

# Chapter 9\_Yeast and Fermentation

---

## Chapter 9: Yeast and Fermentation

---

**了解发酵是由微生物进行的。**

**酵母是一种负责发酵的真菌。**

**酵母能将少量单糖转化为乙醇和二氧化碳。**

**时间和温度等发酵条件会影响发酵速度。**

发酵并不是一个新现象。酵母已经存在了数百万年。它们漂浮在空气中，被风吹动，或寄生在动物或鸟类身上，这些都是小型“隐形”生物的绝佳运输方式。酵母会找到掉落在地上的一些水果。是的，果树也已经存在了很长时间。裂开的果实含有大量糖分，酵母无法拒绝食用这些美味糖分的诱惑，因为它们想要产生下一代细胞。通过消耗水果中的糖分，可以制造出酒精。

有趣的是，动物和鸟类也会被成熟的水果所吸引，因为当水果躺在地上时很容易采摘。少量的酒精会让动物感觉不同，甚至感到快乐。所以，我们知道动物享受发酵产品的时间比人类要长得多。

大多数人可能都会惊讶地发现，就在你读到这篇文章的那一刻，你的身体、头发、胡须以及你接触的许多东西的表面都聚集着酵母菌。但不要惊慌。酵母菌是无害的，而且有其用途。有些真菌（酵母菌属于真菌家族）可能有害。但我们稍后会介绍其中的几种。细菌也可能非常有害，当水或食物受到污染时，可能会发生致命的爆发。但为了便于理解，我们将讨论酵母菌，并简要讨论一些其他真菌。

古人直到十八世纪都完全不知道糖（和氨基酸）转化为酒精和调味料的过程。人们确实知道，在谷物食用后的几天内，或者将碾碎的谷物与水混合并放置几天后，液体的味道发生了变化，对人体有不同的影响。人们相信这种转变是神灵的作为。因此，人们崇拜和赞美特定的神灵，以感谢他们赐予这种特殊的液体。

在更近的历史中，大约 1000 年前的中世纪，“godes-good”（上帝的恩赐）一词成为公认的短语，每个人都感谢谷物和啤酒花的丰收以及啤酒的生产。

人们没有意识到有特定的生物负责这种转变。酵母是真菌家族（植物和动物之间物种关系悠久）的组成部分。酿酒酵母是发酵中使用的主要真菌，拉丁语中意为“糖菌”。

一种主要的酵母更常见，在环境中无处不在。酿酒酵母是一种物种，在饮料和食品的多种发酵中很常见。它负责野生发酵，这是发酵发生的唯一方式。也就是说，酵母会漂浮在含有足够糖的液体中，并将糖转化为酒精。如今，我们拥有一个非常可控的流程来生产纯种酿酒酵母，并以精确的浓度（酵母细胞数量）将其添加到发酵中。

已知的酿酒酵母菌株超过 1,000 种，新菌株是通过野生收获鉴定出来的。其中大部分都保存并记录在世界各地的众多收藏中，包括加州大学戴维斯分校的 Phaff 收藏。这些是饮料、食品和其他行业尚未开发的资源，但这些收藏也充当了“方舟”，以防发生全球灾难时保护物种。许多行业都依赖酵母（和其他真菌）作为工艺的一部分。

还有许多其他酿酒酵母菌株也可以将糖转化为酒精，但它们通常对产生的酒精量很敏感。由于酒精是一种毒素，也是发酵过程的副产品，酵母无法摆脱酒精，因此在一定浓度下，酒精会变得有毒并杀死酵母细胞。其他更常见的酿酒酵母种类包括……

在最近几个世纪的某个时候，酿酒酵母和真巴酵母交配，并出现了一种新的菌株。这是路易斯·巴斯德等人研究的亚种，他们发现“动物”负责生产酒精，而不是神灵之手。这个亚种后来被称为巴斯德酵母，以纪念路易斯·巴斯德。酵母研究人员已经发现了大约 150 个这种亚种的菌株，大部分在欧洲。它的多样性低于酿酒酵母。

随着时间的推移，自从鉴定出专门用于啤酒发酵的酵母和菌株以来，酿酒商根据啤酒风格使用特定的菌株。酿酒酵母用于酿造麦芽啤酒，发酵条件约为 16°C 至 22°C，因此可以在 7-10 天内相对较快地发生。相反，巴斯德酵母用于酿造拉格啤酒，风格类似。理想的发酵温度约为 10 - 14°C，发酵速度较慢。

但我们并不局限于使用这些特定的酵母来酿造这些特定的风格，我们可以互换。因此，可以用拉格酵母酿造啤酒，但在啤酒温度下发酵（例如，Anchor steam 加州常见啤酒风格），或者用啤酒酵母在拉格温度下酿造拉格啤酒，例如“冷” IPA。

虽然我们可以在酿造啤酒和葡萄酒时使用酿酒酵母，但由于麦芽和葡萄糖的分不同，因此使用不同的菌株。而且，由于发酵条件不同，酵母的行为也会不同。因此，我们在酿造啤酒时使用非常特定的菌株。但可以用葡萄酒菌株酿造，反之亦然。

对于许多酿酒商来说，他们的酵母是“特殊的”，他们尽可能地保持菌株的纯度并避免污染。酵母供应商在购买时会确保菌株的纯度，但如果酿酒商在发酵后重复使用酵母，那么酿酒商将承担保持纯度的责任和风险。

## 酵母的结构

酵母与所有真菌和细菌一样，都是单细胞生物。但酵母通常是球形的。它们的直径约为 10 微米（即 10 百万分之一米）（图 9.1a）。酵母比细菌复杂得多，尽管大多数细菌也是单细胞生物（图 9.1b）。

与人类细胞一样，酵母细胞具有类似的细胞器，可执行非常具体的工作。与人类细胞一样，细胞的“跳动的心脏”是细胞核（图 9.2）。它包含染色体、DNA 和遗传信息，使每种酵母菌株都独一无二。酵母是第一批进行全基因组测序的生物之一，酵母和人类之间共有基因的数量令人大开眼界。与人类基因组相比，酵母基因组相对较小，但从同样的角度来看，与玉米基因组等相比，人类基因组也较小。人类并不是遗传最复杂的生物！

**(A) 单细胞酵母。一些细胞侧面较小的“芽”是新酵母细胞正在“诞生”。 (B) 杆状细菌细胞。**

任何细胞的存在都必须有外壁。酵母细胞是一种可渗透的膜，也就是说，物质可以通过细胞壁进出。这就是酵母“吸收”糖和氨基酸等营养物质并排出酒精（是的，不仅仅是乙醇）、二氧化碳和香料的方式。细胞壁还保护细胞内部的物质，并保持细胞内外压力的平衡。

## 酵母细胞的内部成分。

我们稍后会更详细地讨论这一点，但是当酵母完成酒精生产并经历了几次复制，即产生了一些新细胞时，酵母就会开始聚集在一起，或者我们称之为絮凝。钙离子有助于促进这一过程，但细胞表面还有一种特殊的蛋白质有助于絮凝。

一旦酵母开始絮凝，酵母团就会浮到顶部并被酿酒师“收获”，这就是顶部发酵酵母。这在 *S. cerevisiae* 菌株中更为典型。相反，一些菌株会絮凝并沉淀在罐底。这些被称为底部发酵酵母，是 *S. pastorianus* 的典型特征。

但这些名称可能有点误导。发酵发生在整个容器中，而不是在顶部或底部。酵母产生的二氧化碳被释放，这些二氧化碳气泡会使酵母四处移动。

为了方便现代啤酒厂，大多数发酵罐的底部都是锥形（倒三角形）。因此，大多数酵母（无论何种类型）都会絮凝并沉淀到底部，这使得它们很容易被清除。图 9.3 显示了发酵罐的锥形底部，其中连接了软管，准备排出酵母和啤酒。

### **垂直发酵罐的锥形底部。**

大多数生物的目标是生存，如果成功，则产生下一代。酵母也不例外。但与大多数生物不同，酵母没有交配过程。没有男酵母或女酵母。在发酵的早期阶段，酵母将开始细胞分裂过程。芽或“子细胞”从细胞壁中生长出来（见图 9.1A）。芽长到足够大后会脱离母细胞。如果仔细观察图 9.1A，您会看到一些酵母细胞的细胞壁上有一个较暗的圆圈形状。这是子细胞分离后的芽痕。在酵母细胞的生命周期中（相当短暂），它可以产生许多子细胞，但在一次发酵中，可能会产生三到四个子细胞。

我们可以在指数增长曲线图（图 9.4）中看到这一点。有一个短暂的滞后阶段，酵母会适应麦芽汁的新糖分丰富的环境。然后酵母细胞数量急剧增加，几乎呈垂直增长。然后，随着糖和其他营养物质的消耗，以及酵母产生更多酒精，生长速度减慢，然后停止。此时，发酵将被认为接近完成，酵母已絮凝，应进行收获。酵母在发酵罐中存活时间过长实际上可能会杀死酵母，细胞会破裂并泄漏其内容物。这会导致啤酒产生异味。

但条件会影响生长以及酒精产量。酵母细胞的总数、麦芽汁的温度、以°Plato 表示的总糖量、糖含量（麦芽糖含量、葡萄糖含量和麦芽三糖含量）、氨基酸含量、pH 值（有机酸和游离氢离子）、溶解氧量以及钙和铜等离子的含量。

**发酵过程中酵母生长曲线的示例。初始滞后期，然后快速增长，随后是减速和稳定期。在此阶段去除酵母很重要；否则，酵母会死亡。**

### **酵母对麦芽汁的利用**

正如多次提到的，酵母需要碳水化合物来源，但它们使用最简单的碳水化合物形式，即单糖。第 4 章和第 5 章中描述的麦芽和糖化过程讨论了如何将淀粉切成更小的链以及这些单糖。

酵母偏爱食物，即非常小的分子。对于糖，酵母会首先消耗葡萄糖，然后是麦芽糖，最后是麦芽三糖。虽然图中显示了这三种分子的结构，但我们也可以从碳、氢和氧分子的数量来考虑它们。葡萄糖有六个碳、十二个氢和六个氧。因此，麦芽糖的数量是葡萄糖的两倍，麦芽三糖的数量是葡萄糖的三倍。麦芽汁中约有 10% 的葡萄糖、约 60% 的麦芽糖和 20% 的麦芽三糖，但这些比例可能会发生变化，并且可能有两种

不同的麦芽汁具有相同的比重（以 °Plato 为单位测量）但糖含量不同。但是当我们讨论发酵效率时，我们会回到这个问题。

因此，酵母只会将葡萄糖转化为酒精，但现在让我们非常具体地称之为乙醇。但不要忘记，每生产一种乙醇，就会产生一种二氧化碳。乙醇是一个双碳分子，二氧化碳有一个碳，所以总共有三个碳分子。葡萄糖是一个六碳分子，那么葡萄糖能产生多少个乙醇分子和二氧化碳分子呢？是的，没错，两个乙醇分子和两个二氧化碳分子来自一个葡萄糖。

现在酵母只对消耗糖来获取能量感兴趣，但结果是它会产生酒精和二氧化碳。因此，酵母吸收糖并产生乙醇和二氧化碳。然后它吸收麦芽糖，但酵母只能从葡萄糖中产生乙醇和二氧化碳，而麦芽糖是两个葡萄糖，那么会发生什么呢？酵母产生的另一种酶（ $\alpha$ -葡萄糖苷酶，有时也被称为麦芽糖酶）将麦芽糖分解成两个葡萄糖，这样我们现在就可以从麦芽汁中最丰富的糖中生产出四个乙醇分子和两个二氧化碳分子。

我可能不必解释麦芽糖消耗完后麦芽三糖会发生什么，但从麦芽三糖中得到了六个乙醇分子和六个二氧化碳分子。

这一切大多发生在发酵后的 72 到 96 小时内，但同样，这取决于酵母细胞的初始数量、温度、溶解氧等。

麦芽汁中有多少葡萄糖、麦芽糖和麦芽三糖分子？好吧，假设这是一个非常非常大的数字，产生非常非常大量的乙醇和二氧化碳分子。

如果由于某种原因在发酵过程中添加了更多糖（具体取决于糖的类型），这可能会破坏当前的麦芽糖或麦芽三糖同化，葡萄糖同化将开始。糖同化是一个逐步的过程，任何变化都会影响这些步骤，酵母将再次从葡萄糖开始。

葡萄糖转化为乙醇和二氧化碳需要很多步骤。前十个步骤称为糖酵解途径（图 9.5）。在步骤 4，该途径分为两个小途径，其中一个六碳分子变成两个三碳分子，然后最终制成丙酮酸（一个三碳分子），请记住，步骤 4 中的途径是相同的，所以我们有三个丙酮酸分子（ $2 \times$  三个碳分子）。

这种途径并非酵母独有，但所有生物都会消耗糖来产生能量。你能想到一个吗？去照照镜子。是的，我们也使用糖酵解途径。否则我们怎么会有能量来活着和活跃？即使我们的细胞也会储存碳水化合物，但其中一种大型碳水化合物叫做糖原。谁不喜欢在长跑、骑自行车、游泳或踢足球之前补充一点碳水化合物呢？嗯，你懂的。还记得我在本章中说过我们和酵母细胞之间的一些共同基因吗？

让我们简要讨论一下这种能量的产生。在图中，你会看到箭头指向三磷酸腺苷 (ATP) 的方框。好吧，这就是我们的能量。ATP 是用于使所有细胞运行的天然能量。我们使用少量能量，但我们产生更多能量。在有氧状态下（氧气充足），总共会产生 32 个 ATP。但在无氧状态下（氧气很少或没有氧气），只会产生两个 ATP。

乙醇由丙酮酸通过两个步骤制成。丙酮酸变成乙醛并释放二氧化碳。我们现在有两个碳分子并释放了一个碳分子（二氧化碳）。酶从乙醛中去除一个氢；因此，我们现在有了乙醇 ( $2C_6H_5O$ )。世界处于平衡状态。

**顶部。葡萄糖转化为乙醇和二氧化碳的方程式。底部。丙酮酸由葡萄糖转化为糖酵解途径。**



有些酵母可以吸收四葡萄糖，但这种糖非常少，在工业中并不常用。

额外的糖量非常小，但也可以添加。这就是蔗糖，或者更广为人知的你放在咖啡杯里的糖。

当我们谈论这些用于发酵的糖时，我们称之为可发酵糖。但也有大部分淀粉聚合物（直链淀粉和支链淀粉）没有被切碎成麦芽糖和麦芽三糖的小葡萄糖（图 9.6）。这部分没有被切碎的淀粉被称为不可发酵糖。这种不可发酵的部分在发酵过程中一直存在，并留在成品啤酒中。这可能会导致某些啤酒风格产生甜味，也会产生我们称之为口感的感官特征。

**从左到右，我们有葡萄糖、麦芽糖和麦芽三糖，其中葡萄糖是单糖，麦芽糖是两个葡萄糖的二糖，麦芽三糖是三个葡萄糖的三糖。**

所有生物都需要某种形式的碳水化合物作为能量。所有生物都需要的另一种重要“食物”是蛋白质。蛋白质由不同的单个氨基酸组成。您可能之前就听说过，它们是蛋白质和生命的基石。我们在第 3 章中讨论过这些。麦芽汁和啤酒花含有蛋白质，但这些蛋白质体积很大，酵母无法消化。不过不用担心，酵母不会进入其“蛋白质”中。

酵母会吸收单个氨基酸。酵母对氨基酸的消耗顺序有偏好，而且似乎大多数酵母会消耗除脯氨酸以外的所有氨基酸。但与可发酵糖不同，酵母会使用所有可用的氨基酸，而酵母可能不会消耗所有氨基酸，因此发酵后会剩下氨基酸。此外，在大约 72 小时内，酵母将开始制造自己的氨基酸，因此，在氨基酸总量和酵母将吸收的氨基酸分布方面，酵母可能会非常挑剔。

正如我所提到的，不仅麦芽汁具有这种氨基酸特征，啤酒花也含有少量氨基酸。因此，当酿酒师将啤酒花添加到啤酒壶中时，他们会添加更多的氨基酸。当酿酒师将啤酒花添加到发酵罐中以进行干投酒花工艺以恢复啤酒花香气时，他们会在发酵罐中添加更多的氨基酸。因此，酵母不会耗尽氨基酸。

您可能认为这听起来是一件好事，一般来说确实如此。但这里有几个缺点。首先，过量的脯氨酸可能是一个问题，因为脯氨酸可以与其他一些化合物结合，特别是多酚。这种结合会形成稍大、溶解性较差的结构，在冷藏条件下，它可能会从溶液中脱落，即形成不必要的浑浊。这可能发生在啤酒包装后几周甚至几个月，因此除了测量成品啤酒中的脯氨酸和多酚含量并预测风险外，很难进行跟踪。

第二个问题是，所有氨基酸含量过高会影响陈化。几个月前未在低温下储存的啤酒会变味。口感可能平淡无味，也可能像纸/纸板一样。因此，在包装前品尝啤酒中的氨基酸总量以及脯氨酸等几种关键氨基酸，以了解包装后可能存在的质量风险，是有价值的。

麦芽汁中还有一些其他成分也是酵母所必需的，但可能值得一提的是脂肪酸。当酵母生长并产生子细胞时，脂肪酸有助于酵母细胞壁的发育。啤酒中的脂肪酸可能是一个问题，也会导致陈化和其他异味。但一般来说，脂肪酸含量很低，所以风险很低。

## 投放酵母

将酵母添加到发酵罐中一点也不复杂。酵母有多种形式。最容易处理的是干酵母，其中含有数百万个酵母细胞的非常小的干颗粒实际上只是倒入发酵罐的顶部。添加酵母的下一方式是将酵母作为浆液，也将其倒入发酵罐的顶部。酿酒师会尝试快速添加酵母并关闭发酵罐的顶部，以避免受到空气中或酿酒师胡须或长发上其他微生物的污染。

但酿酒师已经考虑了要添加的酵母量。添加细胞可能会导致发酵缓慢；相反，添加太多可能会导致发酵更快。

添加的酵母量基于可发酵糖的总浓度。是的，只是糖，尽管还有其他重要的化合物会影响酵母的生长。可发酵糖的总量是使用发酵开始前麦汁的密度（报告为重力）来测量的。麦汁重力以°Plato 表示。对于大多数酿酒商来说，他们的麦汁温度在 10°P 到 14°P 之间。麦汁的 °P 越高，酵母在发酵过程中的表现就越好。

发酵开始时麦汁浓度 (°P) 的术语是“原始重力”(OG)。酿酒商将使用此数字并计算发酵结束时的目标重力，即基于啤酒风格的“最终重力”(FG)。OG 和 FG 之间的差值乘以一个因子可以估算出最终的酒精含量。

因此，我们的 OG 为 10°P。我们知道我们的发酵容器有多大，比如说 5,000 升（或 5,000,000 毫升）。一般来说，我们以每毫升麦汁每°P 100 万个酵母细胞作为起始量。对于我们的 5,000,000 毫升发酵罐，麦汁温度为 10°P，我们需要 1,000,000 个酵母细胞 × 5,000,000 毫升 × 10°P。我认为这对我们的发酵来说已经是很多酵母细胞了。

但酿酒师有办法根据 100 毫升浆液中 1 克干颗粒中已知的酵母细胞量来使用干颗粒的重量或酵母浆的体积。对酵母进行活力测试，即酵母的活力。通常，我们希望有 98% 的酵母活力。我们不希望死酵母进入我们的发酵罐。另一项更难做的测试是活力，即酵母的活力。我们想要活酵母，也想要活力酵母。

发酵会继续进行，酿酒师至少会每天跟踪几个参数。他们会跟踪重力的下降，并希望跟踪酒精含量的增加。重力的变化曲线与酵母生长曲线相似，酒精的增加曲线与重力呈反比，但与酵母生长曲线相似。

在发酵过程中，酵母中会发生许多其他反应。这不仅仅是消耗糖来制造酒精和二氧化碳，或消耗氨基酸让酵母进行代谢过程。酵母可以制造出几十种其他化合物，其中大部分都是理想的味道和香气。但有些并不那么理想。因此，品尝发酵麦芽汁对于挑选出可能产生的负面味道或香气至关重要。酿酒师非常擅长检测哪怕是最轻微的异味。如果及早发现，他们可能能够快速调整发酵条件来解决问题，但有时为时已晚，他们会把啤酒倒进下水道。

某些酵母可能在某些发酵过程中产生一种特殊类型的化合物组，称为邻位二酮。这种化合物组的主要化学物质是二乙酰。这会产生奶油糖、奶油爆米花或泡泡糖的味道。有趣的是，这种味道可以在发酵后期表现出来，当检测到时，酿酒师会延长发酵时间，因为酵母通常会重新吸收二乙酰。加热发酵温度会加速二乙酰的重新吸收。

## 专门酵母（野生酵母和细菌）

最初的发酵过程是由于野生酵母“污染”了麦芽汁而发生的。发酵容器并不总是密封的，漂浮的酵母会沉淀在液体的顶部并开始发酵过程。这些被认为是野生发酵，它们至今仍在发生。而且有些啤酒厂是故意这样做的。

几百年前，当修道院里的僧侣和修女是酿酒师时，他们相信将液体转化为他们喜欢的美味、令人神魂颠倒的饮料是上帝的旨意。但他们确实注意到，在一年中的不同时间，啤酒的味道可能会有点不同。这是基于修道院周围种植的不同果树，为僧侣和修女以及修道院周围的穷人提供水果。酵母会存在于叶子和果实上。风会将酵母吹入修道院和开放式发酵罐。从而带来甜美的果味。

这种情况至今仍在发生，啤酒厂有方形的浅发酵罐，一旦煮沸的麦芽汁从锅中泵出并开始冷却，酵母就会漂浮到房间中并开始发酵过程。这些容器被称为冷却船，参观有冷却船的啤酒厂是一种享受。几乎和品尝发酵产生的啤酒一样令人愉快。

酿酒师可以引入这些水果和酸味的另一种方法是在发酵罐中使用水果。有些人可能会使用在工厂加工时不应该存在任何酵母（或细菌）的果泥。但有些酿酒师会等到某个水果季节开始，然后在发酵罐中使用新鲜水果。这种水果会有额外的酵母来源，所以发酵会变得有点疯狂。

酸啤酒风格最初在正常发酵中使用酿酒酵母菌株。然后，可以添加专门的酿酒酵母类型作为混合培养物，或者将发酵啤酒转移到木桶中进行桶陈，其中可以添加其他真菌，例如酒香酵母（英国真菌），以产生酸味以及其他带有描述词（如谷仓或湿马毯）的怪味。

一些酸啤酒会添加细菌以产生酸味（较低酸度）。根据细菌的类型，这些可以产生乳酸味或醋味。

这些与其他微生物的桶发酵通常在单独的房间中进行，因为大多数酿酒商不希望其主要酿酒酵母或巴斯德氏菌菌株发生交叉污染。

## **去除酵母**

发酵完成后，需要去除酵母。对于圆锥形发酵罐，可以去除浓稠的浆液。浆液可以排出并送去清洗和重复使用。经过仔细清洗后，酵母可以重复使用六到十次。清洁和储存酵母有特定的步骤。大多数大型啤酒厂都遵循这种做法，因为他们有空间和人员来进行这一专门的流程。

对于较小的啤酒厂，这种酵母成为废物流的一部分，会被冲入下水道。对于这些啤酒厂，他们每批都会使用新鲜的酵母。这是一项成本，但就拥有清洗酵母和储存清洗酵母的工作人员和专门设施而言，新鲜酵母是一个不错的选择。它确实保证了纯度和质量，因为酵母供应公司承担了这一责任。

## **酵母升级改造**

一些啤酒厂可能会将部分废酵母卖给食品公司。酵母是 B 族维生素和发酵过程中产生的许多其他营养物质的重要来源。这些食品公司将加工废酵母并生产出像维吉麦这样的产品（图 9.7），可以用作涂抹酱或在烹饪炖菜等食物时添加。作为澳大利亚人，这是婴儿刚开始吃固体食物时涂在面包上的一种产品。对于大多数澳大利亚人来说，早餐时涂在吐司上或与奶酪一起放在三明治上是他们的最爱。

### **酵母再利用示例。将酵母转化为食物。**

**没有微生物的作用，发酵就无法发生。**

**特定真菌（酵母）的形式是最常用的微生物。**

**酿酒酵母是酿酒中最常用的酵母种类。**

**酿酒酵母和酵母菌是常见的类型。**

**酿酒酵母最常用于酿造麦芽啤酒。**

**巴斯德氏酵母最常用于生产拉格啤酒。**

**可发酵糖是葡萄糖、麦芽糖和麦芽三糖。**

**酵母从一个葡萄糖分子产生两个乙醇分子和二氧化碳。**

野生发酵会有其他酿酒酵母来源，甚至细菌。  
发酵后，酵母可以清洗并重复使用。