

三种典型白酒环境微生物群落结构解析、酿造微生物溯源及功能特性

唐家环, 岳松, 张庆, 潘强林*

(宜宾五粮液股份有限公司, 四川 宜宾 644000)

摘要:浓香型、酱香型、大曲清香型作为3种典型白酒,均以粮谷为原料,大曲为糖化发酵剂在开放的环境中进行生产而成的蒸馏酒。开放式的生产模式使得3种典型白酒受环境微生物的影响不容忽视,随着扩增子测序、宏基因组学等技术的发展,环境微生物对白酒酿造微生态的影响逐渐被深入探究。该文综述了3种典型白酒环境微生物群落分析方法、群落结构解析及其影响因素,对白酒酿造微生物进行溯源分析,并概述了酿造微生物的功能特性,旨在为解析发酵环境微生物种群结构,探讨环境微生物对白酒发酵过程的影响及塑造有利于白酒发酵的环境微生态提供参考。

关键词:白酒;发酵;微生态;环境微生物;酿造微生物;溯源分析;功能特性

中图分类号:TS262.3

文章编号:0254-5071(2026)01-0013-08

doi:10.11882/j.issn.0254-5071.2026.01.003

引文格式:唐家环,岳松,张庆,等.三种典型白酒环境微生物群落结构解析、酿造微生物溯源及功能特性[J].中国酿造,2026,45(1):13-20.

Analysis of environmental microbial community structure, traceability of brewing microorganisms and their functional characteristics of three typical types of *Baijiu*

TANG Jiahuan, YUE Song, ZHANG Qing, PAN Qianglin*

(Yibin Wuliangye Co., Ltd., Yibin 644000, China)

Abstract: As three typical types of *Baijiu*, the strong-flavor (Nongxiangxing) *Baijiu*, sauce-flavor (Jiangxiangxing) *Baijiu*, and Daqu light-flavor (Qingxiangxing) *Baijiu* were all distilled spirits that produced in open-environment using grains as raw materials and Daqu as saccharification and fermentation agent. The open production mode makes the effect of environmental microorganisms on the three typical types of *Baijiu* non-negligible. With the development of technologies such as amplicon sequencing and metagenomics, the impact of environmental microorganisms on the micro-ecology of *Baijiu* brewing has gradually been analyzed. The analysis methods of environmental microbial communities, community structure analysis and influencing factors of three typical types of *Baijiu* were summarized, traceability analysis of *Baijiu* brewing microorganisms was carried out, and functional characteristics of brewing microorganisms was outlined, aiming to provide reference for analyzing environmental microbial community structure, exploring the effect of environmental microorganisms on *Baijiu* fermentation process, and shaping an environmental micro-ecology conducive to *Baijiu* fermentation.

Key words: *Baijiu*; fermentation; micro-ecology; environmental microorganism; brewing microorganism; traceability analysis; functional characteristics

白酒作为一种历史悠久的传统发酵食品,其生产过程中的微生物活动对最终产品的感官和风味起着至关重要的作用^[1-3]。由于酿酒原料、生产工艺及地理环境等因素的差异,中国白酒经长期的发展和演变形成了以浓香、酱香、清香和米香四大基本香型为主导的产业格局^[4]。其中,以大曲为糖化发酵剂的三种典型香型(酱香型、浓香型、大曲清香型)白酒因独特的风格和口感深受消费者的青睐,独占市场鳌头^[5]。浓香型、酱香型及大曲清香型白酒传统酿造工艺流程见图1。

酱香型、浓香型、大曲清香型白酒分别以高温大曲(发酵顶温 $>60^{\circ}\text{C}$)、中温大曲或中偏高温大曲(发酵顶温 $50\sim 60^{\circ}\text{C}$)及低温大曲(发酵顶温 $40\sim 50^{\circ}\text{C}$)为糖化发酵剂,均以粮谷为原料在开放的环境中经封闭式厌氧发酵而成的

蒸馏酒^[6]。开放式生产为环境和白酒发酵微生态间的微生物交换创造了条件,促使环境微生物通过直接接触或空气流动定植于白酒发酵微生态,从而对三种典型白酒的发酵过程及特征风味形成产生影响^[1]。三种典型白酒酿造过程中,发酵糟醅直接接触的环境包括发酵容器(泥窖、石窖、陶缸)、工具、空气及地面,这些环境已被界定为白酒发酵微生物的主要环境来源^[1,7-9](图1)。研究表明,尽管使用相同发酵原料、糖化发酵剂,但由于这些环境不同造成微生物群落结构有所差异,导致白酒风格特点存在明显区别^[2-5]。因此,对白酒酿造环境中的微生物多样性进行深入研究,不仅有助于挖掘白酒酿造微生态的科学内涵,还可以为制定有利于白酒酿造的环境微生物富集的策略提供重要参考,提高白酒的品质。

收稿日期:2025-02-20

修回日期:2025-06-20

基金项目:宜宾五粮液股份有限公司创新工作室项目(2024JG15)

作者简介:唐家环(1988-),男,工程师,本科,研究方向为发酵工程。

*通讯作者:潘强林(1997-),男,助理工程师,硕士,研究方向为发酵工程。

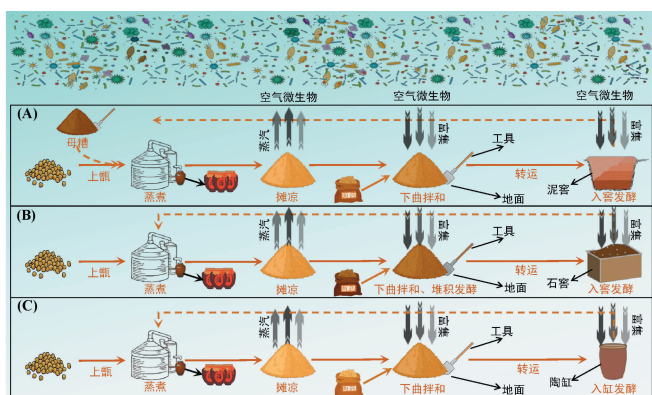


图1 浓香型(A)、酱香型(B)及大曲清香型(C)白酒传统酿造工艺流程

Fig. 1 Traditional brewing processes of strong-flavor (A), sauce-flavor (B) and Daqu light-flavor (C) Baijiu

为解析白酒酿造过程中环境微生物作用机制,本文简述了白酒酿造微生态环境微生物分析方法、群落结构解析及其影响因素,对白酒酿造微生物进行溯源分析,并概述了白酒酿造微生物群落组成及功能特性,以期白酒酿造环境微生物解析提供理论依据。

1 环境微生物群落分析技术

分析三种典型白酒环境微生物所使用的技术方法主要包括传统分离培养技术以及扩增子测序、宏基因组测序等免培方法。其中,传统分离培养技术具有直观可靠、操作简单、成本较低等优势,是研究环境微生物微群落常用的方法之一,朱治宇等^[9]利用该方法在茅台镇酱香白酒酿造环境中分离得到614株霉菌,其中总状梗霉属(*Lichtheimia*)、曲霉属(*Aspergillus*)、红曲霉属(*Monascus*)及根毛霉属(*Rhizomucor*)等菌属是酱香型白酒酿造环境中具有绝对优势的霉菌;叶光斌等^[11]采用多种培养基富集方法和厌氧分离技术,从浓香型白酒窖泥中分离得到63株细菌,为窖泥中产己酸微生物的组成研究提供了重要参考;程伟等^[12]通过富集培养,筛选鉴定出窖泥中高产己酸的克氏梭状杆菌(*Clostridium kluyveri*),为人工窖泥制备奠定了基础;此外,该方法还被用于证实了微生物间的互作关系,如大曲清香型白酒发酵糟醅中矮小假丝酵母(*Candida humilis*)与解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)间的竞争抑制关系^[2]。

然而,尽管环境微生物种类繁多、功能多样,但由于环境微生物生长条件及物种间的互作等因素使得通过传统可培养技术研究环境微生物群落受到较大限制^[6,13]。相比之下,基于遗传信息测序的微生物群落可得到群落轮廓的静态视图,如扩增子测序、宏基因组测序等技术已成为白酒酿造环境微生物研究的主要方法^[14-15]。其中,扩增子测序技术因具有所需生物量低、分析快、无宿主污染、成本低等优势,应用最广泛。LI Y L等^[11]通过扩增子测序探究了分别连续生产70年、30年及3年的浓香型白酒产区的环境微生物组成,结果表明,随着厂区生产年限的增加,原核生物群落

组装过程中的确定性过程也增加,环境微生态结构趋于稳定;ZHOU J L等^[16]基于扩增子技术比较了分布在赤水河流域上下游不同区域的酱香型白酒厂的空气微生物菌群,结果表明,糖单孢菌属(*Saccharomonospora*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、嗜热放线菌属(*Thermoactinomyces*)、海洋杆菌属(*Oceanobacillus*)等是酒厂环境的标识微生物属,其中糖单孢菌属、克罗彭施泰特氏菌属(*Kroppenstedtia*)、嗜热真菌属(*Thermomyces*)等微生物属的丰度随着酒厂使用年限的增加而增加,而环境温度的增加可能导致环境中水分含量的降低从而与空气微生物的丰富度呈现强负相关关系。

无可避免的是,扩增子测序技术需要对样本中的微生物进行富集,同时还涉及聚合酶链式反应(polymerase chain reaction, PCR)扩增这一关键步骤,使得微生物群落分析结果可能受到引物设计和扩增偏好性的影响^[6,17]。相比之下,宏基因组测序技术是对样本中所有微生物进行调查,有效避免了扩增的偏倚,并提供了更高的物种分类分辨率,为新物种的发现及代谢机制解析提供有效方法,但其对样本中所含有的生物量具有较高要求^[17]。BROWN C T等^[18]利用宏基因组组装方法在蓄水层土壤中发现了一类被命名为“候选门辐射群”的新物种;JING X等^[19]基于宏组学分析解析了解磷菌新类群的解磷机制;CHEN C等^[20]通过宏基因组学和基因组尺度代谢模型(genome-scale metabolic models, GEMs)研究了窖泥微生物群中的微生物组成及代谢功能,表明甲烷杆菌属(*Methanobacterium*)、梭菌目(*Clostridiales*)和喜热菌属(*Caloramator*)等微生物是窖泥的核心物种。然而,由于宏基因组学对样本中微生物量的要求较高,环境中微生物丰度过低可能会导致无法进行宏基因组测序^[17]。同时,宏基因组测序的成本明显高于扩增子测序的成本,这可能也是目前仍少有关于白酒酿造环境宏基因组学研究报道的原因之一。

2 环境微生物菌群结构解析及其影响因素

2.1 环境微生物菌群结构解析

三种典型白酒发酵过程中直接接触的环境包括发酵容器(泥窖、石窖、陶缸)、工具、空气、地面等,这些直接接触面也被认为是白酒发酵微生物的主要环境来源^[1,7-9]。三种典型香型白酒发酵环境的优势微生物属(相对丰度 $\geq 1\%$)见表1。

由表1可知,发酵容器均富集毕赤酵母属、假丝酵母菌属、曲霉属和乳酸杆菌属等菌属的微生物,工具均富集毕赤酵母属、扣囊腹膜孢酵母属、曲霉属和乳酸杆菌属的微生物,空气中均富集毕赤酵母属、扣囊腹膜孢酵母属和不动杆菌属的微生物,而地面均富集毕赤酵母属、曲霉属、芽孢杆菌属、魏斯氏菌属和乳酸杆菌属的微生物。由此可见,发酵环境中的微生物可能为糟醅发酵的启动发挥重要作用,特别是毕赤酵母属、曲霉属和乳酸杆菌属等微生物的富集。此外,浓香型白酒窖泥中的优势微生物包括甲烷短

杆菌属、产己酸菌属、梭状芽孢杆菌属等,这些微生物被鉴定为窖泥中的功能微生物,是赋予浓香型白酒典型风格特征的关键因素之一^[31]。对于酱香型白酒而言,环境中富集的细菌微生物还包括芽孢杆菌属、嗜热放线菌属、克罗彭

施泰特氏菌属等耐热细菌微生物,以及嗜热子囊菌属、嗜热真菌属、丝衣霉菌属等嗜热真菌微生物,这些微生物被证实广泛存在于高温大曲中,可能与酱香型白酒更高的堆积及发酵温度密切相关^[32]。

表1 三种典型白酒发酵环境优势微生物菌群

Table 1 Dominant microbial communities in the fermentation environment of three typical types of Baijiu

香型	微生物来源	细菌	真菌	文献来源
浓香型	窖泥	甲烷短杆菌属(<i>Methanobrevibacter</i>)、普雷沃氏菌属(<i>Prevotella</i>)、罗尔斯通氏菌属(<i>Ralstonia</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)、理研菌属(<i>Petrimonas</i>)、不动杆菌属(<i>Acinetobacter</i>)、产己酸菌属(<i>Caproiciproducens</i>)、梭状芽孢杆菌属(<i>Clostridium</i>)、氢孢菌属(<i>Hydrogenispora</i>)	毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、德巴利酵母属属(<i>Debaryomyces</i>)、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、总状横梗霉属(<i>Lichtheimia</i>)、嗜热子囊菌属(<i>Thermoascus</i>)、木霉菌属(<i>Trichoderma</i>)、季也蒙毕赤酵母属(<i>Meyerozyma</i>)、丝衣霉属(<i>Byssoschlamys</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)	[1,21-22]
	工具	葡萄球菌属(<i>Staphylococcus</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)、罗尔斯通氏菌属(<i>Ralstonia</i>)	毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、德巴利酵母属(<i>Debaryomyces</i>)、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、总状横梗霉属(<i>Lichtheimia</i>)	[1]
	空气	罗尔斯通氏菌属(<i>Ralstonia</i>)、泛菌属(<i>Pantoea</i>)、高温放线菌属(<i>Thermoactinomyces</i>)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)、不动杆菌属(<i>Acinetobacter</i>)	曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、青霉菌属(<i>Penicillium</i>)、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、酵母属(<i>Saccharomyces</i>)、链格孢霉属(<i>Alternaria</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)、大孢枝孢菌属(<i>Davidiella</i>)、柯达酵母属(<i>Kodamea</i>)	[1,23]
	地面	普雷沃氏菌属(<i>Prevotella</i>)、红色杆菌属(<i>Rubrobacter</i>)、魏斯氏菌属(<i>Weissella</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、微杆菌属属(<i>Microbacterium</i>)	德巴利酵母属(<i>Debaryomyces</i>)、毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、毛霉属(<i>Mucor</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、嗜热子囊菌属(<i>Thermoascus</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)、嗜热真菌属(<i>Thermomyces</i>)、丝孢酵母菌属(<i>Trichosporon</i>)、枝孢菌属(<i>Cladosporium</i>)	[1,24]
酱香型	窖壁	乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)、明串珠菌属(<i>Leuconostoc</i>)、魏斯氏菌属(<i>Weissella</i>)、片球菌属(<i>Pediococcus</i>)、植物乳杆菌属(<i>Lactiplantibacillus</i>)、葡萄球菌属(<i>Staphylococcus</i>)	青霉菌属(<i>Penicillium</i>)、毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、嗜热真菌属(<i>Thermomyces</i>)、 <i>Cyberlindnera</i> 、德巴利酵母属(<i>Debaryomyces</i>)、威克汉姆酵母属(<i>Wickerhamomyces</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)	[7,25]
	工具	枝芽孢杆菌属(<i>Virgibacillus</i>)、克罗彭施泰特氏菌属(<i>Kroppenstedtia</i>)、刺糖多孢菌属(<i>Saccharopolyspora</i>)、大曲岩石芽孢杆菌属(<i>Scopulibacillus</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)、链球菌属(<i>Streptococcus</i>)、魏斯氏菌属(<i>Weissella</i>)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、罗伊氏乳杆菌(<i>Limosilactobacillus</i>)、明串珠菌属(<i>Leuconostoc</i>)、不动杆菌属(<i>Acinetobacter</i>)、嗜热放线菌属(<i>Thermoactinomyces</i>)、葡萄球菌属(<i>Staphylococcus</i>)	总状横梗霉属(<i>Lichtheimia</i>)、嗜热子囊菌属(<i>Thermoascus</i>)、嗜热真菌属(<i>Thermomyces</i>)、丝衣霉菌属(<i>Byssoschlamys</i>)、伊萨酵母属(<i>Issatchenkia</i>)、酵母属(<i>Saccharomyces</i>)、威克汉姆酵母属(<i>Wickerhamomyces</i>)、毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、德尔布有孢圆酵母属(<i>Torulaspora</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、 <i>Cyberlindnera</i> 、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、红曲霉属(<i>Monascus</i>)	[8,25-27]
	空气	糖多孢菌属(<i>Saccharopolyspora</i>)、克罗彭施泰特氏菌属(<i>Kroppenstedtia</i>)、高温放线菌属(<i>Thermoactinomyces</i>)、枝芽孢杆菌属(<i>Virgibacillus</i>)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、海洋芽孢杆菌属(<i>Oceanobacillus</i>)、不动杆菌属(<i>Acinetobacter</i>)、假单孢菌属(<i>Pseudomonas</i>)、明串珠菌属(<i>Leuconostoc</i>)	嗜热真菌属(<i>Thermomyces</i>)、嗜热子囊菌属(<i>Thermoascus</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、枝孢菌属(<i>Cladosporium</i>)、链格孢霉属(<i>Alternaria</i>)、青霉菌属(<i>Penicillium</i>)、毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、 <i>Cyberlindnera</i> 、地霉菌属(<i>Geotrichum</i>)、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、德巴利酵母属(<i>Debaryomyces</i>)、红曲霉属(<i>Monascus</i>)、根毛霉菌属(<i>Rhizomucor</i>)	[7,16,25-27]
	地面	片球菌属(<i>Pediococcus</i>)、乳球菌属(<i>Lactococcus</i>)、葡萄球菌属(<i>Staphylococcus</i>)、明串珠菌属(<i>Leuconostoc</i>)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、克罗彭施泰特氏菌属(<i>Kroppenstedtia</i>)、枝芽孢杆菌属(<i>Virgibacillus</i>)、海洋芽孢杆菌属(<i>Oceanobacillus</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)、 <i>Limosilactobacillus</i> 、嗜热放线菌属(<i>Thermoactinomyces</i>)、魏斯氏菌属(<i>Weissella</i>)	总状横梗霉属(<i>Lichtheimia</i>)、德尔布有孢圆酵母属(<i>Torulaspora</i>)、青霉菌属(<i>Penicillium</i>)、酵母属(<i>Saccharomyces</i>)、毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、嗜热真菌属(<i>Thermomyces</i>)、嗜热子囊菌属(<i>Thermoascus</i>)、 <i>Cyberlindnera</i> 、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、红曲霉属(<i>Monascus</i>)	[7,25-27]
大曲清香型	地缸表面	乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)、链霉菌属(<i>Streptomyces</i>)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、假单孢菌属(<i>Pseudomonas</i>)、明串珠菌属(<i>Leuconostoc</i>)	根霉菌属(<i>Rhizopus</i>)、毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、酵母属(<i>Saccharomyces</i>)、青霉菌属(<i>Penicillium</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、威克汉姆酵母属(<i>Wickerhamomyces</i>)、枝孢菌属(<i>Cladosporium</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)	[9,28]
	工具	泛菌属属(<i>Pantoea</i>)、克雷伯菌属(<i>Klebsiella</i>)、魏斯氏菌属(<i>Weissella</i>)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)、克罗彭施泰特氏菌属(<i>Kroppenstedtia</i>)、不动杆菌属(<i>Acinetobacter</i>)、链霉菌属(<i>Streptomyces</i>)	毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、酵母属(<i>Saccharomyces</i>)、威克汉姆酵母属(<i>Wickerhamomyces</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、伊萨酵母属(<i>Issatchenkia</i>)	[26,28]

续表				
香型	微生物来源	细菌	真菌	文献来源
	空气	链霉菌属 (<i>Streptomyces</i>)、乳酸杆菌属 (<i>Lactobacillus</i>)、葡萄球菌属 (<i>Staphylococcus</i>)、泛菌属属 (<i>Pantoea</i>)、不动杆菌属 (<i>Acinetobacter</i>)、魏斯氏菌属 (<i>Weissella</i>)、片球菌属 (<i>Pediococcus</i>)	根霉属 (<i>Rhizopus</i>)、毕赤酵母属 (<i>Pichia</i>)、扣囊腹膜孢酵母属 (<i>Saccharomycopsis</i>)、毛霉属 (<i>Mucor</i>)、酵母属 (<i>Saccharomyces</i>)、假丝酵母菌属 (<i>Candida</i>)	[9,28]
	地面	克雷伯菌属 (<i>Klebsiella</i>)、魏斯氏菌属 (<i>Weissella</i>)、芽孢杆菌属 (<i>Bacillus</i>)、乳酸杆菌属 (<i>Lactobacillus</i>)、假单孢菌属 (<i>Pseudomonas</i>)、链霉菌属 (<i>Streptomyces</i>)、葡萄球菌属 (<i>Staphylococcus</i>)	毕赤酵母属 (<i>Pichia</i>)、假丝酵母菌属 (<i>Candida</i>)、扣囊腹膜孢酵母属 (<i>Saccharomycopsis</i>)、酵母属 (<i>Saccharomyces</i>)、威克汉姆酵母属 (<i>Wickerhamomyces</i>)、曲霉属 (<i>Aspergillus</i>)、伊萨酵母属 (<i>Issatchenkia</i>)、枝孢菌属 (<i>Cladosporium</i>)、青霉属 (<i>Penicillium</i>)、散囊菌属 (<i>Eurotium</i>)	[28-30]

由此可见,三种典型白酒发酵环境的微生物群落存在相似性,部分微生物菌属被普遍富集,如毕赤酵母属、假丝酵母菌属、曲霉属和乳酸杆菌属等。然而,浓香型白酒发酵容器(泥窖)的微生物群落组成明显区别于酱香型、大曲清香型发酵容器的微生物群落,同时,酱香型白酒发酵环境富集更多适宜于高温环境的微生物菌属。这些环境微生物群落组成上的差异,可能是造成不同香型白酒风格显著差异的原因之一。

2.2 白酒酿造环境微生物的影响因素

白酒生产区域中的环境微生物与白酒发酵系统存在密切的交互作用,并易受车间使用时间、季节、生产周期、生产模式及人为活动等因素的干扰,已成为广泛共识。其中,白酒发酵容器的微生物主要受发酵容器使用年限及糟醅变化的影响。樊科权等^[31]的研究表明,随着窖龄增加,浓香型白酒窖泥细菌群落多样性逐渐减小并逐渐趋于稳定;随着窖池窖龄的增加,窖泥中甲烷短杆菌属和梭状芽孢杆菌属的微生物更丰富,而新窖泥中的罗尔斯通氏菌更丰富,这解释了不同窖龄的糟醅微生物群落显著差异的原因^[5]。同时,糟醅配料、生产操作和发酵周期等的变化也会显著影响浓香型白酒窖泥微生物群落,不恰当的操作会导致窖泥的退化^[31]。对于白酒发酵系统中工具和地面的微生物而言,主要受人为因素的影响。在不间断生产过程中,由于糟醅中的营养基质附着在工具和地面上,为空气或其他来源的微生物富集在工具和地面上创造了条件,而在未生产时段,工具和地面上的微生物将显著减少,且其群落结构显著区别于生产阶段的微生物群落^[34]。

相比之下,由于空气的流动性,空气微生物受到更广泛的因素影响。如ZHOU J L等^[16]研究表明,酱香型白酒生产车间的空气微生物随白酒厂区的改变而存在显著异质性;新建浓香型白酒发酵车间空气微生物的丰富度显著高于使用更长时间的车间,这可能与长时间的酿造使空气中的微生物得到定向驯化有关^[23];同时,生产周期性也是导致酿造空气中的微生物显著差异的原因,生产阶段的空气微生物多样性显著高于未生产阶段^[34],这也证实了生产过程中白酒发酵系统与空气微生物的交互作用。由此可见,白酒酿造的环境微生物易受生产过程及外界环境的影响,

酿造环境微生态的稳定性与生产过程的调节和生态环境的稳定性均密切相关。

3 白酒酿造微生物溯源分析及功能特性

3.1 白酒酿造微生物溯源分析技术

微生物测序技术的应用为白酒发酵糟醅中微生物来源的研究提供了技术支持,以微生物测序数据集为基础,所开发的SourceTracker算法^[35]、最大化微生物源示踪法(fast expectation maximization for microbial source tracking, FEAST)^[36]和随机森林算法^[37]等定量分析方法可解析白酒糟醅微生物来源^[29-30]。胡申才等^[29]基于SourceTracker算法解析了大曲清香型白酒发酵糟醅的微生物来源,表明糟醅中的真核微生物主要来源于大曲,而棒状乳杆菌属(*Corynebacterium*)、片球菌属(*Pediococcus*)等细菌主要源于空气或地面;XU S S等^[38]基于扩增子测序及SourceTracker算法解析了兼香型白酒发酵糟醅微生物来源,结果表明,20年、70年的发酵车间的发酵糟醅中的初始群落均依赖于原料和大曲,但随着发酵的推进,糟醅中的微生物主要由源于环境中的微生物所主导;朱安然等^[25]基于扩增子测序及SourceTracker算法对酱香型白酒一轮次糟醅中优势微生物的来源进行了研究,结果表明,堆积发酵0 d和堆积发酵3 d糟醅中优势微生物主要来源于堆积地面(32.44%~57.37%)和生产器具(26.89%~50.74%),特别是毕赤酵母属(*Pichia*)。然而,白酒发酵糟醅中微生物溯源方面的研究报道主要以SourceTracker算法的应用为主,而鲜有最大化微生物源示踪法及随机森林算法的研究报道。

3.2 三种典型白酒发酵糟醅的微生物来源

由于三种典型白酒发酵过程均为封闭式厌氧发酵,除发酵容器以外的其余环境微生物对其发酵过程的影响,主要通过直接或以空气为媒介的间接接触而富集于初始发酵糟醅,再通过繁殖、演替等过程,从而对白酒发酵微生态的代谢过程产生影响。其中,不同来源的微生物对发酵的影响程度主要取决于环境微生物在初始发酵糟醅中的富集程度。三种典型白酒初始发酵糟醅中主要微生物的来源见表2。由表2可知,对于浓香型白酒初始发酵糟醅而言^[39-42],细菌主要源于大曲(13.50%~49.23%)及窖泥(7.00%~56.51%),前者贡献的细菌微生物主要包括芽孢杆菌属、高温放线菌属、

克罗彭施泰特氏菌属、乳酸杆菌属等微生物,后者贡献的细菌微生物主要包括氢孢菌属、产己酸菌属、梭状芽孢杆菌属和理研菌属(*Rikenella*)等微生物,而工具和地面的细菌贡献比均在15.5%以下;真菌主要源于大曲(40.53%~73.28%),贡献的真菌微生物主要包括曲霉属、嗜热子囊菌属、假丝酵母菌属等微生物。此外,工具(1.60%~3.20%)和地面(0.05%~0.10%)也有少量真菌微生物的贡献。与浓香型白酒初始发酵糟醅显著不同的是,酱香型白酒初始发酵糟醅的细菌主要源于大曲(92.00%~95.60%),可能与高温大曲是以细菌群落为主导的微生态有关^[43],其贡献的细菌微生物包括枝芽孢杆菌属、克罗彭施泰特氏菌属、海洋芽孢杆菌属、乳酸杆菌属等微生物;真菌主要源

于大曲(15.00%~43.40%)、工具(4.73%~41.60%)、地面(2.86%~49.60%),其中,大曲贡献的真菌主要包括嗜热子囊菌属和曲霉属,工具贡献的真菌主要包括毕赤酵母属和酵母属,从地面富集的微生物主要包括毕赤酵母属、酵母属、曲霉属、嗜热子囊菌属等^[8,27,32-33,44-45]。对于大曲清香型白酒初始发酵糟醅而言^[2-3,25],细菌微生物主要源于大曲(9.10%~27.39%)和工具(0.54%~42.78%),贡献的微生物包括魏斯氏菌属、芽孢杆菌属、乳酸杆菌属等;真菌微生物主要源于大曲(61.06%~80.00%)、工具(0.35%~26.69%)和地面(11.92%~19.84%),贡献的微生物主要包括毕赤酵母属、假丝酵母菌属、扣囊腹膜孢酵母属和曲霉属等。

表2 三种典型白酒初始发酵糟醅的微生物来源
Table 2 Microbial sources in the initial fermentaed grains of three typical types of Baijiu

香型	微生物来源	来源占比	主要贡献微生物
浓香型	中温或中偏高温大曲	细菌:13.50%~49.23%	芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、高温放线菌属(<i>Thermoactinomyces</i>)、克罗彭施泰特氏菌属(<i>Kroppenstedtia</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)
		真菌:40.53%~73.28%	曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、嗜热子囊菌属(<i>Thermoascus</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)
	窖泥	细菌:7.00%~56.51%	氢孢菌属(<i>Hydrogenispora</i>)、产己酸菌属(<i>Caproiciproducens</i>)、梭状芽孢杆菌属(<i>Clostridium</i>)、理研菌属(<i>Petrimonas</i>)
		真菌:0.00~7.00%	—
	工具	细菌:0.95%~15.20%	—
		真菌:1.60%~3.20%	德巴利酵母属(<i>Debaryomyces</i>)、总状横梗霉属(<i>Lichtheimia</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)
酱香型	地面	细菌:0.05%~10.00%	—
		真菌:0.05%~0.10%	假丝酵母菌属(<i>Candia</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、链格孢霉属(<i>Alternaria</i>)
	高温大曲	细菌:92.00%~95.60%	枝芽孢杆菌属(<i>Virgibacillus</i>)、克罗彭施泰特氏菌属(<i>Kroppenstedtia</i>)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、海洋芽孢杆菌属(<i>Oceanobacillus</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)
		真菌:15.00%~43.40%	嗜热子囊菌属(<i>Thermoascus</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)
	工具	细菌:0.00~1.84%	—
		真菌:4.73%~41.60%	毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、酵母属(<i>Saccharomyces</i>)
大曲清香型	地面	细菌:1.20%~1.40%	—
		真菌:2.86%~49.60%	毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、酵母属(<i>Saccharomyces</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、嗜热子囊菌属(<i>Thermoascus</i>)
	低温大曲	细菌:9.10%~27.39%	克罗彭施泰特氏菌属(<i>Kroppenstedtia</i>)、魏斯氏菌属(<i>Weissella</i>)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)
		真菌:61.06%~80.00%	毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)
	工具	细菌:0.54%~42.78%	魏斯氏菌属(<i>Weissella</i>)、芽孢杆菌属(<i>Bacillus</i>)、乳酸杆菌属(<i>Lactobacillus</i>)
		真菌:0.35%~26.69%	毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)
	地面	细菌:0.50%~5.68%	—
		真菌:11.92%~19.84%	毕赤酵母属(<i>Pichia</i>)、假丝酵母菌属(<i>Candida</i>)、扣囊腹膜孢酵母属(<i>Saccharomycopsis</i>)、曲霉属(<i>Aspergillus</i>)、酵母属(<i>Saccharomyces</i>)

注:表中的微生物来源仅列举了至少被2次报道的来源,“—”表示对应来源的微生物的组成未被详细提及。

由此可见,无论哪种典型白酒,其发酵均受到生产环境微生物的影响。其中,浓香型和大曲清香型白酒发酵微生态的细菌微生物由大曲和环境微生物区系共同主导,而真菌微生物主要依赖于大曲的贡献。相反,酱香型白酒发酵微生态的细菌微生物主要由大曲贡献,而其真菌微生

物还依赖于堆积发酵过程中工具和地面的显著贡献。总体而言,三种典型白酒发酵微生态源于环境的细菌微生物主要包括魏斯氏菌属、芽孢杆菌属、乳酸杆菌属等属的微生物,源于环境的真菌微生物主要包括曲霉属、总状横梗霉属、嗜热子囊菌属、毕赤酵母属、假丝酵母菌属、扣囊腹膜

孢酵母属、酵母属、德巴利酵母属等属的微生物。以上微生物均为三种典型白酒发酵过程中常见的微生物,可能对白酒发酵过程具有重要作用。

3.3 三种典型白酒发酵糟醅微生物的功能特性

3.3.1 分泌酶

尽管三种典型白酒均是以大曲为糖化发酵剂,但由于不同大曲的糖化酶、液化酶等酶活性的不同^[46],可能使得不同白酒的发酵过程依赖环境微生物的程度存在差异。其中,酱香型白酒的堆积发酵过程被证实为影响酱香型白酒发酵糟醅糖化过程的关键环节,主要源于环境中的曲霉属、总状横梗霉属、嗜热子囊菌属、毕赤酵母属、酿酒酵母属等微生物,通过分泌淀粉酶、葡糖淀粉酶和蛋白酶等水解酶,促进酱酒糟醅的糖化过程^[33]。同时,部分芽孢杆菌物种也被证实可分泌淀粉酶、蛋白酶等水解酶,如解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens*)、枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)、地衣芽孢杆菌(*Bacillus licheniformis*)、贝莱斯芽孢杆菌(*Bacillus velezensis*)等^[47-49],环境中的这些微生物定植于糟醅,可能也有助于促进糟醅糖化过程。因此,环境中的微生物定植于发酵糟醅,可通过分泌降解酶,将糟醅中的淀粉和蛋白质等大分子化合物转化为葡萄糖和氨基酸小分子化合物,从而促进糟醅发酵的启动^[6,32,48,50-51]。

3.3.2 驱动白酒发酵微生态的演替

从环境中定植于糟醅中的微生物通过物种间的协作、竞争等过程共同驱动糟醅微生物群落的定向构建,特别是部分微生物还被鉴定为白酒发酵的生物标识物,被认为是发酵微生物区系的潜在驱动力^[52]。ZHANG H X等^[26]研究表明,酱香型白酒发酵糟醅中的毕赤酵母属主要源于堆积环境,且对酱香型白酒的发酵过程起着重要驱动作用。MU Y等^[53]以浓香型白酒发酵糟醅为对象,证实了毕赤酵母属在白酒发酵糟醅中的生物标识地位,乳酸杆菌属也对浓香型白酒发酵具有重要驱动作用,但未证实环境中乳酸杆菌属在浓香型白酒发酵过程中的作用。

3.3.3 参与香味物质的合成

对于细菌微生物而言,魏斯氏菌属和乳酸杆菌属为三种典型白酒发酵糟醅中最常见的优势细菌之一,是糟醅中酸类物质的主要贡献微生物^[49,53-55]。同时,魏斯氏菌属还被报道与糟醅中多种风味物质的合成密切相关,如苯甲醛、2-庚酮、癸酸乙酯等^[55-56],而乳酸杆菌属还与多种乙酯类化合物的合成密切相关^[3,57]。芽孢杆菌属与其他微生物的协同作用,可能有助于糟醅中乙酸、丁酸、琥珀酸二乙酯等物质的生物合成^[3,32]。然而,由于芽孢杆菌属分泌的伊枯草菌素A及杆菌霉素D均具有较强的抗真菌活性^[58-59],其较高的微生物丰度可能抑制糟醅中酵母及其他真菌微生物的生长繁殖,如假丝酵母菌属、毕赤酵母属等^[2]。除以上微生物外,窖泥还对浓香型白酒发酵系统贡献产己酸菌属、梭状

芽孢杆菌属、理研菌属等微生物,这些微生物被报道与糟醅中己酸的合成密切相关,赋予了浓香型白酒独特的风味特征^[60]。特别是产己酸菌属及梭状芽孢杆菌属的微生物,如*Caproiciproducens* sp. CPB-2、*Caproiciproducens* sp. YR-4、克氏梭菌(*Clostridium kluyveri*)、速生梭菌(*Clostridium celerecrescens*)、丁酸梭菌(*Clostridium butyricum*)等^[11-12,61-62],被证实具有较高合成己酸的能力,为浓香型白酒己酸乙酯的合成提供前体物质。

对于真菌微生物而言,毕赤酵母属、假丝酵母菌属、扣囊腹膜孢酵母属、酵母属、德巴利酵母属等酵母类微生物,不仅是糟醅中醇类物质合成主要贡献者,也是糟醅中香味物质的重要贡献微生物^[32,44]。如毕赤酵母属被证实所有白酒发酵过程中作为非酿酒酵母而产多种醇类、有机酸和酯类化合物^[32,44],特别是白酒发酵系统中常见的库德里阿兹威氏毕赤酵母(*Pichia kudriavzevii*)^[63]。WANG J B等^[64]研究表明,近平滑念珠菌(*Candida parapsilosis*)具有较高的酯酶基因及酰基转移酶途径的Fas1、Fas2、Eht1和Faa4基因丰度,可通过促进糟醅中己酸乙酯的生物合成改善白酒风味。扣囊腹膜孢酵母属作为白酒发酵糟醅常见的微生物之一,参与多种风味物质的合成,如*Saccharomycopsis fibuligera*不仅对己醇、糠醇等醇类化合物的合成有影响,还参与糟醅中乙酸乙酯、己酸乙酯、癸醛等风味物质的合成^[65]。因此,环境中的微生物可能还是白酒发酵系统香味物质形成的重要参与者,对白酒独特风味的形成具有重要作用。

4 结语

综上所述,环境微生物在白酒发酵微生态中的定植可能不仅有助于糟醅发酵的启动及糟醅微生物群落的构建,还有助于白酒风味轮廓的形成。然而,现有研究对环境微生态的演替与白酒发酵微生态系统间的关联仍认识不足,对环境功能微生物在白酒发酵微生态中的作用仍缺乏系统性研究,这限制了人们对环境微生物在白酒酿造过程中所发挥功能的认识。在后续的研究中,可基于多组学技术方法在探究环境微生物对发酵微生态的贡献比率基础上,探究源于环境的微生物在发酵中的作用。此外,还可进一步深入探索环境功能微生物的生长特性,制定工艺措施进行定向驯化环境微生物群落,从而塑造有利于白酒生产的环境微生态,促进白酒品质提升。

参考文献:

- [1] LI Y L, LIU S P, ZHANG S Y, et al. Spatiotemporal distribution of environmental microbiota in spontaneous fermentation workshop: The case of Chinese *Baijiu*[J]. *Food Res Int*, 2022, 156: 111126.
- [2] WANG X, DU H, ZHANG Y, et al. Environmental microbiota drives microbial succession and metabolic profiles during Chinese liquor fermentation[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2017, 84(4): e02369-17-17.
- [3] PANG X N, HUANG X N, CHEN J Y, et al. Exploring the diversity and

- role of microbiota during material pretreatment of light-flavor *Baijiu*[J]. **Food Microbiol**, 2020, 91: 103514.
- [4] WANG L P, TANG P, ZHANG P J, et al. Unraveling the aroma profiling of *Baijiu*: Sensory characteristics of aroma compounds, analytical approaches, key odor-active compounds in different *Baijiu*, and their synthesis mechanisms[J]. **Trends Food Sci Tech**, 2024, 146: 104376.
- [5] 邱显平, 黄桥, 杨静, 等. 浓香型白酒在新, 老窖池发酵过程中酒醅微生物群落结构差异分析[J]. 中国酿造, 2024, 43(1): 50-56.
- [6] 潘强林, 岳松, 张庆, 等. 大曲功能菌的分离及应用进展[J]. 食品与发酵工业, 2024, 50(16): 408-420.
- [7] WANG C L, LI C Y, BIN Z Q, et al. Workshop environment heterogeneity shaped the microbiome and metabolome profiles during Xiasha round of Jiangxiangxing *Baijiu*[J]. **Food Chem: X**, 2024, 22: 101264.
- [8] LU Y, ZHANG C, ZHAO H, et al. Effect of environmental microorganisms on fermentation microbial community of sauce-flavor *Baijiu*[J]. **Foods**, 2023, 12(1): 10.
- [9] PANG X N, HAN B Z, HUANG X N, et al. Effect of the environment microbiota on the flavour of light-flavour *Baijiu* during spontaneous fermentation[J]. **Sci Rep**, 2018, 8: 3396.
- [10] 朱治宇, 黄永光. 茅台镇酱香白酒不同轮次主酿区可培养霉菌种群结构多样性[J]. 食品科学, 2020, 41(22): 184-192.
- [11] 叶光斌, 夏尚超, 宗绪岩, 等. 窖泥微生物的分离、鉴定和己酸菌代谢产物的初步分析[J]. 中国酿造, 2024, 43(9): 85-91.
- [12] 程伟, 李娜, 张杰, 等. 金种子优质窖泥高产己酸菌的筛选鉴定及其应用性能分析[J]. 酿酒科技, 2020(1): 89-95.
- [13] 熊盈盈, 莫祯妮, 邱树毅, 等. 未培养环境微生物培养方法的研究进展[J]. 微生物学通报, 2021, 48(5): 1765-1779.
- [14] ZHU M, ZHENG J, HUANG D, et al. Effects of environmental factors on the microbial community changes during medium-high temperature Daqu manufacturing[J]. **Food Res Int**, 2022, 153: 110955.
- [15] MAO J, LIU X, XU Y, et al. Unraveling the correlations between bacterial diversity, physicochemical properties and bacterial community succession during the fermentation of traditional Chinese strong-flavor Daqu[J]. **LWT-Food Sci Technol**, 2022, 154: 112764.
- [16] ZHOU J L, LI X C, LI S J, et al. Airborne microorganisms and key environmental factors shaping their community patterns in the core production area of the Maotai-flavor *Baijiu*[J]. **Sci Total Environ**, 2024, 912: 169010.
- [17] 王慧, 鞠峰. 宏基因组学在环境微生物组研究中的应用与展望[J]. 微生物学通报, 2024, 51(6): 1814-1833.
- [18] BROWN C T, HUG L A, THOMAS B C, et al. Unusual biology across a group comprising more than 15% of domain bacteria[J]. **Nature**, 2015, 523: 14486.
- [19] JING X, GONG Y, PAN H, et al. Single-cell Raman-activated sorting and cultivation (scRACS-culture) for assessing and mining in situ phosphate-solubilizing microbes from nature[J]. **ISME Commun**, 2022, 2: 106.
- [20] CHEN C, YANG H Q, ZHANG K Z, et al. Revealing microbiota characteristics and predicting flavor-producing sub-communities in Nongxiangxing *Baijiu* pit mud through metagenomic analysis and metabolic modeling[J]. **Food Res Int**, 2024, 188: 114507.
- [21] 贺雨杰, 唐雨润, 蒋小清, 等. 泸州产区浓香型白酒酿造微环境-风味相关性分析[J]. 中国酿造, 2024, 43(2): 98-105.
- [22] HE G, GAO L, DENG Y, et al. Microbial succession in different years of pit mud from a distillery in Sichuan for Nong-xiang *Baijiu* fermentation[J]. **Food Sci Biotechnol**, 2024, 33(13): 3083-3092.
- [23] 王秀秀, 汪俊卿, 吕志远, 等. 浓香型白酒酿造区域空气微生物群落结构研究[J]. 中国酿造, 2024, 43(3): 33-39.
- [24] 符长彪, 明红梅, 张宿义, 等. 机械化与传统酿造方式下浓香型白酒酿造环境微生物群落结构对比分析[J]. 食品与发酵工业, 2023, 49(4): 145-153.
- [25] 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.
- [26] ZHANG H X, WANG L, TAN Y W, et al. Effect of *Pichia* on shaping the fermentation microbial community of sauce-flavor *Baijiu*[J]. **Int J Food Microbiol**, 2021, 336: 108898.
- [27] 张红霞, 徐岩, 杜海. 酱香型白酒堆积发酵过程中真菌的结构及其来源分析[J]. 食品与发酵工业, 2024, 50(20): 42-49.
- [28] 相里加雄, 曹苗文, 杨凯环, 等. 清香型白酒不同酿造工艺下环境微生物群落结构差异[J]. 酿酒, 2022, 49(1): 118-123.
- [29] 胡申才, 杜艾明, 李良, 等. 清香型白酒酿造菌群结构组成及来源分析[J]. 酿酒科技, 2021, 44: 55-60.
- [30] 王雪山. 不同环境清香类型白酒发酵微生物种群结构比较及溯源解析[D]. 无锡: 江南大学, 2018.
- [31] 胡世伟, 王超凡, 王景春, 等. 浓香型白酒窖泥微生物群落及其风味成分研究进展[J]. 中国酿造, 2023, 42(12): 9-12.
- [32] 苏正, 彭伟, 杨博, 等. 酱香型白酒酿造工艺的研究进展[J]. 酿酒, 2024, 51(6): 13-18.
- [33] 樊科权, 刘孟华, 唐清兰, 等. 浓香型白酒不同窖龄窖池微生物群落特征研究[J]. 酿酒科技, 2024(7): 60-64.
- [34] 文静, 罗艺轩, 刘丹, 等. 浓香型白酒复产前后车间内外环境细菌结构与多样性分析[J]. 酿酒科技, 2025(8): 22-28.
- [35] KNIGHTS D, KUCZYNSKI J, CHARLSON E S, et al. Bayesian community-wide culture-independent microbial source tracking[J]. **Nature Methods**, 2011, 8(9): 761-765.
- [36] SHENHAV L, THOMPSON M, JOSEPH T A, et al. FEAST: fast expectation-maximization for microbial source tracking[J]. **Nature Methods**, 2019, 16(7): 627-632.
- [37] ROGUET A, EREN A M, NEWTON R J, et al. Fecal source identification using random forest[J]. **Microbiome**, 2018, 6(1): 185.
- [38] XU S S, ZHOU H, XU B Y, et al. Environmental microbiota and its influence on microbial succession and metabolic profiles in *Baijiu* fermentation across three distinct-age workshops[J]. **LWT-Food Sci Technol**, 2024, 201: 116262.
- [39] 卢星霏, 谢瑞临, 秦辉, 等. 浓香型白酒酿造生态特征对酿造微生态的支撑研究[J]. 中国酿造, 2024, 43(12): 155-160.
- [40] 邓宇珂. 浓香型白酒酿造微生物溯源及大曲来源优势微生物功能研究[D]. 宜宾: 四川轻化工大学, 2022.
- [41] WANG X, DU H, XU Y. Source tracking of prokaryotic communities in fermented grain of Chinese strong-flavor liquor[J]. **Int J Food Microbiol**, 2017, 244: 27-35.
- [42] TAN Y, ZHONG H, ZHAO D, et al. Succession rate of microbial community causes flavor difference in strong-aroma *Baijiu* making process[J]. **Int J Food Microbiol**, 2019, 311: 108350.

- [43] 刘茗铭,赵金松,边名鸿,等. 高温大曲中微生物的研究进展[J]. 酿酒, 2021, 48(5): 8-11.
- [44] WANG L. Research trends in Jiang-flavor *Baijiu* fermentation: From fermentation microecology to environmental ecology[J]. **J Food Sci**, 2022, 87: 16092.
- [45] ZOU T X, MU Y C, QI Q, et al. Analysis of microbial community succession and its metabolic characteristics in the first and second rounds of cave-brewed sauce-flavor *Baijiu*[J]. **Food Biosci**, 2024, 60: 104485.
- [46] HUANG Y, LI D, MU Y, et al. Exploring the heterogeneity of community and function and correspondence of "species-enzymes" among three types of Daqu with different fermentation peak-temperature via high-throughput sequencing and metagenomics[J]. **Food Res Int**, 2024, 176: 113805.
- [47] YANG Y, ZOU Y, ZENG K, et al. Effect of *Bacillus subtilis* fortified inoculation on the microbial communities in different niches of Daqu[J]. **J Biosci Bioeng**, 2022, 134(5): 407-415.
- [48] MU Y, YAO S, HUANG Y, et al. Unveiling the metabolic heterogeneity and formation mechanism in Chinese typical Daqu based on Qu-omics [J]. **Food Res Int**, 2025, 202: 115735.
- [49] XU B, XU S, CAI J, et al. Analysis of the microbial community and the metabolic profile in medium-temperature Daqu after inoculation with *Bacillus licheniformis* and *Bacillus velezensis*[J]. **LWT-Food Sci Technol**, 2022, 160: 113214.
- [50] WANG Z, JI X, WANG S, et al. Sugar profile regulates the microbial metabolic diversity in Chinese *Baijiu* fermentation[J]. **Int J Food Microbiol**, 2021, 359: 109426.
- [51] DONG W, ZENG Y, CUI Y, et al. Unraveling the composition and succession of microbial community and its relationship to flavor substances during Xin-flavor *Baijiu* brewing[J]. **Int J Food Microbiol**, 2022, 372: 109679.
- [52] WANG S, XIONG W, WANG Y, et al. Temperature induced annual variation in microbial community changes and resulting metabolome shifts in a controlled fermentation system[J]. **mSystems**, 2020, 5: e00555-00520.
- [53] MU Y, HUANG J, ZHOU R Q, et al. Bioaugmented Daqu-induced variation in community succession rate strengthens the interaction and metabolic function of microbiota during strong-flavor *Baijiu* fermentation[J]. **LWT-Food Sci Technol**, 2023, 182: 114806.
- [54] XUE Y, TANG F, CAI W, et al. Bacterial diversity, organic acid, and flavor analysis of Dacha and Ercha fermented grains of Fen flavor *Baijiu* [J]. **Front Microbiol**, 2022, 12: 769290.
- [55] XU Y Q, WU M Q, ZHAO D, et al. Simulated fermentation of strong-flavor *Baijiu* through functional microbial combination to realize the stable synthesis of important flavor chemicals[J]. **Foods**, 2023, 12: 644.
- [56] GUIMING F, DENG M, CHEN K, et al. Peak-temperature effects of starter culture (Daqu) on microbial community succession and volatile substances in solid-state fermentation (Jiupei) during traditional Chinese special-flavour *Baijiu* production[J]. **LWT-Food Sci Technol**, 2021, 152: 112132.
- [57] SONG Z W, DU H, XU Y, et al. Unraveling core functional microbiota in traditional solid-state fermentation by high-throughput amplicons and metatranscriptomics sequencing[J]. **Front Microbiol**, 2017, 8: 1294.
- [58] ZHAO C, LV X, FU J, et al. *In vitro* inhibitory activity of probiotic products against oral *Candida* species[J]. **J Appl Microbiol**, 2016, 121(1): 254-262.
- [59] TABBENE O, KALAI L, SLIMENE I B, et al. Anti-*Candida* effect of bacillomycin D-like lipopeptides from *Bacillus subtilis* B38[J]. **FEMS Microbiol Lett**, 2011, 13: 2199.
- [60] PAN Y, WANG Y, HAO W, et al. Metatranscriptomics unravel composition, drivers, and functions of the active microorganisms in light-flavor liquor fermentation[J]. **Microbiol Spectrum**, 2022, 10(3): e0215121.
- [61] 李超,王金晓,冯鹏鹏,等. 己酸菌选育及在浓香型白酒生产中的应用[J]. 中国酿造, 2020, 39(8): 1-6.
- [62] 郭艺山,苏江滨,陈茂彬. 利用16s rDNA测序对1株高产己酸菌株的鉴定[J]. 酿酒, 2013, 40(4): 72-75.
- [63] HUANG J, QIAO C, WANG X, et al. The microsphere of sodium alginate-chitosan-*Pichia kudriavzevii* enhanced esterase activity to increase the content of esters in *Baijiu* solid-state fermentation[J]. **Food Chem**, 2023, 407: 135154.
- [64] WANG J B, LIU Z W, WANG X, et al. Optimizing *Baijiu* fermentation with high-yield ethyl caproate-producing *Candida parapsilosis* strain[J]. **LWT-Food Sci Technol**, 2024, 203: 116347.
- [65] TANG J, LIN B, SHAN Y, et al. Application of indigenous *Saccharomycopsis fibuligera* for light-flavor *Baijiu* fermentation: Changes of microbial community and flavor metabolism[J]. **Curr Res Food Sci**, 2025, 10: 101008.