

养殖大黄鱼鲜度保持及特定腐败菌特征研究进展

王晓阳^{1,2}, 郭全友², 姜朝军², 杨絮²

(1.上海海洋大学 食品学院, 上海 201306; 2.中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090)

摘要: **目的** 了解养殖大黄鱼鲜度与特定腐败菌致腐性的紧密关系, 从高效抑菌角度出发, 为有效延长大黄鱼贮藏货架期提供理论参考。 **方法** 从物理、化学、生物保鲜等 3 个方面综述大黄鱼保鲜技术的研究进展。鉴于各类保鲜手段多以控制鱼体腐败菌为切入点, 对大黄鱼特定腐败菌的种类、腐败能力及应用价值等进行阐述, 着重分析群体感应系统对腐败菌腐败能力的影响。 **结果** 微冻、冰温等保鲜技术由于设备要求较高, 在实际应用中仍受限, 大黄鱼特定腐败菌群体感应调控机理尚不明晰, 针对天然群体感应抑制剂种类的研究较少。 **结论** 复合保鲜技术的应用已成为大黄鱼保鲜领域的总体趋势, 探明以群体感应为靶点的特定腐败菌致腐机制是实现大黄鱼靶向抑菌、优化贮藏参数的关键。

关键词: 大黄鱼; 保鲜; 特定腐败菌; 致腐机制; 靶向抑菌

中图分类号: S983 文献标识码: A 文章编号: 1001-3563(2020)17-0015-10

DOI: 10.19554/j.cnki.1001-3563.2020.17.003

Advances in Research on Freshness Maintenance and Characteristics of Specific Spoilage Organisms of Cultured Large Yellow Croaker

WANG Xiao-yang^{1,2}, GUO Quan-you², JIANG Chao-jun², YANG Xu²

(1.College of Food Science and Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2.East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China)

ABSTRACT: The work aims to understand the close relationship between the freshness of cultured large yellow croaker and the spoilage ability of specific spoilage organisms, to provide theoretical reference for the effective extension of shelf-life of large yellow croaker based on efficient bacteriostasis. The research progress of the preservation technology of large yellow croaker was summarized from physical, chemical and biological preservation. In view of that most kinds of preservation methods were realized by controlling spoilage organisms of fish, the species, spoilage potential and application value of specific spoilage organisms in large yellow croaker were described, and the influence of quorum sensing system on the spoilage potential of spoilage organisms was emphatically analyzed. Preservation technologies such as partial freezing and ice temperature were still limited in practical application due to their high requirements on equipment. The regulatory mechanism of quorum sensing of specific spoilage organisms in large yellow croaker was still unclear, and there were few types of natural quorum sensing inhibitors studied. The application of compound technology in the preservation of large yellow croaker has become a general trend, and it is the key to realize targeted bacteriostasis and optimize storage parameters to explore the spoilage mechanism of specific spoilage organisms targeted by quorum sensing.

KEY WORDS: large yellow croaker; preservation; specific spoilage organisms; mechanism of spoilage; targeted bacteriostasis

收稿日期: 2020-07-01

基金项目: 国家自然科学基金(31871872); 中国水产科学研究院基本科研业务费资助项目(2020TD68); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(2018M04)

作者简介: 王晓阳(1994—), 女, 上海海洋大学硕士生, 主攻水产品贮藏与安全。

通信作者: 郭全友(1974—), 男, 博士, 研究员, 主要研究方向为水产品加工与贮藏。

大黄鱼 (*Pseudosciaena crocea*) 肉嫩味鲜, 富含蛋白质、维生素及微量元素等, 为我国最大规模的海水养殖鱼类和八大优势出口养殖水产品之一^[1], 素有“国鱼”之美誉。2018 年我国养殖大黄鱼产量达 19.8 万 t, 同比 2017 年上涨 11.45%, 其中福建为主要养殖产地, 年产量达 16.5 万 t^[2]。大黄鱼内销以冰鲜为主, 出口以冷冻品为主^[3], 加工以生鲜、盐制和糟制等为主。

海水鱼在内源性酶降解、脂肪氧化和微生物作用下, 极易腐败变质, 其中微生物生长及代谢被认为起着决定性作用^[4]。在鱼体腐败过程中, 不同微生物的致腐能力存在明显差异, 始终参与腐败进程且具有较强腐败能力的微生物常被称作特定腐败菌 (Specific spoilage organisms, SSO)^[5]。海水鱼 SSO 种类受鱼种、生长环境、加工和贮运方式等影响, 其腐败速率、腐败范围和腐败特性等存在较大差异。

随着互联网+的普及和高品质食品消费需求的提升, 生鲜电商购物消费模式得以迅猛发展。生鲜食品是指新鲜或冰鲜、未经熟制的食品^[6], 包括蔬菜、水果、禽畜肉、禽蛋和水产品等。文中以养殖大黄鱼为对象, 重点对生鲜产品的物理、化学和生物等保鲜方法, 及其 SSO 的鉴定方法、种类、腐败能力和群体感应等特性进行分析, 阐述其 SSO 在货架期预测等方面的应用, 旨在为大黄鱼保质保鲜、靶向抑菌和延长货架期等提供理论参考。

1 大黄鱼品质保持与保鲜技术

鱼类新鲜度是决定其产品价值和货架期最重要的因素。基于鱼类腐败途径和作用机制的不同, 可通过物理、化学或生物手段对鱼体腐败过程进行调控, 从而达到延缓产品腐败的目的。保鲜手段侧重点各有差异, 大多以控制贮藏加工过程中的腐败菌为切入点。物理保鲜常通过控制温度、包装条件 (如气体组成与比例) 等方式来达到钝酶和杀菌等效果; 化学和生物保鲜常通过添加抑制剂来降低酶活力及抑制微生物生长, 有效降低产品的腐败速率。

1.1 物理保鲜

1.1.1 低温保鲜

低温保鲜分为冷藏 (0~4 °C)、冰温 (-1.5~0 °C)、微冻 (-4~-2 °C) 和冻藏 (-30~-18 °C) 等, 即通过低温抑制腐败菌的生长速率及酶活性, 延长货架期。

冷藏时若冷却介质为冰, 则称之为冰藏或冰鲜。根据载液类型的不同, 又衍生出流化冰、电解水冰和臭氧冰等, 其保鲜机理、主要优缺点见表 1。臭氧结合流化冰技术可强化保鲜效果, 如 Campos 等^[7]通过采用臭氧化的流化冰处理大菱鲆, 相比流化冰处理组, 其可显著减少挥发性盐基氮 (TVB-N) 和三甲胺 (TMA) 的产生, 降低需氧菌、嗜冷菌数量, 有效延长货架期。

冰温指 0 °C 至鱼体冰点间的温度带, 胡焯等^[12]研究得出养殖大黄鱼的冰点在 -1.5 °C 附近。多数微生物及酶活性在冰点时会受到抑制, 且自身细胞不被破坏, 可最大限度保持鱼品原有的风味和品质。大黄鱼冰温带较窄 (约为 ±0.5 °C), 实际控温复杂且冷链不健全, 使用氯化钠、蔗糖、山梨醇等冰点调节剂可降低大黄鱼冰点, 达到保鲜效果。

微冻指将温度降至冻结点以下 1~2 °C^[13], 使产品部分冻结, 未冻结部分细胞液浓度、渗透压增加, 可有效抑制微生物的生长, 与冰温相比, 能更好地抑制酶活力。郑明锋等^[14]研究结果表明, 大黄鱼在 -3 °C 和 -6 °C 微冻条件下保质期可延长至 30 d, 且对大黄鱼进行涂膜盐水处理后再微冻可更好地维持鱼体外观效果。相比冻藏, 微冻保鲜处理大幅减弱了产品冻结过程中蛋白质变性和冰晶产生过程中的机械损伤, 且解冻时间更短, 能有效解决产品解冻后的汁液流失等问题。

冻藏是指将鱼品完全冻结的保鲜方式, 常采用冻结库、隧道冻结机、液氮冻结等方式, 经冻结后再冻藏, 国际冷冻协会推荐的冻藏温度: 少脂鱼 (牙鲆等) 为 -20 °C, 多脂鱼 (鲈鱼等) 为 -30 °C。根据 SC/T3101—2010^[15], 大黄鱼冻品中心温度 ≤ -18 °C, 贮藏库温度低于 -23 °C, 温度波动为 ±2 °C。冻藏大黄

表 1 大黄鱼常见保鲜冰的主要优缺点

Tab.1 Main advantages and disadvantages of common fresh ice for large yellow croaker

冰的种类	保鲜机理	优点	缺点
传统冰 ^[8]	天然、机制冰的热量交换	制备简单, 使用方便快捷	用量大, 易造成机械性损伤
流化冰 ^[9]	颗粒状冰晶分散于盐水组成的均匀混合物	释冷速率高, 流动、包埋性好, 减少物理损伤	影响产品盐度, 制备工艺不成熟
酸性电解水冰 ^[10]	低温高湿、低 pH, 含有效杀菌成分次氯酸	快速、广谱杀菌, 保持色泽及肌肉紧密性	不易保存, 目前仅限于实验研究阶段
臭氧冰 ^[11]	融化过程中缓慢释放臭氧	无毒无害, 杀菌力强, 制造成本低廉	缺乏快速、连续的工业化制冰机械

鱼的货架期较长, 出口多采用冻品方式, 但其运输成本较高, 且易导致鱼体脂肪氧化、色泽变化, 出现干耗、风味下降等现象, 冰晶形成会引起汁液流失。

1.1.2 真空和气调包装

真空包装 (Vacuum packing, VP) 指将包装内部空气抽尽后密封, 通过减少含氧量, 以达到抗氧化, 抑制需氧菌、兼性厌氧菌等生长的低成本保鲜手段, 其可有效保持养殖大黄鱼品质, 一般协同保鲜剂能起到较好的抑菌效果。张艳霞等^[16]研究表明, 相比镀冰衣组和无包装组, 真空包装条件下冻藏大黄鱼的挥发性盐基氮 (TVB-N) 值、硫代巴比妥酸 (TBA) 值和新鲜度 (用 K 值表示) 增加得较缓慢, 有利于保持鱼体较好的新鲜度及品质。真空包装已广泛应用于市售黄鱼鲞、糟制大黄鱼及冻大黄鱼等大黄鱼制品中, 具有成本低、简单易操作的特点。

气调包装 (Modified atmosphere packaging, MAP) 指改变产品包装内的气体组成, 达到减少脂肪氧化和抑菌的目的。MAP 中的气体通常由 CO_2 , N_2 , O_2 中的 2 种或 3 种混合组成。戴志远等^[17]研究表明, 冷藏大黄鱼 ($4\pm 1\text{ }^\circ\text{C}$) 协同气调包装, 在最适气体配比 (CO_2 的体积分数为 75%, N_2 的体积分数为 25%) 条件下, 货架期达到 15 d, 相比有氧贮藏延长了 8 d。MAP 关键是控制 CO_2 的比例, CO_2 的浓度越高, 微生物生长受到抑制的作用越明显^[18], 由于大黄鱼水分含量较高, 高浓度 CO_2 溶于水后导致 pH 值下降, 蛋白质持水力降低, 从而加大产品汁液的流失。鉴于此, 在大黄鱼气调保鲜中, 需结合鱼品品质分析确定 CO_2 的最佳浓度。

1.1.3 冷杀菌保鲜

大黄鱼冷杀菌保鲜主要有超高压、辐照及臭氧水和电解水等处理方法。

超高压技术通过高压 (100~1000 MPa) 处理使产品发生微生物灭活、酶失活、蛋白质变性的物理过程, 达到杀菌保鲜的目的。研究表明, 超高压技术可较好地抑制腐败能力较强的革兰氏阴性菌^[19], 达到减缓腐败的目的。杨华等^[20]研究发现, 在 300 MPa 高压下大黄鱼中的大肠杆菌明显地得到抑制, 但在贮藏后期菌群生长得较快; 采取 400 MPa 压力对大肠菌群有较好的杀灭作用。

辐照技术采用低剂量的物理射线 (电子束、 γ 射线、X 射线等) 照射产品, 以破坏微生物细胞的完整性, 具有保持营养成分、无残留等优点。目前, 大黄鱼辐照保鲜技术常用电子束高速射线和 γ 射线 ($^{60}\text{Co}\gamma$ 、 $^{137}\text{Cs}\gamma$) 电离辐射, 在实际应用中辐照剂量是辐照保鲜的关键要素。杨宪时等^[21]研究表明, 辐照处理可显著减缓冰藏大黄鱼的腐败, 采用 1 kGy, 2 kGy 辐照处理 ($^{60}\text{Co}\gamma$) 后, 产品的货架期分别延长至 30 d 和 26 d (对照组货架期为 17 d), 其中 2 kGy

组大黄鱼在贮藏后期可闻到脂肪酸败味, 其他组始终无味。傅丽丽等^[22]通过对温度波动下的大黄鱼进行不同剂量的电子束辐照, 得出 2 kGy 是贮藏前期大黄鱼保鲜的最佳辐照剂量, 4 kGy 剂量则会使脂肪氧化加速。可见采用较高辐射剂量时, 脂肪酸败在鱼体变质中起主要作用。

臭氧水和酸性电解水等减菌化处理亦属于冷杀菌保鲜的范畴。王桂洋等^[23]通过比较臭氧水 (2.3 mg/L)、电解水 (ORP 500 mV) 和高盐溶液 (质量分数为 10%) 对大黄鱼的品质影响, 发现臭氧水和电解水处理组可明显抑制产 H_2S 细菌的增长, 臭氧水组效果更佳。大黄鱼冰温保鲜、复合保鲜前的预杀菌处理通常选择电解水或臭氧水^[24]。

1.2 化学保鲜

化学保鲜指通过添加具有抑菌、杀菌及抗氧化作用且对鱼体无害的化学添加剂来提高产品贮藏性的保鲜技术。大黄鱼化学保鲜剂主要有双乙酸钠^[25]、柠檬酸^[26]等, 相对于其他保鲜手段, 化学保鲜具有成本低、操作简便且保鲜效果显著等优点, 但由于存在试剂残留、滥用等问题, 正逐渐被安全无毒的生物保鲜技术所取代。

盐藏法为传统保鲜方法, 分为干腌、湿腌及混合腌等, 主要利用食盐的脱水性使鱼体水分降低, 形成高渗透压环境, 可抑制酶活力和大部分腐败微生物的生长。传统咸大黄鱼多采用高盐腌制, 不符合大众低盐膳食的健康理念。陶文斌^[27]研究发现, 采用低钠盐轻腌大黄鱼片, 在保证低盐度 (NaCl 质量分数为 2.95%, $< 6\%$) 的同时可减少汁液流失、降低菌落总数, 有效延长鱼片货架期。

1.3 生物保鲜

生物保鲜技术通过浸泡、涂膜或喷洒等方式将天然无毒的生物保鲜剂应用于产品中, 可有效延缓腐败, 是一种广为认可的“绿色”手段。生物保鲜剂指从动植物或微生物代谢物中直接提取或人工合成的一类生物制剂^[28], 因其具有传统化学保鲜剂无法比拟的安全优势, 成为保鲜领域的研究热点之一。

目前壳聚糖、海藻酸钠、植物精油、茶多酚、原花青素、溶菌酶、乳酸链球菌素 (Nisin) 等^[29-31]在大黄鱼保鲜中得到广泛应用。单一生物保鲜剂具有自身局限性, 选取 2 种或多种保鲜剂复配使用, 以达到协同抑菌的目的。雷丽萍等^[32]研究表明, 茶多酚 (质量分数为 0.2%) 处理组中冰藏大黄鱼的菌落总数、TVB-N 值、TBA 值均低于对照组, 明显减少了腐败菌的种类, 产品货架期由 12~16 d 延长至 20~24 d。蓝蔚青等^[33]研究表明, 植酸与竹醋液处理可延缓大黄鱼冰藏 ($4\pm 1\text{ }^\circ\text{C}$) 期间 pH 值、TVB-N 值及三甲胺 (TMA) 值的升高, 有效抑制细菌繁殖, 延长产品

货架期。近年来,针对大黄鱼 SSO 群体感应现象和抑菌机理进行了深入研究,开发出许多群体感应抑制剂 (Quorum sensing inhibitor, QSI),如香兰素^[34]、L-香芹酮^[35]等新型保鲜剂。

基于单一保鲜手段的局限性弊端,大黄鱼的保鲜方式正日趋综合化,以低温保鲜为基础的复合保鲜技术(即量化栅栏技术)^[36],可更全面、高效地保持产品品质。根据保鲜机理,栅栏技术的实现多以抑菌为主要途径,因此进一步研究大黄鱼优势腐败菌特性及其腐败机制显得至关重要,可为从微生物角度开发大黄鱼靶向保鲜技术等提供理论基础。

2 大黄鱼特定腐败菌的研究

2.1 SSO 的特征与鉴定

在特定生长环境下,鱼体 SSO 一般种类固定,且繁殖较快,探明导致大黄鱼产品腐败的 SSO 种类是开发大黄鱼保鲜技术、优化加工条件及提高产品质量的前提。目前鉴定 SSO 主要有传统培养法、细胞脂肪酸测定和 PCR 技术等方法,其优缺点见表 2。

在低温有氧贮藏条件下,大黄鱼货架期终点的特定腐败菌主要为腐败希瓦氏菌 (*Shewanella putrefaciens*)^[37]、波罗的海希瓦氏菌 (*Shewanella baltica*)^[38]、假单胞菌属 (*Pseudomonas spp.*)^[39]。在常温有氧贮藏条件下,大黄鱼货架期终点的特定腐败菌主要为河流弧菌 (*Vibrio fluvialis*)^[40]。在冷藏真空包装及气调包装条件下,大黄鱼货架期终点的特定腐败菌主要为磷发光杆菌 (*Photobacterium phosphoreum*)^[41]。由此可见,贮藏温度和氧气含量是影响大黄鱼 SSO 种类的重要因素,且所含 SSO 通常为产 H₂S 菌株。

2.2 大黄鱼 SSO 的致病机制

2.2.1 SSO 的腐败能力

SSO 生长代谢过程中分泌的蛋白酶、酯酶等可不断分解利用鱼体蛋白质、脂质及糖类等营养基质,生成如胺、硫化物、醛、酯及有机酸等不良风味物质^[42],使产品的品质劣化。SSO 产生此类腐败代谢物的潜在能力即腐败能力。

常用接种无菌鱼块或鱼汁中单位腐败菌至腐败点产生的 TVB-N 和 TMA 的量,即 TVB-N 产量因子 ($Y_{TVB-N/CFU}$) 和 TMA 产量因子 ($Y_{TMA/CFU}$) 来反映 SSO 的腐败能力。张雯等^[43]将大黄鱼无菌鱼块分别放入腐败希瓦氏菌、假单胞菌悬液中浸泡,并在 4℃ 环境中贮藏,每隔 24 h 取样,测得腐败希瓦氏菌悬液处理组鱼肉的 TVB-N、TMA 增加量显著高于假单胞菌悬液处理组,因此腐败希瓦氏菌具有更强的致病性。生物胺(腐胺、尸胺等)、挥发性成分(醇、醛等)也可作为腐败能力的测定指标,郭全友等^[44]研究表明,轻腌大黄鱼蜂房哈夫尼亚菌 (*Hafnia alvei*)、普通变形杆菌 (*Proteus vulgaris*) 产生的主要挥发性成分为醇、醛,所产尸胺含量均大于腐胺含量,普通变形杆菌腐败能力较强。

接种底物对 SSO 腐败能力有重要影响。采用无菌鱼块作为 SSO 的培养基质更接近菌株生长环境,但鱼块结缔组织紧密,SSO 接种后需要较长的适应时间;灭菌鱼汁为液体培养基,更有利于其生长,且操作简便、快速。许振伟等^[45]研究表明,接种腐败希瓦氏菌的大黄鱼无菌鱼块和灭菌鱼汁产量因子 $Y_{TVB-N/CFU}$ 相对误差为 23.64%,故将灭菌鱼汁作为 SSO 培养基质,以测定其腐败能力,具有一定的可靠性。

表 2 SSO 鉴定方法
Tab.2 Identification methods of SSO

鉴定方法	鉴定原理	优点	缺点
传统培养法	观察细菌特征, 查阅手册	简单实用, 可进一步评价致病能力	耗时长, 菌种易污染, 只可鉴定至属
细胞脂肪酸图谱鉴定	基于磷脂脂肪酸的生物标记异质性	相似指数受干扰小, 周期短、价格低廉	菌株生化特性反映不够全面, 数据库不完备
Biolog 碳源分析	基于不同菌种对 95 种单一碳源的利用率差异	特异性强、分离度大, 较全面保留细菌理化信息	数据库缺乏真菌、放线菌信息
PCR 测序法	PCR 扩增细菌 16S rRNA 基因片段, 基因测序	纯度要求低, 灵敏度高, 特异性强	周期长, 易交叉污染, 出现假阴性结果, 仅可单一菌种测序
PCR-DGGE	DNA 在不同浓度变性剂中解链行为不同	分离精度高、重现性好, 可同时检测多个样品, 实现动态跟踪	只能有效分离 200~700 个碱基对的 DNA 片段, 可能导致菌估计量过多
高通量测序	芯片测序, 无需 PCR 扩增, 依赖于 NGS 文库的制备	快速, 可定量反映 DNA 丰度, 实现大规模平行测序	所需 DNA 量大, 单读长错误率偏高, 分析软件不够丰富

2.2.2 SSO 的群体感应现象

2.2.2.1 SSO 的群体感应系统

基于海洋费氏弧菌 (*Vibrio fischeri*) 菌体密度达一定阈值才可引起生物发光, Fuqua 等^[46]于 1994 年首次提出“群体感应”(Quorum sensing, QS)一词。经研究大多数 SSO 的致病性受到群体感应系统调控, 深入了解 QS 现象可为探明腐败菌腐败机制提供新的理论基础。

QS 是存在于细菌间一种具有密度依赖性的信息交流传递机制, 主要由细菌自身分泌的小分子信息素即自诱导物 (Autoinducer, AI) 介导。AI 基本可分为四大类: 革兰氏阴性菌产生的酰基化的高丝氨酸内酯 (Acyl-homoserine lactones, AHLs)、革兰氏阳性菌中存在的寡肽 (autoinducing peptides, AIPs)、细菌种间交流的呋喃硼酸二酯 (AI-2) 及其它新 QS 信号分子如二酮哌嗪类化合物 (Diketopiperazines, DKPs) (也称环二肽)、喹诺酮类 (PQS) 等。引起大黄鱼腐败变质的特定腐败菌主要为革兰氏阴性菌, 而高丝氨酸内酯类化合物 (AHLs) 为革兰氏阴性菌中最为常见的一类信号分子, 目前研究最为深入的革兰氏阴性菌中 LuxI/R-AHLs 型群体感应系统^[47]调控简图见图 1。

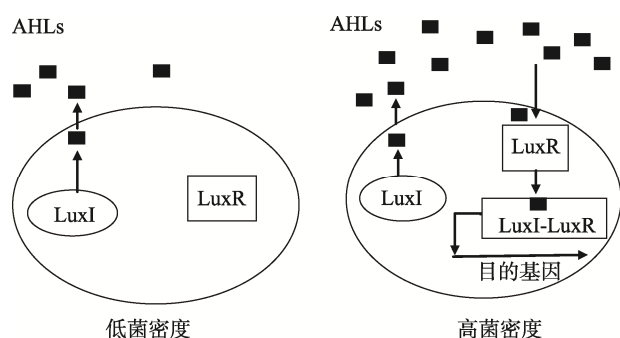


图 1 革兰氏阴性菌 LuxI/R 群体感应调控系统
Fig.1 LuxI/R quorum sensing system of Gram-negative bacteria

如图 1 所示, LuxI 类蛋白酶可催化酰基-酰基载体蛋白的酰基侧链与 S-腺苷甲硫氨酸 (SAM) 中高丝氨酸部分结合, 内酯化生成 AHLs 信号分子。该分子具有水溶性、膜透过性, 可自由出入细胞, 故胞内外浓度一致。高菌密度时, 如果菌株所产 AHLs 浓度达到一定阈值, 则 AHLs 可穿过细胞膜与胞内 LuxR 受体蛋白 N 端特异性结合, 形成 AHLs-LuxR 复合物, 进而开启相应 DNA 转录实现性状表达^[48]。由于酰基侧链长度不同, 因此常见的 AHLs 类自诱导物主要含 C₄-HSL、C₆-HSL、C₈-HSL、C₁₀-HSL、C₁₂-HSL 及 3-oxo-C₆-HSL、3-oxo-C₈-HSL 等。研究发现, 与大黄鱼腐败密切相关 SSO 如荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*)、蜂房哈夫尼亚菌 (*Hafnia alvei*) 等均存在与 LuxI/R-AHLs 调节系统类

似的群体感应系统^[49—50]。

2.2.2.2 群体感应系统对 SSO 腐败能力的影响

群体感应机制主要通过调控 SSO 生物被膜形成、胞外蛋白酶及嗜铁素的分泌等显著影响其致病性。生物被膜指细菌粘附于接触表面, 被自身分泌的胞外黏质物 (多糖、纤维蛋白等) 包裹而形成的复杂聚合体, 其为菌体创造了一个可抵抗抗菌因子及宿主免疫机制的微环境。生物被膜的精确形成机制尚在研究之中, 但已有广泛研究表明细菌之间的信息传导机制能调控成膜过程^[51], 近年来大黄鱼 SSO 的群体感应研究一般均以菌株生物被膜产量为讨论指标之一。Gu 等^[52]首先从 4 °C 贮藏大黄鱼 *S. baltica* 的胞外代谢物中分离检测出 4 种 QS 信号分子 DKPs, 并通过外源添加该 4 种人工合成的 DKPs 信号分子, 证实其可显著提高菌株腐败能力。Wang 等^[53]进一步构建了大黄鱼 *S. baltica* LuxR 型基因缺失株, 发现该菌株生物膜形成相关基因 *torS*、*speF* 和 *pomA* 等表达受到抑制, 且添加外源环二肽可正向促进菌株生物膜形成, 及 TMA、腐胺等致腐产物的产生。

胞外蛋白酶是 SSO 主要代谢产物之一, 可不断水解蛋白质, 生成的多肽、氨基酸等小分子营养物质被菌体吸收利用, 进而加速产品腐败变质。朱素芹^[54]指出冷藏凡纳滨对虾 SSO 希瓦氏菌具有特殊的 QS 系统, 即不分泌 AHLs, 但含有受体基因 LuxR, 能够窃听周围环境中的 AHLs; 其生物被膜产量及胞外蛋白酶活力受到 QS 系统调控, 调控效应与分泌的 AHLs 信号分子种类及菌株有关。此结论可为进一步研究共存细菌的群体感应机制提供参考。

嗜铁素是微生物在低铁应激环境下, 为增强自身对三价铁离子的结合能力而合成的一类低分子量化合物, 大黄鱼 SSO 腐败希瓦氏菌、假单胞菌等产嗜铁素能力较强, 可竞争结合鱼体内更多的铁元素, 从而获得生长优势。SSO 嗜铁素的产量与 QS 系统密切相关, 且有可能受到培养基质的影响。李婷婷等^[55]研究表明, 大菱鲆温和气单胞菌 (*Aeromonas sobria*) 嗜铁素产量与 C₈-HSL 添加量呈显著正相关, 同时发现菌株在脱脂牛奶等天然基质中可大量分泌嗜铁素, 而在市售的合成培养基中则无法分泌。

多见群体感应机制能正向促进 SSO 的腐败能力, 也有研究表明 LuxI/R 型 QS 系统可负向调控菌株致病因子的分泌。Liu 等^[56]将大黄鱼源杀鲑气单胞菌 (*Aeromonas salmonicida*) *asaI* 基因 (LuxI/R 型 AHLs 合成酶基因) 敲除并引入外源 C₄-HSL 信号分子进行评价, 发现与野生株相比, 突变株生物被膜减少, 三甲胺、生物胺、胞外蛋白酶分泌量增加, 菌体对高温、双氧水及高盐的抗胁迫性增强; 外源 C₄-HSL 回补株则呈相反表征趋势, 且正相关于添加浓度。大黄鱼 SSO 的群体感应调控机制目前尚不明确, 有待进一步探究。

2.3 SSO 在大黄鱼保鲜中的应用价值

2.3.1 预测剩余货架期

研究表明,SSO 菌数对数值与产品剩余货架期存在密切关系,可通过构建 SSO 的生长动力学模型(初级模型含 Gompertz 方程、Logistic 方程、Richards 方程等;二级模型含 Belehradek 方程、Arrhenius 方程、响应面方程等)推导出产品的剩余货架期。其中,初级模型用于描述一定生长条件下 SSO 菌数变化与时间的关系,二级模型则描述环境因子(温度、pH、水分活度等)变化对初级模型中参数的影响。目前已通过构建腐败希瓦氏菌、假单胞菌等 SSO 的生长动力学模型实现对大黄鱼产品货架期的预测^[57]。

2.3.2 靶向抑菌和延长货架期

通过靶向抑制 SSO 生长这一途径最大限度地延缓产品腐败是 SSO 研究领域的一个重要应用。大黄鱼 SSO 的靶向控制主要通过调节温度、pH 值、水分活度、氧化还原电位及添加保鲜剂等栅栏因子实现。在单因子或多因子协同作用下,SSO 内平衡被暂时或永久性破坏,生理活动受阻,致腐性减弱,从而提高了产品的可贮性。修艳辉^[58]借助 Bioscreen 仪研究不同温度、pH 值、NaCl 浓度及 ϵ -聚赖氨酸对大黄鱼源腐败希瓦氏菌的影响,并采用 Gompertz 方程拟合获得菌株生长曲线及动力学参数,对比分析了各环境因子和强度对腐败希瓦氏菌最大比生长速率、延滞期的改变,为进一步合理设计栅栏因子,从而高效抑制大黄鱼 SSO 的生长繁殖提供了理论支持。He 等^[59]研究发现,壳聚糖联合乳酸链球菌素可显著抑制冷藏大黄鱼腐败希瓦氏菌的生长及生物膜形成,从而减少鱼体氨基酸损失和腐败产物 T-VBN、腐胺、尸胺等的积累。孟玉霞等^[60]通过探究 14 种天然植物精油对冷藏大黄鱼 SSO 的抑菌活性,得出肉桂醛、丁香酚、柠檬醛等对鱼体腐败希瓦氏菌、温和气单胞菌等具有显著的抑制作用,有望作为天然保鲜剂用于冷藏海产品的保鲜。

此外,针对 SSO 菌株群体感应抑制剂的筛选及抑菌效果研究表明,QSI 大部分为如皂苷、单宁、香豆素等天然植物源抑制剂,目前对大黄鱼波罗的海希瓦氏菌(*S. baltica*) QSI 的研究较多。Zhu 等^[61]基于冷藏大黄鱼(4℃)特定腐败菌 *S. baltica* 可产生 QS 信号分子 AI-2 和 DKPs,采用白藜芦醇处理鱼片及 sb1370 基因(参与合成 DKPs,不参与合成 AI-2)缺失株,结果表明白藜芦醇是通过 sb1370 基因抑制 DKPs,产生的一种理想 QSI。Wang 等^[62]研究发现,花青素对大黄鱼 *S. baltica* DKPs 和腐胺的产生有抑制作用,花青素可抑制菌株 *odc* 基因(负责鸟氨酸脱羧产生腐胺)的表达,证实了菌株腐胺产量与 QS 系统具有一定的相关性。黄旭镇^[63]研究表明,添加绿茶多酚可明显降低大黄鱼 *S. baltica* AI-2 和 DKPs、生物被

膜、胞外蛋白酶及 TMA 产量。如何开发新型 QSI 可为大黄鱼靶向抑菌提供一种新途径。

3 结语

目前大黄鱼保鲜以低温贮藏、化学保鲜、真空包装和冷链物流等手段为主,其他如辐照保鲜、微冻保鲜等高效保鲜技术应用受限的因素主要有以下 2 个方面。

1) 国内尚处于开发起步阶段,保鲜机制不够明晰,缺乏在实际生产环境中的验证。如辐照保鲜中的紫外线短波辐照可能会对操作人员造成伤害,需加强对其安全性的研究。

2) 部分保鲜技术设备精度要求严格,投资成本过高。如微冻贮藏期间温度的微小波动就会引起重结晶,从而破坏细胞组织,由于精良的温控设备价格昂贵,因此投资成本过高。生物保鲜剂有效成分含量低,会导致提取、纯化成本较高。

随着大黄鱼市场需求量的不断提高,发展更为安全、高效且经济的复合保鲜技术是大黄鱼保鲜领域的总体趋势。要实现这一目标,一方面应确定不同贮藏环境下大黄鱼的 SSO 种类,探明以群体感应为切入点的特定腐败菌致腐机制,以期采取有效的靶向控菌措施;另一方面应以预测微生物学和栅栏技术理论为基础,明确和量化不同保鲜技术下的协同效应,并与现代物流技术相结合,构建养殖、捕捞、加工和物流等全链条鲜度评价和控制体系。

参考文献:

- [1] 刘家富. 大黄鱼养殖与生物学[M]. 厦门: 厦门大学出版社, 2013: 6—8.
LIU Jia-fu. Culture and Biology of Large Yellow Croaker[M]. Xiamen: Xiamen University Press, 2013: 6—8.
- [2] 农业农村部渔业渔政管理局. 2019 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2019: 22—26.
Bureau of Fisheries of Ministry of Agriculture and Rural Affairs. China Fishery Statistical Yearbook[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2019: 22—26.
- [3] 杨卫, 冯小珊. 我国大黄鱼出口贸易发展存在的问题及对策分析[J]. 对外经贸实务, 2018(2): 49—52.
YANG Wei, FENG Xiao-shan. Analysis on the Problems and Countermeasures in the Development of Export Trade of Chinese *Pseudosciaena Crocea*[J]. Practice in Foreign Economic Relations and Trade, 2018(2): 49—52.
- [4] LI Ting-ting, WANG Dang-feng, LIU Nan, et al. Inhibition of Quorum Sensing-controlled Virulence Factors and Biofilm Formation in *Pseudomonas Fluores-*

- cens* by Cinnamaldehyde[J]. International Journal of Food Microbiology, 2018, 269: 98—106.
- [5] ZHENG Rui-hang, XU Xiao-rong, XING Jia-li, et al. Quality Evaluation and Characterization of Specific Spoilage Organisms of Spanish Mackerel by High-throughput Sequencing during 0 °C Cold Chain Logistics[J]. Foods(Basel, Switzerland), 2020, 9(312): 1—16.
- [6] DB32/T 1292—2008, 生鲜食品操作规范[S].
DB32/T 1292—2008, Operation Specification of Fresh Food[S].
- [7] CAMPOS C A, LOSADA V, RODRIGUEZ O, et al. Evaluation of an Ozone-slurry Ice Combined Refrigeration System for the Storage of Farmed Turbot(*Psetta Maxima*)[J]. Food Chemistry, 2006, 97(2): 223—230.
- [8] SUN Xiao-hong, XIAO Lei, LAN Wei-qing, et al. Effects of Temperature Fluctuation on Quality Changes of Large Yellow Croaker(*Pseudosciaena Crocea*) with Ice Storage during Logistics Process[J]. Journal of Food Processing and Preservation, 2018, 42(2): 1—8.
- [9] 郭儒岳, 凌建刚, 叶宇飞, 等. 流化冰超冷却对养殖大黄鱼贮藏保鲜效果的影响[J]. 食品工业科技, 2016, 37(8): 307—312.
GUO Ru-yue, LING Jian-gang, YE Yu-fei, et al. Effect of Superchilling in Slurry Ice on the Preservation of Farmed Large Yellow Croaker(*Pseudosciaena Crocea*)[J]. Science and Technology of Food Industry, 2016, 37(8): 307—312.
- [10] WANG Jing-jing, LIN Ting, LI Ji-bing, et al. Effect of Acidic Electrolyzed Water Ice on Quality of Shrimp in Dark Condition[J]. Food Control, 2014, 35(1): 207—212.
- [11] 袁成豪, 刘永乐, 黄轶群, 等. 臭氧冰制备技术及其在食品保鲜中的应用研究进展[J]. 食品与机械, 2019, 35(5): 224—230.
YUAN Cheng-hao, LIU Yong-le, HUANG Yi-qun, et al. Ozone Ice Preparation Technology and Its Research Advances in Food Preservation[J]. Food & Machinery, 2019, 35(5): 224—230.
- [12] 胡烨, 何建东, 王朋, 等. 养殖大黄鱼冰点调节剂研制[J]. 中国食品学报, 2013, 13(1): 51—60.
HU Ye, HE Jian-dong, WANG Peng, et al. Development of Freezing-point Regulator for Cultured Large Yellow Croaker[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2013, 13(1): 51—60.
- [13] ELIASSON S, ARASON S, MARGEIRSSON B, et al. The Effects of Superchilling on Shelf-life and Quality Indicators of Whole Atlantic Cod and Fillets[J]. LWT-food Science and Technology, 2019, 100: 426—434.
- [14] 郑明锋, 刘美华, 陈丽娇. 大黄鱼涂膜微冻保鲜技术[J]. 福建农业大学学报, 2005(1): 114—117.
ZHENG Ming-feng, LIU Mei-hua, CHEN Li-jiao. The Fresh Keeping Technology of Partial Freezing for Coated Large Yellow Croakers[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University(Natural Science Edition), 2005(1): 114—117.
- [15] SC/T 3101—2010, 鲜大黄鱼、冻大黄鱼、鲜小黄鱼、冻小黄鱼[S].
SC/T 3101—2010, Fresh *Pseudosciaena Crocea*, Frozen *Pseudosciaena Crocea*, Fresh *Larimichthys Polyactis*, Frozen *Larimichthys Polyactis*[S].
- [16] 张艳霞, 谢成民, 周纷, 等. 包装方式对养殖大黄鱼冻藏品质的影响[J]. 食品与机械, 2019, 35(8): 121—126.
ZHANG Yan-xia, XIE Cheng-min, ZHOU Fen, et al. Effects of Different Packaging Methods on the Quality Changes of Frozen Large Yellow Croaker (*Pseudosciaena Crocea*)[J]. Food & Machinery, 2019, 35(8): 121—126.
- [17] 戴志远, 翁丽萍, 王宏海. 养殖大黄鱼气调包装保鲜工艺研究[J]. 中国食品学报, 2010, 10(5): 204—211.
DAI Zhi-yuan, WENG Li-ping, WANG Hong-hai. Studies on the Fresh Keeping Technology of Modified Atmosphere Packaging for Cultivated *Pseudosciaena Crocea*[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2010, 10(5): 204—211.
- [18] ANTUNES-ROHLING A, CALERO S, HALAIHEL N, et al. Characterization of the Spoilage Microbiota of Hake Fillets Packaged under a Modified Atmosphere(MAP) Rich in CO₂ (50%CO₂/50%N₂) and Stored at Different Temperatures[J]. Foods, 2019, 8(10): 1—14.
- [19] HUANG H W, LUNG H M, YANG B B, et al. Responses of Microorganisms to High Hydrostatic Pressure Processing[J]. Food Control, 2014, 40: 250—259.
- [20] 杨华, 梅清清, 张慧恩. 超高压处理和贮藏对养殖大黄鱼中微生物、酶及风味的影响[J]. 食品科学, 2013, 34(21): 209—216.
YANG Hua, MEI Qing-qing, ZHANG Hui-en. Effect of High Hydrostatic Pressure and Storage on Microorganisms, Enzymes and Flavor Compounds in Cultured Yellow Croaker(*Pseudosciaena Crocea*)[J]. Food Science, 2013, 34(21): 209—216.
- [21] 杨宪时, 姜兴为, 李学英, 等. 伽马辐照对冰藏大黄鱼品质和货架期的影响[J]. 农业工程学报, 2011, 27(2): 376—381.
YANG Xian-shi, JIANG Xing-wei, LI Xue-ying, et al. Effects of Gamma Irradiation on Quality and Shelf Life of Iced *Pseudosciaena Crocea*[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2011, 27(2): 376—381.
- [22] 傅丽丽, 高原, 林敏, 等. 温度波动及电子束辐照对冷冻大黄鱼品质与货架期的影响[J]. 核农学报, 2017, 31(12): 2350—2357.

- FU Li-li, GAO Yuan, LIN Min, et al. Effect of Temperature Fluctuations and Electron Beam Irradiation on Quality and the Shelf Life of Frozen Large Yellow Croaker[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2017, 31(12): 2350—2357.
- [23] 王桂洋, 黄旭镇, 朱军莉, 等. 臭氧水、电解水和高盐溶液对冷藏大黄鱼品质的影响[J]. 食品工业科技, 2014, 35(14): 343—346.
- WANG Gui-yang, HUANG Xu-zhen, ZHU Jun-li, et al. Effect of Ozone Water, Electrolyzed Water and High Salt Solution on the Quality of Large Yellow Croaker during the Refrigerated Storage[J]. Science and Technology of Food Industry, 2014, 35(14): 343—346.
- [24] 朱军莉, 陆海霞, 孙丽霞, 等. 一种大黄鱼的复合保鲜方法: 中国, 201410187384.2[P]. 2014-08-13.
- ZHU Jun-li, LU Hai-xia, SUN Li-xia, et al. A Compound Preservation Method for *Pseudosciaena Crocea*: China, 201410187384.2[P]. 2014-08-13.
- [25] 张晓艳, 杨宪时, 李学英, 等. 辐照和保鲜剂对淡腌大黄鱼保鲜效果的研究[J]. 现代食品科技, 2012, 28(7): 768—771.
- ZHANG Xiao-yan, YANG Xian-shi, LI Xue-ying, et al. Application of Gamma Irradiation and Additive in Fresh-keeping of the Mildly Salted *Pseudosciaena Crocea*[J]. Modern Food Science and Technology, 2012, 28(7): 768—771.
- [26] 王玉婷, 邵秀芝, 冀国强. 茶多酚、壳聚糖、柠檬酸复合保鲜大黄鱼的配比优化研究[J]. 食品工业, 2011, 32(6): 41—43.
- WANG Yu-ting, SHAO Xiu-zhi, JI Guo-qiang. Effect of Ozone Water, Study on Optimization of Formula of Tea Polyphenol, Nisin and Citric Acid in Compound Preservation of *Pseudosciaena Crocea*[J]. The Food Industry, 2011, 32(6): 41—43.
- [27] 陶文斌. 低钠盐轻腌对养殖大黄鱼品质及风味影响研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2019: 77—78.
- TAO Wen-bin. Study on the Effects of Low-Sodium Salton the Quality and Flavor of *Larimichthys Crocea* during Salting[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2019: 77—78.
- [28] 蓝蔚青, 冯豪杰, 刘大勇, 等. 微生物源生物保鲜剂对水产品腐败菌作用机制研究进展[J]. 包装工程, 2020, 41(5): 31—38.
- LAN Wei-qing, FENG Hao-jie, LIU Da-yong, et al. Research Progress on Mechanism of Microbial Source Bio-preservatives on Spoilage Bacteria of Aquatic Products[J]. Packaging Engineering, 2020, 41(5): 31—38.
- [29] HUI Guo-hua, GAO Yuan-yuan, FENG Hai-lin, et al. Effects of Chitosan Combined with Nisin Treatment on Storage Quality of Large Yellow Croaker (*Pseudosciaena Crocea*)[J]. Food chemistry, 2016, 203: 276—282.
- [30] WU Tian-tian, GE Yu-jun, LI Yuan, et al. Quality Enhancement of Large Yellow Croaker Treated with Edible Coatings Based on Chitosan and Lysozyme[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2018, 120: 1072—1079.
- [31] FU Ling-lin, WANG Chong, RUAN Xin-ming, et al. Preservation of Large Yellow Croaker(*Pseudosciaena Crocea*) by Coagulin L1208, a Novel Bacteriocin Produced by *Bacillus Coagulans* L1208[J]. International Journal of Food Microbiology, 2018, 266: 60—68.
- [32] 雷丽萍, 朱跃骅, 张剑等. 茶多酚对冰藏大黄鱼品质及微生物的影响[J]. 茶叶科学, 2017, 37(5): 523—531.
- LEI Li-ping, ZHU Yue-hua, ZHANG Jian, et al. Effects of Tea Polyphenols on Quality and Microorganisms of *Pseudosciaena Crocea* during Iced Storage[J]. Journal of Tea Science, 2017, 37(5): 523—531.
- [33] 蓝蔚青, 刘嘉莉, 许巧玲, 等. 植酸与竹醋液对冰藏大黄鱼品质、微生物与水分迁移影响[J]. 食品与发酵工业, 2020, 46(7): 173—179.
- LAN Wei-qing, LIU Jia-li, XU Qiao-ling, et al. Effects of Phytic Acid and Bamboo Vinegar on the Quality, Microorganism and Water Migration of Large Yellow Croaker(*Pseudosciaena Crocea*) during Ice Storage[J]. Food and Fermentation Industries, 2020, 46(7): 173—179.
- [34] LI Ting-ting, HE Bin-bin, MEI Yong-chao, et al. Inhibitory Effect of Vanillin on the Virulence Factors and Biofilm Formation of *Hafnia Alvei*[J]. LWT-food Science and Technology, 2019, 102: 223—229.
- [35] LI Ting-ting, MEI Yong-chao, HE Bin-bin, et al. Reducing Quorum Sensing-mediated Virulence Factor Expression and Biofilm Formation in *Hafnia Alvei* by Using the Potential Quorum Sensing Inhibitor L-Carvone[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 9: 1—11.
- [36] 谢晶, 蓝蔚青. 水产品流通过程中保鲜技术研究进展[J]. 中国食品学报, 2017, 17(7): 1—8.
- XIE Jing, LAN Wei-qing. Research Progress of Aquatic Products Preservation Technology during Circulation[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2017, 17(7): 1—8.
- [37] ZHU Jun-li, ZHAO Ai-fei, FENG Li-fang, et al. Quorum Sensing Signals Affect Spoilage of Refrigerated Large Yellow Croaker(*Pseudosciaena Crocea*) by *Shewanella Baltica*[J]. International Journal of Food Microbiology, 2016, 217: 146—155.
- [38] FU Ling-lin, WANG Chong, LIU Na-na, et al. Quorum Sensing System-Regulated Genes Affect the Spoilage Potential of *Shewanella Baltica*[J]. Food Research International (Ottawa, Ont), 2018, 107: 1—9.

- [39] GE Yang-yang, ZHU Jun-li, YE Xiao, et al. Spoilage Potential Characterization of *Shewanella* and *Pseudomonas* Isolated from Spoiled Large Yellow Croaker(*Pseudosciaena Crocea*)[J]. Letters in Applied Microbiology, 2017, 64(1): 86—93.
- [40] 朱彦祺, 郭全友, 姜朝军, 等. 新鲜大黄鱼优势腐败菌碳源利用的差异性分析[J]. 食品科学, 2018, 39(16): 183—192.
- ZHU Yan-qi, GUO Quan-you, JIANG Chao-jun, et al. Analysis of the Difference in Carbon Source Utilization Profiles of the Dominant Spoilage Bacteria in Fresh *Pseudosciaena Crocea* Stored at Different Temperatures[J]. Food Science, 2018, 39(16): 183—192.
- [41] 戴志远, 翁丽萍. 气调保鲜养殖大黄鱼特定腐败菌动态变化初步研究[J]. 中国食品学报, 2010, 10(1): 122—126.
- DAI Zhi-yuan, WENG Li-ping. The Preliminary Study on Microbial Growth Kinetics Change of Specific Spoilage Organisms for Cultured Large Yellow Croaker under Modified Atmosphere Packaging[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2010, 10(1): 122—126.
- [42] DALGAARD P, MADSEN H L, SAMIEIAN N, et al. Biogenic Amine Formation and Microbial Spoilage in Chilled Garfish (*Belone Belone Belone*)-Effect of Modified Atmosphere Packaging and Previous Frozen Storage[J]. Journal of Applied Microbiology, 2006, 101(1): 80—95.
- [43] 张雯, 卞丹, 王芳婷, 等. 大黄鱼源腐败菌的腐败能力与粘附性研究[J]. 中国食品学报, 2019, 19(1): 117—124.
- ZHANG Wen, BIAN Dan, WANG Fang-ting, et al. The Ability of Spoilage and Adhesion of Spoilage Bacteria Isolated from Large Yellow Croaker(*Pseudosciaena Crocea*)[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2019, 19(1): 117—124.
- [44] 郭全友, 单珂, 姜朝军, 等. 源自轻腌大黄鱼的特定腐败菌特性及腐败能力[J]. 食品科学, 2020, 41(1): 24—32.
- GUO Quan-you, SHAN Ke, JIANG Chao-jun, et al. Characterization and Spoilage Potential of Specific Spoilage Organisms Isolated from Lightly Salted Large Yellow Croaker(*Pseudosciaena Crocea*)[J]. Food Science, 2020, 41(1): 24—32.
- [45] 许振伟, 许钟, 杨宪时, 等. 鱼类腐败菌腐败能力测定方法[J]. 食品科学, 2010, 31(20): 355—359.
- XU Zhen-wei, XU Zhong, YANG Xian-shi, et al. Comparative Evaluation of Two Methods for Determining Spoilage Ability of Fish Spoilage Bacterium *Shewanella Putrefaciens*[J]. Food Science, 2010, 31(20): 355—359.
- [46] FUQUA W C, WINANS S C, GREENBERG E P. Quorum Sensing in Bacteria: the LuxR-LuxI Family of Cell Density-responsive Transcriptional Regulators[J]. Journal of bacteriology, 1994, 176(2): 269—275.
- [47] 励建荣. 海水鱼类腐败机制及其保鲜技术研究进展[J]. 中国食品学报, 2018, 18(5): 1—12.
- LI Jian-rong. Research Progress on Spoilage Mechanism and Preservation Technology of Marine Fish[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2018, 18(5): 1—12.
- [48] WATSON W T, MINOGUE T D, VAL D L, et al. Structural Basis and Specificity of Acyl-Homoserine Lactone Signal Production in Bacterial Quorum Sensing[J]. Molecular Cell, 2002, 9(3): 685—694.
- [49] TANG Rong, ZHU Jun-li, FENG Li-fang, et al. Characterization of LuxI/LuxR and Their Regulation Involved in Biofilm Formation and Stress Resistance in Fish Spoilers *Pseudomonas Fluorescens*[J]. International Journal of Food Microbiology, 2019, 297: 60—71.
- [50] LI Xue, ZHANG Gong-liang, ZHU Yao-lei, et al. Effect of the luxI/R Gene on AHL-Signaling Molecules and QS Regulatory Mechanism in *Hafnia Alvei* H₄[J]. AMB Express, 2019, 9(1): 1—11.
- [51] MA Lu-yan, WANG Juan, WANG Shi-wei, et al. Synthesis of Multiple *Pseudomonas Aeruginosa* Biofilm Matrix Exopolysaccharides is Post-transcriptionally Regulated[J]. Environmental Microbiology, 2012, 14(8): 1995—2005.
- [52] GU Qing-qing, FU Ling-lin, WANG Yan-bo, 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]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2013, 61(47): 11645—11652.
- [53] WANG Yan-bo, WANG Fei-fei, WANG Chong, et al. Positive Regulation of Spoilage Potential and Biofilm Formation in *Shewanella Baltica* OS155 via Quorum Sensing System Composed of DKP and Orphan LuxRs[J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 1—14.
- [54] 朱素芹. 冷藏凡纳滨对虾特定腐败菌群体感应现象与致病能力的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2015: 60—62.
- ZHU Su-qin. Study on the Quorum Sensing and Spoilage Potential of Special Spoilage Organisms of Refrigerated *Litopenaeus Vannamei*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2015: 60—62.
- [55] 李婷婷, 崔方超, 马艳, 等. 群体感应 AHLs 对温和气单胞菌体外致腐因子分泌的影响[J]. 食品与发酵工业, 2017, 43(3): 54—60.
- LI Ting-ting, CUI Fang-chao, MA Yan, et al. Influence of Quorum Sensing AHLs on Spoilage Factor Secretion

- of *Aeromonas Sobria*[J]. Food and Fermentation Industries, 2017, 43(3): 54—60.
- [56] LIU Li, YAN Yu-ping, FENG Li-fang, et al. Quorum Sensing *AsaI* Mutants Affect Spoilage Phenotypes, Motility, and Biofilm Formation in a Marine Fish Isolate of *Aeromonas Salmonicida*[J]. Food Microbiology, 2018, 76: 40—51.
- [57] GUO Quan-you, ZHU Yan-qi, WANG Lu-min, et al. Shelf Life Prediction and Bacterial Flora for the Fresh and Lightly Salted *Pseudosciaena Crocea* Stored at Different Temperatures[J]. Emirates Journal of Food and Agriculture, 2018, 30(1): 39—48.
- [58] 修艳辉. 鱼源腐败希瓦氏菌生长动力学及碳源代谢研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017: 55—56.
XIU Yan-hui. Carbon Utilization and Growth Kinetics of *Shewanella Putrefaciens* Isolated from Fish[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017: 55—56.
- [59] HE Mu, GUO Quan-you, SONG Wei, et al. Inhibitory Effects of Chitosan Combined with Nisin on *Shewanella Spp.* Isolated from *Pseudosciaena Crocea*[J]. Food Control, 2017, 79: 349—355.
- [60] 孟玉霞, 崔惠敬, 赵前程, 等. 植物精油对冷藏大黄鱼优势腐败菌的抑制作用及其机制[J]. 水产学报, 2018, 42(7): 1140—1153.
- MENG Yu-xia, CUI Hui-jing, ZHAO Qian-cheng. et al. Antimicrobial Effects and Mechanism of Action of Essential Oils against Dominant Spoilage Bacteria Isolated from Large Yellow Croaker(*Larimichthys Crocea*) during Chilled Storage[J]. Journal of Fisheries of China, 2018, 42(7): 1140—1153.
- [61] ZHU Jun-li, ZHANG Yu-wei, DENG Jing-min, et al. Diketopiperazines Synthesis Gene in *Shewanella Baltica* and Roles of Diketopiperazines and Resveratrol in Quorum Sensing[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(43): 12013—12025.
- [62] WANG Yan-bo, WANG Fei-fei, BAO Xing-yue, et al. Inhibition of Biogenic Amines in *Shewanella Baltica* by Anthocyanins Involving a Quorum Sensing System[J]. Journal of Food Protection, 2019, 82(4): 589—596.
- [63] 黄旭镇. 大黄鱼特定腐败菌波罗的海希瓦氏菌 QS 系统的鉴定及茶多酚调控研究[D]. 杭州: 浙江工商大学, 2015: 57—59.
HUANG Xu-zhen. Identification of Quorum Sensing System in SSO *Shewanella Baltica* from *Pseudosciaena Crocea* and Interference of its QS-Related Spoilage by Tea Polyphenols[D]. Hangzhou: Zhejiang Gongshang University, 2015: 57—59.