



短促生乳杆菌基因组学研究进展

吕慧敏^{2,3,4}, 李伟程^{1,2,3,4}, 张和平^{1,2,3,4*}

- 1 乳酸菌与发酵乳制品省部共建协同创新中心, 内蒙古 呼和浩特 010018
- 2 内蒙古农业大学, 乳品生物技术与工程教育部重点实验室, 内蒙古 呼和浩特 010018
- 3 农业农村部奶制品加工重点实验室, 内蒙古 呼和浩特 010018
- 4 内蒙古自治区乳品生物技术与工程重点实验室, 内蒙古 呼和浩特 010018

吕慧敏, 李伟程, 张和平. 短促生乳杆菌基因组学研究进展[J]. 微生物学报, 2024, 64(9): 3157-3167.

LYU Huimin, LI Weicheng, ZHANG Heping. Research progress in genomics of *Levilactobacillus brevis*[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(9): 3157-3167.

摘要: 短促生乳杆菌(*Levilactobacillus brevis*)是常见乳酸菌物种, 主要存在于植物茎叶表面、泡菜、乳制品以及肠道等生态位。*L. brevis* 具有优良的生理功能, 是潜在的益生菌物种。随着基因组学研究兴起, 从基因水平揭示 *L. brevis* 的遗传学特征及功能基因特性对该菌的应用具有重要意义。本文主要围绕 *L. brevis* 的遗传背景及重要功能基因进行综述, 以期为 *L. brevis* 的应用研究奠定理论基础。

关键词: 短促生乳杆菌; 基因组学; 功能基因

Research progress in genomics of *Levilactobacillus brevis*

LYU Huimin^{2,3,4}, LI Weicheng^{1,2,3,4}, ZHANG Heping^{1,2,3,4*}

- 1 Collaborative Innovative Center of Ministry of Education for Lactic Acid Bacteria and Fermented Dairy Products, Hohhot 010018, Inner Mongolia, China
- 2 Key Laboratory of Dairy Biotechnology and Engineering, Ministry of Education, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, Inner Mongolia, China
- 3 Key Laboratory of Dairy Products Processing, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hohhot 010018, Inner Mongolia, China
- 4 Inner Mongolia Key Laboratory of Dairy Biotechnology and Engineering, Hohhot 010018, Inner Mongolia, China

Abstract: *Levilactobacillus brevis* is a common species of lactic acid bacteria mainly detected on

资助项目: 国家自然科学基金(U22A20540)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (U22A20540).

*Corresponding author. E-mail: hepingdd@vip.sina.com

Received: 2024-02-26; Accepted: 2024-05-06; Published online: 2024-05-10

the surface of plant stems and leaves and in pickles, dairy products, and intestines. With excellent physiological functions, *L. brevis* is a potential probiotic species. With the rise of genomics, it is of great significance to reveal the genetic characteristics and functional gene properties of *L. brevis* at the gene level for application of this bacterium. This paper reviews the genetic background and major functional genes of *L. brevis*, aiming to lay a theoretical foundation for the application of *L. brevis*.

Keywords: *Levilactobacillus brevis*; genomics; functional gene

短促生乳杆菌(*Levilactobacillus brevis*)为乳杆菌科革兰氏染色阳性菌, 具有专性异型发酵的生物学特性^[1], 最适生长温度 29.5–30.0 °C^[2]。其可以在较宽的 pH 范围内存活(pH 4.0–8.0), 尤其能够耐受 pH 为 2.0 的外界环境^[3]。*L. brevis* 的分离源十分广泛, 在植物茎叶表面、泡菜、乳制品以及肠道等多种生态位存在, 其可以用作发酵剂改善产品的风味和质地、提升产品的营养价值, 并抑制腐败菌及病原体的生长, 延长产品货架期^[2,4]。益生菌作为对宿主有益的微生物, 能在肠道中定殖并发挥其益生功能至关重要。研究表明 *L. brevis* 可在胆盐环境下存活, 并抑制大肠杆菌、葡萄球菌和芽孢杆菌等常见肠道病原菌, 并且无溶血活性和耐药性, 具有作为益生菌的潜力^[5-7]。*L. brevis* 具有高产 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA)^[8]、合成乳蛋白活性肽^[9-10]等生物学特性, 使其在医药行业具有良好的发展前景^[11]。2008 年, 本研究团队刘文俊等^[12]完成了国内首株乳酸菌 *Lactocaseibacillus casei* Zhang 的全基因组测序工作, 开启了国内益生乳酸菌基因组学研究的序幕; 近年来, 还建成了全球最大的乳酸菌基因组数据库 (<https://www.imhpc.com/iLABdb>), 为乳酸菌研究领域提供了宝贵的资源和平台, 而对于 *L. brevis* 的基因组学研究较为薄弱。本文主要综述了 *L. brevis* 的基因组学研究进展, 以期揭示 *L. brevis* 的遗传背景和重要功能基因, 为优良特性

L. brevis 的挖掘与利用提供理论基础。

1 短促生乳杆菌的遗传背景

二代高通量测序技术的不断发展, 为基因组学的研究提供了大量数据。1999 年, 第一株乳酸菌 *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* IL1403 基因组草图测序与组装工作的完成标志着乳酸菌研究进入基因组时代^[13]。起初基因组学主要应用在乳酸菌分类地位^[14]、发酵能力以及益生特性^[15]等方面。如今, 研究者们通过全基因组测序技术, 获取菌株的全部遗传物质信息以及编码基因的功能分类, 通过比较种内或种间不同菌株的基因组, 分析其遗传进化关系, 并挖掘重要功能基因。2006 年首株 *L. brevis* ATCC367^T 全基因组测序完成^[16], 标志着 *L. brevis* 的研究开始深入到分子水平。截至 2024 年 1 月, 共有 159 株 *L. brevis* 完成基因组测序, 其中完成图有 29 株 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=1580>), 基因组大小 2.34–2.91 Mb, G+C 含量 45.2%–46.4%。*L. brevis* 具有基因组较小、G+C 含量较低的特点^[17], 这为其在基因组水平上分析提供了便利条件。

Feyereisen 等^[18]筛选出 6 株来源于啤酒、啤酒酿造环境以及青贮饲料的 *L. brevis*, 与 NCBI 公共数据库中筛选的 13 株不同分离源 *L. brevis* 进行比较基因组学分析发现, 啤酒源的 *L. brevis* 菌株基因组中的基因数目多于其他分离源菌

株, 说明啤酒源菌株适应啤酒环境获得了新的功能基因; 对这些啤酒特异性的“获得性”基因序列进行同源性分析表明, 大约 25%的基因编码氧化还原反应相关蛋白、22%编码转录相关蛋白、21%编码膜和细胞表面蛋白、14%编码膜转运相关蛋白, 说明 *L. brevis* 在啤酒酿造过程中发生了适应性进化。Fraunhofer 等^[19]通过比较基因组学研究 24 株不同分离源的 *L. brevis* 发现, 啤酒及酿造环境分离株与昆虫分离株在质粒组内存在共享基因库, 而且共享基因库中的 *horC* 基因是经过早期研究证实在啤酒生产中具有啤酒花抗性的基因, 该研究首次在非啤酒酿造环境分离株中发现 *horC* 基因, 推测啤酒酿造环境中的 *horC* 基因是通过水平基因转移而获得。Panahi 等^[20]对 83 株 *L. brevis* 的 CRISPR-Cas 多样性进行分析发现, 127 个已确认的 CRISPR 以及 31 个 Cas 基因分布在 69 株 *L. brevis* 中, 这些基因被归类为 II-A、II-C 和 I-E 亚型, 其中 II-A 亚型是 *L. brevis* 中对抗外源 DNA 及噬菌体最活跃的系统。

综上所述, *L. brevis* 在基因组水平上具有很高的相似性, 但因菌株的生活环境不同, 导致不同菌株发生了环境适应性进化, 并拥有了各自独特的功能基因。通过了解这种基因型和表型之间的相互联系, 能够进一步探究不同菌株的水平基因转移和生理功能特性。目前, 针对除啤酒酿造环境外的其他分离源 *L. brevis* 遗传多样性及适应性进化机制研究较少, 因此从更多、更广的角度分析不同分离源 *L. brevis* 的基因组特征、遗传进化规律及功能基因差异具有重要意义。

2 短促生乳杆菌的重要功能基因

L. brevis 已被美国食品药品监督管理局 (Food and Drug Administration, FDA) 和美国饲

料公定协会 (Association of American Feed Control Officials, AAFCO) 评价为可直接饲喂且通常认为是安全的微生物 (generally recognized as safe, GRAS), 被欧洲食品安全局 (European Food Safety Authority, EFSA) 授予合格安全资格认定 (qualified presumption of safety, QPS) 地位^[21-22]。

L. brevis 作为潜在的益生菌在乳制品、医药等行业中具有良好的发展前景。利用 *L. brevis* 的基因组信息及相关生物信息学分析该菌基因型与表型的相互联系, 对 *L. brevis* 的工业化应用至关重要, 有关 *L. brevis* 功能基因及应用研究备受研究者们青睐。研究发现, *L. brevis* 具有高产 γ -氨基丁酸、抑菌以及降低有害物质含量的能力^[15,23-24]。表 1 详细列出了本文中提及的与 *L. brevis* 相关的功能基因, 这些基因对于确保 *L. brevis* 菌株的生长、代谢以及环境适应性起到不可或缺的作用。通过筛选优良 *L. brevis* 菌株, 有效挖掘和调控关键功能基因, 进而促进其产生更多有益代谢产物。这不仅有助于提高 *L. brevis* 菌株在生物体内的应用潜力, 也成为未来 *L. brevis* 在食品、饲料以及医药等领域得到广泛应用的重要途径。

2.1 细菌素合成基因簇

细菌素是由细菌核糖体合成的一类具有抗菌特性的活性多肽, 能够抑制除自身以外的多种微生物。由于抗生素耐药性及一些化学合成类食品添加剂的潜在不良作用, 乳酸菌细菌素所具有的独特属性使其在作为天然食品防腐剂用以替代化学合成防腐剂和抗生素药物方面拥有巨大潜力^[25-26]。*L. brevis* 产生的细菌素属于 II 类细菌素, 具有分布广泛和热稳定的特点, 目前仅发现这类细菌素具有抗李斯特菌 (*Listeria*) 的作用^[27]。

2009 年, Wada 等^[28]从韩国传统泡菜中分离出 *L. brevis* 925A, 并分离得到了一种细菌素

表 1 *Levilactobacillus brevis* 不同功能特性的相关基因Table 1 Genes related to different functional characteristics of *Levilactobacillus brevis*

Function	Gene	Comment
Bacteriocin leader domain-containing protein	<i>breB</i> <i>breC</i>	Bacteriocin synthesis gene
Immune factors encoding bacteriocins	<i>breE</i>	
Catalytic decarboxylation of L-glutamic acid to produce gamma-aminobutyric acid	<i>gadA</i> <i>gadB</i>	Glutamic acid decarboxylase (GAD) encoding gene
Glutamate/gamma-aminobutyrate antiporter	<i>gadC</i>	Accessory gene
Surface layer protein SlpB	<i>slpB</i>	S-layer protein
Surface layer protein SlpC	<i>slpC</i>	
Surface layer protein SlpD	<i>slpD</i>	
Encodes a family of membrane-bound glycosyltransferases	<i>gtf27</i> <i>gtf28</i>	Membrane bound-glycosyltransferase family
Responsible for the transport of extracellular polysaccharides	<i>orf29</i>	Transporter gene
Rhodanese-related sulfurtransferase	<i>TstT</i>	Participation in cyanide detoxification processes
Transcriptional regulator	<i>TstR</i>	
Encodes an organophosphorus hydrolase	<i>OpdB</i>	The member of the GDSVG family of esterolytic enzymes

brevicin 925A, 基因组研究发现该细菌素合成基因(*breB* 和 *breC*)和免疫基因(*breE*)位于该菌中碱基数最多的 pLB925A04 质粒上。2015 年, Noda 等^[29]从柑橘中分离出 *L. brevis* 174A, 并发现了 II b 型细菌素 brevicin 174A 合成基因位于质粒上的由 8 个开放阅读框(open reading frame, ORF)组成的基因簇中, 该基因簇主要包括生物合成基因、自身细菌素抗性基因和转录调控蛋白基因。2018 年, Noda 等^[30]进行后续研究发现 *L. brevis* 174A 细菌素合成基因簇上存在 2 个假定调控基因(*breD* 和 *breG*), 它们编码转录调节蛋白并正向调控 brevicin 174A 的合成, 继而研究表明 brevicin 174A 不仅抑制与 *L. brevis* 近缘的乳酸菌生长, 还能抑制金黄色葡萄球菌 (*Staphylococcus aureus*)、单核增生李斯特菌 (*Listeria monocytogenes*) 和沙门氏菌属 (*Salmonella*)等致病菌的生长^[31]。

L. brevis 中细菌素基因簇的发现, 有助于在分子水平上进一步了解 *L. brevis* 产生细菌素的功能特性, 同时也为 *L. brevis* 细菌素在食品防

腐剂领域的应用以及作为替代抗生素药物的研究提供了相关理论依据。然而, 目前关于 *L. brevis* 细菌素的研究相对较少, 需要更多的深入研究来探索其潜在的应用价值。

2.2 γ -氨基丁酸合成基因

γ -氨基丁酸 (gamma-aminobutyric acid, GABA)是哺乳动物中枢神经系统中主要的抑制性神经递质^[32]。在生产 GABA 的微生物中, 乳酸菌被认为是一类较为安全的微生物。目前已经报道了几种产生 GABA 的乳杆菌, 包括发酵黏液乳杆菌(*Limosilactobacillus fermentum*)、植物乳植杆菌(*Lactiplantibacillus plantarum*)、乳酸乳球菌(*Lactococcus lactis*)、*L. brevis* 等, 其中 *L. brevis* 在胃肠道中产生的 GABA 浓度最高^[33]。研究表明食用富含 GABA 的食物可以降低血压^[34-35]、抑制癌细胞增殖^[36]、改善记忆和学习能力^[37]。GABA 已被列为食品和药品中的生物活性成分^[38], 并在医药以及食品领域得到广泛应用。

Renes 等^[39]从手工奶酪中成功分离出 85 株乳酸菌, 其中 10 株具有生产 GABA 的能力(包

括 6 株 *L. brevis* 和 4 株乳酸乳球菌); 该研究检测了产生和不产生 GABA 的菌株是否存在编码谷氨酸脱羧酶系统的相关基因, 研究结果显示, 所有能够产 GABA 的 6 株 *L. brevis* 均检测到含有编码该系统的 3 个基因; 此外, 该研究提出谷氨酸脱羧酶系统编码基因的检测或可以作为筛选生产 GABA 菌株的一种方法, 但这一方法仍需在更多实验中进一步验证。Shi 等^[40]从泡菜中分离得到一株高产 GABA 的 *L. brevis* Lb85, 并鉴定到 2 个谷氨酸脱羧酶 (glutamic acid decarboxylase, GAD) 基因, 分别为 *gadB1* 和 *gadB2*, 及其辅助基因 *gadC* 和 *gadR*; *gadB1* 和 *gadB2* 基因均具有谷氨酸脱羧酶活性, 而且 *gadB2* 基因的表达活性优于 *gadB1* 基因, 而不含 *gad* 基因的菌株则不产 GABA; 此外, 当 GABA 的增长高于 40 mg/(L·h) 时, 表达 *gadC* 基因有助于 GABA 的转运, 而当初始葡萄糖浓度达到 160 g/L 时, 表达 *gadR* 基因可提高 GABA 的产量。彭春龙等^[41]从鲜奶中分离出一株具有高产 GABA 特性的 *L. brevis* CGMCC NO. 1306, 并克隆得到 *gadA* 和 *gadB* 及其辅助基因 *gadC*, 他们还探究了酸胁迫对基因表达的影响, 结果表明该菌株中 *gadB* 与 *gadC* 基因位于同一操纵子中, 在酸性环境下会促进 *gadCB* 表达; 此外, 当菌株达到对数生长期后, *gadCB* 基因的表达量也会大幅度增加, 而培养条件的改变对 *gadA* 基因的表达影响较小。Pakdeeto 等^[42]在泰国泡菜中分离出 16 株产 GABA 的乳酸菌, 通过基因组分析发现菌株 GPB7-4 与 *L. brevis* ATCC367^T 亲缘关系较近, 基因组平均遗传相似度 (average nucleotide identity, ANI) 值为 99.94%。该菌株含有产 GABA 的基因 *gadA* 和 *gadB*; 在 16 株乳酸菌中 *L. brevis* GPB7-4 产 GABA 的能力最高, 因此在发酵食品领域具有良好的应用前景。Gong 等^[43]研究证实, *L. brevis* 中 GAD 系统的

gadR 基因是控制该菌株 GABA 转化及耐酸性的正转录调控因子, 因此, 高表达 *gadR* 的 *L. brevis* 菌株是工业规模生产 GABA 的优良候选菌株。本研究团队对本实验室分离得到的 145 株 *L. brevis* 结合 NCBI RefSeq 数据库已公布的 157 株 *L. brevis* 对 *gad* 基因进行分析, 结果发现 *gadB* 基因存在于所有 302 株菌中, 而 *gadC* 基因存在于 301 株菌中, 而且 *gadB* 和 *gadC* 基因的拷贝数在各菌株中有所差异。

谷氨酸脱羧酶是可以催化 L-谷氨酸脱羧产生 γ -氨基丁酸唯一的关键限速酶。然而, 由于 *L. brevis* 菌体本身具有厌氧、生长速度慢、发酵周期长等特性, 导致 GABA 的生产效率较低^[44]。因此, 探究 *L. brevis* 中谷氨酸脱羧酶基因特征及其高效表达条件, 对 GABA 的高效且大规模生产, 以及在食品医药等行业的应用具有重要意义。

2.3 S-层蛋白合成基因

S-层蛋白 (S-layer protein, Slps) 是一种生物活性大分子, 广泛存在于古生菌、革兰氏阳性菌和革兰氏阴性菌细胞壁表面, 大多数 Slps 都由单一蛋白质或糖蛋白组成^[45-46]。Slps 在瑞士乳杆菌 (*Lactobacillus helveticus*)、嗜酸乳杆菌 (*Lactobacillus acidophilus*)、*L. brevis* 等 13 种乳酸杆菌中较为丰富, 而不同乳酸菌中 Slps 基因的总序列相似性较低, 但通常在近缘菌种中较高^[47-48]。

研究表明, 乳酸杆菌表达系统外源蛋白表达量与启动子活性有关, *L. brevis* 的 *slp* 基因启动子为强启动子, 因此 Slps 蛋白表达量较高, 占菌体总蛋白含量的 10%–15%; 研究发现 *L. brevis* 的 Slps 蛋白信号肽本身由 *slp* 基因编码, 能够一直表达其目的基因不受其他外源因素影响, 有利于构建乳酸菌外源蛋白表达载体^[49]。早期有学者^[50-51]对 *L. brevis* ATCC8287 的 Slps 进行分离、纯化及基因测序, 结果表明, 该蛋白具有一个 ORF, 此 ORF 编码一个蛋白质以及一个典

型革兰氏阳性菌信号肽。Jakava-Viljanen 等^[52]在 *L. brevis* ATCC14869^T 中分离得到 2 个 Slps (SlpB 和 SlpD 蛋白), 测序了 3 个 *slp* 基因(*slpB*、*slpC* 和 *slpD*)并探究其在菌株中的表达情况, 结果表明, 在不同生长条件下, ATCC14869^T 菌株形成光滑(S)和粗糙(R) 2 种不同的菌落类型, 在有氧条件下合成 SlpB 和 SlpD 蛋白, 产生 R 型菌落, 而厌氧条件下只合成 SlpB 蛋白, 产生 S 型菌落; 此外, 不同于其他乳杆菌, ATCC14869^T 的 *slpB* 基因下游还具有基因 *slpC*, 该基因在测试的生长条件下不表达, 而 *slpD* 基因与 *slpB-slpC* 基因位于基因组上不同位置, 并且通气条件会诱导 *slpD* 基因的表达。Banić 等^[53]从酸菜中分离出一株 *L. brevis* SF9B, 通过全基因组序列发现了 3 个编码 *slpB* 基因, 但仅表达了一个与 *L. brevis* ATCC14869^T 相似的 *slpB* 基因; 研究结果发现, 在胃肠道(gastrointestinal, GI)条件和冷冻干燥过程中, *slpB* 基因的表达使菌株具有更高的存活率, 而且 Slps 对人肠道细胞株 Caco-2 细胞的黏附能力更强, 去除 Slps 则完全消除了 SF9B 细胞的黏附作用。

Slps 具有对胆盐及消化酶的耐受能力, 参与乳杆菌对宿主细胞的黏附, 并抑制病原菌对宿主细胞的黏附及侵入作用。因此, 它在疫苗、生物传感器、微载体、口服药物载体的纳米涂层等方面有着巨大的发展潜力^[54-55]。关于 *L. brevis* 中 Slps 的研究, 当前主要聚焦于探索其在调节肠道炎症过程中的作用^[56]。然而, 对于 *L. brevis* 独特的 *slp* 基因表达机制还有待于继续研究。

2.4 胞外多糖合成基因

胞外多糖(exopoly saccharides, EPS)是长链、高分子量聚合物, 其分为与细胞表面紧密结合的荚膜多糖(capsular polysaccharide, CPS)以及能够释放到菌体周围环境介质中的黏液多糖(slime polysaccharide, SPS)。乳酸菌的胞外多

糖具有保护菌体免受环境 pH 值、渗透压、噬菌体、抗生素等应激条件的影响, 促进细胞表面黏附及营养吸收的作用^[57], 其用在食品工业中可以改善产品的风味、质地以及营养价值^[58]。

Fukao 等^[59-60]对 *L. brevis* KB290 进行测序及基因组分析发现, KB290 是 EPS 的天然生产者, 而且 KB290 的质粒 pKB290-1 中含有 3 个 EPS 基因(*gtf27*、*gtf28* 和 *orf29*)能够合成 EPS, 使其具有细胞聚集和胆汁抵抗能力, 并推测 *gtf27*、*gtf28* 可能属于膜结合糖基转移酶家族负责生物合成, 而 *orf29* 则负责 EPS 的输出。2019 年, Fukao 等^[61]继续以 pKB290-1 的 EPS 基因为研究对象, 成功克隆了该质粒上的 EPS 基因位点(*gtf27*、*gtf28* 和 *orf29*)并表达在 *L. brevis* 以及植物乳植杆菌上, 研究发现这 3 个基因与菌落形成的褶皱形态有关。在酒类或其他饮料中, 细菌产生的 EPS 会使其黏度增加, 影响产品的品质。Fraunhofer 等^[62]对 3 株啤酒及其酿造环境分离出的 *L. brevis* 进行了全基因组测序, 通过分析发现在所有的 3 株菌中均含有编码 EPS 合成关键酶——糖基转移酶(Gtf-2)的基因 *gtf-2*; 通过对从黏稠变质啤酒中分离出的 *L. brevis* TMW 1.2112 分析发现, Gtf-2 是 *L. brevis* TMW 1.2112 合成 β -葡聚糖的必需酶, *gtf-2* 基因位于 TMW 1.2112 的一个质粒上, 其可以作为使啤酒黏稠变质菌检测的标记基因。*L. brevis* 的 EPS 生产基因是其益生特性的体现之一^[63], 但是对于潜在益生菌 *L. brevis* 的 EPS 基因表达机制及其代谢途径还有待于深入挖掘。

2.5 降解氰化物、有机磷等有害物质基因

L. brevis 通常可以在植物和发酵蔬菜中被分离出来^[64]。在豆科、蔷薇科、禾本科、亚麻科和菊科等植物中可能含有氰苷^[65], 氰苷在遇酸或生物酶作用下水解产生有毒的氢氰酸。Pagliai 等^[66]在 *L. brevis* ATCC367^T 中发现 2 个基

因 *TstT* 和 *TstR*, 它们各自编码参与氰化物解毒的硫代硫酸盐和转录调节器; 该研究还确定了 *TstT* 与 *TstR* 基因均参与 *L. brevis* 的氰化物解毒过程。Obilie 等^[67]研究表明, 植物乳植杆菌、*L. brevis* 以及肠膜状明串珠菌乳脂亚种 (*Leuconostoc mesenteroides* subsp. *cremoris*) 组合成的微生物群能够使木薯根在加工过程中总氰原含量降低约 98%。Cho 等^[68]发现, 在泡菜发酵过程中, 部分乳酸菌如肠膜明串珠菌 WCP907、*L. brevis* WCP902、植物乳植杆菌 WCP931 和清酒乳杆菌 (*Lactobacillus sakei*) WCP904 对有机磷 (organophosphorus, OP) 杀虫剂毒死蜱 (chlorpyrifos, CP) 有降解作用。Islam 等^[69]从泡菜中成功分离到一株 *L. brevis* WCP902, 通过研究发现了其有机磷水解酶编码基因 (*OpdB*), 同时证明了 *L. brevis* WCP902 具有降解 CP 的能力。*L. brevis* 中降低有害物质含量相关基因的发现及表达, 对泡菜发酵过程中降低氰原含量及农药残留和提高产品品质及安全性有着重要意义。

随着工业化的快速发展, 水、食物及环境污染问题日益严峻, 这些不利影响加剧了重金属进入并累积于人类食物链中的风险。研究发现, *L. brevis* 在小肠内对重金属汞有很强的结合能力, 能够有效减少肠道炎症并改善肠道损伤^[70-71], 但对于 *L. brevis* 中有关汞的抗性基因还有待继续挖掘。此外, *L. brevis* 还具有抑制黄曲霉菌产毒素^[72]和降解青贮饲料中伏马菌素^[73]的作用, 其对亚硝酸盐的降解率可达 82.84%^[74]。然而, 目前针对 *L. brevis* 中降解有害物质的基因及其脱毒机理的研究尚处于初级阶段。

3 展望

L. brevis 是一种在工业发酵中具有重要应用价值的菌种, 已逐渐被应用于食品、医药等领域。该菌种具有良好的耐酸、耐胆盐及黏附

性等特性, 具有促进健康及作为益生菌的潜力。然而, 也有报道称 *L. brevis* 是导致啤酒腐败的病原菌。为实现高效筛选 *L. brevis* 优良菌株及菌株安全性评价, 利用基因组信息挖掘不同菌株的耐酸、耐胆盐、细菌素操纵子等功能基因特征, 探究其遗传进化机制, 对 *L. brevis* 作为潜在益生菌的发展具有重要意义, 为其高效利用提供理论依据。

参考文献

- [1] GALLO A, FANCELLO F, GHILARDELLI F, ZARA S, FROLDI F, SPANGHERO M. Effects of several lactic acid bacteria inoculants on fermentation and mycotoxins in corn silage[J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2021, 277: 114962.
- [2] 张晶, 陈悦, 余偲, 张宝善. 短乳杆菌发酵苹果汁工艺优化及有机酸变化[J]. *食品与发酵工业*, 2020, 46(2): 180-187.
ZHANG J, CHEN Y, YU S, ZHANG BS. Optimization of fermentation process of apple juice by *Lactobacillus brevis* and its organic acids changes[J]. *Food and Fermentation Industries*, 2020, 46(2): 180-187 (in Chinese).
- [3] KUNDUHOGLU B, HACIOGLU S. Probiotic potential and gluten hydrolysis activity of *Lactobacillus brevis* KT16-2[J]. *Probiotics and Antimicrobial Proteins*, 2021, 13(3): 720-733.
- [4] FALAH F, VASIEE A, YAZDI FT, BEHBAHANI BA. Preparation and functional properties of synbiotic yogurt fermented with *Lactobacillus brevis* PML1 derived from a fermented cereal-dairy product[J]. *BioMed Research International*, 2021, 2021: 1057531.
- [5] RAHMEH R, AKBAR A, KISHK M, AL-ONAIZI T, AL-AZMI A, AL-SHATTI A, SHAJAN A, AL-MUTAIRI S, AKBAR B. Distribution and antimicrobial activity of lactic acid bacteria from raw camel milk[J]. *New Microbes and New Infections*, 2019, 30: 100560.
- [6] NASIRI Z, MONTAZERI H, AKBARI N, MIRFAZLI SS, TARIGHI P. Synergistic cytotoxic and apoptotic effects of local probiotic *Lactobacillus brevis* isolated from regional dairy products in combination with tamoxifen[J]. *Nutrition and Cancer*, 2021, 73(2): 290-299.
- [7] RUSHDY AA, GOMAA EZ. Antimicrobial compounds

- produced by probiotic *Lactobacillus brevis* isolated from dairy products[J]. *Annals of Microbiology*, 2013, 63(1): 81-90.
- [8] DING JJ, BA WY, YOU SP, QI W, SU RX. Development of an oil-sealed anaerobic fermentation process for high production of γ -aminobutyric acid with *Lactobacillus brevis* isolated by directional colorimetric screening[J]. *Biochemical Engineering Journal*, 2023, 194: 108893.
- [9] 梁金钟, 刘春宪, 陈成, 徐速, 王宇, 白长伦. 乳蛋白活性肽的制造方法: CN1054267C[P]. 2000-07-12. LIANG JZ, LIU CX, CHEN C, XU S, WANG Y, BAI CL. Process for producing milk protein active peptide: CN1054267C[P]. 2000-07-12 (in Chinese).
- [10] RUBAK YT, NURAIIDA L, ISWANTINI D, PRANGDIMURTI E. Angiotensin-I-converting enzyme inhibitory peptides in goat milk fermented by lactic acid bacteria isolated from fermented food and breast milk[J]. *Food Science of Animal Resources*, 2022, 42(1): 46-60.
- [11] YU H, KIM JS, KIM DW, PARK ES, YOUN YS, DIN FU, KIM JO, KU SK, JIN SG, CHOI HG. Novel composite double-layered dressing with improved mechanical properties and wound recovery for thermosensitive drug, *Lactobacillus brevis*[J]. *Composites Part B: Engineering*, 2021, 225: 109276.
- [12] 刘文俊, 张和平. 益生菌基因组学在乳酸菌筛选和功能评价中的应用[J]. *中国食品学报*, 2024, 24(1): 1-11. LIU WJ, ZHANG HP. Application of probiogenomics in screening and functional evaluation of probiotics lactic acid bacteria[J]. *Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology*, 2024, 24(1): 1-11 (in Chinese).
- [13] BOLOTIN A, WINCKER P, MAUGER S, JAILLON O, MALARME K, WEISSENBACH J, EHRLICH SD, SOROKIN A. The complete genome sequence of the lactic acid bacterium *Lactococcus lactis* ssp. *lactis* IL1403[J]. *Genome Research*, 2001, 11(5): 731-753.
- [14] WITTOUCK S, WUYTS S, MEEHAN CJ, van NOORT V, LEBEER S. A genome-based species taxonomy of the *Lactobacillus* genus complex[J]. *mSystems*, 2019, 4(5): e00264-19.
- [15] YU YY, LI L, XU YJ, AN KJ, SHI Q, YU YS, XU ZL. Evaluation of the relationship among biogenic amines, nitrite and microbial diversity in fermented mustard[J]. *Molecules*, 2021, 26(20): 6173.
- [16] MAKAROVA K, SLESAREV A, WOLF Y, SOROKIN A, MIRKIN B, KOONIN E, PAVLOV A, PAVLOVA N, KARAMYCHEV V, POLOUCHINE N. Comparative genomics of the lactic acid bacteria[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(42): 15611-15616.
- [17] 孙志宏. 群体基因组学在乳酸菌研究中的应用[J]. *中国食品学报*, 2017, 17(8): 12-18. SUN ZH. Application of population genomics in the research of lactic acid bacteria[J]. *Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology*, 2017, 17(8): 12-18 (in Chinese).
- [18] FEYEREISEN M, MAHONY J, KELLEHER P, ROBERTS RJ, O'SULLIVAN T, GEERTMAN JM A, van SINDEREN D. Comparative genome analysis of the *Lactobacillus brevis* species[J]. *BMC Genomics*, 2019, 20(1): 416.
- [19] FRAUNHOFER ME, GEIBLER AJ, BEHR J, VOGEL RF. Comparative genomics of *Lactobacillus brevis* reveals a significant plasmidome overlap of brewery and insect isolates[J]. *Current Microbiology*, 2019, 76(1): 37-47.
- [20] PANAH B, MAJIDI M, HEJAZI MA. Genome mining approach reveals the occurrence and diversity pattern of clustered regularly interspaced short palindromic repeats/CRISPR-associated systems in *Lactobacillus brevis* strains[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 911706.
- [21] FUKAO M, TOMITA H, YAKABE T, NOMURA T, IKE Y, YAJIMA N. Assessment of antibiotic resistance in probiotic strain *Lactobacillus brevis* KB290[J]. *Journal of Food Protection*, 2009, 72(9): 1923-1929.
- [22] BIOHAZ EPBH, KOUTSOUMANIS K, ALLENDE A, ALVAREZ-ORDÓÑEZ A, BOLTON D, BOVER-CID S, CHEMALY M, DAVIES R, de CESARE A, HILBERT F, LINDQVIST R, NAUTA M, PEIXE L, RU G, SIMMONS M, SKANDAMIS P, SUFFREDINI E, COCCONCELLI PS, FERNÁNDEZ ESCÁMEZ PS, MARADONA MP, et al. Scientific opinion on the update of the list of QPS-recommended biological agents intentionally added to food or feed as notified to EFSA (2017–2019)[J]. *EFSA Journal*, 2020, 18(2): e04664.
- [23] XIA YJ, LIU XF, WANG GQ, ZHANG H, XIONG ZQ, SUN Y, AI LZ. Characterization and selection of *Lactobacillus brevis* starter for nitrite degradation of Chinese pickle[J]. *Food Control*, 2017, 78: 126-131.
- [24] HUANG YY, JIA XZ, YU JJ, CHEN YH, LIU DM, LIANG MH. Effect of different lactic acid bacteria on nitrite degradation, volatile profiles, and sensory quality

- in Chinese traditional paocai[J]. LWT, 2021, 147: 111597.
- [25] VIECO-SAIZ N, BELGUESMIA Y, RASPOET R, AUCLAIR E, GANCEL F, KEMPF I, DRIDER D. Benefits and inputs from lactic acid bacteria and their bacteriocins as alternatives to antibiotic growth promoters during food-animal production[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 57.
- [26] MOKOENA MP, OMATOLA CA, OLANIRAN AO. Applications of lactic acid bacteria and their bacteriocins against food spoilage microorganisms and foodborne pathogens[J]. *Molecules*, 2021, 26(22): 7055.
- [27] ZHANG T, ZHANG Y, LI L, JIANG X, CHEN Z, ZHAO F, YI YL. Biosynthesis and production of class II bacteriocins of food-associated lactic acid bacteria[J]. *Fermentation*, 2022, 8(5): 217.
- [28] WADA T, NODA M, KASHIWABARA F, JEON HJ, SHIRAKAWA A, YABU H, MATOBA Y, KUMAGAI T, SUGIYAMA M. Characterization of four plasmids harboured in a *Lactobacillus brevis* strain encoding a novel bacteriocin, brevicin 925A, and construction of a shuttle vector for lactic acid bacteria and *Escherichia coli*[J]. *Microbiology*, 2009, 155(Pt 5): 1726-1737.
- [29] NODA M, MIYAUCHI R, DANSHIITSOODOL N, HIGASHIKAWA F, KUMAGAI T, MATOBA Y, SUGIYAMA M. Characterization and mutational analysis of a two-polypeptide bacteriocin produced by citrus iyo-derived *Lactobacillus brevis* 174A[J]. *Biological & Pharmaceutical Bulletin*, 2015, 38(12): 1902-1909.
- [30] NODA M, MIYAUCHI R, DANSHIITSOODOL N, MATOBA Y, KUMAGAI T, SUGIYAMA M. Expression of genes involved in bacteriocin production and self-resistance in *Lactobacillus brevis* 174A is mediated by two regulatory proteins[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2018, 84(7): e02707-17.
- [31] KIM NN, KIM WJ, KANG SS. Anti-biofilm effect of crude bacteriocin derived from *Lactobacillus brevis* DF01 on *Escherichia coli* and *Salmonella Typhimurium*[J]. *Food Control*, 2019, 98: 274-280.
- [32] SAHAB NRM, SUBROTO E, BALIA RL, UTAMA GL. γ -aminobutyric acid found in fermented foods and beverages: current trends[J]. *Heliyon*, 2020, 6(11): e05526.
- [33] DHAKAL R, BAJPAI VK, BAEK KH. Production of GABA (γ -aminobutyric acid) by microorganisms: a review[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2012, 43(4): 1230-1241.
- [34] GALLI V, VENTURI M, MARI E, GUERRINI S, GRANCHI L. Gamma-aminobutyric acid (GABA) production in fermented milk by lactic acid bacteria isolated from spontaneous raw milk fermentation[J]. *International Dairy Journal*, 2022, 127: 105284.
- [35] GHAREHYAKHEH S. Gamma aminobutyric acid (GABA) production using *Lactobacillus* sp. *Makhdzir Naser-1* (GQ451633) in the cherry-kefir beverage[J]. *Journal of Food Processing and Preservation*, 2021, 45(6): e15521.
- [36] PANNERCHELVAN S, RIOS-SOLIS L, FAIZAL WONG FW, ZAIDAN UH, WASOH H, MOHAMED MS, TAN JS, MOHAMAD R, HALIM M. Strategies for improvement of gamma-aminobutyric acid (GABA) biosynthesis via lactic acid bacteria (LAB) fermentation[J]. *Food & Function*, 2023, 14(9): 3929-3948.
- [37] TABASSUM S, AHMAD S, MADIHA S, KHALIQ S, SHAHZAD S, BATOOL Z, HAIDER S. Impact of oral supplementation of glutamate and GABA on memory performance and neurochemical profile in hippocampus of rats[J]. *Pakistan Journal of Pharmaceutical Sciences*, 2017, 30(Suppl.): 1013-1021.
- [38] 蒋彤, 徐慧, 贾丽娜. γ -氨基丁酸的生理功能及其在食品中的应用研究进展[J]. *粮食与油脂*, 2020, 33(4): 23-25.
- JIANG T, XU H, JIA LN. Research progress on the physiological function of γ -aminobutyric acid and its application in food[J]. *Cereals & Oils*, 2020, 33(4): 23-25 (in Chinese).
- [39] RENES E, LINARES DM, GONZÁLEZ L, FRESNO JM, TORNADIJO ME, STANTON C. Production of conjugated linoleic acid and gamma-aminobutyric acid by autochthonous lactic acid bacteria and detection of the genes involved[J]. *Journal of Functional Foods*, 2017, 34: 340-346.
- [40] SHI F, LI YX. Synthesis of γ -aminobutyric acid by expressing *Lactobacillus brevis*-derived glutamate decarboxylase in the *Corynebacterium glutamicum* strain ATCC 13032[J]. *Biotechnology Letters*, 2011, 33(12): 2469-2474.
- [41] 彭春龙, 黄俊, 赵伟睿, 胡升, 梅乐和, 姚善涇. 胁迫下短乳杆菌谷氨酸脱羧酶系统关键基因的表达及酶活性响应[J]. *高校化学工程学报*, 2015, 29(2): 359-365.
- PENG CL, HUANG J, ZHAO WR, HU S, MEI LH, YAO SJ. Effects of acid stress on the expression of key genes of glutamate decarboxylase system and enzyme

- activity in *Lactobacillus brevis*[J]. *Journal of Chemical Engineering of Chinese Universities*, 2015, 29(2): 359-365 (in Chinese).
- [42] PAKDEETO A, PHUENGJAYAEM S, ARAYAKARN T, PHITCHAYAPHON C, TUNGKAJIWANGKOON S, TANASUPAWAT S. Identification of gamma-aminobutyric acid (GABA)-producing lactic acid bacteria from plant-based Thai fermented foods and genome analysis of *Lactobacillus brevis* GPB7-4[J]. *ScienceAsia*, 2022, 48(3): 254.
- [43] GONG LC, REN C, XU Y. Deciphering the crucial roles of transcriptional regulator *gadR* on gamma-aminobutyric acid production and acid resistance in *Lactobacillus brevis*[J]. *Microbial Cell Factories*, 2019, 18(1): 108.
- [44] 范恩宇. 短乳杆菌谷氨酸脱羧酶基因的克隆与表达[D]. 杭州: 浙江大学硕士学位论文, 2010.
FAN EY. Cloning and expression of glutamate decarboxylase gene from *Lactobacillus brevis*[D]. Hangzhou: Master's Thesis of Zhejiang University, 2010 (in Chinese).
- [45] ASSANDRI MH, MALAMUD M, TREJO FM, de LOS A SERRADELL M. S-layer proteins as immune players: tales from pathogenic and non-pathogenic bacteria[J]. *Current Research in Microbial Sciences*, 2023, 4: 100187.
- [46] PUM D, BREITWIESER A, SLEYTR UB. Patterns in nature: S-layer lattices of bacterial and archaeal cells[J]. *Crystals*, 2021, 11(8): 869.
- [47] PANWAR R, KUMAR N, KASHYAP V, SINGH S, SINGH H. Insights into involvement of S-layer proteins of probiotic lactobacilli in relation to gut health[J]. *Octa Journal of Environmental Research*, 2017, 5(4): 228-245.
- [48] KONG WM, GAN JN, SU M, XIONG BY, JIANG XX, ZHANG T, ZENG XQ, WU Z, SUN YY, PAN DD, LIU Q, LING N, GUO YX. Identification and characterization of domains responsible for cell wall binding, self-assembly, and adhesion of S-layer protein from *Lactobacillus acidophilus* CICC 6074[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2022, 70(40): 12982-12989.
- [49] 李一经, 秦思, 唐丽杰, 葛俊伟, 乔薪瑗, 崔文, 姜艳平. 基于短乳杆菌 S 层启动子组成型乳酸杆菌表达系统的构建[J]. *东北农业大学学报*, 2013, 44(6): 125-130.
LI YJ, QIN S, TANG LJ, GE JW, QIAO XY, CUI W, JIANG YP. Construction of constitutive expression system based on *Lactobacillus brevis* S layer promoter[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2013, 44(6): 125-130 (in Chinese).
- [50] VIDGRÉN G, PALVA I, PAKKANEN R, LOUNATMAA K, PALVA A. S-layer protein gene of *Lactobacillus brevis*: cloning by polymerase chain reaction and determination of the nucleotide sequence[J]. *Journal of Bacteriology*, 1992, 174(22): 7419-7427.
- [51] KAHALA M, SAVIJOKI K, PALVA A. *In vivo* expression of the *Lactobacillus brevis* S-layer gene[J]. *Journal of Bacteriology*, 1997, 179(1): 284-286.
- [52] JAKAVA-VILJANEN M, AVALL-JÄÄSKELÄINEN S, MESSNER P, SLEYTR UB, PALVA A. Isolation of three new surface layer protein genes (*slp*) from *Lactobacillus brevis* ATCC 14869 and characterization of the change in their expression under aerated and anaerobic conditions[J]. *Journal of Bacteriology*, 2002, 184(24): 6786-6795.
- [53] BANIĆ M, UROIĆ K, LEBOŠ PAVUNC A, NOVAK J, ZORIĆ K, DURGO K, PETKOVIĆ H, JAMNIK P, KAZAZIĆ S, KAZAZIĆ S, RADOVIĆ S, SCALABRIN S, HYNÖNEN U, ŠUŠKOVIĆ J, KOS B. Characterization of S-layer proteins of potential probiotic starter culture *Lactobacillus brevis* SF9B isolated from sauerkraut[J]. *LWT*, 2018, 93: 257-267.
- [54] KAUR K, THOMBRE R. Nanobiotechnology: methods, applications, and future prospects[M]//*Nanobiotechnology*. Amsterdam: Elsevier, 2021: 1-20.
- [55] LUO G, YANG QL, YAO BP, TIAN YF, HOU RX, SHAO AN, LI MT, FENG ZL, WANG WX. Slp-coated liposomes for drug delivery and biomedical applications: potential and challenges[J]. *International Journal of Nanomedicine*, 2019, 14: 1359-1383.
- [56] 石晓璐, 张英春, 张兰威, 向鑫玲. 乳酸杆菌 S-层蛋白的特性及功能性研究进展[J]. *微生物学通报*, 2017, 44(5): 1206-1213.
SHI XL, ZHANG YC, ZHANG LW, XIANG XL. Research progress on the features and functions of *Lactobacillus* S-layer protein[J]. *Microbiology China*, 2017, 44(5): 1206-1213 (in Chinese).
- [57] WERNING ML, HERNÁNDEZ-ALCÁNTARA AM, RUIZ MJ, SOTO LP, DUEÑAS MT, LÓPEZ P, FRIZZO LS. Biological functions of exopolysaccharides from lactic acid bacteria and their potential benefits for humans and farmed animals[J]. *Foods*, 2022, 11(9): 1284.
- [58] 李佳伟, 虞宁馨, 于连升, 杜仁鹏. 乳酸菌胞外多糖在食品工业中的应用研究[J]. *中国酿造*, 2023, 42(6): 17-21.
LI JW, YU NX, YU LS, DU RP. Application of

- exopolysaccharides of lactic acid bacteria in food industry[J]. *China Brewing*, 2023, 42(6): 17-21 (in Chinese).
- [59] FUKAO M, OSHIMA K, MORITA H, TOH H, SUDA W, KIM SW, SUZUKI S, YAKABE T, HATTORI M, YAJIMA N. Genomic analysis by deep sequencing of the probiotic *Lactobacillus brevis* KB290 harboring nine plasmids reveals genomic stability[J]. *PLoS One*, 2013, 8(3): e60521.
- [60] FUKAO M, ZENDO T, INOUE T, NAKAYAMA J, SUZUKI S, FUKAYA T, YAJIMA N, SONOMOTO K. Plasmid-encoded glycosyltransferase operon is responsible for exopolysaccharide production, cell aggregation, and bile resistance in a probiotic strain, *Lactobacillus brevis* KB290[J]. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2019, 128(4): 391-397.
- [61] FUKAO M, ZENDO T, INOUE T, FUKE N, MORIUCHI T, YAMANE Y, NAKAYAMA J, SONOMOTO K, FUKAYA T. Relation between cell-bound exopolysaccharide production via plasmid-encoded genes and rugose colony morphology in the probiotic *Lactobacillus brevis* KB290[J]. *Animal Science Journal*, 2019, 90(12): 1575-1580.
- [62] FRAUNHOFER ME, GEISLER AJ, JAKOB F, VOGEL RF. Multiple genome sequences of exopolysaccharide-producing, brewery-associated *Lactobacillus brevis* strains[J]. *Genome Announcements*, 2017, 5(26): e00585-17.
- [63] ALFANO A, PERILLO F, FUSCO A, SAVIO V, CORSARO MM, DONNARUMMA G, SCHIRALDI C, CIMINI D. *Lactobacillus brevis* CD2: fermentation strategies and extracellular metabolites characterization[J]. *Probiotics and Antimicrobial Proteins*, 2020, 12(4): 1542-1554.
- [64] JANG HJ, LEE NK, PAIK HD. Probiotic characterization of *Lactobacillus brevis* KU15153 showing antimicrobial and antioxidant effect isolated from kimchi[J]. *Food Science and Biotechnology*, 2019, 28(5): 1521-1528.
- [65] LEI V, AMOA-AWUA WK, BRIMER L. Degradation of cyanogenic glycosides by *Lactobacillus plantarum* strains from spontaneous cassava fermentation and other microorganisms[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 1999, 53(2/3): 169-184.
- [66] PAGLIAI FA, MURDOCH CC, BROWN SM, GONZALEZ CF, LORCA GL. A dual role of the transcriptional regulator *TstR* provides insights into cyanide detoxification in *Lactobacillus brevis*[J]. *Molecular Microbiology*, 2014, 92(4): 853-871.
- [67] OBILIE EM, TANO-DEBRAH K, AMOA-AWUA WK. Souring and breakdown of cyanogenic glucosides during the processing of cassava into akyeke[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2004, 93(1): 115-121.
- [68] CHO KM, MATH RK, ISLAM SMA, LIM WJ, HONG SY, KIM JM, YUN MG, CHO JJ, YUN HD. Biodegradation of chlorpyrifos by lactic acid bacteria during kimchi fermentation[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2009, 57(5): 1882-1889.
- [69] ISLAM SMA, MATH RK, CHO KM, LIM WJ, HONG SY, KIM JM, YUN MG, CHO JJ, YUN HD. Organophosphorus hydrolase (*OpdB*) of *Lactobacillus brevis* WCP902 from kimchi is able to degrade organophosphorus pesticides[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58(9): 5380-5386.
- [70] JIANG XP, GU SS, LIU D, ZHAO LL, XIA S, HE XM, CHEN HY, GE JW. *Lactobacillus brevis* 23017 relieves mercury toxicity in the colon by modulation of oxidative stress and inflammation through the interplay of MAPK and NF- κ B signaling cascades[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 2425.
- [71] KINOSHITA H, JUMONJI M, YASUDA S, IGOSHI K. Protection of human intestinal epithelial cells from oxidative stress caused by mercury using lactic acid bacteria[J]. *Bioscience of Microbiota, Food and Health*, 2020, 39(3): 183-187.
- [72] GOMAA EZ, ABDELALL MF, EL-MAHDY OM. Detoxification of aflatoxin B1 by antifungal compounds from *Lactobacillus brevis* and *Lactobacillus paracasei*, isolated from dairy products[J]. *Probiotics and Antimicrobial Proteins*, 2018, 10(2): 201-209.
- [73] QU LK, WANG L, JI H, FANG YM, LEI PY, ZHANG XX, JIN LB, SUN D, DONG H. Toxic mechanism and biological detoxification of fumonisins[J]. *Toxins*, 2022, 14(3): 182.
- [74] 王兰, 赵玲艳, 陈思思, 王雪艳, 游静, 邓放明. 发酵辣椒中产亚硝酸盐还原酶短乳杆菌 L5 的选育及特性研究[J]. *中国酿造*, 2014, 33(11): 25-29.
- WANG L, ZHAO LY, CHEN SS, WANG XY, YOU J, DENG FM. Screening of nitrite reductase producing *Lactobacillus brevis* L5 from fermented chili and its characteristic study[J]. *China Brewing*, 2014, 33(11): 25-29 (in Chinese).