

# 腐败希瓦氏菌的适冷机制研究进展

高鑫, 孙敏, 李博\*

(上海城建职业学院, 上海 201415)

**摘要:** 水产品低温冷藏保存过程中会受低温特定优势腐败菌的污染而生成刺激性气味的代谢产物, 感官发生不良变化, 严重影响着冷链食品安全, 其中腐败希瓦氏菌(*Shewanella putrefaciens*)是多种水产品的特定腐败菌之一。本文通过分析腐败希瓦氏菌适冷性质与脂质、细胞膜、酶等因素之间的关系, 阐述了腐败希瓦氏菌通过对脂肪酸代谢途径和细胞膜成分的改变, 调节和维持细菌在低温下基本细胞膜流动性和物质交换能力, 降低胞外环境的胁迫压力, 并且发现胞外生物膜的形成会增强腐败希瓦氏菌冷适应能力。此外, 甘油磷脂、溶血磷脂和相关酶等生物活性大分子调节合成和代谢途径能够影响腐败希瓦氏菌在低温下冷适应生长过程。转录组学研究也详细揭示了细菌通过代谢调节来维持其冷适应能力。因此, 本文综述了腐败希瓦氏菌多种适冷调控机制, 以为保障水产品质量和安全提供新的思路。

**关键词:** 腐败希瓦氏菌; 冷适应; 水产品; 保鲜

## Research progress on the cold adaptation mechanism of *Shewanella putrefaciens*

GAO Xin, SUN Min, LI Bo\*

(Shanghai Urban Construction Vocational College, Shanghai 201415, China)

**ABSTRACT:** During the low-temperature refrigeration storage process, aquatic products will be contaminated by low-temperature specific spoilage bacteria and generate pungent odor metabolites, causing adverse sensory changes and seriously affecting the safety of cold chain food, *Shewanella putrefaciens* is one of the specific putrefaciens of various aquatic products. By analyzing the relationship between cold adaption of *Shewanella putrefaciens* and lipid, cell membrane, enzyme and other factors, this paper expounded that *Shewanella putrefaciens* regulates and maintains basic cell membrane fluidity and substance exchange capacity of the bacterium at low temperatures by altering fatty acid metabolism pathways and cell membrane compositions. Cell membrane fluidity and substance exchange capacity can reduce extracellular environmental stresses, substance exchange capacity and reduce the stress pressure of the extracellular environment. In addition, bioactive macromolecules such as glycerol phospholipids, lysophospholipids, and related enzymes regulate synthesis and metabolic pathways, which can affect the cold adaptive growth process of *Shewanella putrefaciens* at low temperatures. The study of transcriptomics has also revealed that bacteria maintain their cold adaptation ability through metabolic regulation in detail. Therefore, this paper summarized the multiple cold-adaptive regulatory mechanisms of *Shewanella putrefaciens*, in order to provide new ideas for safeguarding the

基金项目: 上海城建职业学院教育科学研究项目(cjky202302)

Fund: Supported by the Shanghai Urban Construction Vocational College Education Science Research Program (cjky202302)

\*通信作者: 李博, 博士, 教授, 主要研究方向为食品保鲜与食品安全。E-mail: hellolb1101@163.com

\*Corresponding author: LI Bo, Ph.D, Professor, Shanghai Urban Construction Vocational College, No.2080, Nanting Road, Fengxian District, Shanghai 201415, China. E-mail: hellolb1101@163.com

quality and safety of aquatic products.

**KEY WORDS:** *Shewanella putrefaciens*; cold adaptation; aquatic product; keep fresh

## 0 引言

水产品含有丰富的优质动物蛋白,其高蛋白、低热量、高不饱和脂肪酸(unsaturated fatty acid, UFAs)的特点使其成为人类膳食结构的重要组成部分<sup>[1]</sup>。目前保持生鲜水产品的鲜度,延长储存、运输和销售时间的有效手段是降低流通过程中的温度,抑制微生物繁殖。但研究表明,由于腐败菌适冷性,使得水产品即使全程保持低温条件的情况下仍有微生物生长,导致水产品腐败变质<sup>[2]</sup>。在特定腐败菌的作用下,鱼肉会产生大量含有令人不悦气味的代谢产物,并且发生不良感官变化,如三甲胺(trimethylamine, TMA)、生物胺、吲哚、有机酸、硫化物等物质。除了腐败菌导致食品感官不良变化外,其产生诸多毒力因子会导致食用者出现头晕恶心、呕吐发烧、脑膜炎和败血症等症状,严重威胁身体健康。目前分离的一些食源性病原体包括产气荚膜梭菌(*Clostridium perfringens*)、阪崎克罗诺杆菌(*Cronobacter sakazakii*)、腐败希瓦氏菌(*Shewanella putrefaciens*)、李斯特氏菌(*Listeria monocytogenes*)、肠道沙门氏菌(*Salmonella enterica*)、志贺氏菌(*Shigella* spp.)、金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)和弧菌属(*Vibrio* spp.)等<sup>[3]</sup>,其中腐败希瓦氏菌、李斯特氏菌和金黄色葡萄球菌是冰箱和冷库中经常检出的病原菌。因此,水产品特定腐败菌低温腐败机制的阐明对于水产品的保鲜和防腐败技术发展具有重要的研究意义。本文通过综述特定腐败菌——腐败希瓦氏菌对大宗水产品的危害,深入讨论脂肪酸代谢和磷脂代谢等与脂质代谢相关的途径对腐败希瓦氏菌冷适应的促进作用,并分析腐败希瓦氏菌的生物膜、细胞壁和细胞膜相关成分在低温环境中对生长代谢的影响,以期抑制水产品中腐败希瓦氏菌的生长,保障水产品新鲜和食品安全提供一定的理论基础和研究方向。

## 1 腐败希瓦氏菌

希瓦氏菌属(*Shewanella* spp.)广泛分布于自然环境中,其中腐败希瓦氏菌是希瓦氏菌属重要的模式菌株之一。腐败希瓦氏菌呈较弯曲的短杆状,菌落略凸起,颜色呈现淡黄色,表面光滑,边缘形状清晰,在有氧条件下能够利用氧气进行呼吸,而在厌氧条件下能够以多种重金属离子作为电子受体,其生物膜的生活方式能增强固定重金属离子的能力,同时增加对不良环境的抗逆性<sup>[4]</sup>。此外,腐败希瓦氏菌会影响水产品的货架期,很多情况下水产品的腐败是由于腐败希瓦氏菌作为其特定腐败菌,直接影响水产品的感官特性。腐败希瓦氏菌能够在低温下繁殖,导致鱼虾产

品的肌肉蛋白被分解,并产生腐胺、尸胺等物质<sup>[5]</sup>,还可将氧化三甲胺(trimethyl aminoxide, TMAO)还原为三甲胺,产生硫化氢等异味<sup>[6]</sup>。腐败希瓦氏菌还可以通过生成生物膜维持低温下的生存,这会使水产品发黏,是低温水产品变质的重要原因<sup>[7]</sup>。腐败希瓦氏菌是冷藏凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)<sup>[8]</sup>、半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)<sup>[9-10]</sup>的特定腐败菌,同时它也是小龙虾<sup>[11]</sup>、沙丁鱼(*Sardina pilchardus*)<sup>[12]</sup>、大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)<sup>[13]</sup>、鲷鱼(*Sparus aurata*)<sup>[14]</sup>、欧洲鲈鱼(*Dichentrarchus labrax*)<sup>[15]</sup>等大宗水产品的特定腐败菌。腐败希瓦氏菌能在低温下生长繁殖并导致水产品腐烂变质,经低温储藏后,其在新鲜水产品微生物菌群的比例由低变高<sup>[16]</sup>。因此,只有解析腐败希瓦氏菌的适冷机制,才能对水产品的致腐状况进行特异性靶向抑制,这对于预防低温水产品腐败变质具有重要意义。

## 2 脂肪酸促进腐败希瓦氏菌冷适应的机制

目前,关于腐败希瓦氏菌适冷调节机制的报道较少,但可以基于现有对其他微生物的研究进行推测。在微生物的冷适应策略中,维持细胞膜流动性、防止胞内冰晶的形成以及保证胞内代谢通量是常见的冷适应机制。细胞膜在低温下的黏性是通过改变脂质双分子层的脂肪酸组成来实现的<sup>[17-18]</sup>。在低温下,微生物增加不饱和脂肪酸(unsaturated fatty acid, UFAs)的含量,同时短链脂肪酸、甲基支链脂肪酸和顺式异构脂肪酸的含量也在低温条件下增加<sup>[19-22]</sup>。脂肪酸含量的增加打破了磷脂双分子层的堆积顺序,降低了堆积密度,导致液相至凝胶相变温度的降低,使得低温下流动磷脂双分子层的功能特性也能被维持。除此之外,嵌入脂质双分子层的膜蛋白质,在一些嗜冷微生物中观察到其中的膜运输蛋白的上调,这被认为可以抵消低温导致的扩散和运输的降低<sup>[23-25]</sup>。虽然双键数量少的UFAs冷适应作用已经比较清楚,但长链多不饱和脂肪酸(long chain-polyunsaturated fatty acids, LC-PUFAs)的确切作用仍在探究中,LC-PUFAs被认为是冷适应策略中维持细胞膜流动性的一部分。事实上,一些LC-PUFAs,如二十碳五烯酸(eicosapentaenoic acid, EPA)、二十二碳六烯酸(docosahexaenoic acid, DHA)和花生四烯酸(arachidonic acid, ARA)更多地分布在海洋生物中,并在较低的温度下往往具有较高的含量<sup>[26-27]</sup>。然而,最近的研究表明LC-PUFAs可能主要起抗氧化作用,使海洋生物免受海洋环境中自然存在的大量活性氧的氧化损伤<sup>[28]</sup>,LC-PUFAs可以起到膜屏障的作用,其在脂质双分子层之间形成更多的疏水界面,从而阻止H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>等活性氧进入细胞。因此,

LC-PUFAs 在低温环境中的存在本身可能不是对低温胁迫的直接反应,而是间接地对低温本身产生其他的应激反应,如氧化应激等。

### 3 细胞膜磷脂代谢在腐败希瓦氏菌冷适应中的贡献

在低温下的细胞膜流动性维持是微生物进行正常生命活动的关键,饱和脂肪酸(saturated fatty acid, SFAs)可以使磷脂双分子层呈有序的晶体阵列,不利于细胞膜的流动,而 UFAs 所组成的磷脂双分子层呈无序的非晶体状态,可降低膜脂熔点,从而维持细胞膜流动性<sup>[29]</sup>。近年来脂肪酸与细胞膜之间的关系成为研究热点,在细胞膜功能的发挥过程中脂肪酸代谢扮演着十分重要的角色。在不同培养温度下对 *Shewanella putrefaciens* DSM6067 的差异蛋白质组学进行分析,结果表明温度越低,腐败希瓦氏菌细胞膜脂肪酸代谢相关酶的表达量越高,并且细胞膜蛋白组成和含量增加,腐败希瓦氏菌壁膜微观结构更加致密<sup>[30]</sup>。但细菌中的大部分脂肪酸都可以酯化成脂质,如磷脂(phospholipid, PL)和糖脂(glycolipid, GL)等。细胞膜的脂质组成变化对细菌在低温胁迫下存活有重要的影响<sup>[31]</sup>。

在一定温度下,磷脂分子可在液晶态于凝胶状晶态之间相互转换<sup>[32]</sup>,当温度低于相变温度时,细胞膜流动性下降,物质交换速率降低,通常导致微生物细胞生长缓慢或停滞,而研究发现冷适应微生物可以在低温下继续维持正常代谢并进行繁殖。磷脂双分子层承担着胞内与胞外的物质和信息交换的功能,细胞膜中的 UFAs 会在不利环境胁迫下发生过氧化,产生活性氧和脂质过氧化物,对细胞膜流动性和通透性产生不利影响<sup>[33]</sup>。研究表明,低温下磷脂的变化会影响细胞的膜结构和功能,同时也能够影响生物膜的形成和细菌对环境的适应能力,并能够导致磷脂产生对外界环境胁迫的敏感性<sup>[34]</sup>。在低温培养下,腐败希瓦氏菌磷脂的变化会影响细胞膜脂质的调节,甚至会破坏细胞膜的完整性,这会严重影响腐败希瓦氏菌低温适应性<sup>[35]</sup>。细菌细胞膜中磷脂的变化还会影响细胞的生理功能,脑磷脂(phosphatidyl ethanolamine, PE)的降低及心磷脂(cardiolipin, CA)的增加会使细胞膜的硬度变得更高,从而增加了细胞膜的刚性强度,降低了流动性。磷脂酶 A 活性的升高可能是导致这一现象的原因之一,而磷脂酰甘油量的增加能够使细菌细胞膜维持更好的稳定性<sup>[36]</sup>。此外,凋亡细胞的吞噬作用可以调节巨噬细胞的表型并触发炎症的消除,这一机制在很大程度上依赖于死亡细胞外膜上 PS 残基的识别<sup>[37]</sup>。磷脂酰肌醇-3-激酶对细胞增殖、细胞凋亡、细胞迁移和有氧糖酵解等均有一定的作用<sup>[38]</sup>。因此,磷脂与细胞膜的完整性、流动性及通透性均有很强相关性,同时,也可能与微生物细胞的增殖、凋亡、迁移和有氧糖酵解等生理代

谢有一定的相关性。基于以上信息可推测,探索细胞膜磷脂代谢途径的调控机制来解析腐败希瓦氏菌冷适应调控机制是未来的研究方向之一。

### 4 其他脂代谢在腐败希瓦氏菌冷适应中的贡献

在甘油磷脂的合成过程中,甘油-3-磷酸酰基(glycerol-3-phosphate, G3P)转移酶催化 G3P 和脂肪酰基辅酶 A 反应生成溶血磷脂酸(lysophosphatidic acid, LPA),该酶利用酰基磷酸作为脂肪酰基供体,而不利用酰基辅酶 A 或酰基载体蛋白(acyl carrier protein, ACP)。有研究表明,在细菌中普遍存在膜质前体合成酶 G3P 转移酶的基因 *plsY*,并且催化过程是通过一种特异性的酰基供体——酰基磷酸(Acylp)来进行的<sup>[39]</sup>,这是一种独特性的酰基转移酶类,也是很多革兰氏阳性细菌中必需的磷酸转移酶类,例如肺炎链球菌。但很多革兰氏阴性菌会同时包含 *plsB* 和 *plsY*,如果敲除 *plsY* 和酰基合成酶 *plsX*,对于微生物来讲是致命的,那么说明 *plsX/plsY* 通路对革兰氏阴性菌的生命活动是重要的<sup>[40]</sup>。而此代谢途径的产物 LPA 是一种生物活性脂质,在很多的生理过程中都起着非常重要的作用,它可作为 PL、GL 和甘油三酯等物质合成的前体。LPA 经过酰基转移酶的催化,再酰化生成磷脂代谢的中心中间体——磷脂酸<sup>[41]</sup>。磷脂酸是一种最简单的细胞内甘油磷脂,具有独特的生物物理性质:一个小的头基;一个负电荷;一个磷酸单酯基。当与赖氨酸或精氨酸相互作用时,磷脂酸电荷从-1 增加到-2,这一变化稳定了蛋白质与脂质的相互作用。磷脂酸的生化特性使其能够在几个亚细胞室中与脂类相互作用。基于这一特点,磷脂酸参与了许多细胞信号通路和功能的调控和扩增,以及膜的重排<sup>[42]</sup>。有研究表明,随着磷脂酸含量的增加,膜的流动性降低,这是由于磷脂酸的头部极小,导致脂质尾部的侧向缩合。此外,胆固醇等某些脂质已知也会降低膜的流动性<sup>[43]</sup>。

LPA 也是重要的信号分子,能够参与膜脂代谢、信号转导等生物学过程,LPA 水平与生物体细胞的增殖、凋亡、侵袭和转移都有着非常密切的联系,有研究表明 LPA 参与 G 蛋白偶联受体介导的信号传导,进而发挥生物学功能<sup>[44]</sup>。也有报道称,LPA 是促进动物肠干细胞增殖和分化的关键因素<sup>[45]</sup>,根据以上信息可知,LPA 的含量变化与微生物的生长发育过程密不可分。那么,在温度降低的过程中,微生物是否通过调节 LPA 含量的变化以适应环境的变化有待进一步被探究。

### 5 腐败希瓦氏菌活性成分对进冷适应的影响

脂多糖(lipopolysaccharide, LPS)作为细菌细胞壁的成分之一,含有疏水结构域 Kdo2-脂质 A 及亲水结构域多糖,其中 Kdo2-脂质 A 是 LPS 的基本结构。LPS 的修饰对细胞

膜的强化具有一定的作用, 低温培养下, 鼠疫耶尔森菌 LPS 的结构会发生修饰性变化, 并且能够控制 LPS 的合成途径<sup>[46]</sup>。肠道沙门氏菌会通过改变 LPS(包括脂质 A 部分), 以在外膜产生强大的渗透屏障来适应环境<sup>[47]</sup>。此外, LPS 与细胞表面疏水性、外膜透性以及自聚集能力均有一定关联<sup>[48]</sup>。致病性小肠结肠炎耶尔森菌能够通过调节脂质 A 酰基化来减少 LPS 的积累, 增加外膜的通透性<sup>[49]</sup>。因此, 推测在温度变化的过程中, 腐败希瓦氏菌可能通过调节脂质 A 及 LPS 来保持细胞膜的性状及功能。

细菌冷适应机制已被不少研究人员关注, 各种冷适应相关的生理机制或细胞结构已经得到了比较系统和科学的阐述, 这些促进冷适应相关的生理或结构包括膜脂类, 如 UFAs 特别是 LC-PUFAs 维持膜的流动性; 膜色素, 如类胡萝卜素可作为抗冻保护物质维持膜的流动性; 抗冻蛋白具有抑制冰晶生长(热滞后)、抑制冰重结晶、维持膜稳定等功能; 胞外多聚物可以抑制冰晶生长、抑制冰重结晶; 适冷酶可以维持足够的代谢流量等。

近年来, 诸多研究揭示了不同的低温适应微生物代谢反应的特征, 这些研究表明了冷适应微生物在低温下进行了大量的代谢调节, 包括初级代谢途径的下调、使用缩简的或替代的次级代谢途径以及储备化合物的积累和代谢等。大多数涉及转录组学和蛋白质组学分析的研究表明在寒冷条件下的适冷微生物发生了代谢途径的改变, 即被研究的细菌在寒冷条件下下调初级代谢: 在低温下氧溶解度增加, 产生活性氧增加, 导致氧化应激, 因此, 糖酵解、戊糖磷酸途径、三羧酸循环和电子传递链等氧化代谢在低温下普遍受到抑制<sup>[50]</sup>。但是, 研究同样表明, 虽然调节 ROS 产生的途径已经明确, 但其潜在的分子机制和参与细菌冷适应的替代代谢途径仍未完全了解。此外, 嗜冷微生物在低温下三羧酸循环或氧化磷酸化可能受到抑制, 从而寻求缩简的或替代的次级代谢途径及其他方式维持细菌的存活<sup>[51]</sup>(表 1), 这些低温冷适应微生物的代谢反应机制为抑制低温腐败菌的生长提供了一定的科学策略和思路。

表 1 基因组、转录组学和蛋白质组学研究揭示的细菌冷适应反应<sup>[51]</sup>  
Table 1 Bacterial cold acclimatization responses revealed by genomic, transcriptomic, and proteomic studies<sup>[51]</sup>

细菌种类	代谢特征			膜流动性增加
	三羧酸循环抑制或缩短	细胞色素抑制	存在可替代的通路	
<i>Exiguobacterium sibiricum</i>	NI	X	X <sup>a</sup>	X
<i>Nesterenkonia</i> sp. AN1	NI	NI	X <sup>a</sup>	X
<i>Planococcus halocryophilus</i> Or1	X	X	X <sup>a</sup>	Decrease
<i>Pseudoalteromonas haloplanktis</i>	X	X	NI	X
<i>Pseudomonas extremaustralis</i>	X	X	X <sup>c</sup>	NI
<i>Psychrobacter arcticus</i> 273-4	X	NI	X <sup>a</sup>	X
<i>Sphingopyxis alaskensis</i>	X	X	X <sup>b</sup>	X

注: X: 该特征存在; NI: 无证据; a: 乙醛酸和甲基乙二醛途径; b: 丙酰-CoA 分解代谢; c: 乙醇氧化反应。

## 6 结束语

腐败希瓦氏菌是多种水产品冷藏冷链流通中的特定腐败微生物。研究腐败希瓦氏菌的适冷机制对水产品的冷藏保鲜起着至关重要的作用。微生物的适冷机制主要集中在与低温适应有关的遗传和生理过程中, 近年来适冷菌脂肪酸与细胞膜之间的关系成为研究热点, 而细胞膜脂质(如磷脂等细胞膜主要组分)代谢途径与细胞膜低温适冷的关系鲜有报道。分析低温下腐败希瓦氏菌细胞膜、信号分子及脂质代谢中关键酶的变化、差异与关联, 探索腐败希瓦氏菌细胞膜脂质代谢途径的适冷调控机制, 可为进一步研究控制低温物流中腐败希瓦氏菌的生长及保障水产品质量奠定理论基础。

## 参考文献

[1] KADARIYA J, SMITH TC, THAPALIYA D. *Staphylococcus aureus* and staphylococcal food-borne disease: An ongoing challenge in public health [J].

Biomed Res Int, 2014, 2014: 827965.

- [2] 谢晶, 叶晶鑫, 杨胜平, 等. 腐败希瓦氏菌和荧光假单胞菌对冷藏凡纳滨对虾虾汁品质的影响[J]. 食品科学, 2018, 39(13): 1-6.  
XIE J, YE JX, YANG SP, et al. Evaluation of the spoilage potential of *Shewanella putrefaciens* and *Pseudomonas fluorescens* on pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) juice during cold storage [J]. Food Sci, 2018, 39(13): 1-6.
- [3] FUKUSHIMA H, KATSUBE K, HATA Y, et al. Rapid separation and concentration of food-borne pathogens in food samples prior to quantification by viable-cell counting and real-time PCR [J]. Appl Environ Microb, 2007, 73(1): 92-100.
- [4] FU H, JIN M, JU L, et al. Evidence for function overlapping of *cymA* and the cytochrome *bc1* complex in the *Shewanella oneidensis* nitrate and nitrite respiration [J]. Environ Microbiol, 2014, 16(10): 3181-3195.
- [5] FU L, WANG C, LIU N, et al. Quorum sensing system-regulated genes affect the spoilage potential of *Shewanella baltica* [J]. Food Res Int, 2018, 107: 1-9.

- [6] YANG Z, TAO X, ZHANG H, *et al.* Isolation and characterization of virulent phages infecting *Shewanella baltica* and *Shewanella putrefaciens*, and their application for biopreservation of chilled channel catfish (*Ictalurus punctatus*) [J]. *Int J Food Microbiol*, 2019, 292: 107–117.
- [7] FANG Z, SUN D, LI C, *et al.* Regulatory effects of *Shewanella putrefaciens* isolated from shrimp *Penaeus orientalis* on the virulence factors of *Vibrio parahaemolyticus* and evaluation of the role of quorum sensing in virulence factors regulation [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2018. DOI: 10.1093/femsec/fiy097
- [8] QIAN Y, YE J, YANG S, *et al.* Evaluation of the spoilage potential of *Shewanella putrefaciens*, *Aeromonas hydrophila*, and *Aeromonas sobria* isolated from spoiled pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) during cold storage [J]. *J Food Saf*, 2018. DOI: 10.1111/jfs.12550
- [9] 李娜, 谢晶. 贮藏温度对半滑舌鳎品质特性的影响[J]. *食品与机械*, 2018, 34(3): 116–122.
- LI N, XIE J. Effects of different storage temperature on quality and fresh—keeping of *Oynoglossus semilaevis gunther* [J]. *Food Mach*, 2018, 34(3): 116–122.
- [10] LI N, MEI J, SHEN Y, *et al.* Quality improvement of half-smooth tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*) fillets by chitosan coatings containing rosmarinic acid during storage [J]. *J Food*, 2018, 16(1): 1018–1029.
- [11] 廖鄂, 武雨鑫, 李倩, 等. 小龙虾微冻贮藏过程中特定腐败菌的分离鉴定及致腐产胺能力分析[J]. *食品安全质量检测学报*, 2023, 14(16): 32–41.
- LIAO E, WU YX, LI Q, *et al.* Isolation and identification of specific spoilage organisms and analysis of saprogenic amine production capacity during micro-frozen storage of *Procambarus clarkii* [J]. *J Food Saf Qual*, 2023, 14(16): 32–41.
- [12] BONO G, OKPALA COR, VITALE S, *et al.* Effects of different ozonized slurry-ice treatments and superchilling storage (-1 degrees °C) on microbial spoilage of two important pelagic fish species [J]. *Food Sci Nutr*, 2017, 5(6): 1049–1056.
- [13] ZHANG Q, LIN H, SUI J, *et al.* Effects of fab' fragments of specific egg yolk antibody (igy-fab') against *Shewanella putrefaciens* on the preservation of refrigerated turbot [J]. *J Sci Food Agric*, 2015, 95(1): 136–140.
- [14] GIARRATANA F, MUSCOLINO D, BENINATI C, *et al.* Activity of R(+) limonene on the maximum growth rate of fish spoilage organisms and related effects on shelf-life prolongation of fresh gilthead sea bream fillets [J]. *Int J Food Microbiol*, 2016, 237: 109–113.
- [15] PARLAPANI FF, HAROUTOUNIAN SA, NYCHAS GJ, *et al.* Microbiological spoilage and volatiles production of gutted european sea bass stored under air and commercial modified atmosphere package at 2 degrees °C [J]. *Food Microbiol*, 2015, 50: 44–53.
- [16] LI B, WANG X, GAO X, *et al.* Effect of active coatings containing *Lippa citriodora* Kunth. essential oil on bacterial diversity and myofibrillar proteins degradation in refrigerated large yellow croaker [J]. *Polymers*, 2021, 13(11): 1787.
- [17] SWEET CR. Structure and adaptations of lipid A in marine psychrophiles [C]. 247th National Spring Meeting of the American-Chemical-Society, 2014.
- [18] KUDDUS M, ROOHI R. Psychrophiles and psychrotolerants: Sustainable source of bio-based economy [J]. *Cryobiology*, 2022. DOI: 10.1016/j.cryobiol.2022.11.117
- [19] CHINTALAPATI S, KIRAN MD, SHIVAJI S. Role of membrane lipid fatty acids in cold adaptation [J]. *Cell Mol Biol*, 2004, 50(5): 631–642.
- [20] RUSSELL NJ. Membrane components and cold sensing [J]. *Spring Berlin Heidel*, 2008. DOI: 10.1007/978-3-540-74335-4\_11
- [21] GOORDIAL J, RAYMOND-BOUCHARD I, ZOLOTAROV Y, *et al.* Cold adaptive traits revealed by comparative genomic analysis of the *Eurypsychrophile Rhodococcus* sp. JG3 isolated from high elevation memurdo dry valley permafrost, Antarctica [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2016. DOI: 10.1093/femsec/fiv154
- [22] HE J, YANG Z, HU B, *et al.* Correlation of polyunsaturated fatty acids with the cold adaptation of *Rhodotorula glutinis* [J]. *Yeast*, 2015, 32(11): 683–690.
- [23] SK A, HJH B, YONG J, *et al.* Crystal structure of a novel putative sugar isomerase from the psychrophilic bacterium *Paenibacillus* sp. R4 [J]. *Biochem Bioph Res Co*, 2021, 585: 48–54.
- [24] GAO X, LI P, MEI J, *et al.* TMT-based quantitative proteomics analysis of the fish-borne spoiler *Shewanella putrefaciens* subjected to cold stress using LC-MS/MS [J]. *J Chem*, 2021. DOI: 10.1155/2021/8876986
- [25] MAAYER P, ANDERSON D, CARY C, *et al.* Some like it cold: Understanding the survival strategies of *Psychrophiles* [J]. *EMBO Rep*, 2014, 15(5): 508–517.
- [26] FENG S, POWELL SM, WILSON R, *et al.* Extensive gene acquisition in the extremely psychrophilic bacterial species *Psychroflexus torquis* and the link to sea-ice ecosystem specialism [J]. *Genome Biol Evol*, 2014, 6(1): 133–148.
- [27] YOSHIDA K, HASHIMOTO M, HORI R, *et al.* Bacterial long-chain polyunsaturated fatty acids: Their biosynthetic genes, functions, and practical use [J]. *Mar Drug*, 2016. DOI: 10.3390/md14050094Yoshida
- [28] PAN J, WANG H, LI Y, *et al.* Comparative proteomic analysis reveals the effects of different fatty acid forms on high-fat diet mice [J]. *Food Sci Hum Well*, 2022, 11(2): 316–322.
- [29] LOPEZ D, KOCH G. Exploring functional membrane microdomains in bacteria: An overview [J]. *Curr Opin Microbiol*, 2017, 36: 76–84.
- [30] 杨胜平, 章缜, 程颖, 等. 培养温度对腐败希瓦氏菌 DSM6067 生长动力学及细胞膜理化特性的影响[J]. *中国食品学报*, 2020, 20(2): 228–236.
- YANG SP, ZHANG Z, CHENG Y, *et al.* Effect of incubation temperature on the growth kinetics and cell membrane physicochemical properties of *Shewanella putrefaciens* DSM6067 [J]. *J Chin Inst Food Sci Technol*, 2020, 20(2): 228–236.
- [31] BENFORTE FC, COLONNELLA MA, RICARDI MM, *et al.* Novel role of the lps core glycosyltransferase WapH for cold adaptation in the antarctic bacterium *Pseudomonas extremaustralis* [J]. *PLoS One*, 2018, 13(2): e0192559.
- [32] BALE NJ, RIJPSTRA WIC, SAHONERO-CANAVESI DX, *et al.* Fatty acid and hopanoid adaption to cold in the *Methanotroph methylovulum*

- psychrotolerans* [J]. Front Microbiol, 2019, 10: 589.
- [33] HANAOKA Y, KIMOTO H, YOSHIMUME K, *et al.* Relationship between main channel structure of catalases and the evolutionary direction in cold-adapted hydrogen peroxide-tolerant *Exiguobacterium* and *Psychrobacter* [J]. India J Microbiol, 2020, 60(3): 353–362.
- [34] ZHU S, ZHANG C, WU H, *et al.* Spoilage of refrigerated (4 degrees °C) *Litopenaeus vannamei*: Cooperation between *Shewanella* species and contribution of cyclo-(l-pro-l-leu)-dependent quorum sensing [J]. Int J Food Sci Technol, 2017, 52(6): 1517–1526.
- [35] ROWLETT VW, MALLAMPALLI VKPS, KARLSTAEDT A, *et al.* Impact of membrane phospholipid alterations in *Escherichia coli* on cellular function and bacterial stress adaptation [J]. J Bacteriol, 2017. DOI: 10.1128/JB.00849-16
- [36] FERNANDEZ M, PAULUCCI NS, MARGUTTI MP, *et al.* Membrane rigidity and phosphatidic acid (PtdOH) signal: Two important events in *Acinetobacter guillouiae* SFC 500-1A exposed to chromium(VI) and phenol [J]. Lipids, 2019, 54(9): 557–570.
- [37] SORDI R, BET AC, DELLA JAM, *et al.* The apoptosis clearance signal phosphatidylserine inhibits leukocyte migration and promotes inflammation resolution *in vivo* [J]. Eur J Pharmacol, 2020, 877: 173095.
- [38] 张明亮, 雷忱, 吴杉英, 等. 血管生成素-2上调通过磷脂酰肌醇3激酶/丝氨酸-苏氨酸蛋白激酶通路增强血管瘤干细胞增殖、迁移能力[J]. 中华实验外科杂志, 2019, (10): 1777–1779.
- ZHANG ML, LEI C, WU SY, *et al.* Angiopoietin-2 upregulation enhances proliferation and migration of hemangioma stem cells through the phosphatidylinositol 3-kinase/serine-threonine protein kinase pathway [J]. Chin J Exper Surg, 2019, (10): 1777–1779.
- [39] LU Y, ZHANG Y, GRIMES KD, *et al.* Acyl-phosphates initiate membrane phospholipid synthesis in gram-positive pathogens [J]. Mol Cell, 2006, 23(5): 765–772.
- [40] YAO JW, ROCK CO. Phosphatidic acid synthesis in bacteria [J]. Bba-Mol Cell Biol, 2013, 1831(3): 495–502.
- [41] VANCE JE. Phospholipid synthesis and transport in mammalian cells [J]. Traffic, 2015, 16(1): 1–18.
- [42] LI W, SONG T, WALLRAD L, *et al.* Tissue-specific accumulation of pH-sensing phosphatidic acid determines plant stress tolerance [J]. Nat Plant, 2019, 5(9): 1012–1021.
- [43] BAENZIGER JE, MORRIS ML, DARSAUT TE, *et al.* Effect of membrane lipid composition on the conformational equilibria of the nicotinic acetylcholine receptor [J]. J Biol Chem, 2000, 275(2): 777–784.
- [44] 牟笑笑, 杨晓, 杨晓云. LPA 在皮肤损伤疾病中的作用及其分子机制[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2020, 36(4): 364–369.
- MOU XX, YANG X, YANG XY. The role of lysophosphatidic acid in skin injury and its molecular mechanism [J]. Chin J Biochem Molecul Biol, 2020, 36(4): 364–369.
- [45] KONNO T, KOTANI T, SETIAWAN A, *et al.* Role of lysophosphatidic acid in proliferation and differentiation of intestinal epithelial cells [J]. PLoS One, 2019. DOI: 10.1371/journal.pone.0215255
- [46] KNIREL YA, LINDNER B, VINOGRADOV E, *et al.* Cold temperature-induced modifications to the composition and structure of the lipopolysaccharide of *Yersinia pestis* [J]. Carbohydr Res, 2005, 340(9): 1625–1630.
- [47] KAWASAKI K. Complexity of lipopolysaccharide modifications in *Salmonella enterica*: Its effects on endotoxin activity, membrane permeability, and resistance to antimicrobial peptides [J]. Food Res Int, 2012, 45(2): 493–501.
- [48] WANG Z, WANG J, REN G, *et al.* Influence of core oligosaccharide of lipopolysaccharide to outer membrane behavior of *Escherichia coli* [J]. Mar Drug, 2015, 13(6): 3325–3339.
- [49] BENGOCHEA JA, BRANDENBURG K, ARRAIZA MD, *et al.* Pathogenic *Yersinia enterocolitica* strains increase the outer membrane permeability in response to environmental stimuli by modulating lipopolysaccharide fluidity and lipid a structure [J]. Infect Immun, 2003, 71(4): 2014–2021.
- [50] TRIBELLI PM, SOLAR VEC, RICARDI MM, *et al.* Novel essential role of ethanol oxidation genes at low temperature revealed by transcriptome analysis in the antarctic bacterium *Pseudomonas extremaustralis* [J]. PLoS One, 2015, 10(12): e0145353.
- [51] TRIBELLI PM, LOPEZ NI. Reporting key features in cold-adapted bacteria [J]. Life, 2018. DOI: 10.3390/life8010008

(责任编辑: 于梦娇 韩晓红)

## 作者简介



高鑫, 博士, 副教授, 主要研究方向为食品安全。

E-mail: gxdg@163.com



李博, 博士, 教授, 主要研究方向为食品保鲜与食品安全。

E-mail: hellolb1101@163.com