

液体培养条件下产气肠杆菌与阴沟肠杆菌 产生物胺交互作用研究

李 彬, 舒蕊华, 徐幸莲*, 周光宏

(南京农业大学 教育部肉品加工与质量控制重点实验室, 江苏, 南京 210095)

摘 要: 产气肠杆菌和阴沟肠杆菌是发酵香肠中产尸胺和腐胺的主要肠杆菌, 常同时被检测分离出来。本研究将产气肠杆菌和阴沟肠杆菌按 7:1、5:3、4:4、3:5、1:7 的比例混合接种培养, 及分别纯菌培养, 发现在 48h 培养过程中, 产气肠杆菌有较强的产尸胺能力, 而阴沟肠杆菌的产腐胺能力则相对较强; 两者混合接种培养时, 在产尸胺方面存在明显的协同作用, 几乎所用混合体系的尸胺产量都高于两个纯菌体系($P < 0.01$), 在产腐胺方面亦存在协同交互作用, 但相对较弱, 混合体系的腐胺产量一直介于两个纯菌体系之间。

关键词: 产气肠杆菌; 阴沟肠杆菌; 尸胺; 腐胺

Effect of Cross-interaction between *Enterobacter aerogenes* and *Enterobacter cloacae* on the Production of Biologic Amine

LI Bin, SHU Rui-hua, XU Xing-lian*, ZHOU Guang-hong

(Key Laboratory of Meat Processing and Quality Control, Ministry of Education, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: *Enterobacter aerogenes* and *Enterobacter cloacae*, as the major cadaverine- and putrescine-producing bacteria, are often isolated simultaneously in the fermented sausages. In this study, *E. aerogenes* and *E. cloacae* were inoculated in medium with different proportions during the culture course of 48 h. *E. aerogenes* revealed strong ability to produce cadaverine, and *E. cloacae* exhibited a relatively strong ability to produce putrescine. Cadaverine levels exhibited significant changes between the mixed inoculation and the two pure cultures; Two bacteria also had a weak cross-interaction on the production of putrescine.

Key words: *Enterobacter aerogenes*; *Enterobacter cloacae*; cadaverine; putrescine

中图分类号: TS201.3

文献标识码: A

文章编号: 1002-6630(2012)05-0160-05

生物胺是一类主要由氨基酸脱羧或醛和酮氨基化形成的弱碱性低分子质量含氮化合物, 它是动物、植物和多数微生物体内的正常生理成分, 在机体细胞活动中发挥着重要作用^[1]。但是, 高浓度的生物胺不仅会严重影响食品风味甚至改变其成分, 还会对人体有着严重的毒害作用, 可造成人神经系统和心血管系统损伤, 已经成为世界范围内公认的对人体健康有潜在危害的物质^[2-3]。

国内外大量研究显示, 生物胺普遍存在于蛋白质含量高的肉制品, 特别是发酵肉制品中^[4-5], 已经成为食品腐败程度, 特别是肉制品腐败程度的一个重要指标^[6]。生物胺主要由微生物产生氨基酸脱羧酶催化氨基酸脱羧产生, 肠杆菌就是一类重要的产生物胺细菌^[7]。本实验室在前期研究中发现, 产气肠杆菌(*E. aerogenes*)和阴沟

肠杆菌(*E. cloacae*)是发酵香肠中常被同时检测出的两种产生物胺微生物, 具有较强的产尸胺和腐胺的能力^[8]。

有研究表明, 生物胺的产生, 并不是某一种或者某一类微生物单独作用的结果, 而是很多因素共同作用的结果, 其中微生物之间的相互作用, 就是影响生物胺产生的一个重要因素^[7,9-10]。因此, 本实验通过监测产气肠杆菌和阴沟肠杆菌混合培养体系内各指标的变化, 研究它们之间是否存在产生物胺的相互作用, 从而了解尸胺和腐胺在发酵香肠中的累积机理, 为控制发酵香肠中尸胺和腐胺的含量提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 菌种与试剂

收稿日期: 2011-04-22

基金项目: 教育部博士点基金项目(20090097110002)

作者简介: 李彬(1985—), 女, 硕士研究生, 研究方向为肉品加工与质量安全控制。E-mail: 2009108055@njau.edu.cn

* 通信作者: 徐幸莲(1962—), 女, 教授, 博士, 研究方向为畜产品加工和质量控制。E-mail: xlxu@njau.edu.cn

产气肠杆菌(*Enterobacter aerogenes*)、阴沟肠杆菌(*Enterobacter cloacae*)均为本实验室分离保存。

酵母浸出粉、蛋白胨、琼脂 英国 Oxoid 公司；尸胺、腐胺、鸟氨酸、赖氨酸、丹磺酰氯、5'-磷酸吡哆醛标准品 美国 Sigma 公司；乙腈 德国 Büsselford 公司；氯化钠、高氯酸、丙酮、氨水 上海化学试剂有限公司。

1.2 仪器与设备

SpectramaxM2 多功能酶标仪 美国分子仪器公司；Waters Alliance 2695 高效液相色谱 美国 Waters 公司；HI9025c Microprocessor pH 计 意大利哈纳公司；TG16-WS 台式高速离心机 长沙湘仪离心机仪器有限公司。

1.3 方法

1.3.1 样品处理

分别将产气肠杆菌和阴沟肠杆菌标准菌株接种于 LB 培养基中，37℃ 兼性厌氧条件下培养，制成浓度为 10^3 CFU/mL 的菌悬液备用。

对装有 80mL 培养基(含 0.5g/100mL 的磷酸吡哆醛、鸟氨酸和赖氨酸)的三角烧瓶做如下处理：①不接种，作为空白对照组。②接种产气肠杆菌菌悬液 800 μ L，做纯菌培养。③~⑦依次接种产气肠杆菌和阴沟肠杆菌按体积比 7:1、5:3、4:4、3:5 和 1:7 混合的菌悬液 800 μ L，做混合培养。⑧接种阴沟肠杆菌菌悬液 800 μ L，做纯菌培养。每种处理 4 个重复。37℃ 兼性厌氧条件下培养，每 4h 取一次样，对体系 pH 值、细菌 OD_{600nm} 值、菌落总数、尸胺和腐胺生成量进行监测，连续监测 48h。

1.3.2 pH 值测定

采用 pH 计直接测定。

1.3.3 细菌 OD_{600nm} 值测定

利用酶标仪在 600nm 波长处测定，以未加入菌液的 LB 培养基作为空白对照。

1.3.4 细菌菌落总数测定

取细菌培养液 1mL 于生理盐水中进行适度稀释，0.1mL 稀释液于 LB 琼脂上进行平板菌落计数。

1.3.5 尸胺和腐胺生成量测定

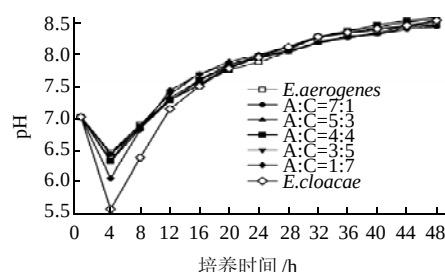
采用高效液相色谱法。取细菌培养液 2mL 于 4℃、 $10000 \times g$ 离心 10min，取 1mL 上清液，加入 0.4mol/L 的高氯酸 1mL 混匀制备成菌液样品处理液。取 1mL 菌液样品处理液于 5mL 容量瓶中，按照文献[11]方法进行样品前处理和高效液相色谱法测定。

1.4 数据分析

采用 PASW Statistics 18 软件进行 ANOVA 显著性差异分析^[10]。

2 结果与分析

2.1 pH 值变化



E. aerogenes and *E. cloacae* 分别表示产气肠杆菌和阴沟肠杆菌纯菌体系；A:C 表示混合培养体系中产气肠杆菌与阴沟肠杆菌的接种比例。下同。

图1 产气肠杆菌和阴沟肠杆菌 48h 培养过程中 pH 值变化情况

Fig.1 Effect of *Enterobacter aerogenes* and *Enterobacter cloacae* on pH during the cell culture for 48 h

由图 1 可知，在 48h 培养过程中，所有处理组体系 pH 值总体呈现先下降后上升再趋于稳定的基本趋势。在前 4h 内 pH 值急剧下降，4h 下降至最低点，而后 pH 值上升，在 12h 前 pH 值上升较快，之后 pH 值的上升趋势逐渐减缓，到 40h 后 pH 值逐渐趋于稳定。其中阴沟肠杆菌纯菌体系在 4h 内 pH 值下降最快，且在前 16h 其 pH 值都低于其他各组，16h 后与其他各组趋于一致；产气肠杆菌纯菌体系在起初的 4h 内 pH 值下降趋势与其他各组相比较为缓慢，但仍呈现明显下降趋势，在下降至最低点后其体系 pH 值缓慢上升，与其他处理组无明显差别；阴沟肠杆菌和产气肠杆菌混合培养体系中各组在 48h 培养过程中体系 pH 值变化趋势一致，且在 16h 后阴沟肠杆菌纯菌体系、产气肠杆菌纯菌体系及各组之间均无显著差异($P > 0.05$)；在前 16h，除混合组 A:C=1:7 外，其余各混合体系 pH 值都更趋近于产气肠杆菌纯菌体系；产气肠杆菌和阴沟肠杆菌按 1:7 比例混合接种的处理组在前 4h 内 pH 值下降速率高于其他混合处理组，介于产气肠杆菌和阴沟肠杆菌单独培养之间且与产气肠杆菌较为接近，而在之后的培养过程中其 pH 值迅速上升，体系 pH 值与其他各组基本保持一致甚至处于相对较高水平。

细菌产生氨基酸脱羧酶的能力，影响体系中生物胺的产生量，从而影响体系的 pH 值。当产气肠杆菌与阴沟肠杆菌共同存在于同一体系时，尸胺和腐胺的产生同时影响体系的 pH 值。

2.2 细菌 OD_{600nm} 值及菌落总数变化

在 48h 连续培养过程中，用体系的 OD_{600nm} 值来衡量体系细菌总量的变化^[12]。从图 2、4 可知，在前 4h 所有处理组细菌都迅速生长，4h 后生长速率开始逐渐减缓，但仍继续生长，在 36h 后逐渐趋于稳定。进一步

对曲线分析发现：阴沟肠杆菌纯菌体系的生长速率与其他组不同，在前20h都稳定增加，在前8h，其体系 OD_{600nm} 值小于其他各组，而20h后，它的 OD_{600nm} 值又高于其他各组，表明阴沟肠杆菌的生长延滞期与其他各组相比较长；产气肠杆菌纯菌体系则在4h后生长速率明显减慢，并逐渐趋于稳定；细菌计数结果(图3)可进一步表明产气肠杆菌比阴沟肠杆菌的适应能力强，能更早的进入对数生长期，由此推断：可能当产气肠杆菌与阴沟肠杆菌混合培养时，产气肠杆菌能更快速的适应环境快速生长，从而减缓甚至抑制阴沟肠杆菌的生长；产气肠杆菌和阴沟肠杆菌混合培养体系中，除A:C=1:7混合组在12h后略高于其他组外，其他处理组水平相当；所有处理组在48h培养结束时 OD_{600nm} 值并无显著差异($P > 0.05$)。总体而言，所有处理组细菌总数在48h连续培养过程中增长趋势一致无显著差别。

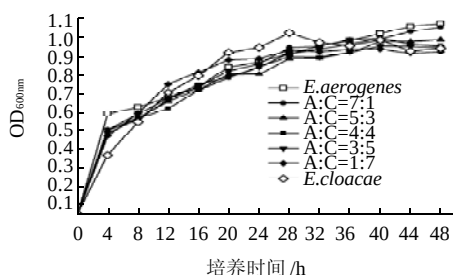


图2 产气肠杆菌和阴沟肠杆菌在48h培养过程中细菌 OD_{600nm} 值的变化

Fig.2 Effect of *Enterobacter aerogenes* and *Enterobacter cloacae* on optical density at 600 nm during the cell culture for 48 h

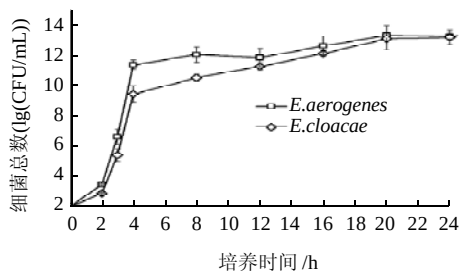


图3 产气肠杆菌与阴沟肠杆菌在24h培养过程中细菌总数的变化

Fig.3 Effect of *Enterobacter aerogenes* and *Enterobacter cloacae* on total bacterial number during the cell culture for 24 h

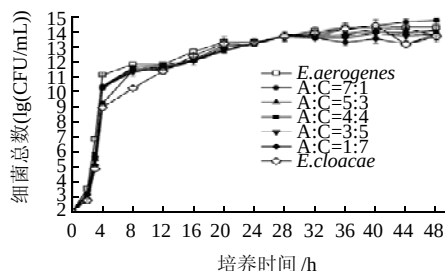


图4 产气肠杆菌与阴沟肠杆菌在48h培养过程中细菌总数的变化

Fig.4 Effect of *Enterobacter aerogenes* and *Enterobacter cloacae* on total bacterial number during the cell culture for 48 h

表1 产气肠杆菌和阴沟肠杆菌在16~36h培养过程中细菌 OD_{600nm} 值变化($n=4$)

Table 1 Change of absorption at 600nm during the cell growth for 16 - 36 h ($n=4$)

接种比例	培养时间/h					
	16	20	24	28	32	36
<i>E.aerogenes</i>	0.7356	0.8420	0.8668	0.9147	0.9561	0.9844
A:C=7:1	0.7345	0.8216	0.8588	0.9471	0.9546	0.9889
A:C=5:3	0.7212	0.8011	0.8035	0.8868	0.8898	0.9196
A:C=4:4	0.7162	0.7845	0.8409	0.9162	0.9388	0.9660
A:C=3:5	0.7469	0.7887	0.8439	0.8964	0.8942	0.9228
A:C=1:7	0.8141	0.8800	0.8862	0.9341	0.9261	0.9385
<i>E.cloacae</i>	0.7938	0.9212	0.9480	1.0245	0.9729	0.9568

由表1可推断，混合体系中并没有表现出显著的协同或拮抗作用，但是在16~36h阶段混合体系A:C=5:3、4:4、3:5中两种细菌可能产生了拮抗作用，抑制了其中一个细菌的生长或互相抑制了彼此的生长，使其体系 OD_{600nm} 值略低于纯菌体系，但是这种拮抗作用仅仅是减缓了细菌的生长速率，并不影响它们的繁殖能力，因而对最终体系的细菌总数并无影响。

2.3 生物胺生成量变化

2.3.1 尸胺生成量变化

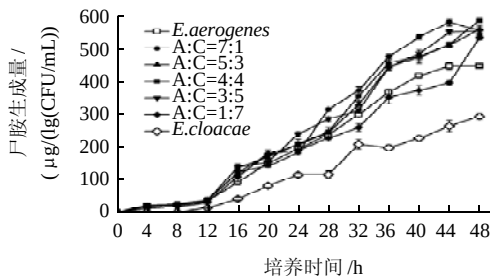


图5 产气肠杆菌和阴沟肠杆菌在48h培养过程中对尸胺生成量的变化情况

Fig.5 Effect of *Enterobacter aerogenes* and *Enterobacter cloacae* on biomass of cadaverine during the cell culture for 48 h

由图5可知，从培养起始时刻开始，除阴沟肠杆菌纯菌体系外，其他各组均开始产生少量尸胺；从12h开始，所有体系尸胺产量均持续不断增加并在40~48h达到最大值。在48h培养过程中，所有混合培养体系的尸胺产量都趋近于产气肠杆菌纯菌体系，并且显著高于阴沟肠杆菌纯菌体系；培养终点48h时，所有混合培养体系的尸胺产量都显著高于两种纯菌体系($P < 0.01$)。除产气肠杆菌和阴沟肠杆菌以1:7比例混合组外，其他各混合体系的尸胺产量从12h开始就显著高于两个纯菌体系($P < 0.01$)，并且差异随时间不断增加，其中A:C=7:1组与两纯菌体系差异最为明显($P < 0.01$)。

由此推出，产气肠杆菌产尸胺能力比阴沟肠杆菌

强；在接种量相同、培养条件相同的情况下，当产气肠杆菌与阴沟肠杆菌的接种比例为 7:1 时，即产气肠杆菌接种量较大，在体系中占主导地位，而阴沟肠杆菌的加入又增强了其产尸胺的能力，因此该混合体系产生的尸胺最多；而接种比例为 5:3、4:4、3:5 的各组尸胺产量亦显著高于两个纯菌体系($P < 0.01$)，且它们之间无显著差异($P > 0.05$)，由此可知，产气肠杆菌的存在也能加强阴沟肠杆菌的产尸胺能力。结果表明，产气肠杆菌与阴沟肠杆菌混合培养增强了彼此的产尸胺能力，但并没有改变它们产尸胺的时间，因此各个混合体系产尸胺的趋势与纯菌体系均保持一致，而产量高于纯菌体系。所以，产气肠杆菌与阴沟肠杆菌之间存在显著的产尸胺的协同交互作用。

2.3.2 腐胺生成量变化

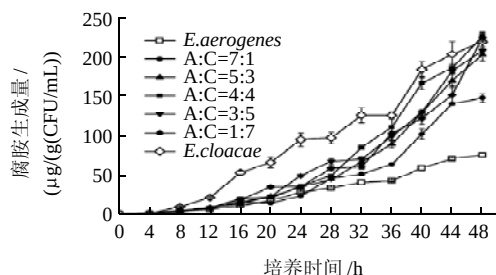


图6 产气肠杆菌和阴沟肠杆菌在 48h 培养过程中对腐胺生成量的变化情况

Fig.6 Effect of *Enterobacter aerogenes* and *Enterobacter cloacae* on biomass of putrescine during the cell culture for 48 h

由图 6 可知，在 48h 培养过程中，腐胺生成量明显低于尸胺生成量，且在 36h 后才出现大幅度增长。除阴沟肠杆菌纯菌体系外，其他各组在 24h 内产腐胺速率都相对缓慢，均未超过 $40 \mu\text{g}/(\text{lg}(\text{CFU}/\text{mL}))$ 。在 48h 连续培养过程中，阴沟肠杆菌纯菌体系的腐胺生成量始终显著高于其他各处理组($P < 0.01$)，而产气肠杆菌纯菌体系的腐胺产量则始终保持在最低水平；所有混合培养体系的产腐胺能力基本介于两组纯菌体系之间，在 36h 后向阴沟肠杆菌纯菌体系靠近；在 48h 培养结束时，除产气肠杆菌与阴沟肠杆菌比例为 7:1 的混合体系外，其他混合培养体系的尸胺产量与阴沟肠杆菌纯菌体系无显著差异($P > 0.05$)；值得一提的是，混合比例为 4:4 的培养体系的腐胺产量从 28h 开始就显著高于其他各混合处理组($P < 0.01$)，而产气肠杆菌与阴沟肠杆菌混合比例为 7:1 的培养体系中腐胺生成量则明显低于其他各混合处理组，其他 3 个处理组之间无明显差异。

由此可以推出，阴沟肠杆菌具有相对较强的产腐胺

能力，而产气肠杆菌的产腐胺能力则较弱；由两个纯菌体系的腐胺产生趋势可以看出，阴沟肠杆菌纯菌体系的腐胺产量在 36~40h 有显著地升高，而产气肠杆菌则一直处于缓慢上升的状态，所以，产气肠杆菌与阴沟肠杆菌混合比例为 7:1 体系在 36~40h 腐胺产量的明显升高应该是阴沟肠杆菌所表现出来的现象，而体系中产气肠杆菌的存在也增强了它产腐胺的能力；当产气肠杆菌与阴沟肠杆菌的接种比例相同(4:4)时，是混合各组产生腐胺最多的一组，且更接近于阴沟肠杆菌纯菌体系，说明产气肠杆菌对阴沟肠杆菌产腐胺的协同作用受到产气肠杆菌多少的影响，两者比例越接近，协同作用越明显；总体而言，两者混合培养并不会明显增强或减弱体系的产腐胺能力，但它们之间确实存在产腐胺的协同交互作用，特别是两者等比例混合时，交互作用最为明显。

3 讨论

通过本实验 48h 连续培养定时监测发现，所有处理组细菌总量在前 4h 内都迅速增加，4h 后增加速率开始减缓但仍呈现增大趋势并最终趋于稳定，与国外学者研究结果基本一致^[12]。结果显示，产气肠杆菌和阴沟肠杆菌之间存在的交互作用，并没有增强或减弱细菌的繁殖能力，因而并不改变体系中的细菌总量。

所有处理组 pH 值在 4h 内都迅速下降，之后迅速上升直至趋于稳定。就 pH 值的变化与生物胺产量的变化作比对，可发现，在 pH 值下降的 4h 内，所有体系都只产生少量的尸胺，几乎没有产生腐胺，之后伴随着尸胺与腐胺的产生，体系的 pH 值也不断上升，最后趋于平衡，与国外学者的研究结果一致^[13]。有国外学者研究显示^[13]，体系的 pH 值可以调控 *Escherichia coli* 产生赖氨酸脱羧酶的能力，体系 pH 值的降低有利于 *E. coli* 产生赖氨酸脱羧酶催化赖氨酸产生尸胺，从而抵消体系中的 H^+ ，就本研究而言，体系在前 4h pH 值的降低，很有可能恰好为尸胺的产生提供了有利的环境基础，而尸胺及腐胺的产生又作用于体系的 pH 值，使体系 pH 值不断上升，最后达到平衡。

本实验还显示，产气肠杆菌和阴沟肠杆菌均同时产生尸胺和腐胺，其中产气肠杆菌产尸胺的能力较强，而阴沟肠杆菌产腐胺能力则相对较强，与国外一些学者的研究结果一致^[12,14-16]；但也有学者的研究显示^[7]，阴沟肠杆菌产尸胺的能力强于产腐胺能力，与本研究结果相反，可能由以下几个方面的原因导致此结果，首先，不同菌株产生物胺的能力不同^[7]，但大多数阴沟肠杆菌的产腐胺能力都较强；其次，氨基酸脱羧作用的活性取决于培养基的条件，而阴沟肠杆菌的产腐胺能力特别受体系含氧量的影响，不同菌株产腐胺时所需最佳含氧量

不同^[17]；最后，微生物产腐胺的途径不尽相同，除了鸟氨酸脱羧产生腐胺外，胍丁胺脱氨作用也是产生腐胺的另一个重要途径^[18]，有外国学者研究发现，在苹果酒里乳酸菌产生腐胺的主要途径就是胍丁胺的脱氨作用^[19]。

产气肠杆菌和阴沟肠杆菌产生尸胺和腐胺的变化趋势在各处理组中都基本一致，其中尸胺在细菌的对数生长期开始产生，稳定期显著增加并达到稳定，腐胺主要产生在细菌的稳定期乃至衰亡期，在对数生长期只有少量生成，并且在整个培养过程中腐胺总量远小于尸胺总量，与国外学者的研究结果基本一致^[12]，本结果显示，尸胺和腐胺的产生一般从微生物的对数生长期开始，但达到最大值的时间往往不同，这不仅取决于菌株本身的性质，还取决于培养条件如氨基酸含量、含氧量等。

本实验过程中尸胺与腐胺的产生，无论是产量还是时间都基本与国外学者的研究一致，因此混合培养体系的尸胺产量明显高于纯菌体系就有利的证明了这两个细菌之间确实存在产生物胺的协同交互作用，这种作用产生的原因可能是混合培养使体系的环境发生了改变，也可能是两个细菌之间的信息交流调控氨基酸脱羧酶基因的表达，具体原因仍需要进一步研究证明。

4 结 论

本研究结果表明，当产气肠杆菌和阴沟肠杆菌共同存在于同一体系中时，两者之间存在着产生物胺的相互作用。在产尸胺方面，它们之间的协同作用明显存在，几乎所有混合培养体系的尸胺产量都高于纯菌体系；而在产腐胺方面这种协同作用并没有明显表现出来，但当产气肠杆菌与阴沟肠杆菌接近比例(5:3、4:4、3:5)混合时，体系的产腐胺能力在一定程度上加强了；产气肠杆菌和阴沟肠杆菌在产生物胺方面的交互作用，并没有影响细菌本身的生长及繁殖，因此在细菌总量上并没有表现出差异性。以上这些相互作用的发生可能是物理、化学甚至分子层面的因素引起的，例如信号分子传导所引起的细菌种内和种间的信息交流，或者赖氨酸脱羧酶基因和鸟氨酸脱羧酶基因的不同表达与调控机制，具体原因还需要进一步的研究来得出结论。

参考文献：

- [1] SILLA S M H. Biogenic amines: their importance in foods[J]. International Journal of Food Microbiology, 1996, 29: 213-231.
- [2] SHALABYA R. Significance of biogenic amines to food safety and human health[J]. Food Res Int, 1996, 29: 675-690.
- [3] TIL H P, FALKE H E, PRINSEN M K, et al. Acute and subacute toxicity of tyramine, spermidine, putrescine and cadaverine in rats[J]. Food and Chemical Toxicology, 1997, 35: 337-348.
- [4] ONAL A. A review: current analytical methods for the determination of biogenic amines in foods[J]. Food Chem, 2007, 103(7): 1475-1486.
- [5] KALAČ P. Biologically active polyamines in beef, pork and meat products: a review[J]. Meat Science, 2006, 73(1): 1-11.
- [6] VINCI G, ANTONELLI M L. Biogenic amines: quality index of freshness in red and white meat[J]. Food Control, 2002, 13(8): 519-524.
- [7] BOVER-CID S, HUGAS M, IZQUIEROD-PULIDO M, et al. Amino acid-decarboxylase activity of bacteria isolated from fermented pork sausages[J]. International Journal of Food Microbiology, 2001, 66(3): 185-189.
- [8] 卢士玲, 徐幸莲, 舒蕊华, 等. 传统中式香肠中生物胺调查研究[J]. 肉类研究, 2009, 23(10): 141-146.
- [9] NOWAK A, CZYZOWSKA A. *in vitro* synthesis of biogenic amines by *Brochothrix thermosphacta* isolates from meat and meat products and the influence of other microorganisms[J]. Meat Science, 2011, 88(3): 571-574.
- [10] BOVER-CID S, IZQUIEROD-PULIDO M, CARMEN VIDAL-CAROU M. Effect of the interaction between a low tyramine-producing *Lactobacillus* and proteolytic staphylococci on biogenic amine production during ripening and storage of dry sausages[J]. International Journal of Food Microbiology, 2001, 65(1/2): 113-123.
- [11] 徐振, 孟勇, 朱志远, 等. 反相高效液相色谱法(RP-HPLC)测定冷却猪肉中生物胺[J]. 江西农业学报, 2008, 20(8): 82-84.
- [12] LORENZO J M, CACHALDORA A, FONSECA S, et al. Production of biogenic amines 'in vitro' in relation to the growth phase by *Enterobacteriaceae* species isolated from traditional sausages[J]. Meat Science, 2010, 86(3): 684-691.
- [13] FRITZ G, KOLLER C, BURDARK K, et al. Induction kinetics of a conditional pH stress response system in *Escherichia coli*[J]. Journal of Molecular Biology, 2009, 393: 272-286.
- [14] HORTENSIA M. Amino acid decarboxylase capability of microorganisms isolated in Spanish fermented meat products[J]. International Journal of Food Microbiology, 1998, 39(3): 227-230.
- [15] DURLU-OZKAKA F, AYHAN K, VURAL N. Biogenic amine produced by *Enterobacteriaceae* isolated from meat products[J]. Meat Science, 2001, 58(2): 163-166.
- [16] CURIEL J A, RUIZ-CAPILLAS C, de las RIVAS B, et al. Production of biogenic amines by lactic acid bacteria and enterobacteria isolated from fresh pork sausages packaged in different atmospheres and kept under refrigeration[J]. Meat Science, 2011, 88(3): 368-373.
- [17] HALÁSZ A, BÁRTH Á, SIMON-SARKADI L, et al. Biogenic amine and their production by microorganism in food[J]. Trend in Food Science and Technology, 1994, 5(2): 42-49.
- [18] LANDETE J M, ARENA M E, PARDO I, et al. Comparative survey of putrescine production from agmatine deamination in different bacteria[J]. Food Microbiology, 2008, 25(7): 882-887.
- [19] LADERO V, COTON M, TERNÁNDEZ M, et al. Biogenic amines content in Spanish and French natural ciders: application of qPCR for quantitative detection of biogenic amine-producers[J]. Food Microbiology, 2011, 28(3): 554-561.