崔梦君, 任宪礼, 王玉荣, 等. 不同地区高温大曲真菌群落结构与感官品质的差异性和相关性分析 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(3): 190−199. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025020150

CUI Mengjun, REN Xianli, WANG Yurong, et al. Analysis of the Differences and Correlations between Fungal Community Structure and Sensory Quality of High-temperature Daqu from Different Regions[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(3): 190−199. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025020150

· 生物工程 ·

不同地区高温大曲真菌群落结构与感官品质的差异性和相关性分析

崔梦君[1,2], 任宪礼[3], 王玉荣[1,2], 孙守营[3], 王增强[3], 任俊宇[3], 杨攀华[3], 郭　壮[1,2,*]

（1.湖北文理学院 酿酒技术产业学院, 湖北 襄阳 441053;
2.湖北文理学院, 湖北省食品配料工程技术研究中心, 湖北 襄阳 441053;
3.山东红太阳酒业集团有限公司技术中心, 山东 济宁 272499）

摘　要: 为比较不同地区高温大曲真菌群落结构和感官品质的差异，本研究采用 PacBio 小分子实时（SMRT）测序、电子鼻和电子舌技术对采集自泸州和济宁地区高温大曲的真菌类群、风味和滋味品质进行了解析。测序结果表明，两个地区高温大曲样品优势真菌类群较为相似，均以疏绵状嗜热丝孢菌（*Thermomyces lanuginosus*）、多育曲霉（*Aspergillus proliferans*）和坚脆嗜热子囊菌（*Thermoascus crustaceus*）为主，其在泸州高温大曲样品中的平均相对含量分别为 45.97%、16.96% 和 11.96%，在济宁高温大曲样品中的平均相对含量分别为 39.50%、15.86% 和 11.76%。LEfSe 分析结果表明，黑曲霉（*Aspergillus subversicolor*）和橙色嗜热子囊菌（*Thermoascus aurantiacus*）可分别作为泸州和济宁地区高温大曲的生物标志物。电子鼻结果表明，泸州地区高温大曲样品芳香族成分和硫化物含量显著偏高（$P<0.05$），而氢化物含量显著偏低（$P<0.05$）。电子舌结果表明，泸州地区高温大曲丰度的相对强度显著偏高（$P<0.05$），而苦味的相对强度显著偏低（$P<0.05$）。相关性分析结果表明，大曲优势真菌种与风味和滋味指标之间具有明显的关联性。该研究为明确不同地区高温大曲真菌群落和感官品质差异提供数据支持。

关键词: 高温大曲, PacBio SMRT 测序技术, 真菌菌群多样性, 电子鼻, 电子舌

中图分类号: TS261.1　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1002−0306(2026)03−0190−10

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2025020150　　本文网刊:

Analysis of the Differences and Correlations between Fungal Community Structure and Sensory Quality of High-temperature Daqu from Different Regions

CUI Mengjun[1,2], REN Xianli[3], WANG Yurong[1,2], SUN Shouying[3], WANG Zengqiang[3], REN Junyu[3], YANG Panhua[3], GUO Zhuang[1,2,*]

（1.Brewing Technology Industrial College, Hubei University of Arts and Sciences, Xiangyang 441053, China;
2.Hubei Provincial Engineering and Technology Research Center for Food Ingredients, Hubei University of Arts and Science, Xiangyang 441053, China;
3.Technical Center of Shandong Red Sun Wine Industry Group Co., Ltd., Jining 272499, China）

Abstract: To compare the difference in fungal community structure and sensory quality of high-temperature Daqu across different regions, PacBio small molecular real-time (SMRT) sequencing, electronic nose, and electronic tongue technologies were utilized to analyze the fungal groups, flavor, and taste quality of high-temperature Daqu collected from the Luzhou and Jining regions. Sequencing results revealed that the predominant fungal groups in high-temperature Daqu

收稿日期: 2025−02−20

基金项目: 湖北省高等学校优秀中青年科技创新团队计划项目（T2023022）。

作者简介: 崔梦君（1999−）, 女, 硕士研究生, 研究方向: 食品生物技术, E-mail: 18371098582@163.com。

*** 通信作者:** 郭壮（1984−）, 男, 博士, 教授, 研究方向: 食品生物技术, E-mail: guozhuang@vip.163.com。

samples from both regions were consistent. *Thermomyces lanuginosus*, *Aspergillus proliferans*, and *Thermoascus crustaceus* were identified as dominant species. In Luzhou, their average relative abundances were 45.97%, 16.96%, and 11.96%, respectively, while in Jining, they were 39.50%, 15.86%, and 11.76%, respectively. LEfSe analysis indicated that *Aspergillus subversicolor* and *Thermoascus aurantiacus* could serve as biomarkers for high-temperature Daqu in Luzhou and Jining areas, respectively. Electronic nose analysis revealed significantly higher levels of aromatic components and sulfides in high-temperature Daqu samples from Luzhou (P<0.05), whereas hydride content was significantly lower (P<0.05). Additionally, electronic tongue analysis showed significantly higher richness of high-temperature Daqu abundance in Luzhou (P<0.05) and significantly lower bitterness relative intensity (P<0.05). Correlation analysis demonstrated clear relationships between dominant fungal species in Daqu and flavor and taste characteristics. This study provides data support to elucidate variations in high-temperature Daqu fungal communities and sensory attributes across different regions.

Key words: high-temperature Daqu; PacBio SMRT sequencing; fungal taxa diversity; electronic nose; electronic tongue

作为世界上最古老的蒸馏酒之一，白酒发酵过程较为复杂，主要涉及两个独立的步骤：大曲制作和酒精发酵[1]。大曲的制作旨在富集微生物，以及由此产生的酶类和风味化合物[2]，这些微生物及其代谢产物不仅是大曲的核心，更是启动后续酒精发酵步骤中不可或缺的发酵剂[3]。因此，大曲的品质是塑造白酒风味特征和影响白酒整体品质的关键性因素。大曲通常由小麦自然发酵而成[4]，制作环境的差异会对大曲的品质产生影响。Zhang 等[5] 研究表明，山西省太原市与湖北省随州市的低温大曲在微生物群落组成与功能特征上存在显著差异。具体而言，太原大曲中地衣芽孢杆菌（*Bacillus licheniformis*）显著富集，其乙酸代谢途径相关基因也显著富集；而随州大曲中食窦魏斯氏菌（*Weissella cibaria*）显著富集，同时乳酸菌及其代谢途径相关基因较为丰富。Li 等[6] 的研究亦表明，不同区域制作的大曲存在独特的生物标志物，枸橼酸杆菌属（*Citrobacter*）、红球菌属（*Rhodococcus*）等是北京市昌平区高温大曲的生物标志物，小尖霉属（*Wallemia*）、毕赤酵母属（*Pichia*）等是贵州省贵阳市大曲的生物标志物；Wang 等[7] 研究发现，来自不同生产区域的不同类型大曲的微生物组成在很大程度上受到其所在地理区域的影响。综上所述，不同地区生产的大曲因自然环境与工艺差异等因素具有独特的微生物结构。

大曲中蕴含的风味成分是塑造白酒特征风味的关键物质基础，然而由于大曲微生物群落结构对环境条件的高度依赖性，不同来源的大曲其品质往往呈现出显著的差异。Jiang 等[8] 对不同季节制作的中高温大曲的研究结果表明，春季大曲典型风味物质（如乙酸和乙酸乙酯）含量较高，呈现浓郁风味特征，而夏季大曲非典型风味成分更为丰富，风味复杂度更高。Deng 等[9] 对不同地区中高温大曲风味研究发现，异戊酸乙酯、庚酸乙酯、己醛、1-壬醛、（E）-2,4-癸二烯醛和 2,3-二甲基-5-乙基吡嗪这 6 种关键风味化合物，对不同地区样品的香气差异具有显著贡献。Li 等[10] 对不同产地浓香型大曲风味进行研究发现，安徽省亳州市的样品酯含量高于其他样品，贵州省茅台镇、四川省宜宾市和山东省梁山市的样品醇类物质比例较高，湖北省十堰市和山东省滨州市的样品富含吡嗪类物质。综上所述，不同来源的大曲在风味品质上存在明显差异。然而，传统的大曲风味品质评价多依赖于人工品鉴，这一方式易受主观判断的影响，难以全面且准确地反映大曲的感官特性。作为现代仿生学设备，电子鼻与电子舌能够模拟人类的嗅觉和味觉系统，具有客观性、重复性、阈值敏感性和长期稳定性等特点[11]，为大曲的风味评估提供了新途径。

纳入本研究的四川省泸州市和山东省济宁市两地距离 1500 多千米，四川省泸州市地处四川盆地南缘与云贵高原的过渡地带，长江、沱江、赤水河的交汇处，属于亚热带湿润季风气候区，气候温和，雨量充沛，光照充足[12]，而山东省济宁市位于鲁西南腹地，地跨黄、淮两大流域，属于温带季风气候，降水少，气温低[13]。综上可见，这两个地区在地域因素，包括气候、水质等方面存在着明显的差异。这些自然条件的差异，加之长期的自然选择与人工驯化[14]，使得每个地区的白酒酿造环境都形成了特定的微生物群系。这些微生物群落对白酒的发酵、陈酿等过程有至关重要的作用，从而塑造了不同地区白酒的独特品质与风格。然而，目前针对这两个地区高温大曲真菌多样性和品质的研究仍显不足。因此本研究采用 PacBio 小分子实时（SMRT）测序技术分析两个地区高温大曲真菌群落结构，结合电子鼻、电子舌技术分析风味和滋味特征，同时通过相关性分析揭示真菌群落与风味和滋味品质之间的潜在关联，为高温大曲在白酒发酵中的贡献提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　材料与仪器

TGuide S96 磁珠法土壤/粪便基因组 DNA 提取试剂盒　天根生化科技（北京）有限公司；ITS1F、ITS4、KOD ONE MM　北京百灵克生物科技有限责任公司；琼脂糖　北京博美富鑫科技有限公司；SMRTbell Template Prep Kit 建库试剂盒　PacBio 公司。

DFT-300 小型高速粉碎机　温州顶力医疗器械有限公司；Synergy HTX 酶标仪　基因有限公司；Veriti96-Well 梯度基因扩增仪　美国 Applied

Biosystems 公司; Qubit 4.0 荧光计　美国赛默飞世尔公司; 164-5050 基础电泳仪　美国 Bio-Rad 公司; UVPCDS8000 凝胶成像分析系统　美国 UVP 公司; R930 机架式服务器　美国 Dell 公司; PEN3 电子鼻　德国 Airsense 公司; CR21N 高速冷冻离心机　日本日立(HI-TACHI)公司; SA402B 电子舌　日本 INSENT 公司。

1.2　实验方法

1.2.1　样品采集　为探究不同地区高温大曲品质的差异, 本试验于 2024 年 5 月分别从位于四川省泸州市和山东省济宁市的 2 家生产酱香型白酒的酒厂进行高温大曲样品的采集。具体而言, 从泸州地区某酒厂采集了 8 份样品, 编号为 LZ1~8, 从济宁地区采集了 10 份样品, 编号为 JN1~10。在采样过程中使用随机取样的方法, 以确保样本的代表性和可靠性。为了后续分析的便利性和一致性, 采用粉碎仪将每个样品进行粉碎混匀处理, 储存于−40 ℃ 冰箱备用。

1.2.2　高温大曲 DNA 提取与 PCR 扩增　取 0.25 g 高温大曲样品用于脱氧核糖核酸(deoxyribonucleic acid, DNA)的提取, 参照 TGuide S96 磁珠法土壤/粪便基因组 DNA 提取试剂盒的说明书进行, 使用酶标仪检测 DNA 浓度。使用梯度基因扩增仪对 DNA 进行聚合酶链反应(polymerase chain reaction, PCR), 真菌 ITS rRNA 全长引物序列如下: ITS1F(5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3'); ITS4(5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3')。

ITS 全长反应体系(30 μL): 基因组 DNA 1.5 μL, NFW 11.7 μL, KOD ONE MM 15 μL, ITS1F 0.9 μL, ITS4 0.9 μL。ITS 全长反应程序: 95 ℃ 5 min; 95 ℃ 30 s, 55 ℃ 30 s, 72 ℃ 45 s, 8 个循环; 95 ℃ 30 s, 60 ℃ 30 s, 72 ℃ 45 s, 24 个循环; 72 ℃ 5 min。将 PCR 产物使用 1.8% 琼脂糖凝胶电泳进行结果检测, 使用 Qubit 4.0 荧光计测定浓度。

1.2.3　PacBio SMRT 测序结果分析　将经电泳检测合格的 PCR 产物进行纯化与定量, 随后构建 SMRT Bell 测序文库。利用 SMRTbell Template Prep Kit 建库试剂盒, 对文库中的混合产物进行损伤修复、末端修复及接头连接等步骤。确保文库通过质量检查后, 采用 PacBio Sequel 测序平台进行测序。利用 QIIME(quantitative insights into microbial ecology)平台的软件进行下机数据处理[15], 使用 uclust 工具将序列相似度大于或等于 97% 归为一个操作分类单元(operational taxonomic units, OTU), 通过 UNITE 数据库注释代表 OTU 序列的物种信息, 进一步对菌群结构进行统计。

1.2.4　高温大曲样品风味品质分析　使用电子鼻收集高温大曲的风味信息, 该系统由 10 种金属氧化物传感器组成。在测试之前, 称取 15 g 高温大曲样品于顶空瓶内, 在室温下挥发 1 h。仪器测试期间, 气体进样流量 120 mL/min, 检测时间 60 s, 洗气时间 200 s, 用 G/G_0 比值(其中 G 代表 10 个传感器对样品气体的响应电导, 而 G_0 则代表传感器在空气中的响应电导)对传感器的响应值进行评价, 选取 49、50 和 51 s 这 3 个时间点响应值的平均值作为样品的风味信息进行分析, 每个样品测试 3 次。

1.2.5　高温大曲样品滋味品质分析　使用电子舌收集高温大曲的滋味信息, 该系统包含 5 个测试传感器和两个参比传感器。在测试之前, 称取 40 g 高温大曲样品与 160 mL 纯水混匀后静置 30 min, 随后利用高速离心机在 10000 r/min 的条件下对混合物进行离心处理, 时长为 10 min, 取得上清液后, 通过快速滤纸进行过滤, 以进一步纯化样品溶液[16]。仪器测试前, 使用饱和 KCl 溶液对传感器进行活化(24 h), 按照说明书进行安装后进行自检, 通过后进行样品的测定, 每个样品测定 4 次, 取后 3 次稳定结果求取平均值后作为样品的滋味信息进行分析。

1.3　数据处理

运用多元方差分析(multivariate analysis of variance, MANOVA)进行显著性分析; 真菌群落 α 多样性以超 1 指数和香农指数表示, β 多样性基于样本间的非加权 UniFrac 距离矩阵, 采用主坐标分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)进行降维处理和可视化分析, 运用 PERMANOVA 比较组间差异; 使用 R 软件包 ggplot2, 基于门、属和种水平分析微生物群落结构; 采用 R 软件包 venn diagram 绘制基于种水平的韦恩图; 采用 R 软件包 waterfall 绘制 OTU 瀑布图; 使用 MEGA 5.0 进行 OTU 代表序列系统发育树的构建; 使用 R 软件包 microeco 进行线性判别分析(linear discriminant analysis effect size, LEfSe), 若某一分类单元的 lg(LDA 分数)大于 2 且 Kruskal-Wallis 检验的 $P<0.05$, 则该分类单元被视为具有显著差异的标记生物(biomarkers); 采用 R 软件包 igraph 进行种间共现网络分析, 筛选 $P<0.05$ 的边; 使用 Canoco 5 软件进行冗余分析(redundancy analysis, RDA)揭示优势真菌种和品质指标之间的潜在关系。

2　结果与分析

2.1　不同地区高温大曲真菌测序结果及 α 多样性分析

两个地区高温大曲样本测序信息及 α 多样性指数结果如表 1 所示。

由表 1 可知, 通过对 18 份高温大曲进行 PacBio SMRT 测序, 共获得 221087 条高质量 ITS 序列, 采集自泸州和济宁地区的高温大曲平均每个样本分别获得 12368 和 12214 条序列。对高质量序列进行聚类后, 从所有样本中共鉴定出 636 个 OTU, 其中泸州地区样本的 539 个 OTU 平均被鉴定为 5 个门、12 个纲、18 个目、31 个科、39 个属和 48 个种, 山东地区样本的 407 个 OTU 平均被鉴定为 5 个门、10 个纲、14 个目、21 个科、27 个属和 32 个种。相对

表 1　泸州和济宁地区高温大曲样品测序结果及各分类地位数量统计

Table 1　Sequencing results and statistical analysis of the number of different taxonomic positions of high-temperature Daqu samples in Luzhou and Jining regions

地区	样品	序列数(条)	OTU数(个)	门(个)	纲(个)	目(个)	科(个)	属(个)	种(个)	超1指数	香农指数
泸州	LZ1	13093	187	2	9	11	18	20	32	164	3.13
	LZ2	14662	305	6	14	27	40	48	56	223	2.99
	LZ3	12720	297	7	15	27	46	58	65	203	1.42
	LZ4	13347	316	7	14	20	38	51	50	231	2.73
	LZ5	8127	140	5	12	17	28	39	50	196	3.01
	LZ6	11912	132	5	12	15	25	32	40	124	1.15
	LZ7	12434	179	4	8	8	11	12	20	118	2.85
	LZ8	12652	295	4	15	21	38	54	70	235	4.15
	均值	12368	231	5	12	18	31	39	48	187	2.68
济宁	JN1	13066	127	5	11	21	31	37	44	129	0.93
	JN2	8053	128	4	9	9	16	21	26	98	1.02
	JN3	10862	185	4	8	7	12	19	26	191	3.75
	JN4	11244	238	5	9	12	21	26	31	199	3.09
	JN5	12074	174	7	12	17	28	34	35	182	2.35
	JN6	12133	176	2	7	9	16	21	28	173	2.93
	JN7	13356	131	5	11	15	28	35	40	146	0.67
	JN8	13244	134	4	8	10	17	23	26	128	1.93
	JN9	14271	121	5	12	22	28	37	40	199	3.44
	JN10	13837	131	4	9	14	17	20	23	143	3.02
	均值	12214	155	5	10	14	21	27	32	159	2.31

注：超1指数和香农指数均在测序深度为7010条序列时进行计算。

来说，济宁地区高温大曲的分类单元数量小于泸州地区。经 Mann-Whitney 检验发现，两个地区高温大曲真菌群落的超 1 指数和香农指数均无显著差异（P>0.05）。

2.2　不同地区高温大曲群落组成特征

本研究进一步对采集自不同地区的高温大曲群落组成特征进行分析，将平均相对含量>1% 的物种定义为优势物种，结果如图 1 所示。

由图 1（A）可知，在门分类水平，子囊菌门（Ascomycota）是纳入本研究两个地区高温大曲中最丰富的类群，在泸州和济宁地区样品中分别占比 95.73% 和 89.89%。由图 1（B）可知，在属分类水平，采集自济宁地区的高温大曲样品主要以嗜热真菌属（*Thermomyces*）、曲霉属（*Aspergillus*）、嗜热子囊菌属（*Thermoascus*）和马拉色菌属（*Malassezia*）为主，而采集自泸州地区的高温样品在此基础上又出现了另外两个优势物种囊菌属（*Microascus*）和短柄帚霉属（*Scopulariopsis*），平均相对含量分别为 1.92% 和

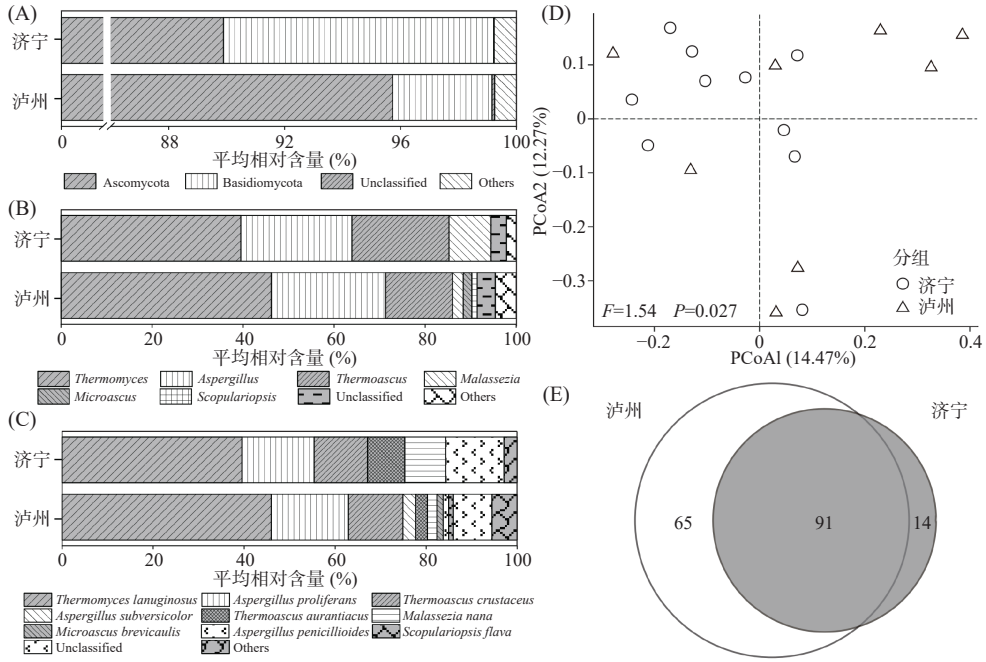


图 1　高温大曲在门（A）、属（B）、种（C）水平群落组成特征、基于非加权 UniFrac 距离 PCoA 图（D）和种水平韦恩图（E）

Fig.1　Characteristics of community composition at the phylum (A), genus (B), and species (C) levels, and the PCoA plot based on unweighted UniFrac distance (D), and the Venn diagram at the species level (E), of high-temperature Daqu

1.15%。尽管两个地区大曲样品在优势微生物数量上存在差异，但是绝对优势物种均为 *Thermomyces*，其在泸州和济宁地区高温大曲中的平均相对含量分别为 46.22% 和 39.52%，其次为 *Aspergillus* 和 *Thermoascus*，其在泸州地区高温大曲中的平均相对含量分别为 25.12% 和 14.69%，在济宁地区高温大曲中的平均相对含量分别为 24.39% 和 21.35%。由图 1(C)可知，在种分类水平上，采集自济宁地区的高温大曲样品主要以疏绵状嗜热丝孢菌(*Thermomyces lanuginosus*)、多育曲霉(*Aspergillus proliferans*)、坚脆嗜热子囊菌(*Thermoascus crustaceus*)、娜娜马拉色菌(*Malassezia nana*)和橙色嗜热子囊菌(*Thermoascus aurantiacus*)为主，而采集自泸州地区的高温样品在此基础上又出现了 4 个优势真菌种黑曲霉(*Aspergillus subversicolor*)、短柄小囊菌(*Microascus brevicaulis*)、帚状曲霉(*Aspergillus penicillioides*)和短柄帚霉(*Scopulariopsis flava*)，平均相对含量分别为 2.76%、1.39%、1.19% 和 1.06%。在 2 个地区的 5 个共同优势真菌种中，*Thermomyces lanuginosus* 占据绝对优势，其在泸州和济宁地区高温大曲中的平均相对含量分别为 45.97% 和 39.50%。其次为 *Aspergillus proliferans* 和 *Thermoascus crustaceus*，这 2 种真菌在泸州地区高温大曲中的平均相对含量分别为 16.96% 和 11.96%，在济宁地区高温大曲中的平均相对含量分别为 15.86% 和 11.76%。图 1(D)显示了基于非加权 UniFrac 距离的真菌群落结构差异，结果显示在只考虑物种有无变化，不关注物种丰度的情况下，采集自两个地区的高温大曲样品真菌群落结构之间存在显著差异(P<0.05)。然而基于种水平的分析可知，这两个地区的优势真菌种类在组成上大体相似，据此推测，导致上述群落结构显著差异的原因可能主要在于低丰度真菌种类之间的明显差异。图 1(E)基于种水平的韦恩图结果亦证明，两个地区高温大曲样品之间物种组成上存在明显差异，其中有 65 个差异种在采集自泸州地区的样品中存在，而只有 14 个差异种在采集自济宁地区的样品中存在，该结果与样本测序信息结果一致。

2.3 不同地区高温大曲 OTU 统计分析

本研究进一步在 OTU 水平上对两个地区高温大曲的真菌类群进行了分析，将在每个样品中均存在且平均相对含量>1% 的 OTU 定义为核心优势 OTU，其在采集自泸州和济宁地区的平均相对含量结果如图 2 所示。

由图 2 可知，采集自泸州地区的高温大曲样品中有 7 个核心优势 OTU，分别为隶属于 *Thermomyces lanuginosus* 的 OTU576，平均相对含量为 43.16%，隶属于 *Thermoascus crustaceus* 的 OTU652、OTU923 和 OTU1136，平均相对含量分别为 2.54%、10.88% 和 1.04%，隶属于谢瓦曲霉(*Aspergillus chevalieri*)的 OTU1314，平均相对含量为 16.33%，隶属于可爱曲霉(*Aspergillus amoenus*)的 OTU653，平均相对含量为 2.54%，隶属于局限曲霉(*Aspergillus restrictus*)的 OTU875，平均相对含量为 2.18%。由图 2 亦可知，采集自济宁地区的高温大曲样品中有 5 个核心优势 OTU，分别为 OTU576、OTU1314、OTU923、OTU652 和 OTU875，平均相对含量分别

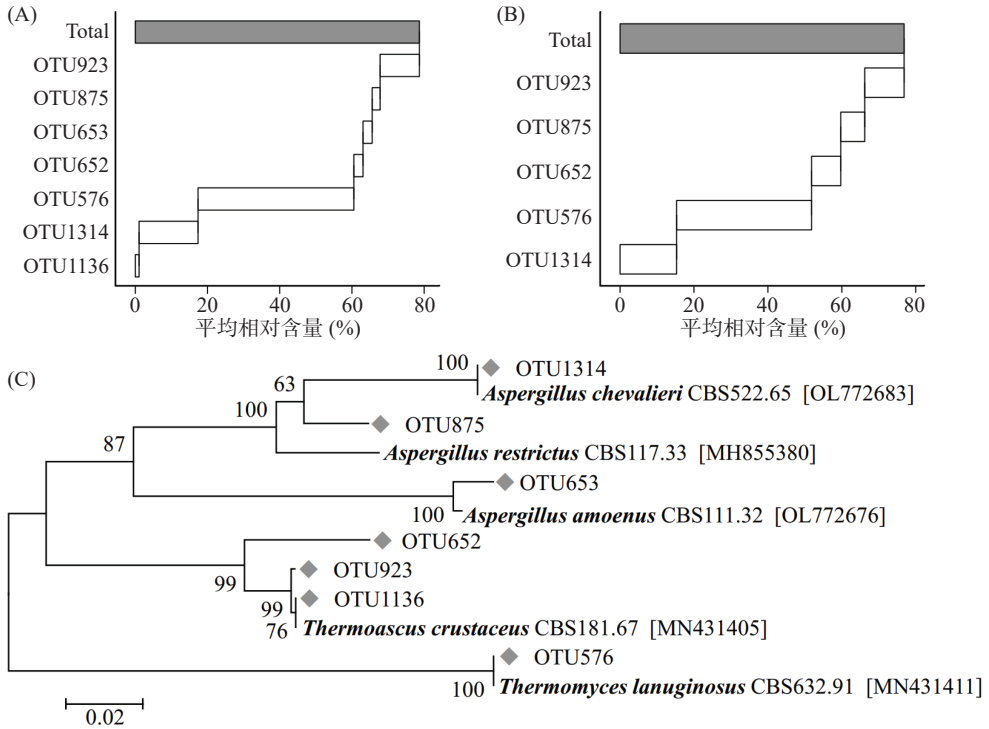


图 2 泸州(A)和济宁(B)地区高温大曲核心 OTU 瀑布图和核心 OTU 系统发育树(C)

Fig.2 Waterfall plot of core OTU of high-temperature Daqu in Luzhou (A) and Jining (B) regions, and phylogenetic tree of core OTU (C)

为 36.52%、15.30%、10.65%、7.90% 和 6.49%。进一步对核心类群进行分析发现，泸州和济宁地区共有的 OTU 是 5 个，且均以 *Thermomyces lanuginosus* 为核心物种，表明 *Thermomyces lanuginosus* 在高温大曲的发酵过程中可能起到了主要作用。进一步经 Mann-Whitney 检验发现，OTU652 的平均相对含量在两个地区之间存在显著差异（P<0.05）。

2.4　不同地区高温大曲菌群差异分析

为进一步分析两个地区高温大曲真菌菌群组成的差异，基于 OTU 数据通过 LEfSe 分析鉴定各地区样品中的标志微生物，结果如图 3 所示。

由图 3 可知，基于 LEfSe 分析（LDA 评分在 2 以上），共筛选出 35 个存在显著差异的物种（P<0.05）。在种水平上，采集自泸州地区的高温大曲以 *Aspergillus subversicolor*、脂节担菌（*Wallemia sebi*）、波兰青霉（*Penicillium polonicum*）、地霉双足囊菌（*Dipodascus geotrichum*）、嗜热栖热菌（*Mycothermus thermophilus*）、烟曲霉（*Aspergillus fumigatus*）、*Mortierella biramosa*、普兰久浩酵母（*Guehomyces pullulans*）、*Pseudeurotium hygrophilum*、*Lichtheimia ornata*、疣孢青霉（*Penicillium verruculosum*）和伞状毛霉（*Lichtheimia corymbifera*）共 12 个特征类群显著富集。采集自济宁地区的高温大曲以 *Thermoascus aurantiacus*、嗜热子囊菌光孢变种（*Thermoascus aurantiacus* var. *levisporus*）和 *Phialosimplex sclerotialis* 共 3 个特征类群显著富集。由此可见，纳入本研究的泸州和济宁地区高温大曲中均存在特征菌群，且泸州地区高温大曲的生物标志物数量明显高于济宁地区。

2.5　不同地区高温大曲电子鼻分析

使用电子鼻分析不同地区高温大曲样品的整体风味，结果如图 4 所示。

由图 4（A）可知，两个地区高温大曲的 10 个传感器的雷达图剖面显示了相似的信号，但是每个传感器对样本的响应不同。传感器 W1W 对高温大曲样品的总体气味具有最强的响应，具体而言，泸州地区的样品平均响应值为 11.78，济宁地区的样品平均响应值为 8.52，表明纳入本研究的高温大曲中含有较高水平的含硫化合物。其次为传感器 W5S 和 W1S，W5S 主要对氮氧化合物灵敏，W1S 主要对甲烷等短链烷烃类物质灵敏，说明高温大曲样品中氮氧化合物和短链烷烃类物质含量亦较高。由图 4（B）可知，采用 PCA 可以很好地区分两个地区的高温大曲样品，说明两者风味成分存在明显差异。其中采集自济宁地区的高温大曲样品分布在第一和第二象限，采集自泸州地区的高温大曲样品分布在第三和第四象限，相对离散。为进一步验证这一结论，本研究使用 OPLS-DA 方法来分析传感器响应值，如图 4（C）所示，沿 X 轴 2 个地区高温大曲样品呈现分离趋势。MANOVA 结果发现，传感器 W6S、W1W 和 W2W 的相对强度在两个地区高温大曲样品之间存在显著差异（P<0.05），具体表现为泸州地区高温大曲 W2W 和 W1W 的相对强度显著偏高，而 W6S 的相对强度显著偏低，说明采集自泸州地区高温大曲中芳香族成

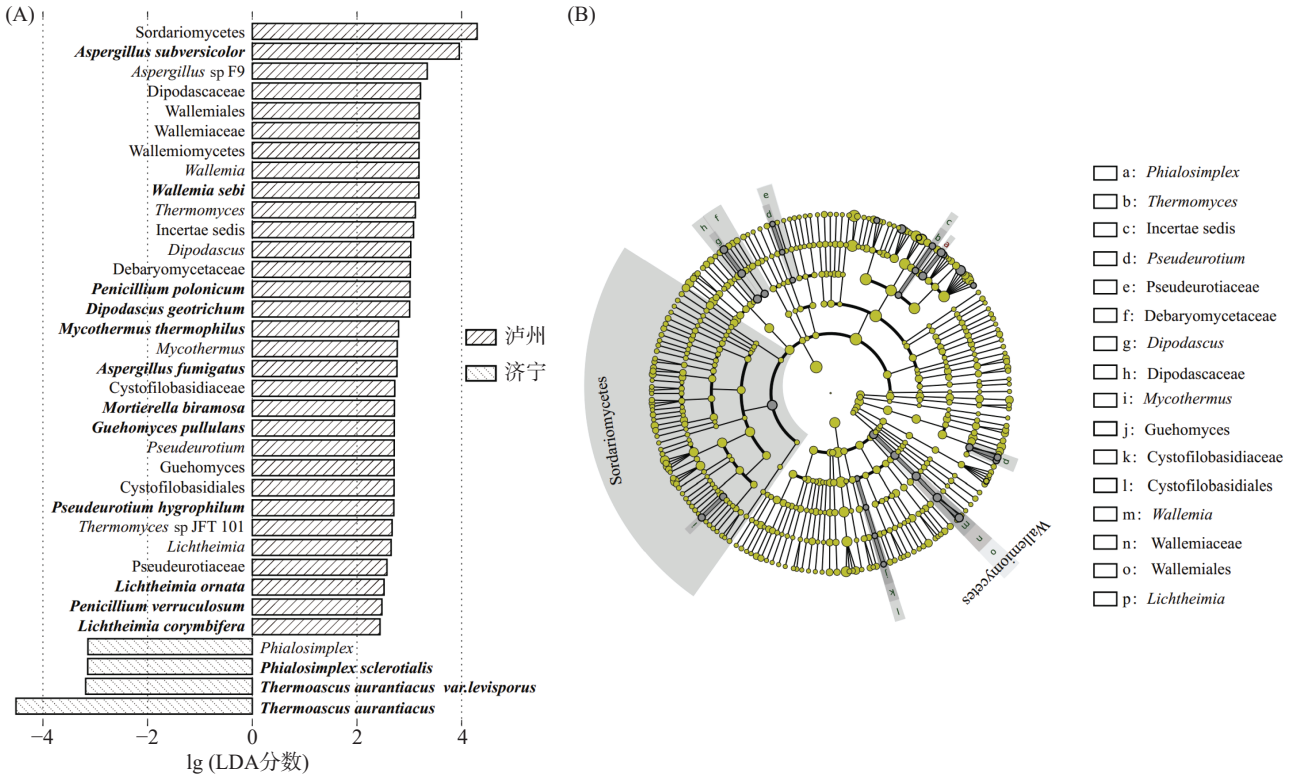


图 3　LEfSe 分析的 LDA 分布直方图（A）和进化分支图（B）

Fig.3　LDA distribution histogram (A) and evolutionary cladogram (B) from LEfSe analysis

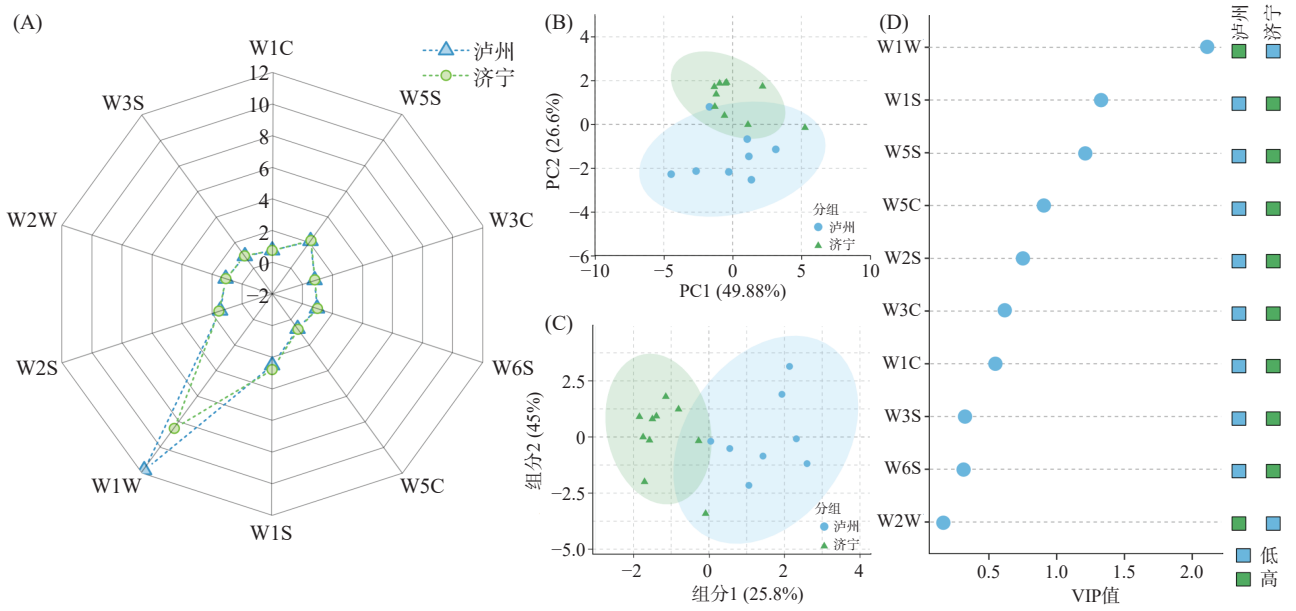


图 4　电子鼻传感器响应值雷达图(A)、PCA 图(B)、OPLS-DA 评分图(C)和传感器 VIP 值图(D)

Fig.4　Radar chart of electronic nose sensor response values (A), PCA plot (B), OPLS-DA score plot (C), and sensor VIP values plot (D)

分和硫化物含量更高，而氢化物含量更低。由图 4(D)可知，传感器 W1W、W1S 和 W5S 的 VIP 值>1，表明这 3 个传感器是区分纳入本研究两个地区高温大曲样品的潜在指标。

2.6　不同地区高温大曲电子舌分析

使用电子舌分析不同地区高温大曲样品的整体滋味，结果如图 5 所示。

由图 5(A)可知，不同采样地区对高温大曲的风味特征具有显著影响，尤其是对丰度(鲜味的回味)的影响最大，在采集自泸州和济宁地区的高温大曲中，丰度的平均相对强度分别为 9.10 和 2.96，两者之间的差值为 6.14，其次为酸味和苦味，两个地区相对强度差值分别为 4.00 和 2.01，表明地区差异同样明显影响高温大曲的酸味和苦味。而涩味、鲜味、咸味、后味 A(涩味的回味)和后味 B(苦味的回味)的差值均小于 1，据报道，即使两个样本之间存在差异，但如果两个样本相对强度的极端差值<1，则无法在感官上区分它们[17]，由此可见泸州和济宁地区的高温大曲在涩味、鲜味、咸味、后味 A 和后味 B 上虽存在差异，但这些差异并不足以在感官上形成明显的区分。为进一步突出不同地区高温大曲滋味品质的差异，对电子舌传感器相对强度进行了 PCA 分析，由图 5(B)可知，前两个主成分分别解释了总方差的 49.23% 和 26.47%，说明 PC1 是最重要的变量，沿 PC1 可以观

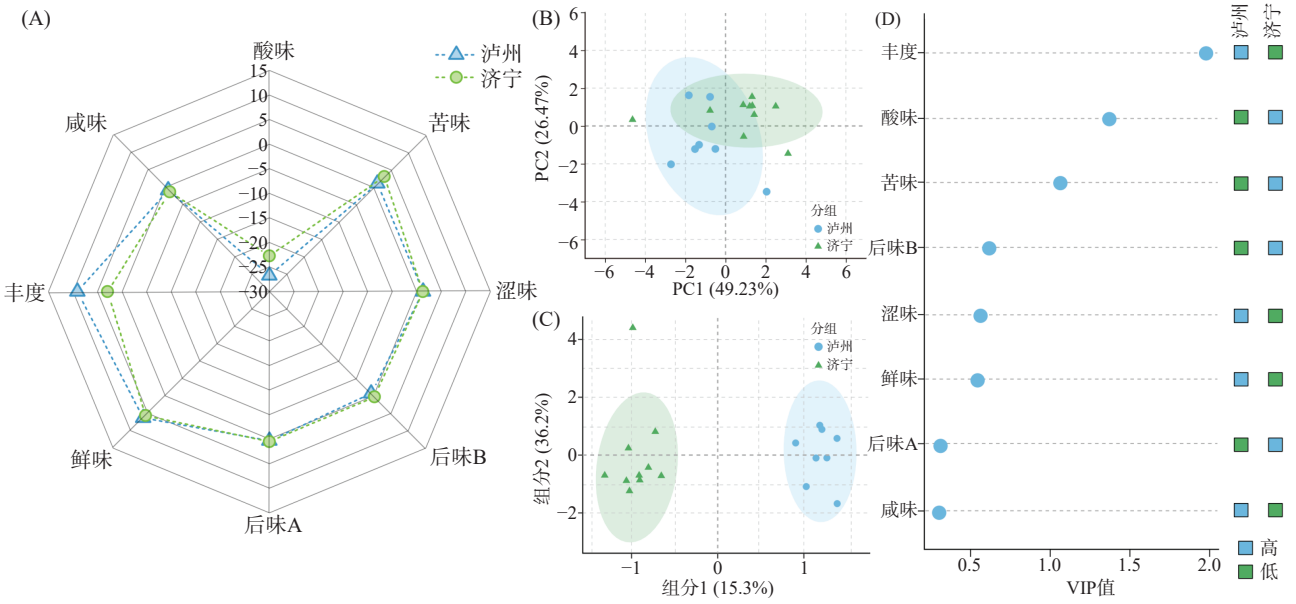


图 5　电子舌传感器响应值雷达图(A)、PCA 图(B)、OPLS-DA 评分图(C)和传感器 VIP 值图(D)

Fig.5　Radar chart of electronic tongue sensor response values (A), PCA plot (B), OPLS-DA score plot (C), and sensor VIP values plot (D)

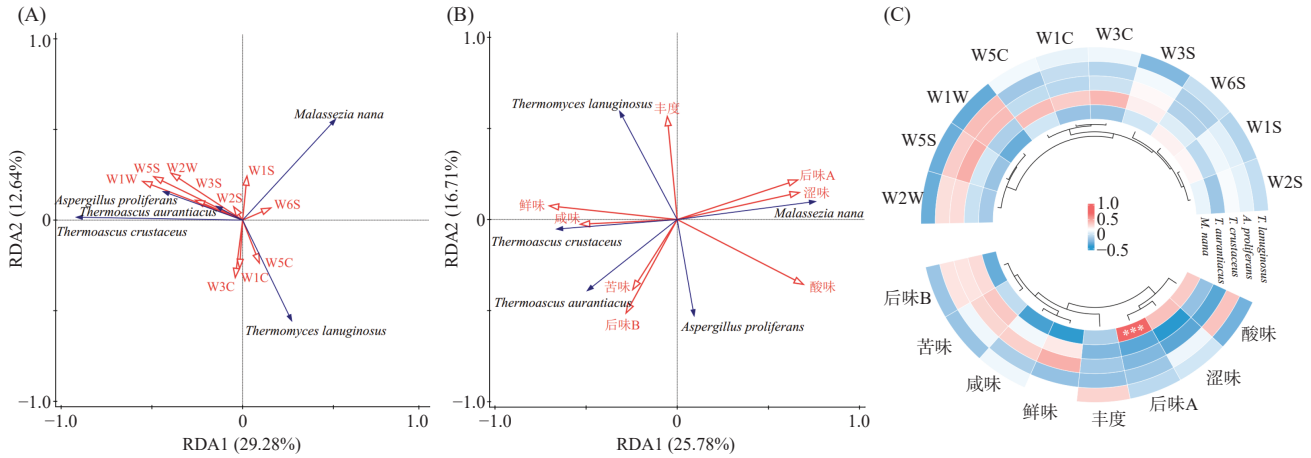


图 6　优势真菌种与电子鼻(A)和电子舌(B)传感器的 RDA 排序图和相关性热图(C)

Fig.6　RDA ranking chart of dominant fungal species and electronic nose (A) and electronic tongue (B) sensors, and correlation heatmap (C)

注：图 C 中，“***”表示“P<0.001”，相关性极显著。

察到不同地区高温大曲之间相对分离。图 5(C)进一步证明，采用 OPLS-DA 方法两个地区高温大曲样品能够有效地分离，说明地区因素对大曲风味特征的影响显著。MANOVA 结果发现，传感器苦味和丰度的相对强度在两个地区高温大曲样品之间存在显著差异(P<0.05)，具体表现为泸州地区高温大曲丰度的相对强度显著偏高，而苦味的相对强度显著偏低。由图 5(D)可知，传感器丰度、酸味和苦味的 VIP 值>1，表明这 3 个传感器是区分纳入本研究两个地区高温大曲样品的潜在指标。

2.7　优势菌群与感官品质相关性分析

以 18 份不同高温大曲样品共同优势真菌种相对含量为响应变量，以大曲电子鼻和电子舌传感器相对强度为解释变量进行 RDA 分析，结果如图 6(A)和(B)所示。由图 6(A)和(B)可知，菌群与风味 RDA 轴 1 和轴 2 分别占总变异的 29.28% 和 12.64%，菌群与滋味 RDA 轴 1 和轴 2 分别占总变异的 25.78% 和 16.71%。根据 RDA 的中心原理和距离法则，高温大曲样品中的芳香类物质含量、咸味以及鲜味与 *Thermomyces lanuginosus* 和 *Thermoascus aurantiacus* 的含量呈正相关；短链烷烃类、乙醇、氮氧化合物和含硫化合物的含量、苦味以及苦味的回味与 *Aspergillus proliferans*、*Malassezia nana* 和 *Thermoascus crustaceus* 的含量呈正相关。由图 6(C)可知，进一步的 Pearson 相关性分析结果表明，后味 A 的相对强度与 *Malassezia nana* 的含量呈极显著正相关(P<0.001)。

3　讨论

大曲微生物群落受原料、工艺及发酵环境的密切影响，直接导致微生物多样性和丰富度的不同。这种差异性的根源在于微生物类群对环境因子变化的响应存在差异，从而使微生物丰度分布呈现出明显的偏向性[4]。在本研究中，泸州地区高温大曲中富集了更多的适宜在 25~28 ℃ 培养的霉菌和酵母菌，而济宁地区嗜热微生物显著富集，这种分布差异很可能是由于 2 个地区在制曲过程中温度控制的不同所导致的。发酵温度作为核心环境因子，成为筛选微生物的主要指标[18]。Deng 等[19] 的研究表明，低温和中温大曲中酵母菌的相对含量较高，而中高温和高温大曲更多地富集了耐热真菌。Xia 等[20] 的研究亦发现，中温大曲中伊萨酵母属(*Issatchenkia*)显著富集，而高温大曲中 *Thermomyces* 显著富集。综上所述，在大曲的发酵过程中，温度是一个关键的驱动力，较高的温度能够消除不耐热的微生物，从而形成以耐热微生物为主的群落结构。基于此本文推测，相较于济宁地区，泸州地区高温大曲的制曲温度可能更低。

发酵环境的异质性促使发酵食品内生态位变化，这种变化进而驱动微生物群落结构的动态调整[21]。在此过程中，某些微生物能够灵活调整其生存策略，逐渐成为群落中的主导类群。在本研究中，尽管环境异质性显著影响了高温大曲的真菌群落结构，但 Ascomycota 始终是两个不同地区高温大曲中的第一大真菌门。作为最大的真菌类群，Ascomycota 以分生孢子进行无性繁殖，这些孢子通常具备耐热、耐压和耐化学腐蚀的特性[22]，使得 Ascomycota 在发酵温度较高的高温大曲环境中占据了绝对的优势地位。在种水平上，2 类群中相对丰度最高的优势真菌种相同，均为 *Thermomyces lanuginosus*、*Aspergillus proliferans* 和 *Thermoascus crustaceus*。*Thermomyces lanuginosus* 以其嗜热特性和在工业酶制剂方面的广泛应用而著称，该菌种不仅能够在高温下稳定生长，还能在 55~60 ℃ 的条件下维持稳定的酶活，被广泛应用于工业化生产 α-半乳糖苷酶、β-木聚糖酶和葡糖淀粉酶等酶类[23]，这些酶的最适温度通常与高温大曲的发酵顶温相近，进一步证明了 *Thermomyces lanuginosus* 在高温大曲发酵中的重要性。*Aspergillus proliferans* 具有分泌纤维素酶的能力，该菌种能够在宽范围的温度和极低的水分活度下存活[24]，因此在高

温大曲严苛的发酵环境中也能生存。此外，祁智慧等[25]研究发现，*Aspergillus proliferans* 是储藏期间稻谷的优势真菌群落之一，在高温大曲的制作过程中，为了增加发酵环境的疏松度和含氧量，增加界面作用，会在曲块的四周铺上稻谷[26]，基于此本文推测 *Aspergillus proliferans* 很可能是通过环境进入曲块参与发酵。*Thermoascus crustaceus* 是一类能在高温条件下生存的特殊真菌类群，其产生的 *β*-葡萄糖苷酶因高木聚糖酶活性、低纤维素分解活性和低成本的特点而被广泛应用于果汁和饮料行业[27]。综上所述，尽管样品采集地不同的 2 组微生物群落结构存在显著差异，但它们的优势微生物却是一致的。这一特性为不同地区生产的同类型白酒既具有各自独特风味，又保持一致的主要香气特征提供了合理解释。

微生物群落支撑着大曲在白酒发酵中的核心功能，因此大曲质量的改善被视为白酒品质升级的关键环节。电子鼻检测结果显示，泸州地区高温大曲中芳香类化合物和硫化物含量显著偏高。微生物群落结构分析揭示，该地区高温大曲富集了更多酵母菌和霉菌，这些真菌作为水解酶的主要分泌者[28]，不仅通过自身发酵产生风味物质，还能合成风味前体物质，从而提升大曲中芳香类物质的含量。同时，由于酵母菌在代谢过程中能将蛋氨酸、半胱氨酸、硫酸盐、亚硫酸盐等物质转化为挥发性硫化物[29]，因此泸州地区高温大曲硫化物含量也显著偏高。电子舌结果显示，济宁地区高温大曲的酸味和苦味显著偏高。Luo 等[30]的研究表明，温度与有机酸的代谢物含量呈现正相关，Deng 等[19]也证明，随着温度的升高，大曲的酸度会显著增加。苦味则主要体现在糠醛、酪醇和杂醇油等物质上，这些物质的产生主要是由于高温的作用[31]。结合前期推测，纳入本研究的济宁地区酒厂高温大曲的制曲温度更高，因此其大曲的酸味和苦味相较于泸州地区更高。由此可见，环境因素与微生物群落共同影响着高温大曲代谢物的累积。然而，目前关于大曲风味和滋味品质对白酒品质的具体影响尚未形成统一的认识，因此，在后续的研究中，可以通过模拟发酵实验进行大曲风味和滋味对白酒品质影响的验证。

4 结论

本研究通过对采集自泸州和济宁地区的高温大曲样品进行比较分析发现，虽然两个地区高温大曲的优势真菌种类相同，均以 *Thermomyces lanuginosus*、*Aspergillus proliferans* 和 *Thermoascus crustaceus* 为主，但在群落结构上存在显著差异。采集自泸州地区的高温大曲中富集了更多的霉菌和酵母菌，而济宁地区高温大曲嗜热微生物显著富集。此外，地区差异显著影响了高温大曲的挥发性风味和滋味，其中泸州地区高温大曲的芳香族成分、硫化物含量和鲜味的回味更高，济宁地区高温大曲的氢化物含量、酸味和苦味更高。本研究系统地揭示了 2 个地区的真菌组成和感官特征，为酱香型白酒的品质调控提升提供数据支撑。

© The Author(s) 2026. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

参考文献

[1] WEN Zhang, HAN Peijie, HAN Dayong, et al. Microbial community assembly patterns at the species level in different parts of the medium temperature Daqu during fermentation[J]. Current Research in Food Science, 2024, 9: 100883.

[2] SHI Wei, CHAI Lijuan, FANG Guanyu, et al. Spatial heterogeneity of the microbiome and metabolome profiles of high-temperature Daqu in the same workshop[J]. Food Research International, 2022, 156: 111298.

[3] YAN Shoubao, CHEN Xiangsong, GUANG Jiaquan. Bacterial and fungal diversity in the traditional Chinese strong flavour liquor Daqu[J]. Journal of the Institute of Brewing, 2019, 125(4): 443−452.

[4] MA Shiyuan, SHANG Zhichao, CHEN Jie, et al. Differences in structure, volatile metabolites, and functions of microbial communities in Nongxiangxing Daqu from different production areas[J]. LWT, 2022, 166: 113784.

[5] ZHANG Zhendong, MENG Yaolan, ZHAN Jie, et al. Comparative analysis of microbial diversity and functional characteristics of low-temperature Daqu from different regions in China[J]. Food and Bioproducts Processing, 2024, 147: 483−494.

[6] LI Weiwei, HAN Meiyue, ZHANG Hui, et al. Exploring the differences in sauce-flavour Daqu from different regions and its contribution to Baijiu brewing based on microbial communities and flavours[J]. International Journal of Food Science & Technology, 2024, 59(10): 7357−7371.

[7] WANG H Y, GAO Y B, FAN Q W, et al. Characterization and comparison of microbial community of different typical Chinese liquor Daqus by PCR-DGGE[J]. Letters in Applied Microbiology, 2011, 53(2): 134−140.

[8] JIANG Xinyi, PENG Zheng, ZHU Qi, et al. Exploration of seasonal fermentation differences and the possibility of flavor substances as regulatory factors in Daqu[J]. Food Research International, 2023, 168: 112686.

[9] DENG Jie, ZHENG Jia, LI Xing, et al. Characterization of Quaroma of medium-high temperature Daqu from different production areas using sensory evaluation, E-nose, and GC-MS/O analysis[J]. Bioresources and Bioprocessing, 2025, 12(1): 40.

[10] LI Zhigao, YAN Xu, ZOU Sibo, et al. Analysis of fungal diversity, physicochemical properties and volatile organic compounds of strong-flavor Daqu from seven different areas[J]. Foods, 2024, 13(8): 1263.

[11] 张擎, 杨晓婧, 金鑫宁, 等. 基于电子鼻和电子舌与 1D-CNN-LSTM 模型的花椒产地快速溯源检测[J]. 传感技术学报, 2024, 37(5): 904−912. [ZHANG Qing, YANG Xiaojing, JIN Xinning, et al. Rapid traceability detection of *Zanthoxylum bungeanum* origin based on electronic nose and electronic tongue with 1D-CNN-LSTM model[J]. Chinese Journal of Sensors and Actuators, 2024, 37(5): 904−912.]

[12] 谢强, 王川, 张明金, 等. 基于 SWOT 模型的泸州烟叶产业发展探讨[J]. 现代农业科技, 2022(16): 205−208. [XIE Qiang,

WANG Chuan, ZHANG Mingjin, et al. Analysis on development of Luzhou tobacco industry based on SWOT model[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2022(16): 205−208.]
[13] 李思梦, 蔡文良, 岳海昌, 等. 济宁市大豆生产现状与发展建议[J]. 农业科技通讯, 2023(8): 17−19. [LI Simeng, CAI Wenliang, YUE Haichang, et al. Present situation and development suggestions of soybean production in Jining city[J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2023(8): 17−19.]
[14] 乔美灵, 任宇婷, 张桂莲, 等. 传统清香型白酒发酵过程中细菌群落演替及自组装机理[J]. 食品科学, 2023, 44(22): 139−148. [QIAO Meiling, REN Yuting, ZHANG Guilian, et al. Bacterial community succession and self-assembly mechanism during the fermentation process of traditional light-flavor Baijiu[J]. Food Science, 2023, 44(22): 139−148.]
[15] HOU Qiangchuan, WANG Yurong, QU Dingwu, et al. Microbial communities, functional, and flavor differences among three different-colored high-temperature Daqu: A comprehensive metagenomic, physicochemical, and electronic sensory analysis[J]. Food Research International, 2024, 184: 114257.
[16] CAI Wenchao, XUE Yu'ang, WANG Yurong, et al. The fungal communities and flavor profiles in different types of high-temperature Daqu as revealed by high-throughput sequencing and electronic senses[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 784651.
[17] 董蕴, 王玉荣, 郭壮, 等. 银川与恩施地区青年人肠道乳酸菌的鉴定及其在发酵乳中的应用[J]. 食品与发酵工业, 2023, 49(22): 182−188. [DONG Yun, WANG Yurong, GUO Zhuang, et al. Identification of intestinal lactic acid bacteria of young people in Yinchuan and Enshi and its application in fermented milk[J]. Food and Fermentation Industries, 2023, 49(22): 182−188.]
[18] MA Shiyuan, LUO Huibo, ZHAO Dong, et al. Environmental factors and interactions among microorganisms drive microbial community succession during fermentation of Nongxiangxing Daqu[J]. Bioresource Technology, 2022, 345: 126549.
[19] DENG Jie, ZHENG Jia, HUANG Dan, et al. Characterization of physicochemical properties, volatile compounds and microbial community structure in four types of Daqu[J]. LWT, 2023, 184: 115064.
[20] XIA Yu, ZHOU Wen, DU Yake, et al. Difference of microbial community and gene composition with saccharification function between Chinese Nongxiangxing Daqu and Jiangxiangxing Daqu[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2023, 103(2): 637−647.
[21] ZONG Enxiang, BO Tao, DANG Ling, et al. Different functions can be provided by low temperature Daqu with different appearance features due to variations in the microbial community structure during fermentation[J]. LWT, 2024, 193: 115763.
[22] van den BRULE T, PUNT M, SEEKLES S J, et al. Intraspecific variability in heat resistance of fungal conidia[J]. Food Research International, 2022, 156: 111302.
[23] LOKHA Y, ARANA-PEÑA S, RIOS N S, et al. Modulating the properties of the lipase from *Thermomyces lanuginosus* immobilized on octyl agarose beads by altering the immobilization conditions[J]. Enzyme and Microbial Technology, 2020, 133: 109461.
[24] LEŠIĆ T, VAHČIĆ N, KOS I, et al. The influence of surface mycobiota on sensory properties of "Istarski pršut" and "Dalmatinski pršut"[J]. Processes, 2021, 9(12): 2287.
[25] 祁智慧, 张海洋, 田琳, 等. 基于形态特征和多基因序列鉴定储藏稻谷的优势真菌[J]. 粮油食品科技, 2022, 30(6): 198−209. [QI Zhihui, ZHANG Haiyang, TIAN Lin, et al. Identification of dominant fungal species on stored rice grains by morphological characteristics and multigene analysis[J]. Science and Technology of Cereals, Oils and Foods, 2022, 30(6): 198−209.]
[26] 陈燕. 关于不同辅料在大曲酱香白酒生产中的应用探析[J]. 中国食品工业, 2023(16): 88−91. [CHEN Yan. Application of different accessories in Daqu Maotai-flavor liquor production[J]. China Food Industry, 2023(16): 88−91.]
[27] GARBIN A P, GARCIA N F L, CAVALHEIRO G F, et al. *β*-Glucosidase from thermophilic fungus *Thermoascus crustaceus*: Production and industrial potential[J]. Anais da Academia Brasileira de Ciencias, 2021, 93(1): e20191349.
[28] DU Hai, SUN Jia, ZHOU Tianci, et al. A high-throughput absolute abundance quantification method for the characterisation of Daqu core fungal communities[J]. Fermentation, 2022, 8(8): 345.
[29] 陈臣, 聂航鑫, 于海燕, 等. 奶酪中挥发性硫化物的风味贡献、检测方法及其生物合成调控的研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2022, 13(18): 5779−5785. [CHEN Chen, NIE Hangxin, YU Haiyan, et al. Research progress on flavor contribution, detection method and biosynthesis regulation of volatile sulfides in cheese[J]. Journal of Food Safety & Quality, 2022, 13(18): 5779−5785.]
[30] LUO Yi, KONG Linghua, XUE Ruiqi, et al. Bitterness in alcoholic beverages: The profiles of perception, constituents, and contributors[J]. Trends in Food Science & Technology, 2020, 96: 222−232.
[31] YUAN Ning, CHI Xuelu, YE Qiaoyan, et al. Analysis of volatile organic compounds in milk during heat treatment based on E-nose, E-tongue and HS-SPME-GC-MS[J]. Foods, 2023, 12(5): 1071.