

不同国家和地区传统发酵食品及其发酵微生物研究进展

刘飞翔^{1,2}, 董其惠^{1,3}, 吴蓉^{1,3}, 邱益彬¹, 黄燕燕¹, 苏二正^{1,3,4,*}

(1.南京林业大学轻工与食品学院, 江苏 南京 210037; 2.亳州学院生物与食品工程系, 安徽 亳州 236800;

3.南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 江苏 南京 210037;

4.南京林业大学林业资源高效加工利用协同创新中心, 江苏 南京 210037)

摘要: 自古以来, 传统发酵食品就是人们日常饮食的一部分, 且具有很强的地域性。食品微生物是传统发酵食品的重要组成部分, 对发酵食品的品质和安全性起决定性的作用。阐明发酵食品中发酵微生物的组成、类群、演替规律、作用机理和功能, 可为现代工业化生产产品品质高、稳定性强的发酵食品提供理论参考。为此, 本文综述了不同国家和地区的传统发酵食品的种类、发酵微生物的类群、监管制度、作用机理及其相互作用类型与发酵剂开发的关系, 并概述了现代宏组学技术在发酵食品中的应用。

关键词: 传统发酵食品; 食品微生物; 作用机理; 相互作用; 发酵剂; 宏组学

Recent Advances in Traditional Fermented Foods and Starter Cultures for Their Production in Different Countries and Regions

LIU Feixiang^{1,2}, DONG Qihui^{1,3}, WU Rong^{1,3}, QIU Yibin¹, HUANG Yanyan¹, SU Erzheng^{1,3,4,*}

(1. College of Light Industry and Food Engineering, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China;

2. Department of Biological and Food Engineering, Bozhou University, Bozhou 236800, China;

3. Co-innovation Center for the Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China;

4. Co-innovation Center for Efficient Processing and Utilization of Forest Products, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: Since ancient times, traditional fermented foods are a part of people's daily diet, and have strong regional characteristics. Food microorganisms are an important part of traditional fermented foods, and play a decisive role in the quality and safety of fermented foods. Exploring the composition, groups, succession pattern, mechanisms of action and functions of fermentation microorganisms in fermented foods can lay a theoretical foundation for modern industrial production of high-quality and stable fermented foods. In this article, the types of traditional fermented foods in different countries and regions, the groups of microorganisms in traditional fermented foods, the regulatory systems, the mechanisms of action and the relationship between the types of interactions and the development of starter cultures are reviewed. The application of meta-omics in fermented foods is also summarized.

Keywords: traditional fermented foods; food microorganisms; mechanism; interactions; starter cultures; meta-omics

DOI:10.7506/spkx1002-6630-20191121-254

中图分类号: Q939.97

文献标志码: A

文章编号: 1002-6630 (2020) 21-0338-13

引文格式:

刘飞翔, 董其惠, 吴蓉, 等. 不同国家和地区传统发酵食品及其发酵微生物研究进展[J]. 食品科学, 2020, 41(21): 338-350. DOI:10.7506/spkx1002-6630-20191121-254. <http://www.spkx.net.cn>

LIU Feixiang, DONG Qihui, WU Rong, et al. Recent advances in traditional fermented foods and starter cultures for their production in different countries and regions[J]. Food Science, 2020, 41(21): 338-350. (in Chinese with English abstract)

DOI:10.7506/spkx1002-6630-20191121-254. <http://www.spkx.net.cn>

收稿日期: 2019-11-21

基金项目: 江苏省“六大人才高峰”高层次人才项目(2015-JY-016); 中国博士后科学基金项目(2016M600417; 2017T100373);

江苏省第五期“333工程”培养资金资助项目(BRA2017458); 安徽高校自然科学基金项目(KJ2019A1305)

第一作者简介: 刘飞翔(1988—)(ORCID: 0000-0001-9023-5687), 男, 博士研究生, 研究方向为食品生物技术。

E-mail: liufeixiang@njfu.edu.cn

*通信作者简介: 苏二正(1976—)(ORCID: 0000-0002-3868-567X), 男, 教授, 博士, 研究方向为食品生物技术。

E-mail: ezhsu@njfu.edu.cn

自人类文明诞生以来, 发酵技术就成为人们加工和保藏食品的重要工艺方法之一^[1-2]。在新石器时代, 人类就采用了发酵方式保存易腐败的食物^[3-4]。在随后的几千年里, 各个地区不断出现发酵饮料、发酵乳制品、发酵面团、发酵香肠等传统的发酵食品。这些发酵食品对于科技不发达的古代人们而言, 起到了保藏食品、丰富食品种类和有益身体健康的作用。即使是现代, 对于一些经济不发达的发展中国家, 特别是对非洲地区的人们, 发酵食品对于其日常饮食健康的作用依然十分明显^[5]。

由于世界上各个地区的饮食习惯以及工业化水平的发达程度不同, 导致各个国家和地区发酵食品的种类、工艺方法和监管措施有所不同。欧洲等发达地区的发酵食品商品化程度高, 而非洲、亚洲和拉丁美洲等的发展中国家以传统家庭式发酵食品为主, 但随着经济的发展, 有些传统发酵食品正在逐渐消失^[6]。以特定菌种为发酵剂的商品化发酵食品可以使产品质量更加稳定和安全, 但往往不具备传统家庭手工发酵食品所具有的风味。因此, 近些年“天然”的家庭手工发酵食品更加受到人们的喜爱, 但为了满足不断扩大的市场又必须进行工业化生产^[2]。

自微生物学家列文虎克发现并描述微生物起, 人类开始逐步认识到微生物对于生产和生活的重要性。对于自然发酵的传统发酵食品而言, 通常同时含有细菌、酵母和霉菌中的许多菌株。在发酵过程中, 由于食品基质、工艺操作和微生物与微生物间相互作用等因素, 使得某些微生物类群可以暂时占据主导地位。微生物的演替过程中, 不同的微生物类群相继发挥其功能, 最终形成质量独特的发酵食品。研究者们采用分离培养的方法, 以揭示发酵食品中的微生物类群和演替规律。近年来, 随着分子测序技术的发展, 特别是高通量测序的应用, 人们得以逐渐认识各种发酵食品中微生物群体的多样性分布、菌种间的相互作用、产品品质以及食品安全问题。

为此, 本文从各个地区发酵食品的种类、主要食品微生物类群与监管制度、微生物群体对发酵食品的作用、食品微生物间的相互作用和宏组学方面在食品微生物中的应用进行综述。

1 发酵食品、食品微生物及其监管制度

1.1 发酵食品的定义与分类

发酵食品是指通过微生物或酶的作用, 使原料基质发生有益的化学变化, 从而得到质地、口感和营养俱佳的食物^[3,7-8]。世界各地的发酵食品根据原料的不同大致可分为9类: 动物奶类、谷物类、肉类、豆类、蔬菜类、植物根茎类、鱼类、酒精饮料类及其他^[8-10](表1)。由于

世界各地农作物的主产区不同, 使得传统发酵食品有着很强的地域民族特色。

表1 世界各地发酵食品的主要分类
Table 1 Categories of fermented foods from around the world

类别	主要发酵食品	主要分布地区	参考文献
动物奶类	酸奶、奶酪、开菲尔	欧洲、北美、中东	[8]
谷物类	面包、面酱、Ogi、Tape、Ketan	世界各地	[8,10]
肉类	发酵香肠	欧洲、北美	[11]
豆类	酱油、纳豆、豆豉、腐乳、Miso	亚洲	[12]
蔬菜类	泡菜	世界各地	[13]
植物根茎类	Gari、Fufu、Cingwada、Tapé、Tapai Ubi	非洲、东南亚	[14]
鱼类	鱼露	东亚、东南亚、欧洲	[9]
酒精饮料类	白酒、啤酒、米酒、红酒	世界各地	[9-10]
其他	皮蛋、醋、发酵茶	亚洲	[15-17]

1.2 食品微生物的定义和范畴

2012年, 欧洲食品和饲料协会对食品用微生物给出了明确的定义, 即可用于食品生产的活的细菌、酵母和霉菌^[18]。

几乎在所有的传统发酵食品中都会有细菌的参与, 其中最主要的类群是乳酸菌。乳酸菌包含了大约40个属的380种细菌, 主要的属有*Bifidobacterium*、*Enterococcus*、*Lactobacillus*、*Leuconostoc*、*Lactococcus*、*Pediococcus*、*Streptococcus*、*Tetragenococcus*、*Vagococcus*和*Weissella*^[19]。乳酸菌最主要的代谢功能是将食品基质中的糖类转化为乳酸, 降低环境的pH值, 从而达到防腐保藏食品的目的。此外, 乳酸菌还可代谢产生其他类型的有助于改善食品风味、增强食品营养和安全性的化合物, 其机理将在下文中具体介绍。除了乳酸菌, 一些发酵食品中还含有许多其他类型的细菌, 如亚洲地区的发酵豆制品中含有芽孢杆菌属(*Bacillus*), 其最主要的功能是产生蛋白酶, 将豆制品中的蛋白质水解成更易消化吸收的功能性小分子多肽和氨基酸^[12]; 在果醋和泡菜的发酵过程中含有醋酸菌属(*Acetobacter*), 可将其他微生物代谢产生的乙醇转化成乙酸。

据报道, 大约有21个属的酵母分别存在于不同的发酵酒精饮料和食品中, 主要属有*Brettanomyces*、*Candida*、*Cryptococcus*、*Debaryomyces*、*Galactomyces*、*Geotrichum*、*Hansenula*、*Hanseniaspora*、*Hyphopichia*、*Kluyveromyces*、*Metschnikowia*、*Pichia*、*Rhodotorula*、*Saccharomyces*、*Saccharomycodes*、*Saccharomycopsis*、*Schizosaccharomyces*、*Torulopsis*、*Trichosporon*、*Yarrowia*和*Zygosaccharomyces*^[20]。其中, 酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)在面包、酒精性饮料等发酵食品中的应用最为广泛, 在发酵过程中主要把小分子糖类转化成乙醇和二氧化碳, 也可代谢产生少量的其他风味性物质。

在亚洲地区许多发酵食品的制曲过程以及西方国家的奶酪和香肠的成熟过程中,霉菌也是主要的微生物之一。主要的类群包括*Amylomyces*、*Aspergillus*、*Monascus*、*Mucor*、*Neurospora*、*Penicillium*、*Rhizopus*和*Ustilago*^[20]。这些霉菌在发酵食品中的主要作用是产生各种水解酶类,把食品基质中的大分子物质转化为易吸收的小分子物质,同时这些小分子物质也有助于细菌和酵母的生长代谢。

1.3 食品微生物的监管制度

在过去的几十年中,食品微生物的应用直接或间接地被不同地区的监管制度约束着。然而,不同地区的监管体系中所规定的可用于食品的微生物清单却不尽相同,为了防止误用或乱用微生物的安全使用清单,需对各监管体系建立微生物清单的方法原理有所了解^[21]。

美国联邦食品与药品法规定,任何加入食品中的物质都称为食品添加剂,这些物质在产品上市之前必须经过食品药品监督管理局(Food and Drug Administration, FDA)的审核和通过^[22]。FDA采用“公认安全物质”(generally recognized as safe, GRAS)标准对添加到食品中的添加剂进行监管。个人或公司可以向FDA提交某物质属于GRAS的申请, FDA审核通过后,某物质便可作为添加剂添加到食品中。FDA每月会对GRAS清单进行更新,截至到2019年7月, FDA官网公布的GRAS清单共847条,其中与微生物相关的有253条,共涉及81种微生物。此外FDA也规定,对于1958年之前一直安全使用的添加剂,默认属于GRAS。食品微生物是发酵食品中的一部分,1958年之前的传统发酵食品有着悠久的食用历史,所以这些传统发酵食品中的微生物自然也属于GRAS的范畴^[18]。

欧洲食品安全局(European Food Safety Authority, EFSA)从2007年开始通过安全资格认证(qualified presumption of safety, QPS)体系,对食品微生物的安全性进行监管。与FDA类似,企业在使用不在QPS清单的微生物用于新食品生产时,必须提交申请,并对该微生物进行安全评估。根据2019年最新更新的QPS清单, QPS体系将微生物分为5类:革兰氏阳性不产孢子(59种);革兰氏阳性产孢子(15种);革兰氏阴性菌(3种);酵母(16种);病毒(2个科)^[23]。2014年之前, QPS清单每年更新一次,此后每6个月出一份声明,每3年出版一份意见。此外,欧盟也对具有食用历史的食物做出了规定,1997年之前的食品不属于新型食品^[24]。因此,属于传统发酵食品一部分的微生物同样不受新型食品的监管。

2002年,国际乳品协会(International Dairy Federation, IDF)与欧洲食品与饲料菌种协会(European

Food and Feed Cultures Association, EFFCA)出版了一份关于发酵乳制品的微生物清单,为乳制品行业提供参考。并在2012年, IDF/EFFCA将该清单范畴扩展到了以肉、鱼、豆类、蔬菜和谷物等为原料的传统发酵食品领域^[18]。IDF/EFFCA的微生物清单尽可能详尽地列出了传统发酵食品涉及的微生物种类,并保持不断更新。根据2018年更新的清单,共列出了321种或亚种微生物,其中原核类226种,真菌类95种^[25]。

对比以上3类食品微生物监管体系及其清单发现, FDA的GRAS清单和EFSA的QPS清单的更新是建立在有企业或个人提交申请的基础上的,是一种被动的更新。而IDF/EFFSA清单是一种主动的更新,微生物的种类比以上两种清单要多很多。所以不在GRAS和QPS清单中的微生物并不一定是不安全的,可能是还没有提交。值得注意的是IDF/EFFSA列出的微生物清单是指传统发酵食品中的微生物,而FDA和EFSA等许多地区对于传统发酵食品种的微生物并没有单独一一列出,而是强调食品的安全使用历史。此外,清单中的微生物往往都规定了其使用范围,及用在何种发酵食品中,如果改变其原有用途,则需要重新向相关监管体系重新提交申请^[18]。

目前,我国在可用于食品的微生物(36种)、婴幼儿食品和保健食品益生菌(11种)、保健食品真菌(11种)中分别规定了相关微生物的清单,并强调“传统上用于食品生产加工的菌种允许继续使用”。但按照《新食品原料安全性审查管理办法》,用于开发新食品的传统食品中的微生物,则需要向国家相关部门重新提交申报和审批^[26]。由于微生物在不同的食品基质和微生物区系中,其新陈代谢的途径已有所不同,因此将传统发酵食品中的微生物在新食品中进行应用,需要重新考虑其安全性。

2 不同国家和地区传统发酵食品的种类和微生物类群

由于世界各地主要粮食作物、微生物环境和饮食习惯的不同,所以传统地域性发酵食品的种类也随之各异。随着大航海时代的开始到当今的全球化大发展,不同的发酵食品被不同文化的地区或国家逐渐接受。Soni^[9]从全球视角综述了发酵食品的主要类别,以一个整体的观点识别各种发酵产品。本节从欧美、非洲、拉丁美洲和亚洲4个地区,分别阐述当地土著人民的主要的传统发酵食品及其微生物类群,以揭示其主要特色和功能。

2.1 欧美地区

如表2所示,欧美国家的主要发酵食品主要包括面包、酸奶、奶酪、开菲尔、发酵香肠和葡萄酒等。埃及金字塔上的壁画表明,在公元前3000年左右人类

已经开始学会制作面包^[27]。烘焙面包是西方国家的主食之一,制作的主要原料为小麦粉、水、盐和酵母菌,面团经发酵后在高温烘焙形成面包;在和面过程中,也可加入乳酸菌剂、鸡蛋、奶粉和乳化剂等可选的辅助材料,以产生不同风味类型的面包^[27]。在小麦和黑麦面包的制作时,古时人民往往将上批次发酵好的酸面团留下小部分,作为下一批次和面时的发酵剂^[28]。酸面团中的酵母可产生醇、醛和酯等挥发性风味化合物,从而赋予面包独特的香甜味,乳酸菌产生的乳酸是酸性面包的酸味来源^[29]。同时,酵母和乳酸菌产生的二氧化碳气体使面包形成蓬松的质地。除了形成风味化合物和特有的质地外,发酵面包中水分的保持和抗真菌化合物的形成,可以延长面包的保质期。此外,酸面团发酵过程中发生的生化反应可以提高面包的营养价值^[27,30]。直到19世纪,商业化面包发酵剂开始应用于工厂中面包的生产,但是酸面团面包的独特风味和更加有益健康的优点,使其更受人们欢迎^[31]。

奶是哺乳动物产生的一种富含蛋白、脂肪、糖类、维生素、矿物质等营养的分泌物,以保证初生后代的生长发育。考古证据表明在公元前9 000年,人类已在岩石上刻画了挤奶的场景,表明人类很早就从驯化后的哺乳动物汲取奶类,以增强自身的营养,但是这些高营养的自然奶同时也利于一些腐败菌的生长,导致其不宜贮存^[32]。在一些主产奶地区,人们把各种动物奶通过发酵作用制作成酸奶、奶酪和开菲尔等奶制品。发酵奶制品中最常见的微生物为乳酸菌,例如酸奶是在嗜热链球菌和保加利亚乳杆菌共同参与下形成的。除了乳酸菌等细菌以外,奶酪和开菲尔中还含有真菌^[33-34]。发酵后的奶类,由于富含乳酸、细菌素等抗菌性物质,能有效延长防止腐败菌或病原菌的生长^[35-36]。同时,酸奶中富含许多对人体健康有益的益生菌,如双歧杆菌和嗜酸乳杆菌等^[37]。

在欧洲地区发酵香肠也有着悠久的食用历史,一般采用猪肉或其他动物的鲜瘦肉和鲜脂肪为主要原料,其发酵和后熟的过程中,会有乳酸菌、酵母和霉菌的参与,经过微生物的新陈代谢和相互作用,便可形成风味独特的发酵香肠^[11]。与其他发酵食品一样,发酵后的香肠相对于其原料本身有着更长的保质期和更丰富的风味物质。

一些富含糖类的水果可经发酵作用变成水果酒,最常见的水果酒为葡萄酒。根据葡萄的种类、发酵的方式可将葡萄酒分为若干类型,但所应用的微生物均包括酵母菌和乳酸菌。酵母菌所主导的乙醇发酵是酿酒过程中的最主要的发酵过程,期间一些酵母菌可形成不同的特征型风味物质。此外,在葡萄酒发酵的后期,乳酸菌可将苹果酸转化形成乳酸,从而使酒体的酸味更加柔和^[38]。

表2 欧美地区主要发酵食品的主要微生物类群

Table 2 Main microbial groups in various categories of fermented foods in Europe and America

类别	主要微生物类群	参考文献
烘焙面包	酵母、乳酸菌	[27]
酸奶	乳酸菌	[37]
奶酪	乳酸菌、酵母、霉菌	[33]
开菲尔	乳酸菌、酵母	[34]
香肠	乳酸菌、酵母、霉菌	[11]
葡萄酒	酵母、乳酸菌	[38]

2.2 非洲地区

由于非洲独特的自然环境,使得该地区的农作物以薯类为主,其次是谷物。谷物以玉米、高粱等粗粮为主,而营养价值更高的大米和小麦很少种植。因此,非洲地区主要的发酵食品分为两大类:发酵木薯类和发酵谷物类,但发酵奶制品和发酵蔬菜等发酵食品也少量存在。发酵谷物类,是以高粱粉、玉米粉和小米为原料,与水或成面团后,经乳酸菌和酵母自然发酵,再经水蒸或烘烤制作而成,其制作过程类似西方的面包和我国的馒头。在非洲不同的地区根据原料和具体工艺的不同,又可分为Hussuwa、Kenkey、Kisra和Injera等不同的发酵谷物食品^[14]。另一种重要的发酵食品为发酵木薯,根据不同的地区发酵工艺的不同也可分为很多的类型,其中Gari是非洲分布最广的发酵木薯食品^[39],其发酵过程涉及的微生物类群比较广泛,包括乳酸菌、芽孢杆菌、酵母和霉菌。经微生物发酵后,木薯的营养价值不仅可得到提升,还可去除其中的有毒物质^[2,39]。

2.3 拉丁美洲地区

同非洲地区类似,拉丁美洲地区的土著居民也主要使用谷物类和根茎类作为发酵食品的原料,但谷物类主要包括玉米、大米、花生和棉籽等,根茎类除了木薯以外还包括红薯和马铃薯^[40]。同样的,由于不同的地理环境和文化信仰差异,该地区的传统发酵食品也因地而异,大致分为非酒精性发酵饮料(Cauim、Yakupa、Pozol、Tejuino、Calugi)、酒精性饮料(Tarubá、Caxiri、Chicha、Champú、Pulque、Cachaça)及其他发酵食品(Masa agría、Tocosh、Cacao)^[40-41]。这些传统发酵食品基本采用自然发酵的方式进行,所涉及到的微生物基本包括酵母、乳酸菌、醋酸菌以及部分好氧的肠杆菌^[41]。

非酒精性饮料多采用玉米和薯类作为原料,发酵后具有清爽提神的作用,是拉丁美洲地区土著人民日常饮食的一部分。以木薯为原料的Cauim为例,其制作流程为:首先将木薯进行浸泡、削皮、切片、日晒、粉碎、调浆和蒸煮处理,再加入经口腔咀嚼后的木薯,最后发酵24~48 h后,可直接饮用^[42]。咀嚼后的木薯中含有人的唾液淀粉酶,可将淀粉成分水解为小分子的发酵糖类。采用咀嚼将淀粉酶添加原料中的方式,同样出现在酒精性饮料的产品中。以Chicha为例,南美地区

土著部落中的妇女和孩子坐在一起，将咀嚼后的玉米吐到装有温水的容器中，经发酵后便得到一种黄色的浑浊酒，乙醇体积分数可达到6%左右^[41]。由于不卫生和潜在的危险，使得这种方法在许多国家被禁止。现在Chicha的生产采用经浸泡发芽后含有淀粉酶的玉米进行发酵，从而解决淀粉糖化的问题，但此方式发酵后的酒产品却缺少了原始发酵方式独有的酸味^[43]。酒精性饮料方面，拉丁美洲还有两种蒸馏酒，即以甘蔗汁为原料的Cachaça和以龙舌兰属植物为原料的龙舌兰酒。除饮料外的其他发酵食品，主要包括发酵玉米面团（Masa agria）、发酵土豆（Tocosh）和发酵可可（Cacao）。

2.4 亚洲地区

亚洲地区的传统发酵食品主要有发酵豆制品、酒类、泡菜、馒头、醋、发酵茶等。本节主要介绍特色鲜明的发酵豆制品、酒类和发酵蔬菜。

发酵豆制品大多起源于我国，如豆酱、酱油、豆豉、腐乳等在我国已有约2 000年的食用历史，后传播到周边国家，逐渐形成了自己独特的产品，如日本的纳豆和印度尼西亚的丹贝^[44-45]。大部分发酵豆制品的工艺过程比较类似，以豆酱为例主要过程包括：浸泡、蒸煮、沥干、制曲、加入盐水和发酵^[46]。传统的自然制曲过程中，各种霉菌会在基质表面生长，并分泌许多水解酶类将大分子有机化合物水解为小分子类，结合后续细菌和酵母的发酵，便得到味道鲜美、酱香浓郁的豆酱。这种发酵后的黄褐色半固态酱醅，经过滤得到的酱汁，可作为日常的调料品，即酱油^[45]。值得一提的是，纳豆的生产没有制曲的过程，沥干的大豆被包埋在经水煮后的稻草中，水煮后的稻草含有耐高温的芽孢杆菌属细菌，接种到纳豆后，经约40℃发酵20 h左右即可得到表面富含黏性物质的豆制品。这些发酵豆制品因含有活性肽、纳豆激酶等生物活性物质，因此也被认为是营养价值比较高的功能性食品^[44-46]。

亚洲地区的传统酒类主要是以谷物原料酿造的黄酒、烧酒和白酒。黄酒起源于我国，在我国已有约5 000年的历史，在我国、韩国、日本和东南亚地区都有着传统的饮用习惯，是著名的三大发酵酒之一^[47]。黄酒的生产以糯米、稻米和小麦等为主要原料，经蒸煮、糖化、发酵、储存和煎酒等工艺单元酿造而成。黄酒的操作过程的特点是需加入麸曲作为糖化剂，水解产生的单糖可被酵母及时利用，从而实现边糖化边发酵的模式，可避免高糖浓度对酵母的影响，发酵终乙醇体积分数最高可达20%^[48]。黄酒的制曲和发酵的过程所涉及的微生物主要包括曲霉、根霉、毛霉、酵母、醋酸菌和乳酸菌等微生物^[49]。自蒸馏技术出现后，将发酵后的黄酒蒸馏，便得到晶莹透明的蒸馏烧酒，一般乙醇体积分数在20%左右，目前该酒在日韩较流行。我国的白酒也属于

蒸馏酒，但采用固态发酵法酿制，酿造工序和涉及的微生物也比日韩的烧酒复杂的多。白酒除了水和乙醇这两种主要成分外，还含有约1%的风味物质成分，其中已经发现的风味化合物多达一千多种，按照这些风味化合物的组成比例，可将白酒分为12种香型^[50]。白酒酿造属于开放式的自然发酵过程，酿造厂所周围的特定环境和微生物区系，是形成不同风味的白酒典型特征的主要原因之一。所涉及的微生物种类主要来自曲、酒醅和窖泥中，具体的物种也比较繁多，也正是这种复杂的微生物种类，才能形成白酒的众多风味化合物，造就白酒不同的风格^[51]。

蔬菜属于季节性种植产品，古时人们采用发酵的方式可以很好地达到贮存的目的，并且在风味口感上得到提升。所用原料也比较广泛，主要包括白菜、甘蓝、萝卜、黄瓜等，加工制作过程中也可根据个人喜好，加入辣椒、花椒、生姜和酒等辅料^[52]。发酵蔬菜主要包括酱菜、腌菜和泡菜^[53]，其特点均包含加盐腌制和乳酸菌发酵两个过程^[52]。高盐分有利于植物上的一部分乳酸菌生长，产生的乳酸使pH值降低，进一步促进了更多乳酸菌的生长。此外，异型乳酸菌发酵过程中，除产生乳酸外，产生的乙醇、乙酸等微量成分，有利于风味物质的进一步形成。

3 微生物发酵对食品的作用

如图1所示，食品微生物对食品的作用可概括为5个方面：延长食品的保质期、改善营养价值、去除抗营养因子、改善肠道菌群和提升食品感官品质^[2,10,18,21]。

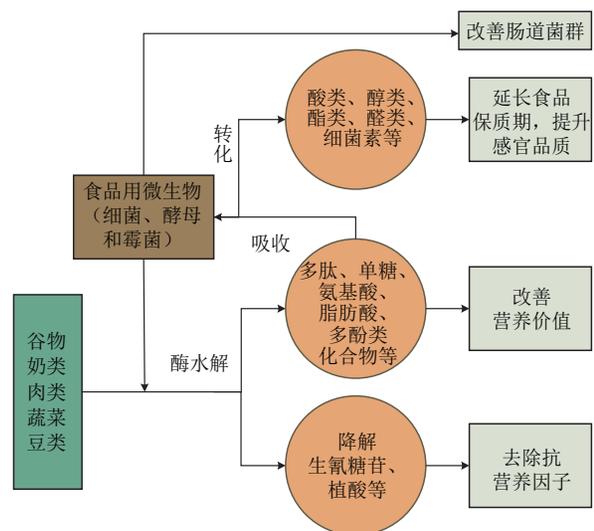


图1 微生物发酵对食品的作用^[2,10,18,21]

Fig. 1 Effect of microbial fermentation on foods^[2,10,18,21]

3.1 延长食品保质期

发酵食品最初的目的就是为了保藏食品，延长食品

的货架期^[2,54-55]。发酵保存食品的原理在于,碳水化合物及其衍生物会被氧化为有机酸类、醇类和二氧化碳等发酵的初级或次级代谢产物,这些物质可以抑制腐败微生物的生长;并且这些物质的氧化只是部分氧化,所以食品还保留足够的营养^[2,54]。

许多发酵食品都含有乳酸菌,关于微生物延长发酵食品保质期的功能研究也多集中在乳酸菌类群上,研究表明乳酸菌类群中的一些菌种对于食品腐败和致病菌有着较好的抑制作用^[56-60]。乳酸菌在发酵食品中首先产生抑菌效应,是乳酸菌通过产生的酸类物质,降低基质的pH值实现的^[61]。其主要机理为:乙酸、乳酸、丙酸等有机酸可干扰细菌细胞质膜的膜电位维持,抑制膜的主动运输作用^[61]。它们对革兰氏阳性菌、革兰氏阴性菌以及酵母和霉菌均有抑制作用^[2,62]。例如美国食品药品监督管理局批准的一种由费氏丙酸杆菌*Shermanii*亚种(*Propionibacterium freudenreichii* subsp. *Shermanii*)生产的富含丙酸的发酵液,可用于生产干酪^[36]。乳酸菌除了产生上述的有机酸、醇类和二氧化碳,还可产生过氧化氢、双乙酰等小分子抗菌物质^[60]。乳酸菌可在有氧条件下,由黄嘌呤氧化酶或烟酰胺腺嘌呤二核苷酸过氧化物酶作用产生过氧化氢,其对膜脂和细胞蛋白有较强的氧化作用,从而达到抗菌的作用^[63]。此外,乳酸菌通过柠檬酸代谢产生的双乙酰,除了是许多发酵食品中的重要风味物质之一,也是重要的抗菌物质之一,革兰氏阴性菌、酵母和霉菌对其较敏感^[2,64]。

除以上小分子的抗菌物质外,乳酸菌还可以产生一些被认为是“天然防腐剂”的多肽物质,称为细菌素^[35,65]。细菌素可以杀灭或抑制食品中的腐败菌和病原菌,从而使其产生菌株或同种下的相近菌株获得生长优势^[2]。细菌素的作用目标往往是细胞膜,由于革兰氏阴性菌细胞壁外还有脂多糖的保护,因此细菌素只对革兰氏阳性菌有活性^[66]。对于革兰氏阴性菌可采用食品级的螯合剂,如乙二胺四乙酸和柠檬酸盐来去除其脂多糖的镁离子,从而增加细菌素对革兰氏阴性菌的抑制作用效率^[67]。因此产生细菌素的菌株可作为发酵食品发酵剂的一部分或辅助物,以提高食品安全性和质量。

细菌素相对于传统抗生素的一个优点是消化酶可以破坏它们,对人体健康没有任何毒性影响,且没有改变食物的感官特征,可作为化学防腐剂的替代品,所以将细菌素或产生细菌素的乳酸菌应用于生物防腐领域,具有广阔的前景^[68-69]。目前乳酸链球菌素A/Z和片球菌素PA-1已经被商业化生产,并被许多国家批准使用^[70]。乳酸链球菌素和片球菌素由于具有抗菌谱广、低浓度抗菌能力强和稳定性高等优势,所以也是被研究的热点^[69,71]。近些年有许多研究不断发现新的细菌素种类,但产品的安全性和经济性是细菌素商业化的主要挑战。

3.2 改善食品的营养价值

发酵过程中微生物可产生各种水解酶,将大分子的糖类、蛋白质和脂类等物质降解成更加容易吸收的功能性小分子活性物质,从而增加食品的生物利用率,并产生功能性营养成分^[72]。

被降解的小分子物质可为后续微生物发酵提供必备的物质基础,保障了发酵过程的顺利进行。在我国和亚洲其他地区,在制作白酒、酱油的过程中,往往先通过制曲的方式,从环境中富集大量微生物,使其诱导产生碳水化合物水解酶类、蛋白酶类和脂肪酶类。这些酶类将谷物原料中的大分子物质降解成小分子物质,从而可被后续发酵过程中的酿酒酵母、乳酸菌等不可利用大分子的微生物吸收利用^[2]。其次,在大分子水解的过程中可产生许多功能性小分子。例如,在亚洲的许多发酵豆制品中,原料中富含的蛋白质可被芽孢杆菌(*Bacillus* sp.)产生的蛋白酶水解成生物活性肽^[12]。发酵食品中的生物活性肽对人体免疫调节^[73]、抗血栓^[74]和抗高血压^[75]均有一定的功效。此外,食品发酵过程中产生的酶类本身也具有一定营养功效。如在我国,由面粉、青蒿、苍耳草、辣蓼、赤小豆、苦杏仁和麦麸等经天然发酵制成的六神曲,可被用于治疗消化不良,其原理也在于曲中含有各种消化酶类^[76]。又如,日本纳豆中的枯草芽孢杆菌纳豆亚种(*Bacillus subtilis* subsp. *Natto*)可产生纳豆激酶,显示具有纤溶活性,其可水解血管中纤维凝块,从而有效治疗和预防血栓^[77]。

除了大分子的糖类、蛋白质和脂肪,用于发酵食品的植物基原料中还含有大量的多酚类化合物,经过发酵处理后,营养价值也可显著提高^[78]。在谷物、水果和蔬菜等植物中多酚类化合物的类群比较广泛,比如,酚类化合物、类胡萝卜素、花青素和生育酚等^[79]。并且这些多酚类化合物,通常以酯键、醚键或糖苷键与细胞壁组分结合,从而以不溶形式存在。但在发酵过程中,微生物会产生不同的胞外酶,经水解作用从基质中提取或释放多酚类物质,同时通过微生物的二次代谢产生新的多酚类化合物^[80]。例如在亚洲地区的许多发酵豆制品中,各种大豆异黄酮葡萄糖苷被水解成相应的大豆异黄酮糖苷配基,相应的发酵食品有我国的豆豉^[81]、日本的纳豆^[82]等。

3.3 去除食品中抗营养成分

一些用于食品发酵的原料含有一些有毒的物质或者抗营养因子,经发酵处理后,其可被显著去除^[83]。最典型的例子是非洲的*Gari*和*Fufu*这两种以木薯为原料的发酵食品。木薯是非洲地区的主要经济作物之一,但由于含有生氰糖苷这一高毒性的物质,其不可以直接食用^[2]。木薯经明串珠菌、乳酸菌和链球菌发酵后,生氰糖苷被转化为低沸点的氢氰酸,在烘焙过程中从脱水浆中脱出,从而变成了可安全食用的发酵食品^[84-85]。

植酸属于植物基食品中一种广泛的抗营养因子，能很强地结合铁、锌等矿物质，使它们无法在体内吸收^[86]。玉米、高粱和小米等不同谷物中的植酸，可通过乳酸发酵激活植酸酶，有效地减少植酸的含量，从而提高矿物质的利用率^[87]。

3.4 改善肠道菌群

益生菌是指当被宿主以适当剂量摄入时，能够有益宿主健康，且具有生命活性的微生物类群^[88]。食品中的益生菌，除了有上述提高食品的保质期、营养价值和安全性作用外，其对宿主肠道健康也有着很大的积极作用。益生菌必须具有抵抗胃液和胆汁的能力，并能够在消化道中增殖和定植^[89]。益生菌对宿主最显著的益处在于可以抵抗肠道病原菌，其机理总结有4点：竞争营养和空间、产生抗菌物质、改变肠道的环境和提高宿主的免疫力^[89]。

如表3所示，常见的益生菌主要包括乳杆菌属（*Lactobacillus*）、肠球菌属（*Enterococcus*）和双歧杆菌属（*Bifidobacterium*）^[89]。近年来，酵母菌和其他微生物也被开发成为潜在的益生菌^[90]。发酵乳制品是益生菌中乳酸菌最重要的传统来源^[72]。此外，在泡菜、香肠、红酒等发酵食品中也可分离出许多的益生菌^[91-92]。因此，食用富含益生菌的发酵食品，对身体健康有良多益处。

表3 可用作益生菌的微生物^[89]
Table 3 Microorganisms used as probiotics^[89]

乳杆菌属	双歧杆菌属	其他乳酸菌	其他益生菌
<i>L. acidophilus</i>	<i>B. adolescentis</i>	<i>Enterococcus faecium</i>	<i>Escherichia coli</i> strain Nissle
<i>L. casei</i>	<i>B. animalis</i>	<i>Lactococcus lactis</i>	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>
<i>L. crispatus</i>	<i>B. bifidum</i>	<i>Leuconostoc mesenteroides</i>	<i>Saccharomyces boulardii</i>
<i>L. curvatus</i>	<i>B. breve</i>	<i>Pediococcus acidilactici</i>	
<i>L. delbrueckii</i>	<i>B. infantis</i>	<i>Streptococcus thermophilis</i>	
<i>L. farciminis</i>	<i>B. lactis</i>	<i>Streptococcus diacetylactis</i>	
<i>L. fermentum</i>	<i>B. longum</i>	<i>Streptococcus intermedius</i>	
<i>L. gasseri</i>	<i>B. thermophilum</i>		
<i>L. johnsonii</i>			
<i>L. paracasei</i>			
<i>L. plantarum</i>			
<i>L. reuteri</i>			
<i>L. rhamnosus</i>			

3.5 提升食品的感官品质

微生物发酵可从食品的色、香、味和质地4个特征上提升食品的感官品质^[2,6,10,18,72]。食品中风味包括了口腔的味觉、鼻腔的嗅觉和三叉神经的感觉^[93]。发酵食品的风味物质可分为挥发性成分和非挥发性成分。发酵食品的香气成分是由挥发性风味物质组成，通过人的嗅觉被感知，令人愉悦的香气可以增加人的食欲，增强人的消化功能；非挥发性风味物质通过味觉和三叉神经的感觉被感知^[93-94]。

发酵食品风味物质的形成主要包括原料基质的水解反应、微生物代谢产物的合成反应或酶催化各分子进行的生化反应^[95]。如前所述，发酵过程中微生物会产生各种水解酶，将食品原料大分子物质水解成小分子物质。以富含蛋白质的原料制品为例，蛋白质经水解后可形成不同氨基酸组成的多肽，这些多肽不仅具有生物活性功能还具有鲜味^[96]。此外，还可水解产生游离的氨基酸，其中谷氨酸和天冬氨酸呈现鲜味，丙氨酸和甘氨酸呈现甜味^[97-98]。经酶解形成或原料中自身含有的小分子物质可作为营养物质或风味物质的前体，被微生物吸收和利用后产生新的代谢产物，或经微生物产生的酶催化合成新的物质，这是许多发酵食品风味物质的重要来源。如原料水解后的还原性单糖、氨基酸和脂肪酸可被酵母、乳酸菌等微生物吸收转化为醇类、醛类、酸类、酯类、酮类、萜类和吡嗪等呈香呈味物质^[97,99-100]。

4 发酵食品中微生物间的相互作用与发酵剂的开发

4.1 食品微生物间的相互作用对发酵剂开发的意义

传统发酵食品往往采用自然接种的方式，微生物来源于周围环境和原料基质本身，但微生物种类的波动，或一些腐败致病菌的出现，会直接影响到发酵的成功与否，并会导致产品质量和安全的不稳定。为了能够更好地对发酵过程进行控制，人们采用特定菌种的发酵剂接种，或使用回滚方式进行接种，即使用上批次成功发酵后的含有有益菌种的培养物接种^[10,101]。但该方法的缺陷会造成产品失去多样化，缺失地域风格，所以家庭手工式发酵食品因具有独特的风味而更加受到人们的喜爱。为此，目前商业化的发酵剂面临的挑战之一就是使用发酵剂大规模生产质量稳定的发酵食品，但同时又不失去传统产品的独特风味^[2]。

目前使用的发酵剂主要是乳酸菌、酵母和一些霉菌，这些微生物经过数千万年的进化，通过基因的获得和缺失的方式，使自身能够在发酵食品的生物环境中获得相应的生态位^[102]。发酵食品中这些特征型微生物被分离出来，被用作发酵剂，从而保证食品的稳定性和食品自然发酵过程中所涉及的微生物大多是复杂多样的。多样的微生物通过相互作用使自身的功能特性发生改变，从而使整个发酵食品系统内的整个微生物体系的种类构成和功能发生改变，最终将影响到发酵食品的品质和安全性^[103]。详细了解这些交互作用是优化和控制发酵食品质量的先决条件^[104]。目前很多文献报道了发酵食品中微生物间的演替过程，但这些都属于描述性的研究，微生物间相互作用的机理仍然不够清晰，使得开发混合菌种的发酵剂遇到阻碍^[101]。因此，厘清发酵食品中微生物间相互作用的机理，可以帮助人们开发出新的混合

菌种的发酵剂,更好地调控发酵过程参数,从而生产出品质稳定、优良的发酵食品。

4.2 食品微生物间相互作用类型与机制

微生物间的相互作用主要可分为5种类型:偏害共生(-/0)、竞争(-/-)、互利共生(+/+)、寄生(+/-)和偏利共生(+/0)^[105-106]。偏害共生是指微生物产细菌素、有机酸和乙醇等发酵终产物对其他微生物造成伤害,而这些终产物对产生菌无不利影响。例如,乳酸乳球菌产生的乳酸链球菌素可抑制李斯特菌或其他乳酸菌的生长^[101]。但这些终产物并不能保证其产生者在整个发酵食品的生态环境中占据主导地位,因为仍然存在一些对这些抑菌物质不敏感的菌种,与其争夺营养物质和空间。这种相互争夺基质中的营养与生存空间的相互作用称为竞争。例如,在一些食品的发酵过程中,微生物相互争夺奶酪中的氮源、红酒中的硫胺素等,这种竞争关系在微生物的演替中起着决定性的作用^[107]。互利共生是指不同微生物间在共生的过程中均从对方受益的一种相互作用。典型的例子是在酸奶发酵过程中,保加利亚乳杆菌(*Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus*)为嗜热链球菌(*Streptococcus salivarius* subsp. *thermophilus*)提供多肽和氨基酸,嗜热链球菌以此产生甲酸、叶酸和二氧化碳,反过来再促进保加利亚乳杆菌的生长^[108-109]。偏利共生是指一种微生物因另一种微生物而受益,但另一种微生物不受影响的相互作用。如可以产蛋白质水解酶的乳酸乳球菌阳性菌株(prt+),可以向阴性菌株(prt-)提供氮源,但阳性菌株本身不受影响。食品微生物中的寄生现象主要是指噬菌体的感染。噬菌体的寄生,一方面可通过噬菌体的转导作用,增加微生物物种间基因重组的概率,丰富遗传的多样性^[110];另一方面,可在微生物的演替中消灭有关微生物^[111]。

上述各种相互作用的类型多是通过营养上的竞争、功能的互补或产生抑制物等作用机制来介导的。此外,运用细胞间群体感应(quorum sensing, QS)解释食品微生物间相互作用的机制,是该领域研究的热点内容之一。据报道,在发酵蔬菜、酸面团、乳制品、葡萄酒等多种不同发酵食品的生产过程中,存在大量微生物的QS,表明QS在这些发酵食品的发酵过程中起着重要的作用。如调节发酵食品中微生物的生物膜的形成、耐酸性胁迫、细菌素的产生、黏附、形态转换和定向生长等^[112]。QS涉及到信号分子的合成、分泌和检测。正在增殖的微生物细胞将合成的信号分子分泌到胞外,并且信号分子的浓度和细胞浓度成正比例关系,当这些信号分子达到一定阈值时,细胞会相应地同时调控自身相关基因的表达^[113-114]。

目前细菌中报道的信号分子主要包括3类:酰基高丝氨酸内酯(acylhomoserine lactones, AHL)、

自诱导多肽(autoinducer peptides, AIP)和自诱导物2(autoinducer-2, AI-2)^[115]。AHL主要是革兰氏阴性菌产生的一种群体信号分子,当AHL达到一定阈值浓度时,会和相应的转录激活蛋白LuxR结合,从而启动相关基因的转录表达,但由于LuxR对AHL具有很强的特异性,因此AHL介导的QS用于种内的信息交流。食品中许多的腐败菌多属于革兰氏阴性菌,如荧光假单胞菌是发酵牛奶中主要的腐败菌之一,其QS的信号分子为六烯基高丝氨酸内酯,研究者通过添加呋喃有效抑制了腐败菌的QS,从而延长了发酵牛奶的保质期^[116]。

AIP作为革兰氏阳性菌QS系统中的信号分子,是一种分子质量小且具有特异性的多肽类物质。前文所述的细菌素属于典型的AIP分子,对于发酵食品中微生物的演替和防腐起到重要作用。例如,在发酵蔬菜汁中,当植物乳杆菌的细胞浓度达到一定时,植物乳杆菌素介导的QS系统可有效抑制*Bacillus megaterium* F6的生长^[117]。

在许多的文献报道中,AI-2在革兰氏阳性菌和革兰氏阴性菌中都有存在,且其合成相关的*luxS*基因在不同菌种之间具有高度的保守性,因此可把AI-2作为不同菌种间的通用“语言”,在种间和种内的交流中起到重要作用^[112]。AI-2是发酵食品中微生物的交替中起到重要作用,已经在泡菜^[118]、奶酪^[119]、发酵肉制品^[120]、酸面团^[121]中发现了AI-2的存在,发酵过程中不同微生物可通过感知食品基质中AI-2的浓度获取周围环境信息,从而调控自身的生物行为。

此外,在真核微生物中也发现了QS的存在,但目前对真核微生物QS的机制了解甚少。在酵母已经发现的QS信号分子为法尼醇、酪醇、色醇和苯乙醇^[112]。如前所述酵母是许多发酵食品中的主要微生物之一,有报道显示,这些醇类分子对奶酪中的汉斯德巴氏酵母菌(*Debaryomyces Hansenii*)的黏附和滑动有着重要的影响^[122]。

虽然QS在食品发酵过程中的许多微生物作用中起着重要的作用,但目前食品发酵过程中对QS的了解还处于初级阶段,而且有限的分析检测工具使得用于实验的发酵食品生态模型是被简化后的。随着下一代测序、非培养等技术在微生物领域的进一步应用,在未来人们可加深对发酵食品中QS的了解,使食品工业能够积极利用QS在产品风味、质地和抑菌性等方面改善发酵食品^[112]。

5 宏组学技术在发酵食品中的应用

如前所述,微生物的群体种类和之间的相互作用,深刻影响着发酵食品的质量和安全性。在过去,微生物学者们采用传统的分离培养技术,揭示了发酵食品中典型的微生物群落分布和演替规律。但是这些种群层面的描述性研究不能完全阐释食品微生物对于发酵食品品质影响的具体机理。并且对于复杂的微生物种群,有些

发酵食品中存在着许多实验室还不可培养的微生物。此外,对于低丰度的微生物也可能不会被分离到,但这些低丰度的微生物可能对于产品的质量起着重要的作用。随着分子生物学的进步,基于核酸测序的非培养技术可以有效克服这些缺陷^[123]。

2001年,在各国的努力下,科研人员采用桑格测序技术,花费30亿美元,终于完成了人类基因组的计划^[124]。自此,不断涌现出许多的测序技术。在近10年,第二代高通量测序技术的到来,使得研究者可以以更少的花费和更快的速度,获得许多已知微生物的全基因组。这些基因组整合在一起,形成了一个公共性的庞大数据库,为采用组学技术研究食品微生物提供了良好的基础。对于发酵食品而言,通过提取整个样品中所有微生物的DNA、RNA、蛋白质和代谢物进行研究称为宏组学技术,相应地涵盖了宏基因组学、宏转录组学、宏蛋白质组学和宏代谢组学4个方面^[125-126]。

宏基因组学技术根据测序的内容可分为两类:扩增子测序和鸟枪法测序。扩增子测序是采用聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)技术扩增微生物特定的保守序列,然后进入数据库进行比对,从而得出微生物的类群种类,根据读段数的占比,得知相应微生物的丰度^[123]。被扩增的保守序列,一般使用细菌的16S rRNA基因和真菌的rRNA基因的间隔区^[127-128]。基于扩增子测序的宏基因组学技术,在发酵食品中的应用主要体现在:可以更加快速准确地揭示发酵食品不同生产和成熟过程中的微生物组成的差异^[123]。由于该技术已经相当成熟且成本降低,目前相关的研究已经很多,涵盖了几乎所有种类的发酵食品,如发酵奶类、豆类、肉类、谷物类、蔬菜类等。但由于这些基因的保守型,使得扩增子测序在一些情况下只能鉴定到属水平。此外,PCR的操作过程中,由于方法的偏好性,也不能保证所有的微生物全部被克隆^[129-130]。鸟枪法测序是将样品中所有微生物的DNA打断,测序后再重新组合。所以,鸟枪法测序的片段数自然也比较多,费用也远比扩增子测序高。但鸟枪法测序不但可以得知样品中的微生物分布和丰度,还可以根据特定的基因或基因簇预测微生物群体所具有的代谢潜能。虽然鸟枪法测序的应用尚处于发展之中,但在发酵食品领域已有数篇相关报道,如奶酪^[131]、韩国泡菜^[132]和发酵可可豆^[133]。以其中的韩国泡菜为例,通过基于鸟枪法测序的宏基因组学分析发现,与单糖和寡糖代谢相关的*Leuconostoc mesenteroides* subsp. *mesenteroides* ATCC 8293 和*Lactobacillus sakei* subsp. *sakei* 23K两株菌的基因在微生物群中的丰度比较高,表明其在韩国泡菜的发酵过程中具有重要的作用^[132]。在食品发酵的不同时间,由于微生物与微生物之间、微生物与环境之间的相互作用的变化,各微生物

的基因表达情况也会不同,这种以mRNA为对象,研究在特定时间特定环境下的全部基因的转录水平称为宏转录组学。宏转录组学在提取mRNA后,还需要将RNA经逆转录形成cDNA文库,然后同宏基因组测序步骤一样用于测序。采用宏转录组学对奶酪皮进行的分析表明,与蛋白水解和脂水解相关的基因在白地霉(*Geotrichum candidum*)中高度表达,这表明该物种对奶酪的风味形成起着重要作用^[134]。同样地,采用宏转录组学方法揭示了韩国泡菜风味物质形成相关的基因在肠膜明串珠菌(*Leuconostoc mesenteroides*)中高度表达^[135]。

宏蛋白质组学和宏代谢组学是对环境中微生物的全部蛋白质组成和代谢产物组成研究的组学技术。将高通量测序技术与蛋白质组学和代谢组学技术结合,可以更加清晰地从基因型到表现型水平上解释发酵过程中微生物群体分布、相互作用和代谢产物的合成等之间的关系^[126,130]。近些年,这种多组学结合的技术已经应用到了发酵食品领域,如普洱茶^[136]、鱼露^[137]、镇江香醋^[17]和开菲尔^[138]等。以发酵普尔茶为例,Zhao Ming等^[136]首先采用扩增子测序技术确定普洱茶中的细菌和真菌组成,然后采用液相色谱-质谱联用技术鉴定微生物的蛋白质组成。该研究结果表明,发酵普洱茶中的细菌主要为变形杆菌,真菌主要为曲霉,且75%的细菌蛋白来自变形杆菌,56.68%的真菌蛋白来自曲霉,这些结果为参与普洱茶发酵的微生物和相关蛋白的鉴定提供了直接证据,并表明真菌在这一过程中发挥了重要作用。

6 结 语

不同地区各具特色的传统发酵食品,凝聚了各民族劳动人民的智慧。但目前许多发展中国家的传统发酵食品,仍然有待进一步研究。虽然发酵食品相比于其原始未加工的原料,有着诸多的优势,但因发酵作用产生的一些对健康不利的物质(如氨基甲酸乙酯、亚硝酸盐等)同样需要关注。为此,在评价一种发酵食品的优劣时,应当从多角度分析,而不应该只强调其益处,这样消费者才能更加合理选择适合自己的产品。

随着全球城镇化的不断加深,传统发酵食品也必将逐步实现工业化生产,以满足人们的需求。如何实现工业化生产而又不丧失发酵食品的传统风味,是研究人员面临的最直接问题之一。微生物是发酵食品中风味物质产生的驱动者,其群体组成和动态的演替关系影响着发酵食品的安全和品质。已有许多企业通过接种商业化的微生物发酵剂,规模化生产产品质量恒定的发酵食品。但目前的商业化发酵剂微生物组成依然比较简单,虽然可产生该类型产品的主要特征性风味物质,但可能整体上的风味物质种类相较于原始传统发酵要少得多。

采用多组学结合技术,进一步分析认识传统发酵食品中微生物的特有基因库和群体间的相互作用,可解释发酵过程中功能性成分、危害成分和风味物质的产生途径。并以此为基础,优化发酵过程工艺和开发微生物组成更加合理的发酵剂。然而,目前宏组学技术依然面临一些问题,如数据库中的数据不够丰富完备,以致某些样品的序列无法得到比对或被正确地注释。但随着测序技术、检测技术和大数据分析技术的不断进步,宏组学技术一定会对传统发酵食品产生更加深刻的积极影响。

参考文献:

- [1] 王慧琳,周炜城,任聪,等.传统发酵食品微生物学研究进展[J].生物学杂志,2018,35(6):1-5. DOI:10.3969/j.issn.2095-1736.2018.06.001.
- [2] CAPLICE E, FITZGERALD G F. Food fermentations: role of microorganisms in food production and preservation[J]. International Journal of Food Microbiology, 1999, 50(1): 131-149. DOI:10.1016/S0168-1605(99)00082-3.
- [3] VOGEL R F, HAMMES W P, HABERMEYER M, et al. Microbial food cultures: opinion of the senate commission on food safety (SKLM) of the german research foundation (DGF)[J]. Molecular Nutrition Food Research, 2011, 55(4): 654-662. DOI:10.1002/mnfr.201100010.
- [4] PRAJAPATI J B, NAIR B M. The history of fermented foods[M]. Boca Raton: CRC Press, 2003: 1-25. DOI:10.1201/9780203009727.
- [5] FRANZ C M, HUCH M, MATHARA J M, et al. African fermented foods and probiotics[J]. International Journal of Food Microbiology, 2014, 190: 84-96. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2014.08.033.
- [6] MARCO M L, HEENEY D, BINDA S, et al. Health benefits of fermented foods: microbiota and beyond[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2017, 44: 94-102. DOI:10.1016/j.copbio.2016.11.010.
- [7] STEINKRAUS K H. Classification of fermented foods: worldwide review of household fermentation techniques[J]. Food Control, 1997, 8(5): 311-317. DOI:10.1016/S0956-7135(97)00050-9.
- [8] CAMPBELL-PLATT G. Fermented foods: a world perspective[J]. Food Research International, 1994, 27(3): 253-257. DOI:10.1016/0963-9969(94)90093-0.
- [9] SONI S. Perspectives on global fermented foods[J]. British Food Journal, 2014, 116(11): 1767-1787. DOI:10.1108/BJFJ-01-2014-0032.
- [10] TAMANG J P, WATANABE K, HOLZAPFEL W H. Review: diversity of microorganisms in global fermented foods and beverages[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 377. DOI:10.3389/fmicb.2016.00377.
- [11] HOLCK A, AXELSSON L, MCLEOD A, et al. Health and safety considerations of fermented sausages[J]. Journal of Food Quality, 2017, 2017: 9753894. DOI:10.1155/2017/9753894.
- [12] NAGAI T, TAMANG J P. Fermented soybeans and non-soybeans legume foods[M]. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2010: 191-224.
- [13] WACHER C, DÍAZ-RUIZ G, TAMANG J P. Fermented vegetable products[M]. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2010: 263-288.
- [14] SHEIKHA A F E, MONTET D. African fermented foods: historical roots and real benefits[M]. Boca Raton: CRC Press, 2014: 248-282.
- [15] WANG J, FUNG D Y C. Alkaline-fermented foods: a review with emphasis on pidan fermentation[J]. Critical Reviews in Microbiology, 1996, 22(2): 101-138. DOI:10.3109/10408419609106457.
- [16] MO H, ZHU Y, CHEN Z. Microbial fermented tea: a potential source of natural food preservatives[J]. Trends in Food Science & Technology, 2008, 19(3): 124-130. DOI:10.1016/j.tifs.2007.10.001.
- [17] WANG Z M, LU Z M, SHI J S, et al. Exploring flavour-producing core microbiota in multispecies solid-state fermentation of traditional Chinese vinegar[J]. Scientific Reports, 2016, 6(1): 155-159. DOI:10.1038/srep26818.
- [18] BOURDICHON F, CASAREGOLA S, FARROKH C, et al. Food fermentations: microorganisms with technological beneficial use[J]. International Journal of Food Microbiology, 2012, 154(3): 87-97. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2011.12.030.
- [19] GARCÍA C, RENDUELES M, DÍAZ M. Liquid-phase food fermentations with microbial consortia involving lactic acid bacteria: A review[J]. Food Research International, 2019, 119: 207-220. DOI:10.1016/j.foodres.2019.01.043.
- [20] TAMANG J P. Diversity of fermented foods[M]. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2010: 41-84.
- [21] BOURDICHON F, LAULUND S, TENNING P. Inventory of microbial species with a rationale: a comparison of the IDF/EFFCA inventory of microbial food cultures with the EFSA Biohazard Panel qualified presumption of safety[J]. FEMS Microbiology Letters, 2019, 366(5): 1-6. DOI:10.1093/femsle/fnz048.
- [22] Generally recognized as safe (GRAS) notification program[EB/OL]. (2019-07-01)[2019-07-02]. <https://www.cfsanappsexternal.fda.gov/scripts/fdcc/?set=GRASNotices>.
- [23] KOUTSOUMANIS K, ALLENDE A, ÁLVAREZ-ORDÓÑEZ A, et al. Update of the list of QPS-recommended biological agents intentionally added to food or feed as notified to EFSA 9: suitability of taxonomic units notified to EFSA until September 2018[J]. EFSA Journal, 2019, 17(1): 1-42. DOI:10.2903/j.efsa.2019.5555.
- [24] HOWLETT J, EDWARDS D G, COCKBURN A, et al. The safety assessment of novel foods and concepts to determine their safety in use[J]. International Journal of Food Sciences and Nutrition, 2003, 54(5): 1-32. DOI:10.1080/09637480310001610308.
- [25] International Dairy Federation. Bulletin of the IDF N°495/2018: Inventory of microbial food cultures with safety demonstration in fermented food products[EB/OL]. (2018-12)[2019-09-10]. <https://store.fil-idf.org/product/bulletin-idf-n-495-2018-inventory-microbial-food-cultures-safety-demonstration-fermented-food-products/>.
- [26] 姚栗,葛媛媛,王洁淼,等.国内外食品用微生物菌种管理进展[J].食品与发酵工业,2014,40(9):139-143. DOI:10.13995/j.cnki.11-1802/ts.2014.09.053.
- [27] ZHOU W, THERDTHAI N. Fermented bread[M]. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2012: 478-480.
- [28] HANSEN Å S. Sourdough Bread[M]. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2012: 478-480.
- [29] LIU S Q. Flavors and food fermentation[M]. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2012: 26.
- [30] GÄNZLE M G, LOPONEN J, GOBBETTI M. Proteolysis in sourdough fermentations: mechanisms and potential for improved bread quality[J]. Trends in Food Science & Technology, 2008, 19(10): 513-521. DOI:10.1016/j.tifs.2008.04.002.
- [31] CORSETTI A, SETTANNI L. *Lactobacilli* in sourdough fermentation[J]. Food Research International, 2007, 40(5): 539-558. DOI:10.1016/j.foodres.2006.11.001.
- [32] MAYO B, AMMOR M S, DELGADO S, et al. Fermented milk products[M]. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2010: 263-288.
- [33] MONNET C, LANDAUD S, BONNARME P, et al. Growth and adaptation of microorganisms on the cheese surface[J]. FEMS Microbiology Letters, 2015, 362(1): 1-9. DOI:10.1093/femsle/fnu025.
- [34] SIMOVA E, BESHKOVA D, ANGELOV A, et al. Lactic acid bacteria and yeasts in kefir grains and kefir made from them[J].

- Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology, 2002, 28(1): 1-6. DOI:10.1038/sj/jim/7000186.
- [35] SIDOOSKI T, BRANDELLI A, BERTOLI S L, et al. Physical and nutritional conditions for optimized production of bacteriocins by lactic acid bacteria: A review[J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2018, 59(17): 2839-2849. DOI:10.1080/10408398.2018.1474852.
- [36] DAESCHEL M A. Antimicrobial substances from lactic acid bacteria for use as food preservatives[J]. Food Technology, 1989, 43: 164-167.
- [37] SHIBY V K, MISHRA H N. Fermented milks and milk products as functional foods: a review[J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2013, 53(5): 482-496. DOI:10.1080/10408398.2010.547398.
- [38] RODRÍGUEZ-BENCOMO J J, POZO-BAYÓN Á, MORENO-ARRIBAS V. Wine fermentation and production[M]. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2012: 180-186.
- [39] FLIBERT G, TANKOANO A, SAVADOGO A. African cassava traditional fermented food: the microorganism's contribution to their nutritional and safety values: a review[J]. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 2016, 5: 664-687. DOI:10.20546/ijcmas.2016.510.074.
- [40] RAMOS C L, SCHWAN R F. Technological and nutritional aspects of indigenous Latin America fermented foods[J]. Current Opinion in Food Science, 2017, 13: 97-102. DOI:10.1016/j.cofs.2017.07.001.
- [41] LEBLANC A D M D, TODOROV S D. Indigenous fermented foods of Latin America[M]. Boca Raton: CRC Press, 2014: 312-340.
- [42] ALMEIDA E G, RACHID C C T C, SCHWAN R F. Microbial population present in fermented beverage 'cauim' produced by Brazilian Amerindians[J]. International Journal of Food Microbiology, 2007, 120(1): 146-151. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2007.06.020.
- [43] NGUYEN S, WONG D. Cultural, behavioral, social, and psychological perceptions of saliva: relevance to clinical diagnostics[J]. Journal of the California Dental Association, 2006, 34(4): 317-322.
- [44] RAY R C, JOSHI V K. Fermented foods: past, present and future[M]. Boca Raton: CRC Press, 2014: 1-36.
- [45] 江汉湖, 董明盛. 食品微生物学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2010: 234-237.
- [46] TAMANG J P. Plant-based fermented foods and beverages of Asia[M]. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2012: 61-68.
- [47] CHEN S, XU Y. The influence of yeast strains on the volatile flavour compounds of chinese rice wine[J]. Journal of the Institute of Brewing, 2010, 116(2): 190-196. DOI:10.1002/j.2050-0416.2010.tb00417.x.
- [48] 周家骥. 黄酒生产工艺[M]. 2版. 北京: 中国轻工业出版社, 1996: 236.
- [49] QUE F, MAO L C, PAN X. Antioxidant activities of five Chinese rice wines and the involvement of phenolic compounds[J]. Food Research International, 2006, 39(5): 581-587. DOI:10.1016/j.foodres.2005.12.001.
- [50] 孙宝国, 吴继红, 黄明泉, 等. 白酒风味化学研究进展[J]. 中国食品学报, 2015, 15(9): 1-8. DOI:10.16429/j.1009-7848.2015.09.001.
- [51] 王世伟, 王卿惠, 芦利军, 等. 白酒酿造微生物多样性、酶系与风味物质形成的研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2017, 25(12): 2038-2051. DOI:10.3969/j.issn.1674-7968.2017.12.014.
- [52] HUI Y H. Fermented plant products and their manufacturing[M]. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2012: 16-18.
- [53] 陈功. 中国泡菜的品质评定与标准探讨[J]. 食品工业科技, 2009(2): 335-338. DOI:10.13386/j.issn1002-0306.2009.02.019.
- [54] PAUL ROSS R, MORGAN S, HILL C. Preservation and fermentation: past, present and future[J]. International Journal of Food Microbiology, 2002, 79(1): 3-16. DOI:10.1016/S0168-1605(02)00174-5.
- [55] TEREFE N S. Food fermentation[G]// Reference module in food science. Amsterdam: Elsevier, 2016: 1-2. DOI:10.1016/b978-0-08-100596-5.03420-x.
- [56] KAO C T, FRAZIER W C. Effect of lactic acid bacteria on growth of *Staphylococcus aureus*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1966, 14(2): 251-255. DOI:10.1007/BF02097506.
- [57] PRICE R J, LEE J S. Inhibition of *Pseudomonas* species by hydrogen peroxide producing lactobacilli[J]. Journal of Milk and Food Technology, 1970, 33(1): 13-18. DOI:10.4315/0022-2747-33.1.13.
- [58] KLAENHAMMER T R. Bacteriocins of lactic acid bacteria[J]. Biochimie, 1988, 70(3): 337-349. DOI:10.1016/0300-9084(88)90206-4.
- [59] HOLZAPFEL W H, GEISEN R, SCHILLINGER U. Biological preservation of foods with reference to protective cultures, bacteriocins and food-grade enzymes[J]. International Journal of Food Microbiology, 1995, 24(3): 343-362. DOI:10.1016/0168-1605(94)00036-6.
- [60] AMMOR S, TAUVERON G, DUFOUR E, et al. Antibacterial activity of lactic acid bacteria against spoilage and pathogenic bacteria isolated from the same meat small-scale facility: screening and characterization of the antibacterial compounds[J]. Food Control, 2006, 17(6): 454-461. DOI:10.1016/j.foodcont.2005.02.006.
- [61] SHEU C W, KONINGS W N, FREESE E. Effects of acetate and other short-chain fatty acids on sugar and amino acid uptake of *Bacillus subtilis*[J]. Journal of Bacteriology, 1972, 111(2): 525-530.
- [62] BLOM H, MØRTVEDT C. Anti-microbial substances produced by food associated micro-organisms[J]. Biochemical Society Transactions, 1991, 19(3): 694-698. DOI:10.1042/bst0190694.
- [63] CONDON S. Responses of lactic acid bacteria to oxygen[J]. FEMS Microbiology Letters, 1987, 46(3): 269-280. DOI:10.1016/0378-1097(87)90112-1.
- [64] MOTLAGH A M, JOHNSON M C, RAY B. Viability loss of foodborne pathogens by starter culture metabolites[J]. Journal of Food Protection, 1991, 54(11): 873-878. DOI:10.4315/0362-028X-54.11.873.
- [65] KASSAA I A, RAFEI R, MOUKHTAR M, et al. LABiocin database: a new database designed specifically for lactic acid bacteria bacteriocins[J]. International Journal of Antimicrobial Agents, 2019, 54(6): 771-779. DOI:10.1016/j.ijantimicag.2019.07.012.
- [66] VENEMA K, VENEMA G, KOK J. Lactococcal bacteriocins: mode of action and immunity[J]. Trends in Microbiology, 1995, 3(8): 299-304. DOI:10.1016/S0966-842X(00)88958-1.
- [67] STEVENS K A, SHELDON B W, KLAPES N A, et al. Nisin treatment for inactivation of *Salmonella* species and other gram-negative bacteria[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1991, 57(12): 3613-3615. DOI:10.1002/bit.260381020.
- [68] GARS A K, KUMARIYA R, SOOD S K, et al. Bacteriocin production and different strategies for their recovery and purification[J]. Probiotics and Antimicrobial Proteins, 2014, 6(1): 47-58. DOI:10.1007/s12602-013-9153-z.
- [69] BHARTI V, MEHTA A, SINGH S, et al. Bacteriocin: a novel approach for preservation of food[J]. International Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences, 2015, 7(9): 1-10. DOI:10.1016/S0140-6736(95)90004-7.
- [70] SIDOOSKI T, BRANDELLI A, BERTOLI S L, et al. Physical and nutritional conditions for optimized production of bacteriocins by lactic acid bacteria: A review[J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2019, 59(17): 2839-2849. DOI:10.1080/10408398.2018.1474852.
- [71] ANASTASIADOU S, PAPAGIANNI M, FILIOUSIS G, et al. Pediocin SA-1, an antimicrobial peptide from *Pediococcus acidilactici* NRRL B5627: production conditions, purification and characterization[J]. Bioresource Technology, 2008, 99(13): 5384-5390. DOI:10.1016/j.biortech.2007.11.015.

- [72] TAMANG J P, SHIN D H, JUNG S J, et al. Functional properties of microorganisms in fermented foods[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 578. DOI:10.3389/fmicb.2016.00578.
- [73] QIAN B, XING M, CUI L, et al. Antioxidant, antihypertensive, and immunomodulatory activities of peptide fractions from fermented skim milk with *Lactobacillus delbrueckii* ssp. *bulgaricus* LB340[J]. *Journal of Dairy Research*, 2011, 78(1): 72-79. DOI:10.1017/S0022029910000889.
- [74] SINGH T A, DEVI K R, AHMED G, et al. Microbial and endogenous origin of fibrinolytic activity in traditional fermented foods of Northeast India[J]. *Food Research International*, 2014, 55: 356-362. DOI:10.1016/j.foodres.2013.11.028.
- [75] PHELAN M, KERINS D. The potential role of milk-derived peptides in cardiovascular disease[J]. *Food Function*, 2011, 2(3/4): 153-167. DOI:10.1039/c1fo10017c.
- [76] 朱柏雨, 杨程, 姜媛媛, 等. 中药六神曲消化酶和生物活性研究进展[J]. *分子植物育种*, 2018, 16(11): 3763-3767. DOI:10.13271/j.mpb.016.003763.
- [77] MINE Y, WONG A H K, JIANG B. Fibrinolytic enzymes in Asian traditional fermented foods[J]. *Food Research International*, 2005, 38(3): 243-250. DOI:10.1016/j.foodres.2004.04.008.
- [78] HUR S J, LEE S Y, KIM Y C, et al. Effect of fermentation on the antioxidant activity in plant-based foods[J]. *Food Chemistry*, 2014, 160: 346-356. DOI:10.1016/j.foodchem.2014.03.112.
- [79] NACZK M, SHAHIDI F. Phenolics in cereals, fruits and vegetables: occurrence, extraction and analysis[J]. *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis*, 2006, 41(5): 1523-1542. DOI:10.1016/j.jpba.2006.04.002.
- [80] DEY T B, CHAKRABORTY S, JAIN K K, et al. Antioxidant phenolics and their microbial production by submerged and solid state fermentation process: A review[J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2016, 53: 60-74. DOI:10.1016/j.tifs.2016.04.007.
- [81] WANG L J, YIN L J, LI D, et al. Influences of processing and NaCl supplementation on isoflavone contents and composition during douchi manufacturing[J]. *Food Chemistry*, 2007, 101(3): 1247-1253. DOI:10.1016/j.foodchem.2006.03.029.
- [82] CHIOU R Y Y, CHENG S L. Isoflavone transformation during soybean koji preparation and subsequent miso fermentation supplemented with ethanol and NaCl[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2001, 49(8): 3656-3660. DOI:10.1021/jf001524l.
- [83] NOUT M J R. Fermented foods and food safety[J]. *Food Research International*, 1994, 27(3): 291-298. DOI:10.1016/0963-9969(94)90097-3.
- [84] BAMIDELE O P, FASOGBON M B, OLADIRAN D A, et al. Nutritional composition of fufu analog flour produced from cassava root (*Manihot esculenta*) and cocoyam (*Colocasia esculenta*) tuber[J]. *Food Science & Nutrition*, 2015, 3(6): 597-603. DOI:10.1002/fsn3.250.
- [85] OMOLARA B O. Cyanide content of commercial gari from different areas of Ekiti State, Nigeria[J]. *World Journal of Nutrition and Health*, 2014, 2(4): 58-60. DOI:10.12691/jnh-2-4-3.
- [86] RASANE P, JHA A, KUMAR A, et al. Reduction in phytic acid content and enhancement of antioxidant properties of nutriceals by processing for developing a fermented baby food[J]. *Journal of Food Science and Technology*, 2015, 52(6): 3219-3234. DOI:10.1007/s13197-014-1375-x.
- [87] KONIETZNY U, GREINER R. Phytase for food application[J]. *Food Technology and Biotechnology*, 2006, 44(2): 125-140. DOI:10.1177/1082013206063838.
- [88] HILL C, GUARNER F, REID G, et al. The international scientific association for probiotics and prebiotics consensus statement on the scope and appropriate use of the term probiotic[J]. *Nature Reviews Gastroenterology & Hepatology*, 2014, 11(8): 506-514. DOI:10.1038/nrgastro.2014.66.
- [89] SAAD N, DELATTRE C, URDACI M, et al. An overview of the last advances in probiotic and prebiotic field[J]. *LWT-Food Science and Technology*, 2013, 50(1): 1-16. DOI:10.1016/j.lwt.2012.05.014.
- [90] OUWEHAND A C, SALMINEN S, ISOLAURI E. Probiotics: an overview of beneficial effects[J]. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2002, 82(1): 279-289. DOI:10.1023/A:1020620607611.
- [91] GARCÍA-RUIZ A, GONZÁLEZ DE LLANO D, ESTEBAN-FERNÁNDEZ A, et al. Assessment of probiotic properties in lactic acid bacteria isolated from wine[J]. *Food Microbiology*, 2014, 44: 220-225. DOI:10.1016/j.fm.2014.06.015.
- [92] JI Y, KIM H, PARK H, et al. Functionality and safety of lactic bacterial strains from Korean kimchi[J]. *Food Control*, 2013, 31(2): 467-473. DOI:10.1016/j.foodcont.2012.10.034.
- [93] 张晓鸣. 食品风味化学[M]. 北京: 中国轻工业出版社, 2009: 1-2.
- [94] 毛海立, 代文, 杨艳. 发酵食品的风味物质及其检测方法研究进展[J]. *广州化工*, 2017, 45(18): 10-13; 27. DOI:10.3969/j.issn.1001-9677.2017.18.006.
- [95] 发酵食品的风味形成与工业生产[J]. *中国食品工业*, 1995(5): 24-26.
- [96] ZHUANG M, LIN L, ZHAO M, et al. Sequence, taste and umami-enhancing effect of the peptides separated from soy sauce[J]. *Food Chemistry*, 2016, 206: 174-181. DOI:10.1016/j.foodchem.2016.03.058.
- [97] 杨杨, 曾剑华, 王冰, 等. 中国传统发酵豆制品风味物质的研究进展[J]. *大豆科学*, 2018, 37(6): 969-974. DOI:10.11861/j.issn.1000-9841.2018.06.0969.
- [98] DAJANTA K, APICHTSRANGKON A, CHUKEATIROTE E, et al. Free-amino acid profiles of thua nao, a Thai fermented soybean[J]. *Food Chemistry*, 2010, 125(2): 342-347. DOI:10.1016/j.foodchem.2010.09.002.
- [99] 丹彤, 张和平. 发酵乳中风味物质的研究进展[J]. *中国食品学报*, 2018, 18(11): 287-292. DOI:10.16429/j.1009-7848.2018.11.036.
- [100] SINGH V, PATHAK V, VERMA A. Fermented meat products: organoleptic qualities and biogenic amines: a review[J]. *American Journal of Food Technology*, 2012, 7(5): 278-288. DOI:10.3923/ajft.2012.278.288.
- [101] IVEY M, MASSEL M, PHISTER T G. Microbial interactions in food fermentations[J]. *Annual Review of Food Science and Technology*, 2013, 4(1): 141-162. DOI:10.1146/annurev-food-022811-101219.
- [102] PAPANIMITRIOU K, POT B, TSAKALIDOU E. How microbes adapt to a diversity of food niches[J]. *Current Opinion in Food Science*, 2015, 2: 29-35. DOI:10.1016/j.cofs.2015.01.001.
- [103] 孟醒. 酱香型白酒酿造来源的酿酒酵母与地衣芽孢杆菌相互作用特征及机制的初步解析[D]. 无锡: 江南大学, 2015: 1-2.
- [104] SMID E J, LACROIX C. Microbe-microbe interactions in mixed culture food fermentations[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2013, 24(2): 148-154. DOI:10.1016/j.copbio.2012.11.007.
- [105] HUGENHOLTZ J. Population dynamics of mixed starter cultures[J]. *Netherlands Milk and Dairy Journal*, 1986, 40(2): 129-140.
- [106] BOUCHER D H, JAMES S, KEELER K H. The ecology of mutualism[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13(1): 315-347. DOI:10.1146/annurev.es.13.110182.001531.
- [107] SIEUWERTS S, MOLENAAR D, VAN HIJUM S A F T, et al. Mixed-culture transcriptome analysis reveals the molecular basis of mixed-culture growth in *Streptococcus thermophilus* and *Lactobacillus bulgaricus*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(23): 7775-7784. DOI:10.1128/AEM.01122-10.

- [108] SIEUWERTS S, DE BOK F A M, HUGENHOLTZ J, et al. Unraveling microbial interactions in food fermentations: from classical to genomics approaches[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(16): 4997-5007. DOI:10.1128/AEM.00113-08.
- [109] DERZELLE S, BOLOTIN A, MISTOU M Y, et al. Proteome analysis of *Streptococcus thermophilus* grown in milk reveals pyruvate formate-lyase as the major upregulated protein[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(12): 8597-8605. DOI:10.1128/AEM.71.12.8597-8605.2005.
- [110] WEINBAUER M G, RASSOULZADEGAN F. Are viruses driving microbial diversification and diversity?[J]. Environmental Microbiology, 2004, 6(1): 1-11. DOI:10.1046/j.1462-2920.2003.00539.x.
- [111] LU Z, BREIDT F, PLENGVIDHYA V, et al. Bacteriophage ecology in commercial sauerkraut fermentations[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(6): 3192-3202. DOI:10.1128/AEM.69.6.3192-3202.2003.
- [112] JOHANSEN P, JESPERSEN L. Impact of quorum sensing on the quality of fermented foods[J]. Current Opinion in Food Science, 2017, 13: 16-25. DOI:10.1016/j.cofs.2017.01.001.
- [113] BAI A J, RAI V R. Bacterial quorum sensing and food industry[J]. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 2011, 10(3): 183-193. DOI:10.1111/j.1541-4337.2011.00150.x.
- [114] ALBUQUERQUE P, CASADEVALL A. Quorum sensing in fungi: a review[J]. Medical Mycology, 2012, 50(4): 337-345. DOI:10.3109/13693786.2011.652201.
- [115] BASSLER B L. Small talk: cell-to-cell communication in bacteria[J]. Cell, 2002, 109(4): 421-424. DOI:10.1016/S0092-8674(02)00749-3.
- [116] SHOBHARANI P, AGRAWAL R. Interception of quorum sensing signal molecule by furanone to enhance shelf life of fermented milk[J]. Food Control, 2010, 21(1): 61-69. DOI:10.1016/j.foodcont.2009.03.018.
- [117] RIZZELLO C G, FILANNINO P, DI CAGNO R, et al. Quorum-sensing regulation of constitutive plantaricin by *Lactobacillus plantarum* strains under a model system for vegetables and fruits[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2014, 80(2): 777-787. DOI:10.1128/AEM.03224-13.
- [118] PARK H, SHIN H, LEE K, et al. Autoinducer-2 properties of kimchi are associated with lactic acid bacteria involved in its fermentation[J]. International Journal of Food Microbiology, 2016, 225: 38-42. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2016.03.007.
- [119] GORI K, MOSLEHI-JENABIAN S, PURROTTI M, et al. Autoinducer-2 activity produced by bacteria found in smear of surface ripened cheeses[J]. International Dairy Journal, 2011, 21(1): 48-53. DOI:10.1016/j.idairyj.2010.06.009.
- [120] LIN M, ZHOU G H, WANG Z G, et al. Functional analysis of AI-2/LuxS from bacteria in Chinese fermented meat after high nitrate concentration shock[J]. European Food Research and Technology, 2015, 240(1): 119-127. DOI:10.1007/s00217-014-2313-x.
- [121] DI CAGNO R, DE ANGELIS M, CODA R, et al. Molecular adaptation of sourdough *Lactobacillus plantarum* DC400 under co-cultivation with other lactobacilli[J]. Research in Microbiology, 2009, 160(5): 358-366. DOI:10.1016/j.resmic.2009.04.006.
- [122] GORI K, KNUDSEN P B, NIELSEN K F, et al. Alcohol-based quorum sensing plays a role in adhesion and sliding motility of the yeast *Debaryomyces hansenii*[J]. FEMS Yeast Research, 2011, 11(8): 643-652. DOI:10.1111/j.1567-1364.2011.00755.x.
- [123] DE FILIPPIS F, PARENTE E, ERCOLINI D. Recent past, present, and future of the food microbiome[J]. Annual Review of Food Science and Technology, 2018, 9: 589-608. DOI:10.1146/annurev-food-030117-012312.
- [124] LANDER E S, LINTON L M, BIRREN B, et al. Initial sequencing and analysis of the human genome[J]. Nature, 2001, 409: 860-921. DOI:10.1038/35057062.
- [125] RIZO J, GUILLEN D, FARRAS A, et al. Omics in traditional vegetable fermented foods and beverages[J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2020, 60(5): 791-809. DOI:10.1080/10408398.2018.1551189.
- [126] WALSH A M, CRISPIE F, CLAESSEON M J, et al. Translating omics to food microbiology[J]. Annual Review of Food Science and Technology, 2017, 8: 113-134. DOI:10.1146/annurev-food-030216-025729.
- [127] SCHOCH C L, SEIFERT K A, HUHDORF S, et al. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for fungi[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2012, 109(16): 6241-6246. DOI:10.1073/pnas.1117018109.
- [128] CAPORASO J G, LAUBER C L, WALTERS W A, et al. Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2011, 108(Suppl 1): 4516-4522. DOI:10.1073/pnas.1000080107.
- [129] WOLFE B E, DUTTON R J. Fermented foods as experimentally tractable microbial ecosystems[J]. Cell, 2015, 161(1): 49-55. DOI:10.1016/j.cell.2015.02.034.
- [130] CHEN G, CHEN C, LEI Z. Meta-omics insights in the microbial community profiling and functional characterization of fermented foods[J]. Trends in Food Science & Technology, 2017, 65: 23-31. DOI:10.1016/j.tifs.2017.05.002.
- [131] WOLFE B E, BUTTON J E, SANTARELLI M, et al. Cheese rind communities provide tractable systems for *in situ* and *in vitro* studies of microbial diversity[J]. Cell, 2014, 158(2): 422-433. DOI:10.1016/j.cell.2014.05.041.
- [132] JUNG J Y, LEE S H, KIM J M, et al. Metagenomic analysis of kimchi, a traditional Korean fermented food[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2011, 77(7): 2264-2274. DOI:10.1128/AEM.02157-10.
- [133] ILLEGHEMS K, WECKX S, DE VUYST L. Applying meta-pathway analyses through metagenomics to identify the functional properties of the major bacterial communities of a single spontaneous cocoa bean fermentation process sample[J]. Food Microbiology, 2015, 50: 54-63. DOI:10.1016/j.fm.2015.03.005.
- [134] DUGAT-BONY E, STRAUB C, TEISSANDIER A, et al. Overview of a surface-ripened cheese community functioning by meta-omics analyses[J]. PLoS ONE, 2015, 10(4): e0124360. DOI:10.1371/journal.pone.0124360.
- [135] JUNG J Y, LEE S H, JIN H M, et al. Metatranscriptomic analysis of lactic acid bacterial gene expression during kimchi fermentation[J]. International Journal of Food Microbiology, 2013, 163(2): 171-179. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2013.02.022.
- [136] ZHAO Ming, ZHANG Donglian, SU Xiaoqin, et al. An integrated metagenomics/metaproteomics investigation of the microbial communities and enzymes in solid-state fermentation of pu-erh tea[J]. Scientific Reports, 2015, 5(1): 10117. DOI:10.1038/srep10117.
- [137] LEE S H, JUNG J Y, JEON C O. Bacterial community dynamics and metabolite changes in myeolchi-aejjeot, a Korean traditional fermented fish sauce, during fermentation[J]. International Journal of Food Microbiology, 2015, 203: 15-22. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2015.02.031.
- [138] WALSH A M, CRISPIE F, KILCAWLEY K, et al. Microbial succession and flavor production in the fermented dairy beverage kefir[J]. mSystems, 2016, 1(5): 1-16. DOI:10.1128/mSystems.00052-16.