

Importancia de las bacterias ácido lácticas como productoras de exopolisacáridos

Importance of lactic acid bacteria as producers of exopolysaccharides



Hillary Alexia Flores-Maciel¹, Itza Nallely Cordero-Soto¹, Luz Araceli Ochoa-Martínez¹, Raúl Enrique Martínez-Herrera², Olga Miriam Rutiaga-Quñones^{1*}

¹Laboratorio Nacional CONAHCYT de Apoyo a la evaluación de Productos Bióticos (LaNAEPBi), Unidad de Servicio Tecnológico Nacional de México/I.T.Durango. Depto de Ing. Química-Bioquímica. Durango, Dgo. México

²Tecnológico de Monterrey. Escuela de Ingeniería y Ciencias. Av. Eugenio Garza Sada 2501 Sur, Tecnológico. C. P. 64849. Monterrey, Nuevo León. México.

*Autora de correspondencia: omrutiaga@itdurango.edu.mx

RESUMEN

Las bacterias ácido-lácticas (BAL) son microorganismos de gran importancia para la industria de alimentos y para la salud. Inicialmente estos microorganismos se utilizaron principalmente para conservar alimentos, sin embargo, a través de los años se ha estudiado su potencial actividad biológica y la producción de compuestos con potencial bioactivo, como el caso de los exopolisacáridos (EPS). Los EPS son polisacáridos presentes fuera de la pared celular microbiana con una composición heterogénea basada principalmente en carbohidratos y una matriz proteica. Son sintetizados por diversos microorganismos como el caso de las microalgas, bacterias, hongos y levaduras, como una respuesta al estrés ambiental. En alimentos los EPS se emplean como agentes de viscosidad, estabilizadores, emulsionantes, gelificantes, entre otros. Por otro lado, algunos EPS han mostrado propiedades inmunomoduladoras, reducción de colesterol, anticancerígenas, anticoagulantes e interfieren con el crecimiento de patógenos, por lo que son de gran interés para el área de salud.

Palabras clave: alimentos, salud, actividad biológica, exopolisacáridos.

ABSTRACT

Lactic acid bacteria (LAB) are microorganisms of great importance for the food industry and health. Initially, these microorganisms were used mainly to preserve food; however, over the years, their potential biological activity, and the production of compounds with bioactive potential have been studied, such as exopolysaccharides (EPS). EPS are polysaccharides outside the microbial cell wall with a heterogeneous composition based mainly on carbohydrates and a protein matrix. They are synthesized by various microorganisms, such as microalgae, bacteria, fungi, and yeast, as a response to environmental stress. In foods, EPS are used as viscosity agents, stabilizers, emulsifiers, and gelling agents. On the other hand, some EPS have shown immunomodulatory, cholesterol-reducing, anti-cancer, and anticoagulant properties and interfere with the growth of pathogens, which is why they are of great interest to the health area.

Keywords: food, health, biological activity, exopolysaccharides.

INTRODUCCIÓN

Las BAL son un grupo de bacterias representadas por diversos géneros bacterianos con características morfológicas y fisiológicas en común. La importancia de las BAL radica en su capacidad para acidificar el medio donde se encuentren, esto ayuda a preservar los alimentos del crecimiento de hongos y otros patógenos. Asimismo, estas bac-

terias son utilizadas para proveer atributos organolépticos, enriquecer nutricionalmente los alimentos e incrementar sus beneficios saludables (Figura 1) (Widyastuti *et al.*, 2014).

En un principio, las BAL eran clasificadas de acuerdo con su capacidad fermentativa; tal es el caso de las homofermentativas, las cuales se caracterizan por producir dos moléculas de lactato por una de glucosa (*Lactococcus* y *Streptococcus*) y las heterofer-

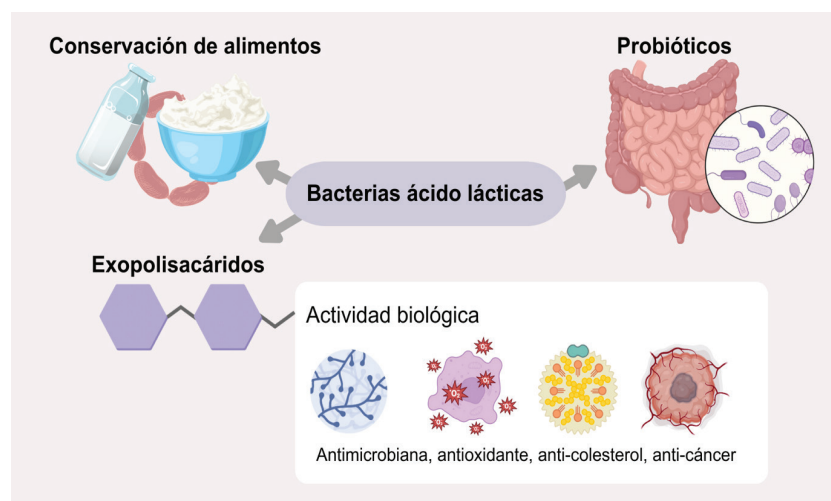


Figura 1. Aplicaciones de las bacterias ácido-lácticas.

mentativas, las cuales producen lactato, etanol y CO_2 a partir de una molécula de glucosa (*Leuconostoc* y *Weissella*). Sin embargo, al llegar las herramientas de biología molecular para la identificación y caracterización de microorganismos se pudieron identificar más géneros bacterianos con la capacidad de producir ácido láctico a partir de la fermentación de azúcares, siendo los géneros: *Carnobacterium*, *Enterococcus*, *Lactobacillus*, *Lactococcus*, *Leuconostoc*, *Oenococcus*, *Pediococcus*, *Streptococcus*, *Tetragenococcus*, *Vagococcus* y *Weissella*, los que más destacan en la industria de los alimentos (Ayivi *et al.*, 2020).

Lactobacillus ha sido denominado el género de BAL más relevante para la industria de los alimentos. Este género comprende 261 especies y actualmente se ha reclasificado en 25 géneros debido a sus variaciones genotípicas (Ayivi *et al.*, 2020; Zheng *et al.*, 2020). Los *Lactobacillus* tienen gran importancia debido a que son considerados probióticos, es decir, suplementos destinados a mejorar y proteger la microbiota del ser humano (Zheng *et al.*, 2020). Estos microorganismos han sido incorporados en la leche pasteurizada, helados, quesos, cremas, yogurt y leche en polvo y actualmente presentan una mayor importancia en la biotecnología de alimentos funcionales, los cuáles han mostrado una creciente apertura en el mercado de la industria alimenticia (Ayivi *et al.*, 2020, Giraffa *et al.*, 2010).

NICHOS ECOLÓGICOS Y FUNCIÓN DE LAS BACTERIAS ÁCIDO-LÁCTICAS

Las BAL constituyen un grupo de bacterias amplia-

mente distribuidas en la naturaleza que han trascendido evolutivamente del suelo y plantas al tracto gastrointestinal de diversos animales. Hoy en día, estas bacterias pueden encontrarse en lácteos fermentados, carnes, vegetales, tractos gastrointestinales y urogenitales, heces, suelo y agua (Hooper y Macpherson, 2010). Cabe destacar que alrededor de 100 trillones de microorganismos constituyen el tracto gastrointestinal del ser humano (microbiota) y la función de las BAL al ser ingeridas como agentes probióticos es facilitar la lubricación de las mucosas que protegen las células epiteliales del intestino, esto ayuda a que las BAL se adhieran y formen una barrera que protege a la microbiota nativa contra las enterobacterias patógenas (Ayivi *et al.*, 2020). Por esta razón, las BAL han sido consideradas como agentes preventivos y terapéuticos para el tratamiento de infecciones estomacales por *Helicobacter pylori*, cáncer de colon, gastroenteritis retroviral y constipación (Mazlyn *et al.*, 2013).

BACTERIAS ÁCIDO-LÁCTICAS COMO PRODUCTORAS DE EXOPOLISACÁRIDOS

Las BAL son importantes en la formulación de alimentos funcionales debido a sus múltiples propiedades benéficas para la salud del ser humano. Además, también son capaces de producir varios tipos de exopolisacáridos con distintas conformaciones estructurales (Zhou *et al.*, 2018). La producción de estos polímeros ha sido ampliamente estudiada en *Streptococcus thermophilus*, *Lactobacillus reuteri*, *Lactobacillus rhamnosus*, *Lactobacillus casei*, *Lactobacillus*

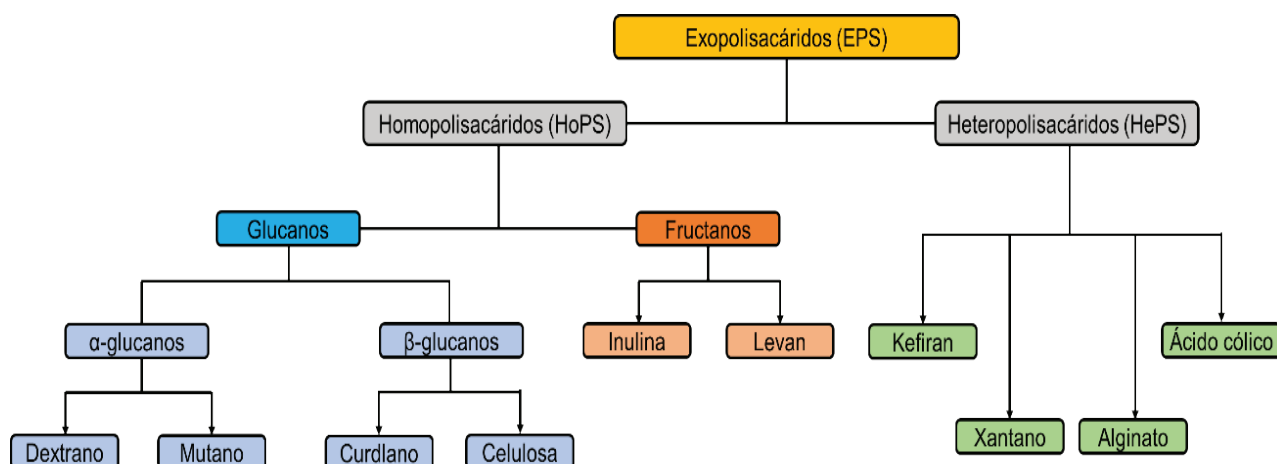


Figura 2. Principales tipos de exopolisacáridos producidos por Bacterias Ácido-Lácticas.

Tabla 1. Principales géneros de Bacterias ácido-lácticas productoras de homopolisacáridos y heteropolisacárido [Jurášková et al., 2021].

EPS	BAL productora
Dextrano	<i>Leuconostoc</i> , <i>Limosilactobacillus</i> , <i>Lentilactobacillus</i> , <i>Lactobacillus</i>
Levan	<i>Leuconostoc</i> , <i>Limosilactobacillus</i>
Inulina	<i>Leuconostoc</i> , <i>Lentilactobacillus</i> , <i>Lactobacillus</i> .
Reuterano	<i>Limosilactobacillus</i>
EPS con: Ramnosa, arabinosa, mannosa, galactosa, glucosa	<i>Lactobacillus</i>
Glucosa, galactosa	<i>Lactobacillus</i>
Glucosa, galactosa	<i>Lactiplantibacillus</i>
Arabinosa, mannosa, glucosa, galactosa	<i>Lactiplantibacillus</i>

helveticus, *Lactobacillus plantarum* y *Lactococcus lactis* (Zhou et al., 2018). Asimismo, se ha reportado que los EPS producidos por dichas bacterias presentan una excelente biocompatibilidad, alta viscosidad y una importante estabilidad de emulsión para la producción de alimentos. Además, de que presentan interesantes propiedades en medicina debido a su capacidad inmunomoduladora, ayudan a la reducción de colesterol, poseen propiedades anticancerígenas, anticoagulantes e interfieren con el crecimiento de patógenos (Riaz Rajoka et al., 2020).

Los EPS producidos por las BAL están principalmente compuestos por unidades de xilosa, fructosa, ramnosa, arabinosa, manosa, glucosa y galactosa.

También, algunos derivados como N-acetilglucosamina y N-acetilgalactosamina en distintos radios. Estos polímeros son tan complejos que también pueden variar en las uniones de sus subunidades y sus cargas (Riaz Rajoka et al., 2020). Cabe señalar que dichas características químicas se relacionan directamente a las propiedades del EPS producido, por lo que es importante estandarizar las condiciones de crecimiento y optimizar el proceso de acuerdo con el tipo de BAL productora (Welman y Maddox, 2003). De acuerdo con diversos reportes (Tabla 1), las BAL pueden producir diversos EPS de tipo homopolisacárido (HoPS) o heteropolisacárido (HePS) (Figura 2), destacando que muchos de estos EPS presentan

interesantes propiedades terapéuticas, aunque aún no han sido completamente caracterizados.

EXOPOLISACÁRIDOS

El término exopolisacárido se relaciona generalmente con todas las formas de polisacáridos que se encuentran presentes fuera de la pared celular microbiana (Ruas-Madiedo *et al.*, 2005). Químicamente los EPS están conformados por unidades ramificadas y repetitivas de carbohidratos y sustituyentes orgánicos e inorgánicos, que pueden encontrarse en proporciones variables. Los monosacáridos que suelen repetirse en mayor medida en los EPS de origen microbiano son la D-glucosa, D-Fructosa, D-manosa y D-galactosa. Por otra parte, los sustituyentes que se presentan en los EPS pueden ser orgánicos, que no contribuyen a la carga total del polisacárido como el piruvato o ácidos urónicos que confieren carácter polianiónico, aminoácidos o sustituyentes inorgánicos como grupos fosfatos y sulfatos que se unen con enlaces de tipo éster o cetil (Sheng *et al.* 2010; Wang *et al.* 2019). Los EPS son sintetizados por algas, bacterias, hongos, levaduras y plantas; siendo sus principales funciones una respuesta al estrés ambiental al cual está sujeto el microorganismo productor. De acuerdo con Donot *et al.* (2012), sus funciones están relacionadas a la formación de biopelículas para la adherencia y colonización del microorganismo, la protección contra agentes inhibidores (antibióticos, sales biliares, enzimas hidrolíticas, iones metálicos y alcoholes) y protozoos depredadores, así como para proteger al microorganismo contra las condiciones abióticas relacionadas a los cambios de temperatura, la intensidad de la luz, los cambios de pH, el estrés osmótico y la desecación. Además, se han indicado funciones involucradas en la transducción de señales intercelulares y el reconocimiento molecular para la generación de un ambiente extracelular confortable para su crecimiento (Schiano Moriello *et al.*, 2003).

Actualmente, los EPS producidos por las bacterias ácido-lácticas han llamado la atención debido a su capacidad prebiótica, la cual puede ser dirigida a la generación de diversos alimentos funcionales. Además, estas bacterias son consideradas GRAS (generalmente reconocidas como seguras) cuyas propiedades están involucradas en la adherencia al tejido epitelial del intestino mediante los EPS producidos, la resistencia a los ácidos estomacales, la eliminación de la unión y el crecimiento de patógenos mediante la producción de peróxido de hidrógeno y

bacteriocinas, así como la mejora en el crecimiento de la microflora intestinal (Saito, 2004). Asimismo, los EPS producidos por este grupo bacteriano contribuyen a darle una mejor textura y viscosidad a los productos fermentados (Behare *et al.*, 2013). El estudio de la producción de EPS mediante BAL ha sido una prioridad para la industria de los alimentos funcionales.

FACTORES QUE INFLUYEN EN LA PRODUCCIÓN Y COMPOSICIÓN DE LOS EPS.

Podemos clasificar a los factores que influyen la producción y composición de los EPS en externos e internos. Los primeros son todos aquellos parámetros proporcionados a la célula bacteriana para mejorar su crecimiento y biosíntesis de polisacárido de manera óptima; entre estos podemos mencionar a los sustratos empleados en el medio de cultivo los cuales tienen un efecto sustancial en el metabolismo microbiano y el costo de producción (Sheng *et al.*, 2010). Dentro de estos se ha propuesto el uso de fuentes de carbono económicas; tal es el caso de las melazas de caña de azúcar, suero de leche, aguamiel, jugo de sidra y las cáscaras de frutas y verduras (Galindo-Rodríguez y Cruz-Nicolas, 2016; Nwosu *et al.*, 2019). Asimismo, fuentes de nitrógeno de bajo costo como las cascarillas de trigo, harina de maíz, pasta de soya y urea (Hernández-Rosas *et al.*, 2021; Muhammadi y Afzal, 2014; Yang *et al.*, 2018). Además, se ha indicado que la concentración y el radio de los sustratos en el medio de cultivo influyen directamente en la productividad y composición de los EPS. Un ejemplo de esto son los experimentos reportados por Liu *et al.* (2006) quienes indican que la limitación en la concentración de fósforo incrementa la producción de EPS con una composición mayoritaria de carbohidratos. Asimismo, se ha informado que los altos radios de C: N influyen en la producción de EPS con un mayor contenido de aminoácidos en su estructura (Finore *et al.*, 2014; Liu y Fang, 2003). En cuanto a las condiciones de cultivo se ha indicado que la temperatura, el pH, la agitación del cultivo y el tiempo de incubación son parámetros externos que influyen directamente en la producción de los EPS, siendo estos distintos dependiendo de la cepa bacteriana empleada durante el proceso de fermentación (Pal y Paul, 2013).

En el caso de los factores internos, estos se refieren a todas aquellas características genéticas y

metabólicas propias de cada microorganismo que se relacionan a la producción y composición de los EPS (Nouha *et al.*, 2018). De acuerdo con Nouha *et al.* (2018) la productividad de una cepa bacteriana esta influenciada por los niveles de expresión de los genes involucrados en la producción de estos polisacáridos, así como en el número de genes reguladores distribuidos en su genoma.

Recientemente, Talbi *et al.*, 2023, reportan los rendimientos para la producción de EPS por distintas bacterias ácido-lácticas, donde se reporta que para *Weissella confusa/cibaria* presenta una producción de 3.2-47.1 g/L, *Leuconostoc mesenteroides*, entre 1.06-2.42 g/L, por otro lado, para *Lactobacillus plantarum* de 4.15-11.8 g/L, sin embargo, existen otros reportes para distintas cepas de *Lactobacillus* de 0.37-0.75 g/L. Esta producción está relacionada a diversos factores importantes, como las características de las cepas, las condiciones de pH, Temperatura y las condiciones de optimización de los procesos, así como a la eficiencia en la purificación.

PERSPECTIVAS PARA LA VALORIZACIÓN COMERCIAL DE LOS EPS

El uso de los EPS tiene un rango muy amplio, desde la industria alimentaria hasta la médica, debido a la variabilidad en la estructura molecular del EPS, lo que resulta en una amplia gama de propiedades y aplicaciones (Freitas *et al.*, 2014; Singha, 2012). Los EPS, gellan, dextrano y pululan, son utilizados para mejorar las propiedades reológicas de una gran variedad de productos alimenticios como la textura y el cuerpo de ciertos alimentos, son adicionados en la matriz alimentaria, como agente de viscosidad, estabilizadores, emulsionantes, agentes gelificantes, aglutinantes, texturizantes y una proporcionar una sinéresis reducida, es principalmente utilizada en industrias lácteas (Badel *et al.*, 2011; Donot *et al.*, 2012). El dextrano es el primer EPS industrial producido por BAL como *Leuconostoc mesenteroides*, este fue descubierto en 1880 en jarabes de azúcar de caña, y es responsable del espesamiento y gelificación de los jarabes (Crescenzi, 1995). El dextrano también puede ser sintetizado por especies del género *Streptococcus*, *Weissella* y *Lactobacillus*, fuera de la pared microbiana por enzimas dextranucrasas, con condiciones óptimas de temperatura entre 25 y 30 °C, y pH de 6-6.9 (Vu *et al.*, 2009; Ahmed *et al.*, 2012; Andhare *et al.*, 2014)

El dextrano se puede utilizar en repostería, confitería y lácteos; con el fin de ayudar en la retención de humedad, viscosidad, inhibir cristalización del azúcar, agente gelificante e inhibidor de cristalización. Además, el dextrano también se ha utilizado como extensores del plasma sanguíneo y como componente básico de muchas fases estacionarias cromatográficas (Patel y Prajapati, 2013; Kulicke y Heinze, 2005; Franz, 1986).

La producción de EPS a partir de BAL ha tomado un gran interés ya que proporciona propiedades espesantes y contribuyen a mejorar la textura y la sensación en boca de las leches fermentadas u otros productos lácteos. Ciertos EPS tienen efectos beneficiosos sobre la salud humana como la reducción del colesterol, la inmunomodulación y el efecto prebiótico. Por lo anterior, se considera una ventaja al utilizar estos polímeros como aditivos alimentarios (Ruas-Madiedo *et al.*, 2008).

CONCLUSIÓN

Las BAL son microorganismos de gran importancia para la industria de alimentos, sin embargo, en la última década el estudio de la función biológica de estos microorganismos ha elucidado diversos campos de aplicación de gran relevancia para la salud humana. Dentro de estas aplicaciones, la obtención de exopolisacáridos es de interés para la industria ya que además de su potencial biológico, presentan propiedades fisicoquímicas que contribuyen a la calidad de los alimentos, donde los principales retos se encuentran en la optimización de la producción y la bioprospección de nuevas cepas.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT) por la beca otorgada para estudios de Maestría (733832-HAFM); así como el proyecto Estancia Posdoctoral Académica (3680523-INCS).

LITERATURA CITADA

- AHMED R., Siddiqui K., Arman M., Ahmed N. 2012. Characterization of high molecular weight dextran produced by *Weissella cibaria* CMGDEX3. *Carbohydrate Polymers* 90 (1):441-6. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2012.05.063>
- ANDHARE P., Chauhan K., Dave M., Pathak, H. 2014. Mi-

- crobial exopolysaccharides: Advances in Applications and Future Prospects. *Biotechnology* 3:1-22. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3518.4484>
- AYIVI R. D., Gyawali R., Krastanov A., Aljaloud S. O., Worku M., Tahergorabi R., Claro da Silva R. & Ibrahim S. A. 2020. Lactic Acid Bacteria: Food Safety and Human Health Applications. *Dairy*. 1(3): 202–232. <https://doi.org/10.3390/dairy1030015>
- BADEL S., Bernardi T. Michaud P. 2011. New perspectives for Lactobacilli exopolysaccharides. *Biotechnology Advances*. 29(1): 54–66. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2010.08.011>
- BEHARE P. V., Singh R., Nagpal R. Rao K. H. 2013. Exopolysaccharides producing *Lactobacillus fermentum* strain for enhancing rheological and sensory attributes of low-fat dahi. *Journal of Food Science and Technology*. 50(6): 1228–1232. <https://doi.org/10.1007/s13197-013-0999-6>
- CRESCENZI V. 1995. Microbial polysaccharides of applied interest: ongoing research activities in Europe. *Biotechnology Progress*, 11(3), 251–259. <https://doi.org/10.1021/bp00033a002>
- DONOT F., Fontana A., Baccou J. C. Schorr-Galindo S. 2012. Microbial exopolysaccharides: Main examples of synthesis, excretion, genetics and extraction. *Carbohydrate Polymers*. 87(2): 951–962. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2011.08.083>
- FINORE I., Di Donato P., Mastascusa V., Nicolaus B. Poli A. 2014. Fermentation Technologies for the Optimization of Marine Microbial Exopolysaccharide Production. *Marine Drugs*. 12(5): 3005–3024. <https://doi.org/10.3390/md12053005>
- FRANZ G. 1986. Polysaccharides in pharmacy. *Adv Polymer Sci* 76: 1-30. https://doi.org/10.1007/3-540-15830-8_1
- FREITAS F., Alves D., Reis, M. 2014. Microbial polysaccharide-based membranes: Current and future applications. *Journal of Applied Polymer Science* 40047:1–1. <https://doi.org/10.1002/app.40047>
- GALINDO-RODRÍGUEZ K. Y., Cruz-Nicolas G. 2016. Formulación de un medio de cultivo idóneo para la producción de bacterias ácido lácticas a partir de desechos agroindustriales. *Mexican Journal of Biotechnology*. 1(1): 60–66.
- GIRAFFA G., Chanishvili N. Widyastuti Y. 2010. Importance of lactobacilli in food and feed biotechnology. *Research in Microbiology*. 161(6): 480–487. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2010.03.001>
- HERNÁNDEZ-ROSAS F., Castilla-Marroquín J. D., Loeza-Corte J. M., Lizardi-Jiménez M. A. Martínez R. H. 2021. The importance of carbon and nitrogen sources on exopolysaccharide synthesis by lactic acid bacteria and their industrial importance. *Revista Mexicana de Ingeniería Química*. 20(3): Bio2429.
- HOOPER L. V. Macpherson A. J. 2010. Immune Adaptations That Maintain Homeostasis with the Intestinal Microbiota. *Nature Reviews Immunology*. 10(3): 159–169. <https://doi.org/10.1038/nri2710>
- KULICKE W., Heinze T. 2005. Improvements in Polysaccharides for use as Blood Plasma Expanders. *Macromolecular Symposia*, 231(1), 47–59. <https://doi.org/10.1002/masy.200590024>
- LIU J. R., Liu C. T., Edwards E. A. Liss S. N. 2006. Effect of phosphorus limitation on microbial floc structure and gene expression in activated sludge. *Water Science and Technology*. 54(1): 247–255. <https://doi.org/10.2166/wst.2006.393>
- LIU Y., Fang H. H. 2003. Influences of extracellular polymeric substances (EPS) on flocculation, settling, and dewatering of activated sludge. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*. 33(3): 237–273. <https://doi.org/10.1080/10643380390814479>
- MAZLYN M. M., Nagarajah L.H.L., Fatimah A., Norimah A.K., Goh K. L. 2013. Effects of a probiotic fermented milk on functional constipation a randomized, double-blind, placebo-controlled study. *Journal of Gastroenterology and Hepatology*. 28(7): 1141–1147. <https://doi.org/10.1111/jgh.12168>
- MUHAMMADI, AFZAL M. 2014. Optimization of water absorbing exopolysaccharide production on local cheap substrates by *Bacillus* strain CMG1403 using one variable at a time approach. *Journal of Microbiology*. 52(1): 44–52. <https://doi.org/10.1007/s12275-014-2622-6>
- NOUHA K., Kumar R. S., Balasubramanian S., Tyagi R. D. 2018. Critical review of EPS production, synthesis and composition for sludge flocculation. *Journal of Environmental Sciences*. 66: 225–245. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2017.05.020>
- NWOSU I. G., Abu G. O., Agwa K. O. 2019. Production of Microbial Exopolysaccharide by Cost-effective Medium Optimization Method. *Journal of Advances in Microbiology*. 19(2): 1–13. <https://doi.org/10.9734/jamb/2019/v19i230189>
- PAL A., Paul A. K. 2013. Optimization of Cultural Conditions for Production of Extracellular Polymeric Substances (EPS) by Serpentine Rhizobacterium *Cupriavidus pauculus* KPS 201. *Journal of Polymers*. 2013: 1–7. <https://doi.org/10.1155/2013/692374>
- PATEL A., Prajapati, J. 2013. Food and Health Applications of Exopolysaccharides produced by Lactic acid Bacteria. *Advances in Dairy Research*, 01(02). <http://dx.doi.org/10.4172/2329-888X.1000107>

- RIAZ RAJOKA M. S., Wu Y., Mehwish H. M., Bansal M., Zhao L. 2020. *Lactobacillus* exopolysaccharides: New perspectives on engineering strategies, physiochemical functions, and immunomodulatory effects on host health. *Trends in Food Science & Technology*. 103: 36–48. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2020.06.003>
- RUAS-MADIEDO P., de los Reyes-Gavilán C. G. 2005. Invited Review: Methods for the Screening, Isolation, and Characterization of Exopolysaccharides Produced by Lactic Acid Bacteria. *Journal of Dairy Science*. 88(3): 843–856. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)72750-8](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)72750-8)
- RUAS-MADIEDO P., Abraham A., Mozzi F., de los Reyes-Gavilán, C. 2008. Functionality of exopolysaccharides produced by lactic acid bacteria, In: *Molecular aspects of lactic acid bacteria for traditional and new applications*. B. Mayo, P. López, and G. Pérez-Martín (Ed.), 137–166, Research Signpost, ISSN 978-81-308-0250-3, Kerala, India
- SAITO T. 2004. Selection of useful probiotic lactic acid bacteria from the *Lactobacillus acidophilus* group and their applications to functional foods. *Animal Science Journal*. 75(1): 1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1740-0929.2004.00148.x>
- SCHIANO MORIELLO V., Lama L., Poli A., Gugliandolo C., Maugeri T. L., Gambacorta A., Nicolaus B. 2003. Production of exopolysaccharides from a thermophilic microorganism isolated from a marine hot spring in flegrean areas. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*. 30(2): 95–101. <https://doi.org/10.1007/s10295-002-0019-8>
- SHENG G.P., Yu H.Q. & Li X.Y. 2010. Extracellular polymeric substances (EPS) of microbial aggregates in biological wastewater treatment systems: A review. *Biotechnology Advances*. 28(6): 882–894. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2010.08.001>
- SINGHA T. 2012. Microbial extracellular polymeric substances: Production, isolation and applications. *IOSR J Pharm* 2 (2):276–81. <https://doi.org/10.9790/3013-0220276281>
- TALBI, C., Elmararakchy, S., Youssfi, M., Bouzroud, S., Belfquih, M., Sifou, A., ... & Bourais, I. (2023). Bacterial exopolysaccharides: from production to functional features. *Progress In Microbes & Molecular Biology*, 6(1). , 6, 1; a0000384. doi: 10.36877/pmmb.a0000384
- VU B., Chen M., Crawford R., Ivanova, E. (2009). Bacterial Extracellular Polysaccharides Involved in Biofilm Formation. *Molecules*, 14(7), 2535–2554. <https://doi.org/10.3390/molecules14072535>
- WANG J., Salem D. R., Sani R. K. 2019. Extremophilic exopolysaccharides: A review and new perspectives on engineering strategies and applications. *Carbohydrate Polymers*. 205: 8–26. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2018.10.011>
- WELMAN A. D., Maddox S. I. 2003. Exopolysaccharides from lactic acid bacteria: perspectives and challenges. *Trends in Biotechnology*. 21(6): 269–274. [https://doi.org/10.1016/s0167-7799\(03\)00107-0](https://doi.org/10.1016/s0167-7799(03)00107-0)
- WIDYASTUTI Y., Rohmatussolihat, Febrisiantosa A. 2014. The Role of Lactic Acid Bacteria in Milk Fermentation. *Food and Nutrition Sciences*. 5(4): 435–442. <http://doi.org/10.4236/fns.2014.54051>
- YANG Y., Feng F., Zhou Q., Zhao F., Du R., Zhou Z., Han Y. 2018. Isolation, purification and characterization of exopolysaccharide produced by *Leuconostoc pseudomesenteroides* YF32 from soybean paste. *International Journal of Biological Macromolecules*. 114: 529–535. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.03.162>
- ZHENG J., Wittouck S., Salvetti E., Franz C.M., Harris H. M., Mattarelli P., Watanabe K. 2020. A taxonomic note on the genus *Lactobacillus*: Description of 23 novel genera, emended description of the genus *Lactobacillus* Beijerinck 1901, and union of *Lactobacillaceae* and *Leuconostocaceae*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 70: 2782–2858. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004107>
- ZHOU Y., Cui Y., Qu X. 2019. Exopolysaccharides of lactic acid bacteria: Structure, bioactivity and associations: A review. *Carbohydrate Polymers*. 207: 317–332. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2018.11.093>