

盐胁迫下微生物在发酵食品中耐盐 及促发酵机制研究进展

Advances in salt tolerance and fermentation promotion mechanism of microorganisms in fermented foods under salt stress

蒋雪薇^{1,2}高兴彪¹张旭旭¹JIANG Xuewei^{1,2} GAO Xingbiao¹ ZHANG Xuxu¹张天娇¹方海宇¹周德华^{2,3}ZHANG Tianjiao¹ FANG Haiyu¹ ZHOU Dehua^{2,3}

(1. 长沙理工大学食品与生物工程学院, 湖南 长沙 410114; 2. 湖南省调味品发酵工程技术研究中心,
湖南 长沙 410600; 3. 加加食品集团股份有限公司, 湖南 长沙 410600)

(1. School of Food Science and Bioengineering, Changsha University of Science & Technology, Changsha, Hunan 410114, China; 2. Hunan Provincial Engineering Technology Research Center for Condiment Fermentation, Changsha, Hunan 410600, China; 3. Jiajia Food Group Co., Ltd., Changsha, Hunan 410600, China)

摘要:随着生理学结合多组学技术的应用,将实现盐胁迫下发酵微生物耐盐及促发酵机制的精准解析,为有效调控盐卤发酵、实现传统发酵食品风味提升奠定基础。文章综述了发酵食品中常见的耐盐微生物、主要耐盐机制、高盐环境中的促发酵特性以及研究耐盐及促发酵机制的方法,并对其未来发展方向进行了展望。

关键词:盐胁迫;发酵微生物;耐盐机制;促发酵机制;多组学技术

Abstract: With the application of physiological and multi-omics technologies, they will be able to accurately analyse the mechanisms of salt tolerance and fermentation promotion of fermentation microorganisms under salt stress, which will lay the foundation for the effective regulation of salt brine fermentation and enhancement of the flavour of traditional fermented foods. The article reviews the common salt-tolerant microorganisms in fermented foods, the main salt-tolerant mechanisms, the fermentation-promoting properties in high-salt environments, and the methods to study the salt-tolerant and fermentation-promoting mechanisms, as well as the future direction of their

development.

Keywords: salt stress; fermenting microorganisms; salt tolerance mechanism; fermentation-promoting mechanism; multi-omics techniques

发酵食品是指利用微生物进行发酵加工产生的一类食品^[1]。根据发酵原料的不同主要可分为发酵肉制品(腊肉、腊鱼、火腿等)、发酵乳制品(酸奶、奶酪、酸奶油等)、发酵豆制品(酱油、腐乳、豆酱等)、发酵蔬菜(泡菜、酸菜、酱腌菜等)和发酵米面制品(米酒、面包、米粉等)五大类^[2-6]。一些发酵食品生产过程中需加入一定量的食盐,如:酱油、豆瓣酱、辣椒酱、腊肉、火腿、腊鱼等,这些发酵食品中的食盐含量也有所不同,如:酱油的高盐稀态发酵盐浓度一般为 16%~20%,辣椒酱的发酵盐浓度为 10%~12%,腊肉的发酵盐浓度为 10%~13%,泡菜的发酵盐浓度为 2%~4%等^[7-9]。食盐的浓度直接影响发酵食品中微生物的生长和代谢,进而影响微生物产生的风味物质的种类和含量,导致发酵食品品质发生变化^[10-11]。有研究^[12]发现,酱油酿造中,盐浓度从 16%降至 9%会使酱油氨基酸态氮含量降低、总酸减少、腐败微生物增加、出现异味等不利结果,说明过度减少食盐会使食品的发酵过程无法维持正常。不同盐浓度下,微生物积累物质的特征不同,其主要原因是盐浓度直接影响了物质的运输及代谢,从而影响了这些微生物的促发酵能力,导致食品的发酵过程延缓甚至劣化,严重时还会出现

基金项目:湖南省重点研发项目(编号:2023NK2035);湖南省教育厅重点项目(编号:21A0197);长沙理工大学研究生科研创新项目(编号:CSLGCX23010)

作者简介:蒋雪薇(1972—),女,长沙理工大学教授,博士。

E-mail:jxw_72@sina.com

收稿日期:2024-03-26 **改回日期:**2024-05-30

发酵失败的情况。微生物的耐盐特性决定了其发酵性能,因此,研究发酵微生物的耐盐及促发酵机制,将有利于在发酵食品中更好地利用这些微生物。

盐胁迫下,微生物的应对策略主要分为两种:① 在细胞内积累 K^+ , 排出过量的 Na^+ , 维持细胞内外渗透平衡, 降低离子毒害;② 在细胞内积累大量相容性溶质, 维持细胞内外渗透平衡^[13]。此外, 一定盐浓度的发酵环境还会刺激微生物增强生成某些化合物的代谢途径, 促进发酵食品中一些风味物质(氨基酸及醇、醛、酸、酯等)的产生, 有利于发酵食品特殊风味的形成; 且发酵食品中某些风味物质仅在高盐胁迫下合成^[14]。近年来, 随着中国传统发酵食品的发展, 研究者围绕其发酵微生物与品质提升进行了大量的研究工作, 主要集中在菌群结构差异与风味的关系上^[15], 而有关发酵微生物在不同盐浓度下的耐盐特性及促发酵机制则关注较少。因此, 文章拟综述发酵过程中微生物基于生理、代谢、基因组等变化的耐盐特性, 以期为发酵微生物的高效利用及发酵食品品质提升提供依据。

1 发酵食品中的耐盐微生物

1.1 传统发酵调味品中的耐盐微生物

调味品是中国传统的发酵食品, 包括酱油、豆酱、辣酱、豆豉、腐乳、食醋等, 具有氨基酸、维生素、蛋白质等多

种营养物质。酿造调味品中的耐盐微生物主要分为霉菌、酵母和细菌三大类, 霉菌具有多种复合酶系, 能水解原料中大分子物质, 为发酵微生物的生长和发酵过程提供营养物质, 如: 曲霉属的米曲霉(*Aspergillus oryzae*)、红曲霉(*Monascus purpureus*), 毛霉属的总状毛霉(*Mucor racemosus*)、高大毛霉(*Mucor mucedo*), 曲霉(主要是米曲霉)常被用于酱油发酵过程中原料的水解, 红曲酶常被用于食醋发酵, 毛霉常被用于腐乳发酵^[16-17]; 发酵过程中, 酵母菌以代谢产生醇类和酯类物质为主, 同时还能促进醛、酚等挥发性风味物质的产生, 如: 鲁氏接合酵母(*Zygosaccharomyces rouxii*)、埃切假丝酵母(*Candida etchellsii*)和毕赤酵母(*Pichia pastoris*)等, 其中关于鲁氏酵母的研究最为广泛, 常用于酱油、食醋发酵^[18-20]; 细菌是一类非常常见的菌类, 在调味品中被广泛应用, 主要包括乳酸菌属、芽胞杆菌属、葡萄球菌属、醋酸杆菌属等, 其中乳酸菌属是研究和应用较多的种类之一, 如: 嗜盐四联球菌(*Tetragenococcus halophilus*)、魏斯氏菌(*Weissella* spp.)、片球菌(*Pediococcus* spp.)等, 在发酵过程中, 乳酸菌可以通过体内酶系的催化作用生成乳酸、乙酸等有机酸, 为发酵食品提供适口的酸感和回甜感等, 同时也为酯类风味物质的合成提供前体物质^[21-22]。各调味品发酵过程中的主要微生物见表 1。

表 1 调味品发酵过程中的主要微生物

Table 1 Main microorganisms in the fermentation process of spices

分类	主要优势发酵菌属		主要代表菌株		应用范围	功能	文献
细菌	乳 酸 菌 属 (<i>Lactobacillus</i>)	发酵乳杆菌(<i>Laciobacillus fermentum</i>)		嗜盐四联球菌(<i>Tetragenococcus halophilusi</i>) 魏斯氏菌(<i>Weissella</i> spp.) 片球菌(<i>Pediococcus</i> spp.)	食醋 酱油、豆酱	产有机酸、水解原料	[21—22]
		瑞士乳杆菌(<i>Lactobacillus helveticus</i>)					
	醋 酸 杆 菌 属 (<i>Acetobacter</i>)	奥尔兰醋酸杆(<i>Acetobacter orleanense</i>)		食醋	产有机酸、丁二酮、亚油酸等风味物质		
		巴氏醋杆菌(<i>Acetobacter pasteurianus</i>)					
	葡 萄 球 菌 属 (<i>Staphylococcus</i>)	肉葡萄球菌(<i>Staphylococcus carnosus</i>)		酱油、豆酱	产酸、产蛋白酶,降解蛋白质		
		鱼 发 酵 葡 萄 球 菌 (<i>Staphylococcus piscifermentans</i>)					
	芽 胞 杆 菌 (<i>Bacillus</i>)	贝莱斯芽胞杆菌(<i>Bacillus velezensis</i>)		酱油、豆酱、腐乳	产蛋白酶、淀粉酶及其他风味物质		
枯草芽孢杆菌(<i>Bacillus subtilis</i>)							
霉菌	曲 霉 属 (<i>Aspergillus</i>)	红曲霉(<i>Monascuspurpureus</i>)		食醋	降解原料生成多糖、氨基酸和多肽等	[16—17]	
		米曲霉(<i>Aspergillus oryzae</i>)					
	毛霉属(<i>Mucor</i>)	总状毛霉(<i>Mucor racemosus</i>)		腐乳	分泌蛋白酶等,水解原料		
		腐乳毛霉(<i>Mucor sufu</i>)					
		根霉(<i>Rhizopus</i>)	米根霉(<i>Rhizopus oryzae</i>)		腐乳	能产生脂肪酶、糖化酶、淀粉酶等	
酵母菌	酵 母 属 (<i>Saccharomyce</i>)	酿酒酵母(<i>Saccharomyces cerevisiae</i>)		食醋	酒精发酵	[18—20]	
		巴斯德毕赤酵母(<i>Pichia pastoris</i>)					
		鲁氏接合酵母(<i>Zygosaccharomyces rouxii</i>)					豆瓣酱、酱油、豆酱

1.2 传统发酵肉制品中的耐盐微生物

传统发酵肉制品是以畜禽肉为主要原料,在自然或人工条件下经微生物发酵、加工制成的一类肉制品,按照加工工艺的不同,中国传统肉制品可分为七大类:腌制产品、熏烤产品、油炸产品、干燥产品、酱汁腌制产品、香肠产品和火腿产品^[23]。其发酵微生物主要包括霉菌如纳地青霉(*Penicillium nalgiovense*)和产黄青霉(*Penicillium chrysogenum*),酵母菌如汉逊德巴利酵母菌(*Debaryomyces hansenii*)和毕赤酵母(*Pichia pastoris*),细菌(主要是凝固酶阴性葡萄球菌和乳酸菌)如木糖葡萄球菌(*Staphylococcus xylosus*)、肉葡萄球菌(*Staphylococcus succinus*)、植物乳杆菌(*Lactiplantibacillus plantarum*)和木

糖链球菌(*Streptococcus xylosus*)。霉菌可在发酵肉制品表面形成一层保护膜,减少水分流失、防止微生物污染,还能将肉中的蛋白质和脂肪分解为游离氨基酸和脂肪酸^[24];酵母菌能利用碳水化合物产生醇类物质并与乳酸菌分解产生的酸进一步反应形成酯类物质,促进发酵肉风味的形成^[25];凝固酶阴性葡萄球菌能产生蛋白酶、脂肪酶及硝酸还原酶,分解肉制品中的蛋白质和脂肪以促进风味物质的生成,硝酸还原酶对其颜色的形成及硝酸盐降解有重要意义;乳酸菌能够抑制发酵肉制品中致病菌的增殖,降解亚硝酸盐及生物胺等有害物质,提升产品的安全^[26-27]。传统发酵肉制品中的主要微生物及功能见表2。

表2 传统发酵肉制品中的主要微生物及功能

Table 2 Main microorganisms and functions in traditional fermented meat products

分类	主要优势发酵菌属	主要代表菌株	应用范围	功能	文献
细菌	乳 酸 菌 属 (<i>Lactobacillus</i>)	木糖链球菌(<i>Streptococcus xylosus</i>)	香肠	促进蛋白质、脂肪分解和	[23,26-27]
		植物乳杆菌(<i>Lactiplantibacillus plantarum</i>)		酸类、醛类、部分醇类物质	
		四联球菌(<i>Tetragenococcus</i> ssp)	鱼露	生成等	
		发酵乳杆菌(<i>Lactobacillus fermentum</i>)	香肠、酸肉		
	葡 萄 球 菌 属 (<i>Staphylococcus</i>)	肉葡萄球菌(<i>Staphylococcus carnosus</i>)	腊 肉、香 肠、	分解肌肉脂肪和蛋白,促	
		木糖葡萄球菌(<i>Staphylococcus xylosus</i>)	火腿	进特定芳香物质的形成	
		腐生葡萄球菌(<i>Staphylococcus saprophyticus</i>)			
		马胃葡萄球菌(<i>Staphylococcus equorum</i>)			
		沃氏葡萄球菌(<i>Staphylococcus warneri</i>)			
霉菌	青 霉 属 (<i>Penicillium</i>)	纳地青霉(<i>Penicillium nalgiovense</i>)	腊 肉、香 肠、	分解脂肪和蛋白质、产生	[24]
		产黄青霉(<i>Penicillium chrysogenum</i>)	火腿	风味物质、抗氧化	
酵母菌	酵 母 属 (<i>Saccharomyce</i>)	汉逊德巴利酵母菌(<i>Debaryomyces hansenii</i>)		抑制脂质氧化、促进酯类	[25]
		产阮假丝酵母菌(<i>Candida utilis</i>)		物质生成	

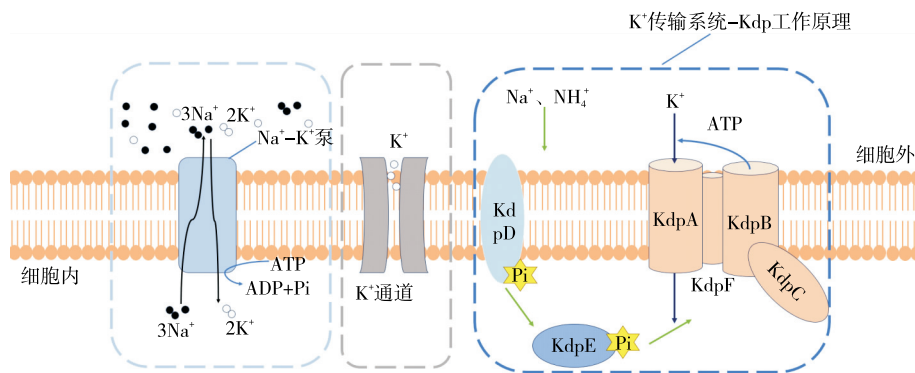
2 盐胁迫下微生物的耐盐机制

2.1 Na⁺/K⁺转运

适量的盐可以维持细胞的渗透平衡,但过量的 Na⁺会严重损害微生物细胞,因此需要利用细胞中的 Na⁺离子外排系统,将细胞内多余的 Na⁺排至胞外,同时转入 K⁺,维持细胞内外的渗透压和电位平衡。钠钾泵即钠钾-ATP 酶(Na⁺/K⁺-ATPase)是一种位于细胞膜上的特殊蛋白,可以通过消耗 ATP,逆浓度梯度转运 Na⁺到细胞外,转入 K⁺到细胞内,维持细胞内外的渗透压平衡。目前已知钠钾泵消耗 ATP,可以将 3 个 Na⁺泵出细胞,同时将 2 个 K⁺泵入细胞。钠钾泵是一种非常重要的“吸钾排钠”机制,但仍然存在许多其他的“吸钾排钠”方式以维持细胞的渗透压和电位平衡(图 1)^[28]。如:Na⁺/H⁺逆向转运蛋白又称 Na⁺/H⁺泵,在维持细胞内 pH 稳定和 Na⁺动态平衡等方面发挥积极作用,目前,已有多个

Na⁺/H⁺逆向转运蛋白成员,包括 Cpa 家族、Mfs 家族和 NhaA 家族等^[29]。

K⁺有利于恢复细胞形态和渗透压,微生物胞内的 K⁺浓度通常高于外界环境,为调节细胞内外 K⁺的输出与输入的动态平衡,微生物通过一系列 K⁺转运系统来维持胞内的 K⁺浓度。目前,已报道的 K⁺转运系统有 TrKA、KtrA、Kup 和 Kdp 系统,其中 Kdp 系统广泛分布于各类细菌中,是细菌中比较常见的 K⁺转运系统^[30]。如图 1 所示,Kdp 系统由 KdpD/KdpE 和 KdpFABC 复合物组成,KdpD 为组氨酸激酶,当受到 Na⁺、NH₄⁺等外界刺激时,KdpD 被磷酸化,将磷酸基团传递给 KdpE,与 KdpFABC 形成复合物转运 K⁺。KdpA 主要负责 K⁺的转运;KdpB 提供 K⁺转运所需能量;KdpC 通过氨基端的跨膜螺旋锚定在膜上,增加 KdpB 对 ATP 的亲合力;KdpF 负责维持 KdpFABC 的稳定性^[31-32]。

图 1 Na^+/K^+ 转运机制示意图Figure 1 Schematic diagram of Na^+/K^+ transport mechanism

2.2 积累相容性溶质

相容性溶质主要指极性的、易溶的、生理 pH 范围内不带电荷,且可以在细胞内高浓度积累而不妨碍细胞重要活动的小分子物质,相容性溶质对微生物在高渗条件下具有保护作用,其保护功能主要有:① 维持细胞正常的渗透平衡;② 维持酶的稳定性;③ 维持生物膜的完整性。目前,相容性溶质主要包括糖类、氨基酸类、甜菜碱类等^[33-34]。

2.2.1 糖类 糖类作为一种重要的渗透调节物质,普遍存在于微生物和植物中,主要包括蔗糖、海藻糖和甘油葡萄糖苷等。海藻糖作为一种典型应激代谢物,具有“生命之糖”的美称,广泛存在于细菌、酵母和一些藻类中,在高渗、高温和高寒等不利于生长的环境下,能够在细胞表面形成一层保护膜,防止生物体的分子结构被破坏,从而维持生命体的生命活动过程^[35]。如图 2 所示,海藻糖的合成主要包括 3 条合成途径:① OtsAB 途径,即海藻糖-6-

磷酸合酶 (trehalose-6-phosphate synthase, OtsA) 和海藻糖-6-磷酸磷酸酶 (trehalose-6-phosphate phosphatase, OtsB) 合成途径;② TreYZ 途径,即麦芽寡糖基海藻糖合成酶 (maltooligosyl trehalose synthase, TreY) 和麦芽寡糖基海藻糖水解酶 (maltooligosyl trehalose trehalohydrolase, TreZ) 合成途径;③ TreS 途径,即海藻糖合酶 (Trehalose synthase, TreS) 途径^[36],其中以 OtsA B 研究较为广泛,且 3 种途径涉及的物种包括细菌、真菌、植物等,表明海藻糖普遍存在于各种生物体中。刘达玉等^[37]研究发现,在酵母培养基中添加海藻糖可以显著改善 S 酵母在高盐培养基中的生长情况,缩短渗透条件下 S 酵母的延滞期,增加生物量,从而有效改善酱油的风味和品质。

2.2.2 氨基酸 氨基酸类相容性物质是一类从中度嗜盐菌中发现的相容性小分子保护剂,其中 L-脯氨酸 (简称脯

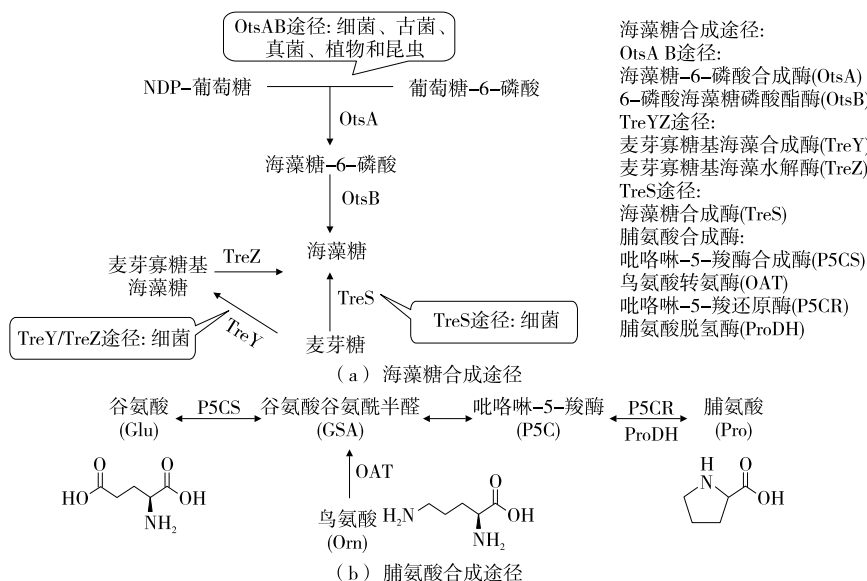


图 2 相容性物质——海藻糖、脯氨酸合成途径

Figure 2 Compatibilizers synthesis pathways (alginate and proline)

氨酸,Pro)是微生物中最为常见的氨基酸类相容性物质,其亲水力极强,是一种天然的渗透保护剂^[38]。微生物体内的脯氨酸合成途径主要有两种:①以谷氨酸为前体,②以鸟氨酸为前体,其合成关键酶包括吡咯啉-5-羧酸合成酶(pyrroline-5-carboxylate synthase, P5CS)、鸟氨酸氧化转氨酶(ornithine aminotransferase, OTA)、吡咯啉-5-羧酸还原酶(pyrroline-5-carboxylate reductase, P5CR)和脯氨酸脱氢酶(proline dehydrogenase, ProDH)^[39](图2)。1955年,澳大利亚学者在细菌 *Salmonella oranienburg* 中发现脯氨酸积累与其渗透胁迫耐受性密切相关^[40];2011年,Faiza等^[41]研究了分离自骆驼奶的乳酸菌在M17培养基中对盐胁迫的反应特点,证明脯氨酸是一种有效的渗透保护剂。

2.2.3 甜菜碱 甜菜碱是一种季铵碱类细胞相容性溶质,广泛存在于生物界,主要有脯氨酸甜菜碱、甘氨酸甜菜碱、谷氨酸甜菜碱等。目前,对甜菜碱类细胞相容性溶质的研究主要集中在甘氨酸甜菜碱,且在生物体内以胆碱氧化合成甜菜碱的途径研究得比较清楚,其合成关键酶包括胆碱单加氧酶、甜菜碱醛脱氢酶、胆碱脱氢酶和甜菜碱醛脱氢酶^[42]。Gu等^[43]从一株中度嗜盐芽孢杆菌D-8中克隆出分别表达甘氨酸甜菜醛脱氢酶和胆碱脱氢酶的 *gbsA*、*gbsB* 基因,将其在大肠杆菌中异源表达,结果发现该大肠杆菌可以在含NaCl胆碱的M63培养基中生长,证明甜菜碱是一种有效的渗透保护剂。

3 盐胁迫下微生物在发酵食品中的促发酵机制

食品发酵过程中主要的发酵微生物和一些次生微生物对物质代谢、营养物质及风味物质积累具有促进作用,这类微生物被称为发酵功能微生物,而其在生产中的作用则被称为“促发酵”。发酵食品生产过程中,有益功能微生物能将原料中的大分子物质分解为氨基酸、多肽、脂肪酸等小分子物质,改善食品营养组成、形成食品风味、赋予食品一定的功能(抗氧化、降血压、改善肠道菌群等)^[44-45]。盐卤发酵食品生产过程中,食盐的加入一方面会改变发酵菌群结构,导致耐盐微生物形成优势生长,从而改变食品风味物质的构成;另一方面,盐胁迫下会导致具有促发酵功能的耐盐微生物某些物质代谢途径增强,产生更多的风味物质,从而提升食品品质^[46]。

3.1 盐胁迫下微生物在发酵食品中的代谢特征

微生物在发酵过程中起到至关重要的作用,常见的食品发酵风味菌包括霉菌(如米曲霉、毛霉、青霉等)、酵母(如鲁氏酵母、假丝酵母、毕赤酵母等)和细菌(如乳酸菌、凝固酶阴性葡萄球菌、芽孢杆菌等),这些微生物能在各种酶系的催化下,代谢产生各种风味物质(表3)。在一些发酵食品中添加食盐,往往会导致这些发酵菌株的代

谢发生改变,因为在盐胁迫条件下,微生物的生长会受到一定的影响,同时生理代谢机制也会发生相应变化,导致某些代谢产物生成途径的增强或减弱,从而影响发酵食品风味的生成^[47]。刘阳等^[48]利用氨基酸自动检测仪和顶空固相微萃取气质联用技术检测了不同盐浓度下甜面酱中枯草芽孢杆菌代谢产物的含量和种类,发现三氯甲烷、正己醛等风味物质仅在高盐胁迫下产生,且大部分为醛醇等不稳定的化合物,因此推测可能是高盐胁迫刺激了其相关基因的表达,或是抑制了该类化合物的完全转化。谢颀等^[49]采用顶空固相微萃取的方法预处理盐渍辣椒样品,结合气相色谱-质谱联用仪,分析了未接种和已接种耐盐植物乳杆菌在质量分数为10%,20%盐渍辣椒中的挥发性成分,发现接种耐盐优势菌种后,挥发物质种类、相对含量明显增加,有助于盐渍辣椒香味物质的形成。Seesuriyachan等^[50]通过乳杆菌固态发酵优化研究,发现高盐胁迫可以提高固态发酵过程中胞外多糖(EPS)产量。张伟等^[51]从高盐稀态酱醪中筛选得到3株葡萄球菌,3株葡萄球菌具有代谢积累有机酸、促进相应酯类物质合成的能力。

3.2 盐胁迫对发酵食品中微生物菌群结构的影响

盐胁迫对发酵食品中微生物的生长和菌群结构有巨大影响:①适量的盐有利于微生物正常生长,但过量的盐会导致水活度降低,渗透压增加,产生离子毒害作用,从而损伤微生物,抑制非耐盐菌或杂菌的生长,甚至死亡^[52]。②对发酵过程中的有益耐盐微生物形成了有效筛选,如:能够耐受26%盐浓度的嗜盐四链球菌(*Tetragenococcus halophilus*)以及分别能够耐受18%和25%盐浓度的鲁氏接合酵母(*Zygosaccharomyces rouxii*)及易变球拟酵母(*Torulopsis versatilis*)等有益耐盐微生物将形成优势生长,促进发酵食品风味的形成^[53-54]。此外,盐浓度的改变也会导致发酵食品中微生物菌群结构的改变,即发酵食品中盐浓度的降低或升高,也会改变发酵食品中微生物菌群结构。Seng等^[55]通过研究不同盐浓度发酵阶段的酱醪微生物结构,发现随着盐浓度的降低,葡萄球菌属(*Staphylococcus*)、乳球菌属(*Lactococcus*)、乳杆菌属(*Lactobacillus*)、假丝酵母属(*Candida*)和米勒氏酵母属(*Millerozyma*)微生物含量增加,形成优势菌属。曾小波等^[56]通过高通量测序技术考察不同盐浓度(9%,12%,15%,18%,21%)下酱醪中的微生物多样性,减盐条件下,乳杆菌(*Lactobacillus*)和片球菌(*Pediococcus*)为主要的腐败微生物,而≥15%的盐浓度可抑制这两种腐败微生物的生长。Chun等^[57]研究了9%,12%,15%,18%盐浓度下,韩国传统发酵豆酱中的微生物菌群结构,结果发现:15%,18%盐分的豆酱中微生物丰度明显低于9%和12%盐分的。综上,发酵食

表 3 常见的食品发酵风味菌代谢特征

Table 3 Metabolic characteristics of common food fermentation flavor bacteria

分类	主要优势发酵菌属	主要代表	主要代谢产物	主要功能	文献
细菌	乳 酸 菌 属 (<i>Lactobacillus</i>)	植物乳杆菌(<i>Lactiplantibacillus plantarum</i>)	有机酸	产酸、抑菌	[22—23, 26—27]
		木糖链球菌(<i>Streptococcus xylosus</i>)			
		嗜盐四联球菌(<i>Tetragenococcus halophilusi</i>)			
		魏斯氏菌(<i>Weissella</i> spp.)			
		片球菌(<i>Pediococcus</i> spp.)			
	葡 萄 球 菌 属 (<i>Staphylococcus</i>)	肉葡萄球菌(<i>Staphylococcus carnosus</i>)	有机酸、氨基酸、脂	产酸、分解蛋白质、脂肪等	
		木糖葡萄球菌(<i>Staphylococcus xylosus</i>)	脂肪酸、肽		
		腐生葡萄球菌(<i>Staphylococcus saprophyticus</i>)			
		马胃葡萄球菌(<i>Staphylococcus equorum</i>)			
		沃氏葡萄球菌(<i>Staphylococcus warneri</i>)			
霉菌	醋 酸 杆 菌 属 (<i>Acetobacter</i>)	奥尔兰醋酸杆(<i>Acetobacter orleanense</i>)	有机酸	产酸、抑菌	
		巴氏醋杆菌(<i>Acetobacter pasteurianus</i>)			
	芽 胞 杆 菌 (<i>Bacillus</i>)	贝莱斯芽胞杆菌(<i>Bacillus velezensis</i>)	氨基酸、吡嗪等风	产蛋白酶、淀粉酶等	
		枯草芽孢杆菌(<i>Bacillus subtilis</i>)	味物质		
	曲 霉 属 (<i>Aspergillus</i>)	米曲霉(<i>Aspergillus oryzae</i>)	氨基酸、葡萄糖等	蛋白质、淀粉等原料降解	[14,16—17]
		毛霉属(<i>Mucor</i>)	单糖		
		总状毛霉(<i>Mucor racemosus</i>)	氨基酸、蛋白质等	分泌蛋白酶等,水解原料	
		腐乳毛霉(<i>Mucor sufu</i>)			
	酵母菌 酵 母 属 (<i>Saccharomyce</i>)	鲁氏接合酵母(<i>Zygosaccharomyces rouxii</i>)	醇、酯类物质	碳水化合物酶系及酯酶等醇	[18—20,25]
		汉逊德巴利酵母菌(<i>Debaryomyces hanseni</i>)		类、酯类等风味物质	
		酿酒酵母(<i>Saccharomyces cerevisiae</i>)		酒精发酵	
		巴斯德毕赤酵母(<i>Pichia Pastoris</i>)			
酵母菌	酵 母 属 (<i>Saccharomyces</i>)	鲁氏接合酵母(<i>Zygosaccharomyces rouxii</i>)		产生醇类、酯类等风味物质	

品中是否添加食盐以及食盐浓度的变化均会改变发酵菌群的结构。

3.3 盐胁迫下发酵食品中微生物互作对风味物质形成的影响

食品的发酵是一个多菌种发酵过程,单一的菌种发酵一般难以赋予发酵食品丰富的风味与营养物质等,因此在食品发酵过程中往往是多菌种相互作用,促进发酵食品风味的形成^[58]。以高盐稀态酱醪发酵为例,高盐稀态酱醪是一个由多菌种相互作用发酵制成的一种传统调味品,其发酵乳酸菌包括嗜盐四联球菌(*Tetragenococcus halophilusi*)、魏斯氏菌(*Weissella*)、片球菌(*Pediococcus*)等,酵母菌包括鲁氏接合酵母(*Zygosaccharomyces rouxii*)、埃切假丝酵母(*Candida etchellsii*)等,霉菌包括米曲霉(*Aspergillus oryzae*)等^[58]。在酱油发酵过程中,米曲霉通过分泌产生蛋白酶和淀粉酶,将原料中的大分子物质分解为葡萄糖、氨基酸等小分子物质,为其他菌株的生长提供能量。嗜盐四联球菌、魏斯氏菌等乳酸菌通过代谢产生有机酸,为酱油提供适口的酸感和回甜感,同时鲁氏接合酵母、埃切假丝酵母等酵母菌,通过发酵产生

醇类物质并在酯化酶的作用下,与乳酸菌代谢产生的有机酸相互作用,代谢产生酯类风味物质^[59]。Wu等^[59]通过在酱油发酵过程中接种不同种类的嗜盐细菌与酵母,考察其对酱油风味的影响,结果发现:鲁氏接合酵母和发酵乳杆菌的联合发酵是最佳策略,这两株菌通过相互作用,增强了酱油的酱汁味、果味、烟熏味、焦糖味以及鲜味。

4 盐胁迫下发酵食品微生物耐盐及促发酵机制研究的新方法

4.1 多组学联合研究微生物功能及代谢特征

多组学分析是指对来自不同组学,如基因组学、转录组学、蛋白组学和代谢组学的数据源进行归一化处理、比较分析,应用到同一课题中的研究技术,单一组学分析方法往往只能关注到研究对象的部分信息,存在一定局限性。多组学方法整合多个组学水平的信息,为生物机制的研究提供了更多证据,深层次挖掘候选因子,更深入地认识生物进程和疾病过程中复杂性状的分子机理和遗传基础^[60—61]。DNA包含着生物体的遗传信息,通过基因

组测序,注释微生物的功能基因,可达到预测微生物功能的目的,是微生物基因组研究中常用的研究方法。RNA也储存着生物体的遗传信息,通常基因正常表达后,由DNA转录得到RNA,因此转录组学的研究对象为RNA,可对微生物将要行使的功能做出研究。蛋白质组学的研究对象是RNA翻译后得到的蛋白质,可对微生物如何进行功能进行研究。RNA翻译为蛋白质后,相应的酶(蛋白质)、功能蛋白等产生作用,促进微生物对糖类、核苷酸、氨基酸、脂质的代谢(图3)。不同组学结果可以相互补充和印证,所以多组学对于微生物功能、代谢及群落研究至关重要^[62]。

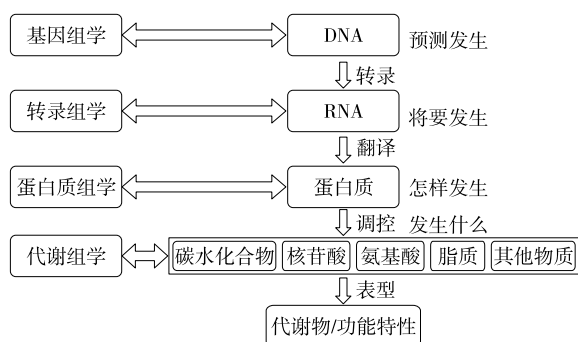


图3 多组学分析之间的联系

Figure 3 Links between multi-omics analyses

4.2 基于组学的微生物耐盐及促发酵研究进展

发酵食品的生产过程中,微生物往往会遇到各种胁迫,如冷胁迫、热胁迫、盐胁迫等,影响发酵食品的生产,其中盐胁迫是发酵食品生产中最常见的非生物胁迫之一。盐胁迫对发酵微生物的生长是不利的,因此微生物会通过采取一定的策略提高耐盐性,同时盐胁迫也会刺激微生物部分代谢途径的增强,促进食品发酵,提升风味。目前已有较多基于组学技术对微生物耐盐及促发酵性能的研究^[63]。Wolfe等^[64]对24种不同的奶酪表皮群落进行了高通量测序,并将其作为一种模式生态系统,用来研究微生物之间的相互作用和变化机制。葛菁萍等^[65]对乙酸胁迫下的副干酪乳杆菌HD1.7进行了转录组学研究,结果表明酸胁迫使胞内相关基因表达发生改变。宋佳佳等^[66]使用RNA-Seq技术,探究了鱼露高盐下,橘青霉YL-1产风味物质的发酵机制,结果显示高盐组对比无添加盐组出现显著影响的基因代谢通路有32条,上调的基因代谢通路有22条;高盐组对比低盐组显著影响的基因代谢通路有245条,上调的基因代谢通路有205条。Park等^[67]以分离自发酵豆制品中的地衣芽孢杆菌KACC15844为研究对象,研究其高盐浓度下的代谢变化,发现其碳水化合物(糖酵解、糖转运)和氨基酸(脯氨酸、甘氨酸甜菜碱和丝氨酸)代谢与高盐浓度密切相关。Zhang等^[68]研究了高盐稀态酱油发酵中葡萄球菌单独添

加以及鲁氏酵母共发酵两种发酵工艺,利用挥发性物质的代谢组分析,发现葡萄球菌与鲁氏酵母共发酵所产生的挥发性风味物质结构明显优于葡萄球菌单独添加发酵的。综上,无论是单一组学还是多组学联合,均能很好地解析耐盐微生物的促发酵机制,而多组学更能从多角度证实这些机制。

5 结论与展望

传统发酵食品中的耐盐微生物包括霉菌、酵母、细菌,其中以米曲霉、鲁氏接合酵母、肉葡萄球菌、植物乳杆菌等微生物的耐盐特性及机制研究较为广泛。通过对微生物的耐盐特性进行研究发现,盐胁迫下,这些微生物主要以 Na^+/K^+ 泵,Cpa、Mfs、NhaA等家族的 Na^+/H^+ 逆转运蛋白,TrkA、KtrA、Kdp等 K^+ 系统转运 Na^+/K^+ ,调节细胞内外离子平衡,降低离子毒害;同时还可以通过OtsAB等海藻糖合成途径、谷氨酸或鸟氨酸合成脯氨酸途径、胆碱氧化等甜菜碱合成途径积累生物相容性溶质,维持细胞内外渗透压平衡,从而提高微生物的耐盐特性,维持细胞正常生命活动。此外,高盐的发酵环境还具有改变发酵菌群结构,促进微生物合成氨基酸、胞外多糖、色素以及发酵食品特殊风味形成的能力。随着基因组、转录组、代谢组等组学技术的应用,多组学结合生理特性的研究将更好地解析微生物的耐盐特性及促发酵机制,为充分发掘发酵微生物的耐盐及促发酵功能基因、实现发酵食品的有效调控、提升发酵食品的风味奠定基础。

参考文献

- [1] 刘豪栋, 杨映津, 林高节, 等. 酵母与乳酸菌的相互作用模式及其在发酵食品中的应用研究进展[J]. 食品科学, 2022, 43(9): 268-274.
- [2] LIU D H, YANG Y J, LIN G J, et al. Recent progress in understanding the interaction patterns between yeast and lactic acid bacteria and their applications in fermented foods[J]. Food Science, 2022, 43(9): 268-274.
- [3] 尹子迎, 关军锋, 赵江丽, 等. 水果发酵酒质量评价体系研究进展[J]. 食品与机械, 2023, 39(1): 234-240.
- [4] YIN Z Y, GUAN J F, ZHAO J L, et al. Research progress on quality evaluation system of fruit fermented wine[J]. Food & Machinery, 2023, 39(1): 234-240.
- [5] 邓丽丽, 曹涛, 宋晓燕, 等. 不同发酵时间对小麦淀粉理化性质影响的研究[J]. 中国粮油学报, 2023, 38(7): 100-106.
- [6] DENG L L, CAO T, SONG X Y, et al. Effects of different fermentation time on physicochemical properties of wheat starch[J]. Journal of the Chinese Cereals and Oils Association, 2023, 38(7): 100-106.
- [7] 李子怡, 邓森, 王燕, 等. 发酵蔬菜中的挥发性成分及其影响因素探讨[J]. 中国酿造, 2022, 41(12): 26-30.
- [8] LI Z Y, DENG M, WANG Y, et al. Volatile components of

- fermented vegetables and their influencing factors [J]. China Brewing, 2022, 41(12): 26-30.
- [5] JOHN L, RAUL C, M A W, et al. Fermented-food metagenomics reveals substrate-associated differences in taxonomy and health-associated and antibiotic resistance determinants [J]. mSystems, 2020, 5(6): e00522-20.
- [6] WANG X, ZHANG Y, REN H, et al. Comparison of bacterial diversity profiles and microbial safety assessment of salami, Chinese dry-cured sausage and Chinese smoked-cured sausage by high-throughput sequencing[J]. LWT, 2018, 90: 108-115.
- [7] 周佳慧, 林礼钊, 吴惠贞, 等. 酱醪中耐盐高产酶菌株的筛选、分离和鉴定及其生化特性分析[J]. 中国调味品, 2022, 47(12): 1-6.
- ZHOU J H, LIN L Z, WU H Z, et al. Screening, isolation and identification of a salt-tolerant and efficient enzyme producing strain in sauce mash and analysis[J]. China Condiment, 2022, 47(12): 1-6.
- [8] KIM M J, KWAK H S, KIM S S. Effects of salinity on bacterial communities, Maillard reactions, isoflavone composition, antioxidation and antiproliferation in Korean fermented soybean paste (doenjang) [J]. Food Chemistry, 2018, 245: 402-409.
- [9] 何文佳, 王敏, 张任虎, 等. 毛坏腌制速率对腐乳风味及其质构特性影响[J/OL]. 食品与发酵工业. (2024-02-04) [2024-02-16]. <https://doi.org/10.13995/j.cnki.11-1802/ts.037504>.
- HE W J, WANG M, ZHANG R H, et al. Effect of pehtze salting rate on flavor and texture properties of sufu [J/OL]. Food and Fermentation Industries. (2024-02-04) [2024-02-16]. <https://doi.org/10.13995/j.cnki.11-1802/ts.037504>.
- [10] LULF R H, VOGEL R, EHRMANN M. Microbiota dynamics and volatile compounds in lupine based Moromi fermented at different salt concentrations[J]. International Journal of Food Microbiology, 2021, 354(1): 109316.
- [11] SINGRACHA P, NIAMSIRI N, VISESSANGUAN W, et al. Application of lactic acid bacteria and yeasts as starter cultures for reduced-salt soy sauce (moromi) fermentation [J]. LWT-Food Science and Technology, 2017, 78: 181-188.
- [12] HU G Y, CHEN J, DU G C, et al. Moromi mash dysbiosis triggered by salt reduction is relevant to quality and aroma changes of soy sauce[J]. Food Chemistry, 2023, 406: 135064.
- [13] HU X, LI D, QIAO Y, et al. Salt tolerance mechanism of a hydrocarbon-degrading strain: salt tolerance mediated by accumulated betaine in cells[J]. Journal of Hazardous Materials, 2020, 392: 122326.
- [14] LI J Y, SUN C G, SHEN Z Y, et al. Untargeted metabolomic profiling of *Aspergillus sojae* 3.495 and *Aspergillus oryzae* 3.042 fermented soy sauce koji and effect on moromi fermentation flavor [J]. LWT, 2023, 184: 115027.
- [15] WANG J W, ZHAO M M, XIE N Y, et al. Community structure of yeast in fermented soy sauce and screening of functional yeast with potential to enhance the soy sauce flavor[J]. International Journal of Food Microbiology, 2022, 370: 109652.
- [16] SHAN P, HO C T, ZHANG L, et al. Degradation mechanism of soybean protein b3 subunit catalyzed by prolyl endopeptidase from *aspergillus niger* during soy sauce fermentation [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2022, 70(19): 5 869-5 878.
- [17] JIANG X W, ZHANG W, LI L L, et al. Characteristics of microbial community, taste, aroma of high-salt liquid-state secondary fortified fermented soy sauce[J]. LWT, 2023, 182: 114792
- [18] ZHAO G Z, LIU C, LI S, et al. Exploring the flavor formation mechanism under osmotic conditions during soy sauce fermentation in *Aspergillus oryzae* by proteomic analysis[J]. Food & Function, 2020, 11(1): 640-648.
- [19] 马岩石, 姜明, 李慧, 等. 基于高通量测序技术分析东北豆酱的微生物多样性[J]. 食品工业科技, 2020, 41(12): 100-105.
- MA Y S, JIANG M, LI H, et al. Analysis of microbial diversity of northeast soy sauce based on high-throughput sequencing technology[J]. Science and Technology of Food Industry, 2020, 41(12): 100-105.
- [20] CHENG L L, LIN W F, LI P, et al. Comparison of microbial communities between normal and swollen canned soy sauces using nested PCR - denaturing gradient gel electrophoresis, HPLC and plate techniques [J]. International Journal of Food Science & Technology, 2014, 49(11): 2 499-2 505.
- [21] LI Y, LI H, WU H, et al. Effect of staphylococci fermentation and their synergistic *Lactobacillus* on the physicochemical characteristics and nonvolatile metabolites of Chinese bacon[J]. Meat Science, 2024, 212: 109461.
- [22] 邓岳, 梁丽静, 迟原龙, 等. 传统自然发酵酱油细菌群落结构特征分析[J]. 中国调味品, 2022, 47(5): 89-92.
- DENG Y, LIANG L J, CHI Y L, et al. Feature analysis of bacterial community structure of traditional natural fermented soy sauce[J]. China Condiment, 2022, 47(5): 89-92.
- [23] LU J X, HU Y Y, HU H, et al. Purification and identification of antioxidative peptides from dry-cured Xuanwei ham [J]. Food Chemistry, 2016, 194: 951-958.
- [24] 蔡嘉铭, 王际辉, 陶冶, 等. 霉菌发酵剂对干发酵香肠的理化指标、氧化程度及风味的影响[J]. 食品与发酵工业, 2020, 46(5): 17-22.
- CAI J M, WANG J H, TANG Y, et al. The effects of mould starter on the physicochemical parameters, oxidation degree and flavor of dry-cured sausage[J]. Food and Fermentation Industries, 2020, 46(5): 17-22.
- [25] GARDINI F, SUZZI G, LOMBARDI A, et al. A survey of yeasts in traditional sausages of southern Italy[J]. FEMS Yeast Research, 2001, 1(2): 161-167.
- [26] XIAO Y Q, LIU Y N, CHEN C G, et al. Effect of *Lactobacillus plantarum* and *Staphylococcus xylosus* on flavour development and bacterial communities in Chinese dry fermented sausages[J].

- Food Research International, 2020, 135: 109247.
- [27] SLEATOR R D, HILL C. Bacterial osmoadaptation: the role of osmolytes in bacterial stress and virulence[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2002, 26(1): 49-71.
- [28] REBECCHI A, PISACANE V, CALLEGARI M L, et al. Ecology of antibiotic resistant coagulase-negative staphylococci isolated from the production chain of a typical Italian salami[J]. Food Control, 2015, 53: 14-22.
- [29] KRULWICH T A, HICKS D B, ITO M. Cation/proton antiporter complements of bacteria: why so large and diverse? [J]. Molecular Microbiology, 2009, 74(2): 257-260.
- [30] 蔡霞, 何进. 第二信使分子 c-di-AMP 调控细菌中钾离子转运的机制[J]. 微生物学报, 2017, 57(10): 1 434-1 442.
- CAI X, HE J. Mechanism of the second messenger molecule c-di-AMP regulating potassium ion transport in bacteria[J]. Journal of Microbiology, 2017, 57(10): 1 434-1 442.
- [31] WOLFGANG E. The KdpD sensor kinase of *Escherichia coli* responds to several distinct signals to turn on expression of the Kdp transport system[J]. Journal of Bacteriology, 2016, 198(2): 212-220.
- [32] GREIE J C. The KdpFABC complex from *Escherichia coli*: a chimeric K⁺ transporter merging ion pumps with ion channels[J]. European Journal of Cell Biology, 2011, 90(9): 705-710.
- [33] LIN J, LIANG H, YAN J, et al. The molecular mechanism and post-transcriptional regulation characteristic of *Tetragenococcus halophilus* acclimation to osmotic stress revealed by quantitative proteomics[J]. Journal of Proteomics, 2017, 168: 1-14.
- [34] MARTÍNEZ-ESPINOSA R M, KUMAR S, UPADHYAY S K, et al. Editorial: adaptation of halophilic/halotolerant microorganisms and their applications [J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1252921.
- [35] 韩力挥, 张伟, 罗泉, 等. 盐胁迫蓝细菌诱导相容性物质积累调控机制研究进展及展望[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2021, 51(1): 59-69.
- HAN L H, ZHANG W, LUO Q, et al. Research progresses and perspectives on regulatory mechanisms of salt stress-induced compatible solutes production in cyanobacteria[J]. Periodical of Ocean University of China, 2021, 51(1): 59-69.
- [36] 张其胜. 丁香假单胞菌海藻糖的合成途径探究[D]. 武汉: 湖北大学, 2020: 3-4.
- ZHANG Q S. Exploring the trehalose synthesis pathway of *Pseudomonas syringae*[D]. Wuhan: Hubei University, 2020: 3-4.
- [37] 刘达玉, 王新惠, 任宏洋. 外源相容性溶质对 *S* 酵母耐盐性及酱油风味形成的研究[J]. 中国酿造, 2012, 31(5): 96-99.
- LIU D Y, WANG X H, REN H Y. Compatible solutes improved enhance salinity tolerance of *Zygosaccharomyces rouxii* and the flavour in high salt liquid soy mash fermentation [J]. China Brewing, 2012, 31(5): 96-99.
- [38] XU S, ZHOU J, LIU L, et al. Arginine: a novel compatible solute to protect *Candida glabrata* against hyperosmotic stress[J]. Process Biochemistry, 2011, 46(6): 1 230-1 235.
- [39] 刘玉霞, 窦世娟, 王秀伶. 细菌中脯氨酸的生物合成、降解及功能[J]. 微生物学报, 2021, 61(11): 3 351-3 362.
- LIU Y X, DOU S J, WANG X L. Research progress in proline biosynthesis, degradation and function in bacteria [J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(11): 3 351-3 362.
- [40] MILLER K J, ZELT S C, BAE J. Glycine betaine and proline are the principal compatible solutes of *Staphylococcus aureus* [J]. Current Microbiology, 1991, 23(3): 131-137.
- [41] FAIZA B, HALIMA Z K, EDDINE K N. Physiological responses of salt stress and osmoprotection with proline in two strains of lactococci isolated from camels milk in Southern Algeria [J]. African Journal of Biotechnology, 2011, 10: 1 807.
- [42] 张英杰. *Natranaerobius thermophilus* 盐碱热适应机制及其甘氨酸甜菜碱合成酶基因的表达[D]. 北京: 中国农业科学院, 2021: 1-3.
- ZHANG Y J. Salt alkali heat adaptation mechanism of *Natranaerobius thermophilus* and expression of glycine betaine synthase gene [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2021: 1-3.
- [43] GU Z J, WANG L, LE RUDULIER D, et al. Characterization of the glycine betaine biosynthetic genes in the moderately halophilic bacterium *Halobacillus dabanensis* D-8T[J]. Current Microbiology, 2008, 57(4): 306-311.
- [44] 陈坚, 汪超, 朱琪, 等. 中国传统发酵食品研究现状及前沿应用技术展望[J]. 食品科学技术学报, 2021, 39(2): 1-7.
- CHEN J, WANG C, ZHU Q, et al. Research status and application prospect of frontier technology of traditional fermented food in China[J]. Journal of Food Science and Technology, 2021, 39(2): 1-7.
- [45] DE BELLIS P, RIZZELLO C G. Advances in the use of beneficial microorganisms to improve nutritional and functional properties of fermented foods[J]. Foods, 2024, 13(1): 155.
- [46] ZHANG L L, XIANG S J, DU T H, et al. Effect of microbiota succession on the dynamics of characteristic flavors and physicochemical properties during the soy sauce fermentation[J]. Food Bioscience, 2023, 54: 102883.
- [47] 伍蓉莉, 欧阳信, 段杉, 等. 鱼露中耐盐菌的分离鉴定及发酵性能比较[J]. 中国酿造, 2018, 37(5): 108-113.
- WU R L, OUYANG X, DUAN S, et al. Isolation, identification and fermentation characteristics of salt-tolerant bacteria in fish sauce [J]. China Brewing, 2018, 37(5): 108-113.
- [48] 刘阳, 邓静, 吴华昌, 等. 盐胁迫对枯草芽孢杆菌发酵代谢产物的影响[J]. 食品与发酵工业, 2015, 41(7): 29-33.
- LIU Y, DENG J, WU H C, et al. Influence of salt stress on metabolite of *Bacillus subtilis* [J]. Food and Fermentation Industries, 2015, 41(7): 29-33.
- [49] 谢靓, 李梓铭, 蒋立文. 接种耐盐植物乳杆菌对不同盐渍程度

- 发酵辣椒挥发性成分的影响[J]. 食品科学, 2015, 36(16): 163-169.
- XIE L, LI Z M, JIANG L W. Effect of salt-tolerant lactobacillus incubation on volatile components in pickled pepper with different salinities[J]. Food Science, 2015, 36(16): 163-169.
- [50] SEESURIYACHAN P, KUNTIYA A, HANMOUNGJAI P, et al. Optimization of exopolysaccharide overproduction by lactobacillus confusus in solid state fermentation under high salinity stress[J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2012, 76(5): 912-917.
- [51] 张伟, 王洁丽, 林琛, 等. 酱醪葡萄球菌的筛选及其对高盐稀态酱油发酵的影响[J]. 中国食品学报, 2023, 23(11): 125-136.
- ZHANG W, WANG J L, LIN C, et al. Screening of *Staphylococcus* spp. in moromi and their effects on the fermentation of high-salt liquid-state soy sauce[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2023, 23(11): 125-136.
- [52] CHEN D, FANG B, MANZOOR A, et al. Revealing the salinity adaptation mechanism in halotolerant bacterium *Egicoccus halophilus* EGI 80432 T by physiological analysis and comparative transcriptomics[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2021, 105(6): 1-15.
- [53] YAO S J, ZHOU R Q, JIN Y, et al. Effect of co-culture with *Tetragenococcus halophilus* on the physiological characterization and transcription profiling of *Zygosaccharomyces rouxii*[J]. Food Research International, 2019, 121: 348-358.
- [54] 吉川修司. 添加耐盐性微生物对鱼露发酵及其质量的影响[J]. 中国酿造, 2015, 34(1): 176.
- Shuji Yoshikawa. Effects of adding salt-tolerant microorganisms on fish sauce fermentation and its quality[J]. China Brewing, 2015, 34(1): 176.
- [55] SENG T H, 周斌, 侯莎, 等. 盐分对广式高盐稀态酱油发酵微生物菌群结构的影响[J]. 食品与发酵工业, 2022, 48(1): 45-54.
- SENG T H, ZHOU B, HOU S, et al. Effect of salt on the microbial community structure of Cantonese-style high-salt dilute soy sauce fermentation[J]. Food and Fermentation Industries, 2022, 48(1): 45-54.
- [56] 曾小波, 王婷婷, 李学伟, 等. 不同盐浓度对酱醪中微生物群落及酱油品质的影响[J]. 中国酿造, 2023, 42(7): 65-72.
- ZENG X B, WANG T T, LI X W, et al. Effects of different salt concentrations on microbial community in sauce mash and quality of soy sauce[J]. China Brewing, 2023, 42(7): 65-72.
- [57] CHUN B H, KIM K H, JEONG S E, et al. The effect of salt concentrations on the fermentation of doenjang, a traditional Korean fermented soybean paste[J]. Food Microbiology, 2020, 86: 103329.
- [58] 方冠宇, 姜佳丽, 蒋予箭. 多菌混合发酵对酱油的风味物质形成及感官指标的影响[J]. 中国食品学报, 2019, 19(9): 154-163.
- FANG G Y, JIANG J L, JIANG J Y. The influence of multi-strain fermentation on the flavor substances and sensory evaluation in soy sauce[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2019, 19(9): 154-163.
- [59] WU W Y, CHEN T, ZHAO M M, et al. Effect of co-inoculation of different halophilic bacteria and yeast on the flavor of fermented soy sauce[J]. Food Bioscience, 2023, 51: 102292.
- [60] 李林, 邓娜, 张博, 等. 多组学技术及其在食品研究中的应用[J]. 食品与机械, 2023, 39(2): 17-24.
- LI L, DENG N, ZHANG B, et al. Advances of multi-omics and its research progress in food[J]. Food & Machinery, 2023, 39(2): 17-24.
- [61] 叶碧欢, 杨阳, 朱杰丽, 等. 基于比较转录组学的多花黄精黄酮类化合物合成基因表达分析[J]. 食品与生物技术学报, 2022, 41(4): 84-92.
- YE B Y, YANG Y, ZHU J L, et al. Analysis of genes expression involved in flavonoids biosynthesis in *Polygonatum cyrtoneura* based on comparative transcriptome[J]. Journal of Food Science And Biotechnology, 2022, 41(4): 84-92.
- [62] HABIBI F, BOAKYE D A, CHANG Y, et al. Molecular mechanisms underlying postharvest physiology and metabolism of fruit and vegetables through multi-omics technologies[J]. Scientia Horticulturae, 2024, 324: 112562.
- [63] JIN J, WANG J F, LI K K, et al. Integrated physiological, transcriptomic, and metabolomic analyses revealed molecular mechanism for salt resistance in soybean roots[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(23): 12848.
- [64] WOLFE B E, BUTTON J E, SANTARELLI M, et al. Cheese rind communities provide tractable systems for in situ and invitro studies of microbial diversity[J]. Cell, 2014, 158(2): 422-433.
- [65] 葛菁萍, 康杰, 平文祥. 副干酪乳杆菌 HD1.7 在乙酸胁迫下转录组学研究[J]. 黑龙江大学工程学报, 2021, 12(3): 227-233.
- GE Q P, KANG J, PING W X. Transcriptomics study of *Lactobacillus paracasei* HD1.7 under acetic acid stress[J]. Journal of Engineering of Heilongjiang University, 2021, 12(3): 227-233.
- [66] 宋佳佳, 古汶玉, 林昌浩, 等. 基于基因测序鱼露发酵橘青霉 YL-1 鉴定及安全性评价[J]. 食品科学, 2018, 39(22): 305-311.
- SONG J J, GU W Y, LIN C H, et al. Molecular identification and safety evaluation of *Penicillium citrinum* YL-1 from fish sauce based on fungal genomic sequencing[J]. Food Science, 2018, 39(22): 305-311.
- [67] PARK S, SEO S, KIM E, et al. Changes of microbial community and metabolite in kimchi inoculated with different microbial community starters[J]. Food Chemistry, 2018, 274: 558-565.
- [68] ZHANG W, XIAO Z C, GU Z M, et al. Fermentation-promoting effect of three salt-tolerant *Staphylococcus* and their co-fermentation flavor characteristics with *Zygosaccharomyces rouxii* in soy sauce brewing[J]. Food Chemistry, 2024, 432(1): 137245.