

РОЛЬ *LACTOBACILLUS HELVETICUS* В ФОРМИРОВАНИИ ВКУСО-АРОМАТИЧЕСКОГО ПРОФИЛЯ СЫРА*

ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ

Ольга Михайловна Шухалова, канд. техн. наук, руководитель отдела микробиологических исследований

E-mail: o.shukhalova@fncps.ru

Максим Владимирович Шепелев, аспирант

E-mail: maxslim@mail.ru

Григорий Новомирович Рогов, канд. техн. наук, директор

E-mail: g.rogov@fncps.ru

Ульяна Владимировна Бородина, инженер I категории

E-mail: u.borodina@fncps.ru

Всероссийский научно-исследовательский институт маслоделия и сыроделия – филиал Федерального научного центра пищевых систем им. В. М. Горбатова РАН, г. Углич

Формирование вкусоароматического профиля сыра – сложный биохимический процесс, протекающий под действием ферментных систем молока, специально вносимых молокосвертывающих ферментных препаратов и заквасочных культур на протяжении всего периода созревания. Среди большого количества заквасочных микроорганизмов, используемых в сыроделии, значительный интерес представляют термофильные лактобациллы, выступающие в роли биологических катализаторов, трансформирующих основные компоненты молока в комплекс различных вкусоароматических соединений. Особое место среди них занимает термофильная молочнокислая палочка *Lactobacillus helveticus*. Высокая скорость и глубина расщепления казеинов под действием протеолитической системы *L. helveticus* не только ускоряют процесс созревания, но и способствуют образованию пептидов разной молекулярной массы и свободных аминокислот, что служит основой для сложного каскада биохимических превращений, приводящих к появлению широкого спектра оттенков вкуса и аромата в сырах. *L. helveticus* не только способствует формированию желаемых вкусоароматических нот в сыре (ореховых, сырных, пряных), но и снижает появление горечи, за счет гидролиза горьких пептидов. Целью данного обзора является систематизация современных научных знаний о роли *L. helveticus* как одного из агентов, участвующих в формировании вкуса и аромата сыров. Рассматриваются основные метаболические пути катаболизма аминокислот ферментными системами *L. helveticus* с образованием конечных вкусоароматообразующих соединений. В работе сделан акцент на практическую значимость целенаправленного скрининга штаммов *L. helveticus* как мощного инструмента для управления процессом протеолиза в сырах и их органолептическими характеристиками, а также расширения ассортимента отечественных сыров.

Ключевые слова: *Lactobacillus helveticus*, сыроделие, протеолиз, вкус, аромат, аминокислоты

Для цитирования: Роль *Lactobacillus helveticus* в формировании вкусоароматического профиля сыра /

О. М. Шухалова, М. В. Шепелев, Г. Н. Рогов, У. В. Бородина // Молочная промышленность.

2026. № 5. С. 21–31. <https://doi.org/10.21603/1019-8946-2026-5-107>

ВВЕДЕНИЕ

Сенсорное восприятие сыра – сложный процесс, который складывается из множества факторов. Внешний вид, консистенция, вкус и аромат в общей сложности играют решающую роль в выборе потребителей и, как следствие, конкурентоспособности и коммерческом успехе продукта на рынке. Комплексное ощущение вкуса возникает под действием раздражающих факторов, исходящих от сыра, и формируется в результате восприятия множества химических веществ, формирующих вкус и запах продукта [1].

В условиях современных реалий на отечественном рынке именно сбалансированный, уникальный вкус и аромат сыров становится важным конкурентным преимуществом [2]. Для российской сыродельной отрасли задача обеспечения качественных, стабильных и гарантированно воспроизводимых потребительских характеристик имеет важное стратегическое значение, поскольку повышение качества пищевой продукции в Российской Федерации является одной из приоритетных задач, отраженных в Распоряжении Правительства Российской Федерации от 29 июня 2016 г. № 1364-р¹. К фермен-

*Статья подготовлена в рамках выполнения Государственного задания № FGUS 2024-0007 ФГБНУ «Федеральный научный центр пищевых систем им. В. М. Горбатова» РАН.

¹Распоряжение Правительства РФ от 29.06.2016 № 1364-р «Об утверждении Стратегии повышения качества пищевой продукции в Российской Федерации до 2030 года» [Электронный ресурс]. URL: <https://normativ.kontur.ru> (дата обращения: 08.04.2026).

тированным молочным продуктам, представленным на рынке, особенно сырам, предъявляются повышенные требования не только к безопасности, но и к стабильности сенсорных характеристик [3].

Одним из инструментов для достижения этой цели служит заквасочная микробиота, которая в конечном итоге формирует потребительский профиль продукта [2]. Среди заквасочных микроорганизмов наибольшим таксономическим и функциональным разнообразием выделяется род *Lactobacillus* [4]. В технологии сыроделия лактобациллы выступают в качестве высокоспециализированных биокатализаторов, их незаменимая роль заключается в глубокой биохимической трансформации компонентов молока в сложный комплекс вкусоароматических соединений, определяющих уникальность и органолептические показатели зрелого сыра [5]. Ключевым механизмом формирования вкуса и аромата сыров является ферментативный гидролиз молочных белков. Образующиеся пептиды и аминокислоты служат как непосредственными носителями вкуса, так и предшественниками для синтеза обширного спектра летучих ароматических соединений, формирующих аромат. Среди термофильных лактобацилл вид *Lactobacillus helveticus* обладает наиболее высокой протеолитической активностью. Благодаря мощному комплексу протеаз и пептидаз этот микроорганизм обеспечивает глубокий гидролиз казеинов и интенсивный катаболизм аминокислот, приводит к накоплению соединений, ответственных за формирование ценных органолептических нот: ореховых, сырных, фруктовых и карамельных [5].

Целью обзора является обобщение и анализ современных научных данных о роли *Lactobacillus helveticus* в формировании потребительских характеристик сыров.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для достижения поставленной цели проведен анализ научно-технической литературы отечественных и зарубежных авторов, касающейся использования *Lactobacillus helveticus* для формирования органолептических характеристик сыров. Обзор литературы осуществлялся через библиографические базы данных, такие как Google Scholar, PubMed, Scopus, Web of Science, ResearchGate и Научная электрон-

ная библиотека (eLIBRARY.RU), а также поисковые системы в интернете. Для поиска использовались различные комбинации ключевых слов на русском и английском языках, включая: *Lactobacillus helveticus*, протеолитическая система, пептидазы, катаболизм аминокислот, ароматические соединения, автолиз, штаммовая специфичность, сыр. Анализ включал как обзорные, так и экспериментальные статьи, главы книг, изданные на русском и английском языках в период с 1995 по 2025 гг. Все материалы тщательно проанализированы с целью обеспечения наиболее полного и разностороннего отражения проблемы. При выборе публикаций отдавалось предпочтение наиболее цитируемым работам. Дополнительно применялся анализ списков цитируемой литературы в найденных публикациях. В результате отобрано 39 источников отечественной и зарубежной литературы, наиболее полно раскрывающих механизмы формирования потребительских характеристик сыров под действием *L. helveticus*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

***Lactobacillus helveticus*: таксономия и биохимические характеристики.** Вид *Lactobacillus helveticus*, также известный как швейцарская палочка, представляет собой грамположительную, неспорообразующую, факультативно-анаэробную термофильную бактерию, впервые описанную Орла-Йенсеном в 1919 г. под названием *Thermobacterium helveticum* [6]. В современной таксономии вид относится к роду *Lactobacillus* в составе семейства *Lactobacillaceae*. Следует отметить, что масштабная филогеномная ревизия 2020 г. разделила исторически обширный род *Lactobacillus* на 25 новых родов для отражения его филогенетического разнообразия, однако *L. helveticus* сохранил свою принадлежность к роду *Lactobacillus*² [7].

Морфологически бактериальные клетки *L. helveticus* представляют собой прямые или слегка изогнутые на одном конце палочки с закругленными концами, толщиной 0,5–0,9 мкм и длиной 2–6 мкм, располагающиеся в виде отдельных клеток и коротких цепочек [7]. По типу углеводного метаболизма *L. helveticus* относится к облигатным гомоферментативным микроорганизмам: она утилизирует углеводы (преимущественно лактозу) по пути Эмбдена-Мейергофа-Парнаса, что обеспечивает максимальное сбрасывание

²Genus *Lactobacillus* // List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature (LPSN) [Электронный ресурс]. URL: <https://lpsn.dsmz.de/genus/lactobacillus> (дата обращения: 08.04.2026).

живание сахаров в молочную кислоту [10]. Важной технологической особенностью вида является его способность метаболизировать оба моносахарида, образующихся при гидролизе лактозы, глюкозу и галактозу, что отличает его от многих других лактобацилл (например, от *Lactobacillus bulgaricus*) [8, 9].

L. helveticus является термофильной молочнокислой бактерией: минимальная температура роста составляет 15 °С, оптимум находится в интервале от 40 до 45 °С, а максимальная температура, при которой возможен рост, варьируется у разных штаммов от 48 до 52 °С [9]. Такой температурный диапазон развития делает этот вид лактобацилл незаменимым в производстве твердых и полутвердых сыров, где этап второго нагревания проходит при 48–58 °С. Способность выдерживать эти температуры и быстро восстанавливать активность после теплового стресса определяет технологическую ценность *L. helveticus*. [10, 11].

L. helveticus представляет собой уникальный и многофункциональный вид молочнокислых бактерий, чья естественная экологическая ниша неразрывно связана как с молоком, так и с ферментированными молочными продуктами, в том числе с сырами. Благодаря своим технологическим свойствам *L. helveticus* на протяжении десятилетий широко используется в производстве сыров типа Швейцарский, Эмменталь, Пармезан и Грюйер, где он обеспечивает формирование узнаваемого вкусо-ароматического профиля [12, 13]. Помимо влияния на органолептические характеристики сыров, *L. helveticus* приобретает все большее значение в создании функциональных и пробиотических продуктов. Исследования последних лет демонстрируют, что в процессе ферментации молочных белков данный вид продуцирует биоактивные пептиды, представляющие собой короткие цепочки из 2–10 аминокислот [14, 15]. В частности, в исследовании D. Sahingil и соавторов изучалось влияние лактобацилл, включая *L. helveticus*, на протеолиз и биоактивные свойства модельных сыров в процессе созревания. Авторы показали, что пептидные фракции (< 3 кДа, 3–10 кДа) сыров обладали выраженной антиоксидантной и АПФ-ингибирующей способностями [16]. Пример высвобождения биоактивного пептида под действием *L. helveticus* продемонстрирован в работе D. P. Baptista с соавторами при исследовании сыра Прато. Добавление культуры *L. helveticus* способствовало высвобождению из β -казеина биоактивного пептида β -CN с молекулярной массой 1718 кДа, обладающего антигипертензивной актив-

ностью. Биоактивный пептид β -CN стал маркером, позволяющим отличать образцы с добавленной культурой после 60 суток созревания сыров [15]. Авторы отмечают, что способность *L. helveticus* продуцировать данные пептиды обусловлена его сложной протеолитической системой, и выбор соответствующего штамма может позволить создавать функциональные сыры [15]. Указанные свойства объясняют растущий интерес к использованию *L. helveticus* не только в традиционных сырах, но и в линейке специализированных пробиотических продуктов [17–23].

Основные биохимические пути формирования вкусо-ароматического профиля сыров под действием *Lactobacillus helveticus*.

Для развития и роста *L. helveticus* требуется большее количество свободных аминокислот, чем большинству других видов молочнокислых бактерий, а их концентрация в молоке недостаточна для полноценного роста. Поэтому данному виду необходима особенно мощная протеолитическая система, чтобы обеспечивать себя необходимыми аминокислотами за счет гидролиза казеина [24]. Этим объясняется тот факт, что *L. helveticus* обладает одной из самых сильных протеолитических систем среди молочнокислых бактерий.

Структурно протеолитическая система *L. helveticus* включает три ключевых компонента: протеазы клеточной стенки (СЕР), которые гидролизуют казеин до крупнопептидных пептидов (олигопептиды), транспортную систему, осуществляющую перенос пептидов и аминокислот через мембрану, и внутриклеточные пептидазы, которые гидролизуют поступившие пептиды до коротких пептидов и свободных аминокислот. Важная роль протеаз клеточной стенки (СЕР) в жизнедеятельности молочнокислых бактерий экспериментально подтверждена в исследовании ученых Канадского научно-исследовательского института безопасности пищевых продуктов. Исследование показало, что удаление генов, кодирующих СЕР, приводит к утрате способности клеток к росту в молоке [25]. Отличительной особенностью *L. helveticus* являлось наличие нескольких протеаз клеточной стенки, тогда как у большинства молочнокислых бактерий содержится лишь один ген СЕР. Также отмечено, что у штамма *L. helveticus* CNRZ32 выявлено пять генов, кодирующих СЕР (prtH, prtH2, prtH3, prtH4 и prtH5), тогда как в штамме DPC4571 присутствует только prtH3, у штаммов CNRZ2 и MI 2359 – prtH2, у штамма LHC2 – prtH4 [25]. В работе Z. Zhong исследователи изучили 60 изолятов *L. helveticus* на предмет наличия генов, кодирующих СЕР [26]. Четыре СЕР (prtH, prtH2,

prtH3, prtH4) были обнаружены в геномах всех изолятов. Сорок три изолята содержали prtH2, prtH4–25, prtH–20, prtH2–16. Также исследователи сделали вывод, что от количества, типа и комбинации генов CEP протеолитическая активность штамма *L. helveticus* не зависела. Наличие большого количества генов CEP свидетельствует о высокой эффективности их протеолитической системы, а разнообразие в наборе подчеркивает ярко выраженную штаммовую специфичность. Таким образом, штаммовая специфичность протеолитической активности *L. helveticus* является характеристикой, обусловленной уникальным набором протеаз и пептидаз. Именно эта внутривидовая гетерогенность лежит в основе дифференцированной оценки и применении различных штаммов в биотехнологии: штаммы с высокой и специфической протеолитической активностью представляют особую ценность для молочной промышленности, поскольку они продуцируют уникальные количественные и качественные наборы ферментов, что приводит к образованию определенных пулов пептидов и свободных аминокислот, а в конечном итоге – к формированию характерного вкусоароматического профиля твердых и полутвердых сыров.

Транспортная система *L. helveticus* включает три подсистемы, ключевым звеном протеолитической системы являются пептидазы, гидролизующие пептиды до свободных аминокислот. Ранее считалось, что у *L. helveticus* присутствует 11 пептидаз: две пролин-специфичные эндопептидазы, трипептидаза, четыре аминокпептидазы и четыре дипептидазы, однако, как отмечают М. W. Griffiths и А. M Tellez в обзоре 2013 г., современные исследования указывают на более широкий набор пептидаз у этого вида [25]. Кроме того, в данной работе подчеркивается наличие у *L. helveticus* клеточно-мембранных протеаз, активных в отношении α 1 и β -казеинов. В результате их действия образуются специфические пептидные фрагменты: из β -казеина выделены последовательности Arg1–Leu6, His106–Phe119, Lys176–Gln182, Arg183–Phe190, Leu191–Val209, Tyr193–Val209, а из α _{s1}-казеина – Arg1–Ile6 и Arg1–Glu9 [25]. Протеолитическая система *L. helveticus*, объединяющая протеазы и многочисленные пептидазы, играет важную роль в технологии сыров. Согласно исследованию Н. Wang с соавторами, особое значение имеют пептидазы PepO2 и PepO3, которые способствуют снижению горечи в сыре за счет дальнейшего гидролиза горьких пептидов до аминокислот, что в итоге улучшает вкусовые характеристики готового продукта [27].

В результате работы протеолитической системы *L. helveticus* в сыре накапливаются свободные аминокислоты, которые служат непосредственными предшественниками ароматических соединений. После их образования вступают в действие реакции катаболизма аминокислот, ключевой из которых является трансаминирование. В ходе этого процесса из аминокислот валина, лейцина, изолейцина, тирозина, триптофана, фенилаланина, метионина и цистеина образуются соответствующие α -кетокислоты, важные предшественники летучих ароматических соединений. Интересно, что относительное содержание лейцина и фенилаланина заметно снижается в процессе созревания сыра, при использовании *L. helveticus* [24]. Это явление объясняется двумя факторами: во-первых, различные фрагменты белковой молекулы гидролизуются с неодинаковой скоростью в силу их аминокислотной последовательности и доступности для протеаз, во-вторых, микроорганизмы избирательно утилизируют аминокислоты в соответствии с собственными метаболическими потребностями. Кроме того, аминокпептидазы, ответственные за высвобождение аминокислот из пептидов, часто обладают специфичностью к группам аминокислот со сходными свойствами [24].

Источник и изображения: magnific.com



Метаболизм аминокислот в ароматические вещества идет двумя различными путями (см. рис.). Первый из них инициируется реакциями элиминации лиазами. Этот путь упоминается для ароматических аминокислот и метионина и приводит к образованию фенола, индола и метантиола соответственно. Второй путь – это продуцирование из аминокислот α -кетокислоты по реакции трансаминирования, где необходим α -кетоглутарат как акцептор аминогруппы. Реакция трансаминирования протекает под действием фермента аминотрансферазы, которая часто встречается у лактобацилл. В свою очередь, α -кетоглутарат получается из глутаминовой кислоты под действием глутаматдегидрогеназы. Лактобациллы продуцируют α -кетоглутарат в больших количествах, что, учитывая лимитирующую роль этого метаболита в трансаминировании, обеспечивает им высокий ароматообразующий потенциал [24]. В результате реакции трансаминирования образуются α -кетокислоты, которые в дальнейшем могут преобразовываться в ароматические соединения, такие как альдегиды, спирты, карбоновые кислоты, сложные эфиры и гидроксикислоты. Гидроксикислоты синтезируются при участии дегидрогеназ и не обладают ароматическими свойствами. Их образование негативно сказывается на интенсивности аромата сыра, усиливая общее ощущение кислотности.

В дальнейшем из α -кетокислот под действием фермента кетокислотной декарбоксилазы образуются альдегиды, которые являются ароматическими

веществами. Однако альдегиды являются нестабильными веществами и, в свою очередь, могут окисляться под действием альдегиддегидрогеназы до карбоновой кислоты с образованием НАДН, а также восстановиться до спиртов под действием алкогольдегидрогеназы с образованием НАД⁺. Спирты и карбоновые кислоты являются субстратом для эстераз и ацетилтрансфераз, что приводит к образованию сложных эфиров, придающих сыру фруктовые и цветочные нотки [24]. В работах исследователей М. Yvon [28] и J. M. Banks [29] показано влияние дополнительного внесения α -кетоглутарата в сыры на этапе посолки. Авторы сравнивали ароматические вещества в сырах с добавлением α -кетоглутарата и в контрольных образцах без дополнительного внесения α -кетоглутарата на разных сроках созревания. В обоих исследованиях сделаны выводы, что количество α -кетоглутарата, вырабатываемого заквасочной микробиотой естественным путем, является ограничивающим фактором для образования ароматических веществ в сыре.

Итоговый вкусоароматический профиль в сыре является соотношением свободных аминокислот, α -кетокислот, альдегидов, спиртов, карбоновых кислот и пр., накопленных в сырной массе, и зависит от активности протеолитических ферментов, а также от количества НАДН и НАД⁺. Способность протеолитической системы *L. helveticus* формировать определенный ароматический профиль в сыре является штаммовым свойством [30].

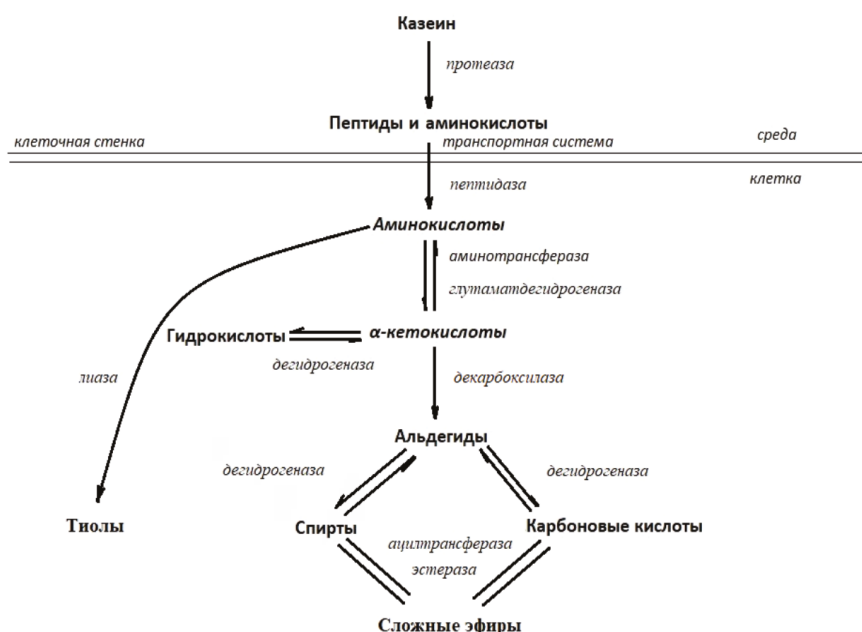


Рисунок. Метаболизм аминокислот в ароматические вещества в сыре под действием лактобацилл [1, 30, 39]

В таблицах 1–3 представлены основные классы ароматических соединений, образующихся из аминокислот под действием *Lactobacillus helveticus*, и их сенсорный профиль в сыре.

Альдегиды образуются преимущественно в результате декарбоксилирования α -кетокислот, однако у *L. helveticus* этот путь менее выражен, чем у некоторых других молочнокислых бактерий (например, *Lactococcus lactis*), из-за низкой активности α -кетокислотных декарбоксилаз [31]. В сравнительном исследовании S. Helinck [31] показано, что *L. helveticus* штамм CNRZ 32 продуцирует значительно меньше альдегидов, чем *L. lactis*, но при этом эффективно окисляет их до карбоновых кислот. Тем не менее образующиеся в небольших количествах альдегиды обладают низкими порогами восприятия и придают сырам свежие, солодовые, цветочные и ореховые ноты. Как показано в таблице 1, из лейцина через α -кетоизокапроновую кислоту образуется 3-метилбутаналь (ореховый, солодовый, шоколадный), а из фенилаланина – фенилацетальдегид (медовый, цветочный) и бензальдегид (миндаль, марципан). В работе F. Cuffia с соавторами [32] приведено сравнение шести штаммов *L. helveticus* в модельной системе

твердого сыра. Выявлено, что штамм 212/1 накапливал наибольшее количество 3-метилбутанала и 2-метилбутанала, тогда как штамм 209/1 характеризовался максимальной концентрацией фенилацетальдегида. Альдегиды нестабильны и быстро восстанавливаются до спиртов или окисляются до карбоновых кислот, поэтому их максимальная концентрация наблюдается на ранних стадиях созревания [32].

Штаммовые различия метаболизма аминокислот у *L. helveticus* подтверждаются исследованием M. P. Jensen и Y. Ardö, в котором оценивали вариативность аминопептидазной и аминотрансферазной активности у шести штаммов, выделенных из сыра [30, 33]. Авторы показали, что активность аминопептидаз (гидролизующих пептиды до свободных аминокислот) существенно различалась между штаммами, причем наиболее высокие значения были зафиксированы у штаммов, традиционно используемых в производстве твердых сыров. Еще более выраженные различия наблюдались для аминотрансфераз, инициирующих катаболизм аминокислот. Некоторые штаммы проявляли высокую активность в отношении лейцина, изолейцина, валина, тогда как другие –

Таблица 1. Кетокислоты и альдегиды, образующиеся из аминокислот молока под действием *Lactobacillus helveticus*, и их сенсорный профиль в сыре [1, 24, 30, 39]

Аминокислоты	Сенсорный профиль	Кетокислота	Сенсорный профиль	Альдегиды	Сенсорный профиль
Лейцин	Горький	α -кетоизокапроновая кислота	Почти нейтральный	3-метилбутаналь или	Ореховый, солодовый,
				Изовалеральдегид	Шоколад
				2-метилпропаналь	Цветочный, солодовый, фруктовый
Изолейцин	Горький	α -кето-3-метилпентановая кислота	Почти нейтральный	2-метилбутаналь	Резкий, солодовый, шоколадный
Валин	Горький	α -кетоизовалериановая кислота	Почти нейтральный, фруктовый	2-метилпропаналь или изобутиральдегид	Резкий солодовый
Фенилаланин	Горький	Фенилпируват	Сладковатый, медовый	Фенилацетальдегид	Жасмин, миндаль, мед
				Бензальдегид	Горький, миндаль, марципан, вишневая косточка
Тирозин	Горький	4-гидроксифенил-пируват	Почти нейтральный	Гидроксифенилацетальдегид	Сладкий, цветочный с миндальными нотками
Триптофан	Горький	Индол-3-пируват	Мясной, умами	Индол-3-ацетальдегид	Чай, табак, цветы
Метионин	Горький / сладкий	α -Кетометилтиобутират	Ферментированный, землистый, мясной	3-метилтиопропаналь или метиональ	Овощной бульон, вареная кукуруза
				Метилтиоацетальдегид	Сернистый, овощной, луковый, чесночный, горчичный, ореховый

в отношении ароматических аминокислот – фенилаланина и тирозина. Эти данные объясняют различия в профилях летучих соединений, отмеченные в работах F. Cuffia [32] и S. Kananen³ и подчеркивающие, что выбор конкретного штамма заквасочной культуры является определяющим фактором для формирования целевого ароматического профиля сыра.

Спирты образуются при восстановлении альдегидов и обладают сивушными, фруктовыми, цветочными оттенками (например, 3-метилбутанол – банановый, фенилэтанол – розовый, медовый) (табл. 2). Карбоновые кислоты формируются при окислении альдегидов и вносят острые, сырные, «потные», сливочные или животные ноты (например, изовалериановая кислота – запах «потных стоп», 2-метилпропионовая – сливочный, сырный, фенилуксусная – мускусный, животный).

Эфиры образуются в результате этерификации карбоновых кислот и спиртов, реакций между эфиром и спиртом или кислотой, либо в результате реакции переаминирования между двумя эфирами [34]. Общеизвестно, что сложные эфиры в сырах образуются под действием ферментов микроорганизмов, таких как эстераза и ацилтрансфераза, однако некоторые авторы предположили, что образование сложных эфиров не являются ферментативными реакциями [35]. В работах A. Thierry и R. Richoux исследователи добавляли этиловый спирт при производстве сыра, что приводило к образованию значительно большего количества этиловых эфиров [34, 36]. Эфиры обладают исключительно низкими порогами восприятия и придают сырам фруктовые, сладкие, цветочные ноты: этил-3-метилбутаноат

Таблица 2. Спирты и карбоновые кислоты, образующиеся из аминокислот молока под действием *Lactobacillus helveticus*, и их сенсорный профиль в сыре [1, 24, 30, 39]

Аминокислоты	Спирты	Сенсорный профиль	Карбоновые кислоты	Сенсорный профиль
Лейцин	3-метилбутанол	Сладковатый, запах бананов	3-метилбутановая кислота Изовалериановая кислота	«Потных стоп»
	2-метилпропанол	сивушный	2-метилпропионовая кислота	Сливочный, сырный, кисломолочный
Изолейцин	2-метилбутанол	сивушный, фруктовый, винный с оттенками груши, яблока	2-метилбутановая кислота	Резкий, сырный, фруктовый
Валин	2-метилпропанол	Винно-фруктовые, сивушный	2-метилпропионовая кислота изомаслянная	Сливочный, сырный, кисломолочный
Фенилаланин	Фенилэтанол	Роза, мед, фиалка, табак	Фенилуксусная кислота	Мускусный, животный, медовый
	Фенилметанол	Жасмин, гиацинт, сладковатый, бальзамик	Бензойная кислота	Цветы табака, старая древесина, сухие травы
Тирозин	Гидрокси-фенилэтанол	Бальзамический, жженая карамель, кора, табак	Гидроксифенилуксусная кислота	Затхлый, аромат конюшни
			Гидроксифенилмолочная кислота	Кожа, молоко
			Бензойная кислота	Ванильные, бальзамические, пряные и миндальные оттенки
Триптофан	Индол-3-этанол	Цветочная, жасминовая нота, кора, влажная земля	Индол-3-уксусная кислота	Неприятный, затхлый, плесневелый
			Индол-3-молочная кислота	Цветочные, кремовые, молочные ноты
Метионин	3-метилтиопропанол	Вареный картофель, сливки, спаржа	3-метилтиопропионовая кислота Метилтиомасляная кислота	Кислый, сыр, уксус, ферментированные овощи Сернистый, сырный, с оттенками капусты и чеснока
	Метантиол	Тухлая капуста	–	–

³Kananen, S. Amino acid catabolism by *Lactobacillus helveticus* in cheese: Understanding the influence of strain variation on flavour formation: Ph.D. thesis / S. Kananen. – Copenhagen: Department of Food Science, University of Copenhagen, 2013.

(ананас, яблоко), этил-изобутаноат (ром, сладкие фрукты), 2-фенилэтилацетат (мед, роза) (табл. 3).

Тиолы (меркаптаны) образуются преимущественно из серосодержащих аминокислот (метионин, цистеин). Метаболический путь включает образование таких соединений, как метантиол (тухлая капуста), 3-метилтиопропанол (вареный картофель, сливки), а также сернистые эфиры (метилтиоацетат, этил-3-метилтиопропионат). Даже в следовых концентрациях тиолы вносят значительный вклад в «мясные», «овощные» и «тропические» ноты выдержанных сыров [37]. В работе J. Kowalewska et al. [37] показано, что именно серосодержащие соединения, выделенные из культуральной жидкости *L. helveticus*, отвечают за «пикантный» аромат, характерный для сыров Швейцарского типа. Индивидуальные штаммовые особенности ферментативных систем *L. helveticus* определяют качественный и количественный состав летучих соединений, формирующих уникальный аромат сыра.

Факторы, влияющие на активность *Lactobacillus helveticus* в сыре. Наличие у заквасочных микроорганизмов сложных ферментативных систем само по себе не гарантирует формирования желаемого вкуса и аромата сыра. Реализация метаболического потенциала зависит от ряда условий, одним из которых является автолиз бактериальных клеток. В процессе созревания сыра в результате истощения углеводного субстрата, снижения активной кислотности сырной массы, повышения концентрации соли и понижения влажности клетки молочнокислых бактерий начинают вымирать. Гибель микроорганизмов и последующий лизис клеточной оболочки становятся важными факторами для формирования органолептического профиля сыра, поскольку ферменты, ответственные за превращение аминокислот

в ароматические соединения, локализованы внутри бактериальных клеток и начинают действовать только после выделения из клетки [1]. Однако, вопреки ожиданиям, высокий автолиз не всегда коррелирует с улучшением вкуса. Исследование, проведенное при выработке сыра Гауда коллективом ученых под руководством Н. Wang из Университета Цзяннань, демонстрирует этот парадокс [27]. Авторы использовали трехкомпонентную закваску, включающую *Lactococcus lactis* subsp. *lactis*, *Lactococcus lactis* subsp. *cremoris* и штамм *Lactobacillus helveticus* ND01, выделенный из традиционного китайского кисломолочного продукта и характеризующийся высокой скоростью автолиза. Контролем служил сыр, выработанный только на лактококковой закваске. Внесение штамма ND01 усилило протеолиз, степень гидролиза белков в экспериментальном образце была выше, чем в контроле. Кроме того, в сыре, выработанном с использованием штамма *L. helveticus* ND01, отмечено накопление γ -аминомасляной кислоты и увеличение АСЕингибирующей активности с 53,7 до 83,1 % после 6 недель созревания. Однако, несмотря на столь выраженную протеолитическую активность и интенсивный автолиз, органолептическая оценка сыров показала, что сыр, выработанный с участием *L. helveticus*, не получил наивысших баллов за вкус. Авторы предположили, что слишком быстрый лизис приводит к преждевременному высвобождению ферментов и нарушению временной последовательности биохимических реакций, необходимой для сбалансированного вкуса и аромата. Для формирования сложного и гармоничного вкусового букета важна не просто интенсивность протеолиза, а кинетика процессов: поступление свободных аминокислот должно быть синхронизировано с их последующим катаболизмом до летучих вкусоароматических соединений. Избыточно раннее высвобождение внутриклеточных ферментов приводит к накопле-

Таблица 3. Тиолы и эфиры, образующиеся из аминокислот молока под действием *Lactobacillus helveticus*, и их сенсорный профиль в сыре [1, 24, 30, 39]

Аминокислоты	Тиолы / Эфиры	Сенсорный профиль
Лейцин	Этил-3-метилбутаноат	Зеленое яблоко, винная нота, ананас, черная смородина
Валин	Этил-изобутаноат	Яблоко, ром, сладкий фруктовый, эфирный
Фенилаланин	2-фенилэтилацетат	Мед, роза, бальзамический, груша
	Этилбензоат	Виноград, грушанка, вишня, теплый
Тирозин	<i>p</i> -крезол	Сладковатый, с оттенком табака
Триптофан	Скатол, индол	Сливочный, цветочный
Метионин	Этил-3-метилтиопропионат	Сладкий, фруктовый, ананасный
	Метилтиоацетат	Ананас, лук

нию промежуточных продуктов (например, горьких пептидов) или к несбалансированному соотношению ароматических веществ [32]. Это свидетельствует о том, что сам по себе интенсивный автолиз не гарантирует желаемого вкусоароматического результата.

Помимо скорости автолиза бактериальных клеток на синтез ароматических веществ существенно влияет генетически обусловленная ферментативная активность конкретного штамма *L. helveticus*. Реализация этой активности, в том числе субстратная специфичность аминотрансфераз и других ферментов, требует наличия соответствующих предшественников, таких как свободные аминокислоты и жирные кислоты, которые накапливаются на предшествующих этапах протеолиза и липолиза компонентов молока.

Важно отметить, что функционирование ряда ферментов, например дегидрогеназ, сопряжено с редокс-балансом и зависит от доступности кофакторов. В обзоре M. Yvon и L. Rijnen [39] этот аспект рассматривается как один из ключевых регуляторных механизмов, определяющих направленность катаболизма аминокислот в сыре. Авторы подробно описывают, что в условиях низкого окислительно-восстановительного потенциала, характерного для плотной сырной массы с ограниченным доступом кислорода, может накапливаться NADH, что стимулирует восстановление 3-метилбутанала (из лейцина) до 3-метилбутанола, придающего «сивушные» и банановые ноты. Наоборот, в условиях, способствующих окислению, тот же альдегид превращается в изовалериановую кислоту, ассоциируемую с «потными» и сырными тонами. Таким образом, даже один и тот же штамм *L. helveticus* может продуцировать разные профили летучих соединений в зависимости от условий в сыре. В связи с этим ключевую роль в регуляции биохимических процессов, ведущих к накоплению ароматических соединений, играют технологические параметры производства сыра: динамика изменения pH, уровень содержания влаги, температурный режим и продолжительность созревания [36].

Динамика изменения активной кислотности (pH).

Скорость и интенсивность изменения активной кислотности сырной массы влияют на активность внутриклеточных ферментов, высвобождающихся при автолизе. Оптимальный уровень pH для большинства аминотрансфераз и дегидрогеназ *L. helveticus* находится в диапазоне 5,5–6,5 ед. pH. Слишком быстрое снижение уровня pH ниже 5,0 ед. pH может подавлять активность этих ферментов,

замедляя образование ароматических соединений. Кроме того, показано, что активная кислотность сырной массы влияет на растворимость и доступность субстратов (свободных аминокислот, жирных кислот) в водной фазе сыра [1].

Уровень содержания влаги в сыре. В сырах с более высокой массовой долей влаги (например, Гауда, Эдам) диффузия ферментов и метаболитов происходит быстрее, что может ускорять катаболизм аминокислот. В сырах с меньшим ее содержанием (Пармезан, Грана Падано) активность ферментов ниже, при этом процесс идет более длительное время, что приводит к накоплению выраженных ореховых нот и появлению привкуса умами [1].

Температурный режим. Повышение температуры созревания ускоряет автолиз бактериальных клеток и ферментативные реакции, но может также способствовать развитию нежелательных микроорганизмов [1].

Продолжительность созревания. Время выдержки является одним из важных параметров. Катаболизм аминокислот требует длительности для накопления значимых концентраций летучих соединений. В первые недели созревания доминируют альдегиды, которые затем превращаются в спирты и кислоты. По мере дальнейшей выдержки эстеразы катализируют образование эфиров из спиртов и кислот, обогащая вкусовой букет сыров фруктовыми, сладкими оттенками [39].

Таким образом, резюмируя вышеизложенное, следует заключить, что итоговый вкусоароматический профиль сыра определяется не только ферментативным профилем используемого штамма *L. helveticus*, но и комплексом технологических факторов, определяющих условия производства и созревания продукта.

Важным дополнением к вышеизложенному является тот факт, что *L. helveticus* обычно применяется в сыроделии как дополнительная культура наряду с основными заквасочными культурами, такими как *Lactococcus* spp. и *Streptococcus thermophilus*. В условиях совместного развития на накопление вкусоароматических веществ влияет комплексное синергетическое взаимодействие культур. В работе С. Melkonian детально охарактеризованы эти взаимодействия [38]. Авторами отмечено, что, когда разные бактерии растут вместе, набор образующихся ароматических веществ не равен сумме того, что каждая бактерия продуцирует индивидуально. Вместо этого образование одних соединений подавляется,

а других, наоборот, усиливается. Наиболее выраженная синергия зафиксирована для эфиров разветвленных кислот, таких как этил-3-метилбутаноат и этил-2-метилбутаноат в парах *Lactococcus lactis* и *L. helveticus*. Концентрации указанных эфиров в 3–4 раза превышали сумму в монокультурах. В парах *Streptococcus thermophilus* и *L. helveticus* отмечалось подавление образования сернистых соединений (метантиол, диметилдисульфид). Этот факт авторы объяснили конкуренцией между микроорганизмами за метионин. Кроме того, установлено, что порядок инокуляции существенно изменяет итоговый профиль: последовательное добавление *L. helveticus* после лактококков приводило к более интенсивному эфиروобразованию по сравнению с одновременным внесением. Это связано с тем, что задержка внесения позволяет лактококкам накопить вещества, которые затем служат субстратами для эстераз *L. helveticus*. Таким образом, исследование С. Melkonian подтверждает, что микробные взаимодействия не только влияют на скорость и направленность катаболизма аминокислот, но и создают качественно новые ароматические ноты, отсутствующие в монокультурах [38].

ВЫВОДЫ

Роль *Lactobacillus helveticus* в сыродельной отрасли в качестве дополнительной культуры является крайне важной. Благодаря своей мощной протеолитической системе этот микроорганизм не только значительно улучшает вкус и аромат сыров с коротким сроком созревания, но и способствует снижению нежелательной горечи. В сырах с высокими температурами второго нагревания и длительным сроком созревания *L. helveticus* является одним из ключевых агентов формирования вкуса и аромата, который обеспечивается за счет гидролиза казеина и накопления свободных аминокислот. Последующий катаболизм накопленных аминокислот приводит к образованию широкого спектра разнообразных вкусоароматических соединений, таких как альдегиды, спирты, карбоновые кислоты, тиолы и эфиры, формирующих характерные ноты выдержанных сыров. Целенаправленный скрининг культур *L. helveticus*, управление межмикробными взаимодействиями при формировании заквасочных консорциумов, а также технологическими режимами в процессе выработки сыров позволяют научно обоснованно формировать уникальные, стабильно высокие органолептические характеристики продукта. ■

Поступила в редакцию: 08.05.2026

Принята в печать: 15.09.2026

EFFECT OF *LACTOBACILLUS HELVETICUS* ON CHEESE FLAVOR AND AROMA

Olga M. Shukhalova, Maxim V. Shepelev, Grigory N. Rogov, Ulyana V. Borodina

All-Russian Scientific Research Institute of Butter- and Cheesemaking – Branch of V. M. Gorbатов Federal Research Center for Food Systems of RAS, Uglich

REVIEW ARTICLE

The development of cheese flavor profile is a complex biochemical process that depends on milk-clotting enzyme preparations and starter cultures introduced throughout the ripening period. Thermophilic lactobacilli are popular starter microorganisms in cheese production; they act as biological catalysts that transform major milk components into a complex array of flavor and aroma compounds. *Lactobacillus helveticus* is a species of thermophilic lactic acid bacteria that provides rapid and extensive breakdown of caseins. Its proteolytic system not only accelerates ripening but also facilitates the formation of peptides of varying molecular weights and free amino acids, which trigger a complex cascade of biochemical transformations leading to a wide range of flavors and aromas. *L. helveticus* is responsible for nutty, cheesy, and spicy notes while mitigating bitterness through the hydrolysis of bitter peptides. This review systematizes current scientific knowledge regarding the role of *L. helveticus* in shaping cheese flavor and aroma. It examines the primary metabolic pathways of amino acid catabolism mediated by *L. helveticus* enzyme systems, which lead to the formation of key flavor- and aroma-generating compounds. The targeted screening of *L. helveticus* strains is a powerful tool for controlling proteolysis and sensory properties in cheese, thereby expanding the range of domestically produced cheeses.

Keywords: *Lactobacillus helveticus*, cheese production, proteolysis, flavor, aroma, amino acids

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Smit, G. Flavour formation by lactic acid bacteria and biochemical flavour profiling of cheese products / G. Smit, B. A. Smit, W. J. M. Engels // FEMS Microbiology Reviews. 2005. Vol. 29(3). P. 591–610. <https://doi.org/10.1016/j.fmre.2005.04.002>
2. Сорокина, Н. П. Современные тенденции развития заквасочного дела в сыроделии / Н. П. Сорокина, Е. В. Кураева, А. В. Шпак // Технический оппонент. 2025. № 4. С. 29–34. <https://elibrary.ru/mapkcz>
3. Сорокина, Н. П. Оценка протеолитической активности применяемых в сыроделии лактобацилл / Н. П. Сорокина [и др.] // Техника и технология пищевых производств. 2025. Т. 55, № 3. С. 540–551. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2025-3-2589>; <https://elibrary.ru/ejhnsc>
4. Chelladhurai, K. *Lactobacillus helveticus*: Health effects, current applications, and future trends in dairy fermentation / K. Chelladhurai [et al.] // Trends in Food Science & Technology. 2023. Vol. 136. P. 159–168. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2023.04.013>
5. Slattery, L. Invited review: *Lactobacillus helveticus* – A thermophilic dairy starter related to gut bacteria / L. Slattery [et al.] // Journal of Dairy Science. 2010. Vol. 93(10). P. 4435–4454.

6. **Naser, S. M.** *Lactobacillus suntoryeus* Cachat and Priest 2005 is a later synonym of *Lactobacillus helveticus* (Orla-Jensen 1919) Bergey et al. 1925 (Approved Lists 1980) / S. M. Naser [et al.] // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2006. Vol. 56(2). P. 355–360. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.64001-0>
7. **Zheng, J.** A taxonomic note on the genus *Lactobacillus*: Description of 23 novel genera, emended description of the genus *Lactobacillus*, and union of *Lactobacillaceae* and *Leuconostocaceae* / J. Zheng [et al.] // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2020. Vol. 70(4). P. 2782–2858. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004107>
8. **Gänzle, M. G.** Lactic metabolism revisited: Metabolism of lactic acid bacteria in food fermentations and food spoilage / M. G. Gänzle // Current Opinion in Food Science. 2015. Vol. 2. P. 106–117. <https://doi.org/10.1016/j.cofs.2015.03.001>
9. **Hammes, W. P.** The genus *Lactobacillus* / W. P. Hammes, R. F. Vogel // The Genera of Lactic Acid Bacteria. Ed. by B. J. B. Wood, W. H. Holzapfel. – Boston, MA: Springer US, 1995. – P. 19–54. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-5817-0_3
10. **McSweeney, P. L. H.** Biochemical pathways for the production of flavour compounds in cheeses during ripening: A review / P. L. H. McSweeney, M. J. Sousa // Lait. 2000. Vol. 80(3). P. 293–324. <https://doi.org/10.1051/lait:2000127>
11. **Гудков, А. В.** Сыроделие: технологические, биологические и физико-химические аспекты / А. В. Гудков. – М.: ДеЛи Принт, 2003. – 800 с.
12. **Giraffa, G.** *Lactobacillus helveticus*: importance in food and health / G. Giraffa // Frontiers in Microbiology. 2014. Vol. 5. Art. no. 338. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00338>
13. **Skrzypczak, K.** Changes in biochemical properties during ripening process of Swiss-type cheeses produced with different *Lactobacillus helveticus* strains / K. Skrzypczak [et al.] // Journal of Agricultural Science and Technology. 2020. Vol. 22(3). P. 693–707.
14. **Skrzypczak, K.** κ -Casein as a source of short-chain bioactive peptides generated by *Lactobacillus helveticus* / K. Skrzypczak [et al.] // Journal of Food Science and Technology. 2017. Vol. 54(11). P. 3679–3688. <https://doi.org/10.1007/s13197-017-2830-2>
15. **Baptista, D. P.** *Lactobacillus helveticus* LH-B02 favours the release of bioactive peptide during Prato cheese ripening / D. P. Baptista [et al.] // International Dairy Journal. 2018. Vol. 87. P. 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2018.08.001>
16. **Sahingil, D.** Determination of the effects of proteolysis-based changes by adjunct lactobacilli on the bioactivity (ACE-inhibitory and antioxidant activities) of cheese: a model cheese study / D. Sahingil, Y. Gokce, A. A. Hayaloglu // Journal of Food Science and Technology. 2024. Vol. 61(2). P. 353–365. <https://doi.org/10.1007/s13197-023-05846-5>
17. **Toropov, V.** Whole-genome sequencing of *Lactobacillus helveticus* D75 and D76 confirms safety and probiotic potential / V. Toropov [et al.] // Microorganisms. 2020. Vol. 8(329). P. 1–17. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8030329>
18. **Fontana, A.** Genomic comparison of *Lactobacillus helveticus* strains highlights probiotic potential / A. Fontana [et al.] // Frontiers in Microbiology. 2019. Vol. 10. Art. no. 1380. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01380>
19. **Chelladurai, K.** *Lactobacillus helveticus*: Health effects, current applications, and future trends in dairy fermentation / K. Chelladurai [et al.] // Trends in Food Science & Technology. 2023. Vol. 136. P. 159–168. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2023.04.013>
20. **Du, Y.** Evaluation of probiotic properties and safety of *Lactobacillus helveticus* LH10 Derived from vinegar through comprehensive analysis of genotype and phenotype / Y. Du [et al.] // Microorganisms. 2024. Vol. 12(831). P. 1–16. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12040831>
21. **Бегунова, А. В.** Характеристика и функциональные свойства лактобацилл, выделенных из кефирных грибов / А. В. Бегунова [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. 2021. Т. 57. С. 362–373. <https://doi.org/10.31857/S0555109921040036>; <https://elibrary.ru/cnprpf>
22. **Глазунова, О. А.** Функциональные свойства и особенности генома заквасочных пробиотических культур лактобактерий / О. А. Глазунова [и др.] // Актуальная биотехнология. 2022. № 1. С. 73–77. <https://elibrary.ru/sltobg>
23. **Amirkhanova, Z. T.** Study of biological properties of *Lactobacillus helveticus* strains isolated in the Karaganda region for the design of the consortium / Z. T. Amirkhanova [et al.] // Fundamental and Experimental Biology. 2020. Vol. 98. P. 6–16. <https://doi.org/10.31489/2020bmg2/6-16>
24. **Ardö, Y.** Flavour formation by amino acid catabolism / Y. Ardö // Biotechnology Advances. 2006. Vol. 24(3). P. 238–242.
25. **Griffiths, M. W.** *Lactobacillus helveticus*: the proteolytic system / M. W. Griffiths, A. M. Tellez // Frontiers in Microbiology. 2013. Vol. 4. Art. no. 30. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00030>
26. **Zhong, Z.** Acetate kinase and peptidases are associated with the proteolytic activity of *Lactobacillus helveticus* isolated from fermented food / Z. Zhong [et al.] // Food Microbiology. 2021. Vol. 94. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2020.103651>
27. **Wang, H.** An application in Gouda cheese manufacture for a strain of *Lactobacillus helveticus* ND01 / H. Wang [et al.] // International Journal of Dairy Technology. 2011. Vol. 64(3). P. 402–409. <https://doi.org/10.1111/j.1471-0307.2011.00678.x>
28. **Yvon, M.** Adding α -Ketoglutarate to semi-hard cheese curd highly enhances the conversion of amino acids to aroma compounds / M. Yvon, S. Berthelot, J. C. Gripon // International Dairy Journal. 1998. Vol. 8. P. 889–898. <https://elibrary.ru/acrmhl>
29. **Banks, J. M.** Enhancement of amino acid catabolism in Cheddar cheese using α -ketoglutarate: Amino acid degradation in relation to volatile compounds and aroma character / J. M. Banks [et al.] // International Dairy Journal. 2001. Vol. 11. P. 235–243. <https://elibrary.ru/aqylnp>
30. **Widyastuti, Y.** Role of *Lactobacillus helveticus* on flavor formation in cheese: Amino acid metabolism / Y. Widyastuti, P. Lisdiyanti, D. Tisnadajaja // Annales Bogorieneses. 2014. Vol. 18(1). P. 1–11.
31. **Helinck, S.** Ability of thermophilic lactic acid bacteria to produce aroma compounds from amino acids / S. Helinck [et al.] // Applied and Environmental Microbiology. 2004. Vol. 70(7). P. 3855–3861. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.7.3855-3861.2004>
32. **Cuffia, F.** Characterization of volatile compounds produced by *Lactobacillus helveticus* strains in a hard cheese model / F. Cuffia [et al.] // Food Science and Technology International. 2018. Vol. 24(1). P. 67–77. <https://doi.org/10.1177/1082013217728628>
33. **Jensen, M. P.** Variation in aminopeptidase and aminotransferase activities of six cheese related *Lactobacillus helveticus* strains / M. P. Jensen, Y. Ardö // International Dairy Journal. 2010. Vol. 20(3). P. 149–155. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2009.09.007>
34. **Richoux, R.** Enhancement of ethyl ester and flavour formation in Swiss cheese by ethanol addition / R. Richoux [et al.] // International Dairy Journal. 2008. Vol. 18. P. 1140–1145. <https://doi.org/10.1016/j.idairyj.2008.05.011>
35. **McGugan, W. A.** Ethanol, ethyl esters, and volatile fatty acids in fruity Cheddar cheese / W. A. McGugan [et al.] // Canadian Institute of Food Science and Technology Journal. 1975. Vol. 8(4). P. 196–198. [https://doi.org/10.1016/S0315-5463\(75\)73808-7](https://doi.org/10.1016/S0315-5463(75)73808-7)
36. **Thierry, A.** Ethyl ester formation is enhanced by ethanol addition in mini Swiss cheese with and without added *Propionibacteria* / A. Thierry [et al.] // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2006. Vol. 54. P. 6819–6824. <https://doi.org/10.1021/jf060673m>
37. **Kowalewska, J.** Isolation of aroma-bearing material from *Lactobacillus helveticus* culture and cheese / J. Kowalewska [et al.] // Journal of Dairy Science. 1985. Vol. 68(9). P. 2165–2171. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(85\)81086-9](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(85)81086-9)
38. **Melkonian, C.** Microbial interactions shape cheese flavour formation / C. Melkonian [et al.] // Nature Communications. 2023. Vol. 14. Art. no. 8348. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-41059-2>
39. **Yvon, M.** Cheese flavour formation by amino acid catabolism / M. Yvon, L. Rijnen // International Dairy Journal. 2001. Vol. 11. P. 185–201. [https://doi.org/10.1016/S0958-6946\(01\)00049-8](https://doi.org/10.1016/S0958-6946(01)00049-8)