

<https://doi.org/10.21603/2074-9414-2026-2-2641>
<https://elibrary.ru/RJKTKK>

Оригинальная статья
<https://fptt.ru>

Изучение свойств штаммов *Streptococcus thermophilus* и конструирование микробных консорциумов с их участием



С. А. Кишилова^{ORCID}, В. А. Леонова^{ORCID}, В. А. Митрова^{ORCID},
В. А. Семенова^{ORCID}, Н. С. Пряничникова^{ORCID}, В. К. Семипятный^{ORCID},
И. В. Рожкова^{*ORCID}, А. Г. Галстян^{ORCID}

Всероссийский научно-исследовательский институт молочной промышленности^{ROR}, Москва, Россия

Поступила в редакцию: 24.02.2026

Принята после рецензирования: 17.04.2026

Принята к публикации: 05.05.2026

*e-mail: i_rozhkova@vniimi.org

© С. А. Кишилова, В. А. Леонова, В. А. Митрова,
В. А. Семенова, Н. С. Пряничникова, В. К. Семипятный,
И. В. Рожкова, А. Г. Галстян, 2026



Аннотация.

Streptococcus thermophilus – вторая по важности культура в производстве молочнокислой продукции после *Lactococcus lactis* subsp. *lactis*. При создании консорциумов естественное внутривидовое разнообразие *S. thermophilus* является перспективным источником в области создания ферментированных продуктов, обогащенных полезными для организма человека компонентами. Цель исследования – изучить свойства коллекционных штаммов *S. thermophilus* для создания на их основе консорциумов с прогнозируемыми свойствами.

Объекты исследования – штаммы *S. thermophilus* из коллекции ФГАНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт молочной промышленности» (Москва, Россия), а также микробные консорциумы с их участием. В работе применяли микробиологические, биохимические и физико-химические методы и протеомный анализ. В экспериментальных образцах определяли содержание органических кислот, витаминов и ферментативную активность.

Максимальное содержание молочной кислоты у изученных штаммов *S. thermophilus* составило 6643,5 мг/кг. Способность синтезировать витамины В₂ и В₉ зависела от штамма. Высокий уровень β-галактозидазы выявлен у большинства культур. Для штаммов *S. thermophilus* проведен протеомный анализ, на основе которого сконструирована матрица функционального распределения белков. Ряд метаболических категорий продемонстрировал выраженную штамм-специфичность. Для создания микробных консорциумов с прогнозируемыми свойствами изучена биосовместимость экспериментальных штаммов с представителями пробиотических культур. На основе полученных данных сконструированы варианты микробных консорциумов с участием исследованных штаммов *S. thermophilus*. Образцы описаны по органолептическим показателям, активности сквашивания, титруемой и активной кислотности, условной вязкости.

В исследовании подробно охарактеризованы штаммы *S. thermophilus* для создания многоштаммовых консорциумов и сконструированы 18 ассоциаций, из которых по производственно значимым характеристикам отобраны 9 перспективных вариантов.

Ключевые слова. *Streptococcus thermophilus*, кисломолочные продукты, микробные консорциумы, производственно значимые свойства, протеомный анализ, заквасочные микроорганизмы, биологическая совместимость

Финансирование. Работа выполнена в рамках Государственного задания FNSS-2025-0004.

Для цитирования: Кишилова С. А., Леонова В. А., Митрова В. А., Семенова В. А., Пряничникова Н. С. и др. Изучение свойств штаммов *Streptococcus thermophilus* и конструирование микробных консорциумов с их участием. Техника и технология пищевых производств. 2026. Т. 56. № 2. С. 342–353. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2026-2-2641>

***Streptococcus thermophilus* Strains: Properties and Microbial Consortia**



**Svetlana A. Kishilova^{ID}, Victoria A. Leonova^{ID}, Vera A. Mitrova^{ID},
Victoria A. Semenova^{ID}, Nataliya S. Pryanichnikova^{ID},
Vladislav K. Semipyatniy^{ID}, Irina V. Rozhkova*^{ID}, Aram G. Galstyan^{ID}**

All-Russian Dairy Research Institute^{ROR}, Moscow, Russia

Received: 24.02.2026
Revised: 17.04.2026
Accepted: 05.05.2026

*e-mail: i_rozhkova@vnimi.org
© S.A. Kishilova, V.A. Leonova, V.A. Mitrova, V.A. Semenova,
N.S. Pryanichnikova, V.K. Semipyatniy, I.V. Rozhkova,
A.G. Galstyan, 2026



Abstract.

Lactic acid strains require a comprehensive analysis prior to their use in new consortia with valuable production properties. *Streptococcus thermophilus* can be considered the second most important culture after *Lactococcus lactis* subsp. *lactis*. The natural intraspecific diversity of *S. thermophilus* makes it a promising consortium component for functional fermented products.

This study investigated *S. thermophilus* strains (All-Russian Dairy Research Institute, Moscow, Russia) and their consortia using microbiological, biochemical, physicochemical, and proteomic methods. The *S. thermophilus* strains were tested for organic acids, vitamins, and enzymatic activity.

The highest lactic acid content recorded was 6,643.5 mg/kg while the ability to synthesize vitamins B₂ and B₉ was strain-dependent. The cultures were rich in β -galactosidase. A proteomic analysis was performed to construct a matrix of functional protein distribution, revealing that several metabolic categories demonstrated pronounced strain specificity. To create microbial consortia with predictable properties, the strains were tested for biocompatibility with various probiotic cultures. The resulting data were used to design variants of microbial consortia, which were evaluated for sensory properties, fermentation activity, titratable and active acidity, and relative viscosity.

The most promising *S. thermophilus* strains were incorporated into 18 multistrain consortia, nine of which demonstrated superior production-related characteristics.

Keywords. *Streptococcus thermophilus*, fermented milk products, microbial consortia, technologically valuable properties, starter microorganisms, biological compatibility

Funding. The work was carried out as part of the State Task FNSS-2025-0004.

For citation: Kishilova SA, Leonova VA, Mitrova VA, Semenova VA, Pryanichnikova NS, et al. *Streptococcus thermophilus* Strains: Properties and Microbial Consortia. Food Processing: Techniques and Technology. 2026;56(2):342–353. (In Russ.) <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2026-2-2641>

Введение

Молочные продукты имеют стратегическое значение для экономической безопасности страны [1]. Развитие производства качественной и конкурентной продукции невозможно без сохранения и пополнения фондов отечественных коллекций микроорганизмов с ценными функциональными свойствами и высоким потенциалом для изготовления заквасок [2, 3]. В рамках обеспечения продовольственной безопасности Российской Федерации на период до 2036 г. актуально развитие отечественных технологий производства заквасочных культур, являющихся основой для изготовления широкого спектра молочных продуктов.

Характеристики продукта зависят от микроорганизмов, осуществляющих ферментацию, и от образуемых

ими продуктов метаболизма. Способность бактерии *Streptococcus thermophilus* преобразовывать лактозу в молочную кислоту при повышенных температурах широко используется в молочной промышленности. Этот вид можно считать вторым по важности микроорганизмом после *Lactococcus lactis* subsp. *lactis*. Термофильный стрептококк включают в состав заквасок для производства йогурта, мацони, ряженки, варенца и сыров типа моцарелла. История его применения насчитывает столетия – вероятно с тех пор, как люди впервые занялись молочным хозяйством [4]. Активные штаммы *S. thermophilus* сквашивают молоко за 3,5–4 ч при оптимальной температуре, при этом предельная кислотность в молоке не превышает 100–115 °Т [5]. Некоторые штаммы образуют диацетил и синтезируют

экзополисахариды (ЭПС), в основном состоящие из галактозы, глюкозы и рамнозы в разных соотношениях. Способность продуцировать ЭПС особенно важна для производства йогурта, обеспечивая вязкую текстуру продукта [6].

Протеолитическая система *S. thermophilus* включает более 20 ферментов и способна расщеплять казеин – ключевой предшественник вкусовых соединений. Фракции казеина (α -, β -, κ -) вносят неоднородный вклад в формирование вкусовых характеристик конечного продукта, что учитывается при разработке технологических процессов [7, 8].

S. thermophilus отличается от других видов молочнокислых бактерий способностью удовлетворять потребности в аминокислотах при росте в молоке без внешних добавок. Микроорганизм получает их как за счет собственной биосинтетической системы, так и при взаимодействии с другими видами бактерий, входящих в ассоциацию [4].

Штаммы *S. thermophilus* вырабатывают соединения, обладающие противовоспалительными, антиоксидантными, антимуtagenными и иммуностимулирующими свойствами [9]. К ним относятся жирные кислоты с короткой цепью, конъюгированная линолевая кислота, экзополисахариды, γ -аминомасляная кислота и другие вещества, оказывающие общеоздоровительный эффект на человека [10]. *S. thermophilus* обладает штамм-специфической способностью продуцировать фолиевую кислоту – важный метаболит для нормального функционирования человеческого организма –, увеличивая ее содержание в молоке при ферментации примерно в 6 раз [11]. У промышленно значимых штаммов данное свойство имеет большую вариабельность. При создании консорциумов использование естественного внутривидового разнообразия *S. thermophilus* может служить перспективным инструментом для получения ферментированных продуктов, обогащенных полезными для здоровья компонентами. Во многих странах уделяют особое внимание поиску пробиотических штаммов, способных активно развиваться при совместном культивировании, усиливая свои биологические, пробиотические и технологические качества.

Проведено изучение и отбор штаммов *S. thermophilus* из коллекции ФГАНУ «ВНИМИ» (Москва, Россия), обладающих перспективными производственно ценными технологическими параметрами и высокой стабильностью при хранении [12].

Цель исследования – изучить свойства коллекционных штаммов *S. thermophilus* для создания на их основе консорциумов с прогнозируемыми свойствами.

Объекты и методы исследования

Объекты исследования – культуры *Streptococcus thermophilus* из коллекции ФГАНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт молочной промышленности» (Москва, Россия): штаммы 154, 132, 12В, 15т, 16т, С1, 6КВ, отобранные при изучении про-

изводственно значимых характеристик [12], а также микробные консорциумы с их участием. Для оценки их потенциала использованы комплексные методы, включая микробиологический метод и протеомный анализ, а также современные биохимические и физико-химические подходы. При составлении консорциумов привлекали коллекционные штаммы лактобацилл с известными свойствами: *Lactobacillus acidophilus* C2, *Lb. helveticus* 100АШ, *Lb. helveticus* 18а, *Lb. bulgaricus* Lb100 и пробиотический штамм *Bifidobacterium adolescentis* (*B. longum*) МС-42. Для культивирования молочнокислых бактерий применяли стерильное обезжиренное молоко марки «Стандарт» (Республика Беларусь). *B. adolescentis* МС-42 культивировали на среде ГМК-2 (Углич, Россия). Для получения экспериментальных образцов использовали стерильное обезжиренное молоко, сквашенное исследуемыми штаммами и консорциумами с их участием. Органолептические характеристики продуктов, полученных на основе разработанных консорциумов, оценивали с применением молока, которое пастеризовали при температуре 95 ± 2 °С в течение 20 мин.

Активность сквашивания определяли в соответствии с «Методическими рекомендациями по организации микробиологического контроля на предприятиях цельномолочной и молочно-консервной промышленности» № 12253 от 26.02.2009. В 100 см³ пастеризованного молока вносили 3–5 % исследуемого консорциума и инкубировали при температуре 37 ± 2 °С. Период сквашивания фиксировали визуально.

Органолептическую оценку образцов проводили по стандартизованному описательному методу с использованием унифицированных дескрипторов в соответствии с ГОСТ Р ИСО 22935-2-2011 (пункт 13).

Ферментативную активность определяли с помощью тест-систем API ZYM (BioMérieux, Франция), которые позволяют проводить полуколичественное измерение активности ферментов. Результаты оценивали согласно инструкции производителя.

Содержание органических кислот в экспериментальных образцах, предварительно разбавленных дистиллированной водой, устанавливали методом капиллярного электрофореза на приборе Капель-205 (Санкт-Петербург, Россия), оборудованном спектрофотометрическим детектором и кварцевым капилляром (внутренний диаметр 75 мкм, общая длина – 60 см). Буферный электролит готовили на основе бензойной кислоты, диэтаноламина, цетилтриметиламмония бромида и трилона Б. Разделение осуществляли при напряжении 20 кВ и ультрафиолетовом детектировании при 254 нм. Электрофореграммы обрабатывали с помощью программного обеспечения Эльфоран.

Витамины группы В выявляли с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на высокоэффективном жидкостном хроматографе Agilent 1260 Infinity II в сочетании с масс-спектрометром Ultivo Triple Quad LC/MS 6465 (Agilent Technologies,

Сингапур), а также на Agilent 1260 Infinity II с диодно-матричным детектором G7115A. Разделение выполняли на колонке Agilent InfinityLab 120 Poroshell 120 Phenyl-Hexyl (3,0×100 мм; 2,7 мкм). Витамин А также определяли методом ВЭЖХ. Используемые стандарты представлены в таблице 1.

Содержание витамина С оценивали на хроматографической системе Agilent 1260, оснащенной градиентным 4-канальным насосом, диодно-матричным детектором, термостатом колонок и устройством автоматической подачи образца. Для экстракции аналита аликвоту образца разбавляли 1:2 экстрагирующим раствором (метафосфорная кислота, 3 %), после чего перемешивали на вортексе и центрифугировали при 10 000 об/мин. Супернатант фильтровали через мембрану с порами 0,22 мкм. Полученную пробу использовали для анализа. Компоненты разделяли в условиях обращенно-фазной хроматографии на колонке Agilent Extend C18 (4,6×250 мм). Витамин С элюировали в изократическом режиме с подвижной фазой 30 мМ фосфатным буфером (pH 2,6) при скорости потока 1 мл/мин. Целевой компонент детектировали с помощью диодно-матричного детектора при длине волны 254 нм.

Исследование биологической совместимости штаммов *S. thermophilus* и *Lactobacillus* проводили по капельной методике [13]. Перед этим штаммы культивировали в течение 16 ч на стерильном обезжиренном молоке при температуре 37 ± 2 °С. Для оценки биосовместимости полученную культуру наносили каплей на поверхность агара с гидролизированным молоком (по ГОСТ 33951-2016) бактериологической петлей. Посев оставляли до полного впитывания капли. Затем на расстоянии 1–2 мм от первой капли наносили культуру другого тестируемого штамма и также оставляли до впитывания. Чашки инкубировали 48 ч при температуре 37 ± 2 °С в анаэробных условиях с помощью анаэростата OXOID (Thermo Fisher Scientific, США) с атмосферой, содержащей 10 % CO₂ и генерируемой газ-пакетами (ООО «ИНКО», Россия). Совместимость штаммов оценивали визуально: слияние капель указывало на биосовместимость (условное обозначение «+»). Заметная задержка роста и четко просматриваемая граница между каплями свидетельствовала об антагонизме между штаммами (условное обозначение «-»), нейтральное взаимодействие культур обозначали «±» [13].

Протеомный анализ выполняли методом ВЭЖХ-МС в обращенно-фазном режиме на хроматографе EASY-nLC 1000 (Thermo Fisher Scientific, США), совмещенном с масс-спектрометром Orbitrap Elite (Thermo Fisher Scientific, США). Применяли хроматографическую обращенно-фазную колонку (фаза Aeris XB-C18, 1,7 мкм, размер пор 100 Å; внутренний диаметр 75 мкм; длина 150 мм), изготовленную в лабораторных условиях. Состав подвижной фазы: буфер А – 0,1 % трифторуксусной кислоты в воде и 10 % ацетонитрила; буфер В – 80 % ацетонитрила и 0,1 % трифторуксусной кислоты. Хроматографическое разделение проводили при

объеме инъекции 5 мкл, градиент буфера В составлял от 10 до 60 % в течение 60 мин, скорость потока 300 нл/мин, общее время анализа 95 мин. Полный профиль градиента приведен в таблице 2. Данные обрабатывали с помощью программы PEAKS Studio-Xpro (Bioinformatics Solutions Inc., Канада).

Перед анализом предварительно обессоливали пробы на микроколонках типа ZipTip (Merck Millipore, США). При пробоподготовке к 0,5 мг образца добавляли 225 мкл 4 % трихлоруксусной кислоты, растворенной в ацетонитриле. Смесь встряхивали на вортексе в течение 15 с, затем вносили 1775 мкл 0,1 % муравьиной кислоты и инкубировали 10 мин на горизонтальном шейкере при комнатной температуре (80 об/мин). Далее смесь центрифугировали 10 мин при 4000 g. В пробирки объемом 750 мкл отбирали 500 мкл супернатанта и повторно центрифугировали 10 мин при 21 800 g. После чего отбирали 15 мкл полученного супернатанта, который анализировали с помощью ВЭЖХ-МС.

Аминокислотные последовательности, использованные для биоинформатического анализа масс-спектрометрических данных, получены из базы данных UniProt. Часть баз для различных организмов формировали непосредственно на сайте, другую (с аминокислотными последовательностями бактериоцинов) – собирали и компилировали вручную.

Для анализа, визуализации и отображения пересечения функциональных аннотаций (построения матрицы функциональной комплементарности) был задействован язык программирования Python версии 3.12 с использованием научных библиотек Pandas, NumPy и Matplotlib.pyplot.

Таблица 1. Стандарты для определения витаминов в образцах

Table 1. Standards vitamin tests

Витамин	Стандарт
А	ГОСТ 54635-2011
B ₂	ГОСТ EN 14152-2020
B ₆	ГОСТ EN 14663-2014
B ₇ (биотин)	ГОСТ EN 15607-2015
B ₉	ГОСТ 31483-2012

Таблица 2. Профиль градиента

Table 2. Gradient profile

Время, мин	% буфера В
0	10
5	10
65	60
75	100
90	100
95	10

Достоверность результатов подтверждена экспериментами, проведенными в трехкратной повторности с применением современных методов анализа, а также статистической обработкой с использованием Microsoft Excel. Построение графиков выполняли в MS Office Excel 2016. Экспериментальные данные представлены как среднее значение $\pm$ погрешность измерения (относительная), для витаминов – как среднее значение $\pm$ стандартное отклонение. Статистическую значимость различий оценивали методом ANOVA при уровне значимости $p \leq 0,05$. Исследование выполнено с использованием оборудования ФГАНУ «ВНИМИ» (Москва, Россия).

Результаты и их обсуждение

Результаты исследования содержания органических кислот в экспериментальных образцах штаммов *Streptococcus thermophilus* представлены на рисунке 1.

Способность термофильного стрептококка преобразовывать лактозу в молочную кислоту при повышенных температурах широко используется в производстве ряда молочных продуктов. Во всех исследованных образцах ожидаемо обнаруживалась молочная кислота, ее максимальное содержание выявлено у штаммов *S. thermophilus* C1, 154, 16t и 15t – 6643,5; 6611,6; 6540,9 и 6474,9 мг/кг соответственно. Концентрация лимонной и муравьиной кислот не снижалась, что свидетельствует о неспособности данных микроорганизмов катаболизировать эти органические кислоты.

Содержание витаминов в образцах исследованных штаммов *S. thermophilus* представлено на рисунке 2. Исследуемые образцы штаммов *S. thermophilus* синтезируют витамины B₂ (рибофлавин) и B₉ (фолат). Максимальное накопление рибофлавина отмечено у штамма *S. thermophilus* 12B и составило 165,33 мкг/100 г, а наибольшее продуцирование фолатов – у штаммов

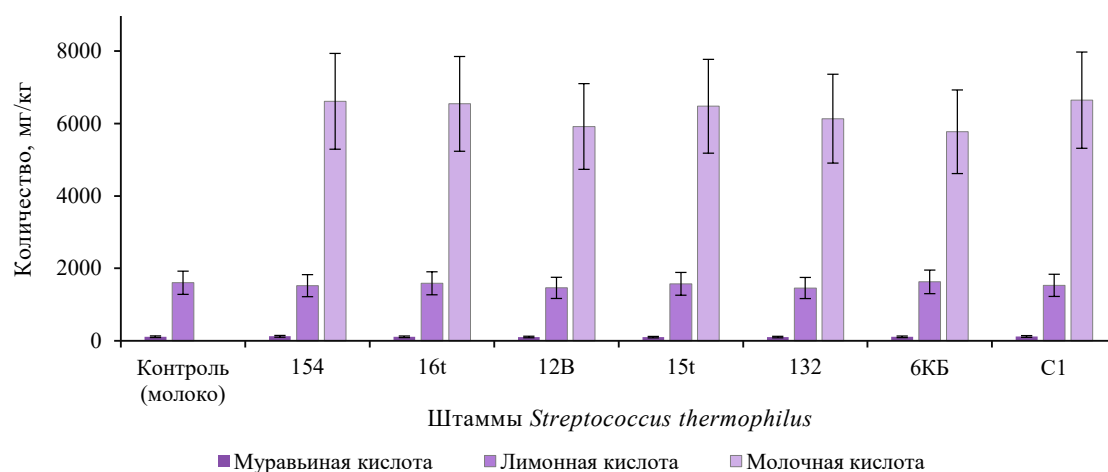


Рисунок 1. Содержание органических кислот в экспериментальных образцах

Figure 1. Organic acid content

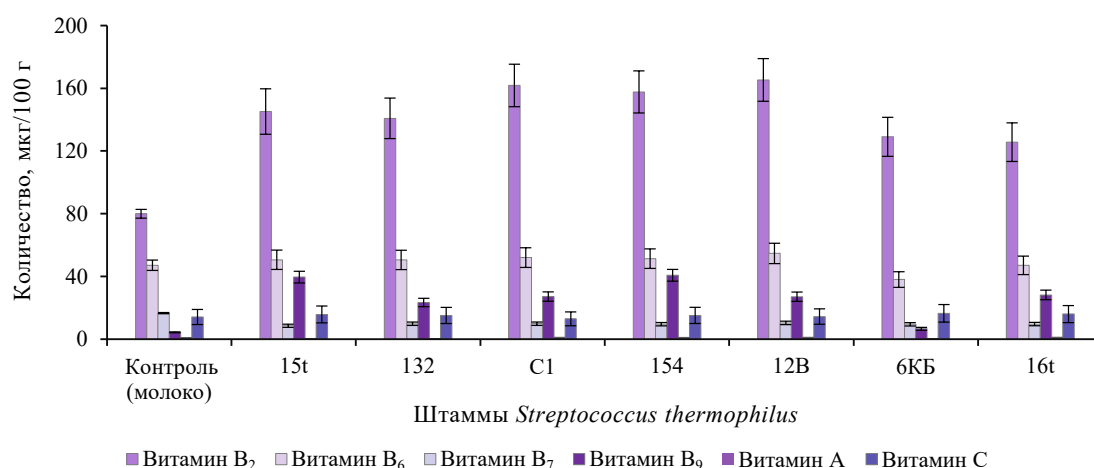


Рисунок 2. Содержание витаминов в экспериментальных образцах

Figure 2. Vitamin content

S. thermophilus 154 и 15t – 40,75 и 39,59 мкг/100 г соответственно. *S. thermophilus* обладает штамм-специфической способностью продуцировать фолиевую кислоту – важный метаболит для нормальной жизнедеятельности человека. Этот водорастворимый витамин особенно важен для беременных женщин, обеспечивая нормальное развитие эмбриона, для детей и подростков – для роста и развития, а также снижает риски когнитивных нарушений у пожилых людей. Уровень синтеза фолиевой кислоты может быть увеличен как генно-инженерными методами, так и оптимизацией условий роста микроорганизмов-продуцентов. Таким образом, полученные данные согласуются с литературными источниками о способности *S. thermophilus* к синтезу рибофлавина и фолиевой кислоты, а также о штамм-специфичности этого признака. Использование продуцентов витаминов перспективно для производства биообогащенных продуктов и может выступать альтернативой химически синтезированным витаминам [14, 15].

Содержание биотина (витамина В₇) во всех исследуемых образцах снижалось, что указывает на потребность культуры в данном веществе для роста. Количество витаминов В₆, А и С оставалось на уровне контроля.

Различия ферментативной активности входящих в консорциум микроорганизмов позволяют получать ферментированные белки молока с различными биологически активными свойствами. Оценка штаммов *S. thermophilus* 132, 6КБ, С1, 154, 12В, 16t и 15t показала высокую активность β -галактозидазы, максималь-

ные значения (5 усл. ед.) зафиксированы у штаммов 6КБ, 15t, 16t, 154. Этот фермент гидролизует лактозу с образованием галактозы и глюкозы. β -Галактозидазная активность термофильных стрептококков важна для их роста в молоке, где единственный ферментируемый сахар – лактоза [16]. Высокая активность фермента позволяет бактериям доминировать в молочной среде, способствуя образованию молочной кислоты и вытесняя нежелательные микроорганизмы. Фермент критически важен для людей с лактазной недостаточностью, частично определяя пробиотический потенциал штамма – способность улучшать усвоение молока. У штаммов 6КБ и 16t также обнаружена высокая активность протеолитического фермента лейцин-амидазы – 5,0 и 4,5 усл. ед. соответственно. Данный фермент участвует в расщеплении молочного белка с высвобождением лейцина, что может усиливать антиоксидантные свойства [17]. Протеолитическая активность, как правило, способствует проявлению более выраженной антиоксидантной активности, однако влияние других метаболитов также может быть значительно.

Для исследуемых штаммов *S. thermophilus* проведен протеомный анализ, на основе которого построена матрица функционального распределения белков (рис. 3).

В образце *S. thermophilus* C1 при поиске по базе данных для микроорганизма *S. thermophilus* идентифицировано 18 последовательностей, по которым определено 5 белковых групп, включающих 32 белка: варианты ферментов и других белков.

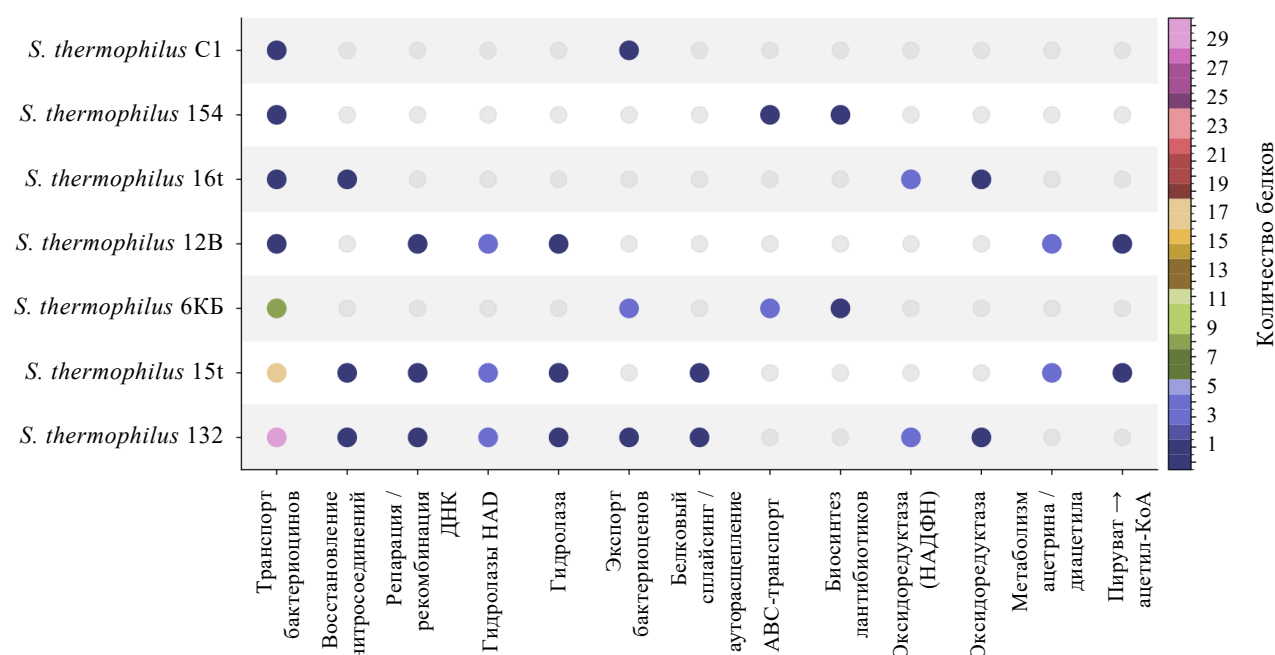


Рисунок 3. Профили распределения белков *Streptococcus thermophilus* по функциональным категориям

Figure 3. *Streptococcus thermophilus* proteins: Functional categories

При поиске по базам данных аминокислотных последовательностей бактериоцинов идентифицировано 46 последовательностей, соответствующих 2 белковым группам, содержащим 84 белка: варианты белка TonB и белка-транспортера бактериоцинов.

Обнаружен фермент эндонуклеаза R.Sth368I, защищающий микроорганизм от бактериофагов путем рестрикции. Также в ходе исследования был идентифицирован ABC-транспортер бактериоциновой системы NHLM – пептидаза / АТФ-связывающий белок. Он обеспечивает АТФ-зависимый экспорт предшественника бактериоцина из клетки с одновременным отщеплением лидерного пептида, что активирует антимикробный пептид. В образце *S. thermophilus* при поиске по базе данных для микроорганизма выявлено 25 последовательностей, соответствующих 7 белковым группам, содержащим 31 белок: варианты ферментов и других белков.

В образце *S. thermophilus* 154 аналогично определено 14 последовательностей – 4 белковые группы, содержащие 16 белков: варианты ферментов и транспортных белков.

По базам данных аминокислотных последовательностей бактериоцинов для этого же штамма идентифицировано 62 последовательности, соответствующие 1 белковой группе, содержащей 1 белок – TolA. В белковом профиле также выявлен белок биосинтеза антибиотиков LabB и белки, участвующие в транспорте бактериоцинов.

В образце *S. thermophilus* 16t по базе данных для микроорганизма *S. thermophilus* найдено 26 последовательностей, соответствующих 6 белковым группам, содержащим 28 белков: варианты ферментов и других белков.

По базам данных аминокислотных последовательностей бактериоцинов для штамма 16t идентифицировано 65 последовательностей, соответствующих 1 белковой группе, содержащей 24 белка: варианты белка TonB, участвующего в транспорте бактериоцинов.

В образце *S. thermophilus* 12B по базе данных этого микроорганизма найдено 25 последовательностей, соответствующих 7 белковым группам, содержащим 31 белок: варианты ферментов и других белков.

По базам данных аминокислотных последовательностей бактериоцинов идентифицировано 49 последовательностей, соответствующих 1 белковой группе, содержащей 2 белка: варианты белка TolA, участвующего в транспорте бактериоцинов.

В белковом профиле штамма выявлен иммуногенный секретлируемый белок адгезии. Данные белки могут обладать иммуногенными свойствами. Также обнаружен фермент эндонуклеаза R.Sth368I, защищающий микроорганизм от действия бактериофагов путем рестрикции.

В образце *S. thermophilus* 6KB найдено 24 последовательности, по которым определили 4 белковые группы, содержащие 11 белков: варианты ферментов и других белков.

У штамма 6KB идентифицирована фруктокиназа – фермент, катализирующий перенос фосфатной группы с АТФ на фруктозу и участвующий в катаболизме фруктозы. Образующийся в ходе реакции фруктозо-6-фосфат напрямую поступает в гликолиз (путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса), где расщепляется до пирувата с образованием АТФ и молочной кислоты. Наличие этого фермента может свидетельствовать о способности штамма использовать фруктозу в качестве источника углерода при молочнокислом брожении.

По базам данных аминокислотных последовательностей бактериоцинов идентифицировано 36 последовательностей, соответствующих 10 белковым группам с 14 белками – транспортерами бактериоцинов и регуляторов их синтеза. Обнаружен фермент лантибиотик-дегидратаза, который дегидратирует серин и треонин в препептиде, превращая их в дегидроаланнин (Dha) и дегидробутирин (Dhb) соответственно. Данная реакция предшествует образованию тиоэфирных мостиков в молекуле лантибиотика.

Также выявлен фермент, участвующий в посттрансляционной модификации рибосомальных пептидов (RiPPs). Его ключевая функция – гетероциклизация: превращение остатков цистеина, серина или треонина в тиазолиновые / тиазольные или оксазолиновые / оксазольные кольца. Тиазол – пятичленный гетероцикл с атомами серы и азота, образующийся из остатков цистеина пептидной цепи в результате многостадийной ферментативной реакции.

В образце *S. thermophilus* 15t при поиске по базе данных для микроорганизма *S. thermophilus* найдено 9 последовательностей, соответствующих 42 белковым группам, содержащим 42 белка: варианты ферментов и других белков. Также выявлены белки, отвечающие за синтез пептидогликана клеточной стенки и транспорт бактериоцинов.

По базам данных аминокислотных последовательностей бактериоцинов для штамма 15t идентифицировано 57 последовательностей, соответствующих 1 белковой группе, содержащей 38 белков: варианты белка TonB.

В образце *S. thermophilus* 132 при поиске по базе данных для микроорганизма *S. thermophilus* найдено 28 последовательностей, соответствующих 12 белковым группам, содержащим 101 белок: варианты ферментов и других белков.

В ходе исследования идентифицирован вспомогательный белок уреазы UreF – один из четырех вспомогательных белков (UreD, UreF, UreG, UreE), необходимых для посттрансляционной активации фермента уреазы. Белок UreF не обладает каталитической активностью, но играет ключевую структурную и регуляторную роль в созревании фермента уреазы.

Уреаза катализирует гидролиз мочевины до диоксида углерода и аммиака. У *S. thermophilus* этот фермент нейтрализует кислую среду, выделяя аммиак, что предположительно, позволяет бактерии выживать и расти в условиях низкого pH.

По базам данных аминокислотных последовательностей бактериоцинов для штамма 132 идентифицирована 71 последовательность, соответствующая 1 белковой группе, содержащей 72 белка: варианты белка TolA.

В матрице функционального распределения белков наиболее выраженные межштаммовые различия касаются категорий, связанных с бактериоциновыми системами: транспорт, экспорт, импорт, защита от бактериоцинов и признаки межклеточной конкуренции. Для части штаммов эти функции представлены расширенно, тогда как у других соответствующие белки выявляются в меньшем количестве, что отражает неодинаковый потенциал штаммов к антагонистической активности и / или устойчивости к антимикробным факторам и может частично соответствовать различиям, наблюдаемым при оценке антагонизма и биосовместимости при подборе пар и многоштаммовых ассоциаций. Ряд метаболических категорий также штамм-специфичен. В частности, у части культур обнаружены белки, относящиеся к ветвям пируватного метаболизма, включая превращение пирувата в ацетил-КоА и реакции, ассоциированные с образованием ацетона / диацетила, что потенциально значимо для формирования вкусоароматического профиля ферментированного продукта. Кроме того, варьирует представленность функций репарации / рекомбинации ДНК (включая компоненты систем репарации, такие как MutS2), а также белков, участвующих в адгезии и окислительно-восстановительных реакциях, что отражает различия в адаптационном потенциале штаммов и их устойчивости в технологических условиях. Исследуемые для конструирования консорциумов штаммы *S. thermophilus* характеризуются различающимися и потенциально комплементарными профилями распределения белков по функциональным категориям (рис. 3).

Наиболее функционально насыщенным среди исследованных штаммов является *S. thermophilus* 132, для которого характерно одновременное присутствие

белков нескольких метаболических и адаптивных блоков, что указывает на повышенную метаболическую пластичность и потенциальную устойчивость при совместном культивировании. Штаммы *S. thermophilus* 12В и 15t отличаются более выраженной представленностью категорий, связанных с центральным обменом и перераспределением потоков пирувата, и в большей степени определяют направленность брожения и отдельные технологически значимые признаки продукта. *S. thermophilus* C1 характеризуется более компактным профилем с относительным усилением функций, отвечающих за поддержание генетической стабильности (репарация и рекомбинация ДНК), что потенциально способствует воспроизводимости штамм-специфических характеристик. *S. thermophilus* 154 демонстрирует ограниченную представленность большинства категорий при сохранении базовых метаболических и транспортных функций, что позволяет рассматривать его как компонент с более предсказуемым функциональным вкладом при включении в консорциумы.

Исследуемые штаммы *S. thermophilus* были проверены на биосовместимость с представителями лактобацилл (табл. 3). Штамм *Lactobacillus acidophilus* C2 совместим с культурами *S. thermophilus* 132, 6КБ и C1. Штамм *Lb. helveticus* 100АШ биосовместим со штаммами *S. thermophilus* 12В, 154 и 132. Штамм *Lb. bulgaricus* Lb100 совместим со штаммом *S. thermophilus* C1 и проявлял выраженный антагонизм к штамму *S. thermophilus* 16t. Штамм *B. adolescentis* MC-42 биосовместим со всеми изученными культурами *S. thermophilus*. Штамм *Lb. helveticus* 18а совместим только со штаммом *S. thermophilus* C1, а к остальным исследуемым штаммам *S. thermophilus* демонстрировал высокий антагонизм (рис. 4).

Результаты оценки биосовместимости штаммов молочнокислых бактерий свидетельствуют о возможности совместного культивирования отдельных штаммов в подобранных сочетаниях, а также об их применении в составе многоштаммовых заквасок для производства кисломолочных продуктов.

Таблица 3. Биосовместимость штаммов *Streptococcus thermophilus* с пробиотическими культурами

Table 3. *Streptococcus thermophilus* and probiotic cultures: Biocompatibility

Штамм	<i>Lactobacillus acidophilus</i> C2	<i>Lactobacillus helveticus</i> 18a	<i>Lactobacillus helveticus</i> 100АШ	<i>Lactobacillus bulgaricus</i> Lb100	<i>Bifidobacterium adolescentis</i> MC-42
<i>Streptococcus thermophilus</i> C1	+	+	—	+	+
<i>Streptococcus thermophilus</i> 154	—	—	+	±	+
<i>Streptococcus thermophilus</i> 15t	±	—	+	±	+
<i>Streptococcus thermophilus</i> 6КБ	+	—	—	+	+
<i>Streptococcus thermophilus</i> 132	+	—	+	±	+
<i>Streptococcus thermophilus</i> 12В	—	—	+	±	±
<i>Streptococcus thermophilus</i> 16t	±	±	±	—	±

Примечание: «+» – штаммы совместимы; «±» – нейтральное взаимодействие штаммов; «—» – штаммы несовместимы.

Note: “+” – strains are compatible; “±” – neutral interaction of strains; “—” – strains are incompatible.

Рисунок 4. Совместимость штамма *Lactobacillus helveticus* 18a со штаммами *Streptococcus thermophilus*Figure 4. *Lactobacillus helveticus* 18a and *Streptococcus thermophilus*: Compatibility testТаблица 4. Варианты микробных консорциумов штаммов *Streptococcus thermophilus*Table 4. Microbial consortia with *Streptococcus thermophilus* strains

Номер образца	Соотношение штаммов, часть	Штаммы	Соотношение штаммов, часть	Номер образца
1	6	<i>Bifidobacterium adolescentis</i> MC-42	6	1/1
	2	<i>Lactobacillus acidophilus</i> C2	1	
	1	<i>Streptococcus thermophilus</i> 132	1	
2	6	<i>Bifidobacterium adolescentis</i> MC-42	6	2/1
	1	<i>Lactobacillus helveticus</i> 100АШ	2	
	1	<i>Streptococcus thermophilus</i> 132	1	
2/2	6	<i>Bifidobacterium adolescentis</i> MC-42	6	2/3
	2	<i>Lactobacillus helveticus</i> 100АШ	2	
	1	<i>Streptococcus thermophilus</i> 154	–	
	–	<i>Streptococcus thermophilus</i> 15t	1	
3	6	<i>Bifidobacterium adolescentis</i> MC-42	6	3/1
	2	<i>Lactobacillus acidophilus</i> C2	1	
	1	<i>Streptococcus thermophilus</i> C1	1	
4	6	<i>Bifidobacterium adolescentis</i> MC-42	6	4/1
	2	<i>Lactobacillus acidophilus</i> C2	1	
	3	<i>Streptococcus thermophilus</i> 6КБ	1	
5	6	<i>Bifidobacterium adolescentis</i> MC-42	6	5/1
	2	<i>Lactobacillus helveticus</i> 18a	1	
	2	<i>Streptococcus thermophilus</i> C1	1	
6/1	6	<i>Bifidobacterium adolescentis</i> MC-42	6	6/2
	1	<i>Lactobacillus bulgaricus</i> Lb100	2	
	3	<i>Streptococcus thermophilus</i> C1	2	
7	6	<i>Bifidobacterium adolescentis</i> MC-42	6	7/1
	1	<i>Lactobacillus bulgaricus</i> Lb100	1	
	2	<i>Streptococcus thermophilus</i> 6КБ	1	
8	6	<i>Bifidobacterium adolescentis</i> MC-42	6	8/1
	1	<i>Lactobacillus bulgaricus</i> Lb100	1	
	2	<i>Streptococcus thermophilus</i> 15t	1	

На основе экспериментов разработаны варианты микробных консорциумов с прогнозируемыми свойствами с участием изученных штаммов (табл. 4).

Вкус является ключевым фактором, определяющим предпочтения потребителей молочных продуктов, поэтому на первом этапе изучены различные варианты соотношений культур, обеспечивающие необхо-

димые органолептические характеристики образцов, полученных на основе сконструированных микробных консорциумов. Среди представленных 18 образцов отобраны: № 1; 2/1; 2/2; 2/3; 3; 5; 6/1; 6/2; 7. Полученные образцы также охарактеризованы по активности сквашивания, титруемой и активной кислотности, условной вязкости (табл. 5).

Таблица 5. Производственно значимые свойства разработанных микробных консорциумов

Table 5. Microbial consortia with *Streptococcus thermophilus*: Commercially significant properties

Номер образца	Активность сквашивания	Кислотность		Условная вязкость, с	Органолептические характеристики
		Активная, ед. pH	Титруемая, °Т		
1	7 ч	4,93	87	32	Консистенция однородная, колющаяся; вкус и запах чистый кисломолочный, легкий аромат
2/1	6 ч 15 мин	4,85	75	28	Консистенция однородная, колющаяся; вкус и запах чистый кисломолочный, без особенностей
2/2	6 ч 20 мин	4,86	97	85	Консистенция однородная, колющаяся, очень нежная, слегка слизистая, вкус и запах чистый кисломолочный, приятный аромат
2/3	6 ч 40 мин	4,88	96	10	Консистенция однородная, колющаяся, приятный чистый кисломолочный вкус, приятный аромат
3	7 ч 30 мин	5,03	97	37	Консистенция однородная, колющаяся, обволакивающая, приятный чистый сливочный кисломолочный вкус и аромат
5	6 ч 20 мин	4,99	93	93	Консистенция однородная, колющаяся, плотная, вязкая, чистый сливочный кисломолочный вкус, приятный выраженный аромат
6/1	6 ч 20 мин	4,96	97	22	Консистенция однородная, колющаяся, чистый кисломолочный вкус
6/2	6 ч 20 мин	4,96	90	23	Консистенция однородная, плотная, колющаяся, чистый кисломолочный вкус, приятный аромат
7	6 ч 20 мин	4,98	93	46	Консистенция однородная, колющаяся, обволакивающая, очень нежный, чистый кисломолочный вкус

В выбранных консорциумах определяли количество клеток пробиотических и молочнокислых культур, входящих в ассоциацию. Установлено, что количество клеток *B. adolescentis* MC-42 в образцах достигло $n \times 10^6$ КОЕ/см³, а количество клеток молочнокислых бактерий – $n_1 \times 10^9$ КОЕ/см³, что соответствует требованиям нормативных документов (ТР ТС 033/2013 и ГОСТ 32923-2014). При микроскопии в поле зрения отмечалось характерное для каждой ассоциации соотношение палочковидных и кокковых форм.

Выводы

Подробно охарактеризованы производственно ценные штаммы *Streptococcus thermophilus* для создания микробных консорциумов с их участием. Для оценки штаммов использованы микробиологические, биохимические и физико-химические методы, а также протеомный анализ. На основе протеомных профилей *S. thermophilus* была построена матрица функционального распределения белков с наиболее выраженными межштаммовыми различиями, что необходимо для конструирования консорциумов. Изучение биосовместимости отобранных культур с пробиотическими штаммами лактобацилл и *Bifidobacterium adolescentis*

MC-42 показало возможность совместного культивирования некоторых штаммов молочнокислых бактерий в подобранных сочетаниях, а также их использования в составе многоштаммовых заквасок для получения кисломолочных продуктов с прогнозируемыми свойствами. С опорой на экспериментальные данные спроектировано 18 вариантов микробных консорциумов с участием изученных штаммов *S. thermophilus*. Анализ их производственно значимых свойств, включая органолептические показатели, подтвердил перспективность 9 вариантов.

Результаты, полученные в работе, создают основу для дальнейших исследований. Есть сведения, что биосовместимость культур, которые входят в консорциум, не всегда гарантирует синергическое влияние изученных штаммов *S. thermophilus* друг на друга и сохранение их свойств [19]. Микробные консорциумы для производства продуктов с подтвержденными функциональными характеристиками, такими как повышенная биодоступность питательных веществ, выраженное антагонистическое действие по отношению к патогенным микроорганизмам, способность синтезировать биологически активные вещества и антиоксиданты, должны быть дополнительно

изучены и проанализированы по описанным ранее показателям, что будет реализовано на следующих этапах работы.

Критерии авторства

С. А. Кишилова – проведение экспериментальных исследований, анализ и обобщение полученных данных, написание текста рукописи. В. А. Леонова – проведение экспериментальных исследований, работа с литературными источниками, редактирование текста рукописи. В. А. Митрова – проведение экспериментальных исследований, подготовка проб. В. А. Семенова – обработка и обобщение результатов, визуализация данных (построение графиков), редактирование рукописи. Н. С. Пряничникова – итоговое редактирование и вычитка рукописи, подготовка к публикации. В. К. Семипятный – статистическая обработка данных, обобщение результатов, построение графиков. И. В. Рожкова – руководство проектом НИР, общее редактирование рукописи. А. Г. Галстян – разработка концепции исследования.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Contribution

S.A. Kishilova was responsible for the experimental research, data analysis / synthesis, and manuscript writing. V.A. Leonova performed the experimental research, wrote the review, and proofread the manuscript. V.A. Mitrova performed the experimental research and prepared the samples. V.A. Semenova processed and interpreted the results, visualized the data (plotting graphs), and proofread the manuscript. N.S. Pryanichnikova proofread and formatted the manuscript. V.K. Semipyatnyi performed the statistical analysis, synthesized the results, and visualized the plotting graphs. I.V. Rozhkova supervised the project and proofread the manuscript. A.G. Galstyan developed the research concept.

Conflict of interest

The authors state that there is no conflict of interest.

Список литературы / References

1. Федоров С. С., Забайкин Ю. В. Использование микроорганизмов в пищевых технологиях в целях экономической эффективности. Экономика: вчера, сегодня, завтра. 2023. Т. 13. № 2. С. 444–451. [Fedorov SS, Zabajkin YV. The use of microorganisms in food technologies for economic efficiency. Economics: Yesterday, Today and Tomorrow. 2023;13(2):444–451. (In Russ.)] <https://doi.org/10.34670/AR.2023.96.71.011>
2. Зобкова З. С. Зависимость относительной биологической ценности кисломолочных напитков от вида заквасочных микроорганизмов. Молочная промышленность. 2020. № 8. С. 36–37. [Zobkova ZS. Dependence of the relative biological value of fermented milk drinks on the type of starter microorganisms. Dairy Industry. 2020;(8):36–37. (In Russ.)] <https://elibrary.ru/XZVCXA>
3. Кишилова С. А., Леонова В. А., Митрова В. А., Рожкова И. В. Современные биотехнологические решения в области использования молочнокислых бактерий для молочной промышленности: от селекции штаммов до пробиотических продуктов. Техника и технология пищевых производств. 2025. Т. 55. № 3. С. 624–633. [Kishilova SA, Leonova VA, Mitrova VA, Rozhkova IV. Advanced biotechnological solutions for lactic acid bacteria in dairy industry: From strain selection to probiotic products. Food Processing: Techniques and Technology. 2025;55(3):624–633. (In Russ.)] <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2025-3-2596>
4. Huang Y-Y, Lu Y-H, Liu X-T, Wu W-T, Li W-Q, et al. Metabolic properties, functional characteristics, and practical application of *Streptococcus thermophilus*. Food Reviews International. 2023;40(2):792–813. <https://doi.org/10.1080/87559129.2023.2202406>
5. 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. [Galochkina NA, Glotova IA, Tolkacheva AA. Thermophilic streptococcus: Technological functionality in food systems, beneficial to health metabolic products, species identification. Technologies of the Food and Processing Industry of the Agro-Industrial Complex – Healthy Food Products. 2024;(1):44–50. (In Russ.)] <https://doi.org/10.24412/2311-6447-2024-1-44-50>
6. Ботина С. Г., Рожкова И. В., Семенихина В. Ф. Штаммы *Streptococcus thermophilus*, продуцирующие экзополисахариды. Хранение и переработка сельхозсырья. 2010. № 2. С. 33–35. [Botina SG, Rozhkova IV, Semenikhina VF. Strains *Streptococcus thermophilus*, producing exopolysaccharides. Storage and Processing of Farm Products. 2010;(2):33–35. (In Russ.)] <https://elibrary.ru/LAMCNL>
7. Хавкин А. И., Васия М. Н., Новикова В. П. Биологическая роль казоморфинов (часть 1). Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология. 2021. № 12. С. 102–109. [Khavkin AI, Vasia MN, Novikova VP. The biological role of casomorphins. Experimental and Clinical Gastroenterology. 2021;12:102–109. (In Russ.)] <https://doi.org/10.31146/1682-8658-ecg-196-12-102-109>
8. Агаркова Е. Ю., Кручинин А. Г., Рязанцева К. А. Современные технологические подходы к обогащению молочных продуктов. Инновационные технологии обогащения молочной продукции (теория и практика). Под ред. Федотовой О. Б. М.: Франтера, 2016. С. 110–142. [Agarkova EYu, Kruchinin AG, Ryazanceva KA. Advanced technological

approaches to fortification of dairy products. Innovative dairy fortification: Theory and practice. In: Fedotova OB, editor. Moscow: The Fritter; 2016. pp. 110–142. (In Russ.)] <https://elibrary.ru/TYREJH>

9. Iyer R, Tomar SK, Uma Maheswari T, Singh R. *Streptococcus thermophilus* strains: Multifunctional lactic acid bacteria. International Dairy Journal. 2010;20(3):133–141. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2009.10.005>

10. Roux E, Nicolas A, Valence F, Siekaniec G, Chuat V, *et al.* The genomic basis of the *Streptococcus thermophilus* health-promoting properties. BMC Genomics. 2022;23(1):210. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1081849/v1>

11. Holasová M, Fiedlerová V, Roubal P, Pechačová M. Biosynthesis of folates by lactic acid bacteria and propionibacteria in fermented milk. Czech Journal of Food Sciences. 2004;22(5):175. <https://doi.org/10.17221/3421-cjfs>

12. Семенова В. А., Митрова В. А., Кишилова С. А., Рожкова И. В. Сравнительная оценка производственно значимых свойств штаммов *Streptococcus thermophilus*. Пищевая промышленность. 2025. № 10. С. 42–48. [Semenova VA, Mitrova VA, Kishilova SA, Rozhkova IV. Comparative assessment of the production related properties of *Streptococcus thermophilus* strains. Food Processing Industry. 2025;10:42–48. (In Russ.)] <https://doi.org/10.52653/PPI.2025.10.10.008>

13. Волкова Г. С., Сербя Е. М. Создание многостаммового бактериального консорциума для технологии пробиотических препаратов кормового назначения. Техника и технология пищевых производств. 2021. Т. 51. № 2. С. 260–269. [Volkova GS, Serba EM. New multistrain bacterial consortium for feed probiotics. Food Processing: Techniques and Technology. 2021;51(2):260–269. (In Russ.)] <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2021-2-260-269>

14. Meucci A, Rossetti L, Zago M, Mohedano ML, Vignolo GM, *et al.* Folate biosynthesis by *Streptococcus thermophilus* during growth in milk. Food Microbiology. 2018;69:116–122. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2017.08.001>

15. Hernández-Alcántara AM, Pando S, Molenado ML, Vignolo GM, Moreno de LeBlanc A, *et al.* The ability of riboflavin-overproducing *Lactiplantibacillus plantarum* strains to survive under gastrointestinal conditions. Frontiers in Microbiology. 2020;11:591945. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.591945>

16. Vasudha M, Prashantkumar C, Bellurka M, Kaveeshwar V, Gayathri D. Probiotic potential of β -galactosidase-producing lactic acid bacteria from fermented milk and their molecular characterization. Biomedical Reports. 2023;18(3):23. <https://doi.org/10.3892/br.2023.1605>

17. Бычкова Т. С., Крутина Е. М., Дягилева Ю. А. Зависимость аминокислотного профиля и антиоксидантного потенциала кисломолочных продуктов от ферментативной активности молочнокислых микроорганизмов. Пищевая метаинженерия. 2025. Т. 3. № 3. С. 39–52. [Bychkova TS, Krutina EM, Diaghileva YuA. Dependence of the amino acid profile and antioxidant potential of fermented milk products on the enzymatic activity of lactic acid microorganisms. Food Metaengineering. 2025;3(3):39–52. (In Russ.)] <https://doi.org/10.37442/fme.2025.3.85>

18. Loghman S, Moayedi A, Mahmoudi M, Khomeiri M, Gómez-Mascaraque LG, *et al.* Single and co-cultures of proteolytic lactic acid bacteria in the manufacture of fermented milk with high ACE inhibitory and antioxidant activities. Fermentation. 2022;8(9):448. <https://doi.org/10.3390/fermentation8090448>

19. Щёкотова А. В., Атласова Д. В. Изучение биологических взаимоотношений и биохимических свойств пробиотических микроорганизмов. Вестник ВСГУТУ. 2022. № 3. С. 36–45. [Shchyokotova AV, Atlasova DV. Study of biological relationships and biochemical properties of probiotic microorganisms. Bulletin ESSUTM. 2022;3:36–45. (In Russ.)] https://doi.org/10.53980/24131997_2022_3_36

Дополнительная информация об авторах / Additional information about the authors

Кишилова Светлана Анатольевна / Svetlana A. Kishilova ORCID 0009-000-9498-4757; eLIBRARY SPIN 6468-8432

Леонова Виктория Александровна / Victoria A. Leonova ORCID 0000-0003-2691-8859; eLIBRARY SPIN 8717-5164

Митрова Вера Анатольевна / Vera A. Mitrova ORCID 0009-0004-6826-988X; eLIBRARY SPIN 9975-0705

Семенова Виктория Александровна / Victoria A. Semenova ORCID 0009-0003-6328-9155; eLIBRARY SPIN 2717-1115

Пряничникова Наталия Сергеевна / Nataliya S. Pryanichnikova ORCID 0000-0003-1304-1517; eLIBRARY SPIN 4098-8778

Семипятный Владислав Константинович / Vladislav K. Semipyatnyy ORCID 0000-0003-1241-0026;

eLIBRARY SPIN 4246-3862

Рожкова Ирина Владимировна / Irina V. Rozhkova ORCID 0000-0003-4441-4515; eLIBRARY SPIN 8595-9155

Галстян Арам Генрихович / Aram G. Galstyan ORCID 0000-0002-0786-2055; eLIBRARY SPIN 9355-5603