

MOLNÁR MÓNKA

AZ ÉLESZTŐK TRADICIONÁLIS SZEREPE AZ EURÓPAI KULTÚRÁBAN

THE TRADITIONAL ROLE OF YEASTS IN EUROPEAN CULTURE

ÖSSZEFOGLALÓ

Az élesztőgombákat az emberiség évezredek óta hasznosítja. Az európai kultúra alapvető élelmiszerei: a bor, a sör és a kenyér élesztővel, elsősorban *Saccharomyces cerevisiae* felhasználásával készülnek. Ez az áttekintés felidézi az élesztőkkel való találkozásunk kezdeteit, majd tárgyalja a *S. cerevisiae* eredetével kapcsolatosan kialakult különböző nézőpontokat. Végül a bor-, sör- és kenyérfeldolgozáshoz használt modern törzsek és technológiák kialakulásának fő mérföldköveit és jellemzőit tárgyalom.

Kulcsszavak: élesztőgomba, *Saccharomyces cerevisiae*, bor, sör, kenyér

ABSTRACT

Yeasts have been used by mankind for thousands of years. The staple foods of European culture: wine, beer and bread are made with the use of yeasts, primarily *Saccharomyces cerevisiae*. This review traces the beginnings of our encounter with yeasts and then discusses the various perspectives that have emerged regarding the origins of *S. cerevisiae*. Finally, I discuss the main landmarks and characteristics of the development of modern strains and technologies used for wine, beer and bread production.

Keywords: yeast, *Saccharomyces cerevisiae*, wine, beer, bread

1. Bevezetés

Az élesztők – a legegyszerűbb és leggyakrabban idézett definíció szerint – olyan egysejtű gombák, amelyek bimbózással vagy hasadással szaporodnak. A kutatók morfológiai és élettani kritériumok alapján, valamint különböző molekuláris biológiai technikákat alkalmazva sok száz fajukat írták le; rendszereztek a fajokat, vizsgálták filogenetikai rokonságukat és előfordulásukat a természetben (Molnár, 2021). A legjobban ismert és legrégebben felhasznált élesztőgomba a *Saccharomyces cerevisiae*, melynek hétköznapi magyar nevei – borélesztő, sörélesztő, pékélesztő – jól tükrözik az emberi kultúrában betöltött szerepét. A különböző európai nyelvekben az élesztő szó általában a gomba „tevékenységére” utal: „megemeli”, „habosítja”, „buborékossá teszi” az anyagot, amelyben a fermentáció során dolgozik (Mortimer, 2000). A fermentáció – ami egyszerűen megfogalmazva a szénhidráttartalmú anyagok

enzimatis bontási folyamata oxigénszegény közegben – olyan vég-, illetve mellékterméket eredményez, melyeket ételmisszereink előállításánál nem nélkülözhetünk. A bor és sör alkoholtartalmát, valamint a kovászos kenyeret megemelő szén-dioxidot az élesztőgombák erjesztő tevékenységének köszönhetjük.

A fermentáció a természetben spontán is lejátszódik. Számos állatfaj esetében megfigyelték, hogy szívesen fogyasztják az édes, kissé túlrejt, alkoholtartalmú gyümölcsöket. A főemlősök étrendjében a gyümölcsök évmilliókon keresztül kiemelt szerepet töltöttek be. A „részeg majom” hipotézis szerint az erjedő gyümölcs alkoholos illata és íze vonzó volt elődeink számára; felismerése előnyt jelentett, mert segített a tápláló, érett gyümölcsök megtalálásában (Stephens and Dudley, 2004). Bár e hipotézis tudományos értékű bizonyítása még várat magára, két szempontból mégis érdekes. Egyrészt új összefüggésbe emeli az alkoholhoz fűződő viszonyunkat: a szokásos orvosi-társadalmi megközelítéssel szemben evolúciós és biológiai szempontokat vizsgál. Másrészt rávilágít arra, hogy az alkohollal – vagyis közvetve az élesztővel – való első találkozásunk erjesztett gyümölcsökből képződő, „borszerű” folyadékok fogyasztása kapcsán történhetett.

Egyes tudósok szerint az alkohol – és hatásai – iránti vonzódásunk kritikus szerepet tölthetett be az alapvető gabonafajták (például: árpa, búza) domesztikációjában is. A neolitikus forradalom, vagyis a vadászó-gyűjtögető életformáról a letelepedett, földművelő életformára való áttérés idején új konyhatechnikákat fedezett fel az ember. Az összegyűjtött vad árpát és búzát összetörték, és kásaszerű ételt főztek belőle, vagy vízben áztatás és csíráztatás után őrölték meg. A kulcs lépés a csíráztatott és őrölt gabona vízbe tétele és melegen tartása volt: az élesztő fermentáló hatására tápláló és kellemes hatású ital, „sör” keletkezett. Mivel e korai kultúrákban a gabonafélék még csak kis mennyiségben szerepeltek a táplálékok között, e hipotézis szerint domesztikációjukat sokkal inkább a sör, mint a kenyér iránti vágyunknak köszönhetjük (Katz, S. H. and Voigt, M. M., 1986).

A bor, a sör és a kenyér évszázadokon át alapvető szerepet töltöttek be nemcsak az európai ember táplálkozásában, de kultúrájában is. „Éhség és bőség” című, az európai táplálkozás kultúrtörténetét a III. századtól napjainkig bemutató könyvében Massimo Montanari megvilágítja az étkezési kultúra lényegi jellemzőit, és a háttérben megbújó természeti, gazdasági, vallási okokat is (Montanari, 1996). Az élesztőgombák kulturális szerepét vizsgálva különösen érdekes néhány fejezet. A „Barbárok és rómaiak” című a borivó és búzatermesztő rómaiak (antik római és görög kultúra) és a sörivó és árpát felhasználó barbárok (germán és kelta népek) különbségét mutatja be. Az „Isten kenyere (és bora)” a kenyérnek és a bornak a kereszténységben, valamint a sörnek az egyes észak-európai pogány népek rítusaiban betöltött szerepét taglalja. „A

kenyér színe” című fejezet pedig leírja, milyen gabonafélékből készítettek kenyeret, és ezeket kik fogyasztották.

Jelen áttekintésben, az élesztők hagyományos szerepkörét vizsgálva, a következő kérdésekre keresem a választ. Mióta használja az ember az élesztőgombákat élelmiszerek készítésére? Honnan származnak a felhasznált *Saccharomycetes cerevisiae* törzsek? Mi jellemzi a bor-, sör- és kenyérfőzésre használt modern élesztőtörzseket és technológiákat?

2. Első találkozásunk az élesztőkkel

2.1. A borkészítés hajnala

Mindhárom alapvető élelmiszerünk – a bor, a sör és a kenyér – készítésének bölcsője a „Termékeny Félhold”, a Mezopotámia és Egyiptom ősi birodalmait is magába foglaló közel-keleti terület. A három élelmiszer közül elsőként minden bizonnyal „borszerű” italokkal találkozhattunk, mivel az érett gyümölcsök spontán erjedése révén ezeket a természet munka nélkül is ajándékba adta az embernek. Viszont az igazi bor készítéséhez szükséges nemesített szőlő (*Vitis vinifera* L. subsp. *vinifera*) kialakulása és művelésbe vétele a vad búza és árpa gyűjtése és domesztikálása után történhetett meg (McGovern et al., 2017). A kezdetek pontos meghatározása azonban nehéz a maradványok hiánya miatt; a fazekasság fejlődésére volt szükség ahhoz, hogy a kiégetett agyag révén a kellően tartós, lezárható és porózus szerkezetű tárolóedényekben vizsgálható bormaradványok álljanak rendelkezésünkre.

A kezdeti idők kutatása interdiszciplináris megközelítést igényel. (Ez érvényes egyébként a sör- és kenyérfőzés kezdeti időszakának vizsgálatára is.) A maradványok és egyéb emlékek elemzése általában régészek és történészek (eszközök és tárolóedények vizsgálata), nyelvészek (ékirásos maradványok, hieroglifák, nyelvi emlékek vizsgálata), archeobotanikusok (növényi maradványok, magvak, pollen vizsgálata) és régészeti kémikusok (kémiai összetétel elemzése, markervegyületek keresése) együttműködését igényli. A felhasznált fejlett technikák miatt e tudományterületet újabban molekuláris archeológiának vagy biomolekuláris archeológiának is nevezik.

Jelen tudásunk szerint bort először Grúziában, dél-kaukázusi területen készítettek, mintegy 6000 évvel időszámításunk előtt. A biomolekuláris archeológia által feltárt adatok arra utalnak, hogy a talált nagy méretű cserépedényekben – melyek a Közel-Keleten készített első fazekasmunkák között lehettek – bort erjesztettek, tároltak és szolgáltak fel. Az archeobotanikai adatok szőlő jelenlétét igazolták; a kémiai analízis négyféle, szőlőben előforduló szerves savat (köztük borkősavat) mutatott ki a szerves maradványokban (McGovern et al., 2017).

Korábban a borkészítés legelső bizonyítékának a mai Irán területén fekvő, az északi Zagrosz-hegységben feltárt neolitikus település, Hajji Firuz Tepe területén talált leleteket gondolták (McGovern et al., 1996). Az i. e. ~5400–5000-ból származó edényekben a kémiai vizsgálatok kalcium-tartarátot (a borkősav sója, a bor „markervegyülete”) és a terebintfa (*Pistacia atlantica*) olajgyantáját detektálták. Edényeket és gyantas bor maradványait találták meg Godin Tepe településen (i. e. késői 4. évezredi, mezopotámiai település), és számos lelet maradt fent Abydosban, Egyiptom egyik első királysírijában is (i. e. ~3500) (McGovern et al., 1997; McGovern et al., 2009). A borhoz adott gyantaszerű anyagok, a füge és a különböző fűszerek, illetve gyógynövények egyszerre szolgálhattak a bor tartósítására és ízesítésére. Emellett e fűszeres boroknak az egyiptomiak gyógyító hatást is tulajdonítottak; az abydosi lelet a gyógynövények használatát korábbi időkben igazolja, mint ahogy azt eddig az írásos emlékekből ismerték (McGovern et al., 2009). Mindezek a leletek azonban csak közvetetten utalnak a borélesztő felhasználására.

A *Saccharomyces cerevisiae* alkalmazásának legkorábbi direkt kísérleti bizonyítékát Cavalieri és munkatársai találták meg. Az abydosi lelet i. e. ~3500-ból származó agyagedényeiben talált sárgás bormaradékból DNS-t izoláltak, s azt tovább analizálták. A szokatlanul sok és a sivatagi körülmények között jó minőségben megtartott minta molekuláris biológiai elemzése igazolta, hogy az egyiptomiak *S. cerevisiae*-t használtak borkészítésre. Az rDNS-szakaszokon végrehajtott PCR-reakciók, majd a termékek szekvenálása olyan DNS-szekvenciákat eredményezett, melyek a legjobb egyezést a modern *S. cerevisiae* szekvenciáival adták (Cavalieri et al., 2003).

2.2. A sörkészítés kezdetei

Az alkoholtartalmú italok fogyasztása az ősi társadalmakban társas esemény volt; halotti rituálé részeként és a csoportösszetartás növelésére fogyaszthatták a sört azok az emberek is, akik az izraeli Raqefet Cave nevű helyen hagyták hátra tevékenységük nyomait. Ezen a Natúf-kultúrához tartozó temetkezési helyen lelték fel a legkorábbi archeológiai bizonyítékát a gabonaalapú sörkészítésnek (Liu et al., 2018). A multidiszciplináris kutatás kiterjedt a talált köeszközök és a mikrobotanikai maradványok (keményítőszemcsék, rostok) részletes vizsgálatára. Eszerint, e félig letelepedett életmódot folytató emberek az összegyűjtött gabonából (búza, árpa), köeszközök segítségével, a malátázás, cefrézés, fermentálás lépéseit ismerve mintegy 13 000 évvel ezelőtt készítették el a világ első fermentált italát. Mindez több ezer évvel megelőzte az alapvető gabonafélék domesztikálását, ezért Liu és munkatársai is elfogadhatónak tartják azt a fentebb már említett hipotézist, hogy a gabonatermesztéshez a motívációt az ember a sörkészítésből merítette (Liu et al., 2018).

Fontos szerepet töltött be a sörfogyasztás a mezopotámiai kultúrában is. A legősibb lelőhely, ahol a sörkészítés nyomait megtalálták, a Zagrosz-hegység közelében levő Godin Tepe (késői Uruk-kultúra, i. e. 4. évezred). Itt kémiai analízis igazolta, hogy árpából fermentációval sört készítettek: a cserépedényekben talált maradványokban kimutatták a kalcium-oxalát jelenlétét, mely vegyület a sör készítésére és tárolására használt edényekben szokott lerakódni („sörkö”). A lelőhelyen hatsoros árpa elszenesedett maradványait is megtalálták (Michel et al., 1992).

Az ókori egyiptomiak számára a sör alapélelmiszer volt. Egyiptom legrégebbi (ismert) sörét a fáraók kora előtt politikai centrumként működő Hierakonpolisban készítették (i. e. 3600). Itt nemcsak az ismert legrégebbi sörfőzde működött, hanem a leletek szerint nagy mennyiségű italt készítettek, melyet tartósítani is tudtak. Az ősi ital maradványainak eddig legrészletesebb kémiai analízisét Farag és munkatársai végezték el (2019). Az adatok közül három vegyület jelenléte a leginkább említésre méltó: az oxálsavé, a proliné és a foszforsavé. Az oxálsav a sör „markervegyülete”, a prolin a sörhöz ízesítés céljából adott datolyából származhat, a foszforsav pedig az árpából (Farag et al., 2019). Mivel a termesztésben és a sörgyártásban is a fő gabona a tönkebúza volt, az árpa hozzáadása tartósítási és ízesítési célból történhetett.

Későbbi idők, az Újbirodalom (i. e. 1550–1070) sörfőzési gyakorlatát vizsgálja Samuel (1996a) a két sivatagi falu, Amarna és deir el-Medina közelében talált maradványok elemzésével. Elsősorban a kiváló megtartású üledékekben levő keményítőszemcsék pásztázó elektronmikroszkópos vizsgálatára fókuszál, mivel a keményítőszemcsék struktúrájának vizsgálata a gabona feldolgozására, illetve a sörfőzés módjára enged következtetni. Az élesztőszemcsék degradációjának olyan jeleit találja meg, amelyek csíráztatásra utalnak – eszerint a malátázás az egyiptomi sörkészítési eljárás része volt. A szerző szerint árpát (*Hordeum distichum* és *Hordeum vulgare*) és búzát (*Triticum dicoccum*) is használtak sörkészítésre; többféle módszert alkalmaztak a gabonák feldolgozása során, és a termékek összeöntésével készült el végül a sör. Bár a fermentációt végző mikroorganizmusnak általában az élesztőgombát javasolják, a korai sörkészítésről szóló tanulmányok közül ez az egyetlen, ahol az élesztősejtek (valamint feltehetőleg tejsavbaktériumok) jelenlétét a maradványokban pásztázó elektronmikroszkópos vizsgálatokkal kimutatták (Samuel, 1996a).

2.3. Az első „kenyér”

A kenyér talán az ember legősibb készített élelmiszere; ugyanakkor az, hogy mit nevezünk kenyérnek, erősen kultúrafüggő. Európában a lisztből dagasztással és sütéssel, élesztő vagy kovász felhasználásával készített veknire

gondolunk leginkább, ha kenyérről beszélünk. Ehhez azonban modern, gluténtartalmú gabonára, valamint az élesztő, illetve a kovász helyes felhasználását feltételező, jelentős technológiai tudásra van szükség. Az első kovásztalan, lapos „kenyeret” viszont hamarabb elkészíthette az ember, mint azt sokáig feltételezték.

Az általános nézet szerint a vadászó-gyűjtögető életmódot folytató paleolitikori ember táplálkozásában a húsnak volt meghatározó szerepe; növények fogyasztására kevés a bizonyíték. Revedin és munkatársai (2010) viszont három, egymástól távol eső európai lelőhelyen fennmaradt, őrlésre és zúzásra használt kőeszközök vizsgálata alapján e szemlélet megváltoztatását javasolják. A ~30 000 éves köveken növények feldolgozására utaló keményítőszemcsék maradtak fenn. Bár a felhasznált növények pontos fajbesorolása nem lehetséges, a szerzők úgy vélik, a növényi élelmiszerek feldolgozása és feltehetőleg belőlük valamiféle „liszt” készítése mindennapos gyakorlat lehetett Európában már 30 évezreddel ezelőtt is (Revedin et al., 2010).

Az árpa (*Hordeum vulgare* L.) és a búza (*Triticum monococcum* L. és *triticum turgidum* L.) a mezőgazdaság „alapító gabonái”. Vad árpa és búza feldolgozásának nyomait elsőként az Ohalo II nevű, izraeli, felső paleolitikori lelőhelyen találták meg. Itt is a kőeszközökön megmaradt keményítőszemcsék vizsgálata vezetett eredményre. Mivel sütőszerű tűzhelyet is találtak, a kutatók feltételezik, hogy a megőrölt gabonából tésztát készítettek, és azt megsütötték, bár élelmiszer-maradványok nem kerültek elő. A lelet arra utal, hogy a vad gabonafélék rutinszerű felhasználása már a házasításuk előtt mintegy ~12 000 évvel ezelőtt megtörténhetett (Piperno et al., 2004).

Jelen tudásunk szerint az európai kultúrában kovásztalan, lapos kenyeret ~14 400 évvel ezelőtt készítettek először (Arraz-Otaegui et al., 2018). A Natúf-kultúrához tartozó, délkelet-jordániai Shubayqa 1 nevű lelőhelyen, két tűzhelyen elszenesedett élelmiszer-maradványokat találtak. A megmaradt növényi anyagok és élelmiszerek minőség- és szerkezetvizsgálata alapján e kezdetleges kenyeret alakorbúzából (*Triticum boeoticum*) és vörös zsióka (*Bolboschoenus glaucus*) gumójából sütötték. A leletek igazolják, hogy az ember kenyérszerű termékeket fogyasztott már a mezőgazdaság kialakulása előtt ~4000 évvel (Arraz-Otaegui et al., 2018). Ahhoz azonban, hogy a kenyér mindennap fogyasztott alapélelmiszerré váljon, a mezőgazdaság kialakulására és a vad gabonák domesztikálására volt szükség, ami körülbelül 9000 éve történt meg.

3. Vad vagy házasított?

Az ember évezredek óta együtt él a *Saccharomyces cerevisiae*-vel, felhasználván fermentálótevékenységét az élelmiszerei elkészítéséhez. Gyakorlati hasznosságán túl e faj a tudományos kutatások egyik legjobban ismert

modellszervezetévé is vált. Ennek ellenére a *S. cerevisiae* eredete olyan kérdés, amelyre még mindig nem tudjuk megadni a teljes és pontos választ.

Az egyik nézőpont szerint a *S. cerevisiae* elsősorban ember által kreált, mesterséges környezetben: borospincék és fermentálóüzemek környezetében lelhető fel, mint elsőként házasított mikroorganizmusunk; természetes előfordulása csak másodlagos (Vaughan-Martini and Martini, 1995). Pasteur fermentációt vizsgáló kísérletei óta elterjedt a kutatók körében az a nézet, hogy az élesztő jelen van a természetben, a gyümölcsökön – a spontán fermentáció így lehetséges. Jó száz éven át azonban olyan vizsgálatokban találták meg a gyümölcsök felszínén vagy a szőlőskertek talajában, melyekben e faj szaporodásához kedvező közeget (must; savas pH és etanoltartalom) használtak – érvelnek a szerzők. A szőlőről történő direkt izolálások azt mutatják, hogy a *S. cerevisiae* gyakorlatilag nincs jelen a szemek felszínén, ezzel szemben számos vizsgálat igazolja jelenlétét a borászatokban alkalmazott tárgyakon és környezetben. Ennek fényében a *S. cerevisiae* természetes eredete kizárható (Vaughan-Martini and Martini, 1995). A számos, szelektív közeget használó feldúsításos izolálás egyik példája Mortimer és Polsinelli vizsgálata (1999) is. A szerzők – kis mennyiségben megtalálván a *S. cerevisiae*-t a szőlőszemek felszínén – úgy látják, hogy természetes fermentációk alkalmával a szőlőskertekből eredhet az élesztő, de mesterséges környezetből való származását sem zárják ki (Mortimer and Polsinelli, 1999).

A *S. cerevisiae* eredetével kapcsolatos másik nézőpont a faj természetes előfordulását feltételezi. Fontos előrelépés, hogy e tanulmányok egyre komplexebb genetikai és molekuláris biológiai módszereket alkalmaznak. Naumov és munkatársai (1998) genetikai hibridizációs kísérleteket és kariotípus-analízist alkalmazva elsőként azonosították a *Saccharomyces paradoxus* és a *Saccharomyces cerevisiae* előfordulását a tölgyfák által kiválasztott nedvekben (Naumov et al., 1998). Később – a többfelé előforduló szórványos *S. cerevisiae* izolálás után – jelentős mennyiségben mutatták ki e két faj együttes előfordulását a tölgyfák kérgén, váladékában és a környező földben (Sniegowski et al., 2002).

Domesztikált és vad élesztőtörzsek filogenetikai különbségét mutatja be elsőként egy 81 mintát feldolgozó tanulmány. A változatos környezetből származó törzsek DNS-ét 5 lókuszt vizsgálva hasonlítják össze. A szerzők az élesztő „vad” formájának a természetben, fákkal asszociáltan élő törzseket tartják; a fermentációknál használt törzsek és a klinikai izolátumok domesztikáció eredményei. Modelljük szerint két specializált vonal: bor és szaké készítésére használt erjesztő törzsek jöttek létre a domesztikáció során (Fay and Benavides, 2005).

Még nagyobb mintát (56 helyről származó 651 törzset) vizsgálnak, és még modernebb technikát (12 mikroszatellit lókuszt analízise) alkalmaznak Legras

és munkatársai (2007). A kapott törzsfá a törzsek technológiai rokonságán alapul: külön alcsoportot alkotnak a sör, a bor, a kenyér és a szaké készítésénél használt élesztők. A törzsek között tapasztalt genetikai különbség jelentős részben földrajzi különbségekkel asszociálódik, ami helyi házasításra utal. A borélesztőtörzsek vizsgálata azt sugallja, hogy az élesztő terjedése során a szőlőskertek flórájának kommenzalista fajaként követhette az embert (Legras et al., 2007).

Az elmúlt egy-két évtizedben különösen intenzívvé vált a *S. cerevisiae* ökológiai, populációgenetikai vizsgálata. E vizsgálatok a legmodernebb molekuláris biológiai, genomikai módszereket alkalmazzák; Liti és munkatársai (2009) például nagyszámú *S. cerevisiae* és *S. paradoxus* törzs teljes genom-szekvenciájával dolgoznak. A vizsgált *S. paradoxus* populációk földrajzilag jól elkülönülnek, viszont a világ számos pontjáról származó *S. cerevisiae* törzsek között kisebb a különbség. Öt, jól elkülöníthető, földrajzilag izolált leszármazási vonalat állapítanak meg, valamint ezeknek számos mozaikját; utóbbiak emberi tevékenység miatti kereszteződéssel jöhettek létre (Liti et al., 2009).

Kínai kutatók rendkívül alapos mintavételén alapul az a tanulmány, mely a *S. cerevisiae* eredetét új szemszögből mutatja be. A kínai és a világ számos tájáról származó minták populációgenetikai vizsgálata a következő meglepő eredményeket hozta. A hazai izolátumokat 8 leszármazási vonalba sorolták be, melyek közül az őserdei környezetből vett minták a többitől jelentősen eltérő csoportokat alkottak; ezek a vonalak beltenyésztettek, leszármazási vonalra specifikus kariotípusuk van, és részleges reprodukciós izolációt mutatnak. A kínai izolátumok szoros populációszerkezetet alkotnak, és a többihez képest kétszer nagyobb a genetikai változatosságuk. Mindezek alapján a szerzők azt feltételezik, hogy a *S. cerevisiae* kínai vagy távol-keleti trópusi esőerdőkből származik; innen erednek az európai bor-, illetve a távol-keleti szakétörzsek is (Wang et al., 2012). A *S. cerevisiae* ökológiáját és evolúcióját áttekintő legutóbbi, részletes tanulmány (Bai et al., 2022) támogatja a kínai eredetet, de további, főleg Afrikában és Nyugat-Ázsiában vett mintákra alapuló vizsgálatokat is javasol. Az a kérdés, hogy vajon a kínai, illetve távol-keleti ősi törzsek jutottak-e el különböző helyekre, ahol aztán függetlenül domesztikálták őket, vagy egy ősi, eredeti lelőhelyen történt domesztikációs eseményt követte a részben már házasított törzsek szétterjedése, továbbra is nyitott marad.

4. Modern idők, modern technológiák

4.1. Borászati tendenciák

A szőlőművelés és a borkészítés a Közel-Keletről kiindulva terjedt el először a Földközi-tenger medencéjében (Kréta: i. e. ~2000; Szicília, Itália, Észak-

Afrika: i. e. ~1000; Franciaország, Spanyolország, Portugália területén i. e. ~500 körül), majd a római hódításokkal egyre északabbi területeken is. Az Újvilágba a spanyol hódítók vitték el (Pretorius, 2000). Napjainkra a borászat multimilliárdos iparággá vált; bort készíteni egyszerre művészet és tudomány. Utóbbit jól mutatja, hogy a PubMed irodalmi adatbázis a „wine yeast” keresőszavakra az utóbbi évtizedben évenként 200-300 új publikációt ad. Ennek ismeretében jelen áttekintés csak a legjellemzőbb tendenciák felvillantására válalkozhat.

Régóta ismert, hogy a szőlőszemek felszínén a *S. cerevisiae* sejtjei csak kis számban vannak jelen. A leggyakoribbak a *Kloeckera* és *Hanseniaspora* nemzetségek egyes fajai. Spontán (természetes, nem inokulált) fermentáció során a szőlőszemekeken levő élesztők meghatározott sorrendben szaporodnak el a mustban, és végzik el a munkájukat. Az első fázisban – 0-3% etanoltartalom mellett – aerob metabolizmusú élesztők dolgoznak, melyek érzékenyek az alkoholra és a kénre. A középső stádium fajai 3-4% etanoltartalom mellett dolgozó apikulátusz élesztők, alacsony fermentációs kapacitással. A végső stádiumra a nagy etanoltűrűsű (10-15%) fermentáló fajok, elsősorban a *S. cerevisiae* elszaporodása jellemző (Pretorius, 2000; Pretorius, 2020). A „nem *saccharomyces*” („nem konvencionális”) élesztőknek elsősorban az íz és az aromaanyagok gazdagításában van szerepe, míg az utolsó stádiumban dolgozók – elsősorban a *S. cerevisiae* – a bor alkoholtartalmát biztosítják.

A spontán fermentációval való borkészítés az 1980-as évekig uralkodó eljárás volt. Teljesebb, érdekesebb, komplexebb ízű borokat eredményez, viszont lassabb, nehezen kiszámítható, bizonytalanabb módszer, mint a starter-/indítókultúrák alkalmazásával dolgozó eljárás. (Utóbbi esetben egy vagy több élesztőtörzset, szekvenciálisan vagy szimultán hozzáadnak a musthoz.) Nagy mennyiségű termelésnél, ahol a kiszámíthatóság és a gyorsaság fontos, általában használnak starterkultúrát. A '90-es években már több mint 100, genetikailag különböző ADY (active dry yeast ~ aktív szárított élesztő) *S. cerevisiae* törzs állt rendelkezésre. Elsősorban az Újvilágban használták őket, míg Európára a természetes fermentációval előállított borok voltak jellemzők (Chambers et al., 2015). A következő lépés a „nem *cerevisiae*” törzsek izolálása és starterkultúrákban való alkalmazása volt. Mostanra kb. 250 ADY-élesztőtörzs kapható (Pretorius, 2020).

A borászok alapvetően három irányban próbálkozhatnak az élesztők tekintetében az eredményeik javítása érdekében. Ezek: új élesztőtörzsek keresése, a már ismert és hasznosnak bizonyult törzsek genetikai módszerekkel történő „javítása”, valamint különböző *S. cerevisiae* – nem *cerevisiae* starterkultúra-kombinációk tesztelése. Utóbbihoz adhat ismereteket a nem konvencionális élesztők jelentőségét, s ezen belül elsősorban az általuk termelt, bor minőségét befolyásoló metabolitokat áttekintő cikk (Jolly et al., 2014).

A borélesztők módosítására használt legegyszerűbb klasszikus genetikai módszer a törzsek keresztezése és a kedvező tulajdonságú klónok kiválasztása. Ennél bonyolultabb, hosszadalmas és munkaigényes eljárás a random mutagenézis, majd az azt követő szűrés alkalmazása, melyet nemcsak bor-, de sör-, pék- és szakélesztők módosításánál is használnak. Az élesztőfajok közeli rokonsága miatt célravezető lehet fajközi hibridek létrehozása is – e módszer legnevezetesebb eredménye egyébként a lagersörök készítésénél használt *S. pastorianus* (Chambers et al., 2015). Az „adaptív laboratóriumi evolúciónak” vagy „kísérleti evolúciónak” nevezett módszer esetében a javítani kívánt ipari törzset számos generáción át, gondosan tervezett szelekciós nyomás alatt tenyésztik.

A legmodernebb módszerekhez tartozik a metabolikus utak genetikai módosítása. Eldarov és Mardanov áttekintése összefoglalja a *S. cerevisiae*-n végrehajtott „metabolikus mérnökség” főbb irányait. Bár számos genetikailag módosított borélesztő létezik, a vásárlóközönség ellenérzése és jogi korlátozások miatt csupán kettő van kereskedelmi forgalomban (Eldarov and Mardarov, 2020). A borélesztőtörzsek módosítására használt genetikai módszerek több szempontú összehasonlítását is tartalmazza egy újabb áttekintés (Gonzalez and Morales, 2022).

Végül egy tudományos mélységű, de egyben szórakoztató osztályozásra szeretném felhívni a figyelmet Pretorius (2020) cikkében. A szerző a bor íze szempontjából fontos „yeastome” tagjait a következő 5 osztályba sorolja: 1. „Bennszülöttek”: az adott területen termelt bor jellegzetességéhez járulnak hozzá; hozzájuk köthető a „terroir” fogalma. 2. „Telepesek”: szőlőn, mustban, tárgyakon, technológiától függetlenül, bárhol a világon előfordulnak. 3. „Nomádok”: kereskedelmi forgalomban elérhető, starterkultúrákban alkalmazott élesztők, amelyek túlnövik az előző csoportok tagjait. 4. „Manökenek”: laboratóriumi törzsek. A „szupermodell” az S288c *S. cerevisiae* törzs, az első eukarióta, melynek genomját megszekvenálták. Arra használhatók, hogy az ipari törzsek javítására alkalmazott technikákat kidolgozzák rajtuk. 5. „Avatárok”: a jövő élesztőtörzsei, a bioinformatika és szintetikus genomika jövőbeli termékei (Pretorius 2020, 2022).

4.2. A sörfőzés történetének mérföldkövei

Habár a sörkészítésre utaló legrégebbi leletek a Közel-Keletről kerültek elő, a fermentált italok készítésének technológiáját ettől függetlenül Európában is felfedezték. Erre utalnak a Skóciából és más észak-európai területekről előke-
rült neolitikumi és bronzkori leletek (~ i. e. 3000). A görögök először sörfo-
gyasztással a Trákiában élő északi szomszédjaiknál találkoztak (~ i. e. 7. szá-
zad), és a kelta népek is sörivók voltak (~ i. e. 600–450). A sör, ahogy ma

ismerjük – főzött, malátából készült ital, komlóval –, egyértelműen európai találmány. A fennmaradt feljegyzések szerint a sörkészítés történelmében az egyik legfontosabb időszak a korai középkorban I. Jámor Lajos frank király és római császár (814–840) időszaka volt. Az ír, brit és francia kolostorokban/rendházakban már az 5. századtól készítettek és fogyasztottak sört, ekkor történt a fogyasztásának pontos szabályozása, és ami fontosabb: ekkor használtak először komlót a sörfőzéshez (Nelson, 2005).

Napjainkban – a fermentációs eljárás alapján – háromféle sörtípust különböztetünk meg. 1. A spontán fermentációval készülő sörök a legrégebbek; ilyen a ma már csak Belgium területén gyártott Lambic, melyet a 15. századtól készítenek. 2. Szintén régiek a főképp *S. cerevisiae* felhasználásával készülő felső erjesztésű (ale) sörök. A technológia házi, kisüzemi körülmények között jól alkalmazható: nem igényel hűtést (az élesztő 14-25 °C körüli hőmérsékleten dolgozik), és az elkészült tételből megtartott élesztőinokulummal elindítható a következő fermentálás. A sörkészítés alapvető eljárása ez volt a középkor hosszú századain át. 3. Alsó erjesztésű (lager) söröket először Bajorországban a 15. században készítettek. Elterjedté viszont csak a 19. századtól, a gépi hűtés felfedezésével váltak: a lagersörök ugyanis alacsony hőmérsékletű fermentációval (4-12 °C) készülnek. Ma már ezek a főképpen *S. pastorianus* hibrid törzsekkel készülő sörfajták uralják a piacot (Karabín et al., 2018).

A belga Lambic sörök vonzereje a frissítő savasságuk és gyümölcsösségük. Hagyományos fermentációs eljárással, a környezetből származó mikroorganizmusokkal készülnek. A tölgyfa hordókban történő fermentáció és érés 3 évig is eltart, mialatt meghatározott sorrendben mikrobiális közösségek dolgoznak az anyagon. Az első fázisban *Enterobacter* fajok és vad élesztők „készítik elő a terepet” a fő fermentálók számára. Az alkoholt leginkább *S. cerevisiae* és *S. pastorianus* termeli ezután. A savas erjesztést végző, tejsavat és ecetsavat termelő baktériumok alakítják ki a Lambic savas karakterét a harmadik fázisban. Végül a jellegzetes íz és aroma létrehozása az utolsó fázisban működő *Brettanomyces* fajok, elsősorban a *Brettanomyces bruxellensis* dolga. A mikrobiális közösségek és a fermentációs eljárás részletesebb leírása megtalálható DeRoos és DeVuyst (2019) cikkében. A Lambic gyártási technológiája néhány lépésben eltér az ale és lagersörök készítésétől (Bongaerts et al., 2021).

Felső erjesztésű sörök készítésére használt *S. cerevisiae* törzsek eredetét kutatják Gallone és munkatársai (2016). 157 ipari *S. cerevisiae* törzs genetikai és fenotípusos jellemzőit vizsgálva megállapítják, hogy az 5 leszármazási vonalba csoportosítható törzsek stressztűrő, cukorhasznosítás és ízanyagtermelés tekintetében a felhasználó iparághoz való alkalmazkodást mutatnak. A vizsgált törzsek mintegy kétharmada ale sörök készítéséhez használt élesztő,

melyek két, jelentősen különböző csoportot alkotnak. Ebből két, független domesztikációs eseményre következtetnek, melyek közül az egyik bekövetkeztét 1573–1604, a másikat 1645–1671 körüli időszakra becsülik. Ez nagyjából megfelel annak az időszaknak, amikor Európában a házi sörfőzésről kezdtek áttérni a professzionálisabb, nagyobb volumenű sörkészítésre (Gallone et al., 2016).

A sörélesztők speciális környezetben, „niche-ben” élnek; „vad” törzsekkel és a sörfőzdén kívüli környezettel gyakorlatilag nem érintkeznek. Az ale- és lagerélesztők egyaránt jó alanyai a háziasítás és az új niche-ekhez való alkalmazkodás tanulmányozásának. Az ale készítésére használt törzsek általában aneuploidok, a tetraploid állapothoz közeli genomkészlettel. A genomok kis szerkezeti variációi gyakran szubtelomerikus, telomerikus régiókban vannak – itt gyakran lokalizálódnak az adaptációhoz fontos gének. A domesztikáció első jele, hogy jól fermentálják a természetben egyébként csak kis mennyiségben előforduló maltotriózt. Éhezési vagy környezeti stressznek viszont alig vannak kitéve – ennek tulajdonítható, hogy az ale-élesztők elvesztették az ivaros szaporodás képességét (Gallone et al., 2018).

A lagersörök készítését forradalmasította a tiszta kultúrák törzsek bevezetése. Az első ilyen izolátum az „Unterhefe I.” nevet kapta Emil Hansentől, aki 1883-ban izolálta ezt a különösen jó fermentációs képességgel rendelkező törzset. Később *S. carlsbergensis* (CBS1513) néven terjedt el, és az I. típusú (Saaz) lagerélesztők prototípusa. Ezek jobban adaptálódtak a hideghez, mint a II. (Frohberg) típus, melynek egyik típustörzse a *S. pastorianus* Weihenstephan WS34/70 (Walther et al., 2014).

A két csoport között – melyek meghatározott földrajzi területhez (sörfőzdékhez) kötődnek – jellemző különbségek vannak (Gibson et al., 2013), aminek hátterében a törzsek különbsége áll. Komparatív genomi hibridizációval elvégzett vizsgálat szerint az I. típusúhoz tartozó *S. pastorianus* hibrid törzsek a *S. cerevisiae* szülői genom egy részét elvesztették, míg a II. típusban a két különböző szülői genom aránya kiegyenlített. Ez a vizsgálat a másik genomnak még a *S. bayanus* feltételezi (Dunn and Sherlock, 2008). Jelentős lépéssel vitte előre a lagerélesztők kutatását az allopoliploid törzsek nem *cerevisiae* részének azonosítása: az először Patagóniában izolált *S. eubayanus* 99,5%-os azonosságot mutatott a *S. pastorianus* törzsek nem *cerevisiae* alkotójával (Libkind et al., 2011). Az első tiszta kultúrák lagersört termelő *S. carlsbergensis* CBS1513 szekvenálása megmutatta, hogy ez a triploid törzs ~2 genomnyi *S. eubayanus* és ~1 genomnyi *S. cerevisiae*-t tartalmaz, míg a Weihenstephan WS34/70 egy tetraploid törzs, 2 *eubayanus* : 2 *cerevisiae* genomtartalommal (Walther et al., 2014). A lagerélesztők eredetéről több hipotézis van. A legvalószínűbbnek azt tartják, hogy a két leszármazási vonal két, független hibridizációval jött létre,

két különböző, domesztikált „ale” *S. cerevisiae* és vad *S. eubayanus*ok között (Gallone et al., 2018).

A sörélesztőtörzsek genetikai módosítása nehéz; mivel poliploidok, aneuploidok, az ipari törzsekre nem működnek a laboratóriumi *S. cerevisiae* törzsekre kidolgozott modern, molekuláris technikák. Általában klasszikus genetikai technikákkal előállított, új hibrid törzsek vizsgálatával próbálkoznak; ez segíthet megérteni a lagertörzsek evolúcióját is (Karabín et al., 2018; Krogerus et al., 2017).

4.3 Mindennapi kenyерünk

Élesztővel kelesztett kenyér legkorábbi nyomai Egyiptomban maradtak fenn az i. e. ~1500–1300-as időszakból. A Deir el-Medina és Amarna nevű településeken mintegy 70, emmer búzából készült, kiszáradt kenyeret találtak. A 14 kenyérből vett mintában levő élesztőszemcsék pásztázó elektronmikroszkópos vizsgálata arra utal, hogy a kenyértészta elég nedves lehetett, és nem túl intenzíven dagasztották. A nyomok alapján bizonyos kenyértípushoz csíráztatott gabonát használtak. Mivel ezeknek a kenyereknek a szerkezete tömör, nehéz mikroszkóppal élesztősejteket megfigyelni – ennek ellenére sikerült néhány esetben, tehát a talált kenyereknek legalább egy része élesztővel kelesztve készült (Samuel, 1996b). A mezopotámiai, egyiptomi kenyérsütési tapasztalatok eljutottak az ókori Görögország, majd Róma területére, de ennek a technikának a terjedését sokkal nehezebb nyomon követni, mint a bor- vagy sörkészítési hagyományokét.

A kenyeret házi körülmények között, kovással vagy a sörfőzdekből kapott élesztővel készítették évszázadokon keresztül. Ez a kenyér savanykás ízű és változatos megjelenésű volt. A kereskedelemben forgalmazott sütőélesztő előállításáig hosszú út vezetett, ezt tekinti át sajátos szemszögből, az élesztő előállításához köthető szabadalmak vizsgálatával Gélinas, (2010). Érdekes, hogy a számba vett 178 szabadalom nagy része tudományos címmel nem rendelkező magánszemélyhez köthető, bár olyan neves tudósok is voltak a magélesztő előállításához kapcsolódó szabadalma, mint L. Pasteur. A korai szabadalmak egyik jellemző témája az élesztő szaporításához megfelelő kovászalap javasolása. A szabadalmak egy másik csoportja a sörfőzdektől kapott élesztő újrahasznosításának módjával foglalkozik. A 19. században a szeszfőzdek is egyre elterjedtebbek lettek, és az élesztőt mint mellékterméket a sörgyárakból kapható alternatívájaként kezdték eladni a pékeknek. Fokozatosan felismerték a folyadék tápközegeleőnyét, a tiszta, steril kultúra fontosságát, és az élesztő tenyésztésének fontos paramétereit. A modern sütőélesztő gyártási technológiájának teljes kialakulása az 1920-as évekre fejeződött be. Az első pékélesztőtörzset védő szabadalom 1927-ben kelt (Gélinas, 2010).

Napjainkban a kenyeret vagy ipari körülmények között, tiszta, kereskedelmi élesztőtörzzsel készítik, vagy kézműves módon, kovással. Utóbbi esetben a *S. cerevisiae* mellett egy-két tejsavbaktérium-törzs is „részt vesz” a kenyér készítésében. 229, változatos eredetű pékélesztőtörzs vizsgálata arra az eredményre vezetett, hogy a kenyérbélesztésre használt *S. cerevisiae* törzsek polifiletikus eredetűek. A törzsek mintegy kétharmada két kládba sorolható; eszerint külön domesztikációs esemény hozta létre az „ipari” és a „kézműves” törzsek csoportját. Az „ipari” törzsek autotetraploidok, és általában a sörélesztőtörzsekkel mutatnak rokonságot. Jellemzőjük a rövid látencia a fermentáció kezdetén. A „kézműves” törzsek általában diploidok, és a gyümölcsökön, természetben előforduló élesztőkhöz állnak közelebb. Jellemzőjük a maltózhasznosítással kapcsolatos gének számának növekedése (Bigey et al., 2021).

A pékélesztőnek a kenyérbélesztéskor olyan speciális körülményekhez kell alkalmazkodnia, mint a maltóz hasznosítása, az extrém ozmotikus stressz a tészta felszilárd állapota miatt, a nagy só- és cukortartalom egyes kenyértípusoknál. Tűnie kell bizonyos eljárásokat (fagyasztás, szárítás), és emellett kellemes aromákat és ízeket kell produkálnia. Ezeknek a képességeknek a genetikai hátterét foglalják össze Lahue és munkatársai (2020), továbbá felvázolják a pékélesztővel kapcsolatos kutatások perspektíváit is. A jövőbeli igények kielégítésére a kutatók új törzseket keresnek – különösen a sokféle kovással készült kenyér vizsgálata lehet célravezető –, továbbá próbálkoznak a meglevő törzsek genetikai módosításával is. A törzsek poliploid és aneuploid volta, valamint a GM pékélesztő elutasítása miatt nincs könnyű feladatuk (Lahue et al., 2020).

5. Záró gondolatok

Az élesztőgombákat – elsősorban a *S. cerevisiae*-t – évezredek óta használjuk alapvető élelmiszereink: a bor, a sör és a kenyér készítésekor. Ez az áttekintés elsősorban az európai kultúrában betöltött szerepükre fókuszál, de nem felejtjük el, hogy ezeket az élelmiszereket Európán kívül is készítik, sőt más, a távol-keleti kultúrákra jellemző élelmiszerek is készülnek élesztőkkel. Bár ezeknek a története és jellemzői is hozzátartoznak az élesztők humán kultúrában betöltött szerepéhez, rájuk terjedelmi okokból nem térhetek ki.

FELHASZNÁLT SZAKIRODALOM

- Arraz-Otaegui, A., Carretero, L. G., Ramsey, M. N., Fuller, D. Q., and Richter, T. (2018): Archaeobotanical evidence reveals the origins of bread 14,400 years ago in the northeastern Jordan. PNAS 115: 7925-7930. <https://doi.org/10.1073/pnas.1801071115>
- Bai, F-Y., Han, D-Y., Duan, S-F., and Wang, Q-M. (2022): The Ecology and Evolution of the Baker's Yeast *Saccharomyces cerevisiae*. Genes (Basel) 13: 230. <https://doi.org/10.3390/genes13020230>

- Bigey, F., Segond, D., Friedrich, A., et al. (2021): Evidence for Two Main Domestication Trajectories in *Saccharomyces cerevisiae* Linked to Distinct Bread-Making Processes. *Curr Biol* 31: 722-732. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.11.016>
- Bongaerts, D., DeRoos, J., DeVuyst, L. (2021): Technological and Environmental Features Determine the Uniqueness of Lambic Beer Microbiota and Production Process. 87: e0061221. <https://doi.org/10.1128/AEM.00612-21>
- Cavaleri, D., McGovern, P. E., Hartl, D. L., Mortimer, R., Polsinelli, M. (2003): Evidence for *S. cerevisiae* fermentation in ancient wine. *J Mol Evol* 57: S226-S232. <https://doi.org/10.1007/s00239-003-0031-2>
- Chambers, P. J., Borneman, A. R., Varela, C., Cordente, A. G., Bellon, J. R., Tran, T. M. T., Henschke, P. A., and Curtin, C. D. (2015): Ongoing domestication of wine yeast: past, present and future. *Aust J Grape Wine Res* 21: 642-650. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12190>
- DeRoos, J., DeVuyst, L. (2019): Microbial acidification, alcoholization, and aroma production during spontaneous lambic beer production. *J Sci Food Agric* 99: 25-38. <https://doi.org/10.1002/jsfa.9291>
- Dunn, B., Sherlock, G. (2008): Reconstruction of the genome origin and evolution of the hybrid lager yeast *Saccharomyces pastorianus*. *Genome Res* 18: 1610-23. <https://doi.org/10.1101/gr.076075.108>
- Eldarov, M. A., Maldarov, Mardanov, A. V. (2020): Metabolic Engineering of Wine Yeast Strains of *Saccharomyces cerevisiae*. *Genes (Basel)* 11: 964. <https://doi.org/10.3390/genes11090964>
- Farag, M. A., Elmassry, M. M., Baba, M., and Friedman, R. (2019): Revealing the constituents of Egypt's oldest beer using infrared and mass spectrometry. *Sci Rep* 9: 16199. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52877-0>
- Fay, J. C., Benavides, J. A. (2005): Evidence for domesticated and wild populations of *Saccharomyces cerevisiae*. *PLoS Genet* 1: 66-71. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0010005>
- Gallone, B., Steensels, J., Prah, T. et al. (2016): Domestication and Divergence of *Saccharomyces* Beer Yeasts. *Cell* 166: 1397-1710. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.020>
- Gallone, B., Mertens, S., Gordon, J. L., Maere, S., Verstrepen, K. J., Steensels, J. (2018): Origins, evolution, domestication and diversity of *Saccharomyces* beer yeasts. *Curr Opin Biotechnol* 49: 148-155. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2017.08.005>
- Gélinas, P. (2010): Mapping Early Patents on Baker's Yeast Manufacture. *Comp Rev Food Sci Food Saf* 9: 483-497. <https://doi.org/10.1111/j.1541-4337.2010.00122.x>
- Gibson, B. R., Storgårds, E., Krogerus, K., Vidgren, V. (2013): Comparative physiology and fermentation performance of Saaz and Froberg lager yeast strains and the parental species *Saccharomyces eubayanus*. *Yeast* 30: 255-66. <https://doi.org/10.1002/yea.2960>
- Gonzalez, R., Molares, P. (2022): Truth in wine yeast. *Microb Biotechnol* 15: 1339-1356. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13848>
- Jolly, N. P., Varela, C., and Pretorius, I. S. (2014): Not your ordinary yeast: non-*Saccharomyces* yeasts in wine production uncovered. *FEMS Yeast Res* 14: 215-237. <https://doi.org/10.1111/1567-1364.12111>
- Karabín, M., Jelínek, L., Kotrba, P., Cejnar, R., Dostálek, P. (2018): Enhancing the performance of brewing yeasts. *Biotechnol Adv* 36: 691-706. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2017.12.014>
- Katz, S. H., Voigt, M. M. (1986): Bread and Beer: The Early Use of Cereals in the Human Diet. *Expedition* 28: 23-34.
- Krogerus, K., Magalhães, F., Vidgren, V., Gibson, B. (2017): Novel brewing yeast hybrids:

- creation and application. *Appl Microbiol Biotechnol* 101: 65-78. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-8007-5>
- Lahue, C., Madden, A. A., Dunn, R. R., Smukowski Heil, C. (2020): History and Domestication of *Saccharomyces cerevisiae* in Bread Baking. *Front Genet* 11: 584718. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.584718>
- Legras, J-L., Merdinoglu, D., Cornuet, J-M., and Karst, F. (2007): Bread, beer and wine: *Saccharomyces cerevisiae* diversity reflects human history. *Mol Ecol* 16: 2091-2102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03266.x>
- Libkind, D., Hittinger, C. T., Valério, E., Goncalves, C., Dover, J., Johnston, M., Goncalves, P., and Sampaio, J. P. (2011): Microbe domestication and the identification of the wild ge-netic stock of the lager-brewing yeast. *PNAS* 108: 14539-14544. <https://doi.org/10.1073/pnas.1105430108>
- Liti, G., Carter, D. M., Moses, A. M., et al. (2009): Population genomics of domestic and wild yeasts. *Nature* 458: 337-341. <https://doi.org/10.1038/nature07743>
- Liu, L., Wang, J., Rosenberg, D., Zhao, H., Lengyel, Gy., Nadel, D. (2018): Fermented beverage and food storage in 13,000 y-old stone mortars at Raqefet Cave, Israel: Investigating Natufian ritual feasting. *J Archeol Sci Reports* 21: 783-793. <https://doi.org/10.1016/j.jas-rep.2018.08.008>
- McGovern, P. E., Glusker, D. L., Exner, L. J., Voigt, M. M. (1996): Neolithic resinated wine. *Nature* 381: 480-481. <https://doi.org/10.1038/381480a0>
- McGovern, P. E., Hartung, U., Badler, V. R., Glusker, D. L., and Exner, L. J. (1997): The beginning of winemaking and viniculture in the ancient Near East and Egypt. *Expedition* 39: 3-21.
- McGovern, P. E., Mirzoiian, A., Hall, G. R. (2009): Ancient Egyptian herbal wines. *PNAS* 106: 7361-7366. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811578106>
- McGovern, P. E., Jalabadze, M., Batiuk, S. et al. (2017): Early Neolithic Wine of Georgia in the South Caucasus. *PNAS* 114: E10309-E10318. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714728114>
- Michel, R. H., McGovern, P. E., Badler, V. R. (1992): Chemical evidence for ancient beer. *Nature* 360: 24. <https://doi.org/10.1038/360024b0>
- Molnár, M. (2021): Élesztőgombák régóta ismert és újonnan felfedezett élőhelyeken. *Acta Academiae Nyiregyhaziensis* 6: 349-362.
- Montanari, M. (1996): Éhség és bőség. Az európai táplálkozás kultúrtörténete. Atlantisz Könyvkiadó. Budapest
- Mortimer, R. K. (2000): Evolution and Variation of the Yeast (*Saccharomyces*) Genome. *Genome Res* 10: 403-409. <https://doi.org/10.1101/gr.10.4.403>
- Mortimer, R., Polsinelli, M. (1999): On the origins of wine yeast. *Res Microbiol* 150: 199-204. [https://doi.org/10.1016/S0923-2508\(99\)80036-9](https://doi.org/10.1016/S0923-2508(99)80036-9)
- Naumov, G. I., Naumova, E. S., and Sniegowski, P. D. (1998): *Saccharomyces paradoxus* and *Saccharomyces cerevisiae* are associated with exudates of North American oaks. *Can J Microbiol* 44: 1045-1050. <https://doi.org/10.1139/w98-104>
- Nelson, M. (2005): *The Barbarian's Bevegare: A History of Beer in Ancient Europe*. Routledge, London and New York
- Piperno, D. R., Weiss, E., Holst, I., and Nadel, D. (2004): Processing of wild cereal grains in the Upper Paleolithic revealed by starch grain analysis. *Nature* 430: 670-673. <https://doi.org/10.1038/nature02734>
- Pretorius, I. S. (2000): Tailoring wine yeast for the new millenium: novel approaches to the ancient art of winemaking. *Yeast* 16: 675-729. [https://doi.org/10.1002/1097-0061\(20000615\)16:8<675::AID-YEA585>3.0.CO;2-B](https://doi.org/10.1002/1097-0061(20000615)16:8<675::AID-YEA585>3.0.CO;2-B)

- Pretorius, I. S. (2020): Tasting the terroir of wine yeast innovation. FEMS Yeast Res 20: foz084. <https://doi.org/10.1093/femsyr/foz084>
- Pretorius, I. S. (2022): Vizualizing the next frontiers in wine yeast research. FEMS Yeast Res 22: 1-11. <https://doi.org/10.1093/femsyr/foac010>
- Revedin, A., Aranguren, B., Becattini, B., et al. (2010): Thirty thousand-year-old evidence of plant food processing. PNAS 107: 188815-188819. <https://doi.org/10.1073/pnas.1006993107>
- Samuel, D. (1996a): Archeology of Ancient Egyptian Beer. J Am Soc Brew Chem 54: 3-12. <https://doi.org/10.1094/ASBCJ-54-0003>
- Samuel, D. (1996b): Investigation of Ancient Egyptian Bread Baking and Breewing Methods by Correlative Microscopy. Science 273: 488-90. <https://doi.org/10.1126/science.273.5274.488>
- Sniegowski, P. D., Dombrowski, P. G., Fingerman, E. (2002): Saccharomyces cerevisiae and Saccharomyces paradoxus coexist in a natural woodland site in North America and display different level of reproductive isolation from European conspecifics. FEMS Yeast Res. 1: 299-306. <https://doi.org/10.1111/j.1567-1364.2002.tb00048.x>
- Stephens, D., and Dudley, R. (2004): The drunken monkey hypothesis. Nat Hist 113: 40-44.
- Vaughan-Martini, A., and Martini, A. (1995): Facts, myths and legends on the prime industrial microorganism. J Ind Microbiol 14: 514-522. <https://doi.org/10.1007/BF01573967>
- Walther, A., Hesselbart, A., Wendland, J. (2014): Genome sequence of Saccharomyces carlsbergensis, the world's first pure culture lager yeast. G3 4: 783-793. <https://doi.org/10.1534/g3.113.010090>
- Wang, Q-M., Liu, W-Q., Liti, G., Wang, S-A., Bai, F-Y. (2012): Surprisingly diverged populations of Saccharomyces cerevisiae in natural environments remote from human activity. Mol Ecol 21: 5404-5417. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05732.x>

SZERZŐI ADATOK

Dr. habil. Molnár Mónika PhD
Nyíregyházi Egyetem
Természettudományi és Informatikai Kar
molnar.monika@nye.hu