胡龙坤,潘国杨,姜锦惠,等. 产香酵母在发酵食品中的产香机制及应用进展 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(15): 492−505. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025070268

HU Longkun, PAN Guoyang, JIANG Jinhui, et al. Advancements in Aroma-generating Mechanisms and Applications of Aroma-producing Yeasts in Fermented Foods[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(15): 492−505. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025070268

· 专题综述 ·

产香酵母在发酵食品中的产香机制及应用进展

胡龙坤[1,2],潘国杨[1,2],姜锦惠[1,2],贺　扬[3],武俊瑞[1,4],安飞宇[1,2,*],乌日娜[1,2,*]

(1.沈阳农业大学食品学院,辽宁沈阳 110866;
2.辽宁省食品发酵技术工程研究中心,辽宁沈阳 110161;
3.啤酒生物发酵工程国家重点实验室,青岛啤酒股份有限公司,山东青岛 266100;
4.沈阳市微生物发酵技术创新重点实验室,辽宁沈阳 110866)

摘　要: 随着消费者对食品品质和风味要求的日益提升，发酵食品因其独特的风味和营养价值而备受青睐。产香酵母作为一种重要的发酵微生物，已被广泛应用于酒类、发酵面制品、发酵豆制品等多种发酵食品的生产中。本文综述了近年来发酵食品中产香酵母的研究进展，首先对产香酵母进行了分类，并总结了其生物学特性。产香酵母的香气成分以酯类和醇类为主，对发酵食品的风味形成具有重要影响。接着，文章阐明了产香酵母的产香机制。产香酵母通过调控代谢途径，产生各种香气成分，从而赋予发酵食品独特的风味。这一机制的深入研究有助于揭示产香酵母在发酵过程中的作用机理，为进一步优化发酵食品的风味品质提供理论基础。最后，文章总结了产香酵母在发酵食品中的应用情况。本综述为发酵食品产业的创新发展提供了有益的参考和借鉴，同时推动了产香酵母在食品工业中的应用和研究。

关键词: 产香酵母,产香机制,呈味物质,生物合成途径,发酵食品

中图分类号: TS201.3　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1002−0306(2026)15−0492−14

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2025070268　　本文网刊:

Advancements in Aroma-generating Mechanisms and Applications of Aroma-producing Yeasts in Fermented Foods

HU Longkun[1,2], PAN Guoyang[1,2], JIANG Jinhui[1,2], HE Yang[3], WU Junrui[1,4], AN Feiyu[1,2,*], WU Rina[1,2,*]

(1.College of Food Science, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China;
2.Liaoning Provincial Engineering Research Center of Food Fermentation Technology, Shenyang 110161, China;
3.State Key Laboratory of Bio-fermentation Engineering for Beer, Tsingtao Brewery Company Limited, Qingdao 266100, China;
4.Shenyang Key Laboratory of Microbial Fermentation Technology, Shenyang 110866, China)

Abstract: As consumers increasingly pursue foods with superior quality and enriched flavor, fermented products have attracted considerable attention due to their unique sensory properties and nutritional advantages. Aroma-producing yeasts, as pivotal microbial catalysts in fermentation processes, are widely utilized in the production of a broad range of fermented foods, including alcoholic beverages, fermented dough-based products, and fermented soybean products. This review synthesizes recent research progress on aroma-producing yeasts in fermented foods, beginning with a systematic overview of

收稿日期: 2025−07−23

基金项目: 辽宁省“兴辽英才计划”项目（XLYC2213026;XLYC2402005）;辽宁省科学技术计划项目（2024JH2/101900005）;沈阳农业大学高层次人才引进项目（2023YJRC002）;沈阳市科技创新平台项目（21-103-0-14,21-104-0-28）。

作者简介: 胡龙坤（2000−）,男,硕士研究生,研究方向:食品生物技术,E-mail:hulongkun912@163.com。

*** 通信作者:** 乌日娜（1979−）,女,博士,教授,研究方向:食品生物技术,E-mail:wrn6956@163.com。
安飞宇（1994−）,男,博士,讲师,研究方向:食品生物技术,E-mail:anfeiyv@163.com。

their taxonomic classification and key biological characteristics. The primary aroma-active metabolites synthesized by these yeasts are esters and alcohols, which play a decisive role in determining the flavor profiles of fermented food products. Next, the mechanisms underlying aroma biosynthesis in these yeasts are elaborated. By regulating metabolic pathways, these yeasts synthesize a diverse array of aromatic metabolites, which in turn impart unique sensory attributes to fermented foods. In-depth exploration of these mechanisms not only facilitates the clarification of the functional roles of aroma-producing yeasts during fermentation but also establishes a solid theoretical foundation for further optimizing the flavor quality of fermented products. Lastly, the current application status of aroma-producing yeasts in fermented food manufacturing is summarized. This review offers valuable insights and guidance for the innovative development of the fermented food industry, while concurrently promoting in-depth research and expanded industrial application of aroma-producing yeasts in the field of food science and technology.

Key words: aroma-producing yeast; aroma-production mechanism; flavor compounds; biosynthesis pathway; fermented foods

发酵食品在人类饮食文化中占据重要地位，其独特风味与丰富营养深受消费者青睐。在发酵食品的生产过程中，微生物扮演着至关重要的角色，其中产香酵母（Aroma-producing yeast）可通过发酵产生醇、酯、萜烯等芳香代谢物[1]。其香气以酯类和醇类为主，主要是乙酸乙酯、乙醇和苯乙醇[2]，其中乙酸乙酯与苹果香气相似[3]，广泛应用于酒类、酱油、发酵面食等生产，能改善成品香气并提升品质稳定性。

近年，消费者对食品风味要求提高推动发酵食品研究，产香酵母相关研究取得丰富成果[4]。这些研究成果不仅为深入理解产香酵母在发酵食品中的作用机制提供了科学依据，也为进一步探索产香酵母在发酵食品中的应用提供了理论参考和实践指导。

本文旨在综述产香酵母在发酵食品中的产香机制及应用进展，从产香酵母的类别和生理特性、产香酵母的产香机制以及产香酵母在发酵食品中的应用等方面进行系统梳理和总结。通过本文的综述，希望能够为发酵食品产业的创新发展提供有益的参考和借鉴，同时推动产香酵母在食品工业中的应用和研究。

1　产香酵母类别和生物学特性

产香酵母按种属主要分为毕赤酵母属、汉逊酵母属、接合酵母菌属和假丝酵母菌属等[5]。不同种类的酵母在发酵食品中的应用通常各异。毕赤酵母属和汉逊酵母属主要用于葡萄酒的增香，接合酵母菌属在多种发酵食品中都有应用，主要是啤酒和酱油，假丝酵母菌属主要应用于白酒、食醋以及发酵豆制品的发酵过程中。

1.1　毕赤酵母属

毕赤酵母（*Pichia*）细胞形态多为短卵圆形至圆柱形，可利用甲醇、葡萄糖等多种碳源产有机酸和酯类，具高密度发酵潜力与高效基因表达活性[6−8]。Liu 等[9] 从桑树发酵样品中分离得到一株毕赤酵母，其酒精耐受性高于汉逊酵母，且香气成分更为丰富，有助于赋予果酒花香特征；杜亚军等[10] 自红枣产区筛选得到季也蒙毕赤酵母（*Pichia guilliermondii*），该菌株与酿酒酵母协同发酵可提高枣汁的酒精度，降低残糖含量，同时增强花香与果香，并减轻不良苦味。

1.2　汉逊酵母属

汉逊酵母（*Hansenula*）形态多样，常见为圆形、椭圆形或香肠形，能以甲醇为唯一碳源实现高密度生长。其甲醇代谢路径与毕赤酵母类似，但调控机制存在差异。汉逊酵母具有较强的发酵与酯化能力，在甘油和葡萄糖为碳源的条件下仍可表达甲醇加氧酶。王藤等[11] 利用汉逊德巴利酵母（*Debaryomyces hansenii*）有效提升了普洱茶的香气品质；唐洁等[12] 则将葡萄汁有孢汉逊酵母（*Hanseniaspora uvarum*）应用于野樱桃汁发酵，提高了有机酸含量并优化了饮品气味。

1.3　接合酵母菌属

接合酵母（*Zygosaccharomyces*）具有较高的糖、盐和酒精耐受性，并具备优良的产醇与产香能力。其能够参与酱油发酵中后期风味物质的形成，可产生乙醇、异戊醇、甘油、阿拉伯木聚糖等小分子醇类糖醇[13]。此外，该属酵母亦具有突出的酯类合成能力。Li 等[14] 比较了鲁氏接合酵母（*Zygosaccharomyces rouxii*）和拜耳接合酵母（*Zygosaccharomyces bailii*）在猕猴桃酒发酵中的应用效果，发现二者均能提升酒样的功能性成分与风味特征，增加乙酯含量，产香表现优于常规酿酒酵母。

1.4　假丝酵母菌属

假丝酵母（*Candida*）具有较强的产酸能力、耐寒性及高渗透耐受性[15]，且遗传背景多样、代谢特性独特，被认为是工业混合发酵中具有潜力的发酵剂[16]。文鹤等[17] 从豆豉发酵中分离到西弗假丝酵母（*Candida ciferrii*），其纯种发酵可显著提高酯类化合物的含量，赋予豆豉浓郁酯香、花香和果香。汪坤等[18] 利用多变假丝酵母（*Candida variabilis*）强化豆酱发酵，有效形成特征性香气组分，提升了产品的花香与果香感知。

2　产香酵母的风味形成机理和风味偏好性

在发酵过程中，产香酵母形成的风味物质源自糖类、氨基酸等分解转化，包括酯类、醇类、萜烯类等。具体而言，脂肪酶水解脂肪酸与甘油，蛋白酶将

蛋白质分解为游离肽和氨基酸[19]，丙酮酸、α-酮酸等中间产物经转化生成醛、酸、醇，氨基酸脱羧脱氨产醇后与酸反应生成酯(图 1)。

2.1 酯类物质的形成

酵母细胞中主要有乙酸酯和乙基酯两种酯类。

乙酸酯的合成途径包括两种主要步骤。首先，丙酮酸经由脱羧反应转化为乙醛，随后乙醛经历氧化过程生成乙酸，接着在转酰基酶的催化作用下，乙酸进一步转化为乙酰辅酶 A(CoA)。同时通过氧化脱羧反应，丙酮酸还可以直接生成乙酰辅酶 A。乙酰辅酶 A 在醇酰基转移酶(alcohol acyltransferase, AATase)的催化下，与由氨基酸或碳水化合物降解产生的大量醇类物质结合，从而合成乙酸酯[20](图 2)。在乙酸酯生产中，AATase 是关键酶，对酵母菌合成多种乙酸酯至关重要[21]。其中，与之相关的基因有 *ATF1*、*ATF2*、*Lg-ATF1* 等。其中 *ATF1* 尤为重要，与乙酸乙酯、乙酸异戊酯等合成密切相关。*ATF1* 和 *ATF2* 基因分别编码醇酰基转移酶Ⅰ和Ⅱ，其表达水平决定发酵产物中乙酸酯含量[22]。研究揭示，在葡萄汁有孢汉逊酵母中，*ATF1* 与 *ATF2* 基因的敲除会显著降低乙酸乙酯的产量[23]。

乙基酯的合成以脂肪酸代谢为基础：首先脂肪酸转化为脂酰辅酶 A，随后在 AATase 催化下与乙醇发生酯化反应生成乙基酯。与乙酸酯不同，乙基酯的合成主要依赖 *EHT1* 基因调控的 AATase 亚型，同时 *EEB1* 基因的表达水平也会显著影响乙基酯含量[24]。相关研究指出，*EEB1* 与 *EHT1* 基因的缺失或过量表达显著影响乙基酯含量，同时，乙醇酯化时，特异性中链脂肪酸(MCFAs)决定乙基酯性质[24]。

2.2 萜烯类化合物的形成

萜烯是葡萄果实和花中产生的一类重要的次生代谢物，是葡萄香气化合物的重要组成部分，被认为在抵抗病原体和吸引种子传播者和传粉者方面发挥重要作用。异戊烯基焦磷酸(isopentenyl diphosphate, IPP)及其异构体二甲基烯丙基焦磷酸(dimethylallyl diphosphate, DMAPP)是萜烯合成的初始底物[25]。

生物体内 IPP 和 DMAPP 由甲羟戊酸(mevalonate, MVA)途径和 2-C-甲基-D-赤鲜糖醇-4-磷酸(2-C-methyl-D-erythritol-4-phosphate, MEP)途径两

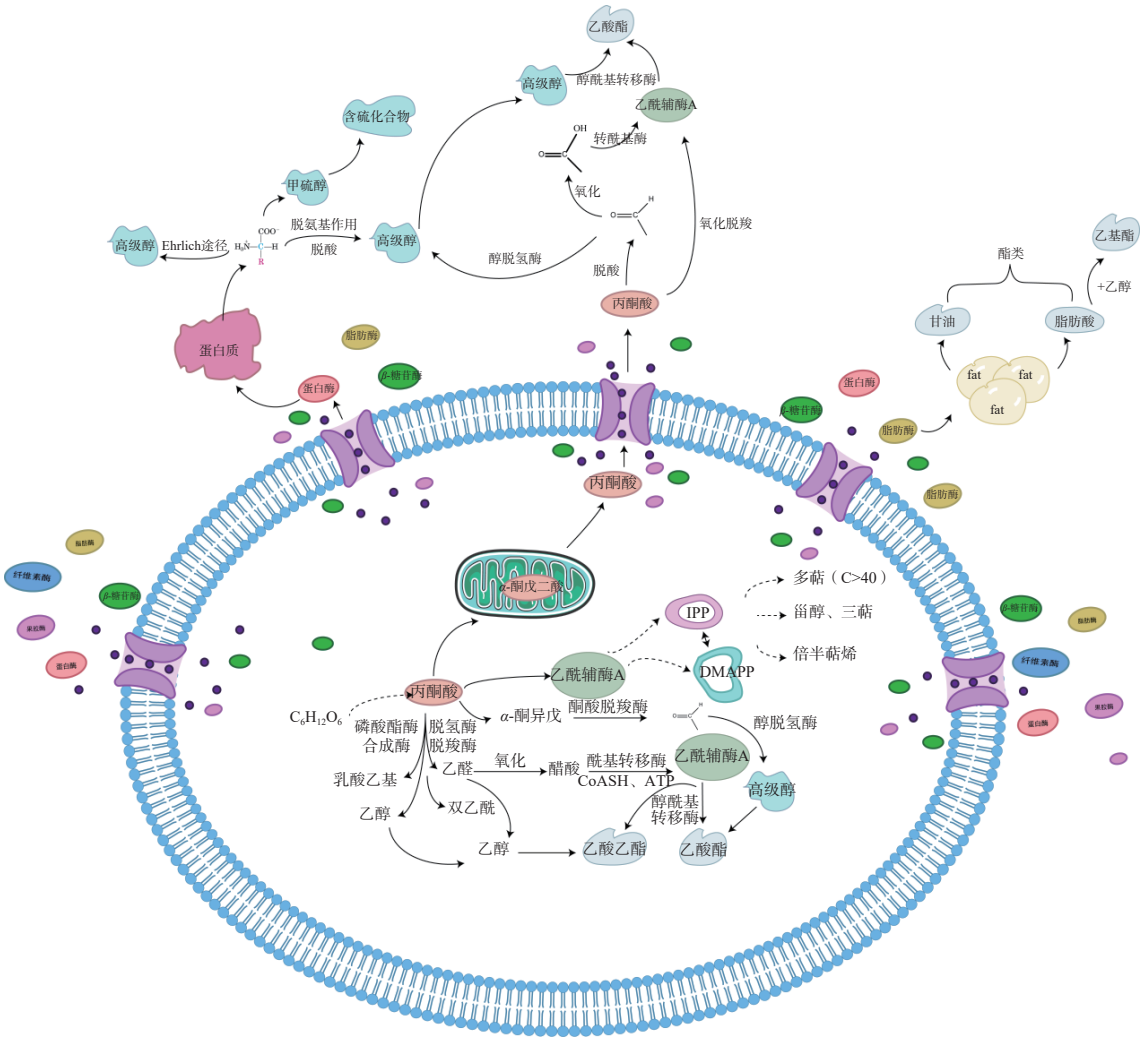


图 1 产香酵母的香气产生机理

Fig.1 Aroma production mechanism of aroma-producing yeast

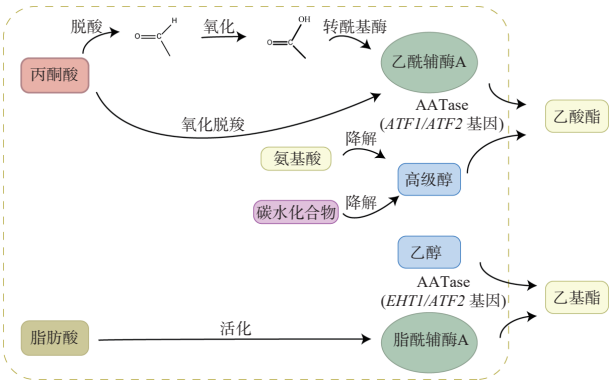


图 2　产香酵母酯类物质的形成途径

Fig.2　Formation pathways of esters in aromatic yeast

种途径生成[26]，如图 3 所示。两种途径的主要差异在于 IPP 及 DMAPP 的合成机制和代谢终产物不同。原核生物主要通过 MEP 途径，植物兼具两者，而包括产香酵母在内的真核生物则主要利用 MVA 途径[27]。在酵母的 MVA 途径中，乙酰辅酶 A 经过一系列酶促反应，最终生成核心的五碳单元——异戊烯焦磷酸（IPP）及其异构体二甲基烯丙基焦磷酸（DMAPP）。

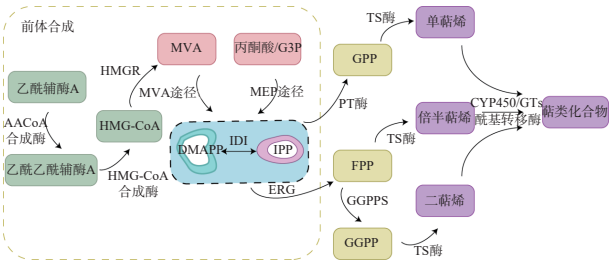


图 3　产香酵母萜烯类化合物的形成途径

Fig.3　Formation pathways of terpenoid compounds in aromatic yeast

在从乙酰辅酶 A 到甲羟戊酸（MVA）的初始阶段，存在多个可被精细调控的限速节点。其中，由羟甲基戊二酰辅酶 A 还原酶（hydroxymethylglutaryl-CoA reductase，HMGR）催化的步骤被认为是主要的限速步骤[28]。研究表明，上调 HMGR 表达或激活 N-末端截短的 HMGR（tHMGR），可有效解除反馈抑制，大幅提升萜类产量[29−30]。此外，途径上游由 *nphT7* 基因编码的乙酰乙酰辅酶 A 合成酶（Acetoacetyl-CoA Synthetase，AACS）研究表明，*nphT7* 可显著增加细胞中乙酰乙酰辅酶 A（Acetoacetyl-CoA，AACoA）的浓度，最终导致有用的萜类化合物和聚-*β*-羟基丁酸酯的产生[31]。同时，Tippmann 等[32] 发现 *nphT7* 基因的过表达能提升酵母的法呢烯产量。

IPP 与 DMAPP 在异戊烯基二磷酸异构酶（isopentenyl diphosphate isomerase，IDI）的催化下处于动态平衡，该酶是确保两种底物比例适中的关键，其过表达已被证实能将 *α*-法尼烯产量提高 2.67 倍[33]。随后，异戊烯转移酶（prenyltransferase，PT）以 IPP 和 DMAPP 为基石，逐步缩合生成香叶基焦磷酸（GPP）、法尼基焦磷酸（FPP）、牻牛儿基焦磷酸（geranylgeranyl pyrophosphate，GGPP）等链长不同的类异戊二烯焦磷酸前体。其中，由 *ERG* 基因编码的法尼基焦磷酸合成酶（farnesyl diphosphate synthase，FPPS）作为合成 FPP 的核心酶，其表达水平直接决定了萜类骨架的供给量；Liu 等[34] 研究发现，*dIGAS-ERG20* 融合表达较单独过表达基因 *ERG20* 和 *dIGS* 菌株的萜类化合物产量高 10.6%。Zhao 等[35] 的研究揭示，*ERG10*、*ERG13*、*ERG12*、*ERG8* 及 *ERG19* 的过表达均可显著提高红没药烯的产量。另有研究表明，*ERG13* 的过表达能有效促进 *β*-胡萝卜素的生成[36]。

FPP、GPP 和 GGPP 等前体在萜类合酶（terpene synthase，TS）的催化下，经历复杂的离子介导环化或重排反应，形成结构多样的单萜、倍半萜等碳骨架[37]。TS 可分为典型（I 型、II 型）与非典型，其催化机制决定了产物的基本结构[38]。最后，这些萜烯骨架还需经过细胞色素 P450 氧化酶（cytochrome P450，CYP450）和糖基转移酶（glycosyltransferases，GTs）等后修饰酶催化，发生结构修饰，最终生成多种萜类化合物。

2.3　醇类物质的形成

产香酵母产生的醇包括乙醇、甘油和高级醇等。高级醇能够提升酒的和谐度与丰满感，是构成酒类香气的重要成分。高级醇的合成主要通过氨基酸分解代谢途径（Ehrlich）和糖代谢途径（Harris）[39]（图 4）。

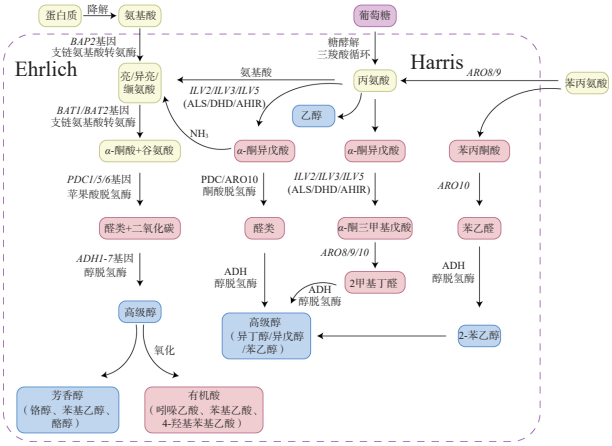


图 4　产香酵母高级醇的形成途径

Fig.4　Formation pathways of higher alcohols in aromatic yeast

Ehrlich 途径是酿酒酵母在发酵时，将底物蛋白质分解得到氨基酸经转氨酶转为 *α*-酮酸和谷氨酸。*α*-酮酸接着由脱羧酶生成醛类和二氧化碳，醛类在脱氢酶作用下变为高级醇。据酵母氧化还原状态，这些醇可进一步代谢为芳香醇或氧化成相应酸（如吲哚乙酸、苯基乙酸、4-羟基苯基乙酸）[40]。

在 Ehrlich 途径中，由 *BAP2* 基因所编码的支链氨基酸转氨酶（branched-chain amino acid transaminase，BCAT）首先担任氨基酸摄取任务，优先负责转运亮氨酸、异亮氨酸和缬氨酸至细胞内，为高级醇的

合成提供原料。Didion 等[41] 发现，*BAP2* 基因表达水平与异丁醇产量相关。

接着，由 *BAT1* 基因和 *BAT2* 基因编码的 BCAT 催化支链氨基酸转氨反应，将氨基酸转化为 α-酮酸和谷氨酸，为高级醇的合成提供原料。*BAT1* 基因促进氨基酸合成，*BAT2* 基因则促进氨基酸降解[41]。敲除 *BAT1* 基因能显著提升异丁醇产量，而敲除 *BAT2* 或过表达 *BAT1* 均能降低异丁醇的含量，同时操作则降低得更显著[41−42]。

PDC1/5/6 基因编码的苹果酸脱氢酶（malate dehydrogenase, MDH）在细胞质内催化 α-酮酸发生脱羧反应，生成醛类和二氧化碳，这一过程对高级醇的合成产生影响。敲除任一 *PDC* 基因均可提升异丁醇产量[43−44]。

α-酮酸脱羧生成醛类后，需醇脱氢酶（*ADH1*、*ADH2*、*ADH3*、*ADH4*、*ADH5* 基因编码）催化转为高级醇。Kondo 等[45] 发现，*ADH2* 和 *ADH5* 过表达适度提升异丁醇产量，*ADH1* 过表达无显著影响，而 *ADH6* 和 *ADH7* 过表达显著促进异丁醇产量增加。

在 Harris 途径中，葡萄糖经糖酵解、三羧酸循环生成丙酮酸。丙酮酸与氨基酸反应，生成 α-酮酸和另一氨基酸。α-酮酸既可与 NH_3 合成氨基酸，也可在酮酸脱羧酶、脱氢酶作用下转化为高级醇[46]。由 *ILV2* 基因编码的乙酰乳酸合成酶（acetolactate synthase, ALS），以及由 *ILV3* 基因编码的二羟酸脱水异构酶（dihydroxy-acid dehydratase, DHD）和由 *ILV5* 基因编码的乙酰羟酸异构还原酶（acetohydroxyacid isomeroreductase, AHIR）负责催化丙酮酸转化为 α-酮异戊酸（α-keto isovaleric acid, KIV）。接着与 Ehrlich 途径类似，可在酮酸脱羧酶、脱氢酶作用下转化为高级醇。Li 等[47] 发现，敲除 *ILV1* 能够上调 *ILV2*、*ILV5*、*ILV3* 表达，增加了异戊醇前体 KIV 的合成，提高了异戊醇产量。Wess 等[48] 指出，细胞质过表达这三种酶并阻断线粒体缬氨酸合成初始步骤，异丁醇产量增加 22 倍。

除此之外，这三种酶还可以催化经丙酮酸转化的 α-酮丁酸转化为 α-酮-三甲基戊酸，之后，氨基酸转氨同工酶（*ARO8* 和 *ARO9* 基因编码）及苯丙酮酸脱羧酶（*ARO10* 基因编码）催化 α-酮-三甲基戊酸脱羧生成 2 甲基丁醛，其中 *ARO8* 可以激活 *ARO9* 和 *ARO10* 表达。α-酮酸脱羧生成醛类后，再由醇脱氢酶催化转为高级醇。

同时，氨基酸转氨同工酶还负责将苯丙氨酸转移至细胞内，促进苯丙氨酸与经糖酵解产生的苯丙酮酸之间的反应，接着，苯丙酮酸苯在丙酮酸脱羧酶的催化下转化为苯乙醛，再由醇脱氢酶催化转为高级醇。Wang 等[49] 敲除碳代谢调控转录因子 MIG1 后，*CAT8* 表达量和 2-苯乙醇含量提升，可能是 MIG1 调控了 *CAT8* 的转录，其缺失促进了 *CAT8* 表达，从而上调 *ARO9* 和 *ARO10* 的转录水平，增强 2-苯乙醇产生。

2.4 产香酵母风味形成的偏好性

2.4.1 酯类-汉逊酵母 汉逊酵母表现出高效合成乙酸酯的代谢特征。这一特性是由于 Ehrlich 途径和酯合成途径共同激活所导致。当以氨基酸作为氮源时，转氨作用产生的酮酸既可成为高级醇的前体物质，又能够在 AATase 酶的催化下形成酯类化合物，从而构建出一个“醇-酯”转化的代谢循环。在基因表达方面，该酵母特有的 *HgAAT2*、*HgAAT3* 和 *HgAAT4* 基因家族呈现较高表达水平，这些基因编码的酶对异戊醇和苯乙醇显示出较强亲和力。同时，*EEB1* 基因也保持活跃表达状态，而高活性酯酶基因 *IAH1* 的缺失则减少了酯类物质的分解，从而促进其在胞内的积累[50]。

2.4.2 萜烯类-毕赤酵母 毕赤酵母的代谢偏好为高效合成单萜和倍半萜类化合物，核心机制是强化 MVA 途径，大量生成 IPP 和 GPP。在基因调控上，其关键限速酶基因 *nphT7* 和 *IDI* 具有高表达水平，*nphT7* 可提升甲羟戊酸产量，*IDI* 能增强 IPP 异构效率。毕赤酵母还能通过下调 *ERG7* 基因来削弱内源性固醇合成对通用前体的竞争，同时异源表达特定的植物萜烯合酶，实现了稀有萜烯的定向生物合成[51]。

2.4.3 醇类-酿酒酵母 酿酒酵母能够通过较为活跃的 Ehrlich 途径和 Harris 途径，将亮氨酸、异亮氨酸等支链氨基酸有效转化为异戊醇、活性戊醇等高级醇，并可将苯丙氨酸转化为苯乙醇。从转录组表现来看，该菌株呈现出醇类合成通路上调而竞争途径受抑的整体特征：与醇合成相关的多个基因（如 *BAT1*/*BAT2*、*ARO9*/*ARO10*、*ADH6*/*ADH7*、*ILV2*/*ILV3*/*ILV5*）表达水平较高，而与萜烯合成相关的 *ERG20* 及酯类合成相关的 *IAH1* 等基因则表达较低[52]。

3 产香酵母在发酵食品中的应用及代谢偏好性

产香酵母风味合成受食品基质（形态、营养、环境）调控，不同基质会直接影响其香气物质的合成种类与效率。结合发酵食品的原料差异与工艺特点，可将其分为酒类、发酵豆制品、发酵面制品等类别，下文将分别阐述产香酵母在这些不同类别发酵食品中的具体应用方式，及其适配各类食品基质的代谢偏好性。

3.1 产香酵母在酒类中的应用及代谢偏好性

3.1.1 果酒 产香酵母在果酒发酵过程中能够产生丰富的香气物质，包括酯类、醇类以及萜烯类等，这些物质共同构成了果酒独特的香气[53]。葡萄酒、桑葚酒、苹果酒、咖啡果酒、芒果酒及瓜类酒的风味构建，均深度依赖于发酵过程中特定酵母菌种的代谢调控。这些酵母通过基因表达调控、特异性代谢途径激活以及菌间互作，共同塑造了各类果酒的独特香气轮廓。果酒中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异如表 1 所示。

表 1　果酒中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异

Table 1　Core flavor compounds, common aroma characteristics, and specific differences of aroma-producing yeast in fruit wines

菌株	核心呈味物质	共性香气特征	特异性差异	参考文献
葡萄汁有孢汉逊酵母（*Hanseniaspora uvarum*）	乙酸乙酯、*β*-苯乙醇、3-羟基-2-丁酮	果香、醇香、玫瑰香	适配葡萄酒、桑葚酒、苹果酒; 通过上调*ATF1*基因定向合成乙酸乙酯, 同时与其他酵母协同增强果香	[53–54]
毕赤酵母（*Pichia*）	乙酸正戊酯、乙酸苯乙酯、*β*-苯乙醇	花香、果香、醇香	适配桑葚酒、葡萄酒; 合成乙酸正戊酯强化果香, 同时经Ehrlich途径定向产*β*-苯乙醇	[57,62,65]
异常威克汉姆酵母（*Wickerhamomyces anomalus*）	*β*-苯乙醇、乙酸乙酯、乙酸异戊酯	果香、花香、酯香	适配桑葚酒、芒果酒、西瓜酒; 降解苯丙氨酸提升*β*-苯乙醇含量, 低产异戊醇, 通过高活性AATs酶合成乙酸乙酯、乙酸异戊酯及苯乙醇	[56,58–59]
假丝酵母（*Candida*）	柠檬烯、乙酸乙酯	草木香、甜香	适配咖啡果酒、芒果酒; 通过*IDI*基因*L141H*突变增强MVA途径产柠檬烯, 高*β*-葡萄糖苷酶活性水解糖苷键释放游离萜烯与酚类物质	[60–61]
梅奇酵母（*Metschnikowia* sp）	乙酸异戊酯、己酸乙酯	热带果香、清新果甜香	适配番木瓜酒; 利用支链氨基酸定向合成关键酯类, 温和发酵且低*β*-葡萄糖苷酶活性适度释放萜烯	[55]
扣囊覆膜酵母（*Saccharomycopsis fibuligera*）	苯甲酸乙酯	清甜的果香与花香	咖啡果酒; 合成苯甲酸乙酯后与酿酒酵母进行混菌发酵, 可实现香气增强与酒精生成的协同调控	[63–64]

3.1.1.1　产香酵母在不同果酒中的应用　产香酵母在果酒酿造中通过多样化的代谢路径调控香气成分, 其作用机制可归纳为酯类合成、氨基酸转化、萜烯释放及混菌协同等关键方面, 展现出从单一增香到系统风味构建的进阶。

酯类代谢调控是果酒香气塑造的核心。葡萄汁有孢汉逊酵母在葡萄酒与苹果酒等高酸环境中, 通过上调 *ATF1* 基因表达促进乙酸乙酯合成, 并有效降解单宁以改善口感[53]; 该酵母在苹果酒中还能调控酯类代谢生成 3-羟基-2-丁酮等特征香气物质[54]。梅奇酵母在瓜类酒中通过其特有的酯酶系统, 精准合成乙酸异戊酯、己酸乙酯等酯类, 形成典型的热带果香[55]。异常威克汉姆酵母在芒果酒中则通过高活性 AATs 酶合成多种酯类, 显著增强果香与玫瑰香气[56]。

Ehrlich 途径与氨基酸转化共同贡献于花果香气的形成。库德里阿兹威毕赤酵母通过该途径转化 L-苯丙氨酸生成 *β*-苯乙醇, 为酒体赋予显著的玫瑰花香[57]; 异常威克汉姆酵母同样通过此途径生成苯乙醇, 提升花果香气[58]。在低醇瓜酒中, 该酵母还能通过降解氨基酸生成适量异戊醇, 在满足酒精度需求的同时避免异杂味产生[59]。

萜烯类物质的保留与释放是果酒原香强化的关键。假丝酵母在芒果酒中通过水解糖苷键释放游离萜烯与酚类物质, 显著提高芒果酮保留率[60]。在咖啡果酒中, 通过代谢工程改造矮小假丝酵母的 *IDI* 基因, 可增强 MVA 途径并促进柠檬烯生成, 有效中和咖啡碱的苦味[61]。梅奇酵母则凭借低 *β*-葡萄糖苷酶活性适度释放萜烯, 形成清新甜香的风味[55]。

混菌发酵与代谢协同实现了风味的多元化构建。在桑葚酒中, 库德毕赤酵母与酿酒酵母混菌发酵能显著增强桑葚果香[62]; 扣囊覆膜酵母因 *ARO10* 基因表达较弱, 在低醇桑葚酒中能减少乙醇对原香的掩盖, 并通过生成微量糠醇赋予酒体麦芽香[63–64]。咖啡果酒体系中, 克鲁维毕赤酵母合成苯甲酸乙酯后与酿酒酵母进行混菌发酵, 实现了香气增强与酒精生成的协同调控[65]。

3.1.1.2　产香酵母在不同果酒中的代谢偏好性　产香酵母通过高度特化的代谢策略, 在不同果酒发酵中实现风味多维优化。葡萄酒中, 葡萄汁有孢汉逊酵母上调 *ATF1* 基因合成乙酸乙酯, 库德里阿兹威毕赤酵母经 Ehrlich 途径生成 *β*-苯乙醇, 增强果香与花香; 桑葚酒依赖库德毕赤酵母合成乙酸正戊酯、异常威克汉姆酵母合成苯乙醇, 以及扣囊覆膜酵母低效发酵保留本味并产生糠醇; 苹果酒中, 葡萄汁有孢汉逊酵母调控酯合成基因赋予赤霞珠风味; 咖啡果酒利用矮小假丝酵母 *IDI* 突变增强 MVA 途径产柠檬烯抵苦味, 克鲁维毕赤酵母合成苯甲酸乙酯协调香韵并控酒精; 芒果酒中异常威克汉姆酵母保香增香并行, 假丝酵母水解糖苷键提升芒果酮保留率; 瓜类酒借梅奇酵母定向产酯并释放萜烯, 异常威克汉姆酵母适度产醇满足低醇需求。产香酵母通过酯、醇、萜烯类代谢调控及糖苷酶解等机制, 可系统性增强果酒品种典型性、弥补风味缺陷及保留原料本味。

3.1.2　白酒　中国白酒风味主要由酸、酯、醛、醇组成, 酯类是主要风味物质[66], 其合成依赖产香酵母的 AATase 催化乙酰辅酶 A 与高级醇缩合, 核心基因包括 *ATF1* 和 *EEB1*, 同时醇类物质通过 Ehrlich 途径或 Harris 途径生成, 两类物质共同决定白酒香气浓郁度与品质[67]。白酒中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异如表 2 所示。

3.1.2.1　产香酵母在不同白酒中的应用　产香酵母在白酒酿造中通过精准的代谢调控, 成为塑造不同香型典型风格的关键生物工具。其在酱香、浓香、清香、豉香及米香型白酒中的应用, 体现了从耐环境胁迫到定向合成, 再到多风味平衡的系统化风味工程技术。

耐环境胁迫与高温适应性是酱香型白酒风味形

表 2 白酒中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异

Table 2 Core flavor compounds, common aroma characteristics, and specific differences of aroma-producing yeast in Baijiu production

菌株	核心呈味物质	共性香气特征	特异性差异	参考文献
扣囊复膜酵母(*Saccharomycopsis fibuligera*)	乙酸异戊酯、乙酸乙酯	果香、酯香	适配酱香型白酒;携带热稳定型*ATF1*基因,低表达*IAH1*减少酯降解	[68]
耐高温毕赤酵母(*Pichia* sp.)	己酸乙酯、辛酸乙酯、癸酸乙酯	窖香、果香	适配浓香型白酒;*EEB1*基因定向突变,增加己酸乙酯含量	[71]
库德里阿兹威毕赤酵母(*Pichia kudriavzevii*)	乙酸乙酯、癸酸乙酯	清香、果香	适配清香型白酒;低表达*BAT2*基因减少杂醇,高表达*ATF1*基因生成乙酸乙酯,低表达*ERG20*基因合成少量癸酸乙酯	[73]
汉逊德巴利酵母(*Debaryomyces hansenii*)	乙酸苯乙酯、*β*-苯乙醇	花香、玫瑰蜂蜜香	适配豉香型白酒;携带独特*DhAAT*基因家族,提升酶对苯乙醇亲和力,激活Ehrlich途径提供*β*-苯乙醇前体	[50]
葡萄汁有孢汉逊酵母(*Hanseniaspora uvarum*)	乙酸乙酯、*β*-苯乙醇	清雅果香、花香	适配米香型白酒;分泌*β*-葡萄糖苷酶释放萜烯,下调*BAT1*基因降低异戊醇含量,提升*β*-苯乙醇产量	[75]
异常威克汉姆酵母(*Wickerhamomyces anomalus*)	*β*-苯乙醇	花香	适配酱香型和清香型白酒;激活*ARO9*/*ARO10*基因,提升*β*-苯乙醇产量	[69,74]
长孢洛德酵母(*Lodderomyces elongisporus*)	乙酸异戊酯、己酸异戊酯	成熟果香与酒香	适配浓香型白酒;高表达*ATF2*基因,促进乙酸异戊酯与己酸异戊酯的合成	[72]

成的基础。扣囊复膜酵母携带热稳定型 *ATF1* 基因,在高温酒醅中仍能维持酯合成酶活性,有效催化生成乙酸异戊酯[68];异常威克汉姆酵母则通过激活 *ARO9*/*ARO10* 基因,将高粱中的苯丙氨酸降解为 *β*-苯乙醇,既补充了酯类合成前体,也丰富了酱香的层次感[69]。

酯类定向合成与微生物协同是浓香型白酒风味强化的核心。通过“乙基酯定向合成”与“微生物协同代谢”策略,浓香型白酒实现了标志性风味物质的精准调控[70]。耐高温毕赤酵母通过 *EEB1* 基因的定向突变,显著提高己酸乙酯的生成量[71];长孢洛德酵母则通过高表达 *ATF2* 基因,同步促进乙酸异戊酯与己酸异戊酯的合成,有效缓解了“单一窖香”带来的单调感[72]。这种多酵母、多酯类的协同代谢网络,是浓香型白酒风味饱满均衡的关键。

风味纯净度调控与杂味抑制是清香型白酒品质保证的关键。清香型白酒秉承清蒸清烧和低温发酵工艺,其风味核心在于“清雅无杂”。库德里阿兹威毕赤酵母通过低表达 *BAT2* 基因以减少杂醇生成,同时高表达 *ATF1* 基因促进乙酸乙酯合成,并借助低表达的 *ERG20* 基因生成少量癸酸乙酯,从而丰富清香的层次感[73];异常威克汉姆酵母则通过 *CAT8* 基因调控上调 *ARO10* 活性,使 *β*-苯乙醇产量显著提升,进一步优化了风味结构[74]。

特征风味协同与代谢通路优化是特色香型白酒品质提升的重点。在豉香型白酒中,汉逊德巴利酵母携带独特的 *DhAAT* 基因,通过激活 Ehrlich 途径生成苯乙醇前体,形成“苯乙醇→乙酸苯乙酯”的定向代谢链,显著提升乙酸苯乙酯含量[50]。米香型白酒则通过葡萄汁有孢汉逊酵母的高表达 *ARO9*/*ARO10* 基因将苯丙氨酸转化为 *β*-苯乙醇,同时下调 *BAT1* 基因以降低异戊醇产量,减少杂醇干扰,再结合其分泌的 *β*-葡萄糖苷酶释放游离萜烯,最终实现“米香为主、花香为辅”的典型风味平衡[75]。

3.1.2.2 产香酵母在不同白酒中的代谢偏好性 产香酵母的代谢偏好紧密适配各香型白酒的工艺特色与风味需求:酱香型白酒中,扣囊复膜酵母偏好以热稳定型 *ATF1* 基因为核心,在高温酒醅中维持酯合成酶活性以产乙酸异戊酯,异常威克汉姆酵母则偏好激活 *ARO9*/*ARO10* 基因降解苯丙氨酸,补充酯合成前体;浓香型白酒的耐高温毕赤酵母偏好通过 *EEB1* 基因定向突变提升己酸亲和力,高效产己酸乙酯,长孢洛德酵母则偏好高表达 *ATF2* 基因同步合成多种酯类;清香型白酒的库德里阿兹威毕赤酵母偏好低表达 *BAT2* 基因控杂醇、高表达 *ATF1* 基因产乙酸乙酯,异常威克汉姆酵母偏好经 *CAT8* 基因调控上调 *ARO10* 活性合成 *β*-苯乙醇;豉香型白酒的汉逊德巴利酵母偏好以 *DhAAT* 基因家族高效催化乙酸苯乙酯合成,并激活 Ehrlich 途径供前体;米香型白酒的葡萄汁有孢汉逊酵母偏好高表达 *ARO9*/*ARO10* 基因产 *β*-苯乙醇、下调 *BAT1* 基因减少杂醇,同时分泌酶释放萜烯类物质,整体均通过靶向基因调控与底物代谢,生成适配香型的特征风味物质。

3.1.3 啤酒 啤酒主要分为精酿啤酒、低度啤酒和小麦啤酒等,其中关键的果香与花香等风味特征,主要源自产香酵母代谢对酯类合成途径的调控及醇酯比的优化[76−77]。啤酒中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异如表 3 所示。

3.1.3.1 产香酵母在不同啤酒中的应用 产香酵母在啤酒酿造中的应用已从传统的风味补充发展为系统的风味工程,其通过特定的代谢调控与菌株协同,为不同类型啤酒的风味构建提供了多元化解决方案。这些酵母主要依托酯类合成、氨基酸代谢及环境适应性等机制,精准塑造啤酒的香气特征。

酯类代谢调控是构建啤酒果香与风味层次的核

表 3　啤酒中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异

Table 3　Core flavor compounds, common aroma characteristics, and specific differences of aroma-producing yeast in beer

菌株	核心呈味物质	共性香气特征	特异性差异	参考文献
缅甸毕赤酵母(*Pichia myanmarensis*)	乙酸乙酯、乙酸异戊酯、己酸乙酯、辛酸乙酯	多层次果香	适配精酿啤酒; 激活*ATF1*基因以及与啤酒酵母共发酵提升酯类总量	[51]
德尔布有孢圆酵母(*Torulaspora delbrueckii*)	*β*-苯乙醇、癸酸乙酯、乙酸苯乙酯	花果香	适配低度啤酒; 低表达*ADH2*基因控制酒精度, 高表达*EEB1*基因合成酯类, 抑制*IAH1*基因降低酯降解率	[77–78]
鲁氏接合酵母(*Zygosaccharomyces rouxii*)	异戊醇、己醇、4-乙烯基愈创木酚	小麦香、果香	适配小麦啤酒; 代谢麦芽糖生成高级醇, 合成4-乙烯基愈创木酚	[79]
粟酒裂殖酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)	异戊酸乙酯、异丁酸乙酯	清爽果香	适配小麦啤酒; 调控支链氨基酸代谢合成特征酯, 分泌蛋白酶分解大分子蛋白减少酒体浑浊	[79]

心机制。在精酿啤酒体系中, 缅甸毕赤酵母通过激活 *ATF1* 基因, 显著提升乙酸辅酶 A 与高级醇之间的缩合效率, 进而合成包括乙酸乙酯、乙酸异戊酯、己酸乙酯和辛酸乙酯在内的多种酯类物质。当与酿酒酵母协同发酵时, 体系内酯类总含量显著提升, 有效增强了啤酒的果香层次与整体风味的平衡感[51]。在低度啤酒中, 德尔布有孢圆酵母通过高表达 *EEB1* 基因促进酯类合成, 并同时抑制 *IAH1* 基因表达以降低酯类降解率, 从而在低酒精度下维持风味的饱满度[77–78]。扣囊覆膜酵母则通过高表达 *ATF2* 基因促进乙酸异戊酯合成, 为低度啤酒提供纯净而愉悦的果香[79]。

菌株协同与功能互补是提升啤酒风味综合品质的有效策略。不同产香酵母的协同发酵展现出显著的风味增强效应。缅甸毕赤酵母与酿酒酵母的共发酵体系通过代谢互补, 实现了酯类总量的显著提升[51]。在小麦啤酒中, 鲁氏接合酵母与粟酒裂殖酵母的协同作用不仅丰富了风味复杂度——前者提供丁香酚类香气, 后者贡献果香与甜香, 同时粟酒裂殖酵母分泌的蛋白酶还能有效分解大分子蛋白质, 有助于降低啤酒浊度, 在提升风味的同时兼顾酒体的清爽口感[79]。

3.1.3.2　产香酵母在不同啤酒中的代谢偏好性　产香酵母的代谢偏好高度适配对应啤酒的风味与特性需求: 精酿啤酒中的缅甸毕赤酵母, 通过激活 *ATF1* 基因, 以乙酸辅酶 A 与高级醇缩合为核心代谢路径, 高效生成多类酯类物质; 在低度啤酒中, 德尔布有孢圆酵母表现出乙醇合成相关基因 *ADH2* 的低表达, 同时利用 Ehrlich 途径、高表达酯合成基因 *EEB1* 以及抑制酯降解基因 *IAH1* 来保持风味稳定; 扣囊覆膜酵母则呈现杂醇合成基因 *ARO10* 的低表达, 并高表达特定的酯合成基因 *ATF2*。对于小麦啤酒, 鲁氏接合酵母倾向于代谢麦芽糖产生醇类和小麦特征香气物质, 粟酒裂殖酵母则倾向于通过调控支链氨基酸代谢产生酯类, 同时还能分泌蛋白酶以提高酒体澄清度。这些结果表明, 产香酵母可通过定向调控酯、醇和酚类代谢途径, 在不同啤酒类型中实现从浓郁果香、清爽风味到典型麦香的多维度风味构建。

3.2　产香酵母在发酵豆制品中的应用及代谢偏好性

在发酵豆制品的生产中, 产香酵母通过调控酯合成关键基因与醇代谢路径, 定向生成酯类、醇类等特征香气物质, 实现风味与功能的双重优化[80]。其中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异如表 4 所示。

3.2.1　产香酵母在不同发酵豆制品中的应用　在酱油、豆酱和可可豆等高盐或复杂基质的发酵过程中, 产香酵母通过其独特的耐环境胁迫与精准代谢能力, 成为提升酯香、酱香与花果香的关键驱动力。

高盐适应性是产香酵母在豆制品发酵中发挥作用的前提。为应对高盐渗透压, 不同酵母进化出多样的调控策略。异常威克汉姆酵母通过 ARTP 诱变技术增强 *HAL1* 基因表达, 使其能在 22% 的高盐度下维持正常代谢, 定向生成风味醇类[81–82]; 埃切假丝酵母则通过高表达 *ENA1* 基因以适应高盐环境, 并同

表 4　发酵豆制品中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异

Table 4　Core flavor compounds, common aroma characteristics, and specific differences of aroma-producing yeast in fermented bean products

菌株	核心呈味物质	共性香气特征	特异性差异	参考文献
鲁氏接合酵母(*Zygosaccharomyces rouxii*)	苯乙醇、3-甲基-1-丁醇、乙酸乙酯、乳酸乙酯	酱香、花果香	适配酱油、豆酱; 激活*GPD1*基因耐盐, 上调*EEB1*基因产苯甲酸乙酯; 代谢大豆异黄酮糖苷生成4-乙基愈创木酚	[83–84,86]
异常威克汉姆酵母(*Wickerhamomyces anomalus*)	3-甲基-1-丁醇、苯乙醇	醇香、果香	适配酱油; 经ARTP诱变增强*HAL1*基因表达耐盐, 定向生成高级醇	[81–82]
埃切假丝酵母(*Starmerella etchellsii*)	乙酸乙酯、3-甲硫基丙醇	果香、酱香	适配豆酱; 高表达*ENA1*基因耐盐, 通过Ehrlich途径产3-甲硫基丙醇, 激活*ATF*基因合成乙酸乙酯	[83]
库德里阿兹威毕赤酵母(*Pichia kudriavzevii*)	乙酸苯乙酯	花香、奶香	适配可可豆; 分泌*β*-葡萄糖苷酶酶解可可苷与萜烯糖苷, 催化乙酸与苯乙醇缩合生成乙酸苯乙酯	[87]

步进行风味物质的合成[83]。这种耐盐特性确保了酵母在高盐酱醪中的生存与功能，为风味形成奠定了基础。

酯类与特征风味物质的协同合成是风味构建的核心。多种酵母通过调控关键基因，共同构建了豆制品复杂的酯香与酱香骨架。鲁氏接合酵母在酱油和豆酱体系中均发挥关键作用，既能通过 Ehrlich 途径降解氨基酸生成高级醇，又能上调 *EEB1* 基因表达提升苯甲酸乙酯等酯类含量[84−86]；埃切假丝酵母则通过激活 *ATF* 基因合成乙酸乙酯，有效提升果香与酱香的融合度[83]。在可可豆发酵中，库德里阿兹威毕赤酵母能催化生成具有蜂蜜甜香的乙酸苯乙酯[87]，而这些酯类与醇类的协同作用共同塑造了产品的典型香气特征。

菌株功能互补与协同发酵是风味多元化的关键策略。研究表明，将具有不同代谢特长的酵母进行混合发酵，能产生“1+1>2”的风味增强效应。在酱油发酵中，鲁氏接合酵母与异常威克汉姆酵母的混合发酵能显著提升酯类总量与挥发性香气物质的种类[15]。在可可豆发酵体系中，库德里阿兹威毕赤酵母与酿酒酵母的协同作用尤为关键——前者负责释放香气前体并合成特定酯类，后者则通过 Ehrlich 途径贡献花果香气，二者共同提升了巧克力成品香气的浓郁度与层次感[87−88]。

3.2.2 产香酵母在发酵豆制品中的代谢偏好性 产香酵母的代谢偏好高度适配各发酵豆制品的工艺特性与风味需求：酱油中的鲁氏接合酵母、异常威克汉姆酵母，偏好以 Ehrlich 途径产高级醇、上调 *EEB1*/*HAL1* 基因为核心，兼顾高盐耐受性与酯类生成，强化酱香；豆酱中的埃切假丝酵母、鲁氏接合酵母，偏好通过高表达 *ENA1* 基因适配低盐环境，以 Ehrlich 途径、*ATF1*/*EEB1* 双基因激活或酚类代谢，实现花果香与酱香的复合；可可豆中的库德里阿兹威毕赤酵母、酿酒酵母，偏好以 *β*-葡萄糖苷酶水解糖苷键、Ehrlich 途径产醇为核心，同步稳定类黄酮与协同增香，契合巧克力特征香气需求。整体均通过靶向基因调控或酶促反应，定向代谢生成适配豆制品风格的风味物质。

3.3 产香酵母在发酵面制品中的应用及代谢偏好性

在发酵面制品体系中，产香酵母通过利用特定碳氮源合成酯类与醇类等风味物质，有效丰富了面制品的香气层次。其中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异如表 5 所示。

3.3.1 产香酵母在不同发酵面制品中的应用 产香酵母在发酵面制品体系中的应用，已从单一功能转向通过代谢协同实现风味的精准构建。在基础面团发酵中，酿酒酵母在完成产气与基础风味形成的同时，通过与异常威克汉姆酵母的协同发酵，突破了单一菌种的风味局限，显著增强了面包的花果香气层次[89−90]。而在甜面酱等复杂发酵体系中，鲁氏接合酵母与异常威克汉姆酵母则展现出更精细的代谢分工：前者优先利用葡萄糖并合成关键前体物质，后者接力代谢剩余碳源并强化酯合成酶活性，二者通过时序性代谢互补有效提升了酯类物质含量，实现了酱香与酯香的均衡发展[90]。这些研究揭示了混菌发酵中代谢接力与功能互补对风味优化的重要价值，为面制品风味从“自然形成”到“理性设计”提供了理论基础。未来研究需进一步解析不同酵母在复杂基质中的代谢互作机制，并建立发酵动力学模型，以平衡工艺需求与风味生成，推动面制品品质的全面提升。

3.3.2 产香酵母在发酵面制品中的代谢偏好性 产香酵母的代谢特性精准契合发酵面制品的加工与风味需求。在面团类食品中，酿酒酵母偏好利用葡萄糖经糖酵解生成乙醇，并通过 Ehrlich 途径转化亮氨酸与异亮氨酸，形成异戊醇和活性戊醇，同时合成乙酸乙酯以丰富风味层次；而异常威克汉姆酵母更适于混菌发酵，可定向产生苯乙醇与乙酸异戊酯，增强花果香气且不影响面团膨胀；在甜面酱等高盐固态发酵体系中，鲁氏接合酵母优先利用葡萄糖生成杂醇和酯类前体 *α*-酮酸，异常威克汉姆酵母则利用残余麦芽糖等底物，通过提升酯合成酶活性促进乙酸乙酯与苯甲酸甲酯的生成，两者协同优化了酱香与酯香的平衡。这些酵母通过特定代谢途径，系统构建了符合不同面制品风味特征并满足其工艺要求的物质基础。

3.4 产香酵母在其他发酵食品的应用

醋类、发酵蔬菜等其他发酵食品因基质多呈高酸特性，对产香酵母的耐酸能力与风味调控方向提出针对性需求，其适配菌株的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异如表 6 所示。

3.4.1 醋类 醋类酸度高，需要产酯能力强的假丝酵

表 5 发酵面制品中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异

Table 5 Core flavor compounds, common aroma characteristics, and specific differences of aroma-producing yeast in fermented flour products

菌株	核心呈味物质	共性香气特征	特异性差异	参考文献
酿酒酵母（*Saccharomyces cerevisiae*）	乙醇、异戊醇、乙酸乙酯	麦香、酯香	适配馒头、面包；代谢淀粉水解葡萄糖产醇酯，提升面团松软度与风味协调性	[89]
鲁氏接合酵母（*Zygosaccharomyces rouxii*）	异戊醇、活性戊醇、乙酸乙酯	酱香、酯香	适配甜面酱；高盐下维持葡萄糖代谢活性，合成酯类前体*α*-酮酸，与异常威克汉姆酵母协同增酯	[90]
异常威克汉姆酵母（*Wickerhamomyces anomalus*）	乙酸乙酯、苯甲酸甲酯	花果香、酯香	适配甜面酱；利用鲁氏接合酵母生成的前体，强化酯合成酶活性，提升乙酸乙酯、苯甲酸甲酯含量	[90]

表 6　其他发酵食品中产香酵母的核心呈味物质、共性香气特征及特异性差异

Table 6　Core flavor compounds, common aroma characteristics, and specific differences of aroma-producing yeast in other fermented foods

菌株	核心呈味物质	共性香气特征	特异性差异	参考文献
光滑假丝酵母（*Candida glabrata*）	乙酸乙酯、乙酸异丁酯	果香	适配米醋；激活乙酰辅酶A转移酶催化生成乙酸乙酯、乙酸异丁酯	[92]
口津假丝酵母（*Candida melibiosica*）	乙酸乙酯、苯乙醇	醇香、果香	适配保宁醋；高产乙醇和苯乙醇，与异常威克汉姆酵母协同合成乙酸乙酯	[93]
异常威克汉姆酵母（*Wickerhamomyces anomalus*）	乙酸乙酯、苯乙醇、月桂烯	果香、醇香	适配保宁醋和四川泡菜；合成乙酸乙酯和苯乙醇，释放月桂烯缓解酸涩感	[93,95]
哈萨克斯坦酵母（*Kazachstania barnettii*）	乙酸乙酯、苯乙醇、丁酸乙酯	花果香、甜香	适配川南农家泡菜；通过酯合成酶催化生成乙酸乙酯、丁酸乙酯，经Ehrlich途径分解苯丙氨酸生成苯乙醇	[94]

母和异常威克汉姆酵母中和醋酸刺激性、提升口感柔和度[91]。光滑假丝酵母通过激活乙酰辅酶 A 转移酶催化生成乙酸乙酯、乙酸异丁酯，中和米醋刺激性[92]；异常威克汉姆酵母产乙酸和乳酸协调酸味，口津假丝酵母利用原料碳源与氨基酸产乙醇和苯乙醇，二者协同合成乙酸乙酯，赋予保宁醋果香与醇香[93]。

3.4.2　发酵蔬菜　发酵蔬菜具有高酸和低盐的特点，需要能赋予其花果香，且能够缓解乳酸酸涩感的产香酵母。哈萨克斯坦酵母在高酸环境中，通过酯合成酶催化生成乙酸乙酯、丁酸乙酯，经 Ehrlich 途径分解苯丙氨酸生成苯乙醇，增加挥发性香气，赋予泡菜花果香[94]；异常威克汉姆酵母与植物乳杆菌混菌发酵时，利用剩余蔬菜碳源产乙醇，合成乙酸乙酯和苯乙醇，释放月桂烯、二甲基二硫醚等特色物质，增强泡菜醇香，缓解乳酸酸涩感[95]。

4　结论与展望

本文系统梳理了产香酵母在发酵食品中的研究进展，结果表明：产香酵母主要涵盖毕赤酵母属、汉逊酵母属、接合酵母菌属及假丝酵母菌属，各属菌株因生物学特性差异，适配不同发酵食品场景；其风味形成依赖三大核心途径，酯类合成以 *ATF1*/*EEB1* 基因为关键调控靶点，醇类生成依赖 Ehrlich 与 Harris 双途径（*BAT1*/*BAT2*、*ARO9*/*ARO10* 基因调控），萜烯类则通过 MVA 途径（*nphT7*、*tHMGR* 基因调控）高效合成，且乙酰辅酶 A 和丙酮酸为三类物质合成的共同关键前体；在实际应用中，产香酵母通过代谢偏好性适配酒类、发酵豆制品、发酵面制品及酸性发酵食品。

现有研究虽明确产香酵母在发酵食品中的核心作用，但需围绕实际应用需求与技术瓶颈深化探索：在特定食品专用菌株筛选方面，以泡菜（高酸 pH3.5~4.5、低盐、需缓解乳酸酸涩）为例，优先选育耐酸（pH≥3.0）、定向产乙酸乙酯/丁酸乙酯/苯乙醇，且分泌低活性 β-葡萄糖苷酶（逐步释放蔬菜本香）的菌株，实现花果香与原料风味的协调。在合成生物学引导的菌株改造中，聚焦“功能强化”构建工程菌株——果酒萜烯香气不足时，过表达 MVA 途径关键基因（*nphT7*、*tHMGR*），敲除 *ERG7* 削弱固醇竞争，定向提升单萜/倍半萜；酱油高盐环境下，向鲁氏接合酵母导入耐盐基因 *HAL1*，同步过表达 *EEB1* 强化苯甲酸乙酯合成；针对酯类易分解，敲除 *IAH1* 减少酯损耗。为缓解产香酵母与主发酵菌的竞争，接种采用“顺序接种”错开生长旺盛期，营养层面调整碳源配比缓解争夺，基因层面改造产香酵母营养转运基因，削弱其对主发酵菌关键营养的竞争，实现协同代谢。今后需进一步结合多组学方法阐明产香酵母的风味代谢调控网络，并推进工程菌株的安全评估与产业化应用，为发酵食品风味的精准提升提供扎实理论基础与技术保障。

© The Author(s) 2026. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

参考文献

［1］ CHEN Li, LI Ke, CHEN Huitai, et al. Reviewing the source, physiological characteristics, and aroma production mechanisms of aroma-producing yeasts[J]. Foods, 2023, 12(18): 3501.

［2］ 蔡雪梅, 吴联海, 陈梦圆, 等. 酱香型白酒酒糟中生香酵母的筛选及鉴定[J]. 中国酿造, 2017, 36(7): 42−47. ［CAI Xuemei, WU Lianhai, CHEN Mengyuan, et al. Screening and identification of aroma-producing yeast in distiller's grains of Moutai-flavor Baijiu[J]. China Brewing, 2017, 36(7): 42−47.］

［3］ WU Yu, CHEN Xiao'e, FANG Xubo, et al. Isolation and identification of aroma-producing yeast from mackerel fermentation broth and its fermentation characteristics[J]. Journal of Aquatic Food Product Technology, 2021, 30(10): 1264−1280.

［4］ 韩晗, 赵思宸, 仵洁, 等. 用于发酵废次烟叶的酵母菌筛选及增香效果研究[J]. 中国烟草科学, 2024, 45(6): 91−98. ［HAN Han, ZHAO Sichen, WU Jie, et al. Isolation and identification of aroma-producing yeasts and effects on aroma lncrease of low grade tobacco leaves[J]. Chinese Tobacco Science, 2024, 45(6): 91−98.］

［5］ 袁海珊, 刘功良, 白卫东, 等. 产酯酵母在发酵食品中的应用研究进展[J]. 中国酿造, 2023, 42(1): 15−20. ［YUAN Haishan, LIU Gongliang, BAI Weidong, et al. Research progress on the application of ester-producing yeast in fermented food[J]. China Brewing, 2023, 42(1): 15−20.］

［6］ GAO Jucan, XU Junhao, ZUO Yimeng, et al. Synthetic biology toolkit for marker-less integration of multigene pathways into *Pichia pastoris* via CRISPR/Cas9[J]. ACS Synthetic Biology,

2022, 11(2): 623−633.
[7] VOGL T, STURMBERGER L, KICKENWEIZ T, et al. A toolbox of diverse promoters related to methanol utilization: Functionally verified parts for heterologous pathway expression in *Pichia pastoris*[J]. ACS Synthetic Biology, 2016, 5(2): 172−186.
[8] MASTROPIETRO G, AW R, POLIZZI K M, et al. Expression of proteins in *Pichia pastoris*[J]. Methods in Enzymology, 2021, 660: 53−80.
[9] LIU Y, WEI W, SU, et al. Breeding and characteristic analysis of aroma-producing yeast for mulberry wine[J]. Food Sci Technol, 2022, 47: 1−7.
[10] 杜亚军, 郭尚, 李群, 等. 木枣产香酵母的分离筛选和应用[J]. 中国酿造, 2021, 40(10): 123−128. [DU Yajun, GUO Shang, LI Qun, et al. Screening and application of aroma-producing yeast strains from jujube[J]. China Brewing, 2021, 40(10): 123−128.]
[11] 王藤, 伯年国, 沙艮, 等. 接种汉逊德巴利酵母对普洱茶发酵微生物群落与品质的影响[J]. 食品科学, 2025, 46(5): 124−133. [WANG Teng, BO Nianguo, SHA Gen, et al. Effect of inoculation with *Debaryomyces hansenii* on the microbial community and quality of Pu-erh tea during fermentation[J]. Food Science, 2025, 46(5): 124−133.]
[12] 唐洁, 李婵媛, 张漾月, 等. 优选葡萄汁有孢汉逊酵母及其在野樱桃发酵饮品酿造中的应用[J]. 西华大学学报(自然科学版), 2024, 43(4): 8−16. [TANG Jie, LI Chanyuan, ZHANG Yingyue, et al. Optimization selection of *Hanseniaspora uvarum* and its application in fermented wild cherry beverage[J]. Journal of Xihua University (Natural Science Edition), 2024, 43(4): 8−16.]
[13] 范智义, 李恒, 张其圣, 等. 郫县豆瓣生香酵母的筛选及生长特性[J]. 食品与生物技术学报, 2020, 39(9): 76−83. [FAN Zhiyi, LI Heng, ZHANG Qisheng, et al. Screening of aroma-producing yeast from Pixian broadbean paste and optimization of its growth condition[J]. Journal of Food Science and Biotechnology, 2020, 39(9): 76−83.]
[14] LI Shiqi, BI Pengfei, SUN Nan, et al. Characterization of different non-*Saccharomyces* yeasts via mono-fermentation to produce polyphenol-enriched and fragrant kiwi wine[J]. Food Microbiology, 2022, 103: 103867.
[15] JIANG Xuewei, PENG Dong, ZHANG Wei, et al. Effect of aroma-producing yeasts in high-salt liquid-state fermentation soy sauce and the biosynthesis pathways of the dominant esters[J]. Food Chemistry, 2021, 344: 128681.
[16] TOFALO R, PATRIGNANI F, LANCIOTTI R, et al. Aroma profile of montepulciano d'Abruzzo wine fermented by single and co-culture starters of autochthonous *Saccharomyces* and non-*Saccharomyces* yeasts[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 610.
[17] 文鹤, 刘江鉴, 胡祥飞, 等. 一株产香酵母 *Trichomonascus ciferrii* 的分离鉴定及其纯种发酵豆豉的挥发性成分分析[J]. 食品与发酵工业, 2021, 47(16): 152−158. [WEN He, LIU Jiangyin, HU Xiangfei, et al. Volatile compounds in Douchi fermented by an aromatic yeast *Trichomonascus ciferrii* isolated from *Aspergillus*-type Douchi[J]. Food and Fermentation Industries, 2021, 47(16): 152−158.]
[18] 汪坤, 卢云浩, 程杰. 嗜盐四联球菌与多变假丝酵母强化发酵对蚕豆酱风味品质的影响[J]. 中国调味品, 2024, 49(12): 60−66. [WANG Kun, LU Yunhao, CHENG Jie. Effect of enhanced fermentation by *Tetragenococcus halophilus* and *Candida versatilis* on flavor quality of broad bean paste[J]. China Condiment, 2024, 49(12): 60−66.]
[19] LIN M M, BOSS P K, WALKER M E, et al. Evaluation of indigenous non-*Saccharomyces* yeasts isolated from a South Australian vineyard for their potential as wine starter cultures[J]. International Journal of Food Microbiology, 2020, 312: 108373.
[20] KRUIS A J, LEVISSON M, MARS A E, et al. Ethyl acetate production by the elusive alcohol acetyltransferase from yeast[J]. Metabolic Engineering, 2017, 41: 92−101.
[21] van LAERE S D M, SAERENS S M G, VERSTREPEN K J, et al. Flavour formation in fungi: Characterisation of KlAtf, the *Kluyveromyces lactis* orthologue of the *Saccharomyces cerevisiae* alcohol acetyltransferases Atf1 and Atf2[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2008, 78(5): 783−792.
[22] 雍茜浩, 赵婷, 刘君, 等. 酿酒酵母醇酰基转移酶的研究进展[J]. 中国酿造, 2020, 39(10): 30−36. [YONG Xihao, ZHAO Ting, LIU Jun, et al. Research progress on alcohol acyltransferase from *Saccharomyces cerevisiae*[J]. China Brewing, 2020, 39(10): 30−36.]
[23] 肖冬光. 白酒酿造过程中酯类物质形成机理探讨[J]. 酿酒科技, 2022(9): 17−24. [XIAO Dongguang. Discussion on the formation mechanism of ester compounds in the production process of Baijiu[J]. Liquor-Making Science & Technology, 2022(9): 17−24.]
[24] 李锋, 陈叶福, 郭建, 等. 过表达 *EHT1* 基因对酿酒酵母己酸乙酯生产能力的影响[J]. 现代食品科技, 2014, 30(3): 93−98,176. [LI Feng, CHEN Yefu, GUO Jian, et al. Effects of overexpressed *EHT1* on ester production of *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Modern Food Science and Technology, 2014, 30(3): 93−98,176.]
[25] MELE M A, KANG H M, LEE Y T, et al. Grape terpenoids: Flavor importance, genetic regulation, and future potential[J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2021, 61(9): 1429−1447.
[26] FRANK A, GROLL M. The methylerythritol phosphate pathway to isoprenoids[J]. Chemical Reviews, 2017, 117(8): 5675−5703.
[27] LI Jiani, JU Min, ZHENG Danni, et al. Simultaneous analysis of 7 key mevalonate pathway intermediates using liquid chromatography-orbitrap mass spectrometry[J]. Analytical Biochemistry, 2025, 701: 115816.
[28] DALETOS G, KATSIMPOURAS C, STEPHANOPOULOS G. Novel strategies and platforms for industrial isoprenoid engineering[J]. Trends in Biotechnology, 2020, 38(7): 811−822.
[29] MENG Xiangfeng, LIU Hui, XU Wenqiang, et al. Metabolic engineering *Saccharomyces cerevisiae* for *de novo* production of the sesquiterpenoid (+)-nootkatone[J]. Microbial Cell Factories, 2020, 19(1): 21.
[30] LU Surui, ZHOU Chenyao, GUO Xuena, et al. Enhancing fluxes through the mevalonate pathway in *Saccharomyces cerevisiae* by engineering the HMGR and *β*-alanine metabolism[J]. Microbial Biotechnology, 2022, 15(8): 2292−2306.
[31] OKAMURA E, TOMITA T, SAWA R, et al. Unprecedented acetoacetyl-coenzyme A synthesizing enzyme of the thiolase superfamily involved in the mevalonate pathway[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(25): 11265−11270.
[32] TIPPMANN S, FERREIRA R, SIEWERS V, et al. Effects of acetoacetyl-CoA synthase expression on production of farnesene in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology, 2017, 44(6): 911−922.
[33] YANG X, NAMBOU K, WEI L J, et al. Heterologous production of *α*-farnesene in metabolically engineered strains of

Yarrowia lipolytica[J]. Bioresource Technology, 2016, 216: 1040−1048.
[34] LIU Qi, ZHANG Ge, SU Liqiu, et al. Reprogramming the metabolism of oleaginous yeast for sustainably biosynthesizing the anticarcinogen precursor germacrene A[J]. Green Chemistry, 2023, 25(20): 7988−7997.
[35] ZHAO Yakun, ZHU Kun, LI Jian, et al. High-efficiency production of bisabolene from waste cooking oil by metabolically engineered *Yarrowia lipolytica*[J]. Microbial Biotechnology, 2021, 14(6): 2497−2513.
[36] ZHANG Xinkai, WANG Danni, CHEN Jun, et al. Metabolic engineering of *β*-carotene biosynthesis in *Yarrowia lipolytica*[J]. Biotechnology Letters, 2020, 42(6): 945−956.
[37] WHITEHEAD J N, LEFERINK N G H, JOHANNISSEN L O, et al. Decoding catalysis by terpene synthases[J]. ACS Catalysis, 2023, 13(19): 12774−12802.
[38] CHRISTIANSON D W. Structural and chemical biology of terpenoid cyclases[J]. Chemical Reviews, 2017, 117(17): 11570−11648.
[39] CHEN Yanru, WAN Yin, CAI Wenqin, et al. Study on the mechanism on synthesis of higher alcohols in *Wickerhamomyces anomalus* under ethanol stress[J]. Flavour and Fragrance Journal, 2024, 39(1): 10−22.
[40] 刘学强. 葡萄酒酵母高级醇代谢相关基因的研究[D]. 天津: 天津科技大学, 2017. [LIU Xueqiang. Research on genes related to higher alcohol metabolism in wine yeast[D]. Tianjin: Tianjin University of Science and Technology, 2017.]
[41] DIDION T, GRAUSLUND M, KIELLAND-BRANDT M C, et al. Amino acids induce expression of BAP2, a branched-chain amino acid permease gene in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Journal of Bacteriology, 1996, 178(7): 2025−2029.
[42] MA Lijuan, HUANG Shiyong, DU Liping, et al. Reduced production of higher alcohols by *Saccharomyces cerevisiae* in red wine fermentation by simultaneously overexpressing BAT1 and deleting BAT2[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2017, 65(32): 6936−6942.
[43] ZHANG Aili, LI Yang, GAO Yuhan, et al. Increasing isobutanol yield by double-gene deletion of PDC6 and LPD1 in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Chinese Journal of Chemical Engineering, 2016, 24(8): 1074−1079.
[44] LI Jingzhi, FENG Ruiqi, WEN Zhihui, et al. Overexpression of ARO10 in pdc5Δmutant resulted in higher isobutanol titers in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Biotechnology and Bioprocess Engineering, 2017, 22(4): 382−389.
[45] KONDO T, TEZUKA H, ISHII J, et al. Genetic engineering to enhance the Ehrlich pathway and alter carbon flux for increased isobutanol production from glucose by *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Journal of Biotechnology, 2012, 159(1-2): 32−37.
[46] 乔美灵. 传统清香型白酒发酵过程中微生物群落演替及高级醇形成机理研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023. [QIAO Meiling. Microbial community succession and formation of higher alcohols during the fermentation process of traditional light-flavor Baijiu[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2023.]
[47] LI Wei, CHEN Shijia, WANG Jianhui, et al. Genetic engineering to alter carbon flux for various higher alcohol productions by *Saccharomyces cerevisiae* for Chinese Baijiu fermentation[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2018, 102(4): 1783−1795.
[48] WESS J, BRINEK M, BOLES E. Improving isobutanol production with the yeast *Saccharomyces cerevisiae* by successively blocking competing metabolic pathways as well as ethanol and glycerol formation[J]. Biotechnology for Biofuels, 2019, 12(1): 173.
[49] WANG Zhaoyue, BAI Xuejing, GUO Xuena, et al. Regulation of crucial enzymes and transcription factors on 2-phenylethanol biosynthesis via Ehrlich pathway in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology, 2017, 44(1): 129−139.
[50] 李欢欢, 曾雪莹, 谢娟, 等. 产香酵母的筛选鉴定及产酯条件优化[J]. 中国酿造, 2022, 41(6): 87−92. [LI Huanhuan, ZENG Xueying, XIE Juan, et al. Screening and identification of aroma-producing yeasts and optimization of ester production conditions[J]. China Brewing, 2022, 41(6): 87−92.]
[51] 王伟, 俞志敏, 侯英敏, 等. 产香酵母 *Pichia myanmarensis* LX15 的分离纯化及对精酿啤酒风味物质形成的影响[J]. 微生物学杂志, 2018, 38(4): 34−40. [WANG Wei, YU Zhimin, HOU Yingmin, et al. Isolation and properties of aroma-producing *Pichia myanmarensis* and the effects of the formation of aromatic substances in craft-brewed beer[J]. Journal of Microbiology, 2018, 38(4): 34−40.]
[52] 陈璐, 刘延琳, 秦义. 酿酒酵母高级醇代谢的转录调控研究进展[J]. 微生物学报, 2024, 64(12): 4669−4680. [CHEN Lu, LIU Yanlin, QIN Yi. Transcriptional regulation of higher alcohol metabolism in *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(12): 4669−4680.]
[53] 任学梅. 高产风味酶非酿酒酵母筛选、鉴定及其在葡萄酒增香酿造中的应用[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2022. [REN Xuemei. Screening and identification of non-*Saccharomyces* yeast with high yield flavor enzyme and its application in wine aroma enhancement brewing[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2022.]
[54] 张俊杰, 尚益民, 彭姗姗, 等. 产香酵母的筛选及其苹果酒发酵特性[J]. 中国酿造, 2019, 38(8): 31−35. [ZHANG Junjie, SHANG Yimin, PENG Shanshan, et al. Screening of aroma-producing yeasts and fermentation characteristics of cider[J]. China Brewing, 2019, 38(8): 31−35.]
[55] 古其会, 刘四新, 李从发. 番木瓜酒产香酵母的筛选与鉴定[J]. 食品科学, 2013, 34(21): 193−197. [GU Qihui, LIU Sixin, LI Congfa. Isolation and identification of aroma-producing yeast for *Papaya* wine[J]. Food Science, 2013, 34(21): 193−197.]
[56] 丁旭. 芒果酒产香酵母优选与发酵工艺优化[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014. [DING Xu. Optimization of aroma-producing yeast and fermentation technology for mango wine[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2014.]
[57] 王光路, 刘兰茜, 郑颖, 等. 一株高产 *β*-苯乙醇酵母菌的分离及产香特性研究[J]. 食品与发酵工业, 2022, 48(12): 68−74. [WANG Guanglu, LIU Lanxi, ZHENG Ying, et al. Isolation of a yeast with high-yield for *β*-phenylethanol and its aroma characteristics[J]. Food and Fermentation Industries, 2022, 48(12): 68−74.]
[58] 赵书田, 丁波, 熊灵, 等. 产香酵母的筛选及桑葚酒发酵特性分析[J]. 食品科技, 2023, 48(12): 9−15. [ZHAO Shutian, DING Bo, XIONG Ling, et al. Screening of fragrant yeast and analysis of fermentation characteristics of mulberry wine[J]. Food Science and Technology, 2023, 48(12): 9−15.]
[59] 申光辉, 黎梅, 王玥, 等. 发酵低醇西瓜果酒产香酵母的分离筛选及香气成分分析[J]. 食品与发酵工业, 2016, 42(8): 103−108. [SHEN Guanghui, LI Mei, WANG Yue, et al. Screening and identification of aroma-producing yeast strains for low-alcohol watermelon wine and characterization of aromatic compounds[J]. Food

and Fermentation Industries, 2016, 42(8): 103−108.]
[60] 缪月梅. 产 β-葡萄糖苷酶非酿酒酵母分离鉴定及对发酵芒果汁香气影响[D]. 海口: 海南大学, 2023. [MIAO Yuemei. Isolation and identification of non-*Saccharomyces cerevisiae* producing β-glucosidase and its effect on aroma of fermented mango juice[D]. Haikou: Hainan University, 2023.]
[61] 徐心悦, 赵桐桦, 万丽琼, 等. 咖啡产香酵母的分离鉴定及其挥发性成分分析[J]. 食品工业, 2023, 44(6): 137−142. [XU Xinyue, ZHAO Tonghua, WAN Liqiong, et al. Molecular identification and analysis of volatile components of aroma-producing yeast isolated from coffee[J]. The Food Industry, 2023, 44(6): 137−142.]
[62] 刘宜睿, 魏雯丽, 苏瑶, 等. 桑葚酒用产香酵母的选育及特性分析[J]. 食品科技, 2022, 47(12): 1−7. [LIU Yirui, WEI Wenli, SU Yao, et al. Breeding and characteristic analysis of aroma-producing yeast for mulberry wine[J]. Food Science and Technology, 2022, 47(12): 1−7.]
[63] 韩保林, 张淑凡, 邹玉锋, 等. 低醇桑葚酒酵母的筛选及果酒发酵工艺优化[J]. 中国酿造, 2024, 43(9): 170−176. [HAN Baolin, ZHANG Shufan, ZOU Yufeng, et al. Screening of low-alcohol mulberry wine yeast and optimization of fruit wine fermentation process[J]. China Brewing, 2024, 43(9): 170−176.]
[64] 方裕理, 张雨, 李彦中, 等. 桑葚酒发酵工艺条件优化及其品质分析[J]. 中国酿造, 2023, 42(12): 137−142. [FANG Yuli, ZHANG Yu, LI Yanzhong, et al. Optimization of fermentation process and quality analysis of mulberry wine[J]. China Brewing, 2023, 42(12): 137−142.]
[65] 程思琦. 克鲁维毕赤酵母与酿酒酵母混菌发酵对咖啡果皮酒品质的影响[D]. 昆明: 昆明理工大学, 2023. [CHENG Siqi. Effects of *Pichia crowe* and *Saccharomyces cerevisiae* mixed fermentation on the quality of coffee wine[D]. Kunming: Kunming University of Science and Technology, 2023.]
[66] 何菲, 孙宝国, 李贺贺, 等. 白酒中风味物质味觉阈值的测定[J]. 中国食品学报, 2024, 24(10): 371−383. [HE Fei, SUN Baoguo, LI Hehe, et al. Determination of taste threshold of flavor compounds in Baijiu[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2024, 24(10): 371−383.]
[67] 王晓丹, 庞博, 陈孟强, 等. 酱香白酒酒醅中产香酵母分离与鉴定[J]. 食品安全质量检测学报, 2014, 5(6): 1799−1808. [WANG Xiaodan, PANG Bo, CHEN Mengqiang, et al. Isolation and identification of aroma-producing yeast in fermented grains of Maotai-flavor liquor[J]. Journal of Food Safety & Quality, 2014, 5(6): 1799−1808.]
[68] 卢延想, 梁慧珍, 陈鹏, 等. 高温大曲中产香酵母的筛选及特征香气分析[J]. 食品研究与开发, 2021, 42(11): 167−174. [LU Yanxiang, LIANG Huizhen, CHEN Peng, et al. Screening and characteristic aroma analysis of aroma-producing yeasts in high-temperature daqu[J]. Food Research and Development, 2021, 42(11): 167−174.]
[69] 龚雯, 罗小叶, 何旭丽, 等. 酱香大曲中产香酵母的筛选鉴定及特性分析[J]. 中国酿造, 2024, 43(8): 24−30. [GONG Wen, LUO Xiaoye, HE Xuli, et al. Screening, identification and characterization analysis of aroma-producing yeasts in sauce-flavor Daqu[J]. China Brewing, 2024, 43(8): 24−30.]
[70] 杨周林, 袁思棋, 周帅, 等. 新型生物反应器对浓香型白酒糟醅及其风味物质的影响[J]. 酿酒, 2024, 51(3): 38−45. [YANG Zhoulin, YUAN Siqi, ZHOU Shuai, et al. Effects of new bioreactor on flavor substances of fermented grains in Nongxiangxing Baijiu[J]. Liquor Making, 2024, 51(3): 38−45.]
[71] 吕枫, 赵兴秀, 李仕鲁, 等. 酱香型白酒窖醅中耐高温产香酵母的筛选及性能研究[J]. 中国酿造, 2020, 39(11): 43−47. [LÜ Feng, ZHAO Xingxiu, LI Shilu, et al. Screening of thermotolerant aroma-producing yeast from fermented grains of sauce-flavor Baijiu and its fermentation performance[J]. China Brewing, 2020, 39(11): 43−47.]
[72] 姜鹏. 一种增香高酯中高温强化大曲的生产及应用[D]. 南阳: 南阳师范学院, 2017. [JIANG Peng. Production and application of an intensified middle high temperature daqu with high flavor tast and ester[D]. Nanyang: Nanyang Normal University, 2017.]
[73] 马东硕, 周林艳, 刘小改, 等. 产酯酵母在清香型白酒中的发酵应用研究[J]. 酿酒科技, 2024(7): 65−73. [MA Dongshuo, ZHOU Linyan, LIU Xiaogai, et al. Application of ester-producing yeasts in the fermentation of Qingxiang Baijiu[J]. Liquor-Making Science & Technology, 2024(7): 65−73.]
[74] 魏书音. 产香酵母的筛选及其在清香型白酒酿造中的应用[D]. 郑州: 河南工业大学, 2024. [WEI Shuyin. Screening of aroma-producing yeast and its application in Fen-flavor liquor brewing[D]. Zhengzhou: Henan University of Technology, 2024.]
[75] 黄慧芬. 米香型白酒酿造产香酵母的筛选鉴定及其产酯规律研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2018. [HUANG Huifen. Aroma producing yeast strain screening, identification for rice aromatic Chinese spirits and research on ester production law of it[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2018.]
[76] 王笑语, 陈晶瑜, 马长伟. 非酿酒酵母在多元化啤酒酿造应用中的研究进展[J]. 食品与发酵工业, 2024, 50(10): 362−370. [WANG Xiaoyu, CHEN Jingyu, MA Changwei. Application of non-*Saccharomyces* in diversified beer brewing: A review[J]. Food and Fermentation Industries, 2024, 50(10): 362−370.]
[77] 曹恺欣. 产香酵母的分离筛选及其对发酵啤酒香气特性影响的研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2022. [CAO Kaixin. Isolation and screening of aroma-producing yeast and its effect on aroma characteristics of fermented beer[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2022.]
[78] MICHEL M, KOPECKÁ J, MEIER-DÖRNBERG T, et al. Screening for new brewing yeasts in the non-*Saccharomyces* sector with *Torulaspora delbrueckii* as model[J]. Yeast, 2016, 33(4): 129−144.
[79] METHNER Y, HUTZLER M, MATOULKOVÁ D, et al. Screening for the brewing ability of different non-*Saccharomyces* yeasts[J]. Fermentation, 2019, 5(4): 101.
[80] 李冬琪, 程江华, 万娅琼, 等. 发酵豆制品中氨肽酶产生菌的分离鉴定及固态发酵工艺优化[J]. 中国酿造, 2023, 42(11): 157−162. [LI Dongqi, CHENG Jianghua, WAN Yaqiong, et al. Isolation and identification of aminopeptidase-producing bacteria from fermented soybean and optimization of solid-state fermentation process[J]. China Brewing, 2023, 42(11): 157−162.]
[81] 孟凡冰, 王中伟, 李云成, 等. 酱曲中耐盐产香酵母的分离及其发酵特性[J]. 食品科学, 2020, 41(24): 31−38. [MENG Fanbing, WANG Zhongwei, LI Yuncheng, et al. Isolation of salt-tolerant and aroma-producing yeasts from soybean paste starter and their fermentation characteristics[J]. Food Science, 2020, 41(24): 31−38.]
[82] LI Yuncheng, RAO Jiawei, MENG Fanbing, et al. Combination of mutagenesis and adaptive evolution to engineer salt-tolerant and aroma-producing yeast for soy sauce fermentation[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2021, 101(10): 4288−4297.
[83] 邢先雷, 左汶骏, 汪溢恒, 等. 耐盐产香埃切假丝酵母的筛

选、特性分析及其在豆瓣酱的应用[J]. 食品与发酵工业，2025，51(2)：68−76. ［XING Xianlei, ZUO Wenjun, WANG Yiheng, et al. Screening and characterization of salt-tolerant and aroma-producing *Starmerella etchellsii* and its application in broad bean paste[J]. Food and Fermentation Industries, 2025, 51(2): 68−76.］

［84］彭东，陈幽，陈进，等. 酱醪中产香酵母的分离鉴定及其挥发性香气成分分析[C]//中国食品科学技术学会第十五届年会论文摘要集. 中国食品科学技术学会，2018：433−434. ［PENG Dong, CHEN You, CHEN Jin, et al. Isolation and identification of aromatic yeast in sauce mash and analysis of its volatile aroma components [C]//Abstracts of the 15th Annual Conference of the Chinese Institute of Food Science and Technology. Chinese Institute of Food Science and Technology, 2018: 433−434.］

［85］续丹丹，王文平，张欣，等. 一株耐盐产香鲁氏接合酵母 FA-1 的鉴定及其在酱油酿造中的应用[J]. 中国酿造，2022，41(12)：31−39. ［XU Dandan, WANG Wenping, ZHANG Xin, et al. Identification of a salt-tolerant and aroma-producing *Zygosaccharomyces rouxii* FA-1 and its application in soy sauce fermentation[J]. China Brewing, 2022, 41(12): 31−39.］

［86］李志江，赵婧，戴凌燕，等. 鲁氏酵母对豆酱品质及挥发性香气成分的影响[J]. 中国调味品，2018，43(10)：30−36. ［LI Zhijiang, ZHAO Jing, DAI Lingyan, et al. Effects of *Zygosaccharomyces rouxii* on the quality and volatile aroma components of soybean paste[J]. China Condiment, 2018, 43(10): 30−36.］

［87］PEREIRA G V M, ALVAREZ J P, de C NETO D P, et al. Great intraspecies diversity of *Pichia kudriavzevii* in cocoa fermentation highlights the importance of yeast strain selection for flavor modulation of cocoa beans[J]. LWT, 2017, 84: 290−297.

［88］ASSI-CLAIR B J, KONÉ M K, KOUAMÉ K, et al. Effect of aroma potential of *Saccharomyces cerevisiae* fermentation on the volatile profile of raw cocoa and sensory attributes of chocolate produced thereof[J]. European Food Research and Technology, 2019, 245(7): 1459−1471.

［89］赵畅雯，潘晓倩，成晓瑜，等. 产香酵母发酵面团挥发性风味物质分析[J]. 中国酿造，2023，42(1)：147−154. ［ZHAO Changwen, PAN Xiaoqian, CHENG Xiaoyu, et al. Analysis of volatile flavor compounds in dough fermented by aroma-producing yeast[J]. China Brewing, 2023, 42(1): 147−154.］

［90］王萌，饶佳薇，孟凡冰，等. 不同产香酵母接种方式对甜面酱品质的影响研究[J]. 中国调味品，2023，48(4)：73−79,84. ［WANG Meng, RAO Jiawei, MENG Fanbing, et al. Study on the effects of different aroma-producing yeast inoculation methods on the quality of sweet soybean paste[J]. China Condiment, 2023, 48(4): 73−79,84.］

［91］胡坤，梁楷，郎繁繁，等. 保健食醋陈酿过程中功能成分、有机酸和抗氧化活性变化及其相关性分析[J]. 中国酿造，2024，43(12)：71−77. ［HU Kun, LIANG Kai, LANG Fanfan, et al. Changes of functional components, organic acid, antioxidant activity of heathy vinegar during the aging and its correlation analysis[J]. China Brewing, 2024, 43(12): 71−77.］

［92］杜琳琳，于鑫，刘丽萍，等. 产香酵母的筛选及其在液态食醋酿造中的应用[J]. 食品与发酵工业，2024，50(8)：169−175. ［DU Linlin, YU Xin, LIU Liping, et al. Screening of aroma-producing yeast strain and its application in liquid vinegar brewing[J]. Food and Fermentation Industries, 2024, 50(8): 169−175.］

［93］钟正丹，吴华昌，邓静，等. 保宁醋醋曲中产香酵母的鉴定及挥发性成分研究[J]. 食品工业科技，2015，36(24)：206−210,225. ［ZHONG Zhengdan, WU Huachang, DENG Jing, et al. Identification and study of fermentation metabolites of aroma-producing yeast strains from Baoning vinegar[J]. Science and Technology of Food Industry, 2015, 36(24): 206−210,225.］

［94］敖军，毛祥. 四川泡菜强化发酵工艺初探[J]. 中国调味品，2021，46(1)：91−94. ［AO Jun, MAO Xiang. Preliminary study on strengthening fermentation technology of Sichuan pickles[J]. China Condiment, 2021, 46(1): 91−94.］

［95］钱芮，何义国，徐腾，等. 泡菜中产香酵母的分离及其应用研究[J]. 中国调味品，2025，50(4)：97−103. ［QIAN Rui, HE Yiguo, XU Teng, et al. Study on isolation and application of aroma-producing yeast in pickles[J]. China Condiment, 2025, 50(4): 97−103.］