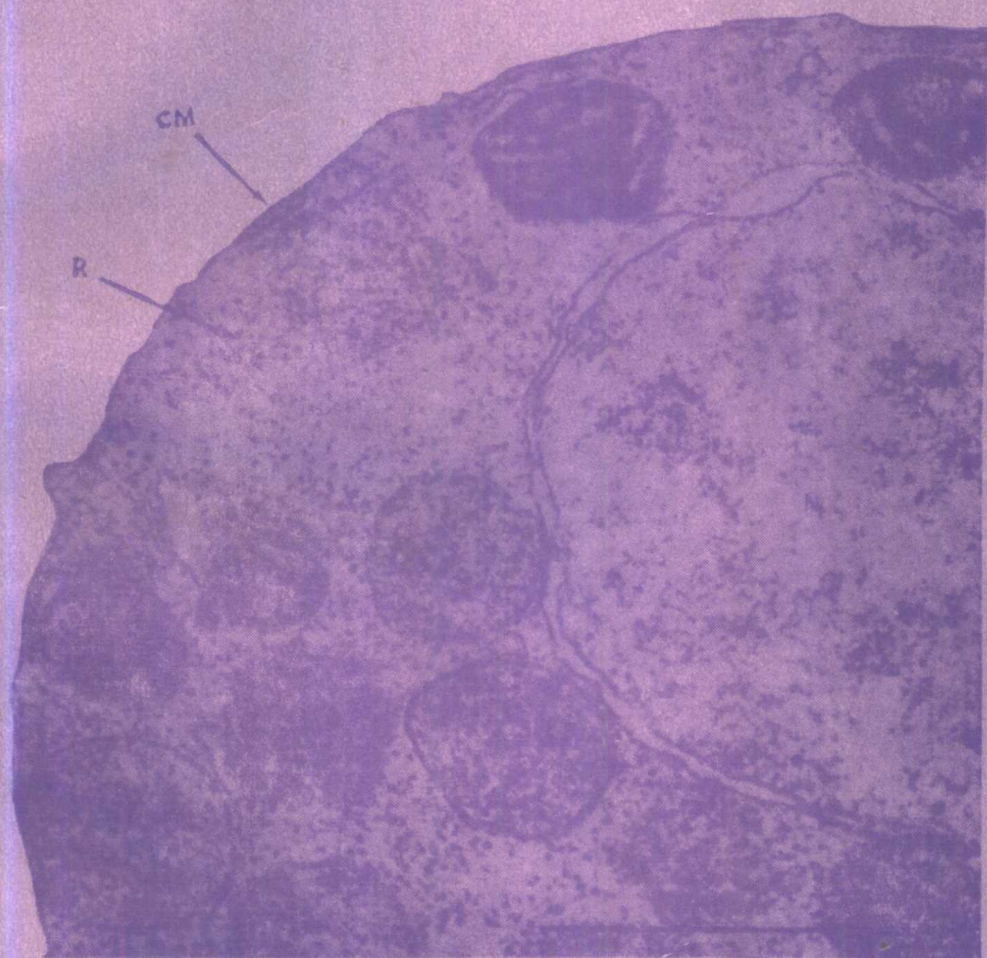


酵母解剖

〔日〕柳岛直彦 等编 王岳五 译



南开大学出版社

酵 母 解 剖

柳島直彦

[日] 大嶋泰治 编

大隅正子

王岳五 译

南 开 大 学 出 版 社

内 容 简 介

本书从显微、亚显微、分子角度概括了酵母细胞的基本结构，以时间为核心论述了细胞分裂或减数分裂等基本过程的动态变化及其遗传调控，并介绍了酵母性细胞的凝集与接合以及酵母的基因操作。

酵母解剖
[日] 柳岛直彦 等编
王岳五 译

南开大学出版社出版

(天津八里台南开大学校内)

邮政编码300071 电话34.9318

新华书店天津发行所发行

河北省邮电印刷厂印刷

1990年5月第1版 1990年5月第1次印刷

开本: 850×1168 1/32 印张: 10.25

字数: 251千 印数: 1—1,500

ISBN7-310-00280-6/Q·8 定价: 2.65元

序

自古以来通过面包制造，酒类及酱、酱油等的酿造，人们清楚地认识到酵母的利用与人类的生活有着密切关系。然而目前对酵母的关注还不完全限于这一层意义。酵母虽是单细胞生物，却具有真核生物的基本结构和功能，且有着清楚的生活史。每个细胞具有一个细胞核，从单倍体、二倍体的营养细胞直至多倍体细胞都可以很容易地进行育种。它培养简单，突变株的诱发及分离也容易。这些特征对于阐明生命现象的基本机制，如细胞分裂、从有丝分裂向减数分裂的转换、性的分化、激素作用、基因表达调控机制等都极为有利，正由于认识到这一点，最近以来，在重组DNA实验中，真核细胞作为寄主受到了高度重视。本书意在汲取酵母的一般基础知识，当然是尽可能新的且是明瞭的、能直接联系基础研究和应用研究的知识，并将它奉献给关注上述问题的人们。

本书是由论文原著的精华部分经系统汇集而成，全书分为五章加以论述。第一章总论，简单地介绍酵母的定义、分类学地位和研究历史。很显然，本书的主要内容是从第二章开始的，在第二章中记述了构成细胞结构的基本单位，但重点是介绍以电子显微镜观察为主的静态细胞学知识。第三章是以时间为核心论述细胞分裂或减数分裂等基本过程的动态变化。第四章则侧重概括基因对细胞活性控制方面的知识，在介绍时，既重视了酵母特征性状，也不忽略比较具体的知识。最后是第五章，如果说前几章是旨在加深对酵母细胞的理解，那么这最后一章则是立足于有效地进行人工育种。正如本文第一段所述，由于这本书的原本宗旨是

使酵母的基础研究发展成广泛的应用研究，进而发现新的研究课题，因此，文献作了尽量的收集，以供读者研究之用。有些新的知识内容不见得很确切，然而，根据情况，我们还是部分地收录了这方面的内容，以便为了解将来的研究方向提供资料。

不言而喻，正是由于赞同本书宗旨，并为此花费了宝贵时间和精力各位作者的共同努力，本书才得以首次出版。特别是编辑，对他们的全力协助深表谢意。另外，许多宝贵资料的转载均获得国内外研究工作者及各有关出版单位许可，在此亦表谢意。

最后，对在困难重重的情况下能使本书得以出版的讲谈社高畠雅映和吉田茂子先生表示感谢。

柳島 直彦

大嶋 泰治

大隅 正子

译 者 的 话

酵母——单细胞生物，有着真核细胞的基本结构和功能，并有着清楚的生活史。为此，与人民生活密切相关的酵母菌，在当前的分子生物学研究中愈发显得突出和重要，细胞工程也好、基因工程也好，都必须以真核生物细胞——酵母菌作为实验材料，通过它进行新遗传性状的基因表达。因此，为能予以各学科增砖添瓦，特将此译文奉献各位，愿它对同志们的工作有重要参考价值。

因制版原因，本书中有几幅图未能照录，特向作者和广大读者致歉。

本书在翻译过程中得到周与良教授的指导，并获得王树荣、陈宁同志的大力协助，另外本文第1、2章亦得到张启先同志校稿，在此致以深切谢意。

由于译者翻译水平所限，定有错误或不妥之处，敬请批评指正。

译者

一九九〇年

符号表

AW	子囊壁	MP	原线粒体
Br	桥结构	Mb	微体
BS	出芽痕	MT	微小管
CM	细胞膜	N	核
CMI	细胞膜凹陷	Nu	核仁
CW	细胞壁	NE	核膜
D	高尔基体	NP	核膜孔
ER	内质网	P	多磷酸
G	糖原	R	核糖体
L	脂粒	S	隔壁
M	线粒体	Sc	联会复合体
MC	线粒体的互补	SPB	纺锤体极体
MIM	线粒体内膜	SW	孢子壁
MN	线粒体核	V	液泡
MOM	线粒体外膜	VM	液泡膜
Mat	线粒体基质	Ves	小泡

目 录

第一章 总论	(1)
文献	(5)
第二章 细胞结构	(7)
第一节 酵母的基本结构	(7)
第二节 细胞壁	(10)
一、细微结构	(10)
二、细胞壁的组成成份	(12)
三、存在的酶	(16)
四、与激素的关系	(17)
文献	(17)
第三节 细胞膜	(19)
一、细胞膜的结构及其成份	(21)
二、细胞膜的分离方法及其成份	(23)
三、细胞膜的功能	(26)
文献	(28)
第四节 核	(30)
一、核的光学显微镜观察	(30)
二、核的电子显微镜观察	(31)
三、核内DNA	(33)
四、核的分离	(33)
五、染色质、组蛋白	(33)
六、DNA复制与DNA聚合酶	(35)
七、RNA多聚酶	(36)

八、微管蛋白·····	(36)
文献·····	(37)
第五节 线粒体·····	(39)
一、构造·····	(41)
二、存在的酶及其功能·····	(43)
三、线粒体的形成·····	(46)
四、mt DNA·····	(49)
文献·····	(58)
第六节 微体·····	(61)
一、形成与起源·····	(62)
二、微体中存在的酶·····	(63)
三、微体的功能和作用·····	(67)
四、微体DNA与核糖体·····	(70)
文献·····	(72)
第七节 液泡·····	(73)
一、液泡的起源及液泡膜的构造·····	(75)
二、液泡的分级分离方法·····	(77)
三、液泡的功能·····	(78)
文献·····	(82)
第八节 内质网与分散高尔基体·····	(83)
一、内质网·····	(83)
二、分散高尔基体·····	(87)
文献·····	(89)
第九节 核糖体·····	(90)
一、微细结构·····	(90)
二、核糖体的结构及组成成份的结构·····	(92)
三、核糖体的功能与mRNA·····	(95)
文献·····	(97)
第十节 tRNA·····	(98)

一、tRNA的一级结构和二级结构	(100)
二、tRNA的三级结构	(102)
文献	(103)
第十一节 2- μ mDNA	(103)
文献	(107)
第十二节 贮藏物质	(108)
一、糖原和海藻糖	(109)
二、脂质颗粒	(110)
三、多磷酸	(111)
文献	(113)
第三章 细胞的动态功能	(115)
第一节 酵母的生活史	(115)
一、稳定的酵母二倍体营养细胞	(115)
二、稳定的酵母单倍体营养细胞	(120)
文献	(123)
第二节 细胞分裂	(124)
一、过程	(124)
二、控制机制	(126)
文献	(140)
第三节 性与接合	(142)
一、性细胞凝集——性细胞的识别	(143)
二、接合子的形成	(156)
三、接合的调节机制	(159)
四、性的系统学、生态学意义	(166)
文献	(166)
第四节 孢子形成	(169)
一、孢子形成的诱导条件	(170)
二、孢子形成的过程	(172)
三、孢子形成过程中的生化变化	(174)

文献	(179)
第五节 孢子发芽.....	(180)
一、酵母孢子的特征与发芽.....	(180)
二、形态学变化.....	(181)
三、生理学变化.....	(181)
四、高分子合成.....	(182)
文献	(185)
第六节 二形性.....	(186)
一、二形性的形态学.....	(186)
二、控制酵母形态建成的环境因子.....	(189)
文献	(194)
第四章 遗传及其控制体系.....	(196)
第一节 遗传体系.....	(196)
一、酵母的基因载体	(197)
二、复制.....	(198)
三、转录.....	(200)
四、主要RNA的合成与加工.....	(200)
五、蛋白质合成.....	(206)
文献	(206)
第二节 基因与连锁图.....	(209)
一、生物合成代谢突变	(209)
二、糖代谢突变.....	(213)
三、抗性突变.....	(214)
四、温度敏感性突变	(214)
五、抑制(抑制基因)突变.....	(215)
六、放射线敏感性突变	(215)
七、细胞质因子突变	(215)
文献	(216)
第三节 重组与基因转换.....	(217)

一、减数分裂时的重组	(217)
二、体细胞重组	(225)
三、重组的基因控制	(226)
四、质粒的重组	(230)
文献	(231)
第四节 性状的控制	(234)
一、线粒体遗传	(234)
二、抑制性遗传	(253)
三、接合型控制基因	(259)
四、基因表达控制	(270)
文献	(249 、 258 、 269 、 284)
第五章 细胞融合与基因操作	(287)
第一节 细胞融合与杂种形成	(287)
一、细胞融合的概况与特征	(287)
二、细胞融合的方法	(288)
三、细胞融合形成的杂种特征	(291)
四、细胞融合方法的应用	(292)
文献	(295)
第二节 酵母寄主·载体系统	(297)
一、基因工程的基本概念	(297)
二、酵母的寄主·载体系统	(303)
三、酵母的 B2 寄主·载体系统 (SC2 相当于 EK2)	(309)
文献	(309)

第一章 总 论

酵母这一名称并不很科学。果汁等含糖液体自然发酵，生成乙醇和二氧化碳，此时在液面上长出的一层膜或沉淀物都称为酵母。当然这里面含有霉菌、细菌等多种混杂的微生物。现在对发酵现象已作了明确的微生物学解释，从广义上来说，凡是单细胞世代时间较长的低等真核生物都统称为酵母。换言之，酵母比同为单细胞微生物的细菌要大，与单细胞藻类相比，它不含叶绿素，其与原生动物的区别是不具有运动性。大多数酵母进行出芽生殖，其中也有通过分裂来繁殖的。此外，子细胞首先通过出芽长出，且有较宽的出芽基部，再与母细胞之间形成隔壁而分离。其以单细胞世代为主，有的也容易产生类似于近缘霉菌那样的菌丝(mycelium)或假菌丝(pseudomycelium)，这样的种属称为酵母状真菌(yeast-like fungi)。

如果从分类学上看，大多数酵母属于子囊菌类，有一部分种类属于担子菌类。以Lodder分类学手册看^[1]，它分为39属349个种。图1.1表示了酵母的大致分类和在分类学上的位置。从前，对生物分类的研究在很大程度上还是比较主观的，往往在细微末节上产生种种意见分歧。酵母也不例外，但最近根据分子生物学的分析资料，画出了生物系统树，这才使得比较客观的研究成为可能^[5,7]。例如，若按照由核糖体5SRNA中碱基排列的同一性绘出的生物系统树^[6,7]，则在各种真核生物的进化过程中，种的分枝顺序应是植物、酵母、昆虫、两栖类、哺乳类。很显然，用酵母做材料开展研究，对深刻理解植物，当然也包括动物在内的一般真核生物有着积极的作用。

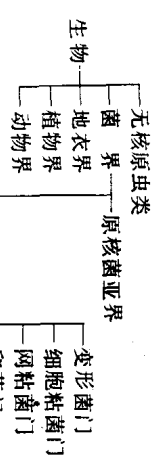
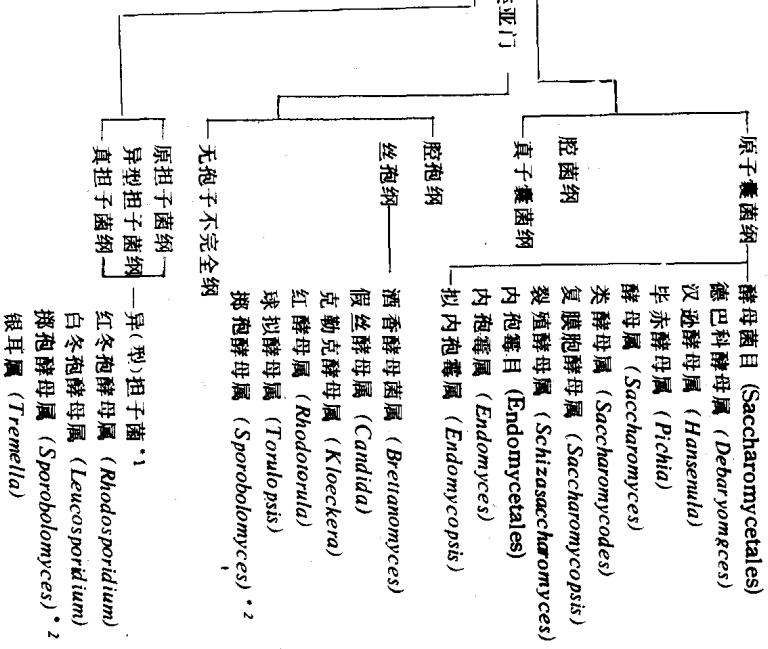


图1.1 酵母的生物分类学位置

图右侧表示主要酵母的属名(下同)。一般来说,有性孢子酵母属于原子囊菌纲,包含在不完全菌类亚门里的酵母为无性孢子酵母。有时被看作是无性孢子酵母的酵母,由于可以看到它的有性世代,故可以被重新分类为有性孢子酵母或异担子菌酵母。

- * 1. 原担子菌和异型担子菌不同,红冬孢酵母属和白冬孢酵母属多划在原担子菌里。而大多数研究酵母的学者不把它分成这样2个纲,而把上述2个属归于黑粉菌目,称为异(型)担子菌酵母^{1,2}。
- * 2. 拟孢酵母属被认为属于异型担子菌¹,但看不到它的有性世代。所以在Lodder分类学第二版¹,用以区别其他的无孢子酵母,分类上划作无孢子酵母的一个群。



由于酵母不能以二氧化碳为主要碳源，而必须以有机碳化物为主要碳源和生活的能源，是一种化学合成从属性营养体。因此它是腐生性或寄生性的生物。在自然界它栖生于植物体尤其是花蜜、树浆、果实及叶子的表面，这些为其提供了腐生生活的条件。有些无孢子酵母在动物体中过着寄生生活，成了人类最讨厌的病源菌。而有的则借助于这种腐生性和人类生活建立了密切关系，尤其是有孢子酵母中的酵母属 (*Saccharomyces*) 酵母，在面包制造、酒类酿造等方面的作用，自古以来就被应用于人类的日常生活之中。一般说来酵母嗜好微酸性，在腐生性生活中要求的营养比较简单，只要求葡萄糖等碳源，氨等无机氮源，硫、磷、钾、钠、镁等无机盐类，微量的重金属，以及生物素等各种维生素。在这样简单的培养基上就可以培养酵母，它是作为生理学、生物化学研究的最佳材料，特别是具有完备的有性生活史的啤酒酵母 (*S.cerevisiae*) 广泛地被用作遗传学、分子生物学的系统研究的材料。从非洲当地的一种烧酒中分离出的粟酒裂殖酵母，相对于其他酵母是出芽生殖这一点来说，它具有分裂繁殖的特点，这对细胞分裂研究是很适宜的⁽⁸⁾。此外，由于它具有有性孢子分离简单的这一特点，因而广泛用来作为遗传学的研究对象。从北美西部的松树及其上面生长的甲虫体上分离到的温奇汉逊氏酵母 (*Hansenula wingei*)⁽⁹⁾，其单倍体株具有显著的性凝集现象，曾用作性细胞鉴别最早的研究材料⁽¹⁰⁾。另外近年在被看作是无孢子酵母的红酵母⁽¹¹⁾及假丝酵母属 (*Candida*) 中^{3, 12, 13}，发现了异担子菌或子囊菌的有性生活史，这使遗传学分析成为可能。

对酵母的早期研究是出自于对发酵现象的兴趣。1680年荷兰的列文虎克 (Antony Van Leeuwenhoek) (1632~1732) 第一个看到了啤酒酵母的形态。那么，发酵现象究竟是由化学反应所致，还是由生物的生活过程所致，这就成为争论的问题。由于当时人类对生物现象与化学反应之间的关系完全不清楚，这就成为

人们最关心的大事。不久便产生了自然说理论，但随着细胞提取液中酒精发酵现象的被发现，才明白了上述的两种看法是相互关连的。而且开辟了把生命现象作为化学反应的生物化学研究的道路。一方面，作为生物学研究的主流是工业微生物酵母的研究，并从分类学研究开始。不久这种生物学的研究亦经过酵母的生理学，发展到细胞学、遗传学、生态学的研究。特别重要的是在1940年Ö. Winge (1886~1964), C. C. Lindgren (1896~) 等创立了酵母遗传学及细胞学的基础。然而生物化学的研究和生物学的研究过去都是分别进行的，把它们统一起来进行生命本质的研究，尤其是以酵母做为实验材料进行的研究还刚起步。以酵母为材料进行近代基础生物学的研究，其第一个高潮，起始于遗传学研究中以微生物作为材料。而把注意力转向基因的本质及作用的研究则要追溯到40年代。在此阶段产生了现代研究的萌芽，如生化突变，利用兼性厌氧性质来研究呼吸缺陷突变，利用电子显微镜研究细胞，以及同宗配合、性的凝集、性不亲合等研究。但以酵母作为早期分子生物学的研究对象是相当复杂的。从50年代起至60年代开展的以细菌作为主要材料的分子生物学已奠定了良好的基础，而酵母的研究则起步较晚。在这段时间建立起方法论基础的分子生物学到1970年才从原核生物扩展到真核生物，与此同时，作为单细胞真核生物的酵母开始引人注目。这时才以酵母为对象来研究线粒体遗传，性的控制，有丝分裂机制，真核细胞基因表达调控，细胞质因子的本质等。尤其是70年代后期由于迅速发展的基因工程技术的导入，以及酵母寄主-载体系统的建立，使这些研究取得了很大进展，此外还对阐明真核细胞结构基因中存在的插入序列和接合机制，以及真核生物的性状表达及分化机制，转位遗传因子 (transposable genetic element) 的研究给予了更大关注。

在此，重要的是正确认识现代生物学的要求和酵母所具有的

特征。而且还必须了解其经典研究的历史。只有这样才能理解酵母研究的现代意义和其未来所占有的位置，以及现代生物学存在的问题及其发展趋势。

文 献

- (1) Lodder, J. (ed) (1970) *The Yeasts, A Taxonomic Study* (North-Holland Publ., Amsterdam).
- (2) 山田常雄, 前川文夫, 江上不二夫, 八杉竜一, 小关治男, 古谷雅树, 日高敏隆 (编辑) (1977) *岩波生物学辞典第2版* (岩波书店, 东京).
- (3) Fell, J. W. (1974) *Trans. Micol. Soc. Japan* **15**, 316~323.
- (4) 福井作藏 (1980) *生化学* **52**, 945~965.
- (5) Schwartz, R. M. & Dayhoff, M. O. (1978) *Science* **199**, 395~403.
- (6) Hori, H. & Osawa, S. (1979) *Proc. Natl Acad. Sci USA* **76**, 381~385.
- (7) 堀寛 (1980) *蛋白质核酸酵素 别册 No. 23*, 145~162.
- (8) Gutz, H., Heslot, H., Leupold, U. & Loprieno, N. (1974) in *Handbook of Genetics*, ed. King, R. C. (Plenum Press, New York), pp. 395~446.
- (9) Wickerham, L. J. & Burton, K. A. (1962) *Bacteriol. Rev.* **26**, 382~397.
- (10) Crandall, M., Egel, R. & MacKay, V. L., (1977) in *Advances in Microbial Physiology*, eds. Rose, A. H. & Tempest, D. W. (Academic Press, London) pp. 307~398.
- (11) Banno, I. (1967) *J. Gen. Appl Microbiol.* **13**, 167~196.
- (12) Esser, K. & Stahl, U. (1976) *Molec. Gen. Genet.* **146**, 101~106.
- (13) Ogrydziak, D., Bassel, J., Contopoulou, R. & Mortimer, R. (1978) *Molec. Gen. Genet.* **163**, 229~239.

参考文献

上述为引用文献, 下述为一般参考文献。

- (1) Lindgren, C. C. (1949) *The Yeast Cell, Its Genetics and Cytology* (Educational Publishers, Saint Louis).
- (2) Cook, A. H. (ed) (1958) *The Chemistry and Biology of Yeasts* (Academic Press, New York).
- (3) Phaff, H. J., Miller, M. W. & Mark, E. M. (1968) *The Life of Yeasts, Their Nature, Activity, Ecology, and Relation to Mankind* (Harvard University Press, Cambridge).
- (4) Rose, A. H. & Harrison, J. S. (eds) (1969) *The Yeasts Vol. 1, Biology of Yeasts* (Academic Press, London).
- (5) Rose, A. H. & Harrison, J. S. (eds.) (1971) *The Yeasts Vol. 2, The Physiology and Biochemistry of Yeasts* (Academic Press, London).
- (6) Rose, A. H. & Harrison, J. S. (eds.) (1970) *The Yeasts Vol. 3, Yeast Technology* (Academic Press, London).
- (7) Stanier, R. Y., Adeberg, E. A. & Ingram, J. (1976) *The Microbial World*,