谢丹, 吴成, 赵雯宇, 等. 酱香型白酒酒醅中产香白地霉的分离鉴定、特性解析及全基因组分析 [J]. 食品工业科技, 2026, 47(16): 240−251. doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025070261

XIE Dan, WU Cheng, ZHAO Wenyu, et al. Isolation, Identification and Characteristic Analysis of Aroma-producing *Geotrichum candidum* from Fermented Grains of Jiangxiang Baijiu[J]. Science and Technology of Food Industry, 2026, 47(16): 240−251. (in Chinese with English abstract). doi: 10.13386/j.issn1002-0306.2025070261

·生物工程·

酱香型白酒酒醅中产香白地霉的分离鉴定、特性解析及全基因组分析

谢　丹[1,2,3], 吴　成[1,2,3,4,5,*], 赵雯宇[1,2,3], 廖博曦[1,2,3], 黄河鸥[1,2,3], 杨军林[1,2,3],
路　虎[1,2,3,4,5], 胡建锋[1,2,3,4,5], 胡　峰[1,2,3,4,5]

（1.贵州习酒股份有限公司, 贵州习水 564622;
2.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;
3.贵州省酱香型白酒技术创新中心, 贵州习水 564622;
4.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;
5.贵州省白酒制造业创新中心, 贵州仁怀 564500）

摘　要: 目的：从酱香型白酒堆积发酵酒醅中挖掘高产香功能菌株，系统解析其生物学特性、环境耐受性及酿造功能，进而为白酒微生物菌种资源开发与风味品质优化提供科学数据支撑。方法：从酱香型白酒堆积发酵酒醅中分离菌株，通过形态观察、生理生化实验结合基因组测序完成菌株鉴定，采用梯度胁迫实验分析菌株的耐受能力，利用气相色谱技术分别检测菌株在高粱汁培养基、酒醅模拟发酵体系中风味物质的含量，最后在 Illumina NovaSeq 测序技术进行全基因组测序，并通过功能注释分析核心功能基因分析。结果：分离得到一株高产香菌株 XJ-YDG001-1，鉴定为白地霉（*Geotrichum candidum*），该菌株可产生花果香、甜香及酸香，且耐受 6% 乙醇和 8% 乳酸；在高粱汁培养基发酵体系中，菌株 XJ-YDG001-1 可显著提升酯类物质积累量，使其从初始的（5120.41±58.43）mg/L 增至（38186.97±158.89）mg/L；进一步通过酒醅模拟发酵实验验证，该菌株同样能有效促进酯类合成，将酒醅中酯类物质含量从（60.41±3.86）mg/100 g 提升至（188.65±15.54）mg/100 g；全基因组测序显示，菌株基因组全长 22937131 bp，GC 含量 46.09%，预测编码 6955 个蛋白质基因；基因组功能注释结果表明，该菌株基因在新陈代谢、遗传信息处理及分子催化功能上高度富集，且携带糖苷水解酶（GH15）、酯解酶（CE10）等关键基因，可通过分解底物、催化前体物质的方式，参与酱香型白酒的风味合成过程。结论：白地霉 XJ-YDG001-1 具有优异的产香能力与环境耐受性，在酱香型白酒风味调控中具有潜在应用价值，本研究为白酒功能微生物的挖掘与利用提供了理论依据。

关键词: 酱香型白酒, 白地霉, 酯类, 代谢产物, 全基因组测序

中图分类号: TS261.1　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1002−0306(2026)16−0240−12

DOI: 10.13386/j.issn1002-0306.2025070261

本文网刊:

Isolation, Identification and Characteristic Analysis of Aroma-producing *Geotrichum candidum* from Fermented Grains of Jiangxiang Baijiu

**XIE Dan[1,2,3], WU Cheng[1,2,3,4,5,*], ZHAO Wenyu[1,2,3], LIAO Boxi[1,2,3], HUANG He'ou[1,2,3],
YANG Junlin[1,2,3], LU Hu[1,2,3,4,5], HU Jianfeng[1,2,3,4,5], HU Feng[1,2,3,4,5]**

（1.Guizhou Xijiu Co., Ltd., Xishui 564622, China;

收稿日期: 2025−07−23

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: 谢丹（1994−）, 女, 硕士, 工程师, 研究方向: 酿酒微生物和白酒工艺, E-mail: 983698279@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。

2.Key Laboratory of Quality and Safety of Jiangxiangxing Baijiu, State Administration for Market Regulation, Guiyang 550000, China；
3.Guizhou Province Technology Innovation Center for Jiangxiangxing Baijiu, Xishui 564622, China；
4.Engineering Technology Research Center of Jiang-Flavor Baijiu Intelligent Brewing, China National Light Industry Council, Xishui 564622, China；
5.Guizhou Province Manufacturing Innovation Center for Baijiu, Renhuai 564500, China）

Abstract: Objective: This study aimed to explore high-efficiency aroma-producing functional strains from the stacked fermented grains of Jiangxiang Baijiu, systematically analyze their biological characteristics, environmental tolerance, and brewing functions, and further provide scientific data support for the development of Baijiu microbial strain resources and the optimization of flavor quality. Methods: Strains were isolated from the stacked fermented grains of Jiangxiang Baijiu. Strain identification was completed through morphological observation, physiological and biochemical experiments combined with whole-genome sequencing. Gradient stress experiments were used to analyze the strain's tolerance ability. Gas chromatography technology was applied to detect the content of flavor substances of the strain in sorghum juice medium and simulated fermented grain fermentation system, respectively. Finally, Illumina NovaSeq sequencing technology was used for whole-genome sequencing, and functional annotation was conducted to analyze core functional genes. Results: A high-efficiency aroma-producing strain XJ-YDG001-1 was isolated and identified as *Geotrichum candidum*. This strain could produce floral, fruity, sweet, and acidic aromas, and tolerate 6% ethanol and 8% lactic acid. In the sorghum juice medium fermentation system, strain XJ-YDG001-1 significantly increased the accumulation of ester substances, raising the ester content from the initial (5120.41±58.43) mg/L to (38186.97±158.89) mg/L. Further verification through simulated fermented grain experiments showed that this strain could also effectively promote ester synthesis, increasing the ester content in fermented grains from (60.41±3.86) mg/100 g to (188.65±15.54) mg/100 g. Whole-genome sequencing revealed that the strain had a genome length of 22937131 bp, a GC content of 46.09%, and 6955 predicted protein-coding genes. The results of genomic functional annotation indicated that the strain's genes were highly enriched in metabolism, genetic information processing, and molecular catalytic functions. It also carried key genes such as glycoside hydrolase (GH15) and esterase (CE10), which could participate in the flavor synthesis process of Jiangxiang Baijiu by decomposing substrates and catalyzing precursor substances. Conclusion: *Geotrichum candidum* XJ-YDG001-1 has excellent aroma-producing ability and environmental tolerance, and has potential application value in the flavor regulation of Jiangxiang Baijiu. This study provides a theoretical basis for the exploration and utilization of functional microorganisms in Baijiu production.

Key words: Jiangxiang Baijiu; *Geotrichum candidum*; esters; metabolites; whole-genome sequencing

中国白酒是世界六大蒸馏酒之一，按产品风格特征可将其主要划分十二种香型[1−2]。其中酱香型白酒因其深厚的文化底蕴和独特的酒体风味深受广大消费者喜爱，其风味形成与“12987”酿造工艺和多种微生物共同代谢发酵密不可分[3−5]。酵母菌是酱香型白酒酿造过程的主要核心微生物之一，主要可分为酿酒酵母（*Saccharomyces*）和非酿酒酵母（Non-*Saccharomyces*），具有产酒、生香等功能[6−7]。近年来，非酿酒酵母的功能特性越来越受到研究者们的关注。已有研究报道，粟酒裂殖酵母（*Schizosaccharomyces pombe*）、东方伊萨酵母（*Issatchenkia orientalis*）和库德里阿兹威氏赤酵母（*Pichia kudriavzevii*）等酵母菌对高温、酸和乙醇等均具有较强的耐受性，且具有发酵能力强、速率快、对糖的利用能力广泛等特点[8−9]。

白地霉（*Geotrichum candidum*）是一类介于霉菌与酵母菌之间的真菌，兼具菌丝生长形态与酵母菌相关代谢特征，可在发酵过程中代谢生成醇、醛、酯等芳香物质，具有较好的产香能力[10−11]。已有研究表明，白地霉对所发酵产品的总体风味能够产生积极的影响，贾丽艳等[12]通过嗅闻技术从清香型白酒新鲜酒醅中筛选到一株能够产生愉悦水果香气的菌株 M5，其所产风味物质为酯类和醇类，其中玫瑰花香的 *β*-苯乙醇占风味物质的 28.14%，酯含量高达 26.5 g/L。张阳阳等[11]利用白地霉 S13 对固态发酵法酿造白酒发酵条件进行优化，提高白酒总酯含量。张应莲等[10]从酱香大曲中分离筛选到了一株具有较高活力蛋白酶，能够发酵代谢酸类、酯类、芳香族化合物等多种风味化合物的白地霉菌株 MTBD。并且，在酱香型白酒的生产过程中，糟醅中同样存在着相对丰度达到一定水平的白地霉[13]，然而，目前对酱香型白酒制酒过程中白地霉的生长和功能特性研究尚不清晰，以及缺乏白地霉对糟醅体系中酿酒酵母、毕赤酵母等常见酵母菌的影响作用研究，进而不利于解析酱香型白酒“多微共酵”的酿造机理。

基于此，本研究采用感官品评结合气相色谱技术，从酱香型白酒酒醅中分离筛选到具有产生明显花果香、甜香及酸香，且具有良好耐受性的白地霉（*G. candidum*）菌株 XJ-YDG001-1，并进一步通过模拟发酵并结合全基因组测序分析，解析其代谢潜力和基因组特征，以期初步揭示白地霉在酱香型白酒酿造过程中的功能特性，为解析酱香型白酒“多微共酵”的酿造机理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与仪器

酱香型酒醅　来源于 XJ 公司制酒车间。从堆积发酵中期(3 d)的酒醅上层、中层及下层不同位置随机取酒醅共计 6 个样品,混匀成 1 个样品,于 4 ℃冰箱保藏备用。取样示意图如下图 1 所示;内标化合物乙酸正戊酯、叔戊醇、2-乙基丁酸(均为色谱纯)

上海阿拉丁生化科技股份有限公司;氯化钠(分析纯)、无水乙醇(色谱纯)　国药集团化学试剂有限公司;琼脂粉、YPD 培养基　上海生工生物(工程)有限公司;华伦斯坦实验室营养琼脂(Wallerstein Laboratory nutrient agar, WL)培养基、麦芽汁培养基　上海博微生物科技有限公司。

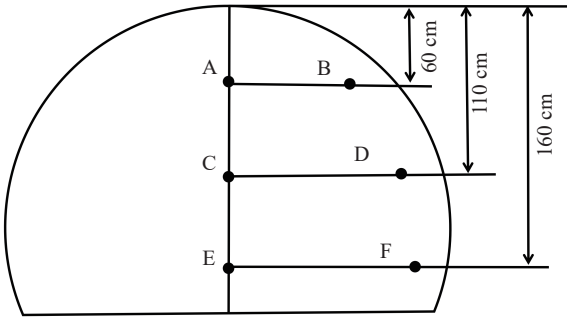


图 1　堆积发酵取样示意图

Fig.1　Schematic diagram of sampling during stacked fermentation

注: A: 上层中心,距离顶端约 60 cm; B: 上层表面,与 A 在同一水平面; C: 中层中心,距离顶端约 110 cm; D: 中层表面,与 C 在同一水平面; E: 底层中心,距离顶端约 160 cm; F: 底层表面,与 E 在同一水平面。

S220 型超声波 DNA 破碎仪　美国 Covaris 公司;Q33226 型 Qubit4.0 荧光定量仪、Micro21R 型台式高速低温离心机　赛默飞世尔科技(中国)有限公司;WH-3 型微型漩涡混合仪　上海沪西分析仪器厂有限公司;ETC811 型 PCR 仪　苏州东胜兴业科学仪器有限公司;DYY-11 型电泳仪　北京市六一仪器厂;FR-980A 型生物电泳图像分析系统　上海复日科技有限公司;SU8100 型扫描电子显微镜　日本 Hitachi 公司;GC8890 型气相色谱仪　美国 Agilent 公司;YHK-500 型培养箱　宁波扬辉仪器有限公司。

1.2 实验方法

1.2.1　菌株的分离、筛选及保藏　称取 10 g 酒醅于 90 mL 的无菌水中,25 ℃恒温振荡 30 min 后,吸取 1 mL 原液于 9 mL 无菌水中,逐级稀释成 10^{-1}、10^{-2}、10^{-3}、10^{-4} 四个浓度梯度,分别吸取 100 μL 涂布于 WL 培养基中,涂布完成后,将平板置于 28 ℃培养箱中倒置培养 2~5 d;挑取平板上的具有酵母菌形态的单菌落,用 WL 培养基采用四区平板划线法进行纯化,连续纯化 2 次后,获得纯种菌株。将获得的菌株采用 40% 甘油于−80 ℃保藏,每株菌株平行保藏 3 管。

1.2.2　菌株感官评价实验　从酒醅中分离到的具有明显白地霉形态的菌株,纯化后分别以 2% 接种量接种到 YPD 液体培养基中(通过平板计数法检测活菌数为 10^7 数量级),28 ℃、180 r/min 摇瓶培养 24 h 后,参照贾丽艳等[12] 方法对发酵液进行感官评价。

1.2.3　菌株形态学观察鉴定　将分离到的菌株接种于 WL 固体培养基上,于 28 ℃恒温培养 2~5 d 后,分别从菌落形态、颜色等方面观察并记录试验结果。同时,将长于固体培养基的菌株,连带着培养基一起挑下置于 2.5% 戊二醛溶液中室温固定 2 h 后,再转移至 4 ℃保存,制片后于扫描电子显微镜下观察其菌体结构特征,并完成菌株的形态学鉴定。

1.2.4　菌株生理生化鉴定　分别设计碳源利用、过氧化氢酶酶促反应、淀粉水解、纤维素降解、牛奶凝固与胨化等生理生化实验,观察菌株的生理生化特性[14]。

1.2.5　菌株分子生物学鉴定　根据菌落形态特征进行初步分类后,培养新鲜菌株,采用 Ezup 柱式酵母基因组 DNA 抽提试剂盒提取菌株 DNA,用酵母菌通用引物 NL1(GCATATCAATAAGCGGAGGAAAAG)和 NL4(GGTCCGTGTTTCAAGACGG)进行 26S rRNA 基因 D1/D2 区扩增测序。25 μL PCR 扩增体系:模板 DNA 0.5 μL、Buffer 2.5 μL、dNTP 1 μL、Taq 酶 0.2 μL、F 0.5 μL、R 0.5 μL、ddH_2O 19.8 μL。PCR 扩增程序:94 ℃ 4 min;94 ℃ 45 s,55 ℃ 45 s,72 ℃ 1 min,30 次循环;72 ℃ 10 min。扩增完成后,回收 PCR 产物送至生工生物工程(上海)股份有限公司进行测序。

1.2.6　菌株耐受性分析　将温度设置为 3 ℃温度梯度,以 2% 的添加量(活菌数为 10^7 数量级)将菌株分别接种于 YPD 液体培养基中,分别于 25~52 ℃的培养箱中培养 48 h,观察菌株生长状况。同时,分别设置不同胁迫条件的 YPD 液体培养基:pH 为 1~7、NaCl 质量分数为 1%~5.5%、乙酸体积分数为 0.5%~5%、乳酸体积分数为 1%~10%、乙醇体积分数为 1%~10%。将菌株于 WL 平板上 28 ℃活化 24 h,然后以 2% 的添加量接种于不同条件的 YPD 液体培养基中,28 ℃、180 r/min 摇瓶培养 12 h 后,观察菌株生长情况。

1.2.7　挥发性风味物质测定　纯化后的菌株接种到 YPD 液体培养基中,28 ℃、180 r/min 培养 12 h 得到种子液(活菌数为 10^7 数量级),为避免初始菌量过低导致代谢作用不明显,以 10%(V/V)的接种量将种子液分别接种到高粱汁和麦芽汁液体培养基中,28 ℃、180 r/min 培养 48 h;未接种的液体培养基作为对照组。取适量发酵液于无菌离心管中 10000 r/min 离心 5 min 后,取 10 mL 的菌液置于容量瓶中,加入 200 μL 混合内标(叔戊醇 319.20 mg/L、乙酸正戊酯 303.20 mg/L、2-乙基丁酸 305.60 mg/L),混匀后分装

至进样瓶，采用直接进样结合气相色谱定量挥发性风味物质。升温程序设置为：初始温度 35 ℃，稳定运行 3 min，以 3 ℃/min 升温至 100 ℃，再以 7 ℃/min 升温至 200 ℃，维持运行 16 min。将分流比设置为 30:1 进行分流进样，进样口和检测器温度为 250 ℃，采用氮气（>99.999%）作为运行载气，载气流速为 0.7 mL/min。准确称取一定质量的各化合物标准品溶解在 53% 酒精度的乙醇水溶液中，并稀释成不同浓度梯度的标准溶液，以各化合物标准品与内标物质的峰面积之比为纵坐标，质量浓度之比为横坐标，绘制各化合物的标准曲线，准确定量各化合物的含量[15−16]。

1.2.8　菌株模拟发酵实验　为探究白地霉菌株 XJ-YDG001-1 对堆积发酵过程中酒醅挥发性风味物质的影响，对比接种前后酒醅中风味物质的变化情况，将菌株 XJ-YDG001-1 纯化后，接种至 YPD 液体培养基中，于摇床 180 r/min、28 ℃ 培养 24 h 后获得种子液，活菌数为 10^7 数量级。将得到的种子液分别以 10%（mL/100 g）、15%（mL/100 g）、20%（mL/100 g）的接种量接种于 100 g 堆积发酵过程的酒醅中，以不接种种子液的酒醅作为对照，进行模拟发酵，根据酱香型酒醅堆积过程的升温规律，培养条件分 12 个阶段进行培养，每个阶段的升温程序分别为 28、29、30、31、32、33、34、35、36、37、38、39 ℃，各阶段分别运行 6 h。发酵结束后，称取 10 g 酒醅，于 50 mL 53%voL 酒精中浸提 4 h 后，用 0.22 μm 的无菌油系膜过滤后，基于气相色谱技术对发酵液中的挥发性风味物质进行检测分析[16]，仪器检测条件同 1.2.7。

1.2.9　香气活性值（OAV）计算　通过香味物质的浓度（concentration，C）与阈值（odor threshold，OT）的比值计算各物质的 OAV，OAV>1 的物质对白酒香气形成有重要贡献，是关键风味化合物[17−18]。其计算公式为：

$$OAV=\frac{C\times 1000}{OT}$$

式中：C 为各香气化合物质量浓度，mg/L；OT 为各香气化合物阈值，μg/L。

1.2.10　菌株全基因组测序　使用 NucleoBond® HMW DNA 试剂盒对样品的基因组 DNA 提取。通过 Qubit 4.0（Thermo，Q33226）测定 DNA 浓度和纯度。通过 0.75% 琼脂糖凝胶电泳评估 DNA 完整性。全基因组 DNA 被随机片段化为平均 200~400 bp 的大小。所选片段经过末端修复、3’端腺苷化、接头连接和 PCR 扩增（扩增条件为：98℃ 预变性 1 min；随后进行 12 个扩增循环，每个循环包含 98 ℃ 变性 10 s、60 ℃ 退火 30 s、72 ℃ 延伸 30 s；循环结束后于 72 ℃ 终延伸 5 min，最后 4 ℃ 恒温保存）。用磁珠纯化后，使用 Qubit 4 荧光计对文库进行质量检测，并通过 2% 琼脂糖凝胶电泳评估文库长度。合格的文库在中国上海的桑格生物技术有限公司（Sangon Biotech）的 MGI DNBSEQ-T7平台上以 300 bp 的读长进行测序。测序完成后，使用 Fastp[19] 通过去除接头和低质量读段对原始读段进行过滤，从而获得清洁读段。使用 SPAdes[20] 进行基因组组装，并使用 Gapfiller[21] 对拼接序列进行矫正得到组装的完整序列。

1.3　数据处理

全基因数据采用 GeneMark 对组装结果进行基因预测，利用 NCBI Blast+将菌株的基因蛋白序列与基因本体论数据库（GO）[22]、真核生物同源蛋白簇数据库（KOG）[23]、京都基因与基因组百科全书数据库（KEGG）[23]、碳水化合物活性酶数据库（CAZy）[24]、非冗余蛋白质序列数据库（NR）等数据库进行比对，图片使用微生信云平台（http://www.bioinformatics.com.cn/）及生工生物工程（上海）股份有限公司生物云平台（https://ngs.sangon.com/）进行相关图片绘制。采用 MEGA7 软件构建菌株系统发育树；菌株挥发性成分测定及模拟发酵实验均独立重复 3 次，风味检测数据经 Excel 统计后，采用相关专业软件进行风味物质间总含量的显著性差异分析（$P<0.05$）。

2　结果与分析

2.1　菌株感官评价及形态特征分析

从 WL 培养基中初步分离到 6 株具有明显白地霉形态的菌株，菌落形态均呈平面扩散，扁平，乳白色，短绒状，中间凸起，基内菌丝和气生菌丝呈乳白色且向四周扩散，形态特征介于酵母菌和霉菌之间，在 YPD 液体培养基中生长会产生白醭。在 40 倍显微镜下能清晰观察到菌株的孢子及菌丝体，在扫描电镜下能看到菌丝成熟后断裂成单个或成链、长筒形、末端钝圆的节孢子。菌落和显微形态具有白地霉的典型特征，如图 2 所示。将其编号为 BD-1、BD-2、BD-3、BD-4、BD-5、BD-6，并分别将 6 株菌纯化后接种到 YPD 液体培养基培养 24 h 后，10 名技术人员对 YPD 发酵液进行感官评价（结果见表 1），结果表明：对比空白组，接种菌株 BD-6 的感官评价效果最佳，其发酵液果香味浓郁，有酸香、甜香和花香，因此对该菌株 BD-6（菌株编号：XJ-YDG001-1）进一步开展耐受性及产香效果评价。

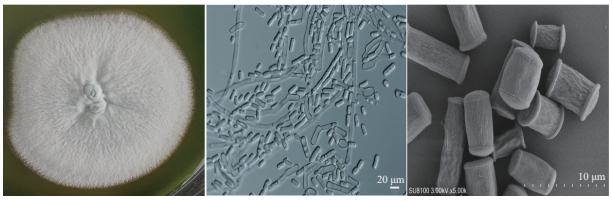


图 2　白地霉菌株形态特征

Fig.2　Morphological features of the *G. candidum* strain

注：A 为 WL 培养基上菌落形态；B 为 40 倍光学显微微观形态；C 为扫描电子显微镜形态（10 μm）。

表 1 菌株感官评价

Table 1 Sensory evaluation of strains

实验分组	感官评价
空白对照	YPD培养基味道
BD-1	有发酵醪糟的甜香、果香
BD-2	味道发闷, 无明显的花果香
BD-3	酸香, 发酵醪糟的甜香, 香气较平淡
BD-4	YPD培养基味道, 香气较淡
BD-5	花果香、酸香
BD-6	果香味浓郁, 有酸香、甜香、花香

2.2 菌株生理生化特征、测序鉴定及耐受性分析

生理生化实验结果如表 2 所示, 结果表明菌株 XJ-YDG001-1 能利用 D-葡萄糖、蔗糖、D-果糖、*β*-葡聚糖、L-鼠李糖、低聚木糖、L-阿拉伯糖、海藻糖、乳糖、聚葡萄糖进行生长繁殖, 不能利用壳聚糖、甘露聚糖、低聚半乳糖, 在海藻糖中碳源利用较好, 表明该菌株 XJ-YDG001-1 具有广泛的碳源利用能力。菌株 XJ-YDG001-1 的纤维素降解、牛奶凝固与胨化均为阴性。过氧化氢酶、淀粉水解能力为阳性, 表明该菌株能够产生淀粉酶等相关酶类, 可将淀粉分解为麦芽糖、葡萄糖等小分子糖类。

表 2 白地霉菌株 XJ-YDG001-1 生理生化实验结果

Table 2 Experimental results of carbon source utilization by *G. candidum* strain XJ-YDG001-1

测定项目	结果
D-葡萄糖	+
蔗糖	+
D-果糖	+
β-葡聚糖	+
L-鼠李糖	+
低聚木糖	+
L-阿拉伯糖	+
海藻糖	++
乳糖	+
聚葡萄糖	+
壳聚糖	−
甘露聚糖	−
低聚半乳糖	−
纤维素降解	−
过氧化氢酶	+
淀粉水解	+
牛奶凝固与胨化	−

注: “++”表示生长较好; “+”表示正常生长; “−”表示不能正常生长; “w”表示弱生长; 表3同。

对菌株 XJ-YDG001-1 测序得到的 26S rDNA 基因序列登录 NCBI 数据库(https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)进行序列对比, 并采用 MEGA 7.0 软件[25]构建菌株系统发育树, 结果如图 3 所示, 菌株 XJ-YDG001-1 与 *Geotrichum bryndzae*(登录号 LC171722.1)的分支支持率为 89%, 与 *Geotrichum silvicola*(登录号 DQ377646.1)支持率为 81%, 与 *Geotrichum candidum*(登录号 MH130230.1)支持率达 99%, 说明 XJ-YDG001-1 与 *G. candidum* 的亲缘关系在这些类群中最紧密, 聚类结果高度可靠; 同时, 进化距离标尺表明, XJ-YDG001-1 与 *G. bryndzae*、*G. candidum* 等的分支极短, 说明它们的基因序列差异小, 遗传亲缘关系近。相关研究证实, *Geotrichum bryndzae* 与 *Galactomyces candidus* 为同物异名, 而 *Galactomyces candidus* 实则是 *Geotrichum candidum* 的有性型, 二者本质为同一物种生活史中的不同繁殖阶段(*Galactomyces candidus* 为有性生殖阶段, *G. candidum* 为无性生殖阶段)[26−28]; ZHU 等[29]最新研究结果证实白地霉(*Geotrichum candidum*)与 *Galactomyces candidus*、*Geotrichum silvicola*、*Geotrichum bryndzae* 为同义词, 因此, 根据系统发育树结果, 菌株 XJ-YDG001-1 鉴定为 *Geotrichum bryndzae* 或 *Geotrichum candidum*。

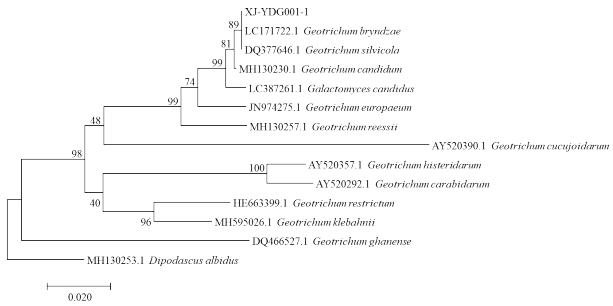


图 3 基于 26S rDNA 基因的白地霉菌株 XJ-YDG001-1 的系统发育树

Fig.3 Phylogenetic tree of the fungus strain XJ-YDG001-1 of *G. candidum* based on 26S rDNA

耐受性试验结果表明, 如表 3 所示, 白地霉 XJ-YDG001-1 能在 25~40 ℃ 温度下生长; 在 pH=1.5~7.0 条件下能生长, 最佳 pH 为 5.0~7.0; 该菌株在体积分数为 5% 的 YPD-NaCl 培养基中能正常生长, 能在体积分数为 1.0% 的 YPD-乙酸培养基中较好生长, 当乙酸体积分数大于 1.0% 时, 菌株的生长受到抑制, 并且能耐受 1%~8% 的乳酸, 且在乳酸含量为≤7.0% 条件下生长较好; 此外, 该菌株具有较好的

表 3 白地霉菌株 XJ-YDG001-1 耐受性分析

Table 3 Tolerance analysis of *G. candidum* XJ-YDG001-1

测定项目	菌株耐受试验									
温度(℃)	25	28	31	34	37	40	43	46	49	52
	+	+	+	+	+	w	−	−	−	−
pH	1	1.5	2	2.5	3	3.5	4	5	6	7
	−	+	+	+	+	+	+	++	++	++
NaCl(w/w)	1	1.5	2	2.5	3	3.5	4	4.5	5	5.5
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	−
乙酸(v/v)	0.5	1	1.5	2	2.5	3	3.5	4	4.5	5
	+	+	−	−	−	−	−	−	−	−
乳酸(v/v)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	+	+	+	+	+	+	+	w	−	−
乙醇(v/v)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	+	+	+	+	+	w	−	−	−	−

乙醇耐受性，能在体积分数为 6% 的乙醇含量下微量生长。

2.3　白地霉风味物质及模拟发酵分析

通过对不同培养基发酵前后风味物质对比评价，菌株 XJ-YDG001-1 在高粱汁培养基中生长较好，通过对比两种发酵液的闻香情况，使用高粱汁培养基具有甜香、花果香和酸香，在麦芽汁培养基中无明显花香、麦芽膏味道较突出，表明了该菌株更适合在高粱汁培养基中培养。

进一步对代谢产物分析表明，如表 4 所示，醛类物质中，高粱汁培养基优势显著（P<0.05），乙醛在高粱汁实验组 1 高于对照组 1，麦芽汁两组未检出；OAV 分析表明，乙醛在高粱汁两组中的OAV 分别为 9.74（实验组）与 8.13（对照组），是高粱汁培养基

表 4　不同培养基发酵前后风味物质对比

Table 4　Comparison of flavor compounds before and after fermentation on different culture media

化合物名称	高粱汁培养基（mg/L）		麦芽汁培养基（mg/L）		阈值（μg/L）[17−18]	各实验组及对照组平均OAV			
	对照组1	实验组1	对照组2	实验组2		对照组1	实验组1	对照组2	实验组2
乙醛	9.76±0.77^{b}	11.69±0.54^{a}	ND	ND	1200.03	8.13	9.74	<1.00	<1.00
异丁醛	1.36±0.69^{c}	1.70±0.13^{a}	ND	1.48±0.05^{b}	1312.56	1.04	1.30	<1.00	1.13
乙缩醛	ND	3.54±0.21	ND	ND	2086.50	<1.00	1.68	<1.00	<1.00
异戊醛	ND	ND	ND	7.34±0.47	16.51	<1.00	<1.00	<1.00	444.58
糠醛	410.59±9.67^{a}	267.11±6.25^{c}	265.73±10.49^{d}	302.41±5.89^{b}	44029.73	9.33	6.07	6.04	6.87
醛类（5种）	421.71±9.73^{a}	284.04±6.28^{c}	265.73±10.49^{d}	311.23±5.91^{b}					
甲酸乙酯	6.64±1.24^{c}	ND	6.97±1.21^{b}	1277.59±28.33^{a}	–	–	–	–	–
乙酸乙酯	ND	ND	ND	249.53±9.69	32551.60	<1.00	<1.00	<1.00	7.67
异戊酸乙酯	5.64±0.94^{d}	18.60±0.77^{a}	7.72±1.38^{c}	18.36±1.37^{b}	6.89	818.58	2699.56	1120.46	2664.73
乙酸异戊酯	0.62±0.51^{d}	17.87±1.36^{b}	0.73±0.05^{c}	35.31±2.16^{a}	93.93	6.60	190.25	7.77	375.92
戊酸乙酯	ND	13.02±0.95^{a}	ND	0.39±0.07^{b}	26.78	<1.00	486.18	<1.00	14.56
己酸乙酯	1.60±0.16^{c}	16.31±1.13^{b}	1.10±0.13^{d}	26.96±1.60^{a}	55.33	28.92	294.78	19.88	487.26
乳酸乙酯	ND	ND	ND	338.64±13.44	128083.80	<1.00	<1.00	<1.00	2.64
庚酸乙酯	410.18±4.49^{c}	9979.20±61.87^{a}	301.97±14.44^{d}	8277.26±28.64^{b}	13153.17	31.18	758.69	22.96	629.30
己酸丁酯	31.97±1.69^{d}	1046.17±16.41^{a}	42.66±3.12^{c}	906.14±18.26^{b}	677.84	47.16	1543.39	62.94	1336.81
辛酸乙酯	5.78±1.02^{c}	581.32±15.93^{b}	5.30±0.73^{d}	721.16±16.75^{a}	12.87	449.11	45168.61	411.81	56034.19
苯乙酸乙酯	0.67±0.06^{d}	2925.08±43.05^{b}	2.81±0.41^{c}	4889.94±25.61^{a}	406.83	1.65	7189.93	6.91	12019.62
棕榈酸乙酯	0.92±0.06^{d}	887.11±11.95^{a}	4.76±0.85^{c}	780.20±11.95^{b}	–	–	–	–	–
油酸乙酯	43.62±1.73^{d}	196.05±11.01^{b}	93.55±3.98^{c}	433.26±17.59^{a}	–	–	–	–	–
亚油酸乙酯	4612.77±58.16^{c}	27626.65±123.92^{a}	1209.07±42.46^{d}	20765.32±40.61^{b}	–	–	–	–	–
酯类（14种）	5120.41±58.43^{c}	43307.38±147.75^{a}	1676.64±45.19^{d}	38720.06±73.32^{b}					
仲丁醇	ND	0.03±0.01^{b}	ND	0.47±0.06^{a}	50000.00	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
2-戊醇	ND	3.81±0.62^{b}	ND	92.23±5.82^{a}	194313.01	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
异戊醇	6.21±1.24^{c}	7.93±0.91^{a}	ND	7.20±0.28^{b}	179190.83	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
戊醇	4.61±0.42^{d}	6.87±1.03^{b}	6.25±0.48^{c}	6.89±0.63^{a}	37370.00	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
己醇	1.15±0.45^{c}	3.83±0.41^{b}	ND	8.47±1.25^{a}	7747.72	<1.00	<1.00	<1.00	1.09
2,3-丁二醇	39.32±2.50^{d}	213.74±14.96^{a}	173.39±12.48^{b}	171.76±8.60^{c}	–	–	–	–	–
1,2-丙二醇	ND	13.91±1.32^{b}	15.39±1.39^{a}	11.81±1.30^{c}	–	–	–	–	–
苯乙醇	ND	17.75±1.48^{a}	4.66±0.43^{c}	8.07±0.29^{b}	28922.73	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
醇类（8种）	51.29±2.86^{d}	267.87±15.14^{b}	199.69±12.57^{c}	306.90±10.56^{a}					
乙酸	660.28±15.93^{d}	2180.72±60.79^{a}	1188.54±32.29^{c}	1392.64±36.00^{b}	159690.60	4.13	13.66	7.44	8.72
丙酸	12.76±0.81^{d}	79.63±3.74^{a}	24.09±1.66^{c}	56.12±4.36^{b}	18137.76	<1.00	4.39	1.33	3.09
异丁酸	18.17±2.51^{b}	8.26±0.56^{d}	13.47±1.76^{c}	20.11±8.50^{a}	1584.94	11.46	5.21	8.50	12.69
丁酸	101.78±2.82^{d}	444.81±14.03^{c}	1259.58±24.14^{b}	1686.02±20.23^{a}	964.64	105.51	461.12	1305.75	1747.82
异戊酸	67.49±2.96^{d}	253.29±13.59^{c}	897.93±11.67^{b}	1073.50±12.22^{a}	1045.47	64.55	242.27	858.88	1026.81
戊酸	3.49±0.21^{d}	9.71±1.27^{b}	5.88±0.40^{c}	14.70±1.13^{a}	389.11	8.97	24.95	15.11	37.78
己酸	13.14±1.00^{b}	23.47±1.18^{a}	5.57±0.54^{d}	12.00±0.87^{c}	2517.16	5.22	9.32	2.21	4.77
庚酸	1.44±0.12^{d}	21.07±2.26^{a}	5.80±0.54^{c}	12.65±0.68^{b}	13281.32	<1.00	1.59	<1.00	0.95
辛酸	1.58±0.27^{c}	12.99±0.97^{a}	1.04±0.05^{d}	4.77±0.34^{b}	2701.23	<1.00	4.81	<1.00	1.77
酸类（9种）	931.42±16.69^{d}	3301.82±64.03^{c}	3601.59±42.05^{b}	4579.41±44.14^{a}					
2-戊酮	ND	61.45±4.19^{a}	ND	50.73±0.76^{b}	70000.00	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
3-羟基-2-丁酮	11.88±0.62^{d}	66.63±2.79^{a}	42.47±1.70^{c}	44.84±1.31^{b}	259.00	45.87	257.26	163.98	173.13
酮类（2种）	11.88±0.62^{d}	128.08±5.03^{a}	42.47±1.70^{c}	95.57±1.51^{b}					

注：“ND”表示未检出；“–”表示暂无对应阈值；同行相同字母表示P>0.05无显著差异，不同字母表示P<0.05差异显著；表5同。

果香与青草香的主要贡献者；异戊醛在麦芽汁实验组中的 OAV 高达 444.58，属于关键特征风味物，可显著赋予产品浓郁的果香与麦芽香。

酯类物质中，甲酸乙酯在麦芽汁实验组中含量较高，达 1277.59±28.33 mg/L，显著高于麦芽汁对照组（P<0.05），高粱汁实验组未检出；乙酸乙酯为麦芽汁实验组特有成分，含量为 249.53±9.69 mg/L；异戊酸乙酯在高粱汁实验组与麦芽汁实验组无显著差异（P>0.05）；从酯类物质总量来看，高粱汁实验组（43307.38±147.75 mg/L）>麦芽汁实验组（38720.06±73.32 mg/L）>高粱汁对照组（5120.41±58.43 mg/L）>麦芽汁对照组（1676.64±45.19 mg/L，P<0.05），表明该菌株在高粱汁培养基中代谢酯类风味化合物的能力较麦芽汁培养基强。从 OAV 值分析，异戊酸乙酯在四组实验中 OAV 处于 818.58~2699.56 区间，是所有化合物中 OAV 最高的成分之一，主要贡献香蕉香与菠萝香，直接决定产品的酯香浓郁度；乙酸乙酯在麦芽汁实验组中的 OAV 为 7.67，可提供酒香与果香的平衡感，是麦芽汁产品风味差异化的关键标志。

醇类化合物中，2-戊醇仅在实验组检出，麦芽汁实验组显著高于高粱汁实验组（P<0.05）；2,3-丁二醇的含量在高粱汁实验组中最高；己醇仅在麦芽汁实验组中的 OAV为 1.09，可贡献微弱的花香。酸类化合物中，乙酸在高粱汁实验组中含量最高（2180.72±60.79 mg/L），异戊酸与丁酸分布趋势一致；从总量来看，酸类物质含量麦芽汁实验组>麦芽汁对照组>高粱汁实验组>高粱汁对照组；丁酸 OAV 处于 105.51~1747.82 区间，是决定产品的酸香特征；异戊酸 OAV 为 64.55~1026.81，可增强酸味的层次感，提升风味复杂度。王国庆等[14] 通过 GC/MS 分析表明，白地霉菌株的产香成分主要为酯类和 β-苯乙醇；相关研究表明白地霉所产香气主要是由乙酸、乙酸乙酯、乙醛、乙缩醛、苯乙醇和多种高级醇类等共同作用的结果[30−31]，本研究部分结果与之一致。此外，以 10% 的接种量接种在高粱汁培养基中发酵后，高级脂肪酸乙酯如棕榈酸乙酯、油酸乙酯、亚油酸乙酯显著提升，高级脂肪酸乙酯是影响基酒酒体浑浊的主要物质之一，表明白地霉数量过多，可能对基酒品质有不利影响，需要控制其数量范围。

进一步将筛选得到的白地霉 XJ-YDG001-1 以不同接种量分别接种于酱香型白酒酿造的酒醅中进行模拟发酵后，利用气相色谱仪从酒醅中共检测到

表 5 不同接种量模拟酒醅发酵后风味物质对比（以绝干糟醅计）

Table 5 Comparison of flavor compounds following simulated fermentation of mash with varying inoculation amounts (on a dry basis)

化合物名称	空白组质量浓度(g/100 g)	实验组1质量浓度(mg/100 g)	实验组2质量浓度(mg/100 g)	实验组3质量浓度(mg/100 g)	阈值(μg/L)[17−18]	各实验组及对照组平均OAV			
						空白组	实验组1	实验组2	实验组3
庚酸	1.21±0.77	0.76±0.05^{c}	1.95±0.45^{a}	1.72±0.34^{ab}	13281.32	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
辛酸	3.37±0.69	3.79±0.68^{a}	3.96±0.76^{a}	4.07±0.67^{a}	2701.23	1.25	1.40	1.47	1.51
己酸	15.59±4.34	18.27±1.27^{a}	15.74±1.34^{b}	18.04±1.46^{a}	2517.16	6.19	7.26	6.25	7.17
丁酸	138.47±11.28	154.36±8.34^{b}	172.82±10.43^{a}	166.33±11.24^{ab}	964.64	143.55	160.02	179.15	172.43
异戊酸	9.70±1.23	9.31±0.79^{a}	10.22±0.98^{a}	9.07±1.27^{a}	1045.47	9.28	8.91	9.78	8.68
戊酸	4.07±0.87	6.99±0.65^{b}	5.89±0.23^{c}	8.08±0.58^{a}	389.11	10.46	17.96	15.14	20.77
丙酸	8.93±1.24	9.23±1.22^{b}	10.98±0.75^{a}	10.81±1.35^{a}	18137.76	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
异丁酸	1.80±0.24	44.13±3.54^{a}	5.05±0.66^{b}	6.12±0.47^{b}	1584.94	1.14	27.84	3.19	3.86
乙酸	137.04±12.23	167.61±6.45^{c}	267.55±7.43^{a}	182.89±10.27^{b}	159690.6	<1.00	1.05	1.68	1.15
酸类(9种)	320.18±17.31	414.45±11.32^{b}	494.16±12.98^{a}	407.13±15.44^{c}	–	–	–	–	–
异丁醇	3.37±0.53	2.60±0.27^{b}	2.14±0.47^{c}	3.71±0.26^{a}	28 255.17	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
2,3-丁二醇	254.56±14.53	226.58±16.72^{a}	206.36±15.47^{b}	210.57±14.74^{b}	–	–	–	–	–
1,2-丙二醇	558.8±17.73	556.34±20.64^{a}	518.38±21.46^{b}	502.69±18.62^{c}	–	–	–	–	–
β-苯乙醇	11.61±0.52	10.65±0.79^{a}	8.32±1.64^{b}	10.25±2.01^{a}	28922.73	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
己醇	0.56±0.04	0.76±0.06^{c}	1.03±0.05^{b}	1.90±0.13^{a}	7747.72	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
2-戊醇	0.34±0.07	0.5±0.06^{b}	0.75±0.09^{a}	0.66±0.05^{ab}	194313.01	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
丁醇	0.82±0.41	0.7±0.05^{a}	0.75±0.05^{a}	0.41±0.04^{b}	2 733.35	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
异戊醇	11.13±1.63	11.99±1.83^{b}	12.39±1.35^{b}	14.59±1.29^{a}	179190.83	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
戊醇	6.81±1.48	7.67±2.73^{a}	7.91±1.63^{a}	8.29±1.53^{a}	37370	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
醇类(9种)	848.00±23.04	817.79±26.76^{a}	758.03±26.63^{b}	753.07±23.92^{c}	–	–	–	–	–
甲酸乙酯	12.01±1.84	3.85±0.52^{c}	11.93±2.47^{a}	13.37±1.64^{ab}	–	–	–	–	–
乙酸乙酯	ND	ND	2.92±0.84	ND	32551.6	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
异戊酸乙酯	0.28±0.05	0.66±0.06^{c}	1.48±0.46^{a}	1.19±0.24^{b}	6.89	40.64	95.79	214.80	172.71
乙酸异戊酯	1.19±0.53	1.25±0.36^{b}	1.85±0.25^{a}	1.31±0.12^{b}	93.93	12.67	13.31	19.70	13.95
戊酸乙酯	0.12±0.06	0.15±0.06^{c}	0.80±0.05^{a}	0.34±0.06^{b}	26.78	4.48	5.60	29.87	12.70
己酸乙酯	0.08±0.02	0.31±0.04^{c}	0.67±0.02^{b}	3.58±0.31^{a}	55.33	1.45	5.60	12.11	64.70
庚酸乙酯	0.99±0.35	2.08±0.46^{b}	1.83±0.64^{c}	2.80±0.36^{a}	13153.17	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00

续表 5

化合物名称	空白组质量浓度(g/100 g)	实验组1质量浓度(mg/100 g)	实验组2质量浓度(mg/100 g)	实验组3质量浓度(mg/100 g)	阈值(μg/L)[17−18]	各实验组及对照组平均OAV			
						空白组	实验组1	实验组2	实验组3
乳酸乙酯	ND	ND	7.26±1.35	ND	128083.8	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
己酸丁酯	0.96±0.08	2.00±0.23^{a}	1.17±0.04^{c}	1.73±0.75^{b}	677.84	1.42	2.95	1.73	2.55
辛酸乙酯	0.32±0.04	0.47±0.08^{c}	0.95±0.02^{b}	2.61±0.35^{a}	12.87	24.86	36.52	73.82	202.80
苯乙酸乙酯	12.38±1.35	14.42±2.64^{a}	13.75±1.35^{a}	13.72±1.46^{a}	406.83	30.43	35.44	33.80	33.72
棕榈酸乙酯	3.28±0.79	90.64±12.64^{b}	101.59±14.68^{a}	34.89±3.27^{c}	–	–	–	–	–
油酸乙酯	11.29±1.26	21.02±3.46^{a}	18.14±2.59^{b}	13.53±1.35^{c}	–	–	–	–	–
亚油酸乙酯	17.50±2.66	27.52±5.63^{a}	24.33±2.85^{b}	20.29±3.26^{c}	–	–	–	–	–
酯类(14种)	60.40±3.86	164.37±14.53^{b}	188.67±15.54^{a}	109.36±5.38^{c}	–	–	–	–	–
乙醛	16.93±3.75	20.09±2.66^{b}	16.94±4.25c	26.13±3.57^{a}	1200.03	14.11	16.74	14.12	21.77
异丁醛	1.45±0.59	1.67±0.37^{b}	3.02±0.36^{a}	0.43±0.06^{c}	1312.56	1.10	1.27	2.30	0.33
异戊醛	3.26±0.24	4.23±1.63^{a}	3.30±0.68^{b}	1.16±0.24^{c}	16.51	197.46	256.21	199.88	70.26
糠醛	2.41±0.47	1.72±0.25^{b}	4.54±0.89^{a}	4.52±0.85^{a}	44029.73	<1.00	<1.00	<1.00	<1.00
醛类(4种)	24.05±3.83	27.71±3.15^{b}	27.80±4.41^{b}	32.24±3.68^{a}	–	–	–	–	–
3-羟基-2-丁酮	36.66±5.73	26.92±2.73^{a}	18.44±2.52^{b}	26.76±2.4^{a}	259	141.54	103.94	71.20	103.32
酮类(1种)	36.66±5.73	26.92±2.73^{a}	18.44±2.52^{b}	26.76±2.46^{a}	–	–	–	–	–

注：“ND”表示未检出；空白组：酒醅+大曲，未添加菌种；实验组1：酒醅+大曲，10%接种量；实验组2：酒醅+大曲，15%接种量；实验组3：酒醅+大曲，20%接种量。

37 种风味物质，如表 5 所示。酸类物质中，丁酸实验组浓度均高于空白组，实验组 2 含量较空白组提升 24.81%，在酸类中对总量贡献最大（占酸类总量 34.97%~38.81%）；实验组中酸类物质总量为实验组 2>实验组 1>实验组 3，实验组 2 总量较空白组提升 54.34%；OAV 分析可知，丁酸 OAV 最高，是酸类中气味贡献核心物质。醇类物质中，1,2-丙二醇占醇类总量 65.89%~68.01%，实验组 3 浓度较空白组下降 10.04%；己醇实验组含量均高于空白组；OAV 分析可知，所有醇类化合物 OAV 均<1.00，对整体气味均无显著贡献。酯类物质中，棕榈酸乙酯占酯类总量 43.71%~53.80%，是酯类主导物质，实验组 2 含量是空白组的 30.97 倍；乙酸乙酯、乳酸乙酯仅在实验组 2 中检出，是实验组 2 独有的特征酯类；酯类物质总量实验组显著高于空白组（P<0.05），总含量从 60.41±3.86 mg/100 g 增加至 188.65±15.54 mg/100 g，实验组 2 总量为空白组的 3.12 倍，是所有化合物类别中实验组相对空白组增幅最大的类别；OAV 分析表明，乙酸乙酯、庚酸乙酯、乳酸乙酯 OAV 均<1.00，对气味无贡献；异戊酸乙酯、辛酸乙酯、己酸乙酯 OAV 最高，且实验组均显著高于空白组（P<0.05），是酯类中气味贡献核心物质，其中异戊酸乙酯、辛酸乙酯 OAV 超 100，对整体气味起决定性作用。醛类物质中，乙醛占醛类总量 58.01%~80.99%，是醛类主导物质；醛类总量表现为实验组均高于空白组；OAV 分析可知，特征异戊醛 OAV 最高，乙醛、异丁醛 OAV 均>1.00，是醛类中气味贡献核心物质。

2.4　白地霉 XJ-YDG001-1 全基因组测序分析

2.4.1　菌株 XJ-YDG001-1 基因组功能注释结果分析　使用 Trimmomatic[32] 软件对 Illumina NovaSeq 下机数据进行拼接和组装，得到完整的基因组序列。XJ-YDG001-1 基因组序列全长为 22937131 bp，编码基因的基因 GC 含量为 46.09%，得到蛋白质预测编码基因 6955 个，其中包括 329 个 tRNA、2 个 rRNA，测序质量较好。基因编码总长度为 10571306 bp，编码基因的最大长度为 19518 bp，编码基因平均长度为 1519.96 bp，编码基因最短的基因长度为 120 bp，最长基因长度为 19518 bp，长度大于等于 500 bp 的基因有 6056 个，长度≥1000 bp 的基因有 4388 个，菌株 XJ-YDG001-1 的基因组圈图见图 4。

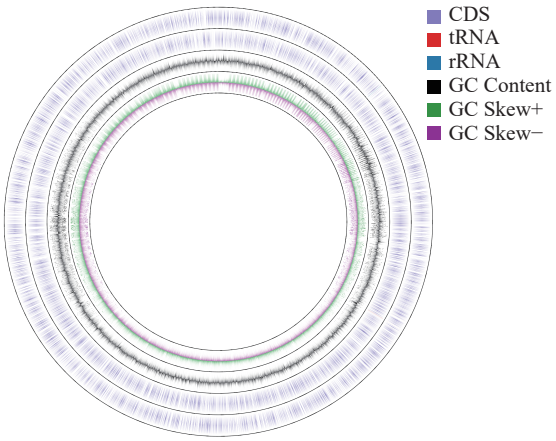


图 4　菌株 XJ-YDG001-1 的基因组圈图

Fig.4　Circular map of the genome of strain XJ-YDG001-1

利用 Bootstrap Percentage（BP）对菌株 XJ-YDG001-1 进行菌株的亲缘关系分析，明确其分类地位，结果见图 5 可知菌株 XJ-YDG001-1 与 *G. bryndzae*（GCA_025605225.1）聚为一支（BP=76，棕色），说明二者亲缘关系较近，推测 XJ-YDG001-1 可能属于 *G. bryndzae* 或近缘类群；该结果与上述基于 26S rDNA 基因构建的系统发育树结果一致，*G. bryn-*

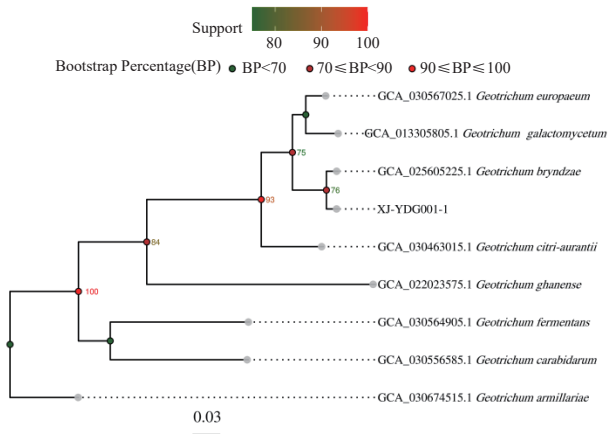


图 5　基于 Bootstrap 法的菌株 XJ-YDG001-1 系统进化树

Fig.5　Phylogenetic tree of the *Trichoderma bracteatum* strain XJ-YDG001-1 based on the Bootstrap method

dzae 与 *G. candidum* 并非独立物种，而是同一物种的不同命名。菌株根部分支(BP=100，红色)支持度极高，表明 *Geotrichum* 属内物种的整体进化关系可靠性强。

2.4.2　GO 数据库注释分析　在白地霉 XJ-YDG001-1 基因组中，由图 6 可知，19720、6495 个和 21754 个功能基因分别注释到生物过程、分子功能和细胞组分。在生物过程中，分类到细胞过程和代谢过程的功能基因占比最多，分别为 4188 个(占比 60.22%)和 3337 个(占比 47.98%)。在分子功能中，分类到基因产物能够与特定分子结合能力和基因产物能够催化生化反应能力的功能基因占比最多，分别为 2738 个(占比 39.37%)和 2436 个(占比 35.03%)，说明了在分子功能中菌株 XJ-YDG001-1 的基因组功能主要集中在分子结合和催化反应上，表明了该菌株的细胞活动高度依赖分子间的相互作用如信号传导、调控和代谢反应如能量产生、物质合成。

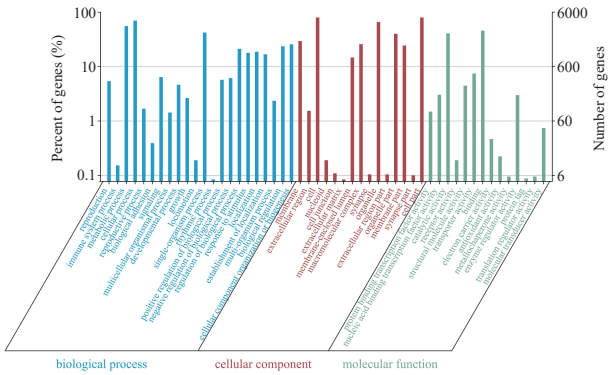


图 6　白地霉 XJ-YDG001-1 GO 注释分类

Fig.6　Annotation classification of *G. candidum* strain XJ-YDG001-1 GO

2.4.3　KOG 数据库注释分析　将白地霉 XJ-YDG001-1 基因组中的蛋白编码基因在 KOG 数据库注释，共有 4381 个蛋白质编码基因得到注释，结果如图 7 所示。注释结果共有 25 类，其中，未知功能基因最多，共 561 个，占注释基因总数的 12.81%；

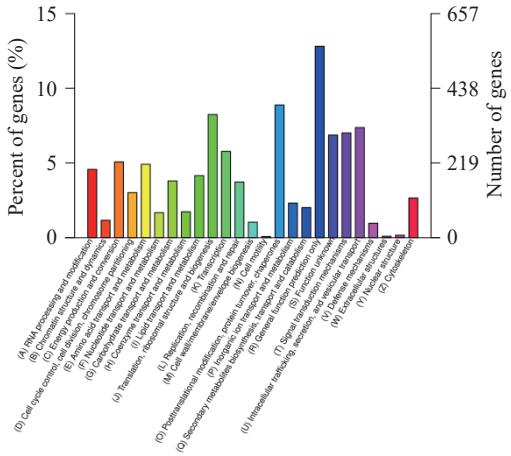


图 7　白地霉菌株 XJ-YDG001-1 KOG 注释分类

Fig.7　Annotation classification of *G. candidum* strain XJ-YDG001-1 KOG

其次是翻译后修饰、蛋白质折叠和伴侣蛋白 389 个(占比 8.88%)，翻译、核糖体结构和生物合成 361 个(占比 8.24%)，细胞内运输、分泌和囊泡运输 323 个(占比 7.37%)，信号传导机制 307 个(占比 7.01%)。表明了白地霉 XJ-YDG001-1 具有高度的生物学复杂性和适应性，其基因组中丰富的功能基因类别反映了其在多种环境条件下的生存和繁殖能力。

2.4.4　KEGG 数据库注释分析　由图 8 可知，白地霉 XJ-YDF001-1 菌株在代谢方面注释到氨基酸代谢途径和碳水化合物代谢途径基因较多，分别为 335 个和 422 个，表明菌株碳水化合物和氨基酸的代谢活动较为活跃。进一步通过 KEGG 数据库代谢通路分析发现，该菌株具备糖酵解/葡萄糖生成、维生素 C 和醛固酮代谢、丙酮酸代谢、丙酸代谢、脂肪酸降解和甘油脂质代谢等多种代谢途径；同时，具备缬氨酸、丙氨酸、天冬氨酸、谷氨酸、亮氨酸、异亮氨酸、赖氨酸、精氨酸和脯氨酸、组氨酸、色氨酸、*β*-丙氨酸等氨基酸代谢途径。在酱香型白酒的发酵过程中，酒醅中微生物利用氨基酸合成细胞蛋白质和酶类，促进其生长和代谢活动。例如，谷氨酸、天冬氨酸和赖氨酸等氨基酸是微生物合成蛋白质的重要前体物质[33]；苯丙氨酸通过 Ehrlich 途径生成苯乙醇和

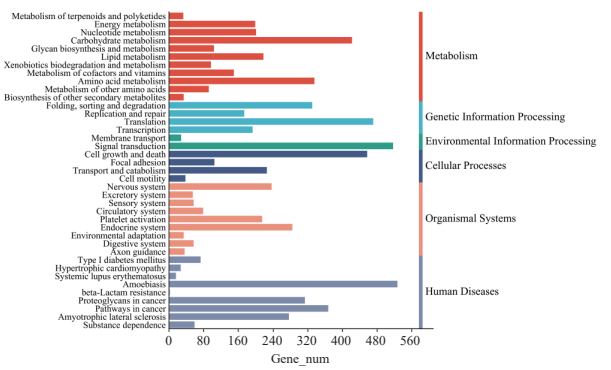


图 8　白地霉菌株 XJ-YDG001-1 KEGG 注释分类

Fig.8　Annotation classification of *G. candidum* strain XJ-YDG001-1 KEGG

苯乙醛，这些物质具有玫瑰香味，对白酒的香气具有重要贡献[34]；亮氨酸、异亮氨酸是水果和麦芽香气化合物的前体[35]。表明了白地霉 XJ-YDG001-1 菌株在多个生物学功能类别中具有广泛的基因参与，特别是新陈代谢、人类疾病和遗传信息处理等方面，同时，在一定程度上还反映了其在生物学过程中的多功能性和复杂性，以及其在代谢、遗传和环境适应等方面的重要能力。

2.4.5 CAZy 数据库注释分析　将白地霉 XJ-YDG001-1 基因组数据与 CAZy 数据库进行对比分析，结果表明，基因组中共有 260 个基因编码的蛋白质结构域属于 CAZy 家族，结果如图 9 所示。糖基转移酶（Glycosyl Transferases，GTs）最多 113 个、占比 43.46%，包括 GT3、GT15、GT4、GT5、GT41、GT48、GT35 等；糖苷水解酶（Glycoside Hydrolases，GHs）78 个（占比 30%），包括 GH105、GH109、GH125、GH13、GH15、GH16、GH17、GH18、GH2、GH3、GH5、GH9、GH93；糖类酯解酶（Carbohydrate Esterases，CEs）31 个（占比 11.92%）、氧化还原酶（Auxiliary Activities，AAs）23 个（占比 8.85%）、碳水化合物结合结构域（Carbohydrate-Binding Modules，CBMs）14 个（占比 5.38%）和多糖裂解酶（Polysaccharide Lyases，PLs）1 个（占比 0.38%）。在糖苷水解酶中，糖化酶基因（GH15 家族基因）共有 2 个，淀粉酶基因（GH13 家族基因）3 个，纤维素酶基因（GH5 家族基因）12 个。

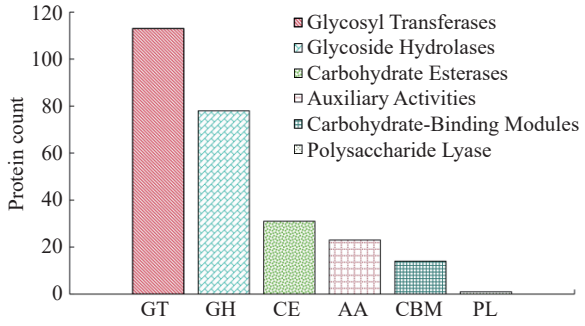


图 9　白地霉菌株 XJ-YDG001-1 CAZy 注释分类

Fig.9　Classification of *G. candidum* strain XJ-YDG001-1 CAZy annotation

酯类合成的核心酶是酰基转移酶，通过转移酰基（如脂肪酰基、乙酰基等）与醇/酚结合形成酯键，属于合成型酶[36]；白地霉菌株 XJ-YDG001-1 中，与酯类物质合成相关的核心酶类主要为乙酰木聚糖酯酶（EC 3.1.1.72）[33]、肉桂酰酯酶（EC 3.1.1.-）、阿魏酰酯酶（EC 3.1.1.73）、羧酸酯酶（EC 3.1.1.1）、S-甲酰谷胱甘肽水解酶（EC 3.1.2.12）、二酰甘油 O-酰基转移酶（EC 2.3.1.20）、海藻糖 6-O-分枝菌酰基转移酶（EC 2.3.1.122）。在糖类酯解酶中，主要以脂肪酶基因 CE10 家族为主，其中羧酸酯酶（EC 3.1.1.3）广泛存在于动物组织、植物种子和微生物中，可催化由不同底物出发的水解和合成反应[37−39]。

3　结论

通过感官评价从酱香型白酒酒醅中分离、筛选得到一株能够产生花果香、甜香及酸香的菌株 XJ-YDG001-1，进一步结合形态学、生理生化试验和 26S rDNA 基因序列分子生物学鉴定及系统发育分析，将该菌株鉴定为白地霉（*G. candidum*）。白地霉菌株 XJ-YDG001-1 对环境具有良好的耐受性，具有广泛的碳源利用能力，能够在温度 25~40 ℃、最适 pH=5.0~7.0、NaCl 浓度 0%~5%、乳酸浓度 0%~8%、乙醇浓度 0%~6% 条件下生长。并且，菌株 XJ-YDG001-1 在高粱汁培养基中更加有利于酯类风味化合物的代谢生成，将该菌株在酒醅中进行模拟发酵后，可显著将酒醅中酯类物质含量从 60.41±3.86 mg/100 g 增加至 188.65±15.54 mg/100 g。进一步对菌株 XJ-YDG001-1 进行全基因组测序分析，表明该菌株在新陈代谢、遗传信息处理及分子结合/催化功能中表现活跃，具备糖酵解、氨基酸代谢（如谷氨酸、赖氨酸）、脂肪酸降解等关键通路，尤其碳水化合物和氨基酸代谢相关基因丰度较高。白地霉（*G. candidum*）在酱香型白酒酿造中可能通过分解原料、提供风味前体、调节微生物群落等多种途径发挥作用，但数量过多会造成酱香型白酒酒醅中高级脂肪酸乙酯含量升高，可能对基酒品质产生影响，其控制措施仍需系统研究。未来需结合传统工艺与现代生物技术，深入解析其代谢机制，并探索其在白酒品质研究中的实际应用方式。本研究初步揭示白地霉在酱香型白酒酿造过程中的功能特性，为解析酱香型白酒“多微共酵”的酿造机理提供理论依据。

© 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] WANG Diqiang, CHEN Liangqiang, YANG Fan, et al. Yeasts and their importance to the flavour of traditional Chinese liquor: A review: The importance of yeasts to Chinese liquor flavour[J]. Journal of the Institute of Brewing, 2019, 125(2): 214−221.

[2] ZHENG Xiaowei, HAN Beizhong. Baijiu (白酒), Chinese liquor: History, classification and manufacture[J]. Journal of Ethnic Foods, 2016, 3(1): 19−25.

[3] LIU Huilin, SUN Baoguo. Effect of fermentation processing on the flavor of Baijiu[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(22): 5425−5432.

[4] 徐岩. 基于风味导向技术的中国白酒微生物及其代谢调控研究[J]. 酿酒科技, 2015(2): 1−11,16. [XU Yan, Research on microorganism and metabolic regulation of Chinese Baijiu based on flavor oriented technology[J]. Brewing Technology, 2015(2): 1−11, 16.]

[5] 张欣, 徐微, 吴宗阳, 等. 功能微生物在白酒生产中的应用[J]. 酿酒, 2021, 48(3): 19−22. [ZHANG Xin, XU Wei, WU Zongyang, et al. Application of functional microorganisms in the production of Baijiu[J]. Liquor Making, 2021, 48(3): 19−22.]

［6］ 谭壹, 晏培, 李冰冰, 等. 酱香型白酒功能微生物的应用研究进展[J]. 中国酿造, 2024, 43(3): 1−5. ［TAN Yi, YAN Pei, LI Bingbing, et al. Progress in the application research of functional microorganisms in Baijiu with sauce aroma[J]. Chinese Brewing, 2024, 43(3): 1−5.］
［7］ 孙剑秋, 刘雯雯, 臧威, 等. 酱香型白酒酒醅中霉菌群落组成与功能酶活性[J]. 中国食品学报, 2013, 13(8): 239−247. ［SUN Jianqiu, LIU Wenwen, ZANG Wei, et al. Composition of mold communities and functional enzyme activities in the fermented grains of maotai-flavor Baijiu[J]. Journal of Chinese Food Science, 2013, 13(8): 239−247.］
［8］ 陈美竹, 邱树毅, 胡宝东, 等. 酱香型白酒酿造体系中酵母菌研究进展[J]. 中国酿造, 2015, 34(6): 5−10. ［CHEN Meizhu, QIU Shuyi, HU Baodong, et al. Research advances on yeast in the brewing system of Maotai-Flavor Baijiu[J]. Chinese Brewing, 2015, 34(6): 5−10.］
［9］ 陈良强, 吴群, 徐岩. 酱香型白酒低产杂醇油粟酒裂殖酵母特性的研究[J]. 工业微生物, 2013, 43(3): 1−6. ［CHEN Liangqiang, WU Qun, XU Yan. A study on the characteristics of *Schizosaccharomyces pombe* in Maotai-flavor Baijiu with low fusel oil production[J]. Journal of Industrial Microbiology, 2013, 43(3): 1−6.］
［10］ 张应莲, 黄永光, 邱树毅, 等. 酱香型白酒大曲中白地霉产蛋白酶液态发酵条件优化[J]. 酿酒科技, 2012(6): 32−35. ［ZHANG Yinglian, HUANG Yongguang, QIU Shuyi, et al. Optimization of liquid fermentation conditions for protease production by *Geotrichum candidum* in Daqu for Maotai-flavor Baijiu[J]. Journal of Brewing Science & Technology, 2012(6): 32−35.］
［11］ 张阳阳, 赵筱岑, 王荣荣, 等. 白地霉 S13 固态发酵白酒条件优化[J]. 中国酿造, 2023, 42(5): 196−200. ［ZHANG Yangyang, ZHAO Xiaocen, WANG Rongrong, et al. Optimization of solid fermentation conditions for Baijiu by *Geotrichum candidum* S13[J]. China Brewing, 2023, 42(5): 196−200.］
［12］ 贾丽艳, 田宇敏, 荆旭, 等. 果香风味导向白地霉 M5 的分离鉴定及生物学特性研究[J]. 中国食品学报, 2020, 20(3): 210−220. ［JIA Liyan, TIAN Yumin, JING Xu, et al. Isolation, identification, and biological characteristics of fruit flavored white mold M5[J]. Chinese Journal of Food Science, 2020, 20(3): 210−220.］
［13］ JI Xueao, YU Xiaowei, WU Qun, et al. Initial fungal diversity impacts flavor compounds formation in the spontaneous fermentation of Chinese liquor[J]. Food Research International, 2022, 155: 110995.
［14］ 王庆国, 刘天明, 韩小龙, 等. 两株产果香菌株的初步鉴定及香味成分分析[J]. 食品研究与开发, 2007(6): 16−19. ［WANG Qingguo, LIU Tianming, HAN Xiaolong, et al. Preliminary identification and aroma component analysis of two fruit-aroma-producing strains[J]. Food Research and Development, 2007(6): 16−19.］
［15］ 孙优兰, 尹延顺, 骆红波, 等. 不同产区酱香型白酒感官特性及特征风味分析[J]. 酿酒科技, 2023(7): 57−64,71. ［SUN Youlan, YIN Yanshun, LUO Hongbo, t al. Sensory characteristics and characteristic flavor analysis of Maotai flavor Baijiu in different production areas[J]. Brewing Technology, 2023(7): 57−64,71.］
［16］ 王金龙, 程平言, 陆伦维, 等. 基于 DB-WAX UI 色谱柱气相色谱法检测 5 种香型白酒中 45 种挥发性风味物质[J]. 中国酿造, 2023, 42(4): 238−243. ［WANG Jinlong, CHENG Pingyan, LU Lunwei, et al. Detection of 45 volatile flavor compounds in 5 types of baijiu with different aromatic profiles by gas chromatography Using DB-WAX UI chromatographic column[J]. Chinese Brewing, 2023, 42(4): 238−243.］
［17］ 范文来, 徐岩. 白酒 79 个风味化合物嗅觉阈值测定[J]. 酿酒, 2011, 38(4): 80−84. ［FAN Wenlai, XU Yan. Determination of olfactory thresholds of 79 flavor compounds in Baijiu[J]. Brewing, 2011, 38(4): 80−84.］
［18］ 张晓婕, 邱树毅, 王晓丹, 等. 不同质量酱香型白酒的挥发性物质差异分析[J]. 中国食品学报, 2022, 22(10): 340−351. ［ZHANG Xiaojie, QIU Shuyi, WANG Xiaodan, et al. Analysis of volatile compounds differences in Baijiu with different quality levels[J]. Journal of China Food Science and Technology, 2022, 22(10): 340−351.］
［19］ CHEN Shifu, ZHOU Yanqing, CHEN Yaru, et al. Fastp: An ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor[J]. Bioinformatics, 2018, 34(17): i884−i890.
［20］ BANKEVICH A, NURK S, et al. SPAdes: A new genome assembly algorithm and its applications to single-cell sequencing[J]. Journal of Computational Biology, 2012, 19(5): 455−477.
［21］ BOETZER M, PIROVANO W. Toward almost closed genomes with GapFiller[J]. Genome Biology, 2012, 13(6): R56.
［22］ CONESA A, GÖTZ S. Blast2GO: A comprehensive suite for functional analysis in plant genomics[J]. International Journal of Plant Genomics, 2008, 2008: 619832.
［23］ KANEHISA M. KEGG Kyoto encyclopedia of genes and genomes[J]. Nucleic Acids Research, 2000, 28(1): 27−30.
［24］ LOMBARD V, GOLACONDA R H, DRULA E, et al. The carbohydrate-active enzymes database (CAZy) in 2013[J]. Nucleic Acids Research, 2014, 42(D1): D490−D495.
［25］ KUMAR S, STECHER G, TAMURA K. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets [J]. Molecular Biology and Evolution, 2016, 33(7): 1870−1874.
［26］ GROENEWALD M, COUTINHO T, SMITH M T, et al. Species reassignment of *Geotrichum bryndzae, Geotrichum phurueaensis, Geotrichum silvicola* and *Geotrichum* vulgare based on phylogenetic analyses and mating compatibility[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2012, 62 (Pt_12): 3072−3080.
［27］ KURTZMAN C P, FELL J W, BOEKHOUT T. Definition, classification and nomenclature of the yeasts[M]. The Yeasts. Amsterdam: Elsevier, 2011: 3−5.
［28］ SULO P, LAURENCIK M, POLAKOVA S, et al. *Geotrichum bryndzae* sp. nov., a novel asexual arthroconidial yeast species related to the genus *Galactomyces*[J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2009, 59(9): 2370−2374.
［29］ ZHU Haiyan, SHANG Yujie, WEI Xuyang, et al. Taxonomic revision of *Geotrichum* and *Magnusiomyces*, with the descriptions of five new *Geotrichum* species from China[J]. Mycology, 2024, 15(3): 400−423.
［30］ 胡建华, 周森, 郝文军, 等. 清香型白酒生产中白地霉的分离鉴定[J]. 酿酒科技, 2013(8): 47−49. ［HU Jianhua, ZHOU Sen, HAO Wenjun, et al. Isolation and Identification of *Geotrichum candidum* in the Production of Fragrant Baijiu[J]. Brewing Technology, 2013(8): 47−49.］
［31］ 周森, 王勇, 李艳敏, 等. 产香白地霉菌株筛选鉴定及其代谢

产物分析[J]. 酿酒科技，2013(7)：52−54. ［ZHOU Sen, WANG Yong, LI Yanmin, et al. Screening, identification, and metabolite analysis of fragrant white *Aspergillus* strains[J]. Brewing Technology, 2013(7): 52−54.］

［32］ BOLGER A M, LOHSE M, USADEL B. Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data[J]. Bioinformatics, 2014, 30(15): 2114−2120.

［33］ RAZAVIZADEH A S, ZAMANI N, ZIAEEFAR P, et al. Protective effect of flumazenil infusion in severe acute benzodiazepine toxicity: A pilot randomized trial[J]. European Journal of Clinical Pharmacology, 2021, 77(4): 547−554.

［34］ SZUDERA-KOŃCZAL K, MYSZKA K, KUBIAK P, et al. The combined effect of lactic acid bacteria and *Galactomyces geotrichum* fermentation on the aroma composition of sour whey [J]. Molecules, 2023, 28(11): 4308.

［35］ 曹颖，胡尚连，张慧莹，等. 番茄醇酰基转移酶基因SlAAT1克隆、序列分析和原核表达[J]. 植物研究，2012, 32(6): 731−736. ［CAO Ying, HU Shanglian, ZHANG Huiying, et al. Cloning, sequence analysis, and prokaryotic expression of the tomato alcohol Acyltransferase Gene SlAAT1[J]. Journal of Plant Research, 2012, 32(6): 731−736.］

［36］ YAMADA C, KATO T, SHIONO Y, et al. Identification and structural characterization of a novel acetyl xylan esterase from *Aspergillus oryzae*[J]. The FEBS Journal, 2025(10): 292.

［37］ MARTÍNEZ-RIVAS F J, BLANCO-PORTALES R, MOYANO E, et al. Strawberry fruit FanCXE1 carboxylesterase is involved in the catabolism of volatile esters during the ripening process[J]. Horticulture Research, 2022, 9: uhac095.

［38］ BORNSCHEUER U T. Microbial carboxyl esterases: classification, properties and application in biocatalysis[J]. FEMS Microbiology Reviews, 2002, 26(1): 73−81.

［39］ SONI K G, LEHNER R, METALNIKOV P, et al. Carboxylesterase 3 (EC 3.1. 1.1) is a major adipocyte lipase[J]. Journal of Biological Chemistry, 2004, 279(39): 40683−40689.