

食品腐败的关键调控机制之群体感应的研究进展

朱素芹, 张彩丽, 孙秀娇, 潘玉荣, 揭金鑫, 曾名湧*

(中国海洋大学食品科学与工程学院, 青岛 266003)

摘 要: 群体感应是细菌之间的一种细胞密度依赖型信息交流机制, 越来越多的研究证明, 细菌群体感应与食品腐败变质过程之间存在复杂而紧密的联系, 有望成为食品保鲜技术领域中的一个极具应用前景的新靶点。本文概述了微生物群体感应、群体感应对食品腐败变质的影响和群体感应抑制剂 3 个方面的研究进展, 重点介绍了食源细菌的群体感应研究进展和群体感应对食品(水产品、肉及肉制品、乳及乳制品和果蔬)腐败变质的影响, 旨在为新型食品保鲜技术的开发提供理论指导。

关键词: 食品腐败; 调控机制; 群体感应

Research progress of the key regulation mechanism of quorum sensing on food spoilage

ZHU Su-Qin, ZHANG Cai-Li, SUN Xiu-Jiao, PAN Yu-Rong, JIE Jin-Xin, ZENG Ming-Yong*

(College of Food Science and Engineering, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

ABSTRACT: Quorum sensing (QS) is a cell-to-cell communication mechanism used by bacteria to regulate their collective behaviors in a cell density-dependent manner. In recent years, an increasing number of empirical evidences had demonstrated that there was a complex and close relationship between food spoilage and bacterial QS. QS has received much attention as a novel target for food preservation recently which has great applied prospects. This article reviewed some progresses in QS, the effects of QS on food spoilage and QS inhibitor, and the research progress of QS in bacteria isolated from food and the effects of QS on food (such as aquatic products, meat and meat products, milk and milk products, fruits and vegetables) spoilage were emphatically introduced. The aim of present paper is to provide theoretical guidance for the development of new food preservation technology.

KEY WORDS: food spoilage; regulatory mechanism; quorum sensing

1 引 言

食品腐败变质是食品质量与安全问题中最突出的问题, 每年给全球带来巨大的经济损失。引起食品腐败的关键因素是微生物的生长代谢, 其本质是食品中的蛋白质、碳水化合物及脂肪等营养成分被微生物分泌的降解酶分解, 产

生一系列腐败产物。而一些常见食品腐败菌水解酶的分泌和生长动力学均已被报道受群体感应(quorum sensing, QS)调控, 这一发现为食品保藏研究提供了新的思路^[1]。迄今为止, 已从软腐豆芽和不同贮藏条件下的牛肉中鉴定出了N-酰基-高丝氨酸内酯(N-acyl-homoserine lactones, AHLs)类信号分子^[1,2], 从新鲜果蔬(如西红柿、香瓜和胡萝卜等)、

基金项目: 国家自然科学基金项目(31671919)

Fund: Supported by the National Natural Science Foundation of China (31671919)

*通讯作者: 曾名湧, 教授, 主要研究方向为水产品高值化利用技术。E-mail: mingyz@ouc.edu.cn

*Corresponding author: ZENG Ming-Yong, Professor, College of Food Science and Engineering, Ocean University of China, Qingdao 266003, China. E-mail: mingyz@ouc.edu.cn

牛奶和豆腐中鉴定出了吡喃硼酸二酯(autoinducer-2, AI-2)类信号分子^[3,4];从冷藏大黄鱼和对虾中检测到了 AHLs、AI-2 和环二肽(diketopiperazines, 吡嗪二酮衍生物, DKPs)类信号分子^{[5][6]};本课题组曾报道了外源添加某些 AHLs 或 DKPs 会促进冷藏凡纳滨对虾的腐败^[5];Gu 等^[6]和 Zhu 等^[7]相继证实了外源添加特定 DKPs 会促进大黄鱼的腐败。因此,许多学者提出了 QS 调控食品腐败过程的新观点, QS 是食品保鲜技术领域中的一个极具应用前景的新靶点。

目前的研究表明, QS 调控是通过调控食品体系中优势腐败菌的生长代谢来调控食品腐败进程的,并在饮料、水果、蔬菜、禽类和水产品等食品原料和加工产品中检测到了信号分子,其种类和含量随食品的种类及贮藏条件的变化而异^[8]。通过阻断 QS 系统延长食品货架期的研究已经在国内外广泛开展。在食品腐败过程中,特定腐败菌的大量繁殖产生异臭味和有毒有害物质是引起腐败的关键因素。因此,研究食品中特定腐败菌的 QS 系统是探究 QS 对食品腐败变质影响的关键。本文概述了细菌 QS 的类型和研究前沿,重点论述了食品源细菌的 QS 现象, QS 对水产品、肉及肉制品、乳及乳制品以及果蔬腐败过程的影响和 QS 抑制剂等的研究进展,以期对新型天然食品保鲜技术的开发提供理论指导。

2 细菌的 QS 现象

细菌能够合成并释放一类被称为自诱导物(autoinducers, AIs)的信号分子,当细菌密度增加时,胞外的自诱导物浓度也随之增加,而 AIs 在其浓度达到一定阈值时会启动菌体中相关基因的表达来调控一些生物行为(如毒素、生物膜、抗生素、孢子和荧光等的产生),从而使细菌能够适应环境的变化,这种细菌之间的细胞密度依赖性的信息交流现象被称为细菌的 QS 现象^[1,8]。根据细菌和 AIs 的种类,目前研究较多、较清楚的典型 QS 系统可分为 3 种:一种是革兰氏阴性菌的 LuxI/R 系统。在该系统中, LuxI 类蛋白催化革兰氏阴性菌特有的一类可自由进出细胞膜的 AHLs 的合成,而 LuxR 蛋白则负责识别 AHLs,进而激活下游靶基因的转录;另一种是存在于革兰氏阳性菌、以寡肽作为 AIs 的 QS 系统。在该系统中,核糖体首先合成自诱导肽前体肽段,该肽段经一次或多次转录后修饰形成有活性的自诱导寡肽,再通过专一性载体转运至胞外,积累至一定浓度后便会激活跨膜感应激酶,将信号传递至胞内的转录调节蛋白,进而调控靶基因的表达;第 3 种是用于不同菌种间交流、多种革兰氏阴性菌及革兰氏阳性菌都采用的 LuxS/AI-2 系统。在该系统中,吡喃酮类信号分子 AI-2 由 LuxS 蛋白合成,再经某种载体转运至胞外,积累至一定浓度后便会激活跨膜感应激酶,将信号传递至胞内的转录调节蛋白,进而调控靶基因的表达^[9,10]。另外,细菌中还存在其它类型的 QS 系统,例如一些细菌还能够以

DKPs 类、三羟棕榈酸甲酯类和喹诺酮类等化合物作为 AIs^[7,8]。

一个完整的 QS 系统通常由 AIs 的分泌系统和感受系统 2 部分组成。近年来,人们发现许多细菌不分泌 AIs,但能够利用其它细菌分泌的 AIs 来调控自身代谢,这种现象被称为 QS 窃听^[11]。例如,大肠杆菌、克雷伯氏菌、沙门氏菌和志贺氏杆菌中没有 AHLs 合成系统,但含有 QS 转录调节蛋白 SdiA,该蛋白可感受环境中的 AHLs,并调控这些细菌的某些代谢特征如粘附性、入侵性和耐受性等^[12,13]。本课题组在前期研究冷藏凡纳滨对虾特定腐败菌-希瓦氏菌的 QS 系统时,发现希瓦氏菌虽不分泌 AHLs,但它能够通过 LuxR 蛋白来窃听其它细菌分泌的 AHLs^[6]。细菌利用窃听现象一方面能够感知周围环境的变化,增强自身的适应能力;另一方面通过消耗环境中的 AIs 来实现对其它细菌信息交流的干扰。目前,国内外对微生物 QS 窃听现象的研究还十分有限。

3 QS 在食品腐败变质过程中的作用

在食品腐败过程中,通常只有一种或几种主要细菌对腐败变质负责,这些细菌能在食品中大量繁殖并产生异臭味和有毒有害物质,被称为特定腐败菌或优势腐败菌(specific spoilage organisms, SSOs),其生长繁殖是引起食品腐败的关键因素。目前的研究表明, QS 通过调控食品体系中 SSOs 某些性状的表达(如生物膜形成、降解酶活性和生长动力学参数等)来调控细菌的腐败特性,进而影响食品的腐败进程。因此, QS 对食品腐败变质影响的研究主要集中在 QS 对食品中 SSOs 的影响。

3.1 QS 对水产品腐败变质的影响

QS 对水产品腐败变质影响的研究主要集中在大宗水产品鱼和虾上,而且相关的工作主要在我国开展。国外的相关报道有 Flodgaard 等^[13]发现了真空包装鳕鱼片中的发光杆菌和气单胞菌属能够分泌 AHLs 类信号分子,并在鳕鱼片提取物中检测到了 AHLs;Gram^[14]从冷熏三文鱼中检测到了 AHLs,并证明冷熏三文鱼源肠杆菌具有 AHLs 分泌能力;Romero 等^[15]发现了鱼源黄杆菌能够分泌短链 AHLs。

我国研究者秦国红^[16]在 2006 年发现鱼源假单胞菌分泌 AHLs 并调控其代谢产物(嗜铁素和蛋白酶)的产生。Gu 等^[6]证实了冷藏大黄鱼源波罗的海希瓦氏菌能够分泌 DKPs(cyclo-(L-Pro-L-Gly)、(L-Pro-L-Leu)、cyclo-(L-Leu-L-Leu)和 cyclo-(L-Pro-L-Phe))并可以激活 LuxR 受体基因,且能够调控其致病能力。Zhu 等^[5]报道了外源 cyclo-(L-Pro-L-Leu)会显著缩短大黄鱼源波罗的海希瓦氏菌的延滞期,提高其指数生长速率,调控该菌生物膜、三甲胺及腐胺等腐败物质的产生,同时还证实了该菌能够分泌 AI-2。崔方超等^[17]指出,大菱鲆源荧光假单胞菌的生物被膜、嗜铁素和

胞外蛋白酶等腐败因子受 AHLs 调控。

本课题组前期的报道^[4]证实了冷藏凡纳滨对虾源希瓦氏菌能够分泌 AI-2 和 DKPs (cyclo-(L-Pro-L-Leu)、cyclo-(L-Leu-L-Leu) 和 cyclo-(L-Pro-L-Phe)) 2 种信号分子, 不分泌 AHLs, 缺少 AI-2 的受体, 但是能够感受外源 AHLs; 外源添加某些 AHLs 和 cyclo-(L-Pro-L-Leu) 均会改变希瓦氏菌的生长动力学参数, 提高希瓦氏菌属在整个菌相中所占的比例, 从而促进凡纳滨对虾的腐败进程。该体系中的不动杆菌和鳃弧菌均能够产生 AHLs 类信号分子, AHLs 的活性受环境中的 pH、温度和盐度的影响, 并且 AHLs 能够调控胞外蛋白酶和生物膜等的腐败特征; 不动杆菌与波罗的海希瓦氏菌混合接种于对虾时, 波罗的海希瓦氏菌对不动杆菌分泌的 AHLs 的窃听促进了希瓦氏菌在冷藏凡纳滨对虾上的生长繁殖, 加速了虾肉中挥发性盐基氮和腐败气味物质的产生, 缩短了样品的货架期。

在凡纳滨对虾的冷藏过程中能够检测到 AHLs (C6-HSL、C6-HSL、C8-HSL 和 O-C6-HSL)、AI-2 和 DPKs 3 类信号分子, 它们的活性均随着贮藏时间的延长而显著升高。这是国内首次以食品体系为研究对象直接检测冷藏凡纳滨对虾在冷藏过程中的信号分子种类, 推进了 QS 与食品腐败之间关系的研究进程^[17]。另外, 本课题组张彩丽等^{[19][20]}从真空包装大菱鲆鱼片中检测到了 AHLs 和 AI-2 2 类信号分子, 证明了外源 AHLs (C4-HSL 和 C6-HSL) 能够促进大菱鲆的腐败进程, 真空包装大菱鲆源沙雷氏菌属和气单胞菌属能够分泌至少 3 种以上的 AHLs, 并且发现外源 AHLs 和 QS 抑制剂的加入能够干扰这 2 株菌的生物膜形成和蛋白酶活性。

总体而言, QS 对水产品腐败变质影响的研究还处在起步阶段, 还需要进一步的研究以探明 QS 调控水产品腐败的机制。

3.2 QS 对畜禽肉及其制品腐败的影响

畜禽肉及其制品的腐败变质与水产品相似, 主要由分解蛋白质、脂肪的腐败菌(肠杆菌、假单胞菌、热杀索丝菌、气单胞菌属和乳酸菌等)引起。国内外的研究表明, QS 能够调控这些腐败菌的生长代谢。例如, Bruhn^[21]从腐败的肉中提取出了 AHLs, 证明真空包装肉源蜂房哈夫尼亚菌能够分泌 3-oxo-C6-HSL, 并通过 QS 系统调控同一环境中其它菌株的代谢, 进而影响真空包装肉的腐败; 在牛肉和鸡肉的贮藏过程中检测到 AHLs 活性, 它们的 SSOs(假单胞菌和肠杆菌)能够分泌 3 种以上的 AHLs, 同时 Liu^[22]指出 AHLs 的活性与假单胞菌蛋白酶的活性之间没有明显的相关性。AHLs 介导的 QS 通过降低冷藏猪肉源假单胞菌分泌的 AHLs 含量来降低自身及共存金黄色葡萄球菌、大肠杆菌和植物乳杆菌对肌浆蛋白的降解能力^[23]。腐败肉提取物中含有多种 AHLs 和 AI-2 信号分子, 并且腐败肉提取物能够调控腐败菌(荧光假单胞菌和粘质沙雷氏菌)的生长动力

学参数, 有利于这 2 株菌成为该体系中的 SSOs^[24]。新鲜和腐败肉源的莓实假单胞菌能够分泌 AI-2, 但是不能产生 AHLs^[7]。研究者从牛肉、鸡肉和火鸡肉中均检测到了 AI-2 活性, 气调包装牛肉源乳酸菌可能用自身分泌的 AI-2 来调控气调包装牛肉中 SSOs^[25]。然而, AI-2 能否调控乳酸菌的腐败特性及食品源乳酸菌能否利用寡肽类 AIs 调控自身代谢至今未见报道。

肉及其制品在我国居民的消费中占有重要地位, 其产品形式也丰富多样, 对不同肉制品中信号分子的检测及探究 QS 对其腐败变质的影响是未来研究的重要方向。

3.3 QS 对乳及乳制品腐败的影响

乳及乳制品不仅对人体健康有益, 也是微生物的良好培养基, 尤其是液态乳及其制品在生产流通和贮藏过程中极易受到微生物的污染, 从而引起腐败变质。

引起乳及其制品腐败变质的主要微生物假单胞菌属和沙雷氏菌的腐败特性均受 QS 调控。Dunstall 等^[26]发现, N-3-苄氧羰基高丝氨酸内酯和 N-3-氧乙酰基高丝氨酸内酯能够缩短鲜牛奶源荧光假单胞菌的延滞期, 提高其最大生长速率, AHLs 还可以调控其胞外蛋白酶的活性。巴氏杀菌牛奶源荧光假单胞菌的延滞期和最大生长速率均明显受 AHLs 和 α -氨基- γ -丁基内酯的调控^[27]。

食品的货架期取决于食品中 SSOs 的延滞期和最大生长速率, 因此, AHLs 介导的 QS 系统通过调控牛奶中 SSOs (荧光假单胞菌) 的生长动力学参数来影响牛奶的腐败速率^[27]。变形斑沙雷氏菌是牛奶中的 SSOs 之一, Christensen 等^[28]通过反接种实验证明, 变形斑沙雷氏菌的 QS 缺陷菌株不能引起牛奶的腐败, 当在 *sprI* 基因缺陷组中添加 AHLs 时, 变形斑沙雷氏菌恢复了对牛奶的致病能力, 而添加外源 AHLs 与 *sprI-lipB* 双缺陷菌株的实验组中, 变形斑沙雷氏菌仍然不能导致牛奶腐败。这个实验结果直接证明了变形斑沙雷氏菌引起牛奶腐败的能力受 QS 调控。牛奶源假单胞菌具有产生 AHLs 的能力, 而且在不同温度和碳源条件下, 其所分泌的信号分子种类存在差异^[16]。Martins 等^[29]在 2014 年的报道中指出, 对于不能分泌 AHLs 的牛奶源荧光假单胞菌来说, 其生物膜的形成、群集运动和蛋白酶活性均不受 AHLs 影响。同时有研究表明, 鲜牛奶中含有抑制细菌产生 AHLs 的有效活性成分^[30]。

可见, QS 参与了乳及其制品的腐败变质过程, 调控微生物的 QS 是延长乳及其制品货架期的一个新思路。

3.4 QS 对果蔬腐败的影响

微生物的生长代谢是造成果蔬腐败的主要原因之一, 微生物分泌的果胶酶和蛋白酶能够引起果蔬的软腐现象。Pirhonen 等^[31]的研究表明, 导致果蔬软腐的常见腐败菌-胡萝卜软腐欧文氏菌中果胶酶的分泌受 AHLs 介导的 QS 系统的调控。Christensen 等^[28]发现, 蔬菜和蛋白质食品中的

常见腐败菌-变形斑沙雷氏菌中蛋白酶和脂肪酶的分泌均与 AHLs 介导的 QS 有关。Rasch 等^[1]的报道表明, AHLs 介导的 QS 参与了豆芽的软腐过程并能够调控豆芽腐败菌(肠杆菌、假单胞菌和弧菌)、果胶酶、蛋白酶和嗜铁素的分泌。莴笋源肠杆菌能够分泌产生 C4-HSL 和 C6-HSL 2 种 AHLs, AHLs 的分泌基因和感受基因分别为 *estI* 和 *luxR*, 但是, AHLs 对其新陈代谢的影响未见报道^[32]。

另外, 在番茄、胡萝卜、茄子、南瓜、辣椒、黄瓜和土豆的提取上清液中均能检测到 AI-2 活性, 但是 AI-2 是否参与了果蔬的腐败过程还有待研究^[4]。AI-2 信号分子广泛存在于果蔬中, 探明 AI-2 对果蔬腐败变质的影响意义重大, 目前关于 AHLs、AI-2 和其它 QS 信号分子是否共同作用于果蔬腐败的研究还鲜有报道。

4 群体效应抑制剂(QS inhibitor, QSI)

群体效应抑制剂(quorum sensing inhibitor, QSI)作为一种食品保鲜策略的研究目前虽然刚起步, 但其作为一种致病菌控制策略的研究已经在国内外广泛开展。QSI 干扰 QS 的途径主要有以下 3 种: (1)与 AIs 受体蛋白竞争结合, 从而干扰 QS 通路; (2)利用酶降解 AIs, 如内酯酶、氧化还原酶、酰基转移酶和对氧磷酶等, 使环境中的 AIs 降解, 从而阻止 QS 系统启动; (3)利用拮抗剂阻断 QS 通路, 目前报道的多数 QSI(如溴化呋喃酮、肉桂醛和短链脂肪酸等)都是通过拮抗形式发挥作用^[33]。

微生物来源的 AiiA 蛋白通过淬灭 AHLs 的活性使得其能够有效预防和治疗一些植物(如马铃薯、茄子、大白菜、胡萝卜、芹菜、花椰菜、魔芋和烟草等)和动物(如斑马鱼)的常见病害^[34]。溴化呋喃酮是已知活性较高的 QSI, 它能够有效抑制细菌 AHLs 和 AI-2 的活性, 降低弧菌毒力基因的表达和对幼虾、虹鳟鱼的致病能力, 降低假单胞菌胞外蛋白酶活性和生物膜的粘附性^{[37][38]}。肉桂醛及其衍生物在亚抑菌浓度时对弧菌 AI-2 有较高的抑制活性, 其抑制机制和溴化呋喃酮类似, 但对假单胞菌 LasR 受体蛋白表达的影响较小^[39]。

天然产物是 QSI 的主要来源之一, 目前在冠花、大豆、大蒜、睡莲、番茄、豆苗、豆芽、甘菊、香草、海藻和中药材等天然植物中已提取出 QSI, 而且大多数天然提取物均具有一定的抑菌活性^{[7][40][41]}。研究证明, 多酚、大蒜素和醛类等活性物质是天然 QSI 提取物的有效成分, 但是还需要更充分的实验数据进一步证明^[42]。

5 结 语

QS 与食品腐败之间存在紧密而复杂的联系, 通过干扰微生物的 QS 系统来调控食品腐败已经成为食品保鲜领域的研究热点之一。然而, 目前食品领域的 QS 相关研究还存在一些亟待解决的问题。第一, 食品领域 QS 的研究主要集中在食品源单一细菌的体外培养, 然而由于食品体

系复杂, 菌相呈多样性, AIs 的种类和活性与体外单一菌体的培养时存在较大差异。如何将体外研究与体内研究相结合已成为 QS 研究的瓶颈之一。第二, QS 在调控食品腐败过程的同时, AHLs 的活性和稳定性也受到食品环境的影响。随着食品腐败程度的加剧, pH 值的上升会导致 AHLs 的稳定性下降甚至降解, 从而降低 QS 对食品腐败的干预能力^[16]; 此外, 食品环境中还存在一些能够降解或窃取 AHLs 的细菌, 如铜绿假单胞菌、芽孢杆菌属、希瓦氏菌属和大肠杆菌等能够降解或窃取 AI-2 和 AHLs^[11]。增加对不同食品基质中 AIs 的检测鉴定和深入探究微生物通过 QS 现象相互作用对理清食品腐败与 QS 之间的关系非常重要。第三, 利用基因组学和蛋白质组学技术研究 QS 对细菌生长代谢的影响及其机制意义深远, 也将是未来研究的热点之一。第四, 如何高效制备大量 QSI 以及科学地将 QSI 应用于食品中还有待进一步研究。

参考文献

- [1] Rasch M, Andersen JB, Nielsen KF, *et al.* Involvement of bacterial quorum-sensing signals in spoilage of bean sprouts [J]. *Appl Environ Microb*, 2005, 71(6): 3321–3330.
- [2] Blana VA, Doulgeraki AI, Nychas GJE. Autoinducer-2-like activity in *lactic acid bacteria* isolated from minced beef packaged under modified atmospheres [J]. *J Food Prot*, 2011, 74(4): 631–635.
- [3] Lu L, Hume ME, Pillai SD. Autoinducer-2-like activity on vegetable produce and its potential involvement in bacterial biofilm formation on tomatoes [J]. *Foodborne Pathog Dis*, 2005, 2(3): 242–249.
- [4] Zhu S, Wu H, Zeng M, *et al.* The involvement of bacterial quorum sensing in the spoilage of refrigerated *Litopenaeus vannamei* [J]. *Int J Food Microbiol* 2015, 192(192):26–33.
- [5] Zhu J, Zhao A, Feng L, *et al.* Quorum sensing signals affect spoilage of refrigerated large yellow croaker(*pseudosciaena crocea*) by *Shewanella baltica* [J]. *Int J Food Microbiol*, 2015, 217: 146–155.
- [6] Gu Q, Fu L, Wang Y, *et al.* Identification and characterization of extracellular cyclic dipeptides as quorum-sensing signal molecules from *Shewanella baltica*, the specific spoilage organism of *Pseudosciaena crocea* during 4 °C storage [J]. *J Agric Food Chem*, 2013, 61(47): 11645–11652.
- [7] Skandamis PN, Nychas GJE. Quorum sensing in the context of food microbiology [J]. *Appl Environ Microb*, 2012, 78(16): 5473–5482.
- [8] 陶金莉, 迟莉丽, 沈亚领, 等. 细菌的群体行为调控机制-Quorum sensing [J]. *微生物学通报*, 2004, 31(4): 106–110.
- [9] Tao JL, Chi LL, Shen YL, *et al.* The regulation mechanism of bacterial behaviour- Quorum sensing [J]. *Microbiology*, 2004, 31(4): 106–110.
- [9] Pereira CS, Thompson JA, Xavier KB. AI-2-mediated signalling in bacteria [J]. *Fems Microbiol Rev*, 2013, 37(2): 156–181.
- [10] Czárán T, Hoekstra RF. Microbial communication, cooperation and cheating: quorum sensing drives the evolution of cooperation in bacteria [J]. *PLoS One*, 2009, 4(8): e6655.
- [11] Smith JL, Frattamico PM, Yan X. Eavesdropping by bacteria: the role of SdiA in *Escherichia coli* and *Salmonella enterica* serovar Typhimurium quorum sensing [J]. *Foodborne Pathog Dis*, 2011, 8(2): 169–178.

- [12] Yao Y, Martinez-Yamout MA, Dickerson TJ, *et al.* Structure of the *Escherichia coli* quorum sensing protein SdiA: activation of the folding switch by acyl homoserine lactones [J]. *J Mol Biol*, 2006, 355(2): 262–273.
- [13] Flodgaard LR, Dalgaard P, Andersen JB, *et al.* Nonbioluminescent strains of *photobacterium phosphoreum* produce the cell-to-cell communication signal n-(3-hydroxyoctanoyl) homoserine lactone [J]. *Appl Environ Microb*, 2005, 71(4): 2113–2120.
- [14] Gram L, Christensen AB, Ravn L, *et al.* Production of acylated homoserine lactones by psychrotrophic members of the *enterobacteriaceae* isolated from foods [J]. *Appl Environ Microb*, 1999, 65(8): 3458–3463.
- [15] Romero M, Avendaño-Herrera R, Magariños B, *et al.* Acylhomoserine lactone production and degradation by the fish pathogen *Tenacibaculum maritimum*, a member of the Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides(CFB) group [J]. *Fems Microbiol Lett*, 2010, 304(2): 131–139.
- [16] 綦国红. 食源假单胞菌群体感应信号分子的产生及其对食品腐败的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2006.
- Qi GH. Production of quorum sensing signal molecules and effect on food spoilage in *Pseudomonas* isolated from food [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2006.
- [17] 崔方超, 李婷婷, 刘明爽, 等. 大菱鲆荧光假单胞菌的群体感应现象及不同碳源培养下的腐败特性研究[J]. *现代食品科技*, 2015, 31(12): 49–55.
- Cui FC, Li TT, Liu MS, *et al.* Quorum-sensing Phenomenon in *Pseudomonas fluorescens* Isolated from turbot and spoilage characteristics using different carbon sources [J]. *Mod Food Sci Technol*, 2015, 31(12): 49–55.
- [18] 朱素芹. 冷藏凡纳滨对虾特定腐败菌群体感应现象与致腐能力的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2015.
- Zhu SQ. Study on the quorum sensing and spoilage potential of specific spoilage organisms of refrigerated *Litopenaeus vannamei* [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2015.
- [19] Zhang C, Zhu S, Jatt AN, *et al.* Characterization of N-acyl homoserine lactones(AHLs) producing bacteria isolated from vacuum-packaged refrigerated turbot(*scophthalmus maximus*) and possible influence of exogenous ahl on bacterial phenotype [J]. *J Gen Appl Microbiol*, 2015, 62(2): 60–67.
- [20] 张彩丽, 朱素琴, 汪映, 等. 一株沙雷氏菌的分离及其群体感应现象[J]. *生物技术通报*, 2014, (7): 150–155.
- Zhang CL, Zhu SQ, Wang Y, *et al.* Isolation, identification and quorum sensing of a *Serratia* spp. [J]. *Biotechnol Bull*, 2014, (7): 150–155.
- [21] Bruhn JB, Christensen AB, Flodgaard LR, *et al.* Presence of acylated homoserine lactones (ahls) and ahl-producing bacteria in meat and potential role of ahl in spoilage of meat [J]. *Appl Environ Microb*, 2004, 70(7): 4293–4302.
- [22] Liu M, Gray JM, Griffiths MW. Occurrence of proteolytic activity and n-acyl-homoserine lactone signals in the spoilage of aerobically chill-stored proteinaceous raw foods [J]. *J Food Prot*, 2006, 69(11): 2729–37.
- [23] 扈麟. 冷却猪肉腐败的细菌群体感应研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2010.
- Hu L. Studies on Bacterial Quorum-Sensing in spoilage of chilled pork [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2010.
- [24] Nychas GJE, Dourou D, Skandamis P, *et al.* Effect of microbial cell-free meat extract on the growth of spoilage bacteria [J]. *J Appl Microbiol*, 2009, 107: 1819–1829.
- [25] Blana VA, Doulgeraki AI, Nychas GJE. Autoinducer-2-like activity in lactic acid bacteria isolated from minced beef packaged under modified atmospheres [J]. *J Food Prot*, 2011, 74(4): 631–635.
- [26] Dunstall G, Rowe MT, Wisdom GB, *et al.* Effect of quorum sensing agents on the growth kinetics of *Pseudomonas* spp. of raw milk origin [J]. *J Dairy Res*, 2005, 72(3): 276–280.
- [27] Whan L, Dunstall G, Rowe MT. A study of the growth kinetics of two *Pseudomonads* from pasteurized milk and the possible role of quorum sensing [J]. *Milchwissenschaft*, 2000, 55(7): 371–373.
- [28] Christensen AB, Riedel K, Eberl L, *et al.* Quorum-sensing-directed protein expression in *Serratia proteamaculans* B5a [J]. *Microbiology*, 2003, 149(2): 471–483.
- [29] Martins ML, Pinto UM, Riedel K, *et al.* Lack of ahl-based quorum sensing in *pseudomonas fluorescens* isolated from milk [J]. *Braz J Microbiol*, 2013, 45(45): 1039–1046.
- [30] Abolghait SK, GarbajAM, Moawad AA. Raw cow's milk relatively inhibits quorum sensing activity of *Cromobacterium violaceum* in comparison to raw she-camel's milk [J]. *Vet J*, 2011, 1(1): 35–38.
- [31] Pirhonen M, Flego D, Heikinheimo R, *et al.* A small diffusible signal molecule is responsible for the global control of virulence and exoenzyme production in the plant pathogen *erwinia carotovora* [J]. *EMBO J*, 1993, 12(6): 2467–2476.
- [32] Lau YY, Yin WF, Chan KG. *Enterobacterasburiae* Strain L1: complete genome and whole genome optical mapping analysis of a quorum sensing bacterium [J]. *Sensors-Basel*, 2014, 14(8): 13913–13924.
- [33] Jakobsen TH, Bragason SK, Phipps RK, *et al.* Food as a source for QS inhibitors: iberin from horseradish revealed as a quorum sensing inhibitor of *Pseudomonas aeruginosa* [J]. *Appl Environ Microb*, 2012, AEM–05992.
- [34] 周隼, 孙明, 喻子牛. 苏云金芽胞杆菌 AiiA 蛋白对魔芋软腐病菌的抗病活性[J]. *武汉大学学报: 理学版*, 2004, 50(6): 761–764.
- Zhou Y, Sun M, Yu ZN. Activity of *Bacillus thuringiensis* AiiA Protein against Soft Rot Disease for Amorphophallus konjac Caused by *Erwinia . carotovora pv . carotovora* [J]. *J Wuhan Univ: Nat Sci Ed*, 2004, 50(6): 761–764.
- [35] Huifang B, Xinli C, Yongjun L, *et al.* Transgenic *Amorphophalluskonjac* expressing synthesized acyl-homoserinelactonase (aiiA) gene exhibit enhanced resistance to soft rot disease [J]. *Plant Cell Rep*, 2009, 28(12): 1847–1855.
- [36] Yanan C, Suxu H, Zhigang Z, *et al.* Orally administered thermostable N-acyl homoserinelactonase from *Bacillus* sp. strain AI96 attenuates *Aeromonashydrophila* infection in zebrafish [J]. *Appl Environ Microb*, 2012, 78(6): 1899–1908.
- [37] Bai AJ, Rai Vittal R. Quorum sensing regulation and inhibition of exoenzyme production and biofilm formation in the food spoilage bacteria *Pseudomonas psychrophila* PSPF19 [J]. *Food Biotechnol*, 2014, 28(4): 293–308.
- [38] Defoirdt T, Benneche T, Brackman G, *et al.* A quorum sensing-disrupting brominated thiophenone with a promising therapeutic potential to treat luminescent vibriosis [J]. *PLoS One*, 2012, 7(7): e41788.
- [39] Brackman G, Cos P, Maes L, *et al.* Quorum sensing inhibitors increase the

(责任编辑: 刘 丹)

susceptibility of bacterial biofilms to antibiotics *in vitro* and *in vivo* [J]. Antimicrob Agents Chemother, 2011, 55(6): 2655–2661.

- [40] 曾惠, 刘尊英, 朱素芹, 等. 钝顶螺旋藻提取物对细菌群体感应的抑制作用研究[J]. 食品科学, 2012, 33(7): 138–141.

Zeng H, Liu ZY, Zhu SQ, *et al.* Inhibitory activity of methanol extract from *Spirulina platensis* on bacterial quorum sensing[J]. Food Sci, 2012, 33(7): 138–141.

- [41] 刘尊英, 曾惠, 曾名湧. 海藻源细菌群体感应抑制剂筛选及其活性的初步研究[J]. 食品安全质量检测学报, 2014, 5(12): 4097–4101.

Liu ZY, Zeng H, Zeng MY. Primary studies on screening of marine algae polyphenols for quorum sensing inhibitor and their activities [J]. J Food Saf Qual, 2014, 5(12): 4097–4101.

- [42] Smyth AR, Cifelli PM, Ortori CA, *et al.* Garlic as an inhibitor of *Pseudomonas aeruginosa* quorum sensing in cystic fibrosis—a pilot randomized controlled trial [J]. Pediatr Pulm, 2010, 45(4): 356–362.

作者简介



朱素芹, 博士, 主要研究方向为水产品保鲜理论与技术。

E-mail: Suqin.Zhu.ouc@gmail.com



曾名湧, 教授, 博士生导师, 主要研究方向为水产品高值化利用技术。

E-mail: mingyz@ouc.edu.cn