

前 言

近年来，随着生物测序技术、生物信息学、人工智能、大数据分析、合成生物学、纳米技术、生物传感、冷杀菌等新型科学技术的飞速发展，乳品微生物研究和开发取得重大进展，进入全新的发展时期，然而目前市场上有关乳品微生物的书籍编著普遍较早，且大多为教材，内容和知识点大多沿用过去多年来编写的版本，没有得到及时更新和替代。

本著作是在乳品微生物前辈研究的基础上，对团队 20 余年来在多个国家自然科学基金项目、国家高技术研究发展计划（863 计划）项目、“十三五”国家重点研发计划食品安全关键技术研发重点专项、“十二五”国家科技支撑计划、国家星火计划重大项目等的资助下完成的对乳品微生物相关的系列理论研究和技术开发成果的归纳和总结，并融合借鉴了微生物学、食品科学与工程及现代生物技术等相关知识体系和国内外最新前沿技术，构建了从基础理论研究到乳品生产上下游产业发展前沿的乳品微生物较为系统的知识体系，具有较高的学术价值和行业前瞻性。

（1）本书构建了从“基础微生物”（宏基因组）到“功能微生物”（风味、发酵剂），再到“代谢产物”（后生元等），最后到“应用技术”（检测、杀菌）和“未来趋势”的完整知识体系，覆盖了从理论研究到产业应用的完整链条。

（2）本书重新定义了“乳品微生物”的研究范畴。本书从“菌体”到“产物”，不仅关注微生物本身，更深入探讨其代谢产物（如后生元、胞外多糖、抗菌肽），为开发非活菌型功能性乳品提供了理论基础。从“单一菌”到“生态系统”，通过引入宏基因组学，将研究视角从单一的发酵剂或污染菌，转向了整个乳品微生物群落的结构与功能，这对于理解复杂发酵过程（如奶酪成熟）和精准控制微生物安全至关重要。从“被动利用”到“主动创造”，通过合成生物学和功能发酵剂的设计，实现风味、营养和功能的定向设计。

（3）本书是多学科交叉融合研究的系统总结。本书内容横跨微生物学、食品科学、生物化学、分子生物学、材料科学（纳米材料、量子点）、电子信息工程（生物传感器、高光谱成像）、人工智能等多个学科。这种交叉融合正是当今科技创新的主要源泉，本书为上述相关领域和行业的研究者提供了学科知识交叉融合研究方向和参考范式。

总之，本书是一部承前启后、引领未来的著作，不仅系统总结了乳品微生物学在组学时代和生物技术时代取得的最新成果，更以前瞻性的视野，勾勒出该领域与人工智能、合成生物学等前沿科技融合发展的未来蓝图。本书的出版，将极大地推动乳品科学从一门经验性较强的传统学科，向一门数据驱动、精准可控的现代前沿学科转型，对学术研究、产业升级和人才培养都具有不可估量的价值。

著 者

2026年1月18日

目 录

第 1 章	乳品常见微生物及动态演变	1
1.1	乳品微生物主要类群	1
1.1.1	乳品中常见微生物	1
1.1.2	乳品微生物的来源与传播途径	2
1.1.3	乳品微生物生物学特性	4
1.2	乳品微生物在乳中的时空动态演变	7
1.2.1	乳品微生物在乳中不同贮藏时期的动态演变	7
1.2.2	乳品微生物在乳制品不同加工过程的动态演变	13
1.2.3	乳品微生物在不同空间的动态演变	18
第 2 章	乳品发酵剂	24
2.1	乳品发酵剂的种类及作用	24
2.1.1	乳酸菌类乳品发酵剂	24
2.1.2	酵母类乳品发酵剂	24
2.1.3	复合型乳品发酵剂	25
2.1.4	功能性乳品发酵剂	25
2.1.5	其他乳品发酵剂	26
2.1.6	乳品发酵剂的作用	26
2.2	制备乳品发酵剂菌种的选择	28
2.2.1	乳酸合成能力分析	28
2.2.2	发酵后酸稳定性分析	29
2.2.3	蛋白质降解活性分析	29
2.2.4	胞外多糖合成能力分析	29
2.2.5	特征风味物质合成效率分析	30
2.2.6	功能性代谢产物合成能力分析	30
2.3	乳品发酵剂制备	30
2.3.1	发酵菌种选育	30
2.3.2	发酵条件优化	31
2.3.3	发酵过程动态监控	31
2.3.4	发酵菌体分离与浓缩	32

2.3.5	发酵剂干燥固化	32
2.3.6	发酵剂储运包装	32
2.3.7	发酵剂性能评价	33
第3章	发酵乳制品	34
3.1	自然发酵乳中的微生物	34
3.1.1	自然发酵乳制品	34
3.1.2	自然发酵乳制品中的微生物	34
3.2	酸奶	35
3.2.1	酸奶概述	35
3.2.2	搅拌型酸奶	35
3.2.3	凝固型酸奶	37
3.2.4	酸奶发酵菌种	38
3.3	干酪	39
3.3.1	干酪概述	39
3.3.2	干酪制备工艺	40
3.3.3	干酪发酵菌种	42
3.4	发酵乳饮料	42
3.4.1	发酵乳概述	42
3.4.2	发酵乳饮料制备工艺	43
3.4.3	发酵乳饮料菌种	44
3.5	其他发酵乳制品	45
3.5.1	Filmjölk	45
3.5.2	Lattfil	45
3.5.3	Skyr	46
3.5.4	Viili	47
3.6	发酵乳制品功能特性与健康价值	48
3.6.1	发酵乳制品功能特性	48
3.6.2	发酵乳制品健康价值	49
第4章	乳品新型基料生物制造与改良	52
4.1	乳品新型基料生物制造	52
4.1.1	蛋白类生物制造	52
4.1.2	碳水化合物类生物制造	55
4.1.3	脂肪类生物制造	57
4.1.4	维生素类生物制造	60
4.1.5	氨基酸类生物制造	63

4.1.6 核苷酸类生物制造	65
4.2 乳品新型基料生物改良	69
4.2.1 蛋白类生物改性	69
4.2.2 其他成分改性	73
第5章 乳品益生菌代谢产物开发与应用	77
5.1 乳品益生菌开发与应用	77
5.1.1 高密度发酵技术	77
5.1.2 活性保持技术	80
5.1.3 靶向递送技术	81
5.1.4 微生态制剂	83
5.2 乳品益生菌代谢产物开发与应用	87
5.2.1 无细胞上清液	87
5.2.2 细胞裂解物与菌体碎片	89
5.2.3 胞外多糖	92
5.2.4 肽聚糖与细胞壁成分	93
5.2.5 短链脂肪酸与有机酸	95
5.2.6 抗菌肽与生物活性小分子	98
5.2.7 酶制剂	99
5.2.8 后生元	101
第6章 乳品微生物新型检测技术	104
6.1 免疫学技术	104
6.1.1 酶联免疫吸附测定技术	104
6.1.2 免疫层析法	105
6.1.3 免疫印迹法	106
6.1.4 免疫传感器技术	107
6.2 光谱技术	108
6.2.1 高光谱成像技术	108
6.2.2 紫外-可见近红外光谱技术	109
6.2.3 傅里叶变换红外光谱技术	110
6.3 比色传感器方法	112
6.3.1 基于核酸扩增的比色检测技术	112
6.3.2 基于适配体的比色检测技术	115
6.3.3 基于酶催化反应的比色检测技术	116
6.4 生物传感器	117
6.4.1 电化学生物传感器	117

6.4.2	质量敏感型生物传感器	118
6.5	纳米技术	120
6.5.1	纳米金材料	120
6.5.2	纳米银材料	121
6.5.3	碳基纳米材料	122
6.5.4	量子点	124
6.6	免疫磁分离技术	125
6.6.1	阳性分离技术	126
6.6.2	阴性分离技术	127
第 7 章	乳品微生物新型杀菌技术	128
7.1	物理杀菌方法	128
7.1.1	电解水	128
7.1.2	冷等离子体	130
7.1.3	超高压技术	132
7.1.4	脉冲电场和脉冲磁场技术	134
7.1.5	纳米乳液包埋技术	136
7.1.6	超声波技术	138
7.2	生物抑菌方法	141
7.2.1	植物提取物	141
7.2.2	动物提取物	142
7.2.3	微生物提取物	142
第 8 章	乳品微生物组学	144
8.1	基因组学在乳品微生物研究中的应用	144
8.1.1	16S rRNA 基因测序	144
8.1.2	宏基因组学概述	146
8.1.3	基因组学在乳品微生物研究中的应用进展	147
8.2	转录组学在乳品微生物研究中的应用	164
8.2.1	转录组学概述	164
8.2.2	转录组学在乳品微生物研究中的应用进展	165
8.3	蛋白质组学在乳品微生物研究中的应用	175
8.3.1	蛋白质组学概述	175
8.3.2	蛋白质组学在乳品微生物研究中的应用进展	176
8.4	代谢组学在乳品微生物研究中的应用	197
8.4.1	代谢组学概述	197
8.4.2	代谢组学在乳品微生物研究中的应用进展	200

第 9 章 乳品微生物研究面临的挑战与未来发展趋势·····	221
9.1 乳品微生物研究面临的主要挑战·····	221
9.1.1 如何从整体上认识和理解乳品微生物的作用及对乳品的 风味品质、营养与安全的影响·····	221
9.1.2 如何破解乳品微生物研究及发酵菌种同质化和 功能不突出问题·····	222
9.1.3 如何破解新菌种、新菌株监管与安全的壁垒·····	223
9.1.4 如何提高益生菌的活性和功效·····	224
9.1.5 如何将乳品微生物大数据和理论应用于乳品生产实际·····	225
9.2 未来发展趋势·····	228
9.2.1 乳品微生物研究从“个体”向“微生物群”转变·····	228
9.2.2 个性化益生菌和工程化益生菌成为乳品微生物主阵地·····	230
9.2.3 人工智能辅助微生物用于品质优化·····	231
参考文献·····	234

第 1 章 乳品常见微生物及动态演变

1.1 乳品微生物主要类群

1.1.1 乳品中常见微生物

微生物是一类个体微小、结构简单的低等生物群体，乳品微生物指需借助显微镜观察的微小生物，包括细菌、酵母、霉菌及病毒等。它们在乳品工业中具有双重作用。一方面，许多微生物在食品制造中发挥着积极作用，如通过发酵作用生产面包、酸奶、酱油、酒类和奶酪，还可用于酶制剂和食品添加剂的生产；某些益生菌也被直接用于促进人体健康。另一方面，微生物也可能带来负面影响，如导致食品腐败变质，或通过污染食品引发食源性疾病，威胁消费者健康。因此，乳品加工中需善用有益微生物，同时严格控制有害微生物，保障乳品安全与品质。

乳品中的微生物主要可分为三类，其主要菌属或类群、作用或危害及常见实例如表 1.1 所示。第一类是有益微生物，如乳酸菌和丙酸杆菌，它们是制作酸奶、奶酪等发酵乳制品的关键，通过发酵乳糖和蛋白质产生独特风味与质地；第二类是腐败微生物，包括嗜冷菌、嗜热菌以及某些酵母和霉菌，它们能在加工或储存过程中存活和生长，分解乳品成分，导致酸败、产气、异味等变质问题；第三类是病原微生物（致病菌），如李斯特菌、沙门氏菌等，关乎食品安全的核心风险，可能引起食物中毒，必须通过严格的巴氏杀菌和卫生控制予以消除。因此，乳品微生物的管理本质就是促进有益菌、抑制腐败菌、消灭致病菌的过程。

表 1.1 乳品中主要微生物类群

类型	主要菌属或类群	主要作用或危害	常见实例
有益微生物	乳酸菌	将乳糖发酵产生乳酸，导致 pH 下降，引起乳蛋白凝固，用于制作几乎所有发酵乳制品	乳球菌、乳杆菌、嗜热链球菌
	丙酸杆菌	将乳酸发酵产生丙酸、二氧化碳，赋予干酪特有的风味和孔眼	费氏丙酸杆菌
	特定霉菌和酵母	参与某些干酪的成熟，分解蛋白质和脂肪，产生特殊风味和质地	罗克尔青霉、卡门柏青霉、汉逊德巴利酵母
	益生菌	对人体健康有益的活菌，通常添加到乳制品中	双歧杆菌、嗜酸乳杆菌

续表			
类型	主要菌属或类群	主要作用或危害	常见实例
腐败微生物	嗜冷菌	能在 7℃ 以下的低温环境中生长，产生耐热酶（蛋白酶、脂肪酶），即使巴氏杀菌后仍可引起风味缺陷和变质	假单胞菌、不动杆菌
	嗜热菌	能在高温（45~65℃）下生长，常见于加工设备，可形成生物膜，影响产品质量	芽孢杆菌属的嗜热脂肪芽孢杆菌、地衣芽孢杆菌
	耐碱菌	能在高 pH 环境下生长，引起干酪等产品的后期产气膨胀和风味恶化	梭菌属，如丁酸梭菌
	酵母和霉菌	在乳制品表面生长，导致变色，产生酵母味、酒精味或霉味，使产品腐败	念珠菌、克鲁维酵母、毛霉、曲霉
	蛋白/脂肪分解菌	分泌蛋白酶和脂肪酶，分解乳蛋白和乳脂肪，产生苦味、涩味及其他不良风味	芽孢杆菌、假单胞菌、微球菌
病原微生物 （致病菌）	细菌性病原体	摄入后可引起食物中毒，危害人体健康，是乳品安全控制的重点	单增李斯特菌、沙门氏菌、空肠弯曲菌、大肠埃希菌、金黄色葡萄球菌
	芽孢杆菌 （产毒素型）	能形成耐热的芽孢，可能存活于巴氏杀菌过程中，产生毒素引起中毒	蜡样芽孢杆菌
	病毒	主要通过污染的水源或带菌操作人员引入，引起肠胃炎	诺如病毒、轮状病毒

1.1.2 乳品微生物的来源与传播途径

生鲜乳的微生物污染可分为内源性与外源性两类。内源性污染是指乳腺组织、乳头管及乳房炎病灶中的本底微生物随挤奶过程进入乳中，其水平与奶牛健康状况、泌乳期等因素相关。外源性污染则发生在挤奶、储存与运输等环节，因生鲜乳与受污染介质接触或暴露而引入外来微生物，主要介质包括洗刷水、挤奶/储奶设备与管路、牛舍环境与牛体体表，以及空气中的尘埃与气溶胶；人员手套、工具与容器卫生不当亦可成为载体。

在传播途径方面，生鲜乳的外源性微生物污染源众多，如受污染的洗刷水、挤奶设备、牛舍环境及牛体体表等，均属潜在媒介，可直接构成污染风险。外源性污染是原料乳中微生物的主要来源，具体指在挤奶、储存及运输过程中，原料乳因接触携带微生物的器具、人员等媒介而引入外来微生物的现象。微生物主要通过接触传播，如奶牛乳房与挤奶杯的直接接触、鲜乳与设备表面的接触，以及被污染的手或工具与鲜乳的接触。此外，空气作为载体，也能通过尘埃和气溶胶进行传播，将环境中的微生物带入乳品中。

1. 奶牛自身

内源性污染主要来源于奶牛自身的乳腺组织及体内微生物。健康奶牛的乳腺在正常情况下为无菌环境，但乳头管口与外界相通，极易沾染皮肤、垫料或粪便中的微生物，这些微生物可通过乳头管进入乳房并上行至乳腺组织，从而造成污染。若奶牛患有乳房炎，乳汁中的微生物数量会显著增加，常见的致病菌包括金黄色葡萄球菌、无乳链球菌和大肠埃希菌等，可导致乳汁质量下降甚至带来食品安全风险。此外，奶牛肠道共生菌群中的部分菌株（如乳酸菌、双歧杆菌属等）在特定条件下也可能经血液循环或免疫细胞转运进入乳腺组织，成为牛乳中天然共生微生物的来源。这些菌群在一定程度上影响奶牛健康及乳品微生态平衡。

2. 挤奶过程中的环境污染

挤奶环境是乳品微生物污染的第二个重要环节。牛舍空气中的尘埃、飞沫、饲料碎屑等都可能携带大量的细菌、酵母和霉菌，这些微生物会沉降在挤奶设备、储奶罐以及奶牛的乳房表面。用于清洁牛舍和冲洗设备的水源，如果未经妥善处理，可能含有假单胞菌、产碱杆菌等嗜冷菌，它们常成为巴氏杀菌后乳品腐败的元凶。此外，奶牛休息的垫料（如稻草、木屑等）是微生物滋生的温床，尤其是粪便中的肠道菌和形成芽孢的杆菌，极易通过飞溅或接触污染乳房。未经处理的粪便中携带着能长期存活的致病微生物，若牛舍清理不当，这些微生物则会沾染于牛体皮肤，并在挤奶过程中进入生鲜乳，最终造成污染。

3. 挤奶设备与储存容器

挤奶机、管道、储奶罐、奶桶等所有与鲜乳接触的设备表面，如果清洗和消毒不彻底，残留的奶垢会成为微生物繁殖的绝佳培养基。使用后潮湿的设备表面极易滋生大量细菌，并形成难以清除的生物膜。这些设备在下一次使用时，便会成为污染鲜乳的直接源头，导致微生物数量成倍增加。挤奶与储存设备是乳品微生物污染中最具控制潜力的环节，也是最容易因清洗消毒不当而导致严重污染的环节。挤奶杯、输奶管道、奶罐车以及储奶罐的内表面，如果存在任何清洗死角或消毒不彻底的情况，残留的乳脂和蛋白质会为微生物提供丰富的营养，使其迅速繁殖并形成难以清除的生物膜。生物膜中的微生物群落对抗清洗剂和消毒剂的能力极强，会成为乳品的持续性污染源。常见的设备污染菌包括耐热的乳酸菌、芽孢杆菌以及一些革兰氏阴性杆菌。

4. 参与挤奶与运输的人员

操作人员的个人卫生状况至关重要。如果工作人员的手部没有彻底清洗消毒，患有传染病或不讲卫生，其手部、衣物上携带的微生物可能污染乳汁。此外，如

果人员操作不当，也容易加剧环境中的微生物进入乳品。在整个乳品生产链中，人的操作是连接各个环节的关键。不洁净的双手、工作服、咳嗽或打喷嚏，都可能将人体携带的葡萄球菌、链球菌等引入乳品。更重要的是，管理实践的严谨性决定了其他污染途径能否被有效阻断。这包括是否执行标准化的挤奶前乳头消毒程序、是否定期对设备进行有效的清洗消毒、是否确保挤出的乳汁被迅速冷却至 4℃ 以下以抑制微生物生长。任何一个环节的疏忽都可能导致微生物数量激增。

5. 交叉污染与后续加工

在乳品离开牧场进入加工厂后，仍然面临着交叉污染的风险。不同的原料乳在奶罐车中混合，可能导致微生物传播。在加工过程中，如巴氏杀菌能够有效杀灭致病菌和绝大多数腐败菌，但若杀菌操作不规范或冷链温度控制失效，均可导致病原微生物残留与扩散。此外，在之后的灌装、包装环节，如果环境空气洁净度不达标、设备表面卫生状况不佳，则会造成二次污染。这些后污染微生物，如某些耐热的芽孢杆菌、嗜冷菌（如假单胞菌）和常见的霉菌、酵母，是决定终端产品货架期和最终质量的关键因素。

乳品从牧场到加工厂的每一个环节都可能成为微生物污染的来源。因此，要生产高质量的乳制品，必须实施严格的全过程卫生控制，包括确保奶牛健康、改善牛舍环境卫生、严格执行挤奶操作规程、对设备进行彻底的清洗消毒以及加强人员的卫生管理。综上所述，乳品微生物的来源是一个多途径、多环节的复杂网络。它始于动物体本身，经由空气、水源等环境媒介传播，并通过挤奶设备、人员操作等关键接触点得以放大和持续。从牧场管理、挤奶卫生到加工运输，整个生产链条中的每一步都构成了微生物污染的潜在风险点。因此，乳品安全与质量的控制，必须是一个覆盖全产业链的、系统性的综合管理体系，其核心在于阻断传播途径，将微生物的污染与生长控制在最低水平。

1.1.3 乳品微生物生物学特性

乳品微生物是指在乳制品（如鲜乳、酸奶、奶酪等）环境中生存、繁殖的一类微生物群体。它们的生物学特性与乳品的品质控制、安全保障及加工工艺密切相关，主要体现于形态结构、生理代谢、繁殖特性、遗传变异以及分布范围与适应能力等多个方面。

1. 形态结构

乳品微生物主要包括细菌，同时也包括酵母、霉菌等真菌，以及噬菌体（病毒）等重要生物因子，它们在形态和超微结构上的差异决定了在乳品体系中的生

态位与工艺行为。细菌多呈球形或杆形，个体尺寸通常在 $0.5\sim 2.0\mu\text{m}$ ，排列可见单个、成对或链状。革兰氏阳性菌（如乳酸菌、丙酸杆菌、芽孢杆菌）以厚肽聚糖壁和磷壁酸与脂磷壁酸为特征，赋予其较强的机械稳定性与耐酸性；革兰氏阴性菌（如假单胞菌、部分肠杆菌科）则具外膜与脂多糖屏障，周质空间中富含代谢与应激相关酶类，形成独特的通透与耐药特性。部分菌株产生表面荚膜或胞外多糖（EPS），既可帮助在不锈钢和塑料表面黏附，也影响酸奶、干酪等产品的黏稠度与质构。芽孢杆菌在营养受限或胁迫下形成内生孢子，孢子核心富含吡啶-2,6-二羧酸与钙离子，含水量极低，并被皮质与外壳多层包被，因对热、干燥与氧化高度耐受，是超高温杀菌乳和粉乳中最需关注的耐热性污染源。酵母作为真核单细胞微生物，细胞壁主要由 β -葡聚糖与甘露聚糖构成，具有典型出芽繁殖痕迹和丰富的细胞器；霉菌则以分枝状菌丝和各类孢子器为主要结构单元，易在干酪表面或裂隙中定殖，塑造独特的成熟风味。噬菌体多见头尾型结构，能特异性地吸附于乳酸菌等宿主并注入其核酸。若管理不当，将导致发酵停滞，是发酵工厂中必须系统识别与控制的关键风险因子。

2. 生理代谢

乳品微生物在碳氮代谢、能量耦联与应激响应方面呈现显著多样性，这些代谢特征决定了它们在原料乳、发酵与成熟贮运各阶段的竞争力与工艺贡献。乳酸菌通过乳糖转运系统和 β -半乳糖苷酶将乳糖水解，其半乳糖组分主要通过 Leloir 途径或塔格糖-6-磷酸途径进入糖酵解主流代谢，快速生成乳酸并降低 pH，下调氧化还原电位，从源头压制多数腐败菌和致病菌；在酸奶与干酪体系中，胞外起始蛋白酶与胞内多肽酶协同构成高效蛋白水解系统，释放氨基酸和小肽作为风味前体，同时满足自身氮源与渗透调节需要。部分乳酸菌与明串珠菌还可代谢枸橼酸生成二乙酰与乙偶姻，赋予奶油样芳香；丙酸杆菌在次级阶段以乳酸为底物产生丙酸与二氧化碳，形成瑞士型干酪特有的孔洞与甜坚果风味。与之相对，假单胞菌等嗜冷需氧菌在 $4\sim 10^\circ\text{C}$ 仍活跃代谢，分泌耐热蛋白酶与脂肪酶，易在冷藏期造成苦味、脂解异味与凝胶化等后熟败坏。酵母与霉菌在含氧、低酸度与一定盐度条件下展现强脂解与蛋白水解能力，可推动成熟风味的形成，也可能引发表面霉败与胀袋风险。应激层面，乳酸菌依靠 F_1F_o -ATP 合酶反向水解抽排质子、通过膜脂不饱和度重塑维持膜流动性，并上调伴侣蛋白与抗氧化酶以应对低 pH、低温及氧化胁迫；多种细菌还能构建由胞外多糖、胞外 DNA 与蛋白质交联而成的生物膜，提高对清洗与消毒的耐受性并改变微环境扩散特性。在群体层面，群体感应信号与细菌素等拮抗因子在群落尺度上调控资源分配与物种间关系，使乳品生态系统的代谢网络在发酵进程中呈现可预测的演替与稳态维持。

3. 繁殖特性

乳品微生物的繁殖受温度、pH、底物浓度与拮抗压力协同塑形，整体呈现延滞—指数增长—稳定—衰亡的生长轨迹，且在冷链、发酵与成熟等不同工艺节点上展现出可预测但又受工况扰动的增殖节奏。细菌以二分裂为主，世代时长随温度与基质有效性呈指数关系，酸度与氧化还原电位的下降可加速起始菌占位并抑制杂菌上升；然而如生理代谢部分所述，嗜冷需氧菌在低温下仍能缓慢增殖，其分泌的耐热酶类是货架期后期质量风险的主因。芽孢杆菌的繁殖具有典型双相特征。在营养匮乏、酸胁迫或氧化压力上升时启动孢子化，形成含吡啶-2,6-二羧酸与钙离子的结合物、低含水量与多层包被的内生孢子，具有高耐热与耐干燥性能；当温度、pH 与营养条件转向有利且存在氨基酸或核苷类诱导物时，孢子迅速萌发为营养细胞，从而在超高温杀菌后的冷端工序或冷链失控场景下带来再污染与再生长隐患。酵母主要通过出芽繁殖，在碳氮受限时可形成孢子以度过逆境，其代谢产物既能贡献发酵香气也可能引入异味；霉菌依赖菌丝延伸与产孢进行空间扩张，在干酪表面环境中借助通风、湿度与盐度梯度建立稳定群落，提高局部 pH 并为微球菌、短杆菌等次级群落创造利用蛋白质与脂质降解产物的条件。在病毒层面，噬菌体通过裂解与溶原性两种复制策略在菌群中扩散，潜伏期与爆发量决定其对发酵过程的扰动强度，一旦空气与设备卫生控制不足、菌株轮换不合理或培养介质过滤不严，易在发酵中后期造成起始菌骤降与酸化停滞，放大杂菌增殖窗口；因此需要通过高接种量与快速降 pH 策略缩短延滞期，结合分区洁净、原料与缓冲液深度过滤、菌株轮换与噬菌体监测等措施，稳住核心菌群的繁殖优势并降低全链条的失稳概率。

4. 遗传变异

乳品微生物的遗传变异同时具有稳定的核心基因组和高度可塑的可动遗传元件两方面特征，既保障风味与质构相关代谢在群体内的长期维持，也推动对温度、酸、盐、氧化胁迫以及噬菌体压力的快速适应。许多乳酸菌携带多个质粒，编码乳糖与蔗糖利用、蛋白酶系统、胞外多糖合成、对重金属与酸胁迫的耐受性以及抗噬菌体等功能；转座子、整合子和可整合基因岛加速了性状的模块化组合与重排。在工厂生态中，接合、转导与转化等水平基因转移持续发生，不断重排菌群性状，使酸化速率、胞外多糖产量、细菌素谱以及噬菌体敏感性随时间细微演变。长期酸胁迫与低温选择会引起膜脂组成、离子泵与伴侣蛋白表达的适应性改变；微卫星重复与相位变异则赋予表面多糖、黏附蛋白与受体蛋白在开闭状态之间快速切换的能力，从而影响黏附、被膜形成与噬菌体吸附概率。在安全与合规方面，发酵用菌株强调有据可查的安全使用历史、全基因组去风险化与耐药基因缺失；

现代选育在法规允许范围内综合采用随机诱变、驯化筛选与精准编辑,获得高酸化、稳定产胞外多糖、风味优化且具噬菌体耐受的优良菌株。

5. 分布范围与适应能力

乳品微生物的分布覆盖牧场、原料乳、加工、发酵/成熟及冷链零售的全链条,生态位选择与群落演替主要受温度、pH、盐度、水活度、溶解氧及清洁消毒强度等环境和工艺因子的驱动。原料端的乳头皮沟、垫料、空气与挤奶器具常为常驻菌与环境菌的重要来源,初冷与运输时长决定了嗜冷需氧菌是否占优;加工端的换热器板间隙、管道死角与阀门密封处容易形成生物膜,成为稳定而难以彻底根除的隐蔽库位;在发酵与成熟阶段,起始菌的接种量、酸化曲线与盐度梯度塑造了低 pH、低氧化还原电位、相对低水活度的生态屏障,使多数腐败与致病菌处于劣势,而表面的霉菌群落在通风与湿度适宜的环境中建立稳态,共同推动蛋白质与脂肪的二次分解与风味生成。热处理对营养细胞具有显著杀灭作用,但孢子与耐热酶常可残留,因而后段充填、密封与空气质量控制直接关系到再污染风险;冷链环节中,4℃下嗜冷菌仍具代谢活性,物流周转时间成为决定货架终期质量的关键变量。有效的适应性管理依赖多重屏障策略的协同应用(酸度、盐度、低水活度、低温与气调),配合完善的就地清洗、就地灭菌、设备表面改性、高效颗粒空气过滤器与分区流线设计以及噬菌体黑/白区管理,从而在全链条上约束微生物的栖居、迁移与扩张,最终将产品的风味稳定性与微生物安全性控制在可预期的范围内。

1.2 乳品微生物在乳中的时空动态演变

1.2.1 乳品微生物在乳中不同贮藏时期的动态演变

乳品在贮藏过程中,其微生物群落的动态演变是一个复杂而有序的生态演替过程。在贮藏初期,生乳或巴氏杀菌乳中残留的嗜冷菌(如假单胞菌、不动杆菌等)会迅速成为优势菌群,它们即使在冷藏条件下也能旺盛生长,并分泌耐热蛋白酶和脂肪酶,导致乳品出现苦味、凝胶化等早期腐败迹象,这是国内外乳品工业面临的主要挑战。随着贮藏时间的推移,进入中期阶段,乳酸菌(如乳杆菌、乳球菌)开始逐渐占据生态位,它们利用前期微生物代谢产生的副产物进行生长,并产生酸类物质,使体系 pH 值下降。这一阶段在国内外的研究都被视为风味劣变加速的关键时期。到了贮藏后期,在酸性、低温及营养竞争等多重压力下,微生物生态系统发生剧烈演替,耐酸的乳酸菌和酵母菌可能成为绝对主导,导致产品出现明显的酸败、产气及黏稠度异常等不可接受的品质缺陷。

国外较早系统地应用宏基因组学、宏转录组学等高通量技术,结合传统培养方法,精细解析了从牧场到餐桌全链条中微生物群落的演替规律及其代谢网络,并以此为基础开发了精准预测微生物学的模型,用于货架期预测。例如,通过监测特定腐败菌(如假单胞菌)的基因表达谱来预警潜在腐败。同时,国内研究正从传统的菌落计数和生化鉴定向分子生态学深度迈进。中国学者不仅验证了国际上的普遍规律,更聚焦于中国特定乳源、特定生产工艺和本土冷链物流条件下的微生物特异性演替。例如,研究发现国内一些地区的生乳中特定的芽孢杆菌属丰度较高,其对超高温灭菌乳的后期贮藏稳定性构成独特挑战。当前,国内外研究的共同前沿是整合多组学数据、传感器实时监测与人工智能,旨在实现对乳品微生物动态的实时感知、精准干预和对货架期的智能预测,从而推动乳品工业从被动防腐向主动调控的转型升级。

在应用方面,基因组学将乳品微生物研究带入“序列即真相”的时代。全基因组测序让菌株身份、系统发育和功能基因一览无遗,在乳酸菌中,单核苷酸多态性可区分产香与不产香株,发现决定丁二酮合成的 *citI-citE* 簇;在丙酸菌中,鉴定出控制瑞士奶酪孔洞的 CO_2 生成操纵子;在长双歧杆菌亚种中,可预测其对低聚果糖或母乳寡糖的利用潜力,指导益生配方设计。宏基因组学则绕过培养瓶颈,一次测序即可解析生乳、发酵剂、成熟奶酪表面等复杂群落的物种与功能组成,揭示温度、pH、盐度、水分活度如何实时重塑群落演替;发现噬菌体-宿主共进化的轨迹;追踪抗生素耐药基因与毒力岛的水平转移,为风险评估和清洁标签工艺提供硬数据。宏转录组、宏蛋白组与宏代谢组的整合进一步把“谁在”升级为“谁在做什么”,在切达干酪 30 周成熟期中,干酪乳杆菌的肽酶转录本与游离氨基酸峰度同步上升,证实其在风味前体形成中的核心作用;在开菲尔粒中,哈萨克斯坦酵母的醇脱氢酶活性与高加索酸乳杆菌的柠檬酸裂解酶表达呈昼夜振荡耦合,提示跨域代谢互补。单细胞基因组学已开始解析传统发酵剂中的稀有菌株功能;长读长测序、Hi-C 和光学图谱技术正在组装从质粒到宏基因组完整环状序列,揭示多复制子应激适应网络;机器学习模型利用 40000 株乳品微生物的泛基因组数据,预测菌株在特定配方下的酸化速率、后酸化风险及噬菌体敏感性,实现“数字孪生”发酵。公共数据库(NCBI RefSeq、IMG/M、MG-RAST)与实时溯源平台(Galaxy Europe、QIIME 2 Cloud)把基因组信息转化为可追溯的数字护照,一旦发现奶酪表面出现非期望的单核细胞增生李斯特菌,可在 24h 内完成从货架到发酵罐的菌株级溯源;牧场端通过便携式纳米孔测序监测生乳微生物组,提前预警体细胞数升高或嗜冷菌污染。未来,结合合成生物学、CRISPR 编辑和微流控培养,基因组学将推动“按需定制”的第二代乳品发酵剂,实现从风味、营养到安全的多目标精准优化,为全球乳业建立数据驱动的质量与安全新范式。

研究案例 1：基于 16S rRNA 基因测序解析不同贮藏时间和温度对巴氏杀菌乳品质和微生物的影响

1. 不同贮藏温度、时间对巴氏杀菌乳细菌群落多样性指数的影响

通过对巴氏杀菌乳进行细菌菌落的多样性分析，可知它在生态学当中的多样性。以下将以柱形图（图 1.1）的方式来比较不同贮藏条件下巴氏杀菌乳的 OTU 水平上细菌菌落多样性的变化情况。将各样品按照贮藏温度分为 5 组：0℃下贮藏 0~15d；4℃下贮藏 0~15d；10℃下贮藏 0~15d；15℃下贮藏 0~15d；25℃下贮藏 0~15d。在 0℃时巴氏杀菌乳中细菌菌落多样性保持较好；4℃、10℃、15℃下巴氏杀菌乳在贮藏 3d 起细菌菌落多样性随着贮藏时间的增加而显著性降低；25℃下贮藏到 9d 时其多样性缓慢上升，这可能与巴氏杀菌乳中产生的自然发酵有关。由此现象可知，在 0℃下贮藏的巴氏杀菌乳菌落微生物多样性未遭到严重破坏，较稳定。而在 4℃、10℃、15℃、25℃下很多微生物种类消失，由细菌菌落多样性向单一方向转变，这也可能是造成巴氏杀菌乳营养品质下降的原因。

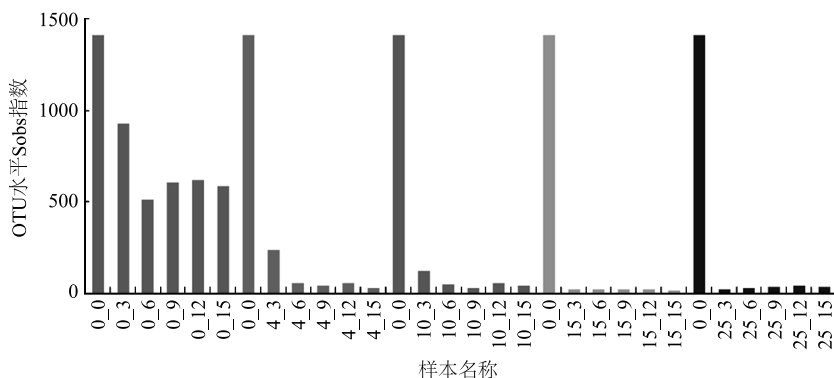
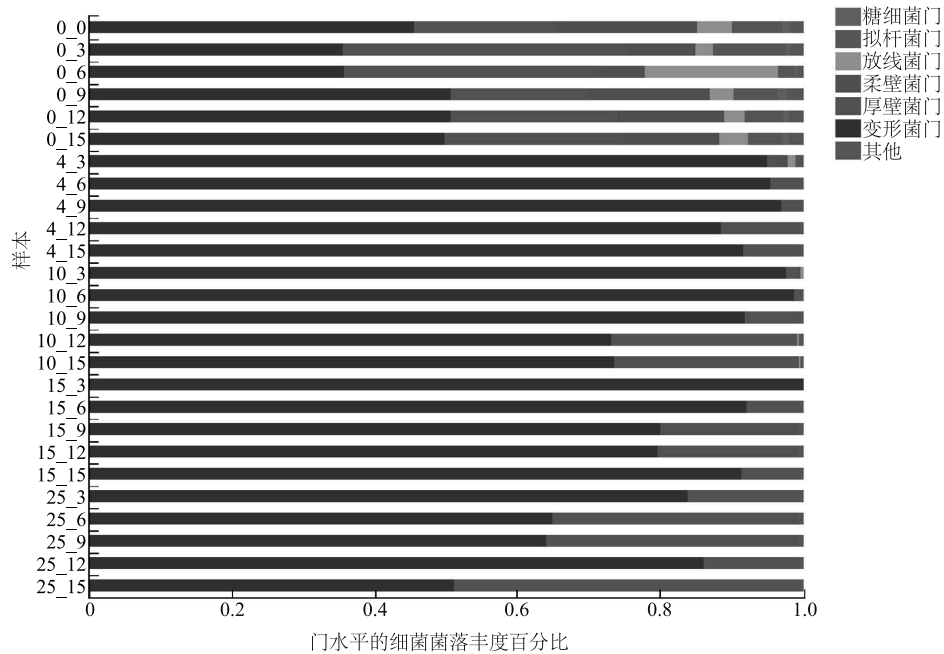


图 1.1 不同贮藏温度、时间下巴氏杀菌乳 OTU 水平上多样性变化

2. 不同贮藏温度、时间对巴氏杀菌乳细菌群落多样性的影响

群落组成图可以反映出被测样本中含有微生物门属情况以及被测样本中各微生物的相对丰度。通过群落结构图可以观测样本在不同分类水平上的群落结构。根据以上 OTU 结果，对巴氏杀菌乳样品细菌 OTU 数据进行整理，以便研究不同贮藏条件下巴氏杀菌乳的细菌菌落组成。细菌门水平分析结果如图 1.2 所示。在 0℃下巴氏杀菌乳门水平上细菌菌落多样性较丰富，4℃、10℃、15℃、25℃其细菌菌落多样性从 3d 开始都有着显著的下降趋势，并向单一门水平转变。由图 1.2 可知，0℃下巴氏杀菌乳在门水平上细菌菌落多样性较丰富，包括变形菌门（Proteobacteria）、厚壁菌门（Firmicutes）、柔壁菌门（Tenericutes）、放线菌门

(Actinobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、糖细菌门(Saccharibacteria)等。随着贮藏天数的增加,各菌门的丰度有明显波动,但并无明显变化。这证明在0℃下贮藏的巴氏杀菌乳在0~15d内其门水平多样性无明显变化,此时贮藏较稳定。可推断变形菌门、厚壁菌门为0℃下巴氏杀菌乳的优势菌群。4℃下贮藏3d时可看出糖细菌门消失,变形菌门丰富度显著增加,厚壁菌门、柔壁菌门、放线菌门、拟杆菌门丰度显著下降。并在贮藏6d之后,在巴氏杀菌乳中柔壁菌门、放线菌门、拟杆菌门都未检测出,只剩下变形菌门、厚壁菌门两类门水平微生物,并以变形菌门为主要优势菌群。10℃下贮藏3d时也发现糖细菌门消失,其变化与在4℃下贮藏3d的变化情况相同。15℃、25℃贮藏3d时未发现柔壁菌门、放线菌门、拟杆菌门、糖细菌门,尤其是在15℃贮藏3d时,其变形菌门丰度显著增加,随后其丰度随着贮藏时间增加而缓慢下降。在15℃、25℃下分别贮藏6d、3d开始,厚壁菌门的丰度缓慢增加,最后在25℃下贮藏15d时变形菌门的丰度与厚壁菌门的丰度相同。



3. 不同贮藏温度、时间对巴氏杀菌乳属水平上细菌群落多样性的影响

将门水平结果进一步整理,从不同温度情况下巴氏杀菌乳细菌菌落属水平结果进行分析,以柱形图进行表示。在0℃下贮藏巴氏杀菌乳属水平上多样性的分析结果如图 1.3 所示。由图 1.3 可知,0℃下巴氏杀菌乳中细菌微生物多样性的种