

温度对酵母菌发酵产二氧化碳速率影响的实验研究

杨子善

桂林理工大学化学与生物工程学院, 广西桂林, 541006;

摘要: 酵母菌发酵产二氧化碳的过程是食品工业、生物能源等领域的核心反应之一, 而温度作为关键环境因子, 直接调控发酵效率与产物生成规律。本文系统综述了温度对酵母菌发酵产二氧化碳速率影响的相关研究, 从酵母菌发酵的生理代谢机制出发, 分析温度通过调控酶活性、细胞代谢流、底物利用效率等途径影响产二氧化碳速率的内在逻辑; 梳理不同温度区间 (低温、适温、高温) 下酵母菌发酵特性的研究成果, 总结酿酒酵母、假丝酵母等常见菌株的最适温度范围及差异; 结合面包烘焙、酒类酿造、生物乙醇生产等应用场景, 探讨温度优化对提升生产效率的实践价值; 最后指出当前研究中存在的不足, 如极端温度下酵母应激机制研究不深入、多因子交互作用分析薄弱等, 并对未来研究方向进行展望, 为相关领域的理论研究与技术创新提供参考。

关键词: 酵母菌; 温度; 发酵; 二氧化碳速率; 代谢机制

DOI: 10. 64216/3104-9656. 25. 02. 026

引言

酵母菌作为一类兼具生理代谢多样性与工业应用价值的单细胞真菌, 其无氧发酵过程 (将糖类物质转化为酒精与二氧化碳) 已被人类利用数千年。在现代工业体系中, 酵母菌发酵产二氧化碳的速率直接关联产品品质与生产效率: 面包制作中, 二氧化碳的生成速率决定面团醒发时间与最终蓬松度; 啤酒酿造中, 二氧化碳的释放规律影响酒体气泡稳定性与风味物质形成; 生物乙醇生产中, 二氧化碳作为发酵副产物, 其生成速率可间接反映乙醇合成效率。

温度作为影响微生物代谢活动的核心环境因子, 对酵母菌发酵过程的调控作用贯穿始终。从分子层面看, 温度通过改变酶的空间构象影响催化活性, 进而调控糖酵解、丙酮酸代谢等关键代谢通路的速率; 从细胞层面看, 温度波动会引发酵母菌应激反应, 如低温下细胞合成冷休克蛋白维持代谢平衡, 高温下启动热休克蛋白保护细胞结构, 这些应激机制均会间接改变产二氧化碳速率。近年来, 随着分子生物学技术与发酵工程的融合发展, 学界对温度调控酵母菌发酵机制的研究不断深入, 相关成果为工业生产中的温度参数优化提供了重要支撑。本文通过整合国内外近 20 年的研究文献, 系统分析温度对酵母菌发酵产二氧化碳速率的影响规律与机制, 旨在为相关领域的研究与应用提供全面参考。

1 酵母菌发酵产二氧化碳的生理代谢机制

1.1 核心代谢通路与二氧化碳生成环节

酵母菌发酵产二氧化碳的过程主要依赖糖酵解途径 (EMP 途径) 与丙酮酸脱羧反应。在无氧条件下, 葡萄糖首先通过糖酵解生成丙酮酸, 该过程产生少量 ATP 与 NADH; 随后丙酮酸在丙酮酸脱羧酶 (PDC) 的催化下脱羧生成乙醛与二氧化碳, 乙醛进一步在乙醇脱氢酶 (ADH) 的作用下被 NADH 还原为乙醇。其中, 丙酮酸脱羧反应是二氧化碳生成的直接环节, PDC 的活性直接决定二氧化碳的生成速率。此外, 部分酵母菌 (如假丝酵母) 在有氧条件下可通过三羧酸循环 (TCA 循环) 代谢丙酮酸, 生成的乙酰辅酶 A 进入 TCA 循环后, 经异柠檬酸脱氢酶、 α -酮戊二酸脱氢酶等酶促反应生成二氧化碳, 但无氧环境下 TCA 循环被抑制, 糖酵解与丙酮酸脱羧成为二氧化碳生成的主要途径。

1.2 关键酶与代谢调控因子

酵母菌发酵过程中的关键酶 (如己糖激酶、磷酸果糖激酶、PDC、ADH) 的活性对温度变化极为敏感。己糖激酶作为糖酵解的起始酶, 其最适温度通常在 30-35℃, 低温下酶活性受抑制会导致葡萄糖磷酸化速率下降, 进而减缓整个糖酵解进程; 磷酸果糖激酶作为糖酵解的限速酶, 其活性受温度与 ATP/ADP 比值的双重调控, 高温下 (超过 40℃) 酶的构象发生改变, 对底物的亲和力下降, 导致糖酵解速率显著降低。

除酶活性外, 酵母菌的代谢调控因子也参与温度对产二氧化碳速率的调控。例如, 酿酒酵母中的转录因子 Hsf1 (热休克因子 1) 在高温条件下被激活, 可调控热休克蛋白 (如 Hsp70、Hsp90) 的表达, 这些蛋白虽不直

接参与代谢反应，但能通过保护关键酶的结构稳定性，减缓高温对产二氧化碳速率的抑制作用；而在低温条件下，转录因子 Cbf1 可促进冷适应基因（如 TIP1、GPD1）的表达，通过合成抗冻蛋白与积累甘油，维持细胞内代谢环境稳定，间接提升 PDC 与 ADH 的活性，缓解低温对二氧化碳生成的抑制。

2 温度对酵母菌发酵产二氧化碳速率的影响规律

2.1 低温区间（<20℃）的影响

低温条件下（通常指 5-20℃），酵母菌的代谢活动整体减缓，产二氧化碳速率显著低于适温区间。研究表明，当温度低于 10℃ 时，酿酒酵母的产二氧化碳速率仅为适温条件的 15%-30%。从机制上看，低温主要通过两个途径抑制产二氧化碳速率：一是降低关键酶的活性，如 PDC 在 10℃ 时的活性仅为 35℃ 时的 20%，导致丙酮酸脱羧反应受阻，二氧化碳生成量减少；二是减缓细胞膜的流动性，影响葡萄糖等底物进入细胞的速率，造成代谢底物供应不足。

不同酵母菌株对低温的适应能力存在差异。例如，用于冷藏面团发酵的酿酒酵母突变株（如 ST-1），通过定向选育获得了低温适应性，其在 10℃ 时的产二氧化碳速率比普通菌株高 40%-50%，这与突变株中 PDC 基因的表达量提升（较普通菌株高 2.3 倍）密切相关。此外，低温发酵虽速率较慢，但可减少副产物（如乙酸、高级醇）的生成，在啤酒酿造中，低温发酵（8-12℃）可使啤酒风味更清爽，因此成为拉格啤酒生产的标准工艺。

2.2 适温区间（25-35℃）的影响

25-35℃ 是多数酵母菌（尤其是酿酒酵母）发酵的最适温度区间，此温度下酵母菌的产二氧化碳速率达到峰值。研究数据显示，酿酒酵母在 30-35℃ 时，每小时每克干细胞可产生 15-20mL 二氧化碳，较 20℃ 时提升 2-3 倍。从代谢层面看，适温条件下，糖酵解与丙酮酸脱羧反应的关键酶（己糖激酶、磷酸果糖激酶、PDC）活性均处于最高水平，同时细胞的呼吸作用较弱（无氧环境下），代谢流主要流向乙醇与二氧化碳生成途径，底物转化效率可达 90% 以上。

不同应用场景下，酵母菌的最适发酵温度存在细微差异。在面包面团发酵中，由于面团的导热性较差，实际控制温度通常略低于纯液体发酵，最适温度为 28-3

0℃，此温度下二氧化碳的生成速率与面团的持气能力达到平衡，可避免因发酵过快导致面团结构松散；而在液体发酵（如生物乙醇生产）中，由于散热条件良好，酿酒酵母的最适温度可提升至 32-35℃，此时产二氧化碳速率与乙醇生成速率同步达到峰值，生产效率最高。

2.3 高温区间（>40℃）的影响

当温度超过 40℃ 时，酵母菌的发酵活动受到显著抑制，产二氧化碳速率急剧下降，超过 50℃ 后，多数酵母菌几乎丧失发酵能力。研究表明，酿酒酵母在 45℃ 时的产二氧化碳速率仅为 35℃ 时的 30%-40%，55℃ 时则不足 5%。高温对酵母菌发酵的抑制作用主要源于两个方面：一是导致关键酶的不可逆失活，如 PDC 在 45℃ 处理 30min 后，活性损失超过 80%，且无法恢复；二是破坏细胞结构，高温会使细胞膜的磷脂双分子层流动性异常增加，导致细胞内容物泄漏，同时 DNA 的双螺旋结构被破坏，影响基因表达与细胞分裂。

部分耐高温酵母菌株（如热带假丝酵母、酿酒酵母 BY4741 突变株）对高温具有一定耐受性，其最适发酵温度可达 38-40℃，45℃ 时仍能保持 50% 以上的产二氧化碳速率。这些菌株的耐高温机制主要包括：一是合成耐高温型 PDC 与 ADH，其氨基酸序列中含有更多疏水氨基酸残基，可在高温下维持酶的空间构象；二是提升热休克蛋白的表达水平，如热带假丝酵母在 40℃ 时，Hsp70 的表达量较 30℃ 时提升 5 倍，可快速修复受损的细胞结构。这类耐高温菌株在高温发酵工艺（如夏季生物乙醇生产）中具有重要应用价值，可减少冷却设备的能耗，降低生产成本。

3 不同应用场景下的温度优化研究

3.1 食品加工领域

3.1.1 面包烘焙

面包制作中，酵母菌发酵产二氧化碳是面团醒发的核心环节，温度直接影响醒发时间与面包品质。传统面包生产中，醒发温度通常控制在 28-32℃，相对湿度 75%-80%，此时酵母菌的产二氧化碳速率约为 1.5-2.0mL/(g·h)，醒发时间约为 60-90min。近年来，为提升生产效率，学界研究了分段控温醒发工艺：前期（0-30min）采用 35℃ 高温，利用酵母菌在适温下的高发酵速率快速生成二氧化碳，使面团体积初步膨胀；后期（30-60min）降至 25℃，减缓发酵速率，避免面团过度醒发导致风味

流失。实践表明,该工艺可将醒发时间缩短 20%-30%,同时面包的比容(体积/质量)提升 10%-15%。

3.1.2 酒类酿造

在啤酒酿造中,不同类型啤酒的发酵温度差异显著。拉格啤酒采用低温发酵(8-12℃),发酵周期较长(14-21 天),酵母菌的产二氧化碳速率较缓(约 0.5-1.0 mL/(g·h)),但低温可抑制杂菌生长,减少酯类物质生成,使酒体口感清爽;艾尔啤酒则采用中温发酵(18-22℃),酵母菌的产二氧化碳速率提升至 1.2-1.8 mL/(g·h),发酵周期缩短至 5-7 天,同时生成更多酯类与高级醇,赋予啤酒浓郁的果香与酯香。在葡萄酒酿造中,酵母菌(如酿酒酵母 RC212 菌株)的最适发酵温度为 25-30℃,此温度下产二氧化碳速率与酒精生成速率匹配,可避免低温导致的发酵停滞或高温引发的风味劣变。

3.2 生物能源领域

生物乙醇生产中,酵母菌发酵产二氧化碳的速率可作为乙醇生成效率的间接指标(乙醇与二氧化碳的生成比例约为 1:1)。工业生产中,发酵温度通常控制在 32-35℃,此时酿酒酵母的产二氧化碳速率约为 10-15 mL/(L·h),乙醇产率可达理论值的 90%以上。然而,大规模发酵过程中会产生大量代谢热,导致发酵体系温度升高(可达 40-42℃),若不及时调控,会使产二氧化碳速率下降 20%-30%。为解决这一问题,研究人员开发了耐高温酵母菌株与温控发酵系统:耐高温菌株(如酿酒酵母 SCY016)在 40℃时仍能保持 80%以上的产二氧化碳速率;温控系统通过实时监测发酵液温度,自动调节冷却水管的水流速度,将温度稳定在 33-35℃,使乙醇产率提升 5%-8%。

4 研究现状与未来展望

4.1 当前研究存在的不足

尽管温度对酵母菌发酵产二氧化碳速率的影响研究已取得较多成果,但仍存在以下不足:一是极端温度(<5℃或>50℃)下的机制研究薄弱,现有研究多集中于适温与近适温区间,对低温下酵母细胞的代谢流重分配、高温下细胞凋亡机制的研究较少;二是多因子交互作用分析不足,实际生产中温度常与 pH、底物浓度、溶氧量等因子共同作用,现有研究多采用单因子变量法,难以反映真实发酵环境下的调控规律;三是分子水平的

调控机制研究有待深入,虽已明确部分关键酶与转录因子的作用,但温度信号如何通过细胞信号通路传递至代谢系统,仍需进一步探索。

4.2 未来研究方向

未来的研究可从以下三个方向展开:一是结合代谢组学与转录组学技术,解析极端温度下酵母菌的代谢机制,如通过 RNA 测序筛选低温响应基因,利用代谢组学分析高温下细胞内代谢物的变化,为耐高温/耐低温酵母菌株的定向选育提供靶点;二是开展多因子交互作用研究,采用响应面法、正交实验等方法,分析温度与 pH、底物浓度等因子的协同或拮抗作用,建立多因子调控的发酵模型,为工业生产中的参数优化提供更精准的理论依据;三是开发智能温控发酵技术,结合物联网与人工智能算法,实时监测发酵过程中的温度、产二氧化碳速率等参数,实现温度的动态精准调控,进一步提升发酵效率与产物品质。

5 结论

温度作为调控酵母菌发酵产二氧化碳速率的关键因子,通过影响关键酶活性、细胞代谢流与应激机制,在不同温度区间(低温、适温、高温)呈现出差异化的调控效果:低温下发酵速率减缓但产物纯度高,适温下速率达到峰值且效率最优,高温下速率急剧下降甚至停滞。不同应用场景(食品加工、生物能源)对温度的需求存在差异,需结合菌株特性与产品要求进行温度优化。当前研究虽已明确温度调控的基本规律,但在极端温度机制、多因子交互作用等方面仍需深入探索。未来通过整合分子生物学、发酵工程与智能控制技术,有望进一步揭示温度调控机制,为酵母菌发酵工艺的优化提供更全面的支撑,推动相关产业的高效可持续发展。

参考文献

- [1] 毛恪诚. "酵母菌发酵"实验的拓展与创新设计[J]. 中学生物学, 2009, 25(3): 1. DOI: 10.3969/j.issn.1003-7586.2009.03.021.
- [2] 李连梅. "酵母菌发酵实验"改进[J]. 生物学通报, 2014, 49(9): 3. DOI: CNKI: SUN: SWXT. 0. 2014-09-022.

作者简介: 杨子善(2007-), 男, 湖南长沙人, 桂林理工大学化学与生物工程学院生物工程 2025-1 班学生。