

植物乳植杆菌的益生功能及在不同胁迫下 应激反应的研究进展

徐永惠¹, 韩宝珍², 王亚妮¹, 汤晓娟¹, 刘云国¹, 林祥娜^{1*}

(1. 临沂大学生命科学学院, 山东临沂 276000) (2. 山东小炒旺食品有限公司, 山东临沂 276000)

摘要: 植物乳植杆菌 (*Lactiplantibacillus plantarum*) 是一类革兰氏阳性菌, 广泛存在于自然界中, 尤其是各类发酵食品中, 如泡菜、发酵肉、乳制品及葡萄酒等。植物乳植杆菌被证实能够在人类和其他哺乳动物的肠道中定植, 对人体健康具有显著的促进作用。在益生功能方面, 植物乳植杆菌通过调控肠道菌群结构、增强肠屏障功能、调节神经递质代谢及激活免疫信号通路, 展现出维持肠道稳态、改善认知障碍、降低胆固醇及缓解炎症等多维度健康效应。但植物乳植杆菌的活性和作用效果会受到各种环境压力的影响, 如酸、胆盐、渗透压、温度、氧等。植物乳植杆菌通过质子外排系统、胆盐水解酶介导的催化水解作用以及相容性溶质动态平衡等耐胁迫机制, 确保其在极端环境下的存活及功能稳定性。因此, 本综述系统整合国内外研究进展, 重点阐述植物乳植杆菌的益生功能与抗胁迫机制, 同时概述多组学技术在深入解析该菌株环境适应性方面的潜在应用价值, 以期为进一步功能菌株开发及精准化益生菌制剂设计提供理论依据。

关键词: 植物乳植杆菌; 耐胁迫机制; 益生功能

文章编号: 1673-9078(2026)7-321-332 DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2026.7.0381

Advances in Probiotic Function and Stress Responses of *Lactiplantibacillus plantarum* under Different Stress Environments

XU Yonghui¹, HAN Baozhen², WANG Yani¹, TANG Xiaojuan¹, LIU Yunguo¹, LIN Xiangna^{1*}

(1.College of Life Sciences, Linyi University, Linyi 276000, China)

(2.Shandong Xiaochaowang Food Co. Ltd., Linyi 276000, China)

Abstract: *Lactiplantibacillus plantarum* is a type of gram-positive bacterium widely found in nature, especially in fermented foods, such as kimchi, fermented meats, dairy products, and wine. *L. plantarum* has been shown to colonize the intestinal tract of humans and other mammals, while also exhibiting substantial health-promoting effects. In terms of probiotic functions, *L. plantarum* has demonstrated multidimensional health effects, including intestinal homeostasis, cognitive improvement, cholesterol reduction, and inflammation relief via modulation of gut microbial structure, enhanced intestinal barrier function, neurotransmitter regulation, and immune-signaling activation. However, the activity and effects of *L. plantarum* are influenced by various environmental stresses, including acidity, bile salts, osmolality, temperature, and oxygen levels. *L. plantarum* employs various stress tolerance mechanisms, including active proton efflux systems, bile salt hydrolase-mediated catalytic hydrolysis, and the dynamic balance of

引文格式:

徐永惠,韩宝珍,王亚妮,等.植物乳植杆菌的益生功能及在不同胁迫下应激反应的研究进展[J].现代食品科技,2026,42(7): 321-332.

XU Yonghui, HAN Baozhen, WANG Yani, et al. Advances in probiotic function and stress responses of *Lactiplantibacillus plantarum* under different stress environments [J]. Modern Food Science and Technology, 2026, 42(7): 321-332.

收稿日期: 2025-03-18 ; 修回日期: 2025-07-30 ; 接受日期: 2025-08-08
项目基金: 国家自然科学基金青年科学基金项目 (32302039); 山东省高等学校青创人才引育计划项目 (2021QCY007)
作者简介: 徐永惠 (2002-), 女, 硕士研究生, 研究方向: 食品微生物, E-mail: rise22490@163.com
通讯作者: 林祥娜 (1990-), 女, 博士, 副教授, 研究方向: 益生菌的功能性评价及机理研究, E-mail: linxiangna@lyu.edu.com

compatible solutes, to ensure its survival and functional stability in extreme environments. Therefore, this review systematically integrates advances in domestic and international research, focusing on the probiotic function and stress-resistance mechanisms of *L. plantarum*. In addition, it outlines the potential application value of multi-omics technologies for in-depth analysis of the environmental adaptability of this species. These findings provide a theoretical basis for developing functional strains and designing precise probiotic formulations.

Key words: *Lactiplantibacillus plantarum*; stress tolerance mechanism; probiotic function

植物乳植杆菌是一类革兰氏阳性乳杆菌,广泛存在于自然生态系统及人体微环境中^[1]。作为典型的异源发酵型乳酸菌,其通过独特的代谢途径产生乳酸、乙酸等有机酸,具有较强的环境适应性与代谢可塑性,能够在不同的环境条件下生存并发挥作用^[2](图1)。近年研究发现,植物乳植杆菌的生态分布范围已扩展至母乳、婴儿肠道等宿主相关微环境^[3],突破了以往主要发现于发酵食品体系的认知,为深入探究其宿主适应性及潜在益生功能提供了生态学依据。在食品工业领域,植物乳植杆菌的应用已从酸奶、益生菌饮品等传统发酵乳制品延伸至泡菜、豆豉等植物基发酵食品及改良型烘焙食品体系,如表1所示。其通过有效调控产酸、抑菌及代谢物合成途径,在食品防腐、质构改良及生物活性物质富集等方向展现独特优势。

除此之外,植物乳植杆菌还可生产多种维生素、细菌素,具有多种益生功能。植物乳植杆菌作为一种益生菌,在调节肠道菌群、改善消化系统功能、降低胆固醇、增强免疫功能、抗氧化、抗衰老以及抑制病原菌等方面都表现出显著的益生功能。

益生菌功能的实现本质上是菌株与环境互作的动态过程。植物乳植杆菌从口服摄入到肠道定植需突破胃酸屏障、胆盐侵蚀及氧胁迫等多重严酷环境,这些关键节点的存活效率直接决定调节肠道菌群、改善消化功能、调节胆固醇代谢及增强免疫等功能的表达效能。相比于植物乳植杆菌,双歧杆菌或嗜酸乳杆菌等其他菌株虽然也有益生功能,但在应激反应机制和适应性方面的研究相对较少,且在某些特定环境下表现不如植物乳植杆菌突出。植物乳植杆菌 UTNGt2 通过 CRISPR-Cas 系统实现噬菌体 DNA 的精准切割,而植物乳植杆菌 UTNGt21A 则具有多模块细菌素合成基因簇,增强了对肠道病原菌的竞争优势^[4]。但双歧杆菌的 CRISPR 系统以 Type I 为主,靶向噬菌体效率较低,且存在自我 DNA 误伤风险,削弱抗菌效果。在代谢调控层面,植物乳植杆菌 Y15、Y44、Lp09 对甘氨酸牛磺胆酸的酶活性较嗜酸乳杆菌 Y43 等提升 1.8~2.3 倍^[13],能够高效表达胆盐水解酶,具有独特的肠道生态位竞争优势。因此,本文选择植物乳植杆菌作为研

究对象,深入探讨其在不同胁迫条件下的应激反应机制及其益生功能,既可优化发酵工艺参数提升菌体存活率,又能通过应激诱导策略激活特定代谢通路,为开发新型功能性益生菌提供理论支撑。

1 植物乳植杆菌益生功能研究进展

植物乳植杆菌作为自然界中广泛分布的革兰氏阳性乳酸菌,其健康效应涵盖肠道微生态平衡、免疫调节、代谢支持及系统性抗氧化等多重领域。近年来,其益生功能研究持续取得进展。植物乳植杆菌菌通过多维度机制调节宿主健康,在肠道稳态维持、神经功能调节、胆固醇代谢干预及免疫系统调控等方面展现出显著生理效应。

1.1 维持肠道健康功能

植物乳植杆菌能通过调控肠道菌群稳态与屏障功能实现多维度调节微生态。植物乳植杆菌 HY7718 通过上调 Ocln 紧密连接蛋白基因,提高乳糖和半乳糖的胞内代谢效率。这种代谢优势形成“营养剥夺”效应,有效降低肠道内游离糖浓度,使变形菌门等机会性致病菌的增殖受到抑制^[15]。值得注意的是,Vries 等^[16]通过纵向干预实验证实,持续 6~8 周的植物乳植杆菌灌胃可使小鼠肠道内肠杆菌科及肠球菌属的相对丰度分别下降 42% 和 37% ($P<0.01$),该发现从生态位竞争的角度阐释了其菌群调控机制。

屏障功能强化方面,植物乳植杆菌展现出独特的物理-化学双屏障协同保护效应。物理屏障方面,Wang 等^[17]发现通过补充动物双歧杆菌 CGMCC NO.11560 和植物乳植杆菌 CGMCC NO.14000,可降低血浆中 30.38% 的 D-乳酸和 22.68% 的二胺氧化酶,改善肠道通透性。Yu 等^[18]进一步发现,植物乳植杆菌 CCFM639 可通过保护肠道紧密连接蛋白、减轻铝诱导产生的氧化应激反应、从而降低调节炎症反应,有效维持肠道上皮屏障功能。化学屏障方面,植物乳植杆菌 ZLP001 通过促进产丁酸菌增殖使肠道丁酸浓度提升 40%^[19],增强化学屏障的抗菌活性;而植物乳植杆菌 Q7 可特异性激活肠上皮细胞 *RegIIIγ* 基因表达,其

编码的 C 型凝集素可靶向识别并结合病原体肽聚糖分子，实现对致病菌的竞争性抑制^[20]。值得注意的是，在肠漏综合征动物模型中，具备物理与化学双重屏障调控功能的菌株较单一机制菌株在降低血浆内毒素、

修复肠上皮损伤等指标上呈现差异，此发现不仅揭示了微生物－宿主互作的多靶点特性，更凸显了基于双屏障协同理论的精准菌株设计在微生态制剂开发中的潜在优势。

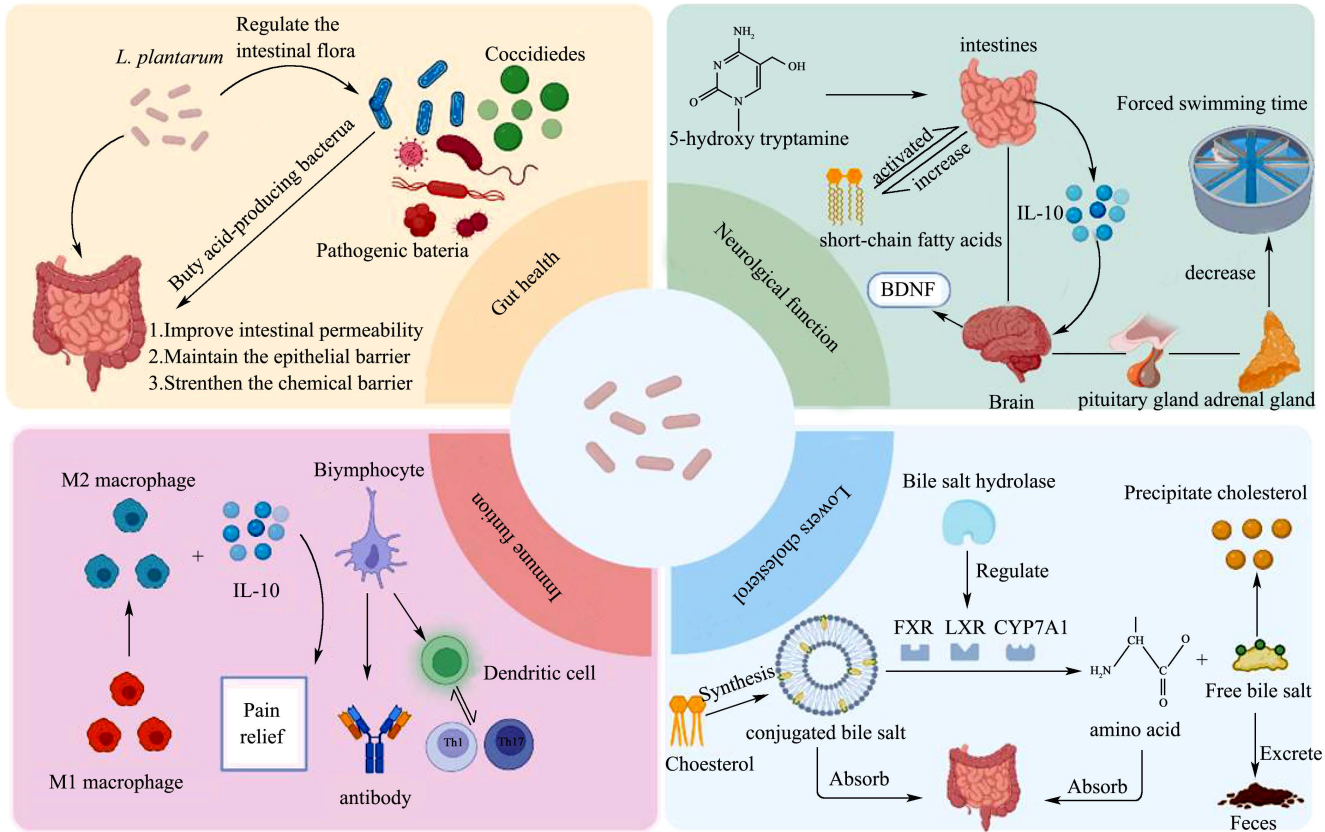


图 1 植物乳植杆菌的益生功能
Fig.1 Probiotic function of *Lactiplantibacillus plantarum*

表 1 植物乳植杆菌在食品中的应用举例

Table 1 Examples of applications of <i>Lactiplantibacillus plantarum</i> in food products			
菌株	来源	应用领域	参考文献
<i>L. plantarum</i> ZS2058	中国传统泡菜	生物转化亚油酸生成共轭亚油酸，用于功能性食品开发。	[4,5]
<i>L. plantarum</i> J26	中国传统发酵乳制品	发酵蓝莓汁，提高抗氧化活性；发酵豆乳，改善持水性和质构。	[6]
<i>L. plantarum</i> YM-2	云南传统发酵豆豉	胞外多糖生产，用于食品增稠剂或稳定剂。	[7]
<i>L. plantarum</i> CY087	发酵蔬菜	降解组胺，用于发酵蔬菜制品的安全控制。	[8]
<i>L. plantarum</i> HLJ-174	黑龙江传统酸菜	广谱抑菌，抑制大肠杆菌、金黄色葡萄球菌等，用于食品防腐。	[9]
<i>L. plantarum</i> LP3	青藏高原牦牛酸奶	益生菌补充剂，降低血清总胆固醇和低密度脂蛋白，减少脂肪沉积。	[10]
<i>L. plantarum</i> ZDY 2013	传统发酵食品	抑制沙门氏菌和幽门螺杆菌，提升食品安全性。	[11]
<i>L. plantarum</i> UFG121	意大利发酵燕麦产品	食品防腐：产乳酸、乙酸与苯乳酸，抑制黑曲霉等真菌，延长谷物制品保质期。	[12]
<i>L. plantarum</i> WHH589	四川泡菜	生物活性物质富集：高产胞外多糖，增强免疫活性，改善发酵乳质地。	[13]

1.2 调节神经系统功能

肠道微生物能够通过“肠-脑轴”这一途径影响神经系统功能,进而调控精神行为。研究表明,植物乳植杆菌 WLPL04 通过修复肠道菌群失衡,使压力小鼠的血清 5-羟色胺恢复至接近 $122.7 \text{ ng}\cdot\text{mL}^{-1}$ 的正常水平,并增加短链脂肪酸产生,从而激活肠上皮或免疫细胞释放 IL-10 等细胞因子,通过迷走神经上调脑内脑源性神经营养因子(Brain-derived Neurotrophic Factor, BDNF)表达,逆转慢性压力诱导的神经功能异常^[21]。植物乳植杆菌 C29 通过下调下丘脑-垂体-肾上腺轴活性,从而减少应激诱导的焦虑行为,使小鼠强迫游泳测试不动时间缩短 41%^[22]。进一步研究发现,植物乳植杆菌 PS128 通过重建纹状体单胺递质代谢平衡,能有效缓解无菌小鼠的焦虑表型,减少小鼠在高架十字迷宫封闭臂停留时间,同时增加开放臂与封闭臂停留时间比值^[23],印证了其通过微生物代谢物间接调控神经递质系统的作用。

在神经保护作用机制方面,植物乳植杆菌的不同菌株展现出多途径调控特性。植物乳植杆菌 GKM3 可降低脑组织内硫代巴比妥酸反应物质和 8-羟基脱氧鸟苷水平,证实其通过抑制脂质过氧化反应及 DNA 氧化损伤途径缓解氧化应激,进而保护神经元免受自由基介导的损伤。组织病理学分析进一步表明, GKM3 高剂量干预组小鼠海马区神经元呈现紧密排列的典型形态结构,胞体完整且细胞核形态正常;而对照组则出现神经元萎缩等退行性改变,证实该菌株具有维持神经元结构完整性的作用^[24]。更值得注意的是,植物乳植杆菌 LP28 通过诱导 M2 型巨噬细胞的极化增强,降低损伤神经中促炎因子 TNF- α 、IL-1 β 、IL-6 的表达,并提升抗炎因子 IL-4、IL-10、IL-13 的水平,从而缓解慢性压迫性损伤模型大鼠的神经病理性疼痛。在行为学测试中,植物乳植杆菌 LP28 干预使慢性压迫性损伤的大鼠机械撤退阈值从 Xg (Vehicle 组)提升至 YYg (LP28 组),提升幅度约 2.1 倍^[25]。

1.3 降低胆固醇功能

植物乳植杆菌通过多维度机制调控胆固醇代谢,其作用涵盖直接代谢干预与肠道菌群介导的间接调节双重路径。在直接代谢层面,植物乳植杆菌通过促进胆盐水解酶表达,降解胆汁酸,增加胆固醇的肠肝循环和分解,从而降低血清胆固醇水平。同时,植物乳植杆菌能够在肠道中与胆固醇形成复合物,使其不被吸收到肠道血管中,未被吸收的胆固醇随粪便排出,从而降低血清胆固醇水平。Bosch 等^[26]通过体外实验证实,植物乳植杆菌 CECT7527、CECT7528 和

CECT7529 能吸收胆固醇,同时产生大量的丙酸和丁酸,抑制胆固醇的合成。Rao 等^[27]的研究结果证实了这个结论,从高粱发酵产品中分离出的植物乳植杆菌 COORG4 对胆固醇的吸收能力可达 74.12%,具有良好的降胆固醇应用潜力。Bao 等^[28]从传统发酵食品中筛选出植物乳植杆菌 P-8,并通过高脂血症大鼠模型验证其降脂效应。P-8 干预组大鼠的血清总胆固醇水平较模型组显著降低 53.8%,表明该菌株能通过直接干预宿主脂代谢通路实现内源性胆固醇合成的抑制。植物乳植杆菌还通过调节胆汁酸池组成影响法尼醇 X (Farnesoid X Receptor, FXR) 受体和肝 X 受体 (Liver X Receptor, LXR) 活性。次级胆汁酸作为 FXR 拮抗剂,抑制回肠 FGF15/19 表达,解除 FXR 对肝胆固醇 7 α -羟化酶 (Cholesterol 7- α hydroxylase, CYP7A1) 的转录抑制,从而促进胆固醇向胆汁酸转化。植物乳植杆菌 LPJZ-658 干预后,小鼠中的 CYP7A1 表达上调,同时血清总胆固醇下降 18%^[29]。

在菌群介导的间接调控层面,植物乳植杆菌通过植物乳植杆菌通过重塑肠道菌群结构增强胆固醇代谢稳态。植物乳植杆菌通过抑制有害菌的生长,促进益生菌的增殖,改善肠道菌群结构,进而影响胆固醇的合成与吸收。其在肠道内能够增加乳杆菌和双歧杆菌的数量,同时降低潜在致病菌的数量,改善肠道环境,从而降低血液中的胆固醇水平^[30]。植物乳植杆菌 YRL45 菌株通过分泌具有广谱抗菌活性的细菌素,可特异性破坏病原菌细胞膜磷脂双分子层,同时上调紧密连接蛋白的表达水平,增强肠道屏障功能^[31]。动物实验证实,经植物乳植杆菌 X3-2B 菌株灌胃干预后,实验组小鼠肠道内乳杆菌和双歧杆菌数量分别增加 2.3 倍和 1.8 倍,同时降低大肠杆菌和肠球菌丰度和^[32]。在门水平上,植物乳植杆菌可下调厚壁菌门与拟杆菌门的比例,并通过富集具有胆固醇代谢功能的有益菌群,促进胆固醇的逆向运输与肝肠循环,进而改善脂质代谢紊乱^[33]。

1.4 调节免疫功能

植物乳植杆菌对宿主免疫系统的调控,涉及黏膜局部免疫应答与系统性免疫稳态两大层面。黏膜局部免疫调控方面,口服植物乳植杆菌 06CC2 可刺激结肠分泌调节因子 IL-10,提高 IL-10 的表达水平,从而减少葡聚糖硫酸钠诱导的小鼠结肠炎的发作^[34]。固有免疫调控层面,植物乳植杆菌 CLP-0611 通过双重机制改善肠道炎症:一方面抑制三硝基苯磺酸刺激下促炎因子 TNF- α 、IL-1 β 及 IL-6 的过量分泌;另一方面通过调控 TLR4 介导的 NF- κ B 和 MAPK 通路,将巨噬细胞表型由 M1 型向 M2 型转化,从而实现结肠炎症状的缓解^[35]。

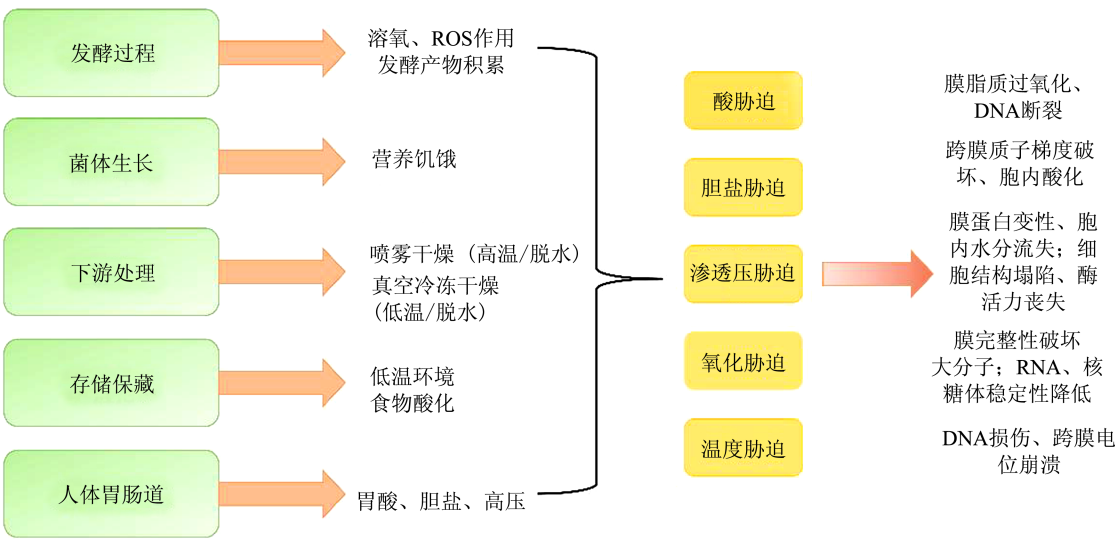


图 2 植物乳植杆菌面临的胁迫
Fig.2 Stress faced by *Lactiplantibacillus plantarum*

系统性免疫稳态调控层面，植物乳植杆菌能通过

与树突状细胞的相互作用，调节它们的成熟与迁移，增强树突状细胞的抗原呈递功能，从而激活特异性免疫反应。这种免疫激活效应延伸至 T 细胞亚群调控，表现为 Th1/Th17 细胞介导的干扰素- γ 和 IL-17 分泌增强，同时调节性 T 细胞比例增加^[36]，形成抗病原免疫与免疫耐受的动态平衡。此外，植物乳植杆菌还能够通过促进 B 细胞的活化，增强 IgA 和 IgG 等免疫球蛋白的分泌，增强机体的免疫防御能力^[37]，可为开发基于微生物免疫调节剂提供新思路。

植物乳植杆菌作为多功能益生菌，其益生机制已从单一代谢调控拓展至多维度宿主互作网络，在肠道稳态维护、神经功能调节、胆固醇代谢干预及免疫系统调控中展现出系统性作用。通过靶向肠道菌群结构重塑、肠屏障功能强化、神经递质调控及免疫信号通路干预，植物乳植杆菌实现了从分子到宿主生理层面的跨尺度健康调控。然而，其在复杂宿主环境中的应用效能受限于外界环境胁迫及宿主内环境波动对其存活率与功能稳定性的挑战。因此，解析植物乳植杆菌的抗胁迫分子机制，揭示其适应动态微环境的生存策略，是优化菌株功能、拓展其在食品与医学领域应用的关键科学问题。

2 植物乳植杆菌耐胁迫机制研究进展

植物乳植杆菌作为一类具有重要益生功能的工业微生物，如图 2 所示，其生理活性与功能表达受酸、胆盐、渗透压、温度及氧化等多重环境胁迫的影响。菌株通过代谢重编程、分子伴侣网络重构、抗逆基因

表达调控等机制，形成动态响应的抗逆体系。以下将系统阐述植物乳植杆菌应对环境胁迫的分子机制及其应用关联。

2.1 酸胁迫与胞内pH稳态调控

植物乳植杆菌的耐酸性是其作为口服益生菌的关键生理特性。其耐酸机制具有多层次特性，且菌株间表型差异显著：在 pH 值为 3.0 时，多数菌株的存活率增加至 58% 至 84% 之间，并且随着培养时间延长而逐渐稳定^[38]，而植物乳植杆菌 A409 在 pH 值为 2.5，处理时间为 2 h 的条件下，其存活率仍超过 80%^[39]，这种差异源于其能量代谢重编程及质子外排系统的协同作用。

在酸性环境下，外部环境中氢离子浓度升高，质子平衡体系可作为维持胞内稳态的保障。植物乳植杆菌需通过主动排放质子来维持细胞内的 pH 值稳定，可通过质子泵将过量的氢离子泵出细胞，从而降低细胞内的氢离子浓度，保持细胞的酸碱平衡。研究表明，在 pH 值 5.0 的条件下，相较于模式菌株植物乳植杆菌 ATCC8014，植物乳植杆菌 ZDY2013 增强 Na⁺/K⁺-ATP 酶活性，该酶在维持跨膜离子梯度中发挥重要作用。同时，植物乳植杆菌 ZDY2013 的精氨酸脱亚胺酶途径活性提升，该途径通过精氨酸分解代谢消耗胞内 H⁺ 并产生碱性的 NH₃，共同维持胞内 pH 稳态^[40]。该过程产生的 ATP 驱动 F0F1-ATPase 泵持续运转，形成质子外排的良好循环。此外，植物乳植杆菌能通过谷氨酸脱羧酶催化谷氨酸转化为 γ -氨基丁酸，同时消耗 H⁺。植物乳植杆菌 ZDY2013 的谷氨酸脱羧酶活性较对照植物乳植杆菌 ATCC8014 提高 1.3 倍，其胞内谷氨酸含

量同步增加 41%^[41]。有实验进一步证实,将植物乳植杆菌 ZDY2013 的谷氨酸脱氢酶基因导入大肠杆菌可使大肠杆菌在 pH 值为 4.5 下的存活率提升 1.4 倍,表明了谷氨酸脱氢酶在酸耐受中的直接作用^[42]。

植物乳植杆菌在酸胁迫条件下通过糖酵解 (Glycolysis, EMP) 与磷酸戊糖途径 (Pentose Phosphate Pathway, PPP) 的代谢协同作用实现胞内 H^+ 外排,其能量稳态维持机制依赖于两条途径对 ATP 供给的动态调控。基于基因组规模代谢模型的分析表明,植物乳植杆菌 WCFS1 在酸性环境中激活糖酵解途径生成乳酸,同时通过丙酮酸代谢将部分碳代谢流导入三羧酸循环,利用 NADH 再生系统增强氧化磷酸化驱动的 ATP 合成^[43]。研究进一步证实,磷酸葡萄糖变位酶和果糖-1,6-二磷酸醛缩酶等 EMP 关键酶的表达可提升植物乳植杆菌 LR-1 的胞内 ATP 水平与酸耐受性,该表型变化伴随群体感应相关基因 *LuxS* 的差异表达,表明糖酵解代谢网络与群体感应系统存在功能性互作^[44]。值得注意的是,全局调控因子 CcpA 通过抑制 6-磷酸葡萄糖脱氢酶等 PPP 关键酶编码基因的表达,实现对碳代谢流的定向重编程,促使代谢通量向糖酵解途径富集,进而通过代谢通量再平衡策略提升 ATP 生物合成的能量转化效率^[45]。

植物乳植杆菌的酸胁迫耐受性涉及多层次分子机制,使其能够穿越胃酸屏障。其分子基础涉及质子外排系统与碳代谢网络的协同作用,从而维持胞内 pH 稳态。菌株间耐酸性的差异直接决定了其益生效果的强度与特异性,因此可为定向筛选高耐受性工程菌株及优化口服递送系统提供关键理论依据。

2.2 胆盐胁迫适应与解毒机制

胆盐是胆汁中的关键成分,具有乳化脂肪、促进脂肪消化吸收、协助脂溶性维生素吸收、刺激肠道蠕动以及抑制肠道细菌生长等生理作用。胆盐能够通过破坏细胞膜完整性、使蛋白质变性及干扰膜功能等损伤性机制抑制细菌生长。因此,植物乳植杆菌需具备耐受高浓度胆盐的能力,才能在肠道环境中定植、生长并发挥其益生功能。

植物乳植杆菌的胆盐胁迫响应与其动态代谢重编程紧密关联。植物乳植杆菌 NCU116 在胆盐应激条件下通过特异性激活磷酸果糖激酶编码基因,提高糖酵解代谢速率,使胞内 ATP 浓度维持在生理功能所需阈值以上,该能量稳态调控模式为其抗逆响应提供驱动力^[46]。植物乳植杆菌 KLDS1.0391 在低浓度胆盐胁迫下提高葡萄糖利用率、乳酸产量及乳酸脱氢酶活性,为细胞提供充足能量^[47]。同时,丝氨酸、酪氨酸等氨基酸合成相关基因的协同表达使游离氨基酸库容扩大,为相容性溶质积累提供前体储备。值得注意的是,植物乳植杆菌 FS5-5 可以通过相容性溶质的积累、糖酵解关键酶的上调、热休克蛋白的调节以及蛋白水解系统的激活多个系统的协同作用来适应胆盐胁迫^[48]。这种跨尺度的代谢-分子互作机制不仅保障了植物乳植杆菌在胆盐环境中的高细胞存活率,更通过糖转运蛋白活性增强与限速酶代谢通量优化的协同增效作用,维持 ATP 合成速率的动态平衡,从而为胆盐水解酶的持续性脱共轭反应及质子梯度依赖的胆盐外排系统提供能量支撑。

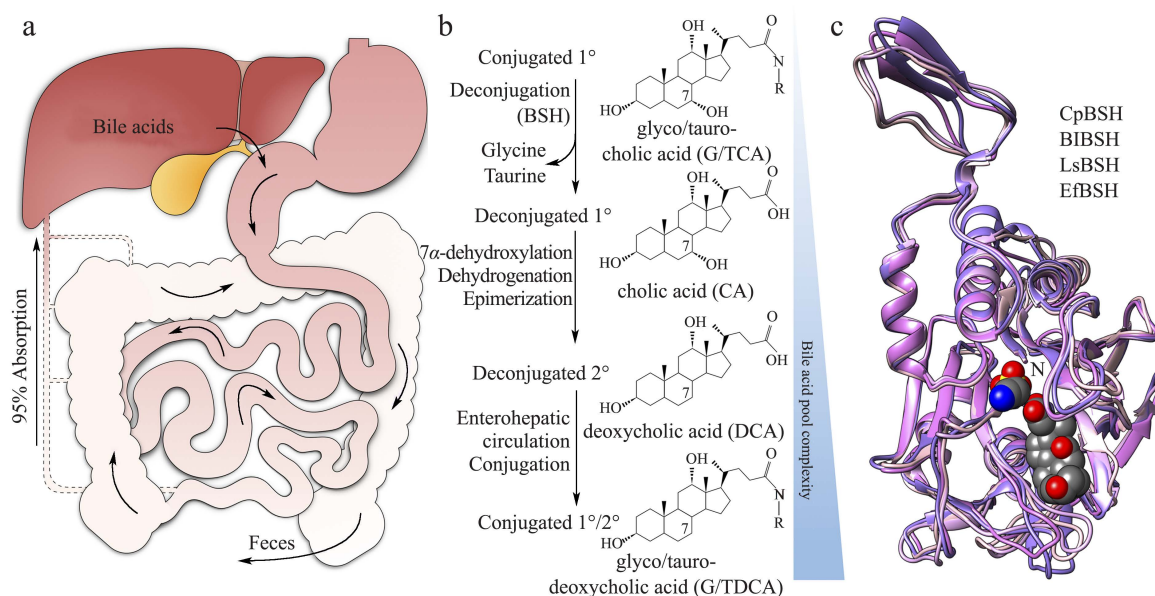


图 3 胆盐水解酶作用于肠肝轴中循环的共轭胆汁酸

Fig.3 Bile salt hydrolases act on circulating conjugated bile acids in the gut-liver axis

胆盐水解酶(Bile Salt Hydrolase, BSH)可以进一步强化植物乳植杆菌的生存优势,胆盐水解酶能够催化结合胆汁盐的解偶联,将对菌体毒性较高的初级胆盐转化为毒性较低的次级胆盐^[49]。此外,BSH还可以水解结合型胆盐的酰胺键,生成游离胆酸和甘氨酸^[50](图3)。Yao等^[51]将一组来自小鼠肠道微生物群的**bsh**基因经扩增、克隆并表达至植物乳植杆菌中,后通过管饲法给予小鼠。结果表明,与野生型植物乳植杆菌相比,BSH阳性植物乳植杆菌在胃肠道中的存活时间延长。此外,BSH阳性菌株比BSH缺失的植物乳植杆菌表现出更强的肠道细胞粘附能力。有实验进一步证实,BSH阳性菌株在0.5%胆盐环境中存活时间延长至野生型的3.2倍,存活率高于BSH缺失菌株^[52]。

BSH工程菌的肠道定植优势为口服益生菌制剂的递送效率优化提供方向,而菌株特异性耐受特征与环境适应训练,可提升工业菌株在胆盐环境中的功能稳定性,使其在益生菌酸奶、发酵豆制品等领域的应用更具竞争力。在实际应用中,需要综合考虑这些因素以优化植物乳植杆菌的耐胆盐性能,从而提高其在食品发酵和益生菌产品中的应用价值。

2.3 渗透压胁迫下的相容性溶质平衡

植物乳植杆菌常常生长在发酵食品和腌制食品等高盐环境中,在自然界和工业发酵过程中经常面临渗透压胁迫。高盐浓度会导致细胞内外渗透压不平衡,从而引发细胞脱水和细胞结构损伤,甚至可能导致细胞死亡。

植物乳植杆菌抵御渗透压胁迫的核心策略依赖于相容性溶质的生物合成与转运。植物乳植杆菌通过通道蛋白能够调节细胞内外的钾离子浓度,从而维持细胞的渗透压平衡。在秒级响应阶段,钾离子转运系统通过选择性富集 K^+ 建立基础渗透梯度^[53]。当渗透压超过阈值时,甘氨酸甜菜碱作为关键渗透保护剂,由ABC转运蛋白介导其快速摄取,促进胞内相容性溶质积累。实验证实:添加 $0.80\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 甘氨酸甜菜碱可使植物乳植杆菌YSQ18在高盐胁迫下的恢复时间从24 h缩短至6~7 h,并将耐盐极限从 $1.7\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 提升至 $2.0\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl。同时,甘氨酸甜菜碱能有效维持高渗环境中的糖消耗速率,表明其对细胞代谢功能具有保护作用^[54]。此外,肉碱可通过ABC转运蛋白介导的溶质摄取通路也表现出类似作用;而胆碱因缺乏高效转运系统及胞内合成限速酶,其保护效应相对有限。值得注意的是,离子调节与相容性溶质机制存在协同关系: K^+ 梯度为甜菜碱合成提供质子驱动力,而甜菜

碱通过稳定 Na^+/K^+ -ATP酶活性增强离子泵功能^[55]。这种双向协同机制使菌体能适应宽域渗透压环境,为工业发酵中的盐度波动调控提供理论依据。

在基因调控层面,植物乳植杆菌的基因组特征可为其渗透压适应提供遗传基础。植物乳植杆菌的GC含量稳定在44.28%~44.66%之间。较高的GC含量可能通过增强DNA热稳定性、降低转座元件插入频率,以及优化密码子使用偏好性,提高基因表达的适应性。研究发现,植物乳植杆菌ST-III基因组中存在的ProU基因簇可直接介导甘氨酸甜菜碱的高效摄取,通过将ProU基因簇克隆至乳酸乳球菌NZ9000,重组菌株的耐盐能力增强^[56]。在分子调控机制方面,植物乳植杆菌WCFS1的基因组编码 σ^{70} 、 σ^{32} 及sigH三种 σ 因子,其中 σ^{70} 作为主要的管家 σ 因子,通过其高度保守的-10(TATAAT)和-35(TTGACA)基序,高效介导RNA聚合酶与启动子的结合,从而调控基础转录过程^[57],间接支持细胞在动态环境中的适应能力。

值得注意的是,该渗透压适应网络与工业发酵特性深度耦合。这为开发高盐食品发酵菌剂提供了关键分子模块,其分级响应机制更为合成生物学构建环境适应型底盘细胞提供了标准化调控元件。

2.4 氧化胁迫防御:酶促与非酶促途径

氧化胁迫是微生物生存环境中常见的挑战,尤其在发酵过程中,氧气的暴露导致活性氧的产生,对细胞造成伤害。植物乳植杆菌作为一种重要的益生菌,其在发酵食品中的应用不仅依赖发酵能力,也依赖对氧化胁迫的适应能力。

过氧化氢酶(Catalase, CAT)是一种关键的抗氧化酶,能够将过氧化氢转化为水和氧气,从而减少细胞内的氧化应激(图4)。在氧化应激初期,其CAT酶系统展现出解毒效能,植物乳植杆菌R23在 $80\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 二氧化硫胁迫下,使CAT活性提升至对照的2.14倍,降低了脂质过氧化标志物丙二醛含量,并维持细胞形态完整^[58]。植物乳植杆菌NJAU-01的干预实验进一步证实,在注射 10^9 CFU/mL 的处理组中,血清、心脏和肝脏中的总抗氧化能力增加37%,同时增强29%的心脏谷胱甘肽过氧化物酶活性,系统性地缓解氧化损伤^[59]。值得注意的是,渗透压与氧化胁迫的交叉作用触发代谢重编程响应:植物乳植杆菌L2在渗透胁迫下,可通过调节adhE(RS00400)、aroC(RS08180)、tryA(RS08195)等氨基酸代谢途径中的关键酶,动态调节细胞内的pH值并产生代谢所需的还原力、为抗

氧化系统提供能量^[60]。

非酶促防御机制与酶促反应之间可以形成互补作用。细胞外代谢物如多糖、蛋白质和丙酮酸与菌株对数生长期发酵上清液发挥的抗氧化能力相关联^[61]。植物乳植杆菌 AR501 和鼠李糖乳杆菌 GG 的胞外多糖可清除 50% 以上由 H_2O_2 引起的氧化损伤，或通过降低 ROS 水平来缓解 D-半乳糖在植物乳植杆菌中的氧化应激反应^[62,63]。而氧还蛋白系统在转录与翻译水平的快速响应则确保氧化还原电势的即时稳定，其与过氧化氢酶共同构成应对持续性氧化胁迫的防御屏障^[64-66]。此外，植物乳植杆菌对于基因表达调控也起到关键作用。植物乳植杆菌可以编码多种抗氧化酶基因，快速响应氧化应激并发挥抗氧化功能。植物乳植杆菌 AR113 通过激活肝脏 Nrf2 信号轴诱导 HO-1、NQO1 等解毒酶表达^[67]。此外，植物乳植杆菌 AR113 通过抑制内质网应激，减少未折叠蛋白积累，进一步增强抗氧化防御体系。转录组学分析表明，植物乳植杆菌 CAUH2 在 H_2O_2 胁迫下，通过上调糖酵解关键基因扩展碳源利用效率，并激活氨基酸代谢基因，促进 NADPH 再生，为抗氧化反应提供还原力支持^[68]。

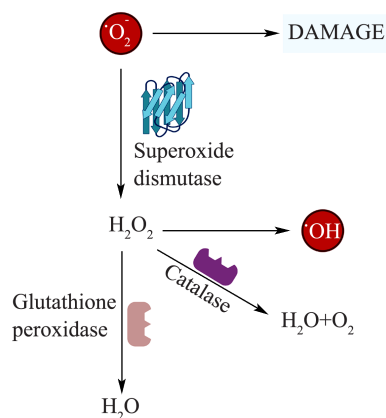


图 4 过氧化氢酶的作用

Fig.4 Role of catalase

植物乳植杆菌通过多种机制应对氧化胁迫，从酶促防御、代谢调整到信号通路的全方位抗氧化机制，大幅度提高植物乳植杆菌在发酵过程的存活率，为在酸奶后酸化阶段及泡菜动态发酵过程中因氧气梯度变化形成的氧化微环境的应用提供生物学保障。菌株抗氧化特征则为开发功能性发酵剂和抗氧化益生菌制剂奠定了菌种资源基础。

2.5 温度胁迫响应与蛋白质稳态维持

热处理会影响植物乳植杆菌的耐酸性、耐胆盐能力以及对益生元的利用。研究表明，热处理会降低菌株在模拟胃酸环境中的存活率，而经热适应的菌株在

模拟胆汁-胰蛋白酶条件下的存活率有所提升，这一现象与分子伴侣网络重构密切相关。热胁迫诱导 DnaK、GroEL 等热休克蛋白表达，同时核糖体相关亚基丰度增加，通过 ppGpp 介导的严格应激信号激活与核糖体稳定性调控形成协同保护效应。其中，核糖体蛋白 L11 通过激活 RelA 蛋白促进 ppGpp 合成，驱动能量代谢向胁迫响应倾斜，减少非必需基因表达；而 L1 亚基通过稳定 23S rRNA 构象维持翻译活性，S6 亚基则参与温度依赖性核糖体功能调节，共同保障关键应激蛋白的持续合成^[69]。在 40 °C 的高温条件下，植物乳植杆菌中 *hrcA* 表达减少^[70]，而 *groEL* 和 *groES* 的表达被诱导^[71]，以协同修复错误折叠蛋白并维持细胞稳态。此外，*clpP*、*clpB* 和 *clpE* 的表达水平也在高温下被诱导，以调整其细胞表面蛋白和膜脂质的生物合成，从而适应高温环境。

植物乳植杆菌在益生菌原料生产中常面临低温胁迫，在 -40 °C 至 -20 °C 的低温冻干工艺中，会导致细胞膜损伤、蛋白质变性及冰晶机械损伤，降低菌体存活率，但通过冷激蛋白系统激活与膜流动性调节可提升抗冻能力。低温环境会诱导菌株的冷应激反应，涉及冷激蛋白的上调表达^[72]。植物乳植杆菌冷激蛋白的诱导依赖于低温响应启动子，植物乳植杆菌 CGMCC8198 的 β -羟脂酰-ACP 脱水酶基因上游存在经典的 -10 区 (TGTAAC) 和 -35 区 (TTACCG)，在低温下激活转录。实验表明，该启动子在 14 °C 诱导下荧光表达量提升至 37 °C 的 2.38 倍^[73]。植物乳植杆菌 B1 在 -20 °C 冷冻 24 h 后存活率较低，但经 10 次“冷冻-培养”循环刺激后，反复冻融后存活率提升一个数量级^[74]，表明低温适应可通过表观遗传调控实现表型强化。

热应激与冷适应机制虽在分子通路上存在差异，但共同体现出植物乳植杆菌通过蛋白质稳态调控、膜系统重塑等策略实现宽温域适应的进化优势，为其在益生菌冻干制剂开发与高温发酵工艺优化中提供关键理论支撑。

3 植物乳植杆菌抗逆的整合机制

3.1 膜动态调控

细胞膜作为抵御外界胁迫的第一道屏障，其流动性调节是植物乳植杆菌应对多胁迫的核心策略。通过整合脂质组学与转录组学数据发现，酸胁迫下脂肪酸饱和化调控系统通过激活环丙烷合成酶等关键基因的表达^[75]，能动态调整饱和脂肪酸与环丙烷脂肪酸的合成比例。植物乳植杆菌 ATCC14917 在酸性条件下，细胞膜中饱和脂肪酸与环丙烷脂肪酸的比例增加，

促进细胞外 H^+ 的排出,从而维持细胞内酸碱平衡^[76]。类似地,胆盐胁迫诱导棕榈酸与环丙烷脂肪酸的积累,其含量与胆盐耐受性呈正相关。渗透压胁迫下,植物乳植杆菌 R23 通过增加饱和与直链脂肪酸比例增强膜疏水性,限制离子渗透^[58]。温度胁迫则通过调节膜脂质流动性与疏水性维持功能,高温下膜蛋白 GroEL 和 DnaK 的上调以稳定膜结构^[77]。这种膜脂质动态调整不仅降低膜通透性,还通过改变相变温度适应极端环境,是植物乳植杆菌应对多种胁迫的共性机制。

3.2 群体感应介导的胁迫协同响应

LuxS/AI-2 群体感应系统通过动态调控信号分子 AI-2 的合成与代谢网络整合,在植物乳植杆菌多重胁迫响应中发挥核心调控作用。多组学研究表明,AI-2 信号分子不仅通过磷酸戊糖途径激活 NADPH 再生系统,还能调控碳水化合物代谢关键基因的表达,实现碳源摄取与能量代谢的重编程。酸胁迫下,胡瑜等^[78]发现通过添加 AI-2 前体上调 AI-2/LuxS 系统,可以使短链脂肪酸和抗氧化物质产量分别提高 1.6 倍和 1.3 倍,从而应对酸胁迫。进一步研究表明,酸胁迫和低温胁迫均诱导植物乳植杆菌 KLDS 1.0328 中 *luxS* 和 *pfs* 基因表达上调,促进 AI-2 合成,进而参与菌株的抗逆过程^[79]。在植物乳植杆菌 HE-1 中,AI-2 的分泌量与生物膜生成量高度同步,且 *luxS* 基因的同源性验证了其群体感应系统的保守性^[80]。在渗透压胁迫下,*agra* 突变会降低植物乳植杆菌在胆盐暴露下的生长速率,而补充表达该基因则能够增强其胆盐耐受性,证实该调控节点在胆盐耐受中的核心作用^[81]。

3.3 多组学解析的抗逆共性机制

近年来,整合基因组、转录组、蛋白质组和代谢组的系统生物学方法,为深入揭示植物乳植杆菌的抗逆共性机制提供了全新视角。基于基因组构建的植物乳植杆菌 WCFS1iML1515 代谢模型揭示,在酸胁迫下,丙酮酸代谢通量会向乙酸分支转移,其通量占比从 15% 增至 42%,该过程通过增强 ATP 合成以补偿跨膜质子梯度的耗散^[43]。在膜系统适应性重构方面,转录组学分析证实,植物乳植杆菌 GIM1.648 响应环境胁迫时,*FabD*、*FabF*、*FabG*、*FabZ* 等脂肪酸生物合成相关基因表达上调,通过调节细胞膜脂肪酸组成提升膜流动性,进而增强对不良环境的耐受性^[82]。值得注意的是,通过整合加权基因共表达网络分析和转录因子结合位点预测,发现植物乳植杆菌中碳代谢调控蛋白与 *fabH*、*desA* 等基因存在共调控模块,揭示碳代谢通量与膜脂合成的动态平衡机制^[83]。此外,渗透压胁迫

下的蛋白质组学分析鉴定到 12 个差异表达蛋白,包括参与铁硫簇组装的 ABC 转运蛋白以及胆盐水解酶等^[84]。转录组数据显示,在盐胁迫下,15 个涉及氨基酸和核苷酸代谢的基因表达下调,而 4 个碳水化合物转运基因表达上调,共同优化碳源利用效率以应对胁迫^[85]。对于氧化胁迫,植物乳植杆菌 CAUH2 的转录组研究表明其通过多级机制响应:能量代谢层面通过上调纤维素转运基因、麦芽糖转运基因及糖酵解基因以拓宽碳源利用并加速 ATP 生成;活性氧清除层面上调 NADH 过氧化物酶、硫氧还蛋白还原酶和谷胱甘肽过氧化物酶以直接清除过氧化氢,同时下调亚铁转运基因 *feoA* 降低胞内 Fe^{2+} 浓度,抑制 Fenton 反应及羟基自由基产生^[86]。

4 结语

近年来,随着科学技术的迅猛发展,国内外学者对植物乳植杆菌的生理特性及益生功能的研究日益深入。目前植物乳植杆菌已被广泛应用于食品、动物饲料、工业生产和医疗保健等领域,展示出巨大的市场需求和发展潜力。

植物乳植杆菌在面对不同的环境胁迫时,展现出多层次的适应机制。在酸胁迫中,植物乳植杆菌依赖质子外排系统与代谢重编程的协同作用维持胞内酸碱平衡,其中脱羧酶途径通过消耗质子与 ATP 驱动的离子泵形成互补机制。胆盐耐受性通过能量代谢优化与胆盐水解酶的表达调控实现。面对渗透压胁迫,相容性溶质的动态积累与转运系统的高效运作维持胞内渗透平衡,同时全局调控因子通过基因表达重编程增强环境适应性。氧化防御体系整合酶促抗氧化反应与代谢产物清除的双重路径,其中还原力再生系统为关键抗氧化酶提供必需的还原当量。温度胁迫响应则表现为热休克蛋白介导的蛋白质修复与冷激蛋白调控的膜流动性适应。共性机制层面,细胞膜通过脂肪酸组成与膜蛋白分布的动态调整构建物理屏障,而群体感应系统通过信号分子介导的代谢网络重构实现跨胁迫协同防御。这些机制不仅解析了植物乳植杆菌的环境适应策略,也对其在人体胃肠道中的活性和益生功能至关重要。

当前对植物乳植杆菌胁迫适应机制的系统性认知,为深入探索其精细调控网络奠定了基础。未来研究亟需超越单一机制描述,整合基因组学、转录组学、蛋白质组学及代谢组学等多组学技术,聚焦于解析关键胁迫下时空动态的多层级响应网络及其调控枢纽的互作关系。结合 CRISPR-Cas 基因编辑与高通量筛选技术,精准鉴定调控核心抗逆表型及益生功能的关键靶点并

阐明其分子机制。基于深入认知,通过理性设计策略与适应性进化策略构建具有增强环境鲁棒性和靶向益生功能的高性能工程菌株,为开发下一代高效稳定型益生菌制剂提供核心支撑。

参考文献

- [1] HUANG Q, XING J, TANG F, et al. Recombinant *Lactiplantibacillus plantarum* modulate gut microbial diversity and function [J]. BMC Microbiol, 2024, 24(1): 423.
- [2] ZHENG J, WITTOUCK S, SALVETTI E, et al. A taxonomic note on the genus *Lactobacillus*: Description of 23 novel genera, emended description of the genus *Lactobacillus* Beijerinck 1901, and union of *Lactobacillaceae* and *Leuconostocaceae* [J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2020, 70(4): 2782-2858.
- [3] ZHANG X, MUSHAJIANG S, LUO B, et al. The composition and concordance of *lactobacillus* populations of infant gut and the corresponding breast-milk and maternal gut [J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 597911.
- [4] 钮晓燕,陈卫,田丰伟,等.植物乳杆菌ZS2058在磷酸盐缓冲液体系中生物转化共轭亚油酸[J].微生物学报,2007,2:244-248.
- [5] 周凌华,张灏,陈卫,等.生物合成共轭亚油酸菌种的筛选与鉴定[J].无锡轻工大学学报,2004,5:53-57.
- [6] 郑亚平,王均豪,王晨晨,等.植物乳杆菌J26高密度发酵工艺优化及其发酵豆乳的应用[J].现代食品科技,2024,40(10):154-164.
- [7] 司天昭,柳陈坚,秦晓萌,等.植物乳杆菌YM-2菌株胞外多糖生物合成工艺优化[J].食品科学,2017,38(10):24-30.
- [8] 杜晓仪,徐玉娟,吴继军,等.多铜氧化酶和3-磷酸甘油醛脱氢酶基因强化表达对植物乳杆菌降解组胺的影响[J].食品与发酵工业,2025,51(2):25-34.
- [9] 高鹏,韩金志,陆兆新,等.广谱抗菌乳酸菌的分离鉴定及细菌素的提取和纯化[J].食品科学,2016,37(11):160-166.
- [10] 张娟,石超,王丽娜,等.一株植物乳杆菌Lp3对高脂模型大鼠的益生作用[J].微生物学报,2017,57(10):1481-1492.
- [11] NATALIA G, NATALIA B, ROBERTA P, et al. Health-Promoting role of *Lactiplantibacillus plantarum* isolated from fermented foods [J]. Microorganisms, 2021, 9(2): 349-349.
- [12] RUSSO P, ARENA M P, FIOCCO D, et al. *Lactobacillus plantarum* with broad antifungal activity: A promising approach to increase safety and shelf-life of cereal-based products [J]. International Journal of Food Microbiology, 2017, 247: 48-54.
- [13] 孙盛,陈作国,俞赞霞,等.产胞外多糖植物乳杆菌WHH589的免疫活性及其在发酵乳中的应用[J].食品与发酵工业,2021, 47(13):43-50.
- [14] N. T. G. Decoding the gene variants of two native probiotic *Lactiplantibacillus plantarum* strains through whole-genome resequencing: Insights into bacterial adaptability to stressors and antimicrobial strength [J]. Genes, 2022, 13(3): 443-443.
- [15] KIM H J, JEON H J, KIM J Y, et al. *Lactiplantibacillus plantarum* HY7718 improves intestinal integrity in a DSS-induced ulcerative colitis mouse model by suppressing inflammation through modulation of the gut microbiota [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(1): 575.
- [16] DE VRIES M C, VAUGHAN E E, KLEEREBEZEM M, et al. *Lactobacillus plantarum*-survival, functional and potential probiotic properties in the human intestinal tract [J]. International Dairy Journal, 2006, 16(9): 1018-1028.
- [17] WANG W, DONG H, CHANG X, et al. *Bifidobacterium lactis* and *lactobacillus plantarum* enhance immune function and antioxidant capacity in cats through modulation of the Gut microbiota [J]. Antioxidants, 2024, 13(7): 764.
- [18] YU L, ZHAI Q, TIAN F, et al. Potential of *Lactobacillus plantarum* CCFM639 in protecting against aluminum toxicity mediated by intestinal barrier function and oxidative stress [J]. Nutrients, 2016, 8(12): 783.
- [19] WANG J, JI H, WANG S, et al. Probiotic *lactobacillus plantarum* promotes intestinal barrier function by strengthening the epithelium and modulating gut microbiota [J]. Front Microbiol, 2018, 9: 1953.
- [20] BU Y, LIU Y, LIU Y, et al. Protective effects of bacteriocin-producing *Lactiplantibacillus plantarum* on intestinal barrier of mice [J]. Nutrients, 2023, 15(16): 3518.
- [21] SUN X, ZHANG H F, MA C L, et al. Alleviation of anxiety/depressive-like behaviors and improvement of cognitive functions by *Lactobacillus plantarum* WLPL04 in chronically stressed mice [J]. Canadian Journal of Infectious Diseases and Medical Microbiology, 2021, 2021: 6613903.
- [22] FEKETE M, LEHOCZKI A, MAJOR D, et al. Exploring the influence of gut-brain axis modulation on cognitive health: A comprehensive review of prebiotics, probiotics, and symbiotics [J]. Nutrients, 2024, 16(6): 789.
- [23] LIU W H, CHUANG H L, HUANG Y T, et al. Alteration of behavior and monoamine levels attributable to *Lactobacillus plantarum* PS128 in germ-free mice [J]. Behavioural Brain Research, 2016, 298(Pt B): 202-209.
- [24] LIN S W, TSAI Y S, CHEN Y L, et al. *Lactobacillus plantarum* GKM3 promotes longevity, memory retention, and reduces brain oxidation stress in SAMP8 mice [J]. Nutrients, 2021, 13(8): 2860.
- [25] HUANG C T, WANG L K, LUE J H, et al. *Lactobacillus plantarum* intake mitigates neuropathic pain behavior via enhancing macrophage M2 polarization in a rat model of peripheral neuropathy [J]. Biomed Pharmacother, 2024, 175: 116769.
- [26] BOSCH M, FUENTES M C, AUDIVERT S, et al. *Lactobacillus plantarum* CECT 7527, 7528 and 7529: probiotic candidates to reduce cholesterol levels [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2014, 94(4): 803-809.
- [27] RAO K P, CHENNAPPA G, SURAJ U, et al. Probiotic potential of *lactobacillus* strains isolated from sorghum-based traditional fermented food [J]. Probiotics Antimicrob Proteins, 2015, 7(2): 146-156.
- [28] BAO Y, WANG Z, ZHANG Y, et al. Effect of *Lactobacillus plantarum* P-8 on lipid metabolism in hyperlipidemic rat model [J]. European Journal of Lipid Science and Technology, 2012, 114(11): 1230-1236.
- [29] LIU L, DENG L, WEI W, et al. *Lactiplantibacillus plantarum* LPJZ-658 improves Non-alcoholic steatohepatitis by modulating bile acid metabolism and gut microbiota in mice [J]. International Journal of

- Molecular Sciences, 2023, 24(18): 13997.
- [30] 胡梦莹,徐浩原,韩金鹏,等.植物乳杆菌P-8对小鼠肠道菌群及抗氧化抗炎能力的影响[J].食品与发酵工业,2022,48(17):64-70.
- [31] BU Y, LIU Y, ZHANG T, et al. Bacteriocin-producing *Lactiplantibacillus plantarum* YRL45 enhances intestinal immunity and regulates gut microbiota in mice [J]. Nutrients, 2023, 15(15): 3437.
- [32] 靳志敏,张宏博,刘夏炜,等.不同剂量植物乳杆菌对小鼠肠道菌群的影响[J].食品工业科技,2014,35(24):342-345.
- [33] ZHAO K, QIU L, HE Y, et al. Alleviation syndrome of high-cholesterol-diet-induced hypercholesterolemia in mice by intervention with *Lactiplantibacillus plantarum* WLPL21 via regulation of cholesterol metabolism and transportation as well as gut microbiota [J]. Nutrients, 2023, 15(11): 3437.
- [34] TANAKA A, KANMURA S, MORINAGA Y, et al. Oral administration of *Lactobacillus plantarum* 06CC2 prevents experimental colitis in mice via an anti-inflammatory response [J]. Molecular Medicine Reports, 2020, 21(3): 1181-1191.
- [35] JANG S E, HAN M J, KIM S Y, et al. *Lactobacillus plantarum* CLP-0611 ameliorates colitis in mice by polarizing M1 to M2-like macrophages [J]. International Immunopharmacology, 2014, 21(1): 186-192.
- [36] WANG J, ZHAO X, WAN Y Y. Intricacies of TGF-beta signaling in Treg and Th17 cell biology [J]. Cellular & Molecular Immunology, 2023, 20(9): 1002-1022.
- [37] HUANG Q, XING J, TANG F, et al. Recombinant *Lactiplantibacillus plantarum* modulate gut microbial diversity and function [J]. BMC Microbiology, 2024, 24(1): 423.
- [38] KACEM M, REZKI M, LAMRI K, et al. Selection of *Lactobacillus plantarum* strains for their use as starter cultures in algerian olive fermentations [J]. Grasas y Aceites, 2009, 60(1): 82.
- [39] 张艳萍,尹望,李雪平.微囊化植物乳杆菌的肠道耐受性研究[J].饲料研究,2016,19:15-17.
- [40] GUO Y, TIAN X, HUANG R, et al. A physiological comparative study of acid tolerance of *Lactobacillus plantarum* ZDY2013 and *L. plantarum* ATCC8014 at membrane and cytoplasm levels [J]. Annals of Microbiology, 2017, 67(10): 669-677.
- [41] 田喜梅.植物乳杆菌ZDY2013的耐酸机制研究及其谷氨酸脱氢酶基因的克隆表达[D].南昌:南昌大学,2016.
- [42] 田喜梅,谢琼,黄仁慧,等.植物乳杆菌谷氨酸脱氢酶基因在大肠杆菌中的表达[J].南昌大学学报(理科版),2016,40(2):182-187.
- [43] TEUSINK B, WIERSMA A, MOLENAAR D, et al. Analysis of growth of *Lactobacillus plantarum* WCFS1 on a complex medium using a genome-scale metabolic model [J]. Journal of Biological Chemistry, 2006, 281(52): 40041-40048.
- [44] 陈星,郭书玉,陶雨飞,等.糖酵解途径相关基因与植物乳杆菌生理行为的相关性(英文)[J].食品科学,2021,42(22):113-124.
- [45] YANQING L, SICHAO S, HUAIXIANG T, et al. Functional analysis of the role of CcpA in *Lactobacillus plantarum* grown on fructooligosaccharides or glucose: a transcriptomic perspective [J]. Microbial Cell Factories, 2018, 17(1): 201.
- [46] 胡敏,黄涛,彭珍,等.胆盐对植物乳杆菌NCU116应激基因和关键生理指标的影响[J].食品与发酵工业,2019,45(9):1-8.
- [47] 张甲庆,朱德全,刘欢,等.胆盐胁迫对植物乳杆菌KLD51.0391葡萄糖代谢和细菌素合成的影响[J].中国食品学报,2015,15(10): 52-57.
- [48] WU R, SONG X, LIU Q, et al. Gene expression of *Lactobacillus plantarum* FS5-5 in response to salt stress [J]. Annals of Microbiology, 2016, 66(3): 1181-1188.
- [49] WANG G, YU H, FENG X, et al. Specific bile salt hydrolase genes in *Lactobacillus plantarum* AR113 and relationship with bile salt resistance [J]. Lwt, 2021, 145.
- [50] KNOLL L J, FOLEY M H, O'FLAHERTY S, et al. Bile salt hydrolases: Gatekeepers of bile acid metabolism and host-microbiome crosstalk in the gastrointestinal tract [J]. PLOS Pathogens, 2019, 15 (3): e1007581.
- [51] YAO Y, YANRONG L, SISI Z, et al. Bile salt hydrolase can improve *Lactobacillus plantarum* survival in gastrointestinal tract by enhancing their adhesion ability [J]. FEMS Microbiology Letters, 2019, 366(8): 366.
- [52] NEELJA S, SOMENDRO S N, SHILPA M, et al. Rhizospheric *Lactobacillus plantarum* (*Lactiplantibacillus plantarum*) strains exhibit bile salt hydrolysis, hypocholesterolemic and probiotic capabilities *in vitro* [J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 15288.
- [53] ZHOU P, CHEN C, PATIL S, et al. Unveiling the therapeutic symphony of probiotics, prebiotics, and postbiotics in gut-immune harmony [J]. Frontiers in Nutrition, 2024, 11: 1355542.
- [54] 胡文锋,余世琴,袁尧,等.甘氨酸甜菜碱对植物乳杆菌YSQ18的渗透压胁迫耐受性的影响[J].食品科学,2012,33(23):204-208.
- [55] BHAT M A, KUMAR V, BHAT M A, et al. Mechanistic insights of the interaction of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) with plant roots toward enhancing plant productivity by alleviating salinity stress [J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 1952.
- [56] 赵山山.植物乳杆菌ST-III盐应激反应及其协同保护作用的研究[D].无锡:江南大学,2014.
- [57] J T T, MICHIEL W, S B R, et al. Genome-wide prediction and validation of sigma70 promoters in *Lactobacillus plantarum* WCFS1 [J]. PloS One, 2012, 7(9): e45097.
- [58] 任香芸,李维新,林晓姿,等.植物乳杆菌R23耐受二氧化硫胁迫的应激机制[J].福建农业学报,2022,37(6):802-808.
- [59] GE Q, YANG B, LIU R, et al. Antioxidant activity of *Lactobacillus plantarum* NJAU-01 in an animal model of aging [J]. BMC Microbiol, 2021, 21(1): 182.
- [60] WU J, YAN X, WENG P, et al. Homology- and cross-resistance of *Lactobacillus plantarum* to acid and osmotic stress and the influence of induction conditions on its proliferation by RNA-Seq [J]. Journal of Basic Microbiology, 2021, 61(6): 576-590.
- [61] TANG W, LI C, HE Z, et al. Probiotic properties and cellular antioxidant activity of *Lactobacillus plantarum* MA2 isolated from tibetan kefir grains [J]. Probiotics Antimicrob Proteins, 2018, 10(3): 523-533.
- [62] JINZE L, QIUKE L, NAN G, et al. Exopolysaccharides produced by *Lactobacillus rhamnosus* GG alleviate hydrogen peroxide-induced intestinal oxidative damage and apoptosis through the Keap1/Nrf2 and Bax/Bcl-2 pathways *in vitro* [J]. Food & Function, 2021, 12(20): 9632-9641.

- [63] XIANGNA L, YONGJUN X, GUANGQIANG W, et al. *Lactobacillus plantarum* AR501 alleviates the oxidative stress of D-galactose-induced aging mice liver by upregulation of Nrf2-mediated antioxidant enzyme expression [J]. Journal of Food Science, 2018, 83(7): 1990-1998.
- [64] KOHÁRYOVÁ M, KOLLÁROVÁ M. Thioredoxin system-a novel therapeutic target [J]. General Physiology and Biophysics, 2015, 34(2): 221-233.
- [65] CHATTHA M U, AMJAD T, KHAN I, et al. Mulberry based zinc nano-particles mitigate salinity induced toxic effects and improve the grain yield and zinc bio-fortification of wheat by improving antioxidant activities, photosynthetic performance, and accumulation of osmolytes and hormones[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 920570.
- [66] GODOI NETO A H, SILVA Ê F D F E, MORAIS J E F D, et al. Water potential, biochemical indicators and yield of sugarcane irrigated with brackish water and leaching[J]. Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental, 2020, 24(5): 312-318.
- [67] XIA Y, GONG Y, LIN X, et al. *Lactobacillus plantarum* AR113 attenuates liver injury in D-galactose-induced aging mice via the inhibition of oxidative stress and endoplasmic reticulum stress[J]. Food Science and Human Wellness, 2024, 13(2): 885-897.
- [68] YANG M, LIANG X, SONG X, et al. Proteomic analysis of milk fat globule membrane protein modulation of differently expressed proteins in *Lactobacillus plantarum* under bile salt stress[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2024, 72(23): 13125-13137.
- [69] DE ANGELIS M, DI CAGNO R, HUET C, et al. Heat shock response in *Lactobacillus plantarum* [J]. Applied and Environment Microbiology, 2004, 70(3): 1336-1346.
- [70] GUIDONE A, PARENTE E, ZOTTA T, et al. Polymorphisms in stress response genes in *Lactobacillus plantarum*: implications for classification and heat stress response[J]. Annals of Microbiology, 2014, 65(1): 297-305.
- [71] HERMIEN V B-V D V, S B R, MICHIEL W, et al. Transcriptome signatures of class I and III stress response deregulation in *Lactobacillus plantarum* reveal pleiotropic adaptation [J]. Microbial Cell Factories, 2013, 12(16): 112.
- [72] KONG W, ZHANG C, QIANG Y, et al. Integrated RNA-seq analysis and Meta-QTLs mapping provide insights into cold stress response in rice seedling roots [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(13): 4615.
- [73] 周成慧,赵阳,王德行,等.植物乳杆菌CGMCC8198 β -羟脂酰-ACP脱水酶启动子的克隆及其冷激调节作用分析[J].食品与发酵工业,2021,47(15):9-14.
- [74] 王胜男,孟祥晨.“冷冻-培养”循环冷冻刺激对植物乳杆菌细胞膜脂肪酸组成的影响[J].中国乳品工业,2008,4:13-16.
- [75] SRISUKCHAYAKUL P, CHARALAMPOPOULOS D, KARATZAS K A. Study on the effect of citric acid adaptation toward the subsequent survival of *Lactobacillus plantarum* NCIMB 8826 in low pH fruit juices during refrigerated storage [J]. Food Research International, 2018, 111: 198-204.
- [76] WANG W, HE J, PAN D, et al. Metabolomics analysis of *Lactobacillus plantarum* ATCC 14917 adhesion activity under initial acid and alkali stress [J]. PloS One, 2018, 13(5): e0196231.
- [77] 刘敏敏.植物乳杆菌CGMCC8198抗温度胁迫机制分析及其直投式发酵剂研制[D].天津:天津科技大学,2019.
- [78] 胡瑜,张泓,张惠玲,等.乳杆菌AI-2/LuxS系统介导的生理代谢对环境胁迫的响应及其人工调控[J].食品与发酵工业,2022, 48(19):1-8.
- [79] 马佳歌,谭中美,田子豪,等.LuxS/AI-2群体感应系统对植物乳杆菌抵御环境胁迫的作用[J].食品科学技术学报,2024,42(1):106-113.
- [80] XUAN L, QING G, XIUYU L, et al. Complete genome sequence of the probiotic *Lactobacillus plantarum* strain ZJ316 [J]. Genome Announcements, 2013, 1(2): e0009413.
- [81] CHEN C, LI M, YU L, et al. Comparative genomics of *Lactiplantibacillus plantarum* reveals the role of the two-component system in response to bile salts stress [J]. Food Bioscience, 2024, 61: 104803.
- [82] 许本宏,石佼,袁珊,等.植物乳杆菌*Lactobacillus plantarum* GIM1.648生物膜的形成机理初探[J].现代食品科技,2024, 40(11):119-128.
- [83] WELS M, OVERMARS L, FRANCKE C, et al. Reconstruction of the regulatory network of *Lactobacillus plantarum* WCFS1 on basis of correlated gene expression and conserved regulatory motifs [J]. Microbial Biotechnology, 2010, 4(3): 333-344.
- [84] 乌日娜,王茜茜,唐筱扬,等.植物乳杆菌*L.plantarum* FS5-5在盐胁迫下的蛋白质组学[J].食品与生物技术学报,2016,35(2):123-128.
- [85] 宋雪飞,郭晶晶,姜静,等.植物乳杆菌FS5-5在盐胁迫下的转录组学分析[J].食品科学,2017,38(6):20-26.
- [86] 翟征远,杨扬,王辉,等.植物乳杆菌CAUH2氧胁迫耐受机制的转录组学研究[C]//第十六届益生菌与健康国际研讨会摘要集.北京:中国农业大学食品科学与营养工程学院,2021:58-59.