

# Mikrobiologie von Sauerteig: einfach oder komplex?

Hans-Peter Bachmann und Maria Theresia Stergiou-Gekenidis  
Agroscope, 3003 Bern, Schweiz

Auskünfte: Hans-Peter Bachmann, E-Mail: hans-peter.bachmann@agroscope.admin.ch

DOI: <https://doi.org/10.34776/afs15-294> Publikationstermin: 7. November 2024



**Abb. 1** | Das Walliser Roggenbrot AOP wird auch mit Sauerteig hergestellt.

## Zusammenfassung

Das uralte Handwerk des Brotbackens hat sich während der über zehn Jahrtausende seiner Geschichte stark verändert. So ging man von der Herstellung natürlich gesäuerter Brote zu einer mehrheitlich stark kontrollierten Fermentation der Teige über. In letzter Zeit steigt die Beliebtheit von Sauerteigbroten aber wieder. Sie weisen im Vergleich zu herkömmlichen Hefeteigbroten einen verbesserten Geschmack, eine bessere Struktur sowie eine längere Haltbarkeit und einen erhöhten Nährwert auf. Die mikrobiellen

Gemeinschaften, welche einen Sauerteig ausmachen, setzen sich aus Bakterien und Hefen zusammen und variieren stark in ihrer Komplexität, je nach verwendeten Rohstoffen und Prozessführung. Dennoch ermöglichen die allgemeinen physikalisch-chemischen Eigenschaften des Sauerteigs, dass am Ende Milchsäurebakterien und Hefen dominieren. Reife Sauerteig-Starter ermöglichen daher die Herstellung hochsicherer Sauerteigprodukte. Im Wesentlichen können zwei Haupttypen von Sauerteig unterschieden werden. Spontane Sauerteige entstehen durch die Besiedlung durch Bakterien und Hefen aus dem Mehl und der Umgebung. Sie werden durch ständiges Auffrischen mit Mehl und Wasser versorgt und üblicherweise bei Raumtemperatur gehalten. Im Gegensatz dazu entstehen vorgespurte Sauerteige durch Animpfen eines Mehl-Wasser-Gemisches mit ausgewählten Bakterien und/oder Hefen und werden in der Regel bei höheren Temperaturen fermentiert. Unabhängig von der Herstellungsart können Sauerteige im Laufe der Zeit eine hohe Diversität aufweisen. Ihre Zusammensetzung wird besonders beeinflusst durch Mehlsorte, Hydratation, Temperatur, Zeit und Frequenz der Versorgung mit frischem Mehl und Wasser. Als Grundnahrungsmittel spielen Getreideprodukte in der menschlichen Ernährung eine zentrale Rolle. Dennoch ist ihre Präferenz vor allem in Industriestaaten abnehmend, da die enthaltenen Glutenproteine und andere Inhaltsstoffe bei gewissen Konsumentinnen und Konsumenten zu gastrointestinalen Symptomen führen können. Die Verwendung von Sauerteig für die Brotherstellung kann zu einem weitgehenden Abbau des Glutennetzwerks sowie einer Senkung anderer unerwünschter Inhaltsstoffe beitragen. Insgesamt ist jedoch noch sehr wenig über die genaue Rolle der Mikroorganismen bekannt. Mehr Forschung ist notwendig, um die Rolle der vielfältigen Sauerteig-Gemeinschaften besser zu verstehen.

**Key words:** bread, sourdough, microbiota, review.

## Einleitung

Das Brotbacken ist ein uraltes Handwerk, das mehr als 10000 Jahre in das neolithische Asien zurückreicht. Alle Brote waren früher natürlicherweise durch die vorhandenen Mikroorganismen gesäuert; mit der Professionalisierung der Brotherstellung wurde die spontane Fermentation beim Brotbacken jedoch seltener. Durch den gezielten Zusatz von ausgewählten Hefen konnten die Triebführung beschleunigt und das Risiko von Fehlgärungen minimiert werden. In jüngster Zeit erfreut sich natürlich fermentiertes Sauerteigbrot jedoch wieder stark zunehmender Beliebtheit, sowohl in der Industrie als auch in der Handwerks- und Hausbäckerei. Die Vorteile von Sauerteig gegenüber Hefeteig sind ein verbesserter Geschmack, eine längere Haltbarkeit, eine verbesserte Teigstruktur und ein erhöhter Nährwert (Gobbetti *et al.*, 2016).

Mikrobiologische Sauerteiggemeinschaften setzen sich aus zwei funktionellen Gruppen zusammen: Hefen und Bakterien. Für die einen Autoren ist Sauerteig ein relativ einfaches mikrobielles System, mit einer geringen mikrobiellen Vielfalt, insbesondere einer geringen phylogenetischen Vielfalt (Calvert *et al.*, 2021). Für andere Autoren stellt Sauerteig hingegen ein sehr komplexes biologisches Ökosystem dar (Minervini *et al.*, 2012). Die mikrobielle Vielfalt des Sauerteigs wird hauptsächlich durch die folgenden Faktoren bestimmt: (i) Sauerteig kann durch spontane, mehrstufige Fermentation und/oder durch den gezielten Zusatz von ausgewählten Mikroorganismen gewonnen werden; (ii) er wird aus Mehl gezüchtet, dessen Nährstoffgehalt je nach Charge und Ernte variieren kann und das von Natur aus von Mikroorganismen besiedelt ist; und (iii) er wird unter besonderen technologischen Parametern vermehrt, die je nach historischem und kulturellem Hintergrund und Art des Backguts stark variieren (Minervini *et al.*, 2014). Wegen der grossen Vielfalt beruhen Forschungsergebnisse jeweils auf konkreten Praktiken, die nur für eine Minderheit der Bäckereien zutreffen. Darum können all die Bäckereien, die unter anderen Bedingungen arbeiten, diese Ergebnisse nicht oder nur begrenzt auf ihren Fall übertragen. Eine Verallgemeinerung der Ergebnisse ist deshalb oft schwierig oder nicht möglich.

Ein nährstoffreiches Ökosystem

Komplexe Kohlenhydrate (vor allem Stärke) werden durch die mehleigenen und mikrobiellen Amylasen zu Disacchariden (vor allem Maltose) und Monosacchariden (Fruktose und Glukose) hydrolysiert. Nitrate, Ammoniak und Proteine bilden die Stickstoffquellen für das mikrobielle Wachstum (Minervini *et al.*, 2014). Während der

Teiggärung werden die Proteine durch mehleigene und mikrobielle Proteinase zu leichter verwertbaren Nährstoffen (Peptide und freie Aminosäuren) abgebaut. Die Werte der Wasseraktivität ( $a_w$ ), die zwischen 0,96 und 0,98 liegen, schränken das Wachstum der meisten Mikroorganismen nicht ein. Der Teig wird mit den Nachfütterungen zunehmend saurer (pH-Werte um 4,0). Das Nachfüttern eines Starters ist der Vorgang, bei dem eine bestimmte Menge der Starterkultur verworfen und frisches Wasser und frisches Mehl hinzugefügt wird. Der Vorgang des Nachfütterns kann auch als Backslopping, Vermehrung oder Auffrischung des Starters bezeichnet werden (Urien *et al.*, 2019).

Das Redoxpotential nimmt während der Teigbildung und der Inkubation allmählich von positiven zu negativen Werten ab. Unter Berücksichtigung der oben genannten physikalisch-chemischen Parameter ermöglicht der Sauerteig, dass Milchsäurebakterien und Hefen anderen mikrobiellen Populationen den Rang ablaufen (Abb. 2) (Minervini *et al.*, 2014). Sauerteig-Produkte, die mit einem reifen Starter hergestellt wurden, weisen deshalb eine sehr hohe Lebensmittelsicherheit auf. Das grösste hygienische Risiko besteht in einer Schimmelbildung nach dem Backen als Folge einer unsachgemässen Lagerung in einer zu feuchten Umgebung (Bessmeltseva *et al.*, 2014; Pontonio *et al.*, 2021).

### Unterschiedliche Typen von Sauerteig

Calvert *et al.* (2021) unterscheiden zwischen vier Typen von Sauerteig:

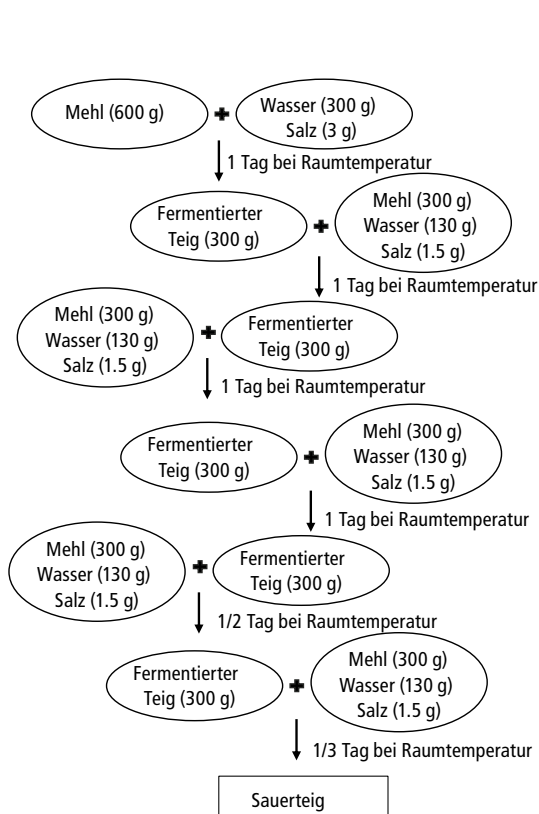
- **Typ I:** Sauerteig-Startergemeinschaften des Typs I entstehen durch eine spontane Fermentation. Bakterien und Hefen aus dem Mehl und der Umgebung besiedeln ein Mehl-Wasser-Gemisch und fermentieren die verdaulichen Kohlenhydrate in diesem Gemisch (zusammen mit anderen Nährstoffen). Die mikrobiologische Gemeinschaft wird über einen Zeitraum von fünf bis 15 Tagen durch ständiges Auffrischen mit Mehl und Wasser mit Ressourcen versorgt, was auch als Backslopping oder Vermehrung bezeichnet wird, wobei ein Teil des Gemischs jeweils verworfen wird. Sauerteige des Typs I werden am häufigsten in handwerklichen Bäckereien verwendet und in der Regel bei Raumtemperatur (20–30°C) aufbewahrt. Reife Typ-I-Sauerteige sind aufgrund der organischen Säuren, die von Milchsäurebakterien und Essigsäurebakterien produziert werden, stark sauer (Abb. 2).
- **Typ II:** Bei Sauerteigstartern des Typs II werden ausgewählte Bakterien (in der Regel Milchsäurebakterien)

und/oder Hefen (z.B. Bäckerhefe) in ein Mehl-Wasser-Gemisch geimpft. Andere Arten können sich in diesen Mischungen ansiedeln, sind aber in der Regel weniger zahlreich, und die beimpften Mikroorganismen verdrängen letztendlich die natürlich vorhandenen Mikroorganismen. Im Vergleich zu Typ-I-Startern werden Typ-II-Starter in der Regel bei höheren Temperaturen fermentiert, um eine schnellere Fermentation zu erreichen, was die Produktion organischer Säuren durch Bakterien begünstigt und zu einem niedrigeren pH-Wert führt.

Typ III- und Typ IV-Sauerteigstarter sind Erweiterungen von Typ I- und Typ II-Startern für die industrielle Brotherstellung.

- **Typ III:** Bei diesen Sauerteigstartern handelt es sich um getrocknete Versionen von Typ II-Sauerteigstartern.
- **Typ IV:** Sauerteigstarter des Typs IV sind geimpfte (also Typ II)-Starter, die nach traditionellen (Typ I) Verfahren gepflegt werden.

Insgesamt sind die mikrobielle Ökologie sowie die organoleptischen und technologischen Eigenschaften des Typs III und IV, insbesondere im handwerklichen Massstab, weniger gut bekannt.

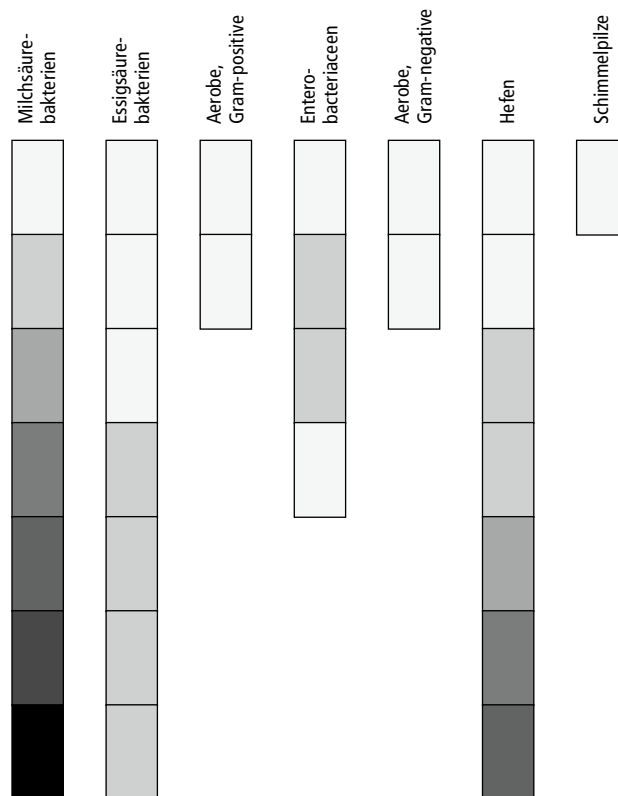


In der Populationsdynamik, die mit der Mehltreifung startet, verdrängen Milchsäurebakterien und Hefen andere mikrobielle Gruppen, die das Mehl besiedeln. Sie spielen unterschiedliche Rollen (z.B. die Produktion von CO<sub>2</sub> bzw. organischen Säuren) und interagieren auf verschiedenen Ebenen miteinander (Minervini *et al.*, 2014). Im Gegensatz zu den weit verbreiteten Vorstellungen über die Regionalität von Sauerteig-Mikrobiomen (z.B. der berühmte «San Francisco Sauerteig») zeigt eine aktuelle Studie, dass der geografische Standort wenig Einfluss hat auf die mikrobielle Vielfalt im Sauerteig. Stattdessen hängt die Vielfalt der Mikroben eher davon ab, wie die Starterkultur hergestellt wurde und wie sie im Laufe der Zeit gepflegt wird (Landis *et al.*, 2021).

### Mikrobiota des Sauerteigs

#### Bakterien

Die Mehle sind hauptsächlich durch stoffwechselaktive Gattungen besiedelt, die zu den Phyla der *Proteobacteria* (*Acinetobacter*, *Pantoea*, *Pseudomonas*, *Comamonas*, *Enterobacter*, *Erwinia* und *Sphingomonas*) oder der *Bacteroidetes* (*Chryseobacterium*) gehören. Ihre relative



**Abb. 2** | Herstellung von reifem Sauerteig nach «französischer Art» flankiert von einer grafischen Darstellung der typischen Dynamik der verschiedenen darin vorkommenden Gruppen von Mikroorganismen. Für jede mikrobielle Gruppe ist die Dunkelheit der Balken direkt proportional zur Zelldichte in einer bestimmten Phase der Herstellung (in Anlehnung an Minervini *et al.*, 2014)

Häufigkeit variiert mit dem Mehl. Gut ein Tag nach der Vermehrung ist diese Population mit Ausnahme der *Enterobacteriaceae* fast vollständig gehemmt. Obwohl Mitglieder des Phylum *Firmicutes* in den Mehlen in sehr geringen oder mittleren relativen Häufigkeiten vorhanden sind, werden sie schon nach einem Tag der Vermehrung dominant. Bei den *Firmicutes* dominieren ganz stark die Milchsäurebakterien (Ercolini *et al.*, 2013).

Mit dem Reifegrad eines Sauerteigs nimmt die Vielfalt der Bakteriengattungen in der Sauerteiggemeinschaft ab. Die Vielfalt der Arten und Stämme kann hingegen mit der Zeit zunehmen (Gobbetti *et al.*, 2016). Die Entwicklung des Mikrobioms in Sauerteigkulturen ist in der Literatur gut beschrieben und umfasst drei Phasen: (1) einen Eintrag verschiedener mikrobieller Spezies, die mit denen verwandt sind, die natürlicherweise im Mehl vorhanden sind, (2) eine zunehmende Präsenz sauer-teigspezifischer Gattungen (z.B. *Fructilactobacillus*, *Lactobacillus*, *Companilactobacillus*, *Ligilactobacillus*, *Levilactobacillus*, *Lentilactobacillus*, *Lacticaseibacillus*, *Limosilactobacillus*, *Pediococcus* und *Weissella*), und (3) eine Dominanz gut angepasster, vor allem heterofermentativer Arten (De Vuyst & Neysens, 2005; Gobbetti *et al.*, 2016). Die Veränderungen in der Vielfalt und Zusammensetzung, die mit der Reifung von Sauerteigen auftreten, sind zumindest teilweise auf die Produktion organischer Säuren durch Milchsäurebakterien zurückzuführen, die Gattungen benachteiligen, die nicht säuretolerant sind. Milchsäurebakterien können zudem das Wachstum anderer Mikroorganismen auch durch die Bildung von Verbindungen wie Bacteriocinen und antifungalen Peptiden hemmen (Minervini *et al.*, 2014). Es gibt Hinweise darauf, dass die dreiphasige Entwicklung der Arten in Sauerteigen, die kein Weizenmehl enthalten, unterschiedlich abläuft (Calvert *et al.*, 2021).

In der Literatur über Sauerteig werden mehr als 60 gängige Arten von Milchsäurebakterien beschrieben, darunter *Fructilactobacillus sanfranciscensis*, *Levilactobacillus brevis*, *Limosilactobacillus fermentum*, *Lactiplantibacillus plantarum*, *Leuconostoc mesenteroides*, *Weissella cibaria* und *Weissella confusa*; allerdings kommen nicht notwendigerweise alle diese Arten in einem bestimmten Starter vor. In der Tat werden die meisten reifen Sauerteig-Kulturen von einer bis drei Bakterienarten dominiert. Dabei kommt *F. sanfranciscensis* besonders häufig vor und ist meist auch dominant (Comasio *et al.*, 2020; Landis *et al.*, 2021; Minervini *et al.*, 2012). Eine Genomanalyse von *F. sanfranciscensis* hat gezeigt, dass das Genom zwar das kleinste innerhalb der Familie der *Lactobacillaceae* ist (ca. 1,3 Mbp), die ribosomalen RNA-Operons aber in der höchsten Dichte aller bekannten

Genome freilebender Bakterien vorhanden sind. Diese Eigenschaft könnte es diesem Bakterium ermöglichen, rasch auf die wechselnden Bedingungen des Sauerteigs zu reagieren und ein schnelles Wachstum mit einem fermentativen Stoffwechsel einzuleiten (Vogel *et al.*, 2011). Eine weitere Studie verdeutlichte die hohe Anpassungsfähigkeit von *L. sanfranciscensis* an sehr sauren Sauerteig (Lhomme *et al.*, 2015).

Die relative Häufigkeit, Aktivität und Vielfalt heterofermentativer gegenüber homofermentativen Milchsäurebakterien hat einen grossen Einfluss auf die Eigenschaften von Sauerteigkulturen. Bei der homofermentativen Milchsäuregärung entsteht einzig Milchsäure, bei der heterofermentativen zusätzlich Essigsäure, Ethanol und CO<sub>2</sub>. Somit tragen die heterofermentativen Arten wie *F. sanfranciscensis* im Vergleich zu den homofermentativen Arten stärker zum Aufgehen des Teigs bei, indem sie durch die Produktion von zusätzlichem Kohlendioxid die Sauerteigbildung durch die Hefen ergänzt. Reife Sauerteige werden in der Regel von heterofermentativen Milchsäurebakterien dominiert (De Vuyst & Neysens, 2005).

In Sauerteig können ebenfalls Essigsäurebakterien vorkommen, wenn auch deutlich weniger häufig als Milchsäurebakterien. Sie sind negativ mit *F. sanfranciscensis*, aber positiv mit einigen Hefen assoziiert (Comasio *et al.*, 2020). Es ist wenig bekannt, welche Faktoren ihr Vorhandensein beeinflussen (Di Cagno *et al.*, 2014). Die Essigsäurebakterien sind eine meist übersehene Gruppe im Sauerteigmikrobiom. Sie werden in den Literaturübersichten über die mikrobielle Vielfalt von Sauerteig häufig nicht oder nur am Rande behandelt. Variationen beim Aufgehen eines Teiges und auch bei den Aromen der Sauerteigprodukte können weitgehend mit der Dynamik der Essigsäurebakterien erklärt werden (Landis *et al.*, 2021).

Jahrzehntelang konzentrierte sich die Forschung auf die Steigerung der organischen Säureproduktion in beimpften Sauerteigen (Typ II), die schliesslich mit Bäckerhefe (*Saccharomyces cerevisiae*) oder säuretoleranten Hefen zur Gasbildung ergänzt wurden.

Organische Säuren sind ein wichtiges Fermentationsprodukt und beeinflussen die Struktur des Gluten-Netzwerks, die Elastizität des Teigs und verschiedene sensorische Eigenschaften, die Sauerteigprodukte auszeichnen. Art und Menge der organischen Säuren in einem Sauerteig sind abhängig von der Zusammensetzung des Mikrobioms und von den Züchtungsbedingungen, wie z.B. Gärzeit, Temperatur und Teigausbeute. Die Fermentierung von Sauerteigkulturen bei niedrigen Temperaturen über einen langen Zeitraum führt zu einer höheren

Essigsäurebildung und verstärkt den typischen würzigen Geschmack von Sauerteigprodukten (De Vuyst *et al.*, 2016). Essigsäure wird häufig auch mit einer erhöhten Hefeaktivität in Verbindung gebracht, da Hefen Fruktose freisetzen, die heterofermentative Milchsäurebakterien dann zur Herstellung von Essigsäure verwenden (Siepmann *et al.*, 2019). Es wird aber auch beschrieben, dass Essigsäure die Hefen in Sauerteigstartern stärker hemmt als Milchsäure (Minervini *et al.*, 2012). Studien über spontane Bäckereistarter bestätigen, dass eine Fermentierung bei niedrigen Temperaturen tatsächlich mit einer verringerten Hefeaktivität einhergeht und erhöhte Essigsäurewerte mit einer geringeren Hefezelldichte korrelieren (Di Cagno *et al.*, 2014). Sauerteigstarter mit niedrigem pH-Wert oder kaltfermentierte Sauerteige sind nur dann brauchbare Triebmittel, wenn sie mit Bäckerhefe ergänzt werden oder wenn sie von streng säuretoleranten Hefen wie *Kazachstania humilis* dominiert werden (De Vuyst *et al.*, 2016).

Wenn ein Typ-I-Starter als einziges Triebmittel in Sauerteigbrot verwendet wird, muss sein Säuregehalt daher kontrolliert werden, um die Hefeaktivität bestmöglich zu unterstützen. In der Praxis wird ein reifer Sauerteigstarter, der seinen Höhepunkt überschritten hat, übermässig herb, sauer und scharf. Zudem werden weniger Blasen produziert (d.h. eine geringere CO<sub>2</sub>-Produktion). Anhand der Aromen eines Starters kann eine Bäckerin oder ein Bäcker erkennen, wie lebendig oder «bereit» ein Starter für die Verwendung in traditionellen Backverfahren ist. Allerdings ist es für Bäcker oft schwierig zu erkennen, ob die organische Säure in ihren Sauerteigprodukten stark milch- oder essigsäurehaltig ist (Calvert *et al.*, 2021).

Es gibt Hinweise, dass die Sauerteigfermentation die Elastizität, Viskosität und Dehnbarkeit von Teig im Vergleich zu Teig, der hauptsächlich mit Bäckerhefe gesäuert wurde, verbessert (Yildirim-Mavis *et al.*, 2019). Die Rheologie von Brotteigen steht in engem Zusammenhang mit der Struktur des Glutennetzwerks (Coda *et al.*, 2014). Verschiedene Milchsäurebakterien, wie z.B. *Limosilactobacillus reuteri* oder *Lactiplantibacillus plantarum* können Exopolysaccharide bilden, die als Hydrokolloide zur Verbesserung der Struktur von Brot beitragen können (Galle & Arendt, 2014).

### Hefen

Hefen sind einzellige Pilze, die sich klonal vermehren können, aber nicht in der Lage sind, echte Hyphen zu bilden, weshalb sie sich gut für die Brotherstellung eignen. Mit der Produktion von CO<sub>2</sub> übernehmen sie eine

entscheidende Rolle für die Sauerteigbildung. Im Laufe der globalen Geschichte des Backens wurden Hefen darauf selektioniert, dass sie eine schnelle Fermentation und eine maximale CO<sub>2</sub>-Produktion begünstigen (Bigey *et al.*, 2021). Hefen produzieren verschiedene Klassen von Alkoholen, Estern und organischen Säuren, die sowohl die Aktivität der Bakterien als auch den Flavor des Sauerteigs beeinflussen (De Vuyst *et al.*, 2016).

Zu den Sauerteighefen gehören Arten verschiedener Gattungen innerhalb der Ordnung *Saccharomycetales*. In der verfügbaren Literatur sind rund 40 verschiedene Hefearten in der Sauerteigumgebung beschrieben worden, wobei einige Arten erstmals in Sauerteigstartern entdeckt und benannt wurden. Von dieser potenziellen Vielfalt enthält der durchschnittliche Starter jedoch typischerweise nur relativ wenige Arten – in vielen Fällen nur eine oder zwei, manchmal überhaupt keine Hefen (Landis *et al.*, 2021). Zu den üblichen Sauerteighefen gehören unter anderem *Saccharomyces cerevisiae*, *Kazachstania humilis*, *Candida krusei*, *Kazachstania exigua*, *Torulaspora delbrueckii*, *Wickerhamomyces anomalus* und *Pichia kudriavzevii* (Ercolini *et al.*, 2013). *S. cerevisiae* wird oft als die «klassische» Sauerteighefe angesehen, da sie in den meisten Startern dominant vorhanden ist und oft mit den ersten Sauerteigbroten in Verbindung gebracht wird (Landis *et al.*, 2021). In einer Studie aus Frankreich gehörten zwei Drittel der identifizierten Sequenzen aus Sauerteigen zu den *Saccharomycetales*, hauptsächlich zur Gattung *Kazachstania* (Urien *et al.*, 2019).

### Entwicklung und Pflege des Sauerteigs

Obwohl von einigen sehr alten Sauerteigen berichtet wird, welche offenbar dauerhafte, dominante Mikrobiota beherbergen, ist das Sauerteig-Ökosystem im Laufe der Zeit oftmals wenig stabil (Minervini *et al.*, 2014). Die Praxis und das Wissen der Bäcker in Bezug auf die Entwicklung und Pflege von Sauerteigen ist eine Form des traditionellen ökologischen Wissens. Sie kann die ursprüngliche Zusammensetzung der Mikroorganismen, die Dynamik des Mikrobioms und/oder die endgültigen Anteile der vorhandenen Mikroorganismen verändern. Damit wird auch der Stoffwechsel und die Leistung des Sauerteigs beeinflusst. Die einflussreichsten Parameter sind dabei die Mehlsorte, die Hydratation, die Temperatur, die Zeit, die «Wiederfütterung» (durch Zugabe von frischem Mehl) sowie verschiedene Umweltfaktoren (Calvert *et al.*, 2021). Die mikrobielle Artenvielfalt der Sauerteige wird auch stark durch die Hausmikrobiota des Herstellers beeinflusst (Comasio *et al.*, 2020).

## Herstellungsparameter

### Einfluss des Mehles

Durch das Mehl werden Nährstoffe (Kohlenhydrate und Aminosäuren) und Mikroorganismen eingebracht. Es bestimmt auch wesentlich die Backeigenschaften, vor allem über die Menge und die Art der Proteine. Das Mikrobiom wird auch durch sekundäre Pflanzenstoffe (z.B. Phenolsäuren), Enzyme (z.B. Amylase) sowie Mineralstoffe und Spurenelemente beeinflusst (Minervini *et al.*, 2014). Amylase spaltet komplexe Kohlenhydrate in fermentierbare Zucker auf, was eine schnelle bakterielle Fermentation der Sauerteigkultur begünstigt und über einen kürzeren Fermentationszeitraum die Ansiedlung säuretoleranter Arten fördert (Yildirim-Mavis *et al.*, 2019). Mehltypen unterscheiden sich in ihrer Amylase-Konzentration. Sauerteige mit einer hoher Amylase-Aktivität (z.B. Roggenmehl) säuern schneller; dies kann zu einer verringerten Hefeaktivität, einem stärkeren sauren Geschmack und zu einer längeren Haltbarkeit führen. Durch häufigeres Nachfüttern können die Hefen unterstützt werden (Calvert *et al.*, 2021).

Verschiedene Weizensorten verändern den Sauerteig und dessen Backeigenschaften. Immer beliebter werden nicht-traditionelle Weizensorten wie z.B. Einkorn und Emmer. Das Vorhandensein oder Fehlen des Kleie-Anteils des Getreides beeinflusst die mikrobielle Ökologie in einer Weise, die noch nicht vollständig geklärt ist (Minervini *et al.*, 2012).

Ein Trend, der sowohl für die Backwarenindustrie als auch für die Verbraucher immer attraktiver wird, ist die Verwendung nicht konventioneller Mehle (Nicht-Weizen-Getreide und Pseudo-Getreide wie z.B. Quinoa, Amaranth oder Buchweizen) für die Herstellung traditioneller oder neuartiger Produkte, die sich durch einen besonderen Geschmack und einen besseren Nährwert auszeichnen (Coda *et al.*, 2014). Die Herausforderung bei der Fermentierung solcher Getreidesorten besteht darin, gute technologische und sensorische Eigenschaften mit ernährungsphysiologischen und gesundheitlichen Vorteilen zu kombinieren. Im Vergleich zu ihrer grossen Vielfalt haben sich nur wenige Studien mit anderen Getreidesorten als Weizen befasst.

### Hydratation

Das im Sauerteig-Starter verfügbare Wasser wird als Hydratation (d.h. der prozentuale Anteil von Wasser zu Mehl) oder als Teigausbeute (d.h. das Verhältnis von Mehl zu Wasser bei Verwendung von 100 g Mehl) bezeichnet. Die Hydratation ist für die mikrobielle Ökologie und ihre Stoffwechselfunktion von grosser Bedeutung: je mehr

verfügbares Wasser, desto schneller diffundieren Nährstoffe und Enzyme (De Vuyst *et al.*, 2014). Tendenziell fördert eine starke Hydratation eher die Milchsäurebakterien und eine verminderte Hydratation eher die Hefen (Di Cagno *et al.*, 2014). Bäcker können die Hydratation leichter und objektiver messen als den Säuregehalt, den sie meist subjektiv und sensorisch wahrnehmen.

Die Poolisch (oder Pouliche) ist ein flüssiger Hefe-Vorteig, der aus ca. 1/3 Mehl und ca. 2/3 Wasser, meist ohne Salz sowie einer kleinen Menge Hefe hergestellt wird. Die Herstellung mit einer Poolisch zielt darauf ab, glutenbildende Proteine wie Gliadin oder Glutenin aufzuschliessen. Wegen des hohen Wasseranteiles kann das Gluten komplett verquellen. Erfahrungen aus der Praxis deuten darauf hin, dass die Poolisch auch einen grossen Einfluss auf den Geschmack und das Aroma haben kann (Hernández-Figueroa *et al.*, 2022).

### Fermentationstemperatur

Die Temperatur beeinflusst die Zusammensetzung des Mikrobioms, das Wachstum (Zelldichte) und die mikrobielle Aktivität (Produktion von organischen Säuren, flüchtigen Stoffen und CO<sub>2</sub>) in Abhängigkeit von jahreszeitlichen Schwankungen und Einflussfaktoren aus der Backumgebung (De Vuyst *et al.*, 2014).

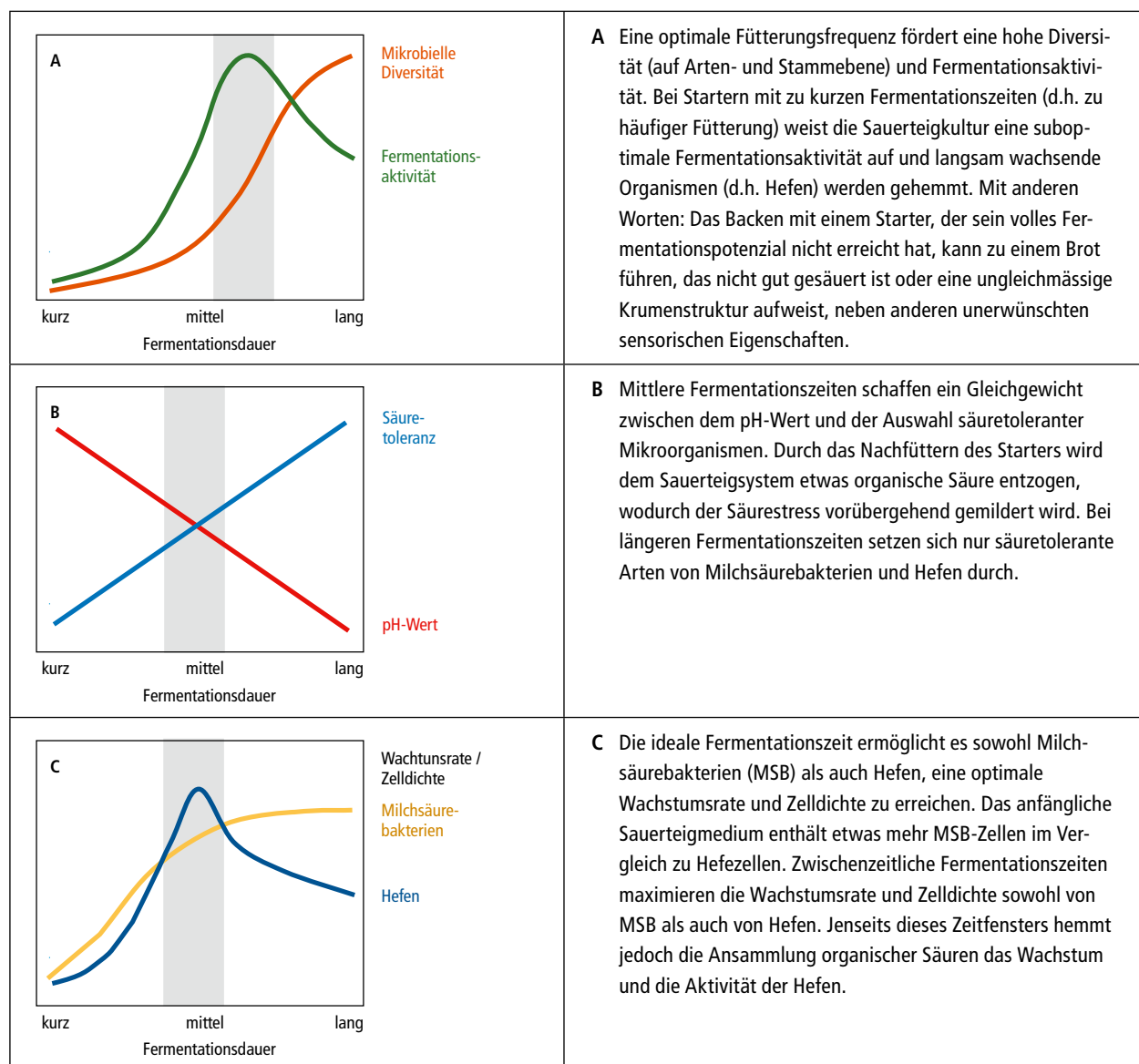
Die «Fermentationstemperatur» bezieht sich eigentlich auf mehrere Temperaturen: (a) die Temperatur, bei der der Starter fermentiert wird, (b) die Temperatur, bei der er wieder gefüttert wird, und (c) die Temperatur, bei der er in Brotrezepten verwendet wird. Diese verschiedenen Temperaturen können unabhängig voneinander variieren. Darüber hinaus können Bäcker einen Starter zwischen den Fütterungen im Kühlschrank aufbewahren, oder vor der erneuten Fütterung oder der Verwendung in einem Brotrezept eine «Ruhezeit» bei Raumtemperatur einplanen. Die Bäcker können sogar die Temperaturen der Zutaten verändern, um die Fermentationsgeschwindigkeit zu steuern. In den Sommermonaten können Bäcker zum Beispiel extrem kalte Zutaten wie Eiswasser und gekühltes Mehl verwenden, um die Geschwindigkeit einer «heissen» Fermentation zu verlangsamen (Di Cagno *et al.*, 2014).

Wärmere Fermentationen (>30°C) begünstigen die bakterielle Aktivität und die Produktion organischer Säuren. Es gibt Studien, bei denen wärmere Sauerteigfermentationen (z.B. 20–37°C) *Lactobacillaceae* begünstigten, verglichen mit kühleren Fermentationen (z.B. 4–15°C), die *Fructilactobacillus*-, *Leuconostoc*- und *Weissella*-Arten fördern können (Calvert *et al.*, 2021). In spontan gegärten Sauerteigen aus Roggenmehl, die bei 30°C fermentiert wurden, dominierten nach 56 Nach-

fütterungen fakultativ heterofermentative Milchsäurebakterien, während in Sauerteigen, die bei 20 °C fermentiert wurden, sowohl obligat als auch fakultativ heterofermentative Milchsäurebakterien dominierten (Bessmeltseva *et al.*, 2014). Obligat heterofermentative Milchsäurebakterien bilden etwas mehr Essigsäure, insgesamt ist ihre Säureproduktion meist etwas kleiner im Vergleich mit den fakultativ heterofermentativen Milchsäurebakterien (Sevgili *et al.*, 2023). Höhere Temperaturen begünstigen die Milchsäureproduktion und führen zu blumigen und fruchtigen Aromen, während niedrigere Temperaturen mit Essigsäure sowie herben und ranzigen Aromen in Verbindung gebracht werden (Siepmann *et al.*, 2019).

## Zeit

Zwei Zeitfaktoren sind für Sauerteigstarter potenziell wichtig. Der erste Faktor ist das Alter eines Starters, gemessen an der Zeit, in der er entwickelt wurde. Sauerteige können Dutzende oder sogar Hunderte von Jahren alt sein, und die täglichen Fütterungspraktiken und Fermentationszeiten können variieren, was zu einem sich ständig weiterentwickelnden mikrobiellen System führt. Es wird vermutet, dass das Gesamalter eines Sauerteigs einen Einfluss darauf hat, welche Mikroorganismen vorhanden sind. In einer italienischen Studie wurden leicht ansteigende Hefezahlen über einen Zeitraum von einem Jahr festgestellt, was darauf hindeutet, dass ältere Star-



**Abb. 3** | Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und mikrobiellem Wachstum/Funktion, wobei die optimalen Zeitfenster grau hervorgehoben sind (adaptiert nach Calvert *et al.*, 2021)

ter möglicherweise bessere Sauerteigmittel sind (Minervini *et al.*, 2014).

Der zweite Zeitfaktor bezieht sich auf die Zeit seit der Fütterung, die oft als Häufigkeit der Wiederfütterung ausgedrückt wird (z.B. 12 Stunden, 24 Stunden, alle zwei Wochen). Mit jeder Fütterung/Auffrischung werden dabei neue Arten aus verschiedenen Quellen eingeführt und alle Mikroorganismen brauchen Zeit, um sich an die Sauerteigkultur anzupassen, bevor sie ihre maximale Fermentationsaktivität erreichen (Lattanzi *et al.*, 2014). Häufige Fütterungen führen zu einer Selektion von schnell fermentierenden Arten. Langsam wachsende Hefen sind eher bei längeren Fermentationszeiten (niedrigeren Fütterungsfrequenzen) erfolgreich. Längere Fermentationszeiten fördern ebenfalls säuretolerantere Arten, wie z.B. *L. plantarum*, *L. fermentum* und *L. reuteri* (De Vuyst *et al.*, 2014).

Die «ideale» Fermentationszeit ist subjektiv, da manche eher scharfe, säuerliche Sauerteigbrote bevorzugen, die aus einer längeren Fermentation resultieren (Van Kerrebroeck *et al.*, 2018).

#### Menge Sauerteigstarter und weitere Herstellungsparameter

Die Verwendung von mehr Sauerteigstarter in einem Brotrezept kann das Aromaprofil des Brotes stark beeinflussen und zu saureren Brotteigen führen (Pétel *et al.*, 2017). Es wurde auch beobachtet, dass der Anteil des in einem Brotrezept verwendeten Starters positiv mit der Hefezelldichte und der Ethanolproduktion korreliert (Lattanzi *et al.*, 2014).

Zusätzlich zu den oben genannten Faktoren können auch unterschiedliche Verfahren beim Mischen, Mahlen und Lagern des Mehles, die unmittelbare Umgebung des Starters, der Umfang der Brotherstellung und die Verwendung von Zusatzstoffen die mikrobielle Ökologie eines Sauerteigstarters beeinflussen. Hefen können Sauerstoff aus dem Kneten des Teiges für ihren Stoffwechsel nutzen, und einige Hefen, wie *Pichia kudriavzevii*, benötigen sogar Sauerstoff (De Vuyst *et al.*, 2014). Gleichzeitig kann der Sauerstoff auch zur Oxidation von Mehlfetten und zur Umwandlung von Ethanol in Acetat durch Essigsäurebakterien beitragen, was sich wiederum auf den Flavor der Sauerteigprodukte auswirken kann (Van Kerrebroeck *et al.*, 2018).

Auch Zutaten wie Fruchtsaft, Essig, Honig oder überreife Früchte können die Mikroorganismen im Sauerteig beeinflussen und zu einem anderen metabolischen Potenzial des Starters führen, indem sie sofort verfügbare Nährstoffe liefern und die mikrobielle Diversität erhöhen (Calvert *et al.*, 2021; Minervini *et al.*, 2014).

## Eigenschaften von Sauerteigprodukten

### Sensorische Eigenschaften

Nach derzeitigem Kenntnisstand stammen die flüchtigen Bestandteile des Sauerteigs und andere Aromavorläuferverbindungen aus drei Prozessen: (1) Lipidoxidation, (2) Bräunungsreaktionen und (3) Fermentation (Pétel *et al.*, 2017). Die Lipidoxidation wird durch das Mischen und Belüften der Sauerteigkultur ausgelöst, wodurch Sauerstoff zugeführt und die Oxidation der Mehllipide gefördert wird. Mehle mit unterschiedlichen Lipidprofilen führen zu einzigartig schmeckenden Broten. Dies erklärt auch die erheblichen Unterschiede bei den flüchtigen Stoffen in Sauerteigbroten aus Weizen- bzw. Roggenmehl. Bei den Bräunungsreaktionen reagieren Amine und Saccharide miteinander und bilden Stoffe, die zu Röst- und Karamellaromen und verschiedenen braunen Pigmenten auf der Brotkruste führen. Schliesslich erzeugen die verschiedenen Stoffwechselwege, die mit der Fermentation verbunden sind, viele verschiedene Verbindungen. Insgesamt werden die sensorischen Eigenschaften von Sauerteigbroten weitgehend von den Mikroorganismen und den Bedingungen bei der Züchtung des Sauerteigstarters geprägt (Calvert *et al.*, 2021).

Die Aromabildung ist auch beim Sauerteig ein komplexer Vorgang. Es ist nur wenig bekannt, welche Mikrobenarten oder -stämme welche spezifischen Metaboliten zu einem bestimmten Zeitpunkt produzieren. In der Literatur ist zwar die Bildung von bestimmten flüchtigen Stoffen und Aromen durch spezifische Hefen beschrieben. So wird beispielsweise *S. cerevisiae* mit balsamischen, malzigen, honigartigen, rosigen und buttrigen Aromen in Verbindung gebracht, während *K. humilis* zu fruchtigen, grünen Aromen führen soll (Liu *et al.*, 2018). Aber selbst wenn bekannt ist, dass *K. humilis* säure- und kältetolerant ist, riechen kaltfermentierte Sauerteigstarter nicht zwangsläufig «fruchtig».

Die meisten Forschungsarbeiten untersuchten den Einfluss der Mikrobiologie des Sauerteigs auf die sensorischen Eigenschaften der Sauerteigbrote mittels der Zugabe von ausgewählten Bakterien oder Hefen. Dieses Vorgehen berücksichtigt jedoch nicht die Auswirkungen spontan vorkommender Organismen, der Co-Fermentation oder verschiedener traditioneller Herstellungsbedingungen auf das Sauerteigsystem (Calvert *et al.*, 2021). Ernährungsphysiologische und gesundheitliche Aspekte Getreideprodukte sind Grundnahrungsmittel, die bei der menschlichen Ernährung eine immense Bedeutung haben. Ihre Präferenz ist v.a. in den Industriestaaten abnehmend, u.a. aufgrund des Vorhandenseins von Glu-



tenproteinen und anderen Verbindungen wie Amylase-Trypsin-Inhibitoren und fermentierbaren kurzkettigen Kohlenhydraten. Gluten beeinträchtigt den Dünndarm von Menschen mit Zöliakie und löst über eine Autoimmunreaktion eine Darmentzündung aus, die eine Kaskade von Gesundheitsstörungen verursacht. Etwa 1 von 100 Personen ist von Zöliakie betroffen. Gluten ist ein Sammelbegriff für Proteine (Klebereiweisse), die in den Getreidesorten Weizen (inkl. Einkorn und Emmer), Dinkel (inkl. Ur-Dinkel), Grünkern, Gerste und Roggen enthalten sind. Zu den glutenfreien Getreiden gehören Hirse, Reis, Mais, Buchweizen, Quinoa und Amaranth. Amylase-Trypsin-Inhibitoren und fermentierbare kurzkettige Kohlenhydratverbindungen, die zusammen mit Gluten in der Matrix von Lebensmitteln auf Getreidebasis vorkommen, wurden mit verschiedenen gastrointestinalen Symptomen bei nicht-zöliakischer Glutensensitivität in Verbindung gebracht. Da sich die Symptome in gewisser Weise überschneiden, hat der Zusammenhang zwischen Zöliakie und Reizdarmsyndrom in letzter Zeit grosses Interesse in der Ernährungsforschung gefunden (Coda *et al.*, 2014; Graça *et al.*, 2021).

Die Ansäuerung durch Milchsäurebakterien und Hefen ist ein Schlüsselfaktor für die Aktivierung verschiedener Getreideenzyme sowie für die Synthese mikrobieller Metaboliten, die die funktionellen und gesundheitsfördernden Merkmale der daraus hergestellten Sauerteigprodukte positiv beeinflussen. Über die Rolle der Mikroorganismen bei der Senkung des Gehaltes an Gluten, Amylase-Trypsin-Inhibitoren und fermentierbaren kurzkettigen Kohlenhydraten in Sauerteigbrot ist noch wenig bekannt. Der Abbau des toxischen 33-mer-Peptids (gilt als das immunogenste Peptid bei der Auslösung von Zöliakie) ist stammspezifisch möglich und damit sehr abhängig von den verwendeten Milchsäurebakterienstämmen im Sauerteig (Engström *et al.*, 2015). In einer einzelnen Studie führte die synergetische proteolytische Aktivität zwischen getreideeigenen endogenen Proteasen und stammspezifischen intrazellulären Peptidasen der Milchsäurebakterien zu einem vollständigen Abbau von Gluten während der Sauerteigfermentation (Reale *et al.*, 2021). Auch wenn die Verwendung von Sauerteig zu einem weitgehenden Abbau des Glutennetzwerks beitragen kann, reichen die erreichten Werte nicht aus, um sie als sichere Produkte für die Ernährung von Zöliakie-Patienten auszuloben (Muir *et al.*, 2019).

Trotz der fehlenden Bestätigung durch klinische Studien können Sauerteigprodukte wahrscheinlich eine wichtige Rolle bei der Entwicklung gesünderer Backwaren für Menschen mit nicht-zöliakischen klinischen Symptomen

wie Patienten mit Reizdarmsyndrom spielen (Laatikainen *et al.*, 2017). Mehr Forschung über die Beziehung zwischen Mikroorganismen, Rheologie und Glutengehalt könnte uns helfen, die Ernährungsqualität von Sauerteigbrot besser zu verstehen und zu optimieren (Graça *et al.*, 2021).

Die Verwendung von Nicht-Weizen-Getreide und Pseudogetreide wie z.B. Hirse oder Buchweizen ist ernährungsphysiologisch interessant, da sie eine bessere gesundheitliche Zusammensetzung aufweisen, insbesondere im Hinblick auf die in den Körnern enthaltenen Nebenbestandteile (Ballaststoffe, resistente Stärke, Mineralstoffe, Vitamine, Phenolverbindungen). Ausserdem eignen sich viele von ihnen (z.B. Dinkel, Emmer, Teff oder Fonio) für den Anbau ohne den Einsatz von Pestiziden unter schwierigen ökologischen Bedingungen und in marginalen Anbaugebieten (Coda *et al.*, 2014).

## Schlussfolgerungen

Mikrobielle Sauerteig-Gemeinschaften können sowohl einfach, als auch komplex zusammengesetzt sein. Spontane Fermentationen führen tendenziell zu eher komplexen Systemen, wogegen der Zusatz von ausgewählten Starter-Mikroorganismen zu eher einfachen mikrobiellen Systemen führt.

Weitere Studien müssen durchgeführt werden, um die verborgenen Mechanismen aufzudecken, die der mikrobiellen Zusammensetzung, Dynamik und Stabilität von Sauerteig zugrunde liegen. Das Verständnis solcher Mechanismen ist unabdingbar, um die am besten geeigneten Bedingungen zu ermitteln, die es ermöglichen, einen bestimmten traditionellen Sauerteig als stabiles mikrobielles Ökosystem zu erhalten und so die typischen Merkmale des entstehenden Produkts im Laufe der Zeit zu bewahren.

In Zukunft muss die Lebensmittelverarbeitung mehr auf einer natürlicheren und nachhaltigeren Produktion und der Verringerung von Lebensmittelabfällen basieren. Sauerteigfermentation unter Verwendung von Vollkornmehl hat ein grosses Potenzial bei den gesundheitlichen Wirkungen, bei den Anforderungen aus der Kreislaufwirtschaft und bei der Verkleinerung des ökologischen Fussabdrucks. Künftige Anstrengungen sollten sich daher auf die Optimierung von Sauerteig-Fermentationen konzentrieren, bei denen je nach den funktionellen und ernährungsphysiologischen Eigenschaften des Rohstoffs und den gewünschten Eigenschaften des Lebensmittels spezifische Milchsäurebakterien und Hefen gezielt eingesetzt oder selektiv gefördert werden. ■

## Literaturverzeichnis

- Bessmeltseva, M., Viiard, E., Simm, J., Paalme, T., & Sarand, I. (2014). Evolution of Bacterial Consortia in Spontaneously Started Rye Sourdoughs during Two Months of Daily Propagation. *PLoS One*, *9*(4), e95449. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095449>
- Bigey, F., Segond, D., Friedrich, A., Guezenc, S., Bourgeois, A., Huyghe, L., Agier, N., Nidelet, T., & Sicard, D. (2021). Evidence for Two Main Domestication Trajectories in *Saccharomyces cerevisiae* Linked to Distinct Bread-Making Processes. *Current Biology*, *31*(4), 722-732.e725. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.11.016>
- Calvert, M. D., Madden, A. A., Nichols, L. M., Haddad, N. M., Lahne, J., Dunn, R. R., & McKenney, E. A. (2021). A review of sourdough starters: ecology, practices, and sensory quality with applications for baking and recommendations for future research. *PeerJ*, *9*, e11389. <https://doi.org/10.7717/peerj.11389>
- Coda, R., Di Cagno, R., Gobbetti, M., & Rizzello, C. G. (2014). Sourdough lactic acid bacteria: Exploration of non-wheat cereal-based fermentation. *Food Microbiology*, *37*, 51-58. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2013.06.018>
- Comasio, A., Verce, M., Van Kerrebroeck, S., & De Vuyst, L. (2020). Diverse Microbial Composition of Sourdoughs From Different Origins [Original Research]. *Frontiers in Microbiology*, *11*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01212>
- De Vuyst, L., Harth, H., Van Kerrebroeck, S., & Leroy, F. (2016). Yeast diversity of sourdoughs and associated metabolic properties and functionalities. *International Journal of Food Microbiology*, *239*, 26-34. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2016.07.018>
- De Vuyst, L., & Neysens, P. (2005). The sourdough microflora: biodiversity and metabolic interactions. *Trends in Food Science & Technology*, *16*(1), 43-56. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2004.02.012>
- 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 Microbiology*, *37*, 11-29. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2013.06.002>
- Di Cagno, R., Pontonio, E., Buchin, S., De Angelis, M., Lattanzi, A., Valerio, F., Gobbetti, M., & Calasso, M. (2014). Diversity of the Lactic Acid Bacterium and Yeast Microbiota in the Switch from Firm- to Liquid-Sourdough Fermentation. *Applied and Environmental Microbiology*, *80*(10), 3161-3172. <https://doi.org/10.1128/AEM.00309-14>
- Engström, N., Sandberg, A. S., & Scheers, N. (2015). Sourdough fermentation of wheat flour does not prevent the interaction of transglutaminase 2 with  $\alpha$ 2-gliadin or gluten. *Nutrients*, *7*(4), 2134-2144. <https://doi.org/10.3390/nu7042134>
- Ercolini, D., Pontonio, E., De Filippis, F., Minervini, F., La Storia, A., Gobbetti, M., & Di Cagno, R. (2013). Microbial Ecology Dynamics during Rye and Wheat Sourdough Preparation. *Applied and Environmental Microbiology*, *79*(24), 7827-7836. <https://doi.org/10.1128/AEM.02955-13>
- Galle, S., & Arendt, E. K. (2014). Exopolysaccharides from Sourdough Lactic Acid Bacteria. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, *54*(7), 891-901. <https://doi.org/10.1080/10408398.2011.617474>
- Gobbetti, M., Minervini, F., Pontonio, E., Di Cagno, R., & De Angelis, M. (2016). Drivers for the establishment and composition of the sourdough lactic acid bacteria biota. *International Journal of Food Microbiology*, *239*, 3-18. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2016.05.022>
- Graça, C., Lima, A., Raymundo, A., & Sousa, I. (2021). Sourdough Fermentation as a Tool to Improve the Nutritional and Health-Promoting Properties of Its Derived-Products. *Fermentation*, *7*(4). <https://www.mdpi.com/2311-5637/7/4/246>
- Hernández-Figueroa, R. H., Mani-López, E., & López-Malo, A. (2022). Antifungal Capacity of Poolish-Type Sourdough Supplemented with *Lactiplantibacillus plantarum* and Its Aqueous Extracts In Vitro and Bread. *Antibiotics (Basel)*, *11*(12). <https://doi.org/10.3390/antibiotics11121813>
- Laatikainen, R., Koskenpato, J., Hongisto, S.-M., Lopenen, J., Poussa, T., Huang, X., Sontag-Strohm, T., Salmenkari, H., & Korpela, R. (2017). Pilot Study: Comparison of Sourdough Wheat Bread and Yeast-Fermented Wheat Bread in Individuals with Wheat Sensitivity and Irritable Bowel Syndrome. *Nutrients*, *9*(11). <https://doi.org/10.3390/nu9111215>
- Landis, E. A., Oliverio, A. M., McKenney, E. A., Nichols, L. M., Kfoury, N., Biango-Daniels, M., Shell, L. K., Madden, A. A., Shapiro, L., Sakunala, S., Drake, K., Robbat, A., Booker, M., Dunn, R. R., Fierer, N., & Wolfe, B. E. (2021). The diversity and function of sourdough starter microbiomes. *eLife*, *10*, e61644. <https://doi.org/10.7554/eLife.61644>
- Lattanzi, A., Minervini, F., & Gobbetti, M. (2014). Assessment of comparative methods for storing type-I wheat sourdough. *LWT - Food Science and Technology*, *59*(2, Part 1), 948-955. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2014.06.032>
- Lhomme, E., Lattanzi, A., Dousset, X., Minervini, F., De Angelis, M., Lacaze, G., Onno, B., & Gobbetti, M. (2015). Lactic acid bacterium and yeast microbiotas of sixteen French traditional sourdoughs. *International Journal of Food Microbiology*, *215*, 161-170. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2015.09.015>
- Liu, T., Li, Y., Sadiq, F. A., Yang, H., Gu, J., Yuan, L., Lee, Y. K., & He, G. (2018). Predominant yeasts in Chinese traditional sourdough and their influence on aroma formation in Chinese steamed bread. *Food Chemistry*, *242*, 404-411. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2017.09.081>
- Minervini, F., De Angelis, M., Di Cagno, R., & Gobbetti, M. (2014). Ecological parameters influencing microbial diversity and stability of traditional sourdough. *International Journal of Food Microbiology*, *171*, 136-146. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2013.11.021>
- Minervini, F., Di Cagno, R., Lattanzi, A., De Angelis, M., Antonielli, L., Cardinali, G., Cappelle, S., & Gobbetti, M. (2012). Lactic acid bacterium and yeast microbiotas of 19 sourdoughs used for traditional/typical Italian breads: interactions between ingredients and microbial species diversity. *Appl Environ Microbiol*, *78*(4), 1251-1264. <https://doi.org/10.1128/aem.07721-11>
- Muir, J. G., Varney, J. E., Ajamian, M., & Gibson, P. R. (2019). Gluten-free and low-FODMAP sourdoughs for patients with coeliac disease and irritable bowel syndrome: A clinical perspective. *International Journal of Food Microbiology*, *290*, 237-246. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2018.10.016>
- Pétel, C., Onno, B., & Prost, C. (2017). Sourdough volatile compounds and their contribution to bread: A review. *Trends in Food Science & Technology*, *59*, 105-123. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2016.10.015>
- Pontonio, E., Arora, K., Dingeo, C., Carafa, I., Celano, G., Scarpino, V., Genot, B., Gobbetti, M., & Di Cagno, R. (2021). Commercial Organic Versus Conventional Whole Rye and Wheat Flours for Making Sourdough Bread: Safety, Nutritional, and Sensory Implications. *Front Microbiol*, *12*, 674413. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.674413>
- Reale, A., Di Stasio, L., Di Renzo, T., De Caro, S., Ferranti, P., Picariello, G., Addeo, F., & Mamone, G. (2021). Bacteria do it better! Proteomics suggests the molecular basis for improved digestibility of sourdough products. *Food Chemistry*, *359*, 129955. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2021.129955>
- Sevgili, A., Can, C., Ceyhan, D. I., & Erkmen, O. (2023). Molecular identification of LAB and yeasts from traditional sourdoughs and their impacts on the sourdough bread quality characteristics. *Current Research in Food Science*, *6*, 100479. <https://doi.org/10.1016/j.crfs.2023.100479>
- Siepmann, F. B., Sousa de Almeida, B., Waszczynski, N., & Spier, M. R. (2019). Influence of temperature and of starter culture on biochemical characteristics and the aromatic compounds evolution on type II sourdough and wheat bread. *Lwt*, *108*, 199-206. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2019.03.065>
- Urien, C., Legrand, J., Montalent, P., Casaregola, S., & Sicard, D. (2019). Fungal Species Diversity in French Bread Sourdoughs Made of Organic Wheat Flour [Original Research]. *Frontiers in Microbiology*, *10*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00201>
- Van Kerrebroeck, S., Comasio, A., Harth, H., & De Vuyst, L. (2018). Impact of starter culture, ingredients, and flour type on sourdough bread volatiles as monitored by selected ion flow tube-mass spectrometry. *Food Research International*, *106*, 254-262. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2017.12.068>
- Vogel, R. F., Pavlovic, M., Ehrmann, M. A., Wiezer, A., Liesegang, H., Offschanka, S., Voget, S., Angelov, A., Böcker, G., & Liebl, W. (2011). Genomic analysis reveals *Lactobacillus sanfranciscensis* as stable element in traditional sourdoughs. *Microbial Cell Factories*, *10*(1), S6. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-10-S1-S6>
- Yildirim-Mavis, C., Yilmaz, M. T., Dertli, E., Arici, M., & Ozmen, D. (2019). Non-linear rheological (LAOS) behavior of sourdough-based dough. *Food Hydrocolloids*, *96*, 481-492. <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2019.05.055>