

DOI: 10.19812/j.cnki.jfsq11-5956/ts.20241104006

肠道微生物组对抗性淀粉的降解作用研究进展

董 喆¹, 赵 阳², 孙姗姗¹, 曹 进¹, 罗娇依¹, 李梦怡^{1*}

[1. 中国食品药品检定研究院, 北京 100050; 2. 雀巢健康科学(中国)有限公司, 北京 100102]

摘 要: 抗性淀粉(resistant starch, RS)与肠道微生物组之间的复杂关系是营养科学中一个动态前沿领域。本文结合国内外关于抗性淀粉的研究进展, 对其分类、结构、抗消化原理及消化特征进行了概述, 重点阐释了抗性淀粉与肠道微生物组之间的相互作用, 探讨了初级降解者与部分次级降解者在抗性淀粉发酵过程中的机制, 以及交叉降解者在该过程中发挥的作用。此外, 本文关注了抗性淀粉发酵后如何促进有益挥发性脂肪酸(volatile fatty acids, VFAs)的生成, 例如丁酸、乙酸和丙酸。这些 VFAs 已被广泛认定为维持肠道屏障完整性、调节炎症反应以及可能影响全身健康的重要因素。通过整合这些见解, 强调了 RS 在利用肠道微生物组潜在影响人类健康的重要性, 为将抗性淀粉纳入饮食以实现最大的健康效益提供理论依据。

关键词: 抗性淀粉; 肠道微生物组; 挥发性脂肪酸

Advancements in research on the degradation of resistant starch by gut microbiome

DONG Zhe¹, ZHAO Yang², SUN Shan-Shan¹, CAO Jin¹, LUO Jiao-Yi¹, LI Meng-Yi^{1*}

(1. National Institute for Food and Drug Control, Beijing 100050, China;

2. Nestle Health Science China, Beijing 100102, China)

ABSTRACT: The complex relationship between resistant starch (RS) and the gut microbiome is a dynamic frontier in nutrition science. In this paper, based on the research progress of resistant starch at home and abroad, summarized the classification, structure, anti-digestion principle and digestion characteristics of RS, focusing on the interaction between RS and intestinal microbiome, and discussed the mechanism of primary degraders and some secondary degraders in the fermentation process of RS, as well as the role of cross-degraders in the process. In addition, this paper focused on how RS fermentation promotes the production of beneficial volatile fatty acids (VFAs), such as butyric acid, acetic acid, and propionic acid. These VFAs had been widely recognized as important factors in maintaining the integrity of the intestinal barrier, regulating inflammatory responses, and possibly affecting overall health. By integrating these insights, this paper highlighted the importance of RS in harnessing the gut microbiome to potentially impact human health, so as to provide a theoretical basis for incorporating resistant starch into the diet to achieve maximum health benefits.

KEY WORDS: resistant starch; gut microbiome; volatile fatty acids

*通信作者: 李梦怡, 硕士, 助理研究员, 主要研究方向为食品安全检测。E-mail: yimengli88@126.com

*Corresponding author: LI Meng-Yi, Master, Associate Professor, National Institutes for Food and Drug Control, No.2, Tiantanxili, Dongcheng District, Beijing 100050, China. E-mail: yimengli88@126.com

0 引 言

人类的胃肠系统, 尤其是大肠, 是数以万亿计微生物的家园, 这些微生物统称为肠道微生物组。这个由细菌、病毒、真菌和其他微生物组成的群体在营养物质的吸收、免疫功能的调节以及抵御疾病方面发挥着关键作用^[1-2]。目前, 饮食成分如何有益地调节肠道微生物组成为研究热点, 其中抗性淀粉(resistant starch, RS)作为一类高关注成分而被广泛研究。

淀粉是由葡萄糖分子组成的链状结构, 是许多植物中主要的能量储存形式^[3]。然而, 不同淀粉在人类胃肠道中的消化效率并不一致。大多数淀粉会被酶迅速水解, 并在小肠中吸收, 而RS在小肠中不被消化, 因此可能被结肠中微生物发酵^[4-5]。RS的这一独特特性引发了人们对其潜在健康益处的探讨, 尤其是其与肠道微生物组的相互作用。RS可以天然地存在于豆类、谷物和生土豆等食物中, 其化学结构和物理形态对结肠中发酵速率、代谢产物及肠道微生物群组成均有显著影响。

肠道微生物对 RS 的发酵会产生挥发性脂肪酸(volatile fatty acids, VFAs), 主要包括乙酸、丙酸和丁酸。在这些脂肪酸中, 丁酸因其对肠黏膜的保护作用和潜在的抗炎特性而特别引人关注^[6]。当这些挥发性脂肪酸被吸收进入血液时, 它们可以发挥全身性作用, 影响代谢健康、免疫功能, 甚至影响大脑健康^[7]。本文深入探讨了 RS 与肠道微生物组之间的多面关系, 旨在阐明 RS 影响微生物群落的机制、这些相互作用对健康的影响等, 为将 RS 纳入饮食以实现最大的健康效益提供理论依据和指导。

1 抗性淀粉的分类及消化特征

1.1 抗性淀粉的分类

RS 因其独特的化学结构和随之而来的生理功能而日益受到重视。尽管名为 RS, 但它并非单一的物质, 而是指一系列在小肠中抵抗消化的淀粉, 最终在结肠中发酵^[8]。

RS 可根据其植物来源、变异、发育阶段和加工方法大致分为 5 种主要类型: 包括物理截留淀粉(RS1)^[9]、RS 颗粒(RS2)^[10]、回生淀粉(RS3)^[11]、化学改性淀粉(RS4)^[12]以及直链淀粉-脂质复合淀粉(RS5)^[13], 如表 1 所示。

RS 通常表现出 4 种晶体结构, 分别为 A 型、B 型、C 型和 V 型, 这取决于葡聚糖链在淀粉颗粒中的双螺旋堆积方式。A 型结构(单斜晶胞)主要存在于谷物中, 如小麦、大米等; B 型结构(六方晶胞)主要存在于根茎食物中, 如土豆、百合等; C 型晶体结构是 A 型和 B 型晶体结构的混合, 通常存在于豆类中, 如豌豆等; V 型晶体结构(左旋单支链淀粉螺旋)主要存在于直链淀粉脂肪酸化、糊精化的复合物中^[14-16]。

现有证据表明, 淀粉的表面微观结构是影响其消化率的主要因素。淀粉颗粒的大小、结晶程度和类型、表面孔隙和纹理、相对直链淀粉和支链淀粉含量、以及支链淀粉的支链长度等方面均存在显著差异, 这些因素共同影响了淀粉的消化速率。

1.2 特异性抗性淀粉的消化特征

RS 主要在结肠的厌氧条件下发酵产成 VFAs 和气体(如二氧化碳、甲烷、氢气和硫化氢)。主要的 VFAs 是乙酸、丙酸和丁酸, 它们的比例约为 60:25:15, 占结肠中产生的 VFAs 总量的约 80%^[17-18]。然而, 由于不同 RS 结构的差异性, 经常观察到不同的肠道微生物群变化和代谢特征, 如表 2 所示。

不同类型的 RS 对肠道细菌的生长具有重要影响。在一项针对人类的研究中, 与 RS2 相比, 摄入 RS4 促进了人类肠道中放线菌门和拟杆菌门的丰度, 同时减少了厚壁菌门的丰度。在种属水平上, 摄入 RS4 增进了狄氏副拟杆菌和青春双歧杆菌的丰度, 而摄入 RS2 则提高了直肠真杆菌和布氏瘤胃球菌的相对丰度^[19-20]。此外, 在一项猪模型研究中, 摄入 RS3 有助于增加普氏粪杆菌的相对丰度, 同时抑制假单胞菌和大肠杆菌的数量^[21]。值得注意的是, 在一项体外实验中发现, 布氏瘤胃球菌被确定为启动 RS2 和 RS3 降解的重要物种。

表 1 RS 的类型、食物来源以及抗消化的原理
Table 1 Types, food sources and principles of anti-digestives of RS

RS 类型	定义	食物来源	抗消化原理
RS1	物理上无法接触到的淀粉	全谷物和豆类等	淀粉颗粒具有物理屏障作用, 被嵌入在蛋白质基质或植物细胞壁上, 使其不能被淀粉酶作用
RS2	具有 B 型或 C 型多晶型的天然、未加工的部分结晶颗粒	生土豆、青香蕉和生豌豆等	具有致密的结晶和部分结晶结构
RS3	含淀粉食物在烹饪和冷却过程中形成的回生淀粉	煮熟后冷却的土豆、意大利面和米饭等	经过淀粉糊化和冷却, 淀粉分子相互缠绕、重结晶, 使淀粉结构更紧凑、更稳定
RS4	是经过化学改性的淀粉, 可以通过酯化、乙酰化、交联和磷酸化等进行改性	使用变性淀粉的食物, 如面包、蛋糕等	淀粉分子结构的改性及一些化学官能团的引入, 能够阻止淀粉酶的进入
RS5	直链淀粉-脂质复合物	用脂质烹饪的淀粉, 如油炸的食物等	脂质物质的加入改变了淀粉分子的原有结构, 减少了与消化酶的接触面积

表 2 不同 RS 结构与肠道微生物组之间特定相互作用示例
Table 2 Examples showing the specific interactions between different RS structures with gut microbiome

RS 类型	结构特点	肠道微生物组的消化影响
RS1	细胞壁完整性	细胞壁完整性的减弱显著提高了丁酸的产量，而细胞壁的损伤则可提高某些有益菌群(如布劳特氏菌属和罗氏菌属)的相对丰度
RS2	颗粒表面孔隙	B 型淀粉发酵所产生的丁酸浓度显著高于 A 型淀粉
RS3	结晶形态	B 型结晶形态可提升双歧杆菌属的丰度，而 A 型结晶则增加了阿托波菌属的丰度
RS4	交联程度	交联高直链玉米淀粉发酵的丁酸产量随着交联程度的增加而逐渐降低。低度和中度交联的直链玉米淀粉能够提高布劳特氏菌属和梭菌属的丰度，而高度交联的直链玉米淀粉则可显著促进单形拟杆菌和布氏瘤胃球菌的生长
RS5	淀粉-脂质复合物中脂肪酸的类型	对于含有不同脂肪酸的淀粉-脂质复合物，观察到丙酸浓度在代谢过程中存在显著变化

除了不同 RS 类型的影响外，同一类型内的微小结构差异也被证明会显著影响各类肠道细菌的发酵过程。在一项针对人类粪便的体外发酵研究中，扁豆淀粉(RS1)的发酵速率受到细胞壁完整性的限制，完整的细胞壁能够减缓丁酸的生成，而受损细胞壁则促进某些有益细菌的增加，例如罗氏菌属等^[22]。对于天然淀粉(RS2)，A 型和 B 型多态性淀粉通过不同的降解模式显著改变了发酵速率及其相关微生物群落。具体而言，B 型淀粉颗粒坚硬且光滑，其表面缺乏孔隙，从而形成屏障，阻碍了细菌酶的结合。而 A 型淀粉因其表面存在孔隙，增大了与细菌酶的结合点和表面积，使得其发酵速率更为迅速。此外，B 型淀粉所产生的丁酸浓度亦明显高于 A 型淀粉^[23]。

在回生过程中，直链淀粉和支链淀粉链可以形成不同的晶体结构(RS3)，主要可分为 A 型和 B 型两种形式。A 型结晶形态具备更加紧凑的结构，其水分含量相对较低；而 B 型结晶形态则展现出更为开放的结构，伴随较高的水分含量。研究表明，具有 B 型结晶形态的 RS3 有助于促进双歧杆菌属丰度的增加，而具有 A 型结晶形态的 RS3 则能促使阿托波菌属丰度的提升^[24]。

在 RS4 方面，交联程度是决定发酵速率、代谢产物及肠道微生物群组成的关键因素。高交联度的直链玉米淀粉可显著促进单形拟杆菌和布氏瘤胃球菌的生长；而低至中等交联度的直链玉米淀粉则有助于增加布劳特氏菌属和梭菌属的丰度^[25]。此外，随着交联程度的增加，高交联直链玉米淀粉所产生的丁酸含量也逐渐降低。在 RS5 方面，不同类型脂肪酸的淀粉-脂质复合物对结肠内微生物降解作用也表现出显著影响^[26]。

RS 对健康的潜在益处和生理影响主要源于其在结肠中的发酵过程。然而，这些益处的程度和特异性可能因 RS 的类型而有所不同。不同类型的 RS 可能优先促进某些微生物物种的增殖，或导致挥发性脂肪酸产生速率存在差异。综上所述，RS 的生化结构、分类及物理形态等多种因素共同决定了其与肠道微生物组之间的相互作用，以及由此产生的健康效果。

2 抗性淀粉与肠道微生物组的相互作用

2.1 结肠中抗性淀粉的发酵机制

RS 被结肠中复杂的微生物生态系统降解，其中参与 RS 发酵的主要群体属于细菌门，并引发一系列代谢连锁反应。初级降解者可以进入 RS 颗粒的外表面或暴露孔隙中，同时发酵释放低聚糖并产生乳酸和乙酸等代谢产物^[27]；次级降解者发酵完整 RS 的能力较差，它们可能附着在 RS 的磨损处和孔隙上，主要参与淀粉颗粒的降解过程，并利用初级降解者产生的可溶性低聚糖^[28]。交叉降解者不直接与淀粉作用，它们利用上游降解者产生的副产物，有助于维持发酵过程的化学和热力学平衡^[29]。大多数产生的代谢产物是酸性的，这可能进一步稳定肠道系统。因此，可以总结认为，在 RS 降解与发酵过程中，各类微生物系统构成了一个复杂而密切关联的交叉饲养互动网络，并维持微生物在发酵过程中的复杂平衡。

RS 的微生物降解始于颗粒表面，初级和次级降解者必须首先识别并附着于此。一般而言，这些细菌通过多糖利用位点(polysaccharide utilization loci, PULs)编码运输蛋白及碳水化合物活性酶(carbohydrate-active enzymes, CAZymes)，而 CAZymes 中包含特定的识别和催化结构域。其中，内切 α -淀粉酶属于糖苷水解酶第 13 家族(glycoside hydrolases, GH13)，其作用为水解淀粉内部的 α -1,4-糖苷键和 α -1,6-糖苷键。此外，其他 GH 家族还包括外切 α -葡萄糖苷酶和淀粉脱支酶，例如限糖苷酶、普鲁兰酶和异麦芽糖酶等^[30]。但是大多数微生物 GHs 尚未在人类肠道环境中进行深入研究，这导致对 RS 微结构中糖苷水解酶配体特异性的理解仍然不足。此外，糖苷水解酶通常带有一种或多种碳水化合物结合模块(carbohydrate-binding modules, CBMs)^[31]，这些连续的蛋白质结构域能够增强酶与底物之间的特异性结合，并提高发酵效率。基于氨基酸序列相似性，目前已鉴定出 88 个 CBM 家族，其中 15 个具有显著的淀粉结合活性，包括 CBM 20、21、25、26、34、41、45、48、53、58、68、69，以及 74 和 83，能够识别淀

粉螺旋结构中暴露的葡萄糖残基。常见淀粉降解细菌的种类及消化特性详见表 3。

表 3 常见淀粉降解细菌的种类及消化特性
Table 3 Types and digestive characteristics of common starch-degrading bacteria

菌种	菌株	淀粉	RS	GH13 淀粉酶种类
布氏瘤胃球菌	L2-63	+	+	15
青春双歧杆菌	P2P3	+	+	17
青春双歧杆菌	L2-32	+	+	16
豚双歧杆菌	FMB-1	+	+	14
直肠真杆菌	DSM 17629	+	o	13
肠道罗斯氏菌	L1-82	+	-	13
溶纤维丁酸弧菌	16/4	+	-	10
狄氏副拟杆菌	ATCC 8503	+	o	7
多形拟杆菌	VPI-5482	+	o	8
短双歧杆菌	UCC 2003	+	-	14
短双歧杆菌	JCM 7019	+	-	12
短双歧杆菌	NCFB 2258	+	-	13
假长双歧杆菌	DSM 20092	+	-	17
角双歧杆菌	DSM 20098	+	-	13

注: +、o、-表示菌株能、弱或不能降解淀粉或 RS。

2.2 参与抗性淀粉发酵的主要微生物类群

2.2.1 初级降解者

初级降解者利用复杂的酶机制来对接和消化淀粉颗粒, 主要包括布氏瘤胃球菌和青春双歧杆菌。布氏瘤胃球菌被认为是结肠中的关键细菌, 它独特地拥有一个淀粉酶体——由细胞外糖苷水解酶(GHs)组成的多蛋白复合物, 其两侧附有额外的碳水化合物结合模块(CBMs), 通过钙依赖性粘附-对接蛋白相互作用进行结合^[32]。在 5 种不同类型的布氏瘤胃球菌株中, 鉴定出 17 种保守型含 GH13 的淀粉酶(Amy1-17), 能够有效水解 α -1,4-及 α -1,6-糖苷键。除了产生比自身生长所需更多的淀粉副产物, 如麦芽低聚糖、麦芽糖和葡萄糖之外, 布氏瘤胃球菌还能够生成乙酸、乙醇、甲酸以及丙醇。有别于其他的瘤胃科家族成员, 目前尚未证明布氏瘤胃球菌具有生成丁酸的能力。在体外研究中, 布氏瘤胃球菌株 L2-63、L2-36、5AMG、YE282 及 ATCC 27255 对回生(Novelose 330)和高直链(Hi-Maize 958)的玉米淀粉表现出显著的淀粉酶活性。其中, 在 L2-63 株中, 这些活性甚至高于其对土豆淀粉的活性^[33]。

青春双歧杆菌拥有一个多模块的碳水化合物利用系统, 其中富含对糖类底物具有特异性的糖苷酶。青春双歧杆菌的 CBM25、26 和 74 被认为协同作用, 使双歧杆菌不仅能够与淀粉结合, 还能够将淀粉颗粒聚集形成团块。已

从人类中分离出 15 株青春双歧杆菌株, 在体外研究中, 只有两株(P2P3 和 L2-32)可有效利用 RS, 并发酵产生乳酸、乙酸和甲酸等^[34]。青春双歧杆菌株对淀粉降解副产品的利用比布氏瘤胃球菌株更多, 这表明它与其他降解成员之间存在更加竞争性的关系。青春双歧杆菌对不同的 RS 表现出菌株特异性的偏好, 如菌株 P2P3 对高直链玉米淀粉(Hi-Maize 958)的利用程度显著高于交联玉米淀粉(Versafibe 2470)、交联土豆淀粉(Versafibe 1490)和回生玉米淀粉(Novelose 330)^[35]。

2.2.2 次级降解者

次级降解者拥有细胞外淀粉酶来降解常规淀粉, 但与初级降解者相比, 它们在启动 RS 降解方面的贡献微不足道。相反, 它们可能需要初级降解者优先侵蚀 RS 颗粒的光滑表面, 然后附着在 RS 上发酵降解产物(主要是初级降解者产生的过量低聚糖)。

直肠真杆菌作为肠道菌群中重要的丁酸生成成员, 被广泛认为在维持肠道微生物平衡方面发挥着关键作用。研究表明, 直肠真杆菌株 L1-86 含有 11 种 GH13 家族酶, 其中两个已被深入解析, 即 Amy13K 和 Amy13B。在结构上, Amy13K 包括两个 CBM26 结合结构域, 以及额外的 CBM41、82 和 83 结构域, 这使得直肠真杆菌能够与特定类型的淀粉颗粒结合^[36]。在体外实验中, Amy13K 对支链淀粉的降解活性是其对直链淀粉降解活性的两倍, 此过程释放出麦芽四糖和麦芽五糖。这些酶解产物随后可能会被 Amy13B 进一步水解, 但值得注意的是, Amy13B 并不参与较大底物的结合反应。与初级降解者类似, 直肠真杆菌也表现出对 RS 的偏好。具体而言, 直肠真杆菌 DSM 17629 在交联玉米淀粉(Versafibe 2470)上的生长显示出了可检测水平, 而在交联土豆(Versafibe 1490)或木薯(Versafibe 3490)上则未能观察到生长迹象^[37]。研究发现, 相比于青春双歧杆菌, 直肠真杆菌的生长存在滞后现象, 这表明它可能依赖于初级降解者先行消化 RS。

来自拟杆菌门的多形拟杆菌具有 88 个不同的 PULs, 编码 226 种糖苷酶, 这使其能够有效降解至少 32 种不同类型的糖类。此外, 多形拟杆菌还具备一种复杂的淀粉利用系统(starch-utilization system, Sus)^[38]。该系统是一种酶复合物, 首先通过脂蛋白与淀粉颗粒结合, 随后利用 GH13 家族中的 α -淀粉酶负责淀粉颗粒的水解, 生成的麦芽低聚糖和麦芽糊精依赖于 TonB 转运蛋白被转移到细胞周质中, 并进一步被普鲁兰酶和 α -葡萄糖苷酶降解为葡萄糖。最终, 通过一个尚未识别的转运蛋白将葡萄糖导入细胞, 并在细胞内发酵成短链脂肪酸。多形拟杆菌在发酵过程中产生乳酸、乙酸和丙酸, 尽管不产生丁酸, 但其代谢产物可促使其他细菌生成丁酸^[39]。多数多形拟杆菌的糖苷酶定位于细胞周质或外膜, 也为其他微生物群落提供了可溶性糖类。因此, 虽然多形拟杆菌更倾向于降解各种糖类, 它仍配备了一个复杂系统以

获取淀粉,同时能够影响其他微生物群落的活性。

除了上述提到的次级降解者外,仍有其他一些细菌展现出特异性的次级降解潜力。这些菌属包括罗氏菌属、丁酸弧菌属和双歧杆菌属^[40]等,它们之间的协同作用共同促进了 RS 的发酵过程,并为该过程的健康益处做出了独特的贡献。

2.2.3 交叉降解者

交叉降解者是指对淀粉不活跃的微生物,它们在上游代谢产物的转化中发挥着重要的作用。人罗斯氏菌、普

氏栖粪杆菌是其典型代表,它们基因组编码的 GH13 酶比次级降解者少,并且它不编码具有 CBM26 或 CBM41 结构域的 GH13 酶,这可能是导致其在淀粉利用方面能力不足的主要原因,仅能够降解较小的麦芽糖寡糖部分^[41]。

简而言之,结肠中 RS 的发酵并非由单一微生物种群主导的孤立过程,而是通过竞争和共生相互作用形成了一个复杂的网络,它们的共同作用突出了肠道微生物组作为一个代谢“新器官”的概念。RS 的不同降解者及其对 RS 的消化偏好详见图 1。

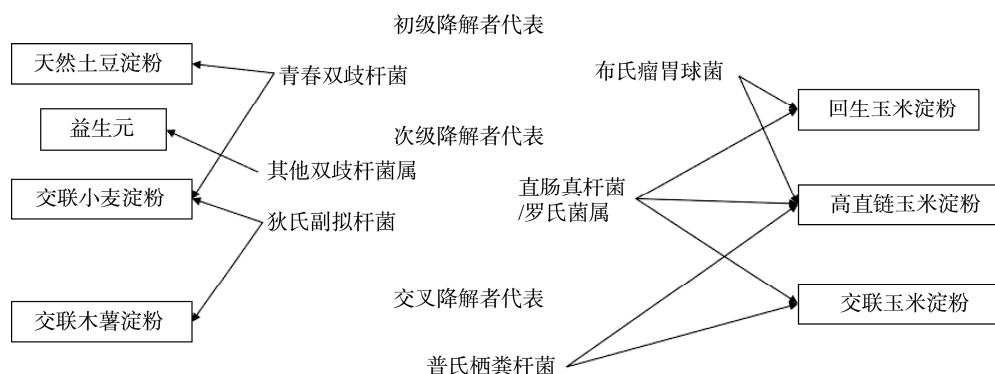


图 1 不同降解者对 RS 的消化偏好

Fig.1 Preferences of different degraders for RS digestion

3 挥发性脂肪酸的产生、作用与健康影响

3.1 由抗性淀粉发酵产生挥发性脂肪酸

RS 是结肠发酵的主要底物,主要由常驻微生物群进行。这种发酵过程最终产生挥发性脂肪酸,主要是乙酸、丙酸和丁酸,它们是维持肠道健康和更广泛代谢功能的关键因素^[42]。当到达结肠后,RS 会受到糖解细菌的作用,这些细菌优先代谢复合碳水化合物而非蛋白质。在这个发酵过程中,RS 分解产生葡萄糖和其他单糖,随后经过一系列生物转化产生挥发性脂肪酸。拟杆菌门和厚壁菌门是人类肠道中两个主要的细菌门类,它们协同作用实现了这些转化。例如,丁酸主要由厚壁菌门产生,而丙酸主要由拟杆菌门产生^[18,43]。

乙酸的产生通常涉及恩布登-迈耶霍夫-帕纳斯(Embden-Meyerhof-Parnas, EMP)途径,其中丙酮酸(葡萄糖发酵产物)被转化为乙酰辅酶 A,然后转化为乙酸,并在此过程中释放能量。另一方面,丙酸通常通过琥珀酸盐或丙烯酸盐途径合成,具体取决于细菌的种类。许多拟杆菌门细菌经过琥珀酸盐途径将丙酮酸转化为琥珀酸盐,然后转化为丙酸。丁酸的产生是一个多步过程,涉及将源自丙酮酸的乙酰辅酶 A 转化为丁酰辅酶 A,随后转化为丁酸,主要由厚壁菌门成员如普氏栖粪杆菌和直肠真杆菌分解产生^[44-45]。

3.2 挥发性脂肪酸的作用

乙酸是产量最大的挥发性脂肪酸,在人体内发挥着多种作用。除了作为能量底物外,它还在胆固醇合成和脂

质代谢中发挥着关键作用。乙酸已被公认为脂肪组织中长链脂肪酸生物合成的重要前体,促进能量储存^[46-47]。此外,循环中的乙酸可以穿过血脑屏障,影响大脑功能,尤其是食欲调节^[48]。其还可调节细胞因子如白介素-10 的生成,突出了其在调节炎症和慢性炎症疾病中的潜力^[49]。

丙酸虽然合成量比乙酸少,但重要性并不逊色。其显著作用之一是作为肝脏中糖异生反应的底物。这一功能使丙酸成为维持血糖稳态的关键参与者,从而影响全身能量。另外,丙酸与胆固醇合成的抑制有关,这表明其具有潜在的心脏保护作用。丙酸的另一个功能是它能够影响肠-脑轴。研究表明,它可以向大脑发出信号,产生调节食欲的激素,从而影响饱腹感和能量摄入^[50]。在免疫调节方面,丙酸与乙酸类似,通过抑制 NF- κ B 通路和增加抗炎细胞因子的释放来发挥抗炎作用^[51]。

丁酸通常被认为是与结肠健康影响最深远的短链脂肪酸。作为结肠上皮细胞的主要能量来源,它在支持细胞的完整性和功能,维持肠道屏障功能的作用至关重要,可以防止有害物质进入血液,避免潜在的炎症反应。此外,丁酸通过抑制组蛋白去乙酰化酶活性,影响从细胞分化到细胞凋亡的各种细胞过程,强调其在癌症预防,尤其是结肠癌预防中的潜在作用。研究还强调了丁酸的抗炎特性,其抑制炎症介质和促进调节性 T 细胞分化,成为炎症性肠病研究中备受关注的因子^[52]。

3.3 挥发性脂肪酸对人类健康的系统性影响

挥发性脂肪酸不仅仅是微生物发酵的终产物,更是

协调众多生理过程的信号分子。它们不仅影响着肠道功能,还对全身代谢、心血管系统、免疫系统和神经系统有着调节作用。此外,这些脂肪酸在调节葡萄糖稳态和胰岛素敏感性方面发挥着重要作用。挥发性脂肪酸增加了诸如胰高血糖素样肽-1 (glucagon like peptide-1, GLP-1) 和多肽 YY 等肠道激素的释放,间接调节了胰岛素的释放和食欲。特别是 GLP-1 的释放提高了胰岛素的敏感性,为 II 型糖尿病治疗提供了一个潜在的途径^[53]。

心血管系统也受到挥发性脂肪酸的影响。研究表明,膳食纤维摄入量与心血管疾病风险之间呈负相关。特别是乙酸和丙酸,具有降低胆固醇的特性,它们会下调肝脏胆固醇的合成,增强其在心脏保护中的潜在作用。此外,这些脂肪酸还可以通过与 G 蛋白偶联受体相互作用来调节血压,揭示了它们可能影响心血管的另一种机制^[54-55]。

最后,神经和免疫系统成为挥发性脂肪酸意想不到的受益者。研究发现丁酸具有神经保护作用,有助于减缓神经退行性疾病的进展。挥发性脂肪酸还调节血脑屏障的完整性,强调其在神经健康中的重要性。在免疫方面,挥发性脂肪酸(尤其是丁酸),在促进结肠中调节性 T 细胞的分化方面发挥着显著作用。这种调节有助于维持肠道免疫稳态,有助于抵御炎症性疾病,如炎症性肠病等^[56-57]。

4 结束语

近年来,RS 在人类健康中的作用已成为研究焦点。RS 在调节肠道微生物群方面发挥着重要作用,从而带来有益的代谢结果,尤其是在代谢综合征、体重管理、肥胖症、糖尿病和血糖控制方面。对 RS 的日益关注强调了其在饮食、健康和疾病之间的核心地位,为未来制定个性化的营养干预措施和全面的健康方案提供依据。

参考文献

- DEMARTINO P, COCKBURN DW. Resistant starch: Impact on the gut microbiome and health [J]. *Curr Opin Biotechnol*, 2020(61): 66–71.
- CHEN Z, LIANG N, ZHANG H, *et al.* Resistant starch and the gut microbiome: Exploring beneficial interactions and dietary impacts [J]. *Food Chem: X*, 2024(21): 101118.
- LIU H, ZHANG I, MA O, *et al.* Health beneficial effects of resistant starch on diabetes and obesity via regulation of gut microbiota: A review [J]. *Food Funct*, 2020, 11(7): 5749–5767.
- WALSH SK, LUCEY A, WALTER J, *et al.* Resistant starch—an accessible fiber ingredient acceptable to the western palate [J]. *Comprehens Rev Food Sci Food Saf*, 2022, 21(3): 2930–2955.
- FURRER AN, CHEGENI M, FERRUZZI MG. Impact of potato processing on nutrients, phytochemicals and human health [J]. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 2018, 58(1): 146–168.
- LOUIS P, FLINT HJ. Formation of propionate and butyrate by the human colonic microbiota [J]. *Environ Microbiol*, 2017, 19(1): 29–41.
- KOH A, DE V, KOVATCHEVA D, *et al.* From dietary fiber to host physiology: Short-chain fatty acids as key bacterial metabolites [J]. *Cell*, 2016, 165(6): 1332–1345.
- LEI S, LI X, LIU L, *et al.* Effect of lotus seed resistant starch on tolerance of mice fecal microbiota to bile salt [J]. *Int J Biol Macromol*, 2020, 151(4): 384–393.
- CHAMP M, LANGKILDE AM, BROUNS F, *et al.* Advances in dietary fibre characterisation.2. Consumption, chemistry, physiology and measurement of resistant starch; implications for health and food labelling [J]. *Nutr Res Rev*, 2003, 16(2): 143–161.
- BENDIKS ZA, KNUDSEN KE, KEENAN MJ, *et al.* Conserved and variable responses of the gut microbiome to resistant starch type 2 [J]. *Nutr Res*, 2020, 77: 12–28.
- 张婧婷. 抗性淀粉的类型及其制备技术研究进展[J]. *现代面粉工业*, 2021, 35(6): 26–32.
- ZHANG JT. Research progress on types of resistant starch and its preparation technology [J]. *Mod Flour Mill Ind*, 2021, 35(6): 26–32.
- OKUMUS BN, TACER-CABA Z, KAHRAMAN K, *et al.* Resistant starch type V formation in brown lentil (*Lens culinaris* Medikus) starch with different lipids/fatty acids [J]. *Food Chem*, 2018, 240: 550–558.
- LI L, RYAN J, NING Z, *et al.* A functional ecological network based on meta proteomics responses of individual gut microbiomes to resistant starches [J]. *Comput Struct Biotechnol J*, 2020, 18(S2): 3833–3842.
- WANG P, LUO ZG, XIAO ZG. Preparation, physicochemical characterization and *in vitro* release behavior of resveratrol-loaded oxidized Gellan gum/resistant starch hydrogel beads [J]. *Carbohydr Polym*, 2021(260): 117794.
- LI X, CHEN W, CHANG Q, *et al.* Structural and physicochemical properties of ginger (*Rhizoma curcuma longae*) starch and resistant starch: A comparative study [J]. *Int J Biol Macromol*, 2019, 144(C): 67–75.
- ZOU J, XU MJ, WEN LR, *et al.* Structure and physicochemical properties of native starch and resistant starch in Chinese yam (*Dioscorea oppositifolia* Thunb.) [J]. *Carbohydr Polym*, 2020(237): 116188.
- LIU H, ZHANG M, MA Q, *et al.* Health beneficial effects of resistant starch on diabetes and obesity via regulation of gut microbiota: A review [J]. *Food Funct*, 2020, 11(7): 5749–5767.
- TEICHMANN J, COCKBURN DW. *In vitro* fermentation reveals changes in butyrate production dependent on resistant starch source and microbiome composition [J]. *Front Microbiol*, 2021(12): 640253.
- ZHANG C, MA SS, WU JH, *et al.* A specific gut microbiota and metabolomic profiles shifts related to antidiabetic action: The similar and complementary antidiabetic properties of type 3 resistant starch from *Canna edulis* and metformin [J]. *Pharmacol Res*, 2020(159): 104985.
- NUGENT AP. Health properties of resistant starch [J]. *Nutr Bull*, 2005, 30(1): 27–54.
- GU F, LI C, HAMAKER BR, *et al.* Fecal microbiota responses to rice rs3 are specific to amylose molecular structure [J]. *Carbohydr Polym*, 2020(243): 116475.
- GUAN N, HE X, WANG S, *et al.* Cell wall integrity of pulse modulates the *in vitro* fecal fermentation rate and microbiota composition [J]. *J Agric Food Chem*, 2020, 68(4): 1091–1100.
- KEENAN MJ, ZHOU J, MCCUTCHEON K, *et al.* Effects of resistant starch, a non-digestible fermentable fiber, on reducing body fat [J]. *Obesity*, 2012, 14(9): 1523–1534.
- WANG S, DHITAL S, WANG K, *et al.* Side-by-side and exo-pitting degradation mechanism revealed from *in vitro* human fecal fermentation of granular starches [J]. *Carbohydr Polym*, 2021, 263(3): 118003.
- WANG S, ZHANG B, CHEN T, *et al.* Chemical cross-linking controls *in vitro* fecal fermentation rate of high-amylose maize starches and regulates gut microbiota composition [J]. *J Agric Food Chem*, 2019, 67(49): 13728–13736.
- VEDA K, DEBARATI M, BEJOY T, *et al.* Starch-lipid interaction alters the molecular structure and ultimate starch bioavailability: A comprehensive review [J]. *Int J Biol Macromol*, 2021(182): 626–638.

- [27] BELENGUER A, DUNCAN SH, CALDER AG, *et al.* Two routes of metabolic cross-feeding between *Bifidobacterium adolescentis* and butyrate-producing anaerobes from the human gut [J]. Appl Environ Microbiol, 2006, 72(5): 3593–3599.
- [28] ZHANG YY, LU YS, LI JL, *et al.* Dietary resistant starch modifies the composition and function of caecal microbiota of broilers [J]. J Sci Food Agric, 2020, 100(3): 1274–1284.
- [29] ZHANG C, QIU MY, WANG T, *et al.* Preparation, structure characterization, and specific gut microbiota properties related to anti-hyperlipidemic action of type 3 resistant starch from *Canna edulis* [J]. Food Chem, 2021(351): 129340.
- [30] DEEHAN EC, YANG C, PEREZ ME, *et al.* Precision microbiome modulation with discrete dietary fiber structures directs short-chain fatty acid production [J]. Cell Host Microb, 2020, 27(3): 389–404.
- [31] JANECEK S, MARECEK F, MACGREGOR EA, *et al.* Starch-binding domains as CBM families-history, occurrence, structure, function and evolution [J]. Biotechnol Adv: Int Rev J, 2019, 37(8): 107451.
- [32] CROST EH, GALL GL, LAVERDE JA, *et al.* Mechanistic insights into the cross-feeding of *Ruminococcus gnavus* and *Ruminococcus bromii* on host and dietary carbohydrates [J]. Front Microbiol, 2018(9): 2558.
- [33] LI L, RYAN J, NING Z, *et al.* A functional ecological network based on metaproteomics responses of individual gut microbiomes to resistant starches [J]. Computat Struct Biotechnol J, 2020, 18(S2): 3833–3842.
- [34] JUNG DH, SEO DH, KIM YJ, *et al.* The presence of resistant starch-degrading amylases in *Bifidobacterium adolescentis* of the human gut [J]. Int J Biol Macromol, 2020(161): 389–397.
- [35] JUNG DH, CHUNG WH, SEO DH, *et al.* Complete genome sequence of *Bifidobacterium adolescentis* P2P3, a human gut bacterium possessing strong resistant starch-degrading activity [J]. 3 Biotech, 2020, 10(2): 1–9.
- [36] COCKBURN DW, ORLOVSKY NI, FOLEY MH, *et al.* Molecular details of a starch utilization pathway in the human gut symbiont *Eubacterium rectale* [J]. Mol Microbiol, 2015, 95(2): 209–230.
- [37] COCKBURN DW, SUH C, MEDINA KP, *et al.* Novel carbohydrate binding modules in the surface anchored α -amylase of *Eubacterium rectale* provide a molecular rationale for the range of starches used by this organism in the human gut [J]. Mol Microbiol, 2018, 107(2): 249–264.
- [38] MARTENS EC, LOWE EC, CHIANG H, *et al.* Recognition and degradation of plant cell wall polysaccharides by two human gut symbionts [J]. PLoS Biol, 2011, 9(12): e1001221.
- [39] LI H, MA Y, GAO X, *et al.* Probing the structure-antioxidant activity relationships of four cinnamic acids porous starch esters [J]. Carbohydr Polym, 2021(256): 117428.
- [40] GANESAN K, QUILES L, DAGLIA M, *et al.* Dietary phytochemicals modulate intestinal epithelial barrier dysfunction and autoimmune diseases [J]. Food Front, 2021, 2(3): 357–382.
- [41] PAUL O, MARTIN JC, LAWLEY TD, *et al.* Polysaccharide utilization loci and nutritional specialization in a dominant group of butyrate-producing human colonic firmicutes [J]. Microb Genom, 2016(2): 2.
- [42] LI T, TENG H, AN FP, *et al.* The beneficial effects of purple yam (*Dioscorea alata* L.) resistant starch on hyperlipidemia in high-fat-fed hamsters [J]. Food Funct, 2019, 10(5): 2642–2650.
- [43] CERQUEIRA FM, PHOTENHAUER AL, POLLET RM, *et al.* Starch digestion by gut bacteria: Crowdsourcing for carbs [J]. Trends Microbiol, 2020, 28(2): 95–108.
- [44] MORRISON DJ, PRESTON T. Formation of short chain fatty acids by the gut microbiota and their impact on human metabolism [J]. Gut Microb, 2016, 7(3): 189–200.
- [45] 胡民万, 扈金萍. 短链脂肪酸与代谢性疾病相关性的研究进展[J]. 国际药学研究杂志, 2020, 47(11): 881–886.
- HU MW, HU JP. Correlation between short chain acids and metabolic diseases: Research fatty progress [J]. J Int Pharm Res, 2020, 47(11): 881–886.
- [46] 刘昭曦, 王禄山, 陈敏. 肠道菌群多糖利用及代谢[J]. 微生物学报, 2021, 61(7): 1816–1828.
- LIU ZX, WANG LS, CHEN M. Glycan utilization and metabolism by gut microbiota [J]. Acta Microbiol Sin, 2021, 61(7): 1816–1828.
- [47] PERRY RJ, PENG L, BARRY NA, *et al.* Acetate mediates a microbiome-brain- β -cell axis to promote metabolic syndrome [J]. Nature, 2016, 534(7606): 213–217.
- [48] LEBLANC JG, CHAIN F, REBECA M, *et al.* Beneficial effects on host energy metabolism of short-chain fatty acids and vitamins produced by commensal and probiotic bacteria [J]. Microbial Cell Factor, 2017, 16(1): 1–10.
- [49] CANFORA EE, JOCKEN JW, BLAAK EE. Short-chain fatty acids in control of body weight and insulin sensitivity [J]. Nat Rev Endocrinol, 2015, 11(10): 577–591.
- [50] ARPAIA N, CAMPBELL C, FAN X, *et al.* Metabolites produced by commensal bacteria promote peripheral regulatory T-cell generation [J]. Nature, 2013, 504(7480): 451–455.
- [51] LIU H, WANG J, HE T, *et al.* Butyrate: A double-edged sword for health? [J]. Adv Nutr, 2018, 9(1): 21–29.
- [52] TOLHURST G, HEFFRON H, LAM YS, *et al.* Short-chain fatty acids stimulate glucagon-like peptide-1 secretion via the G-protein-coupled receptor FFAR2 [J]. Diabetes, 2012, 61(2): 364–371.
- [53] PLUZNICK JL, PROTZKO RJ, GEVORGYAN H, *et al.* Olfactory receptor responding to gut microbiota-derived signals plays a role in renin secretion and blood pressure regulation [J]. Proceed Nat Acad Sci United States Am, 2013, 110(11): 4410–4415.
- [54] 彭会清, 贺莹, 欧阳丽君, 等. 短链脂肪酸在精神疾病中的研究进展[J]. 国际精神病学杂志, 2021, 48(4): 577–579.
- PENG HQ, HE Y, OUYANG LJ, *et al.* Research progress of short-chain fatty acids in mental disorders [J]. J Int Psych, 2021, 48(4): 577–579.
- [55] SMITH PM, HOWITT MR, PANIKOV N, *et al.* The microbial metabolites, short-chain fatty acids, regulate colonic Treg cell homeostasis [J]. Science, 2013, 341(6145): 569–573.
- [56] MARTINEZ I, JAEHYOUNG K, DUFFY PR, *et al.* Resistant starches types 2 and 4 have differential effects on the composition of the fecal microbiota in human subjects [J]. PLoS One, 2010, 5(11): e15046.
- [57] LAFFIN MR, TAYEBI KH, PARK H, *et al.* Amylose resistant starch supplementation increases the proportion of *Faecalibacterium* bacteria in end-stage renal disease patients: Microbial analysis from a randomized placebo controlled trial [J]. Hemodial Int, 2019, 23(3): 343–347.

(责任编辑: 韩晓红 蔡世佳)

作者简介



董 喆, 博士, 副研究员, 主要研究方向为食品安全检测。

E-mail: dongzh2009@126.com



李梦怡, 硕士, 助理研究员, 主要研究方向为食品安全检测。

E-mail: yimengli88@126.com