

БІОЛОГІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ЛАКТОБАЦИЛ. ОГЛЯД

О. В. ВОЛОСЯНКО, доктор ветеринарних наук, старший науковий співробітник української лабораторії якості і безпеки продукції АПК

В. О. УШКАЛОВ, доктор ветеринарних наук, професор, директор української лабораторії якості і безпеки продукції АПК

С. А. ТЕРЕЩЕНКО, фахівець I категорії української лабораторії якості і безпеки продукції АПК

О. В. ЖУКОВА, провідний фахівець української лабораторії якості і безпеки продукції АПК

Л. В. МАНУЩАК, кандидат ветеринарних наук, науковий співробітник української лабораторії якості і безпеки продукції АПК

Національний університет біоресурсів і природокористування України

E-mail: lybenko55@gmail.com

Анотація. В огляді подано дані щодо біології бактерій роду *Lactobacillus*, таксономії цих бактерій, їх молекулярно-генетичні властивості, особливості метаболізму.

Ключові слова: *Lactobacillus*, бактеріальний геном

Актуальність. Лактобацили (*Lactobacillus spp.*) широко застосовуються в різних галузях біотехнології та харчової промисловості. Основна область їх використання в якості стартерних культур – виробництво кисломолочних продуктів, хлібопекарська галузь, створення пробіотиків у формі лікарських препаратів. Але саме бактерії роду *Lactobacillus* часто стають причиною псування продуктів харчування як на етапі виробництва, так і на етапі зберігання. Тому особливо актуальним є введення якісного етапу бактеріологічного контролю видової структури пробіотичних штамів [1]. В той же час, потрібно зауважити, що мікробіологічний метод не завжди дозволяє точно ідентифікувати окремі види бактерій роду *Lactobacillus*, зважаючи на варіабельності їх фенотипічних властивостей й диференціювати філогенетично споріднені бактерії, беручи до уваги ідентичність властивостей [2].

Аналіз останніх досліджень та публікацій. Лактобацили зустрічаються в різних екологічних нішах, які відповідають їхнім потребам – дефіцит кисню, висока концентрація поживних речовин, ростових факторів (розчинних вуглеводів, білкових продуктів розпаду, вітамінів), ґрунт, епіфітна мікрофлора, різні біотопи організму людини і тварин. Кислотостійкість цих бактерій, як і здатність продукувати велику кількість

молочної кислоти, є еволюційно сформованим механізмом пристосування і виживання в складних умовах і конкуренції [3].

Мета дослідження – провести аналіз літературних джерел, які описують дослідження, що повною мірою висвітлюють біологічні властивості лактобацил.

Матеріали і методи дослідження. Матеріалом для проведення досліджень стали літературні джерела за обраною тематикою, Огляд яких і було здійснено.

Результати дослідження та їх обговорення. Бактерії роду *Lactobacillus* становлять 10^4 - 10^5 КУО / мл, що дорівнює 0,01-1 % від загальної кількості мікроорганізмів епіфітної мікрофлори рослин [3]. Основними представниками епіфітної мікрофлори є *L. plantarum*, *L. paracasei*, *L. fermentum*, *L. brevis* і *L. buchneri*. Деякі види лактобацил, такі як *L. plantarum*, *L. brevis* і *L. fermentum*, входять до складу різодної (прикореневій) мікрофлори [5]. Роль лактобацил полягає в антагоністичній дії на фітопатогенні бактерії, закислення середовища лактобацилами сприяє запобіганню розвитку інфекцій у разі механічних травм рослин. Лактобацили часто зустрічаються в ґрунті і стічних водах. У стічних водах встановлено наявність лактобацил різних видів в кількості 10^4 - 10^5 КУО / мл – *L. plantarum*, *L. ruminis*, *L. sharpeae*, *L. agilis*, *L. casei*, *L. acidophilus*, *L. farciminis*, *L. curvatus*, *L. sakei*, *L. salivarius* і *L. coryniformis* [6].

Лактобацили входять до складу резидентної мікрофлори шлунково-кишкового і уrogenітального тракту людини. Їх кількісний вміст в порожнині рота здорових людей становить 10^3 - 10^4 КУО / мл. Так, *L. casei*, *L. rhamnosus*, *L. acidophilus*, *L. fermentum* і *L. salivarius* найчастіше виділяються із зубного нальоту і є складовими бактеріальної спільноти піддесневої мікрофлори [7].

У шлунку лактобацили виявляються в кількості 10^3 КУО / мл, в тонкому й підвздошному кишківнику їх кількість знаходиться в межах 10^2 - 10^5 КУО / мл. Кількісний вміст лактобацил в фекаліях людини мало залежить від віку і становить в нормі 10^7 - 10^8 КУО / мл [11]. У просвіті товстої кишки здорових дорослих людей найчастіше зустрічаються 14 видів лактобацил – *L. brevis* (28 %), *L. plantarum* (19 %), *L. acidophilus* (12 %), *L. cellobiosus* (9,5 %) *L. casei* (9,5 %), *L. delbrueckii*, *L. gasseri*, *L. curvatus*, *L. salivarius*, *L. ruminis*, *L. johnsonii*, *L. sakei* [8].

Бактерії роду *Lactobacillus* є невід'ємним і домінуючим компонентом мікробіоценозу піхви і складають 95-98 % від загального числа мікроорганізмів [7]. У піхві виявляють більше 10 видів лактобацил, в основному *L. crispatus* (32 %), *L. jensenii* (23 %), *L. gasseri* (5 %), *L. fermentum* (0,3 %), *L. oris* (0, 3 %), *L. reuteri* (0,3 %), *L. ruminis* (0,3 %) і *L. vaginalis* (0,3 %). Лактофлора колонізує пристінну зону слизових оболонок шлунково-кишкового тракту і піхви, де формуються мікроколонії, що утворюють біоплівки, які знаходяться в тісному взаємозв'язку з епітеліоцитами, що дозволяє їх об'єднати в мікробно-тканинні комплекси. Комплекси утворюють самі мікроколонії і їх метаболіти, слиз (муцин), епітеліальні клітини слизової оболонки і їх гликокаликс, а також клітини

строми слизової оболонки (фібробласти, лейкоцити, лімфоцити, нейроендокринні клітини, клітини мікроциркуляторного русла тощо) [3].

В межах кишкового мікробно-тканинного комплексу існують складні трофічні і регуляторні зв'язки. Встановлено, що в кишківнику існує обмін харчовими субстратами як між різними мікроорганізмами, так і між індигенними мікроорганізмами і кишковим епітелієм. Так, сахаролітичні анаеробні мікроорганізми в результаті розщеплення вуглеводів, а саме мукополісахаридов, що продукуються келихоподібними клітинами, і полісахаридів, що надходять з їжею, утворюються коротколанцюгові жирні кислоти, які, в свою чергу, використовуються епітеліоцитами в якості важливого джерела енергії [9].

Лактобацили грають важливу роль в забезпеченні колонізаційної резистентності піхви за рахунок продукції біологічно активних речовин, органічних кислот і бактеріоцинів.

Лактобацили, як один з основних компонентів пристінної мікрофлори кишковика, здатні ініціювати наступні фізіологічні процеси в організмі людини:

- участь у метаболізмі вуглеводів, білків, ліпідів, нуклеїнових кислот та інших сполук;
- участь у водно-сольовому обміні (Na, K, Ca, Mg, Zn, Fe, Cu, Mn, P, S і ін.), підтримці рН і регуляції анаеробіозу;
- участь у забезпеченні енергією епітеліальних клітин шлунково-кишкового тракту (за рахунок коротко жирних кислот);
- участь в рециркуляції жовчних кислот, стероїдів і інших макромолекул;
- продукцію біологічно активних сполук (летючих жирних кислот, вітамінів, дефензину, гормонів, нейропептидів тощо);
- імуногенну дію (формувати і стимулювати роботу всіх ланок імунної системи);
- участь у формуванні імунологічної толерантності до харчових і мікробним антигенів;
- забезпечення колонізаційної резистентності та запобігання транслокації;
- детоксикація екзогенних і ендогенних токсичних субстратів і метаболітів [3].

Бактерії роду *Lactobacillus* відносяться до Імперії *Caryotes*, Надцарства *Procaryotes*, Царства *Bacteria*, Відділу *Fermicutes*, Класу *Bacilli*, Порядку *Lactobacillales*, Родини *Lactobacillaceae*, Роду *Lactobacillus*. Типовий вид *Lactobacillus delbrueckii* має чотири підвиди: *Lactobacillus delbrueckii subsp. delbrueckii*, *Lactobacillus delbrueckii subsp. bulgaricus*, *Lactobacillus delbrueckii subsp. lactis*, *Lactobacillus delbrueckii subsp. indicus*.

Лактобацили представляють собою грампозитивні неспорообразуєчі палички правильної форми, розміром 0,5-1,2-1,0-10,0 мкм. Палички довгі, але іноді мають вигляд коків, зазвичай в коротких ланцюжках, в рідкісних випадках рухливі за рахунок перитрихіальних джгутиків. Морфологія мікроорганізмів залежить від умов зростання, складу живильного

середовища, температурного режиму і віку культури. Факультативні анаероби, мікроаерофіли, слабо ростуть на повітрі, краще при пониженій вмісті кисню, деякі види ростуть тільки в анаеробних умовах. Зростання зазвичай стимулюється додаванням 5 % CO₂.

Колонії на щільних середовищах діаметром 2-5 мм, опуклі, з цільним краєм, непрозорі, непігментовані, в товщі середовища мають вигляд шматочків вати, білі або жовтувато-бурі. Хемоорганотрофи потребують багатих складних живильних середовищ. Метаболізм бродильного типу, сахарокластичний; половина вуглецю кінцевих продуктів бродіння припадає на лактат. Нітрати не відновлюють, желатину не розріджують, каталазонегативні, цитохромів не містять. Оптимальна температура для росту 30-40 °С [3].

Рання таксономічна класифікація лактобацил за фенотипічними ознаками створена в 1919 році Orla-Jensen. Але вона не відображає філогенетичні зв'язки всередині групи молочнокислих бактерій [10]. Проте, класифікація за Orla-Jensen досі застосовується в промисловій мікробіології, де загальноприйнятими і розповсюдженими є поняття мезофільні молочнокислі палички, тобто лактобацили з оптимальною температурою зростання 30 °С, що відносяться до стрептобактерій, і термофільні палички-лактобацили з оптимумом росту 40 °С, що відносяться до термобактерій.

На цей час існує класифікація, створена в 1986 році на підставі вивчення біохімічних властивостей. Це три групи лактобацил – група А (облігатно гомоферментативні лактобацили), В (факультативно гетероферментативні) і С (облігатно гетероферментативні) [11]. Інша класифікація, згідно якої враховувалися як філогенетичні зв'язки, так і біохімічні ознаки (1992 рік), розділила рід *Lactobacillus* на три групи: група *L. sakei*, група *L. casei* - *Pediococcus*, група *Leuconostoc* [10].

В результаті порівняльного аналізу генетичних детермінант 16 і 23S рРНК, біохімічних властивостей і даних щодо будови пептидоглікана клітинних стінок, мікроорганізми, що входять в групу *Leuconostoc* було рекласифіковано як представників роду *Leuconostoc* і роду *Weissella*, а група *L. casei* - *Pediococcus* розділена на рід *Pediococcus* і 6 груп: група *L. casei*, група *L. salivarius*, група *L. reuteri*, група *L. buchneri*, група *L. plantarum* і група *L. acidophilus*, і становили, разом з виділеної раніше групою *L. sakei*, сім нуклеотидних груп. Групи різнорідні і включають представників, що відрізняються за співвідношенням гуанінових і цитозинових підстав, з різним типом бродіння, різною будовою пептидоглікану клітинної стінки [7].

За останніми даними, вся група *L. sakei*, а також *L. brevis*, *L. coryniformis* і *L. bifementans* раніше розглядалися як унікальні й увійшли до складу групи *L. casei*. Виділені дві нові групи – група *L. perolens* і *L. vitulinus-cateniformis*. На цей час виділено вісім філогенетичних груп бактерій роду *Lactobacillus*: група *Lactobacillus acidophilus*, ряд видів (*L. delbrueckii*, *L. acidophilus*, *L. helveticus*), що входять в групу, є промислово значимими і використовуються в харчовій і фармацевтичній промисловості.

Як збудники псування продуктів широко відомий промислово значущий вид *L. fermentum*; група *L. casei* включає в себе види, що виділяються з рослинних решток, стічних вод, зіпсованих продуктів, переважно з м'яса і сирів. Види *L. casei*, *L. paracasei*, *L. rhamnosus* широко використовуються в харчовій промисловості в складі стартерних культур для виробництва кисломолочних продуктів; група *L. plantarum* включає в себе види молочнокислих бактерій харчового походження, до цієї групи належить широко відомий промисловий штам *L. plantarum* 8 RA-3; група *L. buchneri* – види, пов'язані з ферментацією і псуванню харчових продуктів, види, що виділяються з заквасок і кисломолочних продуктів; група *L. perolens* і *Paralactobacillus* включають в себе види, пов'язані з псуванню безалкогольних напоїв і пива, а також види, що виділяються з рослинної сировини; група *L. salivarius* – види, виділені в основному від тварин (*L. aviaries* – від курчат, *L. hayakitensis* і *L. equi* – від коней тощо), зіпсованих продуктів і вин, стічних вод.

Встановлено, що *L. catenaformis* і *L. vitulinus* разом із колишніми лактобациллами *L. minutus* і *L. rogosae* не належать до молочнокислих бактерій і їх найближчими родичами, можливо, є *Catenibacterium*, потім *Clostridium innocuum*, *Clostridium ramosum*, *Erysipelothrix rhusiopathiae* тощо. Надалі ці бактерії будуть рекласифіковано [3].

Основними біологічними властивостями бактерій роду *Lactobacillus*, що дозволяють їм колонізувати різні біотопи організму людини і тварин і успішно конкурувати з іншими представниками мікробного біоценозу, є адгезивна і антагоністична активність, стійкість до високої кислотності середовища. Адгезія – ключова властивість, що визначає ефективність колонізації. Явище адгезії забезпечується специфічними органелами – віями, які перебувають на поверхні бактеріальних клітин, ультраструктура цих органел – конгломерат білків і полісахаридів. Антагоністичні властивості молочнокислих бактерій обумовлені продукцією органічних кислот (молочної, оцтової), перекису водню і утворенням субстанцій, схожих з антибіотиками. Утворення зазначених органічних кислот з вуглеводів призводить до зниження рН середовища і запобігає розвитку інших мікроорганізмів [12]. Перекис водню, який в процесі росту каталази-негативних мікроорганізмів акумулюється в середовищі, інгібує ріст каталазопозитивних бактерій за рахунок сильної окисної дії на молекулярні структури їх білків [13].

Всі мікроорганізми молочнокислого бродіння продукують антимікробні субстанції білкової природи – бактеріоцини. Бактеріоцини поділяються на 2 класи: лантібіотики (I клас) і нелантібіотики (II клас).

Лантібіотики – це бактеріальні термостабільні поліпептиди масою 3-7 кДа, до складу яких входять такі рідкісні тіоефірні амінокислоти, як лантіонін і метіллантіонін. Ці речовини мають широкий антимікробний спектр дії.

Бактеріоцини II класу поділяються на кілька груп: мікроцини – термостабільні пептиди низької маси 1,0-2,0 кДа, високомолекулярні термолабільні протеїни масою 10-5000 кДа і комплекси протеїнів, для прояву антимікробної функції яких необхідні вуглеводна або ліпідна складові [13].

Бактеріоцини, що виділяються лактобактеріями, частіше мають вузький спектр дії, який компенсується здатністю цих мікроорганізмів синтезувати кілька антимікробних субстанцій, що належать до різних класів і володіють різним спектром активності. За ознакою бактерії-мішені бактеріоцини лактобацил поділяють на дві групи. Представники першої групи характеризуються вузьким спектром антибактеріальної дії – викликають загибель організмів, близьких до організму-продуцента. У цю групу входять лактоцін В і F27, аміловорін, педіоцін N5P, термофілін А, курвацін А, аміловорін L471, ентерококцін. Бактеріоцини, що відносяться до другої групи, пригнічують ріст багатьох видів грампозитивних мікроорганізмів, у тому числі *Listeria monocytogenes*, *Clostridium botulinum*, *Clostridium sporogenes*, *Staphylococcus aureus*, *Pediococcus acidilactici*, *Bacillus spp.*, *Enterococcus faecalis*. До бактеріоцинів другої групи відносяться: педіоцін А, ацідоцін В, діацетин В1, курвацін FS47, лактицин 3147, плантарицин С, ентерококцін, саліваріцин, нізин, саркацин 674, мутацін. [15].

Здатність до синтезу бактеріоцинів – штамова характеристика, але всі види роду *Lactobacillus* включають штами, здатні продукувати будь-які бактеріоцини [13]. Процес синтезу бактеріоцинів контролюється і синхронізується міжклітинними комунікативними взаємодіями і є механізмом, що дозволяє змінювати щільність клітинної популяції.

Всі молочнокислі бактерії використовують як джерело енергії вуглеводи і розщеплюють їх з утворенням молочної кислоти. Молочнокислі бактерії здатні тільки до бродіння, не містять гемопротеїнів, таких як цитохроми і каталаза.

Гомоферментативні молочнокислі бактерії (група А) за збродження глюкози утворюють практично одну молочну кислоту (90 % всіх продуктів бродіння). Катаболізм глюкози проходить за фруктозо-1,6-бісфосфатного шляху (гліколіз за Ембдена-Мейерхофа-Парнаса). Ці бактерії володіють усіма необхідними ферментами, включаючи альдолазу. Від стереоспецифічності лактатдегідрогенази та наявності лактатрацемази залежить, який продукт утворюється - D(-), L(+) або DL-молочна кислота. Гомоферментативні молочнокислі бактерії не здатні зброджувати пентози.

Факультативні гетероферментативні молочнокислі бактерії (група В) здатні зброджувати глюкозу за фруктозобісфосфатним шляхом, а при дефіциті глюкози - пентози за пентозофосфатним шляхом з утворенням оцтової, молочної кислоти, мурашиної кислоти та етанолу.

Облігатно гетероферментативні лактобацили (група С), у яких немає головних ферментів фруктозобісфосфатного шляху – альдолази і тріозофосфат-ізомерази зброджують глюкозу за пентозофосфатним шляхом з утворенням молочної, оцтової кислот і CO₂ і пентозу з утворенням молочної і оцтової кислот [3].

Диференціація філогенетично близьких видів лактобацил, таких як *L. casei*, *L. paracasei*, *L. rhamnosus* ускладнюється схожістю їх сахаролітичних властивостей, значною варіабельністю фенотипічних ознак. Характеристика генома *Lactobacillus spp.* представлена в таблиці 1.

1. Коротка характеристика геномів різних видів мікроорганізмів молочнокислого бродіння

Мікроорганізм	Тип хромосоми	Зміст GC-пар, %	Довжина хромосоми ,н.п.	Кількість генів	Джерело
<i>Lactobacillus plantarum</i> WCFS1	Кільцева замкнута	44,5	3.308.274	3009	[14]
<i>Lactobacillus sakei</i> 23K	Кільцева замкнута	41,3	1.884.661	1883	[20]
<i>Lactobacillus johnsonii</i> NCC533	Кільцева замкнута	34,6	1.992.676	1818	[21]
<i>Lactobacillus acidophilus</i> NCFM	Кільцева замкнута	34,7	1.993.564	1862	[16]
<i>Lactobacillus salivarius</i> sp. <i>salivarius</i> USS118	Кільцева замкнута	32,9	1.827.111	1536	[22]

Нуклеоїд бактерій роду *Lactobacillus* представлений кільцевою замкнутою хромосомою, розміром 1.993.564-3.308.274 н. п., включає 2.864-3.052 генів. Зміст GC-пар коливається від 34.5% у *L.* до 44.5 % у *L. plantarum*.

Висновки та перспективи. Загальна кількість генів в геномі *Lactobacillus plantarum* WCFS1 - 3.052. Встановлено біологічні функції 2.120 генів (70 %), 39 генів ідентифіковані як псевдогени. Геном містить 4 рРНК оперона, які поширені рівномірно по всій хромосомі і практично не розрізняються за нуклеотидним складом. У геномі присутні 62 гена, що кодують тРНК [13]. За даними наукової літератури геном лактобацил містить певну кількість позахромосомних ДНК: інсерційні послідовності і плазмиди різної молекулярної маси. Так, в геномі одного з представників роду *Lactobacillus* - *L. acidophilus* NCFM виявлені 3 унікальні послідовності, які можуть бути розцінені як потенційно автономні модулі, що несуть характеристики профагов і плазмід, а також гени інтеграза, специфічних для фагів [15]. Штами роду *Lactobacillus* містять різну кількість кріптичних плазмід, різних за молекулярною масою [16, 17, 18]. Деякі штами не несуть плазмід - *L. acidophilus* NCFM, у інших їх кількість досягає шести – *L. plantarum* WCFS2 [14, 19].

На цей час молекулярно-генетичні властивості бактерій молочнокислого бродіння детально вивчаються, основні результати наукових досліджень зібрані в міжнародній базі даних GenBank / EMBL.

References

1. Tochylyna, A. H. (2009). Vyokhymycheskaia y molekuliarno-henetycheskaia ydentyfikatsiia bakteryi roda *Lactobacillus* [Biochemical and molecular genetic identification of bacteria of the genus *Lactobacillus*]. N. Novgorod, 148.
2. Soloveva, Y. V, Tochylyna, A. H, Belova, Y. V, Novykova, N. A, Yvanova, T. P. (2014). Byolohycheskye svoistva laktobatsyll. Perspektivy uspolzovaniya v laboratoriyakh Rospotrebnadzora ekspress-metodov amplyfikatsyy nukleynovykh kyslot (MANK) pry kontrole kachestva pyshchevykh produktov, BAD k pyshche,

lekarstvennykh form, soderzhashchykh laktobatsyll [Biological properties of lactobacilli. Prospects for the use in the laboratories of Rospotrebnadzor of express methods of nucleic acid amplification (MANK) in the control of food quality, dietary supplements for food, dosage forms containing lactobacilli]. Magazine Medial @medial, Analytical Reviews, 2 (12), 29-44.

3. Edited by A. Ljungh, T. Wadstrom. (2009). *Lactobacillus*. Molecular biology From Genomics to Probiotics. Causter Academic Press, UK. 205.

4. Zwielehner, J., Handschur, M., Michaelsen, A., Irez, S., Demel, M., Denner, E.B., Haslberger, A.G. (2008). DGGE and real-time PCR analysis of lactic acid bacteria in bacterial communities of the phyllosphere of lettuce. *Mol Nutr Food Res*. 52 (5), 614-623.

5. Kvasnykov, E. Y., Nesterenko, O. L. (1975). *Molochnokyslye bakteryy y puty ykh yspolzovaniya*. [Lactic acid bacteria and their use]. Moscow: Nauka, 389.

6. Hammes, W. P., Hertel, C., Balows, A., Truper, H. G., Dworkin M., Harder, W., Schleifer, K. H. (1992). The genus of *Lactobacillus* and *Carnobacterium* [The Prokaryotes. Edition 2]. New-York, Springer-Verlag. Vol. 4.

7. Botyna, S. H., Chervynets, Yu. V., Klymyna, K. M., Koroban, N. V., Chervynets, V. M., Havrylova, O. A., Lebedev, D. V., Myronov, A. Yu. (2010). Henetycheskaia ydentyfikatsiia antahonystychesky aktyvnykh shtammov laktobatsyll, vydelennykh yz polosty rta zdorovykh liudei. [Genetic identification of antagonistically active strains of lactobacilli isolated from the oral cavity of healthy people]. *Klynycheskaia laboratornaia dyahnostyka*, 11, 43-46.

8. Botyna, S. H., Koroban, N. V., Klymyna, K. M., Hlazova, A. A., Zakharevych, N. V., Zynchenko, V. V., Danylenko, V. N. (2010). Henetycheskoe raznoobraziye bakteryi roda *Lactobacillus*. *Genetika*. [Genetic diversity of bacteria of the genus *Lactobacillus*. *Genetika*]. 46(12), 158–159.

9. Torriani, S., Zapparoli, G., Dellaglio, F. (1999). Use of PCR-based methods for rapid differentiation of *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus* and *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *Lactis*. *Appl. Environ Microbiol.*, 65(10), 4351-4356.

10. Levanova, H. F., Efymov, E. Y. (2009). Fenotaksonomyia y henosystematyka laktobatsyll [Fenotaxonomy and *Lactobacillus* Gene Sistemizing]. N. Novhorod.: Yu.A. Nykolaev, 248.

11. Holzapfel, W. H., Haberer, P., Geisen, R. et al. (2001). Taxonomy and important features of probiotic microorganisms in food and nutrition. *Am.J. Clin. Nutr.*, 73, 365-373.

12. Boekhorst, J., Helmer, Q., Kleerebezem, M. et al. (2006). Comparative analysis of proteins with a mucus-binding domain found exclusively in lactic acid bacteria. *Microbiol.*, 152, 273-280.

13. Tiurnyn, M. V., Shenderov, B. A., Rakhymova, N. H. y dr. (1989). K mekhanyzmu antahonystycheskoi aktyvnosti laktobatsyll [To the mechanism of antagonistic activity of lactobacilli]. *Zhurn. mykrobiol., epidemiol. y ymmunobiol.*, 2, 3-8.

14. Kleerebezem, M. (2004). Quorum sensing control of lantibiotic production; nisin and subtilin autoregulate their own biosynthesis. *Peptides.*, 25(9), 1405-1414.

15. Alpert, C. A., Crutz-Le Coq, A. M., Malleret, C. et al. (2003). Characterization of a theta-type plasmid from *Lactobacillus sakei*: a potential basis for low-copy-number vectors in lactobacilli. *Appl Environ Microbiol.*, 69(9), 5574-5584.

16. Polzin, K. M., Romero, D., Shimizu-Kadota, M., Klaenhammer, T. R., McKay, L. L. (1993). Copy number and location of insertion sequences ISS1 and IS981 in lactococci and several other lactic acid bacteria. *J. Dairy Sci.*, 76, 1243-1252.

17. Altermann, E., Russel, W. M., Azcarate-Peril, M. A. et al. (2005). Complete genome sequence of the probiotic lactic acid bacterium *Lactobacillus acidophilus* NCFM. *PNAS.*, 102(11), 1306-1312.

18. De las Rivas, B., Marcobal, A., Munoz, R. (2004). Complete nucleotide sequence and structural organization of pPB1, a small *Lactobacillus plantarum* cryptic plasmid that originated by modular exchange. *Plasmid.*, 52(3), 203-211.

19. Heng, N. C., Bateup, J. M., Loach, D. M. et al. (1999). Influence of different functional elements of plasmid pGT232 on maintenance of recombinant plasmids in *Lactobacillus reuteri* populations in vitro and in vivo. *Appl. Environ Microbiol.*, 65(12), 5378-5385.

20. Chaillou, S., Champomier-Verges, M., Cornet, M. et al. (2005). The genome sequence of the meat-borne lactic acid bacterium *Lactobacillus sakei* 23K. *Nat. Biotechnol.*, 23(12), 1494-1495.

21. Pridmore, R. D., Berger, B., Desiere, F. et al. (2004). The genome sequence of the probiotic intestinal bacterium *Lactobacillus johnsonii* NCC 533. *PNAS.*, 101(8), 2512-2517.

22. Claesson, M. J., Li, Y., Leahy, S. (2006). Multireplicon genome architecture of *Lactobacillus salivarius*. *PNAS.*, 103(17), 671.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ЛАКТОБАЦИЛЛ. ОБЗОР

**О. В. Волосянко, В. О. Ушкалов, С. А. Терещенко, О. В. Жукова,
Л. В. Марущак**

***Аннотация.** В обзоре предоставлены данные по биологии бактерий рода *Lactobacillus*, таксономии этих бактерий, их молекулярно-генетическим свойствам, особенностям метаболизма.*

***Ключевые слова:** *Lactobacillus*, бактериальный геном*

BIOLOGICAL PROPERTIES OF LACTOBACYL. REVIEW

**O. V. Volosyanko, V. O. Ushakov, S. A. Tereshchenko, V. O. Zhukova,
L. V. Marushchak**

***Abstract.** The review provides data on the biology of bacteria of the genus *Lactobacillus*, the taxonomy of these bacteria, their molecular genetic properties, and the features of metabolism.*

***Keywords:** *Lactobacillus*, bacterial genome*