

姜影, 杨柳, 朱先明, 等. 传统发酵青腐乳全发酵周期微生物动态演替及其与风味代谢物的相关性分析 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(9): 171-181. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2024030191

JIANG Ying, YANG Liu, ZHU Xianming, et al. Analysis of Microbial Dynamic Succession and Its Correlation with Flavor Metabolites during the Full Fermentation Cycle of Traditionally Gray Sufu[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(9): 171-181. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2024030191

· 生物工程 ·

传统发酵青腐乳全发酵周期微生物动态演替及其与风味代谢物的相关性分析

姜影^{1,2}, 杨柳², 朱先明³, 于寒松², 任大勇^{2,*}

(1. 长春科技学院医药学院, 吉林长春 130600;

2. 吉林农业大学食品科学与工程学院, 吉林长春 130118;

3. 长春市朱老六食品股份有限公司, 吉林长春 130157)

摘要: 以接种毛霉 UV-M2 的青腐乳为研究对象, 探究青腐乳全发酵周期挥发性代谢物变化、微生物变化及其相关性。本研究通过理化指标和感官评价分析评估发酵过程的质量, 并确认发酵 40 d 达到了理想的状态。采用非靶向挥发性代谢组学技术揭示了全发酵周期代谢物具有显著差异。基于气味阈值评估了 18 种香气活性值 (odor activity value, OAV) >1 的化合物, 其中呈现香气化合物有 11 种, 包括酯类、醛类和酮类化合物等; 不良气味化合物 7 种, 包括含硫化合物等。微生物组学分析表明, 随着发酵的进行, 真菌和细菌的多样性显著降低。通过 Spearman 相关分析发现, 细菌 *Tetragenococcus* 和 *Halanaerobium* 与大部分 OAV>1 的挥发性化合物呈显著正相关, *Acinetobacter* 与大部分化合物呈显著负相关。真菌 *Mortierella*、*Aspergillus*、*Malassezia*、*Botryotrichum*、*Penicillium* 和 *Sagenomella* 与大部分化合物呈极显著正相关, *Actinomucor* 和 *Candida* 与它们呈极显著负相关。此外, 冗余分析 (RDA) 结果表明, 在细菌方面, *Weissella* 等与盐含量呈明显正相关。在真菌方面, 氨基酸态氮与 *Mortierella* 等呈显著正相关, 盐含量与 *Actinomucor* 等呈正相关, pH 与 *Kodamaea* 等呈正相关, 揭示了腐乳的品质指标与核心菌群呈正相关。以上结果表明, 在发酵青腐乳过程中, 香气特征与不同阶段微生物之间存在相关性。本研究对于利用微生物调控技术改善青腐乳风味品质具有参考价值。

关键词: 青腐乳, 风味代谢物, 核心微生物, 气味活度值, 相关性分析

中图分类号: TS214.2

文献标识码: A

文章编号: 1002-0306(2026)09-0171-11

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2024030191



本文网刊:

Analysis of Microbial Dynamic Succession and Its Correlation with Flavor Metabolites during the Full Fermentation Cycle of Traditionally Gray Sufu

JIANG Ying^{1,2}, YANG Liu², ZHU Xianming³, YU Hansong², REN Dayong^{2,*}

(1. Institute of Medical, Changchun Sci-Tech University, Changchun 130600, China;

2. College of Food Science and Engineering, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China;

3. Changchun ZhuLaoLiu Food Co., Ltd., Changchun 130157, China)

Abstract: Taking gray Sufu inoculated with *Mucor* UV-M2 as the research object, the changes of volatile metabolites, microorganisms and their correlation during fermentation of gray Sufu were explored. In this study, the quality of the fermentation process was comprehensively evaluated using physicochemical indexes and sensory assessment methods. The results confirmed that the fermentation process reached an optimal state after 40 days. Non-targeted volatile metabolomics

收稿日期: 2024-03-14

基金项目: 吉林省科技厅中青年科技创新创业卓越人才(团队)项目(20220508106RC)。

作者简介: 姜影(1998-),女,硕士,研究实习员,研究方向:农产品安全控制与品质提升,E-mail:2680804203@qq.com。

*通信作者: 任大勇(1979-),男,博士,教授,研究方向:食品微生物,E-mail:rdy79@163.com。

analysis revealed significant variations in metabolites at different fermentation stages. Based on the odor threshold, 18 compounds with an odor activity value (OAV)>1 were evaluated. Among them, 11 compounds contributed to the aroma profile, including esters, aldehydes, and ketones, while 7 compounds were associated with unpleasant odors, mainly sulfur-containing compounds. Microbiological analysis demonstrated that the diversity of fungi and bacteria decreased significantly as the fermentation progressed. Through Spearman correlation analysis, it was found that the bacteria *Tetragenococcus* and *Halanaerobium* exhibited positive correlations with most volatile compounds with OAV>1, whereas *Acinetobacter* showed negative correlations with these compounds. Among fungi, *Mortierella*, *Aspergillus*, *Malassezia*, *Botrytis*, *Penicillium*, and *Sagenomella* were positively correlated with most of the compounds, while *Actinomucor* and *Candida* showed negative correlations. Furthermore, the results of redundancy analysis (RDA) indicated that, among bacteria, *Weissella* and other genera were positively correlated with salt content. In the fungal community, amino-acid nitrogen was positively correlated with *Mortierella*, salt content was positively correlated with *Actinomucor*, and pH was positively correlated with *Kodamaea*. These findings suggest that the quality indexes of gray Sufu are positively associated with the core microbial flora. Overall, the above results indicate a significant correlation between the aroma characteristics and the microbial community at different stages during the fermentation of gray Sufu. This study provides valuable references for enhancing the flavor quality of gray Sufu through microbial regulation techniques.

Key words: gray Sufu; flavor metabolites; core microorganisms; OAV; correlation analysis

青腐乳是以大豆为原料制成的豆腐经过发酵而得到的豆制品,其形态和发酵特征与西方奶酪相似^[1]。在中国北方,深度发酵的青腐乳多是在开放或半开放的环境中制作而成。制作过程包括前发酵和后发酵两个阶段。在前发酵阶段,人工接种发酵剂(如毛霉、根霉等真菌)进行发酵,一般需要48~72 h。接着进入后发酵阶段,进行40~50 d的发酵,最终得到成品。青腐乳通过前发酵和长时间的后发酵,形成了具有特殊的香气、质地和味道的特点,这对消费者的购买至关重要。

近年来,发酵食品成为食品领域的研究热点^[2-3],特别是在微生物变化和发酵过程中风味的变化方面^[3-4]。随着分子生物学的发展,高通量测序用于研究发酵食品中的微生物群落,可以更准确、全面地反映样本的微生物群落结构,直接揭示微生物群落的组成和多样性。Zang等^[5]通过16S rRNA和*ITS1*基因的高通量测序研究酸鱼(发酵鱼)制备过程中存在的微生物群落的动态、多样性和演替,结果表明,微生物群落在发酵过程中是动态的,混合发酵剂的接种抑制了许多与食品腐败相关的微生物的生长,有助于酸鱼产品质量的提高。风味物质是食品体系中,由微生物代谢活动及内源酶系统催化大分子底物降解后,产生的一类具有特征性气味的挥发性物质与呈味物质。这类物质是决定食品风味品质的核心化学组分。为系统解析食品的风味特征与气味属性,常采用电子舌、电子鼻等感官分析仪器开展客观评价。在发酵食品的研究领域,单一的组学技术已难以全面阐释其复杂的风味形成机制与代谢调控网络;而高通量测序技术与非靶向代谢组学的整合应用,为破解发酵食品科学领域的综合性科学问题提供了关键的技术支撑。例如,对发酵食品(鱼露、奶酪和泡菜等)^[6-9]以及非发酵食品(绿茶和螃蟹等)^[10-11]进行了分析,研究结果揭示了在加工和发酵过程中涉及的微生物和挥发性化合物的代谢情况^[11-13],并通过优化

和规避不良的气味问题进行改进。柯美伶等^[14]通过感官评价结合非靶向代谢组学技术,系统分析了镇巴腊肉在熏制过程中代谢物的动态变化规律。时伟等^[15]以不同年份酱香型白酒二轮次基酒为研究对象,采用HS-SPME-GC-MS技术结合感官定量描述和主成分分析(PCA)等方法,揭示了不同年份基酒风味物质的差异,为酱香型白酒酒体设计和风味研究提供了理论依据。以上研究表明,高通量测序与非靶向代谢组学地结合在发酵食品研究中起着重要作用。

目前关于霉菌型青腐乳的研究主要集中在基础的发酵特点、理化特性和单一风味物质的检测方面,而对于发酵过程中微生物演变规律、风味特点以及二者之间的相关性的研究还比较有限^[16-18]。因此,对发酵过程中青腐乳微生物变化、挥发性代谢物以及二者之间的相关性进行研究具有重要的意义。本研究结果有助于更好地理解青腐乳的核心香气与核心微生物之间的关系,同时建立定向调控微生物的发酵方法,以避免产生不良气味并促进有益风味物质的生成。

1 材料与方法

1.1 材料与仪器

青腐乳、毛霉 UV-M2 长春市朱老六食品有限公司提供,青腐乳共发酵50 d,每隔10 d取样一次;PDA培养基 青岛海博生物技术有限公司;氯化钠、盐酸、氢氧化钠、亚铁氰化钾、硝酸银、冰乙酸、硝酸、丙酮、甲醛、氢氧化钠(均为分析纯级) 上海麦克林生化科技股份有限公司;酚酞、无水乙醇、邻苯二甲酸氢钾、2-辛醇(分析纯) 国药集团化学试剂有限公司;DNA提取试剂盒 天根生化科技(北京)有限公司;DNeasy Power Soil Kit 试剂盒 北京强欣博瑞生物技术有限公司;AxyPrep DNA 凝胶回收试剂盒 上海百赛生物技术股份有限公司。

TA-XT plus 质构仪 英国 Stable Micro Systems 公司;PEN3 电子鼻 德国默克公司;TS-5000Z 电

子舌 日本 INSENT 公司; 7890B 气相色谱仪 美国 Agilent 公司; LECO Pegasus 4D 质谱仪 美国力可公司 LECO; 5804R 台式离心机 上海安亭科学仪器制造厂; 实时荧光定量 PCR 仪 美国 ABI 公司。

1.2 实验方法

1.2.1 青腐乳的制作 青腐乳由长春市朱老六食品有限公司生产, 制作过程如下: 将毛霉 UV-M2 接种在豆腐块上, 经过 48 h 的发酵后, 进行搓毛处理, 再经过盐腌制 72 h。随后, 将豆腐块装瓶, 并灌入足量的汤汁(盐水和黄浆水混合物)。室温下发酵 50 d, 每隔 10 d 取样一次(G10、G20、G30、G40、G50 分别代表发酵第 10 d、第 20 d、第 30 d、第 40 d、第 50 d), 每个样品分别密封在离心管中, 并在 -80 °C 条件下保存以供进一步分析。

1.2.2 基础指标的检测 基础理化指标主要检测食盐含量、氨基酸态氮含量及 pH 的变化情况: 食盐含量的检测方法参照 GB 5009.44-2016《食品中氯化物的测定》; 氨基酸态氮含量检测方法参照 GB 5009.235-2016《食品中氨基酸态氮的测定》; pH 的测定方法参照 GB 5009.237-2016《食品 pH 值的测定》。

1.2.3 青腐乳的质构特性检测 选取块形完整、均匀的青腐乳样品, 利用质构仪检测探头二次下压测得腐乳质地特征曲线。质地剖面分析(texture profile analysis, TPA)测定参数: 探头型号 P/0.5, 满负荷压力 25 kg, 测前速率 5.0 mm/s, 测试速率 1.0 mm/s, 测后速率 10.0 mm/s, 形变模量 50%, 触发力 5.0 g^[13]。每个样品重复三次。

1.2.4 电子鼻检测 准确称取 0.5 g 样品置于 25 mL 顶空瓶中, 加盖密封, 26 °C 下静置平衡 30 min 后检测。采用动态顶空法采集气体, 顶空温度 25 °C, 气体流量 1 L/min, 测定时间 60 s, 每次样品检测间的清洗时间 200 s, 等待时间 15 s。每个样品测定 3 次。电子鼻传感器及其响应物质见表 1。

1.2.5 电子舌检测 测试液制备: 准确称取 5 g 研磨均匀的腐乳样品置于烧杯中, 取 50 mL 蒸馏水倒入烧杯中搅拌, 将充分搅拌后的样品液移入 50 mL 无菌离心管中, 然后放置在超声波清洗机(功率 600 W, 温度 50 °C)中处理 30 min, 在 2000 r/min 的条件下离心 15 min, 提取上清液进行抽滤后, 所得滤液即为测试液。检测: 将 30 mL 测试液加入电子舌专用的样品杯中。每个样品重复 4 次, 取后 3 次作为测试结果。

表 1 电子鼻传感器

Table 1 Sensor array of the E-nose

传感器	性能描述
W1C	芳香成分
W5S	灵敏度大, 对氮氧化合物很灵敏
W3C	氨水, 对芳香成分灵敏
W6S	主要对氢气有选择性
W5C	烷烃芳香成分
W1S	对甲烷灵敏
W1W	对硫化物灵敏
W2S	对乙醇灵敏
W2W	芳香成分, 对有机硫化物灵敏
W3S	对烷烃灵敏

1.2.6 描述性感官评价 青腐乳的感官评定参照 SB/T 10170-2007 中感官要求并进行修改, 选择 6 名训练有素的小组成员参加感官评估。对腐乳形态、香味、色泽、口感 4 个方面制定感官评分标准, 感官评价人员按照表 2 进行打分评定^[13]。

1.2.7 青腐乳挥发性化合物测定 使用 7890B 气相色谱仪与 LECO Pegasus 4D 质谱仪进行分析。采用第一维柱 DB-WAX(30 m×250 μm×0.25 μm); 进样温度 250 °C; 初始温度 40 °C 保留 3 min, 然后以 5 °C/min 升至 250 °C, 保留 5 min; 氦气(99.9999%)流速 1.0 mL/min; 无分流; 二维柱 DB-17MS(2 m×100 μm×0.10 μm); 柱温高于第一维柱 5 °C; 调制解调器温度始终高于第二维柱 5 °C^[14]。质谱条件: 全二维分析时调制周期 6.0 s; 接口温度 270 °C; 离子源温度 250 °C; 电子轰击源 70 eV; 检测器 1680 v; 采集率 50 张/s; 质谱扫描范围 33~500 m/z^[14]。通过比较美国国家标准与技术研究院(NIST17)质谱库初步鉴定风味化合物, 并通过将计算的 RI 与文献中报道的化合物进行比较进一步确认。本研究中提出的相对含量计算为挥发性化合物的峰面积与内标(2-辛醇: 10 μg/mL)的峰面积之间的比率。通过 OAV 评估每种挥发性化合物对青腐乳特有香气的贡献程度。

$$OAV = \frac{C}{T}$$

式中, C 是青腐乳样本中每个化合物的总浓度(以 μg/kg 计), T 是水/乙醇溶液中化合物的气味阈值(mg/L); 阈值取自文献中的现有信息《化合物香气阈值汇编》进行比较^[19]。

1.2.8 微生物多样性检测 细菌测序: 提取样品总 DNA 后, 针对细菌 16S rRNA 基因进行测序分析, 根

表 2 青腐乳描述性感官评价评分

Table 2 Scoring for descriptive sensory evaluation of gray Sufu

评分标准	23~25	19~22	13~18	0~12
形态(25分)	块状整齐, 大小均匀	块形基本整齐, 大小基本均匀	块状稍有不整齐, 大小较均匀	块形不整齐, 大小不均匀
香味(25分)	香气浓烈, 无酸味异味	香气稍浓, 无酸味异味	香气稍淡, 少许酸味异味	香气较淡, 有酸味及异味
色泽(25分)	豆青色, 表里基本一致	豆青色, 表里不一致	淡黄	偏黄
口感(25分)	细腻	较细腻	稍细腻	口感较差

据全长引物序列合成带有 Barcode 的特异引物,进行 PCR 扩增并对其产物进行纯化、定量和均一化形成测序文库(SMRT Bell)^[20-21],建好的文库先进行文库质检,质检合格的文库用 PacBio Sequel 进行测序。真菌测序:采用 DNeasy PowerSoil Kit 试剂盒提取青腐乳中微生物总 DNA^[22],以真菌的内部转录间隔区(ITS)核糖体 RNA 基因作为测序目标,使用特异性引物对 ITS 区域进行 PCR 扩增,采用 AxyPrep DNA 凝胶回收试剂盒回收纯化 PCR 产物,用 ABI Step OnePlus 实时荧光定量 PCR 仪进行定量检测,上机进行测序,测序平台为 Illumina HiSeq 2500。

1.3 数据处理

所有实验均为三个平行样品。通过单因素方差分析研究发酵时间对理化指标和质构数据的显著影响($P<0.05$)。此外,使用斯皮尔曼相关分析探究微生物与代谢物之间的相关性($P<0.05$),并采用冗余分析(RDA)分析理化指标与微生物的相关性($P<0.05$)。所有统计分析均使用 GRAPHPAD 8 软件完成。

2 结果与分析

2.1 青腐乳发酵理化性质的变化

青腐乳发酵伴随着众多微生物参与及生化反应,图 1 为青腐乳发酵过程中的基础指标检测结果,包括理化指标及质构特性。如图 1A 所示,青腐乳的 pH 在 20 d 达到最大值,在 30 d 下降随后趋于平稳。氨基酸态氮作为评价青腐乳成熟度的指标,随着发酵时间的延长,氨基酸态氮含量呈上升趋势后趋于平稳,发酵 50 d 时氨基酸态氮含量达到 1.18 g/100 g (图 1B),可能由于微生物将蛋白质水解为小分子的氨基酸及多肽,使氨基酸态氮含量增加,发酵 40 d 后蛋白质总量不足以产生更多氨基酸态氮,后续增加较少。图 1C 为氯化钠含量变化,10 d 至 30 d 食盐含量由 8.4% 降低至 4.0%,40 d 到 50 d 食盐含量逐渐

上升但小于 7%。青腐乳中的盐除了具有调味的作用外,还能抑制一些不良微生物生长。图 1D 至图 1H 为青腐乳质构特性数据,随着发酵时间的增加,包括硬度、胶黏性、弹性和粘附性都呈下降趋势($P<0.05$),内聚性无显著差异($P>0.05$)。这可能是青腐乳发酵过程中,蛋白质的酶解作用破坏了大豆蛋白的三维网络结构,导致硬度、胶黏性、弹性及粘附性等质构指标显著下降,而内聚性因小分子肽与氨基酸的分子间作用力得以维持,未发生显著变化。

2.2 青腐乳发酵感官评价

电子鼻不同传感器(表 1)对特征化合物有特定响应^[23],即使挥发性成分存在微小变化也能表现出明显差异。图 2A 显示,随着发酵时间的增长,传感器 W1C、W3C、W6S、W5C 和 W1S 响应强度变化不显著。而 W5S、W1W 和 W2W 出现显著变化,表明发酵时间对氮氧化合物、含硫化合物、芳香族化合物和有机硫成分具有显著影响,尤其是含硫化合物。电子舌结果显示,随着发酵时间的增加(图 2B),酸味、咸味和整体丰富度有明显变化,整体丰富度信号响应强度减小,而其他方面未出现显著差异。为了进一步评估青腐乳的感官性质,描述性感官评价小组对发酵 40 d 和 50 d 的样品进行了评价。两组评分没有显著差异,但味道方面 50 d 的样品评分较高,而香气、色泽和形态方面 40 d 的样品评分较高。香气评分降低可能是因为在青腐乳发酵 50 d 时,臭味盖过了其他香气特征,而色泽和形态方面的评分略有下降可能是因为成熟度过高。这些结果与电子鼻和电子舌的结果一致。

2.3 青腐乳挥发性化合物测定

2.3.1 挥发性化合物组成分析 采用非靶向挥发性代谢组学对不同发酵时间的青腐乳进行表征。5 组样品共鉴定出 241 个代谢物,包括酯类 52 个,醇类 35 个,酸类 8 个,醛类 21 个,酮类 25 个,杂环类

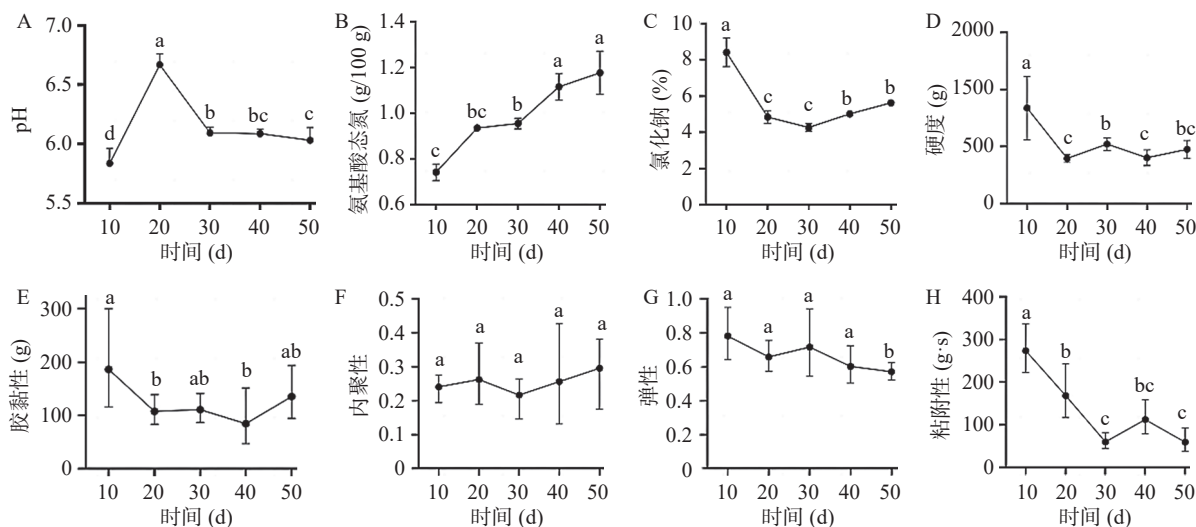


图 1 青腐乳发酵过程中理化指标(A~C)及 TPA(D~H)结果

Fig.1 Physico-chemical indicators (A~C) and TPA (D~H) results during fermentation of gray Sufu

注:不同字母表示差异显著($P<0.05$)。

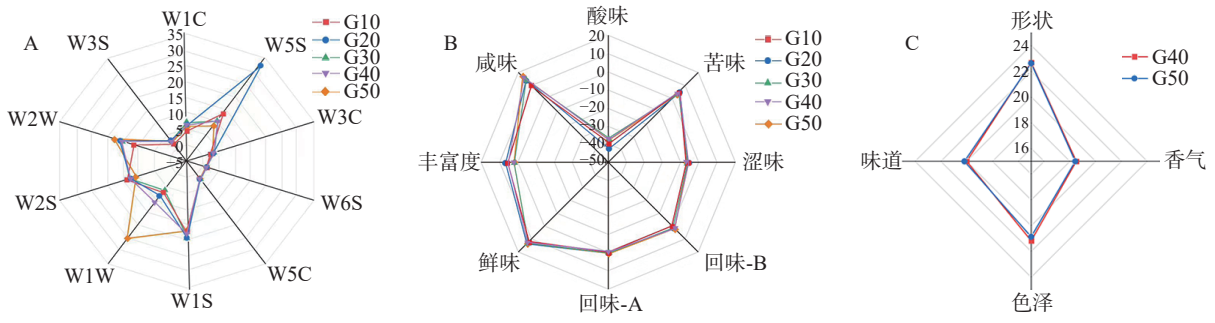


图 2 青腐乳发酵中电子鼻(A)、电子舌(B)及描述性感官评价(C)

Fig.2 E-nose (A), E-tongue (B) and descriptive sensory evaluation (C) in gray Sufu fermentation

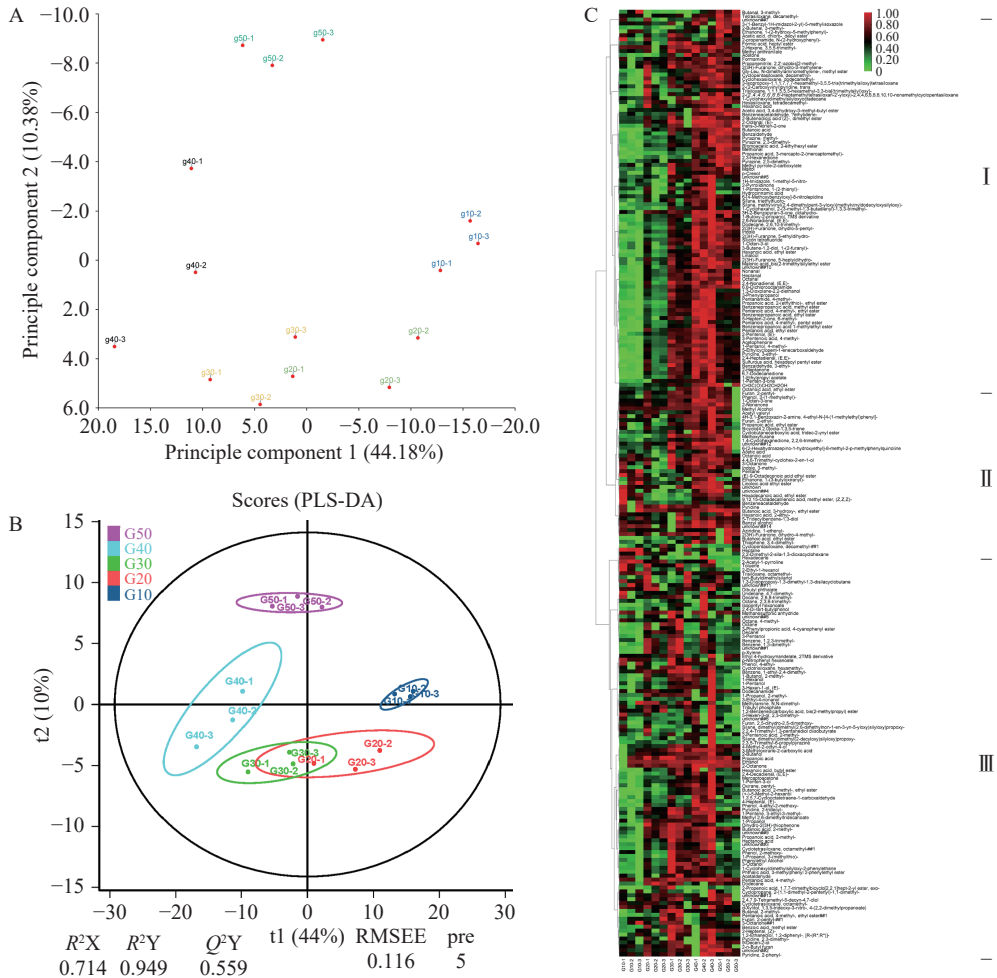


图 3 非靶向挥发性代谢组学青腐乳过程中代谢物 PCA(A), PLS-DA(B), 241 种重要差异化合物的热图(C)

Fig.3 Non-targeted volatile metabolomics of metabolites during gray Sufu PCA (A), PLS-DA (B), heatmap of 241 differential compounds (C)

26 个, 烷烃类 36 个, 未知化合物及其他 38 个。如图 3A 所示, 累积方差贡献率达到 54.56%, 表明不同发酵时间的青腐乳有明显的区分, 平行样品的处理聚类良好。偏最小二乘-判别分析(PLS-DA)的 $R^2Y=0.949$, 表明模型能解释不同发酵时间对青腐乳的代谢差异, 进一步说明不同组的样品代谢物有明显差异(图 3B)。根据代谢物相对含量变化的分析结果(图 3C), 通过聚类分析将代谢物分为三类, 第一类化合物(I类)的相对含量随发酵时间增加而增多, 主要是酯类、醛类、酮类和杂环类化合物, 这些化合物是青腐乳后期挥发性化合物的主要成分。第二类化合

物(II类)的相对含量在 40 d 时达到最高水平, 之后有相对下降的趋势, 主要是醇类、酮类和杂环类化合物。而第三类化合物(III类)在 30 d 时的相对含量最高, 之后在 40~50 d 的发酵过程中有降低的趋势, 主要包括酸类、醇类、酮类和烷烃类化合物。

2.3.2 发酵过程中差异代谢物 随着青腐乳发酵时间的增加, 一些挥发性代谢物呈上调或下调趋势。通过 $VIP>1$ 和 $P<0.05$ 的标准进行差异代谢物筛选, 使用火山图对腐乳发酵过程中的差异代谢物进行表征(图 4)。在发酵 G10~G40 阶段, 与前一次取样时间相比, 差异代谢物相对含量增加(图 4A~D)。火山图

(图 4E~H)结果显示, G20 与 G10 相比较有 38 种上调和 4 种下调的差异代谢物, G30 与 G20 比较, 有 36 种上调和 1 种下调的差异代谢物, G40 与 G30 比较, 有 33 种上调和 2 种下调的差异代谢物, G50 与 G40 相比较有 3 种上调和 50 种下调的差异代谢物。G50 与 G40 相比较下调的差异代谢物较多, 可能是因为发酵时间增加导致腐乳中的某些香气化合物发生分解。根据图 4 中差异代谢物的变化情况, 酯类和醇类是主要的差异代谢物, 其次是醛类、酸类、酮类和杂环有机化合物。

酯类物质是重要的呈味呈香物质^[24-26], 脂肪链越长阈值越高, 长链酯通常具有油脂味。青腐乳当中酯类化合物的气味阈值较高, 会出现酯类的相对含量

较大但不能起到影响整体风味的作用, 如己酸丁酯等。发酵的 40 d 内酯类化合物呈现上调趋势, 但己酸丁酯在 50 d 下调, 这一结果与感官评价中 40 d 评分更高结果一致。

醇类物质主要是酵母分解氨基酸或糖类物质产生的次级产物^[27], 青腐乳发酵过程中, 一方面酵母等微生物利用现有的碳源分解生成醇类化合物, 如乙醇、2-丁醇等在发酵 10 d 和 20 d 均上调; 另一方面, 微生物产生蛋白酶将大豆蛋白水解生成小分子肽和各种氨基酸, 一部分被作为营养物质, 另一部分则发酵生成了二氧化碳促使形成无氧环境, 从而形成有利于醇类物质生成的无氧环境。

酸类物质是在发酵初期细菌分解有机物产生

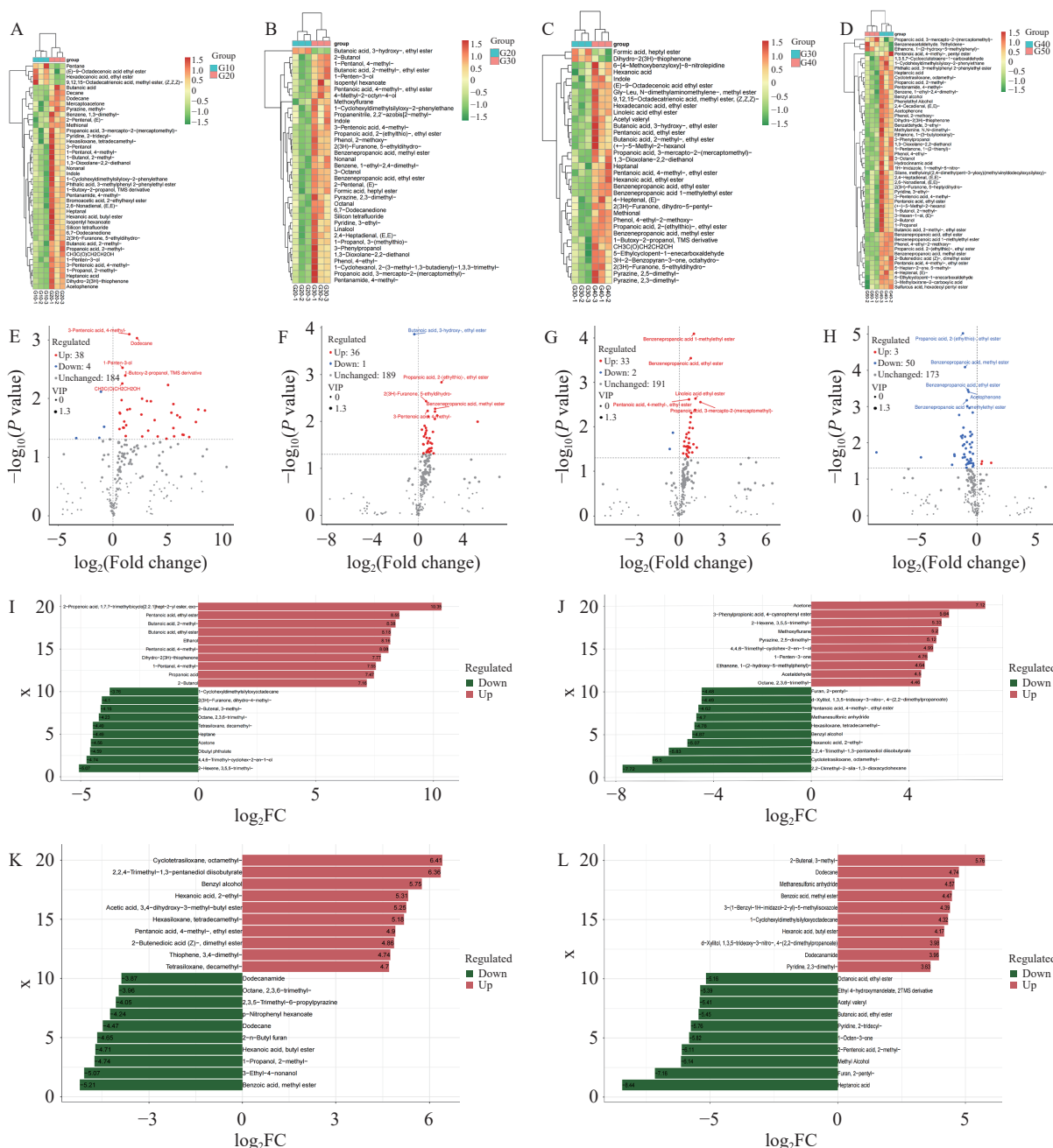


图 4 青腐乳发酵期间差异代谢产物的聚类热图(A~D), 火山图(E~H), 差异倍数分析(I~L)

Fig.4 Cluster heatmap (A~D), volcano plot (E~H), fold change analysis (I~L) of differential metabolites during fermentation of gray Sufu

的^[28], 是发酵食品中重要的呈味物质。同时其还降低了环境内的 pH, 一定程度上抑制有害微生物的生长, 如丁酸、庚酸等在发酵 20 d 时呈上调趋势, 泡菜, 发酵豆乳等均有相似结果^[17], 后续参与形成 2-甲基丁酸乙酯等大量酯类物质的生成。

醛类物质主要通过发酵^[29] 过程中脂肪酸氧化反应和氨基酸代谢反应产生。其中, 2-甲基丁醛、苯甲醛和苯乙醛具有果香、花香的特点, 对青腐乳的风味特点也有一定贡献。酮类物质通常来自于氨基酸的热降解和美拉德反应过程, 能够为发酵食品提供黄油味、奶油味和甜味等香气。在发酵过程中, 巯基丙酮和苯乙酮在 20 d 时上调, 在 50 d 时苯乙酮则下调。杂环类化合物^[30] 主要以吡嗪类和吡啶类的变化最为明显, 吡嗪类为发酵豆制品重要的挥发性化合物, 为整体提供坚果香和焙烤香。发酵期间甲基吡嗪和 2,3-二甲基吡嗪在发酵前 40 d 上调, 对风味有重要影响。在前 40 d 的发酵过程中, 吡啶类化合物存在明显的上调现象。尽管吡啶在发酵食品中被认为是不良气味的成分, 但它在青腐乳的香气组成中起着重要的作用。

2.3.3 关键风味物质的筛选 青腐乳的风味与其挥发性物质含量密切相关, 尤其是在气味活性方面。挥发性化合物的浓度与其阈值比值可用来描述该化合物的气味活性值^[31]。一般来说, 气味活性值大于 1 的化合物对整体香气起主要贡献, 而活性值小于 1 的化合物贡献较小。如表 3 所示, 共有 18 种香气化合物的 OAV 大于 1, 表明对青腐乳整体香气有显著贡献。在青腐乳中, 根据香气化合物的呈香气特点分为呈现异味的化合物和呈现香味的化合物, 首先, 基于气味活性值(OAV)的研究发现, 青腐乳中存在异

味物质, 已被证实含硫化合物的存在是导致青腐乳产生异味(洋葱味、油腻和烧焦味等)的原因, 与之前对青腐乳风味的相关研究结果相一致^[32], 尤其是吡啶、二甲基三硫醚和二乙基四硫醚。

青腐乳中香气化合物的成分与其他大部分发酵食品相似, 包括具有花香、果香和甜味的酯类化合物, 以及具有草香和蘑菇香气的醛类和酮类化合物。其中, 乙酸乙酯是唯一的 OAV 大于 1 的酯类化合物, 其他酯类化合物由于其阈值较高, 对风味影响不大, 但它们的叠加效应仍然能够增加整体的香气。青腐乳中大多数 OAV 大于 1 的化合物为含硫化合物、吡啶、醛类、酸类和醇类等。

2.4 微生物演替变化

对青腐乳发酵过程中不同时期的微生物组成进行分析可以了解到各个阶段的微生物变化^[31-33]。微生物多样性由丰度指数和多样性指数来反映(图 5), 细菌的 Chao1 指数先上升(G10~G30), 然后相对稳定(G40), 最后下降(G50)。然而, 真菌的 Chao1 指数先下降(G10~G30), 然后上升(G40~G50)。ACE 指数与 Chao1 指数呈现相似的变化趋势, 真菌 ACE 指数高于细菌。发酵过程中, 真菌和细菌的 Shannon 指数和 Simpson 指数变化趋势相似, 整体是先下降, 再升高, 最后呈下降趋势。事实上, 微生物种类在最初阶段是丰富的, 因为原材料、工艺器具和环境提供了原始细菌。由于初始选择、代谢环境和微生物相互作用等因素的驱动压力, 部分微生物群在发酵后期会受到抑制。细菌与真菌群落的稀释曲线(图 6A 和 6F)和丰富等级曲线(图 6B 和 6G)结果表明, 随着发酵时间的延长, 细菌丰富度降低, 均匀度增加。真菌丰富度增加, 均匀度降低。

表 3 OAV>1 的化合物气味阈值及对应 OAV

Table 3 Odour thresholds and corresponding OAV for compounds with OAV>1

编号	化合物成分	气味阈值	10 d	20 d	30 d	40 d	50 d
V1	二甲基四硫化物	0.02	0±0	0±0	119.79±38.57	421.10±92.49	2246.61±625.14
V2	二甲基三硫化物	0.36	0±0	3.20±1.93	9.20±1.98	14.11±1.45	64.56±27.57
V3	2,4-壬二烯醛	0.00006	4.10±1.80	19.82±6.26	31.25±3.06	30.96±3.30	31.45±3.96
V4	(Z)-癸-2-烯醛	0.007	17.37±13.98	17.19±2.85	12.93±11.79	14.81±13.11	24.12±4.00
V5	吡啶	0.50	3.13±1.47	2.43±0.87	5.42±1.21	3.15±1.21	6.94±1.91
V6	1-己醇	2.50	5.04±0.79	7.50±2.59	11.11±0.92	10.32±3.43	5.99±1.05
V7	己醛	0.21	5.80±6.75	18.66±8.84	0±0	0±0	7.04±12.20
V8	2,4-庚二烯醛	0.0035	80.56±6.47	182.03±42.81	298.56±31.70	350.40±26.86	274.74±19.36
V9	3-辛醇	0.10	63.32±12.67	103.91±35.48	192.52±11.96	174.33±27.72	102.45±7.95
V10	辛酸	0.02	88.54±18.88	48.28±17.378	97.61±35.22	122.69±4.59	96.83±13.89
V11	庚醛	0.03	13.00±1.23	24.80±4.21	33.46±3.12	42.40±2.80	38.60±6.32
V12	丁酸	2.73	0.37±0.64	8.74±4.00	7.33±6.36	11.66±4.26	20.68±17.98
V13	1-辛烯-3-醇	0.05	8.04±1.27	9.92±2.88	13.79±1.27	16.35±2.04	15.88±1.66
V14	壬醛	3.00	0.09±0.06	2.40±1.22	2.91±0.75	3.38±1.10	3.51±0.91
V15	3-辛酮	1.00	2.40±0.54	2.00±0.90	2.98±0.26	3.09±0.27	2.73±0.37
V16	乙酸乙酯	7.50	0.0026±0.0002	0.37±0.19	1.142±0.39	1.34±0.85	1.79±0.99
V17	丙酸	11.20	3.12±0.57	3.66±0.85	3.267±0.79	3.18±0.57	2.98±0.90
V18	(E)-2-乙炔醇	0.04	0±0	0.29±0.51	0.39±0.68	0.53±0.92	1.17±1.04

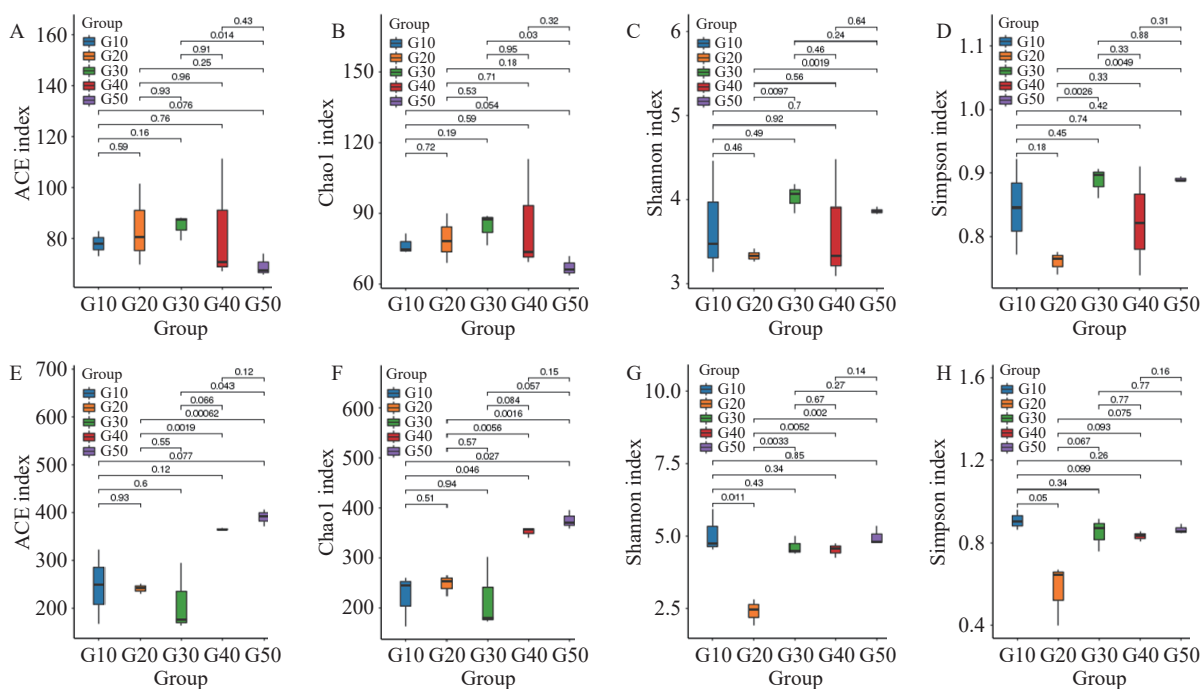


图5 青腐乳发酵过程中细菌(A~D)和真菌(E~H) α 多样性指数变化

Fig.5 Changes in α diversity index of bacteria (A~D) and fungi (E~H) during the fermentation of gray Sufu

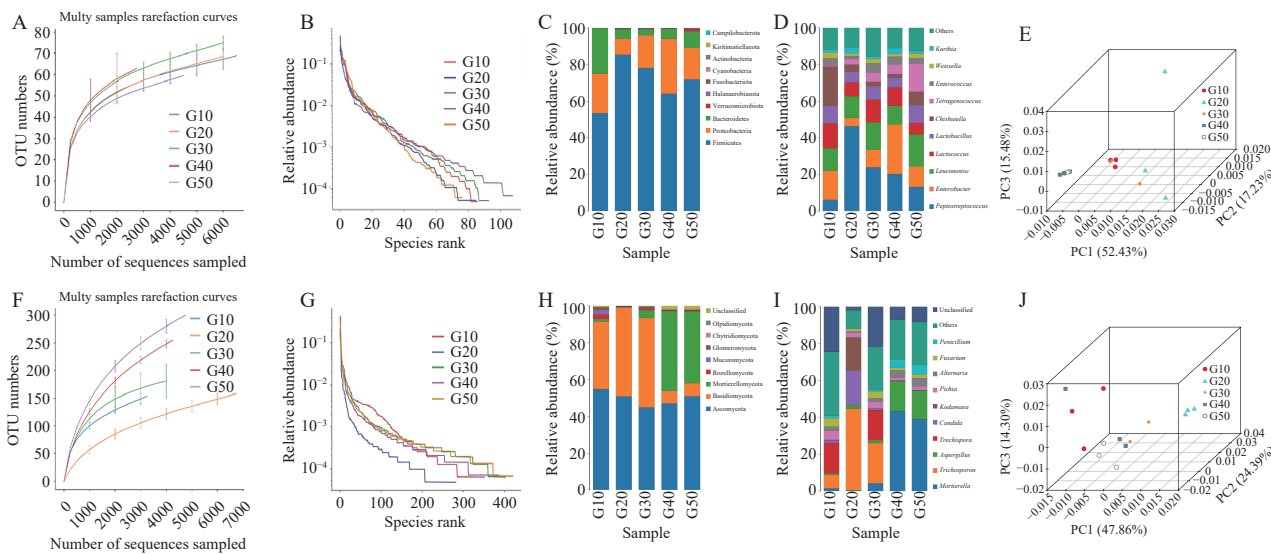


图6 青腐乳发酵细菌(A~E)真菌(F~J)稀释曲线、丰度等级曲线、门水平、属水平和PCA结果

Fig.6 Dilution curve, abundance grade curve, phylum level, genus level and PCA results of fermented bacteria (A~E) and fungi (F~J) of gray Sufu

细菌门水平(图 6C)发酵过程中以 Firmicutes、Proteobacteria 和 Bacteroides 为主,在属水平(图 6D)分析了 TOP 10 菌属,发酵 10 d,以 *Chishuiella* (21.3%)的相对丰度最高,50 d 的优势菌属为 *Leuconostoc*、*Peptostreptococcus*、*Enterobacter*、*Lactococcus* 和 *Lactobacillus*,在发酵过程中占细菌属水平的主导地位。真菌门水平的相对丰度分布(图 6H)表明,在发酵前期 G10~G30, Ascomycota(44.8%~50.8%)和 Basidiomycota(36.5%~50.5%)在门水平占主导地位。青腐乳发酵 10 d 时,真菌属水平变得更加复杂(图 6I),人为接种的发酵剂包含在 *Mortierella* 中,但相对丰度很低(1.5%)。在 G20 和 G30

的阶段, *Trichosporon* 成为优势菌属,其相对丰度分别为 44.1% 和 21.9%。在酱油、泡菜和米酒中都能检测到 *Mortierellomycota* 和 *Aspergillus* 菌属^[9,26,34],与油脂产生相关。G40 和 G50 的真菌的相对丰度接近, *Mortierellomycota* 和 *Aspergillus* 为其中的主要优势菌属。 *Pichia* 在发酵食品如大酱和葡萄酒中对风味起到重要作用,在青腐乳发酵中 *Pichia* 相对丰度比较稳定。PCA 分析显示样品之间的差异,图 6E 表示细菌的 PCA,方差贡献率为 85.14%,图 6J 表示真菌的 PCA,方差贡献率为 86.55%,这些数据具有较高的代表性。

2.5 核心风味与优势微生物相关性分析

青腐乳的风味与微生物和其理化性质之间的关系密不可分。对青腐乳中 OAV>1 的挥发性化合物与发酵过程中属水平 TOP 20 的真菌和细菌进行了 Spearman 相关性分析, 并以 *P* 值的显著性确定它们之间的相关性, 从而确定核心风味与优势微生物之间的关联关系(图 7)。除了己醛和丁酸外, 细菌属水平 *Tetragenococcus* 和 *Halanaerobium* 与其他挥发性化合物呈显著正相关。在发酵豆制品中 *Tetragenococcus* 是产生核心风味的主要微生物, 并且在盐含量高的发酵食品中, *Halanaerobium* 是优势微生物^[28,35-36], 这与相关性结果一致。而 *Pediococcus*、*Kurthia* 和 *Peptostreptococcus* 与己醛显著正相关, *Kluyvera* 与 (E)-2-乙烯醇显著正相关。*Acinetobacter* 与大部分 OAV>1 的挥发性化合物呈显著负相关, *Pectinatus* 与二甲基四硫化物呈显著负相关, 而 *Enterobacter* 与其他挥发性化合物呈正相关, 但与己醛呈负相关。

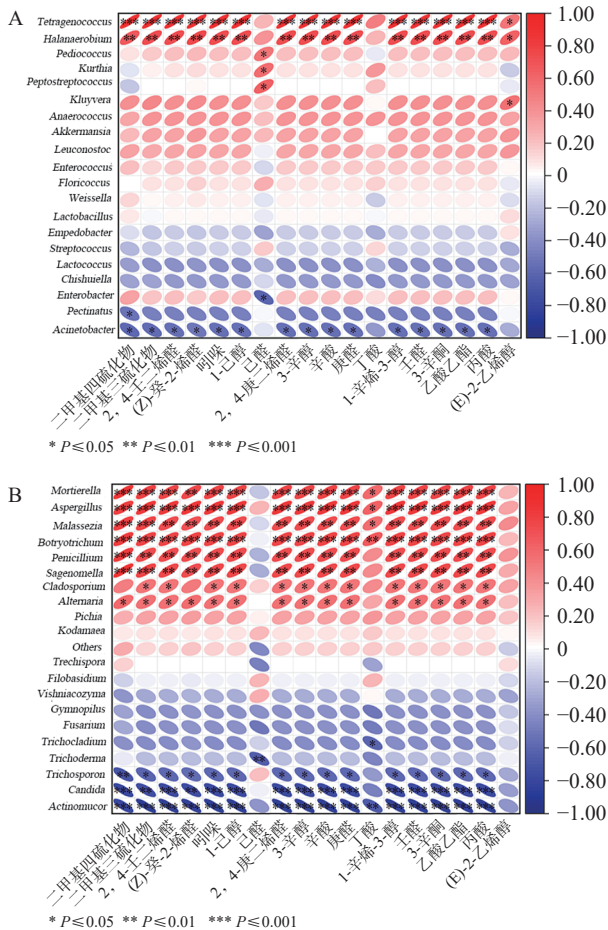


图 7 青腐乳发酵核心风味和关键微生物 Spearman 相关性热图

Fig.7 Heatmap of core flavors and key microbial Spearman correlations for gray Sufu
注: 细菌(A); 真菌(B); 图 8 同。

真菌属水平 *Mortierella*、*Aspergillus*、*Malassezia*、*Botryotrichum*、*Penicillium* 和 *Sagenomella* 与大部分 OAV>1 的挥发性化合物呈极显著正相关,

Cladosporium 和 *Alternaria* 与大部分挥发性化合物呈显著正相关。*Actinomucor* 和 *Candida* 与大部分挥发性化合物呈极显著负相关, *Trichoderma* 与丁酸呈负相关。

2.6 RDA 分析理化指标与微生物影响关系

RDA 分析可以直观地看出优势微生物与理化指标间的关系, 微生物与理化指标之间的夹角为锐角表示呈正相关, 钝角呈负相关。理化指标射线越长, 说明该影响因子的影响程度越大。图 8A、B 为细菌和真菌属水平 TOP 20 与 pH、氨基酸态氮和盐含量的 RDA 分析结果。

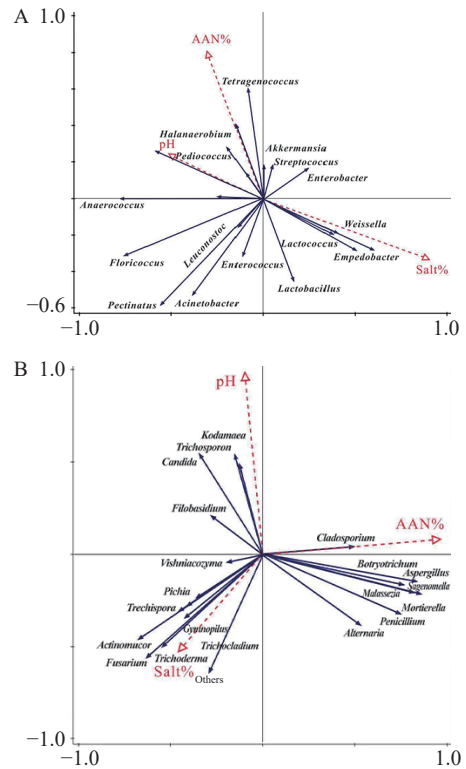


图 8 关键微生物与理化指标 RDA

Fig.8 RDA of key microbial and physicochemical indicators

细菌属水平中 *Tetragenococcus*、*Halanaerobium* 和 *Pediococcus* 等与氨基酸态氮和 pH 呈正相关, *Weissella*、*Lactobacillus* 和 *Empedobacter* 与盐含量呈明显正相关。真菌可以根据 pH、氨基酸态氮和盐含量分成三个部分, 对应三类微生物, 氨基酸态氮与 *Mortierella*、*Aspergillus*、*Malassezia*、*Botryotrichum*、*Sagenomella*、*Cladosporium* 和 *Alternaria* 等呈显著正相关, 盐含量与 *Actinomucor*、*Trichochoderma* 和 *Pichia* 等呈现正相关。pH 与 *Kodamaea*、*Candida*、*Trichosporon* 和 *Filobasidium* 呈正相关。

3 结论

本研究利用感官评价、电子舌和电子鼻等方法对青腐乳的风味进行了描述。同时, 通过理化指标、非靶向代谢组学的分析和微生物组学, 揭示了传统工艺发酵过程中青腐乳的核心风味化合物与优势微生物之间的相关性。

青腐乳发酵 30 d 后, pH、含盐量、氨基酸态氮等理化指标趋于稳定, 40 d 时感官评价达较高水平, 电子舌与电子鼻结果验证了该观察。GC-MS 分析检测到发酵过程中 241 种挥发性代谢物, PCA 和 PLS-DA 分析显示不同组间代谢物存在差异; 经 OAV 确定 18 种气味主要贡献物, 其中 7 种呈不良气味、11 种呈香气。微生物组成上, 细菌门水平以 Firmicutes、Proteobacteria 和 Bacteroides 为主, 真菌门水平以 Ascomycota 和 Basidiomycota 为主; 属水平上, 发酵 10 d 时 *Chishuiella* 相对丰度最高, 50 d 时优势细菌属为 *Leuconostoc*、*Peptostreptococcus* 和 *Enterobacter* 等, 优势真菌属为 *Mortierellomycota* 和 *Aspergillus*。Spearman 相关性分析表明, 核心微生物属与 OAV>1 的挥发性化合物存在相关性: 细菌中 *Tetragenococcus*、*Halanaerobium* 与大部分化合物呈显著正相关, *Acinetobacter* 呈显著负相关; 真菌中 *Mortierella*、*Aspergillus*、*Malassezia*、*Botryotrichum*、*Penicillium* 和 *Sagenomella* 与大部分化合物呈极显著正相关, *Actinomucor*、*Candida* 呈极显著负相关。RDA 分析表明, 多种细菌与氨基酸态氮、pH 呈显著正相关, *Weissella* 等与盐含量呈显著正相关; 真菌中, 氨基酸态氮与 *Mortierella* 等呈显著正相关, 盐含量与 *Actinomucor* 等呈正相关, pH 与 *Kodamaea* 等呈正相关。本研究对于开发基于微生物调控技术的青腐乳现代发酵工艺技术具有重要意义。

© 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] 孙娜, 张雅婷, 于寒松, 等. 发酵型青腐乳菌群结构与风味物质及其相关性分析[J]. 食品科学, 2020, 41(22): 177-183. [SUN Na, ZHANG Yating, YU Hansong, et al. Microflora structure and flavor components and correlation between them in fermented stinky tofu[J]. Food Science, 2020, 41(22): 177-183.]
- [2] SHEN Yingying, WU Yanyan, WANG Yueqi, et al. Contribution of autochthonous microbiota succession to flavor formation during Chinese fermented mandarin fish (*Siniperca chuatsi*) [J]. Food Chemistry, 2021, 348: 129107.
- [3] 阮志强, 董玺梅, 蒋雪薇, 等. 高盐稀态酱油发酵优势真菌与风味物质相关性分析[J]. 食品科学, 2022, 43(10): 172-179. [RUAN Zhiqiang, DONG Ximei, JIANG Xuewei, et al. Correlation between dominant fungi and variation of flavor compounds during high-salt liquid-state soy sauce fermentation[J]. Food Science, 2022, 43(10): 172-179.]
- [4] 王维亚, 刘玉婷, 万汉坤, 等. 腐乳中细菌群落结构与生物胺的相关性分析[J]. 食品工业科技, 2022, 43(22): 181-188. [WANG Weiya, LIU Yuting, WAN Hankun, et al. Correlation analysis of bacterial community structure and biogenic amines in sufu[J]. Science and Technology of Food Industry, 2022, 43(22): 181-188.]
- [5] ZANG Jinhong, XU Yanshun, XIA Wenshui, et al. Dynamics and diversity of microbial community succession during fermentation of Suan Yu, a Chinese traditional fermented fish, determined by high throughput sequencing[J]. Food Research International, 2018, 111: 565-573.
- [6] 白妞妞, 白镛凯, 何建林, 等. 鱼露发酵技术及风味研究进展[J]. 中国调味品, 2021, 46(2): 175-179. [BAI Niuniu, BAI Kaikai, HE Jianlin, et al. Research progress on fermentation technology and flavor of fish sauce[J]. China Condiment, 2021, 46(2): 175-179.]
- [7] 陈臣, 田同辉, 于海燕, 等. 高达奶酪及其风味的研究进展[J]. 食品研究与开发, 2022, 43(16): 190-198. [CHEN Chen, TIAN Tonghui, YU Haiyan, et al. Research progress of Gouda cheese and its flavor[J]. Food Research and Development, 2022, 43(16): 190-198.]
- [8] CHUNG Y B, LEE H, HWANG S, et al. Effect of capsaicinoids in hot pepper powder on microbial community and free sugar during kimchi fermentation[J]. Journal of Food Science, 2021, 86(7): 3195-3204.
- [9] LEE D Y, PARK S H, PARK S E, et al. Comprehensive elucidation of the terroir of Korean kimchi through the study of recipes, metabolites, microbiota, and sensory characteristics[J]. Food Research International, 2023, 166: 112614.
- [10] 王帆, 张亚新, 吴寒, 等. 气相离子迁移谱测定不同养殖模式河蟹风味物质的研究[J]. 食品安全质量检测学报, 2021, 12(20): 7931-7939. [WANG Fan, ZHANG Yaxin, WU Han, et al. Study on determination of flavor compounds of river crab (*Eriocheir sinensis*) in different breeding modes by gas chromatography-ion mobility spectrometry[J]. Journal of Food Safety & Quality, 2021, 12(20): 7931-7939.]
- [11] 叶子, 商智勋, 李美奇, 等. 基于 HS-SPME-GC-MS 非靶向分析不同发酵小米辣的风味差异[J]. 食品科学, 2022, 43(6): 309-316. [YE Zi, SHANG Zhixun, LI Meiqi, et al. Untargeted analysis of flavor differences among fermented *Capsicum frutescens* from different cultivars based on headspace solid phase microextraction-gas chromatography-mass spectrometry[J]. Food Science, 2022, 43(6): 309-316.]
- [12] 张倩, 郭晓芸, 张海松, 等. 贵州荔波传统酸肉发酵期间理化成分与发酵风味物质分析[J]. 食品科学, 2013, 34(4): 173-177. [ZHANG Qian, GUO Xiaoyun, ZHANG Haisong, et al. Analysis of components and fermented flavor substances in Libo sour meat from Guizhou during fermentation period[J]. Food Science, 2013, 34(4): 173-177.]
- [13] 周铨, 李健, 张玉, 等. 多组学技术联用在传统发酵乳品风味代谢调控中的应用研究进展[J]. 食品与发酵工业, 2019, 45(8): 238-243. [ZHOU Yue, LI Jian, ZHANG Yu, et al. Research progress on multi-omics techniques applied in flavor metabolism regulation of traditional fermented dairy products[J]. Food and Fermentation Industries, 2019, 45(8): 238-243.]
- [14] 柯美伶, 韩帅, 朱联旭, 等. 基于非靶向代谢组学分析镇巴腊肉熏制过程中代谢物的动态变化规律[J]. 食品工业科技, 2025, 46(12): 1-9. [KE Meiling, HAN Shuai, ZHU Lianxu, et al. Analysis of the dynamic metabolic changes during the smoking process of the Zhenba bacon based on non-targeted metabolomics[J]. Science and Technology of Food Industry, 2025, 46(12): 1-9.]
- [15] 时伟, 郭举, 夏堡, 等. 基于非靶向代谢组学分析不同年份酱香型白酒二轮次基酒挥发性风味物质差异[J]. 中国酿造, 2025(2): 95-100. [SHI Wei, GUO Ju, XIA Bao, et al. Differences of volatile flavor substances in the second-round base liquor of sauce-flavor Baijiu with different aging years based on non-targeted metabolomics[J]. China Brewing, 2025(2): 95-100.]

- [16] 杨芹, 陈晓华, 张灏, 等. 基于气相色谱质谱联用的乳酸菌辅助发酵过程中腐乳组分变化的分析[J]. 食品工业科技, 2016, 37(22): 178-184, 189. [YANG Qin, CHEN Xiaohua, ZHANG Hao, et al. A gas chromatography/mass spectrometry based metabolomics study of the fermentation of sufu[J]. Science and Technology of Food Industry, 2016, 37(22): 178-184, 189.]
- [17] HU Xuefen, LIU Shaoquan, LI Erhu. Microbial community succession and its correlation with the dynamics of flavor compound profiles in naturally fermented stinky sufu[J]. Food Chemistry, 2023, 427: 136742.
- [18] LUO Aiguo, CHENG Zilong, ZHAO Jia, et al. The relationship between microbial community succession and flavor formation during the natural fermentation of Hongqu sufu[J]. Foods, 2023, 12(14): 2800.
- [19] 杨志超, 郑选东, 孙天择, 等. 冠突曲霉发酵对夏秋茶理化指标及风味的影响[J]. 食品工业科技, 2025, 46(17): 35-46. [YANG Zhichao, ZHENG Xuandong, SUN Tianze, et al. Effect of fermentation of *Aspergillus cristatus* on physicochemical indexes and flavors of summer and autumn tea[J]. Science and Technology of Food Industry, 2025, 46(17): 35-46.]
- [20] CAI Wenchao, TANG Fengxian, WANG Yurong, et al. Bacterial diversity and flavor profile of Zha-chili, a traditional fermented food in China[J]. Food Research International, 2021, 141: 110112.
- [21] DING Siqi, TIAN Meng, YANG Liu, et al. Diversity and dynamics of microbial population during fermentation of gray sufu and their correlation with quality characteristics[J]. LWT, 2023, 180: 114711.
- [22] 付瑞敏, 刘春雷, 徐良, 等. 基于高通量测序技术的不同产地腐乳微生物多样性分析[J]. 食品工业科技, 2023, 44(2): 134-142. [FU Ruimin, LIU Chunlei, XU Liang, et al. Microbial diversity analysis of sufu from different origins based on high-throughput sequencing[J]. Science and Technology of Food Industry, 2023, 44(2): 134-142.]
- [23] 刘丽丽, 杨辉, 荆雄, 等. 基于 GC-IMS 和电子鼻技术分析贮酒容器对凤香型白酒香气成分的影响[J]. 食品科学, 2022, 43(4): 257-263. [LIU Lili, YANG Hui, JING Xiong, et al. Influence of different storage containers on the aroma composition of Fengxiang-type Baijiu analyzed by gas chromatography-ion mobility spectroscopy and electronic nose[J]. Food Science, 2022, 43(4): 257-263.]
- [24] ZHANG Shiyao, SHANG Zhixun, LIU Zhijia, et al. Flavor production in fermented chayote inoculated with lactic acid bacteria strains: Genomics and metabolomics based analysis[J]. Food Research International, 2023, 163: 112224.
- [25] ZHANG Xuelin, ZHANG Xingrong, YAN Yongheng, et al. Relationship between flavor compounds and changes of microbial community in the solid fermented vinegar[J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2022, 86(11): 1581-1589.
- [26] ZHONG Aiai, CHEN Wei, DUAN Yufan, et al. The potential correlation between microbial communities and flavors in traditional fermented sour meat[J]. LWT, 2021, 149: 111873.
- [27] XUE Yu'ang, TANG Fengxian, CAI Wenchao, et al. Bacterial diversity, organic acid, and flavor analysis of Dacha and Ercha fermented grains of Fen flavor Baijiu[J]. Frontiers in Microbiology, 2022, 12: 769290.
- [28] ZANG Jinhong, YU Dawei, ZHANG Peng, et al. The key enzymes and flavor precursors involved in formation of characteristic flavor compounds of low-salt fermented common carp (*Cyprinus carpio* L.)[J]. LWT, 2022, 154: 112806.
- [29] WU Wei, WANG Zhuochen, XU Boyang, et al. Exploring core microbiota based on characteristic flavor compounds in different fermentation phases of sufu[J]. Molecules, 2022, 27(15): 4933.
- [30] TIAN Meng, LIN Ke, YANG Liu, et al. Characterization of key aroma compounds in gray sufu fermented using *Leuconostoc mesenteroides* subsp. *Mesenteroides* F24 as a starter culture[J]. Food Chemistry, 2023, 20: 100881.
- [31] FAN Xuejing, LIU Gefei, QIAO Yali, et al. Characterization of volatile compounds by SPME-GC-MS during the ripening of Kedong sufu, a typical Chinese traditional bacteria-fermented soybean product[J]. Journal of Food Science, 2019, 84(9): 2441-2448.
- [32] 樊艳. SPME-GC-MS 结合 ROAV 分析腐乳中的主体风味物质[J]. 食品工业科技, 2021, 42(8): 227-234. [FAN Yan. Analysis of main flavor substances in fermented soybean curd by SPME-GC-MS and ROAV[J]. Science and Technology of Food Industry, 2021, 42(8): 227-234.]
- [33] TIAN Meng, DING Siqi, YANG Liu, et al. *Weissella confusa* M1 as an adjunct culture assists microbial succession and flavor formation in gray sufu[J]. LWT, 2023, 185: 115155.
- [34] ZHAO Shanshan, SAI Yuhang, LIU Wanting, et al. Flavor characterization of traditional fermented soybean pastes from north-east China and Korea[J]. Foods, 2023, 12(17): 3294.
- [35] AN Feiyu, WU Junrui, FENG Yunzi, et al. A systematic review on the flavor of soy-based fermented foods: Core fermentation microbiome, multisensory flavor substances, key enzymes, and metabolic pathways[J]. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 2023, 22(4): 2773-2801.
- [36] ZHANG Ke, ZHANG Tingting, GUO Renrong, et al. The regulation of key flavor of traditional fermented food by microbial metabolism: A review[J]. Food Chemistry: X, 2023, 19: 100871.