

酵母生物化学

陈思坛 萧熙佩 著



25

山东科学技术出版社

酵母生物化学

陈思坛 萧熙佩

山东科学技术出版社出版

(济南市玉函路)

山东省新华书店发行

山东新华印刷厂德州厂印刷

850×1168毫米32开本 11.375印张 245千字

1990年1月第1版 1990年1月第1次印刷

印数: 1—1200

ISBN 7-5331-0632-6/O·38

定价 5.75 元

**“泰山科技专著出版基金” 顾
问、评审委员会、编辑委员会**

顾 问	宋木文	伍 杰	苗枫林
评审委员会	(以姓氏笔画为序)		
卢良恕	吴阶平	杨 乐	何祚庥
罗沛霖	高景德	唐敖庆	蔡景峰
戴念慈			
编辑委员会			
主任委员	杜秀明	石洪印	
副主任委员	梁 衡	邓慧方	王为珍
委 员	(以姓氏笔画为序)		
邓慧方	王为珍	卢良恕	石洪印
刘韶明	吴阶平	杨 乐	何祚庥
杜秀明	罗沛霖	林凤瑞	唐敖庆
高景德	梁 衡	梁柏龄	蔡景峰
戴念慈			

我们的希望(代序)

进行现代化建设必须依靠科学技术。作为科学技术载体的专著,正肩负着这一伟大的历史使命。科技专著面向社会,广泛传播科学技术知识,培养专业人才,推动科学技术进步,对促进我国现代化建设具有重大意义。它所产生的巨大社会效益和潜在的经济效益是难以估量的。

基于这种使命感,自1988年起,山东科学技术出版社设“泰山科技专著出版基金”,成立科技专著评审委员会,在国内广泛征求科技专著,每年补贴出版一批经评选的科技著作。这一创举已在社会上引起了很大反响。

但是,设基金补助科技专著出版毕竟是一件新生事物,也是出版事业的一项改革。它不仅需要在实践中不断总结经验,逐步予以完善;同时,也更需要社会上有关方面的大力扶植,以及学术界和广大读者的热情支持。

我们希望,通过这一工作,高水平的科技专著能够及早问世,充分显示它们的价值,发挥科学技术作为生产力的作用,不断推动社会主义现代化建设的发展。愿“基金”支持出版的著作如泰山一样,耸立于当代学术之林。

泰山科技专著评审委员会

1989年3月

前 言

有史以来，人们就利用酵母酿酒和制作美味食品。多年来，酵母在工业上的应用以及作为基础学科的研究材料日益受到重视。因而有关酵母生物化学的研究工作，深受国内外学者的重视。考虑到国内同类书较缺乏，我们编写了《酵母生物化学》一书，以满足有关院校师生和酵母研究工作者的需要。

目前，我国已把生物技术列为新产业革命的重点发展对象，微生物学又被列为生物学的带头学科。因此《酵母生物化学》一书的编写与出版，有其重要的现实意义。

本书可作为发酵工程专业、生物化学专业和微生物专业师生的教学参考书，也可供有关科研人员和工厂技术人员参考。

本书在编写过程中，得到了大连轻工业学院领导的关怀与支持，得到发酵界前辈的指点与鼓励，并得到其他同志的热忱帮助，无锡轻工业学院檀耀辉教授审阅了全部书稿，在此表示衷心感谢。

由于我们的水平所限，不足之处在所难免，请读者批评指正。

编 者

1989年8月

目 录

第一章 绪论	1
第二章 酵母菌的化学组成与细胞结构	6
第一节 酵母菌的化学组成	6
一、水分	6
二、蛋白质和氨基酸	6
三、碳水化合物	8
四、脂类	8
五、灰分	9
六、核酸	9
七、维生素	10
八、酶	11
九、色素	11
第二节 酵母菌的细胞结构	13
一、细胞壁	14
二、细胞膜	17
三、细胞核	20
四、液泡	21
五、线粒体	22
六、微粒体	23
七、脂肪球	24
八、内质网	24
九、细胞质的内容物	24
第三章 酵母的营养与溶质的吸收	28

第一节 营养物透过细胞膜的方式	28
一、被动扩散	29
二、易化扩散	29
三、主动运输	30
四、基团转位	32
第二节 酵母菌的碳源及其吸收	34
一、酵母对糖类的利用及其规律	34
二、酵母对糖的吸收	39
三、酵母对非碳水化合物碳源的利用	44
第三节 酵母的氮源及其吸收	46
一、氮源	46
二、氨基酸的吸收	51
三、含氮化合物的分泌	54
第四节 无机盐类及其吸收	55
一、磷源及其吸收	55
二、硫源及其吸收	56
三、金属离子	57
第五节 生长素	62
一、酵母所需的生长素	63
二、面包酵母对维生素的需要	68
三、顶面啤酒酵母和底面啤酒酵母所需维生素	69
第四章 酵母菌的生长	72
第一节 酵母菌的生长与增殖	72
一、酵母菌生长的几个时期与世代时间	72
二、酵母菌的出芽繁殖	75
三、酵母的生长及生长量的计算	79
第二节 温度和氧对酵母菌生长的影响	83
一、温度对酵母菌生长的影响	83
二、氧对酵母菌生长的影响	87

第三节 面包酵母的有氧生长原理	92
一、可发酵性糖的浓度	92
二、氧的需要量	93
三、酵母细胞产量理论值的计算	97
四、酵母菌的生长速度	97
五、pH值的影响	99
第四节 啤酒发酵中酵母的生长	100
一、啤酒酵母的生长	100
二、啤酒发酵中酵母的产量和代谢物的生成量	101
三、温度对啤酒酵母生长的影响	103
四、啤酒发酵中酵母菌对氧的需要	104
第五章 酵母菌的糖类代谢和能量的产生	106
第一节 葡萄糖的分解代谢	107
一、葡萄糖的厌氧代谢	108
二、单磷酸己糖途径	121
三、葡萄糖的有氧代谢	128
四、不能厌氧利用葡萄糖的酵母菌	135
第二节 其它己糖的分解代谢	136
一、果糖和甘露糖的分解代谢	136
二、半乳糖的分解代谢	137
第三节 酵母对糖苷的分解代谢	138
一、 β -D-呋喃果糖苷的分解	139
二、 α -D-吡喃葡萄糖苷的分解	143
三、 β -D-吡喃葡萄糖苷的分解	150
四、 α -D-半乳糖苷的分解	151
五、 β -D-半乳糖苷的分解	152
六、酵母利用寡糖的内在联系	154
第四节 戊糖及糖醇的代谢	155
一、酵母对戊糖及戊糖醇的联合利用	156

二、酵母利用戊糖和糖醇的可能途径·····	157
三、酵母转化戊糖及戊糖醇的能力·····	159
四、有关酵母发酵戊糖生产乙醇途径的探索·····	161
五、糖醇的形成·····	166
第五节 酵母糖代谢的调节效应·····	168
一、巴斯德效应和ATP/ADP的浓度比例·····	168
二、负巴斯德效应·····	174
三、克雷布特里效应·····	174
四、克鲁弗效应·····	175
五、葡萄糖效应·····	178
第六章 酵母的脂类及其代谢 ·····	179
第一节 酵母的脂类·····	179
一、酵母菌体内的脂含量及种类·····	179
二、酵母的胞内脂类·····	181
三、酵母的胞外脂类或糖脂·····	188
第二节 脂类的代谢·····	189
一、解脂酶类·····	189
二、脂水解产物的分解代谢·····	191
三、脂类的生物合成·····	194
四、脂类生物合成与糖代谢间的关系·····	209
第七章 酵母菌的含氮物代谢 ·····	212
第一节 酵母菌对无机氮和氨基酸的同化·····	213
一、酵母对无机氮的同化·····	213
二、酵母对氨基酸的同化·····	217
第二节 酵母的氨基酸生物合成及其调节·····	222
一、组氨酸·····	222
二、精氨酸·····	224
三、脯氨酸·····	226
四、赖氨酸·····	227

五、谷氨酸·····	229
六、苏氨酸、甲硫氨酸和半胱氨酸·····	230
七、异亮氨酸、缬氨酸和亮氨酸·····	238
八、色氨酸、酪氨酸和苯丙氨酸·····	241
第三节 嘌呤和嘧啶衍生物的生物合成及其调节·····	245
一、嘌呤核苷酸的生物合成及其调节·····	245
二、嘧啶核苷酸的生物合成及其调节·····	247
三、酵母对嘌呤和嘧啶的利用·····	250
第四节 酵母细胞中的蛋白酶及其对代谢的调节控制·····	251
一、酵母细胞中的蛋白酶、抑制蛋白及其定位·····	251
二、蛋白质水解作用的控制·····	258
三、蛋白酶在代谢活动中的功能·····	260
第八章 酵母的酒精发酵和副产物的形成·····	266
第一节 酵母菌的酒精发酵·····	266
一、酒精发酵产物·····	266
二、酵母的酒精形成量·····	267
三、酵母的酒精耐量·····	268
第二节 酒精发酵中副产物的形成·····	276
一、甘油·····	277
二、杂醇油·····	278
三、酯类·····	292
四、乙醛·····	306
五、双乙酰及其相关组成·····	309
六、有机酸·····	313
七、硫化物·····	327
参考文献·····	333
酵母菌名称(拉汉对照)·····	339
常用生化名词缩写·····	346

第一章 绪 论

在人类历史中，“酵母”和“酒精发酵”是两个紧密相连的名词。早在公元前2000多年，人们就已制造出葡萄酒，随后啤酒，蒸馏酒及各种酒类相继出现，使酒精性饮料成为世界各民族的嗜好品。

酵母在酒精发酵中的作用，直到19世纪才被肯定。1680年，列文虎克（Leeuwenhock）在显微镜下首次观察到酵母菌的形态，他将其描述为淀粉粒样圆形小颗粒，并画出了细胞形态图。1938年，拉脱（Latour）证明酵母是圆形物体，能够繁殖，并指出葡萄酒酵母是一种有生命的有机体。同年许旺（Schwann）发表了类似观点，并进一步指出酵母细胞存在于任何酒精发酵醪中。许旺将酵母命名为糖真菌（Sugar fungus），成为酵母属（*Saccharomyces*）名称的起源。1年后，梅恩（Meyen）建议将葡萄酒酵母命名为糖真菌（*Saccharomyces*）。

有关酵母菌的旧概念是：酵母菌为单细胞微生物，用出芽法繁殖，并能将糖变成酒精和二氧化碳。但经过对酵母类微生物的深入研究证明，上述概念并不完善。现在对酵母菌所下的定义是：与霉菌同属真菌，但大多数酵母菌为单细胞，通常以出芽方式进行无性繁殖，繁殖速度比霉菌快；酵母菌不同于藻类，不能进行光合作用；亦不同于原生动物，因为酵母菌有坚韧的细胞壁；与细菌相比，酵母菌体大且形态复杂，因而易于同细菌相区别。但上述定义仍不够完善，还需使其更为确切。

酵母菌类虽表示出形态学上的一致性，但在分类时，酵母种间的区分主要根据其生理生化特性和繁殖方式而定。如某些不产生孢子的酵母菌属于不完全真菌，能形成有性孢子的酵母菌则与子囊菌或担子菌有关。

酵母菌的分类普遍采用娄德 (Lodder) 分类法。1952 年娄德将酵母菌分为 3 科，即能形成子囊孢子的各个种属于内孢霉科 (*Endomycetaceae*)，不形成子囊孢子亦不形成掷孢子的种属于隐球拟酵母科 (*Cryptococcaceae*)，产生掷孢子的种属于掷孢酵母科 (*Sporobolomycetaceae*)。1970 年，娄德重新修订了其分类系统，增加了许多新的酵母属种，共分为 39 属 372 种，目前多采用这种分类方法。1974 年，巴恩特 (Barnett) 和班赫斯特 (Pankhurst) 根据酵母的生物化学特性，连同 1970~1973 年间增加的新种，一起归纳出 434 种，分属于 41 属。近年来，研究工作者不断发现新酵母种，到 1978 年为止已超过 500 种。与其它微生物类相比，酵母菌的种较少，如藻类、细菌和原生动物等有数千个种。酵母菌属于真菌，已被真菌学家所确认的真菌就达 5 万种以上，因而在真菌领域中，就种的数量而言，酵母菌仅占一小部份。但在世界文明的发展中，酵母菌对人类的贡献比其它微生物类更大。

人们对酵母菌的利用大致可分为以下三个方面：

1. 利用酵母菌的发酵作用和发酵产物：如用酵母菌发酵糖制酒，发酵面团制做面包和馒头，以及制做成其它发酵食品；利用酵母菌生产多元醇（如甘油、阿拉伯糖醇等）和一元醇（如高级醇）。酵母菌的另一种新用途是用于除杂，如将卡氏酵母 (*Saccharomyces carlsbergensis*) 作用于天然维生素浓缩液，除去其中的糖。

2.利用酵母菌体：酵母菌体含有丰富的蛋白质和维生素，已成为单细胞蛋白质工业中的重要资源；食用酵母的菌体水解物和自溶物，已被广泛用作培养基组成中的营养物质；低度水解的酵母自溶物具肉的香味，可作调味料；菌体中的核酸成分，水解后可得呈味核苷酸，如5'-腺苷酸（5'-AMP）、5'-鸟苷酸（5'-GMP）。此外，酵母菌体亦是蔗糖酶、醇脱氢酶等的良好酶源，并可用来提取其它生化制品，如细胞色素C、辅酶A等。

3.用酵母作试验材料：在基础学科如生物化学、遗传学、分子生物学等的研究中，酵母菌常被作为试验材料加以利用，多年来，在酶学的发展和代谢途径的阐明等方面，酵母菌作出了巨大的贡献。近年来，酵母作为真核细胞的研究材料，在阐明核酸和蛋白质的生物合成过程中发挥了很大作用，为分子遗传学、分子生物学等领域的发展，起到了促进作用。

酵母菌所以被广泛应用，原因在于它尚具有以下优点：培养时，与细菌一样，在培养液中是匀相的，但比细菌容易分离收集；而且，酵母菌的生长pH值比细菌低，并可在有抗菌素的条件下生长；酵母菌的代谢速率高，如产朊假丝酵母（*Candida utilis*）的蛋白质合成速度比大豆植物约快100倍；同时酵母菌代谢方式的多样性使其对环境的适应性较强。因此对酵母菌的利用仍在继续扩展中。

可以这样认为，生物化学是生命的化学，是一门研究生物机体的化学组成和生命过程中化学变化规律的科学，而酵母生物化学将是一门边缘学科，其任务是把以生物化学的观点和方法研究酵母菌时所得到的知识系统化。这对酵母学和生物化学等相关学科的发展，都有促进作用。

本书涉及的酵母种共为139种，分属于34属。由于人们最早应用和认识的酵母大都属于酵母属，尤其是其中的酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*)，它是酵母属的典型，因此酵母属酵母的生物化学将是本书讨论的重点。

本书分为八章，在论述酵母生物化学的基础上，着重介绍酵母菌特有的代谢途径和代谢特点，并注意它们间的联系及其应用。现将各章主要内容简介于下：

第一章，介绍酵母菌的历史、分类及应用概况，并对本书的任务和内容作了简单介绍。

第二章，系统介绍酵母菌体的化学组成，为利用菌体奠定基础；论述酵母菌的细胞结构和功能，以便对酶的定位和发生生物化学反应的区域性能有所了解，因为细胞中所有生物化学反应都与活细胞紧密相关。

第三章，在阐述细胞膜的结构、功能以及营养物质透过细胞膜方式的基础上，对酵母菌的碳源、氮源、无机盐和生长素的需求及吸收、利用情况予以阐述，为制定与选择酵母菌培养基包括发酵基质提供理论依据。

第四章，在介绍酵母菌生长与增殖的普遍规律的基础上，以生物化学的观点，重点介绍氧与温度等因素对酵母生长、发酵的影响，并阐明其机制；论述酵母有氧生长原理，这对酵母菌的应用有普遍意义。

第五章，为本书重点，主要论述酵母菌以己糖、寡糖、戊糖及糖醇为碳源的分解代谢与能量产生；重点阐述酵母菌特有的代谢途径及其调节效应，以及酵母菌利用糖类规律的内在联系。这将有助于应用时选择合适的酵母菌种和对酵母菌进行生理生化鉴定时选择合适的糖苷。

第六章，对酵母菌的脂类及其代谢作一般性介绍，重点介绍酵母菌的磷脂和甾醇部分。

第七章，阐述酵母菌对无机氮和氨基酸的同化作用，及酵母菌合成氨基酸和核苷酸的途径及其调节，并综述酿酒酵母和卡氏酵母的蛋白质水解酶类及其在体内水解作用时对细胞代谢控制上的重要性。

第八章，论述酵母酒精发酵中的产物、产量及酵母菌酒精耐量的生理学基础，为提高酒精产量提供可能途径；阐述酒精发酵中副产物的形成机制、调节作用及其影响因素等，从理论上为增加饮料酒风味物质组成，达到提高产品质量的目的奠定基础。

第二章 酵母菌的化学组成与细胞结构

第一节 酵母菌的化学组成

酵母菌体内的化学物质可分为两类：一类是构成细胞的必需物质；另一类为代谢过程中的中间物质或最终产物。前者的组成较为固定，如核酸、酶类等；后者则容易变动，如脂肪、糖元等。现将酵母菌的化学组成介绍如下。

一、水分

酵母菌体的化学组成中大部分是水，约占75%。干物质占25%左右，其中主要是蛋白质，其次为碳水化合物、脂肪、核酸及灰分等。

酵母菌体的化学组成通常以干菌体表示。酿酒酵母和产朊假丝酵母的干物质含量如表2—1所示。

表2—1 酿酒酵母和产朊假丝酵母的干物质含量

成 分	粗蛋白	碳水化合物	粗脂肪	灰 分
含量(%)	45~60	25~35	4~7	6~9

二、蛋白质和氨基酸

酵母干菌体中蛋白质和氨基酸的含量，以含氮量表示时，为5~10%。酿酒酵母含氮量通常约为7%。菌体内的氨基酸除作为蛋白质组成外，尚有一部分以游离态存在。酿酒酵母的

蛋白质中的氨基酸组成如表 2—2 所示。

表2—2 酿酒酵母蛋白质中的氨基酸组成
(g含氮量/100g干酵母)

氨基酸	含 量	氨基酸	含 量
色氨酸	0.086	赖氨酸	0.451
苏氨酸	0.318	甲硫氨酸	0.115
异亮氨酸	0.336	半胱氨酸	0.060
亮氨酸	0.446	苯丙氨酸	0.245
酪氨酸	0.334	天门冬氨酸	0.338
缬氨酸	0.345	谷氨酸	0.776
精氨酸	0.261	甘氨酸	0.230
组氨酸	0.119	丝氨酸	0.288
丙氨酸	0.181	脯氨酸	—

经分析测定酵母菌的蛋白质中含有 8 种必需氨基酸（表 2—3）。

表2—3 酵母中8种必需氨基酸的含量（g/100g干酵母）

氨基酸 酵母	异亮氨酸	亮氨酸	甲硫氨酸	苯丙氨酸	苏氨酸	色氨酸	缬氨酸	赖氨酸
酿酒酵母	2.76	3.83	1.05	2.29	3.26	0.83	3.23	2.35
面包酵母	2.45	3.29	1.12	2.23	2.49	0.74	3.21	
饲料酵母	3.70	3.80	0.60	2.01	2.50	0.68	3.30	4.0

从表2—3中可以看出，赖氨酸含量较高，而甲硫氨酸（蛋