

In "Physiologie, Métabolisme, Génomique et Applications Industrielles des bactéries lactiques" Djamel Drider et Hervé Prévost coordonnateurs, Préface Dr. Alexandra GRUSS

November 2009, Chapter V, Pages 459-474
ISBN 9782717856767
© 2009 ÉCONOMICA

Archimer
<http://archimer.ifremer.fr>

Bactéries lactiques et applications alimentaires Partie 2 : les produits de la mer

Françoise Leroi^{1,*}

¹ Département de Sciences et Techniques Alimentaires Marines, IFREMER, Rue de l'Île d'Yeu, BP 21105, 44311 Nantes Cedex 03, France

*: Corresponding author : F. Leroi, Tel : +33 2 40 37 41 72 ; Fax : +33 2 40 37 40 71 ; email address : fleroi@ifremer.fr

Résumé:

La composition de la microflore des produits marins dépend d'importants facteurs tel que :

- la flore initiale de la matière première, qui elle-même dépend des conditions environnementales
- la flore de recontamination pendant les différentes étapes du procédé de transformation
- les facteurs environnementaux liés à la matrice et qui vont permettre la croissance bactérienne (pH, température, sel, potentiel redox, interactions microbiennes etc...).

I. Les bactéries lactiques chez les poissons marins vivants

Le muscle du poisson vivant est stérile. Cependant, la peau, le mucus, les branchies et tout le tractus gastro-intestinal contiennent une flore bactérienne importante, dont la composition et la quantité varient en fonction de l'espèce considérée, de l'alimentation, de la température de l'eau, la salinité, la teneur en oxygène dissout, le degré de pollution ...

Les bactéries majoritaires des poissons marins d'eaux tempérées sont généralement des bacilles psychrophiles à Gram négatif, appartenant aux genres *Pseudomonas*, *Shewanella*, *Acinetobacter*, *Aeromonas*, *Vibrio*, *Moraxella*, *Flavobacterium*... mais des bactéries à Gram positif comme *Micrococcus*, *Corynebacterium*, *Bacillus* ou *Clostridium*, peuvent également être présentes dans des proportions variables (Shewan, 1971 ; Hobbs, 1983 ; Gram et Huss, 1996). Les charges bactériennes les plus fréquemment rencontrées varient de 10^3 à 10^7 germes/cm² de branchies, 10^2 à 10^5 g/cm² de peau et 10^3 à 10^5 g/cm² de fèces (Abgrall, 1988). Chez les poissons tropicaux, la flore a globalement la même composition, mais avec une prédominance de bactéries à Gram positif et d'entérobactéries (Liston, 1980).

Bien que non majoritaires, des bactéries lactiques ont souvent été isolées dans le tractus gastro-intestinal des poissons. Des lactobacilles, notamment *Lactobacillus plantarum*, ont été retrouvés dans du saumon d'Atlantique (*Salmo salar*) (Ringø et al., 1997), du lieu noir (*Pollachius virens*) (Schrøder et al., 1980), de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus* L.) (Ringø et al., 1998) et de la morue (*Gadus morhua*) (Strøm et Olafsen, 1990). Des carnobactéries, dont *Carnobacterium maltaromaticum* (anciennement *piscicola*), *divergens*, *gallinarum* ou *inhibens* ont également été isolées de toutes ces espèces, ainsi que dans de la truite arc en ciel (*Oncorhynchus mykiss*) (Joborn et al., 1999 ; Ringø et al., 2001 ; Huber et al., 2004). Les carnobactéries ont même été citées comme étant le genre dominant du tractus gastro-intestinal de juvéniles de saumon d'Atlantique (Ringø et al., 1997) et de morue (Seppola et al., 2006). D'autres auteurs rapportent également la présence de *Streptococcus* spp., *Leuconostoc mesenteroides*, *Lactococcus piscium* et *Vagococcus salmoninarum* (Wallbanks et al., 1990 ; Williams et al., 1990 ; Ringø et Strøm, 1994 ; Ringø et al., 1998).

Bien que certaines bactéries lactiques puissent coloniser le tractus digestif des poissons, la plupart ne possèdent ni les propriétés d'adhésion à la surface des cellules épithéliales nécessaires à leur bonne implantation, ni les capacités à survivre dans cet environnement. Les bactéries lactiques ne produisent pas non plus d'enzymes digestives extracellulaires et sont donc tributaires de la présence d'autres microorganismes pour leur fournir certains nutriments (Ringø et Gatesoupe, 1998). Certains facteurs peuvent affecter la présence de bactéries lactiques, comme la salinité de l'eau et le stress. Par exemple, le nombre de lactobacilles décroît dans le tractus gastro-intestinal d'omble chevalier élevés en eau de mer par rapport à de l'eau douce, alors que celui de *Leuconostoc* et *Streptococcus* reste stable (Ringø et Strøm, 1994) ; des saumons d'Atlantique stressés par une manipulation quotidienne voient le nombre de bactéries Gram - diminuer dans leur flore intestinale au profit des Carnobactéries (Ringø et Gatesoupe, 1998).

Bien que les bactéries lactiques soient généralement reconnues comme des germes non pathogènes, de nombreuses épizooties liées à des streptocoques ont été rapportées dans des élevages de poissons marins, au Japon et en Amérique du Nord, puis se sont étendues dans le monde entier (Eldar et al., 1996). Ces germes, reclassés en *Lactococcus garvieae*, sont responsables de septicémies affectant différents organes internes, d'ophtalmies et d'hémorragies. *C. maltaromaticum* a été isolé de différents poissons malades et sa virulence a clairement été établie sur de la truite arc en ciel et du bar d'Amérique (Baya et al., 1991 ; Toranzo et al., 1993). Par ailleurs, cette espèce a également été retrouvée dans du pus sur une main amputée, de l'eau souillée pourrait être à l'origine de cette contamination (Chmelař et al., 2002).

II. Les bactéries lactiques dans les produits de la mer

A la mort du poisson et au cours des opérations d'éviscération, étêtage, filetage et parage, les micro-organismes peuvent contaminer la chair et se retrouvent souvent tout au long de la chaîne de fabrication et jusque dans le produit fini.

Les poissons frais

Les bactéries lactiques ne sont pas les germes naturellement dominant la flore des poissons frais, qu'ils soient conservés sous glace ou sous vide à température réfrigérée. Les températures basses favorisent en effet plutôt les germes psychrophiles à Gram négatif naturellement présents sur le poisson, comme *Pseudomonas* ou *Shewanella*. Le pH post-mortem élevé (>6.0) et la faible acidification au cours de la conservation, liée à la faible quantité de carbohydrate, permet la croissance rapide de *Shewanella putrefaciens*, germe très sensible au pH. La faible quantité de carbohydrate (<0.5%) dans la chair de poisson ne favorise sans doute pas non plus la croissance des bactéries lactiques. Enfin, la conservation sous vide, qui pourrait être favorable aux bactéries lactiques aéro-anaérobie facultatives, n'est pas un frein à la croissance de la plupart des germes d'origine marine. Beaucoup d'entre eux, notamment *S. putrefaciens*, *Photobacterium phosphoreum* et les Vibrionaceae, sont en effet capables d'utiliser l'oxyde de triméthyl amine (OTMA), molécule typiquement marine, comme accepteur terminal d'électron pour la respiration anaérobie.

De plus en plus de filets ou de darnes de poissons frais sont conservés sous atmosphère modifiée pour en allonger la durée de vie. Le CO₂ réduit le nombre de germes à Gram négatif et particulièrement les microorganismes qui respirent comme *Pseudomonas* et *Shewanella* (Banks et al., 1980 ; Gill et Tan, 1980 ; Stammen et al., 1990). Cependant, *P. phosphoreum* est résistante au CO₂ (Dalgaard et al., 1993). Elle se multiplie donc très bien dans ce type de produits et est reconnue comme la bactérie d'altération des poissons frais emballés sous atmosphère modifiée (Dalgaard, 1995 ; Dalgaard et al., 1997).

Cependant, l'atmosphère modifiée favorise également le développement de bactéries lactiques dans les poissons frais. Des études menées sur des filets de hareng montrent que la conservation sous 100% de CO₂ oriente nettement la flore vers une prédominance de *Lactobacillus*, alors que sous air les *Alteromonas* et *Pseudomonas* sont majoritaires (Molin et al., 1983 et 1984). Depuis, de nombreuses autres études menées sur d'autres espèces de poissons gras et maigres ont montré que l'on retrouvait plus de bactéries lactiques dans des poissons frais conservés sous atmosphère modifiée que sous air (Bank et al., 1980 ; Lannelongue et al., 1982 -perches de mer- , Oberlender et al., 1983 -Espadon- ; Stenström, 1985 -cabillaud- ; Wang and Ogrydziak, 1986 -sébaste- ; Ordonez et al., 2000 -merlu- ; Fletcher et al., 2004 et Rudi et al., 2004 -saumon- ; Lalitha et al., 2005 -perche tropicale-). Dans certains cas cependant, l'atmosphère modifiée ne semble pas augmenter significativement le nombre de bactéries lactiques (Debevere et Boskou, 1996). Une étude très intéressante de Emborg et al. (2002) a montré que *P. phosphoreum* était l'espèce bactérienne dominante dans des filets de saumon frais emballés sous atmosphère modifiée (60% CO₂, 40% N₂). En revanche, lorsque les filets avaient été congelés (quatre semaines à -20°C) et décongelés avant l'emballage, *P. phosphoreum*, très sensible au froid, était éliminé, et la fore était alors majoritairement composée de *C. maltaromaticum*. Cette étude montre bien que sur poisson, l'emballage sous atmosphère modifiée sélectionne à la fois *P. phosphoreum* et des bactéries lactiques, mais ces dernières sont moins compétitives et ont donc souvent un rôle mineur dans l'altération de ce type de produits. Des travaux corroborant cette thèse ont été récemment menés sur de l'aiguille de mer (*Belone Belone*) (Dalgaard et al., 2006).

Les poissons légèrement préservés

Les produits légèrement préservés incluent des produits qui sont légèrement salés (< 6% NaCl en phase aqueuse) ou qui contiennent des agents de conservation comme des acides organiques, des nitrates ou de la fumée, et dont le pH est relativement élevé (>5). Ces produits sont généralement distribués emballés sous vide et nécessitent une conservation à température réfrigérée pour en allonger la DLC. Les poissons fumés à froid, les poissons marinés type carpaccio, les pickles, les fruits de mer saumurés font partie de cette catégorie. On peut également ajouter les produits légèrement cuits, comme les crevettes entières ou décortiquées, qui sont souvent conservées sous atmosphère modifiée.

Dans les années 90, de nombreuses études ont montré que la microflore des produits légèrement préservés était dominée par des bactéries lactiques, dont le niveau peut atteindre sans problème 10^7 à 10^8 ufc/g en quelques semaines de conservation (Magnusson et Traustadottir, 1982 ; Hildebrandt et Erol, 1988 ; Leisner et al., 1994 ; Shimasaki et al., 1994 ; Civera et al., 1995). Bien que la microflore de ces produits soit très variable et dépende beaucoup des conditions d'hygiène en entreprise (Truelstrup Hansen et al., 1998 ; Leroi et al., 2001), il semble que la flore initiale soit souvent dominée par des bactéries à Gram négatif typiques de la flore du poisson frais (Leroi et al., 1998 ; Paludan-Muller et al., 1998 ; Gonzales-Rodriguez et al., 2002). Cependant, les bactéries à Gram positif, notamment les bactéries lactiques, deviennent très vite majoritaires. Notons que les entérobactéries, les *Brochothrix* et les levures sont également retrouvées en quantité variables au moment de l'altération (Truelstrup Hansen et al., 1996 ; Leroi et al., 2001 ; Cardinal et al., 2004).

En ce qui concerne les bactéries lactiques dans les produits légèrement préservés, leur prédominance a été montrée dans du saumon fumé à froid (Truelstrup Hansen, 1995 ; Leroi et al., 1998 ; Leroi et al., 2000), de la truite fumée (Lyhs et al., 1998) ; du hareng fumé (Gancel et al., 1997), des œufs de lompe salés (Basby et al., 1998) et des crevettes cuites d'eaux froides (Dalgaard et Jørgensen, 2000 ; Dalgaard et al., 2003) ou d'eaux tropicales (Mejhom et al., 2005). En revanche, dans du gravad de saumon (saumon salé-sucré traditionnel dans les pays nordiques), la flore lactique, bien que présente, n'est pas dominante (Lyhs et al., 2001a ; Paarup et al., 2001). Des études taxonomiques plus poussées montrent que parmi les bactéries lactiques, les genres *Lactobacillus* et *Carnobacterium* sont les plus souvent dominants, même si des *Leuconostoc* ou *Lactocoques* sont également parfois rencontrés. Le tableau n°1 présente les principales espèces isolées de produits légèrement préservés.

III. Rôle des bactéries lactiques dans les produits de la mer

Altération

On a souvent considéré que les bactéries lactiques avaient un rôle mineur dans l'altération des produits de la mer. Il est vrai que, quel que soit l'emballage, elles ne sont pas très compétitives sur poisson frais réfrigéré. Par ailleurs, elles produisent assez peu de mauvaises odeurs comparées à celles produites par des bactéries Gram- comme *S. putrefaciens*, *P. phosphoreum* ou *Pseudomonas* spp. (Leisner et al., 1992).

Dominantes dans les produits légèrement préservés, leur rôle n'est pas non plus toujours très clair. Plusieurs auteurs ont montré qu'il n'y avait pas de corrélation entre la flore lactique et l'altération sensorielle, certains produits ne présentant pas de signes d'altération alors qu'ils contenaient une flore lactique élevée (Hildebrandt and Herol, 1988 ; Truelstrup Hansen, 1995 ; Leroi et al., 2001). Cependant, Paludan-Müller et al., (1998) ont réussi à augmenter la durée de vie de saumon fumé en inhibant les bactéries lactiques avec de la nisine, suggérant un effet altérant possible de ce groupe bactérien (pour une revue sur les

différentes caractéristiques d'altération, les composés responsables et les précurseurs associés, voir Huss et al., 1995).

En ce qui concerne les lactobacilles, Stohr et al. (2001) ont clairement montré que certaines espèces rencontrées dans le saumon fumé étaient très altérantes (cas de *L. sakei*) alors que d'autres de l'étaient pas du tout (*L. alimentarius*). Cependant, le potentiel d'altération semble varier selon la souche testée. *L. sakei* produit en général des odeurs soufrées et acides (Truelstrup Hansen, 1995 ; Nilsson et al., 1999 ; Stohr et al., 2001), associées à la production d'H₂S, d'acide acétique et d'éthyl et *n*-propyl acétate (Joffraud et al., 2001), mais certains *L. sakei* n'altèrent pas les qualités organoleptiques de ce produit (Weiss et Hammes, 2006). De la même façon, *L. alimentarius*, non altérant sur du saumon fumé, a été identifié comme le germe responsable de la dégradation sensorielle de harengs marinés (Lhys et al., 2001b).

Les Carnobactéries sont des germes qui poussent très bien à températures réfrigérées, sous air, sous vide ou sous atmosphère modifiée, en présence de sel, de fumée, d'acides organiques ou d'autres additifs, et qui résistent à la congélation (Leroi et al., 2000 ; Laursen et al., 2005). Ces caractéristiques expliquent que l'on retrouve très souvent ce genre dans les produits carnés réfrigérés (viande ou poisson). La présence des carnobactéries a probablement longtemps été sous estimée car elles se développent mal en présence d'acétate contenu dans le milieu MRS classiquement utilisé pour énumérer les flores lactiques. Cependant, ces dix dernières années, la présence de *Carnobacterium* spp. comme flore dominante des produits légèrement préservés a été souvent rapportée. Le rôle de ce genre dans l'altération des produits de la mer est encore en discussion (pour une revue, voir Laursen et al., 2005). Beaucoup d'études montrent que les carnobactéries sont probablement assez peu altérantes, en tous les cas sur le saumon fumé. L'ensemencement de produits par diverses souches de *C. maltaromaticum* et *divergens* n'engendre en effet pas ou peu de modifications organoleptiques (Leroi et al., 1996 ; Paludan-Müller et al., 1998 ; Nilsson et al., 1999 ; Duffes et al., 1999 ; Brillet et al., 2005). Lorsque les carnobactéries atteignent un niveau suffisant, des odeurs de beurre et de plastique peuvent être perçues, associées à la production de 2,3-butanedione (diacétyl) et de 2,3-pentanedione (Joffraud et al., 2001 ; Stohr et al., 2001), mais ces odeurs/saveurs ne sont pas suffisantes pour entraîner le rejet du produit par un jury spécialisé (Brillet et al., 2005). En revanche, il est fort probable que les carnobactéries jouent un rôle dans l'altération des crevettes cuites emballées sous atmosphère modifiée et conservées à basses températures (Dalgaard et al., 2003) car elles font partie de la flore dominante au moment du rejet sensoriel. Cette hypothèse a été confirmée par Laursen et al. (2006). Des souches de *C. maltaromaticum* et *divergens* inoculées sur des crevettes arctiques ont généré de fortes odeurs de chlore, malt, noix, aigre et douceâtres, et les échantillons ont été jugés inacceptables pour la consommation. De l'ammoniac et de nombreux alcools, aldéhydes et cétones ont été produits. Mais là encore, une variabilité selon les souches a été notée, certains *C. maltaromaticum* n'ayant pas altéré le produit.

Le rôle des bactéries lactiques dans l'altération des produits légèrement préservés est donc complexe. Il dépend des espèces et souches de bactéries lactiques rencontrées, mais aussi des caractéristiques de la matrice alimentaire. Le rôle des autres flores présentes sur cette matrice n'est pas non plus à négliger. Sur un modèle saumon fumé stérile, Joffraud et al. (*in press*) ont montré que l'altération observée avec *L. sakei*, qui est de loin la plus forte et la plus précoce, est atténuée en présence d'autres germes, même si certains ont eux aussi un pouvoir altérant en mono-culture (par exemple *S. liquefaciens*). Par contre, certaines associations se sont révélées comme étant fortement altérantes (exemple de *Carnobacterium* avec *Vibrio* ou *Brochothrix*) alors qu'aucun de ces deux genres ne l'était en culture pure. Une néosynthèse d'ABVT par les carnobactéries en présence d'autres germes pourrait expliquer ce résultat (Brillet et al., 2005). De la même façon, Laursen et al. (2006) ont montré que les mauvaises odeurs générées sur des crevettes cuites par une association de *Carnobacterium* sp. et de *B. thermosphacta* étaient très différentes de celles dûes à ces deux germes en culture pure, même si dans tous les cas les produits étaient altérés.

Tous ces résultats montrent qu'il semble utopique de vouloir prévoir la qualité des produits de la mer légèrement préservés avec un simple dénombrement de la flore lactique totale. Cependant, associée à d'autres paramètres, cette mesure reste très utile pour appréhender l'état d'un produit. Leroi et al. (2001) ont notamment proposé un modèle prédictif de la qualité du saumon fumé basé sur le dénombrement de la flore sur milieu de Rogosa à pH = 5.5 (assez sélectif des lactobacilles) et la teneur en ABVT.

Biopréservation

La biopréservation consiste à inoculer un produit par des bactéries sélectionnées pour leur aptitude à inhiber le développement de germes indésirables, sans modifier les qualités organoleptiques et sanitaires de ce produit. Les bactéries lactiques sont de bons candidats pour cette technologie car elles produisent souvent une large gamme de composés inhibiteurs (acides organiques, peroxyde d'hydrogène, diacétyl, bactériocines, reuterine ...). De plus elles ont souvent le statut GRAS (generally recognised as safe) par l'US-FDA et elles bénéficient d'une image associée à la santé dans les produits laitiers (pour une revue sur la biopréservation, voir Rodgers, 2001).

Bien qu'il y ait eu de très nombreux travaux sur la sélection de germes présentant des capacités antimicrobiennes en milieu liquide et que le nombre de bactériocines caractérisées augmente tous les jours, très peu d'applications commerciales ont vu le jour dans le cas des produits de la mer. Un des freins majeurs est que ces produits ne sont pas fermentés, et qu'il semble *a priori* difficile de persuader les industriels de rajouter des microorganismes vivants, alors qu'ils recherchent plutôt la stérilité. Par ailleurs, beaucoup de germes ayant donné des résultats prometteurs en milieu liquide se sont révélés inefficaces sur produits, soit parce qu'ils s'implantaient mal dans les conditions environnementales (températures réfrigérées sel, fumée etc... Wessels and Huss, 1996), soit parce qu'ils produisaient de mauvaises odeurs (Nilsson et al., 1999).

Néanmoins, depuis que l'importance de la flore lactique dans les poissons semi-préservés a été mise en évidence, les travaux sur le sujet se sont intensifiés. Le risque majeur associé à ces produits est *Listeria monocytogenes* (Bledsoe et al., 2001). Cette bactérie en est fréquemment isolée (Jørgensen and Huss, 1998 ; Hoffman et al., 2003 ; Nakamura et al., 2004 ; Miettinen et Wirtanen, 2005). Elle n'est pas détruite par les différentes étapes des procédés de transformation (Ribeiro Neunlist et al., 2005) et peut se multiplier à basses températures, en présence de sel, de fumée et en anaérobiose (Cornu et al., 2006). De nombreux auteurs ont sélectionné des souches à activité anti-listeria et les ont testées *in situ*. Katla et al. (2001), Vescovo et al. (2006) et Weiss et Hammes (2006) ont empêché avec succès le développement de *L. monocytogenes* ou de *L. innocua* dans du saumon fumé emballé sous vide, en ajoutant des souches de *L. sakei*, *L. casei* ou *L. plantarum*. Nilsson et al. (1999), Duffes et al. (1999), Yamazaki et al. (2003) et Vescovo et al. (2006) ont également réussi à maîtriser le nombre de ce pathogène avec différentes souches de *Carnobacterium*. A notre connaissance, ce sont surtout les études de Brillet et al. (2004 et 2005) qui ont montré les résultats les plus prometteurs. En effet, trois souches de *C. maltaromaticum* et *C. divergens* ont montré une forte activité inhibitrice sur une très large collection de *L. monocytogenes* isolées de produits de la mer. Ces résultats ont été confirmés dans du saumon fumé, *C. divergens* V41 étant capable de maintenir le niveau d'un cocktail de *L. monocytogenes*, pourtant sélectionnées pour être les moins sensibles, inférieur à 50 ufc/g pendant quatre semaines de conservation à 4 ou 8°C. Par ailleurs, ces auteurs ont clairement montré que *C. divergens* V41 n'acidifiait pas le produit et ne modifiait pas ses qualités organoleptiques (odeur, saveur, texture, aspect).

Le mécanisme d'action mis en jeu lorsqu'il y a inhibition n'est pas toujours le même. Beaucoup des souches testées produisent des bactériocines à activité anti listeria (pour une revue, voir Drider et al., 2006). Dans le cas de *C. divergens* V41, Richards et al. (2003) ont clairement montré que l'inhibition dans le saumon fumé était due à la production *in situ* de la divercine V41. En effet, un mutant chimique divercine - n'avait aucun effet sur *L.*

monocytogenes dans cette matrice. En revanche, Nilsson et al. (1999) ont isolé une souche de *C. maltaromaticum* qui inhibait *L. monocytogenes* sans produire de bactériocine. Enfin, une autre souche de *C. maltaromaticum* qui produisait une bactériocine a vu son activité anti-*Listeria* diminuer, mais néanmoins persister, lorsque son mutant bactériocine - était utilisé, (Nilsson et al., 2004). Cette activité anti-*Listeria* serait due en partie à la compétition vis à vis du glucose (Nilsson et al., 2005). Pour les *Lactobacillus*, on trouve dans la littérature des effets concluants à la fois avec des souches productrices et non productrices de bactériocine (Katla et al. 2001).

Une autre stratégie très fréquemment testée est d'utiliser directement la bactériocine dans l'aliment. Cette partie ne sera pas développée dans ce chapitre, dédié essentiellement aux bactéries lactiques. Notons cependant que Duffes et al. (1999) ont comparé cette stratégie à celle qui consiste à utiliser les microorganismes vivants. En générale, l'utilisation de la bactériocine entraîne bien une réduction du nombre de *Listeria*, mais cet effet ne perdure pas au cours de l'entreposage à 8°C, alors qu'en présence de la bactérie vivante, il se poursuit jusqu'à la DLC. Il est possible que les bactériocines soient détruites par des protéases endogènes du poisson, et des voies d'incorporation sous forme encapsulée ou attachée à l'emballage sont en cours d'expérimentation.

Tous ces travaux ont essentiellement porté sur *L. monocytogenes*. En revanche, on note très peu d'essais concluants pour essayer de maîtriser la flore d'altération. Leroi et al. (1996) ont augmenté significativement la DLC, estimée par des tests sensoriels, de tranches de saumon fumé en les inoculant avec des souches de *Carnobacterium* sp., mais ces résultats variaient selon le lot traité. Paludan-Müller et al. (1998) n'a réussi à augmenter que très faiblement la DLC de saumon fumé avec *C. maltaromaticum*. Brillet et al. (2005) n'ont pas constaté d'effet de *C. divergens* V41 sur la flore d'altération du saumon fumé et n'ont pas amélioré ses qualités organoleptiques. Aucune amélioration n'a non plus été notée sur des crevettes cuites (Laursen et al., 2006), où une inhibition de *B. thermosphacta*, germe Gram + d'altération, aurait pu être escomptée. C'est pourquoi les travaux actuels portent vers la recherche d'autres espèces de bactéries lactiques. Matamoros et al. (submitted) ont isolé 7 souches de divers produits de la mer, actives contre de nombreuses bactéries marines Gram + et -, altérantes et pathogènes. Certaines de ces souches (*Leuconostoc gelidum/inahe*, *Lactococcus piscium*, *Lactobacillus fuchuensis/plantarum*, *Carnobacterium alterfunditum*) ont montré un effet très prometteur pour retarder l'altération de crevette tropicales et de saumon fumé emballé sous vide (résultats obtenus à l'IFREMER et l'ENITIAA, en cours de publication). Certaines souches inhiberaient même le développement de *L. monocytogenes* et d'autres pathogènes de recontamination. Altieri et al. (2005) a également réussi à inhiber *Pseudomonas* spp. et *P. phosphoreum* dans des filets frais de carrelet emballés sous vide à basses température en utilisant un starter de *Bifidobacterium bifidum*.

La production de composés toxiques, notamment les amines biogènes, n'est pas à négliger lorsque l'on sélectionne une souche pour une application alimentaire. L'histamine est un composé réglementé dans les poissons riches en histidine, sa présence pouvant entraîner des syndromes allergiques. Dans les produits de la mer, la production d'histamine liée aux bactéries lactiques n'a, à notre connaissance, jamais été rapportée. Les lactobacilles et les carnobactéries produisent uniquement de la tyramine (Jørgensen et al., 2000a ; Emborg et al., 2002) qui, à très forte concentration, pourrait être toxique pour les consommateurs sensibles (ten Brink et al., 1990). Cependant, les taux retrouvés dans des produits inoculés avec de très hauts niveaux de bactéries lactiques ne sont pas supérieures à ceux retrouvés dans les produits naturellement contaminés (Brillet et al., 2005), et il semble donc peut probable que cette production soit un frein à l'utilisation des carnobactéries ou des lactobacilles comme starter. Néanmoins, ce critère est toujours à vérifier lorsque l'on teste des souches sur produits. Des métabolismes associatifs entre *C. divergens* ou *L. sakei* et *S. liquefaciens* ou *Hafnia alvei* sur du saumon fumé ont par exemple abouti à la néosynthèse de putréscine, non détectée en culture pure (Jørgensen et al., 2000a). Enfin, notons que les amines biogènes n'ont pas d'odeur, mais ils sont souvent utilisés comme indicateurs indirects de l'altération, en tant que marqueur de la présence de

certains germes gros producteurs comme les Vibrionaceae et les Entérobacteriaceae. Des modèles prédictifs de l'altération des produits de la mer basés sur la concentration en différents amines biogènes ont d'ailleurs été proposés (Veciana-Nogués et al., 1997 ; Jørgensen et al., 2000b).

Probiotiques

Quelques travaux portent également sur l'utilisation de bactéries lactiques en tant que probiotiques chez les poissons vivants. Une souche de *Carnobacterium* sp. isolée d'intestins de saumon d'Atlantique a été implantée avec succès chez des salmonidés. La population peut facilement atteindre 10^{6-7} ufc/g d'intestin, mais redescend très vite si l'on arrête l'alimentation supplémentée. Après 14 jours de régime enrichi avec *Carnobacterium* sp., les maladies dues à *Aeromonas salmonicida*, *Vibrio ordalli* et *Yersinia ruckeri* sont significativement réduites mais pas celles liées à *Vibrio anguillarum* (Roberston et al., 2000). En revanche, Spanggaard et al. (2001) ont montré que les souches les plus efficaces pour limiter la mortalité de truite arc en ciel liée à une contamination par *V. anguillarum* étaient surtout des *Pseudomonas* spp., alors que deux *Carnobacterium* spp. testés n'avaient aucun effet *in vivo*, bien que leur efficacité ait préalablement été prouvée *in vitro*.

Fermentation

Contrairement aux produits laitiers, à la viande, aux céréales et aux végétaux, les bactéries lactiques sont assez peu utilisées pour fermenter les produits de la mer. Il existe certains produits traditionnels fermentés, comme des poissons (souvent des anchois) mis en tonneau avec du sel et du sucre, pour une maturation pouvant durer plus de un an. De la même façon, toutes les sauces de poissons (nuoc-man vietnamien par exemple) sont très populaires dans les pays asiatiques. Bien que de nombreuses bactéries lactiques halophiles aient souvent été isolées de ces produits (Paludan-Müller et al., 1999), leur rôle réel dans leur élaboration est assez controversé. Beaucoup des dégradations résultent essentiellement de la présence d'enzymes endogènes du poisson. Cependant, il est clair que certaines espèces contribuent à l'arôme de ces sauces (Uchida et al., 2005).

Les ensilages de poissons ont été expérimentés à partir des années 1950 et devaient constituer une alternative pour valoriser une partie des co-produits de la filière pêche. Différentes souches de *L. plantarum*, *L. acidophilus*, *Pediococcus halophilus* et *Pediococcus acidilactici* ont été testées pour abaisser rapidement le pH de la chair de poisson. Certains essais ont été réalisés avec succès. Cependant, la pauvreté en sucre de la matrice nécessite un apport en carbohydrates comme de l'amidon, du malt ou de la mélasse. L'acidification rapide et les conditions d'anaérobiose permettent d'éliminer rapidement les bactéries d'altération du poisson. Cependant, le risque de contamination par *Bacillus* et *Clostridium* n'est pas à écarter. Paradoxalement, si les conditions d'anaérobiose ne sont pas bonnes, les levures et moisissures peuvent alors dégrader le produit. La recherche de souches psychrophiles adaptées à une fermentation très rapide du poisson est une voie de recherche pour développer ces produits. Yoon et al. (1997) par exemple décrivent les caractéristiques des bactéries lactiques pour préparer un ensilage de viscères de thon (pour une revue sur les sauces et les ensilages, voir In et Mauguin, 1994).

Les poissons sont une source de protéines de haute qualité, de minéraux essentiels, de vitamines et d'acides gras poly-insaturés. Certains travaux récents portent donc sur l'élaboration de nouveaux produits. Idéalement, ceux ci doivent garder toutes leurs propriétés nutritionnelles et ne doivent pas présenter d'odeur typique de poisson mais posséder au contraire celle de la viande, afin qu'ils puissent être intégrés à des préparations carnées. Différentes espèces de poissons non fermentées ont été incorporées à des saucisses, mais sans succès car des problèmes organoleptiques apparaissaient. En revanche, Glatman et al. (2000) ont montré qu'une souche de *L. mesenteroides* pouvait fermenter avec succès de la

chair de thon, lui faire perdre sa typicité et développer de nouvelles odeurs et textures proches de celles la viande.

Notons enfin certains essais pour développer de nouveaux produits de la mer fermentés, comme des filets de saumon inoculés avec différents starters commerciaux, du sel et du sucre. Des souches de *L. sakei* et *L. alimentarius* ont permis une acidification de 0.7 unités de pH en cinq jours, contre seulement 0.2 avec *C. maltaromaticum*. Les analyses sensorielles ont révélé que les produits les plus acidifiés étaient les plus appréciés. Ces essais restent néanmoins au stade du laboratoire et les produits ne sont pas, à notre connaissance, commercialisés.

IV. Conclusion

Le rôle des bactéries lactiques dans la transformation des produits de la mer n'est pas aussi important que dans d'autres matrices alimentaires. La chair de poisson n'est en effet pas particulièrement favorable au développement de ce groupe bactérien, et la faible concentration en carbohydrates n'autorise pas une acidification qui permettrait la conservation naturelle du produit.

Cependant, le fore lactique peut devenir majoritaire lorsque les conditions environnementales sont modifiées, par exemple quand les poissons ont été salés ou fumés, ou conservés sous atmosphère modifiée. Dans ce cas, les conséquences de la présence des bactéries lactiques peuvent être variables selon les espèces rencontrées. Parfois totalement neutres, elles peuvent cependant dans certains cas être responsables de l'altération organoleptique. Notons enfin que le potentiel bioprotecteur de ce groupe bactérien vis à vis de germes pathogènes a souvent été mis en évidence. Il est possible qu'il puisse s'exprimer naturellement dans certains produits. De plus en plus de travaux visent à exploiter ces capacités et à développer des starters bactériens, dont certains sont déjà commercialisés, pour maîtriser la qualité et la sécurité des produits de la mer.

V. Références bibliographiques

- Abgrall, B. (1988) Poissons et autres produits de la mer. *In* : Microbiologie alimentaire, aspects microbiologique de la sécurité et de la qualité alimentaire. Vol 1, *Tec et Doc (Ed)*, Lavoisier, Paris. Pp 251-264.
- Altieri, C., Speranza, B., Del Nobile, M.A. and Sinigaglia, M. (2005) Suitability of bifidobacteria and thymol as biopreservatives in extending the shelf life of fresh packed plaice fillets. *Journal of Applied Microbiology* **99**, 1294-1302.
- Banks, H., Nickelsön, R. and Finne, G. (1980) Shelf life studies on carbon dioxide packaged finfish from the golf of Mexico. *Journal of Food Science* **45**, 157-163.
- Basby, M., Jeppesen, V.F. and Huss, H.H. (1998) Characterisation of the microflora of lightly salted lumpfish (*Cyclopterus lumpus*) roe stored at 5°C. *Journal of Aquatic Food Product Technology* **7**, 35-51.
- Baya, A.M., Toranzo, A.E., Lupiani, B., Li, T., Roberson, B.S. and Hetrick, F.M. (1991) Biochemical and serological characterization of *Carnobacterium* spp. isolated from farmed and natural populations of striped bass and catfish. *Applied and Environmental Microbiology* **57**, 3114-3120.
- Bledsoe, G.E., Flick, G.J., Gram, L., Herman, D., Jahncke, M. L. and Ward, D.R. (2001) Processing parameters needed to control pathogen in cold-smoked fish. *Journal of Food Science* supp to 66, **7**, 1055-1133.
- Brillet, A., Pilet, M.F., Prevost, H., Bouttefroy, A. and Leroi, F. (2004) Biodiversity of *Listeria monocytogenes* sensitivity to bacteriocin-producing *Carnobacterium* strains and application in sterile cold-smoked salmon. *Journal of Applied Bacteriology* **97**, 1029-1037.
- Brillet, A., Pilet, M.F., Prevost, H., Cardinal, M. and Leroi, F. (2005) Effect of inoculation of

- Carnobacterium divergens* V41, a biopreservative strain against *Listeria monocytogenes* risk, on the microbiological, and sensory quality of cold-smoked salmon. *International Journal of Food Microbiology* **104**, 309-324.
- Cardinal, M., Gunnlaugsdottir, H., Bjoernevik, M., Ouisse, A., Vallet, J.L. and Leroi, F. (2004) Sensory characteristics of cold-smoked atlantic salmon (*Salmo salar*) from European market and relationships with chemical, physical and microbiological measurements. *Food Research International* **37**, 181-193.
- Chemlař, D., Matuřek, A., Korger, J. Durnová, E., Steffen and M. Chmelařova, E. (2002). Isolation of *Carnobacterium piscicola* from human pus-case report. *Folia Microbiology* **47**, 455-457.
- Civera, T., Parisi, E., Amerio, G. P. and Giaccone, V. (1995) Shelf life of vacuum-packed smoked salmon: microbiological and chemical changes during storage. *Archiv für lebensmittelhygiene* **46**, 1-24.
- Cornu, M., Beaufort, A., Rudelle, S., Laloux, L., Bergis, H., Miconnet, N., Serot, T. and Delignette-Muller, M.L. (2006) Effect of temperature, water-phase salt and phenolic contents on *Listeria monocytogenes* growth rates on cold-smoked salmon and evaluation of secondary models. *International Journal of Food Microbiology* **106**, 159-168.
- Dalgaard, P. (1995) Qualitative and quantitative characterization of spoilage bacteria from packed fish. *International Journal of Food Microbiology* **26**, 319-333.
- Dalgaard, P., Gram, L. and Huss, H.H. (1993) Spoilage and shelf-life of cod fillets packed in vacuum or modified atmospheres. *International Journal of Food Microbiology* **19**, 283-294.
- Dalgaard, P., Mejlholm, O., Christiansen, T.J. and Huss, H.H. (1997) Importance of *Photobacterium phosphoreum* in relation to spoilage of modified atmosphere-packed fish products. *Letters in Applied Microbiology* **24**, 1-000.
- Dalgaard, P. and Jørgensen, L.V. (2000) Cooked and brined shrimps packed in a modified atmosphere have a shelf-life of >7 months at 0°C, but spoil in 4-6 days at 25°C. *International Journal of Food Science and Technology* **35**, 431-442.
- Dalgaard, P., Vancanneyt, M., Euras Vilalta, N., Swings, J., Fruekilde, P. and Leisner, J.J. (2003) Identification of lactic acid bacteria from spoilage associations of cooked and brined shrimps stored under modified atmosphere between 0°C and 25°C. *Journal of Applied Microbiology* **94**, 80-89.
- Dalgaard, P., Madsen, H.L., Samieian, N. and Emborg, J. (2006) Biogenic amine formation and microbial spoilage in chilled garfish (*Belone belone belone*) - effect of modified atmosphere packaging and previous frozen storage. *Journal of Applied Microbiology* **101**, 80-95.
- Debevere, J. and Boskou, G. (1996) Effect of modified atmosphere packaging on the TVB/TMA-producing microflora of cod fillets. *International Journal of Food Microbiology* **3**, 221-229.
- Drider, D., Fimland, G., Héchard, Y., McMullen, L.M. and Prévost, H. (2006) The continuing story of class IIa bacteriocins. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* **70**, 564-582.
- Duffes, F., Corre, C., Leroi, F., Dousset, X. and Boyaval, P. (1999) Inhibition of *Listeria monocytogenes* by *in situ* produced and semipurified bacteriocins of *Carnobacterium* spp. on vacuum-packed, refrigerated cold-smoked salmon. *Journal of Food Protection* **62**, 1394-1403.
- Eldar, A., Ghittino, C., Asanta, L. Bozzetta, E., Gorla, M., Prearo, M. and Bercovier, H. (1996). *Enterococcus seriolicida* is a junior synonym of *Lactococcus garviae*, a causative agent of septicemia and meningoencephalitis in fish. *Current Microbiology* **32**, 85-88.
- Emborg, J., Laursen, B.G., Rathjen, T. and Dalgaard, P. (2002) Microbial spoilage and formation of biogenic amines in fresh and thawed modified atmosphere-packed salmon (*Salmo salar*) at 2°C. *Journal of Applied Microbiology* **92**, 790-799.
- Fletcher, G.C., Summers, G., Corrigan, V.K., Johanson, M.R. and Hedderley, D. (2004)

- Optimizing gas mixtures for modified atmosphere packaging of fresh king salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Journal of Aquatic Food Product Technology* **13**, 5-28.
- Gancel, F., Dziarszinski, F. and Taillez, R. (1997) Identification and characterization of *Lactobacillus* species isolated from fillets of vacuum-packed smoked and salted herring (*Clupea harengus*). *Journal of Applied Microbiology* **82**, 722-728.
- Gill, C.O. and Tan, K.H. (1980) Effect of carbon dioxide on growth of meat spoilage bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* **39**, 317-319.
- Glatman, L., Drabkin, V. and Gelman, A. (2000) Using lactic acid bacteria for developing a novel fish food products. *Journal of Science Food and Agriculture* **80**, 375-380.
- Gonzalez-Rodriguez, M.N., Sanz, J.J., Santos, J.A., Otero, A. and Garcia-Lopez, M.L. (2002) Numbers and types of microorganisms in vacuum-packed cold-smoked freshwater fish at the retail level. *International Journal of Food Microbiology* **77**, 161-168.
- Gram, L. and Huss, H.H. (1996) Microbiological spoilage of fish and fish products. *International Journal of Food Microbiology* **33**, 121-137.
- Hildebrandt, G.V. and Erol, I. (1988) Sensory and microbiological analysis of vacuum packed sliced smoked salmon. *Archiv für Lebensmittelhygiene* **39**, 120-123.
- Hobbs, G. (1983) Microbial spoilage of fish. In: *Food Microbiology Advances and prospects. Academic Press (Ed), London. The society for applied bacteriology symposium, series 11.* Pp 217-229.
- Hoffman, A.D., Gall, K.L., Norton, D.M. and Wiedmann, M. (2003) *Listeria monocytogenes* contamination patterns for the smoked fish processing environment and for raw fish. *Journal of Food Protection* **66**, 52-56.
- Huber, I., Spanggaard, B., Appel, K.F., Rossen, L., Nielsen, T. and Gram L. (2004) Phylogenetic analysis and *in situ* identification of the intestinal microbial community of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum). *Journal of Applied Microbiology* **96**, 117-132.
- Huss, H.H., Jeppesen, V.F., Johansen, C. and Gram, L. (1995) Biopreservation of fish products - A review of recent approaches and results. *Journal of Aquatic Food Product Technology* **4**, 5-26.
- In, T and Mauguin, S. (1994) In : fermentation des produits de la pêche. Bactéries lactiques, Vol 2, de Roissart H. and Luquet F.M. coordinateur, Lorica, Uriage, France. Pp. 193-201.
- Joffraud, J.J., Leroi, F., Roy, C. and Berdagué, J.L. (2001) Characterisation of volatile compounds produced by bacteria isolated from the spoilage flora of cold-smoked salmon. *International Journal of Food Microbiology* **66**, 175-184.
- Joffraud, J.J., Cardinal, M., Cornet, J., Chasles, J.S., Léon S., Gigout, F. and Leroi F. (in press) Effect of bacterial interactions on the spoilage of cold-smoked salmon *International Journal of Food Microbiology*.
- Joborn, A., Dorsch, M., Christer, O.J., Westerdahl, A. and Kjelleberg, S. (1999) *Carnobacterium inhibens* sp. nov., isolated from the intestine of Atlantic salmon (*Salmo salar*) *International Journal of Systematic Bacteriology* **49**, 1891-1898.
- Jørgensen, L.V. and Huss, H.H. (1998) Prevalence and growth of *Listeria monocytogenes* in naturally contaminated seafood. *International Journal of Food Microbiology* **42**, 127-131.
- Jørgensen, L.V., Huss, H.H. and Dalgaard, P. (2000a) The effect of biogenic amine production by single bacterial cultures and metabolism on cold-smoked salmon. *Journal of Applied Microbiology* **89**, 920-934.
- Jørgensen, LV., Dalgaard, P. and Huss, H.H. (2000b) Multiple compound quality index for cold-smoked salmon (*Salmo salar*) developed by multivariate regression of biogenic amines and pH. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **48**, 2448-2453.
- Katla, T., Moretro, T., Aasen, I.M., Holcka, A., Axelssona, L. and Naterstada, K. (2001). Inhibition of *Listeria monocytogenes* in cold smoked salmon by addition of sakacin P and/or live *Lactobacillus sakei* cultures. *Food Microbiology* **18** (4), 431-439.
- Lalitha, K.V., Sonaji, E.R., Manju, S., Jose, L., Gopal, T.K.S. and Ravisankar, C.N. (2005)

- Microbiological and biochemical changes in pearl spot (*Etroplus suratensis* Bloch) stored under modified atmospheres. *Journal of Applied Microbiology* **99**, 1222-1228.
- Lannelongue, M., Hanna, M.O., Finne, G., Nickelson, R. and Vanderzant, C. (1982) Storage characteristics of finfish fillets (*Archosargus probatocephalus*) packaged in modified gas atmospheres containing carbon dioxide. *Journal of Food Protection* **45**, 440-444.
- Laursen, B.G., Bay, L., Cleenwerck, I., Vancanneyt, M., Swings, J., Dalgaard, P. and Leisner, J.J. (2005) *Carnobacterium divergens* and *Carnobacterium maltaromicum* as spoilers or protective cultures in meat and seafood: phenotypic and genotypic characterisation. *Systematic Applied Microbiology* **28**, 151-164.
- Laursen, B. G., Leisner, J. J. and Dalgaard, P. (2006). *Carnobacterium* species: Effect of metabolic activity and interaction with *Brochothrix thermosphacta* on sensory characteristics of modified atmosphere packed shrimp. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **54**, 10, 3604-3611.
- Leisner, J. (1992). Characterization of lactic acid bacteria isolated from lightly preserved fish products and their ability to metabolise various carbohydrates and amino acids. Ph.D. Thesis. Technological laboratory, Lyngby, and The Royal Veterinary and Agricultural University of Copenhagen, Denmark.
- Leisner, J.J., Millan J.C., Huss, H.H. and Larsen, L.M. (1994) Production of histamine and tyramine by lactic acid bacteria isolated from vacuum-packed sugar-salted fish. *Journal of Applied Bacteriology* **76**, 417-423.
- Leroi, F., Arbey, N., Joffraud, J.J. and Chevalier, F. (1996) Effect of inoculation with lactic acid bacteria on extending the shelf-life of vacuum-packed cold-smoked salmon. *International Journal of Food Science and Technology* **31**, 497-504.
- Leroi, F., Joffraud, J.J., Chevalier, F. and Cardinal, M. (1998) Study of the microbial ecology of cold smoked salmon during storage at 8°C. *International Journal of Food Microbiology* **39**, 111-121.
- Leroi, F., Joffraud, J.J. and Chevalier, F. (2000) Effect of salt and smoke on the microbiological quality of cold smoked salmon during storage at 5°C as estimated by the factorial design method. *Journal of Food Protection* **63**, 502-508.
- Leroi, F., Joffraud, J. J., Chevalier, F. and Cardinal, M. (2001) Research of quality indices for cold-smoked salmon using a stepwise multiple regression of microbiological counts and physico-chemical parameters. *Journal of Applied Microbiology* **90**, 578-587.
- Liston, J. (1980) Microbiology in fishery science. In : *Advances in Fishery Science and Technology*. J.J. Connell (Ed.), *Fishing News Books, Farnham, England*. Pp. 138-157.
- Lyhs, U., Björkroth, J., Hyytiä, E. and Korkeala, H. (1998) The spoilage flora of vacuum-packaged, sodium nitrite or potassium nitrate treated, cold smoked rainbow trout stored at 4°C ou 8°C. *International Journal of Food Microbiology* **45**, 135-142.
- Lyhs, U., Björkroth, J. and Korkeala, H. (1999) Characterisation of lactic acid bacteria from spoiled, vacuum-packaged, cold smoked rainbow trout using ribotyping. *International Journal of Food Microbiology* **52**, 77-84.
- Lyhs, U., Lahtinen, J., Fredriksson-Ahomaa, M., Hyytiä-Trees, E., Elfing, K. and Korkeala, H. (2001a) Microbiological quality and shelf life of vacuum-packaged gravad rainbow trout stored at 3 and 8°C. *International Journal of Food Microbiology* **70**, 220-230.
- Lyhs, U., Korkeala, H., Vandamme, P. and Björkroth, J. (2001b) *Lactobacillus alimentarius*: a specific spoilage organism in marinated herring. *International Journal of Food Microbiology* **64**, 355-360.
- Lyhs, U., Korkeala, H. and Björkroth, J. (2002) Identification of lactic acid bacteria from spoiled, vacuum-packaged gravad rainbow trout using ribotyping. *International Journal of Food Microbiology* **72**, 147-153.
- Magnusson, H. and Traustadottir, K. (1982) The microbiological flora of vacuum packed smoked herring fillets. *Journal of Food Technology* **17**, 695-702.
- Matamoros, S., Pilet, M.F., Gigout, F., Prevost, H. and Leroi, F. (submitted) Selection and

- evaluation of seafood born lactic acid bacteria as protective cultures for the biopreservation of seafood products *Journal of Applied Microbiology*.
- Mejlholm, O., Boknaes, N. and Dalgaard, P. (2005) Shelf life and safety aspects of chilled cooked and peeled shrimps (*Pandalus borealis*) in modified atmosphere packaging. *Journal of Applied Microbiology* **99**, 66-76.
- Miettinen, H. and Wirtanen, G. (2005) Prevalence and location of *Listeria monocytogenes* in farmed rainbow trout. *International Journal of Food Microbiology* **104**, 135-143.
- Molin, G., Stenström, I.M. and Ternstrom, A. (1983) The microbial flora of herring fillets after storage in carbon dioxide, nitrogen or air at 2°C. *Journal of Applied Bacteriology* **55**, 49-56.
- Molin, G. and Stenström, I.M. (1984) Effect of temperature on the microbial flora of herring fillet stored in air or carbon dioxide. *Journal of Applied Bacteriology* **56**, 275-282.
- Nakamura, H., Hatanaka, M., Ochi, K., Nagao, M., Ogasawara, J., Hase, A., Kitase, T., Haruki, K. and Nishikawa, Y. (2004) *Listeria monocytogenes* isolated from cold-smoked fish products in Osaka city, Japan. *International Journal of Food Microbiology*.
- Nilsson, L., Huss, H.H. and Gram, L. (1999) Growth control of *Listeria monocytogenes* on cold-smoked salmon using a competitive lactic acid bacteria flora. *Journal of Food Protection* **62**, 336-342.
- Nilsson, L., Ng, Y.Y., Christiansen, J.N., Jørgensen, B.L., Grotnum, D. and Gram, L. (2004) The contribution of bacteriocin to inhibition of *Listeria monocytogenes* by *Carnobacterium piscicola* strains in cold-smoked salmon systems. *Journal of Applied Microbiology* **96**, 133-143.
- Nilsson, L., Hansen, T.B., Garrido, P., Buchrieser, C., Glaser, P., Knochel, S., Gram, L. and Gravesen, A. (2005) Growth inhibition of *Listeria monocytogenes* by a non bacteriocinogenic *Carnobacterium piscicola*. *Journal of Applied Microbiology* **98**, 172-183.
- Oberlender, V., Hanna, M.O.M.R., Vanderzant, C. and Finne, G. (1983) Storage characteristics of fresh swordfish steaks stored in carbon dioxide-enriched controlled (flow-trough) atmosphere. *Journal of Food Protection* **46**, 434-440.
- Ordóñez, J.A., López-Galvez, D.E., Fernández M., Hierro, E. and de la Hoz, L. (2000) Microbial and physicochemical modifications of hake (*Merluccius merluccius*) steaks stored under carbon dioxide enriched atmospheres. *Journal of Science Food and Agriculture* **80**, 1831-1840.
- Paarup, T., Ruiz-Capillas, C., Morales, J., Lopez, E. and Moral, A. (2001) "Gravad"-type rainbow trout, packed in vacuum and modified atmosphere: microbiological, biochemical and sensory aspects. Actes du Colloque "Froid et Aquaculture", Bordeaux.
- Paludan-Müller, C., Dalgaard, P., Huss, H.H. and Gram, L. (1998) Evaluation of the role of *Carnobacterium piscicola* in spoilage of vacuum and modified atmosphere-packed-smoked salmon stored at 5°C. *International Journal of Food Microbiology* **39**, 155-166.
- Paludan-Müller, C., Huss, H.H. and Gram, L. (1999) Characterisation of lactic acid bacteria isolated from a Thai low-salt fermented fish product and the role of garlic as substrate for fermentation. *International Journal of Food Microbiology* **46**, 219-229.
- Ribeiro Neunlist, M., Ralazamahaleo, M., Capellier, J.M., Besnard, V., Federighi, M. and Leroi, F. (2005) Effect of salting and cold-smoking process on the culturability, viability, and virulence of *Listeria monocytogenes* strain Scott A. *Journal of Food Protection* **68**, 85-91.
- Richard, C., Brillet, A., Pilet, M.F., Prévost, H. and Drider, D. (2003) Evidence on inhibition of *Listeria monocytogenes* by divercin V41 action. *Letters in Applied Microbiology* **36**, 288-292.
- Ringø, E. and Strom, E. (1994) Microflora of Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.); gastrointestinal microflora of free-living fish, and effect of diet and salinity on the intestinal microflora. *Aquaculture and Fishery Management* **25**, 623-629.

- Ringø, E., Olsen, R.E., Overli, O. and Lovik, F. (1997) Effect of dominance hierarchy formation on aerobic microbiota associated with the epithelial mucosa of subordinate and dominant individuals of Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.). *Aquaculture Ressource* **28**, 901-904.
- Ringo, E. and Gatesoupe, F.J. (1998) Lactic acid bacteria in fish: a review. *Aquaculture* **160**, 177-203.
- Ringo, E., Bendiksen, H.R., Gausen, S.J., Sundsfjord, A. and Olsen, R.E. (1998) The effect of dietary fatty acids on lactic acid bacteria associated with the epithelial mucosa and from faecalia Arctic char, *Salvenius alpinus* (L.). *Journal of Applied Microbiology* **85**, 855-864.
- Ringø, E., Wesmajervi, M.S., Bendiksen, H.R., Berg, A., Olsen, R.E., Johnsen, T., Mikkelsen, H., Seppola, M., Strom, E. and Holzapfel, W. (2001) Identification and characterization of carnobacteria isolated from fish intestine. *Systematic and Applied Microbiology* **24**, 183-191.
- Robertson, P.A.W., O' Dowd, C., Burrels, C., Williams, P. and Austin, B. (2000) Use of *Carnobacterium* sp. as a probiotic for atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum). *Aquaculture* **185**, 235-243.
- Rodgers, S. (2001) Preserving non-fermented refrigerated foods with microbial cultures : a review. *Trends in Food Science and Technology* **12**, 276-284.
- Rudi, K., Maugesten, T., Hannevik, S.E. and Nissen, H. (2004) Explorative multivariate analyses of 16S-rRNA gene data from microbial communities in modified-atmosphere-packed salmon and coalfish. *Applied and Environmental Microbiology* **70**, 5010-5018.
- Schrøder, K., Clausen, E., Sandberg, A.M. and Raa, J. (1980) Psychrotrophic *Lactobacillus plantarum* from fish and its ability to produce antibiotic substances. In : Advances in fish Science and Technology. J.J. Connell (Ed.). Fishing news books, Farnham, Surrey, England. Pp 480-483.
- Seppola, M., Olsen, R.E., Sandaker, E., Kanapathippillai, P., P., Holzapfel, W. and Ringo, E. (2006) Random amplification of polymorphic DNA (RAPD) typing of Carnobacteria isolated from hindgut chamber and large intestine of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Systematic and Applied Microbiology* **29**, 131-137.
- Shewan, J.M. (1971) The microbiology of fish and fishery products-a progress report. *Journal of Applied Bacteriology* **34**, 299-315.
- Shimasaki, T., Miake, K., Tsukamasa, Y., Sugiyama, M.A., Minegishi, Y. and Shimano, H. (1994) Effect of water activity and storage temperature on the quality and microflora of smoked salmon. *Nippon Suisan Gakkaishi* **60**, 569-576.
- Spanggaard, B., Huber, I., Nielsen, J., Sick, E.B., Pipper, C.B., Martinussen, T., Slierendrecht, W.J. and Gram, L. (2001) The probiotic potential against vibriosis of the indigenous microflora of rainbow trout. *Environmental Microbiology* **3**, 755-765.
- Stammen, K., Gerdes, D. and Caporaso, F. (1990) Modified atmosphere packaging of seafood. *Food Science and Nutrition* **29**, 301-331.
- Stenström, I.M. (1985) Microbial flora of cod fillets(*Gadus morhua*) stored at 2°C in different mixtures of carbone dioxide and nitrogen/oxygen. *Journal of Food Protection* **48**, 585-589.
- Stohr, V., Joffraud, J.J., Cardinal, M. and Leroi, F. (2001) Spoilage potential and sensory profile associated with bacteria isolated from cold-smoked salmon. *Food Research International* **34**, 797-806.
- Strøm, E. and Olafsen, J.A. (1990) The indigenous microflora of wild-captured juvenile cod in net-pen rearing. In : Microbiology in Poecilotherms. R. Lêsel (Ed.). Elsevier, Amsterdam. P.p. 181-185.
- Ten Brink, B., Damink, C. Joosten, H.M. and Huis in't Veld, J.H. (1990) Occurrence and formation of biologically active amines in foods. *International Journal of Food Microbiology* **11**, 73-84.

- Thapa, N., Pal, J. and Tamang, J.P. (2006) Phenotypic identification and technological properties of lactic acid bacteria isolated from traditionally processed fish products of the Eastern Himalayas. *International Journal of Food Microbiology* **107**, 33-38.
- Toranzo, A.E., Novoa, B., Baya, A.M., Hetrick, F.M., Barja, J.L. and Figueras, A. (1993) Histopathology of rainbow trout, *Onchorhynchus mykiss* (Walbaum), and striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum), experimentally infected with *Carnobacterium piscicola*. *Journal of Fish Disease* **16**, 261-267.
- Truelstrup Hansen L. (1995) Quality of chilled vacuum-packed cold-smoked salmon. Ph.D. Thesis. Danish Institute for Fisheries Research and The Royal Veterinary and Agricultural University of Copenhagen, Denmark.
- Truelstrup Hansen L. and Huss, H.H. (1998) Comparison of the microflora isolated from spoiled cold-smoked salmon from three smokehouses. *Food Research International* **31**, 703-711.
- Truelstrup Hansen, L., Gill, T., Drewes Rontved, S. and Huss, H.H. (1996) Importance of autolysis and microbiological activity on quality of cold-smoked salmon. *Food Research International* **29**, 181-188.
- Truelstrup Hansen, L., Drewes Ronved, S. and Huss, H.H. (1998) Microbiological quality and shelf life of cold-smoked salmon from three different processing plants. *Food Microbiology* **15**, 137-150.
- Uchida, M., Ou, J., Chen, B.W., Yuan, CH., Zhang, X.H., Chen, S.S., Funatsu, Y., Kawasaki, KI., Satomi, M. and Fukuda, Y. (2005) Effects of soy sauce koji and lactic acid bacteria on the fermentation of fish sauce from freshwater silver carp *Hypophthalmichthys molitrix*. *Fisheries Science* **71**, 422-430.
- Veciana-Nogués, M., Marine-Font, A. and Vadal-Garou, M.C. (1997) Biogenic amine as hygienic quality indicators of tuna. Relationships with microbial counts, ATP-related compounds, volatile amines and organoleptic changes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **45**, 2036-2041.
- Vescovo, M., Scolari, G. and Zacconi, C. (2006) Inhibition of *Listeria innocua* growth by antimicrobial-producing lactic acid cultures in vacuum-packed cold-smoked salmon. *Food Microbiology* **23**, 689-693.
- Wallbanks, S., Martinez-Murcia, A.J., Fryer, J.L., Phillips, B.A. and Collins, M.D. (1990) 16S rRNA sequence determination for members of the genus *Carnobacterium* and related lactic acid bacteria and description of *Vagococcus salmoninarum* sp. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology* **40**, 224-230.
- Wang, M.Y. and Ogrydziak, D.M. (1986) Residual effect of storage in an elevated carbon dioxide atmosphere on the microbial flora of rock cod (*Sebaste* spp.). *Applied and Environmental Microbiology* **52**, 727-732.
- Weiss, A. and Hammes, W.P. (2006) Lactic acid bacteria as protective cultures against *Listeria* spp. on cold-smoked salmon. *European Food Research and Technology* **222**, 343-346.
- Wessels, S. and Huss, H.H. (1996) Suitability of *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* ATCC 11454 as a protective culture for lightly preserved fish products. *Food Microbiology* **13**, 323-332.
- Williams, A.M., Fryer, J.L. and Collins, M.D. (1990) *Lactococcus piscium* sp. nov. a new lactococcus species from salmonid fish. *FEMS Microbiology Letters* **68**, 109-114.
- Yamazaki, K., Suzuky, M., Kawai, Y., Inoue, N. and Montville, T.J. (2003) Inhibition of *Listeria monocytogenes* in cold-smoked salmon by *Carnobacterium piscicola* CS526 isolated from frozen surimi. *Journal of Food Protection* **66**, 1420-1425.
- Yoon, H.D., Lee, D.S., Ji, C.I. and Suh, S.B. (1997) Studies on the utilization of wastes from fish processing. 1. Characteristics of lactic acid bacteria for preparing skipjajk tuna viscera silage. *Journal of Korean Fish Society* **30**, 1-7.

Tableau 1 : Principales espèces de bactéries lactiques isolées de produits de la mer légèrement préservés

Bactérie lactiques	Produits	références bibliographiques
<i>Carnobacterium</i> sp.	Truite arc en ciel fumée Oeufs de lompe salés	Lysh et al., 1998 Basby et al., 1998
<i>Carnobacterium divergens</i>	Saumon fumé	Leroi et al., 1998 Paludan-Muller et al. 1998 Jørgensen et al., 2000a
	Gravad de truite arc en ciel Crevette cuite saumurée (additifs)	Lyhs et al., 2002 Dalgaard et al., 2003
<i>Carnobacterium piscicola/maltaromaticum</i>	Saumon fumé	Leroi et al., 1998 Paludan-Muller et al. 1998 Gonzalez-Rodriguez et al., 2002
	Gravad de truite arc en ciel Crevette cuite saumurée (additifs)	Lyhs et al., 2002 Mejholm et al., 2005
<i>Enterococcus</i> sp.	Truite arc en ciel fumée	Lysh et al., 1998
<i>Enterococcus faecalis</i>	Saumon fumé Poisson fumé ou séché traditionnel d'Himalaya Crevette cuite saumurée (additifs)	Gonzalez-Rodriguez et al., 2002 Thapa et al., 2006 Dalgaard et Jørgensen , 2000 Dalgaard et al., 2003
<i>Enterococcus faecium</i>	Poisson fumé ou séché traditionnel d'Himalaya	Thapa et al., 2006
<i>Lactobacillus alimentarius</i>	Saumon fumé	Leroi et al., 1998 Gonzalez-Rodriguez et al., 2002
<i>Lactobacillus casei</i> subsp. <i>tolerans</i>	Saumon fumé	Gonzalez-Rodriguez et al., 2002
<i>Lactobacillus coryneformis</i>	Saumon fumé	Gonzalez-Rodriguez et al., 2002
<i>Lactobacillus curvatus</i>	Saumon fumé	Gonzalez-Rodriguez et al., 2002 Truelstrup Hansen et Huss, 1998 Jørgensen et al., 2000a
	Truite arc en ciel fumée Gravad de truite arc en ciel Crevette cuite saumurée (additifs)	Lyhs et al., 1999 Lyhs et al., 2002 Dalgaard et Jørgensen , 2000 Dalgaard et al., 2003
<i>Lactobacillus delbrueckii</i> subsp. <i>delbrueckii</i>	Saumon fumé	Gonzalez-Rodriguez et al., 2002
<i>Lactobacillus farciminis</i>	Saumon fumé	Leroi et al., 1998
<i>Lactobacillus homohiochii</i>	Saumon fumé	Gonzalez-Rodriguez et al., 2002
<i>Lactobacillus plantarum</i>	Saumon fumé	Truelstrup Hansen et al., 1998 Gonzalez-Rodriguez et al., 2002
	Truite arc en ciel fumée Hareng fumé	Lyhs et al., 1999 Gancel et al., 1997
<i>L. plantarum</i> or <i>pentosus</i>		
<i>Lactobacillus sakei</i>	Saumon fumé	Leroi et al., 1998 Truelstrup Hansen et Huss, 1998 Jørgensen et al., 2000a Gonzalez-Rodriguez et al., 2002
	Truite arc en ciel fumée Gravad de truite arc en ciel Hareng fumé	Lyhs et al., 1999 Lyhs et al., 2002 Gancel et al., 1997
<i>L. sakei</i> ou <i>curvatus</i>		
<i>Lactococcus</i> sp.	Saumon fumé Oeufs de lompe salés	Paludan-Muller et al., 1998 Basby et al., 1998
<i>Lactococcus lactis</i>	Poisson fumé ou séché traditionnel d'Himalaya	Thapa et al., 2006
<i>Lactococcus plantarum</i>	Poisson fumé ou séché traditionnel d'Himalaya	Thapa et al., 2006
<i>Leuconostoc</i> sp.	Truite arc en ciel fumée	Lysh et al., 1998
<i>Leuconostoc carnosum</i>	Saumon fumé	Truelstrup Hansen et Huss, 1998
<i>Leuconostoc citreum</i>	Truite arc en ciel fumée	Lyhs et al., 1999
<i>Leuconostoc mesenteroides</i>	Saumon fumé	Truelstrup Hansen et Huss, 1998 Jørgensen et al., 2000a
	Truite arc en ciel fumée Poisson fumé ou séché traditionnel d'Himalaya	Lyhs et al., 1999 Thapa et al., 2006
<i>Leuconostoc gelidum</i>	Saumon fumé	Truelstrup Hansen et Huss, 1998
<i>Pediococcus pentosaceus</i>	Poisson fumé ou séché traditionnel d'Himalaya	Thapa et al., 2006
<i>Weissella confusa</i>	Poisson fumé ou séché traditionnel d'Himalaya	Thapa et al., 2006
<i>Weissella kandleri</i>	Saumon fumé	Gonzalez-Rodriguez et al., 2002