DOI: 10.19812/j.cnki.jfsq11-5956/ts.20260209002
引用格式: 王蕊, 刁玉华, 赵四标, 等. 高通量测序技术解析云南省酸菜中乳酸菌多样性及功能特性[J]. 食品安全质量检测学报, 2026, 17(15): 54–64.
Wang Rui, Diao Yuhua, Zhao Sibiao, et al. Analysis of the diversity and functional characteristics of lactic acid bacteria in pickled vegetables from Yunnan Province by high-throughput sequencing technology [J]. Journal of Food Safety & Quality, 2026, 17(15): 54–64. (in Chinese with English abstract).

高通量测序技术解析云南省酸菜中乳酸菌多样性及功能特性

王　蕊, 刁玉华, 赵四标, 张联琴, 陈　娴, 陈　艳, 左　诚, 万　静, 张加稳*
[昆明市食品药品检验所(昆明市食品药品检验研究院), 昆明　650032]

摘　要: 目的　了解云南省酸菜中乳酸菌群落结构、多样性及菌群功能。**方法**　采用 Oxford Nanopore 高通量测序技术, 对云南省 5 个不同气候与地理区位的 30 份传统酸菜样本进行测序。**结果**　芽孢杆菌纲下, 共注释到 1 个目, 5 个科, 10 个属、70 个种。在属水平上, 乳杆菌属为绝对优势菌群, 其占比在 66.13%~96.92%之间。其次为肠球菌属、明串珠菌属、片球菌属、魏斯氏菌属。种水平上发酵乳杆菌、消化伴生乳杆菌、德氏乳杆菌、粪肠球菌、韩国列文氏乳杆菌为优势种, 且不同地区物种组成差异明显。西双版纳傣族自治州和德宏傣族景颇族自治州所代表的热带地区样本中乳酸菌多样性高于气候相对温和的昆明、曲靖和大理白族自治州地区。聚类分析表明, 热带地区样本群落结构相似聚为一类, 温带地区聚为另一类, 表明气候条件及地理来源是影响乳酸菌群落构成的主要因子。功能预测显示, 化能异养与发酵为主要能量代谢途径, 各地区在硝酸盐还原、氨化、氮呼吸等功能上存在差异: 大理白族自治州地区样本中, 化能异养与发酵功能丰度与总酸含量正相关, 均为最高; 西双版纳傣族自治州和德宏傣族景颇族自治州则以硝酸盐还原功能丰度值、亚硝酸含量较高为特征; 而曲靖和昆明地区亚硝酸盐氨化及氮呼吸功能丰度值较高, 亚硝酸盐含量与其负相关, 显著低于其他地区。**结论**　本研究揭示了云南省不同地区酸菜中乳酸菌的群落差异、多样性与潜在功能, 为后续功能性菌株的筛选及区域特色乳酸菌资源的开发与利用提供理论依据。

关键词: 乳酸菌; 多样性; 功能特性; 酸菜; 云南省
中图分类号: TS201.3　　**文献识别码:** A　　**文章编号:** 2095–0381(2026)15–0054–11

Analysis of the diversity and functional characteristics of lactic acid bacteria in pickled vegetables from Yunnan Province by high-throughput sequencing technology

WANG Rui, DIAO Yu-Hua, ZHAO Si-Biao, ZHANG Lian-Qin, CHEN Xian, CHEN Yan, ZUO Cheng, WAN Jing, ZHANG Jia-Wen*
[*Kunming Institute for Food and Drug Control* (*Kunming Academy of Food and Drug Inspection*), *Kunming* 650032, *China*]

收稿日期: 2026-02-09
基金项目: 云南省市场监督管理局科技计划项目(2024YSJK17)
第一作者: 王蕊(1988—), 女, 硕士, 工程师, 主要研究方向为食品安全与质量控制。E-mail: 742826467@qq.com
***通信作者:** 张加稳(1989—), 男, 硕士, 工程师, 主要研究方向为食品质量与安全。E-mail: 1098541655@qq.com

ABSTRACT: Objective　To understand the community structure, diversity and potential function of lactic acid bacteria in pickled vegetables in Yunnan Province. **Methods**　The 30 traditionally pickled vegetables samples collected from 5 different climatic and geographical regions in Yunnan Province, and sequenced by Oxford Nanopore high-throughput sequencing technology. **Results**　The results revealed that within the class Bacilli, a total of 1 order, 5 families, 10 genera and 70 species were annotated. At the genus level, *Lactobacillus* was the absolutely dominant genus, with its relative abundance ranging from 66.13% to 96.92%, followed by *Enterococcus*, *Leuconostoc*, *Pediococcus* and *Weissella*. At the species level, *Lactobacillus fermentum*, *Companilactobacillus alimentarius*, *Lactobacillus delbrueckii*, *Enterococcus faecalis* and *Levilactobacillus koreensis* were identified as the dominant species, with significant differences in species composition across regions. Samples from the tropical regions of Xishuangbanna Dai Autonomous Prefecture and Dehong Dai and Jingpo Autonomous Prefecture exhibited higher lactic acid bacteria diversity than those from the more temperate regions of Kunming, Qujing and Dali Bai Autonomous Prefecture. Cluster analysis showed that tropical samples grouped together, while temperate samples formed a separate cluster, indicating that climate and geographical origin were major factors influencing lactic acid bacteria community composition. Functional prediction indicated that chemoheterotrophy and fermentation were the primary energy metabolism pathways. Regional differences were observed in functions such as nitrite reduction, ammonification and nitrogen respiration. In the samples from Dali Bai Autonomous Prefecture, the abundance values of chemoheterotrophy and fermentation functions showed a positive correlation with the total acid content, both being the highest. In contrast, Xishuangbanna Dai Autonomous Prefecture and Dehong Dai and Jingpo Autonomous Prefecture were characterized by higher abundance values of nitrate reduction function and higher nitrite content. Meanwhile, in Qujing and Kunming areas, the abundance values of nitrite ammonification and nitrogen respiration functions were higher, and their nitrite content showed a negative correlation with these functions, being significantly lower than that in other regions. **Conclusion**　This study reveals the community differences, diversity and potential functions of lactic acid bacteria in pickled vegetables from different regions of Yunnan Province, providing a theoretical basis for the subsequent screening of functional strains and the development and utilization of regional characteristic lactic acid bacteria resources.

KEY WORDS: lactic acid bacteria; diversity; functional characteristics; pickled vegetables; Yunnan Province

0　引　言

酸菜是深受云南人喜爱的传统发酵食品, 它不仅是日常佐餐的菜肴, 更是构成众多云南省特色美食不可或缺的调味基础和配料。研究表明酸菜可提供大量的蛋白质、碳水化合物、矿物质、维生素和膳食纤维[1]。酸菜含有的维生素 C、E 和酚类化合物被认为是天然的抗氧化剂[2]。在酸菜发酵过程中, 乳酸菌凭借快速产酸的能力迅速成为优势菌群, 不仅主导了微生物群落的动态演替[3–4], 更通过代谢产生有机酸、醇酯类等关键风味物质直接决定酸菜的感官品质[5–6]。同时, 乳酸菌通过降低 pH、降解亚硝酸盐等有害物质, 成为确保产品安全性的关键因素[3,5–6]。乳酸菌还参与机体的许多生理功能, 如调节肠道菌群[7]、稳定血脂[8]、改善胰岛素抵抗[9]、降解胆固醇[10]及免疫调节[11]等。

发酵蔬菜是重要的乳酸菌分离源[12–13], 酸菜的发酵主要依靠原料、容器等引入的微生物自然完成。受原料产地、品种等因素影响, 不同酸菜的菌群组成具有一定差异[14]。目前, 国外对发酵蔬菜研究较多的是韩国泡菜, 而我国研究较多的是四川泡菜、东北酸菜[15]。研究主要聚焦于发酵体系的微生物群落结构解析、菌株发酵特性及益生特性的研究与应用等。而针对于云南省酸菜中乳酸菌这一重要核心菌群的多样性、群落结构及基因功能等研究较少。云南省作为全国少数民族最多的省份, 各地区气候条件、加工原料、生产工艺及饮食文化的差异, 可能使乳酸菌在系统进化过程中呈现分化, 而酸菜中具有优良发酵特性和益生作用的乳酸菌则在数千年的驯化中得以保留。乳酸菌在驱动发酵进程、塑造风味品质、保障产品安全和优化营养价值方面发挥着不可替代的主导作用。因此, 本研究采用 Oxford Nanopore 高通量测序技术, 围绕乳酸菌这一核心菌群展开研究, 旨在解析云南省酸菜中乳酸菌的群落结构、多样性及其潜在功能, 为乳酸菌资源的深入挖掘及功能性乳酸菌制品的开发提供理论支撑。

1　材料与方法

1.1　材料与试剂

本研究以气候条件、制作工艺、地理区位及不同民族

地区为考量因素，选取了云南省 5 个地区的样本为研究对象，每个地区采集传统自制发酵成熟的酸菜 6 份，共 30 份。无菌采样后置于无菌袋中，4 ℃保存，带回实验室–20 ℃保存，样品信息如表 1。

表 1 酸菜样品分组信息

Table 1 Grouping information of pickled vegetables sample

组别	采样地点	气候特点
A	昆明市	低纬高原山地季风气候，“四季如春”、温和、日照长、气候宜人
B	曲靖市	高原季风气候、冬暖夏凉、干湿季分明、立体气候明显
C	大理白族自治州	低纬高原季风气候、日照充足，气候宜人
D	德宏傣族景颇族自治州	南亚热带季风气候、湿热、冬季温暖
E	西双版纳傣族自治州	热带季风气候、高温高湿、热带生态系统、生物多样性极丰富

HCl、$NaNO_2$、盐酸萘乙二胺、对氨基苯磺酸(分析纯，国药集团化学试剂有限公司)；NaOH 标准溶液(浓度 1 moL/L，深圳市博林达科技有限公司)；微量提取试剂盒(批号：211720)、凝胶回收试剂盒(批号：411546)(美国 Zymo Research 公司)；高保真 DNA 聚合酶(批号：Q25P02A)(加拿大 Applied Biological Materials Inc 公司)；修复混合液(批号：10302568)、末端修复/加 dA 尾模块(批号：1029591125082608)(美国新英格兰生物实验室)；条形码试剂盒(批号：1424.50.0001)、连接测序试剂盒(批号 114.40.0026)、测序芯片(批号：11004563)(英国 Oxford Nanopore Technologies 公司)。

1.2 仪器与设备

Tecan infinite F200 Pro 多功能酶标仪(瑞士 Tecan 公司)；Applied Biosystems® PCR System 9700 基因扩增仪(美国 Applied Biosystems GridION 公司)；GridION 纳米孔测序仪(英国 Oxford Nanopore Technologies 公司)；HulaMixer™ 旋转混合仪(美国赛默飞世尔科技公司)；HCM100-Pro 恒温金属浴[大龙兴创实验仪器(北京)有限公司]；CP213 型电子天平(美国奥豪斯公司)；S220K pH 测定仪[梅特勒-托利多仪器(上海)有限公司]；Cary60 紫外分光光度计(美国 Agilent 公司)。

1.3 实验方法

1.3.1 样本 pH、总酸及亚硝酸盐含量测定

酸菜样本 pH 测定依据 GB 5009.237—2016《食品安全国家标准 食品 pH 值的测定》，总酸含量测定依据 GB 12456—2021《食品安全国家标准 食品中总酸的测定》，亚硝酸钠含量测定依据 GB 5009.33—2025《食品安全国家标准 食品中亚硝酸盐与硝酸盐的测定》。

1.3.2 样本 DNA 提取纯化

将样本研磨破碎，采用微量提取试剂盒对样本基因组 DNA 进行提取和纯化，具体操作按制造商提供的标准操作规程。使用 0.8%琼脂糖电泳检测 DNA 完整性，随后使用多功能酶标仪进行核酸浓度检测。

1.3.3 聚合酶链反应扩增

根据测序区域，合成带有索引序列的特异引物对样本的 *16S rDNA* 基因全长片段进行扩增，扩增引物序列如下：8F (5′-AGAGTTTGATCATGGCTCAG-3′) 和 1492R (5′-CGGTTACCTTGTTACGACTT-3′)。

聚合酶链反应(polymerase chain reaction，PCR)体系：5×MegaFi Buffer 5 μL，10 mmol/L 4 种脱氧核苷三磷酸 0.5 μL，正向引物 8F 1 μL，反向引物 1492R 1 μL，高保真 DNA 聚合酶 0.5 μL，模板 DNA (10 ng/μL) 2 μL，剩余部分以无菌双蒸水补足至总体积 20 μL。PCR 程序：预变性 98 ℃，30 s，1 个循环；变性 98 ℃ 5 s，退火 54 ℃ 15 s 和延伸 72 ℃ 45 s，25~30 个循环；72 ℃ 2 min，1 个循环；4 ℃保温。每个样本进行 5 次 PCR 技术重复，取线性期 PCR 产物等量混合后用于后续建库。

1.3.4 聚合酶链反应产物检测、纯化和定量

PCR 产物的检测通过 1%琼脂糖凝胶电泳进行，以确认目标片段的大小及扩增特异性。经电泳验证合格的样品，使用凝胶回收试剂盒对目的条带进行切胶回收纯化。纯化后的 DNA 片段采用多功能酶标仪进行精确定量，确保浓度准确性。

1.3.5 上机文库构建

PCR 扩增后的 *16S rRNA* 基因片段用修复混合液、末端修复/加 dA 尾模块进行末端修复与加 A 尾处理。随后，利用条形码试剂盒对样本进行条形码标记，并通过连接测序试剂盒完成测序接头的连接，使用荧光定量试剂盒对完整文库进行精确定量，以确保最优上样。最后，将文库加载到测序芯片上，使用牛津纳米孔公司 GridION 测序平台进行长读长实时测序。

1.4 数据处理

pH、总酸及亚硝酸盐含量每组实验重复测定 3 次，结果以平均值±标准偏差表示。通过 SPSS 27.0 统计软件进行方差分析及显著性分析。高通量测序每个样本进行 3 次重

复。原始数据使用 Guppy 6.5.7 软件获得高质量 FASTQ 格式的序列文件。随后, 通过 NanoFilt 工具对序列进行严格质控, 过滤掉平均质量低于 10 的序列, 去除长度小于 1400 bp 和大于 1600 bp 的序列。使用 Uchime 算法和 gold 数据库去除嵌合体, 采用 Kraken2 进行物种注释, 并统计物种数目构建扩增子序列变体(amplicon sequence variant, ASV)表, 基于 ASV 表绘制 Venn 图及系统发育树。最终使用 R 语言进行数据转换, ggplot2 完成群落组成分析、α 多样性、Beta 多样性分析和作图。基于 FAPROTAX 数据库对物种功能进行预测。

2　结果与分析

2.1　酸菜样品 pH、总酸及亚硝酸盐含量测定结果

酸菜样品 pH、总酸及亚硝酸盐含量测定结果见表 2, 从表 2 可知, 大理酸菜 pH 最低、总酸含量最高, 酸味最为浓郁强烈; 昆明与曲靖居中, 酸味柔和; 而德宏与版纳样品总酸含量最低。在食用安全性方面, 所有地区酸菜的亚硝酸盐含量均远低于 GB 2762—2022《食品安全国家标准 食品中污染物限量》中 20 mg/kg 的限量标准。其中昆明、曲靖地区亚硝酸盐含量显著低于其他地区(P<0.05), 食用安全性更高。

表 2　酸菜样品 pH、总酸及亚硝酸盐含量测定结果
Table 2　Determination results of pH, total acid and nitrite content of pickled vegetables sample

组别	pH	总酸含量 /(g/L)	亚硝酸盐含量 /(mg/kg)
A	3.41±0.06^{b}	8.52±0.12^{b}	1.94±0.13^{d}
B	3.47±0.09^{b}	8.10±0.11^{c}	2.19±0.17^{c}
C	3.29±0.06^{c}	9.25±0.24^{a}	2.62±0.16^{b}
D	3.58±0.07^{a}	7.35±0.10^{d}	3.88±0.06^{a}
E	3.62±0.07^{a}	7.39±0.15^{d}	3.90±0.15^{a}

注: 同列上标不同字母表示具有显著差异(P<0.05)。

2.2　测序基础信息分析

5 个组 30 个样品经高通量测序后, 针对乳酸菌群进行分析。芽孢杆菌纲下, 共注释到 1 个目, 5 个科, 10 个属, 70 个种。每一个物种挑选一条质量最好的序列作为代表性序列, 使用 muscle 和 FastTree 构建进化树。使用矩形布局进化树对丰度前 50 的 ASV 进行图形化展示, 结果如图 1 所示。

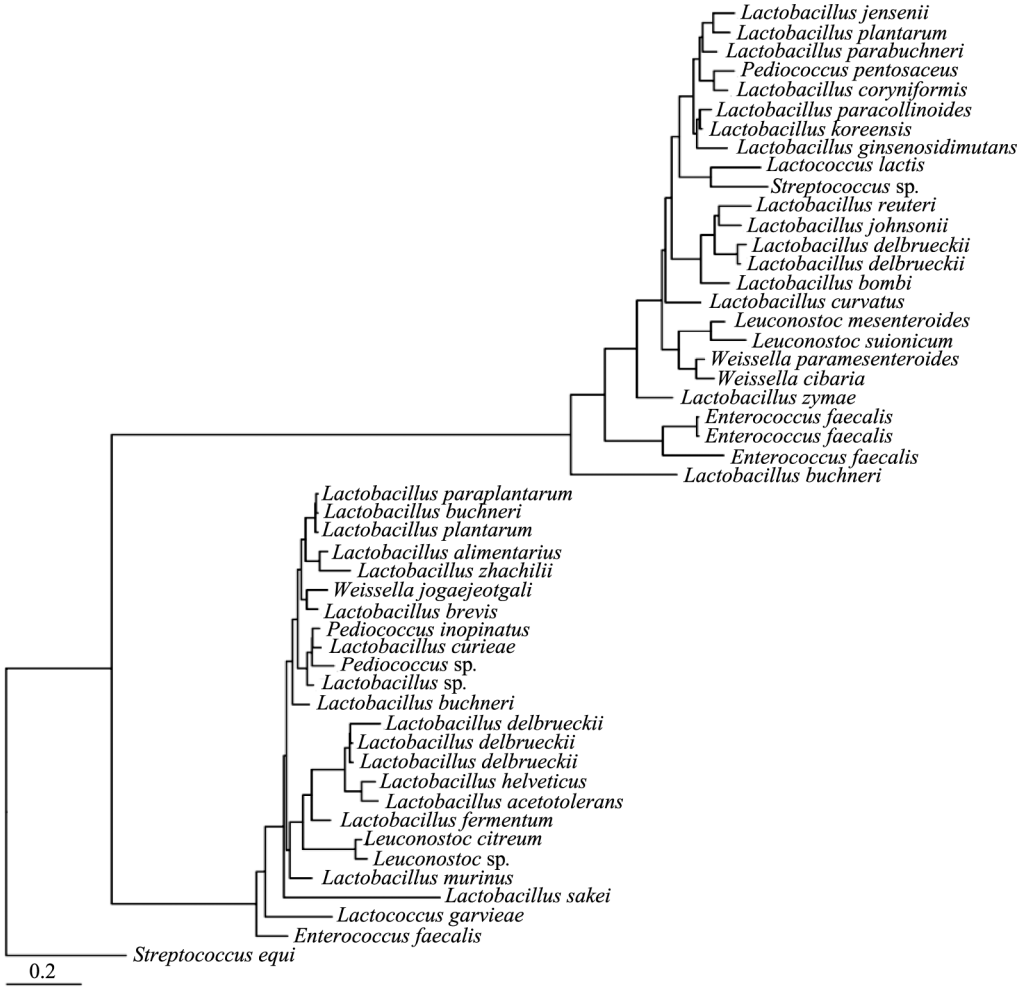


图 1　前 50 个高丰度 ASV 的系统发育树
Fig.1　Phylogenetic tree of top 50 high abundance ASV

2.3 样品所含乳酸菌 ASV 数量分析

为了探究不同地区间乳酸菌群落的核心菌群与特有菌群，根据 ASV 表绘制 Venn 图来进行群落分析。Venn 图可以展示样品之间共有、特有特征数目，直观地表现出样品间特征的重合情况[16]。由图 2 可知，各地区乳酸菌 ASV 数量从高到低依次为：德宏地区 63 个、西双版纳地区 61 个、大理地区 48 个、曲靖地区 45 个、昆明地区 41 个。德宏地区和西双版纳地区具有更高的物种丰富度。5 个地区共有乳酸菌 ASV 15 个，为乳杆菌属和片球菌属，这些核心菌群的存在表明酸菜发酵过程中存在稳定的乳酸菌，主导着发酵过程及风味形成。各地区之间还有相互共存的 ASV 及各自特有的 ASV，德宏地区特有的 ASV 最多，为 12 个，昆明地区最少，为 4 个。这些特有的 ASV 群落是形成各自地方特色风味的关键。

2.4 样品 α 多样性分析

在微生物组学研究中，α 多样性指数用于衡量样本内部微生物多样性和丰富度[17]，为了展示 α 多样性的数据特点，使用箱型图进行分析与展示，结果如图 3 所示，最具代表性的 α 多样性指数有 Shannon、Simpson、Chao 1、PD，它们共同反映了样品中微生物的多样性与均匀度[18]。Chao 1 指数用于估计群落中物种总数，数值越高，表示群落物种总数越多。Shannon、Simpson 用于综合评估物种丰富度

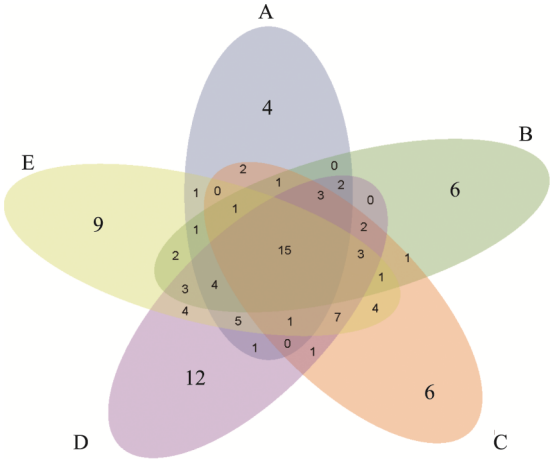
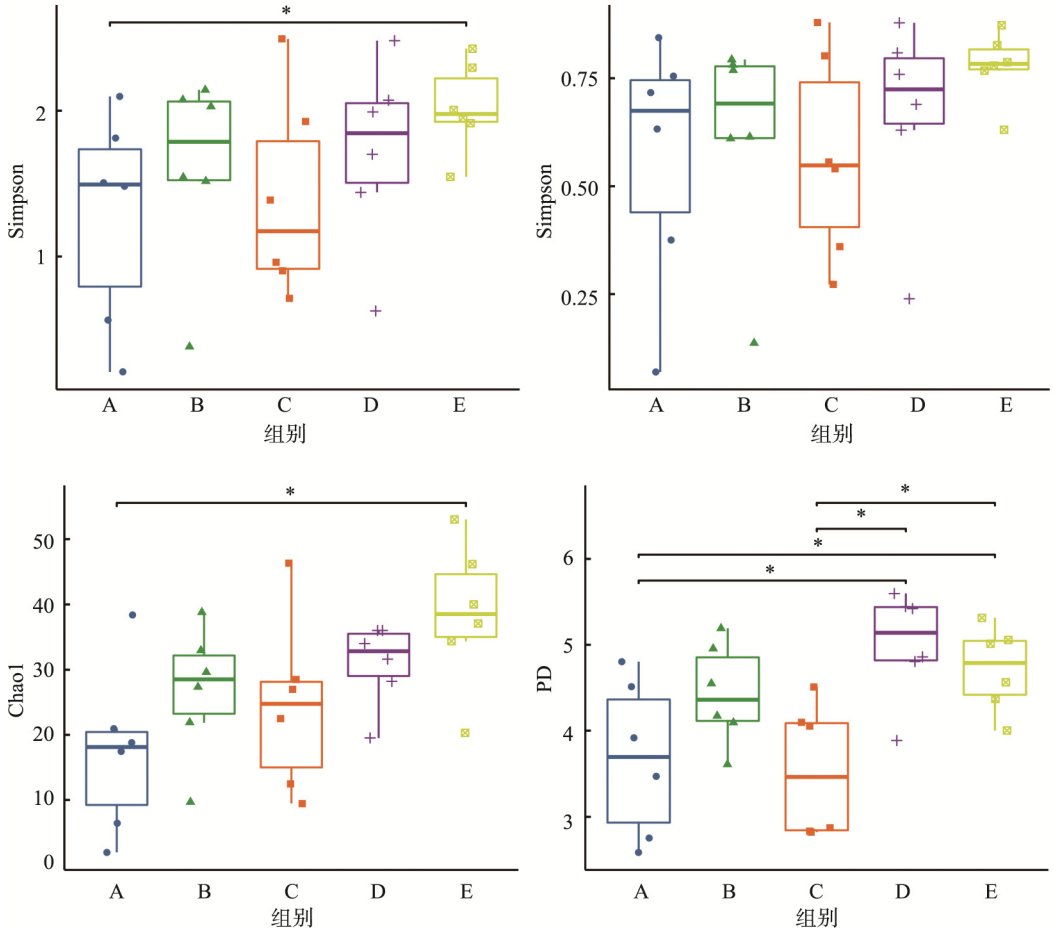


图 2 云南省酸菜样品中乳酸菌 Venn 图

Fig.2 Venn diagram of lactic acid bacteria in pickled vegetables samples from Yunnan Province



注：*表示具有显著性差异，$P<0.05$。

图 3 酸菜样品中乳酸菌 α 多样性箱型图

Fig.3 Box plot of α-diversity of lactic acid bacteria in pickled vegetables samples

和均匀度, 这里的 Simpson 指数为 1-D (D 为辛普森优势指数)。Shannon 和 Simpson 指数值越大, 表示物种多样性越高[19]。PD 指数愈大说明菌群进化差异越大[20]。从图 3 可知, 德宏地区、西双版纳地区 Chao1、Shannon、Simpson 指数均高于其他地区, 表明这两个地区不仅具有更高的乳酸菌多样性, 其乳酸菌群落分布也更为均匀。乳酸菌多样性由高到低依次为西双版纳、德宏、曲靖、昆明、大理。系统发育多样性 PD 指数以德宏地区最高, 表明该地区微生物的系统发育谱系更为广泛。综上所述, 西双版纳地区和德宏地区所代表的热带地区酸菜样本中乳酸菌多样性高于气候相对温和的昆明、曲靖和大理地区。

西双版纳和德宏地区属于热带季风气候, 全年高温、高湿、降水充沛。这为乳酸菌的生长和繁殖提供了适宜的环境条件。在发酵原料方面, 除蔬菜外, 两地常添加米汤等谷物类辅料, 进一步丰富了乳酸菌的来源。此外这两个地区是云南省傣族、景颇族聚居地, 该地区主流饮食傣味偏酸辣, 发酵食品是日常膳食重要组成部分[21], 巨大的消费量和频繁的制作频率, 为乳酸菌持续提供了适宜的生态位与演化动力。曲靖属于过渡带, 亚热带高原季风气候支撑了中等水平的物种丰富度。而大理和昆明, 受低纬高原气候影响, 气温相对温和, 紫外线强、空气干燥, 抑制了环境中微生物的存活。在发酵工艺上, 原料较为单一, 多以青菜为主, 加工中多会添加少量白酒, 这在一定程度上抑制了乳酸菌的生长。同时, 发酵食品在饮食结构中的占比低于德宏与西双版纳地区。上述因素共同作用, 使得大理与昆明地区的乳酸菌多样性相对较低。此外, 仅在大理、昆明地区注释到低丰度乙醇耐受较好的副干酪乳杆菌(*Lacticaseibacillus paracasei*)。由此可见, 气候、制作原料、工艺、饮食习惯共同塑造了云南省乳酸菌的多样性。

2.5　样品乳酸菌群落结构

为了得到各分类水平上各个类群的丰度信息, 基于 ASV 丰度表和注释后的分类信息表, 在各个分类水平对数据进行转换, 得到各地区样本乳酸菌在科、属、种分类水平上的相对丰度表。科水平上共注释到 5 个, 丰度大小依次为: 乳杆菌科、明串珠菌科、肠球菌科、链球菌科、气球菌科。本研究中样本相对丰度低于 0.1%的乳酸菌类群统一归并为“其他”组。并按其丰度值作图, 结果如图 4 所示。属水平结果见图 4(a), 各乳酸菌按平均相对丰度从高到低依次为: 乳杆菌属(*Lactobacillus*)、肠球菌属(*Enterococcus*)、明串珠菌属(*Leuconostoc*)、片球菌属(*Pediococcus*)、魏斯氏菌属(*Weissella*)、链球菌属(*Streptococcus*)与乳球菌属(*Lactococcus*)。研究表明经常参与酸菜发酵的乳酸菌有明串珠菌属、乳杆菌属、魏斯氏菌属、肠球菌属和片球菌属[22] 本研究结果与之相符。从变异系数来看, 乳杆菌属作为核心菌群变异系数最低(27.95), 表明该菌属是酸菜发酵生态系统中构成稳定、保守的核心组分, 是保障发酵过程稳定性的重要基础。相比之下, 魏斯氏菌属、乳球菌属和明串珠菌属的变异系数分别高达 437.66、418.22 和 386.05, 反映出这些菌属在不同地区样品间存在较大差异, 是塑造地区间微生物组成及风味特征的关键差异菌群, 决定着不同地区酸菜风味的差异性。

5 个地区酸菜样本中, 乳杆菌属为绝对优势菌属, 其在大理、曲靖、西双版纳、德宏、和昆明地区相对丰度分别高达 96.92%、95.73%、80.57%、77.81%、和 66.13%。乳杆菌属在发酵酸菜中的核心地位是其耐酸特性、代谢能力及微生物竞争演替等多重因素共同作用的结果。在发酵过程中, 随着酸度不断积累, 乳杆菌属凭借其极强的耐酸能力得以在酸性环境中持续生长, 而其他非耐受菌种则受到抑制甚至死亡。发酵中后期, 乳杆菌属逐渐占据绝对优势地位, 是发酵后期的优势菌属[23] 成为驱动酸菜发酵、产酸及风味形成的主导微生物。此外, 乳杆菌属还能够有效抑制肠杆菌等有害菌的增殖, 并通过代谢活动降解亚硝酸盐、生物胺等潜在有害物质[3–5], 进一步巩固其生态优势。除高丰度乳杆菌属外, 昆明地区酸菜以明串珠菌(16.99%)、片求菌属(8.82%)、魏斯氏菌(6.60%)的高丰度为特征, 异型发酵主导产酯、产气、产多糖, 形成酸味柔和、带果香气的风味特征; 曲靖菌属多样性较低、片球菌丰度相对较高(2.98%), 酸味单纯清爽; 大理以乳杆菌(96.92%)深度发酵为主, 研究表明可滴定酸与乳杆菌属呈显著正相关[3], 赋予产品醇厚浓郁的高酸感; 德宏地区以肠球菌为(17.53%)主导, 肠球菌可以分泌多种蛋白酶, 在鲜味肽的形成中起着至关重要的作用[24]。其蛋白水解酶活性带来强烈的鲜味与复杂风味物质, 使产品呈现出酸鲜浓郁的特色; 版纳地区富集肠球菌(10.23%)与明串珠菌(7.85%), 还有低丰度乳球菌(0.32%), 研究表明肠膜明串珠菌和乳球菌的协同作用会使产品香气更浓烈[25]。故西双版纳地区异型发酵与蛋白水解协同作用, 微生物多样性最为丰富, 多种微生物共同形成了酸鲜交织、层次感强烈的香气。

为了直观的展示各地区乳酸菌种水平上高丰度物种数据, 将排名前 20 的物种生成堆积柱状图, 结果如图 4(b)所示。由图 4(b)可知各地区在种水平上乳酸菌差异较大。在昆明地区酸菜样本中, 相对丰度高于 5%的乳酸菌包括消化伴生乳杆菌(*Companilactobacillus alimentarius*, 20.62%)、韩国列文氏乳杆菌(*Levilactobacillus koreensis*, 19.97%)、肠膜明串珠菌(*Leuconostoc mesenteroides*, 12.50%)、布赫纳乳杆菌(*Lactobacillus buchneri*, 6.11%)、食窦魏斯氏菌(*Weissella cibaria*, 5.84%)及戊糖片球菌(*Pediococcus pentosaceus*, 5.41%)。曲靖样本中主要菌种为*消化伴生乳杆菌*(35.06%)、扎奇乳杆菌(*Lactobacillus. zhachilii*, 10.06%)、韩国列文氏乳杆菌(*Levilactobacillus koreensis*, 9.58%)、清酒乳杆菌(*Latilactobacillus sakei*, 8.23%)和短乳杆菌(*Lactobacillus brevis*, 6.11%)。大理地区

则以德氏乳杆菌(*Lactobacillus delbrueckii*, 43.18%)、瑞士乳杆菌(*Lactobacillus helveticus*, 16.40%)、发酵乳杆菌(*Lactobacillus fermentum*, 14.02%)和布赫纳乳杆菌(*Lactobacillus buchneri*, 8.82%)为优势菌群。德宏样本中主要菌群为发酵乳杆菌(*Lactobacillus fermentum*, 32.36%)、粪肠球菌(*Enterococcus faecalis*, 17.53%)、熊蜂乳杆菌(*Lactobacillus bombi*, 14.56%)和德氏乳杆菌(6.33%), 另有6.44%的序列属于乳杆菌属中的未分类种。西双版纳样本中主要菌种包括发酵乳杆菌(28.46%)、布赫纳乳杆菌(10.61%)、粪肠球菌(10.01%)、柠檬明串珠菌(*Leuconostoc citreum*, 5.90%)和短乳杆菌(5.30%), 同时有 13.74%的序列为乳杆菌属未分类种。有研究表明, 东北酸菜中的主要优势乳酸菌为类短乳杆菌、棒状乳杆菌、小片球菌和戊糖乳杆菌[26], 而云南省的酸菜与之相比差异显著。

不同地区样品中的优势菌种会存在显著差异[27], 本研究结果与之相符。消化伴生乳杆菌和韩国列文氏乳杆菌是滇中温凉区昆明和曲靖两地区的核心菌群, 两者相对丰度均在 40%左右, 两种菌株均适应温凉环境, 且为同型乳酸发酵菌, 温度条件筛选出二者作为该地区蔬菜发酵的优势菌群。在高温高湿环境的筛选作用下, 德宏、西双版纳地区耐热性较强、抗逆性较好的发酵乳杆菌成为了发酵的主导菌株。同时, 高温环境加速了发酵进程, 促进了粪肠球菌快速生长, 使得发酵体系更快酸化。粪肠球菌广泛分布于自然界中, 作为一种益生菌, 主要应用领域集中于医学和食品工程[28]。值得注意的是德宏和版纳地区有一定数量在种水平上未被分类的乳杆菌属, 这提示以上两个地区的传统酸菜是一个尚未被充分开发的乳酸菌资源库。这些未鉴定的菌株很可能是一些地方特色菌株, 它们长期适应了当地独特的发酵环境, 可能具备尚未被认知的独特基因和功能。

本研究也发现, 大理地区的优势乳酸菌为德氏乳杆菌和瑞士乳杆菌, 占比分别为 43.2%和 16.4%。这两个菌株多与乳制品相关, 作为核心菌种出现在蔬菜发酵系统中较为少见。这可能跟大理作为我国西南地区重要的乳制品加工基地有关。在大理地区, 白族人民普遍喜食乳扇, 乳扇是一种传统手工乳制品, 现已成为大理州的一大产业[29–30]。且许多家庭有自制乳扇的习惯。大理酸菜发酵体系中乳源菌种作为核心菌群出现, 可能源于乳制品产业驱动的微生物迁移: 一方面乳源菌种通过生产活动及废水排放, 在环境中形成储备库, 借助空气与水源进行传播; 另一方面通过家庭作坊内容器、工具的交叉使用实现直接接种。这些传入的菌株经过长期适应, 进化出在蔬菜基质中的定植竞争力, 从而获得了在酸菜发酵体系中与植物乳杆菌等传统蔬菜发酵菌种竞争的能力, 甚至在某些条件下占据优势。这一现象提示人类产业活动可对微生物群落结构产生影响。

选取丰度排名前 50 的种, 从物种和组两个层面进行聚类, 绘制成热图。每一行进行了 z-score 标准化, 图 5 中从红色到蓝色表示丰度依次减小。由图 5 可知, 昆明、曲靖、大理代表的温凉气候区样品被聚为一个大类, 表明 3 个地区菌群结构组成相似, 三者之中昆明与曲靖地区最为接近, 大理地区单独为一小类。而德宏与西双版纳两个湿热地区的样品则被聚为另一类。综上, 5 个地区样品可聚类为 2 个大类 3 个小类。这种分布格局提示, 地理、气候的差异可能是影响菌群结构形成的关键因素, 而各地传统制作工艺则进一步塑造了其独特的乳酸菌群落。

2.6 样品 β 多样性分析

β 多样性用于描述群落之间的差异, 主坐标分析(principal co-ordinates analysis, PCoA)是一种研究数据相似性或差异性的可视化方法, 通过 PCoA 可以观察个体或群体间的差异[31]。样品组成越相近, 反映在 PCoA 图中的距离越近[32]。为了直观地比较不同样本间相似程度, 使用聚类分析进行计算和作图, 可探索群落组成的相似性。

从图 6 可知, 5 个地区的酸菜样本呈现出一定的空间分布格局。来自德宏和西双版纳的样本主要集中于 PC01 右半轴, 位置较为集中, 距离较近, 样品间相似度较高, 可聚为一类。昆明、曲靖地区的样本主要集中于 PC01 左半轴,

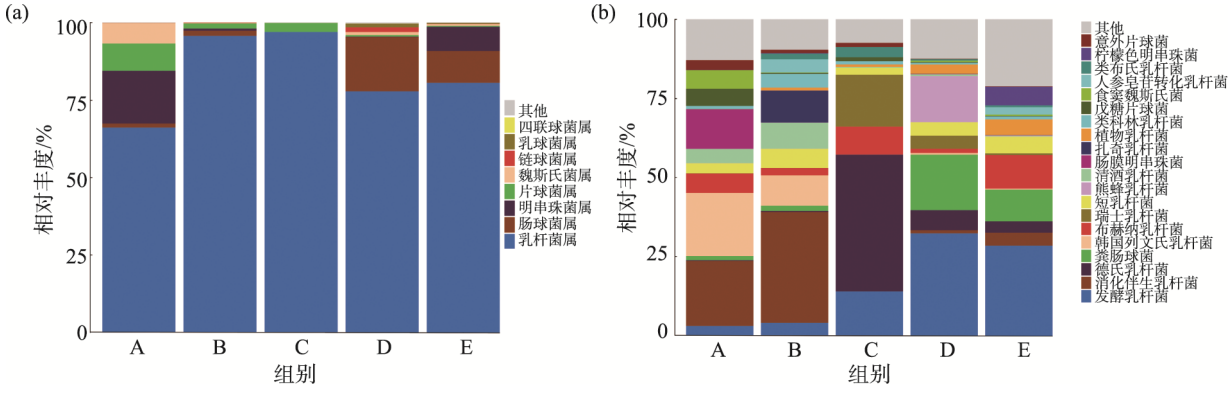


图 4 酸菜样品中基于属(a)和种(b)水平的乳酸菌结构

Fig.4 Structure of lactic acid bacteria in pickled vegetables samples at the genus (a) and species (b) level

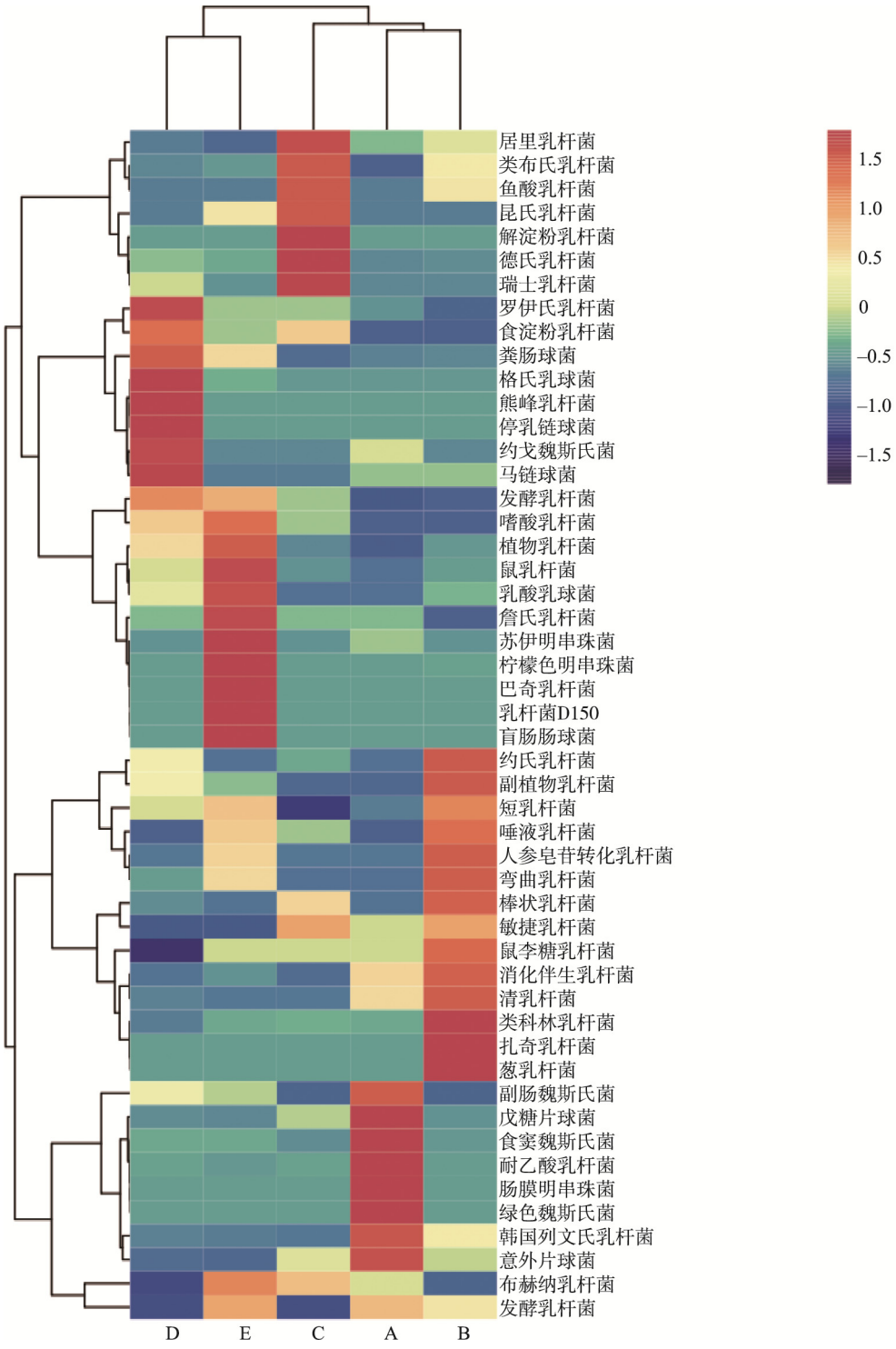


图 5　酸菜样品中基于乳酸菌种水平的聚类热图

Fig.5　Cluster heatmap of pickled vegetables samples based on lactic acid bacteria species level

位置也相对集中，距离近，相似度高，可聚为一类。而大理样本的点分布相对分散，跨越了 PC01 的左右半轴，提示样本内部乳酸菌群落结构异质性高。稳定性低于其他地区，该地区可自成一类。第一主坐标与第二主坐标的贡献率分别为 23.2%和 15.0%，累计解释度达 38.2%，尽管累计解释度相对有限，但在乳酸菌种水平聚类热图(图 5)及 PCoA 图(图 6)中依然可以清晰地观察到样本根据气候条件、地理来源分为 2 大类 3 小类集群。这一分离模式提示，地理距离及气候条件是影响云南省酸菜乳酸菌群落的主要因子。它通过影响蔬菜原料的种植环境和品种特性，决定初始附着

于其表面的微生物种群，并通过调控发酵过程中的温度，选择性地促进或抑制不同类型乳酸菌的生长与代谢活动。37.2%的解释度也提示，不同地区酸菜样本乳酸菌群落的差异受多重复杂因素的驱动。各民族地区特有的发酵工艺、发酵原料、添加的香辛料会引入并筛选出适应当地环境的微生物菌群[33–34]。逐渐形成具有地方特色的酸菜乳酸菌群落结构，以满足不同地区人们的饮食需求。

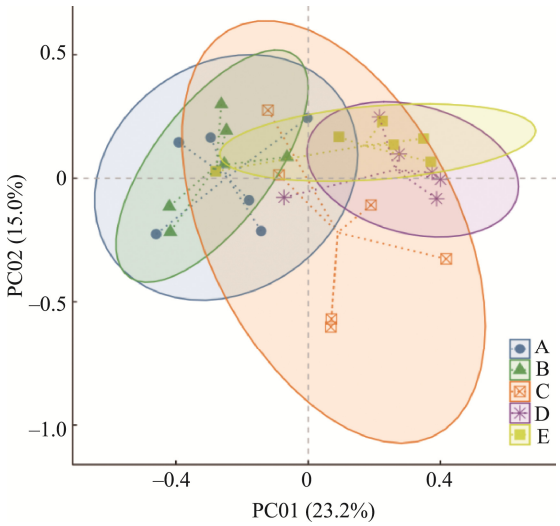


图 6 基于非加权 UniFrac 的 PCoA
Fig 6 PCoA based on unweighted UniFrac

2.7 群落功能预测

使用 FAPROTAX 对检测结果进行物种功能预测，结果如图 7 所示。化能异养与发酵作为核心能量代谢途径，在所有地区样本中均占据主导地位，这是乳酸菌将蔬菜中碳水化合物转化为乳酸、乙酸等有机酸并释放能量的基础，同时使得发酵体系 pH 下降，有效抑制腐败菌和食源性病原体的繁殖[35–36]，乳酸菌产生的有机酸也是酸菜独特酸味的主要来源。从图 7 中可知，昆明、曲靖、大理地区化能异养与发酵功能丰度值明显高于另外两个地区，说明样本中乳酸菌利用有机物的能力最强，其发酵代谢活跃。3 个地区适宜的温度为乳酸菌等发酵微生物的生长代谢创造了理想环境，促进了蔬菜中有机物的分解与转化。大理地区发酵功能丰度值最高，其总酸含量也最高，提示发酵功能丰度值与总酸含量正相关。结合乳酸菌组成结构分析，德氏乳杆菌、瑞士乳杆菌、发酵乳杆菌可能是贡献这些高发酵值的主要菌群。对于大理等发酵功能活跃地区，可深入研究其微生物群落结构，为优质发酵剂开发提供参考。相比之下，德宏和西双版纳虽然同属云南省，但由于地处低海拔热带地区，高温促进乳酸菌迅速繁殖，快速消耗体系中的碳水化合物[37]。底物被消耗，限制了后续以“化能异养”和“发酵”为主要产能方式的微生物的持续活动，从而导致在采样检测的时间点上，相关功能基因的相对丰度降低。

氮循环功能在发酵蔬菜中起着至关重要的作用，它影响着产品风味形成、品质稳定和食用安全性。硝酸盐还原是氮循环的起始步骤之一，发酵初期，蔬菜中本身含有的硝酸盐在盐渍环境下，被微生物分泌的还原酶转化为亚硝酸盐[38]，导致发酵早期出现亚硝峰。随着发酵的进行，乳酸菌大量增殖，会分解亚硝酸盐[39–40]。亚硝酸盐的分解与乳酸菌的硝酸盐氨化功能密切相关，它能将有毒的亚硝酸盐进一步还原为无毒的铵，从而保障酸菜的食用安全性。从图 7 中可知，德宏和版纳地区样本硝酸盐还原功能丰度值较高、其亚硝酸盐含量也高；曲靖和昆明地区亚硝酸盐氨化和亚硝酸盐呼吸丰度值较高，亚硝酸盐含量则较低，表明这两个功能丰度值与亚硝酸盐含量负相关。提示可分离这两个地区的乳酸菌，并开发用于亚硝酸盐降解的发酵剂，提高食品安全性。各地区注释到极低丰度的动物寄生虫或共生体及人类相关体，这反映了原材料原始生态环境和加工过程中引入的污染，提示传统家庭自制酸菜在制作过程中需关注由人引入的污染。不同的乳酸菌菌群落通过调控碳、氮代谢等关键功能通路，形成了多样化的代谢格局。这不仅是导致各地区酸菜产品具有独特风味与品质的内在原因之一，也为后续筛选功能明确的菌株、挖掘与利用云南省乳酸菌资源提供了理论支撑。

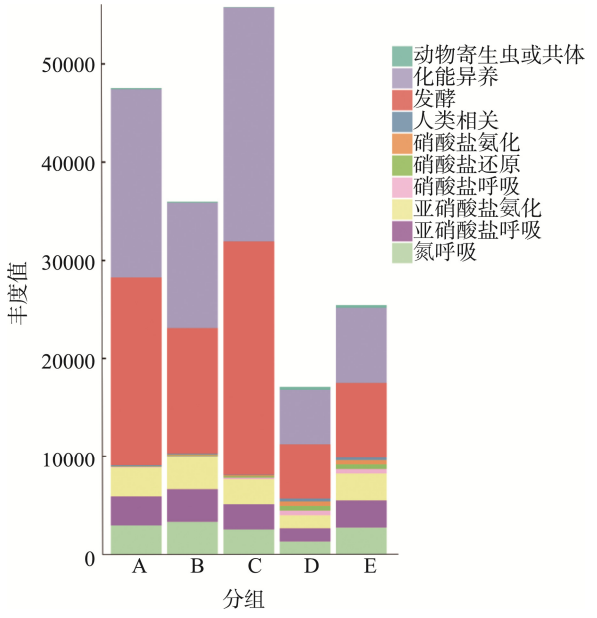


图 7 FAPROTAX 功能预测
Fig.7 FAPROTAX functional prediction

3 结 论

云南省酸菜中乳酸菌群落组成分析结果得出，芽孢杆菌纲下，共注释到 1 个目，5 个科，10 个属，70 个种。乳杆菌属为绝对优势菌群，其次为肠球菌属、明串珠菌属。各地区种水平乳酸菌差异较大，发酵乳杆菌、消化伴生乳

杆菌、德氏乳杆菌为优势菌种; 多样性分析结果表明热带地区样本中乳酸菌多样性显著高于气候温凉地区, 德宏与西双版纳地区样本菌群结构相似聚为一类, 而昆明、曲靖及大理样本则聚为另一类, 表明气候条件及地理来源是影响乳酸菌多样性的主要因子; 各地区加工工艺、原料及香辛料的添加、饮食习惯的差异, 共同塑造了多样的乳酸菌微生态环境; 大理酸菜中检出高丰度原本常见于乳制品的乳酸菌, 提示产业活动可改变发酵体系中微生物的定殖与演替, 进而重塑菌群结构; 德宏、版纳地区存在大量未分类乳杆菌, 提示这是一个具有新菌种挖掘潜力的乳酸菌资源库。这些未鉴定的菌株很可能是一些地方特色菌株, 它们长期适应了当地独特的发酵环境, 可能具备尚未被认知的独特基因和功能。

FAPROTAX 功能预测结果显示, 化能异养与发酵是主要的能量代谢途径, 各地区在亚硝酸盐还原、氨化、氮呼吸等功能上具有区域差异: 大理地区样本中, 化能异养与发酵功能丰度与总酸含量正相关, 均为最高; 西双版纳和德宏地区则以硝酸盐还原功能丰度值、亚硝酸含量较高为特征; 曲靖和昆明地区亚硝酸盐氨化及氮呼吸功能丰度值较高, 亚硝酸盐含量与其负相关, 显著低于其他地区。需注意本研究 FAPROTAX 功能预测仅为基于分类学组成的间接推断, 后续应结合宏基因组或培养实验进一步验证。在接下来的研究中, 将结合各地区乳酸菌群落结构、功能丰度值差异, 进一步对优势菌株进行分离纯化和功能验证分离筛选发酵优势菌株。研制由特定功能菌株组成的人工发酵剂, 以期复现或增强传统酸菜的风味, 同时通过菌株的功能互补有效控制亚硝酸盐等潜在风险物质, 实现传统发酵食品的定向化与标准化升级。本研究揭示了云南省不同地区酸菜中乳酸菌的群落差异、多样性与潜在功能, 为后续功能性菌株的筛选及区域特色乳酸菌资源的开发与利用提供了理论依据。

参考文献

[1] El-Sheikha A F, Hu Dianming. Molecular techniques reveal more secrets of fermented foods [J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2020, 60(1): 11–32.

[2] Peñas E, Frias J, Martínez-Villaluenga C, et al. Bioactive compounds, myrosinase activity, and antioxidant capacity of white cabbages grown in different locations of Spain [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2011, 59(8): 3772–3779.

[3] 贾晶晶, 赵虎威, 燕平梅. 酸菜发酵过程中细菌群落结构变化及驱动机制[J]. 中国食品学报, 2023, 23(8): 354–368.
Jia Jingjing, Zhao Huwei, Yan Pingmei. The changes and driving mechanism of bacterial community structure during Paocai fermentation [J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2023, 23(8): 354–368.

[4] 张义奎, 曹梦茜, 李俊丽, 等. 酸白菜腌制过程中优势乳酸菌及菌群演替规律研究[J]. 中国食品学报, 2023, 23(7): 363–373.
Zhang Yikui, Cao Mengxi, Li Junli, et al. Studies on the dominant lactic acid bacteria and microbial community succession lawin pickled cabbage [J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2023, 23(7): 363–373.

[5] 吕伟民, 李娜, 刘文丽, 等. 传统酸菜发酵乳酸菌多样性及其功能特性研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2024, 15(15): 39–46.
Lv Weimin, Li Na, Liu Wenli, et al. Research progress on diversity and functional characteristics of traditional pickled Chinese cabbage fermented lactic acid bacteria [J]. Journal of Food Safety & Quality, 2024, 15(15): 39–46.

[6] 王旭, 曹春振, 杨志馨, 等. 干酪乳杆菌 HDS-01 发酵对酸菜品质和细菌群落结构的影响[J]. 食品工业科技, 2022, 43(16): 158–166.
Wang Xu, Cao Chunzhen, Yang Zhixin, et al. Effect of *Lactobacillus casei* HDS-01 on the quality index and bacterial community structure of sauerkraut [J]. Science and Technology of Food Industry, 2022, 43(16): 158–166.

[7] Burakova I, Smirnova Y, Gryaznova M, et al. The effect of short-term consumption of lactic acid bacteria on the gut microbiota in obese people [J]. Nutrients, 2022, 14(16): 3384.

[8] Meng Jun, Dong Panpan, Zhu Mengxi, et al. Anti-obesity effects of Lactiplantibacillus plantarum BHP03 on high-fat diet mice and its regulatory function on intestinal microbiota [J]. Food Bioscience, 2024, 61: 104786.

[9] Wang Yanming, Wu Yuche, Sailike J, et al. Fourteen composite probiotics alleviate type 2 diabetes through modulating gut microbiota and modifying M1/M2 phenotype macrophage in db/db mice [J]. Pharmacological Research, 2020, 161: 105150.

[10] Fan Xiankang, Ling Nan, Liu Chunli, et al. Screening of an efficient cholesterol-lowering strain of *Lactiplantibacillus plantarum* 54-1 and investigation of its degradation molecular mechanism [J]. Ultrasonics Sonochemistry, 2023, 101: 106698.

[11] Riaz-Rajoka M S, Wu Yiguang, Mehwish H M, et al. *Lactobacillus* exopolysaccharides: new perspectives on engineering strategies, physiochemical functions, and immunomodulatory effects on host health [J]. Trends in Food Science & Technology, 2020, 103: 36–48.

[12] Choi A R, Patra J K, Kim W J, et al. Antagonistic activities and probiotic potential of lactic acid bacteria derived from a plant-based fermented food [J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 1963.

[13] Kimoto H, Nomura M, Kobayashi M, et al. Identification and probiotic characteristics of *Lactococcus strains* from plant materials [J]. Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ, 2004, 38(2): 111–117.

[14] 李佳佳, 唐延东, 郝惠阳, 等. 中国传统发酵蔬菜中微生物多样性研究进展[J]. 食品研究与开发, 2025, 46(8): 218–224.
Li Jiajia, Tang Yandong, Hao Huiyang, et al. Research progress on microbial diversity in traditional Chinese fermented vegetables [J]. Food Research and Development, 2025, 46(8): 218–224.

[15] 康建依, 洪洁, 高逸, 等. 山西地方自然发酵蔬菜发酵过程中细菌多样性分析[J]. 食品科学, 2019, 40(10): 106–111.
Kang Jianyi, Hong Jie, Gao Yi, et al. Analysis of bacterial diversity during fermentation of naturally fermented vegetables in Shanxi [J]. Food Science, 2019, 40(10): 106–111.

[16] Chen Hanbo, Boutros P C. VennDiagram: a package for the generation of highly-customizable Venn and Euler diagrams in R [J]. BMC

Bioinformatics, 2011, 12(1): 35.

[17] 李月, 潘月, 冷玥, 等. 改善免疫抑制小鼠免疫功能的益生菌筛选及其效果研究[J]. 食品工业科技, 2025, 46(19): 378–387.
Li Yue, Pan Yue, Leng Yue, et al. Research on the screening and effects of probiotics for improving the immune function of immunosuppressed mice [J]. Science and Technology of Food Industry, 2025, 46(19): 378–387.

[18] 魏玉洁, 邹弯, 马文瑞, 等. 应用高通量测序技术研究新疆产区葡萄果实、叶片及果园土壤微生物多样性[J]. 食品科学, 2018, 39(6): 162–170.
Wei Yujie, Zou Wan, Ma Wenrui, et al. Microbial diversity of berries, leaves and soil of grapevine plants grown in Xinjiang analyzed by high-throughput sequencing [J]. Food Science, 2018, 39(6): 162–170.

[19] Grice E A, Kong H H, Conlan S, et al. Topographical and temporal diversity of the human skin microbiome [J]. Science, 2009, 324(5931): 1190–1192.

[20] 付喜华, 韩四海, 刘建学, 等. 葡萄蒸馏酒对高尿酸血症模型小鼠肠道菌群的调节作用[J]. 食品科学, 2023, 44(7): 161–168.
Fu Xihua, Han Sihai, Liu Jianxue, et al. Regulatory effect of distilled spirit made from grapes on the gut flora of hyperuricemic mice [J]. Food Science, 2023, 44(7): 161–168.

[21] 王蕊, 张加稳, 张联琴, 等. 云南傣族地区酸菜中发酵乳酸菌的筛选及鉴定[J]. 食品与生物技术学报, 2026, 45(1): 109-120.

[22] Torres S, Verón H, Contreras L, et al. An overview of plant-autochthonous microorganisms and fermented vegetable foods [J]. Food Science and Human Wellness, 2020, 9(2): 112–123.

[23] 刘鑫, 王家旺, 隋雨萌, 等. 中国传统发酵蔬菜中微生物多样性及其对品质形成影响研究进展[J]. 食品科学, 2024, 45(10): 290–297.
Liu Xin, Wang Jiawang, Sui Yumeng, et al. Microbial diversity and its influence on quality development in Chinese traditional fermented vegetables: a review [J]. Food Science, 2024, 45(10): 290–297.

[24] 陈中爱. 云南牟定腐乳微生物多样性及风味物质形成机理研究[D]. 昆明: 云南农业大学, 2024: 24.
Chen Zhongai. Microbial diversity and flavor formation mechanism of Yunnan Mouding sufu [D]. Kunming: Yunnan Agricultural University, 2024: 24.

[25] Bellengier P, Richard J, Foucaud C. Associative growth of *Lactococcus lactis* and *Leuconostoc mesenteroides* strains in milk [J]. Journal of Dairy Science, 1997, 80(8): 1520–1527.

[26] 刘长根. 我国传统发酵蔬菜微生物多样性比较[D]. 南昌: 南昌大学, 2019: 88.
Liu Changgen. Comparison of bacterial diversity in traditionally Chinese fermented vegetables [D]. Nanchang: Nanchang University, 2019: 88.

[27] Yu J, Wang H M, Zha M S, et al. Molecular identification and quantification of lactic acid bacteria in traditional fermented dairy foods of Russia [J]. Journal of Dairy Science, 2015, 98(8): 5143–5154.

[28] 李超. 致犊牛腹泻耐万古霉素粪肠球菌的分离鉴定及部分生物学特性研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2017: 1.
Li Chao. Isolation and identification and study on part of the biological characters of vancomycin-resistant *Enterococcus* faecalis from calve diarrhea [D]. Shihezi: Shihezi University, 2017: 1.

[29] 王金梅, 杨远, 苗永旺. 白族乳扇加工制作历史与发展探讨[J]. 中国乳业, 2019(6): 69–72.
Wang Jinmei, Yang Yuan, Miao Yongwang. Discussion on the history and development of Bai milk fan processing [J]. China Dairy, 2019(6): 69–72.

[30] 何江涛, 曹光矗, 卢天齐, 等. 乳扇加工技术研究现状及发展对策[J]. 农产品加工, 2020(19): 84–86.
He Jiangtao, Cao Guangchu, Lu Tianqi, et al. Problems and countermeasures of Rushan cheese processing technology [J]. Farm Products Processing, 2020(19): 84–86.

[31] 黄树武, 闵凡贵, 王静, 等. 常见 SP F 级小鼠和大鼠肠道菌群多样性研究[J]. 中国实验动物学报, 2019, 27(2): 229–235.
Huang Shuwu, Min Fangui, Wang Jing, et al. Diversity of intestinal flora in commonly used SPF mice and rats [J]. Acta Laboratorium Animalis Scientia Sinica, 2019, 27(2): 229–235.

[32] 李婷, 田佳乐, 刘洋, 等. 基于固相微萃取-气相色谱-质谱与电子鼻技术分析发酵乳中的挥发性风味物质[J]. 食品与发酵工业, 2020, 46(10): 233–241.
Li Ting, Tian JiaLe, Liu Yang, et al. Analysis of volatile flavor compounds in fermented milk by SPME-GC-MS and electronic nose technology [J]. Food and Fermentation Industries, 2020, 46(10): 233–241.

[33] 吴建梅, 汪铃, 刘金, 等. 香辛料对传统发酵泡菜中细菌群落结构及理化特性的影响研究[J]. 中国酿造, 2023, 42(10): 150–155.
Wu Jianmei, Wang Ling, Liu Jin, et al. Effects of spices on bacterial community structure and physicochemical properties of traditional fermented pickles [J]. China Brewing, 2023, 42(10): 150–155.

[34] 陈镜如, 边鑫, 杨杨, 等. 中国传统发酵食品微生物多样性研究进展[J]. 中国调味品, 2022, 47(2): 205–210.
Chen Jingru, Bian Xin, Yang Yang, et al. Research progress on microbial diversity of traditional fermented food in China [J]. China Condiment, 2022, 47(2): 205–210.

[35] Gadhoumi H, Akrem-Hayouni E L, Martinez-Rojas E, et al. Biochemical composition, antimicrobial and antifungal activities assessment of the fermented medicinal plants extract using lactic acid bacteria [J]. Archives of Microbiology, 2022, 204(7): 374.

[36] Lee E B, Lee K. *Woodfordia fruticosa* fermented with lactic acid bacteria impact on foodborne pathogens adhesion and cytokine production in HT-29 cells [J]. Frontiers in Microbiology, 2024, 15: 1346909.

[37] 张筠, 孟祥晨. 乳酸菌的胁迫应答及其对碳水化合物代谢的影响[J]. 中国食品学报, 2017, 17(6): 145–151.
Zhang Yun, Meng Xiangchen. Stress responses and impact of carbonhydrate metabolism in lactic acid bacteria [J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2017, 17(6): 145–151.

[38] Bahadoran Z, Mirmiran P, Ghasemi A, et al. Is dietary nitrate/nitrite exposure a risk factor for development of thyroid abnormality? A systematic review and meta-analysis [J]. Nitric Oxide, 2015, 47: 65–76.

[39] 龚福明, 何彩梅, 吴桂容, 等. 乳酸菌降解发酵蔬菜中亚硝酸盐的研究现状[J]. 中国调味品, 2022, 47(10): 201–205.
Gong Fuming, He Caimei, Wu Guirong, et al. Research status of nitrite degradation in fermented vegetables by lactic acid bacteria [J]. China Condiment, 2022, 47(10): 201–205.

[40] 陈乐乐, 徐迪静, 吴隽恺, 等. 无盐酸菜在发酵和贮藏过程中品质的变化[J]. 食品与机械, 2023, 39(2): 127–131.
Chen Lele, Xu Dijing, Wu Junkai, et al. Changes in quality of unsalted sauerkraut during fermentation and storage [J]. Food & Machinery, 2023, 39(2): 127–131.

(责任编辑: 韩晓红 蔡世佳)