

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 ($\text{g}/100\text{g}$ 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

氨酸)的相对含量也较高(表2—4)。

表2—4 其他蛋白质来源中甲硫氨酸的含量

(g/100g干物质)

来 源	鱼 粉	肉 粉	豌豆	小 麦	脱脂大豆粉	玉 米
甲硫氨酸含量	1.5	0.7	0.28	0.42	0.65	0.20

赖氨酸与甲硫氨酸在营养学上有第一、第二限制性氨基酸之称。由此看来,酵母是很有营养价值的,可供人类食用或用作饲料。食用酵母的蛋白质的消化吸收率约为80%,仅次于动物性蛋白质,但优于藻类等,故工业生产中常用酵母菌生产单细胞蛋白。产朊假丝酵母即产朊圆酵母(*Torula utilis*)是一种对营养要求不高且能迅速生长的酵母,用于蛋白质的工业化生产最有可能。但罗丝(Rose)提倡用酿酒酵母生产单细胞蛋白,他认为酿酒酵母的营养价值明显高于其它大多数微生物。

三、碳水化合物

酵母细胞中的碳水化合物存在于细胞壁和细胞质中,并以多糖形式出现。细胞壁中的多糖有葡聚糖和甘露聚糖等。细胞质中的糖元和海藻糖,以贮存糖形式存在。另外尚有核糖,是核酸的组分。作为细胞构成物质的碳水化合物,其含量比较稳定。而作为贮存物质的糖元和海藻糖,其含量在细胞内变动很大。糖元和海藻糖的含量能高达细胞干重的20%。已知糖元是酵母菌厌氧生长条件下的主要贮存糖,而海藻糖是有氧条件下的主要贮存糖。

四、脂类

酵母细胞的脂肪含量一般为2~3% 如面包酵母 (baker's yeast) 为1~2.2%，酿酒酵母和产朊假丝酵母为4~7%，不同的菌种及不同的培养条件，可使酵母菌的脂肪含量出现很大差别。

另外，酵母菌含有丰富的麦角甾醇（维生素D₂前体）。

五、灰分

酵母细胞的灰分含量较高。灰分组成中含量最多的是磷酸盐和钾盐（表2—5）

表2—5 酵母菌灰分的平均百分组成

灰 分	含量(%)	平均值(%)
P ₂ O ₅	35~65	50
K ₂ O	26~40	31
MgO	3~7.3	6
CaO	0.4~11.3	5
Na ₂ O	0.8~2.3	2
SiO ₂	0.3~1.8	1
Fe ₂ O ₃	0.02~0.7	0.2
SO ₄ ²⁻	0.09~0.74	0.5
Cl ⁻	0.10~0.65	0.3

六、核酸

在酵母细胞中，脱氧核糖核酸（DNA）的含量是固定的，而核糖核酸（RNA）的含量则有变化，一般在蛋白质合成旺盛的对数生长期最高。有人测得面包酵母细胞中的核酸总量为4.26%，其中DNA为0.31%，RNA为3.95%（以干菌体

计)。根据5位工作者对酿酒酵母的RNA的碱基即腺嘌呤(Ade)、鸟嘌呤(Gua)、胞嘧啶(Cyt)、尿嘧啶(Ura)的测定,测出其比例(摩尔百分比)的平均值为Gua:Ade:Cyt:Ura=28.9:24.5:21.2:25.7。由于酵母菌中核酸含量很高,因此, RNA的制备绝大多数以酵母菌为原料。常用菌种为酿酒酵母和产朐假丝酵母,其中产朐假丝酵母的RNA含量可达3~7%。

酵母菌作为单细胞蛋白,其核酸含量较高,摄入人体后,核酸中的Gua和Ade代谢为不溶性尿酸,容易引起肾结石和痛风症(gout)等疾病。因此联合国蛋白质咨询小组建议:成人对核酸的最高摄入量每天不应超过2g,或干酵母摄入量不超过30g,儿童减半。Gua和Ade在大多数动物体内代谢成可溶性尿囊素(allantoin, $C_4H_6O_3N_4$)排出体外,故作为饲料酵母则无限制。

七、维生素

酵母菌含有丰富的维生素,主要为水溶性B族维生素。它们多以辅酶的组分形式存在于细胞中。但酵母菌体中缺乏维生素C和维生素 B_{12} 。酵母菌几乎不含脂溶性维生素A、D、E、K,但含有丰富的维生素D前体,即麦角甾醇。因而酵母可作为人或动物的维生素来源。酵母中的维生素含量如表2—6所示。

在工业上用发酵法制备核黄素时,常以阿舒假囊酵母(*Ermothecium ashbyii*)作为生产菌。

表2—6 酵母菌的维生素含量 ($\mu\text{g/g}$ 干酵母)

维生素种类 \ 酵母种类	酿酒酵母	面包酵母	酵母属的其它种
硫胺素	136.0	165	3.5
核黄素	28.0	100	35.6
尼克酸	525.0	585	387.0
吡哆醇	40.0	20	29.0
泛 酸	69.5	100	57.4
叶 酸	3.5	13	20.8
生物素	1.0	0.6	0.53
对-氨基苯甲酸	5.0	160	11.0
胆 碱	3800.0	2710	2860.0
肌 醇	3900.0	3000	4500.0

八、酶

酵母细胞中酶含量丰富，工业生产多用来提取酶制剂。酿酒酵母、面包酵母、产朊假丝酵母含有丰富的蔗糖酶；脆壁克鲁弗酵母 (*Kluyveromyces fragilis*) 即脆壁酵母 (*Saccharomyces fragilis*) 可作乳糖酶酶源。另外，酵母亦可作为醇脱氢酶的酶源。

酵母菌体还含有大量的卟啉及血红素，因而工业生产中可用酵母提取细胞色素类物质。

九、色素

大多数酵母种的菌落呈白色、灰白色或乳白色。掷孢酵母属 (*Sporobolomyces*)、锁合掷孢酵母属 (*Sporidiobolus*)、红冬孢酵母属 (*Rhodospiridium*)、红酵母属 (*Rhodotoru-*

la) 和隐球酵母属 (*Cryptococcus*) 的某些种呈粉红色或黄色, 因为这些酵母的菌体中含有类胡萝卜素。此外, 尚有少数含黑色素的“黑酵母 black yeast”, 常属于短梗霉属 (*Aureobasidium*)。

红酵母属的种产生大量的类胡萝卜素, 主要为圆酵母烯 (torulene) 和圆酵母红素 (torularhodin)。菌落的色泽取决于这两种主要色素间的浓度比, 不同的浓度比呈现出深浅不同的红色。在不同的菌种和菌株间, 这种红色变动很大。隐球酵母属的大多数种的菌株仅能合成少量的类胡萝卜素, 有的甚至不能合成, 故它们的菌落呈浅黄色或粉红色或无色。但罗伦隐球酵母 (*Cryptococcus laurentii*) 的某些菌株, 当它们生长在合成培养基中时, 能形成高浓度的 β -胡萝卜素, 使菌落呈鲜明的黄色。在大多数酵母色素中, 含量较少的类胡萝卜素还有 α -胡萝卜素和番茄红素 (Lycopene)。

酵母菌中类胡萝卜素的绝对浓度是很低的, 如变黄罗伦隐球酵母 (*Cryptococcus laurentii* var. *flevescens*) 的黄色菌株每 100g 干酵母含 β -胡萝卜素 6~10mg。红酵母属的粉红色酵母每 100g 干酵母含红色素 3~17 μ g, 其中 β -和 γ -胡萝卜素占 15~43%, 其余为圆酵母烯和圆酵母红素。

业已证明, 环境条件 (如温度和通风) 会影响某些酵母色素的形成。如变黄罗伦隐球酵母在 25℃ 生长时呈鲜黄色, 但在低温下生长时呈奶油色。生长在平板上的菌落, 其色素含量通常表层高于里层。

含类胡萝卜素的酵母, 其色素含量的变化, 常被作为确定酵母变种及种间区分的依据。

已知并不是一切呈红色的色素都属于类胡萝卜素。如美极

梅奇酵母 (*Metschnikowia pulcherrima*) , 即过去所说的美极假丝酵母 (*Candida pulcherrima*) , 其菌落呈紫酱红色 , 此色素不断扩散到培养基中 , 使菌落周围形成红色的圈。已证实此色素不溶于有机溶剂 , 而微溶于水 , 并能被碱所抽提 , 被酸所沉淀。此色素称作美极明 (pulcherrimin) , 是一种对称性大分子物质 , 其元素组成中除含有碳、氢、氧、氮外 , 尚含有 12.7% 的铁。它的基本结构为美极酸 (pulcherriminic acid) 的铁盐。故美极明的形成需要在培养基中供给足够的铁。美极明亦可由能形成大量孢子的克鲁弗酵母属 (*Kluyveromyces*)、汉逊酵母属 (*Hansenula*) 和毕赤酵母属 (*Pichia*) 的种产生。此外 , 酵母属的某些种 , 当生长在缺乏生物素的培养基中时 , 亦会产生美极明。

酿酒酵母和粟酒裂殖酵母 (或彭贝裂殖酵母 , *Schizosaccharomyces pombe*) 的某些需腺嘌呤的突变体 , 可形成深红色或粉红色菌落。这种突变体积累的色素 , 是由多核糖基氨基咪唑 (polyribosylaminoimidazole) 分子上联结了多种氨基酸产生的。

黑酵母比较罕见 , 1981年萧熙佩等从古井贡酒大曲中分离到1株能够产酯的黑酵母。至今对黑酵母的黑色素了解甚少 , 但已知这种黑色素也是一种多聚体 , 并与黑素 (melanin , $C_{77}H_{113}O_{33}N_{14}S$) 有关 , 不溶于水和有机溶剂。

第二节 酵母菌的细胞结构

酵母菌具有典型的细胞结构 , 有细胞壁、细胞膜、细胞核、液泡、线粒体、微粒体和细胞质等。以酿酒酵母为例 , 其

细胞结构模式如图 2—1 所示。

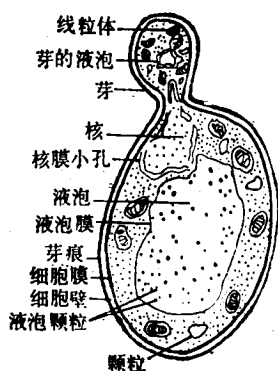


图 2—1 酵母细胞结构模式

一、细胞壁

酵母细胞壁保持了酵母菌的形态特征，其厚度约为 $0.1 \sim 0.4 \mu\text{m}$ 。幼细胞的细胞壁较薄，老细胞则较厚。细胞壁的厚度尚受菌种、营养等因素影响。酵母细胞壁的结构很坚韧。

细胞壁的重量约占细胞干物质重的 30% 左右，其总厚度约为菌体直径的 $1/7$ 。酵母细胞壁在一定程度上可起到过滤筛的作用，使大分子量的物质不能通过，例如分子量高于 4500 的糊精不能透过面包酵母的细胞壁，但奥托来奇 (Ottoleughi) 指出，酵母属的某些菌株能摄取牛清蛋白。

对酵母细胞壁进行的化学分析表明，酵母细胞壁主要由两种多糖，即葡聚糖 (30~34%) 和甘露聚糖 (30%) 组成，此外还有蛋白质 (6~8%)、脂类 (8.5~13.5%) 和几丁质 (1.0~2.0%) 等。这些组成物的含量在酵母种之间是不相同的。

有关酵母细胞壁结构的详细情况至今尚不明瞭，但一般认为分为 3 层，内层为葡聚糖层，中间层含有丰富的蛋白质，外层为甘露聚糖层 (图 2—2)，层与层之间可部分地相嵌。

已知葡聚糖层靠近细胞膜定位于细胞壁的内层，是细胞壁结构的主要成分，除去葡聚糖层将使细胞壁彻底解体。酵母菌的形状和细胞壁的坚韧度主要由葡聚糖层维持。近年来的研究

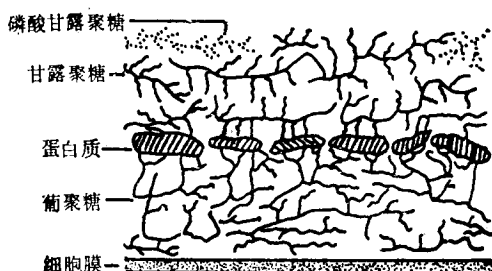


图 2—2 酵母细胞壁结构模式

得出，在酵母细胞壁中有两种葡聚糖，它们都具有分枝。主要的一种葡聚糖其 β -葡萄糖分子以 β - $(1 \rightarrow 3)$ 为主键相连接，并结合有少量的以 β - $(1 \rightarrow 6)$ 键相连接的分枝。另一种次要的葡聚糖，其 β -葡萄糖分子以 β - $(1 \rightarrow 6)$ 键形成主链，并具有以 β - $(1 \rightarrow 3)$ 键形成的分枝。用电镜观察得知，在细胞壁中，两种葡聚糖以紧密的微纤维网络结构存在。通过对存在于酵母细胞壁外层的甘露聚糖层进行的试验表明，它不是完整细胞壁所必需的，因为除去甘露聚糖层时不改变细胞形状。在对面包酵母等酵母种的细胞壁进行研究后得出，甘露聚糖有分枝结构。如面包酵母的甘露聚糖的主链，是 α -甘露糖间以 α - $(1 \rightarrow 6)$ 键相形成的，长度约为 50 个甘露糖基。主链上联结有以 α - $(1 \rightarrow 2)$ 和 α - $(1 \rightarrow 3)$ 键联结的支链，支链中甘露糖残基数在不同的酵母种间各异。此外，在甘露聚糖的支链上还可结合各种基团，如酵母属的某些种结合磷酸基，短克勒克酵母 (*Kloeckera brevis*) 种结合磷酸甘露糖基，形成各种磷酸甘露聚糖。在克鲁弗酵母属的某些种发现结合 N-乙酰葡萄糖胺基。这些不同的构型常引起动物产生特异抗体，因此，甘露聚糖上的特定侧基是酵母细胞抗原的决定部位。

细胞壁中的蛋白质成分中，有些具有酶活性，如葡聚糖酶、甘露聚糖酶等，它们可软化细胞壁，利于芽殖时芽的形成。此外尚有蔗糖酶、碱性磷酸酯酶及脂肪酶。因此可以认为，位于细胞壁中间层的蛋白质，其主要功能是承担酶的催化作用。

酵母细胞壁中的几丁质是N-乙酰葡糖胺的线性多聚物。在细胞壁中，N-乙酰葡糖胺以 β -(1 $\rightarrow$ 4)键联结而成。已知面包酵母的几丁质仅出现在芽痕中。当一个芽孢已经发育完全时，它首先被由几丁质组成的“隔板”与母细胞隔开，然后再由葡聚糖和甘露聚糖来覆盖。因此，细胞壁中几丁质的含量，随细胞上芽痕数的多少而定。

关于细胞壁中脂类的含量，有人报道面包酵母细胞壁中达8.5~13.5%，但其他人的报道数值较低。有人认为，面包酵母细胞壁中脂类含量高，是在提取时受残余细胞膜的影响所致。至今对脂类在细胞壁中的正确定位还不清楚。

酵母细胞壁可用合适的酶分解除去，来自蜗牛消化液中的蜗牛酶和从微生物中提取的R-10纤维素酶常被用于进行破壁处理。通过破壁处理，可获得失去大部分细胞壁的原生质球形体(spheroplast)和失去全部细胞壁的原生质体(protoplast)。它们用细胞膜保持原生质。原生质体具有完整细胞的许多特征，在合适的培养条件下，能合成细胞壁。合成的细胞壁与原来的细胞壁在超微结构和组成上是有差异的。近年来，用原生质体进行的酵母杂交育种，提高了杂交频率，并促进了远缘杂交。酵母原生质体也是优良的研究材料，与以细胞作为研究材料相比，可简化操作程序。

酿酒椭圆酵母 (*Saccharomyces var. elliposideus*) AS

2—2 去壁前后的细胞和原生质体的形态如图 2—3所示。

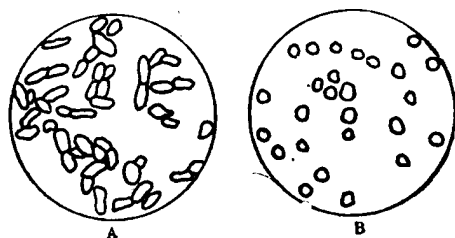


图 2—3 AS2·2 酵母形态

A—AS2·2 酵母细胞 B—AS2·2 酵母原生质体

二、细胞膜

细胞膜是细胞的重要组成部分，它是细胞壁内细胞部分的保护屏障，与细胞壁的内层紧密相联。细胞膜具有半透性，与一般半透膜不同的是，它是具有选择性的通透屏障，控制着水和溶质的进出。细胞膜主要由脂类和蛋白质组成，据伯里 (Berry) 1982 年报道，细胞膜中脂类和蛋白质在数量上几乎相等，并含有少量的碳水化合物。

脂类组成中包括甘油酯（甘油一酯、甘油二酯和甘油三酯）、磷脂和甾醇（主要为麦角甾醇、酵母甾醇及其酯）。脂类中的脂肪酸主要是 $C_{16} \sim C_{24}$ 的长链脂肪酸和不饱和的油酸。蛋白质主要是球蛋白。碳水化合物主要是甘露聚糖。

巴恩特于 1976 年指出，酿酒酵母和产朊假丝酵母的细胞膜组成中含 40~50% 的蛋白质，40% 左右的脂类（以磷脂为主），和 5% 的碳水化合物，并指出碳水化合物可能来自残余细胞壁。

关于细胞膜的基本结构，辛格 (Singer) 和尼古松 (Nicolson) 在 1972 年提出了“流动镶嵌模型 (fluid-mosaic m-