

<https://doi.org/10.21603/2074-9414-2021-4-819-831>Оригинальная статья
<http://fptt.ru>

Активность дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* в условиях стресс-провокации плодово-ягодными экстрактами

С. С. Кузьмина¹, Л. А. Козубаева¹, Е. Ю. Егорова^{1,*},
Б. М. Кулуштаева², Ф. Х. Смольникова²

¹ Алтайский государственный технический университет им. И. И. Ползунова^{ROR}, Барнаул, Россия

² Университет имени Шакарима города Семей, Семей, Республика Казахстан

Поступила в редакцию: 13.08.2021

Принята после рецензирования: 10.11.2021

Принята в печать: 01.12.2021



© С. С. Кузьмина, Л. А. Козубаева, Е. Ю. Егорова, Б. М. Кулуштаева, Ф. Х. Смольникова, 2021

*e-mail: egorovaeyu@mail.ru

Аннотация.

Введение. Плодово-ягодные экстракты характеризуются наличием биологически активных компонентов и повышенным содержанием кислот, способных оказывать подавляющее либо активирующее влияние на рост и активность дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. Целью работы стала оценка влияния плодово-ягодных экстрактов на активность хлебопекарных дрожжей *S. cerevisiae* и обусловленные этим изменения биохимических свойств пшеничного теста.

Объекты и методы исследования. Хлебопекарные дрожжи «Экстра» и сухие плодово-ягодные экстракты ягод малины обыкновенной, плодов аронии черноплодной, облепихи крушиновидной и шиповника обыкновенного (ООО «Вистерра», Алтайский край). В работе применяли стандартные и отраслевые методы контроля сырья и полуфабрикатов хлебопекарного производства, а также стандартные методы микробиологического анализа.

Результаты и их обсуждение. Экстракт малины оказывает угнетающее действие на рост и размножение дрожжей, выраженное при введении 3–4 % этого экстракта: через 1 ч экспозиции количество дрожжевых клеток в суспензии с экстрактом малины уменьшается в 1,5–2 раза по сравнению с контролем. Стимулирующий эффект экстракта облепихи привел к усилению почкования дрожжевых клеток (до 40 % по сравнению с контролем). Экстракты аронии и шиповника практически не оказывали влияния на скорость почкования дрожжевых клеток, но в тесте с экстрактом аронии в дозировках 2 и 3 % брожение теста протекало активнее. Об этом свидетельствуют высокие значения подъемной силы: через 150 мин экспозиции подъемная сила составляла 2 мин против 3 мин на контроле. Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что использование плодово-ягодных экстрактов вызывает закономерное повышение кислотности теста, что обуславливает изменение активности почкования дрожжевых клеток. При введении экстрактов облепихи повышение кислотности настолько значительно (до 4,24 ед. рН), что это можно расценивать как кислотный стресс, вызвавший усиление активности почкования дрожжевых клеток ($1,53 \times 10^6$ – $1,55 \times 10^6$ против $1,10 \times 10^6$ клеток в 1 см³ суспензии на контроле). Наименьшая активность почкования выявлена в вариантах с добавлением экстрактов малины (снижение количества дрожжевых клеток, по сравнению с контролем, до 1,5–2 раз через час брожения), что обусловлено наличием в малине специфичных компонентов с подтвержденным фунгистатическим действием.

Выводы. Результаты исследования могут быть использованы в практической деятельности хлебопекарных предприятий для регуляции активности дрожжевого брожения и продолжительности созревания теста введением рассматриваемых плодово-ягодных экстрактов.

Ключевые слова. Тесто, кислотность, рН, брожение, дрожжи, почкование, облепиха, малина, арония, шиповник

Финансирование. Работа выполнена на базе ФГБОУ ВО «Алтайский государственный технический университет им. И. И. Ползунова» (АлтГТУ)^{ROR}.

Для цитирования: Активность дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* в условиях стресс-провокации плодово-ягодными экстрактами / С. С. Кузьмина [и др.] // Техника и технология пищевых производств. 2021. Т. 51. № 4. С. 819–831. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2021-4-819-831>.

Original article

Available online at <http://fptt.ru/eng>

Effect of Berry Extracts on *Saccharomyces cerevisiae* Yeast

Svetlana S. Kuzmina¹, Lyudmila A. Kozubaeva¹, Elena Yu. Egorova^{1,*},
Botakoz M. Kulushtayeva², Farida Kh. Smolnikova²

¹ Polzunov Altai State Technical University , Barnaul, Russia

² Shakarim Semey University, Semey, Republic of Kazakhstan

Received: August 13, 2021

Accepted in revised form: November 10, 2021

Accepted for publication: December 01, 2021



*e-mail: egorovaeyu@mail.ru

© S.S. Kuzmina, L.A. Kozubaeva, E.Yu. Egorova, B.M. Kulushtayeva, F.Kh. Smolnikova, 2021

Abstract.

Introduction. Fruit and berry extracts contain biologically active components and acids that can inhibit or activate *Saccharomyces cerevisiae*. The research objective was to study the effect of berry extracts on the activity of baking yeast *S. cerevisiae* and the biochemical properties of wheat dough.

Study objects and methods. The experiment featured baking yeast *Extra* and dry berry extracts of raspberries, aronia, sea buckthorn, and rosehip (LLC Wisterra, Altai Region). The study involved standard and industry-specific control methods of raw materials and semi-finished bakery products, as well as some standard methods of microbiological analysis.

Results and discussion. The raspberry extract (3–4%) suppressed the growth and reproduction of the yeast: after 1 h of exposure, the yeast cell count dropped by 1.5–2 times compared to the control sample. The stimulating effect of the sea buckthorn extract increased the growth rate of yeast cells (up to 40% compared to the control). The extracts of aronia and rosehip had practically no effect on the growth rate of yeast cells. However, 2–3% aronia extract increased the fermentation of the dough, as evidenced by a higher dough fermentation property, which was 2 min versus 3 min at the control after 150 min of exposure. Fruit and berry extracts caused a natural increase in the acidity of the dough, which affected the growth rate of yeast cells. Sea buckthorn extracts increased the acidity so much (up to 4.24 pH units) that it could be regarded as acid stress, which increased the growth rate of yeast cells (1.53×10^6 – 1.55×10^6 vs. 1.10×10^6 in 1 mL of control sample). The lowest growth rate was detected in the samples with the raspberry extract, which is known to have a strong fungistatic effect: the count of yeast cells decreased by 1.5–2 times after an hour of fermentation.

Conclusion. Berry extracts can be of practical interest to bakery enterprises as they help to control yeast fermentation and dough maturation time.

Keywords. Dough, acidity, pH, fermentation, yeast, budding, sea buckthorn, raspberry, aronia, rosehip

Funding. The research was performed on the premises of the Polzunov Altai State Technical University (AltSTU) .

For citation: Kuzmina SS, Kozubaeva LA, Egorova EYu, Kulushtayeva BM, Smolnikova FK. Effect of Berry Extracts on *Saccharomyces cerevisiae* Yeast. Food Processing: Techniques and Technology. 2021;51(4):819–831. (In Russ.). <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2021-4-819-831>.

Введение

Брожение теста – один из важнейших этапов хлебопекарного производства. Именно под влиянием ферментов хлебопекарных дрожжей формируется основа пищевой ценности готовой продукции – биохимический состав компонентов теста. Поэтому поиск новых биотехнологических решений, позволяющих управлять ходом процесса брожения, не теряет своей актуальности и прикладного значения.

В последние годы набирает популярность введение в состав продуктов и напитков брожения экстрактов растительного сырья, позволяющих обогатить готовую продукцию различными группами природных биологически активных компонентов [1–4]. Теоретически, в условиях хлебопекарного производства введение плодово-ягодных экстрактов должно позволить регулировать адаптационные возможности клеток дрожжей вида *Saccharomyces cerevisiae* к стрессовым условиям (повышенная кислотность, нагрев), поскольку подтверждено стимулирующее действие антиоксидантов и

полифенолов на активность дрожжевых клеток [5]. Однако многие виды экстрактов, в частности плодово-ягодные, характеризуются не только значительным содержанием биологически активных компонентов и сбраживаемых углеводов, но и повышенным содержанием кислот, способных оказывать подавляющее действие на рост и активность дрожжей *S. cerevisiae*. Сегодня данный вопрос практически не изучен, как не установлено и то, какие типы кислот растительного сырья будут проявлять в отношении дрожжей *S. cerevisiae* подавляющее либо активирующее действие.

Из факторов, способных оказывать стрессовое воздействие на физиологическое состояние дрожжевой популяции, сопровождающееся изменением направления и интенсивности происходящих биохимических процессов, указываются термический, осмотический, оксидативный, этанольный и кислотный [6–8]. В качестве основных стресс-провокаторов активно исследуются вещества, типичные для условий пищевых производств, – этанол,

сахароза, хлористый натрий и органические кислоты. Их природа и концентрация определяют степень экспрессии генов дрожжевых клеток и связанных с этим изменений метаболических процессов [9–13].

Постоянным результатом стрессовых реакций микроорганизмов является снижение регуляции или остановка клеточного цикла, что приводит к временному замедлению роста клеток [14]. Наряду с этим отмечено, что условия осмотического и этанольного стресса провоцируют активизацию процесса накопления запасных питательных веществ в дрожжевых клетках. Это сопровождается изменением формы клеток, формы и размера колоний, их поверхности, профиля и цвета [13]. Восстановление адаптационных возможностей дрожжевых клеток сопровождается как возвращением их объема, так и скоростью роста биомассы [15]. Одним из следствий этого можно считать то, что при производственных факторах стресса, переживаемых пивными дрожжами *S. cerevisiae*, наблюдается рост числа почкующихся клеток, образование новых включений и спор, усиление накопления запасных питательных веществ [8].

Роль органических кислот в формировании устойчивости дрожжевых клеток *S. cerevisiae* к производственным факторам стресса практически не изучена. Известно лишь, что механизмы адаптации клеток микроорганизмов к низким рН основаны на изменениях в последовательности нуклеотидов в хромосомной ДНК [16]. Как следствие, низкие значения рН среды провоцируют изменение клеточного метаболизма дрожжей, в том числе изменение состава белков, ответственных за снижение темпов роста клеток [17]. Вместе с тем различные классы кислот, характерных для растительного сырья, в отношении клеток *S. cerevisiae* должны проявлять себя по-разному.

Одной из первых реакций дрожжевых клеток на кислотный стресс считается дисфункция митохондрий и резкое снижение скорости дыхания. Общей реакцией дрожжей *S. cerevisiae* на кислотный стресс являются накопление триацилглицеринов и деградация стеридов, уменьшение синтеза фосфатидных кислот, фосфатидилхолина, фосфатидилсерина и фосфатидилэтанолamina на фоне повышения синтеза фосфатидилинозитола и эргостерола, играющих ключевую роль в усилении толерантности дрожжевых клеток к органическим кислотам [18]. Можно предположить, что степень иницирования стресса, как и «токсичность» органических кислот растительного сырья (как слабых кислот), зависит как от рН, так и от константы диссоциации кислоты, т. к. через мембрану клетки проходит недиссоциированная форма кислот. Используемые в пищевых производствах слабые органические кислоты, что показано на примере молочной и уксусной кислот, вызывают изменение структуры

и состава клеточной мембраны дрожжевых клеток в результате перестройки углеводных и фосфолипидных фрагментов. В самих дрожжевых клетках при этом наблюдается агрегация белковых компонентов, что рассматривается как одна из основных причин ускорения роста дрожжей в условиях кислотного стресса [7]. Введение в дрожжевую суспензию янтарной кислоты – естественного метаболита цикла Кребса – сопровождается увеличением потребления дрожжевыми клетками аминокислот и интенсификацией процесса брожения [19]. Однако после добавления янтарной кислоты также отмечается неблагоприятное для дрожжей изменение рН системы, оказывающее влияние на состав побочных продуктов брожения [20].

При низких значениях рН стресс в дрожжевой популяции более выражен. В качестве оптимального для роста промышленных штаммов дрожжей *S. cerevisiae* названо значение рН 4,5. Понижение рН до 3,5–3,0 относится к экстремальным условиям [8].

Ароматические оксикислоты являются типичными представителями полифенольных соединений растительного сырья. Однако многие из них считаются токсичными для микроорганизмов. Например, доказаны антибиотические свойства салициловой, бензойной и сорбиновой кислот [21]. Феруловая, кумаровая и бензойная кислоты ингибируют рост дрожжевых клеток [22]. Относительная токсичность ароматических кислот зависит от их растворимости и степени диссоциации. При низком рН (3,5) их растворимость снижается, но ингибирующий эффект довольно высок. При высоких значениях рН клетки способны переносить высокую концентрацию отдельно взятых ароматических кислот [23].

Ассортимент перерабатываемого растительного сырья в регионах Западной Сибири очень широк. В различных формах продукции, в том числе в форме удобных для пищевых производств легко восстанавливаемых экстрактов, представлены плоды и ягоды семейств *Rosaceae* (рябина, шиповник, малина, черемуха и пр.), *Ericaceae* (брусника, клюква, черника и др.), *Elaeagnaceae* (облепиха), *Grossulariaceae* (смородина, крыжовник), *Caprifoliaceae* (жимолость) и многие другие. Современные технологии производства экстрактов эффективны в сохранении биологически активных компонентов перерабатываемого сырья. Предприятия Алтайского края (ООО «Вистерра», ООО «КИТ ПЛЮС») производят сухие экстракты из плодово-ягодного и лекарственно-технического сырья методом импульсно-вакуумной сушки при температуре не более 30 °С, обеспечивающей стабильность природных форм биологически активных веществ. Такие экстракты используются в производстве безалкогольных напитков и биологически активных добавок к пище, производстве кондитерских изделий, косметических средств и других отраслях.

Представители каждого вида плодово-ягодного сырья перечисленных семейств обладают сложным составом биологически активных веществ, но наличие кислот является их общим характерным признаком. В ягодах малины идентифицированы хлорогеновая, кофейная, салициловая, протокатехиновая, галловая и эллаговая кислоты; ди- и трикарбоновые кислоты представлены лимонной (1,24–2,02 %), яблочной (0,06–0,2 %) и янтарной 0,01–0,05 %) кислотами [24, 25]. В плодах облепихи подтверждено присутствие яблочной, лимонной, галактуроновой, винной и хинной кислот [26]. В плодах аронии преобладающими являются яблочная и лимонная кислоты. В меньшем количестве присутствуют уксусная, янтарная и сорбиновая кислоты, идентифицированы также винная, щавелевая, аскорбиновая и хлорогеновые кислоты. По разным оценкам суммарное содержание кислот в свежих плодах составляет от 1,5 до 5 % [27, 28]. В плодах шиповника, как и в составе получаемых из них экстрактов, преобладает аскорбиновая кислота, обнаружены яблочная и лимонная кислоты, из фенолокислот присутствуют хлорогеновая и феруловая кислоты, а также есть галловая, кафтаровая, кофейная, 4-кофеоилхинная и п-кумаровая кислоты [29, 30].

Экстракция остается одним из самых надежных методов извлечения биологически активных веществ из растительного сырья [31]. В плодово-ягодном сырье и получаемых из него экстрактах представлены кислоты разных типов и сопутствующие им, но различающиеся по механизму действия в отношении дрожжей, биологически активные компоненты. Это ставит вопрос о необходимости изучения возможности регуляции активности дрожжевого брожения применением плодово-ягодных экстрактов в технологических целях. Исследование данного вопроса начато недавно и относится к спиртовому типу брожения. Установлено, что компоненты малины обыкновенной (*Rubus idaeus*) способствуют повышению устойчивости дрожжевых клеток к накапливающемуся этанолу, что позволяет добиться высокого содержания спирта в продуктах брожения [32]. Теоретически, подобное действие могут проявлять и компоненты продуктов

переработки других видов плодово-ягодного сырья. Однако следует учитывать вероятность того, что в отношении хлебопекарных дрожжей *S. cerevisiae* как компоненты малины, так и активные компоненты других видов плодово-ягодного сырья могут проявлять иное действие.

К настоящему времени показано, что внесение продуктов переработки плодово-ягодного сырья в тесто не только способствует обогащению готовых изделий, но и дает дополнительное питание для дрожжевых клеток [33, 34]. Целью работы стала оценка влияния плодово-ягодных экстрактов на активность хлебопекарных дрожжей *S. cerevisiae* и обусловленные этим изменения некоторых биохимических свойств пшеничного теста.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследования в работе выступали прессованные хлебопекарные дрожжи *Saccharomyces cerevisia* «Экстра» производства АО «Дрожжевой завод «Пензенский» (г. Пенза; ТУ 9182-001-47918107-09) и сухие плодово-ягодные экстракты ягод малины обыкновенной, плодов аронии черноплодной, облепихи крушиновидной и шиповника обыкновенного производства ООО «Вистерра» (Алтайский край, с. Алтайское; СТО 20997969-003-2014). Все используемые в работе экстракты представляют собой сухие мелкодисперсные порошки с соответствующими исходному сырью интенсивно выраженным цветом (рис. 1) и вкусом.

Согласно НТД производителя из физико-химических показателей для сухих плодово-ягодных экстрактов регламентируются влажность (не более 10,0 %) и массовая доля нерастворимых в воде веществ (не более 5,0 %). Для отдельных наименований контролируются массовая доля органических кислот (от не менее 2,5 % для экстракта из плодов аронии до не менее 8,0 % для экстракта плодов облепихи) и содержание специфичных биологически активных веществ: в экстракте плодов шиповника – не менее 3 % масс. аскорбиновой кислоты.

Влажность экстрактов определяли термогравиметрическим методом по ГОСТ 28561-90. Зольность экстрактов определяли по ГОСТ 25555.4-91.



Экстракт плодов аронии



Экстракт плодов облепихи



Экстракт ягод малины



Экстракт плодов шиповника

Рисунок 1. Сухие плодово-ягодные экстракты

Figure 1. Dry berry extracts

Кислотность экстрактов в пересчете на яблочную кислоту устанавливали методом потенциометрического титрования по ГОСТ ISO 750-2013. Активную кислотность (рН) приготовленных растворов экстрактов определяли потенциометрически по ГОСТ 26188-2016 с использованием лабораторного рН-метра Нитрон-рН.

Согласно результатам проведенных лабораторных исследований фактическая влажность экстрактов составила от 2,3 до 6,0 % (табл. 1). Порошки имели хорошую сыпучесть. Экстракт шиповника, несмотря на самую высокую влажность, при работе с ним легко распылялся. Отмечена высокая гигроскопичность экстракта из аронии: уже через несколько минут после вскрытия упаковки и контакта с воздухом (например, при дозировании) на поверхности порошка появлялась уплотненная, но хрупкая корочка.

В ходе экспериментальных исследований изучали реакцию дрожжевых клеток *S. cerevisia* на рН среды, обусловленную растворенными в холодной (температура 22 ± 1 °С) кипяченой водопроводной воде экстрактами малины, шиповника, облепихи и аронии. В предварительных исследованиях было выявлено выраженное агрессивное воздействие рассматриваемых плодово-ягодных экстрактов на дрожжи *S. cerevisia*, поэтому в данной работе использовали минимальные концентрации экстрактов. Готовили 2, 3 и 4 % водные растворы экстрактов, в которые добавляли дрожжи в количестве 0,1 % по массе. Контролем служила водно-дрожжевая смесь (суспензия) без введения плодово-ягодных экстрактов. Полученные дрожжевые суспензии выдерживали при температуре 22 ± 1 °С в течение 150 мин (температура и продолжительность созревания теста при безопасном способе приготовления). Через каждые 30 мин оценивали реакцию дрожжевых клеток и подсчитывали их общее количество с помощью счетной камеры Горяева. Дрожжевую клетку с почкой считали за одну особь. Анализ суспензий дрожжевых клеток осуществляли на лабораторном микроскопе Микромед 1, оснащенный окуляром с камерой Digital Camera for Microscope DCM-130E (USB 2.0) 1.3M pixels CMOS chip. Фотографии обработаны с использованием компьютерной программы Scope Photo/×86/Scope.exe.

Бродильную активность дрожжей в тесте с добавлением исследуемых экстрактов оценивали косвенными методами по изменению кислотности и подъемной силы теста.

Активную кислотность теста в процессе брожения определяли потенциометрически с использованием рН-метра Нитрон-рН. Кислотность теста определяли по ГОСТ ISO 750-2013 методом потенциометрического титрования навески теста массой $5 \pm 0,01$ г, гомогенизированной до состояния однородной суспензии перетиранием с добавлением 50 см^3 дистиллированной воды. Процедуру титрования

заканчивали при достижении пробой 7,0–7,2 ед. рН, после чего расчетно-графическим методом определяли величину кислотности теста.

Определение подъемной силы теста проводили по методике ГОСТ Р 54731-2011 с использованием муки пшеничной хлебопекарной первого сорта. Образцы теста помещали для брожения в термостат при температуре 35 ± 1 °С. Через каждые 30 мин производили отбор проб теста (две пробы по 10 г) для анализа подъемной силы. Тесто закатывали в шарик и опускали в стакан с водопроводной водой, который помещали в термостат (35 ± 1 °С). Величину подъемной силы рассчитывали как разницу во времени между погружением в воду и всплыванием шарика теста.

Экспериментальные данные обрабатывали статистическими методами анализа. Определение влажности, зольности, титруемой и активной кислотности экстрактов проводили в 3-кратной повторности. Определение общей и активной кислотности, подъемной силы проводили в 4-кратной повторности. Почкование клеток анализировали в 4-кратной повторности.

Результаты и их обсуждение

Биохимия процессов брожения тесно взаимосвязана с состоянием клеток микроорганизмов, реализующих это брожение. Проявляемая дрожжами *Saccharomyces cerevisia* бродильная активность, определяющая продолжительность основного этапа созревания теста, зависит от количества и морфологии дрожжевых клеток. Размеры, форма и активность ферментов дрожжевых клеток напрямую зависят от созданных для них условий культивирования [16].

К условиям культивирования относят и влияние рН, поскольку его низкие значения могут быть одной из ведущих причин изменения клеточного метаболизма дрожжей и снижения темпов роста клеток [17]. Нормой рН для воды из централизованных систем водоснабжения, используемой хлебопекарными предприятиями для замеса теста, согласно СанПиН 1.2.3685-21, считаются пределы от 6 до 9 ед. рН.

В связи с возможностью влияния экстрактов на начальное значение кислотности теста оценена активная кислотность водных растворов, получаемых на основе сухих плодово-ягодных экстрактов. Согласно результатам потенциометрического анализа наиболее кислую среду создает экстракт из плодов облепихи – 3,41 ед. рН. Все четыре рассматриваемых вида плодово-ягодных экстрактов при концентрации 4 % дают значения рН, которые экстремальны для промышленных штаммов дрожжей *S. cerevisiae*, – менее 4,5 ед. рН, а именно 3,41–3,82 ед. рН (табл. 1) [8]. В составе кислот всех плодово-ягодных экстрактов количественно преобладают двухосновная яблочная

Таблица 1. Физико-химические показатели плодово-ягодных экстрактов и pH их растворов

Table 1. Berry extracts: physicochemical properties and pH in solutions

Экстракт	Показатели качества сухих экстрактов			pH 4 % раство- ров, ед. pH
	Влажность, %	Зольность, %	Кислотность (в пересчете на яблочную кислоту), %	
Плодов аронии	4,1 ± 0,1	2,51 ± 0,03	8,6 ± 0,2	3,62 ± 0,05
Плодов облепихи	2,3 ± 0,1	1,24 ± 0,02	10,3 ± 0,2	3,41 ± 0,03
Ягод малины	5,0 ± 0,1	1,98 ± 0,02	8,4 ± 0,1	3,59 ± 0,05
Плодов шиповника	6,0 ± 0,1	3,93 ± 0,05	9,1 ± 0,2	3,82 ± 0,04

и трехосновная лимонная кислоты [24–30]. Близкие значения pH приготовленных растворов экстрактов следует связывать с одним порядком диссоциации этих кислот и обусловленными ими относительно равными концентрациями протонов H^+ в растворах.

Необходимо отметить, что четкой корреляции между общей кислотностью сухих экстрактов и активной кислотностью приготовленных из них растворов не наблюдается. В ожидаемую закономерность (чем выше общая кислотность экстракта, тем более «кислые» приготовленные из них растворы) не попадают растворы экстракта шиповника. Это следует связывать с отличающимся составом производных карбоновых кислот в данном экстракте.

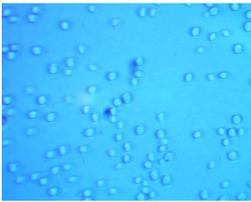
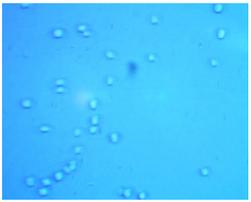
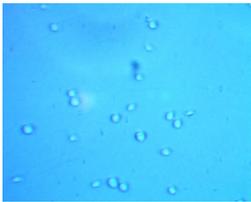
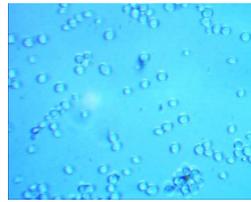
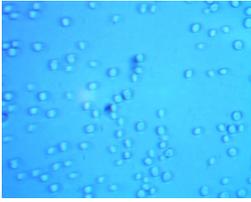
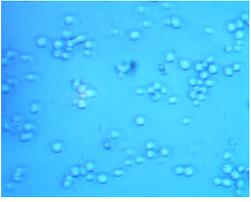
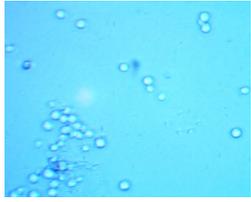
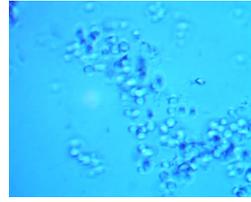
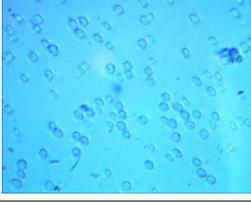
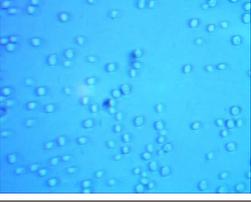
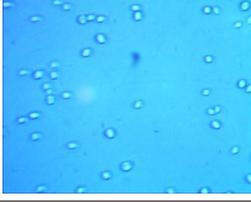
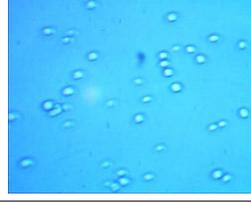
Одним из явных откликов дрожжей на низкие значения pH является замедление роста их клеток [14].

Но по наблюдениям авторов работы [7], другим важным следствием спровоцированного пищевыми кислотами стресса может стать ускорение роста дрожжевых клеток.

Скорость деления дрожжевых клеток является важной характеристикой, влияющей на эффективность технологического процесса и качество продукции хлебопекарного производства. Согласно результатам лабораторных наблюдений в дрожжевых суспензиях, приготовленных с добавлением экстрактов малины, уже через 30 мин экспозиции отмечалась конгломерация дрожжевых клеток (клетки как будто слипались в комки), а через 60 мин экспозиции этот эффект еще сильнее усиливался (табл. 2). Это затрудняло подсчет клеток. Разведение суспензии не приводило к разъединению образовавшихся конгломератов дрожжевых клеток.

Таблица 2. Влияние вида экстракта и продолжительности экспозиции на почкование дрожжевых клеток (1500×)

Table 2. Effect of extracts and exposure time on growth rate of yeasts (1500×)

Вариант эксперимента	Продолжительность экспозиции, мин			
	0	30	60	90
Дрожжевая суспензия с экстрактом плодов шиповника				
Дрожжевая суспензия с экстрактом ягод малины				
Контроль – 0 %				

Подобная конгломерация должна была спровоцировать снижение скорости почкования, поскольку известно, что типичной особенностью почкования дрожжей является многостороннее почкование, которое напрямую зависит от размеров родительских клеток дрожжей [35]. Подавление активности дрожжей при внесении экстракта малины отразилось на скорости их почкования уже через 60 мин экспозиции, после чего становилось более выраженным (табл. 3).

В дрожжевых суспензиях, приготовленных с добавлением экстрактов аронии и шиповника, по мере продолжения экспозиции отмечалось снижение количества дрожжевых клеток, примерно равное контрольному образцу. В суспензиях, приготовленных с добавлением экстрактов облепихи, наблюдалось брожение и множественное почкование клеток, поспособствовавшее увеличению общего количества дрожжевых клеток, по сравнению с другими вариантами использования экстрактов и контрольным опытом в каждой точке экспозиции. Через 90 мин экспозиции содержание клеток в суспензиях с облепихой возросло на 13–17 %. К концу опыта рост числа составил от 27 до 41 %, в зависимости от концентрации экстракта, по сравнению с контролем. При этом численно общее количество клеток в пробах с экстрактами облепихи возросло более существенно, т. к. каждую клетку с образовавшейся почкой считали за одну особь.

Следствием изменения активности почкования дрожжевых клеток в условиях внесения экстрактов является изменение характера их бродильной активности. Наблюдалось ухудшение газообразования в тесте при внесении экстракта ягод малины (при всех дозировках с начала и до окончания процесса брожения теста наблюдались самые

низкие значения подъемной силы). Из таблицы 4 видно, что подъемная сила теста с малиной в конце брожения составила 4 мин, в то время как у контроля и проб теста с другими экстрактами – 2–3 мин. В вариантах теста с добавлением экстрактов плодов аронии и шиповника в течение первых 60 мин интенсивность газообразования сохранялась на уровне контрольного варианта. В остальных временных точках интенсивность газообразования в тесте с экстрактом шиповника снижалась.

Поведение дрожжевых клеток на фоне внесения экстракта плодов облепихи неоднозначно. Несмотря на формирование компонентами экстракта облепихи наиболее кислой и поэтому наиболее «стрессовой» для дрожжевых клеток среды (3,41 ед. рН, табл. 1), проявился стимулирующий эффект. Он привел к усилению почкования дрожжевых клеток (менее выраженному в варианте с использованием 4 % экстракта плодов облепихи, табл. 3). Однако интенсивность газообразования в тесте с этим экстрактом была более низкой (через 60 мин брожения подъемная сила составила 5 мин, у контроля – 4 мин, через 120 мин брожения – 3–4 мин и 2 мин соответственно) и выровнялась с контролем только к окончанию экспозиции (табл. 4).

Коррелятивно значениям кислотности экстрактов менялась и титруемая кислотность теста. Повышение кислотности теста как в начале, так и в конце брожения отмечено при добавлении экстракта облепихи: к окончанию экспозиции до 3,4, 4,0 и 4,8 град при введении 2, 3 и 4 % экстракта (табл. 5, рис. 2) соответственно. Отметим равную динамику нарастания как общей (титруемой), так и активной (рН) кислотности теста, являющейся причиной кислотного стресса для дрожжевых клеток.

Таблица 3. Влияние дозировки экстракта на почкование дрожжевых клеток

Table 3. Effect of extract dose on growth rate of yeasts

Вариант эксперимента	Содержание экстракта, %	Количество дрожжевых клеток в 1 см ³ , ×10 ⁶ /Продолжительность экспозиции, мин					
		0	30	60	90	120	150
Экстракт плодов аронии	2	1,20	1,05	1,13	1,08	1,08	1,13
	3	1,20	1,05	1,03	1,15	1,20	1,15
	4	1,20	1,05	1,03	1,05	1,20	1,20
Экстракт плодов облепихи	2	1,20	1,20	1,25	1,28	1,35	1,53
	3	1,20	1,20	1,35	1,30	1,45	1,55
	4	1,20	1,23	1,28	1,33	1,43	1,40
Экстракт ягод малины	2	1,20	1,23	0,90	0,75	0,70	0,73
	3	1,20	0,98	0,65	0,65	0,70	0,75
	4	1,20	1,18	0,70	0,68	0,65	0,60
Экстракт плодов шиповника	2	1,20	0,98	0,98	0,95	0,95	0,98
	3	1,20	1,10	1,10	1,10	1,00	1,00
	4	1,20	1,05	1,05	1,00	1,00	1,00
Контроль	0	1,20	1,23	1,20	1,13	1,10	1,10

Таблица 4. Влияние дозировки экстракта на подъемную силу теста

Table 4. Effect of extract dose on fermentation property of dough

Вариант эксперимента	Содержание экстракта, %	Подъемная сила теста, минут (± 1)/Продолжительность экспозиции, мин					
		0	30	60	90	120	150
Экстракт плодов аронии	2	11	4	4	3	2	2
	3	12	5	4	4	3	2
	4	10	5	3	4	3	3
Экстракт плодов облепихи	2	12	6	5	4	4	3
	3	12	5	5	4	3	3
	4	13	7	5	4	4	3
Экстракт ягод малины	2	14	9	5	5	4	4
	3	16	7	6	4	4	4
	4	16	7	6	4	4	4
Экстракт плодов шиповника	2	13	4	4	4	4	4
	3	11	5	4	4	4	4
	4	11	6	4	4	3	3
Контроль	0	12	5	4	3	2	3

Суммируя результаты проведенных исследований, необходимо отметить, что при использовании плодово-ягодных экстрактов в условиях хлебопекарного производства создание ими более или менее кислой среды не всегда будет иметь решающее влияние для активности дрожжей *S. cerevisiae*. Формируемая компонентами экстракта облепихи наиболее кислая и агрессивная из изученных условий среда (3,41 ед. рН) сопровождалась значительным повышением активности почкования дрожжевых клеток (число клеток в вариантах с экстрактами облепихи выросло от 13–18 % относительно контроля на 90-й мин экспозиции до 27–40 % относительно контроля к окончанию экспозиции). Это можно считать проявлением стимулирующего эффекта. Оказавший меньшее влияние на рН экстракт аронии практически не оказал влияния и на почкование

дрожжевых клеток. В условиях, когда в биологической системе присутствуют производные разных карбоновых кислот, некоторые из них (лимонная, янтарная и другие кислоты – участницы цикла Кребса, естественные регуляторы биохимических реакций) посредством своего участия в выработке ферментов и коферментов могут частично компенсировать стрессформирующее влияние низких значений рН. Как это наблюдается при введении в дрожжевую суспензию и тесто экстракта плодов облепихи.

Экстракт шиповника практически не оказал влияния на рост и размножение дрожжевых клеток, как и на процесс брожения теста, несмотря на формирование наиболее щадящей кислой среды – 4,95–4,61 ед. рН (рис. 2). Экстракт малины по формированию рН в растворе (в начале и конце экспозиции 4,81 и 4,49 ед. рН соответственно)

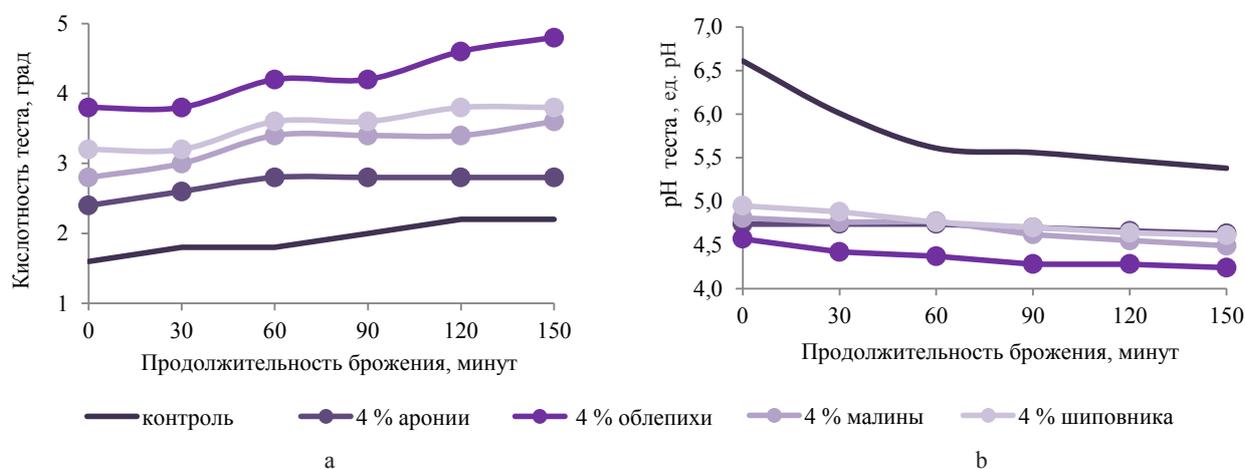


Рисунок 2. Изменение общей (а) и активной кислотности (б) теста в процессе брожения

Figure 2. Total (a) and active (b) acidity of dough during fermentation

Таблица 5. Влияние дозировки экстракта на скорость нарастания кислотности теста

Table 5. Effect of dose extract on acidity rate of dough

Вариант эксперимента	Содержание экстракта, %	Кислотность теста, град ($\pm 0,1$)/Продолжительность экспозиции, мин					
		0	30	60	90	120	150
Экстракт плодов аронии	2	2,2	2,2	2,2	2,4	2,6	2,6
	3	2,2	2,2	2,2	2,4	2,4	2,6
Экстракт плодов облепихи	2	2,6	2,6	3,0	3,2	3,2	3,4
	3	3,4	3,4	3,8	3,8	4,2	4,0
Экстракт ягод малины	2	2,0	2,2	2,4	2,6	2,8	2,8
	3	2,4	2,8	2,8	3,0	3,0	3,4
Экстракт плодов шиповника	2	2,2	2,4	2,6	2,8	2,8	2,8
	3	2,8	2,8	3,0	3,2	3,4	3,4
Контроль	0	1,6	1,8	1,8	2,0	2,2	2,2

близок к экстракту плодов аронии (в начале и конце экспозиции 4,74 и 4,63 ед. рН соответственно), по динамике рН в процессе брожения теста – к экстракту шиповника (рис. 2). Введение в раствор и тесто экстракта малины обуславливает ощутимое угнетение дрожжевых клеток. Через 60 мин экспозиции $0,65 \times 10^6$ – $0,90 \times 10^6$ клеток в 1 см^3 суспензии с экстрактом малины против $1,2 \times 10^6$ клеток в 1 см^3 суспензии на контроле, снизившееся к окончанию эксперимента до $0,60 \times 10^6$ – $0,75 \times 10^6$ клеток в 1 см^3 суспензии с экстрактом малины против $1,10 \times 10^6$ клеток в 1 см^3 дрожжевой суспензии в контрольном опыте. Это можно объяснить действием входящих в состав экстракта веществ с выраженным антимикробным и фунгистатическим действием – салициловой кислоты и ресвератрола [24]. Наибольшее снижение числа дрожжевых клеток отмечено в суспензиях с добавлением экстракта малины в дозировке 3 и 4 %.

Выводы

Введение плодово-ягодных экстрактов в состав теста для хлебобулочных изделий сопровождается повышением общей и активной кислотности, наиболее выраженной в вариантах использования экстрактов облепихи (к теоретическому окончанию процесса брожения до 4,8 град и 4,24 ед. рН соответственно). Повышение кислотности среды стало стресс-фактором в случае с экстрактом облепихи, повлекшим как усиление активности почкования дрожжевых клеток, свидетельством чего является самое большое количество дрожжевых клеток в вариантах с облепихой ($1,53 \times 10^6$ – $1,55 \times 10^6$ клеток в 1 см^3 суспензии с экстрактом облепихи против $1,10 \times 10^6$ клеток в 1 см^3 суспензии в контрольном опыте и $0,60 \times 10^6$ – $1,20 \times 10^6$ клеток по вариантам эксперимента), так и сохранение их бродильной активности.

Использование выявленных закономерностей изменения скорости размножения клеток хлебо-

пекарных дрожжей и проявляемой ими бродильной активности в условиях стрессовой ситуации, возникающей при введении в тесто натуральных плодово-ягодных экстрактов, характеризующихся высокой кислотностью, важно по технологическим причинам. Это дает возможность регуляции активности дрожжевого брожения применением плодово-ягодных экстрактов и подборки условий, приемлемых как с точки зрения нормального протекания процесса созревания теста, так и с точки зрения повышения пищевой ценности продукции хлебопекарного производства.

Учитывая выявленные направления действия рассматриваемых экстрактов в отношении хлебопекарных дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*, практический и научный интерес может представлять проведение дополнительных исследований в аспекте изучения других видов плодово-ягодных экстрактов.

Критерии авторства

Исследование было задумано, реализовано, проанализировано и описано авторами коллективно. Рукопись вычитана и принята в представленной версии как окончательная всеми авторами.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Contribution

The study was conceived, implemented, analyzed, and described by the authors collectively. All authors approved of the final manuscript.

Conflict of interest

The authors declare that there is no conflict of interest regarding the publication of this article.

Список литературы

1. Использование экстрактов лекарственных растений в технологии хлебобулочных изделий / Т. Е. Лебедеко [и др.] // Наукові праці. 2010. Т. 38. № 1. С. 229–234.
2. Долматова О. И., Пожидаева Е. А., Гребенкина А. Г. Использование экстракта дикорастущих трав при производстве кисломолочного напитка // Пищевая промышленность. 2017. № 12. С. 26–28.
3. Икрами М. Б., Шарипова М. Б., Девонашоева Н. С. Влияние растительных экстрактов на технологические характеристики хлебобулочных изделий // Научный аспект. 2019. Т. 14. № 2. С. 1838–1843.
4. Келенкова Е. С., Егорова Е. Ю. Использование сухих экстрактов плодово-ягодного сырья для повышения пищевой ценности квасов брожения // Известия высших учебных заведений. Пищевая технология. 2021. Т. 379. № 1. С. 35–39. <https://doi.org/10.26297/0579-3009.2021.1.8>.
5. Влияние антиоксидантов на рост и биотехнологические свойства хлебопекарных дрожжей / З. Мингалеева [и др.] // Хлебопродукты. 2008. № 6. С. 46–47.
6. Baez A., Shiloach J. Effect of elevated oxygen concentration on bacteria, yeasts, and cells propagated for production of biological compounds // Microbial Cell Factories. 2014. Vol. 13. № 1. <https://doi.org/10.1186/s12934-014-0181-5>.
7. Protein aggregation and membrane lipid modifications under lactic acid stress in wild type and *OPI1* deleted *Saccharomyces cerevisiae* strains / N. M. Berterame [et al.] // Microbial Cell Factories. 2016. Vol. 15. № 1. <https://doi.org/10.1186/s12934-016-0438-2>.
8. О морфологических свойствах штамма *S. cerevisiae* Y-503 в условиях осмотического, температурного и кислотного стресса / Э. А. Халилова [и др.] // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2019. Т. 21. № 2–2. С. 133–141.
9. The fraction of cells that resume growth after acetic acid addition is a strain-dependent parameter of acetic acid tolerance in *Saccharomyces cerevisiae* / S. Swinnen [et al.] // FEMS Yeast Research. 2014. Vol. 14. № 4. P. 642–653. <https://doi.org/10.1111/1567-1364.12151>.
10. Geng P., Zhang L., Shi G. Y. Omics analysis of acetic acid tolerance in *Saccharomyces cerevisiae* // World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2017. Vol. 33. № 5. <https://doi.org/10.1007/s11274-017-2259-9>.
11. Ishmayana S., Kennedy U. J., Learmonth R. P. Further investigation of relationships between membrane fluidity and ethanol tolerance in *Saccharomyces cerevisiae* // World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2017. Vol. 33. № 12. <https://doi.org/10.1007/s11274-017-2380-9>.
12. A microfluidic device for inferring metabolic landscapes in yeast monolayer colonies / Z. S. Marinkovic [et al.] // eLife. 2019. Vol. 8. <https://doi.org/10.7554/eLife.47951>.
13. Морфологические особенности дрожжей рода *Saccharomyces* в процессе адаптации к экстремальным значениям глюкозы и этанола / Э. А. Исламмагомедова [и др.] // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. 2020. Т. 205. № 1. С. 95–101. <https://doi.org/10.18522/1026-2237-2020-1-95-101>.
14. Stress-induced growth rate reduction restricts metabolic resource utilization to modulate osmo-adaptation time / A. R. Bonny [et al.] // Cell Reports. 2021. Vol. 34. № 11. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2021.108854>.
15. The yeast osmostress response is carbon source dependent / R. Babazadeh [et al.] // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. № 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01141-4>.
16. Котенко С. Ц., Исламмагомедова Э. А., Халилова Э. А. Ферментативная активность и морфологические особенности дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* Y-503 при культивировании в аэробных и анаэробных условиях // Юг России: экология, развитие. 2010. Т. 5. № 1. С. 12–16.
17. Влияние экстремальных значений pH на морфологические особенности дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* / Э. А. Исламмагомедова [и др.] // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20. № 5–2. С. 219–225.
18. Changes in lipid metabolism convey acid tolerance in *Saccharomyces cerevisiae* / Z.-P. Guo [et al.] // Biotechnology for Biofuels. 2018. Vol. 11. № 1. <https://doi.org/10.1186/s13068-018-1295-5>.
19. Крикунова Л. Н., Осипова В. П., Лазарева И. В. Влияние янтарной кислоты на азотный обмен при развитии дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* // Хранение и переработка сельхозсырья. 2017. № 7. С. 35–39.
20. Влияние янтарной кислоты на метаболизм дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* / Л. Н. Крикунова [и др.] // Пиво и напитки. 2015. № 1. С. 36–38.
21. Подлесный А. И., Ломачинский В. А., Квасенков О. И. Консерванты в плодоовощной промышленности // Пищевая промышленность. 2006. № 2. С. 54–55.
22. Elucidating aromatic acid tolerance at low pH in *Saccharomyces cerevisiae* using adaptive laboratory evolution / R. Pereira [et al.] // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2020. Vol. 117. № 45. P. 27954–27961. <https://doi.org/10.1073/pnas.2013044117>.
23. Jarboe L. R., Royce L. A., Liu P. Understanding biocatalyst inhibition by carboxylic acids // Frontiers in Microbiology. 2013. Vol. 4. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00272>.

24. Причко Т. Г., Смелик Т. Л., Хилько Л. А. Биохимические показатели качества ягод малины с учетом сортовых особенностей // Плодоводство и ягодоводство России. 2017. Т. 48. № 2. С. 242–247.
25. Analysis of wild raspberries (*Rubus idaeus* L.): optimization of the ultrasonic-assisted extraction of phenolics and a new insight in phenolics bioaccessibility / N. R. Mihailović [et al.] // Plant Foods for Human Nutrition. 2019. Vol. 74. № 3. P. 399–404. <https://doi.org/10.1007/s11130-019-00756-4>.
26. Phytochemical composition and biological activity of berries and leaves from four romanian Sea Buckthorn (*Hippophae Rhamnoides* L.) varieties / A. Criste [et al.] // Molecules. 2020. Vol. 25. № 5. <https://doi.org/10.3390/molecules25051170>.
27. Determination of anthocyanins and chlorogenic acids in fruits of *Aronia* genus: The experience of chemosystematics / V. I. Deineka [et al.] // Russian Journal of Bioorganic Chemistry. 2020. Vol. 46. № 7. P. 1390–1395. <https://doi.org/10.1134/S1068162020070031>.
28. Jurendić T., Ščetar M. *Aronia melanocarpa* products and by-products for health and nutrition: A Review // Antioxidants. 2021. Vol. 10. № 7. <https://doi.org/10.3390/antiox10071052>.
29. Исследование возможности иммобилизации антиоксидантов шиповника Даурского включением в белково-липидный комплекс / Б. А. Баженова [и др.] // Техника и технология пищевых производств. 2021. Т. 51. № 2. С. 301–311. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2021-2-301-311>.
30. Carotenoids, polyphenols, and ascorbic acid in organic Rosehips (*Rosa spp.*) cultivated in Lithuania / B. Medveckiene [et al.] // Applied Sciences. 2020. Vol. 10. № 15. <https://doi.org/10.3390/app10155337>.
31. Ultrasonic and microwave activation of raspberry extract: antioxidant and anti-carcinogenic properties / N. B. Eremeeva [et al.] // Foods and Raw Materials. 2019. Vol. 7. № 2. P. 264–273. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2019-2-264-273>.
32. Использование растительных компонентов в рецептуре питательных субстратов для повышения спиртоустойчивости дрожжей / Г. С. Качмазов [и др.] // Хранение и переработка сельхозсырья. 2016. № 10. С. 39–43.
33. Особенности биохимического состава хлебобулочных изделий с добавками плодово-ягодных порошков / Л. П. Нилова [и др.] // Аграрная Россия. 2016. № 10. С. 20–26. <https://doi.org/10.30906/1999-5636-2016-10-20-26>.
34. Кольман О. Я., Иванова Г. В., Никулина Е. О. Влияние ягодного порошка на хлебопекарные свойства пшеничной муки // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2012. Т. 3. № 2. С. 166–167.
35. Wang Y., Lo W.-C., Chou C.-S. A modeling study of budding yeast colony formation and its relationship to budding pattern and aging // PLoS Computational Biology. 2017. Vol. 13. № 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005843>.

References

1. Lebedenko TE, Kananykhina EN, Sokolova NYu, Rapita VR. Ispol'zovanie ehkstraktov lekarstvennykh rasteniy v tekhnologii khlebobulochnykh izdeliy [Herbal extracts in bakery technology]. Scientific Works. 2010;38(1):229–234. (In Russ.).
2. Dolmatova OI, Pozhidaeva EA, Grebenkina AG. Using an extract of wild herbs in the production of a sour-milk drink. Food Industry. 2017;(12):26–28. (In Russ.).
3. Ikrami MB, Sharipova MB, Devonashoeva NS. Vliyanie rastitel'nykh ehkstraktov na tekhnologicheskie kharakteristiki khlebobulochnykh izdeliy [Effect of plant extracts on the technological characteristics of bakery products]. Nauchnyy aspekt [Scientific Aspect]. 2019;14(2):1838–1843. (In Russ.).
4. Kelenkova ES, Egorova EYu. Use of dry extracts of fruit and berry raw materials to increase the nutritional value of kvasses of fermentation. News of Institutes of Higher Education. Food Technology. 2021;379(1):35–39. (In Russ.). <https://doi.org/10.26297/0579-3009.2021.1.8>.
5. Mingaleeva Z, Starovoytova O, Borisova S, Reshetnik O. Influence of antioxidants on growth and biotechnological properties of yeast. Bread products. 2008;(6):46–47. (In Russ.).
6. Baez A, Shiloach J. Effect of elevated oxygen concentration on bacteria, yeasts, and cells propagated for production of biological compounds. Microbial Cell Factories. 2014;13(1). <https://doi.org/10.1186/s12934-014-0181-5>.
7. Berterame NM, Porro D, Ami D, Branduardi P. Protein aggregation and membrane lipid modifications under lactic acid stress in wild type and *OPII* deleted *Saccharomyces cerevisiae* strains. Microbial Cell Factories. 2016;15(1). <https://doi.org/10.1186/s12934-016-0438-2>.
8. Khalilova EA, Islammagomedova EA, Kotenko STs, Gasanov RZ, Abakarova AA, Aliverdieva DA. On the morphological properties of the strain *S. cerevisiae* Y-503 in the conditions of osmotic, temperature and acid stress. Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk [Bulletin of the Samara Research Center of the Russian Academy of Sciences]. 2019;21(2–2):133–141. (In Russ.).
9. Swinnen S, Fernández-Niño M, González-Ramos D, van Maris AJA, Nevoigt E. The fraction of cells that resume growth after acetic acid addition is a strain-dependent parameter of acetic acid tolerance in *Saccharomyces cerevisiae*. FEMS Yeast Research. 2014;14(4):642–653. <https://doi.org/10.1111/1567-1364.12151>.
10. Geng P, Zhang L, Shi GY. Omics analysis of acetic acid tolerance in *Saccharomyces cerevisiae*. World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2017;33(5). <https://doi.org/10.1007/s11274-017-2259-9>.

11. Ishmayana S, Kennedy UJ, Learmonth RP. Further investigation of relationships between membrane fluidity and ethanol tolerance in *Saccharomyces cerevisiae*. World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2017;33(12). <https://doi.org/10.1007/s11274-017-2380-9>.
12. Marinkovic ZS, Vulin C, Acman M, Song X, Di Meglio J-M, Lindner AB, et al. A microfluidic device for inferring metabolic landscapes in yeast monolayer colonies. eLife. 2019;8. <https://doi.org/10.7554/eLife.47951>.
13. Islammagomedova EA, Khalilova EA, Kotenko STs, Abakarova AA, Aliverdieva DA. The morphological features of adaptation of the yeast of the genus *Saccharomyces* to extreme values of glucose and ethanol. Bulletin of Higher Educational Institutions. North Caucasus Region. Natural Sciences. 2020;205(1):95–101. (In Russ.). <https://doi.org/10.18522/1026-2237-2020-1-95-101>.
14. Bonny AR, Kochanowski K, Diether M, El-Samad H. Stress-induced growth rate reduction restricts metabolic resource utilization to modulate osmo-adaptation time. Cell Reports. 2021;34(11). <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2021.108854>.
15. Babazadeh R, Lahtvee P-J, Adiels CB, Goksör M, Nielsen JB, Hohmann S. The yeast osmostress response is carbon source dependent. Scientific Reports. 2017;7(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01141-4>.
16. Kotenko STs, Islammagomedova EA, Halilova EA. The fermentative activity and morphological speciality of yeast *Saccharomyces cerevisiae* Y-503 at cultivation in aerobic and anaerobic conditions. South of Russia: ecology, development. 2010;5(1):12–16. (In Russ.).
17. Islammagomedova EA, Khalilova EA, Kotenko STs, Gasanov RZ, Aliverdieva DA. Influence of extreme pH on morphological features of yeast *saccharomyces cerevisiae*. Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk [Bulletin of the Samara Research Center of the Russian Academy of Sciences]. 2018;20(5–2):219–225. (In Russ.).
18. Guo Z-P, Khoomrung S, Nielsen J, Olsson L. Changes in lipid metabolism convey acid tolerance in *Saccharomyces cerevisiae*. Biotechnology for Biofuels. 2018;11(1). <https://doi.org/10.1186/s13068-018-1295-5>.
19. Krikunova LN, Osipova VP, Lazareva IV. The influence of succinic acid on nitrogen metabolism during development of yeast *Saccharomyces cerevisiae*. Storage and Processing of Farm Products. 2017;(7):35–39. (In Russ.).
20. Krikunova LN, Ryabova SM, Peschanskaya VA, Urusova LM. Effects of succinic acid on the metabolism of the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. Beer and beverages. 2015;(1):36–38. (In Russ.).
21. Podlesnyy AI, Lomachinskiy VA, Kvasenkov OI. Konservanty v plodoovoshchnoy promyshlennosti [Preservatives in the fruit and vegetable industry]. Food Industry. 2006;(2):54–55. (In Russ.).
22. Pereira R, Mohamed ET, Radi MS, Herrgård MJ, Feist AM, Nielsen J, et al. Elucidating aromatic acid tolerance at low pH in *Saccharomyces cerevisiae* using adaptive laboratory evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2020;117(45):27954–27961. <https://doi.org/10.1073/pnas.2013044117>.
23. Jarboe LR, Royce LA, Liu P. Understanding biocatalyst inhibition by carboxylic acids. Frontiers in Microbiology. 2013;4. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00272>.
24. Prichko TG, Smelik TL, Khilko LA. Biochemical parameters of the raspberry berries quality taking into account the variety peculiarities. Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia. 2017;48(2):242–247. (In Russ.).
25. Mihailović NR, Mihailović VB, Ćirić AR, Srećković NZ, Cvijović MR, Joksović LG. Analysis of wild raspberries (*Rubus idaeus* L.): optimization of the ultrasonic-assisted extraction of phenolics and a new insight in phenolics Bioaccessibility. Plant Foods for Human Nutrition. 2019;74(3):399–404. <https://doi.org/10.1007/s11130-019-00756-4>.
26. Criste A, Urcan AC, Bunea A, Furtuna FRP, Olah NK, Madden RH, et al. Phytochemical composition and biological activity of berries and leaves from four romanian Sea Buckthorn (*Hippophae Rhamnoides* L.) varieties. Molecules. 2020;25(5). <https://doi.org/10.3390/molecules25051170>.
27. Deineka VI, Tretyakov MYu, Oleiniz EYu, Pavlov AA, Deineka LA, Blinova IP, et al. Determination of anthocyanins and chlorogenic acids in fruits of *Aronia* genus: The experience of chemosystematics. Russian Journal of Bioorganic Chemistry. 2020;46(7):1390–1395. <https://doi.org/10.1134/S1068162020070031>.
28. Jurendić T, Ščetar M. *Aronia melanocarpa* products and by-products for health and nutrition: A Review. Antioxidants. 2021;10(7). <https://doi.org/10.3390/antiox10071052>.
29. Bazhenova BA, Burkhanova AG, Zabalueva YuYu, Dobretsky RA. Immobilization of daurian rosehip antioxidants by protein-lipid inclusion. Food Processing: Techniques and Technology. 2021;51(2):301–311. (In Russ.). <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2021-2-301-311>.
30. Medveckiene B, Kulaitiene J, Jariene E, Vaitkevičienė N, Hallman E. Carotenoids, polyphenols, and ascorbic acid in organic Rosehips (*Rosa spp.*) cultivated in Lithuania. Applied Sciences. 2020;10(15). <https://doi.org/10.3390/app10155337>.
31. Ereemeeva NB, Makarova NV, Zhidkova EM, Maximova VP, Lesova EA. Ultrasonic and microwave activation of raspberry extract: antioxidant and anti-carcinogenic properties. Foods and Raw Materials. 2019;7(2):264–273. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2019-2-264-273>.
32. Kachmazov GS, Bagaeva UV, Gaeva AA, Khripankova MS. Using of vegetable ingredients in the recipe of nutrient substrate for increasing alcohol tolerance of yeast. Storage and Processing of Farm Products. 2016;(10):39–43. (In Russ.).

33. Nilova LP, Shelenga TV, Dubrovskaya NO, Horeva VI. Features of biochemical composition of bakery products with additives of fruit and berry powders. *Agrarian Russia*. 2016;(10):20–26. (In Russ.). <https://doi.org/10.30906/1999-5636-2016-10-20-26>.

34. Kolman OYa, Ivanova GV, Nikulina EO. Berry powder influence on baking qualities of wheat flour. *Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2012;3(2):166–167.

35. Wang Y, Lo W-C, Chou C-S. A modeling study of budding yeast colony formation and its relationship to budding pattern and aging. *PLoS Computational Biology*. 2017;13(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005843>.