DOI:10.12441/spyswjs.20241106001 [文章编号] 1673-1689(2025)12-0052-10

曝气贮藏对泡菜微生物群落及功能基因的影响

靖恒烨[1] 邓 巍[1] 祁福良[1] 谭 坤[1,2] 佘 容[1,2] 杨晓燕[1,2*]

(1. 大理大学东喜玛拉雅研究院,云南 大理 671003; 2. 中国三江并流区域生物多样性协同创新中心,云南 大理 671003)

摘要:【目的】探讨曝气对泡菜微生物群落结构及功能基因的影响。**【方法】**通过扩增子测序技术对来自同一泡菜体系的曝气组、密闭组及初始组的16S rRNA和ITS rRNA基因片段进行测序,利用易扩增子程序和PICRUSt2分析各组细菌和真菌群落多样性、组成及功能基因的变化。**【结果】**密闭组的微生物多样性与初始组相比差异较小,曝气组与初始组的微生物差异显著。曝气后稀有物种数量大量减少,细菌中的*Lactobacillus*、真菌中的*Rhodotorula*和*Wickerhamomyces*等少数优势属的相对丰度大幅上升。在功能基因方面,曝气后细菌中氨基酸代谢、细胞运动和细胞群体等功能基因的相对丰度减少,脂质代谢、复制与修复等功能基因的相对丰度增加;同时,与亚硝酸盐代谢相关功能基因的相对丰度明显增加。此外,与真菌的生长形态相关的功能基因中,腐生菌与酵母菌相对丰度明显增加,且真菌中辛酰基-酰基载体蛋白生物合成、脂肪酸*β*-氧化、和*D*-肌醇-1代谢等与氧相关的能量代谢和应激防御功能基因的相对丰度增加。**【结论】**曝气后微生物群落结构及代谢功能的显著变化可能会导致泡菜积累亚硝酸盐并腐败变质,需尽量避免曝气现象的发生,同时可以通过调控环境因素和泡菜菌群来控制泡菜品质。

关键词:泡菜;腐败变质;功能基因;曝气贮藏;微生物多样性;群落结构

Effects of Aerated Storage on the Microbial Community and Functional Genes of Pickles

JING Hengye[1] *DENG Wei*[1] *QI Fuliang*[1] *TAN Kun*[1,2] *SHE Rong*[1,2] *YANG Xiaoyan*[1,2*]

(1. Institute of Eastern Himalaya Research, Dali University, Dali 671003, China; 2. Collaborative Innovation Center for Biodiversity and Conservation in the Three Parallel Rivers Region of China, Dali 671003, China)

Abstract: [**Objective**] This study aims to investigate the effects of aeration on the microbial community structure and metabolic functional genes in pickles. [**Method**] Amplicon sequencing was carried out for the 16S rRNA and ITS rRNA gene fragments from three groups (aerated group, sealed group, and the initial group) within the same pickle system. The EasyAmplicon pipeline and PICRUSt2 were employed to assess bacterial and fungal community diversity, composition, and functional gene variations. [**Result**] Compared with the initial group, the sealed group showed only minor changes in microbial diversity, whereas the aerated group exhibited significant microbial divergence from the initial group. After aeration, the number of rare taxa sharply declined, and the relative abundance of a few dominant genera (such as *Lactobacillus* in bacteria and *Rhodotorula* and *Wickerhamomyces* in fungi) increased substantially. In terms of functional genes, the bacteria displayed decreased relative abundance of functional genes related to amino acid metabolism, cell motility, and quorum sensing but increased relative abundance of functional genes associated with lipid metabolism, replication, and repair. Notably, the relative abundance of functional genes linked to nitrite metabolism also showed a marked increase. Additionally, among fungal functional genes associated with growth morphology, the relative abundance of

基金项目:国家自然科学基金面上项目(32371557);大理州科技专项项目(20232901A020009)。

通信作者:杨晓燕(1977—),女,博士,教授,硕士研究生导师,主要从事微生物学研究。E-mail:yangxy@eastern-himalaya.cn

收稿日期:2024-11-06 **修回日期:**2025-01-05

saprotrophs and yeasts significantly increased. And oxygen-related energy metabolism and stress defense functional genes (such as octanoyl-acyl carrier protein biosynthesis, fatty acid *β*-oxidation and *D*-myoinositol-1 metabolism) also exhibited elevated relative abundance in fungi. [**Conclusion**] The significant changes in microbial community structure and metabolic functions after aeration may lead to nitrite accumulation and spoilage. Therefore, the occurrence of aeration should be minimized, and the quality of pickles can be controlled by regulating environmental factors and the microbial community in pickles.

Keywords: pickle; spoilage; functional gene; aerated storage; microbial diversity; community structure

泡菜是一类广受欢迎的发酵食品，其以白菜、萝卜等蔬菜为原料，经盐、辣椒、姜、蒜等调味料腌渍后，在密闭条件下发酵而成，具有独特的风味[1-2]。泡菜不仅口感脆爽、滋味丰富，且富含多种益生菌，具有增强免疫力、抗炎、抗氧化等多种功效[3-6]。

泡菜的发酵和贮藏过程通常处于密闭状态。家庭自制泡菜一般使用陶瓷或玻璃泡菜罐，用水进行封边；工业生产的泡菜则会在水泥发酵池中进行发酵，用塑料薄膜覆盖[7-10]。这些方法为泡菜创造了缺氧环境，并阻止了外界杂菌的入侵，让蔬菜表面的乳酸菌等微生物自然发酵[11-13]。在密闭、酸性、寡营养和厌氧的环境中，泡菜微生物的组成和群落结构保持相对稳定，这也是保障泡菜风味与品质的必要条件[14-16]。但当泡菜贮藏不当，如与外界空气接触，即曝气，就很容易发生腐败变质。

有研究发现，泡菜曝气后，开始出现以芳烃和醛为特征的恶臭，且泡菜开始发生软腐、“生花”等腐败现象，口感与风味明显下降。乳酸菌等细菌在曝气后大量增殖，霉菌及酵母菌等真菌也加剧了腐败过程，如*Pichia*可以水解泡菜中的果胶，促进有害微生物的生长，从而导致泡菜的腐败变质[17-19]。在泡菜发酵过程中，微生物不仅促成了泡菜的风味和品质，还在营养物质代谢、环境适应性调控以及病原微生物抑制等方面具有关键作用。因此，对曝气前后泡菜体系的微生物群落及功能基因的研究，有助于揭示微生物群落在发酵与贮藏过程中的代谢机制及生态功能，从而更好地分析泡菜变质的机制，为泡菜的产品质量和食品安全控制提供理论支持。作者设计了基于同一泡菜体系的3组（曝气组、密闭组及初始组）试验，采用扩增子测序技术对比分析泡菜中的细菌和真菌群落多样性、群落结构和功能基因变化。

1 材料与方法

1.1 材料与试剂

白萝卜、卷心菜、辣椒、生姜、花椒、食盐和冰糖：大理古城北门菜市场；DNA抽提试剂盒：美国Omega Bio-Tek公司；2 g/dL琼脂糖：法国Biowest公司；快速高保真DNA聚合酶：北京全式金生物公司；AxyPrep DNA凝胶回收试剂盒：美国Axygen公司；建库试剂盒：美国Bioo Scientific公司；测序试剂盒：美国Illumina公司。

1.2 仪器与设备

移液器：Eppendorf N13462C型，德国Eppendorf公司；高速冷冻离心机：HC-3018R型，安徽中科中佳科学仪器有限公司；微型离心机：ABSON MiFly-6型，合肥艾本森科学仪器有限公司；小型离心机：Eppendorf 5430R型，德国Eppendorf公司；超微量分光光度计：NanoDrop 2000型，美国Thermo Fisher Scientific公司；电泳仪：DYY-6C型，北京市六一仪器厂；PCR仪：ABI GeneAmp® 9700型，美国ABI公司；测序仪：Illumina MiSeq型，美国Illumina公司；旋涡混合器：QL-901型，海门其林贝尔仪器制造有限公司；粉碎研磨仪：TL-48R型，上海万柏生物科技有限公司。

1.3 样品制备

将7.0 kg白萝卜、7.0 kg卷心菜、0.4 kg辣椒、0.2 kg生姜、0.2 kg花椒、0.5 kg冰糖、42.0 kg纯净水（含质量分数6%食盐）混匀后置于陶瓷泡菜坛，室温自然发酵7 d。将泡菜分装至21个2 000 mL无菌的带盖塑料杯中，然后随机分为3组：初始组（C组）、密闭组（M组）和曝气组（P组），每组7个平行。C组立即采样；M组始终保持密封状态，至第15天进行采样；P组将塑料杯开盖进行曝气，并保持开盖状态，至第15天进行采样。

1.4 泡菜微生物测序及生物信息学分析

1.4.1 微生物收集

将各组塑料杯中的泡菜液混匀，再用无菌注射器吸取 50 mL 泡菜液于离心管中，8 000 r/min 离心 10 min，弃去上清液，保留沉淀，送至深圳微科盟科技集团有限公司进行高通量测序分析。

1.4.2 DNA 提取及测序

使用 DNA 抽提试剂盒提取样品总 DNA。利用超微量分光光度计检测 DNA 浓度和纯度，利用 2 g/dL 琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 质量。DNA 质量检测合格后，将提取的总 DNA 作为模板，以 338F（5′-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3′）和 806R（5′-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3′）为引物对 16S rRNA 基因 V3—V4 可变区进行 PCR 扩增；以 ITS1-1F-F（5′-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3′）和 ITS-1F-R（5′-GCTGCGTTCTTCATCGATGC-3′）为引物对真菌 ITS1 区进行 PCR 扩增。PCR 反应条件为：98 ℃预变性 1 min；98 ℃变性 10 s、50 ℃退火 30 s、72 ℃延伸 30 s，进行 30 个循环；最后再于 72 ℃延伸 5 min，以确保片段完全扩增。利用 2 g/dL 琼脂糖凝胶电泳进行检测并回收 PCR 产物，使用 AxyPrep DNA 凝胶回收试剂盒纯化回收的 PCR 产物，用 Tris-HCl 进行洗脱，并用 2 g/dL 琼脂糖凝胶电泳验证纯化效果。使用建库试剂盒构建文库，构建好的文库经过 Qubit 定量和文库检测，检测合格后使用 NovaSeq 6000 PE250 平台进行上机测序。

1.4.3 数据处理

通过 R4.4.1、RStuio、Git 等软件搭建环境，使用易扩增子程序对原始序列 fastq 文件进行分析。对序列进行拼接、修剪、质控、去除嵌合体后，使用去噪 100% 聚类的方式得到最终的扩增子序列变体（amplicon sequence variant，ASV）的特征表[20]。接着，执行程序中的步骤将 ASV 的代表序列比对到预先训练好的 SILVA 数据库，设置比对阈值为 70%，得到物种的分类信息表。将数据导入微科盟生科云平台（https://www.bioincloud.tech），用 PICRUSt2 进行微生物功能基因预测[21]，导入图图云平台（http://www.cloudtutu.com），计算 α 多样性并用 dunn_test 进行两组检验，用 Levins 法计算生态位宽度。

2 结果与讨论

经有效序列质控、拼接和优化后，从泡菜母水中共获得 7 314 条高质量细菌序列和 4 001 条高质量真菌序列，其中细菌涵盖 8 门 17 纲 29 目 51 科 106 属，真菌涵盖 9 门 32 纲 81 目 165 科 267 属。

2.1 微生物群落 α 多样性变化

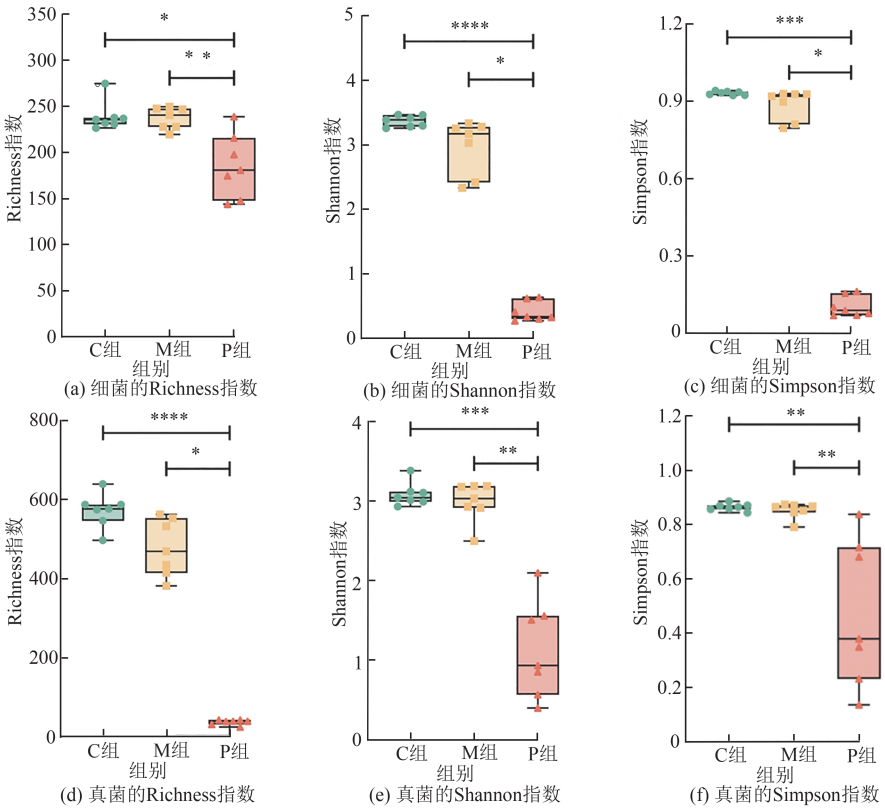
3 组样本的 Richness 指数、Shannon 指数和 Simpson 指数见图 1。P 组真菌和细菌的 α 多样性均显著低于 C 组和 M 组，且 C 组与 M 组相比差异不显著。因此，密闭贮藏对微生物多样性的影响较小，这与安睿等[22]和李静超等[23]的研究结果一致。曝气贮藏会导致泡菜微生物多样性急剧下降，其可能的原因为：通氧致使泡菜环境发生改变，厌氧菌大量灭绝；从空气中新迁入的微生物会与泡菜中原有微生物发生竞争。

2.2 微生物群落结构变化

对 C 组、M 组和 P 组的优势细菌及优势真菌进行属水平聚类，共得到 86 种细菌属和 266 种真菌属。如图 2（a）所示，C 组有 *Leuconostoc*、*Lactococcus* 和 *Escherichia-Shigella* 等 17 个优势细菌属（相对丰度超过 1% 的属）；M 组有 *Leuconostoc*、*Escherichia-Shigella* 和 *Lactobacillus* 等 15 个优势细菌属；P 组的优势细菌属仅有 *Lactobacillus*。

如图 2（b）所示，C 组有 *Rhodotorula*、*Wallemia* 和 *Kwoniella* 等 17 个优势真菌属（相对丰度超过 1% 的属）；M 组有 *Rhodotorula*、*Aspergillus* 和 *Allophoma* 等 13 个优势真菌属；P 组仅有 *Rhodotorula*、*Wickerhamomyces* 和 *Papiliotrema* 等 4 个优势真菌属。

从属的变化情况来看，曝气后大量微生物属会消亡，但细菌中的 *Lactobacillus*、真菌中的 *Rhodotorula*、*Wickerhamomyces* 等少量属的相对丰度大幅增加，成为优势属。曝气后酵母菌与乳酸菌菌群的增加与其他研究一致，但在具体物种上存在差异。Rao 等[17]研究表明，泡菜曝气后，*Lactobacillus*、*Pediococcus* 和 *Lactococcus* 等细菌属的相对丰度增加；Fan 等[18]研究表明，泡菜曝气后，*Pichia*、*Penicillium* 和 *Fusarium* 等真菌属的相对丰度增加。导致这种差异的主要原因应该是泡



*—P<0.05；**—P<0.01；***—P<0.001；****—P<0.000 1。

图 1 α 多样性分析

Fig. 1 α-Diversity analysis

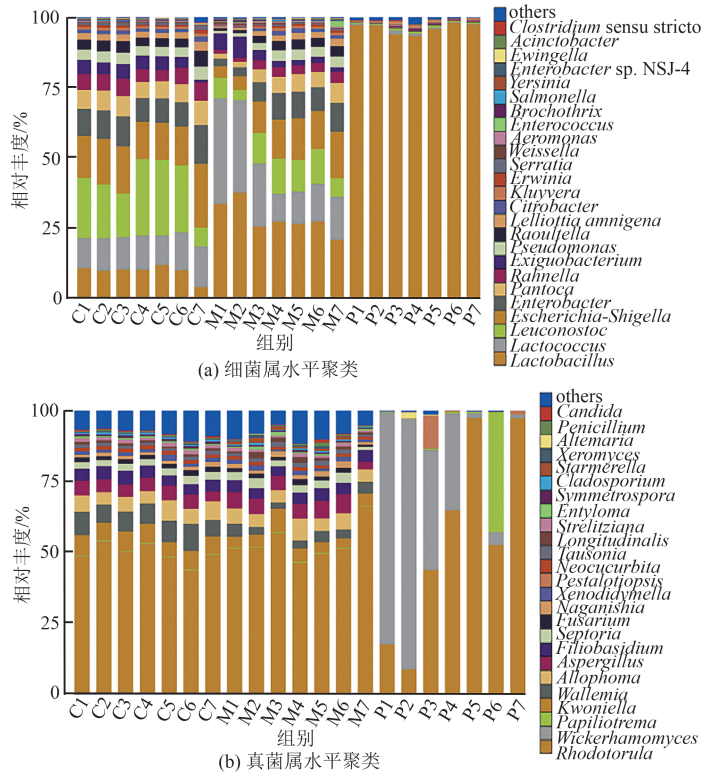


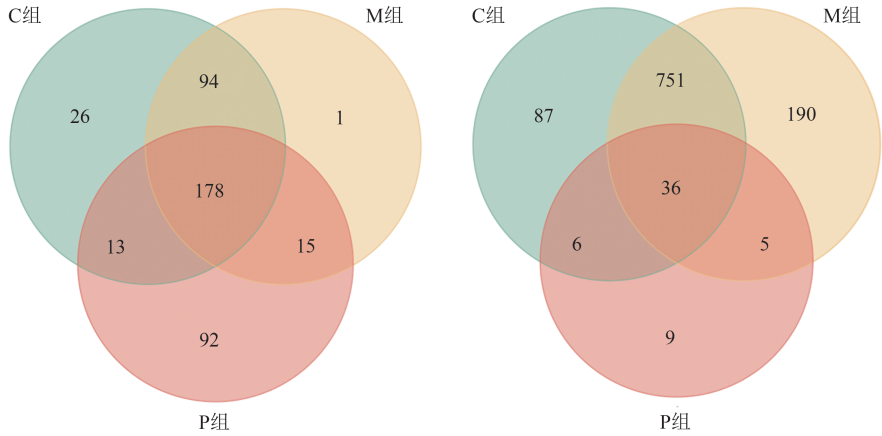
图 2 细菌和真菌的属水平相对丰度

Fig. 2 Relative abundance of bacteria and fungi at the genus level

菜制作环境、制作方式、制作原料及曝气条件等因素的不同。

2.3 微生物特有及共有 ASV 分析

分别绘制 3 个组的细菌 ASV 韦恩图和真菌 ASV 韦恩图，见图 3。对各组中特有物种 ASV 和共有物种 ASV 丰度排名前三的物种进行注释，见表 1。综合对比 3 组的共有、特有 ASV 占比，发现曝气会导致大量微生物灭绝。C 组中仅有 61.414 8% 的细菌 ASV 和 4.772 7% 的真菌 ASV 能在 P 组被检测到。究其原因，可能是曝气后外界氧气的进入会引起乳酸大量分解，造成 pH 上升，引起剧烈环境胁迫[12-13]，最终导致大量厌氧微生物灭绝，而少量好氧菌或兼性厌氧菌大量增殖并成为优势菌群。这些灭绝的微生物多为稀有属，结合安睿等[22]的研究可知，稀有属在泡菜微生物群落中具有重要的平衡作用，因此，稀有属的灭绝会极大地



(a) 细菌ASV韦恩图　　(b) 真菌ASV韦恩图

图 3　ASV 韦恩图

Fig. 3　Venn diagram of ASV

表 1　各组特有物种 ASV 和共有物种 ASV

Table 1　ASV unique to each group and ASV shared among groups

特有/共有物种 ASV	组别	细菌		真菌	
		注释名	占比/%	注释名	占比/%
特有物种 ASV	C 组	g_*Sulfurimonas*	0.031 6	f_Mortierellaceae	0.103 7
		g_*Fusibacter*	0.026 1	s_*Keissleriella cladophila*	0.045 0
		g_*Thioalkalispira*	0.023 6	k_Fungi	0.036 1
	M 组	s_*Klebsiella* sp. H. p2	0.000 9	s_*Starmerella apicola*	0.492 9
				f_Orbiliaceae	0.080 6
				o_Saccharomycetales	0.060 3
	P 组	g_*Lactobacillus*	0.296 6	s_*Rhodotorula babjevae*	13.324 4
		g_*Clostridium* sensu stricto 1	0.128 6	s_*Mucor circinelloides*	0.146 6
		s_*Bacillus coagulans*	0.085 2	s_*Hormonema macrosporum*	0.005 7
共有物种 ASV	C 组与 M 组	s_*Bacterium* GYPB31	1.526 6	c_Sordariomycetes	2.833 1
		s_*Pantoea* sp. P8SAA	0.850 6	g_*Kwoniella*	2.790 0
		s_*Pantoea* sp. BM39	0.564 3	s_*Allophoma tropica*	2.706 4
	C 组与 P 组	g_*Kluyvera*	0.065 6	s_*Pestalotiopsis novae-hollandiae*	0.659 5
		g_*Blautia*	0.043 1	s_*Pichia membranifaciens*	0.310 7
		g_*Clostridium* sensu stricto 1	0.013 2	s_*Thermomyces lanuginosus*	0.253 3
	M 组与 P 组	g_*Ralstonia*	0.010 7	p_Ascomycota	0.098 7
		g_*Lactobacillus*	0.009 4	o_Saccharomycetales	0.053 0
		g_*Roseburia*	0.009 2	k_Fungi	0.012 5
	C 组、M 组与 P 组	s_*Lactobacillus plantarum*	36.486 0	s_*Rhodotorula mucilaginosa*	20.561 5
		s_*Lactococcus lactis*	10.961 1	k_Fungi	17.583 4
		s_*Lactobacillus sakei*	7.506 3	s_*Wickerhamomyces anomalus*	10.761 1

影响泡菜微生物群落的稳定性。

此外，P组也有35.906 0%的细菌ASV和25.000 0%的真菌ASV未在C组中检出，且组内差异较大。推测这些微生物可能由空气带入，具有较大的随机性[24]，可能会造成潜在的健康风险。同时，M组也有5.555 6%的细菌ASV和19.8574%的真菌ASV未在C组中检出，且组内较为一致。推测这些物种在C组中可能处于芽孢、菌核等休眠体的状态，是泡菜正常发酵过程中由环境驱动的确定性变化[25]。

2.4　微生物群落相似性分析

对3组样本间的细菌和真菌进行PCoA分析，从贡献度来看，该PCoA分析可以将菌群结构进行有效区分。如图4所示，C组与M组的微生物群落更相似，这2组均与P组存在较大差异。由此可见，相较于密闭环境，曝气环境下泡菜的微生物群落会发生更大变化。

从组内差异来看，P组中仅有*Lactobacillus*这一类优势细菌属，因此细菌中P组各样本间距离更近。此外，相较于C组和M组，P组真菌样本差异更大，可能是由于曝气后，各个样本受到的环境影响不同，且P组各样本优势真菌属的组成和相对丰度差异更大、灭绝的物种更多，更易受到外来物种的影响。

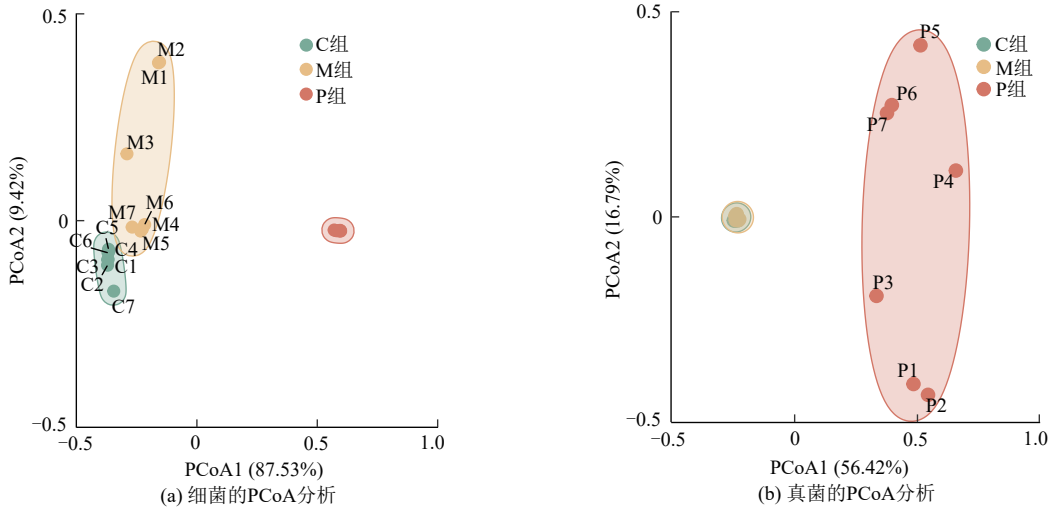


图4　PCoA分析

Fig. 4　PCoA analysis

2.5　微生物生态位宽度

通过Levins法计算了3组微生物的生态位宽度，见图5。无论是细菌还是真菌，生态位宽度排序均为：C组>M组>P组，且C组与M组的差异更小，这2组的生态位宽度均远大于P组。可见曝气和密闭处理均会使泡菜中的微生物群落生态位宽度变窄、物种间生态位重叠度升高。这也进一步说明，曝气导致大量物种消亡，而少量优势菌群占据了大量的生态位。同时，细菌和真菌的生态位宽度的对比结果显示，无论是曝气还是密闭，泡菜中的细菌都具有明显变化。

2.6　功能基因预测分析结果

基于KEGG数据库，对细菌的KEGG L1通路、KEGG L2通路及FAPROTAX通路进行了功能基因预测，对真菌的营养功能、生长形态及MetaCyc代谢通路进行了功能基因预测，见图6。

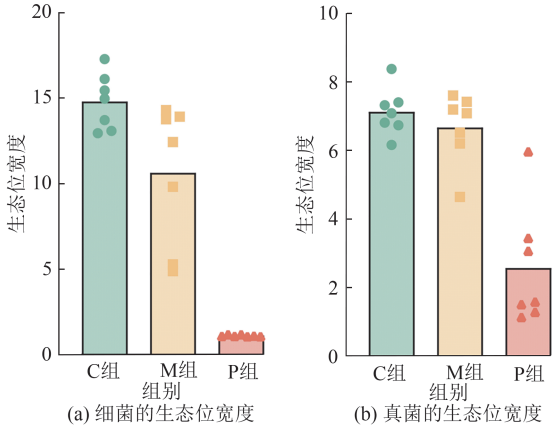
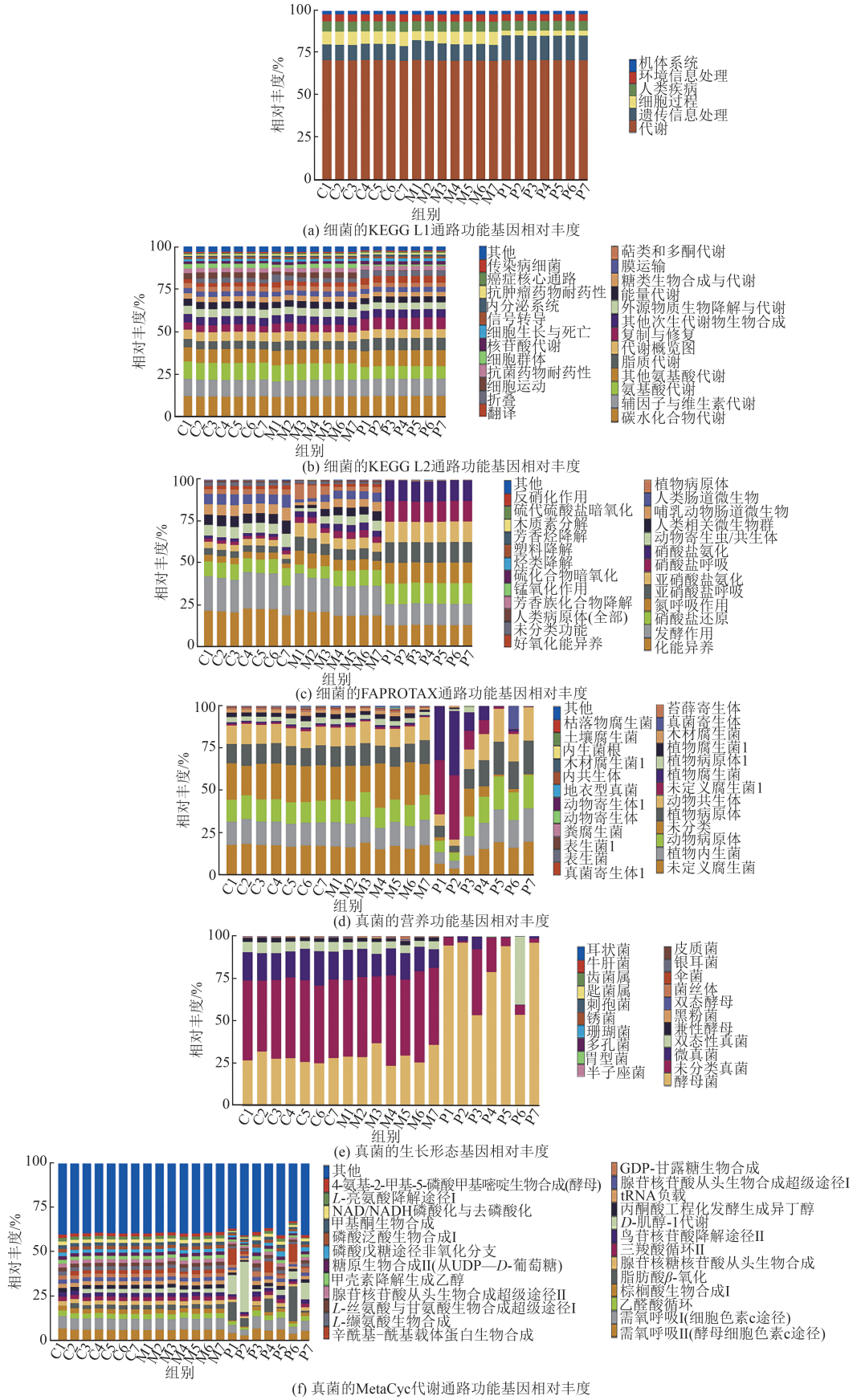


图5　生态位宽度

Fig. 5　Niche width



(a) 细菌的KEGG L1通路功能基因相对丰度

(b) 细菌的KEGG L2通路功能基因相对丰度

(c) 细菌的FAPROTAX通路功能基因相对丰度

(d) 真菌的营养功能基因相对丰度

(e) 真菌的生长形态基因相对丰度

(f) 真菌的MetaCyc代谢通路功能基因相对丰度

图 6　功能基因预测分析结果

Fig. 6　Functional Gene prediction analysis results

无论是细菌还是真菌，均表现为C组与M组差异较小，且这2组均与P组有较大差异。相较于曝气贮藏，密闭贮藏后泡菜中微生物的功能基因变化较小，这与李政强等[26]的研究结果一致。

细菌的功能基因预测结果表明，在KEGG L1通路中，P组中细胞过程功能基因的相对丰度比其余2组低，遗传信息处理功能基因的相对丰度比其余2组高。推测在有氧气环境下，细胞的活动性降低，优先进行基因调控和修复等过程，以应对环境的改变[27]。在KEGG L2通路中，P组的氨基酸代谢、细胞运动和细胞群体等功能基因的相对丰度比其余2组低，脂质代谢、复制与修复等功能基因的相对丰度比其余2组高。推测在有氧环境下，氧化应激状态增强，微生物改变了代谢途径，需要增强DNA修复机制以维持基因组稳定性[28]。脂质代谢的增加可能与细胞膜的合成和修复相关，曝气后细菌可能需要合成新的细胞膜以适应环境变化[29]。这些功能基因的变化可能与主导细菌属*Lactobacillus*有关。在FAPROTAX功能基因预测中，M组和P组中硝酸盐氨化、亚硝酸盐氨化、亚硝酸盐呼吸等亚硝酸盐代谢相关功能基因的相对丰度较C组增加，且P组增加更明显。亚硝酸盐对人体有致癌等危害，说明在泡菜贮藏过程中存在亚硝酸盐水平增加的风险，而曝气可能会加剧这种风险[30-31]。

从真菌的功能基因预测结果来看，在营养功能基因中，P组部分样本中腐生菌（如植物腐生菌和未定义腐生菌1）的相对丰度比其余2组高。在生长形态功能基因中，P组的酵母菌的相对丰度比其余2组高，其余类型均较低。腐生菌与酵母菌相对丰度的增加预示着曝气后的泡菜具有发生腐败变质的倾向。在MetaCyc通路中，P组部分样品的辛酰基-酰基载体蛋白生物合成、脂肪酸β-氧化、*D*-肌醇-1代谢等功能基因的相对丰度较多。辛酰基-酰基载体蛋白通常会进一步通过硫原子插入修饰生成硫辛酸，从而参与线粒体中的能量代谢反应。脂肪酸β-氧化是一种将脂肪酸分解为乙酰辅酶A并提供能量的代谢过程。*D*-肌醇-1既是磷脂和细胞膜成分的前体，也是一类细胞信号分子。这些功能基因相对丰度的增加表明，曝气后的真菌可能通过增强一些与氧相关的能量代谢和应激防御功能以适应环境变化[32-34]。

2.7 减少曝气导致的泡菜变质的方法

曝气导致泡菜腐败变质，本质上是曝气改变了泡菜的微生物群落结构，如果能有效调控微生物群落结构，可以有效避免腐败的发生。一方面可以通过调控环境因素，如通过低温贮藏降低有害微生物的繁殖速度，控制pH，使环境处于酸性，这些都能有效抑制有害微生物的滋生；另一方面，在生态学视角下，调控微生物群落结构，尤其抑制造成食品腐败变质的部分酵母菌和霉菌的大量繁殖，是未来重要研究方向。Song等[35]在民间泡菜中筛选、分离到了一株能有效抑制泡菜“生花”现象的发酵乳杆菌SHY10，该研究为提高泡菜及其他发酵食品的保鲜及安全性提供了有效途径。可以借鉴已有研究，通过泡菜等特殊生境筛选具有抑菌活性功能的菌株，以代替对健康有危害的化学防腐剂，从生态学的视角调控泡菜微生物的群落结构，从而解决腐败和食源性病原菌问题。这些研究不仅有利于泡菜微生物的开发和应用，还可为传统食品的现代化改造和食品安全提供科学依据。

3 结论

曝气会导致泡菜微生物群落结构及其功能基因发生较大变化，微生物多样性明显下降，与腐败及亚硝酸盐代谢等相关功能基因的相对丰度增加，具有潜在的腐败变质和健康风险。在整个泡菜生产、贮藏和食用过程中，都应尽量避免曝气现象发生。同时，研究者还需在温度、pH等传统理化调控基础上，结合生态学视角，解决曝气带来的食品变质问题。

参考文献

[1] 张同建. 泡菜工业生产研究进展[J]. 现代食品，2020（5）：73-75.
ZHANG T J. Research progress of pickle industry[J]. Modern Food，2020（5）：73-75.（in Chinese）

[2] 黄润秋，唐垚，费敏，等. 四川泡菜盐渍液处理及应用的研究进展[J]. 食品与发酵工业，2023，49（1）：330-336.

HUANG R Q, TANG Y, FEI M, et al. Research progress on treatment and application of Sichuan Paocai saline[J]. Food and Fermentation Industries, 2023, 49(1): 330-336. (in Chinese)

[3] LIU D M, HUANG Y Y, LIANG M H. Analysis of the probiotic characteristics and adaptability of *Lactiplantibacillus plantarum* DMDL 9010 to gastrointestinal environment by complete genome sequencing and corresponding phenotypes [J]. LWT-Food Science and Technology, 2022, 158: 113129.

[4] PAN Q Q, CEN S, YU L L, et al. Niche-specific adaptive evolution of *Lactobacillus plantarum* strains isolated from human feces and Paocai[J]. Frontiers in Cellular and Infection Microbiology, 2021, 10: 615876.

[5] HAO R, LIU Q Q, WANG L, et al. Anti-inflammatory effect of *Lactiplantibacillus plantarum* T1 cell-free supernatants through suppression of oxidative stress and NF-κB- and MAPK-signaling pathways[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2023, 89(10): e00608-23.

[6] FAN Y W, YANG X, HU C H, et al. Fermentation performance evaluation of lactic acid bacteria strains for Sichuan radish Paocai production[J]. Foods, 2024, 13(12): 1813.

[7] LIU L, SHE X, QIAN Y, et al. Effect of different fermenting containers on the deterioration of Sichuan pickle [J]. LWT-Food Science and Technology, 2019, 111: 829-836.

[8] CAO J L, YANG J X, HOU Q C, et al. Assessment of bacterial profiles in aged, home-made Sichuan Paocai brine with varying titratable acidity by PacBio SMRT sequencing technology[J]. Food Control, 2017, 78: 14-23.

[9] WANG D D, CHEN G, TANG Y, et al. Study of bacterial community succession and reconstruction of the core lactic acid bacteria to enhance the flavor of Paocai [J]. International Journal of Food Microbiology, 2022, 375: 109702.

[10] JIANG L J, XIAN S, LIU X Y, et al. Metagenomic study on Chinese homemade Paocai: the effects of raw materials and fermentation periods on the microbial ecology and volatile components [J]. Foods, 2022, 11(1): 62.

[11] 于丽洪, 黄盛蓝, 杜木英. 泡菜品质败坏的研究进展[J]. 中国酿造, 2018, 37(3): 6-9.
YU L H, HUANG S L, DU M Y. Research progress in deterioration of pickle quality[J]. China Brewing, 2018, 37(3): 6-9. (in Chinese)

[12] AO X L, YAN J L, CHEN C, et al. Isolation and identification of the spoilage microorganisms in Sichuan homemade Paocai and their impact on quality and safety [J]. Food Science & Nutrition, 2019, 7(9): 2939-2947.

[13] DING Z S, JOHANNINGSMEIER S D, PRICE R, et al. Evaluation of nitrate and nitrite contents in pickled fruit and vegetable products [J]. Food Control, 2018, 90: 304-311.

[14] 严先朋, 刘刚, 张晓喻, 等. 发酵过程中韩式泡菜风味的变化[J]. 食品与生物技术学报, 2019, 38(4): 150-159.
YAN X P, LIU G, ZHANG X Y, et al. Changes of Korean kimchi's flavor in fermentation process [J]. Journal of Food Science and Biotechnology, 2019, 38(4): 150-159. (in Chinese)

[15] XIAN S, ZHONG H Y, YI B, et al. Identification of pellicle formation related microorganisms in traditional Sichuan Paocai through metagenomic sequence and the effects of Baijiu/salt on pellicle and volatile components [J]. Food Research International, 2022, 159: 111130.

[16] 赵虎威, 陈燕飞, 燕平梅. 泡菜发酵中微生物的研究[J]. 中国调味品, 2022, 47(1): 211-216.
ZHAO H W, CHEN Y F, YAN P M. Study on microorganisms in fermentation of pickles [J]. China Condiment, 2022, 47(1): 211-216. (in Chinese)

[17] RAO Y, QIAN Y, TAO Y F, et al. Influence of oxygen exposure on fermentation process and sensory qualities of Sichuan pickle (Paocai)[J]. RSC Advances, 2019, 9(66): 38520-38530.

[18] FAN Z Y, DENG W Q, LI X B, et al. Effect of air exposed storage on quality deterioration and microbial succession of traditional Sichuan Paocai[J]. LWT-Food Science and Technology, 2022, 154: 112510.

[19] 钱杨, 吴李川, 许童桐, 等. 不同空气暴露条件下四川泡菜的品质变化及产植物细胞壁降解酶微生物分析[J]. 食品工业科技, 2020, 41(13): 128-133, 147.
QIAN Y, WU L C, XU T T, et al. Analysis of quality changes and plant cell wall degrading enzymes producing microorganism in Sichuan pickle under different air exposure conditions [J]. Science and Technology of Food Industry, 2020, 41(13): 128-133, 147. (in Chinese)

[20] LIU Y X, CHEN L, MA T F, et al. EasyAmplicon: an easy-to-use, open-source, reproducible, and community-based pipeline for amplicon data analysis in microbiome research[J]. iMeta, 2023, 2(1): e83.

[21] GAO Y Y, ZHANG G X, JIANG S Y, et al. Wekemo Bioincloud: a user-friendly platform for meta-omics data

analyses[J]. iMeta，2024，3(1)：e175.

[22] 安睿，邓巍，李政强，等. 密封泡菜母水的真菌群落动态及与理化因子的相关性[J]. 微生物学通报，2024，51(5)：1676-1689.
AN R，DENG W，LI Z Q，et al. Fungal community dynamics and correlations with physicochemical factors in sealed Paocai brine[J]. Microbiology China，2024，51(5)：1676-1689.(in Chinese)

[23] 李静超，邓巍，佘容，等. 泡菜母水中细菌群落的动态变化规律及结构解析[J]. 食品工业科技，2022，43(20)：144-151.
LI J C，DENG W，SHE R，et al. Dynamic changes and structural analysis of the bacterial community in Paocai brine[J]. Science and Technology of Food Industry，2022，43(20)：144-151.(in Chinese)

[24] DENG W，YU G B，YANG X Y，et al. Testing the passive sampling hypothesis：the role of dispersal in shaping microbial species-area relationship[J]. Frontiers in Microbiology，2023，14：1093695.

[25] LU Y X，DENG W，QI F L，et al. Revived amplicon sequence variants monitoring in closed systems identifies more dormant microorganisms[J]. Microorganisms，2023，11(3)：757.

[26] 李政强，邓巍，安睿，等. 泡菜母水细菌群落组成及潜在基因功能分析[J]. 食品研究与开发，2022，43(24)：188-194.
LI Z Q，DENG W，AN R，et al. Analysis of Paocai brine bacterial community composition and potential functional genes[J]. Food Research and Development，2022，43(24)：188-194.(in Chinese)

[27] KANEHISA M，FURUMICHI M，TANABE M，et al. KEGG：new perspectives on genomes，pathways，diseases and drugs[J]. Nucleic Acids Research，2017，45(D1)：D353-D361.

[28] SALLMYR A，RASHID I，BHANDARI S K，et al. Human DNA ligases in replication and repair[J]. DNA Repair，2020，93：102908.

[29] NATESAN V，KIM S J. Lipid metabolism，disorders and therapeutic drugs：review[J]. Biomolecules & Therapeutics，2021，29(6)：596-604.

[30] SAGHAÏ A，HALLIN S. Diversity and ecology of NrfA-dependent ammonifying microorganisms[J]. Trends in Microbiology，2024，32(6)：602-613.

[31] WANG J W，LIU X，LIU J Q，et al. Improving the bacterial community，flavor，and safety properties of northeastern sauerkraut by inoculating autochthonous *Levilactobacillus brevis*[J]. Food Chemistry：X，2024，22：101408.

[32] PIETIKÄINEN L P，RAHMAN M T，HILTUNEN J K，et al. Genetic dissection of the mitochondrial lipoylation pathway in yeast[J]. BMC Biology，2021，19(1)：14.

[33] LU Q Y，ZONG W C，ZHANG M，et al. The overlooked transformation mechanisms of VLCFAs：peroxisomal *β*-oxidation[J]. Agriculture，2022，12(7)：947.

[34] SU X D，DOHLE W，MILLS S J，et al. Inositol adenophostin：convergent synthesis of a potent agonist of *D-myo*-inositol 1，4，5-trisphosphate receptors[J]. ACS Omega，2020，5(44)：28793-28811.

[35] SONG J J，PENG S D，YANG J，et al. Isolation and identification of novel antibacterial peptides produced by *Lactobacillus fermentum* SHY10 in Chinese pickles[J]. Food Chemistry，2021，348：129097.

（责任编辑：闫林红）