

酸笋微生物与风味形成研究进展

冯浩森¹, 李湘銮^{1,2*}, 冯爱军³, 赵文红^{1,2}, 钱敏^{1,2}, 白卫东^{1,2*}, 曾晓房^{1,2}

(1. 仲恺农业工程学院轻工食品学院, 广州 510550; 2. 仲恺农业工程学院, 广东省岭南特色食品科学与技术重点实验室, 农业农村部岭南特色食品绿色加工与智能制造重点实验室, 现代农业研究院, 广州 510550; 3. 山东凤祥股份有限公司, 山东 252325)

摘要: 酸笋因其独特风味和适口的酸味备受大众喜爱, 富含营养价值, 包括人体所需的7种氨基酸、膳食纤维、矿物质以及其他活性物质。此外, 螺蛳粉产业的扩张推动了整个酸笋产业的迅速发展。在发酵过程中, 微生物演替变化对于形成酸笋独特风味起着重要作用。本文简要探讨了自然发酵和纯种发酵的优缺点, 并对比得出纯种发酵具备更多优势; 重点概述了在酸笋发酵过程中主要微生物菌群结构及其变化和功能性微生物, 以及包括有机酸、氨基酸和挥发性风味物质在内的风味成分; 总结了在酸笋发酵过程中碳水化合物代谢、有机酸的形成、氨基酸的形成以及挥发性风味物质的形成等方面的代谢机制。本综述旨在为提高酸笋的高品质调控提供理论基础, 并进一步促进酸笋食品行业的高效发展。

关键词: 酸笋; 发酵过程; 微生物多样性; 风味形成

Research progress on microorganisms and flavor formation of sour bamboo shoots

FENG Hao-Sen¹, LI Xiang-Luan^{1,2*}, FENG Ai-Jun³, ZHAO Wen-Hong^{1,2},
QIAN Min^{1,2}, BAI Wei-Dong^{1,2*}, ZENG Xiao-Fang^{1,2}

(1. College of Light Industry and Food Technology, Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510550, China; 2. Guangdong Key Laboratory of Food Science and Technology of Lingnan Specialties, Key Laboratory of Green Processing and Intelligent Manufacturing of Lingnan Specialties, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Institute of Modern Agricultural Engineering Innovation, Zhongkai College of Agricultural Engineering, Guangzhou 510550, China; 3. Shandong Fengxiang Co., Ltd., Shandong 252325, China)

ABSTRACT: Sour bamboo shoot is popular with the public because of their unique flavor and palatable sour taste, rich in high nutritional value, including 7 kinds of amino acids, dietary fiber, minerals and other active substances needed by the human body. In addition, the expansion of the snail noodle industry had promoted the rapid development of the entire sour bamboo shoot industry. During the fermentation process, microbial succession played an important role in

基金项目: 广东省农村科技特派员项目驻镇帮扶项目(KTP20210383、KTP20210224)、广东省岭南特色食品科学与技术重点实验室项目(2021B1212040013)、校级广东英德麻竹笋科技小院项目(仲字【2022】20号)

Fund: Supported by the Guangdong Provincial Science and Technology Commissioner Project (KTP20210383, KTP20210224), the Guangdong Provincial Key Laboratory of Food Science and Technology of Lingnan Specialties (2021B1212040013), and the Yingde Bamboo Shoots Science and Technology Backyard (Zhongzi [2022] No.20)

*通信作者: 李湘銮, 硕士, 助理研究员, 主要研究方向为食品风味化学。E-mail: leexiangluan@163.com

白卫东, 博士, 教授, 主要研究方向为食品化学。E-mail: 767313893@qq.com

*Corresponding author: LI Xiang-Luan, Master, Assistant Professor, Zhongkai College of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510550, China. E-mail: leexiangluan@163.com

BAI Wei-Dong, Ph.D, Professor, Zhongkai College of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510550, China. E-mail: 767313893@qq.com

forming the unique flavor of sour bamboo shoots. This paper briefly discussed the advantages and disadvantages of natural fermentation and pure fermentation, and the comparison showed that pure fermentation had more advantages. This paper summarized the structure and changes of main microbial flora, functional microorganisms and flavor components, including organic acids, amino acids and volatile flavor substances, and summarized metabolic mechanisms of carbohydrate metabolism, organic acid formation, amino acid formation and volatile flavor substance formation during the fermentation of bamboo shoots. This review aims to provide a theoretical basis for improving the quality control of sour bamboo shoots and further promote the efficient development of sour bamboo shoots food industry.

KEY WORDS: sour bamboo shoots; fermentation process; microbial diversity; flavor formation

0 引言

酸笋是我国传统发酵笋制品,作为一种传统美食,不仅是南方地区日常食用的烹饪食材,也是柳州螺蛳粉的灵魂。迄今为止,酸笋因其独特的风味和爽脆口感,深受广大消费者的青睐。酸笋是以鲜竹笋为原料,经洗净切片后,不添加香辛料或食盐,在泡菜坛中室温自然发酵 15~30 d 而制成的^[1]。酸笋营养价值高,富含人体 7 种氨基酸、膳食纤维、矿物质以及其他活性物质,且脂肪含量低^[2]。研究表明,酸笋具有抗癌、抗氧化、抗衰老、降低胆固醇、调节肠道菌群平衡和保护心脏等功效^[3]。

风味是评价酸笋品质和消费者接受度的重要因素之一,而风味与微生物代谢活动密切相关。在酸笋发酵过程中,蛋白质、脂肪等化合物在微生物的作用下水解成多肽、有机酸和氨基酸,并形成香气和生物活性化合物。但微生物组成和相互作用机制十分复杂,因此,深入了解酸笋发酵过程中微生物演替与风味形成间关系,为形成标准化生产和确保最终产品质量具有深远意义。本文旨在探究酸笋的生产工艺、微生物在酸笋发酵过程中的作用,以及风味形成机制,以期实现酸笋的精准化调控、标准化以及规模化工业生产。

1 酸笋的生产工艺

目前,我国的酸笋发酵生产工艺主要分为两种方法。一为传统酸笋自然发酵,利用自然环境中的微生物进行发酵。二为纯种发酵法,人为有目的地添加已筛选的发酵剂进行接种发酵。

1.1 传统自然发酵工艺

传统酸笋制作以鲜竹笋为原料,经洗净切片后,加入淘米水等进行发酵,不添加其他原料或添加少量含盐发酵液,密封发酵半个多月制得而成。制作方法简单,成本低,但存在发酵时间过长、发酵不彻底、极易受污染菌的影响和发酵品质不可控等问题。

1.2 纯种乳酸菌发酵工艺

纯种乳酸菌发酵是将竹笋切块,蒸煮灭酶后,加入乳

酸菌液进行发酵。此种发酵工艺具有品质可控性、发酵时间短、亚硝酸低、污染菌少等特点,适用于大规模生产。与自然发酵法相比,纯种发酵法中乳酸菌的数量更高,同时大肠杆菌的数量更低^[4]。谢元等^[5]利用纯种乳酸菌进行酸笋发酵,发现相比于自然发酵,纯种乳酸发酵得到的酸笋发酵时间短、亚硝酸盐含量低(4.89 mg/kg)、氨基酸含量高(23.015 mg/kg)以及风味更浓厚。

此外,随着对健康的追求,人们更加倾向于低盐食品。目前,有学者采用混合发酵法以达到降低酸笋中亚硝酸及其盐类的目的。任亭等^[6]采用魏斯氏菌结合植物乳杆菌进行酸笋发酵,结果表明采用混菌发酵后酸笋中亚硝酸含量为 0.36 mg/kg,显著低于自然发酵(1.16 mg/kg)、单一魏斯氏菌发酵(0.77 mg/kg)和单一植物乳杆菌发酵(0.77 mg/kg)。

2 酸笋微生物的群落构成

2.1 酸笋微生物构成

近年来,随着分子生物学技术的发展,高通测序技术、宏基因组学、宏转录组学、DNA 序列分析和聚合酶链反应(polymerase chain reaction, PCR)扩增技术等逐步应用到发酵食品中,揭示了微生物是发酵食品中的核心和“灵魂”。微生物是酸笋品质和风味的主要影响因素,近年来,国内外学者开始对酸笋中微生物多样性进行研究。

酸笋中细菌的微生物菌群结构具有多样性。在门水平上,厚壁菌门(Phylum Firmicutes)、变形杆菌门(Proteobacteria)、放线杆菌门(Actinomycetes)、拟杆菌门(Pacteroides)、酸杆菌门(Acidobacteria)、蓝细菌门(Cyanobacteria)、梭杆菌门(Fusobacteria)、栖热菌门(Thermotogae)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)和绿弯菌门(Chloroflexia)占主要优势^[7-8],特别是,厚壁菌门处于绝对优势地位^[7]。在属水平上,主要为乳杆菌属(*Lactobacillus*)、乳球菌属(*Lactococcus*)、寡养单胞菌属(*Stenotrophomonas*)、魏斯氏菌属(*Weissella*)、明串珠菌属(*Leuconostoc*)、沙雷氏菌属(*Serratia*)、鞘脂单胞菌属(*Sphingobium*)、异常球菌属(*Deinococcus*)、假单胞菌属(*Pseudomonas aeruginosa*)、蓝细菌属(*Cyanobacteria*)、不动杆菌属(*Acinetobacter*)和根瘤菌属(*Rhizobium*)^[7,9]。其中,乳酸杆菌属、乳球菌属、魏斯氏菌属和蓝藻细菌属^[10]是酸

笋中主要的优势细菌属。4 种主要优势菌中, 乳球菌属和魏斯氏菌属是低盐发酵食品的优势菌^[11], 而蓝藻细菌属则是高盐浓度食品的优势菌^[12], 乳酸杆菌属则是低盐浓度和高盐浓度食品的优势菌。陈正培等^[13]对柳州 3 个不同地区的酸笋中微生物结构进行研究, 3 个地区中, 乳酸菌属的丰富度都超过了 90%。因此, 乳酸菌属是酸笋发酵主要优势菌属。在种水平上, 酸笋中主要菌种如表 1 所示。与细菌微生物菌群的多样性相比, 真菌微生物菌群的多样性较低。在门水平上, 子囊菌门和担子菌门占主要优势。毕赤酵母属、假丝酵母属、哈萨克斯坦酵母属、德巴利氏酵母、毛孢子菌属和曲霉是酸笋中的优势真菌属^[14]。

2.2 酸笋发酵过程中微生物的变化

酸笋发酵是一个复杂的微生物菌群演替过程, 可将其分为 3 个阶段: 初始阶段(第 0 d)、前期阶段(第 1~3 d)和中后期阶段(第 6~30 d)。在酸笋发酵前期, 微生物组成变化较大, 中后期趋于稳定。在门水平上, 变形菌门和蓝细菌门在初始阶段丰度较高^[15], 主要来源于竹笋原料表面或内部组织。在发酵过程中, 厚壁菌门和变形菌门急剧增加, 并在发酵前期阶段成为优势菌门。厚壁菌门和变形菌门也是酸笋中的优势菌门^[16]。在众多传统发酵蔬菜中, 厚壁菌门在门水平上普遍占优势, 如东北酸菜^[17]、红酸汤^[18]等。

在属水平上, 在酸笋发酵的初期阶段, 主要由耐酸性能力较差且微需氧的微生物进行发酵, 其中包括明串珠菌属、肠杆菌属和魏斯氏菌属。特别是明串珠菌属和肠杆菌属, 在第 1 d 占据主导地位, 随后呈下降趋势。而随着发酵时间的延长, 魏斯氏菌属逐渐增加, 并在第 6 d 达到峰值, 之后逐渐减少。明串珠菌属、肠杆菌属和魏斯氏菌属是发酵活跃菌^[19-20]。在发酵中后期, 乳酸菌属成为优势菌^[21]。随着发酵时间的延长, 酸笋中的氧气含量逐渐减少, 有利于乳酸菌属进行厌氧发酵产生乳酸, 乳酸含量逐渐积累, 酸度增加。而乳酸菌属于耐酸性细菌, 因此, 乳酸菌为发酵中后期的优势菌属。

在种水平上, 乳酸乳球菌、假肠膜明串珠菌和柠檬明

串球菌在第 1 d 占优势, 但随着发酵时间进行, 丰度逐渐降低。相比之下, 植物乳杆菌从初始阶段呈现持续上升的趋势, 在发酵中后期成为绝对优势菌种。在发酵后期, 发酵乳杆菌和短乳杆菌也是主要的发酵微生物^[22]。在酸笋发酵过程中, 每个发酵时期都由不同的微生物主导发酵。

2.3 酸笋的功能性菌群

乳杆菌属是酸笋发酵中的优势菌属, 对酸笋产品的滋味和风味形成贡献最大。乳酸杆菌被证实是许多发酵食品中产生有机酸(尤其是乳酸)和挥发性风味化合物的功能性微生物^[23]。其中, 植物乳杆菌、布氏乳杆菌可分泌谷氨酰胺脱氢酶使谷氨酸分解产生 γ -氨基丁酸, 后者是一种神经递质, 可改善人体神经技能, 提高人体的睡眠质量, 具有舒缓血管和降血压作用^[24-25]。有研究表明植物乳杆菌可提高发酵蔬菜中乳酸、酒石酸、柠檬酸以及谷氨酸、甘氨酸和苏氨酸的含量^[26]。相似地, 乳杆菌可能在酸笋中扮演着重要的微生物角色, 有助于提高发酵食品中挥发性风味物质的含量, 乳酸杆菌在酸笋发酵过程中有利于酯类物质的合成^[27], 并对自然发酵豆腐乳清中特征挥发性化合物的产生具有重要作用^[28]。除此之外, 明串珠菌对酸笋中酯类物质的形成也可能有着重要作用, ENGELS 等^[29]发现采用明串珠菌对植物蛋白进行发酵时, 可以使乙酸乙酯的含量显著增加。乳杆菌不仅与挥发性风味物质相关, 而且与乳酸单体产量呈高度正相关, 特别是植物乳杆菌、发酵乳杆菌、戊糖乳杆菌和干酪乳杆菌等乳杆菌, 这类微生物已被广泛应用于食品发酵剂中, 并成功改善了多种传统发酵食品的质量。乳酸菌具有一定的功效作用。目前, 已有学者对酸笋中的功能性乳酸菌属进行筛选分离和鉴定, 并发现一类抗氧化和降低胆固醇功效的乳酸菌, 如发酵乳杆菌、布氏乳杆菌、戊糖乳杆菌和脓血乳杆菌^[30]。此外, 还发现柠檬明串珠菌可以通过异型乳酸发酵产生甘露醇^[31], 从而赋予了酸笋特殊的风味。同时, DO 等^[32]从酸笋中分离出一种能够产生新型胞外多糖的发酵乳杆菌。

表 1 酸笋中主要的发酵菌种

Table 1 Main fermentation strains in sour bamboo shoots

菌属	主要菌种
乳杆菌属	耐酸乳酸杆菌(<i>Lactobacillus acetotolerans</i>)、戊糖乳杆菌(<i>Lactobacillus pentosus</i>)、发酵乳杆菌(<i>Lactobacillus fermentum</i>)、面包乳杆菌(<i>Lactobacillus panis</i>)、植物乳杆菌(<i>Lactobacillus plantarum</i>)、短乳杆菌(<i>Lactobacillus brevis</i>)、德氏乳杆菌(<i>Lactobacillus delbrueckii</i>)
乳球菌属	乳酸乳球菌、格氏乳球菌(<i>Lactococcus garvieae</i>)
魏斯氏菌属	醋魏斯菌、食窦魏斯氏菌(<i>Weissella cibaria</i>)
不动杆菌属	鲍氏不动杆菌(<i>Acinetobacter baumannii</i>)、约氏不动杆菌(<i>Acinetobacter johnsonii</i>)
沙雷氏菌属	粘质沙雷氏菌(<i>Serratia marcescens</i>)
根瘤菌属	埃氏慢生根瘤菌(<i>Bradyrhizobium elkanii</i>)
假单胞菌属	弯曲假单胞菌(<i>Pseudomonas geniculata</i>)
异常球菌属	地热奇异球菌(<i>Deinococcus geothermalis</i>)
明串珠菌属	假肠膜明串珠菌(<i>Leuconostoc mesenteroides</i>)、柠檬明串珠菌(<i>Lcitreum citreum</i>)

肠杆菌属通常被认为是蔬菜发酵中的腐败菌^[33],但其与酸笋中特征醛类风味物质具有较强的正相关性,表明肠杆菌属可能对酸笋挥发性风味物质的形成也至关重要。在酸菜以及其他各种发酵食品中,肠杆菌也是影响特征风味形成的功能性微生物,如红腐乳^[34]和奶酪^[35]等。肠杆菌虽然是一种食源性致病菌,但对酸笋最终产品的食用安全性影响不大,主要有以下两方面原因:(1)肠杆菌属仅在酸笋发酵初期大量存在,随着酸度的增加而急剧下降,最终与发酵环境相脱离^[36];(2)酸笋通常作为高温烹饪原料食用,可有效降低微生物安全风险。

3 酸笋的风味物质

风味是食品的重要属性,影响消费者可接受度。风味主要通过挥发性风味物质和非挥发性风味物质共同体现^[37]。挥发性风味物质主要通过嗅觉器官感知,包括酚类、醇类、酸类、酯类、醛类、酮类、烯炔类等。非挥发性风味物质主要由人体味觉器官感知,包括糖、有机碱、有机酸、氨基酸和多肽等物质。

3.1 挥发性风味物质

酸笋具有一种独特酸臭味,是区别于其他发酵蔬菜的重要特征风味。从酸笋中可检测到醛类、酯类、苯酚类、醇类、酮类和吡喃等物质,而醛类、酚类和酯类是酸笋中含量最高的挥发性风味物质,可能对酸笋风味起重要作用。朱照华^[2]通过气相色谱质谱法分析了酸笋中的挥发性风味物质,其中,酚类物质中的苯酚、对甲苯酚和 3-甲基-苯酚的含量高;醇类物质中乙醇、1-辛烯-3-醇和芳樟醇的含量高;醛类中戊醛、正己醛和柠檬醛含量高。酚类化合物是一类具有刺激性气味和特殊异味的化合物,且阈值较低。其中,对甲苯酚、甲酚、愈创木酚和 4-乙基愈创木酚是构成酸笋风味的重要物质。对甲苯酚是酸笋风味物质中含量最高的化合物^[38],在发酵毛竹笋、发酵麻竹笋等的风味物质中含量也是最高的^[39-40],其阈值很低(0.002 mg/kg),具有皮革臭和窖泥臭气味,是浓香型白酒异味的特征风味物质^[41],可能是酸笋特殊酸臭味的特征风味物质^[42],同时对甲苯酚与乳球菌和肠球菌呈显著正相关,并且又与梭状芽孢杆菌呈正相关^[15,19]。醛类物质主要为戊醛、3-甲基戊醛、3-甲基丁醛、己醛、反-2-壬烯醛、苯甲醛、3,4-二甲基苯甲醛和辛醛等^[43],其中己醛具有生油脂和青草味^[44],苯甲醛具有苦杏仁味^[45],以及辛醛具有水果香味^[46],并且乳酸杆菌与己醛、戊醛、苯甲醛、辛醛和 3-甲基戊醛等呈正相关关系^[15]。主要的酯类物质包括:甲酯、乙酸乙酯、乳酸乙酯、丙酸乙酯、甲酸乙酯、苯甲酸乙酯和丙酸丁酯等,其中丙酸乙酯具有浓厚的香蕉味,是清酱香型白酒主要风味物质之一。以及乙酸乙酯和乳酸乙酯是米香型白酒中重要挥发性风味物质,有研究发现,明串珠菌属和乳杆菌与乙酸乙酯和乳酸乙酯产生成

正相关关系,但是不动杆菌和醋杆菌却抑制乙酸乙酯和乳酸乙酯的形成^[15]。除此之外,竹笋在自然发酵中还会产生吡嗪类成分^[47],而这些物质是臭豆腐卤水中的臭味物质^[48],可能对酸笋独特酸臭味的产生起重要作用。

3.2 非挥发性风味物质

酸笋中主要的非挥发性风味物质有氨基酸、有机酸和糖醇。有机酸主要赋予酸笋适口的酸感,氨基酸主要影响着酸笋的滋味^[49],分为甜味氨基酸、鲜味氨基酸、苦味氨基酸 3 类。游离氨基酸来源于蛋白质降解,不仅是重要的风味物质,也是一些重要挥发性风味物质的前体物质,与产品品质密切相关。游离氨基酸的含量和种类会直接影响酸笋的滋味。酸笋中主要呈味氨基酸有谷氨酸(glutamate, Glu)、天冬氨酸(aspartic acid, Asp)、丙氨酸(alanine, Ala)和缬氨酸(valine, Val)^[15],其中 Glu 和 Asp 与酸笋中的鲜味相关,而 Val 与苦味相关。同时,乳杆菌和球形菌与 Ala 和 Val 的变化高度相关^[50]。有机酸也是酸笋重要的风味成分,是酸味的主要来源。酸笋发酵过程中会产生多种有机酸,包括乳酸、乙酸、丁酸、草酸、琥珀酸、柠檬酸和苹果酸^[7],其中乙酸具有刺鼻的酸味,对酸笋的气味具有一定的影响。乳酸和乙酸是主要的有机酸^[51],且乳酸含量略高于乙酸,这与泡菜^[52-53]和酸菜^[54]等国内外传统发酵蔬菜的研究结果相似。酸笋是一种非常受欢迎的传统发酵食品,在制作过程中,乳酸菌通过代谢碳水化合物产生乳酸和乙酸,这两种有机酸赋予了酸笋独特的口感和香气。并且,据相关文献报导,乳杆菌属、肠杆菌和明串珠菌属与乳酸和乙酸形成呈正相关关系,但是无色杆菌属、念珠菌属、酵母菌属与乙酸呈负相关^[19,50]。除氨基酸和有机酸外,甘露醇是一种多元醇,同时也是一种被广泛应用于食品工业的甜味剂。在蔬菜发酵过程中,乳酸菌通过异型发酵将果糖转化为甘露醇,其独特的清凉口感^[55]赋予了酸笋滋味提升的关键作用,并丰富了其风味特性。卢宏皓等^[31]测出酸笋中含有甘露醇,从中分离出一株高产甘露醇的乳酸菌,其产量为 22.98 g/L。

4 酸笋中风味物质的形成

酸笋的风味物质来源分为 2 个途径,一部分来源于竹笋原料,另一部分则来源于微生物代谢产生,其中微生物代谢是酸笋风味的主要来源途径。

4.1 酸笋原料中的风味物质

酸笋中的风味与竹笋原料有着密切关系。竹笋自身含有的挥发性风味物质和固有的滋味物质,赋予了酸笋风味。而不同种类竹笋,自身的风味和营养成分不同。景文祥等^[56]研究麻竹、绵竹、伴黄竹和鸡爪竹等的竹笋,发现 4 种竹笋具有丰富氨基酸,且单宁、三萜类、膳食纤维 3 种物质的含量较接近。但风味物质呈较大差异,鸡爪竹笋

和伴黄竹笋的酯类物质最多, 而麻竹笋和绵竹笋的醇类物质最多。竹笋原料中本身含有的有机酸为草酸、苹果酸和柠檬酸, 在发酵过程中, 其中的植物组织遭到破坏, 导致细胞中的草酸、柠檬酸和苹果酸慢慢渗透出来, 因此对酸笋风味的形成起到重要作用。

4.2 酸笋中代谢风味的形成

酸笋发酵过程中, 微生物利用碳水化合物、蛋白质和脂肪进行分解, 如糖酵解/糖异生、柠檬酸循环、磷酸戊糖途径、丙酮酸代谢、脂肪酸生物合成、氨基酸代谢以及酯化作用等, 将酸笋中蛋白质、脂肪等大分子物质水解产生相应的挥发性风味物质、有机酸以及氨基酸等一系列风味物质(图 1)。

4.2.1 碳水化合物代谢

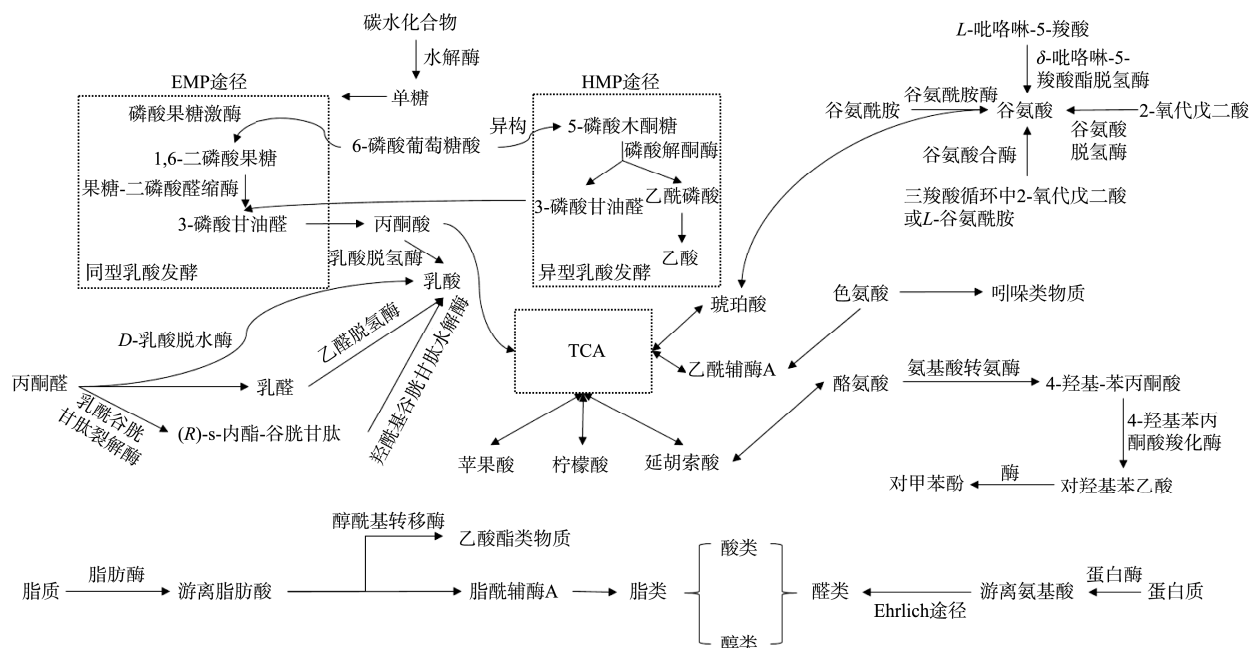
在酸笋发酵过程中, 碳水化合物的催化代谢是一组复杂但重要的生化分解反应, 从而形成特定风味和质构, 且为特殊风味的形成提供前体物。由于酸笋在发酵过程中不需添加辅料或仅添加少量的盐, 因此微生物生长代谢所需的碳源只能从竹笋原料中获得。竹笋本身含有大量的淀粉和蔗糖, 经酶解后转化成葡萄糖, 并提供乳酸发酵所需的前体物。因此, 碳水化合物的催化代谢在微生物中扮演着重要的能源来源角色。

4.2.2 有机酸的形成

乳酸和乙酸是酸笋主要的有机酸。在 *L*-乳酸脱氢酶和 *D*-乳酸脱氢酶催化下, 将丙酮酸转化成乳酸。乳酸菌通过多种转运系统共同协助完成对碳水化合物的吸收, 如磷酸烯醇式丙酮酸-葡萄糖磷酸转移酶系统、三磷酸腺苷结合盒

式转运系统和糖苷-戊糖苷-己糖苷转运蛋白系统等^[57], 随后经过同型乳酸发酵和异型乳酸发酵两个发酵途径, 成为乳酸和乙酸的重要来源之一。

明串珠菌、乳酸链球菌属等主要进行同型乳酸发酵产生乳酸。单糖经过己糖激酶催化生成 6-磷酸葡萄糖酸, 然后在磷酸果糖激酶作用下转换成 1,6-二磷酸果糖, 接着通过果糖-二磷酸醛缩酶作用生成 3-磷酸甘油醛进行 EMP 生成丙酮酸。最终乳酸菌产生乳酸脱氢酶催化丙酮酸转化为乳酸^[58]。而魏斯氏菌属和短乳杆菌等主要进行异型乳酸发酵, 6-磷酸葡萄糖酸进入 HMP 生成乙酰磷酸和 3-磷酸甘油醛, 前者形成乙酸, 后者经 EMP 和乳酸脱氢酶生成乳酸。丙酮醛有 3 条代谢途径可转化为乳酸: (1)由乙醛酸直接合成乳酸; (2)由丙酮醛经乙二醛还原酶生成乳醛, 再由乙醛脱氢酶转化为乳酸; (3)先转化为(*R*)-*s*-内酯-谷胱甘肽, 然后通过羟酰基谷胱甘肽水解酶作用转化为乳酸^[59]。苹果酸是三羧酸循环中的中间体, 可由单糖经过 EMP 和 TCA 产生。且苹果酸可以转换为其他有机酸, 如在富马酸水合酶作用下将苹果酸转化为富马酸、通过苹果酸脱氢酶的作用使苹果酸转化为丙酮酸。丙酮酸可通过三羧酸循环转换为琥珀酸、苹果酸、柠檬酸和延胡索酸。发酵蔬菜中乳酸菌与琥珀酸、草酸、柠檬酸、苹果酸、酒石酸、乙酸的产生呈正相关^[60], 并且乳酸、苹果酸、琥珀酸与乳杆菌和魏斯氏菌呈显著的正相关^[61]。因此, 有机酸主要通过 EMP、HMP 及 TCA、同型乳酸发酵、异型乳酸发酵及相关酶的作用下生成, 但其形成途径仍需进一步研究。



注: 糖酵解途径(embden-meyhof-parnas pathway, EMP)、己糖单磷酸途径(hexose monophosphate pathway, HMP)、三羧酸循环(tricarboxylic acid cycle, TCA)、Ehrlich: 艾利希途径。

图 1 酸笋风味形成主要代谢途径

Fig.1 Main metabolic pathways of sour bamboo shoot flavor formation

4.2.3 氨基酸的形成

氨基酸对酸笋的滋味起重要影响, 谷氨酸和天冬氨酸是主要鲜味氨基酸, 丝氨酸和甘氨酸是主要甜味氨基酸。发酵过程中, 微生物以蛋白质为氮源, 将蛋白质分解为多种氨基酸。酸笋中谷氨酸产生可能由 4 条代谢途径产生: (1) *L*-吡咯啉-5-羧酸通过 δ -吡咯啉-5-羧酸酯脱氢酶转化为 *L*-谷氨酸; (2) 在谷氨酰胺酶催化作用下, 谷氨酰胺转化为谷氨酸; (3) TCA 中 2-氧代戊二酸或 *L*-谷氨酰胺通过谷氨酸合酶转化为谷氨酸; (4) 2-氧代戊二酸经谷氨酸脱氢酶催化转化为谷氨酸^[59]。同时, 乳酸菌中含有天冬氨酸氨基转移酶, 以精氨酸为底物产生谷氨酸。此外, 谷氨酸在酶的作用下转换为其他氨基酸。例如, 在吡咯啉-5-羧酸还原酶和甘氨酸羟甲基转移酶的催化下, 谷氨酸可被转化为脯氨酸和丝氨酸^[62], 并且丝氨酸在甘氨酸羟甲基转移酶作用下转化为甘氨酸^[59]。

4.2.4 挥发性风味物质的形成

对甲苯酚和吡啶等化合物作为酸笋中含量最高的挥发性风味物质^[59], 是赋予酸笋独特臭味的重要特征风味之一。目前已报道的合成对甲苯酚的前体物质为酪氨酸, 而吡啶类物质可由色氨酸转化。乳酸菌可分泌大量的芳香氨基酸氨基转移酶和吡啶脱氢酶, 通过这些酶的作用, 使色氨酸代谢生成一系列吡啶化合物^[63-64]。酪氨酸的代谢途径主要存在于厌氧的梭菌属内, 可通过氨基酸转氨酶或组氨酸磷酸氨基转化为 4-羟基-苯丙酮酸, 在 4-羟基苯丙酮酸羧化酶作用下生成对羟基苯乙酸, 再转化成对甲苯酚^[65]。另一方面, 酪氨酸可在 *S*-腺苷甲硫氨酸酶作用下生成对甲苯酚。对甲苯酚与乳酸菌呈正相关, 但与蓝藻和明创珠菌呈负相关^[66]。

游离脂肪酸是酯、甲基酮、醛、仲醇和内酯的前体。乳酸菌自身含有细胞内酯酶, 在发酵过程中会从裂解细胞中释放出来参与水解脂类物质。酯酶可以将甘油酯和醇在水介质中发生醇解而合成酯^[67]。乙酸乙酯、丁酸乙酯、乳酸乙酯、己酸乙酯和乙酸丙酯是酸笋中主要特征芳香酯类物质。传统发酵食品中酯类物质可通过脂肪酶、醇脱氢酶和醇酰基转移酶催化作用下形成, 其中乙酸酯类主要是由脂肪酶和醇酰基转移酶催化合成^[68]。同时, 乙醇脱氢酶可以将醇催化成醛, 再氧化成脂肪类酯。醛类物质主要由游离氨基酸通过 Ehrlich 途径降解转化。例如 3-甲基丁醛、2-甲基丁醛和 2-甲基丙醛分别由亮氨酸、异亮氨酸、缬氨酸在转氨酶和脱羧酶作用下转化而来。另一方面, 不饱和脂肪酸是直链醛的前体物质, 如己醛是亚油酸的氧化产物。呋喃类物质也是主要由亚油酸被氧化后产生, 其阈值低, 且是一种具有蔬菜芳香的物质^[69-70]。

5 结束语

酸笋风味独特, 其发酵过程中微生物演替多样性、代

谢通路复杂。已有部分研究对酸笋的风味与微生物相关性进行了分析, 但微生物互作用、风味形成机制仍有待研究。后期可从以下几方面开展酸笋研究: (1) 进一步开展核心功能微生物的挖掘、筛选与鉴定等, 为酸笋品质提升和功能产品创制提供有力保障。(2) 利用代谢组学、转录组学、蛋白质组学和宏基因组学等组学技术, 进一步探究酸笋风味形成的机制, 及对微生物代谢通路的预测。(3) 开展环境因子对微生物多样性以及风味形成的研究, 实现自动化生产过程的精准化调控, 促进酸笋工业化生产。

参考文献

- [1] 张雅雯, 钟源, 郭爱玲, 等. 竹笋发酵中挥发性物质及菌群多样性动态分析[J]. 中国调味品, 2023, 48(1): 1-7, 13.
ZHANG YW, ZHONG Y, GUO AIL, *et al.* Dynamic analysis of volatile substances and microbial diversity in bamboo shoot fermentation [J]. China Cond, 2023, 48(1): 1-7, 13.
- [2] 朱照华. 酸笋的营养成分检测及其主要风味物质的研究[D]. 南宁: 广西大学, 2014.
ZHU ZH. Study on the nutritional composition and main flavor substances of sour bamboo shoots [D]. Nanning: Guangxi University, 2014.
- [3] BEHERA P, BALAJI S. Health benefits of fermented bamboo shoots: The twenty-first century green gold of northeast India [J]. Appl Biochem Biotech, 2021, 193(6): 1800-1812.
- [4] 马艳弘, 魏建明, 侯红萍, 等. 发酵方式对山药泡菜理化特性及微生物变化的影响[J]. 食品科学, 2016, 37(17): 179, 184.
MA YH, WEI JM, HOU HP, *et al.* Effects of fermentation methods on physicochemical properties and microbial changes of yam kimchi [J]. Food Sci, 2016, 37(17): 179, 184.
- [5] 谢元, 季家举, 王新权. 纯种乳酸菌发酵竹笋技术[J]. 农产品加工, 2018, (11): 28-29, 33.
XIE Y, JI JJ, WANG XQ. Fermentation technology of bamboo shoots with pure lactic acid bacteria [J]. Farm Prod Process, 2018, (11): 28-29, 33.
- [6] 任亭, 刘玉凌, 彭玉梅, 等. 传统泡菜中乳酸菌的筛选鉴定及其在麻竹笋泡菜中的应用[J]. 食品科技, 2021, 46(8): 33-37, 45.
REN T, LIU YL, PENG YM, *et al.* Screening and identification of lactic acid bacteria in traditional kimchi and its application in Mazhu bamboo pickles [J]. Food Sci Technol, 2021, 46(8): 33-37, 45.
- [7] 李笑怡. 酸笋自然发酵中微生物菌群及主要成分变化的研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2020.
LI XY. Study on the changes of microbial flora and main components in natural fermentation of sour bamboo shoots [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2020.
- [8] 张雅雯. 螺蛳粉酸笋中及风味物质的分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
ZHANG YW. Analysis of microbial flora and flavor substances in sour bamboo shoots of Luosifen [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2023.
- [9] 关倩倩. 我国传统酸笋中微生物菌系结构及其对特征风味物质形成的影响[D]. 南昌: 南昌大学, 2023.

- GUAN QQ. Structure of microorganisms in Chinese traditional sour bamboo shoots and its influence on the formation of characteristic flavor substances [D]. Nanchang: Nanchang University, 2023.
- [10] 李彤, 乌日娜, 张其圣, 等. 酱腌菜中微生物及与产品风味品质关系研究进展[J]. 食品工业科技, 2022, 43(14): 475–483.
- LI T, WU RN, ZHANG QS, *et al.* Research progress of microorganisms in pickled vegetables and their relationship with product flavor quality [J]. *Sci Technol Food Ind*, 2022, 43(14): 475–483.
- [11] 周金沙, 陈晓艺, 谭金萍, 等. 基于 Illumina MiSeq 高通量测序技术分析广西无盐发酵酸笋中细菌多样性[J]. 中国酿造, 2019, 38(7): 85–90.
- ZHOU JS, CHEN XY, TAN JP, *et al.* Analysis of bacterial diversity in saltless fermented sour bamboo shoots in Guangxi based on Illumina MiSeq high-throughput sequencing technology [J]. *China Brew*, 2019, 38(7): 85–90.
- [12] 李薇, 吴良如, 索化夷, 等. 基于高通量测序方法研究腌制麻竹笋发酵过程中细菌群落的动态演替[J]. 食品与发酵工业, 2020, 46(24): 9–15.
- LI W, WU LR, SUO HY, *et al.* Study on dynamic succession of bacterial community during fermentation of marinated bamboo shoots based on high-throughput sequencing method [J]. *Food Ferment Ind*, 2019, 46(24): 9–15.
- [13] 陈正培, 曹倩, 蒋熠净, 等. 柳州地区传统发酵酸笋细菌多样性研究[J]. 中国调味品, 2021, 46(8): 33–36, 42.
- CHEN ZP, CAO Q, JIANG YZ, *et al.* Study on bacterial diversity of traditional fermented bamboo shoots in Liuzhou area [J]. *China Cond*, 2021, 46(8): 33–36, 42.
- [14] GUAN Q, ZHENG W, MO J, *et al.* Evaluation and comparison of the microbial communities and volatile profiles in homemade suansun from Guangdong and Yunnan Provinces in China [J]. *J Sci Food Agric*, 2020, 100(14): 5197–5206.
- [15] CHEN C, CHENG G, LIU Y, *et al.* Correlation between microorganisms and flavor of Chinese fermented sour bamboo shoot: Roles of *Lactococcus* and *Lactobacillus* in flavor formation [J]. *Food Biosci*, 2022, 50: 101994.
- [16] LIANG H, HE Z, WANG X, *et al.* Bacterial profiles and volatile flavor compounds in commercial Suancai with varying salt concentration from Northeastern China [J]. *Food Res Int*, 2020, 137: 109384.
- [17] XIAO M, HUANG T, HUANG C, *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 Sci Technol*, 2020, 121: 108865.
- [18] LI D, DUAN F, TIAN Q, *et al.* Physicochemical, microbiological and flavor characteristics of traditional Chinese fermented food Kaili Red Sour Soup [J]. *LWT-Food Sci Technol*, 2021, 142: 110933.
- [19] GUAN Q, HUANG T, PENG F, *et al.* The microbial succession and their correlation with the dynamics of flavor compounds involved in the natural fermentation of SuanSun, a traditional Chinese fermented bamboo shoots [J]. *Food Res Int*, 2022, 157: 111216.
- [20] 曹佳璐, 张列兵. 韩国泡菜乳酸菌研究进展[J]. 中国食品学报, 2017, 17(10): 184–193.
- CAO JL, ZHANG LB. Research progress of lactic acid bacteria in kimchi [J]. *J Chin Inst Food Sci Technol*, 2017, 17(10): 184–193.
- [21] 夏雪娟, 李冠楠, 叶秀娟, 等. 麻竹笋腌制过程中细菌群落动态变化分析[J]. 中国食品学报, 2015, 15(11): 206–211.
- XIA XJ, LI GN, YE XJ, *et al.* Analysis on dynamic changes of bacterial communities during the salting of bamboo shoots [J]. *J Chin Inst Food Sci Technol*, 2015, 15(11): 206–211.
- [22] ROMI W, AHMED G, JEYARAM K. Three-phase succession of autochthonous lactic acid bacteria to reach a stable ecosystem within 7 days of natural bamboo shoot fermentation as revealed by different molecular approaches [J]. *Mol Ecol Resour*, 2015, 24(13): 3372–3389.
- [23] FRANCOIS L, JEANNE PU, EMMANUEL BS, *et al.* Production of traditional sorghum beer “Ikigage” using *Saccharomyces cerevisiae*, *Lactobacillus fermentum* and *Issatckenkia orientalis* as starter cultures [J]. *Food Sci Nutr*, 2014, 5(6): 507–515.
- [24] ZHAO N, ZHANG C, YANG Q, *et al.* Selection of taste markers related to lactic acid bacteria microflora metabolism for Chinese traditional Paocai: A gas chromatography-mass spectrometry-based metabolomics approach [J]. *J Agric Food Chem*, 2016, 64(11): 2415–2422.
- [25] 苗君莅. γ -氨基丁酸的概述[J]. 食品工业, 2021, 42(4): 363–366.
- MIAO JL. Overview of gamma-aminobutyric acid [J]. *Food Ind*, 2019, 42(4): 363–366.
- [26] SONG G, HE Z, WANG X, *et al.* Improving the quality of Suancai by inoculating with *Lactobacillus plantarum* and *Pediococcus pentosaceus* [J]. *Food Res Int*, 2021, 148: 110581.
- [27] ZANG J, XU Y, XIA W, *et al.* Correlations between microbiota succession and flavor formation during fermentation of Chinese low-salt fermented common carp (*Cyprinus carpio* L.) inoculated with mixed starter cultures [J]. *Food Microbiol*, 2020, 90: 103487.
- [28] FEI Y, LI L, HUANG L, *et al.* Phenotypic and comparative genomic analysis of two *Lactobacillus amylolyticus* strains from naturally fermented tofu whey [J]. *Int J Food Sci Technol*, 2022, 57(10): 6654–6667.
- [29] ENGELS W, SIU J, VAN SS, *et al.* Metabolic conversions by lactic acid bacteria during plant protein fermentations [J]. *Foods*, 2022, 11(7): 1005.
- [30] HU Y, CHEN X, ZHOU J, *et al.* Metagenomic analysis of SuanSun, a traditional Chinese unsalted fermented food [J]. *Processes*, 2021, 9(9): 1669.
- [31] 卢宏皓, 刘昭明, 黄翠姬, 等. 酸笋中高产甘露醇异型发酵乳酸菌的筛选及其发酵性能[J]. 中国调味品, 2022, 47(4): 32–36.
- LU HH, LIU ZM, HUANG CJ, *et al.* Screening and fermentation performance of lactic acid bacteria with high yield mannitol in sour bamboo shoots [J]. *China Cond*, 2022, 47(4): 32–36.
- [32] DO TBT, TRAN TAL, TRAN TVT, *et al.* Novel exopolysaccharide produced from fermented bamboo shoot-isolated *Lactobacillus fermentum* [J]. *Polymers*, 2020, 12(7): 1531.
- [33] FRANCO W, PEREZ-DIAZ IM. Role of selected oxidative yeasts and bacteria in cucumber secondary fermentation associated with spoilage of the fermented fruit [J]. *Food Microbiol*, 2012, 32(2): 338–344.
- [34] FEI Y, LI L, CHEN L, *et al.* High-throughput sequencing and

- culture-based approaches to analyze microbial diversity associated with chemical changes in naturally fermented tofu whey, a traditional Chinese tofu-coagulant [J]. *Food Microbiol*, 2018, 76: 69–77.
- [35] ZHENG X, LIU F, LI K, *et al.* Evaluating the microbial ecology and metabolite profile in Kazak artisanal cheeses from Xinjiang, China [J]. *Food Res Int*, 2018, 111: 130–136.
- [36] YANG X, HU W, XIU Z, *et al.* Comparison of northeast sauerkraut fermentation between single lactic acid bacteria strains and traditional fermentation [J]. *Food Res Int*, 2020, 137: 109553.
- [37] 朱国斌, 鲁红军. 食品风味原理与技术[M]. 北京: 北京大学出版社, 1996.
- ZHU GB, LU HJ. Principle and technology of food flavor [M]. Beijing: Peking University Press, 1996.
- [38] 郭荣灿, 王成华, 江虹锐, 等. 广西发酵酸笋气味物质提取方法优化及比较分析[J]. *食品工业科技*, 2019, 40(13): 202–210, 220.
- GUO RC, WANG CH, JIANG HR, *et al.* Optimization and comparative analysis of odor extraction methods from fermented sour bamboo shoots in Guangxi [J]. *Sci Technol Ind*, 2019, 40(13): 202–210, 220.
- [39] 郑炯, 宋家芯, 陈光静, 等. 顶空-固相微萃取-气质联用法分析腌制麻竹笋挥发性成分[J]. *食品科学*, 2013, 34(18): 193–196.
- ZHENG J, SONG JX, CHEN GJ, *et al.* Analysis of volatile components of marinated bamboo shoots by headspace-solid phase microextraction (SPME) and GC [J]. *Food Sci*, 2013, 34(18): 193–196.
- [40] 蔡玥, 杜玫, 贾利蓉, 等. 毛竹笋发酵过程中挥发性风味物质的变化[J]. *食品科技*, 2021, 46(1): 87–93.
- CAI Y, DU M, JIA LR, *et al.* Changes of volatile flavor substances in bamboo shoots during fermentation [J]. *Food Sci Technol*, 2019, 46(1): 87–93.
- [41] 刘博. 浓香型白酒中窖泥异味物质 4-甲基苯酚的产生机制研究[D]. 无锡: 江南大学, 2016.
- LIU B. Production mechanism of 4-methylphenol in Luzhou-flavor liquor [D]. Wuxi: Jiangnan University, 2016.
- [42] FU SG, YOON Y, BAZEMORE R. Aroma-active components in fermented bamboo shoots [J]. *J Agric Food Chem*, 2002, 50: 549–554.
- [43] LI S, TIAN Y, SUN M, *et al.* Characterization of key aroma compounds in fermented bamboo shoots using gas chromatography-olfactometry-mass spectrometry, odor activity values, and aroma recombination experiments [J]. *Foods*, 2022, 11(14): 2106.
- [44] DACH A, SCHIEBERLE P. Characterization of the key aroma compounds in a freshly prepared oat (*Avena sativa* L.) pastry by application of the sensomics approach [J]. *J Agric Food Chem*, 2021, 69(5): 1578–1588.
- [45] 席金忠. 馒头制作过程中风味物质的演变与调控[D]. 无锡: 江南大学, 2022.
- XI JZ. Evolution and regulation of flavor substances in Mantou production [D]. Wuxi: Jiangnan University, 2022.
- [46] SHAH SWA, QAISAR M, JAHANGIR M, *et al.* Influence of CMC- and guar gum-based silver nanoparticle coatings combined with low temperature on major aroma volatile components and the sensory quality of kinnow (*Citrus reticulata*) [J]. *Int J Food Sci Technol*, 2016, 51(11): 2345–2352.
- [47] 周杏荣, 陈晓艺, 蒋立文, 等. 竹笋自然发酵过程中风味物质变化规律[J]. *中国酿造*, 2019, 38(8): 20–24.
- ZHOU XR, CHEN XY, JIANG LW, *et al.* Variation of flavor substances in bamboo shoots during natural fermentation [J]. *China Brew*, 2019, 38(8): 20–24.
- [48] 唐辉, 蒋立文, 谢靓, 等. 基于 SPME-GC-MS 和化学计量法分析长沙臭豆腐卤水挥发性风味物质[J]. *食品与机械*, 2019, 35(1): 54–62.
- TANG H, JIANG LW, XIE L, *et al.* Analysis of volatile flavor compounds in Changsha stinky Tofu brine based on SPME-GC-MS and chemometry [J]. *Food Mach*, 2019, 35(1): 54–62.
- [49] 黄玉立, 赵楠, 黄庆, 等. 发酵蔬菜风味物质形成机制及影响因素研究进展[J]. *食品与发酵工业*, 2021, 47(24): 279–285.
- HUANG YL, ZHAO N, HUANG Q, *et al.* Research progress on the formation mechanism and influencing factors of fermented vegetable flavor substances [J]. *Food Ferment Ind*, 2021, 47(24): 279–285.
- [50] XIAO YS, XIONG T, PENG Z, *et al.* Correlation between microbiota and flavours in fermentation of Chinese Sichuan Paocai [J]. *Food Res Int*, 2018, 114: 123–132.
- [51] 章志远, 丁兴萃, 崔逢欣, 等. 感官评定方法确定麻竹笋苦涩味物质成分及与口感的关系[J]. *食品科学*, 2017, 38(5): 167–173.
- ZHANG ZY, DING XC, CUI FX, *et al.* Determination of astringent substances in bamboo shoots by sensory evaluation method and their relationship with taste [J]. *Food Sci*, 2017, 38(5): 167–173.
- [52] LEE M, SONG JH, JUNG MY, *et al.* Large-scale targeted metagenomics analysis of bacterial ecological changes in 88 kimchi samples during fermentation [J]. *Food Microbiol*, 2017, 66: 173–183.
- [53] CAO J, YANG J, HOU Q, *et al.* Assessment of bacterial profiles in aged, home-made Sichuan Paocai brine with varying titratable acidity by PacBio SMRT sequencing technology [J]. *Food Control*, 2017, 78: 14–23.
- [54] 张璐璐. 我国传统手工发酵酸菜和酸奶样品中乳酸菌的多样性分析及分离鉴定[D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.
- ZHANG LL. Diversity analysis and isolation and identification of lactic acid bacteria in Chinese traditional hand-fermented sauerkraut and yogurt samples [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016.
- [55] WISSELINK H, WEUSTHUIS R, EGGINK G, *et al.* Mannitol production by lactic acid bacteria: A review [J]. *Int Dairy J*, 2002, 12(2–3): 151–161.
- [56] 景文祥, 周罗男, 余英, 等. 四种丛生竹鲜笋中主要营养成分及风味的研究[J]. *四川林业科技*, 2021, 42(5): 58–63.
- JING WX, ZHOU LN, YU Y, *et al.* Study on main nutrients and flavor of four species of tufted bamboo shoots [J]. *J Sichuan Forest Sci Technol*, 2021, 42(5): 58–63.
- [57] 焦晶凯. 乳酸菌代谢研究进展[J]. *乳业科学与技术*, 2020, 43(2): 49–55.
- JIAO JK. Research progress of lactic acid bacteria metabolism [J]. *J Dairy Sci Technol*, 2019, 43(2): 49–55.
- [58] 王金菊, 崔宝宁, 张治洲. 泡菜风味形成的原理[J]. *食品研究与开发*, 2008, 29(12): 163–166.
- WANG JJ, CUI BN, ZHANG ZZ. Principle of flavor formation of pickles [J]. *Food Res Dev*, 2008, 29(12): 163–166.
- [59] XIAO M, PENG Z, HARDIE WJ, *et al.* Exploring the typical flavours

- formation by combined with metatranscriptomics and metabolomics during Chinese Sichuan Paocai fermentation [J]. *LWT-Food Sci Technol*, 2022, 153: 112474.
- [60] 马艺荧. 东北酸菜发酵过程中细菌多样性及有机酸的变化规律[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2019.
- MA YY. Changes of bacterial diversity and organic acids in the fermentation process of Sauerkraut [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2019.
- [61] 唐垚. 不同发酵形态盐渍萝卜发酵过程中风味物质与微生物菌群的关联性分析[D]. 成都: 四川农业大学, 2020.
- TANG Y. Correlation analysis of flavor substances and microbial flora during fermentation of salted radish with different fermentation forms [D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2020.
- [62] ZHANG S, SHANG Z, LIU Z, *et al.* Flavor production in fermented chayote inoculated with lactic acid bacteria strains: Genomics and metabolomics based analysis [J]. *Food Res Int*, 2023, 163: 112224.
- [63] 汪冬冬, 唐垚, 伍亚龙, 等. 泡菜细菌多样性和风味成分研究进展[J]. *食品与发酵工业*, 2021, 47(21): 296–302.
- WANG DD, TANG Y, WU YL, *et al.* Research progress on bacterial diversity and flavor components of pickles [J]. *Food Ferment Ind*, 2019, 47(21): 296–302.
- [64] PAN T, PEI Z, FANG Z, *et al.* Uncovering the specificity and predictability of tryptophan metabolism in lactic acid bacteria with genomics and metabolomics [J]. *Front Cell Infect*, 2023, 13: 268.
- [65] YU L, BLASER M, ANDREI PI, *et al.* 4-Hydroxyphenylacetate decarboxylases: Properties of a novel subclass of glyceryl radical enzyme systems [J]. *Biochemistry*, 2006, 45(31): 9584.
- [66] CHEN C, LI J, CHENG G, *et al.* Flavor changes and microbial evolution in fermentation liquid of sour bamboo shoots [J]. *J Food Compos Anal*, 2023, 120: 105273.
- [67] WIECZOREK MN, DRABIŃSKA N. Flavour generation during lactic acid fermentation of brassica vegetables—literature review [J]. *Appl Sci*, 2022, 12(11): 5598.
- [68] VLADIMIR L, TRICIC S, PERICIN D. The three zinc-containing alcohol dehydrogenases from baker's yeast, *Saccharomyces cerevisiae* [J]. *FEMS Yeast Res*, 2002, 2(4): 481–494.
- [69] WEI G, CHITRAKAR B, REGENSTEIN JM, *et al.* Microbiology, flavor formation, and bioactivity of fermented soybean curd (furu): A review [J]. *Food Res Int*, 2023, 163: 112183.
- [70] 蔡玥, 杨潇然, 杜玫, 等. 盐水浓度对甜竹笋发酵过程挥发性风味物质的影响[J]. *食品科技*, 2020, 45(12): 59–66.
- CAI Y, YANG XR, DU M, *et al.* Effect of brine concentration on volatile flavor compounds of sweet bamboo shoots during fermentation [J]. *Food Sci Technol*, 2019, 45(12): 59–66.

(责任编辑: 于梦娇 郑 丽)

作者简介



冯浩森, 硕士研究生, 主要研究方向为食品加工与安全。
E-mail: 1057608471@qq.com



李湘奎, 硕士, 助理研究员, 主要研究方向为食品风味化学。
E-mail: leexianglun@163.com



白卫东, 博士, 教授, 主要研究方向为食品化学。
E-mail: 767313893@qq.com