

Katarzyna Ratajczak\*, Agnieszka Piotrowska-Cyplik

Zakład Fermentacji i Biosyntezy, Instytut Technologii Żywności Pochodzenia Roślinnego,  
Wydział Nauk o Żywności i Żywieniu, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu

Wpłynęło w kwietniu, zaakceptowano we wrześniu 2017 r.

1. Wstęp. 2. Bakterie kwasu mlekowego. 2.1. Homofermentacja. 2.2. Heterofermentacja. 3. Metabolity bakterii kwasu mlekowego. 3.1. Kwasy organiczne. 3.2. Diacetyl. 3.3. Nadtlenek wodoru. 3.4. Dwutlenek węgla. 3.5. Bakteriocynty. 3.5.1. Charakterystyka bakteriocyn. 3.5.2. Klasyfikacja bakteriocyn. 3.5.3. Problemy w zastosowaniu bakteriocyn w przemyśle spożywczym. 4. Podsumowanie

#### Metabolites of lactic acid bacteria – overview and industrial applications

**Abstract:** Lactic acid bacteria are one of the most commonly found microorganisms in food. One of the reasons behind their popularity are their probiotic properties. Lactic acid bacteria produce a wide range of metabolites which often find use as antimicrobial agents or preservatives. The efficacy and efficiency of these compounds are vastly different. The most promising group of lactic acid bacteria metabolites are bacteriocins. However, there are crucial issues with the application of bacteriocins in the food industry. The goal of this study was to provide an overview of the lactic acid bacteria metabolites most commonly used in industry.

1. Introduction. 2. Lactic acid bacteria. 2.1. Homofermentation. 2.2. Heterofermentation. 3. Metabolites of lactic acid bacteria. 3.1. Organic acids. 3.2. Diacetyl. 3.3. Hydrogen peroxide. 3.4. Carbon dioxide. 3.5. Bacteriocins. 3.5.1. Characteristics of bacteriocins. 3.5.2. Classification of bacteriocins. 3.5.3. Issues with the application of bacteriocins in the food industry. 4. Conclusion

**Słowa kluczowe:** bakterie kwasu mlekowego, fermentacja mlekowa, probiotyki

**Key words:** lactic acid bacteria, lactic fermentation, probiotics

## 1. Wstęp

Jednymi z najczęściej stosowanych w przemyśle spożywczym mikroorganizmów są bakterie kwasu mlekowego (tzw. LAB, od Lactic Acid Bacteria), głównie z rodzaju *Lactobacillus*, oraz bakterie z rodzaju *Bifidobacterium*. Wśród nich wyróżnia się szczepy określane mianem probiotyków, czyli żywych drobnoustrojów, które podane w odpowiedniej dawce pozytywnie wpływają na zdrowie człowieka lub zwierząt [10]. Właściwości probiotyczne są cechą szczepową. Tylko nieliczne szczepy mają potwierdzone właściwości probiotyczne, niektóre można określić jako potencjalnie probiotyczne, ale też duża część stosowanych w przemyśle szczepów posiada cechy istotne technologicznie i nie wykazano dla nich korzystnego wpływu na zdrowie. Bakterie LAB znajdują zastosowanie w wielu gałęziach przemysłu spożywczego, a także innych obszarach dziedziny biotechnologii, dzięki bardzo szerokiej gamie metabolitów przez nie produkowanych, pozwalających również na wytwarzanie tzw. żywności funkcjonalnej m.in. o cechach probiotycznych. Jednakże zastosowanie bakterii probiotycznych wymaga wcześniejszej identyfikacji i charakterystyki szczepu wykazującego pożądane właściwości, potwierdzenia korzystnego wpływu na zdrowie oraz zapewnienia bezpieczeństwa produktu końcowego.

Działanie probiotyków jest zróżnicowane i wielokierunkowe. Mogą one wpływać zarówno na wzmocnienie naturalnej odpowiedzi immunologicznej organizmu (immunomodulacji), jak i na obniżenie poziomu cholesterolu oraz poprawę perystaltyki jelit. Niektóre z probiotycznych szczepów produkują enzymy pozwalające na zwiększenie biodostępności i strawności żywności. Za jeden z najważniejszych efektów działań mikroorganizmów probiotycznych można jednak uznać inhibicję rozwoju patogenów [19, 31, 33].

W rzeczywistości właściwości probiotyczne poszczególnych drobnoustrojów są jednak trudne do jednoznacznej oceny. Różne szczepy tego samego gatunku bakterii nie wykazują identycznych właściwości probiotycznych. Ponadto właściwości probiotyczne obserwuje się tylko u wybranych szczepów. Nierzadko zmieniają się one w zależności od obecności innych drobnoustrojów w środowisku. Duży wpływ na właściwości probiotyczne ma też dawka oraz użyty nośnik [19]. Badania wykazały, że *Lactobacillus johnsonii* La1 pozytywnie wpływa na regenerację funkcji obronnych skóry wystawionej na działanie promieni UV, natomiast *Lactobacillus reuteri* NCIMB 30242 przyczynia się do obniżenia poziomu cholesterolu we krwi dzięki produkcji enzymów hydrolizujących sole żółciowe [16, 26]. Z kolei inny szczep *L. reuteri*, DSM17938, regu-

\* Autor korespondencyjny: Katarzyna Ratajczak, Zakład Fermentacji i Biosyntezy, Instytut Technologii Żywności Pochodzenia Roślinnego, Wydział Nauk o Żywności i Żywieniu, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu, ul. Wojska Polskiego 31, 60-624 Poznań; tel. 61 848 72 81; e-mail: katarzyna.ratajczak@up.poznan.pl

luje perystaltykę jelit i zapobiega występowaniu kolki u małych dzieci [27].

Ze stosowaniem probiotyków wiązą się też pewne niebezpieczeństwa. Niektóre gatunki bakterii *Lactobacillus* i *Bifidobacterium* wchodzą w skład naturalnej mikroflory jelitowej i na tej podstawie zostały sklasyfikowane jako bezpieczne do spożycia. Trudno jednak przewidzieć skutki, jakie może pociągać za sobą interakcja między probiotykami a mikroorganizmami obecnymi już w organizmie człowieka. Stąd też konieczne są zaawansowane badania dotyczące identyfikacji i analizy profilu genetycznego probiotyków, a także ich dawkowania [21].

Głównym naturalnym źródłem bakterii potencjalnie probiotycznych jest żywność fermentowana, w tym fermentowane produkty mleczne takie jak sery, jogurt czy kefir, dojrzewające wędliny i kielbasy oraz kiszone warzywa, np. ogórki, kapusta i oliwki. Coraz bardziej powszechna staje się również wspomnianą żywność funkcjonalna, tj. charakteryzująca się właściwościami prozdrowotnymi dzięki dodatkowi probiotyków, prebiotyków lub innych substancji wpływających na organizm człowieka. Żywność fermentowana, naturalnie bogata w mikroflorę potencjalnie probiotyczną, jest naturalnym i łatwym nośnikiem probiotyków [13]. Mimo że największą popularnością cieszą się fermentowane produkty mleczne, w ostatnich latach wzrosło zainteresowanie także fermentowaną żywnością pochodzenia roślinnego, szczególnie w obliczu coraz częściej występujących w społeczeństwie alergii i nietolerancji laktozy [11].

W niniejszej pracy zebrano oraz scharakteryzowano wybrane metabolity bakterii kwasu mlekowego wykorzystywanych w przemyśle spożywczym w procesach fermentacji mlekowej.

## 2. Bakterie kwasu mlekowego

Bakterie kwasu mlekowego (LAB) to najczęściej Gram-dodatnie, nieprzetrwalnikujące pałeczki lub ziarniaki, wytwarzające kwas mlekowy jako główny produkt fermentacji glukozy i innych cukrów prostych. Do mikroorganizmów typu LAB zaliczane są bakterie z rzędu *Lactobacillales*, z rodzajów *Lactobacillus*, *Lactococcus*, *Leuconostoc*, *Pediococcus* i *Streptococcus*, a także bakterie z rodzajów *Carnobacterium*, *Vagococcus*, *Enterococcus* i *Weissella* [22]. Obecnie większość komercyjnie używanych bakterii probiotycznych należy do rodzaju *Lactobacillus*. Do najpopularniejszych gatunków należą *L. acidophilus*, *L. bulgaricus*, *L. casei*, *L. delbrueckii*, *L. helveticus*, *L. plantarum* oraz *L. rhamnosus* [20, 30]. Bakteriami dominującymi podczas fermentacji żywności pochodzenia roślinnego (wśród wyżej wymienionych) są *L. plantarum*, *L. brevis* oraz *Leuconostoc mesenteroides* [3].

Cechą wspólną wszystkich bakterii mlekowych jest konwersja cukrów prostych do kwasu mlekowego oraz innych produktów ubocznych, takich jak dwutlenek węgla, etanol i kwas octowy. Fermentacja mlekowa jest jednym z najważniejszych procesów wykorzystywanych w technologii żywności. Służy zarówno utrwaleniu i zakonserwowaniu artykułów spożywczych, jak i zapewnieniu odpowiednich walorów smakowych [1, 3]. Ze względu na obecność lub brak produktów ubocznych fermentacji, bakterie mlekowe dzieli się na dwie grupy: przeprowadzające homofermentację bądź heterofermentację mlekową.

### 2.1. Homofermentacja

W warunkach beztlenowych homofermentatywne bakterie LAB przetwarzają heksozy (głównie glukozę) do kwasu mlekowego według szlaku Embdena-Meyerhofa-Parnasa (EMP). W reakcji tej 1 mol glukozy rozkładany jest do 2 moli pirogronianu. Następnie dochodzi do jednoczesnej redukcji pirogronianu i utlenienia NADH, w wyniku czego otrzymuje się 2 mole kwasu mlekowego i 2 mole ATP. Podczas dekarboksylacji pirogronianu wytwarzane są także niewielkie ilości produktów ubocznych, głównie dwutlenku węgla. Do bakterii homofermentatywnych zalicza się większość rodzajów *Lactococcus*, *Enterococcus*, *Pediococcus* i *Streptococcus*, a także znaczną część *Lactobacillus* [17, 29].

### 2.2. Heterofermentacja

Heterofermentatywny rozkład cukrów prostych przebiega według szlaku pentozofosforanowego. W wyniku tego procesu z 1 mola glukozy powstaje 1 mol kwasu mlekowego oraz 1 mol etanolu, a także produkty uboczne, takie jak dwutlenek węgla, etanol i kwas octowy. Do heterofermentatywnych bakterii zalicza się bakterie z rodzajów *Leuconostoc* oraz *Lactobacillus*. Heterofermentacja jest efektem braku niektórych enzymów kluczowych dla procesu homofermentacji, w tym między innymi aldolazy i izomerazy trifosforanowej [17, 29].

## 3. Metabolity bakterii kwasu mlekowego

Bakterie mlekowe produkują bardzo zróżnicowaną gamę związków chemicznych, które mogą wpływać na organizm człowieka w różnorodny sposób [29].

Z punktu widzenia biotechnologii, za jedną z najciekawszych właściwości bakterii probiotycznych uznawana jest produkcja metabolitów, które w sposób pośredni lub bezpośredni wpływają na inne mikroorganizmy (w tym patogenne) oraz na organizm gospodarza. Ponadto mikroorganizmy probiotyczne współzawodniczą o substancje odżywcze i miejsca receptorowe

z drobnoustrojami patogennymi oraz stymulują odpowiedź obronną organizmu, m.in. poprzez syntezę niektórych witamin (głównie z grupy B) oraz stymulację produkcji śluzu [9].

Metabolity produkowane przez bakterie mlekowe stanowią zróżnicowaną grupę substancji zarówno organicznych, jak i nieorganicznych. Najważniejsze z nich omówiono poniżej.

### 3. Kwasy organiczne

Kwas mlekowy, octowy i propionowy są produktami homo- i heterofermentacji mlekowej prowadzonej przez bakterie LAB. Najsilniejszymi właściwościami hamującymi rozwój drobnoustrojów charakteryzuje się kwas octowy. Skutecznie hamuje on wzrost bakterii, pleśni i drożdży. Działanie kwasów organicznych w znacznym stopniu polega na obniżaniu pH środowiska do poziomu niekorzystnego dla patogenów, a także na zaburzaniu procesów metabolicznych zachodzących w komórkach drobnoustrojów oraz transportu aktywnego przez błony komórkowe [20]. Za spadek pH środowiska w obecności bakterii mlekowych odpowiedzialny jest głównie kwas mlekowy, natomiast kwas octowy i propionowy są związkami wykazującymi dodatkowo aktywność antymikrobiologiczną [9].

#### 3.2. Diacetyl

Diacetyl jest lotnym, niepolarnym diketonem powstającym z rozkładu pirogronianu, odpowiedzialnym za charakterystyczny aromat masła. Wytwarzany jest przez niektóre szczepy *Lactobacillus*, *Leuconostoc* oraz *Streptococcus*. Wykazuje właściwości bakteriobójcze względem niektórych Gram-ujemnych bakterii poprzez inaktywację szlaku metabolicznego argininy. Dowiedziono, że podczas równoczesnego działania z niziną diacetyl skutecznie hamuje wzrost *Listeria monocytogenes*. Jednak w naturalnych warunkach wzrostu bakterii mlekowych diacetyl produkowany jest w bardzo niewielkich ilościach [15, 22].

#### 3.3. Nadtlenek wodoru

W warunkach tlenowych bakterie mlekowe produkują nadtlenek wodoru ( $H_2O_2$ ) w wyniku działania oksydazy flawoproteinowej oraz peroksydazy NADH. Związek ten posiada silne właściwości antymikrobiologiczne, polegające na denaturacji enzymów komórkowych i peroksydacji lipidów błonowych, tym samym prowadząc do zaburzenia czynności błon komórkowych oraz zatrzymania wielu szlaków metabolicznych. Nadtlenek wodoru jest toksyczny także dla samych bakterii mlekowych i najczęściej ulega szybkiemu wydzieleniu do środowiska. Wykazano, że  $H_2O_2$  wytwarzany

przez bakterie LAB posiada właściwości bakteriobójcze przeciwko niektórym mikroorganizmom patogennym, w tym *L. monocytogenes*, *Staphylococcus aureus* i *Salmonella typhimurium* [22]. Dowiedziono, że *L. delbrueckii* subsp. *lactis* produkuje nadtlenek wodoru na poziomie pozwalającym na inaktywację *Escherichia coli* O157:H7 w warunkach chłodniczych [4].

#### 3.4. Dwutlenek węgla

Dwutlenek węgla ( $CO_2$ ) jest jednym z produktów ubocznych heterofermentacji mlekowej. Powstaje również w trakcie innych przemian metabolicznych bakterii. Dwutlenek węgla wykazuje działanie bakteriobójcze, szczególnie przeciwko bakteriom Gram-ujemnym, za pomocą dwóch mechanizmów. Pierwszym jest wytwarzanie środowiska beztlenowego, w którym wiele mikroorganizmów nie posiada zdolności wzrostu. Drugi mechanizm nie jest jeszcze całkowicie poznany, natomiast wiadomo, że związany jest z zaburzaniem przepuszczalności błon komórkowych oraz zatrzymaniem procesów dekarboksylacji w komórkach [25].

Dzięki swojej nietoksyczności względem organizmu człowieka,  $CO_2$  jest coraz częściej stosowany w zabezpieczaniu żywności przed psuciem, poprzez pakowanie jej w atmosferze modyfikowanej (tj. o znacznym udziale  $CO_2$ ) [8].

#### 3.4. Bakteriocyny

Bakteriocyny są substancjami o charakterze białkowym lub peptydowym, syntetyzowanymi przez większość szczepów bakterii, zarówno Gram-dodatnich oraz Gram-ujemnych. Stanowią one grupę związków silnie zróżnicowaną pod względem właściwości fizycznych i biochemicznych, masy cząsteczkowej, a nawet lokalizacji i sekwencji genów kodujących. Synteza bakteriocyn ma miejsce w rybosomach, a bakteriocynogenne mikroorganizmy są odporne na wytwarzane przez siebie substancje. Są to cechy, które między innymi odróżniają bakteriocyny od antybiotyków [12, 25].

##### 3.5.1. Charakterystyka bakteriocyn

Bakteriocyny posiadają najczęściej stosunkowo wąskie spektrum aktywności antymikrobiologicznej. Najskuteczniej działają względem mikroorganizmów blisko spokrewnionych z wytwarzającymi je producentami. Bakteriocyny mogą działać bakteriostatycznie bądź bakteriobójczo, najczęściej atakując błonę komórkową mikroorganizmów i zakłócając wewnętrzny metabolizm ich komórek [12].

Dopuszczenie do użycia w przemyśle spożywczym zawdzięczają szeregowi cech, które zapewniają bezpieczeństwo ich stosowania [14]. Bakteriocyny, jako sub-

stancje peptydowe, ulegają rozkładowi przez enzymy proteolityczne w układzie trawiennym człowieka do nieszkodliwych i łatwo wchłanianych aminokwasów. Związki te, podawane z żywnością, stanowią dla organizmu człowieka część odżywczą, nie wykazują natomiast wobec niego żadnego wpływu farmakologicznego. Ponadto bakteriocyny są substancjami pozbawionymi smaku oraz zapachu, przez co w żaden sposób nie ingerują we właściwości organoleptyczne produktu. Wykazują natomiast wysoką stabilność w trakcie przechowywania oraz w szerokim zakresie pH, a także są odporne na działanie wysokich temperatur. Jednak wciąż trwają poszukiwania nad bakteriocyną, która w małym stężeniu wykazywałaby aktywność biobójczą względem najczęstszych drobnoustrojów powodujących psucie żywności oraz patogenów [2, 23].

Aktualnie do użytku komercyjnego dopuszczone są dwie bakteriocyny: nizyna produkowana przez *Lactococcus lactis* oraz karnocyklina A produkowana przez *Carnobacterium maltaromaticum* UAL307. Bakteriocyny nie muszą jednak być dodawane do żywności jako czyste preparaty, które wymagają akceptacji Światowej Organizacji Zdrowia (WHO). Zamiast nich można stosować bakteriocynogenne mikroorganizmy – przede wszystkim bakterie LAB. Jest to metoda szczególnie łatwa do zastosowania w przypadku żywności fermentowanej, do wyrobu której można wykorzystać wyselekcjonowane kultury starterowe zawierające bakteriocynogenne drobnoustroje. W przypadku żywności niefermentowanej (w tym surowych produktów żywnościowych) stosować można tzw. kultury ochronne [7, 24, 28].

### 3.5.2. Klasyfikacja bakteriocyn

Bakteriocyny bakterii Gram-dodatnich, w tym bakterii kwasu mlekowego, zostały podzielone przez Klaenhammera w 1993 roku na cztery główne klasy. Klasyfikacja ta opiera się na zróżnicowaniu budowy chemicznej, masy cząsteczkowej oraz mechanizmu działania bakteriocyn. W obrębie głównych klas wyróżnia się także podklasy [18].

Klasę I stanowią bakteriocyny lantibiotykowe, zawierające w swojej cząsteczce rzadki aminokwas lantioninę lub jej pochodne. Są to niewielkie (masa cząsteczkowa nie przekracza 5 kDa), termostabilne peptydy. Bakteriocyny te dzieli się na dwie podgrupy: lantibiotyki typu A i lantibiotyki typu B. Lantibiotyki typu A to cząsteczki liniowe, wpływające na przepuszczalność błony komórkowej atakowanych komórek, natomiast lantibiotyki typu B to cząsteczki globularne o różnych mechanizmach działania, np. inhibicja enzymów komórkowych bądź destabilizacja błony komórkowej. Najlepiej poznanym lantibiotykiem jest nizyna, wykazująca aktywność bakteriobójczą względem m.in. *S. aureus* i *L. monocytogenes*, oraz aktywność bakterio-

statyczną względem bakterii z rodzajów *Clostridium* oraz *Bacillus* [12, 22].

Bakteriocyny należące do klasy II to małe (masa cząsteczkowa poniżej 10 kDa), termostabilne peptydy charakteryzujące się wysokim punktem izoelektrycznym, często określane mianem bakteriocyn nielantibiotykowych. Ich działanie jest skuteczne głównie względem bakterii Gram-dodatnich o niskiej zawartości par G+C, m.in. względem rodzajów *Listeria* oraz *Clostridium*, ale także większości bakterii LAB. Klasę II dzieli się na cztery podgrupy. Klasa IIa to tzw. bakteriocyny pediocynopodobne, o bardzo silnym działaniu antibakteryjnym względem *L. monocytogenes*. Bakteriocyny te działają poprzez permeabilizację błony komórkowej wrażliwych komórek. Ze względu na swoje właściwości fizykochemiczne oraz silne działanie antymikrobiologiczne jest to najchętniej badana ze wszystkich klas. Klasa IIb to bakteriocyny dipeptydowe, wymagające komplementarnego działania obu peptydów. Substancje te działają bakteriostatycznie względem niektórych bakterii Gram-dodatnich, szczególnie z rodzaju *Enterococcus*. Ich mechanizm działania polega na tworzeniu kanałów w błonie komórkowej oraz destabilizacji równowagi jonowej komórek atakowanych bakterii. Klasa IIc zawiera w sobie bakteriocyny o budowie globularnej, dzięki której zyskują odporność na działanie niektórych proteaz i peptydaz. Bakteriocyny te różnią się od pozostałych również mechanizmem sekrecji z komórki producenta. Związki te wydzielane są za pomocą białkowego systemu sekrecyjnego, bez użycia transporterów ABC i peptydu sygnałowego. W ostatnich latach stworzona została dodatkowa podgrupa, klasa IId, obejmująca bakteriocyny znacznie odbiegające budową cząsteczkową, a także mechanizmem sekrecji i działania od pozostałych bakteriocyn nielantibiotykowych [5, 12, 22].

Klasę III stanowią termolabilne bakteriocyny o dużej masie cząsteczkowej (powyżej 30 kDa). Ich mechanizm działania nie został jeszcze dokładnie poznany, jednak istotną jego cechą jest fakt, iż nie uszkadzają one błony komórkowej wrażliwych komórek. Substancje te są syntetyzowane przez bakterie z rodzaju *Lactobacillus* oraz *Enterococcus* [12, 22].

Słabo poznane są również bakteriocyny należące do klasy IV, nazywane często bakteriocynami kompleksowymi. Białka te do uzyskania pełnej aktywności antibakteryjnej wymagają obecności grupy lipidowej lub węglowodanowej w cząsteczce [12, 22].

### 3.5.3. Problemy w zastosowaniu bakteriocyn w przemyśle spożywczym

W przemyśle spożywczym bakteriocyny znajdują zastosowanie jako naturalne konserwanty, zapewniające bioprezerwację żywności. Podstawowym problemem

związany z ich użyciem w przetwórstwie jest ich niestabilność. Bakteriocyny łatwo dyfundują do wnętrza produktów żywnościowych, gdzie ulegają rozkładowi bądź inaktywacji. Mogą też wywoływać rozdział frakcji tłuszczowej w samym produkcie spożywczym. Ponadto rzeczywista aktywność antymikrobiologiczna bakteriocyn jest niższa niż uzyskiwana w warunkach laboratoryjnych, co skutkuje koniecznością zastosowania wyższych stężeń konserwantu. Również w przypadku użycia kultur bakteriocynogennych mikroorganizmów pojawia się problem utraty zdolności do syntezy bakteriocyn, lub też jej silnego ograniczenia w wyniku wystąpienia niekorzystnych warunków środowiskowych. Odpowiedzią na wszystkie te problemy jest opracowywanie innowacyjnych technologii aplikacji bakteriocyn. W ostatnich latach badania pozwoliły na uzyskanie biofilmów powlekanych bakteriocynami, których można użyć do pakowania żywności, a także mikrokapsulek żelowych zapewniających wyższą stabilność i aktywność tych substancji [6, 7].

#### 4. Podsumowanie

Bakterie kwasu mlekowego produkują szeroką gamę metabolitów bezpiecznych dla zdrowia konsumenta, a także efektywnie wpływających na przedłużenie trwałości artykułów spożywczych. Zastosowanie ich w miejsce syntetycznych konserwantów pozwala na uzyskanie produktów „naturalnych”, które zaspokajają coraz większe zapotrzebowanie konsumentów na żywność pozbawioną konserwantów chemicznych. Stąd też metabolity bakteryjne i ich właściwości są obiektami licznych badań. Związkami o największej aktywności antymikrobiologicznej są bakteriocyny. Możliwości stosowania tych substancji, zarówno jako biokonserwantów, jak i prozdrowotnych dodatków do żywności, są ogromne. Jednak nadal wymagają one prac optymalizacyjnych pozwalających na zapewnienie wysokiej efektywności działania.

#### Piśmiennictwo

- Adams M., Mitchell R.: Fermentation and pathogen control: a risk assessment approach. *Int. J. Food Microbiol.* **79**, 75–83 (2002)
- Barnby-Smith F.: Bacteriocins: applications in food preservation. *Trends Food Sci. Tech.* **3**, 133–137 (1992)
- Bednarski W., Rejs A.: *Biotechnologia żywności*. Wyd. Naukowo-Techniczne, Warszawa, 2003
- Brashears M.M., Reilly S.S., Gilliland S.E.: Antagonistic actions of cells of *Lactobacillus lactis* toward *Escherichia coli* O157:H7 on refrigerated raw chicken meat. *J. Food Protect.* **61**, 166–170 (1998)
- Cintas L.M., Casaus P., Fernandez M.F., Hernandez P.E.: Comparative antimicrobial activity of enterocin L50, pediocin PA-1, nisin A and lactocin S against spoilage and foodborne pathogenic bacteria. *Food Microbiol.* **15**, 289–298 (1998)
- Daeschel M.A.: Applications and interactions of bacteriocins from lactic acid bacteria in foods and beverages (w) *Bacteriocins of Lactic Acid Bacteria*, red. D.G. Hoover, L.R. Steenson, Elsevier, 1993, s. 61–93
- Deegan L.H., Cotter P.D., Hill C., Ross P.: Bacteriocins: biological tools for bio-preservation and shelf-life extension. *Int. Dairy J.* **16**, 1058–1071 (2006)
- Devlieghere F., Debevere J.: Influence of dissolved carbon dioxide on the growth of spoilage bacteria. *Lebensm. Wiss. Technol.* **33**, 531–537 (2000)
- Florou-Paneri P., Christaki E., Bonos E.: Lactic acid bacteria as source of functional ingredients (w) *Lactic Acid Bacteria – R & D for Food, Health and Livestock Purposes*, red. M. Kongo, InTech, Rijeka, 2013, s. 589–614
- Food and Agriculture Organization of the United States, World Health Organization: Probiotics in food. Health and nutritional properties and guidelines for evaluation, <http://www.fao.org/3/a-a0512e.pdf> (2006)
- Granato D., Branco G.F., Cruz G., Faria J.F., Shah N.P.: Probiotic dairy products as functional foods. *Compr. Rev. Food Sci. F.* **9**, 455–470 (2010)
- Gwiazdowska D., Trojanowska K.: Bakteriocyny – właściwości i aktywność przeciwdrobnoustrojowa. *Biotechnologia*, **68**, 114–130 (2005)
- Hurst R.D., Hurst S.M.: Fruits and vegetables as functional foods for exercise and inflammation (w) *Bioactive Food as Dietary Interventions for Arthritis and Related Inflammatory Diseases*, red. R.R. Watson, V.R. Preedy, Academic Press, San Diego, 2012, s. 319–337
- Jack R.W., Tagg J.R., Ray B.: Bacteriocins of gram-positive bacteria. *Microbiol. Rev.* **59**, 171–200 (1995)
- Jay J.M.: Antimicrobial properties of diacetyl. *Appl. Environ. Microb.* **44**, 525–532 (1982)
- Jones M.L., Martoni C.J., Parent M., Prakash S.: Cholesterol-lowering efficacy of a microencapsulated bile salt hydrolase-active *Lactobacillus reuteri* NCIMB 30242 yoghurt formulation in hypercholesterolaemic adults. *Br. J. Nutr.* **107**, 1505–1513 (2012)
- Kandler O.: Carbohydrate metabolism in lactic acid bacteria. *A Van Leeuw. J. Microb.* **49**, 209–224 (1983)
- Klaenhammer T.R.: Genetics of bacteriocins produced by lactic acid bacteria. *FEMS Microbiol. Rev.* **12**, s. 39–86 (1993)
- Makinen K., Berger B., Bel-Rhild R., Ananta E.: Science and technology for the mastership of probiotic applications in food products. *J. Biotechnol.* **162**, 356–365 (2012)
- Nowak A., Śliżewska K., Libudzisz Z.: Probiotyki – historia i mechanizmy działania. *Żywn. Nauka Technol. Jakość*, **71**, 5–19 (2010)
- Nowak A., Śliżewska K., Libudzisz Z., Socha J.: Probiotyki – efekty zdrowotne. *Żywn. Nauka Technol. Jakość*. **71**, 20–36 (2010)
- O'Bryan C.A., Crandall P.G., Ricke S.C., Ndahetuye J.B.: Lactic acid bacteria (LAB) as antimicrobials in food products: Analytical methods and applications (w) *Handbook of Natural Antimicrobials for Food Safety and Quality*, red. M. Taylor, Woodhead Publishing, Cambridge, 2014, s. 117–151
- O'Connor P.M., Ross R.P., Hill C., Cotter P.D.: Antimicrobial antagonists against food pathogens: a bacteriocin perspective. *Cur. Opin. Food Sci.* **2**, 51–57 (2015)
- O'Shea E.F., Cotter P.D., Ross R.P., Hill C.: Strategies to improve the bacteriocin protection provided by lactic acid bacteria. *Curr. Opin. Biotech.* **24**, 130–134 (2013)

25. Ouwehand A.C., Vesterlund S.: Antimicrobial components from lactic acid bacteria (w) *Lactic Acid Bacteria: Microbiological and Functional Aspects*, Third Edition, red. S. Salminen, A. von Wright, CRC Press, New York, 2004, s. 375–397
26. Peguet-Navarro J., Dezutter-Dambuyant C., Buetler T., Leclaire J., Smola H., Blum S., Bastien P., Breton L., Gueniche A.: Supplementation with oral probiotic bacteria protects human cutaneous immune homeostasis after UV exposure – double blind, randomized, placebo controlled clinical trial. *Eur. J. Dermatol.* **18**, 504–511 (2000)
27. Savino F., Cordisco L., Tarasco V., Palumeri E., Calabrese R., Oggero R., Roos S., Matteuzzi D.: *Lactobacillus reuteri* DSM 17938 in infantile colic: a randomized, double-blind, placebo-controlled trial. *Pediatrics*, **126**, 526–533 (2010)
28. Schillinger U., Geisen R., Holzapfel W.H.: Potential of antagonistic microorganisms and bacteriocins for the biological preservation of foods. *Trends Food Sci. Tech.* **7**, 58–64 (1996)
29. Schlegel H.G.: *Mikrobiologia ogólna*. Wydawnictwo PWN, Warszawa, 2005
30. Shah N.P.: Functional cultures and health benefits. *Int. Dairy J.* **17**, 1262–1277 (2007)
31. Shenderov B.A.: Probiotic (symbiotic) bacterial languages. *Anaerobe*, **17**, 490–495 (2011)
32. Van Belkum M.J., Martin-Visscher L.A., Vederas J.C.: Structure and genetics of circular bacteriocins. *Trends Microbiol.* **19**, 411–418 (2011)
33. Ziemer C.J., Gibson G.R.: An overview of probiotics, prebiotics and synbiotics in the functional food concept: perspectives and future strategies. *Int. Dairy J.* **8**, 473–479 (1998)