

전통장류에서 Biogenic Amines 분해 능력을 가지는 *Bacillus subtilis* 및 *Bacillus amyloliquefaciens* 균주의 분리

김용상¹ · 조성호² · 정도연² · 엄태봉^{1,3*}

¹전북대학교 자연과학대학 생명과학과

²순창발효미생물관리센터

³전북대학교 방사선기술연구소

Isolation of Biogenic Amines-Degrading Strains of *Bacillus subtilis* and *Bacillus amyloliquefaciens* from Traditionally Fermented Soybean Products

Yong Sang Kim¹, Sung Ho Cho², Do Yeon Jeong², and Tai-Boong Uhm^{1,3*}

¹Department of Biological Sciences, Chonbuk National University, Jeonju 561-756, Republic of Korea

²Sunchang Research Center for Fermentation Microbes (SRCM), Sunchang 595-804, Republic of Korea

³Institute for Radiation Technology, Chonbuk National University, Jeonju 561-756, Republic of Korea

(Received September 3, 2012 / Accepted September 26, 2012)

In order to reduce harmful biogenic amines in the traditionally fermented soybean products, five isolates with biogenic amines-degrading property were obtained from 83 traditionally fermented soybean products. The strains were found to reduce biogenic amines including histamine, tyramine, putrescine, and cadaverine by 27 to 92% in the cooked soybean containing 5.3% of each biogenic amine over 10 days of incubation. The morphological and biochemical tests and the phylogenetic relationships based on 16S rRNA gene sequences indicated that the five isolates were most closely related to *Bacillus subtilis* or *B. amyloliquefaciens*. The use of selected strains would be a potential control measure in manufacturing traditionally fermented soybean products that are difficult to control biogenic amine levels.

Keywords: *Bacillus amyloliquefaciens*, *Bacillus subtilis*, biogenic amines, fermentation

장류는 한국인의 식탁에 필수적인 음식 재료이기 때문에 식품으로서 안전성 확보는 무엇보다 중요한 요소이다. 전통 발효 방식의 장류 발효과정에서 식품안전을 좌우하는 3가지 주요인자는 *Bacillus cereus* group이 생산하는 장 및 구토 독소, *Aspergillus flavus*나 *A. parasiticus*가 생산하는 aflatoxin, 발효 미생물들에 의해 생산되는 biogenic amines 등으로 요약된다. 이들 중 biogenic amines은 미생물의 amino acid decarboxylase 작용으로 아미노산으로부터 생성되며 치즈, 소시지, 포도주 등의 발효나 생선 등의 부패에 관여하는 *Achromonas*, *Bacillus*, *Citrobacter*, *Clostridium*, *Escherichia*, *Klebsiella*, *Lactobacillus*, *Pediococcus*, *Proteus*, *Pseudomonas* 속의 세균들이 가지는 것으로 알려져 있다(Kawabata *et al.*, 1956; Havelka, 1967; Ferencik, 1970; Lerke *et al.*, 1978; Omura *et al.*, 1978; Taylor *et al.*, 1979; Taylor and Speckhard, 1983). Biogenic amines은 인체의 생리

기능을 유지하기 위한 필수 물질로서 미량이 대사 과정을 통해 균형을 이루고 있지만 식품에서 과량 섭취 시에는 독성을 나타낸다. 특히 아미노산과 단백질 함량이 높은 콩 또는 우유 함유 식품에서는 발효 과정 중 인체의 분해 한도를 넘어서는 biogenic amines이 생성될 수 있다. 이들 중 histamine의 과잉 섭취는 혈압강하와 알레르기를, tyramine은 혈압 상승 및 두통을, cadaverine과 putrescine은 장에서 강력한 발암물질인 nitrosamines, nitrosopiperidine, nitrosopyrrolidine을 생성할 수 있다(Smith, 1980; Shalaby, 1996; Karovicova and Kohajdova, 2005; Jakszyn and Gonzalez, 2006; Bulushi *et al.*, 2009). 이런 위해성 때문에 유럽연합(EU)은 2008년부터 2011년까지 치즈, 포도주, 소시지 등의 유럽 전통 발효 식품들을 대상으로 biogenic amines을 감소시키기 위한 프로젝트(BIAMFOOD #211441, 2008)를 수행하였다.

전통 장류의 발효 과정은 주로 *Bacillus*, *Aspergillus*, 유산균 및 효모들의 복합적인 대사 과정으로 이루어져있다. 장류 제조는 proteases 활성이 높은 *Bacillus*와 *Aspergillus* 속으로 단백질 함량이 높은 콩을 가수분해하는 과정을 거치며, 적절한 증식 온

*For correspondence. E-mail: tbuhm@jbnu.ac.kr; Tel.: +82-63-270-3439; Fax: +82-63-270-3362

도와 여러 미생물들의 상호 작용에 의한 발효가 이루어지기 때문에 biogenic amines이 생산되기 적당한 조건이다. 실제로 2006년 국내 유통 발효 식품 중에 biogenic amines 분포를 조사한 결과에 따르면 전통 된장의 putrescine 함량은 99.6–1453.7 (평균 462.6) mg/kg, histamine은 260.1–952 (평균 569.4) mg/kg, tyramine은 284.7–1430.7 (평균 669.5) mg/kg으로 한국인들이 주로 섭취하는 34종의 식품 가운데 평균적으로 가장 높았고, 그 다음으로 멸치 젓갈, 현대식 간장, 재래식 간장, 현대식 된장 순이었다(Cho *et al.*, 2006). 한국인 식단 중 biogenic amines 함량이 가장 높은 식품 7종 중 4종이 장류이고, 식단 특성상 장류 사용량이 젓갈보다 더 많다는 것을 고려하면, 한국인은 식사를 통해 건강에 해로운 수준까지도 biogenic amines을 섭취할 수 있다. 현재까지 amino acid decarboxylase 활성을 지녀 biogenic amines을 생성할 수 있는 *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *B. licheniformis*가 청국장에서 동정(Han *et al.*, 2007)되었으며, histamine decarboxylase 유전자는 결손 되었지만 tyrosine decarboxylase 유전자를 함유한 2종의 *B. subtilis* 균주들이 biogenic amines 함량이 낮은 청국장에서 분리되었다(Choi *et al.*, 2012).

전통 장류의 biogenic amines 생성 문제점을 해결하고자, 최근 우리는 biogenic amines을 생성하지 않으면서 감소 능력이 탁월한 *B. licheniformis* 균주를 분리한 바 있다(Kim *et al.*, 2012). Biogenic amines은 monoamine oxidase와 polyamine oxidase에 의해 분해되며 현재까지 이들 효소 활성은 *Micrococcus*, *Natrinema*, *Brevibacterium*, *Lactobacillus*, *Staphylococcus*, *Arthrobacter*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Salmonella* 속에서 발견되고 있다(Murooka *et al.*, 1979; Naila *et al.*, 2010). 그러나 한국 전통 장류 발효에서 가장 핵심적인 역할을 하는 *Bacillus* 속의 biogenic amines 분해 능력은 최근 보고된 *B. licheniformis*를 제외하고는 전혀 알려져 있지 않았다. 앞으로 전통 장류는 전통적인 장류의 품미는 유지하되 biogenic amines 저감화를 통한 식품 안전성을 동시에 확보할 수 있어야 한다. 이러한 점을 고려해 본 연구는 전통 장류의 주 발효 세균인 *B. subtilis*와 *B. amyloliquefaciens*를 중심으로 유해 물질인 biogenic amines 분해능력을 가지면서 안전성 확보를 위해 독소 유전자를 함유하지 않는 균주들의 분리에 목표를 두었다.

균주 배양은 전통 방법에 따라 제조한 83종의 된장 고추장, 청국장들을 구입 후 5 g을 취해 0.3 mM 인산 완충액(pH 7.2)으로 희석하였다. Nutrient agar (NA)와 *B. cereus* 선택 배지[chromogenic polymyxin B-methoprim agar (CPMA)] 표면에 희석된 균액을 각각 200 μ l씩 도포하고 30°C에서 24시간 배양 후, NA에서 자란 집락수에 비해 CPMA에서 자란 집락 수의 비율이 낮았던 장류들을 선발하였다. 선발된 장류로부터 NA 배지에 형성된 집락들을 이쑤시개로 찍어 미리 만들어둔 NA와 CPMA 배지의 같은 위치에 각각 접종하여 24시간 후 CPMA에 자라지 않은 균들만을 수집하였다.

발효 숙성 동안 biogenic amines 저감화를 위한 가장 효율적인 균주 선발 전략은 biogenic amines을 생산하지 않으면서 동시에 biogenic amines을 분해하는 균을 찾는 방법이다. 이 특성들을 갖는 균주 선발을 위해 histidine, tyrosine 및 cresol red가 함유된 선발 배지(Kim *et al.*, 2012)를 사용해 biogenic amines을

분비하지 않는 장류 균주들을 1차적으로 선발하였다. 선발 균주들은 histidine과 tyrosine을 histamine과 tyramine으로 전환시키지 못해 집락 주위의 색 변화가 없었던 반면, biogenic amines을 생성하는 대조 균주들의 집락 주위는 보라색으로 변화되었다(Fig. 1). Biogenic amines 분해 능력을 확인하기 위하여, 이 균주들을 탄소 및 질소원으로 2% histamine과 tyramine만 함유한 최소합성배지(Kim *et al.*, 2012)에 배양하여 잘 자라는 biogenic amines 분해 균주 5종을 최종 선발하였다. 이들 균주의 biogenic amines 분해 능력을 정량적으로 분석하기 위해 HPLC를 수행하였다. 증기 멸균한 콩가루 0.3 g에 각 16 mg의 histamine, tyramine, putrescine, cadaverine을 녹인 0.8 ml nutrient broth (NB) 배지를 첨가하고 선발된 균주의 배양액 0.2 ml를 접종하였다. 비교를 위해 biogenic amines없이 NB 배지에 균주만 접종한 대조균과, 균만 첨가하지 않은 대조균을 사용하였다. 47°C에서 배양 후 10,000 \times g에서 10분간 원심 분리하여 얻은 0.1 ml 상층액, 80 μ l 아세톤 용해 1% dansyl chloride, 50 μ l 포화 Na₂CO₃, 분석 시 편차를 줄이기 위해 50 μ l 내부 표준 용액(1,7-diaminoheptane)을 섞어 45°C에서 1시간 유도체화 시켰다. 유도체화한 시료용액에 50 μ l 10% proline을 넣어 여분의 dansyl chloride를 제거한 뒤 0.5 ml ether를 넣고 3분 후 분리된 상층액을 모아 증발 후 0.1 ml acetonitrile에 녹였다. HPLC 분석으로 역상 칼럼은 C18 (Capcellpak, 4.6 mm \times 150 mm, 5 μ m), 이동상은 H₂O에 녹인 0.1% formic acid (A)와 acetonitrile에 녹인 0.1% formic acid (B), 농도 경사는 0–10분, A:B=45:55; 11–15분, A:B=35:65; 16–25분, A:B=20:80; 26–30분, A:B=10:90, 30분 유속은 1 ml/min

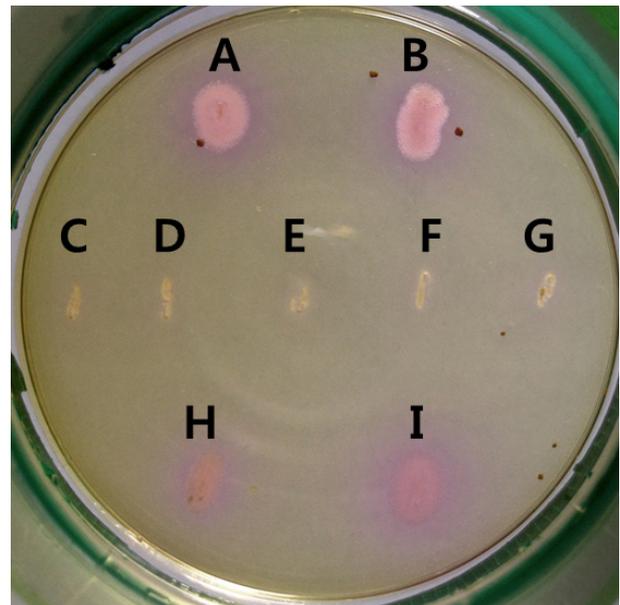


Fig. 1. Color development on the synthetic medium containing histidine, tyrosine, and cresol red as pH indicator during incubation of biogenic amine-producing bacterial strains. Strains: A, KACC 10001; B, KACC 11240; H, KACC 13069; I, KACC 13752. Biogenic amines-nonproducing *Bacillus* strains isolated in this study. C, *B. subtilis* SCS B1106; D, *B. amyloliquefaciens* SCS B1307; E, *B. subtilis* SCK B1108; F, *B. subtilis* SCK B1109; G, *B. subtilis* SCC B1110.

Table 1. Degradation of biogenic amines by the isolates. Degradation was determined after 10 day fermentation of cooked soybean containing 5.3% of each biogenic amine.

Strain	Degraded biogenic amines (% ^a)			
	Histamine	Tyramine	Putrescine	Cadaverine
<i>B. amyloliquefaciens</i> SCS B1307	71	70	78	73
<i>B. subtilis</i> SCC B1110	45	59	85	78
<i>B. subtilis</i> SCK B1108	27	44	88	78
<i>B. subtilis</i> SCK B1109	36	42	92	86
<i>B. subtilis</i> SCS B1106	46	51	88	93

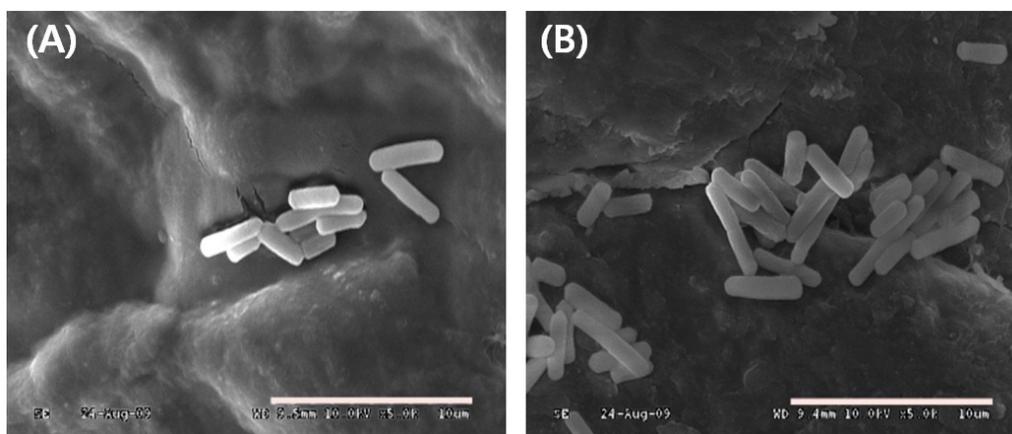
^a Percentage of weight per weight

이었으며 10 µl 시료를 주입하였다. 분석 결과 균주에 따라 27–92%의 biogenic amines을 분해 하였으며(Table 1), *B. subtilis* 균주들의 경우 diamine인 putrescine과 cadaverine의 분해율은 78–92%, monoamine인 histamine과 tyramine은 27–59%로서 diamine 분해율이 더 높았으며, 같은 *B. subtilis* 종이라도 균주에 따라 그 분해 정도는 차이를 보였다. 그러나 *B. amyloliquefaciens* SCS B1307의 경우 monoamine과 diamine의 분해율은 70–78% 범위로 비슷하였다. 전통 장류 제조는 삶은 콩을 성형하고 미생물 접종원으로 벧짚을 접촉시켜 메주 발효를 하며, 이 동안 형성된 메주 내 미생물 우점종들이 발효 및 장류 숙성 후에도 그대로 우점을 유지한다고 보고되었다(Kim et al., 2011). 따라서 메주 제조 시 biogenic amines 분해 균주들의 접종량을 늘려 우점종이 되게끔 조정하면 발효 및 숙성과정 동안 다른 미생물들에 의해 생성되는 biogenic amines을 효율적으로 제거할 것으로 보인다.

Biogenic amines 분해 균주들은 NA에 배양 시 백색의 집락 주위로 반투명의 광택 환을 형성했으며, 1,500× 배율의 광학 현미경하에서 관찰하였을 때 움직임이 매우 활발했고 그람 염색은 모두 양성을 나타냈다. 이들 균주 중 *B. subtilis* SCS B1106과 *B. amyloliquefaciens* SCS B1307의 주사전자현미경 관찰을 위해 30°C에서 21시간 배양한 균 배양액을 1,000 rpm에서 3분간 원심 분리 후 상등액을 제거하고 0.9% NaCl로 2번 pellet을 세척한 뒤 2.5% glutaraldehyde 1차 고정, 1% osmium tetroxide 2차 고정,

ethanol 탈수과정을 거쳤다. 100% ethanol에 탈수된 균을 cover glass 위에 떨어뜨린 뒤 80°C에서 12시간 건조시키고, ion sputter로 20분간 osmium을 코팅시켜 주사 전자현미경(SUPRA 40 VP, Carl Zeiss, Germany)에서 관찰하였다. 5,000× 배율로 확대한 주사전자현미경으로 관찰 결과 모두 전형적인 간균 형태로 0.8–0.9 µm × 2.0–3.0 µm의 크기를 보였다(Fig. 2).

분리균들의 생화학적 동정을 위해 집락을 NA 배양액에 희석 후 46종 건조 배지 및 생화학 반응물로 구성된 *Bacillus* identification card (BCL ID card; bioMérieux Vitek Inc., USA)에 주입하였다. 결과들은 15분 간격으로 VITEK 2 Compact™ software (bioMérieux Vitek)에 통합적으로 저장 분석되어 14시간 후 동정이 완료되었다. BCL ID card를 이용한 46종류의 생화학적 검사 결과 *B. amyloliquefaciens* (동정 확률 99%)로 분류된 SCS B1307 (GenBank accession no. JX041905)를 제외한 균주 SCC B1110 (JX041908), SCK B1108 (JX041906), SCK B1109 (JX041907), SCS B1106 (JX041904)들은 모두 *B. subtilis*로 분류(각각 98%, 97%, 97%, 99%)되었다. 16S rRNA 유전자의 염기서열에 의한 균 동정을 위해 universal primer로서 27F (5'-AGAGTTTGATCTGGCTCAG-3')와 1,492R (5'-GGTTACC TTGTTACGACTT-3')을 이용, 16S rRNA 유전자를 PCR로 증폭한 후, 동정에 중요한 가변 염기 영역을 포함하는 1,528 bp를 BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing kit (Applied Biosystems Inc., USA)를 사용하여 해독

**Fig. 2.** Scanning electron micrographs of *B. subtilis* SCS B1106 and *B. amyloliquefaciens* SCS B1307 with biogenic amine-degrading activities. (A) *B. subtilis* SCS B1106, (B) *B. amyloliquefaciens* SCS B1307. Bar, 10 µm.

하였다(Chakravorty *et al.*, 2007). 이 염기 서열들을 BLASTN search (Zhang *et al.*, 2000)의 Reference RNA Sequences Database와 Ribosomal Database Project (RDP)의 Seqmatch program (version 3)에서 서열 일치도가 높은 표준 균주의 16S rRNA 유전자 염기서열들을 얻었고, 이들 염기 서열 간의 상호 비교를 위해 CLUSTALW (Thompson *et al.*, 1994)를 사용하였다. 계통도 분석은 균주들의 16S rRNA 유전자 염기서열들을 정렬하고 시각적 관찰과 수작업으로 gap이 최소화되도록 보정한 후 Kimura's two-parameter method (Kimura, 1980)와 maximum parsimony method (Fitch, 1971)를 사용하여 작성하였다. 산출한 각각의 계통수에서 각 분지에 대한 통계학적 신뢰도를 산출하기 위해 Bootstrap 분석을 1,000회 실행하였으며 계통 분석과 bootstrap 분석은 PAUP (version 4.0b)을 사용하였다(Swofford, 1998). 그 결과 SCS B1307은 *B. amyloliquefaciens* ATCC 14589와 가장 가까운 근연 관계로 16S rDNA 유전자 서열 상동성은 99%였고, SCC B1110, SCK B1108, SCK B1109, SCS B1106들은 각각 99% 이상의 서열 상동성으로 *B. subtilis* DSM10과 가장 가까운 근연 관계를 보였다. 생화학 분석과 계통학적 분류 결과를 바탕으로 SCS B1307은 *B. amyloliquefaciens*로, 나머지 균주들은 *B. subtilis*로 동정하였다.

식품 안전성 확보를 위하여 이들 균주들이 *B. cereus*의 설사 독소 유전자(*nheABC*, *hblACD*, *cytK*), 구토 독소인 cereulide 합

성 효소 유전자(*cesA* 및 *cesB*), 설사 독소 발현 전사조절 유전자(*plcR-papR*)를 갖는지 확인을 위해 PCR을 수행하였다. 이들 독소 유전자 검출을 위한 primer 서열들은 Kim *et al.* (2012)이 설계한 것과 같았으며, 이들 검출을 위한 PCR은 94°C에서 2분간 초기 변성 후, 94°C 1분간 변성, 56°C 1분간 결합, 72°C 1분간 증폭 과정을 30회 반복하고 72°C에서 5분간 마지막 증폭을 실시하였다. 그 결과 이들 균주들 모두 *B. cereus* 독소유전자들을 전혀 함유하지 않았다(Fig. 3).

전통 발효 장류의 맛과 풍미를 유지하면서 동시에 위생상의 문제점을 해결하는 일은 발효 과정에 참여하는 수많은 미생물들의 대사 제어와 상호 간 길항 특성을 이해해야 하기 때문에 쉽지 않다. 이들 업체들이 위생적인 관점에서 우선적으로 해결해야 할 과제는 장류 주 발효균의 biogenic amines의 생성 억제이다. 그러나 HACCP (Hazard Analysis & Critical Control Points) 설비 기준을 갖추기 어려운 영세 전통 장류 공장들은 시설의 현대화와 제조 공법의 혁신적인 전환 없이는 현실적으로 biogenic amines 감소를 위한 미생물 제어가 불가능하다. 전통 장류 제품에서 빈번한 biogenic amines 생성 문제를 해결하기 위해 우리는 biogenic amines을 생산하지 않으면서 이들에 대해 높은 분해 능력을 보이는 균들을 전통 장류에서 분리하고자 하였고, 장류 발효 및 숙성에 관여하는 주 세균인 *B. subtilis*와 *B. amyloliquefaciens*가 biogenic amines을 효과적으로 분해할 수 있음을 처음으로 확

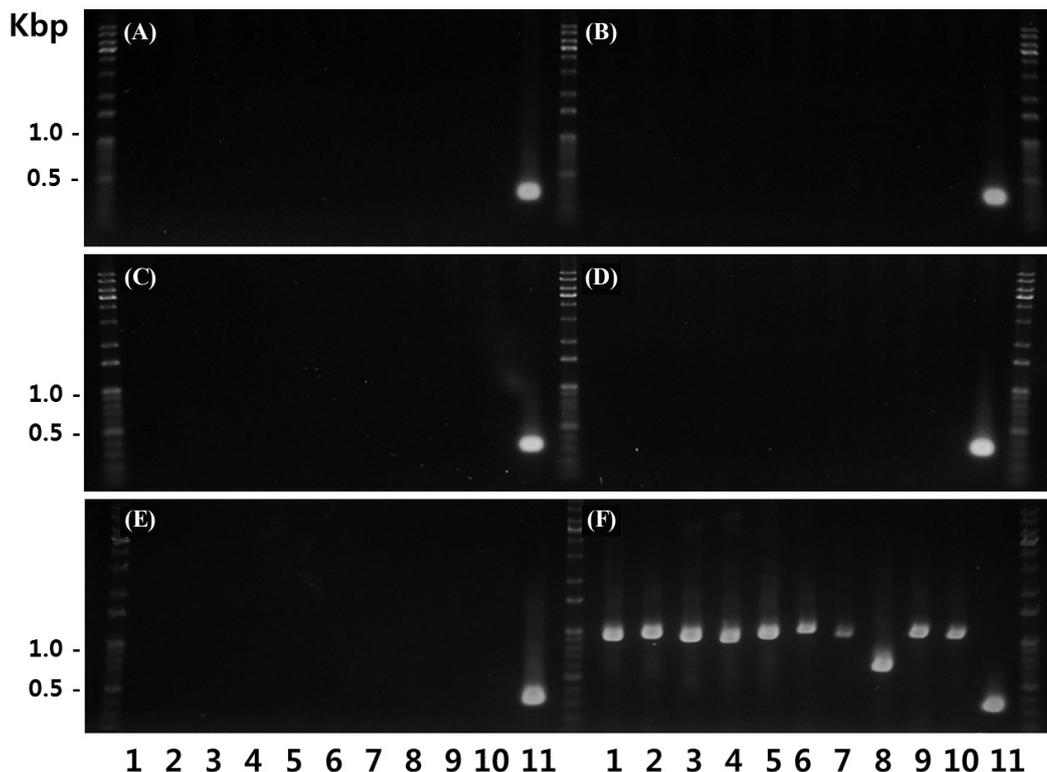


Fig. 3. Gel electrophoresis of PCR products for the detection of *B. cereus* toxins. Strains: (A) SCS B1106; (B) SCS B1307; (C) SCK B1108; (D) SCK B1109; (E) SCC B1110; (F) *B. cereus* KACC 10097. Lanes: 1, *nheA*; 2, *nheB*; 3, *nheC*; 4, *hblA*; 5, *hblC*; 6, *hblD*; 7, *cytK*; 8, *plcR-papR*; 9, *cesA*; 10, *cesB*; 11, partial 16S rRNA gene (282 bp) as control.

인하였다. 이 균들을 배양하여 발효 시작 단계에서 starter로 접종하는 경우 biogenic amines을 저감화 할 수 있기 때문에 전통 장류 업체가 직면하고 있는 biogenic amines 문제 해결에 효과적인 대처 방안이 될 수 있다. 현재 이 균주들을 유해균을 억제하는 다른 우수 발효균들과 함께 복합 접종하여 전통 장류를 재현하는 실증 실험을 준비 중이다.

적요

전통 장류 제품 내 유해한 biogenic amines 양을 감소하기 위해, 83종의 전통 장류에서 biogenic amines을 분해할 수 있는 5종의 균주들을 분리하였다. 이들 균주들을 histamine, tyramine, putrescine, cadaverine이 각각 5.3% 함유된 삶은 콩에 접종하여 10일 간 발효시킨 결과 biogenic amines 함량을 27–92% 수준으로 감소시켰다. 선발한 균주들의 형태 및 생화학적 특성, 16S rRNA 유전자 서열 해독 결과 5종의 균주들은 *Bacillus subtilis* 또는 *B. amyloliquefaciens*에 속했다. 이 선발 균주들을 사용함으로써 biogenic amines 수준을 제어하기 힘든 전통 장류의 제조에 이 선발 균주들의 사용은 이들 함량을 줄일 수 있는 효과적인 방안이 될 수 있다.

감사의 말

본 연구는 2011년 농림수산물부 고부가가치 식품개발사업(과제번호311036-3), 2012년 지역 농식품 선도클러스터 육성사업 및 2012년 전북대학교 자연계열 대학원생 지원 프로그램(김용상)에 의해 수행되었습니다. 이 연구에 사용한 일부 균주들을 무상으로 기증해준 한국농업미생물자원센터(KACC)에 감사드립니다.

참고문헌

- BIAMFOOD. 2008. Controlling biogenic amines in traditional food fermentations in regional Europe (Project Reference no. 211441), EU's 7th Framework Program for Research, EU.
- Bulushi, I.A., Susan, P., Hilton, C.D., and Gary, A.D. 2009. Biogenic amines in fish: Roles in intoxication, spoilage, and nitrosamine formation. *Cri. Rev. Food Sci. Nutr.* **49**, 369–377.
- Chakravorty, S., Helb, D., Burday, M., Connell, N., and Alland, D. 2007. A detailed analysis of 16S ribosomal RNA gene segments for the diagnosis of pathogenic bacteria. *J. Microbiol. Methods* **69**, 330–339.
- Cho, T.Y., Han, G.H., Bahn, K.N., Son, Y.W., Jang, M.R., Lee, C.H., Kim, S.H., Kim, D.B., and Kim, S.B. 2006. Evaluation of biogenic amines in Korean commercial fermented foods. *Korean J. Food Sci. Technol.* **38**, 730–737.
- Choi, J.Y., Hong, S.W., and Chung, K.S. 2012. Selection of biogenic amine-reducing microorganisms from a traditional Korean-style fermented food, Cheonggukjang. *Korean J. Food Sci. Technol.* **44**, 196–201.
- Ferencik, M. 1970. Formation of histamine during bacterial decarboxylation of histidine in the flesh of some marine fishes. *J. Hyg. Epidemiol. Microbiol. Immunol.* **14**, 52–60.
- Fitch, W.M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Syst. Zool.* **20**, 406–416.
- Han, G.H., Cho, T.Y., Yoo, M.S., Kim, C.S., Kim, J.M., Kim, H.A., Kim, M.O., Kim, S.C., Lee, S.A., Ko, Y.S., and et al. 2007. Biogenic amines formation and content in fermented soybean paste. *Korean J. Food Sci. Technol.* **39**, 541–545.
- Havelka, B. 1967. Role of the Hafnia bacteria in the rise of histamine in tuna fish meat. *Cesk. Hyg.* **12**, 343–352.
- Jakszyn, P. and Gonzalez, C.A. 2006. Nitrosamine and related food intake and gastric and oesophageal cancer risk: A systematic review of the epidemiological evidence. *World J. Gastroenterol.* **12**, 4296–4303.
- Karovicova, J. and Kohajdova, Z. 2005. Biogenic amines in foods. *Chem. Pap.* **59**, 70–79.
- Kawabata, T., Ishizaka, K., Mura, T., and Sasaki, T. 1956. Studies on the food poisoning associated with putrefaction of marine products. *Jpn. Soc. Sci. Fish.* **22**, 41–47.
- Kim, Y.S., Jeong, J.O., Cho, S.H., Jeong, D.Y., and Uhm, T.B. 2012. Antimicrobial and biogenic amine-degrading activity of *Bacillus licheniformis* SCK B11 isolated from traditionally fermented red pepper paste. *Korean J. Microbiol.* **48**, 163–170.
- Kim, Y.S., Jeong, D.Y., Hwang, Y.T., and Uhm, T.B. 2011. Bacterial community profiling during the manufacturing process of traditional soybean paste by pyrosequencing method. *Korean J. Microbiol.* **47**, 275–280.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* **16**, 111–120.
- Lerke, P.A., Werner, S.B., Taylor, S.L., and Guthertz, L.S. 1978. Scombroid poisoning: Report of an outbreak. *West J. Med.* **129**, 381–386.
- Murooka, Y., Doi, N., and Harada, T. 1979. Distribution of membrane-bound monoamine oxidase in bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* **38**, 565–569.
- Naila, A., Flint, S., Fletcher, G., Bremer, P., and Meerdink, G. 2010. Control of biogenic amines in food-existing and emerging approaches. *J. Food Sci.* **75**, 139–150.
- Omura, V., Price, R.J., and Olcott, H.S. 1978. Histamine forming bacteria isolated from spoiled skipjack tuna and jack mackerel. *J. Food Sci.* **43**, 1779–1787.
- Shalaby, A.R. 1996. Significance of biogenic amines to food safety and human health. *Food Research Int.* **29**, 675–690.
- Smith, T.A. 1980. Amines in food. *Food Chem.* **6**, 169–200.
- Swofford, D.L. 1998. PAUP. Phylogenetic analysis using Parsimony.4.0 ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Taylor, S.L., Guthertz, L.S., Leatherwood, M., and Lieber, E.R. 1979. Histamine production by *Klebsiella pneumoniae* and an incident of scombroid fish poisoning. *Appl. Environ. Microbiol.* **37**, 274–278.
- Taylor, S.L. and Speckhard, M.W. 1983. Isolation of histamine-producing bacteria from frozen tuna. *Mar. Fish. Rev.* **45**, 35–39.
- Thompson, J.D., Higgins, D.G., and Gibson, T.J. 1994. CLUSTALW: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighing position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.* **22**, 4673–4680.
- Zhang, Z., Schwarz, S., Wagner, L., and Miller, W. 2000. A greedy algorithm for aligning DNA sequences. *J. Comput. Biol.* **7**, 203–214.