

植物提取物作为群体感应抑制剂 对食品腐败研究现状

蔡济巽, 尹鹏程, 靳延斌, 罗秀珠, 鲍佳珏, 卢士玲*

(石河子大学食品学院, 新疆石河子 832000)

摘要: 食品腐败和食品相关细菌的生物膜形成是食品工业中的重要问题。现阶段研究表明, 群体感应 (Quorum Sensing, QS) 在食物腐败、生物膜的形成和食源性疾病的发生之中发挥着重要作用。因此利用群体感应抑制剂 (Quorum Sensing Inhibitors, QSI) 干扰或阻断细菌的群体感应系统可以作为减少食品腐败产生的有效手段。目前已有研究表明从植物中提取出的活性物质具有很强的抑制群体感应的能力, 基于这些活性物质的潜力, 植物提取物被开发为新型的食品防腐剂。因此本文首先介绍了群体感应系统及群体感应抑制剂的概念和类型, 随后重点综述了植物提取物中的活性成分对群体感应系统抑制作用的研究与应用, 以期从天然植物化合物中发现和筛选安全、高效的 QSI 提供参考。

关键词: 群体感应; 群体感应抑制剂; 食品腐败; 植物提取物

文章编号: 1673-9078(2025)05-399-408

DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2025.5.0245

Research Status of Plant Extracts as Quorum Sensing Inhibitors against Food Spoilage

CAI Jixun, YIN Pengcheng, JIN Yanbin, LUO Xiuzhu, BAO Jiajue, LU Shiling*

(Food College, Shihezi University, Shihezi 832000, China)

Abstract: Food spoilage and biofilm formation associated with food bacteria are an important issues in the food industry. Current studies have shown that quorum sensing (QS) plays a vital role in food spoilage, biofilm formation and the occurrence of foodborne diseases. Therefore, the use of quorum sensing inhibitors (QSI) to interfere with or block bacterial QS systems can be used as an effective means to reduce food spoilage. At present, studies have shown that the active substances extracted from plants have a strong ability to inhibit quorum sensing, and based on the potential of these active substances, plant extracts have been developed as new food preservatives. Thus, this review firstly introduces the concept and types of quorum sensing systems and quorum sensing inhibitors, and then focuses on the research and application of the inhibitory effect of active ingredients in plant extracts on quorum sensing systems, in order to provide a reference for the discovery and screening of safe and efficient QSI from natural plant compounds.

Key words: quorum sensing; quorum sensing inhibitor; food spoilage; plant extract

引文格式:

蔡济巽, 尹鹏程, 靳延斌, 等. 植物提取物作为群体感应抑制剂对食品腐败研究现状 [J]. 现代食品科技, 2025, 41(5): 399-408.

CAI Jixun, YIN Pengcheng, JIN Yanbin, et al. Research status of plant extracts as quorum sensing inhibitors against food spoilage [J]. Modern Food Science and Technology, 2025, 41(5): 399-408.

收稿日期: 2024-02-29

基金项目: 国家级大学生创新创业训练计划 (202310759049); 新疆生产建设兵团第五师科技计划项目 (2023XM02)

作者简介: 蔡济巽 (2003-), 男, 本科生, 研究方向: 畜产品质量安全控制, E-mail: 2857368929@qq.com; 共同第一作者简介: 尹鹏程 (2003-), 男, 本科生, 研究方向: 畜产品质量安全控制, E-mail: 3099195981@qq.com

通讯作者: 卢士玲 (1976-), 女, 博士, 教授, 研究方向: 畜产品质量安全控制, 肉制品安全控制, E-mail: lushiling_76@163.com

食物腐败变质是一个复杂的过程,多数是由腐败微生物引起的。现在的研究普遍认识到,其来自于许多革兰氏阳性和革兰氏阴性菌通过合作和交流执行的各种群体行为,包括微生物的聚集、毒素的产生和生物膜的形成^[1]。群体感应系统是微生物中普遍存在的信号分子依赖性的交流系统^[2]。不同的微生物可能存在不同的群体感应系统,由酰基高丝氨酸内酯(Acyl-Homoserine Lactones, AHLs)介导的QS系统是在革兰氏阴性菌中发现的主要的QS系统^[3],同时,还存在着AI-2(Autoinducer-2)、AIPs(Autoinducing Peptides)等其他系统介导的QS系统^[4]。它们通过传递和接受信息分子可以介导与食物变质相关的反应,如蛋白质水解、脂质水解、几丁质水解和果胶溶解^[5]。例如铜绿假单胞菌是一种条件致病菌,通过细胞间的通信系统,便可以诱发致病基因以及发生腐败的相关基因的表达^[6]。腐败希瓦氏菌则会通过信号分子AHLs引起冰冻海鱼发生腐败^[7]。然而这些信号分子及其受体可以被群体感应抑制剂(QSI)有效地抑制。QSI可以通过淬灭群体感应信号分子以及干扰信号分子与受体的结合从而干扰群体感应现象^[8]。目前研究表明植物提取物含有多种具有QSI功能的物质如从葡萄柚中提取的呋喃香豆素,大蒜中提取的大蒜素,桂皮中提取的肉桂醛以及丁香中的丁香醛等都具有很强的抑制QS系统的功能^[9]。同时植物提取物具有相对安全的抑菌作用。因此针对植物提取物中具有高效抑菌作用的QSI的研究值得被重视。本文综述了QS是如何产生的, QS对食品腐败的影响,植物提取物作为QSI对抑制食品腐败研究现状,以及群体感应抑制剂如何在食品保鲜中应用。

1 群体感应系统

细菌群体感应(QS)是一种细菌利用细胞外信号分子感知环境变化并激活相关基因表达以适应环境变化的调节系统^[10]。目前研究认为,群体感应普遍存在于革兰氏阴性菌和革兰氏阳性菌中。在QS系统中,细菌之间的信息交流被认为是细胞密度依赖的信号转导现象。有三种主要的群体感应系统负责参与群体感应过程中信号分子的基因表达和信号接收,包括AHLs系统,AI-2和AIP系统^[11]。这些系统参与许多重要的生物过程,如信号分子控制的产孢、毒性产生、发病机制和食物腐败、生物膜形成、抗生素的合成、结合质粒转移和根瘤菌和植物之间的共生^[12]。

1.1 AHLs系统

酰基高丝氨酸内酯(AHLs)介导的QS系统是在革兰氏阴性菌中发现的主要的QS系统(图1)。AHLs最初是在海洋细菌中发现的,它们在费氏弧菌的生物发光调节中起着关键作用^[13]。在AHLs介导的群体感应中,细菌利用S-腺苷甲硫氨酸(S-Adenosyl Methionine, SAM)和来自共同脂肪酸生物合成途径的酰基链来合成AHLs分子。细菌可能产生一种或多种不同的AHLs,调节不同的表型,如生物膜的形成、聚集、蛋白酶、抗生素、铁载体或生物发光的产生、偶联、免疫系统的调节和凋亡的诱导^[14]。

由LuxI同源物编码的AHLs合酶(I-蛋白)负责合成AHLs分子。在低细菌种群密度时,每个细胞产生一个基础水平的AHLs信号。它们与受体蛋白LuxR结合后,会形成LuxR-信号分子二聚物,与群体控制启动子的保守回文序列结合,包括*luxI*型基因的启动子,并促进AHLs以自诱导的形式产生。该过程会引起AHLs信号的增加以及细菌种群密度的提升,从而引起一系列生物行为,其中对食品影响最大的就是生物膜的形成以及腐败菌的大量增殖^[15]。AHLs介导的群体感应是一种最典型的细胞间通信机制之一,很多细菌通过其进行交流,其中就包括与胡萝卜腐败密切相关的胡萝卜软腐欧文(氏)菌,与肉类腐败密切相关的铜绿假单胞菌^[16]。

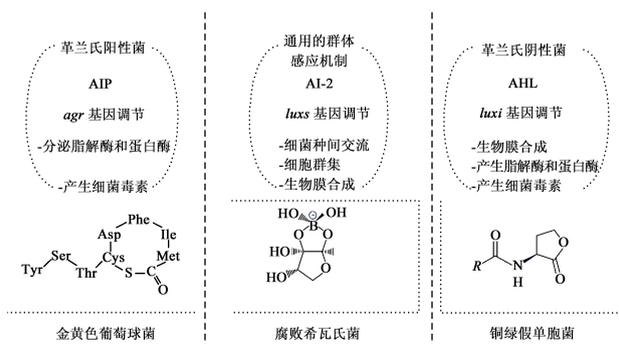


图1 主要的群体感应机制: AIP 信号分子介导的、

AI-2 信号分子介导的、AHL 信号分子介导的

Fig.1 The main quorum sensing mechanisms:

AIP-mediated, AI-2-mediated, AHL-mediated

1.2 AI-2系统

AI-2是一种非物种特异性的自诱导因子,可介导革兰氏阴性菌和革兰氏阳性菌之间的种内和种间交流^[17]。该QS系统受到*luxS*基因的调节,在部分革兰氏阴性菌和革兰氏阳性菌中,如果一个细

菌产生 AI-2, 它就拥有一个 *luxS* 基因, 如果这个基因失活, AI-2 的产生就会被消除。LuxS 酶, 由 *lux* 基因介导产生, 负责 AI-2 的生物合成。LuxS 合成 4,5-二羟基-2,3-戊二酮 (4,5-Dihydroxy-2,3-Pentanedione, DPD), 并通过自发重排产生多种 DPD 衍生物, 这些衍生物构成了 AI-2 库的主要成分^[18]。不同的菌株识别不同的 DPD 衍生物; 因此, AI-2 库中分子的相互转换可能允许细菌对自己的 AI-2 和对其他细菌物种产生的 AI-2 做出反应。这也使得不同细菌的种间交流成为可能^[19]。

例如由大肠杆菌产生的 AI-2 信号可以通过 ABC 转运体 (LsrACDB) 导入其他腐败微生物的细胞中, 并被细胞磷酸化, 然后在细胞内通过 LsrG 和 LsrF 酶降解为乙酰 Co-A 和磷酸二羟基丙酮 (Dihydroxyacetone Phosphate, DHAP), 磷酸化的 AI-2 与抑制因子 LsrR 结合, 诱导 *lsrACDBFG* 操纵子的转录, 该操纵子可以调控 AI-2 的摄取和分解途径^[20]。LsrR 和 LsrK 蛋白感知内化的 AI-2 信号, 并影响参与调控生物聚集与生物膜的合成, 进而导致食品腐败。

1.3 AIP 系统

自诱导肽 (AIPs), 也被称为肽信息素, 主要用于革兰氏阳性细菌, 通常是物种或菌株特异性的。AIPs 有两种形式: 有金黄色葡萄球菌中检测到的环状 AIPs, 以及肺炎链球菌和枯草芽孢杆菌所使用的线性 AIPs。与其他通过细胞膜扩散的信号分子不同, AIPs 通过 ABC 运输系统运输到细胞外空间。AIPs 由 *agrD* 编码为前肽, 并由跨膜蛋白 AgrB 输出。在高种群密度下, AIPs 被一个双组分系统感知, 该系统由一个跨膜受体 AgrC 和一个响应调节器 AgrA 组成^[21]。

2 群体感应系统引起的腐败

最近的研究表明, 在多种食品体系中都有信号分子被检测出来。例如, 在乳制品和肉制品中检测到 AHLs 信号分子^[22], 在海鱼和冷冻鱼中检测到 AI-2 信号分子^[23]; 在蔬菜存放过程中检测到 AHLs 和 AI-2 信号分子^[24]。这些信号分子被腐败微生物释放并接收从而诱导腐败微生物的腐败相关基因的表达, 导致食品中生物胺和水解酶以及脂解酶含量增加, 引起食品的腐败^[25]。

2.1 乳制品中群体感应引起的腐败

假单胞菌对乳制品的破坏性极高, 这些革兰氏阴性菌产生细胞外蛋白酶、脂肪酶、卵磷脂酶和糖苷酶^[26]。革兰氏阳性嗜冷需氧芽孢杆菌生产磷脂酶, 负责调控某些乳制品的腐败。在沙雷氏菌介导的酶的合成中, 细胞外脂解酶和蛋白水解酶的产生受群体感应信号分子 AHLs 的调控, 在先前的一项实验中, 接种野生型菌株的巴氏杀菌乳在室温保存 18 h 后发生腐败, 而接种具有灭活 *sprI* 基因的突变体没有发生腐败^[27]。然而, 在接种了 *sprI* 突变体的牛奶中添加信号分子 3-oxo-C₆-HSL 后发生了腐败现象, 这表明信号分子 3-oxo-C₆-HSL 参与了牛奶的腐败。同样, 嗜冷假单胞菌、沙雷氏菌、肠杆菌和肺泡弧菌在生奶和巴氏杀菌奶中产生的 AHLs 表明: 乳制品的腐败受到群体感应信号分子的调节^[28]。

2.2 肉制品中群体感应引起的腐败

假单胞菌属会引起在有氧冷冻 (3~8 °C) 条件下储存的肉类和肉制品的变质。有研究表明细菌的群体感应参与了在有氧冷藏条件下储存的鲜肉产品的腐败过程^[29]。同时, 有研究发现假单胞菌科和肠杆菌科会在有氧冷藏的碎牛肉和鸡肉中产生 AHLs 信号, 如 C₄-HSL、3-oxo-C₆-HSL、C₆-HSL、C₈-HSL、C₁₂-HSL^[30]。目前已经证明, 荧光菌和粘质链球菌在新鲜肉类中培养 18 h 后添加无细胞肉提取物, 可以增加荧光菌的滞后期和两种测试菌株的代谢活性。这种代谢活性的增加与无细胞肉提取物中一些化合物的存在有关, 包括群体感应分子^[31]。在 5、10、15 和 20 °C 的改良环境下保存的新鲜磨碎猪肉中检测到 AHLs。AHLs 产量分别在 10 和 15 °C 的 7 和 2 d 时达到最大值, 并与肠杆菌科和假单胞菌科菌株的生长有关^[32]。

2.3 海鱼和冷冻淡水鱼中群体感应引起的腐败

腐败希瓦氏菌和假单胞菌属, 分别是冰海鱼和冰淡水鱼的特定腐败生物^[33]。在各种不同的变质商业鱼类产品中都检测到 AHLs, 如冷熏鲑鱼、鱼片和碎鱼。在真空包装的冷熏鲑鱼中发现腐败是由肠杆菌科和乳酸菌、肉毒杆菌和乳杆菌相互作用导致的^[34]。有研究表明, 群体感应在低细胞数/高密度细菌簇内的细菌中起到关键的调节作用^[35]。在与食物体系中, 群体感应即使在较低的质量分数下也

可以被激活。AHLs: 3-oxo-C₆-HSL、C₆-HSL、C₈-HSL 和 C₁₂-HSL 已在肺泡菌、液化菌、荧光菌和恶臭假单胞菌中检测到, 这些信号分子与虹鳟鱼鱼片的蛋白水解活性和腐败有关^[36]。类似的 AHLs 调节蛋白水解活性也在蛋白球菌 B5a 中被发现, 这是一种最初从冷熏鲑鱼中分离出来的菌株, 这表明群体感应信号 AHLs 参与了食物腐败^[37]。同时, 通过对冻虾中的希瓦氏菌进行基因测序发现: luxS 基因产生的 AI-2 信号分子并没有表现出明显的导致蛋白质溶解和生物膜产生的现象, 其主要作用是与其他的腐败菌进行信号交流, 诱导进一步的腐败进行^[38]。

2.4 蔬菜和水果中群体感应引起的腐败

假单胞菌科或肠杆菌科(主要为欧文氏菌属)的果胶溶解活性, 在水果和蔬菜中生长到高细胞密度(10⁸~10⁹ CFU g/L)会导致酶褐变、异味、异味和/或质地破裂, 从而导致变质^[39]。葡萄糖和假单胞菌产生各种果胶溶解酶, 即果胶裂解酶、聚半乳糖醛酸酶和果胶甲基酯酶, 它们负责蔬菜的腐败, 这些果胶溶解酶的产生由多种 AHLs 介导(主要是 3-oxo-C₆-HSL 和 C₆-HSL)^[40]。此外, 接种产生 AHLs 的果胶降解角果胶杆菌增加了其腐败率。在胡萝卜软腐欧文(氏)菌中, 胞外酶果胶酸裂解酶、果胶裂解酶、聚半乳糖醛酸酶、纤维素酶和蛋白酶的产生受 3-oxoC₆-HSL 依赖的群体感应调控^[41]。

因此, 从上述研究中可以清楚地看出, 群体感应系统与食物腐败广泛相关。对各种类别食品中腐败微生物的类型及其群体感应系统的了解, 将有助于开发群体感应抑制剂, 为进一步制作新型食品防腐剂提供帮助。

3 群体感应抑制剂

QSI 可以消除产腐败菌的腐败因子同时不干扰宿主细胞的生长, QSI 是 QS 系统的有效抑制剂, 目前的研究已经明确了 QSI 的作用方式。QSI 抑制 QS 的作用机理体现在以下三个方面: (i) 降低信号分子的活力或是抑制信号分子的产生, (ii) 与信号分子竞争受体或降解信号分子受体, (iii) 抑制信号级联^[42]。

3.1 针对信号分子

AHLs-内酯酶、氧化还原酶、抗体是针对 QS

信号分子的主要抑制剂。这些物质使信号分子合成酶失效, 使用抗体中和 AIP, 改变或降解信号分子以阻断 QS 系统。QS 系统可直接被信号分子淬灭剂传导的酶分子通过降解或中和 QS 信号而抑制。AHLs-内酯酶和 AHLs-酰基酶是两种不同形式的可以分解革兰氏阴性细菌中的 AHLs 水解酶。已有研究发现 AHLs 内酯酶由芽孢杆菌属编码的基因 *AiiA* 指导合成, 可以有效防止生物膜形成^[43]。另一种信号分子淬灭酶 AHLs-酰化酶存在于革兰氏阴性菌中, 在铜绿假单胞菌中它已被证明可以降解含有侧链的 AHLs 信号分子。同时 AIP 很容易受到抗体中和的影响。例如, 抗 AI 单克隆抗体可以通过中和金黄色葡萄球菌产生和使用的自诱导肽(AIP-4)从而有效阻断 QS^[44]。

3.2 针对信号分子接收器

使 QS 信号分子的受体失活或与信号分子竞争受体是 QSI 使用的第二种策略。现在已经发现了两大类 QS 抑制剂: 类黄酮和呋喃酮, 它们可以与各种有害细菌的信号分子受体结合^[45]。柚皮素是一种植物类黄酮, 通过直接与受体 LasR 结合, 与信号分子 OdDHL (AHLs) 竞争受体, 抑制铜绿假单胞菌中 QS 调节的毒力成分绿脓素和弹性蛋白酶的合成。此外, 黄酮类化合物可以非竞争性地与 LasR、LBD 结合, 并阻止该蛋白质附着在 DNA 上, 从而抑制多种 QS 行为^[46]。呋喃酮的群体感应抑制作用与类黄酮相似, 它可以和 AHLs 分子竞争性结合 AHLs 受体, 它们已被证明可以明显地减少多种细菌物种毒力因子的合成和生物膜的形成^[47]。

3.3 抑制信号级联

抑制 QS 系统的第三种方法是通过关闭下游反应的调节器来抑制信号级联或其他反馈机制。例如, 在金黄色葡萄球菌 AIP 系统中, 下游反应调节剂 AgrA 被磷酸化随后被激活, 正是由上游信号传导引起的。然后, AgrA 与与启动子相连的 DNA 序列结合, 它会上调相关基因的表达。信号级联可以通过抑制响应调节器来停止, 这还可以阻止细菌生物膜的生长。例如, 萨瓦林(Savarin), 一种可以抑制金黄色葡萄球菌毒力的化学物质, 可以特异性靶向 AgrA 破坏 agr 操纵子介导的 QS, 从而阻止生物膜的产生^[48]。

4 植物提取物中的QSI

群体感应抑制剂可以防止有害微生物在食物表面的定植、毒素的形成和食物腐败相关细菌的增殖。目前已发现多种植物提取物可作为QSI，它们的化学结构与QS信号(AHLs)的化学结构相似，并且它们也具有降解信号分子及其受体的能力^[49]。例如，植物产生的GABA(γ -氨基丁酸)可以作为根癌杆菌内酯酶降解其AHLs信号OHC₈HSL的启动子，减弱QS依赖的感染过程。从山茱萸等药用植物中提取的邻苯三酚及其类似物对AI-2具有拮抗作用^[50]。种子分泌物L-大麻素对QS胞外多糖表达有影响。姜黄产生的姜黄素，可抑制铜绿假单胞菌PAO1毒力基因的表达^[51]。肉桂醛及其衍生物影响多种QS调控活性，如铜绿假单胞菌生物膜的形成和AI-2介导的不同弧菌的QS^[52]。利用这些化合物可以抑制微生物群体感应的毒力因子和腐败因素从而可以制备出更安全、更有效的食品防腐剂。

4.1 黄酮类

因为黄酮类药物拥有抗氧化、抗炎和抗癌药物的作用，其一直是研究的重点。黄酮类物质在许多植物中都有体现如柚皮素、山奈酚、槲皮素和芹菜素等都具有QSI活性(表1)。这些黄酮类物质均抑制了哈维弧菌BB886和MM32中HAI-1或AI-2介导的生物发光。槲皮素和柚皮素可以抑制哈维弧菌BB120和大肠杆菌O157:H7的生物膜形成^[53]。此外，

叶、花、果、树皮等植物不同部位的提取物也具有抗QS活性^[54]。黄酮-3-醇儿茶素是白花树皮的黄酮类化合物之一，它降低了QS介导的毒力因子吡青素、弹性蛋白酶和铜绿假单胞菌PAO1生物膜的生成^[55]。在最近的一项研究中，两种黄酮化合物(芹菜素、金合欢素)和三种异黄酮类化合物(金雀异黄酮、大豆黄酮、生物素A)会抑制铜绿假单胞菌的毒力因子，不但在基因水平上抑制表达，而且在基因产物上通过抑制外显酶、鼠李糖脂等方面减少毒力*rhIR*基因影响着鼠李糖脂的产生，且抑制了*lasI/R*与*rhl/R*途径^[56]，影响蛋白酶合成。

4.2 呋喃酮

呋喃酮是一种新发现的N-酰基高丝氨酸内酯类似物，特别是N-酰基-3-氨基-5h-呋喃酮衍生物和一些4-卤素等价物，可以改变LuxR依赖的细菌群体感应。这些合成的化学物质能够防止费氏弧菌QS体系中LuxR的天然配体3-氧-己基高丝氨酸内酯(3-Oxohexanoyl Homoserine Lactone, OHHL)产生发光^[61]。研究表明，C-30呋喃酮可以与AHLs信号分子受体LuxR竞争性结合，从而干扰AHLs介导的腐败基因的表达，同时在较高的质量分数时也会抑制生物膜的形成^[62]。不过呋喃酮类也表现出对人体的较高毒性。在结构上最接近的OHHL葡萄柚汁中的天然呋喃香豆素可作为鼠伤寒杆菌和铜绿假单胞菌中AI-1和AI-2活性和生物膜形成的有效抑制剂。这些结果表明，葡萄柚汁可以作为卤代呋喃酮的安全替代来源。

表1 植物提取物对腐败菌群的群体感应抑制效应

Table 1 Quorum sensing inhibition effect of plant extracts on spoilage flora

类型	植物提取物有效成分	抑制菌株	群体感应抑制效应与作用机制	参考文献
黄酮类	柚皮素、山奈酚、槲皮素、芹菜素、黄酮-3-醇儿茶素	大肠杆菌 O157: H7, 铜绿假单胞菌 PAO1	QS介导的毒力因子吡青素、弹性蛋白酶和铜绿假单胞菌PAO1生物膜的生成	[53]
呋喃酮	N-酰基-3-氨基-5h-呋喃酮, C-30呋喃酮	鼠伤寒杆菌, 铜绿假单胞菌 PAO1	与AHLs信号分子受体LuxR竞争性结合	[56]
肉桂醛	肉桂油	铜绿假单胞菌 PAO1	干扰AHLs信号分子的产生	[57]
大蒜素	蒜醇	铜绿假单胞菌 PAO1	通过抑制 <i>pqs</i> 和AHLs系统, 减少生物膜形成和聚集运动	[58]
山茱萸提取物	异硫氰酸酯	铜绿假单胞菌 PAO1	抑制Lux系统的 <i>lasB</i> 基因从而抑制信号分子产生	[59]
多酚	蔷薇茶多酚	铜绿假单胞菌 PAO1	干扰LasI/LasR系统的信号分子产生与接收	[60]

4.3 肉桂醛

肉桂醛 (Cinnamaldehyde, CAD) 是肉桂的主要植物成分之一, 在早期的研究中, 已经证明了 CAD 可以破坏铜绿假单胞菌的生物膜和其他表面定植表型 (例如: 群体运动)^[57]。通过对肉桂油的 QS 抑制作用定量测定表明: 在肉桂油质量分数为 0.1 $\mu\text{L}/\text{mL}$ 到 0.6 $\mu\text{L}/\text{mL}$ 时可以有效抑制紫色杆菌 CV026 的 QS 作用^[63], 这表明其具有一定的 QSI 活性。同时可以在最近的研究中发现 CAD 能够干扰铜绿假单胞菌的 Las、Rhl 的 QS 系统, 而对细菌的生长没有影响^[64], 因此它可以被安全地添加到食品体系中。肉桂醛与粘菌素 (Colistin, COL) 联合使用会对铜绿假单胞菌产生协同作用。相较于单独使用 CAD, 联合使用 CAD 与 COL 更有效地抑制生物膜形成^[58]。

4.4 大蒜素

大蒜素 (二烯丙基硫代亚磺酸酯), 是从可食用植物大蒜中提取的一种重要生物活性化合物。二烯丙基二硫化物是大蒜中的一种有机硫化物, 已被证明可以减少铜绿假单胞菌的生物膜形成和聚集运动^[59]。进一步的研究证实, 大蒜中有效的 QS 抑制剂是蒜醇 (Ajoene), 蒜醇是大蒜素的降解产物, 通过抑制 *pqs* 和 AHLs 系统可以减弱铜绿假单胞菌的毒力相关决定因素如生物膜形成和绿脓青素的产生^[60]。大蒜素能减弱铜绿假单胞菌的毒力因子的表达弹性蛋白酶, 鼠李糖脂等, 抑制 *pqs* 和 *rhl* 介导的 QS 系统。评估 *las*、*rhl*、*pqs* 相关的信号分子与基因, 结果发现大蒜素对 *las* 基因无影响, 而对 *rhl*、*pqs* 基因有抑制作用^[65]。

4.5 异硫氰酸酯

异硫氰酸酯是山葵中具有抑制 QS 活性的一种重要物质, 有研究表明通过 QSI1 检测从山葵中纯化的异硫氰酸酯能够完全抑制铜绿假单胞菌的 Lux 系统的 *lasB* 基因表达且不影响铜绿假单胞菌的生长。进一步的研究通过实时 PCR 技术测定铜绿假单胞菌的基因表达, 研究发现异硫氰酸酯介导了 49 个 QS 相关的基因的下调, 其中许多基因涉及腐败的产生如: *lasA*、*lasB*、*rhlAB*、*chiC*、*lecA*、*piv*、*phzC-G* 和 *phzAB*^[66]。

4.6 多酚

植物中的多酚是植物重要的次生代谢产物, 人们摄入的多酚大多是来源于茶或蔬菜中的茶多酚。

多酚具有较好的抑制群体感应系统的作用, 通过研究蔷薇中的多酚提取物对产紫色杆菌 CV026 的抑制作用发现: 质量分数为 1.20 mg/mL 的蔷薇茶多酚可以抑制 87.56% 的产紫色杆菌 CV026 所产生的色素, 同时不影响 CV026 的数量, 这说明多酚具有显著的抑制 QS 作用。同时对其抑制铜绿假单胞菌的群集运动和生物膜的产生进行研究发现: 640 mg/mL 的多酚可以减少 78.03% 的铜绿假单胞菌的群集作用和 72.90% 的铜绿假单胞菌生物膜的产生^[67]。多酚对于 QS 系统的干扰体现在干扰 LasI/LasR 系统的信号分子产生与接收从而干扰铜绿假单胞菌的群集以及与腐败相关酶的产生^[68]。

5 植物提取物中的QSI在食品保鲜中应用

群体感应抑制剂已被证明具有很好的抑制腐败的作用, 通过抑制腐败菌之间的群体感应系统相互作用可以有效抑制生物膜的合成与腐败的产生。在食品生产和储存中加入群体感应抑制剂可以起到很好的食品保鲜和延长货架期的作用。但是, 群体感应抑制剂具有易挥发, 不易溶于水等特性^[69], 这导致群体感应抑制剂在生产中的应用受到很多限制。因此研究如何有效地应用这些群体感应抑制剂比研发新的群体感应抑制剂更具有实际意义。最近的研究针对群体感应抑制剂的高效使用提出了以下方式: 纳米活性包装储存群体感应抑制剂^[70]。

食品包装材料可以有效防止微生物引起的腐败从而延长食品的货架期, 抗菌膜可以有效抑制微生物的生长以及群体感应效应的发生。通过有效的设计可以将群体感应抑制剂长时间地存放于包装顶部空间从而持续起到抑制作用^[71]。目前高效的群体感应抑制剂包装技术有逐层静电沉积技术 (Layer-by-Layer Electrostatic Deposition Method, LBL) 和埃洛石纳米管技术 (Halloysite Nanotubes, HNTs)

5.1 LBL的应用

LBL 技术基于相反电荷的聚合物对固体载流子的吸引力, 从而在固体基底上交替使用聚电解质纳米层 (每层 1~100 nm), 这种机制有助于通过静电相互作用结合相邻分子层, 同时防止额外吸附类似的带电多离子^[72]。通过该种方式可以在可食用薄膜和涂层之间装有群体感应抑制剂, 例如, 通过使用 LBL 技术将肉桂醛精油和藻酸钠使用脱乙酰几丁质进行包装有效且持久地抑制了青霉菌导致的苹果的

腐败^[73]。使用 LBL 技术可以有效地将植物精油截留在内层膜内并在外层吸附其他种类的材料膜,在这个过程中可以有效地保证外部的不透光性与机械强度,同时保证内层膜内的植物精油起到有效作用。例如,通过使用 LBL 技术将海藻酸钠作为外膜并以 *k*-卡拉胶和明胶携带牛至精油作为内膜,起到了很好的抑菌和保藏作用^[74]。

5.2 HNTs的应用

埃洛石纳米管是有铝硅酸盐 $[Al_2Si_2O_5(OH)_4]$ 粘土基纳米管组成的矿物基纳米材料,外表面有硅氧烷 (Si-O-Si) 基团和内表面的 (Al-OH) 铝基团,埃洛石纳米管具有无毒,高比表面积,耐高温和不会引起生物排斥的特性,因此它可以被用作制备纳米复合薄膜的纳米填充剂,从而被用作药物递送的活性物质控制群体感应抑制剂的释放^[75]。几乎所有的具有 QSI 功能的植物精油都是具有强烈风味和香气的挥发性物质,通过使用 HNTs 技术可以有效地抑制植物精油的挥发与降解,从而起到很好的群体感应抑制作用^[76]。在聚乙烯 (Polyethylene, PE) 表面的纳米级涂层使用 HNT 负载香芹酚精油,不仅有效抑制了香芹酚的降解,并且该活性食品包装薄膜显著降低了鸡肉表面嗜水气假单胞菌 85% 的活性和 45% 的需氧量^[77]。

6 结论

群体感应是细菌进行种内和种间信号交流的重要途径,目前的研究表明,腐败微生物产生的群体感应信号分子在达到一定阈值后会调节腐败因素的产生(如蛋白酶脂肪酶的分泌和生物膜的产生),因此针对群体感应抑制剂的研究在逐渐被重视。群体感应抑制剂可以通过淬灭信号分子,阻止信号分子与受体结合以及级联反应的发生等方式有效干扰或停止群体感应系统产生的腐败效应。根据群体感应抑制剂的来源可以分为合成群体感应抑制剂和天然群体感应抑制剂,天然群体感应抑制剂具有天然无公害的特点,更被消费者所接受。针对天然群体感应抑制剂,不过植物提取物作为群体感应抑制剂在生产中的应用受到很大的限制,这主要是因为大多数植物提取物都具有易挥发和过多不理想气味的特点。因此如何将植物提取物有效地应用于食品保藏值得思考,将群体感应抑制剂通过逐层静电吸附技术包裹于抗热抗菌膜中可以有效防止群体感应抑

制剂的挥发,并且保证群体感应抑制剂持续发挥抑制作用。同时在包装膜上使用 HNTs 技术可以有效控制群体感应抑制剂的释放速度和抑制效果。但现有的研究存在着应用方法局限以及植物提取物在具体应用中所需要使用的具体量不明确的问题,未来有必要对新的应用方法以及植物提取物的用量与效果的关系进行研究。本文综述了植物提取物的种类以及应用,将为后续植物提取物作为群体感应抑制剂的应用研究提供帮助。

参考文献

- [1] GRAM L, RAVN L, RASCH M, et al. Food spoilage-interactions between food spoilage bacteria [J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2002, 78(1-2): 79-97.
- [2] SMITH J L, FRATAMICO P M, NOVAK J S. Quorum sensing: a primer for food microbiologists [J]. *Journal of Food Protection*, 2004, 67(5): 1053-1070.
- [3] GALLOWAY W R J D, HODGKINSON J T, BOWDEN S D, et al. Quorum sensing in Gram-negative bacteria: small-molecule modulation of AHLs and AI-2 quorum sensing pathways [J]. *Chemical Reviews*, 2011, 111(1): 28-67.
- [4] CHONG G, KIMYON O, RICE S A, et al. The presence and role of bacterial quorum sensing in activated sludge [J]. *Microbial Biotechnology*, 2012, 5(5): 621-633.
- [5] GONZÁLEZ J E, KESHAVAN N D. Messing with bacterial quorum sensing [J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2006, 70(4): 859-875.
- [6] AMMOR M S, MICHAELIDIS C, NYCHAS G J E. Insights into the role of quorum sensing in food spoilage [J]. *Journal of Food Protection*, 2008, 71(7): 1510-1525.
- [7] ZHU S, WU H, ZENG M, et al. The involvement of bacterial quorum sensing in the spoilage of refrigerated *Litopenaeus vannamei* [J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2015, 100(192): 26-33.
- [8] MCCORMACK J. Quorum sensing, bacterial communication and new antibiotics [J]. *Internal Medicine Journal*, 2006, 36(12): 757-758.
- [9] PAPPENFORTH K, BASSLER B L. Quorum sensing signal-response systems in Gram-negative bacteria [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14(9): 576-588.
- [10] NEALSON K H, PLATT T, HASTINGS J W. Cellular control of the synthesis and activity of the bacterial luminescent system [J]. *Journal of Bacteriology*, 1970, 104(1): 313-322.
- [11] TRUCHADO P, LARROSA M, CASTRO-IBÁÑEZ I, et al. Plant food extracts and phytochemicals: their role as quorum sensing inhibitors [J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2015, 43(2): 189-204.
- [12] READING N C, SPERANDIO V. Quorum sensing: the many

- languages of bacteria [J]. FEMS Microbiology Letters, 2006, 254(1): 1-11.
- [13] VERMA S C, MIYASHIRO T. Quorum sensing in the *squid-Vibrio* symbiosis [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2013, 14(8): 16386-16401.
- [14] ATKINSON S, CHANG C Y, SOCKETT R E, et al. Quorum sensing in *Yersinia enterocolitica* controls swimming and swarming motility [J]. Journal of Bacteriology, 2006, 188(4): 1451-1461.
- [15] DONG Y H, XU J L, LI X Z, et al. *AiiA*, an enzyme that inactivates the acylhomoserine lactone quorum-sensing signal and attenuates the virulence of *Erwinia carotovora* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2000, 97(7): 3526-3531.
- [16] HUSSAIN M B B M, ZHANG H B, XU J L, et al. The acyl-homoserine lactone-type quorum-sensing system modulates cell motility and virulence of *Erwinia chrysanthemi* pv. *Zea* [J]. Journal of Bacteriology, 2008, 190(3): 1045-1053.
- [17] GALLOWAY W R J D, HODGKINSON J T, Bowden S D, et al. Quorum sensing in Gram-negative bacteria: small-molecule modulation of AHL and AI-2 quorum sensing pathways [J]. Chemical Reviews, 2011, 111(1): 28-67.
- [18] GU Y, LI B, TIAN J, et al. The response of *Lactobacillus fermentum 2-1* to changes in environmental growth conditions [J]. Annals of Microbiology, 2018, 68(5): 287-294.
- [19] MA R, QIU S, JIANG Q, et al. AI-2 quorum sensing negatively regulates *rbf* expression and biofilm formation in *Staphylococcus aureus* [J]. International Journal of Medical Microbiology, 2017, 307(4-5): 257-267.
- [20] MARQUES J C, OH I K, LY D C, et al. *LsrF*, a coenzyme A-dependent thiolase, catalyzes the terminal step in processing the quorum sensing signal autoinducer-2 [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2014, 111(39): 14235-14240.
- [21] BARBER C E, TANG J L, FENG J X, et al. A novel regulatory system required for pathogenicity of *Xanthomonas campestris* is mediated by a small diffusible signal molecule [J]. Molecular Microbiology, 1997, 24(3): 555-566.
- [22] BRUHN J B, CHRISTENSEN A B, FLODGAARD L R, et al. Presence of acylated homoserine lactones (AHLs) and AHLs-producing bacteria in meat and potential role of AHLs in spoilage of meat [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(7): 4293-4302.
- [23] GRAM L, RAVN L, RASCH M, et al. Food spoilage-interactions between food spoilage bacteria [J]. International Journal of Food Microbiology, 2002, 78(1-2): 79-97.
- [24] HOU H M, JIANG F, ZHANG G L, et al. Inhibition of *Hafnia alvei* H4 biofilm formation by the food additive dihydrocoumarin [J]. Journal of Food Protection, 2017, 80(5): 842-847.
- [25] BAIA J, RAI V R. Bacterial quorum sensing and food industry [J]. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 2011, 10(3): 183-193.
- [26] QUINTIERI L, CAPUTO L, BRASCA M, et al. Recent advances in the mechanisms and regulation of QS in dairy spoilage by *Pseudomonas* spp [J]. Foods, 2021, 10(12): 3088-3115.
- [27] FLODGAARD L R, CHRISTENSEN A B, MOLIN S, et al. Influence of food preservation parameters and associated microbiota on production rate, profile and stability of acylated homoserine lactones from food-derived Enterobacteriaceae [J]. International Journal of Food Microbiology, 2003, 84(2): 145-156.
- [28] WHITFIELD F B, JENSEN N, SHAW K J. Role of *Yersinia intermedia* and *Pseudomonas putida* in the development of a fruity off-flavour in pasteurized milk [J]. Journal of Dairy Research, 2000, 67(4): 561-569.
- [29] JAY J M, VILAI J P, HUGHES M E. Profile and activity of the bacterial biota of ground beef held from freshness to spoilage at 5–7 C [J]. International Journal of Food Microbiology, 2003, 81(2): 105-111.
- [30] İNAT G, SIRIKEN B, BAŞKAN C, et al. Quorum sensing systems and related virulence factors in *Pseudomonas aeruginosa* isolated from chicken meat and ground beef [J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 1-9.
- [31] FARAG H E M, T KORASHY N. The incidence of proteolytic *Pseudomonas* species associated with ground beef with regards to their spoilage effect [J]. Assiut Veterinary Medical Journal, 2008, 54(119): 1-14.
- [32] BLANA V, STAMATIOU A, MICHAELIDIS C, et al. Qualitative evaluation of QS compounds produced in pork and beef samples at different storage conditions; possible effect on kinetic characteristics on spoilage bacteria [C]// Athens, Greece: Second Panhellenic Congress: Biotechnology and Food Technology. 2007.
- [33] TOMÁŠ N, MYSZKA K. Current advances in the concept of Quorum sensing-based prevention of spoilage of fish products by *Pseudomonads* [J]. Applied Sciences, 2022, 12(13): 6719-6729.
- [34] LØVDAL T. The microbiology of cold smoked salmon [J]. Food Control, 2015, 54(36): 360-373.
- [35] CONNELL J L, WESSEL A K, PARSEK M R, et al. Probing prokaryotic social behaviors with bacterial “lobster traps” [J]. MBio, 2010, 1(4): 2-10.
- [36] FLODGAARD L R, DALGAARD P, ANDERSEN J B, et al. Nonbioluminescent strains of *Photobacterium phosphoreum* produce the cell-to-cell communication signal

- N-(3-hydroxyoctanoyl) homoserine lactone [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(4): 2113-2120.
- [37] FLODGAARD L R, CHRISTENSEN A B, MOLIN S, et al. Influence of food preservation parameters and associated microbiota on production rate, profile and stability of acylated homoserine lactones from food-derived Enterobacteriaceae [J]. International Journal of Food Microbiology, 2003, 84(2): 145-156.
- [38] LI J P, YU H, YANG X Y, et al. Complete genome sequence provides insights into the quorum sensing-related spoilage potential of *Shewanella baltica* 128 isolated from spoiled shrimp [J]. Genomics, 2020, 112(1): 736-748.
- [39] LIAO C H. Analysis of pectate lyases produced by soft rot bacteria associated with spoilage of vegetables [J]. Applied and Environmental Microbiology, 1989, 55(7): 1677-1683.
- [40] JOHANSEN P, JESPERSEN L. Impact of quorum sensing on the quality of fermented foods [J]. Current Opinion in Food Science, 2017, 13(1): 16-25.
- [41] LEE D H, KIM J B, KIM M, et al. Microbiota on spoiled vegetables and their characterization [J]. Journal of Food Protection, 2013, 76(8): 1350-1358.
- [42] LIU H B, LEE J H, KIM J S, et al. Inhibitors of the *Pseudomonas aeruginosa* quorum-sensing regulator, QscR [J]. Biotechnology and Bioengineering, 2010, 106(1): 119-126.
- [43] HONG K W, KOH C L, SAM C K, et al. Quorum quenching revisited—from signal decays to signalling confusion [J]. Sensors, 2012, 12(4): 4661-4696.
- [44] SIONOV R V, STEINBERG D. Targeting the holy triangle of quorum sensing, biofilm formation, and antibiotic resistance in pathogenic bacteria [J]. Microorganisms, 2022, 10(6): 1239-1355.
- [45] TEPLITSKI M, MATHESIUS U, RUMBAUGH K P. Perception and degradation of N-acyl homoserine lactone quorum sensing signals by mammalian and plant cells [J]. Chemical Reviews, 2011, 111(1): 100-116.
- [46] CHEVROT R, ROSEN R, HAUDECOEUR E, et al. GABA controls the level of quorum-sensing signal in *Agrobacterium tumefaciens* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2006, 103(19): 7460-7464
- [47] KALIA V C. Quorum sensing inhibitors: An overview [J]. Biotechnology Advances, 2013, 31(2): 224-245.
- [48] SAVOIA D. Plant-derived antimicrobial compounds: alternatives to antibiotics [J]. Future Microbiology, 2012, 7(8): 979-990.
- [49] LEE K M, LIM J, NAM S, et al. Inhibitory effects of broccoli extract on *Escherichia coli* O157: H7 quorum sensing and *in vivo* virulence [J]. FEMS Microbiology Letters, 2011, 321(1): 67-74.
- [50] GONZÁLEZ J E, KESHAVAN N D. Messing with bacterial quorum sensing [J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2006, 70(4): 859-875.
- [51] RUDRAPPA T, BAIS H P. Curcumin, a known phenolic from *Curcuma longa*, attenuates the virulence of *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 in whole plant and animal pathogenicity models [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2008, 56(6): 1955-1962.
- [52] BRACKMAN G, DEFOIRDT T, MIYAMOTO C, et al. Cinnamaldehyde and cinnamaldehyde derivatives reduce virulence in *Vibrio* spp. by decreasing the DNA-binding activity of the quorum sensing response regulator LuxR [J]. BMC Microbiology, 2008, 8(1): 1-14.
- [53] VIKRAM A, JAYAPRAKASHA G K, JESUDHASAN P R, et al. Suppression of bacterial cell-cell signalling, biofilm formation and type III secretion system by citrus flavonoids [J]. Journal of Applied Microbiology, 2010, 109(2): 515-527.
- [54] AL-HUSSAINI R, MAHASNEH A M. Microbial growth and quorum sensing antagonist activities of herbal plants extracts [J]. Molecules, 2009, 14(9): 3425-3435.
- [55] ANNAPOORANI A, PARAMESWARI R, PANDIAN S K, et al. Methods to determine antipathogenic potential of phenolic and flavonoid compounds against urinary pathogen *Serratia marcescens* [J]. Journal of Microbiological Methods, 2012, 91(1): 208-211.
- [56] RAMAN P, THARUN PA R, ANANYA S, et al. N-acyl-homoserine lactone mediated virulence factor(s) of *Pseudomonas aeruginosa* inhibited by flavonoids and isoflavonoids [J]. Process Biochemistry. 2022, 116: 84-93.
- [57] TOPA S H, PALOMBO E A, KINGSHOTT P, et al. Activity of cinnamaldehyde on quorum sensing and biofilm susceptibility to antibiotics in *Pseudomonas aeruginosa* [J]. Microorganisms, 2020, 8(3): 455-468.
- [58] SANJIDA H TOPA, ENZO A. P, PETER K, et al. Activity of cinnamaldehyde on Quorum sensing and biofilm susceptibility to antibiotics in *Pseudomonas aeruginosa* [J]. Microorganisms. 2020, 8(3): 455.
- [59] LI W R, MA Y K, SHI Q S, et al. Diallyl disulfide from garlic oil inhibits *Pseudomonas aeruginosa* virulence factors by inactivating key quorum sensing genes [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2018, 102(17): 7555-7564.
- [60] JAKOBSEN T H, VAN G M, PHIPPS R K, et al. Ajoene, a sulfur-rich molecule from garlic, inhibits genes controlled by quorum sensing [J]. Antimicrobial Agents and Chemotherapy, 2012, 56(5): 2314-2325.
- [61] BAI A J, RAI V R. Quorum sensing regulation and inhibition of exoenzyme production and biofilm formation in the food spoilage bacteria *Pseudomonas psychrophila* PSPF19 [J]. Food Biotechnology, 2014, 28(4): 293-308.
- [62] PROCTOR C R, MCCARRON PA, TERNAN N G. Furanone

- quorum-sensing inhibitors with potential as novel therapeutics against *Pseudomonas aeruginosa* [J]. *Journal of Medical Microbiology*, 2020, 69(2): 195-206.
- [63] LI T, LIU N, WANG D, et al. Inhibition of quorum sensing-controlled virulence factors and biofilm formation in *Pseudomonas fluorescens* by cinnamaldehyde [J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2018, 269(1): 98-106.
- [64] GYAMFI-BROBBEY G, KIMMITT P T, GREENWELL P. Cinnamaldehyde increases the susceptibility of quorum-sensing-mediated biofilms to conventional antibiotics [C]// *Society for General Microbiology*, 2015.
- [65] XU Z M, ZHOU H, YU H, et al. Allicin inhibits *Pseudomonas aeruginosa* virulence by suppressing the quorum-sensing systems [J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 2019, 65(8): 563-574.
- [66] JAKOBSEN T H, BRAGASON S K, PHIPPS R K, et al. Food as a source for quorum sensing inhibitors: iberin from horseradish revealed as a quorum sensing inhibitor of *Pseudomonas aeruginosa* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(7): 2410-2421.
- [67] ZHANG J, RUI X, WANG L, et al. Polyphenolic extract from *Rosa rugosa* tea inhibits bacterial quorum sensing and biofilm formation [J]. *Food Control*, 2014, 42(16): 125-131.
- [68] MOSTAFAI, ABBAS H A, ASHOUR M L, et al. Polyphenols from *Salix tetrasperma* impair virulence and inhibit quorum sensing of *Pseudomonas aeruginosa* [J]. *Molecules (Basel, Switzerland)*, 2020, 25(6): 1341-1360.
- [69] ASLI C, ZEHRA I Y, TAMER U. Fabrication of electrospun eugenol/cyclodextrin inclusion complex nanofibrous webs for enhanced antioxidant property, water solubility, and high temperature stability [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2018, 66(2): 457-466.
- [70] LI T, WANG D, REN L, et al. Preparation of pH-sensitive polylactic acid-naringin coaxial electrospun fiber membranes for maintaining and monitoring salmon freshness [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, 188: 708-718.
- [71] MALHOTRA, BHANU, ANU K, HARSHA K. Antimicrobial food packaging: Potential and pitfalls [J]. *Frontiers in microbiology*, 2015, 6: 144809.
- [72] ADHIKARI, MANITA, SUSHIL K, ANIL K A. Edible multilayer coating using electrostatic layer-by-layer deposition of chitosan and pectin enhances shelf life of fresh strawberries [J]. *International Journal of Food Science & Technology*, 2023, 58(2): 871-879.
- [73] ZHANG W L, SHU C, CHEN Q Y, et al. The multi-layer film system improved the release and retention properties of cinnamon essential oil and its application as coating in inhibition to penicillium expansion of apple fruit [J]. *Food Chemistry*, 2019, 299: 125109.
- [74] ZHANG X G, ZHANG B X, MAO R R, et al. A novel multilayer film based on sodium alginate/k-carrageenan-gelatin incorporated with ZnO nanoparticles and oregano essential oil for active food packing [J]. *Progress in Organic Coatings*, 2024, 187: 108170.
- [75] QUN A A, BAE Y, SHIN G H, et al. Comparative study of oregano essential oil encapsulated in halloysite nanotubes and diatomaceous earth as antimicrobial and antioxidant composites [J]. *Applied Clay Science*, 2022, 224: 106522.
- [76] LI Q Q, REN T, PERKINS P, et al. Applications of halloysite nanotubes in food packaging for improving film performance and food preservation [J]. *Food Control*, 2021, 124: 107876.
- [77] TAS B A, SEHIT E, TAS C E, et al. Carvacrol loaded halloysite coatings for antimicrobial food packaging applications [J]. *Food Packaging and Shelf Life*, 2019, 20: 100300.