

## 乳酸菌与酵母菌共生机理的研究进展

段小果 李博 贺银凤\*

(内蒙古农业大学食品科学与工程学院 内蒙古 呼和浩特 010018)

**摘要:** 早期研究者从营养角度分析乳酸菌与酵母菌的共生机制,发现混合培养过程中乳酸菌与酵母菌不仅存在互补机制,代谢产物相互之间能够产生促进或抑制作用。随着 LuxS/AI-2 介导的群体感应现象(QS)的发现与发展,目前研究者多从群体感应角度来探讨乳酸菌与酵母菌种间的信息交流模式。本文着重从营养及信号分子这两个角度阐述目前乳酸菌与酵母菌共生机理的研究进展。

**关键词:** 乳酸菌, 酵母菌, 共生, 信号分子

## Progress in symbiotic mechanism between lactic acid bacteria and yeast

DUAN Xiao-Guo LI Bo HE Yin-Feng\*

(School of Food Science and Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010018, China)

**Abstract:** In the early, the researchers had explored the symbiotic mechanisms of lactic acid bacteria and yeasts from the perspectives of nutrition. In the process of mixed culture, there are not only complementary mechanism, but also can promote or inhibit each other. As the LuxS/AI-2 mediated quorum sensing system (QS) of the discovery and development, a lot of researchers from the perspective of quorum sensing system to explore the information of communicate between lactic acid bacteria and yeasts at present. This article has elaborated the current research progress of symbiotic mechanism of lactic acid bacteria and yeasts from two perspectives of nutrition and signaling molecules.

**Keywords:** Lactic acid bacteria, Yeasts, Symbiosis, Signal molecules

基于乳酸菌自身是营养缺陷型菌株,早期研究乳酸菌与酵母菌之间存在的共生机理时,有研究者认为是乳酸菌与酵母菌的代谢产物之间存在互补机制,如酵母菌为乳酸菌提供营养因子,乳

酸菌为酵母菌提供能量来源等。进一步的研究发现乳酸菌与酵母菌之间存在互作关系,如乳酸菌或酵母菌上清液能够减缓酸抑制作用促进目标活菌数的增加,且促进作用与上清液添加量有关;混

**Foundation item:** National Natural Science Foundation of China (No. 31360396)

**\*Corresponding author:** Tel: 86-471-4309231; E-mail: heyinf6468@163.com

**Received:** October 28, 2016; **Accepted:** April 07, 2017; **Published online** (www.cnki.net): April 26, 2017

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(No. 31360396)

**\*通讯作者:** Tel: 86-471-4309231; E-mail: heyinf6468@163.com

**收稿日期:** 2016-10-28; **接受日期:** 2017-04-07; **优先数字出版日期**(www.cnki.net): 2017-04-26

合培养能够促进有机酸、游离氨基氮等含量的提高, 更有利于风味代谢产物的产生<sup>[1-4]</sup>。经研究证实引起乳酸菌与酵母菌产生共生作用的关键物质是代谢产物中的某些蛋白类或大分子肽类物质<sup>[5]</sup>。这些能够在菌种间引起共生作用的物质在研究中还没有明确的信息, 因此研究者开始从 LuxS/AI-2 介导的群体感应系统相关联的信号分子 AI-2 角度解释乳酸菌与酵母菌的共生理理。群体感应(Quorum sensing, QS)即细菌随着菌体密度的增大和生长周期的变化分泌出一种或几种化学信号分子, 通过这些信号分子进行种内或种间交流, 协调群体行为<sup>[6]</sup>。根据细菌合成感应机制和信号分子种类的不同, QS 系统主要分为三类: 革兰氏阴性菌( $G^-$ )的 AHL (酰基高丝氨酸内酯)-LuxI/LuxR 系统和扩散信号因子(DSF)参与的群体感应, 由寡肽介导的革兰氏阳性菌( $G^+$ )双组分感应系统, 不同种间细菌型 LuxS/AI-2 介导的 QS 系统<sup>[7]</sup>。研究表明 LuxS/AI-2 介导的 QS 系统对乳酸菌的耐酸特性、抑制病原微生物、降低肠毒力、对肠表皮细胞的黏附性、生物膜的形成以及在动物消化道中的存活性等具有介导作用<sup>[8-12]</sup>。在医学等领域应用 LuxS/AI-2 介导的群体感应系统也得到了很好的研究成果, 如李洪东等<sup>[13]</sup>通过调节外源信号分子 AI-2 的剂量有效地治疗了由铜绿假单胞菌引起的生物膜感染; 林琳等<sup>[14]</sup>发现信号分子 AI-2 参与调节耐辐射球菌与压力有关的基因, 有助于耐辐射球菌的极强抗辐射和氧化胁迫特性。从 LuxS/AI-2 介导的群体感应角度出发研究酸马奶酒中乳酸菌与酵母菌的共生理理, 不仅能够更加清楚地了解种间信息交流模式以及共生理理, 更能够为其在食品工业、医学等领域的应用奠定基础。

## 1 从营养角度分析乳酸菌与酵母菌的共生机制

### 1.1 乳酸菌与酵母菌之间的互补机制

乳酸菌与酵母菌共同发酵多发生于乳制品和含乳饮料中, 二者的互补机制研究是从营养学的角度分析其代谢产物产生及消耗的情况, 从而阐

明了酵母菌为乳酸菌提供营养因子如丙酮酸盐、维生素及氨基酸等<sup>[15]</sup>, 乳酸菌为酵母菌提供能量来源<sup>[16]</sup>的机理。如在乳酪的生产过程中, 酵母菌分泌的脂肪酶和蛋白酶分解基质物质为乳酸菌的生长提供了营养物质, 同时代谢掉乳酸菌生长过程中产生的乳酸盐, 生成芳香物质, 促进乳酪的后熟<sup>[17]</sup>。Cheirsilp 等<sup>[18]</sup>在牛乳中共同培养乳酸菌与酵母菌发现, 酵母菌利用乳酸菌把乳糖降解成的半乳糖作为碳源, 而酵母菌利用乳酸盐升高牛乳的 pH 值从而促进乳酸菌的生长。Mendes 等<sup>[19]</sup>研究开菲尔共生发酵的酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)和保加利亚乳杆菌, 不仅鉴定出保加利亚乳杆菌水解乳糖生成的半乳糖为酵母提供碳源的作用机制, 还鉴定出在厌氧共培养中, 酿酒酵母通过酒精发酵增加  $CO_2$  的浓度并提供丙氨酸从而促进保加利亚乳杆菌的生长。

乙醛是由乳酸菌利用苏氨酸转化而来, 是能够使酸奶具有特殊风味的主要物质, 因乳酸菌水解蛋白和脂肪酸能力有限, 大部分必需氨基酸则是从牛乳中获取<sup>[20-21]</sup>, 而酵母菌能够分泌苏氨酸, 因此 Rysstad 等<sup>[22]</sup>提出假设, 乳酸菌与酵母菌共培养时能够提高乙醛的产生量。Gadaga 等<sup>[23]</sup>研究了自然发酵乳中的 4 株乳酸菌和 9 株酵母菌, 结果表明乳酸菌与酵母菌混合培养能够产生更多的乙醛等物质, 确证了两种菌株之间存在互补机制。

### 1.2 乳酸菌与酵母菌之间的互作关系

研究发现乳酸菌与酵母菌之间相互添加发酵液能够促进目标菌株的生长及相关物质产量的增加。贺银凤等<sup>[1]</sup>相互添加酸马奶酒中的 2 株乳酸菌(坚强肠球菌  $W_1$  和粪肠球菌  $W_2$ )和 2 株酵母菌(厚壁酵母属  $J_1$  和娄德酵母属  $J_2$ )的发酵液发现, 乳酸菌的发酵液经灭菌前和灭菌后对酵母菌菌落的生长均有促进作用; 酵母菌发酵液只对粪肠球菌  $W_2$  的生长及其产酸能力有促进作用, 且随着发酵液添加量的增加, 促进作用明显增加。这一试验结果证实了乳酸菌与酵母菌之间并非都能产生促进作用, 有的相互之间并无影响; 产生促进作用的物质耐高温, 且促进作用在一定范围内会随着发酵

液的添加量而增强。闫彬等<sup>[2]</sup>测定明串珠菌 1-3-2 和克勒克酵母 6-4 混合培养体系中的风味代谢产物, 结果表明克勒克酵母 6-4 水解蛋白的能力更强, 混合培养有利于更多风味物质的产生, 且在任何时期混合培养基中甲酸、乙酸、丙酸的产量都高于单菌落培养过程中的生成量。确证了在风味代谢产物方面乳酸菌与酵母菌之间存在着互相促进作用的关系, 这一结论与 Álvarez-Martín 等<sup>[3]</sup>试验结果相一致。

Álvarez-Martín 等<sup>[3]</sup>通过混合培养研究了 12 株酵母菌和 4 株乳酸菌的生长活动及其相互作用, 研究发现混合发酵不仅促进了活菌数的增加, 且酵母菌的存在使得乳酸菌产生更多的乳酸, 丙酸、乙酸、酪酸和丙酮酸的产生减少, 这一现象从侧面体现了酸类产量和酵母菌及乳酸菌利用底物的程度; 研究中还发现大多数乳酸球菌和酵母菌混合培养具有促进作用, 而有些乳酸杆菌受到假丝酵母、汉逊德巴利酵母、乳酸克鲁维酵母、毕赤酵母 4 种酵母菌的抑制。但有研究者认为乳酸菌和酵母菌混合培养的抑制作用表现在乳酸菌产生的代谢产物如苯乳酸、4-羟基-苯乳酸、环肽类物质抑制了酵母菌的生长<sup>[24-25]</sup>, 也有研究者认为是酵母菌产生的脂肪酸有可能抑制了乳酸菌的生长<sup>[26-27]</sup>。但 Mendes 等<sup>[19]</sup>分析保加利亚乳杆菌的转录组显示, 在混合培养过程中脂质代谢转录物过度表达, 猜测有可能是两种微生物对脂肪酸的竞争或是对酿酒酵母产生乙醇的应激反应, 乳酸菌本身水解脂肪酸的能力有限, 因此在一定程度上酵母菌的存在有利于脂肪酸的水解。

Tiukova 等<sup>[28]</sup>发现乳酸杆菌与酿酒酵母共培养过程中能够形成絮凝物, 絮凝物的形成可以减少暴露于乙醇的表面, 有利于乳酸杆菌在高乙醇含量条件下生存, 从而具有高耐受乙醇的能力, 且絮凝物结合细胞的大小和比例随着乙醇浓度的增加而增加, 经观察发现絮凝物是由酵母细胞外层的细菌为核心组成的乳酸菌-酵母菌聚集体, 进一步测试发现甘露糖参与了絮凝过程。相比单一培养, Sudun 等<sup>[29]</sup>在研究马奶酒中乳酸菌和酵母菌的

相互作用中也发现混合培养中都显示出高的活菌计数; 同时也发现酿酒酵母 4C 仅在混合培养中通过利用乳酸菌产生的代谢产物从而产生大量的乙醇; 而明串珠菌 6B2081 和瑞士乳杆菌 130B4 在与酵母菌混合培养过程中, 产生的葡萄糖和半乳糖都被完全消耗, 乳糖也显著降低, 表明酵母菌能够利用乳酸菌产生的葡萄糖和半乳糖促进细胞生长。乳酸菌与酵母菌积极的相互作用为开发新的有益于酒精发酵的乳制品提供了理论依据。

刘敏敏<sup>[4]</sup>针对乳酸菌和酵母菌促进作用极为显著的屎肠球菌 LC5 和毕赤氏酵母 YE4 共生菌组, 通过顺序培养的方式研究了代谢产物对另一菌株生长的影响, 结果表明二者的代谢物能够促使另一菌株发酵液 pH 值降低速率减缓, 减缓酸抑制作用, 从而相对有利于甚至接近最适宜的生长条件, 使得活菌数量增加; 相对于粪肠球菌 LC5 单独发酵, 毕赤氏酵母 YE4 代谢物一定程度上促进了粪肠球菌 LC5 产乳酸、乙醛等的量, 苹果酸、酒石酸和柠檬酸 36 h 内增加速率减缓, 但始终处于上升趋势; 粪肠球菌 LC5 代谢物促进了毕赤氏酵母 YE4 的生长, 使得毕赤氏酵母 YE4 发酵液中游离氨基氮含量较高。王美霞<sup>[5]</sup>在此基础上有了进一步的研究发现, 对粪肠球菌 LC5 促进作用最好的毕赤氏酵母 YE4 代谢物添加量为 40%, 超滤发现促生物质分子量( $M$ ) 在 10 kD <  $M$  < 30 kD 范围,  $M$  > 30 kD 有一定的抑制作用; 促生物质经过紫外扫描后出现两个最高峰值, 将其认为是蛋白或肽类物质的混合物, 该混合物经硫酸铵盐析得到的沉淀物对粪肠球菌 LC5 的促进作用效果最好, 经层析、电泳得到一条位于鸡蛋清溶菌酶相对分子量( $M_r$ ) 14.4 kD 以下, 5 条分子量分别为 15.2、17.6、19.1、21.3 和 23.8 kD 的条带。此类物质可能是蛋白类、大分子肽类或者两者的混合物, 具体组成成分及结构需要更进一步的研究。

Maligoy 等<sup>[30]</sup>从基因分子角度研究二者混合培养时乳酸菌基因表达的变化, 结果表明共培养时乳酸菌在 mRNA 水平上与多种新陈代谢有关的

158 个重要基因发生了较大幅度地调整。Guerzoni 等<sup>[31]</sup>通过改变培养环境如高氧、高酸、高渗透压等来研究乳酸菌与酵母菌之间的互作关系, 比较乳酸菌与酵母菌单独培养和混合培养时产生乙醇及芳香物质的差异, 结果发现酵母菌在高酸、高氧环境下会分泌出长链不饱和脂肪酸酯。这种现象有学者认为是酵母菌体的自我保护机制, 而有的学者将酵母菌分泌的这种不饱和脂肪酸脂看作是其在特定环境下释放的信号分子<sup>[32]</sup>。因此将分泌物中的某种物质作为信号分子, 并通过测量其代谢产物如乙醇等来观察二者之间的促生作用, 从而研究乳酸菌与酵母菌之间的共生机制。

## 2 从信号分子 AI-2 角度分析乳酸菌与酵母菌的共生机理

### 2.1 信号分子简述

信号分子可以分为4大类: 寡肽(Oligopeptides)、酰基高丝氨酸内酯(Acyl-homoserine lactone, AHL)、自体诱导物 2 (Autoinduction-2, AI-2)和扩散信号因子(Diffusible signal factor, DSF)。哈维氏弧菌存在的信号分子分为自体诱导物 1 (Autoinduction-1, AI-1)和自体诱导物 2 (Autoinduction-2, AI-2)。AI-1 是酰基高丝氨酸内酯(AHL)类化合物, AI-2 是 LuxS/AI-2 介导的 QS 系统中的 AI-2, 即种内和种间密度感应信号分子<sup>[33]</sup>, 在启动相关基因表达的前提下, 细菌类型不同, 需要的受体蛋白不同,

4 类信号分子对应的作用机制如图 1 和图 2 所示。

革兰氏阴性菌的 AHL-LuxI/LuxR 系统: LuxI 自动诱导剂合酶产生 AHL 分子, 其自由地扩散跨过细胞质膜, 在临界浓度, AHL 结合 LuxR, 产生活化反应调节器激活目标基因的转录(图 1A)。革兰氏阳性菌中以寡肽作为信号分子的双组分感应系统: ComC 基因编码肽的前体物质, 即通过专用 ABC 转运蛋白(ComAB)分泌的成熟信号肽(CSP), 在临界浓度, CSP 结合到细胞质膜上的同源组氨酸激酶(ComD)并诱导其自磷酸化(Phosphorylates), 该激酶随后磷酸化(P)并激活反应器(ComE) (图 1B)。哈维氏弧菌中的群体感应: 两个群体感应系统经过相同的 LuxU 磷酸化反应, 分别通过 LuxN 和 LuxQ 在细胞表面检测到 AI-1 和 AI-2 (参与识别 AI-2 的周质 LuxP 蛋白为简单起见未示出), AI-1 由 LuxLM 基因编码产物催化产生, 相应的感应分子为 LuxN, AI-2 为一种新的信号分子, 感应分子为 LuxP 和 LuxQ, LuxN 和 LuxQ 均通过 LuxU 来实现信号传递, LuxU 是一种磷酸转移酶, 活化后将信号传递至调节蛋白 LuxO, 并在另一蛋白 LuxR 的协助下, 启动基因的表达(图 1C)<sup>[34]</sup>。

DSF 参与的群体感应系统多存在于革兰氏阴性菌, 在低细胞密度和在正常氧水平条件下, DSF 传感器 RpfC 通过其受体结构域与 DSF 的合成酶 RpfF 形成复合物, 限制基础水平的 DSF 生物合

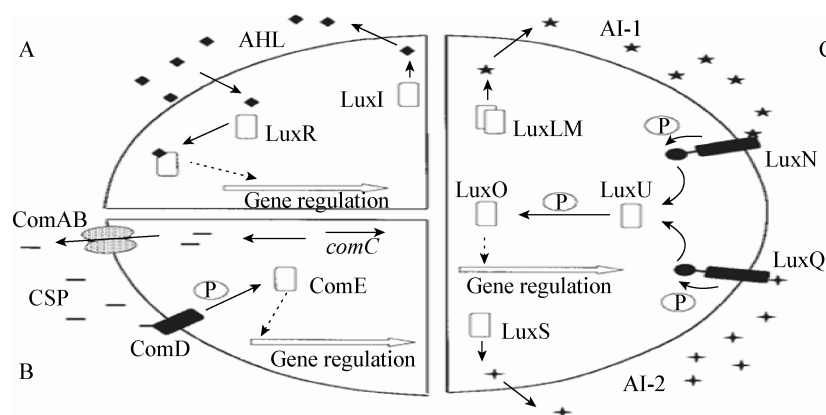


图 1 3 种 QS 系统调控示意图<sup>[34]</sup>

Figure 1 Three kinds of schematic representation of the quorum-sensing systems<sup>[34]</sup>

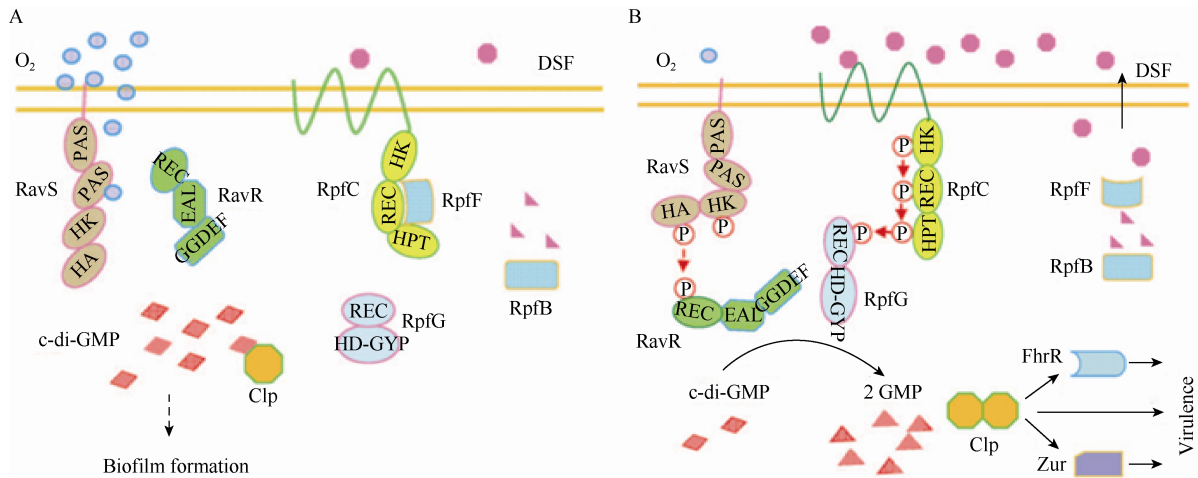


图2 DSF 参与的革兰氏阴性菌的群体感应示意图<sup>[35]</sup>

Figure 2 Schematic representation of DSF-based quorum sensing in Gram-negative bacteria<sup>[35]</sup>

注：实箭头表示信号转导或调节途径，虚线箭头表示未知机制。

Note: The real arrow indicates the signal transduction or adjustment path, and the dashed arrow indicates the unknown mechanism.

成，同样，RavS 分子与氧分子的反应使 RavS/RavR 双组分系统保持在惰性状态，细胞内高含量的参与调节细菌中各种生物功能的信使 c-di-GMP 促进生物膜形成并通过形成蛋白质-配体复合物抑制 Clp 转录因子的活性(图 2A)；在高细胞密度下，RpfC 在感测累积的细胞外 DSF 信号时经历自磷酸化。通过保守的磷酸转移机制，RpfG 被磷酸化，并且导致其 c-di-GMP 磷酸二酯酶活性的活化，c-di-GMP 的降解释放 Clp，其直接或通过下游转录因子 FhrR 和 Zur 分别调节毒力基因的子集(图 2B)；此外，传感器感知低氧压力促使 RavS 激活 RavR 的 c-di-GMP 磷酸二酯酶活性，促使 c-di-GMP 降解并通过 Clp 增强毒力基因表达<sup>[35]</sup>。

## 2.2 乳酸菌产信号分子 AI-2 的变化规律

目前哈维氏弧菌(*Vibrio harveyi*, *V. harveyi*)的信号分子 AI-2 已被确定是一种呋喃硼酸二酯(Furanosyl borate diester)分子，研究乳酸菌与酵母菌种内种间的信息交流多采用 *V. harveyi* BB170 生物学方法检测。廉雪花<sup>[36]</sup>对分离自酸马奶酒中的 11 株乳酸菌产信号分子 AI-2 的活性进行了检测，通过 *V. harveyi* BB170 生物学方法检测结果显示粪肠球菌 LC5、麦芽香乳杆菌 2-1 等 9 株乳酸菌均可产生信号分子 AI-2，其中只有植物乳杆菌

6-1-1 在稳定期开始产生，其余 8 株都在对数期开始产生。产生 AI-2 信号分子的乳酸菌在 4 h 时产生的信号分子 AI-2 积累到了诱导发光的阈值，在 10–19 h 大部分乳酸菌上清液中的荧光强度逐渐达到峰值，只有少数是在 19–25 h 达到峰值，随后降低。

李博等<sup>[37]</sup>通过 *V. harveyi* BB170 生物学方法检测内蒙古锡盟地区的 8 株乳酸菌产生信号分子 AI-2 的活性，并对筛选出的高产信号分子 AI-2 的菌株 2-1 进行了分子生物学鉴定，结果表明酸马奶酒中部分乳酸菌产信号分子 AI-2，其荧光强度随着菌体浓度的增加而逐渐增强；乳酸菌开始产生信号分子 AI-2 及达到峰值的时间有所不同，大多数产信号分子 AI-2 的乳酸菌在 4 h 开始产生，19 h 达到峰值，之后随着时间的延长逐渐下降，这一结果验证了廉雪花<sup>[36]</sup>的结论；进一步筛选发现菌株 1-3-2、2-1 产信号分子 AI-2 的能力显著优于其他乳酸菌，其中菌株 2-1 最为显著，经鉴定为发酵乳杆菌。

Moslehi-Jenabian 等<sup>[8]</sup>针对性地研究了 4 种乳酸杆菌 *Lactobacilli rhamnosus* GG、*Lactobacilli salivarius* UCC118、*Lactobacilli acidophilus* NCYM 及 *Lactobacilli johnsonii* NCC533 在不同酸性作用下 LuxS/AI-2 介导的群体感应现象，结果表明随着生

长环境中 pH 强度的增加, 4 种乳酸杆菌在对数期或稳定期信号分子 AI-2 的活性增强, 对应的 LuxS 基因转录随时间推移达到最高水平, 随后下降; 对数期初期 4 株益生乳酸杆菌均开始产生信号分子 AI-2, 对数生长中期随着生理环境中 pH 的降低, 信号分子 AI-2 的量逐渐增加; *Lactobacilli rhamnosus* GG 直到对数期末期信号分子 AI-2 的量达到最大值, 而 *Lactobacilli salivarius* UCC118、*Lactobacilli acidophilus* NCYM 和 *Lactobacilli johnsonii* NCC533 到稳定期分别达到最大值。此结果表明益生乳酸杆菌 LuxS 基因在酸性应激反应中具有明确的作用, 在一定程度上也说明具有耐酸特性的乳酸杆菌在环境胁迫下生长的优势, 也为将菌体应用于胃肠道微生物等相关研究提供了选择依据。

多种乳酸菌信号分子 AI-2 活性的测定在一定程度上说明了信号分子 AI-2 产生时间、达到峰值以及降低的时间有所不同, 且菌体生理环境的变化会影响信号分子 AI-2 产生以及到达活性峰值的时间。目前仅有文献报道了产信号分子 AI-2 的乳酸杆菌在不同 pH 生理环境下的研究, 但在其他不同生理环境条件(如渗透压、温度等)下的影响效应还有待进一步的研究。

### 2.3 酵母菌对乳酸菌产信号分子 AI-2 的影响

毕赤氏酵母 YE4、克鲁克酵母 J6、有孢圆酵母 J11、厚壁孢酵母 J23-1 不能产生信号分子 AI-2, 但其代谢产物在一定时间内对粪肠球菌 LC5 信号分子 AI-2 的产生都有一定的促进作用, 对麦芽香乳杆菌 2-1, 只有毕赤氏酵母 YE4 有促进作用, 其余都表现出一定的抑制作用<sup>[36]</sup>。郭倩茹等<sup>[38]</sup>筛选出 3 组典型的乳酸菌与酵母菌共生组合: 粪肠球菌 LAB4 与厚壁孢酵母 YST2、植物乳杆菌 LAB7 与厚壁孢酵母 YST2、干酪乳杆菌 LAB9 与厚壁孢酵母 YST2, 其中乳酸菌 LAB4、LAB7、LAB9 均能产生信号分子 AI-2, 厚壁孢酵母 YST2 代谢产物对粪肠球菌 LAB4、干酪乳杆菌 LAB9 产生信号分子 AI-2 的促进作用极为显著, 而整个共生过程中

对植物乳杆菌 LAB7 产信号分子 AI-2 既有促进作用, 也有抑制作用。产生促进作用可能是信号分子 AI-2 参与了调控共生环境中的相关物质, 从而有利于乳酸菌的生长, 而某些乳酸菌后期又表现出的抑制作用可能是酵母菌能够降解信号分子 AI-2, 也有可能是将其作为营养物质消化吸收, 具体原因还需要进一步的研究。

酸马奶酒中共生菌组合的筛选证实了代谢产物中的某些物质能够促进或抑制目标菌株的生长, 大量研究表明不是所有的乳酸菌和酵母菌都能够相互作用。部分酵母菌代谢产物对产信号分子 AI-2 的乳酸菌有一定的作用效果, 产生促进或抑制作用与酵母菌代谢产物中的某些物质有关, 也可能是不同酵母菌的代谢产物能为信号分子 AI-2 的产生创造有利或不利的环境。酵母菌促进或抑制乳酸菌产生信号分子 AI-2 的时间点以及产生量的不同, 可能与乳酸菌感应生理环境变化并作出相应的自我调节应激反应速度有关, 也可能与 LuxS 基因的表达量有关。

## 3 展望

从营养角度研究酸马奶酒中乳酸菌与酵母菌的共生机理更倾向于分析共生体系中的互补机制或互作关系, 其积极的相互作用有利于发展食品产业在实际应用中的多元化。然而从群体感应角度研究能够从分子水平或基因水平更深入地探讨种间信息交流模式。因此目前针对乳酸菌与酵母菌共生机理的研究已从早期的营养角度过度到了群体感应的角度。实时监测信号分子 AI-2 的变化规律, 并深入探讨 LuxS/AI-2 介导的群体感应系统的影响力, 对探究乳酸菌与酵母菌的共生机理有很大意义。现阶段对乳酸菌产信号分子 AI-2 的研究还处于菌体自分泌状态下的分析, 存在干扰因素, 而体外合成的纯度较高的信号分子 AI-2 对乳酸菌与酵母菌的共生系统影响还尚不清楚。因此体外合成信号分子 AI-2 结合生理环境条件的影响, 是从群体感应角度研究乳酸菌与酵母菌共生机理的突破点。



## 参考文献

- [1] He YF, Liu MM, Li YJ, et al. Interactions between lactic acid bacteria and yeasts from koumiss[J]. Food Science and Technology, 2011, 36(5): 32-36 (in Chinese)  
贺银凤, 刘敏敏, 李燕军, 等. 酸马奶酒中乳酸菌和酵母菌互作关系的研究[J]. 食品科技, 2011, 36(5): 32-36
- [2] Yan B, He YF. Interactions between lactic acid bacteria and yeasts in kumiss: research on flavour metabolites[J]. China Dairy Industry, 2012, 40(11): 10-15 (in Chinese)  
闫彬, 贺银凤. 酸马奶中一株乳酸菌与一株酵母菌共生关系和风味代谢产物的研究[J]. 中国乳品工业, 2012, 40(11): 10-15
- [3] Álvarez-Martín P, Flórez A, Hernández-Barranco A, et al. Interaction between dairy yeasts and lactic acid bacteria strains during milk fermentation[J]. Food Control, 2008, 19(1): 62-70
- [4] Liu MM. Study on potential symbiosis and fermentation characteristic between lactic acid bacteria and yeasts isolated from koumiss[D]. Hohhot: Master's Thesis of Inner Mongolia Agricultural University, 2011 (in Chinese)  
刘敏敏. 酸马奶中乳酸菌和酵母菌潜在共生菌筛选及发酵特性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学硕士学位论文, 2011
- [5] Wang MX. Optimization medium of symbiotic lactic acid bacteria and yeasts and the separation of the promote biomass[D]. Hohhot: Master's Thesis of Inner Mongolia Agricultural University, 2013 (in Chinese)  
王美霞. 具有共生作用乳酸菌与酵母菌培养基优化及促生物质的分离[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学硕士学位论文, 2013
- [6] Melissa BM, Bassler BL. Quorum sensing in bacteria[J]. Annual Review of Microbiology, 2001, 5(1): 165-199
- [7] Shao CL, Sun ZK, Liao XR, et al. Research progress in quorum sensing and pathogenicity of pathogens[J]. Letters in Biotechnology, 2011, 22(3): 445-448 (in Chinese)  
邵长林, 孙忠科, 廖祥儒, 等. 群体感应与病原菌致病性研究进展[J]. 生物技术通讯, 2011, 22(3): 445-448
- [8] Moslehi-Jenabian S, Gori K, Jespersen L. AI-2 signalling is induced by acidic shock in probiotic strains of *Lactobacillus* spp.[J]. International Journal of Food Microbiology, 2009, 135(3): 295-302
- [9] Moslehi-Jenabian S, Vogensen FK, Jespersen L. The quorum sensing *LuxS* gene is induced in *Lactobacillus acidophilus* NCFM in response to *Listeria monocytogenes*[J]. International Journal of Food Microbiology, 2011, 149(3): 269-273
- [10] Park H, Yeo S, Ji Y, et al. Autoinducer-2 associated inhibition by *Lactobacillus sakei* NR28 reduces virulence of enterohaemorrhagic *Escherichia coli* O157:H7[J]. Food Control, 2014, 45: 62-69
- [11] Buck BL, Azcarate-Peril MA, Klaenhammer TR. Role of autoinducer-2 on the adhesion ability of *Lactobacillus acidophilus*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2009, 107(1): 269-279
- [12] Sun ZK, He X, Brancaccio VF, et al. Bifidobacteria exhibit LuxS-dependent Autoinducer-2 activity and biofilm formation[J]. PLoS One, 2014, 9(2): e88260
- [13] Li HD, Li XY, Yu JL, et al. Autoinducer-2 regulates *Pseudomonas aeruginosa* PAO<sub>1</sub> biofilm formation and virulence production in a dose-dependent manner[J]. BMC Microbiology, 2015, 15: 192
- [14] Lin L, Li T, Dai S, et al. Autoinducer-2 signaling is involved in regulation of stress-related genes of *Deinococcus radiodurans*[J]. Archives of Microbiology, 2016, 198: 43-51
- [15] Roostita R, Fleet GH. The occurrence and growth of yeasts in Camembert and blue-veined cheeses[J]. International Journal of Food Microbiology, 1996, 28(3): 393-404
- [16] Loretan T. The diversity and technological properties of yeasts from indigenous traditional South African fermented milks[D]. University of the Orange Free State, 1999
- [17] Welthagen JJ, Viljoen BC. Yeast profile in Gouda cheese during processing and ripening[J]. International Journal of Food Microbiology, 1998, 41(3): 185-194
- [18] Cheirsilp B, Shimizu H, Shioya S. Enhanced kefir production by mixed culture of *Lactobacillus kefirianofaciens* and *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Journal of Biotechnology, 2003, 100(1): 43-53
- [19] Mendes F, Sieuwerts S, de Hulster E, et al. Transcriptome-based characterization of interactions between *Saccharomyces cerevisiae* and *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus* in lactose-grown chemostat cocultures[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2013, 79(19): 5949-5961
- [20] Narvhus JA, Østeraas K, Mutukumira T, et al. Production of fermented milk using a malty compound-producing strain of *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* biovar. *diacetylactis*, isolated from Zimbabwean naturally fermented milk[J]. International Journal of Food Microbiology, 1998, 14(1): 73-80
- [21] Ayad EHE, Verheul A, de Jong C, et al. Flavour forming abilities and amino acid requirements of *Lactococcus lactis* strains isolated from artisanal and non-dairy origin[J]. International Dairy Journal, 1999, 9(10): 725-735
- [22] Rysstad G, Knutsen WJ, Abrahamsen RK. Effect of threonine and glycine on acetaldehyde formation in goats milk yogurt[J]. Journal of Dairy Research, 1990, 57(3): 401-411
- [23] Gadaga H, Mutukumira A, Narvhus JA. The growth and interaction of yeasts and lactic acid bacteria isolated from Zimbabwean naturally fermented milk in UHT milk[J]. International Journal of Food Microbiology, 2001, 68(1/2): 21-32
- [24] Broome MC, Thomas MP, Hi Her AJ, et al. The effect of linoleic acid on the growth and metabolism of *Streptococcus lactis*[J]. Australian Journal of Dairy Technology, 1979, 34: 163-168
- [25] Nielsen MS, Frisvad JC, Nielsen PV. Protection by fungal starters against growth and secondary metabolite production of fungal spoilers of cheese[J]. International Journal of Food Microbiology, 1998, 42(1/2): 91-99
- [26] Bayrock DP, Ingledew WM. Inhibition of yeast by lactic acid bacteria in continuous culture: nutrient depletion and/or acid toxicity?[J]. Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology, 2004, 31(8): 362-368
- [27] Ng WL, Bassler BL. Bacteria: quorum-sensing network architectures[J]. Annual Review of Genetics, 2009, 43(1): 197-222
- [28] Tiukova I, Eberhard T, Passoth V. Interaction of *Lactobacillus vini* with the ethanol-producing yeasts *Dekkera bruxellensis* and *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Biotechnology and Applied Biochemistry, 2014, 61(1): 40-44
- [29] Sudun, Wulijideligen, Arakawa K, et al. Interaction between lactic acid bacteria and yeasts in airag, an alcoholic fermented milk[J]. Animal Science Journal, 2013, 84(1): 66-74

- [30] Maligoy M, Mercade M, Cocaign-Bousquet M, et al. Transcriptome analysis of *Lactococcus lactis* in coculture with *Saccharomyces cerevisiae*[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(2): 485-494
- [31] Guerzoni ME, Vernocchi P, Ndagijimana M, et al. Generation of aroma compounds in sourdough: effects of stress exposure and lactobacilli-yeasts interactions[J]. Food Microbiology, 2007, 24(2): 139-148
- [32] Thoma I, Loeffler C, Sinha AK, et al. Cyclopentenone isoprostanes induced by reactive oxygen species trigger defense gene activation and phytoalexin accumulation in plants[J]. The Plant Journal, 2003, 34(3): 363-375
- [33] Jiang LM, Kang ZT, Liu CJ, et al. The research advances of AI-2/LuxS quorum sensing system mediating *Lactobacillus* probiotic properties[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2014, 26(4): 414-418 (in Chinese)  
姜黎明, 康子腾, 柳陈坚, 等. AI-2/LuxS 群体感应系统介导乳酸杆菌益生特性研究进展[J]. 生命科学, 2014, 26(4): 414-418
- [34] McNab R, Lamont RJ. Microbial dinner-party conversations: the role of LuxS in interspecies communication[J]. Journal of Medical Microbiology, 2003, 52(7): 541-545
- [35] Deng YY, Wu JE, Tao F, et al. Listening to a new language: DSF-based quorum sensing in gram-negative bacteria[J]. Chemical Reviews, 2011, 111(1): 160-173
- [36] Lian XH. Study of AI-2 signal molecule in lactic acid bacteria from koumiss[D]. Hohhot: Master's Thesis of Inner Mongolia Agricultural University, 2014 (in Chinese)  
廉雪花. 酸马奶酒中乳酸菌产 AI-2 信号分子的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学硕士学位论文, 2014
- [37] Li B, Gu Y, Yan CL, et al. Screening and identification of AI-2 high-producing lactic acid bacteria[J]. Science and Technology of Food Industry, 2016, 37(2): 185-188 (in Chinese)  
李博, 顾悦, 燕彩玲, 等. 高产信号分子 AI-2 乳酸菌的筛选及鉴定[J]. 食品工业科技, 2016, 37(2): 185-188
- [38] Guo QR, He YF. Screening on the symbiotic lactic acid bacteria and yeasts[J]. Science and Technology of Food Industry, 2015, 36(2): 203-206, 211 (in Chinese)  
郭倩茹, 贺银凤. 具有共生关系的乳酸菌和酵母菌的筛选[J]. 食品工业科技, 2015, 36(2): 203-206, 211

## 稿件书写规范

### 高校教改纵横栏目简介及撰稿要求

“高校教改纵横”栏目, 是中国微生物学会主办的科技期刊中唯一的教学类栏目, 也是中国自然科学核心期刊中为数不多的教学栏目。该栏目专为微生物学及其相关学科领域高校教师开辟, 一方面为高校微生物学科的教师提供一个发表论文的平台, 同时微生物关联学科的一部分确实优秀的论文也可以在此发表, 是微生物学及相关领域教学研究、交流、提高的园地。

本栏目的文章有别于其他实验类研究报告, 特色非常鲜明。要求作者来自教学第一线, 撰写的稿件内容必须要有新意、要实用, 不是泛泛地叙述教学设计与过程, 而是确实有感而发, 是教学工作中的创新体会, 或者在教学中碰到的值得商榷的、可以与同行讨论的有价值的论题。在内容选材上应该有鲜明的特点和针对性, 做到主题明确、重点突出、层次分明、语言流畅。教师的教学思路应与时俱进, 注意将国内外新的科技成果和教学理念贯穿到教学之中, 只有这样才能真正起到教与学的互动, 促进高校生物学教学的发展, 更多更好地培养出国家需要的高科技创新人才。这也是本栏目的目的所在。

同时, 为了给全国生物学领域的教学工作者提供一个更广阔更高层次的交流平台, 本栏目还开辟了“名课讲堂”版块, 邀约相关生命科学领域, 如微生物学、分子生物学、生物医学、传染病学、环境科学等的教学名师、知名科学家就教学和学生培养发表观点, 推荐在教学改革、教学研究、引进先进教学手段或模式以及学生能力培养等方面有突出成绩的优秀论文, 为高校教师以及硕士、博士研究生导师提供一个可资交流和学习平台, 促进高校教学和人才培养水平的提高。

欢迎投稿! 欢迎对本栏目多提宝贵意见!