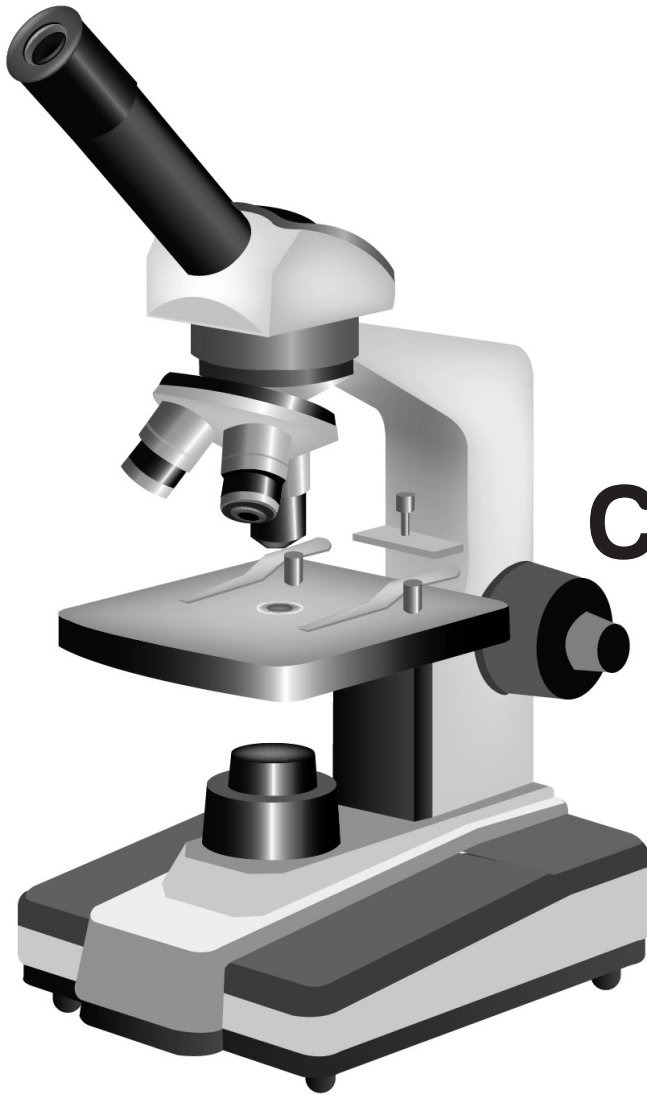


Control Biológico de Microorganismos Indicadores de Inocuidad Alimentaria con Procesos Combinados: Ph, Temperaturas Extremas y Bacteriocinas



¹Saúl Didjazi Ortiz Barrios, ¹Maricruz Delgado Meza, ¹Janeth Martínez García, ¹Josefina Pérez-Vargas, ²Silvia Rodríguez, y ¹Hugo Minor- Pérez.

Resumen

Las bacteriocinas presentan un amplio potencial como conservadores naturales, son péptidos naturales sintetizados y secretados entre otros microorganismos por las bacterias lácticas. Algunos estudios indican su alto potencial de aplicación en el procesamiento y conservación de alimentos con características específicas como la alta acidez o en aquellos sometidos a tratamientos térmicos. En este trabajo se realizará una revisión teórica sobre las bacteriocinas y su posible aplicación en el control biológico de microorganismos indicadores de inocuidad alimentaria en productos sometidos a condiciones extremas de pH y temperatura durante o en el post-proceso.

Acerca de los autores...

¹División de Ingeniería Química y Bioquímica, Tecnológico de Estudios Superiores de Ecatepec.

²Facultad de Agronomía y Agroindustrias, Universidad Nacional de Santiago del Estero, Argentina.



Palabras clave: Bacteriocinas, bacterias lácticas, calor, pH, temperatura, alimentos, conservación.

Abstrac

Bacteriocins have a wide potential as natural preservatives, are peptides synthesized and secreted among other microorganisms for lactic acid bacteria. Some studies suggest its high potential for use in the processing and preservation of foods with specific characteristics such as high acidity or foods subjected to thermal treatments. In this work, there will be a review of the state of the art of bacteriocins and its possible application in food subjected to extremes of pH and/or temperature during or post-processing.

Key words: Bacteriocin, lactic acid bacteria, pH, temperature, foods, preservation.

Introducción

Como resultado de la tendencia de los consumidores por adquirir alimentos lo más naturales que sea posible, ha crecido el interés en el desarrollo de éstos mediante agentes antimicrobianos naturales, pero que además cumplan con los parámetros de seguridad, calidad y que además presenten alto espectro de actividad antimicrobiana. La industria de alimentos ha desarrollado la aplicación de las bacteriocinas como bioconservadores de alimentos. Durante el proceso de evolución microbiana, las bacterias han adquirido diversos mecanismos de adaptación, que les permiten tener éxito en la competencia



por nutrientes y espacio en su hábitat. Estos mecanismos incluyen entre otros, la adquisición de sistemas de defensa, como la producción de péptidos con actividad antimicrobiana o bacteriocinas (Riley y Wertz, 2002). Las bacteriocinas son péptidos biológicamente activos que tienen la capacidad de inhibir el crecimiento de otros miembros de la misma especie o distinto género bacteriano (Cotter *et al.*, 2005).

La gran mayoría de las bacteriocinas son sintetizadas por diversos grupos de microorganismos, tanto

Gram-positivos como Gram-negativos. Una alta proporción de bacteriocinas son efectivas contra microorganismos patógenos importantes involucrados en enfermedades transmitidas por alimentos, tales como *Listeria monocytogenes*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, *Clostridium botulinum* y *Salmonella spp.* (Jeevaratnam *et al.*, 2005).

Para conciliar las demandas de los consumidores con los estándares de seguridad necesarios, se utilizan en mayor medida las bacteriocinas provenientes de las bacterias ácido lácticas (BAL). El uso de estas bacteriocinas, ya sea aisladas o en combinación con tratamientos fisicoquímicos suaves o con bajas concentraciones de conservadores químicos naturales o tradicionales, representan una alternativa eficiente para alargar la vida de anaquel y al mismo tiempo incrementar la seguridad de los alimentos a través de la inhibición de bacterias saprófitas y patógenas, pero sin alterar las cualidades nutricionales y sensoriales tanto de materias primas como de los productos alimenticios (Ross *et al.*, 2002).

En este artículo se realizará una revisión bibliográfica sobre algunas características de bacteriocinas sintetizadas de BAL, las cuales son las más abundantes y utilizadas en la industria de alimentos, enfatizando en las bacteriocinas con características biológicas de resistencia a condiciones extremas de pH y temperatura.

Bacterias lácticas

El grupo más importante de microorganismos para la industria de los alimentos, lo forman las bacterias lácticas. Éstas se clasifican en los géneros de *Lactobacillus*, *Leuconostoc*, *Streptococcus*, *Lactococcus*, *Pediococcus*, *Bifidobacterium* y *Carnobacterium* (Schillinguer *et al.*, 1996). Tiene diversas características bioquímicas comunes, como ser microorganismos Gram-positivos, son anaerobios o aerotolerantes, no formadores de esporas, generalmente no móviles, catalasa negativa, no reductoras de nitritos, tolerantes a la presencia de CO₂, nitritos, humo y concentraciones relativamente altas de sal, y valores bajos de pH (Salminen y Wright, 1993).

El patrón de fermentación de las bacterias lácticas se divide en homo y heterofermentativo de acuerdo con la ruta metabólica seguida y los productos finales formados. Las bacterias lácticas homofermentativas producen ácido

láctico a partir de la fermentación de carbohidratos de seis carbonos por la ruta de Embden-Meyerhof (Kandler, 1983). A diferencia de éstas, las bacterias lácticas heterofermentativas tienen la capacidad de utilizar diferentes rutas metabólicas, produciendo además de ácido láctico compuestos como el CO₂, ácido acético, acetaldehído, diacetilo y etanol por la ruta de la fosfocetolasa (Sharpe y Pettipher, 1983). Un esquema de las rutas metabólicas de las bacterias lácticas homofermentativas y heterofermentativas se muestra en la Figura 1.

Compuestos antimicrobianos producidos por las bacterias lácticas

Desde el enfoque de conservación de alimentos, las bacterias pueden inhibir o inactivar a microorganismos patógenos y de descomposición debido a que producen una serie de metabolitos con actividad antimicrobiana. En la Tabla 1 se muestran algunos de estos metabolitos. Las bacterias ácido lácticas (BAL) además de proporcionar sabor y textura e incrementar el valor nutricional de los alimentos, se han empleado en la industria alimenticia como conservadores naturales (bioconservadores) debido a su capacidad de producir bacteriocinas y otros metabolitos que ejercen acción antibacteriana y que coadyuvan en la prevención de la descomposición de los alimentos (Campos, 2002). Las bacteriocinas producidas por las bacterias lácticas son las que encierran un mayor interés, dado que tienen el estatus de QPS (*Qualified Presumption of Safety*), es decir, son consideradas como microorganismos seguros para la salud, ya que tanto ellas como sus metabolitos han sido consumidos en alimentos fermentados por innumerables generaciones sin que hubiera efectos adversos en la población (Joerger, 2003).

Figura 1

Rutas de fermentación de azúcares por bacterias lácticas (Kandler, 1983).

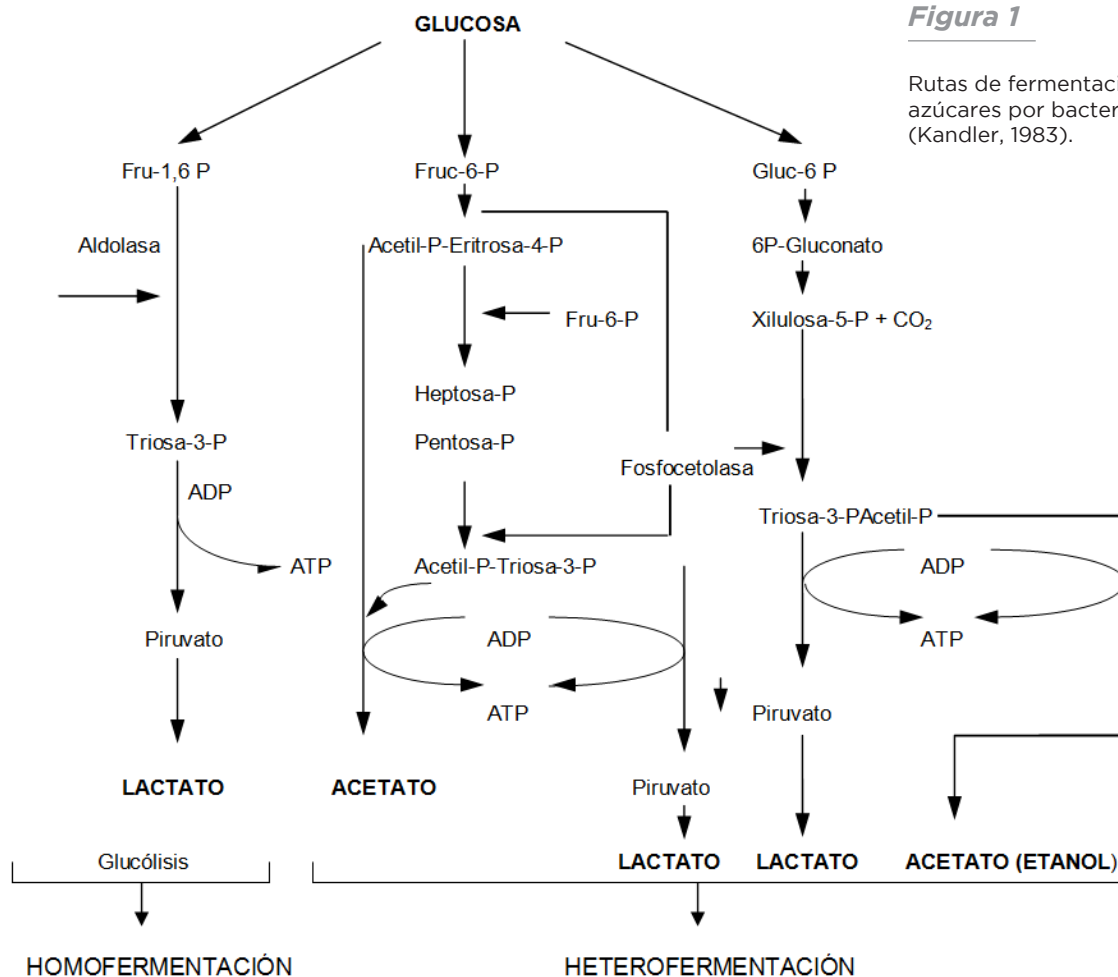


TABLA 1.

COMPUESTOS ANTIMICROBIANOS DE BAJO PESO MOLECULAR OBTENIDOS A PARTIR DE BACTERIAS LÁCTICAS.

Compuesto	Microorganismos Productores	Microorganismos Sensibles
Ácido láctico	Todas las bacterias lácticas	Todos los microorganismos
Ácido acético	Bacterias lácticas heterofermentativas	Todos los microorganismos, dependientes del pH
Alcoholes	Levaduras, bacterias lácticas heterofermentativas	Todos los microorganismos
Dióxido de carbono	Bacterias lácticas heterofermentativas	La mayoría de microorganismos
Diacetilo	Lactococcus sp.	Levaduras, bacterias Gram (-) a concentraciones ≥ 200 ppm, bacterias Gram (+) a concentraciones ≥ 300 ppm
Peróxido de hidrógeno	Todas las bacterias lácticas	Todos los microorganismos
Reuterina	Lactobacillus reuteri	Amplio espectro: bacterias Gram (+), bacterias Gram (-), hongos
Sidosporas	Algunas bacterias anaerobias facultativas, la mayoría de las aerobias, incluyendo Pseudomonas sp. y Staphylococcus sp.	Microorganismos dependientes de la molécula de hierro
Ácido benzoico	Lactobacillus plantarum	Pantonea agglomerans (bacteria Gram (-)), Fusarium avenaceum
Ácido mevalónico		
Lactona		
Metilhidantoina		
Microgard (Rodhin)	Propionibacterium shermanii	La mayor parte de bacterias Gram (-), levaduras, hongos
Bioprofit (Valio, Helsinki, Finlandia)	Lactobacillus rhamnosus, Propionibacterium freudenreichii ssp. Shermanii	Amplio espectro: hongos, levaduras, bacterias lácticas heterofermentativas, Bacillus sp., bacteria Gram (+)

Haelander *et al.*, (1997)

Schillinguer y colaboradores (1996) destacan el potencial de uso de las bacteriocinas en la conservación de alimentos. Las bacteriocinas son definidas como péptidos naturales sintetizados y secretados por las bacterias, particularmente bacterias Gram-negativas que tienen la capacidad de inhibir el crecimiento de especies que están o no relacionadas filogenéticamente, por lo tanto, eliminan o reducen significativamente la competencia por los nutrientes disponibles (Matthewes, 2004). Anteriormente, las bacteriocinas producto de las BAL, fueron clasificadas en cuatro clases principales, de acuerdo a su estructura, propiedades fisicoquímicas y propiedades moleculares. Sin embargo, en la actualidad se ha reducido a tres grupos, ya que la cuarta clasificación no ha sido totalmente justificada (Savadogo *et al.*, 2006; Beshkova, 2012).



Grupo I. Lantibióticos. Está integrado por péptidos pequeños policíclicos, con poca estabilidad al calor, que contienen deshidroaminoácidos y tioéter aminoácidos (lantionina y metil-lantionina). En función de su estructura química y actividad antimicrobiana, se pueden subdividir en:

Tipo A. Moléculas anfipáticas, en forma de toroide (2.1 a 3.5 kDa), con carga neta positiva (de 2 a 7) que ejercen su actividad formando poros en las membranas bacterianas.

Tipo B. Moléculas globulares (de alrededor de 2 kDa), sin carga o con carga neta negativa y su actividad antimicrobiana se relaciona con la inhibición de enzimas específicas.

Grupo II. Péptidos pequeños (<10 kDa) relativamente termoestables, no contienen lantionina, representan al grupo mas grande de bacteriocinas. Se dividen en:

Clase IIa. Péptidos activos contra *Listeria monocytogenes* con la secuencia consenso N-terminal Tyr-Gly-Asn-Gly-Val-Xaa-Cys, además de contar con uno o dos puentes disulfuro, el cual es reconocido por su alta actividad antimicrobiana contra *Listeria* (3,26).

Clase IIb. Los que necesitan dos péptidos diferentes para formar complejos de poración.

Clase IIc. Péptidos con grupos tiol (-SH) activos que requieren de cisteína reducida para activarse.

Grupo III. Denominado bacteriolosinas, proteínas grandes (>30 kDa), termosensibles. Su mecanismo de acción se realiza a través de la catálisis e hidrólisis de la pared celular. Se incluyen enzimas extracelulares bacteriolíticas.

Durante los años noventa, se dio un gran auge de estudios sobre el aislamiento de





microorganismos productores de bacteriocinas. En la Tabla 2 se muestran un resumen de algunas bacteriocinas y sus espectros de inhibición microbiana.

Bacteriocinas en los alimentos

La mayoría de las bacteriocinas con potencial de aplicación en los alimentos son las que pertenecen al grupo IIa, debido entre otras razones a que tienen características como la resistencia al calor e inhiben a *Listeria monocytogenes*. Ennahar y colaboradores (2000) indican que las bacterias lácticas productoras de bacteriocinas han sido aisladas principalmente de la carne y productos lácteos, y en menor proporción de vegetales.

Debido a su naturaleza proteica, todas las bacteriocinas se inactivan por una o más enzimas proteolíticas, incluyendo aquellas de origen pancreático (tripsina y α -quimotripsina) y algunas de origen gástrico, como la pepsina. Esta característica permite la utilización de bacteriocinas en productos alimentarios, puesto que son inactivadas durante su paso por el tracto gastrointestinal, sin ser absorbidas como compuestos activos; por lo tanto, su ingesta resulta inocua para el consumidor y no altera la microbiota intestinal normal (Suarez, 1997).

La mayoría de las bacteriocinas producidas por BAL son generalmente estables a pH ácido o neutro, lo que indica probablemente una adaptación de estas sustancias al entorno natural de las bacterias que las producen. Sin embargo, la nisina y la lactoestreptocina son la excepción, ya que su actividad antimicrobiana es extremadamente dependiente de este parámetro.

La nisina tiene su máxima solubilidad y estabilidad a pH 2.0, disminuyendo en la medida que aumenta el pH, siendo irreversiblemente inactiva a pH 7.0, mientras que las lactoestreptocinas son estables y activas entre un rango de pH de 4.2 a 5.0 y reversiblemente inactivas entre un de pH 7.0 y 8.0. Por el contrario, muchas de las bacteriocinas producidas por BAL, resisten la exposición a un amplio rango de pH entre 3.0 y 9.0. La tolerancia a valores de pH extremos entre 1.0 a 2.0 y 10.0 a 11.0 han sido reportadas para la acidocina B y bavaracina A (Katusic, 2002).



En la mayoría de las bacteriocinas producidas por BAL se ha demostrado cierta resistencia al calentamiento (pasteurización), pero la sensibilidad a la temperatura depende del estado de purificación de la bacteriocina, decreciendo en bacteriocinas purificadas y parcialmente purificadas. La característica de termorresistencia que presentan algunas de las bacteriocinas, parece estar relacionada con su estructura molecular, normalmente compuesta por péptidos pequeños, que no presentan estructura terciaria (Katusic, 2002).

TABLA 2.
ESPECTRO INHIBITORIO DE ALGUNAS BACTERIOCINAS PRODUCIDAS POR
DISTINTOS GÉNEROS DE BACTERIAS LÁCTICAS.

Bacteriocinas	Microorganismo Productor	Microorganismos Sensibles	Referencia
Lactococcus sp.			
Lactoestreptocinas		Lactococcus sp., Streptococcus sp., L. helveticus	Kozak y col., 1978
Diplocina Lactococinas B y M	L. lactis sp. lactis y cremoris	Lactococcus sp.	Davey, 1984
Lactococina A			Van Belkum y col., 1989
Nisina	L. lactis sp. cremoris 346	No determinado	Holo y col., 1991
Lacticina 481	L. lactis sp. cremoris 9B4	Lactococcus sp.	Gireesh y col., 1992
		Bacterias gram positivas	Piard y col., 1992
Lactobacillus sp.		Bacterias lácticas, Cl. tyrobutyricum	
Lactocina 27	L. lactis sp. lactis y cremoris	L. helveticus sp.	Upreti y Hinsdill, 1975
Lactacina B	L. lactis sp. lactis	Lactobacillus sp.	Barefoot y Klaenhammer, 1983 y 1984
Sakacina A	L. lactis sp. CNRZ 481	Leuconostoc, Enterococcus, L.	Schillinger y Lucke, 1989
Caseicina A		monocytogenes	Rammelsberg y col., 1990
Helveticina J	L. helveticus LP27		Joerger y Klaenhammer, 1990
Lactocina S	L. acidophilus N2	L. casei	Mortvedt y col., 1991
Lactacina F			Muriana y Klaenhammer, 1991
Sakacina P	Lactobacillus sake 706	L. helveticus, L. acidophilus	Tichaczek y col., 1992
Helveticina V-1829		Lactobacillus, Leuconostoc, Pediococcus	Vaughan y col., 1992
Brevicina 286	L. casei B80	Lactobacillus sp., Enterococcus faecalis	Coventry y col., 1996
Plataricina F	L. helveticus 481	Lactobacillus, L. monocytogenes	Paynter y col. 1997
Acidofilina 801	L. sake L45		Zamfir y col., 1999
	L. johnsonii VP111088	L. helveticus, L. bulgaricus	
Leuconostoc sp.	L. sake LTH1673	Listeria sp.	
	L. helveticus V1829		
Leucocina A Mesenterocina Y105	Lactobacillus brevis	Lactobacillus delbrueckii subsp. lactis	Harding y Shaw, 1990
Leuconocina S	Lactobacillus platarum BF001	Serratia marcescens, L. helveticus 102	Hécharde y col., 1992
	Lactobacillus acidophilus IBB		Lewus y col., 1992
Otras			
Pediocina	801	Bacterias lácticas, L. monocytogenes	Berry y col., 1991
Carnocina UI49		L. monocytogenes	Stoffels y col. 1992
	L. gelidum UAL187	L. monocytogenes, S. aureus, Cl. botulinum	
	L. mesenteroides spp.		
	mesenteroides	Listeria monocytogenes	
	L. paramesenteroides OX	Lactobacillus sp.	
	Pediococcus acidilactici		
	Carniobacterium piscicola		

La resistencia térmica es una de las propiedades bioquímicas de las bacteriocinas que está llamando la atención por su potencial aplicación en el procesamiento de alimentos sometidos a tratamientos térmicos. Las bacteriocinas del grupo IIa presentan la característica de tolerancia al calor, sin embargo, esta propiedad ha sido poco estudiada aun cuando puede tener un elevado potencial de aplicación en alimentos sometidos a tratamientos térmicos, tanto para la conservación (pasteurización) como para elaboración de productos (por ejemplo el gel de surimi, un producto sometido a calentamiento gradual

de las proteínas de productos marinos). En la Tabla 3 se muestran los estudios sobre el efecto del calor en bacteriocinas producidas por varios géneros de bacterias lácticas. En su mayoría, presentaron resistencia a tratamientos térmicos superiores a los 60 °C a diferentes tiempos de calentamiento, y algunas como las bacteriocinas producidas por *Carnobacterium piscicola*, *Pediococcus acidilactici* y *Pediococcus pentosaceus* toleran tratamientos de 100 °C durante 10-60 min.

TABLA 3.
RESISTENCIA TÉRMICA DE ALGUNAS BACTERIOCINAS PRODUCIDAS POR BACTERIAS LÁCTICAS

Nombre de la Bacteriocina	Microorganismo Productor	Tratamiento Térmico	Referencia
n/r	Lactobacillus Lactobacillus buchneri TAB6; TAB60;TAB65	60 °C, 60 min	Rodríguez y col. 2000
n/r	Lactobacillus buchneri TAB48	100 °C, 20 min	Rodríguez y col. 2000
Plantaricina 35 d	Lactobacillus plantarum	60 °C, 60 min	Messí y col. 2001
n/r	Lactobacillus buchneri	100 °C, 20 min	Minor, 2004
n/r	Lactococcus Lactococcus lactis subsp. Lactis Lactococcus lactis subsp. lactis var diacetilactis	100 °C, 20 min 100 °C, 60 min	Thuault y col. 1991 Kojic y col. 1991
Pisciocina CS526	Carnobacterium Carnobacterium piscicola CS526	100 °C, 30 min	Yamazaki y col. 2004
n/r	Carnobacterium piscicola Sur620	100 °C, 15 min	Yamamoto y col. 2004
n/r	Carnobacterium piscicola LV17	100 °C, 30 min	Anh y Stiles, 1990b
n/r	Carnobacterium piscicola LV61	100 °C, 20 min	Schillinguer y Holzapfel, 1990
n/r	Carnobacterium piscicola UI49	100 °C, 60 min	Stoffels y col. 1992a,b
Pediocina AcH	Pediococcus Pediococcus acidilactici AcH	121 °C, 15 min	Bhunia y col. 1987
Pediocina PA-1	Pediococcus acidilactici PAC 1	100 °C, 10 min	Gonzalez y Kunka, 1987
n/r	Pediococcus sp. JDI-23	121 °C, 15 min	Richter y col. 1989
Carnosina	Leuconostoc Leuconostoc carnosum	100 °C, -	Van Lack y col. 1992
Mesenterocina 5	Leuconostoc mesenteroides	100 °C, 30 min	Daba y col. 1991
Leuconocina S	Leuconostoc paramesenteroides	60 °C, 30 min	Lewus y col. 1991
Mesentericina Y105	Leuconostoc mesenteroides	60 °C, 120 min	Hécharde y col. 1992

n/r: nombre de la bacteriocina no reportado.



Kaur y col. (2004) estudiaron los cambios estructurales en pediocina PA-1, enterocina P, sakacina P, curvacina A, leucocina A y carnobacteriocina B2 y su relación con la actividad antimicrobiana a diferentes temperaturas, encontrando que la región α -helice de la estructura secundaria es determinante en la actividad antimicrobiana. Se ha reportado (7) que las bacteriocinas de la clase Ila en solución acuosa tienen solamente estructura primaria, mientras que en soluciones no acuosas adoptan una estructura parcialmente helicoidal, la cual depende de la hidrofobicidad de la molécula.

A través de los estudios de dicroísmo circular, simulación dinámica molecular y pruebas de actividad, indican que a temperaturas elevadas la pediocina PA-1 mantiene la estructura helicoidal en el dominio C-terminal. Mientras que las bacteriocinas enterocina P, sakacina P, curvacina A, leucocina A y carnobacteriocina B2 presentan una pérdida parcial de su sección helicoidal. En el caso de la pediocinas PA-1 y ped M31N1e encontraron una actividad antimicrobiana elevada, en tanto que en las demás bacteriocinas del estudio reportaron pérdidas de 30-50% del potencial antimicrobiano.

Con respecto al efecto del pH sobre la actividad antimicrobiana de las bacteriocinas, se ha encontrado que muchas de estas presentan actividad en condiciones de alta acidez. Algunos estudios indican que generalmente las

bacteriocinas producidas por bacterias lácticas presentan estabilidad a pH ácidos. Mehta *et al.*, (1983) establecieron que la bacteriocina producida por *Lactobacillus acidophilus* AC1 es estable en un intervalo de pH de 4.0-7.5. Por su parte, Daeschel *et al.*, (1990) mencionan que la plantaricina A producida por *Lactobacillus plantarum* es activa en un intervalo de pH de 4.0-6.5. *Lactobacillus reuteri* LA6 produce la reutericina 6, estable a pH 4.0-10.0 (Toba *et al.*, 1991), la bacteriocina producida por *Lactobacillus acidophilus* M46 también presenta un intervalo amplio de actividad, es estable a pH de 2.0-12.0 (Ten Brink, 1990). Como se observa, la mayoría de las bacterias pertenecientes al género de *Lactobacillus* presentan un intervalo de actividad amplio, que abarca valores tanto ácidos como básicos. Sin embargo, por tratarse de estructuras peptídicas presentan un óptimo de actividad (Jack *et al.*, 1995). Desde el enfoque de conservación de alimentos, este valor adquiere importancia debido a la posible aplicación en alimentos de alta acidez.

Conclusiones

Las bacteriocinas son péptidos con actividad antimicrobiana producidas como una estrategia de competencia, a nivel microbiano, por los nutrientes y espacio. Además, diversas bacteriocinas tienen resistencia a tratamientos térmicos y condiciones de pH ácido. Estas características las sitúan como una alternativa potencial frente a las demandas de alimentos libres de patógenos y que no contengan conservadores sintéticos. En la actualidad son muy pocas las bacteriocinas que son utilizadas en la industria, por lo tanto, es importante el estudio de nuevas bacteriocinas y sus características biológicas para explotarlas en este sector.



Bibliografía

- Anh, C. y Stiles, M.E. 1990b. Plasmid-associated bacteriocin production by a strain of *Carnobacterium piscicola* from meta. *Applied and Environmental Microbiology* 56:302-310.
- Barefoot, S.F. y Klaenhammer, T.R. 1983. Detection and activity of lactacin B, a bacteriocin produced by *Lactobacillus acidophilus*. *Applied and Environmental Microbiology* 45:1808-1815.
- Barefoot, S.F. y Kalenhammer, T.R. 1984. Detection and activity of lactacin B, a bacteriocin produced by *Lactobacillus acidophilus*. *Applied Environmental Microbiology* 45:1808-1815.
- Berry, E.D., Hutkins, R.W. y Mandingo, R.W. 1991. The use of bacteriocin-producing *Pediococcus acidilactici* to control postprocessing *Listeria monocytogenes* contamination of frankfurtes. *Journal of Food Protection* 54:681-686.
- Beshkova, D., Frengova, G. 2012. Bacteriocins from lactic acid bacteria: microorganisms of potencial biotechnological importance for the dairy industry. *Engineering in Life Sciences* 12(4):1-14.
- Bhunia, A.K., Johnson, M.C. y Ray, B. 1987a. Direct detection of an antimicrobial peptide biopreservation of cooked meat products. *Journal of Applied Microbiology* 95(2):242-249.
- Campos, J.A. 2002. Cultivos probióticos y protectores. Propiedades funcionales (nutraceúicas) de valor agregado en los derivados lácteos. Lácteos y Cárnicos Mexicanos. Jun-Jul. Pág. 26-37.
- Chen, H., Hoover, D.G. 2003. Bacteriocins and their Food Applications. *Comprehensive Reviews in Food Science and Fodd Safety*. 2: 82-100.
- Cotter P.D., Hill C., Ross R. P. 2005. Bacteriocins: Developing innate immunity for food. *Nature Reviews of Microbiology*, 3:777-788.
- Coventry, M.J., Wan, J., Gordon, J.B., Mawson, R.F. y Hickey, M.W. 1996. Production of brevicin 286 by *Lactobacillus brevis* VB286 and partial characterization. *Journal of Applied Bacteriology* 80:91-98.
- Daba, H., Pandian, S., Gosselin, J.F., Simard, R.E., Huang, J. y Lacroix, C. 1991. Detection and activity of a bacteriocin produced by *Leuconostoc mesenteroides*. *Applied and Environmental Microbiology*. 57:3450-3455.
- Daeschel, M.A., McKenney, M.C. y McDonald, L.C. 1990. Bacteriocidal activity of *Lactobacillus plantarum* C-11. *Food Microbiology* 7:91-98.
- Davey, G.P. 1984. Plasmid associated with diplococcin production in *Streptococcus cremoris*. *Applied and Environmental Microbiology* 48:895-896.
- Ennahar, S., Sashihara, T., Sonomoto, K. y Ishizaki, A. 2000. Class IIa bacteriocins: biosíntesis, structure and activity. *FEMS microbiology Reviews* 34:85-106.
- Gonzalez, C.F. y Kunka, B.S. 1987. Plasmid associated bacteriocin production and sucrose fermentation in *Pediococcus pentosaceus*. *Applied and Environmental Microbiology*. 46:81-89.
- Haelander, I.M., von Wright, A. y Mattila-Sandholm, T.M. 1997. Potential of lactic acid bacteria and novel antimicrobials against Gram-negative bacteria. *Trends in Food Science and Technology* 8:146-150.
- Harding, C.D. y Shaw, B.G. 1990. Antimicrobial activity of *Leuconostoc gelidum* against closely related species and *Listeria monocytogenes*. *Journal of Applied Bacteriology* 69:648-654.
- Héchar, Y., Derijard, B., Letellier, F. y Cenatiempo, Y. 1992. Characterization and purification of mesentericin Y105, an anti-*Listeria* bacteriocin from *Leuconostoc mesenteroides*. *Journal of General Microbiology*. 138:2725-2731.
- Holo, H., Nilseen, O., y Nes, I.F. 1991. Lactococcin A, a new bacteriocin from *Lactococcus lactis* subsp. *cremoris*: isolation and characterization of the protein and its gene. *Journal of Bacteriology* 173:3879-3887.
- Jack, R.W., Tagg, J.R. y Ray, B. 1995. Bacteriocins of Gram positive bacteria. *Microbiological Reviews* 50:171-200.
- Jeevaratnam, K., Jamuna, M. y Bawa, A.S. 2005. Biological preservation of foods bacteriocins of lactic acid bacteria. *Indian Journal of Biotechnology*. 4:446-454.
- Joerger, M.C., y Klaenhammer, T.R. 1990. Cloning, expresion and nucleotide sequence of the *Lactobacillus helveticus* 481 gene encoding the bacteriocin helveticin J. *Journal of Bacteriology* 172:6339-6347.
- Joerger, R. 2003. Alternatives to Antibiotics: Bacteriocins, Antimicrobial Peptides and Bacteriophages. *Poultry Science*, 640 - 647.
- Kandler, D. 1983. Carbohydrate metabolism in lactic acid bacteria. *Antonie van Leeuwenhoek* 49:209-224.
- Kaur, K., Andrew, L., Wishart, D.S. y Vederas, J. C. 2004. Dymanic relationship among type IIa bacteriocins: temperature effects on antimicrobial activity and on structure of the C-terminal amphipathic -Helix as a receptor-binding region. *Biochemistry*. 43 (28):909-920.
- Kojic, M., Svircevic, J., Banina, A. y Topisirovic, L. 1991. Bacteriocin-producing strain of *Lactococcus lactis* subs. *diacetylactis* S50. *Applied and Environmental Microbiology*. 57: 1835-1837.
- Kozak, W., Bardowski, I. y Dobrzanski, W.T. 1978. Lactoc-strepcins- acid bacteriocin produced by lactic streptococci. *Journal of Dairy Research* 45:247-257.
- Lewus, C.B., Sun, S. y Montville, T.J. 1992. Production of an amylase-sensitive bacteriocin by an atypical *Leuconostoc paramesenteroides* strains. *Applied and Environmental Microbiology* 58:143-149.
- Martin Katusic, A. 2002. Capacidad Antagonista frente a la *Listeria monocytogenes* de dos sustancias tipo Bacteriocina utilizadas en combinación con NaCl y CO₂. Chile: Universidad Austral de Chile.
- Matthewes, K.R. 2004. Here, there, everywhere: antibiotic-resistant foodborne pathogens. *Food Technology*. 58(4): 104.
- Mehta, A.M., Patel, K.A. y Dave, P.J. 1983. Isolation and purification of an inhibitory protein from *Lactobacillus acidophilus* AC1. *Microbiology* 37:37-43.
- Messi, P., Bondi, M., Sabia, C., Battini, R. y Manicardi, G. 2001. Detection and preliminary characterization of a bacteriocin (plantaricin 35d) produced by *Lactobacillus plantarum* strain. *International Journal of Food Microbiology* 64:193-198.
- Minor, P.H., Alfaro, C.V., Peralta, D.F., Martínez, T.A, Marin, I.F. y Guerrero, L.I. 2004. Heat resistance of bacteriocins produced by *Lactobacillus buchneri* and *Pediococcus acidilactici* CPB Institute of Food Technologists Annual Meeting. Las Vegas, EUA.
- Mortvedt, C.I., Nissen-Meyer, J., Sletten, K. y Nes, I.F. 1991. Purification and amino acid sequence of lactocin S, a bacteriocins produced by *Lactobacillus sake* L45. *Applied and Environmental Microbiology* 57:1829-1834.
- Muriana, P.M. y Klaenhammer, T.R. 1991. Purification and partial characterization of lactacin P, a bacteriocin produced by *Lactobacillus acidophilus* 11088. *Applied and Environmental Microbiology* 57:114-121.
- Paynter, M.J., Brown, K.A. y Hayasaka, S.S. 1997. Factors affecting the production of an antimicrobial agent, plataricin F, by *Lactobacillus plantarum* BF001. *Letters in Applied Microbiology* 24:159-165.
- Piard, J.C., Muriana, P.M., Desmazeaud, M.J. y Klaenhammer, T.R. 1992. Purification and characterization of lactacin 481, a lanthionine-containing bacteriocin produced by *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* CNRZ 481. *Applied and Environmental Microbiology* 279-284.
- Rammelsberg, M., Muller, E. y Radler, F. 1990. Cascicin 80: purification and characterization of a new bacteriocin from *Lactobacillus casei*. *Archives of Microbiology* 154:249-252.

- Reichert, J.E. 1989. Tratamiento térmico de productos cárnicos. Editorial Acribia, Zaragoza, España, pp. 10-13.
- Riley M. A., Wertz J.E. 2002. Bacteriocins: Evolution, ecology and application. *Annual Reviews of Microbiology*, 56:117-137.
- Rodríguez, E., González, B., Gaya, P., Núñez, M. y Medina, M. 2000. Diversity of bacteriocins produced by lactic acid bacteria isolated from raw milk. *International Dairy Journal* 10:7-15.
- Ross, R.P., Morgan, S., Hill, C. 2002. Preservation and fermentation: past, present and future. *International J. of Food Microbiology*. 79: 3-16.
- Salminen, S. y Wright, A. 1993. *Lactic Acid Bacteria*, Marcel Dekker, Nueva York, EUA, pp. 7-8.
- Savadogo, A., Ouattara, A.T., Bassole, H.N. y Traore S.A. 2006. Bacteriocinas and lactic acid bacteria- a minireview. *African Journal of Biotechnology*. 5(9):678-683.
- Schillinger, U., y Lucke, F.K. 1989. Antibacterial activity of *Lactobacillus sake* isolated from meat. *Applied and Environmental Microbiology* 55:1901-1906.
- Schillinger, U., Geisen, R., Holzapfel, W.H. 1996. Potential of antagonistic microorganisms and bacteriocins for the biological preservation of food. *Trends Food Sci Technol*. 7:158-164.
- Schleifer, K.H. 1993. Section 12, Gram-positive cocci. En: *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, Vol. 2, P.H.A. Sneath, N.S., Mair, M.E. Sharpe y J.G. Holt (Eds), Williams and Wilkins, Los Angeles, EUA, pp.
- Sharpe, M.E. y Pettipher, G.L. 1983. Food spoilage by lactic acid bacteria. En: *Economic Microbiology*. A.H. Rose (Editor), Vol. 8, Academic Press, Nueva York, EUA, pp. 199-223.
- Stoffels, G., Ingolf, F.N. y Goumunsdoffir, A. 1992. Isolation and properties of a bacteriocin producing *Carnobacterium piscicola* isolated from fish. *Journal of Applied Bacteriology* 73:309-316.
- Stoffels, G., Nes, I.F. y Gudmundsdottir, A. 1992a. Isolation and properties of bacteriocin-producing *Carnobacterium piscicola* isolated from fish. *Journal of Applied Bacteriology*. 73:309-316.
- Stoffels, G., Nisse-Meyer J., Gudmundsdottir, A., Sletten, K., Holo, H. y Nes, L.F. 1992b. Purification and characterization of a new bacteriocin isolated from a *Carnobacterium* sp. *Applied and Environmental Microbiology*. 58:1417-1422.
- Suarez, G.A. 1997. Producción de anticuerpos frente a la lisina A: estrategia de inmunización y desarrollo de inmunoensayos. Tesis de Doctorado. Universidad Complutense de Madrid. España. 272 pp.
- Ten Brink, B., Huisin't Veld, J.H.J. y Munekeus, M. 1990. Antimicrobial activity of *Lactobacillus M46*; optimization of production and partial characterization. *FEMS Microbiology Review* 87:91-95.
- Thuault, D., Beliard, E., Le Guern, J. y Bourgeois, C.M. 1991. Inhibition of *Clostridium tyrobutyricum* by bacteriocin-like substances produced by lactic acid bacteria. *Journal of Dairy Science*. 74:1145-1150.
- Tichaczek, P.S., Meyer, J.N., Nes, R.F., Vogel, R.F. y Hammes, W.P. 1992. Characterization of the bacteriocin curvacin A from *Lactobacillus curvatus* LTH1174 P. *Systematic Applied Microbiology* 15:460-468.
- Toba, T., Yoshioka, E. y Itoh, T. 1991. Reuterin 6, a new bacteriocin produced by *Lactobacillus reuteri* LA 6. *Letters in Applied Microbiology* 13:281-286.
- Upreti, G.C. y Hinsdill, R.D. 1975. Production and mode of action of lactocin 27 bacteriocin from a homofermentative *Lactobacillus*. *Antimicrobial Agents Chemotherapy* 7:139-145.
- Van Belkum, M.J., Hayema, B.J., Geis, A., y Venema, G. 1989. Cloning of two bacteriocins gene from a lactocal bacteriocin plasmid. *Applied and Environmental Microbiology* 55:1187-1191.
- Van Laack, R.L. J. M., Schillinger, U. y Holzapfel, W.H. 1992. Characterization and partial purification of a bacteriocin produced by *Leuconostoc carnosum* LA44A. *International Journal of Food Microbiology*. 16:183-195.
- Vaughan, E.E., Daly, C. y Fitzgerald, G.F. 1992. Identification and characterization of helveticin V-1829, a bacteriocin produced by *Lactobacillus helveticus*. *Journal of Applied Bacteriology* 73:299-308.
- Yamamoto, T., Yamazaki, K., Kawai, Y. y Inoue, N. Purification and characterization of a new anti-Listerial peptide produced by *Carnobacterium piscicola* Sur 620. *Book Abstracts. Institute of Food Technologists Annual Meeting. Las Vegas, EUA. pp. 73.*
- Yamazaki, K., Suzuki, M., Kawa, Y., Inoue, N. y Montville, T. 2004. Purification and characterization of a novel anti-Listerial bacteriocin produced by *Carnobacterium piscicola* CS526 isolated from frozen surimi. *Book of Abstracts. Institute of Food Technologists Annual Meeting. Las Vegas, EUA. pp. 175-176.*
- Zamfir, M., Callewaert, R., Cornea P.C., Savu, L., Vatafu, I. y De Vuyst, L. 1999. Purification and characterization of a bacteriocin produced by *Lactobacillus acidophilus* IBB 801. *Journal of Applied Microbiology* 87:923-931.
- Zouhir, A., Hammani, R., Fliss, I. y Hamida, J.B. 2010. A new structure-based classification of gram-positive bacteriocins. *Protein Journal*. 29(6):432-439.