

陈倩, 李永杰, 扈莹莹, 等. 传统发酵食品中微生物多样性与风味形成之间关系及机制的研究进展 [J]. 食品工业科技, 2021, 42(9): 412–419. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2020070365

CHEN Qian, LI Yongjie, HU Yingying, et al. Research Progress on Relationship and Mechanism between Microbial Diversity and Flavor Development in Traditional Fermented Foods[J]. Science and Technology of Food Industry, 2021, 42(9): 412–419. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2020070365

· 专题综述 ·

# 传统发酵食品中微生物多样性与风味形成之间关系及机制的研究进展

陈倩, 李永杰, 扈莹莹, 温荣欣, 孔保华\*  
(东北农业大学食品学院, 黑龙江哈尔滨 150030)

**摘要:** 传统发酵食品在发酵过程中微生物群落结构复杂多变, 风味物质代谢途径多样。微生物被誉为发酵食品的“灵魂”, 能够通过多种代谢途径影响发酵食品的感官、营养和功能特性, 与风味的形成紧密相关。解析微生物与风味化合物间的作用关系, 有利于阐明潜在风味功能菌群和控制发酵食品风味特性。本文重点综述了白酒、发酵醋、发酵蔬菜和发酵畜产品等传统发酵食品中微生物多样性与风味形成之间的相关性, 简要阐述了核心微生物的风味代谢机制, 以为传统发酵食品的品质提升提供参考。

**关键词:** 传统发酵食品, 微生物多样性, 风味物质, 相关性, 代谢途径

中图分类号: TS203

文献标识码: A

文章编号: 1002-0306(2021)09-0412-08

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2020070365

## Research Progress on Relationship and Mechanism between Microbial Diversity and Flavor Development in Traditional Fermented Foods

CHEN Qian, LI Yongjie, HU Yingying, WEN Rongxin, KONG Baohua\*

(College of Food Science, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

**Abstract:** Succession of microbial community structure in traditional fermented foods is complicated, and the metabolism pathways of flavor compounds are various during fermentation. As the “soul” of fermented foods, microorganisms influence the sensory, nutrition and functional characteristics of the fermented foods through a variety of metabolism pathways, which are closely related to the formation of flavor. Revealing the relationship between microorganism and flavor compounds is advantageous to identify the potential flavor-forming microorganism and regulate flavor characteristics of fermented foods. In this paper, the relationship between microorganism diversity and flavor development in the typical traditional fermented foods, including liquor, fermented vinegar, fermented vegetables and fermented animal products is mainly reviewed, and the flavor metabolism mechanisms of core microorganisms are briefly discussed. This review will provide some references for the quality improvement of traditional fermented foods.

**Key words:** traditional fermented foods; microbial diversity; flavor compounds; correlation; metabolism pathways

传统发酵食品历史悠久且种类多样, 例如泡菜、食醋、白酒、鱼露、香肠和火腿, 大多是在自然或人工控制条件下, 借助内源酶以及微生物的作用产生的具有典型发酵风味且具有较长保存期的一类食品<sup>[1-2]</sup>。由于传统发酵食品常采用自然发酵方式, 多

依赖自然状态下的优势菌株来实现产品的发酵, 因而其中的微生物的种类繁多, 菌落结构演替复杂, 代谢通路多样。因此, 明确发酵食品中相关微生物作用及其与特征风味的关系对其品质提升具有重要意义。

随着分子生物学和生物信息学等学科的发展,

收稿日期: 2020-07-29

基金项目: 黑龙江省普通本科高等学校青年创新人才培养项目 (UNPYSCT-2017008)。

作者简介: 陈倩 (1988-), 女, 博士, 副教授, 研究方向: 畜产品加工, E-mail: chenqianego7@126.com。

\* 通信作者: 孔保华 (1963-), 女, 博士, 教授, 研究方向: 畜产品加工, E-mail: kongbh63@163.com。

基因数据库的完善和精准数据分析工具的应用<sup>[3-4]</sup>, 食品风味和微生物表征技术不断更新, 一些新型风味分析技术(如气相离子迁移色谱技术(gas chromatography ion mobility spectrometry, GC-IMS)和全二维气相色谱串联飞行时间质谱技术(two-dimensional gas chromatography coupled with time-of-flight mass spectrometry, GC×GC-TOFMS))可实现对复杂基质中风味组分的有效分离和鉴定<sup>[5-6]</sup>; 新一代测序技术可更准确地对食品微生物多样性进行分析; 宏基因组学、代谢组学和风味组学等组学技术在研究微生物的代谢通路、探究特征风味物质形成机理、明确微生物对风味形成的贡献等方面发挥着重要的作用。多元统计分析, 如主成分分析(principal components analysis, PCA)、冗余分析(redundancy analysis, RDA)和正交偏最小二乘法回归分析(bidirectional orthogonal partial least squares analysis, O2PLS)等<sup>[7-9]</sup>以及 Spearman 相关性分析<sup>[10-11]</sup>为阐明菌群与风味间的相关性奠定了基础。

基于此, 近年来许多国内外学者在发酵酒<sup>[12]</sup>、发酵蔬菜<sup>[13]</sup>、发酵调味品<sup>[7,14]</sup>和发酵畜产品<sup>[15-16]</sup>等传统发酵食品领域开展了微生物多样性与风味形成的关联性分析, 这些研究对发酵食品的风味调控, 风味形成机理探究以及风味功能菌群挖掘具有重要意义。但目前相关综述鲜有报道, 因此本文选取了四种典型的传统发酵食品为对象, 概述了其微生物多样性与风味物质的相关性, 并简要论述了重要微生物的风味代谢途径及机制。

1 发酵食品中微生物对风味形成的影响

食品的风味包括滋味和气味, 其中滋味物质, 如

氨基酸、核苷酸、短链肽和生物碱, 是非挥发性化合物, 可经味蕾产生咸、甜、酸、鲜和苦味五种基本味; 气味物质, 如酯类、酮类、醛类、吡嗪类和内酯, 易挥发可刺激鼻腔神经而引起感知<sup>[17-18]</sup>。发酵食品的这些风味物质的形成受内源酶、微生物、加工条件、添加剂和香辛料等因素的综合影响, 其中微生物的发酵作用对发酵特征风味的形成尤为重要<sup>[19]</sup>。

一般而言, 与风味形成相关的重要微生物是与关键特征风味物质或较多风味物质具有较强的相关性的优势菌。如表 1, 该类微生物在传统发酵食品中大致可分为三大类: 细菌、酵母菌和霉菌。其中, 细菌类主要包括醋酸菌、乳酸菌、葡萄球菌、芽孢杆菌和糖多孢菌等, 几乎存在于所有发酵食品, 能够进行乳酸发酵、醋酸发酵和丁酸发酵等。酵母菌类主要包括酿酒酵母、德巴利酵母、假丝酵母、毕赤酵母和威克汉姆酵母等。这些微生物在发酵畜产品、酸面团、发酵酒和发酵醋等食品中尤为重要, 是酒精发酵和甘油发酵的主要微生物。相比上述两大类微生物, 霉菌中的根霉、毛霉和曲霉等在酱油、醋、豆酱和豆豉等食品中应用的较为广泛。霉菌酶系发达且分解活性强, 如糖化酶、单宁酶和蛋白酶, 能够参与代谢产生醇类、酯类、酮类、吡嗪类和氨基酸等风味物质或风味物质前体<sup>[20-21]</sup>。

微生物可通过从头合成和生物转化对发酵风味的形成产生重要影响(如图 1 所示), 在微生物和内源酶协同作用下碳水化合物、脂质、蛋白质及其他大分子营养物质水解产生单糖(如葡萄糖和半乳糖)、游离脂肪酸和游离氨基酸等初级代谢产物(圈内物质), 并进一步代谢产生多种次级代谢风味化合物(圈外物

表 1 传统发酵食品中与风味形成相关的重要微生物  
Table 1 Important microorganisms related to in traditional fermented foods

研究对象	风味形成主要相关微生物	参考文献
青稞酒	曲霉属( <i>Aspergillus</i> )、 <i>Komagataella</i> 、乳杆菌属( <i>Lactobacillus</i> )、毕赤酵母属( <i>Pichia</i> )、酿酒酵母菌属( <i>Saccharomyces</i> )、魏斯氏菌属( <i>Weissella</i> )	[12]
黄酒	酵母菌属( <i>Saccharomyces</i> )、曲霉属( <i>Aspergillus</i> )、糖多孢菌属( <i>Saccharopolyspora</i> )、葡萄球菌属( <i>Staphylococcus</i> )、乳杆菌属( <i>Lactobacillus</i> )、乳球菌属( <i>Lactococcus</i> )	[22]
糯米酒	乳酸乳球菌( <i>Lactococcus lactis</i> )、 <i>Burkholderia gladioli</i> 、 <i>Cronobacter helveticus</i> 、异常威克汉姆酵母( <i>Wickerhamomyces anomalus</i> )、酿酒酵母( <i>Saccharomyces cerevisiae</i> )、 <i>Aspergillus vitricola</i> 、帚状曲霉( <i>Aspergillus penicillioides</i> )、红曲霉( <i>Monascus purpureus</i> )	[23]
泡菜	乳杆菌属( <i>Lactobacillus</i> )、明串珠菌属( <i>Leuconostoc</i> )、无色杆菌属( <i>Achromobacter</i> )、片球菌属( <i>Pediococcus</i> )	[13]
镇江香醋	醋杆菌属( <i>Acetobacter</i> )、乳杆菌属( <i>Lactobacillus</i> )、水栖菌属( <i>Enhydrobacter</i> )、乳球菌属( <i>Lactococcus</i> )、葡萄糖醋杆菌属( <i>Gluconacetobacter</i> )、芽孢杆菌属( <i>Bacillus</i> )、葡萄球菌属( <i>Staphylococcus</i> )	[7]
奶酪	无氧芽孢杆菌属( <i>Anoxybacillus</i> )、乳杆菌属( <i>Lactobacillus</i> )、链球菌属( <i>Streptococcus</i> )、双足囊菌属( <i>Dipodascus</i> )、克鲁维酵母菌属( <i>Kluyveromyces</i> )、抱囊酵母属( <i>Torulaspora</i> )	[15]
火腿	葡萄球菌属( <i>Staphylococcus</i> )、曲霉菌属( <i>Aspergillus</i> )、盐单胞菌属( <i>Halomonas</i> )、涅斯捷连科氏菌属( <i>Nesterenkonia</i> )、短杆菌属( <i>Brevibacterium</i> )	[16]
风干肠	<i>Weissella hellenica</i> 、清酒乳杆菌( <i>Lactobacillus sakei</i> )、乳酸乳球菌( <i>Lactococcus lactis</i> )、 <i>Lactobacillus alimentarius</i> 、植物乳杆菌( <i>Lactobacillus plantarum</i> )	[24]
酸酢鱼	魏斯氏菌属( <i>Weissella</i> )、乳杆菌属( <i>Lactobacillus</i> )	[25]
鱼露	<i>Halanaerobium</i> 、 <i>Halomonas</i> 、 <i>Tetragenococcus</i> 、 <i>Halococcus</i> 、 <i>Candidatus Frackibacter</i>	[14]
腐乳	乳球菌属( <i>Lactococcus</i> )、假单胞菌属( <i>Pseudomonas</i> )、不动杆菌属( <i>Acinetobacter</i> )	[8]
普洱茶	曲霉属( <i>Aspergillus</i> )、芽孢杆菌属( <i>Bacillus</i> )、 <i>Rasamsonia</i> 、 <i>Lichtheimia</i> 、德巴利酵母属( <i>Debaryomyces</i> )	[26]

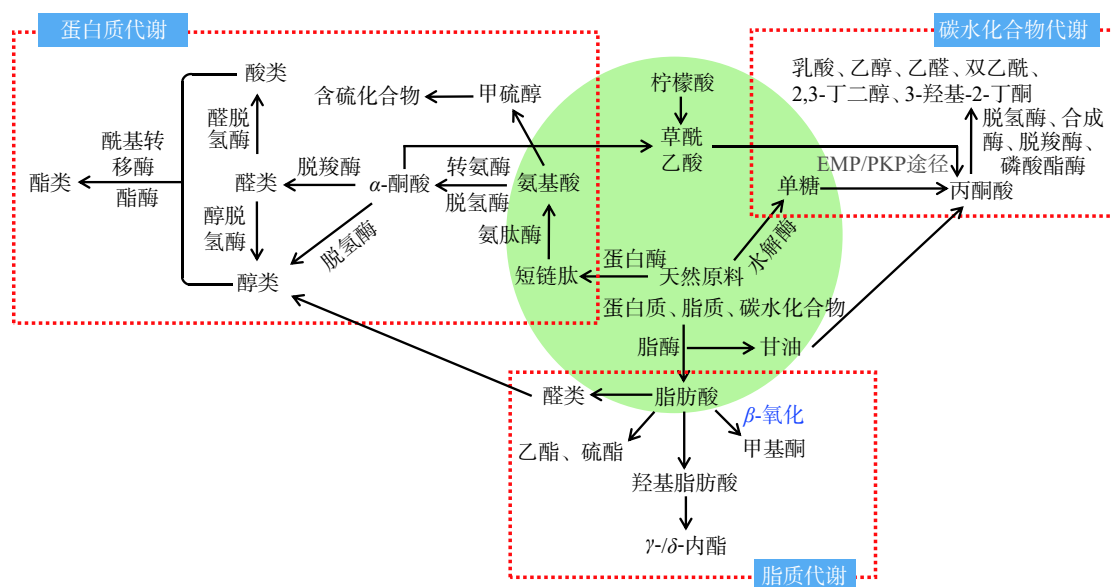


图1 基于微生物作用的风味物质主要形成途径

Fig.1 The main formation pathways on flavor compounds produced by microorganism

质): 微生物通过糖酵解途径将单糖转化为丙酮酸, 丙酮酸可转化为一些短链有机酸、醇类和羰基化合物等风味物质, 如双乙酰、乙醛、乙酸和乙醇<sup>[27-28]</sup>。游离脂肪酸可在酯酶催化下与醇类反应得到酯类, 此外, 不饱和脂肪酸易发生自动氧化, 其二级氧化产物主要为酮类、醛类和烷烃类等, 醛类又可经还原和氧化作用生成醇类和酸类, 然后两者再经酯化作用生成酯类, 其中由于酯类、醛类和酮类等的阈值较低而具有较大风味贡献。此外, 微生物可经不完全  $\beta$ -氧化将饱和脂肪酸代谢生成发酵食品中重要风味物质甲基酮和内酯, 同时还可有效抑制脂肪酸过度氧化, 避免不良风味的生成<sup>[29]</sup>。多肽可经微生物氨肽酶分解为游离氨基酸, 低分子肽和游离氨基酸具有一定的滋味, 同时也是重要风味的前体物质<sup>[30]</sup>。另外, 不同种类游离氨基酸可在多种微生物酶(如转氨酶、脱羧酶、脱氢酶和裂解酶)的协同作用下进行一系列的转氨、脱氨以及脱羧反应而得到相应的风味化合物, 如支链氨基酸(异亮氨酸、亮氨酸和缬氨酸)能代谢产生 3-甲基丁醛(果香味)和 2-甲基丁醛(麦芽味)等特征风味物质; 天冬氨酸能分解产生双乙酰(黄油味), 该代谢途径是奶酪、发酵酒和发酵香肠的重要风味来源<sup>[31]</sup>。

## 2 传统发酵食品中微生物多样性与风味物质形成的相关性

### 2.1 白酒

白酒是起源于我国的发酵酒精饮料, 根据其香型分为 12 种, 其中酱香型、清香型和浓香型是主流香型<sup>[32]</sup>, 其中微生物的代谢活动对白酒的风味和口感有重要的作用。近年来, 不断有学者探究我国不同香型白酒的相关风味功能菌群。王鹏等<sup>[33]</sup>通过 GC-MS 和第二代测序技术分别对浓香型白酒发酵中的

风味物质和菌群结构演替进行了解析, 并根据菌属的风味贡献程度从优势菌属中确定了 10 种核心菌属(假丝酵母属、酿酒酵母属、毕赤酵母属、*Saccharomyces*、根霉属、双足囊菌属、*Thermoascus*、芽孢杆菌属、乳杆菌属和乳球菌属)。这些菌属均为风味形成的主要贡献菌属, 尤其是乳杆菌属、酿酒酵母属和假丝酵母属对风味贡献作用最为突出: 乳杆菌属和酿酒酵母属主要促进酯类、酸类、醇类和芳香族化合物的形成, 假丝酵母属主要促进醇类和酯类的形成。Jin 等<sup>[34]</sup>以酱香型大曲为研究对象, 通过第二代测序技术得出细菌群落以芽孢杆菌目、肠杆菌目和乳杆菌目为主, 真菌群落以假丝酵母属、曲霉属、木霉属、嗜热真菌属和毛孢子菌属为主, 并采用 RDA 分析了主要菌属与风味化合物间的关系: 假丝酵母属和乳杆菌属分别是酒精发酵和乳酸发酵的主要微生物; 假丝酵母属、曲霉属、根霉属和乳杆菌目(肠球菌属、片球菌属和乳杆菌属)通过酯酶在糖代谢末端产生酯类(主要风味物质); 假丝酵母属和红曲霉属通过 Ehrlich 途径将苯丙氨酸代谢为苯乙醇, 曲霉和芽孢杆菌目(芽孢杆菌属和高温放线菌属)与吡嗪(关键活性化合物)的形成密切相关。

此外, 在清香型白酒青稞酒的主要风味相关菌属研究中, 不同研究人员所得结果不尽相同, 这或许与酒的生产方式以及环境相关。Guo 等<sup>[35]</sup>在传统手工青稞酒中基于 O2PLS 分析得出醋杆菌属、根霉属、明串珠菌属和芽孢杆菌属与主要风味化合物呈显著相关性, 并认为这可能与产生的酶相关: 醋杆菌属通过脱氢酶和加氧酶等酶作用促进有机酸和酯类的产生; 根霉属通过液化酶和糖化酶产生有机酸和乙酸乙酯; 芽孢菌属通过淀粉酶和蛋白酶, 明串珠菌属通过糖苷酶产生相应的风味物质。刘冲冲等<sup>[12]</sup>基



于 Spearman 相关性分析得出工厂化青稞酒中毕赤酵母属、酿酒酵母属、曲霉属、*Komagataella*、魏斯氏菌属和乳杆菌属为主要风味功能菌属。其中,酿酒酵母属主要与醇类的形成呈正相关;*Komagataella* 主要与酯类的形成呈正相关;毕赤酵母属主要与醇类和醛酮类的形成呈正相关;乳杆菌属主要与酸类和脂类的形成呈正相关。此外,作者还通过重构发酵体系验证了这些菌属的风味代谢特征。

由上可知对白酒风味形成起主要贡献作用的微生物有酵母菌、细菌、霉菌以及放线菌。酵母菌分为酿酒酵母属和非酿酒酵母属,其中酿酒酵母是酒精发酵主要微生物,可经生物合成或转化得到大量乙醇、微量高级酯类和萜类,非酿酒酵母属包括假丝酵母属、*Saccharomycopsis* 和毕赤酵母属等,可降解糖苷键产生芳香化合物,也可直接参与生化反应或调节风味物质的形成,赋予酒体独特的香气<sup>[36-37]</sup>。细菌主要包括芽孢杆菌、乳酸菌、醋酸菌和葡萄球菌等,细菌的主要作用在于产酸,增强酒的醇厚感,如乳酸菌可以产生乳酸,葡萄糖杆菌和醋酸菌可以产生乙酸,这些有机酸酰基化后与醇类反应生成酒体主要酯类,影响酒的口感和回味<sup>[19,21]</sup>。此外,芽孢杆菌能够通过淀粉酶和酸性蛋白酶产生大量的浓香型白酒的关键风味物质(吡嗪类)<sup>[34,38]</sup>。霉菌主要包括曲霉、红曲霉、木霉和根霉等,其主要作用是将淀粉等大分子转化为葡萄糖。另外,一些霉菌还可通过酒化酶、蛋白酶、单宁酶和纤维素酶等代谢产生风味前体或促进醇类、吡嗪类、酯类和芳香族化合物等风味组分形成<sup>[34,39]</sup>。放线菌能够调控芽孢杆菌的产香代谢,还可直接产生酯类和糠醛等影响浓香型白酒特征风味<sup>[34,40]</sup>。

## 2.2 发酵醋

传统发酵醋是一种传统的调味佐料,根据发酵方式可分为固态发酵和液态发酵,发酵菌群经过长期的驯化而变得相对稳定,菌落结构的差异可能是导致各类发酵醋风味不同的原因<sup>[41-42]</sup>。红曲醋是以红曲为发酵剂的传统液态发酵醋。Jiang 等<sup>[43]</sup>表征了红曲醋发酵中的挥发性风味物质、氨基酸、有机酸以及菌群变化,并经 Spearman 相关分析得出 10 种与风味物质显著相关的菌株,其中 *Komagataeibacter medellinensis* 与一些酸类、醛类、酯类、酚类以及氨基酸呈正相关;酿酒酵母与一些醛类、酮类、吡嗪类和氨基酸呈正相关;*Bacillus velezensis* 和耶氏解脂酵母(*Yarrowia lipolytica*)与酯类和醇类呈正相关,其中吡嗪类、酯类和醇类物质为醋中重要的风味化合物,因此这些微生物是红曲醋中重要风味贡献菌种。凉州熏醋主要流行于我国西北地区,熏醋是其独道风味的精髓。韩庆辉<sup>[44]</sup>在凉州熏醋中发现,霉菌与醇类、酯类呈正相关;酵母菌与醇类呈正相关;乳酸菌、醋酸菌和芽孢杆菌能够促进酯类的形成,结合菌群和风

味物质在发酵中的变化,发酵初期,霉菌和酵母菌能够合成大量低级醇,发酵中后期,在细菌作用下低级醇参与熏醋的主要香气成分(酯类)的合成。镇江香醋采取独特的自然多菌种固态分层发酵技术,成品醋中微甜风味香醇。王宗敏<sup>[7]</sup>运用多元统计学得出细菌是影响镇江香醋风味的关键微生物,其中葡萄糖醋杆菌属、醋杆菌属、水栖菌属、葡萄球菌属、乳杆菌属、乳球菌属和芽孢杆菌属为风味形成核心菌属,这些菌属与超过 80% 的风味物质呈高度相关。同时,群落功能预测分析表明它们还是醋醅中的主要代谢功能菌属。山西老陈醋采用开放式的多菌种固态发酵工艺,在发酵中醋酸发酵阶段尤为重要。Zhu 等<sup>[45]</sup>探讨了老陈醋发酵中风味物质与细菌群落演替间的关系,在发酵初期,*Pantoea*、片球菌属、乳球菌属和根瘤菌属为重要菌属;发酵中期,乳杆菌属为主要菌属;发酵后期,醋杆菌属、*Komagataeibacter* 和 *Kroppenstedtia* 为关键菌属。通过 Spearman 相关分析得出这些菌属与风味代谢物(有机酸、酯类、醇类、酮类和醛类)之间存在显著的相关性。Nie 等<sup>[46]</sup>基于微生物群落演替与代谢物变化建立了两者间的关系模型:霉菌、酵母菌和细菌在淀粉糖化阶段分泌淀粉酶代谢小分子糖;兼性厌氧菌为酒精发酵阶段优势菌,其中,酵母菌代谢产生乙醇抑制其他微生物,乳酸菌分泌乳酸;好氧微生物,尤其是醋杆菌属和 *Komagataeibacter* 在醋酸发酵阶段大量繁殖,其中醋杆菌属氧化乙醇生成乙酸,大多数细菌和真菌受到抑制。

由上可知,发酵醋中的风味功能菌主要包括霉菌、乳酸菌、酵母菌、醋酸菌、芽孢杆菌和葡萄球菌等。醋的发酵阶段主要包括三个部分:淀粉糖化为固态发酵独有工艺,在此阶段,霉菌、酵母菌和某些细菌(如葡萄球菌和芽孢杆菌)都参与这一过程,但曲霉是主要作用微生物,其他菌属协同曲霉代谢淀粉降解为小分子糖,为后续的反应提供底物<sup>[21,46]</sup>。在酒精发酵阶段,酵母菌和乳酸菌为主要菌群,其中酵母菌不仅能生成乙醇,还能促进有机酸、吡嗪类和酯类等风味物质的生成<sup>[43]</sup>;乳酸菌能够产生乳酸、氨基酸和其他风味化合物而缓和醋中刺激性酸味<sup>[47]</sup>。在醋酸发酵阶段,乳酸菌和醋酸菌为主要微生物,其中醋酸菌包括醋杆菌属、*Komagataeibacter* 和葡萄糖醋杆菌属,其除了能够通过呼吸链将乙醇和糖醇等醇类底物氧化成乙酸和乳酸等有机酸外,还能促进一些酮类和醛类风味物质的生成<sup>[43,45,48]</sup>。另外,芽孢杆菌在此阶段也大量存在,一方面其通过三羧酸循环途径产生有机酸改善醋酸引起的刺激性酸味,使口感变得柔和;另一方面也可以通过分泌蛋白酶分解蛋白生成氨基酸改善醋的风味<sup>[42,49]</sup>,同时,在该阶段早期,一些细菌(如根瘤菌属和 *Pantoea*)还参与酯化反应,与酯类呈

正相关<sup>[45]</sup>。

## 2.3 发酵蔬菜

发酵蔬菜主要包括泡菜、腌菜、酱菜和酸菜等,其中含有的维生素、有机酸、氨基酸和挥发性风味物质共同决定着成品风味、口感以及营养等特性<sup>[13,15]</sup>。乳酸菌是发酵蔬菜的优势微生物,也是风味形成的主要关键微生物。在四川泡菜发酵中,首先开始以明串珠菌属为主的异型乳酸发酵,随后进入以乳杆菌属为主同型乳酸发酵。乳杆菌属、明串珠菌属、片球菌属和无色杆菌属与风味形成密切相关,其中乳杆菌属和明串珠菌属最为重要;乳杆菌属与乳酸呈高度正相关,明串珠菌属与乙酸、丁酸和一些氨基酸呈高度正相关<sup>[13]</sup>。在江西腌菜、四川泡菜和东北酸菜中耐酸乳杆菌和清酒乳杆菌是其发酵过程中的核心功能菌种。这些微生物对碳水化合物、氨基酸和核苷酸的代谢是决定发酵蔬菜特征的主要因素<sup>[50]</sup>。

此外,一些研究表明非乳酸菌微生物在发酵蔬菜风味形成中也发挥着重要作用。He 等<sup>[51]</sup>以酸菜为研究对象,研究不同发酵温度(10、15、20 和 25℃)对其微生物群落及风味的影响。基于偏最小二乘法回归分析得出,*Psychrobacter*、*Pseudoalteromonas*、乳球菌属、片球菌属、乳杆菌属、不动杆菌属、肠杆菌属和 *Brochothrix* 是风味形成相关的重要菌属,其中乳杆菌的丰度最高,与 13 种风味物质呈正相关。此外,在腌制萝卜中乳杆菌属同样也是丰度最高的菌属,其次为肠杆菌科。其中,乳杆菌属与 13 种(10 种为氨基酸)风味物质呈负相关;肠杆菌科与 18 种(14 种为氨基酸)风味物质呈正相关,由此也可见这些主要菌属对氨基酸的形成有重要作用<sup>[52]</sup>。另外,在用不同原料(辣椒、豇豆和萝卜)加工的四川腌菜中特征菌属和风味物质各具特点,但这些腌菜的风味物质,特别是挥发性物质不仅与乳杆菌属和片球菌等优势微生物相关,还与低丰度细菌属(相对丰度<1%)相关(如 *Exiguobacterium* 和 *Sporosarcina*)<sup>[53]</sup>。不同于上述研究,Xu 等<sup>[54]</sup>发现葡萄球菌属是发酵红辣椒中的优势细菌属,发酵结束时(32 d)占 95%,另外证实了从中分离的曲霉、芽孢杆菌、*Brachybacterium*、*Microbacterium* 和葡萄球菌与正丁醇、乙酸盐和苯酚等关键气味活性物质的形成高度相关,其中曲霉和芽孢杆菌与这些风味物质呈正相关,而 *Brachybacterium*、*Microbacterium* 和葡萄球菌则呈负相关。

由上可知,发酵蔬菜的主要风味形成相关微生物为细菌属,乳杆菌属、明串珠菌属、乳球菌属和片球菌属等乳酸菌为主要的风味核心菌。在蔬菜发酵过程中乳酸菌能够进行同型和异型乳酸发酵,代谢糖类产生有机酸,如乳酸和乙酸,同时,还能分泌肽酶分解蛋白质生成多种氨基酸,而氨基酸及有机酸是发酵蔬菜的主要风味来源之一;此外,乳酸菌还可间接影

响蔬菜的风味,一方面可通过抑制一些酶和微生物而减少具有不良滋味的含硫化合物的形成;另一方面,在发酵中后期能促进酯类、醇类、酮类、醛类和杂环化合物等风味组分的形成<sup>[13,15,50,55]</sup>。

## 2.4 发酵畜产品

发酵畜产品主要分为发酵乳制品和发酵肉制品。奶酪作为重要的发酵乳制品之一,关于其微生物多样性与风味相关性的研究相对较多,在其发酵成熟阶段,风味物质主要源自乳酸菌、酵母菌和霉菌等多种微生物对蛋白质的分解以及氨基酸的转化<sup>[56-57]</sup>。Zheng 等<sup>[15]</sup>研究表明,新疆哈萨克族手工奶酪中有 6 种核心风味产生菌属(无氧芽胞杆菌属、双足囊菌属、克鲁维酵母菌属和抱圆酵母属)与 3-甲基丁酸、庚酸、2-癸烯醛、2,3-丁二醇、苯乙醇和一些氨基酸的形成相关;乳杆菌属与乙醇、丁酸、乙酸和丙氨酸相关;链球菌主要为乙偶姻、乳酸乙酯和 2-甲基丁酸乙酯的贡献菌属;双足囊菌属为主要氨基酸产生菌属。Carpino 等<sup>[9]</sup>研究了 PDO Ragusano 奶酪表皮微生物群落对风味形成的影响,发现源于奶酪表皮的乳酸菌可能对挥发性风味物质的形成起关键作用,PCA 分析表明乳酸菌与挥发性风味物质呈正相关,如海氏肠球菌(*Enterococcus hirae*)与醇类,乳酸乳球菌(*Lactococcus lactis*)、植物乳杆菌(*Lactobacillus plantarum*)、干酪乳杆菌(*Lactobacillus casei*)和德氏乳杆菌(*Lactobacillus delbrueckii*)与醛类等。同样地,在 Torta del Casar 奶酪中,乳酸菌也是风味形成的关键微生物,其主要与乙酸和一些醇类具有较高相关性,另外,其他微生物,如肠杆菌科和酵母菌在赋予奶酪特有风味和减少异味中也发挥着重要作用<sup>[58]</sup>。

此外,关于发酵牦牛奶和马奶酒也有相关的报道。在我国阿坝藏族自治州传统的发酵牦牛奶中,乳杆菌属、链球菌属和乳球菌属为主要菌属,其中乳杆菌属与挥发性化合物(除丙酮和丁二酮外)呈正相关,链球菌属与 2,3-戊二酮、乙酸乙酯和 2,3-丁二酮呈正相关;乳球菌属仅与乙酸呈显著正相关<sup>[59]</sup>。在马奶酒发酵过程中链球菌属、乳杆菌属和醋杆菌属为优势菌属,其中乳杆菌属与酪氨酸呈正相关,与甘氨酸和半乳糖呈负相关;链球菌属与一些糖类、氨基酸、有机酸和饱和脂肪酸呈正相关;醋杆菌属与一些糖类、酸类、氨基酸和脂肪酸呈正相关。另外,乳糖的降解与 11 种细菌属有关,特别是明串珠菌属、片球菌属和醋杆菌属<sup>[60]</sup>。发酵乳制品中的细菌对风味形成起着重要的作用,特别是乳酸菌,其可代谢半乳糖、葡萄糖和柠檬酸产生中间产物丙酮酸,丙酮酸在同型乳酸发酵下全部转化为乳酸,而在异型乳酸发酵中除了生成乳酸外,还生成双乙酰、乙偶姻、乙醛和乙酸等风味物质。同时,乳酸菌具有一定的蛋白质和脂质分解活性,通过代谢蛋白质和脂质也能产生风味



物质<sup>[61-62]</sup>。另外,酵母菌在发酵乳中不仅能够参与分解代谢蛋白质、脂类和乳糖,还可代谢柠檬酸和乳酸对风味的形成产生重要的影响<sup>[63]</sup>。

传统发酵肉制品主要包括火腿、香肠、酸肉和腊肉等,在发酵和成熟过程中主要影响风味形成菌属为乳酸菌、葡萄球菌、酵母菌和霉菌等。盘县火腿中曲霉菌属、涅斯捷连科氏菌属、盐单胞菌属、葡萄球菌属和短杆菌属可能是潜在风味功能菌属,这些菌属与 2-壬酮、己醛、辛醛和 3-甲基丁醛等特征风味物质间存在相关性<sup>[16]</sup>。在酸肉中主要优势菌属为魏斯氏菌属、乳杆菌属和乳球菌属,其中魏斯氏菌属、乳杆菌属可能会影响酸肉中醇类、酸类和酯类风味成分的形成,进而影响酸肉的风味特征<sup>[64]</sup>。此外,本课题组近年来一直致力于哈尔滨风干肠微生物多样性及与风味形成之间关系的研究,前期工作中得出 *Weissella hellenica*、清酒乳杆菌、乳酸乳球菌、*Lactobacillus alimentarius*、植物乳杆菌是促进风干肠中主要风味物质(酯类、醛类、酮类、醇类和酸类)形成的核心细菌<sup>[24]</sup>;另外,大多数酵母菌与醇类及酯类物质间呈正相关,尤其是汉逊德巴利酵母菌(*Debaryomyces hansenii*)和戴尔有孢圆酵母(*Torulaspora delbrueckii*)促进了高级醇、乙酸酯和脂肪酸酯的生成。

发酵肉制品中,乳酸菌能代谢碳水化合物主要产生乳酸,以及少量乙偶姻、乙酸、二乙酰。另外,还可产生肽酶和氨肽酶以及通过降低 pH 提高组织蛋白酶的活性,从而直接或间接参与蛋白质降解<sup>[65]</sup>。葡萄球菌不仅能代谢过氧化氢酶防止脂质酸败,还参与蛋白质脂质降解和酯化反应产生氨基酸、脂肪酸、醇类、酯类、酮类和醛类等风味组分<sup>[66]</sup>。与葡萄球菌类似,酵母菌也具有抗氧化作用,并且具有较强蛋白质和脂质降解能力,此外还能分解糖类产生醇类,并促进酯类的形成<sup>[65,67]</sup>。

### 3 结语

我国传统发酵食品类别繁多且具有明显的区域特征,以及很高的开发价值。但目前关于传统发酵食品的研究主要集中在对产品品质特性研究,以及微生物群落多样性与风味组分分析,而关于微生物多样性与风味成分间相关性的研究相对较少,主要集中在发酵酒、发酵食醋和发酵蔬菜。基于研究现状,今后可围绕以下三方面展开深入研究:发酵食品风味受多种因素的综合影响,探究微生物产生风味机理时,应考虑微生物间的相互作用和加工工艺的影响,以便运用于发酵食品生产过程定向控制,提高发酵食品的风味特性、品质和缩短生产周期;微生物群落结构以及风味组分的准确表征是探究微生物风味形成机理的基础,应使用更先进的测序及分析技术对其进行研究,如第三代测序技术和 GC×GC-TOFMS 技术等;初步得出的风味贡献菌株要进行进一步的验证,同时借助

组学技术,如转录组学、蛋白组学和代谢组学探究其风味代谢通路。

### 参考文献

- [1] 解万翠,尹超,宋琳,等.中国传统发酵食品微生物多样性及其代谢研究进展[J].食品与发酵工业,2018,44(10):253-259.
- [2] Campbell-Platt G. Fermented foods-a world perspective[J]. *Food Research International*, 1994, 27(3): 253-257.
- [3] Emilia P, Tilmann W. Omics and multi-omics approaches to study the biosynthesis of secondary metabolites in microorganisms[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2018, 45: 109-116.
- [4] 雷忠华,陈聪聪,陈谷.基于宏基因组和宏转录组的发酵食品微生物研究进展[J].食品科学,2018,39(3):330-337.
- [5] Wang S Q, Chen H T, Sun B G. Recent progress in food flavor analysis using gas chromatography-ion mobility spectrometry (GC-IMS)[J]. *Food Chemistry*, 2020, 315(15): 126158.
- [6] 陈双.中国黄酒挥发性组分及香气特征研究[D].无锡:江南大学,2013.
- [7] 王宗敏.镇江香醋醋酸发酵阶段菌群结构变化与风味物质组成之间的相关性研究[D].无锡:江南大学,2016.
- [8] Huang X N, Yu S Z, Han B Z, et al. Bacterial community succession and metabolite changes during sufu fermentation[J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2018, 97: 537-545.
- [9] Carpino S, Randazzo C L, Pino A, et al. Influence of PDO Ragusano cheese biofilm microbiota on flavour compounds formation[J]. *Food Microbiol*, 2017, 61(4): 126-135.
- [10] Ai M, Qiu X, Huang J, et al. Characterizing the microbial diversity and major metabolites of Sichuan bran vinegar augmented by *Monascus purpureus*[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2019, 292: 83-90.
- [11] 邢敏钰.芝麻香型白酒发酵过程中乳酸菌群结构及功能[D].无锡:江南大学,2017.
- [12] 刘冲冲,冯声宝,吴群,等.青稞酒发酵过程中的风味功能微生物及其风味代谢特征解析[J].微生物学通报,2020,47(1): 151-161.
- [13] Xiao Y S, Xiong T, Peng Z, et al. Correlation between microbiota and flavours in fermentation of Chinese Sichuan Paocai[J]. *Food Research International*, 2018, 114: 123-132.
- [14] Wang Y Q, Li C S, Zhao Y Q, et al. Novel insight into the formation mechanism of volatile flavor in Chinese fish sauce (Yu-lu) based on molecular sensory and metagenomics analyses[J]. *Food Chemistry*, 2020, 323: 126839.
- [15] Zheng X, Liu F, Li K, et al. Evaluating the microbial ecology and metabolite profile in Kazak artisanal cheeses from Xinjiang, China[J]. *Food Research International*, 2018, 111: 130-136.
- [16] 母雨,苏伟,母应春.盘县火腿微生物多样性及主体挥发性风味解析[J].食品研究与开发,2019,40(15):77-85.
- [17] 刘战丽,罗欣.发酵肠的风味物质及其来源[J].中国调味品,2002(10):32-35.
- [18] Small, Dana M. Flavor is in the brain[J]. *Physiology &*

- Behavior, 2012, 107(4): 540–552.
- [19] 阙建全. 食品化学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2008: 284–334.
- [20] Marina V C. Yeasts and molds in fermented food production: An ancient bioprocess[J]. Food Science, 2019, 25: 57–61.
- [21] 何国庆, 贾英明, 丁立孝. 食品微生物学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2009: 197–244.
- [22] Liu S P, Chen Q L, Zou H J, et al. A metagenomic analysis of the relationship between microorganisms and flavor development in Shaoxing mechanized huangjiu fermentation mash[J]. International Journal of Food Microbiology, 2019, 303(16): 9–18.
- [23] Liu Z B, Wang Z Y, Sun J Y, et al. The dynamics of volatile compounds and their correlation with the microbial succession during the traditional solid-state fermentation of Gutian Hong Qu glutinous rice wine[J]. Food Microbiology, 2019, 86: 103347.
- [24] Hu Y Y, Zhang L, Liu Q, et al. The potential correlation between bacterial diversity and the characteristic volatile flavour of traditional dry sausages from Northeast China[J]. Food Microbiology, 2020, 91: 103505.
- [25] Wang, Z H, Xu Z, Sun L M, et al. Dynamics of microbial communities, texture and flavor in Suan zuo yu during fermentation[J]. Food Chemistry, 2020, 18: 127364.
- [26] Li Z Y, Feng C X, Luo X G, et al. Revealing the influence of microbiota on the quality of Pu-erh tea during fermentation process by shotgun metagenomic and metabolomic analysis[J]. Food Microbiology, 2018, 76: 405–415.
- [27] Marilley L, Casey M G. Flavours of cheese products: Metabolic pathways, analytical tools and identification of producing strains[J]. International Journal of Food Microbiology, 2004, 90(2): 139–159.
- [28] 梁华正, 张燮, 饶军, 等. 微生物挥发性代谢产物的产生途径及其质谱检测技术[J]. 中国生物工程杂志, 2008, 28(1): 124–133.
- [29] Chen Q, Kong B H, Han Q, et al. The role of bacterial fermentation in lipolysis and lipid oxidation in Harbin dry sausages and its flavour development[J]. LWT-Food Science and Technology, 2017, 77: 389–396.
- [30] Chen Q, Liu Q, Sun Q, et al. Flavour formation from hydrolysis of pork sarcoplasmic protein extract by a unique LAB culture isolated from Harbin dry sausage[J]. Meat Science, 2015, 100: 110–117.
- [31] Ardö Y. Flavour formation by amino acid catabolism[J]. Biotechnology Advances, 2006, 24(2): 238–242.
- [32] Jin G Y, Zhu Y, Xu Y. Mystery behind Chinese liquor fermentation[J]. Trends in Food Science & Technology, 2017, 63: 18–28.
- [33] 王鹏, 吴群, 徐岩. 中国白酒发酵过程中的核心微生物群及其与环境因子的关系[J]. 微生物学报, 2018, 58(1): 142–153.
- [34] Jin Y, Li D Y, Ai M, et al. Correlation between volatile profiles and microbial communities: A metabonomic approach to study Jiang-flavor liquor Daqu[J]. Food Research International, 2019, 121: 422–432.
- [35] Guo L X, Luo Y M, Zhou Y, et al. Exploring microbial dynamics associated with flavours production during highland barley wine fermentation[J]. Food Research International, 2019, 130: 108971.
- [36] 卜光明, 周化斌, 周茂洪, 等. 酿造酒中非酿酒酵母的研究进展[J]. 食品工业科技, 2019, 40(14): 346–352.
- [37] Wu Q, Zhu W A, Wang W, et al. Effect of yeast species on the terpenoids profile of Chinese light-style liquor[J]. Food Chemistry, 2015, 168: 390–395.
- [38] Wang P, Wu Q, Jiang X J, et al. *Bacillus licheniformis* affects the microbial community and metabolic profile in the spontaneous fermentation of Daqu starter for Chinese liquor making[J]. International Journal of Food Microbiology, 2017, 250: 59–67.
- [39] 孙剑秋, 刘雯雯, 臧威, 等. 酱香型白酒酒醅中霉菌群落组成与功能酶活性[J]. 中国食品学报, 2013, 13(8): 239–247.
- [40] 张建敏, 黄永光, 周文美, 等. 传统白酒固态发酵过程放线菌的研究进展[J]. 酿酒科技, 2013(10): 73–79.
- [41] 孙宏韬, 李伟, 朱曼丽, 等. 食醋的固态发酵工艺及其反应器进展[J]. 中国调味品, 2018, 43(12): 89–93, 98.
- [42] 聂志强, 汪越男, 郑宇, 等. 传统食醋酿造过程中微生物群落的多样性及功能研究进展[J]. 中国酿造, 2012, 31(7): 1–6.
- [43] Jiang Y J, Lv X C, Zhang C, et al. Microbial dynamics and flavor formation during the traditional brewing of *Monascus* vinegar[J]. Food Research International, 2019, 125: 108–531.
- [44] 韩庆辉. 凉州熏醋传统酿造过程微生物区系与食醋风味的关系研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2013.
- [45] Zhu Y P, Zhang F F, Zhang C G, et al. Dynamic microbial succession of Shanxi aged vinegar and its correlation with flavor metabolites during different stages of acetic acid fermentation[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 8612.
- [46] Nie Z Q, Zheng Y, Xie S K, et al. Unraveling the correlation between microbiota succession and metabolite changes in traditional Shanxi aged vinegar[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 9240.
- [47] Wu J J, Ma Y K, Zhang F F, et al. Biodiversity of yeasts, lactic acid bacteria and acetic acid bacteria in the fermentation of “Shanxi aged vinegar”, a traditional Chinese vinegar[J]. Food Microbiology, 2012, 30(1): 289–297.
- [48] De R J, De V L. Acetic acid bacteria in fermented foods and beverages[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2018, 49: 115–119.
- [49] 聂志强, 韩玥, 郑宇, 等. 宏基因组学技术分析传统食醋发酵过程微生物多样性[J]. 食品科学, 2013, 34(15): 198–203.
- [50] Xiao Y S, Huang T, Huang C L, et al. The microbial communities and flavour compounds of Jiangxi yancai, Sichuan paocai and Dongbei suancai: Three major types of traditional Chinese fermented vegetables[J]. LWT-Food Science and Technology, 2019, 121: 108865.
- [51] He Z, Chen H Y, Wang X Y, et al. Effects of different

- temperatures on bacterial diversity and volatile flavor compounds during the fermentation of suancai, a traditional fermented vegetable food from Northeastern China[J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2020, 118: 108773.
- [52] Rao Y, Tao Y F, Chen X, et al. The characteristics and correlation of the microbial communities and flavors in traditionally pickled radishes[J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2019, 118: 108804.
- [53] Rao Y, Qian Y, Tao Y F, et al. Characterization of the microbial communities and their correlations with chemical profiles in assorted vegetable Sichuan pickles[J]. *Food Control*, 2020, 113: 107174.
- [54] Xu X X, Wu B B, Zhao W T, et al. Correlation between autochthonous microbial communities and key odorants during the fermentation of red pepper (*Capsicum annuum* L.)[J]. *Food Microbiology*, 2020, 91: 103510.
- [55] Zhao N, Zhang C C, Yang Q, et al. Multiple roles of lactic acid bacteria microflora in the formation of marker flavour compounds in traditional chinese paocai[J]. *RSC Advances*, 2016, 6(92): 89671–89678.
- [56] Engels W J M, Dekker R, De Jong C, et al. A comparative study of volatile compounds in the water-soluble fraction of various types of ripened cheese[J]. *International Dairy Journal*, 1997, 7(4): 255–263.
- [57] 郑晓吉. 新疆哈萨克族奶酪微生物菌群结构及特征风味解析[D]. 无锡: 江南大学, 2018.
- [58] Ordiales E, Martín A, Benito M, et al. Role of the microbial population on the flavor of the soft-bodied cheese Torta del Casar[J]. *Journal of Dairy Science*, 2013, 96(9): 5477–5486.
- [59] Jiang Y, Li N, Wang Q, et al. Microbial diversity and volatile profile of traditional fermented yak milk[J]. *Journal of Dairy Science*, 2020, 103(1): 87–97.
- [60] Wurihan, Bao L S, Hasigaowa, et al. Bacterial community succession and metabolite changes during the fermentation of koumiss, a traditional Mongolian fermented beverage[J]. *International Dairy Journal*, 2019, 98: 1–8.
- [61] McAuliffe O, Kilcawley K, Stefanovic E. Symposium review: Genomic investigations of flavor formation by dairy microbiota[J]. *Journal of Dairy Science*, 2018, 102: 909–922.
- [62] Liu M J, Bayjanov J R, Renckens B, et al. The proteolytic system of lactic acid bacteria revisited: A genomic comparison[J]. *BMC Genomics*, 2010, 11(1): 1–15.
- [63] Mcsweeney P L H. Biochemistry of cheese ripening[J]. *International Journal of Dairy Technology*, 2004, 57(2-3): 127–144.
- [64] 米瑞芳, 陈曦, 熊苏玥, 等. 传统自然发酵酸肉中细菌群落多样性与风味品质分析[J]. *食品科学*, 2019, 40(2): 85–92.
- [65] Talon R, Leroy S. Fermented meat products and the role of starter cultures[J]. *Encyclopedia of Food Microbiology*, 2014: 870–874.
- [66] Olesen P T, Meyer A S, Stahnke L H. Generation of flavour compounds in fermented sausages-the influence of curing ingredients, *Staphylococcus* starter culture and ripening time[J]. *Meat Science*, 2004, 66(3): 675–687.
- [67] Leroy F, Verluyten J, Vuyst L D. Functional meat starter cultures for improved sausage fermentation[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2006, 106: 270–285.