

乳酸菌胞外多糖的结构及功能特性研究进展

田 政¹, 王 辑², 郑 喆¹, 杨贞耐^{1*}

(1. 北京工商大学食品学院, 北京 100048; 2. 吉林大学生物与农业工程学院, 长春 130025)

摘 要: 乳酸菌胞外多糖是一种天然的高分子聚合物, 具有诸多功能特性, 如改善发酵乳的质构特性及对人的多种健康作用等。许多学者对乳酸菌胞外多糖的结构和功能特性及其构效关系进行了广泛而深入的研究。本文综述了有关乳酸菌胞外多糖的种类、化学组成、结构和功能等方面的研究进展, 以期对乳酸菌胞外多糖及相关功能食品的进一步研究开发提供参考。

关键词: 乳酸菌; 胞外多糖; 结构; 功能

Research advances on structure and function of exopolysaccharides produced by lactic acid bacteria

TIAN Zheng¹, WANG Ji², ZHENG Zhe¹, YANG Zhen-Nai^{1*}

(1. School of Food Science, Beijing Technology and Business University, Beijing 100048, China; 2. College of Biological and Agricultural Engineering, Jilin University, Changchun 130025, China)

ABSTRACT: The exopolysaccharides (EPSs) produced by lactic acid bacteria were natural biological polymers with many special functions such as improvement of textural characteristics of fermented dairy products and beneficial health effects for human beings. EPSs of lactic bacteria had been extensively and thoroughly studied with respects to the structure and function, as well as their relations. This paper reviewed the research advances on the EPS types, chemical composition, structure and function, in order to provide references for further research and development of functional foods related to the EPSs of lactic acid bacteria.

KEY WORDS: lactic acid bacteria; exopolysaccharides; structure; function

1 引 言

胞外多糖(exopolysaccharide, EPS)是细菌和微藻类微生物在生长代谢过程中分泌到细胞壁外的粘液或荚膜多糖^[1]。自20世纪40年代发现肠膜明串珠菌发酵产生右旋糖酐以来, 国内外学者对微生物EPS的研究与开发已取得了新进展。近年来有关乳酸菌EPS的研究表明, 乳酸菌EPS对乳制品的流变和质构

特性具有重要的影响^[2]。如 Mende 等^[3]从嗜热链球菌中分离得到 EPS, 并将其应用到酸乳中, 发现 EPS 可以显著提高酸乳的表观粘度。这是因为带负电的胞外多糖可与乳中带正电的酪蛋白颗粒产生静电吸引作用, 从而加强多糖-蛋白质的网络结构。Zhang 等^[4]将嗜热链球菌 ST1 产生的 EPS 按 1%(w/v)添加到酸乳中, 发现酸乳的粘度得到改善。Purwandari 等^[5]研究表明, EPS 可使酸乳具有较好的流变特性, 但其含量与酸

基金项目: 北京市教育委员会项目(19000550012)

Fund: Supported by Beijing Municipal Commission of Education (19000550012)

*通讯作者: 杨贞耐, 教授, 主要研究方向为乳品加工及交叉学科的理论和应用。E-mail: yangzhennai@th.btbu.edu.cn

*Corresponding author: YANG Zhen-Nai, Professor, Beijing Technology and Business University, No.11, Fucheng Road, Haidian District, Beijing 100048, China. E-mail: yangzhennai@th.btbu.edu.cn

乳质构的关系不明显。Girard 等^[6]认为酸乳凝胶的形成与菌株酸化动力学密切相关。

EPS 除了具有改善乳制品的流变和质构特性外,还对人体健康有着重要的促进作用如降低胆固醇、抗氧化、抗肿瘤作用、抗溃疡、增强人体免疫力或作为益生元等^[3]。目前,国内外有关 EPS 功能特性的研究有很多。Zhang 等^[7]对从植物乳杆菌 C88 中分离得到的 EPS 进行了体外抗氧化活性研究,结果发现,该 EPS 具有清除氧自由基、提高抗氧化酶活性及降低脂质过氧化反应等功能。Wu 等^[8]研究认为双歧杆菌产生的 EPS 有助于预防胃肠道感染和抑制食物中有害细菌的生长。Uchida 等^[9]通过研究马乳酒样乳杆菌 EPS 的体内降胆固醇作用,发现口服 EPS 可以有效地降低高脂血症兔子的动脉粥样硬化的发病率及抑制病情恶化。由于乳酸菌 EPS 结构与功能有着密不可分的关系^[10],因此对于乳酸菌 EPS 结构的研究无论是在理论还是应用方面都有着重要的意义。本文主要对近年来有关乳酸菌 EPS 的结构和功能特性的研究进展进行了综述。

2 乳酸菌 EPS 的分类、化学组成和结构

2.1 乳酸菌 EPS 的分类

乳酸菌分泌到菌体外的 EPS 以荚膜和粘液两种形式存在,与细胞壁相结合的 EPS 称为荚膜多糖(capsular polysaccharides, CPS),释放到培养基里的 EPS 称为粘液多糖(slime polysaccharide, SPS)。迄今为止,大多数已报道的产 EPS 乳酸菌能代谢产生 SPS,但部分乳酸菌可同时产生 CPS 和 SPS^[11]。从化学组成上讲, EPS 又可以进一步分为两种类型:一种是同型多糖(homopolysaccharides, HoPS),由三个或以上的同种单糖构成,如葡聚糖、果聚糖、半乳聚糖等。它是在细胞外或细胞壁上以蔗糖为糖基供体聚合而成的^[12]。另一种是杂型多糖(heteropolysaccharides, HePS),即结构重复单元由不同的单糖组成,每个重复单元由 3~8 个单糖、单糖衍生物或取代单糖组成^[13]。它由细胞内的糖基-核苷酸作为前体分子,并在细胞膜上聚合而成,最后释放到细胞体外^[14]。

2.2 乳酸菌 EPS 的化学组成和结构

对于乳酸菌生长过程中产生的 EPS 的化学组成,研究学者开始认为这类黏性物质是糖蛋白或者是碳水化合物—蛋白质的复杂化合物^[15]。后来经过大量

的研究,逐渐发现这类黏性物质是由许多带有分支的重复单位构成的多糖^[16]。

来自于乳酸菌的 HoPS 分子量在 $4.0 \times 10^4 \sim 6.0 \times 10^6$ 之间^[17],可以分为以下四类:(1) α -D-葡聚糖,其中有葡萄糖残基以 α -1,6 键连接,同时在 α -1,3 位有不同程度的分支,少部分在 α -1,2 位和 α -1,4 位出现分支,例如 *Lb. Parabuchneri* 33^[18]、*S. sobrinus*^[18]、*Lb. reuteri* 180^[19]和 *Lb. reuteri* 35-5^[20]代谢产生的 EPS;有的葡萄糖残基以 α -1,3 键连接,在 α -1,3 位出现分支的结构,例如 *Lb. reuteri* ML1^[21]和 *Leuconostoc mesenteroides* NRRL B-523^[22]代谢产生的 EPS;有的葡萄糖残基以 α -1,4 键连接,在 α -1,6 位出现分支的结构,例如 *Lb. reuteri* LB BIO^[123]代谢产生的 EPS;有的葡萄糖残基以 α -1,6 键和 α -1,3 键连接,在 α -1,3 位出现分支的结构,例如 *S. gordonii* CH1^[24]代谢产生的 EPS。(2) β -D-葡聚糖,葡萄糖残基以 β -1,3 键连接,在 β -1,2 处出现分支的结构,例如 *Pediococcus damnosus* 2.6^[24]和 *Lb. brevis* G-77^[25]代谢产生的 EPS。(3) β -D-果聚糖,果糖残基以 β -2,6 键连接,在 β -2,1 处出现分支的结构,例如 *Lb. frumenti*^[26]代谢产生的 EPS;果糖残基以 β -2,1 键连接,在 β -2,6 处出现分支的结构,例如 *S. mutans* Ingbritt A^[27]代谢产生的 EPS。(4)其他,聚半乳糖,由结构一致的重复单体以不同的糖苷键连接而成的。

HePS 分子量在 $10^4 \sim 6.0 \times 10^6$ 之间^[28],与 HoPS 相比结构更为复杂。HePS 由分支(在 C2, C3, C4 或 C6)或无分支的重复单元组成。乳酸菌 HePS 重复单元的组成成分有单糖,单糖衍生物和取代单糖。不同的 HePS,其重复单元中的单糖种类和连接方式也不同。通常有 D-葡萄糖、D-半乳糖和 L-鼠李糖,有时也会出现其他戊糖和己糖,如 D-甘露糖, D-蔗糖, L-岩藻糖, D-木糖和 D-阿拉伯糖。少数 EPS 中还存在 N-乙酰葡萄糖胺、N-乙酰半乳糖胺和葡萄糖醛酸,有时在非糖残基中可能存在其他基团如磷酸基、乙酰基和甘油等。这些单糖多以 α -键或 β -键连接的吡喃或呋喃糖的形式存在。自 1990 年 Doco 等^[29]首次报道了 *S. thermophilus* 乳酸菌 HePS 的重复单元结构以来,国内外学者对乳酸菌 HePS 的结构又做了大量研究,表 1 总结了部分已报道的乳酸菌 HePS 单糖组成。

虽然乳酸菌 HePS 的种类很多,但它们都是由 α -和 β -连接的糖重复单元所组成的多糖。糖重复单元中的单糖组成也比较简单,它们几乎总含有 D-葡萄

表 1 部分乳酸菌 HePS 单糖组成

Table 1 Monosaccharide composition of some heteropolysaccharides produced by lactic acid bacteria

菌种	单糖组成	比例	参考文献
<i>Lactobacillus Fermentum</i> TDS030603	葡萄糖:半乳糖	3:1	[30]
<i>Lactobacillus kefiranofaciens</i>	葡萄糖:半乳糖	2:4	[31]
<i>Lactobacillus rhamnosus</i> KL37B	葡萄糖:半乳糖	3:6	[32]
<i>lactis</i> IPLA-R1	葡萄糖:半乳糖:鼠李糖	1:2:3	[33]
<i>Lactobacillus johnsonii</i> 142	葡萄糖:半乳糖	1:4	[34]
<i>Lactobacillus helveticus</i> Lb161	葡萄糖:半乳糖	5:2	[35]
<i>Lactobacillus helveticus</i> K16	葡萄糖:半乳糖	4:2	[36]
<i>Escherichia coli</i> 180/C3	葡萄糖:半乳糖:核糖	1:2:1	[37]
<i>Lactobacillus rhamnosus</i> GG	葡萄糖:半乳糖:鼠李糖	1:4:1	[38]
<i>Streptococcus thermophilus</i> THS	葡萄糖:半乳糖	3:2	[39]
<i>Lactobacillus delbrueckii</i> ssp. <i>bulgaricus</i> LBB.B26	葡萄糖:半乳糖	2:3	[40]
<i>Lactobacillus delbrueckii</i> ssp. <i>bulgaricus</i> LBB.B332	葡萄糖:半乳糖:鼠李糖	1:2:2	[41]
<i>Lactobacillus acidophilus</i> 5e2	葡萄糖:半乳糖	4:3	[42]
<i>Lactobacillus pentosus</i> LPS26	葡萄糖:鼠李糖	3:2	[43]

糖、D-半乳糖和 L-鼠李糖。其中 D-半乳糖常以 D-吡喃半乳糖(D-Galp)和 D-呋喃半乳糖(D-Galf)的形式存在,而 D-葡萄糖和 L-鼠李糖常以 D-吡喃葡萄糖(D-Glcp)和 L-吡喃鼠李糖(L-Rhap)的形式出现。它们三者的比例也不尽相同,少数 HePS 重复单位中含有 N-乙酰葡萄糖胺(GlcpNAc)和葡萄糖醛酸等取代基,如 *Lb. acidophilus* 5e2^[42] 和 *Lb. pentosus* LPS26^[43]。

EPS 的一级结构决定了它的高级结构,其结构层次分类与蛋白质大致相同,也可以分为一级、二级、三级、四级结构。EPS 的二级结构是指多糖的骨架链内以氢键结合所形成的聚合体,即多糖分子的主链构象并不涉及侧链的空间排布。二级结构进一步卷曲、折叠形成特定构象的三级结构。多糖的四级结构是多糖链间的相互协同结合,即亚单位现象。由于乳酸菌 EPS 的种类繁多、结构多样,目前对于其结构及与功能的关系的报道还相对较少。

3 乳酸菌 EPS 功能特性

乳酸菌具有公认的安全性(generally recognized as safe, GRAS),在乳制品或其他发酵产品中有着广泛的应用。目前,除了右旋糖酐外,还未见有其他乳酸菌 EPS 商业化生产。乳酸菌 EPS 作为乳酸菌在乳

制品如酸乳、干酪发酵代谢产生的天然产物,对乳制品的品质有着重要的影响。同时,乳酸菌 EPS 还具有 良好的保健功能。由于乳酸菌 EPS 具有独特的物理学和生理学特性,使其在酸乳、干酪生产,保健食品的开发及医药等方面有着巨大的应用潜力。

3.1 乳酸菌 EPS 的物理学特性

发酵乳的重要结构特征是其硬度和持水力,这些特性和它的凝胶结构有关。发酵乳微观结构显示,在细胞表面和乳蛋白网络之间存在胞外多糖^[44],EPS 可以干扰酪蛋白在凝胶过程中与其他不稳固凝结物的结合^[45]。为了研究 EPS 对发酵乳黏度的影响,Ayala-Hernandez 等^[46]从 *Lactococcus lactis* subsp. *cremoris* JFR1 发酵液中分离纯化得到 EPS,并将其加入到发酵乳中,调节 pH 到 5.6 和 6.7,在不同时间段取样,并在 4℃下放置 6 h 后测定黏度,研究结果表明随着 EPS 含量的提高,发酵乳的黏度也有显著的提高,而 pH 未对黏度产生显著影响。Hassan 等^[47]发现产 CPS 嗜酸链球菌均能够提高发酵乳的黏度,而产 SPS 的菌株比仅产 CPS 的菌株能够更有效地提高发酵乳的拉伸性能。在欧洲一些国家,由于禁止在乳制品中添加稳定剂,所以乳酸菌 EPS 这种提高发酵乳黏度和改善发酵酸质构的特性就显得尤为

重要^[48]。Purwandari 等^[5]在不同温度下用产 EPS 菌株 *S. thermophilus* 发酵牛乳,发现 EPS 的含量对发酵乳的质构没有显著影响。Rawson 等^[49]发现产 SPS 的乳酸菌能够增加产品的粘性,但不一定能增加紧实程度和弹性。Perry 等^[50]研究了产 EPS 乳酸菌发酵剂对低脂 Mozzarella 干酪的水分和融化特性的影响,研究发现产 EPS 的发酵剂可以提高干酪的保水性和产量,改善干酪质构。多项研究表明乳酸菌 EPS 影响发酵乳的流变学特性,因此研究者普遍认为酪蛋白在随 pH 降低而凝固时与 EPS 之间的相互作用是影响凝乳质构的关键所在。由于乳酸菌 EPS 具有独特的流变特性,可作为稳定剂、凝胶剂、增稠剂在食品中使用。

3.2 乳酸菌 EPS 的生理学特性

3.2.1 乳酸菌 EPS 的抗肿瘤作用

1982 年日本学者 Shiomi 等^[51]报道了乳酸菌 EPS 具有抗肿瘤作用,引起了众多学者对乳酸菌 EPS 抗肿瘤活性的研究兴趣。研究表明有些乳酸菌产的 EPS 具有抗肿瘤特性。

邢书函等^[52]从藏灵菇中筛选出产 EPS 的干酪乳杆菌 KL1,并研究了其纯化后的 EPS 对人结肠癌细胞 HCT-8 的增殖抑制和诱导细胞凋亡作用。用 CCK-8 法检测细胞活力,结果表明 EPS 能有效降低 HCT-8 的活力并抑制其增殖,且细胞生长抑制率呈时间-剂量依赖性。用 Annexin V-FITC 试剂盒检测细胞凋亡情况,表明 EPS 处理组的阳性细胞明显高于对照组,由此判断 EPS 可诱导 HCT-8 细胞凋亡的发生,从而抑制 HCT-8 细胞的增殖。冯美琴等^[53]研究发现植物乳杆菌 70810 产生的 EPS-1 和 EPS-2 对体外培养的大肠癌细胞 HT-29 的增殖均具有明显的抑制作用,随着 EPS 浓度的增加,抑制率逐渐增大。阳性对照 5-Fu 在 50 $\mu\text{g/mL}$ 时,对肿瘤细胞的抑制率达到 68.51%。但组分 EPS-2 的抑制率明显高于 EPS-1,原因可能与其结构参数如分子质量、单糖组成等有关。Haroun 等^[54]从 *Lb. plantarum* NRRL B-4496 中分离得到一种以 β -(1 $\rightarrow$ 4)和 β -(1 $\rightarrow$ 6)键连接而成的葡聚糖,发现它在体外可以抑制六种癌细胞(肠道癌细胞 CACO、宫颈癌细胞 HELA、结肠癌细胞 HCT116、肝癌细胞 HEPG2、乳腺癌细胞 MCF7、喉癌细胞 HEP2)的生长,其半抑制浓度分别为 9.07、15.8、17.6、19.9、24.2、34.7 $\mu\text{g/mL}$ 。并可以抑制小鼠体内欧利希氏腹水癌细胞的生长,小鼠的平均存活时间延长了

88.9%。Liu 等^[55]发现 *Lb. casei* 01 代谢产生的 EPS 能显著抑制结肠癌细胞 HT-29 增殖,但小肠上皮细胞 407 不会受到影响并可以减少细胞毒素 4-硝基喹啉-1-氧化物的侵害。

3.2.2 乳酸菌 EPS 的抗氧化作用

自由基和脂质过氧化产物是引起氧化损伤的重要原因,自由基的清除、抑制脂质氧化也是评价抗氧化性的重要指标。大量研究表明,一些乳酸菌 EPS 具有抗氧化作用。许女等^[56]研究了干酪乳杆菌 KW3 产生的 EPS 抗氧化活性,体外试验表明,当 EPS 浓度为 200 $\mu\text{g/mL}$ 时,其对 DPPH 自由基的清除率为 37.53%,FRAP 值为 $(600.16 \pm 15.23)\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ $\mu\text{mol/L}$ 。体内抗氧化试验显示 EPS 可显著降低衰老小鼠血清、肝和脑组织中的 MDA 含量,提高其 SOD 和 GSH-Px 活性。孟祥升等^[57]研究发现副干酪乳杆菌 H9 产生的 EPS 抗氧化能力随浓度升高而增强,当 EPS 浓度达到 200 mg/L 时,其对羟自由基、超氧自由基和 DPPH 自由基清除率分别为 $(55.3 \pm 1.5)\%$ 、 $(68.7 \pm 1.1)\%$ 和 $(70.8 \pm 0.6)\%$ 。颜炳祥等^[58]研究了硒化的 EPS 抗氧化活性,结果表明硒化的 EPS 总抗氧化能力及对羟自由基的清除能力增强,而对超氧阴离子自由基的清除能力变化不大。Kanmani 等^[59]研究发现 *S. phocae* PI80 代谢产生的 ESP 在体外对羟自由基和超氧自由基具有较强的清除能力。Pan 等^[60]从 *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* 12 中分离得到一种分子量为 6.9×10^5 Da,且大部分由果糖和鼠李糖组成的 EPS,研究发现其不仅对羟自由基和超氧阴离子自由基具有较强的清除能力,还可以提高小鼠体内过氧化氢酶和超氧化物歧化酶的活力。

3.2.3 乳酸菌 EPS 的免疫调节作用

近些年,有关乳酸菌 EPS 的免疫调节作用已成为研究的热点。刘佳等^[61]研究了硒化乳酸菌胞外多糖(Se-EPS)对小鼠腹腔巨噬细胞免疫活性的影响,结果显示 Se-EPS 能够显著增强体外巨噬细胞的吞噬活性,提高 NO 和 TNF- α 的分泌量(NO 可杀伤入侵的细菌、真菌等微生物和肿瘤细胞等,同时在炎症损伤方面起着十分重要的作用;NF- α 是迄今为止所发现的直接杀伤肿瘤作用最强的生物活性因子之一,且可作为免疫的第一介质),并且在 Se-EPS 浓度为 50 ~ 1000 $\mu\text{g/mL}$ 之间呈浓度依赖性增加。说明 Se-EPS 有助于促进巨噬细胞的细胞介导免疫反应,增强免疫调节作用。Kang 等^[62]发现 *Lb. paracasei* KB28 合成

的EPS能够促进小鼠体内巨噬细胞NF- α 和免疫第二介质IL-6、IL-12的分泌。Ruas-Madiedo等^[63]研究发现 *Bifidobacterium animalis* ssp. *lactis* A1、IPLA-R1、*Bifidobacterium longum* NB667和*Lb. rhamnosus* GG代谢产生的EPS在1 $\mu\text{g/mL}$ 时可以抵御体外真核细胞的细胞毒素,保护人体免受病原体侵害。Wu等^[8]发现当*Bifidobacterium longum* BCRC 14634产生的EPS含量达到80 $\mu\text{g/mL}$ 时可显著抑制7种导致食物腐败的致病菌的活力。

3.2.4 乳酸菌EPS的益生特性

乳酸菌EPS可作为益生元加以利用。益生元是一类非消化性的物质,但可作为底物被肠道正常菌群利用,能选择性刺激结肠内一种或几种细菌生长,对宿主健康起到有益作用。Looijesteijn等^[64]对*Lactis* subsp. *cremoris* NZ4010产生的胞外多糖的不可消化性进行了研究,用含EPS的饲料对老鼠进行体内试验,发现在老鼠粪便中的胞外多糖接近100%,由此表明胞外多糖在肠道中没有消化。目前主要应用的益生菌(乳杆菌和双歧杆菌)都能够产生EPS,因此乳酸菌及其发酵制品的生理功能可能归功于其细胞壁的成分,尤其是EPS。乳酸菌EPS也可以促进菌体在肠粘膜上的非特异性粘附作用,其中CPS使菌体更容易在肠道内定植。EPS由于能够增加食品的粘度,使得发酵乳制品可以再在胃肠道内的存留更长的时间,对益生菌在肠道内的作用十分有益。所以对于一株高产具有良好粘附性的EPS的益生菌来说,更具有应用价值。

3.2.5 其他

乳酸菌EPS对细胞体有着保护作用,它有助于细胞抵御不良环境、免受毒害、便于菌体附着在固体表面^[65]。Buijssen等^[66]研究发现SPS可保护细菌免受机械力的破坏以及抗菌物质破坏细胞。Cerning等^[67]发现菌体在干燥、高温或冷冻等极端条件下,可以利用具有高亲水性的胞外多糖间质存留的水保护菌体。Trevors等^[68]的研究证明当菌体遭遇外源病原物的侵袭时,外膜包被着具有粘液状的EPS能够有效保护菌体免受病原物或噬菌体的识别或吞噬。此外,乳酸菌EPS还具有降血压、降血脂、降胆固醇、缓解乳糖不耐症、抑制有害微生物和预防腹泻等功能特性^[69-71]。

4 结 语

对于乳酸菌EPS的结构和功能方面的研究目前

已取得一些进展,然而仍有一些方面需要进一步研究,其中乳酸菌EPS结构与功能的关系需要在今后的研究中深入探讨,该研究将主要包含以下两方面的内容:(1)多糖表现出的良好物理学特性与多糖分子结构之间的关系,(2)分子结构的特异性与增强免疫、抗肿瘤等良好生理学特性之间的关系。这些关系对乳酸菌EPS的开发应用具有重要的研究意义。随着今后结构与功能关系的阐明,可以尝试从基因和分子水平构建出具有目标功能的乳酸菌EPS。另一方面,需要发展新技术将具有优良功能特性的乳酸菌EPS应用到生产实践中,继续深入开展关于发酵乳产品中乳酸菌EPS的研究,并逐步扩展其在食品工业领域中的应用范围。

参考文献

- [1] Sutherland IW. Bacterial exopolysaccharides[J]. Adv Microb Physiol, 1972, 8: 142-213.
- [2] Ricciardi A, Clementi F. Exopolysaccharide from *lactic acid bacteria*: Structure, production and technological applications [J]. Ital J Food Sci, 2000, 1: 23-45.
- [3] Mende S, Peter M, Bartels K, et al. Addition of purified exopolysaccharide isolates from *S. thermophilus* to milk and their impact on the rheology of acid gels [J]. Food Hydrocolloids, 2013, 32: 178-185.
- [4] Zhang TH, Zhang CH, Li SH, et al. Growth and exopolysaccharide production by *Streptococcus thermophilus* ST1 in skim milk [J]. Braz J Microbiol, 2011, 42: 1470-1478.
- [5] Purwandari U, Shah NP, Vasiljevic T. Effects of exopolysaccharide-producing strains of *Streptococcus thermophilus* on technological and rheological properties of set-type yoghurt [J]. Int Dairy J, 2007, 17: 1344-1352.
- [6] Girard M, Schaffer-Lequart C. Attractive interactions between selected anionic exopolysaccharides and milk proteins [J]. Food Hydrocolloids, 2007, 9: 1-10.
- [7] Zhang L, Liu CY, Li D, et al. Antioxidant activity of an exopolysaccharide isolated from *Lactobacillus plantarum* C88 [J]. Int J Biol Macromol, 2013, 54: 270-275.
- [8] Wu MH, Pan TM, Wu JY, et al. Exopolysaccharide activities from probiotic bifidobacterium: Immunomodulatory effects (on J774A.1 macrophages) and antimicrobial properties [J]. Int J Food Microbiol, 2010, 144: 104-110.
- [9] Uchida M, Ishii I, Inoue C. Kefiran reduces atherosclerosis in rabbits fed a high cholesterol diet [J]. J Atheroscler Thromb, 2010, 17: 980-988.
- [10] 杨贞耐, 张雪. 乳酸菌胞外多糖的流变学特性和分子结构修饰[J]. 食品科学, 2007, 28(12): 535-538.

- Yang ZN, Zhang X. Rheological characterization and molecular structural modification of exopolysaccharides produced by lactic acid bacteria [J]. Food Sci, 2007, 28(12): 535–538.
- [11] Hassan AN. Possibilities and challenges of exopolysaccharide-producing lactic cultures in dairy foods [J]. J Dairy Sci, 2008, 91: 1282–1298.
- [12] Hijum V, Kralj S, Ozimek, LK, *et al.* Structure–function relationships of glucansucrase and fructansucrase enzymes from *Lactobacillus acidophilus* [J]. Microbiol Mol Biol R, 2006, 70: 157–176.
- [13] Vuyst LD, Vin FD, Vaningelgem F, *et al.* Recent developments in the biosynthesis and applications of heteropolysaccharides from lactic acid bacteria [J]. Int Dairy J, 2001, 11: 687–707.
- [14] Welman AD, Maddox IS. Exopolysaccharides from lactic acid bacteria: perspectives and Challenges [J]. Trends Biotechnol, 2003, 21: 269–274.
- [15] Garca-Garibay M, Marshall VM. Polymer production by *Lactobacillus delbrueckii* ssp. *bulgaricus* [J]. J Appl Bacteriol, 1991, 70: 325–328.
- [16] Ceming J, Renard C, Thibault JF, *et al.* Carbonsource requirement for exopolysaccharide production by *Lactobacillus casei* CG11 and partial structure analysis of the polymer [J]. Appl Environ Microbiol, 1994, 60: 3914–3919.
- [17] Ruas-Madiedo P, Hugenholtz J, Zoon P. An overview of the functionality of exopolysaccharides produced by lactic acid bacteria [J]. Int Dairy J, 2002, 12: 163–171.
- [18] Kralj S, van Geel-Schutten IGH, Dondorff MMG, *et al.* Glucan synthesis in the genus *Lactobacillus*: isolation and characterization of glucansucrase genes, enzymes and glucan products from six different strains [J]. Microbiology, 2004, 150: 3681–3690.
- [19] van Leeuwen SS, Kralj S, van Geel-Schutten IN, *et al.* Structural analysis of the a-D-glucan (EPS180) produced by the *Lactobacillus reuteri* strain 180 glucansucrase GTF180 enzyme [J]. Carbohydr Res, 2008, 343: 1237–1250.
- [20] van Leeuwen SS, Kralj S, van Geel-Schutten IN, *et al.* Structural analysis of the a-D-glucan (EPS35-5) produced by the *Lactobacillus reuteri* strain 35-5 glucansucrase GTFA enzyme [J]. Carbohydrate Res, 2008, 343: 1251–1265.
- [21] Sidebotham RL. Dextran [J]. Adv Carbohydr Chem Biochem, 1974, 30: 371–444.
- [22] Kralj S, Stripling E, Sanders P, *et al.* Highly hydrolytic reuteran-sucrase from probiotic *Lactobacillus reuteri* strain ATCC 55730 [J]. Appl Environ Microbiol, 2005, 71: 3942–3950.
- [23] Vickerman MM, Sulavik MC, Minick PE, *et al.* Changes in the carboxyl-terminal repeat region affect extracellular activity and glucan products of *Streptococcus gordonii* glucosyltransferase [J]. Infect Immun, 1996, 64: 5117–5128.
- [24] Dueñas-Chasco MT, Rodríguez-Carvajal MA, Tejero-Mateo P, *et al.* Structural analysis of the exopolysaccharides produced by *Lactobacillus* ssp. G-77 [J]. Carbohydr Res, 1998, 307: 125–133.
- [25] Dueñas-Chasco MT, Rodríguez-Carvajal MA, Tejero-Mateo P, *et al.* Structural analysis of the exopolysaccharides produced by *Pediococcus damnosus* 2.6 [J]. Carbohydr Res, 1997, 303: 453–458.
- [26] Tieking M, Korakli M, Ehrmann MA, *et al.* In situ production of exopolysaccharides during sourdough fermentation by cereal and intestinal isolates of lactic acid bacteria [J]. Appl Environ Microbiol, 2003, 69: 945–952.
- [27] Baird JK, Longyear VMC, Ellwood DC. Water insoluble and soluble glucans produced by extracellular glycosyltransferases from *Streptococcus mutans* [J]. Microbios, 1973, 8: 143–150.
- [28] Tallon R, Bressollier P, Urdaci MC. Isolation and characterization of two exopolysaccharides produced by *Lactobacillus plantarum* EP56 [J]. Res Microbiol, 2003, 154(10): 705–712.
- [29] Doco T, Wieruszkeski JM, Fournet B, *et al.* Structure of an exocellular polysaccharide produced by *Streptococcus thermophilus* [J]. Carbohydr Res, 1990, 198: 313–321.
- [30] Gerwig GJ, Dobruchowska, Shi T, *et al.* Structure determination of the exopolysaccharide of *Lactobacillus fermentum* TDS030603—A revision [J]. Carbohydr Res, 2013 (In Press, DOI: 10.1016/j.carres.2013.04.026)
- [31] Furuno T, Nakanishi M. Kefiran Suppresses Antigen-Induced Mast Cell Activation [J]. Biol Pharm Bull, 2012, 35(2): 178–183.
- [32] Gorska-Fraczek S, Sandstrom C, Kenne L, *et al.* Structural studies of the exopolysaccharide consisting of a nonasaccharide repeating unit isolated from *Lactobacillus rhamnosus* KL37B [J]. Carbohydr Res, 2011, 346: 2926–2932.
- [33] Leivers S, Hidalgo-Cantabrana C, Robinson G, *et al.* Structure of the high molecular weight exopolysaccharide produced by *Bifidobacterium animalis* subsp. *lactis* IPLA-R1 and sequence analysis of its putative eps cluster [J]. Carbohydr Res, 2011, 346: 2710–2717.
- [34] Górka S, Jachymek W, Rybka J, *et al.* Structural and immunological studies of neutral exopolysaccharide produced by *Lactobacillus johnsonii* 142 [J]. Carbohydr Res, 2010, 345: 108–114.
- [35] Staaf M, Yang Z, Huttunen E, *et al.* Structural elucidation of the viscous exopolysaccharide produced by *Lactobacillus helveticus* Lb161 [J]. Carbohydr Res, 2000, 326: 113–119.
- [36] Yang Z, Staaf M, Huttunen E, *et al.* Structure of a viscous exopolysaccharide produced by *Lactobacillus helveticus* K16 [J]. Carbohydr Res, 2000, 329: 465–469.
- [37] Urbina F, Nordmark E, Yang Z, *et al.* Structural elucidation of

- the O-antigenic polysaccharide from the enteroaggregative *Escherichia coli* strain 180/C3 and its immunochemical relationship with *E. coli* O5 and O65 [J]. *Carbohydr Res*, 2005, 304: 645–650.
- [38] Landersjö C, Yang Z, Huttunen E, *et al.* Structural studies of the exopolysaccharide produced by *Lactobacillus rhamnosus* strain GG (ATCC 53103) [J]. *Biomacromolecules*, 2002, 3: 880–884.
- [39] Nordmark E, Yang Z, Huttunen E, *et al.* Structural studies of an exopolysaccharide produced by *Streptococcus thermophilus* THS [J]. *Biomacromolecules*, 2005, 6: 105–108.
- [40] Sanchez-Medina I, Gerwig GT, Zoltan L, *et al.* Structure of a neutral exopolysaccharide produced by *Lactobacillus delbrueckii* ssp. *bulgaricus* LBB.B26 [J]. *Carbohydr Res*, 2007, 342: 2430–2439.
- [41] Sanchez-Medina I, Gerwig GT, Zoltan L, *et al.* Structural determination of a neutral exopolysaccharide produced by *Lactobacillus delbrueckii* ssp. *bulgaricus* LBB.B332 [J]. *Carbohydr Res*, 2007, 342: 2735–2744.
- [42] Laws AP, Chadha MJ, Chacon-Romero M, *et al.* Determination of the structure and molecular weights of the exopolysaccharide produced by *Lactobacillus acidophilus* 5e2 when grown on different carbon feeds [J]. *Carbohydr Res*, 2008, 343: 301–347.
- [43] Rodriguez-Carvajal MA, Sanchez JI, Campelo AB, Structure of the high-molecular weight exopolysaccharide isolated from *Lactobacillus pentosus* LPS26 [J]. *Carbohydr Res*, 2008, 343: 3066–3070.
- [44] Vuyst LD, Degeest B. Heteropolysaccharides from lactic acid bacteria [J]. *FEMS Microbiol Rev*, 1999, 23: 153–177.
- [45] Marshall VM, Rawson HL. Effects of exopolysaccharide-producing strains of thermophilic lactic acid bacteria on the texture of stirred yoghurt [J]. *Int J Food Sci Tech*, 1999, 34: 137–143.
- [46] Ayala-Hernandez I, Hassan A, Goff HD, *et al.* Production, isolation and characterization of exopolysaccharides produced by *Lactococcus lactis* subsp. *cremoris* JFR1 and their interaction with milk proteins: Effect of pH and media composition [J]. *Int Dairy J*, 2008, 18: 1109–1118.
- [47] Hassan AN, Frank JF, Schmidt KA, *et al.* Rheological properties of yogurt made with encapsulated nonropy lactic cultures [J]. *J Dairy Sci*, 1996, 79: 2091–2097.
- [48] De Vuyst L, De Vin F, Kamerling JP. Exopolysaccharides from lactic acid bacteria [J]. *Compr Glycosci*, 2007, 2: 477–518.
- [49] Rawson HL, Marshall VM. Effect of “ropy” strains of *Lactobacillus Delbrueckii* ssp. *bulgaricus* and *Streptococcus thermophilus* on rheology of stirred yoghurt [J]. *Int J Food Sci Tech*, 1997, 32: 213–220.
- [50] Perry DB, Mc Mahon DJ, Oberg CJ. Effect of exopolysaccharide-producing cultures on moisture retention in low fat mozzarella cheese [J]. *J Dairy Sci*, 1997, 80: 799–805.
- [51] Shiomi M, Sasaki K, Murofushi M, *et al.* Antitumor activity in mice of orally administered polysaccharide from Kefir grain [J]. *Jpn J Med Sci Biol*, 1982, 35(2): 75–80.
- [52] 邢书涵, 连正兴, 孙勇, 等. 藏灵菇源干酪乳杆菌 KL1 胞外多糖抑制人结肠癌细胞增殖的研究[J]. *食品科学*, 2012, 33(7): 284–288.
- Xing SH, Lian ZX, Sun Y, *et al.* Inhibitory effect of exopolysaccharides produced by *Lactobacillus casei* strain KL1 from tibetan kefir on proliferation of human colon cancer cells [J]. *Food Sci*, 2012, 33(7): 284–288.
- [53] 冯美琴, 张琦, 玛依诺·木图拉, 等. 植物乳杆菌胞外多糖的脱色及其体外抑瘤效应[J]. *食品科学*, 2011, 32(21): 107–111.
- Feng MQ, Zhang Q, Mutuvulla M, *et al.* Decolorization and anti-tumor activity *in vitro* of exopolysaccharides from *Lactobacillus plantarum* 70810 [J]. *Food Sci*, 2011, 32(21): 107–111.
- [54] Haroun BM, Refaat BM, El-Menoufy HA, *et al.* Structure analysis and antitumor activity of the exopolysaccharide from probiotic *Lactobacillus plantarum* NRRL B- 4496 *in vitro* and *in vivo* [J]. *J App Sc Res*, 2013, 9(1): 425–434.
- [55] Liu CT, Chu FJ, Chou CC, *et al.* Antiproliferative and anticytotoxic effects of cell fractions and exopolysaccharides from *Lactobacillus casei* 01 [J]. *Mutat Res*, 2011, 721: 157–162.
- [56] 许女, 习傲登. 干酪乳杆菌 KW3 产胞外多糖的研究[J]. *中国食品学报*, 2012, 12(7): 42–47.
- Xu N, Xi AD. Study on exopolysaccharide of *Lactobacillus casei* KW3 [J]. *J Chine Inst Food Sci Tech*, 2012, 12(7): 42–47.
- [57] 孟祥升, 李博. 副干酪乳杆菌及其胞外多糖的抗氧化性研究[J]. *食品科技*, 2012, 37(09): 48–53.
- Meng XS, Li Bo. Antioxidant activity of *Lactobacillus paracase* and its exopolysaccharides [J]. *Food Sci Tech*, 2012, 37(09): 48–53.
- [58] 颜炳祥, 潘道东, 曾小群. 乳酸菌胞外多糖硒化修饰及其抗氧化活性研究[J]. *中国食品学报*, 2012, 12(2): 15–23.
- Yan BX, Pan DD, Zeng XQ. Study on selenium modification and antioxidant activity of lactic acid bacteria exopolysaccharides [J]. *J Chin Inst Food Sci Tech*, 2012, 12(2): 15–23.
- [59] Kanmani P, kumar RS, Yuvaraj N, *et al.* Production and purification of a novel exopolysaccharide from lactic acid bacterium *Streptococcus phocae* PI80 and its functional characteristics activity *in vitro* [J]. *Bioresource Technol*, 2011, 102: 4827–4833.
- [60] Pan DD, Mei XM. Antioxidant activity of an exopolysaccharide purified from *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* 12 [J]. *Carbohydr Polym*, 2010, 80: 908–914.

- [61] 刘佳, 潘道东. 硒化乳酸菌胞外多糖对小鼠腹腔巨噬细胞免疫功能的影响[J]. 营养学报, 2013, 35(1): 35–38.
- Liu J, Pan DD. The Immunomodulatory effects of selenium exopolysaccharide on mouse peritoneal macrophages [J]. Acta Nutr Sin, 2013, 35(1): 35–38.
- [62] Kang H, Choi HS, Kim JE, *et al.* Exopolysaccharide- overproducing *Lactobacillus paracasei* KB28 induces cytokines in mouse peritoneal macrophages via modulation of NF- κ B and MAPKs [J]. J Microbiol Biotechnol, 2011, 21(11): 1174–1178.
- [63] Ruas-Madiedo P, Medrano M, Salazar N, *et al.* Exopolysaccharides produced by *Lactobacillus* and *Bifidobacterium* strains abrogate *in vitro* the cytotoxic effect of bacterial toxins on eukaryotic cells [J]. J Appl Microbiol, 2010, 109: 2079–2086.
- [64] Ruijsenaars J, Stingle F. Biodegradability of food-associated extracellular polysaccharide [J]. Curr Microbiol, 2000, 40(3): 194–199.
- [65] Leigh JA, Walker GC. Exopolysaccharides of *Rhizobium*: Synthesis, regulation and symbiotic function [J]. Trends Genet, 1994, 10: 63–67.
- [66] Buijssen KJDA, Harmsen HJM, Van der Mei HC, *et al.* *Lactobacilli*: important in biofilm formation on voice prostheses [J]. Otolaryngol Head Neck Surg, 2007, 137: 505–507.
- [67] Cerning J, Renard CMGC, Thibault JF, *et al.* Carbon source requirements for exopolysaccharide production by *Lactobacillus casei* CG11 and partial structure analysis of the polymer [J]. Appl Environ Microbiol, 1994, 60: 3914–3919.
- [68] Trevors JT, Barkay T, Bourquin W. Gene transfer among bacteria in soils and aquatic environments: a review [J]. Can J Microbiol, 1987, 33: 191–198.
- [69] Maeda H, Zhu X, Omura K, *et al.* Effects of an exopolysaccharide (kefir) on lipids, blood pressure, blood glucose, and constipation [J]. Biofactors, 2004, 22: 197–200.
- [70] Haroun BM, Refaat BM, El-Waseif AA, *et al.* Hypolipidemic activity of the probiotic *Lactobacillus plantarum* NRRL B-4496 and their prebiotic exopolysaccharide *in vitro* and *in vivo* [J]. J Appl Sci Res, 2013, 9(1): 1015–1020.
- [71] Grandy G, Medina M, Soria R, *et al.* Probiotics in the treatment of acute rotavirus diarrhoea. A randomized, doubleblind, controlled trial using two different probiotic preparations in Bolivian children [J]. BMC Infect Dis, 2010, 10: 253.

(责任编辑: 张宏梁)

作者简介



田政, 硕士研究生, 主要研究方向为产胞外多糖乳酸菌对酸奶凝固特性的影响及在发酵乳中的应用。

E-mail: tianzheng@live.cn



杨贞耐, 博士, 教授, 主要研究方向为乳品加工及交叉学科的理论和应用。

E-mail: yangzhennai@th.btbu.edu.cn