

群体感应系统对发酵食品的影响

金博, 乔瑞芳, 张菁, 甄文婧, 顾悦*
(内蒙古农业大学食品科学与工程学院 呼和浩特 010018)

摘要 发酵是食品保鲜的重要策略。发酵食品是种类各异的微生物共同作用的结果,赋予产品特殊的风味。群体感应系统是一种针对性强、普遍存在的微生物调控机制。其以种群密度为基础,通过感知信号分子浓度的方式,调控多种基因表达的行为。根据不同类型的信号分子,将群体感应系统划分为三大类。本文概述发酵食品、三大类群体感应系统,阐述群体感应系统对微生物共培养的积极作用、防治有害微生物及对发酵食品品质的影响。从群体感应的角度出发,拓宽微生物在发酵食品中的研究思路,为进一步提高微生物在食品生产中的应用提供参考。

关键词 群体感应; 发酵食品; 共培养; 有害微生物; 食品品质

文章编号 1009-7848(2023)12-0375-10 **DOI:** 10.16429/j.1009-7848.2023.12.037

发酵是一种借内源酶或外源发酵剂的发酵作用来加工、处理食物的方式,可使食物保质期延长、风味多元,得到的产品就是发酵食品,富集、驯化及培养不同种类的微生物实际就是发酵食品的制作过程^[1]。发酵食品是功能性菌株重要的载体,传统发酵食品里的微生物经过不断的演化,优良的微生物资源得以保留,微生物多样性丰富^[2]。在发酵食品生产过程中,往往不是单一微生物作用的结果,需要多种微生物共同作用以完成发酵过程。在发酵的微生态环境中微生物会与环境基质作用,因此发酵食品的品质、风味与多种功能性微生物相关联。在同一微生态环境下,微生物间存在复杂的相互作用,以互相交换或补偿代谢物的方式,应对环境变化对自身造成的胁迫,使发酵进程得以延续^[3]。在实际生产中,多菌株组合的复合发酵剂有着很好的应用效果,可以提升产品的个性化,丰富产品的感官特性,是一种强化发酵高效且简单的手段^[4]。

然而,在微生物间的相互作用并非只有能量或代谢产物的相互交换,微生物间存在着能进行信息交流的机制,被称为群体感应(quorum sensing, QS)系统^[5]。群体感应系统由自信号分子、特异性受体蛋白和下游调节蛋白共同构建而成,是基

于产生、检测、应答一定浓度自体诱导物(Autoinducers, AIs),激活或抑制特定靶基因表达,调控个体生理功能、协调群体行为的一种机制,通过群体感应可以实现微生物细胞种内及种间的信息交流^[6]。调节过程中的自体诱导物又称信号分子,其浓度往往与种群密度呈正相关。群体感应系统调控着细菌整个生长繁殖过程,实现调控微生物生物发光,形成生物被膜,合成胞外多糖,产生细胞外酶,分泌毒素,生成抗生素等生理过程^[7]。

探究发酵食品生产过程中的群体感应系统为增强发酵菌株的益生性,促进菌株的发酵作用,定向提高其生产性能提供新的思路。本文介绍群体感应系统的三大类型,探讨群体感应在菌株共培养、拮抗有害微生物和提升发酵食品品质方面的应用。

1 群体感应系统及其分类

群体感应是细菌间的信息交流机制,根据细胞外信号分子的浓度变化进行自我协调的一种群体行为。信号分子起到启动群体感应系统的作用,特异性受体蛋白对信号分子的浓度依赖性响应,下游调控蛋白开启对特定基因的表达。根据群体感应系统利用的信号分子类型不同可以划分为三大类型^[8]:1) 呋喃硼酸二酯(Autoinducer-2, AI-2),在革兰氏阳性菌和革兰氏阴性菌中 AI-2 介导的 LuxS/AI-2 群体感应系统;2) 寡肽(Autoinducing peptides, AIPs), AIPs 介导的革兰氏阳性菌的双组

收稿日期: 2022-12-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(32201996, 31960467)

第一作者: 金博,男,硕士生

通信作者: 顾悦 E-mail: gyimau@126.com

分群体感应系统;3)N-酰基高丝氨酸内酯 (Acyl-homoserine-lactone, AHLs), AHLs 介导的革兰氏阴性菌的 LuxI/LuxR 群体感应系统。此外,有研究发现还可能有一种可以替代肾上腺素/去甲肾上腺素的信号分子 AI-3,肾上腺素受体阻断剂可以抑制信号分子 AI-3^[9]。信号分子 AI-3 受到 AI-3/肾上腺素/去甲肾上腺素群体感应系统的感知,有些细菌的 QseB/C 被认为是其受体,通过激素的调节作用在真核细胞中进行信息的传导^[10]。

1.1 信号分子 AI-2 介导的群体感应系统

信号分子 AI-2 在结构上呈现上、下对称的双五元环结构,是呋喃酮的衍生物^[11]。形成信号分子 AI-2,起始物 S-腺苷甲硫氨酸(S-adenosylmethionine, SAM)在甲基转移酶的催化下转化成 S-腺苷同型半胱氨酸 (S-adenosyl homocysteine, SAH)。Pfs 编码的 S-腺苷同型半胱氨酸核苷酸酶水解 SAH 得到 S-核糖同型半胱氨酸 (S-Ribosylhomocysteine, SRH),并被生物合成关键酶 LuxS 转化为信号分子 AI-2 前体分子 4,5 二羟基-2,3-戊二酮 (DPD) 和同型半胱氨酸 (Homocysteine, HCY)。DPD 自身环化得到信号分子 AI-2, HCY 得到甲基生成 SAM 继续进入甲硫氨酸循环^[12]。

信号分子 AI-2 诱导细菌群体感应系统应答,当种群达到高密度时,会产生一系列生理调控过程,包括生物发光、运动、生物膜形成、抗逆、代谢产物积累或致病因子表达等^[13]。与大多数信号分子情况不同,信号分子 AI-2 在革兰氏阴性菌和革兰氏阳性菌中均能诱导群体感应现象,并被认为构成了细菌交流的跨专一系统,甚至能影响不产生信号分子 AI-2 或没有信号分子 AI-2 受体蛋白的细菌,信号分子 AI-2 也参与到其它微生物的信号转导,并且调控其下游基因表达^[14]。有研究表明,运动发酵单胞菌本身并不产生信号分子 AI-2,却响应了外源信号分子 AI-2,同时促进了产物乙醇的增加^[15]。

信号分子 AI-2 的检测,可利用哈维氏弧菌 BB170 感应信号分子 AI-2 并发光的特性,该报告菌株的荧光强度可显示信号分子 AI-2 的活性^[16]。杨杰^[17]优化了重组蛋白质 LuxS 和 pfs 的诱导表达和纯化条件,并利用 luxS 和 pfs 基因得到重组蛋白质并在体外成功合成活性优良的 AI-2。Martin

等^[18]构建了一组空肠弯曲菌 81-176 的突变/互补菌株,与野生型相比, luxS 突变菌株形成的生物膜量均显著减少,并且丧失了产生信号分子 AI-2 的能力,对 luxS 突变菌株进行回补,其恢复了产生信号分子 AI-2 的能力,形成了完整结构的生物膜,菌落大小与野生型水平一致。

1.2 信号分子 AIPs 介导的群体感应系统

微生物体内运输的肽类物质,对生理和行为的调控起着重要的作用,既可以作为营养的来源,也能通过感受环境中的肽类信号物质的浓度进而感受环境的变化。后一种功能在革兰氏阳性菌中得到证实,其控制着如产孢、毒力和接合转移等多种主要的代谢过程^[19]。大多数革兰氏阳性细菌都依赖于双组分群体感应系统进行交流,由寡肽类信号分子 AIPs 介导,体积小、稳定性高,具有特异性和多样性的特征,超高效液相色谱与电喷雾质谱结合的方法可对其进行定性定量检测^[22]。细菌在胞内核糖体中合成、转录、加工修饰出具有活性的特异性自诱导肽 AIPs, AIPs 无法自由穿透到胞外,借由膜上通道蛋白或 ATP 结合盒转运蛋白 (ABC) 分泌到胞外。分泌的自诱导肽 AIPs 的浓度积累到细胞膜 AIP 信号识别系统的阈值浓度时,磷酸化后传递给下游靶基因,激活细胞膜上的双组分磷酸激酶系统 (TCS),进而调控相关靶基因的表达,实现其对代谢的调控^[20]。Liu 等^[21]发现益生植物乳杆菌 K25 的群体感应系统以双组分系统和 ABC 转运蛋白适应冷应激反应,提高乳酸菌在发酵食品的应用能力。

1.3 信号分子 AHL 介导的群体感应系统

酰基高丝氨酸内酯类 (AHL) 作为信号分子 (AI-1) 调控革兰氏阴性细菌的群体感应系统。AHL 类分子具有一个高度保守的高丝氨酸内酯环并通过酰胺键连接到酰基链上^[22]。AHL 类信号分子酰胺链的不同长度及 3 号位碳原子不同类型的取代基团,使 AHL 具有多种同系物,例如 3-oxo-C6-HSL 是哈维氏弧菌群体感应系统特有的信号分子,使革兰氏阴性细菌在调控功能上的产生差异,并衍生出其它子系统,如 LasI/LasR 型群体感应系统调控细菌的毒力因子表达、AbaI/AbaR 型群体感应系统调控细菌生物膜的形成^[23]。以硫腺苷甲硫氨酸与脂肪酰基载体蛋白为底物在 LuxI

酶的催化下合成信号分子 AHL, 累积到一定浓度与 LuxR 受体结合, 并激活其所连接的靶基因的表达, 同时, 该复合体反馈调节抑制信号分子 AHLs 及 luxR 蛋白的产生^[24]。细菌生物感应器 β -半乳糖苷酶活性检测等方法为信号分子 AHLs 有效的检测手段^[12]。

2 群体感应在发酵食品生产中的作用

2.1 群体感应系统对微生物共培养的调控作用

多菌种组合的复配发酵剂相比单菌种的纯种培养, 多种微生物的分工协作更好地适应了复杂多变的发酵环境, 更加高效的完成发酵工作, 发酵产品的品质大大提升。微生物的共培养主要包括接触共培养(按一定比例简单混合培养)和非接触共培养(在同一培养体系中生长, 种群间彼此分离但存在交流)两种^[25]。LuxS/AI-2 群体感应系统广泛存在于各种属细菌中, 成为连接多种微生物共同完成发酵工作、发挥其益生功效的关键媒介。群体感应现象不仅仅存在于单菌株培养, 影响共培养体系下不同种属细菌的功能表达, 比如共培养体系下细菌素的合成、生物被膜的生成以及毒力因子的产生等方面, 还能对菌群比例进行调控^[26]。

细菌素是细菌分泌的一类抑制同一生长体系其它微生物的活性多肽, 筛选或诱导微生物产细菌素的一种途径是与特定靶标微生物共培养。Li 等^[27]将植物乳杆菌 AB-1 和干酪乳杆菌共培养时, 提升了植物乳杆菌 AB-1 抗菌活性、群体感应系统 luxS 基因和细菌素调节操纵子 (*plnB* 和 *plnC*) 的转录水平, 共接种于凡纳滨对虾中, 显著抑制虾中的腐败生物的生长且 AI-2 的活性增强, 对贮存水产品提供一种新的思路。张腾^[28]研究发现, 植物乳杆菌 HE-1 单独培养时并不产生抑菌物质, 诱发植物细菌素的应激机制是环境中存在其它竞争微生物, 与肠球菌、发酵乳杆菌、植物乳杆菌、乳酸乳球菌、乳酸片球菌、金黄色葡萄球菌、枯草芽孢杆菌、大肠杆菌和藤黄微球菌共培养时, 产抑菌物质的植物乳杆菌 HE-1 中检测到了 luxS 基因片段, 证明植物乳杆菌 HE-1 具有 LuxS/AI-2 的群体感应系统, 信号分子 AI-2 的增量均大于单独培养时的浓度, 说明信号分子的存在可能促进了细菌素的表达。细菌素作为发酵剂的发酵副产物存在于

发酵制品中或许可以成为新产品的开发策略, 植物乳杆菌作为诱导菌对乳酸菌产细菌素有一定的调控作用, 对开发共培养体系细菌素合成系统具备实际的应用价值。

针对有益菌和腐败菌的群体感应系统采取不同的处理手段, 可以提高群体感应在食品保鲜防腐方面的重要作用。Song 等^[29]研究发现, 鼠李糖乳杆菌微胶囊有效抑制大肠杆菌生物膜的形成, 清除成熟生物膜, 通过分泌咪喃酮酰硼酸二酯类信号分子抑制大肠杆菌群体感应中 *luxS*、*lsrK* 和 *lsrR* 基因的转录。了解共培养体系中生物被膜的形成规律, 找到有效抑制生物被膜形成的方法, 有助于控制由于生物被膜黏附而导致的食品污染与腐败现象。Park 等^[30]发现清酒乳杆菌 NR28 能抑制 LuxS/AI-2 转导途径进而影响大肠埃希氏菌 ATCC-43894 致病性的表达, 显示出群体感应系统对于提高发酵食品共培养体系安全性方面的作用。

微生物共培养体系中, 不同群体密度的比例影响着整个发酵系统的生产性能、效率及稳定性, 按一定的接种比例以及固定化培养等尽管取得了一定的效果, 但仍难以调控实际生产过程中不同群体密度的比例。群体感应系统作为一种结构简单、机制清晰的生物通信系统, 已被用于合成生物学工具的开发和研究^[31]。一定浓度的信号分子 AHL 激活特定的群体感应系统并启动下游基因转录, 通过负反馈抑制机制, 阻止细菌生长, 或者杀死部分细菌使死亡的菌株与生长的菌株之间达到平衡, 从而实现程序化的调控种群比例。这种负反馈抑制机制调控种群比例的方式有: 表达裂解蛋白、毒素蛋白等。此外, 利用广泛存在于多种微生物的信号分子 AI-2 作为连接介质, 正向调控共培养体系成员的生长, 从而避免了额外的代谢压力^[32]。以上研究表明利用群体感应对共培养体系中目标菌株代谢产物的调控, 可以更高效发挥目标菌株的功能特性, 以及对发酵进程的调控作用。

2.2 利用群体感应系统防治有害微生物

2.2.1 对信号分子的检测可作为食物腐败变质的指标 高蛋白食物是造成食物腐败变质的诱因之一, 有研究发现发酵肉制品、发酵乳制品等也会受到分解蛋白的致腐菌污染, 并发现了具有活性的

AHLs,如假单胞菌、气单胞菌、肠杆菌科菌。这3种菌均属革兰氏阴性菌,Yuan等^[33]利用RNA测序技术揭示了受AHLs介导的细菌群体感应与食品腐败相关。韩国假单胞菌PS1产蛋白酶、脂肪酶活性和生物膜等与腐败相关的特征受到外源AHLs的影响^[34]。细菌群体感应系统调控其腐败性和致病性,腐败菌和致病菌的信号分子往往具有很强的特异性。因此,在早期发酵阶段对样品中信号分子进行检测,鉴定信号分子结构以及其群体感应类型,对食品腐败变质的标志进行判断,针对性制定防治潜在有害菌的措施,以避免发酵食品环境中滋生的病原微生物和腐败微生物导致的安全事故。Shobharani等^[35]经TLC(薄层层析法)检测了发酵乳中腐败微生物假单胞菌属中的不同AHLs,用GC(气相色谱法)和GC-MS(气相色谱-质谱法)鉴定出其化学结构,添加2(5H)-呋喃酮抑制信号分子AHLs,有效延长了发酵乳的货架期。

2.2.2 利用QSI防治有害微生物 通过干扰、阻断有害微生物的群体感应系统,从而抑制有害微生物生理功能的表达,如生物膜的形成、毒力因子的表达等,进而提高发酵食品的安全性,这种靶向于干扰特定的群体感应系统,阻断其种内或种间的信息交流的方式被称为群体感应抑制剂(Quorum sensing inhibitors,QSI)^[36]。QSI有着低分子量、高特异性、稳定、对宿主无不良影响等特点,能对群体感应的合成-识别-表达产生干扰或抑制的效果。QSI主要有3种作用方式^[12]:1)抑制群体感应合成信号分子途径中关键酶的活性,以限制信号分子合成,使释放到环境中的信号分子浓度达不到受体蛋白所表达的阈值浓度;2)利用降解信号分子的微生物酶类或化学物质,水解环境中的信号分子;3)减少群体感应系统受体蛋白的活性或数量,减少信号分子与受体蛋白的接触结合,让群体感应信号分子结构类似物与受体蛋白竞争性结合。

添加香料增香、去腥、去除异味是发酵肉制品的加工工艺中重要的一步,发酵乳制品添加不同种类的香精改变产品的风味,不仅如此,这些香料还是天然的植物源群体感应抑制剂,可以抑制信号分子AHLs的生成来降低腐败率,例如黄酮、花青素、单宁、茶多酚等^[37]。Chen等^[38]发现香豆酸能

抑制猪肉中腐败菌的群体感应系统,延缓肉品的腐败变质,并能减少生物胺的产生。部分食材辅料同样具有群体感应淬灭的活性,例如生姜提取物姜辣素是一种信号分子AHL的结构类似物,可阻断信号分子AHL同其群体感应受体LasR蛋白的结合,含有群体感应淬灭活性物质的食用植物还有大蒜、肉桂、胡萝卜等^[39-40]。

添加植物香精、香料是制作、腌制多数发酵食品的必要程序,与部分食物原料一起,贡献风味物质,提高营养水平,无毒无害兼具有群体感应淬灭效果,利用天然产物防治有害微生物,保证了发酵的“健康”进行,并对开发新口味、新功能的发酵产品提供支持。

2.2.3 利用发酵产物开发QSI 乳酸菌是发酵食品的主要优势菌群,有研究发现发酵食品的粗提取物在生物防腐方面有很好的效果,这些粗提取物可能来源于发酵产品的部分产物,也可能与食材本身的化学成分有关,对于开发QSI而言蕴藏着巨大的潜力。Cui等^[41]从传统腌黄瓜中分离得到了一株面包乳杆菌ZHG 2-1,其粗提取物(CE)对铜绿假单胞菌的高丝氨酸内酯(AHL)有着较高的降解能力,并且提升了铜绿假单胞菌对抗生素的敏感性。不仅如此,ZHG 2-1显著抑制了包括蛋白酶、几丁质酶和胞外多糖等在内的多种毒力因子基因的表达。Lv等^[42]从泡菜中分离出具有强群体淬灭活性的植物乳杆菌CY1-1,对温和气单胞菌(革兰氏阴性病原菌,具有多种致病因子,可导致水产养殖病害的发生)分泌的N-酰基高丝氨酸内酯的降解率接近100%。植物乳杆菌CY1-1的代谢物抑制了温和气单胞菌生物膜形成的能力,使其生物膜的厚度减少。上官文丹等^[43]研究表明鼠李糖乳杆菌MS1菌株的乙酸乙酯提取物(MS1-QSI)对副溶血弧菌群体感应信号分子AI-2活性、鞭毛运动(群集和泳动)、胞外多糖合成、生物被膜形成均有抑制作用,并表现出浓度依赖性。LAB可以通过提高AI-2表达,抑制铜绿假单胞菌生物膜形成和绿脓菌素表达来抑制其生长^[44]。

食物自身的化学成分也具有淬灭群体感应的效果。Srivastava等^[45]从牛初乳中分离提取出一种对金黄色葡萄球菌群体感应系统及其毒力因子表达有抑制效果的多聚己糖化合物CHS。奶制品中

的 *D*-半乳糖是天然的信号分子 AI-2 抑制剂, *D*-半乳糖与 AI-2 受体竞争性结合, 降低了哈维氏弧菌 AI-2 的活性, 抑制了 LuxS/AI-2 群体感应系统调控的具核梭杆菌生物膜的形成^[46]。

能抑制信号分子 AI-2 活性的物质还有肉品中部分脂肪酸如亚油酸、油酸等^[47]。

因此, 监测腐败菌和致病菌的信号分子并制定预防措施, 利用群体感应抑制剂防治有害微生物, 抑制信号分子合成, 以降解信号分子的方式干扰群体感应系统可以有效抑制食品中的有害微生物, 提高产品的安全性。

2.3 群体感应系统对发酵食品品质的影响

2.3.1 促进代谢产物的积累 微生物可以依赖群体感应系统应对发酵过程中产酸不断增多和水分活度下降等环境“胁迫”, 使其具备了低温发酵或腌制处理的基础^[8]。同时, 低胁迫的环境应激能在一定程度上更好的刺激菌体的生长以及代谢产物的积累。以细菌素为例, 段娇娇等^[48]从白酒酒醅中分离的高产细菌素的粪肠球菌 Gr17 (*Enterococcus faecalis* Gr17), 1/4 MRS 营养胁迫条件正向调控了粪肠球菌 Gr17 细菌素合成, 细菌素结构基因 *ent I*、*ent J* 和 *ent Gr17*, ABC 转运系统调节基因 *AS-48E*、*AS-48F*、*AS-48G*、*AS-48H*, 自诱导肽基因 AIP 以及双组分调节基因 *hpk* 和 *rr* 的表达均显著上调。Gu 等^[49]研究表明信号分子 AI-2 的活性以及 *luxS* 基因的表达在稀释的 MRS 中显著提高和上调。生物防腐剂 II 型细菌素的合成过程由 AIP 介导的三组分调节系统调控(由 AIP、组氨酸蛋白激酶与反应调节蛋白的双组分系统构成)。有研究发现^[50], 一定程度的酸胁迫促进了细菌素的合成, 自诱导肽的分泌增多, 双组分基因以及细菌素编码基因表达上调, 影响了种内三组分群体感应系统促进了细菌素的产生。

另外, 外源添加信号分子能改变启动细菌素基因表达的时间以达到提升细菌素的产量的目的。张筠等^[51]研究发现细菌素受到 AIP 的控制, 在菌株 L-ZS9 培养液中添加 AIP, 明显增强了对肠杆菌的抑制作用, 细菌素的产量增多。将植物乳杆菌 RUB1 与肠球菌 *hirae* 1003、肠球菌 *hirae* LWS、发酵乳酸杆菌 RC4、植物乳杆菌 B6 共培养均能提高细菌素活性和细菌素相关基因的表达^[52]。

除了外源添加 AIP 促使细菌素增多以外, 与某些特定细菌或其无细胞上清液共培养也能诱导细菌素的产生。植物乳杆菌 RUB1 产生 II b 类细菌素直接受自诱导肽或特定菌株的影响, 为细菌素的生产提供了新的方法。

清酒乳杆菌 (*Lactobacillus sake*)、干酪乳杆菌 (*Lactobacillus casei*) 和植物乳杆菌 (*Lactobacillus plantarum*) 等常见的乳酸菌发酵剂都能分泌优质胞外多糖, 乳酸菌胞外多糖可以降低酪蛋白网络硬度达到脱水收缩的目的, 可以提高乳制品的稳定性^[53]。胞外多糖是乳酸菌生物膜的主要成分, 乳酸菌生物膜的分泌受到 LuxS/AI-2 群体感应系统的调控。纪亚楠^[54]研究发现一定质量分数 NaCl 的胁迫下, 植物乳杆菌 5-4-1 和乳酸片球菌 TG1-1-10 信号分子 AI-2 和胞外多糖的分泌速度均有所提高。Gu 等^[55]添加外源信号分子 AI-2 提高了植物乳杆菌胞外多糖的产量。因此, 以上研究验证了群体感应系统在促进发酵代谢产物积累方面的可行性。

2.3.2 群体感应对发酵食品风味的影响 风味是发酵食品重要的品质指标。发酵食品风味物质主要来源于大分子物质在微生物酶作用下的分解, 如氨基酸 Strecker 降解反应、Maillard 反应以及脂质氧化是产生风味物质的重要途径^[56]。发酵食品风味物质的形成往往是同一发酵体系中多种微生物共同作用的结果。对金华火腿的微生物多样性的研究中发现, 金华火腿内部优势菌是乳酸菌和葡萄球菌, 乳酸菌是酸味产生的主要原因, 葡萄球菌丰富的蛋白酶和脂肪酶, 使挥发性风味物质更好的释放。利用群体感应对产风味好的菌株定向调控, 促进其蛋白酶、脂肪酶活性, 对优化产品品质、改善风味有着积极的意义。

前期研究显示, 群体感应系统可以调控菌株产风味物质的能力以及代谢酶的活性。黎凡^[56]筛选出金华火腿的优势产风味菌腐生葡萄球菌 (*Staphylococcus saparophytics*), 外源添加信号分子 AI-2 后发现蛋白酶和脂肪酶活性受到影响, 并且调控腐生葡萄球菌产醛类合成通路以及氨基酸、脂肪酸代谢通路中相关基因的表达, 最终影响其产风味物质的能力。吴哲铭^[57]从鱼露中筛选得到具有生物胺降解能力和挥发性风味物质产生能

力的嗜盐四联球菌 MJ4,并确定其具有 LuxS/AI-2 群体感应系统,发现适量的 AI-2 的添加能够显著增强嗜盐四联球菌 MJ4 脂肪酶、氨肽酶、淀粉酶的活性,同时提高菌株的耐盐性和生物胺降解能力,增加了挥发性化合物的种类和含量。

综上所述,群体感应系统提高了菌种对胁迫的抗性,轻度胁迫促进菌种功能特性的表达,其发酵产物的积累量增多,积极利用群体感应可以靶向调控微生物的发酵过程,有利于进一步提升发酵产品的品质。

3 展望

群体感应系统(QS)普遍存在于微生物间,是菌体间进行信息交流的一种机制,在有益微生物多种生理活动中发挥着重要作用,为定向提高发酵菌株的生产性能、产品的品质提供新的思路。一方面,共培养微生物之间的相互影响受到信号分子的作用,如何利用微生物群体感应系统调控复杂的共培养发酵体系还有待研究。以微生物群体感应系统作为切入点,发挥 LuxS/AI-2 群体感应系统的“桥梁”作用,发掘更多的共培养微生物组合,用于开发优质的复合发酵剂投入发酵食品的实际生产中。通过添加外源信号分子或以一定条件刺激微生物群体感应系统都可以实现对其促进的效果,已知微生物群体感应与细菌素、胞外多糖等一系列代谢产物有关,未来加强微生物群体感应对多种代谢产物调控机理的研究,更好的实现对发酵菌株的控制。另一方面,信号分子往往具有很强的特异性,然而对发酵食品中的信号分子检测与鉴定手段尚未成熟,随着更快速、便捷、经济的技术的发现和迭代,提前预防或有针对性的抑制发酵食品中有害微生物群体感应,有助于延长发酵食品的货架期,提高发酵食品的安全性。未来不仅需要全面了解传统发酵食品中群体感应系统与风味之间的关系,群体感应系统对发酵机理的影响也需要更深入的挖掘。群体感应借助分子生物学手段进一步进行探究,以期调控发酵食品的发酵过程,提高发酵食品的品质。随着转录组学、基因组学、蛋白质组学和代谢组学等现代生物技术的不断成熟和快速发展,群体感应在合成生物学方面的研究也有了起色,对深入挖掘群体感应系

统对发酵食品实际生产的调控作用提供了研究途径。

参 考 文 献

- [1] 王慧琳,周炜城,任聪,等. 传统发酵食品微生物学研究进展[J]. 生物学杂志, 2018, 35(6): 1-5.
WANG H L, ZHOU W C, REN C, et al. Recent advances in the study of microbes in traditional fermented foods[J]. Journal of Biology, 2018, 35(6): 1-5.
- [2] 陈镜如,边鑫,杨杨,等. 中国传统发酵食品微生物多样性研究进展[J]. 中国调味品, 2022, 47(2): 205-210.
CHEN J R, BIAN X, YANG Y, et al. Research progress on microbial diversity of traditional fermented food in China[J]. China Condiment, 2022, 47(2): 205-210.
- [3] 刘豪栋,杨映津,林高节,等. 酵母与乳酸菌的相互作用模式及其在发酵食品中的应用研究进展[J]. 食品科学, 2022, 43(9): 268-274.
LIU H D, YANG Y J, LIN G J, et al. Research progress on interaction patterns between yeast and lactic acid bacteria and their application in fermented foods[J]. Food Science, 2022, 43(9): 268-274.
- [4] 姚尚杰,金焱,周荣清,等. 传统发酵食品中微生物间相互作用及应用[J]. 生物产业技术, 2019, 7(4): 48-54.
YAO S J, JIN Y, ZHOU R Q, et al. Interaction and its application of microorganisms in traditional fermented food[J]. Biotechnology & Business, 2019, 7(4): 48-54.
- [5] SUN Z Q, XI J Y, YANG C P, et al. Quorum sensing regulation methods and their effects on biofilm in biological waste treatment systems: A review[J]. Frontiers of Environmental Science & Engineering, 2022, 16(7): 47-59.
- [6] 王志航,冯雪,李树仁. 细菌群体感应通讯系统淬灭及应用[J]. 药物生物技术, 2018, 25(5): 70-74.
WANG Z H, FENG X, LI S R, et al. Research and application of quorum quenching in bacteria[J]. Pharmaceutical Biotechnology, 2018, 25(5): 70-74.
- [7] 逢晓阳,朱青,芦晶,等. 乳酸菌群体感应系统研究进展[J]. 生物加工过程, 2020, 18(2): 141-149.
PANG X Y, ZHU Q, LU J, et al. Progress in quo-

- rum sensing system of lactic acid bacteria[J]. Chinese Journal of Bioprocess Engineering, 2020, 18(2): 141-149.
- [8] 顾悦. 环境胁迫及酵母菌对乳酸菌 LuxS/AI-2 群体感应系统的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2017.
- GU Y. The Effects of environmental stresses and yeast on LuxS/AI-2 quorum sensing system of lactic acid bacteria[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2017.
- [9] 钟华晨, 贺银凤. 群体感应系统调控细菌生物膜的研究进展[J]. 畜牧与饲料科学, 2020, 41(5): 7-12.
- ZHONG H C, HE Y F. Research advances on regulative role of quorum sensing system in formation of bacterial biofilm[J]. Animal Husbandry and Feed Science, 2020, 41(5): 7-12.
- [10] 李雷兵, 朱寒剑, 郑心, 等. 乳酸菌群体感应的研究进展[J]. 中国酿造, 2021, 40(2): 5-11.
- LI L B, ZHU H J, ZHENG X, et al. Research progress of lactic acid bacteria quorum sensing[J]. China Brewing, 2021, 40(2): 5-11.
- [11] MIRANDA V, TORCATO I M, XAVIER K B, et al. Synthesis of d-desthiobiotin-AI-2 as a novel chemical probe for autoinducer-2 quorum sensing receptors[J]. Bioorganic Chemistry, 2019, 92: 103200.
- [12] 李香澳, 温荣欣, 吕懿超, 等. 基于细菌群体感应淬灭机制的食品保鲜应用研究进展[J]. 食品科学, 2022, 43(1): 321-328.
- LI X A, WEN R X, LV Y C, et al. Progress in food preservation based on bacterial quorum quenching[J]. Food Science, 2022, 43(1): 321-328.
- [13] 姜黎明, 康子腾, 柳陈坚, 等. AI-2/LuxS 群体感应系统介导乳酸杆菌益生特性研究进展[J]. 生命科学, 2014, 26(4): 414-418.
- JIANG L M, KANG Z T, LIU C J, et al. The research advances of AI-2/LuxS quorum sensing system mediating *Lactobacillus* probiotic properties[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2014, 26(4): 414-418.
- [14] XU J Z, TANG M Q, WU X Y, et al. *Lactobacillus rhamnosus* zz-1 exerts preventive effects on chronic unpredictable mild stress-induced depression in mice via regulating the intestinal microenvironment[J]. Food & Function, 2022, 13(8): 4331-4343.
- [15] CAMPOS A V. The quorum sensing auto-Inducer 2 (AI-2) stimulates nitrogen fixation and favors ethanol production over biomass accumulation in *Zygomonas mobilis*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(11): 5628-5628.
- [16] 燕彩玲, 李博, 顾悦, 等. 信号分子 AI-2 的检测方法研究进展[J]. 微生物学通报, 2016, 43(6): 1333-1338.
- YAN C L, LI B, GU Y, et al. Methods for the determination of autoinducer-2—a review[J]. Microbiol China, 2016, 43(6): 1333-1338.
- [17] 杨杰. AI-2 的体外合成及其对植物乳杆菌细菌素合成的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2015.
- YANG J. Synthesis of AI-2 *in vitro* and effect of AI-2 on bacteriocin synthesis of *Lactobacillus plantarum* [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2015.
- [18] MARTIN T, EKATERINA S, LUCIE V, et al. Mutagenic strategies against *luxS* gene affect the early stage of biofilm formation of *Campylobacter jejuni*[J]. Journal of Applied Genetics, 2022, 63(1): 145-157.
- [19] 韩翔鹏, 上官文丹, 李尧, 等. 细菌群体感应系统调控及淬灭机制研究进展[J]. 中国食品学报, 2022, 22(2): 390-401.
- HAN X P, SHANGGUAN W D, LI Y, et al. Research progress on the regulation and quenching mechanisms of bacterial quorum sensing system[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology, 2022, 22(2): 390-401.
- [20] 张晓兵, 府伟灵. 细菌群体感应系统研究进展[J]. 中华医院感染学杂志, 2010, 20(11): 1639-1642.
- ZHANG X B, FU W L. Research progress of bacterial quorum sensing system[J]. Chinese Journal of Nosocomiology, 2010, 20(11): 1639-1642.
- [21] LIU S L, MA Y M, ZHENG Y, et al. Cold-stress response of probiotic *Lactobacillus plantarum* K25 by iT RAQ proteomic analysis[J]. J Microbiol Biotechnol, 2020, 30(2): 187-195.
- [22] GIRARD L, BLANCHET E, STIEN D, et al. Evidence of a large diversity of *N*-acyl-Homoserine lactones in symbiotic vibrio fischeri Strains Associated with the squid *euprymna scolopes* [J]. Microbes and Environments, 2019, 34(1): 99-103.
- [23] ALENCAR V C. The quorum sensing auto-Inducer 2 (AI-2) stimulates nitrogen fixation and favors ethanol production over biomass accumulation in *Zygomonas mobilis*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(11): 5628-5628.

- lar Sciences, 2021, 22(11): 5628–5628.
- [24] ZHANG G, ZHANG F, DING G, et al. Acyl homoserine lactone -based quorum sensing in a methanogenic archaeon[J]. *Isme Journal Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 2012, 6(7): 1336.
- [25] 励建荣, 国竞文, 李婷婷. 细菌共培养及其系统中群体感应现象的研究进展[J]. *食品工业科技*, 2016, 37(23): 377–382.
- LI J R, GUO J W, LI T T. Research progress of quorum sensing phenomenon in microorganisms co-culture system[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2016, 37(23): 377–382.
- [26] 励建荣, 李婷婷, 王当丰. 微生物群体感应系统及其在现代食品工业中应用的研究进展[J]. *食品科学技术学报*, 2020, 38(1): 1–11.
- LI J R, LI T T, WANG D F. Research progress on microbial quorum sensing system and its application in modern food industry[J]. *Journal of Food Science and Technology*, 2020, 38(1): 1–11.
- [27] LI J P, YANG X Y, SHI G C, et al. Cooperation of lactic acid bacteria regulated by the AI-2/LuxS system involve in the biopreservation of refrigerated shrimp[J]. *Food Research International*, 2018, 120: 679–687.
- [28] 张腾. 植物乳杆菌 HE-1 在共培养中产抑菌物质与 LuxS/AI-2 群体感应现象关系的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2014.
- ZHANG T. Study on relationship between production of antibacterial substances and LuxS/AI-2 mediated quorum sensing system in *Lactobacillus plantarum* HE-1 co-culture with LABs [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2014.
- [29] SONG H Y, ZHANG J B, QU J L, et al. *Lactobacillus rhamnosus* GG microcapsules inhibit *Escherichia coli* biofilm formation in coculture [J]. *Biotechnol Lett*, 2019, 41(8/9): 1007–1014.
- [30] PARK M. Autoinducer-2 properties of kimchi are associated with *Lacticacid bacteria* involved in its fermentation[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2016, 225: 38–42.
- [31] 黄佳城, 张瑗琿, 付友思, 等. 功能性菌群构建的研究进展[J]. *合成生物学*, 2022, 3(1): 155–167.
- HUANG J C, ZHANG A H, FU Y S, et al. Research progress in construction of functional microbial communities[J]. *Synthetic Biology Journal*, 2022, 3(1): 155–167.
- [32] 李向来, 申晓林, 王佳, 等. 微生物共培养生产化学品的研究进展[J]. *合成生物学*, 2021, 2(6): 876–885.
- LI X L, SHEN X L, WANG J, et al. Recent advances in biosynthesis of chemicals by microbial co-culture[J]. *Synthetic Biology Journal*, 2021, 2(6): 876–885.
- [33] YUAN L, WANG N, SADIQ F A, et al. RNA sequencing reveals the involvement of quorum sensing in dairy spoilage caused by psychrotrophic bacteria [J]. *LWT*, 2020, 127: 109384.
- [34] DAI J Y, FANG L M, WU Y, et al. Effects of exogenous AHLs on the spoilage characteristics of *Pseudomonas koreensis* PS1[J]. *Journal of Food Science*, 2022, 87(2): 819–832.
- [35] SHOBHARANI P, AGRAWAL R. Interception of quorum sensing signal molecule by furanone to enhance shelf life of fermented milk[J]. *Food Control*, 2009, 21(1): 61–69.
- [36] ZHANG J J, FENG T, WANG J Y, et al. The mechanisms and applications of quorum sensing (QS) and quorum quenching (QQ)[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2019, 18(6): 1427–1442.
- [37] 赵辉, 马文静, 张应杰, 等. 基于天然产物的群体感应抑制剂的研究进展[J]. *生物加工过程*, 2019, 17(3): 300–309.
- ZHAO H, MA W J, ZHANG Y J, et al. A comprehensive review update and future trends of natural products as quorum sensing inhibitors[J]. *Chin J Bioprocess Eng*, 2019, 17(3): 300–309.
- [38] CHEN X H, YU F H, LI Y Q, et al. The inhibitory activity of p-coumaric acid on quorum sensing and its enhancement effect on meat preservation[J]. *CyTA - Journal of Food*, 2020, 18(1): 61–67.
- [39] PARMAR P, SHUKLA A, RAO P, et al. The rise of gingerol as anti-QS molecule: Darkest episode in the LuxR-mediated bioluminescence saga[J]. *Bioorganic Chemistry*, 2020, 99: 103823.
- [40] XU Z M, ZHANG H, YU H, et al. Allicin inhibits *Pseudomonas aeruginosa* virulence by suppressing the rhl and pqs quorum-sensing systems [J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 2019, 65(8): 563–574.
- [41] CUI T Q, BAI F L, SUN M T, et al. *Lactobacillus crustorum* ZHG 2-1 as novel quorum-quenching

- bacteria reducing virulence factors and biofilms formation of *Pseudomonas aeruginosa*[J]. LWT, 2020, 117: 108696–108696.
- [42] LV X R, CUI T Q, DU H, et al. *Lactobacillus plantarum* CY 1-1: A novel quorum quenching bacteria and anti-biofilm agent against *Aeromonas sobria*[J]. LWT, 2021, 137: 110439.
- [43] 上官文丹, 陈松, 韩翔鹏, 等. 鼠李糖乳杆菌 MS1 对副溶血弧菌群体感应淬灭作用的研究[J]. 食品与发酵工业, 2021, 47(24): 64–70.
- SHANGGUAN W D, CHEN S, HAN X P, et al. Quorum sensing quenching effect of *Lactobacillus rhamnosus* MS1 on *Vibrio parahaemolyticus*[J]. Food and Fermentation Industries, 2021, 47(24): 64–70.
- [44] 李建周, 肖尧婷, 李红霄, 等. 拮抗铜绿假单胞菌的乳酸菌筛选及机制研究[J]. 食品与机械, 2021, 37(10): 6–11, 149.
- LI J Z, XIAO Y T, LI H X, et al. Screening of lactic acid bacteria against *Pseudomonas aeruginosa* and preliminary study on its mechanism[J]. Food & Machinery, 2021, 37(10): 6–11, 149.
- [45] SRIVASTAVA A, SINGH B N, DEEPAK D, et al. Colostrum hexasaccharide, a novel *Staphylococcus aureus* quorum-sensing inhibitor[J]. Antimicrob Agents Chemother, 2015, 59(4): 2169–2178.
- [46] JANG Y J, CHOI Y J, LEE S H, et al. Autoinducer 2 of *Fusobacterium nucleatum*, as a target molecule to inhibit biofilm formation of period onto pathogens[J]. Arch Oral Biol, 2013, 58(1): 17–27.
- [47] WIDMER K W, SONI K A, HUME M E, et al. Identification of poultry meat-derived fatty acids functioning as quorum sensing signal inhibitors to autoinducer-2 (AI-2)[J]. Journal of Food Science, 2007, 72(9): 363–368.
- [48] 段娇娇, 聂蓉, 刘国荣, 等. 营养胁迫对粪肠球菌 Gr17 细菌素合成的调控[J]. 食品与发酵工业, 2022, 48(7): 14–21.
- DUAN J J, NIE R, LIU G R, et al. Regulation of bacteriocin synthesis in *Enterococcus faecalis* Gr17 under nutritional stress [J]. Food and Fermentation Industries, 2022, 48(7): 14–21.
- [49] GU Y, LI B, TIAN J J, et al. The response of LuxS/AI-2 quorum sensing in *Lactobacillus fermentum* 2-1 to changes in environmental growth conditions[J]. Annals of Microbiology, 2018, 68(5): 287–294.
- [50] YANG Q L, WANG Y, AN Q, et al. Research on the role of LuxS/AI-2 quorum sensing in biofilm of *Leuconostoc citreum* 37 based on complete genome sequencing[J]. 3 Biotech, 2021, 11(4): 189.
- [51] 张筠, 杨杰, 孟祥晨. AI-2 的体外合成及其对植物乳杆菌 KLDS1.0391 细菌素合成的影响[J]. 食品工业科技, 2015, 36(23): 199–203, 218.
- ZHANG Y, YANG J, MENG X C. Synthesis of AI-2 in vitro and effect of AI-2 on bacteriocin synthesis of *Lactobacillus plantarum* KLDS1.0391[J]. Science and Technology of Food Industry, 2015, 36(23): 199–203, 218.
- [52] WU A J, FU Y Q, KONG L Y, et al. Production of a class IIb bacteriocin with broad-spectrum antimicrobial activity in *Lactiplantibacillus plantarum* RUB1[J]. Probiotics and Antimicrobial Proteins, 2021, 13(6): 1820–1832.
- [53] 李嘉文, 刘达, 刘党生, 等. 乳酸菌胞外多糖产生菌的筛选与初步研究[J]. 中国微生物学杂志, 2019, 31(9): 1027–1033.
- LI J W, LIU D, LIU D S, et al. Screening of and preliminary research on exopolysaccharides producing strain[J]. Chinese Journal of Microecology, 2019, 31(9): 1027–1033.
- [54] 纪亚楠. 环境胁迫对乳酸菌产生物膜、信号分子 AI-2 及胞外多糖的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2020.
- JI Y N. The effects of environmental stress on the production of biofilm, signal molecule AI-2 and EPS in lactic acid bacteria[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2020.
- [55] GU Y, TIAN J J, ZHANG Y, et al. Dissecting signal molecule AI-2 mediated biofilm formation and environmental tolerance in *Lactobacillus plantarum*[J]. Journal of Bioscience and Bioengineering, 2020, 131(2): 153–160.
- [56] 黎凡. 基于 AI-2/LuxS 群体感应系统金华火腿优势菌群风味形成机制的研究[D]. 杭州: 浙江工商大学, 2020.
- LI F. The mechanism of volatile compounds formation associated with predominant microbial community in jinhua ham based on AI-2/LuxS quorum sensing system[D]. Hangzhou: Zhejiang Gongshang University, 2020.
- [57] 吴哲铭. 基于 luxS/AI-2 群体感应系统对鱼露发酵过程中增香降胺调控机理的研究[D]. 杭州: 浙江工商

大学, 2020.

WU Z M. Study on the regulation mechanism of aromatizing and reducingamine in fishweed fermenta-

tion process based on LuxS/AI-2 quorum sensing system[D]. Hangzhou: Zhejiang Gongshang University, 2020.

Effect of Quorum Sensing System on Fermented Foods

Jin Bo, Qiao Ruifang, Zhang Jing, Zhen Wenjing, Gu Yue*

(College of Food Science and Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018)

Abstract Fermentation is an important strategy for food preservation, and fermented foods are the result of the joint action of a diverse range of microorganisms that impart a special flavor to the product. Quorum sensing system (QS) is a highly targeted and universal microbial regulation mechanism, which is based on population density and regulates the behavior of multiple gene expressions by sensing the concentration of autoinducers (AI). According to different types of AIs, QS systems are classified into three major categories. The article provided an overview of fermented foods and the three major types of QS systems. The positive effects of QS systems on microbial co-culture, the prevention and control of harmful microorganisms, and the effects on fermented food quality were described. From the perspective of QS, the article broadens the research ideas of microorganisms in fermented foods, and lays the foundation for further improving the application of microorganisms in food production.

Keywords quorum sensing; fermented foods; co-culture; harmful microorganisms; food quality