

专论与综述

传统发酵肉制品中微生物菌群对风味形成的研究进展

葛芮瑄，罗玉龙^{*}，剧柠

宁夏大学食品与葡萄酒学院，宁夏 银川 750021

葛芮瑄，罗玉龙，剧柠. 传统发酵肉制品中微生物菌群对风味形成的研究进展[J]. 微生物学通报, 2022, 49(6): 2295-2307

Ge Ruixuan, Luo Yulong, Ju Ning. Research progress on the microbial flora affecting flavor formation of traditional fermented meat products[J]. Microbiology China, 2022, 49(6): 2295-2307

摘要：我国传统发酵肉制品种类丰富、风味独特。本文主要介绍参与肉制品发酵的微生物，从蛋白质、脂质和碳水化合物代谢途径的角度概述微生物对发酵肉制品呈香物质形成的作用机制，以及发酵过程中微生物的演替与风味变化的关系。

关键词：发酵肉制品；风味物质；优势菌群；代谢机制；研究进展

Research progress on the microbial flora affecting flavor formation of traditional fermented meat products

GE Ruixuan, LUO Yulong^{*}, JU Ning

School of Food & Wine, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China

Abstract: The traditional fermented meat products in China are rich in types and unique in flavor. This article mainly introduces the microorganisms involved in the fermentation of meat products. From the perspective of protein, lipid, and carbohydrate metabolic pathways, we elaborate the mechanisms of microorganisms in synthesizing the flavor substances in fermented meat products and the relationship between microbial succession and flavor changes during fermentation.

Keywords: fermented meat products; flavor substances; dominant flora; metabolic mechanism; research progress

基金项目：宁夏回族自治区重点研发计划(引才专项) (2020BEB04023); 宁夏回族自治区自然科学基金(2021AAC03098)

Supported by: Key Research and Development Program of Ningxia Hui Autonomous Region (Talent-Introduction Program) (2020BEB04023); Natural Science Foundation of Ningxia Hui Autonomous Region (2021AAC03098)

*Corresponding author: E-mail: 18247120609@163.com

Received: 2021-06-22; Accepted: 2021-09-29; Published online: 2022-03-25

传统发酵肉制品多为自然发酵，参与发酵的微生物与自身周围环境密切相关。受地理环境的影响，发酵肉制品形成了各自独特的微生物多样性，在不同微生物和酶的作用下，原料肉发生一系列生物化学变化，在延长肉制品保质期的同时，形成具有不同风味特征的肉制品。我国发酵肉制品的种类较多，包括腊肉(湖南腊肉、四川腊肉、广式腊肉)、香肠(哈尔滨红肠、如皋香肠)、火腿(金华火腿、宣威火腿)、酸肉(贵州酸肉、湖南酸肉、云南酸肉)等。

1 传统发酵肉制品中的微生物组成及相关风味物质

参与肉制品发酵的微生物有细菌、酵母菌和霉菌。其中作为大多数发酵肉制品优势菌，细菌主要有乳杆菌属(*Lactobacillus*)、葡萄球菌属(*Staphylococcus*)、明串珠菌属(*Leuconostoc*)、魏斯氏菌属(*Weissella*)、乳球菌属(*Lactococcus*)、片球菌属(*Pediococcus*)、链球菌属(*Streptococcus*)

和肠球菌属(*Enterococcus*)等，酵母菌主要有德巴利酵母属(*Debaryomyces*)、假丝酵母属(*Candida*)等，霉菌主要有曲霉菌属(*Aspergillus*)和青霉菌属(*Penicillium*)等。发酵肉中主要的微生物种属信息及发酵肉的特征风味物质见表1。

1.1 乳酸菌(lactic acid bacteria)

乳酸菌是发酵肉制品中存在最多的一类微生物，它们能利用糖类并将其分解为乳酸，同时伴随有乙酸、丁酸、乙醇、丙酮、3-羟基-2-丁酮等小分子风味物质的形成^[14]，其抑制腐败菌生长的同时赋予发酵肉的风味。发酵香肠中的植物乳杆菌(*Lactobacillus plantarum*)和木糖链球菌(*Streptococcus xylosus*)促进香肠中蛋白质和脂肪分解的同时可抑制病原菌和腐败菌的生长，从而防止异味和酸败味的形成，保持香肠质量和改善风味^[15]。发酵牦牛肉过程中，嗜酸乳杆菌(*Lactobacillus acidophilus*)的存在与烃类的减少，以及醇类、醛类、酸类和酮类等呈香性挥发物种类的增加相关^[16]。酸鱼发酵过程中

表1 部分发酵肉制品中优势属及主要风味物质

Table 1 Dominance bacteria and main flavor substances in some fermented meat products

发酵肉种类 Types of fermented meat	优势菌属 Dominance bacteria	特征呈香物质及香味描述 Description of characteristic aroma substances and aroma	参考文献 References
酸肉 Sour meat	乳杆菌属、魏斯氏菌属、 <i>Lactobacillus, Weissella,</i> <i>Lactococcus</i>	2,4-辛二烯醛、黄瓜香；苯乙醛、玫瑰香；丙酸乙酯、菠萝香；[1-2] 辛酸乙酯、白兰地酒香；癸酸乙酯、果香和酒香 2,4-octadienal, cucumber; Phenylacetaldehyde, rose; Ethyl propionate, pineapple; Ethyl octanoate, brandy; Ethyl decanoate, fruity & wine	
酸酢鱼 Suanzuo fish	乳杆菌属、巨型球菌属、 葡萄球菌属 <i>Lactobacillus,</i> <i>Macrococcus,</i> <i>Staphylococcus</i>	乙醛、刺激性气味；己醛、青香；壬醛、柑橘香和花香；辛醛、[3] 柠檬香；己酸乙酯、菠萝香；乳酸乙酯、青香；辛酸乙酯、果香； 乙酸苯乙酯、花香；乙酸异戊酯、果香；乙酸乙酯、酒香；癸酸 乙酯、果香和酒香；3-甲基-1-丁醇、特殊气味 Acetaldehyde, pungent odor; Hexanal, grass; nonanal, citrus & flowers; Octanal, lemon; Ethyl caproate, pineapple; Ethyl lactate, grass; Ethyl octanoate, fruity; Phenylethyl acetate, flowers; Isoamyl acetate, fruity; Ethyl acetate, wine; Ethyl decanoate, fruity & wine; 3-methyl-1-butanol, special smell	

(待续)

(续表 1)

鱼露	盐厌氧菌属、盐单胞菌属、发光杆菌属、四联球菌属	3-甲硫基丙醛、土豆香；3-甲基丁醛、麦芽香；1-辛烯-3-醇、蘑菇香；2-甲基丙醛、麦芽香；乙酸乙酯、水果香；2-乙基呋喃、青草香；三甲胺、鱼腥味；2-甲基-1-丁醇、麦芽香；己醛、青草香&脂香	[4]
Fish sauce	<i>Haloanaerobium, Halomonas, Photobacterium, Tetragenococcus</i>	3-methylthiopropionaldehyde, potato; 3-methylbutyraldehyde, malty; 1-octene-3-alcohol, mushroom; 2-methylpropionaldehyde, malty; Ethyl acetate, fruity; 2-ethylfuran, grass; Trimethylamine, fishy; 2-methyl-1-butanol, malty; Hexanal, grass&fat	
中式香肠	乳杆菌属、葡萄球菌属、乳球菌属、不动杆菌属、巨型球菌属	壬醛、柑橘香&花香；乙酸香叶酯、柠檬香；己酸乙酯、菠萝香；乙酸戊酯、香蕉香；2-戊基呋喃、木香；2,5-二甲基呋喃、焦糖香	[5-6]
Chinese sausage	<i>Lactobacillus, Staphylococcus, Lactococcus, Acinetobacter, Megacoccus</i>	Nonanal, citrus & flowers; Geranyl acetate, lemon; Ethyl caproate, pineapple; Amyl acetate, banana; 2-pentylfuran, wood incense; 2,5-dimethylfuran, caramelized	
盘县火腿	葡萄球菌属、拟诺卡氏菌属、曲霉菌属、青霉菌属	2-甲基丁醛、干果香；3-甲基丁醛、奶酪香；己醛、青草香；辛醛、柠檬香；壬醛、柑橘香&花香；1-辛烯-3-醇、蘑菇香；2-庚酮、奶酪香；2-壬酮、奶酪香；己酸乙酯、菠萝香；辛酸乙酯、果香	[7]
Panxian ham	<i>Staphylococcus, Nocardia, Aspergillus, Penicillium</i>	2-methylbutyraldehyde, dry fruity; 3-methylbutyraldehyde, cheese; Hexanal, grass; Octanal, lemon; Nonanal, citrus & flowers; 1-octene-3-alcohol, mushroom; 2-heptanone, cheese; 2-nonanone, cheese; Ethyl caproate, lemon; Ethyl octanoate	
宣威火腿	微球菌属、葡萄球菌属	(E)-2-庚烯醛、青草香；庚醛、脂肪香&酸败味；己醛、青草香；[8-9]	
Xuanwei ham	<i>Micrococcus, Staphylococcus</i>	3-羟基-2-丁酮、奶香&脂肪香；戊醇、面包香&酒香&果香；1-辛烯-3-醇、蘑菇香；2-乙基呋喃、烘烤香	
		E-2-heptanaldehyde, grass; Heptanaldehyde, fat & rancidity; Hexanal, grass; 3-hydroxy-2-butanone, milk & fat; Pentanol, bread & wine & fruity; 1-octene-3-alcohol, mushroom; 2-ethylfuran, roasted incense	
四川腊肉	葡萄球菌属、巨球菌属、不动杆菌属、曲霉属、德巴利酵母属、假丝酵母属	苯甲醛、苦杏仁；4-乙基愈创木酚、烟香；5-甲基愈创木酚、烟薰香；糠醇、烤香	[10-11]
Sichuan bacon	<i>Staphylococcus, Macroccoccus, Acinetobacter, Aspergillus, Debaryomyces, Candida</i>	Benzaldehyde, bitter almond; 4-ethyl guaiacol, incense; 5-methylguaiacol, incense; Furfuryl alcohol, roasted incense	
陇西腊肉	乳杆菌属、葡萄球菌属、微球菌属、鞘氨醇单胞菌属	己酸乙酯、菠萝味；己醛、青香；3-甲基丁醛、坚果香；(E)-2-辛烯醛、坚果香；芳樟醇、花香	[12-13]
Longxi bacon	木霉属、茎点菌属、南极低温酵母属、隐球酵母属、掷孢酵母属	Ethyl caproate, lemon; Hexanal, grass; 3-methylbutyraldehyde, nutty; E-2-octenal, nutty; Linalool, floral	
	<i>Lactobacillus, Staphylococcus, Sphingomonas, Trichoderma, Phoma, Guehomyces, Cryptococcus, Bullera</i>		

乳酸菌能增加包括苹果酸、乙酸、酒石酸和乳酸在内的风味物质^[17]。中式火腿在成熟过程中由于乳酸菌发酵糖类和含氮化合物，产生乳酸及少量副产物，使火腿带有乳酸的风味^[18]。

1.2 葡萄球菌(*Staphylococcus*)

发酵香肠中的凝固酶阴性葡萄球菌(coagulase-negative *Staphylococci*, CNS)多样性较丰富，西式发酵香肠中具有优势的是木糖葡萄球菌(*Staphylococcus xylosus*)、肉葡萄球菌(*Staphylococcus carnosus*)、腐生葡萄球菌(*Staphylococcus saprophyticus*)和马胃葡萄球菌(*Staphylococcus equorum*)^[19]；而在中式香肠中具有优势的是木糖葡萄球菌、腐生葡萄球菌和模仿葡萄球菌(*Staphylococcus simulans*)^[20]。Leroy 等^[21]和 Berdagué 等^[22]发现乳酸菌并不是形成香肠风味物质的主因，起主要作用的是葡萄球菌。葡萄球菌具有较强的脂肪酶和蛋白酶活性，可分解肌肉脂肪和蛋白，促进特定芳香物质的形成^[21]。葡萄球菌通过发酵形成多肽、游离氨基酸和游离脂肪酸等风味前体物质，影响香肠的特征风味，因此被称为发酵香肠的“风味菌”^[23]。在火腿发酵成熟阶段，葡萄球菌分解蛋白质和脂肪形成醛、酮、醇、酸、酚、酯等特征香味物质，使火腿具有独特的发酵风味^[18]。此外，Hu 等^[24]在东北传统干香肠中鉴定出了 11 种酮，其中 2-庚酮(坚果味)和 2-壬酮(奶酪香)是葡萄球菌不完全 β -氧化产物，为干香肠提供了风味。部分葡萄球菌属有产香潜力，已报道的有木糖葡萄球菌^[17]、腐生葡萄球菌^[25]、肉葡萄球菌等^[26]。Luo 等通过接种葡萄球菌发酵牛肉，研究表明不管是烘箱烤干还是油炸接种组中的挥发性风味物质都多于对照组^[27]。

1.3 酵母菌(yeast)

酵母菌是发酵肉制品中的常见微生物，在肉制品的发酵过程中，虽然汉逊德巴利酵母菌

(*Debaryomyces hansenii*)是最常被分离出的酵母菌，但也分离出了其他酵母菌属，如念珠菌属和毕赤酵母属等^[28]，其同样能加速发酵肉制品中脂肪和蛋白质的降解^[29]。酵母菌利用碳水化合物产生的醇可与乳酸菌分解产生的酸进一步反应形成酯类物质，有利于发酵肉风味的形成。鲁氏酵母(*Saccharomyces rouxii*)是一种增香酵母，在发酵期间可产生醇和呋喃等多种风味物质^[30]。赵永强等^[31]利用鲁氏酵母发酵合浦珠母贝肉发现游离氨基酸含量增加。Padilla 等^[29]发现酵母菌脂解和蛋白水解能力强大并能利用乳糖，产生挥发性化合物，有助于丰富发酵肉的风味。此外，酵母菌还能改善发酵肉的色泽、抑制产品酸败，提高发酵肉品质。高绍金^[32]研究发现鲁氏酵母菌在发酵香肠中生长，由于鲁氏酵母菌对促进发色的蛋白合成能力较弱，因此与乳酸菌协同作用，从而促进香肠发色。

1.4 霉菌(mold)

霉菌属于好氧型真菌，可在发酵肉制品表面形成“保护膜”，起到防止外来微生物污染、减少水分流失、防止脂肪氧化和保持产品色泽稳定等作用；蔡嘉铭等^[33]发现霉菌不仅能抑制干发酵香肠杂菌的生长，还能降低干发酵香肠中脂肪和蛋白质的氧化程度；发酵肉在长时间的发酵过程中，霉菌能将肉中的蛋白质和脂肪分解为游离氨基酸和脂肪酸，进一步分解为小分子的醇、酮、醛等物质，提升发酵肉的营养价值，改善风味品质。刘功明等^[34]以纳地青霉(*Penicillium narcissus*)为发酵剂添加到鸡肉中发酵 7 d，发现鸡肉经纳地青霉发酵后，产生有鸡肉特征风味的醛、醇及酯类物质，明显改善了发酵鸡肉的香味和滋味。程燕^[35]将产黄青霉(*Penicillium chrysogenum*)加入香肠中发酵 30 d，发现产黄青霉在四川香肠发酵过程中能降低水分含量，改善香肠的色泽、质构及滋

味。陈肖^[36]用红曲米发酵香肠的结果表明, 实验组发酵香肠中乙酸、乙醇、己醛、庚醛、壬醛等风味化合物含量明显高于对照组, 可赋予发酵香肠良好的风味。然而一些霉菌会产生毒素, 因此不是所有霉菌都能用于发酵肉制品, 在实际生产中常用的霉菌为不产毒素的产黄青霉和纳地青霉^[34-35]。

2 微生物对发酵肉制品风味物质形成的作用机制

发酵肉制品中微生物可利用碳水化合物、脂质、蛋白质及其他营养物质水解产生单糖、游离脂肪酸和游离氨基酸等风味前体物, 并进一步在微生物和酶的协同作用下通过从头合成和生物转化等途径产生多种次级代谢物, 对发酵制品的风味形成产生重要影响。发酵肉制品中挥发性化合物主要包括醛类、醇类、酯类、酮类、酸类和硫类化合物。醛类物质的阈值较低, 主要来源于不饱和脂肪酸的氧化及氨基酸降解, 是发酵肉制品中重要的风味化合物^[37], 其中己醛是发酵香肠中含量较高的醛类, 其含量能够反映脂肪的氧化程度^[38]。在发酵代谢过程中, 微生物参与呈香物质形成的相关代谢途径包括蛋白质、脂质及碳水化合物代谢。

2.1 蛋白分解代谢途径

微生物的蛋白分解代谢途径可为发酵肉的整体风味轮廓提供贡献(图 1)。肉中的肌原纤维和肌浆蛋白在微生物胞外酶的作用下降解成多肽或氨基酸。Hu 等^[39]研究发现哈尔滨风干肠的乳酸菌能分解肌浆蛋白产生肽和游离氨基酸, 形成风味物质及其前体。多肽可在微生物酶作用下分解为游离氨基酸。Demeyer 等^[40]发现乳酸杆菌中的外肽酶与肉中的内源酶(氨肽酶)共同促进了游离氨基酸的产生。

此外, 氨基酸在微生物的作用下通过释放转氨酶、脱羧酶、脱氢酶和裂解酶利用氨基酸, 经转氨、脱氨、脱羧及降解等反应形成支链醛、支链醇及羧酸等香气物质。如在发酵肉体系中, 乳酸菌在蛋白质代谢的过程中通过氨基酸的降解、转氨、氧化脱氨和脱羧反应生成 3-甲基丁酸及果酸酯等特征风味物质^[41]。王德宝等^[41]通过研究清酒乳杆菌(*Lactobacillus sake*)与木糖葡萄球菌复合发酵剂对羊肉发酵香肠中蛋白分解与风味形成的影响, 发现复合发酵剂显著增加了风味物质种类和含量, 赋予了香肠独特的香味。周才琼等^[42]在研究酸肉蛋白质降解程度与风味形成关系时发现, 酸肉特有风味的形成可能与微生物分泌胞外酶促使蛋白降解有关, 挥发性风味物质可从原料肉的 31 种增加至发酵结束的 85 种。研究发现, 异亮氨酸、亮氨酸、缬氨酸和苯丙氨酸等可在微生物代谢作用下产生支链醛和醇类等, 如 2-甲基丁醛、3-甲基丁醛、3-甲基丁醇、苯甲醛、苯甲醇及酯类等^[43-44]。王海燕^[45]从传统湖南腊肉中筛选出一株模仿葡萄球菌 S52, 发现该菌株能代谢亮氨酸产生 3-甲基丁醛。苯丙氨酸可经美拉德反应生成具有苦杏仁、油桃等香气的苯甲酸^[46]。

2.2 脂质分解代谢途径

脂肪酸是风味物质的重要前体, 对发酵肉制品中风味的形成和积累具有重要影响, 脂质能在脂肪酶的作用下分解产生游离脂肪酸, 游离脂肪酸继续氧化产生醇、醛、酸和烷烃类等挥发性风味物质, 这些物质可赋予发酵肉制品特有的芳香风味。其中游离不饱和脂肪酸在自由基存在下极易被氧化形成氢过氧化物, 随后迅速分解形成不饱和醛; 游离饱和脂肪酸通过 β -氧化途径降解为 β -酮酸, β -酮酸由葡萄球菌脱羧反应产生甲基酮, 包括 2-戊酮、2-己酮和

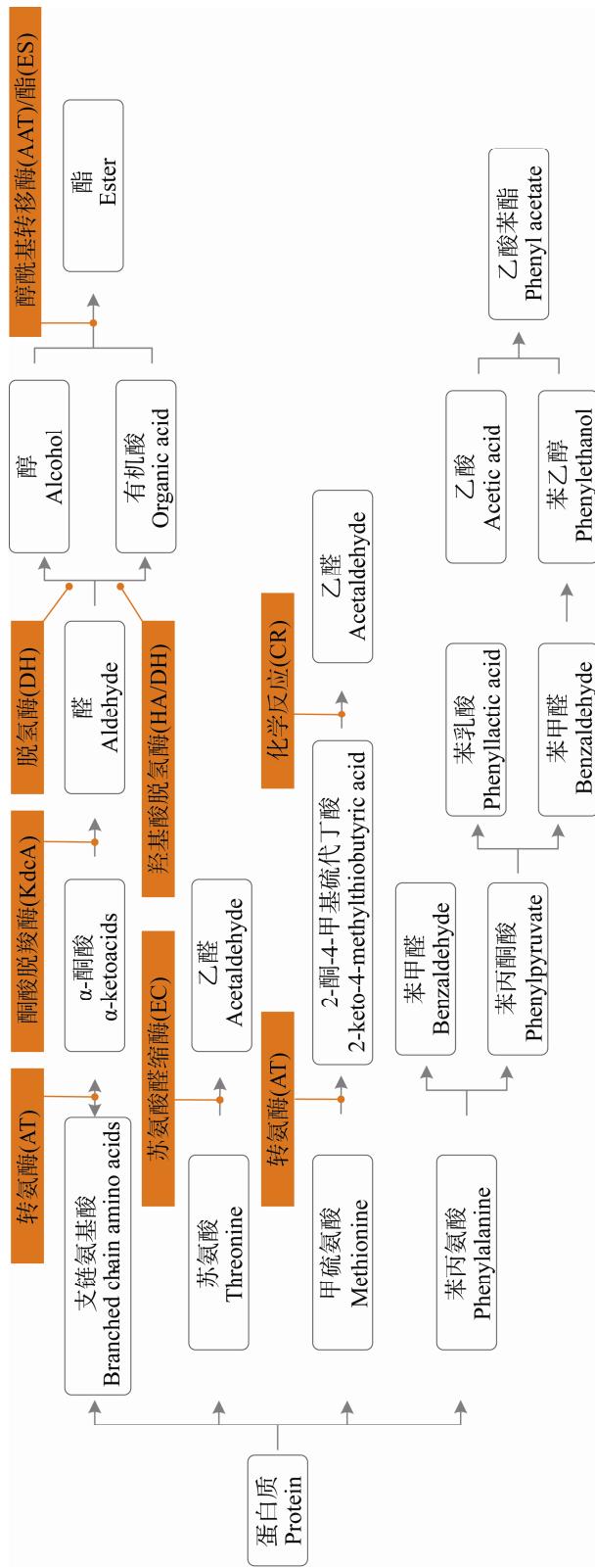


图 1 蛋白质代谢形成风味物质的主要途径
Figure 1 The main way of protein metabolism to form flavor substances.

2-庚酮, 这有助于发酵香肠风味的形成^[44]。Engelvin 等^[47]在香肠中接种的肉葡萄球菌分泌硫酯酶使游离前体物质进一步进行脱酰基作用促进脂肪 β 氧化, 生成戊醛、辛醛, 从而增加香肠腊香味。郭月红等^[48]研究发现风味形成的第一级反应是脂肪水解成脂肪酸, 第二级反应是脂肪酸氧化或与蛋白质之间的反应, 生成辛醛、壬醛、2-十一烷醛、己醛、2-壬烯醛、2,4-癸二烯醛和 1-辛烯-3-醇等物质。辛醛、壬醛和 2-十一烷醛的前体物质是油酸; 己醛、2-壬烯醛 2,4-癸二烯醛则来源于亚油酸; 1-辛烯-3-醇是亚油酸和花生四烯酸的氧化产物^[49]。以上物质成为发酵肉中香味组成的重要贡献者。发酵肉中微生物的脂质分解代谢产生挥发性香气成分主要有 3 条途径, 具体见图 2。

微生物产生的脂肪酶在脂肪代谢过程中发挥着重要作用。脂质能为发酵肉中的微生物提供碳源, 在微生物的作用下生成甲基酮和内酯等前体物质。Franciosa 等^[50]发现酵母菌可以促进乙酯的生成, 并抑制脂质氧化产物的产生。Uppada 等^[51]研究表明, 植物乳杆菌是鸡肉中脂肪酶的重要来源, 其参与肉类脂质降解及酯化反应, 脂质降解的产物为短链醛或酮, 含量过高可导致发酵肉有异味或出现泡沫; 酯化反应

的产物为短链脂肪酸酯, 如 2,3,4-羟基苄基乙酸酯和三唑酯。发酵肉制品中的微球菌和葡萄球菌能产生脂肪酶^[52], 其分解能力对发酵肉的风味形成发挥重要作用。此外, 腐生葡萄球菌能提高脂质水解度, 促进游离脂肪酸的生成^[25]。

2.3 碳水化合物分解代谢途径

肉中的碳水化合物可经微生物发酵产生酸、醛和酯等多种挥发性香气成分(图 3)。乳酸菌主要参与碳水化合物代谢的糖酵解途径, 生成丙酮酸和乳酸等香味前体物质, 同时伴随乙酸和双乙酰等物质的产生。酸味是发酵肉制品的特征风味之一, 是乳酸菌通过碳水化合物代谢产生乳酸、乙酸、甲酸等有机酸的结果。Rimaux 等^[53]证实乳酸菌可利用戊糖作为碳源在肉中进行糖代谢, 生成核糖。

丙酮酸是碳水化合物分解代谢的中间产物, 也是风味前体物质, 其既可在丙酮酸脱羧酶(pyruvate decarboxylase, PDC)作用下生成乙醛, 乙醛在双乙酰合酶的作用下生成双乙酰, 又能在丙酮酸甲酸裂解酶(pyruvate formate lyase, PFL)的催化下转化成乙酰-CoA, 继而在乙醛脱氢酶(acetaldehyde dehydrogenase, ALDH)的作用下生成乙醛, 进一步在醇脱氢酶(alcohol dehydrogenase, ADH)的作用下生成乙醇, 这

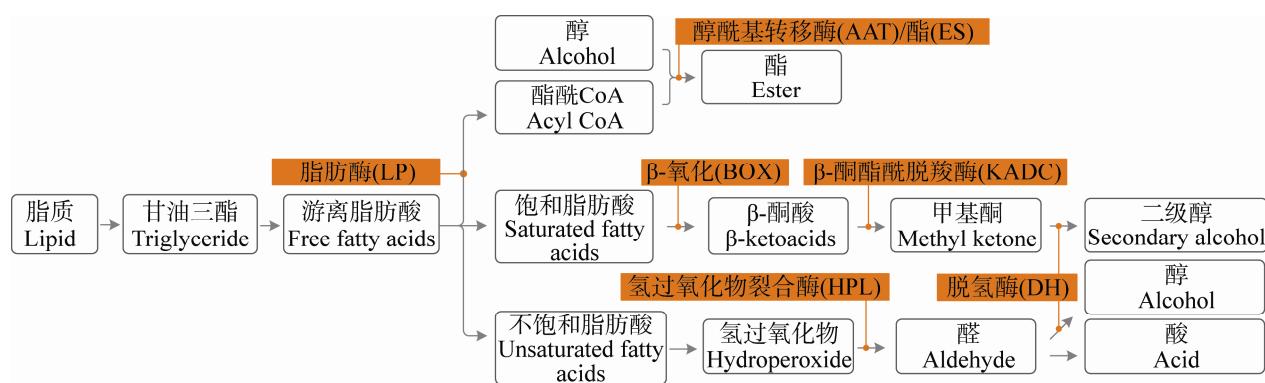


图 2 脂质代谢形成风味物质的主要途径

Figure 2 The main way of lipid metabolism to form flavor substances.

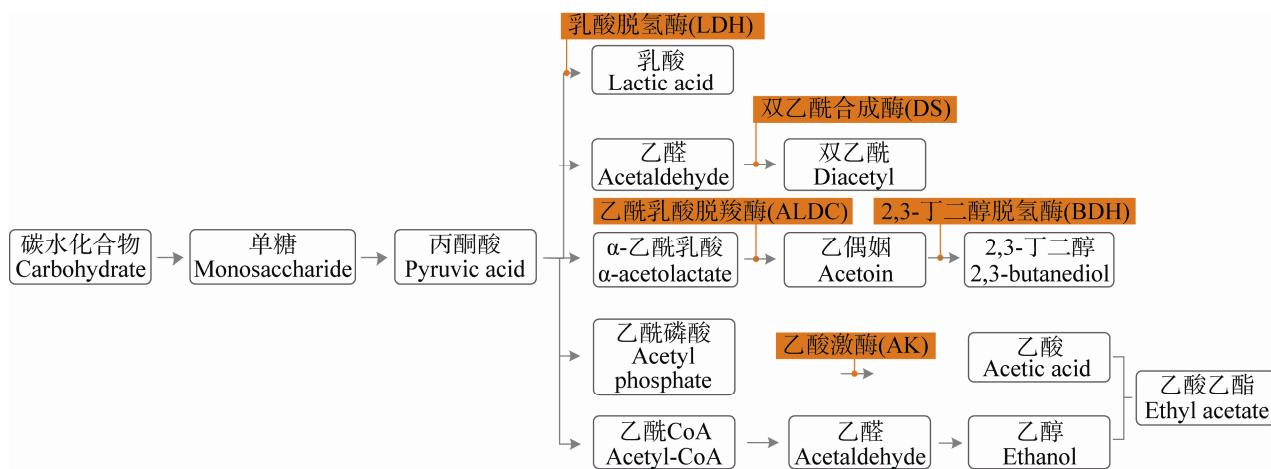


图 3 碳水化合物代谢形成风味物质的主要途径

Figure 3 The main pathway of carbohydrate metabolism to form flavor substances.

些产物对发酵肉的风味均具有促进作用^[54-55]。Sidira 等^[54]研究干香肠发酵发现乳酸菌可代谢生成多种酸，而后进一步反应形成酯类的物质中乙酸乙酯的含量最高。Lo 等^[55]发现通过糖代谢产生双乙酰和乙偶姻是乳酸菌的共同特征。乳酸菌在发酵肉中的同型发酵和异型发酵分别产生的香味前体物质不同。植物乳杆菌、片球菌属、乳酸链球菌和乳酸杆菌等同型乳酸发酵菌通过糖酵解途径(Embden-Meyerhof-Parnas pathway, EMP)生成丙酮酸，丙酮酸随后通过乳酸脱氢酶催化还原为乳酸；短乳杆菌、明串珠菌属等异型发酵菌通过戊糖磷酸途径(hexose monophosphate pathway, HMP 途径)生成乙酰磷酸和 3-磷酸甘油酸，同时还还原为乙酸、乙醇和乳酸；乙酸和乙醇是乙酸乙酯的前体物，而乳酸是乳酸乙酯前体物^[55]。微生物能分泌 α -乙酰乳酸脱羧酶 (acetolactate decarboxylase, ALDC)，研究发现作为丙酮酸的另一代谢产物， α -乙酰乳酸可在枯草芽孢杆菌产生的 ALDC 催化下生成乙偶姻，该物质是生成特征风味的重要中间产物^[56]。葡萄球菌可利用碳水化合物产生 2,3-丁二酮、乙醛和 3-羟基-2-丁酮

等香气成分，为发酵肉带来黄油味、奶酪味等香味^[54]。此外，Zeng 等^[57]发现酵母菌发酵碳水化合物产生大量醇类，并产生类似葡萄酒的风味。

3 微生物群落演替与呈香物质形成的关系

微生物与发酵肉制品的风味之间有着密切的关系，微生物演替过程中产生的一系列代谢产物最终使发酵肉制品呈现特有的香味。在不同的发酵阶段，随着发酵时间的延长，微生物的种类和数量发生变化，优势菌也在变化，优势菌演替过程中的生长代谢与风味的形成有着十分重要的关系。

随着发酵时间的延长，发酵肉中的优势菌种类也随之变化。在发酵过程中，不同的优势菌发挥着不同的作用，风味物质也随着菌群演替发生变化。Hu 等^[58]发现哈尔滨干香肠发酵过程中的主要菌群为乳杆菌、葡萄球菌、明串珠菌和乳球菌，随着发酵的进行乳酸杆菌为优势菌属，在发酵的中后期明串珠菌为优势菌；哈尔滨干香肠中清酒乳杆菌、木糖链球菌和赫伦魏

斯氏菌(*Weissia herenii*)是形成主要挥发性化合物的核心细菌，其中清酒乳杆菌与9种挥发性化合物即1-壬醛、乙醇、1-辛烯-3-醇、2,3-丁二醇、戊酸乙酯、己酸乙酯、辛酸乙酯、乳酸乙酯和3-苯基丙酸乙酯呈正相关，而与1-己醇呈负相关^[54]。臧金红^[3]研究酸鱼发酵过程中微生物与特征风味物质关系时发现，在发酵前期产生特征风味的微生物有葡萄球菌属、乳杆菌属、肠球菌属、弧菌属(*Vibrio*)和酵母菌属等，葡萄球菌和酵母菌属的丰度在发酵第一周迅速增加；在发酵后期产生特征风味的微生物转变为德巴利氏酵母属、葡萄球菌属、明串珠菌属、肠球菌属、片球菌属、乳杆菌属和弧菌属等；整个发酵过程中乳杆菌属相对丰度均较高，其能抑制希瓦氏菌属(*Shewanella*)等腐败微生物生长。王炳华等^[59]分析鳀鱼鱼露发酵过程中微生物菌群发现，鳀鱼在发酵过程中产生的主要微生物菌群为厚壁菌门(*Firmicutes*)、变形菌门(*Proteobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)和放线菌门(*Actinobacteria*)等。李春生等^[4]也研究发现，传统鱼露发酵过程中的优势菌群为厚壁菌门和变形菌门，发酵初期以变形菌门为主，发酵后期厚壁菌门代替变形菌门成为优势菌群；与发酵初期相比，发酵中后期的盐单胞菌属、发光杆菌属和四联球菌属等相对丰度增加最显著，发酵末期盐单胞菌属成为优势菌群，在发酵鱼露的过程中盐单胞菌属可能会促进传统鱼露发酵过程中2-甲基丙醛(麦芽香味)的生成；盐厌氧菌属可促进传统鱼露发酵过程中三甲胺(鱼腥味)的生成，抑制传统鱼露发酵过程中乙酸乙酯(水果香味)的产生。

4 结语

传统发酵肉制品之所以深受人们的欢迎，与其独特的风味密不可分。随着人们对发酵肉

制品需求量的增长，对产品的风味品质也提出了更高的要求。了解发酵过程中微生物群落构成、群落演替及各种微生物的代谢特性，明确发酵肉制品中的风味物质，尤其是特征风味物质与微生物群落的关系，特别是发酵过程中微生物代谢产物的动态变化及相关性对发酵肉制品后期风味的定向改造具有重要意义。然而发酵肉中风味的形成是非常复杂的过程，微生物在风味物质代谢途径中发挥的作用仍需深入研究。

REFERENCES

- [1] 米瑞芳, 陈曦, 熊苏玥, 戚彪, 李家鹏, 乔晓玲, 王守伟, 张立升. 传统自然发酵酸肉中细菌群落多样性与风味品质分析[J]. 食品科学, 2019, 40(2): 85-92
Mi RF, Chen X, Xiong SY, Qi B, Li JP, Qiao XL, Wang SW, Zhang LS. Bacterial community diversity and flavor characteristics of traditional naturally fermented sour meat[J]. Food Science, 2019, 40(2): 85-92 (in Chinese)
- [2] 范晓文, 常荣, 赵珠莲, 周才琼. 酸肉发酵中挥发性风味物质的变化及对品质的影响[J]. 食品与发酵工业, 2019, 45(22): 68-75
Fan XW, Chang R, Zhao ZL, Zhou CQ. The change of volatile flavor substance in sour pork fermentation and its effect on quality[J]. Food and Fermentation Industries, 2019, 45(22): 68-75 (in Chinese)
- [3] 臧金红. 酸鱼发酵过程中特征风味形成与微生物的关系研究[D]. 无锡: 江南大学博士学位论文, 2020
Zang JH. Study on the relationship between characteristic flavors formation and microorganisms in Suanyu fermentation[D]. Wuxi: Doctoral Dissertation of Jiangnan University, 2020 (in Chinese)
- [4] 李春生, 王悦齐, 李来好, 陈胜军, 吴燕燕, 胡晓, 荣辉. 传统鱼露发酵过程中细菌群落演替及对其挥发性风味形成的影响分析[J]. 食品科学, 2018, 39(24): 85-92
Li CS, Wang YQ, Li LH, Chen SJ, Wu YY, Hu X, Rong H. Bacterial community succession during fermentation of Chinese fish sauce and its effect on formation of volatile flavor components[J]. Food Science, 2018, 39(24): 85-92 (in Chinese)
- [5] 黄郑朝, 宋莲军, 黄现青, 乔明武, 赵秋艳, 张平安, 刘茜. 基于高通量测序对中国不同区域传统发酵香肠细菌多样性的研究[J]. 食品与发酵工业, 2019,

- 45(18): 15-21
 Huang ZC, Song LJ, Huang XQ, Qiao MW, Zhao QY, Zhang PA, Liu Q. Bacterial community in traditional fermented sausages from different regions of China analyzed by high-throughput sequencing[J]. Food and Fermentation Industries, 2019, 45(18): 15-21 (in Chinese)
- [6] 田星, 张越, 汤兴宇, 李宗军. 基于电子舌和气相色谱-离子迁移谱分析脂肪添加量对中式香肠风味的影响[J]. 肉类研究, 2020, 34(5): 33-40
 Tian X, Zhang Y, Tang XY, Li ZJ. Effect of fat content on the flavor of Chinese sausage analyzed using electronic tongue and gas chromatography-ion mobility spectrometry[J]. Meat Research, 2020, 34(5): 33-40 (in Chinese)
- [7] 母雨, 苏伟, 母应春. 盘县火腿微生物多样性及主体挥发性风味解析[J]. 食品研究与开发, 2019, 40(15): 77-85
 Mu Y, Su W, Mu YC. Analysis of microbial diversity and key volatile flavor compounds of Panxian dry-cured ham[J]. Food Research and Development, 2019, 40(15): 77-85 (in Chinese)
- [8] 邹颖玲, 刘姝韵, 王桂瑛, 普岳红, 葛长荣, 廖国周. 基于 PCR-DGGE 分析宣威火腿的细菌群落结构[J]. 食品研究与开发, 2020, 41(23): 192-198
 Zou YL, Liu SY, Wang GY, Pu YH, Ge CR, Liao GZ. Analysis of bacterial community structure of Xuanwei ham based on PCR-DGGE[J]. Food Research and Development, 2020, 41(23): 192-198 (in Chinese)
- [9] 乔发东, 马长伟. 宣威火腿加工过程中挥发性风味化合物分析[J]. 食品研究与开发, 2006, 27(3): 24-29
 Qiao FD, Ma CW. The formation and change of volatile flavor compounds in the process of Xuanwei ham[J]. Food Research and Development, 2006, 27(3): 24-29 (in Chinese)
- [10] 文开勇, 汪月, 文鹏程, 朱艳, 杨敏, 张忠明, 张卫兵. 四川传统腊肉中微生物群落结构研究[J]. 食品与发酵工业, 2020, 46(3): 36-42
 Wen KY, Wang Y, Wen PC, Zhu Y, Yang M, Zhang ZM, Zhang WB. Study on microbial community structure in Sichuan traditional bacon[J]. Food and Fermentation Industries, 2020, 46(3): 36-42 (in Chinese)
- [11] 郭昕, 张春江, 胡宏海, 黄峰, 张泓. 不同类型腊肉挥发性风味成分的比较研究[J]. 现代食品科技, 2014, 30(12): 247-254
 Guo X, Zhang CJ, Hu HH, Huang F, Zhang H. Analysis and comparison of volatile flavor compounds in different styles of Chinese traditional bacon[J]. Modern Food Science and Technology, 2014, 30(12): 247-254 (in Chinese)
- [12] 李彦虎. 传统陇西腊肉制作过程中微生物群落演替与腊肉风味的相关性分析[D]. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文, 2020
 Li YH. Correlation analysis between microbial community succession and flavor of traditional Longxi bacon[D]. Lanzhou: Master's Thesis of Gansu Agricultural University, 2020 (in Chinese)
- [13] 毛永强, 李彦虎, 贲建民, 何奎, 王睿, 武淑娟. 传统陇西腊肉制作过程中挥发性风味物质变化分析[J]. 食品与发酵工业, 2021(4): 144-152
 Mao YQ, Li YH, Yun JM, He K, Wang R, Wu SJ. The analysis of the volatile flavor compounds in traditional Longxi bacon production[J]. Food and Fermentation Industries, 2021(4): 144-152 (in Chinese)
- [14] 李建, 李丽, 彭翠珍, 罗碧霞, 曾雄, 宗绪岩. 几株适用于发酵肉制品的乳酸菌的分离筛选及鉴定[J]. 食品研究与开发, 2018, 39(6): 172-177
 Li J, Li L, Peng CZ, Luo BX, Zeng X, Zong XY. Selection and identification of several lactic acid bacteria strains for fermented meat products[J]. Food Research and Development, 2018, 39(6): 172-177
- [15] Xiao YQ, Liu YN, Chen CG, Xie TT, Li PJ. 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
- [16] 治成君, 仁增, 胡勇, 闫忠心, 吴海玥. 乳酸菌对牦牛发酵肉制品中肌肉蛋白降解作用的研究[J]. 青海畜牧兽医杂志, 2016, 46(4): 5-9
 Ye CJ, Ren Z, Hu Y, Yan ZX, Wu HY. Study on the effect of lactic acid bacteria on the degradation of muscle protein in yak meat products[J]. Chinese Qinghai Journal of Animal and Veterinary Sciences, 2016, 46(4): 5-9 (in Chinese)
- [17] 牛雪峰. 发酵火腿中产香葡萄球菌的筛选及在发酵香肠中的应用[D]. 哈尔滨: 哈尔滨商业大学硕士学位论文, 2020
 Niu XF. Screening of *Staphylococcus* in fermented ham and its application in fermented sausage[D]. Harbin: Master's Thesis of Harbin University of Commerce, 2020 (in Chinese)
- [18] Zang JH, Xu YS, Xia WS, Regenstein JM, Yu DW, Yang F, Jiang QX. 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 Microbiology, 2020, 90: 103487
- [19] Rebecchi A, Pisacane V, Callegari ML, Puglisi E, Morelli L. Ecology of antibiotic resistant coagulase-negative *Staphylococci* isolated from the production chain of a typical Italian salami[J]. Food Control, 2015, 53: 14-22
- [20] 杨勇, 张雪梅, 程艳, 刘书亮, 李诚, 秦文, 蒲彪. 四川香肠中产香葡萄球菌的分离与鉴定[J]. 食品与发酵工业, 2011, 37(6): 29-34
Yang Y, Zhang XM, Cheng Y, Liu SL, Li C, Qin W, Pu B. Isolation and identification of aroma producing *Staphylococci* from Sichuan sausage[J]. Food and Fermentation Industries, 2011, 37(6): 29-34
- [21] Leroy F, Verluyten J, De Vuyst L. Functional meat starter cultures for improved sausage fermentation[J]. International Journal of Food Microbiology, 2006, 106(3): 270-285
- [22] Berdagué JL, Monteil P, Montel MC, Talon R. Effects of starter cultures on the formation of flavour compounds in dry sausage[J]. Meat Science, 1993, 35(3): 275-287
- [23] Beck HC, Hansen AM, Lauritsen FR. Catabolism of leucine to branched-chain fatty acids in *Staphylococcus xylosus*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2004, 96(5): 1185-1193
- [24] Hu YY, Zhang L, Liu Q, Wang Y, Chen Q, Kong BH. The potential correlation between bacterial diversity and the characteristic volatile flavour of traditional dry sausages from Northeast China[J]. Food Microbiology, 2020, 91: 103505
- [25] 李想, 邓锋, 秦春君, 张宏亮, 葛庆丰, 崔保威, 王小兰, 汪志君, 于海. 腐生葡萄球菌CGMCC 3475对发酵里脊猪肉脂质分解氧化及风味特性的影响[J]. 食品与发酵工业, 2011, 37(1): 152-157
Li X, Deng F, Qin CJ, Zhang HL, Ge QF, Cui BW, Wang XL, Wang ZJ, Yu H. Effects of *Staphylococcus saprophyticus* CGMCC 3475 on lipolysis-oxidation and flavor characteristic of pork loin ham during fermenting[J]. Food and Fermentation Industries, 2011, 37(1): 152-157 (in Chinese)
- [26] Corbière Morot-Bizot S, Leroy S, Talon R. Staphylococcal community of a small unit manufacturing traditional dry fermented sausages[J]. International Journal of Food Microbiology, 2006, 108(2): 210-217
- [27] Luo YL, Zhao LH, Xu JQ, Su L, Jin ZM, Su RN, Jin Y. Effect of fermentation and postcooking procedure on quality parameters and volatile compounds of beef jerky[J]. Food Science & Nutrition, 2020, 8(5): 2316-2326
- [28] Gardini F, Suzzi G, Lombardi A, Galgano F, Crudele MA, Andriguetto C, Schirone M, Tofalo R. A survey of yeasts in traditional sausages of southern Italy[J]. FEMS Yeast Research, 2001, 1(2): 161-167
- [29] Padilla B, Belloch C, López-Díez JJ, Flores M, Manzanares P. Potential impact of dairy yeasts on the typical flavour of traditional ewes' and goats' cheeses[J]. International Dairy Journal, 2014, 35(2): 122-129
- [30] Shih IL, Chen LG, Yu TS, Chang WT, Wang SL. Microbial reclamation of fish processing wastes for the production of fish sauce[J]. Enzyme and Microbial Technology, 2003, 33(2/3): 154-162
- [31] 赵永强, 王安凤, 陈胜军, 杨贤庆, 李来好, 吴燕燕, 杨少玲. 米曲霉和鲁氏酵母协同发酵优化合浦珠母贝肉酶解液风味[J]. 食品与发酵工业, 2019, 45(15): 115-120
Zhao YQ, Wang AF, Chen SJ, Yang XQ, Li LH, Wu YY, Yang SL. Synergistic fermentation of *Aspergillus oryzae* and *Saccharomyces rouxii* to optimize enzymatic hydrolysate flavor of *Pinctada fucata* meat[J]. Food and Fermentation Industries, 2019, 45(15): 115-120 (in Chinese)
- [32] 高绍金. 鲁氏酵母菌对发酵香肠的性能及品质影响研究[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学硕士学位论文, 2019
Gao SJ. Study on the effects of *Zygosaccharomyces rouxii* on the performance and quality of fermented sausage[D]. Daqing: Master's Thesis of Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2019 (in Chinese)
- [33] 蔡嘉铭, 王际辉, 陶冶, 肖珊, 刘冰南, 王亮. 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 JM, Wang JH, Tao Y, Xiao S, Liu BN, Wang L. 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 (in Chinese)
- [34] 刘功明, 孙京新, 李鹏, 于林宏, 黄明, 徐幸莲, 于冰. 纳地青霉发酵对鸡肉质构、游离氨基酸及挥发性物质变化的影响[J]. 现代食品科技, 2015, 31(9): 289-295
Liu GM, Sun JX, Li P, Yu LH, Huang M, Xu XL, Yu B. Texture, free amino acid content, and volatile compounds of chicken meat fermented by *Penicillium nalgioense*[J]. Modern Food Science and Technology,

- 2015, 31(9): 289-295 (in Chinese)
- [35] 程燕. 四川香肠中产蛋白酶和脂肪酶霉菌菌株的分离、鉴定及其初步应用[D]. 雅安: 四川农业大学硕士学位论文, 2012
Cheng Y. Isolation and identification of the proteinase and lipase producing mould from Sichuan sausage and its preliminary study in fermented sausage[D]. Ya'an: Master's Thesis of Sichuan Agricultural University, 2012 (in Chinese)
- [36] 陈肖. 红曲米发酵香肠加工工艺及风味品质研究[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2015
Chen X. Study on the processing craft and flavor of red yeast rice fermented sausages[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2015 (in Chinese)
- [37] Yang Y, Zhang X, Wang Y, Pan DD, Sun YY, Cao JX. Study on the volatile compounds generated from lipid oxidation of Chinese bacon (unsmoked) during processing[J]. European Journal of Lipid Science and Technology, 2017, 119(10): 1600512
- [38] 樊康. 接种发酵对中式香肠品质的影响及其发酵剂的研制[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2012
Fan K. Effects of starter culture on the quality of Chinese sausage and preparation of dry powder starter culture for fermented sausage[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2012 (in Chinese)
- [39] Hu YY, Chen Q, Wen RX, Wang Y, Qin LG, Kong BH. Quality characteristics and flavor profile of Harbin dry sausages inoculated with lactic acid bacteria and *Staphylococcus xylosus*[J]. LWT, 2019, 114: 108392
- [40] Demeyer D, Raemaekers M, Rizzo A, Holck A, De Smedt A, Ten Brink B, Hagen B, Montel C, Zanardi E, Murbrekk E, et al. Control of bioflavour and safety in fermented sausages: first results of a European project[J]. Food Research International, 2000, 33(3/4): 171-180
- [41] 王德宝, 胡冠华, 苏日娜, 王政纲, 赵丽华, 靳烨. 发酵剂对羊肉香肠中蛋白、脂质代谢与风味物质的影响[J]. 农业机械学报, 2019, 50(3): 336-344
Wang DB, Hu GH, Su RN, Wang ZG, Zhao LH, Jin Y. Effects of artificial starter cultures on lipolysis, proteolysis and flavor formation in mutton sausages[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2019, 50(3): 336-344 (in Chinese)
- [42] 周才琼, 代小容, 杜木英. 酸肉发酵过程中挥发性风味物质形成的研究[J]. 食品科学, 2010, 31(7): 98-104
Zhou CQ, Dai XR, Du MY. Formation of volatile flavor components during sour meat processing[J]. Food Science, 2010, 31(7): 98-104 (in Chinese)
- [43] Olivares A, Navarro JL, Flores M. Establishment of the contribution of volatile compounds to the aroma of fermented sausages at different stages of processing and storage[J]. Food Chemistry, 2009, 115(4): 1464-1472
- [44] Stahnke LH. Volatiles produced by *Staphylococcus xylosus* and *Staphylococcus carnosus* during growth in sausage minces part II. the influence of growth parameters[J]. LWT-Food Science and Technology, 1999, 32(6): 365-371
- [45] 王海燕. 湖南腊肉源产香葡萄球菌的筛选、鉴定及其产香机理研究[D]. 北京: 中国农业大学博士学位论文, 2005
Wang HY. Identification of *Staphylococcus* spp. isolated from Hunan bacon and its mechanism of aroma-production[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of China Agricultural University, 2005 (in Chinese)
- [46] Pugliese C, Sirtori F, Calamai L, Franci O. The evolution of volatile compounds profile of "Toscano" dry-cured ham during ripening as revealed by SPME-GC-MS approach[J]. Journal of Mass Spectrometry, 2010, 45(9): 1056-1064
- [47] Engelvin G, Feron G, Perrin C, Mollé D, Talon R. Identification of beta-oxidation and thioesterase activities in *Staphylococcus carnosus* 833 strain[J]. FEMS Microbiology Letters, 2000, 190(1): 115-120
- [48] 郭月红, 李洪军, 韩叙. 腊肉加工过程中脂肪氧化分解及其与风味形成的研究进展[J]. 肉类研究, 2005, 19(3): 33-36
Guo YH, Li HJ, Han X. Research progress on oxidative decomposition of fat and its relationship with flavor formation in bacon processing[J]. Meat Research, 2005, 19(3): 33-36 (in Chinese)
- [49] Molly K, Demeyer D, Civera T, Verplaetse A. Lipolysis in a Belgian sausage: relative importance of endogenous and bacterial enzymes[J]. Meat Science, 1996, 43(3/4): 235-244
- [50] Franciosa I, Alessandria V, Dolci P, Rantsiou K, Cocolin L. Sausage fermentation and starter cultures in the era of molecular biology methods[J]. International Journal of Food Microbiology, 2018, 279: 26-32
- [51] Uppada SR, Akula M, Bhattacharya A, Dutta JR. Immobilized lipase from *Lactobacillus plantarum* in meat degradation and synthesis of flavor esters[J]. Journal of Genetic Engineering and Biotechnology, 2017, 15(2): 331-334
- [52] 郑培君, 程海涛, 齐明. 葡萄球菌和微球菌对广式腊

- 肠风味的影响[J]. 中国调味品, 2018, 43(4): 107-113
- Zheng PJ, Cheng HT, Qi M. Effect of *Staphylococcus* and *Micrococcus* on the flavor of Cantonese sausage[J]. China Condiment, 2018, 43(4): 107-113 (in Chinese)
- [53] Rimaux T, Vrancken G, Vuylsteke B, et al. The pentose moiety of adenosine and inosine is an important energy source for the fermented-meat starter culture *Lactobacillus sakei* CTC 494[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2011, 77(18): 6539-6550.
- [54] Sidira M, Kandylis P, Kanellaki M, Kourkoutas Y. Effect of immobilized *Lactobacillus casei* on volatile compounds of heat treated probiotic dry-fermented sausages[J]. Food Chemistry, 2015, 178: 201-207
- [55] Lo R, Ho VTT, Bansal N, Turner MS. The genetic basis underlying variation in production of the flavour compound diacetyl by *Lactobacillus rhamnosus* strains in milk[J]. International Journal of Food Microbiology, 2018, 265: 30-39
- [56] 李静静. 高产 α -乙酰乳酸脱羧酶重组枯草芽孢杆菌的构建及其发酵优化[D]. 无锡: 江南大学硕士学位论文, 2013
- Li JJ. Construciton of recombinant *Bacillus subtilis* with high production of α -acetolactate decarboxylase and optimization of fermentation conditions[D]. Wuxi: Master's Thesis of Jiangnan University, 2013 (in Chinese)
- [57] Zeng XF, Xia WS, Jiang QX, Yang F. Effect of autochthonous starter cultures on microbiological and physico-chemical characteristics of Suan Yu, a traditional Chinese low salt fermented fish[J]. Food Control, 2013, 33(2): 344-351
- [58] Hu YY, Wang H, Kong BH, Wang Y, Chen Q. The succession and correlation of the bacterial community and flavour characteristics of Harbin dry sausages during fermentation[J]. LWT, 2021, 138: 110689
- [59] 王炳华, 胡建国, 童光森. 低盐发酵鳀鱼鱼露过程中品质动态变化分析[J]. 中国调味品, 2020, 45(6): 78-82
Wang BH, Hu JG, Tong GS. Analysis on the dynamic changes in quality of anchovy fish sauce during low salt fermentation[J]. China Condiment, 2020, 45(6): 78-82 (in Chinese)