

不同环境条件下单增李斯特菌产AI-2信号分子及生物被膜形成的比较

黄铭新, 张杏果, 叶国良, 李婷, 吴金松, 钟青萍*

(华南农业大学食品学院, 广东省食品质量安全重点实验室, 广东广州 510642)

摘要: 该研究以食源性致病菌单增李斯特菌为研究对象, 考察了培养时间、培养温度、pH 值及 NaCl 浓度等不同环境因素对单增李斯特菌产群体感应信号分子 Autoinducer-2 (AI-2) 活性与生物被膜形成的影响。结果表明: 在对数生长期, 单增李斯特菌 AI-2 活性随着菌密度增加而增加, 到达稳定期后 AI-2 活性呈下降的趋势; 在聚苯乙烯培养板中于 37 °C 培养 24 h, 单增李斯特菌的生长量、生物被膜产生量及 AI-2 活性最高, 分别是 4 °C 下的 7.65 倍、11.14 倍和 4.40 倍; 在质量分数为 0.5%~9.0% 的 NaCl 添加量下, 单增李斯特菌的生长量相近, NaCl 质量分数为 3.0% 时, AI-2 活性最高, 相对荧光强度为 6.159, 而 NaCl 质量分数为 9.0% 时, 生物被膜形成量与 AI-2 活性最低; pH 值为 5 和 9 时的 AI-2 活性分别为对照组 (pH 值 7.4) 的 0.11 倍和 0.13 倍, 均受到显著的抑制。以上结果说明单增李斯特菌的 AI-2 活性与生物被膜形成受环境因素的影响, 为进一步研究 LuxS/AI-2 群体感应系统调控生物被膜形成及其淬灭提供参考。

关键词: 单增李斯特菌; 生物被膜; 环境因素; AI-2 信号分子

文章编号: 1673-9078(2025)01-74-80

DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2025.1.1331

Comparison of AI-2 Signaling Molecule Production and Biofilm Formation by *Listeria monocytogenes* under Different Environmental Conditions

HUANG Mingxin, ZHANG Xingguo, YE Guoliang, LI Ting, WU Jinsong, ZHONG Qingping*

(Guangdong Provincial Key Laboratory of Food Quality and Safety, College of Food Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: We investigated the effects of different environmental factors, namely, culture time and temperature, pH, and NaCl concentration, on autoinducer (AI-2) activity and biofilm formation of the foodborne pathogen *Listeria monocytogenes*. The results revealed that during the logarithmic growth period, the AI-2 activity of *L. monocytogenes* was initially enhanced with an increase in cell density, although on reaching the stable growth period, the activity showed a subsequent declining

引文格式:

黄铭新,张杏果,叶国良,等.不同环境条件下单增李斯特菌产AI-2信号分子及生物被膜形成的比较[J].现代食品科技,2025,41(1):74-80.

HUANG Mingxin, ZHANG Xingguo, YE Guoliang, et al. Comparison of AI-2 signaling molecule production and biofilm formation by *Listeria monocytogenes* under different environmental conditions [J]. Modern Food Science and Technology, 2025, 41(1): 74-80.

收稿日期: 2023-11-06

基金项目: 广东省基础与应用基础研究基金项目 (2024A1515012695; 2021A1515011083); 国家自然科学基金面上项目 (31972046); 广东省科技计划项目 (2020B1212060059)

作者简介: 黄铭新 (2000-), 男, 硕士研究生, 研究方向: 食品微生物, E-mail: 18026282269@163.com

通讯作者: 钟青萍 (1967-), 女, 博士, 教授, 研究方向: 食品微生物、食品安全, E-mail: zhongqp@scau.edu.cn

trend. The highest values for growth, biofilm biomass, and AI-2 activity were recorded when *L. monocytogenes* was cultured in polystyrene culture plates at 37 °C for 24 h, which were 7.65-, 11.14-, and 4.40-fold higher than the values obtained at 4 °C, respectively. *Listeria monocytogenes* showed similar growth performance in response to the addition of 0.5–9.0 wt.% NaCl, with AI-2 activity peaking at a NaCl mass fraction of 3.0% and a relative fluorescence intensity of 6.159. The lowest values of biofilm biomass and AI-2 activity were recorded at an NaCl mass fraction of 9.0%. Moreover, at pH value 5 and pH value 9, AI-2 activities were 0.11- and 0.13-fold compared to the control group (pH value 7.4), respectively, indicating a significant inhibition of activity at both low and high pH values. Collectively, these findings indicate that AI-2 activity and biofilm formation of *L. monocytogenes* are influenced by environmental factors. These findings will provide a reference for further research on the regulation of biofilm formation by the LuxS/AI-2 quorum sensing system and its quenching.

Key words: *Listeria monocytogenes*; biofilm; environmental factor; AI-2 signaling molecule

单核细胞增生李斯特菌 (*Listeria monocytogenes*), 又简称为单增李斯特菌, 为革兰氏阳性菌, 广泛分布于各种自然环境与食品中, 且在高盐、低温、低水分活度等极端环境中可存活较长时间, 对不良环境具有较好的耐受性^[1-3]。单增李斯特菌是一种食源性致病菌, 感染后可引起败血症、脑膜炎及胃肠炎等疾病。孕妇、老年人和基础病患者等免疫功能低下的人为易感人群, 死亡率为 20%~30%, 由该菌引发的食源性疾病是一个重大的全球性食品安全问题^[4-6]。单增李斯特菌可粘附在食品与加工设备表面并形成生物被膜, 其主要由细菌分泌的胞外多聚物组成, 可为细菌提供一道屏障, 阻碍抗菌物质向被膜内渗透以提高细菌耐药性, 并增强细菌在不利环境下的生存能力^[7]。生物被膜附着在金属设备表面可导致金属腐蚀, 同时其中含有的细菌代谢物还可能导致人类或动植物感染疾病^[8]。

群体感应 (Quorum Sensing, QS) 是同种或不同种细菌间的交流途径, 即通过监测环境变化, 细菌可以产生一种称之为自诱导物 (Autoinducer, AI) 的信号分子与受体结合以激活通路, 调控生物发光、细菌毒力基因的表达、细菌素的分泌以及生物被膜的形成与成熟等生理行为, 从而提高自身的生存竞争力^[9-11]。

AI-2 信号分子是一类呋喃酮类代谢产物, 最初是在哈维氏弧菌 (*Vibrio harveyi*) 中发现, 由 AI-2 信号分子介导的 LuxS/AI-2 群体感应系统普遍存在于大多数革兰氏阳性菌和革兰氏阴性菌中, 对细菌的种间与种内交流起着重要作用^[12-14]。前期研究表明单增李斯特菌生物被膜的形成与成熟受 LuxS/AI-2 群体感应系统调控, 但环境因素对单增李斯特菌 AI-2 活性与生物被膜形成量的影响未见报道^[15]。

本研究以单增李斯特菌 ATCC19115 为研究对象, 探究培养时间、培养温度、NaCl 浓度与 pH 值等环境因素对单增李斯特菌产 AI-2 信号分子与生物被膜形成的影响, 并分析其 AI-2 活性与生物被膜形成量的变化关系, 为进一步研究单增李斯特菌的 QS 淬灭与生物被膜的消除提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 实验菌株

单增李斯特菌 ATCC19115、哈维氏弧菌 BB170 购于广东省微生物研究所微生物菌种保藏中心 (Guangdong Microbial Culture Collection Center)。

1.2 试剂和培养基

脑心浸液肉汤培养基、琼脂粉, 广东环凯生物技术有限公司; 硫酸镁、磷酸氢二钾、氢氧化钠、氯化钠、冰乙酸, 广州市化学试剂厂; 酸水解酪蛋白, 上海麦克林生化科技有限公司; L-精氨酸, 上海源叶生物科技有限公司。

自动诱导生物测定 (Autoinducer Bioassay, AB) 培养基: 称取硫酸镁 ($MgSO_4 \cdot 7H_2O$) 26 g、NaCl 17.5 g、酸水解酪蛋白 2 g, 加入 1 000 mL 蒸馏水溶解, 用 3 mol/L 氢氧化钠溶液调节 pH 值为 7.5, 121 °C 灭菌 30 min。冷却后, 无菌操作加入 10 mL pH 值为 7.5 的 1 mol/L 的磷酸氢二钾溶液、10 mL pH 值为 7.5 的 0.1 mol/L 的 L-精氨酸和 20 mL 体积分数为 50% 的甘油。

脑心浸液肉汤 (Brain-heart Infusion Broth, BHI) 培养基: 称取 BHI 培养基粉末 38.5 g 溶解于 1 000 mL 蒸馏水中, 调整 pH 值至 7.4 ± 0.2 (制备固体培养基加入琼脂粉 15~20 g), 121 °C 灭菌 30 min。

1.3 仪器与设备

Model-1285 生物安全柜, 美国 Thermo Electron 公司; YXQ-LS-50A 高压蒸汽灭菌锅, 上海博讯实业有限公司医疗设备厂; PHS-25 pH 计, 上海仪电科学仪器股份有限公司; 150A 恒温培养箱, 金坛市荣华仪器制造有限公司; TS-200B 恒温摇床, 上海天呈实验仪器制造有限公司; IVD Multiskan 酶标仪, 赛默飞世尔(上海)仪器有限公司。

1.4 实验方法

1.4.1 菌株活化

将 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保藏的菌株取出放入 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱解冻 30 min, 单增李斯特菌按体积分数 2% 接种于 BHI 培养基, $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ 振荡培养, 活化 3 代, 哈维氏弧菌 BB170 按体积分数 2% 接种于 AB 培养基, $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 振荡培养, 活化 3 代。

1.4.2 哈维氏弧菌 BB170 生物发光法测定 AI-2 群体感应信号分子

采用哈维氏弧菌 BB170 生物发光法测定单增李斯特菌的 AI-2 活性^[16]。哈维氏弧菌 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 避光振荡培养 12 h (90 r/min), 活化三代后按体积分数 2% 的接种量接种于 AB 培养基, 调整菌液浓度至 $\text{OD}_{595\text{ nm}}$ 为 0.75~0.9。按照 1:5 000 比例稀释到新鲜无菌的 AB 培养基中。单增李斯特菌活化后调整菌浓度为 10^6 CFU/mL , 以体积分数 2% 的接种量接种于 BHI 培养基, $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ 培养 24 h, 在 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $12\text{ }000\text{ r/min}$ 条件下离心 10 min 收集上清液。再按照 1:50 比例将单增李斯特菌上清液与稀释后的哈维氏弧菌菌液混合, 于 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 100 r/min 振荡孵育 5 h。在 1~5 h 内每隔半小时取 $200\text{ }\mu\text{L}$ 培养液于不透明黑色酶标板中, 通过连续波长多功能微孔板检测平台采用生物发光模式测定荧光强度。以哈维氏弧菌无细胞上清液为阳性对照, 无菌 AB 培养基为阴性对照, 无菌 BHI 为介质对照, 实验平行 3 次。

1.4.3 单增李斯特菌生长和生物被膜测定

取培养后的单增李斯特菌菌液, 调整菌浓度为 10^6 CFU/mL 。采用结晶紫法测定生物被膜量^[17], 于 96 孔板中进行培养后将中上层浮游菌菌液吸出, 用磷酸盐缓冲液 (Phosphate Buffer Saline, PBS) 洗涤孔板 3 次, 于烘箱 $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ 干燥 30 min, 用质量分数为 0.1% 的结晶紫染色 5 min, 用 PBS 洗涤孔板 3 次, 用体积分数为 33% 的冰醋酸脱色 10 min, 酶标仪测

定 $\text{OD}_{595\text{ nm}}$, 实验平行 3 次。

1.4.4 不同培养条件对单增李斯特菌的影响

1.4.4.1 不同培养时间对单增李斯特菌 AI-2 活性和生长的影响

调整活化后的单增李斯特菌浓度为 10^6 CFU/mL , 以体积分数 2% 接种量接种于 BHI 培养基中, $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 150 r/min 振荡培养 40 h。以不含菌的 BHI 培养基为空白对照, 间隔 4 h 收集不同培养时间的菌液, 分成两份, 一份于 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $12\text{ }000\text{ r/min}$ 离心 10 min, 用 $0.22\text{ }\mu\text{m}$ 微孔滤膜过滤后得到无菌上清液, 按照 1.4.2 方法测定各样品的 AI-2 活性。另一份菌液按照 1.4.3 方法测定单增李斯特菌的生长量。

1.4.4.2 不同培养温度对单增李斯特菌 AI-2 活性、生长和生物被膜量影响

调整活化后的单增李斯特菌浓度为 10^6 CFU/mL , 以体积分数 2% 接种量接种于 BHI 培养基中, 在 4、15、30、37 (对照) 和 $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下培养 24 h, 菌液分成两份, 一份离心过滤收集无细胞上清液, 按照 1.4.2 方法测定各样品的 AI-2 活性, 另一份按照 1.4.3 方法测定单增李斯特菌的生长量。同时按照 1.4.3 中的 96 孔板培养方法测定生物被膜量。

1.4.4.3 不同质量分数 NaCl 对单增李斯特菌 AI-2 活性、生长和生物被膜量影响

调整活化后的单增李斯特菌浓度为 10^6 CFU/mL , 以体积分数 2% 接种量接种于 BHI 培养基中, BHI 中 NaCl 的质量分数分别设置为 0.5% (对照)、1.0%、3.0%、5.0%、7.0% 和 9.0%, $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下培养 24 h, 菌液分成两份, 一份离心过滤收集无细胞上清液, 按照 1.4.2 方法测定各样品的 AI-2 活性, 另一份按照 1.4.3 方法测定单增李斯特菌的生长量。同时按照 1.4.3 中的 96 孔板培养方法测定生物被膜量。

1.4.4.4 不同 pH 值对单增李斯特菌 AI-2 活性、生长和生物被膜量影响

调整活化后的单增李斯特菌浓度为 10^6 CFU/mL , 以体积分数 2% 接种量接种于 pH 值不同的 BHI 培养基中, pH 值分别调至 5、6、7、8、9 和 7.4 (对照), $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下培养 24 h, 菌液分成两份, 一份制备无细胞上清液, 按照 1.4.2 方法测定 AI-2 活性, 另一份按照 1.4.3 方法测定单增李斯特菌的生长量, 同时按照 1.4.3 中的 96 孔板培养方法测定生物被膜量。

1.4.5 数据处理与分析

所有实验重复进行 3 次, 实验结果取平均值并采用 Graphpad Prism 9.5 软件作图, 实验数据采用

SPSS 25.0 软件进行统计学分析, $P < 0.05$ 代表差异具有统计学意义。

2 结果与讨论

2.1 哈维氏弧菌 BB170 生物发光法测定 AI-2 群体感应信号分子

哈维氏弧菌 BB170 能响应 AI-2 而发光, 将含有 AI-2 的培养液加入哈维氏弧菌 BB170 培养初期的菌液中会诱导其早期发光, 比较添加 AI-2 的培养物与未添加 AI-2 的培养物的生物发光值差异即可衡量 AI-2 活性的强弱^[18]。如图 1 所示, 0~3.5 h 时荧光强度很低, 3.5 h 以后, 随着溶液中 AI-2 浓度升高, 荧光强度上升, 说明指示菌产生 AI-2 足以诱导自身重新发光的时间为 3.5 h, 吕欣然等^[19]的研究中阴性对照和介质对照的荧光强度均在 4 h 达到最低值, 阳性对照在 3 h 时达到最低值, 与本研究结果相似。因此选用与哈维氏弧菌 BB170 孵育 3.5 h 作为后续测定单增李斯特菌 AI-2 活性的标准。

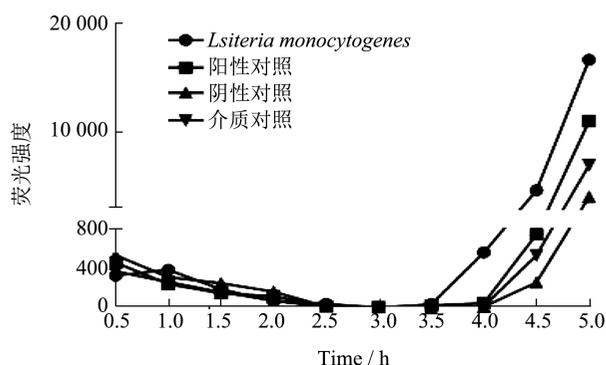


图 1 哈维氏弧菌 BB170 培养不同时间的荧光强度变化
Fig.1 The fluorescence intensity change of *Vibrio harveyi* BB170 at different incubation times

2.2 不同培养时间对单增李斯特菌 AI-2 活性和生长的影响

如图 2 所示, 随着培养时间的增加, 单增李斯特菌无细胞上清液中 AI-2 的活性不断提高, 荧光强度在 4~32 h 时与菌体密度正相关, 培养至 32 h 时相对荧光强度达到最大值 7.553。在对数生长期时, 随培养时间的增加, 单增李斯特菌 AI-2 活性增长较快, 在稳定期时增长较慢, 在 32 h 以后呈显著下降的趋势, 表明单增李斯特菌 AI-2 活性和菌体的生长能力具有相互调控的作用。顾悦^[20]研究发现屎肠球菌 8-3 和发酵乳杆菌 2-1 的 *luxS* 基因转录水平均在生长对数期达到最高, 至稳定期后转录水平下降,

表明 *LuxS*/AI-2 系统可感应菌体密度以调控生物被膜形成。

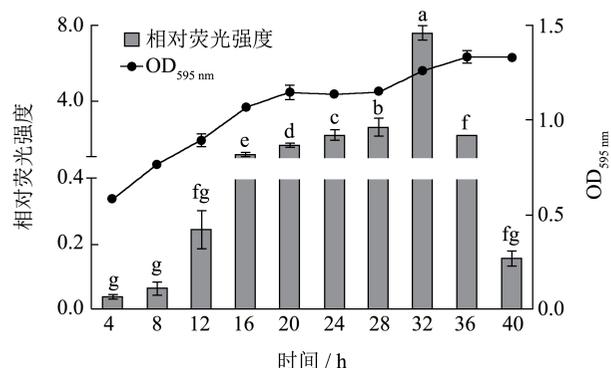


图 2 单增李斯特菌不同生长阶段的 AI-2 活性
Fig.2 AI-2 activity of *L. monocytogenes* at different growth stages

注: 图中柱上相同的小写字母表示不具有显著差异 ($P > 0.05$), 不同的小写字母表示具有显著差异 ($P < 0.05$)。

2.3 不同培养温度对单增李斯特菌 AI-2 活性、生长和生物被膜量影响

单增李斯特菌可生长温度范围较广, 在 4 °C 到 45 °C 下均可生长繁殖^[21]。从图 3 可知, 不同温度下, 单增李斯特菌的生长不同, 在 4、15 和 45 °C 时生长被抑制, 4 °C 下单增李斯特菌几乎不生长, 而在 30 °C 和 37 °C (对照) 下生长较好, $OD_{595\text{ nm}}$ 分别为 1.102 与 0.987。单增李斯特菌的 AI-2 活性受温度影响较大, 在 30 °C 和 37 °C 条件下, 单增李斯特菌表现出较强的 AI-2 活性, 37 °C 下活性最高 (相对荧光强度为 3.417), 但在 4、15 和 45 °C 条件下的活性受到显著抑制。单增李斯特菌生物被膜生成量也与温度的变化相关, 在 4 °C 低温环境下生长被抑制使单增李斯特菌无法生成生物被膜, 生物被膜量在 30 °C 和 37 °C 时达到最大值, $OD_{595\text{ nm}}$ 分别为 2.672 和 2.697; 45 °C 时仍具备生物被膜形成能力, 但受到温度的抑制。整体而言, 随着温度的上升, 单增李斯特菌生长量、AI-2 活性及生物被膜量均呈先上升后下降的趋势, 且三者之间呈一定的相关性, 表明其生长和生物被膜形成受 *LuxS*/AI-2 群体感应系统的调控。另外, 细菌鞭毛介导的运动对生物被膜形成至关重要, 较高或较低的温度会导致鞭毛蛋白表达的下调从而影响生物被膜的形成^[22]。此外, 培养温度还通过 *agrD* 等基因而非 *luxS* 基因调控单增李斯特菌的疏水性和生物被膜形成, 有研究表明 37 °C 下单增李斯特菌疏水性最佳, 生物被膜附着能力更强^[23,24]。

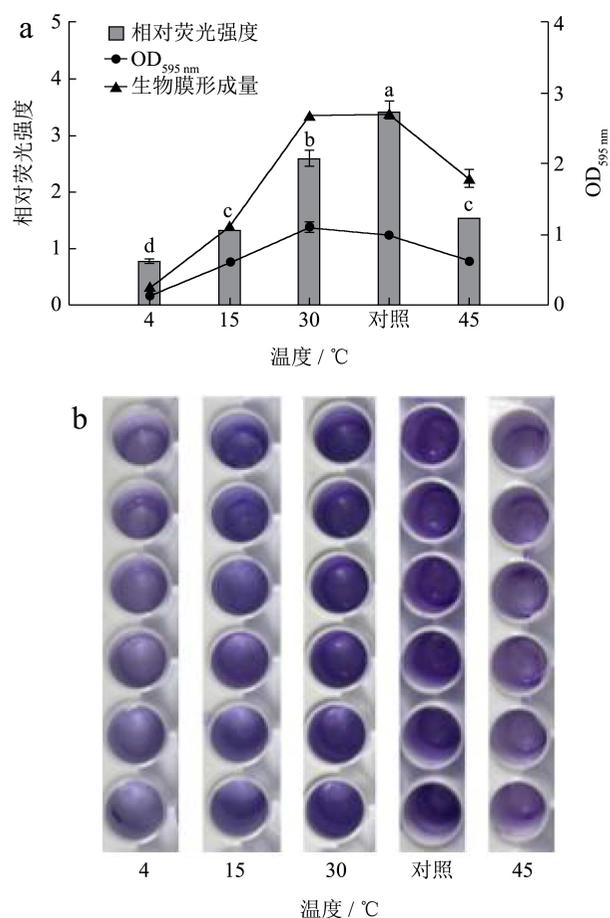


图3 不同培养温度对单增李斯特菌 AI-2 活性、生长和生物被膜量影响

Fig.3 Effects of different culture temperatures on AI-2 activity, growth and biofilm amount of *L. monocytogenes*

注: a 为培养温度对单增李斯特菌 AI-2 活性、生长和生物被膜量的影响, b 为不同温度下形成的单增李斯特菌生物被膜的结晶紫染色图。

2.4 不同质量分数NaCl对单增李斯特菌AI-2活性、生长和生物被膜量影响

如图4所示,在不同质量分数NaCl添加量下,单增李斯特菌生长差异不明显,仅在NaCl质量分数为9.0%时有所抑制,生长量是对照的80.43%,可见高渗透压对单增李斯特菌的生长繁殖有所影响。单增李斯特菌的AI-2活性受NaCl添加量的影响较大,在较低NaCl添加量的BHI培养基中,AI-2活性较高,NaCl质量分数为3.0%时AI-2活性最高(相对荧光强度为6.159);随着盐质量分数的增大,单增李斯特菌的AI-2活性显著降低,NaCl质量分数为9.0%时相对荧光强度仅为0.472,说明在一定低质量分数的NaCl条件下单增李斯特菌的AI-2活性高。单增李斯特菌的生物被膜生成量也

与NaCl质量分数有关,在质量分数为0.5%~5.0%下生物被膜生成量较大,但随着NaCl添加量的增加呈现逐渐下降的趋势。总体来说,在NaCl质量分数为3.0%时AI-2活性最高,添加量增大后活性下降;而NaCl质量分数不高于5.0%时,单增李斯特菌生长和生物被膜形成较好,这与AI-2活性受NaCl质量分数影响的变化趋势有所不同,可能是其生长和生物被膜形成还受到其他群体感应信号分子的影响。有报道显示副溶血性弧菌在NaCl质量分数为2%~3%生物被膜产量最高,AI-2活性和生物被膜形成能力受盐度影响具有菌种特异性^[25,26]。

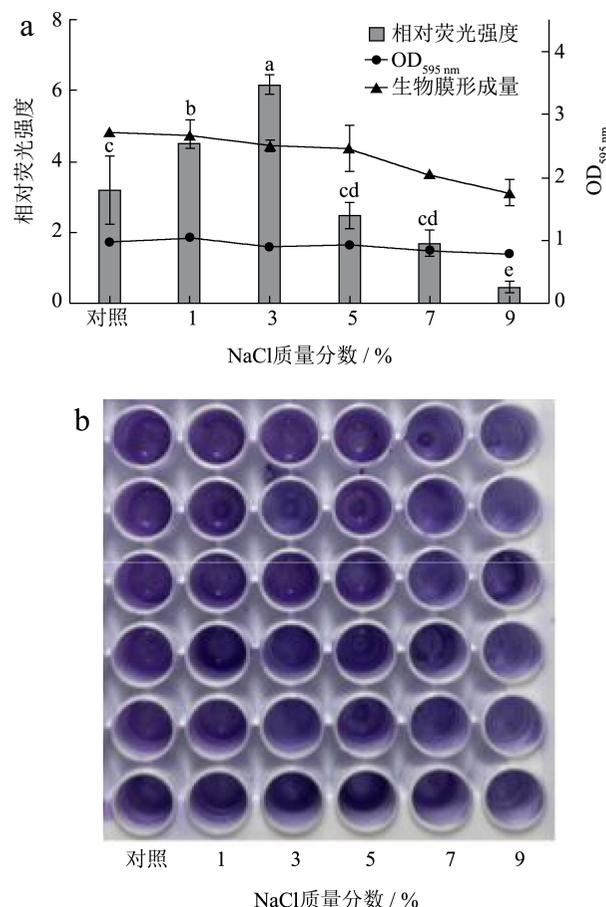


图4 不同质量分数 NaCl 对单增李斯特菌 AI-2 活性、生长和生物被膜量影响

Fig.4 Effects of different NaCl mass fraction on AI-2 activity, growth and biofilm formation of *L. monocytogenes*

注: a 为 NaCl 添加量对单增李斯特菌 AI-2 活性、生长和生物被膜量的影响, b 为不同 NaCl 添加量下单增李斯特菌形成的生物被膜的结晶紫染色图。

2.5 不同pH值对单增李斯特菌AI-2活性、生长和生物被膜量影响

如图5所示,在环境pH值为5~9之间,单增

李斯特菌生长变化明显,在 pH 值为 7~9 之间单增李斯特菌生长较好,当 pH 值低于 6 时,单增李斯特菌生长受到抑制作用。单增李斯特菌的 AI-2 活性受 pH 值影响较大,在 pH 值为 7 和 7.4 (对照) 时明显高于其他 pH 值下的 AI-2 活性,中性 pH 值有利于单增李斯特菌产 AI-2 信号分子; pH 值为 5 和 9 时的 AI-2 活性分别为对照组的 0.11 倍和 0.13 倍,均受到显著的抑制。在 pH 值为 6~8 时,单增李斯特菌易形成生物被膜,但 pH 值为 5 和 9 时生物被膜量显著降低。Tereza 等^[27]的研究表明 pH 值为 5 时单增李斯特菌未形成明显生物被膜结构,酸性 pH 值破坏单增李斯特菌生物被膜的一级结构。总体而言,单增李斯特菌菌体生长、生物被膜量与 AI-2 活性变化趋势一致,但 pH 值为 8 时不一致,可能是由于单增李斯特菌对碱性环境耐受,且存在其他的调控通路,仍能产生一定量的生物被膜^[24]。

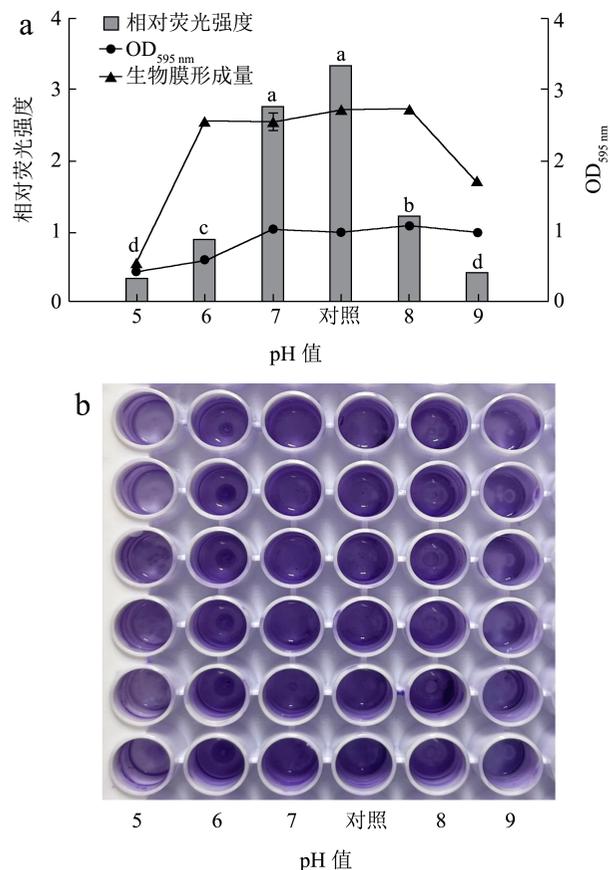


图 5 不同 pH 值对单增李斯特菌 AI-2 活性、生长和生物被膜量影响

Fig.5 Effects of different pH values on AI-2 activity, growth and biofilm amount of *L. monocytogenes*

注: a 为 pH 值对单增李斯特菌 AI-2 活性、生长和生物被膜量的影响, b 为不同 pH 值下单增李斯特菌形成的生物被膜的结晶紫染色图。

3 结论

在对数生长期单增李斯特菌产 AI-2 信号分子与生长密度呈正相关,进入稳定期后由于菌体密度过高,产 AI-2 减少。30 °C 与 37 °C 条件下最有利于单增李斯特菌生物被膜的形成,较低温度或较高温度会抑制单增李斯特菌 AI-2 的产生与生物被膜的形成。0.5%~9.0% 质量分数的 NaCl 对单增李斯特菌生长影响较小,随着 NaCl 添加量的增加,单增李斯特菌生物被膜产量呈下降趋势,而 NaCl 质量分数为 0.5%~3.0% 时可促进单增李斯特菌 AI-2 信号分子的产生。在 pH 值为 6~8 时,单增李斯特菌生物被膜生成最多,较酸和较碱环境均不利于其生物被膜形成,且 AI-2 活性在 pH 值中性时最高。因此,环境因素的变化可影响单增李斯特菌 AI-2 信号分子的产生和生物被膜的形成,生物被膜形成受 AI-2 信号分子的调控,但也存在其他通路共同作用影响生物被膜的形成,有待于进一步探究。

参考文献

- [1] 李孟华,闫帅帅,李德志,等.单增李斯特菌生物膜形成调控机制的研究进展[J].生物工程学报,2021,37(9):3151-3161.
- [2] 王海艳,石新华,蒙嵘,等.单增李斯特菌在乳粉中的生存特性[J].中国动物检疫,2021,38(11):54-59.
- [3] NATALIA W K, KRZYSZTOF S, EWA W Z, et al. Assessment of the influence of selected stress factors on the growth and survival of *Listeria monocytogenes* [J]. BMC Microbiology, 2023, 23(1): 27.
- [4] CATERINA A, CLARA N-N, DAVID R, et al. Presence of foodborne bacteria in wild boar and wild boar meat-A literature survey for the period 2012-2022 [J]. Foods, 2023, 12(8): 1689.
- [5] INGE M N W, SEONYOUNG K, ANNIE Y L et al. *Listeria* motility increases the efficiency of epithelial invasion during intestinal infection [J]. PLOS Pathogens, 2022, 18(12): e1011028.
- [6] CHENG Y, DONG Q, LIU Y, et al. Systematic review of *Listeria monocytogenes* from food and clinical samples in Chinese mainland from 2010 to 2019 [J]. Food Quality and Safety, 2022, 6: 1-10.
- [7] 王真,方太松,王园,等.单核细胞增生李斯特菌生物被膜交叉污染评估进展[J].食品科学,2022,43(23):277-286.
- [8] 王园,孙琳璐,程颖,等.食品加工环境胁迫因素对单核细胞增生李斯特菌生物膜形成的影响研究进展[J].食品科学,2021,42(21):246-255.
- [9] MELISSA B M, BONNIE L B. Quorum sensing in

- bacteria [J]. Annual Review of Microbiology, 2001, 55: 165-199.
- [10] ANA P, DANIEL M, MALIN B, et al. Gram-negative quorum sensing signalling enhances biofilm formation and virulence traits in gram-positive pathogen *Enterococcus faecalis* [J]. Journal of Oral Microbiology, 2023, 15(1): 1-13.
- [11] OURDIA K, MOHAMMED A. Quorum sensing circuits in the communicating mechanisms of bacteria and its implication in the biosynthesis of bacteriocins by lactic acid bacteria: a review [J]. Probiotics and Antimicrobial Proteins, 2020, 12(1): 5-17.
- [12] 林才云,琳姚,李凤铃,等.LuxS/AI-2群体感应系统及其对细菌致病性和耐药性的调控[J].食品安全质量检测学报, 2019,10(18):5983-5991.
- [13] GILSON L, KUO A, DUNLAP P V. *AinS* and a new family of autoinducer synthesis proteins [J]. Journal of Bacteriology, 1995, 177(23): 6946-6951.
- [14] CHAI Y, MA Q, NONG X, et al. Dissecting LuxS/AI-2 quorum sensing system-mediated phenyllactic acid production mechanisms of *Lactiplantibacillus plantarum* L3 [J]. Food Research International, 2023, 166: 112582.
- [15] 张君怡,王静怡,郑学琪,等.AI-2信号分子对单增李斯特菌生物被膜形成过程的影响[J].食品科技,2021,46(8): 319-324.
- [16] JING Y, ZUO J, PHOUTHAPANE V, et al. An optimized method for detecting AI-2 signal molecule by a bioassay with *Vibrio harveyi* BB170 [J]. Microbiology, 2021, 90(3): 383-391.
- [17] PHAN N T, TONG T A N, YOSHIMITSU M, et al. Biofilm formation from *Listeria monocytogenes* isolated from *Pangasius* fish-processing plants [J]. Journal of Food Protection, 2023, 86(3): 100044.
- [18] RAMIRO V, ANDRE L, VERENA T, et al. Analysing traces of autoinducer-2 requires standardization of the *Vibrio harveyi* bioassay [J]. Analytical and Bioanalytical Chemistry, 2007, 387(2): 489-496.
- [19] 吕欣然,吕孟敏,杨冰艳,等.高产AI-2信号分子乳酸菌的筛选及生物性能研究[J].中国食品学报,2023,23(7):152-160.
- [20] 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,2018.
- [21] LUIZA P, FLAVIA B G, GUSTAVO P R, et al. Transcriptional analysis of genes related to biofilm formation, stress-response, and virulence in *Listeria monocytogenes* strains grown at different temperatures [J]. Annals of Microbiology, 2014, 64(4): 1707-1714.
- [22] ROLF E N, TOM R, JOHN P B. Variability in biofilm production by *Listeria monocytogenes* correlated to strain origin and growth conditions [J]. International Journal of Food Microbiology, 2011, 150(1): 14-24.
- [23] 张心怡,陆兆新,郑丽平,等.群体感应系统对单增李斯特菌生物被膜形成的影响[J].食品科学,2022,43(18):105-112.
- [24] FAN Y, QIAO J J, LU Z X, et al. Influence of different factors on biofilm formation of *Listeria monocytogenes* and the regulation of *cheY* gene [J]. Food Research International, 2020, 137: 109405.
- [25] MD F R M, MD A, MOHAMMAD A, et al. Effects of NaCl, glucose, and their combinations on biofilm formation on black tiger shrimp (*Penaeus monodon*) surfaces by *Vibrio parahaemolyticus* [J]. Food Control, 2018, 89: 203-209.
- [26] 林才云,王联珠,许加超,等.培养条件对副溶血性弧菌AI-2活性及其合成关键基因表达水平的影响[J].食品安全质量检测学报,2020,11(9):2924-2929.
- [27] TEREZA P, MATHIEU H, HERVE P, et al. Influence of food processing environments on structure initiation of static biofilm of *Listeria monocytogenes* [J]. Food Control, 2014, 35(1): 366-372.