崔梦君, 王玉荣, 侯强川, 等. 襄阳和汾阳地区低温大曲微生物组成与品质比较分析 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(7): 325−336. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025040073

CUI Mengjun, WANG Yurong, HOU Qiangchuan, et al. Comparative Analysis of Microbial Composition and Quality of Low-temperature Daqu from Xiangyang and Fenyang Regions[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(7): 325−336. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025040073

· 分析检测 ·

襄阳和汾阳地区低温大曲微生物组成与品质比较分析

崔梦君[1,2,3,4,5], 王玉荣[1,2,3,4,5], 侯强川[1,2,3,4,5], 刘忠军[3,4,5], 钟吉安[3,4,5], 郭　壮[1,2,3,4,5,*]

（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.湖北省酿酒生物技术与应用企校联合创新中心, 湖北襄阳 441053;
4.襄阳市酿酒生物技术与应用企校联合创新中心, 湖北襄阳 441053;
5.清香型白酒生物技术襄阳市重点实验室, 湖北襄阳 441053）

摘　要: 作为清香型白酒关键的发酵剂和糖化剂，低温大曲在酿造过程中提供丰富的微生物、酶系以及风味物质前体，影响白酒的风格和产量。为探究不同地区低温大曲的品质差异，本研究采用 PacBio SMRT 测序、电子鼻、电子舌和理化分析，对采集自襄阳市和汾阳市的低温大曲样品进行了全面分析。结果表明，2 个地区微生物群落多样性和结构之间存在显著差异（P<0.05）。具体而言，植物乳植杆菌（*Lactiplantibacillus plantarum*）、扣囊复膜酵母（*Saccharomycopsis fibuligera*）等物种在襄阳低温大曲样品中显著富集（P<0.05），地衣芽孢杆菌（*Bacillus licheniformis*）、东方伊萨酵母（*Issatchenkia orientalis*）等物种在汾阳低温大曲样品中显著富集（P<0.05）。襄阳低温大曲芳香类物质含量丰富，鲜味更突出（P<0.05），汾阳低温大曲含有更高浓度的醇类和醛酮类物质，酸、苦和涩味更突出（P<0.05）。襄阳低温大曲样品的水分活度、结合水含量、液化力、酸度、灰分和淀粉含量显著偏高（P<0.05），汾阳低温大曲样品的曲皮硬度、曲心硬度、水分含量、不易流动水含量、酒化力、发酵力、酯化力、糖化力和蛋白质含量显著偏高（P<0.05）。大曲优势物种与感官和理化指标之间均具有显著的关联性。由此可见，汾阳和襄阳地区低温大曲之间微生物群落结构和品质指标之间存在显著差异，研究结果为提升清香型白酒的品质提供了数据支撑。

关键词: 低温大曲, 微生物群落, 电子鼻, 电子舌, 理化特性, 相关性分析

中图分类号: TS261.1　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1002−0306(2026)07−0325−12

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2025040073

本文网刊:

Comparative Analysis of Microbial Composition and Quality of Low-temperature Daqu from Xiangyang and Fenyang Regions

CUI Mengjun[1,2,3,4,5], WANG Yurong[1,2,3,4,5], HOU Qiangchuan[1,2,3,4,5], LIU Zhongjun[3,4,5], ZHONG Ji'an[3,4,5], GUO Zhuang[1,2,3,4,5,*]

（1.Brewing Technology Industrial College, Hubei University of Arts and Science, Xiangyang 441053, China;
2.Hubei Provincial Engineering and Technology Research Center for Food Ingredients, Hubei University of Arts and Science, Xiangyang 441053, China;
3.Hubei Liquor Brewing Biotechnology and Application Enterprise-University Joint Innovation Center, Xiangyang 441053, China;
4.Xiangyang Liquor Brewing Biotechnology and Application Enterprise-University Joint Innovation Center, Xiangyang 441053, China;
5.Xiangyang Fen-flavor Baijiu Biotechnology Key Laboratory, Xiangyang 441053, China）

收稿日期: 2025−04−07

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。

Abstract: As a crucial fermenting and saccharifying agent for Fen-flavor Baijiu, low-temperature Daqu provides abundant microorganisms, enzyme systems, and flavor precursor substances during the brewing process, influencing the liquor's style and yield. To investigate the quality differences of low-temperature Daqu from different regions, this study employed PacBio SMRT sequencing, electronic nose, electronic tongue, and physicochemical analysis to conduct a comprehensive analysis of low-temperature Daqu samples collected from Xiangyang and Fenyang City. Results revealed that there were significant differences in microbial community diversity and structure between the two regions (P<0.05). Specifically, species such as *Lactiplantibacillus plantarum* and *Saccharomycopsis fibuligera* were significantly enriched in the Xiangyang low-temperature Daqu samples (P<0.05), while species such as *Bacillus licheniformis* and *Issatchenkia orientalis* were significantly enriched in the Fenyang low-temperature Daqu samples (P<0.05). Xiangyang low-temperature Daqu was rich in aromatic compounds with a more prominent richness (P<0.05), while Fenyang low-temperature Daqu contained higher concentrations of alcohols and aldehydes/ketones, with more prominent sourness, bitterness, and astringency (P<0.05). Xiangyang low-temperature Daqu samples had significantly higher water activity, bound water content, liquefying power, acidity, ash content, and starch content (P<0.05), while Fenyang low-temperature Daqu samples had significantly higher Qu-skin hardness, Qu-core hardness, water content, immobilized water content, liquor-producing power, fermentation power, esterifying power, saccharification power, and protein content (P<0.05). There was a significant correlation between the dominant species in Daqu and sensory and physicochemical indicators. It could be seen that there were significant differences in microbial community structure and quality indicators between Fenyang and Xiangyang low-temperature Daqu. These findings provide empirical data support for improving the quality of Fen-flavor Baijiu.

Key words: low-temperature Daqu; microbial community; electronic nose; electronic tongue; physicochemical properties; correlation analysis

作为清香型白酒传统酿造技艺的核心载体，低温大曲的品质是塑造清香型白酒风味特征和整体品质的关键因素[1]。低温大曲以小麦和豌豆为原料，经原料粉碎、加水搅拌、制曲成型、入房发酵、出房贮存等一系列工序制成[2]。其中入房发酵又被细分为上霉（自然接种）、晾霉（定型脱水）、潮火（菌群增殖）、后火（降温排湿）和养曲（水分蒸发）这五个关键阶段[3]。由于采用了开放式固态发酵工艺，低温大曲的品质显著受环境因子的影响。Yu 等[4] 研究发现，湖北和山西低温大曲分别具有更高的真菌和细菌群落多样性和丰富度，同时芽孢杆菌属（*Bacillus*）和酵母属（*Saccharomyces*）在采集自山西地区的低温大曲中富集，嗜热子囊菌属（*Thermoascus*）在采集自湖北地区的低温大曲中富集。Zhang 等[5] 对采集自太原和随州地区的低温大曲研究发现，随州低温大曲的淀粉含量和氨基酸氮水平极显著偏高（P<0.001），太原低温大曲的发酵力、酯化力和液化力显著偏高（P<0.05）。由此可见，地域因素对大曲中微生物群落结构和代谢活动具有显著影响。

在过去的几十年里，传统的微生物纯培养技术一直是分离大曲中可培养微生物的主流方法[6]。然而，随着环化共有序列测序（circular consensus sequencing, CCS）的快速发展，PacBio 单分子实时（single molecule real-time, SMRT）测序技术被广泛应用。该技术通过创新地提出一种将唯一分子标识符与 PacBio SMRT 测序技术相结合的新方法，显著增强了结果的可靠性。同时，通过应用完整的内部转录间隔区（ITS）条形码和侧翼 rRNA 小亚基基因，PacBio SMRT 可以在种水平上进行鉴定，提高了分类学鉴定精度[7]。因此，相较于传统方法，PacBio SMRT 测序技术更适合阐明大曲的微生物群落结构。传统上，大曲的感官品质主要是根据人工的感官进行评价的，具有一定的主观性，并不能全面地反映大曲的感官品质。作为现代仿生学设备，电子鼻和电子舌技术因其可重复性好、操作简单、耗时短等优点[8]，被广泛应用于食品风味和滋味的检测中。例如侯强川等[9] 采用电子鼻和电子舌技术对不同发酵时间中高温大曲的品质进行评价发现，随着发酵时间的延长，中高温大曲的有机硫化物、萜烯类物质的含量和涩味呈现降低的趋势，而咸味呈现上升的趋势。由此可见，运用电子鼻和电子舌技术对大曲风味和滋味指标进行解析具有可行性。

根据酿造工艺及风味的差异，大曲清香被细分为北派大曲清香和南派大曲清香两大流派[10]。“曲为酒之骨”，大曲本身的差异成为了塑造南派与北派清香型白酒独特风味特征和整体品质的关键因素。因此，对南北地区低温大曲微生物及品质差异的解析对清香型白酒品质的提升具有重要意义。此前，已有研究对不同地区低温大曲的品质进行了系统性探究，但针对汾阳和襄阳这两个具有代表性的清香型白酒产区所制作的低温大曲，在微生物组成、理化指标以及感官特性等方面差异的报道相对较少，亟待进一步深入研究以填补这一空白。基于此，本研究首先采用 PacBio SMRT 测序技术对微生物群落结构进行分析，旨在识别 2 个地区低温大曲样品间存在显著差异的物种。其次，采用电子鼻、电子舌等现代感官分析技术以及常规理化分析方法，从多个维度揭示不同地区低温大曲样品在品质上的差异。最后，结合菌群与品质指标的相关性分析，对造成这些品质差异的潜在原因进行分析。本研究通过综合分析不同地区

低温大曲的微生物群落结构、感官特性和理化性质之间的差异，以期探究清香型白酒不同产区品质差异的内在原因，并为优化酿造工艺、提升白酒品质提供科学依据和数据支撑。

1　材料与方法

1.1　材料与仪器

大曲样品　于 2024 年 12 月分别从位于湖北省襄阳市（110°45'~113°06' E，31°13'~32°37' N）和山西省汾阳市（111°26'~112°00' E，37°08'~37°29' N）的 2 家专门生产清香型白酒的酒厂获得。每家酒厂提供的样品均为完整的曲块，且这些曲块均为各酒厂使用相同的原料和工艺自主发酵制成，确保了样品的原生性。为了获得足够的数据重复性和代表性，大曲样品的采集采取了严格的随机化方法：在每个酒厂的单个大曲贮藏室内，分别从顶部、中间和底部随机抽取样品，分别标记为 XY1~10（湖北省襄阳市）和 LL1~9（山西省汾阳市）；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；氢氧化钠、硫酸铜、酒石酸钾钠、可溶性淀粉、葡萄糖、碘、碘化钾、甲醛（均为分析纯）　国药集团化学试剂有限公司。

Veriti96-Well 梯度基因扩增仪　美国 Applied Biosystems 公司；164-5050 基础电泳仪　美国 Bio-Rad 公司；PEN3 电子鼻　德国 Airsense 公司；SA402B 电子舌　日本 INSENT 公司；TA.XT Plus 物性测试仪　英国 Stable Micro System 公司；NMI20-025V-I 型核磁共振成像分析仪　上海纽迈电子科技有限公司；AW-1 水分活度仪　无锡碧波电子设备厂；K1100 凯氏定氮仪　海能未来技术集团股份有限公司。

1.2　实验方法

1.2.1　低温大曲样品的制备　大曲样品使用小型粉碎机进行破碎处理，充分混匀后过 40 目筛进行筛分。每个样品被划分为 3 个部分，一份储存于 −20 ℃ 冰箱用于电子鼻、电子舌和理化指标的检测，一份储存于−40 ℃ 冰箱用于 PacBio SMRT 测序，一份保存于−40 ℃ 进行留样。

1.2.2　总 DNA 提取和 PacBio SMRT 测序　根据 Lu 等[11] 描述的方法从 19 份低温大曲样品中提取 DNA，通过 2% 琼脂糖凝胶电泳测定 DNA 质量。分别使用 16S 全长引物对 16S-F（5'-AGRGTTTGATYNTGGCTCAG-3'）与 16S-R（5'-TASGGHTACCTTGTTASGACTT-3'）和 ITS 全长引物对 ITS1F（5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3'）与 ITS4（5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'）对 16S 和 ITS 进行聚合酶链反应（polymerase chain reaction，PCR），正向和反向引物的尾部均添加了样本特异的 PacBio 条形码序列，以实现多重测序。16S 全长反应程序为：95 ℃ 2 min；98 ℃ 10 s，55 ℃ 30 s，72 ℃ 90 s，共 25 个循环；72 ℃ 2 min；4 ℃ 保存。ITS 全长反应程序为：95 ℃ 5 min；95 ℃ 30 s，55 ℃ 30 s，72 ℃ 45 s，共 8 个循环；95 ℃ 30 s，60 ℃ 30 s，72 ℃ 45 s，共 24 个循环；72 ℃ 5 min；4 ℃ 保存。对通过 1.8% 琼脂糖凝胶电泳测定的 PCR 产物进行混样，随后使用 SMRTbell Express Template Prep Kit 制备 SMRTbell 文库，最终将通过 AMpure PB Beads 纯化后的产物进行 PacBio SMRT 测序。

1.2.3　测序数据质量控制和生物信息学分析　根据 Hou 等[12] 描述的方法，基于 QIIME（Quantitative Insights Into Microbial Ecology）平台进行测序数据质量控制及生物信息学分析，具体操作为：a.组装测序读取物、去除引物和条形码序列，从而获得每个样品的原始数据；b.使用 UCHIME 算法检测和去除嵌合体序列；c.使用 USEARCH 基于 97% 相似度划分操作分类单元（operational taxonomic units，OTU）；d.根据 SILVA 细菌数据库（http://www.arb-silva.de）和 UNITE 真菌数据库（https://unite.ut.ee）对 OTU 代表性序列进行分类和识别，置信阈值为 80%，从而获得样品在界、门、纲、目、科、属、种水平上的物种丰度表；e.采用“vegan”包（https://github.com/vegan-devs/vegan）计算香农指数、辛普森指数、Chao1 指数和发现物种数，以评估微生物群落 α 多样性；f.采用“ade4”包（https://github.com/adeverse/ade4）基于 Binary-Jacard 距离和 Bray-Curtis 距离进行主成分坐标分析（principal coordinates analysis，PCoA），以评估微生物群落 β 多样性；g.使用 Kruskal-Wallis 检验（P<0.05），在 LDA≥4.0 的条件下进行线性判别分析（linear discriminant analysis effect size，LEfSe），以评估微生物群落结构的差异性。

1.2.4　低温大曲挥发性风味指标测定　通过电子鼻系统分析采集自不同地区的低温大曲样品的挥发性化合物指纹，该系统包含 10 个不同的气体传感器，具体为 W1C（对芳香类物质敏感）、W5S（对氮氧化物敏感）、W3C（对芳香类物质敏感）、W6S（对氢化物敏感）、W5C（对芳香类物质敏感）、W1S（对甲基类物质敏感）、W1W（对无机硫化物敏感）、W2S（对醇类、醛酮类物质敏感）、W2W（对有机硫化物敏感）和 W3S（对长链烷烃敏感）。参考 Zhang 等[13] 描述的方法完善后进行检测，具体为将 2 g 大曲粉末样品置于 20 mL 顶空瓶中，60 ℃ 预热 10 min 后进行测定，每个样品测试持续时间为 60 s，测定 3 次平行。

1.2.5　低温大曲滋味指标测定　通过电子舌系统分析采集自不同地区的低温大曲样品的滋味品质，该系统包含酸、苦、涩、咸和鲜 5 个传感器和 2 个参比电极。参考 Cai 等[14] 描述的方法进行前处理和检测，取 40 g 大曲粉末，加入 160 mL 去离子水，均质后静置 30 min，随后 1000 r/min 离心 10 min，取上清液进行滋味指标的测定，每个样品测定 4 次平行。

1.2.6　低温大曲理化指标测定　参考 Cui 等[15] 描述的方法，在大曲样品未进行粉碎处理前，使用物性测

试仪的 P2N 探头进行穿刺实验，测前、测中和测后速度均为 1.5 mm/s，探头下压 2.5 cm，以最大压力的值为曲皮硬度，8~14 s 力的平均值为曲心硬度；使用核磁共振成像分析仪的 CPMG 序列进行结合水、自由水和不易流动水含量的测定，重复采样等待时间（TW）为 2500 ms；按照水分活度仪说明书约束的方法测定水分活度；按照中国轻工业行业推荐性标准 QB/T 4257-2011 中的方法测定水分含量、糖化力、液化力、酯化力、发酵力、酒化力、酸度、氨基酸态氮、灰分和淀粉含量；按照国家标准 GB 5009.5-2016 中的方法，使用凯氏定氮仪测定蛋白质含量。

1.3 数据处理

使用 Past3 软件，采用 Mann-Whitney 检验计算不同分组各指标之间的差异；使用 Prism 软件，绘制 α 多样性指数和理化指标柱形图；使用 Gephi 绘制细菌和真菌共现性网络模型；采用“vegan”包进行感官指标和菌群之间的普氏分析；采用“ggplot2”包（https://github.com/tidyverse/ggplot2）绘制堆积柱形图、感官指标与菌群相关性热图、Mantel test 热图和理化指标与菌群环形热图。

2 结果与分析

2.1 襄阳和汾阳地区低温大曲细菌群落结构分析

采集自襄阳和汾阳地区的 19 个低温大曲样品经 PacBio SMRT 测序、质量过滤和嵌合体去除后共检测出 175456 条细菌序列，被划分为 1993 个 OTU，不同地区低温大曲样品多样性分析结果和群落结构如图 1 所示。

α 多样性指数主要用于评估微生物群落的丰富度和多样性，β 多样性分析则反映了不同分组之间微生物群落结构的差异程度。由图 1(A)可知，襄阳低温大曲样品细菌群落的 Chao1 指数和发现物种数分别为 873 和 399，显著高于汾阳样品的 614 和 309（P<0.05），表明襄阳低温大曲样品具有更高的细菌丰富度。由图 1(B)可知，在 OTU 水平上，同时考虑物种有无和物种丰度的变化，襄阳和汾阳低温大曲样品细菌菌群结构存在显著差异（P<0.05）。由此可见，地域因素的差别对低温大曲细菌群落结构存在显著影响。

对 OTU 进行注释发现，1993 个细菌 OTU 被鉴定为 15 个门、27 个纲、53 个目、99 个科、214 个属和 395 个种。由图 1(C)可知，在门水平上，采集自襄阳和汾阳地区的低温大曲样品细菌群落组成相似，均以厚壁菌门（Firmicutes）为主，平均相对含量分别为 71.53% 和 72.20%，其次是变形菌门（Proteobacteria），平均相对含量分别为 22.79% 和 26.26%。在此基础上，襄阳低温大曲样品优势细菌门还包含了放线菌门（Actinobacteria），其平均相对含量为 5.27%。由图 1(D)可知，在种水平上，采集自襄阳地区的低温大曲样品中优势细菌属种共计 15 个，平均相对含量靠前的 4 个细菌种分别为地衣芽孢杆菌（*Bacillus licheniformis*）、植物乳植杆菌（*Lactiplantibacillus plantarum*）、食窦魏斯氏菌（*Weissella cibaria*）和短乳杆菌（*Levilactobacillus brevis*），其平均相对含量分别为 31.40%、11.49%、6.17% 和 4.14%。采集自汾阳地区的低温大曲样品中优势细菌属种共计 12 个，平均相对含量靠前的 4 个细菌种分别为 *Bacillus licheniformis*、枯草芽孢杆菌（*Bacillus subtilis*）、旧金山果实乳杆菌（*Fructilactobacillus sanfranciscensis*）和刺状鞘氨醇单胞菌（*Sphingomonas echinoides*），其平均相对含量分别为 46.79%、3.89%、3.15% 和 2.66%。*Bacillus licheniformis* 是一种革兰氏阳性、产芽孢的细菌，其最佳生长条件为 30~55 ℃，广泛分

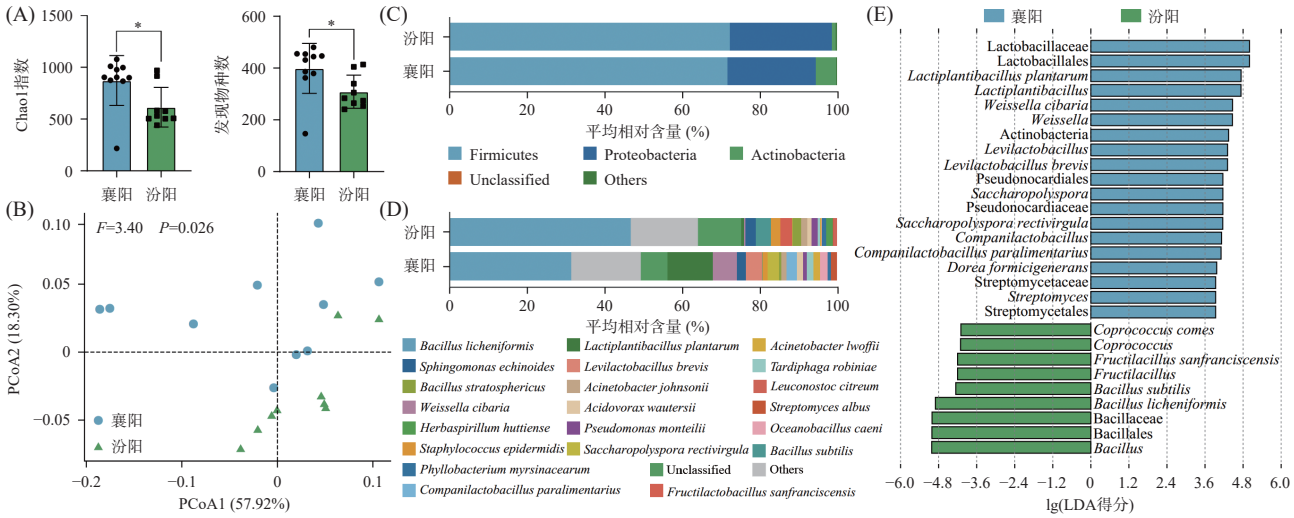


图 1 不同地区低温大曲样品细菌群落多样性和结构分析

Fig.1 Analysis of bacterial community diversity and structure in low-temperature Daqu samples from different regions

注：(A)Chao1 指数和发现物种数分析；(B)基于加权 UniFrac 距离主坐标分析；(C)门水平群落结构分析；(D)种水平群落结构分析；(E)差异物种分析。(A)中细菌 Chao1 指数和发现物种数均在测序深度为 6010 条序列时进行计算，图中“*”表示 P<0.05；(C)和(D)中列举的门/种为平均相对含量>1% 的门/种，定义为优势细菌门/种，“Unclassified”为无法明确具体分类学地位的门/种，“Others”为除“Unclassified”外，平均相对含量<1% 的门/种的平均相对含量总和，图 3 同。

布于各种发酵食品中[16−17]。几十年来，*Bacillus licheniformis* 一直被用于工业酶制剂生产，包括蛋白酶、α-淀粉酶、青霉素酶、戊聚糖酶等，具有很高的生物技术应用价值[18]。作为大曲中的优势菌种，*Bacillus licheniformis*被确定为潜在的关键风味生成菌株。Yan 等[19] 发现该菌株可以产生 70 多种代谢物，其中大部分为对发酵产品香气至关重要的风味化合物及其前体物质。Tang 等[20] 将从大曲中分离的 *Bacillus licheniformis* J-41 和 *Bacillus licheniformis* J-49 接种至泸州老窖大曲后发现，实验组吡嗪含量平均增加了 3.17 倍和 9.95 倍。Lü等[21] 研究发现，接种 *Bacillus licheniformis* QBL-1 的强化大曲中乙醇、乙酸和乳酸含量显著增加。作为清香型白酒的关键风味化合物，乙酸乙酯在主酯类中占据核心地位[22]，这进一步凸显了 *Bacillus licheniformis* 对提升清香型白酒品质的重要意义。在本研究中，襄阳和汾阳低温大曲样品均以 *Bacillus licheniformis* 为最优势细菌种，但汾阳样品中该菌相对丰度（46.79%）显著高于襄阳样品（31.40%），基于此本研究推测汾阳地区低温大曲的酸度和芳香类物质含量可能更高。此外，汾阳低温大曲细菌群落中存在一定比例的未鉴定到物种，平均相对含量为 11.18%，表明其样本中可能含有更多未被发现的新物种。

由图 1（E）可知，进一步经 LEfSe 分析发现，当 LDA≥4.0 时，2 个地区低温大曲间平均相对含量呈现显著差异的物种共有 28 个。在种水平上，采集自襄阳地区的低温大曲样品中 *Lactiplantibacillus plantarum*、*Weissella cibaria*、*Levilactobacillus brevis*、直杆糖多孢菌（*Saccharopolyspora rectivirgula*）、类消化伴生乳杆菌（*Companilactobacillus paralimentarius*）和 *Dorea formicigenerans* 的平均相对含量显著偏高（P<0.05），平均相对含量分别为 11.49%、6.17%、4.14%、2.93%、2.68% 和 0.013%，其在汾阳低温大曲样品中平均相对含量分别为 0.79%、0.32%、0.047%、0.018%、0.062% 和0.0041%。采集自汾阳地区的低温大曲样品中 *Bacillus licheniformis*、*Bacillus subtilis*、*Fructilacillus sanfranciscensis* 和陪伴粪球菌（*Coprococcus comes*）的平均相对含量显著偏高（P<0.05），平均相对含量分别为 46.79%、3.89%、3.15% 和 0.024%，其在襄阳低温大曲样品中平均相对含量分别为 31.40%、0.087%、0.026% 和 0.0011%。

作为一种广泛使用的生物学分析方法，共现性网络分析通过构建物种-物种关联网络，可直观揭示物种群落的稳定性。因此，本研究进一步参考万凌琳等[23] 的描述，基于细菌种水平构建了共现性网络图，结果如图 2 所示。

由图 2（A）可知，襄阳低温大曲样品细菌共现性网络模型中，共有 263 个节点，1756 条边，正相关占比 77.16%，负相关占比 22.84%。由图 2（B）可知，汾阳低温大曲样品细菌共现性网络模型中，共有 214 个节点，1484 条边，正相关占比 75.88%，负相关占比 24.12%。在共现性网络中，节点是网络的基本构成单元，一个节点表示一个物种，而节点之间的连接线则被称为边，直观展示物种之间的相关性，正相关性表示共生关系，负相关性表示互斥关系。作为共

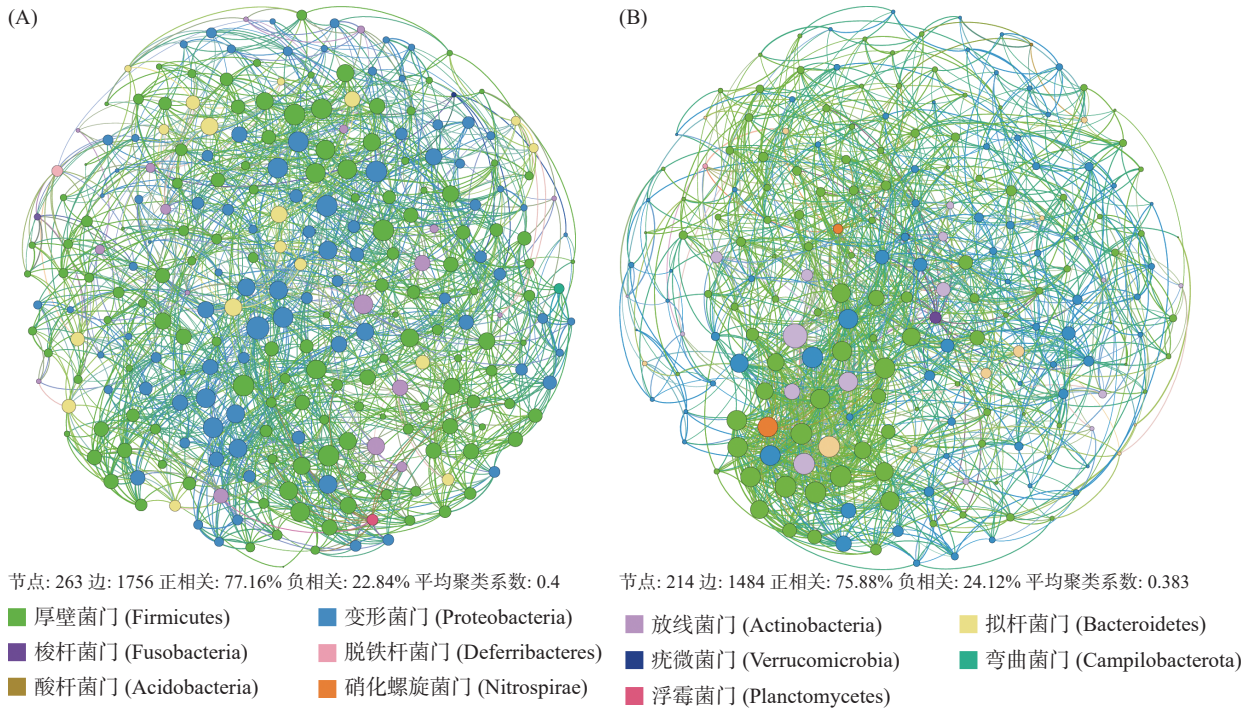


图 2　襄阳（A）和汾阳（B）地区低温大曲细菌群落共现性网络分析

Fig.2　Co-occurrence network analysis of bacterial communities in low-temperature Daqu from Xiangyang (A) and Fenyang (B) regions

现性网络分析的重要指标之一，平均聚类系数用来反映节点之间的紧密程度[24]。相较而言，襄阳低温大曲样品细菌共现性网络的节点数、边数、平均聚类系数、正相关比例均大于汾阳低温大曲样品细菌共现性网络，这一结构特征不仅表明襄阳低温大曲样品的细菌群落具有更高的生物多样性，还反映出其细菌物种间共享程度更高，种间互作关系的传递效率得到显著提升，为底物代谢与转化提供了更为高效的协同机制[25]。据报道，生物共现网络的拓扑结构越复杂，其生态系统的稳定性越高，因此，可以推断襄阳低温大曲样品的生态系统具有更强的稳定性，在面对环境变化时会展现出更强的抗干扰能力[23]。进一步对比两地区的环境条件发现，这种网络复杂程度的差异可能与两地的环境条件相关。襄阳地区属于典型的亚热带季风气候，冬季温暖，夏季炎热，降水量充沛[26]，为微生物的生长与繁殖提供了适宜的条件，进而增强了群落的复杂程度，提升了群落对环境变化的响应速率，最终形成了更为稳定的共生网络[27]。

2.2 襄阳和汾阳地区低温大曲真菌群落结构分析

采集自襄阳和汾阳地区的 19 个低温大曲样品经 PacBio SMRT 测序、质量过滤和嵌合体去除后共检测出 269517 条真菌序列，被划分为 352 个 OTU，不同地区低温大曲样品多样性分析结果和群落结构如图 3 所示。

由图 3(A)可知，襄阳低温大曲样品真菌群落的香农指数和辛普森指数分别为 1.52 和 0.38，极显著低于汾阳样品的 2.57 和 0.71(P<0.001)，表明汾阳低温大曲样品具有更高的真菌群落多样性。此外，结合细菌 α 多样性指数分析可知，无论是襄阳还是汾阳地区的低温大曲，细菌群落多样性均高于真菌群落。这一发现与 Zhang 等[28] 的研究一致，其研究显示低温大曲样品的宏基因组测序数据中细菌占比高达 88.40%，而真菌仅占 11.52%。基于此本研究推测，这可能是因为在低温大曲的制作过程中，随着发酵的进行，曲块会被压缩，硬度逐渐增大，生物热累积导致曲块温度升高(最高可达 48 ℃)[5]，同时残留的水分和氧气含量逐渐降低，使得部分对热敏感的真菌死亡。然而，大部分细菌则具有较强的环境适应能力，能够在这种环境下存活[29]。据报道，大曲的真菌多样性主要受发酵温度和原料的影响，而细菌多样性则主要受发酵温度和地理环境的影响[30]。Li 等[31] 的研究指出汉逊酵母属(*Hanseniaspora*)和扣囊复膜孢酵母属(*Saccharomycopsis*)等优势真菌群落主要来源于原材料，Hu 等[3] 的研究也发现，对于低温大曲而言，环境的变化对细菌群落的影响大于真菌。

由图 3(B)可知，基于加权 UniFrac 距离的 PCoA 分析结果显示，襄阳和汾阳低温大曲样品真菌群落在空间分布上存在极显著分离(P=0.001)，表明不同地区低温大曲真菌群落的物种多样性和丰度存在极显著差异。由此可见，地域因素的差别对低温大曲真菌群落结构亦存在显著影响。对 OTU 进行注释发现，352 个真菌 OTU 被鉴定为 5 个门、9 个纲、10 个目、23 个科、37 个属和 56 个种。由图 3(C)可知，在门水平上，子囊菌门(Ascomycota)是最丰富的真菌门，在襄阳和汾阳低温大曲样品中的平均相对含量分别为 99.82% 和 97.25%。此外，汾阳低温大曲样品优势真菌门还包括毛霉菌门(Mucoromycota)，平均相对含量为 1.97%。由图 3(D)可知，在种水平上，采集自襄阳地区的低温大曲样品真菌群落主要以扣囊复膜酵母(*Saccharomycopsis fibuligera*)为主，占总群落的 76.76%，采集自汾阳地区的低温大曲样品真菌群落主要以 *Saccharomycopsis fibuligera* 和东方伊萨酵母(*Issatchenkia orientalis*)为主，平均相对含量分别为 42.66% 和 31.26%。作为一种非酿酒酵

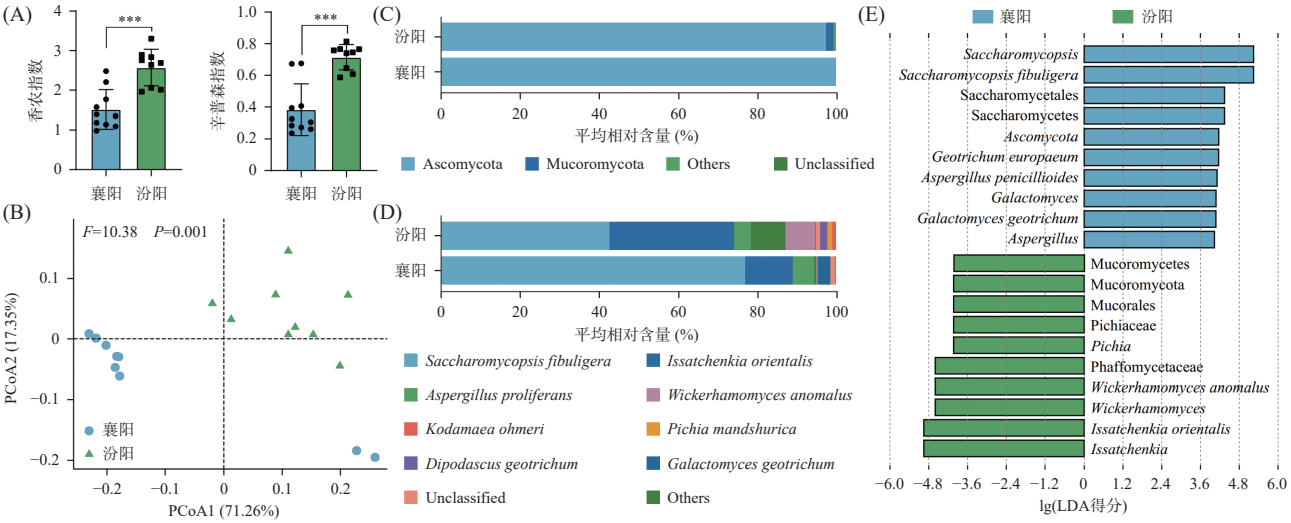


图 3 不同地区低温大曲样品真菌群落多样性和结构分析

Fig.3 Analysis of fungal community diversity and structure in low-temperature Daqu samples from different regions

注：(A)香农指数和辛普森指数分析；(B)基于加权 UniFrac 距离主坐标分析；(C)门水平群落结构分析；(D)种水平群落结构分析；(E)差异物种分析。(A)中真菌香农指数和辛普森指数均在测序深度为 8010 条序列时进行计算，图中“***”表示 P<0.001。

母属酵母，*Saccharomycopsis fibuligera* 可分泌淀粉酶、*β*-葡萄糖苷酶、酸性蛋白酶等发酵过程中不可或缺的关键酶系[32]，因此在全球各类淀粉基质发酵环境中广泛分布。低温大曲的主要原料为小麦和豌豆，其中豌豆富含纤维素类物质，*Saccharomycopsis fibuligera* 通过分泌 *β*-葡萄糖苷酶，可有效降解纤维素，提升基质利用率并促进酒精生成[33]。同时，该酵母还能代谢大曲中的蔗糖及淀粉等碳水化合物，通过糖酵解途径转化为乙醇，提高酒精产量[34]，从而显著提升大曲的整体质量。本研究发现，襄阳地区低温大曲中 *Saccharomycopsis fibuligera* 的平均相对含量高达 76.76%，而汾阳地区仅为 42.66%。鉴于此，本研究推测襄阳低温大曲样品可能具有更丰富的风味物质积累。

由图 3(E)可知，使用 LEfSe 分析进行从门到种水平的统计分析发现，当 LDA≥4.0 时，2 个地区低温大曲间平均相对含量呈现显著差异的物种共有 20 个。在种水平上，采集自襄阳地区的低温大曲样品中 *Saccharomycopsis fibuligera*、*Geotrichum europaeum*、帚状曲霉(*Aspergillus penicillioides*)、地霉半乳糖酵母(*Galactomyces geotrichum*)的平均相对含量显著偏高(P<0.05)，平均相对含量分别为 76.76%、0.0041%、0.015% 和 3.22%，其在汾阳低温大曲样品中平均相对含量分别为 42.66%、0.00%、0.0061% 和 0.024%。采集自汾阳地区的低温大曲样品中 *Issatchenkia orientalis* 和异常威克汉姆酵母(*Wickerhamomyces anomalus*)的平均相对含量显著偏高(P<0.05)，平均相对含量分别为 31.26% 和 7.54%，其在襄阳低温大曲样品中平均相对含量分别为 12.00% 和 0.28%。

本研究进一步基于真菌种水平构建了共现性网络图，结果如图 4 所示。

由图 4(A)可知，襄阳低温大曲样品真菌共现性网络模型中，共有 36 个节点，70 条边，正相关占比 78.57%，负相关占比 21.43%。由图 4(B)可知，汾阳低温大曲样品真菌共现性网络模型中，共有 34 个节点，42 条边，正相关占比 69.05%，负相关占比 30.95%。相较而言，襄阳低温大曲样品真菌共现性网络的节点数、边数、平均聚类系数、正相关比例均大于汾阳低温大曲样品真菌共现性网络，说明襄阳低温大曲样品真菌群落之间联系更紧密，群落稳定性更高。

2.3　襄阳和汾阳地区低温大曲感官品质指标分析

大曲风味和滋味是评价其品质的重要依据，因此，为探究地域因素对大曲感官品质的影响，本研究采用电子鼻和电子舌技术，分别对采集自 2 个地区的低温大曲的挥发性风味和滋味进行了检测，结果如图 5 所示。

由图 5(A)可知，在电子鼻检测的 10 个指标中，传感器 W1S 和 W1W 对样品的挥发性风味化合物具有更强的响应，它们对襄阳低温大曲样品的响应值分别为 4.495 和 2.712，对汾阳低温大曲样品的响应值分别为 6.723 和 6.623，表明 2 个地区低温大曲可能富含更多的甲基类化合物以及无机硫化物。Mann-Whitney 检验进一步揭示，襄阳低温大曲样品在 W1C、W3C、W5C 的响应值极显著偏高(P<0.001)，表明其芳香类物质含量丰富，汾阳低温大曲样品在 W1S、W2S、W3S、W5S、W6S 和 W1W 的响应值极显著偏高(P<0.001)，表明其含有更高浓度的甲基类、醇类、醛酮类、烷烃、氮氧化物、氢化物和无机硫化物类物质。为进一步验证 2 个地区低温大曲风味品质上的差异，采用 UPGMA 聚类分析和 OPLS-DA 模型进行解析，结果分别如图 5(B)和(C)所示。聚类分析显示，襄阳地区低温大曲聚为一簇，汾阳地区低温大曲聚为一簇，说明每个地区可能形成了其特有的低温大曲挥发性风味物质结构。OPLS-DA 模型分析结果显示，PC1 的贡献率为 80.70%，且 2 个地区低温大曲沿 X 轴可完全分离，进一步证明地域显著影响低温大曲的挥发性风味品质。

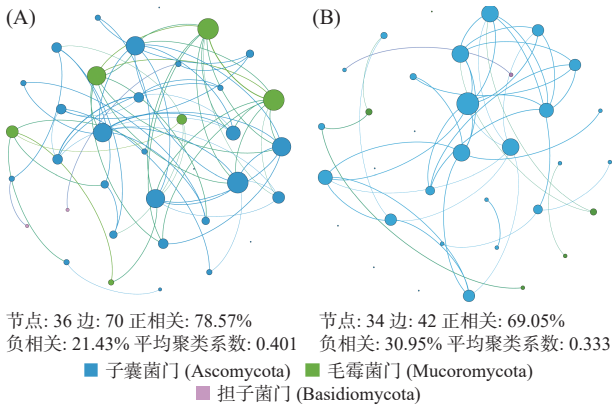


图 4　襄阳(A)和汾阳(B)地区低温大曲真菌群落共现性网络分析

Fig.4　Co-occurrence network analysis of fungal communities in low-temperature Daqu from Xiangyang (A) and Fenyang (B) regions

由图 5(D)可知，2 个地区低温大曲滋味品质响应轮廓存在相似性，但 Mann-Whitney 检验发现各指标响应值存在显著差异。具体而言，襄阳低温大曲样品的鲜味、丰度、咸味和后味 B(苦味回味)响应值极显著偏高(P<0.001)，分别为 9.45、9.50、4.92 和 −0.42，表明其鲜味、丰度等更突出，而汾阳低温大曲样品的酸味、苦味、涩味和后味 A(涩味回味)的相对强度极显著偏高(P<0.01)，分别为−10.45、5.76、0.036 和 0.140，表明其酸味、苦味、涩味和涩味回味更突出。由图 5(E)可知，聚类分析显示，襄阳和汾阳低温大曲样品各独自聚为一簇，说明每个地区可能形成了其特有的低温大曲滋味物质结构。由图 5(F)可知，OPLS-DA 模型分析结果显示，2 个地区低温大曲样品沿 X 轴可完全分离，且襄阳低温大曲样品在图中呈现出更为紧凑的聚集状态。综上可知，地域亦显著影响低温大曲的滋味品质。

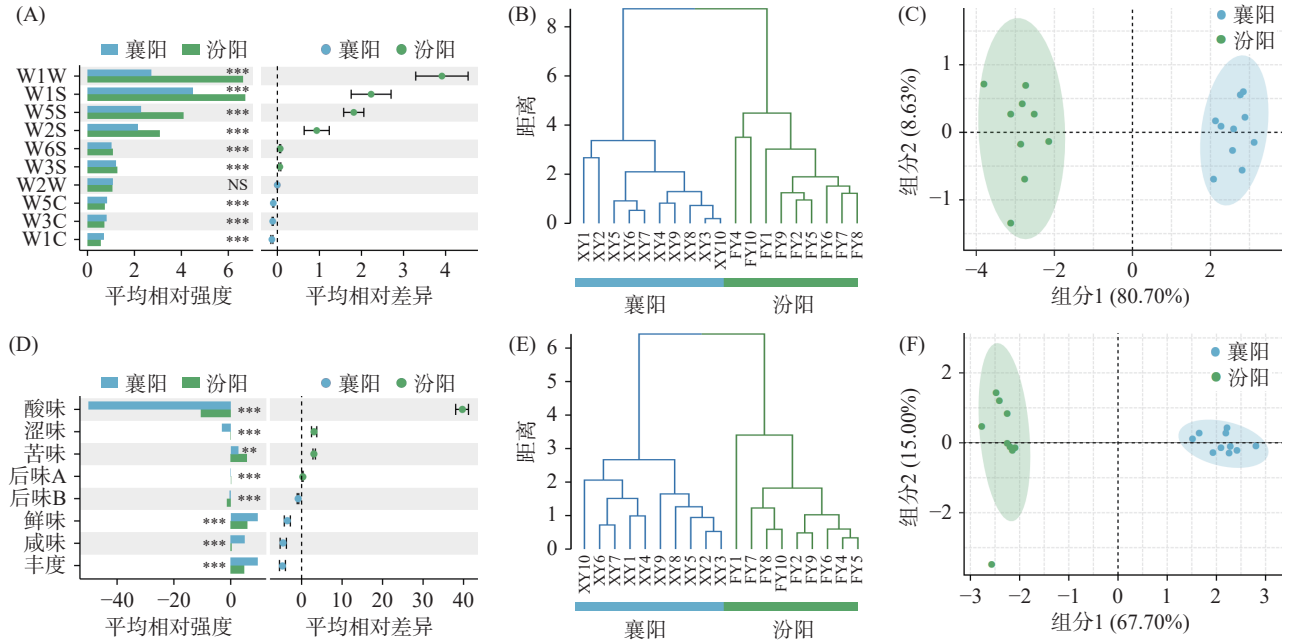


图 5 不同地区低温大曲风味和滋味品质分析

Fig.5 Analysis of flavor and taste quality of low-temperature Daqu from different regions

注:(A)电子鼻传感器平均相对强度分析;(B)风味品质 UPGMA 聚类分析;(C)风味品质 OPLS-DA 分析;(D)电子舌传感器平均相对强度分析;(E)滋味品质 UPGMA 聚类分析;(F)滋味品质 OPLS-DA 分析。(A)和(D)中,“NS”表示 $P>0.05$,“*”表示 $P<0.05$,“**”表示 $P<0.01$,“***”表示 $P<0.001$。

2.4 低温大曲感官品质指标与优势微生物菌群相关性分析

大曲的感官品质与其微生物结构密切相关,因此本研究进一步对 2 个地区优势菌群和挥发性风味和滋味指标之间的相关性进行分析,结果如图 6 所示。

由图 6(A)和(B)可知,普氏分析结果显示,低温大曲感官品质指标与优势菌群之间均存在显著相关性($P<0.05$)。由图 6(C)和(D)可知,*Spearman* 相关性分析结果表明,在工艺参数与原料组成高度相似的条件下,区域微生态差异显著塑造了低温大曲的感官特征。具体而言,*Bacillus licheniformis*、*Bacillus subtilis*、*Wickerhamomyces anomalus*、毛榛毕赤酵母(*Pichia mandshurica*)与芳香类物质(W1C、W3C、W5C)和鲜味等呈显著负相关($P<0.05$),与醇类、醛酮类物质(W2S)和酸味等呈显著正相关($P<0.05$),*Lactiplantibacillus plantarum*、*Levilactobacillus brevis*、*Saccharopolyspora rectivirgula*、*Weissella cibaria*、*Saccharomycopsis fibuligera* 与芳香类物质和鲜味呈显著正相关($P<0.05$),与醇类、醛酮类物质和酸味的相对强度呈显著负相关($P<0.05$)。乳酸菌可以通过糖酵解途径高效转化葡萄糖/淀粉生成乳酸,其代谢通量直接影响乳酸乙酯的合成效率[35]。乳酸菌的过度增殖会导致乳酸乙酯含量突破传统工艺阈值,从而进一步破坏乙酸乙酯和乳酸乙酯的最适宜配比(1∶0.6~0.8)[36]。当乳酸乙酯占比过大时,会显著抑制乙酸乙酯的主体香型,使酒体呈现闷热甜感[37],这与清香型白酒“一清到底”的风格产生冲突。白酒的风味是决定其品质的首要因素,因此如何通过菌群调控实现乳酸乙酯的精准控制,已成为清香型白酒酿造亟待突破的关键共性问题。然而,本研究仅在大致类别上对低温大曲的滋味和风味进行了检测,提供的信息相对有限。因此,为了更深入地理解其背后的代谢机制以及微生物群对环境的响应机制,在未来应进一步结合气相离子迁移谱联用技术(GC-IMS)和超高效液相色谱-四极杆飞行时间质谱技术(UHPLC-Q-TOF-MS)等进行研究。

2.5 襄阳和汾阳地区低温大曲理化指标分析

理化指标亦是评价大曲品质的重要依据,因此,本研究进一步对 2 个地区低温大曲的理化指标进行测定,结果如图 7 所示。

由图 7(A)可知,2 个地区低温大曲样品之间共有 15 个理化指标存在显著差异($P<0.05$),具体体现为,襄阳低温大曲样品的水分活度、结合水含量、液化力、酸度、灰分和淀粉含量显著偏高($P<0.05$),平均值分别为 0.768 Aw、94.53%、0.68 g/g·h、1.0 mmol/10 g、2.67 g/100 g 和 52.0 g/100 g,其在汾阳低温大曲样品的平均值分别为 0.731 Aw、89.04%、0.23 g/g·h、0.4 mmol/10 g、2.50 g/100 g 和 30.0 g/100 g。此外,汾阳低温大曲样品的曲皮硬度、曲心硬度、水分含量、不易流动水含量、酒化力、发酵力、酯化力、糖化力和蛋白质含量显著偏高($P<0.05$),平均值分别为 13420 g、9422 g、16.92%、6.37%、10.1%vol、12.90 g/0.5 g·72 h、755 mg/50 g·7 d、843 mg/g·h 和 15.43 g/100 g,其在襄阳低温大曲样品的平均值分别为 8657 g、5350 g、13.80%、4.32%、6.3%vol、

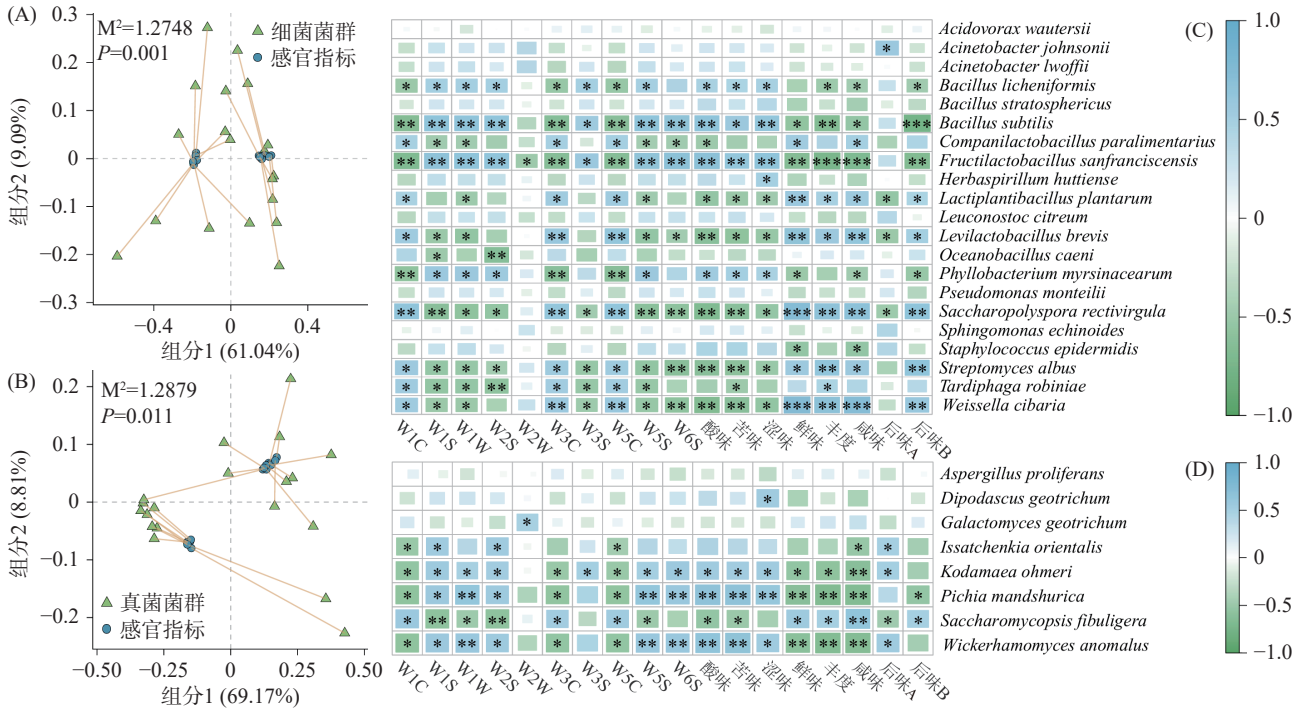


图 6　低温大曲感官品质指标与菌群相关性分析

Fig.6　Correlation analysis between sensory quality indicators and microbial flora of low-temperature Daqu

注：(A)感官品质指标与细菌优势种的普氏分析；(B)感官品质指标与真菌优势种的普氏分析；(C)感官品质指标与细菌优势种的相关性热图；(D)感官品质指标与真菌优势种的相关性热图。图(C)和(D)中，“*”表示 $P<0.05$，“**”表示 $P<0.01$，“***”表示 $P<0.001$。

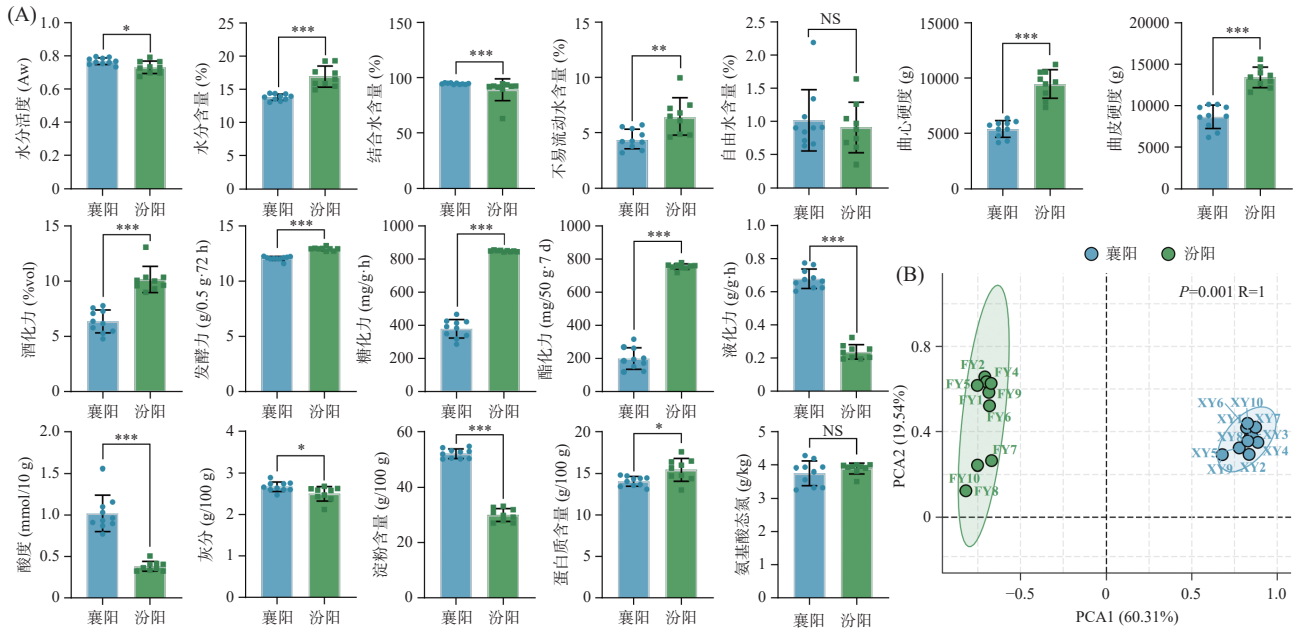


图 7　不同地区低温大曲理化指标分析

Fig.7　Analysis of physical and chemical indicators of low-temperature Daqu in different regions

注：(A)理化指标柱形图，图中“NS”表示 $P>0.05$，“*”表示 $P<0.05$，“**”表示 $P<0.01$，“***”表示 $P<0.001$；(B)理化指标 PCA 分析。

12.04 g/0.5 g·72 h、199 mg/50 g·7 d、374 mg/g·h 和 14.07 g/100 g。由图 7(B)可知，PCA 分析结果显示，采集自襄阳和汾阳地区的低温大曲在 PC1 上能够被极显著区分开($P=0.001$)。综上可知，两个地区低温大曲理化指标之间存在显著差异。

2.6　低温大曲理化指标与优势微生物菌群相关性分析

本研究进一步通过 Mantel test 和 *Spearman* 相关性分析对理化指标与微生物菌群的相关性进行了判别，结果如图 8 所示。

Mantel test 是一种非参数统计方法，用于评估两个或多个独立距离矩阵之间的相关性，由图 8(A)可知，优势细菌种与曲皮硬度、酯化力、酒化力等 9 个指标显著相关($P<0.05$)，优势真菌种与水分活度、水分含量、发酵力等 12 个指标显著相关($P<0.05$)。为

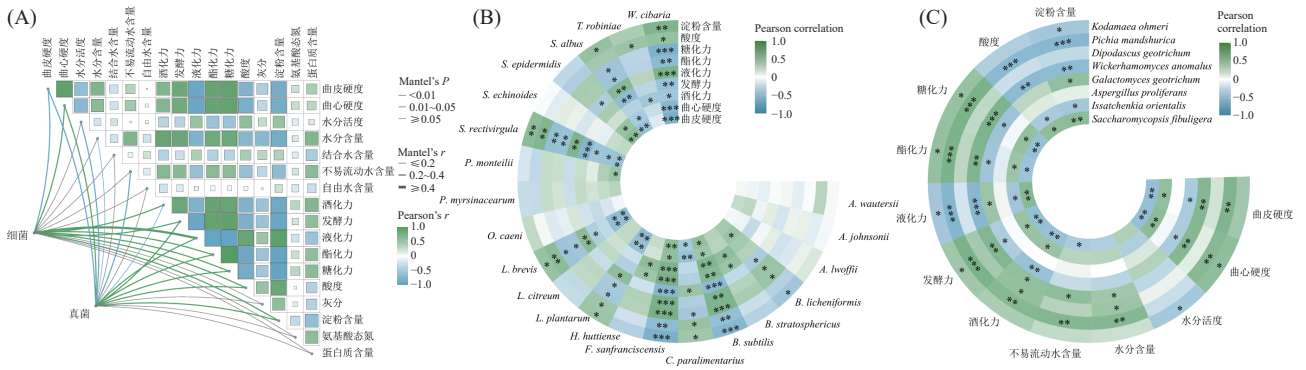


图 8 低温大曲理化指标与优势微生物菌群相关性分析

Fig.8 Correlation analysis between physicochemical indicators and dominant microbial flora of low-temperature Daqu

注:(A)细菌和真菌优势种与差异理化指标 Mantel test 分析;(B)细菌优势种与差异理化指标相关性热图;(C)真菌优势种与差异理化指标相关性热图。(B)和(C)中,“*”表示 P<0.05,“**”表示 P<0.01,“***”表示 P<0.001。

了进一步阐明微生物群落对大曲理化指标的影响,本研究根据 Mantel test 结果进行了 *Spearman* 相关性分析。由图 8(B)可知,对于细菌群落,*Weissella cibaria*、*Lactiplantibacillus plantarum*、*Levilactobacillus brevis*、*Companilactobacillus paralimentarius* 等与淀粉含量、酸度和液化力呈显著正相关(P<0.05),与曲皮和曲心硬度、糖化力呈显著负相关(P<0.05),而 *Bacillus licheniformis*、*Bacillus subtilis* 和 *Fructilactobacillus sanfranciscensis* 与淀粉含量呈显著负相关(P<0.05)。由图 8(C)可知,对于真菌群落,*Saccharomycopsis fibuligera* 与淀粉含量、酸度、液化力呈显著正相关(P<0.05),与糖化力、酯化力、发酵力、酒化力、不易流动水含量、曲皮硬度和曲心硬度呈显著负相关(P<0.05)。

白酒的酿造,本质上是微生物将发酵谷物中的淀粉转化为酒精和其他风味成分的过程,因此淀粉代谢效率对大曲品质与酒体风味形成至关重要。本研究发现,襄阳低温大曲样品淀粉含量为 52.0 g/100 g,极显著高于汾阳地区的 30.00 g/100 g,说明襄阳低温大曲样品残余淀粉含量较高。究其原因,一方面可能是,襄阳低温大曲样品中显著富集的乳酸菌能够通过代谢产物抑制 *Bacillus licheniformis* 与 *Bacillus subtilis* 等芽孢杆菌的生长繁殖[38],从而导致淀粉酶系(α-淀粉酶、葡萄糖淀粉酶等)分泌量下降,使淀粉水解效率降低[39]。相关性分析显示,*Lactiplantibacillus plantarum*、*Weissella cibaria*、*Levilactobacillus brevis* 和 *Companilactobacillus paralimentarius* 乳酸菌的含量与淀粉含量之间呈显著正相关,而 *Bacillus licheniformis* 和 *Bacillus subtilis* 的含量与淀粉含量之间呈显著负相关。因此,汾阳低温大曲样品凭借更高含量的芽孢杆菌,展现出极显著偏高的糖化力(843 mg/g·h)和发酵力(12.90 g/0.5 g·72 h),这一差异进一步证明了上述推论。另一方面可能是,襄阳低温大曲样品中 *Saccharomycopsis fibuligera* 含量较高,因此酵母菌通过有氧呼吸代谢葡萄糖快速发酵产生酒精,而非完全消耗淀粉基质,加剧淀粉残留。碳水化合物的代谢是微生物生长的基础,也是大多数风味物质产生的基础和前提,因此,探索微生物群落之间的差异已成为阐明不同地区白酒品质形成机制的关键。

3 结论

襄阳低温大曲样品具有更高的细菌丰富度和微生物群落稳定性,其 *Lactiplantibacillus plantarum*、*Weissella cibaria*、*Saccharomycopsis fibuligera* 等物种的相对含量,以及芳香类物质含量、鲜味、液化力、酸度和淀粉含量均显著偏高。汾阳低温大曲样品具有更高的真菌多样性,其 *Bacillus licheniformis*、*Bacillus subtilis*、*Issatchenkia orientalis* 和 *Wickerhamomyces anomalus* 等物种的相对含量,以及醇类和醛酮类含量、酸味、苦味、涩味、曲皮硬度、酒化力、发酵力、酯化力、糖化力均显著偏高。此外,优势物种与低温大曲的感官和理化指标之间存在明显相关性,其中 *Lactiplantibacillus plantarum* 和 *Saccharomycopsis fibuligera* 等与芳香类物质含量、鲜味、淀粉含量、酸度和液化力呈显著正相关,*Bacillus licheniformis* 与醇类、醛酮类物质和酸味等呈显著正相关。本研究从微生物群落结构、挥发性风味、滋味和理化指标等方面系统比较了采集自襄阳和汾阳地区低温大曲品质的差异,为清香型白酒品质的提升提供科学依据。

© 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] 何夷敏, 牟飞燕, 张维, 等. 清香型白酒大曲中产酶产香霉菌的筛选、鉴定及耐受性研究[J]. 中国酿造, 2024, 43(11): 58−63. [HE Yimin, MOU Feiyan, ZHANG Wei, et al. Screening, identification and tolerance of enzyme and aroma-producing mold from light-flavor Baijiu Daqu[J]. China Brewing, 2024, 43(11): 58−63.]

[2] FAN Guangsen, FU Zhilei, SUN Baoguo, et al. Roles of aging in the production of light-flavored Daqu[J]. Journal of Bioscience and Bioengineering, 2019, 127(3): 309−317.

［3］ HU Yunan, HUANG Xiaoning, YANG Bo, et al. Contrasting the microbial community and metabolic profile of three types of light-flavor Daqu[J]. Food Bioscience, 2021, 44: 101395.
［4］ YU Qi, MOU Feiyan, XIAO Junwen, et al. Correlational analysis of physicochemical indexes, microbial communities, and volatile components in light-flavor Daqu from north and south regions of China[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2023, 40(2): 54.
［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］ 汪凌旭, 易卓林, 赵海, 等. 浓香型大曲菌系、酶系的研究进展[J]. 四川轻化工大学学报(自然科学版), 2021, 34(5): 17−25. ［WANG Lingxu, YI Zhuolin, ZHAO Hai, et al. Research progress on microorganisms and enzymes in Nong-flavor Daqu[J]. Journal of Sichuan University of Science & Engineering (Natural Science Edition), 2021, 34(5): 17−25.］
［7］ ZENG Xiangyong, LI Tao, CAO Wentao, et al. Proposal of a novel standard for determining the aging period of high-temperature Daqu based on the species-level bacterial composition through PacBio sequencing[J]. Indian Journal of Microbiology, 2024: 1−11.
［8］ 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.］
［9］ 侯强川, 王文航, 徐媛媛, 等. 徐坊中高温大曲发酵过程中理化品质、风味及真菌群落结构变化规律研究[J]. 食品工业科技, 2024, 45(19): 133−141. ［HOU Qiangchuan, WANG Wenhang, XU Yuanyuan, et al. Dynamic changes of physicochemical quality, flavor and fungal community structure during medium-high temperature Daqu fermentation process in Xufang region[J]. Science and Technology of Food Industry, 2024, 45(19): 133−141.］
［10］ PAN Fengshuang, QIU Shuyi, LÜ Yiyi, et al. Exploring the controllability of the Baijiu fermentation process with microbiota orientation[J]. Food Research International, 2023, 173(Pt 1): 113249.
［11］ LU Yujie, YAN Qin, ZHANG Kaizheng, et al. Generation of a synthetic autochthonous microbiota responsible for the essential flavors and brewing properties of Daqu[J]. Food Research International, 2024, 197: 115180.
［12］ 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.
［13］ ZHANG Mingzhu, GUO Dongfeng, WANG Haiqing, et al. Comparative profiling of microbial communities and volatile organic compounds in fermented wrapper, binder, and filler cigar tobaccos[J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture, 2024, 11(1): 68.
［14］ CAI Wenchao, WANG Yurong, NI Hui, et al. Diversity of microbiota, microbial functions, and flavor in different types of low-temperature Daqu[J]. Food Research International, 2021, 150(Pt A): 110734.
［15］ CUI Mengjun, CAI Wenchao, YU Peirong, et al. Characterization and correlation analysis of bacterial composition and physicochemical quality in high- and medium-temperature Daqu from China's Binzhou region[J]. Current Microbiology, 2025, 82(2): 72.
［16］ JEONG D W, JEONG M, LEE J H. Antibiotic susceptibilities and characteristics of *Bacillus licheniformis* isolates from traditional Korean fermented soybean foods[J]. LWT-Food Science & Technology, 2017, 75: 565−568.
［17］ 李冬琪, 程江华, 万娅琼, 等. 产氨肽酶芽孢菌的筛选及酶学性质研究[J]. 中国食品学报, 2024, 24(11): 71−85. ［LI Dongqi, CHENG Jianghua, WAN Yaqiong, et al. Screening of a marine aminopeptidase producing bacterium and its enzymatic properties[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2024, 24(11): 71−85.］
［18］ MURAS A, ROMERO M, MAYER C, et al. Biotechnological applications of *Bacillus licheniformis*[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2021, 41(4): 609−627.
［19］ YAN Zheng, ZHENG Xiaowei, CHEN Jingyu, et al. Effect of different *Bacillus strains* on the profile of organic acids in a liquid culture of Daqu[J]. Journal of the Institute of Brewing, 2013, 119(1-2): 78−83.
［20］ TANG Qiuxiang, CHEN Xiaoru, HUANG Jun, et al. Mechanism of enhancing pyrazines in Daqu via inoculating *Bacillus licheniformis* with strains specificity[J]. Foods, 2023, 12(2): 304.
［21］ LÜ Wenzhi, LI Feng, LI Changan. Effect of inoculated Daqu on the spontaneous fermentation of Chinese liquor[J]. Food Research International, 2023, 173(Pt 1): 113321.
［22］ TANG Jie, LIU Yuancai, LIN Bin, et al. Effects of ultra-long fermentation time on the microbial community and flavor components of light-flavor Xiaoqu Baijiu based on fermentation tanks[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2021, 38(1): 3.
［23］ 万凌琳, 陈芷凡, 郭佳, 等. 生物共现网络原理及其在淡水生态系统评估中的应用[J]. 湖泊科学, 2022, 34(6): 1765−1789. ［WAN Linglin, CHEN Zhifan, GUO Jia, et al. Principle and application of co-occurrence networks for freshwater ecosystem assessment[J]. Journal of Lake Sciences, 2022, 34(6): 1765−1789.］
［24］ 顾静馨. 土壤微生物生态网络的构建方法及其比较[D]. 扬州: 扬州大学, 2015. ［GU Jingxin. The methods of constructing soil mircrobial ecological network and its comparison[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2015.］
［25］ MA Lei, ZHANG Jiabao, LI Zengqiang, et al. Long-term phosphorus deficiency decreased bacterial-fungal network complexity and efficiency across three soil types in China as revealed by network analysis[J]. Applied Soil Ecology, 2020, 148: 103506.
［26］ 朱梦洁, 王雪, 张姝娟, 等. 襄阳两种土壤类型对花生贮藏期黄曲霉菌及其毒素污染风险的影响研究[J]. 花生学报, 2021, 50(4): 81−86. ［ZHU Mengjie, WANG Xue, ZHANG Shujuan, et al. Influence of two soil types in Xiangyang on the risk of *Aspergillus flavus* and aflatoxin contamination during peanut storage[J]. Journal of Peanut Science, 2021, 50(4): 81−86.］
［27］ ZHOU Hong, GAO Ying, JIA Xiaohong, et al. Network analysis reveals the strengthening of microbial interaction in biological soil crust development in the Mu Us Sandy Land, northwestern China[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 144: 107782.
［28］ ZHANG Zhendong, MENG Yaolan, WANG Yurong, et al. Understanding the factors influencing high-temperature Daqu from different geographical regions[J]. Food Bioscience, 2024, 62: 105528.
［29］ SETLOW P, CHRISTIE G. New thoughts on an old topic: Secrets of bacterial spore resistance slowly being revealed[J]. Mi-

crobiology and Molecular Biology Reviews, 2023, 87(2): e00080−e00022.
[30] ZHENG X W, YAN Z, ROBERT NOUT M J, et al. Characterization of the microbial community in different types of Daqu samples as revealed by 16S rRNA and 26S rRNA gene clone libraries[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2015, 31(1): 199−208.
[31] LI Zhaojie, FAN Yi, HUANG Xiaoning, et al. Microbial diversity and metabolites dynamic of light-flavor Baijiu with stacking process[J]. Fermentation, 2022, 8(2): 67.
[32] SON E Y, LEE S M, KIM M, et al. Comparison of volatile and non-volatile metabolites in rice wine fermented by Koji inoculated with *Saccharomycopsis fibuligera* and *Aspergillus oryzae*[J]. Food Research International, 2018, 109: 596−605.
[33] XIE Zaibin, ZHANG Kaizheng, KANG Zhenhui, et al. *Saccharomycopsis fibuligera* in liquor production: A review[J]. European Food Research and Technology, 2021, 247(7): 1569−1577.
[34] 刘霄, 黄治国, 卫春会, 等. 扣囊复膜酵母麸曲制备及其在小曲白酒中的应用[J]. 食品科学, 2025, 46(1): 56−63. [LIU Xiao, HUANG Zhiguo, WEI Chunhui, et al. Preparation of *Saccharomycopsis fibuligera* Fuqu and its application in the production of Xiaoqu Baijiu[J]. Food Science, 2025, 46(1): 56−63.]
[35] 阎春悦, 利佳炜, 张茜, 等. 不同香型白酒酿造过程乳酸菌的研究进展[J]. 酿酒科技, 2023(9): 114−120. [YAN Chunyue, LI Jiawei, ZHANG Qian, et al. Research progress in lactic acid bacteria in the production of Baijiu of different flavor types[J]. Liquor-Making Science & Technology, 2023(9): 114−120.]
[36] 陈博慧. 小曲清香型白酒乳酸乙酯产生规律探究及其应用[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2024. [CHEN Bohui. Study on the production and application of ethyl lactate in Xiaoqu light-aroma Baijiu[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2024.]
[37] ZHAO Qingsong, YANG Jiangang, ZHANG Kaizheng, et al. Lactic acid bacteria in the brewing of traditional Daqu liquor[J]. Journal of the Institute of Brewing, 2020, 126(1): 14−23.
[38] 肖鹏, 高露, 李有明, 等. 温度对清香型白酒发酵过程中微生物群落及风味物质的影响[J]. 食品科学, 2025, 46(14): 16−24. [XIAO Peng, GAO Lu, LI Youming, et al. Effect of temperature on microbial communities and flavor compounds during the fermentation of light-flavor Baijiu[J]. Food Science, 2025, 46(14): 16−24.]
[39] ZHU Qi, CHEN Liangqiang, PENG Zheng, et al. The differences in carbohydrate utilization ability between six rounds of sauce-flavor Daqu[J]. Food Research International, 2023, 163: 112184.