



非酿酒酵母在葡萄酒酿造中的应用

战吉成, 曹梦竹, 游义琳, 黄卫东

(中国农业大学食品科学与营养工程学院/北京市葡萄科学与酿酒技术重点实验室, 北京 100083)

摘要: 非酿酒酵母是葡萄酒微生物领域近些年的研究热点。过去人们对非酿酒酵母认识较少, 曾将其看作是葡萄酒发酵的有害微生物。随着研究者们对酿酒微生物的深入研究发现, 在酿酒过程中可以利用非酿酒酵母来改善葡萄酒的品质。合理利用非酿酒酵母可以酿造出色泽更加稳定、香气较丰富独特、口感更为复杂的葡萄酒。本文综述了近些年非酿酒酵母在葡萄酒酿造中的应用研究, 包括生产中常见的非酿酒酵母种属的酿造特性、非酿酒酵母影响葡萄酒风味的机制、酵母之间的相互作用等 3 个方面。葡萄酒生产中常见的不同属(种)非酿酒酵母的酿造特性不同, 其与酿酒酵母混合发酵对葡萄酒风味的改善效果也有较大差别。了解各个属(种)的发酵特性, 根据发酵目的选择合适的接种菌株极为重要; 非酿酒酵母可以通过不同的代谢通路改变葡萄酒中酒精、甘油、挥发性香气物质、甘露糖蛋白/多糖、花色苷等物质的含量, 从而影响葡萄酒的颜色、香气和口感。非酿酒酵母代谢通路的特异性是其影响葡萄酒风味的根本原因。除了应用非酿酒酵母来改善葡萄酒的风味外, 粟酒裂殖酵母降解苹果酸和耐热克鲁维酵母高产乳酸的特性也值得生产者关注。本文通过总结非酿酒酵母在葡萄酒酿造中应用的研究进展, 以科学评价非酿酒酵母在葡萄酒酿造中的作用, 并为建立新的具有科学性的混合发酵策略提供参考。

关键词: 非酿酒酵母; 酿酒酵母; 混合发酵; 风味; 葡萄酒

Research Advance on the Application of Non-Saccharomyces in Winemaking

ZHAN JiCheng, CAO MengZhu, YOU YiLin, HUANG WeiDong

(College of Food Science and Nutritional Engineering, China Agricultural University/Beijing Key Laboratory of Viticulture and Enology, Beijing 100083)

Abstract: Non-Saccharomyces yeasts have become a hot research topic in wine microbiology recently. They were used to be considered as spoilage microbes in winemaking, but now many studies have found that non-Saccharomyces yeasts could improve wine quality by enhancing the color stability, the aroma and the taste. In this work, the recent studies on the application of non-Saccharomyces yeasts in winemaking were reviewed, including the fermentation characteristics of popular non-Saccharomyces yeasts, the role of non-Saccharomyces yeasts in modulation of wine flavor, and the interaction between yeasts during fermentation. Different non-Saccharomyces yeasts have distinctive fermentation characteristics and thus affect the wine flavor differently when they are co-inoculated with *Saccharomyces cerevisiae*. Selection of appropriate non-Saccharomyces yeasts based on their fermentation characteristics is critical to produce the desired wine style. Non-Saccharomyces yeasts can affect the concentrations of alcohol, glycerol, volatile aroma compounds, mannoproteins/polysaccharides, anthocyanins and other substances in wine through various metabolic pathways, which is quite different from *Saccharomyces cerevisiae*. In addition to the wine flavor enhancement by

收稿日期: 2019-12-20; 接受日期: 2020-02-20

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD0400500)

联系方式: 通信作者战吉成, E-mail: zhanjicheng@cau.edu.cn

non-*Saccharomyces* yeasts, the malolactic fermentation by *Schizosaccharomyces pombe* and the high efficiency lactic acid production by *Kluyveromyces thermotolerans* should also be paid attention for their applications in wine production. This paper summarized the research progress in the application of non-*Saccharomyces* yeasts in winemaking, in order to evaluate the role of non-*Saccharomyces* in wine production and provide valuable information on inoculation strategy for co-fermentation.

Key words: non-*Saccharomyces*; *Saccharomyces cerevisiae*; co-fermentation; flavor; wine

考古证据表明,葡萄酒人工酿造已有 8 000 多年的悠久历史。葡萄酒的酿造离不开酵母。从葡萄园和酒厂分离得到的酵母中除酵母属(*Saccharomyces*) (又常称酿酒酵母属) 外均为非酿酒酵母。葡萄酒酿造中常见的酵母属酵母有 4 个种: 酿酒酵母 *Saccharomyces cerevisiae*、贝酵母 *Saccharomyces bayanus* (原葡萄汁酵母 *Saccharomyces uvarum*)、巴斯德酵母 *Saccharomyces pastorianus* 和奇异酿酒酵母 *Saccharomyces paradoxus*^[1]。其中酿酒酵母是主导酒精发酵最重要的菌株,能够将糖转化成酒精和二氧化碳,并通过二级代谢产生风味物质,实现快速、完全、高效的发酵。

非酿酒酵母 (non-*Saccharomyces*) 因常从发酵停滞或变质的酒及果实中分离到,并与乙酸、乙醛、硫化氢等异味物质的产生有关,早期被认为是有害菌株^[2]。但随着研究者们对酿酒酵母的深入研究发现,在酿酒过程中可以利用非酿酒酵母来改善葡萄酒的风味物质组成,如增加甘油、总酸、挥发性酯类含量,降低乙酸含量,形成稳定的吡喃花青素等,进而改善酒的整体品质^[3]。葡萄酒中常见的非酿酒酵母属主要包括有孢圆酵母属 (*Torulaspora*)、有孢汉逊酵母属 (*Hanseniaspora*)、假丝酵母属 (*Candida*)、接合酵母属 (*Zygosaccharomyces*)、毕赤酵母属 (*Pichia*)、裂殖酵母属 (*Schizosaccharomyces*)、美奇酵母属 (*Metschnikowia*)、类酵母属 (*Saccharomycodes*)、伊萨酵母属 (*Issatchenkia*)、隐球酵母属 (*Cryptococcus*)、酒香酵母属 (*Brettanomyces*)、德巴利酵母属 (*Debaryomyces*)、克鲁维酵母属 (*Kluyveromyces*)、克勒克酵母属 (*Kloeckera*)、红酵母属 (*Rhodotorula*)、德克酵母属 (*Dekkera*)、汉逊酵母属 (*Hansenula*)、洛德酵母属 (*Lodderomyces*)、拟威尔酵母属 (*Williopsis*)、固囊酵母属 (*Citeromyces*)、接合囊酵母属 (*Zygoascus*)、*Kazachstania* 等^[4-5]。需要注意的是,酵母分有性繁殖和无性繁殖两种繁殖方式,在葡萄酒酿造中绝大部分以无性繁殖为主。非酿酒酵母名称繁多,有性型和无性型通常对应不同属种。KURTZMAN^[5]对此进行了总结,对应关系见表 1。

多数研究结果表明,葡萄酒自然发酵初期由克勒克酵母、有孢汉逊酵母和假丝酵母等主导发酵,细胞浓度甚至可达 10^6 — 10^8 CFU/mL,中期发现有美奇酵母和毕赤酵母,末期可检测到酒香酵母、克鲁维酵母、裂殖酵母、有孢圆酵母、接合酵母等^[6]。虽然因产地和浆果状态不同,不同文献结果有所差异,但均说明酒精发酵过程中非酿酒酵母广泛存在且数量不低。一些品酒师认为自然发酵酒比目前广泛使用的商业活性干酵母 (酿酒酵母) 接种发酵酒具有更加优良的风味特征。研究人员因此开始关注和评估非酿酒酵母在葡萄酒发酵中的作用。由于具有优良酿酒特性的转基因酿酒酵母不允许被商业化使用,而非酿酒酵母的使用不涉及监管、法律和道德问题,因此非酿酒酵母单独发酵或和酿酒酵母混合发酵成为一条目前可行的改善葡萄酒风味的途径。不仅如此,有研究还表明一些非酿酒酵母的参与有助于保障葡萄酒安全^[7]。

1 非酿酒酵母的酿造特性

葡萄酒发酵是一个复杂的微生物反应过程,葡萄酒的理化条件和其中的微生物相互作用,进而影响酒的品质。目前葡萄酒行业商业非酿酒酵母的使用多以混合发酵方式进行,即酿酒酵母和非酿酒酵母混合发酵的方式,包括同时接种发酵和顺序接种发酵。非酿酒酵母的使用不要求其持续存在于发酵过程中,可以只利用其在发酵前期的一些功能,如水解芳香化合物前体,合成酯类、醇类、甘油等风味物质,后期发酵可任其自然消亡,由酿酒酵母主导完成发酵。非酿酒酵母具有独特的代谢通路和较强的酶活,可以在降低酒精生成的同时增加甘油、萜烯和酯类含量,释放甘露糖蛋白或多糖改善口感,增强颜色稳定性^[7]。不同属种的非酿酒酵母具体贡献不同,了解各个属种的发酵特性、根据发酵目的选择合适的接种菌株极为重要。

1.1 有孢圆酵母属 (*Torulaspora*)

有孢圆酵母属包括戴尔有孢圆酵母 (*Torulaspora delbrueckii*)、*T. franciscae*、*T. globosa*、*T. maleae*、*T. microellipsoides* 和 *T. pretoriensis* 等。公认的对葡萄酒感官特征有积极影响的 *T. delbrueckii* 是目前应用最

表 1 部分非酿酒酵母有性型、无性型和别名^[5]

Table 1 Anamorphic, teleomorphic and synonyms of some of the non-*Saccharomyces* yeasts

有性型	无性型	别名
Anamorphic	Teleomorphic	Synonym
高糖固囊酵母 <i>Citeromyces matritensis</i>	球形假丝酵母 <i>Candida globosa</i>	
耐热克鲁维酵母 <i>Kluyveromyces thermotolerans</i>		<i>Lachancea thermotolerans</i>
布鲁塞尔德克酵母 <i>Dekkera bruxellensis</i>	布鲁塞尔酒香酵母 <i>Brettanomyces bruxellensis</i>	
季也蒙有孢汉逊酵母 <i>Hanseniaspora guilliermondii</i>	蜜蜂克勒克酵母 <i>Kloeckera apis</i>	
罕见有孢汉逊酵母 <i>Hanseniaspora occidentalis</i>	日本克勒克酵母 <i>Kloeckera javanica</i>	
嗜高压有孢汉逊酵母 <i>Hanseniaspora osmophila</i>	皮质克勒克酵母 <i>Kloeckera cortices</i>	
葡萄汁有孢汉逊酵母 <i>Hanseniaspora uvarum</i>	柠檬形克勒克酵母 <i>Kloeckera apiculata</i>	
葡萄酒有孢汉逊酵母 <i>Hanseniaspora vineae</i>	非洲克勒克酵母 <i>Kloeckera Africana</i>	
美极梅奇酵母 <i>Metschnikowia pulcherrima</i>	铁红假丝酵母 <i>Candida pulcherrima</i>	<i>Torulopsis pulcherrima</i>
季也蒙毕赤酵母 <i>Pichia guilliermondii</i>	季也蒙假丝酵母 <i>Candida guilliermondii</i>	
发酵毕赤酵母 <i>Pichia fermentans</i>	郎比可假丝酵母 <i>Candida lambica</i>	
膜膜毕赤酵母 <i>Pichia membranifaciens</i>	粗壮假丝酵母 <i>Candida valida</i>	
东方伊萨酵母 <i>Issatchenkia occidentalis</i>	<i>Candida sorbosa</i>	
陆生伊萨酵母 <i>Issatchenkia terricola</i>		陆生毕赤酵母 <i>Pichia terricola</i>
戴尔有孢圆酵母 <i>Torulaspora delbrueckii</i>	软假丝酵母 <i>Candida colliculosa</i>	<i>Saccharomyces rosei</i>
异常毕赤酵母 <i>Pichia anomala</i>	菌膜假丝酵母 <i>Candida pelliculosa</i>	异常威克汉姆酵母 <i>Wickerhamomyces anomalus</i> /异常汉逊酵母 <i>Hansenula anomala</i>
<i>Candida zemplinina</i>		<i>Starmerella bacillaris</i>
星形假丝酵母 <i>Candida stellata</i>		星形球拟酵母 <i>Torulopsis stellata</i>

多、商业化程度最高的非酿酒酵母菌种。已实现商业化的有 Prelude™ (<http://www.chr-hansen.com>)、Biodiva™ (<http://www.lallemmandwine.com>)、Zymaflore®Alpha (<https://www.laffort.com/es/productos/levaduras-zymaflore>)、Vinifer NS TD (<http://www.agrovin.com>)和 PrimaFLA®VB BIO (<http://www.sud-et-bio.com>)。 *T. delbrueckii* 发酵能力较强, 纯种发酵可获得 7.4%—9.38% (v/v) 酒精度, 耐酒精和高渗透压, 高产果味脂肪酸乙酯如丙酸乙酯、辛酸乙酯、癸酸乙酯、甘油、萜烯和硫醇, 低产高级醇、挥发酸和乙醛, 能释放较多的甘露糖蛋白和多糖, 对花色苷吸收较少。可能的副作用包括少量 4-乙基苯酚的产生, 较高的琥珀酸浓度和组氨酸 (生物胺前体) 的轻微增加^[8]。 *T. delbrueckii* 适合高糖分葡萄如晚收葡萄和冰酒的发酵, 也可用于起泡基酒的发酵^[9]; 而 *T. delbrueckii* 和酿酒酵母混合发酵则可降低酒精含量, 降低 60%乙醛和 0.08—0.27 g·L⁻¹ 乙酸, 降解 20%—25%苹果酸, 降低 70—90 mg·L⁻¹ 高级醇, 但可提高 0.1—1 g·L⁻¹ 甘油产量, 增加 2-苯乙醇和 2-苯乙酸乙酯、乳酸乙酯、乙酸异戊酯、乙酸己酯、己酸乙酯和辛酸乙酯等乙酯类化合物浓度^[10-13], 释放

较高浓度的萜烯如 α -松油醇、芳樟醇、香叶醇^[14], 增加 100—300 ng·L⁻¹ 3-巯基己醇 (3MH) 和 70 ng·L⁻¹ 4-巯基-4-甲基-2-戊酮 (4MMP) 等硫醇含量^[15], 提高芳香型葡萄品种如琼瑶浆 (Gewurztraminer)、雷司令 (Riesling) 葡萄酒的品种香气, 增加花色苷总量和颜色强度^[16], 提高起泡酒发泡性和泡沫持久性^[17]。概括来说, *T. delbrueckii* 与酿酒酵母混合发酵可使酿成的葡萄酒花香和果香增强, 植物性香气降低, 香气复杂性增加, 有时甚至会出现少见的干果/油酥糕点香气。值得注意的是, 不同文献的报道结果会出现矛盾, 这主要与菌株特异性和发酵条件特异性等有关。菌株特异性在所有属种的发酵中都非常常见, 表明菌株选择具有重要意义。发酵条件的特异性则表明具体应用前尚需小试才行。

1.2 有孢汉逊酵母属 (*Hanseniaspora*)

有孢汉逊酵母属主要包括葡萄汁有孢汉逊酵母 (*Hanseniaspora uvarum*)、葡萄酒有孢汉逊酵母 (*Hanseniaspora vineae*)、季也蒙有孢汉逊酵母 (*Hanseniaspora guilliermondii*)、仙人掌有孢汉逊酵母 (*Hanseniaspora opuntiae*)、嗜高压有孢汉逊酵母

(*Hanseniaspora osmophila*)、罕见有孢汉逊酵母(*Hanseniaspora occidentalis*)等。目前上述各种多有研究,相比酿酒酵母纯种发酵,*H. uvarum* 纯种发酵产生更低的挥发酸,更高的甘油、有机酸、醛和次级醇,感官品评得分更高^[18]。与酿酒酵母同时接种混合发酵则能显著提高 C-13 降异戊二烯、萜烯和乙酯的含量,添加胞外提取物也有类似的效果,能显著提高品种香气^[19]。顺序接种丹麦葡萄品种 Solaris 则产生较高水平的甘油、乙酸庚酯和 2-苯乙酸乙酯^[20]。另外,TRISTEZZA 等^[21]在实验室、小试和工厂水平都发现混合接种有助于提高葡萄酒感官品质,降低挥发酸。但顺序接种过量的 *H. uvarum* 也会提高乙酸酯和挥发酚浓度,给赤霞珠(Cabernet Sauvignon)酒带来指甲油气味;*H. vineae* 和酿酒酵母顺序接种的葡萄酒更干(发酵更彻底),甘油、乙酰、乙酯含量显著增加,醇和脂肪酸含量减少,香气复杂性增加,香蕉、梨、柠檬、番石榴等果味强度显著提高^[22]。LLEIXA 等^[23]还发现 *H. vineae* 能够在马卡贝奥(Macabeo)葡萄果实发酵中占据主导地位,酿造出更富含果香和花香的葡萄酒,苯乙酸乙酯浓度可达酿酒酵母的 50 倍;*H. guilliermondii* 和酿酒酵母混合发酵可显著增加 2-苯乙醇和 2-苯乙酸乙酯含量,赋予葡萄酒果香与花香。2-苯乙醇可达 $6.3 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ (酿酒酵母纯种发酵不超过 $1.12 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$),2-乙酸苯乙酯可达 $11.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ (酿酒酵母纯种发酵仅可产生 $0.22\text{—}0.25 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)^[24];*H. opuntiae* 和酿酒酵母同时接种增加了 88.61%的酯类和 21.40%的萜烯,乙酸苯乙酯增产 14.60 倍, β -大马士酮增产 8.85%,感官品评果香、花香和黄油属性显著增强^[25];*H. osmophila* 和酿酒酵母混合发酵的 2-苯乙酸乙酯为酿酒酵母纯种发酵的 3—9 倍,感官品评果味更强,乙酸和乙酸乙酯浓度在合理范围内^[26]。从各种应用研究的结果来看,该属发酵能力和耐酒精能力较差,无法独立完成发酵,主要在发酵前期占主导地位,进入中后期会逐渐凋亡。优点是发酵过程中能产生大量带有果香和花香属性的乙酸酯,特别是 2-苯乙酸乙酯,使香气的复杂性增加;可能的副作用是产生过量的乙酸乙酯。

1.3 假丝酵母属(*Candida*)

假丝酵母属已经鉴定的种很多,在 KURTZMAN 等^[5]2011 版的书中记录了 314 种。葡萄酒应用研究中发现的主要包括星形假丝酵母(*Candida stellata*)、*Candida zemplinina*、铁红假丝酵母(*Candida pulcherrima*)、季也蒙假丝酵母(*Candida guilliermondii*)

等。其中,*C. stellata* 可耐受 10%—12%乙醇,高产甘油(高达 $10\text{—}14 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$,酿酒酵母只产生 $4\text{—}7 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$)、琥珀酸和酯,低产乙酸和高级醇。可能的副作用为高产 2,3-丁二醇,过浓的黄油、奶酪味道会掩盖果香;*C. zemplinina* 在葡萄酒发酵过程中也比较常见。分子分类学检查发现 41 株原描述为 *C. stellata* 的菌株大部分实际为 *C. zemplinina* 及其相关种^[27]。*C. zemplinina* 和酿酒酵母混合发酵的最大特征是高甘油和低乙醇含量^[28]。ENGLEZOS 等^[29]也发现 *C. zemplinina* 和酿酒酵母混合发酵能产生更多的甘油和令人愉悦的酯,可以改善巴贝拉(Barbera)葡萄酒的口感和香气特征。RANTSIOU 等^[30]发现混合发酵在降低乙酸含量的同时保持高水平的甘油和乙醇产量,建议用于甜酒生产;*C. pulcherrima* 与酿酒酵母混合发酵可促进酒精、酯类和萜类的生成,果香和花香表现最好^[31]。总的来说,假丝酵母为好氧型酵母,发酵初期可大量存活,发酵能力和耐酒精能力较强,显著特点是高产甘油。

1.4 接合酵母属(*Zygosaccharomyces*)

接合酵母属主要包括拜尔接合酵母(*Zygosaccharomyces bailii*)、*Zygosaccharomyces florentinus*、发酵型接合酵母(*Zygosaccharomyces fermentati*)、鲁氏接合酵母(*Zygosaccharomyces rouxii*)、*Zygosaccharomyces kombuchaensis* 等。研究发现,*Z. bailii* 混合发酵霞多丽(Chardonnay)能产生高水平乙酯,带有令人愉悦的果香和花香,还可以高效分解苹果酸^[32];*Z. fermentati* 混合发酵桑娇维塞(Sangiovese),实验室规模下多糖和 2-苯乙醇含量增加,挥发酸浓度居于二者纯种发酵之间;酒厂规模下顺序接种显著增加甘油和酯类含量,感官品评花香较高,收敛性较低^[33];*Z. kombuchaensis* 则可以提高丽波拉(Ribolla)葡萄酒的香气强度和水果特性^[34]。从上述研究结果看,接合酵母具有增加果香和花香的能力,部分接合酵母还可以降解苹果酸,可用于发酵降酸。

1.5 毕赤酵母属(*Pichia*)

毕赤酵母属主要包括发酵毕赤酵母(*Pichia fermentans*)、异常毕赤酵母(*Pichia anomala*)、膜璞毕赤酵母(*Pichia membranifaciens*)、库德里阿兹威氏毕赤酵母(*Pichia kudriavzevii*)、季也蒙毕赤酵母(*Pichia guilliermondii*)等。研究发现,相比酿酒酵母纯种发酵,*P. fermentans* 和酿酒酵母混合发酵有较强的增香酿造潜力,可提高 26%的品种香气、39%发酵香气,提高 40%中链脂肪酸乙酯含量^[35]。MA 等^[36]发现混合发酵过程中 C2—C8 酯酶活性更高,可

显著增加乙酸酯、乙酯、脂肪酸和其他挥发性物质含量，特别是中链脂肪酸及其相应酯的含量。添加 *P. fermentans* 胞外酶也可显著增加多种芳香化合物的释放，如萜烯、C13-降异戊二烯和 C6 化合物，感官分析具有浓郁的酸甜果香。CANAS 等^[37]发现 *P. anomala* 和酿酒酵母顺序接种佳利酿（Carignan）增加了乙酸酯、乙酯和直链醇浓度，有机酸浓度降低，感官品评果香和花香更浓且更受欢迎。总的来讲，毕赤酵母对风味贡献主要是影响酯类含量，具有增香潜力，能够改善葡萄酒的果香和花香。

1.6 裂殖酵母属（*Schizosaccharomyces*）

裂殖酵母属中研究比较多的主要是粟酒裂殖酵母（*Schizosaccharomyces pombe*）和日本裂殖酵母（*Schizosaccharomyces japonicas*）等。2013 年，裂殖酵母被 OIV 同意使用。发酵能力与酿酒酵母相当，但易产生异味物质。*S. pombe* 最显著的特征是能通过丙二醇发酵，近 100%降解苹果酸，适合寒冷气候产区的降酸发酵^[12]。可将糖类高效转化为酒精，提高丙酮酸和乙烯基酚类吡喃花青素含量，增加多糖释放，降低尿素等生物胺前体含量，适合生产具有增强口感和降低酸度的天然改性葡萄酒。可能的副作用包括高产乙酸（高达 $1 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ ）和硫化氢^[38]。*S. pombe* 纯种发酵和混合发酵均可使苹果酸浓度从初始 $5.5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 降至小于 $0.5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ ，乙酸浓度小于 $0.4 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ （此处存在菌株特异性）。混合发酵酒中尿素含量降低 10 倍，感官品评发酵香气强度最大且更受欢迎^[39]。IVIT 等^[40]发现瓶内带渣二次发酵起泡红葡萄酒增加了吡喃花色苷含量和色度。DOMIZIO 等^[41]发现酒精发酵过程中 *S. pombe* 释放的多糖为酿酒酵母的 3—7 倍，*S. japonicas* 释放的多糖含量更高，同时也证实了高水平丙酮酸的存在。*S. japonicas* 的混合发酵也对最终乙醇浓度、降低总酸、增加挥发性化合物和多糖浓度有重大贡献，具有良好的应用前景^[42]。该属目前最受到关注的点是其降酸功能，寒冷气候区降酸困难时可以考虑尝试一下。

1.7 梅奇酵母属（*Metschnikowia*）

梅奇酵母属中与葡萄酒酿造最密切相关的是美极梅奇酵母（*Metschnikowia pulcherrima*），具有高 β -葡萄糖苷酶活性。纯种发酵能够增加 α -松油醇、橙花醇和香叶醇含量，降低乙醇、乙酸和硫化氢产量^[43]。混合发酵可降低马卡贝奥起泡酒挥发酸浓度，增加中链脂肪酸、高级醇、酯、萜烯和甘油产量，提升泡沫持久性和烟熏、花香等香气性^[44]，提高雷司令葡萄酒中的柑橘、葡萄、梨等果香和总体得分^[45]。同时接种

美乐（Merlot）可降低 1.0%酒精，总酯、总高级醇和总硫化物浓度较高，感官品评红果和果香得分较高^[46]，可能的副作用为与酿酒酵母拮抗导致发酵延迟^[7]。

1.8 德巴利酵母属（*Debaryomyces*）

德巴利酵母属主要包括 *Debaryomyces hansenii* 和 *Debaryomyces pseudopolymorphus* 等。具有高 β -葡萄糖苷酶活性，能够增加萜烯含量^[47]。接种 *D. hansenii* 发酵的酒富含脂肪酸、酯类和萜烯，发酵过程中 β -葡萄糖苷酶活性更高^[48]，和酿酒酵母混合发酵佩德罗-吉梅内斯（Pedro Gimenez，阿根廷白葡萄品种）也增加了酯和脂肪酸浓度^[47]。

1.9 伊萨酵母属（*Issatchenkia*）

伊萨酵母属主要包括东方伊萨酵母（*Issatchenkia orientalis*）和陆生伊萨酵母（*Issatchenkia terricola*）等，具有良好的苹果酸降解能力。HONG 等^[49]使用 *I. orientalis* 处理含有高水平苹果酸的葡萄酒，苹果酸含量由 $8.96 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ 降至 $0.75 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$ ，降解率为 91.6%。混合发酵有效提高了香气复杂性，虽然醇类含量相比酿酒酵母纯种发酵减少 8%，但酯类含量增加 30%，醇类和酯类种类也增加^[50]。*I. terricola* 在适当条件下可以同时降解苹果酸和柠檬酸，降解率均达 90%以上^[51]。该属也是降酸实践比较理想的选择。

1.10 克鲁维酵母属（*Kluyveromyces*）

克鲁维酵母主要包括耐热克鲁维酵母（*Kluyveromyces thermotolerans*）、乳酸克鲁维酵母（*Kluyveromyces lactis*）、马克思克鲁维酵母（*Kluyveromyces marxianus*）等。与葡萄酒最密切相关的是 *K. thermotolerans*，高产乳酸（纯种发酵可达 $9.6 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ ），低产醋酸和异味，适合在温带葡萄栽培区酸化葡萄酒使用^[52]。混合接种可显著降低 pH，降低挥发酸，提高总酸，增加甘油和 2-苯乙醇含量，感官品评显示香辛料香气和总酸显著增加^[53]。也可以将 *S. pombe* 和 *K. thermotolerans* 共同使用，降解苹果酸，产生乳酸，所酿酒果味特征更加明显，乙酸和生物胺含量更低，这种新的红葡萄酒酿造技术有望取代传统苹乳发酵^[54]。

1.11 隐球酵母属（*Cryptococcus*）

隐球酵母属中与葡萄酒最密切相关的是浅黄隐球酵母（*Cryptococcus flavescentis*），混合发酵可提高蛇龙珠（Cabernet Gernischt）葡萄酒的香气，相比酿酒酵母纯种发酵，总醇、总酸、总酯含量可增加 2 倍多，萜烯含量增加 4 倍，且只在混合发酵中存在异戊醇、2-庚醇、丙酸乙酯、己酸乙酯、乙酸丙酯、 β -大马酮等物质^[55]。

1.12 类酵母属 (*Saccharomyces*)

类酵母属中与葡萄酒最密切相关的是路德类酵母 (*Saccharomyces ludwigii*)，常在发酵结束时或葡萄酒储存期间被分离，耐高酒精、高 SO_2 、高产多糖和芳香族化合物等物质。PALOMERO 等^[56]发现 *S. ludwigii* 在发酵过程中比酿酒酵母多释放 300% 多糖，酒糟陈酿过程中多释放 200% 多糖。相比酿酒酵母纯种发酵，混合发酵可降低酒精含量，增加芳香族化合物产量。如 DOMIZIO 等^[57]发现混合发酵降低了 1.74% 酒精，增加 21.8% 甘油、20.8% 乙酸异戊酯、200% 2-苯乙醇、33% 乙醛和 10 倍乙酸乙酯产量，产生低于二者纯种培养的 $0.32 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 挥发酸。

1.13 酒香酵母属 (*Brettanomyces*) / 德克酵母属 (*Dekkera*)

酒香酵母属中与葡萄酒最密切相关的是布鲁塞尔酒香酵母 (*Brettanomyces bruxellensis*)。酒香酵母对营养的需求很低，耐受高乙醇、高酸、高盐和高糖，对葡萄酒的污染主要发生在酿造过程后期或储存期间。产生乙基酚类物质是其导致葡萄酒腐败的主要原因，有氧条件下可高产乙酸^[58]，造成红葡萄酒的异味。*B. bruxellensis* 乙烯基还原酶活性很高，可以将羟基肉桂酸转化成挥发酚并产生带有焦糖味的四氢吡啶、带有丁香或熏肉味的 4-乙基苯酚、4-乙基愈创木酚和带有汗臭味的异戊酸等物质^[59]。4-乙基苯酚的产生主要依赖于 *B. bruxellensis* 的存在，而与葡萄品种无关^[60]。这些物质在合理范围内能增加酒的复杂度，但过量则会带来牛棚、马厩和老鼠骚味。发酵和保存过程要严格防止污染，选择合适发酵剂接种是避免酒精发酵和苹果酸发酵中腐败微生物发展的关键^[61]。

1.14 其他酵母属

洛德酵母属中与葡萄酒最密切相关的是长孢洛德酵母 (*Lodderomyces elongisporus*)。混合发酵可赋予葡萄酒温带酸果、甜果和香料属性^[62]。混合发酵爱格丽 (*Ecolly*) 能有效地增加 β -大马酮、里哪醇等香气物质含量，增加乙酸酯、脂肪酸、C6-C12 脂肪酸乙酯和苯乙基类化合物等发酵香气物质含量，感官品评甜果、酸果、花香等属性小幅度提升，但也增加了生青味^[63]。

土星拟威尔酵母 (*Williopsis saturnus*) 和酿酒酵母混合发酵爱伦 (Airen) 葡萄酒提高了乙酸异戊酯含量^[64]，混合发酵埃米尔 (Emir) 葡萄酒具有较高浓度的乙酸、乙酸乙酯和乙酸异戊酯^[65]。

Kazachstania gamospora 发酵丽波拉葡萄酒可增

加乙酸乙酯和乙酯含量，发酵长相思 (*Sauvignon Blanc*) 和西拉 (*Syrah*) 增加了 200 倍丙酸苯乙酯含量，*Kazachstania aerobia* 和酿酒酵母混合发酵长相思增加了乙酸乙酯含量^[66]。

2 非酿酒酵母对葡萄酒风味的影响机制

酵母的各种代谢产物是影响葡萄酒感官质量的重要因素。非酿酒酵母可以通过不同的代谢通路改变酒精、甘油、挥发性香气物质、甘露糖蛋白/多糖、花色苷等物质的含量，从而影响葡萄酒的颜色、香气和口感 (统称风味)。非酿酒酵母一个最显著的特征是具有催化挥发性香气化合物从非挥发性前体释放的高酶活性，还可以通过自身代谢途径或释放胞外酶转化酿酒酵母代谢产物来影响葡萄酒风味。

2.1 酒精

在初始糖度为 22%—24% 的典型发酵中，约 95% 的糖会被转化为乙醇和 CO_2 ，1% 转化为细胞物质，其余 4% 转化为其他终端产物，包括甘油、酸、醇、酯等^[67]。非酿酒酵母死亡较早会导致使用非酿酒酵母纯种发酵酒度较低，另外，低葡萄糖-乙醇转化率也会显著降低酒精产量，例如生成 1 度酒精，酿酒酵母需要 17—18 g 糖，而非酿酒酵母需要 20—22 g 糖。这或许与酵母的碳流流向和 Crabtree 效应有关。耐渗透压能力弱的细胞内碳流会分流流向甘油的合成，从而降低乙醇产量。Crabtree 效应是指细胞在高浓度葡萄糖和有氧条件下三羧酸循环和氧化磷酸化受到抑制，转而通过糖酵解产生 ATP、乙醇或乳酸。酿酒酵母为 Crabtree 阳性酵母，在高葡萄糖浓度和有氧条件下合成乙醇；季也蒙毕赤酵母为 Crabtree 阴性酵母，其糖代谢倾向于呼吸代谢和菌体生产，乙醇合成能力很弱^[68]。

2.2 甘油

甘油是重要的代谢产物，不挥发，具有轻微甜味和粘稠性，可以增强葡萄酒的圆润感和甜度，提升酒体强度。酵母合成甘油的作用一是抵御外界环境渗透压，二是维持细胞内氧化还原平衡^[69]。甘油-丙酮酸途径使甘油增加的同时轻微增加丙酮酸浓度，有利于花青素与丙酮酸结合形成稳定色素 Vitisin A^[70]。非酿酒酵母普遍耐渗透压能力更弱，因此，甘油合成能力更强。

2.3 挥发性香气物质

葡萄酒香气分为一类香气 (品种香)、二类香气 (发酵香) 和三类香气 (陈酿香)。非酿酒酵母主要

对葡萄酒的一类香气和二类香气有重要影响。形成一类香气的化合物主要包括甲氧基吡嗪、萜烯、C13-降异戊二烯和挥发性硫醇等，呈现花香和果香类香气。其中甲氧基吡嗪具有草本香气，是氨基酸代谢产物^[71]。萜烯和 C13-降异戊二烯都具有果花香特征，多以非挥发性糖苷结合态存在，只有降解成挥发性游离态时才能增强感官香气。糖苷主要是葡萄糖苷和二糖苷，二糖苷由阿拉伯糖、阿呋喃糖或鼠李糖取代远端葡萄糖生成。 α -L-阿拉伯糖苷酶、 α -L-鼠李糖苷酶或 β -D-脱氧葡萄糖苷酶首先切割糖苷键，释放相应的单萜烯基- β -D-葡萄糖苷，再由 β -葡萄糖苷酶作用释放单萜^[72]。浆果自带的 β -葡萄糖苷酶受 pH、葡萄糖和乙醇抑制，而非酿酒酵母普遍具有比酿酒酵母更高的 β -葡萄糖苷酶活性且不受抑制。部分非酿酒酵母还具有阿拉伯糖苷酶、鼠李糖苷酶、脱氧葡萄糖苷酶活性，有利于产生更多的萜烯和降异戊二烯，增强香气^[73]。硫醇具有热带水果的特殊香气，主要包括 4-巯基-4-甲基-2-戊酮（4MMP）、3-巯基己醇（3MH）和乙酰化形成的 3-巯基己基乙酸酯（3MHA）。4MMP 和 3MH 与半胱氨酸或谷胱甘肽结合，以无味的非挥发性前体形式存在，在碳硫裂解酶作用下生成硫醇^[74]。形成二类级香气的化合物主要包括挥发性脂肪酸、高级醇、酯类、醛类、挥发酚和含硫化合物，是在发酵过程中形成的香气，因此也叫发酵香，主要由酵母完成。酒中 90% 的挥发脂肪酸是乙酸， $0.2\text{--}0.7\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 被认为是最佳浓度，接近风味阈值则令人不快。乙酸的减少还通常伴随着芳香族化合物如乙醛、乙酸乙酯、1-丙醇、正丁醇、1-己醇、2,3-丁二醇和甘油的显著增加^[75]。高级醇浓度低于 $300\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时有助于增加葡萄酒的香气复杂性，超过 $400\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 则对香气有负面影响^[76]，通常非酿酒酵母的高级醇合成比酿酒酵母要少。2-苯乙醇在低浓度下具有强烈的玫瑰香味，部分非酿酒酵母合成这种物质的能力更强。酯类中最丰富的是乙酸酯类。乙酸乙酯含量小于 $50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时有怡人的白兰地和苹果香气， $150\text{--}200\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 则会有异味，假丝酵母、毕赤酵母等非酿酒酵母比酿酒酵母产生更多的乙酸乙酯且浓度在限值内。有孢汉逊酵母是 2-苯乙酸乙酯和乙酸异戊酯的强生产者，毕赤酵母和红酵母也可产生高水平的乙酸异戊酯^[77]。醛类具有苹果气味和花香，感官阈值低且 90% 以上为乙醛，非酿酒酵母产乙醛能力具有属种特异性和菌株特异性。挥发酚主要是白葡萄酒中的乙烯苯酚和红葡萄酒中的乙基苯酚，一般不受欢迎。酒香酵母、季也蒙毕赤酵母高产乙基苯酚，但 *H.*

guilliermondii、*H. osmophila* 和 *P. membranifaciens* 均不能脱羧阿魏酸生成挥发酚^[78]。含硫化合物有不良的臭鸡蛋和煮白菜气味，感官阈值低、化学反应活泼，难以去除，通常会对葡萄酒的质量产生消极影响。

2.4 甘露糖蛋白/多糖

多糖可以改善葡萄酒口感和酒体，增强甜度、圆润度、芳香持久性、蛋白质和酒石酸稳定性，通过与单宁相互作用降低涩度，保护酚类化合物免受氧化，促进苹乳发酵，改善起泡酒的泡沫质量，吸附赭曲霉毒素 A^[79]。非酿酒酵母释放甘露糖蛋白和多糖的能力普遍优于酿酒酵母^[56]。DOMIZIO 等^[80]发现不同单位重量的酵母释放的多糖比重不同，试验中所选用的八个非酿酒酵母表现出比酿酒酵母更高的释放多糖的能力，甘露糖蛋白组成也存在细微差异。另外，多数非酿酒酵母在发酵中死亡较早。酵母死亡会释放甘露糖蛋白和多糖，也会导致多糖释放增加，并对后续发酵和葡萄酒的口感产生影响。

非酿酒酵母一般还具有高果胶酶、蛋白酶、脂肪酶活性。果胶酶可增加葡萄汁得率，蛋白酶能促进澄清，脂肪酶能分解葡萄或酵母自溶的脂肪，有助于葡萄酒酿造和增香。245 株非酿酒酵母胞外果胶酶、蛋白酶、 β -葡聚糖酶、苔聚糖酶、 β -葡萄糖苷酶、纤维素酶、木糖酶、淀粉酶和亚硫酸盐还原酶活性表明其产酶数量和种类具有菌株特异性^[81]。

综上，非酿酒酵母的作用机制一是高产多种胞外水解酶，最重要的是 β -葡萄糖苷酶，促进萜烯和 C13-降异戊二烯释放，增强品种香气。二是独特的生理代谢途径会增加甘油、醇、酯等次级代谢产物种类和含量。三是释放更多的甘露糖蛋白/多糖改善口感。

3 酵母之间的竞争作用

发酵初期的高糖、低 pH、 SO_2 、重金属离子，发酵中的厌氧环境、不断降低的营养物质和增高的酒精含量、各种毒性化合物和细胞接触等都是发酵环境对酵母菌群的选择压力，会改变菌群动态从而影响发酵走向。促进酵母生长的化学因素包括碳源、氮源、少量氧气、维生素、矿物质、麦角固醇、不饱和脂肪酸、脂质、镁离子等。抑制酵母生长的化学因素包括酒精、 SO_2 、乙酸、脂肪酸、硫、农药残留、嗜杀因子等。

影响优势酵母的第一个因素是快速高浓度乙醇的产生。酿酒酵母产生高浓度乙醇抑制其他菌群生长是形成优势地位的主要因素，被认为是由毒性代谢物介导的抑制作用最显著的例证。乙醇会破坏细胞膜结构

完整性进而改变通透性造成细胞死亡,且乙醇毒性会随着 pH 的降低而增加。第二个因素是 SO_2 。但其有效性会受葡萄汁类型和起始菌种数量影响,50—100 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 SO_2 对红葡萄酒中的非酿酒酵母没有影响,但会抑制白葡萄酒中除 *C. guilliermondii* 和接合酵母属以外的某些非酿酒酵母^[82]。第三个因素是温度。酿酒酵母能耐受较高的温度,可在 38℃ 下继续发酵,而多数非酿酒酵母在超过 25℃ 时已经受到抑制。第四个因素是低氧环境。相比酿酒酵母,非酿酒酵母一般对低氧环境更不耐受,如 *K. thermotolerans* 和 *T. delbrueckii* 对低氧含量的低耐受性也是导致其竞争力相对较低的部分原因^[83]。少量的氧会间接促进发酵,因为氧气的存在导致甾醇和长链不饱和脂肪酸的生物合成,有利于酵母细胞膜的制造及正常功能的行使。第五个因素是对有限营养物的竞争。碳源和氮源作为最重要的营养物质,其含量和可同化程度均影响酵母生长。葡萄醪中可被利用的糖主要是还原糖如葡萄糖和果糖,另外还有少量甘露糖、多糖和糖蛋白经降解后可被利用。果糖偏好型的非酿酒酵母可以避免与酿酒酵母对糖的竞争,增加生存优势。氮源限制会增加发酵时间和非酿酒酵母在后期发酵中的比例。对氮源的竞争主要是对氨基酸的竞争,酵母对氨基酸的利用存在偏好性,顺序接种中的后接种酵母常会由于氮源耗尽而不能良好繁殖。如在 *I. orientalis* 和酿酒酵母混合体系中,*I. orientalis* 代谢精氨酸、亮氨酸、半胱氨酸和苏氨酸的速率较酿酒酵母快,导致酿酒酵母对这几种氨基酸的吸收不足,而且 *I. orientalis* 生成的组氨酸对酿酒酵母的生长也造成抑制^[50]。第六个因素是毒性中链脂肪酸和有机酸的影响。*I. orientalis* 特异性生成 2.52 $\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 乳酸,酿酒酵母特异性生成 1.14 $\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 乙酸,但混合体系中 *I. orientalis* 可吸收代谢酿酒酵母产生的乙酸,而 *I. orientalis* 产生的乳酸则对酿酒酵母的生长有抑制作用^[50]。第七个因素是细胞接触。利用交互式光捕获系统发现被酿酒酵母包围生长的 *H. uvarum* 增代时间要比自由状态长 15%^[84]。利用双室发酵罐研究也发现酿酒酵母和 *T. delbrueckii* 之间的物理接触/接近导致 *T. delbrueckii* 的快速死亡。当与酿酒酵母物理分离共培养时,*T. delbrueckii* 比常规混合培养具有更高的存活力^[85]。细胞间的紧密接触也会造成细胞絮凝和水平基因转移。第八个因素是群体感应。这种传感机制基于信号小分子的产生、分泌和检测,其浓度与培养基中分泌微生物的丰度相关。碳酸氢盐、乙醛、氨、法尼醇、色酚和苯乙醇已被鉴定为群体感

应分子^[86]。*T. delbrueckii* 和酿酒酵母在混合共发酵双隔离生物反应器系统中,群体感应或许导致了酵母形态从丝状到菌丝体的转变^[87]。酵母对群体感应活性分子的识别和相应基因表达的改变值得进一步探究。第九个因素是嗜杀因子。嗜杀因子通常是蛋白质或糖蛋白,是酵母在竞争环境下特异性分泌的活性外毒素,可以杀死亲缘关系较近的酵母菌、丝状真菌或细菌,在葡萄酒发酵环境下具有较高的嗜杀活性。嗜杀因子与细胞壁上的受体如葡聚糖、甘露聚糖、几丁质等结合后转位至细胞膜,与细胞膜上受体相互作用,破坏细胞膜完整性,使细胞裂解死亡;也可以与相应受体或酶结合,扰乱细胞分裂周期,使细胞分裂停留或造成细胞死亡^[88]。嗜杀性酿酒酵母 K1、K2、K3、K28 和 K3GR1 杀菌谱相对较窄,只对特定菌种起作用,包括众多属种在内的嗜杀性非酿酒酵母 K4—K11 则具有广谱抗菌能力。酿酒酵母在混合发酵过程中产生阳离子多肽(甘油醛磷酸脱氢酶的一个片段),可以杀死 *B. bruxellensis*、*K. thermotolerans* 等非酿酒酵母^[89]。*Z. bailii* 分泌蛋白毒素 Zygocin,通过破坏细胞膜功能行使广谱嗜杀性^[90]。*M. pulcherrima* 产生铁-二肽复合色素 pulcherrimin,通过耗尽培养基中的铁来干扰其他微生物的生长^[91]。目前嗜杀因子的产生机制和作用机制尚未完全明晰,在今后一段相当长时间内都将是值得探索的研究重点。

上述提到的种种效应最终会导致酵母之间的正、中性或负相互作用。如 SADOUDI 等^[92]发现 *M. pulcherrima* 与酿酒酵母存在协同效应(正相互作用),混合发酵的芳香族化合物水平平均高于纯种发酵;*T. delbrueckii* 和酿酒酵母存在中性相互作用,混合培养的香气分布非常接近纯种发酵;*C. zemplinina* 与酿酒酵母可能存在负相互作用。这些相互作用都与生物量无关。*K. thermotolerans* 与酿酒酵母也存在协同效应,混合发酵比纯种发酵均产生更多的甘油和苯乙醇^[53]。

4 小结与展望

一般而言,相比酿酒酵母纯种发酵,非酿酒酵母和酿酒酵母混合发酵可以获得风味更佳且更能反映特定葡萄酒产区独特风格的葡萄酒。目前已商业化的非酿酒酵母有戴尔有孢圆酵母、耐热克鲁维酵母、美极梅奇酵母、核果梅奇酵母、克鲁维毕赤酵母和粟酒裂殖酵母等。目前生产中应用最多的是通过添加非酿酒酵母与酿酒酵母混合发酵以增加萜烯或酯类物质的种类和含量以及增加多糖释放等,从

而增加葡萄酒中的果香和花香，并改善葡萄酒的口感。除此之外，粟酒裂殖酵母降解苹果酸和耐热克鲁维酵母高产乳酸的特性也非常值得关注。需要注意的是，非酿酒酵母对发酵和成酒质量的影响取决于葡萄品种、成熟度、酵母属种、菌株、接种时间、接种率和酿造方式（冷浸渍、发酵温度、苹乳发酵、陈酿等）等，过多的影响因素意味着商业化应用需要更多的实践尝试。

原生微生物能更好地适应本地葡萄醪化学环境，进一步根据酿造性能和感官品质筛选优良的本土酵母，开发新的工业用酵母产品，有助于我国葡萄酒发展的本土化、特色化。目前从实验室、小试、中试到工厂大规模生产水平的混合发酵试验逐渐增多。但酒庄的具体实践还需在不同的葡萄果实、酵母种类、酿造方式和目标葡萄酒类型之间进行尝试才行。关于非酿酒酵母基因多样性和遗传学研究也在迅速发展，基因组学、转录组学、蛋白组学、代谢组学和高通量技术结合生物信息学分析将有助于更好理解酵母相互作用、代谢机理和种群动态学。相信随着人们对非酿酒酵母的深入认识，非酿酒酵母在葡萄酒酿造中的应用前景广阔。

References

- [1] MARTINI A V, KURTZMAN C P. Deoxyribonucleic acid relatedness among species of the genus *Saccharomyces Sensu Stricto*. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1985, 35(4): 508-511.
- [2] FLEET G. The commercial and community significance of yeasts in food and beverage production//*Yeasts in Food and Beverages*. Springer Berlin Heidelberg, 2006: 1-12.
- [3] CIANI M, MACCARELLI F. Oenological properties of non-*Saccharomyces* yeasts associated with wine-making. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 1997, 14(2): 199-203.
- [4] JOLLY N P, AUGUSTYN O P H, PRETORIUS I S. The role and use of non-*Saccharomyces* yeasts in wine production. *South African Journal of Enology & Viticulture*, 2006, 27(1): 15-39.
- [5] KURTZMAN C P, FELL J W. *The Yeasts, a Taxonomic Study*. 5th ed. Elsevier Science, 2011.
- [6] COMNINA M, ELIA A, MERCADO L, CANRANIA C, GANGA A, MARTINEZ C. Dynamics of indigenous yeast populations during spontaneous fermentation of wines from Mendoza, Argentina. *International Journal of Food Microbiology*, 2005, 99(3): 237-243.
- [7] JOLLY N P, VARELA C, PRETORIUS I S. Not your ordinary yeast: Non-*Saccharomyces* yeasts in wine production uncovered. *Fems Yeast Research*, 2014, 14(2): 215-237.
- [8] BENITO S. The impact of *Torulaspora delbrueckii* yeast in winemaking. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 2018, 102(7): 3081-3094.
- [9] BELY M, STOECKLE P, MASNEUF-POMAREDE I, DUBOURDIEU D. Impact of mixed *Torulaspora delbrueckii*- *Saccharomyces cerevisiae*, culture on high-sugar fermentation. *International Journal of Food Microbiology*, 2008, 122(3): 312-320.
- [10] AZZOLINI M, FEDRIZZI B, TOSI E, FINATO F, VAGNOLI P, SCRINZI C, ZAPPAROLI G. Effects of *Torulaspora delbrueckii* and *Saccharomyces cerevisiae* mixed cultures on fermentation and aroma of Amarone wine. *European Food Research & Technology*, 2012, 235(2): 303-313.
- [11] AZZOLINI M, TOSI E, LORENZINI M, FINATO F, ZAPPAROLI G. Contribution to the aroma of white wines by controlled *Torulaspora delbrueckii* cultures in association with *Saccharomyces cerevisiae*. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2015, 31(2): 277-293.
- [12] LOIRA I, MORATA A, COMUZZO P, CALLEJO M J, GONZALEZ C, CALDERON F, SUAREZ-LEPE J A. Use of *Schizosaccharomyces pombe* and *Torulaspora delbrueckii* strains in mixed and sequential fermentations to improve red wine sensory quality. *Food Research International*, 2015, 76: 325-333.
- [13] RENAULT P, COULON J, DE G R, BARBE J C, BELY M. Increase of fruity aroma during mixed *T. delbrueckii*/*S. cerevisiae* wine fermentation is linked to specific esters enhancement. *International Journal of Food Microbiology*, 2015, 207: 40-48.
- [14] WHITENER M E B, STANSTRUP J, CARLIN S, DIVOL B, VRHOVSEK U. Effect of non-*Saccharomyces* yeasts on the volatile chemical profile of Shiraz wine. *Australian Journal of Grape & Wine Research*, 2017, 23(2): 179-192.
- [15] BELDA I, RUIZ J, BEISERT B, NAVASCUES E, MARQUINA D, CALDERON F, SANTOS A. Influence of *Torulaspora delbrueckii* in varietal thiol (3-SH and 4-MSP) release in wine sequential fermentations. *International Journal of Food Microbiology*, 2017, 257: 183-191.
- [16] CHEN K, ESCOTT C, LOIRA I, DEL FRESON J M, MORATA A, TESFAYE W, CALDERON F, SUAREZ-LEPE J A, HAN S Y, BENITO S. Use of non-*Saccharomyces* yeasts and oenological tannin in red winemaking: Influence on colour, aroma and sensorial properties of young wines. *Food Microbiology*, 2018, 69: 51-63.
- [17] GONZALEZ-ROYO E, PASCUAL O, KONTOUDAKIS N, ESTERUELAS M, ESTEVE-ZARZOSO B, MAS A, CANALS J,

- ZAMORA F, GONZALEZ-ROYA E. Oenological consequences of sequential inoculation with non-*Saccharomyces* yeasts (*Torulaspora delbrueckii*, or *Metschnikowia pulcherrima*) and *Saccharomyces cerevisiae*, in base wine for sparkling wine production. *European Food Research & Technology*, 2015, 240(5): 999-1012.
- [18] HONG Y A, PARK H D. Role of non-*Saccharomyces* yeasts in Korean wines produced from Campbell Early grapes: potential use of *Hanseniaspora uvarum* as a starter culture. *Food Microbiology*, 2013, 34(1): 207-214.
- [19] HU K, JIN G J, MEI W C, LI T, TAO Y S. Increase of medium-chain fatty acid ethyl ester content in mixed *H. uvarum*/*S. cerevisiae* fermentation leads to wine fruity aroma enhancement. *Food Chemistry*, 2018, 239: 495-501.
- [20] LIU J, ARNEBORG N, TOLDAM-ANDERSEN T B, ZHANG S J, PETERSEN M A, BREDIE W L P. Impact of sequential co-culture fermentations on flavour characters of Solaris wines. *European Food Research & Technology*, 2017, 243(3): 437-445
- [21] TRISTEZZA M, TUFARIELLO M, CAPOZZI V, MITA G, GRIECO F. The oenological potential of *Hanseniaspora uvarum* in simultaneous and sequential co-fermentation with *Saccharomyces cerevisiae* for industrial wine production. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 670.
- [22] MEDINA K, BOIDO E, FARINA L, GIOIA O, GOMEZ ME, BARQUET M, GAGGERO C, DELLACASSA E, CARRAU F. Increased flavour diversity of Chardonnay wines by spontaneous fermentation and co-fermentation with *Hanseniaspora vineae*. *Food Chemistry*, 2013, 141(3): 2513-2521.
- [23] LLEIXA J, MARTIN V, PORTILLO M C, CARRAU F, BELTRAN G, MAS A. Comparison of fermentation and wines produced by inoculation of *Hanseniaspora vineae* and *Saccharomyces cerevisiae*. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7. doi:10.3389/fmicb.2016.00338.
- [24] 杨莹, 徐艳文, 薛军侠, 刘延琳. 葡萄酒相关酵母的香气形成及香气特征. *微生物学通报*, 2007, 34(4): 757-760.
- YANG Y, XU Y W, XUE J X, LIU Y L. Formation and characteristics of wine bouquet produced by wine yeasts. *Microbiology China*, 2007, 34(4): 0757-0760. (in Chinese)
- [25] 申静云, 刘沛通, 段长青, 燕国梁. 不同有孢汉逊酵母与酿酒酵母混合发酵对威代尔冰葡萄酒香气的影响. *食品与发酵工业*, 2017, 43(10): 16-23.
- SHEN J Y, LIU P T, DUAN C Q, YAN G L. Effects of mixed fermentation by different *Hanseniaspora* genus yeasts and *Saccharomyces cerevisiae* on the aroma compounds in vidal icewine. *Food and Fermentation Industries*, 2017, 43(10): 16-23. (in Chinese)
- [26] VIANA F, GIL J V, VALLES S, MANZANARES P. Increasing the levels of 2-phenylethyl acetate in wine through the use of a mixed culture of *Hanseniaspora osmophila* and *Saccharomyces cerevisiae*. *International Journal of Food Microbiology*, 2009, 135(1): 68-74.
- [27] CSOMA H, SIPICZKI M. Taxonomic reclassification of *Candida stellata* strains reveals frequent occurrence of *Candida zemplinina* in wine fermentation. *Fems Yeast Research*, 2008, 8(2): 328-336.
- [28] ENGLEZOS V, RANTSIOU K, TORCHIO F, ROLLE L, GERBI V, COCOLIN L. Exploitation of the non-*Saccharomyces* yeast *Starmerella bacillaris* (synonym *Candida zemplinina*) in wine fermentation: Physiological and molecular characterizations. *International Journal of Food Microbiology*, 2015, 199: 33-40.
- [29] ENGLEZOS V, TORCHIO F, FRANCESCO C, MARENGO F, GIACOSA S, GERBI V, RANTSIOU K, ROLLE L, COCOLIN L. Aroma profile and composition of Barbera wines obtained by mixed fermentations of *Starmerella bacillaris* (synonym *Candida zemplinina*) and *Saccharomyces cerevisiae*. *LWT - Food Science and Technology*, 2016, 73: 567-575.
- [30] RANTSIOU K, DOLCI P, GIACOSA S, TORCHIO F, TOFALO R, TORRIANI S, SUZZI G, ROLLE L, COCOLIN L. *Candida zemplinina* can reduce acetic acid produced by *Saccharomyces cerevisiae* in sweet wine fermentations. *Applied & Environmental Microbiology*, 2012, 78(6): 1987-1994.
- [31] RODRIGUEZ M E, LOPES C A, BARBAGELATA R J, BARDAN B, CABALLERO A C. Influence of *Candida pulcherrima* Patagonian strain on alcoholic fermentation behaviour and wine aroma. *International Journal of Food Microbiology*, 2010, 138(1/2): 19-25.
- [32] GARAVAGLIA J, SCHNEIDER R C, CARMARGO MENDES S D, WELKE J E, ZINI C A, CARAMAO E B, VALENTE P. Evaluation of *Zygosaccharomyces bailii* BCV 08 as a co-starter in wine fermentation for the improvement of ethyl esters production. *Microbiological Research*, 2015, 173:59-65.
- [33] LENCIONI L, ROMANI C, GOBBI M, COMITINI F, CIANI M, DOMIZIO P. Controlled mixed fermentation at winery scale using *Zygorulaspora florentina* and *Saccharomyces cerevisiae*. *International Journal of Food Microbiology*, 2016, 234: 36-44.
- [34] DASHKO S, ZHOU N, TINTA T, SIVILOTTI P, LEMUT M S, TROST K, GAMERO A, BOCKHOUT T, BUTINAR L, VRHOVSEK U, PISKUR J. Use of non-conventional yeast improves the wine aroma profile of Ribolla Gialla. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, 2015, 42(7): 997-1010.
- [35] 王倩倩, 覃杰, 马得草, 陶永胜. 优选发酵毕赤酵母与酿酒酵母混合发酵增香酿造爱格丽干白葡萄酒. *中国农业科学*, 2018, 51(11):

- 2178-2192.
- WANG Q Q, QIN J, MA D C, TAO Y S. Aroma enhancement of Ecolly dry white wine by co-inoculation of selected *Pichia fermentans* and *Saccharomyces cerevisiae*. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(11): 2178-2192. (in Chinese)
- [36] MA D C, YAN X, WANG Q Q, ZHANG Y N, TAO Y S. Performance of selected *P. fermentans* and its exccellular enzyme in co-inoculation with *S. cerevisiae* for wine aroma enhancement. *LWT-Food Science and Technology*, 2017, 86: 361-370.
- [37] CANAS P M I, GARCIA-ROMERO E, MANSO J M H, FERNANDEZ-GONZALEZ M. Influence of sequential inoculation of *Wickerhamomyces anomalus* and *Saccharomyces cerevisiae* in the quality of red wines. *European Food Research & Technology*, 2014, 239(2): 279-286.
- [38] MYLONA A E, FRESNO J M D, PALOMERO F, LOIRA I, BANUELOS M A, MORATA A, CALDERON F, BENITO S, SUAREZ-LEPE J A. Use of *Schizosaccharomyces* strains for wine fermentation-Effect on the wine composition and food safety. *International Journal of Food Microbiology*, 2016, 232: 63-72.
- [39] BENITO S, PALOMERO F, GALVEZ L, MORATA A, CALDERON F, PALMERO D, SUAREZ-LEPE J A. Quality and composition of red wine fermented with *Schizosaccharomyces pombe* as sole fermentative yeast and in mixed and sequential fermentations with *Saccharomyces cerevisiae*. *Food Technology & Biotechnology*, 2014, 52(3):376-382.
- [40] IVIT N N, LOIRA I, MORATA A, BENITO S, PALOMERO F, SUAREZ-LEPE J A. Making natural sparkling wines with non-*Saccharomyces* yeasts. *European Food Research & Technology*, 2018, 244(5):925-935.
- [41] DOMIZIO P, LIU Y, BISSON L F, BARILE D. Cell wall polysaccharides released during the alcoholic fermentation by *Schizosaccharomyces pombe* and *S. japonicus*: Quantification and characterization. *Food Microbiology*, 2017, 61: 136-149.
- [42] ROMANI C, LENCIONI L, GOBBI M, MANNAZZU I, CIANI M, DOMIZIO P. *Schizosaccharomyces japonicus*: A polysaccharide-overproducing yeast to be used in winemaking. *Fermentation*, 2018, 4: 14.
- [43] BARBOSA C, LAGE P, ESTEVES M, CHAMBEL L, MENDES-FAIA A, MENDES-FERREIRA A. Molecular and phenotypic characterization of *Metschnikowia pulcherrima* strains from douro wine region. *Fermentation*, 2018, 4: 8.
- [44] TOFALO R, PATRIGNANI F, LANCIOTTI R, PERPETUINI G, SCHIRONE M, GIANVITO P D, PIZZONI D, ARFELLI G, SUZZI G. Aroma profile of montepulciano d'abruzzo wine fermented by single and co-culture starters of autochthonous *Saccharomyces* and non-*saccharomyces* yeasts. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 610.
- [45] BENITO S, HOFMANN T, LAIER M, LOCHBUHLER B, SCHUTTLE A, EBET K, FRITSCH S, ROCKER J, RAUHUT D. Effect on quality and composition of Riesling wines fermented by sequential inoculation with non-*Saccharomyces* and *Saccharomyces cerevisiae*. *European Food Research & Technology*, 2015, 241(5): 707-717.
- [46] VARELA C, BARKER A, TRAN T, BORNEMAN A, CURTIN C. Sensory profile and volatile aroma composition of reduced alcohol Merlot wines fermented with *Metschnikowia pulcherrima* and *Saccharomyces uvarum*. *International Journal of Food Microbiology*, 2017, 252: 1-9.
- [47] MATURANO Y P, ASSO F M, FABANI M P, NALLY M C, JOFRE V, RODRIGUEZ ASSAF L A, TORO M E, CASTELLANOS DE FIGUEROA L I, VAZQUEZ F. Enzymatic activities produced by mixed *Saccharomyces* and non-*Saccharomyces* cultures: Relationship with wine volatile composition. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2015, 108(5): 1239-1256.
- [48] GARCIA A, CARCEL C, DULAU L, SAMSON A, GUNATA Z. Influence of a mixed culture with *Debaryomyces vanriji* and *Saccharomyces cerevisiae* on the volatiles of a Muscat wine. *Journal of Food Science*, 2010, 67(3): 1138-1143.
- [49] HONG S K, LEE H J, PARK H J, HONG Y A, PARK H D. Degradation of malic acid in wine by immobilized *Issatchenkia orientalis* cells with oriental oak charcoal and alginate. *Letters in Applied Microbiology*, 2010, 50(5): 522-529.
- [50] 刘茜. 两种酵母菌混合培养生长行为影响因素研究及其在白葡萄酒发酵中的应用[D]. 浙江: 宁波大学, 2016.
- LIU Q. Study on factors affecting of yeasts growth in mixed culture and its application in white wine fermentation [D]. Zhejiang: Ningbo University, 2016. (in Chinese)
- [51] 文连奎, 王立芳, 王贵珍. 陆生伊萨酵母降解 L-苹果酸和柠檬酸的研究. *食品科学*, 2011, 32(7): 220-223.
- WEN L K, WANG L F, WANG G Z. Degradation of L-malic and critic acids by *Issatchenkia terricola*. *Food Science*, 2011, 32(7): 220-223. (in Chinese)
- [52] KAPSPOULOU K, KAPAKLIS A, SPYROPOULOS H. Growth and fermentation characteristics of a strain of the wine yeast *Kluyveromyces thermotolerans* isolated in Greece. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2005, 21(8/9): 1599-1602.
- [53] GOBBI M, COMITINI F, DOMIZIO P, ROMANI C, LENCIONI L,

- MANAZZU I, CIANI M. *Lachancea thermotolerans* and *Saccharomyces cerevisiae* in simultaneous and sequential co-fermentation: A strategy to enhance acidity and improve the overall quality of wine. *Food Microbiology*, 2013, 33(2): 271-281.
- [54] BENITO Á, CALDERON F, PALOMERO F, BENITO S. Combine use of selected *Schizosaccharomyces pombe* and *Lachancea thermotolerans* yeast strains as an alternative to the traditional malolactic fermentation in red wine production. *Molecules*, 2015, 20(6): 9510-9523.
- [55] 赵宾宾, 祝霞, 杨学山, 杨婷, 寇向龙, 马腾臻, 韩舜愈. 酿酒与非酿酒酵母共酵对‘蛇龙珠’干红葡萄酒香气物质的影响. *甘肃农业大学学报*, 2017, 52(5): 142-151.
- ZHAO B B, ZHU X, YANG X S, YANG T, KOU X L, MA T Z, HAN S Y. Effect of co-fermentation with *Saccharomyces cerevisiae* and *Cryptococcus flavecens* on aromatic matter of ‘Cabernet Gernicht’ dry red wine. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2017, 52(5): 142-151. (in Chinese)
- [56] PALOMERO F, MORATA A, BENITO S, CALDERON F, SUAREZ-LEPE J A. New genera of yeasts for over-lees aging of red wine. *Food Chemistry*, 2009, 112: 432-441.
- [57] DOMIZIO P, ROMANI C, LENCIONI L, COMITINI F, GOBBI M, MANNAZZU I, CIANI M. Outlining a future for non-*Saccharomyces* yeasts: Selection of putative spoilage wine strains to be used in association with *Saccharomyces cerevisiae* for grape juice fermentation. *International Journal of Food Microbiology*, 2011, 147(3): 170-180.
- [58] CIANI M, FERRARO L. Role of oxygen on acetic acid production by *Brettanomyces/Dekkera* in winemaking. *Journal of the Science of Food & Agriculture*, 2015, 75(4): 489-495.
- [59] VAN WYK S, SILVA F V M. High pressure processing inactivation of *Brettanomyces bruxellensis* in seven different table wines. *Food Control*, 2017, 81: 1-8.
- [60] CHANDRA M, MADEIRA I, COUTINHO A R, ALBERGARIA H, MALFEITO-FERREIRA M. Growth and volatile phenol production by *Brettanomyces bruxellensis* in different grapevine varieties during fermentation and in finished wine. *European Food Research & Technology*, 2016, 242(4): 487-494.
- [61] BERBEGAL C, SPANO G, FRAGASSO M, GRIECO F, RUSSO P, CAPOZZI V. Starter cultures as biocontrol strategy to prevent *Brettanomyces bruxellensis* proliferation in wine. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 2018, 102(2): 569-576.
- [62] 牟含. 川南白酒酿造环境中葡萄酒增香酿造酵母菌株的筛选[D]. 陕西: 西北农林科技大学, 2015.
- MU H. Screening yeast strains for the winemaking of aroma enhancement from the brewing ecosystem of Luzhou flavor liquor in south Sichuan [D]. Shaanxi: Northwest A&F University, 2015. (in Chinese)
- [63] 马得草. 优选非酿酒酵母糖苷酶的葡萄酒酿造环境适应性及其混菌发酵研究[D]. 陕西: 西北农林科技大学, 2017.
- MA D C. The winemaking environment adaptability of glycosidase from selected non-*Saccharomyces* and its mix-fermentation [D]. Shaanxi: Northwest A&F University, 2017. (in Chinese)
- [64] ERTEN H, TANGULER H. Influence of *Williopsis saturnus* yeasts in combination with *Saccharomyces cerevisiae* on wine fermentation. *Letters in Applied Microbiology*, 2010, 50(5): 474-479.
- [65] TANGULER H. Evaluation of *Williopsis saturnus* inoculum level on fermentation and flavor compounds of white wines made from emir (*Vitis vinifera* L.) grown in Anatolia. *Food Biotechnology*, 2012, 26(4): 351-368.
- [66] WHITENER M E B, CARLIN S, JACOBSON D, WEIGHILL D, DIVOL B, CONTERNOL L, TOIT M D, VRHOVSEK U. Early fermentation volatile metabolite profile of non-*Saccharomyces* yeasts in red and white grape must: A targeted approach. *LWT - Food Science and Technology*, 2015, 64(1): 412-422.
- [67] BOULTON R, SINGLETON V, BISSON L, RALPH E. *Principles and Practices of Winemaking*. Springer-Verlag New York Inc, 1999.
- [68] 齐凯. 季也蒙氏毕赤酵母利用玉米芯水解液发酵产乙醇的研究[D]. 上海: 华东理工大学, 2016.
- QI K. Ethanol fermentation from corncob hydrolysate by *Pichia guilliermondii* [D]. Shanghai: East China University of Science and Technology, 2016. (in Chinese)
- [69] SCANES K T, HOHMANN S, PRIOR B A. Glycerol production by the yeast *Saccharomyces cerevisiae* and its relevance to wine: A review. *South African Journal of Enology & Viticulture*, 1998, 19(1): 17-24.
- [70] BANUELOS M A, LOIRA I, ESCOTT C, DEL FRESONO J M, MORATA A, SANZ P D, OTERO L, SUAREZ-LEPE J A. Grape processing by high hydrostatic pressure: Effect on use of non-*Saccharomyces* in must fermentation. *Food & Bioprocess Technology*, 2016, 9(10): 1769-1778.
- [71] SIDHU D, LUND J, KOTSERIDIS Y, SAUCIER C. Methoxypyrazine analysis and influence of viticultural and enological procedures on their levels in grapes, musts, and wines. *Critical Reviews in Food Science & Nutrition*, 2015, 55(4): 485-502.
- [72] GUNATA Z, BITTEUR S, BRILLOUET J M, BAYONOVE C, CORDONNIER R. Sequential enzymic hydrolysis of potentially aromatic glycosides from grape. *Carbohydrate Research*, 1988,

- 184(88): 139-149.
- [73] FERNANDEZ-GONZALEZ M, DI STEFANO R, BRIONES A. Hydrolysis and transformation of terpene glycosides from muscat must by different yeast species. *Food Microbiology*, 2003, 20(1): 35-41.
- [74] SWIEGERS J H, PRETORIUS I S. Yeast modulation of wine flavor. *Advances in Applied Microbiology*, 2005, 57(57): 131-175.
- [75] CLEMENTE-JIMENEZ J M, MINGORANCE-CAZORLA L, MARTINEZ-RODRIGUEZ S, LAS HERAS-VAZQUEZ F J, RODRIGUEZ-VICO F. Influence of sequential yeast mixtures on wine fermentation. *International Journal of Food Microbiology*, 2005, 98(3): 301-308.
- [76] RAPP A, MANDERY H. Wine aroma. *Experientia*, 1986, 42(8): 873-884.
- [77] VIANA F, GIL J V, GENOVES S, VALLES S, MANZANARES P. Rational selection of non-Saccharomyces wine yeasts for mixed starters based on ester formation and enological traits. *Food Microbiology*, 2008, 25(6): 778-785.
- [78] PRETORIUS I S, LAMBRECHTS M G. Yeast and its importance to wine aroma: A review. *South African Journal of Enology & Viticulture*, 2000, 21: 97-129.
- [79] GONZALEZ-RAMOS D, CEBOLLERO E, GONZALEZ R. A recombinant *Saccharomyces cerevisiae* strain overproducing mannoproteins stabilizes wine against protein haze. *Applied & Environmental Microbiology*, 2008, 74(17): 5533-5540.
- [80] DOMIZIO P, LIU Y, BISSON L F, BARILE D. Use of non-Saccharomyces wine yeasts as novel sources of mannoproteins in wine. *Food Microbiology*, 2014, 43: 5-15.
- [81] STRAUSS M L, JOLLY N P, LAMBRECHTS M G, VAN RENSBERG P. Screening for the production of extracellular hydrolytic enzymes by non-Saccharomyces wine yeasts. *Journal of Applied Microbiology*, 2010, 91(1): 182-190.
- [82] GRANCHI L, GANUCCI D, MESSINI A, ROSELLINI D, BERRIE C P, VINCENZINI M. Dynamics of yeast populations during the early stages of natural fermentations for the production of Brunello de Montalcino wines. *Food Technology & Biotechnology*, 1998, 36: 313-318.
- [83] HOLM H E, NISSEN P, SOMMER P, NIELSEN J C, ARNEBORG N. The effect of oxygen on the survival of non-Saccharomyces yeasts during mixed culture fermentations of grape juice with *Saccharomyces cerevisiae*. *Journal of Applied Microbiology*, 2001, 91(3): 541-547.
- [84] ARNEBORG N, SIEGUMFELDT H, ANDRSEN G H, NISSEN P, DARIA V R, RODRIGO P J, GLUCKSTAD J. Interactive optical trapping shows that confinement is a determinant of growth in a mixed yeast culture. *Fems Microbiology Letters*, 2005, 245(1): 155-159.
- [85] RENAULT P E, ALBERTIN W, BELY M. An innovative tool reveals interaction mechanisms among yeast populations under oenological conditions. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 2013, 97(9): 4105-4119.
- [86] IVEY M, MASSEL M, PHISTER T G. Microbial interactions in food fermentations. *Annual Review of Food Science & Technology*, 2013, 4: 141-162.
- [87] TAILLANDIER P, LAI Q P, JULIEN-ORTIZ A, BRANDAM C. Interactions between *Torulaspora delbrueckii* and *Saccharomyces cerevisiae* in wine fermentation: Influence of inoculation and nitrogen content. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2014, 30(7): 1959-1967.
- [88] 郭凤君. 海洋嗜杀酵母 *Wickerhamomyces anomalus* YF07b 菌株新型嗜杀因子的研究[D]. 山东: 中国海洋大学, 2013.
- GUO F J. A novel killer toxin produced by the marine-derived yeast *Wickerhamomyces anomalus* YF07b [D]. Shandong: Ocean University of China, 2013. (in Chinese)
- [89] BRANCO P, FRANCISCO D, CHAMBON C, HEBRAUD M, ARNEBORG N, ALMEIDA MG, CALDEIRA J, ALBERGARIA H. Identification of novel GAPDH-derived antimicrobial peptides secreted by *Saccharomyces cerevisiae* and involved in wine microbial interactions. *Applied Microbiology & Biotechnology*, 2014, 98(2): 843-853.
- [90] WEILER F, SCHMITT M J. Zygoicin, a secreted antifungal toxin of the yeast *Zygosaccharomyces bailii* and its effect on sensitive fungal cells. *Fems Yeast Research*, 2003, 3(1): 69-76.
- [91] ORO L, CIANI M, COMITINI F. Antimicrobial activity of *Metschnikowia pulcherrima* on wine yeasts. *Journal of Applied Microbiology*, 2014, 116(5): 1209-1217.
- [92] SADOUDI M, TOURDOT-MARECHAL R, ROUSSEAUX S, STEYER D, GALLARDO-CHACON J J, BALLESTER J, VICHI S, GUERIN-SCHNEIDER R, CAIXACH J, ALEXANDRE H. Yeast-yeast interactions revealed by aromatic profile analysis of Sauvignon Blanc wine fermented by single or co-culture of non-Saccharomyces and *Saccharomyces* yeasts. *Food Microbiology*, 2012, 32(2): 243-253.

(责任编辑 赵伶俐)