



**TURUN
YLIOPISTO**

Muokattujen mikrobikonsortiodien käyttö hapanjuurileivän tuotannossa

Kandidaatintutkielma
Turun yliopisto
Bioteknologian laitos
Biokemia

Reetta Piira

29.5.2026

Turku

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu
Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.

Kandidaatintutkielma

Tutkinto-ohjelma, oppiaine: Biokemia

Tekijä: Reetta Piira

Otsikko: Muokattujen mikrobikonsortioiden käyttö hapanjuurileivän tuotannossa

Ohjaaja: Dos. Matti Ruuskanen

Sivumäärä: 34 sivua

Päivämäärä: 29.5.2026

Fermentaatiolla eli käymisellä tarkoitetaan mikrobien, kuten bakteerien ja hiivojen, aineenvaihduntaprosesseja, joissa ne hajottavat orgaanisia yhdisteitä ilman hapen läsnäoloa. Luonnostaan raaka-aineissa ja ympäristössä esiintyvät bakteerit ja hiivat ovat olennainen osa fermentoituja elintarvikkeita. Yksi yleisimmistä fermentoinnin sovelluksista on hapanjuuri, josta tehdään esimerkiksi hapanjuurileipää. Perinteisessä juureen leipomisessa piilee kuitenkin riskejä, sillä juurta tehtäessä ei ole mitään tietoa siitä, millaisia mikrobilajeja tai -kantoja juuressa elää ja miten ne tulevat keskenään toimeen.

Mikrobikonsortioiden muokkaaminen auttaa ymmärtämään, kuinka mikrobit sopeutuvat uusiin ympäristöihin ja kuinka luotu konsortio vaikuttaa fermentoitavan elintarvikkeen ominaisuuksiin. Mallinnusmenetelmät ja erilaiset omiikat ovat yksi työkalu mikrobikonsortioiden muokkaamiseen, ja genomidatan käyttö onkin alkanut yleistymään esimerkiksi maitohappobakteerilajien mallinnuksessa. Aineenvaihduntareittien mallinnus auttaa tutkijoita selvittämään, mitä yhdisteitä mikrobit tuottavat ja miten se vaikuttaa toisten lajien toimintaan.

Tarkkaan määritellyllä konsortiolla pystytään optimoimaan sen stabiilius. Parhaimmassa tapauksessa *in silico* -konsortiomalli voisi ennustaa todellisen mikrobikonsortion käyttäytymistä, mistä olisi teollisuudelle paljon hyötyä. Muokattujen konsortioiden käyttö voisi tehdä myös kotileipureiden juuren tekemisestä helpompaa.

Avainsanat: fermentaatio, fermentointi, elintarvike, hapanjuuri, leipä, mikrobikonsortio, maitohappobakteeri, tietokonemallinnus

Sisällys

1	Johdanto	4
2	Hapanjuuri	6
2.1	Perinteinen fermentointi	6
2.2	Teollinen fermentointi	8
2.3	Yleisimmät mikrobit	9
2.3.1	Maitohappobakteerit	9
2.3.2	Hiivat	10
2.3.3	Etikkahappobakteerit	11
2.3.4	Mikrobikonsortion muodostuminen	11
2.4	Ominaisuudet	12
2.4.1	Mikrobien tuottamat yhdisteet	12
2.4.2	Terveysvaikutukset	13
3	Muokatut mikrobikonsortiot	15
3.1	Suunnittelu	15
3.2	Mikrobikonsortioiden toiminnan mallinnus	16
3.3	Soveltaminen hapanjuureen	17
4	Systemaattinen katsaus	19
4.1	Haku ja hakukriteerit	19
4.2	Löydettyjen tutkimusten esittely	20
4.3	Muokattujen mikrobikonsortioiden havaitut hyödyt	24
4.3.1	Aistittavat ominaisuudet	24
4.3.2	Säilyvyys	24
4.4	Eri mallinnusmenetelmien käyttö	25
4.5	Muut tutkimukset	26
4.6	Tutkimuksissa havaittuja puutteita	26
4.6.1	Käytettyjen leipäviljojen yksipuolisuus	26
4.6.2	Puuttuvat perustelut mikrobilajien valinnoille	27
5	Johtopäätökset	28
	Lähteet	30

1 Johdanto

Fermentaatiolla eli käymisellä tarkoitetaan mikrobien, kuten bakteerien ja hiivojen, aineenvaihduntaprosesseja, joissa ne hajottavat orgaanisia yhdisteitä ilman hapen läsnäoloa. Luonnostaan raaka-aineissa ja ympäristössä esiintyvät bakteerit ja hiivat ovat olennainen osa fermentoituja elintarvikkeita (Yuan ja muut 2025). Fermentointireaktioita hyödynnetään paljon elintarviketeollisuudessa, sillä mikrobien tuottamilla yhdisteillä voidaan vaikuttaa elintarvikkeiden ominaisuuksiin, kuten hajuun, makuun ja rakenteeseen.

Yleisimpiä fermentoituja elintarvikkeita ovat muun muassa juustot, makkarat, maitotuotteet ja hapanjuurella leivottu leipä (Nikoloudaki ja muut 2024). Näistä hapanjuurileipä onkin yksi vanhimpia ja tunnetuimpia, sillä sitä on tuotettu jo tuhansia vuosia sitten muinaisen Egyptin aikaan (Arora ja muut 2021). Koska hapanjuuren teko on hyvin yksinkertaista, se on laajentunut maailmanlaajuisesti yleiseen käyttöön. Hapanjuurileivän lisäksi juurta käytetään useissa makeissa leivonnaisissa ja pastassa. Aroran ja muiden (2021) mukaan itse hapanjuurifermentointia on tutkittu vasta reilun 30 vuoden ajan. Tutkimuskohteina ovat esimerkiksi juuren säilyvyys, terveysvaikutukset ja hapanjuuressa elävien mikrobilajien vuorovaikutussuhteet.

Fermentointiprosessissa mikrobit tuottavat monenlaisia yhdisteitä, jotka esimerkiksi happamoittavat hapanjuurta ja vaikuttavat paistettavan leivän aistittaviin ominaisuuksiin. Lajit elävät symbioottisesti kahden tai useamman mikrobilajin yhteisönä, jota kutsutaan mikrobikonsortioiksi. Niin sanotut spontaanit hapanjuuren mikrobikonsortiot ovat sellaisia yhteisöjä, joissa lajisto on peräisin esimerkiksi jauhoista tai ilmasta. Lajisto valikoituu edelleen hapanjuurelle ominaiseksi juuren kasvuympäristössä. Spontaaneissa konsortioissa vaikeutena on se, että mikrobit voivat käyttäytyä arvaamattomalla tavalla (Nikoloudaki ja muut 2024). Siksi on kehitetty synteettisiä eli muokattuja mikrobikonsortioita, jotka on suunniteltu etukäteen. Mikrobikonsortiotutkimuksissa kokeillaan useita erilaisia lajiyhdistelmiä parhaimman lopputuloksen saamiseksi. Viimeisimpinä vuosina fermentoitujen elintarvikkeiden suunnittelussa on myös hyödynnetty tietokonemallinnusta, joka auttaa muun muassa hahmottamaan, millaisia metaboliitteja lajit tuottavat (Yu ja muut 2025). Mallinnus pohjautuu lajien genomitietoihin. Muokattujen mikrobikonsortioiden avulla voidaan tavoitella tiettyjä ominaisuuksia, kuten pidempää säilyvyysaikaa tai monipuolisempaa makua.

Tässä tutkielmassa selvitän, millä tavoin mikrobikonsortioita muokataan ja mallinnetaan ja miten se vaikuttaa hapanjuurileivän ominaisuuksiin. Tutkielmassa keskityn yhdeksään alkuperäisartikkeliin, jotka valitsin systemaattista hakua hyödyntäen. Aluksi käsittelen hapanjuuren fermentointia ja juurista löytyviä lajeja, mistä siirryn konsortioiden mallinnusvaihtoehtoihin. Taustoituksen jälkeen käsittelen yhdeksää varsinaista tutkimusartikkelia ja perehdyn niiden tuloksiin. Lopuksi teen yhteenvedon ja analysoin aiheen tulevaisuutta.

2 Hapanjuuri

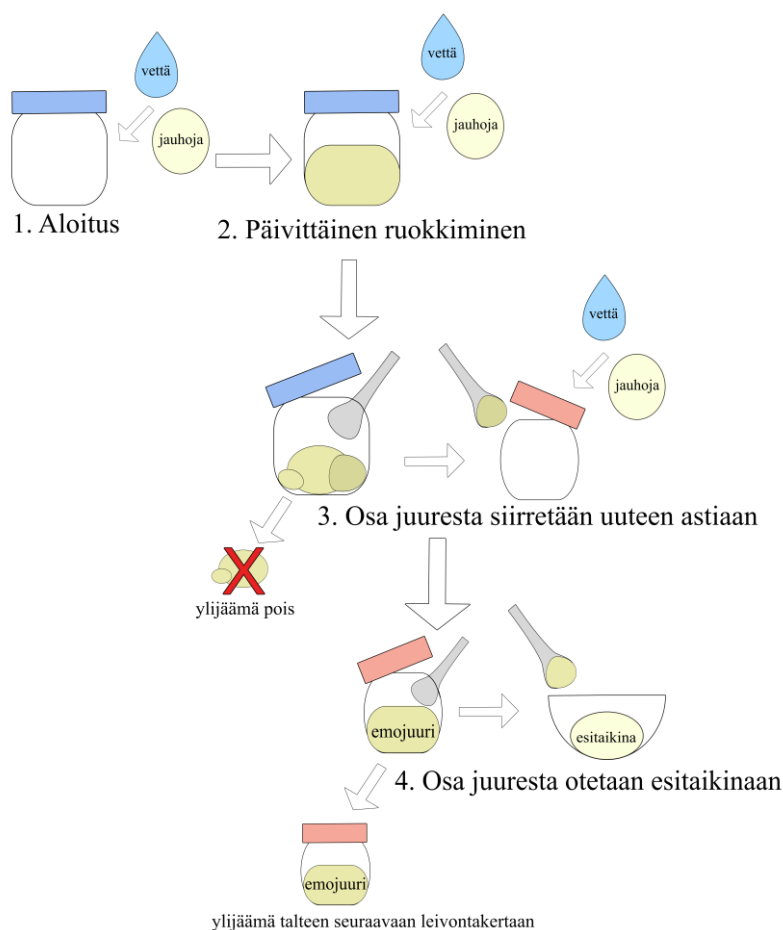
2.1 Perinteinen fermentointi

Yksinkertaisimmillaan hapanjuuri voidaan valmistaa käyttämällä jauhoja ja vettä, jolloin näistä muodostuneesta seoksesta tulee mikrobien kasvualusta. Ihmisten asumiselle sopivassa ympäristössä lämpötila on yleensä sopiva myös juuren kasvuun. Jauho-vesiseoksessa on mikrobeille sopiva pH ja tarpeeksi ravintoa kasvuun. Hyvät olosuhteet aloittavat aerobisen metabolian, kunnes happi on kulutettu loppuun ja varsinainen fermentointi alkaa. Lajit ovat pääasiassa peräisin jauhoista, mutta ne voivat päätyä juureen myös leipojan käsistä tai hanavedestä (Carbonetto ja muut 2018). Leipojan käsien mikrobiomilla on jopa arveltu olevan yhteys hapanjuuren mikrobiomiin (Reese ja muut 2020). Jauhoihin mikrobit voivat päätyä esimerkiksi viljelyn aikana hyönteisistä (Boiocchi ja muut 2017). Jalostettua leivinhiivaa (jalostettu *Saccharomyces cerevisiae*) käytetään harvoin, sillä juuren muut mikrobit toimivat taikinan kohottajana. Spontaanin hapanjuuren määritelmä yleensä onkin, ettei siihen ole itse lisätty jalostettua leivinhiivaa (Carbonetto ja muut 2018). Jos juuressa esiintyy *S. cerevisiae* -hiivaa, se todennäköisesti esiintyy villikantana tai sitten jalostetussa teollisessa muodossaan ristikontaminaation seurauksena. Pelkällä jalostetulla leivinhiivalla fermentoitua taikinaa ei yleisesti katsota hapanjuureksi. Joissakin maissa leivottua leipää voi silti sanoa hapanjuurileiväksi, vaikkei sitä olisi fermentoitu, kun taas joissakin Euroopan maissa hapanjuurileipä ja sen koostumus määritellään laissa (Brandt 2019). Hapanjuurelle ei kuitenkaan ole olemassa kansainvälistä määritelmää.

Eniten juuren tekoon käytetään vehnäjauhoja, mutta muun muassa Pohjoismaissa ruisjauhojen käyttö on perinteistä (Arora ja muut 2021). Kaurajauhoja on myös kokeiltu, harvinaisempia ovat puolestaan valeviljat, kuten kvinoa ja tattari (González-Alonso ja muut 2024). Nykyään risteytettyjenkin lajien, kuten ruisvehnän, jauhoja käytetään hapanjuuren valmistamiseen. Myös gluteenittoman hapanjuuren valmistaminen on täysin mahdollista esimerkiksi kaura- tai riisijauhoilla (Seyedahmadi ja muut 2025), mutta tällöin kaupallisten leipätuotteiden tekoon voi joutua käyttämään kalliita lisäaineita (Cera ja muut 2024).

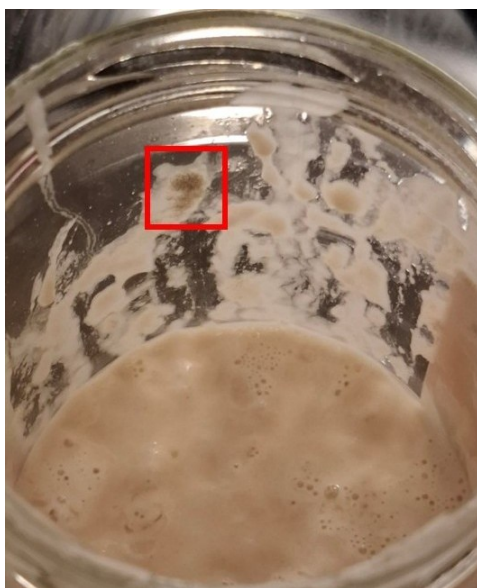
Hapanjuurileipominen alkaa emojuuren tekemisestä. Emojuuri (engl. mother dough) on aloitusjuuri, ja sitä täytyy kasvattaa muutaman päivän ajan ennen kuin se on valmis leivontaan. Emojuureen lisätään säännöllisesti vettä ja jauhoja, jotta mikrobikonsortio pysyy elinvoimaisena ja jotta fermentointi voi jatkua (De Vuyst ja muut 2014). Tällaista hapanjuuren

ylläpitoa kutsutaan juuren ruokkimiseksi. (Carbonetto ja muut 2018). Ruokkiminen auttaa uusimaan juuressa esiintyviä kantoja ja samalla pitää kilpailukykyisimmät lajit elossa. Yleensä emojuuren kasvatuksessa pieni osa aiempaa juurta siirretään uuteen astiaan, jossa sen ruokkimista jatketaan (engl. backslopping). Näin juuri pysyy tuoreena. Kun emojuuri on valmis, sitä voidaan käyttää leipomiseen (**kuva 1**). Ylijäänyt emojuuri on mahdollista säilöä myöhempää käyttöä varten. Samaa emojuurta voi siis periaatteessa käyttää useita vuosia, kunhan sitä ruokkii jauholla ja vedellä, ja vanhimpien hapanjuurien on dokumentoitu olevan yli sata vuotta vanhoja (Feinstein 2022). Juuren lajisto todennäköisesti muuttuu ajan kuluessa, ja määrittämällä lajien yhden emäksen monimuotoisuuksien eli snippien (SNP, engl. single nucleotide polymorphism) määrän voidaan arvioida, kuinka hyvin vanhojen juurien lajisto on säilynyt (Pham ja muut 2024). Kyseisessä tutkimuksessa saman lajikannan eri vuosivälein otetut isolaatit erosivat alhaisimmillaan parinkymmenen snipin verran.



Kuva 1. Perinteinen hapanjuuren leivontaprosessi. Vaiheessa 1 vettä ja jauhoja lisätään tietyssä suhteessa astiaan, esimerkiksi 50:50. Vaihe 2 voi jatkua esimerkiksi 3–5 päivää ennen siirtymistä vaiheeseen 3. Vaiheen 3 jälkeen voidaan palata takaisin vaiheeseen 2. Vaiheessa 4 emojuuresta otetaan pieni osa esitaikinaan, ja ylijäänyt emojuuri säilötään, josta voidaan palata takaisin vaiheeseen 2. Kuva tehty Inkscape-ohjelmalla.

Perinteisessä juureen leipomisessa piilee kuitenkin riskejä, sillä juurta tehtäessä ei ole mitään tietoa siitä, millaisia mikrobilajeja tai -kantoja juuressa elää ja miten ne tulevat keskenään toimeen. Lisäksi juuri voi mennä yhtäkkisesti pilalle, jos siinä ilmenee haitallisia homeita (**kuva 2**). Yleisiä pilaajaorganismeja ovat muun muassa *Penicillium*-suvun homeet (Zhang ja muut 2010). Spontaanin juuren mikrobikonsortiot pysyvät tasapainossa, jos lajit eivät kilpaile hiilihydraateista, sietävät hapanta ympäristöä ja suosivat samaa lämpötilaa (Nikoloudaki ja muut 2024). Ympäristö vaikuttaakin erittäin paljon juuren ominaisuuksiin, ja siksi eri puolilla maailmaa hapanjuuren mikrobisto vaihtelee (Lima ja muut 2023; Reese ja muut 2020).



Kuva 2. Ilman kautta kontaminoitunut hapanjuuri (tunnistamaton pilaajaorganismi punaisessa neliössä).

2.2 Teollinen fermentointi

1800-luvulla leivän leivonnassa tapahtui merkittäviä edistysaskelia, kun mikrobiologiasta alkoi muodostua oma alansa ja ruoantuotanto teollistui (Carbonetto ja muut 2018). Puhtaiden mikrobiviljelmien teko ja hiivasolujen kuivaaminen mahdollistivat teollisten juurten kehittämisen. Hapanjuuren suurempi tuotanto alkoi 1900-luvun alkupuolella Neuvostoliitossa ja yleistyi laajalti ympäri Eurooppaa (Cappelle ja muut 2023). Hapanjuurta käytettiin tuohon aikaan pääasiassa ruisleivän tuotannossa, kun taas vaaleassa leivässä käytettiin enimmäkseen jalostettua leivinhiiivaa. Mikrobilajien jalostaminen helpotti huomattavasti fermentoinnin valvontaa ja toistettavuutta, ja nykyään on saatavilla myös sellaisia hapanjuuria, jotka sisältävät pitkälle jalostettuja hiivalajeja ja maitohappobakteereita.

Toisin kuin perinteisessä fermentoinnissa, jossa juuren halutaan antaa kasvaa rauhassa, teollisessa hapanjuuren fermentoinnissa tavoitellaan mahdollisimman nopeaa ja tehokasta prosessia (Lima ja muut 2023). Pahimmillaan pitkittynyt fermentointi voi altistaa juuren ei-toivotuille kontaminaatioille, ja siksi teollisessa tuotannossa juureen saatetaan lisätä jalostettua leiviniivaa. Liian pitkää prosessia ehkäisee myös mikrobikonsortioiden tehokas fermentointikyky (Arora ja muut 2021). Teollisessa fermentoinnissa leivälle on asetettu tarkat tavoitteet, ja kuluttajien vaatimuksia seurataankin jatkuvasti. Teollisessa tuotannossa tavallisessa, eli jalostelulla leiviniivalla kohotetussa, leivässä käytetään usein myös erilaisia lisäaineita (Taglieri ja muut 2021). Hapanjuurileivässä kohottajana on pelkkä juuri, mikä voi olla osalle kuluttajista ratkaiseva tekijä ostopäätöksessä (Lima ja muut 2023). Lisäaineilla myös pidennetään leivän säilyvyyttä, mutta mikrobien tuottamat hapot ja muut yhdisteet voivat estää homeiden kasvua juuressa jopa tehokkaammin kuin kemialliset säilöntäaineet.

2.3 Yleisimmät mikrobit

2.3.1 Maitohappobakteerit

Ylivoimaisesti eniten hapanjuuressa elää maitohappobakteereita (LAB, engl. lactic acid bacteria) (Gänzle ja muut 2023). Nimensä mukaisesti ne tuottavat hiilihydraattien fermentoinnin päälopputuotteena maitohappoa. Riippuen saatavilla olevista lähtöaineista ne voivat tuottaa myös etikkahappoa ja monia muita orgaanisia yhdisteitä. Maitohappobakteereilla tarkoitetaan useimmiten *Lactobacillales*-lahkoa, johon kuuluvat muun muassa *Lactobacillaceae*- ja *Streptococcaceae*-heimot (Qiao ja Gänzle 2026). Erityisesti *Lactobacillaceae*-heimoa hyödynnetään fermentoiduissa elintarvikkeissa, koska heimon lajien on todettu olevan turvallisia käyttää. Niiden tuottamat hapot laskevat pH-tason niin matalalle, että haitalliset lajit eivät kykene elämään juuressa.

Maitohappobakteerit luokitellaan homo- ja heterofermentatiivisiin lajeihin niiden aineenvaihduntatuotteiden ja -reittien perusteella. Osa entsyymeistä voi puuttua toisilta lajeilta, esimerkiksi fosfofruktokinaasia ei ole ollenkaan heterofermentatiivisilla lajeilla (Gänzle ja muut 2023). Lähtöaineinaan homofermentatiiviset lajit suosivat glukoosia. Muiden sokereiden käyttö estyy kataboliittirepressiolla, kunnes glukoosi on loppunut. Sen sijaan heterofermentatiiviset suosivat maltoosia, sakkaroosia ja pentooseja, joita ne kykenevät pilkkomaan samanaikaisesti (Qiao ja Gänzle 2026). Homofermentatiiviset lajit hajottavat glukoosin glykolyysillä, kun taas heterofermentatiiviset tekevät sen fosfoketolaasi-reaktitiellä,

jolloin lopputuotteena muodostuu maitohapon lisäksi etanolia. Homofermentatiiviset lajit saavat tuotettua huomattavasti enemmän ATP:tä kuin heterofermentatiiviset, kun energianlähteenä on pelkkä glukoosi. Heterofermentatiivisia lajeja on kuitenkin yleensä eniten hapanjuuressa, sillä vehnä- ja ruistaikinat sisältävät paljon maltoosia ja sakkaroosia (Gänzle ja muut 2023). Aineenvaihduntareaktiot vaihtelevat myös riippuen siitä, missä ympäristössä maitohappobakteerit elävät (Qiao ja Gänzle 2026). Esimerkiksi selkärankaisten mikrobiomien lajit ovat omaksuneet erilaisen elämäntyylin kuin vapaana luonnossa elävät lajit. Koska homo- ja heterofermentatiivisilla lajeilla on erilaiset aineenvaihduntareitit, niiden on mahdollista elää ilman kilpailua.

Eniten hapanjuuressa esiintyviä maitohappobakteerilajeja ovat *Lactiplantibacillus plantarum*, *Levilactobacillus brevis* ja *Fructilactobacillus sanfranciscensis* (Arora ja muut 2021; De Vuyst ja muut 2014). Mitä suurempi genomi lajeilla on, sitä enemmän ne pystyvät hyödyntämään erilaisia hiilihydraatteja (Gänzle ja muut 2023). Esimerkiksi homofermentatiivisella *L. plantarum* -lajilla, kaikista yleisimmällä hapanjuurilajilla, on suurikokoinen genomi, noin 3,3 Mbp (Siezen ja van Hylckama Vlieg 2011). Sillä on useita geenejä, jotka mahdollistavat sen sopeutumisen monenlaisiin ympäristöihin, ja sitä kutsutaankin niin sanotuksi paimentolaislajiksi (engl. nomadic species) (Gänzle ja muut 2023). Se kykenee myös tuottamaan homeille haitallisia yhdisteitä, mutta hyvin pieninä pitoisuuksina. Kaiken kaikkiaan *L. plantarum* on hyvin kilpailukykyinen laji useissa kasvuympäristöissään. *F. sanfranciscensis* -bakteerilla on puolestaan paljon rRNA-operoneja, mikä auttaa lajia sopeutumaan stressiin muuttamalla nopeasti proteiinituotantoaan (Vogel ja muut 2011).

2.3.2 Hiivat

Hiivaa on käytännössä jalostettu ihmisten tietämättä tuhansia vuosia. Teollisen vallankumouksen aikana *S. cerevisiae* -hiivan puhdaskannasta kehitettiin teollinen versio, jota nykypäivänäkin käytetään (Carbonetto ja muut 2018). Vaikkakin tyypillisin hapanjuuressa käytetty hiiva on *S. cerevisiae*, muitakin hiivalajeja, kuten *Maudiozyma* (ent. *Kazachstania*) *humilis* ja *Wicherhamomyces anomalus*, on myös olemassa. Nämä kolme ovat maantieteellisesti laajimmalle levinneitä lajeja hapanjuurissa. Eniten hiivalajeja on eristetty vehnähapanjuurista. Hiivan pääasiallinen tehtävä hapanjuuressa on kohottaa juuri. Hiivojen pilkkomista sokereista muodostuu etanolia ja hiilidioksidia, joka kohottaa taikinan. Lisäksi ne tuottavat estereitä, aldehydejä ja happoyhdisteitä. Näitä kutsutaan haihtuviksi orgaanisiksi

yhdisteiksi (VOC, engl. volatile organic compound), ja ne vaikuttavat merkittävästi hapanjuurileivän aistittaviin ominaisuuksiin.

S. cerevisiae on yleislaji, ja se on yleensä dominoivin hiivalaji hapanjuurikonsortioissa, mutta joissakin ympäristöissä toiset lajit pärjäävät sitä paremmin (Carbonetto ja muut 2018). Kyseisessä katsausartikkelissa selvitettiin, että *S. cerevisiae* -lajia löytyi lähes 80 %:sta kaikista tutkituista 97 hapanjuuresta. Kuten maitohappobakteerit, niin myös *S. cerevisiae* -hiivan jalostetut kannat ja villikannat elävät eri tavoin riippuen niiden kasvuympäristöstä. Leipomoista eristetyt jalostetut kannat ovat esimerkiksi huomattavasti tehokkaampia pilkkomaan maltoosia kuin villikannat (Bell ja muut 2001). Maltoosin nopea fermentointi onkin jalostetun leivinhiivan haluttu ominaisuus. Muita toivottuja ominaisuuksia ovat kylmän sieto ja nopea solunjakaantuminen (Carbonetto ja muut 2018). Jalostettu leivinhiiva tuottaa hiilidioksidia ja etanolia erittäin tehokkaasti ja on siksi huomattavasti erilaisempi kuin sen villikannat (Winters ja muut 2019).

Osa pienleipomoista ei käytä juuressa laisinkaan jalostettua leivinhiivaa (Winters ja muut 2019). Muiden hiivalajien käyttö mahdollistaakin monipuolisemman hapanjuuren, ja niistä on oltu kiinnostuneempia kuin aikaisemmin (Lima ja muut 2023). On esimerkiksi osoitettu, että *M. humilis* kohottaa juuren tehokkaammin kuin *S. cerevisiae* (Häggman ja Salovaara 2008). Harvinaisemmat hiivat tuottavat erilaisia aromiprofiileja leivinhiivaan verrattuna, ja siksi varsinkin pitkälle jalostetun leivinhiivan käyttö hapanjuurileivän leivonnassa voi vähentää konsortion monimuotoisuutta ja vaikuttaa täten leivän makuun (Winters ja muut 2019).

2.3.3 Etikkahappobakteerit

Kolmas ja melko yleinen hapanjuuren mikrobiryhmä on etikkahappobakteerit (AAB, engl. acetic acid bacteria) (Lima ja muut 2023). Hapanjuuren etikkahappobakteerilajeja on tutkittu niukasti (Rappaport ja muut 2024). Ne kuuluvat *Acetobacteraceae*-heimoon. Etikkahapon lisäksi lajit tuottavat voion makua muistuttavaa asetoimia ja solunulkoisia polysakkarideja (EPS, engl. exopolysaccharide). Etikkahappobakteerien toiminta ja tärkeys hapanjuuren konsortioissa on vielä epäselvää. On kuitenkin epäilty, että ne vaikuttaisivat juuren kohoamiseen ja aromiin.

2.3.4 Mikrobikonsortion muodostuminen

Hapanjuuren konsortioissa on kasvun loppupuolella noin 10^9 CFU/g (engl. colony forming unit, pesäkkeen muodostava yksikkö) bakteereita ja 10^7 CFU/g hiivoja (Sabach ja muut 2023).

Leipomoissa ja kotitalouksissa tehtyjen hapanjuurien konsortioissa on yleensä noin 2–6 hallitsevaa lajia (Gänzle ja muut 2023). Menestyäkseen konsortio tarvitsee sekä homo- että heterofermentatiivisia maitohappobakteereja. Juuren konsortion lajien suhteelliset osuudet muuttuvat fermentointiprosessin edistyessä, kun pH laskee (Yu ja muut 2025). Juuren kypsymisen keskivaiheilla yleisimmät maitohappobakteerilajit, kuten *L. plantarum*, ovat vallitsevimpia, koska ne pystyvät ylläpitämään aineenvaihduntaansa matalassakin pH:ssa (Wang ja muut 2018). Kun juuri on kypsä, *F. sanfranciscensis* on usein dominoivin laji (Baek ja muut 2021). Mikrobikonsortion stabiloituessa myös apulajien, kuten *L. brevis* -lajin, osuus juuressa vakiintuu. Konsortion sisäinen vuorovaikutus perustuu metaboliittien ristisyöttöön ja kilpailuun. Ristisyötöllä lajit täydentävät toistensa metaboliaa tuottamalla yhdisteitä, joita toiset lajit eivät pysty tuottamaan, eli toisin sanoen ne vaihtavat ravinteita keskenään (Zelezniak ja muut 2015). Esimerkiksi maltoosia fermentoimaton *M. humilis* tarvitsee avukseen maltoosia fermentoivan lajin (Lima ja muut 2023). Tehostuneesta ristisyötöstä voi kuitenkin olla jopa haittaa vuorovaikutussuhteelle (LaSarre ja muut 2017).

Toiset lajit kykenevät siis elämään vastavuoroisessa yhteistyössä, kun taas toiset voivat olla jopa antagonistisessa vuorovaikutussuhteessa, jos ne käyttävät täsmälleen samoja substraatteja. Näiden kahden lisäksi vuorovaikutussuhde voi olla pöytävierassuhde, jossa toinen laji saa hyötyä vuorovaikutuksesta, mutta toiselle siitä ei ole hyötyä eikä haittaa. Mikrobit muuttavat käyttäytymistään myös ryhmäviestinnällä (engl. quorum sensing) signaalimolekyylien avulla esimerkiksi solutiheyden muuttuessa (Yu ja muut 2025). Lisäksi tietyt maitohappobakteerit tuottavat antimikrobisia yhdisteitä, kuten peptidejä (AMP, engl. antimicrobial peptides) (Corsetti ja muut 1996). Tällaiset yhdisteet voivat inhiboida muiden mikrobien kasvua.

2.4 Ominaisuudet

2.4.1 Mikrobien tuottamat yhdisteet

Aistittavilta ominaisuuksiltaan hapanjuurileipä on paljon monimuotoisempaa kuin pelkällä leivinhiihalla kohotettu leipä. Tämä johtuu bakteerien ja hiivojen tuottamista VOC-yhdisteistä, jotka parantavat leivän flavoria eli suussa havaittavien aistimusten kokonaisuutta. Erityisesti maitohappobakteerien tuottamat hapot tuovat hapanleivälle sen olennaisen happaman maun ja pidentävät leivän säilyvyyttä. Hapanjuuren makuun vaikuttaa varsinkin maito- ja etikkahapon välinen molaarinen suhde, jonka suositellaan olevan alle 5 (Arora ja muut 2021). Käytettävät jauhot ja lämpötila vaikuttavat huomattavasti siihen, mitä yhdisteitä mikrobit tuottavat. Sekä

bakteerit että hiivat vapauttavat ja muokkaavat aminohappoja, mikä muun muassa voi tuoda leivälle umamin maun ja ylipäättään rikastaa haju- ja makukokemusta. Esimerkiksi hiivat muuntavat aminohappoja haihtuviksi flavoriyhdisteiksi (Gänzle ja muut 2023), ja hiivojen tuottamat esterit rikastavat leivän sisuksen makua hedelmäisillä vivahteilla (Pradal ja muut 2025). *S. cerevisiae* tuo juurelle myös maltaisen ja voion kaltaisen maun (Lima ja muut 2023). Leivän flavoriin vaikuttaa suuresti se, millainen konsortio mikrobeista on muodostunut. Homofermentatiiviset lajit tuottavat enemmän aldehydejä ja ketoneja, kun taas heterofermentatiiviset etanolia ja estereitä. Hapanjuurileivän flavoria voidaan siis säädellä painottamalla konsortiossa jompaakumpaa lajityyppiä.

Fyysisiltä ominaisuuksiltaan hapanjuurileivällä on suurempi tilavuus ja parempi väri ja tekstuuri kuin hiivalla nostatetulla leivällä (Lima ja muut 2023). Hapanjuurileipä pysyy pidempään pehmeänä kuin hiivaleipä, koska hapanjuurifermentointi vähentää tärkkelyksen kokoon vetäytymistä (engl. starch retrogradation). Osa maitohappobakteereista kykenee tuottamaan EPS-yhdisteitä, jotka myös pitävät leivän pehmeänä ja pidentävät sen säilyvyyttä. Vaikka hiivat pystyvät itsenäisesti tuottamaan tarpeeksi hiilidioksidia juureen, hiivoista ja maitohappobakteereista koostuva konsortio tekee leivästä paljon kuohkeamman, sillä juureen muodostuu enemmän ilmakuplia suuremman hiilidioksidituotannon myötä.

2.4.2 Terveysvaikutukset

Hapanjuurileivässä on vähän FODMAP-hiilihydraatteja (engl. fermentable oligosaccharides, disaccharides, monosaccharides, and polyols) (Lima ja muut 2023). Tiettyt juuren mikrobit tuottavat entsyymejä, jotka pilkkovat fruktaaneja, jotka ovat tärkein FODMAPien lähde. Ylipäättään mono- ja disakkaridien fermentointi laskee FODMAP-pitoisuutta, jolloin myös ärtyvän suolen oireyhtymästä kärsivät pystyvät käyttämään hapanjuurituotteita. Hapanjuurileivällä on mahdollisesti alhaisempi glykeeminen indeksi kuin hiivaleivällä, mutta tätä pitäisi tutkia enemmän (Polese ja muut 2018). Osa maitohappobakteereista pystyy jopa tuottamaan vitamiineja, esimerkiksi riboflaviinia eli B₂-vitamiinia (Thakur ja muut 2016). Proteiinit, kuten gluteeni, pilkkoutuvat hapanjuuressa helpommin, mikä voi vähentää tulehdusvastetta etenkin allergikoilla ja keliaakikoilla. Fermentointi hajottaa myös antiravintoaineita, joita esiintyy viljakasveissa (Arora ja muut 2021). Antiravintoaineet inhiboivat ruoansulatusentsyymejä ja muodostavat komplekseja ravintoaineiden kanssa, mikä haittaa ravintoaineiden imeytymistä. Joillakin maitohappobakteerilajeilla on entsyymejä, jotka inhiboivat antiravintoaineiden toimintaa (De Pasquale ja muut 2020).

Vaikka hapanjuurella on useita hyötyjä, on kuitenkin huomioitava, että kliinistä tutkimusta tarvitaan enemmän pelkkien *in vitro* -kokeiden sijaan (D'Amico ja muut 2023). Terveysvaikutusten hyötyihin vaikuttaa luultavasti myös yksilön oma ruokavalio. Euroopan elintarviketurvallisuusviranomainen EFSA (engl. European Food Safety Authority) ei ole hyväksynyt mitään terveystäitteitä hapanjuureen liittyen. Mikrobin toiminnan lisäksi monet muut tekijät, kuten jauhaminen, käytetyt jauhot ja taikinan käsittely, vaikuttavat juuren ominaisuuksiin, ja ne olisi otettava huomioon hapanjuuren terveyshyötyjen tutkimuksissa. Esimerkiksi ravintokuituja sisältävien täysjyväjauhojen käyttäminen voi parantaa leivän ravitsemuksellista laatua, ja niiden arvellaan vaikuttavan myös mikrobin monimuotoisuuteen (Boreczek ja muut 2020). Laadullisten ominaisuuksien tulkinta voi olla epämääräistä, jos niitä ei ole määritelty tarpeeksi tarkasti. Haasteena on myös se, ettei hapanjuurelle ole kansainvälisesti hyväksyttyä määritelmää. Hapanjuurella on silti potentiaalia olla terveellinen elintarvike.

3 Muokatut mikrobikonsortiot

Muokattuun mikrobikonsortioon on joko lisätty tai siitä on poistettu lajeja, eli sen sisältö on määritelty tarkasti. Niillä jäljitellään tavanomaisia konsortioita ja niillä voidaan myös parannella alkuperäisen konsortion toimintakykyä (Yu ja muut 2025). Muokatulla mikrobikonsortioilla esimerkiksi fermentointi alkaa nopeammin ja reaktiotuotteiden tuotto pysyy tasaisena. Konsortioiden muokkaaminen auttaa ymmärtämään, kuinka mikrobit sopeutuvat uusiin ympäristöihin ja kuinka luotu konsortio vaikuttaa fermentoitavan elintarvikkeen ominaisuuksiin (Nikoloudaki ja muut 2024).

3.1 Suunnittelu

Muokattuja mikrobikonsortiota on paljon helpompi kontrolloida kuin spontaanisia, ja siksi niitä voidaan valjastaa moneen eri tarkoitukseen (Nikoloudaki ja muut 2024). Tällä hetkellä niitä sovelletaan pääasiassa biopuhdistuksessa, lääketeollisuudessa ja suolistotutkimuksissa. Muokattujen konsortioiden soveltaminen teollisuuskäyttöön on kuitenkin haastavaa, koska konsortiot ovat alttiina lämpötilan, pH:n ja happitason muutoksille, ja niillä homeostasian ylläpito voi olla vaikeaa (Yu ja muut 2025). Jos konsortioista haluaa mahdollisimman stabiilin, siihen on valittava kantoja, jotka sietävät hyvin stressiä ja joilla on päällekkäisiä toimintoja.

Tällä hetkellä on eristetty ainakin 111 eri maitohappobakteerilajia ja 59 hiivalajia (De Vuyst ja muut 2023). Lajit eristetään tyypillisesti joko jauhoista tai hapanjuuritaikinasta (Arora ja muut 2021). Valikointi perustuu happamoittamiskykyyn ja kasvunopeuteen, muita toivottuja ominaisuuksia ovat EPS- ja VOC-yhdisteiden tuotto. Konsortioiden suunnittelussa on myös otettava huomioon lajienväliset vuorovaikutukset (Jing ja muut 2024). Lajienvälinen kilpailu voi pahimmillaan horjuttaa konsortion tasapainoa. Lisäksi on määritettävä, mitkä ovat prosessin merkittävimmät mitattavat parametrit, ja asetettava sellaiset ympäristöolosuhteet, jotka sopivat jokaiselle konsortion lajille (Nikoloudaki ja muut 2024). Siirrostuksen ajoitus ja lajijärjestys ovat tärkeitä tekijöitä itse konsortion muodostumiselle (Yu ja muut 2025). Lajijärjestyksen suunnittelun ideana on, että ensimmäisenä kasvu ympäristön valtaavat lajit auttavat myöhemmin lisättävien lajien menestymistä. Muokatun konsortion luominen vaatii jopa useita lajiyhdistelmien kokeiluja ja toistokertoja, kunnes konsortio on halutunlainen (Nikoloudaki ja muut 2024). Siksi konsortiota pitää tarvittaessa tarkkailla ja säädellä jatkuvasti.

3.2 Mikrobikonsortioiden toiminnan mallinnus

Mallinnusmenetelmät ovat yksi työkalu mikrobikonsortioiden muokkaamiseen. Viimeisen kymmenen vuoden aikana genomidatan käyttö on alkanut yleistymään esimerkiksi maitohappobakteerilajien mallinnuksessa (Gänzle ja muut 2023). Aineenvaihduntareittien mallinnus auttaa tutkijoita selvittämään, mitä yhdisteitä mikrobit tuottavat ja miten se vaikuttaa toisten lajien toimintaan. Mallinnuksessa voidaan hyödyntää useita omiikoita, kuten transkriptomiikkaa, metagenomiikkaa ja metabolomiikkaa (Nikoloudaki ja muut 2024; Yu ja muut 2025). Esimerkiksi shotgun-metagenomiikkasekvensoinnin avulla voidaan etsiä sellaisia hapanjuuren lajeja, joiden hyödyllisyyttä ei olla havaittu aiemmin. Monia omiikoita sisältävä analyysi antaa paljon kattavamman kuvauksen konsortion toiminnasta kuin pelkän yhden omiikan hyödyntäminen (Yuan ja muut 2025). On olemassa useita erilaisia ohjelmistoja, joilla on mahdollista luoda luotettavia malleja nopeasti.

Usein lajien eristämisen jälkeen niiden 16S rRNA -geenit sekvensoidaan, jotta voidaan varmistaa, että käytetyt lajit ovat varmasti oikeita (Gänzle ja muut 2023). Lajien koko genomien sekvensointi on tärkeää, sillä sen avulla voidaan löytää esimerkiksi antibioottiresistenssiä koodaavat geenit, jotka voivat aiheuttaa turvallisuusriskin.

Tietokoneilla tehtävät analyysit mahdollistavat erittäin tarkan seulonnan, jossa voidaan tutkia jopa satoja mikrobikantoja (Gänzle ja muut 2023). Analyysien tarkoituksena on arvioida, kuinka lajit tulevat keskenään toimeen. Käytännössä tämä tarkoittaa, että konsortiot luodaan jollakin mallinnusohjelmalla, jonka avulla tutkitaan lajien käyttäytymistä. Seulonnan jälkeen valikoiduista lajeista voidaan vielä seuloa parhaimmat käytännön sovelluksiin laboratoriossa.

Matemaattiset mallit auttavat ennustamaan, mitä seurauksia mikrobien vuorovaikutuksilla on koko konsortion toiminnalle (Nikoloudaki ja muut 2024; Yuan ja muut 2025). Ne auttavat luomaan vakaan ja toistettavan konsortion. Käytettäviä malleja ovat esimerkiksi GEM/GSMM-mallit (engl. genome-scale [metabolic] model), joihin kuuluu muun muassa FBA-malli (engl. flux balance analysis). Malleihin sisällytetään kaikki tunnetut lajien aineenvaihduntareaktiot. FBA-malleja käytetään mallintamaan mikrobikonsortioita, jotka pystyvät vaihtamaan aineenvaihduntatuotteita keskenään, eli ne ovat läheisessä kontaktissa. GEM taas sopii aineenvaihduntaverkoston tarkasteluun. GEMit voivat mallintaa yksittäisiä lajeja tai yksittäisiä malleja yhdistämällä voidaan mallintaa kokonaista yhteisöä (Sabach ja muut 2023; Yu ja muut 2025). Niiden avulla voidaan ennustaa ravintoaineiden riippuvuuksia ja yksittäisten lajien vaikutusta konsortion suorituskykyyn. GEMien haasteena on se, että ne eivät täysin pysty

kuvaamaan luonnollisia konsortioita, joissa voi tapahtua yhtäkkisiä muutoksia. Yleisesti malleissa on myös ongelmana, etteivät ne ota huomioon toksiinivälitteisiä ja antimikrobisia vuorovaikutuksia, jotka ovat kuitenkin yleisiä mikrobiyhteisöissä (Yuan ja muut 2025).

Yksinkertaisten aineistojen käsittelyyn voidaan käyttää perinteisiä tilastotieteen menetelmiä, kuten varianssianalyysiä tai regressioanalyysiä (Yuan ja muut 2025). Monimutkaisemmat tietoaaineistot, joita tuotetaan esimerkiksi omiikoilla, vaativat kuitenkin edistyneempiä menetelmiä, ja siksi myös tekoälyä on alettu käyttämään mallinnuksessa apuna (Jing ja muut 2024). Tekoäly avustaa etenkin monimutkaisten mallien tulkitsemisessa, sillä aineistoa on usein valtava määrä. Kone- ja syväoppiminen kykenevät yhdistämään eri omiikoista saatuja tuloksia (Yu ja muut 2025). Tällaiset työkalut tekevät konsortioiden suunnittelusta paljon tarkempaa, eikä lajiyhdistelmiä tarvitse luoda kokemuseräisesti useiden toistojen perusteella. Koneoppimisella voidaan ennustaa yhteis- ja vastavaikutuksia lajien välillä analysoimalla substraattien käyttöä ja eri vasteita. Tekoälyalgoritmeja voidaan myös yhdistää dynaamisten GEMien kanssa, mikä tehostaa entisestään niiden tarkkuutta. Samoin tavoin kuin matemaattisissa malleissa, myös tekoälyllä vaikeutena on yleistää tulokset luonnollisiin ja teollisiin hapanjuurikonsortioihin. Suuri aineiston määrä voi myös tehdä mallintamisesta epäluotettavaa. Siksi *in silico* -mallit olisi hyvä validoida myös *in vitro* -kokeilla. Parhaimmassa tapauksessa *in silico* -konsortiomalli olisi digitaalinen kaksonen, joka voisi ennustaa todellisen konsortion käyttäytymistä.

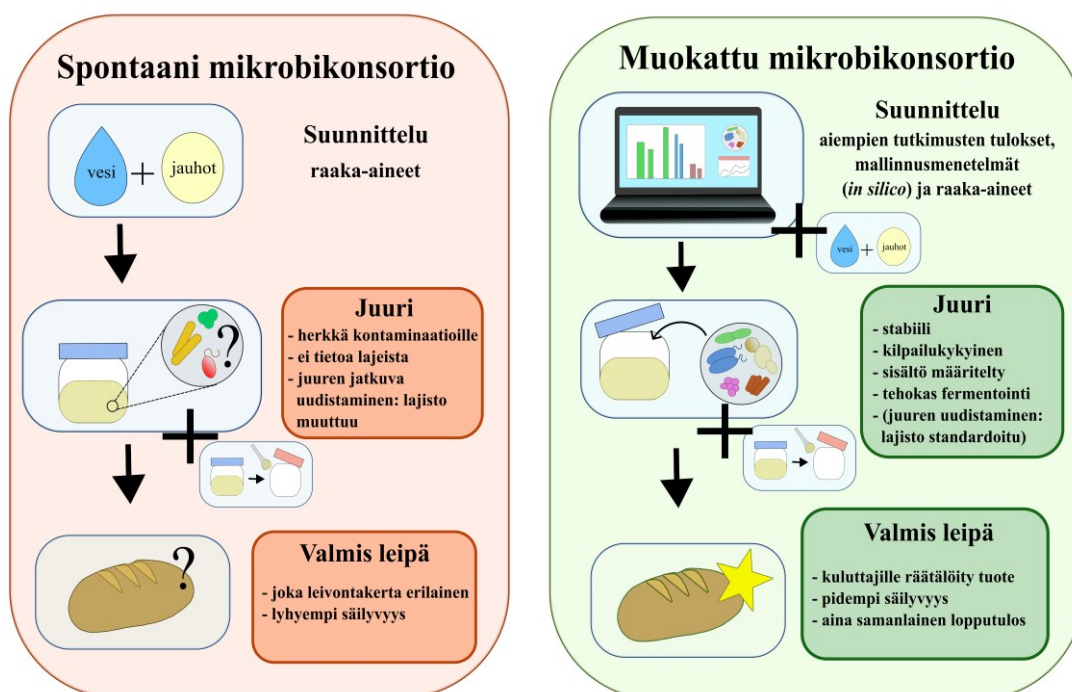
3.3 Soveltaminen hapanjuureen

Muokattujen mikrobikonsortioiden avulla voidaan suunnitella ominaisuuksiltaan monipuolisempia hapanjuurileipiä (Yu ja muut 2025). Koska kuluttajat vaativat yhä enemmän yksilöityjä tuotteita, yritysten on tärkeä pysyä mukana elintarvikkeiden kehityksessä. Muokatuilla konsortioilla on mahdollista ottaa huomioon erikoisruokavalioita noudattavat kuluttajat, kuten allergikot ja keliaakikot. Niillä voidaan tavoitella luonnollisia konsortioita tehokkaammin monipuolisempia flavoreita ja laadukkaampia ravitsemusarvoja. Hapanjuurileipä voi esimerkiksi olla gluteenitonta tai sisältää vähemmän suolaa kuin tavalliset leipätuotteet.

Suunnittelun ja mallinnuksen jälkeen kokeillut mallikonsortiot on osoitettava toimiviksi kokeellisella validaatiolla (Yuan ja muut 2025). Parhaimmassa tilanteessa muokattu konsortio käyttäytyy samoin tavoin sekä teoriassa että käytännön sovelluksessa. Tämä tarkoittaa, että stabiililla muokatulla konsortiolla saataisiin aina täsmälleen samanlaista hapanjuurileipää, mikä

olisi erittäin hyödyllistä teollisuuden näkökulmasta. Lisäksi perinteisessä hapanjuurileivonnassa juuren uudistaminen muuttaa lajistoa, mutta määritellyn juuren lajiston pitäisi pysyä samana (**kuva 3**).

Voi olla mahdollista, että leipomot ovat kehittäneet omia keinotekoisia konsortioitaan, mutta niistä ei ole saatavilla tietoa liikesalaisuuksien vuoksi. Elintarvikealalla immateriaalioikeudet eli erilaiset patentit, liikesalaisuudet, tavaramerkit ja tekijänoikeudet ovat hyvin tärkeitä yritysten menestyksen turvaamiseksi (Dhoot ja muut 2024). Varsinkin mikrobiologiaan liittyvät liikesalaisuudet ovat perusteltuja, koska mikrobien väärinkäyttö voi olla hyvin riskialtista. Liikesalaisuudet antavat myös kilpailuedun markkinoilla.



Kuva 3. Spontaanin ja muokatun mikrobikonsortion erot hapanjuurileivän valmistuksessa. Kuva tehty Inkscape-ohjelmalla.

4 Systemaattinen katsaus

Tässä luvussa käsittelen yhdeksää alkuperäisartikkelia, joissa on käytetty muokattuja mikrobikonsortioita. Selvitän, mitä lajeja tutkimuksissa käytettiin, mitä hyötyjä konsortioiden käytössä havaittiin, millaisia mallinnuskeinoja tutkimuksessa mahdollisesti käytettiin ja mitä ongelmia tai puutteita tutkimuksissa oli.

4.1 Haku ja hakukriteerit

Tutkielmaa varten etsin osaa lähteistä systemaattisesti. Haku tehtiin 10.11.2025 tietokannoissa Web of Science, Scopus ja PubMed.

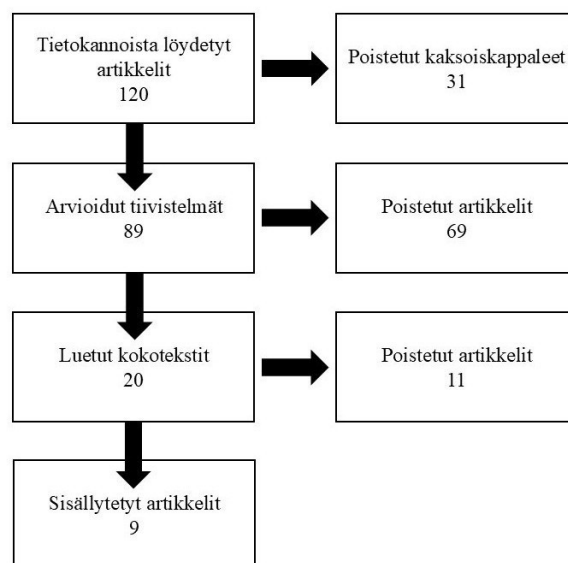
Käytin Web of Science- ja Scopus-sivustolla seuraavaa hakulauseketta:

”microbi*” AND ”ferment*” AND (”synthetic microbial communit*” OR ”syncom*” OR ”artificial” OR ”modified”) AND ”sourdough*” OR (”rye” AND ”sourdough*” AND ”ferment*” AND ”microb*” AND (”consort*” OR ”communit*”).

PubMed-tietokannassa puolestaan käytin seuraavaa hakulauseketta:

”sourdough” AND ((”Fermentation”[Mesh]) AND ”Fermented Foods”[Mesh] OR ”fermentation”) AND (”Microbial Consortia”[Mesh] OR ”microbial”) AND (”synthetic” OR ”artificial” OR ”modified”).

Artikkeleita löytyi yhteensä 120 kappaletta. Kun kaksoiskappaleet oli poistettu, jäljelle jäi 89 artikkelia, joiden tiivistelmät luettiin. Näistä karsittiin pois katsausartikkelit ja artikkelit, joissa tutkittiin muuta kuin hapanjuurileipää, keskityttiin jauhojen ominaisuuksien parantamiseen, käytettiin valeviljoja, käytettiin vain yhtä lajia tai yhden lajin eri kantoja juuressa ja joissa konsortiota ei ollut suunniteltu itse tai käytettiin valmista konsortiota. Lisäksi hylättiin artikkelit, joiden teksti ei ollut englanninkielistä ja joiden julkaisijat on luokiteltu Julkaisufoorumin tasoluokkaan 0. Lopuksi artikkeleita oli jäljellä 20 kappaletta. Artikkelit luettiin läpi kokonaan, ja niistä 11 kappaletta karsittiin pois, koska niissä tutkittiin vain luonnollisten hapanjuurien yhteisöjä. Lopullisiksi lähteiksi valikoitui yhteensä yhdeksän artikkelia. Hakuprosessi on kuvattu kaaviona (**kuva 4**).



Kuva 4. Systemaattisen haun prosessi.

4.2 Löydettyjen tutkimusten esittely

Tutkimuksia oli yhteensä yhdeksän kappaletta, joista jokaisessa käsiteltiin muokattuja mikrobikonsortioita. Karkeasti arvioidut artikkelit voidaan luokitella mallinnusmenetelmiin, aistittavaan arviointiin ja säilyvyyteen keskittyviin tutkimuksiin. Calabresen ja muiden (2022) tutkimus oli kaikista laajin, sillä siinä sovellettiin useita omiikoita ja luotiin laajan aineiston perusteella kaksi muokattua konsortiota *in vitro* -mallina. Osa tutkimuksista oli puolestaan hyvin yksinkertaisia, ja niissä luodut konsortiot perustuivat esimerkiksi aiemman kirjallisuuden tuloksiin. Tutkimukset on esitetty tiivistetysti **taulukossa 1**.

Yleisimpiä tutkimuksissa käytettyjä lajeja olivat *S. cerevisiae*, *L. plantarum*, ja *L. brevis*, mikä oli oletettavaa taustatiedon perusteella, sillä ne ovat yleisimpiä luonnollisista juurista löytyviä lajeja (De Vuyst ja muut 2014, 2023). Ainoastaan Rappaportin ja muiden (2024) ja Wintersin ja muiden (2019) tutkimuksissa käytettiin etikkahappobakteereita, Wintersin ja muiden (2019) tutkimuksessa vain yhtä etikkahappobakteerilajia. Poikkeuksellisin laji oli *Staphylococcus epidermidis*, jota käytettiin Calabresen ja muiden (2022) tutkimuksessa. Codan ja muiden (2013) tutkimuksessa *Saccharomyces*-suku jätettiin kokonaan pois, koska ne inhiboivat huonosti homeita. Vaikka osa tutkimuksista on käyttänyt samoja lajeja, ne eivät ole välttämättä olleet täsmälleen samaa kantaa, mitä ei ole tässä tutkielmassa otettu huomioon. Kaikki käytetyt lajit on esitetty **taulukossa 2**.

Tutkimusten julkaisuajankohta oli vuodesta 2010 vuoteen 2025 (**kuva 5**). Varsinkin uusimmissa tutkimuksissa korostuu *in silico* -mallinnuksen käyttö ja multiomiikoiden

hyödyntäminen, ja ylipäättään muokattujen mikrobikonsortioiden tutkimus on selkeästi kiihtynyt lähivuosina.

Taulukko 1. Tutkielmaan sisällytetyt systemaattisen haun artikkelit ja niiden pääpiirteet.

Tutkimus	Käytetty jauho	Tavoite	Menetelmät	Tulokset
Calabrese ym. 2022	Vehnä	Spontaanin hapanjuuriyhteisön jäljittely, yksittäisten lajien merkityksen osoittaminen	16S & 26S rRNA - sekvensointi - Shotgun-metagenomiikka - Metatranskriptomiikka 2 konsortiota	Synteettinen konsortio onnistui jäljittelemään spontaanin konsortion hiilihydraattiaineenvaihduntaa. Tunnistettiin konsortioille tärkeitä satelliittilajeja.
Cera ym. 2024	Kaura	Hapanleivän aistittaviin ominaisuuksiin vaikuttaminen	- Mikrobiseulonta 2 konsortiota - Aistinvarainen arviointi	Leivän koostumus parani, hapanjuurileivässä pehmeämpi sisus ja voimakkaampi haju ja maku kuin kontrollissa
Coda ym. 2013	Vehnä	Hapanleivän säilyvyyden pidentäminen	- Hiivaseulonta agardiffuusiolla 2 konsortiota - Aistinvarainen arviointi	Hapanjuurileivän säilyvyys pidentyi 14 päivällä, voimakkaampi maku ja väri kuin kontrollilla
Galli ym. 2019	Vehnä	Konsortioiden mikrobilajien käyttäytymisen tutkiminen erilaisissa ympäristöissä	- Lajit valittu etukäteen 4 konsortiota 10 peräkkäistä siirtosykliä	Viimeistään 7. syklin jälkeen saavutettiin vakaa konsortio. Nestemäinen hapanjuuri heikensi kahden lajin toimintaa.
Pradal ym. 2025	Vehnä	Haluttujen reaktiotuotteiden tuotto konsortiossa, konsortion tehokkuuden selvittäminen	- Lajit valittu etukäteen 2 konsortiota - Muokattu kasvualusta	Konsortiossa suurempi maitohappotuotanto, nopeampi pH:n lasku. Monipuolisempia VOC-yhdisteitä muokatulla kasvualustalla.
Rappaport ym. 2024	Vehnä	AAB-kantojen hyödyntäminen konsortioissa	16S & ITS rRNA - sekvenssidata - Metagenomiikka 10 konsortiota	Kaikissa konsortioissa AAB-kannat lisäsivät juuren happamoitumista 18,5 %. Lajinsisäistä vaihtelua VOC-yhdisteiden tuotossa.
Sabach ym. 2023	Vehnä	Spontaanin hapanjuuriyhteisön jäljittely, vuorovaikutusten mallintaminen	- Lajit yleisyyden perusteella - GEM, FBA 12 konsortiota	Kokeelliset tutkimukset vahvistivat <i>in silico</i> -mallin tulokset. Hiiva suosii maitohappobakteerien tuottamia aminohappoja.
Winters ym. 2019	Vehnä	Suunniteltujen konsortioiden käyttö pelkkään leiviniivaan verrattuna	- Lajit valittu etukäteen 16S rRNA - sekvensointi 11 konsortiota - Aistinvarainen arviointi	Hiiva yhdistettynä maitohappobakteereihin tehosti hiilidioksidin tuottoa ja aistittavia ominaisuuksia. Hiivalla kohotettu leipä koettiin kuitenkin arvioinneissa paremmaksi.
Zhang ym. 2010	Vehnä	Säilöntäaineen korvaaminen mikrobien tuottamalla propionaatilla	- Lajit kirjallisuuden perusteella - Muokattu kasvualusta 1 konsortio - Säilyvyyskokeet	Homeiden kasvu inhiboitui yli 12 päivällä 20-prosenttisessa hapanjuurileivässä (taikinasta 20 % hapanjuurta).

Taulukko 2. Tutkimuksissa tehtyjen synteettisten konsortioiden lajit. x=käytetty tutkimuksessa, (x)=käytetty vain jalostettua leiviniivaa¹

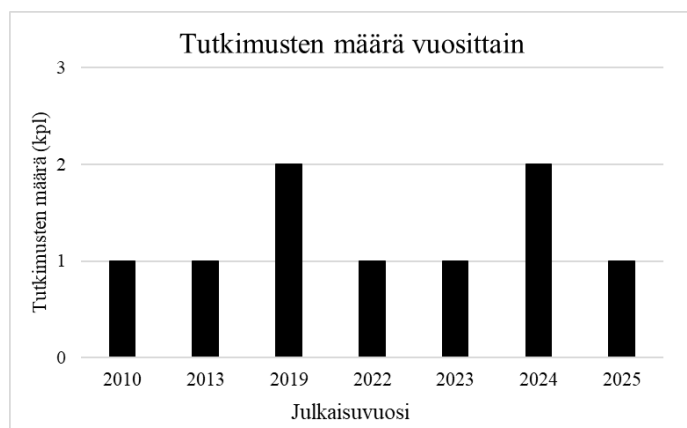
Laji/ tutkimus	Calabrese ym. 2022	Cera ym. 2024	Coda ym. 2013	Galli ym. 2019	Pradal ym. 2025	Rappa-port ym. 2024	Sabach ym. 2023	Winters ym. 2019	Zhang ym. 2010
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	x	x ²	(x)	x		x	x ³	x	
<i>Lactiplantibacillus plantarum</i>	x	x	x	x			x	x	
<i>Limosilactobacillus fermentum</i>	x								
<i>Pichia kudriavzevii</i>	x								
<i>Furfurilactobacillus rossiae</i>	x			x			x	x	
<i>Pediococcus pentosaceus</i>	x						x		
<i>Staphylococcus epidermidis</i>	x								
<i>Lacticaseibacillus paracasei</i>	x								
<i>Lacticaseibacillus rhamnosus</i>	x								
<i>Fructilactobacillus sanfranciscensis</i>	x			x			x		
<i>Lactococcus lactis</i>	x								
<i>Leuconostoc citreum</i>	x								
<i>Weissella confusa</i>	x								
<i>Levilactobacillus brevis</i>		x		x		x	x	x	
<i>Wickerhamomyces anomalus</i>			x		x				
<i>Meyerozyma guilliermondii</i>			x						
<i>Maudiozyma humilis</i>				x					
<i>Lactobacillus farciminis</i>				x					
<i>Companilactobacillus crustorum</i>					x				
<i>Acetobacter malorum</i>						x		x	

¹ Muissa tapauksissa kyse *S. cerevisiae* -hiivan villistä tai jalostamattomasta kannasta, ellei tarkennettu vielä erikseen.

² Konsortiossa käytetty *S. cerevisiae* -hiivan jalostamatonta kantaa, leivän leipomisessa myös jalostettua leiviniivaa.

³ Konsortioissa käytetty *S. cerevisiae* -hiivan sekä jalostamatonta että kaupallista (jalostettua) kantaa.

Laji/ tutkimus	Calabrese ym. 2022	Cera ym. 2024	Coda ym. 2013	Galli ym. 2019	Pradal ym. 2025	Rappa- port ym. 2024	Sabach ym. 2023	Winters ym. 2019	Zhang ym. 2010
<i>Acetobacter orientalis</i>						x			
<i>Acetobacter malorum</i> A						x			
<i>Acetobacter fabarum</i>						x			
<i>Acetobacter oryzifermentans</i>						x			
<i>Acetobacter ghanensis</i>						x			
<i>Acetobacter senegalensis</i>						x			
<i>Gluconobacter potus</i>						x			
<i>Lactobacillus sakei</i>							x		
<i>Companilactobacillus paralimentarius</i>							x		
<i>Pediococcus damnosus</i>							x		
<i>P. parvulus</i>							x		
<i>Leuconostoc lactis</i>							x		
<i>Kazachstania bulderi</i>								x	
<i>Lactocaseibacillus casei</i>								x	
<i>Lentilactobacillus buchneri</i>									x
<i>L. diolivorans</i>									x



Kuva 5. Tutkimusartikkelien määrä vuosittain.

4.3 Muokattujen mikrobikonsortioiden havaitut hyödyt

4.3.1 Aistittavat ominaisuudet

Kolmessa tutkimuksessa (Cera ja muut 2024; Coda ja muut 2013; Winters ja muut 2019) käytettiin aistinvaraista arviointia, joista Wintersin ja muiden (2019) tutkimuksessa panelisteja ei oltu koulutettu etukäteen. Hapanjuurileivän arvioitavia ominaisuuksia olivat muun muassa aromin voimakkuus ja monipuolisuus, väri ja huokoisuus.

Winters ja muiden (2019) aistinvaraisessa arvioinnissa huomattavimmat erot näytteiden ja kontrollin välillä olivat aromin voimakkuudessa ja leivän huokoisuudessa. Tuloksiin vaikuttanee huomattavasti panelistien kouluttamattomuus. Panelistit suosivat *S. cerevisiae*-hiivalla tehtyä leipää. Tutkimuksessa todettiin, että bakteerien käyttö juuressa vaikuttaa siihen, kuinka panelistit pisteyttävät esimerkiksi leivän sisuksen tasaisuuden tai huokoisuuden.

Codan ja muiden (2013) tutkimuksessa keskityttiin enemmän säilyvyyden pidentämiseen, mutta he toteuttivat myös aistinvaraisen arvioinnin kokeillakseen muokatun konsortion toimivuutta hapanjuurileivässä. Kolmen lajin konsortiosta koostunut hapanjuurileipä sai korkeimmat pisteet happamuudelle, värille ja maun havaitsemiselle. Pelkällä hiivalla kohotettu leipä oli puolestaan koettu makeimmaksi ja kuivimmaksi.

Cera ja muut (2024) puolestaan tutkivat kaurahapanjuurta. Leivissä kontrollina ollut hiivaleipä koettiin makeimmaksi ja vähiten happamaksi. Pääosin niiden ominaisuudet saivat paremmat arvioinnit kuin kontrolli. Cera ja muut totesivat, että monipuolinen konsortio parantaa täyskauraleivän koostumusta ja muuttaa sen aistiprofiilia.

4.3.2 Säilyvyys

Codan ja muiden tutkimuksessa (2013) tavoiteltiin leivän säilyvyyden pidentämistä. Aluksi he karsivat hiivakannoista lajin, joka inhiboi tehokkaimmin *Penicillium roqueforti* -homeita. Alkututkimuksissa *M. guilliermondii* -hiivan kannat osoittautuivat hyviksi ehdokkaiksi, joista vielä karsittiin parhaiten inhiboiva kanta. Osoittaakseen hiivojen kyvyn inhiboida homeita tutkijat leipoivat hapanjuurileivät, jotka sumutettiin *P. roqueforti* -homeen itiöillä. 21. päivänä hiivaleipä oli 100-prosenttisesti pilaantunut pinta-alaltaan, kun taas konsortiolla kohotetussa leivässä oli vain 7 % homekasvustoa. Leivän pidempi säilyvyys voi tarkoittaa, että myös leivän maku ja rakenne säilyvät pidempään ihanteellisina.

Zhang ja muut (2010) perehtyivät kahden maitohappobakteerien kykyyn tuottaa propionaattia. Tarkoituksena oli korvata säilöntäaineen käyttö kokonaan. Samoin kuin Codan ja muiden tutkimuksessa, leivät sumutettiin itiöillä. 20-prosenttinen hapanjuurileipä (20 % taikinasta hapanjuurta) inhiboi kahta homelajia yli 12 päivää. Kahden maitohappobakteerin myönteinen vuorovaikutussuhde vaikutti merkittävästi metaboliittien tuottoon ja määrään. Hyvin korkeat propionaatti- ja asetaattipitoisuudet inhiboivat leivinhiiwan toimintaa ja vaikuttavat luultavasti siten aistittaviin ominaisuuksiin. Zhang ja muut (2010) silti totesivat, että prosesseja säätämällä propionaatin tuottoa voisi soveltaa teollisuudessa säilyvyyden pidentämiseksi.

4.4 Eri mallinnusmenetelmien käyttö

Tutkimuksista kolmessa hyödynnettiin tietokone- tai matemaattista mallinnusta konsortioiden suunnittelussa. Calabresen ja muiden (2022) tutkimus koostui kulturomiikasta, metagenomiikasta, metatranskriptomiikasta ja metabolomiikasta. Rappaportin ja muiden (2024) tutkimus puolestaan hyödynsi metagenomiikkaa. Sabachin ja muiden tutkimuksessa ei varsinaisesti mainittu tiettyjä omiikoita, mutta siinä käytettiin GEM-mallinnusta.

Calabrese ja muut (2022) käyttivät tutkimuksessaan shotgun-metagenomiikkaa, jolla lajit luokiteltiin tärkeyden mukaan. Omiikka-aineistojensa perusteella he loivat kaksi konsortiota, jotka onnistuivat ekspressoimaan hiilihydraattimetaboliaa riittävästi. Tutkimuksessa osoitettiin, että yksittäisten entsyymien aktiivisuus voi riippua sekä yksittäisten että useiden lajien panoksesta konsortiossa. Juuressa myös apulajeilla (engl. satellite species) on merkitystä, sillä niillä on ainutlaatuisia geenejä, jotka voivat tehdä konsortioista stabiilimman. Tiivistetysti Calabrese ja muut (2022) totesivat, että sekä päällekkäiset että toisiaan täydentävät geenit takaavat hapanjuuren elinvoimaisuuden.

Rappaportin ja muiden (2024) tutkimuksessa keskityttiin etikkahappobakteereihin. Tutkimuksessa arvioitiin, onko tiettyjä etikkahappobakteerien toimintoja enemmän hapanjuuressa elävien lajien genomeissa kuin muissa ympäristöissä elävien genomeissa. He havaitsivat, että bakteerien aineenvaihdunnassa on merkittävää vaihtelua lajien välisesti ja lajinsisäisesti. Todettiin, että tietyt geenitoiminnot todennäköisesti auttavat lajeja menestymään nimenomaan hapanjuuriympäristössä. Tutkimus osoitti, että kantojen monimuotoisuus vaikuttaa konsortion toimintaan ja että muokatut mikrobikonsortiot auttavat määrittämään konsortion yksittäisten jäsenten merkityksen.

Sabachin ja muiden tutkimuksessa (2023) kokeiltiin ensimmäistä kertaa GEM-mallia hapanjuuren mikrobikonsortioissa. FBA:lla löydettiin vastavuoroisia suhteita tietyillä ryhmien jäsenillä. Mallikonsortioista osaa tutkittiin myös *in vitro* -mallina, jotta *in silico* -mallien todenmukaisuutta voitaisiin arvioida. Kokeelliset testit validoivat mallien tulokset. Esimerkiksi mallinnuksessa konsortiot, jotka tuottivat paljon hiilidioksidia, nopeuttivat taikinan kohoamista 25 %. Tästä olisi merkittävää hyötyä teollisessa leiväntuotannossa. Niin kuin Calabresen ja muiden (2022) tutkimuksessa, myös Sabach ja muut (2023) totesivat, että apulajit voivat vaikuttaa merkittävästi konsortion suorituskykyyn.

4.5 Muut tutkimukset

Pradal ja muut (2025) tähtäsivät luomallaan konsortiolla tiettyjen metaboliittien tuottoon. He keskittyivät estereitä tuottavien maitohappobakteeri- (*C. crustorum*) ja hiivalajien (*W. anomalus*) vuorovaikutukseen. Estereitä sisältänyt viljelyalusta vaikutti lajien aineenvaihduntaan, sillä VOC-profiilit olivat erilaisia muokatulla viljelyalustalla. Leivän aistittavia ominaisuuksia on siis mahdollista hienosäätää lisäämällä viljelyalustaan tiettyjä lähtöaineita. Lisäksi tutkimuksessa todettiin, että metagenomiikan käyttö voisi antaa enemmän tietoa lajien välisistä vuorovaikutuksista. Galli ja muut (2019) puolestaan tutkivat eri konsortioiden käyttäytymistä ja elinvoimaisuutta juuria uudistamalla. Mielenkiinnon kohteena oli nestemäinen juuri. Seitsemännen siirrostuksen jälkeen maitohappobakteeriyhteisöt vakiintuivat. Lähtöaineista kilpailun ei havaittu vaikuttavan konsortioiden vakauteen. Nestemäinen juuri osoitti haasteita osalle lajeista, sillä niiden CFU oli alhaisempi kuin muilla. Nestemäisillä juurilla happojen molaarinen suhde oli noin 15 ja 7, eli hyvin korkea, mistä voisi olla hyötyä leivän säilyvyydelle.

4.6 Tutkimuksissa havaittuja puutteita

4.6.1 Käytettyjen leipäviljojen yksipuolisuus

Kahdeksassa tutkimuksessa viljana käytettiin vehnää ja yhdessä kauraa. Vaikka ruis on hyvin yleinen hapanjuuressa käytettävä jauhotyyppi, löydetty ruishapanjuurta koskevat artikkelit oli toteutettu pelkästään spontaaneina konsortioina. Vehnä on käytetyin jauho hapanjuuritutkimuksissa luultavaksi siksi, koska sitä viljellään maailmanlaajuisesti enemmän kuin ruista (Ghafoor ja muut 2024). Rukiissa haasteena on vähäinen gluteenin määrä, mikä tekee leipomisesta vaikeampaa, koska gluteeniverkkoa ei muodostu (González-Alonso ja muut 2024). Lisäksi ruishapanjuurella on vaikea vertailla eroja kontrollin kanssa, sillä

happamoittaminen on välttämätöntä ruisjauhoille (Weckx ja muut 2010). On kuitenkin epätodennäköistä, että ruishapanjuurilla ei olisi kokeiltu ollenkaan muokattuja mikrobikonsortioita.

Vaikka tässä työssä viljat rajattiinkin vain käytetyimpiin, muokatuilla konsortioilla tutkimusta ei oikeastaan löytynyt vaeviljoilla eikä muilla harvinaisemmilla viljoilla. Kauraa käyttäneessä tutkimuksessa (Cera ja muut 2024) todettiin, että kaurastakin löytyy hyvin vähän kirjallisuutta hapanjuureen liittyen. Esimerkiksi riisi olisi yksi potentiaalinen vaihtoehto gluteenittomalle juurelle, koska se on tärkeä viljelykasvi ympäri maailmaa (Seyedahmadi ja muut 2025).

4.6.2 Puuttuvat perustelut mikrobilajien valinnoille

Osassa tutkimuksissa lajivalintojen perustelut oli selitetty hyvin pintapuolisesti tai ei ollenkaan. Ceran ja muiden (2024) tutkimuksessa mikrobit seulottiin parhaimman toimintakyvyn perusteella kaurahapanjuuressa, mutta he eivät käsitelleet tarkemmin, mitkä ominaisuudet ovat nimenomaan sellaisia, joita pitäisi suosia. Galli ja muut (2019) ilmoittivat käyttämänsä lajit, mutta mitään perusteluja niiden käytölle ei ollut. Tästä vastakohtana olivat kaikki mallinnustutkimukset, joissa valinta perustui muun muassa tiettyihin metaboliareitteihin. Yksinkertaisimmillaan lajivalinta perustui aiempaan kirjallisuuteen ja todistusaineistoon lajien tehokkaasta toiminnasta. Esimerkiksi Zhang ja muut (2010) perustelivat valintaansa aiempiin tutkimuksiin, joissa tiettyjen lajien oli ehdotettu pidentävän säilyvyyttä. Riskinä on kuitenkin se, että perustelut jäävät hyvin pintapuolisiksi.

5 Johtopäätökset

Muokattujen mikrobikonsortioiden käytöstä hapanjuurissa on merkittävää hyötyä. Hapanjuurista on eristetty yli sata eri lajia, joten erilaisia konsortioyhdistelmiä on valtava määrä. Erilaisilla yhdistelmillä pystytään siis hienosäätämään leivän makua ja fyysisiä ominaisuuksia. Kuluttajan mieltymykset huomioon ottaen hapanjuurileivistä saadaan räätälöityä sopivia tuotteita markkinoille. Muokatuilla konsortioilla vähennettäisiin myös kustannuksissa, sillä lisäaineita ei tarvitsisi käyttää välttämättä ollenkaan. Vaikka muokatuista konsortioista on pääasiassa hyötyä elintarviketeollisuudelle, voi olla, että tulevaisuudessa muokattujen konsortioiden käyttö olisi mahdollista myös kotileipureilla.

Hiiivalla kohotettuun leipään verrattuna hapanjuurileipä koettiin yleisesti tutkimusten aistinvaraisissa arvioinneissa aromiltaan voimakkaammaksi. Vaikka kliinisiä tutkimuksia ei terveysvaikutuksista juuri ole, myös arvioinneista saatava tieto on askel eteenpäin vähintäänkin aromiltaan kuluttajille miellyttävään hapanjuurileipään. Tämän vuoksi olisi ollut kiinnostavaa nähdä myös tietokonemallinnusta käyttävistä tutkimuksista, millaisia hapanjuurileipiä muokatuilla konsortioilla olisi tullut todellisenä fyysisenä mallina. Leivän leipominen on tehokas tapa havainnollistaa *in silico* -konsortioista saatuja tuloksia, joten tällaisia tutkimuksia olisi hyvä tehdä enemmän.

Systemaattisella haulla on sekä hyötynsä ja rajoituksensa. Kriteerit olivat tarkoituksella tarkasti määritetyt, jotta artikkelien määrä pysyisi kohtuullisena. Vaikka kriteereihin sopivia artikkeleita löytyi pieni määrä, ne kuitenkin olivat johdonmukaisia taustatiedon kanssa. Varsinkin uusimmat artikkelit olivat keskenään yhteneväisiä. Tässä systemaattisessa katsauksessa ei löydetty harvinaisemmilla viljoilla tehtyjä tutkimuksia muokatuilla konsortioilla, mutta niitä voi kuitenkin olla olemassa. Suomessa tutkimusta voisi tulevaisuudessa tehdä etenkin kaura- ja ruishapanjuurilla.

Hapanjuurien tutkimuksissa ajankohtaisena vaikeutena on se, että hapanjuurta ei ole määritelty tarkasti. Toisaalta maailmanlaajuisen määritelmän kehittäminen voi olla miltei mahdotonta. Useissa katsaus- ja tutkimusartikkeleissa tutkijat ovat joutuneet itse määrittelemään, minkä he katsovat spontaaniksi hapanjuureksi tai mikä ylipäättään laskevat hapanjuureksi. Myöskään hapanjuureen liittyvä sanasto ei ole yhdenmukaista. Tämän vuoksi tutkimuksissa käytetyt määritelmät ja menetelmät voivat erota hyvin paljon toisistaan, mikä haittaa tulosten yleistämistä. Esimerkiksi tässä katsauksessa osoitettiin, että lajien valinnasta kertominen

vaihteli tutkimuksittain, vaikka valintaperusteet ovat kuitenkin oleellista tietoa ajatellen tulevaisuudessa toteutettavia tutkimuksia.

Tietokonemallinnus ja matemaattiset mallit voivat antaa nopeasti vastauksia kysymyksiin liittyen juurten mikrobien toimintaan. Omiikat mahdollistavat uusien lajien löytämisen, ja tekoälyllä voisi ennustaa konsortioiden käyttäytymistä. Mallinnusmenetelmiä käyttäneet tutkimukset osoittivatkin, että niiden käytöstä on merkittävää hyötyä lajien ymmärtämiselle. GEM- ja FBA-mallit antavat paljon tietoa lajien vuorovaikutuksesta ja päällekkäisistä geeneistä, mikä auttaa kehittämään mahdollisimman vakaan ja toistettavan konsortion, mistä teollisuus hyötyisi paljon. Synteettisen biologian sovellukset mikrobikonsortioissa ovat vasta aluillaan, ja tulevaisuudelta voi odottaa paljon tutkimusten määrän kasvaessa.

Lähteet

- Arora, K., Ameer, H., Polo, A., Di Cagno, R., Rizzello, C. G. & Gobbetti, M. (2021) Thirty years of knowledge on sourdough fermentation: A systematic review. *Trends Food Sci Technol* **108**:71–83.
- Baek, H.-W., Kim, S.-A., Min, W.-K., Kang, S. D., Shim, S., Han, N. S. & Seo, J.-H. (2021) A Species-Specific qPCR Method for Enumeration of *Lactobacillus sanfranciscensis*, *Lactobacillus brevis*, and *Lactobacillus curvatus* During Cocultivation in Sourdough. *Food Anal Methods* **14**:750–760.
- Bell, P. J. L., Higgins, V. J. & Attfield, P. V. (2001) Comparison of fermentative capacities of industrial baking and wild-type yeasts of the species *Saccharomyces cerevisiae* in different sugar media. *Lett Appl Microbiol* **32**:224–229.
- Boiocchi, F., Porcellato, D., Limonta, L., Picozzi, C., Vigentini, I., Locatelli, D. P. & Foschino, R. (2017) Insect frass in stored cereal products as a potential source of *Lactobacillus sanfranciscensis* for sourdough ecosystem. *J Appl Microbiol* **123**:944–955.
- Boreczek, J., Litwinek, D., Żylińska-Urban, J., Izak, D., Buksa, K., Gawor, J., ... Kowalczyk, M. (2020) Bacterial community dynamics in spontaneous sourdoughs made from wheat, spelt, and rye wholemeal flour. *Microbiol Open* **9**:e1009.
- Brandt, M. J. (2019) Industrial production of sourdoughs for the baking branch – An overview. *Int J Food Microbiol* **302**:3–7.
- Calabrese, F. M., Ameer, H., Nikoloudaki, O., Celano, G., Vacca, M., Junior, W. J. F. L., ... Gobbetti, M. (2022) Metabolic framework of spontaneous and synthetic sourdough metacommunities to reveal microbial players responsible for resilience and performance. *Microbiome* **10**:148.
- Cappelle, S., Guylaine, L., Gänzle, M. & Gobbetti, M. (2023) History and Social Aspects of Sourdough. Teoksessa M. Gobbetti & M. Gänzle (Toim.), *Handbook on Sourdough Biotechnology* (s. 1–13). Cham: Springer International Publishing.
- Carbonetto, B., Ramsayer, J., Nidelet, T., Legrand, J. & Sicard, D. (2018) Bakery yeasts, a new model for studies in ecology and evolution. *Yeast* **35**:591–603.
- Cera, S., Tuccillo, F., Knaapila, A., Sim, F., Manngård, J., Niklander, K., ... Coda, R. (2024) Role of tailored sourdough fermentation in the flavor of wholegrain-oat bread. *Curr Res Food Sci* **8**.

- Coda, R., Rizzello, C. G., Di Cagno, R., Trani, A., Cardinali, G. & Gobbetti, M. (2013) Antifungal activity of *Meyerozyma guilliermondii*: Identification of active compounds synthesized during dough fermentation and their effect on long-term storage of wheat bread. *Food Microbiol* **33**:243–251.
- Corsetti, A., Gobbetti, M. & Smacchi, E. (1996) Antibacterial activity of sourdough lactic acid bacteria: Isolation of a bacteriocin-like inhibitory substance from *Lactobacillus sanfrancisco* C57. *Food Microbiol* **13**:447–456.
- D’Amico, V., Gänzle, M., Call, L., Zwirzitz, B., Grausgruber, H., D’Amico, S. & Brouns, F. (2023) Does sourdough bread provide clinically relevant health benefits? *Front Nutr* **10**:1230043.
- De Pasquale, I., Pontonio, E., Gobbetti, M. & Rizzello, C. G. (2020) Nutritional and functional effects of the lactic acid bacteria fermentation on gelatinized legume flours. *Int J Food Microbiol* **316**:108426.
- De Vuyst, L., González-Alonso, V., Wardhana, Y. R. & Pradal, I. (2023) Taxonomy and Species Diversity of Sourdough Lactic Acid Bacteria. Teoksessa M. Gobbetti & M. Gänzle (Toim.), *Handbook on Sourdough Biotechnology* (s. 97–160). Cham: Springer International Publishing.
- De Vuyst, L., Van Kerrebroeck, S., Harth, H., Huys, G., Daniel, H.-M. & Weckx, S. (2014) Microbial ecology of sourdough fermentations: Diverse or uniform? *Food Microbiol* **37**:11–29.
- Dhoot, P., Bhurat, S. S. & Bhurat, K. (2024) Understanding the possibilities, challenges, and opportunities in relationship between IPRs and food technology. *Int J Intellectual Property Management* **15**:41–59.
- Feinstein, P. (2022) The world’s oldest sourdough?
<https://www.bbc.com/travel/article/20220711-the-worlds-oldest-sourdough> (Luettu 20.4.2026)
- Galli, V., Venturi, M., Pini, N., Guerrini, S., Granchi, L. & Vincenzini, M. (2019) Liquid and firm sourdough fermentation: Microbial robustness and interactions during consecutive backsloppings. *LWT Food Sci Technol* **105**:9–15.
- Ghafoor, A. Z., Karim, H., Studnicki, M., Raza, A., Javed, H. H. & Asghar, M. A. (2024) Climate Change and Rye (*Secale cereale* L.) Production: Challenges, Opportunities and Adaptations. *J Agron Crop Sci* **210**:e12725.
- González-Alonso, V., Pradal, I., Wardhana, Y. R., Cnockaert, M., Wieme, A. D., Vandamme, P. & De Vuyst, L. (2024) Microbial ecology and metabolite dynamics of backslopped

- triticale sourdough productions and the impact of scale. *Int J Food Microbiol* **408**:110445.
- Gänzle, M. G., Qiao, N. & Bechtner, J. (2023) The quest for the perfect loaf of sourdough bread continues: Novel developments for selection of sourdough starter cultures. *Int J Food Microbiol* **407**:110421.
- Häggman, M. & Salovaara, H. (2008) Microbial re-inoculation reveals differences in the leavening power of sourdough yeast strains. *LWT Food Sci Technol* **41**:148–154.
- Jing, J., Garbeva, P., Raaijmakers, J. M. & Medema, M. H. (2024) Strategies for tailoring functional microbial synthetic communities. *ISME J* **18**:wrae049.
- LaSarre, B., McCully, A. L., Lennon, J. T. & McKinlay, J. B. (2017) Microbial mutualism dynamics governed by dose-dependent toxicity of cross-fed nutrients. *ISME J* **11**:337–348.
- Lima, T. T. M., Hosken, B. de O., De Dea Lindner, J., Menezes, L. A. A., Pirozi, M. R. & Martin, J. G. P. (2023) How to deliver sourdough with appropriate characteristics for the bakery industry? The answer may be provided by microbiota. *Food Biosci* **56**:103072.
- Nikoloudaki, O., Aheto, F., Di Cagno, R. & Gobbetti, M. (2024) Synthetic microbial communities: A gateway to understanding resistance, resilience, and functionality in spontaneously fermented food microbiomes. *Food Res Int* **192**:114780.
- Pham, V. D., Xu, Z. S., Simpson, D. J., Zhang, J. S. & Gänzle, M. G. (2024) Does strain-level persistence of lactobacilli in long-term back-slopped sourdoughs inform on domestication of food-fermenting lactic acid bacteria? *Appl Environ Microbiol* **90**:e01892-24.
- Polese, B., Nicolai, E., Genovese, D., Verlezza, V., La Sala, C. N., Aiello, M., ... Cuomo, R. (2018) Postprandial Gastrointestinal Function Differs after Acute Administration of Sourdough Compared with Brewer's Yeast Bakery Products in Healthy Adults. *J Nutr* **148**:202–208.
- Pradal, I., Kaesemans, J., Gettemans, T., González-Alonso, V. & De Vuyst, L. (2025) Coculture fermentation processes in wheat sourdough simulation media with *Companilactobacillus crustorum* LMG 23699 and *Wickerhamomyces anomalus* IMDO 010110 reflect their competitiveness and desirable traits for sourdough and sourdough bread production. *Appl Environ Microbiol* **91**:e01325-25.
- Qiao, N. & Gänzle, M. G. (2026) A genomic view on lactic metabolism. *Food Microbiol* **134**:104945.

- Rappaport, H. B., Senewiratne, N. P. J., Lucas, S. K., Wolfe, B. E. & Oliverio, A. M. (2024) Genomics and synthetic community experiments uncover the key metabolic roles of acetic acid bacteria in sourdough starter microbiomes. *mSystems* **9**:e0053724.
- Reese, A. T., Madden, A. A., Joossens, M., Lacaze, G. & Dunn, R. R. (2020) Influences of Ingredients and Bakers on the Bacteria and Fungi in Sourdough Starters and Bread. *mSphere* **5**:10.1128/msphere.00950-19.
- Sabach, O., Buhnik-Rosenblau, K., Kesten, I., Freilich, S., Freilich, S. & Kashi, Y. (2023) The rise of the sourdough: Genome-scale metabolic modeling-based approach to design sourdough starter communities with tailored-made properties. *Int J Food Microbiol* **407**:110402.
- Seyedahmadi, S., Gharekhani, M., Tariverdi, S. & Bakhshabadi, H. (2025) Enhancing the quality of rice-based gluten-free bread using sourdoughs fermented with *Lactobacillus fermentum* and *Lactobacillus plantarum*. *Sci Rep* **15**:26543.
- Siezen, R. J. & van Hylckama Vlieg, J. E. (2011) Genomic diversity and versatility of *Lactobacillus plantarum*, a natural metabolic engineer. *Microb Cell Fact* **10**:S3.
- Taglieri, I., Macaluso, M., Bianchi, A., Sanmartin, C., Quartacci, M. F., Zinnai, A. & Venturi, F. (2021) Overcoming bread quality decay concerns: Main issues for bread shelf life as a function of biological leavening agents and different extra ingredients used in formulation. A review. *J Sci Food Agric* **101**:1732–1743.
- Thakur, K., Tomar, S. K. & De, S. (2016) Lactic acid bacteria as a cell factory for riboflavin production. *Microb Biotechnol* **9**:441–451.
- Vogel, R. F., Pavlovic, M., Ehrmann, M. A., Wiezer, A., Liesegang, H., Offschanka, S., ... Liebl, W. (2011) Genomic analysis reveals *Lactobacillus sanfranciscensis* as stable element in traditional sourdoughs. *Microb Cell Fact* **10**:S6.
- Wang, C., Cui, Y. & Qu, X. (2018) Mechanisms and improvement of acid resistance in lactic acid bacteria. *Arch Microbiol* **200**:195–201.
- Weckx, S., Van der Meulen, R., Maes, D., Scheirlinck, I., Huys, G., Vandamme, P. & De Vuyst, L. (2010) Lactic acid bacteria community dynamics and metabolite production of rye sourdough fermentations share characteristics of wheat and spelt sourdough fermentations. *Food Microbiol* **27**:1000–1008.
- Winters, M., Panayotides, D., Bayrak, M., Rémont, G., Viejo, C. G., Liu, D., ... Howell, K. (2019) Defined co-cultures of yeast and bacteria modify the aroma, crumb and sensory properties of bread. *J Appl Microbiol* **127**:778–793.

- Yu, Y., Wang, J., Sadiq, F. A., Cheng, H., Liu, A., Liu, Y., ... Zhang, G. (2025) Enhancing sourdough fermentation with AI and multi-omics: From natural diversity to synthetic microbial community. *Trends Food Sci Technol* **165**:105233.
- Yuan, J., Ma, D., Yang, Y., Zhao, Y., Ren, H., Liu, X., ... Li, K. (2025) A review and prospects: Multi-omics and artificial intelligence-based approaches to understanding the effects of lactic acid bacteria and yeast interactions on fermented foods. *Innovative Food Sci Emerg Technol* **99**:103874.
- Zelezniak, A., Andrejev, S., Ponomarova, O., Mende, D. R., Bork, P. & Patil, K. R. (2015) Metabolic dependencies drive species co-occurrence in diverse microbial communities. *PNAS* **112**:6449–6454.
- Zhang, C., Brandt, M. J., Schwab, C. & Gänzle, M. G. (2010) Propionic acid production by cofermentation of *Lactobacillus buchneri* and *Lactobacillus diolivorans* in sourdough. *Food Microbiol* **27**:390–395.