从江煨酒酒曲微生物群落结构和功能特性

邵 蕾[1]，李术钗[1]，韦胜斌[2]，申 刚[1]，石丽红[1]，许 锋[1]，朱家红[1]，刘 勇[1,*]
（1.贵阳康养职业大学药学院，贵州 贵阳 550000；
2.贵州从江西部壮族煨窖制酒有限责任公司，贵州 黔东南 556000）

摘 要：以从江煨酒酒曲为研究对象，利用宏基因组测序技术对酒曲的微生物菌群多样性进行分析及功能预测，进一步基于京都基因与基因组百科全书数据库及碳水化合物活性酶数据库对酒曲微生物可能参与的代谢途径及核心酶类进行预测分析。结果表明，从江煨酒酒曲中的优势门为接合菌门（Mucoromycota）、子囊菌门（Ascomycota）、芽孢杆菌门（Bacillota）及假单胞杆菌门（Pseudomonadota）。优势属为根霉属（*Rhizopus*）、曲霉属（*Aspergillus*）、复膜胞酵母属（*Saccharomycopsis*）及毛霉属（*Mucor*）。优势种为少根根霉（*Rhizopus arrhizus*）、戴尔根霉（*Rhizopus delemar*）、小孢根霉（*Rhizopus microsporus*）及克拉通复膜孢酵母（*Saccharomycopsis crataegensis*）。从江煨酒酒曲中的微生物主要参与碳水化合物代谢、氨基酸代谢、核苷酸代谢、能量代谢等；核心碳水化合物酶类为糖苷水解酶、α-淀粉酶、几丁质酶及糖基转移酶。该研究结果为开展煨酒制曲及风味工艺优化研究提供理论依据。

关键词：从江煨酒；酒曲；多样性；群落结构；功能

Microbial Community Structure and Functional Characteristics of Jiuqu in Congjiang Weijiu

SHAO Lei[1]，LI Shuchai[1], WEI Shengbin[2], SHEN Gang[1], SHI Lihong[1], XU Feng[1], ZHU Jiahong[1], LIU Yong[1,*]
(1. College of Pharmacy, Guiyang Kangyang University, Guiyang 550000, China;
2. Guizhou Congjiang Xibu Zhuang Pit-Brewed Liquor Co. Ltd., Qiandongnan 556000, China)

Abstract: Using Jiuqu of Congjiang Weijiu as research objects, the microbial community diversity and function of Jiuqu was analyzed by Illumina MiSeq high-throughput sequencing technique. The potential metabolic pathways and core enzymes mediated by microorganisms in the Jiuqu were further predicted and annotated based on the Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (KEGG) and Carbohydrate-Active enZYmes (CAZy) databases, respectively. The results showed that the dominant phyla in Jiuqu of Congjiang Weijiu included Mucoromycota, Ascomycota, Bacillota, and Pseudomonadota. The predominant genera were *Rhizopus*, *Aspergillus*, *Saccharomycopsis*, and *Mucor*. *Rhizopus arrhizus*, *Rhizopus delemar*, *Rhizopus microsporus* and *Saccharomycopsis crataegensis* were predominant species. The microorganisms in Congjiang WeiJiu Jiuqu were mainly involved in carbohydrate metabolism, amino acid metabolism, nucleotide metabolism and energy metabolism. The core carbohydrate enzymes identified in Jiuqu were glycoside hydrolase, α-amylase, chitinase, and glycosyltransferase. The results provided a theoretical basis for conducting studies on the Weijiu Jiuqu-making and the optimization of its flavor-related processes.

Keywords: Congjiang Weijiu; Jiuqu; diversity; community structure; function
DOI:10.11882/j.issn.0254-5071.2026.05.019
中图分类号：TS261.1 文献标志码：A 文章编号：0254-5071（2026）05-0152-06

收稿日期：2025-07-22
基金项目：贵阳康养职业大学博士科研启动资金项目（贵康大K2024-8）；
贵阳康养职业大学科技计划项目（贵康大K2024-30）；贵州省科技厅项目（黔科合成果[2024]一般148）；
贵阳市科技局项目（筑科合同[2024]2-36号）
第一作者简介：邵蕾（1995—），女，讲师，博士，研究方向为中药材微生物发酵与贵州特色酒曲/酒微生物群落组成。
E-mail: 1065172169@qq.com
*通信作者简介：刘勇（1990—），男，教授级高级工程师，硕士，研究方向为生物医药与特膳食品开发。
E-mail: gzuliuyong@163.com

引文格式：
邵蕾, 李术钗, 韦胜斌, 等. 从江煨酒酒曲微生物群落结构和功能特性[J]. 中国酿造, 2026, 45(5): 152-157. DOI:10.11882/j.issn.0254-5071.2026.05.019. http://www.chinabrewing.net.cn
SHAO Lei, LI Shuchai, WEI Shengbin, et al. Microbial community structure and functional characteristics of Jiuqu in Congjiang Weijiu[J]. China Brewing, 2026, 45(5): 152-157. (in Chinese with English abstract) DOI:10.11882/j.issn.0254-5071.2026.05.019. http://www.chinabrewing.net.cn

煨酒是贵州省黔东南苗族侗族自治州从江县壮族村寨的传统特色酒品，以香禾糯米、山泉水及祖制酒曲为原料，经蒸饭、摊晾、发酵、煨制等古法工序酿制而成，酒液呈深褐色且口感绵柔香甜，具有越陈越香的特性。其核心工序包含5个阶段：原料处理、摊晾拌曲、发酵取液、煨制处理、封存熟成。作为黔东南州非物质文化遗产项目，其酿造技艺融合壮族传统饮食文化，在婚丧嫁娶、节庆祭祀等场合具有重要文化功能。但其工艺传承长期局限于经验范式，核心发酵载体——酒曲的微生物组学特征尚未被系统阐明，成为制约传统工艺现代化转型与文化价值转化的关键瓶颈。

近年来，随着微生物组学技术的快速发展，宏基因组测序在揭示传统发酵食品中微生物群落的多样性、功能特征及其与风味形成的关联研究中发挥着重要的作用。酒曲作为酒酿造的核心，其微生物群落的结构、代谢网络与风味物质的合成途径，是决定酒品质与独特性的关键因素。目前，对各种类型的酒曲微生物的组成研究已经较为丰富。如利用高通量测序技术，李仍树等[1]分析了4种芝麻香型酒曲的理化特性、微生物群落及功能，揭示了酒曲微生物对白酒独特风味的不同作用。陈申习等[2]分析了清香型酒曲及酱香型酒曲的真菌群落结构和多样性差异，表明真菌的种类对酒曲的风味有重要的影响，为提升酒曲风味提供了真菌资源方面的参考。谢玲等[3]同样采用高通量测序技术对贵州特色米酒酒曲微生物群落多样性进行分析，结果表明，拟杆菌门（Bacteroidota）、哈萨克斯坦酵母属（*Kazachstania*）、乳杆菌属（*Lactobacillus*）和伊萨酵母属（*Issatchenkia*）是引起黔南州和黔东南州米酒曲样品细菌和真菌类群差异最主要的菌群。煨酒作为贵州特色酒品，鲜有对其酒曲微生物的组成研究，酒曲微生物群落组成、微生物功能及其与酿造环境的互作机制亟待阐明。本研究以从江煨酒传统酒曲为对象，采用宏基因组测序技术结合生物信息学分析，旨在解析其微生物群落结构、群落功能特征，为后续科学阐释煨酒酿造机理、优化工艺参数及提高煨酒酒曲与煨酒产品质量提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 材料与试剂

3份从江煨酒酒曲采集自贵州从江西部壮族煨窖制酒有限责任公司，充分磨碎、混匀为一个样品，于－20 ℃冰箱保存，JQ1、JQ2和JQ3为其3个生物学重复。

Taq DNA聚合酶（5 U/μL） 美国Thermo Fisher Scientific公司；SanPrep柱式DNA凝胶回收试剂盒 生工生物工程（上海）股份有限公司；Rapid Plus Illumina平台DNA文库制备试剂盒（RK20208） 武汉爱博泰克生物科技有限公司；其他试剂均为国产分析纯。

1.2 仪器与设备

Covaris超声波破碎仪 美国Covaris公司；Qubit 2.0荧光计 美国Thermo Fisher Scientific公司；5400片段分析仪 美国Agilent公司；NovaSeq X Plus Series PE150 美国Illumina公司。

1.3 方法

1.3.1 DNA提取

采用十六烷基三甲基溴化铵法提取酒曲样品中微生物的总基因组DNA，用1%琼脂糖凝胶电泳和超微量紫外分光光度计检测DNA的纯度和完整性，并采用荧光计对DNA浓度进行精确定量。

1.3.2 文库构建及质检

取1 μg煨酒酒曲基因组DNA，用超声波破碎仪随机打断成长度约为350 bp的片段后进行文库的构建，经末端修复、加A尾、加测序接头、纯化、聚合酶链式反应（polymerase chain reaction，PCR）扩增等步骤完成整个文库制备。文库构建完成后，检测文库片段的完整性及插入片段大小，符合预期后，使用实时荧光定量PCR对文库有效浓度（＞3 nmol/L）进行准确定量，以保证文库质量。文库检合格后，把不同文库按照有效浓度及目标下机数据量需求pooling后进行PE150测序。

1.4 数据处理

对原始数据进行过滤处理得到有效数据，再进行组装得到个体组装与混合组装基因片段（Scaftigs）。基于组装后的Scaftigs进行基因预测与去冗余，构建基因目

录，从而进行相应的基因目录在各样品中的丰度信息计算。对数据进行宏基因组装、物种注释及丰度分析。从基因目录出发，基于京都基因与基因组百科全书（Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes，KEGG）和碳水化合物活性酶（Carbohydrate-Active enZYmes，CAZy）数据库对酒曲微生物参与的代谢途径和酒曲中的核心碳水化合物酶类进行分析。

2 结果与分析

2.1 高通量测序结果分析

2.1.1 数据处理及组装

对原始数据进行预处理，使用MEGAHIT组装软件（http://www.metagenomics.wiki/tools/assembly/megahit）进行组装分析。由表1、2可知，从酒曲样品中一共得到的有效测序量及Scaftigs数量分别为7 G、124 336条。

表 1 从江煨酒酒曲数控质控结果
Table 1 Numerical quality control results of Congjiang Weijiu Jiuqu

样品	原始测序量/G	过滤后得到的测序量/G	过滤Q20/%	过滤后Q30/%	过滤后GC/%	有效率/%
JQ1	6.62	6.57	98.68	96.27	38.72	99.21
JQ2	7.40	7.34	98.69	96.31	39.47	99.24
JQ3	7.15	7.09	98.61	96.07	38.55	99.13

表 2 从江煨酒酒曲序列组装结果
Table 2 Sequence assembly results of Congjiang Weijiu Jiuqu

样品	总长/bp	Scaftigs数量	平均长度/bp	N50长度/bp	N90长度/bp	最大长度/bp
JQ1	196 772 480	118 687	1 657.91	3 131	616	154 320
JQ2	210 508 267	130 363	1 614.79	2 820	612	109 284
JQ3	203 128 501	123 959	1 638.67	3 018	614	124 960

2.1.2 酒曲样本中微生物菌群多样性分析

微生物群落物种多样性通常使用α-多样性指数表示。Shannon指数、ACE指数、Chao1指数、Simpson指数是评价微生物群落物种丰富度与均匀度的常用综合指标。其中，Shannon指数越大，则表示群落中物种的多样性越高，而Simpson指数与Shannon指数意义相反，其值越大说明群落多样性越低；Chao1指数或ACE指数越大则表明群落物种丰富度越高[4]。由表3可知，煨酒酒曲样品中微生物的Shannon指数为3.08，ACE指数为1 672.83，Chao1指数为1 690.32，Simpson指数为0.68，表明群落中存在一定程度的优势种，多样性保持较高水平。由覆盖率的数值可知实验的取样是否合理，一般认为覆盖率不小于97%时，取样合理。由表3可知，覆盖率分别达到99.99%，均高于97%，说明本次取样合理。

表 3 从江煨酒酒曲样品微生物菌群α-多样性
Table 3 α-Diversity of microbial flora in the samples of Congjiang Weijiu Jiuqu

样品	物种丰富度	Chao1指数	ACE指数	Shannon指数	Simpson指数	覆盖率/%
JQ1	1 540.0	1 693.30	1 634.10	3.08	0.68	99.99
JQ2	1 560.0	1 700.56	1 989.13	3.08	0.68	99.99
JQ3	1 569.0	1 677.11	1 665.27	3.09	0.68	99.99

2.1.3 基因预测及丰度分析

由图1可知，酒曲样本中各个基因的长度分布状态较为均匀，整体呈现平缓而连续的分布形态，无明显尖峰或断层；低长度区域和高长度区域均有数据点，不同长度的基因数量分布相对均衡，未出现某些长度基因严重缺失或过度富集，表明测序过程中基因片段提取与拼接效果良好，文库构建完整，能够较为全面和准确地反映出酒曲样本中所含微生物的基因组组成和结构特征。同时，基因长度分布的宽度较大且分布均匀，进一步提示该样本中微生物的种类较为丰富，基因多样性水平较高，可以满足后续微生物组成与功能分析。

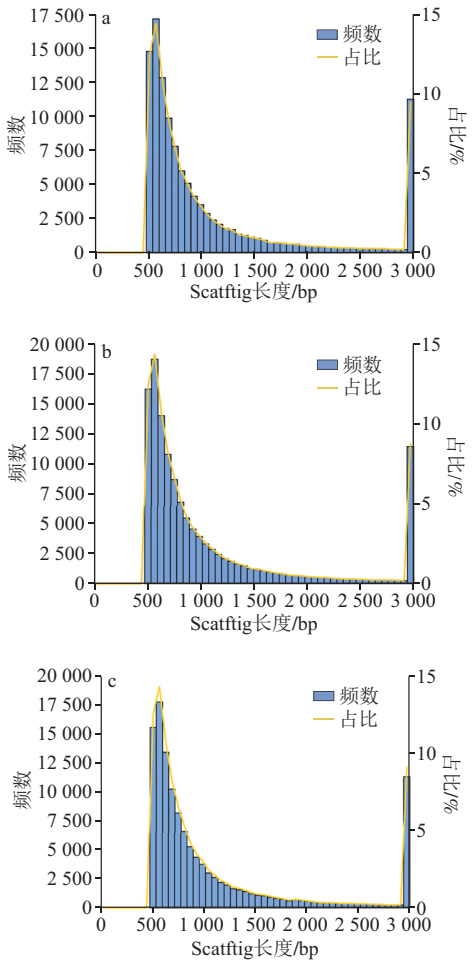

图 1 从江煨酒JQ1（a）、JQ2（b）及JQ3（c）基因长度分布统计
Fig. 1 Unigene length distribution statistics of samples JQ1 (a), JQ2 (b) and JQ3 (c) from Congjiang Weijiu Jiuqu

2.2 酒曲中微生物菌群组成分析

2.2.1 门水平菌落结构

由图2可知，基于门水平从江煨酒酒曲丰度排名前10的微生物分别为广古菌门（Euryarchaeota）、弯曲菌门（Campylobacterota）、壶菌门（Chytridiomycota）、放线菌门（Actinomycetota）、担子菌门（Basidiomycota）、拟杆菌门（Bacteroidota）、子囊菌门（Ascomycota）、假单胞杆菌门（Pseudomonadota）、芽孢杆菌门（Bacillota）及接合菌门（Mucoromycota）。其中按丰度由高到低排序为Mucoromycota＞Ascomycota＞Bacillota＞Pseudomonadota。Mucoromycota是传统酒曲中一类重要的丝状真菌，尤其在中国白酒曲、日本米曲中占据关键地位，其主要包括根霉属、毛霉属、犁头霉属等，通过分泌高效的糖化酶和代谢活性物质，主导酒曲的糖化过程并影响发酵风味[5]。Ascomycota是酒曲微生物群落的核心成员之一，主要包括酵母属、曲霉属、青霉属等，广泛参与糖化、发酵及风味形成过程[6-7]。Ascomycota在酒曲中的丰度较高，与原料（如小麦、大米）及制曲工艺密切相关[8]。从江煨酒酒曲的原料中含有米粉、米糠等，推测煨酒酒曲中检测到的Ascomycota可能来源于原料中。Bacillota是一类革兰氏阳性菌，广泛分布于自然环境和发酵系统中。在传统酒曲中，芽孢杆菌门的成员虽非主导菌群，但研究发现其在复杂碳水化合物的降解、代谢物合成及微生物互作中可能发挥独特作用[9]。Pseudomonadota是酒曲微生物群落中的一部分，在酒曲中的丰度通常低于5%，宁亚丽等[10]通过高通量测序发现，其在以杂粮为原料或混合原料的酒曲中更易检出。在酒曲中检测到少量的Pseudomonadota的原因可能是从江煨酒酒曲混合了多种原料如辣蓼草、茯苓、甘草、米粉、米糠。因此，在今后的工艺优化上，可以通过高温制曲、乳酸菌接种或原料灭菌抑制假单胞菌生长，从而减少酒曲腐败或酒体异味。

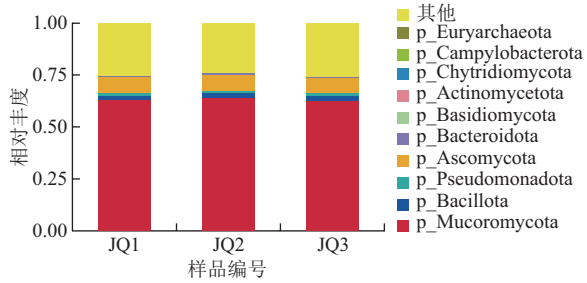

图2 基于门水平的从江煨酒酒曲中微生物群落结构分析

Fig. 2 Analysis of microbial community structure in Congjiang Weijiu Jiuqu at the phylum level

2.2.2 属水平菌落结构

由图3可知，基于属水平从江煨酒酒曲丰度排名前10的微生物分别为毛霉属（*Mucor*）、不动杆菌属（*Acinetobacter*）、假单胞杆菌属（*Pseudomonas*）、复膜孢酵母属（*Saccharomycopsis*）、曲霉属（*Aspergillus*）、毕赤氏酵母属（*Hyphopichia*）、酵母属（*Saccharomyces*）、明串珠菌属（*Leuconostoc*）、乳球菌属（*Lactococcus*）及根霉属（*Rhizopus*）。其中，优势菌属为*Rhizopus*、*Aspergillus*、*Saccharomycopsis*及*Mucor*。按照丰度占比由高到低排序为：*Rhizopus*＞*Aspergillus*＞*Saccharomycopsis*＞*Mucor*。*Rhizopus*是从江煨酒酒曲微生物群落的核心成员之一，属于Mucoromycota，这与门水平上的结果一致。*Rhizopus*以其高效的糖化能力和独特代谢活性在传统酒曲发酵中占据重要地位[11-12]。研究表明，*Rhizopus*菌株能分泌α-淀粉酶和糖化酶，将淀粉高效降解为葡萄糖，糖化效率可达80%以上[13]。另外，*Rhizopus*菌株产生的脂肪酶催化酯类合成，直接贡献酒体香气[14]。*Aspergillus*在传统酒曲中较为常见，分泌α-淀粉酶、糖化酶等，将淀粉高效降解为葡萄糖[15]，代谢物中的氨基酸生成高级醇，能增强酒体风味层次[16]。张二豪[17]、侯强川[18]等的研究表明，*Saccharomycopsis*作为一种天然发酵剂，可在发酵时通过糖类产生二氧化碳和乙醇，增加发酵食品中香气物质的含量，改善发酵的品质与风味；*Mucor*可分泌淀粉酶、蛋白酶、纤维素酶及酯化酶。李绍亮等[19]从宋河大曲中分离的毛霉菌株产纤维素酶活力达11.87 U/mL，酯化酶活力达16.03 U/mL。总状毛霉（*Mucor racemosus*）代谢产生3-羟基丁酮，作为吡嗪类香气物质的前体，间接影响白酒风味[20]。根据以上结果推测煨酒酒曲中的4种优势菌属对从江煨酒的特殊风味具有贡献。

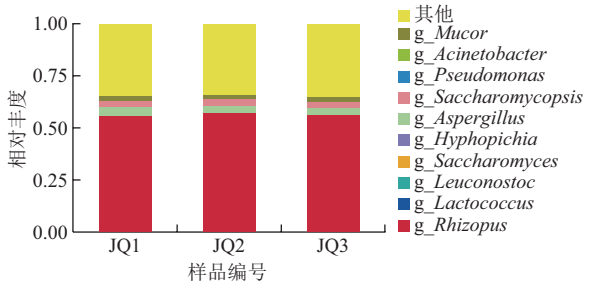

图3 基于属水平的从江煨酒酒曲中微生物群落结构分析

Fig. 3 Analysis of microbial community structure in Congjiang Weijiu Jiuqu at the genus level

2.2.3 种水平菌落结构

由图4可知，基于种水平从江煨酒酒曲丰度排名前10的微生物分别为肺炎克雷伯菌（*Klebsiella pneumoniae*）、克拉通复膜孢酵母（*Saccharomycopsis crataegensis*）、小孢根霉（*Rhizopus microsporus*）、酿酒酵母（*Saccharomyces cerevisiae*）、戴尔根霉（*Rhizopus delemar*）、乳明串珠菌（*Leuconostoc lactis*）、棉子糖乳球菌（*Lactococcus raffinolactis*）、伯顿丝孢毕赤酵母（*Hyphopichia burtonii*）、乳酸

乳球菌（*Lactococcus lactis*）、少根根霉（*Rhizopus arrhizus*）。其中，优势种为*R. arrhizus*、*R. delemar*、*R. microsporus*及*S. crataegensis*。研究表明，*R. arrhizus*是黄酒酒药中的优势霉菌，其产酶特性与代谢活性对黄酒的糖化效率和风味形成至关重要[21]。*R. microsporus*是浓香型、清香型白酒曲中的优势霉菌，参与糖化与风味物质合成。其可分泌*β*-葡聚糖酶、淀粉酶、糖化酶等，高效分解谷物原料中的大分子物质，为发酵提供可发酵糖[22-23]。而对*S. crataegensis*的研究主要集中在葡萄酒酿造中，研究发现，*S. crataegensis* YC30作为发酵剂核心菌株，可显著提升葡萄酒的香气多样性，尤其在威代尔冰酒中，其对花香味和果香味的贡献突出[24]。煨酒酒曲种水平上的优势菌以根霉菌为主，这与其他酒曲中的研究结果一致。在种水平上，超过50%的菌未描述到种，推测可能的原因是煨酒是贵州省从江县壮族村寨的特有酒类，其酒曲微生物群落具有鲜明的地域特异性，相关菌株的序列数据在数据库中缺失或极少，导致测序结果无法找到匹配的种级参考序列。

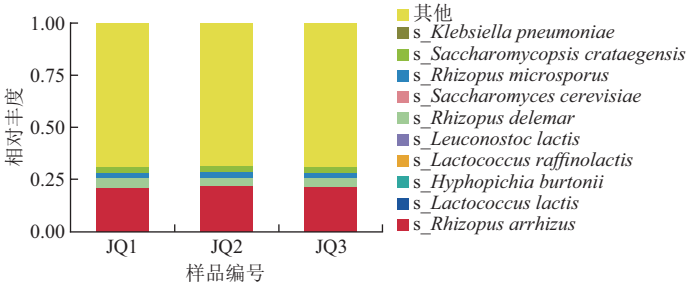

图 4 基于种水平的从江煨酒酒曲中微生物群落结构分析
Fig. 4 Analysis of microbial community structure in Congjiang Weijiu Jiuqu at the species level

2.3 酒曲微生物功能预测分析

2.3.1 从江煨酒酒曲微生物的KEGG分析

根据煨酒酒曲样品微生物的Unigene在KEGG数据库的注释结果，绘制相对丰度前10的相对丰度统计图。由图5可知，酒曲中微生物主要参与各种代谢途径，如碳水化合物代谢、氨基酸代谢、核苷酸代谢、能量代谢等，表明酒曲微生物在能量代谢和物质转化中高度活跃，这可能与酿酒过程中糖类分解、乙醇生成等关键生化反应相关[25]。富集到碳水化合物代谢、氨基酸代谢的微生物可能为后期酿酒过程中糖酵解和氨基酸转化为风味物质（如酯类、醇类）提供核心功能[26]。参与环境适应及膜转运的微生物也较多。值得注意的是，有大量的微生物功能无法明确，推测可能的原因是煨酒酒曲作为黔东南苗族侗族自治州从江县壮族村寨传统特色发酵体系，其微生物群落具有鲜明的地域和工艺特异性，很多菌株是该体系特有的，其基因序列与KEGG数据库中已知参考序列的匹配度低，在KEGG数据库中无法匹配到具体代谢途径因而被归属为“其他”。由排名前10的酒曲微生物的Unigene KEGG注释分析推测煨酒酒曲具备高效的碳水化合物代谢和环境适应性。

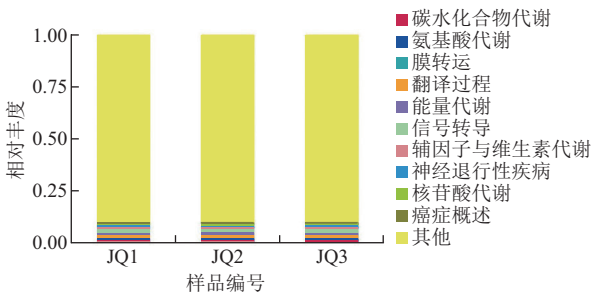

图 5 KEGG功能相对丰度分析
Fig. 5 Functional abundance analysis based on the KEGG database

2.3.2 从江煨酒酒曲微生物的CAZy分析

在基于KEGG数据库对酒曲微生物参与的代谢途径解析的基础上，进一步基于CAZy数据库注释揭示从江煨酒酒曲中的核心碳水化合物酶类。由表4可知，从江煨酒酒曲样品的核心碳水化合物酶类为GH28（糖苷水解酶）、GH13（*α*-淀粉酶）、GH18（几丁质酶）及GT2/GT4（糖基转移酶）。

表 4 从江煨酒酒曲微生物CAZy数据库功能注释
Table 4 Functional annotation of microorganisms in Congjiang Weijiu Jiuqu based on CAZy database

酶家族	功能分类	平均相对丰度	平均占比（核心酶总量）/%	酿酒中的核心作用
GH28	糖苷水解酶	0.002	20.74	降解果胶→半乳糖醛酸→调控有机酸代谢（如乳酸/琥珀酸生成），平衡酒体酸度[27]
GT2/GT4	糖基转移酶	0.002 7	10.37	合成葡聚糖/甘露聚糖（微生物胞外多糖），影响酒醅黏度及传质效率[28]
GH13	*α*-淀粉酶	0.004	41.48	水解淀粉→麦芽糖/葡萄糖，驱动乙醇发酵[29]
GH18	几丁质酶	0.002 7	27.41	降解真菌细胞壁（如酵母自溶），释放风味前体（核苷酸/氨基酸）[30]

3 结 论

从江煨酒作为传统发酵工艺的代表，其独特风味和品质依赖于酒曲中复杂的微生物群落及其功能。本研究利用宏基因组测序技术对从江煨酒酒曲的微生物菌群多样性进行分析及功能预测。发现酒曲样品中的优势门为接合菌门（Mucoromycota）、子囊菌门（Ascomycota）、芽孢杆菌门（Bacillota）及假单孢杆菌门（Pseudomonadota）。优势属为根霉属（*Rhizopus*）、曲霉属（*Aspergillus*）、复膜孢酵母属（*Saccharomycopsis*）及毛霉属（Mucor）。优势种为少根根霉（*Rhizopus arrhizus*）、戴尔根霉（*Rhizopus delemar*）、小孢根霉（*Rhizopus microsporus*）及克拉

通复膜孢酵母（*Saccharomycopsis crataegensis*）。基于KEGG数据库对酒曲微生物可能参与的代谢途径、核心酶类及其功能进行预测分析，发现酒曲中的微生物主要参与碳水化合物代谢、氨基酸代谢、核苷酸代谢、能量代谢等。进一步基于及CAZy数据库对碳水化合物酶类分析，发现从江煨酒酒曲的核心碳水化合物酶为糖苷水解酶、α-淀粉酶、几丁质酶及糖基转移酶。本研究结果对后续深入探究煨酒制曲及风味工艺奠定良好的基础。

参考文献：

[1] 李仍树, 赵德义, 王梦立, 等. 四种芝麻香型白酒酿造用曲理化性质和微生物群落的比较研究[J]. 中国酿造, 2023, 42(7): 30-35.

[2] 陈申习, 宿智新, 张磊, 等. 基于高通量测序的清香型和酱香型酒曲真菌群落特征研究 [J]. 中国酿造, 2021, 40(7): 49-53.

[3] 谢玲, 龚小会, 张东亚, 等. 贵州特色米酒产区酒曲微生物群落多样性分析[J]. 中国酿造, 2024, 43(8): 170-176.

[4] WEISS S, XU Z Z, PEDDADA S, et al. Normalization and microbial differential abundance strategies depend upon data characteristics[J]. Microbiome, 2017, 5(1): 27-45.

[5] BRAMORSHI A, CHISTEN P, RAMIREZ M, et al. Production of volatile compounds by the edible fungus *Rhizopus oryzae* during solid state cultivation on tropical agro-industrial substrate[J]. Biotechnol Lett, 1998, 20(4): 359-362.

[6] 武赟, 卜可华, 李平, 等. 黑曲霉2277菌株产纤维素酶最佳液体发酵条件的研究[J]. 食品研究与开发, 2006, 27(9): 45-48.

[7] MATRAXIA M, ALFONZO A, PRESTIANNI R, et al. Non-conventional yeasts from fermented honey by-products: focus on *Hanseniaspora uvarum* strains for craft beer production[J]. Food Microbiol, 2021, 99(10): 103806-103911.

[8] 胡宝东, 王晓丹, 王婧, 等. 酱香型大曲生产工艺与大曲品质的关系研究[J]. 食品工业, 2016, 37(2): 260-264.

[9] 徐爽, CHIRAZ, RADJI, 等. 基于PCR-DGGE指纹图谱和IIIumina MiSeq III测序分析中国传统发酵食品中细菌群落结构多样性特性[C]. 上海: 第十届乳酸菌与健康国际研讨会, 2015.

[10] 宁亚丽, 吴跃, 何嫱, 等. 基于高通量测序技术分析朝鲜族传统米酒及其酒曲中微生物群落多样性[J]. 食品科学, 2019, 40(16): 107-114.

[11] ASHKARI T, KUNKASI S, MATSUMOTON, et al. Direct fermentation of raw corn to ethanol by yeast transformants containing a modified *Rhizopus glucoamylase* gene[J]. Appl Microbiol Biot, 1989, 32(2): 129-133.

[12] 张谦, 王剑英, 林智, 等. 华根霉脂肪酶在黑曲霉中的重组表达研究[J]. 生物技术通报, 2015, 31(3): 165-170.

[13] 刘文虎, 柴丽娟, 张立强, 等. 基于宏基因组学解析不同质量等级中温大曲微生物组的异质性[J]. 微生物学报, 2023, 63(11): 4383-4398.

[14] 李业培, 周启军. 一种穆子酒曲及其制作方法: CN201810469396.2[P]. 2025-07-03.

[15] 袁亦舟, 张伟国 ,徐建中. 青稞酒曲微生物多样性分析及米根霉制曲条件优化[J]. 食品与发酵工业, 2018, 44(5): 39-45.

[16] 窦晓, 杨建刚, 马莹莹, 等. 华根霉在酿酒中的研究进展[J]. 食品与发酵工业, 2015, 41(4): 247-250.

[17] 张二豪, 何萍, 刘盼盼, 等. 西藏沙棘酵母菌的分离鉴定及其产香特性分析[J]. 食品科学, 2022, 43(20): 207-215。

[18] 侯强川, 王文航, 徐媛媛, 等. 徐坊中高温大曲发酵过程中理化品质风味及真菌群落结构变化规律研究[J]. 食品工业科技, 2024, 45(19): 133-147.

[19] 李绍亮, 李学思, 侯小歌, 等. 宋河酒曲中主要霉菌的鉴定及其产酶特性的研究[J]. 酿酒, 2016, 43(6): 24-29.

[20] 夏序春, 班世栋, 罗小叶, 等. 白酒酿造功能微生物的多样性及其应用研究进展[J]. 中国酿造, 2025, 44(4): 7-12.

[21] 郑翠银, 黄志清, 刘志彬, 等. 定量描述分析法感官评定红曲黄酒[J]. 中国食品学报, 2015, 15 (1): 205-213.

[22] KLECIUS C, RICARDO C, CARLOS F. Characterization of a β-glucanase produced by *Rhizopus microsporus* var. *microsporus*, and its potential for application in the brewing industry[J]. BMC Biochem, 2006, 7(1): 23.

[23] 张宿义, 卢中明, 周军, 等. 浓香型白酒大曲中优势霉菌的分离鉴定及产酶特性研究[J]. 食品与发酵工业, 2018, 44(12): 36-42.

[24] 葛谦, 袁亚宏, 岳田利, 等. 一株高产香气物质的克拉通覆膜孢酵母菌株YC30及其应用: CN202110089216.X[P]. 2025-11-03.

[25] 曹西伟, 朱林, 张善成, 等. 一种提高白酒中出酒率的方法: CN201810172348.7[P]. 2025-07-03.

[26] ALONSO J, CHAN R, BATTH S, et al. Metabolic engineering of *Escherichia coli* for limonene and perillyl alcohol production[J]. Metab Eng, 2013, 19(4): 33-41.

[27] JANEČEK Š, GABRIŠKO M. Remarkable evolutionary relatedness among the enzymes and proteins from the α-amylase family[J]. Cell Mol Life Sci, 2016, 73(14): 1-19.

[28] 印丽, 邱树毅, 曹文涛, 等. 酱香型白酒核心产区大曲的酶系分析[J]. 现代食品科技, 2021, 37(3): 89-96.

[29] ZHANG L, WANG S, LIU B X, et al. Changes in enzyme activity during *Saccharomyces cerevisiae* aging[J]. Food Sci Technol, 2012, 37(7): 5-9.

[30] FALCONE R, MARANGON M, VAN S C, et al. Thermal stability of thaumatin-like protein, chitinases, and invertase isolated from Sauvignon blanc and Semillon juice and their role in haze formation in wine[J]. J Agric Food Chem, 2010, 58(2): 975-980.