



*Streptococcus thermophilus*의 자연적 형질전환 메커니즘과 *Leuconostoc* 속 세균에서 그 메커니즘의 추론

박재용*

대구가톨릭대학교 식품영양학과

Natural Transformation of *Streptococcus thermophilus* and the Possibility of Identifying the Mechanism in the Genus *Leuconostoc*

Jae-Yong Park*

Department of Food Science and Nutrition, Catholic University of Daegu, Gyengsan 712-702, Korea

Abstract: Natural genetic transformation is one of mechanism for horizontal transfer of genetic elements in bacteria which is an integral part of the physiology of bacteria. *Streptococcus thermophilus* utilize a novel quorum sensing system to control for development of natural competence which composes Rgg-type response regulator (ComR) and hydrophobic peptide pheromone (ComS). Matured ComS is released outside of cell during early exponential phase when growing in peptide free chemical defined medium (CDM). Matured ComS is transported via Ami (oligopeptide transport system) form outside to cytoplasm, and then bind to ComR. Activated ComR (matured ComS combining form of ComR) induces transcription of *comX*, which encodes an alternative sigma factor (σ^X) that regulates expression of late competence genes. Adding synthetic matured form of ComS to CDM, it can induce genetic transformation of *S. thermophilus*. The genus *Leuconostoc* has not been identified natural transformation mechanism even though presenting homologous genes related with late competence development. The study for identifying natural transformation mechanism of *Leuconostoc* can realize development of improved strains for kimchi industry.

Keywords: natural genetic transformation, *Streptococcus thermophilus*, *Leuconostoc*, kimchi

서 론

한국의 전통발효식품인 김치는 살균과정 없이 발효를 진행하기 때문에, 원재료에서 유래된 여러가지 다양한 미생물들이 발효에 관여하게 되며, 최근의 특이 이들 중 주종을 이루는 것은 *Leuconostoc*, *Lactobacillus*, *Weissella* 속의 여러 세균들이다(Cho *et al.*, 2006; Jung *et al.*, 2011; Park *et al.*, 2012). 그 중에서도 특히 배추김치의 발효과정에서 가장 중요한 역할을 하는 미생물 중 하나는 *Leuconostoc mesenteroides*를 비롯한 *Leuconostoc* 속 세균들로 알려져 있으며(Jung *et al.*, 2011), *Leu. mesenteroides*를 스타터로

사용하였을 때 *Leuconostoc* 속 세균이 우점종을 이루게 되어 김치내의 유리당을 보다 빠르게 소비하여 젖산과 만니톨을 생산하는 것으로 확인되었다(Jung *et al.*, 2012).

세계적인 건강발효식품으로서 김치를 세계화하기 위해서는 고품질의 김치를 일정한 품질로 유지하면서 대량생산 및 유통할 수 있는 시스템의 구축이 반드시 필요하게 되었다. 우수한 품질이 일정하게 유지되는 김치를 대량생산하기 위해서는, 김치발효에서 중요한 역할을 하는 김치유산균들, 특히 *Leuconostoc* 속 유산균들의 생리, 대사 등에 대한 깊이 있는 이해가 필수적이다. 이를 위해서는 아직까지 그 기능이 밝혀지지 않은 유전자들이 암호화하고 있는 단백질들의 기능을 밝히는 연구가 필요하다. 현재까지 전체 염기서열이 밝혀진 *Leu. mesenteroides* (Jung, *et al.*, 2012; Makarova, *et al.*, 2006), *Leu. citreum* (Kim *et al.*, 2008), *Leu. kimchii* (Oh *et al.*, 2010), *Leu. inhae* (Kim *et al.*, 2010)에서 기존에 많은 연구가 된 *Bacillus subtilis*나 *Lactococcus lactis*와 같은 GC 함량이 낮은 모델 그램 양성 세균들과의 비교 유전체학을 통해서 많은 유전자들의 기능이

*Corresponding author: Jae-Yong Park, Department of Food Science and Nutrition, Catholic University of Daegu, Gyengsan 712-702, Korea.

Tel: 82-53-850-3521, Fax: 82-53-850-3516

E-mail: jaepark@cu.ac.kr

Received October 11, 2012; Revised November 29, 2012;

Accepted December 14, 2012

예측되고 있으나, 예측된 기능을 실제로 그 유전자가 담당하고 있는지에 대한 검증에 현실적인 어려움이 있다. 또한 아직까지도 그 기능을 예측하지 못하고 있는 유전자들의 기능을 밝혀야 하는 연구도 산재되어 있다는 점에서 *Leuconostoc* 속 유산균들의 생리와 대사를 이해하는 데는 많은 연구가 필요하다. 이러한 유전자의 기능적 연구를 위해서 해당 유전자의 기능을 없애는 유전자 knock-out 기술이 수반되어야 한다. 몇몇 연구팀에서 *Leuconostoc* 속 유산균에서 적용할 수 있는 유전자 knock-out 기술 개발을 위해서 많은 시도들을 하였으나, 현재까지 성공한 사례가 없다. 유산균과 같은 Firmicutes에 속하는 *B. subtilis*의 경우, 상대적으로 매우 쉽게 목적 유전자를 knock-out시킬 수 있는데, 이는 자연적으로 일어나는 형질전환(natural genetic transformation)에 기초한 knock-out 방법을 사용하기 때문이다. 이러한 형질전환 현상은 *Streptococcus pneumoniae*를 이용한 Griffith의 유명한 실험에서 최초로 발견된 현상이다(Griffith, 1928). 지금 현재까지 이러한 자연적인 형질전환 현상이 보고된 세균은 60종 이상이며, 이들 세균들은 기본적으로 형질전환이 가능한 상태(competence)의 세포 내에서만 발현되는 DNA 수송 단백질단(type IV pili와 type II 분비 시스템)을 보유하고 있다(Chen and Dubnau, 2004). DNA를 세포내로 수송하고 상동유전자 재조합(homologous recombination)이 일어나는 메커니즘은 60여종의 세균에서 거의 비슷하나, competence 세포로 유도되는 과정은 매우 다양하여, 진화적으로 매우 가까운 중간에서만 비슷한 메커니즘을 사용하는 것으로 보인다. 최근 들어 낙농유산균인 *Streptococcus thermophilus*에서 형질전환이 가능한 상태로 유도되는 현상이 발견되면서(Gardan *et al.*, 2009), 유산균에서도 자연적 형질전환 현상을 이용한 knock-out 방법 개발의 가능성이 확인되었다. 본 총설에서는 *S. thermophilus*의 형질전환 초기반응(competence가 유도되는 반응)의 기작을 정리하고, 김치 유산균인 *Leuconostoc* 속 유산균의 후기 형질전환 유전자들(DNA 수송과 상동유전자 재조합 관련 유전자들)의 존재에 대해서 정리할 것이다.

*S. thermophilus*의 자연적 형질전환 현상

자연적인 형질전환 현상이 가장 먼저 발견된 *S. pneumoniae*와 같은 속에 속하지만 유산균인 *S. thermophilus*의 자연적 형질전환 현상은 최근까지 확인되지 않고 있었다. *S. thermophilus*의 자연적인 형질전환 현상의 메커니즘을 푸는데 첫 번째 단추는 프랑스의 Monnet 그룹에서 올리고펩타이드 수송 시스템(oligopeptide transport systems)인 Ami에 대한 연구과정에서 풀어지게 되었다. Ami는 그람 양성 세균에서 세포 내·외부로 올리고펩타이드를 수송하는 역할을 담당하는데 이는 질소원으로서의 올리고펩타이드의 흡수하는 역할 뿐만 아니라, 펩타이드 페르몬(peptide phe-

romone)을 세포 내로 전달함으로써 세균의 세포간 상호의 사소통(cell-to-cell communication) 방식인 quorum sensing에서 중요한 부분을 담당하고 있는 것으로 알려져 있다(Waters and Bassler, 2005). Monnet 그룹은 *S. thermophilus*에서 Ami를 통한 quorum sensing이 일어나는지 그리고 이 quorum sensing에 의해 세포 내 어떤 변화가 생기는데 관심이 있었다. 이들은 Ami의 C, D, E 세 개의 subunit가 knock-out된 변이주를 peptide가 없는 화학적 제한 배지(chemically-defined medium, CDM)에서 배양하면서 야생형 균주와 발현되는 단백질의 변화를 프로테옴 분석을 통해서 확인하였는데, 야생형에서는 발현되다가 ami 변이주에서는 전혀 생성되지 않는 17개의 단백질 중 7개가 *S. pneumoniae*의 후기 형질전환 단백질과 서열이 유사한 단백질이었다(Gardan *et al.*, 2009). *S. thermophilus* 배양에 주로 사용하는 M17 배지에서는 형질전환이 가능한 상태로 변화가 되지 않지만, CDM에서는 대수기 초기에 짧은 시간 동안 형질전환이 가능한 상태로 변화된다는 것도 또한 확인되었고, Ami 단백질 중 올리고펩타이드 결합 단백질인 AmiA3가 형질전환 능력을 가지게 하는데 아주 중요하다는 사실 또한 확인되었다(Gardan *et al.*, 2009).

*S. thermophilus*의 자연적 형질전환 유도 메커니즘

Monnet 그룹의 중요한 발견을 기초로, Hols 그룹에서 *S. thermophilus*의 초기 자연적 형질전환 능력 생성의 메커니즘이 거의 밝혀지게 되는데(Fontaine *et al.*, 2010), 이들은 CDM에서 *Streptococcus* 속 세균의 형질전환 유전자들의 생성의 가장 중요한 열쇠인 형질전환 유도 sigma factor를 암호화하는 comX의 발현이 증가하는 비슷한 시기에 발현이 극적으로 증가하는 새로운 유전자를 발굴하기 위해서 microarray를 이용하였다. Ami 결핍 변이주와 ComX 결핍 변이주 사이에서 발현의 변화가 100배 이상 차이가 나는 4개의 유전자 군이 발견되었으며, 이들 중 하나는 뒤에 Rgg 패밀리에 속하는 조절 단백질을 포함하고 있었고 이 단백질은 나중에 ComR로 명명되었다. 나머지 3개의 유전자군은 각각 박테리오파지 유전자를 포함하고 있었는데, 이는 자연적 형질전환 능력을 갖고 있는 여러 다른 *Streptococcus* 속 세균들에서 형질전환 능력 유도와 박테리오파지의 생산은 동시에 일어나고, 이는 외부의 DNA를 받아들이는데 유용하다는 것이 알려져 있다(Claverys *et al.*, 2007; Perry *et al.*, 2009). comR 유전자와 이웃한 24개의 아미노산을 구성된 소수성 펩타이드를 암호화하는 유전자(뒤에 comS로 명명)를 knock-out시킨 경우 comX의 발현이 전혀 일어나지 않는 것이 확인되어, comS와 comR이 형질전환이 가능한 상태로 되는데 필수적인 유전자임이 확인되었다. 또한 CDM에서 comS의 변이주를 배양하면서 합성된 ComS의 C-말

단 서열을 가진 펩타이드를 첨가한 경우 형질전환 능력이 회복되는 것으로 나타나, *comS* 유전자가 quorum sensing의 펩타이드 페르몬을 암호화하는 것으로 확인되었다. 또한 ComS의 C-말단 서열을 가진 펩타이드는 형질전환능력을 가지지 못하거나 아주 약한 다른 *S. thermophilus* 균주와 *Streptococcus salivarius* 균주의 형질전환 능력을 유도하는 것으로 확인되었다. 따라서 기존의 형질전환 능력이 확인되었던 mitis나 mutans 그룹의 Streptococci들은 histidine kinase, response regulator, 펩타이드 페르몬으로 구성된 three-component 시스템에 의해서 형질전환 능력이 유도되는 반면 salivarius 그룹은 histidine kinase를 가지지 않은 ComRS two-component 시스템에 의해서 형질전환 능력이 유도된다 (Fig. 1)(Fontaine *et al.*, 2010). 그리고 분자 사포논의 일종인 ClpC와 여기에 결합할 수 있는 MecA는 ComX를 분해시켜 형질전환 능력을 보유한 상태를 원래대로 되돌리는 역할을 한다(Fig. 1)(Björnstad and Hvarstein, 2011; Boutry *et al.*, 2012).

*S. thermophilus*의 자연적 형질전환의 응용

*S. thermophilus*의 형질전환 유도 메커니즘을 활용하여 산업적으로 활용할 수 있는 새로운 균주를 개발하려는 노력이 시도되고 있는데, 그 첫 시도는 우유에서 빠르게 산을 생성할 수 있는 변이주 개발에 관한 것이다. ComS의 C-말단 서열을 가진 펩타이드를 CDM에서 처리하여 cell-envelope protease를 암호화하는 *prtS* 유전자 부위를 염색체 상에 항생제 내성 유전자 마커 없이 삽입시킴으로써 우유에서 빠르게 산을 생성할 수 있는 균주로 개량하는데 성공하였다(Dandoy *et al.*, 2011). 이러한 예는 유산균에서 자연적 형질전환 유도 메커니즘을 밝히는 것이 학문적으로 유산균의 유전 및 생리적인 성질을 이해하는데도 도움을

주지만, 실제 산업적으로 활용 가능한 균주 개발에도 활용될 수 있다는 사실을 보여준다.

Leuconostoc 속 유산균의 자연적 형질 전환 능력 보유 가능성

김치유산균인 *Leuconostoc* 속 세균에서 유전자의 인위적인 knock-out에 성공한 사례는 현재까지 없지만 자연적인 형질전환 현상이 관찰된 보고는 있다. *Leuconostoc carnosum*에서 자연적 형질전환 electrophoration을 위해 준비된 세포를 plasmid DNA와 섞어두기만 해도 형질전환이 일어나는 것이 보고된 바 있으나 그 메커니즘은 여전히 베일에 가려져 있는 상태이다(Helmark *et al.*, 2004). 다른 속의 Streptococci들에서 관찰되었던 자연적 형질전환 현상이 최근 들어서 *S. thermophilus*에서 발견된 사실을 통해서 알 수 있듯이, *Leu. carnosum*에서 발견된 것과 같이 다른 *Leuconostoc* 속 유산균에서도 자연적 형질전환 현상이 발견될 가능성은 아직 열려있다. 또한 김치 유산균이 자연적으로 생육하는 환경인 김치에서는 제한된 영양원을 획득하기 위해서 다양한 세균들과 경쟁해야 하는 상황이며, 최근 들어 보고되고 있는 김치 유산균에 치명적인 박테리오파아지에도 노출되고 있는 환경이기 때문에 이를 극복하기 위해서 외래 DNA를 적극적으로 받아들여야 할 필요성이 있다.

전체 염기서열이 결정된 *Leu. mesenteroides*와 *Leu. citreum*의 유전체를 분석해보면, *B. subtilis*를 비롯한 자연적 형질전환 현상이 보고된 그람 양성 세균의 후기 형질전환 유전자들과 아미노산 서열에서 유사성을 갖는 후기 형질전환 유전자로 추정되는 유전자들을 다수 발견할 수 있다(Table 1). 그러나 *B. subtilis*의 초기 형질전환 유도과 관련된 유전자들과 서열의 유사성을 갖는 유전자를 *Leu-*

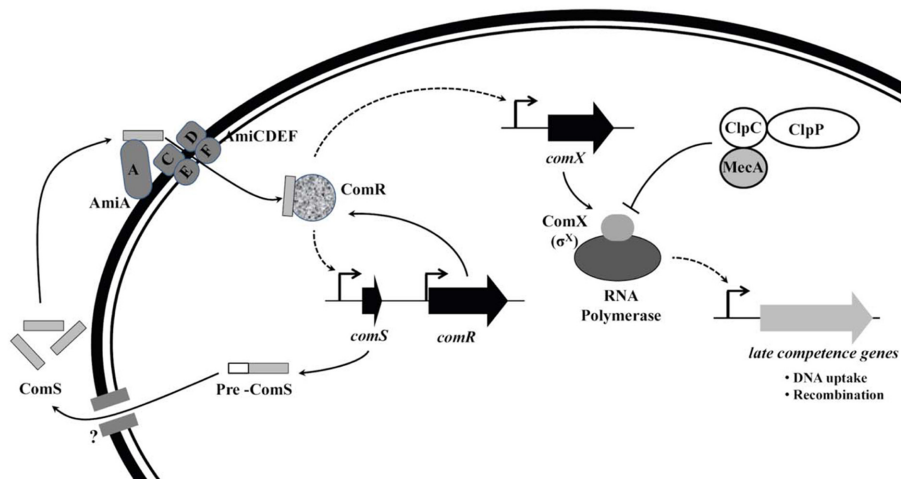


Fig. 1. Schematic representation of early competence regulation in *S. thermophilus*. Genes and its encoding proteins are connected with solid line arrows. Dashed line arrows indicate activation of gene expression.

Table 1. List of homologous genes of *Leuconostoc* with late competence genes from *B. subtilis*

Loci	Gene	Accession #	Annotated function	<i>Leu. mesenteroides</i> ATCC8293	<i>Leu. citreum</i> KM20
<i>comC</i>	<i>comC</i>	NP_390685.2	membrane protease and transmethylese	-	YP_001728872.1
	<i>comER</i>	NP_390438.1	late competence protein ComER	-	YP_001728772.1
<i>comE</i>	<i>comEA</i>	NP_390437.1	membrane bound high affinity DNA binding receptor	YP_819054.1	YP_001728615.1
	<i>comEB</i>	NP_390436.1	Putative enzyme associated to DNA transport	YP_817948.1	YP_001728591.1
	<i>comEC</i>	NP_390435.1	DNA channel for uptake in competent cell	YP_819053.1	YP_001728614.1
	<i>comFA</i>	NP_391427.1	helicase competence protein	YP_817747.1	YP_001728799.1
<i>comF</i>	<i>comFB</i>	NP_391426.1	hypothetical protein BSU35460	-	-
	<i>comFC</i>	NP_391425.1	putative component of the DNA transport apparatus	YP_817748.1	YP_001728798.1
	<i>comGA</i>	NP_390353.1	membrane associated factor for DNA competence	YP_817950.1	YP_001727537.1
	<i>comGB</i>	NP_390352.1	membrane platform component of DNA transport machinery	YP_817951.1	YP_001727538.1
<i>comG</i>	<i>comGC</i>	NP_390351.1	pilin-like component of DNA transport membrane platform	YP_817952.1	YP_001727540.1
	<i>comGD</i>	NP_390350.1	membrane component of DNA transport platform	YP_817953.1	YP_001727542.1
	<i>comGE</i>	NP_390349.1	component of DNA transport platform	-	YP_001727538.1
	<i>comGF</i>	NP_390348.1	component of DNA transport platform	YP_817955.1	-
<i>comK</i>	<i>comGG</i>	NP_390347.1	component of DNA transport platform	-	-
	<i>recA</i>	NP_389576.2	recombinase A	YP_818071.1	YP_001728533.1
	<i>addA</i>	NP_388944.2	ATP-dependent deoxyribonuclease (subunit A)	YP_818946.1	YP_001728418.1
	<i>addB</i>	NP_388943.2	ATP-dependent deoxyribonuclease (subunit B)	YP_818947.1	YP_001728419.1
<i>comK</i>	<i>comK</i>	NP_388923.1	competence transcription factor (CTF)	-	-

conostoc 속 유산균들은 보유하고 있지 않은데, *Leuconostoc* 속 유산균들은 또 다른 방식의 초기 형질전환 유전자 발현 시스템을 보유하고 있는 것으로 보인다. 또한 streptococci들의 초기 형질전환 반응의 핵심적인 역할을 하는 three-component 시스템의 histidine kinase와 response regulator들과 서열의 유사성을 갖는 유전자들은 발견되지만, 이는 세균에서 널리 존재하는 여러 가지 종류의 histidine kinase와 response regulator들이 서열의 유사성을 가지기 때문에 초기 형질전환 반응을 유도할 가능성은 미지수다. 따라서 *Leu. mesenteroides*와 *Leu. citreum*과 같은 김치 유산균이 외래 DNA를 세포 내로 유입시켜 상동 유전자 재조합이 일어나는데 필요한 유전자들은 보유하고 있으나, 이들 유전자들의 발현을 유도할 수 있는 조건과 이를 매개하는 메커니즘이 밝혀지지 않은 상태라 할 수 있다.

요 약

자연적으로 일어나는 형질전환은 세균에서 유전 요소의 수평적 전달 메커니즘의 하나로서 세균 생리학에서 빠질 수 없을 만큼 중요한 현상이다. *S. thermophilus*는 자연적으로 형질전환이 가능한 상태로 변환하기 위해서 Rgg-타입의 response regulator인 ComR과 소수성 펩타이드 페르몬인 ComS를 포함하는 새로운 quorum sensing 시스템을 이용한다. *S. thermophilus*를 화학적 제한배지에서 배양하면 대수기 초기에 신호서열이 분리된 ComS는 세포외부로 배출된다. 배출된 ComS는 올리고 펩타이드 전달 시스템인 Ami를 통하여 세포내로 유입되어 ComR과 결합하게 된다. ComS와 결합된 활성화된 ComR은 후기 형질전환 관련 유

전자들의 전사를 조절하는 대체형 시그마팩터(σ^x)를 암호화하는 *comX* 유전자의 발현을 유도함으로써 형질전환이 일어나도록 만든다. 신호서열이 제거된 ComS를 합성하여 화학적 합성배지에 첨가하게 되면, *S. thermophilus*의 형질전환을 인공적으로 유도할 수 있다. *Leuconostoc* 속 유산균들은 그들이 후기 형질전환 관련 유전자들과 서열이 유사한 단백질 유전자들을 보유하고 있음에도 불구하고 자연적 형질전환 메커니즘은 아직 밝혀지지 않았다. *Leuconostoc* 속의 자연적 형질전환의 메커니즘을 규명하는 연구는 김치산업에서 사용될 수 있는 개량된 균주 개발을 가능하게 할 것이다.

참고문헌

- Biørnstad TJ and Hvarstein LS (2011) ClpC acts as a negative regulator of competence in *Streptococcus thermophilus*. *Microbiol.* **157**, 1676-1684.
- Boutry C, Wahl A, Delplace B, Clippe A, Fontaine L, and Hols P (2012) Adaptor protein MecA is a negative regulator of the expression of late competence genes in *Streptococcus thermophilus*. *J. Bacteriol.* **194**, 1777-1788.
- Chen I and Dubnau D (2004) DNA uptake during bacterial transformation. *Nat. Rev. Microbiol.* **2**, 241-249.
- Cho J, Lee D, Yang C, Jeon J, Kim J, and Han H (2006) Microbial population dynamics of kimchi, a fermented cabbage product. *FEMS Microbiol. Lett.* **257**, 262-267.
- Claverys JP, Martin B, and Hvarstein LS (2007) Competence-induced fratricide in streptococci. *Mol. Microbiol.* **64**, 1423-1433.
- Dandoy D, Fremaux C, Frahan MHd, Horvath P, Boyava P, Hols P, and Fontainel L (2011) The fast milk acidifying phenotype

- of *Streptococcus thermophilus* can be acquired by natural transformation of the genomic island encoding the cell-envelope proteinase PrtS. *Microbial Cell Factories* **10**, S21.
- Fontaine L, Boutry C, Frahan MHD, Delplace B, Fremaux C, Horvath P, Boyaval P, and Hols P (2010) A novel pheromone quorum-sensing system controls the development of natural competence in *Streptococcus thermophilus* and *Streptococcus salivarius*. *J. Bacteriol.* **192**, 1444-1454.
- Gardan R, Besset C, Guillot A, Gitton C, and Monnet V (2009) The oligopeptide transport system is essential for the development of natural competence in *Streptococcus thermophilus* strain LMD-9. *J. Bacteriol.* **191**, 4647-4655.
- Griffith F (1928) The significance of Pneumococcal types. *J. Hyg.* **27**, 113-159.
- Helmark S, Hansen ME, Jelle B, Sørensen KI, and Jensen PR (2004) Transformation of *Leuconostoc carnosum* 4010 and evidence for natural competence of the organism. *Appl. Environ. Microbiol.* **70**, 3695-3699.
- Jung JY, Lee SH, Kim JM, Park MS, Bae JW, Hahn Y, Madsen EL, and Jeon CO (2011) Metagenomic analysis of kimchi, a traditional Korean fermented food. *Appl. Environ. Microbiol.* **77**, 2264-2274.
- Jung JY, Lee SH, Lee HJ, Seo HY, Park WS, and Jeon CO (2012) Effects of *Leuconostoc mesenteroides* starter cultures on microbial communities and metabolites during kimchi fermentation. *Int. J. Food Microbiol.* **153**, 378-387.
- Jung JY, Lee SH, Lee SH, and Jeon CO (2012) Complete genome sequence of *Leuconostoc mesenteroides* subsp. *mesenteroides* strain J18, isolated from kimchi. *J. Bacteriol.* **194**, 730-731.
- Kim DS, Choi SH, Kim DW, Kim RN, Nam SH, Kang A, Kim A, and Park HS (2010) Genome sequence of *Leuconostoc inhae* KCTC 3774, isolated from kimchi. *J. Bacteriol.* **193**, 1278-1279.
- Kim JF, Jeong H, Lee JS, Choi SH, Ha M, Hur CG, Kim JS, Lee S, Park HS, Park YH, and Oh TK (2008) Complete genome sequence of *Leuconostoc citreum* KM20. *J. Bacteriol.* **190**, 3093-3094.
- Makarova K, Slesarev A, Wolf Y, Sorokin A, Mirkin B, Koonin E, Pavlov A, Pavlova N, Karamychev V, Polouchine N, Shakhova V, Grigoriev I, Lou Y, Rohksar D, Lucas S, Huang K, Goodstein DM, Hawkins T, Plengvidhya V, Welker D, Hughes J, Goh Y, Benson A, Baldwin K, Lee JH, Daz-Muiz I, Dosti B, Smeianov V, Wechter W, Barabote R, Lorca G, Altermann E, Barrangou R, Ganesan B, Xie Y, Rawsthorne H, Tamir D, Parker C, Breidt F, Broadbent J, Hutkins R, O'Sullivan D, Steele J, Unlu G, Saier M, Klaenhammer T, Richardson P, Kozyavkin S, Weimer B, and Mills D (2006) Comparative genomics of the lactic acid bacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **103**, 15611-15616.
- Oh HM, Cho YJ, Kim BK, Roe JH, Kang SO, Nahm BH, Jeong G, Han HU, and Chun J (2010) Complete genome sequence analysis of *Leuconostoc kimchii* IMSNU 11154. *J. Bacteriol.* **192**, 3844-3845.
- Park EJ, Chun J, Cha CJ, Park WS, and Bae JW (2012) Bacterial community analysis during fermentation of ten representative kinds of kimchi with barcoded pyrosequencing. *Food Microbiol.* **30**, 197-204.
- Perry JA, Jones MB, Peterson SN, Cvitkovitch DG, and Lvesque CM (2009) Peptide alarmone signalling triggers an auto-active bacteriocin necessary for genetic competence. *Mol. Microbiol.* **72**, 905-917.
- Waters CM and Bassler BL (2005) Quorum sensing: Cell-to-cell communication in bacteria. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* **21**, 319-346.