

DOI: <https://doi.org/10.21323/2618-9771-2025-8-4-566-575><https://www.fsjour.com/jour>

Научная статья

Открытый доступ

Поступила 20.10.2025

Поступила после рецензирования 29.11.2025

Принята в печать 04.12.2025

© Дуганова А. Ю., Сорокина Н. П., Мамыкин Д. С., Семенова А. А., Рогов Г. Н., Беленко А. А., 2025

ДИФФЕРЕНЦИРОВАННАЯ ОЦЕНКА ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ *LACTOCOCCUS* ДЛЯ СОЗДАНИЯ ЗАКВАСОК ПРЯМОГО ВНЕСЕНИЯ

Дуганова А. Ю.*, Сорокина Н. П., Мамыкин Д. С., Семенова А. А., Рогов Г. Н., Беленко А. А.

Федеральный научный центр пищевых систем им. В. М. Горбатова РАН, Углич — Москва — Санкт-Петербург, Россия

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: АННОТАЦИЯ

ферментированные молочные продукты, *Lactococcus lactis*, ферментативная активность, ацидофикация, закваски прямого внесения

Представители рода *Lactococcus* являются одними из ключевых заквасочных микроорганизмов в молочной промышленности. Они играют ведущую роль в осуществлении молочнокислого брожения при выработке кисломолочных продуктов и сыров. В статье представлены результаты дифференцированной оценки ферментативной активности 9 штаммов *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* в молоке при температуре культивирования (30 ± 1) °C, а также в процессе охлаждения и хранения при температуре (6 ± 1) °C в течение 21 суток. Все исследованные параметры кислотообразования (прирост титруемой кислотности в процессе ферментации и хранения) продемонстрировали статистически значимые различия между штаммами (ANOVA, $P < 0.05$). Наиболее выраженная вариативность штаммов наблюдалась по их способности подкислять молоко при хранении: снижение активной кислотности за 21 сутки составило от 0,19 до 0,49 ед. pH. Это может быть обусловлено их генетическими различиями в ферментативной активности и устойчивостью к низким температурам, что требует дальнейшего изучения. Самая высокая активность при (30 ± 1) °C наблюдалась у четырех штаммов (663-12, 792-7, 618-5 и 549-1), которые повысили титруемую кислотность молока на 69–70 °T. Три из этих штаммов (792-7, 618-5 и 549-1) медленно накапливали кислоту при хранении, увеличив кислотность за 21 сутки на 4,7–7,3 °T. Штаммы 637-4 и 429-6 показали низкую скорость ферментации при оптимальной температуре (прирост кислотности составил 56,7 и 54,3 °T соответственно), но высокую — при хранении (прирост кислотности — 18,3 и 16,7 °T соответственно). Кластерный анализ методом Уорда и евклидовой метрики расстояния, выполненный в программной среде R4.3.1, позволил распределить изученные культуры *L. lactis* на три группы по характеру ферментативного профиля при температуре активной ферментации и в условиях хранения. Выделенные кластеры представляют собой различные метаболические профили, определяющие потенциальное применение штаммов в технологических процессах. Полученные результаты свидетельствуют, что для комплексной оценки кислотообразующей активности культур при подборе их в состав заквасок прямого внесения для кисломолочных продуктов и сыров необходимо исследовать как скорость кислотообразования, так и постферментативный потенциал.

ФИНАНСИРОВАНИЕ: Исследование выполнено при поддержке национального проекта по обеспечению технологического лидерства «Новые материалы и химия», тема FGUS-2025-0006.

Received 20.10.2025

Accepted in revised 29.11.2025

Accepted for publication 04.12.2025

© Duganova A. Yu., Sorokina N. P., Mamykin D. S., Semenova A. A., Rogov G. N., Belenko A. A., 2025

Available online at <https://www.fsjour.com/jour>

Original scientific article

Open access

DIFFERENTIATED ASSESSMENT OF *LACTOCOCCUS* ENZYMATIC ACTIVITY FOR THE CREATION OF STARTER CULTURES OF DIRECT APPLICATION

Anna Yu. Duganova*, Ninel P. Sorokina, Denis S. Mamykin, Anastasia A. Semenova, Grigory N. Rogov, Andrey A. Belenko

V. M. Gorbatov Federal Scientific Center for Food Systems of the Russian Academy of Sciences, Uglich — Moscow — Saint-Petersburg, Russia

KEYWORDS:

fermented dairy products, *Lactococcus lactis*, enzymatic activity, acidification, starter cultures of direct application

ABSTRACT

Representatives of the genus *Lactococcus* are one of the key starter microorganisms in the dairy industry. They play a leading role in lactic acid fermentation in the production of fermented dairy products and cheeses. The article presents the results of a differentiated assessment of the enzymatic activity of nine strains of *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* in milk at a cultivation temperature of (30 ± 1) °C, as well as during cooling and storage at a temperature of (6 ± 1) °C for 21 days. All studied parameters of acid formation (an increase in titratable acidity during fermentation and storage) demonstrated statistically significant differences between the strains (ANOVA, $P < 0.05$). The most pronounced variability of the strains was observed in their ability to acidify milk during storage: a decrease in the actual acidity over 21 days ranged from 0.19 to 0.49 pH units. This may be due to their genetic differences in enzymatic activity and resistance to low temperatures, which requires further study. The highest activity at (30 ± 1) °C was observed in four strains (663-12, 792-7, 618-5 and 549-1), which increased the titratable acidity of milk by 69–70 °T. Three of these strains (792-7, 618-5, and 549-1) slowly accumulated acid during storage, increasing the acidity by 4,7–7,3 °T over 21 days. Strains 637-4 and 429-6 showed a low fermentation rate at optimal temperature (an increase in acidity was 56,7 and 54,3 °T, respectively), but a high one during storage (an increase in acidity was 18,3 and 16,7 °T, respectively). Cluster analysis by the Ward method and the Euclidean distance metric performed in the R4.3.1 software environment allowed us to divide the studied *L. lactis* cultures into three groups according to the nature of the enzymatic profile at the temperature of active fermentation and under the storage conditions. The isolated clusters represent

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Дуганова, А. Ю., Сорокина, Н. П., Мамыкин, Д. С., Семенова, А. А., Рогов, Г. Н., Беленко, А. А. (2025). Дифференцированная оценка ферментативной активности *Lactococcus* для создания заквасок прямого внесения. Пищевые системы, 8(4), 566–575. <https://doi.org/10.21323/2618-9771-2025-8-4-566-575>

FOR CITATION: Duganova, A. Yu., Sorokina, N. P., Mamykin, D. S., Semenova, A. A., Rogov, G. M., Belenko, A. A. (2025). Differentiated assessment of *Lactococcus* enzymatic activity for the creation of starter cultures of direct application. Food Systems, 8(4), 566–575. <https://doi.org/10.21323/2618-9771-2025-8-4-566-575>

various metabolic profiles that determine the potential use of strains in technological processes. The results obtained indicate that for a comprehensive assessment of the acid-forming activity of cultures when selecting them for using in the composition of starter cultures of direct application for fermented dairy products and cheeses, it is necessary to study both the rate of acid formation and the post-enzymatic potential.

FUNDING: The research was performed within the contract of the national project for ensuring technological leadership “New Materials and Chemistry”, theme FGUS-2025-0006.

1. Введение

Ферментированные молочные продукты составляют значительную долю рынка функционального питания. Ферментация — это биохимический процесс преобразования молока под воздействием микроорганизмов, в ходе которого происходит сбраживание углеводов. В результате этого процесса присутствующие в молоке сахара метаболизируются лактобактериями в молочную кислоту, этанол и уксусную кислоту. Ферментация может осуществляться естественным образом за счет жизнедеятельности эндогенной микробиоты сырья или с помощью экзогенных, искусственно введенных микроорганизмов для достижения конкретных технологических эффектов [1,2]. При изготовлении ферментированных молочных продуктов из пастеризованного молока бактериальные закваски являются функционально необходимым компонентом. Качество, потребительские свойства и безопасность данных продуктов в значительной степени определяются составом и свойствами заквасочных культур. Исследование технологических свойств молочнокислых бактерий продолжает быть актуальным во всем мире [3–5].

Подбор культур для бактериальных заквасок является ключевым фактором, определяющим вкус, аромат, текстуру и срок годности продукта. Критерии подбора можно условно разделить на общие для всех видов ферментированной продукции (кислотообразующая активность, фагоустойчивость, органолептическая оценка) и специфические для отдельных видов молочной продукции, например, вязкость для кисломолочных напитков и сметаны или синеретическая способность для творога [6–8]. Кислотообразующую активность молочнокислых бактерий оценивают по продолжительности сквашивания молока, скорости увеличения титруемой или снижения активной кислотности, а также по предельной титруемой кислотности в молоке при оптимальной и минимальной температурах роста.

Изменяющиеся условия окружающей среды при развитии микроорганизмов в процессе выработки молочных продуктов оказывают существенное (абиотическое) влияние на скорость и характер их метаболизма. Следовательно, культуры должны быть активны в технологически заданном температурном диапазоне и обеспечивать безопасность и стабильность показателей качества на протяжении всего процесса производства и хранения продуктов. Развнообразие производственно-ценных свойств лактобактерий сформировалось в результате эволюционных процессов и горизонтального переноса генов, включая плазмиды, связанные с сахаролитической и протеолитической активностью, с продукцией ароматических соединений и с устойчивостью к бактериофагам [9]. Во многих странах используются как коммерческие закваски, состоящие из чистых культур с уникальными технологическими свойствами, так и местные штаммы молочнокислых бактерий, отобранные на основе продолжительного традиционного применения [10,11].

Для изготовления многих ферментированных молочных продуктов используются мезофильные или мезотермофильные поливидовые закваски, в составе которых содержатся лактобактерии. Они не обладают каталазной активностью, не образуют спор и являются факультативными анаэробами [12].

Лактобактерии являются гомоферментативными бактериями, и для них характерен тагатозо-6-фосфатный путь, при котором лактоза-6Р гидролизуется фосфо-β-галактозидазой до глюкозы и галактозы-6Р. Конечными продуктами тагатозо-6-фосфата являются триозо-3-фосфаты, глицеральдегид-3-фосфат и дигидроксиациетон-фосфат, которые далее метаболизируются путем гликолиза с основным конечным продуктом ферментации — молочной кислотой [13]. Молочная кислота имеет два изомера: L-молочная кислота и D-молочная кислота. D-изомер молочной кислоты считается вредным для человека энантиомером, поскольку способен вызывать нарушения здоровья, в т. ч. дисбактериоз, воспалительные заболевания кишечника и другие [14]. Лактобактерии в результате гликолиза лактозы производят L-молочную кислоту [15,16]. Молочная кислота, образующаяся в анаэробных условиях на протяжении всего гликолитического пути, придает кисловатый вкус ферментированным продуктам, таким как простокваша, йогурт, сметана [1,3,10].

Температурный диапазон для мезофильных культур рода *Lactococcus* составляет 25–35 °C [12]. Лактобактерии видов *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* (далее — *L. lactis*) и *Lactococcus cremoris* (далее — *L. cremoris*) являются основными мезофильными кислотообразующими бактериями в производстве широкого спектра ферментированных молочных продуктов: творога, сметаны, простокваша, большинства видов сыров. *L. cremoris* ранее считался подвидом *L. lactis* и назывался *Lactococcus lactis* subsp. *cremoris*, но недавно он был выделен в самостоятельный вид *Lactococcus cremoris* [17]. Микроорганизмы этих двух видов лактобактерий имеют различия по наличию генов, ответственных за метаболизм углеводов и аминокислот [18], а также по-разному реагируют на стресс [19].

Основная роль лактобактерий при изготовлении ферментированных молочных продуктов заключается именно в подкислении, которое зависит от эффективного метаболизма лактозы. *L. lactis* является интенсивным кислотообразователем, быстро снижает pH среды, что критически важно для формирования плотного сгустка и подавления посторонней микрофлоры. *L. cremoris* обладает более контролируемым кислотообразованием и придает продуктам чистый, мягкий, сливочный кисломолочный вкус [2,10]. Лактобактерии формируют текстуру кисломолочных продуктов, которая определяется изменением физико-химических свойств молочных белков в результате подкисления, а также продуцированием лактобактериями внеклеточных полисахаридов, влияющих на реологические свойства молочных сгустков [16,20]. Утилизация лактозы у лактобактерий часто кодируется плазмидами, в частности метаболизм лактозы *L. lactis* и *L. cremoris* контролируется опероном *lac* в составе плазмид. Р. Kelleher с соавторами [21] было обнаружено присутствие оперона *lac* на плазмиде в 24 штаммах из 26 исследованных. Два других штамма имели альтернативные методы метаболизма лактозы.

Одним из критических параметров при создании заквасочных консорциумов является кислотообразующий потенциал, который определяется видовым и штаммовым составом. Молочнокислые бактерии должны быстро сбраживать лактозу с образованием молочной кислоты, что обуславливает основной процесс ферментации. Нарастание кислотности определяет продолжительность производственных процессов и ингибирует рост технически вредной и патогенной микробиоты [22,23].

В кисломолочном производстве нарастание кислотности после завершения ферментации в процессе охлаждения и фасования продукции при изготовлении кисломолочных продуктов резервуарным способом, а также холодильного хранения при температуре 2–6 °C представляет значительную проблему для производителей ферментированной молочной продукции. Активность заквасочных микроорганизмов приводит к нежелательным изменениям в продукте: ухудшению органолептических свойств, излишнему подкислению, изменению реологических характеристик [6]. Остаточная постферментативная метаболическая активность продолжается с разной интенсивностью, как правило, в течение всего периода охлаждения и хранения, что выражается в повышении кислотности, появлении неприятного излишне кислого вкуса, уплотнении или разжижении сгустка, образовании сыворотки на поверхности продуктов. Появляются дефекты вкуса и аромата из-за продолжающегося протеолиза и липолиза, иногда может наблюдаться горький привкус в результате распада казеина до горьких пептидов, а также нежелательное газообразование в готовых продуктах [24].

В сыроделии при изготовлении полутвердых и твердых сыров после окончания обработки сырного зерна в сыроизготовителе происходит постепенное снижение температуры сырной массы в ходе формования и прессования сырных головок. Также наблюдается достаточно быстрое снижение температуры сырной массы в солильном бассейне, температура рассола в котором, как правило, составляет 10–12 °C. В сырной массе имеется определенное количество несброшенной лактозы, которое зависит от вида сыра и состава заквасочного микробиома, и в отличие от кисломолочных продуктов вся лактоза должна быть сброшена молочнокислыми бактериями для предотвращения роста посторонних микроорганизмов. В частности, в полутвердых сырах лактоза полностью сбраживается

к 10–15 суткам созревания [8,25], следовательно, в сыроделии активность заквасочных микроорганизмов при низкой температуре созревания имеет важное значение. Следует отметить, что лактокошки также играют центральную роль в формировании вкуса созревающих сычужных сыров за счет внеклеточного протеолиза молочных белков [26,27].

Штаммы молочнокислых бактерий обладают различной кислотообразующей активностью при изменении температуры культивирования [28]. Часть из них характеризуются высокой скоростью кислотообразования и продолжает активно функционировать даже при пониженных температурах, а некоторые реагируют на понижение температуры существенным торможением скорости метаболизма лактозы. Скорость метаболизма лактокошковых заквасок в значительной мере определяется индивидуальными характеристиками штаммов, но не их видовой принадлежностью [29]. Поэтому важным аспектом подбора штаммов является дифференцированная оценка кислотообразующей активности заквасочных культур с учетом технологических режимов выработки ферментированных молочных продуктов, включая постферментативную активность.

Ключевым методом подбора культур в закваски для кисломолочных продуктов с длительными сроками годности следует считать скрининг активных при оптимальных температурах штаммов, но с низкой постферментативной активностью. Такие культуры быстро набирают необходимую кислотность, однако затем в условиях охлаждения их метаболическая активность снижается. Быстро и своевременное снижение температурных режимов после завершения ферментации значительно замедляет все метаболические процессы [22]. Проблема постферментативной активности – это управляемый фактор. Ее успешное решение напрямую зависит от правильного выбора заквасочных культур и строгого контроля технологических параметров на всех этапах производства, от сквашивания до хранения. Это позволяет обеспечить стабильно высокое качество продукции на протяжении всего заявленного срока годности [24,30].

Одним из перспективных направлений в области пищевой биотехнологии является создание инновационных биотехнологических методов для селекции штаммов молочнокислых бактерий, а также микробных консорциумов с предопределенными биологическими характеристиками для обеспечения оптимальных параметров технологического процесса [31]. Учитывая критическую важность молочнокислого брожения как фактора обеспечения безопасности и качества различных видов ферментированной молочной продукции, при создании эффективных отечественных заквасок прямого внесения необходимо обеспечить контролируемую скорость ферментации и стабильность технологических параметров с учетом кислотообразующей активности штаммов лактокошков.

Цель данного исследования – дифференцированная оценка кислотообразующей активности коллекционных культур *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* для выявления штаммов с уникальными технологическими профилями и их кластерный анализ для последующего целенаправленного формирования заквасочных консорциумов с заданными свойствами.

2. Материалы и методы

Объектами исследования являлись 9 штаммов лактокошков *L. lactis* из «Коллекции молочнокислых бактерий для производства сычужных сыров и бактериофагов к ним» Биоресурсного центра ФГБНУ «ФНЦ пищевых систем им. В. М. Горбатова» РАН со следующими номерами: 429–6, 463–3–6, 738–2–3, 792–7, 618–5, 549–1, 703–2, 637–4, 663–12.

Подготовку культур к исследованию и изучение кислотообразующей активности проводили путем культивирования в 10% восстановленном стерильном обезжиренном молоке, приготовленном из сухого обезжиренного молока (СОМ) (ГОСТ 52791-2007¹). Доза инокулята составляла 3% 16-часовой молочной культуры.

Титруемую кислотность молока определяли по ГОСТ Р 54669-2011² «Молоко и продукты переработки молока. Методы определения кислотности». Активную кислотность молока измеряли потенциометрическим методом по ГОСТ 32892-2014³ «Молоко и молочная продукция. Метод измерения активной кислотности» с помощью pH-метра STARTER2100 с пределом погрешности $\pm 0,01$ ед. pH (OHAUS, Китай).

¹ ГОСТ 52791-2007 «Консервы молочные. Молоко сухое. Технические условия». М.: Стандартинформ, 2008. – 10 с.

² ГОСТ Р 54669-2011 «Молоко и продукты переработки молока. Методы определения кислотности». М.: Стандартинформ, 2013. – 10 с.

³ ГОСТ 32892-2014 «Молоко и молочная продукция. Метод измерения активной кислотности». М.: Стандартинформ, 2015. – 10 с.

С целью моделирования многоступенчатых температурных режимов производства кисломолочной продукции штаммы культивировали в течение 6 ч при температуре $(30 \pm 1)^\circ\text{C}$, охлаждали в течение 2 ч до температуры $(20 \pm 2)^\circ\text{C}$, затем доохлаждали до температуры $(6 \pm 1)^\circ\text{C}$ и хранили в течение 21 суток. Измерения титруемой и активной кислотности проводили после ферментации, включая период охлаждения до температуры $(20 \pm 2)^\circ\text{C}$; после доохлаждения до температуры $(6 \pm 1)^\circ\text{C}$ и через каждые 7 суток в процессе хранения.

Эксперименты выполнены в трех независимых повторностях. Статистическую обработку данных проводили с использованием стандартных методов математической статистики с помощью прикладной программы Microsoft Excel и программной среды R4.3.1, достоверность различий оценивали при уровне значимости $p < 0,05$.

Для статистического анализа и предварительной группировки экспериментальных данных применялась кластеризация методом равных интервалов, выполненная в два этапа: расчет границ кластеров (MS Excel 2021) и последующее визуальное представление (MS Excel 2021). Алгоритм проведения первого этапа:

- определение диапазона экспериментальных данных через вычисление минимального (X_{\min}) и максимального (X_{\max}) значений;
- расчет величины интервала (h), по формуле $h = (X_{\max} - X_{\min})/3$, что соответствует выделению трех кластеров (низкие, средние и высокие значения);
- определение границ кластеров: первый кластер включает значения от X_{\min} до $X_{\min} + h$, второй – от верхней границы первого кластера до $X_{\min} + 2h$, третий – оставшиеся значения до X_{\max} ;
- на основе рассчитанных границ каждое экспериментальное значение было отнесено к соответствующему кластеру путем применения логических функций MS Excel (ЕСЛИ).

Для наглядного отображения границ между кластерами на полученную гистограмму вручную, с использованием инструментов рисования MS Excel, были добавлены вертикальные области, соответствующие рассчитанным границам. Данный подход использован исключительно для наглядной визуализации.

Иерархический кластерный анализ проводили с использованием метода Уорда и евклидовой метрики расстояния. Для верификации результатов дополнительно применялся метод k-средних с последующей визуализацией данных в виде тепловой карты. Вычисления выполнены в программной среде R4.3.1. Для проведения иерархического кластерного анализа и расчета матрицы расстояний использовался пакет cluster. Визуализация результатов, включая построение дендрограммы с выделенными кластерами и отображение кластеров в пространстве, осуществлялась с помощью пакета factoextra. Пакет ggplot2 применялся для создания итоговых графиков и их кастомизации в публикационном качестве.

Применение двух методов кластеризации являлось частью методологической стратегии, направленной на повышение достоверности и наглядности результатов. Метод равных интервалов использован на первоначальном этапе анализа, что позволило наглядно оценить потенциальную группировку наблюдений по разным показателям. Также метод равных интервалов применен для дополнительной визуализации в виде цветных областей на гистограммах. Иерархический кластерный анализ по методу Уорда применен на следующем этапе как основной и статистически более обоснованный метод, позволивший окончательно определить состав кластеров.

3. Результаты и обсуждение

Ключевым аспектом в производстве ферментированной молочной продукции является способность микроорганизмов обеспечивать основной процесс молочнокислого брожения, характеризующийся увеличением показателя титруемой кислотности. Этот показатель нормируется для кисломолочных продуктов как после сквашивания молока или сливок, так и в конце срока годности продуктов.

Представленные в Таблице 1 результаты исследования динамики титруемой кислотности штаммов *L. lactis* в условиях, имитирующих температурные и временные режимы в процессе выработки кисломолочных продуктов, свидетельствуют о различной кислотообразующей активности изученных культур. Отмечен высокий уровень молочнокислого брожения в период основной ферментации, обеспечивающий сквашивание молока при дозе инокулята 3% в течение 6 ч. Прирост титруемой кислотности составил от $49,0^\circ\text{Т}$ до $61,0^\circ\text{Т}$, с максимальными значениями титруемой кислотности после сквашивания в диапазоне от $68,33^\circ\text{Т}$ до $80,33^\circ\text{Т}$. Эти показатели соответствуют биохимическим характеристикам данного подвида, известного своей способностью к быстрому повышению кислотности среды, что имеет ключевое значение для формирования плотного

Таблица 1. Динамика изменения титруемой кислотности штаммов *L. lactis*
Table 1. Dynamics of changes in the titratable acidity of *L. lactis* strains

№ штамма	после ферментации	после охлаждения до $(6 \pm 1)^\circ\text{C}$	Титруемая кислотность, $^\circ\text{T}$		
			7	14	21
429-6	68,33 \pm 3,06	73,67 \pm 1,53	86,00 \pm 4,58	87,33 \pm 2,52	90,33 \pm 0,58
463-3-6	74,33 \pm 1,15	79,33 \pm 1,15	88,67 \pm 1,53	89,67 \pm 1,53	89,67 \pm 1,53
738-2-3	75,00 \pm 2,00	82,33 \pm 2,08	86,33 \pm 1,53	88,33 \pm 2,08	89,67 \pm 1,53
792-7	80,33 \pm 1,53	89,33 \pm 1,15	90,33 \pm 1,53	91,33 \pm 1,53	94,00 \pm 2,00
618-5	77,33 \pm 3,06	88,33 \pm 1,15	90,33 \pm 2,52	91,67 \pm 1,53	93,33 \pm 1,15
549-1	78,33 \pm 1,53	88,33 \pm 5,69	89,67 \pm 2,52	93,00 \pm 2,65	95,67 \pm 0,58
703-2	79,00 \pm 1,73	82,33 \pm 1,15	90,67 \pm 1,53	98,67 \pm 0,58	102,33 \pm 0,58
637-4	74,00 \pm 5,29	76,00 \pm 5,29	76,67 \pm 1,53	87,33 \pm 1,15	94,33 \pm 1,15
663-12	73,67 \pm 1,53	93,00 \pm 1,00	96,00 \pm 3,00	101,00 \pm 1,73	102,67 \pm 1,15

Примечание: титруемая кислотность молока составляла $19,33^\circ\text{T}$, исходная концентрация клеток лактобактерий $— (2,83 \pm 0,21) \times 10^7$ КОЕ/см 3 . Результаты представлены в форме «среднее значение \pm стандартное отклонение» ($n = 3$ биологические повторности).

сгустка и подавления роста нежелательных и технических вредных микроорганизмов [11,22]. В процессе охлаждения для изученных штаммов характерна еще более значительная вариативность — прирост кислотности в этот период колебался от $2,0^\circ\text{T}$ до $19,3^\circ\text{T}$.

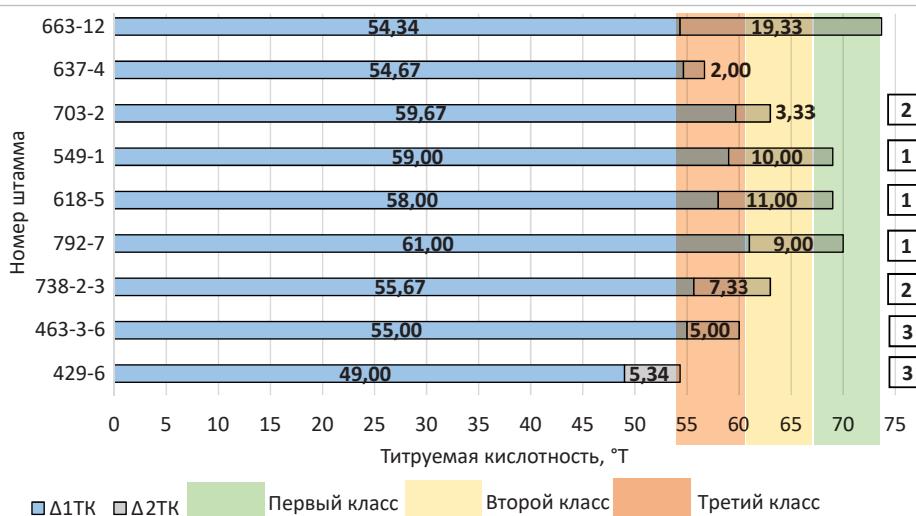
На основании полученных данных были рассчитаны приросты титруемой кислотности штаммов. В результате кластерного анализа методом равных интервалов построены горизонтальные диаграммы. На Рисунке 1 представлена динамика кислотообразования в процессе выработки и охлаждения молока, которая показала штаммовую специфичность *L. lactis* по интенсивности ферментации. К первому кластеру в данном случае отнесены культуры с высоким уровнем кислотообразования, а к третьему классу, соответственно, с самым низким уровнем (Таблица 2).

Особое внимание было удалено изучению постферментативной активности при холодильном хранении, поскольку данный параметр является критическим для обеспечения стабильного качества кисломолочных продуктов на протяжении всего срока годности и сбраживания лактозы при созревании сыров. Анализ динамики изменения титруемой кислотности в период длительного холодильного хранения в течение 21 суток при температуре $(6 \pm 1)^\circ\text{C}$ также показал значительные различия между штаммами (Рисунок 2 и Таблица 3).

К первому классу были отнесены штаммы с высокой постферментативной активностью, а к третьему классу — с низкой активностью.

При этом продуцирование молочной кислоты имело разную интенсивность в первую и каждые последующие недели хранения. Сравнивая штаммы 3 класса с высокой активностью, можно отметить, что *L. lactis* 703-2 проявлял активность в первую и вторую неделю, а ее снижение наблюдалось лишь на третью неделю. В то же время *L. lactis* 429-6 демонстрировал самую высокую активность из всех культур в первую неделю с резким снижением в последующие недели хранения. А штаммы 1 класса *L. lactis* 549-1, 618-5 и 792-7 демонстрировали низкую активность, начиная с первой недели и до конца хранения, причем штаммы 618-5 и 792-7 имели самый низкий уровень ацидофилии — всего $4,67$ и $5,00^\circ\text{T}$ за весь период хранения.

Изменение активной кислотности молока штаммами *L. lactis* в процессе ферментации, охлаждения и хранения (Рисунки 3–4, Таблицы 4–5) в целом имело сходную динамику. Небольшие различия были обусловлены принципиальными особенностями методов определения кислотности. Для изученных культур также была характерна существенная разница в снижении уровня активной кислотности молока, которая колебалась от $1,59$ до $1,84$ ед. pH после окончания ферментации и от $0,00$ до $0,14$ ед. pH во время охлаждения.



Примечание: $\Delta 1\text{TK}$ — прирост титруемой кислотности за период ферментации; $\Delta 2\text{TK}$ — прирост титруемой кислотности за период охлаждения до $(6 \pm 1)^\circ\text{C}$.

Рисунок 1. Прирост титруемой кислотности штаммов *L. lactis* в процессе ферментации и охлаждения
Figure 1. Increase in the titratable acidity of *L. lactis* strains during fermentation and cooling

Таблица 2. Статистические характеристики кластеров штаммов *L. lactis* по приросту титруемой кислотности за период ферментации и охлаждения

Table 2. Statistical characteristics of clusters of *L. lactis* strains in terms of an increase in the titratable acidity during fermentation and cooling

Параметр	Первый кластер	Второй кластер	Третий кластер
Расчетные границы, $^\circ\text{T}$	67,23–73,67	60,78–67,22	54,54–60,77
Количество элементов в кластере, шт.	4	2	3
Номера штаммов <i>L. lactis</i>	792-7, 618-5, 549-1, 663-12	738-2-3, 703-2	429-6, 463-3-6, 637-4
Среднее значение, $^\circ\text{T}$	70,42	63,00	57,00
Минимальное фактическое значение, $^\circ\text{T}$	69,00	63,00	54,34
Максимальное фактическое значение, $^\circ\text{T}$	73,67	63,00	60,00

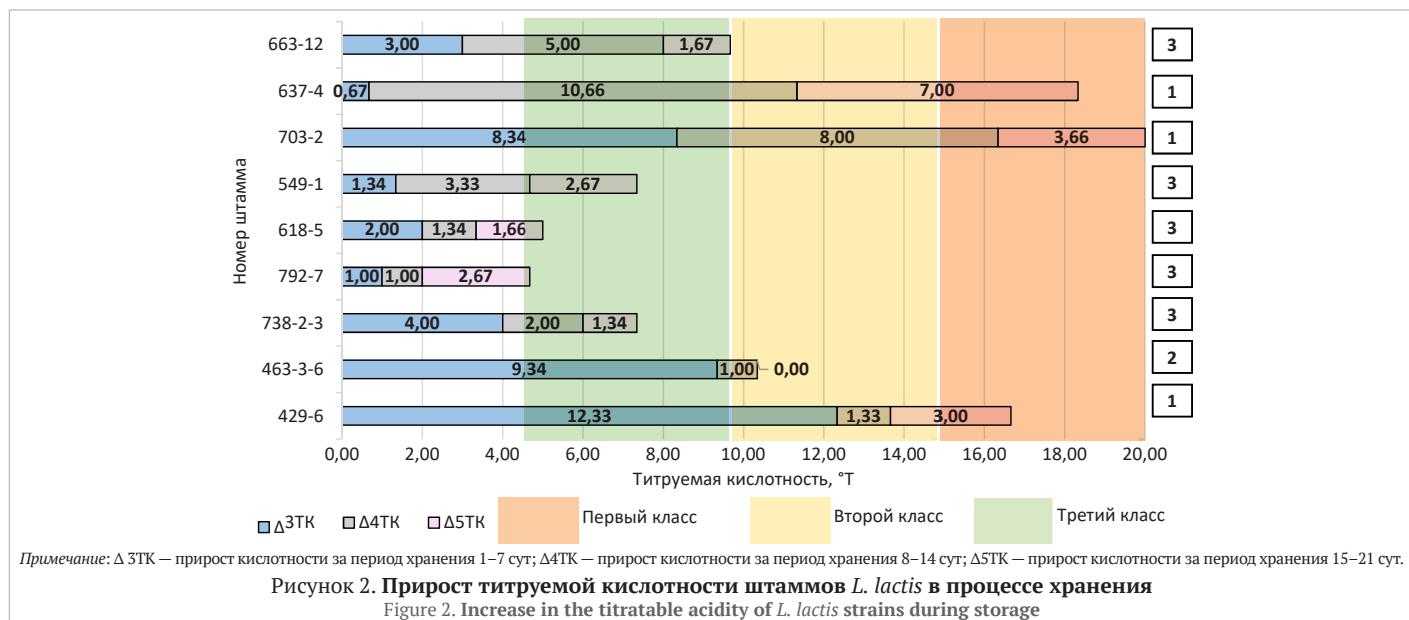


Таблица 3. Статистические характеристики кластеров штаммов *L. lactis* по приросту титруемой кислотности в процессе хранения в течение 21 суток

Table 3. Statistical characteristics of clusters of *L. lactis* strains in terms of an increase in the titratable acidity during storage for 21 days

Параметр	Первый кластер	Второй кластер	Третий кластер
Расчетные границы, °Т	14,89–20,00	9,78–14,88	4,67–9,77
Количество элементов в кластере, шт.	3	1	5
Номера штаммов <i>L. lactis</i>	429-6, 703-2, 637-4	463-3-6	738-2-3, 792-7, 618-5, 549-1, 663-12
Среднее значение, °Т	18,33	10,34	6,80
Минимальное фактическое значение, °Т	16,66	10,34	4,67
Максимальное фактическое значение, °Т	20,00	10,34	9,67

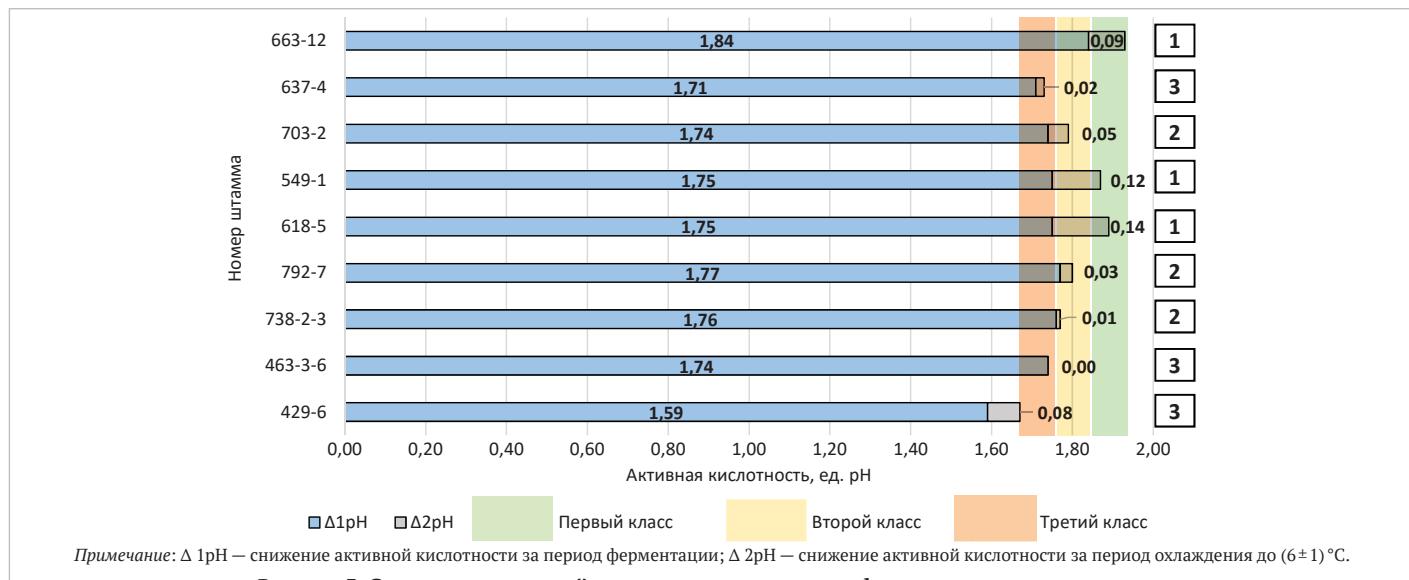


Таблица 4. Статистические характеристики кластеров штаммов *L. lactis* по снижению активной кислотности во время ферментации и охлаждения

Table 4. Statistical characteristics of clusters of *L. lactis* strains in terms of a decrease in the actual acidity during fermentation and cooling

Параметр	Первый кластер	Второй кластер	Третий кластер
Расчетные границы, °Т	1,85–1,93	1,76–1,84	1,67–1,75
Количество элементов в кластере, шт.	3	3	3
Номера штаммов <i>L. lactis</i>	618-5, 549-1, 663-12	738-2-3, 792-7, 703-2	429-6, 463-3-6, 637-4
Среднее значение, °Т	1,90	1,79	1,71
Минимальное фактическое значение, °Т	1,93	1,80	1,74
Максимальное фактическое значение, °Т	1,87	1,77	1,67

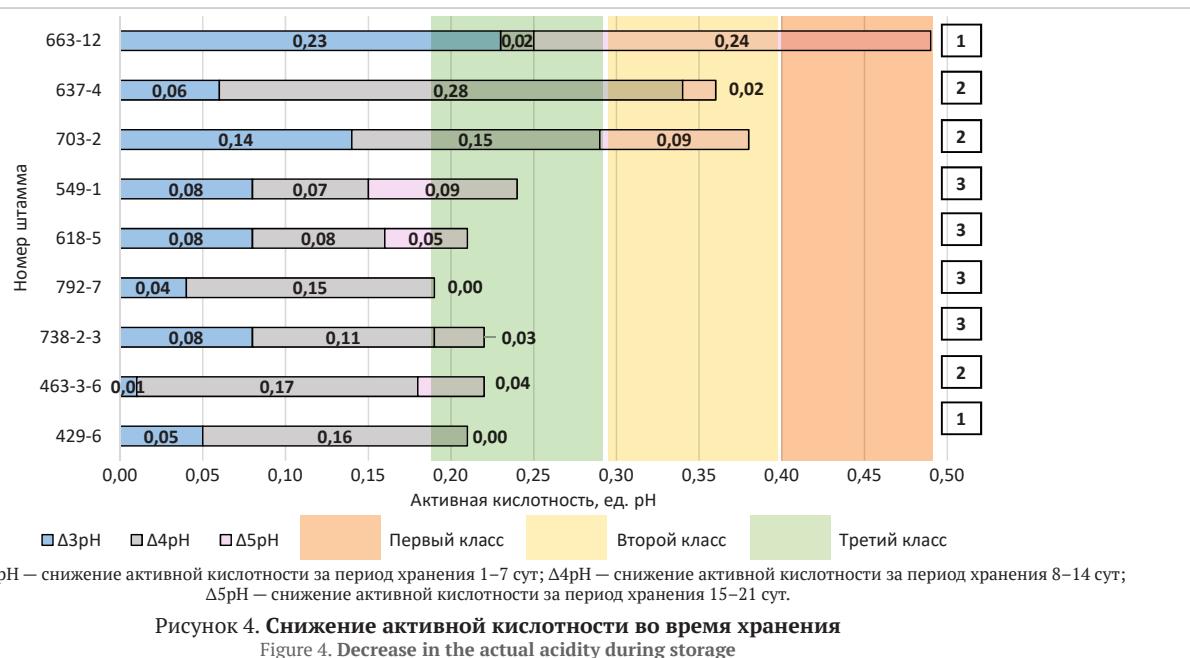


Рисунок 4. Снижение активной кислотности во время хранения

Figure 4. Decrease in the actual acidity during storage

Таблица 5. Статистические характеристики кластеров штаммов *L. lactis* по снижению активной кислотности в процессе хранения в течение 21 сутокTable 5. Statistical characteristics of clusters of *L. lactis* strains in terms of a decrease in the actual acidity during storage for 21 days

Параметр	Первый кластер	Второй кластер	Третий кластер
Расчетные границы, °Т	0,40–0,49	0,30–0,39	0,19–0,29
Количество элементов в кластере, шт.	1	2	6
Номера штаммов <i>L. lactis</i>	663-12	703-2, 637-4	429-6, 463-3-6, 738-2-3, 792-7, 618-5, 549-1
Среднее значение, °Т	0,49	0,37	0,22
Минимальное фактическое значение, °Т	0,49	0,36	0,19
Максимальное фактическое значение, °Т	0,49	0,38	0,24

Еще более вариативным, как и в случае с титруемой кислотностью, был темп снижения активной кислотности в процессе длительного хранения. Суммарное снижение активной кислотности за 21 сутки находилось в диапазоне от 0,19 до 0,49 ед. рН.

Достоверность различий кислотообразующей активности между штаммами подтверждена статистическими результатами однофакторного ANOVA ($p < 0,05$), представленного в Таблице 6.

Таблица 6. Результаты однофакторного ANOVA

Table 6. Results of one-way ANOVA

Параметр	Сумма квадратов (SS)	Степени свободы (df)	Средний квадрат (MS)	F-критерий	P-значение	F-критическое
Прирост кислотности за период ферментации	476,12	8	59,515	7,892	0,000018	2,355
Прирост кислотности при хранении	428,37	8	53,546	12,734	0,000003	2,355
Снижение рН за период ферментации	0,124	8	0,0155	4,327	0,0052	2,355
Снижение рН при хранении	0,148	8	0,0185	15,625	0,000001	2,355

Все исследованные параметры кислотообразующей активности демонстрируют статистически значимые различия между штаммами. Для прироста титруемой кислотности во время выработки Р-значение = 0,000018. Для постферментативной активности в процессе хранения различия более выражены, чем во время ферmentationи (Р-значение = 0,000003). Обнаружены статистически значимые различия между штаммами по снижению активной кислотности во время хранения ($p < 0,05$). Отмеченные различия более выражены на фоне всех остальных проанализированных параметров ферментативной активности исследованных культур.

Результаты теста Тьюки (Таблица 7) выявили достоверные различия ($p < 0,05$) между штаммами *L. lactis* по показателям кислотообразующей активности во время выработки и хранения. Согласно результатам анализа методом Тьюки, буквенные обозначения указывают на статистически однородные группы, где штаммы с одинаковыми буквами не имеют достоверных различий между собой ($p > 0,05$), а штаммы с разными буквами статистически значимо различаются. Анализ выявил сложную картину статистических взаимосвязей между штаммами. Штамм 663-12 образует отдельную группу «а» по всем показателям, что свидетельствует о его интересных свойствах — он статистически значимо отличается от всех других штаммов по всем изучаемым параметрам кислотообразующей активности.

Таблица 7. Результаты теста Тьюки

Table 7. Results of the Tukey test

Штамм	Буквенные обозначения попарного сравнения			
	Δ ВТК	Δ ХТК	Δ ВрН	Δ ХрН
663-12	a	a	a	a
637-4	b	b	b	b
703-2	c	c	c	b
549-1	d	d	d	c
618-5	d	e	d	c
792-7	d	e	c	c
738-2-3	c	d	c	c
463-3-6	e	a	b	c
429-6	f	f	e	c

Особый интерес представляет группа штаммов 549-1, 618-5 и 792-7, которые по показателю Δ ВТК относятся к одной статистической группе «d», что означает отсутствие значимых различий в их кислотообразующей активности во время выработки. Однако по другим параметрам они демонстрируют различную групповую принадлежность, что подчеркивает специфичность их метаболических характеристик.

Таким образом, наиболее сильные различия между штаммами наблюдались по их способности подкислять продукт в период хранения при температуре $(6 \pm 1)^\circ\text{C}$, что может быть обусловлено их генетическими различиями в ферментативной активности и устойчивости к низким температурам. Проведенный кластерный анализ выявил физиологические закономерности кислотообразования у изученных штаммов *L. lactis*. Выделенные три кластера представляют собой различные метаболические профили, определяющие потенциальное применение штаммов в технологических процессах.

В итоге кластерный анализ позволил распределить изученные штаммы лактобактерий на три группы по характеру ферментативного профиля при различных температурных режимах. По интенсивности ферментативной активности в период ферментации и охлаждения до температуры хранения, а также по показателю ацидофикации в процессе хранения к первому кластеру были отнесены штаммы с наибольшей активностью, ко второму классу — штаммы с умеренной и к третьему классу — с минимальной кислотностью. Но при составлении заквасочных консорциумов для различных ферментированных молочных продуктов выбор штаммов будет определяться не только номером класса, но и целевыми показателями. Например, при формировании консорциумов для производства сметаны, кисломолочных напитков и творога с длительными сроками годности одним из целевых показателей будет уровень кислотообразования при температуре хранения.

Несмотря на наглядность предварительной кластеризации методом равных интервалов, для многомерного анализа всего комплекса параметров, более убедительного обобщения и выявления скрытых структур в данных потребовалось применение более совершенных методов — в частности, кластерного анализа по методу Уорда с использованием евклидовой метрики расстояния. Это позволило объективно сгруппировать штаммы по сходству физиологических профилей (Рисунок 5 и Рисунок 6).

Исходя из результатов анализа, представленных на финальной тепловой карте (Рисунок 6), штаммы-лидеры по кислотообразующей активности во время выработки (*L. lactis* 663-12, 792-7, 618-5 и 549-1) демонстрируют наибольшую скорость первичного кислотообразования, что проявляется в значениях прироста титруемой кислотности после сквашивания $73,67^\circ\text{C}$, $70,00^\circ\text{C}$, $69,00^\circ\text{C}$ и $69,00^\circ\text{C}$

соответственно. Эта характеристика критически важна для производств с сокращенным циклом ферментации. Высокие значения снижения активной кислотности у этих штаммов (1,93, 1,80, 1,89 и 1,87 ед. pH соответственно) дополнительно подтверждают их способность к интенсивному подкислению среды во время ферментации при оптимальной температуре.

Напротив, штаммы *L. lactis* 738-2-3, 618-5 и 792-7 с низкой постацидофикацией, прирост титруемой кислотности которых при хранении составил $7,3^\circ\text{C}$, $5,0^\circ\text{C}$ и $4,7^\circ\text{C}$ соответственно, представляют особый интерес при производстве продуктов с пролонгированным сроком годности. Их слабая способность кислотообразования при низких температурах хранения может свидетельствовать о стабильности продукта после окончания основного технологического цикла.

Особенно показателен случай штамма *L. lactis* 429-6, который при относительно слабой кислотообразующей активности, обеспечивающей увеличение титруемой кислотности на $54,7^\circ\text{C}$ во время выработки, проявлял значительную активность во время хранения (прирост за этот период составил $16,7^\circ\text{C}$), что может указывать на адаптацию к стрессовым условиям.

Штамм *L. lactis* 663-12 продемонстрировал универсальность, входя в группу лидеров по обоим параметрам: прирост титруемой кислотности составил $73,7^\circ\text{C}$ во время выработки и $20,0^\circ\text{C}$ при хранении. Такой сбалансированный профиль кислотообразующей активности делает его ценным для универсальных производственных линий, где требуется как быстрое сквашивание, так и интенсивный рост кислотности при низких температурах. Например, в сыропродуктах высокая ферментативная активность при созревании важна как с точки зрения обеспечения безопасности продукта из-за быстрой утилизации остаточной лактозы, так и с точки зрения интенсивности процесса созревания.

Группа штаммов 2 класса со средними показателями (*L. lactis* 738-2-3 и 703-2) является перспективной для технологий, где требуется предсказуемое и стабильное кислотообразование без экстремальных значений. Их умеренная активность может быть преимуществом в производстве продуктов с нежным вкусовым профилем, где избыточно выраженная кислотность нежелательна. Штамм *L. lactis* 463-3-6, показавший наиболее низкие значения по всем параметрам, тем не менее представляет ценность как потенциальный компонент поливидовых многоштаммовых бактериальных заквасок.

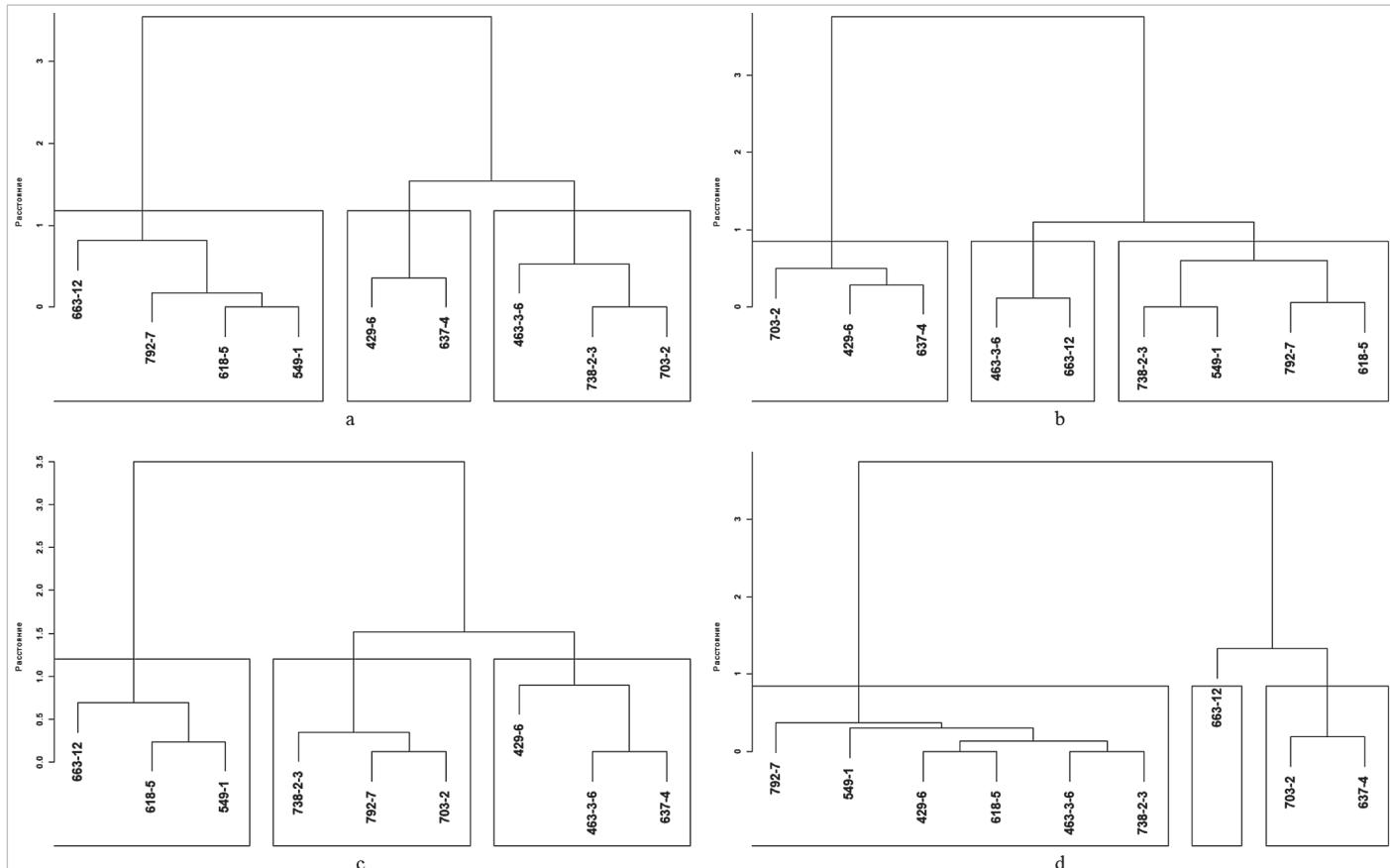


Рисунок 5. Дендрограммы результатов иерархической кластеризации
Figure 5. Dendograms of the results of the hierarchical clustering

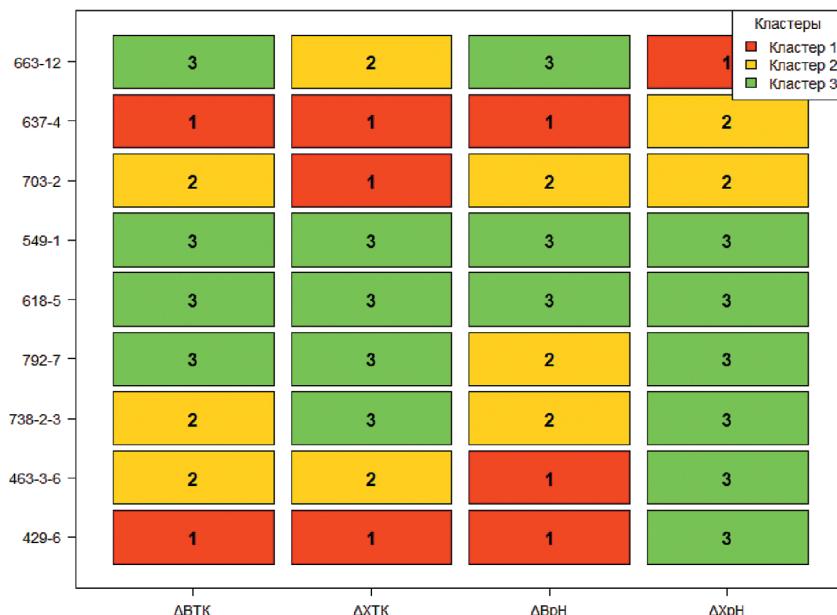


Рисунок 6. Тепловая карта кластеров штаммов *L. lactis* по показателям кислотообразования
Figure 6. Cluster heat map of *L. lactis* strains by indicators of acid formation

сок, где его умеренная активность может служить балансиром для более метаболически активных штаммов.

Вариабельность в кислотообразующей активности молочнокислых бактерий во время хранения может быть связана с экспрессией генов холодового шока, с различной устойчивостью к низкому уровню активной кислотности и со способностью утилизировать остаточные субстраты в готовом продукте.

Изучение особенностей ферментации молочнокислых бактерий, в т. ч. *L. lactis*, продолжает вызывать интерес исследований как в России, так и за рубежом. При этом объектами исследований являются и коллекционные культуры, и новые эффективные штаммы, поиск которых продолжается среди различных природных и производственных источников, несмотря на то, что было выделено и охарактеризовано множество штаммов [15, 32–34]. К примеру, В. А. Семенова с соавторами [35] при оценке коллекционных культур лактобактерий применили классический принцип отбора штаммов, пригодных для включения в состав заквасок для кисломолочных продуктов, и отнесли к наиболее важным свойствам *L. lactis* высокую скорость сквашивания, способность образовывать густки с колющеся консистенцией и хорошо отделяющейся сывороткой. Было выбрано 4 штамма *L. lactis*, которые сквашивали молоко за 6,0–7,5 часов и обеспечивали титруемую кислотность от 87 °Т до 115 °Т. В работе Е. М. Трубицыной [36] с соавторами при выделении и оценке биотехнологического потенциала культур лактобактерий, перспективных для использования в составе бактериальных заквасок, также исследовалась только интенсивность кислотообразования при оптимальной температуре. Отобранные ими 20 штаммов лактобактерий имели предельную титруемую кислотность от 100,87 до 113,10 °Т [36].

В статье Li с соавторами [37] представлены результаты поиска штаммов лактобактерий, пригодных для использования в качестве заквасок из традиционных китайских кисломолочных продуктов, а также исследования характера ферментации 227 выделенных «диких» изолятов. При этом авторы обнаружили 55 изолятов, сквашивающих молоко за 12 часов при внесении инокулята из расчета количества клеток 10^6 – 10^7 КОЕ/см³, а у остальных изолятов продолжительность сквашивания молока варьировала в широком диапазоне вплоть до 40 часов. Выявлено 16 изолятов (29% от 12-часовых изолятов), которые обладали хорошей скоростью ферментации и низкой постацидофикацией при хранении. На этом основании авторы высказали мнение о высоком уровне генетического разнообразия среди «диких» штаммов вида *L. lactis*, требующего дальнейшего изучения.

В нашем исследовании доля культур активных кислотообразователей с низким уровнем ацидофикации при хранении (три штамма с высокой скоростью ферментации, что составляет 33% от девяти исследованных) была аналогичной описанной в работе Li с соавторами [37]. При этом все исследованные нами штаммы сквашивали молоко за 6 ч при дозе внесения $2,8 \times 10^7$ КОЕ/см³. Это может быть обусловлено тем, что при формировании биобанкинга производствен-

но-ценных культур во ВНИИ маслоделия и сыроделия использовался принцип отбора из различных природных и производственных источников культур *L. lactis* и *L. cremoris* с высоким кислотообразующим потенциалом. Однако полученные результаты исследований позволяют предполагать, что скрининг большого числа лактобактерий, численность которых в коллекции микроорганизмов ВНИИ маслоделия и сыроделия составляет более 3500 штаммов, может выявить достаточно большое количество штаммов с различным ферментативным профилем, включая штаммы с высоким уровнем метаболизма лактозы в процессе основной ферментации одновременно с низкой ацидофикацией при низких температурах хранения молочной продукции.

4. Выводы

Проведенные исследования показали, что ферментативные особенности штаммов *L. lactis* при развитии в молоке при различных температурных условиях обусловлены штамм-специфическими характеристиками, но не таксономической принадлежностью. Это следует из выраженной вариабельности кислотообразующей активности среди близкородственных штаммов как в процессе ферментации при оптимальной температуре, так и при охлаждении и хранении при низкой температуре.

Результаты этой работы дополняют существующие фенотипические данные о характеристике ферментации культур *L. lactis* subsp. *lactis*. Кроме того, выявлены штаммы с хорошей интенсивностью ферментации и низким уровнем ацидофикации, потенциально пригодные в качестве заквасочных культур для изготовления кисломолочных продуктов с длительными сроками хранения.

Практическая значимость результатов заключается в возможности целенаправленного дифференцированного подбора штаммов для специализированных технологических задач. Выявленные закономерности позволяют прогнозировать ход технологического процесса при использовании поливидовых заквасок и оптимизировать их состав для достижения идентификационных органолептических характеристик ферментированных молочных продуктов.

Полученные данные также подчеркивают необходимость пересмотра традиционных подходов к оценке заквасочных культур, где акцент часто делается исключительно на скорости кислотообразования, без учета постферментативного потенциала. Использованный в данном исследовании подход к моделированию температурных режимов, характерных для технологии различных ферментированных молочных продуктов, требует дальнейшего совершенствования и исследований на большом количестве штаммов. Кластерный анализ и интегральная оценка кислотообразующей активности коллекционных культур на всех технологических этапах позволит шире раскрыть потенциал штаммов и оптимизировать их применение в современной молочной промышленности при изготовлении различных ферментированных молочных продуктов. Эти показатели планируется внести в пополняемую базу данных.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК / REFERENCES

1. Hutkins, R. W. (2018). *Microbiology and Technology of Fermented Foods*. Wiley-Blackwell, 2018. <https://doi.org/10.1002/9780470277515>
2. Altieri, C., Ciuffreda, E., Di Maggio, B., Sinigaglia, M. (2017). Lactic acid bacteria as starter cultures. Chapter in a book: *Starter Cultures in Food Production*. Weinheim, Germany: John Wiley & Sons., 2017.
3. Fusieger, A., Martins, M. C. F., de Freitas, R., Nero, L. A., de Carvalho, A. F. (2020). Technological properties of *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* bv. *diacetylactis* obtained from dairy and non-dairy niches. *Brazilian Journal of Microbiology*, 51(1), 313–321. <https://doi.org/10.1007/s42770-019-00182-3>
4. Камартдинова, Д. Р., Китаевская, С. В., Решетник, О. А., Тюрин, М. Ю. (2025). Разработка консорциума молочнокислых бактерий с антиоксидантными свойствами. *Научный журнал НИУ ИТМО. Серия «Процессы и аппараты пищевых производств»*, 2, 15–24. [Kamartdinova, D. R., Kitaevskaya, S. V., Reshetnik, O. A., Turin, M. Yu. (2025). Development of a lactic acid bacteria consortium with antioxidant properties. *Processes and Food Production Equipment*, 2, 15–23. (In Russian)]. <https://doi.org/10.17586/2310-1164-2025-18-2-14-23>
5. Wang, Y., Wu, J., Lv, M., Shao, Z., Hungwe, M., Wang, J. et al. (2021). Metabolism characteristics of lactic acid bacteria and the expanding applications in food industry. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 9, Article 612285. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2021.612285>
6. Tamime, A. Y., Robinson, R. K. (2007). *Tamime and Robinson's Yoghurt: Science and Technology*. Woodhead Publishing, 2007. <https://doi.org/10.1533/9781845692612>
7. De Melo Pereira, G. V., De Carvalho Neto, D. P., De O. Junqueira, A. C., Karp, S. G., Letti, L. A. J., Magalhães Júnior, A. I. et al. (2019). A review of selection criteria for starter culture development in the food fermentation industry. *Food Reviews International*, 36(2), 135–167. <https://doi.org/10.1080/87559129.2019.1630636>
8. Шухалова, О. М. (2021). Основные критерии подбора заквасочных микроорганизмов в состав бактериальных заквасок для созревающих сыров. *Пищевые системы*, 4(3S), 315–320. [Shukhalova, O. M. (2021). Main criteria for selection of microorganisms in the composition of bacterial starter for ripening cheeses. *Food Systems*, 4(3S), 315–320. (In Russian)] <https://doi.org/10.21323/2618-9771-2021-4-3S-315-320>
9. Kelleher, P., Mahony, J., Bottacini, F., Lugli, G. A., Ventura, M., van Sinderen, D. (2019). The *Lactococcus lactis* Pan-Plasmidome. *Frontiers in Microbiology*, 10, Article 707. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00707>
10. White, K., Eraclio, G., McDonnell, B., Bottacini, F., Lugli, G. A., Ventura, M. et al. (2024). A multifaceted investigation of lactococcal strain diversity in undefined mesophilic starter cultures. *Applied and Environmental Microbiology*, 90(3), Article e0215223. <https://doi.org/10.1128/aem.02152-23>
11. Panebianco, F., Giarratana, F., Caridi, A., Sidari, R., De Bruno, A., Giuffrida, A. (2021) Lactic acid bacteria isolated from traditional Italian dairy products: Activity against *Listeria monocytogenes* and modelling of microbial competition in soft cheese. *LWT*, 137(17), Article 110446. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2020.110446>
12. De Vos, P., Garrity, G. M., Jones, D., Krieg, N. R., Ludwig, W., Rainey, F. A. et al. (2009). *Bergey's manual*® of systematic bacteriology. Firmicutes. Springer New York, NY, 2009.
13. Iskandar, C. F., Cailliez-Grimal, C., Borges, F., Revol-Junelles, A.-M. (2019) Review of lactose and galactose metabolism in lactic acid bacteria dedicated to expert genomic annotation. *Trends in Food Science and Technology*, 88, 121–132. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2019.03.020>
14. Pohanka, M. (2020). D-Lactic acid as a metabolite: Toxicology, diagnosis, and detection. *BioMed Research International*, 2020, Article 3419034. <https://doi.org/10.1155/2020/3419034>
15. Ma'slak, E., Złoch, M., Arendowski, A., Sugajski, M., Janczura, I., Rudnicka, J. et al. (2022). Isolation and identification of *Lactococcus lactis* and *Weissella cibaria* strains from fermented beetroot and an investigation of their properties as potential starter cultures and probiotics. *Foods*, 11(15), Article 2257. <https://doi.org/10.3390/foods11152257>
16. Bintsis, T. (2018). Lactic acid bacteria as starter cultures: An update in their metabolism and genetics. *AIMS Microbiology*, 4(4), 665–684. <https://doi.org/10.3934/microbiol.2018.4.665>
17. Li, T. T., Tian, W. L., Gu, C. T. (2019). Elevation of *Lactococcus lactis* subsp. *cremoris* to the Species Level as *Lactococcus cremoris* sp. nov. and Transfer of *Lactococcus lactis* subsp. *tructae* to *Lactococcus cremoris* as *Lactococcus cremoris* subsp. *tructae* comb. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 71(3), Article 004727. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004727>
18. Manno, M. T., Zuljan, F., Alarcón, S., Esteban, L., Blancato, V., Espariz, M. et al. (2018). Genetic and phenotypic features defining industrial relevant *Lactococcus lactis*, *L. cremoris* and *L. lactis* biovar. *diacetylactis* strains. *Journal of Biotechnology*, 282, 25–31. <https://doi.org/10.1016/j.biotec.2018.06.345>
19. Kim, W. S., Ren, J., Dunn, N. W. (1999). Differentiation of *Lactococcus lactis* subspecies *lactis* and subspecies *cremoris* strains by their adaptive response to stresses. *FEMS Microbiology Letters*, 171(1), 57–65. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1999.tb13412.x>
20. Zeidan, A. A., Poulsen, V. K., Janzen, T., Buldo, P., Derkx, P. M. F., Øregaard, G. et al. (2017). Polysaccharide production by lactic acid bacteria: From genes to industrial applications. *FEMS Microbiology Reviews*, 41, 168–200. <https://doi.org/10.1093/femsre/fux017>
21. Kelleher, P., Mahony, J., Bottacini, F., Lugli, G. A., Ventura, M., van Sinderen, D. (2019). The *Lactococcus lactis* Pan-Plasmidome. *Frontiers in Microbiology*, 10, Article 707. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00707>
22. Свириденко, Г. М., Шухалова, О. М. (2019). Молочнокислые лактобактерии как основной кислотообразующий компонент. *Молочная промышленность*, 4, 30–33. [Sviridenko, G. M., Shukhalova, O. M. (2019). Lactic acid lactococci as a main acid forming component. *Dairy Industry*, 4, 30–33. (In Russian)] <https://doi.org/10.31515/1019-8946-2019-4-30-33>
23. Запаеник, А., Соколова, В., Брыла, М. (2022). Role of lactic acid bacteria in food preservation and safety. *Foods*, 11(9), Article 1283. <https://doi.org/10.3390/foods11091283>
24. Guan, Y., Cui, Y., Qu, X., Li, B., Zhang, L. (2024). Post-acidification of fermented milk and its molecular regulatory mechanism. *International Journal of Food Microbiology*, 426, Article 110920. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2024.110920>
25. Гудков, А. В. (2004). Сыроделие: технологические, биологические и физико-химические аспекты. М.: ДeЛи принт, 2004. [Gudkov, A. V. (2004). Cheese making: Technological, biological and physico-chemical aspects. Moscow: Dely print, 2004. (In Russian)]
26. McSweeney, P. L. N., Cotter, P. D., Everett, D. W. (2017). *Cheese: Chemistry, Physics and Microbiology*. Academic Press, 2017.
27. Kok, J., van Gijtenbeek, L. A., de Jong, A., van der Meulen, S. B., Solopova, A., Kuipers, O. P. (2017). The evolution of gene regulation research in *Lactococcus lactis*. *FEMS Microbiology Reviews*, 41(Suppl_1), S220–S243. <https://doi.org/10.1093/femsre/fux028>
28. Свириденко, Г. М., Шухалова, О. М. (2020). Влияние температуры на развитие и метаболизм основной кислотообразующей заквасочной микрофлоры. *Молочная промышленность*, 7, 49–51. [Sviridenko, G. M., Shukhalova, O. M. (2020). The effect of temperature on the development and metabolism of the main acid-forming starter microflora. *Dairy Industry*, 7, 49–51. (In Russian)] <https://doi.org/10.31515/1019-8946-2020-07-49-51>
29. Poudel, R., Thunell, R. K., Oberg, C. J., Lefevre, M., Oberg, T. S., McMahon, G. J. (2022). Comparison of growth and survival of single strains of *Lactococcus lactis* and *Lactococcus cremoris* during Cheddar cheese manufacture. *Journal of Dairy Science*, 105(3), 2069–2081. <https://doi.org/10.3168/jds.2021-20958>
30. Deshwal, G. K., Tiwari, S., Kumar, A., Raman, R. K., Kadyan, S. (2021). Review on factors affecting and control of post-acidification in yoghurt and related products. *Trends in Food Science and Technology*, 109, 499–512. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.01.057>
31. Прокопов, А. Ю., Острумов, Л. А. (2016). Инновационный менеджмент технологий заквасочных культур. *Техника и технология пищевых производств*, 4(43), 64–69 [Prokopov, A. Yu., Ostroumov, L. A. (2016). Innovation management biotechnology of starter cultures. *Food Processing: Techniques and Technology*, 43(4), 64–69 (In Russian)]
32. Mahony, J., Bottacini, F., van Sinderen, D. (2023). Towards the diversification of lactococcal starter and non-starter species in mesophilic dairy culture systems. *Microbial Biotechnology*, 16(9), 1745–1754. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.14320>
33. Дорофеев, Р. В., Кузнецова, Т. Н., Отт, Е. Ф., Функ, И. А. (2023). Выделение лактобактерий, перспективных для молочной промышленности. *Ползуновский вестник*, 4, 24–28 [Dorofeev, R. V., Kuznetsova, T. N., Ott, E. F., Funk, I. A. (2023). Isolation of lactococci promising for dairy industry. *Polzunovskiy Vestnik*, 4, 24–28. (In Russian)]. <https://doi.org/10.25712/ASTU.2072-8921.2023.04.003>
34. Cavanagh, D., Casey, A., Altermann, E., Cotter, P. D., Fitzgerald, G. F., McAuliffe, O. (2015). Evaluation of *Lactococcus lactis* isolates from non-dairy sources with potential dairy applications reveals extensive phenotype-genotype disparity and implications for a revised species. *Applied Environmental Microbiology*, 81(12), 3961–3972. <https://doi.org/10.1128/AEM.04092-14>
35. Семенова, В. А., Митрова, В. А., Кишилова, С. А., Рожкова, И. В., Петров, А. Н. (2025). Сравнительная оценка свойств производственно ценных штаммов *Lactococcus*. *Пищевая промышленность*, 8, 82–87. [Semenova, V. A., Mitrova V. A., Kishilova, S. A., Rozhкова, I. V., Petrov, A. N. (2025). Comparative assessment of properties of industrially important *Lactococcus* strains. *Food Industry*, 8, 82–87. (In Russian)]. <https://doi.org/10.52655/РП1.2025.8.022>
36. Трубицына, Ю. М., Отт, Е. Ф., Дорофеев, Р. В., Шевченко, К. Е., Гранинина, Т. В. (2024). Биотехнологические свойства лактобактерий, выделенных из природных источников. *Ползуновский вестник*, 3, 29–35. [Trubitsyna, Ju. M., Ott, E. F., Dorofeev, R. V., Shevchenko, K. E., Gryankina, T. V. (2024). Biotechnological properties of lactococci isolated from natural sources. *Polzunovskiy Vestnik*, 3, 29–35. (In Russian)] <https://doi.org/10.25712/ASTU.2072-8921.2024.03.004>
37. Li, W., Ren, M., Duo, L., Li, J., Wang, S., Sun, Y. et al. (2020). Fermentation Characteristics of *Lactococcus lactis* subsp. *lactis* isolated from naturally fermented dairy products and screening of potential starter isolates. *Frontiers in Microbiology*, 11, Article 1794. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01794>

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ	AUTHOR INFORMATION
Принадлежность к организации	Affiliation
<p>Дуганова Анна Юрьевна — младший научный сотрудник, отдел микробиологии, Федеральный научный центр пищевых систем им. В. М. Горбатова РАН 152613, Ярославская область, Углич, Красноармейский бульвар, 19 E-mail: a.duganova@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0000-0001-9033-5928 * автор для контактов</p>	<p>Anna Yu. Duganova, Junior Researcher, Department of Microbiology, V. M. Gorbatov Federal Scientific Center for Food Systems of the Russian Academy of Sciences 19, Krasnoarmeysky Boulevard, Uglich, 152613, Yaroslavl Region, Russia E-mail: a.duganova@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0000-0001-9033-5928 * corresponding author</p>
<p>Сорокина Нинель Петровна — кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник, отдел микробиологии, Федеральный научный центр пищевых систем им. В. М. Горбатова РАН 152613, Ярославская область, Углич, ул. Красноармейский бульвар, 19 E-mail: n.sorokina@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0000-0002-1108-3695</p>	<p>Ninel P. Sorokina, Candidate of Technical Sciences, Leading Researcher, Department of Microbiology, V. M. Gorbatov Federal Scientific Center for Food Systems of the Russian Academy of Sciences 19, Krasnoarmeysky Boulevard, Uglich, 152613, Yaroslavl Region, Russia E-mail: n.sorokina@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0000-0002-1108-3695</p>
<p>Мамыкин Денис Степанович — младший научный сотрудник, отдел микробиологии, Федеральный научный центр пищевых систем им. В. М. Горбатова РАН 152613, Ярославская область, Углич, Красноармейский бульвар, 19 E-mail: d.mamykin@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0000-0002-2145-1439</p>	<p>Denis S. Mamykin, Junior Researcher, Department of Microbiology, V. M. Gorbatov Federal Scientific Center for Food Systems of the Russian Academy of Sciences 19, Krasnoarmeysky Boulevard, Uglich, 152613, Yaroslavl Region, Russia E-mail: d.mamykin@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0000-0002-2145-1439</p>
<p>Семенова Анастасия Артуровна — доктор технических наук, заместитель директора по научной работе, Федеральный научный центр пищевых систем им. В. М. Горбатова РАН 109316, Москва, ул. Талалихина, 26 E-mail: a.semenova@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0000-0002-4372-6448</p>	<p>Anastasia A. Semenova, Doctor of Technical Sciences, Deputy Director for Scientific Work V. M. Gorbatov Federal Scientific Center for Food Systems of the Russian Academy of Sciences 26, Talalikhin str., Moscow, 109316, Russia E-mail: a.semenova@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0000-0002-4372-6448</p>
<p>Рогов Григорий Новомирович — кандидат технических наук, директор филиала, Федеральный научный центр пищевых систем им. В. М. Горбатова РАН 152613, Ярославская область, Углич, Красноармейский бульвар, 19 E-mail: g.rogov@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0009-0001-4540-5314</p>	<p>Grigory N. Rogov, Candidate of Technical Sciences, Director of the Branch, V. M. Gorbatov Federal Scientific Center for Food Systems of the Russian Academy of Sciences 19, Krasnoarmeysky Boulevard, Uglich, 152613, Yaroslavl Region, Russia E-mail: g.rogov@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0009-0001-4540-5314</p>
<p>Беленко Андрей Александрович — кандидат биологических наук, заведующий лабораторией генетических исследований, Федеральный научный центр пищевых систем им. В. М. Горбатова РАН 191014, Россия, г. Санкт-Петербург, Литейный пр., 55 E-mail: a.belenko@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0009-0007-1914-2972</p>	<p>Andrey A. Belenko, Candidate of Biological Sciences, Head of the Laboratory of Genetic Research, V. M. Gorbatov Federal Scientific Center for Food Systems of the Russian Academy of Sciences 55, Liteiny prospekt, 191014, Saint Petersburg, Russia, E-mail: a.belenko@fncps.ru ORCID: https://orcid.org/0009-0007-1914-2972</p>
Критерии авторства	Contribution
<p>Концептуализация — Сорокина Н. П. и Семенова А. А.; Методология — Сорокина Н. П. и Рогов Г. Н.; Исследование — Дуганова А. Ю.;</p> <p>Обработка и анализ данных — Мамыкин Д. С. и Дуганова А. Ю.; Написание статьи и редактирование — Сорокина Н. П., Семенова А. А., Дуганова А. Ю., Беленко А. А..</p> <p>Авторы в равных долях имеют отношение к написанию рукописи и одинаково несут ответственность за plagiat.</p>	<p>Conceptualization — Ninel P. Sorokina, Anastasia A. Semenova; methodology — Ninel P. Sorokina, Grigory N. Rogov; investigation — Anna Yu. Duganova data curation and analysis — Denis S. Mamykin, Anna Yu. Duganova writing-article and editing — Ninel P. Sorokina, Anastasiya A. Semenova, Anna Yu. Duganova, Belenko A. A. Authors equally relevant to the writing of the manuscript, and equally responsible for plagiarism.</p>
Конфликт интересов	Conflict of interest
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.	The authors declare no conflict of interest.