

微生物学报 *Acta Microbiologica Sinica*
51(1):14–20; 4 January 2011
ISSN 0001–6209; CN 11–1995/Q
<http://journals.im.ac.cn/actamicrocn>

葡萄酒中重要挥发性硫化物的代谢及基因调控

马捷, 刘延琳*

西北农林科技大学葡萄酒学院, 陕西省葡萄与葡萄酒工程技术研究中心, 杨凌 712100

摘要:葡萄酒中的挥发性硫化物是由酿酒微生物在葡萄酒发酵过程中代谢所产生的, 主要包括硫化氢、硫醇、硫醚、硫醇酯、含硫杂醇油及杂环化合物等, 它们对葡萄酒的风味会产生重要影响。本综述介绍了葡萄酒中重要的挥发性硫化物的主要代谢途径及相关基因的调控机制, 并提出酿酒微生物的相关研究是提高优良风味物质含量, 同时抑制不良风味产生的有效途径。

关键词:挥发性硫化物, 葡萄酒风味, 代谢途径

中图分类号: Q935 **文献标识码:** A **文章编号:** 0001-6209(2011)01-0014-07

挥发性硫化物是一类对于葡萄酒感官质量具有重要影响的物质, 这与其挥发性强、活性高以及风味阈值低有关。葡萄酒中的挥发性硫化物可以分为: 硫化氢、硫醚、硫醇、含硫杂醇油、硫醇酯、杂环化合物及果香硫醇^[1]。由于检测手段的限制, 长期以来挥发性硫化物对葡萄酒风味影响的研究相对比较困难, 但随着色谱及质谱仪的使用, 以及相关基因技术手段的应用, 近几年国外对于挥发性硫化物的生物代谢途径及基因调控的研究取得了重要进展。

1 葡萄酒中主要的挥发性硫化物对葡萄酒感官质量的影响

挥发性硫化物味觉阈值都很低, 它们对于葡萄酒风味的影响具有多样性, 表1列出了葡萄酒发酵过程中产生的主要挥发性硫化物的味觉阈值, 及其香气描述。一些含硫化合物可以构成葡萄酒优良的风味, 如黑莓、黄杨树、西番莲、葡萄柚^[2]; 而另一些则会引起令人不愉快的味道, 如臭鸡蛋味、大蒜味、

煮菜花^[3]。

2 葡萄酒中主要挥发性硫化物的生成途径及基因调控

2.1 硫化氢 (H_2S)

葡萄酒发酵过程中, 酿酒酵母的硫代谢会产生痕量的 H_2S , 能产生令人不愉快的气味^[4]。酿酒酵母可以利用无机硫源 (SO_4^{2-} 或 SO_3^{2-}) 以及有机硫源 (半胱氨酸和谷胱甘肽) 来产生 H_2S 。与其他发酵基质 (如大麦汁) 相比, 葡萄醪中无机硫化物的含量较高而有机硫化物的含量较低, 然而酵母合成代谢却需要大量半胱氨酸、甲硫氨酸、S-腺苷甲硫氨酸以及谷胱甘肽等有机硫化物。所以, 酵母会通过硫酸盐降解途径 (SRS) 利用无机硫化物来合成有机硫化物。在该代谢过程中会产生 S^{2-} , 进而导致 H_2S 以及其他硫醇类化合物的生成。根据 Swiegers^[5]、Linderholm^[6] 和 König^[1] 等人的研究, 可将硫酸盐降解途径及各基因的调控位置作个总结 (图1)。

基金项目: 国家葡萄产业技术体系建设专项经费 (nycytx-30)

* 通信作者。Tel/Fax: +86-29-87092931; E-mail: yanlinliu@nwsuaf.edu.cn

作者简介: 马捷 (1986–), 男, 黑龙江双鸭山市人, 硕士研究生, 葡萄与葡萄酒学专业。Tel/Fax: +86-29-87092931; E-mail: yanlinliu@nwsuaf.edu.cn

收稿日期: 2010-05-23; **修回日期:** 2010-06-22

表 1 挥发性硫化物的味觉阈值和香气描述^[1]

Table 1 Aroma threshold and aroma descriptor of volatile sulphur compounds^[1]

Off-Flavor Compounds			Flavor Compounds		
Compound	Threshold	Aroma descriptor	Compound	Threshold	Aroma descriptor
Hydrogen sulfide	10 – 80 µg/L	Rotten egg	4MMP	3 ng/L	Black currant, box tree, broom,
Methanethiol	0. 3 µg/L	Onion, Cooked cabbage	3MH	60 ng/L	Passion-fruit, grapefruit
Ethanethiol	1. 1 µg/L	Onion, rubber, natural gas	3MHA	4 ng/L	Passion-fruit, box tree
Dimethyl sulfide	25 µg/L	Asparagus, corn, molasses	Furfuryl thiol	0. 4 ng/L	Roasted coffee, wheat bread
Dimethyl disulfide	15 µg/L	Cooked cabbage, onion	Benzothiazole	50 ng/L	Smoky, flintstone
methionol	500 µg/L	Cauliflower, potato, cabbage,	Thiazole	38 µg/L	Popcorn, peanut

如图 1 所示:首先,细胞膜外的 SO_4^{2-} 被转 *sul1*, 2 基因编码的蛋白转运到细胞内, SO_4^{2-} 与 ATP 经 ATP 硫酸化酶(*met3* 编码)的催化形成腺苷-5-磷硫酸盐(APS),再经 APS 激酶(*met14* 编码)的催化下再次磷酸化,形成 3-腺苷-5-磷硫酸盐(PAPS),两步共需要消耗两分子的 ATP;

然后, PAPS 在 3-腺苷-5-磷硫酸盐还原酶(*met16* 编码)的催化下被 NADPH_2 还原,形成 SO_3^{2-} 和腺苷 3,5 - 二磷酸,之后 SO_3^{2-} 在亚硫酸还原酶多酶复合体(由 *met5*, 10 编码)的作用下被 NADPH_2 进一步还原为 S^{2-} ;

最后,当氮源充足而且合适的时候, S^{2-} 在硫化氢解酶的催化作用下,可与 O-乙酰-丝氨酸(O-AS)和 O-乙酰-高丝氨酸(O-AH)发生整合反应分别生成半胱氨酸和甲硫氨酸。但是在发酵初期和中期当氮源缺乏或者种类不合适的时候(如天冬氨酸含量很少),则不能生成足够的 O-AH 和 O-AS 与 S^{2-} 结合进行后续的反应,这样就会使 S^{2-} 在细胞中聚集,从而以 H_2S 的形式释放出来。

在发酵的后期酵母能够利用的氮源和硫源变得非常少,此时液泡中储藏的谷胱甘肽被分解用于提供酵母代谢所需。谷胱甘肽降解有两种途径,即由 *dug1*, 2, 3 联合控制的通路以及 *ecm38* (编码谷氨酰

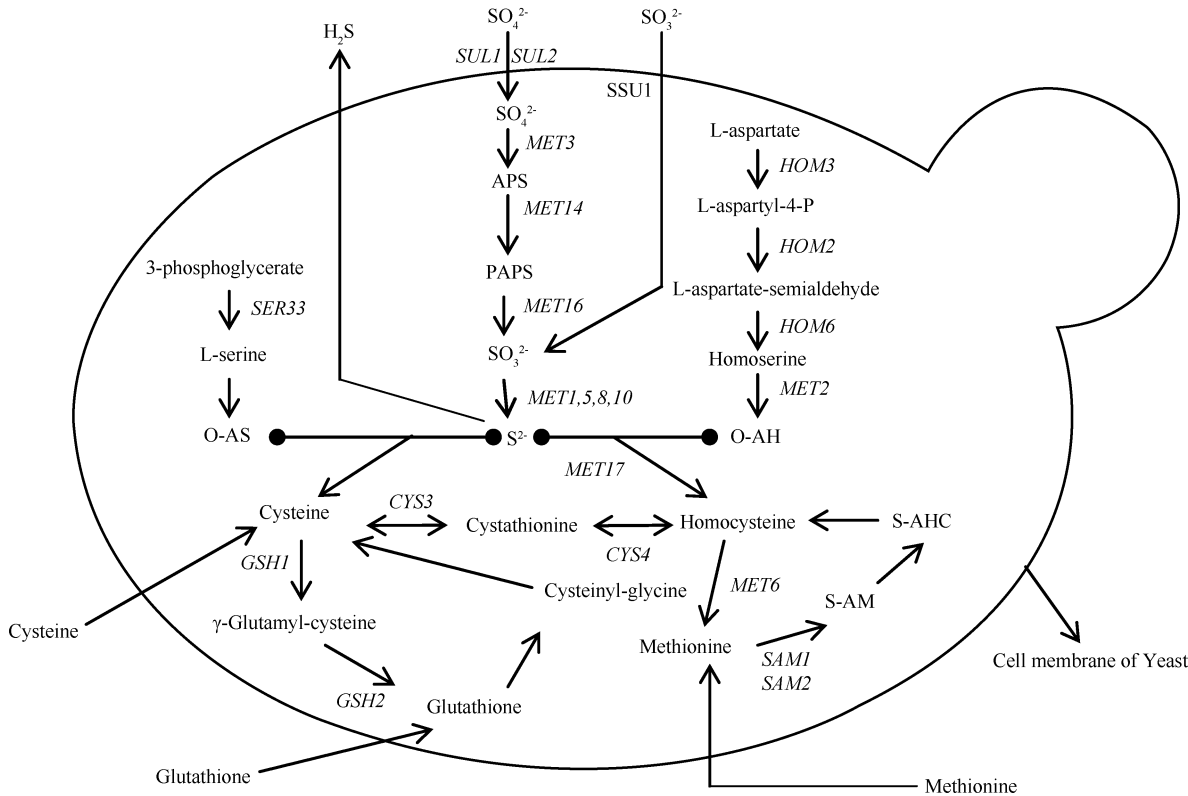


图 1 硫酸盐降解途径及各基因的调控位置

Fig. 1 Sulfate reduction pathway and the Location of genes regulation.

基转肽酶)调控的通路,降解产生的半胱氨酸和其他含硫化合物可以分解产生 H_2S ,但机理尚不清楚。有研究显示,当谷胱甘肽的浓度高于 50 mg/L 时,就会引起 H_2S 产量的升高,进而引起反应生成乙硫醇以及硫醇酯^[7]。下面介绍一些重要基因在 H_2S 生成过程中的调控作用。

met17 编码 O-AH /O-AS 硫化氢解酶,其过表达可以引起商业酵母 UCD522 菌株中 O-AH /O-AS 硫化氢解酶活性提高 10–70 倍,而 H_2S 产量却没有明显减少;但在商业酵母 UCD713 菌株中,*met17* 的过表达没有引起酶活性的改变,但却使 H_2S 产量大幅度的下降。由此可知,O-AH /O-AS 硫化氢解酶的活性与 H_2S 产量并无直接相关性^[8]。然而,*met14* 和 *ssu1* 的过表达会引起 H_2S 产量的增加^[9],其原因主要是基于二者分别编码 ASP 激酶和亚硫酸盐的转运蛋白。

SO_3^{2-} 降解酶是一个多酶复合体,由 *met10* 编码的 α 亚基和 *met5* 编码的 β 亚基组成,该酶是一种血红素蛋白,需要与其辅因子黄素腺嘌呤二核苷酸、黄素单核苷酸以及赛罗血红素结合。对 *met10* 进行定点突变,使得 α 亚基不能再结合辅因子,但仍可以和 β 亚基组成复合体,因此过表达突变的 *met10* 编码的无功能亚基,可以减少 H_2S 的产生。目前,磷酸氢二铵(DAP)已经广泛应用于控制 H_2S 的产生,其原因在于铵盐可以抑制 *met10*,使 α 亚基数量减少,不能组成多酶复合体^[10–11]。

有研究表明 *met17*、*hom2*、*hom6*、*cys4* 和 *ser33* 直接参与含硫氨基酸代谢过程中相关蛋白质的编码^[6]。其中 *hom2* 和 *hom6* 是合成 O-AH 过程中的

重要调控基因,它们的缺乏将导致 O-AH 生成减少而不能与 H_2S 结合,从而导致 H_2S 的积累;*cys4* (编码胱硫醚 β 合成酶)是 *met17* 的下游基因,调控同型半胱氨酸与胱硫醚的相互转化,其缺失会导致 H_2S 产量升高, SO_4^{2-} 降解途径倾向于产生更多的半胱氨酸,所以 *met6* 的缺失并不导致 H_2S 产量的增加;而 *ser33* 是 3-磷酸甘油酸向 L-丝氨酸转化第一步的调节基因,而且只有第一步的阻断会导致 H_2S 产量的增加,这不是因为 L-丝氨酸产量的减少,而是 3-磷酸甘油酸对硫酸盐降解途径具有调节作用。这 5 个基因的缺失都将直接导致 H_2S 的产量增加。图 1 中其余的基因,可能起到调控 SO_4^{2-} 减少等间接的作用,从而影响酵母的硫代谢。另外,*tpo2* 可以编码调节将乙醛运载出细胞膜的蛋白质,而乙醛的积累可以促进细胞对谷胱甘肽的需求,进而增强 SO_4^{2-} 向 H_2S 的转化^[12]。

最近的研究报道,通过对 H_2S 高产酵母菌株 UCD522 与 H_2S 低产酵母菌株 P29 在发酵过程中的基因表达进行实时定量(RT-PCR)检测,经比较后发现,与硫胺(维生素 B1)合成有关的 *thi* 基因在高产菌株 H_2S 中表达水平较高,以此推断硫胺合成途径比一般氮代谢对硫化物产生的影响更为重要^[13]。

2.2 硫醇及含硫杂醇油

甲硫氨酸是硫醇和含硫杂醇油的前体,酵母可以将其转化成甲硫醇、乙硫醇、3-甲硫基戊醇、3-甲硫基丙醇、3-甲硫基丙醛,根据 Landaud 等人的研究^[14]将酿酒酵母甲硫氨酸生成含硫挥发性成分的代谢途径总结如图 2 所示。而酒酒球菌将甲硫氨酸

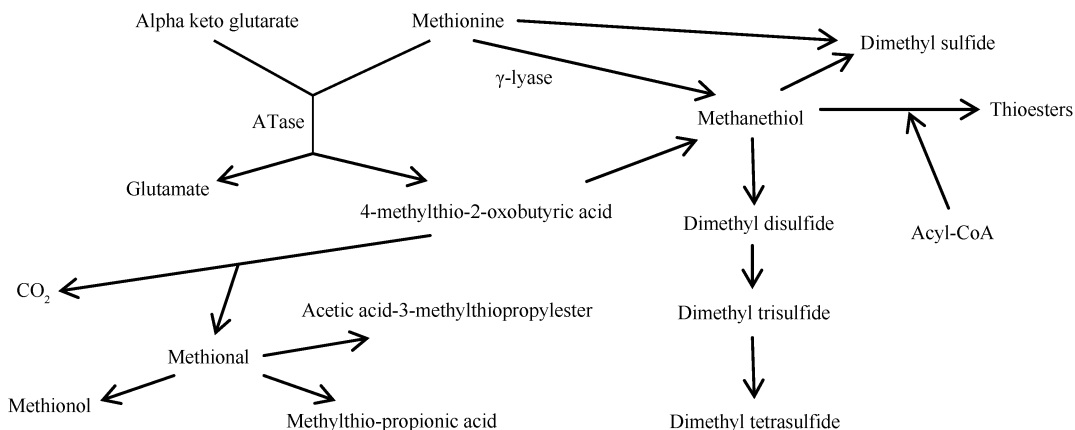


图 2 甲硫氨酸生成含硫挥发性成分的代谢途径^[14]

Fig. 2 Volatile sulfur components ferment from Methionine^[14].

代谢生成 3-甲硫基-2-戊醇、3-甲硫基-戊酸、甲硫醇和二甲基硫化物^[15]。

在酿酒酵母中,甲硫氨酸即可以通过转氨基反应生成 4-甲硫基-2-丁酮酸,再经裂解生成 α -丁酮酸和甲硫醇;还可以直接通过 γ -裂解酶直接脱氨基并生成甲硫醇。4-甲硫基-2-丁酮酸经过脱羧反应生成 3-甲硫基丙醛(methional),最后再经醇脱氢酶催化反应生成 3-甲硫基丙醇(methionol)。其中,反应中间产物 3-甲硫基丙醛只在葡萄酒发酵结束之后才能检测到,并且在陈酿过程中含量还会增加,其进一步反应可以生成具有蘑菇和大蒜味的乙酸 3-甲硫基丙酯^[16]。

半胱氨酸以及谷胱甘肽的降解也可以产生挥发性硫醇,例如 4-甲硫基-1-丁醇和 2-巯基-1-乙醇,都有类似洋葱、大蒜和家禽、农场的味道,但是生成的途径和参与调节的酶,目前尚不清楚^[17]。

2.3 硫醚

甲硫醇和乙硫醇还可以在葡萄酒酿造过程中进一步氧化成甲基硫醚类化合物,如二甲基二硫醚(DMDS)、二甲基三硫醚(DMTS)都是由甲硫醇生成的,它们是对葡萄酒有不良风味影响的物质。二甲基硫醚(DMS)是葡萄酒中对香气贡献很大的物质,赋予干白和甜白葡萄酒以芦笋、玉米、糖蜜风味,经过陈酿的干红中含有的 DMS 是引起蘑菇和松露香气的主要原因,酵母可以利用半胱氨酸和谷胱甘肽而生成 DMS,但由酵母和乳酸菌利用甲硫氨酸或甲硫醇生成 DMS 的途径尚不清楚^[14]。

在葡萄酒工艺上, H_2S 和硫醇可以用 $CuSO_4$ 处理(蓝色下胶的方法)来去除^[18],但是由硫醚产生的不良风味却无法用该方法除去^[19]。所以控制甲硫氨酸代谢产生的不良风味物质,只能通过低产菌株来进行控制,所以含硫氨基酸代谢生成不良挥发性硫化物的相关研究,对于控制葡萄酒的风味有重要意义。

2.4 硫醇酯

硫代乙酸酯类物质是发酵过程由甲硫醇和乙硫醇与来自氨基酸、游离脂肪酸或糖代谢产生的乙酰辅酶 A 反应生成的,该过程需要酯化酶的催化。 H_2S 生成速度的加快会导致硫代乙酸脂类物质的增加,发酵初期导致硫代乙酸甲酯(MeSAc)含量升高,而发酵后期导致硫代乙酸乙酯(EtSAc)含量升高。

高浓度的 H_2S 和甲硫醇会妨碍酵母的生长,而硫代乙酸酯的产生实际上是一个解毒过程,它将硫化物中含有的一个可抑制酶活性的巯基与乙酰基反应结合,从而转变为不影响酵母生长的成分。

蓝色下胶对硫醇酯类物质没有作用,硫代乙酸脂类物质会在葡萄酒的储藏过程中因化学平衡因素而发生水解,生成乙酸和硫醇类的化合物。这就是有些葡萄酒在灌装时并没有不良风味,但在开瓶时会有不良风味的原因。由此可见,通过对硫醇酯类合成途径的控制减少硫醇酯在新酒中的积累,对于陈酿过程以及最终葡萄酒风味改善具有重要作用。

2.5 果香硫醇

果香硫醇是硫醇的一类,但由于研究较多、实际价值较大常常单独进行分类。4-甲基-4-巯基-2-戊酮(4MMP)、3-巯基己醇(3MH)和 3-巯基己醇乙酸酯(3MHA)是对于长相思干白和赤霞珠干红葡萄酒的风味特性有重要贡献的物质^[20]。4MMP、3MH 和 3MHA 在葡萄汁中并不存在,它们是在葡萄酒发酵过程中产生的^[21]。

4MMP 和 3MH 是在碳-硫 β 裂解酶的作用下,从其非挥发性的前体物质——半胱氨酸螯合体(Cys-4MMP, Cys-3MH)中释放出来的。4 个基因被认为对 4MMP 和 3MH 的释放有影响,分别是 *bn3*(调控烟酸的生物合成)、*glo1*(编码乳酰谷胱甘肽裂解酶)、*metc*(编码胱硫醚 β 裂解酶)、*cys3*(编码胱硫醚 γ 裂解酶)^[23],但真正调控酿酒酵母中碳-硫 β 裂解酶活性的基因依旧尚未确定。另外,大肠杆菌 K-12 菌株的 *tnaA* 基因(编码色氨酸酶基因,具有半胱氨酸 β 裂解酶活性)在商业酵母中的过表达,使酒中 4MMP 和 3MH 的含量成为对照组的 25 倍^[24]。研究发现,将改造过的 VIN13 酿酒酵母菌株应用在长相思干白的酿造中,会产生浓郁的西番莲的热带水果香气^[25]。3MHA 是在 *atf1* 编码的乙酰基转移酶作用下由 3MH 生成的^[26],*atf1* 的过表达可以导致 3MHA 含量的显著上升。*Iah1* 编码酯类降解酶,其过表达会引起 3MHA 含量的下降。最新的研究发现,果香硫醇的真正前体物质可能是谷胱甘肽螯合体^[27]。

在葡萄酒发酵过程中,平均只有 3.2% 的含硫非挥发性前体物质,可转变为有活性的香气物质^[24],这是因为目前使用的酿酒酵母的裂解酶活性有限,所以通过基因工程手段增强酵母碳-硫裂解酶

活性是提高特有品种葡萄酒香气的有效手段。

2.6 含硫杂环化合物

含硫杂环化合物是伴随着半胱氨酸的代谢而生成,2-甲硫基呋喃硫醇使葡萄酒具有炭烧咖啡、烤面包和爆米花的香气,在波尔多红葡萄酒、由小盲森葡萄酿造的甜酒中可以发现,研究显示 H_2S 的产量的增加会促进 2-甲硫基呋喃硫醇的生成;2-甲基-3-呋喃硫醇及其二硫代物具有浓烈的烤肉味,它们来自于硫胺的水解,在不同酒样中其含量多可达到 100 ng/L,在拥有不良风味的葡萄酒中其含量高达 300 ng/L 甚至更多^[28];苜甲基硫醇也是伴随着 H_2S 生成而产生的,它具有烟熏味和打火石味;噻唑在葡萄酒中具有爆米花和烘烤味,研究表明它也是以半胱氨酸为前体,在酒球菌的代谢作用下产生的^[15]。

在葡萄酒陈酿过程中呋喃硫醇和苜甲基硫醇的含量会有所增加^[29],赋予葡萄酒烘烤类香气,从而提高葡萄酒香气的层次感和复杂性,但这方面的报道不多,需进一步深入研究。

3 结论和展望

通过对酵母的筛选和基因改造,使酵母发酵产生令人愉悦的香气,同时控制由挥发性硫化物带来的不良风味的产生,这是目前国际研究的热点,国内尚无相关的研究报道。目前的研究存在的问题主要有:首先,关于 H_2S 代谢的途径和基因研究的比较多,而硫醇、硫醚以及含硫氨基酸等其他硫化物的基因调控研究较少;其次,在整个含硫化合物的代谢网络中,有关酶及代谢产物之间的相互关系研究较少,可以从代谢组学的角度出发,综合评价某些基因及重要的中间代谢物对整个酵母硫代谢的作用;第三,果香硫醇真正的非挥发物质前体还存在争议,在酿酒酵母中碳-硫 β 裂解酶活性的基因调控机制尚不清楚,都需进一步研究。在应用层面,首先是基于对不良风味的产生途径和相关基因功能的更深入理解,提出更为有效的工艺手段或开发出更安全有效的新型酿酒辅料来控制不良风味产生;另外,由于很多含硫挥发性物质是引起某些葡萄品种特征香气的主要成分,可以通过对酿酒酵母进行基因改造或相关酶制剂的研究,以利于品种特征鲜明的优质单品种葡萄酒的酿造。本实验室正在对所搜集的中国野生酿酒酵母的产硫化氢特性进行评估,为进一步利

用野生菌株的特色基因资源做准备。

参考文献

- [1] König H, Uden G, Fröhlich J. Biology of Microorganisms on Grapes, in Must and in Wine. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2009.
- [2] Swiegers JH, Pretorius IS. Modulation of volatile sulfur compounds by wine yeast. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2007, 74: 954-960.
- [3] Vermeulen C, Gijs L, Collin S. Sensorial contribution and formation pathways of thiols in foods: a review. *Food Reviews International*, 2005, 21: 69-137.
- [4] Boulton RB, Singleton VL, Bisson LF. 葡萄酒酿造学——原理及应用. 赵光鳌, 尹卓荣, 张继民译. 第 1 版. 北京: 中国轻工业出版社, 2001.
- [5] Swiegers JH, Bartowsky EJ, Henschke PA, Pretorius IS. Yeast and bacterial modulation of wine aroma and flavour. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 2005, 11: 139-173.
- [6] Linderholm AL, Findleton CL, Kumar G, Hong Y, Bisson LF. Identification of genes affecting hydrogen sulfide formation in *Saccharomyces cerevisiae*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74 (5): 1418-1427.
- [7] Moreno-Arribas MV, Polo MC. Wine Chemistry and Biochemistry. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2009: 275-295.
- [8] Spiropoulos A and Bisson LF. MET17 and Hydrogen Sulfide Formation in *Saccharomyces cerevisiae*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000: 4421-4426.
- [9] Donalies UEB, Stahl U. Increasing sulfite formation in *Saccharomyces cerevisiae* by overexpression of and MET14, SSU1. *Yeast*, 2002, 19: 475-484.
- [10] Sutherland CM, Henschke PA, Langridge P, Lopes MB. Subunit and cofactor binding of sulfite reductase-towards developing wine yeast with lowered ability to produce hydrogen sulfide. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 2003, 9: 186-193.
- [11] Mendes-Ferreira A, Barbosa C, Ines A, Mendes-Faia A. The timing of diammonium phosphate supplementation of wine must affects subsequent H_2S release during fermentation. *Journal of Applied Microbiology*, 2010, 108: 540-549.
- [12] Aranda A and Olmo M. Exposure of *Saccharomyces cerevisiae* to acetaldehyde induces sulfur amino acid metabolism and polyamine transporter genes, which depend on Met4p and Haalp transcription factors, respectively. *Applied and Environmental Microbiology*,

- 2004,70:1913-1922.
- [13] Bartra E, Casado M, Carro D, Campama C, Pina B. Differential expression of thiamine biosynthetic genes in yeast strains with high and low production of hydrogen sulfide during wine fermentation. *Journal of Applied Microbiology*,2010;1-10.
- [14] Landaud S, Helinck S, Bonnarme P. Formation of volatile sulfur compounds and metabolism of methionine and other sulfur compounds in fermented food. *Applied Microbiology and Biotechnology*,2008,77:1191-1205.
- [15] Pripis-Nicolau L, Revel G, Bertrand A, Lonvaud-Funel A. Methionine catabolism and production of volatile sulphur compounds by *Oenococcus oeni*. *Journal of Applied Microbiology*. 2004,96:1176-1184.
- [16] Mestres M, Busto O and Guasch J. Analysis of organic sulfur compounds in wine aroma. *Journal of Chromatography A* ,2000,881:569-581.
- [17] Bisson LF and Karpe JE. Genetics of Yeast Impacting Wine Quality. *Annual Review of Food Science and Technology*,2010.1:139-162
- [18] 李华,王华,袁春龙,等. 葡萄酒工艺学. 第1版. 北京: 科学出版社,2007.
- [19] Maujean A. La chimie du soufre dans les mouts et les vins. *Journal international des sciences de la vigne et du vin*,2001,35:171-194.
- [20] Dubourdieu D, Tominaga T, Masneuf I, Gachons CP, Murat ML. The role of yeasts in grape flavor development during fermentation: the example of Sauvignon Blanc. *American Journal of Enology and Viticulture*,2006,57:81-88.
- [21] Vermeulen C, Gijs L, Collin S. Sensorial contribution and formation pathways of thiols in foods: A review. *Food Reviews International*,2005,21:69-137.
- [22] Gachons C, Tominaga T, Dubourdieu D. Measuring the aromatic potential of *Vitis vinifera* L. cv. Sauvignon blanc grapes by assaying S-cysteine conjugates, precursors of the volatile thiols responsible for their varietal aroma. *Journal of agriculture and food chemistry*,2000,48:3387-3391.
- [23] Howell KS, Klein M, Swiegers JH, Hayasaka Y, Elsey GM, Fleet GH, Pretorius IS, Hoj PB, Lopes MB. Genetic determinants of volatile thiol release by *Saccharomyces Cerevisiae* during wine fermentation. *Applied and Environmental Microbiology*,2005,71:5420-5426.
- [24] Swiegers JH, Capone DL, Pardon KH, Elsey GM, Sefton MS, Francis IL, Pretorius IS. Engineering volatile thiol release in *Saccharomyces cerevisiae* for improved wine aroma. *Yeast*,2007,24:561-574.
- [25] Swiegers JH, Kievit RL, Siebert T, Lattey KA, Bramley BR, Francis IL, King ES, Pretorius IS. The influence of yeast on the aroma of Sauvignon Blanc wine. *Food Microbiology*,2009,26:204-211.
- [26] Swiegers HJ, Pretorius IS. Yeast Modulation of Wine Flavor. *Advances in Applied Microbiology*,2005,57:131-175.
- [27] Roland A, Schneider R, Guernevé CL, Razungles A, Cavelier A. Identification and quantification by LC-MS/MS of a new precursor of 3-mercaptohexan-1-ol (3MH) using stable isotope dilution assay: Elements for understanding the 3MH production in wine. *Food Chemistry* ,2010,121:847-855.
- [28] Tominaga T, Dubourdieu D. A novel method for quantification of 2-methyl-3-furanthiol and 2-furanmethanethiol in wines made from *Vitis vinifera* grape varieties. *Journal of agriculture and food chemistry*, 2006,54:29-33.
- [29] Tominaga T, Guimberteau G, Dubourdieu D. Role of certain volatile thiols in the bouquet of aged Champagne wines. *Journal of agriculture and food chemistry*, 2003,51:1016-1020.
- [30] Gardner JM, Poole K, Jirane V. Practical significance of relative assimilable nitrogen requirements of yeast: a preliminary study of fermentation performance and liberation of H₂S. *Australian Journal of Grape and Wine Research*,2002,8:175-179.
- [31] Ugliano M, Fedrizzi B, Siebert T. Effect of nitrogen supplementation and *Saccharomyces* species on hydrogen sulfide and other volatile sulfur compounds in shiraz fermentation and wine. *Journal of agriculture and food chemistry*,2009,57(11):4948-4955.
- [32] Ebeler SE and Thorngate JH. Wine Chemistry and Flavor: Looking into the Crystal Glass. *Journal of agriculture and food chemistry*,2009,57(18):8098-8108.
- [33] Polásková P, Herszage J, Ebeler SE. Wine flavor: chemistry in a glass. *Chemical Society reviews*,2008,37(11):2478-2489.
- [34] Jimenez E, Olmo ML. Addition of ammonia or amino acids to a nitrogen-depleted medium affects gene expression patterns in yeast cells during alcoholic fermentation. *FEMS Yeast Research*, 2008,8:245-256.
- [35] Carrau FM, Medina K, Farina L. Production of fermentation aroma compounds by *Saccharomyces cerevisiae* wine yeasts : effects of yeast assimilable

- nitrogen on two model strains. *FEMS Yeast Research*, 2008, 8; 1196-1207.
- [36] Borneman AR, Chambers PJ, Pretorius IS. Yeast systems biology: modelling the winemaker's art. *TRENDS in Biotechnology*, 2007, 25 (8): 349-355.
- [37] Moreira N, Mendes F, Pereira O, Pinho PG, Hogg T, Vasconcelos I. Volatile sulphur compounds in wines related to yeast metabolism and nitrogen composition of grape musts. *Analytica Chimica Acta*, 2002, 458: 157-167.
- [38] Pretorius IS, Hoj PB. Grape and wine biotechnology: challenges, opportunities and potential benefits. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 2005, 11: 83-108.

Metabolism and gene regulation of important volatile sulfur compounds in wine-A review

Jie Ma, Yanlin Liu *

College of Enology, Northwest A&F University / Shaanxi Engineering Research Center for Viti-viniculture, Yangling 712100, China

Abstract: Wine microbes can produce volatile sulfur compounds during wine fermentation. The main volatile sulfur compounds found in wine are hydrogen sulfide, sulfides, thiol, thioesters, sulfur-containing fusel alcohols, sulfur-containing heterocycles and “fruity volatile thiols”. They can affect the wine flavor dramatically. Metabolism pathways and related gene regulations of these compounds are discussed in this review. This review also proposes that research on wine microbes is an effective way to increase concentrations of flavor compounds in wine and inhibit undesirable off-flavor compounds at the same time.

Keywords: volatile sulfur compounds, wine flavor, metabolic pathway

(本文责编:王晋芳)