质参预发酵。按照**von Liebig**的说法，酵母菌是一种在化学转变过程中连续存在的物质。他设想由于酵