

植物精油对果蔬中微生物的抑菌效果及作用机理研究进展

李亚茹¹, 周林燕¹, 李淑荣^{1,*}, 曹珍珍¹, 张 乐^{1,2}, 魏 明^{1,2}, 彭春红^{1,2}

(1. 中国农业科学院农产品加工研究所, 农业部农产品加工综合性重点实验室, 北京 100193;

2. 福建农林大学食品科学学院, 福建 福州 350002)

摘 要: 植物精油对引起果蔬腐烂的微生物具有较强的抑制作用, 其抑菌机理已成为目前国内外研究的热点问题。本文全面介绍了植物精油对果蔬中微生物的抑制效果、植物精油对微生物的作用机理。植物精油对果蔬中常见微生物具有较强的抑菌效果, 主要通过破坏微生物的细胞膜、细胞壁和DNA等结构, 影响基因表达、细胞呼吸作用和能量代谢等途径, 最终导致微生物细胞死亡。本文还提出植物精油抑菌作用机理研究中存在的问题, 以期对精油的研究和应用提供依据。

关键词: 植物精油; 抑菌效果; 作用机理

Antibacterial Activity and Mechanism of Action of Plant Essential Oils and Their Main Components from Fruits and Vegetables: A Review

LI Ya-ru¹, ZHOU Lin-yan¹, LI Shu-rong^{1,*}, CAO Zhen-zhen¹, ZHANG Le^{1,2}, WEI Ming^{1,2}, PENG Chun-hong^{1,2}

(1. Key Laboratory of Agro-Products Processing, Ministry of Agriculture, Institute of Agro-Products Processing Science and Technology, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. College of Food Science,

Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Plant essential oils (EOs) have strong inhibitory effects on postharvest pathogens of fruits and vegetables. The underlying mechanism of action has become a hot topic among researchers. This paper offers a comprehensive review of the literature on the inhibitory activity and mechanism of action of EOs against microorganisms in fruits and vegetables. EOs are highly effective against common microorganisms in fruits and vegetables, mainly by damaging the cell membrane and wall as well as DNA to alter gene expression, cellular respiration and energy metabolism and eventually kill the cells. Furthermore, some problems existing in recent research in this regard are discussed. We expect that this review will provide references for the research and application of EOs.

Key words: essential oils; antibacterial activity; mechanism

中图分类号: TS255.3

文献标志码: A

文章编号: 1002-6630(2014)11-0325-05

doi:10.7506/spkx1002-6630-201411063

水果和蔬菜中富含维生素、矿物质和膳食纤维等人们日常所需的营养物质, 但果蔬含水量高、营养丰富, 易发生腐烂变质, 使其营养价值下降, 并造成巨大的经济损失^[1]。控制果蔬质量和延长货架期最常用的方法是低温控制和保鲜剂处理, 低温贮藏能有效延长产品的货架期, 控制其品质, 但存在成本高、耗能大、冷链设施不完善等问题, 采用保鲜剂作为辅助措施能有效保持果蔬的品质。常用的保鲜剂多为焦亚硫酸钾、二氧化硫、1-甲基环丙烯等化学保鲜剂, 化学保鲜剂虽可较有效的

控制果蔬质量, 但对人体健康和农业生态产生危害^[2]。

随着人们生活水平提高, 生活模式与消费观念的改变, 人们对食品的要求已不仅仅满足于传统上的色、香、味, 而更加关注食品的安全和对健康的影响。因此, 植物精油、Nisin、壳聚糖等生物抑菌剂成为控制果蔬微生物的研究热点, 其中植物精油不但抑菌谱广, 且安全可靠, 可以以直接接触和熏蒸的方式用于果蔬的保鲜^[3]。近年来, 国内外研究者关于植物精油及其主要成分对果蔬中微生物的抑菌效果和作用机理作了大量研究, 取得了相当大的进展。

收稿日期: 2013-07-22

基金项目: 中国农业科学院2013年度基本科研业务费预算增量项目; 中国农业科学院科技创新工程项目

作者简介: 李亚茹(1990—), 女, 硕士研究生, 研究方向为农产品加工与贮藏。E-mail: 11y2r30112@163.com

*通信作者: 李淑荣(1968—), 女, 研究员, 博士, 研究方向为农产品加工与贮藏过程品质控制。E-mail: shurongl@hotmail.com

1 植物精油对果蔬中微生物的抑菌效果

表1 植物精油及其主要成分对果蔬中微生物的抑制效果
Table 1 Antibacterial activity of plant essential oils and their major components in fruits and vegetables

精油	食品种类	微生物	MIC	引用文献
丁香精油	玫瑰香葡萄、冬枣、柑橘	灰霉菌 (<i>Botrytis cinerea</i>)、链格孢菌 (<i>Alternaria alternata</i>)	600 µg/mL	关文强 ^[10] 、解淑慧 ^[11] 等
		青霉菌 (<i>Penicillium expansum</i>)	600 µg/mL	
		指状青霉 (<i>Penicillium digitatum</i>)	6 µL/mL	
		枝孢样枝孢霉 (<i>Cladosporium cladosporioides</i>)	3 µL/mL	
丁子香酚	苹果、香蕉	牛眼果腐病菌 (<i>Phyctema vagabunda</i>)、扩展青霉 (<i>Penicillium expansum</i>)、灰霉菌 (<i>Botrytis cinerea</i>)、果产链核盘菌 (<i>Monilinia fructigena</i>)	2.0 µg/mL	Amini ^[12] 、Herath ^[13] 等
		炭疽菌 (<i>Colletotrichum musae</i>)	2.0 µg/mL	
		多育镰孢菌 (<i>Fusarium proliferatum</i>)	0.14%	
		炭疽菌 (<i>Colletotrichum musae</i>)	0.12%	
罗勒精油		炭疽菌 (<i>Colletotrichum musae</i>)	0.2%~0.5%	
		多育镰孢菌 (<i>Fusarium proliferatum</i>)	>0.24%	
		柯柯豆毛色二孢 (<i>Lasiodiplodia theobromae</i>)	0.3%	
		炭疽菌 (<i>Colletotrichum musae</i>)	0.16%	
柠檬醛	香蕉	多育镰孢菌 (<i>Fusarium proliferatum</i>)	>0.24%	Herath ^[13] 、Anthony ^[14] 等
		炭疽菌 (<i>Colletotrichum musae</i>)	0.2%	
		柯柯豆毛色二孢 (<i>Lasiodiplodia theobromae</i>)	2.0%	
		多育镰孢菌 (<i>Fusarium proliferatum</i>)	0.6%	
亚香茅精油		炭疽菌 (<i>Colletotrichum musae</i>)	40 µL/mL	解淑慧 ^[11] 、Xing Yage ^[15] 等
		胶孢炭疽菌 (<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>)	40 µL/mL	
		黄曲霉 (<i>Aspergillus flavus</i>)	1.0%~2.0%	
		扩展青霉 (<i>Penicillium expansum</i>)、黑根霉 (<i>Rhizopus nigricans</i>)	2.0%	
肉桂精油	香蕉、木瓜、灵武长枣、砂糖橘	链格孢菌 (<i>Alternaria alternata</i>)	0.33~1.0 µL/mL	
		酸腐病菌 (<i>Geotrichum citri-aurantii</i>)	>0.6 µL/mL	
		胶孢炭疽菌 (<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>)	0.50 µL/mL	
		柯柯豆毛色二孢 (<i>Lasiodiplodia theobromae</i>)	0.20~0.50 µL/mL	
百里香精油	芒果、鳄梨、柑橘、葡萄	指状青霉 (<i>Penicillium digitatum</i>)	1.0 µL/mL	Feng Wu ^[23] 、Liu X ^[24] 、Combrinck等 ^[24]
		灰霉菌 (<i>Botrytis cinerea</i>)	0.5 µL/mL	
		胶孢炭疽菌(<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>)	0.5~1.0 µL/mL	
		柯柯豆毛色二孢 (<i>Lasiodiplodia theobromae</i>)	0.2~0.5 µL/mL	
百里香酚	芒果、鳄梨、柑橘、葡萄	链格孢菌 (<i>Alternaria Alternata</i>)	0.5 µL/mL	Combrinck等 ^[24]
		指状青霉 (<i>Penicillium digitatum</i>)	0.5 µL/mL	
		灰霉菌 (<i>Botrytis cinerea</i>)	0.5%	
		灰霉菌 (<i>Botrytis cinema</i>)	3.125%	
葡萄柚种子提取物	梅子和葡萄	交链孢霉 (<i>Alternaria sp.</i>)	1.562 5%	Xu Wentao等 ^[16]
		黑曲霉 (<i>Spergillus niger</i>)	3.125%	
		扩展青霉 (<i>Penicillium expansum</i>)	3.125%	
		白色链霉菌白色亚种 (<i>Streptomyces albus subsp. albus</i>)	6.25%	
夏季薄荷精油	柠檬	灰色链霉菌灰色亚种 (<i>Streptomyces griseus subsp. griseus</i>)	6.25%	
		酿酒酵母 (<i>Saccharomyces cerevisiae</i>)	0.390 6%	
		黄曲霉 (<i>Aspergillus flavus</i>)	6.25 µL/mL	
		胶孢炭疽菌 (<i>Colletotrichum gloeosporioides</i> Penz)	0.5 µL/mL	
香豆蔻精油	芒果	芒果蒂腐病菌 (<i>Botrydiplodia theobromae</i> Pat.)	0.5 µL/mL	Dubey等 ^[18-19]
		芒果蒂腐病菌 (<i>Botrydiplodia theobromae</i>)	1 000 µg/mL	
		黄曲霉 (<i>Aspergillus flavus</i>)、米曲霉 (<i>Aspergillus oryzae</i>)、黑曲霉 (<i>Aspergillus niger</i>)、链格孢菌 (<i>Alternaria alternata</i>)	2.0 µL/mL	
		黄曲霉 (<i>Aspergillus flavus</i>)、米曲霉 (<i>Aspergillus oryzae</i>)、黑曲霉 (<i>Spergillus niger</i>)	2.0 µL/mL	

研究^[4-9]表明植物精油类物质大多具有杀菌、防腐等作用，对食品中常见的大肠杆菌O157:H7、金黄色葡萄球

菌、单增李斯特菌等细菌，酵母菌和扩展青霉、黄曲霉、黑根霉等真菌都具有很强抑杀作用。表1列出了目前研究中植物精油及其主要成分对果蔬中微生物的抑菌效果（最低抑菌浓度（minimum inhibitory concentration，MIC），指能够抑制微生物生长、繁殖的最低药物浓度）。植物精油对引起圣女果、葡萄、柑橘等果蔬腐败的真菌如黄曲霉、黑根霉、扩展青霉、链格孢菌等都有强烈的抑制作用^[10-24]。在已有^[10-13]的研究中，丁香精油及其主要成分丁子香酚对灰霉菌、链格孢菌、扩展青霉、果产链核盘菌等有明显的抑制作用，丁子香酚的最低抑菌浓度更低；罗勒精油、柠檬醛、亚香茅精油、柠檬草精油等多种精油在较低浓度下即能完全抑制导致香蕉的炭疽病和冠腐病等的病菌^[13-14]；肉桂精油、百里香精油、百里香酚等多种水果的主要采后病原菌黄曲霉、米曲霉、链格孢菌等具有良好的抑制效果^[20-24]。由表中数据分析可知，不同的植物精油对同一种菌的抑制活性不同，如丁香精油、百里香酚和苧萝精油对链格孢菌的MIC分别为600 µg/mL、2 µL/mL和0.5 µL/mL^[13,21,23]；同一种精油对不同菌种的抑制效果也存在差异，亚香茅精油对炭疽菌的抗性很强，当添加量达到0.2%时平板中没有检出菌落，对柯柯豆毛色二孢的抑制作用较差，添加量为2%才可以完全抑制菌的生长^[17]。不同植物精油中抑菌成分不同，人们在研究中尝试将具有不同抑菌谱的植物精油适当配合，观察它们是否有协同或增效功能，以开发出高效、广谱的复合型杀菌剂。刘晓丽等^[25]研究丁香、肉桂及黑胡椒精油单独和复配后对单核增生性李斯特菌的抑制效果，发现单一精油的最低抑菌浓度分别为96、72、48 mg/L，复合精油最低抑菌浓度为16 mg/L，说明不同精油之间有协同作用，可以增强抑菌效果。

2 植物精油主要成分的抑菌机理

植物精油的成分组成十分复杂，经气相色谱-质谱联用仪（gas chromatograph-mass spectrometer，GC-MS）分析，通常有几十至上百种化合物。植物精油的化学成分一般分为4种：萜类化合物、芳香族化合物、脂肪族化合物、含氮含硫化合物^[26]。研究表明^[27-29,30-31]，在这些大量的精油成分中，小分子的酚类物质、萜烯类物质和醛酮类物质是主要的抑菌有效成分。此外，醇类、醚类和炔类物质也具有一定的抑菌活性。植物精油的抑菌活性由精油的主要成分决定或者多种成分协同作用，不同成分的抑菌机理可能不尽相同，因此植物精油抑菌机制通常不是单一的作用方式，而是多点作用机制^[27,30-32]。植物精油及其主要成分对微生物的影响方式主要有两种。一是改变微生物细胞和菌丝体的形态结构和组成，如细胞膜、细胞壁和细胞器等结构，造成细胞不可逆的损伤，

诱发菌丝体溶解,最终导致微生物死亡^[20,33-34];二是降低或抑制分生孢子的产生和萌发,降低或阻断病菌后代继续危害的可能^[34-35]。

2.1 对微生物细胞壁的作用

微生物细胞壁的屏障作用可以降低微生物对抑菌剂的敏感性,细胞壁的主要成分和与细胞壁有关的酶成为精油分子的重要作用点。 α -萜烯可以抑制白色念珠菌的病菌胞壁的肽聚糖和真菌胞壁的甘露聚糖、几丁质的合成,从而起到杀菌作用^[36]。王桂清等^[37]在活体条件下,研究了辽细辛精油对灰葡萄孢菌细胞壁降解酶(胞内果胶甲基反式消除酶(pectin methyltransferase, PMTE酶)、果胶总酶、胞外羧甲基纤维素酶(Cx酶)、胞内1,2- β -D-葡聚糖酶(CI酶)和蛋白酶等)活性的影响,认为Cx酶可能是辽细辛精油的作用位点之一,对Cx酶的抑制作用可能是辽细辛精油对灰葡萄孢菌的抑菌机制之一。

2.2 对微生物细胞膜的作用

细胞膜在维持微生物的正常生命活动中具有非常重要的地位。精油能够直接作用于微生物细胞膜,破坏细胞膜结构、增加细胞膜的通透性,使细胞内部的重要离子和内溶物会渗出,最终导致细胞死亡^[38-40]。植物精油主要通过以下几种方式影响细胞膜的结构。1)抑制蛋白质合成,破坏蛋白质结构。丁香酚是通过使细胞膜中的蛋白质变性、与细胞膜中的磷脂反应破坏细胞膜的透性,从而抑制微生物的生长的^[41],百里香精油及其主要成分百里香酚和香芹酚具有与抗生素相似的功能,可抑制蛋白质的合成,导致细菌外膜蛋白质构成发生显著改变,这种改变可能会影响细菌的侵入能力,从而发挥抑菌作用^[42]。2)和磷脂分子相互作用,改变膜的脂肪酸比例和结构。香芹酚^[43-44]可使枯草芽孢杆菌细胞膜中的脂肪酸的比例和结构发生改变,从而降低其细胞膜的流动性。百里香酚、香芹酚、丁子香酚和肉桂醛可以改变大肠杆菌O157:H7、金黄色葡萄球菌、伤寒沙门氏菌和荧光假单胞菌的细胞膜脂肪酸结构和比例,不饱和脂肪酸含量(尤其是C_{18:2trans}和C_{18:3cis}含量)急剧下降,饱和脂肪酸含量(尤其是C_{17:0}含量)增加^[45]。3)抑制膜组成成分麦角甾醇的合成,丁香酚、莳萝精油可以抑制微生物麦角甾醇的合成,从而破坏细胞膜的完整性^[46-47]。

2.3 对微生物DNA的作用

微生物DNA作为遗传信息的载体,在细胞物质的合成和遗传过程中具有重要作用。DNA的任何损伤都会影响遗传物质正常的复制及生物体的繁殖。萜烯和酚类化合物^[48]能够通过抑制大肠杆菌胞内氧化反应来阻碍DNA修复。Sperotto等^[31]以酿酒酵母为模式菌研究胡椒(*Piper gaudichaudianum* Kunth)精油及其主要成分苦橙花醇的抑菌机理,结果表明,精油和苦橙花醇可以诱导细胞产生活性氧自由基,引起单链DNA断裂,同

时抑制BER酶活性,妨碍DNA修复。蒿属植物茵陈蒿(*Artemisia iwayomogi*)精油可以与微生物DNA相互作用,导致DNA裂解^[49]。

植物精油及其主要成分不但可以破坏DNA结构,还可以抑制基因表达。Parveen等^[50]研究表明 α -萜品烯是通过影响控制酿酒酵母细胞膜上麦角甾醇的生物合成、脂代谢、细胞壁的结构和功能等相关基因来发挥作用。冷榨巴伦西亚橘(Valencia orange)精油通过影响金黄色葡萄球菌中和细胞壁有关基因表达,来抑制细胞壁合成,促进细胞溶解^[51]。

2.4 对呼吸作用和能量代谢的作用

呼吸作用是生物体细胞氧化分解有机物并产生能量的化学过程,所产生的能量能维持细胞的正常生命活动,呼吸作用的任何一环被抑制都可能导致生命活动停止。桂皮、丁香、生姜、洋葱、牛至和百里香精油^[52],能够损伤酵母菌的呼吸系统,延迟乙醇生产出现。Knobloch等^[53]报道了萜类的抑菌机理,研究了多种萜类对菌类的初生能量代谢、NADH及丁二酸脱氢酶活性、呼吸过程的电子传递过程的影响作用,发现在 5×10^{-3} mol/L 浓度下,所有供试萜类都能抑制上述反应,从而推测萜类物质可能通过影响菌类的呼吸作用,从而起到抑菌的作用。百里香酚则可以干扰沙门氏菌的蛋白质合成和表达,破坏柠檬酸代谢途径和涉及ATP合成的酶^[54]。

线粒体是参与呼吸作用的重要细胞器,植物精油可以破坏线粒体的膜、DNA修复系统等造成线粒体结构异常,还可以影响氧化还原酶系,破坏细胞的能量代谢,最终导致细胞死亡。Nogueira等^[55]用透射显微镜观察胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)精油处理的黄曲霉的超微结构,发现胜红蓟精油主要作用于内膜系统,尤其是线粒体的膜。柠檬醛^[56-57]影响黄曲霉细胞中线粒体DNA复制系统,使线粒体增生变异,诱发自由基使线粒体损伤,还可以降低黄曲霉细胞内苹果酸脱氢酶和琥珀酸脱氢酶活力,影响细胞内三羧酸循环代谢的正常进行,有效地抑制黄曲霉的生长。莳萝精油^[47]可以抑制黄曲霉细胞麦角甾醇的合成,诱导产生氧自由基,损伤线粒体结构,使线粒体膜电位升高,ATP酶和脱氢酶活性下降,最终抑制黄曲霉生长。

3 结 语

近年来,植物精油及其主要成分的抑菌活性和作用机理已经取得一定成果,但仍存在一些问题。

3.1 植物精油成分十分复杂,现在的研究多是将植物精油作为一个整体或者选择精油中单一成分进行研究,而对其多种成分之间以及不同精油之间的相互作用的研究较少,需要对不同精油及不同活性成分间的协同作用进行深入研究。

3.2 目前大多研究是在单一微生物存在和恒定的环境条件下进行的,关于多种微生物共同存在和食品体系中的作用方式研究的比较少。研究表明在培养基中得到的抑菌浓度,在食品中应用时剂量需要增加数倍。而食品体系中pH值、水分等因素对精油的抑菌作用有一定的影响,精油成分和食品成分之间可能会发生相互反应,例如丁香精油和牛至精油与铁离子反应产生黑色素物质^[31],改变食品的感官,影响食品风味。植物精油及其主要成分的使用量和对果蔬风味品质的影响缺乏系统性的研究,仍需进一步完善。

3.3 植物精油的抑菌机理研究还不够深入,关于植物精油对细胞膜的研究最多,但多是通过电镜观察细胞结构变化、细胞内容物渗漏情况、细胞膜上某物质含量的变化证明植物精油可以破坏细胞膜,增加膜的通透性,对细胞膜上蛋白质和磷脂的作用尚不清楚,需要进一步研究。

植物精油对细胞其他结构和功能的影响如DNA、能量代谢等尚处于初步研究阶段,其明确靶位点和作用方式还不能确定,需要进行植物精油对生物分子水平如氨基酸、碱基等和基因水平进行更深一步的研究,明确精油的作用方式。

随着人们生活水平的提高,食品的天然、安全性越来越受到人们的重视,植物精油作为一种绿色、天然的食品保鲜剂将有更加广阔的应用前景,虽然精油的抑菌机理至今仍未彻底阐明,但随着分析方法的不断进步,人们对植物精油的认识将逐渐清晰,对抑菌机理的研究将有助于植物精油在食品保鲜领域的应用。

参考文献:

- [1] 毕金峰,陈芹芹,刘璇,等.国内外果蔬粉加工技术与产业现状及展望[J].中国食品学报,2013,13(3):8-14.
- [2] 王曙文,代永刚,牛红红,等.国内外果蔬生物保鲜技术的研究进展[J].农产品加工:学刊,2008(12):110-113.
- [3] 李殿鑫,江琳琳,朱娜,等.植物精油在食品保鲜中的研究进展[J].食品工业科技,2012,33(12):396-400.
- [4] MARUZZELLA J C, BALTER J. Plant research report[J]. Plant Research, 1959, 43(15): 1143-1147.
- [5] 王宏,江志利,冯俊涛,等.7种植物精油对番茄灰霉病的抑制效果[J].植物保护,2007,33(5):111-114.
- [6] 单承莺,马世宏,张卫明.辛香料精油在食品保藏中的应用研究进展[J].中国调味品,2012,27(3):26-31;49.
- [7] 王春娟,谢慧琴,杨德松.阿魏精油对果蔬采后病原菌的抑制作用[J].湖北农业科学,2012,51(18):4014-4017.
- [8] 李宁,关文强,赵丽静.丁香精油对贮藏期圣女果防腐效果初步研究[J].天津农学院学报,2011,18(2):16-19.
- [9] MAQBOOL M, ALI A, ALDERSON P G,等.阿拉伯胶和香精油对香蕉及番木瓜贮藏过程中炭疽病及品质的控制效果[J].保鲜与加工,2011(5):56-60.
- [10] 关文强,李淑芬.丁香精油对果蔬采后病原菌抑制效应研究[J].食品科学,2005,26(12):227-230.
- [11] 解淑慧,邵兴锋,王可,等.柑橘采后腐烂主要致病菌的分离鉴定及丁香精油对其抑制作用研究[J].果树学报,2013,30(1):134-139.
- [12] AMIRI A, DUGAS R, PICHOT A L, et al. *in vitro* and *in vitro* activity of eugenol oil (*Eugenia caryophyllata*) against four important postharvest apple pathogens[J]. International Journal of Food Microbiology, 2008, 126(1): 13-19.
- [13] HERATH H, ABEYWICKRAMA K. *in vitro* application of selected essential oils and their major components in controlling fungal pathogens of crown rot in Embul banana (*Musa acuminata*-AAB)[J]. International Journal of Food Science and Technology, 2008, 43(3): 440-447.
- [14] ANTHONY S, ABEYWICKRAMA K, DAYANANDA R, et al. Fungal pathogens associated with banana fruit in Sri Lanka and their treatment with essential oils[J]. Mycopathologia, 2004, 157(1): 91-97.
- [15] XING Yage, LI Xihong, XU Qinglian, et al. Antifungal activities of cinnamon oil against *Rhizopus nigricans*, *Aspergillus flavus* and *Penicillium expansum* *in vitro* and *in vivo* fruit test[J]. International Journal of Food Science and Technology, 2010, 45(9): 1837-1842.
- [16] XU Wentao, HUANG Kunlun, QU Wei, et al. Inhibitory activity of grapefruit seed extract against fungi and its application in preservations of grape and persimmon[J]. Food Science, 2008, 29(10): 41-46.
- [17] DIKBAS N, KOTAN R, DADASOGLU F, et al. Control of *Aspergillus flavus* with essential oil and methanol extract of *Satureja hortensis*[J]. International Journal of Food Microbiology, 2008, 124(2): 179-182.
- [18] DUBEY R K, KUMAR R, CHANSOURIA J P N, et al. Evaluation of *Amomum subulatum* Roxb oil as a source of botanical fungitoxicant for the protection of mango fruits from fungal rotting[J]. Journal of Food Safety, 2008, 28(3): 400-412.
- [19] DUBEY R K, KUMAR R, DUBEY N K. Evaluation of *Eupatorium cannabinum* Linn. oil in enhancement of shelf life of mango fruits from fungal rotting[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2007, 23(4): 467-473.
- [20] TIAN Jun, BAN Xiaoquan, ZENG Hong, et al. *in vitro* and *in vivo* activity of essential oil from dill (*Anethum graveolens* L.) against fungal spoilage of cherry tomatoes[J]. Food Control, 2011, 22(12): 1992-1999.
- [21] TIAN Jun, BAN Xiaoquan, ZENG Hong, et al. Chemical composition and antifungal activity of essential oil from *Cicuta virosa* L. var. *latisecta* Celak[J]. International Journal of Food Microbiology, 2011, 145(2): 464-470.
- [22] FENG Wu, CHEN Jiaping, ZHENG Xiaodong, et al. Thyme oil to control *Alternaria alternata* *in vitro* and *in vivo* as fumigant and contact treatments[J]. Food Control, 2011, 22(1): 78-81.
- [23] LIU X, WANG L P, LI Y C, et al. Antifungal activity of thyme oil against *Geotrichum citri-aurantii* *in vitro* and *in vivo*[J]. Journal of Applied Microbiology, 2009, 107(5): 1450-1456.
- [24] COMBRINCK S, REGNIER T, KAMATOU G P P. *in vitro* activity of eighteen essential oils and some major components against common postharvest fungal pathogens of fruit[J]. Industrial Crops and Products, 2011, 33(2): 344-349.
- [25] 刘晓丽,莫伟轩,吴克刚.复合香辛料精油对冷却猪肉中单核增生性李斯特菌的抑制作用[J].中国调味品,2010,35(1):42-49.
- [26] 冯武.植物精油对果蔬采后病害的防治及其防治机理研究[D].杭州:浙江大学,2006.
- [27] BAKKALI F, AVERBECK S, AVERBECK D, et al. Biological effects of essential oils: a review[J]. Food and Chemical Toxicology, 2008, 46(2): 446-475.
- [28] ZHU Shunying, YANG Yang, YU Huaidong, et al. Chemical composition and antimicrobial activity of the essential oils of

- Chrysanthemum indicum*[J]. *Ethnopharmacol*, 2005, 96(1): 151-158.
- [29] 张赞彬, 郭媛. 香辛料精油抑菌机理研究进展及其在食品保藏中的应用[J]. *中国调味品*, 2011, 36(7): 4-10.
- [30] 张赞彬, 郭媛, 江娟, 等. 八角茴香精油及其主要单体成分抑菌机理的研究[J]. *中国调味品*, 2011, 36(2): 28-33.
- [31] SPEROTTO A R M, MOURA D J, PÉRES V F, et al. Cytotoxic mechanism of *Pipergraudichaudianum* Kunth essential oil and its major compound nerolidol[J]. *Food and Chemical Toxicology*, 2013, 57: 57-68.
- [32] BURT S. Essential oils: their antibacterial properties and potential applications in foods: a review[J]. *International Journal Food Microbiology*, 2004, 94(3): 223-253.
- [33] SHAO X, CHENG S, WANG H, et al. The possible mechanism of antifungal action of tea tree oil on *Botrytis cinerea*[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2013, 114: 1642-1649.
- [34] HAMMER K A, CARSON C F, RILEY T V. *Melaleuca alternifolia* (tea tree) oil inhibits germ tube formation by *Candida albicans*[J]. *Medical Mycology*, 2000, 38(5): 354-361.
- [35] YENJIT P, ISSARAKRAISILA M, INTANA W, et al. Fungicidal activity of compounds extracted from the pericarp of *Areca catechu* against *Colletotrichum gloeosporioides in vitro* and in mango fruit[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2010, 55(2): 129-132.
- [36] 夏忠弟, 余俊龙. α -蒎烯对白色念珠菌生物合成的影响[J]. *中国现代医学杂志*, 2000, 10(1): 44-46.
- [37] 王桂清, 孙华. 活体条件下辽细辛精油对灰葡萄孢菌细胞壁降解酶活性的影响[J]. *沈阳农业大学学报*, 2009, 40(4): 426-430.
- [38] SIKKEMA J, de BONT J A, POOLMAN B. Mechanisms of membrane toxicity of hydrocarbons[J]. *Microbiological Reviews*, 1995, 59(2): 201-222.
- [39] LÜ Fei, LIANG Hao, YUAN Qipeng, et al. *in vitro* antimicrobial effects and mechanism of action of selected plant essential oil combinations against four food-related microorganisms[J]. *Food Research International*, 2011, 44(9): 3057-3064.
- [40] LAMBERT R J W, SKANDAMIS P N, COOTE P J, et al. A study of the minimum inhibitory concentration and mode of action of eregano essential oil, thymol and carvacrol[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2001, 91(3): 453-462.
- [41] BLASZYK M, HOLLEY R A. Interaction of monolaurin, eugenol and sodium citrate on growth of common meat spoilage and pathogenic organisms[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 1998, 39(3): 175-183.
- [42] HORVÁTH G, KOVÁCS K, KOCSIS B, et al. Effect of thyme (*Thymus vulgaris* L.) essential oil and its main constituents on the outer membrane protein composition of *Erwinia* strains studied with microfluid chip technology[J]. *Chromatographia*, 2009, 70(11/12): 1645-1650.
- [43] ULTEE A, KETS E P W, ALBERDA M, et al. Adaptation of the food-borne pathogen *Bacillus cereus* to carvacrol[J]. *Archives of Microbiology*, 2000, 174(4): 233-238.
- [44] di PASQUA R, HOSKINS N, BETTS G, et al. Changes in membrane fatty acids composition of microbial cells induced by addition of thymol, carvacrol, limonene, cinnamaldehyde and eugenol in the growing media[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2006, 54(7): 2745-2749.
- [45] di PASQUA R, BETTS G, HOSKINS N, et al. Membrane toxicity of antimicrobial compounds from essential oils[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2007, 55(12): 4863-4870.
- [46] PINTO E, VALE-SILVA L, CAVALEIRO C, et al. Antifungal activity of the clove essential oil from *Syzygium aromaticum* on *Candida*, *Aspergillus* and dermatophyte species[J]. *Journal of Medical Microbiology*, 2009, 58(11): 1454-1462.
- [47] TIAN Jun, BAN Xiaoquan, ZENG Hong, et al. The Mechanism of antifungal action of essential oil from dill (*Anethum graveolens* L.) on *Aspergillus flavus*[J]. *PLoS One*, 2012, 7(1): e30147.
- [48] KADA T, SHIMOI K. Desmutagens and bio-antimutagens: their modes of action[J]. *Bioessays*, 1987, 7(3): 113-116.
- [49] CHUNG E Y, BYUN Y H, SHIN E J, et al. Antibacterial effects of vulgarone B from *Artemisia iwayomogi* alone and in combination with oxacillin[J]. *Archives of Pharmacol Research*, 2009, 32(12): 1711-1719.
- [50] PARVEEN M, HASAN M K, TAKAHASHI J, et al. Response of *Saccharomyces cerevisiae* to a monoterpene: evaluation of antifungal potential by DNA microarray analysis[J]. *Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, 2004, 54(1): 46-55.
- [51] MUTHAIYAN A, MARTIN E M, NATESAN S, et al. Antimicrobial effect and mode of action of terpeneless cold pressed Valencia orange essential oil on methicillin resistant *Staphylococcus aureus*[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2012, 112(5): 1020-1033.
- [52] CONNER D E, BEUCHAT L R, WORTHINGTON R E, et al. Effects of essential oils and oleoresins of plants on ethanol production, respiration and sporulation of yeasts[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 1984, 1(2): 63-74.
- [53] KNOBLOCH K, PAULI A, IBERL B, et al. Antibacterial and antifungal properties of essential oil components[J]. *Journal of Essential Oil Research*, 1989, 1(3): 119-128.
- [54] DI PASQUA R, MAMONE G, FERRANTI P, et al. Changes in the proteome of *Salmonella enterica* serovar Thompson as stress adaptation to sublethal concentrations of thymol[J]. *Proteomics*, 2010, 10(5): 1040-1049.
- [55] NOGUEIRA J H C, GONÇALEZ E, GALLETTI S R, et al. *Ageratum conyzoides* essential oil as aflatoxin suppressor of *Aspergillus flavus*[J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2010, 137(1): 55-60.
- [56] 罗曼, 蒋立科, 戴向荣. 柠檬醛胁迫环境下黄曲霉线粒体的畸变[J]. *微生物学报*, 2006, 46(6): 1011-1013.
- [57] 吴子健, 蒋立科, 罗曼, 等. 柠檬醛对黄曲霉细胞内两个氧化还原酶的影响[J]. *天津农学院学报*, 2002, 9(1): 26-29; 38.