熊连双, 谢丹, 朱安然, 等. 不同储存期人工和机械生产高温大曲微生物群落多样性比较 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(8): 221−231. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025040311

XIONG Lianshuang, XIE Dan, ZHU Anran, et al. Comparative of Microbial Community Diversity in Artificially and Mechanically Produced High-temperature Daqu in Different Storage Periods[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(8): 221−231. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025040311

· 生物工程 ·

不同储存期人工和机械生产高温大曲微生物群落多样性比较

熊连双[1,2,3], 谢　丹[1,2,3], 朱安然[1,2,3], 夏道丽[1,2,3,4], 路　虎[1,2,3,4,5], 胡建锋[1,2,3,4,5], 胡　峰[1,2,3,4,5], 吴　成[1,2,3,4,5,*]

（1.贵州习酒股份有限公司, 贵州习水 564622;
2.贵州省酱香型白酒技术创新中心, 贵州习水 564622;
3.中国轻工业酱香型白酒智能酿造工程技术研究中心, 贵州习水 564622;
4.贵州省白酒制造业创新中心, 贵州仁怀 564500;
5.国家市场监管总局重点实验室（酱香型白酒品质与安全）, 贵州贵阳 550000）

摘　要: 为了解析人工和机械化成曲方式对高温大曲储存过程中微生物的影响，本研究基于 Illumina MiSeq 高通量测序技术并结合多元统计分析方法，对人工和机械制备的酱香型白酒高温大曲储存过程（0~150 d）微生物群落组成及演替规律差异进行分析，并基于 BugBase 预测细菌功能及表型。结果表明，人工踩制高温大曲储存过程中在真菌群落丰富度上显著优于机械制备（$P<0.05$），且真菌群落组成差异较大，而两种大曲在细菌群落多样性无显著差异（$P>0.05$）。嗜热真菌属（*Thermomyces*）是关键类群，但不同储存时间和成曲方式的优势真菌类群存在差异；机械曲中乳杆菌属（*Lactobacillus*）相对富集，而人工曲中芽孢杆菌属（*Bacillus*）更为突出。线性判别分析揭示了成曲方式对生物标志物的影响，真菌中 *Leptospora rubella* 和 *Trichomonascus ciferrii* 分别为人工和机械曲不同储存期的标志物，而魏斯氏菌属（*Weissella*）是人工曲储存过程中的生物标志物，克氏菌属（*Kocuria*）是机械曲储存过程中的生物标志物。不同成曲方式对细菌功能及表型也有较大影响，克罗彭斯特菌属（*Kroppenstedtia*）和葡萄球菌属（*Staphylococcus*）分别是人工和机械曲储存过程中与多种代谢功能呈显著正相关的细菌属（$P<0.05$），且两种大曲均以革兰氏阳性菌为绝对优势表型，但人工曲维持更高厌氧菌活性表型。综上，不同成曲方式对大曲储存过程中微生物群落结构、演替规律以及细菌功能和表型均具有影响，为高温大曲储存期科学调控和老熟机理解析提供了理论参考。

关键词: 酱香型, 人工大曲, 机械大曲, 储存期, 微生物多样性

中图分类号: TS261.1　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1002−0306(2026)08−0221−11

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2025040311　　本文网刊:

Comparative of Microbial Community Diversity in Artificially and Mechanically Produced High-temperature Daqu in Different Storage Periods

XIONG Lianshuang[1,2,3], XIE Dan[1,2,3], ZHU Anran[1,2,3], XIA Daoli[1,2,3,4], LU Hu[1,2,3,4,5], HU Jianfeng[1,2,3,4,5], HU Feng[1,2,3,4,5], WU Cheng[1,2,3,4,5,*]

（1.Guizhou Xijiu Co., Ltd., Xishui 564622, China;
2.Guizhou Technology Innovation Center of Jiangxiangxing Baijiu, Xishui 564622, China;
3.Engineering Technology Research Center for Intelligent Brewing of Jiangxiangxing Baijiu, China National Light Industry

收稿日期: 2025−04−25

基金项目: 贵州省科技支撑计划项目（黔科合支撑 [2023] 一般 342, 黔科合支撑 [2023] 一般 343, 黔科合支撑 [2024] 一般 030）; 贵州省市场监管局质量发展项目（黔质量发展项目（2024）3 号（重点））; 遵义市科技计划项目（遵市科合支撑 [2024]20 号）; 黔科合平台 JSZX〔2025〕002。

作者简介: 熊连双（1999−）, 男, 硕士研究生, 研究方向: 酿酒微生物和白酒工艺, E-mail: 2961657209@qq.com。

*** 通信作者:** 吴成（1993−）, 男, 硕士, 工程师, 研究方向: 酿酒微生物和白酒工艺, E-mail: 742990507@qq.com。

Council, Xishui 564622, China;
4.Manufacturing Innovation Center for Baijiu, Guizhou Province, Renhuai 564500, China;
5.Key Laboratory of Quality and Safety of Jiangxiangxing Baijiu, State Administration for Market Regulation, Guiyang 550000, China)

Abstract: To investigate the impact of manual and mechanical methods of making high-temperature Daqu on the microbial community during storage, this study analyzed the differences in microbial community composition and succession patterns of Jiangxiangxing Baijiui high-temperature Daqu made by manual and mechanical methods during the storage period (0~150 days) using Illumina MiSeq high-throughput sequencing technology combined with multivariate statistical analysis methods. Additionally, the bacterial functions and phenotypes were predicted based on BugBase. The results showed that the manual-made high-temperature Daqu had a significantly higher fungal community richness during storage compared to the mechanically-made Daqu (P<0.05), and the fungal community composition was also significantly different. However, there was no significant difference in bacterial community diversity between the two types of Daqu (P>0.05). *Thermomyces* was a key genus, but the dominant fungal genera varied with different storage times and Daqu-making methods. *Lactobacillus* was relatively enriched in the mechanical Daqu, while *Bacillus* was more prominent in the manual Daqu. Linear discriminant analysis revealed the impact of Daqu-making methods on biomarkers. *Leptospora rubella* and *Trichomonascus ciferrii* were the biomarkers for manual and mechanical Daqu at different storage periods, respectively. *Weissella* was the biomarker for the manual Daqu during storage, while *Kocuria* was the biomarker for the mechanical Daqu during storage. Moreover, different Daqu-making methods also had a significant impact on bacterial functions and phenotypes. *Kroppenstedtia* and *Staphylococcus* were the bacterial genera that were significantly positively correlated with multiple metabolic functions during the storage of manual and mechanical Daqu, respectively (P<0.05). Both types of Daqu were dominated by Gram-positive bacteria, but the manual Daqu maintained a higher anaerobic bacterial activity phenotype. This study found that different Daqu-making methods had an impact on the microbial community structure, succession patterns, and bacterial functions and phenotypes during Daqu storage, providing a theoretical reference for the scientific regulation of Daqu storage and the analysis of the aging mechanism.

Key words: Jiangxiangxing; manual Daqu; mechanical Daqu; storage periods; microbial diversity

酱香型白酒以其独特的酱香、焦香和醇厚口感闻名于世,本质上依赖于高温大曲中复杂微生物群落的协同代谢与动态平衡及后续酿造工艺[1−2]。酱香型高温大曲以小麦为主要原料,经高温堆积发酵,品温可达到 60 ℃ 以上,其工艺核心包括原料粉碎、加水拌料、踩曲成型及高温培养等步骤[3−4]。高温环境促使曲坯中微生物快速繁殖,如芽孢杆菌属、嗜热真菌属等,并通过美拉德反应生成吡嗪类、呋喃类等香气前体物质,奠定酱香风味基础[2,5−6]。高温大曲中群落多样性直接决定了糖化、发酵、产香等关键功能的实现,其制作工艺与储存期的动态变化直接决定功能微生物群落的稳定性及代谢活性[2,7]。谢丹等[7] 研究表明大曲储存过程中的主要优势细菌属为克罗彭斯特菌属(*Kroppenstedtia*)、乳杆菌属(*Lactobacillus*)、葡萄球菌属(*Staphylococcus*)、肠杆菌属(*Enterobacter*);主要优势真菌属为嗜热真菌属(*Thermomyces*)、*Trichomonascus*、丝衣霉属(*Byssochlamys*);张丽等[8] 研究表明酱香型大曲贮存 5、6 个月时生化性能趋于稳定,用于白酒生产有利于稳定基酒的产量和质量,最适宜于酱香型白酒的生产;梁晨等[9] 研究表明大曲贮存过程中乳杆菌属(*Lactobacillus*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)等是大曲中的优势菌群。陈晓茹等[10] 研究表明贮存过程中常规大曲的优势菌为魏斯氏菌属(*Weissella*),强化大曲中优势菌为芽孢杆菌属(*Bacillus*);赵金松等[11] 研究表明不同区域和工艺条件的酱香大曲样品中微生物中优势菌群为真菌和革兰氏阳性菌。可见,当前高温大曲研究多集中于传统生产方式单一储存节点以及不同生产地区之间微生物多样性差异,缺乏时序动态分析,导致对不同储存期高温大曲微生物群落组成、以及重要细菌功能及表型差异还尚不清晰。因此,探究不同储存期下高温大曲微生物多样性差异,可有助于破解传统工艺中“陈曲优于新曲”的科学机制,为优化大曲储存标准提供理论依据。

此外,由于传统酱香型大曲的成型工艺长期依赖人工踩曲,通过经验控制曲坯外紧内松结构,但其存在效率低、品质波动性大等缺陷,随着机械化转型的发展,目前部分酱香型白酒企业已引入机械压曲技术以优化生产效能与质量均一性[12−13]。然而,机械压曲虽能提升高温大曲产能,但其制作的大曲在储存过程中与人工曲的微生物群落组成、演替规律和重要细菌功能和表型差异尚未明晰。对比人工和机械成曲方式下大曲储存过程中的微生物组成及功能,可加深对传统人工和现代机械生产大曲在储存过程中微生物的演替规律了解,为机械化转型中保持大曲品质提供理论支撑。基于此,本研究以酱香型白酒高温大曲为研究对象,聚焦人工踩曲与机械压曲两种成曲方式在不同储存期(0~150 d),采用 Illumina MiSeq 高通量测序,结合多元统计分析方法,系统分析不同成曲方式下高温大曲储存过程中微生物群落结构的时

序性变化规律，并基于 BugBase 预测细菌功能及表型，旨在揭示成曲方式对储存期内大曲微生物多样性及功能基因分布的影响机制，为高温大曲储存期科学调控和老熟机理解析提供理论参考。

1　材料与方法

1.1　材料与仪器

不同储存期人工踩制和机械制备高温大曲样品　由贵州省遵义市某酱香型酒企制曲车间提供；Qubit3.0 DNA 检测试剂盒　美国 Life 公司；E.Z.N.A™ Mag-Bind Soil DNA Kit 提取试剂盒　美国 OMEGA 公司；2×Hieff® Robust PCR Master Mix　翌圣生物科技（上海）股份有限公司；Hieff NGS™ DNA Selection Beads　翌圣生物科技（上海）股份有限公司；扩增引物细菌：341F/805R（341F：5'-CCTACGGGNGGCWGCAG-3'和 805R：5'-GACTACHVGGGTATCTAATCC-3'），真菌：ITS3/ITS4（ITS3:5'-GCATCGATGAAGAACGCAGC-3'和 ITS4：5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'）　生工生物工程（上海）股份有限公司。

GL-88B 漩涡混合器　海门市其林贝尔仪器制造有限公司；Pico-21 台式离心机　美国 Thermo Fisher 公司；TND03-H-H 混匀型干式恒温器　深圳托能达科技有限公司；ETC811 PCR 仪　北京东胜创新生物科技有限公司；DYCZ-21 电泳仪　北京市六一仪器厂；FR-1000 凝胶成像系统　上海复日科技有限公司；Q32866 Qubit® 3.0 荧光计　美国 Invitrogen 公司；移液器　德国 Eppendorf 公司；IlluminaMiSeq 测序配套试剂　美国 Illumina 公司。

1.2　实验方法

1.2.1　样品制备　所有样品均以小麦为主要原料、经过粉碎、加水拌料、入仓发酵一周左右温度达到 62 ℃ 以上进行一次翻曲、再经过一周左右进行二次翻曲、发酵 40 d 以上，进行拆曲储存，两种类型的样品，除成型方式不同，人工踩制大曲样品采用传统手工方式，机械制备大曲样品采用仿生压曲机压制成型，其余从原料到拆曲，储存期取样的所有条件都相同。

1.2.2　样品采集　选取贵州某酱香型酒企制曲车间储存曲仓，在储存仓门口、中间，靠墙位置三处随机采集样品后，按一定比例（黄∶白∶黑=8∶1∶1）的黄、白和黑曲人工粉碎，过 30 目筛后混合成一个综合样，在储存过程中进行定期跟踪取样，每隔 30 d 取 1 次，最终共采集人工曲综合样（RG-1~RG-6）6 个，机械曲综合样（JX-1~JX-6）6 个，共计 12 个样品。样品磨碎后置于无菌密封袋中，按取样时间依次标记为 RG-1（0 d）、RG-2（30 d）、RG-3（60 d）、RG-4（90 d）、RG-5（120 d）、RG-6（150 d）；JX-1（0 d）、JX-2（30 d）、JX-3（60 d）、JX-4（90 d）、JX-5（120 d）、JX-6（150 d）。

1.2.3　高温大曲总 DNA 提取及扩增总 DNA　按照课题组报道的方法提取 DNA 以及扩增总 DNA[14−15]。总 DNA 提取：按照 E.Z.N.A™Mag-Bind Soil DNA Kit 试剂盒方法提取。扩增引物，细菌（341F：5'-CCTACGGGNGGCWGCAG-3'和805R:5'-GACTACHVGGGTATCTAATCC-3'），真菌(ITS3：5'-GCATCGATGAAGAACGCAGC-3'和ITS4:5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3')。

PCR 反应体系为：2×Hieff®Robust PCR Master Mix 15 μL，正向及反向引物各 1 μL，DNA 模板 20~30 ng，使用 ddH_2O 补齐体系至 30 μL。扩增条件为：95 ℃ 预变性 3 min；94 ℃ 变性 20 s；55 ℃ 退火 20 s；72 ℃ 延伸 30 s；25 次循环；72 ℃ 终延伸 5 min，降至 10 ℃ 保存。

1.2.4　高通量测序　基于 Illumina Miseq 测序平台，分别对细菌 16S rRNA 基因 V3~V4 区、真菌 ITS3~ITS4 区进行高通量测序分析，由生工生物工程（上海）股份有限公司完成。

1.3　数据处理

对得到的有效数据，首先根据 overlap 关系进行拼接，区分样本后对序列质量进行质控和过滤，然后进行 OTU 聚类分析和物种分类学分析。基于 OTU 聚类分析结果，对不同储存期的人工和机械高温大曲 Alpha 多样性指数进行比较分析。使用 Mann-Whitney 检验方法检验各多样性指数之间的显著差异性；基于 Bray-Curtis 距离对人工踩制和机械制备的高温大曲在储存过程中的检出的 OTUs 进行 ANOSIM 相似性分析[16] 和主坐标分析[17]（Principal Co-ordinates Analysis，PCoA），置信区域为 95%。根据 97% 序列同源性阈值对 OTU 代表序列进行分类学注释分析，使用 RDP[18] 为参考数据库进行细菌物种注释，真菌采用 UNITE[19] 数据库进行分类学注释。细菌表型和功能预测采用 BugBase[20] 工具和 PICRUSt 工具[21] 预测。采用 Microsoft Office Excel 2019 进行数据统计和处理；采用 Origin 2021 软件进行相关柱状图绘制；使用 OmicStudio 工具在 https://www.omicstudio.cn 上进行功能预测的相关热图绘制以及 Alpha 多样性指数的显著性检验。

2　结果与分析

2.1　细菌和真菌群落 Alpha 多样性分析

样品经过 Illumina Miseq 测序平台测序完成后，将得到的原始序列进行拼接、质控、过滤等处理后，共得到 1044816 条有效序列，其中细菌有 410609 条、真菌 634207 条。测序覆盖率在 99.9% 以上，表明测序深度足够，测序结果可真实反映出不同成曲方式的高温大曲储存过程中微生物群落组成情况。将人工踩制和机械制备大曲储存过程中的细菌群落和真菌群落的 Alpha 多样性指数进行了比较分析，结果如图 1 所示。

由图 1 可知，对于细菌而言，在储存过程中机械制备高温大曲样品的 Simpson 指数、Shannon 指数、Pielou 指数均略高于人工踩制的高温大曲，表明机械

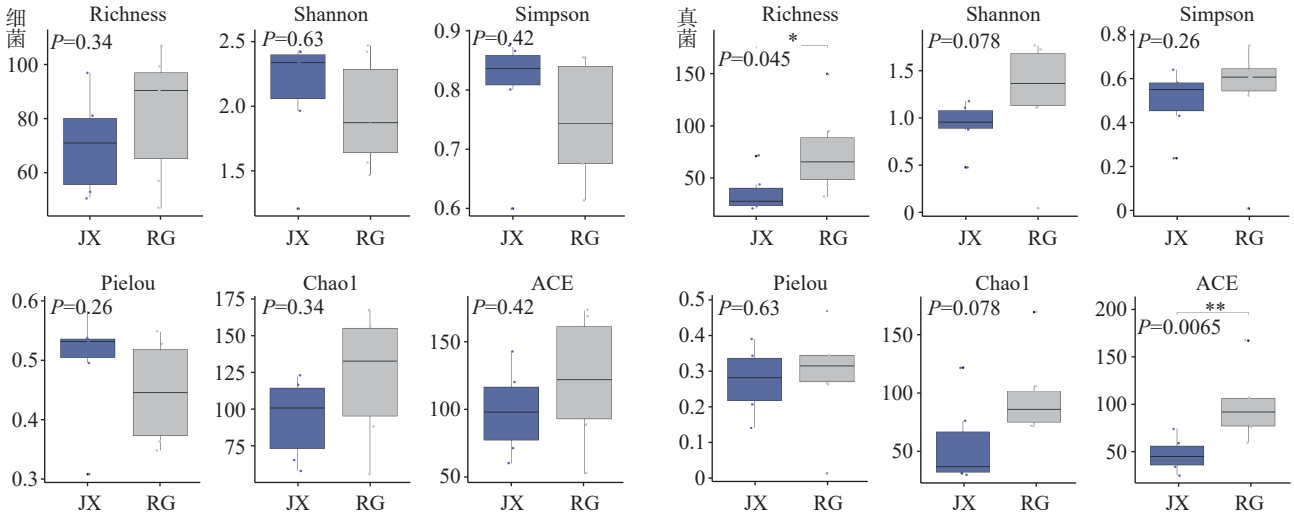


图 1 不同储存期人工和机械制备高温大曲 Alpha 多样性比较分析

Fig.1 Comparative analysis of alpha diversity between manually and mechanically prepared high-temperature Daqu across different storage periods

注: *表示 $P<0.05$, **表示 $P<0.01$。

制备大曲样品中物种丰富度高、物种分布均衡, 且群落结构复杂, 但进一步结合 Mann-Whitney 检验发现差异均不显著($P>0.05$); 而对于真菌而言, 人工踩制高温大曲样品的 Richness、Simpson、Shannon、Chao1 等指数均高于机械制备的高温大曲, 表明人工踩制的大曲中物种丰富度高且物种分布均匀, 且进一步结合 Mann-Whitney 检验发现, Richness 指数和 ACE 指数之间存在显著性差异($P<0.05$, $P<0.01$)。由此可见, 高温大曲储存过程中, 在细菌群落上, 机械制曲物种多样性略占优但无显著差异; 在真菌群落上, 人工制曲在物种丰富度上显著领先, 核心归因于其传统人工踩曲开放操作引入的多样性及曲块结构优化的生态位, 这一结果印证了人工踩曲在真菌资源保留上的不可替代性[22], 也为机械制曲的工艺改进提供了明确靶点。

2.2 细菌和真菌群落 β 多样性分析

由图 2A 和图 2C 可知, ANOSIM 分析中 R 值分别为 0.004 和 0.213 都大于 0, 表明人工曲和机械曲样品在储存过程中微生物群落的组间差异大于组内差异, 但其差异不显著($P>0.05$)。由图 2B 可知, PCoA1 轴解释了 37.08% 的细菌群落变异, PCoA2 轴解释了 25.22% 的细菌群落变异, 相对于机械曲而言, 人工曲储存期的样品在 PCoA 图上分布较广, 表明人工曲储存期间细菌群落结构差异较大, 但差异不显著($P>0.05$)。它与机械曲有一定的重叠, 表明这两个组在细菌群落组成上有一定相似性; 由图 2D 可知, PCoA1 轴解释了 40.86% 的真菌群落变异, PCoA2 轴解释了 25.56% 的真菌群落变异, 人工曲储存期的样品在 PCoA 图上分布较广, 表明人工曲储存期间的真菌群落结构差异较大, 但差异不显著($P>0.05$)。机械曲置信椭圆较小, 表明机械曲在各储存期真菌群落组成差异较小, 可见, 基于 ANOSIM 分析和主坐标分析结果表明人工曲和机械曲在储存过程中, 微生物群落组成有一定的相似性且机械曲储存期间真菌群结构的相似性较高。

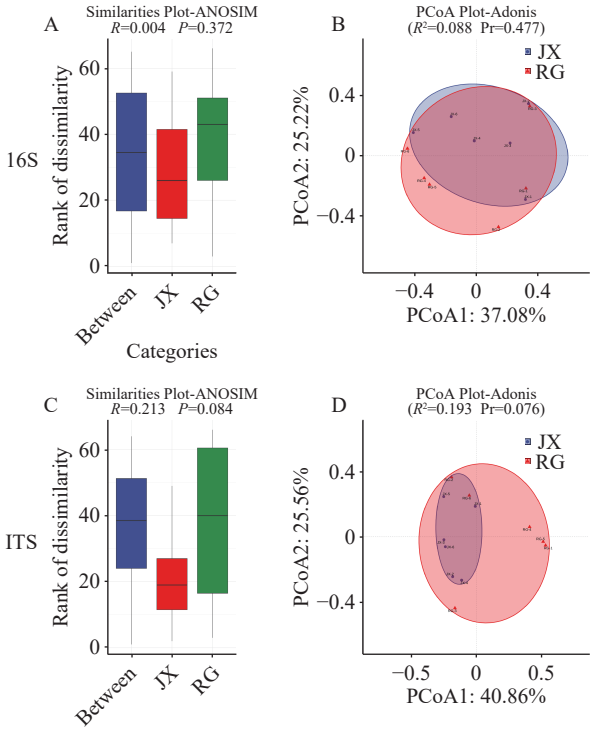


图 2 基于 Bray-Curtis 距离的 ANOSIM(A, C)和 PCoA 分析(B, D)

Fig.2 ANOSIM analysis (A, C) and PCoA analysis (B, D) based on Bray-Curtis distance

2.3 不同储存期人工踩制和机械制备高温大曲微生物群落结构分析

2.3.1 不同储存期人工踩制和机械制备高温大曲细菌多样性分析 对于细菌微生物组而言, 样品经高通量测序后, 在机械曲储存过程中共检测到 12 个门、20 个纲、31 个目、71 个科和 104 个属, 在人工曲储

存过程中共检测到 13 个门、21 个纲、35 个目、75 个科和 111 个属，人工踩制的高温大曲储存过程中的细菌多样性略优于机械制备的高温大曲，与范恩帝等[22]的研究结论一致。在样品 JX-1、JX-2、JX-3、JX-4、JX-5 和 JX-6 中分别注释到 4、6、7、9、7 和 8 个细菌门，而在样品 RG-1、RG-2、RG-3、RG-4、RG-5 和 RG-6 中分别注释到 6、9、6、10、7 和 9 个细菌门，相对于其他储存期，储存 90 d 时，在人工和机械制备高温大曲中检测到门水平的物种最多；而在属水平上，机械曲在储存 90 d 时检出最多，共 61 个属，而人工曲在储存 30 d 时检出最多，共 75 个属。

进一步选择不同储存期人工和机械两种方式制备的高温大曲样品中注释到分类水平的门水平（总相对丰度含量≥5.33%）和属水平（Top10，总相对丰度含量≥18.49%）绘制了柱状图，如图 3 所示。

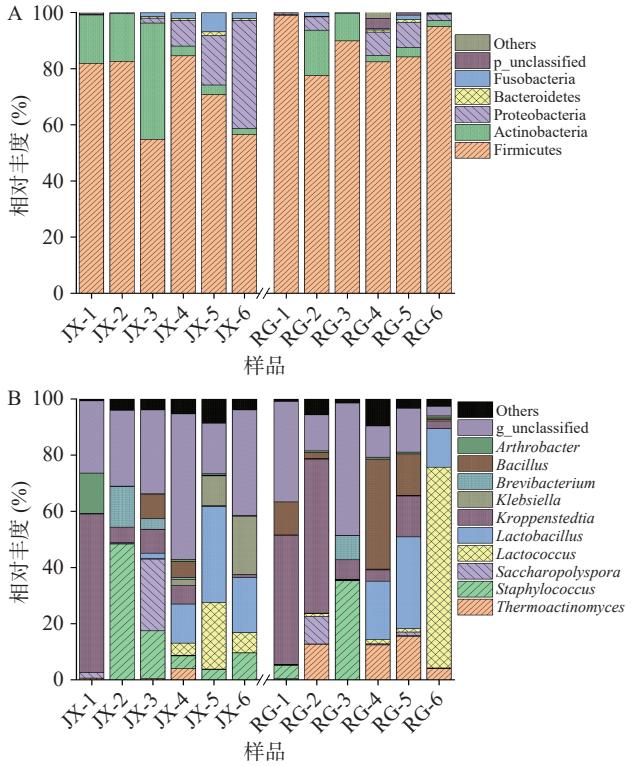


图 3　基于 OTUs 水平细菌群落门（A）和属水平（B）相对丰度柱状图

Fig.3　Relative abundance bar plots of bacterial communities at the phylum (A) and genus level (B) based on OTUs level

注：将未注释到分类水平的细菌门和属分别用 p-unclassified 和 g_unclassified 表示，其余用 others 表示。

由图 3A 可知，不同储存期的机械制备和人工踩制的高温大曲中厚壁菌门（Firmicutes）、放线菌门（Actinobacteria）和变形菌门（Proteobacteria）占主要优势地位，相对丰度在 54.77%~99.00%，0.25%~41.48% 和 0.24%~38.51% 之间。相对于机械制备的大曲，不同储存期人工踩制大曲中厚壁菌门的相对丰度整体较高，在储存期 90 d 至 150 d 之间，机械制备的高温大曲的厚壁菌门相对丰度呈逐渐下降趋势，而人工踩制的则与之相反呈上升趋势，呈相反的演替趋势。随着储存时间的增加，机械制备的高温大曲中，变形菌门（Proteobacteria）的相对丰度逐渐增加。由图 3B 可知，储存过程中在不同储存期的机械曲中 g_unclassified、Thermoactinomycetaceae、葡萄球菌属（*Staphylococcus*）、克罗彭斯特菌属（*Kroppenstedtia*）和乳杆菌属（*Lactobacillus*）为主要的优势菌属，相对于其他类群，储存过程中乳杆菌属（*Lactobacillus*）、芽孢杆菌属（*Bacillus*）、乳酸菌属（*Lactococcus*）和短杆菌属（*Brevibacterium*）的相对丰度变化趋势为先上升再下降，而克罗彭斯特菌属（*Kroppenstedtia*）呈逐渐下降趋势，相反克雷伯氏菌属（*Klebsiella*）呈逐渐上升趋势；在不同储存期的人工曲中，储存过程中 g_unclassified、Thermoactinomycetaceae、克罗彭斯特菌属（*Kroppenstedtia*）、芽孢杆菌属（*Bacillus*）和葡萄球菌属（*Staphylococcus*）为主要的优势菌属。乳杆菌属（*Lactobacillus*）在储存过程中呈先上升后下降的趋势，与机械曲在储存期的变化规律一致。冯智伟等[23]研究发现贮曲过程中优势细菌为克罗彭斯特菌属（*Kroppenstedtia*）和泛酸枝芽孢杆菌属（*Virgibacillus*）；赵慧君等[12]研究表明人工踩曲制备的高温大曲中优势细菌属为克罗彭斯特菌属（*Kroppenstedtia*）、高温放线菌属（*Thermoactinomyces*）、芽孢杆菌属（*Bacillus*）和葡萄球菌属（*Staphylococcus*），而机械压曲制备的高温大曲中优势菌属除上述四类外，还包含慢生芽孢杆菌属（*Lentibacillus*），本研究结论与之相似。

为了揭示人工踩制和机械制备大曲在不同储存期细菌群落结构组成差异，进一步使用 LEfSe 对人工踩制和机械制备大曲中具有显著差异的细菌群落进行了比较分析，结果如图 4 所示。

由图 4 可知，当 LDA 值大于 2 时，共检测到 6 个分类单元在不同储存期人工踩制和机械制备高温大曲样品中存在显著差异（$P<0.05$）。由图 4A 可知，鞘氨醇杆菌科（Sphingobacteriaceae）、f_unclassified_Bacillales、g_unclassified_*Bacillales*、鞘氨醇杆菌属（*Sphingobacterium*）和魏斯氏菌属（*Weissella*）是在不同储存期人工踩制高温大曲样品中起重要作用的优势细菌（$P<0.05$）；考克氏菌属（*Kocuria*）在不同储存期机械制备高温大曲样品中起重要作用的优势细菌（$P<0.05$）。由图 4B 可知，柱状图的长短代表差异物种的影响值大小，人工踩制高温大曲不同储存期样品中魏斯氏菌属（*Weissella*）的 LDA 值最高，而机械制备高温大曲在储存过程中考克氏菌属的 LDA 值最高，魏斯氏菌属（*Weissella*）和考克氏菌属（*Kocuria*）分别是人工和机械制备高温大曲不同储存期样品的生物标志物。人工踩曲的致密结构以及高水分环境塑造了魏斯氏菌属（*Weissella*）的厌氧发酵优势，而机械制曲的疏松结构以及氧化应激特性选择了好氧的考克氏菌属（*Kocuria*）[12,24]。储存期微生物演替进一步放大这种差异，使其成为区分人工曲和机械曲储存

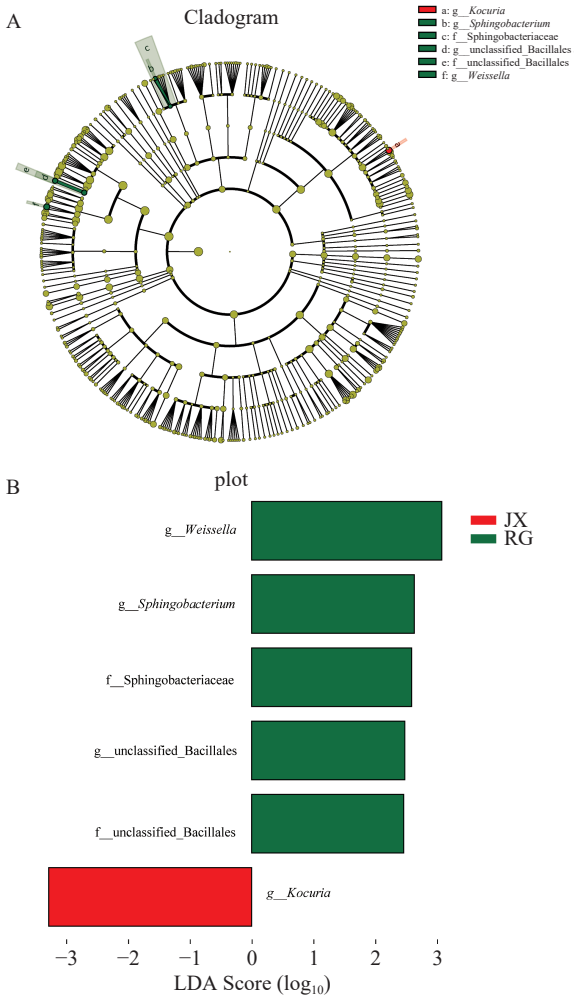


图 4　不同储存期人工和机械制备高温大曲中细菌群落 LEfSe 分析

Fig.4　LEfSe analysis of bacterial communities in manually and mechanically prepared High-Temperature Daqu across storage periods

过程中的核心生物标志物。赵慧君等[12] 研究发现高温放线菌科(Thermoactinomycetaceae)和芽孢杆菌科(Bacillaceae)分别是人工曲和机械曲制备高温大曲的生物标志物。

2.3.2　不同储存期人工和机械生产高温大曲真菌多样性分析　本研究挑出不同储存期人工和机械方式制备的高温大曲样品中注释到分类水平的门水平和属水平(Top10, 总相对丰度含量≥6.06%)绘制了柱状图, 如图 5 所示。

从真菌门水平图 5A 来看, 无论是机械制备的高温大曲, 还是人工踩制的高温大曲, 子囊菌门(Ascomycota)在储存过程中占绝对的优势, 其中机械制备的高温大曲的子囊菌门的相对丰度在 89.71%~99.99% 之间, 人工踩制的高温大曲相对丰度在 84.56%~99.98% 之间, 这与李彦涛等[25] 和孙羊羊等[26] 的研究结果一致, 表明子囊菌门(Ascomycota)在大曲形成过程中起着重要的作用。但在机械曲的储存期 0 d 和人工曲 0 d、90 d 和 120 d 的样品中检测到除子囊菌门外, 相对优势的毛霉菌门(Mucoromycota)的类群, 与李朝云等[27] 研究结果一致。由图 5B 可知, 属水平上, 嗜热真菌属(*Thermomyces*)是大曲储存过程中的优势类群, 在储存 0~120 d 之间都能检测到该类群, 其在机械曲储存 120 d 时相对丰度最高(86.60%)。而人工曲在储存 30 d 时相对丰度最高(99.45%)。丝衣霉属(*Byssochlamys*)是机械曲储存 0 d 的优势类群, 其相对丰度为 38.94%; *Trichomonascus* 是机械曲储存期 30~150 d 的优势类群, 其相对丰度范围为 10.72%~73.36% 之间, 部分储存期的相对丰度高于嗜热真菌属(*Thermomyces*); 而在人工曲中, *Issatchenkia* 是储存期 0、90 和 120 d 的优势类群, 其相对丰度最高, 分别为 59.95%、54.27% 和 66.00%; *Trichomonascus* 是人工曲储存期 60 d 的优势类群, 其相对丰度为 55.34%。表明除嗜热真菌属(*Thermomyces*)外, 人工曲和机械曲中真菌优势属存在显著工艺特异性。谢丹等[7] 研究表明大曲储存过程中主要优势真菌属为嗜热真菌属(*Thermomyces*)、*Trichomonascus*、丝霉菌属(*Byssochlamys*)。赵慧君等[28] 研究表明滨州地区高温大曲真菌物种多样性和丰富度显著低于中温大曲(P<0.01), 其中嗜热真菌属(*Thermomyces*)在高温大曲中平均相对含量显著偏高(P<0.05)。葛东颖等[29] 研究表明与脚踩曲相比, 机制曲所蕴含真菌菌群的丰富度和多样性均非常显著偏低, 机制曲中酵母共生菌属(*Symbiota-*

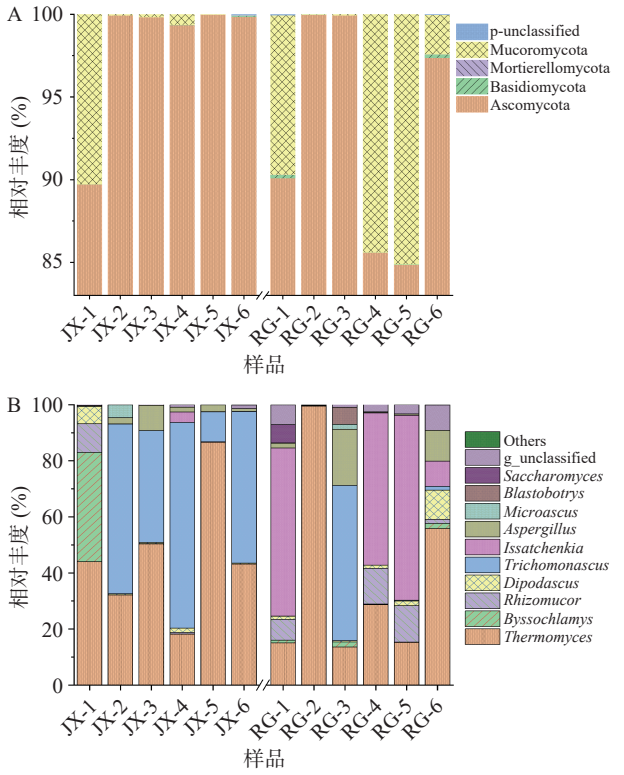


图 5　基于 OTUs 水平真菌群落门水平(A)和属水平(B)相对丰度柱状图

Fig.5　Relative abundance bar plots of fungus communities at the phylum level (A) and genus level (B) based on OTUs level

注: 将未注释到分类水平的细菌门和属分别用 p-unclassified 和 g_unclassified 表示, 其余用 others 表示。

phrina）、干霉菌属（*Xeromyces*）和丝衣霉属（*Byssochlamys*）的含量显著偏高（$P<0.05$），脚踩曲中罗森氏菌属（*Rasamsonia*）和嗜热子囊菌属（*Thermoascus*）的含量显著偏高，本研究的结论与之相似。

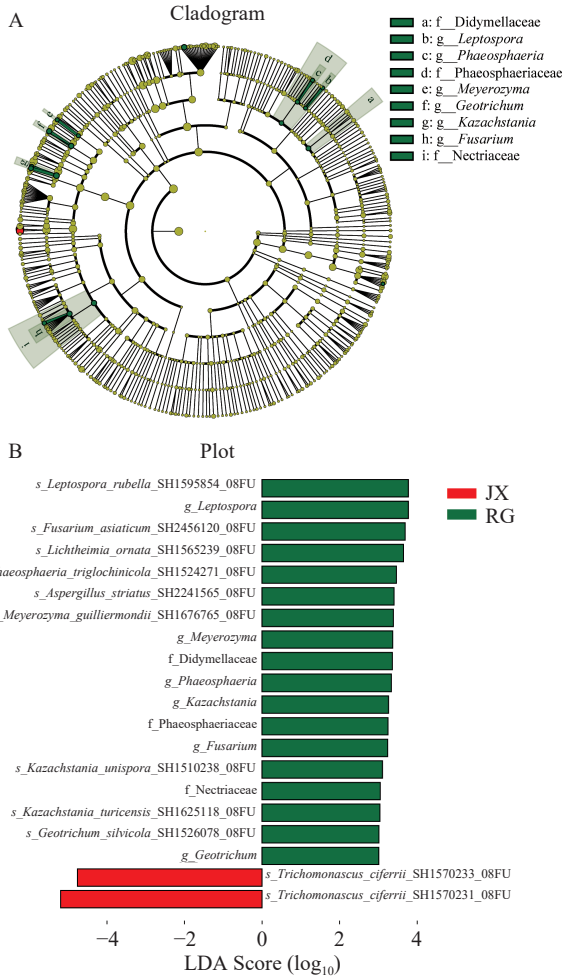


图 6　不同储存期人工和机械制备高温大曲中真菌群落 LEfSe 分析

Fig.6　LEfSe analysis of fungus communities in manually and mechanically prepared high-temperature Daqu across storage periods

为了揭示人工踩制和机械制备大曲在不同储存期真菌群落结构组成差异，进一步使用 LEfSe 对人工踩制和机械制备大曲中具有显著差异的真菌群落进行了比较分析，结果如图 6 所示。

由图 6 可知，当 LDA 值大于 3 时，共检测到 18 个分类单元在人工踩制高温大曲不同储存期样品中存在显著差异（$P<0.05$）。且丛赤壳科（Nectriaceae）、暗壳腔菌科（Phaeosphaeriaceae）、亚隔孢壳科（Didymellaceae）、*Leptospora*、须壳孢属（*Phaeosphaeria*）、*Meyerozyma*、地霉属（*Geotrichum*）、哈萨克斯坦酵母属（*Kazachsta*）、镰刀菌属（*Fusarium*）是在人工踩制高温大曲不同储存期样品中起重要作用的真菌类群（$P<0.05$）；当 LDA 大于 3 时，不同储存期机械制备高温大曲样品中没有起重要作用的真菌类群。由图 6B 可知，柱状图的长短代表差异物种的影响值大小，人工踩制高温大曲不同储存期样品中属水平的 *Leptospora* 和种水平 *Leptospora rubella* 的 LDA 值最高，而机械制备高温大曲在储存过程中 *Trichomonascus ciferrii* 的 LDA 值最高，*Leptospora rubella* 和 *Trichomonascus ciferrii* 分别是人工和机械制备高温大曲不同储存期样品的生物标志物。文鹤等[30] 从曲霉型豆豉后发酵过程中分离筛选到 1 株产香酵母 *Trichomonascus ciferrii*，该菌株可赋予豆豉更浓郁的酯香、花香和果香。

2.4　不同储存期人工和机械生产高温大曲微生物功能预测分析

本研究进一步对其基因功能进行了预测，基于 KO 数据库功能预测，与不同成曲方式储存期细菌属水平相对丰度 Top20 进行 Spearman 相关性分析，结果如图 7 所示。

由图 7 可知，在人工曲储存过程中，克罗彭斯特菌属（*Kroppenstedtia*）相对丰度与脂质代谢（Lipid Metabolism）、酶家族（Enzyme Families）、环境适应（Environmental Adaptation）、辅酶与维生素代谢

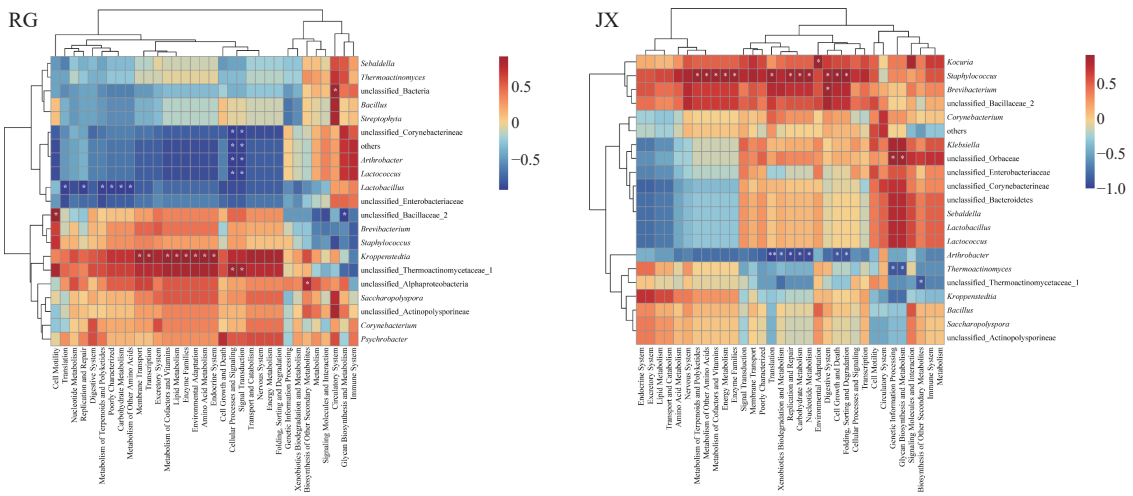


图 7　预测功能与属水平 Spearman 相关性分析

Fig.7　Spearman correlation analysis between predicted functional profiles and genus-level taxa

(Metabolism of Cofactors and Vitamins)和氨基酸代谢(Amino Acid Metabolism)等功能呈显著正相关(P<0.05),克罗彭斯特菌属(*Kroppenstedtia*)通过多维度功能协同,成为高温大曲储存期的核心驱动者,脂质、氨基酸代谢及酶活性直接塑造白酒香气,耐高温保障其在极端环境中的优势,通过辅酶、维生素和底物供给,支持共生菌群的协同发酵[31−35]。乳杆菌属(*Lactobacillus*)与萜类及聚酮类代谢(Metabolism of Terpenoids and Polyketides)、碳水化合物代谢(Carbohydrate Metabolism)、其他氨基酸代谢(Metabolism of Other Amino Acids)等功能呈现显著负相关(P<0.05),研究发现乳杆菌属通过碳源竞争、产酸改变微环境及分泌抗菌物质,显著抑制其他功能菌群的代谢活性[32,36−39]。

在机械曲储存过程中,葡萄球菌属(*Staphylococcus*)与翻译(Translation)、萜类与聚酮类代谢(Metabolism of Terpenoids and Polyketides)、碳水化合物代谢(Carbohydrate Metabolism)、能量代谢(Energy Metabolism)、酶家族(Enzyme Families)、核苷酸代谢(Nucleotide Metabolism)、辅酶与维生素代谢(Metabolism of Cofactors and Vitamins)等功能呈显著正相关(P<0.05),由于葡萄球菌属是需氧或兼性厌氧,营养要求不高,且代谢多样性、环境适应能力及其在发酵过程中的功能性协同作用密切相关[13,32,34,40]。而节杆菌属(*Arthrobacter*)与碳水化合物代谢(Carbohydrate Metabolism)、核苷酸代谢(Nucleotide Metabolism)、复制与修复(Replication and Repair)、蛋白质折叠/分选/降解(Folding, Sorting and Degradation)等功能呈显著负相关(P<0.05),节杆菌属为革兰氏阳性严格好氧菌,受限于底物特异性及 pH 敏感性等,导致与相关功能呈显著负相关[41−42]。

使用 BugBase 对储存过程中人工踩制和机械制备的高温大曲细菌表型进行预测,如图 8 所示。由图 8A 可知,基于 BugBase 的表型预测,在 5 种细菌表型中,人工曲和机械曲之间储存过程中,预测的好氧菌(Aerobic)、厌氧菌(Anaerobic)、兼性厌氧菌(Facultatively_Anaerobic)、革兰氏阳性菌(Gram_Positive)和革兰氏阴性菌(Gram_Negative)表型丰度上没有显著性差异(P>0.05),但在部分储存期预测表型丰度较高。由图 8B 可知,表型预测显示,机械曲和人工曲中预测的好氧菌表型相对丰度储存过程中

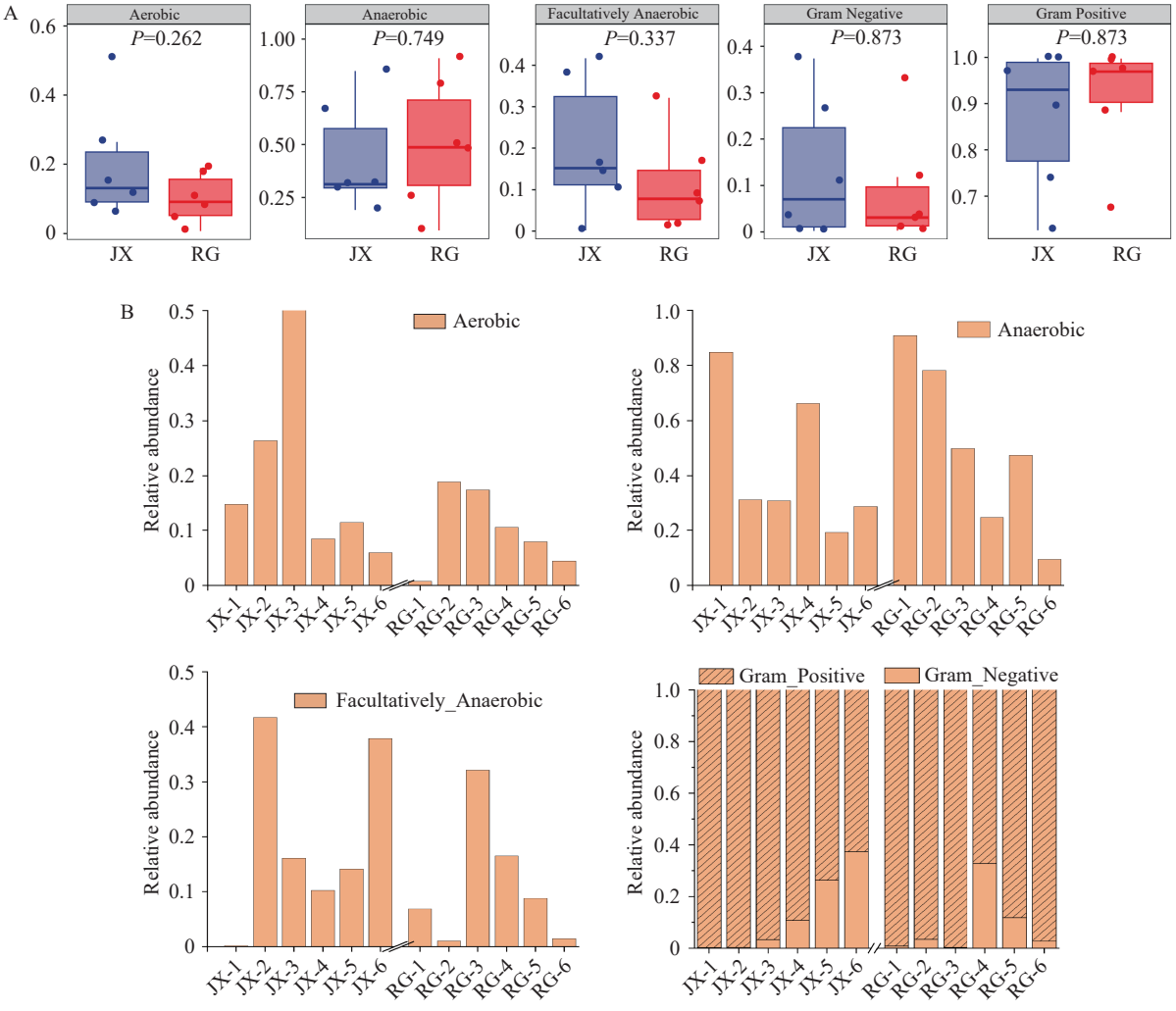


图 8 不同储存期人工和机械曲储存过程中细菌表型差异

Fig.8 Comparison of bacterial phenotypic differences between manual starter culture and mechanized starter culture during storage

变化趋势整体呈先上升后下降，其中机械曲在储存 60 d 时表型相对丰度最高，而人工曲则在储存 30 d 达到最高；表型预测还显示，无论是人工曲，还是在机械曲中，在储存 0 d 时，预测的厌氧菌的表型相对丰度最高，整体而言人工曲预测的厌氧菌表型相对丰度高于机械曲。在机械曲储存过程中，预测的革兰氏阴性菌表型丰度呈逐渐上升的趋势，而人工曲在储存 90 d 后呈逐渐下降趋势。表型预测结果表明，在人工曲和机械曲的储存过程中，革兰氏阳性菌始终为优势表型，平均预测表型相对丰度分别为 91.14% 和 86.95%，该预测结果与赵金松等[11]、冯智伟等[23] 的研究结果一致，高温大曲中革兰氏阳性菌的高表型丰度预测值源于其独特的结构特性与酿造环境的协同作用。革兰氏阳性菌的厚细胞壁，如致密的肽聚糖层和磷壁酸赋予其优异的高温耐受性[43]，使其能在 50~60 ℃ 的制曲过程中存活并成为优势菌群；同时，大曲原料中丰富的淀粉和蛋白质为这类菌提供了充足的碳、氮营养，驱动其快速代谢与繁殖。制曲工艺中的翻曲操作通过调节温度与氧气分布，进一步促进了好氧或兼性厌氧的革兰氏阳性菌生长；而在储存阶段，水分的逐渐蒸发形成低湿环境，筛选出对干燥适应性更强的菌株[32]。整体来看，储存过程中，基于 BugBase 的表型预测显示，人工曲和机械曲的细菌表型丰度分布之间没有显著差异，但在部分储存期某些表型预测丰度较高。

3　结论

本研究系统解析了人工踩制与机械制备高温大曲在储存过程中的微生物群落差异。Alpha 多样性表明人工踩制高温大曲储存过程中在真菌群落丰富度上显著优于机械制备，凸显其在真菌多样性保留上的不可替代性，而两者细菌群落多样性无显著差异。β 多样性表明人工踩制曲在储存期微生物群落结构差异较大，尤其真菌群落，而机械制曲的真菌群落稳定性更高；但两类大曲的微生物群落组成整体相似，无显著组间差异（P>0.05）。储存 90 d 是细菌门水平多样性峰值期，在储存期为 90 d 至 150 d 之间，人工曲和机械曲的厚壁菌门呈相反的演替趋势，且真菌优势属存在显著工艺特异性。在不同储存期的机械曲中乳杆菌属的含量相对人工曲较高，人工曲中的芽孢杆菌属的含量相对机械曲较高，储存过程中 g_unclassified Thermoactinomycetaceae、葡萄球菌属（*Staphylococcus*）、克罗彭斯特菌属（*Kroppenstedtia*）为大曲储存过程中主要的优势细菌属。子囊菌门（Ascomycota）在储存过程中占绝对优势，嗜热真菌属（*Thermomyces*）是大曲储存过程中的优势真菌类群，除嗜热真菌属（*Thermomyces*）外，人工曲阶段性富集伊萨酵母属（*Issatchenkia*），机械曲则持续主导 *Trichomonascus*。与目前关于高温大曲微生物多样性的研究报道，在优势类群研究方面结论基本一致。功能预测显示，储存过程中人工曲与机械曲通过差异化功能菌属驱动风味代谢路径，人工曲以克罗彭斯特菌属（*Kroppenstedtia*）为核心激活脂质以及氨基酸代谢，机械曲依赖葡萄球菌属（*Staphylococcus*）主导碳水化合物以及能量代谢；二者均以革兰氏阳性菌为绝对优势表型，但人工曲维持更高厌氧菌活性表型。在酱香型白酒的酿造工艺中，未来研究需结合多组学技术解析克罗彭斯特菌属（*Kroppenstedtia*）的脂质代谢网络，推动制曲工艺从经验导向向微生物精准调控转型，科学调控高温大曲的贮存周期并实现其最佳应用还有待进一步研究。本研究揭示了人工曲和机械曲储存期的微生物群落以及其功能差异，为高温大曲储存期科学调控和老熟机理解析提供了理论参考。

© 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] 邵明凯，王海燕，徐岩，等. 酱香型白酒发酵中酵母群落结构及其对风味组分的影响[J]. 微生物学通报，2014，41(12)：2466−2473. [SHAO Mingkai, WANG Haiyan, XU Yan, et al. Yeast community structure and its impact on flavor components during the fermentation process of Chinese Maotai-flavor liquor[J]. Microbiology China, 2014, 41(12): 2466−2473.]

[2] 蒋倩儿，陈文浩，孙金沅，等. 酱香型白酒大曲微生物研究进展[J]. 中国酿造，2021，40(12)：1−5. [JIANG Qianer, CHEN Wenhao, SUN Jinyuan, et al. Research progress on microorganism of sauce-flavor Baijiu Daqu[J]. China Brewing, 2021, 40(12): 1−5.]

[3] YI Zhuolin, JIN Yanling, XIAO Yao, et al. Unraveling the contribution of high temperature stage to Jiang-flavor daqu, a liquor starter for production of Chinese Jiang-flavor Baijiu, with special reference to metatranscriptomics[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 472.

[4] HUANG Yuhong, YI Zhuolin, JIN Yanling, et al. New microbial resource: Microbial diversity, function and dynamics in Chinese liquor starter[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 14577.

[5] 沈世明，张娇娇，张高瑜，等. 酱香型大曲贮存过程曲香风味物质变化的分析[J]. 中国酿造，2022，41(7)：58−63. [SHEN Shiming, ZHANG Jiaojiao, ZHANG Gaoyu, et al. Change of the flavor substances of sauce-flavor Daqu during the storage[J]. China Brewing, 2022, 41(7): 58−63.]

[6] 陈心雨，刘念，王超凯，等. 高温大曲中美拉德反应的研究进展[J]. 食品与发酵科技，2023，59(6)：109−112. [CHEN Xinyu, LIU Nian, WANG Chaokai, et al. Research progress of Maillard reaction in high temperature daqu[J]. Food and Fermentation Science & Technology, 2023, 59(6): 109−112.]

[7] 谢丹，吴成，毕远林，等. 酱香型白酒高温大曲储存过程中微生物群落演替与理化因子相关性研究[J]. 食品工业科技，2023，44(15)：151−158. [XIE Dan, WU Cheng, BI Yuanlin, et al. Study on the correlation between microbial community succession and physicochemical factors during the storage of Maotai-flavor liquor in daqu at high temperature[J]. Science and Technology of Food Industry, 2023, 44(15): 151−158.]

[8] 张丽，卢红梅，陈莉，等. 酱香型大曲贮存过程中发酵性能变化的研究[J]. 现代食品科技，2017，33(9)：231−237. [ZHANG

Li, LU Hongmei, CHEN Li, et al. Study on changes in the biochemical properties of Maotai-flavor daqu during storage[J]. Modern Food Science & Technology, 2017, 33(9): 231−237.]
[9] 梁晨, 杜海, 徐岩. 大曲贮存过程中原核微生物群落结构及风味成分演替规律[J]. 微生物学通报, 2017, 44(2): 384−393. [LIANG Chen, DU Hai, XU Yan. The succession of procaryotic microbial community and the flavor components in the storage process of Daqu[J]. Microbiology China, 2017, 44(2): 384−393.]
[10] 陈晓茹, 黄钧, 周荣清, 等. 强化曲贮存过程中群落与代谢组分的变化规律[J]. 食品与发酵工业, 2022, 48(3): 63−69. [CHEN Xiaoru, HUANG Jun, ZHOU Rongqing, et al. Changes of community and metabolic components during the storage of fortified Daqu[J]. Food and Fermentation Industries, 2022, 48(3): 63−69.]
[11] 赵金松, 张良, 孙啸涛, 等. 酱香型大曲微生物群落特征与理化指标的相关性研究[J]. 基因组学与应用生物学, 2019, 38(1): 199−204. [ZHAO Jinsong, ZHANG Liang, SUN Xiaotao, et al. Study on the correlations between microbial community characteristics and physicochemical indicators of Maotai-flavor daqu[J]. Genomics and Applied Biology, 2019, 38(1): 199−204.]
[12] 赵慧君, 王玉荣, 侯强川, 等. 不同成曲方式制备高温大曲的细菌群解析及其功能与表型预测[J]. 食品工业科技, 2025, 46(8): 156−163. [ZHAO Huijun, WANG Yurong, HOU Qiangchuan, et al. Analysis of bacterial communities and prediction of functions and phenotypes in the preparation of high temperature daqu using different methods[J]. Science and Technology of Food Industry, 2025, 46(8): 156−163.]
[13] WANG Yurong, CAI Wenchao, WANG Wenping, et al. Analysis of microbial diversity and functional differences in different types of high-temperature Daqu[J]. Food Science & Nutrition, 2021, 9(2): 1003−1016.
[14] 谢丹, 吴成, 赵雯宇, 等. 酱香型白酒一轮次堆积过程微生物多样性及风味分析[J]. 食品研究与开发, 2025, 46(1): 194−201. [XIE Dan, WU Cheng, ZHAO Wenyu, et al. Microbial diversity and flavor of Maotai-flavor Baijiu during the first-round stacking fermentation[J]. Food Research and Development, 2025, 46(1): 194−201.]
[15] 朱安然, 汪地强, 胡建锋, 等. 酱香型白酒一轮次糟醅微生物群落结构及溯源分析[J]. 食品科学, 2025, 46(4): 117−125. [ZHU Anran, WANG Diqiang, HU Jianfeng, et al. Microbial community structure and traceability in fermented grains for Jiang-flavor Baijiu during the first round of fermentation[J]. Food Science, 2025, 46(4): 117−125.]
[16] SOMERFIELD P J, CLARKE K R, GORLEY R N. A generalised analysis of similarities (ANOSIM) statistic for designs with ordered factors[J]. Austral Ecology, 2021, 46(6): 901−910.
[17] MINCHIN P R. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination[J]. Vegetatio, 1987, 69(1): 89−107.
[18] WANG Qiong, GARRITY G M, TIEDJE J M, et al. Naive Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2007, 73(16): 5261−5267.
[19] NILSSON R H, LARSSON K H, TAYLOR A F S, et al. The UNITE database for molecular identification of fungi: Handling dark taxa and parallel taxonomic classifications[J]. Nucleic Acids Research, 2019, 47(D1): D259−D264.
[20] WARD T, LARSON J, MEULEMANS J, et al. BugBase predicts organism level microbiome phenotypes[J]. bioRxiv, 2017, 5: 133462.
[21] LANGILLE M G I, ZANEVELD J, CAPORASO J G, et al. Predictive functional profiling of microbial communities using 16S rRNA marker gene sequences[J]. Nature Biotechnology, 2013, 31(9): 814−821.
[22] 范恩帝, 吴成, 李岭卓, 等. 酱香大曲微生物数量和细菌多样性在不同制曲条件下的差异[J]. 现代食品科技, 2023, 39(5): 62−71. [FAN Endi, WU Cheng, LI Lingzhuo, et al. Differences in microbial count and bacterial diversity in Jiangxiang daqu under various koji-making conditions[J]. Modern Food Science & Technology, 2023, 39(5): 62−71.]
[23] 冯智伟, 郭松波, 孙朋朋, 等. 酱香型白酒高温大曲贮曲过程理化性质与微生物演替规律分析[J]. 中国酿造, 2024, 43(9): 44−49. [FENG Zhiwei, GUO Songbo, SUN Pengpeng, et al. Analysis of physicochemical properties and microbial succession during storage process of high-temperature Daqu for sauce-flavor Baijiu[J]. China Brewing, 2024, 43(9): 44−49.]
[24] 吴正坤, 刘蒲临, 杨团元, 等. 不同贮存期高温大曲微生物群落演替与理化指标相关性分析[J]. 中国酿造, 2023, 42(7): 160−166. [WU Zhengkun, LIU Pulin, YANG Tuanyuan, et al. Correlation analysis of microbial community succession and physicochemical properties of Daqu in different storage periods[J]. China Brewing, 2023, 42(7): 160−166.]
[25] 李彦涛, 梁红东, 尉军强, 等. 不同种类高温大曲真菌群落多样性与结构分析[J]. 中国酿造, 2024, 43(7): 126−131. [LI Yantao, LIANG Hongdong, YU Junqiang, et al. Analysis of fungi community diversity and structure in different high-temperature Daqu[J]. China Brewing, 2024, 43(7): 126−131.]
[26] 孙羊羊, 尹亚格, 吴雨薇, 等. 基于高通量测序技术分析天津高温大曲微生物菌群多样性[J]. 中国酿造, 2023, 42(5): 28−34. [SUN Yangyang, YIN Yage, WU Yumeng, et al. Analysis of microbial community diversity of Tianjin high-temperature Daqu based on high-throughput sequencing technology[J]. China Brewing, 2023, 42(5): 28−34.]
[27] 李朝云, 佘露露, 王蕾, 等. 基于高通量测序对不同储存时间大曲真菌群落特征研究[J]. 酿酒科技, 2024(11): 65−71. [LI Zhaoyun, SHE Lulu, WANG Lei, et al. Research on fungi community characteristics of daqu with different storage time based on high-throughput sequencing[J]. Liquor-Making Science & Technology, 2024(11): 65−71.]
[28] 赵慧君, 王玉荣, 侯强川, 等. 滨州地区高温和中温大曲真菌类群解析及其感官品质关联性分析[J]. 食品工业科技, 2025, 46(11): 163−173. [ZHAO Huijun, WANG Yurong, HOU Qiangchuan, et al. Analysis of fungal communities of high-temperature and mediumtemperature daqu in Binzhou Region and their correlation with sensory quality[J]. Science and Technology of Food Industry, 2025, 46(11): 163−173.]
[29] 葛东颖, 蔡文超, 佘培荣, 等. 基于 MiSeq 高通量测序技术机制与脚踩高温大曲真菌菌群的对比分析[J]. 食品与发酵工业, 2025, 51(14): 313−319. [GE Dongying, CAI Wenchao, YU Peirong, et al. Comparative analysis of MiSeq high-throughput sequencing technology mechanical and artificial high-temperature Daqu fungal community[J]. Food and Fermentation Industries, 2025, 51(14): 313−319.]
[30] 文鹤, 刘江鉴, 胡祥飞, 等. 一株产香酵母 *Trichomonascus ciferrii* 的分离鉴定及其纯种发酵豆豉的挥发性成分分析[J]. 食品与发酵工业, 2021, 47(16): 152−158. [WEN He, LIU Jiangyin, HU Xiangfei, et al. Volatile compounds in Douchi fermented by an aromatic yeast *Trichomonascus ciferrii* isolated from *Aspergillus*-type Douchi[J]. Food and Fermentation Industries, 2021, 47(16):

152−158.］
［31］ 刘宏基, 余有贵, 伍强, 等. 酱香型白酒不同轮次发酵优势细菌与主要差异代谢产物关联分析[J]. 食品与发酵工业, 2023, 49(14): 193−198,206. ［LIU Hongji, YU Yougui, WU Qiang, et al. Correlation analysis of dominant bacteria and differential metabolites in sauce-flavor Baijiu collected from different fermentation cycles[J]. Food and Fermentation Industries, 2023, 49(14): 193−198,206.］
［32］ 薄涛, 吕娜, 杨凯环, 等. 白酒大曲发酵过程中微生物群落及功能研究进展[J]. 食品科学, 2023, 44(19): 385−393. ［BO Tao, LÜ Na, YANG Kaihuan, et al. Recent advances in understanding the composition and functions of microbial community in the fermentation of Baijiu daqu[J]. Food Science, 2023, 44(19): 385−393.］
［33］ 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.
［34］ 丁芳, 张原頓, 蒋英丽, 等. 不同等级高温大曲微生物群落和代谢物的特征分析[J]. 中国酿造, 2022, 41(11): 24−30. ［DING Fang, ZHANG Yuandi, JIANG Yingli, et al. Microbial communities and metabolites characteristics of high temperature Daqu with different grades[J]. China Brewing, 2022, 41(11): 24−30.］
［35］ REN Haiwei, SUN Yifan, YANG Yefei, et al. Unraveling the correlations between microbial communities and metabolic profiles of strong-flavor Jinhui Daqu with different storage periods[J]. Food Microbiology, 2024, 121: 104497.
［36］ GÄNZLE M G, FOLLADOR R. Metabolism of oligosaccharides and starch in lactobacilli: A review[J]. Frontiers in Microbiology, 2012, 3: 340.
［37］ 胡小霞, 黄永光, 涂华彬, 等. 酱香型白酒 1 轮次酿造细菌的菌群结构[J]. 食品科学, 2020, 41(14): 175−182. ［HU Xiaoxia, HUANG Yongguang, TU Huabin, et al. Bacterial diversity structure during the first round of pile and pit fermentation of Moutai-flavor Baijiu[J]. Food Science, 2020, 41(14): 175−182.］
［38］ HUANG Xiaoning, FAN Yi, MENG Jiao, et al. Laboratory-scale fermentation and multidimensional screening of lactic acid bacteria from Daqu[J]. Food Bioscience, 2021, 40: 100853.
［39］ WU Chongde, HUANG Jun, ZHOU Rongqing. Genomics of lactic acid bacteria: Current status and potential applications[J]. Critical Reviews in Microbiology, 2017, 43(4): 393−404.
［40］ MÜLLER I B, BERGMANN B, GROVES M R, et al. The vitamin B_1 metabolism of *Staphylococcus aureus* is controlled at enzymatic and transcriptional levels[J]. PLoS One, 2009, 4(11): e7656.
［41］ GUO Xiaohong, XIE Chengyun, WANG Lijuan, et al. Biodegradation of persistent environmental pollutants by *Arthrobacter* sp[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2019, 26(9): 8429−8443.
［42］ EDITOR-IN-CHIEF, BATT C A, et al. Encyclopedia of food microbiology[M]. Amsterdam: Academic Press, 2014.
［43］ PASQUINA-LEMONCHE L, BURNS J, TURNER R D, et al. The architecture of the Gram-positive bacterial cell wall[J]. Nature, 2020, 582(7811): 294−297.