

生鲜食品中诺如病毒污染与作用受体的研究进展

刘 慧^{1,2}, 马丽萍¹, 周德庆^{1*}

(1. 中国水产科学研究院, 黄海水产研究所, 青岛 266071; 2. 上海海洋大学食品学院, 上海 201306)

摘 要: 诺如病毒(noroviruses, NoVs)是世界范围内引起非细菌性急性胃肠炎疫情爆发的主要病原体。组织血型抗原(histo-blood group antigens, HBGAs)作为 NoVs 的作用受体, 在 NoVs 的传播中起着极其重要的作用。果蔬产品在从农场到餐桌这一供应链的任何环节均有可能被 NoVs 污染, 已成为传播 NoVs 的高风险食品。海产贝类作为 NoVs 的另一重要传播媒介, 主要通过滤食作用富集 NoVs。部分生鲜食品内也存在类 HBGAs 与 NoVs 特异结合, 使存在于生鲜食品内的 NoVs 难以被净化。本文主要综述了 NoVs 在生鲜食品中的蓄积、分布、污染来源及其作用受体的研究进展。

关键词: 生鲜食品; 诺如病毒; 污染; 作用受体

Research progress of norovirus contamination and its binding receptors in fresh food

LIU Hui^{1,2}, MA Li-Ping¹, ZHOU De-Qing^{1*}

(1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;
2. College of Food Science and Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

ABSTRACT: Noroviruses (NoVs) are the leading etiological agents of causing the worldwide epidemic outbreak of acute epidemic non-bacterial gastroenteritis. Histo-blood group antigens (HBGAs) are considered as receptors of NoVs, which play a critical role in infection of NoVs. Fruits and vegetables are likely contaminated by NoVs in any link of the supply chain from the farm to the table, which become the high-risk food products spreading NoVs. Besides, marine shellfishes are another important communication media of NoVs, which mostly enrich NoVs by filter-feeding. Further studies indicated that there were some combinations of HBGAs-like and NoVs in fresh food which made NoVs in this kind of food difficult to be purified. This paper mainly reviewed the research advances of the accumulation, distribution, pollution sources and binding receptors of NoVs in fresh food.

KEY WORDS: fresh food; noroviruses; contamination; binding receptors

1 引言

诺如病毒(noroviruses, NoVs)属于杯状病毒科, 为无包膜单股正链 RNA 病毒, 现分为 7 个基因簇, 分别被命名为 GI~GVII^[1], 其中 GI、GII 和 GIV 可感染人类。根据衣

壳蛋白区系统进化分析, 可将 GI、GII 和 GIV 进一步分为 9 个、22 个和 2 个基因型, 除 GII.11、GII.18、GII.19 和 GIV.2 基因型外, 其他均可感染人类^[2]。NoVs 传染性强, 主要以粪-口及人-人接触途径传播, 常通过被污染的环境、水及食物引起急性肠胃炎疫情暴发^[3-6]。医院、学校、养老院、

基金项目: 国家自然科学基金项目(31471663)

Fund: Supported by the National Natural Science Foundation of China (31471663)

*通讯作者: 周德庆, 博士, 研究员, 主要研究方向为水产品质量安全, E-mail: zhoudq@sfri.ac.cn

*Corresponding author: ZHOU De-Qing, Ph.D, Researcher, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, No.106, Nanjing Road, Qingdao 266071, China. E-mail: zhoudq@sfri.ac.cn

游轮及农村社区等集体单位或场所是 NoVs 疫情暴发的高发区^[7]。近年来,由 NoVs 感染引起的病例呈逐步增加的趋势。在美国、欧洲、日本等发达国家中,约 50% (36%~59%) 报告的胃肠炎暴发是由 NoVs 引起^[8-13]。血清流行病学研究表明,我国成人 NoVs 既往感染率高达 90%^[14,15]。北京、上海、广东、福建和浙江等省市均有报道 NoVs 感染及散发的案例。

Seamer^[16]和 Schwab 等^[17]发现,超过 90%的致病细菌经过净化作用在 48 h 内会被贝类排出体外,而 NoVs 仍会在净化处理后的贝类中被检出,说明 NoVs 并不是简单的留存于贝类体内。最近的研究表明, NoVs 能够识别人类组织血型抗原(histo-blood group antigens, HBGAs),并以此作为感染人体的受体^[18]。NoVs 在生鲜食品中是否也存在相似的受体成为近年来的研究热点。本文从生鲜食品中的 NoVs 污染及其与生鲜食品的结合机制等方面综述了 NoVs 在生鲜食品中的蓄积、分布、污染来源及结合机制的研究进展。

2 生鲜食品中 NoVs 的污染

2.1 果蔬中的 NoVs 与污染途径

近 30 年来,在全球范围内与果蔬相关的食源性 NoVs 疾病的暴发数目持续增长。生菜、芝麻菜和菊苣等绿叶蔬菜与草莓、覆盆子等水果以及其他类果蔬(如胡萝卜、黄瓜、葱等)均可导致食源性 NoVs 疾病的暴发。NoVs 为美国常见的致病微生物,40%的生鲜农产品因致病微生物的污染而引起食源性疾病的暴发。其中,仅生菜和绿叶沙拉中 NoVs 污染就占了近 25%^[19]。在北美洲,由鲜食沙拉和绿叶蔬菜中 NoVs、大肠杆菌(VTEC)和沙门氏菌引起传染性疾病逐年上升^[20]。

NoVs 的主要传播方式为接触式污染,果蔬作为传播 NoVs 的高风险食品,其污染途径主要概括为以下几个方面:

种植到采收前阶段。粪便、灌溉用水、稀释农药用水、有机肥料^[21,22]等的使用,甚至是当地高湿度的空气、携带致病菌的风^[23]均可导致果蔬受肠道致病菌的污染,其中水是其重要的污染源。Julie 等^[21]对田间种植的草莓在灌溉后检测食源性和人畜共患病毒的研究中发现,灌溉 1 h 后就检测出部分草莓被 NoVs 污染,灌溉 6 d 后大约 25%的草莓样品有 NoVs 检出,且其他果蔬(绿叶蔬菜和浆果)中也有类似的发现; Baert 等^[24]利用反转录 PCR(reverse transcription-polymerase chain reaction, RT-PCR)方法检测比利时、加拿大和法国新鲜果蔬受 NoVs 污染的情况,结果显示新鲜果蔬可能在采收前就已被 GI 和 GII 型 NoVs 污染。

采收阶段。田间采收人员不良的卫生习惯(如受污染的手采摘果蔬)、工作环境、采摘工具、采收时接触人类粪便或粪便污染物^[21,24,25]等均可引起果蔬被 NoVs 等肠道致病菌污染。

采收后阶段。果蔬在分拣、加工、储藏、运输、销售过程中的不当操作,或果蔬间的交叉污染,或分拣加工过程中器具的污染等均会导致使果蔬被 NoVs 等肠道致病菌污染^[26,27]。Josefina 等^[23]对甜椒分拣、包装过程的研究表明,加工人员可将其手上的 NoVs 传播到果蔬上,且在操作过程中也会造成交叉污染。

2.2 海产贝类中的 NoVs 与污染途径

在海产品中,贝类是公认的引起病毒暴发的高风险食品。欧盟食品和饲料快速预警系统(Rapid Alert System for Food and Feed, RASFF)分析了欧洲 2000 年至 2010 年间的 33 例 NoVs 引发的食源性疾病,其中有 22 例与食用被 NoVs 污染的贝类有关,占总数的 66.7%^[28]。美国、加拿大、法国、英国、意大利、挪威、荷兰、日本以及韩国等主要的临海国家均有因食用被 NoVs 污染的牡蛎而引起急性胃肠炎的报道^[9,29-32]。大量的调查研究结果显示,大多数贝类引发的 NoVs 疫情暴发与食用牡蛎相关,这可能是因为牡蛎是人们最常食用的贝类且常被生食或轻微煮食^[33]造成的。我国关于因食用牡蛎引起 NoVs 感染的报道较少,但马丽萍^[34]对我国青岛、烟台、威海等 7 个沿海城市零售市场的太平洋牡蛎、紫贻贝、扇贝、蛭蛎、毛蚶和菲律宾蛤仔进行实时荧光定量 PCR(quantitative real-time PCR, qRT-PCR)检测,发现 6 种贝类样品中均有 NoVs 检出,表明我国贝类中 NoVs 污染比较普遍,应该引起相关部门的重视。

贝类属于滤食性动物,其体内的 NoVs 主要来源于大雨冲刷、洪水或污水处理不当时水中携带的 NoVs。随贝类的摄食作用富集到贝类体内,导致其内脏内的病毒浓度高出生长环境的几十甚至上千倍^[35,36],但 NoVs 并不会引起贝类致病。NoVs 能够在环境中存活很长的时间,贝类被污染 8~10 周后依然可以检出 NoVs 阳性^[37]。

3 生鲜食品中 NoVs 的结合机制研究

3.1 HBGAs 是 NoVs 的作用受体

病毒受体是引发病毒感染宿主细胞的关键因素之一。受体对于宿主非常关键,且感染性病原体往往为适应不同受体,其表型呈现多样性并可能具有选择性进化特征。Hutson 等^[38]提出 NoVs 感染与 ABO 血型抗原相联系的假说,此后对于 NoVs 受体的定位一直是国际上该领域的研究热点。目前已确认人肠道黏膜上的 HBGAs 是 NoVs 的受体,该发现是 NoVs 研究的突破^[39]。HBGAs 是红细胞、呼吸道,泌尿生殖和消化道黏膜上皮细胞表面的一类具有高度多态性的糖类抗原,在肠道上皮细胞上表现为 ABO、分泌型及 Lewis 型。Huang 等^[39,40]应用一组代表不同血型的唾液样本描述了 7 种 NoVs 与 ABO、Lewis 和分泌型唾液中 HBGAs 受体结合模式,同时 Harrington 等^[41,42]也观察到了另一种结合模式。目前,位于 NoV 衣壳 P 区最外表面的

NoVs-HBGAs 相互作用的界面也已被确定, 每个相互作用界面都有 2 个主要的结合位点, 通过多价氢键与组织血型抗原侧链上的糖残基相互作用。

不同的 NoVs 基因型和 HBGA 受体结合方式不同, 主要分为分泌型和非分泌型 2 种结合方式, 其中分泌型又依据结合 A、B、O 型 HBGA 受体不同可以细分为多种结合方式^[40,43,44]。HBGAs 的多态性及 NoVs 识别 HBGA 受体的多态性以及不同基因型的 NoVs 与 HBGA 的结合模式也呈现多样性。

3.2 生鲜食品中 NoVs 作用受体的研究

由于果蔬在采前到采后的任何阶段均有可被 NoVs 污染, 已成为传播 NoVs 的高风险食品。然而, 人类 NoVs 和新鲜果蔬的相互作用机制仍不明确。Gandhi 等^[45]利用共聚焦显微镜观察重组诺瓦克病毒-病毒样颗粒(recombinant Norwalk virus-like particles, rNVLP)侵染的生菜, 发现 rNVLP 主要存在于生菜的叶脉内, 表明生菜表层可能存在与 NoVs 特异结合的物质。以同样的方法检测香菜、甘蓝、芹菜和菠菜被 rNVLP 侵染的情况, 发现香菜与生菜类似, rNVLP 主要存在于叶脉内, 而甘蓝叶片的所有部位均含有 rNVLP, 菠菜中 rNVLP 则出现在叶片的凹陷部位, 芹菜内未发现 rNVLP。同时, 运用酶联免疫法(enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA)揭示了生菜提取物能富集病毒颗粒, 且其中存在某些蛋白质与 NoVs 特异结合生菜有关。然而 Esseili 等^[46]则认为经碾磨高速离心获得的生菜提取物中可能混杂了细胞内外的蛋白质或者其他细菌内的蛋白质。其利用分离出的细胞壁蛋白质进行试验, 证实了 NoVs 与细胞壁蛋白质的结合不存在剂量效应, 这表明细胞壁蛋白质与 NoVs 的结合很微弱或者其与 NoVs 的结合不是特异性结合。Esseili 等^[46]利用荧光免疫检测法揭示了生菜的损伤部位可以截留 NoVs, 同时利用 ELISA 的方法证实了 NoVs 与生菜老叶、嫩叶、叶脉的结合均存在剂量效应, 且高碘酸盐和凝集素处理生菜细胞壁均可抑制 NoVs 和生菜细胞壁分离物的结合, 表明生菜细胞壁内存在多糖类物质介导了 NoVs 与生菜的特异结合。猪胃黏膜蛋白(porcine gastric mucin, PGM)与生菜细胞壁材料的竞争性分析表明, 生菜细胞壁材料可能具有与 PGM 相似的多糖类物质与 NoVs 结合, 这也间接表明了生菜内可能存在类似 HBGA 的物质与生菜特异结合, 这种特殊的结合方式使得 NoVs 在生菜内用普通的清洁方式难以净化, 提高了 NoVs 在生菜内的残留量, 增加了引发食源性疾病的风险。Erin 等^[31]利用 RT-PCR 方法证实了 NoVs 可以从水培生菜的根部传播至叶, 且可以在根、叶内稳定的存在至少 14 d, 生菜的这种内化作用可能也是因为生菜内存在某种特殊的物质与 NoVs 特异结合, 使得 NoVs 在生菜内稳定存在, 难以被净化。Gao 等^[47]在生菜的叶片中检测到类 H 型 HBGA, 但不存在类 A 型及 B 型 HBGA, 并表明 VA387

VLPs 可特异识别类 H 型 HBGA 中的 α -1,2-岩藻糖。

近年来的研究表明, 海产贝类(尤其是牡蛎)体内也存在类似 HBGA 的多糖类物质, 能够与 NoVs 特异性结合。牡蛎等贝类中 NoVs 作用受体的研究进展见表 1。

表 1 牡蛎中诺如病毒作用受体的研究进展
Table 1 Research progress of the binding receptors of norovirus in oyster

研究进展	文献
NoVs 在净化处理后的贝类中仍被检出	[16,17]
NoVs-VLPs 能够与牡蛎胃肠组织中的多糖结合, 而非蛋白部分	[48,49]
NoVs-VLPs 可与长牡蛎组织中的多糖特异性结合并呈现组织和病毒型别的差异	[50]
长牡蛎消化道组织中存在不同类型的类 HBGA, 主要为类 A 型和 H 型	[34]
GI.1 型 NoVs 是通过类 A 型 HBGA 与牡蛎消化道组织相结合的, GI.3 型和 GI.4 型 NoVs 还可通过其他型配体与牡蛎各个组织结合	[51]
牡蛎对 GI.1 型 NoVs 的生物富集效率和其消化组织中组织血型抗原的表达存在明显的季节变化	[52]

生菜和牡蛎中存在的类 HBGA 同人的 HBGA 是否相同, 是否为 NoVs 的作用受体, 这些问题的分析和解决对揭示生鲜食品对 NoVs 的富集机制、建立生鲜食品中 NoVs 的净化方法并控制生鲜食品中 NoVs 的污染及保障生鲜食品的食用安全具有重要的意义。

4 展 望

2012 年, 德国大规模爆发的因 NoVs 感染引起食源性疾病的事件经检测来源为进口的中国冷冻草莓^[53]。2013 年, 欧盟国家抽检了 98 件中国冷冻草莓货物样本, 其中有 2 件检出 NoVs^[54]。2014 年以来, 中国北京、上海、广州等地不断报出 NoVs 的感染事件。生鲜食品中 NoVs 引起的病毒性肠胃炎已成为全球性的公共卫生问题, 应引起公众足够的重视。目前, 我国尚未建立生鲜食品中 NoVs 检测的国家标准, 相关研究还停留在检测方法的建立和污染状况调查方面。NoVs 与生鲜食品特异结合的机制值得进一步研究和探讨, 从而为解决生鲜食品中 NoVs 的净化和控制我国因食源性 NoV 引起的疫情爆发打下基础。

参考文献

- [1] Vinjé J, Doern GV. Advances in laboratory methods for detection and typing of norovirus [J]. J Clin Microbiol, 2015, 53(2): 373-381.
- [2] Martella V, Decaro N, Lorusso E, et al. Genetic heterogeneity and recombination in canine noroviruses [J]. J Virol, 2009, 83(21): 11391-11396.

- [3] Lee H, Kim M, Lee JE, *et al.* Investigation of norovirus occurrence in groundwater in metropolitan Seoul, Korea [J]. *Sci Total Environ*, 2011, 409(11): 2078–2084.
- [4] Le Guyader FS, Bon F, DeMedici D, *et al.* Detection of multiple noroviruses associated with an international gastroenteritis outbreak linked to oyster consumption [J]. *J Clin Microbiol*, 2006, 44(11): 3878–3882.
- [5] Gabrieli R, Maccari F, Ruta A, *et al.* Norovirus detection in groundwater [J]. *Food Environ Virol*, 2009, 1(2): 92–96.
- [6] Cheesborough JS, Barkess-JoneL, BrownDW. Possible prolonged environmental survival of small round structured viruses [J]. *J Hosp Infect*, 1997, 35(4): 325–326.
- [7] Widdowson MA, Cramer EH, Hadley L, *et al.* Outbreaks of acute gastroenteritis on cruiseships and on land: identification of a predominant circulating strain of norovirus-United States, 2002 [J]. *J Infect Dis*, 2004, 190(1): 27–36.
- [8] Froggattl PC, Barry VI, Ashley CR, *et al.* Surveillance of norovirus infection in a study of sporadic childhood gastroenteritis in South West England and South Wales, during one winter season (1999-2000) [J]. *J Med Virol*, 2004, 72(2): 307–311.
- [9] Phillips G, Tam CC, Rodrigues LC, *et al.* Prevalence and characteristics of asymptomatic norovirus infection in the community in England [J]. *Epidemiol Infect*, 2010, 138(10): 1454–1458.
- [10] Blanton LH, Adams SM, Beard RS, *et al.* Molecular and epidemiologic trends of caliciviruses associated with outbreaks of acute gastroenteritis in the United States, 2000-2004 [J]. *J Infect Dis*, 2006, 193(3): 413–421.
- [11] Kazuya N, Masae I, Jie Z, *et al.* Detection of a novel recombinant norovirus from sewage water in toyama prefecture, Japan [J]. *Jap J Infect Dis*, 2009, 62(5): 394–398.
- [12] Lopman BA, Adak GK, Reacher MH, *et al.* Two epidemiologic patterns of norovirus outbreaks: surveillance in England and Wale, 1992-2000 [J]. *Emerg Infect Dis*, 2003, 9(1): 71.
- [13] Patel MM, Hall AJ, Vinje J, *et al.* Noroviruses: a comprehensive review [J]. *J Clin Virol*, 2008, 44(1): 1–8.
- [14] Zhang X, Dai Y, ZhongW, *et al.* Tannic acid inhibited norovirus binding to HBGA receptors, a study of 50 Chinese medicinal herbs [J]. *Bioorg Med Chem*, 2012, 20(4): 1616–1623.
- [15] Dai Y, Nie J, Zhang X, *et al.* Seroprevalence of antibodies against noroviruses among students in a Chinese military medical university [J]. *J Clin Microbiol*, 2004, 42(10): 4615–4619.
- [16] Seamer C. The biology of virus uptake and elimination by pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [D]. Wellington: Victoria University of Wellington, 2007.
- [17] Schwab KJ, Neill FH, Estes MK, *et al.* Distribution of Norwalk virus within shellfish following bioaccumulation and subsequent depuration by detection using RT-PCR [J]. *J Food Protect*, 1999, 61(12): 1674–1680.
- [18] Hutson AM, Atmar RL, Estes MK. Norovirus disease: changing epidemiology and host susceptibility factors [J]. *Trends Microbiol*, 2004, 12(6): 279–287.
- [19] Koopmans M, Duizer E. Foodborne viruses: an emerging problem [J]. *Int J Food Microbiol*, 2003, 90(1): 23–41.
- [20] Hackl E, Hölzl C, Konlechner C, *et al.* Food of plant origin: production methods and microbiological hazards linked to food-borne disease. Reference: CFT/EFSA/BIOHAZ/2012/01 Lot 1 (Food of plant origin with high water content such as fruits, vegetables, juices and herbs) [J]. *Efsa Support Public*, 2013, 10(4): EN-402.
- [21] Julie B, Marie-Josée G, Mylène G, *et al.* Detection of human food-borne and zoonotic viruses on irrigated, field-grown strawberries [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2012, 78(10): 3763–3766.
- [22] Katharina V, Martijn B, Saskia AR, *et al.* Persistence of human norovirus in reconstituted pesticides - Pesticide application as a possible source of viruses in fresh produce chains [J]. *Int J Food Microbiol*, 2013, 160(3): 323–328.
- [23] Josefina León-Félix, Rosa Martínez-Bustillos, Manuel Báez-Sañudo, *et al.* Norovirus contamination of bell pepper from handling during harvesting and packing [J]. *Food Environ Virol*, 2010, (2): 211–217.
- [24] Baert K, Mattison F, Loisy-Hamon, *et al.* Norovirus prevalence in Belgian, Canadian and French fresh produce: A threat to human health? [J]. *Int J Food Microbiol*, 2011: 261–269.
- [25] Ethelberg S, Lisby M, Bottiger B, *et al.* Outbreaks of gastroenteritis linked to lettuce, Denmark, January 2010 [J]. *Eurosurveillance (Online)*, 2010, 15(6): 19484.
- [26] Grove SF, Suriyanarayanan A, Puli B, *et al.* Norovirus cross-contamination during preparation of fresh produce [J]. *Int J Food Microbiol*, 2015, (198): 43–49.
- [27] Rönqvist E, Aho A, Mikkilä, *et al.* Norovirus transmission between hands, gloves, utensils, and fresh produce during simulated food handling [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2014, 80(17): 5403–5410.
- [28] Le Guyader FS, Atmar RL, Le Pendu J. Transmission of viruses through shellfish: when specific ligands come into play [J]. *Curr Opin Virol*, 2012, 2(1): 103–110.
- [29] Lopman B, Zambon M, Brown DW. The evolution of norovirus, the gastric flu [J]. *PLoS Med (Online)*, 2008, 5(2): e42.
- [30] Lindesmith LC, Donaldson EF, Lobue AD, *et al.* Mechanisms of GII.4 norovirus persistence in human populations [J]. *PLoS Med (Online)*, 2008, 5(2): e31.
- [31] Erin D, Yuanmei M, Anastasia P, *et al.* Internalization and dissemination of human norovirus and animal caliciviruses in hydroponically grown Romaine lettuce [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2012, 78(17): 6143–6152.
- [32] Fukuda S, Takao S, Shigemoto N, *et al.* Transition of genotypes associated with norovirus gastroenteritis outbreaks in a limited area of Japan, Hiroshima Prefecture, during eight epidemic seasons [J]. *Arch Virol*, 2010, 155(1): 111–115.
- [33] Alfano-Sobsey E, Sweat D, Hall A, *et al.* Norovirus outbreak associated with undercooked oysters and secondary household transmission [J]. *Epidemiol Infect*, 2011, 140(2): 276–282.
- [34] 马丽萍. 贝类中诺如病毒的风险评估及与组织血型抗原相关性[D]. 上海: 上海海洋大学, 2013.
- Ma LP. Risk Assessment and relationship with histo-blood group antigens of noroviruses in shellfish [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2013.
- [35] Hocking A D, Hocking A D. Foodborne microorganisms of public health significance [J]. *Austral Vet J*, 2003, 77(1): 54–54.
- [36] Lees D. Viruses and bivalve shellfish [J]. *Int J Food Microbiol*, 2000, 59(1–2): 81–116.
- [37] Greening GE, Lake R, Hudson JA, *et al.* Risk profile: Norwalk-like virus in mollusca (raw) [R]. Client Report FW0312 prepared for NZ Food

- Safety Authority, 2003.
- [38] Hutson AM, Atmar RL, Graham DY, *et al.* Norwalk virus infection and disease is associated with ABO histo-blood group type [J]. *J Infect Dis*, 2002, 185: 1335–1337.
- [39] Huang P, Tibor F, Séverine M, *et al.* Noroviruses bind to human ABO, Lewis, and secretor histo-blood group antigens: identification of 4 distinct strain-specific patterns [J]. *J Infect Dis*, 2003, 188(1): 19–31.
- [40] Huang P, Tibor F, Zhong W, *et al.* Norovirus and histo-blood group antigens: demonstration of a wide spectrum of strain specificities and classification of two major binding groups among multiple binding patterns [J]. *J Virol*, 2005, 79(11): 6714–6722.
- [41] Harrington PR, Vinje J, Moe CL, *et al.* Norovirus capture with histo-blood group antigens reveals novel virus-ligand interactions [J]. *J Virol*, 2004, 78(6): 3035–3045.
- [42] Harrington PR, Lindesmith L, Boyd Y, *et al.* Binding of Norwalk virus-like particles to ABH histo-blood group antigens is blocked by antisera from infected human volunteers or experimentally vaccinated mice [J]. *J Virol*, 2002, 76(23): 12335–12343.
- [43] Tan M, Jiang X. Norovirus gastroenteritis, carbohydrate receptors, and animal models [J]. *PLoS Pathogens (Online)*, 2010, 6(8): 1–5.
- [44] Ming T, Xi J. Norovirus-host interaction: multi-selections by human histo-blood group antigens [J]. *Trends Microbiol*, 2011, 19(8): 382–388.
- [45] Gandhi KM, Mandrell RE, Tian P. Binding of virus-like particles of Norwalk virus to romaine lettuce veins [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2010, 76(24): 7997–8003.
- [46] Esseili MA, Wang QH, Linda J. Binding of human GII.4 norovirus virus-like particles to carbohydrates of romaine lettuce leaf cell wall materials [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2011, 78(3): 786–794.
- [47] Gao X, Esseili MA, Lu Z, *et al.* Recognition of histo-blood group antigen-like carbohydrates in lettuce by human GII. 4 norovirus [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2016, 82(10): 2966–2974.
- [48] Tian P, Bates AH, Jensen HM, *et al.* Norovirus binds to blood group A-like antigens in oyster gastrointestinal cells [J]. *Lett Appl Microbiol*, 2006, 43(6): 645–651.
- [49] Tian P, Engelbrekton AL, Jiang X, *et al.* Norovirus recognizes histo-blood group antigens on gastrointestinal cells of clams, mussels, and oysters: a possible mechanism of bioaccumulation [J]. *J Food Protect*, 2007, 70(9): 2140–2147.
- [50] Le Guyader F, Loisy F, Atmar RL, *et al.* Norwalk virus-specific binding to oyster digestive tissues [J]. *Emerg Infect Dis*, 2006, 12(6): 931–936.
- [51] Haifa M, Julien S, Sylvain P, *et al.* Strain-dependent norovirus bioaccumulation in oysters [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2011, 77(10): 3189–3196.
- [52] Maalouf H, Zakhour M, Le Pendu J, *et al.* Norovirus genogroup I and II ligands in oysters: tissue distribution and seasonal variations [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2010, 76: 5621–5630.
- [53] Robert Koch Institute. *Infection Epidemiological Yearbook 2013* [R]. Berlin, 2014.
- [54] Hald T, Baggesen DL. EFSA BIOHAZ Panel (EFSA panel on biological hazards), 2014. Scientific opinion on the risk posed by pathogens in food of non-animal origin. Part 2 (*Salmonella* and norovirus in leafy greens eaten raw as salads) [R]. European Food Safety Authority, 2014.

(责任编辑: 姚 菲)

作者简介



刘 慧, 硕士, 主要研究方向为水产品质量与安全。
E-mail: lhui8958@163.com



周德庆, 博士, 研究员, 主要研究方向为水产品质量安全。
E-mail: zhoudq@sfri.ac.cn