

УДК 637.33:576.852.4

Роль ферментов молочнокислых бактерий в формировании антиоксидантного потенциала кисломолочных продуктов

Т. С. Бычкова*, Е. М. Крутина, Ю. А. Дягилева

*Всероссийской научно-исследовательский институт молочной промышленности, г. Москва, Россия;
e-mail: t_bychkova@vnimi.org, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9539-1600>

Информация о статье Реферат

Поступила
в редакцию
31.03.2025;

получена
после доработки
22.05.2025;

принята
к публикации
26.05.2025

Ключевые слова:

ферменты,
молочнокислые
микроорганизмы,
антиоксиданты,
ферментативная
активность,
Lactobacillus acidophilus,
Lactobacillus bulgaricus,
Streptococcus thermophilus

Ферменты молочнокислых микроорганизмов (МКМ) играют ключевую роль в процессах ферментации, определяя органолептические свойства и биологическую ценность молочных продуктов. Данные микроорганизмы синтезируют ферменты всех шести классов, включая оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы и лигазы. Особое значение имеют лактатдегидрогеназа, НАДН-оксидаза и каталаза, регулирующие окислительно-восстановительные процессы. Гидролазы, такие как β -галактозидаза, протеазы и липазы, участвуют в расщеплении сложных молекул, влияя на вкус и питательные свойства продуктов. Ферменты МКМ также играют важную роль в антиоксидантной защите за счет выработки супероксиддисмутазы и глутатионпероксидазы, снижая уровень окислительного стресса. *Lactobacillus acidophilus* и другие пробиотические микроорганизмы обладают высокой ферментативной активностью, улучшая биодоступность питательных веществ и способствуя формированию функциональных продуктов. Антиоксидантный потенциал ферментированных молочных продуктов зависит от вида микроорганизмов, условий ферментации и состава молока.

Для цитирования

Бычкова Т. С. и др. Роль ферментов молочнокислых бактерий в формировании антиоксидантного потенциала кисломолочных продуктов. Вестник МГТУ. 2025. Т. 28, № 2. С. 296–311. DOI: <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2025-28-2-296-311>.

Role of lactic acid bacterial enzymes in forming antioxidant potential of fermented milk products

Tatyana S. Bychkova*, Ekaterina M. Krutina, Yulia A. Diaghileva

*All-Russian Dairy Research Institute, Moscow, Russia;
e-mail: t_bychkova@vnimi.org, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9539-1600>

Article info

Received
31.03.2025;

received
in revised form
22.05.2025;

accepted
26.05.2025

Key words:

enzymes, lactic acid
microorganisms,
antioxidants, enzymatic
activity, *Lactobacillus
acidophilus*,
Lactobacillus bulgaricus,
Streptococcus thermophilus

Abstract

Enzymes of lactic acid microorganisms (LAB) play a key role in fermentation processes determining the organoleptic properties and biological value of dairy products. These microorganisms synthesize enzymes of all six classes, including oxidoreductases, transferases, hydrolases, lyases, isomerases and ligases. Lactate dehydrogenase, NADH oxidase and catalase which regulate redox processes are of particular importance. Hydrolases such as β -galactosidase, proteases and lipases are involved in the breakdown of complex molecules, affecting the taste and nutritional properties of foods. MCM enzymes also play an important role in antioxidant protection by producing superoxide dismutase and glutathione peroxidase, reducing the level of oxidative stress. *Lactobacillus acidophilus* and other probiotic microorganisms have high enzymatic activity, improving the bioavailability of nutrients and contributing to the formation of functional products. The antioxidant potential of fermented dairy products depends on the type of microorganisms, fermentation conditions, and milk composition.

For citation

Bychkova, T. S. et al. 2025. Role of lactic acid bacterial enzymes in forming antioxidant potential of fermented milk products. *Vestnik of MSTU*, 28(2), pp. 296–311. (In Russ.) DOI: <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2025-28-2-296-311>.

Введение

Молочнокислые микроорганизмы (МКМ) играют центральную роль в пищевой промышленности, будучи главными участниками ферментации широкого спектра продуктов. Эта микробиологическая трансформация в значительной степени зависит от их сложной ферментативной активности, определяющей не только скорость и эффективность ферментации, но и сенсорные, текстурные и питательные характеристики конечного продукта (*Holzapfel, 2002*). Глубокое понимание ферментативных систем МКМ необходимо для оптимизации производственных процессов, контроля качества и разработки инновационных продуктов с улучшенными функциональными свойствами.

Антиоксидантный потенциал кисломолочной продукции характеризуется показателями антиоксидантной емкости и антиоксидантной активности, тесно связан с биологически активными веществами, синтезируемыми в процессе ферментации, и напрямую зависит от применяемых МКМ. Одним из важных показателей биологической активности заквасочных культур является их способность продуцировать ферменты, от природы которых зависит перечень образующихся в системе биологически активных веществ. Поэтому оценка ферментативной активности используемых в молочной промышленности МКМ позволит прогнозировать антиоксидантный эффект готовой продукции.

Ввиду отсутствия обобщающих данных установление зависимости антиоксидантного потенциала кисломолочной продукции от ферментативной активности применяемых в закваске МКМ и корреляция данных характеристик является перспективным для научных исследований.

Материалы и методы

Ферменты МКМ, подобно всем ферментам, классифицируются в соответствии с системой, разработанной Международным союзом биохимии и молекулярной биологии (IUBMB)¹. Эта система, основанная на типе катализируемой реакции, делит ферменты на шесть основных классов, каждый из которых подразделяется на подклассы, подподклассы и индивидуальные ферменты, идентифицируемые уникальным номером ЕС (Enzyme Commission).

МКМ синтезируют все группы ферментов, а именно: оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы и лигазы. Из группы оксидоредуктаз наиболее значимыми являются лактатдегидрогеназы, НАДН-оксидазы и пероксидазы.

Лактатдегидрогеназа (LDH) – центральный фермент молочнокислого брожения, катализирующий обратимую реакцию восстановления пирувата в лактат, используя НАДН в качестве кофактора (*Kandler et al., 1983*). Схема данного превращения представлена на рис. 1. Различные изоформы LDH (L-LDH и D-LDH) определяют стереоизомерию образующегося лактата, что важно для вкуса и безопасности продукта. Гомоферментативные МКМ обладают преимущественно L-LDH, в то время как гетероферментативные имеют и другие LDH, приводя к образованию различных продуктов брожения (этанол, углекислый газ, ацетат).

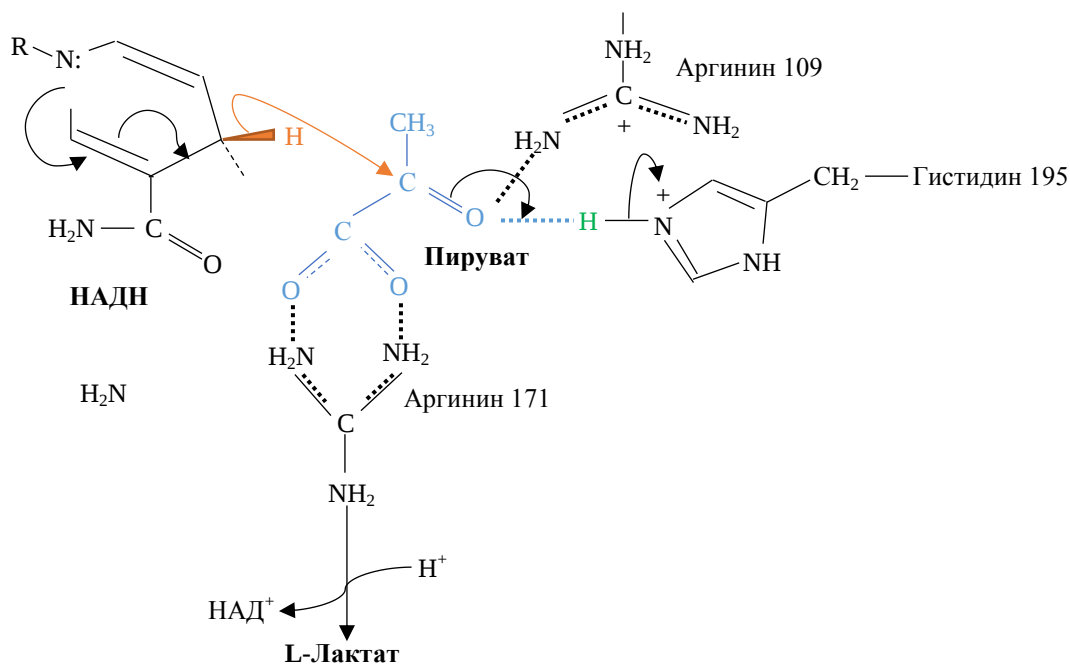


Рис. 1. Схема превращения пирувата в L-лактат
Fig. 1. Scheme for the conversion of pyruvate to L-lactate

¹ IUBMB. Nomenclature Committee. Enzyme Nomenclature. 2023. URL: <https://www.qmul.ac.uk/sbcs/iubmb/enzyme/>.

Также важным ферментом из группы оксидоредуктаз является НАДН-оксидаза, которая катализирует окисление НАДН молекулярным кислородом, регенерируя НАД⁺ и образуя воду или перекись водорода (Park et al., 2011). Она важна для поддержания окислительно-восстановительного баланса в клетке, особенно в условиях аэробного брожения. Некоторые МКМ используют ее для удаления кислорода, создавая более анаэробные условия, благоприятные для молочнокислого брожения. Каталаза, в свою очередь, интенсифицирует разложение перекиси водорода на воду и кислород, защищая клетки от ее токсичного воздействия. Не все МКМ могут синтезировать каталазу, что делает их более чувствительными к кислороду.

К группе трансфераз, синтезируемых МКМ, относятся ферменты фосфоглюкомутаза и гликозилтрансфераза. Фосфоглюкомутаза катализирует обратимое превращение глюкозо-1-фосфата в глюкозо-6-фосфат – ключевой шаг в метаболизме галактозы и других моносахаридов, обеспечивая их включение в путь гликолиза (Evert et al., 1998). Гликозилтрансферазы участвуют в синтезе экзополисахаридов (ЭПС) из сахаров и нуклеотидсахаров (Jurášková et al., 2002). ЭПС, продуцируемые некоторыми МКМ, вносят вклад в улучшение консистенции, вязкости и стабильности ферментированных продуктов. Разные гликозилтрансферазы отвечают за перенос разных гликозильных остатков, определяя структуру и свойства ЭПС.

β-галактозидаза относится к группе гидролаз, гидролизует β-1,4-гликозидную связь в лактозе, расщепляя ее на глюкозу и галактозу (Vasudha et al., 2023). Она критически важна для молочной промышленности, позволяя снизить содержание лактозы в продуктах для людей с лактазной недостаточностью и улучшить усвояемость компонентов молока. Также к этой группе ферментов относятся протеазы, которые расщепляют белки на пептиды и аминокислоты, играя важную роль в развитии вкуса и аромата сыров и других ферментированных продуктов (Savijoki et al., 2000). Внеклеточные протеазы расщепляют казеины, основные белки молока, в то время как внутриклеточные протеазы участвуют в дальнейшей деградации пептидов. Пептидазы, в свою очередь, действуют на пептиды, образующиеся в результате протеолиза, расщепляя их на более короткие фрагменты и аминокислоты (Kunji et al., 1996). Они определяют финальный аминокислотный состав, внося вклад в специфический вкус и аромат продукта. Фосфатазы гидролизуют фосфоэфиры, высвобождая фосфат. Могут влиять на доступность фосфора для МКМ и участвовать в регуляции метаболических путей. Липазы как еще один фермент группы гидролаз гидролизуют триглицериды, высвобождая жирные кислоты, диглицериды и моноглицериды (Collins et al., 2003). Свободные жирные кислоты, особенно короткоцепочечные, вносят вклад в характерный аромат и вкус сыров. На рис. 2 представлены строение молекулы липазы и гидролиз триглицеридов, происходящий под действием липазы.

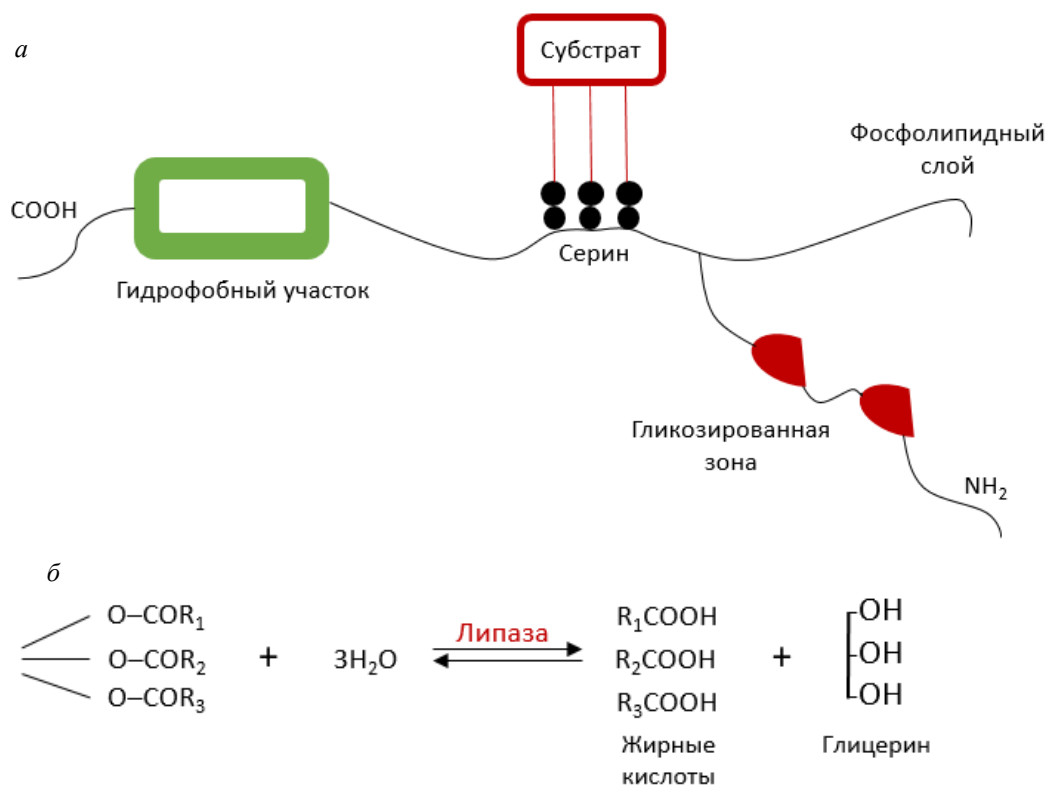


Рис. 2. а – молекула липазы; б – гидролиз триглицеридов (Chandra et al., 2020)

Fig. 2. а – lipase molecule; б – triglyceride hydrolysis (Chandra et al., 2020)

Из группы лиаз наиболее значимыми являются декарбоксилазы – отщепляют карбоксильную группу (COOH) от аминокислот, образуя амины, такие как гистамин, тирамин и кадаверин (Stratton et al., 1991). Некоторые амины могут быть токсичными (биогенные амины), особенно в высоких концентрациях. Также к лиазам относят альдозазы, катализирующие обратимое расщепление фруктозо-1,6-бисфосфата на глицеральдегид-3-фосфат и дигидроксиацетонфосфат, ключевой этап гликолиза (Gottschalk, 1986).

Фосфоглюкозоизомераза является представителем группы ферментов изомераз. Катализирует обратимое превращение глюкозо-6-фосфата во фруктозо-6-фосфат, необходимый шаг в гликолизе – процессе, лежащем в основе гомоферментативного молочнокислого брожения.

Лигазы (синтетазы) катализируют образование новых химических связей между двумя молекулами, обычно сопряженное с гидролизом АТФ или другого нуклеозидтрифосфата. Играть роль в биосинтезе сложных молекул, таких как ДНК, РНК и белки.

Ферменты МКМ, как и все ферменты, обладают характерными свойствами, определяющими их эффективность и стабильность. Каждый фермент обладает высокой специфичностью к определенному субстрату или группе субстратов. Также активность ферментов сильно зависит от pH среды – оптимальный pH варьируется в зависимости от фермента и вида МКМ. Существует также температурная зависимость – активность ферментов увеличивается с повышением температуры до определенного предела, после которого происходит денатурация и потеря активности. Оптимальная температура также зависит от фермента и вида МКМ. Активность ферментов может быть ингибирована различными веществами, включая продукты реакции, тяжелые металлы, специфические ингибиторы и даже высокие концентрации субстрата. На рис. 3 представлены данные исследований коллектива ученых Университета Клода Бернара (Лион, Франция), где были изучены зависимость относительной активности протеиназ, вырабатываемых *Lactobacillus bulgaricus*, от температуры и кислотности среды (pH) (Laloi et al., 1991).

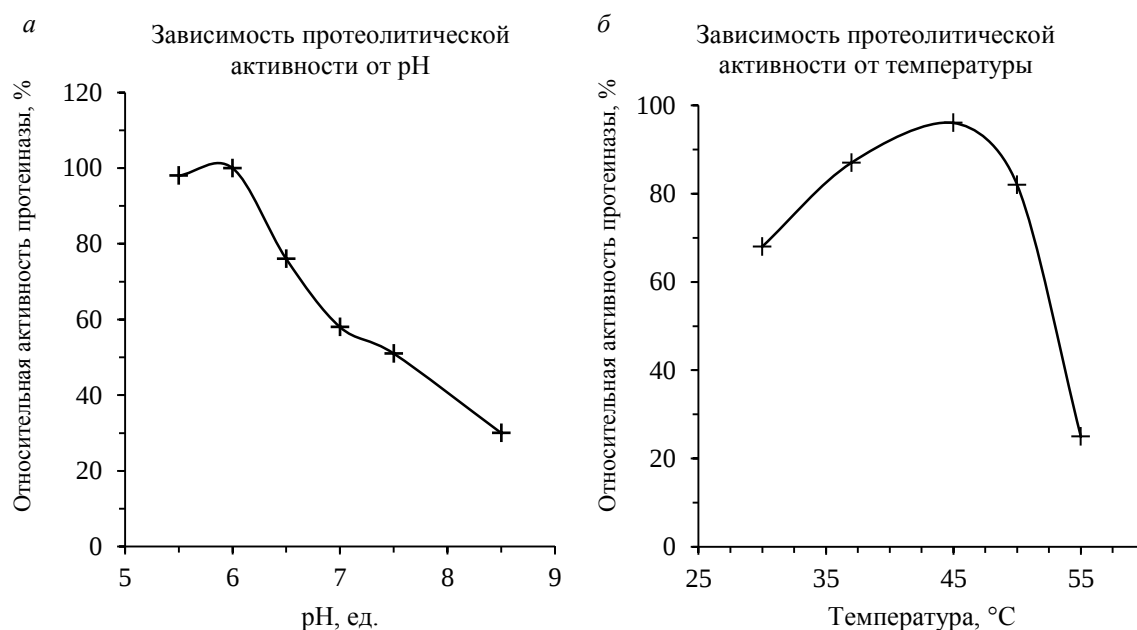


Рис. 3. Зависимость относительной активности протеазы от условий ферментации (Laloi et al., 1991)
Fig. 3. Dependence of relative protease activity on fermentation conditions (Laloi et al., 1991)

Результаты и обсуждение

Синтез ферментов МКМ – сложный процесс, регулируемый на различных уровнях, обеспечивая адаптацию метаболизма к изменяющимся условиям окружающей среды (Рожкова, 2020).

На рис. 4 представлена активность X-пролил-дипептидаминопептидазы бесклеточных внутриклеточных и внеклеточных ферментативных экстрактов отдельных культур бактерий (*S. thermophilus* St 1342, *L. delbrueckii* subsp. *bulgaricus* Lb 1466, *L. acidophilus* L10, *B. lactis* B94 и *L. casei* L26, *L. acidophilus* La 4962, *B. longum* Bl 536 и *L. casei* Lc 279) с использованием Gly-Pro-pNA в качестве субстрата в 50 ммоль-л-1 буфере Трис-HCl pH 7,0 при 37 °C. Удельная активность аминопептидазы определяется как единицы (Ед) ферментативной активности на мг белка в сыром клеточном экстракте. Одна единица активности фермента определялась как количество фермента, необходимое для высвобождения 1 мкмоль п-нитроанилида в минуту в условиях

анализа (планки погрешностей представляют собой объединенную стандартную ошибку среднего значения) (Donkor et al., 2007).

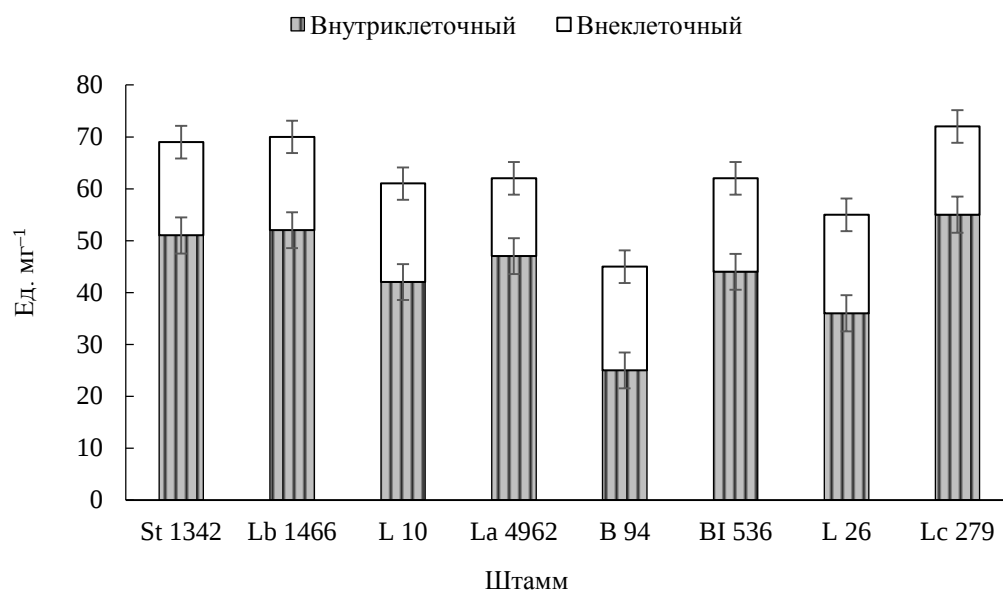


Рис. 4. Протеолитическая активность МКМ в зависимости от штаммов (Donkor et al., 2007)

Fig. 4. Proteolytic activity of MCM depending on strains (Donkor et al., 2007)

Экспрессия генов, кодирующих ферменты, контролируется сложными регуляторными механизмами, включающими транскрипционные факторы, промоторы и операторы. Индукция и репрессия генов под действием субстратов и продуктов метаболизма позволяют МКМ адаптироваться к доступным питательным веществам. Присутствие глюкозы, предпочтительного источника углерода для многих МКМ, может подавлять синтез ферментов, необходимых для метаболизма других сахаров, таких как лактоза. Различные транскрипционные факторы связываются со специфическими последовательностями ДНК, регулируя транскрипцию генов, кодирующих ферменты. Эффективность трансляции матричных РНК (мРНК), кодирующих ферменты, может регулироваться различными механизмами, влияющими на связывание рибосом и стабильность мРНК. Активность ферментов может регулироваться посттрансляционными модификациями, такими как фосфорилирование, гликозилирование и ацетилирование.

Ферментированные молочные продукты, такие как йогурты и кефиры, привлекли к себе внимание благодаря своим значительным антиоксидантным свойствам, которые во многом обусловлены их сложным составом и ферментативной активностью применяемых молочнокислых бактерий. Антиоксидантный потенциал ферментированных молочных продуктов может способствовать укреплению здоровья за счет снижения окислительного стресса, который связан с развитием различных хронических заболеваний, включая диабет второго типа и сердечно-сосудистые заболевания (Семенихина и др., 2018).

Исследования показывают, что регулярное употребление этих продуктов может повысить уровень иммунной защиты организма человека, что достигается увеличением количества необходимых ферментов в антиоксидантной системе организма (Консорциум..., 2010).

На антиоксидантную способность этих продуктов влияют различные факторы, в том числе происхождение молока, используемые штаммы бактерий и применяемые методы обработки (Padghan et al., 2018). Антиоксидантный потенциал ферментированных продуктов обусловлен множеством биоактивных соединений, включая белки (особенно казеин), пептиды, витамины (С, Е, А и D), каротиноиды и минералы. Примечательно, что наличие специфических ферментов, таких как супероксиддисмутаза (СОД), каталаза и глутатионпероксидаза, повышает антиоксидантную способность за счет нейтрализации активных форм кислорода (АФК) (Farhangi et al., 2016). СОД – группа основных антиоксидантных ферментов, отвечающих за защиту клеток от вредного воздействия АФК. Камбиалистические СОД являются специфичным подклассом супероксиддисмутаз. Эти белки активны как с Fe, так и с Mn в активном центре, в отличие от других СОД, которые строго специфичны к металлам. Некоторые молочнокислые бактерии обладают камбиалистической СОД (Russo Krauss et al., 2015). Известно, что *Streptococcus thermophilus* LMG 18311 содержит одну MnSOD,

которая не чувствительна к воздействию H_2O_2 в присутствии высокой концентрации Mn (*De Vendittis et al.*, 2012). В исследованиях (*Serata et al.*, 2018) обнаружена корреляция между активностью СОД и концентрацией марганца в *Lactobacillus casei* Shirota. Таким образом, можно сказать, что усиление экспрессии СОД является эффективным методом снижения окислительного стресса в живых клетках. На рис. 5 представлено действие СОД на АФК.

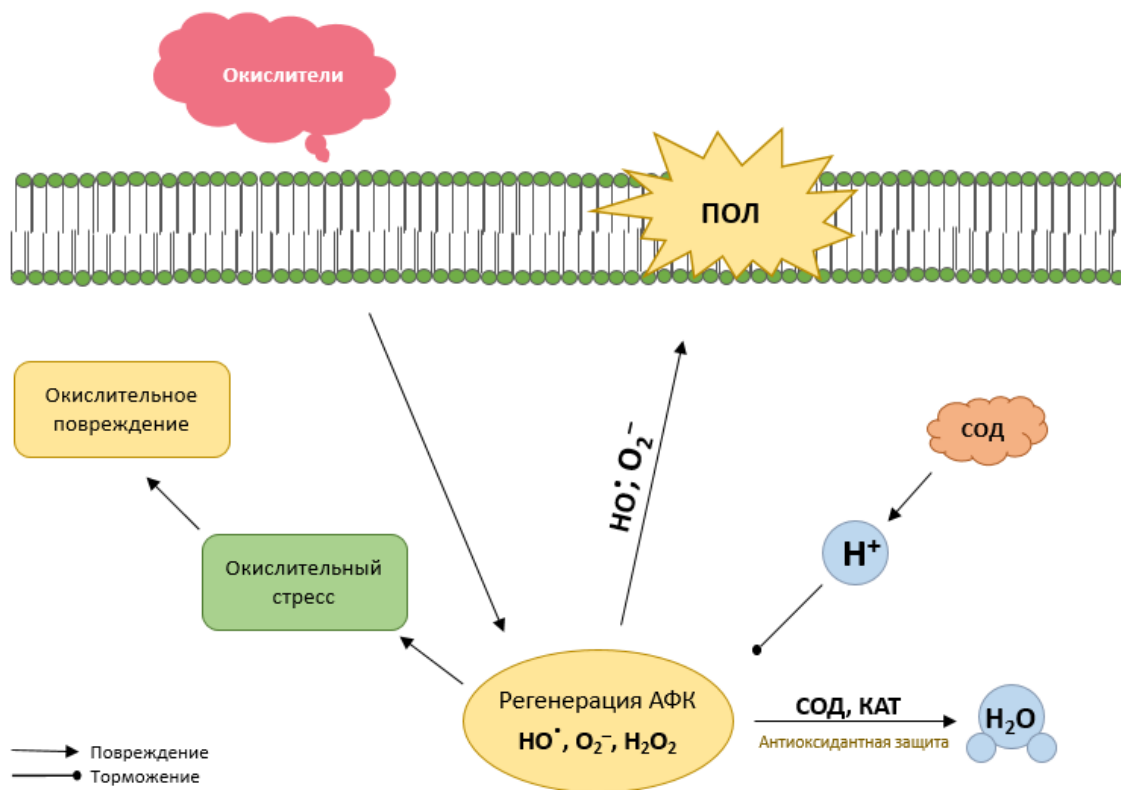


Рис. 5. Действие СОД против АФК (ПОЛ – перекисное окисление липидов) (*Kong et al.*, 2020)
Fig. 5. SOD action against ROS (LPO – lipid peroxidation) (*Kong et al.*, 2020)

Кроме того, сам процесс ферментации способствует высвобождению антиоксидантных пептидов, которые значительно повышают антиоксидантный потенциал по сравнению с неферментированным молоком (*Panchal et al.*, 2022). Исследования показывают, что антиоксидантный потенциал зависит от используемого штамма бактерий: некоторые штаммы способствуют более высокому уровню поглощения радикалов по сравнению с другими (*Dayara et al.*, 2019). При этом синергетическое действие различных антиоксидантов в молоке помогает сформировать эффективную антиоксидантную сеть, обеспечивающую надежную защиту от окисления как в молочной сыворотке, так и в организме человека (*Донская*, 2020).

В рамках направления научно-исследовательской работы лаборатории для изучения отобраны следующие культуры МКМ из коллекции Всероссийского научно-исследовательского института молочной промышленности (ВНИМИ): *Lactobacillus acidophilus*, *Lactobacillus bulgaricus* и *Streptococcus thermophiles*.

Lactobacillus acidophilus – важная пробиотическая бактерия, которая играет жизненно важную роль в ферментации молочных продуктов, улучшая их питательные и органолептические свойства. Эта бактерия сбраживает углеводы в молочную кислоту, как следствие, повышается его кислотность, что увеличивает срок хранения и безопасность ферментированных продуктов. На эффективность процесса ферментации влияют несколько факторов окружающей среды, в том числе температура и pH: *L. acidophilus* способна к развитию в диапазоне температур от 30 °C до 42 °C, при этом оптимальный рост наблюдается при 38 °C, а диапазон pH составляет от 5 до 7, с оптимумом около 5,5 (*Семенихина и др.*, 2016).

Помимо выработки молочной кислоты, *L. acidophilus* выделяет гидролитические ферменты, в том числе липазы и протеазы, которые расщепляют макромолекулы, такие как жиры и белки, на более мелкие соединения, придающие продуктам вкус и аромат (*Боровик и др.*, 2014). Ферментация не только повышает безопасность и стабильность, но и улучшает питательную ценность молочных продуктов. Активность *L. acidophilus* повышает биодоступность некоторых витаминов и минералов, способствуя общему оздоровлению, связанному с употреблением ферментированных продуктов (*Семенихина и др.*, 2009). Этот вид микроорганизмов

примечателен своей ферментативной активностью, которая способствует не только расщеплению белков и углеводов, но и выработке антиоксидантов во время ферментации.

Ферментативная активность *L. acidophilus* включает выработку протеолитических ферментов, которые расщепляют белки на пептиды и аминокислоты. Этот процесс жизненно важен при ферментации молочных продуктов, где расщепление казеина, основного молочного белка, происходит в несколько этапов: расщепление белка, транспорт пептидов, расщепление пептидов и катаболизм аминокислот (Колмакова и др., 2014). Протеолитические ферменты клеточной стенки (СЕР) инициируют расщепление белков, образуя олигопептиды, которые дополнительно влияют на вкусовой профиль ферментированных продуктов. По мере расщепления этих белков высвобождаются свободные аминокислоты и другие соединения, улучшающие органолептические свойства, например, йогурта и сыра. Кроме того, метаболические побочные продукты ферментации *L. acidophilus* могут создавать среду, благоприятную для антиоксидантной активности, тем самым повышая пользу этих молочных продуктов для здоровья (Донская, 2020; Семенихина и др., 2016). Также известно, что ферментативная активность *L. acidophilus* повышает выработку антиоксидантных ферментов, таких как СОД и глутатионпероксидаза (GSHPx), которые играют важную роль в снижении окислительного стресса в организме. Учеными Индийского национального научно-исследовательского института молочных продуктов (Индия) было проведено исследование *in vivo*, в ходе которого у мышей, которых кормили кисломолочным продуктом Ласси, наблюдалось повышение уровня антиоксидантных ферментов, таких как СОД, каталаза и глутатионпероксидаза. Ласси с *L. acidophilus* показал более значительный эффект, доказав, что ферментативная активность *L. acidophilus* усиливает антиоксидантную активность *in vivo* (Padghan et al., 2018).

Антиоксидантный потенциал ферментированных молочных продуктов все чаще признается полезным для здоровья, особенно в борьбе с окислительным стрессом – фактором, связанным с различными хроническими заболеваниями, в том числе сердечно-сосудистыми и диабетом (Донская, 2020; Колмакова и др., 2014; Зобкова и др., 2019).

Многочисленные исследования подтверждают, что антиоксидантная способность различных ферментированных молочных продуктов варьируется в зависимости от таких факторов, как используемые штаммы *L. acidophilus*, вид молока и условия ферментации (Farhangi et al., 2016; Panchal et al., 2022). Данная вариативность привела к тому, что в настоящее время проводятся исследования, изучающие влияние антиоксидантных свойств, в частности, их потенциал в снижении окислительного стресса и улучшении общего состояния здоровья человека (Dayara et al., 2019). Наличие этих антиоксидантов необходимо для борьбы с окислительным стрессом, который связан с многочисленными хроническими заболеваниями. Также антиоксидантный потенциал кисломолочных продуктов может меняться в зависимости от условий ферментации, посредством которых можно направленно регулировать ферментативную активность микроорганизмов в системе. Кроме того, продолжительность ферментации может влиять на степень протеолиза и типы образующихся пептидов, которые, в свою очередь, влияют на антиоксидантный потенциал конечного продукта (Panchal et al., 2022). Вид молока, используемого в качестве субстрата для ферментации, также играет важную роль в определении антиоксидантного потенциала ферментированных молочных продуктов. Например, было установлено, что козье и буйволиное молоко обладают более высокой антиоксидантной активностью по сравнению с коровьим при ферментации с помощью *L. acidophilus* (Dayara et al., 2019).

Исследования показали, что молочные продукты, ферментированные *L. acidophilus*, обладают антиоксидантными свойствами, сравнимыми с другими продуктами, богатыми антиоксидантами, такими как фрукты и овощи. Сочетание гидрофильных (например, пептидов и белков) и липофильных (например, витаминов и жирных кислот) антиоксидантов, содержащихся в этих продуктах, повышает их общий антиоксидантный потенциал (Донская, 2020).

На базе ВНИМИ было проведено исследование с участием взрослых с избыточным весом, ожирением и метаболическим синдромом. У участников, соблюдавших диету с достаточным количеством молочных продуктов, установлено, что за 12 недель значительно снизились показатели окислительных процессов, такие как уровень малонового диальдегида в плазме и окисленных липопротеинов низкой плотности. Это говорит о том, что потребление молочных продуктов может благотворно повлиять на уровень антиоксидантов и степень воспалительных процессов в этой популяции (Семенихина и др., 2018).

L. acidophilus может взаимодействовать с полифенолами, например, из кожуры граната, для дальнейшего повышения антиоксидантной способности ферментированного молока. Это взаимодействие не подавляет рост *L. acidophilus*, что позволяет разрабатывать функциональные пищевые продукты с повышенной пользой для здоровья (Бегунова и др., 2020).

В целом, ферментативная активность *L. acidophilus* играет ключевую роль в повышении антиоксидантного потенциала ферментированных молочных продуктов, что делает ее предметом значительного интереса в области пищевых наук и исследований в области здравоохранения. Эта двойная роль – поддержание

здоровья кишечника и антиоксидантная активность – делает *L. acidophilus* важнейшим элементом в разработке функциональных продуктов питания, направленных на улучшение здоровья населения (Padghan et al., 2018; Донская, 2020; Зобкова и др., 2019). Ферментативная активность *Lactobacillus acidophilus* не только повышает антиоксидантный потенциал, но и проявляет другие функциональные свойства ферментированных молочных продуктов, такие как антигипертензивная и противомикробная активность. Способность микроорганизма расти в различных условиях ферментации и его совместимость с различными субстратами делают его универсальным для использования в молочной промышленности (Liu et al., 2024; Федорова и др., 2018). Кроме того, наличие других пробиотических штаммов и вспомогательных культур может дополнительно усиливать эти эффекты, предоставляя широкий спектр возможностей для разработки функциональных продуктов с определенными полезными свойствами.

Хотя ферментативная активность *L. acidophilus* вносит значительный вклад в антиоксидантный потенциал ферментированных молочных продуктов, существуют проблемы, связанные с крупномасштабным производством и коммерциализацией этих продуктов. Для обеспечения качества и приемлемости ферментированных молочных продуктов необходимо учитывать такие факторы, как стабильность биоактивных пептидов при хранении, постоянство ферментативной активности в разных партиях и возможность появления посторонних привкусов (Cruz-Casas et al., 2023). В табл. 1 представлена информация о ключевых факторах, влияющих на антиоксидантную и ферментативную активность *Lactobacillus acidophilus* (Panchal et al., 2022).

Таблица 1. Ключевые факторы, влияющие на антиоксидантную активность и ферментативную активность *Lactobacillus acidophilus*

Table 1. Key factors affecting antioxidant activity and enzymatic activity of *Lactobacillus acidophilus*

Фактор	Вклад в антиоксидантный потенциал	Ферментативная активность <i>Lactobacillus acidophilus</i>
Биоактивные пептиды	Образуются в результате протеолиза молочных белков и обладают антиоксидантными, противовоспалительными и другими полезными свойствами	<i>Lactobacillus acidophilus</i> вырабатывает биоактивные пептиды с повышенной антиоксидантной активностью с помощью своих протеолитических ферментов
Специфическая для штамма ферментативная активность	Разные штаммы демонстрируют различный уровень протеолитической активности, влияющей на выработку антиоксидантных соединений	Штаммы <i>Lactobacillus acidophilus</i> с более высокой протеолитической активностью вырабатывают больше биоактивных пептидов с антиоксидантными свойствами
Условия ферментации	Оптимальная температура, pH и время инкубации повышают ферментативную активность и выработку биоактивных пептидов	<i>Lactobacillus acidophilus</i> хорошо себя чувствует в определенных условиях ферментации, что приводит к повышению антиоксидантного потенциала
Субстрат и тип молока	Тип молока влияет на выработку биоактивных пептидов и антиоксидантных соединений	<i>Lactobacillus acidophilus</i> можно использовать с разными типами молока для производства ферментированных продуктов с разным антиоксидантным потенциалом
Синергетический эффект	Сочетание с другими соединениями повышает антиоксидантную активность за счет аддитивного или синергетического эффекта	<i>Lactobacillus acidophilus</i> можно сочетать с полифенолами для получения кисломолочных продуктов с повышенным антиоксидантным потенциалом
Антиоксидантная активность <i>in vivo</i>	Употребление в пищу усиливает механизмы антиоксидантной защиты в организме, предотвращая заболевания, связанные с окислительным стрессом	Кисломолочные продукты, ферментированные <i>Lactobacillus acidophilus</i> , повышают активность антиоксидантных ферментов, улучшая общее состояние здоровья и самочувствие
Технологическое применение	Универсальный микроорганизм для производства функциональных продуктов питания благодаря своей способности вырабатывать биологически активные соединения	<i>Lactobacillus acidophilus</i> является ценным штаммом для разработки высококачественных ферментированных молочных продуктов с повышенным содержанием питательных веществ

Проанализировав информацию из табл. 1, можно сделать вывод, что дальнейшие исследования лаборатории должны быть направлены на оптимизацию условий ферментации, изучение использования различных субстратов и разработку стратегий повышения стабильности и биодоступности биоактивных

пептидов. Вместе с тем следует дополнительно изучить способность *Lactobacillus acidophilus* вырабатывать новые биологически активные соединения с усиленными антиоксидантными и другими физиологически полезными свойствами.

Streptococcus thermophilus (термофильный стрептококк) является общепризнанным безопасным видом бактерий, применяемым в пищевой промышленности. Чаще всего он используется в качестве заквасок в молочной промышленности при ферментации йогуртов и сыров. Эта бактерия остается живой даже после прохождения через пищеварительный тракт человека (Галочкина и др., 2024). Кроме того, *S. thermophilus* в йогуртовых культурах может способствовать перевариванию лактозы, а также стимулировать иммунную систему (Savaiano, 2014).

Streptococcus thermophilus – важная пробиотическая молочнокислая бактерия, которая неизбежно подвергается окислительному стрессу во время ферментации молочных продуктов. В нормальных условиях клетки могут вырабатывать большое количество АФК в процессе метаболизма. *S. thermophilus* имеет специфическую систему защиты от последствий действия активных форм кислорода, которая взаимодействует с НАДН оксидазой, СОД, глутатионом, тиоредоксином и другими антиоксидантными системами в *S. thermophilus* (Roux et al., 2022).

Yue Wang и др. в своих исследованиях изучали положительное влияние штамма *S. thermophilus* CGMCC 7.179 с пероксидазой EfeV на активность антиоксидантных ферментов в эпителиальных клетках кишечника человека. Для этого была определена активность глутатионпероксидазы (GSH-px) в клетках кишечника, которые были обработаны штаммом CGMCC 7.179 при воздействии перекиси водорода. В клетках, обработанных чистым H₂O₂, уровень глутатионпероксидазы снизился примерно в 2 раза по сравнению с нормальными клетками, в то время как активность GSH-px в клетках, обработанных штаммом CGMCC 7.179, была повышена в 1,5 раза по сравнению с клетками, обработанными H₂O₂. Важно отметить, что в исследовании также принимал участие другой штамм *S. thermophilus* – ST1314, однако в клетках, обработанных им, уровень GSH-px не повысился. Кроме того, в исследовании была измерена активность каталазы. Результаты исследования показали, что инкубация клеток совместно с *S. thermophilus* CGMCC 7.179 повысила активность каталазы в 3 раза по сравнению с группой, обработанной H₂O₂. Активность каталазы в присутствии штамма ST1314 также не увеличилась. Таким образом, в ходе данного исследования было обнаружено, что пероксидаза EfeV, присутствующая у некоторых штаммов *S. thermophilus*, может стимулировать активность антиоксидантных ферментов в клетках кишечного эпителия человека и заметно снижать избыточную выработку внутриклеточных АФК (Wang et al., 2018).

В исследованиях Шанхайского университета инженерных наук установлено, что у *S. thermophilus* широко распространен биосинтез глутатиона с помощью фермента GshF, который является важным процессом, позволяя этому виду переносить окислительный и кислотный стресс (Wang et al., 2018).

β-галактозидазная активность культур микроорганизмов в составе заквасок обеспечивает снижение содержания молочного сахара. Фермент β-галактозидаза, вырабатываемый *S. thermophilus*, активно гидролизует лактозу молока, проявляя при этом высокую активность и стабильность (Бирюк и др., 2013).

Также известно, что *S. thermophilus* не способен метаболизировать галактозу, поэтому выделяет ее в среду во время ферментации лактозы. Таким образом, (Iyer et al., 2010) были получены данные об изоляции и технологической значимости штаммов *S. thermophilus*, ферментирующих галактозу. Например, *S. thermophilus* S-3 был выделен из традиционных молочных продуктов лабораторией Kong L. Он может использовать галактозу, что является идеальным свойством МКМ (Kong et al., 2020).

МКМ требовательны к питанию и нуждаются в экзогенном источнике аминокислот для начала роста. Протеолитическая система *S. thermophilus* включает более 20 ферментов и состоит из внеклеточной протеазы, прикрепленной к клетке и способной гидролизовать казеин, – набора транспортных систем для аминокислот и пептидов и набора внутриклеточных пептидаз, участвующих в гидролизе пептидов, полученных из казеина, которые необходимы для различных процессов жизнедеятельности (Галочкина и др., 2024).

Способность *S. thermophilus* удовлетворять потребность в аминокислотах во время роста в молоке отличается от способности других видов молочнокислых бактерий. Потребность в аминокислотах удовлетворяется за счет эффективности биосинтетических способностей и взаимодействия с другими видами бактерий, растущими совместно в молочной среде, такими как *Lb. delbrueckii subsp. bulgaricus*. Некоторые штаммы *S. thermophilus* являются ауксотрофными в отношении таких аминокислот, как глутамат, цистеин, гистидин и метионин, в то время как другие молочнокислые бактерии, как известно, более требовательны к аминокислотному составу субстрата (Галочкина и др., 2024).

Также известно исследование (Feng et al., 2020), когда *S. thermophilus*, экспрессирующий каталазу, повышал выживаемость *Lactobacillus delbrueckii subsp. bulgaricus* ATCC 11842, при воздействии H₂O₂, и оказывал защитное действие против окислительного повреждения во время ферментации молока.

В случае с *Lactobacillus bulgaricus* существует ряд исследований, посвященных изучению его ферментативной активности. В табл. 2 представлены ферменты, которые способны продуцировать различные штаммы *L. bulgaricus*, а также их функции.

Таблица 2. Ферментативная активность *L. bulgaricus*
Table 2. Enzymatic activity of *L. bulgaricus*

Тип фермента	Роль в ферментации
Протеиназы	Гидролизуют казеины до пептидов и аминокислот, улучшая текстуру и вкус (Shuang et al., 2019)
Пептидазы	Расщепляют пептиды до более мелких пептидов и аминокислот, высвобождая биоактивные соединения (Sasaki et al., 1995)
Эстеразы	Способствуют развитию вкуса, гидролизуя эфирные связи (Kalantzopoulos et al., 1990)
Треонинальдолаза	Превращает треонин в ацетальдегид, ключевое вкусовое соединение (Marshall, 1983)
Алкоголь-дегидрогеназа	Превращает ацетальдегид в этанол, регулируя баланс вкуса (Marshall, 1983)
Амилазы	Гидролизуют крахмал до более простых сахаров, что важно для продуктов, содержащих крахмал (Sasaki et al., 1995)

Так, Shuang Z. и др. установили, что штамм *Lb. delbrueckii subsp. bulgaricus* CH9-3 4.0 является хорошим продуцентом протеиназы. Причем этот штамм превосходит изученный ранее штамм болгарской палочки CNRZ 39 по количественному синтезу протеиназ (Shuang et al., 2019).

В исследованиях (Sasaki et al., 1995) проанализирована пептидазная активность более чем 100 видов лактобактерий, а также лактококков. Установлено, что способность к синтезу данной группы ферментов сильно зависит от штамма. Большая часть лактобактерий продемонстрировали умеренную или подобную *Lc. lactis* аминопептидазную активность. *Lb. bulgaricus* продемонстрировал значительную активность X-пролил-дипептидил аминопептидазы (Ala-Pro-pNA) и пролидазную активность (Ala-Pro). Отдельного внимания заслуживает штамм *Lb. bulgaricus* SBT 2115, который продемонстрировал высокую эффективность в гидролизе большинства пролинсодержащих пептидов. Также отмечено, что болгарская палочка смогла гидролизовать бензилоксикарбонил и ацетил.

В исследованиях (Kalantzopoulos et al., 1990) изучена активность протеиназы, пептидазы и эстеразы из диких штаммов *Lactobacillus delbrueckii subsp. bulgaricus*: ACA-DCC 231, ACA-DCC 232, ACA-DCC 233 и *Streptococcus salivarius subsp. thermophilus*: ACA-DCC 111, ACA-DCC 113, ACA-DCC 116 и ACA-DCC 117. Используя 2-нитрофенилбутират в качестве субстрата, была оценена внутриклеточная активность эстеразы-1 в экстрактах *L. bulgaricus* ACA-DCC 231 и 234 и в экстрактах из *S. thermophilus* ACA-DCC 111 и 113. Используя 4-нитрофенилбутират в качестве субстрата, была изучена внеклеточная и внутриклеточная активность эстеразы-2 тех же штаммов. Только внутриклеточная активность эстеразы-2 наблюдалась в экстрактах из лактобактерий ACA-DCC 232,233, CNRZ 398 и из стрептококка ACA-DCC 111, что также говорит о штаммовой специфичности при синтезе микроорганизмами ферментов. При этом имеет смысл провести дополнительные исследования о симбиотическом эффекте в проявлении ферментативной активности смешанных заквасок из указанных культур.

Исходя из проведенного теоретического анализа, можно сделать вывод, что на антиоксидантный потенциал ферментированных молочных продуктов в значительной степени влияет ферментативная активность молочнокислых бактерий, которая играет ключевую роль в выработке биоактивных пептидов и других антиоксидантных соединений. Специфическая для штамма ферментативная активность, условия ферментации, тип субстрата и синергетический эффект с другими соединениями – все это способствует повышению антиоксидантного потенциала этих продуктов.

Заключение

Ферменты МКМ являются основными биокатализаторами, определяющими эффективность и специфику процессов ферментации молочных продуктов. Их активность влияет на вкус, консистенцию, пищевую ценность и функциональные свойства конечного продукта. Различные ферменты, такие как лактатдегидрогеназа, β-галактозидаза, липазы и протеазы, обеспечивают расщепление углеводов, белков и жиров, формируя характерные органолептические свойства молочных продуктов.

Особый интерес представляет антиоксидантный потенциал ферментированных продуктов, обусловленный активностью супероксиддисмутазы и глутатионпероксидазы. Эти ферменты способствуют снижению окислительного стресса, что может оказывать благоприятное влияние на здоровье человека, снижая риск хронических заболеваний. Доказано, что ферментированные молочные продукты, содержащие *Lactobacillus acidophilus*, обладают выраженными антиоксидантными свойствами, зависящими от состава молока, условий ферментации и штамма микроорганизма.

При этом рассматриваемые культуры молочнокислых микроорганизмов продуцируют ряд протеолитических ферментов, которые позволяют направлять процесс ферментации молочного сырья

с высвобождением аминокислот как непосредственно характеризующихся антиоксидантной активностью, так и косвенно на нее влияющих, участвуя в биохимических процессах формирования антиоксидантного потенциала. Особый интерес представляют такие ферменты, как цистин-, валин- и лейцин-ариламидазы. Сведения о качественном и количественном содержании ферментов в пищевой системе с использованием различных штаммов молочнокислых микроорганизмов позволят в дальнейшем прогнозировать ее антиоксидантный потенциал.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Библиографический список

- Бегунова А. В., Рожкова И. В., Ширшова Т. И., Крысанова Ю. И. Антимикробные свойства *Lactobacillus* в кисломолочных продуктах // Молочная промышленность. 2020. № 6. С. 22–23. DOI: <https://doi.org/10.31515/1019-8946-2020-06-22-23>. EDN: СТАQTN.
- Бирюк Е. Н., Фурик Н. Н., Асташонок М. М. Селекция изолятов заквасочных культур лактококков и термофильного стрептококка по ферментативной активности // материалы XVI междунар. науч.-практ. конф. "Современные технологии сельскохозяйственного производства", XIV междунар. студенческой науч. конф. "Технология хранения и переработки сельскохозяйственной продукции", Гродно, 16–17 мая 2013 г. Гродно, 2013. С. 7–9. EDN: JDHEAY.
- Боровик Т. Э., Ладодо К. С., Захарова И. Н., Рославцева Е. А. [и др.]. Кисломолочные продукты в питании детей раннего возраста // Вопросы современной педиатрии. 2014. Т. 13. № 1. С. 89–95. EDN: RXPVPX.
- Галочкина Н. А., Глотова И. А., Толкачева А. А. Термофильный стрептококк: технологическая функциональность в пищевых системах, полезные для здоровья продукты метаболизма, видовая идентификация // Технологии пищевой и перерабатывающей промышленности АПК – продукты здорового питания. 2024. № 1. С. 44–50. DOI: <https://doi.org/10.24412/2311-6447-2024-1-44-50>. EDN: VXYMUV.
- Донская Г. А. Антиоксидантные свойства молока и молочных продуктов: обзор // Пищевая промышленность. 2020. № 12. С. 86–91. DOI: <https://doi.org/10.24411/0235-2486-2020-10150>. EDN: XNCFER.
- Зобкова З. С., Фурсова Т. П., Зенина Д. В., Гаврилина А. Д. [и др.]. Кисломолочные продукты как составляющая функционального питания // Молочная промышленность. 2019. № 2. С. 44–46. EDN: YYGBNJ.
- Колмакова Т. С., Белик С. Н., Чистяков В. А., Моргуль Е. В. [и др.]. Характеристика кефира как ценного пробиотического продукта и его биологических свойств // Медицинский вестник Юга России. 2014. № 3. С. 35–42. EDN: RGDCDF.
- Консорциум микроорганизмов, состоящий из штаммов *Bifidobacterium bifidum* 791, *Bifidobacterium iongum* в-379м, *Lactobacillus acidophilus* NK-1, *Sterptococcus thermophilus* 132, используемый для производства кисломолочных продуктов : пат. 2454460 Рос. Федерация / В. Ф. Семенихина, И. В. Рожкова, В. Д. Харитонов, Т. А. Раскошная ; № 2010146584/10 ; заявл. 17.11.2010 ; опубл. 27.06.2012, Бюл. № 18.
- Рожкова И. В. Кефир – пробиотик // Актуальные вопросы молочной промышленности, межотраслевые технологии и системы управления качеством. 2020. Т. 1, № 1(1). С. 451–456. DOI: <https://doi.org/10.37442/978-5-6043854-1-8-2020-1-451-456>. EDN: VRYYSR.
- Семенихина В. Ф., Рожкова И. В., Бегунова А. В. Технологические аспекты использования бифидобактерий при производстве кисломолочных продуктов // Молочная промышленность. 2009. № 12. С. 9–11. EDN: KZQJTF.
- Семенихина В. Ф., Рожкова И. В., Бегунова А. В., Федорова Т. В. [и др.]. Разработка биотехнологии кисломолочного продукта с *Lactobacillus reuteri* LR1 и исследование его функциональных свойств в эксперименте in vivo и in vitro // Вопросы питания. 2018. Т. 87, № 5. С. 52–62. DOI: <https://doi.org/10.24411/0042-8833-2018-10053>. EDN: YPMKRN.
- Семенихина В. Ф., Рожкова И. В., Раскошная Т. А., Бегунова А. В. [и др.]. Разработка бактериальных концентратов с пробиотическими микроорганизмами и кисломолочных продуктов с их использованием // Инновационные технологии обогащения молочной продукции (теория и практика). М. : Франтера, 2016. С. 88–109. EDN: WEHNMV.
- Фёдорова Т. В., Васина Д. В., Бегунова А. В., Рожкова И. В. [и др.]. Антагонистическая активность молочнокислых бактерий *Lactobacillus* spp. в отношении клинических изолятов *Klebsiella pneumoniae* // Прикладная биохимия и микробиология. 2018. Т. 54, № 3. С. 264–276. DOI: <https://doi.org/10.7868/s0555109918030054>. EDN: XOTZPV.
- Chandra P., Enespa Singh R., Arora P. K. Microbial lipases and their industrial applications: A comprehensive review // Microbial Cell Factories. 2020. Vol. 19. Article number: 169. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12934-020-01428-8>.

- Collins Y. F., McSweeney P. L. H., Wilkinson M. G. Lipolysis and free fatty acid catabolism in cheese: A review of current knowledge // *International Dairy Journal*. 2003. Vol. 13, Iss. 11. P. 841–866. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0958-6946\(03\)00109-2](https://doi.org/10.1016/S0958-6946(03)00109-2).
- Cruz-Casas D. E., Chávez-García S. N., García-Flores L. A., Martínez-Medina G. A. [et al.]. Bioactive peptides from fermented milk products // *Foundations and Frontiers in Enzymology. Enzymes beyond Traditional Applications in Dairy Science and Technology* / eds.: Y. S. Rajput, R. Sharma. Academic Press, 2023. P. 289–311. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-96010-6.00010-2>. (Chapter 10).
- Dayara Álvarez-Rosales J., Ozuna C., Salcedo-Hernández R., Rodríguez-Hernández G. Comparison of antioxidant activity of cow and goat milk during fermentation with *Lactobacillus acidophilus* LA-5 // *Prebiotics and Probiotics – Potential Benefits in Nutrition and Health* / eds.: E. Franco-Robles, J. Ramírez-Emiliano. 2020. DOI: <https://doi.org/10.5772/intechopen.8821>.
- De Vendittis A., Marco S., Di Maro A., Chambery A. [et al.]. Properties of a putative cambialistic superoxide dismutase from the aerotolerant bacterium *Streptococcus thermophilus* strain LMG 18311 // *Protein & Peptide Letters*. 2012. Vol. 19, Iss. 3. P. 333–344. DOI: <https://doi.org/10.2174/092986612799363127>.
- Donkor O. N., Henriksson A., Vasiljevic T., Shah N. P. Proteolytic activity of dairy lactic acid bacteria and probiotics as determinant of growth and in vitro angiotensin – converting enzyme inhibitory activity in fermented milk // *Lait*. 2007. Vol. 87, N 1. P. 21–38. DOI: <https://doi.org/10.1051/lait:2006023>.
- Evert J. L., Oscar P. K., Willem M. V. Regulation of the carbohydrate metabolism in *Lactococcus lactis* and other lactic acid bacteria // *Lait*. 1998. Vol. 78. P. 69–76. URL: https://lait.dairy-journal.org/articles/lait/abs/1998/01/lait_78_1998_1_9/lait_78_1998_1_9.html.
- Farhangi M. A., Javid A. Z., Dehghan P. The effect of enriched chicory inulin on liver enzymes, calcium homeostasis and hematological parameters in patients with type 2 diabetes mellitus: A randomized placebo-controlled trial // *Primary Care Diabetes*. 2016. Vol. 10, Iss. 4. P. 265–271. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pcd.2015.10.009>.
- Feng T., Wang J. Oxidative stress tolerance and antioxidant capacity of lactic acid bacteria as probiotic: A systematic review // *Gut Microbes*. 2020. Vol. 12, Iss. 1. Article number: 1801944. DOI: <https://doi.org/10.1080/19490976.2020.1801944>.
- Gottschalk G. Bacterial metabolism. Springer New York, NY, 1986. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1072-6>. (Springer Series in Microbiology).
- Holzappel W. Appropriate starter culture technologies for small-scale fermentation in developing countries // *International journal of food microbiology*. 2002. Vol. 75. P. 197–212. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0168-1605\(01\)00707-3](https://doi.org/10.1016/S0168-1605(01)00707-3).
- Iyer R., Tomar S. K., Maheswari T. U., Singh R. *Streptococcus thermophilus* strains: Multifunctional lactic acid bacteria // *International Dairy Journal*. 2010. Vol. 20, Iss. 3. P. 133–141. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2009.10.005>.
- Jurášková D., Ribeiro S. C., Silva C. C. G. Exopolysaccharides produced by lactic acid bacteria: From biosynthesis to health-promoting properties // *Foods*. 2022. Vol. 11(2). P. 156. DOI: <https://doi.org/10.3390/foods11020156>. PMID: 35053888; PMCID: PMC8774684.
- Kalantzopoulos G., Tsakalidou E., Manolopoulou E. Proteinase, peptidase and esterase activities of cell-free extracts from wild strains of *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus* and *Streptococcus salivarius* subsp. *thermophilus* isolated from traditional Greek yogurt // *Journal of Dairy Research*. 1990. Vol. 57, Iss. 4. P. 593–601. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0022029900029642>.
- Kandler O. Carbohydrate metabolism in lactic acid bacteria // *Antonie van Leeuwenhoek*. 1983. Vol. 49. P. 209–224. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00399499>.
- Kong L., Xiong Z., Song X., Xia Y. [et al.]. Enhanced antioxidant activity in *Streptococcus thermophilus* by high-level expression of superoxide dismutase // *Frontiers in Microbiology*. 2020. Vol. 11. Article number: 579804. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.579804>.
- Kunji E. R. S., Mierau I., Hagting A., Poolman B. [et al.]. The proteolytic systems of lactic acid bacteria // *Antonie van Leeuwenhoek*. 1996. Vol. 70. P. 187–221. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00395933>.
- Laloi P., Atlan D., Blanc B., Gilbert C. [et al.]. Cell-wall-associated proteinase of *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *Bulgaricus* CNRZ 397: Differential extraction, purification and properties of the enzyme // *Applied Microbiology and Biotechnology*. 1991. Vol. 36. P. 196–204. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00164419>.
- Liu Y., Nawazish H., Farid M. S., Abdul Qadoos K. [et al.]. Health-promoting effects of *Lactobacillus acidophilus* and its technological applications in fermented food products and beverages // *Fermentation*. 2024. Vol. 10, Iss. 8. Article number: 380. DOI: <https://doi.org/10.3390/fermentation10080380>.
- Marshall V. M., Cole W. M. Threonine aldolase and alcohol dehydrogenase activities in *Lactobacillus bulgaricus* and *Lactobacillus acidophilus* and their contribution to flavour production in fermented milks // *Journal of Dairy Research*. 1983. Vol. 50, Iss. 3. P. 375–379. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0022029900023219>.

- Padghan P. V., Mann B., Hati S. Purification and characterization of antioxidative peptides derived from fermented milk (*Lassi*) by lactic cultures // *International Journal of Peptide Research and Therapeutics*. 2018. Vol. 24. P. 235–249. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10989-017-9608-2>.
- Panchal G., Sakure A., Hati S. Peptidomic profiling of fermented goat milk: Considering the fermentation-time dependent proteolysis by *Lactobacillus* and characterization of novel peptides with antioxidative activity // *Journal of Food Science and Technology*. 2022. Vol. 59. P. 2295–2305. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13197-021-05243-w>.
- Park J., Hirano J.-I., Thangavel V., Riebel B. [et al.]. NAD(P)H oxidase V from *Lactobacillus plantarum* (NoxV) displays enhanced operational stability even in absence of reducing agents // *Journal of Molecular Catalysis B: Enzymatic*. 2011. Vol. 71. P. 159–165. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molcatb.2011.04.013>.
- Roux E., Nicolas A., Valence F., Siekaniec G. [et al.]. The genomic basis of the *Streptococcus thermophiles* health-promoting properties // *BMC Genomics*. 2022. Vol. 23. Article number: 210. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08459-y>.
- Russo Krauss I., Merlino A., Pica A., Rullo R. [et al.]. Fine tuning of metal-specific activity in the Mn-like group of cambialistic superoxide dismutases // *RSC Advances*. 2015. N 5. P. 87876–87887. DOI: <https://doi.org/10.1039/c5ra13559a>.
- Sasaki M., Bosman B. W., Tan P. S. T. Comparison of proteolytic activities in various lactobacilli // *Journal of Dairy Research*. 1995. Vol. 62, Iss. 4. P. 601–610. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0022029900031332>.
- Savaiano D. A. Lactose digestion from yogurt: Mechanism and relevance // *The American Journal of Clinical Nutrition*. 2014. Vol. 99, Iss. 5. P. 1251–1256. DOI: <https://doi.org/10.3945/ajcn.113.073023>.
- Savijoki K., Ingmer H., Varmanen P. Proteolytic systems of lactic acid bacteria // *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2006. Vol. 71. P. 394–406. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00253-006-0427-1>.
- Serata M., Yasuda E., Sako T. Effect of superoxide dismutase and manganese on superoxide tolerance in *Lactobacillus casei* strain Shirota and analysis of multiple manganese transporters // *Bioscience of Microbiota, Food and Health*. 2018. Vol. 37, Iss. 2. P. 31–38. DOI: <https://doi.org/10.12938/bmfh.17-018>.
- Shuang Z., Yan Z., Meng L., Xue L. [et al.]. The effect of *Lactobacillus delbrueckii* subsp *bulgaricus* proteinase on properties of milk gel acidified with glucono- δ -lactone // *International Journal of Food Science and Technology*. 2019. Vol. 54, Iss. 6. P. 2094–2100. DOI: <https://doi.org/10.1111/ijfs.14113>.
- Stratton J. E., Hutkins R. W., Taylor S. L. Biogenic amines in cheese and other fermented foods: A Review // *Journal of Food Protection*. 1991. № 54.1. P. 460–470. DOI: <https://doi.org/10.4315/0362-028X-54.6.460>.
- Vasudha M., Prashantkumar C. S., Bellurkar M., Kaveeshwar V. [et al.]. Probiotic potential of β -galactosidase-producing lactic acid bacteria from fermented milk and their molecular characterization // *Biomed Rep*. 2023. Vol. 18, Iss. 3. P. 23. DOI: <https://doi.org/10.3892/br.2023.1605>. PMID: 36846619; PMCID: PMC9945298.
- Wang Y., Li H., Li T., He H. [et al.]. Cytoprotective effect of *Streptococcus thermophiles* against oxidative stress mediated by a novel peroxidase (EfeB) // *Journal of Dairy Science*. 2018. Vol. 101, Iss. 8. P. 6955–6963. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2018-14601>.

References

- Begunova, A. V., Rozhkova, I. V., Shirshova, T. I., Krysanova, Yu. I. 2020. Antimicrobial properties of *Lactobacillus* in fermented dairy products. *Dairy Industry*, 6, pp. 22–23. DOI: <https://doi.org/10.31515/1019-8946-2020-06-22-23>. EDN: CTAQTN. (In Russ.)
- Biryuk, E. N., Furik, N. N., Astashonok, M. M. 2013. Breeding isolates of starter cultures of lactococci and thermophilic streptococcus by enzymatic activity. Proceedings of the XVI Intern. scientific and practical conf. *Modern technologies of agricultural production*, Grodno, May 17, 2013. Grodno, pp. 7–9. EDN: JDHEAY. (In Russ.)
- Borovik, T. E., Ladodo, K. S., Zakharova, I. N., Roslavl'tseva, E. A. et al. 2014. Fermented dairy products in the diet of young children. *Current Pediatrics*, 13(1), pp. 89–95. EDN: RXPVPX. (In Russ.)
- Galochkina, N. A., Glotova, I. A., Tolkacheva, A. A. 2024. Thermophilic streptococcus: Technological functionality in food systems, metabolic products beneficial to health, and species identification. *Technologies of the Food and Processing Industry of the Agro-Industrial Complex – Healthy Food Products*, 1, pp. 44–50. DOI: <https://doi.org/10.24412/2311-6447-2024-1-44-50>. EDN: VXYMUV. (In Russ.)
- Donskaya, G. A. 2020. Antioxidant properties of milk and dairy products: An overview. *Food Industry*, 12, pp. 86–91. DOI: <https://doi.org/10.24411/0235-2486-2020-10150>. EDN: XNCFER. (In Russ.)
- Zobkova, Z. S., Fursova, T. P., Zenina, D. V., Gavrilina, A. D. et al. 2019. Fermented milk products as a component of functional nutrition. *Dairy Industry*, 2, pp. 44–46. EDN: YYGBNJ. (In Russ.)
- Kolmakova, T. S., Belik, S. N., Chistyakov, V. A., Morgul, E. V. et al. 2014. Characteristics of kefir as a valuable probiotic product and its biological properties. *Medical Herald of the South of Russia*, 3, pp. 35–42. EDN: RGDCDF. (In Russ.)

- Semenikhina, V. F., Rozhkova, I. V., Kharitonov, V. D., Raskoshnaya, T. A. 2010. Consortium of microorganisms consisting of *Bifidobacterium bifidum* 791, *Bifidobacterium iongum* b-379m, *Lactobacillus acidophilus* NK-1, *Sterptococcus thermophilus* 132 strains used for the production of fermented dairy products, Russian Federation, Pat. 2454460. (In Russ.)
- Rozhkova, I. V. 2020. Kefir – probiotic. *Actual issues of the dairy industry, intersectoral technologies and quality management systems*, 1(1(1)), pp. 451–456. DOI: <https://doi.org/10.37442/978-5-6043854-1-8-2020-1-451-456>. EDN: VRYYRS. (In Russ.)
- Semenikhina, V. F., Rozhkova, I. V., Begunova, A. V. 2009. Technological aspects of the use of bifidobacteria in the production of fermented dairy products. *Dairy Industry*, 12, pp. 9–11. EDN: KZQJTF. (In Russ.)
- Semenikhina, V. F., Rozhkova, I. V., Begunova, A. V., Fedorova, T. V. et al. 2018. Development of biotechnology of a fermented milk product with *Lactobacillus reuteri* LR1 and investigation of its functional properties in vivo and in vitro experiment. *Problems of Nutrition*, 87(5), pp. 52–62. DOI: <https://doi.org/10.24411/0042-8833-2018-10053>. EDN: YPMKRN. (In Russ.)
- Semenikhina, V. F., Rozhkova, I. V., Raskoshnaya, T. A., Begunova, A. V. et al. 2016. Development of bacterial concentrates with probiotic microorganisms and fermented milk products using them. In *Innovative technologies for fortification of dairy products (theory and practice)*, pp. 88–109. Moscow. EDN: WEHNMV. (In Russ.)
- Fedorova, T. V., Vasina, D. V., Begunova, A. V., Rozhkova, I. V. et al. 2018. Antagonistic activity of lactic acid bacteria *Lactobacillus* spp. concerning clinical isolates of *Klebsiella pneumonia*. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 54(3), pp. 264–276. DOI: <https://doi.org/10.7868/s0555109918030054>. EDN: XOTZPV. (In Russ.)
- Chandra, P., Enespa Singh, R., Arora, P. K. 2020. Microbial lipases and their industrial applications: A comprehensive review. *Microbial Cell Factories*, 19. Article number: 169. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12934-020-01428-8>.
- Collins, Y. F., McSweeney, P. L. H., Wilkinson, M. G. 2003. Lipolysis and free fatty acid catabolism in cheese: A review of current knowledge. *International Dairy Journal*, 13(11), pp. 841–866. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0958-6946\(03\)00109-2](https://doi.org/10.1016/S0958-6946(03)00109-2).
- Cruz-Casas, D. E., Chávez-García, S. N., García-Flores, L. A., Martínez-Medina, G. A. et al. 2023. Bioactive peptides from fermented milk products. In *Foundations and Frontiers in Enzymology. Enzymes beyond Traditional Applications in Dairy Science and Technology*. Eds.: Y. S. Rajput, R. Sharma, pp. 289–311. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-96010-6.00010-2>. (Chapter 10).
- Dayara Álvarez-Rosales, J., Ozuna, C., Salcedo-Hernández, R., Rodríguez-Hernández, G. 2020. Comparison of antioxidant activity of cow and goat milk during fermentation with *Lactobacillus acidophilus* LA-5. In *Prebiotics and Probiotics – Potential Benefits in Nutrition and Health*. Eds.: E. Franco-Robles, J. Ramírez-Emiliano. DOI: <https://doi.org/10.5772/intechopen.8821>.
- De Vendittis, A., Marco, S., Di Maro, A., Chambery, A. et al. 2012. Properties of a putative cambialistic superoxide dismutase from the aerotolerant bacterium *Streptococcus thermophilus* strain LMG 18311. *Protein & Peptide Letters*, 19(3), pp. 333–344. DOI: <https://doi.org/10.2174/092986612799363127>.
- Donkor, O. N., Henriksson, A., Vasiljevic, T., Shah, N. P. 2007. Proteolytic activity of dairy lactic acid bacteria and probiotics as determinant of growth and in vitro angiotensin – converting enzyme inhibitory activity in fermented milk. *Lait*, 87(1), pp. 21–38. DOI: <https://doi.org/10.1051/lait:2006023>.
- Evert, J. L., Oscar, P. K., Willem, M. V. 1998. Regulation of the carbohydrate metabolism in *Lactococcus lactis* and other lactic acid bacteria. *Lait*, 78, pp. 69–76. URL: https://lait.dairy-journal.org/articles/lait/abs/1998/01/lait_78_1998_1_9/lait_78_1998_1_9.html.
- Farhangi, M. A., Javid, A. Z., Dehghan, P. 2016. The effect of enriched chicory inulin on liver enzymes, calcium homeostasis and hematological parameters in patients with type 2 diabetes mellitus: A randomized placebo-controlled trial. *Primary Care Diabetes*, 10(4), pp. 265–271. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pcd.2015.10.009>.
- Feng, T., Wang, J. 2020. Oxidative stress tolerance and antioxidant capacity of lactic acid bacteria as probiotic: A systematic review. *Gut Microbes*, 12(1). Article number: 1801944. DOI: <https://doi.org/10.1080/19490976.2020.1801944>.
- Gottschalk, G. 1986. Bacterial metabolism. Springer New York, NY. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1072-6>. (Springer Series in Microbiology).
- Holzapfel, W. 2002. Appropriate starter culture technologies for small-scale fermentation in developing countries. *International Journal of Food Microbiology*, 75, pp. 197–212. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0168-1605\(01\)00707-3](https://doi.org/10.1016/S0168-1605(01)00707-3).
- Iyer, R., Tomar, S. K., Maheswari, T. U., Singh, R. 2010. *Streptococcus thermophilus* strains: Multifunctional lactic acid bacteria. *International Dairy Journal*, 20(3), pp. 133–141. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2009.10.005>.

- Jurášková, D., Ribeiro, S. C., Silva, C. C. G. 2022. Exopolysaccharides produced by lactic acid bacteria: From biosynthesis to health-promoting properties. *Foods*, 11(2), pp. 156. DOI: <https://doi.org/10.3390/foods11020156>. PMID: 35053888; PMCID: PMC8774684.
- Kalantzopoulos, G., Tsakalidou, E., Manolopoulou, E. 1990. Proteinase, peptidase and esterase activities of cell-free extracts from wild strains of *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus* and *Streptococcus salivarius* subsp. *thermophilus* isolated from traditional Greek yogurt. *Journal of Dairy Research*, 57(4), pp. 593–601. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0022029900029642>.
- Kandler, O. 1983. Carbohydrate metabolism in lactic acid bacteria. *Antonie van Leeuwenhoek*, 49, pp. 209–224. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00399499>.
- Kong, L., Xiong, Z., Song, X., Xia, Y. et al. 2020. Enhanced antioxidant activity in *Streptococcus thermophilus* by high-level expression of superoxide dismutase. *Frontiers in Microbiology*, 11. Article number: 579804. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.579804>.
- Kunji, E. R. S., Mierau, I., Hagting, A., Poolman, B. et al. 1996. The proteolytic systems of lactic acid bacteria. *Antonie van Leeuwenhoek*, 70, pp. 187–221. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00395933>.
- Laloi, P., Atlan, D., Blanc, B., Gilbert, C. et al. 1991. Cell-wall-associated proteinase of *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *Bulgaricus* CNRZ 397: Differential extraction, purification and properties of the enzyme. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 36, pp. 196–204. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00164419>.
- Liu, Y., Nawazish, H., Farid, M. S., Abdul Qadoos, K. et al. 2024. Health-promoting effects of *Lactobacillus acidophilus* and its technological applications in fermented food products and beverages. *Fermentation*, 10(8). Article number: 380. DOI: <https://doi.org/10.3390/fermentation10080380>.
- Marshall, V. M., Cole, W. M. 1983. Threonine aldolase and alcohol dehydrogenase activities in *Lactobacillus bulgaricus* and *Lactobacillus acidophilus* and their contribution to flavour production in fermented milks. *Journal of Dairy Research*, 50(3), pp. 375–379. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0022029900023219>.
- Padghan, P. V., Mann, B., Hati, S. 2018. Purification and characterization of antioxidative peptides derived from fermented milk (*Lassi*) by lactic cultures. *International Journal of Peptide Research and Therapeutics*, 24, pp. 235–249. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10989-017-9608-2>.
- Panchal, G., Sakure, A., Hati, S. 2022. Peptidomic profiling of fermented goat milk: Considering the fermentation-time dependent proteolysis by *Lactobacillus* and characterization of novel peptides with antioxidative activity. *Journal of Food Science and Technology*, 59, pp. 2295–2305. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13197-021-05243-w>.
- Park, J., Hirano, J.-I., Thangavel, V., Riebel, B. et al. 2011. NAD(P)H oxidase V from *Lactobacillus plantarum* (NoxV) displays enhanced operational stability even in absence of reducing agents. *Journal of Molecular Catalysis B: Enzymatic*, 71, pp. 159–165. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molcatb.2011.04.013>.
- Roux, E., Nicolas, A., Valence, F., Siekaniec, G. et al. 2022. The genomic basis of the *Streptococcus thermophilus* health-promoting properties. *BMC Genomics*, 23. Article number: 210. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08459-y>.
- Russo Krauss, I., Merlino, A., Pica, A., Rullo, R. et al. 2015. Fine tuning of metal-specific activity in the Mn-like group of cambialistic superoxide dismutases. *RSC Advances*, 5, pp. 87876–87887. DOI: <https://doi.org/10.1039/c5ra13559a>.
- Sasaki, M., Bosman, B. W., Tan, P. S. T. 1995. Comparison of proteolytic activities in various lactobacilli. *Journal of Dairy Research*, 62(4), pp. 601–610. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0022029900031332>.
- Savaiano, D. A. 2014. Lactose digestion from yogurt: Mechanism and relevance. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 99(5), pp. 1251–1256. DOI: <https://doi.org/10.3945/ajcn.113.073023>.
- Savijoki, K., Ingmer, H., Varmanen, P. 2006. Proteolytic systems of lactic acid bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 71, pp. 394–406. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00253-006-0427-1>.
- Serata, M., Yasuda, E., Sako, T. 2018. Effect of superoxide dismutase and manganese on superoxide tolerance in *Lactobacillus casei* strain Shirota and analysis of multiple manganese transporters. *Bioscience of Microbiota, Food and Health*, 37(2), pp. 31–38. DOI: <https://doi.org/10.12938/bmfh.17-018>.
- Shuang, Z., Yan, Z., Meng, L., Xue, L. et al. 2019. The effect of *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus* proteinase on properties of milk gel acidified with glucono- δ -lactone. *International Journal of Food Science and Technology*, 54(6), pp. 2094–2100. DOI: <https://doi.org/10.1111/ijfs.14113>.
- Stratton, J. E., Hutkins, R. W., Taylor, S. L. 1991. Biogenic amines in cheese and other fermented foods: A Review. *Journal of Food Protection*, 54.1, pp. 460–470. DOI: <https://doi.org/10.4315/0362-028X-54.6.460>.
- Vasudha, M., Prashantkumar, C. S., Bellurkar, M., Kaveeshwar, V. et al. 2023. Probiotic potential of β -galactosidase-producing lactic acid bacteria from fermented milk and their molecular characterization. *Biomed Rep.*, 18(3), pp. 23. DOI: <https://doi.org/10.3892/br.2023.1605>. PMID: 36846619; PMCID: PMC9945298.
- Wang, Y., Li, H., Li, T., He, H. et al. 2018. Cytoprotective effect of *Streptococcus thermophilus* against oxidative stress mediated by a novel peroxidase (EfeB). *Journal of Dairy Science*, 101(8), pp. 6955–6963. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2018-14601>.

Сведения об авторах

Бычкова Татьяна Сергеевна – Люсиновская ул., 35/7, г. Москва, Россия, 115093;
Всероссийский научно-исследовательский институт молочной промышленности, канд. техн. наук,
доцент; e-mail: t_bychkova@vnimi.org, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9539-1600>

Tatyana S. Bychkova – 35/7 Lyusinovskaya Str., Moscow, Russia, 115093;
All-Russian Dairy Research Institute, Cand. Sci. (Engineering), Associate Professor;
e-mail: t_bychkova@vnimi.org, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9539-1600>

Крутина Екатерина Михайловна – Люсиновская ул., 35/7, г. Москва, Россия, 115093;
Всероссийской научно-исследовательский институт молочной промышленности, мл. науч. сотрудник;
e-mail: e_krutina@vnimi.org, ORCID: <https://orcid.org/0009-0009-9066-2078>

Ekaterina M. Krutina – 35/7 Lyusinovskaya Str., Moscow, Russia, 115093;
All-Russian Dairy Research Institute, Junior Research Assistant;
e-mail: e_krutina@vnimi.org, ORCID: <https://orcid.org/0009-0009-9066-2078>

Дягилева Юлия Алексеевна – Люсиновская ул., 35/7, г. Москва, Россия, 115093;
Всероссийской научно-исследовательский институт молочной промышленности, инженер;
e-mail: yu_diaghileva@vnimi.org, ORCID: <https://orcid.org/0009-0009-8255-7702>

Yulia A. Diaghileva – 35/7 Lyusinovskaya Str., Moscow, Russia, 115093;
All-Russian Dairy Research Institute, Engineer;
e-mail: yu_diaghileva@vnimi.org, ORCID: <https://orcid.org/0009-0009-8255-7702>